

第VI章 ニホンホソオオキノコムシとセモンホソオオキノコムシ の発音

ニホンホソオオキノコムシ、セモンホソオオキノコムシとも、ひとつのシイタケ上に複数の成虫が共存しているのがしばしば観察されるが、そこでの両種の種内交信の手段は不明であった。*Dacne* 属の雄成虫はしばしば頭頂に一对の発音器官と推定されるやすり状構造を有する(Chujo, 1969) ため、もし、その器官が機能を持った音声を発するとすれば、それが種内交信に用いられると考えられた。両種が混在する期間もあるので、種間交信(音による種の識別)の可能性も考えられた。

一方、オオキノコムシ科の他の種では、発音器官と推定される器官の存在は古くから知られていた。Gorham (1896) はこの科で初めて *Episcapha stridulance* が頭頂に一对の発音器官らしいやすり状構造を持つことを報告した。Arrow(1924) はこの"やすり器" (file) が前胸背板前縁に沿った一本の鋭い隆起を"こすり器" (scraper) として音を発するとした。Arrow(1924) はさらに、この科でしばしば見られる、鞘翅裏面と後翅表面のざらざらした斑紋(patch) が、発音器官であるとした。Arrow(1924) は前者の"頭頂-前胸背板器官" (vertex-pronotal apparatus) は *Dacne* を含むオオキノコムシ科の小型種に一般的で、後者の"鞘翅-後翅器官" (elytra-wing apparatus) はこの科のほとんどで見られるとした。Hammond(1979) はこのArrow(1924) の"鞘翅-後翅器官" の記載を引用し、これは翅を固定するための"binding-patch" であって、発音器官であることは疑わしいとした。

そこで本研究では、まず走査型電子顕微鏡を用いて、ニホンホソオオキノコムシとセモンホソオオキノコムシにおけるこれらの器官の有無を確認するとともに、その形態の分析から、Arrow(1924) と Hammond(1979) の議論を考察した。

さて、Alexander (1967) は昆虫の発音の機能を次のように分類している。

1. 妨害と警報(捕食者への威嚇と同種他個体への警報) シグナル
2. コーリング(ペアあるいは集合の形成) シグナル
3. 威嚇(なわばり形成) シグナル
4. 配偶行動(媒精のタイミングと促進) シグナル

5. 配偶行動の妨害（ペアー再形成）シグナル
6. 交尾（媒精促進とペアー維持）シグナル
7. 交尾後・交尾間（ペアー維持）シグナル
8. 個体認識（ペアーおよび家族維持）シグナル（社会性および亜社会性昆虫）
9. 餌あるいは巣の場所の案内シグナル（社会性昆虫）

Crowson (1981) は、9番を除くすべての機能が甲虫においてもみられるとしている。

そこでさらに、発音器官と推定された器官から発せられる音声の分析と、これらの器官の切除実験を行い、両種における発音の機能を論じた。

材料と方法

セモンホソオオキノコムシの標本は、大量継代飼育の個体群から抽出した。ニホンホソオオキノコムシのそれは、4月に野外から採集した個体群からの第1世代を用いた。実体顕微鏡下で検鏡部分を切除し、超音波洗浄機 (Sharp UC-6100) で洗浄した。試料はエタノール・シリーズで脱水したのち、デシケーターで乾燥し、イオン・スプッター (JOEL-1100) で金蒸着した。これを走査型電子顕微鏡 (JOEL JS-840, JA-840A) で観察・写真撮影した。

結 果

1. 頭頂-前胸背板器官 (vertex-pronotal apparatus)

両種とも、雄が一对のやすり器 (file) を頭頂に有した (図11, fと12A)。やすり器は前方の密な部分 (図12A, f) と後方の粗な部分 (図12A, r) が区別された。両種とも雌はこれを欠いていた (図12B)。

やすり器の縦の長さ、目の数、目の間隔とも左右で差は認められなかった (表9)。しかし、密なやすり器の縦の長さ、目の数は種間で有意に異なった。粗なやすり器の目の数も種間で異なったが、その程度は小さかった。目の間隔は密なやすり器、粗なやすり器とも種間で有意に異なった。

前胸背板前縁は両種とも雄でやや二葉 (bilobed) となり (図11, r)、やすり器が交差するそれぞれの葉の前縁部には鋭い隆起線 (ridge) (図12C, rdg) があった。

2. 鞘翅-後翅器官 (elytra-wing apparatus)

両種両性とも鞘翅-後翅器官を有した (図11)。すなわち、それぞれの鞘翅の裏側後方の正中線に沿った部分には半円型の斑紋 (patch) があり (図11, s、12D, sと12E)、いくぶん平行に並んだ多くのくちばし状の小歯で構成されていた (図12F)。対応する後翅の斑紋 (図11, cと12D, c) も同様に小歯から成っていたが歯は多少まばらであった (図12G)。これらの構造はそれぞれ、Hammond (1979) のいう "apico-sutural" binding-patch と "sub-cubital" binding-patch に一致した。

3. 鞘翅-腹部器官 (elytra-abdominal apparatus)

両種両性とも鞘翅-腹部器官あるいはHammond (1979)のいうところのlateral binding-patchを有した (図11)。鞘翅のそれは裏面の肩部から側部中央にかけての部分的に融合した2つの斑紋から構成された (図11と13A)。前方の "baso-lateral" binding patch (図11, bと13A, b) は後胸後側板 (metepimeron) の binding patch (図11, mmと13B, mm) と、後方の "medio-lateral" binding patch (図11, mと13A, m) は腹部基節側腹板 (laterosternum) のbinding patch (図11, l

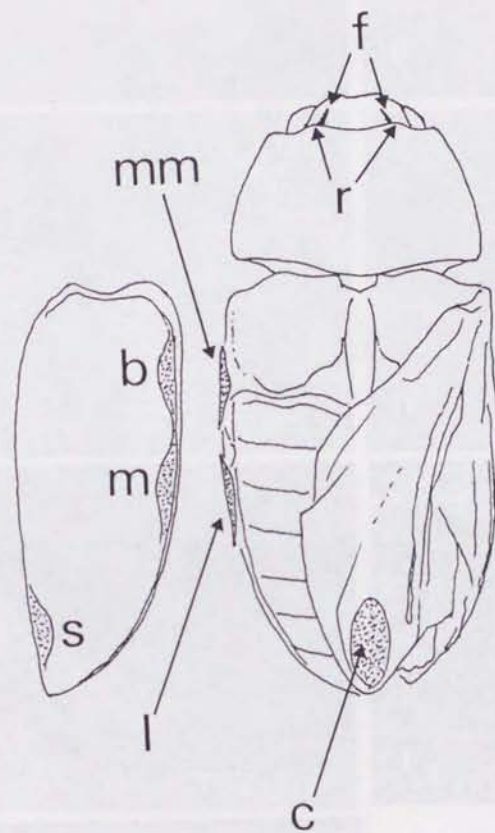


Fig. 11. Schematic drawing of putative stridulatory apparatus of *Dacne*. Left: undersurface of left elytron showing a baso-lateral binding patch (*b*), a medio-lateral binding patch (*m*), and an apico-sutural binding patch (*s*). Right: a male without elytra, left wing and appendages showing anterior parts of fine files (*f*) on the vertex, ridges (*r*) on the front bilobed border of the pronotum, a binding patch on the metepimeron (*mm*), a binding patch on the basal abdominal laterosternum (*l*), and a sub-cubital binding patch (*c*) on a folded wing. Thus composing vertex-pronotal apparatus; *f-r*, elytra-wing apparatus; *s-c*, and elytra-abdominal apparatus; *b-mm* and *m-l*.

