

Kontyû, 47(4): 599-605. December 25, 1979

スギタマバエ (双翅目: タマバエ科) 幼虫のジャンプ行動

徳 久 英 二

九州大学農学部生物的防除研究施設
〒812 福岡市東区箱崎 6-10-1

永 井 定 明

大分県竹田事務所
〒878 竹田市大字竹田字山手 1501-2

湯 川 淳 一

鹿児島大学農学部害虫学教室
〒890 鹿児島市郡元 1-21-24

Jumping Behaviour of the Larvae of the Japanese Cedar Gall Midge, *Contarinia inouyei* MANI (Diptera: Cecidomyiidae)

Eiji TOKUHISA: Institute of Biological Control, Faculty of Agriculture,
Kyushu University, Fukuoka 812, Japan

Sadaaki NAGAI: Takeda Local Office of Ohita Prefecture,
Takeda, Ohita 878, Japan
and

Junichi YUKAWA: Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kagoshima University, Kagoshima 890, Japan

Synopsis Jumping behaviour of the final instar larvae of the Japanese cedar gall midge, *Contarinia inouyei* MANI was observed in the laboratory. The behavioural components, such as direction, distance, frequency of jump and phototaxis, are analysed and the adaptive significance of jumping behaviour is discussed.

タマバエ科 (Cecidomyiidae) の一部の幼虫がジャンプ行動をすることはよく知られている。例えば、我が国ではクワシントメタマバエ (西川, 1905), スギタマバエ (井上, 1964), マツシントメタマバエ (原口, 1936), マツバタマバエ (小田・岩崎, 1953), ミカンツボミタマバエ (=ミカンハマダラタマバエ) (岡田, 1918), リンゴタマバエ (田辺, 1936) などゴールから脱出し、土壌中で営繭・蛹化する種類や、ゴールを作らず自由生活を営む捕食性のショクガタマバエ (二宮, 1959) についてのジャンプ行動が報告されている。また、チーズバエ科 (Piophilidae), ミバエ科 (Tephritidae) およびショウジョウバエ科 (Drosophilidae) などに属する双翅目幼虫の一部でも同じようなジャンプ行動が広く知られているが、ジャンプ行動を解析し、その意義について言及した論文はほとんどない。筆者らは、森林害虫として著名なスギタマバエ, *Contarinia inouyei* MANI の終令幼虫にみられるジャンプ行動を、いくつかの成分 (ジャンプの頻度, 距離, 方向) に分けて量的に把握し、

その特性を明らかにするとともに、ジャンプ行動の機能と意義について考察を加えた。

本文に先立ち、原稿のご校閲とご批判をたまわった京都大学農学部昆虫学研究室井上民二博士と K. M. HARRIS 氏 (CIE in BMNH) に厚くお礼申し上げる。また、材料の入手に便宜をはかって下さった谷口 明氏はじめ鹿児島県林業試験場保護部の方々、ならびに、サンケイ化学の竹村 薫氏に深謝の意を表する。

材料及び方法

ジャンプ行動をするタマバエの終令幼虫は降雨時にゴールを飛び出すことが多い。この性質を利用して、ゴールが形成されている寄主植物にシャワーで水をかけ、幼虫の抽出を行う方法がよく行われている。今回の実験に供したスギタマバエ終令幼虫も、1975 年 11 月 7 日に鹿児島県始良郡蒲生町で採集した杉枝からこの方法で得られたものである。抽出した幼虫は実験に供するまでの 3 日間、水で十分湿めさせたガーゼの上に置き、暗室内に保存した。ジャンプ実験は鹿児島大学農学部害虫学教室の実験台上に水平に置かれた 55×80 cm の白いボール紙上で、11 月 10 日に行われた。幼虫の位置を知るために、ボール紙にはあらかじめ一辺 2.5 cm のマス目を書き、それぞれに番地をつけた。また、幼虫の動きやジャンプに支障のないように、ボール紙を水で適当に湿めらせておいた。

