

昆虫 (ニューシリーズ), 11(4): 159-167, 2008

累積低温量の考え方に基づいたナミテントウ (*Harmonia axyridis*) の晩秋の飛来集合時期の予測

善養寺聡彦

千葉県立木更津高等学校
〒292-0804 木更津市文京 4-1-1

Prediction of the time of flight for aggregation of *Harmonia axyridis*
(Coleoptera Coccinellidae) in late autumn based on the concept of
accumulation of exposure to low temperature

Satohiko ZENYOJI

Chiba Prefectural Kisarazu High School 4-1-1 Bunkyo, Kisarazu, Chiba, 292-0804 Japan

Jpn. J. Ent. (N.S.), 11(4): 159-167, 2008

Abstract. The ladybird beetle *Harmonia axyridis* flies and gathers around light colored objects on a warm day in late autumn. However, investigation has not yet been conducted as to when the gathering flight occurs. Based on observation for nine years at two sites in Chiba, Japan, I investigated environmental factor(s) which may be essential for triggering this flight behavior. Neither exposure to shortening day-length nor single exposure to low temperature seems to be effective. Here I suggest that accumulation of exposure to low temperature below 14°C can be essential for inducing the flight. After ladybird beetles have experienced enough coldness, i.e., accumulation of exposure to low temperature below 14°C exceeds a critical point of 257.8 on my scale of low temperature exposure, they can be ready to fly and gather on a warm day with the temperature more than 16.2°C at noon in late autumn.

Key words: flight induction, gathering flight, ladybird beetle, late autumn, warm day.

緒 言

ナミテントウ (*Harmonia axyridis*) が晩秋の晴れた日に、日当たりの良い場所に飛来集合することは一般によく観察される。Obata (1986) によれば、ナミテントウは白っぽい色や明るい色を好んで目標として飛来する。

このような飛来集合が起こる日の条件について谷岸 (1972) は、飛来当日の条件として、晴天 (あるいは薄曇り)、弱風、十分な日射量等をあげている。今回筆者は、定点観測によって、ナミテントウがこれらの条件にあてはまるすべての日に飛来するのではなく、ある1日に集中的に飛来する傾向があることを確認した。このことは、ナミテントウの飛来集合行動が起こる条件として、当日の気象条件以外に何か別の環境要因があることを強く示唆する。

ここで考えられる環境要因として、日長時間と気温があげられる。日長時間は昆虫が季節を感じるには一般的な手段であり (Saunders, 2002)、ナミテントウの飛翔行動の解発においても、影響を与えている可能性は否定できない。また一方、昆虫の飛翔活動には高温条件 (熱) が必要である (Heinrich, 1996) ので、飛翔行動の解発が日長時間の短縮に依存していると、不測の気温の低下などによって、飛翔の機会を逸することもあり得る。

筆者は、千葉県千葉市内の二カ所における9年間のナミテントウの飛来集合の記録を検討した結果、'累積低温量'すなわち、各個体が体験したある一定の温度以下の低温を総量としてとらえ、毎日の低温の蓄

積がある量を超えたところで飛翔するという仮説を立てた。そして累積低温量を算出することによって、ナミテントウの飛来日がある程度予測可能であることがわかったので報告する。

材料および方法

1. 観察場所

1983年から1991年の9年間にわたって、千葉県千葉市内の二つの県立高等学校の校舎に飛来するナミテントウの観察を行った。1983年から1985年の3年間は千葉県立土気高等学校（千葉市緑区土気町 北緯 35°35.1′ 東経 140°12.4′ 標高 95 m）、1986年～1991年の6年間は千葉県立泉高等学校（千葉市若葉区高根町 北緯 35°35.6′ 東経 140°12.5′ 標高 55 m）において観察した。両調査地は直線距離で 10.5 km 離れている。また、両高等学校はいずれも千葉市郊外の緑豊かな環境にある。

2. 気象データ

気温、風速、日照時間、および天気は気象庁千葉測候所より、9月1日から12月上旬の期間における、3時間おきの測定値（3時、6時、9時、12時、15時、18時、21時、24時）を得た。千葉測候所（千葉市中央区中央港 北緯 35°36.1′ 東経 140°06.2′ 標高 4 m）から、土気高等学校は南東へ 18.5 km、泉高等学校は東へ 9.3 km に位置する。

