

マダラテントウ類のトレンチ行動について

中 野 進

(受付 2014年10月31日)

1. はじめに

食植性テントウムシのマダラテントウ類 (*Epilachninae*) は、幼虫期・成虫期とも植物の葉を摂食し、生活している。アジア産のマダラテントウでは、種ごとにウリ科、ナス科、キク科などその食草が決まっているが、その中でウリ科食のマダラテントウのほとんどの種は、葉を摂食する前に、円形あるいは半円状の切れ目を作り、その後切れ目の内部だけを食べるという変わった行動をとる。この行動はトレンチ行動 (*trenching behavior*) と呼ばれ、植物の持つ防衛物質 (食植性昆虫の摂食を阻害する物質) が食植性昆虫の摂食部位に流入するのを防ぐ働きがあると考えられている (図1)。マダラテントウ類以外にも、ガの幼虫やハマシがトレンチ行動をとる。また、トレンチ行動は、ウリ科のような師管液を持つものだけでなく、乳液や樹脂などを持つ植物でも確認されている。今回、マダラテントウ類のトレンチ行動を中心にこれまでの研究をまとめ、さらにトレンチ行動に関する未解決の問題について



図1 ウリ科野草にトレンチをつけるジュウニマダラテントウ (*Henosepilachna boisduvali*) 鹿児島県奄美大島

紹介する。

2. 植物の防衛システムと食植性昆虫の対抗戦略

食植性昆虫による植物の摂食は、植物の光合成能力や種子生産量、さらには生存率の低下をもたらす。このような昆虫による被食を回避するために、植物はその繁殖時期や若芽をつける時期を昆虫の出現時期からずらせたり、昆虫の必要とする窒素やリンの十分な量を持たず、昆虫と植物との間で栄養的なミスマッチを生じさせたりしている。また、硬く砕けにくい植物組織、葉の表面などに密生する細かい毛のトリコーム (trichome)、表層ワックスなどを持ち、昆虫による摂食、産卵、侵入を妨げる機械的防衛 (mechanical defense) を発達させているものもある (Price et al., 2011)。

さらに植物には化学的防衛 (chemical defense) というシステムを持つものもある。植物には生合成の過程で作られる数多くの二次代謝物質 (植物の成長や繁殖という一次代謝に、ほとんどあるいは全く機能的な役割を持たない代謝物質) が含まれているが、近年それらが単離され、食植者や病原体に対する防衛の役割を担っているという証拠が集まってきた。化学的防衛は二次代謝物質の機能的な役割により、毒 (アルカロイド、ピレトリン、カルデノライドなど) を持つ質的防衛 (qualitative defense) と、植物組織の消化を阻害する物質 (タンニン、樹脂、乳液、セルロース、リグニン、シリカなど) を持つ量的防衛 (quantitative defense) に分けられる。質的防衛物質は、ごく少量で多くの種類の昆虫に対して防衛効果があるが、解毒酵素を昆虫の側に獲得されやすいという欠点がある。量的防衛物質は高分子の化合物で、質的防衛物質のような毒性はないものの、成長率や産卵数に負の効果を与える。その反面少量では効果が期待できず、防衛のためには多くの量が必要とされている (大串, 1992; Price et al., 2011)。

また、二次代謝物を、植物体内における反応の仕方により分類し、植物組織内に常に存在している恒常的防衛 (constitutive defense) と食植者や病原体に攻撃された後に合成され、すでに存在している様々な管や細胞から放出される誘導防衛 (induced defense) に分ける場合もある (Tallamy, 1986; 大串, 1992; Price et al., 2011)。

一方、食植性昆虫も植物の多様な防衛に対する様々な生化学的あるいは行動的な対抗戦略を進化させてきた。具体的には解毒酵素による解毒化 (detoxification)、毒の排出 (excretion)、血リンパの形での無毒化や、毒が効果を発揮しない上皮や特別な腺や器官への取り込み (sequestration)、摂食前に葉脈を切断したり、トレンチを作り防衛物質の流入を防ぐ行動的不活性化 (behavioral deactivation) などあげることができる (Price et al., 2011)。

3. トレンチ行動を示す昆虫の科とその食草の科の関係

Dussourd and Denno (1991) は植物の葉にある摂食阻害物質を分泌する管構造（植物の科）と食植性昆虫の摂食行動の間に明確な対応関係があることを明らかにした。彼らの結果によると、葉脈を切る行動は樹枝状の管構造を持つ植物（ウルシ科、キョウチクトウ科、ガガイモ科、クワ科）でみられ、トレンチ行動は網目状の管構造を持つ植物（キク科、パパイヤ科、ウリ科）に存在する。その後 Dussourd (2009) は、トレンチ行動の観察される植物の科として、上記の3つの科の他に、サトイモ科、セリ科、クワ科、キョウチクトウ科、トウダイグサ科、キキョウ科を追加している（表1）。

表1 トレンチを作る食植性昆虫（Dussourd, 2009を一部抜粋して作成）

昆虫種	食草	生息地
鞘翅目		
ハムシ科		
<i>Aplosonyx</i> 属 2種	サトイモ科	ベトナム
<i>Aulacophora</i> 属 8種	ウリ科	アジア
テントウムシ科		
<i>Epilachna</i> 属* 12種	ウリ科	全世界
鱗翅目		
ヤガ科		
<i>Amphipyra tragopoginis</i>	キク科	アメリカ
<i>Anadevidia peponis</i>	ウリ科	日本
<i>Anagrapha falcifera</i>	セリ科, キク科	アメリカ
<i>Autographa californica</i>	キク科	アメリカ
<i>Autographa precatonis</i>	キク科, セリ科	アメリカ
<i>Chrysodeixis acuta</i>	クワ科	南アフリカ
<i>Enigmogramma basigera</i>	キキョウ科	アメリカ
<i>Megalographa biloba</i>	キク科	アメリカ
<i>Pseudoplusia includens</i>	ウリ科, キク科, クワ科	アメリカ
<i>Rachiplusia ou</i>	セリ科	アメリカ
<i>Trichoplusia ni</i>	キク科, セリ科, ウリ科	アメリカ
タテハチョウ科		
<i>Danaus</i> 属 4種	キョウチクトウ科	全世界
<i>Lycorea cleobaea</i>	クワ科, キョウチクトウ科	コスタリカ
<i>Parantica sita</i>	キョウチクトウ科	日本
スズメガ科		
<i>Erinnyis alope</i>	パパイヤ科	アメリカ
<i>Erinnyis ello</i>	トウダイグサ科	コスタリカ

