

京都教育大学
2021 年度 修士論文

寄主転換しないモクゲンジニタイケアブラムシの
生活史と寄主のフェノロジーの関係性

教科教育専攻 理科教育専修
佐藤 隆亮

指導教員 今井 健介
指導教員 藤浪 理恵子

目次

1 章	はじめに.....	4
1-1	生物的環境と異質性.....	4
1-2	アブラムシ類と生物的環境.....	4
1-3	アブラムシ類の多型性と生活環.....	5
1-4	寄主植物のフェノロジー進行に対するアブラムシ類の適応	6
	寄主転換.....	7
	夏休眠.....	7
	その他.....	7
1-5	モクゲンジニタイケアブラムシ.....	7
2 章	研究材料と調査地.....	9
2-1	モクゲンジニタイケアブラムシ <i>Periphyllus koelreuteriae</i>	9
2-2	モクゲンジ <i>Koelreuteria paniculata</i>	9
2-3	トビイロケアリ <i>Lasius japonicus</i>	9
2-4	アミメアリ <i>Pristomyrmex punctatus</i>	9
2-5	調査地.....	10
3 章	方法.....	11
3-1	モクゲンジのフェノロジー観察.....	11
3-2	一次展葉複葉上のコロニーの継続観察.....	11
3-3	100 枚の小葉の定期観察	11
3-4	越夏型世代の定期観察.....	11
3-5	二次展葉シュートの観察.....	11
3-6	花序・果実の定期観察.....	12
3-7	有性世代の観察および交尾実験.....	12
4 章	モクゲンジのフェノロジーの調査.....	13
4-1	目的.....	13
4-2	方法.....	13
4-3	結果.....	13
	葉の展葉.....	13
	花序.....	15
	果実.....	16
	黄葉及び落葉.....	17

4-4	考察	18
5 章	胎生有翅虫の出現消長と移動・分散	20
5-1	目的	20
5-2	方法	21
	手順 1	21
	手順 2	21
5-3	結果	23
	春から夏の有翅虫	23
	秋の胎生有翅虫	25
5-4	考察	25
	春の有翅虫	25
	秋の有翅虫	27
6 章	歩行に適した個体による移動・分散	28
6-1	目的	28
6-2	方法	28
6-3	結果	29
	コロニーの様子	29
	緑色の胎生世代	31
6-4	考察	37
	緑色の胎生成虫の世代	37
	緑色の胎生世代の移動・分散	37
	春の第 3 世代の移動・分散	38
7 章	越夏型幼虫世代の生態	40
7-1	目的	40
7-2	材料と方法	40
	材料	40
	方法	41
7-3	結果	41
	越夏型幼虫の出現消長	41
	越夏型幼虫の成長及び産仔	44
7-4	考察	45
	越夏型幼虫の出現消長	45
	成長再開後の生態	46

休眠スケジュールへの気候の影響.....	47
8 章 有性世代の交尾・産卵.....	48
8-1 目的.....	48
8-2 材料と方法.....	48
材料.....	48
方法.....	49
8-3 結果.....	50
雌雄による移動傾向のちがい.....	50
交尾について.....	50
交尾後の様子について.....	51
産卵について.....	53
8-4 考察.....	55
交尾について.....	55
産卵場所の選択.....	55
9 章 モクゲンジニタイケアブラムシの寄主内移動.....	57
9-1 目的.....	57
9-2 方法.....	57
9-3 結果.....	57
二次展葉シュートへの移動.....	57
花序・果実への移動.....	58
9-4 考察.....	61
二次展葉シュート.....	61
花序・果実.....	61
10 章 総合考察.....	63
10-1 モクゲンジニタイケアブラムシの生活史.....	63
10-2 各世代の特徴.....	64
春の胎生世代.....	64
越夏型世代.....	65
秋の胎生世代・有性世代.....	65
有性世代の産卵.....	66
10-3 モミジニタイケアブラムシとの比較.....	66
11 章 謝辞.....	68
12 章 参考文献.....	69

1 章 はじめに

1-1 生物的環境と異質性

一般的に、生物は様々な形態や行動、生活史を持っている。それは、それぞれの生物の周囲の環境への適応であると考えられる。ある生物にとっての環境には、非生物的環境と生物的環境の 2 種類がある。ある生物をとりまく環境のうち、非生物的環境とは土壌や大気、水といった生物由来ではない要素のことであり、生物的環境はその生物の餌や天敵、生息場所といった生物由来の要素のことをいう。

生物的環境は、時間的・空間的な異質性を持っている。時間的な異質性は、環境を構成する生物が 1 年の中で変動していることで生じる。生物には、それぞれの生物種に固有の生活史があり、動物であれば特定の時期に誕生し、成長し、繁殖を行う。また植物であれば特定の時期に発芽、枝の伸長、開花、結実、落葉といったイベントが発生する。こういった季節の移り変わりに伴う状態の変化をフェノロジーという。ある生物のフェノロジーによる変動は、そこに生息する他の生物にとっての餌や捕食者、生息場所などの供給量を変化させ、生物的環境の時間的な異質性をもたらしている。

生物的環境の空間的な異質性は、環境を構成する生物の状態が同一時期であっても場所によって異なることから生じる。例えば木々は上下に広がっており、葉の密度や温度、日差しの強さが変化する。こういったことから生物的環境は時間的な異質性と空間的な異質性をはらんでいるといえ、生息する生物もこれらの異質性に適応し、生存に適した時期に出現していると考えられる。産卵期や若齢幼虫期が寄主植物の成長期とずれた場合、質の悪い餌を食べることになりその後の生存率や増殖率に悪影響がおよぶ（湯川，2010）。

1-2 アブラムシ類と生物的環境

アブラムシ類は、植物上に寄生し、その師管液を吸汁して生活する昆虫である。アブラムシ類にとっての典型的な生物的環境は生息場所であり餌でもある寄主植物、アブラムシを捕食しようとする天敵生物、そしてアブラムシの甘露を求めて随伴するアリ類であり、アブラムシ類はこれらの生物的環境に生活史を適応させていると考えられる。その中でも寄主植物はアブラムシにとって生息場所であり、同時にその師管液は唯一の栄養源でもあるため、極めて大きな影響力を持つ生物的環境であると考えられる。

植物はフェノロジーによって固有の周期で成長・展葉し、落葉する。そのため植物のフ

エノロジーは、その植物を利用するアブラムシにとっての生存可能な領域を大きく変動させる。温帯域の植物は、多くが春から夏にかけて展葉し、アブラムシに新たな生息場所を提供するが、展葉が1度きりであるか、それ以降も低頻度に展葉するかは種によってある程度決まっている（菊沢，1986）。温帯の木本植物の場合は、ほとんどが、春の一回のみ展葉する（石川，2000）。そして、秋から冬にかけては落葉し、アブラムシの生息場所は失われる。また、葉以外にも開花した花序や果実も生息場所となると考えられる。花序や果実の成長に関しても、起きる時期や植物内の部位、数も植物によって異なっている。

