

## 2 種類のニカメイガ卵寄生バチの共存\*

大竹昭郎 (島根農科大学応用昆虫学研究室)

Akio ÔTAKE

Coexistence of two egg parasites of the rice stem borer,

*Trichogramma japonicum* ASHMEAD and *Phanurus beneficiens* ZEHNTER

## § 1 共寄生と共存

寄主を同じくし、発生の時期を同じくし、しかも習性の似寄つた2種類の寄生バチの個体群の相互関係に、最も大きく作用する因子として、共寄生の現象がある。

共寄生とは、同じ寄主の体内に、2種以上の寄生バチが寄生する現象で、普通1種類によつて他種類は発育途中で何らかの形で殺されてしまう。深谷(36)の挙げたブランコケムシの寄生バチのように2種類が共に成育する例は稀である。親バチに、健全な寄主と、すでに他種によつて寄生された不健全な寄主とを見分け、後者には卵をうみつけないという能力が完全に備わつていれば、共寄生は起らないわけである。

もつとも、2種類の個体群の相互関係に影響する因子は共寄生のみではない。内田(52)が実験室内で観察しているように、一方の親バチが他種の産卵を邪魔することもある。しかし自然の中では、余程密度でも高くない限り、このような現象は起りにくいではなからうか。やはり決定的な因子は共寄生と考えられるので、こゝに問題をしばつて以下の考察を進めてゆきたい。

共寄生が起らないか、起つても2種類とも正常に発育するのであれば、一方の種の個体群が他方の種の個体群を圧迫することなく、これら2種類の個体群は永く共存することができる。ところが共寄生によつて一方が他方の種を倒すのであれば、優者の個体群は、多かれ少なかれ劣者のそれを圧迫し、これら2種類の共存はおびやかされるであろう。

いずれにしても、共寄生および2種の寄生バチ個体群の共存は、天敵利用の面でしばしば重要な問題とされる。例えばハワイでは、地中海ミバエ *Ceratitii capitata* の天敵として次々に輸入された寄生バチの間に共寄生が起り、最初高い寄生率を示していたある種が、遅れて効果をあらわしてきた他のある種に圧迫されて天敵としての効果が弱められた (WILLARD & MASON, '37)。

FLANDERS ('40) は、他の土地から輸入された天敵が定着するかどうかの条件のひとつとして、土着あるいはそれより前に輸入され定着している天敵との間の競争を問題にしている。またこの問題の理論的考察は SMITH ('29) によつて試みられており、最近、内田 ('52, '53, '55) はアズキゾウムシの幼虫の寄生バチ2種を用い、SIMMONDS ('53) はキモグリバエの1種 *Oscinella frit* の数種の寄生バチを用いて実験を行つている。

上に述べたような寄生バチの共存の問題は、一般的に云えば、生態的地位 (ecological niche) の等しい数種の動物の種間関係の問題に外ならず、これは GAUSE の実験 ('37) をもととして発展させられたいわゆる GAUSE の仮説で普通説明されている。GAUSE の仮説とは、人々よりさまざまに云い表わされるが (GILBERT, REYNOLDS & HOBART; '52), 不完全ながら簡単に云えば、“食物を同じくし、しかも習性の似寄つた(云いかえれば、生態的地位の等しい) 2種類は、同じ時期に同じ場所に共存できない。” もし一緒に置かれれば、食物をめぐる激しい種間競争が起り、一方の種 (の個体群) が、他方の種 (の個体群) を圧迫して遂にはその場所から駆逐してしまうと説明される。CROMBIE ('47) はかれの綜説で自然界の中で多くの実例を挙げている。

しかし、生態的地位の等しい動物の種間関係がすべて GAUSE の仮説で率せられるのではない。例えば、最近、伊藤 ('54) は、オオムギで2種類のアブラムシを飼育して、2種類が混り合つたまま、それらの個体群は単独の場合と同様な様式で成長してゆくことを報告し、GAUSE の仮説そのものに対する批判を行つている。寄生バチの場合では、先に挙げたように共寄生しても2種類共に成育する例が少くはあるが存在するし、内田 ('52, '53, '55) の一連の実験では、共寄生で一方が他方を倒し、また一方の産卵が他種によつて邪魔されるにもかかわらず、2種類の寄生バチは永年にわたつて共存している。親バチが他種に侵された寄主を見分けて、それへの産卵を避

