

論文目録

氏名 白井 洋一



学位論文

題目 野生植物と栽培植物を寄主とするエピラクナ属テントウの生活史特性に関する研究

学位論文の基礎となる学術論文

題目 長野県伊那地方におけるオオニジュウヤホシテントウ群の生態 I. 野生植物を寄主とする3種個体群のジャガイモに対する受容性の比較

著者名 白井洋一

学術雑誌名 日本応用動物昆虫学会誌 に発表

(巻・号・頁) (31・3・213~219)

発行年月 1987年8月

題目 長野県伊那地方におけるオオニジュウヤホシテントウ群の生態 II. アザミを寄主とするヤマトアザミテントウの個体群動態

著者名 白井洋一

学術雑誌名 日本生態学会誌 に発表

(巻・号・頁) (37・3・209~218)

発行年月 1987年12月

題目 長野県伊那地方におけるオオニジュウヤホシテントウ群の生態 III. ハシリドコロを寄主とするルイヨウマダラテントウの個体群動態と生活史特性

著者名 白井洋一

学術雑誌名 日本生態学会誌 に発表

(巻・号・頁) (38・2・111~119)

発行年月 1988年8月

題目 長野県伊那地方におけるオオニジュウヤホシテントウ群の生態 IV. ジャガイモを寄主とする2種個体群のジャガイモと野生植物における増殖率

著者名 白井洋一

学術雑誌名 日本応用動物昆虫学会誌 に発表

(巻・号・頁) (34・3・199~204)

発行年月 1990年8月

題目 Host plant suitability to the potato-feeder lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) on some cultivated and wild solanaceous plants

著者名 白井洋一

学術雑誌名 野菜・茶業試験場報告 に発表

(巻・号・頁) (A5・45~60)

発行年月 1992年3月

題 目 長野県伊那地方におけるオオニジュウヤホシテントウ群3種の発生消長
著 者 名 白井洋一
学術雑誌名 New Entomologist誌 に発表
(巻・号・頁) (40・17~23)
発行年月 1991年10月

題 目 Larval survival of the phytophagous ladybird, *Epilachna yasutomii* (Coleoptera, Coccinellidae), on the blue cohosh, *Caulophyllum robustum* (Ranunculales, Berberidaceae), grown under different environmental conditions
著 者 名 白井洋一
学術雑誌名 Ecological Research誌 に発表
(巻・号・頁) (9・1・37~45)
発行年月 1994年4月

既発表学術論文

題 目 色素粉による小蛾類の簡易マーキング法
著 者 名 白井洋一・村田英一郎
学術雑誌名 日本応用動物昆虫学会誌 に発表
(巻・号・頁) (31・2・170~172)
発行年月 1987年5月

題 目 ハイマダラノメイガの越冬生態
著 者 名 白井洋一・河本賢二・岡田利承・青山聖子
学術雑誌名 野菜・茶業試験場報告 に発表
(巻・号・頁) (A2・107~115)
発行年月 1988年12月

題 目 A Mark-recapture experiment for male adult cabbage webworm, *Hellula undalis* (Lepidoptera: Pyralidae)
著 者 名 白井洋一・河本賢二
学術雑誌名 Applied Entomology and Zoology誌 に発表
(巻・号・頁) (25・1・127~129)
発行年月 1990年2月

題 目 Seasonal changes and effects of temperature on flight ability of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae)
著 者 名 白井洋一
学術雑誌名 Applied Entomology and Zoology誌 に発表
(巻・号・頁) (26・1・107~115)
発行年月 1991年2月

題 目 Laboratory evaluation of the flight ability of female adults of the cabbage webworm, Hellula undalis (Lepidoptera: Pyralidae) and reproductive success after flight

著 者 名 白井洋一・河本賢二
学術雑誌名 野菜・茶業試験場報告 に発表

(巻・号・頁)

(A4・31~40)

発行年月

1991年3月

題 目 Factors influencing flight ability of male adults of the diamondback moth, Plutella xylostella, with special reference to temperature conditions during the larval stage

著 者 名 白井洋一
学術雑誌名 Applied Entomology and Zoology誌 に発表

(巻・号・頁)

(28・3・291~301)

発行年月

1993年8月

題 目 Comparison of longevity and flight ability in wild and laboratory-reared male adults of the diamondback moth, Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae)

著 者 名 白井洋一
学術雑誌名 Applied Entomology and Zoology誌 に発表

(巻・号・頁)

(28・4・587~590)

発行年月

1993年12月

題 目 Dispersal movement of male adults of the diamondback moth, Plutella xylostella (Lepidoptera: Yponomeutidae), on cruciferous vegetable fields, studied using the mark-recapture method

著 者 名 白井洋一・中村あゆみ
学術雑誌名 Applied Entomology and Zoology誌 に発表

(巻・号・頁)

(29・3・339~348)

発行年月

1994年8月

野生植物と栽培植物を寄主とする
エピラクナ属テントウの生活史特
性に関する研究

1996年

岐阜大学大学院連合農学研究科

白井洋一

野生植物と栽培植物を寄主とする
エピラクナ属テントウの生活史特
性に関する研究

白井 洋一

目次

第I章 緒言	3
第II章 野生植物を寄主とする自然個体群の発消長と動態	8
第1節 アザミを寄主とするヤマトアザミテントウ (滋賀県川戸谷)	8
第2節 アザミを寄主とするヤマトアザミテントウ (長野県大鹿)	10
第3節 ハシリドコロを寄主とするオオニジュウヤホシテントウ (長野県高遠)	19
第4節 ルイヨウボタンを寄主とするルイヨウマダラテントウ (長野県南信濃)	21
第5節 ハシリドコロを寄主とするルイヨウマダラテントウ (長野県高遠)	23
第III章 自然個体群の栽培植物 (ジャガイモ) に対する寄主適合性	32
第1節 自然個体群の栽培植物への寄主転換の可能性	32
第2節 オオニジュウヤホシテントウの野生寄主植物の推定	41
第IV章 自然個体群と害虫個体群の生活史特性の比較	44
第1節 室内実験による生活史特性の評価の妥当性	44
第2節 オオニジュウヤホシテントウ2個体群 (長野県高遠) の比較	48
第3節 ヤマトアザミテントウ2個体群 (滋賀県川戸谷) の比較	54
第4節 ルイヨウマダラテントウ2個体群 (長野県南信濃) の比較	61
第V章 総合考察	70
摘要	83
謝辞	85
引用文献	86
英文摘要 (Summary)	98
図表	101

第I章 緒言

野生植物および栽培植物における食植性昆虫の生活史特性（個体群動態、生活様式、寄主適合性などを示す諸形質）については、昆虫・植物の相互関係（2, 23）、共進化仮説（11, 84）、植物の防御物質、耐虫性品種育成（64, 67, 99, 110）などさまざまな観点から研究されている。また、自然生態系と農業生態系における昆虫の生活様式の比較についても、個体群動態の変動機構、大発生のはきかえ要因、植生の多様性と草食動物の群集構造の安定性などの観点から多くの研究が進められている（1, 6, 59）。その中でも、野生植物から栽培植物への寄主転換（害虫化）にともなう昆虫個体群の生活史特性の比較、および害虫化の過程の解明は生態学者に限らず、すべての昆虫研究者にとって最も魅力ある研究課題であろう。

一般に野生植物を寄主とする自然（非害虫）個体群は低い密度レベルと安定した平衡状態を保っているが、栽培植物へ寄主転換して害虫化した時、個体群密度が高くなり、不安定な年次変動を示す場合が多いと考えられている（9, 131）。したがって、野生植物と栽培植物における個体群の生活史特性を比較することは、単に害虫種と非害虫種の生態的諸形質を比較するだけでなく、害虫防除技術の発展に貢献する点も大きい。何故なら、現在害虫化している個体群の生活史特性を、害虫化以前の野生状態の個体群のそれと比較することによって、栽培植物への進出と適応によって変化した形質と変化しなかった形質がわかり、変化した形質をうまく制御することによって、害虫化を防ぐ方法、あるいは害虫個体群の密度を低く抑制できる方法のヒントが得られる可能性があるからである。また、野生植物から栽培植物への寄主転換（害虫化）は、単に草食昆虫の害虫化を意味するだけでなく、同所性種分化、すなわち、寄主植物利用の違いをきっかけとした種分化の可能性を検証する上でも興味深い材料である（3, 53, 76）。このような論議は昆虫生態学者の間で最近活発に行われているが、理論的論争にとどまり、実証データはまだ十分に得られていないのが現状である（14, 55）。

生活史特性の比較研究は理想的には害虫種とその近縁の非害虫種、あるいは

同種の害虫・自然(非害虫)個体群を材料として、その生活環、生活史特性を詳細に調査することによって、進展するであろう(37,38,97,114)。しかし、現在は野生植物において、まとまった単位で自然個体群を調査することは非常に困難である。この点は害虫化の過程についての研究が比較的多い貯穀害虫の場合も同様であるが(126)、野外昆虫の場合にはさらに比較研究に利用できる個体群は限られている。現在、害虫化している個体群が、以前どのような野生植物で生活環を完了していたのかを、はっきり特定できない場合が多いし、自然植生の破壊が進む中で、野生植物上で生活環を完了している自然個体群に遭遇できる機会もきわめて少なくなっている。また非常に古い時代から栽培化が進んだ植物(例えばインゲンマメやアブラナ科野菜)やその植物の発祥地、および古い時代から栽培が広く普及している地域では、害虫個体群と自然個体群を、現在寄主としている植物によって区別することはほぼ不可能であることなどがその主な原因である。

したがって、必然的に、このような比較研究は比較的近年になって新しく導入された栽培植物と、それまで野生植物で生活していたと考えられる土着種の昆虫個体群を対象として行うことになる。このような研究にふさわしい栽培植物としては、北アメリカ大陸のジャガイモ、リンゴ、アルファルファ、イネなどがあげられる(62)。例えば、アルファルファ(マメ科牧草)の害虫であるコロラドモンキチョウ、およびその近縁種を用いた害虫個体群と自然個体群の比較研究では、現在害虫化している個体群、および害虫化可能な個体群は自然個体群にくらべて増殖力が高く、高密度を維持できる機構を持っていることが示された(116, 117, 132)。日本では、マメゾウムシ類など貯穀害虫について、その起源や害虫化の過程が多く研究者によって報告されている(36,61,126)。一方、野外昆虫についての研究例は少なく、*Pieris*属3種を用いた大崎の比較研究(94,95)がある程度である。彼の研究では、もっとも害虫化したモンシロチョウは他の近縁2種にくらべて高い増殖力、世代期間の短縮が示され、これは不安定な栽培植物(アブラナ科野菜)環境に適応した結果と考えられている。

エピラクナ(*Epilachna*)属の食葉性マダラテントウとその寄主植物である数種の野生植物は、日本では上述した比較研究を進める上で最も好適な研究材料の一つと言えるだろう〔その背景は生物科学の特集(106)に詳しい〕。エピラクナ属テントウは、食性・形態の地理的変異が大きいため、分類学・系統進化学を中心に多くの研究がなされてきた。また、有機合成殺虫剤が広く普及するまで、オオニジュウヤホシテントウとニジュウヤホシテントウは重要害虫であったことから、防除法など応用的な研究も多く行われてきた(文献の詳細は52,54,65に詳しい)。最近では個体群動態的研究も多数行われ、生命表作成、標識再捕法による個体群データの蓄積は、わが国の昆虫種の中では最も多い種の一つであろう(79,87)。これらのデータは化性の進化、生活史戦略など進化生態学的論議の中でも多く引用されている(41,42,112)。一方、エピラクナ属テントウは、分類・自然史研究者や一般の昆虫愛好家にも注目されることが多かったことから、現在でも野生植物を寄主とするまとまった個体群が日本各地で発見されている。また、栽培植物のジャガイモも比較的近年(明治初期以降)に広く栽培が普及した点でも(128)、研究材料として好適であり、この点は北アメリカ大陸におけるコロラドハムシとジャガイモとの関係と同様である(19)。

巖らはヤマトアザミテントウの害虫・自然個体群のジャガイモ受容性の違いを明らかにし(43,44)、その受容性が栽培植物(ジャガイモ)との淘汰によって次第に上昇する可能性を指摘した。これはアザミからジャガイモへの寄主転換によって、食性(寄主植物適合性)が変化した可能性を意味する。しかし、その後、この方面での研究はまったく進展しなかった。1970年代に入り、エピラクナ属テントウの研究は野外個体群動態を中心に発展した。野生植物を寄主とする自然個体群の生活史特性はヤマトアザミテントウ(81,82,83,88,89,91,92,93,105)、エゾアザミテントウ(24,25,60)、ルイヨウマダラテントウ(121,134)、オオニジュウヤホシテントウ(51)、トホシテントウ(122)について多くの研究がなされた。一方、害虫個体群については、オオニジュウヤホシテントウ(45,80)、ニジュウヤホシテ

トウ(26,27,28,77,78)の研究が行われた。これらの研究から、野外個体群の持ついくつかの特徴、例えば成虫密度に依存した卵密度調節機構の存在、植生の安定性と密接に関連した雌成虫の個体レベルでの産卵量調節、2度越冬個体の高い出現率などが明らかにされた。しかし、これら一連の研究のうち、自然・害虫個体群の比較を中心課題とした研究はほとんどなく、いくつかの個体群の生活史パラメータの比較検討(79)、およびオオニジュウヤホシテントウとルイヨウマダラテントウについてのジャガイモ以前の野生寄主植物の探索(50,121)が行われたにすぎず、両個体群の生活史特性および個体群動態については明らかにされていない。

著者はわが国に土着しているエピラクナ属に属する3種5個体群を用いて、アザミ(キク科)、ハシリドコロ(ナス科)、ルイヨウボタン(メギ科)などの野生植物を寄主としている自然個体群の個体群動態と生活史特性を調査し、害虫個体群の生活史特性と比較することによって、主に以下の3点を明らかにしようとした。

① 野生植物を寄主とする自然個体群は、時間的・空間的に限られた野生植物を寄主として、どのような個体群動態を示しているのか?

② 自然個体群が野生植物から農業生態系へ進出した時、すなわち、栽培植物への寄主転換(害虫化)によって、個体群の生活史特性はどのように変化したのか?

③ 栽培植物への寄主転換が起らなかった場合では、野生植物に留まって害虫化しなかった原因は何か?

これらの研究によって、エピラクナ属テントウの自然・害虫個体群の生活史特性および個体群動態の特徴を明らかにすることができ、栽培植物への寄主転換(害虫化)の過程が推論できるであろう。以上の3点について、本研究では以下の手順で野外調査と室内実験を行った。

① 野生植物を寄主としている3種5個体群について、発生消長、生命表、標識・再捕法などによって野外の個体群動態を明らかにする。

② 室内実験でこれらの個体群を、本来の野生寄主植物とナス科栽培植物（ジャガイモ）で飼育し、未成熟期・成虫期の生活史特性を明らかにする。

③ ①の5個体群のうち、近隣地域で害虫化している個体群が存在する場合には、②と同様の方法で害虫個体群の生活史特性を明らかにする。

④ 害虫化した個体群が存在しない場合には、なぜ自然個体群が野生植物に留まり害虫化しなかったのか、その原因を検討する。

⑤ 害虫個体群が存在する場合、②と③のデータから、自然個体群と害虫個体群の生活史特性を比較し、野生植物から栽培植物への寄主転換によって生じた生活史特性の変化、およびその変化の程度を推定する。

⑥ 本研究の結果と他の食植性昆虫における研究事例から、自然個体群と害虫個体群の持つ生活史特性の特徴を比較し、農業生態系における害虫管理のあり方について考察する。

本研究では「害虫化」を「野生植物を寄主とする昆虫個体群が栽培植物に侵入して定着すること」と定義した。しかし、英語専門用語では「害虫化」に直接あてはまる用語はない。ある植物に新たに侵入して定着することを意味する“colonization”や、貯穀害虫分野で「害虫化」を意味する“domestication”は本研究での著者の意図を十分に表していないので、英文表記では“host shift”（寄主転換）を用いることにした。また本論中でも、適宜、「害虫化」の代わりに「寄主転換」を用いた。また、野生植物を寄主とする個体群を「自然個体群」(natural population)、あるいは「非害虫個体群」(non-pest population)とし、栽培植物を寄主として定着している個体群を「害虫個体群」(pest population)として表現した。

第II章 野生植物を寄主とする自然個体群の発生活長と動態

野生植物を寄主とする昆虫の自然個体群は農業生態系において栽培植物を寄主としている同種個体群とくらべて、いくつかの点で異なる環境条件に置かれている。一般に自然個体群が寄主とする野生植物は栽培植物より栄養的に劣り、草食動物を防御するための毒物を多く含んでいる(12)。また、自然生態系における野生植物の植生構造は農業生態系のそれより分布が小面積・散発的であり、種構成も複雑である(101)。さらに自然生態系では昆虫は天敵相からの強いインパクトを受けるのに対し、農業生態系では農薬散布や移植・収穫などによる人為的なインパクトが個体群の生存に大きく影響すると考えられている(12, 101)。エピラクナ属テントウのうち、ヤマトアザミテントウは*Cirsium*属の各種アザミ(キク科)で、ルイヨウマダラテントウはルイヨウボタン(メギ科)、ハシリドコロ(ナス科)、トチバニンジン(ウコギ科)、ヤマブキソウ(ケシ科)で、オオニジュウヤホシテントウはハシリドコロ、オオマルバノホロシ(ナス科)などで、野生植物を寄主とする自然個体群が確認されている(54)。これらの野生植物は本州各地で比較的限られた場所に局所的に分布している。アザミは初春から晩秋まで地上部の生長がみられるが、ルイヨウボタン、ハシリドコロは地上部生育期間がそれより短く、特にハシリドコロは初夏にはほとんど地上部が枯死してしまう。この章では、本州中部に分布する3種5個体群のエピラクナ属テントウの自然個体群について、成虫発生活長調査、生命表、標識再捕実験によって、野外における自然個体群の生態と個体群動態を調べ、時間的・空間的に制約された野生植物における各個体群の生活史特性と寄主植物利用状況の特徴を明らかにする。

第1節 アザミを寄主とするヤマトアザミテントウ(滋賀県川戸谷)

(1) 材料と方法

調査地：川戸谷(標高500m)は滋賀・岐阜県の県境の伊吹山山麓の溪流(藤古川)沿いにあり、約1kmに渡って分布する*Cirsium*属のアザミに、ヤマトアザミ

テントウが分布していた(Fig. 1)。付近に栽培植物はなく、下流の最も近いジャガイモ畑までの距離は約2 kmであった。

成虫数の調査：1985年4月中旬から11月中旬まで約2週間おきに成虫の個体数調査を行なった。調査はいずれも午後1時から4時の間に30分間の見取り調査を行い、アザミ株上の成虫数をカウントした。

(2) 結果と考察

ヤマトアザミテントウ成虫とアザミの発生消長：Fig. 2の上段に川戸谷における成虫数の発生消長を示した。4月中旬には出芽したアザミ株で越冬成虫が見られ、5月上旬から中旬にそのピークを示した。新羽化成虫のピークは7月下旬で、8月に個体数が一時減少した後、9月に再びやや増加し、11月上旬には越冬休眠に入った。アザミ株の加害は4齢幼虫と新羽化成虫によって7月下旬から8月上旬に最も盛んであったが、アザミの食いつくしはほとんど見られなかった。10月下旬から11月上旬まで新鮮葉が現存しており、アザミはヤマトアザミテントウにとって、質、量ともに安定した寄主植物であると考えられた。新成虫の発生消長から、川戸谷では新羽化成虫は盛夏期に一時的に夏眠に入っているものと考えられ、羽化成虫の夏眠は後述する室内実験(IV章-2)でも確認された。また、本個体群から約30km離れた椿坂(Fig.1)の同種個体群でも、アザミの現存量が十分であるにもかかわらず、8月中旬から9月上旬には成虫個体数が一時的に減少しており、夏眠していると考えられた(VI章-3)。しかし、京都府芦生(81)や、滋賀県朽木(90)でアザミを寄主としているヤマトアザミテントウの自然個体群では羽化成虫の発生消長は夏眠の傾向を示さず、夏季に羽化成虫が出現した後、次第に個体数が減少し、10月中旬には越冬休眠に入るタイプであった。Masaki(70)は夏季の休眠を冬眠(越冬休眠)の有無および繁殖活動時期との関連から5つのタイプ(A~E)に分類した。それによると川戸谷と椿坂のヤマトアザミテントウ個体群は夏眠するタイプDに、芦生と朽木の個体群は、夏眠しないタイプAに区分される。タイプDの夏眠は本州のオオニジュウヤホシテントウでは一般的に

見られる現象であるが(54), ヤマトアザミテントウでは羽化成虫の休眠性に地域個体群間で変異があることが示唆された。ここであげた4つの地域個体群はヤマトアザミテントウの分布域から見れば, ごく近接した範囲に分布しており, 同じ *Cirsium* 属のアザミを寄主植物とし, いずれもアザミの現存量は十分に保証されていると考えられた。したがって, このような休眠性の違いは, 気象条件や寄主植物の質・量的変化など環境条件によって決定されているのではなく, それぞれの個体群間の遺伝的変異によるものと考えるのが妥当であろう。

第2節 アザミを寄主とするヤマトアザミテントウ (長野県大鹿)

(1) 材料と方法

調査地: 南アルプス山麓の長野県下伊那郡大鹿村沢井 (標高1100m) と鹿塩 (標高750m) において, 周囲のアザミ群落と独立して, まとまって分布しているナンブアザミ *Cirsium nipponicum* の群生地を選び (Fig. 3), 1978年から1980年までの3年間, 毎年4月から10月まで調査した。沢井 (面積, 約2300m²) は緩やかに傾斜したスギとヒノキの植林地内にあり, 約300m離れた所に小面積のジャガイモ畑があった。鹿塩 (面積, 約3500m²) はチガヤ, クズ, ススキなどの草原で, 周囲は桑畑で, 約100m離れた所に小面積のジャガイモ畑があった。両調査地ともアザミの大きさは株ごとによりばらつきがあったが, 毎年5月中旬の茎高で, 60~90cmのものが最も多かった。1978年から1980年までの調査地内のアザミ株数は沢井で23, 22, 31株, 鹿塩で29, 32, 39株であった。大鹿村 (農業気象観測所) における3年間の月平均気温をFig. 4に示した。

個体数と死亡要因の調査: 個体数調査は4月から7月中旬までは2~3日おき (1980年のみ5~6日おき) に, 7月下旬から10月下旬までは7~8日おきに行なった。調査では卵数, 卵塊あたり卵粒数, 1齢幼虫数, 4齢幼虫数, 蛹数および羽化成虫数をアザミの株ごとに数えた。卵塊と蛹は近くの葉上などにラベルをつけて区別しダブルカウントを防いだ。1齢幼虫数は孵化後の卵殻を数え, 4

齢幼虫数はSouthwoodらの方法(113)によって推定した。この推定法では調査日ごとの個体数の消長曲線と時間軸によって囲まれた面積を4齢期の平均発育期間で割ることによって、4齢中期に達した幼虫数が求められる。ここでは4齢期の平均発育期間には室内飼育(室温, 自然日長)で得られた値(6.8日)(III章-1)を用いた。羽化数は蛹の脱皮殻数を数えた。各ステージの死亡要因は、調査時に目撃または確認できた、「捕食」、「成虫による卵の共食い」、「消失(大部分は捕食によるものと推定される)」, および「生理死(未孵化と未羽化)」に分けて記録した。

成虫のマーキング: 調査日ごとに捕獲した成虫に速乾性油性ペン(ぺんてるホワイト極細)で翅鞘部に個体識別マークをつけて放逐し、再捕獲個体は個体番号を記録して再び放逐した。Table 1に3年間の越冬成虫と羽化成虫のマーク個体総数を示した。

(2) 結果

ヤマトアザミテントウとアザミの発生消長: Fig. 5に沢井と鹿塩における3年間の越冬成虫数と羽化成虫数および卵塊数の季節的推移を示した。ここでは全調査日のうち、月ごとに数回の調査日の値を選んでプロットした成虫数(雌雄合計数)を示した。越冬成虫は4月下旬から5月上旬に出現したが、この時期にはアザミはロゼット状でまだ茎が伸長していなかった。越冬成虫は5月下旬から6月上旬に最高となり、7月下旬にはほとんど見られなくなった。産卵はアザミの茎高が60cm以上になった5月中旬から始まり、6月中旬にピークに達し、以後8月中旬まで少数の産卵が見られた。卵塊はアザミ株の下部葉や雑草の葉裏に産みつけられた。卵塊あたりの平均卵粒数は、沢井では25.6(1978年), 24.3(1979年), 23.7(1980年), 鹿塩では27.2(1978年), 24.4(1979年), 24.3(1980年)で、調査地間、年次間の差はほとんどなかった。卵期間は7~10日で、孵化した幼虫は上部の葉に分散して摂食した後、再び下部の葉で蛹化し、産卵から30~35日で羽化した。幼虫の摂食が最も活発な4齢期においても葉の食いつくしは見られなかった。

羽化成虫は7月中旬から出現し、8月上旬に最高となった。羽化成虫は羽化後1～2週間、アザミを活発に摂食したが、この時期にも葉が食いつくされた株は見られなかった。その後、羽化成虫数はしだいに減少し、9月下旬から10月上旬には全く見られなくなった。アザミの地上部は10月下旬に枯死した。このような周年発生経過と食草の食害状況は沢井、鹿塩ともに3年間でほとんど同じであった。

未成熟期の死亡率：Table 2に沢井での生命表を示した。卵期死亡率は52.1% (1978年), 49.1% (1979年), 51.1% (1980年)で、3年間でほとんど変化がなかった。主な死亡要因は、成虫による共ぐい、消失、生理死（未孵化）で、消失は卵塊ごとの消失が多く、ほとんどは捕食によるものと推定された。1978年には消失による死亡が最も多く、次いで生理死であり、1979年と1980年は共ぐいによる死亡が最も多く、次いで消失であった。目撃された捕食者はナミテントウと造網性クモ類（未同定）であった。幼虫・蛹期死亡率は95.4% (1978年), 95.3% (1979年), 94.2% (1980年)で、卵期同様、3年間でほとんど変化がなかった。1978年と1979年には1齢から4齢前期までの死亡が、1980年は4齢後期の死亡が、それぞれ最も大きく、3年間とも蛹期の死亡が最も小さかった。目撃された捕食者は、造網性および徘徊性クモ類（いずれも未同定）、ハサミムシ、シマサシガメ、シリアゲムシ、モンキクロメクラガメ、ナナホシテントウ（幼虫・成虫）で、捕食による死亡がかなり大きいものと考えられた。卵から羽化までの死亡率の変化は小さく、羽化率も2.2% (1978年), 2.1% (1979年), 2.9% (1980年)と安定していた。

次に鹿塩における生命表(Table 3)について説明する。卵期死亡率は50.7% (1978年), 31.8% (1979年), 11.5% (1980年)であった。主な死亡要因は3年間とも消失（捕食を含む）が最も多く、共ぐいと生理死（未孵化）が同じ程度であり、1979年、1980年には前年に比べてどの死亡要因による死亡率も低くなった。目撃された捕食者はナミテントウ（成虫）とナナホシテントウ（成虫）であった。幼虫・蛹期死亡率は96.2% (1978年), 95.7% (1979年), 94.3% (1980年)で年ごと

に低くなったが、卵期死亡率にくらべ年次変化は小さかった。1978年と1980年には4齢後期の死亡が、1979年には1齢から4齢前期までの死亡が、それぞれ最も大きく、3年間とも蛹期の死亡が最も小さかった。目撃された捕食者は、造網性および徘徊性クモ類（いずれも未同定）、キアシアシナガバチ、ハサミムシ、シマサシガメ、シリアゲムシ、ナナホシテントウ（幼虫）であり、幼虫期全体を通して、捕食による死亡がかなり大きいものと考えられた。羽化率は2.1%（1978年）、2.9%（1979年）、5.0%（1980年）で3年間でかなりの変動を示した。

成虫越冬率：マークした個体数と翌年に再捕獲された個体数をもとに、成虫の越冬率を推定した（Table 4）。沢井では、1978年秋から1979年春にかけての越冬率は、雌が11.4%、雄が12.3%でほとんど同じであったが、1979年秋から1980年春にかけては、雌が12.7%で、雄の越冬はまったく確認されなかった。越冬前と後での雄成虫のマーク個体数を比較すると、1978年から1979年では、57頭から58頭でほとんど変わらなかったのに対し、1979年から1980年では、65頭から36頭と減少しており（Table 1）、1980年春には単に前年秋にマークされた個体が再捕されなかっただけでなく、実際に冬期間に雄成虫の死亡が大きかったか、あるいは調査地外への移出が多かったものと考えられた。一方、雌の越冬率は2年ともほぼ同じであった。さらに雌では、1978年秋と1979年春（新羽化成虫出現前）にマークされた合計124頭のうち、1980年春に5頭が再捕され、2度越冬している個体の存在が確認された（2度越冬率は4.0%）。鹿塩では、1978年秋から1979年春にかけての越冬率は、雌が9.7%、雄が1.1%で雌の方が高く、1979年秋から1980年春にかけては、雌が2.6%、雄が5.5%で雄の方が高かった。1979年春と1980年春にマークされた個体数は、雌雄ともそれぞれ前年秋のマーク個体数に比べて大幅に減少しており（Table 1）、2年とも冬期間にかなりの成虫が死亡したか、あるいは移出が多かったものと考えられた。鹿塩では2度越冬した個体は雌雄とも1個体も確認されなかった。

1雌あたり産卵数と世代あたり増殖率：それぞれの調査地内で産卵された総

産卵数を越冬雌成虫の総マーク個体数で割って、1雌あたり産卵数を求めた。また羽化雌成虫の総マーク個体数を越冬雌成虫の総マーク個体数で割って、大まかな世代あたり増殖率（1頭の雌成虫が産んだ次世代雌成虫数）を求めた（Table1）。沢井での1雌あたり産卵数は、34.2（1978年）、52.8（1979年）、71.9（1980年）と年ごとに増加した。世代あたりの増殖率も0.89（1978年）、1.27（1979年）、1.82（1980年）と年ごとに増加したが、3年間ともに比較的低い値であった。また、越冬、羽化成虫の性比は52～62%の範囲で、常に雌の個体数が多かった。鹿塩での1雌あたり産卵数は、50.5（1978年）、89.3（1979年）、170.1（1980年）で年ごとに大幅に増加し、1980年は1978年の3倍以上になった。世代あたり増殖率は1.37（1978年）、1.27（1979年）、5.42（1980年）で、1980年には特に高い値を示した。また成虫の性比は、1979年秋（新羽化成虫期）に雌が多かった以外は、52～67%の範囲で雌の方が高かった。

個体数の変動要因と安定化要因：沢井と鹿塩で得られた3年間の生命表を基に、越冬成虫の産卵期から羽化成虫出現期までの増殖率の決定に対し、どの発育ステージの生存率が相対的に重要であるかを、Varleyら（129）の変動主要因分析法と、巖（46）が提案した基本要因分析法によって検討した。先に求めた世代あたり増殖率（ R ）は以下のように示すことができる。

$$R = (Nf/Of) = (E/Of) \times (L1/E) \times (L4/L1) \times (Nf/L4)$$

ただし、 Nf 、 Of 、 E 、 $L1$ 、 $L4$ は羽化雌成虫数、越冬雌成虫数、総産卵数、1齢幼虫数、4齢幼虫数で、上式の右辺の各項はそれぞれ1雌あたり産卵数、孵化率、幼虫前期生存率、幼虫後期・蛹期生存率を示す。それらを NE 、 SE 、 $SL1$ 、 $SL2$ とすると、

$$R = NE \times SE \times SL1 \times SL2$$

両辺の対数をとると

$$\log R = \log NE + \log SE + \log SL1 + \log SL2$$

となり、 R は4つの構成要素の和として表わすことができる。Fig. 6において、

logRとそれぞれの構成要素(対数值)の変化を比較したところ、沢井ではlogRの変動と最もよく対応したのはlogNEの変動であり、世代あたり増殖率の決定には、1雌あたり産卵数が相対的に最も重要であることがわかった。しかし、鹿塩ではlogRとはっきり対応する構成要素は検出されず、相対的に重要なステージは検出できなかった。次に、巖(46)の提案に従い、増殖率の決定に関与する要因とともに、個体群密度の安定化に関与するステージを検出するため、Fig. 7に越冬雌成虫、卵、1齢幼虫、4齢幼虫および羽化成虫の各ステージにおける個体群密度(アザミ10株あたりの個体数)とそれぞれの分散値を示した。これによると、沢井、鹿塩とも越冬成虫期から卵期にかけて分散が減少しており、産卵期に個体群密度(株あたり産卵数)が安定化していることがわかった。また、鹿塩では卵期から1齢幼虫期に、沢井では4齢幼虫期から羽化成虫期にも分散が減少しており、個体群密度が安定化していることがわかった。沢井では産卵期は世代あたり増殖率の決定にも相対的に最も重要な時期であり、この期間は個体群の変動要因、密度安定化要因のいずれにも重要なステージであると考えられた。

(3) 考察

今までにアザミを寄主とするエピラクナ属テントウ自然個体群の研究は、京都府や滋賀県のヤマトアザミテントウ、北海道のエゾアザミテントウで行なわれ、成虫の個体群パラメータや生命表、および寄主植物の利用様式を含めた生活史の全容がほぼ明らかになっている。ここでは、これらの個体群動態の特徴を、本報の大鹿個体群と比較しながらまとめてみることにする。

京都府芦生のブナ原生林内のヤマトアザミテントウ個体群では、1974~1977年の調査によると、羽化率2.6~5.7%、世代あたり増殖率1~3、2度越冬率(雌雄合計)0.5~1.6%であった。1雌あたり産卵数は50~90、卵期死亡率は55~64%、幼虫・蛹期死亡率は84~94%で、主な死亡要因はハサミムシ、ゴミムシなどによる捕食であり、幼虫・成虫期を通してアザミ葉の食いつくしがおきるような高密度に達することは一度もなかった。また基本要因分析の結果、産卵期の越

冬成虫密度に依存したアザミ群落間の分散行動や1雌あたり産卵数の調節が、個体群密度の安定化にとって最も重要であった。一方、卵期や幼虫期の捕食は、死亡率は高いものの、変動要因あるいは安定化要因としての重要性は認められなかった(81,82)。滋賀県朽木のヤマトアザミテントウ個体群でも、アザミの生息場所条件が安定し、植生構成も複雑な安曇川上流域の個体群では、世代あたり増殖率0.1~1.3、2度越冬率(雌雄合計)1.0~4.3%で、年次変動も小さく、5年間にわたって非常に安定していた。一方、生息場所条件が洪水などによって不安定で植生構成も比較的単純な下流域の個体群では、世代あたり増殖率は2.2~9.3で、2度越冬個体は全く確認されず、上流域に比べて個体群密度の年次変動も大きく、かなり不安定な個体群であった(90,91)。上流域個体群の増殖率の低さは密度依存的に働くハサミムシ類、クモ類などの捕食者による影響が大きく、生息地の環境条件の安定性の違いによって、寄主植物であるアザミの質的・量的条件および天敵相が変化し、それによって個体群動態や生活史の特徴も変化するものと考えられた(91)。北海道札幌のエゾアザミテントウでは、アザミは8月中に自然枯死するため、発生の同調性から見て、本州のヤマトアザミテントウとアザミの関係のように季節的によく一致した寄主植物とは言えない。エゾアザミテントウは盛夏には、新たに出葉したアザミの根出葉や周囲のルイヨウボタンを寄主として利用して生活環を完了している。この個体群の1978年の調査では、1雌あたり産卵数は34.5、卵塊あたり卵粒数は17.3、卵から羽化までの生存率は2.7%であったが、これらの値は寄主植物によって異なり、変動主要因分析の結果でも、アザミ株上では捕食と食草の食いつくしによる幼虫期全体の死亡が重要であり、ルイヨウボタン株上では食いつくしによる幼虫後期の死亡のみが重要であった。この個体群では世代あたり増殖率、越冬率など成虫期の個体群動態は不明であった(60)。

長野県大鹿村の1978~1980年のヤマトアザミテントウ個体群の発生活長は、寄主植物であるアザミと季節的によく一致していた。また、摂食量の多い4齢期と羽化成虫出現期でも餌不足はまったく見られなかったことから、アザミは量的

にも十分保証された食草と言える。発消長は沢井・鹿塩ともほぼ同じであったが、個体群動態ではかなり異なった傾向が見られた。まず沢井個体群では羽化率2.1~2.9%，卵期死亡率49.1~52.1%，幼虫・蛹期死亡率94.2~95.4%で3年間の年次変動は小さく，世代あたり増殖率も0.9~1.8と比較的低かった。卵期と幼虫期の死亡要因としては捕食が最も大きいと考えられ，雌成虫の一部には2度越冬する個体も見られた。また基本要因分析から，世代あたり増殖率の変動要因，個体群密度安定化要因のいずれにも産卵期が最も重要であった。このような特徴は京都府芦生や滋賀県朽木の上流域のヤマトアザミテントウ個体群の場合と似ている。沢井は植林地内であるが，植生構成も3年間ほとんど変化のない安定した生息地であり，安定した環境条件にあるヤマトアザミテントウ個体群はほぼ同じような特徴，すなわち増殖率が低く，年次変動の小さい個体群動態を示すものと考えられる。一方，鹿塩個体群では羽化率2.1~5.0%，世代あたり増殖率1.3~5.4で，沢井個体群に比べ増殖率がかなり高く，年次変動も大きく，2度越冬個体は全く確認されなかった。また，基本要因分析から，世代あたり増殖率の変動要因については重要なステージは検出されず，沢井の場合と異なっていた。世代あたり増殖率や2度越冬率では，鹿塩は滋賀県朽木の下流域個体群と似た特徴を示したが，鹿塩では卵期死亡率は11.5~50.7%で年次変動が大きいものの，幼虫・蛹期死亡率（この期間の主な死亡要因は捕食と考えられた）は94.3~96.2%で年次変動が小さかった。また，アザミを含めた植生構成も3年間でほとんど変化がなく，生息地の環境条件には，沢井との間にはっきりした違いは認められなかった。このため，両個体群の違いをOhgushiら(91)が，上流域と下流域の違いで説明したように，アザミの生育条件や天敵相の違いによって説明することはできない。鹿塩の個体群密度の年次変動は越冬成虫期が最も大きく，マーキング実験の結果でも，沢井よりも成虫の越冬率が低かったことから，鹿塩では冬期間の死亡率や他地域への移出率が高く，年ごとの変動が大きかった可能性がある。

沢井と鹿塩個体群は年次変動の安定性ではかなり異なった傾向が見られたが，

密度安定化要因の検出から、産卵期に個体群密度の分散が小さくなり、株あたり産卵数が安定化する点では共通していた。産卵期における株あたり卵数の安定化は京都府芦生や滋賀県朽木のヤマトアザミテントウ個体群でも報告されており、卵密度は雌成虫の株間移動や卵の再吸収によって調節され、そのメカニズムは強い密度依存性を持っていることが確認されている(92)。本報の大鹿の両個体群でも示唆されたことから、産卵期における卵密度の安定化は、アザミを寄主とする各地域のヤマトアザミテントウ個体群にかなり共通に見られる現象であると考えられる。

ところで、II章-1で示した滋賀県川戸谷のヤマトアザミテントウ個体群の発生活長は、寄主植物であるアザミと季節的によく対応しており、食草量としても十分保証されている点では、ここであげた本州各地のヤマトアザミテントウ個体群と一致していたが、新羽化成虫の休眠性（夏眠の有無）でこれらの個体群と異なっていた。すなわち、長野県大鹿、京都府芦生、滋賀県朽木の個体群ではすべて羽化成虫は夏眠行動を示さないのに対し、川戸谷個体群はかなり高い割合で新成虫が夏眠行動を示した（室内実験の結果はIV章-3を参照）。II章-1で述べたように、休眠性の違いは寄主植物の質的および量的条件によって決定されているとは考えにくい。川戸谷を含めヤマトアザミテントウはいずれの個体群でも新成虫は羽化当年にはほとんど繁殖活動をしないため、夏眠の有無は世代あたり増殖率には大きな影響を与えないと考えられが、越冬成功率や他地域への移動率などの個体群パラメータにどのように影響しているかは興味深い。

アザミを寄主とするアザミテントウ（ヤマトアザミテントウとエゾアザミテントウ）の地理的変異は、今まで形態と食性の点で注目されてきたが(32,53)、本研究からフェノロジー（周年の発生活長）や休眠性に関する生活史特性においても、個体群間変異（地理的変異）が確認されたことになる。形態・食性に関する従来の知見と休眠性の関係を再整理することによって、複雑なアザミテントウの地理変異の成立過程に新たな解釈が見いだされるものと考えられる。

第3節 ハシリドコロを寄主とするオオニジュウヤホシテントウ（長野県高遠）

（1）材料と方法

調査地：長野県上伊那郡高遠町中屋（標高800m）の雑木林内にまとまっているハシリドコロ群生地を調査地とした。調査地面積は約2,100m²（35×60m）で、約200m離れた雑木林内に、もう一つのハシリドコロ群生地（面積：約1,100m²）があり、どちらの群生地にもルイヨウマダラテントウと少数のオオニジュウヤホシテントウが混棲していた。オオニジュウヤホシテントウ成虫の発生活消長を調査した前者の群生地では、約650m離れた所にジャガイモ畑、約100m離れた所にナス畑があった。後者の群生地では、ルイヨウマダラテントウの生命表作成、成虫の標識・再捕実験など個体群動態に関する調査を行なった（II章-5）。寄主植物（ハシリドコロ）の発生活消長、周囲の植生状況、気象データなどについてはII章-5で詳しく示すことにする。

成虫の見取り調査：1979年4月中旬から10月下旬まで、約2週間おきに成虫の個体数調査を行なった。調査はいずれも午前10時から午後2時の間に30分間の見取り調査法によって、ハシリドコロ上の成虫数をカウントした。ハシリドコロ群生地ではオオニジュウヤホシテントウとともにルイヨウマダラテントウが混棲しているが、両種の区別は成虫でのみ可能なため、卵塊、幼虫、蛹の個体数調査は行わなかった。

（2）結果と考察

オオニジュウヤホシテントウ成虫とハシリドコロの発生活消長：Fig. 8に高遠におけるオオニジュウヤホシテントウ成虫数（雌雄合計）と寄主植物（ハシリドコロ）のおおよその発生活消長を示した。越冬成虫は5月中旬に出現し、下旬に個体数のピークを示した。新羽化成虫は7月中旬から出現し、下旬に低いピークを示し、9月以降はこの調査地内ではまったく発見されなかった。ハシリドコロは4月上旬に出芽し、中・下旬には十分な葉量を示した。6月中・下旬から一部で葉の黄変、枯死が始まり、7月下旬にはほとんど地上部が枯死した。6月下旬か

ら7月には幼虫および新成虫による葉の食害が激しく、株全体の食いつくしも見られ、食害の少なかった株でも枯死のため7月下旬には新鮮葉はほとんど残っていなかった。Fig. 8に示した7月下旬と8月の成虫個体は、ほとんど食いつくされたハシリドコロ上で発見された。この調査地内では本種とルイヨウマダラテントウが混棲していたが、雑種と見られる外部形態の成虫は発見されなかった。

