

マツノキハバチの生活環調節機構(予報)

池島 弘典*・中村 元太*・森本 尚武*

序 論

マツノキハバチ(*Neodiprion sertifer* Geoffroy)は、マツ類を食害する害虫として有名である。本種には約1,000 mの標高差によって地理的に隔離されている2型が存在する。すなわち、一方は2,600 m以上の高標高地に生息し、幼虫期にハイマツを食害するいわゆる「高山型」マツノキハバチ(以下「高山型」と略す)であり、他方は1,600 m以下の低地及び平地に生息し、アカマツ、クロマツなどを食害するいわゆる「低地型」マツノキハバチ(以下「低地型」と略す)である。

ところで、この両型は、卵及び繭の休眠形態を異にして化性を調節し、「高山型」は2年1世代型「低地型」は1年1世代型となってそれぞれの環境に適応している。このような生活環の違いから奥谷・伊藤(1957)は両型を“生態種”ではないかと考えている。また、日高(1964)は高山帯の幼虫を平地へ持ち帰って飼育してみたところ、8月末に生じた前蛹がその年のうちに羽化したことから、高山帯における前蛹越冬は前蛹の発育が低温によって抑制されるため、両型は同様の“生理的種”の可能性があると考えている。さらに中村・森本(投稿中)は両型の間に生態的な違いだけでなく、形態的にも差がみられることから“生態種”よりさらに進化の進んだ“亜種”としての位置づけを考えている。しかし、現在

までのところ両型を比較する資料はまだ十分とは言えず、もっといろいろな角度からの比較を行う必要がある。

そこで本論文は両型の化性の違いを引起こしている要因を明らかにしようと試みたものである。つまり、休眠の誘起と覚醒に対して主要な要因として働く温度と日長について、幼虫期及び繭期にこれら要因をいろいろの組合せで処理し、両型の生活環の違いを決定する繭期の休眠個体の出現率を調べてみた。

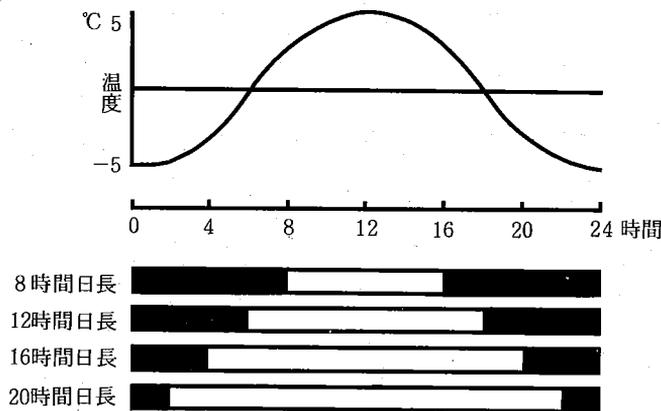
材料及び方法

供試虫は「高山型」については中央アルプス千畳敷(標高約2,600 m)のハイマツから、また「低地型」については信州大学農学部周辺(標高約750 m)のアカマツから採集したふ化直後の幼虫である。餌は両型が野外で摂食しているそれぞれの食樹である。

飼育条件

幼虫期の温度: 10℃と20℃の2段階の区について、それぞれの温度を±5℃ずつ24時間周期でサインカーブを描くように変化させた。

幼虫期の日長: 8時間, 12時間, 16時間, 20時間の4つの日長区を設定した。ここで8時間及び12時間日長区を「短日区」、16時間及び20時間日長区を「長日区」として扱うことにした。なお第1図に示すように、各日長区



第1図 幼虫期の温度と日長の設定(上:温度 下:日長)

□ : 明期 ■ : 暗期 温度 = 10, 20℃

* 信州大学 農学部 応用昆虫学研究室

について最高温度のときに日長時間の中心がくるように人為的に設定した。

繭期の日長：繭化が主に落葉下で行われることから全暗区のみとした。

第1表 幼虫期及び繭期に設定した温度と日長との組合せ

| 幼虫期 | | 繭期 | |
|-------------------|-----|-----|----|
| 温度 | 日長* | 温度 | 日長 |
| 20 ± 5 ℃ | 短日 | 5℃ | 全暗 |
| | | 10℃ | 全暗 |
| | | 25℃ | 全暗 |
| 10 ± 5 ℃ | 長日 | 5℃ | 全暗 |
| | | 10℃ | 全暗 |
| | | 25℃ | 全暗 |
| 5 ± 5 ℃ | 短日 | 5℃ | 全暗 |
| | | 10℃ | 全暗 |
| | | 25℃ | 全暗 |
| 5 ± 5 ℃ | 長日 | 5℃ | 全暗 |
| | | 10℃ | 全暗 |
| | | 25℃ | 全暗 |