最初に、均一な照明 (195 cm の高さの天井に取りつけられた 40 W の白色けい光灯 2 灯、以下均一照明という) の下で、上記のボール紙中央に幼虫を 1 個体ずつ適当な方向に向けて置き、ジャンプ前後の番地とジャンプの時刻を 10 分間記録した。それにもとづき、ジャンプの回数と距離、ジャンプとジャンプの間隔時間を求めた。こうした実験を 21 個体を用いてくり返し、のべ 406 回のジャンプを観察した。別の 8 個体を用いたのべ 162 回のジャンプについては、ジャンプ直前の頭の方角およびジャンプ直後の頭の方角もあわせて記録した。幼虫の体の向いている方向は、時計の文字盤に従って 30° ごとの方位別に目測した。

これとは別に、幼虫の走光性の有無を調べるために、幼虫 7 個体を用い、暗室内で一方向から光を与えるという条件 (以下不均一照明という) の下で同様な実験を行った。光源には 20 W の白色けい光灯を用い、幼虫のジャンプ出発点より約 130 cm、高さ 40 cm のところに設置した。

結 果

1. 均一照明条件

均一照明下の幼虫の 10 分間のジャンプの軌跡は、一定の傾向がみられない複雑なジグザグ運動を示した (Fig. 1a)。1 分間での幼虫 1 個体当りのジャンプ回数は 1.1~3.3 回で、平均 1.9 回であった (Table 1)。したがって、幼虫は約 30 秒に 1 回の割合でジャンプすることになるが、ジャンプから次のジャンプまでの間隔時間にはかなり大きな幅があり、長い場合は 107 秒、短い場合は 3 秒で、平均 30.1 秒であった (Table 1)。1 回のジャンプによる移動距離は 12.5 mm~125.0 mm で、平均 62.8 mm であった (Table 1)。

幼虫がジャンプを行ったあと、着地したときの体の方向を知るために、幼虫のジャンプ直前の頭の方角を基準とし、着地直後の幼虫の頭の方角との相対角度を求め、その頻度分布を調べた。その結果、ジャンプ直前の幼虫の頭の方角に対する着地直後の幼虫の頭の方角は、0° を中心とした左右 15° の範囲と 180° を中心とした左右 15° の範囲にはいる頻度が高く、それぞれ全体の 22% と 26% を占めている (Fig. 2)。

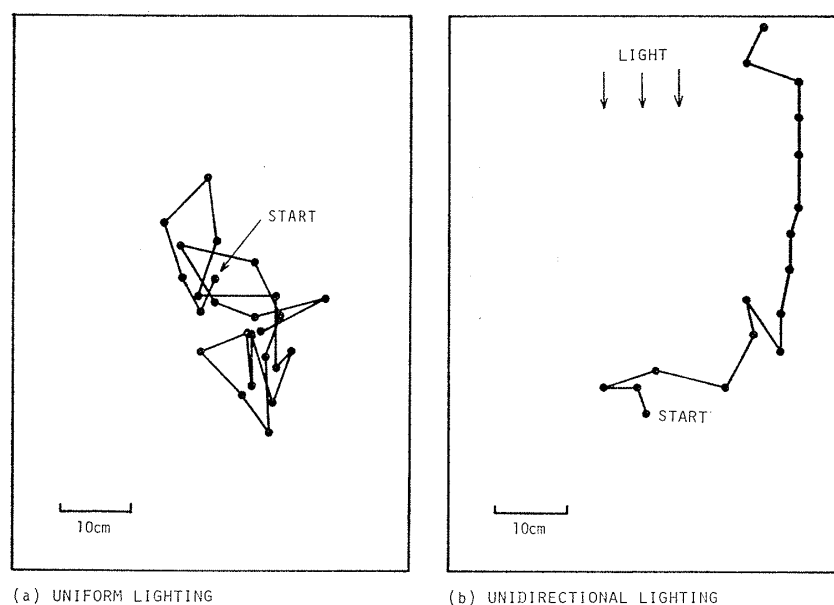


Fig. 1. Selected examples of trace of jump.