オオニジュウヤホシテントウ自然個体群の野生寄主植物については、北海道ではミヤマニガウリ(ウリ科)とオオマルバノホロシ(ナス科)が確認されており(50,52)、植物と昆虫個体群のフェノロジーの関係からもかなり安定している。しかし、本州地方における本種の野生寄主植物については、まだ不明な点が多く(54)、ハシリドコロ以外にも寄主として利用していた野生植物が存在する可能性がある(この点はIII章で詳しく説明する)。本報でもハシリドコロ群生地では少数のオオニジュウヤホシテントウしか発見されなかったこと、現在害虫化している栽培植物上の個体群の発消長(特に羽化期から越冬休眠期まで)から見て、ハシリドコロの枯死時期がきわめて早いこと、および自然個体群のハシリドコロにおける生存価、増殖率がかなり低いこと(III章-1)などから、この自然個体群がハシリドコロだけを寄主植物として、生活環を完了しているのかどうかについては疑問が多い。しかし、もう一つのハシリドコロ群生地での1979年、1980両年のマーキング実験から、この群生地と周囲のジャガイモ、ナス畑間で成虫の移動交流が確認されなかったこと、この群生地ではハシリドコロを食草としてオオニジュウヤホシテントウの羽化が確認されていること(II章-5)、および近隣地域でジャガイモがまだ全く出芽していない5月中旬にすでにハシリドコロ葉上で成虫が確認されていることなどから、現時点では、本報のオオニジュウヤホシテントウは、ハシリドコロを寄主として生活環を完了している自然個体群と考えてよいであろう。

第4節 ルイヨウボタン寄主とするルイヨウマダラテントウ（長野県南信濃）

（1）材料と方法

1988年～1990年の5月～11月に、長野県下伊那郡南信濃村中立のルイヨウボタン群落（標高880m）において（Fig. 9）、年間5～11回の不定期の調査を行なった（調査日はTable 6を参照）。調査はいずれも午後1時～5時の間に、それぞれ30分間の成虫数の見取り調査法であり、同時に産卵状況、発育ステージも記録した。ルイヨウボタンは、スギ林内に約70×30mの範囲にまとまって群生しており、周囲にはCirsium属のアザミをはじめ、多種類の植物が分布していたが、ルイヨウボタン以外にエピラクナ属テントウの食痕のついた植物は認められなかった。この調査とともに周辺の2つのジャガイモ畑〔赤沢（標高550m）、上中根（標高940m）〕でも同様の方法で成虫数の見取り調査を行なった（上中根では1988年は未調査）。ジャガイモは毎年、赤沢では7月上旬、上中根では7月中・下旬に収穫されるため、収穫以降は付近のナス、トマト畑で同様の見取り調査を行なった。Table 5に南信濃村（農業気象観測所）の気象データ（月別平均気温と降水量）を示した。

（2）結果と考察

ルイヨウマダラテントウとルイヨウボタンの発生消長：Table 6に中立における3年間の成虫個体数を示した。3年間の5月～8月の気象データ（Table 5）から、1990年が他の2年に比べて、やや高温・少雨の傾向が見られたが、同時期のルイヨウボタンの発育と枯死の程度は毎年ほぼ等しかったので、以下に3年間の平均的な発生消長として説明する（Fig. 10）。中立のルイヨウボタン群落は、4月上旬から出芽し、5月上旬には十分な葉量を持っていたが、7月中旬から日当りのよい株では枯死が始まり、ルイヨウマダラテントウによって食害されなかった株も8月中旬にはすべて枯死した。越冬成虫は5月上旬に出現しており、5月下旬から7月上旬に産卵が確認された。新成虫の羽化は7月上旬から始まり、7月下旬にピークを示した。この時期、幼虫と羽化成虫の食害によって、株全体が食いつくされたルイヨウボタンがかなり見られたが、群落全体では新鮮葉を保った株が

局所的に残っていた。8月以降、この群落内と周辺で、本種成虫と食痕の付いた植物はまったく確認されなかったため、羽化成虫は羽化直後のかなり早い時期に休眠に入り、そのまま越冬しているものと推定された。このように夏眠を経ず早期休眠する現象は、本地域から採集した蛹を羽化させて行なった室内実験でも確認された(IV章-4)。3年間を通じて、この調査地内ではオオニジュウヤホシテントウは全く発見されなかった。

ジャガイモ畑におけるルイヨウマダラテントウの発生消長：赤沢、上中根の2つのジャガイモ畑(収穫後はナス、トマト畑)では、ルイヨウマダラテントウとオオニジュウヤホシテントウが混棲していた。ルイヨウマダラテントウの割合[E_y 個体数 ÷ (E_y + E_v 個体数)]は、赤沢では76~100%、上中根では0~31%で、周年を通じて常に赤沢ではルイヨウマダラテントウが多く、逆に上中根ではオオニジュウヤホシテントウの方が多かった(Table 6, Fig. 10)。2つの調査地には標高差が約400mあり、ジャガイモの出芽時期も例年、標高の高い上中根の方が10~14日遅く(現地農家からの聞き取り調査)、このような気象条件と寄主植物の発育の違いが、両種の混棲割合の決定に影響しているものと考えられた。両調査地とも1989年が他の2年に比べて個体数が多い傾向が見られたが、その原因は不明であった。また、11月まで調査した1990年について見ると、両調査地のオオニジュウヤホシテントウ、および赤沢のルイヨウマダラテントウでは、新成虫の個体数が盛夏期に一時減少した後、秋に再び増加する傾向が認められた。このような現象は現地から採集した蛹を羽化させて行なった室内実験でも認められたことから(IV章-4)、赤沢のルイヨウマダラテントウ個体群では、低い頻度ながら新羽化成虫が夏眠期を経て再び摂食し、越冬休眠までの活動期間を拡大しているものと考えられた。これはルイヨウボタンを寄主とする中立の自然個体群と比べた時、晩秋まで寄主植物(ナス、トマト)が存在する新しい環境条件に進出した赤沢の害虫個体群は羽化成虫の活動期間を拡大したことになり、新しい環境条件への適応によって、生活史特性の一部が変化したことを意味するであろう。こ

の問題についてはIV章-4で詳しく考察する。

第5節 ハシリドコロを寄主とするルイヨウマダラテントウ（長野県高遠）

（1）材料と方法

調査地：長野県上伊那郡高遠町中屋（標高800m）の雑木林内（クヌギ、カスミザクラ、クリなど）にまとまって群生しているハシリドコロの1群落を調査地とし、1979、1980年の2年間、毎年4月から9月まで調査した（Fig. 9）。ハシリドコロは多年草で、数株ずつまとまって群生しているため、1つのまとまりをパッチとみなし、パッチあたりの株数と食害や枯死によって食草として利用できなくなった株数を調査日ごとに数えた。調査地は面積が約1,100m²（44×25m）、道路沿いの急傾斜地あり、ハシリドコロのほかバイカウツギ（ユキノシタ科）が数本はえていたが、それ以外にエビラクナ属テントウの食草となる植物はなかった。栽培植物としては調査地から約100m離れた所にナス畑、約500m離れた所にジャガイモ畑があった。Fig. 11に高遠町（農業気象観測所）の1979、1980年の月別平均気温を示した。

成虫マーキング調査：捕獲した成虫に、調査日ごとに速乾性油性ペン（ペンてるホワイト極細）で翅鞘部に個体識別マークを付けて放逐し、再捕獲を繰り返した。6月から7月には、ルイヨウマダラテントウに混じってオオニジュウヤホシテントウも捕獲され、同様に個体識別マークをしたが、ルイヨウマダラテントウに比べて個体数が少ないこと（Table 7）、および卵塊・幼虫・蛹態では両種の区別が不可能なため、本報で示した個体群の生活史特性の数値を世代あたり増殖率と成虫性比を除いて、すべて両種を一括してルイヨウマダラテントウ1種の値として計算した。

個体数と死亡要因の調査：個体数調査は4月から6月までは3～4日おきに、7月以降は7～8日おきに行い、卵塊（卵粒）数、1齢幼虫数、4齢幼虫数、蛹数および羽化成虫数をパッチごとに数えた。生命表作成に用いた1齢幼虫数は孵

化後に残された卵殻数とし、4齢幼虫数はSouthwoodらの方法(113)によって推定した4齢中期に達した個体数とした。この推定に必要な4齢期の平均発育日数は室内飼育(室温、自然日長条件)で得た値(5.4日)を用いた(III章-1)。羽化数は蛹の脱皮殻数をあてた。卵期の死亡要因は「成虫および幼虫による卵の共食い」、「生理死(未孵化)」、「ハシリドコロ葉の枯死による卵の乾燥死」、「捕食」および「消失」とし、このうち「共食い」と「捕食」は調査中に目撃したものを記録した。幼虫および蛹期の死亡要因は「捕食」、「食草の食いつくし」、「蛹の生理死(未羽化と脱皮失敗)」および「不明」とし、「生理死」以外は要因別に区別できなかつたので、一括した数値を生命表に示した。

ジャガイモ・ナス畑での調査：ハシリドコロ調査地付近のジャガイモ畑(6~7月)とナス畑(8~9月)で、上記の調査日ごとに30分間ずつ成虫数の見取り調査を行なった。

(2) 結果

ルイヨウマダラテントウとハシリドコロの発生消長：Fig. 12にルイヨウマダラテントウ越冬成虫数と新羽化成虫数(各調査日に捕獲した雌雄合計数)、および卵塊数の季節推移を示した。Fig. 12では全調査日のうち、月ごとに数回選んだ調査日当日の値をプロットした。越冬成虫は雪どけ直後の4月中旬には、出芽直後のハシリドコロ(茎高約10cm)に出現しており、個体数は5月下旬から6月上旬に最高となり、以後急激に減少し、7月に入るとほとんど見られなくなった。ハシリドコロは出芽後すぐに伸長しはじめ、5月上旬に茎高(約50cm)、葉数とも最高となった。日当りのよい場所では6月上旬から、調査地全体でも中旬から、葉の黄変が始まり、下旬になると急に枯死する株が多くなり、7月上旬には地上部に新鮮な葉はほとんど見られなくなった。ハシリドコロの黄変はルイヨウマダラテントウが卵や幼虫期のうちから始まり、急速に枯死が進むため、4齢幼虫と新成虫は激しい食草不足にさらされた。調査地内のハシリドコロのバッチ数(および株数)は、1979年は52(617)、1980年は58(619)で、兩年ともにほぼ同じで

あった。産卵は5月中旬に始まり、下旬にピークに達し、6月中旬以降はほとんど見られなかった。卵塊はすべてハシリドコロの葉裏に産みつけられ、卵塊あたりの卵粒数(卵塊数)は、1979年は20.7(711)、1980年は20.5(628)であった。卵期間は10~14日、幼虫・蛹期を含め40~45日で羽化した。幼虫が2~3齢に達した6月中旬からハシリドコロの枯死が始まり、幼虫密度の高いパッチの一部では、すでにこの時期から食草の食いつくしが見られ、6月下旬になると幼虫密度の低い株でも枯死のため利用できる食草は非常に少なくなった。新成虫は7月上旬から出現し、中旬に最高となった。マークした新成虫個体数は蛹の脱皮殻から推定した羽化数よりかなり少なかった(Table 7とTable 8)。新成虫はわずかに残っているハシリドコロの葉や茎およびバイカウツギの葉を摂食し、8月に入ると調査地内ではほとんど見られなくなった。このような周年発生経過は1979年、1980年ともにほとんど同じであったが、ハシリドコロが完全に枯死した時期は、1979年は7月12日、1980年は7月21日で、1980年の方がやや遅かった。一方、調査地付近のジャガイモとナス畑での成虫見取り調査では、6月から9月までオオニジュウヤホシテントウしか発見されず、ルイヨウマグラテントウは1頭も確認されなかった。またハシリドコロ調査地でマーキングされた個体は、オオニジュウヤホシテントウを含め周囲の畑では1頭も発見されなかった。

未成熟期の死亡率: Table 8に卵から羽化期までの主な死亡要因と死亡率を示した。卵期死亡率は56.0%(1979年)、37.8%(1980年)で1979年の方が高かった。1979年は1980年に比べて、捕食、消失、および卵塊が産みつけられた葉の枯死による卵の乾燥死が多かった。しかし、共食い(大部分は成虫による)や生理死(未孵化)には年次の差はほとんどなかった。消失はすべて卵塊全体の消失であり、多くは捕食者によるものと推定されたが、調査時に目撃した捕食者は徘徊性クモ類(未同定)のみであった。卵の乾燥死は6月上旬までに産卵された卵塊では少なく、6月中旬に産卵されたものに多かった。幼虫および蛹期の死亡率は97.8%(1979年)、95.8%(1980年)で1979年の方がやや高かった。両年とも幼虫後期(4

齢中期から後期)の死亡が最も大きく、次いで幼虫前期(1齢から4齢前期まで)、蛹期の死亡の順であった。4齢幼虫数が最高に達した6月下旬には葉が食いつくされる前からすでに葉の枯死が進み、餌として利用できる食草現存量は急激に減少した(Fig. 13)。幼虫期の死亡数を食草の枯死によるものと、枯死以前の食いつくしによるものに区別することはできなかったが、食いつくし以前にも枯死による食草不足がかなり見られた。また幼虫密度の高いパッチでは、幼虫後期の死亡要因として枯死以前からの食いつくしによる死亡が大きいと推定された。一方、幼虫前期の死亡要因としては捕食が最も大きく、遅く産卵された卵塊から孵化した幼虫は葉の枯死により利用可能な食草が少なくなり、食草不足による死亡も多いと考えられた。蛹期では捕食による死亡が最も多く、次いで生理死(未羽化と脱皮失敗)であった。幼虫および蛹期の捕食者としては、造網性クモ類(未同定)とシリアゲムシが目撃された。卵期および幼虫期ともに死亡率は1979年の方が高く、羽化率(1.0%)は、1980年(2.6%)よりかなり低かった。これは1980年は、1979年より6~7月の平均気温が低く、ハシリドコロの枯死時期が約10日遅くなり、4齢幼虫の食草不足による死亡が減少し、より多くの個体が蛹および新成虫に達することができたためと考えられた。ハシリドコロの枯死時期は4齢幼虫数のピーク期と重なっているため(Fig. 13)、食草の枯死時期のわずかな違いがルイヨウマダラテントウの羽化率の決定に大きく影響しているものと考えられた。

成虫の越冬率：1979年夏にマークした新羽化成虫とそのうち翌年春に再捕獲された個体数から、成虫越冬率(羽化期から翌春までの成虫生存率)を推定したところ、1979年夏から1980年春にかけての越冬率は、雌が26.7%、雄が15.4%であった(Table 9)。また、1979年春(新成虫出現以前)にマークした個体(1978年に羽化したとみなされる個体)のうち、1980年に雌の14.0%、雄の10.3%が再捕獲され、雌雄ともかなり多くの個体が2度越冬(あるいは2度以上の越冬)していることが確認された(Table 10)。

1雌あたり産卵数と世代あたり増殖率：調査地内の総産卵数を越冬雌成虫数

(総マーキング個体数)で割って1雌あたり産卵数を求めたところ、116.7(1979年)、103.7(1980年)で兩年ともにほぼ同じであった。また、新羽化雌成虫の総マーク個体数を同年の越冬雌成虫の総マーク個体数で割って、世代あたり増殖率(1頭の雌成虫が産む次世代雌成虫数)を求めたところ、0.14(1979年)、0.60(1980年)で兩年とも1.0以下の値を示した。性比は越冬成虫、新羽化成虫ともに47~52%の範囲にあり、2年間を通して雌雄の個体数はほとんど同じであった(Table 7)。

(3) 考察

本章ではこれまでに、ヤマトアザミテントウ、オオニジュウヤホシテントウ、およびルイヨウマダラテントウの自然個体群の発消長と個体群動態の概要を明らかにした。ここでは生命表作成、成虫マーキング実験を用いて、本報と同じ精度で調査されたアザミにおけるヤマトアザミテントウ個体群(長野県大鹿)と比較しながら、ハシリドコロにおけるルイヨウマダラテントウ個体群の特徴を述べるとともに、今後の研究課題を整理してみることにする。

Table 11にルイヨウマダラテントウとヤマトアザミテントウ(沢井個体群)、2種の自然個体群の諸特性を示した。卵塊サイズ(卵塊あたり卵粒数)はヤマトアザミテントウの方が大きかったが、1雌あたり産卵数はルイヨウマダラテントウの方が多かった。ヤマトアザミテントウでは基本要因分析から、産卵期に成虫密度に依存した1雌あたり産卵数の調節が働いていることが示唆されたが、ルイヨウマダラテントウでは2つの生命表データしか得られなかったために基本要因分析ができず、この期間にヤマトアザミテントウと同じような密度調節的な働きが存在するかどうかは不明であった。卵から羽化までの平均生存率はヤマトアザミテントウの方が高かった。この期間の死亡要因として、捕食、卵のと共ぐい、生理死が両種に共通していた。しかし、ヤマトアザミテントウでは食草の食いつくしがまったく見られなかったのに対し、ルイヨウマダラテントウでは幼虫の発育途中でハシリドコロの枯死による餌不足が大きな死亡要因であった。世代あたり増殖率は両種ともに低い値を示し、特にルイヨウマダラテントウでは2年間と

もに1.0以下で、ヤマトアザミテントウよりもかなり低かった。成虫の越冬率（冬期生存率）および越冬成虫の2度越冬率はともにルイヨウマダラテントウの方が高く、特に2度越冬率はヤマトアザミテントウよりもはるかに高かった。

次に、両種の寄主植物上での生存様式の違いを明らかにするため、両種の発生消長（成虫活動期間と産卵期間）と寄主植物のフェノロジーの関係を模式的に示した(Fig. 14)。これによると寄主植物の利用可能期間、成虫活動期間、および産卵期間の3点ではっきりした違いが見られた。初めに、寄主植物のフェノロジーは両者で著しく異なっていた。ハシリドコロはアザミよりやや早く出芽し、急速に伸長するが、7月中旬には地上部がほとんど枯死する。このため地上部の現存期間はアザミに比べて非常に短く、ルイヨウマダラテントウの4齢幼虫と新成虫は厳しい食草不足にさらされる。一方、アザミは4月下旬から10月下旬まで地上部が生育しているため、ヤマトアザミテントウはその活動期間を通して十分にアザミを利用することができ、餌不足にさらされることはないと考えられる。ルイヨウマダラテントウはハシリドコロの出芽時期に対応するように、ヤマトアザミテントウより約10日早く越冬成虫が出現するが、新成虫の活動期間が短いため成虫期全体の活動期間はヤマトアザミテントウよりも約2ヶ月も短かった。生息地が摂食や繁殖行動を進めるのに不適な環境条件（餌不足、悪気象条件など）にある時、一般に昆虫はその地に留まって休眠するか、あるいは新しい好適な条件を求めて移動すると考えられている(8, 124)。ルイヨウマダラテントウの場合、調査地内で羽化した新成虫には、ハシリドコロの茎葉がわずかに残っている以外に代替の食草はない。バイカウツギに多数の食痕が見られたが、室内で羽化直後のルイヨウマダラテントウ成虫に、バイカウツギだけを与えて飼育したところ、摂食はするものの10~20日後にすべて死亡しており、この植物は羽化後のルイヨウマダラテントウにとって好適な代替寄主とはなり得ないと考えられた(未発表データ)。マーク個体が翌年多く再捕されたことと、調査地周辺のジャガイモ、ナス畑でルイヨウマダラテントウが全く発見されなかったことから、新成虫は新たに食

草を求めて移動せず、羽化後まもなく休眠（摂食活動の停止）に入るものと考えられる。

また、2度越冬率も高かったことから、越冬成虫が産卵期以後再び休眠し、かなり高い割合で、2度目の越冬をしていることが確認された。片倉ら(57)は、山梨県白州町のハシリドコロで発見したルイヨウマダラテントウ個体群で、5月下旬に採集した雌成虫の卵巣が、いずれも一度成熟した後に退化した状態であったことから、早期に寄主植物が枯死する環境条件では、越冬成虫が寄主植物のフェノロジーに合わせて早期に再休眠して、2度目の越冬に入る可能性を示唆しているが、本報のマーキング実験の結果はこれを裏付けるものであった。2度越冬は大鹿のヤマトアザミテントウだけでなく、京都府芦生(81)、滋賀県朽木(90)のヤマトアザミテントウ個体群でも確認されているが、本報のルイヨウマダラテントウの2度越冬率はこれらの値に比べてはるかに高い。2度越冬した雌成虫が2回目の産卵期にどの程度繁殖に貢献しているのか定量的評価は行なわれていない。しかし、食草の枯死に伴って早期に休眠に入り、成虫期間の死亡を少なくして2年にわたって産卵しているとすれば、低い世代あたり増殖率(Table 11)で個体群を維持していく上で重要な意義を果たしているものと考えられる。

近縁種であるオオニジュウヤホシテントウの新雌成虫の休眠（卵巣退化）は臨界日長(14~15時間)以下、および28°C以上の高温条件で誘起されるが(71,72)、本報のルイヨウマダラテントウのように新成虫が8月上旬[この時期、伊那地方の日長(日出から日入りまで)は約14.0時間、平均気温も25°C以下]にすでに休眠に入り、そのまま越冬する例は、本州中部だけでなく、他地域のエビラクナ属テントウでも報告されていなかった。オオニジュウヤホシテントウの休眠は環境条件(日長と温度)によって変化する可逆的なものであるが(72)、食草条件がルイヨウマダラテントウを早期休眠に誘導する要因であるかどうかははっきりしない。しかし、急速な落葉や葉質変化が見られる植物を寄主とする植食性昆虫の個体群研究では、寄主植物の分布様式や資源量の変動とともに、植物成分の季節的

変化についても、その定量的評価が重要である(29, 115, 124)。ルイヨウマダラテントウでもハシリドコロ葉の成分の季節的変化が本種個体群の生活史特性に与える影響を今後調査する必要があるだろう。

また、この早期休眠と2度越冬は、生活史特性の比較研究において、繁殖努力と寿命との相関関係を考える上でもきわめて興味ある問題である(114)。生活史理論では一般に繁殖努力と寿命は負の相関関係にあり、大きな繁殖努力は成虫の短寿命化をもたらすと考えられている(123)。すなわち、ルイヨウマダラテントウの場合、1年目に少量しか産卵しなかった雌成虫の方がより多く産卵した雌成虫より、高い2度越冬成功率(長寿命)を示しているとするれば、繁殖努力と寿命に関する一般的概念(114, 123)と一致することになる。実際には野外実験はもちろん、室内実験でも2年にわたって個体識別をして、雌成虫の産卵量と寿命の関係を追跡することはきわめて困難と考えられるが、ルイヨウマダラテントウ自然個体群の興味深い生活史特性を理解する上で今後解明すべき課題であろう。

3番目の問題として産卵期間が考えられる。ルイヨウマダラテントウの産卵期間(初産卵日から最終産卵日までの日数)はヤマトアザミテントウの場合より約20日短かった。また、初産卵日から産卵ピーク日までの日数もルイヨウマダラテントウの方が約7日短く、ルイヨウマダラテントウでは産卵期間が短くなり、早期に集中的に産卵する傾向が見られた(Fig. 14)。ハシリドコロの枯死による卵の乾燥死や幼虫の食草不足による死亡は、産卵期後半に産卵された卵塊、およびそこから孵化した幼虫集団に多くみられたことから、できるだけ早く短期間に集中して産卵することは、ルイヨウマダラテントウの未成熟期の生存率を高める上で重要であろう。室内(室温・自然日長条件)で、5月からルイヨウマダラテントウ越冬雌成虫にハシリドコロ葉を与えて飼育したところ、同じ条件のオオニジュウヤホシテントウやヤマトアザミテントウに比べて、産卵期間が早期に集中化する傾向が見られ、ジャガイモ葉を与えた場合でも、ルイヨウマダラテントウは同じような傾向を示した(III章-1)。このことからルイヨウマダラテントウの

産卵期間の早期集中化は少なくとも餌条件を変えた当世代ではすぐに変化せず、遺伝的にかなり固定された性質であると考えられる。

ハシリドコロにおけるルイヨウマダラテントウ自然個体群の生存様式の概略は明らかになった。しかし、新成虫の早期休眠、成虫の高い越冬成功率（2度越冬率を含む）、および産卵期間の早期集中化の3点だけで、本種が世代あたりの低い増殖率で個体群を維持している機構を完全に説明することはできないだろう。今回調査した2年間だけを見ても、ハシリドコロの枯死時期のわずかな違い（主に気象条件によると考えられる）が本個体群の羽化率および世代あたり増殖率の決定に大きく影響していたことから、本種の個体群維持機構の解明には長期間の継続調査が必要になる。また、他地域のルイヨウマダラテントウ個体群が本個体群と同じような生存様式を示すとは限らない。本章-4で述べたルイヨウボタンを寄主とする南信濃個体群では、ルイヨウボタンが8月中旬に枯死し、これにほぼ適応するような新成虫の発生活消長を示した。しかし、この調査地では幼虫後期や新成虫出現期には、本報のハシリドコロのような激しい餌不足や食草の枯死は認められなかった。また、東京都高尾山でヤマブキソウ（ケシ科）を寄主とするルイヨウマダラテントウ自然個体群はヤマブキソウが3月下旬から9月中旬まで十分な食草量を供給し、餌不足を生じない安定した環境条件下で個体群を維持している(121)。

このようにハシリドコロよりやや寄主植物との同調性でゆとりが見られる場合、ルイヨウマダラテントウがどの程度の休眠性、越冬成功率（2度越冬率も含む）、および産卵期間の集中化を示すかは興味深い問題である。高尾山のルイヨウマダラテントウとヤマブキソウのフェノロジーの関係は本州各地で見られたヤマトアザミテントウとアザミとの関係に似ているが（II章-2）、ルイヨウマダラテントウ個体群ではヤマブキソウがまだ十分現存しているにもかかわらず、8月中旬には成虫は認められなくなり、産卵期間（初産卵日から最終産卵日まで）も約40日と、本報のハシリドコロの場合とほぼ等しかった(121)。ルイヨウマダラテ

ントウ自然個体群では、時間的・量的に比較的安定した植物を寄主としている場合でも、早期休眠、産卵期の集中化などの共通した性質をもっているのかもしれない。ハシリドコロ以外でのルイヨウマダラテントウ自然個体群動態の特徴はほとんど調査されていないが、成虫の形質だけに注目したマーキングによる数年間の追跡調査、および室内での新羽化成虫の休眠パターンと夏眠現象の調査を行なうだけでも、自然個体群動態の特徴をかなり明らかにできるものと考えられる。未成熟期の死亡を把握する生命表作成は非常に労力を要するので、今後のエピラクナ属テントウの野外個体群の調査は成虫の諸形質だけに注目して、このような方法で研究してことが効率的であろう。

第III章 自然個体群の栽培植物（ジャガイモ）に対する寄主適合性

第1節 自然個体群の栽培植物への寄主転換の可能性

（1）はじめに

昆虫が農業生態系で栽培植物を加害し、有力な害虫の位置に達するにはいくつかの条件を備えていなければならない。すなわち適した寄主植物を発見できること、高い繁殖能力を持っていること、移植・収穫など人為的な攪乱に対抗できること、移動・分散能力が高いこと、殺虫剤に対して抵抗性を持つこと、天敵からエスケープできる能力が高いことなどがあげられる(13,101,130,131)。害虫化に限らず、昆虫が新しい植物に寄主転換する場合、これらの条件の中で最初の2点（寄主植物と昆虫の空間的・時間的同調性と高い寄主適合能力）が最も重要である(29,117)。寄主適合性は、一般に成虫による産卵に関する選好性と産卵能力、および幼虫による寄主選好性と受容性（幼虫期生存率）によって評価される。片倉ら(56)はエピラクナ属テントウの食性研究の中で、寄主選好性と受容性を合わせたものを寄主適合性としており、本報でも植物に対する適応能力を単に摂食選好性だけでなく、産卵数や幼虫生存率などによって評価し、片倉ら(56)とほぼ同じ意味で「寄主適合性」という用語を使用した。

前章では、野生植物を寄主としているエビラクナ属テントウ3種5個体群の自然生態系における発生消長と個体群動態の特徴を説明した。本章ではこれらの自然個体群がナス科栽培植物に寄主転換し、害虫化できるかどうかを室内実験と野外調査によって検討した。初めに室内実験によって、それぞれの自然個体群について、本来の野生寄主植物とナス科栽培植物（ジャガイモ）における産卵期と幼虫期の寄主適合性を比較した。次に実際に自然個体群の分布地付近のナス科栽培畑（ジャガイモ、トマト、ナス）において、同種個体群が分布しているかどうかを調査し、野生および栽培植物のフェノロジーとの関係を考慮しながら、それぞれの自然個体群の害虫化の可能性を推定した。

（2）材料と方法

自然個体群：3種5個体群については、II章-1～5に示した地域内、および周辺の野生植物上から、産卵活動が始まる前の越冬成虫を採集し供試材料とした。それぞれの採集地、採集日をTable 12に示した。生命表作成と成虫の標識・再捕実験を行なったヤマトアザミテントウ（大鹿個体群）とルイヨウマダラテントウ（高遠個体群）は、調査地内からの採集を避け周辺の別の群生地から採集した。以下の成虫期（産卵形質）と未成熟期の実験のうち、ヤマトアザミテントウ（大鹿個体群）、オオニジュウヤホシテントウ（高遠個体群）、ルイヨウマダラテントウ（高遠個体群）については、1980年に信州大学農学部応用昆虫学実験室（室温・自然日長条件）で行なった。この年の当地における月別平均気温をTable 13に示した。食草として使用した植物のうち、アザミは信州大学付近に自生している*Cirsium*属を、ハシリドコロは高遠および南沢（伊那市）に自生しているものを、ジャガイモは大学農場で栽培した「男爵」を用いた。ヤマトアザミテントウ（川戸谷個体群）に関する実験は、1985年、野菜・茶業試験場（三重県安濃町）の昆虫飼育実験室（25°C, 16L8D条件）で行い、アザミは付近に自生している*Cirsium*属を、ジャガイモは試験場構内で栽培した「男爵」を用いた。ルイヨウマダラテントウ（南信濃個体群）に関する実験は、1989年、農業環境技術研究所（茨城

県つくば市)の昆虫飼育室で、23°C、16L8D条件下で行い、ジャガイモ(男爵)は無加温のガラス室で栽培した。ルイヨウボタンは生育環境によって幼虫の生存価に大きな影響を与えるため(109)、本種個体群が生息している南信濃村中立の自然群落から食草を約10日ごとに採集し、その後5°Cで保存したものを使用した。

成虫の産卵形質：各個体群ともTable 12に示した地域から採集した産卵活動前の越冬成虫を、雌雄1対ずつプラスチックシャーレ(直径9cm、高さ4.5cm)に入れ、野外で寄主としている野生植物かジャガイモの葉のいずれかを与え、雌成虫の生存と産卵数、および卵塊あたり卵粒数(卵塊サイズ)を記録した。食草は1~2日おきに新鮮葉と交換し、観察は9月末まで行なった。孵化率は食草上に産みつけられ、成虫によって共ぐいされなかった卵塊を対象として調べた。

未成熟期形質：前述した孵化率実験から得た1齢幼虫を10~12匹ずつプラスチックシャーレ(直径15cm、高さ6cm)に入れ、成虫の産卵実験と同様に野生植物かジャガイモの葉を与えて飼育した。食草は1~3齢期には1日おきに、4齢期には毎日交換し、食草を交換する時、幼虫が新葉に移動してから古い葉を取り除き幼虫の損傷を防いだ。なお、1989年に行なったルイヨウマダラテントウ(南信濃個体群)の実験では、1齢幼虫を7~8匹ずつプラスチックシャーレ(直径9cm、高さ4.5cm)に入れて飼育した(他の飼育条件は4個体群と同じ)。

野外のナス科栽培植物における分布状況：II章で説明した3種5個体群について、生息地周辺のナス科栽培植物(ジャガイモ、ナス、トマト畑)において、それぞれの種および近縁種が分布状況を見取り調査法(不定期)によって調べた。調査年と調査範囲は、ヤマトアザミテントウ大鹿個体群では、1978~1980年(大鹿、および伊那谷一帯)、ヤマトアザミテントウ川戸谷個体群では1985~1986年、および1990年(川戸谷および滋賀県湖北地方一帯)、高遠のオオニジュウヤホシテントウとルイヨウマダラテントウ個体群では、1978~1980年(高遠および伊那地方一帯)、ルイヨウマダラテントウ中立(南信濃)個体群では、1988~1990年(南信濃および伊那地方最南部一帯)とした。

(3) 結果

産卵期の寄主適合性：長野県大鹿のヤマトアザミテントウでは、1雌あたり産卵数はジャガイモを食草とした場合、本来の寄主植物(アザミ)よりも有意に減少し、158→48と約3分の1となった。卵塊サイズ、孵化率には有意差はなかった(Table 14)。滋賀県川戸谷のヤマトアザミテントウでは、アザミとジャガイモの間に、1雌あたり産卵数、卵塊サイズ、孵化率のいずれにも有意差は認められなかった(Table 16)。長野県高遠のオオニジュウヤホシテントウはジャガイモを食草とした場合、ハシリドコロよりも1雌あたり産卵数が有意に増加し、40→225と5倍以上になった。卵塊サイズ、孵化率には有意差は検出されなかったが、いずれもジャガイモを食草とした方がハシリドコロよりも高い値を示した(Table 18)。ハシリドコロを寄主としている高遠のルイヨウマダラテントウは、ハシリドコロとジャガイモの間で1雌あたり産卵数、卵塊サイズ、孵化率のいずれにも有意差は検出されなかった(Table 20)。ルイヨウボタンを寄主とする長野県中立(南信濃)のルイヨウマダラテントウは、ジャガイモを食草とした時、ルイヨウボタンよりも、1雌あたり産卵数が有意に増加し、2倍以上(71→194)になった。卵塊サイズ、孵化率は食草間で有意差は検出されなかったが、いずれもジャガイモの方が高い値を示した(Table 22)。以上から、本来の野生寄主植物における値と比較した時、産卵形質に関するジャガイモへの寄主適合性は、大鹿のヤマトアザミテントウだけが有意に劣っており、他の4個体群はすべて野生植物と同等か有意に高いジャガイモ適合性を示した。

未成熟期の寄主適合性：大鹿のヤマトアザミテントウはジャガイモで飼育した場合、アザミよりも未成熟期生存率が有意に低く約2分の1となった。発育期間は両者間に有意差はなかったが、ジャガイモの方が発育が遅れ、不斉一になる(変動係数が大きくなる)傾向を示した(Table 15)。川戸谷のヤマトアザミテントウは、アザミとジャガイモの間で生存率、発育日数はほとんど等しく、発育の斉一度もほぼ同じであった(Table 17)。高遠のオオニジュウヤホシテントウは、

ハシリドコロとジャガイモの間で、生存率、発育日数とも有意差は検出されなかった(Table 19)。高遠のルイヨウマダラテントウ、中立(南信濃)のルイヨウマダラテントウとも、それぞれの野生寄主植物とジャガイモとの間で、生存率、発育日数とも有意差は認められなかった(Table 21, Table 23)。以上から、未成熟期形質に関しても、産卵期形質と同様に、大鹿のヤマトアザミテントウ個体群だけがジャガイモに対する適合性が低く、他の4個体群はすべてジャガイモに対し、高い寄主適合性を持っていた。

ナス科栽培植物における分布状況：大鹿のヤマトアザミテントウについては、3年間のジャガイモ畑(春から夏季)、ナス・トマト畑(夏から秋季)での調査から、アザミ群生地の周辺および伊那谷一帯の栽培畑においても、本種の分布は確認されなかった。本種が分布しているアザミ群生地と近接するジャガイモ畑では新羽化成虫出現期に一時的に少数のヤマトアザミテントウ成虫が確認されたが、このような畑を含め、栽培畑ではすべてオオニジュウヤホシテントウが高密度で分布していた。滋賀県川戸谷のヤマトアザミテントウについては、アザミ群生地から最も近いジャガイモ畑(約2km離れた)ではヤマトアザミテントウは確認されなかった。しかし、川戸谷から北西30kmの位置にある椿坂(IV章-3)をはじめ、滋賀県湖北地方では山沿いの栽培畑を中心にかなり高密度に春から秋までヤマトアザミテントウが確認された。高遠では周辺の栽培畑ではルイヨウマダラテントウは全く発見されなかった。1979年、1980年にハシリドコロ群生地内でマーキングした雌雄合計649頭のうち(II章-5)、見取り調査した栽培畑では1頭も発見されなかった。高遠周辺を含め、伊那地方一帯の栽培畑では、常に高密度でオオニジュウヤホシテントウの分布が確認された。南信濃では中立(ルイヨウボタン群生地)周辺の栽培畑(赤沢、上中根)でルイヨウマダラテントウが確認されたほか(II章-4)、伊那地方最南部(南信濃村、上村、天竜村)の栽培畑では広い範囲でルイヨウマダラテントウの分布が確認された。これらの栽培畑では常にルイヨウマダラテントウとオオニジュウヤホシテントウが混棲しており、標高の高い

所ではオオニジュウヤホシテントウが、低い所ではルイヨウマダラテントウが多く分布する傾向が見られた(II章-4, Table 6, Fig. 10参照)。

(4) 考察

昆虫が新しい植物への寄主転換を成功させるには、潜在的にその植物に対して高い適合性を持っていることと、植物とのフェノロジーが一致することが最も重要な条件である(29, 117)。本報の野外の栽培畑での発生調査から、害虫化個体群が発見されなかったのは、大鹿のヤマトアザミテントウ、高遠のルイヨウマダラテントウの2個体群だけであり、他の3個体群では周辺地域で害虫化している同種個体群が確認された。これら3個体群はいずれも、栽培植物と時間的によく同調しており、新しい寄主植物(ジャガイモ)に対する高い寄主適合性(産卵期、未成熟期)を備えていた。ここでは初めに害虫個体群が確認されなかった2個体群についてその原因を考察し、他のエピラクナ属テントウ自然個体群の寄主転換について総括する。害虫個体群が確認された3個体群については、次章で自然個体群と害虫化個体群の生活史特性の比較を行い、害虫化することによって変化した形質とその変化の程度について明らかにする。

寄主適合性実験から、ジャガイモに対する適合性が有意に劣っていたのは、ヤマトアザミテントウ大鹿個体群だけであった。この個体群はジャガイモに対し成虫の産卵選好、未成熟期生存率とも低く、世代あたり増殖率(1雌あたり産卵数×孵化率×羽化率)に換算した場合、本来の野生寄主植物のアザミに比べて、寄主適合度は約6分の1に低下した。しかし、この個体群は栽培植物との時間的同調性の点ではよく一致した関係が認められた。すなわち、大鹿周辺ではヤマトアザミテントウ越冬成虫の出現期および産卵期にはジャガイモは十分生長しているし、新羽化成虫出現期以降もナス、トマトなどによって越冬休眠に入るまで食草は十分に保障されており食草現存量の点でも不足はないと考えられた(Fig. 15)。したがって、この個体群がナス科栽培植物へ進出できない最大の原因は産卵、

および幼虫発育に関するジャガイモ適合性が著しく低いことにあると考えられた。本報で調査したもう1つのヤマトアザミテントウの川戸谷個体群はジャガイモに対し産卵・幼虫発育ともに高い寄主適合性を持っていたことから、ヤマトアザミテントウ自然個体群のジャガイモに対する潜在的な寄主適合能力の違いは、地理的変異（地域個体群間変異）によるものと考えられる。

ヤマトアザミテントウ自然個体群の中には、ジャガイモを強制的に与えることによって、ジャガイモ適合性が漸進的に上昇する例が報告されていることから(44)、大鹿個体群でも今後、栽培畑に進出して害虫化する可能性も考えられる。しかし、大鹿個体群がアザミ群落の人為的破壊などによって、生息地を追われ周囲のナス科栽培植物へ進出したとしても、以下の2つの理由から害虫として個体群を維持していくのは困難と考えられる。1つは低いジャガイモ適合性のため、栽培畑へ進出した当初の個体群密度は非常に低下すると推定される。個体群の中に新しい寄主植物条件に適応できる変異性が存在するとしても、本種は1化性であり、環境変動の激しい新しい生息地条件に急速に適応して、個体群密度を短期間に回復させることは非常に困難と考えられるからである(58,85)。2つめの理由は休眠性である。大鹿個体群は川戸谷（滋賀県）個体群と異なり、羽化成虫は夏眠を経ず早期に越冬休眠に入るタイプで、このような形質は分布域の拡大を抑制するとともに、ジャガイモの収穫に伴い、夏から秋に他のナス科植物への移動を迫られる栽培体系の中では明らかに不利であると考えられるからである。休眠性は害虫化に成功した南信濃のルイヨウマダラテントウでも、変化に時間を要することが示唆されている（IV章-4）。したがって、大鹿のヤマトアザミテントウの場合、たとえジャガイモ畑に一時的に進出したとしても、栽培環境に定着できる前に、個体群は絶滅の方向に向かう可能性が高いと考えられる。

害虫個体群が発見されなかったもう1つの例であるハシリドコロを寄主とするルイヨウマダラテントウ高遠個体群では、成虫の産卵と幼虫期発育のいずれでもジャガイモに対し高い適合性を示したことから、害虫化できない原因はジャガ

イモに対する寄主適合性によるものではない。すなわち、伊那地方ではルイヨウマダラテントウの出現期はオオニジュウヤホシテントウやヤマトアザミテントウよりも早く、5月中旬には越冬成虫数が最大になり産卵活動が活発になる。一方、高遠でジャガイモが発芽するのは5月下旬であり、低温年にはさらに遅れるため、ルイヨウマダラテントウがジャガイモを産卵植物として利用することはかなり困難である。さらに本種は7月下旬から8月上旬には新羽化成虫が休眠に入るため（II章-5）、ジャガイモ収穫後のナス、トマト畑に進出する機会もほとんどなく、ハシリドコロからナス科栽培畑に進出して、分布を広げていく可能性は非常に低いと考えられるからである。しかし、4月上旬にすでにジャガイモが出芽・生長している伊那地方の最南部では、時期的に十分ジャガイモを産卵のために利用できる（Fig. 16）。伊那地方の最南部（高遠から約60km南）では、ハシリドコロを寄主とするルイヨウマダラテントウ自然個体群は現時点では確認されていないが、ルイヨウボタンを寄主とする中立個体群の周辺の栽培畑で、害虫化した個体が多く確認されていることは（II章-4）、これを裏付けるものであろう。高遠個体群がジャガイモ畑で害虫化するためには、4月下旬から5月上旬にジャガイモが出芽し、産卵に利用しなければならないが、これには気候条件の劇的変化（例えば地球温暖化）が不可欠であり、当分の間、本個体群が高遠一帯で害虫化する可能性はないと考えられる。

他地域のエピラクナ属テントウ自然個体群のうち、ミヤマニガウリを寄主とするオオニジュウヤホシテントウ（札幌）とヤマブキソウを寄主とするルイヨウマダラテントウ（東京都高尾）の2個体群はジャガイモに対する潜在的適合性と栽培植物との同調性のいずれの点もクリアしており、容易に害虫化できると考えられた（51,54,121）。北海道のエゾアザミテントウ（札幌）はジャガイモに対する寄主適合性は高いものの、高遠のルイヨウマダラテントウと同様に、ジャガイモの栽培時期が遅く、産卵期にジャガイモを利用できないために害虫化できない（52,54）。本州のヤマトアザミテントウでは、京都芹生（43）と本研究の滋賀県で害

虫化した個体群が報告されている。アザミを寄主としている自然個体群のうち、京都芦生個体群では、成虫のジャガイモに対する摂食選好性が低かったことから(43)、この点が容易に害虫化できない原因となっている可能性がある。芦生個体群や滋賀県朽木個体群は本研究の川戸谷個体群と異なり、夏眠現象を示さず、羽化成虫の休眠性が異なっていることから(81,90,91)、この形質が栽培植物に進出しない原因の一つとなっているのかもしれない。ルイヨウマダラテントウでは東京高尾個体群(121)を含めて、自然個体群はいずれもジャガイモに対し高い未成熟期生存率を示しており(産卵期の寄主適合性はほとんど調べられていない)(53,54)、本州最北の青森県西津軽個体群も、害虫化できるだけの潜在的な寄主適合性を備えていた(134)。西津軽個体群は早期休眠性と秋の気象条件によって、栽培畑への進出・定着が制約されていると考えられるが、関東南西部など温暖な地域のルイヨウマダラテントウ自然個体群は、寄主植物とのフェノロジーの同調性さえ満たせば、容易に害虫化できるものと考えられる。