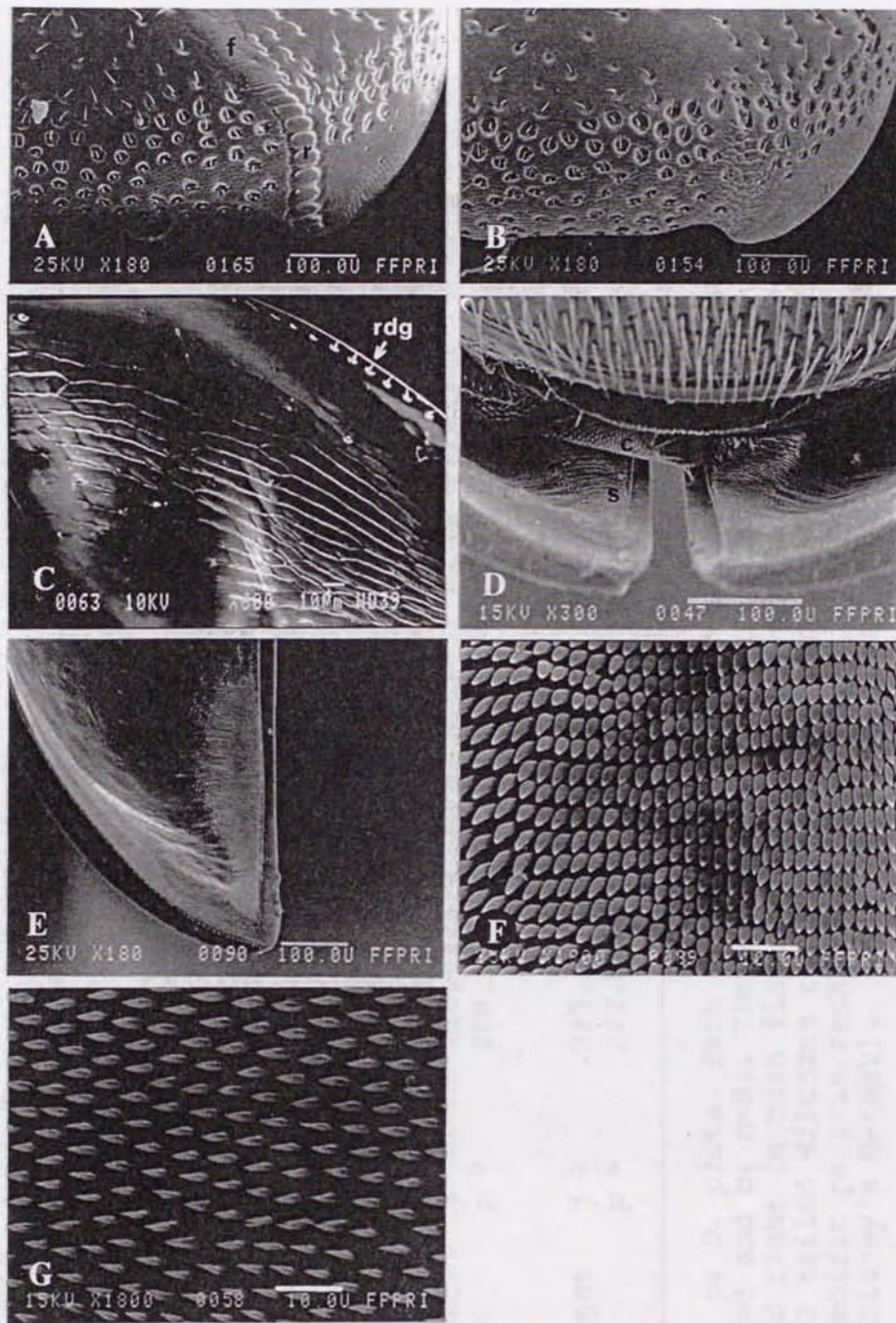


Fig. 12. Scanning electron micrographs of putative stridulatory organs of *Dacne*, previously reported in other species or genera in the Erotylidae. Right half of the vertex of *D. japonica* male (A) and female (B); note that the male has files (*f*: fine, *r*: robust). C) Undersurface of the pronotum of male *D. japonica* at left lobate part opposing to the left file; a ridge (*rdg*). D) Ventral view of the posterior end of female *D. picta* showing apico-sutural binding patches (*s*) on undersurface of elytra and sub-cubital binding patches (*c*) on wing. E) Apico-sutural binding patch at the posterior suture of undersurface of right elytron of *D. picta* female and its enlargement in the middle (F). G) Detail of sub-cubital binding patch (D, *c*) on wing of *D. picta* female (posterior to the left). All pictures except G were arranged so that the anterior parts point to the top. Scales: 100 μ m for A, B, D and E, 10 μ m for C, F and G.

Table 9. The longitudinal length of the files, the number of teeth on the files, and the interval between the teeth of the files on the vertex of male *Dacne japonica* and *D. picta*

		length(μm)	number of teeth	interval between teeth(μm)	
Fine file	left	j ^b	48.2 \pm 2.5 ^{**}	2.2 \pm 0.3 [*]	
		p	77.6 \pm 7.1	2.0 \pm 0.1	
	right	j ^a	102.3 \pm 14.6 ^{**}	46.3 \pm 3.1 ^{**}	2.2 \pm 0.2 [*]
		p	150.8 \pm 11.0	76.8 \pm 5.4	2.0 \pm 0.1
Robust file	left	j	9.8 \pm 0.9 ^{**}	22.7 \pm 2.1 ^{**}	
		p	208.1 \pm 16.3	7.8 \pm 0.4	26.8 \pm 1.1
	right	j ^b	225.8 \pm 23.7	10.2 \pm 0.4 ^{**}	22.4 \pm 2.8 ^{**}
		p	207.5 \pm 16.5	7.8 \pm 0.4	26.8 \pm 0.9

j: *D. japonica*, p: *D. picta*. Each figure represents mean \pm S.D. (n=10, otherwise indicated, a: n=8 and b: n=9). There are no significant differences between left and right in both fine and robust files of the same species (P>0.05 by the 2 tailed Wilcoxon test). There are significant differences between each specific pair in each column (**: P<0.01, *: P<0.05 by the 2 tailed Mann-Whitney's U-test).

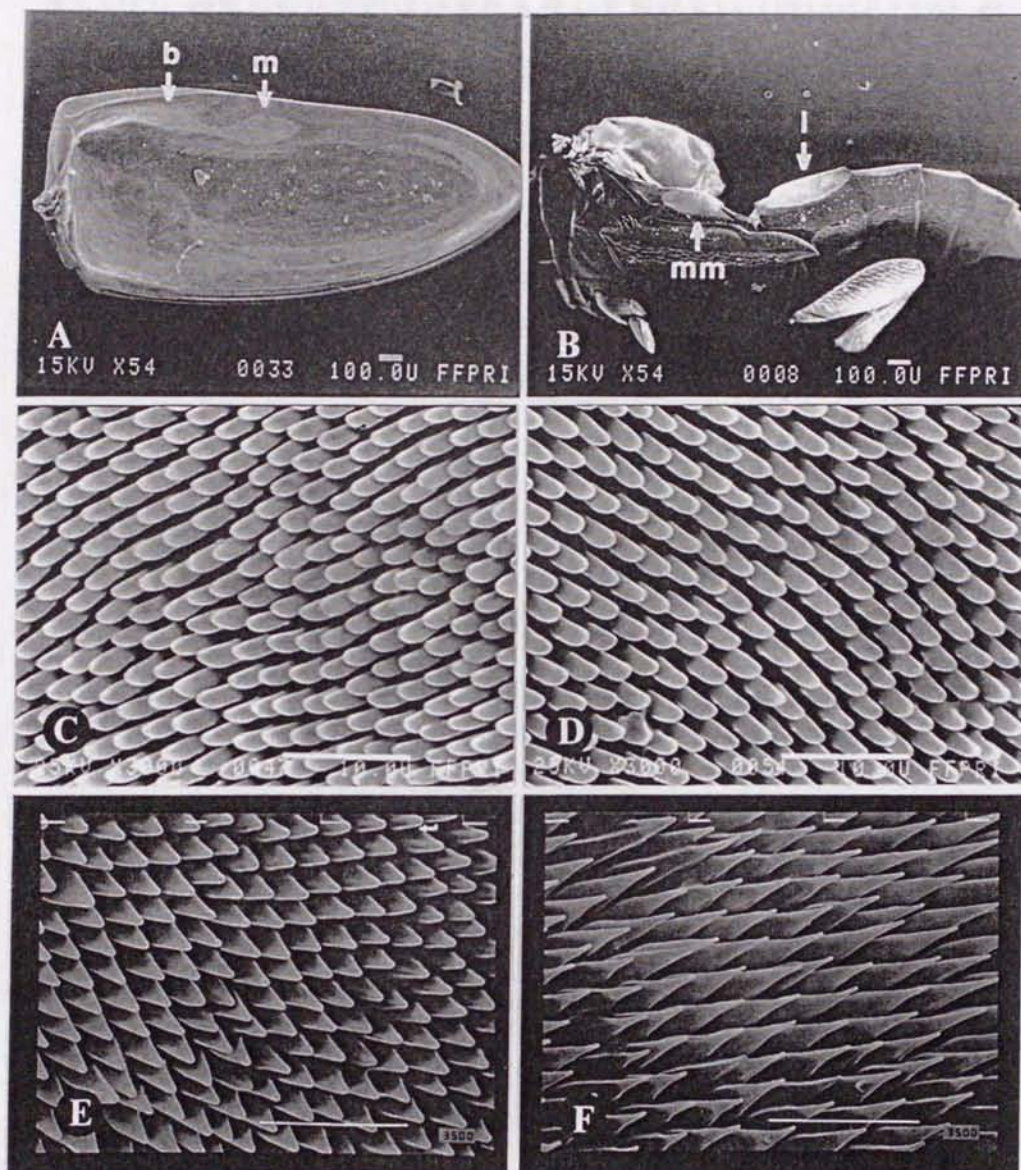


Fig. 13. Scanning electron micrographs of *Dacne japonica* male showing newly-found putative stridulatory apparatus known as binding patches in other Coleoptera. A) Undersurface of left elytron showing a baso-lateral binding patch (*b*) and a medio-lateral binding patch (*m*). C) Enlargement of *b*. D) Enlargement of *m*. B) Left lateral view of pterothorax and abdomen showing binding patches on the metepimeron (*mm*) and on the basal abdominal laterosternum (*l*). E) Enlargement of *mm*. F) Enlargement of *l*. All pictures were arranged so that the anterior parts point to the left. Scales: 100 μ m for A and B, 10 μ m for C, D, E and F.