3. ナミテントウ飛来状況の観察

飛来の観察は10月下旬から飛来が見られなくなる12月初旬まで、雨天の日を除いて毎日行った。1日のうちでは、気温が上がり始める11時くらいから日が傾き始める15時くらいまで、30分～50分間隔で観察した。

ナミテントウが多く飛来する校舎の南側と西側の壁において、最も多くの個体が集まる壁のその日の最大値から、その日の全体の飛来数を推定した。しかし、集まったナミテントウは飛翔と壁への付着を繰り返し、正確なカウントは困難であるので、飛来数の推定はその年の最大の集団飛来日を確定する目的のみ行ったものであり、正確な個体数を明らかにする目的で行ったものではない。

4. 累積低温量

ナミテントウの飛来集合行動は越冬の準備の一つと考えられ、この行動の解発条件として低温体験が使われている可能性がある。そこで低温体験の蓄積が昆虫の行動の解発条件となっていると仮定して、ある基準温度以下の温度の累積を体験低温量とした。千葉県の9月上旬では日最低気温が 20°C を割ることはほとんどなく、また飛来の見られる11月上旬では 9°C 以下になることは少ない。飛来集合行動は11月中旬以降に見られるので、以上の温度環境条件から判断して、基準温度は 9°C～20°C の間にあると仮定した。

低温量の累積は次のように算出した。

- 9月1日以降の3時間おきの各気温を t_i とする。
- t_i が基準温度 t_s 以下のときに低温体験が蓄積されることとする。時点 a までの低温体験の蓄積値を累積低温量 k として次のように算出する。

$$k = \sum_{i=1}^a \max(t_s - t_i, 0)$$

- 飛来するナミテントウは、9月1日午前0時から飛来当日の9時までの低温を体験することとする。

5. 基準累積低温量

低温の累積がナミテントウの飛翔開始の前提条件になっていると考え、この条件が満たされた後、飛来に適した気象条件（詳しくは「結果および考察」で述べる）になった日に飛来集合行動が起こること

Table 1. Date of occurrence of flight for aggregation of *Harmonia axyridis* and its meteorological conditions.

Site Year	Flight*	Date	Number of individuals ($\times 100$)	Wind velocity (m/s)	Temperature ($^{\circ}\text{C}$) at 12:00	
Toke High School	1983	Main	Nov. 11	400~500	0.4	17.4
	1984	Pre	Nov. 5	20~30	2.8	16.7
		Main	Nov. 17	200	0.5	16.2
	1985	Pre	Nov. 21	5	1.7	14.0
		Main	Nov. 22	50~60	0.3	17.1
Izumi High School	1986	Pre	Nov. 10	5	4.2	17.6
		Main	Nov. 14	200	2.5	17.2
	1987	Pre	Nov. 11	5	2.5	17.3
		Main	Nov. 19	50~60	5.3	9.6
	1988	Pre	Nov. 7	5	3.5	17.4
		Pre	Nov. 10	10	6.5	19.8
		Pre	Nov. 12	20	2.5	4.6
		Main	Nov. 13	100	7.3	18.1
		Post	Nov. 14	30~40	3.9	19.2
	1989	Pre	Nov. 21	5	3.0	15.2
		Pre	Nov. 23	2	2.8	15.7
		Pre	Dec. 2	3	1.0	12.8
		Main	Dec. 3	20~30	2.0	16.4
	1990	Pre	Nov. 14	20~30	2.3	19.0
		Pre	Nov. 17	5	3.1	18.2
		Pre	Nov. 25	20	0.9	15.0
		Main	Nov. 26	100	1.5	15.0
	1991	Main	Nov. 19	30~40	3.8	16.5
		Post	Nov. 23	10	0.4	7.2
		Post	Nov. 29	10	1.9	8.8

* Main, main-flight (bold face); Pre, pre-flight; Post, post-flight.

