

論文：

ヒメギス *Eobiana engelhardti subtropica* Bey-Bienko (Orthoptera: Tettigoniida) の卵休眠と生活史

新井哲夫⁽¹⁾

Egg diapause and life cycle in *Eobiana engelhardti subtropica* Bey-Bienko (Orthoptera: Tettigoniida)

ARAI Tetsuo⁽¹⁾

Abstract

Eobiana engelhardti subtropica Bey-Bienko (Orthoptera: Tettigoniidae) is distributed from Hokkaido to Kyushu and has an annual life history. The insects hatched between April to May and start to emerge around late June. They lay eggs from July to early October and overwinter as eggs. The eggs are one-year eggs and the diapause phase is at the pre-nymphal stage.

When eggs were kept at 25 °C after hatching, the egg weight immediately after egg-laying was approximately 3.3 mg, which increased linearly from 10 to 36 days after hatching to approximately 4.8 mg, reaching approximately 5 mg by day 48-52, with almost no change thereafter.

The mean incubation time was 172.2 ± 12.6 days and 142.7 ± 19.1 days at 15 °C and 20 °C, respectively. When the eggs were maintained at 25 °C or 30 °C after egg-laying, the embryos developed to the pre-nymphal stage, but did not hatch and subsequently died.

The effect of low temperature on breaking the diapause in eggs that reached the diapause phase was investigated. After being maintained at 25 °C for 10 weeks, eggs were subjected to low-temperature treatments at 0-2 °C, 7.5 °C, 10 °C, and 15 °C for 3 to 24 weeks, after which the eggs transferred to 20 °C with a 12L: 12D photoperiod. Irrespective of the low-temperature treatment, the longer the duration of the low-temperature treatment, the shorter was the time to hatching and the shorter was the mean incubation time after transfer. Concentration of hatching after low-temperature treatment was observed at ≥ 15 , ≥ 12 , and ≥ 15 weeks with treatment at low temperature of 0-2 °C, 7.5 °C, and 10 °C, respectively. However, the concentration of hatching was lower at 15 °C than that at the other low temperatures.

The effect of low temperature on breaking the diapause in eggs before reaching the diapause phase was investigated. After being maintained at 25 °C for 1 week or 3 weeks, eggs were subjected to low-temperature treatment at 7.5 °C for 3 to 21 weeks, after which the eggs were transferred to 20 °C with a 12L: 12D photoperiod. The eggs hatched even if low temperature (7.5 °C) was encountered before the diapause phase, but the variation in hatching was large with the low-temperature treatment for 3-18 weeks, and the hatching was concentrated at 21 weeks. In addition, the time until hatching was long, the variation in hatching was large, and the hatching rate was low compared with low-temperature treatment after the diapause phase.

Key words: *Eobiana engelhardti subtropica*, egg diapause, low temperature treatment, life cycle

キーワード：ヒメギス、卵休眠、低温処理、生活史

(1) 元山口県立大学生活科学部生活環境学科環境生態学研究室・共通教育機構教授
〒562-0005 大阪府箕面市新稲5-20-31
Niina 5-20-31, Mino City, Osaka Prefecture, 562-0005 Japan

緒 論

ヒメギス *Eobiana engelhardti subtropica* Bey-Bienko (Orthoptera: Tettigoniida) は、北海道から九州に分布し、平地から山間部にかけて、湿った草地に生息する。生活史は年1化で、4月～5月にふ化し始め、6月下旬頃から羽化が始まり、10月上旬頃まで生存し、7月から10月上旬にかけて産卵する。卵で越冬し、1年卵で、休眠ステージは、幼虫の体がほぼ出来上がった前幼虫期である。

キリギリス科の仲間の卵の休眠には、1年卵・2年卵・それ以上の多年卵がある。ヒメギス(新井、1977; Higaki and Ando, 1999) やコバネヒメギス *Chizuella bonneti* (新井、未発表; Higaki and Ando, 1999) は1年卵、キリギリス *Ganpsocleis buergeri* (梅谷、1953; 安藤、1995; 新井、2017) は1年卵・2年卵・多年卵、イブキヒメギス *Eobiana japonica* (Higaki and Ando, 1999, 2000) は2年卵及び多年卵である。

ヒメギスは1年卵で、休眠ステージは前幼虫期であるが、気温が低下した時期に産卵された卵は、休眠ステージまで发育できない。野外では、7月下旬頃でも2～3齢の幼虫を見ることがある。そこで、低温処理の温度、低温処理の期間、産卵後の低温処理への移行時期と低温処理の期間について調べ、ヒメギスの卵休眠の性質と生活史を解析した。

材料及び方法

ヒメギスの成虫は、1972年・1973年の7月中旬～下旬、青森県弘前市内(北緯40.57°、東経140.47°、標高63m)の草地において採集した。採集後、自然環境とほぼ同様の実験室内のケージで飼育・採卵し、ガラスシャーレ内の湿った紙上に卵を保った。

卵重測定には、産卵後24時間以内の30個の卵を用いた。卵は、77日目まで25℃、それ以降7.5℃に保った。卵重は、卵の周りの余分な水分を取り除き、1卵毎に測定した。産卵から54日目までは24時間毎、54日～64日は48時間毎、それ以降は77日目及び7.5℃移行後の110日目に測定した。

低温処理実験には、24時間以内に産卵した卵を用いた。温度は、恒温室又は恒温器で調節した。孵化数は、24時間毎に計測した。

結 果

1 卵重変化

産卵後25℃全暗黒に保ち、卵の重さの変化を測定した。卵重は、産卵時3.3mgで、翌日は3.2mgと減少したが、それ以後9日目まで変化しなかった

(図1)。10日目から徐々に増加し始め、36日目まで直線的に4.8mgまで増加し、36～48日目における卵重の変化はみられなかった。48日目から52日目にかけて日によって若干変化したが5mgまで増加し、その後、ほとんど変化しなかった。産卵後約7週間で、胚子は前幼虫期に達した。

2 卵期間

産卵24時間以内の卵を15℃・20℃恒温、全暗黒に保った場合、15℃では127日目からふ化し始め、平均172.2日±12.60日、20℃では110日目からふ化し始め、平均142.7日±19.29日であった(図2)。産卵後25℃・30℃全暗黒に保った場合、胚子は、前幼虫期まで发育したが、ふ化できずに全て死亡した(図3)。

3 いろいろな温度による低温処理

ヒメギスは、卵で越冬し、1年卵である。産卵後吸水によって肥大化し、25℃では、産卵後7～8週間で最大となる(図1)。その時点における胚子の状態は、前幼虫期の休眠ステージである。そのまま25℃恒温全暗黒に保ち続けると、卵は全て死亡し、ふ化しない。しかし、産卵後15℃・20℃恒温全暗黒に保った場合、15℃では127日目から、20℃では110日目からふ化し始める(図2・3)。このことから、15℃・20℃における休眠打破には、それ以下の低温が必ずしも不可欠な要素でなく、自発的に休眠が覚めることを示している。しかし休眠ステージに達した卵が、一定期間发育を停止することも事実である。そこで、25℃全暗黒に10週間保った後、いろいろな温度で低温処理し、その後20℃12L:12Dに移し、ふ化を観察した。ヒメギスのふ化率は、全照明・全暗黒下で低く、明暗周期や温度周期を与えられることによって高まることがわかっていることから(Arai, 1977, 1979)、全照明・全暗黒下でのふ化抑制の影響を排除するため、低温処理後の卵は、20℃12L:12Dに保った。低温処理中は全暗黒で、温度は、0～2℃・7.5℃・10℃・15℃とし、低温処理の期間は、3・6・9・12・15・18・24週間とした。

