

クロヒカゲ幼虫の越冬について

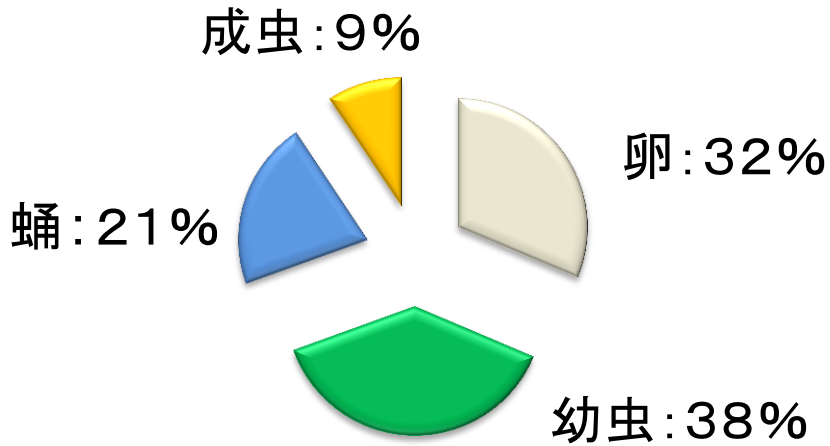


T,Nagamori

北国のチョウたちはさまざま工夫で厳しい冬を乗り越えています。

チョウの生活史の4つのステージの中では、意外にも幼虫越冬が最も多くなっています。

北海道の蝶(116種):越冬態の割合



今回はクロヒカゲの幼虫越冬について、兄の記録も拾い出しながら報告します。



越冬中のクロヒカゲ幼虫(2014・11・20)

クロヒカゲの基本情報

クロヒカゲ属(*Lethe*)の分布

クロヒカゲ属は東アジアのイネ科のササ属(*Sasa*)に依存して種分化したグループで、日本には日本固有種のヒカゲチョウ(*L. sicelis*)、クロヒカゲモドキ(*L. Marginalis*)、先島諸島にシロオビヒカゲ(*L.europa*)と、主要種クロヒカゲ(*L. diana*)が分布している。

クロヒカゲは北はサハリンから朝鮮半島、種子島以南の南西諸島を除く日本全土、中国、台湾に分布している。北海道では、「利尻、礼文、天売、焼尻、奥尻の離島や、北は稚内市、南は松前町、東は根室半島や野付半島など、広い範囲に生息する。林縁や疎林内のササ群落に多く、一面のササ原には少ない。また、市街地の公園から標高2千m付近の日高幌尻岳や大雪山系の高山帯でもたまに見かける。」(以上完本*から)

北海度のチョウの中でももっとも普通に見られる蝶の一つである。

クロヒカゲの周年経過

北海道では年に1~2回発生する。第1化は6月~8月で、9月以降に部分的な第2化が見られる。本州では年3~4回の発生があり、越冬態は2~4齢幼虫とされている。

同属のヒカゲチョウ、クロヒカゲモドキは3~4齢(終齢は5齢)で越冬することが知られている。



ササと強く結びついた普通種

クロヒカゲの基本情報Ⅱ

クロヒカゲの生活史 《「完本」の兄の記述から》

卵は乳白色で球形、拡大するとゴルフボールのような弱い凹凸が見える。孵化時幼虫は卵の上部を輪のように食って、残った中央部を押し上げるように脱出する。ふ化幼虫は、葉の縁に移動して小さな食痕を残す。成長するに従って、食痕は独特の階段状になる。食痕から、静止場所までには、一筋の銀色の吐いた糸の跡が見られる。

2齢から全体が緑色になり、3齢以降は褐色のものが混じる。7-8月に見られる幼虫と10月ころの幼虫は、2齢以降の幼虫の頭の形が大きく違い、一对の突起は夏のほうがはるかに長い。越冬に入る前の幼虫は非常に短く先が尖らないため、同種の幼虫とは思えないほどである。また第2化世代では終齢まで緑色のものが多いが越冬世代では3齢から圧倒的に褐色の個体が多くなる。9月以降の幼虫を飼育すると、ほとんど摂食をやめ、休眠に入る。札幌市での越冬について調べたところ、雪の中の越冬幼虫(総計175個体)中、2齢67(緑67、褐0)、3齢77(緑64、褐13)、4齢31(緑4、褐27)であった。

また。雪の中の休眠幼虫を、各時期で18時間日長、21℃の条件で飼育を始めると、12月-1月の個体は摂食を開始するまで10日以上を要したが、次第に短期間で食うようになり3月では平均8日、4月初めで平均4日かかり、4月末ではすぐに食べ始めた。休眠は野外では次第に浅くなるようだ。

前蛹期間約2日で蛹になる。野外では、ササの中脈に下垂することが多い。野外での蛹の期間は9日～11日。以上



今回のテーマ

完本の発刊は2016年。クロヒカゲは兄の「守備範囲」でしたが、私も2011年頃から並行するように調査を続けていました。完本を作り上げてひと段落したので、富良野でクロヒカゲの幼虫越冬の様子を見てみることにしました。

2014年7月22日：第1世代



2014年10月16日：第2世代



孵化



越冬前幼虫

どのように越冬するのか



越冬後幼虫



蛹

テーマ①何齢で越冬するのか？



9月にはいると、ササの葉に幼虫の残した食痕がたくさん見つかるようになる。

1齢幼虫の頭は丸く黒いのですぐわかる。2齢になると頭に角が二つできる。さらに脱皮して3齢になると一回り大きな体になるが、この区別がなかなか難しい。

あちこちのササ原で幼虫を採集し体長と頭の大きさ記録していくことにする。



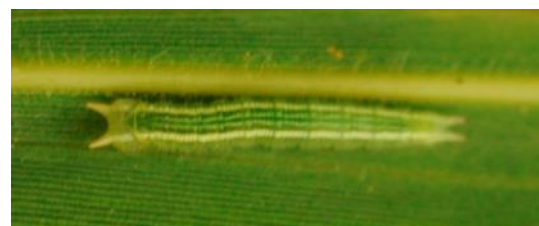
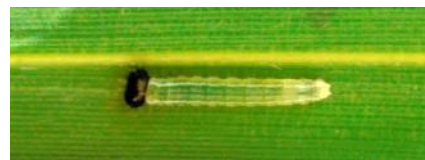
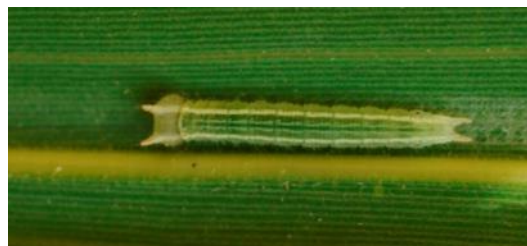
完本では2～4齢で越冬するとあるが……？

越冬前の幼虫たち。1齢は頭が黒い。脱皮すると独特のイモムシ型に

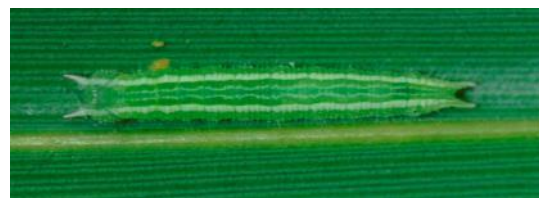
1齢

2齢

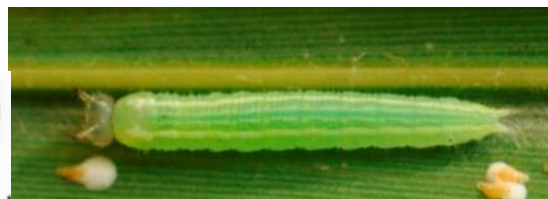
3齢



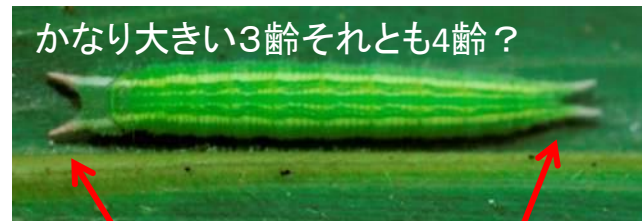
ちょっと褐色斑が出ている



体色はササの緑色、葉脈のような白線入り。



かなり大きい3齢それとも4齢？



脱皮直前で11mm。このくらいが2令のMaxか??