前述したように本研究の伊那地方に分布するルイヨウマダラテントウ自然個体群も、ジャガイモと同じナス科のハシリドコロを寄主とする高遠個体群だけでなく、メギ科のルイヨウボタンを寄主とする南信濃(中立)個体群も、潜在的に高いジャガイモ適合性を持っていた。以上から、ルイヨウマダラテントウ地域個体群が栽培植物に進出して害虫化するためには、寄主植物適合性は大きな制限要因とはならず、植物との時間的同調性(特に産卵期にジャガイモを利用できるかどうか)が最も重要な要因になるものと考えられた。一方、ヤマトアザミテントウおよびエゾアザミテントウ地域個体群の場合は、寄主適合性が大きな制約となると考えられるが、栽培植物とのフェノロジーの同調性が主要な制限要因となる場合もあり、地域個体群間で制約要因はそれぞれ異なることが示唆された。

本章では、主にエピラクナ属テントウの栽培植物への寄主転換(害虫化)の可能性について考察したが、昆虫が害虫化する条件をより深く理解するためには、害虫化できる条件を満たしていない自然個体群だけでなく(1,131)、害虫化できる

条件を潜在的に備えていながら自然植生で生息している個体群(20)についても、研究対象を広げていく必要がある。

第2節 オオニジュウヤホシテントウの野生寄主植物の推定

(1) はじめに

自然個体群の寄主適合性に関する実験において(III章-1), ハシリドコロを寄主とするオオニジュウヤホシテントウの高遠個体群では, 本来の寄主植物であるハシリドコロを食草とした時, 非常に低い1雌あたり産卵数を示したが(Table 18), この値は他の4つの自然個体群がそれぞれの野生植物で示した1雌あたり産卵数よりも有意に低かった。また, ハシリドコロは7月中・下旬にはすべて地上部が枯死しており, 現在のオオニジュウヤホシテントウの羽化成虫の発生消長から見ても, ハシリドコロが本種の害虫化以前の最も主要な寄主植物であったかどうかについて大いに疑問が残された。オオニジュウヤホシテントウの食性(特に寄主選好性)についてはいくつかの研究が行われているが(31, 65, 66), 本来の寄主植物の推定を目的とし, 野生植物を対象とした産卵量を含めた寄主適合性に関してはほとんど調べられていない。ここでは, オオニジュウヤホシテントウの害虫化以前の寄主植物として, ハシリドコロといくつかの野生植物を選び, 産卵期と幼虫期の寄主適合性を調査した。

(2) 材料と方法

供試虫: 長野県上伊那郡高遠町のジャガイモ畑(標高約800m)から, 1988年5月中旬にオオニジュウヤホシテントウ越冬成虫を採集した。採集後5日間, 15°C, 16L-8D条件においた後, 産卵能力と成虫の生存に関する実験に使用した。この低温処理は成虫採集以前の野外のジャガイモ葉での摂食の影響を少なくするために行った。

供試植物: 以下の7種のナス科植物は野菜・茶業試験場の無加温の温室内で鉢植えで栽培した。

① 栽培植物

ジャガイモ栽培種「男爵」 *Solanum tuberosum* cv. "Dansyaku"

② 日本在来の野生植物

ハシリドコロ *Scopolia japonica*

ヒヨドリジョウゴ *Solanum lyratum*

オオマルバノホロシ *Solanum megacarpum*

イヌホウズキ *Solanum nigrum*

③ 育種素材として、日本に導入された野生植物

野生ジャガイモ *Solanum chacoense*

野生ジャガイモ *Solanum commersonii*

各植物における寄主適合性：以上の植物について、主にオオニジュウヤホシテントウの産卵量と未成熟期の生存に関する寄主適合性を調査した。成虫の産卵実験では、雌雄1対の越冬成虫をナイロンゴースでフタをしたプラスチックシャーレ（直径9 cm，高さ5 cm）に入れ、新鮮葉を与えて飼育した。食草は1～2日おきに交換し、雌成虫が死亡するまで観察した。雌成虫が産んだ卵塊のうち、成虫によって共ぐいされなかった卵塊を対象にして、卵塊サイズ（1卵塊あたり卵粒数）、孵化率および卵期日数を調べた。産卵雌率(%)は、（1卵塊以上産卵した雌成虫数）÷（総供試雌成虫数=20）×100として示した。未成熟期の発育実験では、孵化幼虫を8～10匹ずつ、ナイロンゴースでフタをしたプラスチックシャーレ（直径9 cm，高さ5 cm）に入れ、親世代と同じ食草を与えて飼育した。羽化後、各食草区ともに、ランダムに選んだ15匹の雌成虫の前胸最大幅を測定した。以上の飼育実験はすべて23°C，16L-8D，相対湿度約60%の条件下で行なった。

(3) 結果と考察

産卵期の寄主適合性：Table 24に1雌あたり産卵数，産卵雌率，および雌成虫の寿命（生存日数）を示した。対照区（ジャガイモ栽培種）と比べて，1雌あたり産卵数を有意に減少させたのは，ハシリドコロ，ヒヨドリジョウゴの2種で

あった。雌成虫の寿命は、ヒヨドリジョウゴ、オオマルバノホロシ、ジャガイモ野生種 (*S. commersonii*) の3種で対照区より有意に低下した。

卵期の寄主適合性: Table 25に卵塊サイズ、孵化率、および卵期日数を示した。卵塊サイズではヒヨドリジョウゴが、孵化率ではジャガイモ野生種 (*S. chacoense*) が、卵期間ではハシリドコロが、それぞれ対照区との間に有意差があった。

未成熟期の寄主適合性: Table 26に未成熟期生存率、発育日数、および羽化雌成虫の成虫サイズ(前胸最大幅)を示した。生存率ではヒヨドリジョウゴが、発育日数と成虫サイズではジャガイモ野生種 (*S. chacoense*) がそれぞれ対照区と比べて有意な差を示した。

以上の結果のうち、寄主適合性にとって最も重要なパラメータとして、1雌あたり産卵数、孵化率、未成熟期生存率に注目し、これらに乗じた値を増殖に關与する寄主適合値として、日本在来の4種の野生植物について検討した。

ジャガイモが日本に導入されたのは1600年代で、栽培面積が大幅に増加したのは1900年代の初めからである(128)。オオニジュウヤホシテントウは有史以前から日本に分布しており、ジャガイモ栽培の拡大とともに主要害虫になったと考えられている(54)。ジャガイモ以前のオオニジュウヤホシテントウの野生寄主植物については、北海道ではオオマルバノホロシ(ナス科)とミヤマニガウリ(ウリ科)と考えられているが(50,52)、本州ではまだはっきりしていない(54)。本報の結果から、オオニジュウヤホシテントウの寄主適合値はイヌハウズキ(329.5) > オオマルバノホロシ(175.7) > ハシリドコロ(21.4) > ヒヨドリジョウゴ(9.6)の順であった。イヌハウズキはジャガイモ(289.1)以上に高い増殖能力を示したが、この植物は史前帰化植物と考えられており(69)、オオニジュウヤホシテントウの本来の野生寄主植物ではない可能性が高い。オオマルバノホロシは高い寄主適合値から、野生寄主植物の有力な候補である。ハシリドコロは原ら(18)や著者(II章-3)によって、ヒヨドリジョウゴは坂部ら(103)によって、本州山間部の数ヶ所でオ

オニジュウヤホシテントウの寄主植物であることが確認されている。しかし、本実験で示された低い増殖率と非常に短い成虫寿命から、ヒヨドリジョウゴだけを寄主植物としてオオニジュウヤホシテントウが個体群を維持し続けることができたかどうかは疑わしい。また、ハシリドコロを寄主としていた場合も、かなり低い増殖率で個体群を維持していたものと考えられる。結局、現時点では、オオマルバノホロシなどのホロシ類（本州ではこれらの植物で自然個体群はまだ発見されていない）、およびハシリドコロが本州のオオニジュウヤホシテントウの野生寄主植物であったと考えるのが妥当であろう。

また、今回の実験から、2種の野生ジャガイモ種(*S. chacoens*と*S. comersonii*)における産卵量(Table 24)と幼虫生存率(Table 26)は、ジャガイモ栽培種「男爵」における値と有意な差はなく、寄主適合値もそれぞれ193.2, 243.4と高い値を示した。このことから、オオニジュウヤホシテントウは約100年前、野生植物からジャガイモ畑へ進出して害虫となった時点で、既に当時栽培されていた主要品種（アーリーローズ、スノーフレイクなど）において、現在のジャガイモ栽培種における値とほぼ等しい高い増殖力（産卵量、幼虫生存率）を示していたものと考えられる。

第IV章 自然個体群と害虫個体群の生活史特性の比較

第1節 室内実験による生活史特性の評価の妥当性

(1) はじめに

前章(III章-1)の結果から、3種5個体群のうち、3つの自然個体群（川戸谷のヤマトアザミテントウ、高遠のオオニジュウヤホシテントウ、南信濃のルイヨウマダラテントウ）において、周辺の栽培畑で害虫化している同種個体群が確認された。これらの自然個体群では、野生植物から栽培植物（農業生態系）への進出によって、生活史特性にどのような変化が生じたのだろうか？ また、もし変化が生じた場合、それは進出当初に急速に起こったのか、あるいは新しい環

境（寄主植物）条件に適応していく過程で漸進的に変化したのか？ 本章ではこれらの問題を中心に、自然・害虫両個体群間の生活史特性を比較する。

ところで、本研究では生活史特性はすべて室内実験によって調査され、オオニジュウヤホシテントウについては、室温・自然日長条件で、他の2種については、制御された温度・日長条件で行なわれた。Ohgushi(88)はヤマトアザミテントウにおいて、環境条件の異なる2つの野外集団の繁殖特性は、制御された室内実験でもほぼ正しく対応していることを示した。本研究のように、異なる環境条件下に生息する同種個体群間の比較を目的とする場合、制御された条件下での実験は生活史特性に及ぼす（予測できない）環境条件の影響を除去できる利点がある。しかし、生活史特性の比較研究では、室内実験によって得られた結果から野外個体群の特徴を論議する時、常にいくつかの制約が指摘される(98)。そこで3種の自然・害虫個体群間の生活史特性の比較を行なう前に、室内実験の結果が野外個体群の発生生態とどの程度対応しているかを、オオニジュウヤホシテントウ越冬雌成虫の生存・産卵スケジュールと新羽化成虫の活動パターンを材料として、野外での発生生態と対照した。

（2）材料と方法

供試虫：伊那地方一帯のナス科栽培植物に広く分布するオオニジュウヤホシテントウ害虫個体群を用いた。

野外調査：上伊那郡南箕輪村の信州大学農学部構内(標高770m)のジャガイモ畑(50株)において、1979年5月から11月まで、オオニジュウヤホシテントウ雌成虫数とジャガイモに産みつけられた卵塊数を調査した(Fig. 9)。調査間隔は5～7月には3～5日おき、8～11月には6～7日おきとし、卵塊のダブルカウントを防ぐため卵塊が産まれた葉にラベルをつけた。成虫は全株を対象として調査し、捕獲した個体にホワイトペンで個体識別マークを付けて再放逐した。ジャガイモは収穫せず自然枯死(8月中旬)するまで放置し、8～11月にはジャガイモの隣に植えたナス畑(20株)で調査した。

室内実験1(越冬成虫の生存・産卵スケジュール): 室温・自然日長条件(無加温, 夜間無点灯で日長条件は野外とほぼ等しい飼育条件)による実験は, 1981年5月中旬に高遠町中屋(標高800m)の出芽直後のジャガイモ畑から採集したオオニジュウヤホシテントウ越冬成虫を用いて行なった。雌雄1対をプラスチックシャーレ(直径9cm, 高さ4.5cm)に入れ, ジャガイモ葉を与えて飼育し, 雌成虫の生存と産卵数を毎日記録した(供試雌は20)。食草は1~2日おきに交換し9月末まで調査した。制御された温度・日長条件(23°C, 16L8D)による実験は, 1988年5月中旬に高遠町中屋の出芽直後のジャガイモ畑から採集したオオニジュウヤホシテントウ越冬成虫を用いて行なった。実験方法と供試数は室温・自然日長条件の場合と同様とした。

室内実験2(新羽化成虫の活動パターン): 室温・自然日長条件による実験は, 1979年7月中旬に信州大学農学部周辺のジャガイモ畑からオオニジュウヤホシテントウ蛹を採集し, 室内で羽化させた未交尾雌成虫を用いて行なった。羽化成虫をプラスチックシャーレ(直径9cm, 高さ4.5cm)で個別飼育し, ジャガイモ葉(8月上旬からナス葉)を与えて食草摂食の有無を毎日調べた。食草は2~3日おきに新鮮葉と交換した。調査は羽化後150日間行い, 途中で死亡した個体はデータから除外した。この期間内で最終的に摂食停止した日を越冬休眠に入った日とした。また, 羽化後しばらく摂食した後, 連続30日以上摂食停止期間を経て再び摂食を再開した個体を, 夏眠した個体とした。夏眠は「夏季(高温・乾燥季)における休眠現象」(75,86)とし, 食草摂食の有無を夏眠しているかどうかの判定の指標とした。夏眠期間(30日以上)は野外におけるオオニジュウヤホシテントウ羽化成虫数の最初のピーク(8月7日)と2回目のピーク(9月10日)の間隔(34日)(Fig. 17)から便宜的に算出した。制御された温度・日長条件(23°C, 16L8D)による実験は, 1989年7月下旬に信州大学農学部周辺のジャガイモ畑から採集したオオニジュウヤホシテントウ蛹を, 室内で羽化させた未交尾雌成虫を用いて行なった。羽化後8月上旬からナス葉の代わりにイヌハウズキ葉(ナス科)を与えて

飼育した以外、調査方法、夏眠個体の定義などは室温・自然日長条件の場合と同様とした。Table 13に室温・自然日長条件で行なった実験1, 2の調査期間中の月別平均気温を示した。

(3) 結果と考察

ここでは、越冬雌成虫の生存・産卵スケジュール、および新羽化雌成虫の活動パターンについて、野外調査と2つの室内実験（室温・自然日長条件と23°C, 16L 8D条件）の結果を比較する。

野外の発消長：Fig. 17に南箕輪におけるオオニジュウヤホシテントウ雌成虫数と卵塊数の季節消長を示した。成虫は5月中旬ジャガイモの出芽とともに出現し、越冬成虫数は6月上旬にピークに達し、以後次第に減少し7月中旬以降は認められなかった。産卵は6月上旬から始まり、下旬にピークに達し7月下旬まで続いた。新羽化成虫は7月中旬から出現し、8月上旬に1回目のピーク、9月上旬に2回目のピークを示した。本種が年1化性であることと、1回目のピーク（8月7日）までにマーキングした羽化成虫141頭（雌雄合計）のうち、9月以降に同じ調査地内で23頭（16.3%）が再捕獲されたことから、当地のオオニジュウヤホシテントウは夏眠によって夏季に一時的に個体数が減少しているものと考えられた。

室内実験1（越冬成虫の生存・産卵スケジュール）：Fig. 18に室内実験による越冬雌成虫の生存と産卵スケジュールを示した。成虫の生存曲線は両実験ともほぼ同じ傾向を示し、産卵期以降に急激な死亡が見られた。繁殖曲線（1雌あたり産卵数/2日間）は室温・自然日長条件の方が制御実験区より産卵のピークが遅く、50%産卵日、90%産卵日とも8日ずつ遅れた。また、総産卵数も室温・自然日長条件の方が少なかった。この2つの実験は同一年の集団ではないが、室温条件の実験が行なわれた1981年の6～8月の月平均気温は17.6°C, 22.2°C, 21.5°Cで、特に6月の気温が制御実験区の設定温度（23°C）よりかなり低かったために（Table 13）、産卵活動の遅れ、および1雌あたり産卵数の減少が生じたものと

考えられた。しかし、繁殖曲線はいずれも産卵期間が約2ヶ月間に集中する一山型であり、産卵ピーク期以降に成虫の急激な死亡が見られる点でも共通しており、このような傾向は野外での発生活消長(Fig. 17)ともほぼ一致していた。

室内実験2(新羽化成虫の活動パターン): Fig. 19に室内実験による新羽化成虫の摂食活動パターンを示した。両実験の活動パターンはやや異なり、室温・自然日長条件の方が羽化後やや早く夏眠に入り、夏眠個体率(30日間以上摂食した後、再び摂食再開した個体の割合)も65.0%(= 26/40)で、制御条件における夏眠個体率(56.3% = 18/32)よりやや高かった。本種の羽化成虫の休眠は日長と温度条件によって制御される可逆的なものであり(71,72)、与えた食草(いずれもナス科の新鮮葉)も種類が異なっていたため、環境条件(日長、温度、エサ質など)の違いが羽化成虫の休眠性に影響した可能性がある。しかし、いずれの条件下でも供試虫の半数以上が途中で夏眠状態を経る発生活パターンを示しており、野外での発生活消長(Fig. 17)ともほぼ一致していた。したがって、生活史特性を室内実験で評価する場合、成虫の生存曲線、産卵活動期、および夏眠の有無などの季節消長に関しては、制御された室内実験でも、ほぼ正しく野外の実態を反映できるものと考えられた。

第2節 オオニジュウヤホシテントウ2個体群(長野県高遠)の比較

(1) はじめに

長野県高遠のハシリドコロ群生地では、ルイヨウマダラテントウとともにオオニジュウヤホシテントウが混棲していた(II章-3)。ハシリドコロにおけるオオニジュウヤホシテントウ自然個体群は著者の調査のほかに、原ら(18)によっても確認されているが、本州に分布するオオニジュウヤホシテントウにとって、ハシリドコロが最も主要な害虫化以前の野生寄主植物であったかについてはいくつかの問題点が残されている(III章-2)。しかし、わが国に分布するエピラクナ属テントウの中で、オオニジュウヤホシテントウはニジュウヤホシテントウとともに

に最も主要な害虫であり、本種の自然個体群と害虫個体群の生活史特性を比較することは重要である。高遠で発見されたオオニジュウヤホシテントウの自然個体群は、II章-3で説明したように現時点ではハシリドコロにおいて生活環を完了している個体群と考えられるので、ここでは害虫個体群との比較対象として議論を進める。

比較研究は以下の手順で行なった。はじめに自然、害虫個体群のそれぞれの野外の寄主植物における生活史特性を比較した。次に自然個体群について寄主植物間における値を比較し、ハシリドコロからジャガイモへの寄主転換によって変化した形質を明らかにした。3番目にジャガイモを食草とした時の自然・害虫個体群の値を比較し、初めてジャガイモを寄主とした自然個体群がすでに害虫化している個体群と比べて、ジャガイモに対する適合性がどの程度異なっているかを推定した。

(2) 材料と方法

自然個体群：1980年5月中旬に高遠町中屋のハシリドコロ群生地から越冬成虫を採集した(Table 12)。この個体群の産卵期と未成熟期におけるハシリドコロおよびジャガイモ葉での寄主適合性に関する実験方法はIII章-1で説明したとおりで、本章の結果はTable 18とTable 19に示したものを使用した。

害虫個体群：1981年5月下旬に高遠町の出芽直後のジャガイモ畑から越冬成虫を採集した。産卵期と未成熟期に関する実験方法は自然個体群の場合(III章-1)と同様である。実験は信州大学農学部応用昆虫学実験室(室温・自然日長条件)で行なった。実験を行なった1981年5月～9月の月別平均気温は、自然個体群に関する実験を行なった1980年との間に有意な差は見られなかった(Table 13)。

成虫サイズの測定：上記の幼虫飼育実験でハシリドコロおよびジャガイモ葉を食草として羽化した成虫のサイズ(前胸最大幅)を測定した。野外の害虫個体群については、1981年に採集した越冬成虫のサイズ(前胸最大幅)を測定した(自然個体群については未調査)。

内的自然増加率 (r) と世代あたり純増加率 (R_0): 内的自然増加率と世代あたり純増加率は、 l_x (雌成虫生存率) と m_x (単位日数あたり雌成虫あたり産仔数、ここでは次世代雌成虫数 / 1 雌 / 2 日間) に関するデータを基にして算出した (39)。 R_0 は 1 雌が産出した次世代雌成虫数を示す。この計算において、未成熟期生存率と発育日数は Table 28 と Table 29 の値を用い、羽化成虫の性比は 1 : 1 とし、これらの値は雌成虫の産卵期間を通じて一定と仮定した。

(3) 結果と考察

成虫サイズ: Table 27 に野生虫と飼育虫の成虫サイズを示した。自然個体群の野生虫サイズを測定しなかったため、飼育虫に関してのみ比較する。それぞれの野外での寄主植物における値では、自然個体群 (食草: ハシリドコロ) と害虫個体群 (ジャガイモ) との間で、雌雄ともに有意差は認められなかった。自然個体群のハシリドコロとジャガイモの間、およびジャガイモを食草とした時の自然個体群と害虫個体群の間でも、雌雄ともに有意差は認められなかった。しかし、害虫個体群をハシリドコロで飼育した場合には、ジャガイモで飼育した場合よりも雌雄とも有意に成虫サイズが小型化した (Table 27)。後述するように、害虫個体群の未成熟期の生存率、発育期間にはハシリドコロとジャガイモの間で有意差が認められなかったが (Table 29)、成虫の小型化は、害虫個体群のハシリドコロに対する寄主適合性がある程度低下している可能性を示唆した。

産卵期の形質: Table 28 に両個体群の 1 雌あたり産卵数、卵塊サイズ、孵化率を示した。1 雌あたり産卵数は、害虫個体群 (食草: ジャガイモ) の方が自然個体群 (ハシリドコロ) に比べて有意に多かった。自然個体群の食草間でも、ジャガイモではハシリドコロに比べて有意に多かった。ジャガイモを食草とした時の自然個体群と害虫個体群の間には有意差が見られなかったことから、1 雌あたり産卵数の違いは個体群間の差ではなく、食草とした植物の違いによるものであった。卵塊サイズは個体群間、食草間のいずれにも有意差が認められなかった。孵化率は、害虫個体群 (ジャガイモ) の方が自然個体群 (ハシリドコロ) よ

り有意に高かった。自然個体群の食草間でもジャガイモでは、ハシリドコロに比べて有意に高い孵化率を示したが、ジャガイモを食草とした時の自然個体群と害虫個体群の間には有意差がなかった。したがって、孵化率の差も1雌あたり産卵数と同様、個体群間の差ではなく、食草とした植物の違いによるものと考えられた。以上から、産卵期形質に関して、ハシリドコロを寄主とする自然個体群は害虫個体群（ジャガイモ）より有意に低い産卵数と孵化率を示したが、ジャガイモに対して潜在的に高い寄主適合性を持っており、ジャガイモを寄主とした当初から害虫個体群とほぼ等しい寄主適合性を示すことができると考えられた。

未成熟期の形質：Table 29に未成熟期の生存率と発育日数を示した。いずれの形質とも、個体群間、食草間において有意差は認められなかった。すなわち、産卵期形質と異なり、未成熟期（特に幼虫期発育）では、ハシリドコロでもジャガイモとほぼ同様によく発育することができ、ジャガイモへ寄主転換した場合でも、オオニジュウヤホシテントウ個体群の生存価はほとんど変化しなかったことが示唆された。

生存と産卵スケジュール：Fig. 20に越冬雌成虫の生存・産卵スケジュールを、Table 30に内的自然増加率(r)と世代あたり純増加率(R_0)を示した。自然個体群（食草：ハシリドコロ）と害虫個体群（ジャガイモ）の生存・産卵曲線を比較すると、自然個体群は飼育初期にはほとんど産卵せず、20日目から約50日間、少量の産卵を続け、産卵期以降も30%の個体が生き残った。一方、害虫個体群は飼育当初から連続して大量に産卵し、産卵ピーク期を過ぎると急速に死亡し、実験終了時の生存率は5%であった。自然個体群の r 値、 R_0 値、および50%産卵日（生涯総産卵数の50%が産まれた日）は、0.0325、4.4、53日であったのに対し、害虫個体群の値は、それぞれ0.1357、56.7、34日であり（Table 31）、害虫個体群の方が早い時期に集中して大量に産卵し死亡に至る、いわゆる「 r -戦略型」の生活史パターン(68)を示した。このような早期集中産卵・短命の傾向は自然個体群がジャガイモを食草とした時にも見られ、害虫個体群がハシリドコロを食草とした場

合には、逆の傾向が見られた(Fig. 20)。このことから、早期集中産卵・成虫の短寿命は害虫個体群に強く遺伝的に固定された形質ではなく、ハシリドコロとジャガイモとの寄主交換によって容易に変化できる形質であると考えられた。

Table 31に自然、害虫個体群の生活史特性をまとめた。既に述べたように、両個体群間での顕著な違いは、産卵期に関する形質(1雌あたり産卵数、孵化率、および雌成虫の生存・産卵スケジュール)だけで、未成熟期の生存価にはまったく差が見られなかった。産卵期に関する形質も、自然個体群がハシリドコロからジャガイモへ寄主転換した当初から高いジャガイモ適合性を示し、栽培植物への進出によって漸進的にジャガイモへの適合性が上昇したことを示唆するような結果は得られなかった。ハシリドコロからジャガイモへの寄主転換は同じナス科植物間の転換であり、コロラドハムシが野生のナス科植物からジャガイモへ寄主転換して害虫化した場合と同様に(19,30)、オオニジュウヤホシテントウ自然個体群も新しい寄主植物への転換に伴い、大きな生理的、行動的变化を必要としなかったと考えられた。しかし、コロラドハムシの自然個体群では、野生植物を寄主とした時とジャガイモを寄主とした時で産卵期形質(特に1雌あたり産卵数)に、本報のオオニジュウヤホシテントウのような大きな違いは検出されなかった(34)。ハシリドコロ(*Scopolia japonica*)は、オオニジュウヤホシテントウ幼虫の発育には悪影響を与えないものの、産卵のための寄主植物としては栄養的にきわめて劣っており(108)、さらに*Scopolia*属に属するナス科植物は、ジャガイモなど*Solanum*属に比べて有毒な2次代謝物質(アトロピン、スコポラミン、ヒヨスチアミンなど)を多く含有しているため(21,74)、これらの植物成分が産卵期成虫の卵巣発達および実際産卵数をかなり抑制しているものと考えられた。

オオニジュウヤホシテントウの自然・害虫個体群の比較に関して、本研究では成虫サイズと新羽化成虫の活動パターンについてはまだ完全なデータが得られていない(Table 31)。特に新羽化成虫の活動パターンについては、現在の害虫個体群と栽培植物の発生消長と比較した時(Fig. 21)、きわめて重要な問題が残され

ている。すなわち、ハシリドコロを寄主とする自然個体群の新羽化成虫が夏の早い時期に枯死するハシリドコロに適応した活動パターンを示しているとするれば、現在害虫化している個体群（羽化後、秋季まで長期間活動する）と比べて、劇的な生活史特性の変化を遂げたことになる。

オオニジュウヤホシテントウ自然個体群の害虫化の例は唯一北海道で報告されている。ミヤマニガウリ(ウリ科)を寄主とする札幌のオオニジュウヤホシテントウ自然個体群の越冬成虫と産卵期の発消長は現在害虫化している個体群とほぼ同じ傾向を示した。この自然個体群の新羽化成虫の発消長はピークが害虫個体群より約1ヶ月遅くなったが、夏眠現象を示さない点と、最終的に越冬休眠に入る時期では両個体群ともほぼ一致していた(51,54)。羽化成虫のピーク時期の違いはミヤマニガウリとジャガイモのフェノロジー（栽培時期）の違いとそれぞれの寄主植物上での幼虫発育速度の違いによるものと考えられた。すなわち、オオニジュウヤホシテントウ幼虫の発育期間は、室内実験ではミヤマニガウリとジャガイモの間で差がなかったことから、生息地（林内のミヤマニガウリとオープンなジャガイモ畑）間の気温条件の違いが最も影響していると考えられた。しかし、北海道のオオニジュウヤホシテントウの場合、自然個体群の野生寄主植物であるミヤマニガウリとオオマルバノホロシ（ナス科）における個体群の成虫活動期間（越冬成虫の出現から羽化成虫の越冬休眠まで）は害虫個体群とほとんど変わらないこと(54)、これら野生植物の自然枯死時期はジャガイモと等しいかむしろ遅いことなどから、ジャガイモ畑への進出（害虫化）に伴って、オオニジュウヤホシテントウ成虫の活動期間が大きく変化しなかったものと考えられる。

第3節 ヤマトアザミテントウ2個体群（滋賀県川戸谷）の比較

(1) はじめに

ヤマトアザミテントウの自然個体群は、2地域（長野県と滋賀県）で調査したが(II章-1, 2), 長野県大鹿個体群はジャガイモに対する寄主適合性が産卵期、未成熟期ともに低く、野外でも害虫個体群は確認されなかった(III章-1)。ここでは害虫個体群の存在が確認された滋賀県の個体群について、自然個体群と害虫個体群の生活史特性を比較する。この地域に分布するヤマトアザミテントウは外部形態的には「伊吹型」に区分され(53), エピラクナ属テントウ自然個体群の中では最も多くの個体群研究がなされた型である(43, 81, 90他)。特に巖(43)は本種自然個体群のジャガイモ適合性の変化に注目し、アザミだけを寄主としている京都府芦生の自然個体群よりも、ジャガイモ畑で害虫化した京都府芦生個体群の方が成虫および幼虫のジャガイモに対する受容性が高いことを見いだした。さらに、成虫のジャガイモに対する受容性は羽化直後の条件付け効果によって上昇したことから、このような受容性が新しく遭遇した食草（ジャガイモ）による淘汰の過程で漸進的に上昇する可能性を示唆した(44)。これはアザミからジャガイモへの寄主転換によって、ヤマトアザミテントウの寄主適合性が次第に変化することを意味する。巖らの研究はその後進展しなかったが、彼らの調査した個体群と同じ「伊吹型」のヤマトアザミテントウを用いて、自然個体群と害虫個体群の生活史特性を比較することは、彼らの指摘を検証する上でもきわめて重要である。

ここでは、IV章-2のオオニジュウヤホシテントウの場合とほぼ同様の手順で室内実験を行った。初めに自然、害虫個体群のそれぞれの寄主植物における生活史特性を比較した。次に自然個体群について寄主植物間における値を比較し、アザミからジャガイモへの寄主転換によって変化した形質を明らかにした。3番目にこれらの形質について、ジャガイモを食草とした時の自然・害虫個体群の値を比較し、初めてジャガイモを寄主とした自然個体群が、害虫個体群と比べてジャガイモに対する適合度がどの程度異なっているかを推定した。

(2) 材料と方法

自然個体群：自然個体群（滋賀県伊吹町川戸谷，標高500m）の分布地の概要は既にII章-1に述べた。実験に供試した越冬成虫は，1985年4月27日に出葉直後のアザミ（*Cirsium*属）上から採集した。この個体群の産卵期と未成熟期におけるアザミとジャガイモ葉での寄主適合性に関する実験は，III章-1で説明したとおりで本章の結果はTable 16と17に示したものを使用した。

害虫個体群：害虫個体群は川戸谷から北西約30kmにある椿坂（滋賀県余呉町，標高290m）から採集した(Fig. 1)。椿坂は山間の集落で，春から秋にかけて小規模にジャガイモ，ナス，トマトなどが栽培されていた。これらの畑ではヤマトアザミテントウとオオニジュウヤホシテントウが常に混棲しており，畑周辺のアザミ（*Cirsium*属）でもヤマトアザミテントウが確認された。ジャガイモ畑でのヤマトアザミテントウとオオニジュウヤホシテントウ成虫数は30分間見取り調査によると，29：7（1985年4月27日），42：38（5月3日），78：61（5月11日）で，ヤマトアザミテントウが多いかほぼ同数であった。実験に用いたヤマトアザミテントウ越冬成虫は4月27日に出芽直後のジャガイモから採集した。産卵期と未成熟期に関する実験方法は自然個体群の場合と同様とした。野外から採集した自然，害虫両個体群の成虫については実験前に前胸最大幅を測定した。

野外での発生消長調査：川戸谷での成虫個体数調査は1985年4月中旬～11月中旬まで約2週間おきに行った。調査はいずれも13:00～16:00の間に30分間の見取り調査法であり，アザミ株上の個体数をカウントした。椿坂での成虫個体数調査も，1985年4月中旬～11月中旬まで約2週間おきに同様の30分間見取り調査法を用いた。4月～7月中旬まではジャガイモ株を対象とし，それ以降は周囲のトマト，ナス株を対象として調査した。

内的自然増加率（ r ）と世代あたり純増加率（ R_0 ）： r 値と R_0 値はIV章-2と同様に， l_x （雌成虫生存率）と m_x （単位日数あたり雌成虫あたり産仔数）に関するデータを基にして算出した。この計算において，未成熟期の生存率と発育日

数はTable 33, 34の値を用い、羽化成虫の性比は1:1とし、これらの値はすべて雌の産卵期間を通じて常に一定と仮定した。

羽化成虫の活動パターン: 1990年7月7日、川戸谷のアザミと椿坂のジャガイモ株からヤマトアザミテントウの前蛹と蛹を採集し実験室で羽化させた。羽化成虫のうち、雌成虫(未交尾)をプラスチックシャーレ(直径9cm, 高さ4.5cm)に個体別に入れ、アザミ葉を与えて飼育し(16L8D, 23°C条件)、摂食活動期間と夏眠の有無を調べた。夏眠の定義、および夏眠個体の指標は、長野県伊那地方のオオニジュウヤホシテントウ害虫個体群の例と同様とした(IV章-1参照)。

以上の室内実験のうち、成虫の産卵と未成熟期の発育に関する実験は1985年に野菜・茶業試験場の昆虫飼育実験室(25°C, 16L-8D条件)で行った。羽化成虫に関する実験は1990年に農業環境技術研究所の昆虫飼育室(23°C, 16L8D条件)で行った。実験に用いた食草のうち、ジャガイモ(男爵)はそれぞれの試験場内の圃場で栽培した。アザミはそれぞれの試験場付近に自生している*Cirsium*属のアザミを使用した。

(3) 結果

発生消長: Fig. 2に1985年における両個体群の成虫の発生消長を示した。川戸谷(自然個体群)では4月中旬にアザミ株に越冬成虫が出現し、5月上旬から中旬にピークを示した。新羽化成虫のピークは7月下旬で、8月に個体数が一時減少した後9月に再びやや増加し、11月上旬に越冬休眠に入った。椿坂(害虫個体群)でも成虫の発生消長は1年を通じて川戸谷とほぼ同じ傾向を示した。

成虫サイズ: Table 32に野生虫、および飼育虫の成虫サイズを示した。野生虫間の比較では、雌は害虫個体群の方が自然個体群よりも有意に大きかったが、雄では両個体群間に有意差は見られなかった。飼育虫では、それぞれの野外での寄主植物で飼育した場合、自然個体群(食草: アザミ)と害虫個体群(ジャガイモ)との間で、雌雄とも有意差は認められなかった。自然個体群の食草間では、雌では有意差がなかったが、雄ではジャガイモ飼育区の方がアザミ区よりも有意

に大きかった。ジャガイモで飼育された個体群間では雌雄とも有意差が認められなかった。しかし、全体的に見た場合、有意差のない場合でも雌雄ともジャガイモを食草として羽化した成虫は、アザミで羽化した成虫よりも常に大型化する傾向が認められた。

産卵期の形質：Table 33に両個体群の1雌あたり産卵数、卵塊サイズ、孵化率を示した。1雌あたり産卵数は、害虫個体群（食草：ジャガイモ）の方が自然個体群（アザミ）に比べて約2倍であったが、有意差は認められなかった。自然個体群の食草間、およびジャガイモを食草とした時の個体群間でも有意差が認められなかった。しかし、1雌あたり産卵数では、いずれの区でも個体間変異〔変動係数(C.V.)で示す〕が大きく、特にジャガイモを食草とした時の自然個体群で最も大きかった。卵塊サイズと孵化率は、個体群間、食草間のいずれにも有意差がなく個体間変異も小さかった。

未成熟期の形質：Table 34に未成熟期の生存率と発育日数を示した。生存率は個体群間、食草間のいずれでも有意差がなく個体間変異も小さかった。一方、発育日数は、害虫個体群（食草：ジャガイモ）の方が自然個体群（アザミ）よりも有意に短かった。自然個体群の食草間、およびジャガイモを食草とした時の個体群間では有意差は認められなかった。害虫個体群の食草間では、アザミを食草とした時、有意な発育期間の延長が見られ、害虫個体群（ジャガイモ）と自然個体群（アザミ）間の差は、害虫個体群の方がよりジャガイモに適合し、発育期間を短縮させた結果と考えられた。なお未成熟期の発育期間の違いはすべて幼虫期間の差によるもので、蛹期間はいずれの区でもほぼ等しく（8.5日～9.2日）、有意差はなかった。

生存と産卵スケジュール：Fig. 22に越冬雌成虫の生存・産卵スケジュールを、Table 35に内的自然増加率（ r ）と世代あたり純増加率（ R_0 ）を示した。自然個体群（食草：アザミ）と害虫個体群（ジャガイモ）の生存・産卵スケジュールを比較すると、自然個体群は飼育開始（4月下旬）から5月中旬まで活発に産卵し、

約1ヵ月の無産卵期を経て7~9月に再び散発的に産卵した。9月末での成虫生存率は20%であった。害虫個体群は飼育開始時から7月下旬までほぼ連続して産卵し、9月中旬までにすべての個体が死亡した。自然個体群の r 値および R_0 値は0.1253, 31.8で、害虫個体群の0.1437, 56.9よりかなり低かった。自然個体群の食草間では、ジャガイモ区の飼育開始から約1ヵ月間の産卵曲線はアザミ区とほぼ同じ傾向を示したが、6月以降9月初めまではアザミ区と異なり、ほぼ連続して少量の産卵が続き9月下旬までにすべての雌が死亡した。しかし、ジャガイモ区の r 値と R_0 値はアザミ区の値とほぼ等しく(Table 35)、自然個体群内ではアザミからジャガイモへの食草転換によっても、個体群増殖率はほとんど変化しなかった。ジャガイモを食草とした時の両個体群の生存・産卵スケジュールはほぼ同じであったが、 r 値と R_0 は害虫個体群の方が高い値を示した(Table 35)。

新羽化成虫の活動パターン: Fig. 23に新羽化雌成虫を室内で飼育した時の摂食活動パターンを示した。活動パターンは両個体群ともほぼ同じで、羽化後、約20~30日間活発に摂食した後、約50日間の活動停止期(夏眠期)を経て摂食を再開した。夏眠に入った個体の割合は、自然個体群(川戸谷)で82.8%(24/29)、害虫個体群(椿坂)で86.7%(26/30)とほぼ同じであった。このような羽化成虫の活動パターンは野外での両個体群の発生消長(Fig. 2)とほぼ一致した。

(4) 考察

Table 36にヤマトアザミテントウの自然・害虫個体群の生活史特性をまとめた。個体群間でなんらかの差異が認められたのは、成虫サイズ、1雌あたり産卵数、雌成虫の産卵と生存パターン、および個体群増殖率(内的自然増加率と世代あたり純増加率)であった。卵塊サイズ、未成熟期の生存率、および新羽化成虫の活動パターンにはほとんど差異が認められなかった。害虫個体群の成虫サイズの大型化は、有意差のない場合を含めて、野生虫、飼育虫に共通して認められた(Table 32)。同じ飼育条件では、幼虫の発育速度はジャガイモの方がアザミより速いが(Table 34)、羽化成虫のサイズはジャガイモの方が大きくなったことから、

ジャガイモはアザミに比べて栄養的に好適な寄主植物と考えられた。産卵期の形質では、1雌あたり産卵数と個体群増殖率は害虫個体群の方が自然個体群より高い値を示した。成虫の産卵・生存パターンは自然個体群が二山型で、8~9月にも産卵が見られたのに対し、害虫個体群はほぼ連続して集中産卵する傾向（一山型）を示した。しかし、産卵ピーク（50%羽化日）は自然個体群の方が6日早く（Table 36）、雌成虫の最終生存率にも個体群間で有意な差が見られなかった。したがって、本種の場合は、オオニジュウヤホシテントウで示されたように（IV章-2）、害虫個体群を「早期に集中して大量産卵し、成虫寿命も短い、”r-戦略型”（68）」であると明瞭に結論できなかつた。これらの産卵期形質の違いが個体群間差異（遺伝的要因）によるものか、あるいは食草とした植物の違い（環境要因）によるものかを検討したところ、1雌あたり産卵数と個体群増殖率に関しては、自然個体群がアザミとジャガイモでほぼ同じ値を示したことから（Table 33, Table 35）、食草間よりも個体群間の影響を強く受けていると考えられた。一方、成虫の産卵・生存パターンは害虫個体群（アザミ）も自然個体群（アザミ）とほぼ同様のパターンを示したことから、食草間の違いが大きく影響していると考えられた。

未成熟期生存率、発育速度、および新羽化成虫の活動パターンには両個体群間でほとんど差が見られなかつたことから、アザミからジャガイモへの寄主転換は、幼虫期以降（越冬休眠期まで）の生活史特性には顕著な変化を生じさせなかつたものと考えられる。新羽化成虫の活動パターンが自然・害虫個体群でほぼ同じ傾向であったのは、夏~秋季のアザミのフェノロジーとジャガイモ収穫以降のトマト・ナスの栽培時期がほぼ一致していたことから十分説明がつく（Fig. 15）。また、野外調査（Fig. 2）と室内実験（Fig. 23）から、新羽化成虫の夏眠現象は害虫化によって変化した形質ではなく、自然個体群が本来持っていた形質であることが示された。

ところで、自然個体群のジャガイモにおける1雌あたり産卵数（Table 33）と

個体群増殖率(Table 35)がアザミにおける値とほぼ同じとなり、害虫個体群(食草:ジャガイモ)の値よりかなり低かったことは、自然個体群がジャガイモを初めて食草とした段階では、まだ十分にジャガイモに対して適合能力を獲得していないことを意味する。これは、巖ら(43,44)が示唆した「ヤマトアザミテントウ自然個体群が栽培環境に進出することによって、ジャガイモに対する適合性が漸進的に上昇した可能性」を支持するものであろう。彼らの実験は成虫および幼虫の摂食度を適合性の判定基準にしたもので、本報のように産卵数と未成熟期生存率を調査していなかったために、本研究の結果と同じレベルで比較することはできない。本報では両個体群の越冬成虫はいずれもジャガイモ葉をよく摂食し、摂食度の点では個体群間にはっきりした違いは認められなかった。また、1雌あたり産卵数、孵化率、未成熟期生存率などの値を比較した限りでも、両個体群のジャガイモ適合性に統計的な有意差がなく、巖らの指摘した上記の可能性は支持されないことになる。

しかし、ジャガイモにおける自然個体群の1雌あたり産卵数が害虫個体群に比べて低く、その個体間変異が最も大きかったこと、および害虫個体群では個体間変異が小さくなったこと(Table 33)は、自然個体群の産卵期形質に関するジャガイモ適合性が新しい寄主植物(ジャガイモ)への適応の過程で次第に上昇していった可能性を示唆しているものと言える。成虫による産卵選好性の個体間変異の大きさが新しい植物への寄主転換に重要な役割を果たすことは、オオコロラドモンキチョウの害虫化の過程でも報告されている(120)。一般に自然個体群は多くの生活史特性に関して、広い個体変異幅を持っており(10,131)、変異幅の大きい形質は自然選択による影響を受けやすいと言われている(58,85)。ジャガイモを寄主としているヤマトアザミテントウの害虫個体群は、自然個体群に比べて成虫サイズが大型化し、幼虫発育期間も短縮され、産卵期に関する形質でも明らかに個体群間差異を示していることから、栽培植物(ジャガイモ)により適応した生活史特性に変化しているのは間違いない。