師管液のエサとしての好適さは、植物の転流活性などによって左右される。樹木、草本を問わず温帯域では、展葉の起きる春から夏に向けて、師管液中の可溶性窒素分量が低下し、エサとしての質が低下する。加えて、春から夏に向けて、昆虫の成長を阻害する二次的代謝物質の含有量も増加するため、エサとしての質が低下することが知られている（Dixon，1998）。花序や果実を成長させている時期も、固有の転流活性が起こっていると考えられる。また落葉期には葉から幹方向の栄養の転流が活性化される。

木本植物を寄主とするアブラムシ類にとって、春と秋は生存に適している一方で栄養条件が悪化する夏と生息場所のない冬は生存に適していない。温帯域のアブラムシの多くは、冬は有性生殖によって卵を産んで卵越冬を行っている（青木，2000）。一方で、夏の栄養条件悪化に対しては多彩な戦略を講じて適応している。

1-3 アブラムシ類の多型性と生活環

アブラムシ類は、同一種内でも形態や行動習性が異なる様々な表現型を持ち、生活型（モルフ）と呼ばれている（本多，2000）。アブラムシ類にはクローン増殖を行う胎生世代と、有性生殖を行い産卵する有性世代があり、各世代内にはさらに細分化された生活型を持つ。主な生活型には以下のようなものがある。

表 1-1 アブラムシ類の生活型と翅型（本多，2000 より作成）

	生活型	翅型
胎生世代 (単為生殖世代)	胎生無翅虫	無翅型
	胎生有翅虫	有翅型
	幹母（卵から孵化した胎生雌虫）	通常は無翅型

	有性世代産出虫 (雌雄双方を算出する産性虫, 雌のみ産む産雌虫, 雄のみ産む産雄虫など)	有翅型と無翅型がある (種により異なる)
有性世代 (有性生殖世代)	有性メス	通常は無翅型
	有性オス	有翅型と無翅型がある (種により異なる)
幼虫期の多型	越夏型 (Periphyllus 属), 越冬型 (タマワタムシ亜科の一部), 兵个体 (ヒラタアブラムシ亜科, タマワタムシ亜科の一部) など	

1-4 寄主植物のフェノロジー進行に対するアブラムシ類の適応

アブラムシ類は, 出現時期の大部分で胎生世代 (表 1-1) のクローン増殖で世代を重ねる。そのため, 1 年の中で多数の世代が重ねられている。そのため, 状況に応じて次世代の生活型を変化させることで環境の変動に適応することができる。代表的なアブラムシ類の生活型には, 有翅型と無翅型が存在しており, 他の場所への移動や過密を回避するための分散を行う際には, 有翅型が生まれ飛翔する。典型的なアブラムシの生活環は, 以下 (図 1-1) のようになる。

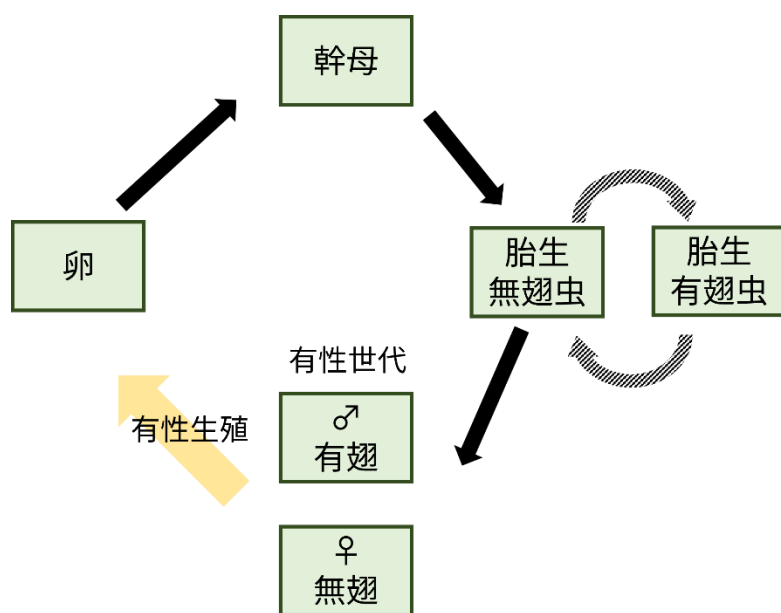


図 1-1 典型的なアブラムシ類の生活環 (本多, 2000 より作成)

また、特に樹木において夏季は成長が止まり、栄養条件が悪化する。夏の栄養条件悪化に対してアブラムシ類は多彩な戦略で適応している。主な戦略を以下に挙げる。

寄主転換

アブラムシ類が先述の栄養条件悪化に対する適応の一つは寄主転換である。これは、寄主の栄養条件が悪い時期に他の植物上に移動して寄主として利用するものであり、多くの場合、春に利用する植物種（一次寄主）の質が悪化する夏に有翅虫を産み、飛翔することで別の植物種（二次寄主）へ移動する。二次寄主では秋ごろに有翅虫が産まれ、一次寄主に移動して有性生殖をおこなう。このような寄主転換は主にワタムシ亜科、ヒラタアブラムシ亜科、アブラムシ亜科にで、現存するアブラムシ類のうち約 10%の種が行っている（Eastop, 1973）。

夏休眠

二つ目は休眠である。非寄主転換性で樹木を寄主とするマダラアブラムシ亜科、ケアブラムシ亜科においてみられる（石川, 2000）。本研究で用いるモクゲンジニタイケアブラムシが属するケアブラムシ亜科 *Peryphillus* 属では夏季に特殊な一令幼虫を産み、その状態で休眠する。マダラアブラムシ亜科にも、夏に脂肪を多く蓄えた寿命の長い成虫が出現して生殖休眠を行う種がいる（Dixon, 1998）。生活環を短縮し、春から初夏にかけてのみ生活することで、夏の環境悪化に適応した種も存在する。これらのアブラムシは初夏までに有性生殖を行い、夏から冬を卵の状態で休眠する（Akimoto, 1985）。

その他

また、寄主植物に干渉し、虫こぶ（ゴール）を形成させ、植物から養分を搾取する種や、極端に長い口針をもって寄主の幹から吸汁する種も確認されている（石川, 2000）。

1-5 モクゲンジニタイケアブラムシ

植物の中でも特に樹木に寄生するアブラムシは、アブラムシにとって夏の栄養条件が悪化する環境に適応している。樹木を寄主とするアブラムシの夏季への適応には様々な方策がある。特にケアブラムシ亜科 *Peryphillus* 属は越夏型幼虫と呼称される特殊な 1 令幼虫による休眠を行い夏の環境悪化に適応しているアブラムシである。

その一種であるモミジニタイケアブラムシはイロハモミジを寄主としており、4 月頃に

幹母が出現する。、幹母世代以降の世代で越夏型幼虫の産仔が行われ、第 3 世代になると越夏型幼虫のみを産仔する（橋本・古田，1988）。越夏型幼虫は秋になると成長を再開し、有翅虫を産み再び分散した後、有性生殖を行う。この生活史は、春先に一度しか展葉せず、かつ展葉途中の葉しか生息場所として適さないというイロハモミジのフェノロジーに適応したものと考えられる。

