

植物防疫

昭和四十八年三月二十五日
昭和二十四年九月三十日
第三行刷
種郵便物認可
第二十七卷
第三号



1973

3

特集 捕食と寄生

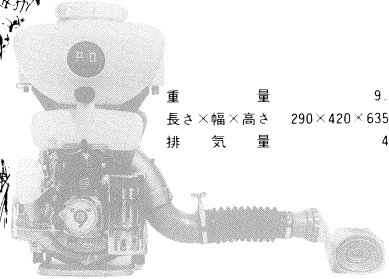
VOL 27

いままでのDM-9が
背負動力散布機に……

かわりました。



防除、除草、施肥の本田管理
をこなす新しいセンスのオー
ナー散布機です。



重 量 9.3kg
長さ×幅×高さ 290×420×635mm
排 気 量 40cc

共立背負動力散布機DM-9

株式会社 **共立** KIORITZ

共立エコー物産株式会社

〒160 東京都新宿区西新宿1-11-3 ☎03(343)3231(大代)

NOC

果樹・果菜に

■有機硫黄水和剤

モリックス

りんご…うどんこ病・黒点病の同時防除に
■有機硫黄・DPC水和剤

モリックス-K

ゴールデンデリシャスの無袋化に
■植物成長調整剤

被膜剤 サビノック

■ジネブ剤

ダイファー 原体

■ファーバム剤

ノックメートF75

大内新興化学工業株式会社

〔〒103〕東京都中央区日本橋小舟町1の3の7

今年もお米はキタP育ち



キタジンPは、いもち病のほか、
もんがれ、小粒きんかく病などにも
効きめがあり、倒れにくい丈夫
なイネを育てるすぐれた農薬です。
すばらしい効きめと安全性、使い
やすさは、米づくりの労力を大幅
に省き、豊かなみのりをもたらし
ます。
ことしもキタジンPで、うまい米
づくりを！



いもち・もんがれ・小粒きんかく病、倒伏防止に——

キタジンP[®]粒剤

新しい技術 新しいサービス

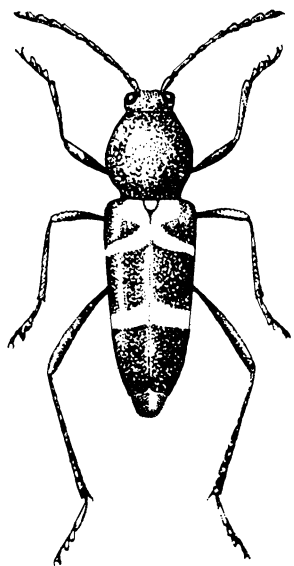


クマイ化学工業株式会社

本社 東京都千代田区大手町2-6-2(日本ビル)

農家のマスコットサンケイ農薬

トラをもってトラを制す——



ブドウのトラカミキリに…

トラサイド乳剤

- トラカミキリに対し卓効を示します。
- 滲透力が強く燻蒸作用もあります。
- 残留毒性の心配がありません。
- 低毒性で安心して使用できます。



サンケイ化学株式会社

本社 鹿児島県鹿児島市郡元町880 TEL 0992 (54) 1161(代)
東京支店 東京都千代田区神田司町2-1 TEL 03(294) 6981(代)
(神田中央ビル)
鹿児島工場 鹿児島県鹿児島市南栄2-9 TEL 0992 (68) 7221(代)
深谷工場 埼玉県深谷市幡羅町1-13 TEL 0485 (72) 4171(代)

種子から収穫まで護るホクコー農薬



お求めは農協へどうぞ

葉いもち病、穂いもち病に
強力な防除効果とすぐれた安全性
予防・治療にもすぐれた効果

カスラブサイド[®] 粉剤

- 速効的効果とすぐれた安全性
ウシカ類・ツマグロヨコバイに

マクバル[®] 粉剤
微粒剤

- 野菜・果樹等の各種病害に
ホクコー
トッピンジ[®]M
水和剤

- みかん・りんご・桑園などの
ホクコー 樹園地、牧草地の雑草防除に

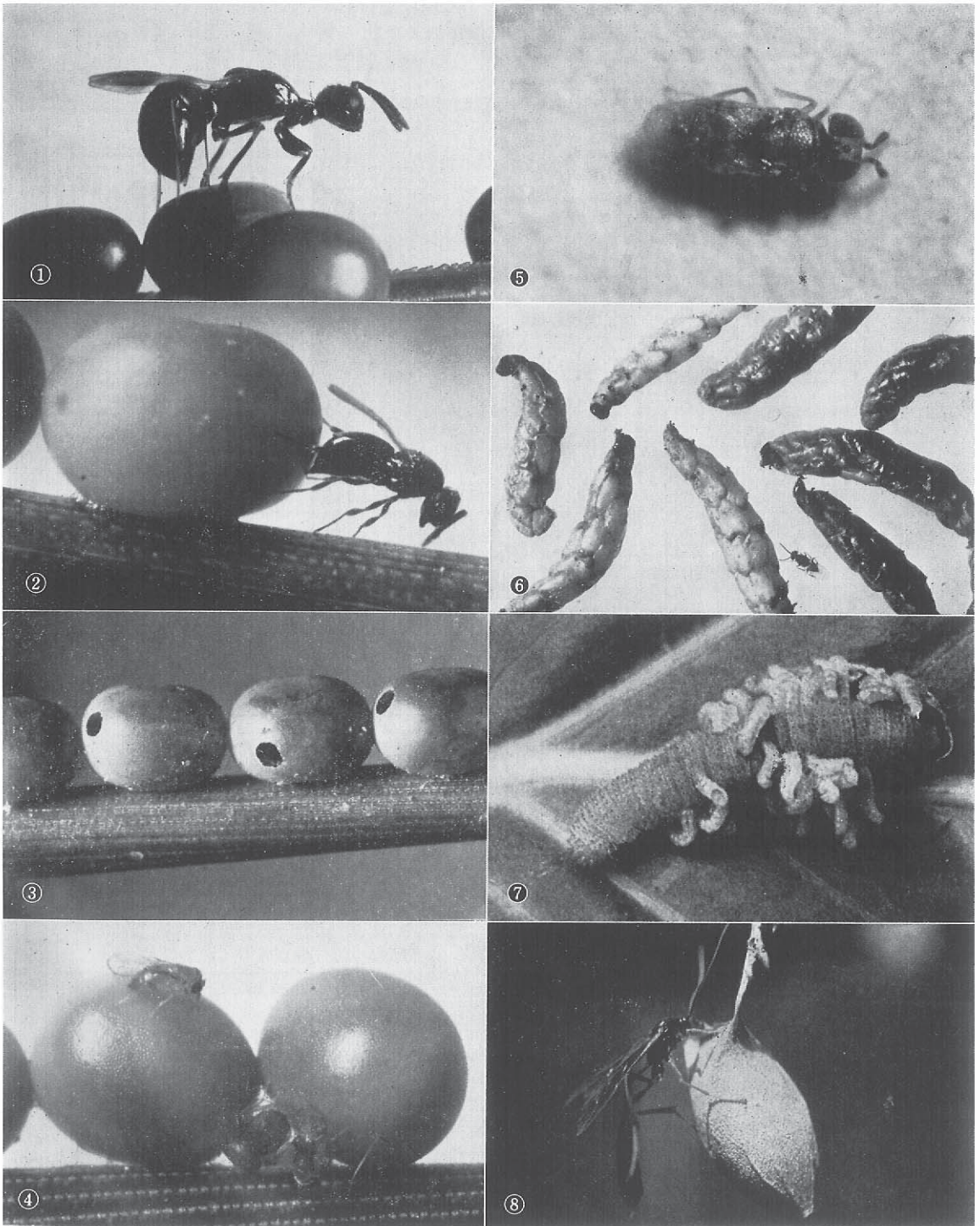
カソロン[®] 粒剤 6.7



北興化学工業株式会社

東京都中央区日本橋本石町4-2 ☎103
支店：札幌・東京・新潟・名古屋・大阪・福岡

寄 生 蜂



<写真説明>

①～④ マツカレハの卵寄生蜂

① フタスジタマゴコバチ (単寄生), ② マツケムシクロタマゴコバチ (多寄生), ③ 同成虫脱出孔, ④ キイロタマゴコバチ (多寄生)

⑤ 生物農薬として話題となったクワコナカイガラヤドリコバチ (多寄生)

⑥ 導入天敵ジャガイモガトビコバチ (多胚生殖) と、その寄生を受けたジャガイモガ幼虫のマミー

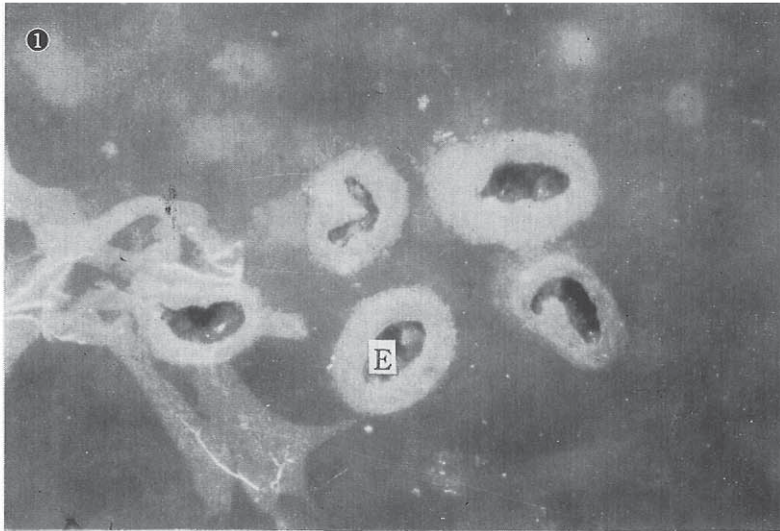
⑦ モンシロチョウの幼虫から蛹化のために脱出中のアオムシコマユバチ (多寄生) の幼虫

⑧ ウスタビガのマユから羽化脱出したコンボウアメバチ (単寄生)

(①～④ 九州大学農学部 広瀬義躬, ⑤ 同 村上陽三, ⑥ 農林省神戸植物防疫所 和気 彰, ⑦～⑧ 農林省果樹試験場 梅谷献二 各原図)

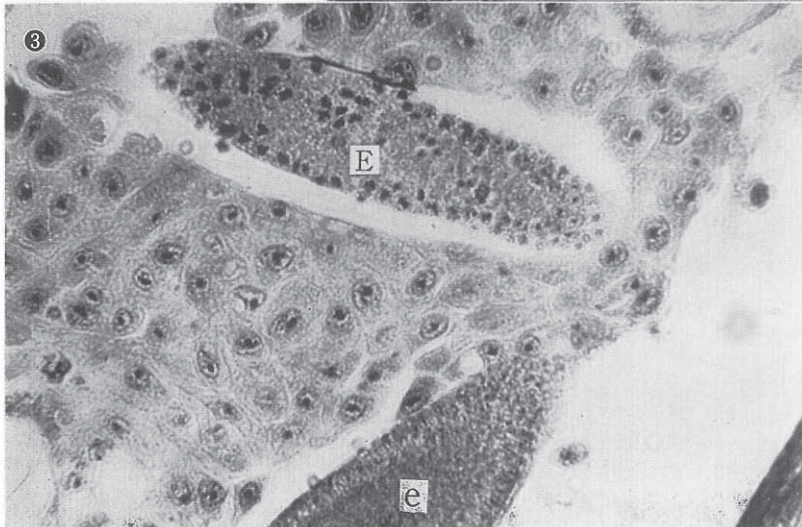
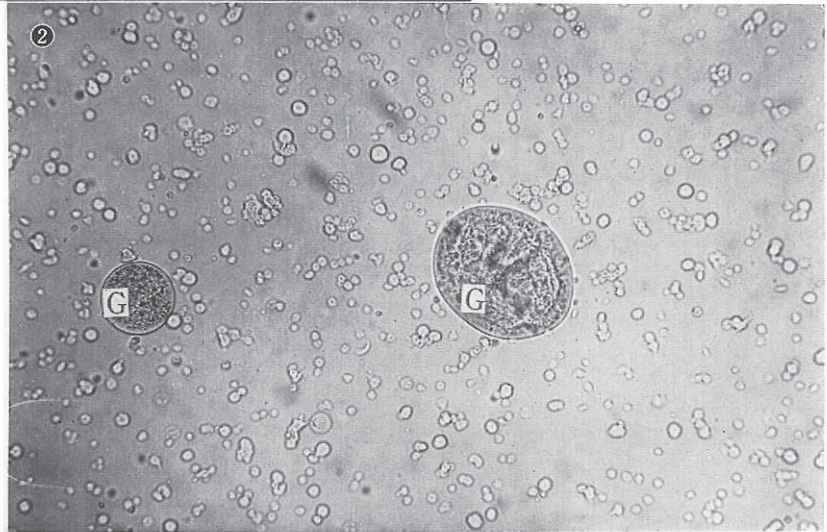
寄生性昆虫に対する寄主昆虫の防御生理

京都大学理学部動物学教室 北野 日出男 (原図)



① アゲハの3令幼虫に人為的に産卵させたアオムシコマユバチの卵(E)はアゲハ幼虫の血球により激しい“防御反応”(Encapsulation)を被る。

② アオムシコマユバチの1令幼虫はふ化後寄主(モンシロチョウ幼虫)体液内に“巨大細胞”(G)(=teratocytes)を多数放出する。右側の“巨大細胞”は直径120 μ に達している。



③ アオムシコマユバチの自然な寄主モンシロチョウ幼虫体内でも、ハチの致死卵(E)には“防御反応”(Encapsulation)が生ずる。eは正常な胚子発生を続けるハチ卵の一部。

植物防疫

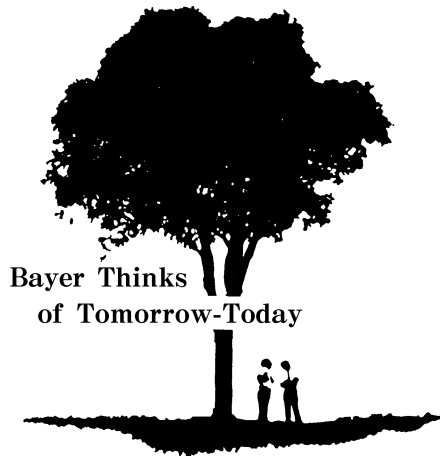
第 27 卷 第 3 号
昭和 48 年 3 月号

目 次

特集：捕食と寄生

害虫防除への天敵の利用とその限界	広瀬 義躬	1
寄生行動とその解析	梶田 泰司	7
寄生昆虫の種内競争	志賀 正和	11
捕食者としての鳥類	蠟山 朋雄	16
捕食と寄生の数学的モデル	久野 英二	21
害虫に対する天敵の役割の量的評価法	桐谷 圭治	27
捕食者に対する昆虫の防御行動	石渡 武敏	31
寄生性昆虫に対する寄生昆虫の防御生理	北野日出男	36
新しく登録された農薬 (48.1.1~1.31)		42
タマネギの害虫アメリカミズアブ	立川哲三郎	15
中央だより		40
新刊紹介		10

世界にのびるバイエル農薬



説明書進呈



日本特殊農薬製造株式会社
東京都中央区日本橋室町2-8 ☎ 103



武田薬品



新時代にこたえ

稲もんがれ病防除剤

バリダシン

粉剤・液剤

新発売

特長

- もんがれ病菌の病原性をなくさせる。
- 的確な防除効果。
- 稲にいつまでも薬害なし。
- 人・畜・蚕・魚・天敵に極めて安全。
- 米にも土にも残らない。

土から海から……あらゆる資源を求めて武田薬品は、安全な新農薬の開発にたゆまざる努力を続けています。

兵庫県明石市の土から分離した放線菌をもとに全く新しいもんがれ病防除薬剤（バリダシン）が誕生しました。

全く新時代に即した“安全農薬”です

使用方法 粉剤 10アール当り 3～4 kg 液剤 500～1,000倍

● ニカメイチュウに

パダン® 粒剤4

● メイ虫・ツマグロ・ウンカ類の同時防除に

パダンミブシン 粒剤

害虫防除への天敵の利用とその限界

九州大学農学部生物的防除研究施設 ひろ
瀬 よし
義 み
躬

はじめに

かつて 1959 年のこと、オックスフォード大学教授で著名な昆虫生態学者の VARLEY は「農業害虫の生物的防除」と題する講演を英国王立技術協会の招きで行なったことがある。この講演の内容は多分に啓蒙的なものであったが、同時に彼の生態学者らしい見識もいくつか述べられていて、それなりに注目すべきものである。それはさておき、この講演の後の討論では生物的防除の有効性について参会者の間で熱烈な議論がたたかわされ、その際参会者の一人であった英連邦生物的防除研究所長の SIMMONDS は座長から発言を求められて次のように述べている。「現在のところ、生物的防除はある程度まで一つの術 (art) であって学 (science) ではない。なぜかといえば、われわれにはこの問題に対する科学的アプローチの基盤がないから。」と。もちろん、それまで害虫の生物的防除について科学的な研究が行なわれていなかったわけではない。それどころか、とくにアメリカの場合はカリフォルニア大学を中心とする多くの研究者が多年にわたってこの方面の研究に打ちこんできたし、そのほか世界各地で研究が行なわれ、その成果として数多くの天敵利用の成功例も報告されていると考えることもできよう。しかし、詳細に検討してみると、多くの事例で成功・失敗にかかわらずその理由はほとんど明確になっていない。どの事例でも一応の理由はつけられているのだが、天敵の放飼前後の調査も不十分で、その成功・失敗の過程が科学的に分析できていない場合が多いから説得力は弱いのである。したがって新しい試みを進める際にも、その成功の可能性を正しく予測することができず、もっぱら経験に頼る実状にあったといえよう。

さて、前記 SIMMONDS の発言から十数年を経た今日でも、状況はたいして変わっていないと筆者は考える。もちろん、この間一定の進歩はあった。5年後の 1964 年、カリフォルニア大学の DEBACH らはその一派の仕事を集大成した「害虫と雑草の生物的防除」という大著を出版した。その内容は広汎であり、それなりの評価は与えられるが、全体としていかにも経験に徹しアメリカのプラグマチズムに貫かれている反面、理論面ではいちじるしく観念的で、いかに天敵利用の科学的アプローチがむずかしいかを見せつけるにすぎないのである。また、1960

年の前後から急速な発達を遂げた個体群生態学は少なくとも天敵利用の科学的理解を一層深めていることは確かである。その影響を受けてか、1969 年にアメリカで各国の研究者を集めて行なわれた生物的防除のシンポジウムの記録 (HUFFAKER, 1971) をみると、いくつかの新しい展開もみられる。また、わが国でも近年、ウンカ・ヨコバイ類の防除に対し、土着天敵の利用について注目すべき業績もあげられつつある。しかし、天敵の利用に対する真に科学的な分析なりアプローチは世界的にもまだほとんど提出されていないといっているであろう。

以上のような現状で、この防除手段の限界をも十分な根拠をもって論証することは筆者には不可能に近い。以下の筆者の論議がいきおいあいまいで論拠の乏しいものになるのはやむをえない。近年、農薬の害が叫ばれると同時に、天敵の利用が見直され、わが国でも一部では天敵利用を期待する声も高い。しかし、その一方では天敵の利用について、ともすれば上すべりな啓蒙・宣伝が先行しすぎているきらいもある。この試論では、筆者はいたずらに成功を収めた天敵利用例だけを喧伝するような態度は慎み、問題点を率直に披瀝して、各位のご批判をいただきたいと思う。それは天敵利用の問題の本質をじっくりみつめる時機に今立ち至っていると考えるからである。

I 天敵利用の内容

まず最初に天敵の利用、あるいは生物的防除という場合、最近必ずしも人によってその内容についての見解が一致なくなっているのが、簡単にここでの筆者の立場を明らかにしておきたい。

BEIRNE (1963) は生物的防除を人間や人間の所有物に対する生物の害を抑制、減少、排除するために生物 (living organisms) を利用すること、と定義した。この定義に従えば、害虫の防除手段としての不妊化法、抵抗性作物品種の育成、置換型競争種の導入など、すべて生物的防除の範囲に入ってしまう。したがって、彼は天敵 (natural enemy) という言葉の意味を文字どおり受けとめることは正しくないと主張するのである。このような旧来の生物的防除の拡張解釈は SWEETMAN (1958) がその著書で生物そのものとはいえない抗生物質の利用までを生物的防除の範囲に含めたのに始まり、最近ではソ連を含むヨー

ロッパ諸国ではかなり普遍的に行なわれているようである。わが国でも最近、安松 (1970) が人造天敵という語を用い論議を呼んでいるようであるが、これは前記 BEIRNE の主張を単に日本語にいかえただけにすぎない。しかし、このような天敵の拡張解釈は伊藤 (1972) の主張するような食物連鎖の観点からみて天敵の概念をあまいにするだけでなく、不妊化法、抵抗性品種の育成等々はそれぞれ別種の防除手段として位置づけたほうが混乱は少ないと考えるので、筆者は上記の立場をとらない。すなわち、ここで害虫の天敵というのは旧来の解釈に従い、害虫を攻撃する寄生者、捕食者、病原微生物を意味する。

さて、天敵の利用の仕方についてはいろいろな分類はできるであろうが、筆者は導入天敵の利用と土着天敵の利用とをまず分けて考えたい。後で述べるように、前者は主として侵入害虫に適用され、最初、少数の天敵を放飼すれば、以後は半永久的な効果を期待できる点で、後者とはかなり異質なものである。後者は土着天敵の自然条件下での働きを保護し、援助するものであり、天敵を大量に、しかも頻りに放飼する、いわゆる生物農業の利用は、しいて位置づけるとすれば、この後者の一環として考えたい。

II 導入天敵の利用

これまで害虫防除に天敵を利用した際、最も華々しい成功を収めた例はバダリアテントウによるイセリアカイガラムシの防除を初め、他地域から侵入した害虫に対し、主としてその原産地と想定される地域から天敵を導入した場合である。この場合、わずかの数の天敵を放飼するだけで、半永久的な効果がみられたのであった。天敵の放飼がこのような完全な成功を収める条件として従来いくつかの仮説が述べられていたが、結局、成功例に最も共通する特徴は対象の害虫と天敵の双方が侵入者の性格を持っていることである (GREATHEAD, 1971; 伊藤, 1972)。したがって、天敵の導入が成功するのは侵入害虫に対してであり、土着害虫に対して一般に導入天敵が無効であることも経験的に認められる事実である。伊藤は天敵導入の完全成功例 34 例を挙げ、その大部分は侵入害虫であり、土着害虫に対して成功したとみられるわずか 2 例も実は侵入者の性格を持つ害虫であったことを指摘している。もちろん、害虫の土着、侵入の区別は実際に明らかでない場合もあり、また、そもそも土着害虫に対して天敵の導入が試みられた例が侵入害虫に比べると世界的に少ないことも事実である。さらに、伊藤の取りあげた例以外にも土着害虫に対して導入天敵の利用が

成功したと思われる例がないわけではない。たとえば、LEROUX (1970) はカナダで侵入害虫のカラマツツツミノガ *Coleophora laricella* の防除のためにイギリスから導入したヒメコバチ科の寄生蜂 *Epilamprosis laricinnellae* が土着害虫である近縁のピストルミノガ *C. serratella* をも防除したことを強調した。この場合は、この寄生蜂がピストルミノガの個体数変動の基本的要因であることも生命表研究の結果から確かめられている (LEROUX ら, 1963)。また、PIMENTEL (1963) は土着害虫でも土着天敵に近縁な天敵種を導入するならば、両者の間には土着害虫と土着天敵との間で進化してきた生態的ホメオスタシスがないから成功すると述べて、いくつかの例を挙げている。しかし、多少の例外と思われるものはあったとしても、まず大部分の導入天敵の利用成功例が侵入害虫に限られていることは疑いのない事実である。

ではなぜ土着害虫に対して導入天敵は有力ではないのだろうか？ これに対する答として、伊藤は土着、侵入といっても相対的なもので、比較的早く侵入した害虫の所属する生物群集がその完成度を高めているため導入天敵を受けつけないことによると推論した。しかし、伊藤のいう生物群集の完成度なる言葉はいささかあいまいであり、実体ははっきりしない。一方、桐谷・中筋 (1972) は日本での侵入害虫と土着害虫について、天敵の種類数を比較し、土着害虫では侵入害虫に比べて種類数が多いことを示した。彼らはこの結果から、土着害虫では天敵相が複雑で長い歴史の間に天敵種間や競争害虫種の間複雑な相互関係が成立してしまっていて、1種ないしは数種のいわゆるエリート天敵を導入してもその動的平衡は打ち破れないと推論している。しかし、天敵の中にも害虫の生活に対していろいろな適応程度のもものが混じっていることや、天敵種間の競争とも関連する攻撃ステージの同一性の有無などを無視して、全天敵を一括し、その種類数の多少だけで、そのような議論を進めてよいのか疑問といわざるを得ない。強固な生物群集が存在し、それが入ってこようとする生物をはねつけるというような観方——それは後述する天敵の多種類導入の是非とも関連する——はよくとられるのだが、今一つ観念的すぎて既存の群集と侵入種との遭遇の過程がもっと具体的に把握されないと説得力を欠いている。

土着害虫が導入天敵で防除できない理由としては、群集などの問題も最終的には考えなければならないが、筆者はごく単純に次のように考えたい。

現在、侵入害虫とされているものは、以前は地理的な障害のため分布の拡大を阻まれていたのに、交通機関の発達によって障壁がいわば取りはらわれて急速に分布を

拡大したと考えられる。一方、その天敵といえども常に寄主である害虫とともに共存し、だからこそ害虫の生活に十分適応した形態・習性を進化させてきている。とくに、いわゆるエリート天敵として害虫の密度を低く抑えるような種類や導入天敵として防除効果を示すような種類は特定の害虫の生活に適応し、形態・習性の特殊化を示すものが多い。ずっと昔から新しい地域への害虫の侵入は多少とも起こっていたであろうが、それはもっと緩慢でもあったろうし、もしその地域が特定の天敵にとって不利だったとしても、歴史的な背景の中で一定の進化を遂げてそこに適応した新しい天敵種が形成されたであろう。かなり大きな時代のスケールをとれば、両者は進化し、形を変えながらも共存してゆく存在ではなからうか。侵入害虫の新しい侵入先にその害虫に適応した天敵がないのは当然であるし、土着害虫の場合には、もしそのような天敵がいればそれは既に共存関係が完成したものであり、それでもなお問題となる被害を与える種が、まさに“害虫”なのであろう。

侵入害虫という条件に加えて、導入天敵の利用が成功するさらにもう一つの重要な条件は害虫の加害作物にあると思われる。第1表には導入天敵の利用が盛んであるアメリカの場合を例にとり、害虫の加害作物別に導入天敵の利用結果をまとめてみた。この表で明らかのように、果樹や林木では畑作物に比べ導入天敵の定着率も高いし、また、防除の成功の比率も高い。これは、VARLEY (1959) も指摘しているように、畑作物では年ごとの耕起、植付、収穫などにより天敵の活動が妨害されていることを示すとみてよいであろう。畑作物で成功をみた1例もアルファルファの場合であり、結局、加害作物の永年性†ということが導入天敵の利用においてきわめて重要な条件となる (LLOYD, 1960)。伊藤の挙げた導入天敵の完全成功例 34 例のうちでも害虫の加害作物が永年性でないものはニュージーランドでのアオムシコバチによるモンシロチョウの防除とカナダでのヒメバチの1種 *Collyria calcitrator* によるコムギのクキバチ *Cephus pygmaeus* の防除のわずか2例にすぎず、しかも DEBACH (1964) の評価でも完全成功とランクされているものではない。おそらく、永年性作物の栽培環境が示す高い安定性が導入天敵の利用の成功率を高めているのであろうし、この条件は土着天敵の利用にあたって、その難易を測る一つの尺度となることも推測できよう。作物栽培上の種々の慣行は害虫の増殖にも一定の悪影響は与えようが、もともと天敵というものが常に害虫の後を追う形

† サトウキビを含む。この作物は熱帯では世代が重なり合い、1種の永年の状態で栽培されている。

第1表 アメリカにおける害虫防除への導入天敵の利用 (1950年までの結果で、ハワイを含まない)

害虫の加害 作物の種類	対象害虫		導入天敵		
	総種類	成功*	総種類**	定着	成功*
果樹	27	6	197	48	8
林木・装用樹	15	4	122	35	6
畑作物	32	1	115	20	1

* 部分的な成功や局地的な成功は含まれていず、控え目な評価である。

** 一部記録の不正確なものがあり、多少の誤差がある。

でしか存在し得ないために、天敵の増殖に与える悪影響は一層いちじるしいものとなるのであろう。

さて、この劇的成功も可能な導入天敵の利用はどの程度現在の日本で期待できるだろうか。残念ながら、今、日本で侵入害虫とみられ、その防除の必要性を認められるものはヤノネカイガラムシを筆頭とする数種の害虫にすぎない。アメリカでは全害虫の半数近くが侵入害虫といわれ、それだからこそ、カリフォルニアを中心として天敵導入のめざましい成功例も数多く生まれたと思われるのであって、ファウナの歴史が比較的長く、全害虫中に占める侵入害虫の割合が低い日本で、導入天敵の利用面はかなり限定されているといつてよい。もちろん、ヤノネカイガラムシについては今後、原産地と思われる中国方面への天敵探索はぜひ必要であり、また、植物の検疫体制が強化された今日でもなお諸外国から新害虫の侵入の危険はないとはいえないから、その場合にはこの方法が適用されれば防除が成功を収める確率が高い。ただし、侵入害虫で天敵を導入しつくしても成功を全く収めないもの (たとえば、カナダでのバルサムモミのアブラムシ *Adelges piceae*) もあることをつけ加えておこう。

なお、導入天敵の利用について、導入種を最もすぐれた1種に限るべきだとする説と多種類を次々と導入しても全くさしつかえないとする説がある。前者は天敵種間の競争を重視し、多種類の導入による競争の悪影響を強調する (TURNBULL & CHANT, 1961; ZWÖLFER, 1963; WATT, 1965) のに対し、後者は次々と導入を続けても、普通、天敵種の間にはニッチェの違いがあるので競争の影響は少なく、むしろ相補的な効果が期待できる上、ニッチェがたまたま等しくても防除効果の最もすぐれた天敵は競争種も駆逐できると主張する (DOUTT & DEBACH, 1964*; HUFFAKER ら, 1971**)。また、HASSEL & VARLEY (1969) は少し別のアプローチ (寄生天敵の寄生探索論) から後者を支持している。紙数の都合上詳しく触れない