\* 島根農科大学応用昆虫学研究室業績, 第7号

け、幼虫の間の種間競争を未然に防ぐというも共存の一つの型式である。

§ 2 混つて棲息する2種類の  
ニカメイガの卵寄生バチ

ニカメイガ *Chilo suppressalis* WALKER の卵の寄生バチとして大きな役割を演じているのは、日本では、ズイムシアカタマゴバチ *Trichogramma japonicum* ASHMEAD (タマゴヤドリコバチ科) とズイムシクロタマゴバチ *Phanurus beneficiens* ZEHNTER (クロタマゴバチ科) とであるが、松江附近では両種とも豊富に棲息している。これら2種類は、時期を同じくしてニカメイガの卵を攻撃し、同じ圃場の中に入り混つて分布している (大竹, '55)。もつとも、同じ場所に分布すると云つても、一方の種は水面近くを好み、他方の種は上の方の卵塊を好むというような位置によるすみわけがあるかもしれない。渋谷, 弥富 ('50) はニカメイガの2化期について地面からの卵塊の高さによるズイムシアカタマゴバチ (以下アカと呼ぶ) の寄生状況をしらべ、岡田, 牧 ('54) は苗代で水面からの卵塊の高さによるズイムシクロタマゴバチ (以下クロと呼ぶ) の寄生状況をしらべているが、両者とも卵塊の位置による寄生率のいちじるしい違いはないとの結論を得ている。ここからアカとクロとは水面からの高さによるすみわけはないか、あつても重複の程度のいちじるしいものと考えてよさそうであ

る。更に親バチが好んで卵をうみつめるのは、両種とも主としてニカメイガ卵の発育の初めの段階である (弥富, '55, および、岡田, 牧; '54)。以上から、これら2種類は時期を同じくして発生し、生態的地位の等しい寄生バチと云うことができよう。

LACK ('46) も云う通り、もし両種ともに個体群の密度が低い場合は、見た目では混つて棲息しているようでも、おのおの種は互に干渉し合うことなく独立に生活してゆくことができる。しかしアカとクロとの場合は、両種が同時に寄生したニカメイガの卵塊がしばしば発見されるのであるから、両種が全く無関係に棲息するとは云えないわけである。

わたくしは、1954年、'55年の2ヶ年間にわたり、ニカメイガの1化期での卵寄生バチの調査を行った。1954年には、6月下旬に1回、島根農大附属農林高校の実験圃場 (松江市乃木, 早生の本田) を調査し、'55年は、5月上旬から7月上旬にかけて松江市乃木, 法吉, 持田の3ヶ所の苗代および本田を調査した (苗代の調査面積, 本田の調査株数は調査ごとにかなりの変異がある)。'54年度の調査の結果はすでに報告したが (大竹, '55), 採集した173卵塊のうち、アカの寄生を受けた卵塊87, クロの寄生した卵塊48で、そのうちアカとクロ両方の寄生したのは21卵塊であつた。'55年度の調査の結果は才1表に示される。

Table I. Number of egg masses of *Chilo suppressalis* parasitized by two species of its egg parasites. Surveys were done at the emergency period of the moth, *C. suppressalis* of its first brood, in 1955.

Place	Date	No. of egg masses collected (A)	No. of egg masses parasitized by <i>T. japonicum</i> (B)	No. of egg masses parasitized by <i>P. beneficiens</i> (C)	No. of egg masses parasitized by both species	
					Observed (D <sub>1</sub> )	Expected*** (D <sub>2</sub> )
Nogi, Matue City ※	May 19	2	0	0	—	—
	25	33	3	1	0	0.1
	31	54	2	3	1	0.1
	June 7	169	16	39	5	3.7
	14	32	3	8	2	0.8
	21	6	2	0	0	0
	29	3	2	2	1	1.3
Hokki, Matue City	May 20	11	0	0	—	—
	26	43	5	18	2	2.1
	June 2	48	3	27	1	1.7
	9	24	5	19	4	4.0
	16	4	0	1	0	0
	23	11	10	1	1	0.9
Motida, Matue City	May 26	14	0	3	0	0
	June 2	70	3	6	0	0.3
	9	49	2	1	0	0.1
	16	32	8	0	0	0
	23	5	5	0	0	0

\*\*\* Survey was continued after 29 June, but the egg mass could not be collected.