滋賀県など本州の山間地集落でジャガイモ栽培が広く普及したのは1930年代以降と考えられ(128), 本実験を行った時点(1985年)で, ヤマトアザミテントウがジャガイモを寄主植物として利用してから50~60年しか経っていない。これは, 本種が野生寄主として利用してきたアザミとの長い時間的關係から見れば非常に, 短い年月である。また, 本報の害虫個体群(椿坂)はジャガイモなどナス科栽培植物とともに, 部分的に寄主として周辺のアザミを利用しており, 本報の結果(特に産卵期形質の変化の徴候)は栽培植物への定着が完成した状態ではなく, 適合の途中段階を反映しているものと考えられる。この害虫個体群が周囲にアザミが存在しないナス科栽培植物だけの環境条件に進出した場合には, 自然個体群と明瞭に区別できるようなジャガイモにより高度に適應した生活史特性を示すことになる。

第4節 ルイヨウマダラテントウ2個体群(長野県南信濃)の比較

(1) はじめに

これまでにオオニジュウヤホシテントウとヤマトアザミテントウについて, 自然・害虫個体群間の生活史特性を比較した。前者では害虫化することによって, 多産化と集中産卵, および成虫の短寿命をもたらすことが示されたが, 自然・害虫個体群間でジャガイモに対する適合性にほとんど差がなかった。このような形質の変化は, 自然個体群が野生植物から栽培植物へ寄主転換すると同時に容易に獲得されたものと考えられ, 同じナス科植物間での寄主転換(ハシリドコロからジャガイモ)では, 昆虫側に大きな負担は生じなかったものと考えられる。ヤマトアザミテントウでも, 害虫個体群は多産化・集中産卵, 高増殖率を示す点で共通していたが, いくつかの産卵期形質に関して, 自然個体群はジャガイモに対して害虫個体群より劣った寄主適合性を示した。本種ではキク科からナス科への異なる植物科間の寄主転換であり, 害虫個体群はまだ完全に栽培植物に定着していない可能性が示唆された。

ルイヨウマダラテントウでは、ハシリドコロを寄主とする高遠とルイヨウボタンを寄主とする南信濃の2つの自然個体群について調査したが(II章-4, 5), 高遠個体群では害虫個体群は確認されなかった(III章-1)。ここでは害虫個体群の存在が確認された南信濃個体群について、自然・害虫両個体群の生活史特性の比較を行う。本個体群の野生寄主であるルイヨウボタン(メギ科)は系統的にはナス科植物とかなり隔たっており(125), 特異な2次代謝物を含んでいる(15, 22, 74)。また、フェノロジーの点でも地上部の発生期間が早春から盛夏期に限られており、ルイヨウマダラテントウ自然個体群もこのフェノロジーに適合した生活史特性を示していた(II章-4)。一方、害虫個体群はジャガイモなどナス科栽培植物だけで生活環を完了していることから、野生植物から栽培植物への寄主転換による自然・害虫個体群の生活史特性を比較する上で、今までに調査した2種以上に好適な材料と言える。

比較研究はIV章-2, 3 とほぼ同様の手法で行ない、初めに自然、害虫個体群のそれぞれの寄主植物における生活史特性を比較した。次に自然個体群について植物間における値を比較し、ルイヨウボタンからジャガイモへの寄主転換によって変化した形質を明らかにした。3番目にジャガイモを食草とした時の自然、害虫個体群の値を比較することによって、ジャガイモに対する適合性がどのように変化したかを推定した。

(2) 材料と方法

供試虫と調査地の概要：自然個体群(長野県南信濃村中立, 標高880m)の分布地では、ルイヨウボタンは4月上旬に出芽し、8月中旬には地上部が枯死した。このルイヨウボタン群生地にはルイヨウボタン以外にエビラクナ属テントウが利用できる植物は存在しなかった(II章-4)。実験に使用した越冬成虫は、1989年4月下旬に採集した。害虫個体群は中立から約1.5km離れた赤沢(南信濃村, 標高550m)のジャガイモ畑から同時期に採集した(Fig. 9)。赤沢ではジャガイモは4月中旬に出芽し、7月中～下旬に収穫された。夏～秋季にはナスとトマトが小規

模に栽培され、10月下旬から11月上旬の降霜によって地上部が枯死した。赤沢のナス科栽培畑周辺の林内ではルイヨウボタンなど本種の野生寄主植物と考えられる植物は確認されなかった。

野外での発生消長：1988～1990年に中立と赤沢において、ルイヨウマダラテントウ成虫数の見取り調査（年間5～11回の不定期調査）を行った（調査方法、期間はII章-4を参照）。

産卵期と未成熟期に関する実験：産卵期と未成熟期に関するルイヨウボタンとジャガイモ葉による実験は自然、害虫個体群ともにIII章-1で説明した方法によって行い、自然個体群に関する結果はTable 10と11に示したものを使用した。成虫と未成熟期の飼育はすべて23°C、16L8D条件で行った。野外から採集した自然、害虫両個体群の成虫については実験前に前胸最大幅を測定した。また、未成熟期飼育実験によって得られた全個体間の成虫サイズも測定した。

個体群増殖率：内的自然増加率（ r ）と世代あたり純増加率（ R_0 ）は上記の産卵期実験の lx （雌成虫生存率）と mx （単位日数あたり雌成虫あたり産仔数、ここでは次世代雌成虫数／1雌／2日間）に関するデータを基にして算出した。 $lx \cdot mx$ の算出において、未成熟期の生存率と発育日数はTable 38, 39の値を用い、性比は1：1とみなし、これらの値は調査期間を通じて一定と仮定した。

羽化成虫の活動パターン：害虫個体群(赤沢)では1989年6月下旬にジャガイモ畑から、自然個体群(中立)では1989年7月中旬にルイヨウボタン群生地からルイヨウマダラテントウの前蛹と蛹を採集し、実験室で羽化させた。羽化成虫のうち、未交尾の雌成虫30匹をプラスチックシャーレ(直径9 cm, 高さ4.5 cm)に個別に入れ、イヌハウズキ葉を与えて、長日(16L8D, 23°C)と短日(12L12D, 23°C)条件でそれぞれ羽化後150日間飼育し、羽化後の摂食活動期間と夏眠の有無を調べた。夏眠の定義、その判定基準はヤマトアザミテントウ(IV章-3)の場合と同様とした。

以上の実験で食草としたジャガイモとイヌハウズキは農業環境技術研究所で

栽培した。ルイヨウボタンは南信濃村中立の自然群落から約10日ごとに採集し、その後5°Cで保存した新鮮葉である。

(3) 結果

発生消長：自然個体群（中立）と害虫個体群（赤沢）の成虫の発生消長の概要は既にII章-4で説明した(Table 6, Fig. 10)。すなわち、自然個体群では、越冬成虫は4月下旬から5月上旬に出現し、5月下旬から7月上旬に産卵活動が認められた。新羽化成虫は7月上旬から出現し、7月下旬にピークを示した。8月以降食草は枯死し、羽化成虫は休眠に入りそのまま越冬しているものと考えられた。一方、害虫個体群では、越冬成虫は4月中・下旬に出芽直後のジャガイモ畑に出現し、新羽化成虫は7月中旬にピークを示し、自然個体群よりやや早い発生消長を示した。害虫個体群の新成虫は盛夏期に個体数が一度減少した後、9月下旬頃に再び増加する傾向が見られ、自然個体群と比べて羽化成虫の活動期間はかなり長かった(Fig. 10)。

成虫サイズ：Table 37に野生虫、および飼育虫の成虫サイズを示した。野生虫では、雌は害虫個体群の方が自然個体群よりも有意に大きかったが、雄では両個体群間に有意差は見られなかった。飼育虫の雌では、自然個体群（食草：ルイヨウボタン）と害虫個体群（ジャガイモ）の間に有意差はなく、自然個体群の食草間、ジャガイモを食草とした時の個体群間でも有意差は見られなかった。飼育虫の雄では、自然個体群（ルイヨウボタン）は害虫個体群（ジャガイモ）よりも有意に小さかった。しかし、自然個体群の食草間、ジャガイモを食草とした時の個体群間では有意差は見られなかった。

産卵期の形質：Table 38に両個体群の1雌あたり産卵数、卵塊サイズ、孵化率を示した。1雌あたり産卵数は害虫個体群（食草：ジャガイモ）の方が自然個体群（ルイヨウボタン）より有意に多かった。自然個体群の食草間でも、ジャガイモ飼育区がルイヨウボタン区より有意に多かった。しかし、ジャガイモを食草とした時の自然、害虫個体群間では有意差は見られなかった。卵塊サイズは害虫

個体群（ジャガイモ）の方が自然個体群（ルイヨウボタン）より有意に大きく、自然個体群の食草間でもジャガイモ区の方がルイヨウボタン区より有意に大きかった。ジャガイモを食草とした時の個体群間の値はほぼ同じであり、1雌あたり産卵数と同様の傾向を示した。孵化率は個体群間、食草間のいずれにも有意な差がなかった。以上から、害虫個体群（ジャガイモ）における1雌あたり産卵数と卵塊サイズの有意な増加は、個体群間の違いによるものではなく、食草とした植物の違いによるものと考えられた。

未成熟期の形質：Table 39に未成熟期の生存率と発育日数を示した。未成熟期生存率は個体群間、食草間のいずれでも有意差は認められなかった。発育日数は自然個体群（食草：ルイヨウボタン）の方が害虫個体群（ジャガイモ）より有意に長かった。これは蛹期の発育日数の差(9.9 ± 0.6 vs. 8.1 ± 0.7)によるもので幼虫期間(15.8 ± 0.9 vs. 15.6 ± 0.8)には有意差は見られなかった。自然個体群の食草間、ジャガイモを食草とした時の個体群間には有意な差がなかった。害虫個体群（ルイヨウボタン）でもジャガイモ区に比べて発育日数に有意な延長が見られたことから、自然個体群（ルイヨウボタン）と害虫個体群（ジャガイモ）の発育期間の差は、個体群間の違いではなく、食草とした植物の影響によるものであった。

生存と・産卵スケジュール：Fig. 24に越冬雌成虫の生存・産卵スケジュールを、Table 40に内的自然増加率（ r ）と世代あたり純増加率（ R_0 ）を示した。自然個体群（食草：ルイヨウボタン）と害虫個体群（ジャガイモ）で比較すると、自然個体群は飼育初期（5月上旬）にやや高い産卵ピークを示し、その後約50日間、少量の産卵を続けた。産卵期以降も成虫は多数生存し続け、9月下旬までに55%が生き残った。害虫個体群は飼育当初から活発に産卵し、7月中旬まで連続して大量に産卵した。雌成虫は産卵ピーク（5月下旬）を過ぎると急速に死亡し、7月下旬までに全個体が死亡した。自然個体群（ルイヨウボタン）の r 値と R_0 値は0.1379, 24.3で、害虫個体群（ジャガイモ）の0.2226, 63.1より非常に低かつ

た(Table 40)。自然個体群の食草間では、ジャガイモ区の方がルイヨウボタン区より、大量産卵、高い産卵ピーク、および高い雌成虫死亡率を示した。r値とR₀値もジャガイモ飼育区(0.1605, 38.5)の方がルイヨウボタン区よりやや高くなった。ジャガイモを食草とした時の個体群間では、産卵スケジュールはほぼ似た傾向を示したが、成虫死亡率は害虫個体群の方がやや高く、r値とR₀値は害虫個体群の方が自然個体群より高かった。一方、害虫個体群間の比較では、ルイヨウボタン飼育区では産卵量、産卵ピークはジャガイモ飼育区よりやや低下したものの、成虫生存曲線、および産卵パターンは、ジャガイモ飼育区とほぼ同じ傾向を示した。しかし、ルイヨウボタン区のr値とR₀値は0.1450, 30.4であり、ジャガイモ区の値よりかなり(特にR₀値は半分以下)低かった。

新羽化成虫の活動パターン: Fig. 25に新羽化雌成虫の摂食活動パターンを示した。長日区(16L)では、両個体群の摂食活動パターンはほぼ同じ傾向を示し、羽化から越冬休眠までの日数にも有意な差がなかった(自然個体群: 39.9±17.6, 害虫個体群: 48.7±16.5)。しかし、夏眠現象を示した個体の割合は自然個体群は0.0%であったが、害虫個体群では6.7%(2/30)で個体群間で異なっていた。自然個体群が害虫個体群よりやや早く越冬休眠に入ること、および害虫個体群の一部個体のみが夏眠を経て秋季に再び活動することは、野外での両個体群の発生消長(Fig. 10)ともよく一致していた。短日区(12L区)も長日区同様、摂食活動パターンは両個体群間でほぼ同じ傾向を示し、羽化から越冬休眠までの日数にも有意差が見られなかった(自然個体群: 41.2±8.2, 害虫個体群: 35.0±8.3)。しかし、短日区では夏眠現象を示した個体の割合は両個体群とも0.0%であった。害虫個体群の羽化から越冬休眠までの日数は短日区(35.0日)では、長日区(48.7日)より有意に短かったことから、新鮮な食草が供給された場合でも、日長(短日)条件によって休眠性がより強く支配され越冬休眠に入ったものと考えられた。

(4) 考察

Table 41にルイヨウマダラテントウ自然・害虫個体群の生活史特性をまとめ

た。両個体群間ではっきりした差異が見られた形質は成虫サイズ、1雌あたり産卵数、卵塊サイズ、生存・産卵スケジュール、未成熟期発育日数、および新羽化成虫の活動期間で、ほとんど変化しなかったのは未成熟期生存率だけだった。

成虫サイズは野外の害虫個体群、およびジャガイモで飼育された室内個体群とも大きくなる傾向を示した(Table 37)。未成熟期の発育速度はジャガイモ飼育区の方がルイヨウボタン区より短いにもかかわらず(Table 39)、羽化成虫サイズが大型化したことから、ジャガイモはルイヨウボタンよりも栄養的に好適であると考えられる。野外での寄主転換は、林内や日陰に分布する野生植物から、日当たりのよい開放環境で栽培されているジャガイモ畑への進出であり、生息地の気温条件の違いによって、害虫化した個体群の未成熟期間はさらに短縮され、羽化時期も早くなることが予想される(54)。このような成虫サイズの大型化と未成熟期間の短縮は、ジャガイモを初めて寄主とした自然個体群で既に認められたことから(Table 37, 39)、ジャガイモへの寄主転換とほぼ同時に獲得されたものと考えられた。

ルイヨウマダラテントウ害虫個体群は自然個体群に比べて、1雌あたり産卵数の増加、卵塊サイズの大型化、早期・集中産卵、および産卵期以降の高い成虫死亡率を示した。ジャガイモを食草とした時の自然個体群は害虫個体群と有意差のない値(Table 37)とほぼ同様の傾向(Fig. 24)を示したことから、これらの形質の変化も、ジャガイモへの寄主転換とともに急速に達成されたものと考えられた。ジャガイモを食草とした時の自然個体群の1雌あたり産卵数は、害虫個体群(食草:ジャガイモ)よりやや少なかったが、この値の個体間変異[変動係数(C.V.)]は害虫個体群の方が高く(Table 38)、ヤマトアザミテントウで示唆されたジャガイモへの適応の過程で寄主適合性が次第に上昇する可能性(IV章-3)は認められなかった。

卵塊サイズは生活史特性研究の中で重要な比較パラメータの1つである(97, 114)。エピラクナ属テントウでも、害虫種と非害虫種間では、害虫種の方が卵塊

サイズが大きく(79), 同種個体群間では不安定な生息環境で集中的に産卵する地域個体群の方が卵塊サイズが大きい傾向を示すことが報告されており(88), 本報の結果(卵塊サイズの大型化)も, ジャガイモに適応した害虫個体群の特徴を示していると考えられた。生存・産卵スケジュールに関しては, ルイヨウマダラテントウ害虫個体群は集中的な大量産卵と成虫の短寿命(r -戦略型), 自然個体群は少量産卵と長寿命(K -戦略型)(Fig. 24)と言うように典型的な2タイプに区分された(68)。自然個体群の食草間の比較から, 生存・産卵スケジュールはルイヨウボタンからジャガイモへの食草転換によって比較的容易に変化することが示唆されたが(Fig. 24, Table 40), 害虫個体群間では, ルイヨウボタン飼育区でもジャガイモ区と基本的に同じような成虫生存曲線(高い死亡率)と産卵傾向を示し, 食草間での可逆的な転換は認められなかった。このことから, 自然個体群がルイヨウボタンからジャガイモへ寄主転換する際には, 生存・産卵スケジュールは比較的短期間に K -型から r -型へ変化するが, 一旦変化した害虫個体群の形質(r -型)はかなり強く固定されているものと考えられた。

室内実験(Fig. 25)と野外調査(Table 6, Fig. 10)から, ルイヨウマダラテントウ害虫個体群では自然個体群に比べて, 新羽化成虫の活動期間が拡大する傾向が認められた。本種の自然個体群では, 8月中には自然枯死してしまうルイヨウボタンの発消長に適應し, 新羽化成虫が早期休眠に入ったのに対し, 害虫個体群ではジャガイモの収穫期以降も, ナス・トマトにおいて, 成虫が秋季まで確認された。このような栽培体系(ジャガイモ→ナス・トマト)は著者の観察した限り, 本州各地(長野, 岐阜, 滋賀, 三重, 茨城, 新潟各県)でほぼ共通しており, ナスやトマトは9~10月の収穫期を過ぎても放置されることが多く, 晩秋までエピラクナ属テントウの食草として利用可能であった。すなわち, 春から初夏にジャガイモに産卵し, そこで羽化したルイヨウマダラテントウ害虫個体群は, 羽化期以降, 自然個体群と比べて長い期間, 新しい食草を利用することができる。ルイヨウマダラテントウ害虫個体群の一部は羽化期以降, 新しい環境条件に適應

して、夏眠を経た後、摂食活動を再開し、越冬休眠までの期間を拡大させたものと考えられ、新成虫の活動期間の延長は栽培畑に進出した本種個体群が分布域を広げていくのに有利に働いたことは確かである。

夏眠個体の存在は、本報の南信濃から約10km離れた天竜個体群(Fig. 9)を用いた自然日長条件下の実験でも認められた(夏眠個体率は2.5%) (107)。しかし、本報の室内実験でも害虫個体群の夏眠個体率は6.7%と低い値であり、野外のナス、トマト畑で、秋季に確認されたルイヨウマダラテントウ成虫数も少数であった(Table 6)。これは、自然個体群の持つ早期休眠性の形質が依然強く残っているためと、熱帯起源性昆虫と異なり、温帯・冷温帯性昆虫の休眠性は主に日長と温度条件によって支配されており、餌植物条件だけでは容易に変化しないためと考えられる(35, 124)。このことは、ルイヨウマダラテントウ害虫個体群の夏眠個体頻度が長日・短日条件で異なっていたことから支持される(Fig. 25)。

野外のルイヨウマダラテントウの越冬休眠時期は自然・害虫個体群とも同所性のオオニジュウヤホシテントウよりも早かったが(Fig. 10)、これは食草として利用できる期間の短いルイヨウボタンに強く適応した結果を反映していると考えられた(Fig. 16)。この形質は室内実験で羽化後、新鮮な食草を与えても容易に変化しない、かなり強く遺伝的に固定された形質であった(Fig. 25)。しかし、害虫個体群はこの室内実験で数%の新羽化成虫が夏眠を経て長期間の摂食活動をしたことから、潜在的には新成虫の活動期間を延長できる方向に自然選択が働くだけの変異性(58)を有していた。本報で示された害虫個体群の低い夏眠個体率や羽化から越冬休眠までの活動期間が拡大する傾向は、ルイヨウボタンから寄主転換した害虫個体群がナス科栽培植物に適応している途中の段階を反映していると考えられ、今後、この個体群が栽培環境条件にさらに適応することによって、夏眠個体率や活動期間は変化していく可能性がある。

第V章 総合考察

昆虫の野外個体群、特に害虫化に成功した種の個体群では、多くの生活史特性に関して広い遺伝的多様性を持っており、人為的な環境変動によく適応した生活史戦略を示していると考えられている(58)。野生植物から栽培植物への寄主転換は単なる寄主植物の変更にとどまらず、生息場所条件の劇的な変化を伴い、人為的な環境変動が個体群に強い影響を与えることから、個体群の持つ変異性に最も強く働く選択要因と考えられている(59,131)。事実、ダニ類やウンカ類では、耐虫性作物の導入によって、短期間のうち寄主植物適合性の異なる個体群(ホストレース)が成立した(16,130)。害虫化以前の自然個体群と害虫化した同種個体群を比較することは、生活史特性の進化を研究する上で、最も基礎的で格好の材料のはずである。

しかし、害虫化以前の自然個体群と害虫化した個体群について、同種個体群間の比較を行った例は非常に少ない。この理由は緒言でも述べたように、現在では、野生植物だけで生活環を完了している自然個体群を発見することが困難なことから、栽培化の歴史が非常に古い植物(インゲンマメやアブラナ科野菜など)を寄主としている種では、害虫化以前の個体群がすでに存在しない可能性もあることなどが挙げられる。例えば、わが国では、*Pieris*属の近縁3種を用いた比較実験から、害虫化に成功したモンシロチョウは不安定な栽培環境条件によく適応しており、害虫化しなかったスジグロシロチョウとエゾスジグロシロチョウに比べて、高い増殖率と世代期間の短縮が認められた(94,95)。しかし、本属の寄主植物であるアブラナ科野菜栽培の歴史は古く(33)、現在では野生のアブラナ科植物だけで個体群を維持しているモンシロチョウ集団を発見することはほぼ不可能である。西洋リンゴは比較的近年(1860年頃)、日本に栽培品種が導入され、1900年頃から北日本の寒冷地を中心に急速に栽培面積が拡大したが(4,33)、リンゴの重要害虫であるハマキガ類などで害虫化以前の自然個体群が寄主としていた野生植物はほとんどわかっていない(奥俊夫、私信)。また、最近(1970年頃)東北地方

の一部でアスパラガスが新しく導入され、栽培面積の急速な拡大とともに、ジュウシホシクビナガハムシの被害が顕在化した。本種は野生のキジカクシ（ユリ科クサスギカズラ属）から同属のアスパラガスに進出したことが確認されたが、成虫がアスパラガスとキジカクシの間を頻繁に移動していることから、自然・害虫個体群を明確に区別することはできない(133)。エピラクナ属テントウでも、世界的に最も重要な害虫種であるMexican bean beetle, *E. varivestis*はアメリカ大陸では、紀元前からインゲンマメ（*Phaseolus*）属の作物（インゲン、ササゲ、アズキなど）で害虫化しており、現在では自然個体群を発見することは不可能と考えられている(63,127)。食植性昆虫の生活史特性や寄主適合性の進化に関する多くの研究の中で(1,7,14,49,59,130)、著者が行ったエピラクナ属テントウ個体群の比較研究と同じ観点で論議できる報告例は、現時点ではコロラドハムシとコロラドモンキチョウの2例に過ぎない。

わが国に分布するエピラクナ属テントウはナス科作物の重要害虫であるとともに、アザミ、ルイヨウボタン、ハシリドコロ、ヤマブキソウなどの野生植物において、害虫化以前の自然個体群が数多く確認されている(54,79)。これまでのエピラクナ属テントウの野外個体群研究から、オオニジュウヤホシテントウ(45)とニジュウヤホシテントウ(27,28)の害虫個体群は、人為的な環境変動（ジャガイモの収穫）によって、自然個体群に比べて羽化成虫期の移動分散行動が大きくなることが明らかにされた。また、害虫個体群に比べて安定した環境条件に棲息していると考えられていたヤマトアザミテントウ自然個体群でも、生息地の環境条件の安定度の違いに応じて、地域個体群間で異なった生活史特性を示すことが報告された(87,89)。ヤマトアザミテントウの地域個体群間の生活史特性の違いは室内実験でも実証され、棲息地の環境条件の違いに適応して、それぞれの個体群の生活史特性が遺伝的に変化していることが示唆された(88)。

害虫と自然個体群の生活史特性の比較研究では、野外だけでなく、室内実験による検証が必要である(98,117,119)。本研究では、初めに野外調査によって、

野生植物における自然個体群の発生生態を明らかにし(II章), これらの個体群が害虫化できる条件を備えているかどうかを検討した(III章)。さらに同種の害虫個体群が存在する場合, 自然・害虫個体群間の生活史特性を比較した(IV章)。本章では, これまでに述べた各章の結果を踏まえ, 自然個体群の発生生態と害虫化の可能性について整理した後, 自然個体群と害虫個体群の生活史特性の比較, および農業生態系への進出によって, 害虫個体群が獲得した形質の変化の程度(進化の速度)について考察する。

(1) 自然個体群の発生生態

一般に野生植物を寄主とする食植性昆虫の自然個体群は, 寄主植物との相互関係の歴史が害虫個体群の場合と比べてはるかに長いことから, より安定した発生動態(年次変動)を示していると考えられている(9,131)。本研究でも, 野生植物における5つの自然個体群はフェノロジーの点で見ると, それぞれの野生植物の発生消長とよく適合した生活環を示していたが, 種間および同種個体群間ではいくつかの特徴的な相違が見られた。アザミを寄主とするヤマトアザミテントウ(長野県大鹿)は, 寄主植物の発生消長と季節的によく一致した生活環を示し, 周年を通じて食草不足はまったく認められなかった。生命表の基本要因分析から, 成虫密度に依存した産卵数の調節が行われていることが示唆され, 他地域の本種個体群と同じように(79,87), 雌成虫によるこのような産卵量の調節行動が, 本種が低い密度で安定して個体群を維持する上で, きわめて重要な役割を果たしていた。滋賀県川戸谷のヤマトアザミテントウも寄主植物と季節的によく一致した生活環を示したが, 大鹿個体群と比較して, 羽化期以降, 越冬休眠までの成虫活動期間に大きな違いが認められた。川戸谷個体群の新羽化成虫が夏眠を経て, 秋季まで長期間活動できる能力を持っていたことは, この個体群がアザミから栽培植物へ進出した時に有利に働いたことは確かである。なぜなら, 秋季も長期間活動できる形質を備えた自然個体群が栽培植物へ進出した場合は, 寄主植物が長期間存在する新しい環境条件にすぐ適応でき, 羽化成虫による夏から秋季の分布拡大

も容易に進むことが期待できるからである。

ルイヨウマダラテントウ自然個体群では、食草の早期自然枯死と食いつくしが毎年起っており、ヤマトアザミテントウとアザミの関係に比べて、外見的には不安定な関係であった。ハシリドコロを寄主とする高遠個体群では、寄主植物が初夏にはほとんど自然枯死するため、幼虫期後半から新羽化成虫出現期に激しい餌不足にさらされ、低い羽化率と世代あたり増加率を示した。1.0以下の低い世代あたり増加率で個体群を維持していくことは理論的には不可能である(114)。しかし、この個体群は越冬成虫による産卵の早期集中化、新成虫の早期休眠、および成虫の高い越冬成功率(および2度越冬率)によって、生育期間がきわめて短いハシリドコロのフェノロジーによく適応した生活史特性を示し、季節的に限られた餌資源条件において、世代あたり増殖率を最大にするような生活史戦略をとっているものと考えられた。ルイヨウボタンを寄主とする南信濃個体群でも、高遠個体群と同様の生活史戦略を示しているものと推定された。

成虫の2度越冬はヤマトアザミテントウの自然個体群でも広く認められたが、高遠のルイヨウマダラテントウ個体群の値(10~14%)はこれらの値よりはるかに高かった。ルイヨウマダラテントウ自然個体群の室内実験で示された低い増殖率と成虫の長寿命の関係は、「繁殖努力(雌あたり産卵量)と成虫寿命との間に負の相関関係がある」とする生活史特性の一般的概念(114,123)と一致する。本研究では個体ごとに見た場合、雌成虫の生存期間と1雌あたり産卵数の間に有意な負の相関は検出されなかったが、繁殖努力(当年の産卵数)の違いが2度越冬の決定、および翌年の繁殖行動にどのように影響しているのかを明らかにできれば、ルイヨウマダラテントウが低い世代あたり増加率で個体群を維持している機構が解明されるに違いない。

ほぼ同じ精度の野外調査が行われたヤマトアザミテントウ(大鹿)とルイヨウマダラテントウ(高遠)の例から、両種個体群と寄主植物の関係を比較すると(Fig. 14), 明らかにルイヨウマダラテントウが寄主植物を利用できる時期はヤマ

トアザミテントウに比べて限られており、食草の早期枯死が大きな死亡要因になっていた。しかし、食草の早期枯死は昆虫にとって、毎年予測できる安定した環境変動である。本種がハシリドコロを寄主植物として最大限有効に利用するためには産卵時期を早めて、食草が枯死する前により多くの個体を羽化させる方向に生活史戦略をとることであろう。しかし、ルイヨウマダラテントウが産卵時期をこれ以上早くすることは気象（気温）条件から困難であり、本種はハシリドコロとの長い時間的関係の過程で、成虫が羽化直後に早期越冬休眠に入るとともに、越冬成虫も産卵期に産卵量を制限して再休眠（2度越冬）に入り、翌年再び繁殖行動をとる方向に生活史戦略を発展させたと考えられる。ルイヨウボタンを寄主とする南信濃個体群も、高遠個体群と同じような方向に寄主植物との適応関係を発展させたものと考えられる。

（2）栽培植物への寄主転換（害虫化）の可能性

食植性昆虫が新しい植物（ここでは栽培植物）への寄主転換を成功させるには、昆虫と寄主植物の発生消長が時間的に同調していることが必須条件であり、植物の空間分布構造、昆虫が餌資源として利用できる現存量なども重要な制限要因になる(29,64')。さらに、新しい寄主植物に対して昆虫が産卵選好と幼虫発育に関して高い寄主適合性を持っていることが必要条件となる(56,97,117)。また、成虫が摂食習性を持ち、長い寿命を持つ種では、成虫の生存に関する寄主適合性も要求される(19)。

本研究で害虫化個体群が発見されなかったのは、大鹿のヤマトアザミテントウと高遠のルイヨウマダラテントウ個体群であり、他の3個体群では周辺地域で害虫化している個体群が確認された(Table 42)。これら3つの自然個体群はいずれも高いジャガイモ適合性（産卵期、未成熟期）を持ち、フェノロジーの点でも栽培植物とよく同調しており、産卵期の寄主植物としてジャガイモを十分に利用することが可能であった。一方、害虫化個体群が確認されなかった2つの個体群では、害虫化できない原因はそれぞれ異なっていた。前者は栽培植物とのフェノ

ロジーの条件はクリアしていたが、産卵期と未成熟期の低いジャガイモ適合性がジャガイモ畑への進出を阻害しており、後者では逆に潜在的に高い寄主適合性を持っているものの、栽培植物との発生活長が一致しないため、ジャガイモを寄主植物として利用できなかった。前述したように、高遠のルイヨウマダラテントウの場合、時間的にきわめて限られた寄主植物（ハシリドコロ）を利用する上で有効であったいくつかの適応戦略（早期産卵と強い早期休眠性）も本種が栽培植物に進出して分布を拡大していく上では大きな制約となったのである。

他地域のエピラクナ属テントウ自然個体群のうち、ミヤマニガウリを寄主とするオオニジュウヤホシテントウ（札幌）とヤマブキソウを寄主とするルイヨウマダラテントウ（東京都高尾）の自然個体群はジャガイモに対する潜在的適合性と栽培植物との同調性のいずれの点もクリアしており、容易に害虫化できる条件を備えていた(51,54,121)。札幌のエゾアザミテントウはジャガイモに対する寄主適合性は高いものの、ジャガイモの栽培時期が遅く、産卵期にジャガイモを利用できないために害虫化できなかった(52,54)。青森県西津軽のルイヨウマダラテントウ個体群も栽培植物との時間的同調性が害虫化できない最大の原因であった(134)。本州のヤマトアザミテントウについてはジャガイモに対する寄主適合性だけでなく、羽化成虫の休眠性（夏眠の有無）にも地域個体群間で変異が認められたため（III章-1），害虫化の可否を決定している要因は地域個体群でそれぞれ異なっていた。一方、ルイヨウマダラテントウの場合、すべての地域個体群が現在寄主としている野生植物が多様であるにもかかわらず、ジャガイモに対して高い寄主適合性を示したことから(32,54)，本種の害虫化の可否を決定しているのは栽培植物との時間的同調性、特に産卵期にジャガイモを利用できるかどうかにかかっていると見える。

（3）自然個体群と害虫個体群の生活史特性の比較～生活史特性の変化の程度～

エピラクナ属テントウ自然個体群の栽培植物（ナス科）への寄主転換は多くの場合、ナス科以外の野生植物からの転換であったが、北アメリカ大陸で土着種

の自然個体群が野生植物から栽培植物へ寄主転換に成功した例は、コロラドモンキチョウ(117)、コロラドハムシ(19,34)、コドリング(100)など、すべて同じ植物科内(コロラドハムシの場合は同じ *Solanum* 属内)での寄主転換である。これらの自然個体群では、栽培植物への進出・定着にあたり、寄主植物適合性の問題は小さく、栽培植物とのフェノロジーが一致した場合には比較的容易に害虫化が進んだようである。このセクションでは、北アメリカ大陸の昆虫と著者が調査したエピラクナ属テントウを例にして、自然個体群が害虫化することによってどのような生活史特性を変化させたか、また、その変化が急速に起こったのか、あるいは漸進的に進行したかについて考察する。

マメ科牧草のアルファルファは1800年代後半に、北アメリカのコロラド州に導入され(117)、コロラドモンキチョウではアルファルファの害虫となった個体群とともに、現在でも数種の野生マメ科植物 (*Vicia americana*, *Lathyrus leucanthus*, *Trifolium longipes* など) を寄主とする自然個体群が確認されている(132)。本種では、野生のマメ科植物(主に *Vicia americana*) を寄主植物とする自然個体群とアルファルファ(栽培牧草種) を寄主としている害虫個体群の間で比較がなされた。野生マメにおける幼虫生存率は自然個体群の方が高く、逆にアルファルファにおける生存率は害虫個体群の方が高かったことから、害虫個体群は野生マメに対する適合力がある程度失うとともに、アルファルファに対する適合性を上昇させていることが示唆された(119)。しかし、成虫の産卵選好性、幼虫期の生存率、発育期間、蛹体重などすべての生活史特性を総合して判断した場合、自然個体群もアルファルファを食草とした時に、害虫個体群と同じように高い産卵選好性を示し、幼虫生存率も高い値(約80%)を示したことから、自然・害虫個体群間で寄主植物適合性に明瞭な差異は生じていないと結論された(119)。

北アメリカではジャガイモの栽培も比較的近年(1800年代中頃)に始まったため、ジャガイモの重要害虫であるコロラドハムシでは野生のナス科植物を寄主とする自然個体群がいくつか確認されている(19,30,34,48)。コロラドハムシでは

2つの比較研究が行われた(30,34)。ナス科の野生植物, *Solanum elaeagnifolium* を寄主とするアリゾナと, *S. rostratum*を寄主とするニューメキシコの自然個体群はいずれも, ジャガイモに対して高い産卵選好性と幼虫生存率を示し, 害虫個体群との間に有意な差は認められず, 野生植物を含めた寄主適合性に関しても, 両個体群間ではっきりした差異は認められなかった(34)。野生の*S. sarrachoides*および*S. rostratum*を寄主とするコロラド州の2つの自然個体群も, ジャガイモに対して高い産卵選好性と未成熟期生存率を示し, すべての自然個体群がジャガイモに対し高い寄主適合性を潜在的に備えていることが明らかにされた(30)。

コロラドモンキチョウとコロラドハムシの害虫化はいずれも同じ科(コロラドハムシの場合は同属)の野生植物から栽培植物への寄主転換であり, 栽培植物への進出の過程で, 昆虫側に大きな生理的・行動的な変化(負担)を必要とせず, 短期間のうちに急速に栽培植物に対して高い寄主適合性を獲得できたものと考えられた(19,119)。さらに, コロラドモンキチョウでは, このような比較的近縁な植物種間での寄主転換は, 種およびホストレースの分化の直接的なきっかけにはならないと結論された(119)。

この2種では, フェノロジーや休眠性について, 自然・害虫個体群間の詳しい比較研究はなされていない。しかし, コロラドハムシでは, 害虫化した個体群はかなり短期間のうちに休眠性の調節によって, それぞれの栽培植物環境に適応していったものと考えられる。なぜなら, 本種は熱帯起源で, 寄主植物の質的变化や乾燥条件によって, 可塑的に成虫期の休眠性を調節できる能力を持っており(35), 現在害虫化している各地域個体群間でも休眠性に関して多様な地理変異が認められることから(30,34,48), 自然個体群は休眠性に関して広い変異性を備えていたと考えられるからである。一方, 冷温帯起源と考えられるコロラドモンキチョウでは, 本種の分布域が標高1700~2700mの範囲に限られており, 低い標高に栽培されているアルファルファにはほとんど進出していないことから(117,118), 温度耐性や休眠性によって, 害虫個体群がより広範囲のアルファルファへ進出

することが制限されていた(117,119)。

本研究のエピラクナ属テントウでは、3つの自然個体群で害虫化した個体群が確認され、それぞれの自然・害虫個体群の生活史特性はTable 31 (オオニジュウヤホシテントウ)、Table 36 (ヤマトアザミテントウ)、およびTable 41 (ルイヨウマダラテントウ)において示した。ここでは、Table 42にそれぞれの害虫・自然個体群間で差異のあった生活史特性を示し、さらにTable 43に害虫化することによって変化した形質がどのような速度で変化したかをまとめた。自然・害虫個体群の生活史特性を比較した時、滋賀県のヤマトアザミテントウの害虫個体群では、成虫サイズの大型化、高い増殖力、集中産卵、幼虫期間の短縮を示した。南信濃のルイヨウマダラテントウの害虫個体群では、成虫サイズと卵塊サイズの大型化、高い増殖力、集中産卵と産卵期以降の高い成虫死亡率、未成熟期間の短縮を示し、さらに新羽化成虫の休眠性の変化により、越冬休眠までの活動期間が延長する傾向も見られた。すなわち、3種の中で害虫化によって最も多くの生活史特性の変化が生じたことになる。高遠のオオニジュウヤホシテントウ害虫個体群では、高い増殖力、集中産卵と産卵期以降の高い成虫死亡率を示したが、羽化成虫の活動期間の拡大については、IV章-2で述べたように今後さらに検証すべき問題が残された。

Table 43の比較で、3種すべてに共通していたのは害虫化することによって増殖力(特に1雌あたり産卵数)が増すことと、雌成虫の生存・産卵スケジュールが集中大量産卵・短寿命化の方向に変化することであった。これは非害虫種と比べて、害虫種はよりr-型の生活史戦略をとるとした説(68)とよく一致する。エピラクナ属テントウも害虫化することによって、自然個体群が持っていた「低い増殖率と成虫の長寿命」型から、「高い増殖力と短寿命」型に移行したものと考えられる。また、変化した生活史特性の多くは急速な反応によって、栽培植物への寄主転換とともに短期間のうちに獲得されたものであり、新しい寄主植物条件による選択の過程を経て漸進的に変化していく傾向が認められたのは、ヤマトア

ザミテントウの1雌あたり産卵数とルイヨウマダラテントウの新羽化成虫の休眠性（および活動期間の拡大）だけであった（Table 43）。

ヤマトアザミテントウの1雌あたり産卵数については、この値の個体間変異の大きさと現在害虫化している個体群も部分的に寄主としてアザミを利用していることから、まだ十分に栽培植物（ジャガイモ）に対して適応していない結果と考えられた（IV章-3）。ルイヨウマダラテントウ羽化成虫の休眠性の変化と活動期間の拡大は、害虫化個体群でも強い早期休眠性が依然として強く残っていたことから、栽培植物への適応の途中段階にあるものと考えられた（IV章-4）。

前述したように、コロラドハムシとコロラドモンキチョウの栽培植物への寄主転換は、近縁な植物間（同種・同属の植物間）の寄主転換であり、転換にあたって昆虫側に大きな生理的、行動的な負担は生じなかったと解釈された（19, 119）。本研究のエピラクナ属テントウでは、オオニジュウヤホシテントウの場合はハシリドコロ（ナス科）からの寄主転換であることから、この説明と矛盾しない。しかし、メギ科を寄主とするルイヨウマダラテントウとキク科を寄主とするヤマトアザミテントウの場合は、異なる植物科間の寄主転換であるにもかかわらず、自然個体群はジャガイモに対して高い寄主適合性を示した。これは両種が系統発生的に見て、ナス科植物を主要な寄主とするオオニジュウヤホシテントウから分岐したものであり（31, 52, 54）、ナス科植物に前適応していた結果と解釈することができるだろう。

栽培植物への寄主転換に伴い、昆虫のフェノロジーに関する生活史特性（発生消長パターン、休眠性および化性など）が、栽培植物の存在時期や質的条件に応じて容易に変化できるかどうかは、自然個体群が持っている休眠性の強さとその変異性の程度によって大きく影響される（100）。栽培植物への進出によって、昆虫のフェノロジーが大きく変化した例は、前述したコロラドハムシの他、北アメリカ大陸のコドリング、*Cydia pomonella*でも報告されている（13）。本種の害虫化は同じ*Malus*（リンゴ）属間の寄主転換であるが、非栽培条件下の寄主植物での個体

群は羽化後、70%以上の成虫が越冬休眠に入ったのに対し、餌質条件の良い栽培リンゴ園の個体群では、10%の成虫しか休眠に入らず、2世代目が出現した。コドリンガがリンゴ栽培の拡大とともに世界中で重要害虫となったのは、本種が広い範囲の温度耐性と柔軟な休眠調節能力を持っていたためである(100)。コドリンガやコロラドハムシのように、柔軟に休眠性を調節できる種では、寄主植物の質・量的条件が変化した場合、比較的短期間のうちに昆虫側のフェノロジーを変化させて、新しい環境条件に適応することが可能である。野生植物から栽培植物に寄主転換し、良好な餌条件が長期間供給されるならば、速やかに新しい環境条件に適応して活動期間を延長することができ、害虫個体群が急速に分布域を拡大するためにはひじょうに有利である(19,100,127)。

栽培植物への進出によって、昆虫個体群がフェノロジーを変えた例は、断片的記載ではあるが、熱帯乾燥地域で灌がい施設の普及によって新しく農地が造成された場合に、多数報告されている(102)。例えば、ウリ科植物を加害するエピラクナ属テントウの1種、*E. chrysomelina*はウリ科野菜の周年栽培化とともに化性を変化したと考えられ、周年を通じて、成虫と幼虫の発生が見られるようになった(73)。コロラドハムシを含む*Leptinotarsa*属のハムシのように(35)、熱帯起源の食植性昆虫では、餌植物の質的变化に敏感に反応して、休眠性を比較的容易に調節できる種が多く(124)、これらの種が栽培植物に対して潜在的に高い寄主適合性を持っている場合には、容易に農業生態系に適応して害虫化に成功できるだろう。これは本研究で扱ったエピラクナ属テントウがすべて冷温帯起源で年1化性であり、新しい環境条件への適応の速度が多化性の昆虫に比べて遅く(96)、休眠性も日長・温度条件によって強く支配されているため、農業生態系へ進出した害虫個体群(南信濃のルイヨウマダラテントウ)でも、容易に活動期間を延長できない状況(IV章-4)にあるのとは対照的である。