よく見ると2齢と3齢の区別は難しい

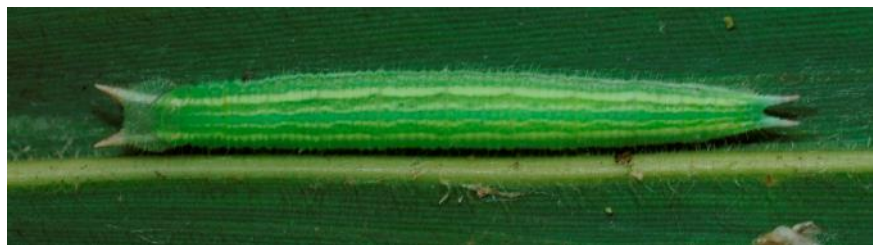
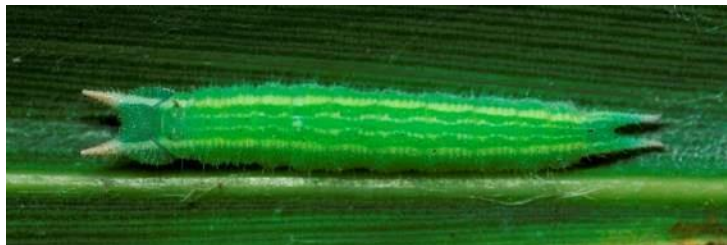
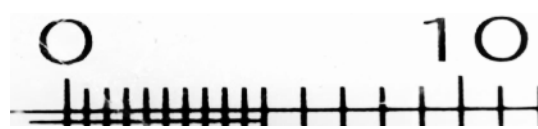
頭と尾に2本の突起があり、体の前後がわかりにくい

