

ケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブ
(双翅目, ハナアブ科) の成虫の行動

市川俊英・大原賢二*

Adult behaviors in two species of cerioidine flies, *Primocerioides petri* (Hervé-Bazin)
and *Ceriana japonica* (Shiraki) (Diptera, Syrphidae)

Toshihide ICHIKAWA and Kenji ÔHARA*

Abstract

Most species of cerioidine flies belonging to Syrphidae are rarely found, and their adult stage lives have been clarified only in a few of nearly 200 described species. Three species, *Monoceromyia pleuralis* (Coquillett), *Primocerioides petri* (Hervé-Bazin) and *Ceriana japonica* (Shiraki) can be found in the Japanese Archipelago. We conducted field research on the adult behaviors of *P. petri* and *C. japonica* between 1999 and 2008 in Kagawa Prefecture, located in northeastern part of Shikoku Island, Japan. Eight *P. petri* adults (four males, four females) were individually found on the stem surface near a sap-exuding bark hole of *Zelkova serrata* between early April and late April of 2005, 2007 and 2008. All of the males kept pausing on the stem surface, and all of the females with their abdominal tips bent to the ventral side were walking and sometimes stopped to oviposit. Two *C. japonica* adults (one male, one female) were captured immediately after they had landed on the flower of the same male tree of *Rhus silvestris*, individually in late May, 1999. Both of the two female *C. japonica* adults adopted the same posture as the *P. petri* described above, walking and sometimes stopping to oviposit on the stem surface near the bark hole of *Z. serrata* in mid-May, 2007. This paper addresses possible factors affecting the emergence periods, the selection of oviposition plants and the flower visitation of the two cerioidine species with special reference to interspecific competition.

Key words: Syrphidae, Cerioidini, *Primocerioides petri*, *Ceriana japonica*, oviposition behavior.

緒 言

ほとんどのハナアブ科昆虫 (Diptera, Syrphidae) の成虫は昼行性で, 様々な種子植物の花に飛来して花蜜や花粉を餌資源として摂取しており^(1, 2, 3), 花粉媒介昆虫の一群として知られている。それらの中で黒と黄色あるいは黒と橙色という縞模様の体色を備えた多くの種は, 同様の縞模様と有毒な刺針を備えた花粉媒介昆虫の最も重要な一群, ハナバチ類の雌成虫に擬態しているものと考えられてきた⁽⁴⁾。本報告で扱うハナアブ科のハチモドキハナアブ族 (Cerioidini) の種も同様のストライプ模様の体色をもっているが, いずれもミツバチ上科 (Apoidea) のハナバチ類ではなく, 狩りバチ類と総称されるス

ズメバチ上科 (Vespoidea) のドロバチ類やアシナガバチ類に擬態しているものと考えられてきた^(5, 6)。

ハチモドキハナアブ族の中には5属 (*Ceriana* Rafinesque, 1815, *Monoceromyia* Shannon, 1925, *Polybiomyia* Shannon, 1925, *Sphiximorpha* Rondani, 1850および*Primocerioides* Shannon, 1927) が含まれ, 世界中で197種が記載されているが, 幼虫期や生活様式の一部が知られているのはわずかに19種である⁽⁷⁾。日本ではハチモドキハナアブ族の種が3種知られており, いずれも本州, 四国および九州に生息していることが各地における最近の成虫採集記録から明らかになってきた。それらの中でハチモドキハナアブ, *Monoceromyia pleuralis* (Coquillett) の成虫については比較的観察例が多く, 5~9月に樹液

* 徳島県立博物館 770-8070 徳島市八万町文化の森総合公園

Tokushima Prefectural Museum, Bunka-no-Mori Park Tokushima 770-8070

が滲出するクヌギやニレ類に飛来することが明らかにされてきた^(8, 9, 10, 11)。一方、ケブカハチモドキハナアブ、*Primocerioides petri* (Hervé-Bazin) とヒサマツハチモドキハナアブ、*Ceriana japonica* (Shiraki) の2種では新種記載以来、長く生活様式や生活史に関する知見は皆無で、偶然の遭遇しか発見の可能性がなかった。このため、1990年代の前半までは数十年に亘って再発見の機会さえほとんどなく、その後の報告も成虫の採集記録のみであった^(10, 12, 13, 14, 15, 16, 17)。最近、両種の生活様式の断片として、ヒサマツハチモドキハナアブの成虫が5～6月に出現してイボタ⁽⁸⁾ やウツギ⁽¹⁰⁾ に訪花することが報告されており、大原はピラカンサとアキグミの花に飛来した個体を得ている(大原、未発表)。また、ケブカハチモドキハナアブの成虫は3～4月に出現して交尾し⁽¹⁸⁾、ナノハナ、ヒサカキおよびフサザクラに訪花すること⁽¹⁹⁾ が明らかになってきた。

筆者らはクヌギを中心とする落葉性コナラ属植物の樹液を利用する昆虫の調査を行う中で、稀少種とされ、訪花することが知られていなかったスズキベッコウハナアブ、*Volucella suzukii* Matsumura⁽²⁰⁾ やハチモドキハナアブなどハナアブ科昆虫の成虫が樹液を利用していることを確認し、調査を行ってきた。そのような調査の過程で、クヌギと同所的に自生、あるいは植栽されていることの多いケヤキの樹幹から時折樹液が滲出することと、その樹液周辺に飛来した従来稀少種とされてきたハチモドキハナアブ族の2種、ケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブの成虫を確認し、断片的ではあるが、クヌギ樹液に関する調査と並行して両種の調査を行ってきた。また従来、ハチモドキハナアブ族の成虫がほとんど花で採集されていないため、種々の花に飛来する昆虫の全般的な予備調査の中で、この族の成虫飛来の有無にも注意してきた。本研究におけるヤマハゼ雄花の調査はそのような調査の一環として行われたものであった。ここでは以上のような野外調査の中で発見されてきたケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブの成虫の行動に関する調査結果について報告し、両種の発生時期、産卵対象植物、訪花活動などを限定するものと考えられる要因について考察を加える。

