

身近な広葉樹ケヤキにおける 虫こぶが生み出す生物多様性の解明（最終報告）

山本 悠撰

滋賀県

1. はじめに

生態系における生物多様性の維持・創出機構において、生物間の相互作用が重要な役割を持つと考えられている。たとえば、公園の草むらを覗いてみると、さまざまな雑草や草花が生い茂っている。これらの草本は互いに光や土壌などの資源を奪い合う競争関係にある。一方そうした植物がいることで、葉を食べにバッタが現れたり、花の蜜を吸いにチョウやハチが飛び回っていたりする。このように生態系内では、様々な生物が互いに関わり合いながら暮らしている。

ある生物は少なからず他の生物に影響を及ぼすが、その影響力は生物種によって異なる。中でも、生態系エンジニアと呼ばれる種は、周囲の環境を改变することによって他の生物の生息環境を創出するため、生態系において重要な役割を持つと考えられている (Jones et al. 1994)。生態系エンジニアの代表例であるビーバーは木を切り倒しダムを造る過程で、森林や河川の環境を大きく変化させ、様々な動植物に影響を与えることが知られる (Naiman et al. 1988)。

私たちの身の回りにも生態系エンジニアはいる。街路樹としてよく利用されるケヤキ *Zelkova serrata* には、葉にこぶ状の突起物ができる様子が見られる（図 1）。これは虫こぶ（ゴール、虫えい）とよばれ、ケヤキフシアブラムシ *Paracolopha morrisoni* (Baker, 1919) という昆虫によって形成されたもので、内部でアブラムシが暮らしている。この虫こぶはアブラムシだけでなく、他の生物にも餌や棲み処として利用されることがある。

中でも、ヤドリノミゾウムシ *Orchestes (Orchestes) hustachei* (Klima, 1935) (ヤドリ) はケヤキの虫こぶのみを利用する虫えい食者である (Yamazaki and Sugiura 2001)。ノミゾウムシ類の仲間は、ほとんどが葉に潜り葉肉を摂食する潜葉者である中、ヤドリは唯一の虫えい食者である。ヤドリの虫えい食の適応的意義や進化的背景を明らかにすることは、虫こぶが生み出す生物多様性を理解するうえで重要であるだろう。

ヤドリの虫えい食の適応的意義の一つとして考えられるものに、同じくケヤキに生息する同属近縁種アカアシノミゾウムシ *Orchestes (Orchestes) sanguinipes* Roelofs, 1874 (以下、アカアシ) からの繁殖干渉の回避が挙げられる。繁殖干渉とは、繁殖プロセスにおいて雌の適応度の低下を招く種間相互作用であり、近縁種同士の共存を妨げる要因として注目されている (Gröning et al. 2007)。異種のオスからの求愛や交尾、雑種の形成といった性的な種間相互作用は、メスの時間やエネルギー、配偶子を消費させる恐れがある。繁殖干渉の生じる種間では、2 種の頻度が異なるほど、一方の種に繁殖干渉が強く働くため、容易に種の排除が引き起こされることが理論的に明らかとなっている (Kuno 1992)。しかし、2 種間に繁殖干渉を回避できるようなメカニズムが存在すれば、共存できる可能性がある。ア

カアシはヤドリと異なりケヤキの葉を利用する潜葉者であることが知られる(山家 1990)。そのため、2種の資源利用の違いが繁殖干渉の回避に役立っているかもしれない。具体的なメカニズムとして、2種の資源利用の違いが時間的なすみ分けとして機能している可能性が考えられる。ヤドリの産卵するゴールは新葉が芽吹いた後に形成されるので、2種の資源の発生タイミングは異なると想定される。ヤドリとアカアシがそれぞれの資源の発生に伴ってケヤキ上に現れるならば、2種の繁殖時期は隔離されることで共存できるかもしれない。

ヤドリの進化的背景については、Morimoto (1984)の形態情報に基づく系統樹が存在する。しかし、形態情報に基づく比較だけでは、似たような形質が独立に進化する収斂進化によって、必ずしも正しい系統樹が得られるとは限らない。実際、私たちが mt DNA の一部を用いて系統解析を行ったところ、従来の系統樹とは異なる結果が得られている(山本 未発表データ)。そのため、mt DNA や核 DNA を用いた分子系統解析も行う必要がある。

そこで本研究では、ヤドリの虫えい食の適応的意義と進化的背景を解明するために、ケヤキ上に共存するヤドリーアカアシ間の繁殖干渉と野外における繁殖干渉回避メカニズムの検証並びに、ノミゾウムシ属の分子系統解析を行った。前者については、室内実験により繁殖干渉の方向性を調べ、野外調査によって2種の発生消長を調べた。後者については、ヤドリを含む *Orchestes* 亜属に絞って系統関係を明らかにする予定である。これらに加え、本年度はノミゾウムシにおける葉と虫こぶという資源利用の違いが、捕食者相に及ぼす影響についても調査した。

2. 材料と方法

2.1. 対象生物

2.1.1. ヤドリノミゾウムシ *Orchestes (Orchestes) hustachei* (Klima, 1935)

ヤドリノミゾウムシはコウチュウ目ゾウムシ科ノミゾウムシ属の年1化性の昆虫である(図2)。日本全国に分布している(ゾウムシデータベース, 2017)。本種を含むノミゾウムシ属の中でも本種のみが、幼虫期にアブラムシの形成するゴールに寄生する。本州では、幼虫は春期にケヤキフシアブラムシがケヤキの新葉に形成するゴールの内壁を摂食する(Yamazaki and Sugiura 2001)。

2.1.2. アカアシノミゾウムシ *Orchestes (Orchestes) sanguinipes* Roelofs, 1874

アカアシノミゾウムシはヤドリノミゾウムシの同属近縁種である(図3)。本州、四国、九州に分布している(ゾウムシネットワーク 2017)。本種の越冬成虫は春期にケヤキの開葉と同時にケヤキの葉の主脈に産卵する(山家 1990)。孵化した幼虫は、ケヤキの葉の内部に潜り、内部組織を摂食する潜葉者として知られる。成虫は網目状にケヤキの葉を食害する。本種の食害により、ケヤキは退色・落葉するため、景観を大きく損なう(神永 et al. 1973; 岸 1978)。