考 察

1. 頭頂-前胸背板器官

前胸背板前縁の1対の葉のそれぞれ前縁には、Arrow (1924) がオオキノコムシ科の他の種について、また Chujo (1969) が日本のオオキノコムシ科の概要で述べたように、縁に沿った一本の鋭い隆起線があった。両種の雄の頭頂には、これもまた Arrow (1924) と Chujo (1969) がこの属一般にあるとした1対のやすり器があった。雄はこの隆起線をこすり器として、やすり器を摩擦することによって発音すると考えられた。この器官は雄のみにあったので、これによって発生する音は配偶行動において重要な役割を演ずると考えられた。密なやすり器の縦の長さとの目の数に種間で差があったことから、両種は音で同種を認識している可能性が考えられた。やすり器が密な部分と粗な部分から構成されている例は *Estigmene chinensis* (Gahan, 1900) でも知られているが、この機能は不明である。

遮音箱内のニホンホソオオキノコムシの行動を、高感度録音システム (Bruel & Kjaer: 4179, 2660, 2610) とビデオ・イメージ・スコープ (Olympus: IV-2, ILV, IV12D2-15, AT100/NF-IV12D2) を用いて (図14) 観察したところ、雄成虫は相手個体の逃走を解発する威嚇時 (図15) と、交尾時に音声を発生した。そこでこれらの威嚇行動と配偶行動をビデオテープにサンプリングし、コンピュータ・ソフト (SoundEdit Pro) で解析した (大谷, 1995)。その結果、雄成虫は頭部を前後に数回すばやく動かすことによって、前胸背板前縁のこすり器で、頭頂の密なやすり器をこすり、摩擦音 (chirp) を発した。chirp は複数の音節 (syllable) から構成されたが、ひとつの syllable は頭部の一往復の前後運動に対応した (図16)。一連の発音行動 (sequence) 中の chirp の数およびひとつの chirp 中の syllable の数と間隔は威嚇行動と配偶行動の間で有意に異なっていた (図17)。すなわち、雄は威嚇の際、約1.4秒間隔で平均2回 chirp を発したが、それぞれの chirp 中の syllable は約110ミリ秒間隔で平均5回生じた。一方、配偶行動では、同じ約1.4秒間隔で平均9回 chirp を発し、それぞれの chirp 中の syllable は約190ミリ秒間隔で平均2回生じた (表10)。



Fig. 14. Sound-recording-equipment arranging from left to right :controller and light-supplier for fiberscope ; amplifier and filter for sound recording ; desiccator chamber with microphone and fiberscope inserted ; monitor and video tape recorder



Fig. 15. *Dacne japonica* in a sound recording arena. Left male is aggressing on right male over a female.

Produced by a male *Dacne japonica* during
occurring during downward (down) and upward
upward movements of the head.

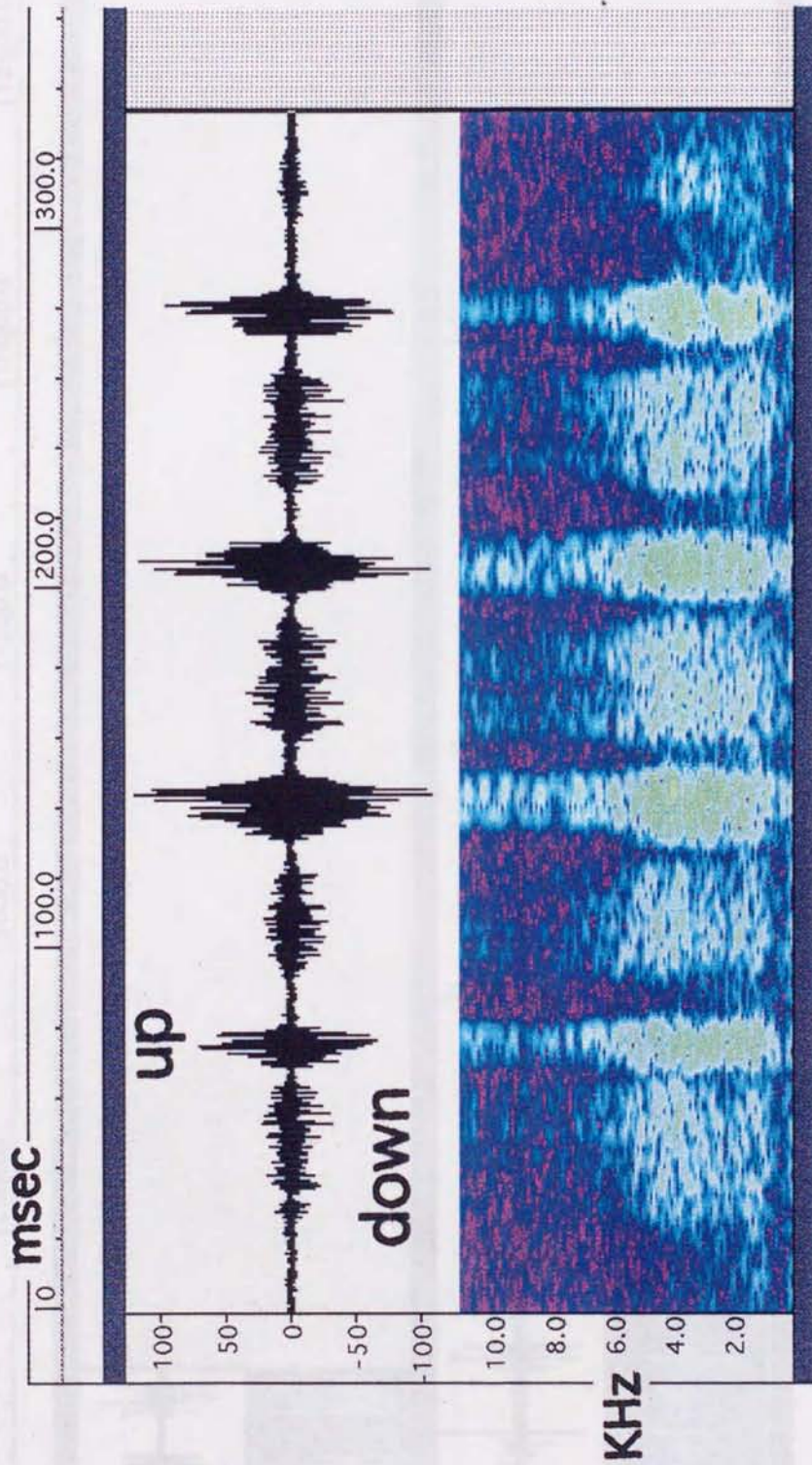
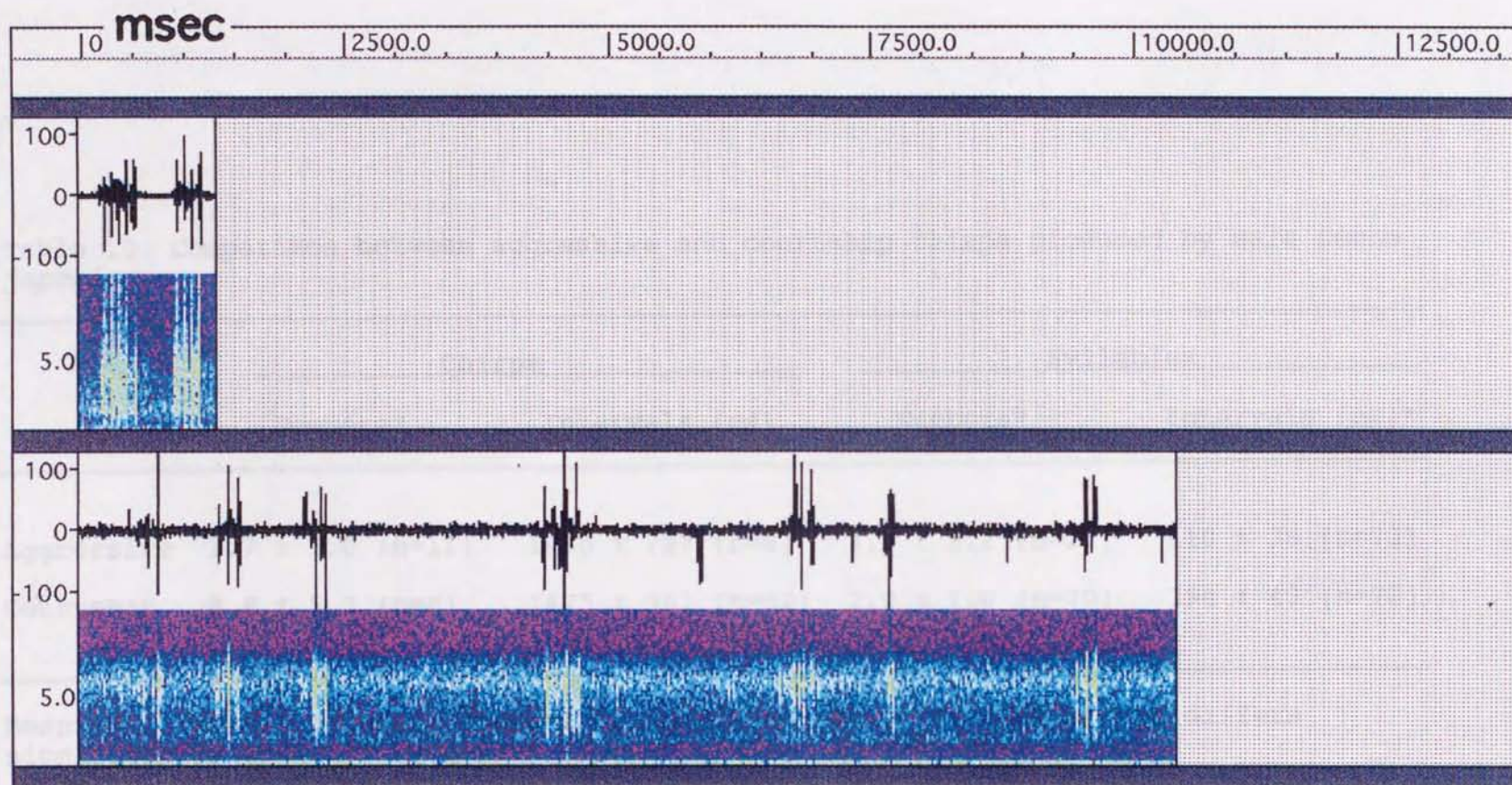