調査場所および調査方法

1999年の調査

観察を行ったヤマハゼは香川県さぬき市に位置する阿讃山脈中の溪流脇(34° 13' N, 134° 12' E, 海拔219 m)に自生していた樹高約3 mの雄株で、観察当日の5月27日には既に開花していた。観察は樹液滲出クヌギ

に関する予備調査を周辺地域で行った後の16時頃から17時までに行い、飛来して花に止まったことを確認した昆虫を捕虫網で採集した。なお、観察した時間帯は晴天であった。

2005年の調査

調査対象木は、スズメバチ類越冬女王の活動調査を行っていた香川県高松市東植田町の森林公園内の調査場所周辺(34° 14' N, 134° 07' E, 海拔78 m)に植栽されていた8本のケヤキの中で、4月上旬に地上2 m付近の樹幹から顕著な樹液滲出が認められた1本(地上95 cmまでの部位で3幹に分岐、胸高直径22, 23および27 cm)であった。調査期間は4月7日から5月2日までで、調査可能かつ晴天であった6日間(4月7日, 4月8日, 4月15日, 4月17日, 4月22日および5月2日)に行い、各調査日の調査時間帯は10時8分から16時15分の間であった。

調査は根元から地上約2.5 mまでの樹幹表面を目視観察することによって行った。調査開始時点でハナアブ科昆虫の成虫が発見された場合は発見部位を記録し、その行動を観察するとともに、採集前に逃亡した場合でも種名と雌雄の確認ができるように可能な限り写真撮影を行った。このような写真撮影による記録は2007年および2008年の調査においても同様に行った。なお、調査開始時点で飛来昆虫が発見されなかった場合はその時間帯におけるそれ以上の調査を行わなかった。また、4月7日には樹液滲出中の1箇所周辺の剥離しかけていた樹皮を除去して樹皮下の状態を確認した。

2007年の調査

調査場所は2005年と同一場所であったが、そこに植栽されていた8本のケヤキ(胸高直径11-33 cm)のすべてを調査対象木とした。これらの調査対象木は東西方向にはほぼ1列に植栽されていたため、東端のケヤキを1号木、西端のケヤキを8号木として並列順に番号を付け、2005年の調査木は3号木とした。各調査木の調査は2005年の調査と同様で、根元から地上約2.5 mまでの樹幹表面をハナアブ科昆虫の成虫の有無に注目しながら目視調査した。調査期間は3月23日から5月27日までで、調査可能かつ晴天であった9日間(3月23日, 3月28日, 4月5日, 4月12日, 4月19日, 5月3日, 5月14日, 5月18日および5月27日、但し5月18日の調査時間帯は薄曇)に行い、各調査日の調査時間帯は12時45分から15時35分までの間であった。なお、5月14日以外の調査日には各調査対象木の樹液滲出箇所とその特徴についても記録した。

2008年の調査

香川県高松市西植田町内の山林道路脇(34° 13' N, 134° 05' E, 海拔158 m)に植栽されていたケヤキ5本の中で多量の樹液が滲出していた1本(胸高直径35 cm)を調査木とした。4月22日の調査開始日には調査木の樹幹2箇所から樹液(地上2.15 mから14 cm流下, 地上2.3 mから72 cm流下)が滲出しており, 調査は特にハナアブ科昆虫の成虫に注目しながら樹幹表面を根元から地上約2.5 mまで目視調査した。調査期間は4月22日から5月21日までで, 調査可能かつ晴天であった4日間(4月22日, 5月3日, 5月17日および5月21日)に行い, 各調査日の調査時間帯は12時45分から15時50分までの間であった。

結 果

1999年の調査

5月27日の16時頃からヤマハゼ雄花に飛来する昆虫の観察を行っていたところ, 16時10分にヒサマツハチモドキハナアブ雌成虫1個体が飛来して花に止まった。その後, 16時25分には同種の雄1個体が飛来し, この個体も雌成虫と同様, すみやかに花に止まった。16時30分にはムモントックリバチ *Eumenes rubronotatus* Pérez の雌成虫1個体が飛来して花に止まった。その後, 同一場所で17時まで観察を続けたが, その他の昆虫の飛来は確認されなかった。なお, 以上の3個体はいずれも花に止まって静止した直後に捕虫網で捕獲したため, 花上での行動の詳細や滞在時間などは不明である。なお, ヒサマツハチモドキハナアブの雌雄成虫は飛翔中も花に止まった時もトックリバチ類に酷似しており, 最後に採集されたムモントックリバチの雌と区別することができなかった。なお, 上記の他に訪花したヒサマツハチモドキハナアブ成虫は2008年まで発見されなかった。

上記の調査で採集された3個体の乾燥標本を左から右へ採集時刻の順に並べてFigure 1に示した。ヒサマツハチモドキハナアブについては生前に鮮明であった雌成虫の黄色縞の部分に変色して黒ずんでしまっているため, ムモントックリバチとの色彩の類似点が不明瞭であるが, 両種とも細長い胸部から腹部かけて黒の地色に黄色縞が2本見える点(ヒサマツハチモドキハナアブは腹部末端近くにもう1本の黄色縞をもつが, 図ではほとんど見えない)でよく似ている。このように両種の体型は全体に細長いという点で一致しているが, 一箇所大きな違いがある。すなわち, ムモントックリバチの腹部第2節が他のカリバチ類と同様にくびれて極端に細くなっているのに対して, ヒサマツハチモドキハナアブの対応す



Figure 1. Dorsal view of dried specimens of a female *Ceriana japonica* adult (left side), a male *C. japonica* adult (center) and a female *Eumenes rubronotatus* adult (right side). The three adults were caught immediately after they had landed on the flower of the same male tree of *Rhus silvestris* on May 27, 1999. Scale: 1 cm.