\*\*\* D<sub>2</sub> = B × C / A

### § 3 寄主卵塊が両種の寄生を同時に受ける頻度

ではひとつの卵塊がアカとクロ両方の寄生を受ける現象は起りやすいことだろうか、起りにくいことだろうか。議論の基準として次の値を計算してみる。いまAケのニカメイガ卵塊を採集し、そのうちBケがアカの寄生を受け、Cケがクロの寄生を受けていたとし、

$$D_2 = \frac{B \times C}{A}$$

を計算する。1955年度の調査のおのおのについて計算した値は才1表の右端に示される。'54年度の値は24.1である。B/A、C/Aを、それぞれ、採集地附近で、その時期にアカおよびクロがニカメイガ1卵塊を攻撃する頻度とみなせば、 $B/A \times C/A$ は両種が全く機会的に1つの卵塊を共有すると考えたときのその頻度であり、 $B \times C/A$ はその場合期待される卵塊数である。従つて、もし  $D_2$  の値に較べて、両種が同時に寄生した卵塊の実際の値（才1表の  $D_1$ ）がいちじるしく小さければ、一方が他方を避けるか、両方共互に避け合うかして1卵塊に2種類同時に寄生する現象が起りにくくなつていゝと考へられる。逆に  $D_1$  と  $D_2$  とが一致したからと云つて埋くつどりに機会的な共有が起つていゝと考へるのは早まりすぎる。偶然、計算した値と観察数とが似寄つた値をとることも稀でない。しかし、1954年の結果および才1表の結果の大部分で観察値が期待値によく一致してゐることからすれば、両種による1卵塊の共有が機会的に行われていゝと考へて、まずよさそうである。つまり、両種類とも、親バチは、すでに他種によつて侵されたかどうかにかかわりなく、ニカメイガ卵塊の中に卵をうみつけてゆくとの結論が下せそうである。

### § 4 卵塊の中での両種類の寄生状況

ニカメイガの卵塊は、数10から数100の卵粒から成つており、卵寄生バチの寄生はこれら卵粒のおのおのについて行われる。両種によつて同時に寄生された卵塊の卵粒には次の4種類が含まれる：(1)ハチの寄生を受けてない卵粒、(2)アカの寄生を受けた卵粒、(3)クロの寄生を受けた卵粒、(4)アカとクロ両方の寄生を受けた卵粒。最後の(4)の場合が真の共寄生である。

JEPSON ('54)によれば、もし2種類が同じ寄主に寄生した場合は、一般に *Phanurus* 属<sup>\*</sup>は発育途中で *Trichogramma* 属に殺されてしまふと云う。

いまでも、共寄生が頻繁に行われて、JEPSONの云う

\* JEPSONは *Telenomus* という属名を用いてゐる。

と云う、クロがアカに殺されたとしたらどうなるであろうか。——アカ、クロ両方が寄生した卵塊の中でのクロの卵粒寄生率が、クロのみが寄生した卵塊の中でのそれより一般に低くなる筈である。しかし卵塊ごとのクロの卵粒寄生率は変異が大きいため、実際の判定はむづかしいが、'54年度ではアカ、クロ両方が寄生した卵塊の場合の方が、クロのみ寄生した卵塊の場合より、多少卵粒寄生率は低い傾向にあつた（大竹、'55）。'55年度の結果はどうであらうか。才1表のうちで、アカ、クロともに棲息することが確かめられた時期の卵塊をひとまとめにして、クロのみ寄生した卵塊と、アカ、クロ両方の寄生した卵塊とのクロの寄生状態の違いを調べてみる（才1図）。

'54年同様、アカ、クロ両方の寄生した卵塊にはアカが優勢なものと、クロの優勢なものと2つの場合があるが、クロの優勢なものについてみると、'54年にはクロの点は  $Y=60$  より上に出なかつたが、'55年の結果にはそのような上の限界はないようである。しかし一方、クロのみの寄生した卵塊でも、クロの卵粒寄生率は'54年の場合より一般に高い傾向にある。そこで、次のようにして、クロの卵粒寄生率が、アカと卵塊を共有することによつて低められるかどうかを調べてみる。すなわち才1図に、 $Y=0.25X$ 、 $Y=0.5X$ 、 $Y=0.75X$  の3本の線をひき、線と線との間に入つてくるクロのみ寄生した卵塊と、アカ、クロ両方の寄生した卵塊のうちクロの優勢なものとの2種類のクロの点数を記録する。ただし、大きな卵塊は数が少くて不正確なので、 $X=160$  以内の点のみをみて両方の数字を比較する（才2表）。クロのみの卵塊では、卵粒寄生率の高い部分ほど明らかに点数は増しているのに、アカ、クロ両種が寄生した卵塊ではむしろ減つており、両者の違いははつきりと認められる。

