

(昆虫の移動)

コバネイナゴの分散多型と季節適応

弘前大学農学生命科学部環境生物学講座 ^{あん}安 ^{どう}藤 ^{よし}喜 ^{かず}一

は じ め に

昆虫は地球上で最も繁栄している生物である。その原因の一つは翅を発達させたことである。鳥やコウモリが前足の機能を犠牲にして翅を獲得したのと全く異なり、昆虫は皮膚が伸長した外胚葉起源の翅をもつ。翅を有することで移動・分散力を大幅に拡大することで生息地を広げ、食物を発見し、また外敵から容易に逃れることができる。一部の無翅亜綱の昆虫を除けば、飛ぶための翅を有するのが原則である。翅多型と移動・分散は昆虫学の最も興味ある問題の一つであり、これまで多くの報告がなされた (JOHNSON, 1969; 藤崎, 1988; ROFF, 1990)。

コバネイナゴは和名のとおり、翅の短いイナゴで成虫の翅端が腹部の先端を越えないと記されている。しかし、実際にはハネナギイナゴと区別がつかないほど翅の長いコバネイナゴがかなり見られる。昆虫における長翅型に対する短翅型という用語は、翅が短くて飛べない昆虫にだけ用いられる。したがって、翅の短いコバネイナゴでは、一部全く飛べないものも見られるが、一般に少しは飛ぶことができるので、短翅型という用語を使うのは不適切である。

そこで、翅と脚が体についたままで、翅と後脚腿節を平行にしたとき、翅の先端が後脚腿節よりも短いものを普通型と呼び、後脚腿節よりも長いものを長翅型と呼ぶことにする。普通型のコバネイナゴは数 m (5 m 以下) だけ飛び、長翅型は一般には 5~20 m ほど飛ぶが、移動時期には一気に数百 m 飛ぶこともできる。

日本列島の中で南西諸島に分布するタイワンハネナギイナゴと、関東地方から西に生息しているハネナギイナゴは、共に例外なしに長翅型だけが見られる。両種とも実験室で飼育条件を変えても長翅型しか生じない。コバネイナゴは北海道から九州まで分布し、翅長に大きな変異が見られる。しかし、アブラムシ類の無翅型と有翅型、ウンカやコオロギ類などの短翅型と長翅型のように明確に 2 型に分かれるのではなく、コバネイナゴの場合

は、体サイズに対する相対翅長にはかなりの変異が見られる。だが、多数の成虫を調査すると、相対翅長は二山型の分布を示す。また、後述のように移動力は翅型によって著しい差があり、普通型は定住型、長翅型は分散型と見なすことができる。

1 コバネイナゴの生活史

北海道から九州まで、卵期に内因性の休眠が見られ、卵越冬である。全国的な発生状況、コバネイナゴ復活の原因、ふ化が 5 月から 9 月にわたることや、各地の幼虫期の齢数についてはすでに報告した (安藤, 1993; ANDO and YAMASHIRO, 1993)。北のコバネイナゴは脱皮回数が少なく、成虫サイズが小さい。南のものは脱皮回数が多く、大型である。生息地の有効温度に従って幼虫期間を変化させているのである。ふ化時期は一般に南ほど早く、北ほど遅い。1993 年と 94 年の 8 月 23 日に午前中札幌で採集し、その日のうちに千歳空港から福岡に飛び、午後北九州で採集した。弘前と新潟でも同日にコバネイナゴに詳しい人に依頼して採集方法を統一して調査した結果、平地では生息地の緯度による羽化時期の差は少なく、ほとんど同じ時期に羽化することがわかった (未発表)。

弘前でコバネイナゴのふ化は、5 月下旬に始まる。发育の遅かった 1993 年の初発日は 6 月 1 日、早い例では 98 年の 5 月 19 日である。野外採集サンプルの成虫率をプロビット変換して 50% 羽化日を求めると、1991~97 までの 7 年間で、歴史的冷夏であった 1993 年は 9 月 10 日、逆に気温が著しく高かった 94 年は 8 月 16 日で、その他の年は 8 月 24~9 月 2 日の間にあった。7 年間の 50% 羽化日は 8 月 28 日 ± 8 日 (平均 ± SD) となる。