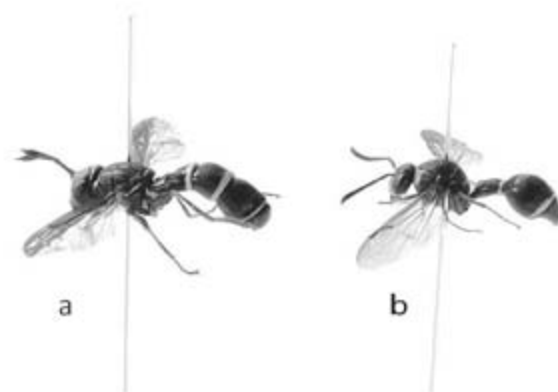


Figure 2. Two dried specimens, a male *C. japonica* adult (a) and a female *E. rubronotatus* adult (b) shown from oblique lateral view.

る部分にそのようなくびれがないところである。このため, 背面写真では両種成虫の体型がよく似ているとは言えないが, 上記の通り, 飛翔中の両種成虫は実によく似ていた。このような実際の生活場面における両種の類似は, 背面側に弧状に湾曲したヒサマツハチモドキハナアブ成虫の腹部がムモントックリバチ雌成虫の腹部に全般的に似ていることに加えて, その基部にくびれがあるようにも見えるためであった。そのような類似はヒサマツハチモドキハナアブ雄成虫(a)とムモントックリバチ雌成虫(b)を左斜め後方から撮影して示したFigure 2を見るとよくわかる。

2005年の調査

調査を開始した4月7日にはケブカハチモドキハナアブ成虫雌雄各々1個体が発見された。雄成虫の発見時刻は15時20分で, 樹液滲出箇所から5 cm以内の樹幹表面に静止していた(Figure 3)。15時44分, 別の樹液滲出



Figure 3. A male *Primocerioides petri* adult pausing near a sap-exuding bark hole in the stem surface of a deciduous tree plant, *Zelkova serrata* on April 7, 2005. Scale: 1 cm.

箇所で見られた雌成虫は腹部末端を腹面側に曲げた状態で前方に歩行しながら、時折静止して腹部末端を樹幹表面に接触させて産卵行動を取っていた。観察中、この雌成虫は樹液の近辺に居続けたが、樹液が流下している部分に入って産卵行動を取ることはなかった。

上記の観察を終えた後、樹皮が剥離しかけていた別の樹液滲出箇所とその周辺の樹皮を除去したところ、カミキリムシ科昆虫の幼虫によるものと考えられるフラスの詰まった孔道が複数見つかった。また、樹皮に小孔が開いた樹液滲出箇所の直下にはそれらの中で最大の孔道があり、樹液はこの孔道から滲出していた。なお、周辺の孔道には乾燥したフラスが詰まっていたが、樹液滲出箇所に通じていた最大の孔道にはフラスがほとんど認められなかった。また、観察された樹液は流動性が高く、水を流したように樹幹表面を流下しており、滲出後に固化して塊状となる樹脂やガムとは明らかに異なるものであった。

ケブカハチモドキハナアブ雄成虫は4月8日14時40分および4月15日13時33分にもそれぞれ1個体発見され、いずれも樹液滲出箇所近辺の樹幹表面に静止していた。以上2個体の中で4月8日に発見された個体を発見後10分間観察し続けたところ、歩行移動も飛翔移動もすることなく、同一箇所に静止したままであった。また、樹液滲出箇所から5 cm以内の樹幹表面で産卵行動を取る同種の雌成虫が、4月15日13時33分（同時に発見された上記雄成虫とは別の樹液滲出箇所周辺）（Figure 4）および4月17日15時12分にそれぞれ1個体発見された。両雌

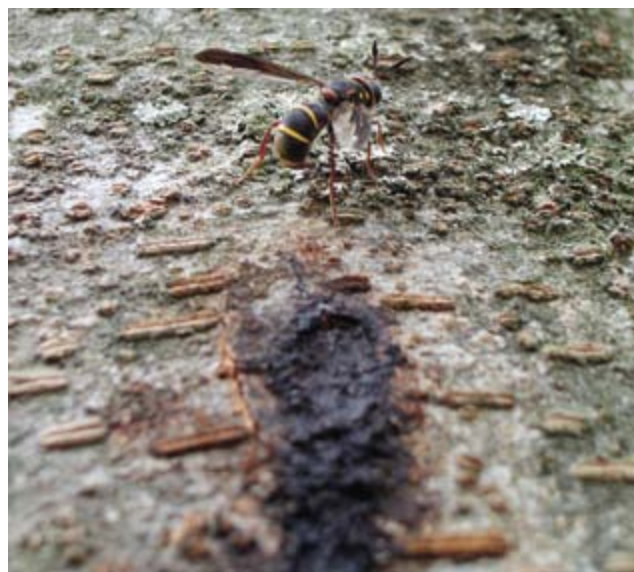


Figure 4. A female *P. petri* adult adopting oviposition behavior near sap-flow on the stem surface of *Z. serrata* on April 15, 2005.