Fig. 16. An aggressive chirp with 4 syllables produced by a male *Dacne japonica*: pulses occurring during downward (down) and upward (up) movements of the head.



75

Fig. 17. One aggressive sequence with 2 chirps (top) and one courtship sequence with 7 chirps (bottom) produced by male *Dacne japonica*.

Table 10. Comparison between aggressive and courtship chirps produced by male *Dacne japonica*

	Chirps		Syllables	
	Numbers*	Intervals (ms)	Numbers*	Intervals (ms)*
Aggressive	1.7 ± 1.0 (n=11)	1438 ± 787 (n=8)	4.7 ± 2.2 (n=20)	110 ± 38 (n=73)
Courtship	8.8 ± 5.3 (n=8)	1475 ± 961 (n=62)	2.0 ± 1.0 (n=70)	194 ± 43 (n=72)

Mean±SD. * Values between "aggressive" and "courtship" in each column differs significantly ($p < 0.01$) by U-test.

形態観察から予想されたとおり、本種の雄成虫は頭頂-前胸背板器官を用い、配偶行動において音声を発生した。雄成虫は威嚇行動においてもこの器官を用いて発音したが、威嚇行動時の音声の特徴は配偶行動時のそれと区別できた。威嚇行動では発音によって、相手の個体が逃走の反応を示したため、これは明らかに Alexander (1967) のいう“威嚇(なわばり形成)シグナル”に相当する。配偶行動における音声の機能は不明であるが、この音声は交尾中に発せられたものであるため、おそらく、“配偶行動(媒精のタイミングと促進)シグナル”か“交尾(媒精促進とベアー維持)シグナル”であろう。セモンホソオオキノコムシについても、同様の方法で、同様の威嚇行動と配偶行動にともなう発音が確認された(未発表)。これらの音声の特徴に種間で差があるかどうかは検討中である。

2. 鞘翅-後翅器官と鞘翅-腹部器官

鞘翅-後翅器官は Arrow (1924) と Chujo (1969) がオオキノコムシ科で期待していたとおり存在した。鞘翅-腹部器官はこの科では初めての報告であるが、Carabidae, Hydrophiloidae, Cucujoidae, Curculionoidae 等、他の甲虫では binding patch として一般的である (Hammond, 1979)。これらの斑紋上の針状突起はいずれも一方向に並んでいたが、両器官とも明瞭なやすり状構造は欠いていた。Hammond (1979) は明瞭なやすり器のないこのような構造は発音器官ではなく単なる binding patch であると主張している。そこで、今回 *Dacne* でみられたこれらの器官も一義的には binding patch に帰せられると考えられる。しかしながら、オサムシ科 (Claridge, 1974) やセンチコガネ科 (Winking-Nikolay, 1975) のある種は、やすり器のないこのような斑紋で相手の特定の行動を解発する機能的な音を発生することから、ニホンホソオオキノコムシやセモンホソオオキノコムシの binding patch が、二義的に機能的な音を発生する可能性は否定できない。

集合したセモンホソオオキノコムシ個体群に呼気をかけると、正常な個体群は直ちに離散し、再び集合を形成するまでの間 click 音(バリバリという音)を発生し

続けた。鞘翅-後翅器官や鞘翅-腹部器官を破壊した個体群を用いて、この実験を行ったところ、鞘翅-腹部器官を構成する鞘翅の一部または全部を切除した個体群では、click音が消失しかつ再集合までの時間が短くなった(表11)。すなわち、本種は鞘翅-腹部器官によってclick音を発生し、この音声は同種他個体に捕食者の接近等の危険を知らせる警報音である可能性が高まった(口頭発表:第47回日本林学会東北支部大会、1995)。

これは、Alexander(1967)の分類の“妨害と警報(捕食者への威嚇と同種他個体への警報)シグナル”の後半に相当する。当時はまだ“捕食者への威嚇”の機能が実験的に証明されていなかったこともあり、これと“同種他個体への警報”の機能が明確に区別されていなかったが、その後“捕食者への威嚇”の機能は甲虫(Freitag and Lee, 1972; Claridge, 1974; Lewis and Cane, 1990)やカリバチ(Larsen et al., 1986)など多くの昆虫で報告された。本種のclick音がこの機能を有するかは疑問である。

一方、“同種他個体への警報”はシロアリ(Howse, 1964)やアリ(Fuchs, 1976)のような社会性昆虫で知られている。

Alexander(1963)は、甲虫の発音の進化についての総説の中で、発音の知られている甲虫の多くは、糞や死体や腐朽木、そしてキノコのように、限定されたニッチに複数が生息し、幼虫の世話をするなど亜社会的であることが多いと述べている。Ewing(1989)は、糞虫である*Geotrupes* sp.、腐朽木に生息するPassalidaeが、確かに威嚇や配偶行動といった場面で発音するものの、これらは何ら社会性に限った行動ではないとしている。

セモンホソオオキノコムシも、複数の成虫がひとつのシイタケに共存すること、また成虫が幼虫の世話をすることがあることなど、亜社会的な特徴を持っていることを先に述べたが、本種がシロアリやアリのような真の社会性昆虫同様に“同種他個体への警報”シグナルを持つとすれば、これは亜社会性“甲虫”が社会的機能を持った発音をする初めての例である。

Table 11. The effects of the ablation of supposed sound producing organs on the time needed for the disturbed *Dacne picta* females to calm down

Treatments	Time in second (Mean±SD)*
Control	18.8±4.9 (n=42) a
Ablation	
- Wing tips	17.4±4.6 (n=42) ab
- Elytral tips	15.5±4.3 (n=42) b
- All elytra	11.5±3.7 (n=28) c

* Values followed by different letters are significantly different ($p < 0.01$) by Wilcoxon signed ranks test.