が、このような天敵種の競争の問題は立ち遅れている天敵個体群の研究の進展を待たないとはっきりした結着はつけにくいであろう。

III 土着天敵の利用

土着天敵が永続的な防除効果を持たない昆虫が土着害虫として問題になっているのであり、そこには土着天敵が現在の条件下でその効力を発揮しない理由があるわけである。その一つとして、人間の作り出した農業生態系そのものが、土着天敵の活動にとってきわめてきびしい環境であることが指摘される。しかしながら、そのような天敵にとって不利な環境下でも、多くの土着天敵が自然に行なっている一定程度の防除 (naturally-occurring biological control) の力は無視できるものではない。土着天敵の中でも最も種類数が多いのは、多食性の捕食者であるが、最近の研究はこれらの天敵が害虫を低密度に保つ役割を果たしていることを明らかにしている。これは害虫の密度をいわゆる経済的被害許容水準以下に維持するという総合防除の目的とも合致している。自然条件下での土着天敵の防除力を最大限にひき出すような総合防除のシステムが考えられるべきであり、この点が土着害虫の多い日本で天敵の利用を図る上で一番重要なことであろう。そのためには、後に述べるような種々の人為的操作 (他の防除手段との併用も含む) が必要であるが、それ以前に、現在の条件下でどの程度天敵が有効に働いているか、そして事態の改善によってどの程度有効に働きうるかという予測性のある天敵の評価をすることが先決である。しかし、日本の場合、土着天敵の評価が確実に行なわれている例は非常に少ない。もちろん、いわゆる寄生率のたぐいの記録は無数にあるが、害虫の特定ステージの死亡率の大きさ (stage control) と世代を通じてみた害虫の多少 (population control) とは全く別個のもので、主要な関心は後者になければならないことはいうまでもない。今ここで天敵の有効性の評価方法に触れる余裕はないが、これを正しく行なうことの重要性は何よりも先行することをとくに強調しておきたい。

さて、以上のような土着天敵の評価はいわゆる大害虫だけに限られるべきではない。非選択的殺虫剤の使用が土着天敵の死滅をもたらし、それまでさして重要でない害虫の大害虫化を招いたことはよく知られている。このことは主要害虫以外に作物上に生息する多くの二次的害虫は土着天敵によって大害虫となることが防がれていることを示唆している。筆者らが調べたウンシュウミカン幼木園でのアゲハの場合でも、増殖力などの点ではこの虫は十分大害虫化する特性を持っていると思われるが、

実際は幼虫期に対するスズメヤアシナガバチ類の激烈な捕食と卵期の寄生蜂の活動によって、害虫としては低い地位に甘んじていると推定される (広瀬ら, 1972)。このような潜在的な低密度の害虫で得られた土着天敵の役割の重要性は総合防除の目標である害虫の密度を経済的被害許容水準以下に維持する手段として、大害虫での土着天敵の保護の重要性を示唆する。なぜならば、害虫を低いレベルに保つために重要な要因は大害虫レベルの分析からは必ずしも指摘できないが、アゲハのような低密度レベルの害虫の研究からはそれが可能だからである。また、近年、わが国ではウンカ・ヨコバイ類の個体群動態の研究から、クモ類などの多食性捕食者の役割が重視されているが、このような天敵についても主要害虫だけを対象としていては、その働きを正しく評価することはできないと思われる。広く農業生態系の中での総合防除のシステムを考える上では、とくに多食性の天敵の場合、特定害虫だけに注目しては、天敵の評価を誤るであろう。

土着天敵の正しい評価が行なわれた後、その有効性を高めるために操作可能な改善手段を次に検討してみた。

第2表は土着天敵といわず、天敵一般について、その有効性に関する要因を、(1) 天敵、(2) 害虫、(3) 両者の生活環境、の三つに分け、各要因についての改善可能な手段を列挙したものである。詳しい検討は省略するが、筆者はこれらのうち、環境に関係した改善手段を最も重視したい。しかし、害虫に関係した改善手段も重要で、単なる天敵の保護だけでは害虫の管理はできない。害虫の密度を人為的に操作して、天敵の有効性を高めてやる必要があり、好適な気候条件が続いたりして害虫の

第2表 天敵の有効性に関する要因とその改善手段

要因	改善手段
天敵	(1) 優良な特性 (寄主発見能力、産卵数など) を持つ天敵を選抜・育成する (2) 天敵の密度を放飼により高める
害虫	(1) 害虫が低密度の場合、有効に働く天敵に対し、他の防除手段 (選択的殺虫剤など) を用い、害虫の密度を下げる (2) 害虫がいない時期や低密度の時期の天敵に対し、害虫を放飼する
環境	(1) 天敵のかくれ場所、繁殖・造巢場所を確保、提供する (2) 天敵の代用寄主、代用餌を供給する (3) 農薬の使用を制限する (4) 天敵誘引剤を使用する (5) 天敵に有害な生物 (二次寄生蜂・アリなど) を排除する

密度が高くなった場合などは、害虫の低密度下での有力天敵を働かせるために他の防除手段で害虫密度を落としてやらなければならない。たとえば桐谷ら (1971) はツマグロヨコバイの天敵であるクモ類に影響の少ない選択的殺虫剤を用い、この害虫の密度を一時的に低下させて以後はクモ類の働きによって防除できることを示した。

環境の改善手段のいろいろな実例については、本誌掲載の伊藤 (1972) の論文にゆずり、ここでは重複しない一つの例を挙げる。

害虫の天敵とはいえ、それ以外の餌を必要とするものも多い。たとえば、寄生蜂や寄生蠅の中で卵巣の発育が羽化後に開始されるようなタイプの種類 (synovigenic species) では成虫期の間に花蜜や花粉を要求する。もしそのような餌の補給ができないと、卵巣の発育は止まり、寿命は短縮されて、寄主がいても産卵しない。筆者 (1966) は福岡市近郊の野菜栽培地帯で採種用に栽培されて点在するニンジンの花畑にモンシロチョウの幼虫寄生蜂アオムシサムライコマユバチやニカメイチュウの幼虫寄生蜂ズイムシキイロコマユバチを初め多くの害虫の寄生蜂が集まって吸蜜していることを観察した。このようなニンジンなどサンケイ科植物の花畑を作物畑に付設する積極的な試みはソ連で行なわれ、ヨトウガ幼虫の寄生蜂と寄生蠅について花畑付近で 94% もの寄生率が得られている。そして、花畑から 1,500 m 離れても、なおその効果が認められたという (KOPVILLEM, 1960)。

上に述べた筆者の観察例のように、環境が複雑で、人間の側で意図しなくても、ある程度天敵のすみ場所などが確保されている日本の場合、たとえばニンジンの花畑の設置がどこまで実効があるかはあるいは問題かもしれない。しかし、農業生態系の中での害虫管理という立場で考える場合、このような観察事実をも配慮した管理計画が必要なことは疑いのないところである。これまで、野外での天敵類の行動・習性や個体群動態についての知見がいちじるしく不足しているために、この種の天敵の環境改善が現在まだ非常に不十分な形でしか考えられないところにも一つの問題があるといえよう。

最後に、一般的に天敵の利用にあたって農業散布の回数と濃度を必要最低限に控えることを強調しておきたい。桐谷ら (1972) は水田でのウンカ・ヨコバイ類の天敵としてのクモ類の働きを評価した上で、これら天敵に配慮しながら、水稻害虫に対する農業の散布回数を慣行よりも 1~2 回減らすことに成功している。このような指向こそが、土着天敵の自然防除力を最大限にひき出す前提条件であり、また、土着天敵に一定程度の自然防除力があるからこそ、そのような農業散布回数の減少が可

能なのである。

IV 天敵の生物農薬的利用

害虫に対し、天敵を大量にしかも頻りに放飼する生物農薬の方法はきわめて単純な発想に基づいているだけに、一般には受け入れられやすい。天敵の有効性が単に天敵の量的な面でだけ決まるものならば、この方法は有力であろうが、実際はきわめて障害が大きいの。現在のところ、大量に飼育できる天敵が限定されていて、しかも生産コストが高いことは別としても、問題は天敵の多くのものが野外では本来持っている一定の密度調節的な機能しか発揮できないことである。放飼する天敵の数を増やしても、寄生蜂の場合は過寄生が、捕食虫の場合には共食いが、さらには分散が起ってしまう。したがって、このようなマイナス要因をさらにカバーするだけの量を放飼しようとすれば莫大な量の天敵放飼が必要となり、それがまたコストにはね返るといふわけである。もちろん、たとえば寄生率があまり上らなくても、対象害虫の個体群動態の機構いかんでは十分な場合もないとはいえない。しかし、放飼によって期待される効果を対象害虫の個体群動態の面から事前に十分検討した上で予測しないと、思わしい結果が得られないことも当然起こってくる。最近、日本で生物農薬の第 1 号として開発されながら、製造中止をみたクワコナカイガラヤドリバチの場合も、実はこの点に一つの問題があったようである。放飼寄生蜂以外の要因によって対象害虫のクワコナカイガラムシの密度や被害果率が大きく影響を受けている可能性が示唆されているのである (村上, 1972)。適用害虫の選択性の限られた生物農薬の場合には、むしろ対象害虫の個体群動態の検討のほうが先行する。いうまでもなく、新しく一つの生物農薬を開発して商品化するには大変な苦勞を要するのに、天敵の正しい評価が事前になされないと、せっかくの苦勞が報われないからである。

天敵の生物農薬的利用が現実にはいかに困難であることを示す一つの例を挙げよう。1930 年代から今日まで依然として世界的にくり返し試験されている *Trichogramma* 属の卵寄生蜂の生物農薬的利用はその規模と歴史において、他の追従を許さない。この属のハチは穀類を食餌とするバクガヤコナマダラメイガの卵を代用寄主として容易に大量増殖でき、多食性で寄主範囲も広いので、各種の鱗翅目害虫の防除に利用できる点はすぐれているといえる。おそらく今日までその利用試験の報告は数百に上ると思われるが、厳密な検討に耐えるものは少ない。しかも否定的な結論の場合が多く、商品として市販までされながら、本当にどの程度効果があるのかよくわかって

いない。最近、KNIPLING & McGUIRE (1968) は *Tri-chogramma* とその寄主である年数世代を重ねる害虫の特性を考慮して両者個体群の働き合いを示す簡単な数学的モデルを作成した。そして、このハチが寄主の高密度の場合にしか有効に働き得ないことから、短い間隔で大量に放飼し続けるか (現実には不可能?)、または寄主密度の低い時期に寄主を人為的に野外に用意してやるのでなければ、最終的にはハチによる防除の成功は不可能であることを示した。彼らの理論に基づいて PARKER (1971**) はモンシロチョウの防除にこのチョウの成虫の大量放飼とヨトウタマゴバチ *T. evanescens* の放飼とを併用して成功を収めた。この場合にとられた生物農薬と害虫の大量放飼の併用という手段が、現実の防除の上で実行可能なものか判断しかねるが、このような処置まで講じなければ満足すべき結果が得られないところに、天敵の生物農薬の利用の一定の限界をみる思いもする。しかも、この成功は幼虫寄生蜂 *Apanteles rubecula* の同時放飼も併用した上で得られたのである。

アメリカでは天敵の生物農薬の利用がほかにもいくつか試みられているが、経済的被害許容水準もきびしく (流通機構に問題!)、病虫害相もより複雑で対象害虫以外の病虫害防除のために薬剤散布を当面いちじるしく減らすことの困難な日本では、この方法の入りこめる余地は少ない。現在のところ、この方法は一部の病原微生物と、天敵昆虫でも温室のような特殊環境下での使用に限られざるを得ないであろう。

おわりに

害虫の防除に天敵を利用しようという発想はきわめて巧みといえようが、実際は生物を用いての方法であるだけに、環境への強度の依存性など生物が本来持っている特性が常に反映され、それがこの方法の限界を感じさせることも否めない。また、この方法につきまとう生物現象に特有な不確定要素の存在は一つの制約であり、研究者はしばしば不可知論に傾きがちである。導入天敵の利用については、とくにこの傾向はいちじるしい。冒頭にその言葉を引いた SIMMONDS も最近 (1972) では天敵利用の理論的アプローチにやや懐疑的な意見を表明しているのだが、これはこの複雑で高度な防除手段を研究する者がともすれば陥りやすい傾向でもある。天敵の利用が今後もある程度、経験的、試行錯誤的に進められることを筆者は否定する者ではない。しかし、同時にもっと科学的なアプローチがとられなければ、それはいわば術としての段階に終わってしまう。逆説的な表現だが、術としての天敵利用である限り、それが実際の利用場面にも

反映し、逆にこの防除手段の適用限界をも規定しているのが現状だとはいえないであろうか。

最後に、この試論に対し、討論していただいた村上陽三、梶田泰司の両氏を初めとする研究室の多くの方々には厚く御礼申し上げる。

おもな文献

- 1) BEIRNE, B. P. (1963) : *Entomophaga* 8 : 237~243.
- 2) DEBACH, P. (ed.) (1964) : *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman & Hall, London, 844 pp.
- 3) GREATHEAD, D. J. (1971) : *A Review of Biological Control in the Ethiopian Region*. Tech. Comm. Commonw. Inst. Biol Control No. 5 : 162 pp.
- 4) HASSEL, M. P. & G. C. VARLEY (1969) : *Nature* 223 : 1133~1137.
- 5) 広瀬義躬 (1966) : 九大農芸誌 22 : 217~223.
- 6) HUFFAKER, C. B. (ed.) (1971) : *Biological Control*. Plenum, N. Y., 511 pp.
- 7) 伊藤嘉昭 (1972) : 植物防疫 26 : 224~230.
- 8) 桐谷圭治・井上 孝・中筋房夫・川原幸夫・笹波隆文 (1972) : 応動昆 16 : 94~106.
- 9) ———・川原幸夫・笹波隆文・中筋房夫 (1971) : げんせい 22 : 19~23.
- 10) ———・中筋房夫 (1972) : 宝月・吉良・岩城編, 環境の科学, 日本放送出版協会, 234~282.
- 11) KNIPLING, E. F. & J. U. McGUIRE, Jr. (1968) : *Tech. Bull. U. S. Dept. Agr. No. 1387* : 43 pp.
- 12) KOPVILLEM, K. G. (1960) : *Plant Protect. no. 5* (1960) : 33~34.
- 13) LEROUX, E. J. (1971) : *Can. Ent.* 103 : 963~974.
- 14) ———, PARADIS, R.O. & M. HUDON (1963) : *Mem. Ent. Soc. Can. No. 32* : 67~82.
- 15) LLOYD, D. C. (1960) : *Nature* 187 : 430~431.
- 16) 村上陽三 (1972) : 農及園 47 : 945~950.
- 17) PIMENTEL, D. (1963) : *Can. Ent.* 95 : 785~792.
- 18) SIMMONDS, F. J. (1972) : *Entomophaga* 17 : 251~264.
- 19) SWEETMAN, H. L. (1958) : *The Principles of Biological Control*. W. C. Brown Co., Dubuque, Iowa, 560 pp.
- 20) TURNBULL, A. L. & D. A. CHANT (1961) : *Can. J. Zool.* 39 : 697~753.
- 21) VARLEY, G. C. (1959) : *J. Roy. Soc. Arts* 107 : 475~486.
- 22) WATT, K. E. F. (1965) : *Can. Ent.* 97 : 887~895.
- 23) 安松京三 (1970) : 天敵——生物制御へのアプローチ, 日本放送出版協会, 204 pp.
- 24) ZWÖLFER, H. (1963) : *Z. angew. Ent.* 51 : 346~357.

なお、本文中、* 印の論文は 2) に、** 印の論文は 6) にそれぞれ収録されている。

寄生行動とその解析

—寄生蜂を中心として—

九州大学農学部生物的防除研究施設 ^か梶 ^た田 ^{ひろ}泰 ^し司

はじめに

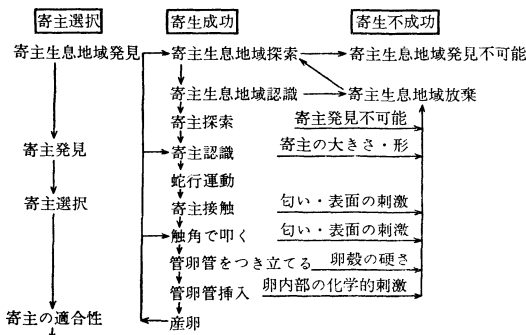
害虫の天敵として知られている寄生性昆虫はその特性から擬寄生者 (Parasitoid) と呼ばれ、真の寄生者 (Parasite) とは区別されている。そして数の上では膜翅目に属するいわゆる寄生蜂が最も多い。現在のところ寄生蜂の寄生行動に関する定量的な研究はほとんどなく、その大部分は寄主選択の研究の一部として行なわれた定性的なものである。SALT (1935) および DOUTT (1959) は寄主選択を一つの過程とみなし、寄主生息地域の発見、寄主発見、寄主許容 (寄主選択) および寄主の適合性の四つの連続した段階に分けたが、これらの段階はいずれも寄生行動と関連性を持つ。しかし、これについても、詳しく調べられた寄生蜂はきわめて少ない。このような現状から、寄生行動の解析を試みることは時機が早過ぎるように思われるが、それ故にまた今後生態学的な研究が期待される分野でもある。本小文では寄生蜂の寄主探索行動および産卵行動の機構とそれらに關与するおもな要因について述べるに止めたい。なお、本文をまとめるにあたり有益な助言をいただいた九大農学部ヤノネカイガラムシ研究グループとアゲハチ ヨウ研究グループの方向に厚くお礼申し上げる。

I 寄生行動の機構

I 寄主探索行動

(1) 寄主生息地域の発見

下図は QUEDNAU (1956) が作製したヨトウタマゴバ



卵寄生蜂ヨトウタマゴバの産卵行動の標式図
(QUEDNAU (1956) より改変)

チの寄生行動の標式図を改変したものである。行動の順序を寄主選択と対比させて図示したので、必要に応じて参照願いたい。さて、寄生蜂は卵形成の様式によって pro-ovigenic な種と syn-ovigenic な種に大別されるが、前者は短命で羽化後間もなく産卵可能な種で、羽化場所からそれほど遠くない地域で寄主を探す。ところが、後者は比較的長命で羽化時にまだ成熟卵を持たず、花を訪れて花粉や蜜などを摂食すると産卵が可能になる。このような寄生蜂はどのようにして寄主生息地域を見出すだろうか。一般に、寄生蜂の寄主生息地域の発見には寄主植物の匂いが必要であるといわれる。そこで、サンケイ科の花に飛来する鱗翅目幼虫の寄生蜂 *Pimpla ruficollis* の寄主植物の匂いに対する反応をみると、羽化後 1 週間目のものは予想に反して寄主植物の匂いを嫌った (THORPE and CAUDLE, 1938)。しかし、一定期間を経ると寄主植物の匂いに対して誘引されるようになって来た。つまり、卵巣が未発達の状態では寄主植物の匂いを嫌い、卵巣が成熟すると誘引されると考えられる。ところが、ハエの寄生蜂キョウソヤドリコバチでは、寄主の食物にわずかに誘引されるという報告 (LAING, 1937) と誘引されないという報告 (WYLIE, 1958) がある。寄主選択の研究においては、このように寄主食物の匂いに誘引されるか否かがとくに重要であろうが、それは寄主食物中の誘引物質の有無を示すに過ぎず、寄生蜂が常にそこに誘引されることではない。寄生蜂は、寄主植物や寄主などから出る誘引物質の匂いの混在する中で、匂いの濃度の勾配に反応しながら行動しており、一般的には寄主の多発している寄主植物に強く誘引されると考えられる。しかし、寄主が生息していても他の昆虫と一緒に生息していたり、忌避物質を含んだ植物が混植されていれば、寄生蜂を誘引する匂いはマスクされるであろう。

(2) 寄主発見

寄主生息地域に侵入した寄生蜂は嗅覚や視覚などを使って寄主との距離を狭めて行く。鱗翅目幼虫の寄生蜂 *Nemeritis canescens* は寄主の匂いに強く誘引される (THORPE and JONES, 1937) が、寄主の匂いに反応しない寄生蜂も知られている。幸いなことに、寄生蜂を刺激する物質は寄生可能な寄主ばかりでなく、寄生不可能な虫態や分泌物などに含まれていて (LEWIS and JONES,

1971), それらが寄生蜂の寄主探索を活発にする。たとえばヨトウタマゴバチは寄主の雌成虫が産卵する時に落とした鱗片の匂いに刺激される (LEWIS ら, 1972) が, その反面, 寄主の匂いには反応せず, 寄主から 2, 3 mm の距離に来て, 視覚で寄主を発見するという (LAING, 1937)。寄主発見に視覚を使う寄生性昆虫にはこのほかに寄生バエの *Drino bohemica* が知られている (MONTEITH, 1956)。この場合視覚は寄主などの匂いが存在する状態で作用し, この点捕食性のジガバチが嗅覚よりも先に視覚を使うのとは逆である (TINBERGEN, 1969)。また, 木材に穿孔する甲虫の寄生蜂 *Coeloides brunneri* は赤外線を使って寄主発見をするらしいという報告もある (RICHERDSON and BORDEN, 1972)。いずれにしても, 寄生蜂を刺激する物質は寄主のまわりにも見出されるが, これらの物質は現在のところ誘引するというより, 寄生蜂を寄主探索行動にかりたてるといったほうが良いようである。しかし, これらの誘引物質の化学構造は明らかにされていない。また, 注目されることは寄生蜂は寄主に触れなくとも, ある距離において寄主発見が可能であることである。

以上のような寄生蜂の探索行動はランダムな運動をする分子の衝突にたとえることができる (蠟山, 1966)。たとえば, 寄主体上に寄主発見の刺激源があり, その刺激が寄主から R mm まで有効に働くとする, 寄生蜂が寄主を認識する範囲は寄主を中心として半径 R mm の円とみなされる。このような寄主がランダム分布している時, 寄生蜂が発見する寄主数 N_d は分子の衝突回数に相当するから, 寄主密度 N , 寄生蜂の歩行速度 V とすると, t 時間後には, $N_d = 2 RNVt$ の関係式が成立する。もっとも, 寄生蜂が寄生するには寄主に接触しなければならず, 寄主発見後寄主のほうに向かって歩行する。このような寄主発見の過程は雄が雌のフェロモンに誘引される配偶行動と類似していることに気付く (STRONG, 1971)。

2 産卵行動

ヨトウタマゴバチの寄主発見後の行動の順序は前ページの図に示したとおりであるが, ツノロウアカヤドリコバチの産卵行動もこれに似ている。すなわち, 試験管に入れた寄生蜂は, 初めはあてもなく触角で前方を叩いて歩行するが, 触角が寄主に触れると立ちどまって入念に叩く。そして, 寄主の背面に登り触角で叩きながら数回往復し, やがて産卵管を寄主につき立てて産卵する (梶田, 1966)。このほかにも, 注目すべき行動が知られている。たとえば, ミナミアオカメムシの卵寄生蜂 *Asolcus mitsukurii* と *Telenomus nakagawai* は寄主に接触しても

すぐに寄主体上に登らず, いったん寄主を離れてから同じ寄主にもどる。また, 産卵を終えた場合, 産卵管の端で寄主の表面をこする (HOKYO and KIRITANI, 1966)。ヨトウタマゴバチの歩き方は産卵の前後で異なり, 産卵後は小さく蛇行するように歩く (LAING, 1937)。

このように触角で寄主を叩いたり, 産卵管の端で寄主の表面をこする行動には, それぞれ重要な意義があるといわれる。たとえば, 後者の行動は既に寄生した寄主であることを識別する目印となるような匂いを塗りつける。ヨトウタマゴバチでは, 他の寄生蜂が歩いた跡を, そこに残された匂いのために避けて歩くといわれる。しかし, これらの目印となる匂いは水で容易に洗いがされるばかりでなく, その効果は長時間持続しない (SALT, 1937)。ところが, 寄生蜂の産卵管には酸やアルコールばかりでなく, アミノ酸に反応する受容器があり (DE-ITHER, 1947; ARTHUR, 1972), 寄主の匂いや大きさなどを見誤っても産卵管で既寄生寄主を識別できるようである。しかし, 実際には, しばしば単寄生性の寄生蜂による多寄生現象が見られる。これには寄主密度と寄生蜂の産卵しようとする衝動とが関係する。卵巣内の成熟卵の増加に伴って生ずる産卵の衝動は寄主探索の原動力であるが, 長時間寄主探索を行なっても, 寄主が発見できない時は, 成熟卵は吸収される。しかし, いったん産卵すれば直ちにまた成熟卵が形成されるので, たとえ寄主密度が低くても産卵の衝動が増大して多寄生になるのであろう。寄生蜂の寄主識別能力の判定には, ランダム行動を前提にした STOY (1932) および THOMPSON (1939) の有名な数式や森下の分布の集中度数 $I\delta$ (MCLEOD, 1971) などが使われているが, 上に述べたようなことを考えただけでも, 寄生蜂の卵や被寄生寄主の分布だけで, 寄生蜂の行動を判定することはできない。寄生蜂がランダムに寄生するためには, 寄主の密度や分布および他の寄生蜂によって影響されてはならない。寄生蜂の行動を推定する際, このような条件やそれぞれの数式の有効性の限界が考慮されているかどうかは疑問に思われる。

II 寄生行動に関与する要因

1 寄主密度

寄生蜂の寄主密度に対する反応は機能の反応と数の反応とに分けて考えることができる。このうち, 機能の反応については HOLLING (1959) のモデルがあるが, このモデルでは行動の指標となる瞬間発見率が常数となっている。この点については蠟山 (1966) の批判がある。先に寄主発見の項で述べた寄主認識範囲は寄主が低密度の場合は独立した円形であり, 寄生蜂は1回産卵すると円

外に出てランダムに歩き、また、別の認識範囲に入って寄生して行く。ところが、寄主密度が増加すると寄主認識範囲はいくつかの円を重ねた形になる。この範囲内で寄生した寄生蜂は、その範囲から出ることなくまたすぐに近くの寄主に寄生できるので、寄生蜂の行動はもはやランダムではなくなる。コナジラミの寄生蜂 *Encarsia formosa* の実験 (BURNETT, 1958) によると、寄主密度が小さいときはランダムに寄生するが、少し高密度になると集中的になり、さらに高密度になると再びランダムに寄生する。これは寄主識別能力のない単寄生性寄生蜂の卵分布が寄主密度のみならず時間によっても変わること暗示している。一方、寄主密度は集合性の寄生蜂の行動にも影響を与える。*Nemeritis canescens* の室内実験は、被寄生寄主が少ない状態では寄主が高密度のところによく集まるが、寄生が進んで未寄生寄主が減少すると、産卵に失敗したり相互干渉が増大して、やがて寄主を離れる寄生蜂が増大することを示唆している (HASSELL, 1971)。このような現象は野外でも起こると思われるが、野外で寄生蜂の成虫数を高精度に推定可能な方法がないためか、まだ研究が少ない。

2 寄主の分布

寄主の分布は寄主密度によって変化する。この点に関しては、 $I\delta$ (MORISHITA, 1959) や m^*-m の関係 (IWAO, 1968) を使って解析することが容易になって来たが、寄生蜂の行動と寄主の分布の関係を詳しく調べた研究は見あたらない。BURNETT (1958) は同数の寄主を同じ大きさの容器に、三つの異なった分布型に配列し、*Encarsia formosa* の寄生状態を調べた。その結果、容器いっぱい寄主を一様に配列した時の寄生蜂の産卵数と寄生率は他の集中的に配列した時よりも劣った。このことは一つの寄主認識範囲内から多数の寄主が見出される場合を考えると理解できる。なお、 $I\delta$ と m^*-m の関係から寄生蜂の行動を判定する方法については志賀 (1969) と IWAO (1970) の研究があるのであわせて参照されたい。

3 寄主令期

寄生蜂は寄生に適した寄主令期を選択する。単寄生性のハネケナガツヤコバチはヤノネカイガラムシの1令および2令初期の幼虫によく寄生するが (梶田, 未発表)、多寄生性のクワコナカイガラヤドリバチは1令のクワコナカイガラムシの幼虫にはあまり寄生せず、それよりも発育の進んだ幼虫や雌成虫によく寄生する (梶田, 1968)。クワコナカイガラヤドリバチは発育の進んだクワコナカイガラムシほど多くの卵を産み込む。一方、ハネケナガツヤコバチは雌成虫にはまれにしか産卵しないが、これは介殻がかたくなり産卵管が挿入できないためかもしれ

ない。室内実験では同一令期の寄主を揃えることができるので問題ないが、野外では寄主の令期や令期構成によって寄生蜂の産卵数や被寄生数が増えることが考えられる。

4 学習

ハエの寄生蜂キョウソウヤドリコバチは羽化した時、最初に接する寄主の匂いに条件づけられる (大串, 1960)。寄生蜂の学習についてはこれまでほとんど注目されていなかったが、多食性の寄生蜂では学習を軽視できないようである。たとえば、鱗翅目の蛹寄生蜂 *Itopectis conquisitor* の雌成虫は色、場所、大きさなどを学習する (ARTHUR, 1967)。このような連合学習が発達した原因は、この寄生蜂が多食性で変化に富んだ場所で寄主を発見して寄生しなければならぬことと関連性があるといわれる。ちなみに、匂いを学習する寡食性の *Nemeritis canescens* と、学習する特徴は異なるが、学習持続期間を比較すると、*Itopectis* のほうが明らかに長い (ARTHUR, 1971)。とくに多食性の寄生蜂では、このような学習によって寄主識別能力が比較的簡単に形成されるので、寄主密度と関連させて究明することが必要である (McLEOD, 1971)。

5 無機的要因

風、光、湿度、温度などが寄生蜂の行動に影響を及ぼすことは周知の事実であるが、それらは単独に働かず、また、時間的には徐々に変化するので、一つの要因を実験的にとりあげてもあまり意味がない。ここでは、温度の影響について簡単に触れたい。MESSENGER (1968) がアブラムシの寄生蜂 *Praon exsoletum* の機能の反応を $8 \sim 29.4^{\circ}\text{C}$ で調べた結果をみると、この寄生蜂はその温度範囲のほぼ中間の温度でよく寄生し、瞬間発見率は 21.1°C で最大となり、handling time は 23.9°C で最小となった。そして、 $10 \sim 26.7^{\circ}\text{C}$ のすべての温度で THOMPSON (1939) のランダム行動を判定する数式と一致した。しかし、これと近縁な *Praon palitans* は低温で活動力が低下し、同じ寄主に幾度も産卵するようになると考えられている (MESSENGER and FORCE, 1963)。

おわりに

子孫の繁栄のためには、寄生蜂は完全に発育可能な寄主を選ばなければならないが、実際には寄主密度が小さい場合、簡単に過寄生が起こる。しかし、限られた生活圏の中で種を維持する寄生蜂にとっては、それはむしろ当然の結果であるかもしれない。たとえランダムな行動が可能な寄生蜂でも、その個体を取りまく生物、無生物的環境要因によっては、ランダムな行動は保証され

ない。このような環境の要因として寄主密度を考える場合、寄生された寄主はすぐには死亡しないので、発見の対象となる寄主数と産卵の対象となる寄主数が異なることに注目しなければならない。寄生蜂の変化に富んだ寄生相や行動からすると、ここで取り扱った寄生蜂は狭い範囲に限定されている。しかし、そこに見出された寄生行動の型式は他の多くの寄生蜂と共通点を持った基本的なものである。そして、この寄生行動は重要な行動のひとつである配偶行動とも類似している。

おもな文献

- ARTHUR, A. P. (1971) : *Can. Ent.* 103 : 1137~1141.
 ——— et al. (1972) : *ibid.* 104 : 1251~1258.
 BURNETT, T. (1958) : *ibid.* 90 : 179~191.
 DOUTT, R. L. (1959) : *Ann. Rev. Ent.* 4 : 161~182.
 HOKYO, N. and K. KIRITANI (1966) : *Entomophaga* 11 : 191~201.
 HOLLING, C. S. (1959) : *Can. Ent.* 91 : 385~398.
 IWAO, S. (1970) : *Res. Popul. Ecol.* 12 : 100~110.
 梶田泰司 (1966) : 九大農学芸雑 21 : 341~351.
 LAING, J. (1937) : *J. Anim. Ecol.* 6 : 298~317.
 LEWIS, W. J. et al. (1972) : *Ann. Ent. Soc. Amer.* 65 : 1087~1089.
 McLEOD, J. M. (1971) : *Can Ent.* 104 : 1313~1330.
 RICHARDSON, J. V. and J. H. BORDEN (1972) : *ibid.* 104 : 1235~1250.
 蠟山朋雄 (1966) : 生物科学 18 : 97~105.
 QUEDNAU, W. (1956) : *Z. f. Parasitenkunde* 17 : 360~364.
 SALT, G. (1935) : *Proc. R. Soc. (B)* 117 : 413~435.
 志賀正和 (1968) : 九大農学芸雑 23 : 169~183.
 STROY, R. H. (1932) : *Bull. Ent. Res.* 23 : 215~216.
 STRONG, F. E. (1971) : *J. Econ. Ent.* 64 : 46~50.
 THOMPSON, W. R. (1939) : *Parasitology.* 31 : 299~388.
 TINBERGEN, N. (1969) : 動物の生態 257 pp. タイムライフインターナショナル (丘直通訳).



