

台湾ツマグロヨコバイとツマグロヨコバイの個体群動態の比較

岡山大学農学部 ウィディアルタ・イ・ニョーマン*

はじめに

イネ害虫ツマグロヨコバイ類は熱帯及び温帯アジア地域に生息し (WILSON and CLARIDGE, 1985), イネウイルス病の媒介昆虫として重要な害虫である。とりわけ熱帯アジアでツングロ病を媒介する台湾ツマグロヨコバイ (*Nephotettix virescens*) (以下, タイワン) (HIBINO and CABUNAGAN, 1986) と温帯アジアで萎縮病を媒介するツマグロヨコバイ (*N. cincticeps*) (以下, ツマグロ) (FUKUSHI, 1934) は重要である。ツマグロは, その害虫としての重要性から, これまでイネ上での個体群動態は詳しく研究されてきた (久野, 1968; KIRITANI et al., 1970; 法橋, 1972)。しかし, 萎縮病の伝播に重要な役割をもつ休閒田期のスズメノテッポウ上での第一世代の生存率にかかわる要因はまだ不明な点があり, さらに研究する必要がある。一方, タイワンの個体群動態はツマグロほどまだよく知られていないのが現状である。

VALLE et al. (1986a, b) はツマグロと台湾の間で発育期間や産卵数などに大きな違いがないことを報告しているが, それぞれの種の熱帯と温帯水田での個体群密度の変動には大きな違いがみられる。HOKYO et al. (1977) のマレーシアとインドネシアでの調査によると, イネ上の台湾の密度は日本のツマグロに比べて低い。また平尾 (1991) のマレーシアでの調査結果によると, タイワンの発生消長はツマグロと異なり, イネの収穫期に密度があまり増加しない。しかし, 上に述べた両種の個体群動態の違いはいずれも同じ調査法で得たデータを基に比較した結果ではなく, さらに, 両種の個体群動態の違いにかかわる要因も明らかにされていない。

筆者は, インドネシア植物保護局と国際協力事業団による植物保護共同研究プロジェクト (ATA-162, 1980~92年) のツングロ病・ツマグロヨコバイ研究グループの現地アシスタント・カウンターパートの一人として, 本研究グループが1984~91年にFARMCOP法 (CARIÑO et al., 1979) を用いてインドネシアにおける台湾の個体群密度を調査したデータを解析する機会を得た。一

方, 文部省国費奨学金により1987~93年岡山大学に留学する機会を得て, 岡山でのツマグロの個体群を同じFARMCOP法で調査することができた。岡山の研究では水田での萎縮病伝播の重要性から, 調査はイネだけではなく, 休閒期のスズメノテッポウでのツマグロ第一世代の生存にかかわる要因も検討した (WIDIARTA et al., 1991, 1992a)。ここでは同じ調査法で行ったインドネシアの台湾と西日本のツマグロの個体群動態の比較と変動要因の解析結果を紹介する。この研究の遂行に当たって多くの方々にご支援, ご指導いただいた。特にインドネシア植物保護局局長 M. SATA W. 博士, 植物保護企画チームリーダー 奈須壮兆博士, 同専門家鈴木芳人博士, 岡山大学農学部中筋房夫教授, 藤崎憲治助教授に深くお礼を申しあげる。

I タイワンとツマグロの個体群動態の違い

台湾, ツマグロ両種の個体群調査法や解析法, 特に世代の区分及び各世代の密度の計算法の詳細は, それぞれ WIDIARTA et al. (1990) と WIDIARTA et al. (1991) に報告した。図-1に示すように, 両種それぞれの熱帯と温帯水田での密度の世代間変動とピーク時の密度には大きな違いがあることが明らかになった。台湾の密度の世代間変動は様々であるが, 一般にイネの初期しか密度は増加しない。COOK and PERFECT (1989) は, フィリピンでの台湾の密度の世代間変動は三つの型に分けられるとしている。それに対して, 日本のツマグロでは水田侵入後, 密度は世代を追って増加し続ける。本調査でのツマグロの密度の世代間変動は, 久野 (1968) や法橋 (1972) が報告した密度の世代間変動と一致する。一方, ピーク時の密度はツマグロのほうが台湾より約10~100倍高く, これは HOKYO et al. (1977) を支持している。

II 両種の個体群動態の違いにかかわる要因

1 生物環境

野外ケージ内の実験では, 台湾はインドネシアで栽培されているインディカ感受性品種 IR-22 や中間程度の抵抗性品種 IR-8, 日本で栽培されるジャポニカ感受性品種アケボノとともに2世代にわたって増加ができ, 2世代後の密度はアケボノ上でのツマグロの密度と

* 現 インドネシア農務省作物保護局

Comparative Population Dynamics of Green Leafhoppers, *Nephotettix virescens* and *N. cincticeps*.