2齡と3齡の違いを自宅前のササ原の個体でよく見ると…

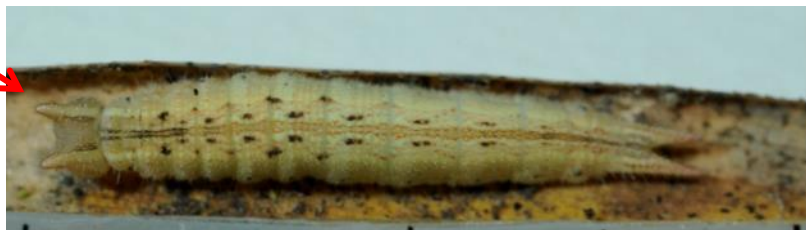


見た目では、頭のガッチリした形、背線の両側や、亜背線が明瞭になるなどである程度は判断できそうだが…。

3齡～4齡の判定はなお一層難しい…



体長25mmの、のっぺりタイプこれは4齡か？



ちょっと気づいたこと

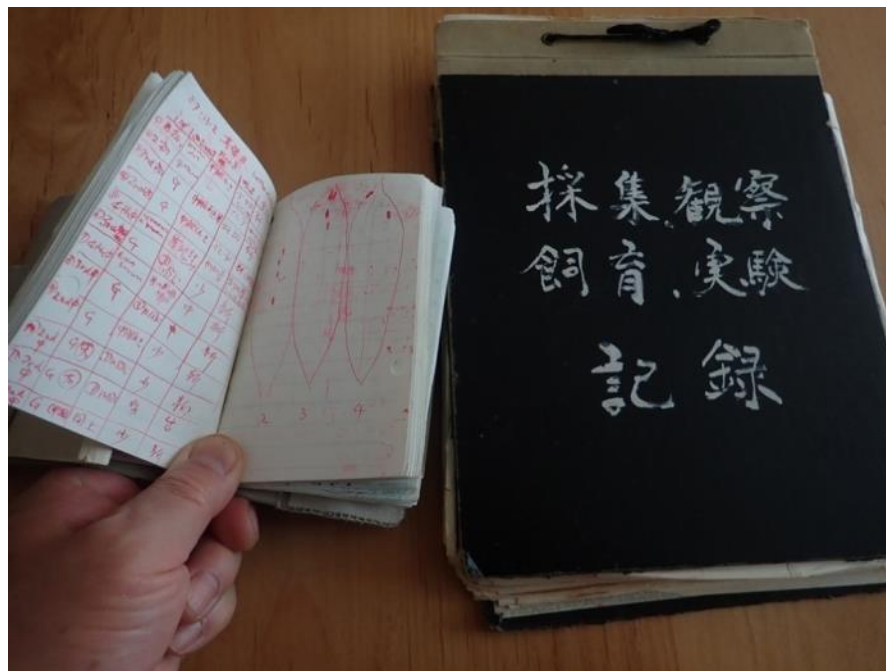
褐色タイプ(4齡?)は、角が短い傾向があるのでは？

大きさの違う中齡たち。下ふたつは4齡か？

左の緑色タイプ(4齡?)は角が長い非越冬タイプなのでは？

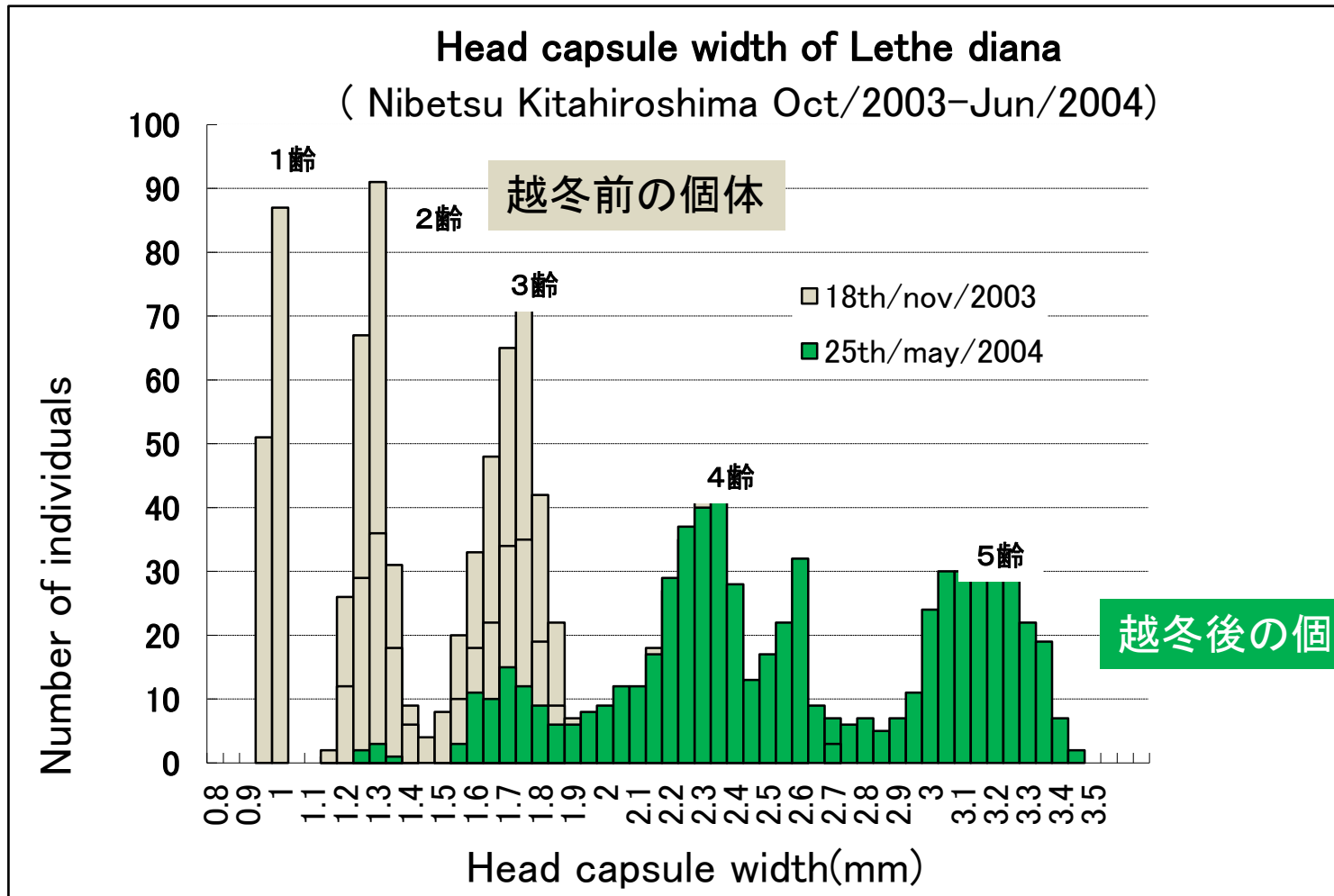
以前兄と観察していたことをおさらいしてみることに

→
クロヒカゲの
データがびっしり
書き込まれた
フィールドノート



私の兄拓行は「完本」を2016年に一緒に作り上げて、「フィールド版」に取り掛かり始めた矢先の2018年に急逝しました。兄の遺品には膨大な写真データや標本とともに観察記録があります。辻氏とT氏と兄で作った「北海道の蝶(1986年)」をやりあげてから、兄はますますチョウの観察に没頭していきました。クロヒカゲの越冬もそのテーマの一つでした。観察記録を懐かしながら見ていきました。

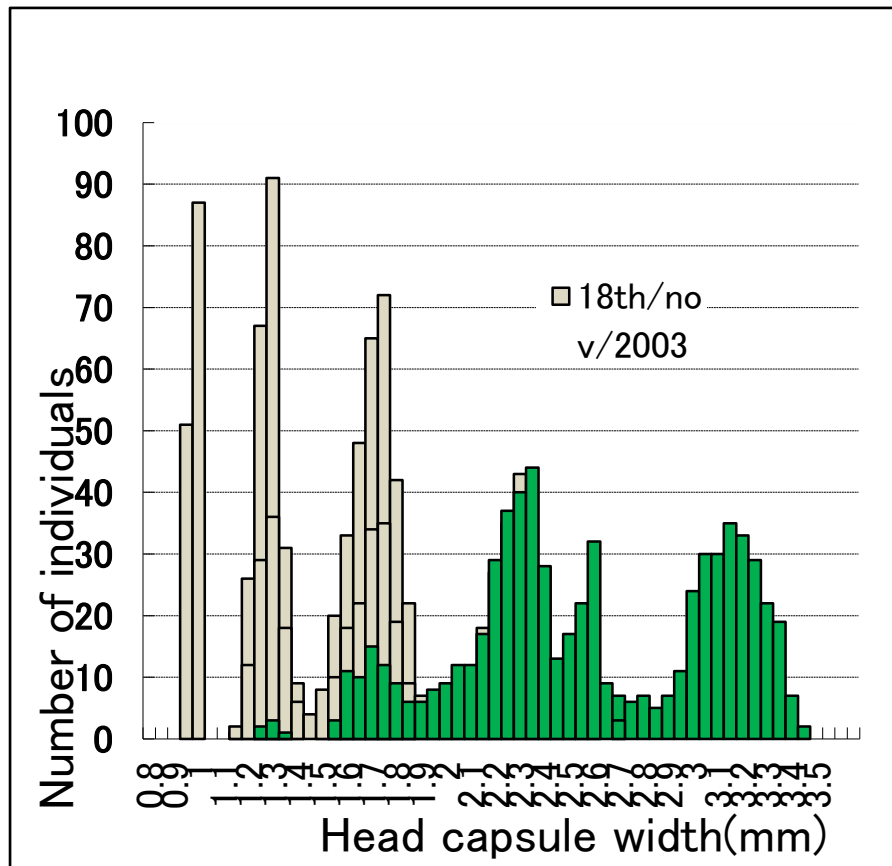
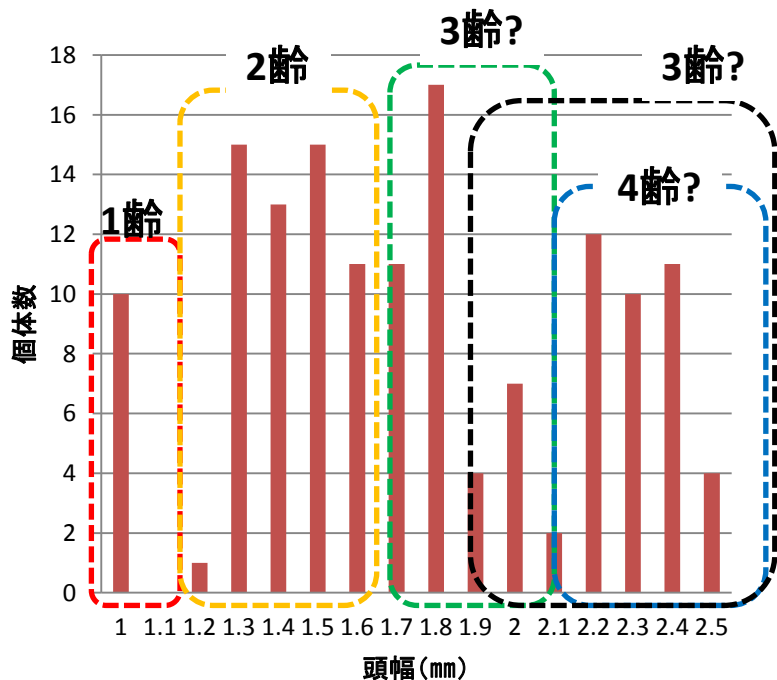
兄の頭幅の計測データがあるので参考に見てみることに。



北広島市で調査された越冬前後の頭幅の膨大な計測データに基づいたものです。グラフを少し作り変えてみました。年齢によってそれぞれ山が見えて区別基準になりそうです。越冬前は1～4歳で越冬後は1歳以外すべて見られます。「4歳に二山あり追加的に越冬後に脱皮するもので、越冬前にもそんな追加的な脱皮があるかもしれない。」と兄は言っていました。