摘 要

ニホンホソオオキノコムシとセモンホソオオキノコムシの雄成虫は”頭頂-前胸背板”発音器官を有した。頭頂の一对のやすり器は、前方部の密な部分と後方部の粗な部分が区別できた。雄成虫は頭部を前後に数回すばやく動かすことによって、前胸背板前縁のこすり器で、頭頂の密なやすり器をこすり、摩擦音(chirp)を発した。chirpは複数の音節(syllable)から構成されたが、ひとつのsyllableは頭部の一往復の前後運動に対応した。雄成虫は威嚇行動と配偶行動時にこの発音器官による音声を発生したが、chirpの数およびひとつのchirp内のsyllableの数と間隔は行動間で有意に異なっていた。密なやすり器の長さやすりの目の数・間隔は両種間で有意に異なったが、音声の特徴に両種間で差があるかどうかは不明である。

両種両性とも鞘翅裏側に3箇所のバインディング・パッチを有した。それぞれは後翅と後胸後側板と腹部基節側腹板上のバインディング・パッチに対応した。これらのバインディング・パッチは二義的に”鞘翅-後翅”発音器官、“鞘翅-腹部”発音器官として発音することが可能と思われた。セモンホソオオキノコムシは鞘翅-腹部器官によってclick音を発生すること、またこれが同種他個体に捕食者の接近等の危険を知らせる警報音であることが明らかになった。鞘翅-後翅器官が機能を持った発音をするかは不明である。

第Ⅶ章 総合考察

生活環

飛来消長、野外飼育、活動適温の結果を総合することにより、ニホンホソオオキノコムシとセモンホソオオキノコムシの生活環が把握できた。茨城県下での生活環の概要は以下のとおりである。

1. ニホンホソオオキノコムシ

1989年3月16日に採集した雌成虫がただちにシイタケを摂食し、これに産卵したこと、飼育した越冬成虫が1990年3月6日から9日の間にシイタケの摂食と産卵を開始したことから、本種の越冬成虫は3月中旬には歩行によってシイタケにたどりつき、摂食・産卵するものと思われる(図5)。この時期はすでに平均気温が4℃を超えており、本種は緩慢ながら歩行が可能である。鳥取県下では、幼虫で越冬し春に羽化した成虫、越冬した成虫が3月下旬頃から活動を始め、ほだ木上のシイタケに産卵した記録がある(坪井、1986)。越冬成虫は平均気温が8℃(正常な活動の温度域の下限)を超える4月上旬には飛来によって生シイタケに到達し、産卵の後死亡する。

平均気温が18℃(活発な活動の温度域の下限)を超える6月下旬から第1世代成虫が羽化し、7月を中心とした1回目の飛来ピークを形成する。この時期の第1世代成虫はシイタケを摂食するものの成虫休眠のため産卵はしない。鳥取県下でも第1世代成虫は産卵しなかったとの報告がある(有田、1975)。

第1世代成虫は平均気温が26℃(正常な活動の温度域の上限)を超える7月下旬から8月はトラップにはほとんど飛来しない。この間、成虫は、ほだ場内の生立木の樹皮表面間隙内で夏眠し、摂食も産卵もしない。

夏眠した第1世代成虫は、平均気温が20℃を切る9月下旬ごろから再びシイタケに飛来し始める。10月を中心としたこの2回目の飛来ピーク時の第1世代成虫は、越冬明けの成虫同様産卵する。

平均気温が12℃以下になる11月下旬には飛来はまったくみられなくなり、夏眠と同じ樹皮表面間隙内で越冬する。野外飼育では第2世代の幼虫もまた越冬したが、ほだ場での幼虫の越冬場所は不明である。

本種の成虫は、常時シイタケがある条件下では2回の越冬が可能で、それぞれの越冬明けから数ヶ月間産卵が可能であった。成虫は羽化当年の秋にも産卵するものの、その産卵期間は越冬後の春のそれに比べ短く、秋の卵から生まれた次世代幼虫の生存率も低かった。そこで、越冬を1回経験した第1世代成虫が本種の増殖に果たす役割が大きいといえる。このことから、越冬成虫を除去することが、両種の防除に非常に効果的であることがわかった。なお、シイタケに大きく依存する本種が、シイタケ不在の時期がほとんどである自然界で2回越冬することは考えにくい。

2. セモンホソオオキノコムシ

1987年5月4日から8日の間に、ほだ木上に設置した粘着板に雌雄18頭ずつが捕獲されたことと、野外飼育の越冬成虫が1990年5月1日から7日の間にシイタケの摂食と産卵を開始したことから、本種は平均気温が12℃（本種が歩行を開始する域値）を超える5月上旬には歩行によってシイタケにたどりつき摂食・産卵することが可能であると考えられる（図5）。越冬成虫は、平均気温が17℃（正常な活動の温度域の下限）を超える5月中旬頃から生シイタケに飛来し、摂食・産卵するものと考えられる。

第1世代成虫は7月下旬から8月上旬にかけて羽化するが、この頃は平均気温がすでに22℃（活発な活動の温度域の下限）を超えて26℃に達するため、盛んにシイタケに飛来して、飛来消長のピークを形成するものと思われる。大量の成虫が生シイタケを摂食し産卵するため、この世代によるこの時期の不時栽培シイタケへの被害が最も深刻である。この第1世代成虫の個体群は、10月中旬まで産卵を続けながら徐々に死亡し、12月上旬までにはすべて死亡する。

第1世代成虫が7月に産下した卵からは9月中旬に第2世代成虫が羽化する。そのため9月は第1世代成虫と第2世代成虫が共存することになり、成虫の総数は8月のピーク時に匹敵する。しかし平均気温が22℃を切るため飛来数は激減するも

のと考えられる。第2世代成虫は羽化直後から10月中旬まで産卵する。

第1世代成虫、第2世代成虫とも平均気温が17℃を切る10月下旬にはまったく飛来しなくなる。おそらくこの時期にすでに越冬場所であるほだ場の生立木に移動し、気温が12℃以下になる前に樹皮表面をゆっくりと這回り、接触走性により適当な間隙に定位すると思われる。第2世代成虫の個体群は12月になると半減し、第3世代の幼虫とともに越冬した。ほだ場における幼虫の越冬場所は不明である。

第2世代成虫は、常時シイタケがある野外飼育条件下では2回越冬し、2回目の越冬中に死亡した。羽化当年の産卵期間は1カ月余りであったのに対し、1回目の越冬明けのそれは5月上旬から10月下旬までのおよそ6カ月間であった。しかも羽化当年の卵からの次世代幼虫の生存率は低かった。そこで、越冬を1回経験した第2世代成虫が本種の増殖に果たす役割が大きいといえる。このことから、越冬成虫を除去することが、本種の防除に効果的であることがわかった。

害虫化の過程

序論で述べたように、両種とも本来は森林の不安定なキノコという餌資源に依存する稀な種であった。それらが今なぜ栽培シイタケの大害虫となったのか。

シイタケの原木栽培は従来から、民家に近い山の麓、すなわち里山で行われてきた。これは、原木を調達したその場で菌を接種し、さらに適当な遮光のあるその林内にほだ木の伏せ込みができるからであった（河合、1986）。そこで、森林棲の両種がほだ場に移動し、定着する可能性は以前から十分にあった。しかし、シイタケの不時栽培が始まる以前は、ニホンホソオオキノコムシがマイナーな害虫として知られているだけであった（有田、1975）。

生シイタケの生産が急増したのは1955年頃以降であり（中村、1983）、高温性品種を用いた夏期の不時栽培が始まったのは、1965年頃以降である（古塚、1992）。林野庁（1986）は生シイタケの生産量を1月から6月までと、7月から12月までに分けて集計している。それによれば1969年までは前者が多かったのが、1970年には逆転し、以後は後者がつねに多くなった。

ニホンホソオオキノコムシはもともと森林内で野生のシイタケを寄主のひとつとしていた（Chujo, 1969）。このことは本種の産卵時期の4月と10月が野生シイタケの子実体の発生時期と重なることと一致した。第1世代成虫が羽化しトラップに大量飛来した7月には野生のシイタケはほとんどないが、本種が採集されているヒラタケ (*Pleurotus ostreatus*) やエブリコ (*Laricifomes officinalis*) は存在する（Chujo, 1969）。したがって、本来7月から8月にこれらの野生キノコに寄主転換していた本種が、シイタケの不時栽培によってほだ場に定着するようになり、このことが本種をシイタケの害虫にしたと思われる（図18）。