栽培植物への寄主転換に伴って、害虫個体群で変化した生活史特性は本研究で扱ったエピラクナ属テントウの間でもそれぞれ異なっており、その変化の速さ

も異なっていた(Table 43)。これは自然個体群が長い間利用してきた野生植物との適応結果(生活史戦略)を反映しているとともに(6,110),生活史特性の変化が表現型として検出されるまでの期間(世代数)が,それぞれの個体群が持つ変異性の大きさ(58,96)や害虫個体群の植物利用状態によって異なっているためと考えられる。昆虫個体群に与える環境変動の程度が大きいほど,個体群の持つ変異性が生活史特性の表現型変化として検出される機会は高くなると考えられるが(96),環境変動が昆虫個体群に働く程度は一様ではなく,ある生活史特性に関与している遺伝的構造も当然それぞれ異なっているからである(58,130)。生息環境の変化に伴う生活史特性の変化の程度(進化の速度)をより効率的に知るためには,表現型の変異だけでなく,電気泳動多型など遺伝的レベルでの変異を追跡する必要があるし,これによって新たな解釈が生まれる可能性も否定できない。

現時点で生活史特性の表現型変化に限って考えると,本研究および関連研究から,自然個体群が栽培植物へ寄主転換した時の変化の程度については,以下のようにまとめることができる。すなわち,寄主植物適合性に関しては,近縁な植物種間での寄主転換,および遠縁の植物種間の寄主転換でも昆虫側で前適応している場合には,転換当初か比較的短期間のうちに栽培植物に対して高い適合性を得ることができ,劇的な変化は生じない。一方,フェノロジーに関しては,熱帯起源性昆虫など餌植物条件の変化に応じて柔軟に休眠性を調節できる能力を備えている場合には短期間のうちに栽培植物環境に適応できるが,冷温帯起源の昆虫や日長条件などによって休眠性が強く支配されている場合には,生活史特性を栽培植物環境にうまく適応させるには漸進的な自然選択の過程を経て相当な世代数を必要とする。

(4) 生活史特性の変異性を考慮した害虫管理技術

害虫化に成功した個体群は自然個体群に比べて高い増殖率,成虫の短寿命化,発育期間の短縮などの特徴を示した(本研究および19,100,116,117)。高い増殖力と発育期間の短縮は栽培植物の量的変化よりむしろ質的形質(栄養条件)に由来

する部分が大いと考えられる(67,104,11)。したがって開墾などによって新しく農耕地を造成したり、新しい栽培植物を導入する場合、今まで野生植物を寄主としていた自然個体群が害虫化しないようにするためには、野生寄主植物と異なるフェノロジーを持った栽培植物の選択や昆虫個体群の増殖力(特に産卵数)を抑制できる栽培種(耐虫性品種)の計画的導入が必要である。これによって、自然個体群が農業生態系に侵入するのを阻止するとともに、たとえ侵入しても初期の個体群密度を低く抑えることができ、重要害虫として定着化するまでに時間を要することになる。南アメリカでは1900年代にダイズが新たに導入されて大規模栽培が始まり、これによって多くのヤガ類やカメムシ類が野生マメ科植物から害虫化した。現在は新たな開墾によってダイズ栽培を始める場合には、このような昆虫の被害が顕在化しないような栽培品種の選択が行われるようになっている(64')。

しかし、すべての昆虫個体群は程度の差はあれ、環境条件の変化に対抗できる変異性を持っており(10,14)、害虫化した昆虫は昆虫種の中でも、最も行動的で潜在的な増殖力を持っており、新しい環境条件に適応できる変異性を備えたエリート達である(17,58)。すなわち、害虫化できる昆虫種は新しい環境条件や人為的な攪乱要因に対する高い適応能力を潜在的に持っており、上記のような害虫管理技術を用いても、生活史(主に休眠性)の調節や耐虫性品種を打破できる能力の獲得によって、短期間のうちに個体群密度を高めていくことが十分に予想される。したがって、殺虫剤の乱用や、安易な周年栽培化(栽培期間の拡大)を避けることによって、害虫個体群が潜在的に持っている新しい環境条件への適応能力をできるだけ顕在化させないように計画された害虫管理法を作る必要がある。

摘要

エピラクナ属に属する食植性マダラテントウはナス科作物の害虫であるとともに、アザミ、ルイヨウボタン、ハシリドコロなどの野生植物で、害虫化以前の自然個体群が多く確認されている。ジャガイモの栽培が広く普及したのは明治初期以降であり、野生植物から栽培植物への寄主転換（害虫化）による昆虫個体群の生活史特性の変化を比較する上で好適な材料である。野生植物を寄主とする本属の3種5個体群について、①自然個体群の発生生態、②自然個体群が栽培植物に寄主転換できる可能性、③自然個体群と害虫個体群の生活史特性の違い、および生活史特性の変化の程度（進化の速度）を明らかにした。

1. アザミを寄主とする長野県大鹿のヤマトアザミテントウは寄主植物の発生消長とよく一致した生活環を示し、食草不足はまったく見られなかった。生命表の基本要因分析から、個体群密度は産卵期に最も安定し、成虫密度に依存した産卵量の調節が行われていることが示唆された。自然個体群はナス科作物と季節的消長はよく一致していたが、ジャガイモに対する低い寄主適合性（産卵数と未成熟期生存率）のため、栽培畑へ進出できなかった。

2. アザミを寄主とする滋賀県川戸谷のヤマトアザミテントウも寄主植物の発生消長とよく一致した生活環を示した。自然個体群はジャガイモに対して高い寄主適合性を持っており、ナス科植物との発生消長もよく一致したことから、容易にジャガイモに寄主転換できた。害虫個体群は自然個体群に比べて、成虫サイズが大きく、高い増殖力、集中産卵、幼虫期間の短縮などの特徴を示した。害虫個体群の雌成虫の産卵量には個体間変異が大きいことから、新しい食草（ジャガイモ）への適合途中の段階であり、雌あたり産卵数は自然選択の過程を経て、漸進的に上昇しているものと考えられた。

3. ハシリドコロを寄主とする高遠のオオニジュウヤホシテントウは、周辺の害虫個体群よりやや早く越冬成虫が出現し産卵した。自然・害虫個体群の間で、ジャガイモに対する寄主適合性はほとんど同じであった。本種の寄主転換は同じ

ナス科植物間での転換であり、自然個体群はジャガイモ畑へ容易に進出でき、高い増殖力を示すことができた。しかし、羽化期から越冬期にかけての発生生態に不明な点が多いことなどから、この自然個体群では、ハシリドコロ以外の野生寄主植物の探索を含め、さらに検討すべき問題点が残された。

4. ハシリドコロを寄主とする長野県高遠のルイヨウマダラテントウは寄主植物が初夏にほとんど枯死し、幼虫期後半から羽化成虫出現期の餌不足が大きな死亡要因であった。この個体群は産卵期間の早期集中化、新成虫の早期休眠と高い越冬成功率、越冬成虫の再越冬などによって、利用期間がきわめて限られた寄主植物によく適応した生活史戦略を採っていた。本個体群のジャガイモに対する適合性は産卵期・未成熟期とも高かったが、栽培植物との発消長の不一致のため、栽培植物に寄主転換することができなかった。

5. ルイヨウボタンを寄主とする長野県南信濃のルイヨウマダラテントウは寄主植物の枯死とともに、羽化直後の盛夏期に越冬休眠に入った。室内実験から、高遠の同種個体群と同様、2度越冬の可能性が示唆された。自然個体群は産卵期・幼虫期とも高いジャガイモ適合性を持っており、ジャガイモの出芽・生長期も本種の出現・産卵時期とよく一致したことから、容易にジャガイモに進出して害虫化できた。害虫個体群は自然個体群と比べて、成虫サイズと卵塊サイズが大きく、高い1雌あたり産卵数、集中産卵、未成熟期間の短縮、および雌成虫の短命化傾向を示した。害虫個体群では、羽化成虫が夏眠を経て、再び秋季に活動する現象が低い頻度ながら認められ、新しい栽培環境条件への進出によって、成虫の活動期間を漸進的に拡大していることが示唆された。

6. 本研究および自然個体群と害虫個体群の生活史特性の比較に関する研究事例から、自然個体群が栽培植物へ寄主転換した場合、高い繁殖力と成虫の短寿命化がほぼ共通して認められた。寄主植物適合性の変化の程度（進化の速度）は近縁な植物種間での寄主転換、および遠縁の植物種間でも昆虫側でその植物に前適応している場合には、寄主転換当初か比較的短期間のうちに栽培植物に対して高

い適合性を得ることができた。一方、休眠性などフェノロジーの変化は、冷温帯起源昆虫や日長条件などによって休眠性が強く支配されている場合には、生活史特性の変化には漸進的な自然選択の過程を経て相当な世代数を必要とするものと考えられた。

謝辞

本論文のとりまとめにあたり、終始適切な御指導・御助言を頂いた森本尚武教授（信州大学農学部）に厚く御礼申し上げます。本研究を進める際、随時、有益な御助言を頂いた中村浩二博士（金沢大学理学部）、片倉晴雄博士（北海道大学理学部）、大串隆之博士（北海道大学低温研究所）に厚く御礼申し上げます。現地調査、供試植物の栽培方法、気象データの収集において、有益な情報と多くの御便宜を図って頂いた新保友之博士（滋賀県立短期大学）、保積隆夫氏（滋賀県庁）、宮沢謙氏（長野県喬木村）、坂田好輝博士（野菜・茶業試験場）、寺林進博士（ツムラ研究所）、西部幸男博士（北海道農業試験場）、桑沢久仁厚氏（長野県南信農業試験場）に感謝致します。

農林水産省入省後、野菜・茶業試験場、農業環境技術研究所において本研究を実施するにあたり、常に励ましと多くの御便宜を図って頂いた岡田利承博士（現北海道農業試験場）に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Barbosa, P. and Schultz, J.C.(eds.) (1987) Insect outbreaks. Academic press, London.
- 2) Bernays, E.A.(1990) Insect-plant interactions, II. CRC Press, Boca Raton.
- 3) Bush, G.L.(1974) The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae). In: White, M.J.D. [ed.] Genetic mechanism of speciation in insects. pp.3-23. Australia and New Zealand Book Co., Sydney.
- 4) Chapman, P.J. (1973) Bionomics of the apple-feeding tortricidae. Annu. Rev. Entomol., 18:73-96.
- 5) Coleman, D.C. (1989) Ecology, agroecosystems, and sustainable agriculture. Ecology, 70:1590.
- 6) Denno, R.F. and Dingle, H. (1981) Considerations for the development of a more general life history theory. In: Denno, R.F. and Dingle, H.[eds.] Insect life history patterns: Habitat and geographic variation. pp.1-6. Springer-Verlag, New York.
- 7) Denno, R.F. and McClure, M.S.(eds.) (1983) Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York.
- 8) Dingle, H. (1984) Behavior, genes, and life histories: Complex adaptation in uncertain environments. In: Price, P.W., Slobodchikoff, C.N., and Gaud, W. S.[eds.] New ecology: Novel approaches to interactive systems. pp.169-194. John Wiley & Sons, New York.
- 9) van Emden, H.F. and Williams, G.F. (1974) Insect stability and diversity in agro-ecosystems. Annu. Rev. Entomol., 19:455-475.
- 10) Endler, J.A.(1986) Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press, Princeton.
- 11) Fritz, R.S. and Simms, E.L. (1992) Plant resistance to herbivores and

- pathogens: Ecology, evolution, and Genetics. Univ. Chicago Press, Chicago.
- 12) Ferro, D.N. (1987) Insect pest outbreaks in agroecosystems. In: Barbosa, P. and Schultz, J.C. [eds.] Insect outbreaks. pp.195-215. Academic Press, London.
 - 13) Ferro, D.N., Sluss, R.R. and Harwood, R.F. (1974) Changes in the population dynamics of the codling moth, *Laspeyresia pomonella*, after release from insecticide pressures. *Environ. Entomol.*, 36:686-690.
 - 14) Futuyma, D.J. and Peterson, S.C. (1985) Genetic variation in the use of resources by insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 30:217-238.
 - 15) Gibbs, R.D. (1974) Chemistry of the Berberidaceae. In: Chemotaxonomy of flowering plants III. pp.1575-1577. McGill-Queens University Press, Montreal.
 - 16) Gould, F. (1991) The evolutionary potential of crop pests. *American Science*, 79:496-507.
 - 17) 浜 弘司 (1992) 害虫はなぜ農薬に強くなるか, 薬剤抵抗性のしくみと害虫管理. 農文協, 東京.
 - 18) 原秀穂・浜口常雄 (1979) ハシリドコロ食マダラテントウを長野県で採集. *New Entomol.*, 28(2):23-24.
 - 19) Hare, J.D. (1990) Ecology and management of the Colorado potato beetle. *Annu. Rev. Entomol.*, 35:81-100.
 - 20) Hayes, J.L. (1981) The population ecology of a natural population of the pierid butterfly *Colias alexandra*. *Oecologia*, 49:188-200.
 - 21) Hawkes, J.G., Lester, L.N. and Skelding, A.D. (eds.) (1979) The biology and taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, New York.
 - 22) Hegnauer, R. (1964) Berberidaceae. In: Chemotaxonomie der planzen, Bond 3, pp.240-255. Birkhauser-Verlag, Basel.
 - 23) Heinrichs, E.A. (1988) Plant stress-insect interaction. John Wiley & Sons,

New York.

- 24) Hinomizu, H. (1976) Influence of food plants in larval stage on the host plant preference of adult lady beetles, Henosepilachna vigintioctomaculata complex. *Kontyu*, 44:93-101.
- 25) 日野水仁・片倉晴雄・星川和夫・木村俊宏・中野進 (1981) 札幌近郊におけるオオニジュウヤホシテントウ群の食草現存量の評価. *New Entomol.*, 30(1):11-18.
- 26) 平野耕治 (1985) 標識再捕法によるニジュウヤホシテントウ成虫の移動に関する研究. *応動昆*, 29:7-13.
- 27) Hirano, K. (1985) Population dynamics of a phytophagous lady-beetle, Henosepilachna vigintioctopunctata (Fabricius), living in spatio-temporally heterogeneous habitats. I. Estimation of adult population parameters based on a capture-recapture census. *Res. Popul. Ecol.*, 27:159-170.
- 28) Hirano, K. (1993) Ditto. II. Seasonal changes in adult movement and spatial distribution of the population. *Appl. Entomol. Zool.*, 28:131-140.
- 29) Hodkinson, I.D. and Hughes, M.K. (1982) *Insect herbivory*. Chapman and Hall, New York.
- 30) Horton, D.R., Capinera, J.L. and Chapman, P.L. (1988) Local differences in host use by two populations of the Colorado potato beetle. *Ecology*, 69:823-831.
- 31) Hoshikawa, K. (1983) Host-race formation and speciation in the Henosepilachna vigintioctomaculata complex. I. Host-plant ranges and food-preference types. *Kontyu*, 51:254-264.
- 32) Hoshikawa, K. (1984) Ditto. III. Geographic variation of food preference in the thistle feeder, H. pustulosa. *Kontyu*, 52:605-614.
- 33) 星川清親 (1987) 栽培植物の起源と伝播. 二宮書店, 東京.
- 34) Hsiao, T.H. (1978) Host plant adaptations among geographic populations of the

- Colorado potato beetle. Entomol. Exp. Appl., 24:237-247.
- 35) Hsiao, T.H. (1986) Specificity of certain chrysomelid beetels for solanaceae.
In: D'Arcy, W.G. [ed.] Solanaceae, biology and systematics. pp.345-363.
Columbia Univ. Press, New York.
- 36) 井村 治 (1993) 種子食性貯穀害虫の起源とその伝播. 植物防疫, 47:405-410.
- 37) 伊藤嘉昭 (1977) 昆虫生態学の基礎 (2). インセクタリウム, 14:38-43.
- 38) 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学 (第2版). 岩波書店, 東京.
- 39) 伊藤嘉昭・法橋信彦・藤崎憲治 (1985) 動物の個体群と群集, 東海大学出版会, 東京.
- 40) 伊藤嘉昭・村井 実 (1977) 動物生態学研究法 (上), 古今書院, 東京.
- 41) 伊藤嘉昭・藤崎憲治・斉藤隆 (1990) 動物たちの生き残り戦略. NHKブックス, 東京.
- 42) 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 (1992) 動物生態学. 蒼樹書房, 東京.
- 43) 巖 俊一 (1959) 京都付近のコブオオニジュウヤホシテントウの食草選好性, 特にその
個体変異について. 生態昆虫, 8:10-21.
- 44) 巖 俊一・町田明哲 (1961) 京都付近のコブオオニジュウヤホシテントウの食草選好性
(第2報). 生態昆虫, 9:9-16.
- 45) Iwao, S. (1970) Dynamics of numbers of a phytophagous lady-beetle, *Epilachna vigintioctomaculata*, living in patchily distributed habitat. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Number Popul.(Oosterbeek):129-147.
- 46) 巖 俊一 (1971) 生命表(4). 植物防疫, 25:497-501.
- 47) Jackson, W. and Piper, J.(1989) The necessary marriage between ecology and agriculture. Ecology, 70:1591-1593.
- 48) Jacobson, J.W. and Hsiao, T.H. (1983) Isozyme variation between geographic populations of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 76:162-166.
- 49) Jaenike, J.(1990) Host specialization in phytophagous insects. Annu. Rev. Ecol. Syst., 21:243-273.

- 50) Katakura, H. (1975) Schizopepon bryoniaefolius (Cucurbitaceae) as native host plant for Henosepilachna vigintioctomaculata in Hokkaido. Appl. Entmol. Zool., 10:103-107.
- 51) Katakura, H. (1976) Phenology of two sympatric phytophagous ladybirds Henosepilachna vigintioctomaculata complex in and near Sapporo, northern Japan (Coleoptera: Coccinellidae). Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ.(VI-Zool.), 20: 313-328.
- 52) Katakura, H.(1981) Classification and evolution of the phytophagous ladybirds belonging to Henosepilachna vigintioctomaculata complex. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (VI-Zool.), 22:301-378.
- 53) 片倉晴雄 (1986) オオニジュウヤホシテントウ群の地理的分化とその成因. 木元新作 (編) 日本の昆虫地理学. pp.155-163. 東海大学出版会, 東京.
- 54) 片倉晴雄 (1988) 日本の昆虫 ⑩ オオニジュウヤホシテントウ, 文一総合出版, 東京.
- 55) 片倉晴雄 (1994) オオニジュウヤホシテントウ群と種の問題. 生物科学, 46:58-68.
- 56) 片倉晴雄・日野水仁・星川和夫・木村俊宏 (1977)オオニジュウヤホシテントウ群の食性研究, その問題点と調査方法. 生物教材, 12:61-92.
- 57) 片倉晴雄・星川和夫・木村俊宏 (1978) 本州中部で発見されたオオニジュウヤホシテントウ群の未記録の2集団について. New Entomol., 27:23-27.
- 58) Kim, K.C. (1993) Insect pests and evolution. In: Kim, K.C. and McPherson, B.A. [eds.] Evolution of insect pests. pp.3-25. John wiley & Sons, New York.
- 59) Kim, K.C. and McPherson, B.A. (eds.) (1993) Evolution of insect pests. John wiley & Sons, New York.
- 60) Kimura, T. and Katakura, H. (1986) Life cycle characteristics of a population of the phtophagous ladybird Henosepilachna pustulosa depending on two host plants. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (VI-Zool.), 24:202-225.
- 61) 桐谷圭治 (1961) 屋内害虫の出現と害虫化の歴史. 植物防疫, 15:295-300.

- 62) 桐谷圭治 (1985) 移住する昆虫 7. 定着から土着へ. インセクタリウム. 21:248-262.
- 63) Kogan, M. (1981) Dynamics of insect adaptations to soybean: Impact of integrated pest management. Environ. Entomol., 10:363-371.
- 64) Kogan, M. (1986) Natural chemicals in plant resistance to insects. Iowa State Journal of Reseach, 60:501-527.
- 64') Kogan, M. (1991) Contemporary adaptations of herbivores to introduced legume crops. In: Price, P.W.[ed] Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. pp.591-605. John wiley & Sons, New York
- 65) 小山長雄 (1962) 長野県のマダラテントウ. 信州昆虫学会, 上田.
- 66) 黒沢 強 (1954) 北海道におけるオオニジュウヤホシテントウの産卵植物, 北海道農試集報, 66:36-41.
- 67) Leather, S.R. (1994) Life history traits of insect herbivores in relation to host quality. In: Bernays, E. [ed.] Insect-plant interactions 5. pp.175-207. CRC Press, Boca Raton.
- 68) MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.
- 69) 前川文夫 (1943) 史前帰化植物について. 植物分類地理, 13:274-279.
- 70) Masaki, S. (1980) Summer diapause. Annu. Rev. Entomol., 25:1-25.
- 71) 牧 高治・栗原守久・安藤喜一 (1964) 光周期の影響によるオオニジュウヤホシテントウの卵巣発育の可逆性について. 岩手大農学部報告, 7:6-16.
- 72) 牧 高治・栗原守久 (1965) オオニジュウヤホシテントウの卵巣発達の可逆性に及ぼす温度の影響. 岩手大農学部報告, 7:167-171.
- 73) Melamed, V. (1956) Contributions to the biology of *Epilachna chrysomelina*, F. Ktavim, 7:83-95.
- 74) 三橋 博(監修) (1988) 原色牧野和漢薬草大図鑑, 北隆館, 東京.
- 75) 素木得一 (1966) 昆虫学辞典 (第2版), 北隆館, 東京.

- 76) 内藤親彦 (1988) 同所性種分化, ハバチ類の適応進化の一断面. 中筋房夫 (編) 進化と生活史戦略, pp.69-108. 冬樹社, 東京.
- 77) 中村浩二 (1976) ニジュウヤホシテントウの生態学的研究 I. 野外個体群の生命表と死亡過程の分析. 日生態会誌, 26:49-59.
- 78) 中村浩二 (1976) 同上. II. 閉鎖系における実験. 日生態会誌, 26:125-134.
- 79) Nakamura, K. (1983) Comparative studies on population dynamics of closely related phytophagous lady beetles in Japan. Res. Popul. Ecol. Suppl., 3: 46-60.
- 80) Nakamura, K. (1987) Population study of the large 28-spotted ladybird, *Epilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). Res. Popul. Ecol., 29:215-228.
- 81) Nakamura, K. and Ohgushi, T. (1979) Studies on the population dynamics of a thistle feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) in cool temperate climax forest. I. The estimation of adult population parameter by the marking, release and recapture method. Res. Popul. Eco., 20:297-314.
- 82) Nakamura, K. and Ohgushi, T. (1981) Ditto. II. Life tables, key factor analysis and detection of regulatory mechanisms. Res. Popul. Ecol., 23: 210-231.
- 83) Nakamura, K. and Ohgushi, T. (1983) Ditto. III. The spatial dynamics and the analysis of dispersal behaviour. Res. Popul. Ecol., 25:1-19.
- 84) 中筋房夫 (編) (1988) 昆虫学セミナー I. 進化と生活史戦略, 冬樹社, 東京.
- 85) Nevo, E. (1988) Genetic diversity in nature: Patterns and theory. Evol. Bio., 23:217-246.
- 86) 沼田 真 (編) (1988) 生態学辞典 (増補改訂版), 築地書館, 東京.
- 87) 大串隆之 (1987) 資源の存在様式と個体群平衡 ~食植性昆虫を中心として~. 日生態会誌, 37:31-47.

- 88) Ohgushi, T. (1991) Temporal decrease in clutch size of the herbivorous lady beetle, *Epilachna niponica* (Coleoptera, Coccinellidae). Jpn. J. Ent., 59: 747-754.
- 89) Ohgushi, T. (1991) Lifetime fitness and evolution of reproductive pattern in the herbivorous lady beetle. Ecology, 72:2110-2122.
- 90) Ohgushi, T. and Sawada, H. (1981) The dynamics of natural populations of a phytophagous lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) under different habitat conditions. I. Comparison of adult population parameters among local population in relation to habitat stability. Res. Popul. Ecol., 23: 94-115.
- 91) Ohgushi, T. and Sawada, H. (1984) Inter-population variation of life history characteristics and its significance on survival process of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica* (Lewis). Kontyu, 52:399-406.
- 92) Ohgushi, T. and Sawada, H. (1985) Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. J. Anim. Ecol., 54:781-796.
- 93) Ohgushi, T. and Sawada, H. (1985) Arthropod predation limits the population density of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica* (Lewis). Res. Popul. Ecol., 27:351-359.
- 94) Ohsaki, N. (1981) Ecology of three *Pieris* butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, feeding on cruciferous plants. In Talekar, N.S. and Griggs, T.D. [eds.] Chinese cabbage. pp.151-162. AVRDC, Tainan (Taiwan).
- 95) 大崎直太 (1986) モンシロチョウ, 人類営力のパートナー. 桐谷圭治 (編) 日本の昆虫, 侵略と攪乱の生態学. pp.33-42. 東海大学出版会, 東京.
- 96) Parsons, P.A. (1991) Evolutionary rates: Stress and species boundaries. Annu. Rev. Ecol. Syst., 22:1-18.

- 97) Price, P.W. (1984) *Insect ecology* (2nd ed). Wiley-Interscience Publication, New York.
- 98) Reznick, D.A., Bryga, H. and Endler, J.A. (1990) Experimentally induced life history evolution in natural population. *Nature*, 346:357-359.
- 99) Rhoades, D.F. (1985) Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: Their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *American Naturalist*, 125:205-238.
- 100) Riedl, H. (1983) Analysis of codling moth phenology in relation to latitude, climate and food availability. In: Brown, V.K. and Hodeck, I. [eds.] *Diapause and life cycle strategies in insects*. pp.233-252. Dr. W. Junk Publishers, Hague.
- 101) Risch, S.J. (1987) Agricultural ecology and insect outbreaks. In: Barbosa, P. and Schultz, J.C. [eds.] *Insect outbreaks*. pp.217-238. Academic press, London.
- 102) Rivnay, E. (1964) The influence of man on insect ecology in arid zones. *Annu. Rev. Entomol.*, 9:41-62.
- 103) 坂部元宏・大西有子・永井千裕 (1990) 三重県におけるオオニジュウヤホシントウとニジュウヤホシテントウの研究. *ひらくら*, 34 : 67-148.
- 104) Saks, M.E. (1993) Variable host quality and evolution in the mexican bean beetle. In: Kim, K.C. and McPherson, B.A. [eds.] *Evolution of insect pests*. pp.329-350. John Wiley & Sons, New York.
- 105) 沢田裕一・大串隆之 (1986) コブオオニジュウヤホシテントウ. 桐谷圭治 (編) *日本の昆虫, 侵略と攪乱の生態学*. pp.140-148. 東海大学出版会, 東京.
- 106) *生物科学* (1994) 小特集. 食植性テントウムシの生物学. *生物科学*, 46:57-88.
- 107) 白井洋一 (1991) 長野県伊那地方におけるオオニジュウヤホシテントウ群3種の発生消長. *New Entomol.*, 40:17-23.

- 108) Shirai, Y.(1992) Host plant suitability to the potato-feeder lady beetle, Epilachna vigintioctomaculata on some cultivated and wild solanaceous plants. 野菜・茶業試験場報告 A 5:45-60.
- 109) Shirai, Y (1994) Larval survival of the phytophagous ladybird, Epilachna yasutomii on the blue cohosh, Caulophyllum robustu (Ranunculales, Berberidace), grown under different environmental conditions. Ecological Research, 9:37-45.
- 110) Smith, M.C. (1989) Plant resistance to insects: A fundamental approach. John wiley & Sons, New York.
- 111) Smith, R.H. (1991) Genetic and phenotypic aspects of life-history evolution in animals. Advances in ecological reserach, 21:63-120.
- 112) 曾田貞滋 (1990) 昆虫の化性変異：進化生態学的アプローチ. 個体群生態学会報, 46: 68-76.
- 113) Southwood, T.R.E. and Jepson, W.F. (1962) Studies on the population of Oscinella frit L. (Diptera: Chloropidae) in the oat crop. J. Anim. Ecol., 31:481-495.
- 114) Stearns, S.C. (1992) The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, New York.
- 115) Strong, D.R., Lawton, J.H. and Southwood, S.R.(1984) Insect on plants: Community patterns and mechanisms. Blackwell, Oxford.
- 116) Tabashnik, B.E. (1980) Population structure of pierid butterflies. III. Pest populations of Colias philodice eriphyle. Oecologia. 47:175-183.
- 117) Tabashnik, B.E. (1981) アメリカのモンキチョウ～何故一部の種だけが害虫化したか？ 伊藤嘉昭 (訳) . インセクタリウム, 18:12-17.
- 118) Tabashnik, B.E. (1982) Responses of pest and non-pest Colias butterfly larvae to intraspecific variation in leaf nitrogen and water content. Oecologia,

- 55:389-394.
- 119) Tabashnik, B.E. (1983) Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by the butterfly, *Colias philodice eriphyle*. *Evolution*, 37:150-162.
- 120) Tabashnik, B.E., Wheelock, H., Rainbolt J.D., and Watt W.B. (1981) Individual variation in oviposition preference in the butterfly, *Colias eurytheme*. *Oecologia*, 50:225-230.
- 121) 田村正人・竹内将俊 (1992) 東京都高尾地方におけるルイヨウマダラテントウ東京西郊型の発生経過. *東京農大農学集報*, 36:204-210.
- 122) 竹内将俊・田村正人 (1994) 異なる寄主植物に依存するトホシテントウ2個体群の生活史. *応動昆*, 38:79-84.
- 123) Tallamy D.W. and Denno, R.F. (1981) Alternative life history patterns in risky environments :An example from lacebugs. In: Denno, R.F. and Dingle, H. [eds.] *Insect life history patterns, habitat and geographic variation*. pp.129-147. Springer-Verlag, New York.
- 124) Tauber, M.J., Tauber, C.A. and Masaki, S. (1986) Insect adaptations to environmental changes. In: *Seasonal adaptations of insect*. pp.7-37. Oxford Univ. Press, New York.
- 125) 寺林 進 (1989) ルイヨウボタン属. 堀田満 (編) *世界の有用植物*, pp.88-90. 平凡社, 東京
- 126) 津田良夫 (1988) 生活史戦略と害虫化~貯蔵穀物に適應した昆虫~. 中筋房夫 (編) *進化と生活史戦略*, pp.144-196. 冬樹社, 東京.
- 127) Turnipseed, S.G. and Kogan, M.(1976) Soybean entomology. *Annu. Rev. Entomol.*, 21:247-282.
- 128) 梅村芳樹 (1984) *ジャガイモ~その人とのかわり*. 古今書院, 東京.
- 129) Varley, G.C. and Gradwell, G.R.(1960) Key factors in population studies. *J.*

Anim. Ecol., 29:399-401.

- 130) Via, S. (1990) Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. Annu. Rev. Entomol., 35:421-446.
- 131) Wallner, W.E. (1987) Factors affecting insect population dynamics: Difference between outbreak and non-outbreak species. Annu. Rev. Entomol., 32:317-340.
- 132) Watt, W.B., Han, D., Tabashnik, B.E. (1979) Population structure of pierid butterflies. II. A "native" populations of *Colias philodice eriphyle* in Colorado. Oecologia, 44:44-52.
- 133) 柳沼 薫 (1977) アスパラガスを加害するジュウシホシクビナガハムシの生態と防除. 植物防疫, 31:155-158.
- 134) 山内 智 (1994) 青森県西津軽郡におけるルイヨウマダラテントウの食性とジャガイモ畑への侵入. 応動昆, 38:191-193.

Summary

Studies on the life history traits and population dynamics of herbivorous ladybird beetles (genus *Epilachna*) feeding on wild plants and cultivated crops.

Yoichi Shirai

Herbivorous ladybird beetles belonging to the genus *Epilachna* are a major pest of cultivated solanaceous crops (potato, egg-plant, tomato), while many natural (non-pest) populations are still found on various wild plants (e.g. thistle, blue cohosh, deadly nightshade, etc.). *Epilachna* beetles may be the useful materials in order to compare the life history traits of herbivore populations in terms of the host shift from wild to cultivated plants, since the potato, one of the major cultivated solanaceous crops, was introduced to Japan in the 16th or 17th century, and has been widely cultivated in many areas since about 1900. The present study was carried out to clarify the phenology and population dynamics of five natural populations of *Epilachna* beetles on wild plants and the possibility of a host shift to cultivated crops, and to compare the life history traits of pest and non-pest populations. The results obtained are summarized as follows.

1. In an *Epilachna niponica* population feeding on thistle (*Cirsium nipponium*, Compositae) at Ohshika, Nagano prefecture, the life history of *E. niponica* was well synchronized seasonally with the phenology of the host plant, and any food shortage did not occur. Life table analysis indicated that the variation in the number of eggs laid per female played an important role in stabilizing the population density. The natural population was synchronized with the phenology of cultivated crops, but the population was not able to shift to potato, due to low host plant suitability from the point of the

egg production and the larval development.

2. In an *E. niponica* population feeding on *Cirsium* thistle at Kawadodani, Shiga prefecture, the life history was also synchronized seasonally with the phenology of the host plant. The natural population was able to shift to cultivated crops, because the population had both high suitability for potato and synchronous phenology with cultivated solanaceous crops. The pest population had a larger body size, higher fecundity, a more concentrated fertility schedule and a shorter developmental period at the immature stage than the non-pest population. Large individual variation in the number of eggs laid per female suggested that egg production had gradually increased through natural selection for adaptation to the new host plant.

3. In *E. vigintioctomaculata* feeding on deadly nightshade (*Scopolia japonica*, Solanaceae) at Takatoh, Nagano prefecture, the natural population seemed to shift rapidly from the wild host to potato without any genetic change in host plant utilization, because the host shift occurred between same solanaceous plants. The pest population showed higher fecundity, a more concentrated fertility schedule and a higher mortality of females after oviposition. However, further detailed investigations on this natural population will be needed.

4. In an *E. yasutomii* feeding on deadly nightshade at Takatoh, Nagano prefecture, late instar larvae and newly emerged adults suffered from severe food shortage when the host plant withered in early summer. New adults had already entered diapause in summer, and the winter survival rate and proportion of marked adults that overwintered for two years were higher in comparison with *E. niponica* populations at Ohshika, Nagano prefecture. These demographic characteristics are considered to be an adaptive strategy for maximizing the reproductive rate per generation. Although the natural population had high suitability for potato in

terms of both egg production and larval development, this population was not able to shift to cultivated crops because of asynchrony with the cultivated plant phenology. Consequently, earlier appearances and oviposition of overwintered adults and earlier diapause of new adults seemed to prevent the ladybird beetles from encountering a new host (cultivated) plant.

5. In an *E. yasutomii* feeding on blue cohosh (*Caulophyllum robustum*, Berberidaceae) at Minami-shinano, Nagano prefecture, newly emerged adults seemed to enter diapause in mid-summer when the host plant withered. Overwintered females reared on the wild host plant showed low fecundity and a high survival rate after oviposition, suggesting that a fairly high proportion of adults overwintered twice, as in the Takatoh population of *E. yasutomii*. The natural population was able to shift to the cultivated crops, because of the high suitability for potato in both adults and larvae, and synchronization of phenology with cultivated crops. The pest population had a larger body size, larger egg-mass size, higher fecundity, a more concentrated fertility schedule, a shorter developmental period at the immature stage, and a higher mortality after oviposition than the non-pest population. In addition, a few newly emerged adults of the pest population were found in the field until late autumn after estivation in summer. This phenomenon suggested that the pest population which had shifted to a new host plant had gradually prolonged its active period.

6. When natural populations of *Epilachna* beetles shifted from wild plants to cultivated solanaceous crops, all populations converted their fertility schedule to one of higher fecundity with more concentrated oviposition. Most of the life history traits changed rapidly without a genetic basis, except for egg production by *E. niponica* at Kawadodani, Shiga prefecture and the active period of new adults of *E. yasutomii* at Minami-shinano, Nagano prefecture.

Table 1. Total number of marked beetles, sex ratio and reproductive rates of *Epilachna niponica* at Sawai and Kashio, Nagano Prefecture.

Area Year	Overwintered adult			Newly emerged adult			Reproductive rate, R ¹⁾			
	female	male	total	female	male	total				
Sawai	1978	78	48	126	62.0	70	57	127	55.0	0.89
	1979	62	58	120	52.0	79	65	144	55.0	1.27
	1980	57	36	93	62.0	104	89	193	54.0	1.82
Kashio	1978	90	71	161	55.9	124	95	219	56.6	1.37
	1979	30	15	45	66.6	38	55	93	40.9	1.27
	1980	12	7	19	63.2	65	58	123	52.8	5.42

¹⁾ R is shown as the number of newly emerged females produced by an overwintered female.

Table 3. Life tables for *E. niponica* at Kashio, Obshika from 1978 to 1980.

Year	Stage (x)	No. alive (lx)	% survival (Sx)	Factors responsible for mortality	No. dying (dx)	dx as % of lx (100qx)
1978	Egg	4572	100.0			
	1st instar	2556	49.3	Cannibalism	365	8.0
				Physiological death	496	10.9
				Predation	93	2.0
				Disappearance	1362	29.8
				Total	2316	50.7
	4th instar	675	14.8	Predation + unknown	1581	70.1
				Predation	557	82.5
				Physiological death	10	8.5
	Pupa	118	2.6	Physiological death	10	8.5
New adult	98	2.1	Total	20	17.0	
1979	Egg	2680	100.0			
	1st instar	1829	68.2	Cannibalism	326	12.2
				Physiological death	192	7.2
				Predation + unknown	333	12.4
				Total	851	31.8
				Predation + unknown	1546	84.5
	4th instar	283	10.6	Predation + unknown	205	72.4
				Predation	4	4.9
	Pupa	82	3.1			
	New adult	78	2.9			
1980	Egg	2041	100.0			
	1st instar	1807	88.5	Cannibalism	80	3.9
				Physiological death	50	2.4
				Predation + unknown	104	5.2
				Total	234	11.5
				Predation + unknown	1283	71.0
	4th instar	524	25.7	Predation + unknown	408	77.9
				Predation	9	7.8
				Physiological death	4	3.4
	Pupa	116	5.7	Physiological death	4	3.4
New adult	103	5.0	Total	13	11.2	

Table 4. Survival rates of *E. niponica* during hibernation at Sawai and Kashio.

Area Period	Sex	No. marked in autumn (M)	No. recaptured in the following spring (R)	% Survival rate (R/M)
Sawai				
1978-1979	female	70	8	11.4
	male	57	7	12.3
1979-1980	female	79	10	12.7
	male	65	0	0.0
1978-1980 ²⁾	female	124 ¹⁾	5	4.0 ²⁾
	male	108 ¹⁾	0	0.0 ²⁾
Kashio				
1978-1979	female	124	12	9.7
	male	95	1	1.1
1979-1980	female	38	1	2.6
	male	55	3	5.5
1978-1980 ²⁾	female	142 ¹⁾	0	0.0 ²⁾
	male	108 ¹⁾	0	0.0 ²⁾

¹⁾ Total number of beetles marked in autumn in 1978 and in the spring in 1979.

²⁾ Percentage of individuals which overwintered for two years.

Table 5. Mean monthly temperature (T:°C) and precipitation (P:mm) recorded at the Minami-shinano meteorological observatory station during the course of the field study.

Locality	Month												
	Year	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Minami-shinano, Nagano (alt. 410m)													
1988	T	2.1	0.9	5.0	10.3	15.1	19.9	22.8	23.8	20.8	13.0	5.3	1.3
	P	37.0	39.0	141.0	135.0	111.0	326.0	138.0	192.0	372.0	98.0	58.0	6.0
1989	T	3.1	3.9	5.9	11.5	14.8	18.9	22.1	23.9	21.0	13.2	8.3	2.1
	P	142.0	237.0	163.0	136.0	174.0	244.0	225.0	192.0	627.0	137.0	106.0	31.0
1990	T	0.5	4.9	6.2	11.1	15.4	20.5	24.3	24.8	21.5	14.9	9.2	3.2
	P	92.0	189.0	154.0	115.0	141.0	200.0	95.0	145.0	336.0	115.0	95.0	28.0

Table 6. Number of adult beetles of *E. yasutomii* (Ey) and *E. vigintioctomaculata* (Ev) observed by visual counting method for 30 minutes at 3 study sites at Minami-shinano village.*¹

Date of census	Locality (alt.) * ²								
	Nakatachi (880m)			Akasawa (550m)			Kaminakane (940m)		
	Ey	Ev	% of Ey	Ey	Ev	% of Ey	Ey	Ev	% of Ey
1988									
May 9	20	0	100.0	30	0	100.0			
30	12	0	82.4	14	3	82.4			
Jul 2	11	0	100.0	2	0	100.0			
Aug 13	0	0	100.0	15	0	100.0			
Sep 10	0	0	76.3	29	9	76.3			
1989									
May 8	13	0	95.0	57	3	95.0	-	-	-
Jun 5	16	0	90.9	120	12	90.9	15	33	31.3
17	4	0	76.2	60	19	76.2	34	77	30.8
25	6	0	100.0	9	0	100.0	12	45	21.1
Jul 11	3	0	95.2	360	18	95.2	0	0	-
22	90	0	81.0	73	17	81.0	0	0	-
1990									
Apr 8	0	0	-	0	0	-	0	0	-
May 2	19	0	100.0	43	0	100.0	0	0	-
18	24	0	85.0	17	3	85.0	2	9	18.1
Jun 11	25	0	80.0	12	3	80.0	1	3	25.0
Jul 9	2	0	76.2	48	15	76.2	1	16	5.9
30	70	0	93.3	42	3	93.3	2	24	7.7
Aug 20	0	0	100.0	3	0	100.0	3	21	12.5
Sep 8	0	0	100.0	4	0	100.0	2	6	25.0
Oct 6	0	0	84.6	11	2	84.6	2	28	6.7
27	0	0	-	0	0	-	0	2	0.0
Nov 11	0	0	-	0	0	-	0	0	-

*¹ Each census was carried out in the afternoon (13:00 to 17:00).
Number of adult beetles include the total numbers of female and male adults.

*² See Fig.9.

Table 7. Total number of marked beetles, sex ratio and reproductive rate of *E. yasutomii* and *E. vigintioctomaculata* at Takatoh.

Year	Overwintered adult			Newly emerged adult			Reproductive rate, R ¹⁾		
	female	male	total	% female	female	male		total	
1979	119+7	138+5	257+12	46.3	16+0	14+1	30+1	53.3	0.14
1980	118+6	103+6	221+12	53.4	71+0	68+0	139+0	51.1	0.60

1) Number of *E. yasutomii*.
 2) Number of *E. vigintioctomaculata*.
 3) Sex ratio of *E. yasutomii*.
 4) Rate of *E. yasutomii*: Number of newly emerged female adults produced per overwintered female.

Table 8. Life tables for *E. yasutomi* at Takatoh in 1979 and 1980.

Year	Stage (x)	No. alive (lx)	% survival (Sx)	Factors responsible for mortality	No. dying (dx)	dx as % of lx (100qx)													
1979	Egg	14,708	100.0	Cannibalism Physiological death Food plant withering Predation Disappearance Total	3,410 770 713 2,314 1,029 8,236	23.2 5.2 4.9 15.7 7.0 56.0													
							1st instar	6,472	44.0	Predation + unknown	4,464	69.0							
							4th instar	2,008	13.7	Predation + food depletion	1,831	91.2							
							Pupa	177	1.2	Predation + unknown Physiological death Total	25 12 37	14.1 6.8 20.9							
													New adult	140	1.0	-	-	-	
													1980	Egg	12,855	100.0	Cannibalism Physiological death Food plant withering Predation Disappearance Total	3,278 897 94 208 385 4,862	25.5 7.0 0.7 1.6 3.0 37.8
							1st instar	7,993	62.2	Predation + unknown	5,613	70.2							
							4th instar	2,380	18.5	Predation + food depletion	1,933	81.2							
							Pupa	447	3.5	Predation + unknown Physiological death Total	92 18 110	20.6 4.0 24.6							

Table 9. Survival rate of *E. yasutomi* from summer (adult emergence) to the following spring at Takatoh.