新刊紹介

「農薬なき農業は可能か —研究者の発言」

大串龍一 著

定価 420 円 244 ページ

農山漁村文化協会 発行 (昭和 47 年 11 月)

いわゆる農薬問題を扱った夥しい論述の中であって本書は独自の特色を持っている。著者は現場技術者の立場に立ち農業生産者の生産活動に重きを置いて議論を進める。また、一般の公害に比べて、必要物自体が開放された環境にまきちらされ汚染をもたらす「農薬公害」の特性を強調する。著者は全体の半分以上をさき、問題の複雑さと多面性を、豊富な実例をひいて掘りおこすが、10年余の現場技術者としての苦闘はその語り口をかなり屈曲に富むものにしてしている。これは、自治体の国に先がけての規制措置を手放して評価できないとする見方にまで及ぶが、これらはむしろ、農薬による汚染は一日も早くなくさなければならないという大前提の上での議論であり、読者が予断や偏見を持って読み、問題の過小視や消極的対処の論拠にすることは許されない。そのようなことは明らかに著者の真意 (160 ページ) に反するものである。これらの検討の末、著者は散布回数の低減と散布

方法の改善を当面の目標に据える。後者については「農薬による環境汚染の大部分はむだに飛散し、流亡した農薬によって生じたもの」と考え農業の装置化、システム化の名の下での技術革新 (スプリンクラー方式の大規模パイプシステムなど) に大きな疑問を投げかける。これを実証するには生態系内の残留過程を定量化するという困難な作業を要するとしても、きわめて重要な指摘であろう。

後半は、今後の方向について、新しい防除素材の解説 (細部に不正確な記述がある。たとえば不妊雄放飼の例は日本ではまだないし、既知の化学不妊剤は毒性・発癌性の点で野外散布は考えられない)、さらに自然農法、総合防除について批判を含めて論じている。しかし、元来戦術的には個体群生態学の基盤に立って成立する後者については、他の部分同様、単に生態系や群集の安定性を指摘するにとどまる傾向が強くと、理論的背景の記述が不十分に思われ、今後の害虫防除の具体的方策は必ずしも明確でない。この点に関しては同じ著者による近刊書 (生物的综合防除—生態学講座 37, 共立出版) に期待したい。ともあれ、今後の病虫害防除の出発点は本書でくり返し強調されているように、病虫害, 被害, 防除の必要性などの基本概念を問いただすことであり、この点の記述は説得力を持つ。なおも議論の余地を残しながらも、本書がわが国の「農薬問題」の実態を見据え将来の方向を考える上で独自の位置を占めることは確かであろう。

(農林省果樹試験場 志賀正和)

寄生昆虫の種内競争

農林省果樹試験場 ^し志 ^が賀 ^{まさ}正 ^{かず}和

はじめに

寄生昆虫(いわゆる parasitoid)は幼期の生活空間および食物量が寄主体に厳しく限定されている。そのため自由生活者に比べて寄主個体を単位とした種内競争が起こりやすいと考えられる。事実、寄生昆虫の種内競争に関しては古くから特異な現象が知られており、過寄生*として種々の研究がなされて来た。ここでは、もっとも研究が進んでいる膜翅目を中心に述べて行きたい。

寄生昆虫は、餌利用の面から見ると、単寄生者と多寄生者に大別されるが、種内競争の様相は両者で大きく異なる。

I 寄生数の調節—種内競争の回避機構

多くの寄生蜂の雌成虫は、被寄生寄主を識別する能力を持ち、それらに対する産卵は抑制される。この現象は PINKS (1913) 以来断片的に示唆されていたが、一方で、過寄生がしばしば観察されることから否定的見解が一般的であった(たとえば、FISKE, 1910; THOMPSON, 1929)。これに対して SALT (1932, 1934), WALKER (1937) は、ヒメバチおよびタマバチの 1 種で寄主当たり卵分布がランダムでないことを論じ、さらに SALT (1934) が、ヨトウタマゴバチについて、卵分布はランダムではなく、被寄生寄主の識別があり、過寄生をおこすような重複産卵を避ける傾向があることを実験的に明らかにした。以後、単寄生と多寄生、また、内部寄生と外部寄生を問わず、寄生蜂の多くの種で、同様の傾向が見出されている。

このような識別のための刺激として、様々の要因があげられている。たとえば、ヨトウタマゴバチでは親の歩行による“Spoor effect”(SALT, 1934; FLANDERS, 1951)と被寄生卵内部におこるなんらかの変化を産卵管挿入後に感知する(SALT, 1937)二重の機構が、キョウソヤドリ

* 同種の寄生者が、1 寄主上で全個体が正常に成育しうる密度以上に寄生することを過寄生 superparasitism と呼び、2 種以上からなる複数個体が同一寄主個体を共有する場合は共寄生 multiparasitism と呼ぶ(WYLIE, 1965 b)。ここでは前者を扱い、種内競争と同義に用いる。また、重寄生 hyperparasitism は、いわゆる高次寄生をさし、食物連鎖の縦の関係に用いる。これら三つの用法は現在も、ときに混乱している。

コバチほか 2 種のイエバエの寄生蜂では、寄主の死亡と攻撃時に注入した毒物の残存があげられている(WYLIE, 1965 a, 1971 b, 1972 a)。また、ミナミアオカメムシの卵寄生蜂、ミツクリタマゴバチとナカガワタマゴバチは産卵時に成虫が残した“mark”を触角で感知する。雌成虫は産卵に成功した場合のみ寄主卵の上縁を必ず産卵管で 2~3 回なでる行動(marking)を行なうという(HOKYO & KIRITANI, 1966; HOKYO ら, 1966)。同様の行動は *Asolcus* 属および *Telenomus* 属の数種についても知られている(MORILL, 1907; COSTA LIMA, 1928; CUMBER, 1951; WILSON, 1961)。このほか寄生による寄主体液の変化(SIMMONDS, 1954)、寄主体表の卵を直接感知する(SMITH, 1935)など種によって異なる。また、これに関与する受容器の存在個所は触角と産卵管に大別される(FISHER, 1971)が、これも種によってまちまちである。

このような寄生蜂の被寄生寄主の識別の機構は多様な寄生様式、寄主の特性、および攻撃行動に対応して各種またはグループそれぞれに独立して発達したのかもしれない。

単寄生の種では、1 寄主に 2 個体以上が寄生すれば必ず過寄生がおこり、被寄生寄主の識別による産卵の抑制が直接過寄生の回避につながるが、多寄生の種では、問題はさらに複雑である。

SALT (1961) は寄主の大きさによって産卵される卵数が異なる例として 10 種の寄生蜂をあげているが、この場合、すべての例で大きい寄主により多くの卵が産まれていることが直ちに寄主の容量を感知した雌成虫の産卵調節を意味するとは限らない。

WYLIE (1965 a, 1971 a·b) はキョウソヤドリコバチで識別能力が存在し、重複産卵は抑制されるが、それが行なわれても 1 回目の産卵数より少ないことを示した。HOLMES (1972) はこの事実を同種の野生型と二つの突然変異型に重複産卵をさせることによって確かめている。

なお、被寄生寄主の識別が種間にも有効か否かは種によって異なる。SALT (1961) は LLOYD (1940) によるコナガのコマユバチとヒメバチの例をあげ、被寄生寄主の識別が共寄生(種間競争)の回避にも有効であるとした。WYLIE (1971 a·b, 1972 a) はキョウソヤドリコバチ、*Muscidi furax zaptor* および *Sparangia cameroni* の 3 種のいずれかが寄生したイエバエ蛹を他種の雌も避ける

ことを報じ、識別はいずれも産卵時に注入される毒物によると考えている。一方、ミナミアオカメムシの前記2種の寄生蜂では、“mark”の効果が種内で顕著であるのに反し、種間では全く無効であった(HOKYOら, 1966)。同様の事実が同じクロタマゴバチ科の *Asolcus* 属2種間にも報告されている(CUMBER, 1964)。これらの背反する事例の種間で識別機構が異なることは注意を要する。

多寄生性寄生蜂で、しばしば寄主当たり個体数が増加すると性比(雌の割合)が低下する。多くの寄生蜂の性決定は arhenotokous (2n:雌; n:雄)で、かつ交尾後雌成虫は精子を貯精のうちに貯え受精を調節できると考えられている(FLANDERS, 1965)。上記の現象も雌の選択的死亡のほか、成虫による産みわけが行なわれている場合が多い。WYLIE (1968 b) は重複産卵したキョウソヤドリコバチで、2回目以降の卵は雄が多いことを明らかにし、HOLMES (1972) も突然変異型を用いてこれを確かめている。また、SHIGA および NAKANISHI (1968 b) は、外部寄生性のサクサンヒラタヒメバチで、卵を移植することによって、産みわけがなされていることを確かめた。このような過剰産卵時の性の産みわけは、一般に雄のほうが雌より少ない餌で成育可能であるので、過寄生による死亡を軽減することが期待され(WYLIE, 1966 c; SHIGA & NAKANISHI, 1968 a・b)、また、あくまで被寄生寄主の識別を前提とする。

一方、単寄生の種 *Muscidifurax raptor* および *Sparangia cameroni* では過剰産卵の場合第2卵以降でも性比は低下しない(WYLIE, 1971 a)。単寄生の種では、過剰個体は一般に若令幼虫期に競争者によって殺されてしまうので、そのような機構の発達は意味を持ちえない。また、単寄生の種で寄主の大きさに変動が大きい場合、小さい寄主には雄を、大きい寄主には雌を産みわけることが、かなりの種で知られている(ARTHUR & WYLIE, 1959; FISHER, 1971)。これは被寄生寄主の識別とは関係ないが餌不足の可能性への適応という点で、多寄生寄生蜂における過剰卵の性比の低下と対比できよう。

被寄生寄主を識別する場合でも、寄生率が上がり、未寄生寄主が不足するにつれて過剰産卵の抑制は無効となる。また、ヨトウタマゴバチの“Spoor effect”は降雨によって洗い流される一時的なものである(SALT, 1937; 1961)。さらにすべての寄生蜂が識別能力を持つとは限らず、かつ、SALT (1961)によれば双翅目では未知である。事実、野外で採集したミナミアオカメムシ成虫上のマルホシハナバエの卵数分布は集中的であり(桐谷・法橋, 1970)、また、オビカレハ幼虫のブランコヤドリバエの卵分布について *m-m 回帰は $a=0, b>1$ であっ

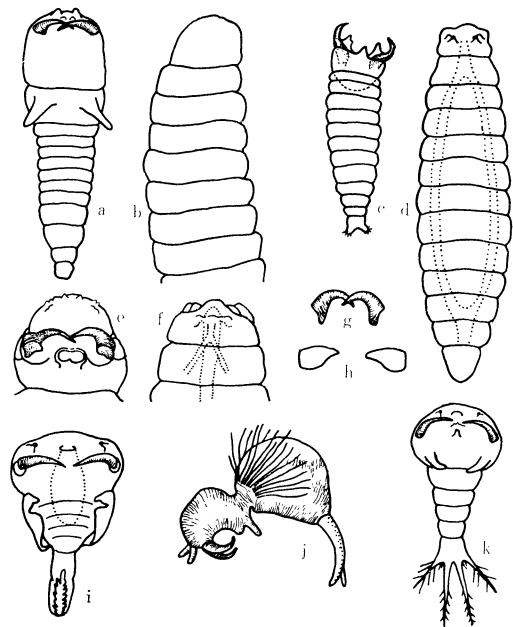
た(志賀ら, 未発表)。

II 単寄生寄生蜂における種内競争

種内競争の回避または軽減機構が崩れ過剰の卵が産みつけられると種内競争がおこる。寄生昆虫には過剰個体を除去する四つの過程——攻撃 (physical attack)、生理的抑圧 (physiological suppression)、突発的傷害 (accidental injury) および選択的飢餓 (selective starvation)——が知られており、とくに前2者は膜翅目に特有なものである。なお、これらの諸過程は共寄生者の除去機構としても働きうる(FISHER, 1961)。

1 攻撃

単寄生寄生蜂の初令幼虫は内部寄生者でも、大きな頭部と、寄主の体液や柔らかい組織を摂食するには全く無用な鎌形の大腿を持っている。一方、2~3令では頭部および大腿は相対的にきわめて小さい(第1図)。この形態は単寄生寄生蜂が初令初期に過剰個体を噛み殺すことに結びついており(FISHER, 1961, 1971; SALT, 1961),



第1図 寄生蜂の初令(a, c, e, g, i, j)および2令(b, d, f, h)幼虫

(a, b) *Opilus flecheri* (コマユバチ科); (c, d) *Galesus silvestrii* (ハエヤドリコバチ科); (e, f) *Diplazon fissorius* (ヒメバチ科); (g, h) *Meteorus versicolor* (コマユバチ科) の大腿; (i) *Inostemma pyricola* (ハラビロヤドリバチ科); (j) *Scelio fulgidus* (クロタマゴバチ科); (k) *Platygaster* sp. (ハラビロヤドリバチ科) (SALT, 1961 より)

主要な寄生蜂のグループのすべてに認められる。

このような寄生蜂幼虫は、内部、外部寄生をとわず、ふ化後直ちに競争者（卵・初令幼虫）を探し、攻撃を加える。嚙みつかれた幼虫は、不活発となり傷の部分にメラニンが沈着し、寄主による encapsulation（本号北野参照）によって死亡する（FISHER, 1961, 1971）。したがってこれはあくまで攻撃であっていわゆる“共食い”ではない。

攻撃は、同一令期の幼虫間でなされることを特徴とし、初令幼虫がより高令の者を殺すことはまれである。また、一般に、戦いはふ化直後、幼虫の摂食前の短い期間におこるといわれる（SALT, 1961）。WYLIE (1971 a) は、コガネコバチの 1 種 *Muscidifurax raptor* で 2~8 産卵みつけられた寄主 28 例について、3 日後(24~36 時間後)には単独寄生 26 例；2 個体寄生 2 例となり、このとき寄生蜂幼虫はすべて初令であったと報じている。なお、31 例中ただ 1 例で 2 個体が 2 令まで共存したがこの場合も 2 令初期で攻撃がおこった。すべての例でそれほど早い時期に過剰個体が除去されるとは限らないにしても、早期に超過個体を消滅させることによって寄生数を調節し、厳しく限定された餌の浪費を避けるために役立っていることは明らかである。

寄主体の前端と後端など、たまたま離れて寄生していた 2 個体がともに成育し得た例も報じられている（SALT, 1961）が、きわめて例外的なものである。

2 生理的抑圧

単寄生内部寄生蜂で 2 令以降の幼虫が存在する寄主に卵が産みこまれた場合、ふ化幼虫が高令幼虫を戦いを通して殺すことは餌利用の面から見て、大きな矛盾を生むことになる。ところが、実際には、ふ化幼虫は成育せず、やがて encapsulation によって死に至り高令幼虫が生き残る。このとき、高令幼虫による攻撃の痕跡は全く認められず、なんらかの生理的な抑圧機構が働いていると考えられている。この現象をアブラバチで初めて見出した TIMBLAKE (1910) は、高令幼虫の有毒物質の分泌によるものと考え、その後、“細胞分解酵素”（SPENCER, 1926；THOMPSON & PARKER, 1930）、なんらかの栄養物の除去（TREMBLAY, 1966）など種々の仮説が立てられて来たが、いずれも証明には至らなかった。FISHER (1963) はヒメバチの 1 種 *Nemeritis canescens* の幼虫の酸素消費量を測定し、酸素欠乏に対する耐性は卵およびふ化幼虫で最も低く、令とともに急速に上昇することを明らかにし、生理的抑圧は高令幼虫の酸素消費による卵、ふ化幼虫の窒息死であると考えた。現在のところ、この説明がもっとも説得力を持っている。この仮説が正しいとすれ

ば多寄生寄生蜂でも内部寄生の場合には同様の機構が存在しうる。

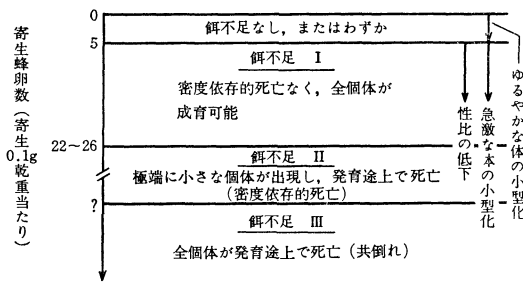
3 その他の過程

SALT (1961) は、突発的傷害と選択的飢餓は単寄生寄生蜂では重要でないとしている。実際、攻撃と生理的抑圧という特異な機構の発達は過剰個体をごく若い時期にほぼ例外なく除去するので他の二つの機構が働く余地はないといえる。ただ、生理的抑圧が FISHER の酸素欠乏説によるとすれば外部寄生蜂では起こりえず、その場合には選択的飢餓に至る。*Muscidifurax raptor* では、初令どうしは攻撃により過剰個体を殺すが、最初の産卵後 9 日までは非寄生寄主が不足すると重複産卵が行なわれ、一般に大きいほうの幼虫が生き残り、若令は生き残っても餓死する。また、*Sparangia cameroni* では 11 日まで産卵可能で、初令では攻撃により大きいほうが残るが、3 令、前蛹は攻撃に耐え若令幼虫が餓死する（WYLIE, 1971 a）。

III 多寄生寄生蜂における種内競争

多寄生寄生蜂でも前述のように過寄生回避のための適応が認められるが、一度過剰個体が産みつけられると、攻撃や生理的抑圧は存在せず、突発的傷害と選択的飢餓（一般には前者は重要でない）によって制限を受ける。事実、しばしば激しい種内競争がおこり、天敵利用の面からも問題にされて来た。わが国において、在来天敵の増殖利用の試みが成されたズイムシアカタマゴバチについて、弥富（1943, 1950）は種内競争による増殖率の低下が天敵としての有効性を発揮できない大きな理由であるとした。すなわち、過寄生は羽化率の低下（ニカメイチュウの 1 卵当たり 5 個体以上寄生すると羽化率 0）、体の小型化、雌の選択的死亡による性比の低下、産卵数の減少、飛しょう不能な奇型の出現をもたらし、また、体の小型化により硬い卵殻を通しての産卵が困難になり寄主範囲も縮小すると考えられた。

一方、オビカレハの前蛹寄生蜂、サクサンヒラタヒメバチの自然個体群について SHIGA および NAKANISHI (1968 a) は、餌を最大限利用する方向での種内競争軽減機構に注目した(第 2 図)。この種は、寄主乾重 0.1 g 当たり 5 個体で寄主を食い尽す（この値は雌成虫が 1 回に産卵する卵密度とほぼ一致する）。ところが、寄主 0.1 g 乾重当たり 20 数個体までの広い密度範囲にわたって密度依存的な死亡は認められず、この値をこえて初めて選択的飢餓による死亡がおこるが、それはごくまれである。餌不足によって全個体が共倒れするのは、おそらく野外では起こり得ないような高密度においてであろう。



第2図 オビカレハ前蛹に寄生したサクサンヒラタヒメバチの種内競争 (SHIGA & NAKANISHI, 1968 a)

このように広い密度範囲にわたって寄生蜂幼虫の生存を保障するのは、体の小型化と過剰産卵時の親による雌雄の産み分け(前述)である。これらの諸過程は一方で、成虫の性比、産卵数、寿命を低め増殖率の低下をもたらす。

以上、主として1寄主上での現象を見て来たが、寄生率の上昇は、過剰産卵の抑制があっても一般に、寄主当たり寄生数を増加させるので、これらの結果は当然寄生蜂個体群に反映される。したがって、多寄生寄生蜂では、種内競争は個体の生存率を低め、または、死亡は回避されても生存力を低めるが、一方で個体群の調節・維持に有効に働く可能性が高い。

IV ヤドリバエにおける種内競争

双翅目寄生者では、今まで述べて来た種内競争の回避機構や軽減機構は、寄生数の増加に伴う極端な体の小型化以外にはほとんど知られていない。いわゆる macro-type egg をもつ種では、寄主当たり卵数分布はむしろ集中分布を示す(前述)。志賀ら (1972) は、自然個体群でブランコヤドリバエがオビカレハに寄生するとき、種内

競争による死亡が食入幼虫の 30~60% に達すると推定している。ブランコヤドリバエの場合は、むしろ、寄主の防衛行動 (志賀ら, 1972) や擬死 (松本, 未発表) による攻撃回避と不適な部位への産卵 (榎本ら, 1972)、寄主の脱皮 (Iwao, 1970)、種内競争などの要因によって起こる多くの産卵ロスを、多産と寄主密度に対する顕著な数の反応 (志賀ら, 1972) によって補っているであろう。なお、榎本・志賀 (1973) は寄生数の増加が顕著な幼虫期間の短縮を招くことを示したが、これが過寄生による死亡の軽減機構となっている可能性は強い。

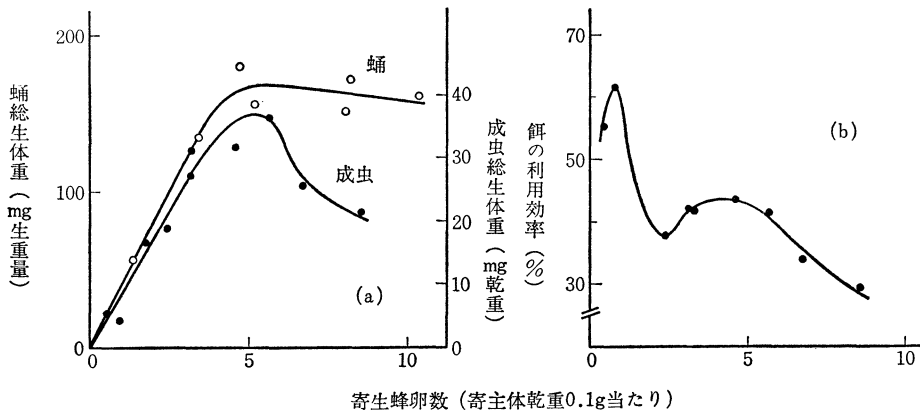
V 種内競争と餌の利用効率

従来あまりふれられていないが、寄生昆虫の種内競争を、限定された餌の利用効率との関連でとらえることも重要である。サクサンヒラタヒメバチでは、餌を食いつくす密度をこえると蛹の総生体重はほぼ一定になるが、成虫の総生体重は顕著に低下する (第3図 a)。これは、死亡率が低く、かつ密度非依存的なので、蛹の小型化による総呼吸量の増大によると考えられた。この結果餌の利用効率 (成虫総重量/総摂食量) は 63~29% まで大きく変動した (第3図 b) (SHIGA & NAKANISHI, 1968 a)。

寄生蜂は他の動物に比べて、しばしばきわめて高い餌利用効率をもつ (FISHER, 1971 a・b) が、それは、多寄生の場合、1寄主上の集団について見るとたとえ死亡がなくても種内競争の影響で大きく変動する。

まとめ

寄生蜂は、多寄生、単寄生を問わず顕著な種内競争回避・軽減機構を持つ。その中で基本的な役割を担う寄生数の調節は寄生率の上昇とともに無効となり、過寄生がおこる。こうして寄生蜂では自然個体群でも、自由生活



第3図 サクサンヒラタヒメバチにおける寄生密度と (a) 蛹および成虫総生体重 (いずれも寄主乾重 0.1g 当たり) および (b) 餌の利用効率 (SHIGA & NAKANISHI, 1968 a を一部改変)

者に比べてより顕著に種内競争による種々の現象が現われる。その結果は高密度下での増殖率の低下を招き、個体群の安定化、ひいては種の存続に重要な役割をもちうる。

WYLIE (1972) は餌不足が起こる前に過剰個体が除去される単寄生蜂では contest type の競争が起こり、生き残り個体の決定が最終的には餌不足の実現とともに起こる多寄生寄主蜂では scramble type の競争が起こると考えた。この考えは基本的に正しいが、サクサンヒラタヒメバチで見られたように、多寄生でも生存数は広い密度範囲にわたって contest type に近い形を維持するものがある。しかし、この場合、成虫総生体重は顕著な山型の曲線を示す。

寄生昆虫の種内競争研究は、ともすれば特異な適応のみに目を奪われがちで、個体群動態の中で意義を定量的、総合的に扱った例は少ない。また、自由生活を行なう成虫期の問題——とくに寄主発見と移動分散——をあわせて考えなければ種内競争の評価はできないが、今後問題である。

おもな文献

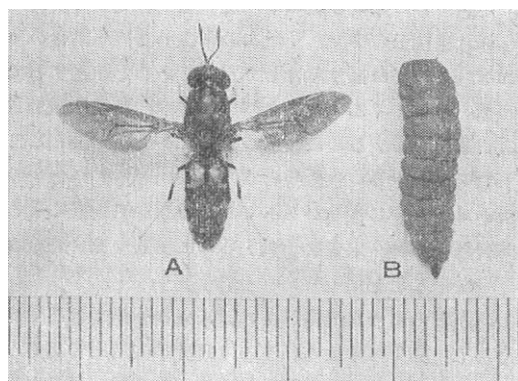
ARTHUR, A. R. & H. G. WYLIE (1959) : Entomophaga 4 : 297~301.

- 榎本早苗・志賀正和・宮田 保 (1972) : 応動昆大会講要.
 ———— (1973) : 同上.
 FLANDERS, R. C. (1965) : Amer. Natur. 49 : 489~494.
 FISHER, R. C. (1961) : Jour. Exp. Biol. 38 : 605~628.
 ———— (1963) : ibid. 40 : 531~540.
 ———— (1971 a) : Proc. Int. Cong. Ent. (Moscow, 1968). 1 : 376~377.
 ———— (1971 b) : Jour. Exp. Biol. 46 : 243~278.
 HOKYO, N. & K. KIRITANI (1966) : Entomophaga 11 : 191~201.
 ————, M. SHIGA & F. NAKASUJI (1966) : Jap. J. Ecol. 16 : 67~71.
 HOLMES, H. B. (1972) : Entomophaga 17 : 79~88.
 弥富喜三 (1943) : 静岡農試特別報告 2.
 ———— (1950) : 応動雑 16 : 17~24.
 桐谷圭治・法橋信彦 (1970) : 指定試験 (病虫害) 第9号.
 SALT, G. (1934) : Proc. Roy Soc., B, 114 : 455~476.
 ———— (1961) : Symp. Soc. Exp. Biol. 15 : 96~119.
 SHIGA, M. & A. NAKANISHI (1968 a) : Res. Popul. Ecol. 10 : 69~86.
 ———— . ———— (1968 b) : Kontyu. 36 : 369~376.
 WYLIE, H. G. (1965 a) : Can. Ent. 97 : 279~286.
 ———— (1965 b) : ibid. 97 : 326~331.
 ———— (1966) : ibid. 98 : 645~653.
 ———— (1971 a) : ibid. 103 : 137~142.
 ———— (1971 b) : ibid. 103 : 1537~1544.
 ———— (1972) : ibid. 104 : 209~214.