成虫の産卵行動は4月7日に発見された雌成虫の産卵行動と同様であった。なお、4月22日（10時8分および14時35分）と5月2日（14時10分および15時40分）にも樹液は滲出していたが、樹幹に飛来した昆虫は確認されなかった。

2007年の調査

調査対象のケヤキを8本に増やし、3月下旬から5月下旬まで断続的に調査を行ったが、発見されたケブカハチモドキハナアブは雄成虫1個体だけであった。8号木で発見されたこの雄成虫は4月12日15時33分、樹液が滲出中であった4箇所の中の1箇所から10 cm以内の樹幹表面に静止していた（Figure 5）。この雄成虫は15時35分に飛去し、樹高4 m以上の樹幹に再度止まって静止していたが、15時50分には行方がわからなくなった。

ヒサマツハチモドキハナアブ成虫が発見されたのは5月14日および5月18日であった。両日共、2005年に初めてケブカハチモドキハナアブ雌雄成虫が発見された3号木で発見され、発見個体はいずれも雌成虫1個体であった。両個体とも行動観察中に飛去して行方がわからなくなったため、採集できなかったが、その間に撮影した写真映像や1999年の採集標本等からヒサマツハチモドキハナアブであることが確認された。5月14日12時53分に発見された雌成虫は樹皮表面が既に乾燥していた樹液滲出箇所（5月3日には滲出樹液を確認）から5 cm以内の樹幹表面で産卵行動を取っていた。5月18日12時57分に発見された雌成虫も同様に乾燥していた樹液滲出箇所



Figure 5. A male *P. petri* adult pausing near a sap-exuding hole in the stem surface of *Z. serrata* on April 12, 2007. Scale: 1 cm.



Figure 6. A female *C. japonica* adult adopting oviposition behavior near a small hole in the stem surface of *Z. serrata* on May 18, 2005. The hole can not be seen in this photograph.

(5月3日には滲出樹液を確認)から10 cm以内の樹幹表面で産卵行動を取っていた (Figure 6). 以上の雌成虫2個体はいずれも腹部を腹面側に曲げた状態で前方に歩行しながら時折静止して産卵行動を取っており、ケブカハチモドキハナアブ雌成虫の産卵行動と同様であった。

調査対象とした8本のケヤキの中で、3月23日から5月27日までの調査期間中に樹幹から樹液の滲出が確認された木は、3号木、6号木、7号木、8号木の4本で、調査本数の半数であった。3月23日に樹液滲出が確認されたのは3号木(2箇所)だけであったが、3月28日には4本いずれも樹液が滲出し始めており、滲出箇所数は11箇所(3号木3箇所、6号木2箇所、7号木2箇所、8号木4箇所)となった。その後、全箇所でも滲出が続き、5月3日には6号木で1箇所新たに滲出し始めた。5月14日には4箇所(3号木2箇所、6号木1箇所、7号木1箇所)、5月27日にはさらに3箇所(3号木1箇所、8号木2箇所)で滲出が停止していたため、5月27日の樹液滲出箇所数は5箇所になった。

調査期間中に確認された合計12箇所の樹液滲出箇所には共通の特徴が認められた。すなわち、樹液は樹皮を貫通したほぼ円形の小孔から滲出しており (Figure 7)、小孔の大きさは樹皮が裂けて変形していた8号木の1箇所を除く11箇所、垂直方向の最大長が 3.1 ± 0.9 mm (Mean \pm SD, $n = 11$)、水平方向の最大長が 2.7 ± 0.6 mm ($n = 11$)であった。これらの中で3月28日に発見された7号木の1箇所では確認時点で小孔は見え、樹皮上にフラスが積もっていた。このフラスを除去すると、他の樹液滲出箇所と同様の円形小孔が見つかった。

2008年の調査

4月22日の15時4分に開始した調査では開始時点に目視で観察可能な昆虫は1個体も見つからなかった。最初に見つかった昆虫が15時9分に飛来して樹液(高さ230 cmの樹幹表面1箇所から流下)から10 cm以内の樹幹表面に止まった狩りバチ類に似た1個体の成虫であった。その時点で撮影した写真映像と2005年の採集個体から、この成虫がケブカハチモドキハナアブの雌成虫であったことが確認された。この雌成虫は止まって間もなく腹部末端を腹面方向に曲げた状態で前方に歩行し始め、時折静止して腹部末端を樹皮表面に接触させて産卵行動を取っていた (Figure 8)。一度、樹液流を渡って歩行したが、樹液流の中で産卵行動を取ることはなく、渡り終わって樹液流周辺の乾燥した樹皮上で産卵行動を再開した。以上のような産卵行動を繰り返した後、この雌成虫は15時35分に飛去した。なお、観察を終了した15時50分までその他の昆虫は確認されなかった。



Figure 7. A sap-exuding bark hole in the stem surface of *Z. serrata* on March 28, 2007. Scale: 1 cm.



Figure 8. A female *P. petri* adult adopting oviposition behavior near sap-flow on the stem surface of *Z. serrata* on April 22, 2008.