ジャンプから次のジャンプまでの平均約 30 秒の間に、幼虫は次のジャンプの準備を行いが、ときには数 mm 這ったり、体の方向を変えたりする。そこで、着地直後の幼虫の頭の方を基準とした次回ジャンプ方向の相対角度の頻度分布を調べた。次回のジャンプは前回のジャンプによる着地直後の頭の方と同じか、あるいは、それを中心とした左右 45° の範囲内の方角に向ってなされる頻度が全体の約 64% を占めた (Fig. 3)。また、ジャンプ方向と次回ジャンプ方向との相対角度の頻度分布を調べた結果、ランダムな傾向をもった分布が得られた (Fig. 4)。

幼虫の放逐点からの分散*の時間的变化を知るために、20~60 秒毎に幼虫の出発点からの位置を調べ、個別に実験した 21 個体について平均したものを Fig. 5 に示した。最初の 1 分 20 秒までは距離が急激に伸びているが、これは出発点からの最初のジャンプがどの方向のものであっても正の距離となることによる現象である。1 分 20 秒から 8 分まではゆるやかな直線増加を示し、8 分以後は出発点から約 17 cm の距離で増加率は減少している。

Table 1. Results of counts and measurements of jumps under two different light conditions.

	uniform lighting	unidirectional lighting
No. of larvae observed	21	7
Total no. of jumps	406	72
Mean no. of jumps/larva/min.	1.9 ± 0.6	1.6 ± 0.6
Resting or crawling interval between two successive jumps (sec.)	30.1 ± 16.7	43.8 ± 38.4
Mean distance moved/larva/jump (mm)	62.8 ± 21.0	81.1 ± 43.5

* ジャンプ実験は 21 個体について個別に行ったものではあるが、ここでは、それらの軌跡を重ね合わせ、同時に 21 個体を中央に放したと仮定している。したがって、分散に対する密度の影響は含まれていない。

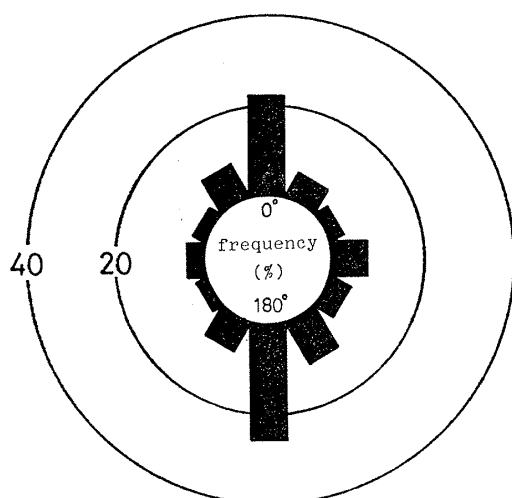


Fig. 2. Percent frequency distribution of relative angle made by directions of larval heads just before and after one jump under uniform lighting.

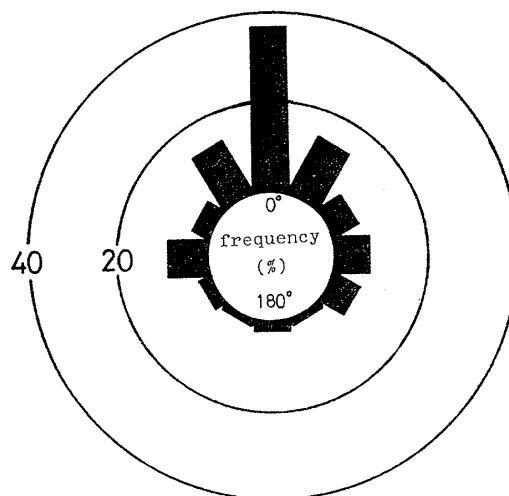


Fig. 3. Percent frequency distribution of relative angle made by directions of larval heads just after one jump and just before the next under uniform lighting.

2. 不均一照明条件

不均一照明下での幼虫の行動は、均一照明下での行動とは異なり、明らかな走光性が示された。(Fig. 1b). しかし、光に対する反応の程度は幼虫により異なっており、放逐点からすぐに光に向うもの (Fig. 6A), 最初は明らかな走光性が見られず、しばらくジグザグ行動をした後、光へ向うもの (Fig. 6 B₁ B₂) の2つのタイプが見られた. それぞれの頻度は、7 個体中 A タイプ 2 匹, B タイプ 4 匹であった. また、22 回のジャンプを経ても、ほとんど走光性を示さない個体が 1 個体あった (Fig. 6C). ジャンプから次のジャンプまでの間隔時間は長い場合で 271 秒, 短い場合で 13 秒で、平均 43.8 秒であった (Table 1).