By I Nyoman WIDIARTA

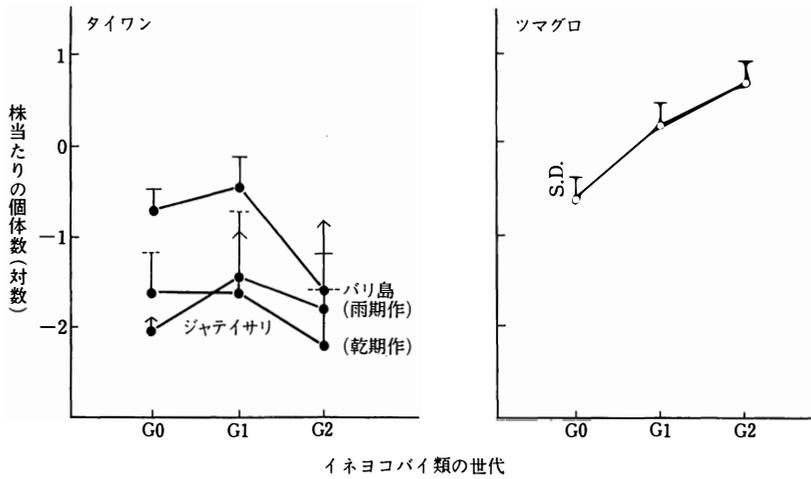


図-1 熱帯の台湾と温帯のツマグロ水田内各世代の個体群密度 (WIDIARTA, 1993)

ほぼ同じであった (WIDIARTA et al., 1992b; 池田ら, 1992)。

WIDIARTA et al. (1992b) は、主な捕食者 (クモ類, ケシカタピロアメンボ, カタグロミドリメクラガメ) や競争種と思われるトピロウンカの密度はヨコバイ類の侵入世代 (G0) には温帯のほうがやや低いが, G1とG2世代時には両地域でほぼ同じであることを示した。図-1にみられるように, G0からG1にかけての増加率は両種ともほぼ同じであることから, 上記に述べたG0時の天敵密度の差は両種個体群動態の違いの要因とは考えられない。台湾の最も重要な捕食者といわれている熱帯水田でのクモ類 (HSIEH and DYCK, 1975) が, 台湾の密度に対して数的反応を示さないことも知られている (WIDIARTA, 1993)。つまり, クモ類も台湾の密度を低く抑える主役ではなさそうである。

バリ島での台湾個体群の分布型の集中度は, ツマグロの分布型の集中度とほぼ同じであった (WIDIARTA et al., 1990; 法橋, 1972)。平均密度—平均こみ合い度関係から得られる両種の分布型パラメータ α および β を, KUNO (1988) の種内競争の影響を組み込んだ平衡密度の式に当てはめると, 台湾とツマグロの平衡密度は理論的にはほぼ同じであると推定された (WIDIARTA, 1993)。しかし, 実際に野外の両種の密度は上記のように大きく異なる。これらのことから分布型の違いも両種の個体群動態の違いに関与していないと思われる。

2 非生物環境

イネ上での両種の発生時期の平均気温は熱帯のほうがやや高目である (WIDIARTA, 1993)。異なった温度下での両

種の増殖形質の比較ではやや低温でツマグロが, やや高温で台湾が少し高い増殖率を示すことが知られている (VALLE et al., 1986a, b)。したがって, これらの気温差でも両種の野外の発生の違いを説明できない。さらに台湾を室内 25°C, 16L8D 条件及び熱帯の日長に相当する 12L12D 短日条件下で飼育した場合, 両条件下での寿命と雌の産卵数には有意差はなかった (WIDIARTA, 1993)。

3 水田内の滞在期間と産卵数

両種の分散活動性を反映するパラメータとして, 水田内の滞在期間や産卵数を雌解剖法 (HOKYO and KIRITANI, 1967) で推定した。その結果, G1において台湾の雌の滞在期間はツマグロの雌に比べて短く, かつ, 雌当たりの平均産卵数はツマグロの 1/10 であった (WIDIARTA et al., 1992a)。

次に, 両種の個体群動態の違いを明らかにするため, G0からG1世代までの両種の発生経過を以下に比較した。

III G1世代の生命表

1 侵入成虫からG1卵までの過程

侵入雌成虫のアタマアブによる平均寄生率はツマグロが3.2%に対して台湾が2.7%で, ほぼ同じであった。図-2に, 侵入世代成虫密度とG1の卵密度の相関関係を示した。この図によると, ツマグロの侵入密度は台湾の侵入密度よりも高いが, 両種の侵入密度レベルは基本的には大きく異ならない。この図から明らかのように, 両種ともに侵入密度が高くなると卵の密度も増加