兄のデータと今回私が計測した計測データと比べてみます。

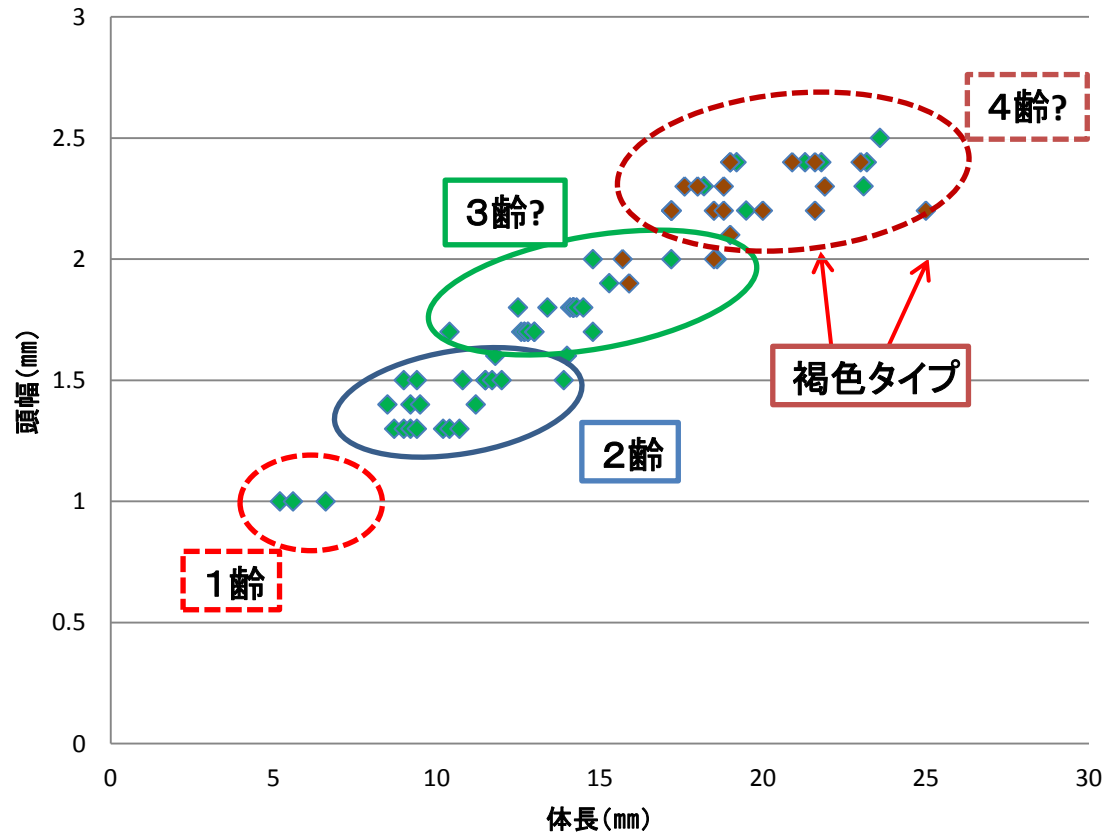
幼虫の頭幅の分布(2016年10月旭川他)



2016年に私が計測した個体の分布を兄の分布と比較すると、各齢数は枠の様に区別できるようです。ただし4齢がこれほど多く分布しているとは思ってはいなかったのが事実で黒枠が3齢だと判断していました。越冬前に追加の脱皮をして4齢になっているのかもしれませんが。なかなか難しそうです。もう一度私のデータを見直すことにしました。

見直したデータを体長と頭幅の分布をグラフにまとめると

体長と頭幅の関係(2016年旭川他)



1齡の頭幅はまとまっています。2齡以降、体長はどんどん大きくなるとともに、頭幅も大きくなり、3齡へと連続しているようにみえますが、やはり頭の幅で、切れ目があるようです。私が3齡と思っていた幼虫にはかなり4齡も混じっているようで、やはり兄のデータのように頭幅が2mmくらいから4齡が分かれているようでした。齢数の判定はやはり難しい。いずれにしろ3齡以降褐色タイプが現れます。

①のまとめ：越冬幼虫の各齢数と褐色タイプの割合

旭川近郊の越冬幼虫の齢数を、頭幅を基に再度確認しました。

越冬に入る幼虫の齢数と褐色幼虫の割合について、兄が以前調査したもの(いずれも10月の調査)と比較しながらまとめます。

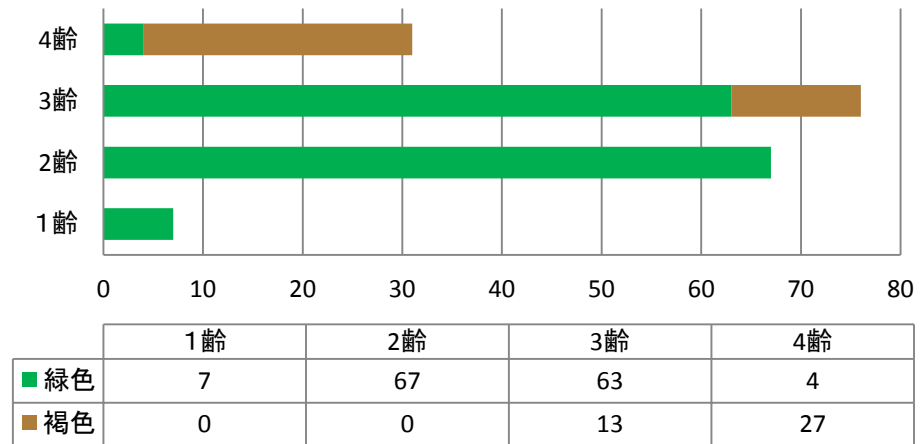
10月段階では、1齢から4齢幼虫が見られ、これ以降は成長や脱皮はほとんどせずに越冬に入ります。

札幌では3齢越冬、旭川近郊では2齢幼虫が最も多いが、二つの地域も各齢ほぼ同じ割合で越冬に入ることがわかります。

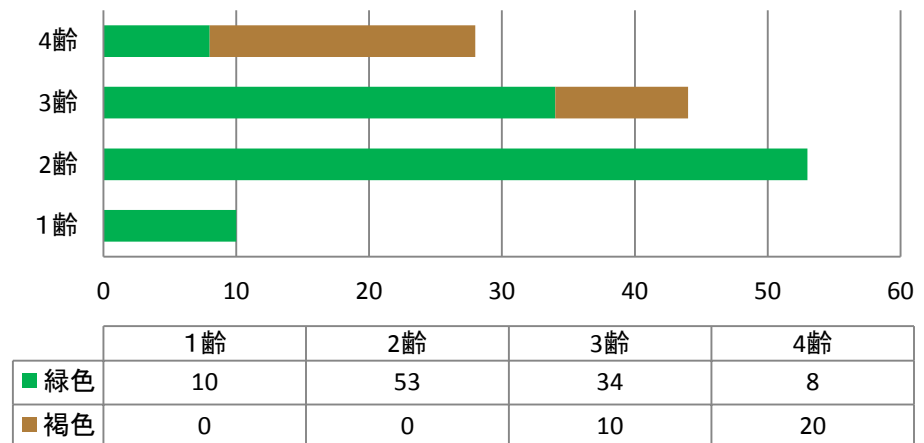
なお1齢幼虫はその後死亡してしまうようです。そのことはテーマ③で報告します。

次にテーマ②＝褐色タイプの幼虫について掘り下げて調べてみました。

越冬前幼虫のタイプ(札幌2014年10月)



越冬前幼虫のタイプ(旭川他2016年10月)