均一照明下の幼虫と不均一照明下の幼虫を比較した場合、平均ジャンプ距離でも、平均ジャンプ回数でも両者の間には有意な差が認められなかった.

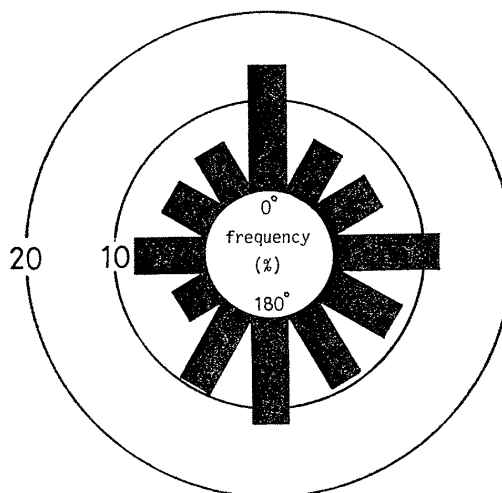


Fig. 4. Percent frequency distribution of relative angle made by directions of larval heads just before one jump and just before the next under uniform lighting.

考 察

スギタマバエ幼虫のジャンプ行動はゴール脱出から営繭・蛹化のために土中に潜るまでの期間にみられるが、その行動の意義について言及した報文はまだない. 本稿では、室内実験の結果をもとに、このジャンプ行動の特性と機能を、ゴール脱出から営繭適地への到達、および、地上での分散という2つの側面から考察したい.

均一照明条件下における実験の結果、幼虫はジャンプと次のジャンプの間に頭の方角を大きく変

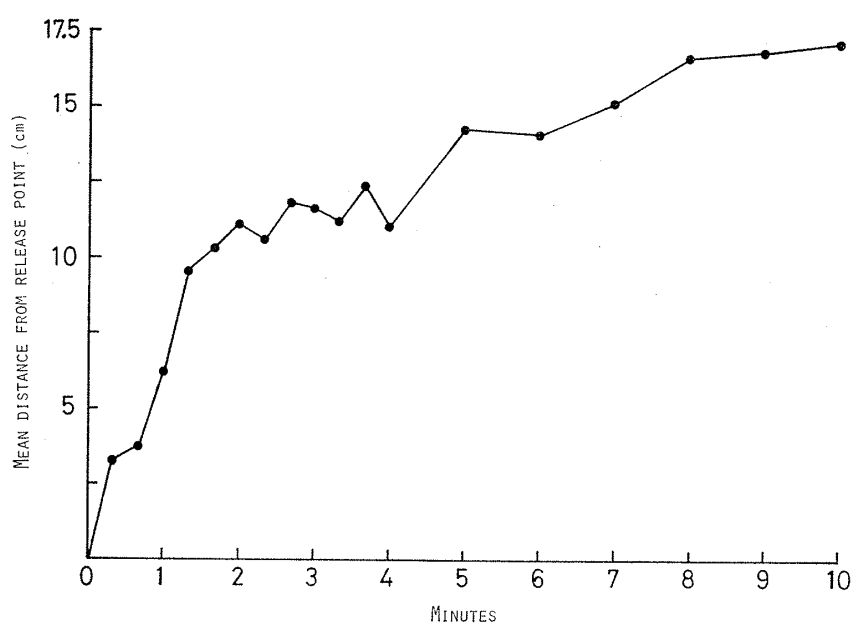


Fig. 5. Temporal change in mean distance from release point to position of larvae under uniform light condition.