になる。すると、累積低温が満たされた後に飛翔に不適な気象条件が続いた場合、実際に飛来が起こる日までの累積低温量の値は、条件となる値（基準累積低温量）よりも大きくなる可能性がある。そこで、飛来に適した気象条件の日のうち、実際に飛来が起こる以前の直近の好適日を直前好適日とし、この日までの累積低温量も算出して比較した。ナミテントウが飛翔解発の条件とする基準累積低温量は、直前好適日までの累積低温量と実際に飛来が起こった日までの累積低温量の間にあることになる。

結果および考察

1. 飛来状況

9年間のナミテントウの飛来状況を Table 1 に示した。年に数回の飛来集合が観察されたが、毎年それらのうち1回は同じ年の他の飛来に比べて個体数が際だって多く、これを‘本飛来’であると判断した。また本飛来以前の飛来を‘前飛来’、本飛来以後の飛来を‘後飛来’とし、本研究では‘本飛来’の生起条件を

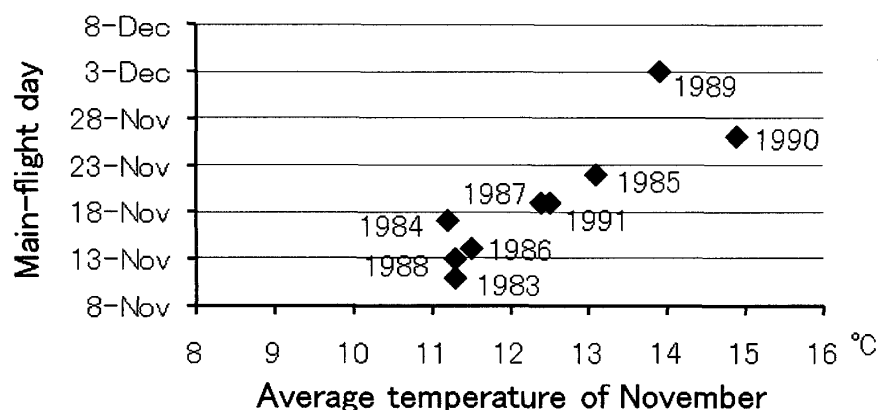


Fig. 1. Relationship between average temperatures of November and main-flight days observed in 1983 to 1991.

検討した。

各年の11月の平均気温と本飛来の期日の関係を Fig. 1 に示した。平均気温が高い年では飛来の時期が遅れる傾向があった。

2. 本飛来日の気象条件

本飛来日の気象条件としては、以下の条件があげられる。天気は晴れあるいは薄曇りであること。風速については、9年間の本飛来日の12時の風速の最大値は7.3 m/sであり、また天気や累積低温量の条件(後述)が満たされているにもかかわらず飛来が見られなかった日(1989年11月28日; Fig. 2-G)の12時の風速が8.1 m/s(風力5, 8.0 m/s~10.7 m/s)であったことから、気象庁の風力階級で概ね4(5.5 m/s~7.9 m/s)以下であることが条件であると考えられた。

気温については、ナミテントウの飛来が始まる時間がだいたい11時前後であったことから、12時の気温を指標とした。この9年間の本飛来日では、12時の気温の最低値は15.0°C(1990年)であった。しかし、1990年の本飛来は他の年の本飛来とは異なり、飛来開始の時間が13時30分頃から遅かった。この日は気温の上昇が遅かったが、12時以降気温は上昇し、13時には17.0°Cに達した。これらのことから飛翔の解発には十分な気温の上昇が必要であり、15.0°Cでは気温が低いと考えられた。1990年のデータを除くと、本飛来が見られた日の12時の気温の最低値は16.2°C(1984年)であった。以上のことから、11月中旬以降で、12時の気温が16.2°C以上の日を‘飛来好適日’と見なした。