テーマ②褐色タイプについて

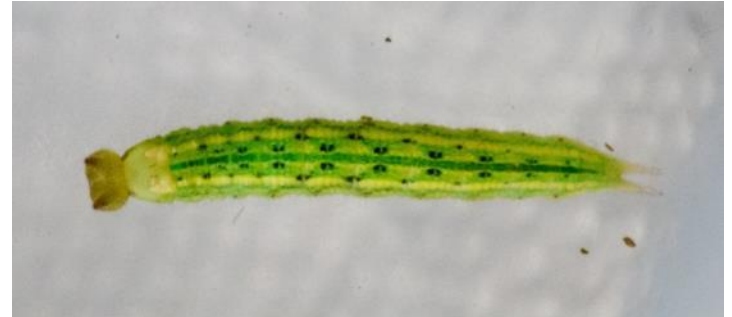
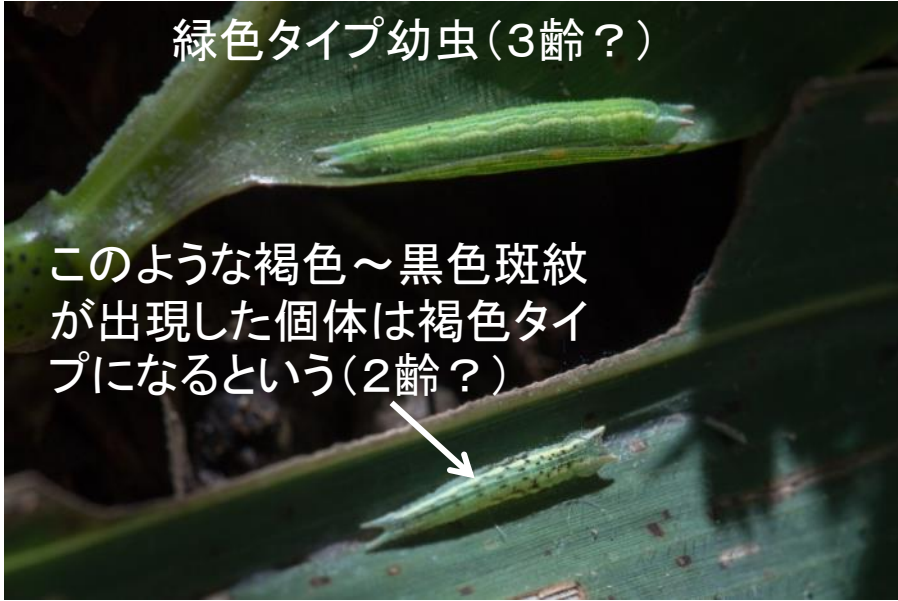
越冬前に現れる褐色タイプ幼虫は枯葉が好き。枯葉に擬態していることは明らかのようにだ。



褐色タイプの出現については兄から情報をもらっていた。

緑色タイプ幼虫(3齢?)

このような褐色～黒色斑紋
が出現した個体は褐色タイプ
になるという(2齢?)



褐色タイプになる斑紋タイプの幼虫



このページすべて兄の写真



褐色タイプ幼虫へ

褐色タイプ幼虫のいろいろ(3~4齢)

褐色へ移行中の3齢



3齢



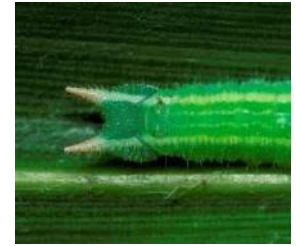
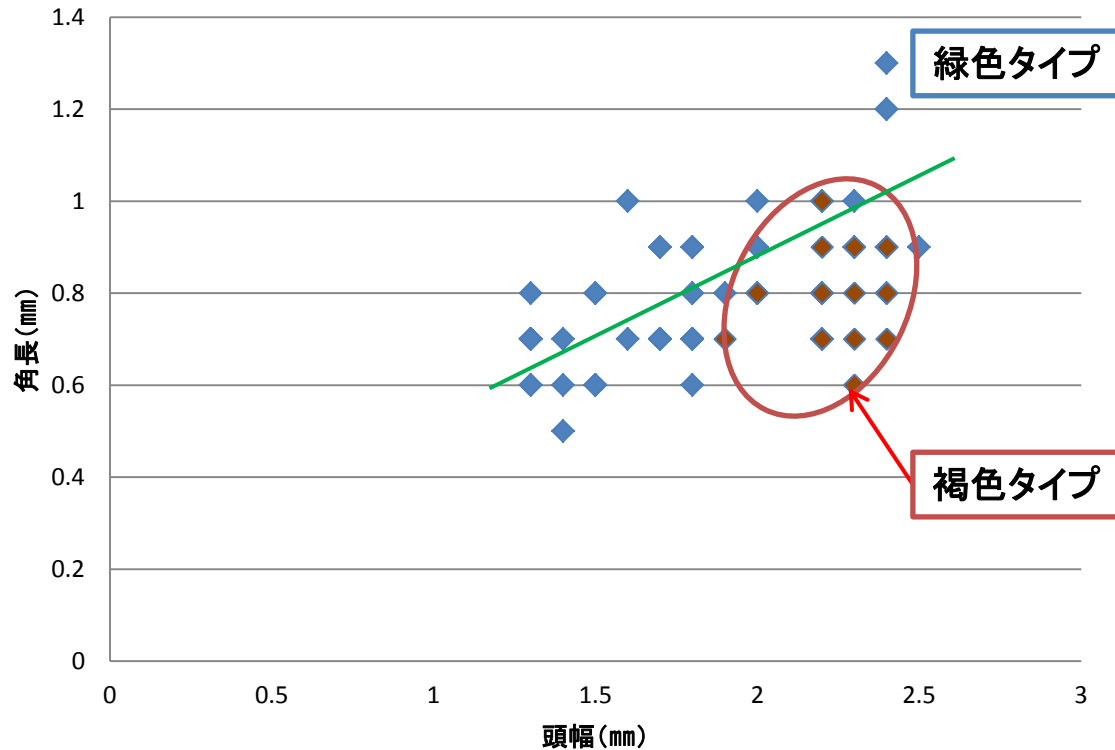
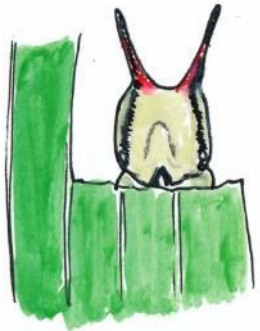
4齢



3齢には斑紋に変異が多い。4齢では斑紋のパターンは変わらないが体色に濃淡など変異が多い。また頭部の角状突起が短くなる傾向がある。次頁へ

頭幅と角長との関係を緑色タイプ褐色タイプで比べてみると

3～4齡の頭幅と角長との関係



3齡以降に褐色タイプが現れてくる。その幼虫の頭にある角状突起は、緑色タイプに比べ短い傾向があるようだ。「アレンの法則のような」寒冷への適応なのだろうか？非越冬タイプの第2世代の幼虫の突起はさらに長くなる。(図)

褐色タイプ出現の要因を調べてみる

3歳以降に褐色タイプが現れてくるが、その割合は3歳から4歳にかけて高まってくる。(右図)

この変化の要因は何だろうか？

日長などの気象条件を感知してか、周囲の枯れ葉の色に応じて変化するのだろうか？

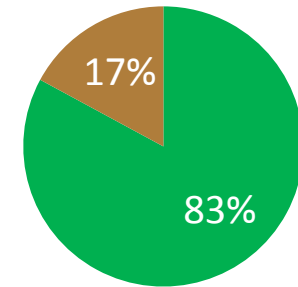
北海道教育大学旭川校の安藤ゼミの実験室の協力を得て実験をしてみました。

環境条件を変えたグループをいくつか作りインキュベータ内でしばらく飼育してみることにしました。



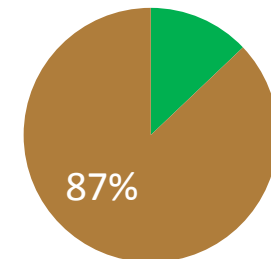
3歳

■ 緑色タイプ ■ 褐色タイプ



4歳

■ 緑色タイプ ■ 褐色タイプ



褐色タイプの割合
兄の札幌のデータから

実験の概要

緑色タイプの2～3齢32個体を、枯れ葉をいれた袋と緑葉のみの袋に分け、さらに越冬に入る条件を見るために次のような飼育条件のグループに分け、インキュベーター内で約1か月飼育した。(2016年10～11月)