* 短日は 8, 12時間日長
長日は 16, 20時間日長

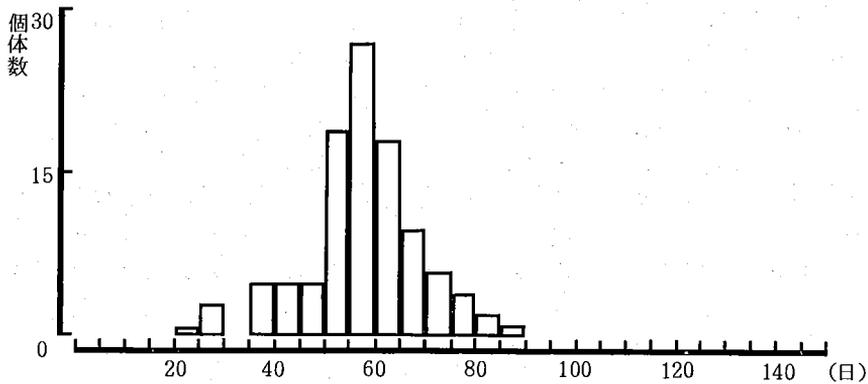
第1表に日長と温度の組合せ12組を示し、それぞれについて両型の比較を行った。今回比較した結果はそれぞれの幼虫が繭化後、「高山型」150日、「低地型」190日を経過したものである。実験は現在も継続中であり全ての繭が羽化するまで調査を行う予定であるので、現在までに明らかになった点について予報としてここで報告することにする。なお、幼虫期20±5℃、8時間日長区でウィールズが発生し全個体が死亡したためこの区の資料は含まれていない。

結 果

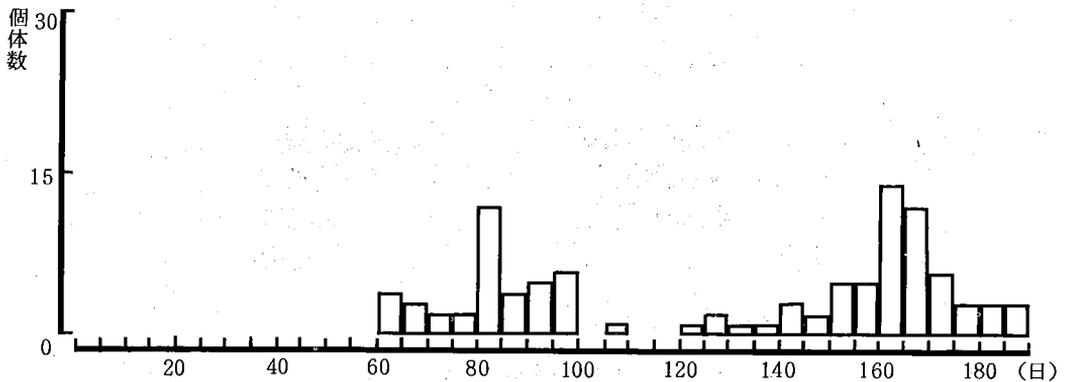
1. 幼虫期及び繭期の温度と日長が繭期の休眠に及ぼす影響

「高山型」

繭化後150日目までの羽化数の頻度を第2図に示した。これによると羽化はある時期に集中して起こっていることがわかる。ここで「高山型」の休眠個体が通常羽化するまでに1年近くかかるために、この図の中には現われていないはずである。そこで、今回は便宜的に100日目



第2図 「高山型」の日別出現頻度



第3図 「低地型」の日別出現頻度

までに羽化したものを「非休眠個体」、150日目までに羽化しなかったものを「休眠個体」として扱うことにし、その結果を第2表に示した。

第2表 「高山型」における各区ごとの休眠率

| 幼虫期 | | 繭期 | | 非休眠個体 | 休眠個体 |
|---------|--------|-----|----|-------|-------|
| 温度 | 日長 | 温度 | 日長 | | |
| 10 ± | 短 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 0.0 | 100.0 |
| | | 25℃ | 暗 | 16.2 | 83.8 |
| 5 ℃ | 長 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 31.8 | 68.2 |
| | | 25℃ | 暗 | 33.8 | 66.6 |
| 20 ± | 短 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 7.2 | 92.8 |
| | | 25℃ | 暗 | 2.9 | 97.1 |
| 5 ℃ | 長 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 53.7 | 46.3 |
| | | 25℃ | 暗 | 32.1 | 67.9 |