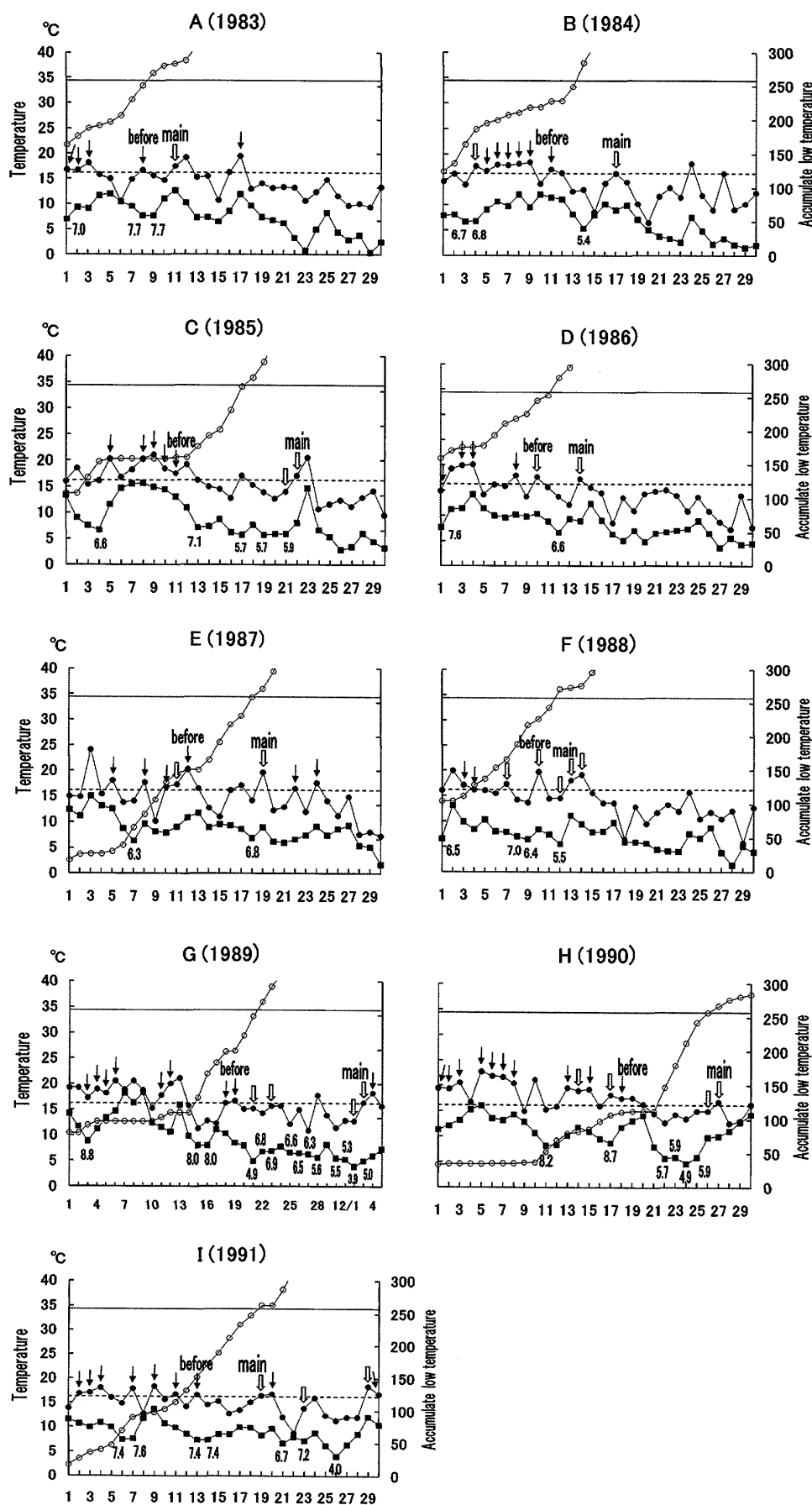
3. 飛翔開始の前提条件

Fig. 2 には11月の気温(12時の気温と日最低気温)の推移と飛来状況および飛来好適日、さらに累積低温量を、9年間の年別に示した。千葉市においてナミテントウは、11月1日以降に飛来好適日があっても必ずしも飛翔したわけではなかった(Fig. 2)。いずれの年においても、本飛来日以前にも飛来に適した日(何日もあったが、ナミテントウの飛来は全く見られないか、飛来はあったとしても本飛来の個体数と比べるとおよそ10分の1以下であった(前飛来)。

以上のことから、ナミテントウは晩秋の飛来好適日の中から、ある特定の日に集中的に飛来していると

Fig. 2. Changes in temperature at 12:00 (●), daily minimum temperature (■), and accumulate low temperature (○) below 14°C (the best fit standard temperature estimated in Table 4) since September 1 in November, with indication of flight-suitable days (↓), observed flight day(s) (⇓), observed main-flight day (main), flight-suitable day immediately before the main-flight day (before), and the estimated threshold lines of temperature (16.2°C) at 12:00 (----) and the accumulated low temperature (257.8) for main-flight occurrence (—), separately shown for each year, 1983 to 1991.