その後、5月3日の15時15分、5月17日の15時15分および5月21日の14時45分にそれぞれ調査を開始して約15分間観察を行った。それらの観察で確認された昆虫は5月21日に樹幹表面を歩行していたヨコヅナサシガメ、*Agriosphodrus dohrni* (Signoret) の成虫1個体だけであった。

考 察

本研究で調査したハナアブ科ハチモドキハナアブ族のヒサマツハチモドキハナアブとケブカハチモドキハナアブはいずれも非常に稀少な種で、従来のわずかな報告は成虫の採集記録しかなく、生活史はほとんど不明であった。ヒサマツハチモドキハナアブは1997年までに本州、四国および九州に生息することが知られていたが、ケブカハチモドキハナアブは1914年に新種として記載された後、1993年までに発表された記録は本州でわずかに3個体の成虫が採集されたというだけであった⁽⁸⁾。ヒサマツハチモドキハナアブと同属のヨーロッパ産の1種、*Ceriana vespiformis*も地中海沿岸地方に広く分布しているが、その生活はほとんど不明で、幼虫は広範な野外調査において偶発的に発見されたものと報告されている⁽²¹⁾。今回の野外調査の結果、ヒサマツハチモドキハナアブもケブカハチモドキハナアブも雌成虫がケヤキの樹液滲出箇所周辺の樹幹表面で産卵行動をとることが初めて明らかになった。これまで外国産ハチモドキハナアブ族の幼虫が樹洞や樹液の中で時折発見されてきたこと^(8, 21, 22, 23)と考え合わせると、両種の未知の幼虫はケヤキの樹幹表面に産下された卵から孵化した後に樹液滲出箇所に侵入し、樹皮下で滲出する樹液中で成長していくものと推測される。なお、日本に生息するハチモドキハナアブ族のもう1種、ハチモドキハナアブの場合はクスギ樹幹表面の樹液滲出箇所周辺で雌成虫が産卵行動をとり、幼虫は樹液が滲出し雨水の溜り場ともなっている樹洞中に生息していることが著者らの野外調査で明らかになってきた(市川ら、未発表)。日本に生息する3種がそれぞれ別属であることや諸外国に生息するハチモドキハナアブ族の幼虫が樹洞内で採集されてきたことを考えると、ハチモドキハナアブ族の昆虫は樹液に大きく依存した生活を送っているのではないかと考えられる。

本研究の調査期間中における樹液滲出箇所には常に直径3 mm内外の小孔が認められ、2005年に小孔周辺の樹皮を剥がしたところ、カミキリムシ科昆虫の幼虫が形成したものと考えられる小孔に通じる孔道が存在した。また、2007年の調査ではわずかに1個の小孔における観察であったが、樹体内に穿孔して生活するカミキリムシ科

昆虫の幼虫が時折出すような微細粉状フラスが小孔とその周辺に積もっている様子が観察された。小島・中村⁽²⁴⁾によると、日本で幼虫がケヤキの樹体内に穿孔して食害するカミキリムシ科昆虫は4亜科47種に上り、それらの中で41種は四国に分布することが知られている⁽²⁵⁾。このような状況証拠と文献記録から、ケヤキの樹幹から滲出する樹液は、カミキリムシ科昆虫の幼虫が樹皮下をかじることによって、道管や篩管が傷付いて滲出する可能性が高い。しかし、上記のフラスは樹液の滲出が確認された12箇所的小孔の中で1箇所しか観察されなかったこと、そのフラスも灰色っぽくなっており、排出されたばかりの新鮮なフラスとは考えられなかった。そうすると未確認の穿孔性昆虫が樹皮を貫通して小孔を開けた時期は、通常、穿孔性昆虫が不活動状態のまま樹幹内に潜伏している冬期から調査を開始した3月下旬までの間ではなく、前年の活動期間中であった可能性が高い。12個の小孔中の11個でフラスが見つからなかったのは、フラスの補充がない長い不活動期に風雨によってフラスが飛散・流亡してしまったためではないかと考えられる。ケヤキは落葉樹であるため、休眠状態の晩秋から翌年の早春にかけて細胞は不活動状態にあると考えられ、その期間は道管や篩管が傷害を受けても修復されない可能性が高い。2007年に調査を開始した3月下旬はケヤキの葉が展開し始める時期に当たっていた。3月23日から3月28日にかけて樹液滲出箇所が一気に増加したのは根から吸収され地上部に輸送され始めた水分が傷害を受けたまま修復されていない道管から漏出したものではないかと考えられる。このような状況から考えると、未確認の穿孔性昆虫が小孔を開ける時期はケヤキが休眠に入って道管の修復が行われなくなる秋期以降であるという可能性が高い。以上の論点を明らかにするためには今後さらに観察調査を進めていく必要がある。

樹木の幹や枝の表面には堅固な樹皮が存在するため、健全な樹体内に動物が侵入することは一般に困難である。たとえ樹皮が欠損した部分でも滲出時点から粘性が高く、次第に固化していく樹脂やガムを分泌する植物であると、特に昆虫のような小型の動物が何らかの強力な対抗手段なしで侵入することは困難になってくる。この点、流動性が高い樹液の滲出源となっているケヤキの樹幹に開いた小孔は、ケブカハチモドキハナアブやヒサマツハチモドキハナアブの恐らく乾燥にも弱い孵化直後の微小な幼虫にとって絶好の侵入路になっているものと考えられる。そうすると、ケヤキの樹皮を穿って小孔を形成する未確認の穿孔性昆虫はハチモドキハナアブ族2種の孵化幼虫の生存とその後の成長にとって不可欠の種であるということになる。樹液滲出箇所の小孔がいずれも