2.1.3. ケヤキフシアブラムシ *Paracolopha morrisoni* (Baker, 1919)

ケヤキフシアブラムシはカメムシ目アブラムシ科 *Paracolopha* 属の昆虫である。日本全国に分布している(Akimoto 1985)。本種はケヤキを一次寄主として、ササ・タケ類を二次寄主として利用する。本種は、春先にケヤキの開葉と同調して孵化し、展開して間もない新葉の裏から吸汁して葉表に閉鎖型のゴールを形成する(Akimoto and Narita 2002)。6月に

なると、ゴールから脱出し、ササ・タケ類に移動する。

2.2. 調査地

本研究の野外調査は、滋賀県大津市木戸の清林パーク ($N35^{\circ} 11' 47''$, $E135^{\circ} 55' 06''$) と県営都市公園木戸湖岸緑地 ($N35^{\circ} 11' 51''$, $E135^{\circ} 55' 24''$) にて行った(図 4)。清林パークにはケヤキが 50 本、木戸湖岸緑地にはケヤキが 1 本植栽されている。供試虫の採集は上記の 2 か所に加えて、滋賀県大津市瀬田南大萱町のびわこ文化公園 ($N34^{\circ} 58' 20''$, $E135^{\circ} 56' 34''$) と滋賀県彦根市南三ツ谷町の南三ツ谷公園 ($N35^{\circ} 13' 33''$, $E136^{\circ} 09' 14''$) でも行った。

2.3. ノミゾウムシ 2 種の種内・種間の配偶行動の観察

2023 年 4~5 月に調査地にて捕虫網を用いてケヤキの樹冠をスウェーピングして、ヤドリとアカアシを採集した。採集個体は、目視による種判別と採集時の吸虫管内や飼育時に見られた種内交尾による雌雄判別を行い、種・雌雄別に飼育した。

配偶行動の観察は 4~6 月の 14~19 時に行った。いずれかの種のオス 1 個体と同種のメスまたは異種のメス 1 個体を小シャーレ (直径 35 mm、高さ 10 mm) に入れて、30 分間以内のマウント・交尾の有無とマウント時間と交尾時間を記録した。ただし後述するが、アカアシオスはヤドリメスと交尾しても、すぐに交尾器を取り出すため、交尾時間の記録はできなかった。飼育・観察時の日長条件は明期 13 時間／暗期 11 時間、温度は 25°C 一定にした。

2.4. アカアシオスからヤドリメスへの繁殖干渉の検証

実験は 2023 年 5 月に行われた。ヤドリメス 4 個体と同種オス 4 個体または異種オス 4 個体をケヤキの新葉とともに大シャーレ (直径 56 mm、高さ 16 mm) に入れて、4 日間飼育した (以下、同種オス共存区と異種オス共存区)。これを 4 反復行った。ヤドリオスとヤドリメスを見分けるのは困難であったので、反復ごとに雌雄のいずれかに油性ペンでマーキングした。反復ごとのヤドリメスの採集場所と採集日は異なる。アカアシとヤドリは実験中しばしば死亡することがあった。繁殖干渉は頻度依存性を持つため、オスとメスの比率が実験区によって異なれば、結果の解釈が困難になる。そのため、シャーレ内のアカアシオスまたはヤドリメスの個体数を常にヤドリメスの個体数と等しくなるように、オスを適時追加または除去した。この操作は毎日の餌交換とともに行った。4 日間の飼育後、ヤドリメスを 1 個体ずつ小シャーレ (直径 35 mm、高さ 10 mm) に分け、2~3 日間個別に飼育した。その後、ヤドリメスが入ったシャーレにゴールが 1 つ付いた葉を入れ、2 日後にヤドリメスがゴールに産卵しているか記録した。実験を通して、日長条件は明期 13 時間／暗期 11 時間、温度は 25°C 一定にした。

2.5. ノミゾウムシ 2 種の個体数の時間的変化の調査

ヤドリとアカアシの時間的動態を定量的に把握するため、調査地のケヤキが芽吹きはじめた日から、ケヤキの樹冠を定期的に捕虫網 (直径 42 cm) でスウェーピング (振り幅約 2 m) を 10 回行い、2 種の捕獲個体数と調査した樹木を記録した。調査は、2023 年 3 月 25 日、4 月 6 日、4 月 21 日にそれぞれ芽吹きはじめたケヤキ樹冠にて 10~14 か所で行われた。調査開始日から 3、4 日ごとに調査し、計 13 回行った。ただし 4 月 15 日の調査のみ雨天であったため、1 日ずらして 4 月 16 日に調査した。

2.6. ノミゾウムシ 2 種の系統解析

2023 年 4 から 2024 年 6 月にかけて、滋賀県内で *Orchestes* 亜属の採集調査を行った。

2024年5月末から6月にかけては、北海道にいる *Orchestes* 亜属の採集を行った。得られたサンプルは、90%エタノールの液浸標本で保存した。

2.7. ノミゾウムシ2種の捕食者相の調査

ノミゾウムシの寄生蜂相を調べるため、2023年5～6月に、清林パークのケヤキからノミゾウムシが寄生している虫こぶと葉を採集した。採集したサンプルはユニパックに入れてノミゾウムシか寄生蜂が羽化するまで保管し、羽化した寄生蜂については乾燥標本または液浸標本で保存した。また、下記のノミゾウムシの死亡要因調査のため、ノミゾウムシと寄生蜂の羽化痕の最大直径も記録した。

ノミゾウムシの捕食者相を調べるため、2023年7月に清林パークのケヤキからノミゾウムシが寄生していた虫こぶと葉を採集し、死亡要因を調べた。

ヤドリの死亡要因の項目は、1:卵寄生蜂や捕食者による卵の死亡、2:ゴール壁内の幼虫の死亡、3:幼虫・蛹寄生蜂による死亡、4:その他の要因による死亡の4つに分類し、ヤドリの羽化が確認された場合、5:羽化の成功とした。それぞれの死亡段階の判断については、1ではヤドリの産卵痕（図5-a）に卵寄生蜂の羽化痕か捕食者による捕食の痕跡（図5-b）があるとき、2ではヤドリの卵の表面に損傷が見られないにもかかわらず、ゴール内壁をヤドリの幼虫が食い破った跡がないとき、3ではゴールから寄生蜂が羽化したとき、4ではヤドリの産卵痕があるが、上記の痕跡のどれも見当たらないときとした。ヤドリと寄生蜂の羽化の判断については、羽化痕の最大直径の分布に基づき（図6）、潜葉の穴が1.45 mm以上の場合はヤドリの羽化痕、それ未満の場合は寄生蜂の羽化痕とした。