タマネギの害虫アメリカミズアブ

1972年8月上旬、わが家では松山市内の野菜屋から網袋入りのタマネギ5kgを購入し、軒下の雨のかからない所につるしておいた。同年9月15日、タマネギを使用しようとして割切りにして見て驚いた。タマネギの外観は全く健全であるのに、その中心部から多数のミズアブの幼虫が現われた。大半のタマネギがミズアブの被害にあっていたのである。飼育してみたところ、11月初めに成虫が羽化し、アメリカミズアブ *Hermetia illucens* LINNÉ であることが判明した。

アメリカミズアブは1950年ごろ、北米よりわが国に侵入し、塵芥などに発生する scavenger とみなされている。この機会に、本種がタマネギの害虫にもなりうることを一報する。(愛媛大学農学部 立川哲三郎)



アメリカミズアブ (A : 成虫, B : 老熟幼虫)

捕 食 者 と し て の 鳥 類

カナダ環境省森林研究センター 蠟 山 朋 雄

「ツバメは益鳥である」という言明に対して異論をと
なえる人はまずあるまい。それほどこの言明はわれわれ
の間に徹底している。しかし、この言明はいかなる観察
事実から帰納されたものであろうか？ おそらく、誰か
むかしちょっとした観察をして、ツバメが虫を摂るの
を見た人が、この鳥は害虫を食べるから益鳥である、と
いう一般論を行なったのが伝えられたものであろう。実際、
ツバメが何を食べているかを統計的に解析した資料に、
筆者はお目にかかったことはない。わずかに、1, 2 編の
論文が農林省の鳥獣調査報告にあったかもしれないが、
その程度はきわめて素朴なもので、情報としてはま
ったく役に立たない。欧米でも、多少資料の分量は多い
としても、事情は似たりよったりである。

しかし、一方で、「害虫を食べる鳥は益鳥である」と
いう結論を素朴過ぎるときめつけるには、他方いかな
る観察事実があれば「この鳥は益鳥である」と結論で
きるかを示さなければなるまい。ところが、正直にいつて、
現在生態学が達している段階の程度では、上の問いに答
えることはむずかしい。

害虫の防除に鳥類を利用できないだろうかという願望
に対して、研究者は恐らく鳥が実際どんな虫を食べて
いるかを調べることから始めるに違いない。そして、かく
作られた食性表の中で、くだんの害虫が占める割合が多
ければ、この鳥は捕食者として重要であると結論するで
あろう。しかし、このような観察事実は、鳥類保護論者
が政治家を説得するのに役立つとしても、科学論として
はお粗末に過ぎる。生態学者は、生物同志の触れ合いの
仕組みはもう少し含みがあって、ある断片的観察による
静的資料からは、未来を予測するのに役立つ総合的結論
を下せないことを知っていると思う。

では、どのような情報があれば未来を予測できるで
あろうか？ 第1に考えられるのは統計学の活用である。
つまり、いろいろな条件下で集められた資料（食性表）
から、ある統計的法則を抽象するのである。いい換えれ
ば、従来の食性表作りの系統化、大規模化である。とこ
ろが、この方法には大きな難点がある。というのは、あ
る種の鳥の食性が、異なった条件下でどのように決まる
かを統計的に知るには莫大な量の資料が要るであろう。
野外で食性を決定している要因のすべての組み合わせが
観察の中に含まれ、しかも統計的な扱いができるほどの

くり返しが含まれるようにすることは、まず不可能に近い。

上の方法に代わる第2の方法というのは、採食行動の
綿密な観察から、その鳥が、ある条件下で、ある種の虫
をある量だけ食べた理由を、行動進化学、動物心理学、
さらに神経生理学的立場から発見することである。この
方法でゆけば、野外観察を限定することができるのみな
らず、実験と論理を組み合わせた推論の形式をとること
もできる。そして、第1の方法に比べて、はるかに少な
い資料から予測を行なうことができよう。

このようなわけで、まず、第2の方法に従った仕事、
つまり鳥の捕食行動の本質を解明することに重点を置
いた仕事を、いくつかひろってみることにする。もちろん、
これらの仕事の結果は、必ずしも鳥が害虫の鎮圧に役立
つかどうかという問いに直接答えていないし、まったく
関係さえないかもしれない。この問題に関して十分と思
われる研究がない今日、勝手な見解を述べても無意味で
あろうと思う。

I ティンバーゲンの「心像形成」説

オランダのティンバーゲン (L. TINBERGEN: 有名な
NIKO TINBERGEN の弟) (1960) は、マツの単純林にお
いてシジュウカラ (*Parus major*) の食性を、多数の学生
を動員し、数年にわたって観察した。この研究が従来の
食性表作りと違う点は、この鳥の「献立」の中で、ある
種の虫が占める割合と、その種の林内生息密度とを比べ
ている点である。彼は次のような傾向を見出した。シ
ジュウカラが巣にいるヒナ鳥に与える餌の中で、ある特定
の種類の子虫が占める割合は、その虫の生息密度とともに
増減するが、その増減の量は、昆虫相の分布が一様で、
かつ鳥が無作為に採食したと仮定した模型から予測され
る量に一次比例しない。くわしくいえば、その虫の密度
が中くらいであるときは、低密度および高密度時に比べ
て、鳥に食われる率が、「無作為採食」模型から期待さ
れる量より高い傾向にある。

ティンバーゲンはこの傾向を説明するのに、いわゆる
「心像による探索」説を用いた。この説によると、鳥の
ような視覚によって餌を探す捕食者は、一度食べられる
虫に遭遇した後しばらくは、その虫の表像を頭に描いて
探索する。鳥がその種類の虫に固執する程度は、「条件

づけ」がどれほど強いかにかかっており、さらに、条件づけの程度は、その種との遭遇頻度にかかっている。したがって、その虫の生息密度が低くければ、遭遇頻度も低であろうから、条件づけ、すなわち「心像形成」が起きない。一方、虫の密度が高まって、遭遇頻度が高まってくると、心像形成によって、鳥はその虫に「執着」する。この心像形成の利点というのは、それによって今まで見逃がしやすかったものが、物理的にはっきり見えてくるというのである。これはあたかも、「心像」がフルイの網の役をして、目に入ってくる虫の像を選択的に通すからであると説明される。

さて、この心像形成説は、ある虫が低密度から中くらいの密度に移り変わる時に観察された、鳥の献立中における割合の上昇を説明できるけれども、その虫の密度がさらに高まった時、割合の上昇率が再び低下するという傾向を説明できない。そこでティンバーゲンは、鳥が特定の餌に執着し過ぎると、献立が単純になるので、それを避ける傾向を生じる、と説明した。このティンバーゲンの論文が発表されると、多くの生態学者や行動学者は、ほとんど批判なしに彼の説を受け入れたのである。しかし、この論文をよく読んで見ると、話が半分こじつけに過ぎる。第1に、彼はもし鳥が「心像」を形成しなければ、餌種との遭遇は無作為になるだろうから、昆虫相の中の割合に比例する頻度で献立中に見出されるに違いない、したがって、その仮定と観察結果の食い違いは心像形成説を支持する、と考えたのだが、もちろんその論拠ははなはだ頼りないものである。第2に、彼は、低—中密度時と中—高密度時における変化の「無作為遭遇」説からの食い違いを説明するのに、二つの異なった説、「心像形成」説および「単調食物回避」説を採用しなければならなかった。これは、あまりスマートな論議ではない。第3に、はたして「心像形成」が進化学的に有利であるかどうかかわかっていない。もし生存価がなければ、この行動機作は進化しなかったであろう。この点大分あいまいである。とはいえ、ティンバーゲンが心像形成説に強く頼った理由、つまり実験的根拠はあるので、それについて一言しなければなるまい。

同じくオランダのド・ライター (DE RUITER) (1952) は、ヒナから育てたカケス (*Garrulus glandarius*) とズアオアトリ (*Fringilla coelebs*) に、木の枝とそれに甚似したシャクトリガの幼虫 (*Ennomos* および *Biston* 属の数種) を与えて、その反応を観察した。これらの鳥は人間に育てられたので、シャクトリムシなどまだかつて見たことがない。したがって、その虫を発見するには、特定の目的をもたない「いじり動作」を行なう時の偶然に

頼っている。そこで実験者は、本当の木の枝とシャクトリムシとをいろいろな割合に混ぜて鳥に与えてみた。鳥は、「いじり動作」によって偶然拾い上げた「枝」がたまたま食べられるシャクトリであることを発見すると、そのあとしばらく似た物体を拾い続ける。したがって、シャクトリムシの割合が多ければ、それだけ「ハゲミ」が出るのだが、もし木の枝の割合が非常に多いと「興味」を失ってしまうのである。この実験からわかることは、少なくとも鳥は毎回物体をつまみ上げるまでは、それが虫か枝かわからないのだから、鳥の「熱心さ」は、それがある種の「心像」をもつからに違いない。

このような心像形成説は、フォン・ユックスキュル (VON UEXKÜLL, 1934) などに見られる古典的なもので、納得のしやすい説ではある。しかし、この古典的心像形成説から、あまり単純な演繹を行なうと、それから期待されるものと観察上の事実と一致しない。つまり、もし鳥が野外でシャクトリムシを偶然に経験して心像をもち、それによってこれらの虫を探し始めると考えるならば、驚くほど精巧な保護形態をもって、しかも分散しているこれらの虫が鳥に食われる可能性はほとんどないであろう。なぜなら、ライターの実験によれば、木の枝の割合が多くなり過ぎると、鳥は興味を失ってしまったのだが、一方、林の中のシャクトリムシの、それに「よく似た」本当の木の枝に対する割合などゼロと考えてよい。したがって、鳥が偶然心像を形成し、しかもそれを保ち続ける確率はゼロに近い。人々は、これこそ保護色が進化したゆえんである、というかもしれない。実際、ライターはそう考えて、シャクトリムシの保護形態は、その虫が分散して棲んでいる限り、鳥の捕食から効果的に逃れる方法であり、これらの虫の形態、行動、分布様式が鳥の捕食を圧力とする自然淘汰によって進化してきたことを示すものであるといっている。筆者は、この推論には大きな落とし穴があると思う。

筆者は、自動カメラを使って、シジュウカラが巣にいるヒナに与えている食物を記録したが、その結果は上のライターの説明と大きく食い違った (ROYAMA, 1970)。ワイタム (Wytham, イギリス) の森のシジュウカラは、木の枝に甚似した2種のシャクトリガを幼虫 (*Colotois pennaria* および *Phigaria pilosaria*) およびホーソンの木の皮の一部としか見えないヤガの幼虫 (*Allophyes oxyacanthae*) (ほとんどが老熟幼虫) を、おどろくほどたくさんヒナに食わせているのである。これらの老熟幼虫は5月下旬から6月中旬まで見られるが、その間1日100から200匹の幼虫を、ひとつがいの鳥が捕食していることがわかった。全餌の86%が、これらの幼虫であるこ

とさえあった。もっとも印象的なのは、あるつがい、最高25分間に16匹の *oxyacanthae* を捕ったことである。

ティンバーゲンとライターの説を採用すると、上の観察事実は理解しにくい。第1に、保護色は「実質的な役」に立っていない。さらにまた、木の枝の割合が多すぎると、鳥はシャクトリムシの探索を止めてしまうというようなことは、野外では起こっていないらしい(この問題は後でもう少しくわしく論ずる)。しかし、人々は、これこそ心像が形成されて、これらの虫が見えやすくなったからである、とティンバーゲン説を支持するかもしれない。しかし、彼のいうには、経験頻度が十分高くならなければ心像は形成されないはずであるが、ではいったいどこで「経験」が起こるのか、という疑問が生じてくる。筆者は、鳥の採食行動に、「条件づけ」や「学習」が重要でない、とはいわない。むしろ逆に、条件づけや学習の過程は、ティンバーゲンやライターが考えているよりも、はるかに効率の高いものなのではないかと考える。つまり、人間にはとても考えられないほど高い効率をもっているのではないだろうか？

さて、もう一つティンバーゲンの説と筆者の観察がしっかりしない点がある。ティンバーゲンは、鳥の単調な献立を避けたと考へたが、シジュウカラの献立の大部分は鱗翅目の幼虫である。多少種類によって栄養の差はあれ、この部分の中で、1種類の量が非常に増えたとしても、献立の単調さにさほどの影響もあるまい。たくさんとれる種類を避けて、鱗翅目の種類に変化をもたせるのも大した意味はなさそうである。確かに、シジュウカラは食物を完全に単調にしてしまわないようで、とくにクモの類は、その密度に関係なく、ある一定量献立中に現われる。しかし、その程度は知れていて、高密度時に採食率が低下する事実を説明しうるほどではない。

II ギブの「期待定数狩獵」説

イギリスのギブ(GIBB, 1958)は、セガラ(*Parus ater*)とアオガラ(*P. caeruleus*)が、マツカサの中で越冬している鱗翅目の幼虫(*Ernarmonia conicolana*)を捕食するのを観察した。カラ類は、マツカサをクチバシでたたきながら中にいる幼虫を採りあてて食べるので、冬の終わりにマツカサを採集して、その中にいた幼虫数と、鳥に食われた数を正確に知ることができる。また、この虫の1マツカサ当たり平均値は、林区によってかなり異なる。そこで各林区からひろった標本から捕食%を計算し、それを林区ごとの平均1マツカサ虫数に対して目盛ると、この二つの量の間には正の相関が得られる。その関係は単調に増加しながら次第に一定値(約50%)に近づく飽和

曲線を示した。ギブ(GIBB, 1962)はこの傾向を次のようにに説明した。

カラ類は、常にマツカサの「試掘」をしているが、マツカサ虫数の低い林区では採食能率が悪いので、平均虫数の高い林区に移動する。したがって、低虫数区と中位虫数区の間ではいちじるしい捕食率の差が現われる、とギブは考へる。これは良い着想である。しかし、彼は、マツカサ虫数のさらに高い林区で捕食率がある一定値を超えない(低下の傾向さえある)のは、鳥がある一定以上の虫数を「期待」しない(あるいは、「期待」されるだけの虫を引き出した後は、それ以上「試掘」を続けない)からである、という説明を行なった。さらにギブは、彼の観察結果は、ティンバーゲンの見出したと同じ傾向をもつにもかかわらず、「心像形成」説は適用されない、と述べた。なぜなら、ギブの観察は、同じ冬の間で、同じ種類の虫について、地域間の差に関するものだからである。

さて、ギブの考へたように、マツカサ虫数の低い林区から中くらいの林区への捕食率の上昇が、鳥が採食能率のよい地区を選択した結果である、というのはいちじるとである。つまり、そのような行動様式が進化する機作は、生物学的に十分考へられるからである。しかし、虫数の高い林区では、一定の「期待」された数の虫しか抽出しない、という考へは、なんとも非論理的である。そのような行動様式の進化機作、つまり生存価が何であるか、さっぱりわからない。さらに、ギブもまた、ティンバーゲン同様、説明に二重性をもたせることを、一向に気にしていないようである。筆者には、もっとも論理的にすっきりした、しかも単一の原理に基づいた説明があるように思われる。ある与えられた観察事実のひと組に対して、それに合うような説明を、たまたま心に浮ぶままに採用して、さらにそれで説明しきれない他の組の事実が出た時は別の説明を考へるという方法は筆者はとらない。むしろ、ある確立した小数の原理から演繹されるもの、つまり理論模型と観察事実とを比べて、改善を重ねてゆく方法をとるのがよいと思う。

III 「利潤追求」説(私説)

少数の信頼に足る原理の一つとして、自然淘汰による進化機作から出発しよう。動物の採食行動は、自己の生存のみならず、子孫の生存をほとんど直接決定するから、きわめて高い淘汰圧を受けて進化しているに違いない。これは、おそらく採食能率の最高化という形をとるであろう。次に第2原理として、「すみわけ原理」をとる。つまり、すべての餌種は、お互いに棲み場所を少しずつ変

えて分布していると考えるのである。たとえば、2種類の虫が同じ木の中に見出されるとしても、1種は日中木の幹か枝に、他種は葉っぱの裏面についている、という具合である。第3原理は、「限界効用低減の法則」である。これは、ある場所で、単位時間当たりに1羽の鳥が食べることでできる餌の量は、その餌の単位面積当たりの量とともに増加するが、その増加率は後者の量の増加と反対に低減する、というのである。たとえば、1羽のニワトリが単位時間当たりに食べるコムギの粒は、麦粒の密度とともに増加するが、いつしかはある一定量に到達してしまう、というのである。

さて、後2者の原理の下で、第1の原理に従う、つまり「利潤」を最高にするにはどうしたらよいか、を計算した結果、ティンバーゲンやギブの観察した傾向が期待できることがわかった。推論の精細は、筆者の2論文(ROYAMA, 1970, 1971)に述べてあるが、ここで簡単に説明しよう。

先に述べたように、ニワトリが単位時間に食べることでできるコムギ粒の量は、単位面積当たりの粒数(密度)とともに飽和曲線を描いて上昇するが、その上昇率は低密度間でいちじるしく、ある程度密度が高くなれば、それら高密度間では、実質的な差がなくなってしまう。このような条件下で、餌密度の異なる2地区が与えられたとき、ニワトリは高密度区を選ぶのが得策であるが、それは2地区の餌密度がともにあまり高くないときにそうであって、密度がともに高い2地区間では、どちらを選んでも大した違いはない。もちろん、ニワトリは実際に両地区で標本抽出をして見なければ、どちらの地区を選ぶべきかわからないから、高密度区を瞬間的に選ぶことはできない。つまり、実際には、どの地区でも摂食は行なわれるが、低密度区での摂食率は中密度区のそれに比べて、目立って低くなる一方、中および高密度区での差は漸的に減少するであろう。

こう考えれば、ギブのカラ類が、マツカサ内の越冬幼虫の分布に対して示した反応がうまく説明できよう。重要な点は、この説明には二重性がないことである。さらに、この説明は、1種類の餌が地区間で密度を異にしているときに適用されるのみならず、いくつかの異なった種類が、互いに生息場所を少しずつ違えて分布しているときにも、同様に適用することができる。つまり、後者はティンバーゲンの観察した状態となる。これは、ティンバーゲンとギブの観察事実が、異なった条件に適用された同一原理に基づいていることを示唆する。

筆者は、さらに上の原理をわずかに拡張することによって、鳥の捕食のみならず、小哺乳類や、寄生蜂のよう

な昆虫の行動にも適用される可能性を示した(ROYAMA, 1971)。スミスとドーキンズ(SMITH & DAWKINS, 1971)は、観察鳥小屋の中で、シジューカラを使って、筆者の仮説検証を行ない、かなり積極的に肯定的な結果を得た。

さて、筆者の「利潤追求」説は、「心像形成」説を用いないとはいえ、ある種の条件づけが起こることを前提に含んでいる。つまり、鳥は、いかにしたら利潤を最高にできるか、という問題を実際認識した上で解いているわけではない。ある場所で、ある種の餌種を発見する頻度によって、ある種の適当な(つまり利潤の最大化に結果として鳥を導びくような)条件づけが起こるように、中枢神経系が、自然淘汰によって進化してきた、と考えるのである。この条件づけを、ある種の、地域と関連して形成される、「心像」と考えることもできないことはない。しかし、この「心像形成」は、ティンバーゲンの概念より、ずっと積極的なものである。つまり、利潤を高めるような場所を「採り」、低めるような場所を「棄てる」のである。しかも、その過程はきわめて迅速に起こるように見える。あるいは、鳥は事態の損得を、おどろくほどすばやく見てとる能力をそなえているように見える。人間の目には精巧無比の保護色をもった虫を、25分間に16匹もとらえた事実、その能力の高さを如実に物語っている。

IV 鳥の捕食と餌種の防御機構の進化

さて、ここで前に触れたライターの保護色進化説をもう一度検討しよう。ライターは、「保護色が効果的に虫を鳥の捕食から守っていることを、実験的に証明することができる。そして、そのような生存価があるゆえに、保護色は自然淘汰によって進化してきた」と考えた。この推論は一見大変論理的であるように見える。しかし、筆者は、一方では、「保護色はもっぱら鳥の視覚による捕食を淘汰として進化した」という結論を支持するにもかかわらず、他方では、「保護色は、必ずしも役に立たない」と結論せざるを得ない。筆者の考えは一見大変矛盾しているように見える。しかし、ケトルウェル(KETTLEWELL, 1958)の、ある種の鱗翅目に見られる「工業黒化」現象が、鳥の捕食によってもたらされたことを示す、あの有名な野外実験の事実を否定するわけにゆかない一方、筆者自身の観察事実にも目をつぶるわけにはゆかない。

ケトルウェルの実験というのは、*Biston beluralia*の白色「普通型」と「黒化型」を同数個体印しをつけて離し、翌日回収すると、工業汚染の進んだ地方では、黒化型の回収率が普通型に比していちじるしく高く、汚染のない

地方では、その逆となる傾向にある。そして、これは両型個体を、黒いまたは白い背影につけて鳥の捕食にさらすと、背影になじまないほうの型がさきに鳥に食われてしまうという実験事実から理解できるのである。

しかし、この一連の実験で、背影になじまない型は鳥に多く食われることは示されているが、背影になじんだ型はほとんど鳥に食われない、という一般論には導かないのである。つまり、ある変異が他の変異に比して多く食われる事実と、両変異とも鳥に食われることとは、必ずしも矛盾しないのである。このことは、保護色が捕食によって淘汰を受けてきたのみならず、その種類の虫が、まだ高い淘汰圧のもとにあることを示唆する。そして、保護色の精密化の程度は、淘汰圧の高いほど高くなるから、換言すれば、精巧な保護色を保ち続けている種類は高い圧力の下にあるであろうから、強い保護形態もっている種類は、鳥にたくさん食われているに違いない。こう考えれば、「保護色は役に立たないから捕食による淘汰によって進化するのであろう」、という逆説が成り立ち、かつ、筆者の観察事実と矛盾しなくなる。ちなみに、もし保護色が実質的に「役に立つ」ために、鳥に食われなくなってしまったら、つまり、淘汰圧が除かれてしまったら、精密度の高い保護形態を保ちうるであろうか？

む す び

生態学では、学説を提唱することは、ある意味ではきわめて容易であり、ある意味では大変にむずかしい。容易だといったのは、誰でもが、ある一連の観察を行なった後、なんとかこじつけなりに、それを説明する学説を考えることができるばかりでなく、そのような学説の大部分は、ある決定的な実験によって支持、あるいは否定される、というようなことがあまり起こらないからである。

一方、まったく同様の理由によりながら、まったく逆に、真の有用な学説の構成は、きわめてむずかしい。つまり、ある仮説を決定的に、支持なり否定なりする実験を行なうことが容易でないからである。この困難をある程度克服する方法は、与えられた問題を、観察と理論の両面から「独立に」攻めてみることである。「独立に」といったのは、観察に合わせて理論を組むと、えてして「こじつけ」になりやすいからである。もちろん、理論

といっても、なんらの観察なしに、純論的に予測を行なうことはできない。しかし、いくつかのきわめて信頼に足る原理から出発することはできる。そして、それから論理的に導びかれたもの、つまり理論模型からいかなる結果が期待できるかを計算し、それらに対応する条件下で行なわれた観察または実験の結果と比較してみることである。

もちろん、そのためには、理論模型は期待される結論の計算を可能にするようなものでなければならないし、さらにそのためには、理論を構成する諸概念が、明確に定義されていなければならない。そして、さらに、系統的な実験または観察が、いかに行なわれるべきかを示唆していることが望ましい。上で批判したティンバーゲンの学説は、一見十分な観察と数学的理論から導びかれたかのように見えて、実は上の条件を満足していない。

引用文献

- GIBB, J. A. (1958) : Predation by tits and squirrels on the eucosmid *Ernarmonia conicolana* (HEYL). J. Anim. Ecol. 27 : 375~396.
- (1962) : L. Tinbergen's hypothesis of the role of specific search images. *ibid.* 104 : 106~111.
- KETTLEWELL, H. B. D. (1958) : Industrial melanism in the Lepidoptera and its contribution to our knowledge of evolution. Proc. Tenth Int. Congr. Ent. 2 : 831~841.
- ROYAMA, T. (1970) : Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.). J. Anim. Ecol. 39 : 619~668.
- (1971) : Evolutionary significance of predators' response to local differences in prey density : A theoretical study. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (OOSTERBEEK, 1970) (ed. by P. J. DEN BOER and G. R. GRADWELL) : 344~357, Wageningen.
- RUITER, L. DE (1952) : Some experiments on the camouflage of stick caterpillars. Behaviour 4 : 222~233.
- SMITH, J. N. M. and R. DAWKINS (1971) : The hunting behaviour of individual great tits in relation to spatial variations in their food density. Anim. Behav. 19 : 695~706.
- TINBERGEN, L. (1960) : The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch. neerl. Zool. 13 : 265~336.

捕食と寄生の数学的モデル

京都大学農学部 久野英二

食うものと食われるものの数量的関係は動物生態学とその応用諸分野における古くからの主要な研究テーマの一つであり、その一環としての捕食や寄生のモデルの研究も、1920年代の LOTKA, VOLTERRA, THOMPSON に始まり最近の HOLLING や蠟山の研究に至る長い歴史を持っている。

本稿ではひとまずこの発展の経過をふり返り、筆者なりの評価と位置づけの上に立って、おもだったモデルを順に紹介して行きたい。ただし、紙数の制限のため紹介がごく主要なものだけに限られ、また、個々の内容説明にもあまり深入りできないことをあらかじめお断りしておく。

I 古典モデルとその波紋

ここでの“古典モデル”とは 1920~30 年代に提出されその後の学界にきわめて大きな影響を与えることになった LOTKA (1925)—VOLTERRA (1926) のモデルと NICHOLSON—BAILEY (1935) のモデル (以下それぞれ L—V モデル, N—B モデルと略称する) を指す。L—V モデルは連立微分方程式

$$\begin{cases} dx/dt = (r-ay)x \\ dy/dt = (-r'+a'x)y \end{cases} \quad (1)$$

で表わされ、式から明らかなように、食われるものの捕食 (寄生) による死亡数とその結果としての食うものの出生数がともにその瞬間々々の両者の密度の積に比例すると仮定した点がこのモデルの重要なポイントである (x, y はそれぞれ食われるものと食うものの密度を、 r および r' は隔離条件下での前者の自然増加率および後者の自然減少率を表わす)。この式から導かれるのが兩種個体数が位相のずれた週期変動をくり返す有名なグラフであり、この場合振幅は兩種ともに不変なのでこの週期変動は永久に続く。すなわち L—V モデルから導き出される食うもの—食われるものの相互作用系は完全な動的平衡状態を保つのである。

しかし、L—V モデルでの食うものの出生数とその瞬間の両者の密度の積に比例するという仮定は微生物など特殊な場合を除けば不自然のそしりをまぬかれない。昆虫など多くの動物では増殖は世代ごとに行き、捕食なり寄生の結果が食うものの数の変化として反映される過程には必ず一定の時間のおくれが付随するからである。

この点の認識から出発した改良モデルが N—B モデルで連立差分方程式

$$\begin{cases} x_{r+1} = fx_r e^{-ay_r} \\ y_{r+1} = fx_r - x_{r+1} \end{cases} \quad (2)$$

で表わされる。これは形式上寄生者—寄主関係に対応するモデルであり、両者ともその個体数の推移が世代を時間単位として離散的に起こることが前提となっている (添字の r は世代番号を示す)。ほかに、寄生を逃れた寄主の次世代への増殖率は一定 (f) ; 寄生者 1 匹当たりの全探索面積は一定 (a) でその範囲内の寄主はすべて発見攻撃される ; 寄生者各個体の行動は互いに独立 ; それに 1 度以上攻撃された寄主からは必ず 1 頭ずつの寄生者が次世代に羽化する、という四つの具体的な仮定が置かれている。ちなみにこのモデルをある世代に攻撃された全寄主数 N_A とその世代の初めの寄主密度 x_0 および寄生者密度 y の関数の形で表わすと次の関係が得られる。

$$N_A = x_0(1 - e^{-ay}) \quad (3)$$

この (3) 式は実は L—V モデルにおいて $r=r'=0$, $a'=0$ とおくことによっても導かれる (ROYAMA, 1971) ことを注意しておこう。これはもちろん食うものの攻撃様式に関する仮定が両モデル同等であることを意味している。ところで N—B モデル (2) から導かれる相互作用系の特徴だが、寄主・寄生者二個体群が位相のずれた周期変動を始める点は L—V モデルと同様であるが、その振幅が次第に大きくなり、早晚寄生者または双方が死滅し系が決して永続しないという特異な性格を示し、系の安定性という点で L—V モデルとは全く対照的である。こうした不安定性が、食われるものの数の変化に対する食うものの数の反応のおくれという自然ではむしろありふれた条件の導入によって生じたことは明らかであり、このことは L—V モデルで導かれた見事な動的平衡が実は虚構でしかないことを強く示唆している、いしかえれば N—B モデルから印象づけられるのは自然における食うものと食われるものの相互作用に内在する本質的な不安定性であり、逆にこの点を鮮かに示したところにこのモデルの最大の意義があるように筆者には思われる。もっとも NICHOLSON 自身はこの論文中でも彼らのいう“Steady state”—これは実際には寄主、寄生者とも増殖の収支バランスがたまたまびつたり合って個体数が変化しない状態を指しており、フィードバックを伴った平衡

とは全く異なるのだが一を重視するなど、寄生者一寄主系の動的平衡の概念を決して否定してはいない。

さて、この二つのモデルの提起は当然学界の大きな反響を呼ぶことになり、とくに昆虫などを扱う研究者の間では構成が具体的な N-B モデルが主として関心を集め、その後長年にわたってあてはめや批判の対象となった。肯定的な立場から N-B のモデルのあてはめを実験室内の人為的な寄主一寄生者系に対して試み一応の“成功”を収めた DeBach and Smith (1941) や Burnett (1958) の研究は今日でもしばしば引用されているが、これらの場合はあてはまるべき条件を設定した結果としてあてはまった感が深く、その結果から積極的な意味をひき出すことはむずかしい。一方では、大胆にもこの単純なモデルを野外個体群に直接あてはめようという試みが現われた。Varley (1947) によるタマバエ *Urophora jaceana* とその寄生蜂 *Eurytoma curata* の相互作用の研究である。しかし、データの量や精度もさることながら、彼が用いたあてはめの方法論自体が1種のトートロジーであり、Andrewartha & Birch (1954) も批判したように、彼がこの相互作用に関して導いた結論の説得力はほとんどゼロに近い。Varley はその後長年にわたって行なったナミスジフナミシヤク *Operophtera brumata* の個体群動態の研究 (Varley and Gradwell, 1958, 1963, 1968) においてもデータ解釈の基盤の一つをこの N-B モデルに求めており、それはやはり、前の研究ほど独善的ではないにしても、実際には key factor でも制御要因でもない一介の寄生者の寄主個体群の調節に対する役割を、それが特定寄生者であるというだけの理由で過大に評価するという結果を招いてしまった。詳しい論評をする余裕はないが、これらの研究における Varley の誤った (少なくとも偏った) データ解釈は、彼が N-B 理論を通じて受けとめた“寄主一特定寄生者相互作用に基づく動的平衡”という虚構の概念一前述のとおり N-B モデルからは実際には動的平衡は演繹されないのだが一に深く囚われていたことを如実に示しており、当時の学界に N-B モデルが及ぼした影響力の大きさが痛感される。

他方、これらのモデルの基礎仮定に生物学的に不自然な点が多いことを強調し、その安易な適用を戒めようとする批判勢力も次第に強くなってきた。たとえば個体の寄主発見面積 a が一定というのは N-B モデルの最も基本的な仮定だが、この a の値が実際には寄主密度や寄生蜂密度によって変化し、実験室内の単純な条件下ですらこの仮定が成立しないことが渡辺 (1951) や Edwards (1961) の研究で実証されている。この種のモデル全般に