'54年、'55年の結果から、卵塊ごとのクロの卵粒寄生率は、アカと卵塊を共有した場合の方がクロ単独の場合より低まる傾向にあると云うことができよう。すなわち、共寄生によりクロがアカに倒されるという現象が起つていゝと考へられる。

### § 5 む す び

習性が似寄り、分布も重なり合つてゐる2種類の卵寄生バチ、ズイムシアカタマゴバチとズイムシクロタマゴバチとは、同一の寄主ニカメイガの卵をめぐつて次のような相互関係にあることが明らかになつた。

1. 産卵のために親バチが選ぶニカメイガ卵塊は他の種によつて影響されないようである。すでに一方の種により攻撃された卵塊を他方の種が避ける傾向はなく、2

Figure 1. Comparison of parasitism between the egg masses parasitized by *phanurus beneficiens* alone and by both species of *phanurus beneficiens* and *Trichogramma japonicum*, in the first brood of emergency of *Chilo suppressalis* in 1955.

Size of egg mass is the total number of eggs composing an egg mass. ● : egg mass parasitized by *P. beneficiens* alone. ●—▲ : egg mass parasitized by *P. beneficiens* and *T. japonicum*, altitude of the circle represents the number of eggs parasitized by *P. beneficiens* and that of the triangle is that by *T. japonicum*.

