

キンモンホソガで発見された群飛行動とその意義

青森県りんご試験場* 関 せき 田 たのり 徳 お 旗 旗 雄

はじめに

キンモンホソガの成虫密度（最終世代では蛹密度）と次世代の卵までの増加率との間には負の相関が見られ、密度が高ければ高いほど増加率が低下する（関田, 1991）。しかし、ある世代の成虫と次世代の卵までの間の推移を説明するために必要な成虫の性比、交尾率、成虫の日別生存率と産卵数などの相互関係や密度との関係はまったく解明されていない。そのため、卵から成虫に至る生存過程に関する知識に比較すると、成虫から次世代の卵に至る増殖過程に関する知識は極めて貧弱である。

合成フェロモンの利用が可能になったので、それを活用することによって、キンモンホソガの発生予察や防除はもとより、増殖過程や寄生者との相互関係に関する研究も飛躍的に進展することが期待された（関田, 1991）。しかし、発生予察や交信かく乱法としての利用など防除への活用では大きな進展が見られたものの、増殖過程や寄生者との相互関係など生態学的な問題解明への活用には見るべきものはなかった。その理由の一つに、成虫の行動そのものが不明のため、調査や実験はおろか、その計画立案さえできなかつたことがあげられる。

本稿はキンモンホソガの群飛の生物的な意義を探ることに主眼をおいたが、これが増殖率の密度依存性の解明や成虫の行動に関する研究に新しい糸口を提供することを期待したい。

I 発見のきっかけ

リンゴの樹が伐採され、放棄されているリンゴ園と道路の境界に20本ほどのカイドウが藪状に密集しており、これらの樹冠にヤマブドウが覆い被さっているのを以前から知っていた。このヤマブドウは普通のものよりもかなり小粒で、食べられそうもなかつたので、口にしたことはなかつた。1999年9月の初めにキノコ研究会の仲間とここを通つた際に、これは果実酒に適することや隔年結果性が低いことなどを教わつた。9月半ばの早朝に

温泉へ行く途中、熟しているかどうかを調べるために、少し遠回りをしてここに立ち寄つてみた。黒く熟しているものもあったが、同じ房の中にまだ緑色のものも混じつており、熟度のバラツキが大きいように思われた。黒く熟した一粒を試してみたところ、身震いするほど酸っぱくて、このブドウに対する関心は一気にしぶんだ。車に戻ろうとして帰りかけたときに、小さなガガカイドウの樹冠近くで蚊柱のように密集し、上下に飛翔運動を繰り返しているのが目に入った。キンモンホソガのようだったので、ネットを持参して翌朝も訪れた。この日も群飛していたが、上下・左右に波状の運動を繰り返すだけで、前日のような「蚊柱」にはならなかつた。ネットで採集し、実体顕微鏡で調べたところ、キンモンホソガに違ひなかつた。本当の蚊柱はオスによって形成され、これに飛び込んでくるメスを捉まえるための配偶行動の一環である（BECK, 1968）。キンモンホソガの増殖過程に見られる密度依存性の解明にまったく取り組んでこなしたことに対して長い間後ろめたさのようなものを感じていたことと、機会があれば成虫に関する研究に取り組んでみたいと思っていたこともあつたので、群飛と交尾との関連を想定し、調査を継続することにした。

II 1年目の観察でわかったこと

その後数日間調査したが、最初に見た「蚊柱」のようなコンパクトな群飛は見られず、2日目に見たような上下・左右の波状の群飛だけが毎日見られた。この群飛は日の出ころの早朝に限られ、それ以外の時間には見られなかつた。群飛している成虫をネットで採集し、その性比を調べたところ、すべてオスであった。また、藪の中に潜り込んで樹冠内部を調べたところ、オスは見られたが、交尾中の対はもちろん、メスはまったく見られなかつた。これは季節が遅かつたためと考えられた。この調査から、この群飛はオスだけによって構成され、メスの存在とは独立なオス固有の概日リズムであると考えられた。また、当初想定した交尾との関連を指摘するデータは得られなかつた（SEKITA, 2000）。

III 2年目の観察と実験からわかったこと

前年の調査でメスが見られなかつたのは、時期が遅かつたためと考えられたので、2年目には早い時期からの

Swarming Activity of *Phyllonorycter Ringoniella* and its Biological Significance. By. Norio SEKITA

(キーワード：リンゴ、キンモンホソガ、群飛、交尾、性比)