ナミテントウの飛来集合時期の予測



判断された。すなわち、飛来する日の気象条件以外に、飛翔行動の解発のために何らかの前提条件が必要だと考えることによって、この特定の日が決定できると考えた。

個別生活をしてきたナミテントウが、一斉に飛び立って白い壁に向かうには、各個体が環境からなんらかの共通の刺激を受け、それが一定の条件を満たしたときに彼らの飛翔が解発されると考えると合理的である。この前提条件となる環境要因として、日長時間や気温が考えられる。日長時間は季節的に正確であり、季節を感じ取るには有効な情報であるが、9年間の本飛来日は、最も早い11月11日から最も遅い12月3日まで時期に大きな開きがあり、この変異の大きさは、日長時間を飛翔行動の解発のための至近要因と考えると合理的に説明できない。それでは、ナミテントウは気温、特に低温を使って飛翔時期を決定しているのだろうか。以下、それを検討する。

4. 本飛来日前の低温条件

一定温度以下の低温

一つの考えとして、ある温度以下の低温を経験すると飛翔行動が解発されるという可能性がある。各年の本飛来日前の最低気温は、調査した9年間では3.9°C~7.4°Cとばらつきがあった。この仮説にしたがえば、9年間の中の最高値である7.4°Cを基準最低気温と考えることができる。もしそれが正しいとすれば、各年において7.4°C以下の最低気温を記録した日以降の飛来好適日に本飛来が起こるはずである。しかし各年とも、最初に7.4°C以下の温度を記録した後の直近の飛来好適日には本飛来は起こらなかった (Fig. 2-C, E, F)。さらに、7.4°C以下を記録してから本飛来日までの日数も一定ではなかった (最小4日, 最大25日)。以上のことから、ある一定温度以下の低温経験が飛翔行動の解発のための条件であることは否定される。

数日間の低温経験

別の考え方として、連続した数日間の低温経験が飛翔行動を解発するという可能性が考えられる。各年の本飛来日前の気温の推移をみると、本飛来前の数日間に、必ずしもこの季節において際だった低温が継続したわけではなかった (Fig. 2-A, I)。また、本飛来日の3~5日前に飛来好適日が存在した年もあり、飛来好適日から本飛来日までの気温がそれ以前の気温より高めの年もあった (Fig. 2-I)。したがって、数日の連続した低温条件が飛翔を解発するという可能性も否定される。

累積低温量

11月以降の気温が低いと飛来が早まり、気温が高いと飛来が遅れることから (Fig. 1)、低温条件が飛翔解発に影響している可能性が高いと考えられる。そこで、累積低温量がある基準を超えたところで飛翔が解発されるのではないかと考えた。以下、累積低温量と本飛来日の関係について検討した。

モデルに従って基準温度を9°C~20°Cの範囲で1°Cきざみに設定して、各年の本飛来日の累積低温量を計算した (Table 2)。しかしながら、各年の本飛来日までの累積低温量には、どの基準温度を用いてもかなりのばらつきがあった。これは一見、このモデルが適切なものではないことを示すことのように思われるが、累積低温量が基準値を超えても、日中の気象条件がナミテントウの飛翔に適した条件 (例えば、12時の気温が16.2°C以上) を満たす日がこないと飛翔が起こらないためだと考えれば、必ずしもモデルが不適切なものであるとは断定できない。

そこで、飛来好適日の中で本飛来日の直前にあたる日を直前好適日とし、この日までの累積低温量を算出した。そして、直前好適日は当日の気象条件は満たされているが、累積低温量についてはナミテントウが飛翔行動を解発する条件として必要とする基準値を満たしていないと考えた。以上のように仮定すると、ナミテントウが飛翔行動を解発する条件とする基準累積低温量は、直前好適日までの累積低温量と本飛来日までの累積低温量の間にあるはずである。そしてこのことは、異なる年度間の両累積低温量 (直前好適日までの累積低温量と本飛来までの累積低温量) の間でも成り立つはずである。そこで、直前好適日

Table 2. Accumulated low temperature below a standard temperature, set by 1°C from 9.0 to 20.0°C, from September 1 up to the main-flight day in each year.