A:長日・高温条件(日照14時間・15°C)・B:長日・低温条件(日照14時間・10°C)

C:短日・高温条件(日照10時間・15°C)・D:短日・低温条件(日照10時間・10°C)



緑色幼虫をナンバリングし齢数、体長を測定しておく。



緑色幼虫を、枯れ葉、緑葉グループに分けたものを4セット用意する。



日照と温度条件を変えた4台のインキュベーターに入れて飼育した。

実験の結果は・・・

セッティングした8グループ

- A:長日・高温条件(日照14時間・15°C) 《緑葉飼育AのG》 《枯葉飼育AのB》
B:長日・低温条件(日照14時間・10°C) 《緑葉飼育BのG》 《枯葉飼育BのB》
C:短日・高温条件(日照10時間・15°C) 《緑葉飼育CのG》 《枯葉飼育CのB》
D:短日・低温条件(日照10時間・10°C) 《緑葉飼育DのG》 《枯葉飼育DのB》

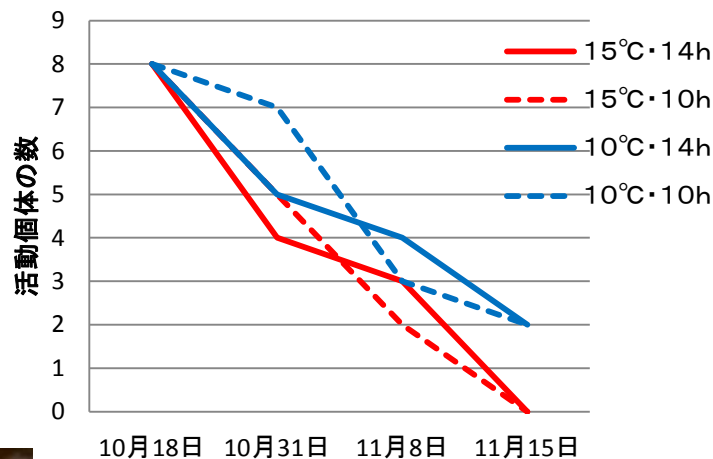
8グループともほとんど成長することなく、時々接触しながら次第に活動が低下して11月中旬にはほとんど休眠に入ってしまった。

いずれのグループからも褐色タイプは出現しなかった！

このあとは機材の都合もあり実験は中止。褐色タイプ出現の要因は見いだせなかった。

この時点(10月中旬)ではすでに緑色タイプで越冬することが決まっていたと考えた方がよさそうだ。

活動から休眠へ



食痕



休眠に入った3齢

褐色タイプについてはこのくらいにして次のテーマに移ります

テーマ③どのような場所で越冬するのか。

富良野の自宅の前にササ原がありクロヒカゲの幼虫がたくさんついていたので、これ幸いと追跡調査してみることにしてみました。2016年秋～2017年春



玄関前、カラマツ林の周辺に広がるササ原



東鳥沼(家の前)の越冬幼虫調査の概要

- ・2016・10・27～28に49匹のマーキング実施
- ・確認した49個体を写真に撮り、全長、頭幅、頭部にある角長を計測した
- ・11月に入り降雪があり、ササの大部分が雪の下になった。
- ・11月13日に雪がかなり解けたので、マーク個体の状態を記録した。
- ・その後さらに降雪をみたが11月28日にやや雪が解け再度確認した。
- ・翌年の雪解け後4月に調査を開始した。
- ・その間の気温の変化を記録した。



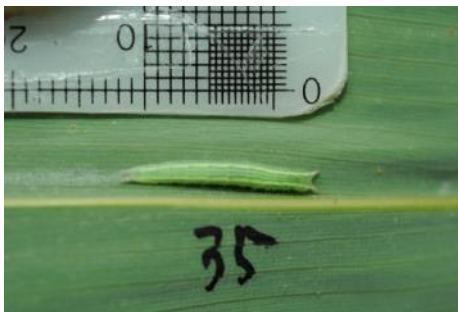
確認した49個体の内訳はつぎのとおり



1齢



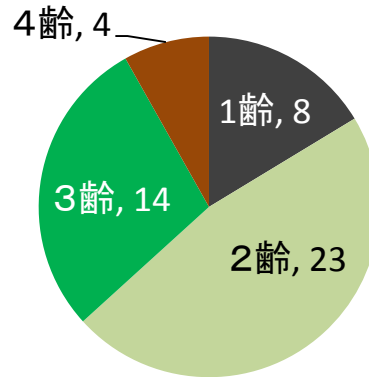
2齢



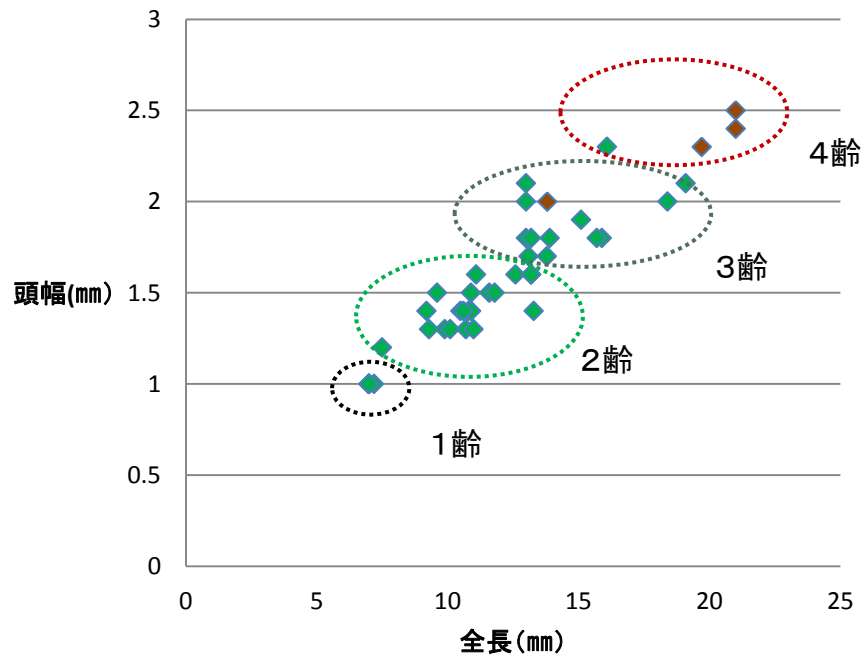
3齢



褐色4齢



全長と頭幅の分布(2016・10・28)