2 長翅率の地理的変異

8 月末から 10 月に日本列島の各地でコバネイナゴを採集すると、長翅型は北海道の札幌、江別、帯広などでは見られない。弘前では雌の 12%、雄では 25% が長翅型である。盛岡、長野県の小諸、信濃、軽井沢では長翅型は見られず、普通型のみであった。長翅率が一番高いのは新潟県で雌の 27%、雄では過半数の 64% が長翅型であった。宮城県、茨城県、千葉県なども長翅率が高い。しかし、静岡、滋賀、大阪、福岡、大分の各県の長

Dispersal Polymorphism and Seasonal Adaptation in the Rice grasshopper, *Oxya yezoensis*. By Yoshikazu ANDO

(キーワード: コバネイナゴ, 分散多型, 季節適応, 翅多型, 飛翔)

翅率は、東北や北陸地方の日本海側よりも低く、生息地の緯度に伴った一定の傾向は見られないことがわかった(未発表)。長翅率は雌よりも雄で高いことは、すべての地域で共通している。北海道、岩手県、長野県など夏が他の地方よりも涼しい所では普通型のみが出現するが、決して遺伝的に長翅型になれないわけではない。25°C、1日16時間照明の長日条件で飼育すると長翅型も出現する。ただ野外では気温が低いので、発育が遅れ光周期に対する感受期に短日条件にさらされるため、長翅型が出現しないと考えられる。各地のコバネイナゴをふ化直後から長日条件で飼育すると、長翅型の出現率は野外個体群の長翅率と平行関係にあることから、長翅型の出現率に見られる地理的変異には、遺伝的変異を含むと思われる。

3 翅型決定要因

多くの昆虫の翅型決定要因として最も重要なのが生息密度である。生息密度が高いとアブラムシ類では有翅型、バッタ類では群生相となる分散型を出現させる。低密度では無翅型や孤独相の定住型が生じる。コバネイナゴの場合は、翅型決定の一番重要な要因は幼虫期の日長条件である。すなわち、弘前産のコバネイナゴでは25°C、12時間照明(LD 12:12)で全部普通型になる。LD 16:8では約85%が長翅型、残りの15%が普通型になる。短日条件ではほぼ100%普通型になるが、長日条件では必ず一部普通型が混じって生じ、100%長翅型にはならない。特に、発育の遅れた幼虫期の長い個体は決まって普通型になる。

翅型は日長によって決定されるが、より正確に言えば夜長によって決定される。明暗を組み合わせる非24時間の条件で飼育すると、明期の長短にかかわらず、暗期が12時間よりも長いと普通型が生じ、暗期が短いと長翅型が多くなる。したがって、コバネイナゴは昼の長さではなく夜の長さを測って翅型を決めているといえる。そこで、正確には夜長が短いと長翅型を、夜長が長いと普通型を出現させるといえる。

幼虫期の温度も翅型決定と無関係ではない。長翅率は長日条件なら25°Cと30°Cでは差が認められない。20°Cでは低下し、17.5°Cではほとんど普通型になる。また、生息密度も翅型決定に多少影響する。すなわち、1頭区でも長翅型は出現するが、10頭区よりは有意に少ない。ただし、生息密度と温度は翅型出現に多少関与する程度で、日長が決定的影響をもつのが本種の特徴である。コバネイナゴは年1化なので、幼虫期の生息密度はふ化幼虫が季節が進むにつれて徐々に蓄積するので、遅れてふ化するほど高くなる。また一般には、遅れてふ化したもの

ののほうが早期にふ化するよりも、感受期はより高温に遭遇することになる。しかし、遅れてふ化するものからは、長翅型が出現しない点からも、翅型決定要因として生息密度や気温がそれほど重要でないことがうかがえる。

