

チョウ類の翅の傷と鳥の攻撃：京都における野外調査

常喜 豊

Wing damages of butterflies and birds' attacks: Field studies in Kyoto, Japan

Yutaka Johki

Damages of the wings of wild-caught butterflies were examined in Iwakura, Kyoto, Japan, using the "beak mark" as an index of bird's attack on butterflies. Of 1033 butterflies examined, 149 individuals (14.42%) had beak marks on the wings. This ratio was much lower than that of the Bornean butterflies (31.14%) studied by the same method (Johki, 1985), which suggested that pressure of predation was much higher in the tropical region than in the temperate region. Comparison of the beak marks between the grassland- and the forest butterfly species showed that the grassland species had small and unclear beak marks rather than large and clear ones, whereas the forest species had large and characteristic beak marks on their wings. Such differences suggested the presence of the different bird species mainly attacking the butterflies in each habitat. From the field observation of the birds, it was concluded that the tree sparrows (*Passer montanus*) mainly attacked the butterflies in the grassland, while in and around the forest the brown-eared bulbuls (*Hypsipetes amaurotis*) were mainly attacking.

はじめに

昆虫類は、捕食者である鳥類やトカゲ類の攻撃を逃れるため、逃げ足が速い、保護色（隠蔽色）によって隠れる、捕食者が避けるまづい味や毒などをもつ、まづい昆虫に似た外見で捕食者を欺く（擬態）、などの捕食回避戦略を発達させている^{1, 2)}。特に、保護色や擬態の現象は多くの人の興味を引き、事例の紹介や進化のメカニズムの研究などが行われてきた^{3, 4, 5)}。

しかし、このような昆虫の側からの事例紹介や研究が進む一方、捕食者である鳥類やトカゲ類が実際に野外でどのように餌の昆虫を攻撃し、捕えているのか（または取り逃がしたり避けたりしているのか）といった観点からの研究

は、断片的な報告はあるものの、詳細な調査報告はきわめて少ない。特に鳥類に関しては、巣に運ぶ餌の内容調査⁶⁾などによって多くの昆虫類を捕食することが知られているにもかかわらず、活発に動き回ること、高所にいて人間には見えにくいなどの理由から、野外における捕食活動の調査が非常に難しいという問題点がある。

野外における鳥類の昆虫に対する攻撃を間接的に知るための有効な手段として、チョウやガなど鱗翅類の翅についてのビークマーク (beak mark) を調べるという方法がある。ビークマークとは、鳥がチョウやガなどを攻撃して失敗した場合、その翅に残るくちばしの跡のことで、

V字形の切れ込み、直線状に切り取られた部分などの特徴をもつ。これらの特徴的な傷が枝などの障害物に当たって生じるのではなく、鳥の攻撃によってのみ生じることは、すでに室内実験によって証明されている^{7, 8)}。

筆者はかつてボルネオにおいて、野外で捕えたチョウ類の翅についた傷を調査し、調べたチョウ全体の約30%にあたる個体にピークマークがみられることを見いだした⁹⁾。それでは、温帯である日本のチョウでは、翅につくピークマークの比率はどうなっているのだろうか。本論文では、ボルネオで行ったものと同様の調査を京都市左京区岩倉で行い、その結果をボルネオと比較して論じる。また、何種かのチョウのピークマークを調べてわかった興味深い事柄、同地においてチョウを攻撃する主な鳥の種類についても述べてみたい。

調査場所および調査方法

調査は1987年4月から7月にかけて、京都市左京区岩倉で行った(図1参照)。ここは住宅地のすぐ北側に位置する典型的な里山環境で、田畑、草地、小川、雑木林などが混在し、多様な昆虫の生息環境を提供している。したがってチョウ類も、草地性・森林性両方のタイプが生息している。



図1. 調査地風景(京都市左京区岩倉、1987年5月)