Period	Sex	No. marked in the summer (m)	No. recaptured in the following spring (r)	Rate, % (r/m)
1979-1980	Female	15	4	26.7
	Male	13	2	15.4

Table 10. The number of beetles which overwintered twice and its rate at Takatoh.

Period	Sex	No. overwintered beetles marked in the spring, 1979 (m)	No. recaptured in the following year, 1980 (r)	Rate, % ¹⁾ (m/r)
1978-1980	Female	93	13	14.0
	Male	116	12	10.3

¹⁾ Rate of beetles which overwintered for two years.

Table 11. Differences in demographic characteristics between *E. yasutomii* and *E. niponica*.

Characteristics	<i>E. yasutomii</i>	<i>E. niponica</i>
Study period	1979-1980	1978-1980
Locality	Nakaya, Takatoh	Sawai, Ohshika
Annual mean temperature	10.8°C	11.4°C
Habitat	Secondary forest with chestnut and japanese chestnut oak	Artificial forest with <i>Hinoki</i> cypress and japanese cedar
Host plant	Deadly nightshade, <i>Scopolia japonica</i> (Solanaceae)	Thistle, <i>Cirsium nipponium</i> (Compositae)
No. of eggs per mass	20.4-20.8	23.7-25.6
No. of eggs laid per female	103.7-116.7	34.2-71.9
Survival rate from egg to adult emergence	1.0-2.6%	2.1-2.9%
Major mortality factor	Food plant withering, predation and food depletion	Predation
Reproductive rate	0.1-0.6	0.9-1.8
Survival rate from adult emergence in autumn to the following spring	♀ 26.7% ♂ 15.4%	11.4-12.7% 0.0-12.3%
Rate of beetles which overwintered for 2 years	♀ 14.0% ♂ 10.3%	4.0% 0.0%

Table 12. Major characteristics of the 5 natural (non-pest) populations of *Epilachna* beetles.

Species	Locality (alt. m)	Wild host plant	Distance from potato field (m)	Date of collection
<i>E. niponica</i>	Sawai, Ohshika Nagano (800)	Thistle (<i>Cirsium nipponicum</i> , Compositae)	300	May 5, 1980
<i>E. niponica</i>	Kawadodani, Ibuki, Shiga (500)	Thistle (<i>Cirsium</i> spp.)	2,000	April 27, 1985
<i>E. vigintioculomaculata</i>	Nakaya, Takatoh, Nagano (800)	Deadly nightshade (<i>Scopolia japonica</i> , Solanaceae)	500	May 13, 1980
<i>E. yasutomii</i>	Nakatachi, Minami shinano, Nagano (900)	Blue cohosh (<i>Caulophyllum robustum</i> , Berberidaceae)	500	April 28, 1989
<i>E. yasutomii</i>	Nakaya, Takatoh, Nagano (800)	Deadly nightshade (<i>Scopolia japonica</i> , Solanaceae)	500	April 30, 1980

Table 13. Mean monthly temperature (°C) recorded at the Minaminowa meteorological observatory stations during the course of field investigations.

Locality	Month											
	Year	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	Jul.	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.
Minami-minowa, Nagano (alt. 770m)												
1979	-0.8	1.7	2.7	8.0	12.4	19.1	21.1	22.4	18.8	12.8	7.2	2.1
1980	-1.6	-1.7	2.3	8.0	14.1	19.2	20.8	21.2	17.3	12.0	6.2	-0.6
1981	-2.9	-2.8	2.8	8.2	13.3	17.6	22.2	21.5	16.8	11.6	5.0	1.3

Table 14. Comparison of ovipositional traits on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. niponica* collected from Ohshika (rearing experiment).

Food plant	Number of eggs laid per female		Egg mass size		Hatchability (%)	
	n	mean±SD	n	mean±SD	n	mean±SD
Thistle	20	158.1±95.8 a	20	24.9±7.2	20	99.7±5.5
Potato	20	47.5±102.2 b	13	27.8±17.0	13	94.0±16.0

Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (U-test).
 C.V.(%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 15. Comparison of development of immature stage on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. niponica* collected from Ohshika (rearing experiment).

Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage	
	n	mean±SD	n	mean±SD
Thistle	15	77.2±13.7 a	15	34.4±1.8
Potato	15	37.9±28.2 b	15	37.6±8.1

Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (U-test).
 C.V.(%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 16. Comparison of ovipositional traits on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. niponica* collected from Kawadodani (rearing experiment).

Food plant	Number of eggs laid per female		Egg mass size		Hatchability (%)	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD
Thistle	20	113.3 ± 74.4	104	23.3 ± 5.6	24	88.9 ± 9.5
Potato	20	133.6 ± 135.8	128	20.1 ± 7.2	15	85.7 ± 9.6

C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
Rearing condition: 25°C and 16L8D in the laboratory.

Table 17. Comparison of development of immature stage on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. niponica* collected from Kawadodani (rearing experiment).

Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD
Thistle	13	78.8 ± 9.8	13	31.7 ± 1.5
Potato	12	78.4 ± 19.1	12	29.8 ± 1.0

C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
Rearing condition: 25°C and 16L8D in the laboratory.

Table 18. Comparison of ovipositional traits on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. vigintioctomaculata* collected from Takatoh (rearing experiment).

Food plant	Number of eggs laid per female		C.V. (%)	Egg mass size		C.V. (%)	Hatchability (%)		C.V. (%)
	n	mean ± SD		n	mean ± SD		n	mean ± SD	
Deadly nightshade	20	39.7 ± 52.8 a	133.0	12	15.6 ± 6.2	39.7	12	79.3 ± 15.6 a	19.7
Potato	20	224.9 ± 111.5 b	49.6	20	21.1 ± 4.5	21.3	20	99.0 ± 4.0 b	4.0

Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (U-test).
 C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 19. Comparison of development of immature stage on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. vigintioctomaculata* collected from Takatoh (rearing experiment).

Food plant	Survival rate (%)		C.V. (%)	Duration of immature stage		C.V. (%)
	n	mean ± SD		n	mean ± SD	
Deadly nightshade	12	71.3 ± 16.1	22.6	12	28.8 ± 2.3	8.0
Potato	10	64.8 ± 24.6	38.0	10	26.4 ± 1.6	6.1

C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 20. Comparison of ovipositional traits on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. yasutomi* collected from Takatoh (rearing experiment).

Food plant	Number of eggs laid per female		Egg mass size		Hatchability (%)	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD
Deadly nightshade	20	74.6 ± 45.9	19	23.8 ± 4.7	19	70.0 ± 22.0
Potato	20	111.7 ± 33.8	19	20.2 ± 9.6	19	81.8 ± 14.8

C.V.(%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 21. Comparison of development of immature stage on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. yasutomi* collected from Takatoh (rearing experiment).

Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD
Deadly nightshade	10	84.2 ± 12.0	10	28.8 ± 0.8
Potato	10	83.7 ± 5.1	10	28.5 ± 0.5

C.V.(%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 22. Comparison of ovipositional traits on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. yasutomii* collected from Nakatachi (Minami-shinano) (rearing experiment).

Food plant	Number of eggs laid per female		Egg mass size		Hatchability (%)	
	n	mean±SD	n	mean±SD	n	mean±SD
Blue cohosh	20	70.6±65.6 a	26	18.3±7.0	26	88.0±18.3
Potato	20	194.4±90.3 b	40	24.8±8.8	40	94.7±6.8

Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (\bar{U} -test).
 C.V.(%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 Rearing condition: 23°C and 16L8D in the laboratory.

Table 23. Comparison of development of immature stage on wild host plant and potato leaves in non-pest population of *E. yasutomii* collected from Nakatachi (rearing experiment).

Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage	
	n	mean±SD	n	mean±SD
Blue cohosh	16	88.0±15.4	16	25.7±1.4
Potato	13	74.1±15.9	13	24.9±1.8

C.V.(%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 Rearing condition: 23°C and 16L8D in the laboratory.

Table 24. Ovipositional traits of *Epilachna vigintioctomaculata* on 7 Solanaceous plants (1).

Plants	No. of females examined	Females which oviposited (%)	No. of eggs laid per female ^{a)}	Longevity of female adult (days) ^{a)}
<i>Solanum tuberosum</i>	20	100.0	390.8 ± 226.7	69.1 ± 28.2
<i>Scopolia japonica</i>	20	80.0	37.3 ± 37.0 *	52.6 ± 25.8
<i>Solanum lyratum</i>	20	85.0	16.9 ± 17.5 *	26.4 ± 8.9 *
<i>S. megacarpum</i>	20	100.0	277.5 ± 115.4	45.7 ± 19.5 *
<i>S. nigrum</i>	20	100.0	421.5 ± 167.4	81.0 ± 25.1
<i>S. chacoense</i>	20	100.0	317.6 ± 211.1	50.5 ± 19.1
<i>S. commersonii</i>	20	100.0	355.3 ± 188.0	50.6 ± 10.3 *

^{a)} Mean ± SD.

* Significantly different at 5% level (t-test), compared with the potato, *Solanum tuberosum*.

Table 25. Ovipositional traits of *E. vigintioctomaculata* on 7 Solanaceous plants (II).

Plants	No. of egg-masses examined	Egg-mass ^{a)} size	Hatchability (%) ^{a)}	Duration of ^{a)} egg stage (days)
<i>Solanum tuberosum</i>	42	26.4±7.0	91.9±11.7	6.9±0.6
<i>Scopolia japonica</i>	11	20.8±6.9	86.2±11.6	5.8±0.9 *
<i>Solanum lyratum</i>	13	14.6±5.8 *	95.6± 6.9	6.3±0.6
<i>S. megacarpum</i>	29	24.9±7.6	91.5± 7.6	6.3±0.9
<i>S. nigrum</i>	42	23.1±8.3	93.4±16.0	6.4±0.7
<i>S. chacoense</i>	13	23.2±8.1	77.0±11.7 *	7.0±1.1
<i>S. commersonii</i>	17	23.4±7.4	89.3±12.1	7.1±0.7

^{a)} Mean ± SD.

* Significantly different at 5% level (t-test), compared with the potato, *Solanum tuberosum*.

Table 26. Survival and development of larvae of *E. vigintioctomaculata* on 7 Solanaceous plants.

Plants	No. of replication	Immature stages		Pronotal width of newly emerged female (mm)
		Survival rate (%)	Period (days)	
<i>Solanum tuberosum</i>	14	80.5±10.8	24.8±0.9	3.29±0.16
<i>Scopolia japonica</i>	12	66.0±14.3	25.5±2.8	3.06±0.28
<i>Solanum lyratum</i>	12	59.4±21.5 *	25.4±1.3	3.21±0.12
<i>S. megacarpum</i>	8	69.2±12.7	25.3±2.5	3.25±0.12
<i>S. nigrum</i>	9	83.7±14.5	24.8±0.7	3.18±0.13
<i>S. chacoense</i>	9	79.0±19.9	23.1±1.2 *	3.10±0.11 *
<i>S. commersonii</i>	10	76.7±14.1	25.4±1.6	3.27±0.11

a) Mean ± SD.

b) No. of females measured are 15 for every plants.

* Significantly different at 5% level (t-test), compared with the potato, *Solanum tuberosum*.

Table 27. Body size in terms of the pronotal width (mm) of wild and laboratory-reared adults in two *E. vigintioctomaculata* populations collected from Takatoh.

Sex	Wild beetles	Laboratory-beetles	
		reared on deadly nightshade	reared on potato
1. Female			
Non-pest	not examined	3.24 ± 0.22 ab (28)	3.23 ± 0.15 ab (26)
Pest	3.40 ± 0.20 a (35)	3.06 ± 0.28 b (10)	3.32 ± 0.13 a (30)
2. Male			
Non-pest	not examined	3.01 ± 0.20 b (30)	3.01 ± 0.20 b (28)
Pest	3.25 ± 0.14 a (30)	2.82 ± 0.17 c (25)	3.09 ± 0.15 ab (32)

- 1) Mean ± SD. (No. examined).
- 2) Means followed by different letters in the same sex are significantly different at 5% level by Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison.
- 3) Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 28. Comparison of ovipositional traits between non-pest and pest populations of *E. vigintioctomaculata* collected from Takatoh.

Population Food plant	Number of eggs laid per female		Egg mass size		Hatchability (%)		
	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD	C.V. (%)
1. Non-pest							
Deadly nightshade	20	39.7 ± 52.8 a	12	15.6 ± 6.2 a	12	79.3 ± 15.6 a	19.7
Potato	20	224.9 ± 111.5 b	20	21.1 ± 4.5 a	20	99.0 ± 4.0 b	4.0
2. Pest							
Deadly nightshade	20	25.5 ± 25.1 a	12	17.2 ± 6.2 a	12	88.2 ± 30.6 ab	34.7
Potato	20	257.0 ± 160.0 b	20	20.8 ± 4.3 a	20	97.7 ± 4.9 b	5.0

1) Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).

2) C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.

3) Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 29. Comparison of development of immature stage between non-pest and pest populations of *Takatoh E. vigintioctomaculata*.

Population Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD
1. Non-pest				
Deadly nightshade	12	71.3 ± 16.1 a	12	28.8 ± 2.3 a
Potato	10	64.8 ± 24.6 a	10	26.4 ± 1.6 a
2. Pest				
Deadly nightshade	8	60.6 ± 13.9 a	8	27.4 ± 3.0 a
Potato	12	77.9 ± 20.4 a	12	27.1 ± 1.4 a

- 1) Means followed by different letters in the same column are significantly different at the 5% level by Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison.
 2) C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
 3) Rearing condition: uncontrolled condition in the laboratory.

Table 30. Life history parameters for reproductive schedule between non-pest and pest populations of *E. vigintioctomaculata* collected from Takatoh.

Population Food plant	Intrinsic rate of natural increase, $r^{1)}$	Net reproductive rate, $R_0^{1)}$
1. Non-pest		
Deadly nightshade	0.0325	4.4
Potato	0.0798	23.1
2. Pest		
Deadly nightshade	0.0594	6.9
Potato	0.1357	56.7

1) Values were calculated from the data of $Lx-mx$ curve (Fig. 20).

Table 31. Comparison of life history traits between non-pest and pest populations of *E. vigintioctomaculata* at Takatoh, Nagano prefecture.

Life history traits (host plant)	Non-pest population (Deadly nightshade)	Pest population (Potato)
Female's body size (mm)	?	3.40
Total egg production / ♀	39.7	257.0
Egg-mass size	15.6	20.8
Date of 50% egg production	53 days	34 days
Female's mortality	70.0%	95.0%
Intrinsic rate of natural increase (r)	0.0325	0.1357
Net reproductive rate (R ₀)	4.4	56.7
Development period of immature stage	28.8 days	27.1 days
Survival in immature stage	71.3%	77.9%
Active period after emergence (Proportion of estivation)	?	95.4 days (65.0%)
Host plant adaptation for potato	high	-----
Host plant adaptation for wild plant	-----	almost equal to non-pest population, but low for oviposition

?: not examined.

Table 32. Body size in terms of the pronotal width (mm) of wild and laboratory-reared adults between non-pest (Kawadodani) and pest (Tsubakizaka) populations of *E. niponica*.

Sex Population	Wild beetles	Laboratory-beetles	
		reared on thistle	reared on potato
1. Female			
Non-pest	3.59±0.21 b (33)	3.59±0.11 b (54)	3.66±0.16 ab (48)
Pest	3.77±0.17 a (46)	3.42±0.16 c (64)	3.62±0.23 b (51)
2. Male			
Non-pest	3.49±0.22 ab(31)	3.39±0.16 c (58)	3.45±0.27 ab (55)
Pest	3.53±0.17 a (45)	3.33±0.16 c (58)	3.46±0.14 abc(46)

1) Mean±SD. (No. examined).

2) Means followed by different letters in the same sex are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).

3) Rearing condition: 16L-8D, 25°C.

Table 33. Comparison of ovipositional traits between non-pest and pest populations of *E. niponica* at Shiga prefecture.

Population Food plant	Number of eggs laid per female		Egg mass size		Hatchability (%)				
	n	mean±SD	n	mean±SD	n	mean±SD	C.V. (%)		
1. Non-pest									
Thistle	20	113.3±74.4 a	65.7	104	23.3±5.6 a	24.0	24	88.9±9.5 a	10.7
Potato	20	133.6±135.8 a	101.6	128	20.1±7.2 a	35.8	15	85.7±9.6 a	11.2
2. Pest									
Thistle	20	120.5±86.6 a	71.9	104	23.4±6.4 a	27.4	29	89.6±8.6 a	9.6
Potato	20	214.2±150.2 a	70.1	187	22.6±4.9 a	21.7	16	81.1±11.7 a	14.4

1) Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).

2) C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.

3) Rearing condition: 16L-8D, 25°C.

Table 34. Comparison of development of immature stage between non-pest and pest populations of *E. niponica* at Shiga prefecture.

Population Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage			
	n	mean±SD	n	mean±SD		
1. Non-pest						
Thistle	13	78.8±9.8 a	12.4	13	31.7±1.5 ab	4.7
Potato	12	78.4±19.1 a	24.4	12	29.8±1.0 bc	3.4
2. Pest						
Thistle	13	85.6±11.2 a	13.1	13	32.6±1.5 a	4.6
Potato	12	74.2±14.4 a	19.4	12	28.7±0.9 c	3.1

- 1) Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).
- 2) C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
- 3) Rearing condition: 16L-8D, 25°C.

Table 35. Life history parameters for reproductive schedule between non-pest and pest populations of *E. niponica* at Shiga prefecture.

Population Food plant	Intrinsic rate of natural increase, $r^{1)}$	Net reproductive rate, $R_0^{1)}$
1. Non-pest		
Thistle	0.1253	31.8
Potato	0.1234	34.6
2. Pest		
Thistle	0.1257	39.9
Potato	0.1437	56.9

1) Values were calculated from the data of $Lx-mx$ curve (Fig. 22).

Table 36. Comparison of life history traits between non-pest and pest populations of *E. niponica*.

Life history traits (host plant)	Non-pest population (Thistle)	Pest population (Potato)
Female's body size (mm)	3.59	3.77
Total egg production / ♀	113.3	214.2
Egg-mass size	23.3	22.6
Date of 50% egg production	18 days	24 days
Female's mortality	80.0%	100%
Intrinsic rate of natural increase (r)	0.1253	0.1437
Net reproductive rate (R ₀)	31.8	56.9
Development period of immature stage	31.7 days	28.7 days
Survival in immature stage	78.8%	74.2%
Active period after emergence (Proportion of estivation)	118.3 days (82.8%)	121.0 days (86.7%)
Host plant adaptation for potato	high, but gradual increase in egg production	-----
Host plant adaptation for thistle	-----	high

Table 37. Body size in terms of the pronotal width (mm) of wild and laboratory-reared adults between non-pest (Nakatachi) and pest (Akasawa) populations of *E. yasutomii* at Minami-shinano, Nagano.

Sex Population	Wild beetles	Laboratory-beetles	
		reared on blue cohosh	reared on potato
1. Female			
Non-pest	3.20±0.16 bc (49)	3.18±0.14 bc (44)	3.31±0.21 abc (34)
Pest	3.41±0.17 a (52)	3.16±0.14 c (45)	3.30±0.17 ab (39)
2. Male			
Non-pest	3.11±0.19 ab (54)	2.91±0.15 c (48)	3.03±0.15 bc (35)
Pest	3.18±0.20 a (57)	3.03±0.10 bc (37)	3.08±0.11 ab (33)

1) Mean±SD. (No. examined).

2) Means followed by different letters in the same sex are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).

3) Rearing condition: 16L-8D, 23°C.

Table 38. Comparison of ovipositional traits between non-pest and pest populations of *E. yasutomi* at Minami-shinano.

Population Food plant	Number of eggs laid per female		C.V. (%)	Egg mass size		C.V. (%)	Hatchability (%)		C.V. (%)			
	n	mean ± SD		n	mean ± SD		n	mean ± SD				
1. Non-pest												
Blue cohosh	20	70.6 ± 65.6	c	92.9	26	18.3 ± 7.0	c	38.3	26	88.0 ± 18.3	a	20.8
Potato	20	194.4 ± 90.3	ab	46.5	40	24.8 ± 8.8	ab	35.5	40	94.7 ± 6.8	a	7.2
2. Pest												
Blue cohosh	20	127.3 ± 84.3	abc	66.2	30	24.7 ± 12.4	abc	50.2	30	87.7 ± 15.6	a	17.8
Potato	20	241.8 ± 155.3	a	64.2	37	25.5 ± 9.0	a	35.3	37	92.2 ± 8.8	a	9.5

1) Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).

2) C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.

3) Rearing condition: 16L-8D, 23°C.

Table 39. Comparison of development of immature stage between non-pest and pest populations of *E. yasutomi* at Minami-shinano.

Population Food plant	Survival rate (%)		Duration of immature stage	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD
1. Non-pest				
Blue cohosh	16	88.0 ± 15.4 a	16	25.7 ± 1.4 ab
Potato	13	74.1 ± 15.9 a	13	24.9 ± 1.8 bc
2. Pest				
Blue cohosh	12	89.9 ± 10.9 a	12	27.6 ± 1.4 a
Potato	11	80.0 ± 13.3 a	11	23.6 ± 1.1 c

- 1) Means followed by different letters in the same column are significantly different at 5% level (Kruskal-Wallis's test, Dunn's multiple comparison).
- 2) C.V. (%): Coefficient of variation = $SD \div \text{Mean} \times 100$.
- 3) Rearing condition: 16L-8D, 23°C.

Table 40. Life history parameters for reproductive schedule between non-pest and pest populations of *E. yasutomii* at Minami-shinano.

Population Food plant	Intrinsic rate of natural increase, $r^{(1)}$	Net reproductive rate, $R_0^{(1)}$
1. Non-pest		
Blue cohosh	0.1379	24.3
Potato	0.1605	38.5
2. Pest		
Blue cohosh	0.1450	30.4
Potato	0.2226	63.1

1) Values were calculated from the data of l_x - m_x curve (Fig. 24).

Table 41. Comparison of life history traits between non-pest and pest populations of *E. yasutomi*.

Life history traits (host plant)	Non-pest population (Blue cohosh)	Pest population (Potato)
Female's body size (mm)	3.20	3.41
Total egg production / ♀	70.6	241.8
Egg-mass size	18.3	25.5
Date of 50% egg production	14 days	10 days
Female's mortality	45.0%	100%
Intrinsic rate of natural increase (r)	0.1379	0.2226
Net reproductive rate (R ₀)	24.3	63.1
Development period of immature stage	25.7 days	23.1 days
Survival in immature stage	88.0%	80.0%
Active period after emergence (Proportion of estivation)	39.9 days (0.0%)	48.7 days (6.7%)
Host plant adaptation for potato	high	-----
Host plant adaptation for blue cohosh	-----	high

Table 42. Success or failure for host shift from wild plant to cultivated solanaceous crops in the 5 natural *Epilachna* beetle populations.

Species (locality)	Wild host plant	Conspecific population on cultivated crops	Main reason why the natural population could not become pest	Characteristic of pest population when compared with those of natural population
<i>E. niponica</i> (Kawadodani, Shiga)	Thistle (<i>Cirsium</i> spp., Compositae)	Presence	-----	Larger body size Higher fecundity Continuous reproductive schedule Shorter immature period
<i>E. niponica</i> (Ohshika, Nagano)	Thistle (<i>Cirsium nipponicum</i> , Compositae)	Absence	Low host plant suitability for oviposition and larval development	-----
<i>E. yasutomii</i> (Nakatashi, Nagano)	Blue cohosh (<i>Caulophyllum robustum</i> , Berberidaceae)	Presence	-----	Larger body size Higher fecundity Continuous reproductive schedule Larger egg-mass size Shorter immature period Higher mortality after egg production Longer active period after emergence
<i>E. yasutomii</i> (Takatoh, Nagano)	Deadly nightshade (<i>Scopolia japonica</i> , Solanaceae)	Absence	Asynchrony with phenology of host plant for egg production	-----
<i>E. vigintioctomaculata</i> (Takatoh, Nagano)	Deadly nightshade (<i>Scopolia japonica</i> , Solanaceae)	Presence	-----	Higher fecundity Higher mortality after egg production Longer active period after emergence(?)

Table 43. Differences in life history traits between non-pest (natural) population and pest population in the present study.

Life history traits	Species [locality]		
	<i>E. yasutomii</i> [Minami-shinano]	<i>E. niponica</i> [Shiga]	<i>E. vigintioctomaculata</i> [Takatoh]
Adult body size	++:R	++:R	-
Total egg production/♀	++:R	+:G	++:R
Egg-mass size	++:R	-	-
Reproductive schedule	++:R	++:R	+:R
Female's mortality after reproductive period	++:R	-	+:R
Developmental speed in immature stage	++:R	++:R	-
Active period from emergence to hibernation	+:G	-	?

- 1) ++: significant or clear difference +: small (non-significant) difference -: no difference
 ? : not examined.
- 2) R: Rapid change with the host shift to cultivated crop.
 G: Gradual change through the host shift from wild plant to cultivated crop.

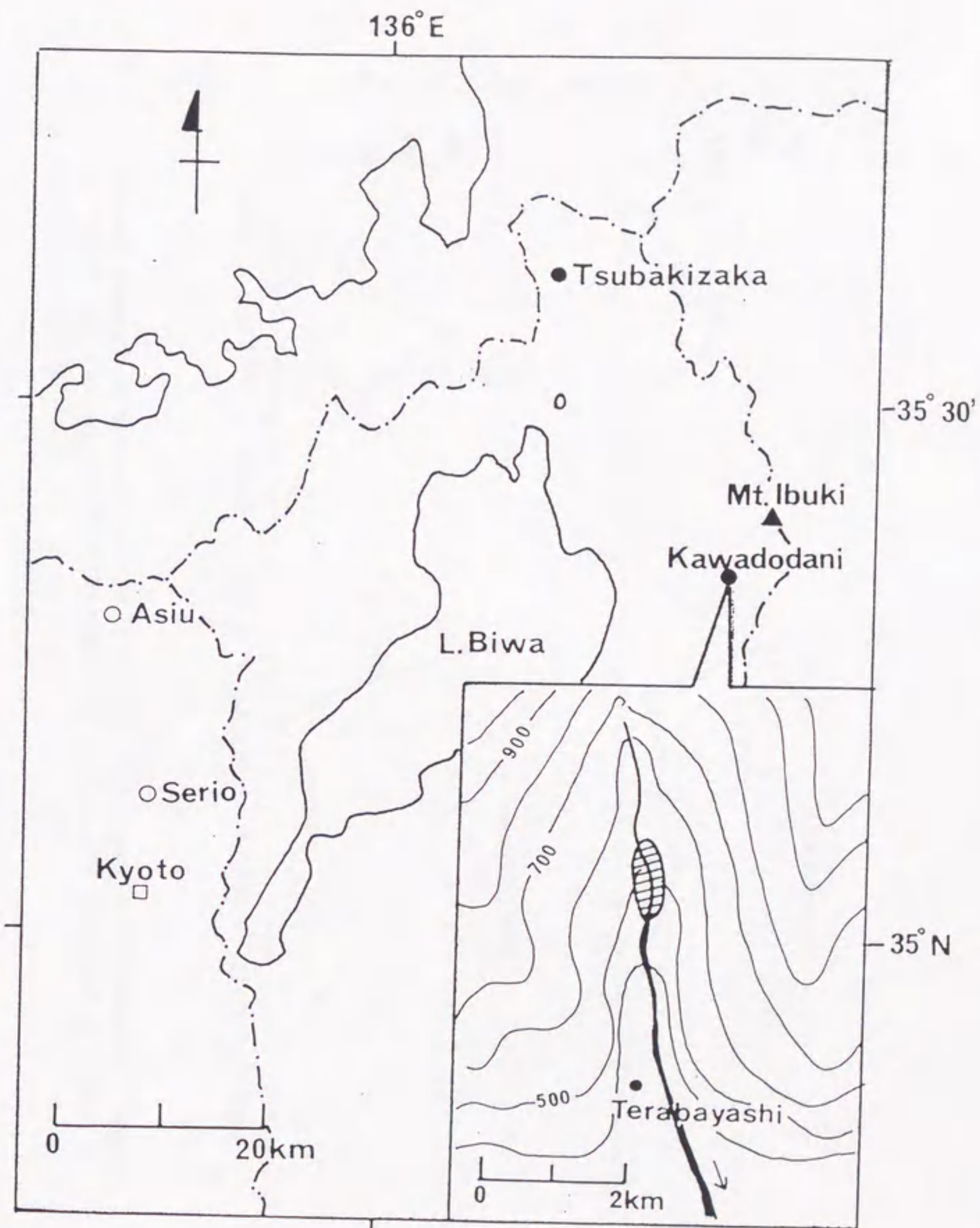


Fig. 1. Locations of the *Epilachna niponica* populations in the present study (●) and the studies of Iwao (1959) and Iwao and Machida (1961)(○).

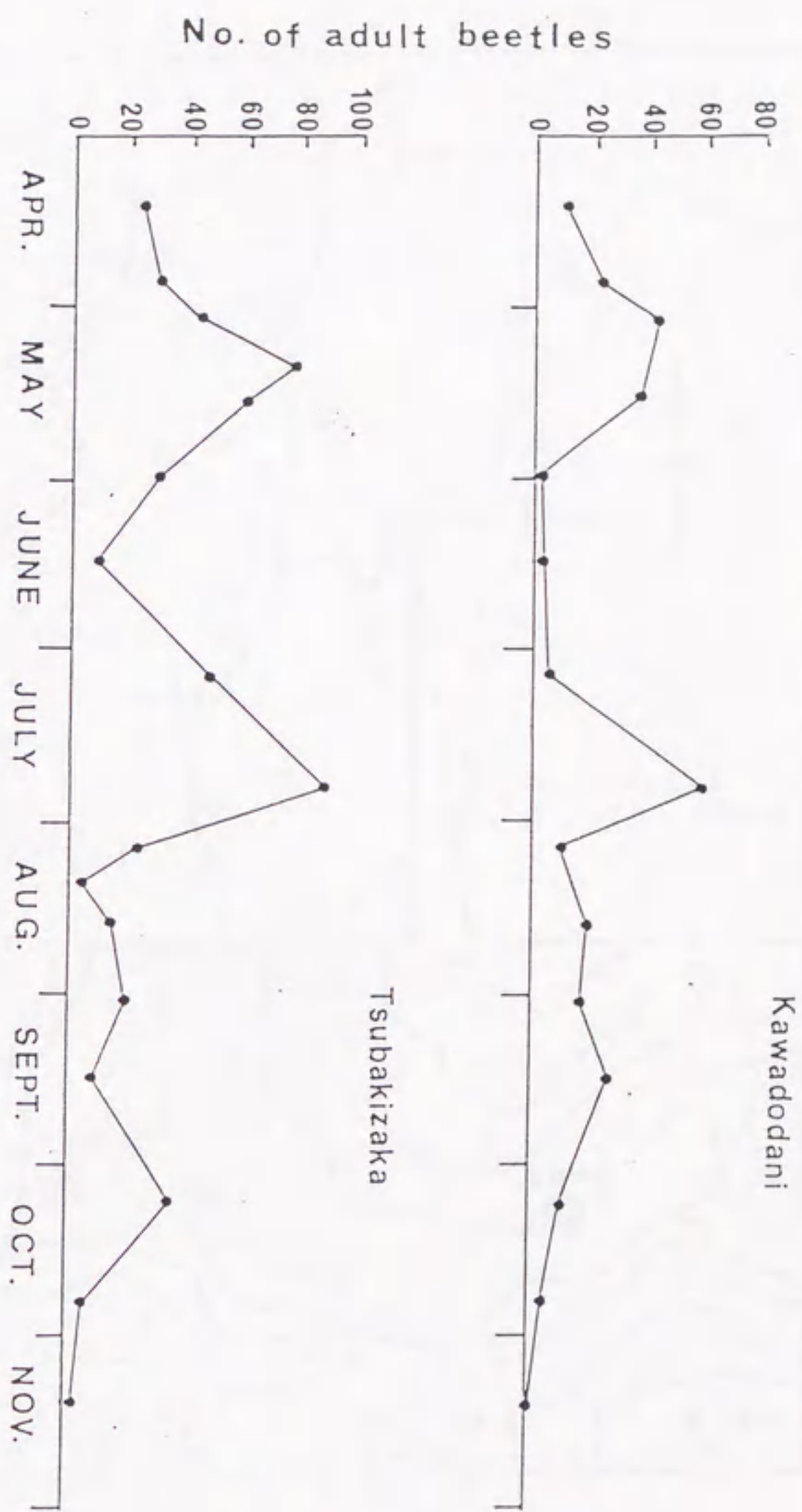


Fig. 2. Seasonal changes in the number of adult beetles of *E. niponica* at Kawadodani (upper) and Tsubakizaka (below) in 1985. The number of beetles were evaluated by visual counting method during 30 min.

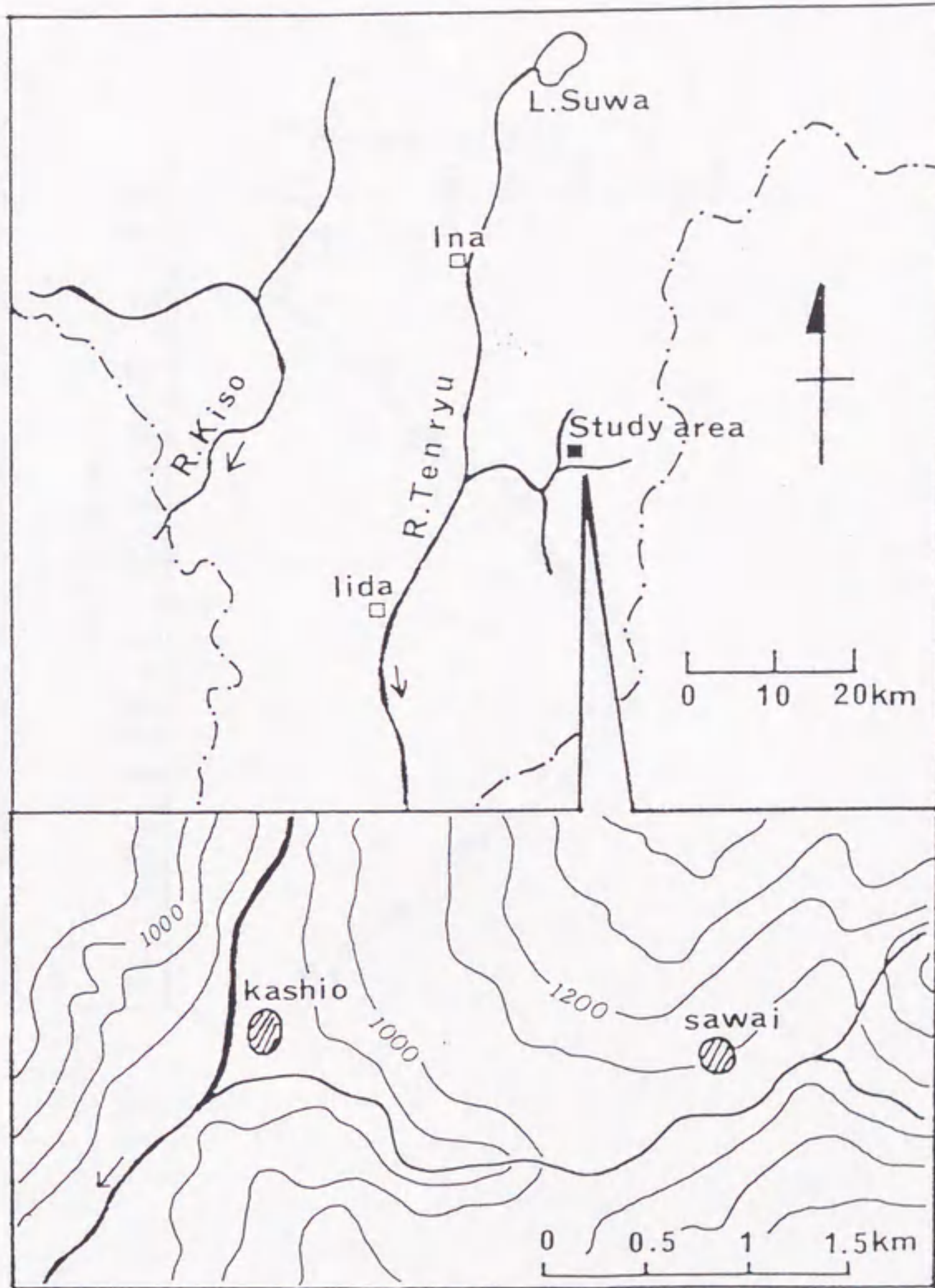


Fig. 3. Map of the two study area, Kashio and Sawai in the southern part of Nagano prefecture.

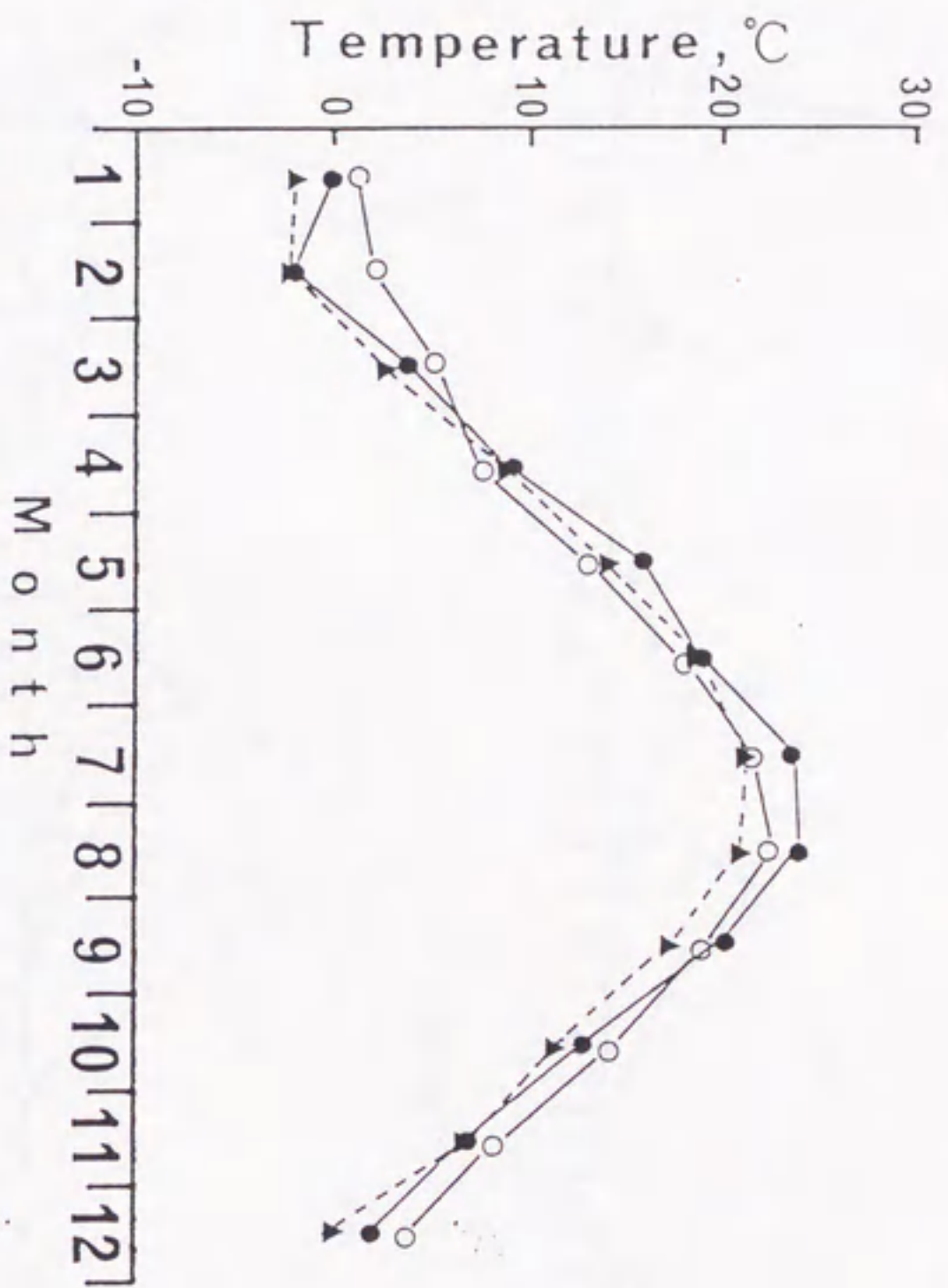


Fig. 4. Mean monthly temperature from 1978 to 1980 at Ohshika meteorological station, 2km southwest of Kashio area.
 ●:1978 ○:1979 ▲:1980

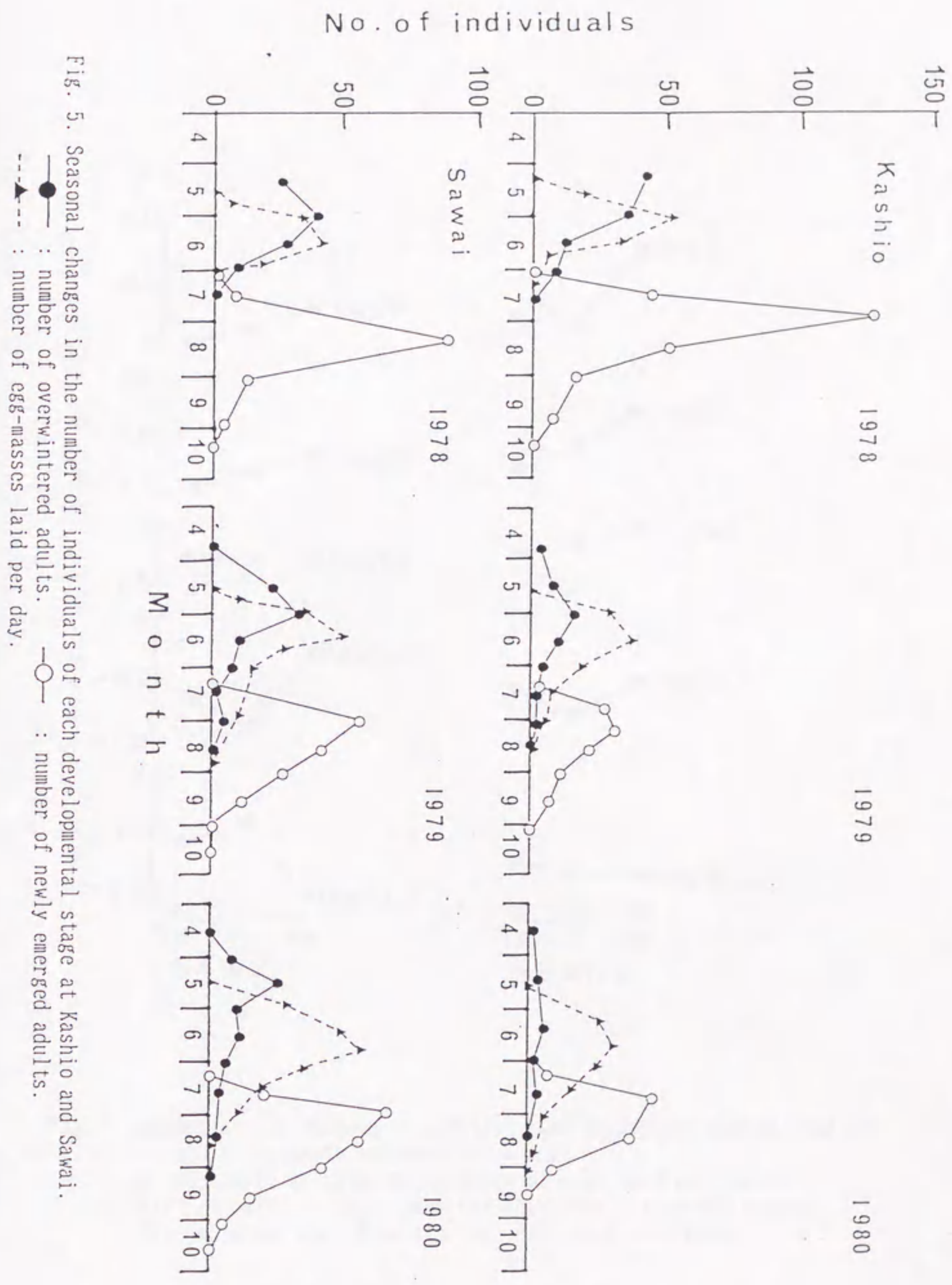


Fig. 5. Seasonal changes in the number of individuals of each developmental stage at Kashio and Sawai.
 ● : number of overwintered adults. —○— : number of newly emerged adults.
 ---▲--- : number of egg-masses laid per day.