* 90年代はアジアの *Henosepilachna* 属を *Epilachna* 属と区別せず、まとめて *Epilachna* 属として扱った時期があったので、この中には *Henosepilachna* 属と *Epilachna* 属の両方が含まれている。

一方、トレンチ行動は、鞘翅目のハムシ科（10種）とテントウムシ科（12種）、鱗翅目のヤガ科（11種）とタテハチョウ科（6種）、スズメガ科（2種）で観察され、その合計種数は2009年時点で41種となっている（表1）（Dussourd, 2009）。

4. アジア産のマダラテントウ類の食性とウリ科食の関係

アジア産のマダラテントウ類（*Epilachninae*）の大部分の種は、雌雄の交尾器の形態や交尾の際の精子移送の方法から *Henosepilachna* 属と *Epilachna* 属に二分され、*Epilachna* 属はさらに4つの種群（*Epilachna* (1) から *Epilachna* (4)）に分けられている（Katakura et al., 1994, 2001; Kobayashi et al., 2009）。*Henosepilachna* 属のマダラテントウの寄主植物で最も一般的なものはウリ科とナス科である（Kobayashi et al., 1998; Katakura et al., 2001）。一方 *Epilachna* 属は4つの種群ごとに、寄主植物がウリ科、キンボウゲ科、主にブドウ科、イラクサ科とまとまりをもっている（Kobayashi et al., 2009; Katakura et al., 1994, 2001）。したがって、アジアのマダラテントウ類でウリ科食は *Henosepilachna* 属の多くの種と *Epilachna* 属 (1) 種群の種となる（図2）。

5. ウリ科食テントウのトレンチ行動と寄主植物の関係

ウリ科植物を寄主植物とするマダラテントウは日本で4種（うち1種は主たる食草はナス科）、インドネシアでは少なくとも7種知られている（Katakura et al., 2001; 片倉, 2006）。表2はそれらアジア産のマダラテントウのうち、代表的な種の摂食行動をトレンチの有無との関係で整理したものである。アジア以外では北米（1種）、中米（4種）、南米（1種）、地中海地方（1種）、オーストラリア（1種）にもトレンチをつけるマダラテントウが生息している（Tallamy and McCloud, 1991; McCloud et al., 1995）。

日本やインドネシアで観察したところ、ミナミマダラテントウ（*H. pusillanima*）やジュウニマダラテントウ（*H. boisduvali*）などウリ科食のほとんどの種は、彼らの食草に通常必ずトレンチをつける（表2, 1a）。例外的にトレンチをつけないのは、栽培終了間際の枯れかけたキュウリ（*Cucumis sativus*）などを摂食する場合で、インドネシアではトレンチなしで食べているミナミマダラテントウを何度か観察したことがある（中野他, 未発表）。

一方、ウリ科食でありながらトレンチをつけないマダラテントウも数種いる（表2, 1b）。多くのウリ科食のマダラテントウが、自分の食草の他に、室内の飼育条件下でカボチャ（*Cucurbita moschata*）やキュウリ（*Cucumis sativus*）の葉をよく摂食するのに対して、ニガウリ（*Momordica charantia*）の害虫として有名な *H. septima* は、自然状態では自分の食

表2 マダラテントウ類とトレンチ行動の関係

マダラテントウ	寄主または摂食植物	観察場所	トレンチの有無	出典
1. ウリ科食のマダラテントウ				
1a) トレンチを常に作って摂食するグループ <i>Henosepilachna pusillanima</i> ¹⁾	<i>Benincasa hispida</i> <i>Cucumis sativus</i> <i>Luffia acutangula</i>	パダン市, スマトラ パダン市, スマトラ パダン市, スマトラ	有 有 有	Tallamy and McCloud (1991) Tallamy and McCloud (1991) Tallamy and McCloud (1991)
<i>H. boisduvali</i>	<i>Diplocyclos palmatus</i> <i>Trichosanthes miyagii</i>	石垣市, 沖縄 奄美市, 鹿児島	有 有	Abe and Matsuda (2005) 中野他未発表
1b) トレンチを作らずに摂食するグループ				
<i>H. septima</i>	<i>Momordica charantia</i>	パダン市, スマトラ	無	Tallamy and McCloud (1991)
<i>H. wissmanni</i>	<i>Momordica cochinchinensis</i>	スラウエン	無	片倉 (2006)
<i>H. bachthaiensis</i>	<i>Momordica cochinchinensis</i>	バトナム	無	片倉 (2006)
1c) 食草によりトレンチを作る場合と作らない場合の切り替えを行うグループ <i>Epilachna admirabilis</i>	<i>Schizopepon bryoniaefolius</i> <i>Trichosanthes cucumeroides</i> <i>Trichosanthes kirilowii</i> <i>Sicyos angulatus</i>	札幌市, 北海道 世田谷区, 東京 世田谷区, 東京 横浜市, 神奈川県	有 有 有 有	片倉 (1988) 竹内・田村 (1994) 竹内・田村 (1994) 池本・佐藤 (2004b)
<i>H. pytho</i> ²⁾	<i>Gynostemma pentaphyllum</i> <i>Sechium edule</i> <i>Gynostemma pentaphyllum</i>	札幌市, 北海道 パダン市, スマトラ パダン市, スマトラ	無 有 無	Tallamy and McCloud (1991) Tallamy and McCloud (1991) 中野他未発表
2. 非ウリ科食のマダラテントウ				
2a) トレンチを作って摂食するグループ <i>H. dieket</i> ³⁾	<i>Cucurbita moschata</i> <i>Cucumis sativus</i>	室内実験 室内実験	有 有	中野他未発表 中野他未発表
2b) トレンチを作らずに摂食するグループ <i>H. vigintioctopunctata</i> ⁴⁾ <i>H. vigintioctomaculata</i> ⁵⁾ <i>H. pustulosa</i> ⁴⁾	<i>Sicyos angulatus</i> <i>Schizopepon bryoniaefolius</i> <i>Schizopepon bryoniaefolius</i>	広島市, 広島 札幌市, 北海道 札幌市, 北海道	無 無 無	中野他未発表 片倉 (1988) Katakura (1976), 星川, 細貝私信

1) Tallamy and McCloud (1991) の Table 1 では *Epilachna dodecastigma*, 2) Tallamy and McCloud (1991) の Table 1 では *Epilachna* sp. 1

3) 切り取った葉を与え, 実験室で観察。トレンチをつくるのはシソ科 (*Leucas* 属, *Coleus* 属) 依存集団で, キク科 (*Mikania*) 依存集団は作らない。