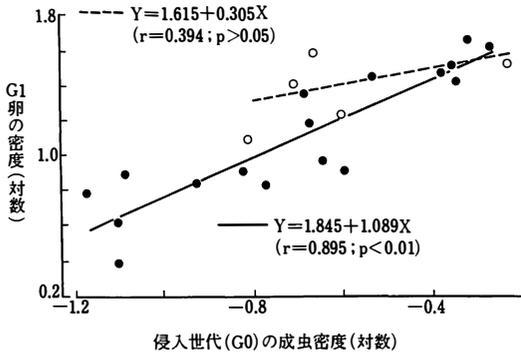


図-2 入世代 (G0) 成虫密度と G1 卵の相関関係 (WIDIARTA, 1993). ●: タイワン, ○: ツマグロ

する。つまり、G1 卵に至るまでの発生過程は両種ともそれほど大きな違いがなく、侵入成虫が多ければ G1 の卵密度も高くなる。

2 第一世代の卵から成虫までの過程

卵から成虫までの過程を明らかにするために、両種の生命表を作成した (WIDIARTA et al., 1991; WIDIARTA, 1993)。卵の平均寄生率はタイワンが 37.6% に対してツマグロが 20.9% で、タイワンのほうがやや高かった。1 齢幼虫から成虫までの生存率はタイワンが 0.35~20% に対してツマグロが 9~20% で、タイワンの生存率のほうの変動の幅が少し大きい、基本的な違いはみられない。G1 の雌成虫の寄生率は、どちらの種でも 10% 程度であった。

卵から成虫までの全死亡に対する各死亡要因の影響を明らかにするために、変動主要因解析法 (PODLER and ROGER, 1975) を用いて解析した。表-1 に、全死亡と各ステージの死亡を回帰直線でプロットしたときの回帰係数の傾き (b) と相関係数 (r) の値を示した。b の値は両種ともに全死亡 (K) と成虫の移出を含む幼虫の死亡 (Kn) との関係で最も大きな値をとった。このことから、両種とも成虫の移動を含む幼虫期の死亡が変動主要因であることがわかった。

変動主要因に関係する死亡の原因を知るために、幼虫死亡と重要な天敵の一つであるクモ類、または非生物的原因の一つである雨量との相関関係を解析した。表-2 に、幼虫死亡とクモ類密度もしくは雨量との相関関係のパラメータ値を示した。熱帯水田では幼虫死亡とクモ類の密度の間には正の相関はほとんど認められなかった。温帯ではクモ類、特にコモリグモの密度と幼虫死亡との間に正の相関が認められたが、これも有意ではなかった。熱帯水田での幼虫死亡と雨量との間にも有意な正の

表-1 PODLER and ROGER (1975) の KEY-FACTOR 解析法による全死亡 (K) と各ステージの死亡の回帰直線の傾き (b) と相関係数 (r) の値 (WIDIARTA, 1993)

	タイワン		ツマグロ	
	b	r	b	r
K-Ke(卵期死亡)	0.335	0.783	-0.023	-0.132
K-Kn(幼虫死亡)*	0.557	0.874	0.890	0.933
K-Km(雄)	0.097	0.767	0.124	0.657
K-Kp(寄生者による死亡)	0.010	0.545	0.009	0.187

* 成虫の移出を含む幼虫期の死亡。

表-2 変動主要因 (Kn) とクモ類や雨量との相関関係 (WIDIARTA, 1993)

種類	イネ作期	X	Y	a	b	r
タイワン	雨期作 乾期作	コモリグモ類	Kn	0.918	-2.078	-0.599
				0.556	-0.103	-0.037
	雨期作 乾期作	クモ類	Kn	0.789	-0.869	-0.380
				0.690	0.292	0.547
雨期作 乾期作	雨量	Kn	1.043	-0.001	-0.495	
			0.369	0.001	0.308	
ツマグロ		コモリグモ類	Kn	1.691	0.962	0.850
		クモ類	Kn	1.125	0.147	0.121

相関は認められなかった。つまり、変動主要因である幼虫死亡の要因として幼虫期に働く直接的な死亡要因はいずれも重要ではないと考えられた。残された要因として、成虫の移出が関与していると推測される。

IV 成虫の消失と飛翔力

変動主要因に大きく関与していると思われる成虫の分散活動性を両ヨコバイで比較するために、雌解剖法 (HOKYO and KIRITANI, 1967) による雌消失率の推定値を比較した (WIDIARTA et al., 1992a)。その結果、主に未成熟成虫の移出による消失率は両種とも羽化成虫の密度が高くなるにしたがって増加するが、タイワンのほうがより低密度でより多く消失することを示した。このことから、熱帯のタイワンと温帯のツマグロの個体群動態の違いに両ヨコバイ種間での分散活動性の違いが関与していると考えられた。

