

ヨモギハムシ *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim)の産卵生態 —卵の休眠性は地域と季節で変わる—

高尾敬一¹, 藤山静雄¹

¹信州大学理学部

Ecophysiology of egg diapause in *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim), special reference to the comparison of two geographic populations in Japan.

Keiichi Takao¹ & Shizuo Fujiyama¹

¹Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University

キーワード: ヨモギハムシ, 卵休眠, 環境適応, 生活史, 長期産卵

Keywords: Chrysomelidae, *Chrysolina aurichalcea*, Egg diapause, geographic adaptation, phenology, long oviposition

1. はじめに

ヨモギハムシは、日本列島ではごく普通種として知られている(尾園, 2014)。本種の生態については藤山ら(1980)がシュンギクを用いた飼育により3地域の系統について温度と発育の関係を調べ、その発育限界温度が約6-7°Cであることを示した。その後、藤山・原田(1996)はヨモギを餌に6個体群について詳細な実験を行い、松本以南の個体群では発育限界温度が6.9-7.1°Cであることを示した。この温度は桐谷(2010)の示した温帯域の各種昆虫やダニの値の中ではやや低い値になっている。また、藤山(1986)は松本と屋久島個体群の生活史を記載し、成虫には夏休眠があり、短日条件により休眠が覚せい、秋季から冬季にかけて産卵し、卵越冬であると記載した。また、北方に位置する松本の個体群では夏休眠期間が短く卵期間が長いことを示した。

Shimizu & Fujiyama(1986)は本種の成虫の生態について研究し、本種が1か月以上の長い産卵期間を有し、その間雄は多数回交尾を行ない雄同士の闘争が頻繁に生じており、その意義について考察した。

藤山ら(1996)は本種の成虫休眠に関して詳細に知るため、分布域の異なる3系統を用いて成虫休眠の終了への日長と温度の影響を調べた。休眠覚せいに必要な短日の臨界日長の地理変異について、南の個体群ほど深い休眠をしており臨界日長も短いとした。

また、産まれた卵の休眠性についてFujiyama & Noda(1996)は標高の異なる複数の個体群間について15°C下での卵期間を比較し、高標高の個体群ほど卵

期間が長く、休眠深度が深いことを示した。しかし、低標高地の地理的個体群間の休眠性の違いや産下卵の生態について詳細には調べられていない。そのため、卵の野外での発生経過には不明な点が多い。

なお、Fujiyama(1989)は本種には染色体数の異なる2型、2n♂=31、2n♀=41が存在し、これらは別種である可能性が高いとした。そしてFujiyama & Okamoto(1995)は、前者は日本列島では平野部に、後者は主に山岳部や北海道、離島に生息していることを示した。その後、藤山(2001)は前者を仮にサトヨモギハムシ、後者をヤブヨモギハムシと命名した。本報ではサトヨモギハムシを対象とした。

これらの状況を踏まえヨモギハムシの地理的個体群間での卵の生理生態的性質の違いについてより詳細に検討するために、本州の中部、名古屋市個体群と松本市個体群を材料に野外および室内で詳細な調査を行った。そのうち、この論文では繁殖期が長いとされる本種の産卵期間の実態調査と、半野外条件下での産下卵の生態と室内の15°C下で産下された卵をそのまま保持し、その休眠性等の生理的性質について調べた結果を報告する。

2. 材料と方法

産卵用成虫の飼育

ヨモギのフェノロジーの大きく異なる松本と名古屋の個体群を対象に、両地域から夏休眠から覚せいはしているが、まだ産卵の始まる前の、名古屋個体群では9月末、松本個体群では9月前半

に成虫を採集し、これらを供試虫とした。

飼育容器には長さ 23cm×幅 17cm×深さ 10cm のプラスチック容器を用い、容器の底に水滴防止用に和紙を敷き、容器の蓋には通気用の小さな穴を多数開けた。餌としては、茎の切り口の部分を、濡れた脱脂綿でくるんだヨモギ生葉を容器内に入れた。これを 3-4 日ごとに取り換え、餌を常に良い状態に維持した。産卵場所としては 10cm 角のガーゼを 4 つに折りたたんだものを容器内の底に置き、そこに産卵させた。