(1) 0～2℃

25℃に10週間保った後、低温処理をせずに20℃12L:12Dに移した場合、産卵後145日目にふ化が始まり、卵期間の平均は164.7日であった(図4-a)。25℃10週間・低温処理3週間後に20℃12L:12Dに移した場合、ふ化は《138日目》(《》内の数字は、産卵からふ化までの日数;以下同様)【47日目】(【】内の数字は、低温処理後20℃12L:12Dに移行からふ化までの日数;以下同様)に始まり、平均は《168.9

日》【77.9日】であった(図4-b)。低温処理6週間では、《149日目》【37日目】にふ化が始まり、平均は《181.4日》【69.4日】であった(図4-c)。低温処理が長くなると、20℃ 12L:12Dに移行後からふ化までの日数(【】で示した日数)が短くなり、低温処理の期間が長くなるほどその傾向が顕著に見られ、低温処理が24週間では、ふ化は【14】日目に始まり、平均は【17.8日】であった(図4-d・e・f・g・h)。低温処理15週間以上において、ふ化の集中が見られた。ふ化のばらつきは、低温処理15週間までは大きい、低温処理18週間以上では非常に小さく、集中してふ化した。

(2) 7.5℃

25℃ 10週間・低温処理3週間後に20℃ 12L:12Dに移した場合、ふ化は《148日目》【57日目】に始まり、平均は《170.4日》【79.4日】であった(図5-b)。低温処理の温度が0~2℃の場合と同様、低温処理の期間が長くなるほど低温処理後20℃ 12L:12Dに移行後からふ化までの日数が短くなり、低温処理が24週間では、ふ化は【11日目】に始まり、平均は【15.5日】であった(図5-c・d・e・f・g・h)。低温処理12週間以上で、ふ化の集中が見られた。ふ化のばらつきは、低温処理12週間までは大きい、低温処理15週間以上では非常に小さく、集中してふ化した。

(3) 10℃

25℃ 10週間・低温処理3週間後に20℃ 12L:12Dに移した場合、ふ化は《143日目》【52日目】に始まり、平均は《163.5日》【72.5日】であった(図6-b)。低温処理の温度が0~2℃・7.5℃の場合と同様、低温処理の期間が長くなるほど低温処理後20℃ 12L:12Dに移行後からふ化までの日数が短くなり、低温処理が18週間では、ふ化は【9日目】に始まり、平均は【12.1日】であった(図6-c・d・e・f・g)。低温処理24週間では、低温処理(10℃)中にふ化が始まった(図6-h)。低温処理15週

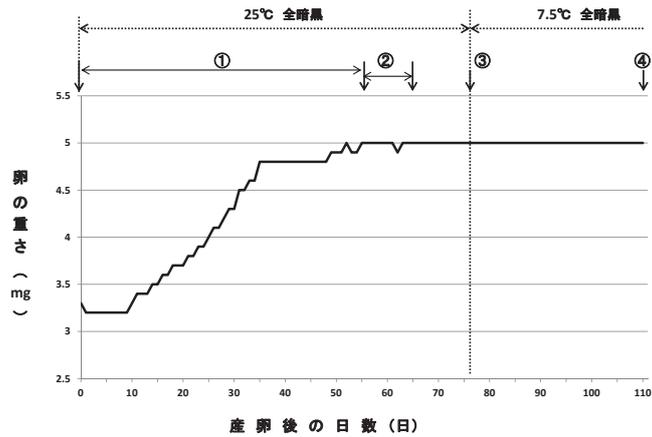


図1 25℃における卵重変化(30個)
測定間隔及び測定日:①24時間毎 ②48時間毎 ③77日目 ④110日目

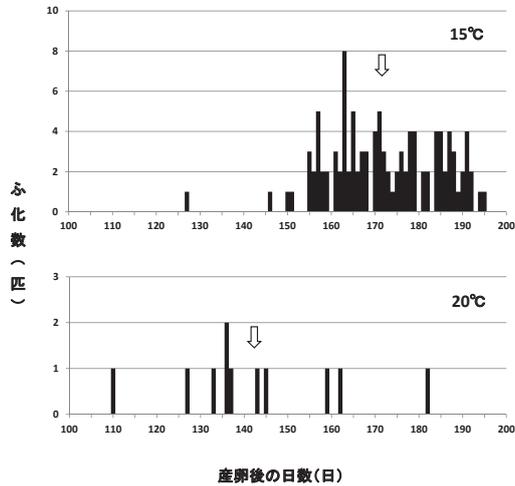


図2 15℃・20℃全暗黒におけるふ化の分布 ↓平均

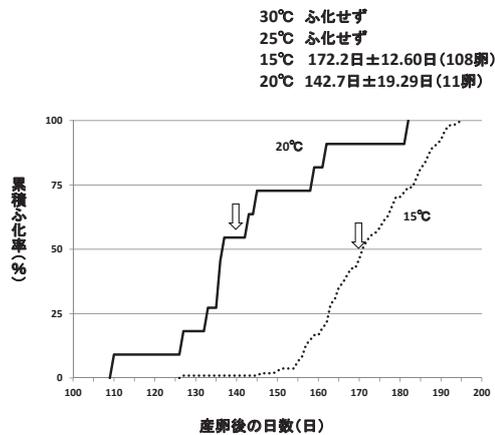


図3 15℃・20℃全暗黒における累積ふ化率 ↓平均

間以上で、ふ化の集中が見られた。ふ化のばらつきは、低温処理12週間までは大きいですが、低温処理15週間以上では非常に小さく、集中してふ化した。

(4) 15℃

25℃ 10週間・低温処理3週間後に20℃ 12L:12Dに移した場合、ふ化は《127日目》【36日目】に始まり、平均は《157.1日》【66.1日】であった(図7-b)。低温処理の温度が0~2℃・7.5℃・10℃の場合と同様、低温処理の期間が長くなるほど低温処理後20℃ 12L:12Dに移行後からふ化までの日数が短くなり、低温処理が9週間では、ふ化は【14日目】に始まり、平均は【26.5日】であった(図7-c・d)。低温処理12~18週間では、低温処理(15℃)中にふ化が始まり(図7-e・f・g)、低温処理24週間では、20℃ 12L:12Dに移す前に全てふ化した(図7-h)。

4 休眠ステージ前の低温処理

ヒメギスの卵重は、25℃において7~8週間で最大となり、休眠ステージに達する。休眠ステージに達した後、適切な低温に適切な期間曝されることによって休眠が覚醒し、ふ化する。弘前において、ヒメギスは7月上中旬に羽化し、7月中下旬から産卵を始め、9月中旬頃まで産卵する。気温が低くなる遅い時期に産まれた卵は、胚子が休眠ステージに達する前に低温に遭遇することになる。そこで、休眠ステージに達する前に低温に曝された場合の卵期間やふ化率について調べた。産卵後1週間又は3週間25℃に保ち、低温処理の温度を7.5℃とし、3・6・9・12・15・18・21週間低温処理した後、20℃ 12L:12Dに移してふ化数を計測した。