モミジニタイケアブラムシの同属近縁種であるモクゲンジニタイケアブラムシは 同じムクロジ科のモクゲンジを寄主とする。本種は、モミジニタイケアブラムシと同様に 4 月下旬から 11 月下旬まで観察され（羽田，2014 佐藤・今井，2020），越夏型幼虫による休眠を行うが、8 月上旬まで通常形態が残存するという点、有翅虫があまり観測されないという点で異なっている。モクゲンジニタイケアブラムシの生活史についてはあまり知られていないが、ほかのアブラムシ類と同様に寄主植物であるモクゲンジの影響を色濃く受けていると考えられる。

そのため、本研究ではモクゲンジニタイケアブラムシとモクゲンジを観察し、モクゲンジニタイケアブラムシの生活史を寄主のフェノロジーの観点から研究をおこなった。

4 章ではモクゲンジニタイケアブラムシの寄主であるモクゲンジのフェノロジー進行についての観察結果をまとめる。5 章では胎生有翅虫による移動・分散について、6 章では胎生無翅虫による移動・分散についてそれぞれ調査したことについて述べる。そして 7 章では越夏型世代の出現消長についての観察結果を、8 章では有性世代の交尾・産卵について行った実験結果をまとめた。9 章では定性的に観察されたアブラムシの移動について報告する。

2 章 材料と調査地

2-1 モクゲンジニタイケアブラムシ *Periphyllus koelreuteriae*

カメムシ目アブラムシ科ケアブラムシ亜科 *Periphyllus* 属に属するアブラムシの一種である。年間を通して木本植物のモクゲンジを寄主としており、寄主転換を行わない。3 月下旬ごろに卵から孵化し、10 月頃まで胎生のクローン増殖を行う。胎生世代には有翅型と無翅型が存在する。10 月から 11 月にかけて有性世代が出現し有性生殖を行い、卵で越冬する。有性世代はオスが有翅、メスが無翅である(Junkiart and Wieczorek, 2019)。また、夏を越夏型幼虫と呼称される特殊な 1 令の胎生幼虫で越夏することが特徴である。体色は、幼虫が緑色で成長するにつれて黒色へと変化していく。

2-2 モクゲンジ *Koelreuteria paniculata*

ムクロジ科に属する木本植物。落葉高木である。葉は羽状または 2 回羽状複葉で長さ 20～35cm、幅は 10～18cm。葉には 6～8 対の複葉を擁する。葉の裏には毛が見られる。

花期は 7 月。花序は円錐状で長さ 15～40 cm 黄色い花弁をもつ。果実は 3 枚の果皮で覆われた中に 3 個程度の種子を持つ（北村・村田, 1971）。

2-3 トビイロケアリ *Lasius japonicus*

ハチ目アリ科ケアリ属に属するアリの一種で、日本中に広く分布している。働き蟻の体長は 2.5～3.5mm、女王アリの体長は 7～9mm。頭部と腹部には立毛が見られる。多産で、成熟したコロニーは数万頭の個体を擁している場合もある。結婚飛行は 7 月から 8 月にかけて、早朝に行う。その際は数千頭のアリが飛び立つ。アブラムシを訪れる性質もある（寺山 et al., 2014）。

アブラムシと共生関係をよく結び、本調査地におけるモクゲンジニタイケアブラムシの随伴アリも本種が主流であった。

2-4 アミメアリ *Pristomyrmex punctatus*

ハチ目アリ科フタフシアリ亜科に属するアリの一種。体長 2.5mm で褐色の体を持ち、東部には網目模様がある。東南アジアから東アジアにかけて生息する。女王を持たず、働きアリの単為生殖によって増殖する。また、決まった巣も持たず、石下や倒木に野営をし、頻繁に移動する（寺山 et al., 2014）。

2-5 調査地

京都府伏見区の京都教育大学内，1 号館 A 棟と理科共通実験棟の間に生育するモクゲンジ株と，そこに生息するモクゲンジニタイケアブラムシを使用した。付近にはかなり 10m 程度まで成長したモクゲンジが 1 株と，小規模な株が数株存在していた。周囲にはモクゲンジ以外の植物も多くあるほか，人造の池もある。また近傍には複数種のアリが生息していると考えられる。モクゲンジニタイケアブラムシに随伴していたアリ類はトビイロケアリとアミメアリの二種であるが，近隣ではその他の種類のアリ類も観察されている。

3 章 方法

3-1 モクゲンジのフェノロジー観察

2021 年 3 月 30 日から 11 月 26 日にかけて対象のモクゲンジ株の、南西側の道路上に定めた地点に脚立をおいて、高さ 2~3m 程度の領域を、継続的に観察した。展葉、花序の成長、結実、黄葉、落葉の時期や期間、その様子について、写真を撮影して記録をおこなった。

また、モクゲンジにすでにある芽のうち、どれだけが展葉・開花するのかを調査した。6 月 30 日にモクゲンジ株の、幹から枝分かれを経た後の枝を一つ選び、それより先にある展葉した芽の数および花を咲かせた芽の数を目視で数えた。

3-2 一次展葉複葉上のコロニーの継続観察

アブラムシの胎生世代に対して、17 の複葉をランダムに選び、週 3 回の頻度で 2021 年 4 月 12 日から 10 月 30 日まで継続して観察を行なった。観察においては、脚立を使用して複葉に接近してカメラで複葉全体を小葉ごとに記録し、その写真をもとにアブラムシの幼虫、無翅成虫、有翅成虫の数を数えた。

3-3 100 枚の小葉の定期観察

2021 年 5 月 4 日から 10 月 30 日まで、上述の 17 の複葉を観察するために脚立を立てているのと同じ地点において、脚立上から肉眼で観察できる範囲内で毎回 100 枚小葉をランダムに選び出して観察した。小葉の状況に応じて、「アブラムシがいない葉」「無翅虫のみがいる葉」「有翅虫と無翅成虫がいる葉」「有翅虫とその子と推測される幼虫がいる葉」の枚数を記録した。

3-4 越夏型世代の定期観察

方法 3-2 で撮影した写真を調査し、複葉内にいたアブラムシを、通常型の幼虫、無翅成虫、有翅成虫、越夏型幼虫の出現消長を調査した。4 月 12 日から 1 週間ごとに 9 月 21 日まで、各小葉を撮影した写真 10 枚をランダムに選定し、越夏型幼虫および成長再開後の越夏型幼虫世代の個体数を数え、平均値としてグラフに表した。

3-5 二次展葉シュートの観察

2021 年 5 月 14 日から 6 月 7 日までの期間、週 3 回の頻度で、5 月 14 日時点で新たに展葉を開始したモクゲンジのシュートを毎回 4 シュート程度ランダムに選定し、観察した。