飼育場所は、野外条件を反映させるため名古屋のものは日の陰る家屋の北側に、松本のものは理学部校舎北側に棚を設置し、そこに飼育容器を置いた。この際、飼育容器に降雨、雪等の水が入り、底にたまることを避けるため、上部に覆いを設置した。両地点にこの飼育容器を 18 個用意し、1 つの容器に成虫を約 15 ペアずつ入れて飼育した。

実験中にしばしば死亡虫が見られたが、供試虫が 12 ペアを下回った場合は、新たに採集した個体を速やかに補充し 15 ペアが維持されるよう保った。この補充の最後は松本では 12 月 4 日、名古屋では 1 月 12 日だった。以後、容器内の個体数は自然減少にまかせた。採集された卵の孵化に関しては採卵後、1 週間に 1 回ずつ孵化数を記録した。最後の孵化日の後、2 週間後に孵化調査を終了した。

卵の休眠性の調査

前述の産卵用成虫が産下した卵を実験に用いた。産まれた時期により卵の休眠性が変化するかを知るため、1 週間に 1 度ずつ 24 時間以内に産まれた卵を採集した。これを速やかに 15°C の恒温器内に移動し、1 日 1 回、卵の孵化を確認して、15°C での卵期間を調べた。この時の調査卵数とその最終孵化個体数は表 1 の通りである。

3. 結果

産卵期間と産下卵の孵化率

表 1 に松本と名古屋の個体群について 1 週間毎に行った約 24 時間採卵した場合の産卵数と孵化数を示した。これより松本個体群では 9 月 25-30 日に卵を産み始め、最後は 1 月 1-7 日で 3 ヶか月強、名古屋個体群では 10 月 13-18 日に産み始め翌年の 4 月 5-12 日が最後となり、約 6 か月間、

産卵が見られた。両者ともに非常に長い産卵期間を有することが分かった。

経時的な産卵数の変化については、松本個体群では産卵が開始されると比較的短期間に産卵ピークに達し、それが約 1 か月程度続いた後急激に減少してゆき、12 月下旬にほぼ産卵を終了した。実質的な産卵期間は 9 月末から 11 月中旬と言えるであらう。

一方、名古屋個体群では 10 月中旬から産卵が始まり、10 月末から 12 月中旬にかけてピークとなり、その後 1 年半ばにかけて産卵数は徐々に減少していくが、だらだらと 2 月頃まで見られる。実質的な産卵期間は 10 月中旬から 1 月中旬と約 3 ヶ月で松本の 2 ヶ月よりもやや長いと言える。

産まれた卵の孵化率は、表 1 から松本、名古屋個体群とも調査時によってかなり変動があるが、おおよそ 6~9 割程度である。この孵化率は、全体としては産卵後期まで維持されており、産卵開始期や産卵後期の一定期間に未受精卵を産むということはないと考えられる。これは、本種が多数回交尾を行い受精嚢内に精子を貯めているということ関係していると考えられる。但し、名古屋個体群の産卵後期を中心に産卵末期

表 1 ヨモギハムシの松本及び名古屋個体群の 1 日あたりの産卵数の季節変化。*

松本			名古屋		
産卵日	産卵数	孵化数	産卵日	産卵数	孵化数
10/1	1325	1112	10/19	235	212
10/8	1163	790	10/26	1207	806
10/15	1866	1203	11/2	759	687
10/22	1200	724	11/9	2360	1914
10/29	1594	1400	11/16	663	487
11/6	2816	1671	11/23	1723	1005
11/13	1506	1120	12/1	1090	850
11/20	165	107	12/7	1083	910
11/27	283	147	12/14	946	639
12/4	403	201	12/21	1245	1124
12/11	223	100	12/28	580	396
12/18	176	104	1/4	623	386
12/24	(36)	12	1/12	479	210
12/31	(33)	6	1/18	724	272
1/7	(5)	0	1/25	97	37
			2/1	77	14
			2/8	381	111
			2/15	244	174
			2/22	172	134
			3/1	90	65
			3/8	94	53
			3/15	123	57
			3/22	19	2
			3/29	19	0
			4/5	39	0