ほぼ同じ大きさであったことから、1種の昆虫という可能性は高いが、その特定のためには今後さらに調査を進める必要がある。

ハナアブ科2種、*Mallota posticata*および*Somula decora*の配偶行動と密接に関係する雄成虫の待機行動について調査したMaierとWaldbauer^(26, 27)は、同種雌成虫の産卵場所である樹洞の近辺で両種雄成虫が長時間に亘って静止しつづけることを明らかにしている。このような雄成虫の静止は、飛来する雌成虫と交尾するための待機に加えて、樹洞近辺に飛来侵入してくる同種のライバル雄成虫や異種成虫に対するなわばり行動のための待機も兼ねている。両種雄成虫とも同種雄成虫を同種雌成虫と間違えて飛び立ち交尾しようとする場合や、*M. posticata*の雄成虫では風に飛ばされた葉さえ追跡飛翔することがあったということで、彼らの視覚的識別能力は高くないようである。しかし、そのような低い識別能力が別種まで排斥してなわばり行動を種間競争にまで広げる結果につながっているようである。また、彼らは雄成虫の滞在场所と配偶行動に関する観察を行った上記2種以外のハナアブ科23種の中で、ヒサマツハチモドキハナアブと同属の*Ceriana abbreviata*の雄成虫が同種成虫に加えて飛翔中の他種昆虫も追跡飛翔することを確認している。本研究の調査において、ヒサマツハチモドキハナアブとケブカハチモドキハナアブがケヤキの樹液滲出箇所周辺という共通の産卵場所をもつことが明らかになり、後者については産卵場所周辺で静止する雄成虫が複数回観察された。飛来接近個体が観察されなかったために断定はできないが、MaierとWaldbauerがハチモドキハナアブ族を含む複数種のハナアブ科雄成虫で観察したように、それらの雄成虫も配偶となわばりのために待機していた可能性が高い。

従来の採集・調査記録と本研究での調査結果から、ケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブの成虫発生時期にほとんど重ならないことが明らかになってきた。すなわち、従来の記録によると、成虫が観察・採集された期間はケブカハチモドキハナアブが3月上旬～5月上旬^(10, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19)であったのに対して、ヒサマツハチモドキハナアブは5月の中旬および下旬^(10, 15)であった。同一木で両種の産卵行動が観察された今回の調査結果も同様で、ケブカハチモドキハナアブは4月上旬、中旬および下旬、ヒサマツハチモドキハナアブは5月の中旬および下旬にそれぞれ成虫の発生が確認された。このような5月上中旬を境にした両種成虫の発生時期の差異に関与する可能性のある要因として、気象などの無機的环境要因から餌資源、天敵、競争種の有無などの生物的環境要因までさまざまな要因が考

えられ、にわかに特定することはできない。ただ、同所的に生息する両種がケヤキの樹液滲出箇所周辺という同一箇所を産卵場所として利用していることと、前段で述べた通りハチモドキハナアブ族を含む多種のハナアブ科の雄成虫が同種雌成虫の産卵場所を長時間厳しく防衛するなわばり行動を同種雄成虫だけでなく他種にまで示すことはこの問題を考える上で一つの手がかりを与えてくれる。すなわち、ケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブの雄成虫も他のハナアブ科昆虫の雄成虫と同様のなわばり行動をとるものとすれば、Darwin⁽²⁸⁾が具体例とともに最初に提唱し、現在広く受け入れられている競争排除則⁽²⁹⁾によって両種間の競争における劣位種は少なくとも優位種と同一場所で同時に産卵することはできないということになる。そうすると両種の発生時期の差異は、過去のある時点で産卵場所をめぐる両種間に生じた厳しい競争で劣位種の産卵時期が変更されてきた結果を示すものであるという可能性が考えられる。両種が同所的に生息する日本固有種であること、ケヤキも両種の産卵に好適と考えられる小孔をケヤキ樹皮に開ける未確認の穿孔性昆虫も最近日本に侵入あるいは導入されたものとは考えられないことから、そのような競争があったとしても現在見られるようなものではなく、地質時代に遡る遠い過去のことであったと推測される。

年々ほぼ定期的に樹液滲出木が発生するクヌギと今回調査を行ったケヤキは同所的に分布していることから、ケブカハチモドキハナアブやヒサマツハチモドキハナアブは産卵対象木としてクヌギも利用しているのではないかと考えられる。しかし、従来多くの観察がなされてきたはずの樹液滲出クヌギに両種成虫が飛来したという記録はない。筆者らの調査においても両種成虫は観察されたことがなく、5月から10月にかけてクヌギで発見されてきたハチモドキハナアブ族の成虫はすべてハチモドキハナアブであった(市川ら、未発表)。そのような調査中の観察によると、雌成虫が産卵する樹液滲出箇所周辺の樹幹表面に日中長時間滞留している雄成虫は、同種雄成虫が飛来接近すると飛び立ち、強い排斥行動(体当たりや追尾)をとる。本種はハチモドキハナアブ族3種中の最大種でこのように攻撃性も強いことから考えて、ケブカハチモドキハナアブやヒサマツハチモドキハナアブは産卵場所や餌資源としての樹液をめぐる過去の競争において劣勢に立たされ、クヌギ樹液を利用することができなかったという可能性が考えられる。カブトムシ、クワガタ類、オオムラサキなどさまざまな昆虫がクヌギの樹液を利用していることは経験的に広く知られており、樹液食昆虫の多様性についてはYoshimotoらの調査記録⁽³⁰⁾

に示されている通りである。一方、ケヤキの樹液に対するように多様な昆虫の飛来は知られておらず、樹液を摂取する昆虫が見られなかった今回の調査結果も含めて考えると、クヌギの樹液に比べてケヤキの樹液は昆虫にとって栄養的価値が低いようである。すでに考察したように、道管液である可能性が高いケヤキの樹液は、瞬時に大きなエネルギーを必要とする飛翔などの行動のために昆虫が利用しうる糖分の濃度を満たしていないのではないかと考えられる。このように、過去のハチモドキハナアブとの競争においてケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブが劣位種であったとすれば、栄養的価値は低い早春から定期的に滲出するケヤキ樹液を両種が利用するようになったことを説明しうるものと考えられる。