対する幅広く詳細な批判は Thompson (1939), Ulyett (1953), Andrewartha & Birch (1954) の論説にそれぞれ見出され、いずれも動物の行動や環境の極度の複雑さをさまざまな角度から説き、ごく単純な仮定を持つこれらのモデルを自然に直接対応させることの愚をくり返し強調している。彼らの論旨には傾聴すべき点も多くそれらは次第に一般にも浸透していったが、反面ややペシミスティックで建設的な提案には乏しく、モデルの歴史の上ではその後低迷状態がしばらく続くことになった。

II 帰納的モデルの登場

やがてこのような状態を打開する一つの方策として、古典モデルとは異なって経験的な裏づけを持つより自然な関係式を出発点とする新しいモデル一帰納的モデル一を作って自然での現象記載や予測に役立てようという動きが現われてきた。Ivlev (1955〔1965〕) や Watt (1959) の研究がそれである。魚の摂食の研究から導かれた Ivlev のモデルの基本式は

$$n_A = K(1 - e^{-\xi x_0}) \quad (4)$$

で表わされる。ここに n_A は個体が単位時間当たりに捕食する餌の量、 x_0 は餌の密度を表わし、 K , ξ は定数である。(4) はいわゆる飽和型曲線で x_0 が増せば上限値 K に収束し、古典モデルで無視されていた捕食能力の有限性を最も単純な形で組み入れたモデルであり、微分方程式 $dn_A/dx_0 = \xi(K - n_A)$ を解いて得られる。一方、昆虫における捕食や寄生の過程の記載のために導かれた Watt モデルの基本式を (4) に対応する表現で示せば次のようになる。

$$n_A = K(1 - e^{-dy^{1-\beta}x_0}) \quad (5)$$

(4) 式との比較から明らかなように、Ivlev 式とは捕獲効率の指数 ξ がここでは食うものの密度 y の関数 $\alpha y^{1-\beta}$ でおきかえられている点だけが異なる。この関数は食うものの個体間の社会的干渉に対応する経験式であり、Watt モデルは捕食能力の有限性に加えてこの要因を新たに組み入れた拡張された Ivlev モデルであるといえる ($\beta=1$ または y 固定という条件では両者は同じになる)。これらのモデルは仮定に生物学的な具体性はなく、また、後に述べるようにその構造上も若干問題を含んでいて解析の道具としての能力には多くを期待できないが、経験式に基づくだけに記載力はすぐれており、現実に多くの実験室や野外のデータへのあてはめが試みられ、概してよい成績が得られている。こうして Ivlev は (4) 式を出発点に魚類の摂食の生態学に関する広範な興味深い数量的研究を進め、一方、Watt は Morris らによる森林害虫の生命表研究とのかわりの中で害虫

の発生予察を当面の目標とする実際的な立場からこの種の経験式の集積による個体群モデルの作製に深入りしていった。

これらのモデルとは全く異なるがやはり同じ帰納的モデルの範疇に入るものに最近出された HASSELL & VARLEY (1969) のモデルがある。これは 1 種の拡張された N-B モデルであり、ものモデルでの a 一定の条件をゆるめこれを寄生者密度 y の関数 Qy^{-m} (Q, m は定数) でおきかえたものである。これを (3) 式の形式で示せば、

$$N_A = x_0(1 - e^{-Qy^{1-m}}) \quad (6)$$

上の $a = Qy^{-m}$ という関係はいくつかの実験データから帰納された純経験式である。けれどもこの仮定に対する野外データでの裏づけには乏しく、また、現実には寄生者密度以上に効いてくると思われる寄主密度の a 値に対する影響が全く無視されている点を考えると、帰納的モデルとしてのこの HASSELL-VARLEY 式の価値には疑問がある。彼らはこのモデルの属性の一つ、 m の値いかにではもとのモデルの特徴である振幅増大傾向が抑えられて寄主-寄生者間の平衡が成立する、という点を重視し、さらに飛躍してこうした平衡に関する種々の考察から生物的防除の方法論の問題にまで論を進めている。しかし、そもそもこのような片手落ちの経験式に基づくモデルから導かれる“平衡”なるものが一般的な推論の根拠として意味があるかどうかははなはだ疑わしい。

III HOLLING のアプローチとシステムズ・モデル

WATT の帰納的モデルが世に出て間もなく、同じ土壤に発しながらそれとは全く対照的な新しいモデル作製のアプローチが HOLLING (1959, 1963, 1964) によって提唱され国際的に注目を集めた。このアプローチ-HOLLING 自身は experimental component analysis と名づけている一骨子は次のとおりである。

① 捕食の過程は生態系における他の過程と同じく 1 個のシステムを構成するが、これら生態システムは一般にきわめて複雑な構造を持ち、しかもこの複雑さはたとえば効果の空間的、時間的伝播、反応における閾値や限界の存在、現象の離散性など、数式化を容易に寄せつけない特異な性格を持っている。

② したがってそのモデルもこの種の複雑さに即応する構造と機能を具える必要があり、その作製の第 1 段階は過程の基本構造とその構成要素を明らかにし、その要素群をその過程に普遍的に付随するもの—基本要素 (basic components)—とそうでないもの—副次要素 (sub-

sidary components)—に分類することである。

③ 各要素の作用、相互作用の数式化と再編成は基本要素から副次要素へ段階的に進めて行くが、その各段階で実験的検証を逐一行なって理論と実験を常に対置させながら一步一步モデルの複雑化を進めるのが原則である。このような手順で分析と総合を組織的に積み重ねていくことによって初めて、従来のモデルとは異なった、一般性と現実性、記載力と解析能力を兼ね具えた理想的なモデルが得られる。

④ この種のモデル—システムズ・モデル—は当然きわめて複雑な構造を持つことになるのでその適用には一般にコンピューターの助けが必要であるが、コンピューターの構造自体この種のモデルの扱いによく適しているので複雑さそれ自身は實際上さして障害にならない。

このような立場から捕食過程のモデル化を進める出発点として、HOLLING (1959) はまず三つの基本要素を含む単純なモデルを作った。いわゆる disc equation

$$n_A = atx_0 / (1 + aT_Hx_0) \quad (7)$$

がそれで、前述の IVLEV 式 (4) 同様食うもの 1 個体の捕獲数 (n_A) と餌の密度 (x_0) の関係の形で表わされ、同じような飽和型曲線を与えるが、その内容は (4) に比べはるかに具体的であり、定数 a, t, T_H は餌探索の能率、全活動期間、餌 1 匹の処理 (追跡から消化まで) に要する時間という 3 基本要素をそれぞれ表わしている。もとの形 $n_A = a(t - T_H n_A)x_0$ から明らかのように、このモデルは餌処理に何がしかの時間を要する以上捕食者が限られた期間内に捕獲できる餌の量は必然的に限定されるという事実の認識から出発しており、捕食過程におけるこのような時間の要素の重要性を初めて示したモデルとして重要な意味を持っている。また、(4) 式同様記載能力が高いのも特長の一つである。

次の段階で HOLLING (1966) は、カマキリとイエバエの系を実験材料に用いてこれらの基本要素に加えて飢え (hunger) という新しい要素を導入したモデルを完成させた。飢えという要素の作用型式は実際には非常に複雑であり、基本要素に含まれる各パラメータに多面的に影響を及ぼす。そこで彼がとった手順は、まずこれらのパラメータ (たとえば捕獲の成功率、餌の認知距離等々) と飢えの程度との関係を逐一数式化しておき、これら各断片を総合した全システムのモデルはコンピューターによるシミュレーション・プログラムの形でおさえるというものであり、そこでは個体の捕食活動が時間の経過、飢えの程度の変化とともに刻々シミュレートされ、その記録の集積として必要な情報が得られることになる。また、このモデルに続いて今一つの要素—捕食者の学習効

果一を新たに導入した新しいモデルも作られたが、このモデルからは脊椎動物の捕食過程を特徴づけている S 字型の捕食数-餌密度関係が導かれることが示された (HOLLING, 1965)。

これらのモデルはいずれも捕食過程のうちの捕獲数と餌密度の関係 (いわゆる機能の反応) という側面に対応するものであったが、GRIFFITH & HOLLING (1969) は寄生の過程を対象に、寄生者の次世代への羽化に至るまでの経過を含んだより広範なモデルの作製を試みており、ここでは disc equation を基盤とした上で、各寄主に対する産卵の分布や寄生者幼虫の競争の型式などの要素が新たに組み入れられている。細部に問題はあってもそれは一つの発展の方向を示す試みとして注目されよう。ほかにごく最近ではこれらの一連の研究で得られたモデルを組み合わせる N-B モデル型の構造を持つ相互作用系の中に組みこみ、それによって得られる総合されたシステムズ・モデルの動きを解析する試みも行なわれている (HOLLING & EVING, 1971)。

HOLLING によって提案され、開拓されたこのようなアプローチは単に捕食モデルの新たな発展を促したというだけでなく、もっと一般的に、生態学における新しい方法論の提案としても劃期的な内容を含んでいると考えられる。その第 1 点は、彼自身の hunger model の研究で示されたように、過程の細分→合成という手続は必然的に個体の生理や習性、行動をモデルに組みこむことになり、こうして個体群生態学と生理学・行動学とを有機的に結びつけるための具体的な方法論が提示されたということである。そして第 2 点としては、構成要素を基本要素と副次要素に分類した上で過程を再構成するという手順から、個々の特定種についての具体的な研究を通じて一般性のある結論を客観的に抽出するための道すじが示された、ということがあげられよう。

IV 蠟山の批判的研究

しかしながら、この HOLLING のアプローチにもいくつかの弱点がある。最も大きな問題は、コンピューターの能力に絶大な信頼を置くあまり、モデルの発展に伴い無制限に増大するであろう複雑さに対処するみちが明示されていないこと、いいかえるとモデルの内容の複雑さを目的に応じてコントロールするための“捨象の論理”が入っていないという点であろう。現実にはコンピューターの能力にももちろん限度があり、決して無償で働いてくれるわけでもないので、下手をすると複雑さの泥沼におちいるか、あるいは対象システムの全貌を把握しそこねて重箱のスマしかつけない結果にもなりかねな

い。この点が HOLLING 流の方法論に対して莫然たる不安感を抱かせる結果を招いているのは否めないであろう。

これは、従来の研究においてモデルの作製や適用に際しその効用や果たすべき役割があまり厳密には考察、規定されていなかったということと関連がある。この点を指摘し、生態学におけるモデルの役割に関する深い考察と既存のモデルの厳密かつ批判的な比較検討を経て、捕食・寄生のモデルの研究の一つの新しい発展の方向を与えたのが蠟山 (1966, 1971) であった。彼は、生態学におけるモデルの主なる効用は仮説を組み立てるための根拠を与える点にあり、対象とする系に既知の概念によって構成されたモデルを比喩的に対応させることによって内在する法則性を探り出すのがその適用の本来のありかたである、と主張する。“比喩的”という表現は、観察系とモデルとの直接の数値的な対応は必須の目標ではなく、むしろ目的に応じて攪乱要因の捨象による系の単純化、理想化を積極的に進めるべきであるという立場を表わしている。自然における生態システムの性格やわれわれの研究の一般的な目的を考えると、この主張は確かにもっともであり、HOLLING などの方法論であいまいにされていた捨象の意義を強調することによってその不足を補い、システムズ・モデル以前より単純かつ基本的なモデルの重要性をあらためて表面に押し出したこの蠟山の研究の意義は高く評価されよう。

ところで、このような基本的なモデルを考える上でまず必要なことは対象系の基本構造を正しく把握することである。いま次の 3 条件を前提とする理想化された状況を設定しよう。①食うもの、食われるものが一定期間 t の間共存する、②この間食うものの密度 y は不変、食われるものの密度 x も捕食以外の要因では変化しない、③食うものの個体当たり攻撃頻度 (単位時間当たり) は食われるものの密度 x の (そして x だけの) 関数 $f(x)$ として一意に定まる。この状況下で期間の終わりまでに捕食 (あるいは寄生) された餌 (寄主) の数 N_A と初めの餌密度 x_0 、あるいは y との間に関係が導かれるだろうか。まず捕食の場合だが、この時は x が捕食により刻々減少するのが特徴で、微小時間 dt の間の x の減少分 dx はちょうどその間の捕食数 $f(x)ydt$ に等しい。すなわち $dx = -f(x)ydt$ 。この微分方程式を解くと、次式が得られる (初期条件 $x = x_0$)。

$$yt = - \int_{x_0}^{x_0 - N_A} \frac{dx}{f(x)} \quad (8)$$

関数 $f(x)$ が指定されればこの式から直ちに N_A と x_0 、

y の関係を確定することができる。なお、 $f(x) = ax$ なら (8) は N-B モデル (3) と同等の式を導く。一方、寄生の場合には x が期間中変化せず、攻撃が同じ寄主に 2 度以上行なわれる可能性があるという点でモデルの構造が異なり、捕食の場合と違って前記の 3 条件の他に寄主に対する攻撃の分布様式を規定しなければ $N_A - x_0$ 、 y 関係は導けない。この場合には N_A とは 1 回以上寄生者の攻撃を受けた寄主数に対応し、ここで攻撃が各寄主に無差別に行なわれるという仮定をおくと、(8) に対応する基本式

$$N_A = x_0(1 - e^{-f(x_0)y t/x_0}) \quad (9)$$

が得られる。なお、 $f(x) = ax$ とおくと (3) が導かれる点は (8) 式と同じである。上の (8) と (9) の 2 式は明らかに理想化された条件下での捕食、寄生の過程の基本構造をそれぞれ表わす一般的なモデルであり、 $f(x)$ に適当な関数を用いるならば、ある程度の演繹的推論を可能にする基本モデルが得られるであろう。

ROYAMA (1971) は次いでこのような基本構造と対比しながら既存のモデルの構造を詳さに検討し、前述の IVLEV ((4)), WATT ((5)) HOLLING ((7)) など最近のモデルの多くはその構造上明らかに瞬間捕獲式—上述の $f(x)$ またはそれに期間の長さをかけたもの—にすぎず、期間中の捕食による餌密度の減少 (捕食の場合) や同じ寄主に対する攻撃の重なり (寄生の場合) を組みこんでいないという点でいずれも不完全であることを指摘した。そしてとくにいかに記載を主目的にしていたとはいえない—このような基本的構造上の問題に気づかずあいまいな扱いに終始した WATT に対しきびしい批判を集中している。一定期間中の捕食 (寄生) 数と餌 (寄主) 密度の関係 (餌は補充されない) へのあてはめにはこれらのモデルそのものではなく、それらを (8) なり (9) に代入して得られる最終捕獲式も使うのがより厳密なやり方である。なお、蠟山によって指摘されたこの瞬間捕獲式 ($f(x)$) と最終捕獲式 (上の (8), (9) 式) の関係、そして捕食の最終捕獲式 ((8)) と寄生のそれ ((9)) との構造の違いは非常に重要な問題であるが、同じ指摘を ROGERS (1972) も行なっていることを付け加えておこう。

蠟山はこの同じ論文の中で捕食者のランダムな探索行動を基礎においた新しいタイプの捕食モデルも導いているし、さらに別の二つの論文 (ROYAMA, 1970, 1971a) では前述のような基本的なモデルからの演繹という手法を用いて行なった捕食者の行動型の意義に関する理論的研究の結果を発表しており、いずれも興味深い内容を持っているが、ここではこれ以上ふれないことにする。

む す び

LOTKA—VOLTERRA の時代から今日まで、捕食・寄生のモデルが紆余曲折を経ながらも着実な発展をとげてきたことは以上の記述から理解していただけるであろう。もちろん捕食や寄生の全過程には様々な側面が含まれており、これまでの研究でカバーされ得た範囲がそのごく一部にすぎないことも明らかではあるが、モデル作製とその適用の一般的方法論に関するかぎりはこれまでの研究—なにかんぞく最近の HOLLING と蠟山のすぐれた研究によってほぼ確立されたといっても過言ではなからう。ごく一般的に言えば、①モデル作製の基本的な方針は前述の HOLLING の方法論に準ずる、②ただし、作製にさきだててその目的や適用の範囲を明確に規定し、対象とする過程の範囲、要素の細分の限度と取捨、数式化の形式とモデルの最終的な形態などはすべて目的に照らして複雑さを必要最小限度に抑えるという原則に立ってそのたびに定める、というのが最も妥当な行き方であろう。

紙数もあらかたつきてしまったが、最後にまとめの意味で、被攻撃数 (N_A) と食うもの、食われるものの密度の関係を記述する代表的な基本式を示し、それに基づいて、食うものと食われるもの間のいわゆる動的平衡や前者による後者の個体数調節の可能性の問題にも簡単にふれておきたい。

この基本モデルとは蠟山の一般式 (8) と (9) の $f(x)$ をともに HOLLING の disc equation (正確には (7) そのものではなくそれを期間の長さ t で除した形のもの) でおきかえて導かれる式

$$\{N_A = x_0(1 - e^{-a(yt - T_H N_A)}) \quad (10)$$

$$\{N_A = x_0(1 - e^{-ayt/(1+atT_H x_0)}) \quad (11)$$

であり、(8) から導かれる (10) 式は捕食に、(9) からの (11) 式は寄生にそれぞれ対応する。これらはいずれも ROYAMA (1971) と ROGERS (1972) によって独立に導かれたものであるが、蠟山の一般式で表わされる基本構造に加えて個体の攻撃回数の有限性が具体的な意味を持つ disc equation の形で組み入れられており、単純ながら過程の本質をとらえたモデルと考えてよいであろう。これらの式の独立変数は x_0 (食われるものの初期密度) と y (食うものの密度) の二つであり、これらと被攻撃数 N_A の関係は一般には 3 次元の図における曲面として表わされる。この 2 式は表現こそ違おうが幾何学的には相似したパターンを示し、いずれも x_0 を固定した $N_A - y$ 関係としてみれば x_0 を漸近線とする飽和型曲線を、 y を固定して $N_A - x_0$ 関係としてみれば yt/T_H を上限とする飽和型曲線をそれぞれ示す。ちなみに実際のデータに

これらの式をあてはめるには(10)の場合は N_A/y に対する $\log_e\{(x_0 - N_A)/x_0\}$ の回帰を, (11)の場合は x_0 に対する $1/\log_e\{(x_0 - N_A)/x_0\}$ の回帰を調べればよく, これらの式が成り立てば回帰はいずれも直線となるはずで, その勾配と切片の理論値は前者で aT_{Hy} と $-ayt$, 後者で $-T_H/y$ と $-1/ayt$ である (ROGERS, 1972)。

さて, “食うものと食われるものの相互作用に基づく動的平衡” という概念の理論的根拠が LOTKA—VOLTERRA モデルの他にはなく, しかもこの “平衡” がほかならぬ NICHOLSON—BAILEY モデルが示唆しているように, 食うものの数の反応のおくれという要因が入るだけでくずれてしまうことはすでに述べた。この点をもっとはっきりさせるために, N—B モデルの式(3)の代わりに上述の生物学的により妥当な基本式(10), (11)を用いて(2)式型の相互作用系を再現した場合に結果がどうなるかを調べてみよう。いま, これらのモデルにおいて N—B モデルの母数 a にあたるパラメータ $(-\log_e\{(x_0 - N_A)/x_0\})/y$ を考えると, (10), (11)どちらの場合もその値が x_0 の増加に伴って減少することが証明される。ところが TINBERGEN & KLOMP (1960) の N—B モデルに関する詳しい研究によると, 母数 a と x_0 の間のこのような関係は相互作用系の振幅増大傾向をかえって強めてその破滅を一層早める結果を導くのである。すなわち, 上述の “平衡” の概念の虚構性がこのより自然なモデルからの演繹によって一層明らかに示されたことになる。

捕食者や寄生者の作用が本質的に食われるものの個体数調節 (regulation) の機能を持つという考え—これは上の “食うもの—食われるものの相互作用による平衡”

の概念のいかえに他ならない—は, 害虫の生物的防除という場面でも一つの思想的底流としてこれまでかなり支配的であったし, その影響は今でも一部には根強く残っているように思われる。害虫個体群に対する天敵の役割の正しい評価とそれに立脚した合理的な防除計画の確立をめざすならば, 野外データによる裏付け, 理論的根拠, とともに薄弱なこのような偏見をいったん捨て去って実態を見つめ直すことが, われわれにとってまず必要なのではなからうか。

おもな文献

- HASSELL, M. P. & G. C. VARLEY (1969) : Nature 223 : 1133~1137.
 HOLLING, C. S. (1959) : Can. Ent. 91 : 385~398.
 ——— (1964) : Systems Analysis in Ecology (pp. 195~214). Academic Press.
 ——— (1966) : Mem. Ent. Soc. Canada 48 : 1~86.
 IVLEV, V. S. (1955 [1965]) : 魚類の栄養生態学 (兒玉・吉原訳) 新科学文献刊行会
 LOTKA, A. J. (1925) : Elements of Physical Biology. Williams & Wilkins.
 NICHOLSON, A. J. & V. A. BAILEY (1935) : Proc. Zool. Soc. Lond. 1935(3) : 551~598.
 ROGERS, D. (1972) : J. Anim. Ecol. 41 : 369~383.
 蠟山朋雄 (1966) : 生物科学 18 : 97~105.
 ROYAMA, T. (1971) : Res. Popul. Ecol. Suppl. 1 : 1~91.
 THOMPSON, W. R. (1939) : Parasitology 31 : 299~388.
 VARLEY, G. C. (1947) : J. Anim. Ecol. 16 : 139~187.
 ——— & G. R. GRADWELL (1968) : Insect Abundance (pp. 132~142). Blackwell.
 WATT, K. E. F. (1959) : Can. Ent. 91 : 129~144.

次号予告

次4月号は下記原稿を掲載する予定です。

昭和48年度植物防疫事業の概要	福田 秀夫
カーバメート系殺虫剤に対するツマグロ	
ヨコバイの抵抗性	岩田俊一・浜 弘司
ハガレセンチュウによるキクのい縮症状と対策	小林義明・深沢永光
昆虫による温州ミカンの傷果	松本 周治
トマトの新病害「褐色根腐病」	森田 壽・栗山尚志

イネ紋枯病防除薬剤の試験実施要領について

	堀 真雄
赤外カラー写真による茶樹の健康診断	高木 一夫
植物病原菌の薬剤耐性	上杉 康彦
最近におけるクインスランドミバエの分布拡大	伊藤 嘉昭

定期購読者以外の申込みは至急前金で本会へ

1部 180円 送料 16円

害虫に対する天敵の役割の量的評価法

高知県農林技術研究所 ^{きり}桐 ^{たに}谷 ^{けい}圭 ^じ治

はじめに

害虫に対する天敵の役割(効果)を量的に評価することの重要性を最初に気が付いたのは、害虫の生物的防除に従事していた研究者たちである。はやくも 1942 年にはこの問題について最初の総説が SMITH & DeBACH によって発表されている。その後、他の分野で発達した技術、たとえば血清法や同位元素利用などにより、従来までほとんど手をつけることのできなかつた捕食性動物の役割もある程度数量的な評価が可能になってきた。

天敵評価法の分類

KIRITANI & DEMPSTER (印刷中) は、これまでの各種の方法を次のように分類した。

A. 間接法

1. 相関法 (例 DEMPSTER, 1968)
2. 室内の給餌テスト (例 TURNBULL, 1956; 小林, 1961)
3. 行動分析に基づくモデル作成 (例 DIXON, 1970; 茂木, 1969)

B. 直接法

1. 除去法
 - i. 物理的除去法 (例 SMITH & DeBACH, 1942)
 - ii. 殺虫剤除去法 (例 DeBACH, 1946)
 - iii. 生物的除去法 (例 DeBACH ら, 1955)
 - iv. 徒手除去法 (例 FLESHNER ら, 1955)
2. 食痕 (feeding trace) 法
 - i. 直接検体法 (例 TURNBULL, 1960; HOKYO ら, 1966; FURUTA, 1968 など)
 - ii. 血清法 $\left\{ \begin{array}{l} \text{沈降法 (例 DEMPSTER, 1960)} \\ \text{ゲル拡散法 (例 PICKAVANCE, 1970)} \end{array} \right.$
 - iii. ペーパークロマト法 (例 METCALF & NEWELL, 1962)
 - iv. 同位元素 (稀元素) 標識法 (例 BALDWIN ら, 1955; Itô ら, 1972)
3. 直接観察 (sight-count) 法 (例 KIRITANI ら, 1972)

ここでは紙数の関係で、その要点のみを概説することにしたい。

A. 1. 相関法

最もよく使われている方法の一つであるが、害虫の数と天敵の数の間に高い相関が得られたといっても、それだけでは天敵が害虫の密度に依存して働いているとか、働いていないと速断するのは危険である。相関が低いのはおくれの密度依存性が介在している場合もある。

また、害虫も天敵もともに春から秋にかけて増加するような発生消長—たとえばツマグロヨコバイとドクグモ—を示す場合、高い相関が得られても、時には両者は全く関係なく、それぞれが独立に季節に依存して同じような個体数変動を示している結果の見かけの相関の場合もありうる。いずれにしろ両者の因果関係を十分他の方法でチェックしておく必要がある。

DEMPSTER (1968) がエニシダのキジラミとその捕食虫である 2 種のハナカメムシの関係を調べたところ、個体数の相関はそれぞれ $r=0.969, 0.928$ の高い値を得た。しかし、ハナカメムシの個体数はキジラミ幼虫の捕食虫全体の中では、8.5% しか占めていないため、ハナカメムシの捕食はキジラミの密度に依存的に働いていにかかわらず、他の大多数の捕食虫の捕食が気紛れに働くため、結果としてハナカメムシはキジラミの密度調節にはならぬ重要な働きをしていないことがわかった。

A. 2. 室内の給餌テスト

捕食動物を餌動物とともにガラス容器などに入れて 1 日当たり何頭捕食するかを調べる方法で、室内で得られた平均捕食数を野外における捕食動物密度と餌動物が捕食にさらされる期間の 3 者の積で大まかな捕食量を推定しようとする。小林 (1961) は、野外では捕食動物が各種の餌動物を食べていることから、実験室で 1 種の餌を与えて得た捕食量を野外で観察されたその餌動物が全食餌中で占める割合で補正する方法をとっている。いずれにしても、この方法では、捕食量は異常に高い餌密度下で計られることになるし、また、捕食量は捕食動物と餌動物の密度、捕食動物の生理条件などによって影響をうけることは周知の事実であり、その結果の信頼性については多くの疑問がある。

A. 3. 行動分析に基づくモデル作成

この方法は実際には非常に限られた場合にしか適用できない。たとえば、捕食者も餌動物もそれぞれ 1 種だけのシステムに限られる。両者のいずれかが複数種になったりすると信頼度の高いモデルを作ることは非常にむづ

かしい。

テントウムシとアブラムシについて DIXON (1970) と WRATTON (1972) は、捕食虫の餌の認知距離、移動速度、餌を食べるに要する時間、攻撃成功率などを室内で計測し、他方で野外で得た両者の空間分布、密度を組み入れて野外での捕食量を推定する方法を試みている。モデル作成上困難な問題も多いが、間接法による捕食量推定への新しい方向を示している点で注目されてよい。

B. 1. 除去法

天敵を金網や地上部に設けた障壁などの物理的方法で除いたり、天敵を選択的に殺す殺虫剤を使用して除いたり、殺虫剤にかわって動物（たとえばアリ）を利用する場合もある。また、移動性の少ない歩行性の天敵などは手で除く方法もある。こうして天敵を人為的に取り除いた区と天敵の攻撃にさらした区との害虫密度の比較によって天敵の効果を評価しようとするのが、除去法である。

最も古くは、SMITH & DeBACH (1942) が実施した物理的除去法で、オレンジの枝を寒冷沙の網でおおい、くん蒸剤で中にいる昆虫を天敵もふくめて殺したのち、再びカイガラムシを付着させ、半数の区は網の口を閉じ、他は開放しておいて自由に天敵群が攻撃できるようにした。後には布網に DDT をしましておき天敵（寄生蜂）だけがこれにふれて死ぬような工夫をして、カイガラムシの再定着による影響を取り除く方法をとっている (DeBACH ら, 1949)。その後網目の大きさを変えて、特定の天敵だけが内部に入れるようにしたり、各種の改良をして広く使用されている。地上移動性の捕食虫などは畦畔アローによる隔壁や溝を調査圃場周囲にはりめぐらす方法もある (WRIGHT ら, 1960; 山中ら, 1972)。

物理的除去法の欠点は、網かぶせによってその内部の微気候がかわって、そのため天敵の効果が実際より過大あるいは過少評価される場合があること、極端な場合には網かけによって天敵（捕食性）を誘引する場合 (FRANZ, 1958) もある。また、寄主動物の移動を妨げるのも問題がある。この点、選択的殺虫剤の使用によって害虫以外の天敵を殺す方法は、物理的除去法の欠点を克服できるうえ、調査圃場の大きさも相当大きな面積をとれるなど利点が多い。この方法は DeBACH (1946) が DDT を用いてカイガラムシの天敵の評価を行なって以来、主としてカリフォルニア大学の研究者がハダニやカイガラムシ類について、日本では水稲害虫のウンカ・ヨコバイ類に対するクモ類を主体とした天敵類について利用されてきた (小森, 1961; 伊藤ら, 1962; 桐谷ら, 1971)。この方法の欠点は、実際には完全に選択的な殺虫剤が存在しないこと、除去した天敵、とくに行動力の大きい天

敵については、外部からの再侵入が評価に大きな影響を与えること、また、殺虫剤が直接、間接的に餌動物—たとえば DDT のハダニの増殖に及ぼす影響—に影響を与えることも考えておく必要がある。

生物的除去法は、カイガラムシが分泌する甘露に集まるアルゼンチンアリがいると、アリが天敵類を攻撃する結果マルカイガラムシやハダニの密度が高まるのが観察されたことにその発想がある (DeBACH ら, 1951)。もっとも、この方法が適用できる場面は、まず寄主のほうにアリによって攻撃されないことが前提であり、また、アリが定着するためには、アリを誘引するにただけの多数のカイガラムシが生息している必要がある。こんな条件では煤病が発生し、これがハダニの増殖を高めるなど付随的ではあるがやっかいな問題がからまってくる。