*産卵は半野外条件下で行われ、松本および名古屋個体群では順に 9 月下旬、10 月中旬から開始された。産卵数は合計数を孵化数は最終集計値を示す。

に5割以下の孵化率も見られるが、その場合は産卵数も少なく、孵化率に関係しているのかもしれない。この原因は考察で更に検討する。

卵の休眠性と産卵時期による休眠性の変化

図1に松本個体群の異なる産卵時期に生まれた卵を1日以内に15°Cの条件下に保持した場合の孵化状況を累積孵化曲線にして示した。表1、表2より10月1日や10月15日など初期に生まれた卵は孵化までの期間が平均で80日前後と長い。しかし、生まれる時期が遅くなるに伴い徐々に減少し、後期の12月24日、31日前後に生まれたものでは平均65日前後と初期に生まれたものより15日程も短い。孵化に要する期間のばらつきは産卵時期とは関係なく、標準偏差で9-12日程程度であった。このように松本個体群では15°C下での卵期間は65日以上あり、その標準偏差も10日前後で大きいことから、どの時期に生まれた卵も休眠卵であったと結論される。

名古屋個体群成虫が産卵した卵についての同様な調査結果を図2に累積孵化率曲線で、表3に平均値、標準偏差等で示した。これより、初期すなわち10月19日に生まれた卵は孵化までの日数が平均で66.4日を要していたが、後期の2月8日や3月8日に産卵されたものでは孵化までの期間は、順に平均値で24.3日、26.0日と期間が40日余り減少していた。また、この時の卵期間の標準偏差は初期の10月19日、11月2日で順に9.24日、10.10日、後期の2月8日、3月8日で3.57日、7.03日と後期ではその値が小さくなっている。後期に生まれた卵では産卵後20日前後で孵化が始まり、30日後には8割以上が孵化し、卵期間が

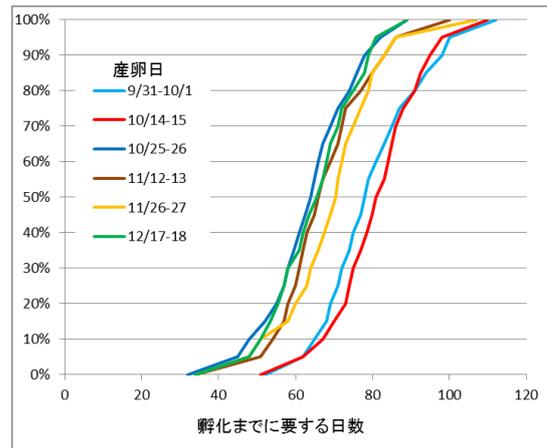


図1 ヨモギハムシ松本個体群の採卵日の違いと15°C下で孵化に要する日数。縦軸は累積孵化率を示す。

短くかつ集中的な孵化がみられた。

非休眠と休眠の卵期間の境界を25日程と仮定すると、後期に生まれた卵では85%-95%程度が非休眠だったが、初期の10月に生まれた卵では非休眠卵は0%であったと考えられる。

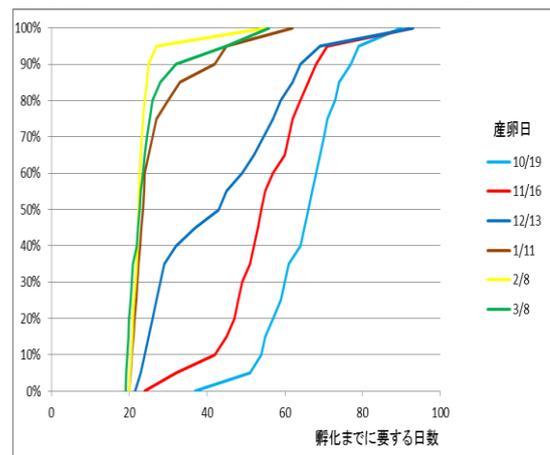


図2 ヨモギハムシ名古屋個体群の採卵日の違いと15°C下に保持された時の孵化に要する日数。縦軸は累積孵化率を示す。

表2 ヨモギハムシ松本個体群の採卵日の違いと15°C下での孵化に要する日数。

採卵日	10/1	10/15	10/26	11/13	11/27	12/11	12/24
平均孵化日数	80.03	81.67	64.65	67.73	70.00	68.96	61.41
95%信頼区間	±1.622	±0.623	±0.550	±0.648	±1.998	±1.896	±5.693
標準偏差	11.20	11.02	10.51	11.07	12.35	9.673	10.06
初孵化日(a)	57	45	32	35	34	38	44
最終孵化日(b)	128	123	112	106	108	89	73
b - a	71	78	80	71	74	51	29