写真を撮影し、そこにいるアブラムシの様子や形態について観察を行った。

3-6 花序・果実の定期観察

6月3日に、伸長中の段階にあった花序を4つランダムに選定し、8月10日まで継続して週3回観察した。シュートの花・果実部分および、葉部分を撮影し、アブラムシのコロニーの様子を観察し、その個体数を記録し、平均値をグラフに表した。

3-7 有性世代の観察および交尾実験

2020年11月15日から2020年12月10日にかけて、1号館A棟西端にある観察対象モクゲンジ株より採取したモクゲンジニタイケアブラムシ有性オス3頭および有性メス9頭を使用して、2020年5月に購入したモクゲンジ鉢植えに移植し、人為的に交尾を行わせ、その様子及び産卵について、月曜から金曜日毎日および土曜日または日曜日の最低1日、観察した。また、2020年9月14日から11月17日まで、野外の観察対象モクゲンジ株において、有性世代を週2回観察した。葉裏や幹等でアブラムシを探索し写真を撮影した。

4 章 モクゲンジのフェノロジーの調査

4-1 目的

1 章で述べたように、寄主植物のフェノロジーはアブラムシの生活史に大きな影響を与える。春の展葉時期には栄養条件が良く、また分散可能な生息場所が増加していく。開花・結実の時期は一時的に栄養条件が良い部分が生じる。夏は成長部位がなく栄養条件が悪い。秋は黄葉・落葉のために栄養条件が回復する一方で生息場所が失われていくと考えられる。しかし、モクゲンジニタイケアブラムシの寄主であるモクゲンジのフェノロジーと関連付けた研究は少なく、展葉、開花の時期とアブラムシの生活史との関連は不明である。

そのため、本章ではモクゲンジのフェノロジー進行について調査し、展葉、枝の伸長、開花結実、落葉といった現象がいつ、どのように起きるのかを明らかにした。

4-2 方法

2021 年 3 月 30 日から 11 月 26 日にかけて対象のモクゲンジ株の、南西側の道路上に定めた地点に脚立をおいて、高さ 2~3m 程度の領域を、月曜日・水曜日・金曜日を主として、週 3 日、降雨などの際には翌日に延期して継続的に観察した。展葉、花序の成長、結実、黄葉、落葉の時期や期間、その様子について、写真を撮影して記録をおこなった。

また、モクゲンジにすでにある芽のうち、どれだけが発芽・開花するのかを調査した。6 月 30 日にモクゲンジ株の、幹から分かれた枝を一つ選び、それより先にある発芽した芽の数および花を咲かせた芽の数を目視で数えた。

4-3 結果

葉の展葉

3 月 30 日の観察において初めて、芽が展葉し始めているのが観察された（図 4-1）。展葉開始後はシュートを伸ばしながら展葉をする様子が見られた。展葉したての葉は赤く、展葉してしばらくすると黄緑色を経て緑色に変化した（図 4-2）。葉の色が濃い緑色になり、成葉となって変化が見られなくなったのは 5 月上旬であった。この時期に展葉した葉のことを以降一次展葉と呼称する。この時期には枝の先端近くの芽が展葉した。展葉したシュートは、頂端から幹までの間の枝上では 21 あった。



図 4-1 展葉を開始したモクゲンジの芽（赤粋）
全体的に赤色をしている。（2021 年 3 月 30 日撮影）



図 4-2 展葉開始から 2 週間程度後の葉
まだ緑色が薄く、縁が赤い。（2020 年 4 月 12 日撮影）

5 月 14 日の観察以降、再びモクゲンジが展葉しているのが観察された（図 4-3）。以降この時期の展葉のことを二次展葉と呼称する。二次展葉した芽は一次展葉した芽よりも少なく、一次展葉しなかった芽であった。一次展葉とはことなり枝上の場所に関係なく展葉が起こっていた。これ以降新たに展葉が起こることはなかった。



図 4-3 5月の二次展葉で展葉をはじめたシュート
モクゲンジニタイケアブラムシ（黄矢印）が侵入している。（2021年5月14日撮影）

花序

3月下旬に展葉した一次展葉シュートの一部において、5月31日から花序が確認され、その後、花序サイズの増大が観察された。花序は3月末から展葉した一次展葉シュートの先端についた。その数は、幹から分かれた枝上で展葉した21シュート中8シュートであった。そのうち、開花を確認したのは6月18日で、6月下旬にかけて満開となった（図4-4および図4-5）。また、二次展葉シュートでは花序は観察されなかった。



図 4-4 開花し始めのモクゲンジの花
モミジニタイケアブラムシのコロニー（黄矢印）もみられる。（2021年6月18日撮影）



図 4-5 満開のモクゲンジ (2020 年 6 月 30 日撮影)

果実

7 月 8 日には花がすべて散り，そのあとに果実ができ始めているのを観察した。緑色の三角錐型で，3 枚の果皮はまだ癒着したままであった（図 4-6）。



図 4-6 初期のモクゲンジ果実（黄矢印） (2021 年 7 月 8 日撮影)

この果実は 7 月下旬には成長し，果皮が分離して隙間が空くようになった（図 4-7）。成長した果実は長さが 5 cm 程度になっていた。

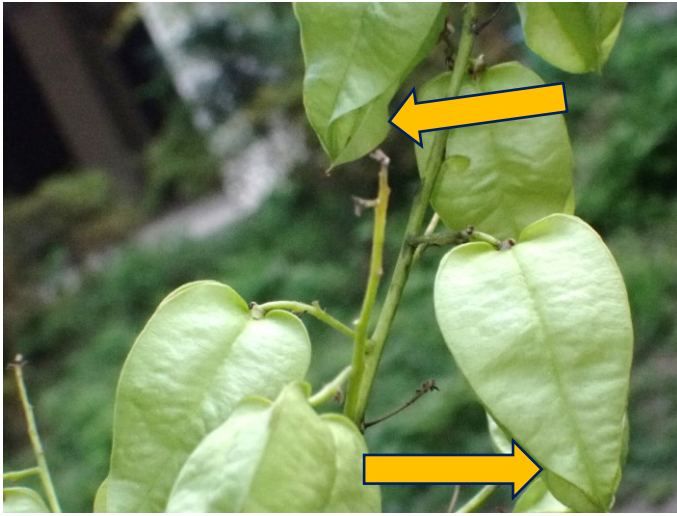


図 4-7 成長したモクゲンジの果実 黄色矢印が開口部（2021年7月26日撮影）

8月以降の果実は色が茶色に変色し、10月には落下した。

黄葉及び落葉

6月以降葉では変化が見られなかったが、10月上旬から葉が黄葉し始め、下旬には半数程度の葉で黄葉が見られるようになった（図 4-8）。



図 4-8 黄葉しているモクゲンジ葉（黄矢印）（2021年10月27日撮影）

11月以降は徐々に落葉し始め、降雨があると一気に落葉が進んだ。11月21日の降雨によってほぼすべての葉が落ち、11月22日に落葉し終わったと判断した。

4-4 考察

モクゲンジの展葉は3月下旬から5月上旬までの1回に集中しており、およそ1か月間葉が成長しており、アブラムシにとって栄養条件の良い状態が継続していると考えられる。また、展葉が進展するにつれ多くの生息場所も提供されていると考えられる。アブラムシは、この時期に卵から孵化し、有翅虫を利用して積極的に増殖・分散することが必要であると考えられる。