25℃に1週間保った後、低温処理することなしに20℃ 12L:12Dに移すと、ふ化の開始は《124日目》【117日目】で、平均は《143.8日》【136.8日】であった(図8-a)。低温処理が3週間の場合、ふ化の開始は《139日目》【111日目】で、平均は《161.5日》【140.5日】で、6週間では、ふ化は《152日目》【103日目】に始まり、平均は《173.1日》【131.5日】あった(図8-b・c)。低温処理が長くなると、低温処理後20℃ 12L:12Dに移行からふ化までの日数(【】内に示した日数)は、低温処理が長くなるほど短くなり、低温処理が21週

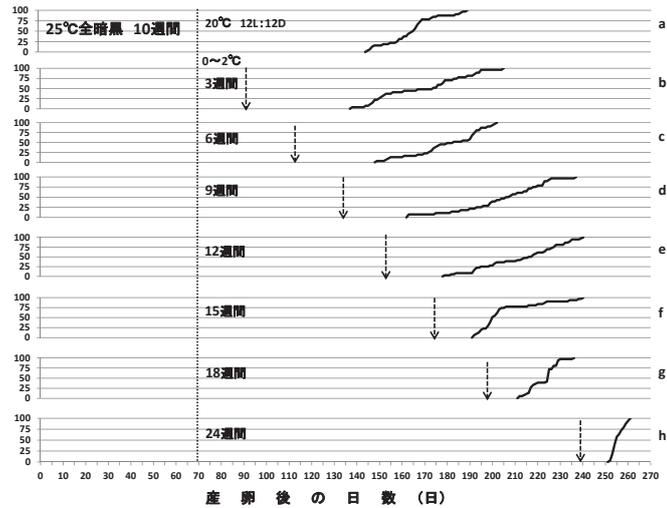


図4 産卵後25℃全暗黒に10週間保ち、0~2℃に3・6・9・12・15・18・24週間低温処理した後、20℃12L:12D(↓)に移した場合の累積ふ化率

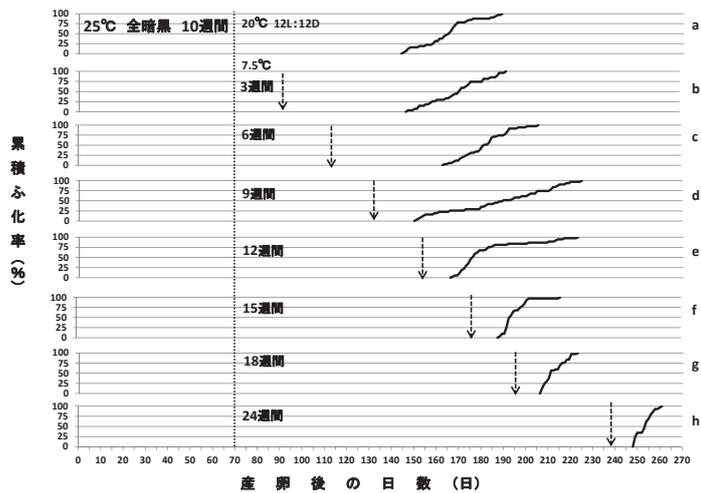


図5 産卵後25℃全暗黒に10週間保ち、7.5℃に3・6・9・12・15・18・24週間低温処理した後、20℃12L:12D(↓)に移した場合の累積ふ化率

間では、ふ化は【68日目】に始まり、平均は【80.3日】であった(図8-d・e・f・g・h)。ふ化のばらつきは、低温処理18週間でやや小さくなり、21週間ではいっそう小さくなった

25℃に3週間保った後、低温処理なしに20℃ 12L:12Dに移すと、ふ化の開始は《108日目》【87日目】で、平均は《123.6日》【102.6日】であった(図9-a)。低温処理が3週間の場合、ふ化の開始は《124日目》【82日目】で、平均は《143.0日》【101.0日】で、6週間では、ふ化は《143日目》【80日目】に始まり、平均は《156.8日》【93.8日】あった(図9-b・c)。低温処理が長くなると、低温処理後20℃ 12L:12Dに移行からふ化までの日数(【】内に示した日数)は、低温処理が長くなるほど短くなり、低温処理が21週

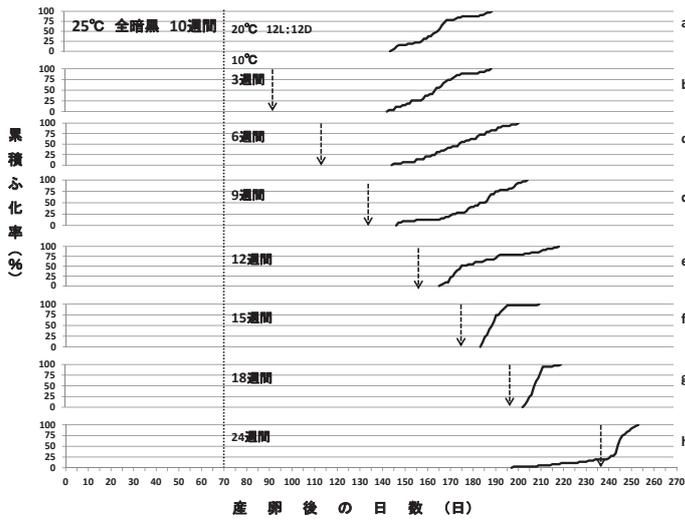


図6 産卵後25℃全暗黒に10週間保ち、10℃に3・6・9・12・15・18・24週間低温処理した後、20℃12L:12D(↓)に移した場合の累積ふ化率

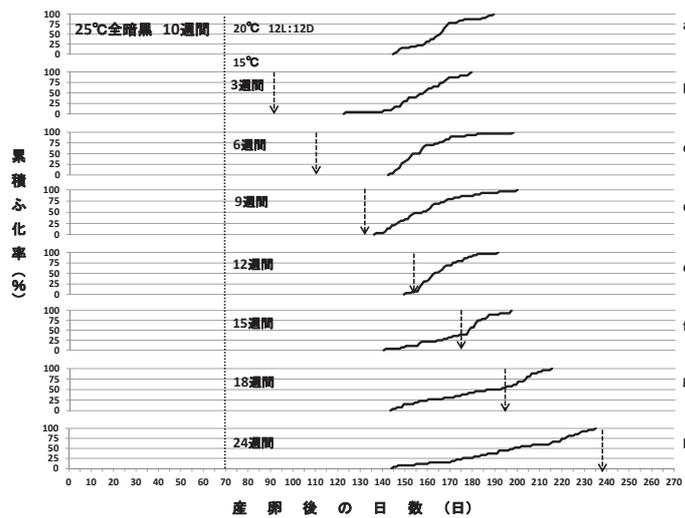


図7 産卵後25℃全暗黒に10週間保ち、15℃に3・6・9・12・15・18・24週間低温処理した後、20℃12L:12D(↓)に移した場合の累積ふ化率

間では、ふ化は【62日目】に始まり、平均は【47.9日】であった(図9-d・e・f・g・h)。ふ化のばらつきは、低温処理18週間でやや小さくなり、21週間ではかなり集中してふ化した。

考察

日本列島に生息するヒメギスの生活史は、年1化で、卵で越冬する。ヒメギスの卵は、幼虫の体がほぼ出来上がった前幼虫期の状態で休眠する1年卵で、冬季の低温を経過した後にはふ化する。