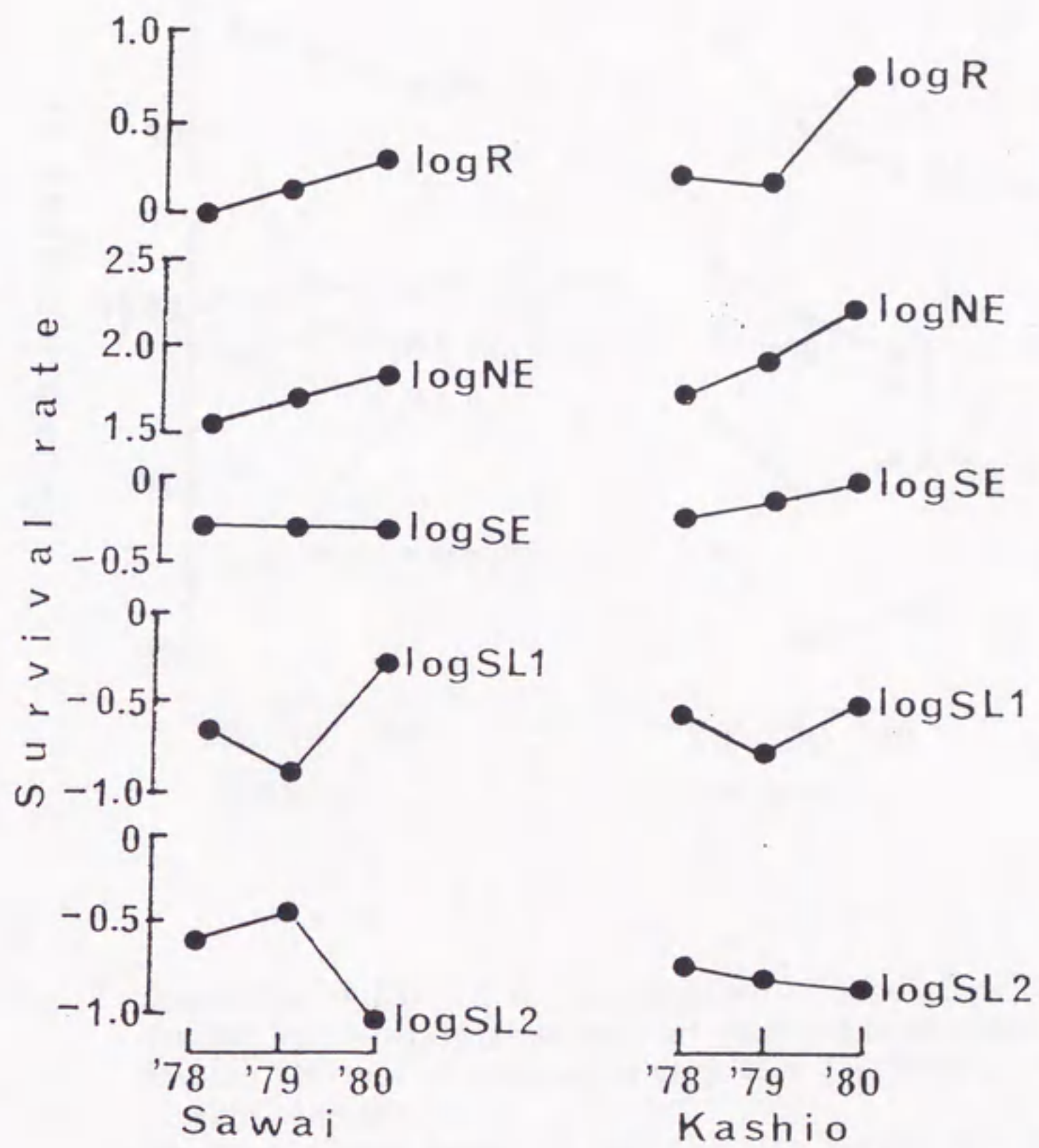


Fig. 6. Comparison of changes in survival rate during the period from egg to adult emergence at Sawai and Kashio.
 R: reproductive rate. NE: numbers of eggs laid per female.
 SE: hatchability. SL1: survival rate from 1st to 4th instar.
 SL2: survival rate from 4th instar to adult emergence.

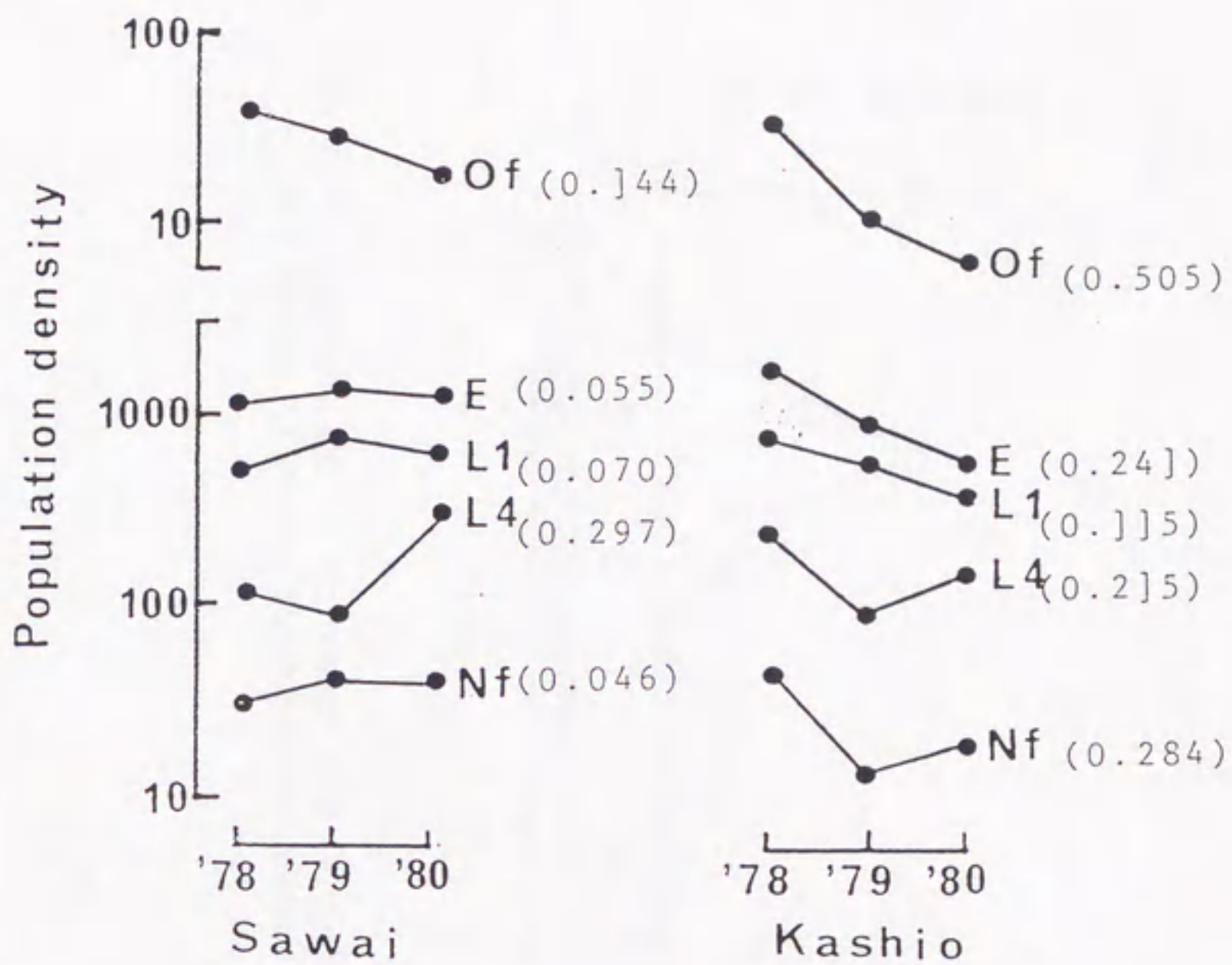
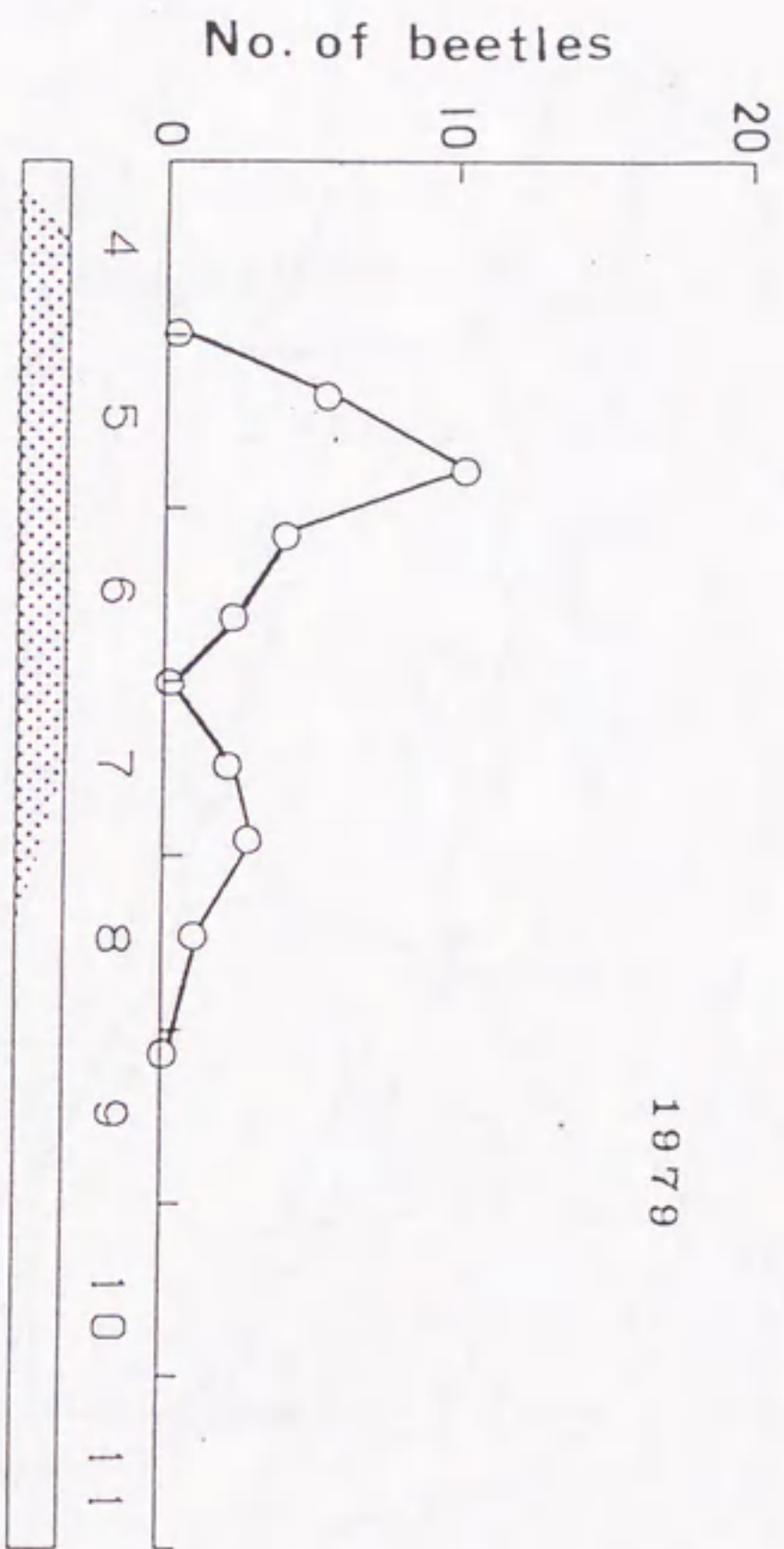


Fig. 7. Comparison of changes in the logarithm of population density (number per ten thistle plants) of each stage at Sawai and Kashio. Variance of population densities for three years is in each parenthesis.
 Of: Overwintered female. E: Egg. L1: 1st instar. L4: 4th instar.
 Nf: Newly emerged female.



1979

Fig. 8. Seasonal changes in the number of *E. vigintioctomaculata* beetles and biomass of deadly nightshade at Takatoh in 1979.

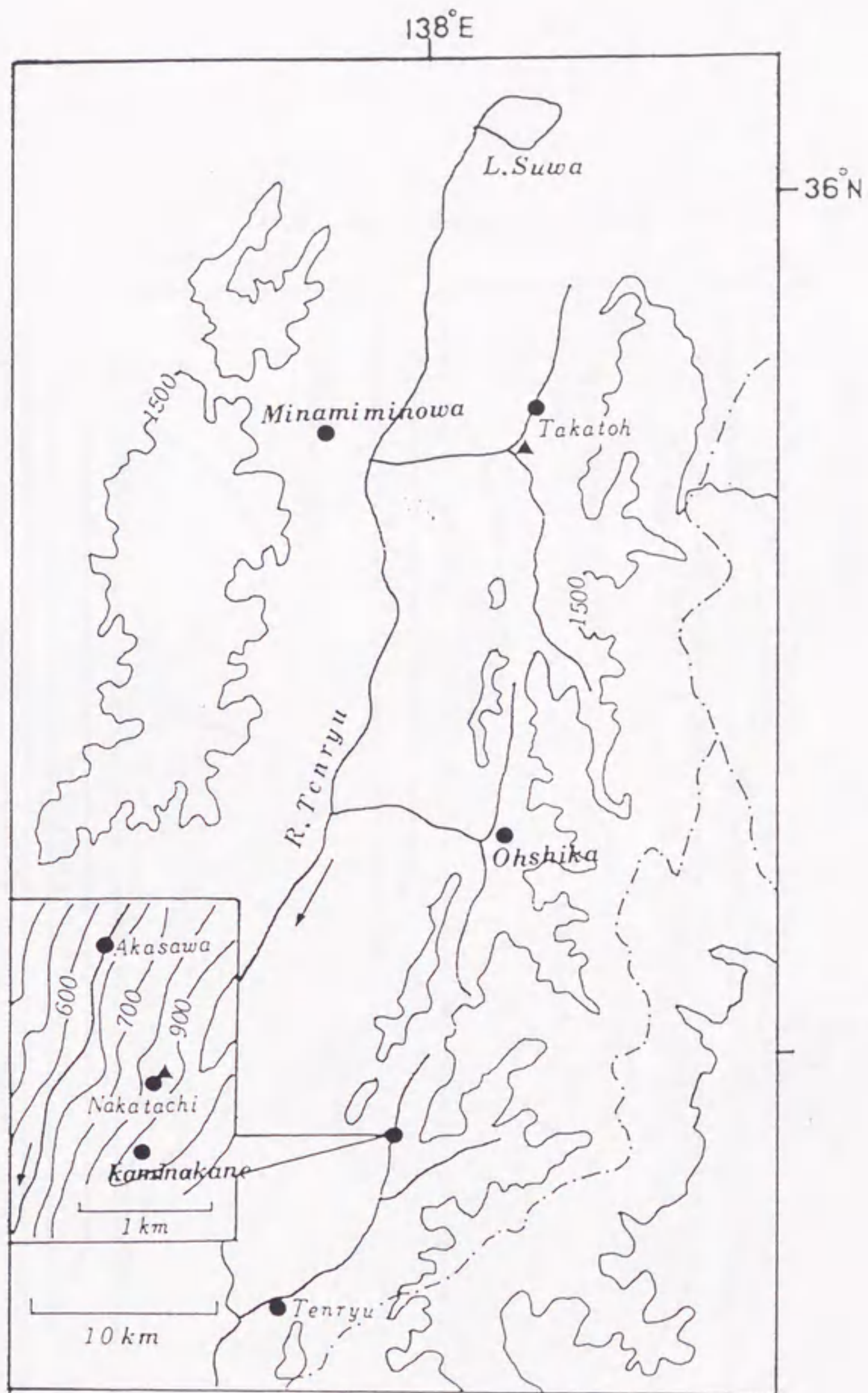


Fig. 9. Distribution of *E. yasutomii* and other *Epilachna* beetle populations in the southern part of Nagano prefecture.

No. of Adult beetles

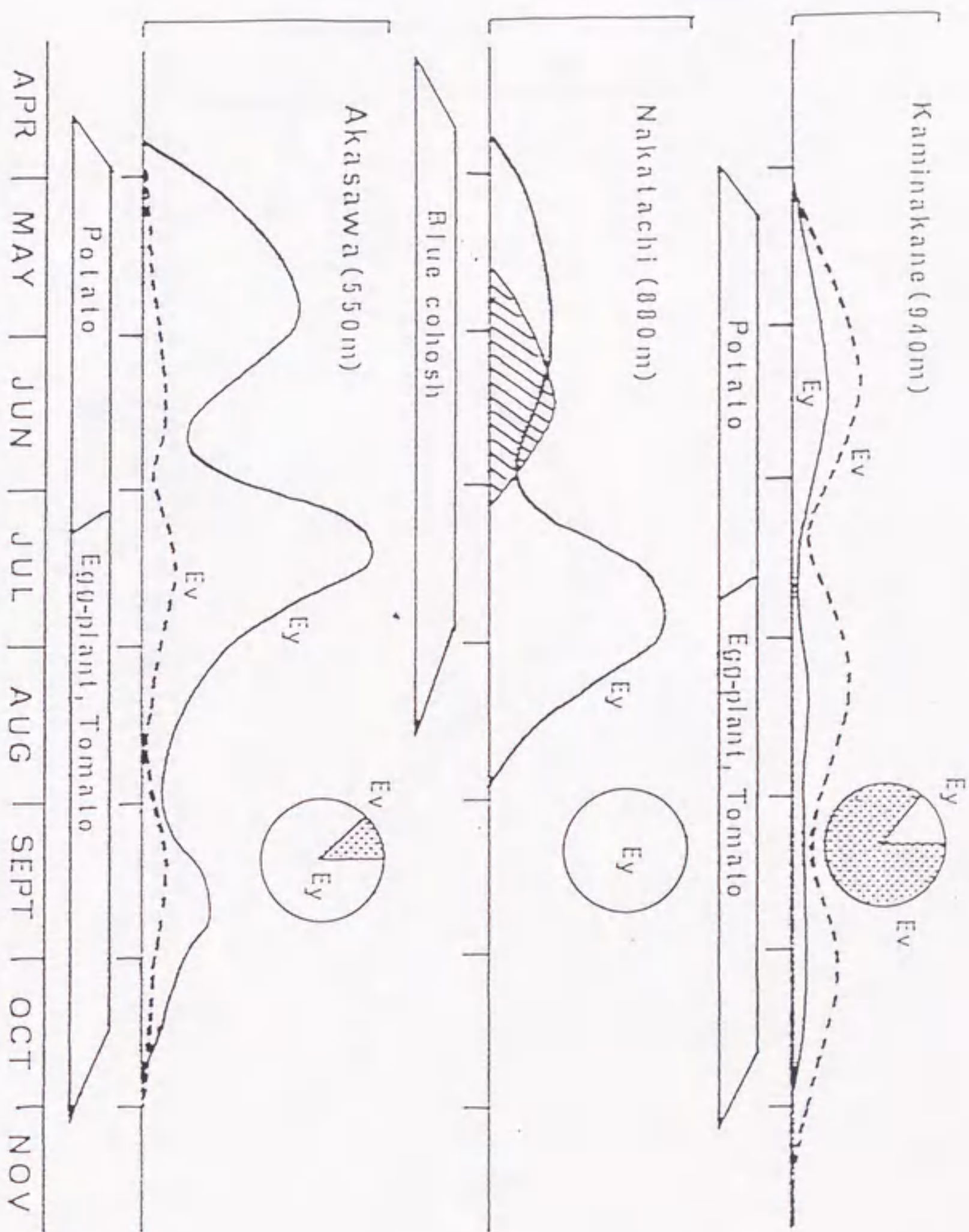


Fig. 10. Schematic representation of the life cycles of *E. yasutomii* (Ey) and *E. vigintioctomaculata* (Ev), and their host plants at three study sites in Minami-shinano village. Shade area in the middle (Nakatachi) shows the periods of oviposition activity on blue cohosh (*Caulophyllum robustum*). Each circular graph represents an approximate proportion of Ey to Ev beetles.

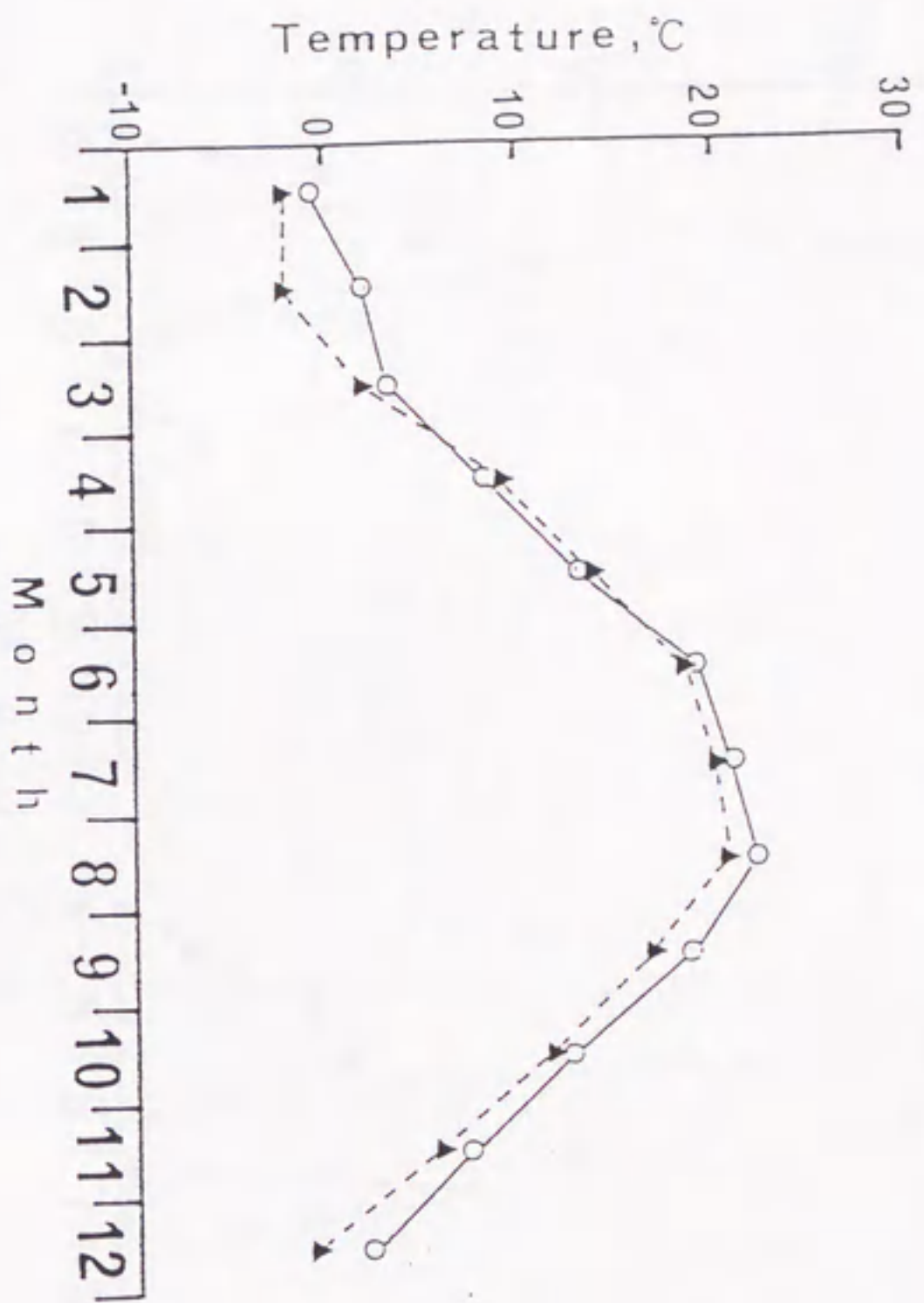


Fig. 11. Mean monthly temperatures at the Takatoh meteorological observatory station in 1979 (○) and 1980 (▲).

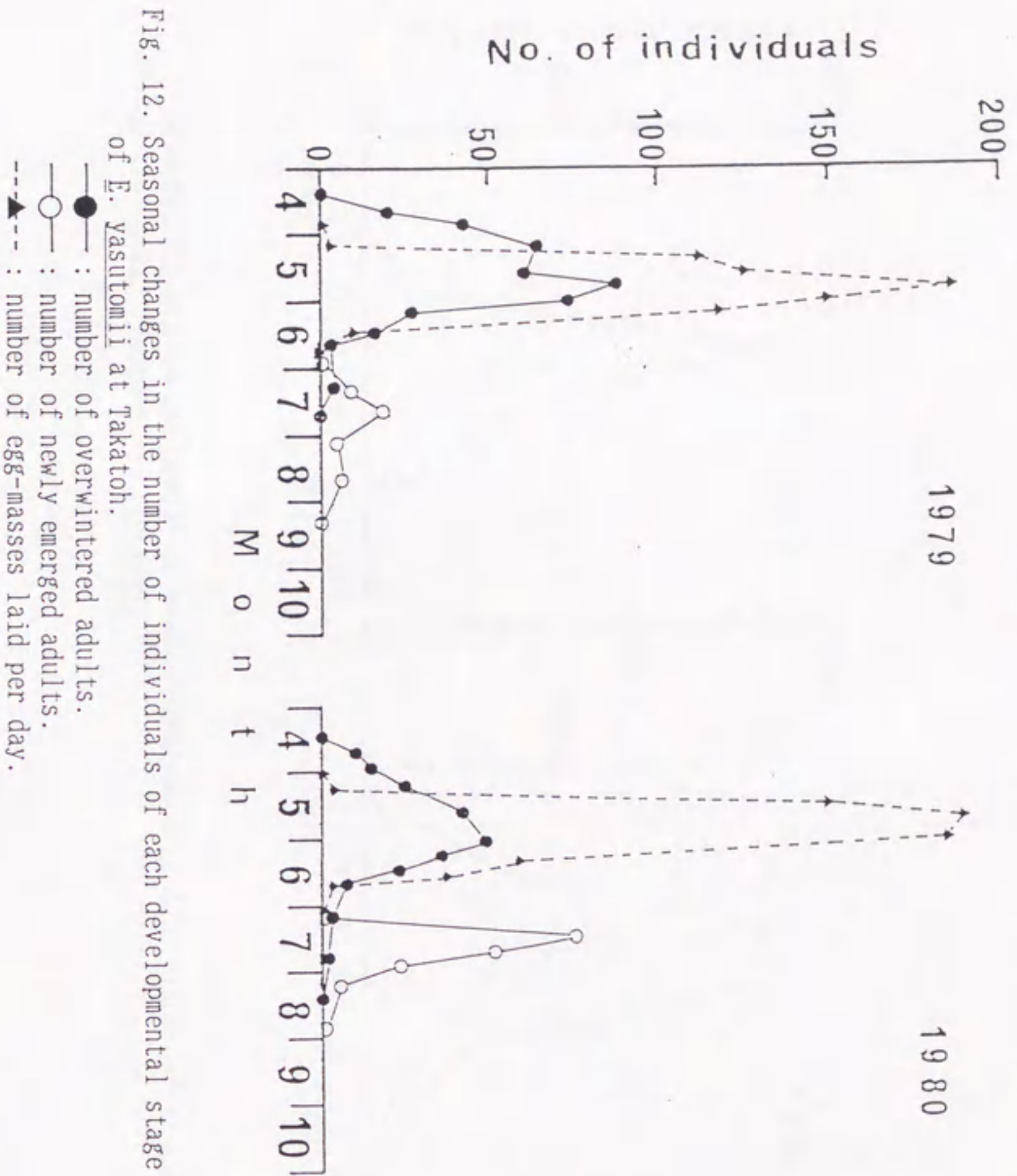


Fig. 12. Seasonal changes in the number of individuals of each developmental stage of *E. yasutomi* at Takatoh.

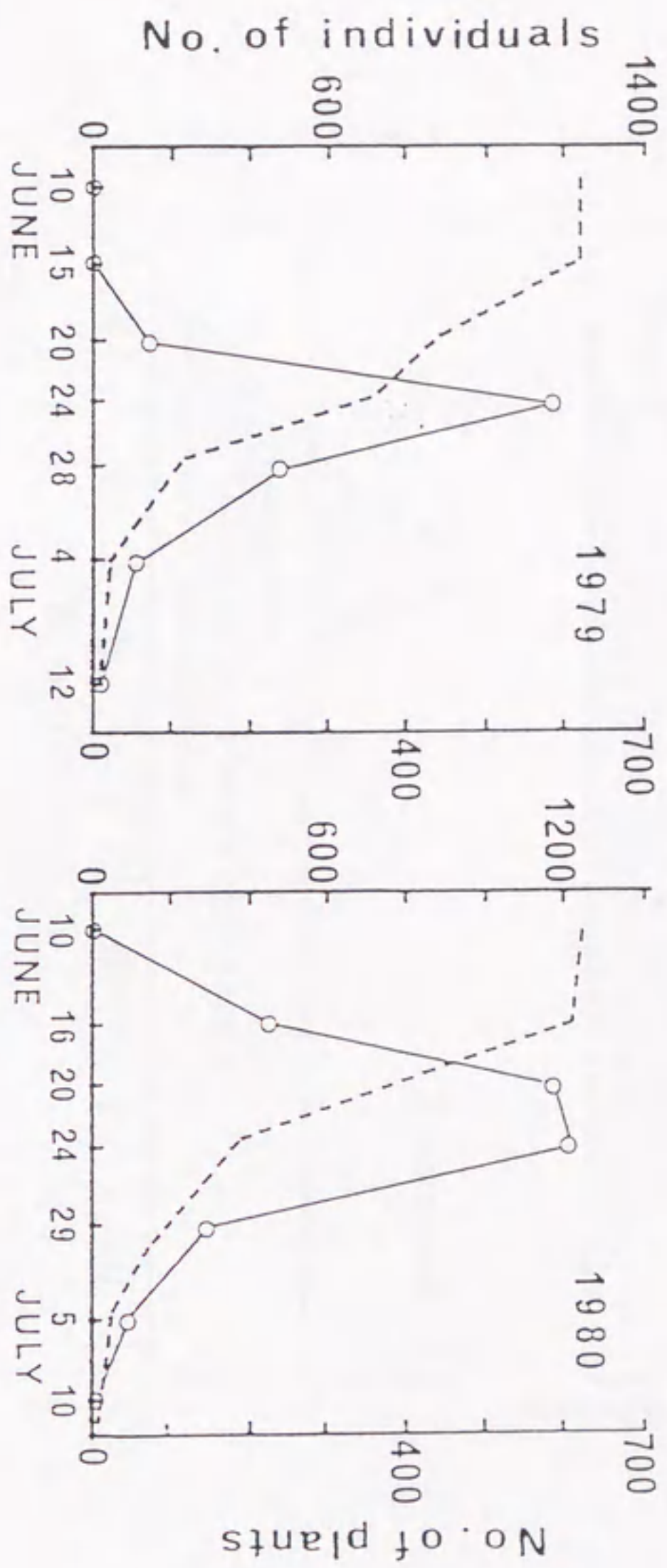


Fig. 13. Seasonal changes in the number of deadly nightshade as food plant (----) and the number of 4th instar larvae of *E. yasutomii* (O).

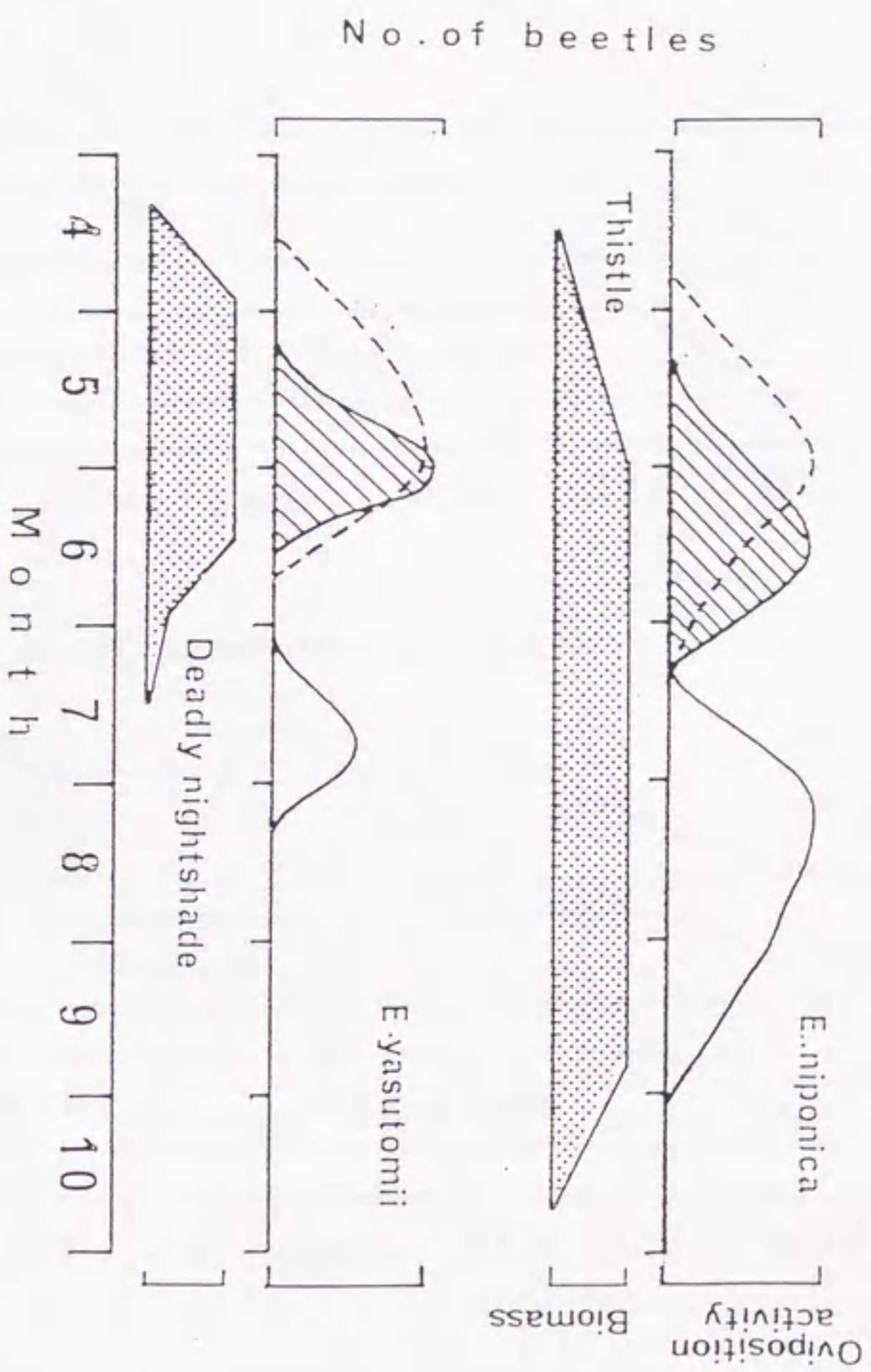
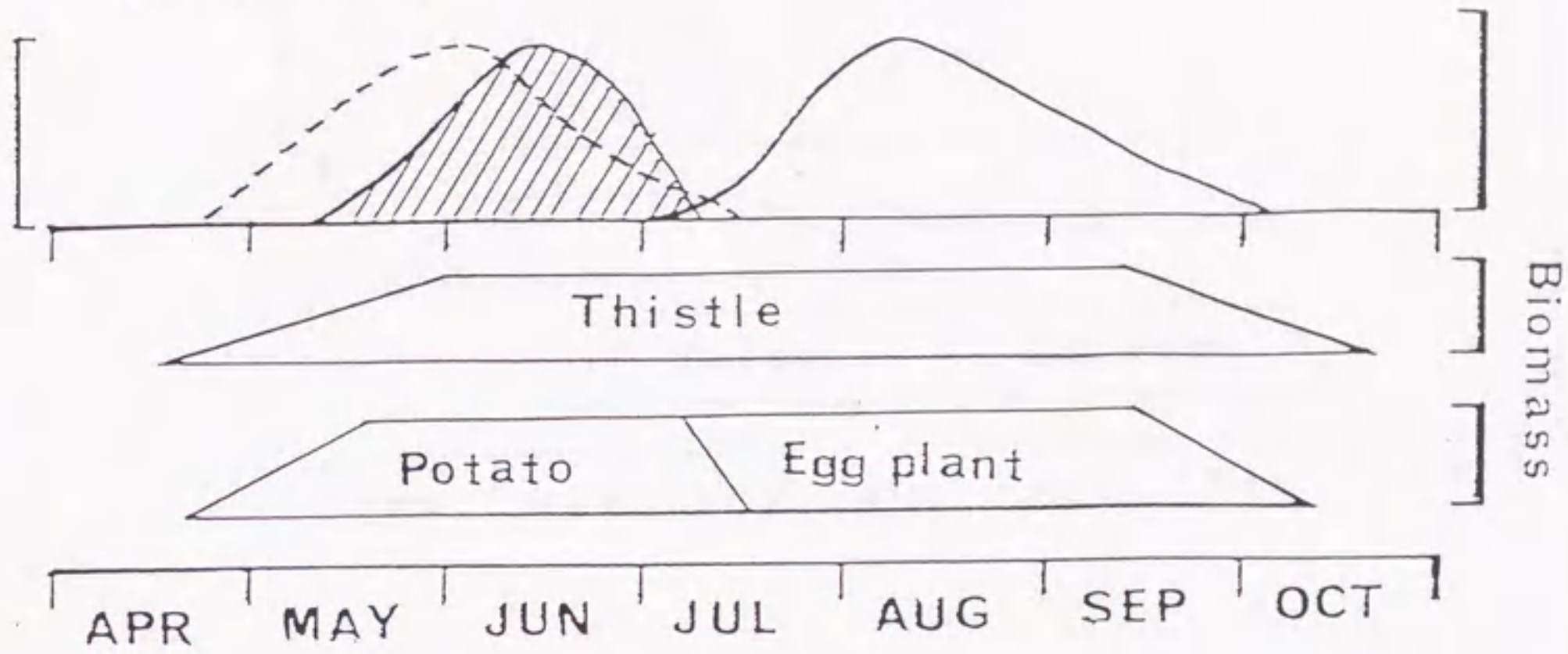


Fig. 14. Schematic representation of the life cycles of *E. niponica* and *E. yasutomii* in relation to the seasonal changes in the biomass of host plants.
 -----: Overwintered adult, _____: Newly emerged adult,
 Shaded area: Oviposition activity, Dotted area: Biomass of host plant.

E. niponica at Ohshika, Nagano



E. niponica at Kawadodani, Shiga

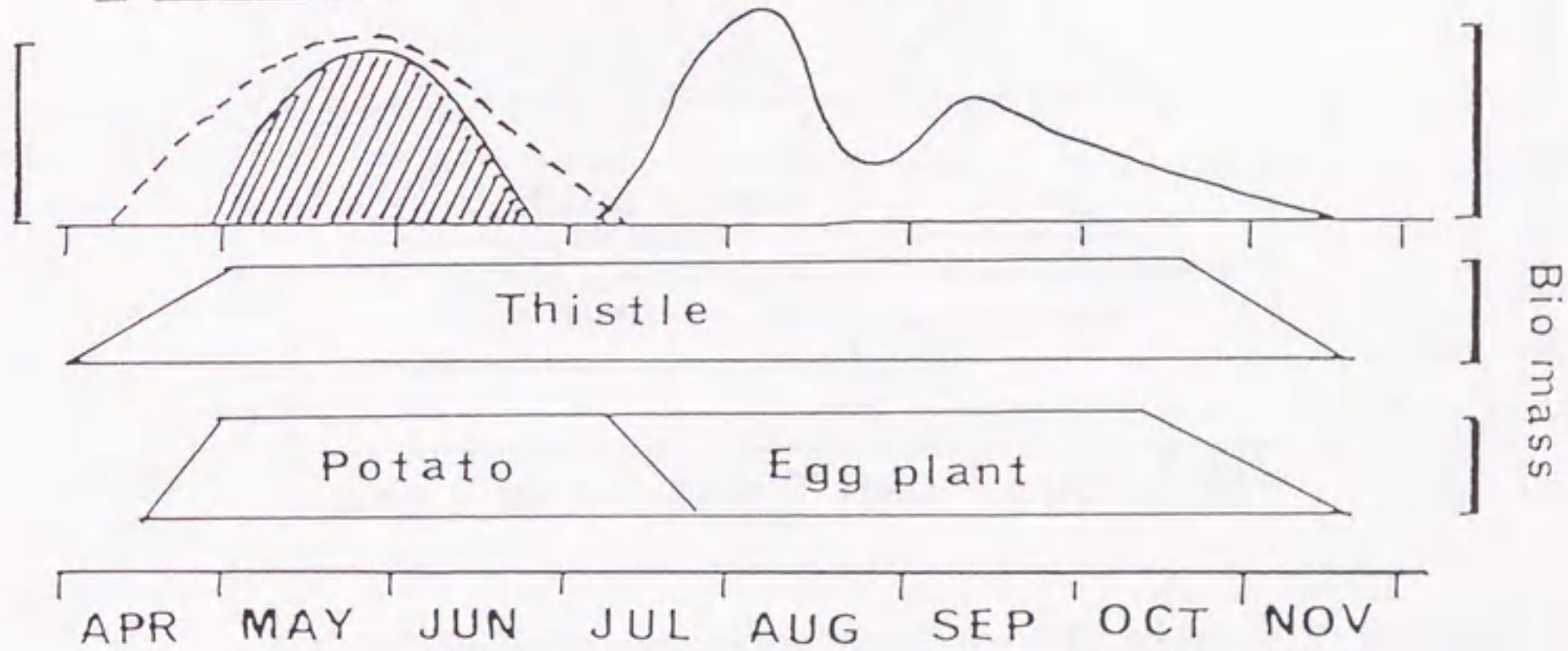


Fig. 15. Schematic representation of the life cycles of *E. niponica* at Ohshika, Nagano (upper) and at Ibuki, Shiga (below) in relation to the seasonal changes in the biomass of host plants.
 ----: Overwintered adult, ———: Newly emerged adult,
 Shaded area: Oviposition activity.