アカアシの場合は、1:卵から潜葉をつくるまでの死亡、2:潜葉を作つてから蛹室ができるまでの死亡、3:蛹室内での幼虫の死亡、4:幼虫・蛹寄生蜂による死亡、5:生死不明の5つに分類し、アカアシの羽化痕が確認された場合、6:羽化の成功とした。それぞれの死亡段階の判断については、1ではアカアシの産卵痕（図7）があるが、潜葉が作られていないとき、2ではアカアシの潜葉があるものの蛹室が作られていないとき、3では蛹室内に干からびたようなアカアシの幼虫がいるとき、4では寄生蜂の蛹殻と寄生蜂の羽化痕があるとき、5では産卵痕はあるものの雨風により潜葉が欠落していて死亡したかどうか不明であるときとした。アカアシと寄生蜂の羽化の判断については、羽化痕の最大直径の分布に基づき（図8）、潜葉の穴が0.95 mm以上の場合はアカアシの羽化痕、それ未満の場合は寄生蜂の羽化痕とした。

3. 結果

3.1. ノミゾウムシ2種の種内・種間の配偶行動の観察

アカアシオス×アカアシメスでは、求愛をしたペアは9/15、交尾をしたペアは5/15となり、アカアシオス×ヤドリメスでは、求愛をしたペアは10/15、交尾をしたペアは5/15であった。一方、ヤドリオス×ヤドリメスでは、求愛をしたペアは11/15、交尾をしたペアは9/15となり、ヤドリオス×アカアシメスでは、求愛をしたペアは0/15であった（図9）。

アカアシオスの求愛時間は、アカアシメスで17.3分（平均）、異種メスで23.5分となり、ヤドリオスとヤドリメスの求愛時間は、26.5分となった（図10）。さらにアカアシオスとアカアシメスの交尾時間は21.9分（平均）、ヤドリオスとヤドリメスの交尾時間は23.5分となった（図11）。アカアシオスとヤドリメスには、種間交尾がしばしば生じるが、十数秒

程度で交尾器を引き抜く。この短時間の種間交尾はマウント中に何回か生じるので、交尾時間を記録するのは困難であった。

3.2. アカアシオスからヤドリメスへの繁殖干渉の検証

ヤドリメスは実験中に同種オス共存区と異種オス共存区のどちらでも4個体ずつ死亡したため、ゴールへ産卵させるまでに、両方の実験区で12個体ずつ得られた。このうち、同種オス共存区では8個体が産卵し、異種オス共存区では2個体が産卵した（図12）。この結果は統計的に有意であった（フィッシャーの正確確率検定、 $p = 0.036$ ）。

3.3. ノミゾウムシ2種の個体数の時間的変化の調査

いずれの調査開始日の調査でも、アカアシの平均捕獲個体数の推移は、調査開始日または2回目の調査日にピークに達し、その後は減少傾向にあった（図13）。一方、ヤドリの平均捕獲個体数はアカアシのピークが過ぎたのちに増加し、明確なピークが見えないまま増減を繰り返した（図13）。2種の個体数の時間的変化は、芽吹き始めた日に関わらず、統計的に異なるパターンであった（コルモゴロフ=スミルノフ検定、 $p < 0.001$ ）。

3.4. ノミゾウムシ2種の系統解析

現時点で得られた *Orchestes* 亜属の種類は、アカアシノミゾウムシ、エゾノミゾウムシ、エノキノミゾウムシ、カシワノミゾウムシ、ニレノミゾウムシ、ヤドリノミゾウムシの6種類である。mt DNAによる解析については、現時点でプライマーの探索まで完了している。核 DNAによる解析は、今後プライマーを探索していく予定である。

3.5. ノミゾウムシ2種の捕食者相

ヤドリについては、寄生蜂との羽化痕の直径頻度分布は重なっていないものの、隣接していた（図6）。アカアシでは、ノミゾウムシと寄生蜂の羽化痕の直径には明確に差があった（図8）。

採集した虫こぶ119個中97個にヤドリの産卵痕があった（産卵率 $\approx 82\%$ ）。ヤドリの卵から羽化までの生存率は約5.7%であり、最も多かった死亡段階は1:卵寄生蜂や捕食者による卵の死亡で約36%を占めていた（図14）。採集した葉589枚中にアカアシの産卵痕があった葉は138枚あった（産卵率 $\approx 23\%$ ）。アカアシの卵から羽化までの生存率は約5.1%であり、最も多かった死亡段階は1:卵から潜葉をつくるまでの死亡で約54%を占めていた（図15）。今後、得られた寄生蜂標本の同定を行っていく予定である。

4. 考察

本研究では、アカアシのオスはヤドリのメスに同種メスと同程度の割合で求愛した。さらにアカアシの求愛時間は同種と異種でほとんど変わらなかった。一方、ヤドリのオスは異種であるアカアシのメスに対して、一切反応しなかった。種間配偶は、一般にオスよりメスの方がコストは高い。よって2種間では、ヤドリよりアカアシの方が繁殖干渉に強いと考えられる。

この観察を踏まえ、アカアシのオスによるヤドリのメスへの繁殖干渉の検証を行ったところ、同種と比べて異種の同居していたヤドリのメスの産卵率は大きく低下していた。この結果はヤドリのメスにとってアカアシオスとの種間配偶はその後の産卵行動に悪影響を及ぼしていることが推察される。