産卵後25℃恒温に保つと、給水した卵はおおよそ7週間で最大となり(図1)、胚子は、休眠ステージの前幼虫期まで発育する。その後も25℃恒温に保った

場合、全ての卵は死亡する。産卵後の適切な時期(産卵後7週間)に、適切な温度(7.5℃)で、適切な期間(20週間)低温処理しても、休眠が覚醒しているにもかかわらず、25℃恒温・全暗黒ではほとんどふ化しない(Arai, 1977)。胚子はふ化直前の状態を示していたが、ほとんどふ化できずに、死亡した。25℃では、非常に少数であるが卵殻を少し破り、頭部をのぞかせた状態の卵があった(図10-①)。産卵後20℃・15℃恒温に保った場合、産卵後15週間頃からふ化し始め、20℃・15℃では、自発的に休眠が覚め、ふ化すると考えられる(図2・3)。20℃・15℃において、図10-①~⑤の状態で完全に卵殻から脱出できない個体もあったが、ふ化としての計測は、卵殻から幼虫が全て抜け出した個体とした(図10-⑥~⑧)。20℃では、全照明・全暗黒でのふ化率が10%以下と非常に低く、15℃でも50~60%程度である(Arai, 1979a)。しかし、光周期に曝されると、20℃では80%前後、15℃では90%以上の高いふ化率を示した(Arai, 1977, 1979a)。温度周期条件下でもふ化率は高まった(Arai, 1979b)。これらのことから、ヒメギスは、25℃以上の高温において胚子は発育するが、ふ化できず、20℃恒温で全照明・全暗黒の下でのふ化率は低く、光周期・温度周期などによって生じる環境変化に曝されることによってふ化率が上昇することがわかる。

25℃に10週間保った後、0~2℃・7.5℃・10℃・15℃に3週間~24週間低温処理し、20℃12L:12Dに移した場合、低温処理の温度に関わらず、低温処理の期間が長いほど20℃12L:12Dに移行後のふ化の開始・平均卵期間が短くなった(図11)。0~2℃の低温処理において、18週間の低温処理で、最初のふ化は【14日目】で、24週間以上で平均卵期間は【17.8日】となった(図4-h)。17.5℃の低温処理では、18週間以上の低温処理での最初のふ化は【11日目】で、平均卵期間は【約16日】であった(図5-g・h)。10℃の低温処理では、15週間以上の低温処理での最初のふ化は【9日目】で、平均卵期間は【約13日】(図6-f・g)、15℃の低温処理では、9週間の低温処理でふ化は【9日目】で始まり、平均卵期間は【26.5日】であった(図7-d)。低温処理の温度が10℃において、

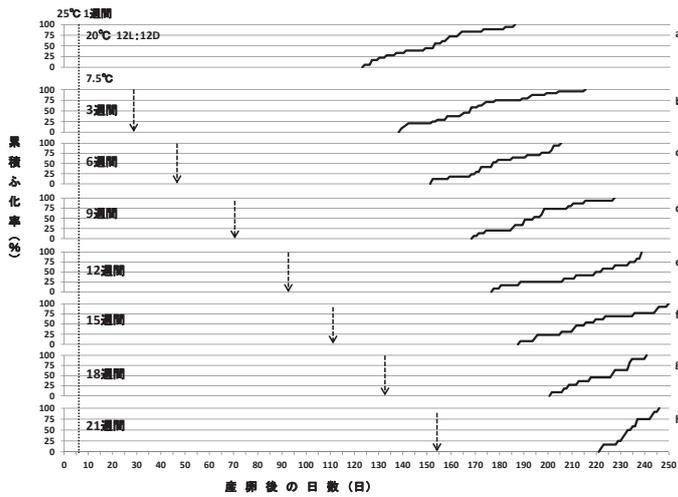


図8 産卵後25℃に1週間、その後低温(7.5℃)に3~21週間保ち、20℃12L:12D(↓)に移した場合の累積ふ化率

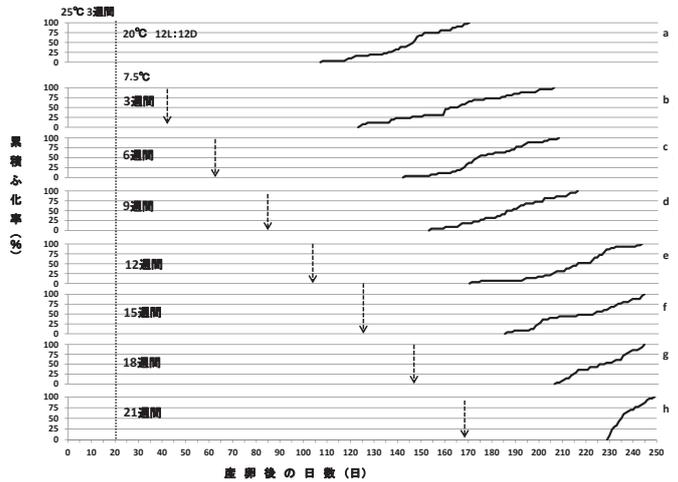


図9 産卵後25℃に3週間、その後低温(7.5℃)に3~21週間保ち、20℃12L:12D(↓)に移した場合の累積ふ化率

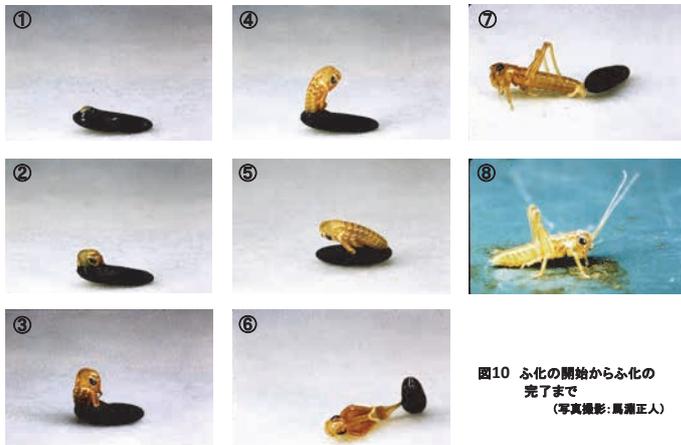


図10 ふ化の開始からふ化の完了まで
(写真撮影:馬淵正人)

24週間の低温処理では、最初のふ化は低温処理中の《58日目》にふ化を始めた(図6-h)(図12-A)。低温処理が15℃においても、12週間以上の低温処理において【71日目】に最初のふ化個体が見られ(7-e・f・g・h)、15℃の低温処置が長いほど15℃にふ化する割合が増加し、24週間では、全てが15℃中にふ化した(図12-A)。これらのことから、25℃から低温に移行した後も胚子が発育すると考えられる。低温処理の温度により胚子の発育の速度が異なり、温度が高いほど休眠ステージまで早く発育すると考えられ、その後低温により休眠が覚醒される。しかし休眠覚醒後もふ化が抑制されるが、抑制期間は、温度によって異なる。低温処理10℃における15週間以上の処理での20℃12L:12D移行後のふ化の集中程度から、10℃が休眠覚醒に有効な温度であることを示すとともに、休眠覚醒後も一定期間ふ化を抑制する温度であると考えられる。ふ化率は、低温処理の温度レベルに関わらず、低温処理が長くなるほど高まる傾向がみられるが、18週間を経過すると低下する傾向がみられた(図12-B)。休眠が覚醒した後であれば、0℃という低温においてもふ化し、ふ化幼虫の動きは鈍いものの活動できることから、休眠覚醒後の胚子やふ化直後の幼虫は、低温への耐性が高いと考えられる(新井、未発表)。