10月28日撮影

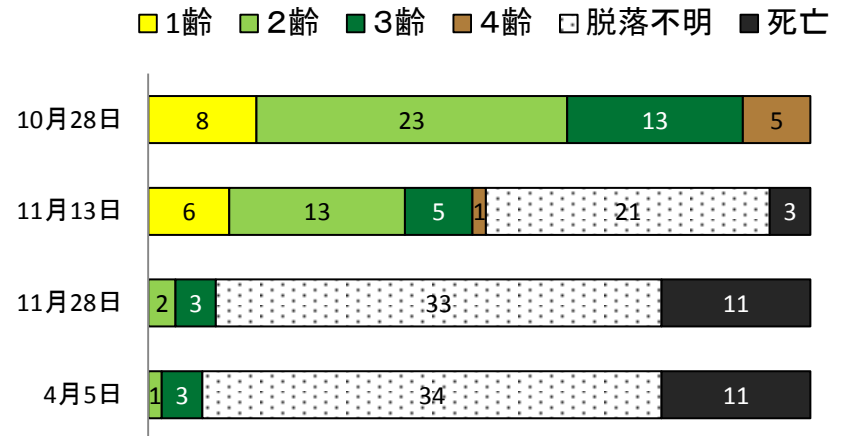
10月28日から翌年4月5日までのマーク個体の動き

10月28日: 1、2齢は葉の裏の中脈上に静止している。日中の気温は8℃前後まで上がり摂食しているものもいた。

11月13日: 10月下旬頃から数回降雪を見て、気温も低くなる。ササが雪をかぶったためなのかマーク個体の行方不明が半数近くになってしまう。1齢2個体4齢1個体が葉に静止したまま死亡。

11月28日: 1齢幼虫はすべて死亡。2齢幼虫も2個体葉の上で死亡していた。葉裏の台座についていたのはわずか5個体になってしまう。消えた33個体は地表に移動したのかどうかは不明

追跡幼虫49個体の動き



死亡した1齢(左)・4齢(体が折れている?)
(2016年11月13日)

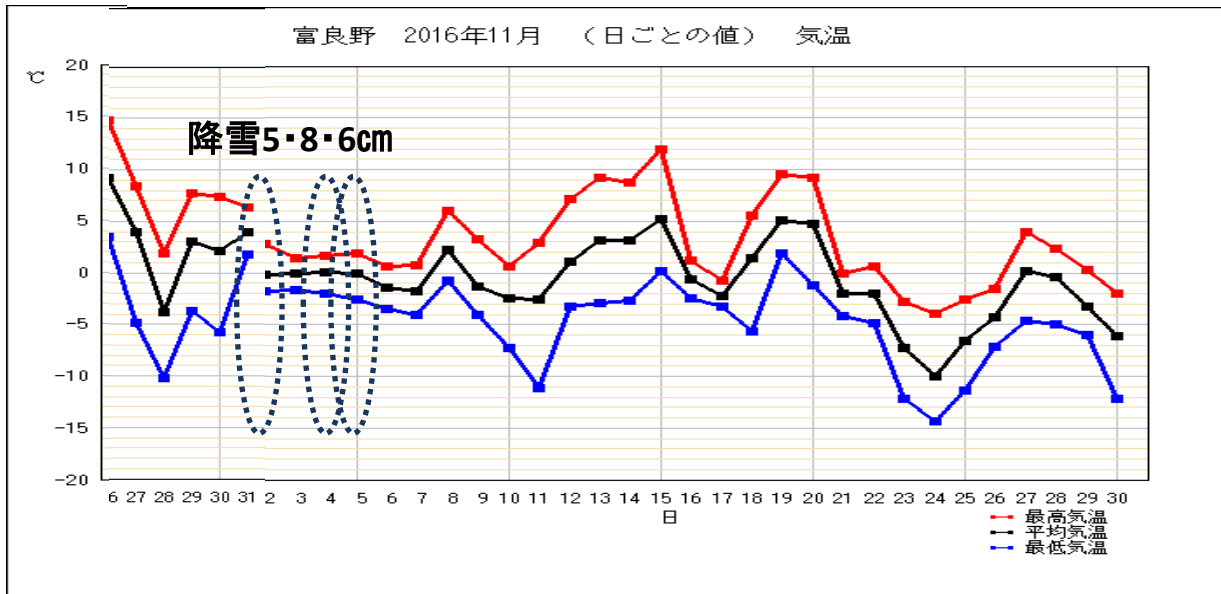


死亡した2齢
(2016年11月28日)



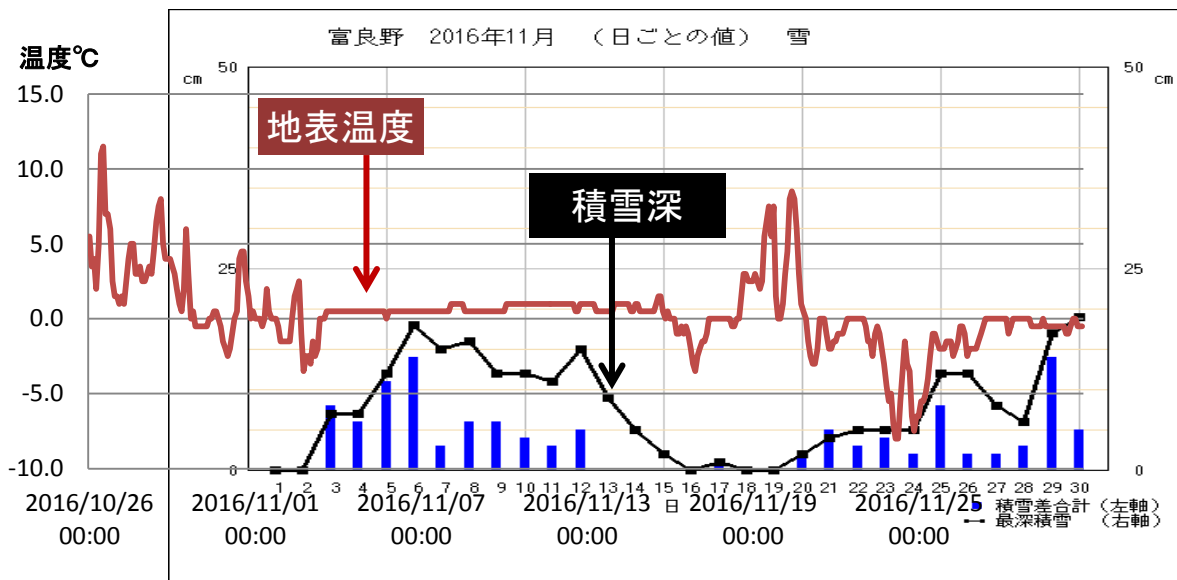
台座に静止越冬へ3齢
(2016年11月28日)

越冬と気象条件について①越冬前



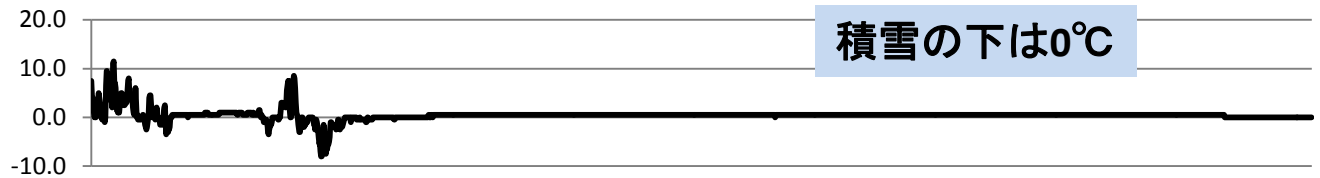
越冬に入る頃の気象の変化を見てみます。気象庁のデータとササの葉の根元に付けたデータロガーの温度変化と積雪の様子を見てください。

10月下旬から降雪が始まり11月3日頃から雪が積もります。それとともに地表の温度は 0°C で一定となりました。その後11月15日ころから一度雪が消えます。それに伴いササの地表温度は上下し -8°C を記録しました。地上の最低気温も氷点下が続き、この温度低下が幼虫(特に1齢)にダメージを与えたと考えられます。