徒手除去法は、環境条件をかえることなしに、希望する天敵を選択的に除去できる利点をもっている。ただ、時間と労力がかかること、対象によっては除去過程で生息地を荒すこと、また、適用天敵も動きのにぶい種類に限られるし、毎日除去しても完全に除去することは多くの場合、移入個体のため不可能に近い。POLLARD (1969) は、ダイコンアブラムシの天敵評価にこの方法を用いて捕食性タマバエの補償的な死亡要因としての働きを発見するのに成功している。すなわち、通常はヒラタアブ類の幼虫の捕食でこのアブラムシは抑圧されているが、ヒラタアブ類を取り除くとアブラムシの密度が高くなってタマバエが誘引され、ヒラタアブに代わってアブラムシのコロニーを食いつくしてしまう。

以上のように個々の除去法はそれぞれの利点をもっているが、いずれも完全な評価法とはいえない。天敵、寄主、寄主植物などに応じてもっとも適当な方法を選ぶようにしなくてはならない。ただ、除去法では、天敵の働きが寄主の密度にどのような反応（密度依存性）をするかを判定することはできない。そのためには、寄主密度の異なる一連の実験区を設ける必要がある。

B. 2. 食痕法

直接検体法には、われわれが寄生率を調べる時にごく普通に用いている方法などがある。時には寄主を解剖したり、捕食性動物の胃内容物を調べる方法も取られる。クモの網を巡回調査したり、寄生蜂の脱出孔や捕食虫の食痕の特長などから判断する場合もある。寄主の人為的な野外設置もこれに含まれる。

寄生率の調査を例にとれば、いつ調査のため寄主を採集するかが大きな問題になる。実験室に持ち帰ることによってそれ以後に働くかもしれない死亡要因（調査対象の寄生蜂の働きもふくめて）の働きを除いてしまうから

である。理論的には、寄生蜂が完全に働いた後で調査するのが正しい。また、終令幼虫に寄生する種では、幼虫と蛹を母集団の年齢構成に応じて採集すれば被寄生幼虫/(幼虫+蛹)で寄生率は与えられるが、もし幼虫だけ採集したとすれば、補正しなくてはならない (MILLER, 1955)。

また、寄生蜂の発育日数が寄主卵のそれより長いときは寄生卵は非寄生卵に比べ、長く野外で見つかることになる。したがって野外から採集した卵個体群からそのまま寄生率を求めると過大評価したことになる。このような場合は、それぞれの発育日数によって寄生率を補正しなくてはならない。たとえば、ÔTAKE (1970) は野外に設置したヒメトビウカの卵寄生率の補正法を提案している。

B. 2. ii~iv. 血清法, ペーパークロマト法, 同位(稀)元素標識法

これらの方法はいずれも捕食性動物に主として用いられる方法で、近年の技術の発達に負うところが多い。

血清法は、餌動物の磨砕液をウサギに注射して血液中に抗体をつくらせ、血清をつくり、捕食動物の胃内容物と血清を反応させ、抗原抗体反応による沈降反応を観察されれば、供試した捕食動物が、その餌動物を食べていたと判断されるのである。この方法は、最初医学畑で吸血性昆虫の寄生範囲を調べるのに使用され、BROOKE & PROSKE (1946) がカの幼虫・蛹の捕食動物相を調べるのに使ったのが昆虫への最初の応用である。これを DEM-PTER (1960) は、エニシダノハムシの捕食性動物の捕食量推定に利用した。PICKAVANCE (1970) が提案した寒天ゲル拡散法は、はるかに少量の抗血清で、また、各種の抗血清を用意することによって、1頭の捕食虫の胃内容物を同時に数種の餌動物について調査でき、また、短時間に大量のサンプルを処理できる点、沈降法よりはすぐれている。

血清法はその反応が非常に敏感で大型のゴミムシでは1回食べた餌種は4~5日後まで判定できる。この反応持続時間は、餌動物の大きさによっても変わる。また、吸汗性の捕食虫では、この時間はかなり短くなる。血清を作るのに使用する餌動物は、若いステージ(卵)を使うと他のステージに反応しない場合もあるので、蛹などの発育段階の進んだものを使うと安全である。また、近縁種では交叉反応を示す場合が多い。吸着によって特異性を高めることもできるが、血清の力価の低下を伴うためこれにも限界がある。そのため、同属の種類、時には同じ科の種類間の区別もできないことがある。したがって近縁種の食うもの食われるものの関係やとも食いは

利用できない。また、捕食動物が餌動物の一部しか食わない場合、あるいは1頭の餌の胃内での反応持続時間中に何頭も食った場合もこの方法では判別できない。したがってコロニーを作っている餌動物を攻撃するような捕食動物で捕食量の推定は不可能に近い。

以上からも明らかなように、この方法を適用する場合には、捕食動物は餌の反応持続時間中にほぼ1回しか摂食しないという仮定が満足される必要がある、そうでなければ過少評価の値を与えることに注意する必要がある。捕食量は以下の式で与えられる。

$$\text{捕食量} = \frac{\text{捕食動物の総数} \times \text{反応のあった個体の割合}}{\text{反応持続時間(日)}} \times \text{餌動物が捕食にさらされた期間(日)}$$

ペーパークロマト法は、餌動物の色素の違いを利用して、捕食動物の捕食を調べようとするもので、PUTMAN (1965, 1967) が2種のハダニとそれを捕食する動物の関係に応用した。当然これを応用できる場面は限られているし、PUTMAN も述べているように問題点も多い。これを量的な推定に使用できるところまでは、まだ発展していない。

同位元素標識法は、標識した餌動物を放飼し、一定時間後に捕食性天敵を採集し、体内の放射エネルギーを計測して捕食量を知ろうとする方法である。この方法は、血清法の難点、どん食性の捕食動物にも適用できる点で将来性を注目されている (SOUTHWOOD, 1966 をみよ)。β線放射能が強く、半減期の短い P³² がもっとも普通使用されるが、C¹⁴ も用いられている。後者は半減期が長いため量的操作には向かない (FRANK, 1967)。

同位元素を捕食量の推定に用いるには、まだ多くの未解決の問題点があり、理論的にはともかく、実際的には有効な手段になりにくい。日本では、環境汚染の観点から標識動物の野外放飼は禁止されているが、技術的にも等量の同位元素を個々の餌動物に標識することが困難なこと、また、捕食動物から検知された放射能の解釈が血清法より複雑な要因がからんでいることである。すなわち、捕食動物は必ずしも餌動物全体を食うとは限らないこと、生体内の半減期は物理的半減期よりはるかに多くの要因によって左右されることなどである (KIRITANI & DEMPSTER, 印刷中)。

生体をふくむ自然には存在しない稀元素を利用する方法もある。Itô ら (1972) は、Eu¹⁵¹ を用いてハスモンヨトウとその捕食動物の関係を調べたが、この場合も天敵相を明らかにする質的な面のみで、量的評価には同位元素と同じ問題が残される。

以上述べたように、今後の利用に有望なのは血清法で

あるが、血清、同位元素の利用は、ある餌動物をめぐる天敵（捕食者）相を明らかにし、かつどの種類が天敵として重要なかを検討するには有効である。夜行性や地下生息性の天敵には有効である。また、推定に必要なパラメーターがわかれば、個々の捕食動物種の捕食量も推定が可能になる。除去法では困難だった、捕食動物の餌密度に対する反応形式も調べやすい点も、大きな利点である。ただ、捕食動物の個体数がわからないと捕食量が計算できない点は難点である。

B. 3. 直接観察法

前述の食痕法に共通した欠点は、天敵の取り除きや、餌動物のつけ加えという人為操作が入ることである。捕食や寄生が寄主密度によってその強度が異なることを考えると、この人為操作が推定値に決定的な影響を与える場合も考えられる。これに代わる方法としては、捕食動物の捕食頻度を直接野外で観察することより捕食量を推定する方法である。

守本(1960)は、アシナガバチで、STORTENBEKER(1967)は、トンボ、ムシヒキアブについてこの方法を用いている。これをより普遍化したのが KIRITANI ら (1972) が水田のクモの捕食量推定に使用した方法である。

捕食動物 A 種による餌動物 α 種の 1 日の株当たり捕食量 (n) は、

$$n = F \cdot C \cdot \frac{1}{P}$$

で与えられる。F は 1 日のあらかじめ定めた時間（たとえば、午前 10 時より 12 時）に調査したときの株当たり A による α の捕食頻度、A 種がおもに夜行性なら午前中の捕食頻度からは 1 日の捕食活動を推定できない。そこで 24 時間を捕食活動の日周期で補正した生物的時間 (C) を補正項として入れる。P は餌 α 種 1 頭を食うに要する時間を 24 時間で割った値、すなわち発見確率である。この推定を定期的に行なってグラフにプロットし、各点をつないだ折れ線と X 軸でかこまれた面積がその期間中の全捕食量となる。

この方法では、捕食動物の食餌の内容がわかるうえ、とも食いの場合でも応用できる。また、捕食動物の個体数の推定を行なう必要がない。ただ、捕食が直接観察できない地下生息性の種類では適用できない。また、観察に伴う攪乱効果も種類によっては大きい。餌を消費する時間は、捕食動物の種類によってはかなりふれるものがあり、このような場合、上式の P に影響して推定値をくわらせる。

結 論

天敵のうちでも捕食動物の役割の量的評価は、依然として多くの困難な技術上の問題をふくんでいる。どの方法にも一長一短があり、研究者は、研究対象に応じてもっとも適当だと思われる方法をとる以外にはない。捕食動物の研究においては、少なくとも食痕法のいずれかによる直接的な捕食の証拠に基づいた推定が採用されることが望ましい。

天敵の効果の測定は、以上に解説したどの方法によっても完全にカバーできない問題を残している。それは捕食や寄生に伴う寄主動物への間接的影響である。たとえば *Metaphycus* が好適寄主を探すためクロカタカイガラムシに産卵管を突きさすためなどによる死亡は被寄生個体の 3.5 倍にも達する (DEBACH & BARTLETT, 1964)。また、捕食動物の攻撃を回避するため餌動物はしばしば寄主植物から吐糸などによって落下するが、ハスモンヨトウのふ化幼虫集団がコサラゲモによって攻撃された場合には、このような攪乱効果によって死亡する個体は、実際に捕食された個体の 10 倍近くになる (NAKASUJI ら, 1973)。このような事実は間接的な評価法では見過ごされてしまう。ここに述べた各種の評価法を使用するにあたって、ち密な注意深い観察が伴って初めてその有効性が発揮されることを明記しておかなくてはいけない。

おもな文献

- DEBACH, P. (1946) : J. Eco. Entomol. 39 : 695~697.
 DEMPSTER, J. P. (1960) : J. Anim. Ecol. 29 : 149~167.
 ——— (1968) : in "Insect Abundance" Blackwell Sci. Pub. pp. 8~17, Oxford.
 DIXON, A. F. G. (1970) : J. Anim. Ecol. 39 : 739~751.
 KIRITANI, K. et al. (1972) : Res. Popul. Ecol. 13 : 187~200.
 ——— & J. P. DEMPSTER (1973) : J. Appl. Ecol. 10 : 83~92.
 ÔTAKE, A. (1970) : Entomophaga 15 : 83~92.
 PICKAVANCE, J. R. (1970) : J. Anim. Ecol. 39 : 715~724.
 POLLARD, E. (1969) : Ent. exp. & appl. 12 : 118~124.
 SMITH, H. S. & P. DEBACH (1942) : J. Eco. Entomol. 35 : 845~849.
 SOUTHWOOD, T. R. E. (1966) : Ecological methods. Methuen & Co. Ltd. London, pp. 391.

捕食者に対する昆虫の防御行動

東京農工大学農学部害虫学研究室 いし わたり たけ とし
石 渡 武 敏

種を細かく分化することによってこの地球上に非常な繁栄を続けている昆虫類は、その反面多くの脊椎動物の重要な食物源となっている。彼らもまた様々な生存の方法を発達させてきているが、外敵に対する防御行動は最も重要なもののひとつであるに違いない。

カメムシ類の放出する強烈な悪臭は、その外敵に対する防御効果が完璧であるかのような印象を与える。また、夜行性のヤガがコウモリの発する超音波を感受すると、羽を背中たたんで地面に落下するという事実も、完全な防御法のひとつであると考えられがちである。ところが、実際には多くの捕食者がカメムシを食っており、コウモリもガを常食としていることがわかっている。

これらのことは、防御行動の効果を全く否定するものなのだろうか。さらに外敵に対する完璧な防御とはいったいどういうものなのか。これらの問いに答え、防御行動の真の意味を知るには、やはり捕食者と被食者が出会う個々の現場を、もう一度違った角度から見直してみるべきである。

本稿では、昆虫個体のもっている防御手段の中でとくに行動に関するものを取り上げ、大きく三つに分類して紹介したい。また、種の維持におけるその役割と進化との関係についても少し考えてみたい。

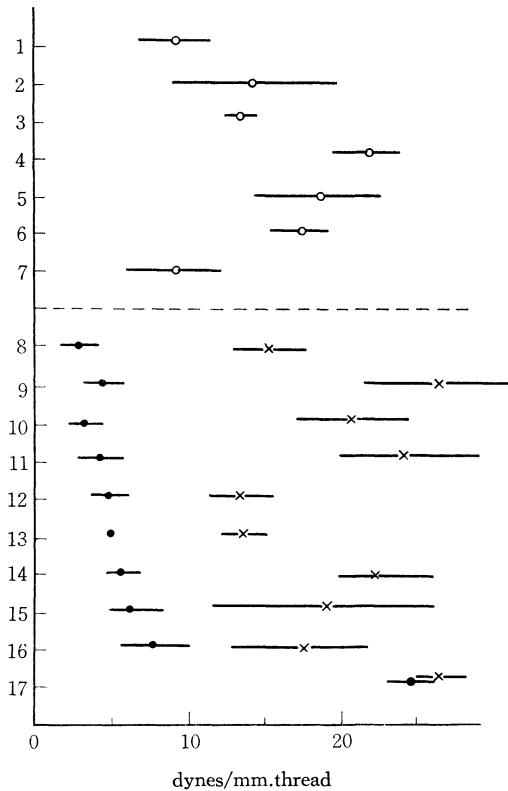
I 逃避的な防御

捕食者に発見される前にその気配を察知し、すばやく身を隠したり現場から飛び去ったりすることができれば、それは最も簡単で効果的な防御手段になるはずである。ハムシ類の成虫は少なくともわれわれ人間に対しては、近づいただけで植物体から落下しそのまま擬死状態を続けるし、イナゴやカメムシなどは葉の裏側へ回りこみ、相手の動きにつれて常に反対側へ移動しようとする。また、体の扁平なゴミムシ、ヒラタカメムシ、ゴキブリなどは石の下やすきまに逃げこみ、トンボやセミ、ハエは敏速に飛び去る。このような逃避行動が大きな防御効果を持っていることは、われわれが野外でケガをしている虫にほとんど出会わないことから想像される。実際に、うまく飛んだり歩いたりできないようにした昆虫を地面においておくと、必ずアリがやってきて運び去ろうとする。

また、多くの昆虫のもっている鱗粉や細かい毛は、そ

れが体から非常に離れやすいという理由で防衛的な役割を果たしている。たとえば、体中にろう質の粉をつけているコナジラミや、ぬけやすい毛でおおわれているトビケラなどは、明らかにクモの糸から脱出できるらしい。同様のことが総尾目の昆虫にもあてはまり、彼らはモウセンゴケのトラップに付着することからまぬがれているし、場合によってはアリの攻撃からも逃亡することができるといわれている。EISNERらは実験的にそれを証明した。ここでは1964年の論文から簡単に紹介する。まず、実験室内で、走光性を利用して各種の昆虫類にクモの網目を通して見ると、鞘翅目、半翅目、脈翅目などの飛しょう昆虫はそれに付着してしまいが、鱗翅目とくに小蛾類は、クモの糸に鱗粉を残して飛び去ることを確かめた。次に、7目17種の昆虫について、その表皮を切り取り実際にクモの糸を付着させて、再び離れるのに要する力を、特殊な装置を使って実測した。鱗粉や毛を翅にもっていないトンボ、バッタ、ハゴロモ、タガメ、アブ、ジガバチなどでは、その力が糸1mm当たり10~20 dyneであるのに対して、非常にぬけやすい毛や鱗粉をもったトビケラやガは、その半分の力で離れることが明らかになった。この場合でも、鱗粉や毛をブラシでこすって取り除いてしまった翅では、その力の2~3倍を要するようになった。また、この実験で唯一の例外がアゲハチョウで、鱗粉があってもなくても同じように高い値を示したが、これは鱗粉が比較的しっかりと翅に定着しているためであった。アゲハの仲間も、体も飛しょう能力も抜群に大きく、小さなクモの巣などは簡単に破ってしまうらしい。

逃避のための特殊な方法を進化させている種も少なくない。CURIO(1965)はカラスジミ *Thecla* の仲間でもおもしろい行動を観察している。彼らは後翅に尾状突起をもっており、翅を閉じて静止しているとき裏面のしま模様は後端に集中するように見える。さらに着陸する瞬間に向きを変え飛しょう方向に尾端を向ける種や、垂直の面にとまって頭を下に向け、尾状突起を触角のように動かす種もみられる。同様にビワハゴロモの1種も後端に触角状の突起をもち、前翅の後方には目玉模様をもっている。これらは、鳥などの捕食者が予想するのとは全く逆の方向に飛びたつことに意味があるわけであるが、実際の効果については不明である。



17種の昆虫の翅にクモの糸を付着させたとき再び離れるまでに要する力 (EISNER et al., 1964)

1, 2: トンボ, 3: バッタ, 4: ハゴロモ, 5: タガメ, 6: アブ, 7: ジガバチ, 8, 9: トビケラ, 10~15: ガ, 16: マダラチョウ, 17: アゲハ

○ 無処理, × りん粉, 毛をこすり取った翅

さらに興味ある逃避法が LINSNEMAIR (1963) によって報告されている。ある種のハネカクシ *Stenus* は、防衛物質を腹部末端から分泌するが、水に落ちたときにそれを放出すると、その場所の表面張力を減少させ、結果的に 40~75 cm/sec の速さで 15m 以上を前進することができるそうである。

最後に特殊な例として、コウモリに対するガの逃避行動をあげておく。ガがコウモリの声を聴くことができるという事実は、1877年に WHITE によって報告されているが、それが何の意味をもっているかは全くわからなかった。約 70 年後に GRIPHIN と GARAMLOCATE (1941) が、コウモリの飛行は彼らの発する超音波 ultrasonic chirps の反射音を受感することによって行なわれていることを証明して以来、ROEDER らの一連の研究によってその複雑な関係が明らかになってきた。コウモリの sonar に対抗する第一の手段としてガは全身に細かい毛

をもって超音波を吸収しようとした。また、ヤガ科のある種のガは、超音波を受感できる装置を背面に備え、コウモリの発するそれを 30~40m 離れて聞いたときは明らかにその方向を知ることができ、その場から離れようとするのが観察された。このとき、コウモリ自身の聴覚範囲はその 1/10 以下であるので、この捕食者はあたかもガの定位をさまたげるように全くランダムなジグザグ飛行をする。さらにコウモリがガを発見して一直線に近づいてくると、両者の飛行速度の違いからもはや逃亡するのが不可能であることを知ったガは、そのまま地面に落下してしまう。ROEDER はスピーカーから人為的な超音波を与えても、多くのガやクサカゲロウなどに落下行動がみられるのを確かめ、写真撮影にも成功した。しかし、コウモリのほうも、この質量ともに最適な食物であるガの行動を見逃してはいない。ガが落下し始めると同時に、あたかもその軌道を計算しているかのように方向を変え、ガが地面に着く直前に捕えるという行動を発達させてきた。ガのほうもただ落ちるのではなく、急降下したり、キリミ状にゆっくり落ちたりして抵抗するが、ぼう大な写真の分析から、10 回のうち 6 回までコウモリは、落下中のガを捕えてしまうことがわかった。

II 攻撃的な防御

国家間の戦いはともかく、将棋や囲碁の勝負では、攻撃が最大の防御であるといわれている。昆虫の世界でも相手を少なくとも瞬間的には驚かせ、ちゅうちょさせる武器を備えたものが知られている。多くの場合、それは化学的手段であるが、他にも明らかに攻撃的であると思われる行動が観察されている。

1 化学的防御手段

意外なほど多くの昆虫が生物活性のある化学物質を作る腺をもっており、主として外敵におそわれたときに放出するので、それらは防衛物質 Defensive substance といわれている。近年の分析機器の発達により、その化学成分は続々と解明されており、放出方法や生物活性もあわせて調べられている (EISNER, 1970 の総説など)。ここでは放出行動についてのみ紹介する。

アゲハ類の幼虫は頭部背面から臭角 (osmetrium) とよばれる袋状の腺を反転させてツノのように突出し、臭気を放出する。指やピンセットでかるくつまむと、それにツノが触れるようになるまで体をそらせることもする。同じ方法で、ある種のハネカクシは、腹部末端のサック状の腺を反転させ、外敵におしつけようとする。

ハムシやジョウカイの幼虫やムカデは、体の側面に 1 列になった放出孔より分泌物をにじみ出させる。また、

その小滴を自らの体表になすりつけたり、場合によっては外敵に直接つけたりする種も知られている。

第3のタイプは、オサムシ、ゴミムシ、カメムシ、ゴキブリなど多くの無脊椎動物が行なう放出法で、液体状の分泌物をスプレーする。この場合でも、外敵の目をねらって50cmも飛ばす種や、自らの体表につける種が知られている。また、ある種のホソクビゴミムシ *Brachinus* は、放出の直前に2種の物質を化学反応させ、100°Cもの高温のガスを発射することができる。

これらの防御行動の野外での実際の効果についてはほとんどわかっていない。ただある程度のことは推定できるはずである。以下に、カメムシを例にとって調べてみた。

まず、悪臭を放っているカメムシを飼育中のニワトリ、ネズミ、カマキリ、オサムシ、アリなどに与えてみてアリ以外の捕食者が平気で食ってしまうことを観察した。また、石川県では、戦前イネのクロカメムシの防除にアヒルが用いられたことがあり、早朝の空腹のヒナが水田に放たれたとき、1時間に200頭ものカメムシを食べたことが観察されている。また、野鳥類の胃の内容物を調べた報告をみると、キツキなど少なくとも9種の鳥がカメムシを食べていたし、いわゆる『モズのハヤニエ』にも、しばしばカメムシが発見されるらしい。桐谷(1970)はミナミアオカメムシの有力な捕食者として、各種のクモ類、ムシヒキアブ、カメムシ、カエルなどを観察している。

さらに、筆者はこれまでに200種に近いカメムシ類を採集してきたが、近づいただけで臭気を出したカメムシをみたことがない。一般にカメムシは、その体に触れられるような刺激がなければ臭気を出さないとはいえる。多くの人がカメムシの臭気をいやがるのは、手でつかんだときや、戸の間に押しつぶしてしまったときである。これは手をもたない、いきなり口の中に入れてしまうようなタイプの捕食者、たとえば鳥、カエル、ヘビなどには全く無効であることを示している。たとえすぐはきだされたとしても、ケガをしていることは確かであり、Iで述べた逃避的な防御ができなくなるからである。このことの間接的な証拠として、カメムシに擬態している他の無脊椎動物が、現在、たぶん発見されていないだろうということをあけておく。

次に、選択性(好き嫌い)を調べるために簡単な実験を行なった。ガラスポットに、ほぼ同じ大きさであるナガメ2令幼虫と、ダイコンアブラムシ無翅胎生雌虫を同数ずつ、同一の寄主であるアブラナとともに入れ、捕食者としてオオカマキリ1令幼虫を放った。約24時間の観

察の結果、この両者は全く区別なく食われてしまい、少なくともカマキリは、ナガメ幼虫のもっている防御物質を問題にしていないことになった(石渡、未発表)。

これに対し、REMOLD(1962)、TSUYUKIら(1966)など多くの研究者が、カメムシの臭気はアリに対して有効であることを報告しており、筆者も大型容器内に営巣したアリの集団は、ナガメ幼虫を少なくとも3日は捕食していないことを確かめた。アリに対する防御効果が大きいことは、自然界ではかなり大きな意味をもっているはずであるし、カメムシの防御物質といわれているものが、アリの Alarm pheromone と構造が似ているということとあわせて、非常に興味深い事実である。

2 物理的防御手段

カマキリの前肢、コロギスやスズメバチの大腮などの攻撃的な手段となるものが、防御にも役だつと考えられる場合のほかにも、多くの昆虫類で物理的な防御法が知られている。

Harpyo spinner というシャチホコガの幼虫は、シッポに2本のムチをもっていて、アリなどの攻撃を受けるとそれをふりまわして追い払うことが観察されている。また、マツノキハバチの防御行動を細かく研究した PROP(1964)は、幼虫が体を急激にU字型にそらせたり、震わせたりして、鳥をおどかしたり寄生者をふりおとしたりする行動を報告している。*Trogoderma variabile* というカツオブシムシの幼虫は、腹部に顕著な毛のフサを持っていて、外敵におそわれたときにそれを相手の体に付着させて動けなくする。これはとくに小さなアリなどの外敵に対しては、効果的な防御手段となるらしい。また、ある種のトガリバの幼虫は、体一面にもっている突起の先端部に粘液質の小滴をつけて、寄生者の接近を防ぐといわれている。さらに各種の甲虫類、バッタ、鱗翅目の大型幼虫などは、体液や腸の内容物を大量に吐き出すが、これも小さな外敵に対しては攻撃的な防御法になっていると考えられる。

3 その他の攻撃的な防御手段

スズメガの仲間には、後翅に大きな目玉模様をもった種がいる。ふだんは保護的な色彩の前翅と、動かないでじっとしているという行動によって、鳥などの捕食者に見つからないでいるが、いったんおどかされると前翅を急に広げ、後翅にある鮮やかな目玉模様を見せる。この目玉模様は、フクロウなどの肉食性の鳥の目とそっくりであり、ガを捕えようとした鳥は攻撃をためらう。BLEST(1957)はこの行動を詳細に研究し、目玉模様をもたず保護色だけにとまっているガには、この前翅を突然広げるといふ行動は見られないことを示した。また、

目玉模様をもっているガでも、それを初めから見せておくようにすると、簡単に食われてしまうことを観察し、誘示を急に行なうことが必要であることを明らかにした。さらに確実にするために、彼は *Tenebrio* の幼虫を板の上におき数種の鳥に与え、まさに捕食しようとしたときに、突然そのエサの左右にいろいろな模様を映しだす実験を行なった。普通ならちゅうちょせずに食う鳥が、みなおどろいてとびのいたが、1対の大きな目玉模様を映しだされたときに、他のすべての模様よりも効果的であった。

同じガの間でも、幼虫時代に大きな目玉模様をもっているものも多く、皮膚の下や腹側に目玉模様があって、急にそれを示す種や、もち上げて前後にはげしく振る種などが知られている。また、オーストラリアに住む *Eurycnema goliath* というナナフシは、ナナフシ界の鉄則に反して、外敵におそわれるとそれまで前翅の下にかくされていた赤い部分を急に誘示し、後肢の基部にある目玉模様を見せてはげしく動かし。これらの行動はすべて、目玉模様が捕食者の外敵の目に似ているという点で、あるいは鳥類が何か未知の理由で、明らかにこれらの扁心円模様を嫌うという理由で、攻撃的なものとなるであろう。

他にも、コメツキの成虫やある種のチョウの蛹が突然音を出すことが知られており、ビックリさせる効果をもっていると思われる。

III 謀略的な防御

昆虫がなんらかの手段によって外敵をだまして身を守るというしくみについては、古くから多くの研究者の興味の対象となってきた。とくに身体の色や形を他の何かに似せて、外敵を視覚的にあざむくという例は多く、少なからず実験も行なわれて野外での実際の効果について調べられている。Corr (1942) は、色や形がそれぞれ目立たせるものと隠すものがあることを整理し、多くの例とともに1冊の本にまとめた。われわれは、隠蔽色、標識色、隠蔽の擬態 *Mimesis*、標識の擬態 *Mimicry* の区別をはっきり認識しなければならない。

これらのおどろくべき精密さをもった色や形が単なる偶然の結果でないことは、その行動と考えあわせてみればよくわかる。ナナフシがいくら木の枝に似ているといっても、常に効果的な背景を選び、さらに全く動かないでじっとしているという行動が伴わなければ、外敵に簡単に見やぶられてしまうはずである。実際には、足などが何かに触れられた場合、まるで枯枝が下に落ちるようにさりげなく足を切り離すところまで、彼らはする。

オオシモフリエダシャクの黒化型と白色型のガが選んだ背景の色 (KETTLEWELL, 1955より)

	黒色のガ	白色のガ	計
黒い場所	38	20	58
白い場所	21	39	60
	59	59	

KETTLEWELL (1955) は工業黒化として有名なオオシモフリエダシャク *Biston betularia* を用いて、ガが自らの体色に有利な背景の色を認知することを証明した (上表)。

逆に、自分を目立たせようとする擬態もよく知られている。*Eleodes longicollis* というゴミムシダマシは、外敵におそわれると腹部をもちあげ、逆立ちしてその末端から防御物質(ベンゾキノロン類)を分泌する。ところが、同じアリゾナの砂漠に住むこれとよく似た *Magasida obliterated* というゴミムシダマシは全く同じ行動を外敵に対してとるが、彼らは防御物質といわれるものをもっていない (EISNER, 1966)。

同じ例は、ハチとそっくりなハナアブにもみられ、この役者もハリをもっていないのにハチと同じように腹を曲げてさす動作をくり返して行なう。

これらの行動の野外での実際の効果については、やはり、ほとんどわからないといってよいが、保護色だけの効果についてはかなりの実験が行なわれている。詳しくは日高 (1961) が紹介しており、実験方法も考察されている。従来の方法では、実験区画の広さと実験継続時間が異なる場合には、同等に比較できないことが示され、日高ら (1959) の方法はその点を改良した。簡単に引用してみる。アゲハの褐色蛹と緑色蛹各2個ずつを、1辺が10cmの正方形の頂点にくるように芝生にならべ、これをひとつの組として同様な組を多数作り、ニワトリを放す。ニワトリがどれかの組に近づき、最初の1個をついばんだらその蛹の色を記録する。実験は夏の緑色の芝生と、晩秋の枯れた芝生で行なわれた。それぞれ、前者は緑色蛹、後者は褐色蛹を *protected* と考えてデータをまとめると、40回のうち最初に *protected* が食われたのは12回であった。2回目に食われた蛹も同じ傾向を示した。さらに保護色の有効性の限界についてもふれており、それを上記の実験の *protected* の生残率である60~70%とし、けつして100%にはならないことを推測している。

別の手段で外敵をあざむいて身を守る種も知られている。クサカゲロウ *Cassida nubiginosa* の幼虫は、よく目だつ脱皮がらや排せつ物をまるめて、体の後につけて歩

き回る。これはある場合にはカムフラージュになり、サシガメの攻撃をそこに向けさせることもできるといわれている。同じことが網を張るクモにも見られ、彼らはにせの住み家を目だつ所に作っておき、外敵の注意をそこにそらせる。これらの例は、まだ数多く知られているが、紙面が限られているので最後にひとつだけ興味ある例を紹介する。

マレーの食虫植物 *Nepenthes* の壺状のトラップは、昆虫にとって最もおそろしい所である。雨水などが入らないように半開きのフタをつけた壺の上部入口付近は、昆虫を誘引するミツの臭いを出しており、そのすぐ下からはすべりやすいワックスになっている。壺の底には消化液が入っており、落ちてきた昆虫のキチン質以外はすべて溶かしてしまうような場所であるが、ここにも昆虫はいる。ある種のアエヤカの幼虫は、この食虫植物の酵素を分解することができる。そして彼らにとってこの場所は、外敵のいない最も安全な所となるばかりでなく、食物として半分消化された他の昆虫を何なく手に入れることができるのである。さらにある種のカニグモは、すべりやすい部分に糸をかけて安全な台座を作り、中に落ちてくる昆虫を待ちうけることができるし、植物の消化液に耐える外皮を持っているので、危険がせまったことを知ると、底にある昆虫の残骸の中に身をかくすこともできる。場合によってはその外敵も彼らの食物となりうる。

IV 昆虫の防御行動と進化

以上のように、昆虫類は長い進化の過程で、外敵に対する様々な防御法を発達させてきたが、そのどれをとってみても個体の行なう防御行動は、絶対的な効果のあるものではなかった。もちろんその行動が特定の外敵に対してでも、捕食者すべてを対照にした場合であっても、全く同じことであった。有名な行動学者 TINBERGEN が指摘したように、食物源となる種はけっして外敵に対して完全な防御行動ができない。被食者が防御手段を改良すると、敵も攻撃の効果を増すように工夫するからである。逆に被食者のほうからみても、たとえばカメムシがその悪臭ですべての捕食者を寄せつけなくなった状態というのやはり異常である。ある程度天敵がいるということは、種の存続にとって不可欠な factor のひとつである。

もちろん、このことが防御行動そのものの効果を否定しているわけではない。捕食者は被食者の数が有限であ

ることをけっして知らない。被食者が防御行動を全く行なわなければ、そのどちらかが亡びてしまう運命にあるといえる。

ここで、個体維持における防御行動の不完全さは、捕食者との出会いにおいて食われるべきものの割合を少しだけ下げるという意味で、種の維持にとっては完璧なものとなってくるのである。そして少なくとも現在は、多少の個体数の変動はあるにしても、食うものと食われるものがともに生き続けているというまぎれもない証拠によって、われわれは、すべての生物がなんらかの形で他の生物の食物になっているという、異種生命間のみごとな調和をみいだすことができる（もちろん‘多少の個体数の変動’とか、‘みごとな調和’というのは、人為的な力が加わっていない場合のことであり、農業・林業、あるいは他地域からの侵入という異常な状態においては、彼らのあるものは害虫という呼び方をされ、時々大発生をくり返すのである）。

この全生物が調和して生存しているという事実を認めるならば、さらにこれまで見てきた昆虫の防御行動の完全性を考えると、現在われわれが見ることのできる生物種は、すべて環境（もちろん外敵も含めて）に対してりっぱに適応しているものであり、みな自然淘汰で選ばぬかれてきたものばかりでははずである。彼らは、環境が変わらないかぎりこれ以上変化する必要がないのであり、それよりも大切なことはただ現在維持ということなのかもしれない。食痕まで作ったコノハチウの翅やコウモリとガのみごとな関係は、現在は進化の停滞期であるかもしれない、ということを考えさせるのに十分な力を持っている。

末筆ながら、多くのご教示をいただき、また、筆者の話し相手になっていただいた本学の日高敏隆教授、当研究室の大崎憲生氏に厚くお礼申しあげる。

おもな参考文献

- COTT, H. (1957): "Adaptive Coloration in Animals." Methuen. London.
 ROEDER, K. (1967): "Nerve Cells and Insect Behavior" Harvard Univ. Press.
 EISNER, T. (1970): "Chemical ecology" Academic Press より。
 ヴィクラー, W. (1970): "擬態: 自然も嘘をつく" 平凡社 (羽田訳).
 日高敏隆 (1961): 科学 31: 417~421.
 EISNER, T. (1964): Science 146: 1058~1061.