以上の結果から、ヤドリーアカアシ間には潜在的な繁殖干渉が存在し、その繁殖干渉に

よりヤドリが一方的に不利益を被ることが明らかになった。

一方、こうした繁殖干渉が存在するにもかかわらず、野外ではヤドリとアカアシはケヤキ上で共存している。この説明として、本研究では野外調査によって2種の細かな発生消長の違いを調べた。調査の結果、野外ではアカアシの発生ピークに遅れてヤドリが発生していることが明らかとなった。この2種の発生消長の違いは、それぞれが利用する資源である新葉と虫こぶの発生時期の違いに同調した結果だと考えられる。

室内実験による繁殖干渉の検証と野外における発生消長の結果をまとめると、ヤドリーやアカアシ間には繁殖干渉が存在するが、野外では資源利用の違いに基づき発生消長をずらすことで繁殖干渉を回避していることが明らかとなった。今後は、この発生消長の違いをもたらす至近要因について明らかにしていきたいと考えている。

5. 引用文献

- Bargielowski IE, Lounibos LP, Carrasquilla MC (2013) Evolution of resistance to satyrization through reproductive character displacement in populations of invasive dengue vectors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:2888–2892. <https://doi.org/10.1073/pnas.1219599110>
- Gröning J, Lücke N, Finger A, Hochkirch A (2007) Reproductive interference in two ground-hopper species: testing hypotheses of coexistence in the field. *Oikos* 116:1449–1460
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69:373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Kawano K (2002) Character Displacement in Giant Rhinoceros Beetles. *The American naturalist* 159:255–71. <https://doi.org/10.1086/338512>
- Kuno E (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Population Ecology* 34:275–284. <https://doi.org/10.1007/BF02514797>
- Milbrath LR, Tauber MJ, Tauber CA (1993) Prey Specificity in Chrysopa: An Interspecific Comparison of Larval Feeding and Defensive Behavior. *Ecology* 74:1384–1393. <https://doi.org/10.2307/1940068>
- Morimoto K (1984) The family Curculionidae of Japan. IV. Subfamily Rhynchaeninae. *Esakia* 22:5–76. <https://doi.org/10.5109/2490>
- Naiman RJ, Johnston CA, Kelley JC (1988) Alteration of North American Streams by Beaver. *BioScience* 38:753–762. <https://doi.org/10.2307/1310784>
- Noriyuki S, Osawa N, Nishida T (2012) Asymmetric reproductive interference between specialist and generalist predatory ladybirds: Reproductive interference in predatory

ladybirds. Journal of Animal Ecology 81:1077–1085.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01984.x>

Ohnsaki N, Ohata M, Sato Y, Rausher MD (2020) Host Plant Choice Determined by Reproductive Interference between Closely Related Butterflies. The American Naturalist 196:512–523. <https://doi.org/10.1086/710211>

Okuzaki Y, Takami Y, Sota T (2010) Resource partitioning or reproductive isolation: the ecological role of body size differences among closely related species in sympatry. Journal of Animal Ecology 79:383–392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01645.x>

Yamazaki K, Sugiura S (2001) Bionomics of the gall-parasitic flea weevil *Rhynchaenus hustachei* (Coleoptera: Curculionidae). Entomological Science 4:239–242

ゾウムシネットワーク (2017) 日本産ゾウムシデータベース.
<http://de05.digitalasia.chubu.ac.jp>. Accessed 1 Jun 2023

山家敏雄 (1990) 盛岡市におけるアカアシノミゾウムシの生活史. 森林防疫 39:8–14



図 1. ケヤキフシアブラムシの虫こぶ

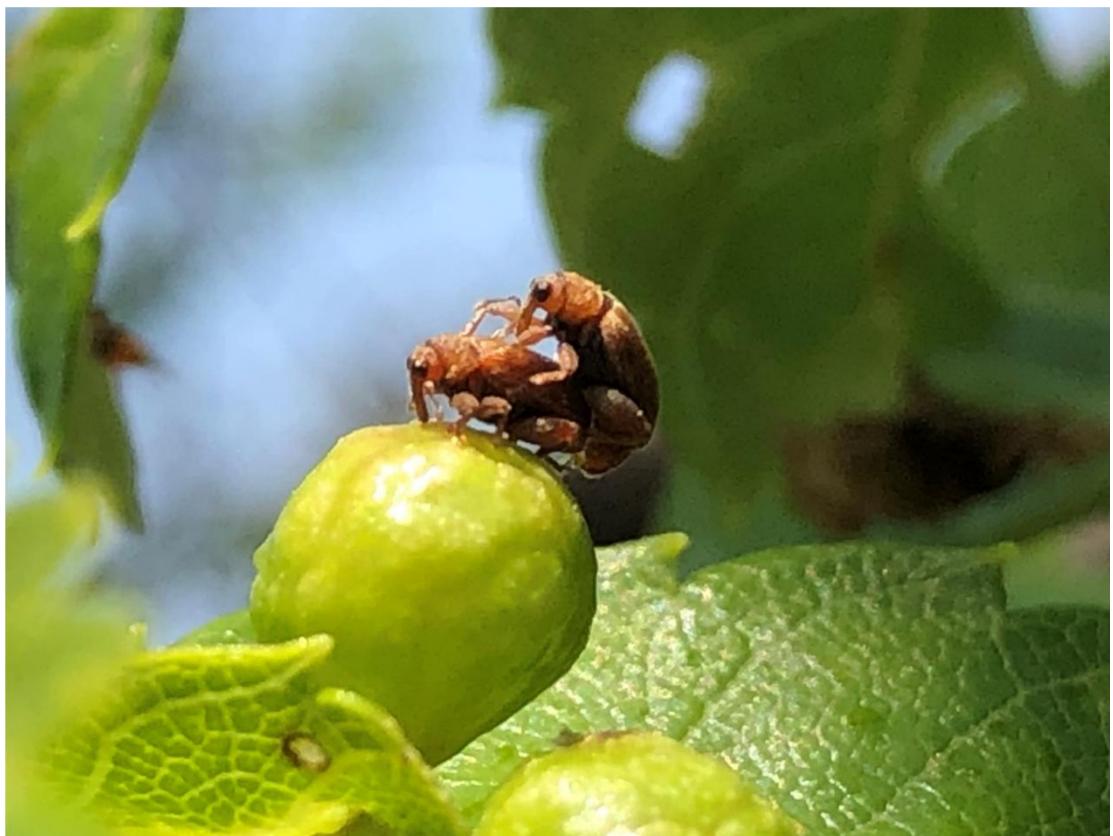


図 2. 虫こぶの上で交尾しているヤドリノミヅウムシ.