*気温と積雪深のグラフは気象庁HP過去の気象データより

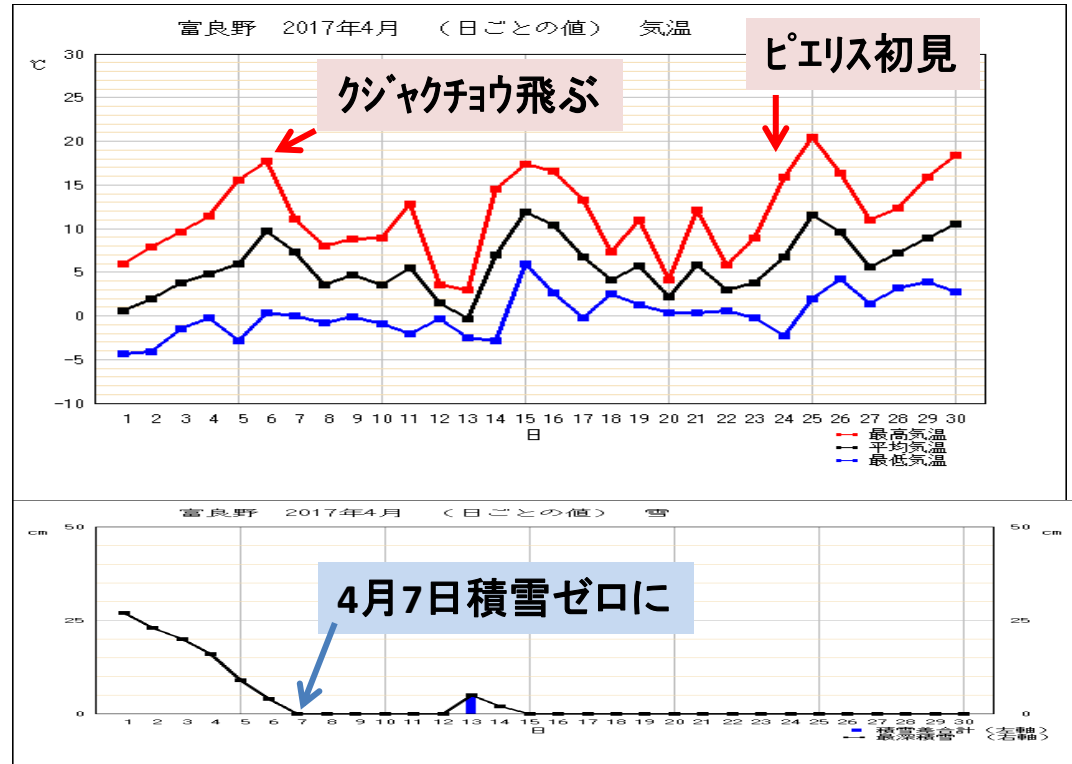
②越冬後



12月に入ると根雪になり1月にはササ原全体は雪の下になります。こうなると地表の温度は0°C一定になります。図①は10月23日から4月4日までのデータロガーの記録です。ロガーのメモリーが4月4日で一杯になりましたがここまでは積雪があったとわかります。その後のデータは気象庁のものを 사용합니다。それによると4月7日頃に積雪がゼロになっています。

4月気温を見ると日中は10°C以上になる日もあり、4月6日にクジャクチョウが飛び、4月24日に初ピエリス(エゾスジグロシロチョウ)が出ました。

北海道の春は急激に進みます。雪のふとんをかぶり、ぺしゃんこになっていたササも顔を出し始めます。0°C一定状態で休眠していた幼虫たちはどうなっていたのでしょうか。私の観察は4月5日から始まりました。



雪の下のササ原(1月10日)



雪が解けてササが顔を出し始める
(4月5日)

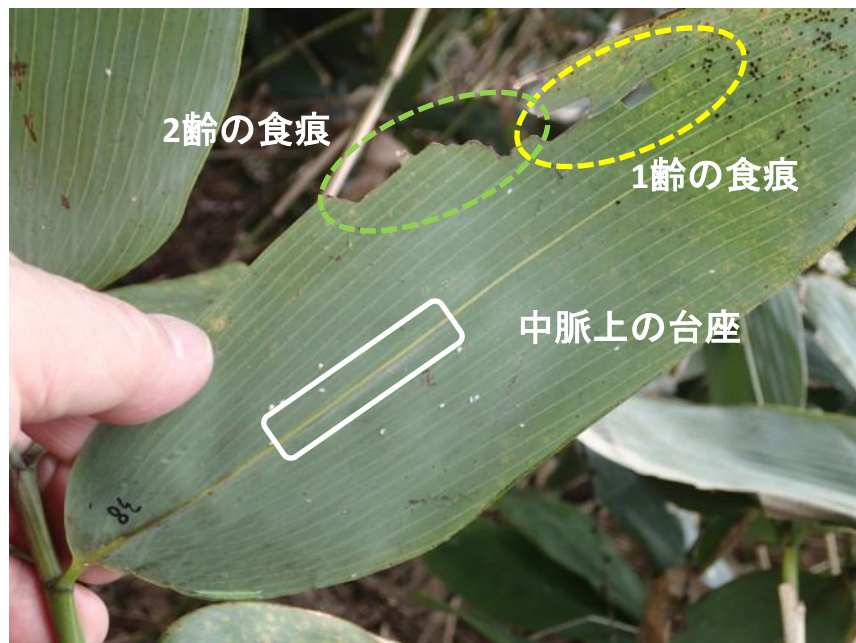
翌春雪解け後のマーク個体の動き

4月5日: 翌年雪が解けてササの葉が出てきたので見てみると4個体が見つかる。(No.2,8,19,38)

4月6日: 積雪ゼロに気温Max17.6°Cになるが幼虫の活動は見られない。

4月11日: 南風が入り暖かくなる(16.6°C)活動が始まる。休眠が明けた!

雪が消えてきた(4月5日)



越冬した2齢幼虫No38(2017年4月19日)
1齢と2齢の食痕が残っており、卵のついていた
葉から動いていないようだ

ここで調査は終わりました。

初蝶が羽化し、ヒメギフが飛び出し、富良野周辺の蝶観察は別な対象にシフトしていきました。クロヒカゲの越冬調査は結局中途半端に終わってしまいましたが、わかったことと、新しい疑問をまとめてみます。

- ①2～4齢で越冬する。中心は3～4齢。1齢幼虫は越冬できない。
- ②褐色型の幼虫は、3齢のときに背面に斑点が出てから変化し始め、4齢では7割以上占める。
- ③褐色型になるかどうかは越冬前の10月には決定されている。
- ④褐色型の幼虫の頭部の角状突起は緑色型より短い傾向がある。
- ⑤冬眠に入る幼虫は10月下旬からはほとんど脱皮せず11月中旬には休眠状態に入る。
- ⑥越冬前に幼虫の大半は葉から脱落する(地表に降りる?)が葉裏に静止した幼虫もそのまま越冬する。地表に降りた幼虫は積雪の下で凍結から免れ越冬できると推定できる。
- ⑧積雪がゼロになった後約1週間で休眠解除、活動が始まる。

- ・1齢からの越冬に入るまで死亡要因は何か? 地表に降りて越冬できる幼虫はどのくらいいるのか?
- ・積雪深は越冬の成功率に関係するのか?
(2019～2020年の積雪は少なくササの地上部が大半枯れてしまった。クロヒは大丈夫だったのか?)
- ・頭部の角状突起は非越冬タイプに比べて明らかに短い。緑色型と褐色型に違いはあるのか、4齢～終齢にどう変化するのかの比較
- ・兄のまとめた休眠解除の実験の追試など



地表で越冬に入る4齢 褐色型と緑色型
(標茶町:11月11日)

以上長々お付き合いありがとうございました

おわり

By T,Nagamori