一方、セモンホソオオキノコムシはこれまで野生のシイタケからは採集されていない。これは主たる産卵世代である第1世代成虫が野生のシイタケのほとんどない8月に羽化のピークを迎えるためであると考えられる。本種の採集記録がある野生のキノコとして、カイガラタケ (*Lenzites betulina*)、コルクタケ (*Fomes torulosus*) のようにほぼ1年中存在するキノコと、ノウタケ (*Calvatia*

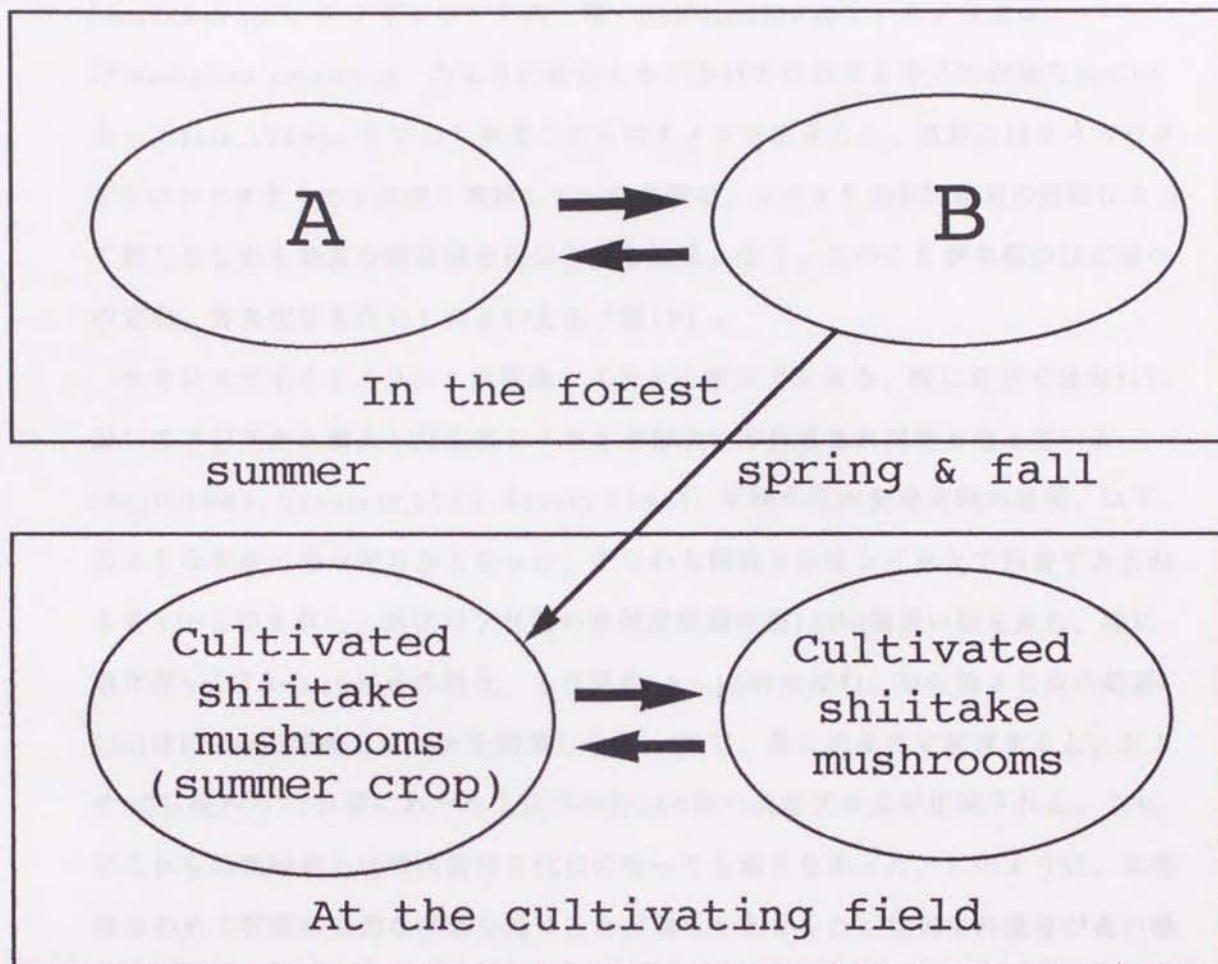


Fig. 18. How *Dacne japonica* and *D. picta* have become pests of the shiitake mushrooms. Both beetles, which used to change hosts between wild mushrooms A and B in the forest, have gradually shifted to cultivated shiitake mushrooms in summer and finally have settled down to the cultivating fields. A: *Pleurotus ostreatus* or *Laricifomes officinalis* for *D. j.* and *Lenzites betulina* or *Fomes torulosus* for *D. p.* B: Wild shiitake mushrooms for *D. j.* and *Calvatia craniiformis*, *C. lilaceina*, *Sparassis* sp., *Albatrellus* sp. or *Flammulina velutipes* for *D. p.*

craniiformis)、ムラサキチドメ (*C. lilaceina*)、ハナビラタケの一種 (*Sparassis* sp.)、ニンギョウタケの一種 (*Albatrellus* sp.)、エノキタケ (*Flammulina velutipes*) のように秋から冬にかけて存在するキノコが知られている (Chujo, 1969)。すなわち本来これらのキノコを寄主とし、夏期にはカイガラタケやコルクタケなどに産卵し繁殖していた本種が、シイタケの不時栽培の開始によって新たなしかも豊富な餌資源を提供される結果となり、このことが本種のほだ場への定着、害虫化をもたらしたといえる (図18)。

セモンホソオオキノコムシは乾燥シイタケの害虫でもある。特に最近では海外においてアジアから輸入した乾燥シイタケで相次いで発見され問題となっている (Boyle, 1963; Lawrence, 1988; Savary, 1995)。本種の室内飼育実験の結果、以下のような繁殖生理が明らかとなった。すなわち雌成虫は生シイタケで飼育するとおよそ130日間生存し、羽化後7日間の産卵前期間の後1000個近い卵を産む。特に羽化後8日目から15日目の間は、1日平均16~18卵を産む。羽化後8日目の雌雄100対に50gの乾燥シイタケを加湿し与え、25℃、長日の条件で飼育すると、およそ40日後から22日間にわたり1日平均約260頭の次世代成虫が生産される。さらにこれらの繁殖能力は継代飼育8代目になっても衰えなかった。このように、本種はきわめて貯穀害虫的な性格を持つことが明らかとなった。空気中の湿度が高い場所で箱詰め作業を行い、湿気を含んだ空気を乾燥シイタケと一緒にビニール袋に閉じ込めて冷蔵庫に入れると、袋の中の温度が下がり湿度は上昇する (朝香・小林, 1988)。収穫・乾燥から消費者の手に届くまで長期間を要する輸出入の乾燥シイタケの場合、被害は今後一層深刻なものとなる可能性がある。

無農薬防除

キノコ類には強い自然食品のイメージがあること、またその特異な形状とこわれやすい構造のため洗剤を用いて洗うことが困難であること等から、栽培キノコの害虫防除には殺虫剤が使えない。そこで、両種の防除には無農薬的手法が必要となる。

本研究で両種とも越冬中に昆虫寄生性糸状菌により感染死することが判明した。また、これまでその形状から発音機能を持つとされてきた両種にみられる構造が、明らかに発音器官であることが実験的に証明された。そこで、糸状菌の接種による微生物的防除、音声による種内交信を攪乱する物理的防除の可能性を考察した。

1) 微生物的防除

ニホンホソオオキノコムシ・セモンホソオオキノコムシとも、成虫は越冬前の秋よりも、越冬後の春により多く産卵し、越冬した成虫が次世代の繁殖に果たす役割が大きいことが判明した。一方、樹皮表面の間隙で越冬していた成虫の多くが寄生性糸状菌に感染して死亡することがわかった。そこで、この糸状菌を微生物農薬として用い、越冬成虫の個体数を抑制することにより、シイタケの大害虫である両種を効率的に防除できる可能性が示唆された。

