

令和 6 年 5 月 28 日現在

機関番号：84407

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2023

課題番号：17K07869

研究課題名(和文)植物と昆虫の寄生擬態

研究課題名(英文)Parasitism mimicry in plants and insects

研究代表者

山崎 一夫 (Yamazaki, Kazuo)

地方独立行政法人 大阪健康安全基盤研究所・微生物部・主幹研究員

研究者番号：30332448

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：植物がすでに昆虫などに利用されているように見せかけることにより植食者による被害を防ぐ擬態を探索した。スズメノヒエ類の穂やアキノノゲシの茎の斑点がアブラムシやアリの集団に、スズメノヤリなどの糸状柔毛はクモなど節足動物が生産する糸に擬態している可能性があった。また、植物の白い新梢、ワタアブラムシやカイガラムシなどの白色ワックス産生昆虫などが白色の擬態環を形成していることを提案した。リーフマイナーによる白っぽい斑状の潜葉跡は、鳥の糞に擬態してその葉を食害から保護する可能性がある。野外実験によりこの仮説が支持された。昆虫においても寄生を受けているように見せかけて捕食や寄生を防ぐ可能性はある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物は緑色で似たような外観をしているため、植食者からの防御を視覚的に行っているとは最近までほとんど考えられてこなかった。しかし、今回の研究から、さまざまな植物がすでに食害を受けたり昆虫に利用されているような外観をもつことが示され、視覚的な擬態が偏在する可能性が示唆された。これは視覚の生態学に寄与する内容である。野外実験から植物にペイントを施すと食害が減少する事例があることも示された。植物の視覚的な防衛を強化することができれば、農作物の生産において有用な技術開発につながるかもしれない。

研究成果の概要(英文)：We investigated visual plant mimicry, where plants are not damaged but look as if they are being attacked by herbivores, resulting in reduced herbivory. Paspalum ears and Lactuca indica stems are speckled and can mimic aphid colonies and ant swarms. Thread-like trichomes on Luzula capitata and many succulents may act as a visual defence by mimicking the silks of spiders and other arthropods. White plant sprouts, wax-producing insects and other white arthropod structures may form a mimicry ring. White blotchy leaf mines produced by leaf miners may be a mimicry of bird droppings. A field experiment showed reduced herbivory on leaves with white spots, supporting this hypothesis. Parasitic mimicry in insects as a defence against predators and parasitoids is likely, but remains to be tested.

研究分野：昆虫生態学

キーワード：擬態 対植食者防御 視覚的防御 寄生

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 擬態とは、有毒あるいは有害な生物(モデル)が存在し、他の生物(擬態者)がそれに似る状況があり、捕食者(受信者)がモデルの危険さを学習することにより擬態者をモデルと認識して攻撃を抑える現象である。擬態者にとって擬態は捕食者による攻撃を減少させる防御の一つである。

(2) 植物ではチョウの卵、潜葉痕などすでに昆虫に食害されているように見せかけて植食者による食害を防ぐ擬態が少数例実証されている(Williams & Gilbert, 1981; Soltau et al., 2009)。しかし、植物においてこのような擬態がどの程度存在するのか、また野外で有効に働いているのかどうかは不明である。このような擬態は植物が「寄生」されているように見せているわけで、同じような擬態は昆虫類にも見られる可能性があるものの研究は行われてこなかった。

2. 研究の目的

(1) 動植物が実際には寄生されていないのに寄生されているような外観を呈することにより天敵からの攻撃を減少させる擬態が、日本の植物と昆虫において広く見られるかどうかを調査する。さらに、文献等や外来種も検討して寄生擬態の状況を研究する。

(2) 野外で寄生されているような外観の植物や昆虫は、そうでないものに比べて天敵からの攻撃を減少させているかを調査する。また、寄生されているような外観にすると天敵からの攻撃が減少するかを実験的に解明する。