* 現在：青森県農業試験場

調査を計画した。しかし、前年に調査したカイドウでは密度が低くなってしまっており、8月下旬に数回下見をした際に2,3匹がときどき飛ぶだけで、群飛は見られなかった。キンモンホソガが害虫化したのは1960年代であり(山田ら, 1970), それ以前には低密度で推移していた。したがって、このように群飛に至らないのが正常の状態であり、群飛は異常な状態なのかもしれない。しかし、その時の興味は群飛だったので、発生の多い場所を探していた。適当な場所が見つからず、なかばあきらめかけていたが、8月下旬に別の調査で傾斜地にある一般生産者のリンゴ園を訪れたところ、キンモンホソガが大発生していた。簡単な調査をした結果、食組織型幼虫によるマイン数が1葉当たり7程度で、前年調査したカイドウにおける密度の約2倍であった。葉の分解調査でも寄生蜂などによる死亡がそれほど高くはなかったので、成虫密度はかなり高いと思われた。そこで、翌日からここで調査と試験を行った(SEKITA, 2002)。

1 飛翔時間

8月31日から9月30日までの1か月間、早朝に群飛を観察した。この時期は青森県では成虫の密度が最も高い第3世代の羽化期から第4世代の幼虫期に相当する。日の出時刻は8月31日が5時02分、9月30日が5時32分であり、この間に30分遅くなった。

図-1に8月31日から9月3日における観察例を示した。ここでは便宜的に飛翔行動を次のスコアで示した。すなわち、0=飛翔しない; 1=飛んだり降りたりの状態～小さな群飛; 2=樹冠を覆うほど大きな群飛。

東の空が白み始めると成虫が葉の表面に表れ、触覚をひっきりなしに動かしながら歩き始めた。その後、飛んだり降りたりを繰り返しているうちに、降りるものが少なくなり、小さな群飛となった。さらに時間が経つと、

群飛が大きくなり、園地全体の樹冠を覆うほど大きな群飛になった。群飛中に個々の成虫が飛んでいる範囲はそれほど広くはなく、樹の風下で樹冠に向い、幅2m、高さ1m程度の限られた範囲を上下・左右の波状にホバリングした。群飛の継続時間は30分程度であったが、雨が降っている場合には例外なく長くなかった。図-1に示した9月3日は暴風雨であり、この場合には約1時間継続した。客観的なデータを提示できないが、降雨の日に群飛している成虫はなんとなく生き生きとしており、水分の補給により活性化すると思われた。

群飛がしばらく続くと、やがて葉に降りるものが多くなり、葉に降りた後に再び飛び立つこともあったが、その飛び立ちも次第に減少した。葉に降りたものはやがて葉の裏に見えなくなってしまった。

群飛をしている間に、ときどき数十匹の成虫が小枝に向かい密集して飛翔し、上下運動を繰り返すのが見られた。このような枝には求愛行動をしているメスか交尾中の対が必ず見られた。したがって、このような集中的な上下運動はメスに対する直接的な定位飛翔とみなされる。前年、最初に見た「蚊柱」もこれであったと判断される。

2 性比

成虫を、A)樹冠内部にいるものと、B)群飛しているものに分け、さらに前者は、A-1)群飛の時間帯とA-2)静止時間帯に分けて採集し、性比を求めた(表-1)。

樹冠内部におけるメスの割合は、群飛の時間帯では33.5% (範囲25.8~60.0%), 静止時間帯では29.0% (範囲9.9~58.3%) であった。

群飛している成虫の調査は11回行ったが、9回の調査ではメスは採集されなかった。メスが採集されたのは2回だけであり、全採集数に対するメスの採集数の比は

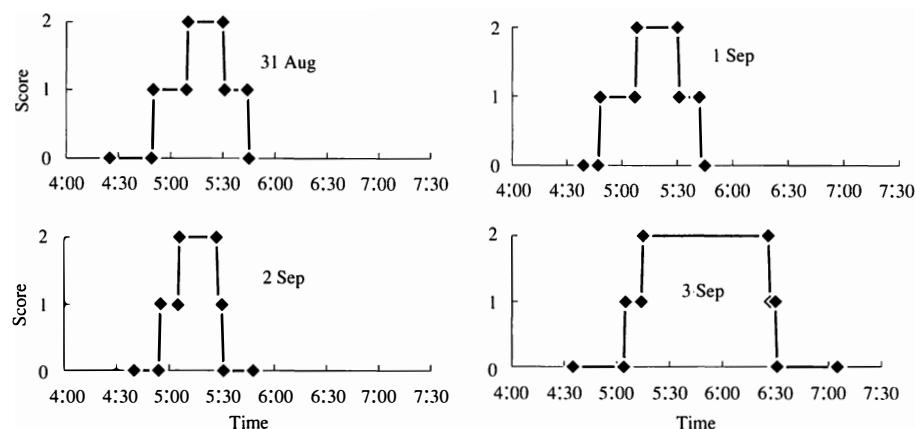


図-1 キンモンホソガにおける飛翔行動の時間的推移

それぞれ 275:2 および 54:2 で、メスの数は極めて少なかった。メスが採集されたのは偶然の結果と考えられ、群飛はオスによって構成されるという前年の結果と一致した。