ヒメギスは、卵で越冬し、休眠ステージは前幼虫期で、産卵から休眠ステージまでの期間は、25℃で約7週間である。そこで、産卵後から20℃に保った処理と25℃全暗黒に1週間(胚子の発育初期)・3週間(若干発育した段階)・10週間(休眠ステージである前幼虫期)保った後に20℃に移した処理のふ化パターンを比較した。産卵直後から20℃に保った場合、ふ化は産卵後110日目から始まり、平均卵期間は、142.7日±19.29日で(図13-B)、産卵後1週間25℃に保った後に20℃に移した処理では、ふ化は産卵後《124日目》に始まり、平均卵期間は《143.8日±18.9日》となり(図13-C)、平均卵期間・ふ化のばらつきは同程度であった。産卵後約10日間の卵重は変化せず(図13-A)、

胚子はほとんど発育しないと考えられる。産卵後25℃に3週間保った場合、胚子はやや発育した状態で、20℃に移行した後の最初のふ化は《108日目》【87日目】で、平均卵期間は《123.6日±16.00日》【102.6日±16.00日】となり、産卵後の平均卵期間は短くなったが、ふ化のばらつきは同程度であった(図13-D)。産卵後25℃10週間に保つと胚子は休眠ステージに達しており、最初のふ化は《145日目》【75日目】で、平均卵期間は《164.7日±11.8日》【94.7日±11.8日】となり、産卵後の平均卵期間は長くなるが、20℃に移行後の卵期間は、若干短くなり、ふ化のばらつきもやや小さくなった(図13-E)。これらのことから、産卵後25℃に長く保つほど、20℃移行後からふ化までの期間が短縮され、ふ化のばらつきも若干小さくなった(図14-A)。しかし、20℃移行後からふ化までの短縮の程度は、25℃に保つ期間に比例せず、25℃1週間と3週間における20℃移行後からふ化までの期間の差は、34.2日であるが、3週間と10週間との差は、7.9日であった(図14-C)。休眠ステージには産卵後25℃で6～7週間で到達し、その後も25℃に保たれた場合、ふ化の自覚的な覚醒が抑制され、20℃移行後のふ化に至る過程に対しても影響するのではないかと考えられる。

20℃におけるふ化率は、全暗黒・全照明条件下で10%前後と低く、光周期を与えられることによってふ化率は80%に達し、ふ化率に対して光周期が影響することがわかっている(Arai, 1979)。しかし、産卵後から20℃全暗黒に保った処理と、25℃1週間後に20℃12L:12Dに移行した処理における平均卵期間が同程度であることから(図13・14)、光周期は卵期間に影響しないと考えられる。

産卵後25℃に1・3・10週間保ち、7.5℃に3～21(24)週間低温処理をした場合、20℃12L:12D後の平均卵期間は、25℃の期間に関わらず、低温処理が長いほど短くなった(図15)。25℃10週間では、低温処理3週間では57日であったが、9週間で18日、12週間で13日と急激に短くなり、18週間

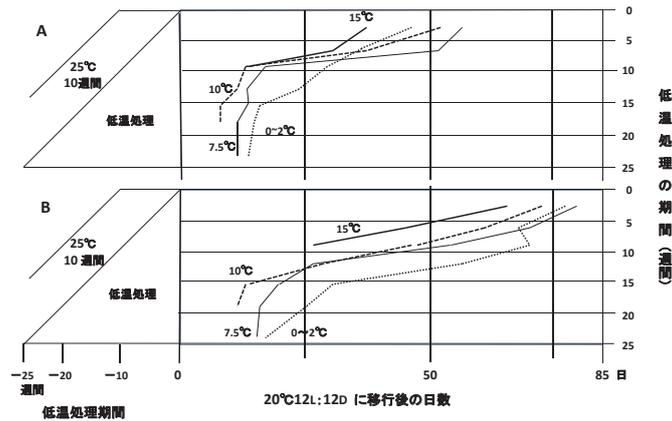


図11 産卵後10週間25℃全暗黒に保ち、いろいろな期間(3・6・9・12・15・18・24週間)低温処理(15℃・10℃・7.5℃・0~2℃)した後、20℃12L:12Dに移したふ化状況 A:最初のふ化 B:平均

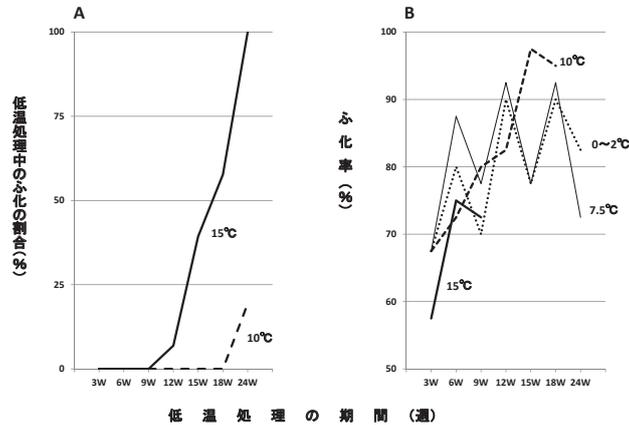


図12 産卵後10週間25℃全暗黒に保ち、いろいろな期間(3・6・9・12・15・18・24週間)低温処理(15℃・10℃・7.5℃・0~2℃)した後、20℃12L:12Dに移した場合における低温処理中にふ化した割合(A)とふ化率(B)

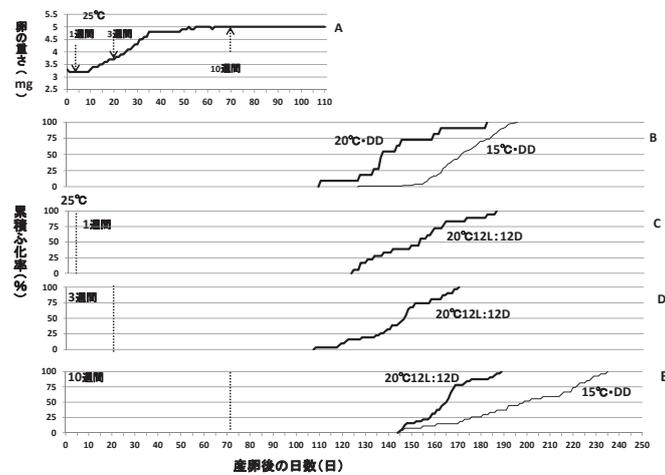


図13 A:産卵後25℃全暗黒での卵重変化 B:20℃・15℃全暗黒での累積ふ化率 CDE:25℃1・3・10週間後20℃12L:12Dにおける累積ふ化率 E:25℃10週間後15℃全暗黒における累積ふ化率

以上では11日であった。また低温処理の期間に関わらず、25℃に保つ期間が短いほど、20℃ 12L:12D後の平均卵期間は長くなった。卵期間のばらつきは、25℃ 10週間後、低温処理9週間の処理以外、25℃ 1・3週間より10週間の処理において、低温処理の期間に関わらず小さくなった(図16-A)。25℃ 1・3週間の処理では、ふ化のばらつきは同程度であった。ふ化率は、25℃ 10週間の処理が最も高く、1週間の処理では50%以下と非常に低かった(図16-B)。これらのことから、胚子が休眠ステージに達した後、低温処理12~15週間で休眠が覚醒すると考えられる。また休眠ステージに到達する前に低温に遭遇した場合、ふ化までの期間は長くなり、ふ化のばらつきは大きくなり、またふ化率も低くなるが、胚子は徐々に発育し、かつ休眠の覚醒にとっての低温の効果も感受できると考えられる。

