

# Nara Women's University

【内容の要旨及び審査の結果の要旨】ヒサカキを食樹とするヒサカキムモンハモグリガCoptotriche japoniella (ムモンハモグリガ科)の生態学的研究：生活史、ヒサカキとの相互作用および寄生蜂群集

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2010-07-22 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 大石,理子, 佐藤,宏明, 和田,恵次, 遊佐,陽一, 高須,夫悟 メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10935/1761">http://hdl.handle.net/10935/1761</a>

氏名(本籍)	大石 理子 (奈良県)
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	博課第347号
学位授与年月日	平成19年3月23日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当 人間文化研究科
論文題目	ヒサカキを食樹とするヒサカキムモンハモグリガ <i>Coptotriche japoniella</i> (ムモンハモグリガ科) の 生態学的研究：生活史、ヒサカキとの相互作用お よび寄生蜂群集 Ecological studies of a leafmining moth, <i>Coptotriche japoniella</i> (Lepidoptera: Tischeriidae) on an evergreen shrub, <i>Eurya japonica</i> : life history, interaction with the food plant and parasitoid assemblage
論文審査委員	(委員長) 助教授 佐藤 宏明 教授 和田 恵次 助教授 遊 佐 陽 一 教授 高須 夫 悟

## 論文内容の要旨

ヒサカキムモンハモグリガ *Coptotriche japoniella* Puplesis and Diskus (ムモンハモグリガ科) は幼虫がヒサカキ属 *Eurya* (ツバキ科) の葉に潜って摂食する潜葉性小蛾である。本研究では奈良市近郊の高円山を調査地として、ヒサカキムモンハモグリガの生活史を明らかにし、ヒサカキとヒサカキムモンハモグリガの相互作用およびヒサカキムモンハモグリガの寄生蜂群集に焦点を当て、生態学的解析を行なった。

ヒサカキムモンハモグリガの生活史は次のように要約できる：(1)年1化、幼虫期は6齢からなる；(2)8月上旬に卵から孵化した1齢幼虫は脱皮を繰り返して成長し、5齢幼虫で越冬する；(3)翌3月下旬に成長を再開し、4月中旬から下旬にかけて6齢幼虫へ脱皮、5月下旬から6月上旬にかけて潜孔内で蛹化する；(4)幼虫が発育を完了した潜孔は葉面積のおおよそ60%を占める；(5)羽化は6月上旬から始まり、6月下旬には完了する。このように本種は10ヵ月にもわたる極めて長い発育期をもち、葉の大きさに比して大きな潜孔をつくるという特異的な潜葉性昆虫であるといえる。

本種は冬期においてもわずかながら摂食を続けており、飼育実験から、成長限界低温は3℃であることがわかった。そこで、2003年から2006年の4調査年の野外における孵化から羽化までの有効積算温量を求めたところ2849.2から2901.4日度であり、年次間の変動は非常に小さかった。また、終齢幼虫の頭幅を指標とした体サイズには年次間で有意な差は認められなかった。一方、年次間の気温差は幼虫の発育期と羽化期に1～3週間のずれを引き起こしていた。以上の結果は、本種の発育期が単なる気温の高低ではなく、ある体サイズに達するまでの成長期間によって決定されていることを示唆している。

本種の主要な死亡要因は、若齢幼虫期では潜孔周囲の葉細胞の変質と共食い、越冬後の幼虫期から蛹期にかけては寄生および共食いであった。共食いは、1枚の葉に複数の幼虫が潜行している場合に生じる干渉型競争であり、当然、1枚の葉に1個体しか潜っていない場合には生じない。そこで1枚の葉に1個体しか潜行していない場合と、2個体以上潜行している場合とで生存率を比較したところ、後者は前者の約2分の1であった。その主な原因は共食いであった。にもかかわらず、1枚の葉に複数の潜孔が存在する頻度がランダム分布から期待される値よりも有意に高く、潜孔は集中分布することを示していた。これらの結果は、本種の雌成虫は同種の雌がすでに産卵した葉を認知できないか、あるいはいくつかの卵を連続して産まざるを得ない生理的狀態にあることを示唆している。