4 翅型決定に対する日長感受期

弘前のコバネイナゴは、幼虫期を短日条件で飼育すると、すべて5齢を経て成虫になり、長日条件では5齢と6齢型が混じって出現する。翅型の決定には1齢期は関係なく、また翅が反転する亜終齢(羽化の2齢前)には、長翅型になるか普通型になるかはすでに決定されているので、亜終齢以後の日長も翅型決定に関与しない。したがって、5齢型では2~3齢、6齢型では2~4齢の中齢期が感受期となる。

5 野外における羽化の早晚と翅型

弘前でコバネイナゴの羽化が始まる7月末から成虫を採集すると、初めは90%程度が長翅型である。その後羽化個体が増加するにつれて徐々に長翅率が低下する。野外から終齢幼虫(翅型はすでに決まっている)だけを定期的に採集して、室温で飼育し羽化の早晚に伴う翅長を測定すると、早く羽化する個体は長翅率が高く、9月以後に羽化するものは感受期が短日条件となるので、すべて5齢型となり全く長翅型は見られず、コバネイナゴ本来の普通型のみとなる。

野外で最も早く羽化するのは5齢型の長翅型である。6齢型は早くふ化したものだけから出現するが、5齢型よりは相対的に長翅率が高い。6齢型は幼虫期間が長いだけ遅れて羽化する。いずれにしても、長翅型は日長の長い時期に日長感受期である中齢幼虫期を過ごした場合に出現する。気温の高い年は発育が進むので、長翅率が高くなり、気温の低い年は発育が遅れるので、短日条件にさらされる個体が多く、長翅率は低下する。また、長翅型は短翅型よりも6齢型を多く含むので、体サイズの大きな個体が多い。

6 翅型と分散多型

特に翅の短い個体は、跳躍するだけで全く飛ばないが、圧倒的多数を占める普通型のコバネイナゴは、雌雄とも少しだけ飛ぶ。それら普通型は、あまり広くない川でさえ対岸に渡ることすらできない。少しずつ飛翔し、また跳躍しながら隣接する水田へ、稲刈り後はイネの残っている水田や近くのススキ原などへ移動したりすることができる。

長翅型のコバネイナゴといえども、普通水田で100mも飛ぶ現象は観察されない。普通型よりも相対的に一回に飛ぶ距離が長い程度である。しかし、驚くべきことに

弘前大学の4階建の校舎の屋上に、1996年と97年の8月下旬から9月上旬にかけて、かなりの数のコバネイナゴが飛来するのが観察された。屋上に着地するもの、さらに上空を東西・南北と無方向に飛翔するのが観察された。時刻は午前10時～午後4時までで、晴れた無風の日だけに飛翔が見られ、雨や曇りの日には観察されなかった。移動時の長翅型は、地上の高い所を一気に数百m飛翔できることは確かである。

屋上で捕獲した数十頭の成虫は、雌雄とも1頭の例外もなく長翅型で、雌は受精のうちに精子を有し、交尾済みであり、一部の個体が卵黄形成開始卵が見られたが、卵巣の未発達な個体が多い。水田でランダムに採集した成虫より屋上に飛来したものは、6齢型の割合が高く、成虫サイズが大きかった。注目すべきことは、飛来時期が8月下旬～9月上旬の短期間であることである。9月中旬以後は、飛翔に適すると思われる日でも、全く校舎の屋上に飛来しなくなる。コバネイナゴを宙吊り飛翔させると、羽化当日～100日後でも飛翔する。卵巣発育開始に伴って飛翔筋を退化させる現象は見られず、成虫は生涯飛ぶことが可能な状態にある。だが、実際の移動・分散に通じる飛翔は、交尾後で卵巣発育前に限られていることである。なお、コバネイナゴの飛来が観察された弘前大学の校舎の周囲1km以内には、発生源となる水田は存在しない。

