

称号及び氏名 博士(緑地環境科学) 平井 規央

学位授与の日付 平成19年2月20日

論文名 「アサギマダラとマダラヤドリバエの寄主-寄生者関係に関する生態学的研究」

論文審査委員 主査 石井 実
副査 前中 久行
副査 山口 裕文

論文要旨

アサギマダラ *Parantica sita* (チョウ目: マダラチョウ科) は、日本、韓国、中国、台湾などに分布し、各種のガガイモ科植物を幼虫期の寄主としている。成虫は高い移動性をもち、日本周辺において春は北へ、秋は南へと、時には2,000km以上移動する。しかし、本種の季節移動の生態学的意義については、寄主植物の効率的な利用や越冬地と繁殖地との往復などが挙げられているものの、実証的な研究はない。

そこで本研究では、まず本種の基本的な生活史を明らかにするために、季節消長、寄主植物利用、天敵などに関する野外調査と飼育実験を行った。次に、この調査の結果、主要な天敵であることが判明したマダラヤドリバエ *Sturmia bella* (ハエ目: ヤドリバエ科) の寄生戦略について、本種と他のマダラチョウ類を対象に野外調査や飼育実験を実施した。そして、これらの結果に基づき、本種とマダラヤドリバエとの寄主-寄生者関係について、特に本種の季節移動性との関わりに焦点を当て、寄主植物を含めた三者の相互作用の観点から考察した。

第1章 標高の異なる生息地におけるアサギマダラの季節消長と寄生性天敵

日本各地におけるアサギマダラの季節消長と寄主植物利用を明らかにするために、高地の長野県茅野市(調査地の標高約1,000m)と奈良県上北山村(1,100m)、低山地の和歌山県橋本市(360m)および海岸線に面した和歌山県すさみ町(30m)と沖縄県糸満市(30m)に各1カ所、計5カ所の調査地を設定し、1998~2000年に計127回にわたって野外調査を行った。また、各調査地で得られた本種の幼虫を飼育し、寄生性天敵の確認を行った。

海岸線の生息地では、寄主植物として主に常緑性のキジョラン *Marsdenia tomentosa* (すさみ町) やサクララン *Hoya carnososa* (糸満市) が利用され、秋季に多数の産卵があり、幼虫は冬季を通じて認められたが、夏季にはどのステージも見られなくなる時期があった。そこで、すさみ町の調査地において夏季に本種の幼虫をキジョラン上に放飼したところ、正常に発育し、羽化に至った。

一方、高地の生息地では夏緑性のイケマ *Cynanchum caudatum* (茅野市・上北山村) やオオカモメヅル *Tylophora aristlochioides* (茅野市) が主要な寄主植物として利用されており、初夏に卵や幼虫が認められ、夏に成虫の密度が高かった。低山地の生息地 (橋本市) では、主としてキジョランとオオカモメヅルが利用され、ほぼ一年を通じて卵、幼虫、蛹が認められたが、どの時期にも密度は低く、成虫はほとんど目撃されなかった。

この調査では、常緑性のソメモノカズラ *Marsdenia tinctoria* (糸満市) や夏緑性のガガイモ *Metaplexis japonica* (茅野市・橋本市) なども寄主植物として利用されているのが確認された。各調査地の季節消長は成虫の季節移動を反映しており、夏緑性の寄主植物では幼虫のピークは春～初夏の展葉期と一致したが、常緑性の寄主植物では冬季に幼虫の密度が高かった。

各調査地から採集した幼虫を飼育することにより、マダラヤドリバエおよび同じヤドリバエ科のアサギハリバエ *Phryxe nemea* がアサギマダラの主要な天敵であることが明らかになった。茅野市と橋本市では両種による寄生が確認され、すさみ町と糸満市では前者のみ、上北山村では後者のみの寄生が認められた。両種による寄生率の合計は、すべての調査地において50%以上と高く、特に低山地と海岸線の調査地では約80%にのぼった。また、上北山村以外の調査地において、アサギマダラの出現時期とほぼ同調して寄主植物の葉からマダラヤドリバエの卵が確認された。

これらの結果から、アサギマダラは各地に散在するガガイモ科植物を寄主として利用するが、低地の寄主植物が利用可能にもかかわらず夏季に高地へ移動することが判明した。また、どの生息地においても、ヤドリバエ類による寄生圧が高いことが明らかになった。

第2章 アサギマダラの温度・日長反応

アサギマダラの季節移動に関わる生活史形質を明らかにするために、飼育実験により各ステージの温度・日長反応を調べた。その結果、卵、幼虫、蛹の発育は日長条件にかかわらず高温ほど早く、休眠と呼べるような明確な発育の遅延は認められなかった。しかし、雌成虫の産卵前期間は、25℃でも短日、長日ともに約2週間と長かったが、20℃と15℃では長日条件でさらに長く、15℃では4週間後も多くの個体で卵巣が未成熟であった。