4) 野外における食草不足時の一時的利用。5) 通常 *H. vigintioctomaculata* はナス科食であることと, 札幌の集団はナス科依存集団食もミヤマニガウリを食べるため, 2b) に配置したが, ミヤマニガウリ依存集団のみを取り出せば, 1b) に入る。

草しか食べず (Katakura et al., 1988; Nakano and Abbas, 1994), 摂食時にはトレンチをつけない (Tallamy and McCloud, 1991; 片倉, 2006)。片倉 (2006) は, ニガウリと同じツルレイシ属 (*Momordica*) の *M. cochinchinensis* を食草としている大型のマダラテントウの *H. wissmanni* と *H. bacthaiensis* をインドネシアとベトナムで観察し, トレンチなしで摂食すると報告している。

ウリ科食のマダラテントウにはさらに, 食草によってトレンチをつけたり, つけなかったり切り替えを行う種がいる (表 2, 1c)。日本のトホシテントウ (*Epilachna admirabilis*) やインドネシアの *H. pytho* は, アマチャズル (*Gynostemma pentaphyllum*) を食べる時はトレンチを作らず, ミヤマニガウリ (*Schizopepon bryoniaefolius*), アレチウリ (*Sicyos angulatus*), カラスウリ類 (*Trichosanthes* spp.) などを食べる時はトレンチを作る (片倉, 1988, 2006; Tallamy and McCloud, 1991; McCloud et al., 1995; 竹内・田村, 1994; 池本・佐藤, 2004b; 中野他, 未発表)。

6. 非ウリ科食テントウのウリ科植物摂食能力とトレンチ行動

ウリ科食以外のマダラテントウがウリ科植物を食害する場合があるが, この時はどのような食べ方をするのだろうか。オオニジュウヤホシテントウ (*H. vigintioctomaculata*) やニジュウヤホシテントウ (*H. vigintioctopunctata*) は有名なナス科作物害虫であり, 通常はジャガイモ (*Solanum tuberosum*) やナス (*S. melongena*) などの作物を食害する (片倉, 1988)。しかし, 札幌近郊には, ウリ科のミヤマニガウリ (*Schizopepon bryoniaefolius*) で世代を繰り返すオオニジュウヤホシテントウの集団があり (Katakura, 1975), トレンチを作らずに摂食している (表 2, 2b) (片倉, 1988, 2006; Tallamy and McCloud, 1991)。また広島では, ニジュウヤホシテントウがトレンチをつけずにアレチウリ (*Sicyos angulatus*) を食害していた (中野, 未発表)。ただし, 広島のニジュウヤホシテントウの場合, 札幌のオオニジュウヤホシテントウのように世代を重ねてはおらず, 本来の食草がなくなった時期の一時的な食害と考えられる。秋の一時的なウリ科利用はキク科食のエゾアザミテントウ (*H. pustulosa*) でも観察されており (Katakura, 1976), 札幌ではミヤマニガウリがトレンチを付けずに食害されている (星川, 私信; 細貝, 未発表)。

アレチウリは北米原産の特定外来生物であり, 河川敷などで群落を作るが (清水他, 2001), ウリ科食のマダラテントウ類の飼育に好適な食草である (Nakano and Katakura, 1999)。トホシテントウ (*E. admirabilis*) は野外でアレチウリにトレンチをつけて摂食し (池本・佐藤, 2004b), ミナミマダラテントウ (*H. pusillanma*) も実験条件下でアレチウリを与えると, きれいなトレンチを描いて摂食する (中野, 未発表)。したがって, 非ウリ科食の

オオニジュウヤホシテントウ、エゾアザミテントウ、ニジュウヤホシテントウは、ウリ科食のマダラテントウ類がトレンチをつけて食べるミヤマニガウリやアレチウリの葉を、トレンチなしで食べることが出来るのである。

さらに最近、インドネシアの *H. diekei* (最近まで *E. sp. 3* とされていた種) が、実験条件下でトレンチを作ることが判明した。*H. diekei* にはキク科植物 (*Mikania micrantha*) とシソ科植物 (*Leucas lavandulifolia* や *Coleus sp.*) を利用する集団があり (Katakura et al., 2001; Fujiyama et al., 2001; Kahono et al., 2002), 最近は host race の好例として研究が進んでいる (Matsubayashi et al., 2011; Fujiyama et al., 2013)。キク科依存集団とシソ科依存集団の成虫にキュウリやカボチャを与えると、シソ科依存集団の中にこれらウリ科植物を摂食する個体があり、一方のキク科依存集団は摂食しなかった。さらにシソ科食の1齢幼虫をウリ科植物で飼育し続けると、一部の個体は成虫にまで達した (中野他, 未発表)。

5と6の結果から、ウリ科食のマダラテントウの中には1) トレンチをつける多くの種と、つけずに摂食する少数の種があり、トレンチをつけずに食害される食草は2種の *Momordica* と *Gynostemma* に限定されること、また、2) 同じ植物 (*Schizopepon* と *Sicyos*) に対して、トレンチをつけて食べる、ウリ科を寄主植物とする種と、トレンチをつけずに食べる、ウリ科以外の植物を寄主とする種がいることが判明した。ではこの2点はどのように説明されているだろうか。トレンチ行動の研究の流れを見ながら考えてみたい。

7. マダラテントウ類のトレンチ行動の研究史

① Carroll and Hoffman (1980)

マダラテントウ類のトレンチ研究は、この研究から始まった。メキシコ産のマダラテントウ (*E. tredecimnotata*) とハムシ (*Acalymma vittata*) にカボチャ (*Cucurbita moschata*) の葉を与え摂食量を比較した。与えた葉は、ヤスリで傷をつけた直後の葉、傷つけから20分後、40分後の葉の3種類である。その結果、マダラテントウは傷つけた直後の葉に誘引されるのに対して、ハムシの方は傷つけてから40分後の葉に誘引された。また、野外で摂食行動を観察すると、マダラテントウは一度トレンチをつけて摂食すると成虫の場合は6.4 m、幼虫も2 m離れた場所で次の摂食を行うことが判明した。ウリ科植物含まれるククルビタシンが、マダラテントウには摂食阻害物質として働き、ハムシには摂食刺激物質として働くことから、筆者らは、40分で傷つけた場所にククルビタシンが移動してくると推定した。トレンチ行動は植物の防衛誘導に対する食植昆虫の適応的な行動と捉えた。ただし、この研究でククルビタシンの植物体内の移動や濃度変化は調べられておらず、ハムシの摂食行動をもって、摂食阻害物質のククルビタシンが到達したと推定している。

② Tallamy (1985)