青森県弘前市(北緯40.57°、東経140.47°、標高63m)において、ヒメギスは、4月下旬頃からふ化を始め、6月下旬頃から羽化が始まり、7月上旬中頃から産卵を始める。成虫は、10月上旬頃まで生存し、産卵する(図17-B)(檜垣, 2004)。8月中旬頃までに産卵された卵は、休眠ステージに達して越冬し、翌年の4月下旬頃にふ化するが、その時期以降に産卵された卵は、休眠ステージに達する前に低温に遭遇し、8月下旬頃に産卵された卵は翌年の5月中旬から6月上旬、9月中下旬の産卵では翌年の6月下旬~7月にふ化しており、産卵時期が遅くなるに従い翌年のふ化時期が遅くなる(図17-C)(檜垣, 2004)。休眠ステージに達する前に低温に遭遇しても低温処理後にふ化しており(図-8・9)、自然条件下においても越冬後にふ化する(図17-A・C)。このことから、休眠ステージに達する前に低温に遭遇した場合、低温中でも胚子は発育を続け、休眠ステージに達した後低温によって休眠が覚醒されると考えられる。

以上のことから、弘前市内の野外におけるヒメギスのふ化は、4月下旬~6月に多いが、7月上旬頃までの2カ月近くにわたってふ化し、幼虫

は4月下旬~9月上旬で、成虫は6月下旬7月上旬に羽化する個体が多く、10月上旬まで生存すると考えられる(図18-A)。成虫の出現は、6月下旬

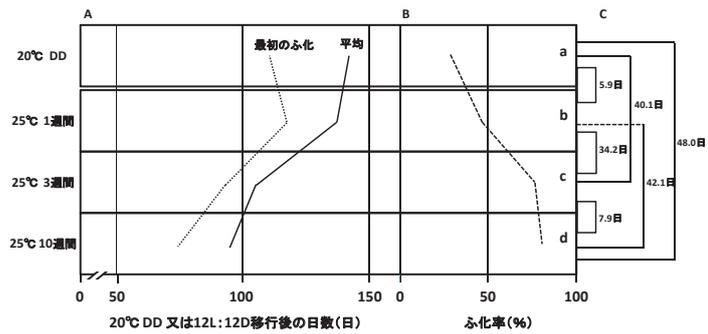


図14 20℃移行後の最初のふ化日と平均卵期間(A)・ふ化率(B)及び処理間の平均卵期間の差(C)
a:産卵後20℃全暗黒 b:25℃1週間 c:25℃3週間 d:25℃10週間

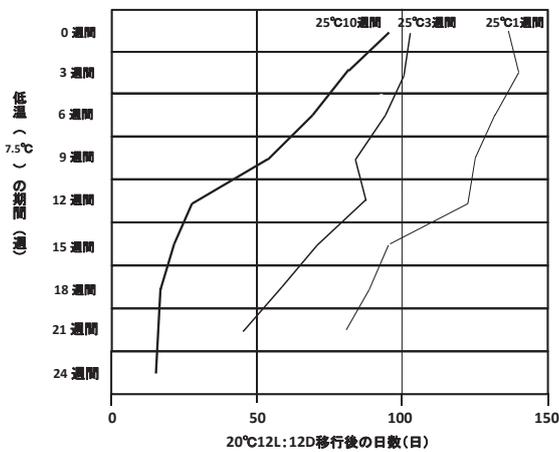


図15 産卵後1・3・10週間25℃全暗黒に保ち、いろいろな期間(3・6・9・12・15・18・21・24週間)低温処理(7.5℃)した後、20℃12L:12Dに移行後からふ化までの平均卵期間

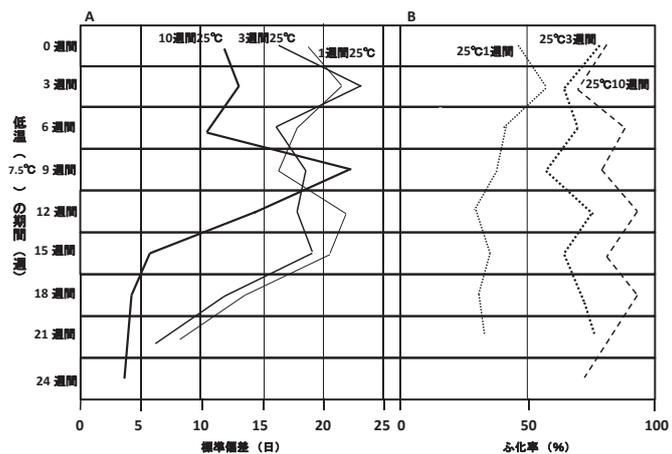


図16 産卵後1・3・10週間25℃全暗黒に保ち、いろいろな期間(3・6・9・12・15・18・21週間)低温処理(7.5℃)した後、20℃12L:12Dに移した処理における標準偏差(A)とふ化率(B)

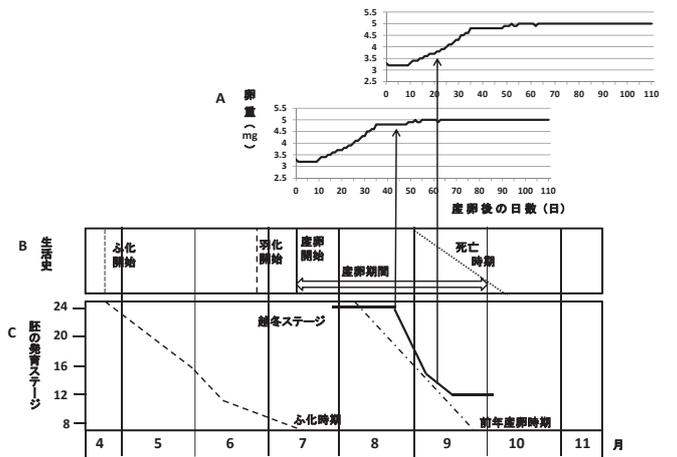


図17 25℃における卵重変化(A)、青森県弘前市における生活史(B)、産卵時期による胚子の越冬ステージ(C:実線)・前年の産卵時期(C:一点破線)とそれに対応する翌年のふ化時期(C:破線) (BCは、檜垣2004を改変)

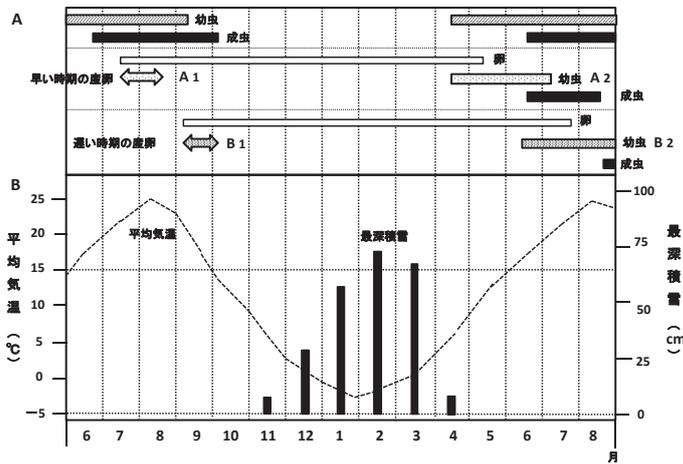


図18 青森県弘前市におけるヒメギスの生活史(A)と平均気温(破線)・最深積雪(棒グラフ)(B)