展葉が終了した後に続けて2回目の展葉が見られた。この時期も少量ながらアブラムシの生息場所は増加し、栄養条件が良い部分があるとみられる。そのため、二次展葉シュートへの分散を行っている可能性がある。

5月末から花序・果実の成長が始まり、7月に果実の成長が終了することが観察された。開花・結実の起こった一次展葉シュートにおいては、展葉終了後に栄養条件が回復すると考えられる。このような一次展葉シュートに定着したアブラムシは、花序・果実にも寄生すると考えられる。

これらの結果から、3月末から7月にかけてのおよそ3か月間は、モクゲンジ上のいずれかの部位が成長・変化している状態が続くと考えられ（図4-9）、成長部位に対しては栄養が供給されており、師管液の栄養条件が良くアブラムシの生存に適していると推測される。

8月以降は10月に入るまでモクゲンジは大きな変化を見せないため、転流が起きておらず、アブラムシにとっての栄養条件は良くないと推測される。その後、黄葉が始まると他の植物と同様に葉から幹への養分の転流が起き、アブラムシの餌条件が改善されると推測される。故に、越夏型幼虫は黄葉の始まる時期に間に合うように休眠から覚め、落葉までに有性生殖を終えていると考えられる。

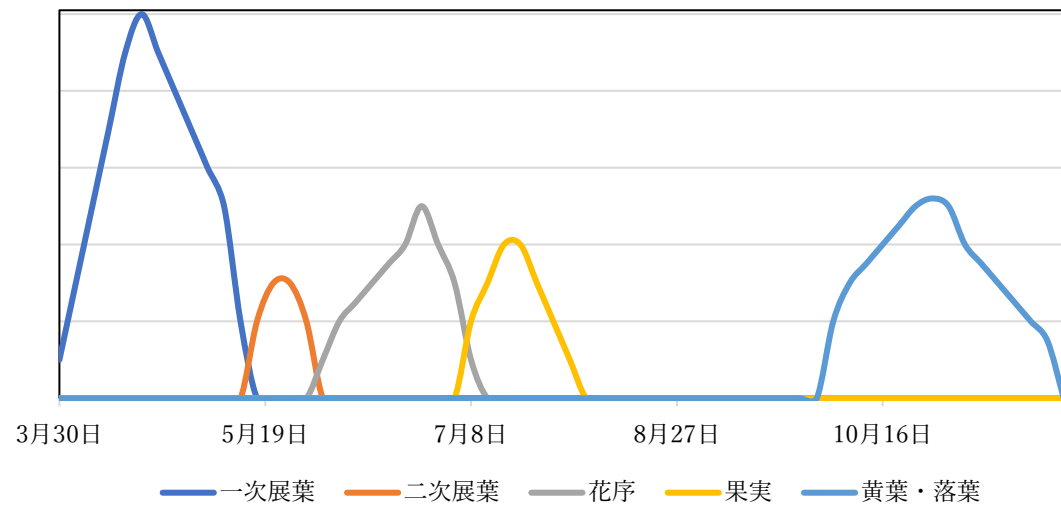


図 4-9 モクゲンジに起こっていた変化の時系列の模式図

観察結果をもとに、アブラムシが利用可能な資源の量を推定し、時系列で示した。

5 章 胎生有翅虫の出現消長と移動・分散

5-1 目的

アブラムシには、翅をもち飛翔可能な有翅虫と、翅をもたない無翅虫がある。有翅虫は、胎生世代および有性世代のオスに存在している（本多，2000・秋元，2000）。有翅虫は移動や分散に適した形態であり，多くのアブラムシは移動・分散が必要な時期に有翅虫を出現させるよう適応していると考えられる。

この有翅虫には，環境条件の悪化時に場当たりの出現するものと，生活環の一部として決められた時期に出現するものがある。

場当たりの出現する有翅虫には，コロニー密度が増加したとき，つまり親世代のアブラムシが他の個体と物理的に接触する（Sutherland, 1969），或いは餌の条件が悪化したとき（本多，2000）などがある。

決められた時期に出現する有翅虫には，有性雌虫を産む産雌虫や有性雄虫がある。これらは短日日長と低温によって出現している（本多，2000）。また，寄主転換性アブラムシにおいて二次寄主から一次寄主への移動はこれらの有翅産雌虫および有翅の雄虫によって行われている（本多，2000）。

寄主転換性アブラムシの夏の一次寄主から二次寄主への移動時に出現するアブラムシは，過密や餌条件の悪化が主因と考えられるが，日長の増加を利用している種もある（本多，2000）。

Peryphillus 属においては，モミジニタイケアブラムシが春及び秋に多くの胎生有翅虫を出現させることが示されている（古田，2004）。一方で同属のモクゲンジニタイケアブラムシは有翅虫をあまり産仔しない事が先行研究から示唆されている（佐藤・今井，2020）。しかし，調査開始が5月，詳細な調査開始が6月下旬からであり，4～5月ごろの出現についての調査が行われておらず，この時期に胎生有翅虫が出現していた可能性がある。そのため本章ではモクゲンジニタイケアブラムシの生活史戦略について胎生有翅虫に着目して調査をおこなった。

5-2 方法

手順1

2021年4月12日から2021年11月1日にかけて、調査対象のモクゲンジの、南西道路上の高さ2～3mに伸びた枝に展葉していた複葉17枚を、日中に週3回継続して観察した。天候不順等の場合には翌日に観察を延期した。

複葉の写真を、小葉ごとに、小葉内にいるすべてのアブラムシが写るようにデジタルカメラで撮影し、複葉内にいたアブラムシを、幼虫、無翅成虫、有翅成虫に分けて個体数を記録した。そして各観察日の、各形態の平均値を算出しグラフに示した。

手順2

2021年5月4日から2021年11月1日にかけて、調査対象のモクゲンジの南西道路上の毎回一定の場所に脚立さ2～3mの部分の小葉を、週3回に観察を行った。天候不順等の場合は翌日に観察を延期した。

観察においては、毎回ランダムに小葉100枚を目視で観察し、その小葉でのアブラムシの有無及び、アブラムシがいる場合は、コロニーを構成する個体の種類について表5-1のように分類した。そして、各分類に当てはまった小葉の枚数を観察日ごとにグラフに示した。

表 5-1 小葉の分類

小葉の分類	内容
コロニーなし	コロニーがなかった小葉
無翅虫と幼虫（図 5-1）	成虫は無翅虫のみであった小葉
有翅成虫と幼虫（図 5-2）	成虫は有翅虫のみであった小葉。
有翅成虫と無翅成虫（図 5-3）	有翅成虫と無翅成虫がともに存在した小葉。
有翅幼虫	有翅幼虫がいた小葉