表3 ヨモギハムシ名古屋個体群の採卵日の違いと15°C下に保持された時の孵化に要する日数。

採卵日	10/19	11/2	11/16	12/1	12/14	12/28	1/12	1/25	2/8	2/22	3/8
平均孵化日数	66.39	66.06	56.19	53.36	44.10	33.78	27.85	32.78	24.34	23.81	25.96
95%信頼区間	±1.243	±0.755	±1.007	±0.894	±1.238	±1.283	±1.146	±3.627	±0.663	±1.243	±1.892
標準偏差	9.237	10.10	11.34	12.67	15.97	13.02	8.473	11.25	3.567	7.345	7.030
初孵化日(a)	39	29	26	26	22	21	20	23	22	18	21
最終孵化日(b)	91	93	96	88	85	80	64	61	56	52	58
b - a	52	64	70	62	63	59	36	38	34	34	37

このように産卵時期の初期と後期では、産まれた卵の休眠性は大きく違っていた。中間の時期、すなわち11月16日、12月14日、1月12日に産まれた卵について見ると、図2より25日以内に孵化した卵は順に、2%、40%、80%と産卵時期が遅くなるにしたがい非休眠卵の割合が上昇していることが分かる。

以上のように名古屋個体群では、秋の産卵初期にはほぼすべてが休眠卵で、その後季節の進行とともに非休眠卵が混ざり始め、その割合は季節経過とともに増加し3月には大半の卵が非休眠卵となった。このように卵の休眠性は産卵季節により大きく変化していることが分かった。

4. 考察

長期産卵の意味

ヨモギハムシは松本、名古屋の両個体群とも1ヶ月半以上に及ぶ長い産卵期間をもっていた。このような長い産卵期間を持つのはどんな意味があるのだろうか？

コウチュウ目ハムシ科に属する種の多くは春産卵であり、新芽等に産卵するものが多い。これに対し、ヨモギハムシの属する *Chrysolina* 属の種は秋産卵である。何故秋産卵なのかについては、Hayashi *et al.*(1994)によると、本種の生活環は卵の孵化を寄主植物、ヨモギの芽生えと同調させることを中心に組み立てられている。寄主のヨモギは他の植物の芽生えに先だって早春に芽生える。その時期は松本では3月上旬、名古屋では2月上旬から中旬になる。1齢幼虫は1ミリ余と小さく移動能力も小さいので孵化がこの時期に同調していることは生存上必須であると考察している。

ヨモギの冬季の状態は冬季の日最低気温が -5°C を下回ると生葉が枯死するため、年間の日最低気温が -5°C を下回る地域では、真冬にヨモギの生葉はなくなる。そのため日本の中部以北ではヨモギの地上部は冬季には完全に消失する。逆に、 -5°C 以下に達することが全くない日本の南部地域では、ヨモギの生葉が一部残っている。この地域ではヨモギの生葉、つまり餌があることで成虫の冬季の生存が可能となり、産卵も可能となっているだろう。このことが成虫の長い産卵期間と300-600卵という多産卵をもたらしているのではないだろうか。

藤山ら(1996)は松本と屋久島の産卵期間、産卵数を比較し、前者で平均49.4日、300.9個であるのに対し後者では81.5日、400.7個と産卵期間が長く、産卵数も多いと報告し、それは温暖な地域では成虫寿命を延ばし、産卵数を多くするように自然選択が働いているのだろうと考察している。このことは、今回の松本と名古屋個体群で見られた違いについても同様に考えることができるだろう。すなわち、本種の繁殖期は成虫休眠の短日反応による消去により始まり、産卵の開始時期の個体差は同地域内では最大でも1か月程度と予想される。そのため、両者の主な産卵期間の長さ、つまり松本の約2ヶ月と名古屋の3ヶ月余りの差は名古屋個体群の個体がより長い繁殖期間を持つためと言えるだろう。また産卵数についても、今回の実験の合計産卵数調査では、松本個体群の約12800に対し名古屋個体群は約15100で単純に見て名古屋個体群の方が明らかに多く、多産卵の傾向を表しているのだろう。

冬季には発育限界温度付近の低温で変動する温度下でヨモギの芽生えへの同調が難しい南日本では長期間産卵かつ多産卵により *bet-hedging* を行うことで餌への同調を可能にし、ごく普通種として生存できているのではないだろうか。