第3表 「低地型」における各区ごとの休眠率

| 幼虫期 | | 繭期 | | 非休眠個体 | 通常休眠個体 | 延長休眠個体 |
|---------|--------|-----|----|-------|--------|--------|
| 温度 | 日長 | 温度 | 日長 | | | |
| 10 ± | 短 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 8.1 | 70.3 | 21.6 |
| | | 25℃ | 暗 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| 5 ℃ | 長 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 5.6 | 77.8 | 16.6 |
| | | 25℃ | 暗 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| 20 ± | 短 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 31.6 | 0.0 | 68.4 |
| | | 25℃ | 暗 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| 5 ℃ | 長 日 | 5℃ | 全 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |
| | | 10℃ | 全 | 69.0 | 13.8 | 17.2 |
| | | 25℃ | 暗 | 0.0 | 0.0 | 100.0 |

それによると、幼虫期の温度及び日長に関係なく、繭期5℃では全ての個体が「休眠個体」となった。また、幼虫期の温度に関係なく日長条件が長日のときに、繭期の温度が10℃及び25℃区で「非休眠個体」の出現率が高かった。

「低地型」

繭化後190日目までの羽化数の頻度を第3図に示した。すなわち、羽化には時期を異にした2つの山がみられる。このうち110日目までに羽化した個体は繭化後直ちに形態形成を開始した「非休眠個体」であり、111日目から190日目までに羽化した個体は野外での通常の個体と同様に夏眠を経験した後、羽化したと考えられ便宜的に、「通常休眠個体」と呼ぶことにした。また、その後も休眠を続けている個体は便宜的に「延長休眠個体」と呼びそれぞれを区別した。その結果を第3表に示した。

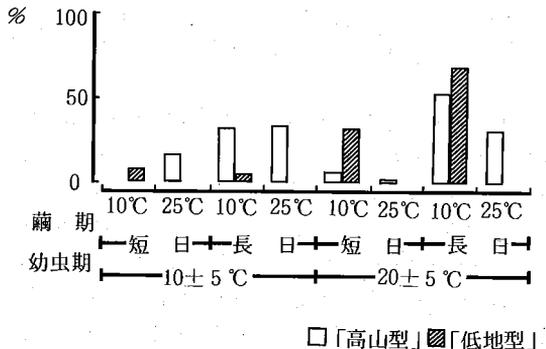
それによると、幼虫期の温度と日長に関係なく、繭期5℃及び25℃の全ての区で100%「延長休眠個体」となった。また、幼虫期10±5℃区では日長に関係なく、繭期10℃の区で「通常休眠個体」の割合が高く、70%以上がこれに含まれている。ついで、「延長休眠個体」が約20%となった。

さらに幼虫期20±5℃、短日条件下で飼育し、繭期を10℃処理をすると約70%が「延長休眠個体」となり、残りの約30%は「非休眠個体」となった。これに対して、幼虫期及び繭期を同じ温度条件で、飼育日長条件を長日にした区でも約70%が「非休眠個体」となった。また残りの約30%については「通常休眠個体」と「延長休眠個体」とが、ほぼ同率ずつ現われた。

2. 両型の非休眠個体の出現率についての比較

現在の段階では、「高山型」の休眠個体を「通常休眠個体」と「延長休眠個体」とに分けることが困難であるために「非休眠個体」についてのみ両型を比較してみることにする。

第4図に両型の「非休眠個体」の出現率を示した。なお、この図では全個体が「休眠個体」及び「延長休眠個体」となった繭期5℃区は省いてある。この結果、「高



第4図 両型の「非休眠個体」の出現率

山型」は幼虫期及び繭期の温度に関係なく幼虫期の長日区で比較的多くの羽化率を示している。これとは逆に、「低地型」は幼虫期の日長には影響されず、繭期の温度が10℃の区で全てで「非休眠個体」がみられ、特に幼虫期20±5℃区で羽化率が高くなっている。