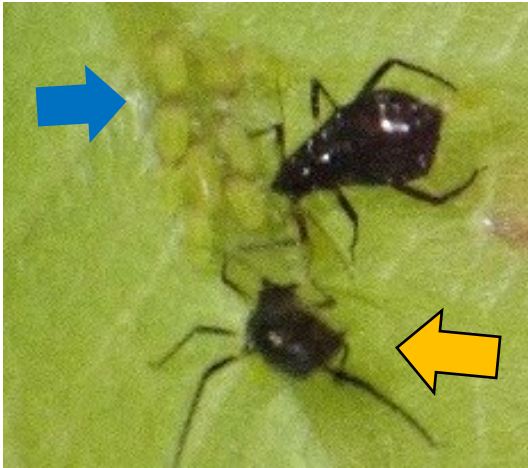


図 5-1 無翅成虫（黒色・黄矢印）と幼虫（緑色・青矢印）のコロニー

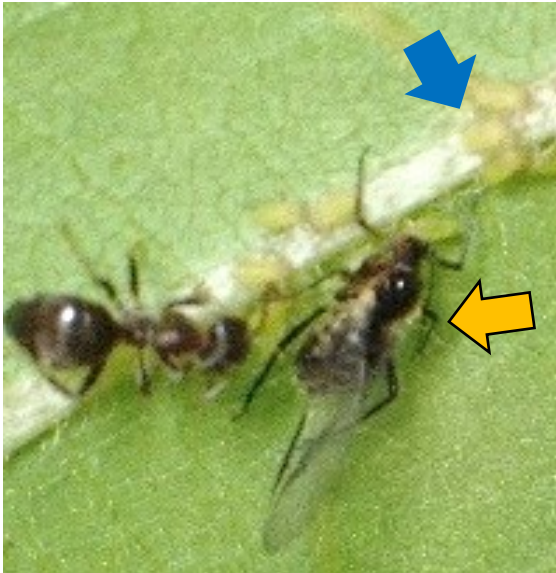


図 5-2 有翅成虫（黄矢印）と幼虫（青矢印）のコロニー

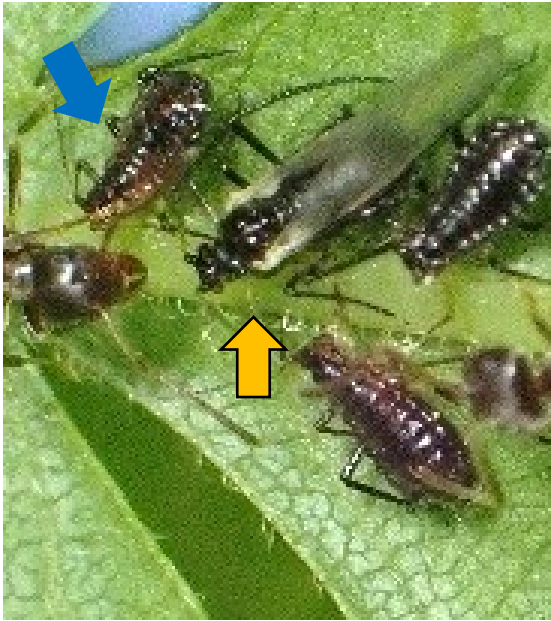


図 5-3 無翅成虫（青矢印）と有翅成虫（黄矢印）が生息しているコロニー

5-3 結果

春から夏の有翅虫

手順1により得られた結果を以下に示す。

図 5-4 より、17枚の複葉においては、モクゲンジニタイケアブラムシの有翅虫は、4月30日に初めて観測され、5月4日までの4調査日にかけて、無翅胎生成虫と同様に明瞭なピークを描いて観察された。個体数は無翅虫が有翅虫より30倍程度多かった。これ以降はあまり見られず、5月19日と7月9日の2調査日にいずれも少数が観察された。また、4月30日からの有翅虫の出現ピークは、無翅成虫の出現ピークとほぼ同時であった。ピーク時の無翅成虫の平均個体数は25匹程度である一方、有翅成虫は0.8頭と少なかった。

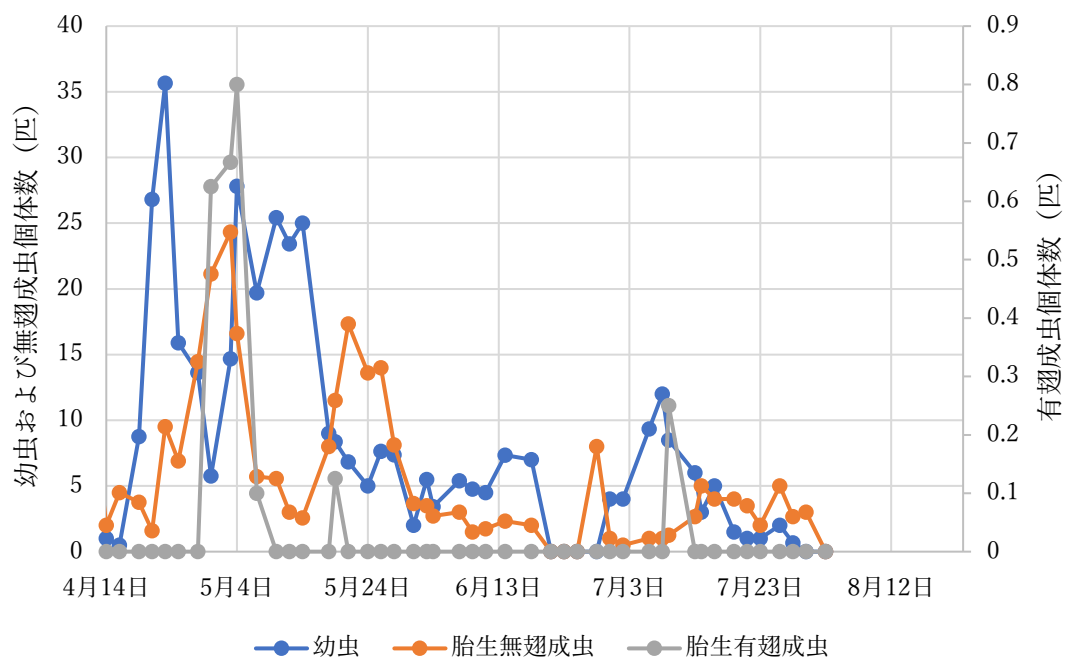


図 5-4 4 月 14 日から 8 月 2 日までの 17 枚の複葉におけるアブラムシ各形態の平均個体数

手順 2 によって得られた結果を以下に示す。

図 5-5 より、観察を始めた 5 月 4 日時点で胎生有翅虫が観察されていた。胎生有翅成虫と無翅成虫がともにいる小葉は 5 月 21 日以降観察されていないが、胎生有翅成虫により創設されたと思われるコロニー（胎生有翅虫と幼虫のみからなるコロニー）は、5 月 6 日にはアブラムシがいた葉の 20% を占めていたが、それ以降は減少し、7 月まで散発的に観察された。また、無翅虫のみのコロニーも 5 月には増加した。