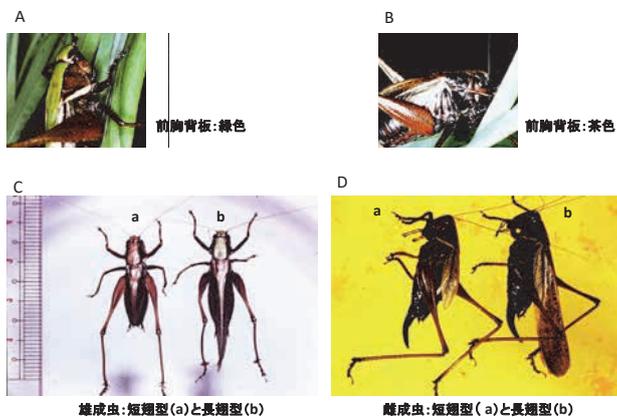


図19 ヒメギス成虫に見られる前胸背板の色の相違(AB)及び翅型(CD) (1978年 採集地:青森県弘前市)

頃から始まるが(図18-A2)、これらの成虫は、前年の早い時期に産卵された個体と考えられ(図18-A1)、9月以降の遅い時期に産卵された卵は(図18-B1)、翌年の6月～7月にふ化し(図18-B2)(檜垣、2004)、羽化時期は8月下旬～9月上旬と考えられる。弘前市内では、7月下旬頃に2～3齢の幼虫が少数ながら見られており、それらは、おそらく6月下旬～7月にふ化した個体で、8月下旬～9月上旬に羽化し、産卵すると考えられる。遅い時期に産卵する個体は、早い時期に羽化して生き残った成虫及び遅い時期に羽化した成虫が混在すると考えられる。20℃±2℃、12L:12D・14L:10D・16L:8Dにおける幼虫期間は、どの光周期でも58日前後であることから、幼虫の発育は、光周期の影響をほとんど受けず温度依存的である(新井、2002)。

ヒメギスは、北海道から九州にかけて広く分布するが、生息場所は、やや草丈のある湿った草地が多く、田の畔やその周辺部、湿地、河川敷の草地、住宅地や空き地の草地などに生息する。ヒメギスの形態的特徴は、体長17～27mm、体色が黒褐色から褐色で、頭部・前胸背板・前後翅が濃い褐色である。頭頂部・前胸背板・前翅背面は、褐色又は緑色の異なる色彩の個体がいる(図19-A・B)。ヒメギスに見られる体色変異は、キリギリスやバッタの仲間でも多く見られる。ヤブキリ *Tettigonia orientalis* やキリギリス *Gampsocleis buergeri*・*G. mikado* の体色は鮮やかな緑色で、頭頂部・前胸背板・前翅背面が茶色・茶褐色であるが、中には体色や翅がやや茶色身を帯びた個体や黒っぽい個体もみられる。タイワンクツワムシ *Mecopoda elongate* やクツワムシ *M. niponensis* でも緑色と褐色の個体が発見される。ヒメクサキリ *Ruspolia dubia* やコバネイナゴ *Oxya yezoensis* (昆野、1998)では、体や翅の全体が緑色と褐色の個体があり、中にはピンクがかかった体色の個体も出現する。オンブバッタ *Atractomorpha lata* にも褐色と緑の個体があるが、褐色化は、温度の影響が大きい(Tanaka、

2008)。このような体色変異は、葉や茎に静止した場合や草の下に潜り込んだ場合において、葉の緑又は土や枯草の茶褐色と同系色となり、それぞれの体色の個体が背景に溶け込むことによって捕食者から身を守るのに有効であると考えられる。オンブバッタの雄の緑色の比率は雌より高く、雄は雌より緑の草に多く、また生息地における草上の静止時の位置と捕食者からの逃避後の位置は、雄が雌より高い位置にいることから、体色の隠蔽効果や捕食者からの逃避等についての適応的意義について報告している(田中ら、2007)。

自然環境下における保護色は、礫砂漠におけるキリギリスやバッタの体色でも見られた。1992年7月下旬、中華人民共和国新疆ウイグル自治区博楽(ボルタラ)市にあるサイラム湖湖畔(北緯44.6度、東経81.2度)から烏蘇(ウースー)に向かう途中の礫砂漠における2種類のキリギリスで、*Deracantha onos* は、背景の土や小灌木・植物と同じ色の保護色を呈しており(図20-A・B)、学名不明のもう1種は、日本のキリギリスに外部形態は酷似するが、*D. onos* と同じ体色を呈していた(図20-C)。両種の外部形態は大きく異なるが、体色は酷似し、行動は鈍く、小灌木の枝や根元で静止していることが多く、平行進化といえる。2種のキリギリスの卵を湿らせたろ紙上に保ち、約4週間観察したところ、*D. onos* は給水し、速やかに大きくなり、胚子は発育したが、ふ化には至らなかった。湿度過多が原因であったかもしれないが、多年性の休眠卵の可能性もある。不明種の卵は、ほとんど給水せず、日本のキリギリスと同様の2年卵またはそれ以上の多年性休眠卵と考えられる。なお、博楽(ボルタラ)市にあるサイラム湖湖畔の草原には、日本のキリギリスと同じ形態をした緑色のキリギリスが多数生息していた。これらのキリギリス科の昆虫は、輸入許可を得ていなかったため、現地での観察のみで、国内に持ちかえることはできなかった。バッタ *Calliptmus riensis* では、砂礫と同じ色の保護色の個体(図20-Da)と非常に目立つ黒い個体(図20-Db)が、同じ場所に混成していた。このような環境下における保護色個体の存在は、容易に理解できるが、黒い個体が混生する意味や生存上のメリットについては非常に興味深い問題であるが、詳細な観察や調査が必要である。

ヒメギスには、長翅型と短翅型がある(図19-C・D)。ヒメギスの長翅型は、自然界でも出現するが、野外での長翅型の発現率は非常に低い。1972年～1978年における弘前市の採集地は、稲作をやめて数

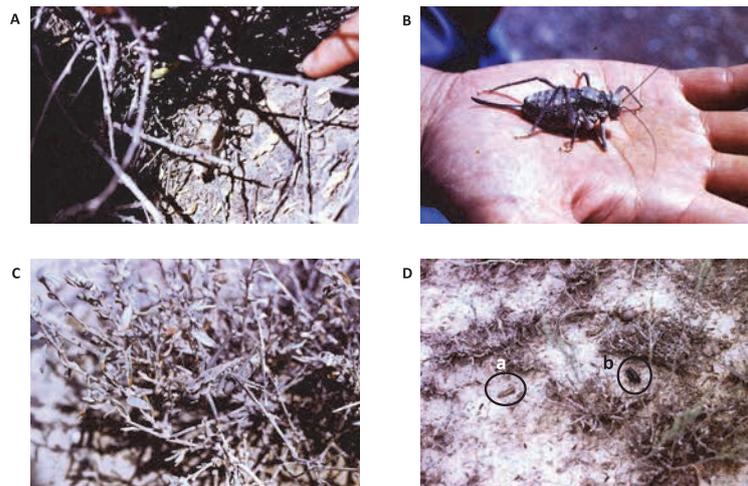


図20 新疆ウイグル自治区霍城～烏蘇間の礫砂漠に生息するキリギリスとバッタ
A: *Deracantha onos* の雄 B: 雌 C: キリギリス不明種雌 D: *Calliptmus riensis* (a: 保護色 b: 黒色)