松本と名古屋の個体群間での産卵時期の違い

ヨモギハムシの成虫は温帯地域では主に秋に産卵する。松本個体群では9月末から11月が主な産卵時期であり、まさに秋に産卵していた。

一方、名古屋個体群ではこれに対し冬季にも産卵が見られた。これは名古屋では冬季でも、凍結する日や積雪する日がほとんどなく、ヨモギの生葉が存在することと関係している。ヨモギの生葉が残っている場所では晴天日には多少の積雪があっても本種の成虫は産卵しているのがしばしばみられる。秋季の産卵期が10月中旬より11月と1ヶ月半であるのに比べ、冬季の産卵は12-1月末、時には2月にも産卵がみられ、産卵期間は秋季より相当に長い。しかし、冬季は秋季より気温が低いことから、両季節の産卵量はほぼ同程度と考えられる。名古屋以南のもっと温暖な地域に行けば、冬季でも十分気温が高いことから冬季の産卵の方が多いと考えられる。

このように秋季の産卵は松本など比較的北方の地域で重要であり、冬季の産卵は名古屋やさらに暖かい地域において重要となっていると考えられ、地域により季節と対応した産卵戦略は大いに異なっている。これは、単に気温の違いによるのではなく、寄主植物ヨモギのフェノロジーの地

域による違いと密接に関連したことで大変興味深い。

松本と名古屋の個体群間の卵休眠とその性質の違い

松本個体群と名古屋個体群の成虫が産卵した卵の休眠性は大きく違っていた。松本個体群では平均卵期間は表2のように61日から80日で、産卵日の早いものほど卵期間が長い傾向があった。しかし、産卵時期の違いによらず、卵期間は60日程度と長く、常に休眠卵が産下されていた。名古屋個体群でも、表3のように平均の卵期間は26日から66日で、産卵日の早いものほど長いという傾向は同様であった。しかし、全体に卵期間は短い。最も長かった66日間は松本個体群の最短の60日より長い。そのため卵期間のレンジでは両者は重りが予想されるが、ほぼ同じなのは10月後半から11月の上旬の時期だけで、それ以降は名古屋個体群の卵期間は松本個体群のそれより有意に短い。全期間で見た場合、重なりはごく短く、両個体群は休眠性に関して異なった対応を取っていると言える。

名古屋個体群でも図2から分かるように10月後半から11月初めに生まれた卵では、30日程度で孵化する卵は全く見られず、すべてが休眠卵である。これに対し、11月中旬以降に生まれた卵には、一部非休眠卵が含まれるようになっていた。その割合は季節の進行とともに増加し、1月中旬以降には非休眠卵が中心となり、2月以降は大半が非休眠卵になっていた。これは名古屋地域のヨモギの芽生えが2月頃に始まることによると考えられる。つまり、1月以降に非休眠卵が主に産卵されるのは、ヨモギの芽生えがこの時期の積算温度で決定され、日々の気温の上下に反応して決まる。したがって、卵が休眠し休眠覚せいシグナルが来るまで待つことでタイミングをそろえ、ヨモギの芽生えに同調するという戦略は使えない。ここでは即応的な胚発生による通常の孵化でしか対応できない。そのために冬季も産み続けるのではないだろうか。

とは言え、本種の卵が置かれている地表付近の気温は年による変動や微空間による違いの変動も激しく、予測し難い点がある。ごく一部の卵で見られる休眠はそうした予測しがたい変動への別の対応であるかのかもしれない。

このように本種の成虫は産む卵の休眠性を産卵時期により、非休眠卵からかなり深い休眠卵まで変えていることが分かった。それは産卵時の気温や日長に対応していると考えられるが、名古屋個体群と松本個体群ではその対応の質が大いに異なっていた。これは成虫休眠の臨界日長で見られたように遺伝的な違いによりもたらされていると考えられる。

しかし、温度に反応した可塑性である場合も卵に関しては良く知られている。例えば、安藤(1993)はトノサマバッタを初めとするバッタ目の卵は地表部に近い土中に産卵されるため休眠深度が可逆的変化する場合があります、これはそうした環境の温度等の環境変動に対応していると報告している。このような事例を考慮すると、野外の変動環境下ではここで議論した以上に複雑な対応が含まれている可能性も考えられる。