3. 研究の方法

(1) 大阪を含む近畿地方、本州中部の山林、河川敷、公園、植物園などで、4月~10月にできるだけ多種の植物、リーフマイナー(潜葉虫)、ゴローラ(虫えい誘導昆虫)他の植食性昆虫を目視して、寄生されている外観の種を探した。それらが寄生擬態となりうるかを、擬態のモデルとの視覚的類似や時空間的同調などから検討した。さらに、植物図鑑や昆虫図鑑などを確認して寄生擬態の候補を探索した。

(2) クワ科には普通の形状の葉と切れ込みのある葉をもつ異形葉性を示す種がある。切れ込みのある葉はチョウ目などの幼虫によって食害されたように見えるため、餌の質・量の低下や天敵の誘引を避けるために、植食者に回避されるかもしれない(Niemelä & Tuomi, 1987)。この仮説を検証するために、2023年6月に京都府八幡市の宇治川河川敷において、ヤマグワの普通葉の株と切れ込み葉の株で食害率を比較した。

(3) リーフマイナーの潜葉跡には、野鳥の糞が落下したように見える斑状マインがある。このような葉は、他の植食者に食害されにくくなる可能性がある(Yamazaki, 2010)。この仮説を検証するために、大阪府の公園3カ所(大阪市舞緑緑道、鶴見緑地、大泉緑地)において2019年5月~10月に、クズの中央の小葉に修正液で斑状の印をつけると、印なし(薄め液処理)のコントロールに比べて食害率が減少するかどうか比較した。

(4) チョウ目幼虫に似た虫えいが、虫えいやその周囲の植物組織への植食性昆虫による食害を視覚的に防ぐという仮説(Yamazaki, 2016)を検証するうえで、チョウ目幼虫の形をしたモデル幼虫を野外の植物に配置する実験が有効かもしれない。配置したモデル幼虫に残される野鳥などの攻撃跡により捕食者の攻撃率を評価するのである。予備実験として、(a)モデル幼虫を作る粘土の色、(b)モデル幼虫の適正なサイズ、(c)モデル幼虫を置く季節と樹種を検討した。また、4月に大阪市の緑地でサクラの枝にモデル幼虫を配置して、その周辺の新葉の食害が減少するか調査した(d)。