Assumed standard temperature	Year								
	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991
9.0°C	14.3	18.6	30.3	10.6	9.0	21.8	61.4	23.3	7.8
10.0°C	31.0	41.6	63.3	28.8	24.5	41.7	111.6	44.1	22.6
11.0°C	56.5	81.3	109.7	63.6	59.0	74.8	182.8	74.0	49.0
12.0°C	103.4	145.7	172.4	118.3	108.3	122.4	285.0	113.7	95.7
13.0°C	177.8	236.9	258.2	201.2	173.2	187.8	422.3	170.6	165.9
14.0°C	282.9	357.0	376.9	313.0	270.3	273.0	590.3	257.8	263.5
15.0°C	415.2	520.5	526.6	458.5	403.3	388.8	791.3	379.7	394.9
16.0°C	583.3	731.2	712.4	638.2	578.1	537.4	1041.3	541.1	564.2
17.0°C	792.4	985.2	958.1	852.0	785.1	730.1	1337.6	744.0	776.1
18.0°C	1037.3	1276.1	1251.4	1098.9	1034.9	961.7	1682.9	985.9	1039.4
19.0°C	1330.5	1604.8	1595.2	1378.5	1331.5	1233.3	2075.2	1277.8	1366.0
20.0°C	1670.2	1976.9	1990.8	1694.6	1669.9	1547.9	2518.2	1616.7	1732.3

Table 3. The minimum of accumulated low temperature up to the main-flight day (ALT_{main}) and the maximum of accumulated low temperature up to the flight-suitable day immediately before the main-flight day (ALT_{before}) for the nine observed years, 1983 to 1991, calculated separately for each standard temperature set by 1°C from 9.0 to 20.0°C.

Assumed Standard temperature	Minimum of ALT_{main} (Year)		Maximum of ALT_{before} (Year)
9.0°C	7.8 (1991)	<	15.2 (1988)
10.0°C	22.6 (1991)	<	30.2 (1988)
11.0°C	49.0 (1991)	<	57.4 (1988)
12.0°C	95.7 (1991)	<	97.5 (1988)
13.0°C	165.9 (1991)	>	158.3 (1983)
14.0°C	257.8 (1990)	>	250.2 (1983)
15.0°C	379.7 (1990)	>	365.1 (1983)
16.0°C	537.4 (1988)	>	526.1 (1984)
17.0°C	730.1 (1988)	<	740.4 (1984)
18.0°C	961.7 (1988)	<	991.3 (1984)
19.0°C	1233.3 (1988)	<	1280.0 (1984)
20.0°C	1547.9 (1988)	<	1612.1 (1984)

までの累積低温量の9年間での最高値と、本飛来日までの累積低温量の9年間での最低値を比較した (Table 3)。累積低温量を満たすことが飛来集合の条件だと仮定すれば、直前好適日までの累積低温量が本飛来日までの累積低温量を超えないはずである。基準温度を9.0°C~12.0°Cおよび17.0°C~20.0°Cの範囲に設定すると、直前好適日までの累積低温量が本飛来日までの累積低温量を超えてしまうが、基準温度13.0°C~16.0°Cの範囲では上記の予測が満たされる。したがって、ナミテントウが累積低温量を飛翔解発の条件としているならば、その基準温度は13.0°Cから16.0°Cの間にあることになる。

最後に、基準温度 (ts) と基準累積低温量 (SC) の点推定を試みる。基準累積低温量 (SC) を超えた日を予想飛来集合日 ($d\hat{ay}$) とし、実際の本飛来日 ($main$) との差を、上記の ts の推定範囲 (13.0°C~16.0°C) を1°Cきざみで比較した。ただし、各 ts での SC は、9年間のデータから得られた推定値 (本飛来日までの累積低温量の9年間での最低値: \hat{SC}) を用いた。各 ts での予測の適合度は、予測の的中回数 ($d\hat{ay} = main$ の年の数) と予測日と実測日の日数差の合計 ($\sum |d\hat{ay} - main|$) で評価した。これを Table 4 にまとめた。 $d\hat{ay}$ の的

Table 4. Main-flight day expected from the "low temperature exposure accumulation" model under each standard temperature set by 1°C in the possible range, 13.0 to 16.0°C, estimated in Table 3, and observed main-flight day in each year.