日本に生息するハチモドキハナアブ族3種の中で、ケブカハチモドキハナアブ成虫はナノハナ、フサザクラおよびヒサカキ⁽¹⁹⁾に、ヒサマツハチモドキハナアブ成虫はイボタ⁽⁸⁾やウツギ⁽¹⁰⁾、ピラカンサやアキグミ(大原、未発表)に訪花することが知られている。今回の調査においてもヒサマツハチモドキハナアブがヤマハゼ雄株に訪花することが確認されたことから、多くのハナアブ科の成虫と同様に、両種の成虫は花を餌資源として利用しているようである。ケヤキ樹液滲出箇所近辺で発見されたケブカハチモドキハナアブとヒサマツハチモドキハナアブの成虫が樹液摂食行動をまったく示さなかった今回の調査結果も、両種が樹液ではなく花を主要な餌資源として利用していることを裏付ける結果であると考えられる。一方、両種に比べて発生期間がはるかに長く、発生個体数もはるかに多いと考えられるハチモドキハナアブの訪花活動はこれまでまったく観察されていない。従来、ハチモドキハナアブの成虫はクヌギやニレ類の樹液が滲出する樹幹で発見され、成虫の吸液活動も時折観察されてきた。筆者らもクヌギ樹幹における本種雌雄成虫の吸液活動を確かしていること(市川ら、未発表)から考えて、ハチモドキハナアブの成虫は花ではなく樹液を主要な餌資源にしているようである。前段における考察から、栄養的価値の高いクヌギ樹液を利用できるハチモドキハナアブは成虫期の餌資源として樹液以外に依存する必要がないために、ハナアブ科昆虫として例外的に成虫が訪花しないものと考えられる。一方、栄養的価値が低いと考えられるケヤキの樹液を利用するようになったケブカハチモドキハナアブやヒサマツハチモドキハナアブは樹液だけで生活を完結することができず、種子植物の花蜜や花粉を利用せざるを得なくなっているようである。ところで、クヌギ樹液の栄養的価値が高いことはスズキベッコウハナアブ成虫の生活様式からも推測するこ

とができる。従来、本種成虫の訪花活動は観察されたことがなく、成虫期の生活はまったく不明であった。筆者らの最近の調査によって、成虫は7, 8月の日没直後薄暮期のせいぜい15分以内というごく短時間に限ってクヌギ樹液を餌資源として利用する極めて特異な生活様式をもっていることが明らかになった⁽²⁰⁾。スズキベッコウハナアブの成虫やハチモドキハナアブの成虫が訪花しないものとするれば、これらの成虫がもっぱら摂取しているクヌギの樹液は師管液成分としての蔗糖だけでなくその他の必須栄養素も含んでいるものと考えられる。なお、クヌギ樹液を餌資源として利用するハナアブ科の成虫は断片的な記録があった昼行性のハチモドキハナアブのみと考えられてきたが、それらが飛去した後の薄暮期にスズキベッコウハナアブも利用していることから、両種は競争排除則に則って時間的に棲み分けているという可能性が示唆される。

断片的な本研究の調査結果から十分な結論を導くことはできないが、樹液を利用するハナアブ科昆虫の生活に未解明な部分が多いこと、また産卵場所や食物が相等しい種における種間競争が活動時期、産卵植物の選択、訪花習性、活動時間帯などに大きい影響を及ぼしてきた可能性について示唆が得られた。今後さらに詳しく調査を進めることによって、ハナアブ科昆虫の生活史の進化に関する手がかりが得られるようになるのではないかと考えられる。

摘 要

ハナアブ科 (Syrphidae) のハチモドキハナアブ族

(Cerioidini) には稀少種が多く、成虫期の生息場所や生活様式が明らかにされた種はこれまでに記載されてきたほぼ200種の中のわずかに過ぎない。日本に分布している種はハチモドキハナアブ *Monoceromyia pleuralis* (Coquillett), ケブカハチモドキハナアブ *Primocerioides petri* (Hervé-Bazin) およびヒサマツハチモドキハナアブ *Ceriana japonica* (Shiraki) の3種である。筆者らは1999年から2008年まで香川県の高松市とさぬき市でケブカハチモドキハナアブ成虫とヒサマツハチモドキハナアブ成虫の行動に関する調査を晴天の日中に行ってきた。ケブカハチモドキハナアブ成虫は2005年、2007年および2008年の調査において4月上旬から4月下旬にかけてケヤキの樹幹で発見された。それらの成虫の中で、雄4個体はいずれも樹皮に直径3 mm内外の小孔が開いた樹液滲出箇所周辺の樹幹表面に各々単独で静止していた。雄と同じく各々単独で同様の樹液滲出箇所周辺にいた雌4個体は腹部末端を腹面側に曲げた状態で歩行しており、その状態で静止して産卵行動を取っていた。1999年5月下旬には同一のヤマハゼ雄花に飛来したヒサマツハチモドキハナアブ雌雄成虫各々1個体が発見された。2007年の5月中旬にはケヤキの樹幹に飛来したヒサマツハチモドキハナアブ雌成虫2個体が発見された。これらの雌成虫は、上記ケブカハチモドキハナアブ雌成虫と同様の体勢で歩行し、その状態で静止して樹液滲出停止後15日以内の小孔の周辺で産卵行動を取っていた。本研究で扱った2種ハチモドキハナアブ族における成虫の出現時期、産卵植物の選択および訪花習性に影響を及ぼしてきた可能性がある要因について特に種間競争と関連付けて考察した。