以上の結果から、メスは樹冠内に常にいるが、群飛には参加せず、オスだけが群飛すると結論できる。

3 群飛成虫のおとり成虫への反応

細かな目の網で両端に蓋をしたブリキ製の筒（長さ 5.5 cm、直径 7 cm）に処女メス、交尾したメス、オスあるいは合成性フェロモンを入れて樹冠内に吊るし、群飛している成虫の反応を見た。成虫の反応は次のスコアによって評価した。すなわち、0=反応なし；1=2, 3 匹の飛翔；2=2, 3~10 匹；3=10~100 匹、4=100 匹以上。

9月8日の事例を図-2に示した。この事例では、処女メスを2匹入れた筒と性フェロモンを入れた筒にはほぼ同じ程度反応し、最高時には100匹以上が筒の風下でホバリングした。また、交尾したメスやオスにも反応が見られ、最高時には数十匹の成虫が集中した。

オス成虫に対して群飛しているオス成虫が反応を示すことは別の日の調査でも認められたことから、偶然の結

果とは考えられない。網の目が細かく、筒の中にいる成虫を外から見ることはできないと思われる所以、オスに対する反応が視覚によるとは考えにくい。集団形成を促す集合フェロモンのようなものをオス成虫が放出している可能性があり、生化学的な視点からの研究が必要である。また、オスの入った筒とメスや性フェロモンの入った筒に対する反応はほとんど同じであった。

筒に対する反応パターンは、小枝で求愛行動をしているメスに対する反応パターンと同じであった。しかし、小枝のメスに対する反応時間は長くても数十秒で終わつたのに対し、筒に対する反応は図からも明らかなように長い間続いた。小枝では、交尾が成立するとメスからの性フェロモン放出が停止するのに対し、筒内の成虫はフェロモンの放出を継続するために、反応時間にこのような大きい違いが生じたと考えられる。別の見方をすると、フェロモンを放出するメスは群飛しているオスにすぐに見つけられるとみなされる。

図に示した例では、交尾したメスに対する反応は処女メスに対する反応よりも低かった。しかし、日によっては逆の場合もあり、また、メスは複数回の交尾も可能であることから、交尾したメスと処女メスとの間には性フェロモンの放出に基本的な違いはないと考えられる。

4 交尾時刻

一日のうちのさまざまな時間に樹冠内の成虫を対象に交尾対を調査した。この調査結果をもとにして時間帯別の交尾率を求め表-2に示した。群飛が始まる前には1回だけしか調査しなかったが、交尾対を発見できなかつた。群飛中には12回調査したが、いずれの場合にも交尾対が確認され、平均交尾率は31.7%（範囲12.2~58.5%）であった。群飛が終了した直後には

表-1 樹冠内部および群飛中の成虫の性比

採集対象	調査回数 ^{a)}	成虫数	性比（メス比）	
			平均	範囲
樹冠内部				
群飛の時間帯に採集	5	398	33.5	25.8~60.0
静止時間帯に採集	11	1,005	29.0	9.9~58.3
群飛中	11	1,261	0.3	0.0~3.7

^{a)}異なる日に行った調査の合計回数。

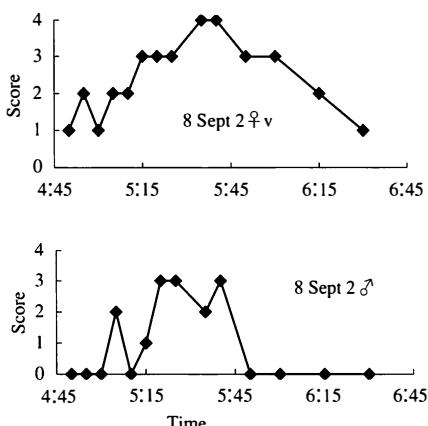


図-2 キンモンホソガ群飛成虫のおとりトラップへの反応
v=処女メス；m=交尾したメス；ph=性フェロモン。

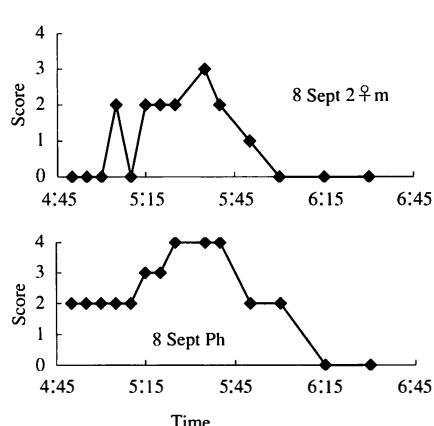


表-2 キンモンホソガの時間帯別の交尾率

時間帯	調査回数 ^{a)}	成虫数	交尾率	
			平均	範囲
群飛前	1	144	0.0	0.0
群飛中	12	1,806	31.7	12.2-58.5
群飛直後	4	774	0.6	0.0-1.9
日中	6	1,576	0.0	0.0