Tallamyらはズッキーニ (*Cucurbita pepo*) の葉を使い、北米のマダラテントウ (*E. borealis*) とハムシ (*Diabrotica undecimpunctata*) の組み合わせで、精力的な研究を行った。まず、ククルビタシン B と D の濃度を、機械的に傷つけられた葉と無傷の葉 (コントロール) で比較し、無傷の葉で濃度が低くなることを示した。次に傷つけた葉から切り取ったディスクとコントロールのディスクをマダラテントウに選ばせると、コントロールの葉がより多く食べられた。さらに、幼虫の繁殖期までの生存率と雌の適応値 (雌の体重、最初の繁殖までの期間、産卵期間の長さ、産卵数) を上記の2種類の葉を使って比較すると、コントロールの葉で飼育した方がいずれにおいても高くなることを示した。またマダラテントウとハムシの間の関係に関しては、トレンチの内と外の葉を切り出し、両者に与え摂食面積を比較するという方法で調べた。その結果、ククルビタシンに誘引されるハムシはトレンチの外側をより多く摂食し、ククルビタシンがマイナスに作用すると考えられるマダラテントウでは、トレンチの内側をより多く摂食した。これらの結果は摂食阻害物質の流入をマダラテントウがトレンチにより防いでいることを示し、①の Carroll and Hoffman (1980) の推論を支持している。

③ Tallamy (1986)

レビューの論文で、①、②の引用部分が多い。1) ズッキーニ (*Cucurbita pepo*) の2品種とカボチャ属の1種 (*C. andreana*) から人為的に切り取った葉を *E. borealis* に与えると、ククルビタシンの含有量の高いものではトレンチを作り、低いものでは作らないという切り替えが行われる。2) しかし、自然の状態で生育している葉では、ククルビタシンの含有量が少ないものでもトレンチ行動が誘発される。3) 1枚の葉上に幼虫が複数個体いる場合、一頭がトレンチ行動をとると、そこへ他個体が誘引される等が新しい点である。

④ Tallamy and Krischik (1989)

②に続き Tallamy らはさらに13種のカボチャ属 (*Cucurbita*) の植物で、5種のククルビタシンとグリコシンの濃度を測定した。同じ植物種であっても、葉より根や果実の方がククルビタシンの濃度がより高く、また生息環境の乾燥の程度や土壌の栄養状況によっても、その濃度が変化する場合があることを示した。これはククルビタシンの濃度が、食植昆虫の防衛との関係だけで決定されるものでないこと (非防衛説) を示したものである。しかし、ククルビタシンを持つことにより、カボチャ属の植物はマダラテントウの摂食を抑えることができ、一方でハムシは誘引してしまう。従って、カボチャ属の植物は、テントウムシの食害抑制とハムシの誘引という相反する力に対応し、両方からの摂食を抑えること (防衛説) も

ククルビタシンの濃度変異に関係していると考察している。これまで、誘導防衛だけで説明してきたククルビタシンの濃度変異に対して、非生物的な要因分析も加わった分、この論文は歯切れの悪いものになっている。

⑤ Tallamy and McCloud (1991)

レビューの論文であり、⑦の内容と重複する。世界中のマダラテントウで、ウリ科植物にトレンチを作る種と作らない種がいることを明示した。また、トレンチを作る種と作らない種で、口器の大あごの形態が異なる可能性があることを示したが、トレンチの切り替えを行うトホシテントウや *H. pytho* の行動 (表 2, 1c) を考えると、議論に無理がある。

⑥ Dussourd and Denno (1991)

この論文は多様な分泌管の構造をもつ植物上に生息する33種の昆虫を調べ、植物の防衛システムに対する食植性昆虫の対抗戦略は、葉脈の切断、トレンチ行動、そのどちらでもないものの3種類にタイプ分けできることを示した。食植性昆虫の上記の3種類の行動と分泌管の形態の間に正確な対応関係があり、トレンチは網状の分泌管をもつ植物 (乳液の導管を持つキク科とパパイア科、分泌物を滲出する師管を持つウリ科) で観察された。その結果、寄主植物の分類、二次代謝物、分泌管のタイプが異なる場合でも、同じ分泌管の構造を持つ植物上で昆虫は同じ行動を示し、葉脈の切断やトレンチ行動は収斂により多くの系統の中で繰り返し進化したと結論づけている。彼らは、1) マダラテントウの *E. borealis* とヤガの *Trichoplusia ni* は苦さ (ククルビタシン) を持たない植物種においてもトレンチを作り、2) ヤガ

表 3 様々なウリ科植物の師管液の粘着性と膨圧の指標 (±標準誤差)。(McCloud, Tallamy and Halweish, 1995 の表 5 をもとに作成)

寄主植物	粘着性	葉の膨圧	トレンチの有無
<i>Cucurbita moschata</i>	0.72 ± 0.08	20,551 ± 7,878	有
<i>C. texana</i>	0.68 ± 0.25	22,615 ± 1,191	有
<i>C. pepo</i>	0.62 ± 0.25	12,562 ± 2,106	有
<i>C. mixta</i>	1.60 ± 0	44,054 ± 4,705	有
<i>C. andreana</i>	1.28 ± 0.20	20,571 ± 2,520	有
<i>C. mixima</i>	1.28 ± 0.20	38,410 ± 3,120	有
<i>C. okeechobeensis</i>	1.6 ± 0	36,189 ± 6,676	有
<i>Cucumis sativus</i>	0.96 ± 0.16	23,646 ± 2,118	有
<i>Sicyos angulatus</i>	1.12 ± 0.20	29,162 ± 3,404	有
<i>Momordica charantia</i>	—	384 ± 78	無
<i>Gynostemma pentaphyllum</i>	—	784 ± 162	無

の場合は苦くない師管液を昆虫の口器に置いただけでトレンチ行動が誘発され、3) この粘液は空気ふれるとすぐ固まることを示した。これらの結果は、これまでのククルビタシン説が再検討されねばならず、変わってトレンチの有無が師管液に関係することを示したことになる。

⑦ McCloud, Tallamy, and Halaweish (1995)

師管液がトレンチの有無に関係するという⑥の結果を受け、McCloudらは *Cucurbita texana* の師管液をマダラテントウ (*E. borealis*) の口器につけるという実験を行った。その結果、*E. borealis* は師管液を取り除くための身づくろいに多大の時間を要し、完全に取り除けない場合は死に至った。さらにトレンチの形成には、葉の膨圧（師管液の流出圧）や師管液の粘性が関連していることを示した（表3）。彼らの結果によるとトレンチが形成されていないニガウリ (*Momordica charantia*) とアマチャズル (*Gynostemma pentaphyllum*) は、トレンチが作られる植物に比べて、膨圧が2桁低い値になるという共通点がある。またこの2種の寄主植物で、師管液の粘性は測定されていないが、葉脈を切断した際、粘液がほとんど出てこなかったことが記されている。