調査はここで飛んでいるチョウを捕獲し、翅の傷を記録していくという単純な方法をとった。4月15日から7月31日までの間、5日間に3回の割合で、雨天でないときを選んで調査を行った。1回の調査では、2時間から3時間をかけて決まったコースを歩きながら、シジミチョウ科とセセリチョウ科を除くすべてのチョウを捕虫網で捕獲し、翅に傷があればすべて記録した。この際、後で述べる方法で、それぞれの傷がピークマークかどうかを判定した。標識再捕調査を兼ねていたため、傷の状態を調べた後はチョウの翅に油性ペンで番号をつけて放した。前記の2科のチョウを除いたのは、シジミチョウ類は小形で弱く、標識再捕調査に向いていなかったため、セセリチョウ類は捕えると捕虫網の中であばれて傷がわからなくなるためである。

ピークマークの判定基準は、Sargent⁷⁾および筆者のボルネオでの調査⁹⁾を参考に、図2のように定めた。すなわち、①V字形の深い切れ込み(左右対称のものと同片方だけのものがある)、②翅の一部が直線状に切り取られたもの、③くちばしの形に鱗粉がとれたもの、④上下の翅で傷が重なるもの、⑤切れた箇所縁がちぢれるものである。

これらのピークマークは大きく2つのタイプに分けられる。ひとつは小さいもの(目安として切れ込みの長さが5mm未満)で、他の障害物に当たってできた傷と紛らわしいが、図2(次頁)の③や⑤の特徴によってピークマークと判定されるものである。もうひとつは大きいもの(目安は切れ込みの長さが5mmを超えること)で、図2の①②③④などの特徴によって一目でピークマークとわかるものである。この2種をそれぞれ、“Type-1 ピークマーク”、“Type-2 ピークマーク”とよび、別々に記録した。