寄生性昆虫に対する寄主昆虫の防御生理

京都大学理学部動物学教室 ^{きた} ^の ^ひ ^で ^お
北 野 日 出 男

はじめに

生命の基本的特徴は外部から“秩序性”を取り入れることによって自己の“秩序性”を維持することにあるといわれる (SCHRÖDINGER, 1948)。あらゆる生命は自己の“秩序”を乱そうとする他の異物 (生物または無生物) に対し“秩序”を維持するための生体防御機構を具有している。生命の特徴をこのように捉えた場合、寄生生物の“種”の維持は寄主生物の“秩序性”維持の“監視”機構を大きく乱すことなく、寄生生物がいかにして寄主の“監視”の眼を逃れるかにかかっていると見える。ここに、寄生現象の生物学的面白さの一面がある。

筆者は昆虫類の相互間にみられる寄生現象のうち、ある寄主とその寄生昆虫の間に存在する寄主特異性の問題に関心をもち、とくに、寄主体内に産下された体内捕食寄生昆虫 (以下寄生昆虫と略す) の卵またはふ化後の幼虫が寄主にとって本来異物であるにもかかわらず、なぜ生体防御反応を被らないのかという問題および寄生昆虫の、寄主に対するこのたぐいの“適応”がどのようにしてつくりあげられてきたのかという問題に興味をもっている。この問題の概要は以前 (北野, 1969b, 1970) 述べたこともあるので、ここではそれらとの重複をできるだけ省いて話を進めてみたい。

寄主昆虫の生体防御反応には寄主体液の液性要因による寄生体の発育阻害、致死作用 (passive immunity) と寄主の血球による侵入寄生体の被包化 encapsulation 作用 (active immunity) とがある (GRIFFITHS, 1961; NAPPI and STREAMS, 1970)。寄主の生体防御反応は現実にはこれら二つの防御作用が個々に生起する場合、または輻輳して生ずる場合がある。

I 寄主の passive immunity

—Noncellular defense reaction—

寄主の passive immunity による寄生昆虫の死亡は、寄生体の発育に不適当な寄主の代謝産物が寄主体液内に存在する場合や寄生体の発育に必要な物質が寄主体液の一部または全く欠けている場合、または、この両者の組み合わせによって生ずるものと考えられる (GILMORE, 1938; FLANDERS, 1942; HOUSE and BARLOW, 1961; LANGE and BRONSKILL, 1964)。最近、TAYLOR (1969)

により無脊椎動物の生体防御機構における polyphenol-phenoloxidase system の重要性が述べられている。JUNNIKKALA (1968) はアオムシコマユバチの寄生をうけたオオモンシロチ ヨウ *Pieris brassicae* の5令幼虫の体液に“peptide I” (= tyrosine) が欠けている事実を報告し、筆者 (1969a, 1972) はアオムシコマユバチの寄生をうけたモンシロチ ヨウの5令幼虫の、異物に対する encapsulation 能力が低下していることをみた。また、EL-SHAZLY (1972) によるとアブラムシの1種 *Neomyzus circumflexus* はそのヤドリバチ *Aphelinus asychis* の1令幼虫に対して encapsulation を示すが、この寄主を3世代続けて phenylalanine と tyrosine を欠く人工飼料で飼育した場合には、その encapsulation 発現能力が極度に低下するという。これらの報告例を通じて、体液内の tyrosine がどのようなやり方で encapsulation 発現に関与しているかは不明であるが、encapsulation 発現の液性要因の一つにこの物質が関連している可能性が暗示されよう。しかし、また、アオムシコマユバチ寄生のモンシロチ ヨウ5令幼虫の血球の異物に対する不感受性は他の原因による可能性も考えられる。すなわち、DAHLMAN (1970) は *Apanteles congregatus* の寄生をうけたスズメガの1種 *Manduca sexta* の幼虫体液内の trehalose 量が減少していることをみている。このことは、終令近くの *Apanteles* 幼虫の摂食物が寄主の、主として脂肪体であることから当然のことでもあろうが、被寄生寄主体内血球の遊走または異物への接着時に必要とする energy source (竹市, 1972) が欠乏し、血球の代謝活性が低下しているために異物に対する感受性が低くなっているとも考えられよう。この点は今後吟味してみたい問題の一つである。以上述べてきたことは、いわゆる passive immunity そのものの問題としてよりもむしろ、次に述べる active immunity の inducer または inhibitor として液性要因が関与している可能性のあることを示したものである。この点に関する記述が JONES (1970, p. 11~12) によってなされている。

II 寄主の active immunity

—Cellular defense reaction—

血球の分化した発育段階にある昆虫類の血液腔 haemocoel 内に単独の血球では取り込み (phagocytosis) 不

可能な大きさの異物が侵入した場合、異物は多数の血球によりとり囲まれる(口絵写真①)。このような生体防御反応を Encapsulation (以下“防御反応”と略す)とよび、昆虫類の internal metazoan parasites に対する唯一の primary defense reaction と考えられている(SALT, 1963, 1970)。

寄生昆虫の卵の大きさは、寄主血球のそれよりも大きい。したがって、これらの卵を異物と認めた寄主血球は卵を被包化することにより、自己の体内環境から隔離し、異物を体外に排除したと同じ結果を生体にもたらす。

1 体内捕食生活の多様性—“防御反応”を免れるために—

かつて、昆虫の“防御反応”は自然ではその寄生が知られていない“よそも”の寄生昆虫 alien parasitoid の卵または幼虫に対してのみ生起し、正常な host-parasitoid 関係にある寄生昆虫 habitual parasitoid に対しては生起しないものと考えられていた(SALT, 1961)。しかしながら、正常な host-parasitoid 関係にある寄生昆虫の、寄主体内での生活様式が調べられるにつれ、多くの habitual parasitoid が寄主の“防御反応”を受けることが明らかになってきた。この場合、寄生昆虫は寄主血球と直接接触することをさけるというきわめて巧妙なやり方で寄主の“防御反応”を免れている(SALT, 1968; 北野, 1969 b)。すなわち、寄主の nerve cord または brain 内でその胚子発生を完了するハラビロヤドリバチ科の *Trichacis remulus* や *Inostemma piricola* (MARCHAL, 1906)、また、寄主(ヤガの1種 *Porosagrotis orthogonia*)の食草とともに嚥下されたヤドリバエの1種 *Gonia capitata* の卵は、寄主の消化管内でふ化し、その1令幼虫は食物をほとんどとることなく胃腔膜と中腸壁の間に数日間とどまり、その後腸壁を食い破って、おそらく、だ腺導管を経て脳に達し、そこでもあまり摂食することなく数日間とどまった後、血液腔内にてでて発育を完了する例もある(STRICKLAND, 1923)。この際、興味深いことは、腸壁を破って脳に達する前の幼虫が血液腔内に直接だった場合には、はげしい“防御反応”を被るにもかかわらず、前述のように、1度脳に達した幼虫が血液腔内にもどった場合には、もはや“防御反応”を被らないという事実である。このように、発育のある段階に寄主の組織または器官内に潜入して“防御反応”を免れている例はヤドリバエ科の種に多い。

寄生昆虫の胚子または幼虫が寄主体起原の胚子膜でおおわれていることによって“防御反応”を免れている例も知られている。モンシロドクガに寄生するコマユバチの1種 *Microgaster connexus* (GATENBY, 1919)、アメリ

カシロヒトリに寄生するヒメバチの1種 *Therion morio* (TOTHILL, 1922)などがこの例に属する。筆者(1969 a)はモンシロチョウ幼虫に寄生するアオムシコマユバチ1令幼虫について、その体表をおおう胚子膜を、細い毛細管内に幼虫を通すことにより剝離した場合、寄主血液腔内に注入されたハチ幼虫ははげしい“防御反応”を被ることをみている。このような場合、本来異物である寄生体の胚子膜に対して、なぜ“防御反応”が生起しないかについては不明である。

寄生昆虫の種類によっては、ふ化後多数の自己起原の細胞(SALT, 1968の teratocytes; 北野, 1962の giant cells)(口絵写真②)を寄主血液腔内に放出し、それらが個々に寄主体液より養分を吸収するため(北野, 1965)、寄主の造血能力が低下し、結果的に“防御反応”が低下するという考え方がある(SALT, 1968)。PEMBERTON and WILLARD (1918)はミバエの1種 *Dacus cucurbitae* に寄生するヒメコバチの1種 *Tetrastichus giffardianus* が teratocytes を放出するコマユバチの1種 *Opius fletcheri* と共寄生する場合にのみ寄主の“防御反応”を免れて寄生の成功することをみているが、SALT (1968)はこの現象を *Opius* の teratocytes により、*Dacus* の“防御反応”が弱められている結果であると説明している。SALT (1971)自身も多数の teratocytes を放出するコマユバチの1種 *Apanteles ferrugineus* の寄生をうけているメイガの1種 *Chilo phragmitellus* にヒメバチの1種 *Devorgilla canescens* の卵を移植した場合にのみ、*D. canescens* の寄生が成功し、*Apanteles* の寄生していない寄主に *Devorgilla* 卵を移植した場合には“防御反応”を被ることをみている。そして、teratocytes のこのような“防御反応”抑制作用が寄生昆虫に対して種特異的なはたらきをもたないことから前述のような考え方を提供している。

2 “防御反応”に關する血球の種類および反応の経過

“防御反応”に關する血球は種々の研究者により、主として plasmatocytes であることが知られている(GRIMSTONE et al., 1967; SHAPIRO, 1969; 高田・北野, 1971)。反応の経過については SALT (1970, pp. 33~39, pp. 68~83)により、血球の異物への contact から始まり adhesion, cohesion, aggregation, capsule development, capsule decline の各段階について、電顕による観察例も含めて詳述されているので、ここでは次の点を記すにとどめる。マダラメイガの1種 *Anagasta* sp. の幼虫体内に注入した araldite 小片に対する“防御反応”の電顕による観察から、完成した capsule (注入

72時間後)が形態学的(扁平か紡錘型か)にも、生理学的(多数の大きな cytolysomes や swollen mitochondria を含んでいる necrotic cells が存在するかしないか)にも異なった性状を示す3層の細胞群から成り立っていると述べていることは興味深い。また、capsule 形成初期の血球がその表面に酸性粘液多糖類の分泌を開始しているという REIK (1968)の観察や capsule 構成血球間に zonulae occludentes (閉鎖帯)や desmosomes が形成されているという GRIMSTONE et al. (1967), REIK (1968)の観察は“防御反応”生起・不生起の要因を細胞生理および形態学的側面から考察しうる問題を提起している。ただし、Capsule 構成細胞がいつも3層の血球像からなるとはかぎらず、異物の種類により構成細胞の形態が異なることは確かである。ちなみに、筆者が観察した例ではモンシロチョウ幼虫体内でなんらかの原因により発生が阻止されたアオムシコマユバチ卵のまわりには、同一形態の血球からなる Capsule が形成されていた(口絵写真③)。

3 “防御反応”に対する寄生昆虫の“Passive resistance”と“Active resistance”

種々の寄生昆虫は、寄主の“防御反応”に対する様々な抵抗手段を発達させてきたように思われる(北野, 1969b)。そのような抵抗力に関する問題のうち、筆者がとくに興味深く思うものは、前にも述べたように、寄主の血液腔内に産下された卵またはふ化した幼虫がどのようにして寄主の“防御反応”を免れているかという問題である。この問題に対する説明として現在次の二通りの考え方がだされている(SALT, 1966; NAPPI, 1969)。

(1) Passive resistance

寄主血球が寄生体を異物として識別できないような性質を寄生体がそなえているとする考え方、すなわち、寄生昆虫卵または幼虫体表面の特性が寄主血球の異物識別能を狂わせているとする考え方である(SALT, 1965, 1966)。これは前著(北野, 1969b)でとりあげた DAMIAN (1964)の“Molecular mimicry”説に発想の基盤をおく魅力的な考え方である。脊椎動物とその meta-zoan parasites における host-parasite 関係の進化に関する考察の中で、DINEEN (1963)は脊椎動物の寄生虫に対する immune responses は体内の寄生虫を根絶するほど強烈なものではないことを指摘しながら、このような、寄主の寄生虫に対する immune responses が寄生虫の進化(寄主への適応)に大きな意義をもってしていると述べている。すなわち、ある寄主に寄生した寄生虫がその種を維持(genetic continuity)するためには、その生殖能力が完成するまで寄主体内にとどまらなければならない

い。しかるに、その期間は寄主の immune responses 発現に要する準備期間を越えるものとなろう。このような状態はその host-parasite 関係の進化の過程にあって、immune responses が示す淘汰圧が、寄主に対して抗原性の弱いもの、または、寄主との間の抗原性の隔りの小さいもの(variants)に対してより小さく作用する機会を与えることになる。結局、脊椎動物の寄生虫は、その寄主とは異なった抗原を発現させる genes を切り捨てるか、寄主と似かよった抗原性を獲得した“mutants”が出現するか、または、この両者の組み合わせによるかして現在の host-parasite 関係をつくりあげてきたものであろうと述べている。そして、さらに、寄生虫の抗原性は自然で寄生している寄主に対するほうが、自然で寄生していない寄主に対するよりも弱いという事実を実験的に示している。寄主が脊椎動物であり、異物(antigen)に対する寄主の応答が現代免疫生物学の手法で“物”として明確に捉えられる場合には“passive resistance”の考え方は芽えたものとなってくる。しかし、現段階の昆虫“免疫学”、とくに cell (寄生昆虫卵) to cell (寄主血球)の問題に関する“免疫学”はこの説に対する実証的手法を暗中模索しているというのが現状ではなかろうか。現在、分子種として均一な抗原を寄生昆虫卵または寄主血球表面から単離することが先決であろう。すぐれた免疫生物学者のこの分野への関心が待たれるゆえである。

(2) Active resistance

寄生体の分泌物または代謝産物が“防御反応”の発現を抑制しているとする説である。古くは TIMBERLAKE (1912)がこの考え方の可能性を示唆しているが、筆者自身もアオムシコマユバチを用いた実験からこの考え方を支持する結果を得、その阻止要因を Encapsulation Inhibitory Factor(s) [EIF] と呼んだ(北野, 1969c)。WALKER (1959)はタバコバチの1種 *Pseudeucoila bochei* の卵が寄主キイロシヨウジヨウバエの“防御反応”を免れている原因はこのハチが寄生した場合に寄主血球 plasmatocytes の lamellocytes への分化が阻止されていることであると述べ、また、NAPPI and STREAMS (1969)も3令のキイロシヨウジヨウバエ幼虫に *P. bochei* を寄生させた場合に、被寄生幼虫 lamellocytes の割合が極度に低下していることをみている。筆者(第43回日本動物学会大会, 1972)はアオムシコマユバチをモンシロチョウ3令幼虫に寄生させた場合、産卵後2日目寄主4令初期幼虫の plasmatocytes の割合が control のそれに比べて低いことをみた。また、STREAMS and GREENBERG (1969)はキイロシヨウジヨウバエに *Pseudeucoila*

mellipes のみが寄生した場合にはその卵は寄主の“防御反応”を被るが同時に、または、少し時間をおいて *P. bochei* を寄生させた場合には *P. mellipes* は“防御反応”を免れる事実を観察し、この原因を *P. bochei* 卵からの分泌物または雌成虫の産卵時注入物質に求めている。これらの研究者は寄生体からの分泌物または代謝産物が寄主血球細胞の“防御反応”に関与する細胞への分化を阻害しているか、または、血球の adhesive activity を低下させている(北野, 1972・前掲)のではなかろうかと推測しているが、この考え方の難点は、いまだ寄生体からの分泌物または代謝産物なるものの bioassay 法が確立していないことにある。筆者(1969 a)はアオムシコマユバチを用いた今までの実験から、コマユバチの卵や“巨大細胞”は生きてさえいればモンシロチョウ幼虫の“防御反応”を被らないというあたり前のような結論を得ている。死んだ寄生昆虫の卵または幼虫は habitual host 体内で“防御反応”を被る(SALT, 1956, 1959; FISHER, 1961)。しかし、このことは一般性のあることではなく、また、生きている寄生昆虫は“防御反応”を被らないということにはならない(CUENOT, 1897; MULDREW, 1953; VAN DEN BOSCH and DIETRICK, 1959)。STREAMS (1968) はキイロシヨウジヨウバエを寄主とする western Pennsylvania 産の *P. bochei* を種々の *Drosophila* に寄生させて“防御反応”の起こり方を観察しているが、その実験の中で、*Drosophila paramelanica* や *D. nigromelanica* などのシヨウジヨウバエの幼虫体内に産下された *P. bochei* 卵またはふ化した幼虫は死んでいるものにもかかわらず“防御反応”を被らないという事実をみている。問題はまさに複雑である。寄主の“防御反応”に対する種々の寄生昆虫の抵抗手段の基底にある一般的な原則は、EVANS (1968) がその著書のヤドリバチの章で述べているように、やはり「あらゆる種は異なっており、その一つ一つを研究しなければ、何も一般化することはできない」ものなのだろうか。だとすると、ヒメバチだけでも6万種はある(TOWNES, 1969)といわれる寄生昆虫の、寄主に対する抵抗手段の研究は絶望的なテーマとなる。しかし、アオムシコマユバチの抵抗手段さえ明確な答を得ていないいまの筆者にとって、そのような絶望感は無縁のものであるかもしれない。

おわりに

筆者のヤドリバチ研究の動機は中学時代によんだ岩田久二雄氏の「蜂の生活」や「昆虫と巣」(アルマ叢書)によって与えられた。したがって、最近だされた氏の大作「本能の進化」(真野書店)も胸をときめかせながら拝読

させていただいた。とくに、ところどころに述べられている捕食寄生性の進化や捕食寄生蜂とその寄主との関係についての考察は興味深かった。そして、このような知見と寄主の“防御反応”およびその反応に対する寄生昆虫の抵抗性獲得に関する問題とをあわせ考えた場合、Host-parasitoid 間にみられる寄生昆虫と幅をもった寄主との対応関係の理解は、“防御反応”研究の次元のみからは不可能であり、むしろ、寄主の habitat niche や behavior に対する寄生昆虫の習性学的、行動学的、反応生理学的研究がより必要であることを感ずる。一方、また、寄生昆虫が寄主昆虫の“防御反応”を被るか被らないかは、寄生昆虫にとって、新しい寄主獲得可否の最終段階に関連した問題であるだけに、この現象の正しい生物学的理解は応用昆虫学上きわめて大切なものであるとも考えられよう。稿を終わるにあたって、日ごろ貴重な文献の貸与に多くの援助を賜わっている九州大学農学部生物的防除研究施設の広瀬義躬氏に厚くお礼申し上げます。

おもな引用文献

- CUENOT, L. (1897): Archs. Anat. Microscopie 1: 153.
 DAHLMAN, D. L. (1970): Ann. Ent. Soc. Amer. 63: 615.
 DINEEN, J. K. (1963): Nature 197: 268 and 471.
 EL-SHAZLY, N. Z. (1972): Entomophaga 17: 203.
 EVANS, H. E. (1968): 日高敏隆訳「虫の惑星」早川書房.
 JONES, J. C. (1970): Regulation of hematopoiesis I: 7~65, ed. GORDON, A. S. APPLETON-CENTURY-CROFTS.
 北野日出男 (1969 a): Bull. Tokyo Gakugei Univ. 21, ser. 4: 95~136.
 ——— (1969 b): 動物学雑誌 78: 463.
 ——— (1969 c): 免疫生物学研究会シンポジウム 3: 9.
 ——— (1970): 科学 40 (3): 114.
 NAPPI, A. J. and F. A. STREAMS (1970): Ann. Ent. Soc. Amer. 63: 321.
 SALT, G. (1968): Biol. Rev. 43: 200.
 ——— (1970): The cellular defence reactions of insects Cambridge Univ. Press.
 ——— (1971): Nature 232: 639.
 SCHRÖDINGER, E. (1948): 鎮目恭夫・岡小天訳「生命とは何か」岩波新書.
 SHAPIRO, M. (1969): Immunity of insect hosts to insect parasites. ed. JACKSON, G. J. [Immunity to parasitic animal, I: 211, North-Holland Publishing Co.
 STREAMS, F. A. (1968): Ann. Ent. Soc. Amer. 61: 158.
 ——— and L. GREENBERG (1969): J. Invertebrate Pathol. 13: 371.
 TAYLOR, R. L. (1969): ibid. 14: 427.
 WALKER, I. (1959): Revue suisse Zool. 66: 569.

中央だより

—農 林 省—

○昭和 48 年度植物防疫関係予算について

昭和 48 年度予算の編成作業は、衆議院解散、総選挙の関係で正月早々の作業となり、1月15日の閣議で政府案が決定された。植物防疫課関係の要求額は別表のとおりで内容の充実したものとなった。この予算案（要求額）のうち新しい事業の概要は次のとおりである。

(1) 病虫害発生予察事業については、果樹うどんこ病の発生予察方法の確立に関する特殊調査事業と予察員の特別研修に必要な経費を新たに要求している。特殊調査事業は果樹うどんこ病が近年多発の傾向にあるので、この防除の効率化をはかるうえに重要な越冬感染源から第一次発生を予察する方法を確立しようとするものである。また、特別研修は、近年の病虫害発生様相の複雑化などに対応する発生予察事業の水準を向上させ、事業の近代化をはかることを目的としている。このため予察員を大学、国立試験研究機関などに留学させて予察に関する専門分野の高度な技術を研修させようとするものである。

(2) 病虫害防除組織整備事業については、農作物有害動植物防除実施要綱の主旨に則した総合的、効率的防除体制の確立整備をはかるため、とくに防除組合の育成を強力に推進することとし、これに必要な指導旅費、現地協議会費および地域の実態に応じた防除技術情報の提供費を病虫害防除所費中に計上している。また、総合防除対策の推進をはかるため、天敵利用促進事業にリング害虫クワコナカイガラムシの天敵クワコナカイガラヤドリバチ導入事業を加え、さらに施設栽培地帯の防除の合理化をはかる一環として蒸気土壌消毒技術導入促進事業を開始することとしている。

(3) 農薬残留安定確認調査事業を開始する。農産物中における残留農薬対策については、国民の保健衛生上の見地から農薬残留に関する安全使用基準の設定を初めとして、各種の安全対策を講じているが、さらにこれを推進しようとするものである。この事業は農薬に関する安全使用基準に基づいて農薬を使用したときの残留実態を科学的に追跡調査し、その調査結果に基づいて地域性を考慮した適正な使用技術の指導普及をはかる農薬残留安全追跡調査事業と、地域的な特産物でこれに使用する農薬の消費量が全国的にみて少ないことなどから残留調査の実施されないものについて緊急に残留調査を突

施し、適正な病虫害防除を行ない、かつ、特産物の安全とを期する農薬残留特殊調査事業となっている。

(4) 農林水産航空事業については、赤外線空中写真による農業調査技術の開発事業、農林水産航空事業に従事する操縦士および整備士の技能向上事業および乗員養成費の貸付事業を開始し、これに必要な経費を農林水産航空協会に補助することとしている。農林水産航空事業は、農林水産業の近代化に大きな役割を果たしているが、新規事業はさらにこれを推進しようとするものである。農業調査技術の開発は、ヘリコプタによって撮影した赤外線カラー写真を利用した農業調査技術を開発し、ヘリコプタの導入された地域およびその周辺地域において、農薬散布などの作業後あるいは移動中の時間を活用し、農薬散布などと組み合わせたヘリコプタの複合利用を図りヘリコプタの稼働などを高め作業料金の低位平準化に寄与するものである。また、農林水産航空事業に従事する操縦士、整備士の技能、知識は、事業の効果安全性を大きく左右するので、これらの水準を高め、これを一定の基準以上に保とうとするものである。

農林水産航空乗員養成費貸付事業は、農林水産航空協会が防衛庁に委託して行なっている乗員養成について、従来訓練生は授業料などは無弁済であったのを昭和 48 年度採用者から均等月賦返済の貸付制度に改めたものである。

(5) 農薬慢性毒性試験事業費補助金については、新たに農薬催奇形性試験技術確立費を計上している。残留農薬研究所に対して昭和 47 年度から農薬慢性毒性試験技術確立費を助成しているが、農薬の安全性確保に関する要請は一段と厳しさを加えており、農薬またはその分解物などの体内蓄積による発がん性、催奇形性あるいは遺伝子に及ぼす影響についても科学的に解明が必要となっているので、早急にこの試験技術を確立しようとするものである。

(6) 沖縄県については(1)～(3)のほか特殊病虫害特別防除対策事業に沖縄本島におけるウリミバエ防除事業を加えることとしている。ウリミバエ防除事業は昭和 47 年度、久米島、宮古島群島および八重山群島を対象として開始したが、昭和 47 年 9 月従来発生をみなかった沖縄本島にもウリミバエの発生をみるにいたり緊急対策を講じたが、これを昭和 48 年度も継続実施するものである。