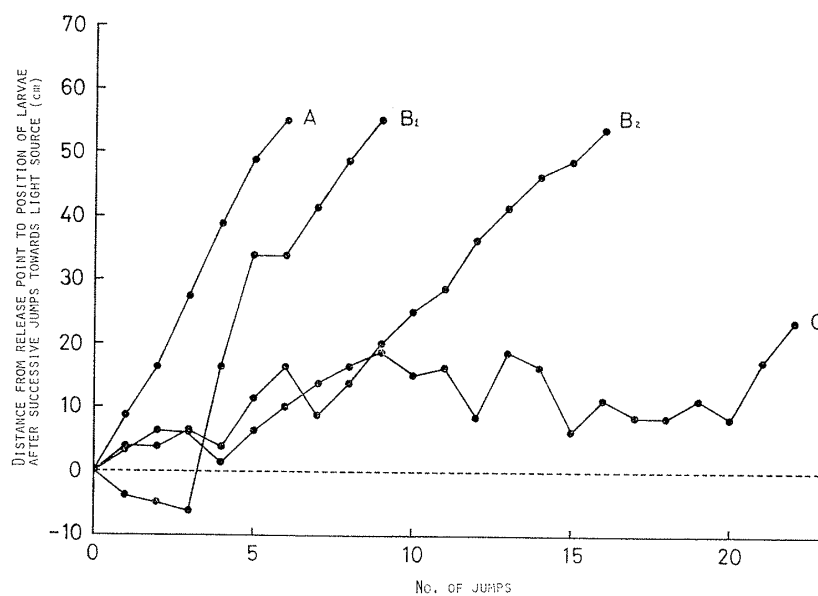


Fig. 6. Selected examples of trace of jump toward light source. A: Larva jumped toward light source immediately after release; B₁ and B₂: Larvae jumped toward light source after several times of random jumping; C: Larva did not exhibit a distinct positive phototaxis.

えることをせず (Fig. 3), また, ジャンプ直後の頭の方が必ずしもジャンプ方向と一致しないことが明らかとなった (Fig. 2). Fig. 2 において 0° と 180° での頻度が高いのは幼虫の体が空中において体の正中線に沿って回転しているためだと考えられるが, このことを考慮すれば, Fig. 2 および 3 より, ジャンプ方向は幼虫によって積極的に決定されるのではなく, むしろ機会的に決定さ

れる傾向が強いと結論できる。その結果、ジャンプと次回ジャンプの相対角度の頻度分布はランダムな傾向が強くなっている (Fig. 4)。しかし、幼虫がいかに効率よく営藪地へ到達するかという観点から考えた場合、ジャンプ方向がランダムな傾向をもつということが、幼虫にとって、特に生物学的な意味を持つものであるとは思われない。なぜならば、実際のスギ林床では下草・落葉などの障害物が多いため、これらの錯綜した障害物をうまく乗り越えることが営藪地に到達するための条件となる。ところが、このような複雑な環境下では、もはや、ジャンプ方向の如何によって障害物乗り越えの効率が変わるとは考えられないからである。むしろ、単位時間当りのジャンプ回数の多さと移動距離の長さの方が重要な要件になると思われる。均一照明条件下におけるスギタマバエ幼虫では、これらの値は、それぞれ、平均ジャンプ回数が1分間あたり約2回、平均移動距離はおおよそ12 cmであった (Table 1)。適当な基準がないため、これらの値を適確に評価することはできないが、スギ林床の障害物を乗り越えるためには決して小さな値ではないと思われる。しかし、最も重要な点は、移動に際し、幼虫が「ジャンプ」という手段を採用していることである。ジャンプ行動がゴールの中で蛹化するタマバエの幼虫には殆んどみられず、ゴールから脱出して土壌中で営藪・蛹化するタマバエに多くみられることは、複雑な環境を越えてハビタット間を移動するこれらのタマバエにとって、「跳びこえる」という属性をもつジャンプ行動が移動のための最適の戦略であることを示している。

次に地上における幼虫の分散について考察を試みる。ここで言う分散とは、JOHNSON (1969) が dispersal と表現したハビタットのまわりへの分布拡大を指している。均一照明下のスギタマバエ幼虫のジャンプ方向がランダムな傾向を示すことはすでに述べた。その軌跡は複雑でかつ狭い範囲を出ていない (Fig. 1a)。この傾向は Fig. 5 においてさらに明らかであり、放逐後10分を経過しても幼虫の放逐点からの平均分散距離は約17 cmである。ただ、実際のスギ林においては、光条件は多少とも不均一であり、幼虫の動きが Fig. 1b のような方向性をもったものとなる可能性は否定できない。しかし、(1) スギ林床の物理環境は複雑であり、ジャンプ方向がかく乱され得ること、(2) 走光性の発現は個体により差異があること (Fig. 6)、(3) 幼虫が水の十分ある場所に達したとき、多くの場合、そこでジャンプ行動が終ってしまうこと (観察により確認) などの理由により、光条件の不均一な野外のスギ林床においても大きな分散は起らないものと思われる。