コバネイナゴの長翅型が相当の距離を移動する事実のほかにもある。1994年8月25日、山形県鶴岡市のJR駅の建物に4頭のコバネイナゴが止まっていたが、長翅型であった。校舎の屋上に飛来するところ弘前市街地でも時々コバネイナゴが見られる。やはり例外なしに長翅型である。

1994年8月26日に秋田県の標高970mのブナ林に囲まれた高層湿原で、院生の桧垣守男君が長翅型1頭を採集した。融雪時期から考えて、その場所で8月26日までに羽化することは不可能なので、発生地から飛来したと考えられる。また、翌年その場所で9月28日に終齢幼虫が2頭採集された。そのことは、1994年にその高層湿原に産卵したコバネイナゴの雌がいたことを意味する。9月末に終齢幼虫では、25℃でも産卵前期間が2週間ほど必要なので、冬の訪れの早い高層湿原で産卵することは不可能である。このように、世代を継続できない標高の高い所にも長翅型は飛来していると考えられる。その場所まで、発生地である水田から飛翔したとすると、長翅型のコバネイナゴは少なくとも10kmを超える距離を移動できると推定される。もちろん、長翅型といえども、一気に10kmも飛ぶとは考えられず、止ま

りながら飛翔し移動すると考えられる。

日本列島の各地で採集すると、区画整理をした直後の水田ではコバネイナゴの発生が極めて少ない。それらの場所では、性比が極端に雄に傾いている。長翅型が圧倒的に多い。体サイズが大きいものが多いなどの特徴が見られる。ブルドーザーを使って区画整理をするので、卵がつぶれるか、土中に埋まってふ化できず、そこに生息しているわずかな成虫は、他の場所から飛来したと思われる。新天地に飛来したコバネイナゴは、従来からの発生地よりも病気等の汚染や天敵の少ない条件に恵まれ、翌年には相対的により多くの個体が羽化できると推定される。発生が確認されると、防除しなければ3年後には発生密度がほぼピークに達することが複数の場所で観察された。いずれ、現在コバネイナゴが分布していない所、区画整理をした水田、あるいは共同防除等によってコバネイナゴがほぼ絶滅した水田へ侵入できるのは、長翅型と考えられる。

ただ、コバネイナゴは成虫サイズや長翅型出現率に、明確な地理的変異が認められるので、ウンカ類やサバクトビバッタのように海を越えて飛ぶような長距離移動は考えにくい。

7 どちらが祖先型か

バッタ類の相変異では、孤独相が祖先型と考えられ、飛ぶ型と飛ばない型が出現する翅多型では、有翅型や長翅型が祖先型と考えられている。コバネイナゴに近縁のタイワンハネナガイナゴやハネナガイナゴは長翅型のみであるのに、コバネイナゴは北に分布を広げ、水田という無限の餌に恵まれて飛ぶ必要性が低下し、長翅型から普通型が進化したと考えられる。したがって、本種の祖先型は長翅型と推定される。筆者の本稿の論旨は、長翅型がいかなる条件下で出現し、それがどれほど分散力を有するかに力点を置いているが、本来は普通型こそが問題にされるべきであろう。長翅型から翅の短い普通型を進化させたことが、コバネイナゴがより定住性を強め、他の2種よりも多発するイナゴになったと考えられる。

8 飛翔による産卵促進

25℃で普通型のコバネイナゴの産卵前期間が15日前後であるのに対し、長翅型の産卵前期間は2倍以上に延びる。しかし、長翅型の産卵前期間が普通型に比べて著しく長いのは、飛翔できないガラス製ポットの中で飼育しているためであり、羽化後に毎日1時間、宙吊り飛翔させると、普通型より産卵開始がわずかに遅れるだけとなり、飛翔が交尾行動、卵巣発育を著しく促進させる要因になることが明らかになった(未発表)。実際に、野外では長翅型は普通型よりも平均すると早く交尾し、産