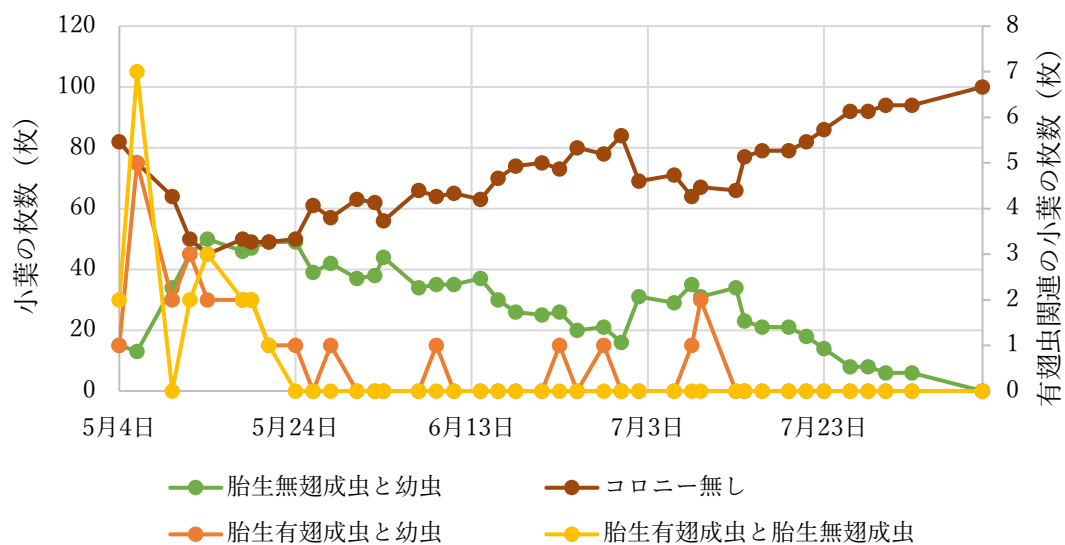


図 5-5 5月4日から8月10日にかけての100枚の小葉中にあったアブラムシの胎生世代コロニー数
秋の胎生有翅虫

8月10日に秋の世代を始めて観察し、11月1日に観察可能な場所からすべてのアブラムシが見られなくなったが、この間に胎生有翅虫は全く観察されなかった(図 5-6)。また、17枚の複葉についても同様に胎生有翅虫は観察されなかった。

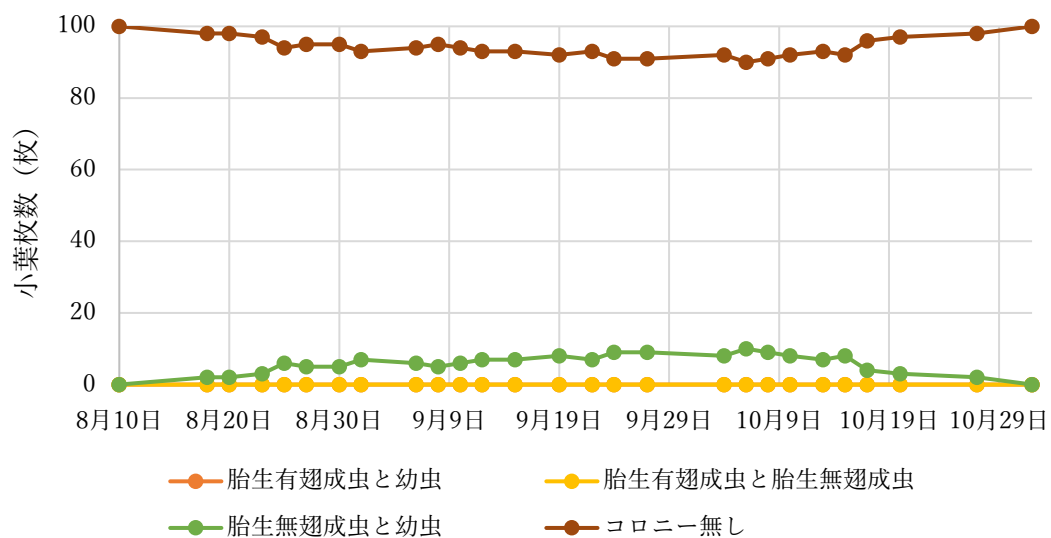


図 5-6 8月10日から11月1日までの100枚の小葉に形成されていたアブラムシコロニーの内訳

5-4 考察

春の有翅虫

図 5-4 より、モクゲンジニタイケアブラムシの胎生有翅成虫の出現ピークは5月4日に

みられる。このピークは胎生無翅成虫のピークと一致していることから、これらは4月25日にピークを迎えた同一の幼虫世代と考えられる。その前後において有翅虫は少ないことから、春のモクゲンジニタイケアブラムシの胎生有翅虫はこの世代に集中して産まれると推測される。そして、より広範囲の観察でも5月初旬に胎生有翅虫が分散して創設したであろうコロニーがピークを迎えた(図5-5)ことから、胎生有翅虫は積極的に分散していると考えられる。4月末から5月のモクゲンジは一次展葉が終わる時期であるものの、6月や7月に比べれば栄養条件は悪くないと考えられる。そのため、5月初旬の胎生有翅虫は餌条件の悪化によって発生した有翅虫ではなく、展葉により拡大した生息場所分散するために、計画的に出現した有翅虫であると考えられる。また、5月のピーク以降散発的に見られた胎生有翅虫は、胎生無翅成虫のピークと一致しないことから餌条件の悪化や密度増大によって産まれたものであると考えられる。

モクゲンジニタイケアブラムシの春の胎生有翅虫の出現期間はモミジニタイケアブラムシ(橋本・古田, 1988)より短く、同種が積極的に分散を行わないアブラムシであると考えられる。これについては、いくつかの理由が考えられる。

- 分散する必要が少ない

一つは寄主内に積極的に分散する必要がすくないことである。モクゲンジニタイケアブラムシはモクゲンジの成葉も利用可能であることが本観察結果及び先行研究(佐藤・今井, 2020)で、8月まで通常形態が残存していたこと、また本研究においても4月末には成長を終えた一次展葉の複葉で8月まで生存したこと(図5-4)から推測できる。これは、越夏型幼虫が休眠する期間を少なくし、全滅するリスクを低減する効果があるものと考えられる。

同様の生活環をもつ同属のモミジニタイケアブラムシの場合、寄生部位として適しているのはカエデの展葉途中の開ききっていない新芽であり、また寄主のイロハモミジは初春の一回にしか展葉しない(橋本・古田, 1984)ため、モミジニタイケアブラムシの春の世代は、イロハモミジの展葉が終わり切る前に寄主内で広がる必要があり、また新芽を求めて積極的に移動することが求められている。また、春の世代は4~5月に越夏型幼虫を産み付け、5月以降、極端に個体数が減少する(古田・坂本, 1984)。そのため越夏型幼虫は

10 月中旬の成長再開までの長期間にわたり休眠しており、その死亡率は高いとされている（古田・坂本，1984）。こういったリスク要因を持たないモクゲンジニタイケアブラムシは胎生有翅虫を産む必要性が薄いと考える。