したがって、スギタマバエ幼虫のジャンプ行動は分散の機能をもつとは考えられず、むしろ、ゴールから脱出して営藪適地へ到達するための適応的な手段であるとみなす方がより妥当である。しかしながら、スギタマバエ幼虫はその落下から羽化までの死亡率はきわめて高く (吉田ほか, 1973; 高藤, 1976)、ジャンプ行動が実際にどれほど死亡率の低減に貢献しているかは明らかではない。

要 約

スギタマバエ (*Contarinia inouyei* MANI) の終令幼虫のジャンプ行動を、室内の均一な照明条件下、および不均一な照明条件下で調査した。その結果は次のように要約される。

1. 均一照明下では、ジャンプは約30秒に1回の割合で行われ、平均ジャンプ距離は62.8 mmであった。また、不均一照明下での平均ジャンプ回数、および平均ジャンプ距離は均一照明下の結果と有意な差はなかった。
2. 着地直後、幼虫の頭はジャンプ直前の頭の方角か、またはその反対方向に向いていることが多かった。これは、幼虫が空中で体の正中線に沿って回転しているためであると考えられた。
3. 着地後、次のジャンプまで幼虫が大きく体の向きを変えることはあまりなく、這うことも少

なかった。

4. 均一照明下では、幼虫は特定の方向にジャンプしているのではないことがわかった。しかし、不均一な照明下では、幼虫に明らかな正の走光性がみられた。

5. ジャンプ行動は幼虫がゴールから脱出し営繭地に到達するための適応的な手段であると思われた。しかし、地上での分散には寄与していないと判断された。

Summary

Jumping behaviour of the final instar larvae of the Japanese cedar gall midge, *Contarinia inouyei* MANI, was observed under both uniform and unidirectional lighting in the laboratory.

1. The larvae jump about every 30 seconds, and the average distance is 62.8 mm under uniform lighting. These results are not significantly different from those under unidirectional lighting.

2. Immediately after landing, the larval heads are turned, either directly toward or directly away from the direction to which the larvae set their head just before they jumped. This indicates that the larvae rotate along their long axis (somersault) in the air.

3. After landing, the larvae seldom change position and seldom crawl during the interval between landing and the next jump.

4. These results show that the larvae do not jump or move in any particular direction under uniform lighting. However, they exhibit a distinct positive phototaxis under unidirectional lighting.

5. The jumping behaviour is considered to be adaptive for escape from galls and movement on a forest floor in search of a cocooning site, but it may not be contributable for dispersal.

文 献

- 原口 享, 1936. 森林害虫マツシントメタマバエ. 御料林, (92): 14-24.
- 井上元則, 1964. 針葉樹を害するタマバエの研究 (第2報). 林業試験場研究報告, (164): 1-39.
- JOHNSON, C. G., 1969. Migration and Dispersal of Insects by Flight. 763 pp. Methuen, London.
- 二宮英一, 1959. しょくがたまばえ. 江崎悌三他 (編), 日本幼虫図鑑. 712 pp. 北隆館, 東京.
- 西川 砂, 1905. 桑樹の心止め虫に就て. 昆虫世界, 9: 61-66.
- 小田久五・岩崎 厚, 1953. マツパノタマバエ (マツノゴバイシタマバエ) に関する研究 (第1報), 熊本地方における生活史. 林業試験場研究報告, (59): 67-79, pls. 1-5.
- 岡田忠男, 1918. 大正七年の新年に因める七種の新害虫に就いて. 昆虫世界, 22: 11-15.
- 高藤晃雄, 1976. スギタマバエ *Contarinia inouyei* MANI (Diptera, Cecidomyiidae) の生態に関する研究. 昆虫, 44: 554-569.
- 田辺忠一, 1936. 苹果の新害虫リンゴタマバエに就て (二). 病虫害雑誌, 23: 596-604.
- 吉田成章・倉永善太郎・森本 桂, 1973. スギタマバエとマツパノタマバエの生命表. 第84回日本林学会大会講演集, pp. 344-345.