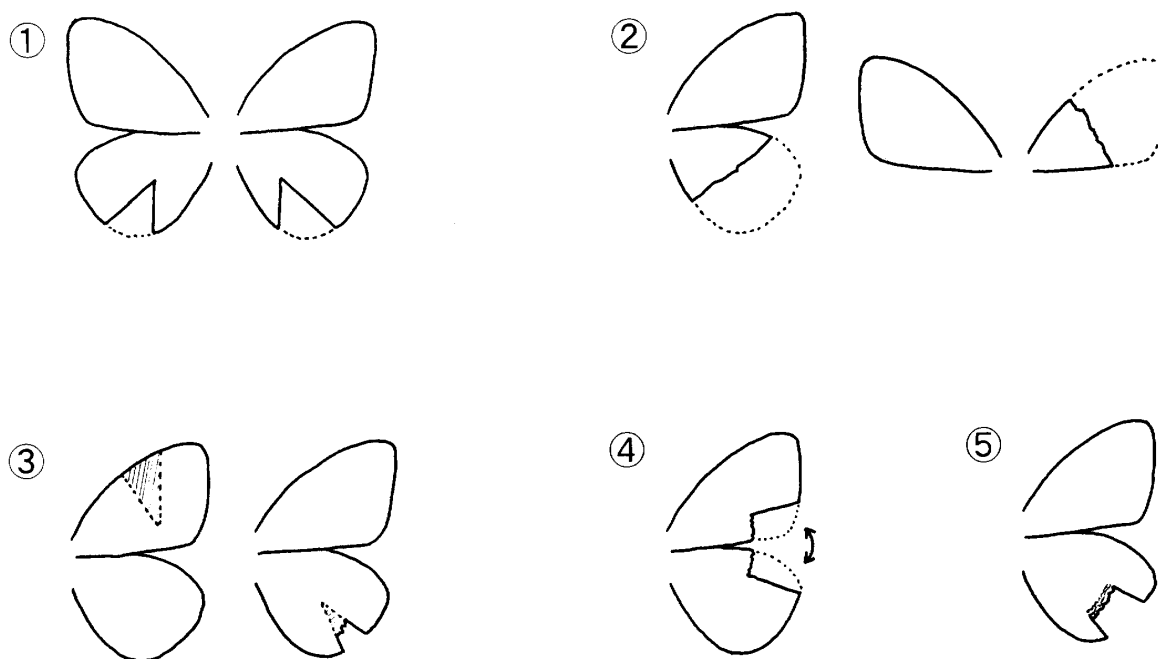


図2. ビークマークの判定基準。① V字形の深い切れ込み、② 翅の一部分が直線状に切り取られるもの、③ くちばしの形に鱗粉が削り取られたもの、④ 上下の翅で傷が重なるもの、⑤ 切れ込みの縁がちぢれるもの

表1. 京都市岩倉で調査したチョウの個体数とビークマークをもつチョウの数(科別に示す)。ビークマークのタイプについては本文参照

科	種数	個体数	ビークマークをもつ個体数		ビークマーク率(%)
			Type-1	Type-2	
シロチョウ科	5	650	46	40	13.23
アゲハチョウ科	7	34	0	8	23.53
タテハチョウ科	12	38	2	5	18.42
テングチョウ科	1	1	0	0	0.00
ジャノメチョウ科	5	310	9	39	15.48
計	30	1033	57	92	14.42

結果と考察

1. ビークマークの比率：京都とボルネオの比較

1987年4月～7月の全調査期間中に調べられたチョウ類は、シロチョウ科 (Pieridae) 5種650頭、アゲハチョウ科 (Papilionidae) 7種34頭、タテハチョウ科 (Nymphalidae) 12種38頭、テングチョウ科 (Libytheidae) 1種1頭、ジャノメチョウ科 (Satyridae) 5種310頭の、合計30種1033頭であった。これらのチョウの翅についてのビークマークを前述のType-1 (小さくて判別しにくい傷)、Type-2 (大きくて容易に判別できる傷) の別に記録し、表1 (前頁) にまとめた。これによると、翅にビークマークがあるチョウの割合 (以下「ビークマーク率」とよぶ) は、科によって多少の違いはあるものの、すべて10～25%の範囲にあって、平均すると14.42%である。言い換えると、すべてのチョウの10頭に1～2頭は鳥の攻撃の跡を残していることになる。

この結果を熱帯のものと比較するため、筆者がボルネオで行った同様の調査⁹⁾の結果を表2に示す。ボルネオでの調査ではビークマーク

を2つのタイプに分けていないが、すべての科を平均したビークマーク率は31.1%と、京都の2倍以上になっている。ビークマーク率が鳥による攻撃の強さを反映するものとみなすと、熱帯では温帯よりもはるかに高い捕食圧がチョウにはたらいていると考えられる。

温帯と熱帯の捕食圧の違いは、何人かの研究者が論じている。たとえば、ベイツ型擬態やミュラー型擬態など「擬態」の例にあてはまる昆虫が、なぜ温帯よりも熱帯に多く見られるのかという疑問に対する説明に、両環境における捕食圧の違いが用いられる^{3, 4)}。熱帯は生物の成育にとって非常に良い環境であるために種間の競争も激しく¹⁰⁾、食物を得るための捕食活動も活発に行われる。そのため、餌となる昆虫などの小動物においても、生存の手段としての「擬態」が発達しやすいのだ、という説明である。しかし、実際に温帯と熱帯の捕食圧の違いを定量化して示すのは困難であって、その意味でも本研究で用いたビークマーク率は有用なものであろうと考えている。

しかし、温帯と熱帯のビークマーク率の違い

表2. 北ボルネオ、サバ州で調査したチョウの個体数とビークマークをもつチョウの数。表1との比較のために示す (参考文献9から改写)

科	調査個体数	ビークマークをもつ個体数	ビークマーク率 (%)
シロチョウ科	348	120	34.48
アゲハチョウ科	38	12	31.58
タテハチョウ科	126	29	23.02
マダラチョウ科	17	4	23.53
ジャノメチョウ科	4	1	25.00
計	533	166	31.14