両種の分散活動性の指標として、両種の飛翔力を宙づ

表-3 羽化後5日目のタイワンとツマグロ飛翔能力の比較
(WIDIARTA et al., 1993)

種類	飛翔時間(分)(平均値±S.E.)				Z
	N	雌	N	雄	
タイワン	31	27.4±2.6	34	20.3±2.3	1.977*
ツマグロ	27	15.8±3.1	22	10.4±1.9	0.734
Z		3.024**		2.743**	

*, **は, MANN-WHITNEYのU-testの結果
それぞれ5%水準及び1%水準で有意差あり。

り飛翔法(垣矢・桐谷, 1972)で測定した(WIDIARTA et al., 1993)。予備実験では両種とも羽化後5日目に雌の約90%, 雄のほぼ100%が飛翔行動を示したことから, 両種の羽化後5日目の飛翔力を比較した。表-3に, タイワンとツマグロの飛翔時間を雌雄別に示した。雌雄ともにタイワンの飛翔時間のほうがツマグロより約2倍長かった。この結果は, タイワンはツマグロに比べて本質的に分散活動が高いことを示している。

おわりに

以上述べてきたように, タイワンとツマグロの間に発育期間や産卵数などに大きな違いがないにもかかわらず, それぞれの種が生息する地域の水田内の個体群動態にきわめて大きな違いがあることがわかった。さらにこれらの違いをもたらす要因として, それぞれの地域に栽培されているイネの違い, 気候, 天敵などの外的な生物, 非生物的要因は重要ではなく, それぞれの種に内在する分散能力の違いが関与している可能性が強く示唆された。

種が異なる以上, 個体群動態も異なって当然であるともいえるが, 形態的にも増殖能力においてもきわめて類似したこの2種のヨコバイ類が水田のイネで増殖するとき, 片方が他方の100分の1から10分の1の密度にしか増殖できない現象はきわめて奇異に感じられる。しかしながら, この個体群動態の違いが両種の分散性の違いの

みによっているのかどうかは, 今後さらに研究されなければならない課題である。

ツングロ病の流行の観点からみると, タイワンの水田内での個体群増殖が低いレベルに抑制されることは幸いであるが, 一方, 活発な分散活動により流行が広域に拡大される可能性があるという点では好ましくない属性である。媒介虫の分散活動性とウイルス病のエピデミオロジーのかかわりも, 今後の重要な課題であろう。

引用文献

- CARIÑO, F. O. et al. (1979): Int. Rice Res. Newsl. 4: 21~22.
- COOK, A. G. and T. J. PERFECT (1990): Bull. Entomol. Res. 79: 437~451.
- FUKUSHI, T. (1934): J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 37: 41~164.
- HIBINO, H. and R. C. CABUNAGAN (1986): Trop. Agr. Res. Ser. 19: 173~182.
- 平尾重太郎(1991): 熱帯農業研究センター研究資料: 1~17.
- HOKYO, N. and K. KIRITANI (1967): Res. Popul. Ecol. 9: 130~142.
- 法橋信彦(1972): 九州試験場報告 16: 284~382.
- HOKYO, N. et al. (1977): Appl. Entomol. Zool. 12: 83~85.
- HSIEH, C. Y. and V. A. DYCK (1975): Plant Prot. Bull. (Taiwan) 17: 316~352.
- 池田剛ら(1992): 中国昆虫 6: 1~6.
- 垣矢直俊・桐谷圭治(1972): Jap. J. Appl. Entomol. Zool. 16: 79~86.
- KIRITANI, K. et al. (1970): Res. Popul. Ecol. 12: 137~153.
- 久野英二(1968): 九州試験場報告 14: 131~246.
- KUNO, E. (1989): Res. Popul. Ecol. 30: 69~80.
- PODLER, H. and D. ROGER (1975): J. Anim. Ecol. 44: 85~114.
- VALLE, R. R. et al. (1986a): Appl. Entomol. Zool. 21: 313~321.
- et al. (1986b): ibid. 33: 572~577.
- WIDIARTA, I. N. et al. (1990): Res. Popul. Ecol. 32: 319~328.
- et al. (1991): ibid. 33: 257~267.
- et al. (1992a): JARQ 26: 115~123.
- et al. (1992b): Appl. Entomol. Zool. 27: 541~545.
- et al. (1993): Res. Popul. Ecol. 35: 23~29.
- (1993): Ph. D. Thesis in Okayama University. 184p.
- WILSON, M. R. and M. F. CLARIDGE (1985): in "The Leafhopper and Planthopper" (eds. NAULT, L. R. and J. R. RODRIGUEZ), 381~404.