図 3. 主脈に穿孔しているアカアシノミゾウムシ



図 4. 野外調査における調査地. 国土地理院地図をもとに作成.

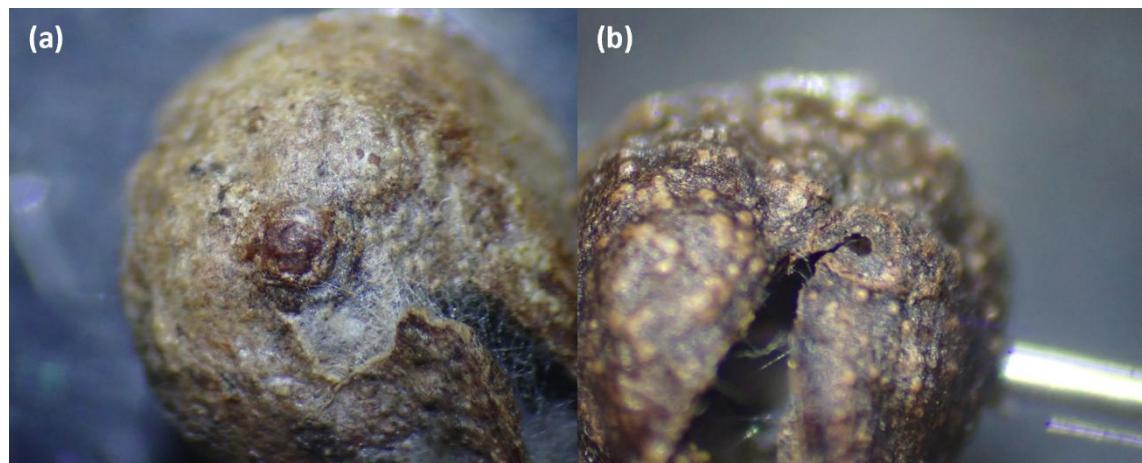


図 5. ヤドリノミゾウムシの産卵痕(a)とヤドリの卵に寄生する卵寄生蜂の羽化痕と思われる脱出痕(b).

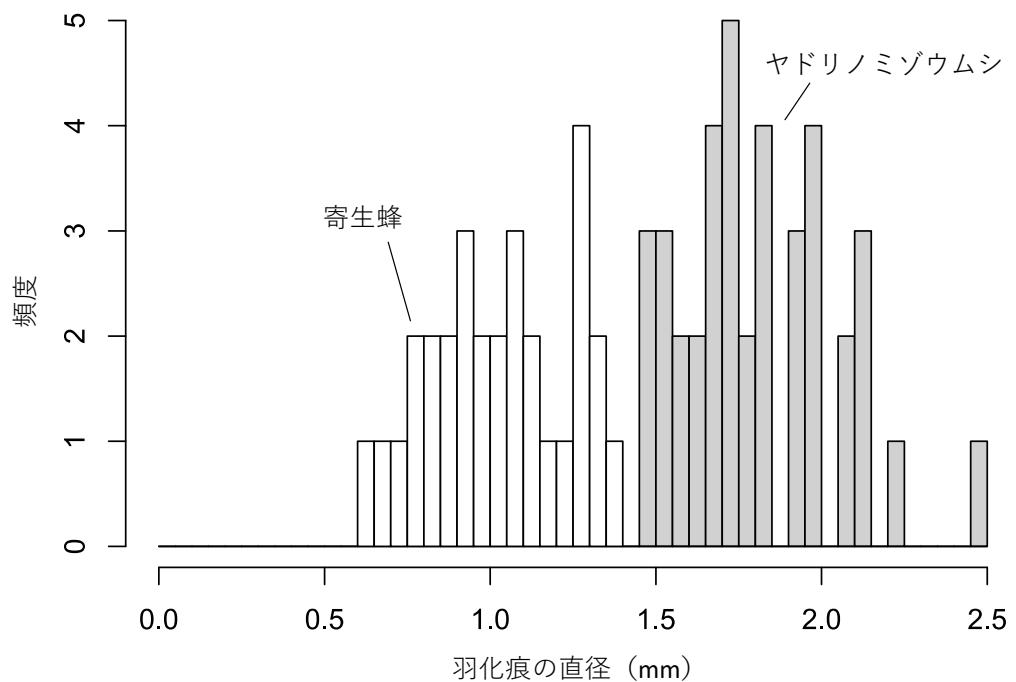


図 6. ヤドリノミゾウムシとその寄生蜂の羽化痕の直径頻度分布



図 7. アカアシノミゾウムシの産卵痕.