8. トレンチ誘導物質の問題点

以上の結果をまとめる。6で書いた一番目の問題であるトレンチ行動の有無は、当初考えられていた、ウリ科植物の葉に含まれるククルビタシンの含有量によるのではなく、葉の膨圧と師管液の粘性により決定されていることが判明した（Tallamy and McCloud, 1991; McCloud et al., 1995）。しかし、彼らが膨圧と師管液の粘性を調べた11種の植物のうち、トレンチを作らない植物は、アマチャズル (*Gynostemma pentaphyllum*) とニガウリ (*Momordica charantia*) だけである（表3）。さらに「葉の膨圧と師管液の粘性説」を確実にするには、トレンチを作る種と作らない種の両方が摂食するミヤマニガウリ (*Schizopepon bryoniaefolius*) や、茎も太くしっかりしたつる性植物であり、膨圧が低そうには見えないツルレイシ属の *Momordica cochinchinensis* のデータが必要である。

さらにアマチャズルに関しては、インドネシアの西スマトラ州で2度、トレンチのついた葉を採集したことがある（中野他、未発表）。昆虫は採集されなかったが、トレンチの形状はまさしくマダラテントウによるものであった。西スマトラ州でアマチャズルを利用する種として現在まで *H. pytho* と *E. alternans* の2種が確認されているが（Katakura et al, 2001）、この2種以外の種の存在も含めて、さらなる野外観察が必要である。

また、Tallamy and McCloud (1991) はカボチャ属の2種 (*Cucurbita andreana* と *C.*

texana) の葉を切り取り、切断からの経過時間を操作して異なる膨圧の葉を準備し、*E. borealis* のトレンチ行動の発現との関係を明らかにした。これは精巧な実験であるが、人工的に切断した葉は生きている葉と微妙に異なる点があるため (Dussourd, 2003),むしろカボチャやキュウリなどの作物やウリ科の野草の同一の株を利用し、作物の伸び盛りの時期と収穫後の時期、あるいは春と秋に膨圧と粘性の測定をし、トレンチ作成との関係を観察する必要があるだろう。

2番目の同一の植物を摂食する場合、トレンチを作る種と作らない種がある点については、何も言及がなされていない。これは、研究の進んだ北米にその材料がなかったためであろう。この点に関しては、以下のアジアと北米のウリ科食のハムシの比較が何等かの示唆をあたえるかもしれない。

Luperini 族のハムシは新世界に分布する Diabroticina と旧世界に分布する Aulacophorina に分けられるが、多くの種がウリ科食として知られている (Metcalf, 1986; Metcalf and Lampman, 1989)。Carroll and Hoffman (1980) や Tallamy (1985) がマダラテントウとの比較で使った *Diabrotica* や *Acalymma* は Diabroticina に属し、トレンチを作らない。一方、アジアの Aulacophorina に属するウリハムシでは、トレンチが普通に作られる (Schaefer, 1987; Nishida et al., 1992; Kong et al., 2004)。アジア産のウリハムシの仲間ニガウリ (*Momordica charantia*) を食べるものは見つかっていないようだが、その他のトレンチを作る寄主植物と作らない寄主植物のグループ分けは、今回のマダラテントウの結果とよく一致している (中野他, 未発表)。したがって、Tallamy and McCloud (1991) の用語を借りれば、Diabroticina のハムシは植物の防衛物質に対し生理的に適応し、Aulacophorina は生態的 (行動的) 適応していると言える。さらに *H. septima*, *H. wissmanni*, *H. bachtaiensis*, *H. vigintioctomaculata* は北米の Diabroticina と同様の植物の防衛物質に対する生理的な適応の仕組みを獲得しているのではないだろうか。

9. トレンチ行動の未解明な項目

最近の他の昆虫で行われているトレンチ行動に関する研究を見ると、マダラテントウ類についても、さらに以下の3つの点の解明が必要であるといえよう。

ア) マダラテントウの発育にともなうトレンチ行動の発現

ウリ科食のマダラテントウは、孵化直後からトレンチを作成するわけではない。インドネシアのミナミマダラテントウ (*Henosepilachna pusillanima*) や *H. pytho* の1齢幼虫は、カラスウリ類の食草 (*Trichosanthes* sp.) をトレンチをつけず摂食し、2齢以降の幼虫と成虫

はトレンチをつけて摂食していた（中野他，未発表）。日本のカラスウリを摂食するトホシテントウ (*E. admirabilis*) や北米の *E. borealis* でも，1 齢幼虫ではトレンチを作れないが，2 齢幼虫以降であればトレンチを作ることが観察されている（竹内，私信；Dussourd, 1999）。

ではなぜ，1 齢幼虫はトレンチをつけないので摂食できるのか。マダラテントウ類ではないのだが，ヒトリガ科の 2 種 (*Euchaetes egle* と *Syntomeida epilais*)，ヤガ科の 4 種 (*Anadevidia peponis*, *Anagrapha falcifera*, *Autographa biloba*, *Trichoplusia ni*)，メイガ科の 1 種 (*Saucrobotys futilalis*) でも，若齢幼虫はトレンチを付けなかったり，葉脈を切らずに摂食し，老熟幼虫でこれらの行動が現れ，マダラテントウと同様の結果が示されている（Dussourd and Denno, 1991；竹内・田村，1993）。Dussourd と Denno (1991) はこの若齢幼虫の行動を，多くの若齢幼虫が集合し，繰り返し分泌管に損傷を与えることで，植物の防衛反応が弱まり，滲出液も多数の個体にかかるため，効果が弱くなると説明している。では 1 齢幼虫による，繰り返し損傷による説明はマダラテントウにも可能であろうか。