Johnson (1969) は、昆虫の移動・分散を大きく3つのカテゴリーに分けている。すなわち、1型：1シーズンで死亡する成虫が、繁殖場所から移動し、分散、産卵、死亡するもの。2型：成虫が繁殖場所から摂食場所へ移動するもの。摂食場所での卵形成の後、同じ個体が産卵のため元の繁殖場所に戻る。3型：成虫が繁殖場所から越冬・越夏場所へ移動するもの。同じ個体が産卵のため元の繁殖場所に戻る。3型はさらに、3つに細分される。すなわち、3a型：成虫は繁殖域の中で移動・分散を繰り返し、越冬・越夏もこの域内で行われる。3b型：同じく成虫は繁殖域の中で移動・分散を繰り返すが、時期が来ると成虫は域外に移動し、そこで越冬・越夏する。3c型：様式は前者同様であるが、成虫の休眠前の飛翔距離が前者に比べ著しく長く、しばしば数百kmから数千kmに及ぶ。

ほだ場という特殊な環境から想像されたとおり、両種の移動・分散様式は3a型に相当した。すなわち、成虫はほだ場という繁殖域の中で移動・分散を繰り返し、越

冬・越夏もこの域内で行われた。

冬期のほだ場の一斉調査から、ほだ場内の石・倒木の下や土壌中から成虫は発見されず、コナラ・クヌギ等の生立木の樹皮表面間隙が主な越冬場所であった。越冬個体数は生立木間でバラツキが大きかったが、一本の木については地上10~20cmの範囲に集中していた。

これらのことから、林地を利用したほだ場の場合、今回発見された昆虫寄生性糸状菌を用いて両種を防除するには、冬期に生立木の根元に集中的に天敵微生物を散布すれば良いことが判明した。

そこで今後はこの菌の両種に対する感染経過を詳しく調査し、いつ、どこで、どのように感染するのかを知ることにより、さらに効果的な施用方法を検討することが必要である。

2) 音声交信の攪乱

オオキノコムシ科甲虫には古くから発音器官らしい構造があることが知られていた。またニホンホソオオキノコムシとセモンホソオオキノコムシは、ひとつのシイタケという小さな空間に複数が集まって生活していることが観察されていた。これらのことから、両種が発音によって近距離の同種他個体との交信を行うのではないかということが期待されていた。今回の一連の形態観察および行動実験によって、複数の発音器官が確かに存在すること、さらにこれらの器官によって発生する音声と同種他個体の特定の行動を解発することが明らかにされた。

両種の配偶行動時の発音は交尾中の雄が発するものであった。その機能は不明であるが、おそらくAlexander (1967)のいう "交尾シグナル"、すなわち雌をなだめ交尾の中断を防ぐとともに媒精を促すためと考えられた。蚊の羽音(Ogawa, 1988)のように配偶者を遠方から誘引するものであるならばこれを用いた誘引捕殺トラップが効果的であろうが、交尾中に発生する音声を直接防除に応用するのは難しい。

同じく頭頂-前胸背板器官による発音でも、威嚇効果を持つ発音のほうは実用性が高い。この音声によって、交尾中の雄はあわてて交尾を中断し逃走するし、摂食中の雌雄も同じく直ちに逃走する。そこで、この音声を人工的にシイタケ栽培ほだ

場に流すことにより、成虫による直接の摂食の害と、交尾にともなう産卵が減少するものと期待される。

鞘翅-腹部器官のclick音による同種他個体への警報音がもっとも実用性が高いと思われる。筆者は、ほだ場で人が近づくと、セモンホソオオキノコムシが一齐にシイタケから落下するのを観察している。これはCrowson (1981) のいう “drop-off 反射” であり、甲虫一般に広くみられる現象である。今回セモンホソオオキノコムシで発見された click音は、シャーレ上の他個体の急激な離散を解発するものであったが、おそらく野外では、この結果 drop-off 反射が生じるものと思われる。そこでこの警報音をほだ場に人工的に流すことにより、シイタケ上の本種が一齐にバラバラと落下してくれることが期待できる。序論で述べたように、生シイタケ栽培の現場では、シイタケの裏に潜む本種を手作業で除去する労力が、摂食等の実害に匹敵する深刻な問題であったので、この方法の早期実現が期待される。

謝 辞

本研究を遂行するに当たり、以下の方々にお世話になりました。これらの方々のうちただの一人でも欠けたならば、本研究は完成しなかったでしょう。ここに慎んで感謝申し上げます。

シイタケに害虫がいることを、そしてそれを研究することを勧めて下さった池田俊弥博士、キノコ害虫の文献を提供して下さいった野淵輝博士、シイタケについて様々な情報を下さった古川久彦博士、*Dacne* が鳴くのを教えて下さったRalph W. Howard博士、天敵糸状菌の同定ならびに感染調査を協力して下さいった佐藤大樹博士、大変骨の折れるほど場での越冬・越夏調査に協力して下さいった島津光明博士と佐藤隆士君、走査型電子顕微鏡の使用方法を指導して下さいった藤井智之博士、甲虫の形態記載方法について御助言を下下さった上野輝久博士、統計の手法について御助言を下下さった藤田和幸博士、英語の表現方法を指導して下さいったSimon A. Lawson博士、常に励ましと御助言を与えて下さった小倉信夫博士、中島忠一博士、後藤忠男博士、中牟田潔博士他、森林総合研究所本所の皆さん、セモンホソオオキノコムシの飼育を手伝って下さった水野久美さん、森元いくみさん、枝川かおりさん、小方千昭さん、この論文を書くのに快適な環境を提供して下さいった森林総合研究所東北支所の皆さん、この論文をまとめる機会と御指導を下下さった岩手大学の栗原守久教授と鈴木幸一助教授、そして、絶好のフィールドと現場ならではの様々な情報を御提供下さった栽培農家の石川光洋さんと斎藤久治さん。

何よりもこの10年間、健康に研究が続けられたのは、妻、直子のお陰です。

引用文献

- Alexander, R.D. (1967) : Acoustical Communication in Arthropods. *Ann. Rev. Ent.* 12, 495-526.
- Alexander, R.D., Moore T.E. and Woodruff R.E. (1963) : The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles (Insecta: Coleoptera). *Anim. Behav.* 11 (1), 111-115.
- 安藤喜一 (1986) : マメコガネの発生消長と多発生. 応動昆、30 (2)、111-116.
- 有田立身 (1975) : シイタケの害虫について (2). 菌草、21 (2)、41-45.
- Arrow, G.J. (1924) : Vocal organs in the coleopterous families Dytiscidae, Erotylidae and Endomychidae. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 72, 134-143.
- 朝香 博・小林憲克 (1988) : 乾シイタケの生産と販売戦略 — 朝香 博さんに聞く—. 173pp、 全国林業改良普及協会、東京.
- Belton, P. (1967) : Trapping mosquitoes with sound. *Proc. Calif. Mosq. Cont. Assoc.* 35, 98.
- Boyle, W.W. (1963) : *Dacne picta* Crotch in Hawaii, with notes on morphology and mode of entry from Japan (Coleoptera: Erotylidae). *Proc. Hawai. Entomol. Soc.* 18, 235-236.
- Chapman, R.F. (1982) : *The insects*. 3rd ed. 919 pp, Hodder and stoughton, London.
- Chujo, M. (1969) : *Fauna Japonica*, Erotylidae. 316 pp, Academic Press of Japan, Tokyo.
- Claridge, M.F.(1974) : Stridulation and defensive behaviour in the ground beetle, *Cychrus caraboides* (L.). *J. Ent.* (A), 49, 7-15.
- Crowson R.A. (1981) : *The biology of Coleoptera*. 802 pp, Academic Press, London.
- Ewing, A.W. (1989) : *Arthropod Bioacoustics*. 260 pp, Cornell University

Press, New York.

- Freitag, R. and Lee, S.K. (1972) : Sound producing structures in adult *Cicindela tranquebarica* (Coleoptera; Cicindelidae) including a list of tiger beetles and ground beetles with flight wing files. *Can. Ent.* 104, 851-857.
- Fuchs, S. (1976) : The response to vibrations of the substrate and reactions to the specific drumming in colonies of carpenter ants (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera), *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1, 155-184.
- 古川久彦 (1992a) : きのご学. 450pp、共立出版株式会社、東京.
- 古川久彦 (1992b) : 菌床シイタケの栽培と経営. 179pp、全国林業改良普及協会、東京.
- 古川久彦・野淵輝 (1986) : 栽培きのご害菌・害虫ハンドブック. 256 pp、全国林業改良普及協会、東京.
- 古塚秀夫 (1992) : シイタケ栽培経営管理論. 300pp、明文書房、東京.
- Gahan, C.J.(1900) : Stridulating organs in Coleoptera. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 48, 433-452.
- Gorham, H.S.(1896) : Viaggio di Leonardo Fea in Birmania e regioni vicine. LXIX. Languriidae, Erotylidae and Endomychidae. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova.* 36, 257-302.
- Gottwald, T.R. and Tedders, W.L. (1983) : Suppression of pecan weevil (Coleoptera : Curculionidae) populations with entomopathogenic fungi. *Environ. Entomol.* 12, 471-474.
- Hagen, K.S. (1962) : Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. *Ann. Rev. Ent.* 7, 289-326.
- Hammond, P.M. (1979) : Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of Adephagan phylogeny (Coleoptera). In *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification* (T.L. Erwin, G.E. Ball and D.R.Whitehead, eds.). W. Junk, The Hague,

pp.113-180.