(7) 農薬検査所については、近年の生物農薬の開発

区 分	前年度予算額	48年度要求額	備 考
	千円	千円	
(項) 農 林 本 省			
(農林本省一般行政に必要な経費)			
植物防疫事務費	3,789	4,011	
(審議会等に必要な経費)			
農業資材審議会農業部会費	262	593	
(項) 農 業 振 興 費			
(植物防疫に必要な経費)			
I 本 省 費	1,119,184	1,244,860	
II 植物防疫対策費補助金	9,166	10,688	
16 植物防疫対策費補助金	1,110,018	1,234,172	
1. 植物防疫事業費補助金	820,270	901,655	
(1) 職 員 設 置 費	241,117	264,120	
(2) 事 業 費	579,153	637,535	
(ア) 病 害 虫 発 生 予 察 事 業 費	194,511	219,486	
(a) 普通作物病害虫発生予察事業費	55,269	60,628	
(b) 園芸作物病害虫発生予察事業費	65,963	71,916	
①果樹等作物病害虫発生予察事業費	28,689	32,111	
②野菜病害虫発生予察実験事業費	37,274	39,805	
(c) 防除適期決定圃設置運営費	50,720	58,140	
(d) 高能率調査観察器具設置費	7,580	11,969	回転式孢子採集器 (沖) 2 台 108 台 @ 20,550 円
(e) 野鼠発生予察実験事業費	1,929	2,167	日別昆虫誘殺灯 73 台 @ 133,000 円
(f) 特 殊 調 査 費	10,061	11,239	実施県 10 県 @ 285,533 円 (新規)果樹うどんこ病の発生予察方法の確立 4 県 @ 55,700 円 白葉枯病の発生予察方法の確立 0(550)千円
(g) 予 察 員 研 修 費	883	2,390	(新規)特別研修費 24 人 @ 55,700 円
(h) 初 度 備 品 費	1,037	1,037	
(i) 果 予 察 員 調 査 機 動 力 増 強 費	589	0	(沖) 47 年度限り
(j) 予 察 灯 設 置 費	480	0	(沖) 47 年度限り
(イ) 病 害 虫 防 除 組 織 整 備 費	232,241	294,282	
(a) 植 物 防 疫 事 業 推 進 費	43,632	51,030	
(b) 病 害 虫 防 除 所 費	40,760	57,916	180 カ所 (沖) 4 カ所
(c) 機 動 力 増 強 費	16,425	19,577	
(d) 病 害 虫 防 除 員 活 動 費	92,347	107,522	
(e) 果 樹 苗 木 検 疫 事 業 費	8,033	9,281	実施県 12 県
(f) 病 害 虫 総 合 防 除 対 策 費	12,754	27,749	
①果樹害虫天敵利用促進費	12,754	11,319	4 種 5 県 (新規)クワコナカイガラヤドリバチ利用促進費 2 県 @ 3,533,680 円 (新規)補助率 1/2 10カ所 @ 1,643,000 円
②蒸気土壤消毒技術導入促進費	0	16,430	
(g) ヘリコプター新利用技術展示普及事業費	11,540	14,632	
(h) 異常発生用防除用防除機具購入費	1,750	4,200	(沖) 12 台 @ 350,000 円
(i) 農薬安全用教材費	177	177	(沖) 120 人 @ 1,475円
(j) 共同防除組織育成費	2,195	2,198	
(k) 防除基準範例作成費	102	0	(沖) 47 年度限り
(l) 農薬分析機器設置費	2,526	0	(沖) 47 年度限り
(ウ) 土 壤 病 害 虫 防 除 対 策 費	12,051	11,373	沖繩
(a) 土 壤 病 害 虫 防 除 費	11,082	11,082	
(b) 土 壤 消 毒 機 購 入 費	656	291	
(c) 検 診 指 導 費	313	0	47 年度限り
(エ) 農薬安全対策費	140,350	112,394	
(a) 農薬安全管理対策事業費	108,767	112,394	93 地区 (前年度 90 地区)
(b) 農薬安全処理対策費	31,583	0	47 年度限り
2. 農薬残留安全確認調査事業費補助金	0	22,522	
(1) 農薬残留安全追跡調査事業	0	12,377	47 県
(2) 農薬残留特殊調査費	0	10,145	35 県
3. 特殊病害虫緊急防除費補助金	60,000	60,000	
4. 農林水産航空事業促進費補助金	109,748	117,722	
5. 農薬慢性毒性試験事業費補助金	120,000	132,273	
本 省 計	1,123,235	1,249,464	
(項) 農 林 本 省 検 査 指 導 所			
農 薬 検 査 所	126,446	229,053	
植 物 防 疫 所	1,187,417	1,378,583	

区	分	前年度予算額	48年度要求額	備	考
(項) 地方農政局		千円	千円		
植物防疫事務費		307	343		
合	計	2,437,405	2,857,443		
沖縄開発庁計上					
特殊病害虫特別防除事業に必要な経費		115,773	138,964		
総	計	2,553,178	2,996,407		

の動向に対応し、生物課生物農薬係長の増員が認められ、施設関係では第2共同検査実験室の新営費、化学課検査室の改装費および実験昆虫飼育室改装増築費が認められている。

(8) 植物防疫所については、組織機構整備として出張所(3カ所)の新設、出張所から支所への昇格(4カ所)が認められるとともに業務量増加などに対処するため38名の増員が認められた。施設関係では蒲郡出張所新営(名古屋)他3件が認められている。

○植物防疫地区協議会開催さる

地方農政局主催の昭和47年度植物防疫地区協議会は下記のとおり開催された。

中国・四国地区(鳥取県)	1月23~24日
北海道・東北地区(山形県)	2月7~8日
関東地区(長野県)	2月13~14日
北陸地区(福井県)	2月15~16日
東海・近畿地区(岐阜県)	2月22~23日
九州・沖縄地区(福岡県)	2月22~23日

新しく登録された農薬 (48.1.1~1.31)

掲載は登録番号、農薬名、登録業者(社)名、有効成分の種類および含有量の順。
なお、アンダラインのついた種類名は新規のもので、次の〔 〕は試験段階時の薬剤名。

『殺虫剤』

ピレトリン・DEP粉剤

12678 三共シンヒトンD粉剤 三共 ピレトリン 0.05%、DEP 4%

12679 三共シンヒトンD粉剤 北海三共 同上

12680 三共シンヒトンD粉剤 九州三共 同上

EPBP・ダイアジノン粉剤

12690 ニカコンビ粉剤 日産化学工業 EPBP 3%、ダイアジノン 1%

マラソン・ジメトエート乳剤

12719 住友マラエート乳剤 住友化学工業 マラソン 30%、ジメトエート 20%

12720 三共マラエート乳剤 三共 同上

12721 「中外」マラエート乳剤 中外製薬 同上

マラソン・CYP粉剤

12674 三共シュアソン粉剤 三共 マラソン 2%、CYP 1.5%

12675 三共シュアソン粉剤 九州三共 同上

12676 山本シュアソン粉剤 山本農薬 同上

マラソン・CYP乳剤

12658 山本シュアソン乳剤 山本農薬 マラソン20%、CYP 20%

12659 ヤシマシュアソン乳剤 八洲化学工業 同上

ジメトエート水和剤

12692 住友ジメトエートS水和剤 住友化学工業 ジメトエート 30%

12693 サンケイジメトエートS水和剤 サンケイ化学 同上

12694 山本ジメトエートS水和剤 山本農薬 同上

12695 三共ジメトエートS水和剤 三共 同上

12696 日農ジメトエートS水和剤 日本農薬 同上

12697 クミアイジメトエートS水和剤 クミアイ化学工業 同上

DDVP・DEP乳剤

12688 ミカサベア乳剤40 三笠化学工業 DDVP 20%、DEP 20%

DDVP・マシン油乳剤

12729 トモノールV トモノ農薬 DDVP 5%、マシン油 80%

PAP・CYP乳剤

12702 住友シュアバップ乳剤 住友化学工業 PAP 20%、CYP 20%

12703 ヤシマシュアバップ乳剤 八洲化学工業 同上

12704 サンケイシュアバップ乳剤 サンケイ化学 同上

12705 山本シュアバップ乳剤 山本農薬 同上

12706 三共シュアバップ乳剤 三共 同上

12707 「中外」シュアバップ乳剤 中外製薬 同上

PAP・BPMC粉剤

12689 日産エルサンバッサ粉剤 日産化学工業 PAP 2%、BPMC 1.5%

PAP・PAEPエアゾル

12722 シュットフラワー クミアイ化学工業 PAP 0.05%、PAEP 0.05%

DEP・NAC粉剤

12668 特農ディブナック粉剤60 日本特殊農薬 DEP 4%、NAC 2%

- 12669 三共ディブナック粉剤60 三共 同上
 12670 三共ディブナック粉剤60 北海三共 同上
 12671 日農ディブナック粉剤60 日本農薬 同上
 12672 ホクコーディブナック粉剤60 北興化学工業 同上
 12673 ミカサディブナック粉剤60 三笠化学工業 同上
DEP・CPMC・EDB乳剤
 12733 ファインケムデックサイド乳剤 東京ファインケミカル DEP 5%, CPMC 5%, EDP 10%
MEP・CYP・MTMC粉剤
 12660 住友ツマスミシュア粉剤 住友化学工業 MEP 1.5%, CYP 1.5%, MTMC 2%
 12661 ヤシマツマスミシュア粉剤 八洲化学工業 同上
 12662 三共ツマスミシュア粉剤 三共 同上
 12663 ホクコーツマスミシュア粉剤 北興化学工業 同上
MEP・NAC・XMC粉剤
 12711 ホクコースミマクバルナック粉剤 北興化学工業 MEP 2%, NAC 1.5%, XMC 1%
MEP・EDB油剤
 12677 バインテックス油剤D サンケイ化学 MEP 0.2%, EDB 2.5%
 12647 バインポート油剤D サンケイ化学 MEP 0.5%, EDB 2.5%
ダイアジノン粉剤
 12653 ミカサダイアジノン粉剤3 三笠化学工業 ダイアジノン 3%
 12654 マルカダイアジノン粉剤3 大阪化成 同上
 12655 ヤシマダイアジノン粉剤3 八洲化学工業 同上
 12656 山本ダイアジノン粉剤3 山本農薬 同上
 12657 ホクコーダイアジノン粉剤3 北興化学工業 同上
ダイアジノン粒剤
 12683 サンケイダイアジノン粒剤5 サンケイ化学 ダイアジノン 5%
 12684 三共ダイアジノン粒剤5 三共 同上
 12685 三共ダイアジノン粒剤5 北海三共 同上
 12686 三共ダイアジノン粒剤5 九州三共 同上
ダイアジノンくん煙剤
 12687 ダイアジノンくん煙袋 宇都宮化成工業 ダイアジノン 18%
ダイアジノン・クロルフェナミジン粒剤
 12700 ダイスパノン粒剤 日本農薬 ダイアジノン 3%, クロルフェナミジン 2%
チオメトン粒剤
 12728 エカチン粒剤 三共 チオメトン 5%
サリチオン粒剤
 12630 ヤシマサリチオン粒剤 八洲化学工業 サリチオン 5%
 12631 三共サリチオン粒剤 三共 同上
 12632 三共サリチオン粒剤 北海三共 同上
 12633 三共サリチオン粒剤 九州三共 同上
 12634 日農サリチオン粒剤 日本農薬 同上
 12635 クミアイサリチオン粒剤 クミアイ化学 同上
 12636 ミカササリチオン粒剤 三笠化学工業 同上
 12637 寿サリチオン粒剤 寿化成 同上
 12638 西部サリチオン粒剤 西部化成 同上
ECP粉剤
 12726 サンケイVC粉剤3 サンケイ化学 ECP 3%
 12727 日化VC粉剤3 日本化学工業 同上
PMP粉剤
 12628 日化PMP粉剤3 日本化学工業 PMP 3%
PMP水和剤
 12629 日化PMP水和剤50 日本化学工業 PMP 50%
PMP・CYP粉剤
 12718 シュアバ粉剤 八洲化学工業 PMP 2%, CYP 1.5%
CYP粉剤
 12712 ヤシマシュアサイド粉剤3 八洲化学工業 CYP 3%
 12713 山本シュアサイド粉剤3 山本農薬 同上
 12714 サンケイシュアサイド粉剤3 サンケイ化学 同上
 12715 三共シュアサイド粉剤3 三共 同上
 12716 三共シュアサイド粉剤3 北海三共 同上
 12717 ホクコーシュアサイド粉剤3 北興化学工業 同上
CYP・BPMC粉剤
 12681 三共シュアバッサ粉剤 三共 CYP 1.5%, BPMC 2%
 12682 ヤシマシュアバッサ粉剤 八洲化学工業 同上
BRPくん煙剤
 12731 「中外」ジブロム・ロッド 中外製薬 BRP 10%
MBCP・NAC粉剤
 12723 三共ホスベルナック粉剤 三共 MBCP 2%, NAC 2%
MBCP・BPMC粉剤
 12724 三共ホスベルバッサ粉剤 三共 MBCP 2%, BPMC 2%
 12725 三共ホスベルバッサ粉剤 北海三共 同上
ピリダフェンチオン粉剤〔NC-250粉剤〕
 12735 オフナック粉剤 三井東圧化学 O,O-ジエチル-O-(3-オキソ-2-フェニル-2H-ピリダゼン-6-イル)ホスホロチオエート 2%
ピリダフェンチオン・MTMC粉剤
 12736 オフナックM粉剤 三井東圧化学 ピリダフェンチオン 2%, MTMC 1.5%
NAC水和剤
 12734 徳井筒屋デナボン水和剤50 井筒屋化学産業 NAC 50%
NAC・PHP粉剤
 12667 ヤシマサンサイドナック粉剤 八洲化学工業 NAC 1.5%, PHC 0.7%
NAC・MTMC・クロルフェナミジン粉剤
 12701 日農ツマナックスパノン粉剤 日本農薬 NAC 1.5%, MTMC 1.5%, クロルフェナミジン 2%
NAC・PHC粉剤
 12664 サンサイドナック粉剤 日本特殊農薬製造 NAC 1.5%, PHC 0.7%

12665 金鳥サンサイドナック粉剤 大日本除虫菊 同上
 12666 ミカササンサイドナック粉剤 三笠化学工業 同上

MPMC・クロルフェナミジン粉剤

12699 日農メオスバノン粉剤 日本農業 MPMC 2%, クロルフェナミジン 2%

MTMC粉剤

12691 ミノルツマサイド粉剤 三笠産業 MTMC 2%

XMC水和剤

12708 HCCマクパール水和剤 保土ヶ谷化学工業 XMC 50%

12709 ホクコーマクパール水和剤 北興化学工業 同上

12710 ミカサマクパール水和剤 三笠化学工業 同上
 クロルフェナミジン水和剤

12698 スバノン液剤 日本農業 クロルフェナミジン 38%

マシン油乳剤

12732 サマーマシン97 山本農業 マシン油 97%

なめくじ駆除剤

12730 ナメクジペレット「タケダ」 武田薬品工業
 メタアルデヒド 3%

『殺菌剤』

カスガマイシン・フサライド水和剤

12639 呉羽カスラブサイド水和剤 呉羽化学工業 カスガマイシン 1.2%, フサライド 20%

12640 三共カスラブサイド水和剤 三共 同上

12641 三共カスラブサイド水和剤 北海三共 同上

12642 三共カスラブサイド水和剤 九州三共 同上

12643 金鳥カスラブサイド水和剤 大日本除虫菊 同上

12644 日産カスラブサイド水和剤 日産化学工業 同上

12645 ミカサカスラブサイド水和剤 三笠化学工業 同上

12646 ヤシマカスラブサイド水和剤 八洲化学工業 同上

チウラム・チオファネートメチル水和剤

12651 ホーマイ 日本曹達 チウラム 30%, チオファネートメチル 50%

12652 ホクコーホーマイ 北興化学工業 同上

チウラム・ベノミル水和剤

12650 デュボンベンレートT水和剤20 デュボンファーマイースト チウラム 20%, ベノミル 20%

『殺虫殺菌剤』

ダイアジノン・IBP粉剤

12648 クミアイダイアジノン・キタジンP粉剤 クミアイ化学工業 ダイアジノン 2%, IBP 2%

『その他』

生石灰

12649 全印ボルドー液用粉末生石灰 田中由蔵 酸化カルシウム 95%, 炭酸カルシウム 3%

植物防疫課内線番号変更のお知らせ

農林省農蚕園芸局植物防疫課 (東京 03 (502 局) 8111 番) の省内内線番号が下記のとおり変更になりましたので、お知らせします。

植物防疫課長 3291番 防除班 3295番
 庶務班 3292番 農業航空班 3296番
 検査第1班 3293番 農薬班 3297番
 検査第2班 3294番

なお、直通電話の東京 03 (501 局) 3964 番は従来どおりで変更はありません。

新刊図書

農薬の残留毒性用語集

A 5判 20 ページ 150 円 送料 40 円

英和対照農薬残留毒性用語、記号・略号一覧表、実験動物一覧表を1冊にまとめた書

植物防疫

第27巻 昭和48年3月25日印刷
 第3号 昭和48年3月30日発行

実費200円 送料16円

1カ年2,240円 (送料共概算)

昭和48年

編集人 植物防疫編集委員会

3月号

発行人 遠藤武雄

(毎月1回30日発行)

印刷所 株式会社 双文社

—発行所—

東京都豊島区駒込1丁目43番11号 郵便番号 170

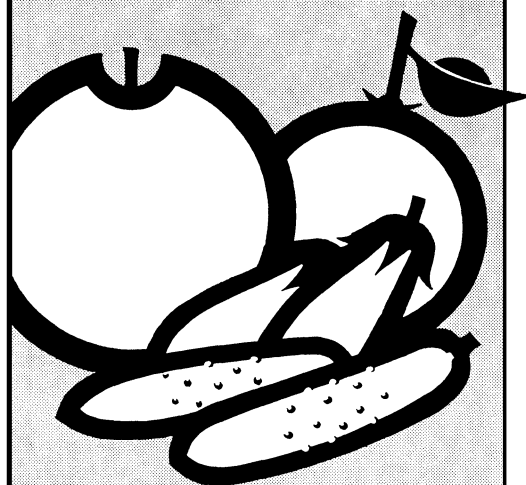
社団法人 日本植物防疫協会

電話 東京(03)944-1561~4番
 振替 東京177867番

—禁転載—

東京都板橋区熊野町13-11

果樹，野菜の 病害総合防除に



増収を約束する！

日曹の農薬

トップジンM

(チオファネート メチル剤) 水和剤

- 予防，治療効果ともすぐれています。
- 毒性，薬害，かぶれの心配がありません。
- 作物の汚れが少ない農薬です。
- 有機銅剤をはじめ，殆ど他の剤と混用できます。



日本曹達株式会社

本社 東京都千代田区大手町2-2-1 〒100
支店 大阪市東区北浜2-90 〒541

樹病学大系

農林省林業試験場保護部長・農学博士 伊藤一雄著
樹病の分野における基礎研究ならびに応用面での技術
を系統的に集大成(I・II既刊，引続きIIIを刊行)

樹病学大系 (I)

B5・280P・¥3800・〒170

総論 序説——樹病学／樹病学発達史／疾病の意義／樹病の原因／病徴・標徴
病原微生物——ウイルス／細菌／変形菌／菌類／藻類／土壤線虫
樹病の発病・蔓延——耐病性／疾病抵抗性機作／病原体の越冬／病原体の分散・伝播／病原体の寄主体侵入／発病／疾病の誘引／流行性伝染病
樹病防除法——被害調査法／衛生法／環境的予防法／育種的予防法／微生物による防除法／薬剤防除法／治療法／殺菌・殺線虫剤
各論 非寄生性疾病——気象因子による障害／栄養欠乏による疾病／大気汚染による障害／殺菌剤・殺虫剤による障害／帯化病・非寄生性てんぐ巢病／タケ類開花病／スギ苗ぼうしゅ病／がんしゅ病／ヒノキ徳利病・漏脂病／偽心材
ウイルスによる疾病——II 項目 細菌による疾病——古生菌／藻菌

樹病学大系 (II)

B5・302P・¥4200・〒170

各論 子囊菌による疾病／*Taphrina* 属菌による疾病／うどんこ病／すす病／*Ceratocystis* 属菌による疾病／斑竹菌／黒紋病／黒脂病／炭疽病／とうそう病／菌核病／土壤伝染性疾病／針葉樹の葉枯性・落葉性疾病／広葉樹の斑点性・葉枯性疾病／針葉樹の枝枯性・胴枯性疾病／広葉樹の枝枯性・胴枯性疾病

農林出版株式会社 東京都港区新橋 5-33-2・電話 431-0609・振替東京 80543 番

農薬の科学と応用

編 集 者

浅川 勝 農林省農業技術研究所病理昆虫部
岩田 俊一 農林省農業技術研究所病理昆虫部
遠藤 武雄 社団法人日本植物防疫協会
松中 昭一 農林省農業技術研究所生理遺伝部
脇本 哲 九州大学農学部

執 筆 者

斯界の専門家 51 名

A 5 判 847 ページ 美装幀 上製本 箱入

実費 6,200 円 送料 300 円

農薬の性質、作用機作、毒性、検定法、特性と効力など、農薬の科学的な解説を第1編とし、使用方法としての農薬の選定、調整法、注意事項などと病虫害および有害動物について作物別に病虫害の生態、防除のポイント、防除薬剤とその使い方、また、雑草については作物別に主要雑草、除草剤利用のポイント、防除薬剤とその使い方を第2編におりこみ、関係法規、通達を付録とした植物防疫関係者必携の書!!

本書のご注文は

直接本協会へ

前金(振替・小為替・現金)

でお願いいたします

好評
図書

〔おもな内容〕

第1編 農薬の科学

- I 農薬とその変遷
農薬の定義、農薬の条件、わが国における農薬の変遷、農薬の使用量
- II 農薬の分類
使用目的による分類、製剤形態による分類、化学組成による分類、作用による分類
- III 農薬の化学的および物理的性質
殺虫剤、殺ダニ剤、殺線虫剤、くん蒸剤、殺菌剤、除草剤、殺そ剤、植物成長調整剤
- IV 農薬の作用機作
殺虫剤、殺菌剤、除草剤、殺そ剤、植物成長調整剤
- V 農薬の毒性
農薬の毒性と中毒、人畜に対する毒性、食品中の残留による毒性、水産動物に対する毒性、有用生物に対する毒性
- VI 農薬の検定法
製剤の分析法、物理性検定法、水産動物に対する毒性試験法、残留分析法、効力試験法
- VII 農薬の特性と効力
殺虫剤、殺ダニ剤、殺線虫剤、くん蒸剤、殺菌剤、除草剤、殺そ剤、植物成長調整剤、魚類忌避剤、混合剤、その他

第2編 農薬の使用法

- I 総論
薬剤の選定および使用前の注意、農薬の調製法、農薬の施用方法、農薬使用上の注意、使用後の注意
- II 作物別使用法
(I) 病虫害・有害動物
イネ、ムギ類、イモ類、マメ類、特用作物、野菜、果樹、花、芝生、牧草、トウモロコシ、林業苗畑、森林、貯蔵穀物、線虫、ネズミ
(II) 雑草
水稻、陸稲、ムギ類、トウモロコシ、マメ類、サツマイモ、ジャガイモ、野菜、果樹、クワ、サトウダイコン、イグサ、芝生、林業

付 録

- I 法規、通達
農薬取締法、同法施行令、同法施行規則、府令、省令および告示、食品衛生法、農薬安全使用基準、特定毒物農薬の使用基準
- II 索引
薬剤別、病虫害・有害動物別



イネの大敵 ニカメイチュウに！

憎っくきニカメイチュウの防除に朗報！
シエルが開発したガードサイドです。

《ガードサイド粉剤》は——

ニカメイチュウ防除にすぐれ、食入防止
侵入虫駆除に強力な効果を発揮します。

《ガードサイド・バッサ粉剤》

《ガードサイド・ナック粉剤》

《ガード・ツマサイド粉剤》は——

ニカメイチュウと同時に、ツマグロヨコ
バイ、ウンカ類も防除する混合剤です。
ガードサイドは、人畜に対して低毒性。
また作物の雑害虫も退治して幼苗に散布
しても葉害がありません。イネの成長を
害虫からガッチリ守る、ガードサイドは
イネのための本格的な殺虫剤です。

●ラベルの使用上の注意事項をよく読んでお使いください。

ガードサイド®



シエル化学

東京都千代田区霞が関3-2-5〈霞が関ビル〉
札幌・名古屋・大阪・福岡・掛川

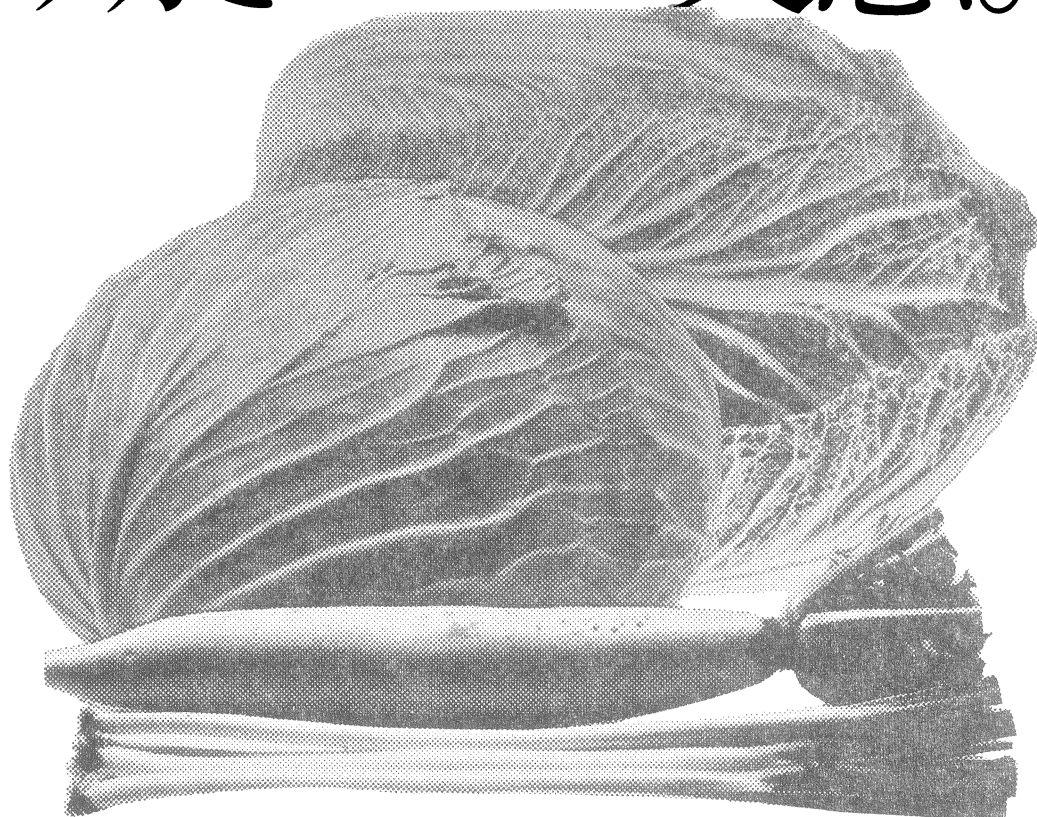
「手まき」で散布。手間がかかりません。
野菜のアブラムシ・ダニ類に!

ホスドン粒剤

《イソチオエート粒剤》

ガス効果が高く、作物の生育中の葉面・地表面散粒で高い効果を示します。もちろん浸透移行性があり土壌処理でも有効です。毒性が少なく、薬害の心配もないので安心して使えます。

効きめの  実感。



日本農薬株式会社 103 東京都中央区日本橋1丁目2-5栄太楼ビル

好評

近畿大学教授・平井篤造 神戸大学教授・鈴木直治共編

感染の生化学 —植物—

A 5判 474 頁
2800 円 予 140 円

前編—糸状菌および細菌病

* 感染 (神戸大学農学部教授・鈴木直治) * 細胞壁と細胞膜 (香川大学農学部教授・谷 利一) * 呼吸 (北海道農業試験場病理昆虫部技官・富山宏平) * 光合成 (農業技術研究所病理昆虫部技官・稲葉忠興) * 蛋白質代謝 (近畿大学農学部教授・平井篤造) * 核酸代謝 (京都大学農学部助教授・獅山慈孝) * フェノール物質の代謝 (東北大学農学部教授・玉利勤治郎) * ファイトアレキシン (鳥根大学農学部教授・山本昌木) * ホルモン (農業技術研究所生理遺伝部技官・松中昭一) * 毒素 (鳥取大学農学部教授・西村正暘)

後編—ウイルス病

* 感染 (近畿大学農学部教授・平井篤造) * 呼吸 (岩手大学農学部教授・高橋 壮) * 葉緑体 (名古屋大学農学部助手・平井篤志) * 蛋白質代謝 (植物ウイルス研究所研究第1部技官・児玉忠士) * 核酸代謝 (岡山大学農学部助教授・大内成志) * 感染阻害物質 (九州大学農学部助手・佐古宣道)

農業技術協会刊

東京都北区西ヶ原1-26-3 (〒114)
振替 東京 176531 TEL (910) 3787 (代)

自信を持ってお奨めする

兼商の農薬

■新しい殺ダニ殺虫剤 **新発売**

トーラック

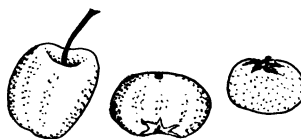
■果樹園・桑園・牧草地の除草剤

カソロン

 粒剤

■果樹・そさいの有機銅殺菌剤

キノドール

®

■みかんのハダニ・サビダニに

アゾマイト

®

■りんご・みかん・茶・ホップのダニに

スマイト

®

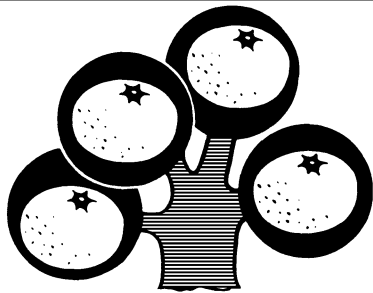
■水田のヒルムシロ・ウキクサ・アオミドロ・ウリカワ防除に

モゲトン

®

兼商株式会社

東京都千代田区丸の内2-4-1



豊かなみかんづくりに
定評ある三共の農薬

注目の新農薬!! 遂に登場

*ミカンのカイガラ・ロウムシ防除に

カルホス乳剤[®]

- ◎三共が研究開発した全く新しい型の殺虫剤です。
- ◎強力な持続効果と接触効果、食毒効果があります。
- ◎ヤノネ、サンホーゼカイガラ、ツノロウ、コナカイガラなどのカイガラムシ類に卓効があります。
- ◎臭いや刺激性が少なく使いやすい薬剤です。

*野菜・果樹の病気に

サニパー[®]



三共株式会社

農薬部 東京都中央区銀座3-10-17
支店 仙台・名古屋・大阪・広島・高松

北海三共株式会社
九州三共株式会社

■資料進呈■

昭和四十八年
三月二十五日
九月三十日
発行
三行刷
(植物防疫
種月一回
郵便三十日
物三十日
認發行)
可(号)

ゆたかな実り＝明治の農薬



野菜、かんきつ、もも、こんにやくの細菌性病害防除に
タバコの立枯病に

アグレプト水和剤

テラウエアの種なしと熟期促進に 野菜の成長促進・早出しに

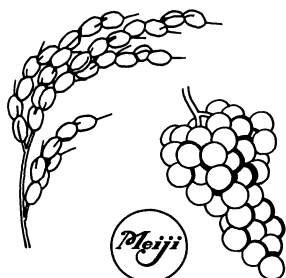
ジベレリン明治

トマトのかいよう病特効薬

農業用ノボビオシン明治

イネしらはがれ病防除に

フェナジン明治粉剤・水和剤



明治製菓・薬品部
東京都中央区京橋2-8

実費二〇〇円 (送料一六円)