また、先に示した第1図及び第2図から両型の「非休眠個体」の羽化時期を比較してみると、「高山型」では繭化後平均57.9日であるのに対して、「低地型」では平均83.4日であった(t-検定により明らかに両型の羽化時期では有意な差がみられた)。

考 察

幼虫期の温度及び日長に関係なく、繭期に5℃で飼育した区では、現在のところ1頭の成虫も羽化していない。これは、繭期の温度設定があまりにも低すぎたために幼虫期の温度や日長にもかかわらず、形態形成が行われず全ての個体が延長休眠に入ったものと考えられる。この形質は不利な気象条件を回避し、生き残るために、得られた形質であろう。

ところで、Sullivan and Wallace(1965, 1967, 1968)は、カナダ南部のOntario地方で「低地型」を用いて、幼虫期及び繭期の温度と日長の組合せと、休眠個体の出現率との関係について一連の研究を行っている。すなわち、幼虫期に温度を21℃として日長条件をかえて0, 4, 8, 12, 16, 20及び24時間の7区を設定して飼育し、その後、前蛹を暗黒条件下で29, 21及び10℃の3つの温度区に分けて飼育して、温度と日長との相互作用が休眠率に及ぼす影響について調べた。その結果、幼虫期に4, 8及び12時間日長という比較的短日で処理した後、繭期に少なくとも10℃の低温(野外では地表面の温度に当る)に置くと、大部分の個体が「延長休眠」に入り、たとえ途中から21℃の温度に上げたとしてもこの「延長休眠」は持続されることが明らかになった。また、幼虫期に0, 16, 20及び24時間日長という全暗と長日で処理した後、繭を前記の3つのどの温度条件下においても「通常休眠」であった。

以上の結果を筆者らのものと比較してみると両者の結果にはかなりの違いがみられた。つまり、彼らの結果では、幼虫期の日長が休眠誘起の主要因になっているのに対して、本実験の結果では、「高山型」では幼虫期の日長によって休眠率が変化すると考えられるが、「低地型」では幼虫期に10±5℃で飼育すると、日長に関係なく幼虫期及び繭期の温度によって休眠率が変化し、20±5℃で飼育すると、繭期10℃区で日長が、25℃区で繭期の温度が休眠率に影響を及ぼすことが明らかになった。

このように、「高山型」と「低地型」の2型で違いがみられたのは温度及び日長に対する生理的な反応が異なるためと考えられる。

次に「高山型」と「低地型」との設定区ごとの休眠率を比較すると、先にも述べたように「高山型」では幼虫期の日長が、「低地型」では主に温度が休眠率に影響を及ぼしていることがわかった。つまり、「高山型」で幼虫期に短日条件下で飼育するよりも、長日にした方が非休眠率が高くなった。これは「高山型」が6月下旬から7月にかけてふ化することから考えて、早くふ化した個体ほど長い日長を感受でき、これが成育可能な時期の長さを知るのに有利であるものと考えられる。一方、「低

地型」では、冬の低温のほかに夏の高温に対しても、休眠をして対処して行かなければならない。そのために、温度に対する感受性を強めた方が環境に対して適応するのに有利であると考えられる。

ところで、両型の間で繭期25℃区で明らかな差がみられた。つまり、「低地型」では全て「延長休眠」に入ったのに対し、「高山型」では「非休眠個体」が出現した。特に幼虫期に長日条件下で飼育した区からは30%以上の個体が羽化した。これは、「低地型」では野外でもこのような高温に遭遇するために気温が下がるまで夏眠するという形質をもっているものと考えられる。それに対して「高山型」では野外でこのような高温を経験することはない。したがって、「高山型」ではもともと夏眠という形質を全く持っていないのか、または夏眠形質を持たない系統の個体が多く含まれているものとするのが妥当であろう。もし「高山型」が低山及び平地へ移住したとするならば、4月下旬から11月上旬の成育可能な時期に数回の発生をくり返し、マツ類に対して大きな被害を与えるはずである。

次に、「非休眠個体」の羽化までの日数は、明らかに「高山型」の方が「低地型」に比べて短かいことがわかった。成育可能な期間が非常に短かい高標高地帯では、繭中で、より早く形態形成を行い羽化することが必要であり、「高山型」にとっては重要な適応形態の1つなのであろう。

以上のように、両型の間には化性を調節している機構に大きな違いがあることが明らかになった。このことは、両型がそれぞれの環境に適応して生活していることの現われであろう。