卵していることが、弘前の1997年9月の調査でわかった。もちろん、長翅型は普通型よりも早く羽化するためでもあるが、長翅型のコバネイナゴは必ず飛び、長翅型と飛翔とはセットになっていることで、野外では速やかに産卵していると考えられる。卵巣発育を促進するためだけなら分散のために地上高くかなりの距離を飛翔する必要はなく、その前に水田で繰り返し、短距離を飛ぶだけで十分と思われる。

9 コバネイナゴの分布拡大法

小島(1976)は、滋賀県で大雨で水田が浸水した後、発生地からイナゴが流れ、分布が拡大したのではないかという興味ある考えを示した。コバネイナゴは水田の畦畔に多くの卵鞘を産みつけるが、主たる産卵期の9～11月は、乾いた水田内部にも産卵する。畦畔に比べて卵鞘の密度は低い、面積が広いので水田内部に産下される卵鞘は決して少なくない。それらの卵鞘は田植え前の代かきにより水面に浮く。ちょうど氷が水に浮く場合のように、卵鞘の大部分を水面下にしながら浮く。それらの卵鞘の一部は、排水口から水路、そして川へと流れ出し、下流で水を再利用するとき給水口から卵鞘が水田に入り込むことで、川に沿うように上流から下流へ分布拡大する可能性がある。ふ化は畦畔のものより遅れるが、水に浮いた卵鞘から問題なく起こる。

しかし、飛翔による分布拡大における長翅型の役割は最も大きいと考えられる。長翅型だけが山を越え谷を越え、町を越えて新天地に移動できる。コバネイナゴの翅多型は分散多型であるといえる。

おわりに

トノサマバッタやサバクトビバッタの翅長は、孤独相と群生相で外見的に大差はない。コバネイナゴの翅長は、1 cm 足らずの短い個体から、3 cm に近いものまで大きく変異し、これまで知られている翅多型のカテゴリとかなり異なる。コバネイナゴの場合は、早期にふ化し幼虫期を長日条件で経過した個体だけが長翅型になる。翅多型は密度調節としてよりも、明らかに季節適応現象である。分散型は一般に成虫サイズが大きく、高密度からのエスケープ現象ではなく、むしろ良好な環境下で育った個体で、積極的に分散の役目を担っているであろう。定住型としての普通型を主流として、長翅型との混合戦略によって危険分散しながら、したたかに季節適応を展開している。

分散多型という点で相変異や、アブラムシ類、ウンカ、コオロギ類の翅多型と、コバネイナゴの場合も共通である。長翅型のコバネイナゴといえども、発生地からすべて遠くへ飛び立つわけではなく、水田にとどまる個体も多いと考えられる。一定方向への飛翔ではなく、まさに分散なのである。今後の問題として、普通の短距離の飛翔とは全く異なる8月下旬～9月上旬の、高く遠くまで飛ぶきっかけとなる要因を解明することである。

主な引用文献

- 1) 安藤喜一(1993): 植物防疫 47(7): 311～314.
- 2) ANDO, Y. and C. YAMASHIRO (1993): Appl. Entomol. Zool. 28(2): 217～225.
- 3) 藤崎憲治(1988): 個体群生態学会 No. 44: 13～22.
- 4) JOHNSON, C. G. (1969): Migration and Dispersal of Insects by Flight Methuen, London, 763 pp.
- 5) 小島秀治郎(1976): 今月の農薬 20(8): 72～75.
- 6) ROFF, D. A. (1990): Ecological Monographs 60(4): 389～421.

■ 日本植物防疫協会 発行 …… シリーズ図書 植物保護ライブラリー

虫たちと不思議な匂いの世界 B6判: 本文187頁

農学博士 玉木 佳男 著

本体1,263円(税別) 送料240円

農作物を害虫から守るには、雄と雌の交尾に重要な匂い物質を利用するのも一つの方法です。性フェロモンの権威である著者が、その研究の歴史と活用までの苦労話を紹介してくれました。

お申し込みは、直接本会出版情報グループに申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい

(株)日本植物防疫協会 〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11 TEL: (03)3944-1561 FAX: (03)3944-2103