^{a)} 異なる日に行った調査の合計回数。

表-3 キンモンホソガのメス成虫の交尾率と交尾回数の推移

時 期	メス 成虫数	交尾率 (%)	交尾回数 (精包数)				
			0	1	2	3	平均
8月 30 日～9月 1 日	184	71.7	52	125	7	0	0.2
9月 7 日～9月 9 日	157	82.8	27	98	32	0	1.0
9月 15 日～9月 29 日	84	98.8	1	53	23	7	1.4

0.6% (範囲 0.0~1.9%) に激減し、日中にはまったく見られなかった。

この結果から、交尾は群飛の時間帯に行われ、群飛が終わるころにはほぼ終了するとみなされる。

5 交尾メス率の変化

採集したメスを解剖し、精包の数によって交尾率と交尾回数を調べた (表-3)。9月の初めころの交尾率は72%であったが、9月上旬には82%，9月中旬以降はほとんどのメスが交尾していた。また、時期の経過に伴って、交尾回数も多くなつた。

おわりに

キンモンホソガの群飛には二つの飛翔パターンが見られる。これらは交尾に至る過程における二つのフェーズに対応し、異なる機能を持っていると考えられる。

第1は多数の成虫が樹の近くの風下で樹冠に向かって上下・左右の波状に飛翔する。これはメスの存在とは独立なオス固有の概日リズムであり、比較的広い範囲を反復的に飛翔することによって、メスから放出される性フェロモンの流れを探知する機能を持っていると考えられる。図-1のスコア1と2の違いは、個体によって飛び立つ時間や降りる時間が平均よりも早いか遅いかといった概日リズムの個体変異によるものであり、基本的な違いではないとみなされる。

第2のフェーズはメスからの性フェロモンの流れを探知した後の反応であり、メスとの直接的な接合のための

飛翔と考えられる。

この仮説の妥当性は交信かく乱剤と成虫モニタートラップの利用によって解明できると思われる。第1のフェーズがオス固有の概日リズムであるとすれば、交信かく乱剤の影響を受けないはずである。したがって、交信かく乱剤を処理した場合でも、第1のフェーズの群飛は見られるはずである。一方、交信かく乱剤の効果は高いので、第2フェーズの飛翔は起こりにくい。したがって、モニター用のトラップへの反応は低いはずである。

ところで、この調査期間中に第2のフェーズを目撃したのは5回だけであった。このフェーズは長くても数十秒しか続かないことで、見落としありあり、また、目の届かないところでも起こったことは否定できない。しかし、ほぼ1か月の調査から、大部分の成虫は第1のフェーズの飛翔だけで終わり、第2のフェーズに進むのはほんの一部に過ぎないという印象を受けた。一方、交尾率の調査によると、オスとメスを合計した成虫の約32%の個体が毎朝交尾した。観察からの印象と交尾率との間には大きな隔たりがあるように思われる。オスが群飛している時間帯における樹冠内での性比のデータ (表-1) から明らかなように、樹冠内にいる成虫の約76%がオスであった。これは他のオスが群飛している間に、群飛に参加しないオスがいることを意味する。他の時間帯に静止している成虫は触角を体の両側に付け、動かさないのに対し、群飛の時間帯に樹冠内部にいる成虫は、触角を前方・上方に立て、ひっきりなしに動かしており、歩行しているものも見られた。このことから、交尾が成立するための経路には、飛翔を伴わない、歩行による直接的なものもあるようと思われる。オスの立場から見ると、低密度のためメスが広い範囲に薄く散らばっている場合には、メスから放出される性フェロモンの流れを飛翔によって探索するのが効率的であるのに対し、高密度のためメスが簡単に見つかる場合には、歩行や小さなジャンプによって探索することが効率的であると考えられる。この疑問は、増殖率の密度依存性はもとより、交信かく乱法の有効性にも直接関わるので、今後の解明が必要である。

引 用 文 献

- 1) BECK, S. D. (1968) : *Insect Photoperiodism*, Academic Press, New York and London, 288 pp.
- 2) 関田徳雄 (1991) : 青森りんご試報 27: 1~98.
- 3) SEKITA, N. (2000) : *Appl. Entomol. Zool.* 35(4): 481~485.
- 4) _____ (2002) : *ibid* 37(1): 51~59.
- 5) 山田雅輝ら (1970) : 青森りんご試報 14: 1~146.