このことから、本種の越冬世代は、低温短日条件下において休眠することなく発育し、春から初夏に成虫が羽化して越冬地を離れ、産卵を行うのに対して、夏季に高地で過ごす

第1世代は、中温長日条件によって卵巣成熟が抑制され、増殖力が低下すると推定される。すなわち、本種は基本的に越冬世代と第1世代の年2世代を経過すると考えられる。

第3章 マダラヤドリバエの寄生戦略

第1章の結果から、ヤドリバエ類による寄生が本種の重要な死亡要因であることが判明した。そこで、低地の生息地で寄生率の高いマダラヤドリバエについて、生活史と寄生戦略を明らかにするための飼育実験と野外調査を行った。

まず、橋本市の調査地で採集したマダラヤドリバエの卵の付いたキジョランの葉をアサギマダラの幼虫に与え、25～15℃の長日と短日条件で飼育した。その結果、寄主は蛹期に死亡し、マダラヤドリバエの老熟幼虫が脱出したことから、このハエは寄主の寄主植物に産卵し、それを寄主幼虫が摂食することによって寄生が成立することが確認された。寄主幼虫の蛹化からヤドリバエ成虫の羽化までの期間は、25～15℃で約2週間から1カ月で日長による差はなかった。また、20℃における雌成虫の産卵前期間は約1ヶ月、寿命は約2ヶ月と長かった。

次に、橋本市で採集したキジョラン葉上におけるマダラヤドリバエの産卵位置とアサギマダラ幼虫の摂食行動を解析した。その結果、このハエは寄主幼虫の存否にかかわらず若い葉の先端や縁に近い部分に高密度で産卵することが判明した。一方、室内実験により、寄主幼虫は、4～5歳（終齢）期に葉脈を切断し、葉の先端や縁の部分を食べることが明らかになった。この特徴的な摂食習性は、寄主植物の滲出液を避けるためと考えられるが、マダラヤドリバエの産卵様式と対応することが確認された。

マダラヤドリバエの卵の寄生可能期間を明らかにするために、20℃において日齢の異なる卵をアサギマダラ幼虫に与えて寄生の成否を確認したところ、寄生成功率は産卵後1ヶ月以内では高かったが、2ヶ月目から低下し、80日以降では寄生は成立しなかった。このことからこのハエは、1～2ヶ月間は寄主植物上において卵の状態でも寄主を待機できることが明らかになった。

マダラヤドリバエ雌成虫の産卵習性や長い寿命および卵の長い寄生可能期間は、アサギマダラの同一場所での連続した繁殖に不利に働くと考えられる。

第4章 他のマダラチョウ類とマダラヤドリバエの寄主-寄生者関係

マダラヤドリバエの寄生圧と寄主の移動性との関係を明らかにするために、アサギマダラを除く日本産5種のマダラチョウ類について、野外調査と室内実験を行った。とくにアサギマダラと近縁のリュウキュウアサギマダラについては血球の観察も行った。

リュウキュウアサギマダラは琉球列島以南に分布し、定住性が強く、これまでに寄生性天敵は記録されていない。同種の唯一の寄主植物である常緑性のツルモウリンカ *Tylophora*

tanakae はアサギマダラも利用する。八重山諸島の7カ所においてツルモウリンカ群落を調査したところ、そのうちの4カ所でリュウキュウアサギマダラの卵または幼虫とマダラヤドリバエの卵の両方を確認した。また、実験的にマダラヤドリバエの卵を摂取させたところ、多くの個体が生体防御反応によってこのハエの幼虫を体内で殺し、繁殖可能な成虫として羽化した。野外で採集した成虫を解剖したところ、寄生バエの幼虫の死体が腹部から発見された。アサギマダラとリュウキュウアサギマダラの幼虫から血液を観察したところ、生体防御に関わる顆粒細胞とエノシトイドの密度が後者で高かった。

単食性で定住性のスジグロカバマダラとオオゴマダラ、広食性で移動性のヒメアサギマダラとツمامラサキマダラについても、寄主植物上のマダラヤドリバエの卵の野外調査と寄生実験を行った。その結果、各種が利用する寄主植物の少なくとも1種からマダラヤドリバエの卵が確認された。寄生実験では、オオゴマダラとスジグロカバマダラはほとんどマダラヤドリバエの寄生を受けなかったが、ヒメアサギマダラとツمامラサキマダラではほぼすべての個体で寄生が成立した。これらのことから、マダラチョウ類の寄主植物選択や移動性にマダラヤドリバエの寄主適合性が関与している可能性が示唆された。すなわち、リュウキュウアサギマダラなど、このハエに対する強い生体防御能力を発達させた種は定住性、単食性を維持してきたのに対して、アサギマダラなどは移動性と広食性の能力を獲得することでこのハエの寄生圧を軽減してきたと考えられる。

以上のように、本研究の結果からアサギマダラの季節生活環の成立に、主要な天敵であるマダラヤドリバエとの寄主-寄生者関係が強く関わってきたことが示された。すなわち、マダラヤドリバエは、寄主の摂食習性に合わせた産卵習性や長時間の待機能力など寄主への寄生率を高める寄生戦略を発達させ、アサギマダラは移動性と広食性の能力を獲得することで、各地に散在する多様な寄主植物を効率的に利用するとともに、このヤドリバエの寄生圧を軽減してきたと考えられる。また、アサギマダラのこのような生活史戦略の成立に、生体防御コストの節約と光周性による卵巣発育の制御能力の獲得といった生理学的な背景も存在することが明らかになった。