摘要

ヨモギハムシの卵の休眠性について時間的空間的に変動する環境への適応を調べるため、餌のヨモギの条件や気温の異なる名古屋と松本の個体群を用いて半野外条件下で成虫の産卵調査を行うとともに、その卵の休眠性を野外および室内の一定条件下で調査した。

1) 産卵は松本では9月末より12月までの3か月余、名古屋では10月中旬より4月初旬までの約6か月間続いた。主な産卵期間は餌であるヨモギ生葉の状態と成虫の発生量を考慮すると、松本では10月から11月、名古屋では10月から1月と考えられた。この産卵期間の違いは、成虫の寿命の長さの違いによるが、これは主に両個体群の成虫寿命の遺伝的な差が関係していると考えられた。

2) 両地域の個体群はいずれも休眠性を持つ卵を産むことができ、産卵開始の時期には明白な休眠卵を産むが、季節の進行と共に産まれた卵の休眠性は浅くなっていく傾向があった。平均の卵期間は、産卵後期には産卵前期に比べ、松本個体群では約15日減、名古屋個体群では約50日減であった。両地域の休眠性の深さの変化には大きな差が見られた。松本個体群ではすべての卵が休眠していたが、名古屋個体群では初期の卵は休眠卵、中期は休眠卵と非休眠卵の混合、後期にはほぼ非

休眠卵となっていた。

3) このような卵の休眠性の地域及び季節による違いは個体群が持つ遺伝的形質の違いを基に物理環境の季節変化やヨモギのフェノロジーに対応した適応によりもたらされていると結論された。

【引用文献】

安藤喜一(1993)卵休眠と温度反応。武田真木生・田中誠二編 「昆虫の季節適応と休眠」: pp68-81. 文一総合出版。

藤山静雄(1986) ヨモギハムシの色彩2型。木元新作編 「日本の昆虫地理学—変異性と種分化—」: pp116-128. 東海大学出版会 東京。

Fujiyama,S.(1989)Species problem of *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim) with special reference to chromosome numbers (Chrysomelidae). Entomography,6 :443-452.

藤山静雄(2001) ヨモギハムシの色彩多型研究の現状と問題点について。昆虫と自然 36(9) : 32-34.

藤山静雄・有本欽治・野田隆志 (1980) ヨモギハムシの発育と生存に及ぼす温度の影響、特に採集地の異なる3系統の比較。New Entomol.30 : 16-24.

藤山静雄・原田健一 (1996) ヨモギハムシの地理的個体群間における発育零点、有効積算温度、生存率の比較。応動昆.40 : 217-226.

Fujiyama,S. & T. Noda(1996)On the difference of intensity of egg diapause of *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim) populations from

different altitudes of the Utsukushigahara Heights, central Honshu, Japan. New Entomol.45 : 34-38.

Fujiyama,S.& K.Okamoto(1996) Two new karyotypes in the *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim) complex (Coleoptera: Chrysomelidae), their relationship and their distribution in the Japanese Archipelago. Appl. Entomol.Zool.31: 203- 209.

藤山静雄・坂上清一 (1996) ヨモギハムシ *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim)の産卵場所選択、特に地理的個体群間の比較。 New Entomol.45 : 17-22.

藤山静雄・山野井昭雄・長谷部俊明 (1996) 分布域の異なるヨモギハムシ *Chrysolina aurichalcea* の成虫休眠発育に及ぼす日長と温度の影響、特に採集地の異なる3系統の比較。生物環境調節.34 : 215-222.

Hayashi,Y.,Fujiyama,S.& J.Suekuni(1994) Life-cycle synchronization in *Chrysolina aurichalcea* (Coleoptera:Chrysomelidae) to its host *Artemisia princeps* :effects of host leaf age on survival. Appl.Entomol.Zool.29: 149- 155.

桐谷圭司(2012)日本産昆虫、ダニの発育零点と有効積算温度定数(第2版). 農環研報31, 1-74.

尾園 暁(2014)ハムシハンドブック。文一総合出版。104pp.

Shimizu,N.&S.Fujiyama(1986) Multiple matings of *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim) (Coleoptera: Chrysomelidae). J. Fac. Sci. Shinshu Univ.21:23-30.

(原稿受付 2016. 3. 10)