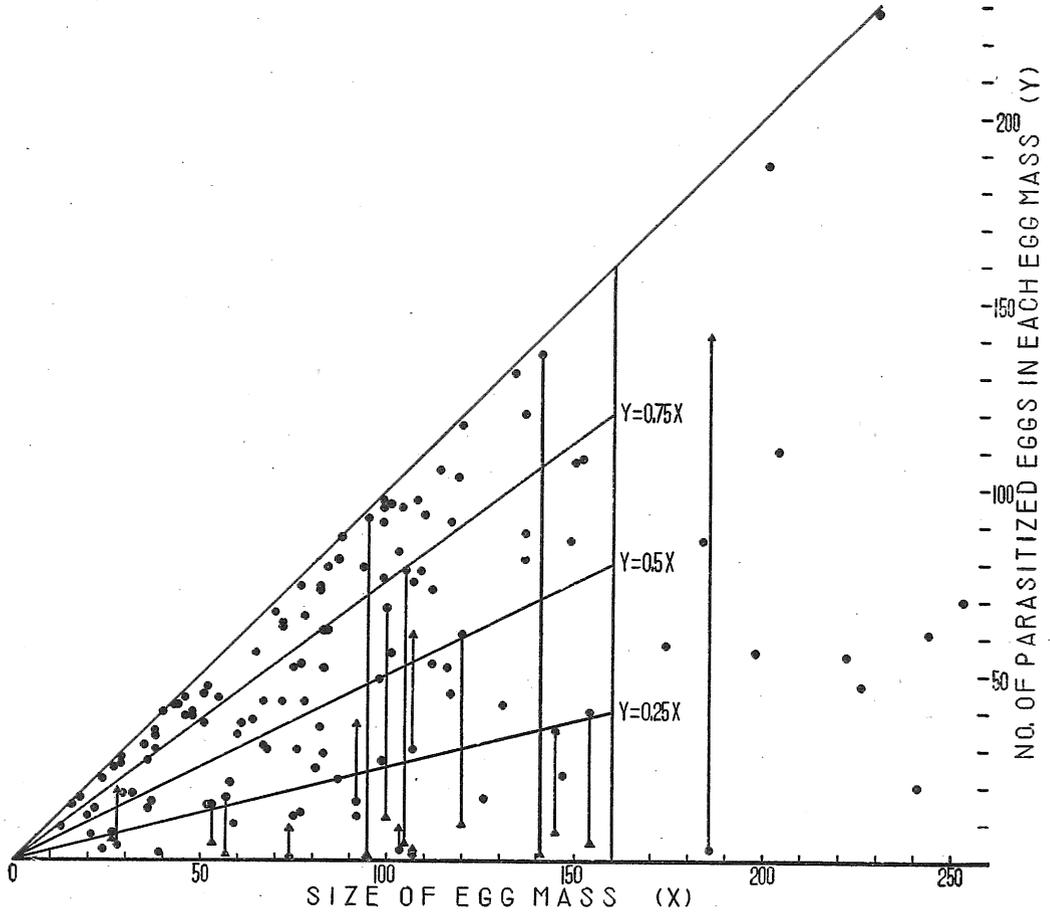


Table II. Distributions of two kinds of plots in Fig. 1. (See text.)

Class	Number of plots	
	Egg mass parasitized by <i>P. beneficiens</i> alone	One that <i>P. beneficiens</i> was prevailing within egg masses parasitized by both species
Part divided by two lines, $Y=X$ and $Y=0.75 X$	48	2
Part divided by two lines, $Y=0.75 X$ and $Y=0.5X$	27	3
Part divided by two lines, $Y=0.5X$ and $Y=0.25x$	18	4
Part divided by two lines, $Y=0.25 X$ and the horizontal axis	8	1
Total	101	10

種類が1つの卵塊を共有する現象がしばしば起る。

2. 親バチが卵をうみ込むニカメイガ卵粒についても、すでに他種が寄生しているものを避けるという傾向はないようである。その結果、同じ食物をめぐつて両種の間競争が起り、クロはアカに倒されるものと思われる。

GAUSEの仮説からすれば、これら2種類の共存は不可能なはずであるが、事実はこれに反し、山陰地方では両種は混り合つて棲息している。

アカの個体群によるクロの個体群の圧迫があるにもかかわらず、後者が消え去らない原因は次のように考えられる。アカの寄生の状態はすでに報じたとうり(大竹, '55), 卵塊の大きさにかかわらず寄生する卵粒数は30以上にならないのが普通である(後に述べるような特殊な場合を除いて)。すると1卵塊の平均卵粒数は90~100程度だから、平均して60~70以上の卵粒がアカの寄生をまぬがれる。一方、才1図でもわかるとうり、クロの寄生状態はアカのそれよりはるかに能率的である。従つて、結果的にみて、クロは主としてアカが利用していない部分を利用していることになり、共寄生が起つてもその割合はさして大きなものと云えないわけである。以上から、アカによるクロの圧迫はありながらも、その程度がいちじるしくないため両種の個体群は共存してゆくことができると説明してよさそうである。

ただ、寄生バチが多い割に寄主が乏しい場合は問題があらう。'55年6月23日(すでにニカメイガ才1化期は終りかけていた)法吉で11卵塊採集したが、そのうち10卵塊がアカに寄生されていた(才1表)。これらのおのおのについて卵粒寄生率を調べてみたところ、5つまでが100%に近い値を示した(大竹, '56)。もはやニカメイガの卵塊が少なくなった時期に、たまたまアカの親バチの羽化が盛んに行われたため、アカとしては異常に高い寄生率を示したものと思われるが、このような場合にもクロも沢山いれば共寄生がいちじるしく、クロの個体群に対するアカの圧迫は高くなるに違いない。'55年にはクロの最盛期は6月初めであり、中ごろ以後には非常に数が減つてしまうので、実際に受けたアカの圧迫はそれほど大きいものではなかつたわけだが(もつとも6月中旬に非常に少なくなったのがアカとの競争に原因したのだったら話は別だが)、毎年このようにアカとクロとの個体群の変動に時期的なずれがあるとは限るまい。もし、ニカメイガの発生の終りごろに、アカ、クロ共に最盛期を迎えるようなことがあれば、クロの個体群の蒙る影響は相当に大きく、後々までそれが及ぶものと思われる。

最後に、この報告をまとめる際に、京都大学農学部内田俊郎教授、島根農科大学近木英哉助教授にはいろいろと有益な助言を頂き、また、京都大学農学部昆虫学研究室の室員および卒業生よりなるある会合の席上では多くの方々より貴重な批判をいただいたことを記し、これらの方々に深い感謝の気持を捧げたい。