ヒサカキは常緑樹であり、且つ、葉の寿命は3年から4年である。そこで本種の葉齢に対する産卵選好性を調べたところ、雌成虫はヒサカキの当年葉にはほとんど産卵せず、葉齢1年以上の葉に産卵することがわかった。この理由として、葉の栄養価や化学的・組織学的防御機構の違いが考えられるが、その詳細を明らかにすることは今後の研究課題である。

長期間潜孔内で発育し、大きな潜孔を形成することから、ヒサカキムモンハモグリガ幼虫が早期落葉を抑制する戦略を進化させている可能性が予想された。この予想を検証するために、2004年と2005年の4月から7月に、(ア)潜孔のない葉、(イ)生きた幼虫が潜行している葉、(ウ)潜行している幼虫を実験的に殺した葉、の三者間で落葉率を比較した。幼虫を実験的に殺した葉は5月から7月までの間一定の割合で脱落し、潜孔のない葉より有意に落葉率が高かった。これに対し、蛹化する前には、生きている幼虫が潜行している葉はほとんど脱落せず、潜孔のない葉の落葉率と有意な差は認められなかったが、羽化直後になると落葉率は急激に上昇した。蛹化直後と羽化直前における生存率を地表に実験的に置いた葉と樹上に残っている葉で比較したところ、蛹化直後では地表での生存率が樹上より有意に低かった。これは地表において捕食者による死亡率が高いためであった。以上より、ヒサカキが早期落葉反応を示すこと、そして本種が羽化するまでの期間、落葉を抑制していること、さらに落葉を抑えることによって生存率を高めていることを示している。以上の結果から、ヒサカキの早期落葉に対し本種は、成虫が羽化するまで早期落葉を阻止するという対抗戦略を進化させ、早期落葉による発育完了前の死亡、および発育完了後羽化するまでの間の地表における捕食を回避していると結論づけ

た。

ヒサカキムモンハモグリガは年1化であり、10ヵ月にわたり潜孔内で過ごすことから、他の潜葉性昆虫とは異なる寄生蜂群集の構造的特徴が予想された。2004年と2005年の調査から、12種の寄生蜂が確認された。両年ともに優占する上位3種は同じであった。最優占種は、内寄生蜂の *Orgilus kumatai* Watanabe (調査中に得られた寄生蜂成虫の60%) であり、次が外寄生蜂の *Chrysocharis albipes* (Ashmead) (15%) と *Cirrospilus diallus* Walker (10%) であった。寄生様式(内寄生/外寄生)と寄主齡利用度に基づき、個体数が比較的多く採集された寄生蜂8種は次の6ギルドに分けられた: 若齡幼虫-老熟幼虫を利用する内寄生(1種)、若齡幼虫を利用する内寄生(1種)、中齡幼虫を利用する外寄生と内寄生(3種)、中齡幼虫から蛹までを利用する外寄生(1種)、老熟幼虫と蛹を利用する外寄生(4種)、蛹の外寄生(1種)。このうち3種については、雄と雌が異なるギルドに分類された。他の潜葉性昆虫の寄生蜂群集と比較すると、内寄生蜂が占める種数の割合が低かった。これは内寄生蜂にとってヒサカキムモンハモグリガの長い幼虫期間が制約条件になっているためと考えられた。

動物群集における多種共存の機構は古くて新しい問題である。ヒサカキムモンハモグリガの寄生蜂群集における共存機構として、ギルドに代表されるようなニッチ分割は可能性が低い。なぜなら、寄生蜂群集においては、若齡寄主における寄生があとの老齡寄主の個体数を減らし、老齡寄主を利用する寄生蜂に負の影響を一方的に与えるからである。理論的には、共存を可能にする機構として、二次寄生と他の寄主種の利用が予測されている。実際、最優占種の内寄生種である *O. kumatai* の老熟幼虫と蛹のおよそ半数が外寄生種によって二次寄生されていた。また、外寄生蜂の全てが他の寄主も利用する広食性の種であった。したがって、外寄生蜂による優占内寄生蜂への高頻度の二次寄生と外寄生蜂の広食性が寄生蜂の多種共存を可能にしている主要な機構であると考えられた。