は、捕食圧の違いだけで簡単に説明できるものではないだろう。表1と表2を対応する科ごとで比較すると、特にシロチョウ科とジャノメチョウ科でビークマーク率の差が大きい。これはおそらく、それぞれの地域で最も多くの個体数が調査された種（すなわち優占種）と、それらの属性の違いによるものと考えられる。シロチョウ科に関して言えば、京都で主として調査の対象となったのはモンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* とスジグロシロチョウ *Pieris melete* であったのに対し、ボルネオで最も多かったのはウスキシロチョウ *Catopsilia pomona* であった。モンシロチョウとスジグロシロチョウは、前者が明るい草地、後者が薄暗い林縁部や日陰を飛ぶ¹¹⁾ という違いはあるが、共に小型でひらひらと飛び、地面で吸水することが少ない、静止すると意外に目立たないなどの共通点をもつ。これに対して、ウスキシロチョウはひとまわり大きく、直線状に飛び、しばしば地面に吸水集団を作る。また花に吸蜜に訪れた際にもよく目立つ。このような種の属性の違いが鳥の攻撃率の違いを生むということも考えられる。またジャノメチョウ科では、京都においてヒカゲチョウ *Lethe sicelis* とサトキマダラヒカゲ *Neope goschkevitschii* という中・大型樹上性の2種が主な調査対象となったことがビークマーク率の違いに影響を及ぼしていると思われる（ボルネオではこれらに対応する樹上性のヒカゲ類が捕獲されなかった）。しかし、種による違いがあるとはいえ、全体のビークマーク率に大きな差がみられることから考えても、温帯と熱帯での捕食圧の間に大きな差があるのは疑いのないところであろう。

2. 草地性のチョウと森林性のチョウでのビークマークの比較

京都市岩倉は、田畑、草地、雑木林などチョウ

類にとっての多様な生息環境をもつ。そこで、主として草地や田畑などオープンな土地を活動場所とするチョウ類（以下「草地性のチョウ」とよぶ）と、雑木林の林縁部や林内を活動場所とするチョウ類（以下「森林性のチョウ」とよぶ）ではビークマークのつき方に違いがあるのだろうかと考え、解析を行った。

調査した主なチョウ類の中から、草地性の典型的な種としてモンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* (394頭)、モンキチョウ *Colias erate polygraphus* (82頭)、キアゲハ *Papilio machaon hippocrates* (13頭) の3種計489頭を、森林性の典型的な種としてスジグロシロチョウ *Pieris melete* (107頭)、クロアゲハ *Papilio protenor* などの黒色アゲハチョウ類（計6頭）、サトキマダラヒカゲ *Neope goschkevitschii* (74頭)、ヒカゲチョウ *Lethe sicelis* (69頭)、クロヒカゲ *Lethe diana* (15頭) の計271頭を選び、両グループでビークマークのタイプと率を比較した。

草地性のチョウ489頭のうち、Type-1ビークマークをもつものが35頭 (7.16%)、Type-2ビークマークをもつものが25頭 (5.11%) 含まれていた。これに対して、森林性のチョウ271頭のうち、Type-1をもつものは8頭 (2.95%)、

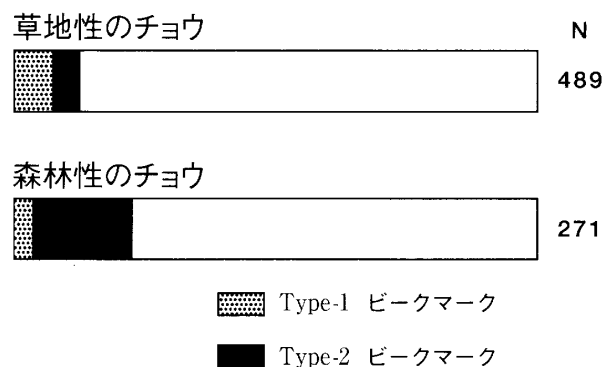


図3. 草地性のチョウと森林性のチョウにおけるビークマークの比較（それぞれのグループに含まれるチョウの種類、およびビークマークのタイプについては本文参照）

Type-2をもつものは53頭 (19.56%) であった。率としてグラフ化すると図3のようになり、草地性のチョウではType-1のピークマークが、森林性のチョウではType-2のピークマークが明らかに多くついていることがわかる (χ^2 検定、 $P < 0.001$)。