- 林 長閑・中村正直 (1952) : クロボソコキノコムシ (新称) 及びセモンホソ
ガタオオキノコムシの幼虫と蛹の記載. ニュー・エントモロジスト、2 (3、
4)、7-17.
- Herter, K. (1953) : *Die Temperatursinn der Insekten*. 333 pp, Dunker und
Humboldt, Berlin.
- 平井一男・宮原義雄・佐藤正彦・藤村建彦・吉田惇 (1985) : 北日本における
1984年7月世代のアワヨトウ多発生の解析. 応動昆、29、250-253.
- Hodek, I. (1960) : Hibernation bionomics in Coccinellidae. *Acta. Soc. ent.*
Czechecoslov, 57, 1-20.
- Howse, P.E. (1964) : The significance of the sound produced by the termite
Zootermopsis angusticollis (Hagen). *Anim. Behav.* 12 (2-3), 284-300.
- 一瀬太良ほか (1980) : 昆虫実験法—材料・実習編. 283 pp、 学会出版セン
ター、東京.
- 伊賀幹夫 (1985) : コナガの発生消長と生命表. 応動昆、29 (2)、119-125.
- Ikeshoji, T. (1986) : Distribution of the mosquitoes, *Culex tritaeniorhynchus*,
in relation to disposition of sound traps in a paddy field. *Jpn. J. Sanit.*
Zool. 37, 153-159.
- Ikeshoji, T., Sakakibara M. and Reisen W.K. (1985) : Removal sampling of
male mosquitoes from field populations by sound-trapping. *Jpn. J. Sanit.*
Zool. 36, 197-203.
- Johnson, C.G. (1969) : *Migration and dispersal of Insects by flight*, 726 pp,
Mathuen & Co Ltd, London.
- Kanda, T., Cheong, W.H., Loong, K.P., Lim, T.W., Ogawa, K., Chiang, G.L.
and Sucharit, S. (1987) : Collection of male mosquitoes from field
populations by sound trapping. *Trop. Biomed.* 4, 161-166.
- 河合 彌 (1986) : シイタケ栽培の技術と経営. 220pp、 家の光協会、東京.
- 川中博敏・増田恵子・中元直吉 (1985) : 乾しいたけの昆虫相調査. 農林規格

検査所「調査研究報告」、9、70-74.

- Kerkut, G.A. and Taylor, B.J.R. (1958) : The effect of temperature changes on the activity of poikilotherms. *Behaviour* 13, 259-279.
- Khan, M.C. and Offenhauser, W.Jr. (1949) : The first field tests of recorded mosquito sounds used for mosquito destruction. *Am. J. Trop. Med.* 29, 811-825.
- 黒沢良彦・久松定成・佐々治寛之 (1985) : 原色日本甲虫図鑑 (Ⅲ) . 500pp、保育社、東京.
- Larsen, O.N., Gleffe, G. and Tengo, J. (1986) : Vibration and sound communication in solitary bees and wasps. *Physiol. Entomol.* 11, 287-296.
- Lawrence, J.F. (1988) : Notes on the classification of some Australian Cucujoidea (Coleoptera). *J. Aust. ent. Soc.* 27, 53-54.
- Leather, S.R., Walters, K.F. and Bale, J.S.(1993) : *The ecology of insect overwintering*. 255pp, Cambridge University Press, Cambridge.
- Leschen, R.A.B. (1991) : Parental investments and larval behavior of mycophagous Coleoptera. In *I Simposio Nacional Sobre la Interaccion Insecto-Hongo* (J.L.Navarete-Heredia and G.A. Quiroz-Rocha, eds.). Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Mexico, pp. 171-192.
- Lewis, E.E. and Cane, J.H. (1990) : Stridulation as a primary anti-predator defence of a beetle. *Anim. Behav.* 40 (5), 1003-1004.
- Lewis, G. (1887) : A list of fifty Erotylidae from Japan, including thirty-five new species and four new genera. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (Ser.5). 20 (115), 53-73.
- Lewis, T. (1963) : The effect of weather on emergence and take-off of overwintering *Limothrips cerealium* Haliday (Thysanoptera). *Ann. Appl. Biol.* 51, 489-502.
- Lewis, T. and Navas, D.E. (1962) : Thysanopteran populations overwintering

- in hedge bottoms, grass litter and bark. *Ann. Appl. Biol.* 50, 299-311.
- 松本由友 (1962) : シイタケ栽培の害虫とその防除 (1). 菌草、8 (11)、4-13.
- 望月 進 (1985) : ルリエンマムシの生態に関する研究 I. 季節消長と腐肉トラップへの飛来消長. 応動昆、29 (1)、21-25.
- Morris, O.N. (1982) : Bacteria as pesticides ; Forest applications. In *Microbial and Viral Pesticides* (E. Kurstak, ed.). Marcel Decker, New York, pp.239-287.
- 中村克哉 (1977) : シイタケ栽培史. 151 pp、鳴鳳社出版、東京.
- 中村克哉 (1983) : シイタケ栽培の史的研究. 502 pp、東宣出版、東京.
- 中根猛彦 (1958) : 日本の甲虫 43、オオキノコムシ科、新昆虫、11 (9)、55-62.
- 西垣定治郎・安井耕史・牧野信之・山崎 明 (1986) : ナガチャコガネ成虫の飛翔習性. 応動昆、30 (2)、81-86.
- 野淵 輝 (1975) : シイタケの害虫. 植物防疫、29 (1)、11-16.
- 農村文化社「きのこ年鑑」編集部 (1993) : '94年版 きのこ年鑑. 455pp、農村文化社、東京.
- Ogawa, K. (1988) : Field study on acoustic trapping of *Mansonia* (Diptera : Culicidae) in Malaysia : I. Mass-trapping of males by a cylindrical sound trap. *Appl. Ent. Zool.* 23, (3), 265-272.
- 大谷英児 (1995) : シイタケの害虫、ニホンホソオオキノコムシの発音行動. 応動昆講要、39、105.
- Peters, T.M. (1988) : *Insects and Human Society*. 450pp, Van Nostrand Reinhold, New York.
- 林野庁 (1986) きのこ関連統計表. 38 pp、林野庁林産課、東京.
- Roer, H. (1975) : Zur Lebensweise des Namibwuestenkaefers *Onymacris plana*. *Bonn. zool. Beitr.* 26, 239-256.
- Savary, W. E. (1995) : *Dacne picta* Crotch: a recently introduced pest of

- stored, dried shiitake mushrooms (Coleoptera: Erotylidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 71 (2), 87-91.
- 瀬戸口 修・大内義久 (1982) : ヒメコガネの発生生態 III. 南九州における周年経過. 応動昆、26 (4)、273-280.
- 篠田一孝・吉田敏治 (1985) : アズキ畑におけるアズキゾウムシの生態 I. 秋アズキ畑における発生消長とアズキの被害. 応動昆、29 (1)、14-20.
- Singh, P. and Moore, R.F. (1985) : *Handbook of insect rearing*. vol. 1. 488 pp. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.
- 高橋史樹 (1982) : 個体群と環境. 118pp、東京大学出版会、東京.
- 坪井正知 (1986) : 乾シイタケの虫について. 菌草、32 (3)、46-51.
- Winking-Nikolay, A. (1975) : Untersuchungen zur Bio-Akustik des Waldmistkaefers, *Geotrupes stercorosus* Scriba. *Z. Tierpsychol.* 37, 515-541.
- 安田弘法 (1984) : 愛知県の山地における食ふん性コガネムシ類成虫の発生消長. 応動昆、28 (4)、217-222.
- 安松京三・山崎輝男・内田俊郎・野村健一 (1972) : 応用昆虫学. 363pp、朝倉書店、東京.
- 養老孟司 (1958) : オオキノコムシの越冬場所. *インセクト・マガジン*、41、4-5.
- 湯嶋 健・釜野静也・玉木佳男 (1991) : 昆虫の飼育法. 392pp、廣済堂、東京.