年後の1辺が100～150mの正方形に近い形の場所で、適度な湿り気を帯びた豊かな草地で、生息密度は、4 m²当たり多い場所では5～8匹、平均1～2匹で、他の生息地と比較すると非常に高いにもかかわらず、長翅型の発現率は低かった。しかし、1978年7月下旬の青森県岩木町(現在弘前市百沢)において、30匹近い雌雄の成虫は、全て長翅型であった。ヒメギスの群れていた場所は、数か月前に埋め立てられた、一辺が約15mの小さな正方形の空地であった。そこは、草丈1.5m程度のススキ *Miscanthus sinensis* のみがまばらに生えるだけであり、ヒメギス以外の昆虫は全く見られず、その空地で幼虫が生育したとは考えられない。またその空地の周辺は、草丈約1.0mの草地が続き、片側は農耕地を巡る水路の土手の草地で、畑や田圃、小灌木の藪などが点在し、短翅型のヒメギスがまばらに生息する程度であることから、周辺の草地から移動したとも考えにくい。腹部はへこんでおり、羽化数日内の長翅型のみが集団で飛来したと考えられる。30匹近い長翅型のみがまとまって集まっていることから、ある広さの生息地の長翅型のみがまとまって飛来したとは考えられず、非常に狭い空間で多数の長翅型が出現し、それらが一斉に飛来したと考えるのが妥当であろう。ヒメギスは、1匹飼育の下でも長翅型が出現することから、長翅型発現に密度が必ずしも不可欠の要因ではない(新井、2002)。しかし、2匹以上ではほとんどが長翅型になることから、高密度によって長翅型の発現率が高まると考えられる。カマドコオロギも同様、1匹飼育でも長翅型が出現し、高密度で高くなることから、密度が影響することは確かである(新井、1978)。ただカマドコオロギは、沖縄県今帰仁村(密度は非常に低い)・小笠原父島(1974年当時、父島のいたるところに高密度で生息していた)・兵

庫新温泉町湯村温泉(1990年8月当時、高密度で生息)やメキシコシティー近郊・中華人民共和国廈門(アモイ)近郊の島などの野外では、これまで採集したことはない。ヒメギスやカマドコオロギの体色は、短翅型より長翅型の方が黒い傾向が見られ、ヒメギスの長翅型は、距離は不明であるがかなりの距離を飛翔し、移動能力は高いと考えられる。トノサマバッタ *Locusta migratoria* は、低密度では緑色の孤独相を示すが、幼虫期に群生すると体色が黒化して群生相になり(Uvarov, 1921)、郡飛して大移動することが知られている。群生相と孤独相の形態や行動の相違及び体色発現に対するホルモンの制御機構についても明らかにされている(Tanaka and Pener, 1994)。

ヒメギスの生活史の解明には、卵に対する温度の影響、幼虫の発育に対する温度や密度の影響、頭頂部・前胸背板・前翅背面等の色彩変異の原因と生態的意義、長翅型と短翅型の産卵前期間や寿命等の生理学的相違及び行動的相違を詳細に検討することが求められる。

摘 要

ヒメギス *Eobiana engelhardti subtropica* Bey-Bienko は、北海道から九州に分布し、生活史は年1化で、4月～5月にふ化し、6月下旬頃から羽化し始め、7月から10月上旬にかけて産卵し、卵で越冬する。卵は1年卵で、休眠ステージは、前幼虫期である。

産卵後25℃に卵を保つと、産卵直後の卵重は、約3.3mgで、産卵後10日目から36日目にかけて直線的に約4.8 mgまで増加し、48～52日目に約5 mgとなり、その後ほとんど変化しなかった。

平均卵期間は、15℃で172.2日±12.60日、20℃で142.7日±19.29日であった。産卵後25℃・30℃に保った場合、胚子は前幼虫期まで発育するがふ化せず、死亡した。

25℃に10週間保ち、0～2℃・7.5℃・10℃・15℃にそれぞれ3週間～24週間低温処理した後20℃12L:12Dに移し、休眠ステージに達した卵の休眠覚醒に対する低温の影響を調べた。低温処理の温度に関わらず、低温処理の期間が長いほど20℃12L:12Dに移行後のふ化の開始及び平均卵期間が短くなった。低温処理後のふ化の集中は、低温0～2℃で15週間以上、7.5℃で12週間以上、10℃で15週間以上の処理で見られた。しかし、低温15℃では、他の低温と比較して、ふ化の集中程度は低かった。

産卵後25℃に1週間又は3週間保ち、7.5℃に3～21週間低温処理した後20℃12L:12Dに移行し、休眠ステージに達する前の卵の休眠覚醒に対する低温の影響を調べた。休眠ステージ前に低温(7.5℃)

に遭遇してもふ化するが、低温が3～18週間の処理でふ化のばらつきが大きく、21週間でふ化が集中した。また休眠ステージ後の低温処理に比べ、ふ化までの期間は長く、ふ化のばらつきが大きく、ふ化率も低かった。

引用文献

- 安藤喜一 1995 キリギリスの生活環と卵休眠 昆虫と自然 30:43-47
- Arai T., 1977 Effects of the daily cycle of light and temperature on hatchability and hatching time in *Meterioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). KONTYU 45:107-120
- 新井哲夫 1978 カマドコオロギの翅型と発育に対する環境条件の影響 日本生態学会誌 28:135-142
- Arai T., 1979a Effects of light-on and light-off on the hatching time in *Meterioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). KONTYU 47:66-77
- Arai T., 1979b Effects of temperature shifts on the hatching time in *Meterioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). KONTYU 47:517-529
- 新井哲夫 2002 ヒメギス *Eobiana engelhardti subtropica* (Orthoptera: Tettigoniidae) の翅型・幼虫発育と環境 芦屋大学論叢 37:1-12
- 新井哲夫 2017 キリギリス *Ganpsocleis buergeri* de Hann & *G. micado* Burr (Orthoptera: Tettigoniidae) の卵休眠 山口県立大学学術情報第10号 高等教育センター紀要 1:67-75
- 檜垣守男 2004 イブキヒメギスの卵休眠と多年性生活史 27-40 「休眠の昆虫学」329pp 東海大学出版会 神奈川
- Higaki, M. and Y. Ando 1999 Seasonal and altitudinal adaptations in three katydid species: Ecological significance of initial diapause. Entomological Science 2:1-11
- Higaki, M. and Y. Ando 2000 Effect of temperature on the termination of prolonged initial diapause in *Eobiana japonica* (Bolivar) (Orthoptera: Tettigoniidae). Entomological Science, 3:219-226
- 昆野安彦 1998 コバネイナゴにおける体色多型の季節消長と薬剤感受性 北日本病虫研報 49:117-120
- Tanaka S. and M.P. Pener 1994 A neuropeptide controlling the dark pigmentation in color polymorphism of the migratory locust, *Locusta migratoria*. Journal Insect Physiology 40:997-1005
- 田中陽介・小島純一 2007 オンブバッタの体色と生息場所の雌雄差 第54回日本生態学会講演要旨

Tanaka Y. 2008 Effects of temperature on body color change in the grasshopper *Atrantomorpha jata* (Orthoptera: Pyrgonorphidae) with reference to sex difference in color morph frequencies. Entomological Science 11:49-54

梅谷與七郎 1953 形質と環境 475pp 岩波書店 東京

Uvarov. B. P. 1921 A revision of the genus *Locusta*, L. (= *Pachtylus*, Fleb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. Bulletin of Entomological Research 12:135-163