次に、分類学的にも近縁で外見もよく似ているながら、一方が草地性の、他方が森林性の代表種と対照的なモンシロチョウとスジグロシロチョウについて、同様の解析を行った結果を図4に示す。モンシロチョウについては、調べた394頭のうちType-1 ピークマークをもつものが32頭 (8.12%)、Type-2 ピークマークをもつものが18頭 (4.57%) 含まれていた。また、スジグロシロチョウでは、107頭のうちType-1をもつものは4頭 (3.74%)、Type-2をもつものは16頭 (14.95%) で、図3と全く同様の結果が得られている (χ^2 検定、 $P < 0.001$)。この2種は、生息環境が異なる以外は外見でも行動的にもほとんど同じであり、その意味では生息環境の違いがピークマークのつき方の違いにつながっていることの強力な証拠となっている。

以上の結果から、草地性のチョウと森林性のチョウでは攻撃してくる鳥の種類が異なっているのではないかと推察される。チョウの大きさ

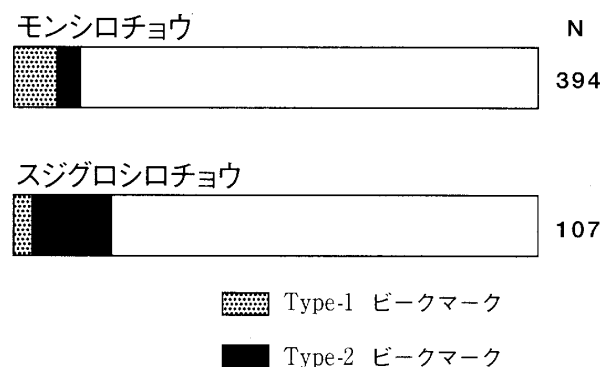


図4. モンシロチョウとスジグロシロチョウにおけるピークマークの比較 (ピークマークのタイプについては本文参照)

が違えば攻撃してくる鳥が違っていても不思議はないが、モンシロチョウとスジグロシロチョウの例 (図4) から考えても、草地のようなオープンな環境と林縁部または林内のような環境でチョウ類を攻撃する鳥の種類が異なっている可能性はきわめて高い。すなわち、草地や田畑ではType-1のような小さく目立たないピークマークを残す鳥 (おそらくくちばしの小さい小型の鳥) が、林縁部や林内ではType-2のような大きく目立つピークマークを残す鳥 (おそらくくちばしが大きく鋭い中型の鳥) が、頻繁にチョウを攻撃するものと考えられる。

そこで、それぞれの環境で具体的にどんな鳥がチョウを攻撃しているのかが興味の焦点になるが、これについては次の項で論じることにする。

3. チョウを攻撃する鳥の種類

今回のチョウの調査で一定コースを歩いた際、目についた鳥の種類と概数を同時に記録した。それらの鳥を、ハンドブック¹²⁾を参考に草地性と森林性に分け、概数の季節変化と共に概略を図5に示した。

今回の調査中には9種の鳥を確認することができた。これらの中で、全期間を通じて比較的多数の個体が見られたのは、スズメ *Passer montanus*、ホオジロ *Emberiza cioides*、セグロセキレイ *Motacilla grandis*、ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis* の4種である。ただし、セグロセキレイは同じ開けた場所でも水辺で活動し、もっぱらカゲロウやカ・ハエ類などの小昆虫を捕食するため、チョウ類を攻撃するのはきわめて稀であると思われる。これを除外した、スズメ、ホオジロ、ヒヨドリの3種、特にスズメとヒヨドリがチョウ類を攻撃する鳥として重要であろうと考えられる。