Year	Assumed standard temperature (<i>ts</i>)				observed day
	13°C	14°C	15°C	16°C	
1983	Nov. 9	Nov. 9	Nov. 9	Nov. 9	Nov. 11
1984	Nov. 14	Nov. 14	Nov. 13	Nov. 13	Nov. 17
1985	Nov. 18	Nov. 18	Nov. 18	Nov. 18	Nov. 22
1986	Nov. 12	Nov. 12	Nov. 12	Nov. 12	Nov. 14
1987	Nov. 19	Nov. 19	Nov. 18	Nov. 18	Nov. 19
1988	Nov. 11	Nov. 12	Nov. 12	Nov. 13	Nov. 13
1989	Nov. 22	Nov. 22	Nov. 22	Nov. 22	Dec. 3
1990	Nov. 26	Nov. 26	Nov. 26	Nov. 26	Nov. 26
1991	Nov. 19	Nov. 19	Nov. 19	Nov. 19	Nov. 19
Sum of error*	24	23	25	24	
Hit**	3	3	2	3	

* Sum of difference in days between the estimated and observed days.

** The number of cases of correct estimation (shown in bold face).

中回数が最大かつ *main* との日数差が最小となるのは、 $ts=14.0^{\circ}\text{C}$ の場合であり、このときの \hat{SC} は 257.8 であった。つまり、「累積低温量」仮説にしたがえば、千葉市周辺において、ナミテントウは晩秋に 14.0°C より低い温度を感受し、その累積低温量が 257.8 を超えた後、12 時の気温が 16.2°C 以上、風力 4 以下の晴天か薄曇りの日に、その年最大の集団飛来を起こすと予測される。

以上の仮説は、各年に観察された本飛来の時期を 11 月の気温条件からよく説明する (Fig. 2)。例えば、1990 年 (Fig. 2-H) と 1991 年 (Fig. 2-I) は、どちらの年も 11 月中旬までに多くの飛来好適日が存在していたにもかかわらず、これらの日に飛来が見られなかったことや、あるいは飛来があっても本飛来にならなかったことは、累積低温量が基準値を満たさなかったことで説明できる。また、本飛来日に近く、気象条件もかなり良い条件であったにもかかわらず本飛来が見られなかった 1988 年 11 月 10 日 (Fig. 2-F; 晴れ、12 時の気温 19.8°C 、風速 6.5 m/s) や 1991 年 11 月 13 日 (Fig. 2-I; 快晴、12 時の気温 16.7°C 、風速 2.2 m/s) までの累積低温量は、推定された基準量を超えていない。

以上のように、9 年間のナミテントウの越冬前集団飛来は、累積低温量が飛翔開始の前提条件となっているという仮説によって、矛盾なく説明することができた。

摘 要

ナミテントウが晩秋の暖かい日に、明るい色の標的に向かって飛来集合することは、一般によく観察される。しかし、飛来集合する特定の日がどのように決まるかに関しては、これまで明らかにされていなかった。千葉市内の 2 か所における 9 年間の観察記録をもとに、この飛来集合を引き起こす環境条件を検討したところ、日長の短縮あるいは低温のわずかな経験では不十分であることがわかった。それよりはむしろ、ある基準温度以下の低温にさらされる経験が累積してはじめて、この行動が引き起こされると推察された。集められたデータを分析した結果、もっとも妥当性がある基準温度は 14.0°C で、これ以下の累積低温量が 257.8 を超え、さらにその後の好気象条件 (12 時の気温が 16.2°C 以上、風力 4 以下、晴天あるいは薄曇り) の日に、ナミテントウの飛来集合が起こると考えられた。

謝 辞

本研究の実施にあたり小畑晶子氏には多くの御助言を頂いた。谷岸一紀氏には御助言や資料提供を頂いた。また内田桂吉准教授（順天堂大学）には論文の取りまとめにあたり多くの御助言を頂いた。これらの方々に深謝の意を表す。

引用文献

- Heinrich, B., 1996. *The Thermal Warriors: Strategies of Insect Survival*. Harvard University Press.
- Obata, S., 1986. Determination of hibernation site in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyû*, **54**: 218–223.
- Saunders, D. S., 2002. Chapter 9. In Amsterdam, B. V. (ed.), *Insect Clocks (3rd Edition)*: 271–285. Elsevier Science.
- 谷岸一紀, 1976. ナミテントウの越冬. *インセクトリウム*, **13**: 294–298.

(2004年9月17日受領, 2008年9月24日受理)
(Received September 17, 2004; Accepted September 24, 2008)