本研究では、ヒサカキ-ヒサカキムモンハモグリガ-寄生蜂の三者系において、ヒサカキとヒサカキムモンハモグリガ、ムモンハモグリガと寄生蜂、という二者間の関係を取り上げた。本論文は、今後行なわれる三者間相互作用の研究の基盤をなすものと期待される。

## 論文審査の結果の要旨

潜葉性昆虫とは生活史の一時期に葉の内部に潜行し、葉組織を摂食すると同時にその内部で生活する昆虫を指し、潜行している部分を潜孔とよぶ。潜葉性昆虫は生態学の研究対象として次の利点をもつ。すなわち、(1)潜孔のある葉を標識することにより潜葉性昆虫を個体毎に継続して観察することができる、(2)潜孔を数えることにより個体群密度の算出が容易である、(3)潜孔の外見から、あるいは潜孔を切開し幼虫の状態を観察することにより、死亡要因を比較的容易に特定できる、(4)葉に残った潜孔から死亡率の算定が可能である、(5)飼育に当たって葉を新たに与える必要がなく、飼育が容易である。このため、潜葉性昆虫を対象とした生態学的研究は盛んに行なわれてきた。特に、同一葉に潜行する複数の幼虫間に生じる種内競争、潜葉性昆虫の食害に対する寄主植物の早期落葉反応、潜葉性昆虫密度の食樹個体間における不均一性、葉の化学的・物理的性質の変化を介した外食性昆虫と潜葉性昆虫の間接作用、ならびに潜葉性昆虫の捕食寄生蜂群集に関する研究は、植物と植食性昆虫の相互作用および捕食寄生蜂の群集構造に関する生態学的研究の発展に大いに貢献してきた。

このように、潜葉性昆虫を対象とした先行研究は膨大な量にのぼり、生態学上の著名な研究も多数行なわれてきた。しかし、これらの研究は、異なる潜葉性昆虫と食樹の系でそれぞれ独立になされ、その系に適した特定の課題に焦点をあてている。このため、得られた成果を相互に関連づけ、あらたな課題に取り組むことは研究対象の制約から困難であった。さらに先行研究は、上に挙げた潜葉性昆虫の研究上の利点を最大限に生かしているとは言い難く、特に、個体毎の継続観察による生残過程や、定期採集と飼育による寄生蜂群集構造と機能の定量化に関する研究は不十分な状態にあった。このような状況にあって、本論文は次のふたつの特徴をもつ。すなわち、(1)ヒサカキムモンハモグリガ *Coptotriche japoniella* とヒサカキ *Eurya japonica* の系において、潜葉性昆虫の利点を最大限生かすよう、個体識別による個体毎の継続観察、定期採集、および室内飼育を駆使していること、(2)2～4年間に渡り取り続けた確固たるデータに基づき、先行研究においてなされた研究課題を再検証すると同時に、独自の課題に取り組んでいること、である。この結果、質・量ともに高く評価できる内容を備えた論文になっている。このような研究が可能であった理由として、ヒサカキは低木の常緑樹であり、且つ、ヒサカキムモンハモグリガの個体群密度が高かったために、採集・発見が容易であり、飼育条件下での葉の劣化が生じにくかったという研究材料としての有利性が挙げられるが、著者自身の資質によるところが大であることは論をまたない。

本論文は3章からなる。1章ではヒサカキムモンハモグリガの詳細な生活史を明らかにした上で、発生活長と気温との関係、葉齢に対する産卵選好性、幼虫期の要因別死亡率を検討した。本種は、孵