アジアのマダラテントウの *Henosepilachna* 属と *Epilachna* 属は産卵様式が大きく異なる。*Henosepilachna* 属のマダラテントウは 10–30 個の卵を卵塊状に葉の裏に産卵するのに対し，ウリ科食の *Epilachna* (1) のグループは，食草の巻きひげの中に卵を一個一個生みつける（片倉，1988; Nakano et al., 2001）。卵塊から同時期に孵化し多数の幼虫が近い場所で摂食する *Henosepilachna pusillanima*（ミマダラテントウ）や *H. pytho* には，多数個体の繰り返し損傷説はよくあてはまると考えられる。一方，日本のトホシテントウ (*Epilachna admirabilis*) やインドネシアの *E. alternans* は巻きひげから葉に移動して摂食をしなければならず，*Henosepilachna* 属のマダラテントウより分散した形，あるいはより少数個体で最初の摂食を始めると考えられる。「多数個体による繰り返し損傷説」の正しさを調べるには，*Henosepilachna* 属と *Epilachna* 属の両方の孵化したばかりの 1 齢幼虫を，密度を変えて食草上に放し，トレンチ行動の有無を観察し，また野外で各種のウリ科食マダラテントウの 1 齢幼虫の摂食行動を調査する必要がある。

イ) トレンチの形成場所の齢期による変化

トレンチを作り始める生育時期の他に，形成される場所もマダラテントウ類の発育段階によって変化する。清水 (1992) はトホシテントウのトレンチ行動をキカラスウリ (*Trichosanthes kirilowii*) 上で観察し，幼虫は小さな環状のトレンチをつけるが，終齢幼虫と成虫は周辺部から大きい環状のトレンチをつけ始め，最後には葉の周辺部にたどりつき，結果的に半円状のトレンチを作成すると報告している。

トレンチ部位の幼虫齢期の進行に伴う変化は，ガのウリキンウワバ (*Anadevidia peponis*) 幼虫で詳細な研究がなされている。竹内・田村 (1993) はキカラスウリ (*Trichosanthes*

kirilowii), カラスウリ (*T. cucumeroides*), カボチャ (*Cucurbita moxima* と *Cucurbita moschata* の交配種) 上につけられるウリキンウワバのトレンチを観察し, 1 齢幼虫ではトレンチはつけられないが, 2 齢幼虫以降, 葉の周辺部に作られ, 齢が進むにつれて, 葉脈基部のトレンチの割合が増加することを明らかにした。トレンチの作られる場所の変化については, 摂食量の多い終齢幼虫が, 葉縁に小さいトレンチをいくつも作るより, 葉脈基部を切断して, 師管液の流入を断つ方が効果的であるためと説明している。発生段階が進むにつれて葉縁にトレンチを作るトホシテントウと, 次第に葉の中心部に向かうウリキンウワバはちょうど逆方向である。この違いがなぜ生じるのかという点を解明することも必要である。

ウ) マダラテントウ類の系統とトレンチ行動の関係 (図 2)

アジア産の12種のマダラテントウの分子系統の解析結果によると, *Henosepilachna* 属の祖

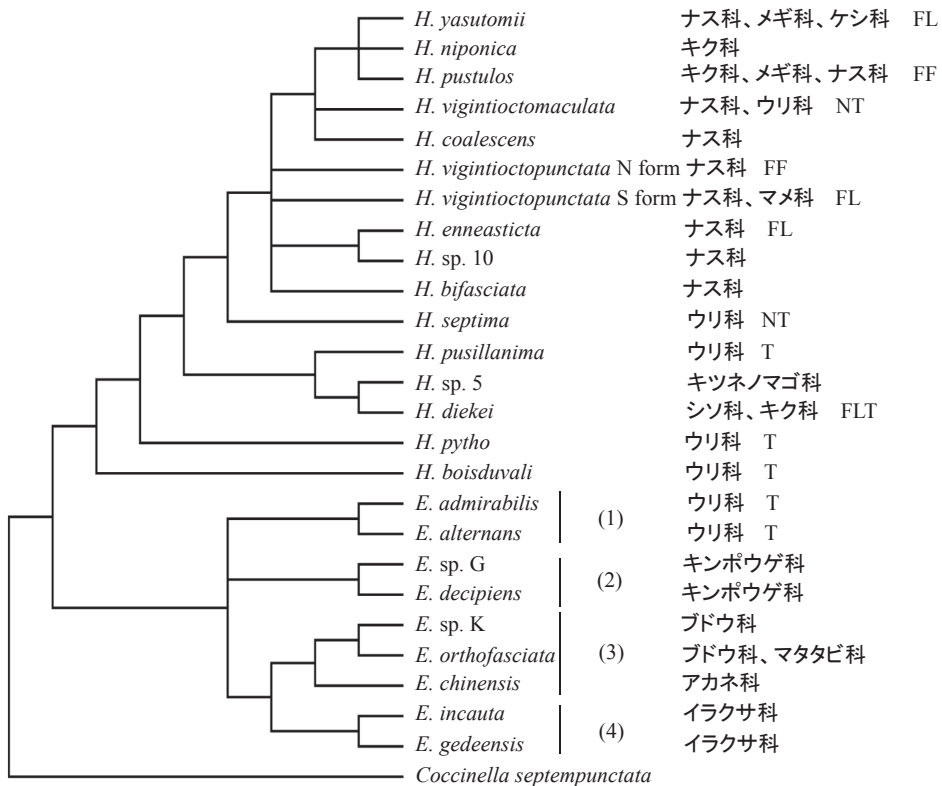


図 2 アジア産マダラテントウ25種の寄主植物とトレンチ行動の関係

Kobayashi et al. (2009) の図 2 をもとに, ブートストラップ値を省略して作成。(1)~(4) は Katakura et al. (2001) による *Epilachna* の種群。T: トレンチを作り摂食, NT: トレンチを作らずに摂食。FF: 野外でウリ科を一時的利用。トレンチ無し。FL: 室内におけるウリ科による飼育可能。トレンチ無し。FLT: 室内におけるウリ科による飼育可能。トレンチ有。

先種はウリ科食であり、その後キク科とナス科の二方向へ寄主転換したと考えられている (Kobayashi et al., 1998)。6でも述べたように、*H. diekei*には *Mikania micrantha* を利用するキク科依存集団と、*Leucas lavandulifolia* や *Coleos* sp. を利用しているシソ科依存集団がある (Katakura et al., 2001)。三つの食草の内、*Coleus* については分からないものの、*Mikania micrantha* は南米原産で、1951年にインドネシアに入り (Ipor and Sutarno, 1997)、*Leucas lavandulifolia* はアジア起源と考えられている (Bean, 2004)。そのため、インドネシアにおける *H. diekei* の食草に関しては、*Leucas* の方が *Mikania* より古くから使用されていただろうと推定されている (Matsubayashi et al., 2011; Fujiyama et al., 2013)。この推定によると 1) キク科依存集団ではウリ科の摂食能力が失われており、トレンチも形成されないが、2) シソ科依存集団では、ウリ科を摂食する能力があり、トレンチも作られるという結果は、ウリ科食という祖先の形質が一方にだけ残っていることを示す。食草転換に伴いトレンチ行動がどう伝わるのかという点でも興味深い。今後 *H. diekei* に最も近い *H. sp. 5* でウリ科摂食能力やトレンチの作成能力を調べることも必要であろう。