(5) 野外調査の過程でさまざまな植物、昆虫、その他小動物を観察し、他の視覚的防衛や植物-昆虫相互作用を調査した。

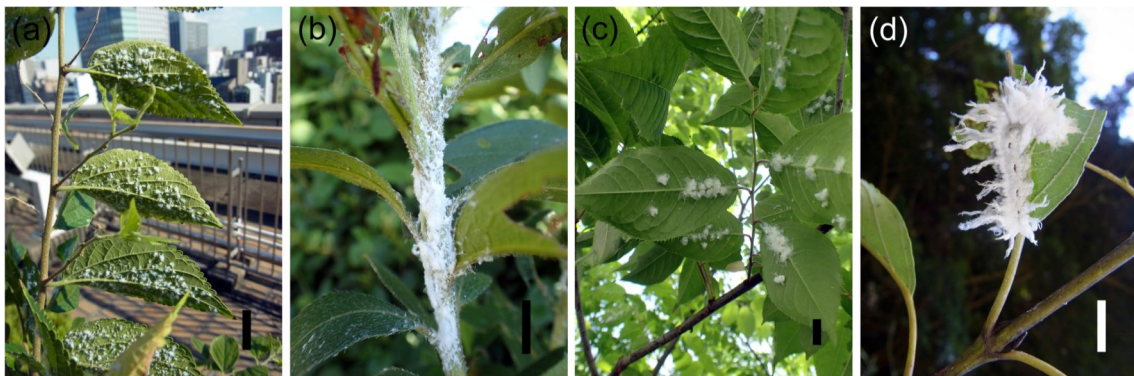
4. 研究成果

(1) 近畿地方と本州中部の野外調査および文献調査から、次のような寄生擬態候補の植物が見出された。(a)シマスズメノヒエ、キシウスズメノヒエの穂が暗色のアブラムシのコロニーに擬態。(b)オオオナモミ、アキノノゲシ、アジサイ、チシャノキの茎にある斑がアブラムシやその随伴アリに擬態。(c)シナヒイラギの芽がルビーロウムシなどのカイガラムシに擬態。(c)ゼンマイ、スズメノヤリ、クモノスパンダイソウ、その他多くの世界の多肉植物が糸状のトライコム(柔毛)をもち、クモ、ハダニ、チョウ目幼虫などの糸に擬態。(d)クコの腋芽は赤紫色になっていることがあり、クコのスペシャリストのトホシクビボソハムシの成虫、幼虫、糞がつい

ているように見える。イネ科やその他の草本植物の節にも同じような斑をもつものがある。

これらは、植物にとって植食者からの食害を減少させる可能性がある。それは以下のようなメカニズムで植食者による損食を回避させるかもしれない。(A)植物に植食性昆虫の先客がいると、餌の量が少なく枯渇する可能性があり、誘導防衛により質も低下しているため、植食者はそのような植物を避けるはずである。(B)植物がすでに植食者に利用されていると、その天敵が誘引されており危険である。(C)アリ、クモなどは草食動物にとって毒があり危険である(Lev-Yadun & Inbar, 2002)。

また、植物と昆虫をまたぐ白色の擬態環を提唱した。植物の新芽や新葉には白いトライコームが生えていたり白色ワックスを分泌して白く見えるものがある。昆虫ではアブラムシ、カイガラムシ、ハゴロモ、一部のテントウムシ・チョウ目・ハバチ幼虫などが白色ワックスに覆われており、白色の繭も少なくない。これらはいずれも防御をもっており、互いに擬態環の関係にある可能性がある(Yamazaki, 2017)。



白色ワックスに覆われた昆虫：(a)エノキワタアブラムシ、(b)アオバハゴロモ、(c)ウワミズクラキジラミ、(d)アゲハモドキガ、Yamazaki (2017)より。

さらに、リーフマイナーとゴローラーは定着した植物の部位からほとんど移動することができないため、寄生部位を植食者から保護する必要がある。潜葉跡では斑状マインが鳥糞に、虫えいでは円筒形のタイプ(ときに赤色)がチョウ目幼虫に視覚的に似ることにより食害を防いでいる可能性がある。前者はクズのホソガの一種、クズノチビタムシなど、後者はミザクラハベリフクロフシやトサカフシが観察された。

昆虫における寄生擬態候補は植物より少ないかもしれないが、アヤモクメ、ヒロバモクメキリガなどチョウ目幼虫には体表に小さな白点や黒点をもつ種があり、これらはヤドリバエ卵や寄生バチの産卵痕に擬態して捕食寄生を防ぐ可能性がある。アヤモクメはヤドリバエの寄生がほとんど見られず、キバラモクメキリガはしばしば寄生されていた。しかし、サンプルサイズや地点数を増やして確認する必要がある。また、タイワンクツワムシ、チズモンアオシヤクなど、食害を受けたり枯れたような植物部分に外観を似せることも視覚的な防御として存在する。

(2)京都府八幡市宇治川のヤマグワにおいて、切れ込みのある葉をもつ株(n = 6)は切れ込みなしの株(n = 16)より食害率は低かった。おもな植食性昆虫はアメリカシロヒトリ幼虫とキボシカミキリ成虫であった。結果は切れ込み葉が食害を防ぐ防御であるとする仮説を支持しているが、反復を増やしてさらに調査を繰り返す必要がある。

(3)クズの葉には数種のリーフマイナーが斑状の潜葉跡を形成する。大阪府の公園3カ所でクズの葉に修正液で印をつける野外実験を行ったところ、舞洲と大泉緑地で白い印ありの葉はコントロールに比べて1/2以下の食害率になった。一方、鶴見緑地では差が見出されなかった。斑状の印に食害を減少する効果がある程度あり、仮説が支持された。おもな植食者は昼行性のクズノチビタムシとツチイナゴであり、白い印が視覚的にこれらの昆虫による食害を妨げた可能性がある。