審査結果の要旨

アサギマダラは、ほぼ日本全国に分布し、成虫は春は北へ秋は南へと時には2,000km以上移動することが知られているが、本種の季節移動の生態学的意義については実証的な研究はなかった。本研究では、本種の季節消長、寄主植物利用、天敵などに関する野外調査と飼育実験を行い、調査の結果主要な天敵であることが判明したマダラヤドリバエについ

て調査・実験を実施した。そして、これらの結果に基づき、本種とマダラヤドリバエとの寄主-寄生者関係について、季節移動性との関わりに焦点を当て、寄主植物を含めた三者の相互作用の観点から考察した。

野外調査は、高地の長野県茅野市と奈良県上北山村、低山地の和歌山県橋本市および海岸線の和歌山県すさみ町と沖縄県糸満市において、1998~2000年に計127回実施した。海岸線の生息地では常緑性のキジョランやサクラランが利用され、幼虫は冬季を通じて認められたが、夏季にはどのステージも見られなくなる時期があった。一方、高地の生息地では夏緑性のイケマやオオカモメヅルが利用されており、初夏に卵や幼虫が認められ、夏に成虫の密度が高かった。低山地の生息地では、キジョランとオオカモメヅルが利用され、ほぼ一年を通じて幼虫が認められたが、どの時期にも密度は低かった。各調査地の季節消長は成虫の季節移動を反映していた。各調査地から採集した幼虫を飼育することにより、マダラヤドリバエおよびアサギハリバエがアサギマダラの主要な天敵であることが明らかになった。両種による寄生率の合計は、すべての調査地において50%以上と高く、低山地と海岸線の調査地では約80%にのぼった。

アサギマダラの飼育実験の結果、卵、幼虫、蛹の発育は日長条件にかかわらず高温ほど早く、休眠は認められなかった。しかし、雌成虫の産卵前期間は、25℃でも約2週間と長く、20℃と15℃では長日条件においてさらに長かった。このことから、本種の越冬世代は春から初夏に成虫が羽化して越冬地を離れ、産卵を行うのに対して、夏季に高地で過ごす第1世代は、卵巣成熟が抑制され、増殖力が低下すると推定された。

本種の重要な天敵であることが判明したマダラヤドリバエは、飼育実験により寄主の寄主植物に産卵し、それを寄主幼虫が摂食することによって寄生が成立することが確認された。20℃における雌成虫の産卵前期間は約1ヶ月、寿命は約2ヶ月であった。キジョラン葉上におけるマダラヤドリバエの産卵位置とアサギマダラ幼虫の摂食行動を解析したところ、寄主幼虫の存否にかかわらず若い葉の先端や縁に近い部分に高密度で産卵することが判明した。一方、室内実験により、寄主幼虫は、4~5齢（終齢）期に葉の先端や縁の部分を食べることが明らかになった。この特徴的な摂食習性は、寄主植物の滲出液を避けるためと考えられるが、マダラヤドリバエの産卵様式と対応することが確認された。日齢の異なるマダラヤドリバエの卵をアサギマダラ幼虫に与えて寄生の成否を確認したところ、産卵後1~2ヶ月間は寄生が可能であった。マダラヤドリバエの産卵習性や卵の長い寄生可能期間は、アサギマダラの同一場所での連続した繁殖に不利に働くと考えられた。

アサギマダラとともにツルモウリンカを寄主として利用する単食性で定住性のリュウキュウアサギマダラにマダラヤドリバエの卵を摂取させたところ、多くの個体が生体防御反応によってこのハエの幼虫を体内で殺し、繁殖可能な成虫として羽化した。アサギマダラとリュウキュウアサギマダラの血液を観察したところ、生体防御に関わる血球の密度が後

者で有意に高かった。単食性で定住性のスジグロカバマダラとオオゴマダラ、広食性で移動性のヒメアサギマダラとツマムラサキマダラについてもマダラヤドリバエによる寄生実験を行ったところ、前者 2 種はほとんど寄生を受けなかったのに対して、後者 2 種ではほぼすべての個体で寄生が成立した。

以上のように、本研究の結果、移動によって日本各地のさまざまなタイプの緑地生態系を利用するアサギマダラの季節生活環の成立に、マダラヤドリバエとの寄主-寄生者関係が強く関わってきたことが示された。また、アサギマダラの生活史戦略の成立に、生体防御コストの節約と光周性による卵巣発育の制御能力の獲得といった生理学的な背景も存在することが明らかになった。これらの成果は昆虫学や生態学などの基礎分野ばかりでなく、生物多様性保全などの緑地環境科学領域の発展に大きく寄与するものと考えられる。よって、本論文の審査ならびに学力確認の結果と併せて、申請者に対し、博士（緑地環境科学）の学位を授与することを適当と認める。