引 用 文 献

- (1) HOLLOWAY, B. A.: Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 3, 339 – 350 (1976).
- (2) HASLETT, J. R.: Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia*, 81, 361 – 363 (1989).
- (3) HICKMAN, J. M., LÖVEI, G. L. and WRATTEN, S. D.: Pollen feeding by adults of the hoverfly *Melanostoma fasciatum* (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 22, 387 – 392 (1995).
- (4) BROWER, J. VZ. and BROWER, L. P.: Experimental studies of mimicry. 6. The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vinetorum*). *The American Naturalist*, 96, 297 – 307 (1962).
- (5) WALDBAUER, G. P.: Mimicry of hymenopteran antennae by Syrphidae. *Psyche*, 77, 45 – 49 (1970).
- (6) WALDBAUER, G. P., STERNBURG, J. G. and MAIER, C. T.: Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics, and insectivorous birds in an Illinois sand area. *Ecology*, 58, 583 – 591 (1977).
- (7) RICARTE, A., MARCOS-GARCÍA, M.A., ROTHERAY, G. E. and HANCOCK, E. G.: The early stages and breeding sites of 10 Cerioidini flies (Diptera: Syrphidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 100, 914 – 924 (2007).

- (8) 大原賢二：ケブカハチモドキハナアブ. インセクターリウム, **34**, 95 (1997).
- (9) 大石久志：クヌギに産卵するハチモドキハナアブ. はなあぶ, **No.6**, 30 (1998).
- (10) 伊東憲正：関東地方におけるハチモドキハナアブ族3種の記録. はなあぶ, **No.8**, 55-56 (1999).
- (11) 岩井大輔：埼玉県におけるハチモドキハナアブに関する知見 (2). はなあぶ, **No.19**, 56 (2005).
- (12) 大原賢二：ケブカハチモドキハナアブの東京都田町市の記録. はなあぶ, **No.4**, 45 (1997).
- (13) 池崎善博：ケブカハチモドキハナアブ九州に産す(ハナアブ科). はなあぶ, **No.5**, 43 (1998).
- (14) 大石久志・畑山武一郎：京都久多から採集された珍しいハナアブ. はなあぶ, **No.8**, 27-35 (1999).
- (15) 吉田浩史：ヒサマツハチモドキハナアブを神戸市で採集. はなあぶ, **No.16**, 44 (2003).
- (16) 森正人・桂孝次郎：ケブカハチモドキハナアブ兵庫県大野山で得られる. はなあぶ, **No.15-1**, 77 (2003).
- (17) 松本吏樹郎：ケブカハチモドキハナアブを鳥取県大山の南麓にて採集. はなあぶ, **No.15-1**, 89 (2003).
- (18) 高桑正敏：神奈川県におけるケブカハチモドキハナアブの採集例と小観察. はなあぶ, **No.17**, 2 (2004).
- (19) 河上友三：ケブカハチモドキハナアブを四国で採集. はなあぶ, **No.19**, 37 (2005).
- (20) 市川俊英・大原賢二：樹液食, 薄暮活動性のスズキベッコウハナアブ成虫 (双翅目, ハナアブ科). 徳島県立博物館研究報告, **第17号**, 45-52 (2007).
- (21) ROTHERAY, G. E., DUSSAIX, C., MARCOS-GARCÍA, M. A. and PÉREZ-BAÑÓN, C.: The early stages of three Palaearctic species of saproxylic hoverflies (Syrphidae, Diptera). *Micron*, **37**, 73-80 (2006).
- (22) ROTHERAY, G. E., HANCOCK, E. G. and MAIER, C. T.: The larvae of two *Ceriana* species (Diptera, Syrphidae) breeding in exuded tree sap. *Entomologist's Monthly Magazine*, **134**, 223-228 (1998).
- (23) KRIVOSHEINA, M. G.: To the biology of the xylophilous flies of the genus *Ceriana* Rafinesque, 1815 (Diptera: Syrphidae) with the descriptions of the larvae and puparia of *C. caesarea* Stackelberg and *C. naja* Violovitsh. *An International Journal of Dipterological Research*, **12**, 57-64 (2001).
- (24) 小島圭三・中村慎吾：日本産カミキリムシ食樹総目録. 比婆科学教育振興会, 1-336 (1986).
- (25) 草間慶一・高桑正敏・窪木幹夫・小宮次郎・楨原寛・大林延夫：日本産カミキリ大図鑑. 日本鞘翅目学会編, 講談社, 1-565 (1984).
- (26) MAIER, C. T. and WALDBAUER, G. P.: Dual mate-seeking strategies in male syrphid flies (Diptera: Syrphidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **72**, 54-61 (1979).
- (27) MAIER, C. T. and WALDBAUER, G. P.: Diurnal activity patterns of flower flies (Diptera: Syrphidae) in an Illinois sand area. *Annals of the Entomological Society of America*, **72**, 237-245 (1979).
- (28) DARWIN, C.: On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, 1st edition 1-502 (1859).
- (29) HARDIN, G.: The competitive exclusion principle. *Science*, **131**, 1292-1297 (1960).
- (30) YOSHIMOTO, J., KAKUTANI, T. and NISHIDA, T.: Influence of resource abundance on the structure of the insect community attracted to fermented tree sap. *Ecological Research*, **20**, 405-414 (2005).

(2008年10月31日受理)