スズメは今回の調査期間中最も多く見られ、

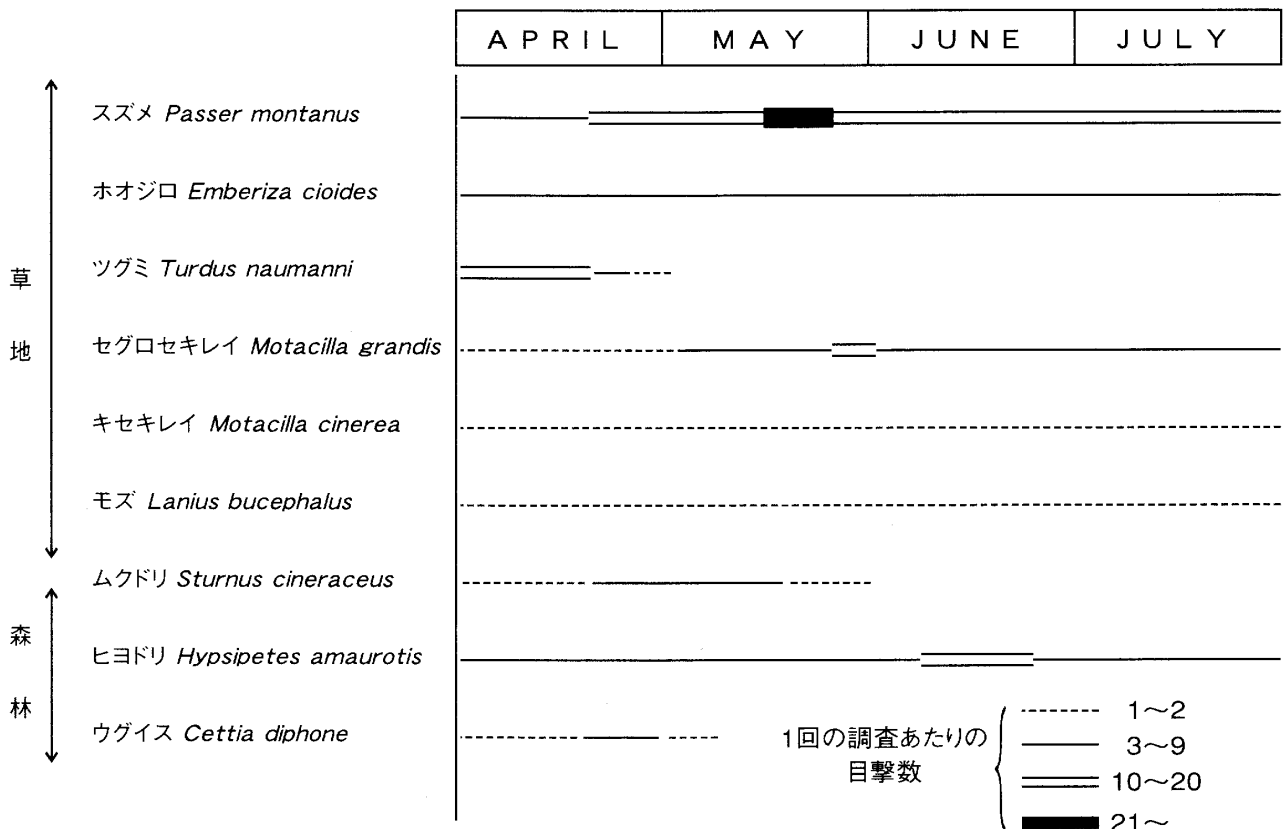


図5. 調査地で見られた鳥の種類とその概数の季節的变化

田畑や草地で摂食する鳥の代表である。秋にはむしろイネの害鳥としてふるまうが、春から夏にかけては昆虫やクモを多く捕食する。筆者もチョウやガを追いかけるスズメを何度か目撃している。草地性のチョウに多くついているType-1ピークマークが主に彼らによってつけられたと考えれば納得がいく。