## 引用文献

- CROMBIE, A. C. (1947): Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.*, 16 (1): 44-73.
- FLANDERS, S. E. (1940): Environmental resistance to the establishment of parasitic Hymenoptera. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 33 (2): 245-253.
- GAUSE, G. F. (1934): "The struggle for existence". Baltimore.
- GILBERT, O., T. B. REYNOLDS & J. HOBERT (1952): Gause's hypothesis: an examination. *J. Anim. Ecol.*, 21 (2): 310-312.
- 深谷昌次 (1936): マヒマヒガの寄生蜂. 応動雑, 8 (6): 330-335.
- 伊藤嘉昭 (1954): 2種のアブラムシの混棲と葉の選択、ならびにその生態学的意義について. 農技研報告C No. 4: 187-199.
- 弥富喜三 (1955): ニカメイガの環境抵抗としてのズイムシアカタマゴバチ. 応用昆虫, 11(3): 128-132.
- JEPSON, W. F. (1954): "A critical review of the world literature on the Lepidopterous stalk borers of tropical graminaceous crops". London.
- LACK, D. (1946): Competition for food by birds of prey. *J. Anim. Ecol.*, 15 (2): 123-129.
- 岡田十蔵・牧高治 (1934): 螟虫の防除に関する試験研究成績, 才1報. II. 螟虫黒卵蜂の生態に関する研究. 農事改良資料, No. 79: 1-42.
- 大竹昭郎 (1955): 寄生の様式よりみたズイムシアカタマゴバチとズイムシクロタマゴバチ. 応用昆虫, 11 (1): 8-13.
- (1956): ズイムシアカタマゴバチとズイムシクロタマゴバチとにみられる寄主と寄生バチとの相互関係. 応用昆虫 (投稿中)
- 渋谷正健・弥富喜三 (1950): 天敵利用に関する試験研究, 才3報. 二化螟蛾卵の寄生蜂ズイムシアカタマゴバチの利用に関する研究. 静岡農試 50周年記念論文集: 12-33.
- SIMMONDS, F. J. (1953): Inter-relationships of

the parasites of the frit-fly, *Oscinella frit* (L.), in eastern North America. Bull. ent. Res., 44 (2) : 387—393.

SMITH, H. S. (1929) : Multiple parasitism : its relation to the biological control of insect pests. Bull. ent. Res., 20 (2) : 141—149.

内田俊郎(1952) : 2種の蜂が共寄生したときそれらの個体群にみられる密度効果 : 共寄生の実験的研究, 才1報. 応用昆虫, 8 (1) : 1—7.

—— (1953) : 寄主の棲息密度が共寄生する2種の寄生蜂の増殖に及ぼす影響 : 共寄生の実験的研究, 才2報. 応用昆虫, 9 (3) : 102—107.

—— (1955) : 寄主と2種の寄生蜂の相互作用系にみられる個体群の長期変動 : 共寄生の実験的研究, 才3報. 応用昆虫, 11 (2) : 43—48.

WILLARD, H. F. & A. C. MASON (1937) : parasitization of the Mediterranean fruitfly in Hawaii, 1914—33. U. S. Dept. Agr., Circ., no. 439 : 17 p.

## SUMMARY

1. A discussion is brought up on the interrelation between two species of egg parasite of the rice stem borer, *Trichogramma japonicum* ASHMEAD and *Phanurus beneficiens* ZEHNTER, which inhabit together in a rice field in Matue district.

2. It is frequently observed that an egg mass is simultaneously parasitized by both species, as tabulated in Table I. It is concluded from the agreement between the observed frequency of parasitized egg masses by both species and the calculated frequency based upon probability, that the egg deposition of one species parasite to an egg mass is not influenced by another species even if an egg mass of the borer has already been parasitized by another.

3. It seems that both species have no ability of discrimination between healthy and parasitized

egg and *P. beneficiens* is killed by *T. japonicum* when multiple parasitism occurs between them.

This is the reason that the number of *P. beneficiens* in the egg mass parasitized by both species is frequently less than that in the egg mass parasitized by *P. beneficiens* alone, as represented in Figure 1.

4. Multiple parasitism, however, did not occur so frequently, because the number of host eggs parasitized by *T. japonicum* in each egg mass is usually small comparing to the total number of eggs composing an egg mass, and great number of them remains to be available for parasitization. Therefore, in spite of the population of *P. beneficiens* is checked by that of *T. japonicum* both parasites can coexist in the same place, in the same time.