(4) (a)プラスチック粘土でチョウ目幼虫のモデルを作成して野外に設置する予備実験を行った。神戸大学構内で、50本のソメイヨシノの木(幹)に、3cm長のモデル幼虫をグリーン2個、ブラウン2個ずつ設置し、24時間後に調べたところ、それぞれ11個に野鳥の嘴痕が見られた。この結果、モデル幼虫は今後、捕食圧の評価に有効であることが示された。幹ではブラウンは隠蔽色になりそうであるが、グリーン同様に鳥の目には目立つのかもしれない。(b)神戸大学構内で秋季に、モデル幼虫の適切なサイズを検討したところ、5mm幅30mm長のモデルが10mm幅50mm長のものより野鳥による攻撃率が高かった。小型のモデル幼虫が今後の実験に有効であることが示された。(c)神戸大学構内において、ソメイヨシノとクスノキで1年間毎月1回、モデル幼虫を設置して残された傷をもとに捕食圧を評価した。また、実際の幼虫と鳥の数もカウントした。その結果、幼虫は4-5月に多く、鳥は冬季に多かった。モデル幼虫への捕食圧は4-5月と8月に高くなり、樹種による影響はなかった。このことから、樹種にはあまりこだわる必要はなく、春と夏が実験に適した季節であることが分かった。(d)都市緑地で春季にサクラの枝に、モデル幼

虫を1つずつ配置した。また、粘土を配置しないコントロールも設定した。7日後に植食を評価したが、モデル幼虫により植食が減少する傾向は認められなかった。人為的影響とカラス等によるモデル幼虫の持ち去りが多かったため、同じような実験を攪乱の少ない場所でやり直す必要がある。

(5) (a)日本のようなカルシウム分の少ない水域では、淡水や汽水にすむ貝類の殻が溶出し、みずぼらしい姿になる。これが死貝の殻に紛れると、生きた貝であるにも関わらず死貝への変装擬態として働く可能性を提案した(Yamazaki, 2018)。同じような変装擬態は、チョウ目幼虫の葉綴りにも当てはまる可能性がある。頻繁に巣を作り直すことにより、周辺に空の巣が多くなり捕食者に的を絞らせない効果がありうるからである。(b)大阪市緑地において、アフリカ原産のパイナップルリリーの花にモリチャバネゴキブリが訪花して送粉することを確認した(Yamazaki, 2022)。原産地ではクモバチ媒である。(c)粘毛をもつ半寄生植物セイヨウヒキヨモギが寄主植物となるチガヤの種子を捕捉しており、子孫に資源を与えている可能性がある(Yamazaki, 2023a)。(d)ミュールンベルギア・カピラリスは秋季に紫色の雲海のような景観を作り出すアメリカ原産の園芸植物である。大阪の緑地で、本種には北米原産のオヒシバクロアブラムシが大発生し、その天敵としてナナホシテントウムも多く発生していた。このアブラムシは日本では害虫化しないので、この植物はテントウムシを養うバンカー・プラントとして有用な可能性がある(Yamazaki, 2023b)。