これに対して、森林性のチョウに多く見られるType-2のピークマークはヒヨドリの攻撃によってつけられたと考えて間違いないだろう。ヒヨドリはスズメよりはるかに体が大きく、悪食で何でも食べるが、昆虫類を積極的に攻撃する。筆者も京都市内で、ヒヨドリが大型のアゲハチョウを捕えて食べるのを何度か観察しているし、沖縄地方でもアゲハチョウ類を攻撃しているのが観察されるという（上杉兼司氏私信）。

以上のことを総合して、Type-1、Type-2

という異なるピークマークは、それぞれスズメとヒヨドリの攻撃によってつけられており、草地性のチョウと森林性のチョウにおけるピークマークのつき方の違いは、主としてこの2種の鳥の活動場所が違っていることに由来するのであろうと結論づけている。

結論

- (1) ピークマークは、野外における鳥のチョウ類に対する捕食活動を間接的に知るための有効な指標となりうる。
- (2) 翅にピークマークをもつチョウの割合（ピークマーク率）は、熱帯地域が温帯地域よりはるかに高い値を示す。これは、熱帯におけるチョウに対する捕食圧の高さを示唆するものである。
- (3) 草地性のチョウと森林性のチョウを比較

すると、草地性のチョウでは小さくて目立ちにくいType-1のビークマークが多く見られ、反対に森林性のチョウでは大きくて目立つType-2のビークマークが多かった。両者のビークマークの違いは、それをつける鳥の種類の違いであろうと思われる。

- (4) 鳥類を観察したところ、草地や田畑ではスズメが、林縁部や林内ではヒヨドリが最も多く見られた。ビークマークの形などと合わせて考えると、この2種がそれぞれの環境でチョウを攻撃している主な鳥だと推察される。

謝辞

日頃からチョウ類に関してご助言いただいている上杉兼司氏（沖縄尚学高校）と石井実氏（大阪府立大学）に感謝する。また、鳥の生態や観察について色々ご教示いただいた百瀬浩氏（国土交通省）にも感謝したい。

参考文献

- 1) M. Edmunds, 1974. Defence in Animals. Longman, New York. 357pp.
- 2) E. Curio, 1976. The Ethology of Predation. Springer, Berlin. 250pp.
- 3) W. Wickler, 1968. Mimicry in Plants and

Animals. McGraw-Hill, New York.

- 4) 常喜豊, 1983. 昆虫類の体色の捕食回避性に関する研究. 京都大学学位申請論文.
- 5) 海野和男, 1993. 昆虫類の擬態. 平凡社. 86pp.
- 6) L. Tinbergen, 1960. The dynamics of insect and bird population in pine woods. Arch. Neerl. Zool, 13: 259-379.
- 7) T. D. Sargent, 1976. Legion of Night. The Underwing Moths. Univ. Massachussetts Press, Amherst. 222pp.
- 8) Y. Johki, 1985. Wing damages of butterflies and birds' attacks. Tyo to Ga, 35: 202-207.
- 9) Y. Johki, 1985. Ecological studies on the relationship between Lepidoptera and avian predators. In: Ethological research of small animals in the humid tropics (Grant-in-aid for scientific research report for overseas scientific survey), Department of Zoology, Kyoto Univ. 33-47.
- 10) 伊藤嘉昭, 1982. 社会生態学入門 - 動物の繁殖戦略と社会行動. 東京大学出版会.
- 11) 石井実・大谷剛・常喜豊 (編), 1997. 日本動物大百科, 第9巻: 昆虫II. 平凡社. 181pp.
- 12) 志村英雄・山形則男・柚木修, 2000. 野鳥ガイドブック. 永岡書店. 159pp.