化から蛹化まで約10ヵ月を要し、知られている限り最長の幼虫期をもつ潜葉性昆虫であった。4年間の発生活長を比較したところ、年次間で最大3週間のずれが認められた。このずれは、孵化からその齢に発育するのに必要な有効積算温量に達する日のずれで説明でき、さらに終齢幼虫の体サイズは年次間で差がないことを示した。本種のような極めて長い幼虫期をもつ昆虫において、年次間で有効積算温量がほぼ一定で、これに応じ、獲得した体サイズも一定に保たれていることを実証した野外研究はこれまでほとんどなく、非常に貴重な報告である。さらに、(1)本種の雌成虫は、新葉には産卵せず、1年以上の葉に産卵すること、(2)幼虫期の生存率の低下に、同種間の干渉的競争すなわち共食いが大きく寄与していること、を示した。これらの結果は、産卵行動に関する神経行動学および適応進化的研究課題として示唆に富むものであると評価できる。

2章および3章は本論文の中心をなす。2章では、先行研究が潜孔のある葉は早期に脱落しやすいこと（早期落葉）、それにより潜葉性昆虫の死亡率が増加する可能性があることを示唆しているにもかかわらず、潜葉性昆虫が早期落葉を抑制している可能性についてまったく言及していないことに着目し、ヒサカキモンハモグリガがヒサカキの早期落葉を抑制していること、およびその適応的意義を実証した。潜葉性昆虫による早期落葉の抑制機構の存在は、本研究で初めてあきらかになった事象であり、且つ、その適応的意義が地表における捕食回避にあることを実験的に示したことは、昆虫-植物間相互作用の研究上、極めて価値が高い。その証左として、この研究成果に対し、日本生態学会近畿地区会奨励賞が授与された。

3章では、ヒサカキモンハモグリガの捕食寄生蜂群集のギルド構造を解析し、捕食寄生蜂の多種共存機構を推定した。ギルドとは、或る共通の資源を類似した方法で利用する生物種の集合体をいう。ギルドという考え方を導入することにより、群集を構成する単位を減らし、複数ギルドの共存機構およびギルド内での複数種の共存機構という問題に還元している。これまでの捕食寄生蜂群集の研究は、定性的データに基づきギルド構造を記載しているのみで、資源利用重複度に基づくギルド構造の定量的解析やギルド間で生じる高次寄生率を得ることはなされていなかった。本論文では、ヒサカキモンハモグリガの捕食寄生蜂の多種共存機構として、内寄生蜂ギルドに中齢幼虫・老齢幼虫・蛹を利用するギルドが高次寄生すること、および後者のギルド構成種が他の寄主も利用するジェネラリストであること、を示した。このことは理論的には或る程度予想され、実感としても常識的結論ではあるが、これを定量的データに基づき実証した点は大いに評価すべき成果である。

本論文の難をえて言うとするならば、章節間の有機的関連性が希薄であることである。ヒサカキモンハモグリガの生活史の特性が、(1)早期落葉の抑制戦略を促したこと、(2)捕食寄生蜂群集の構造に特徴を与えていること、を示してはいる。しかし、生態学における主要な課題のひとつである、植物-植食性昆虫-捕食寄生蜂間の相互作用系の解明という観点からのデータおよび論述がほとんどなく、全体として深みに欠ける感は否めない。とは言え、先行研究が個別に行なってきたことを再検証

し、あらたに重要な知見を加えたことの意義は揺るぎないと考える。

学位請求論文のどの章節も未だ論文として公表されていないことも問題である。これは、予備的研究もなされていない本研究課題を博士後期課程入学後に初めて開始したという時間的制約もさることながら、1年のみでのデータでは信頼性に欠け、最低でも2年の調査を積み上げた信頼性の高いデータに基づいて論文を書くという著者の強い信念による。この態度は大いに評価すべきものとする。なお、学位請求論文の作成と投稿論文原稿の作成を同時並行して進めた結果、2章はアメリカ昆虫学会誌に現在投稿中であり、3章は、2007年3月中旬までには投稿できる状態にある。また、修士課程在学中の研究はすでに原著論文（英文）として日本昆虫学会誌に公表済みである。

以上述べてきたとおり、本学位請求論文は大石理子に学位（理学）を授与するに十分値するものと判定する。