一方、すでにナス科に移ったグループの中にもトレンチは作らないものの、様々な程度で、祖先種の痕跡とみられるウリ科食の食性を残している。札幌のオオニジュウヤホシテントウ (*H. vigintioctomaculata*) はウリ科のミヤマニガウリを寄主植物としている (片倉, 1988, 2006; Tallamy and McCloud, 1991)。広島のおオニジュウヤホシテントウや札幌のエゾアマミテントウ (*H. pustulosa*) も一時的利用であるがアレチウリ (*Sicyos angulatus*) とミヤマニガウリ (*Schizopepon bryoniaefolius*) を各々摂食する (中野他, 未発表; Katakura, 1976; 星川私信, 細貝私信)。インドネシアのナス科食の代表的な種である *H. vigintioctopunctata* と *H. enneacticta* の1齢幼虫に、飼育条件下でキュウリの葉を与えると、15%程度は2齢幼虫にまで進むことができる (Nakano and Abbas, 1994)。さらに *H. enneacticta* の場合は2齢に進んだ後も飼育を続けると多数の個体が成虫にまで達した (中野未発表)。日本のルイヨウマダラテントウ (*H. yasutomii*) はメギ科、ケシ科、ナス科など様々な科の植物を寄主植物として利用しているが (片倉, 1988)、ナス科のジャガイモ依存集団にキュウリ (*Cucumis sativus*) やマクワウリ (*Cucumis melo*) を与えると、それぞれ12%と8%の個体は羽化まで進む (池本・佐藤, 2004a)。

ウリ科食でも他と異なるのが、ツルレイシ属 (*Momordica*) 食でトレンチを全く作らない3種のマダラテントウ (*H. septima*, *H. wissmanni*, *H. bracthaiensis*) である。この3種は分子系統解析によると単系統群になり、食草との間に共進化的な関係があるという (片倉, 2006)。*H. wissmanni* の1齢幼虫や成虫はカボチャの葉は摂食せず、まだ同属の食草のニガウリもほとんど摂食しなかった (中野他, 未発表) ので、これらの種は同属の植物であっても、自分の食草しか食べない単食性である可能性がある。食性の幅とトレンチ行動の有無の

関係 (Dussourd, 2009) から興味深いグループと言える。

10. 終わりに

マダラテントウ類のトレンチの行動的研究は McCloud, Tallamy and Halaweish (1995) が出来からほとんど進んでいないが, Dussourd らの研究を始め, 鱗翅目では最近も新発見が続いている。今回全く触れなかったがマダラテントウ類のトレンチ行動のコストについてはデータが少なく, 今後野外の網室等を利用した行動観察でトレンチ作成に要する時間, 一日に作るトレンチ数などを調べてゆく必要がありそうだ。最近研究が進んでいる植物の分泌管の構造や物質輸送の仕組み, ウリを利用する *Luperini* 族のハムシ類の研究の進展について, さらにまとめたいと考えている。

謝 辞

小林憲生氏 (埼玉県立大学) に札幌のオオニジュウヤホシテントウの食性および食性転換について解説していただき, さらに図 2 のもととなる図を提供していただいた。片倉晴雄氏 (北海道大学) にはインドネシアのマダラテントウの分類と食草の最新情報をご教示いただいた。竹内将俊氏 (東京農業大学短期大学部) には, トホシテントウのトレンチ行動および産卵行動についての情報をいただいた。20年近く前になるが, 星川和夫氏と細貝正氏にはエゾアザミテントウがミヤマニガウリをトレンチを作らずに利用していることを教えていただき, 今回の表に使わせていただいた。感謝申し上げる次第である。本研究は基盤研究 (A) (18207005) 「食植性昆虫の種分化: 食草転換が生殖隔離におよぼす多面的影響の評価」(研究代表者 片倉晴雄) の研究成果の一部である。

参 考 文 献

- Abe, M. and Matsuda, K. (2005) Chemical factors influencing the feeding preference of three *Aulacophora* leaf beetle species (Coleoptera: Chrysomelidae). *Appl. Entomol. Zool.* 40(1): 161–168.
- Bean, A. R. (2004) Notes on *Leucas* R. Br. (Lamiaceae) in Australia. *Australian Systematic Botany Society Newsletter* 118: 2–4.
- Carroll, C. R. and Hoffman, C. A. (1980) Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science* 209: 414–416.
- Dussourd, D. E. (1999) Behavioral sabotage of plant defense: do vein cuts and trenches reduce insect exposure to exudate? *J. Insect Behav.* 12(4): 501–515.
- Dussourd, D. E. (2003) Chemical stimulants of leaf-trenching by cabbage loopers: natural products, neurotransmitters, insecticides, and drugs. *J. Chem. Ecol.* 29(9): 2023–2047.
- Dussourd, D. E. (2009) Do canal-cutting behaviours facilitate hot-range expansion by insect herbivores? *Biol.*