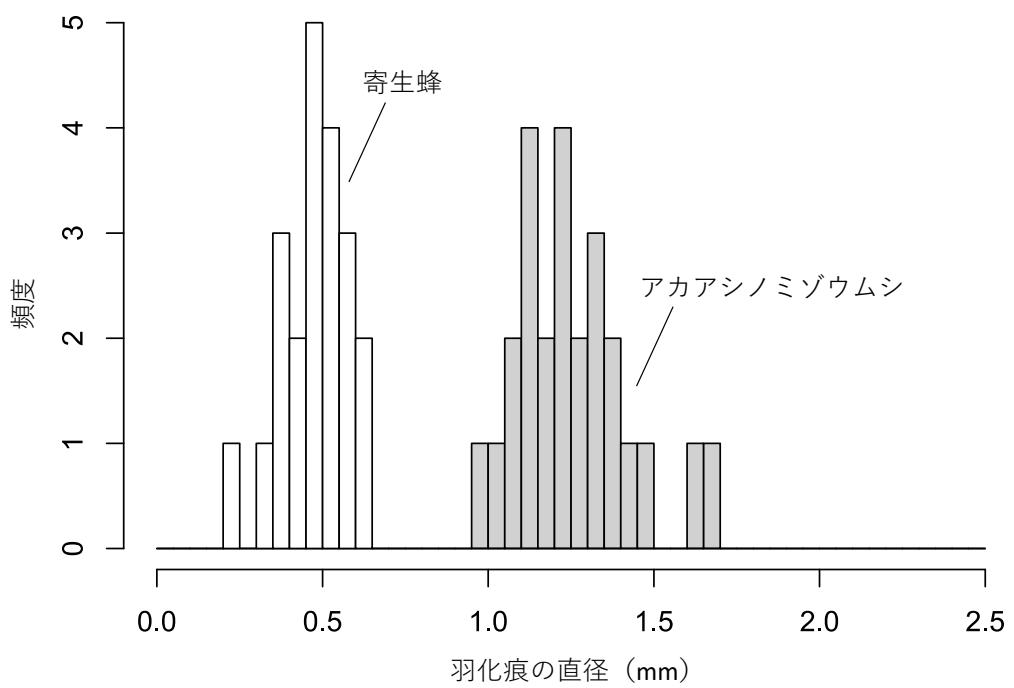


図 8. アカアシノミゾウムシとその寄生蜂の羽化痕の直径頻度分布

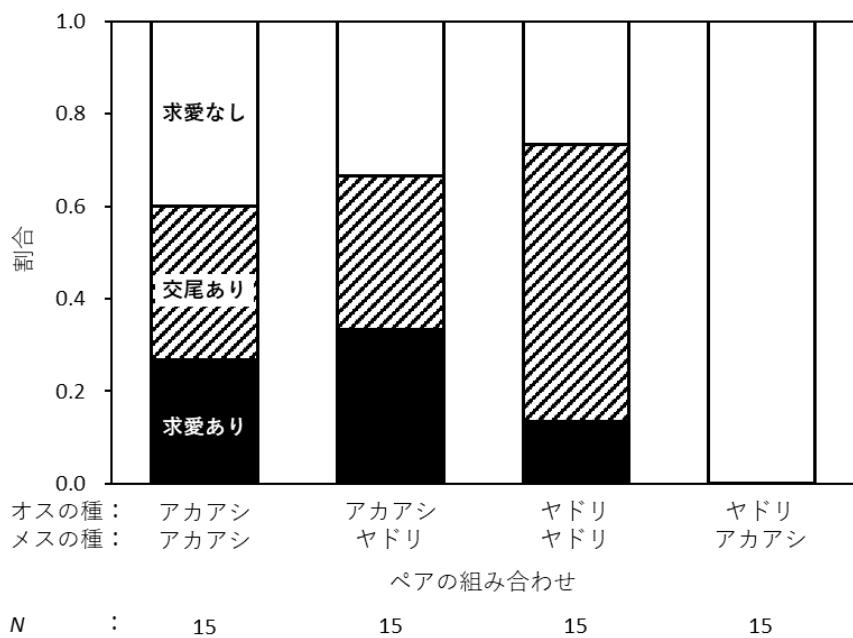


図 9. アカアシノミゾウムシとヤドリノミゾウムシのオスによる同種メスまたは異種メスへの求愛・交尾行動の割合. 黒色部は、求愛したが交尾はしなかったオスの割合、斜線部は、交尾をしたオスの割合、白色部は、求愛をしなかったオスの割合を示す.

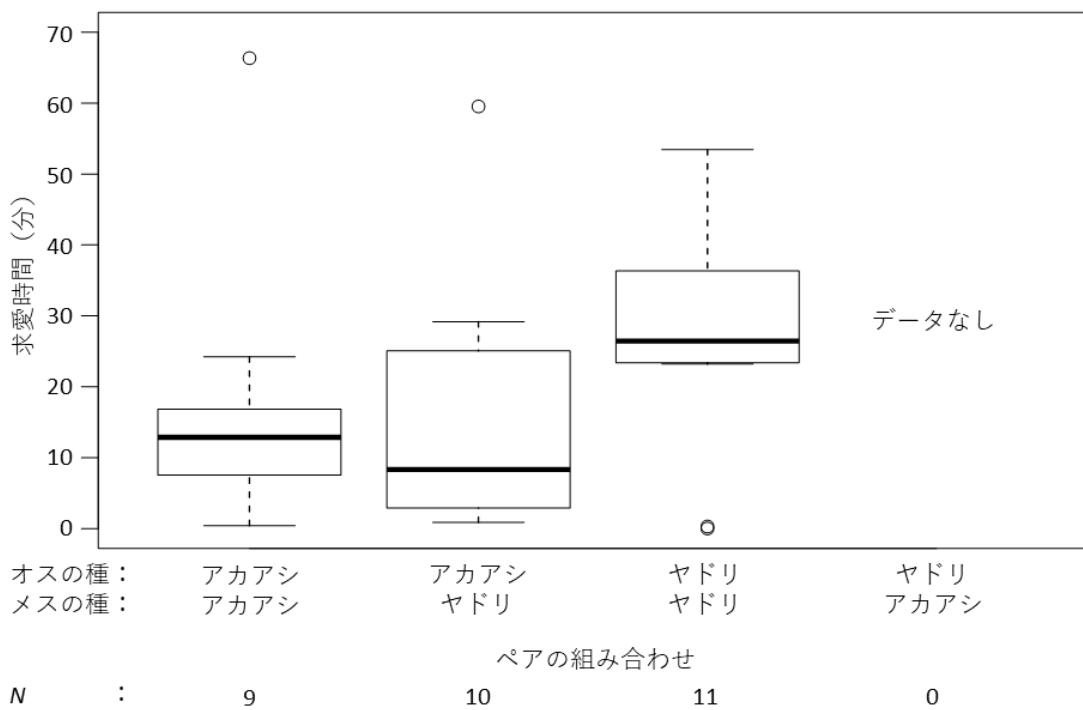


図 10. アカアシノミゾウムシとヤドリノミゾウムシの種内・種間求愛時間の比較. 図中のバーは、上下それぞれ第三四分位数から四分位範囲の 1.5 倍を足した範囲にある最大値、第一四分位数から四分位範囲の 1.5 倍を引いた範囲にある最小値を示す.