<引用文献>

- Soltau U, et al. (2009) Leaf variegation in *Caladium steudneriifolium* (Araceae): a case of mimicry? *Evolutionary Ecology* 23: 503-512.
- Williams KS, Gilbert LE (1981) Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science* 212: 467-469.
- Yamazaki K (2010) Leaf mines as visual defensive signals to herbivores. *Oikos* 119: 796-801.
- Yamazaki K (2016) Caterpillar mimicry by plant galls as a visual defense against herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 404: 10-14.
- Yamazaki K (2017) White plant shoots, wax-producing insects and other white structures made by arthropods: A mimicry complex? *European Journal of Entomology* 114: 343-349.
- Yamazaki K (2018) The Picture of Dorian Gray: shell corrosion allows freshwater and brackish-water gastropods to masquerade as empty shells. *Journal of Natural History* 52: 2331-2338.
- Yamazaki K (2022) Visitation of African pineapple lily flowers (*Eucomis autumnalis* (Mill.) Chitt. and *Eucomis comosa* Houtt. ex. Wehrh.) by Japanese cockroaches. *Entomological Communications* 4: ec04027.
- Yamazaki K (2023a) The sticky hemiparasitic plant *Parentucellia viscosa* catches hostplant seeds that may provision its descendants. *Acta Oecologica* 121: 103949.
- Yamazaki K (2023b) Emergence of the aphid *Hysteroneura setariae* (Thomas, 1878) and ladybird predators *Coccinella septempunctata* L., 1758 (Coleoptera: Coccinellidae) on the grass *Muhlenbergia capillaris* (Lamarck) Trinius in central Japan. *Entomological Communications* 5: ec05023.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Yamazaki Kazuo	4. 巻 4
2. 論文標題 Visitation of African pineapple lily flowers (<i>Eucomis autumnalis</i> (Mill.) Chitt. and <i>Eucomis comosa</i> Houtt. ex. Wehrh.) by Japanese cockroaches	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Entomological Communications	6. 最初と最後の頁 ec04027
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.37486/2675-1305.ec04027	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Yamazaki Kazuo	4. 巻 52
2. 論文標題 The Picture of Dorian Gray: shell corrosion allows freshwater and brackish-water gastropods to masquerade as empty shells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Natural History	6. 最初と最後の頁 2331 ~ 2338
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00222933.2018.1537408	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Yamazaki Kazuo	4. 巻 114
2. 論文標題 White plant shoots, wax-producing insects and other white structures	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 European Journal of Entomology	6. 最初と最後の頁 343-349
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14411/eje.2017.043	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Yamazaki Kazuo	4. 巻 121
2. 論文標題 The sticky hemiparasitic plant <i>Parentucellia viscosa</i> catches hostplant seeds that may provision its descendants	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Acta Oecologica	6. 最初と最後の頁 103949
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.actao.2023.103949	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamazaki Kazuo	4. 巻 5
2. 論文標題 Emergence of the aphid <i>Hysteroneura setariae</i> (Thomas, 1878) and ladybird predators <i>Coccinella septempunctata</i> L., 1758 (Coleoptera: Coccinellidae) on the grass <i>Muhlenbergia capillaris</i> (Lamarck) Trinius in central Japan	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Entomological Communications	6. 最初と最後の頁 ec05023
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.37486/2675-1305.ec05023	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計5件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 山崎一夫
2. 発表標題 植物の視覚による対植食者防御
3. 学会等名 第52回種生物学シンポジウム, 和文誌編集委員会企画シンポジウム「食べられないために守る術 植物の多様な対被食者防御戦略」(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山崎一夫
2. 発表標題 鱗翅目幼虫による植物組織の加工とその意義
3. 学会等名 第68回日本生態学大会, シンポジウム「切る・巻く・潜る・コブつくる: 植食性昆虫による多様な植物加工行動の実態と適応進化」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山崎一夫
2. 発表標題 鱗翅目幼虫による植物加工とその意義 - とくに移動・分散の手段としての加工など -
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山崎一夫
2. 発表標題 屈曲した芽による対植食性昆虫防御
3. 学会等名 日本環境動物昆虫学会創立30周年記念大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山崎一夫
2. 発表標題 虫えいによる昆虫擬態
3. 学会等名 第29回日本環境動物昆虫学会大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 種生物学会 編（共著）	4. 発行年 2024年
2. 出版社 文一総合出版	5. 総ページ数 275
3. 書名 植物たちの護身術 被食防衛の生態学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	杉浦 真治 (Sugiura Shinji) (70399377)	神戸大学・農学研究科・准教授 (14501)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------