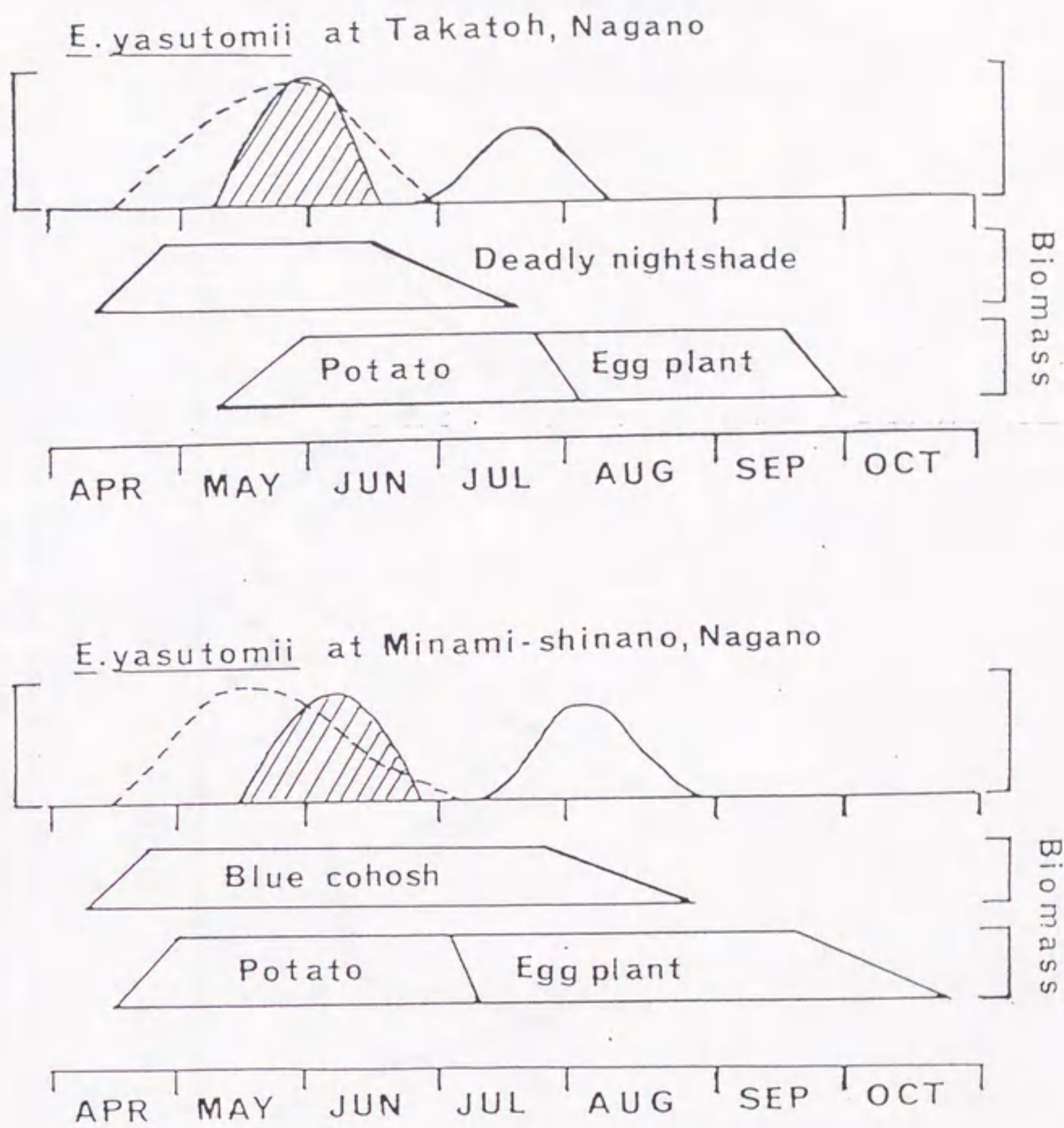


Fig. 16. Schematic representation of the life cycles of E. yasutomii at Takatoh (upper) and at Minami-shinano, Nagano (below) in relation to the seasonal changes in the biomass of host plants.

----: Overwintered adult, — : Newly emerged adult,
 Shaded area: Oviposition activity.

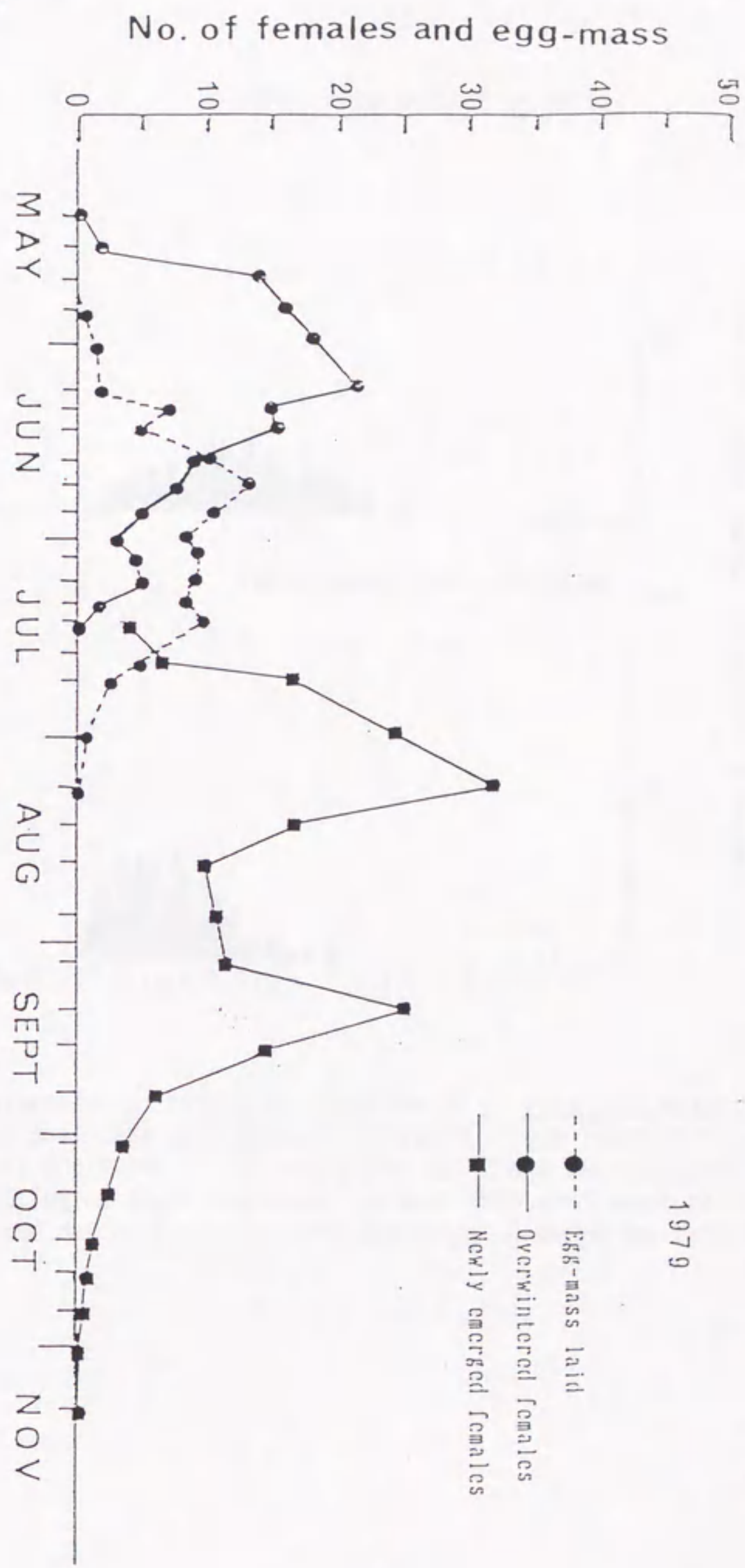


Fig. 17. Seasonal changes in the number of female beetles and egg-masses laid of *E. vigintioctomaculata* on potato and egg-plant fields at Minami-ninowa, Nagano in 1979.

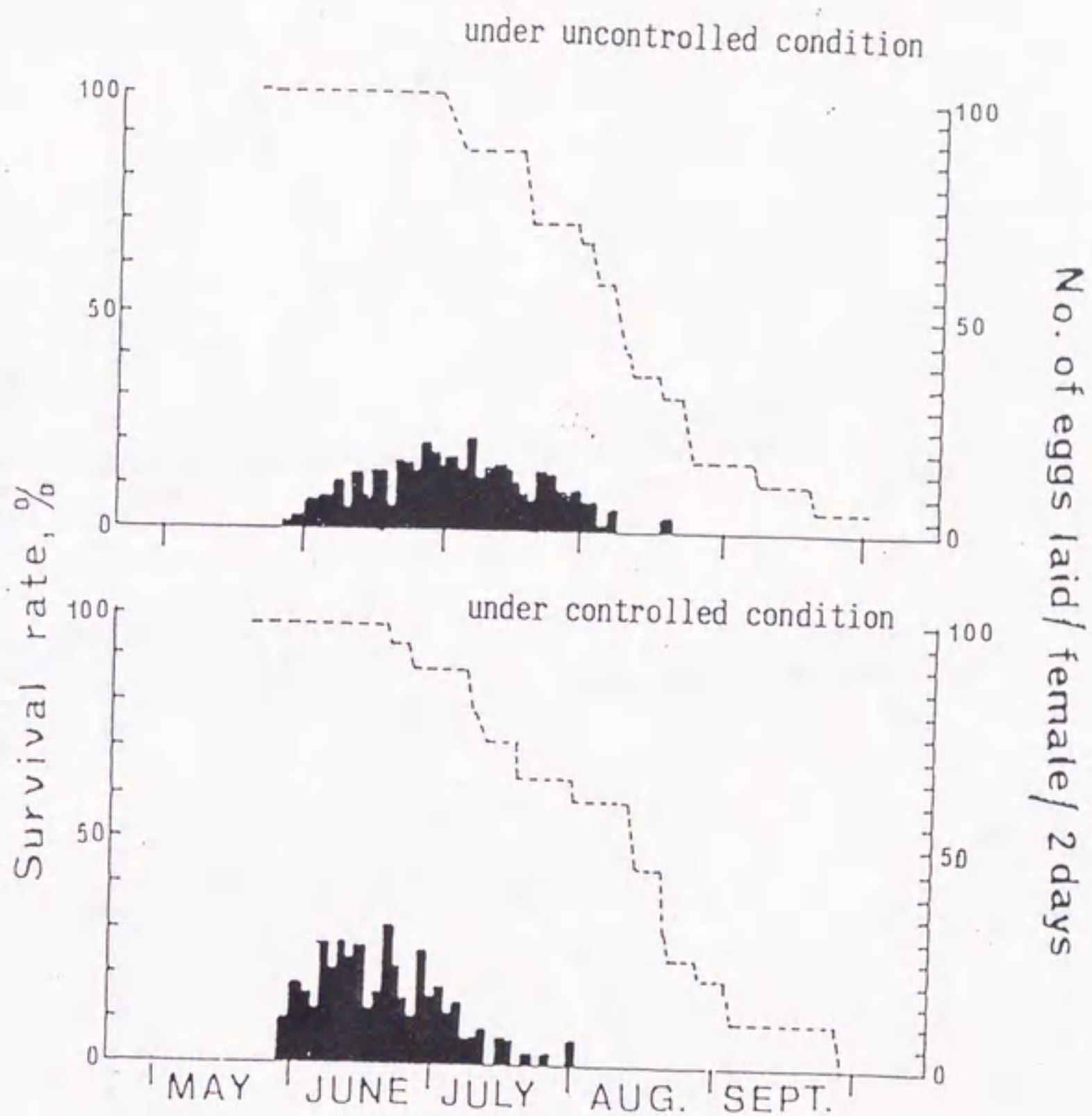


Fig. 18. Survivorship and fertility schedules of *E. vigintioctomaculata* reared on potato leaf under uncontrolled (room temperature and natural photoperiod) and controlled (23°C and 16L-8D) conditions. The histogram shows the number of eggs laid per female per two days and dotted line shows the survivorship curve for females.

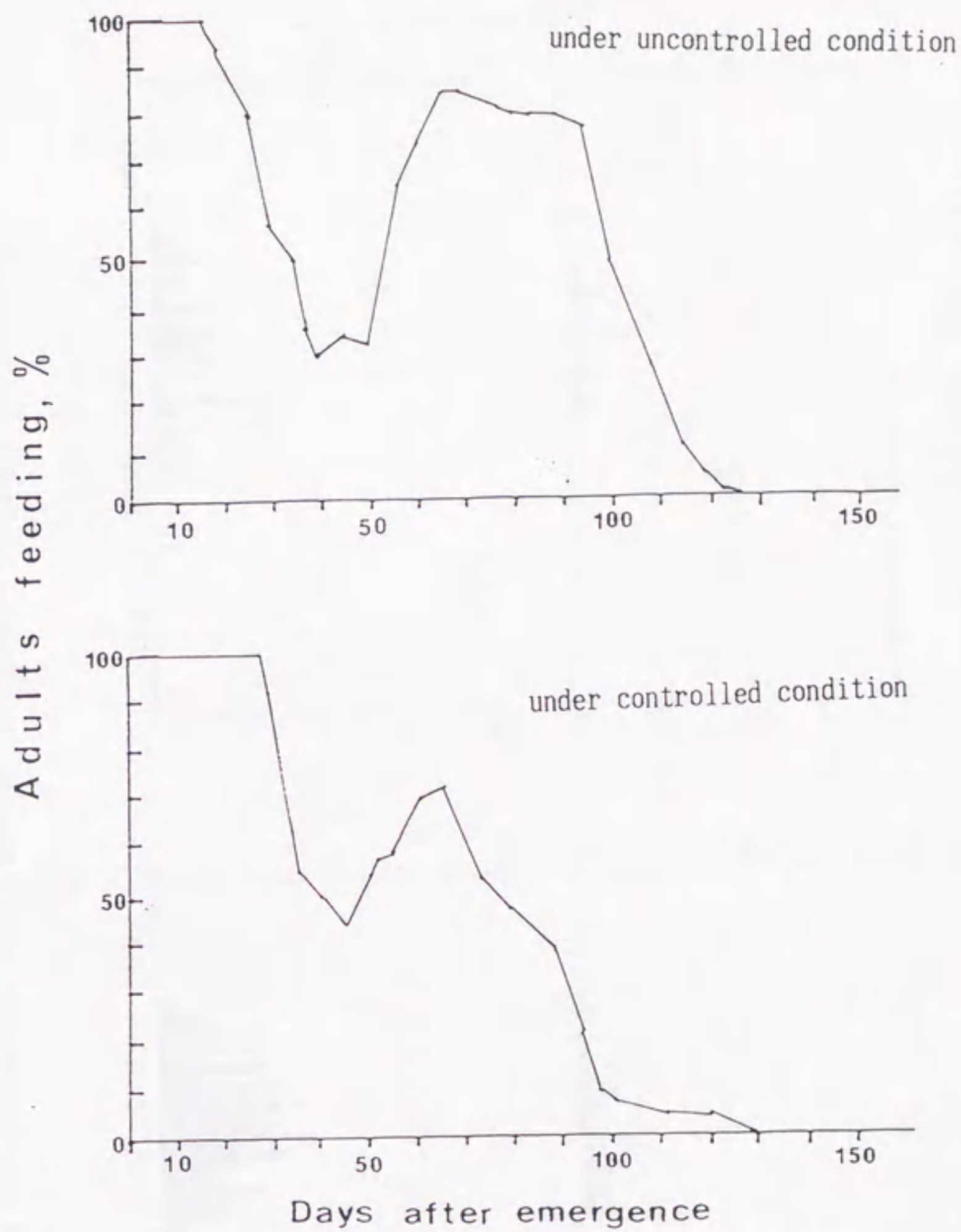


Fig. 19. Pattern of feeding activity after emergence to hibernation of the unmated females of *E. vigintioctomaculata* under uncontrolled (room temperature and natural photoperiod) and controlled (23°C and 16L-8D) conditions. Vertical axis shows the percentage of individuals feeding on leaf at the day.

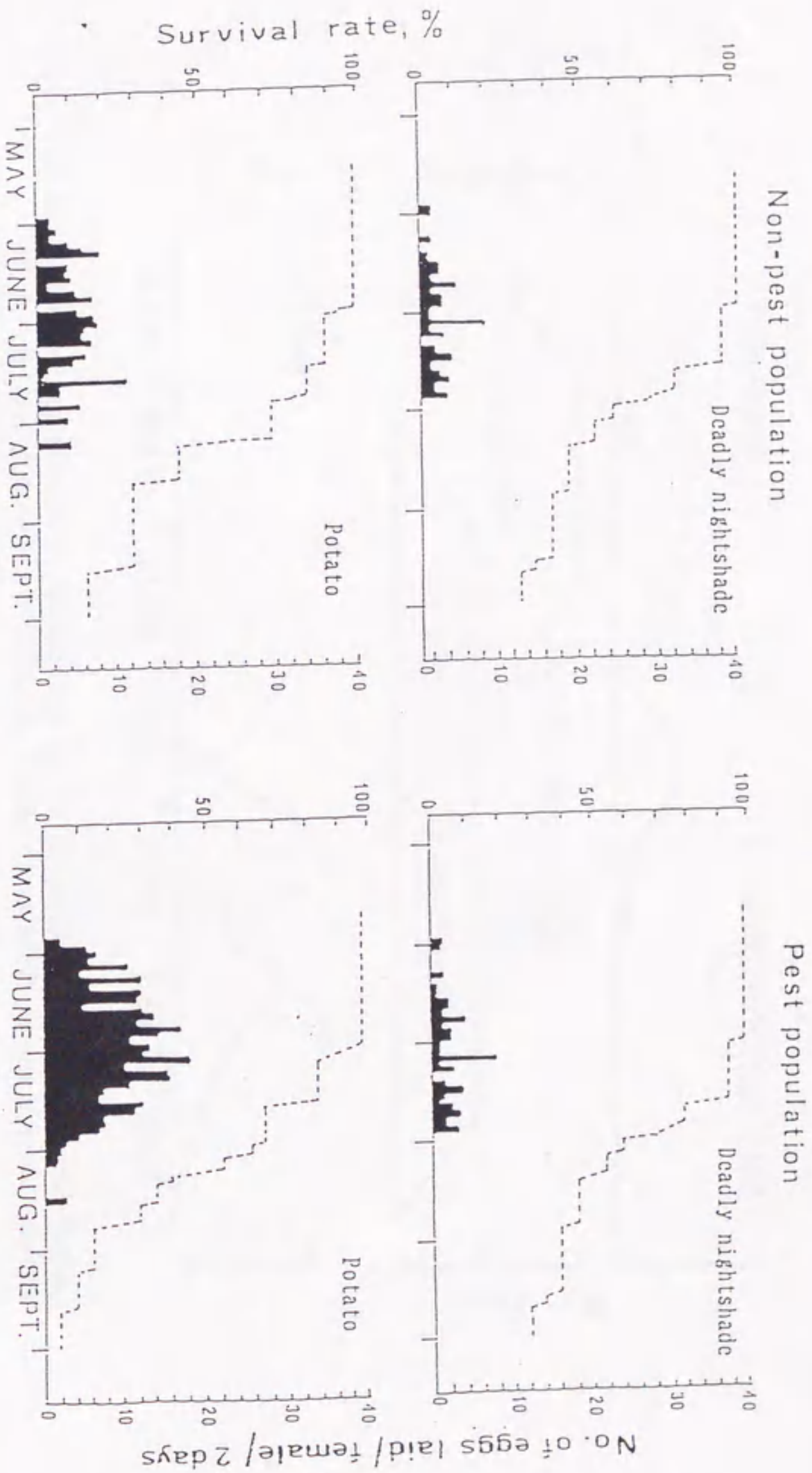


Fig. 20. Survivorship and fertility schedule of non-pest (left) and pest (right) populations of *E. vigintioctomaculata* reared on deadly nightshade (upper) or potato (below) leaves. The histogram shows the number of eggs laid per female per two days, and dotted line shows the survivorship curve for females. Rearing condition: uncontrolled condition in the room.

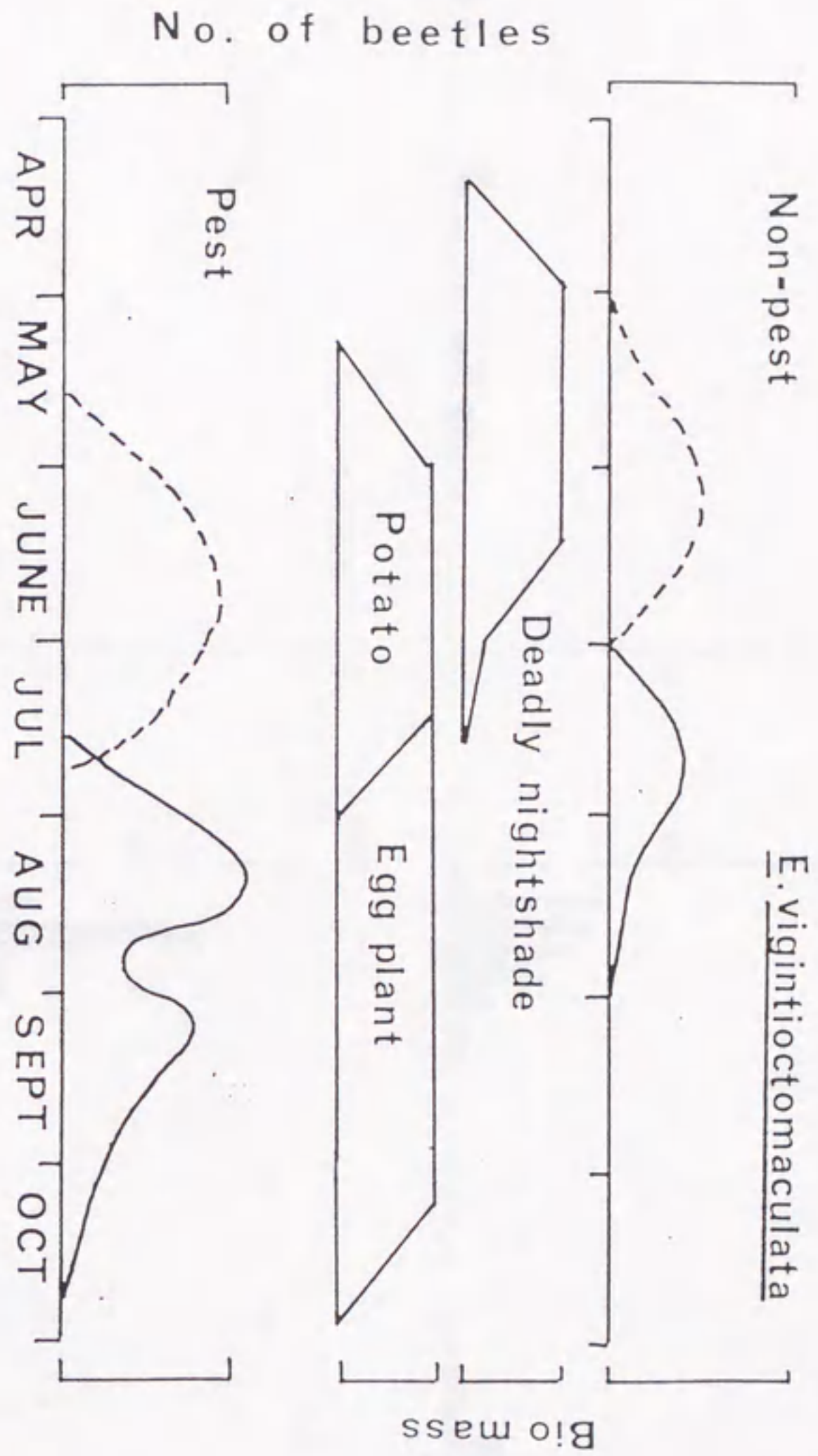


Fig. 21. Schematic representation of the life cycles of non-pest (upper) and pest (below) of E. vigintioctomaculata at Takatoh, Nagano in relation to the seasonal changes in the biomass of host plants.
 -----: Overwintered adult, ———: Newly emerged adult.

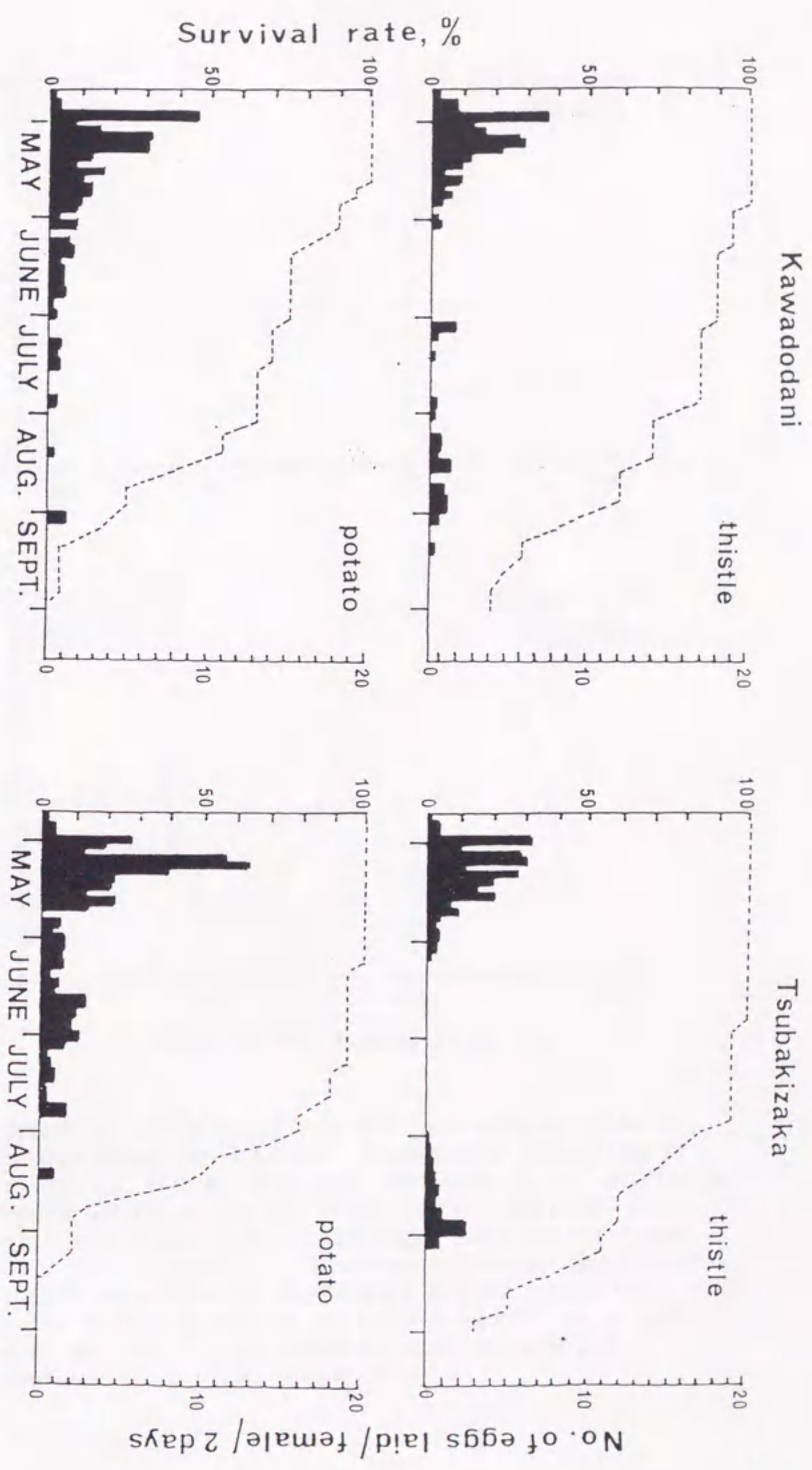


Fig. 22. Survivorship and fertility schedule of non-pest (Kawadodani) (left) and pest (Tsubakizaka) (right) populations of *E. niponica* reared on thistle (upper) or potato (below) leaves. The histogram shows the number of eggs laid per female per two days, and dotted line shows the survivorship curve for females. Rearing condition: 25°C, 16L-photopase.

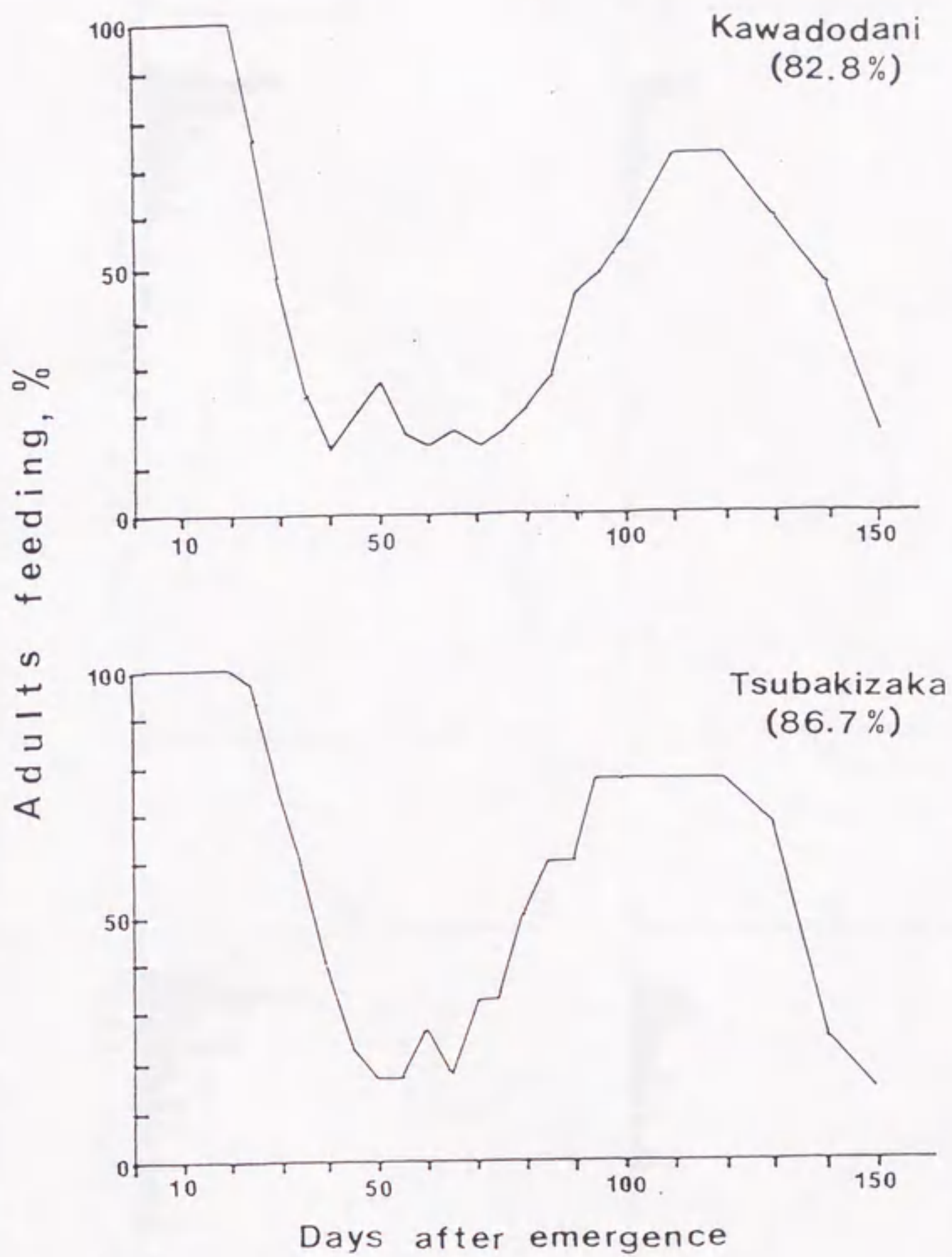


Fig. 23. Pattern of feeding activity of the newly emerged females of non-pest (Kawadodani) and pest (Tsubakizaka) populations of *E. niponica*. Vertical axis shows the percentage of individuals feeding on leaf at the day. Proportion of individuals with estivation is indicated in parentheses under the place name. Pupae were collected from Kawadodani and Tsubakizaka fields in early July 1990, and thirty newly emerged females were reared on thistle leaf for the non-pest population, or egg-plant leaf for the pest population under the constant conditions of 23°C, 16L-photophase.

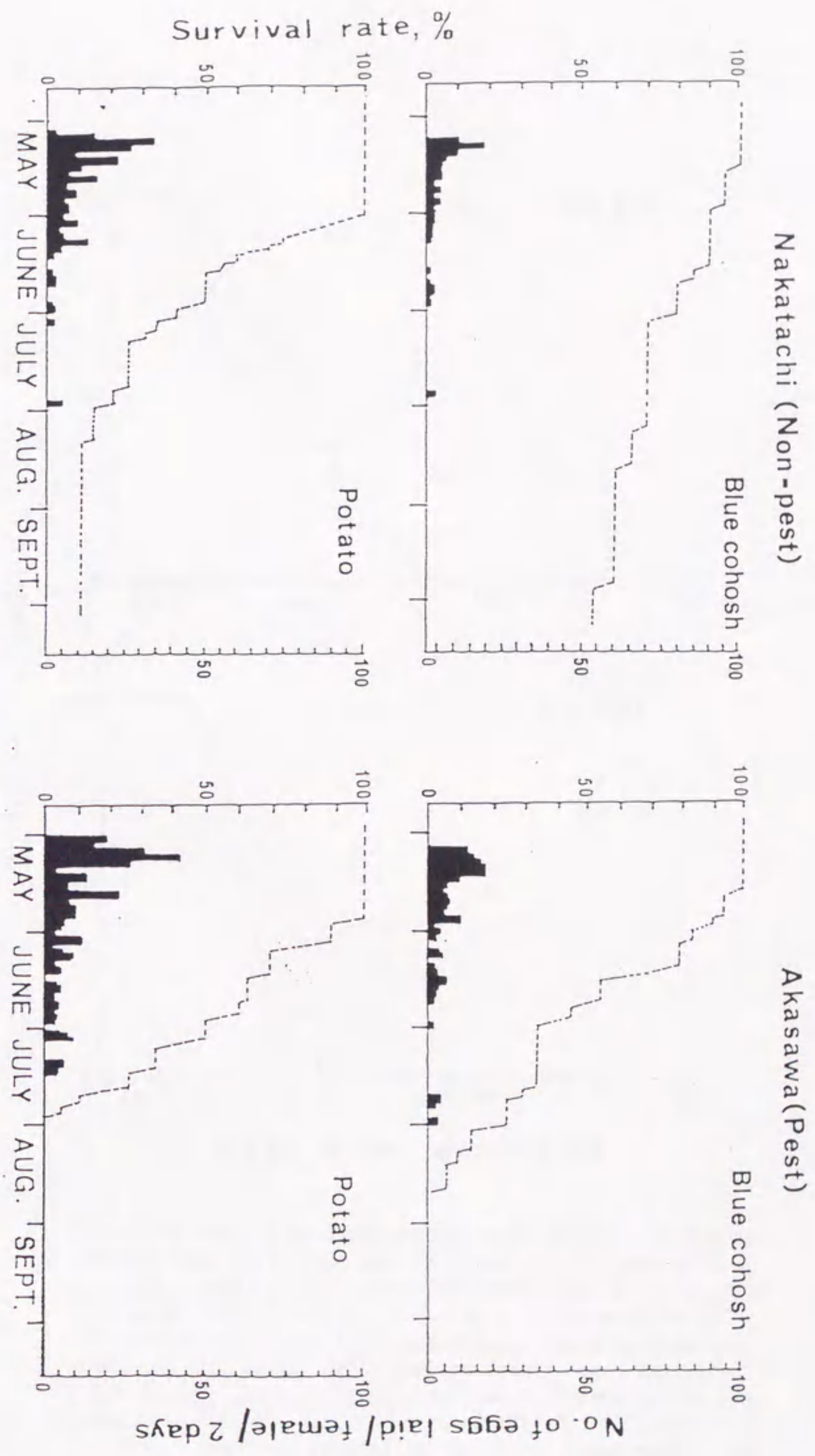


Fig. 24. Survivorship and fertility schedule of non-pest (Nakatachi) (left) and pest (Akasawa) (right) populations of *E. yasutomii* reared on blue cohosh (upper) or potato (lower) leaves. The histogram shows the number of eggs laid per female per two days, and dotted line shows the survivorship curve for females. Rearing condition: 23°C, 16L-photopase.

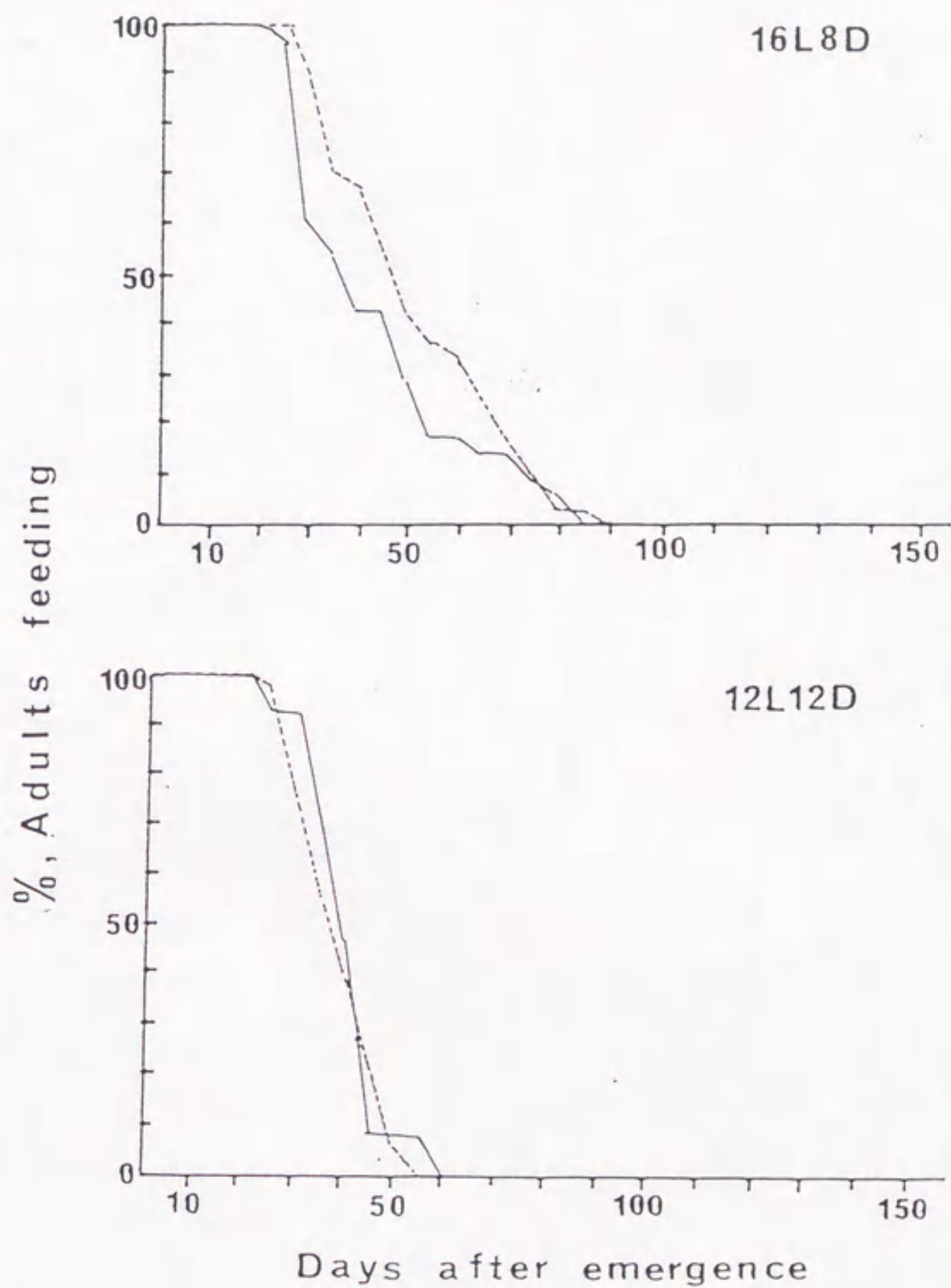
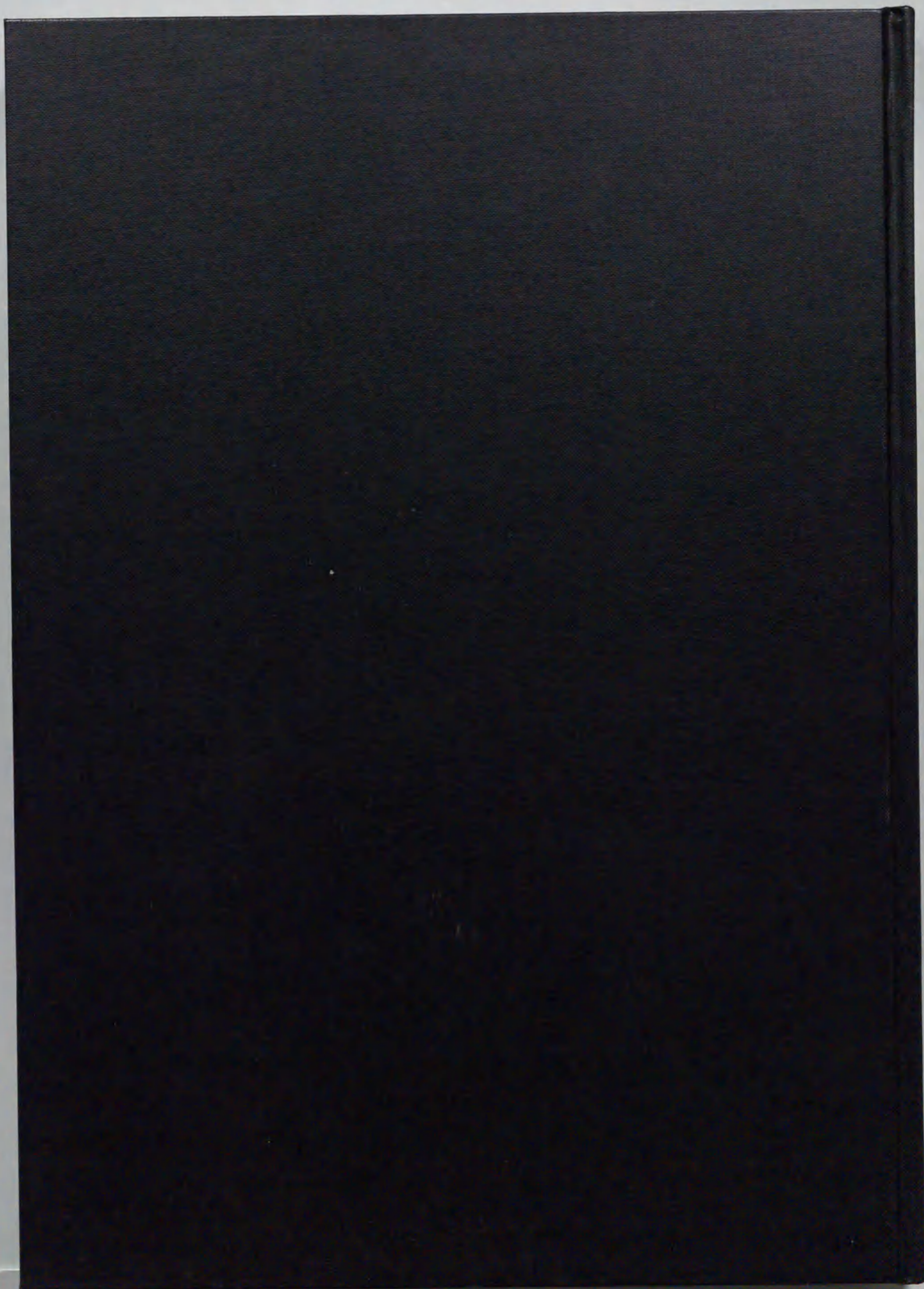


Fig. 25. Pattern of feeding activity of the newly emerged females of non-pest (Nakatachi) and pest (Akasawa) populations of *E. yasutomii*. Vertical axis shows the percentage of individuals feeding on leaf at the day. Pupae were collected from Nakatachi field in mid July, and Akasawa field in late June 1989, and each thirty newly emerged females were reared on fresh leaf of *Solanum nigrum* under two different photophase conditions [16L-8D, 23°C (upper) and 12L-12D, 23°C (below)].
 — non-pest population, - - - - - pest population



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