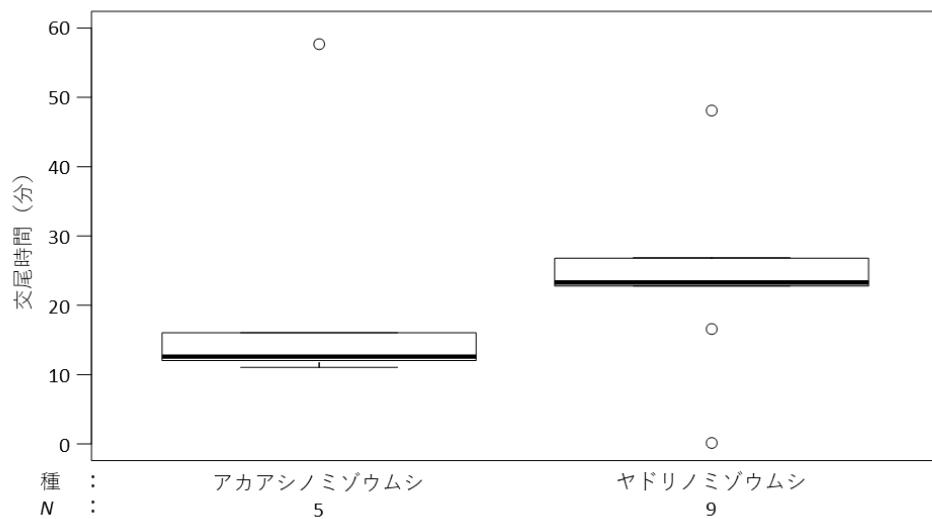


図 11. ノミゾウムシ 2 種の種内交尾時間の比較. 図中のバーは、上下それぞれ第三四分位数から四分位範囲の 1.5 倍を足した範囲にある最大値、第一四分位数から四分位範囲の 1.5 倍を引いた範囲にある最小値を示す.

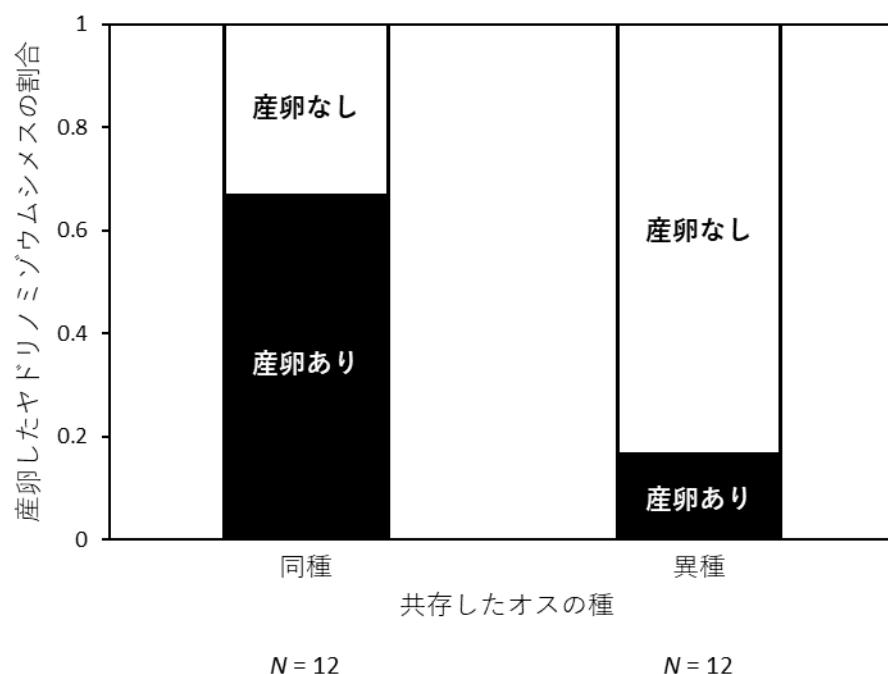


図 12. 同種オス共存区と異種オス共存区の産卵したヤドリノミゾウムシのメスの割合.