筆者らは、室内実験による両型の化性の違いの仕組みを考察してきたが、野外において「高山型」で1年1世代型、「低地型」で2年1世代型の個体がいづらかの割合でみられるという報告がある。たとえば、Pshorn - Walcher (1970)は1965~68年にスイスアルプスの「高山型」個体群についてその大部分は2年1世代を示したが、約16%が1年1世代であったと述べている。また、「低地型」についてもKharkov (1925)、中村(1978)らはずかな割合ではあるが2年1世代型の個体が出現すると報告している。これらの個体の出現には先に述べたふ化時期の違いなどが関与しているものと思われるが、同一の親から産卵された卵塊からふ化する幼虫個体群の中に温度や日長に対する反応を異にする個体が含まれ、これらの存在によって、それぞれの環境に対する適応度を高めている可能性がある。今後はこの点についても詳しい検討が必要であろう。

摘 要

高山のハイマツに生息している「高山型」と低山や平地のアカマツ、クロマツなどに生息している「低地型」について、幼虫期及び繭期の温度と日長が化性調節にどのような影響を及ぼしているかを明らかにするとともに、両型の分類学的な位置づけを明確にする手がかりとするために室内の飼育実験を行った。

その結果次のことが明らかになった。

- 1) 羽化時期の違いによって便宜的に「高山型」では、100日目までに羽化した個体を「非休眠個体」それ以後のものを「休眠個体」とした。また、「低地型」では便宜的に110日目までに羽化した個体を「非休眠個体」、111日目から190日目までに羽化したものを「通常休眠個体」それ以後のものを「延長休眠個体」とした。「高山型」の「休眠個体」については、今後「通常休眠個体」と「延長休眠個体」とに分ける必要があるが、それぞれの休眠形態について羽化時期から休眠形態をいくつか分類できることがわかった。
- 2) 繭期に5℃で飼育した区では、両型とも休眠率が100%となった。このことは、5℃という低温が前蛹の形態形成にとって非常に不利であると考えられる。
- 3) 「高山型」では、幼虫期に長日条件下で飼育することによって「非休眠個体」が出現することが明らかになった。
- 4) 「低地型」では、幼虫期に 10 ± 5 ℃で飼育すると、繭期の飼育温度の違いによって「通常休眠個体」と「延長休眠個体」の比率が変化すること、また、幼虫期を 20 ± 5 ℃で飼育した区では、幼虫期の日長も休眠率に影響を及ぼすことがわかった。
- 5) 25℃区では羽化時期によって両型の休眠形態に明らかな差がみられたことから、「高山型」の個体群は夏眠の形質を全く持たないか、あるいは夏眠形質を持たない系統の個体が1つの個体群の中に多数含まれているものと考えられる。
- 6) 「非休眠個体」の繭期が「低地型」に比べて「高山型」の方で短かかったのは、高標高地帯において短かい成育期間に効率よく成育するための適応と考えられる。

引 用 文 献

- 日高敏隆 (1964) “生理的種”の問題 自然科学と博物館. 国立科学博物館 No. 9-10: 125-132.
- Kharkov, (1925) A sawfly injurious to pine and its control, [In Russian]-Protect. Plants Ukraine, 1925, pt. 3-4 pp. 41-45.
- 中村寛志 (1978) マツノキハバチの生活史と死亡要因. 上戸学園女子短大紀要 8: 27-37.
- 奥谷慎一・伊藤武夫 (1957) ハイマツを加害するマツノキハバチ (広翅亜目の研究 VIII) ニューエントモロジスト 6(4): 1-3.
- Pshorn-Walcher, H. (1970) Studies on the biology and ecology of the Alpine Form of *Neodiprion sertifer* (Geoff.) (Hym. : Diprionidae) in the Swiss Alps. Zeit. fur Ang. Ent. 99:64-83.
- Sullivan, C. R. and Wallace, D. R. (1965) Photoperiodism in the development of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoff.) Can. J. Zool. 43: 233-245.
- Sullivan, C. R. and Wallace, D. R. (1967) Interaction of temperature and photoperiod in the induction of prolonged diapause in *Neodiprion sertifer*. Can. Ent. 99: 834-850.
- Sullivan, C. R. and Wallace, D. R. (1968) Variation in the photoperiodic response of *Neodiprion sertifer* Can. J. Zool. 46: 1082-1083.