- J. Linnean Soc. 96: 715–731.
- Dussourd, D. E. and Denno, R. F. (1991) Deactivation of plant defense: Correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology* 72(4): 1383–1396.
- Fujiyama, N., Ueno, H., Kahono, S., and Katakura, H. (2001) Preliminary experiments on adult food preference of the Indonesian phytophagous ladybird beetle, *Epilachna* sp. aff. *emarginata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomol. Sci.* 4: 35–37.
- Fujiyama, N., Ueno, H., Kahono, S., Hartini, S., Matsubayashi, K. W., Kobayashi, N., and Katakura, H. (2013) Distribution and differentiation of *Henosepilachna diekei* (Coleoptera: Coccinellidae) on two host-plant species across Java, Indonesia. *Ann. Entomol. Soc. America* 106(6): 1–12.
- 池本 始, 佐藤仁彦 (2004a) 東京西郊型エビラクナの食性. *New Entomol.* 53(1, 2): 1–5.
- 池本 始, 佐藤仁彦 (2004b) トホシテントウの摂食植物としてのアレチウリ. *New Entomol.* 53(1, 2): 29.
- Ipor, I. B. and Sutarno, H. (1997) *Mikania* Willd. In Hanum, F. and van der Maesen, L. J. G. (eds). *Plant Resources of South-East Asia No. 11 Auxiliary plants*. pp. 194–196. Backhuys Publ. Leiden, the Netherland.
- Kahono, S., Pujiastuti, L. E., Fujiyama, N., Nakano, S., and Katakura, H. (2002) Food preference of some populations of a ladybird beetle *Epilachna* sp. aff. *emarginata* (Coleoptera; Coccinellidae; Epilachninae). *Berita Biologi* 6: 481–485.
- Katakura, H. (1975) *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae) as a native host plant for *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Hokkaido. *Appl. Ent. Zool.* 10(2): 103–107.
- Katakura, H. (1976) Phenology of two sympatric phytophagous ladybirds of *Henosepilachna vigintioctomaculata* complex in and near Sapporo, northern Japan (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 20(3): 313–328.
- 片倉晴雄 (1988) 『日本の昆虫⑩オオニジュウヤホシテントウ』文一総合出版, 160pp, 東京.
- 片倉晴雄 (2006) 個性豊かなマダラテントウ, 丸山宗利編著『森と水辺の甲虫誌』, pp. 235–253. 東海大学出版会, 東京.
- Katakura, H., Abbas, I., Nakamura, K., and Sasaji, H. (1988) Records of epilachnine crop pests (Coleoptera, Coccinellidae) in Sumatra Barat, Sumatra, Indonesia. *Kontyu* 56: 281–297.
- Katakura, H., Nakano, S., Hosogai, T., and Kahono, S. (1994) Female internal reproductive organs, modes of sperm transfer, and phylogeny of Asian Epilachninae (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Nat. Hist.* 28: 577–583.
- Katakura, H., Nakano, S., Kahono, S., Abbas, I., and Nakamura, K. (2001) Epilachnine ladybird beetles (Coleoptera, Coccinellidae) of Sumatra and Java. *Tropics* 10(3): 325–352.
- Kobayashi, N., Tamura, K., Aotsuka, T., and Katakura, H. (1998) Molecular phylogeny of twelve Asian species of Epilachnine ladybird beetles (Coleoptera, Coccinellidae) with notes on the direction of host shifts. *Zool. Sci.* 15: 147–151.
- Kobayashi, N., Ohta, Y., Katoh, T., Kahono, S., Hartini, S., and Katakura, H. (2009) Molecular phylogenetic analysis of three groups of Asian epilachnine ladybird beetles recognized by the female internal reproductive organs and modes of sperm transfer. *J. Nat. Hist.* 43(3): 1637–1649.
- Kong, C., Liang, W., Yang, X., Zhang, M., and Hu, F. (2004) Mechanism of *Aulacophora femoralis chinensis* Weise feeding behavior and chemical response of host *Cucumis sativus* L. *Chinese Sci. Bull.* 49(14): 1485–1489.
- Matsubayashi, K. W., Kahono, S., and Katakura, H. (2011) Divergent host plant specialization as the critical driving force in speciation between populations of a phytophagous ladybird beetle. *J. Evol. Biol.* 24(7): 1421–1432.
- McCloud, E. S., Tallamy, D. W., and Halaweish, F. T. (1995) Squash beetle trenching behaviour: avoidance of cucurbitacin induction or mucilaginous plant sap? *Ecol. Entomol.* 20: 51–59.
- Metcalf, R. L. (1986) Coevolutionary adaptations of rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) to cucurbitacins. *J. Chem. Ecol.* 12(5): 1109–1124.
- Metcalf, R. L. and Lampman, R. L. (1989) The chemical ecology of Diabroticites and Cucurbitaceae. *Experientia* 45: 240–247.
- Nakano, S. and Abbas, I. (1994) Reproductive isolation in four phytophagous ladybeetles (Epilachna, Coc-

- cinellidae, Coleoptera) in West Sumatra. *Tropics* 3(2): 121–129.
- Nakano, S. and Katakura, H. (1999) Morphology and biology of a phytophagous ladybird beetle, *Epilachna pusillanima* (Coleoptera: Coccinellidae) newly recorded on Ishigaki Island, the Ryukyus. *Appl. Entomol. Zool.* 34(1): 189–194.
- Nakano, S., Katakura, H., Abbas, I., Kahono, S., and Nakamura, K. (2001) Oviposition patterns of Asian phytophagous ladybird beetles (Coleoptera, Coccinellidae, Epilachninae). *Tropics* 10(3): 353–362.
- Nishida, R., Yokoyama, M., and Fukami, H. (1992) Sequestration of cucurbitacin analogs by New and Old World chrysomelid leaf beetles in the tribe Luperini. *Chemoecology* 3: 19–24.
- 大串隆之 (1992) 昆虫と植物の相互関係—植物の防衛システムと種間相互作用. 『シリーズ 地球共生系 2 様々な共生—生物種間の多様な相互作用』川那部浩哉監修, 大串隆之編, pp. 97–114, 平凡社, 東京.
- Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L., and Kaplan, I. (2011) “*Insect Ecology*”, Cambridge University Press, New York.
- Schaefer, P. W. (1987) Trench-feeding behavior of *Aulacophora femoralis* Motschulsky (Coleoptera: Chrysomelidae) on a cucurbit in Central China. *The Coleopterists Bulletin* 41(2): 136.
- 清水矩宏, 森田弘彦, 廣田伸七 (2001) 『日本帰化植物写真図鑑』. 全国農村教育協会, 554pp, 東京.
- 清水芳孝 (1992) ウリ類の葉に噛み跡をつける虫たちについて. *生物教育* 32(1): 20–21.
- 竹内将俊, 田村正人 (1993) ウリキンウワバ幼虫のウリ科寄主植物上でのトレンチ行動. *日本応用動物昆虫学会誌* 37(4): 221–226.
- 竹内将俊, 田村正人 (1994) 異なる寄主植物に依存するトホシテントウ 2 個体群の生活史. *日本応用動物昆虫学会誌* 38(2): 79–84.
- Tallamy, D. W. (1985) Squash beetle feeding behavior: An adaptation against induced cucurbit defenses. *Ecology* 66(5): 1574–1579.
- Tallamy, D. W. (1986) Behavioral adaptations in insects to plant allelochemicals. In Brattsten, L. B. and Ahmad, S. (eds.) “*Molecular Aspects of Insect-Plant Associations.*” pp. 273–300. Plenum Press, New York.
- Tallamy, D. W. and Krischik, V. A. (1989) Variation and function of cucurbitacins in *Cucurbita*: An examination of current hypotheses. *American Naturalist* 133(6): 766–786.
- Tallamy, D. W. and McCloud, E. S. (1991) Squash beetles, cucumber beetles, and inducible cucurbit responses. In Tallamy, D. W. and Raupp, M. J. (eds.) “*Phytochemical Induction by Herbivores*” pp. 155–181. John Wiley & Sons, New York.