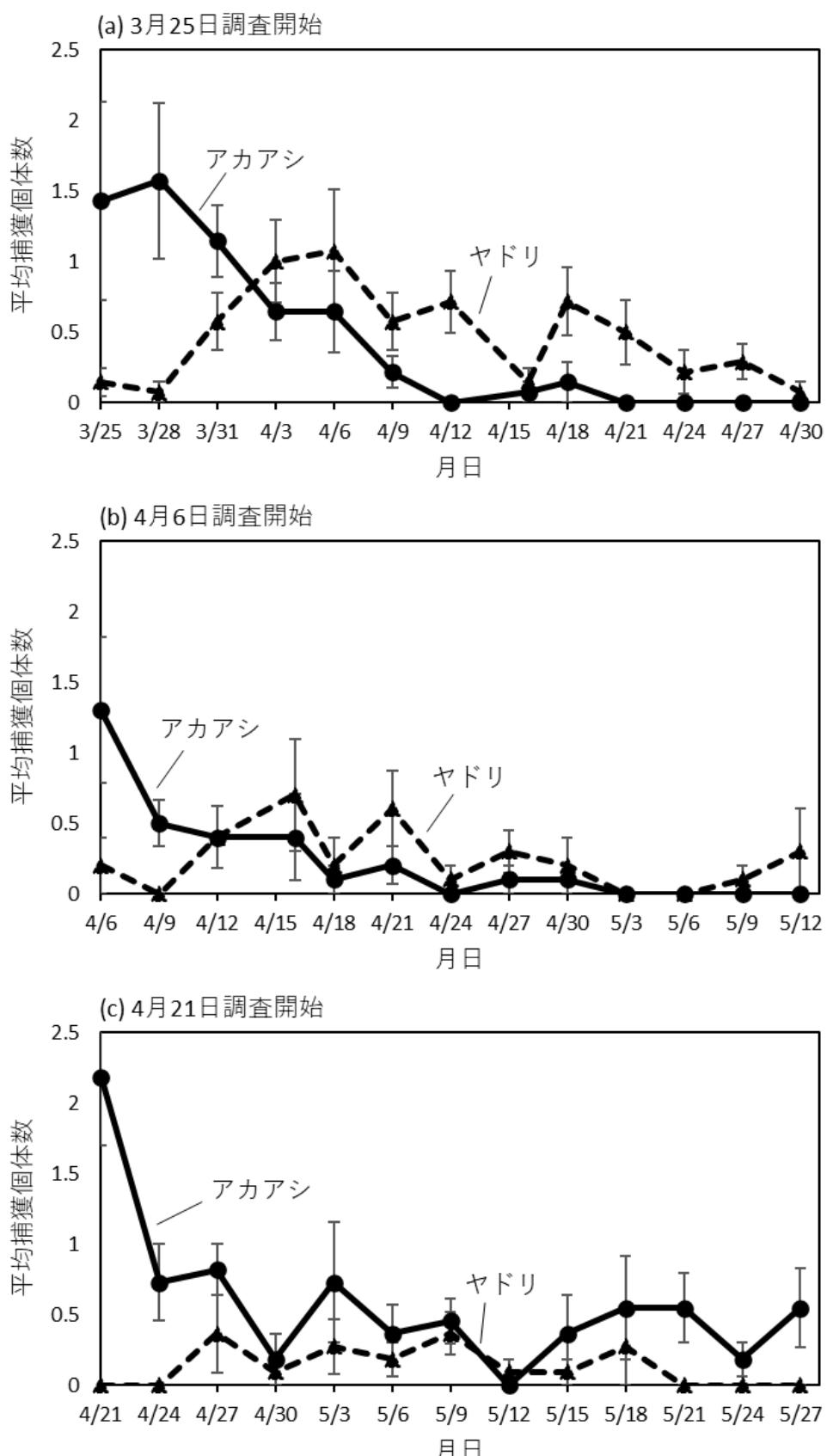


図 13. ノミゾウムシ 2 種の捕獲個体数の時間的変化. (a)3月 25 日に調査開始した箇所 ($N = 14$). (b) 4月 6 日に調査開始した箇所 ($N = 10$). (c) 4月 21 日に調査開始した箇所 ($N = 11$). 図中のバーは、標準誤差を示す.

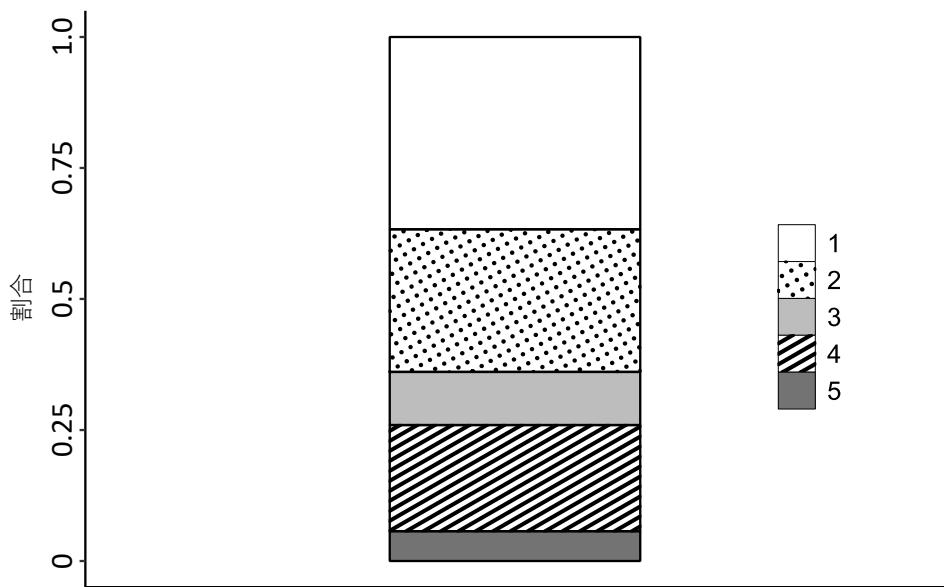


図 14. ヤドリノミゾウムシの死亡段階. ヤドリの死亡段階は、1:卵寄生蜂や捕食者による卵の死亡、2:ゴール壁内での幼虫の死亡、3:幼虫・蛹寄生蜂による死亡、4:その他の要因による死亡の 4 つに分類し、ヤドリの羽化痕が確認された場合、5:羽化の成功とした.

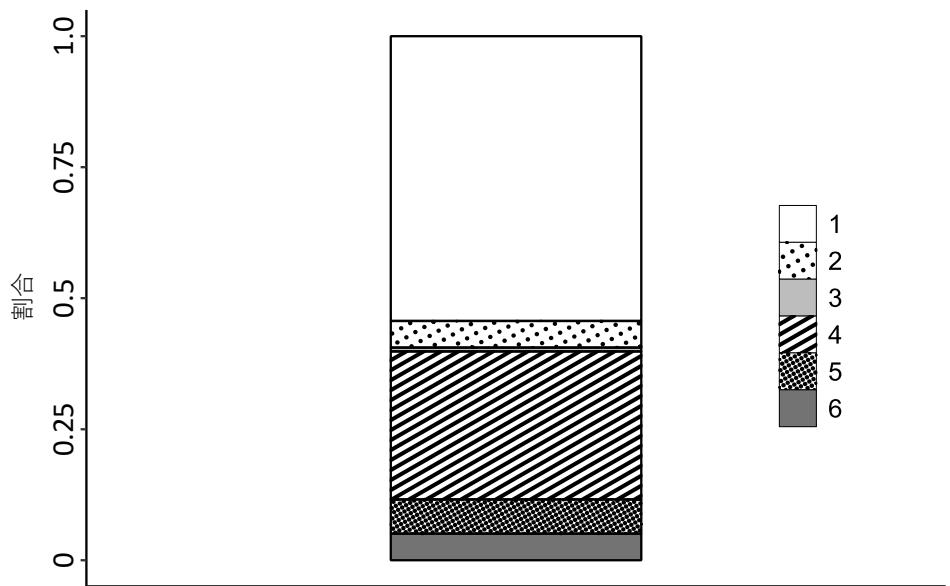


図 15. アカアシノミゾウムシの死亡段階. アカアシの死亡段階は、1:卵から潜葉をつくるまでの死亡、2:潜葉を作つてから蛹室ができるまでの死亡、3:蛹室内での幼虫の死亡、4:幼虫・蛹寄生蜂による死亡、5:生死不明の 5 つに分類し、アカアシの羽化痕が確認された場合、6:羽化の成