- 餌条件が悪化しない

4 章から、モクゲンジは 4 月から 7 月までどこかの部位で成長が続くことや、モクゲンジニタイケアブラムシが成長しきった葉でも生存していたことから、モクゲンジニタイケアブラムシの餌条件は、成長途上の葉しか利用できないモミジニタイケアブラムシに比べて悪化しないと推測できる。これにより、餌条件悪化によって出現する胎生有翅虫もあまり出現しなかったと考えられる。

- 調査地が分散する必要がない環境である

さらに、寄主の分布が限られるという調査地の特性である。調査地では近隣には数株しかモクゲンジが生育しておらず、学内には他にモクゲンジ株も見られない。そのため、株間の移動・分散といった本来有翅虫が得意とする分散を行う必要がなく、有翅虫をあまり産まない適応を行ってきたと考えることができる。

さらに、株内の移動・分散を歩行によって担っていることが考えられる。このことに関しては 6 章で論じる。

秋の有翅虫

モクゲンジニタイケアブラムシが秋に胎生有翅虫を出現させることは、先行研究（佐藤・今井，2020）と同様に観察されなかった。このことから、モクゲンジニタイケアブラムシは秋に胎生有翅虫を産まないか、産んだとしても数は少ないものと考えられる。これはモミジニタイケアブラムシが多くの胎生有翅虫を秋に出現させる（古田，2004）こととは対照的である。秋の有翅虫分散は越夏で減少した生息域を回復するためと考えられており（古田，2003），モクゲンジは越夏時にあまり減少しない可能性が考えられる。

6 章 歩行に適した個体による移動・分散

6-1 目的

アブラムシの代表的な移動・分散手段は胎生有翅虫の飛翔である。胎生有翅虫による移動・分散は、遠距離・広範囲に迅速に移ることができるが、移動に失敗することや、翅や胸部に資源を使用することによって産仔の能力が犠牲になることなどのリスクも伴うと考えられる。一方で歩行による移動・分散は、寄主の株をまたぐような遠距離、あるいは高速な移動はできないが、同一の寄主内に広がることから移動を失敗するリスクは少なく、近隣へ広がっていくためには効率的な手段であると考えられる。

そして、アブラムシの寄主はそれぞれの種に固有の大きさやフェノロジーを持っていることから、寄生するアブラムシにとって移動・分散の時期や状況が異なっていると推測される。そのため、歩行による移動・分散も有効な状況が存在すると思われる。

モクゲンジニタイケアブラムシの胎生世代に関しては、5 章で述べたように、春の胎生世代有翅虫は分散するものの数が少ないにもかかわらず、アブラムシのコロニーは、ピーク時はモクゲンジの株内の半分程度に広がっていくこと、モクゲンジの株内では無翅成虫のみのコロニーも増加していること明らかになったことから、胎生有翅虫ではない戦略も併用して分散していると考えられる。

そのため、本章ではモクゲンジニタイケアブラムシの他の分散手段として胎生無翅成虫が歩行している可能性があると考え、モミジニタイケアブラムシの体形を継続的に観察し、継続的に観察し、体形がどのように変化するのか、移動・分散に適しているといえるかどうかについて調査を行った。

6-2 方法

2021 年 4 月 12 日から 2021 年 8 月 2 日にかけて、調査対象のモクゲンジの、南西道路上の高さ 2～3 m に伸びた枝に展葉していた複葉 17 枚を、日中に週 3 回観察した。天候不順等の場合には翌日に観察を延期した。

複葉にいたアブラムシを葉の裏側からデジタルカメラで接写し、形態を幼虫、無翅成虫、有翅成虫、緑の胎生成虫（詳細は後述する）に分類し数を数えて記録した。また、写っているアブラムシの体形について観察を行い、形態や体色、サイズ等が他の個体と異なった個体が出現していないか調査した。

6-3 結果

コロニーの様子

観察で得られた写真を4月12日から1か月ごとに以下に示す。

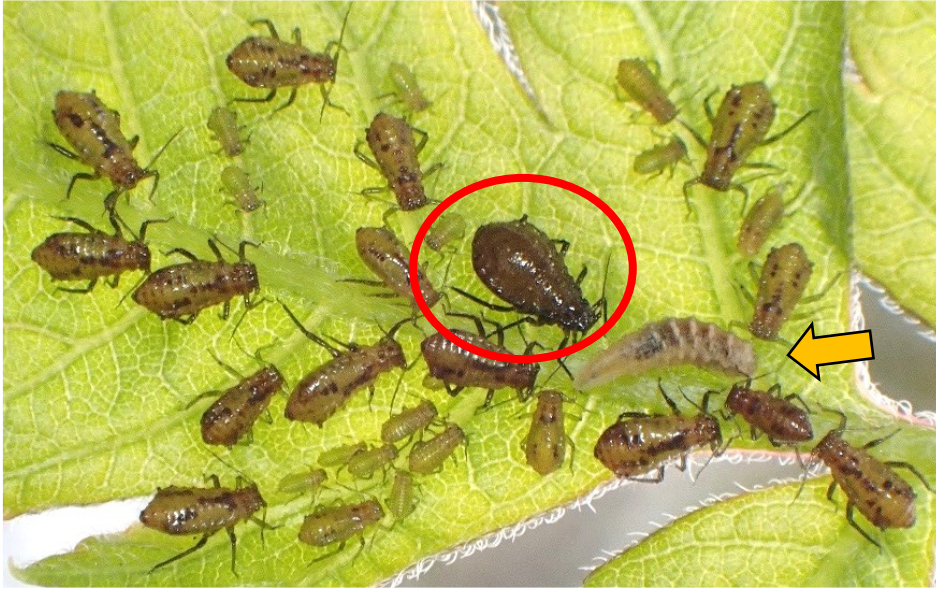


図 6-1 4月12日のコロニーの様子 赤枠は他と異なる体系の異なる大型個体。アブ幼虫と思われる幼虫（黄矢印）もいた。

4月12日の観察では、大型で褐色の個体（図 6-1 赤枠）が1個体観察され、越冬卵から生まれた幹母であると推測された。同コロニーの他個体は、成虫は背中中の黒色部分が少なく、また全体的に体色が緑色で足が太く、体長が長く、幼虫も体長が長かった。以降、前者を緑色の胎生成虫と呼称する。後者は他の胎生世代の幼虫よりもやや体長く、緑色の胎生成虫の幼虫と思われるが、断定はできなかった。本章ではこの緑色の胎生成虫について着目し、調査を行った。このようなコロニーは4月にのみ観察された。



図 6-2 5月14日のコロニーの様子



図 6-3 6月14日のコロニーの様子



図 6-4 7月14日のコロニーの様子

4月には、緑色の胎生成虫を含むコロニーが他にも見られた（図 6-5）。このようなコロニーの出現時期は4月のみで、17枚の観察複葉中11枚で出現した。



図 6-5 緑色の胎生世代（黄粹）とその子，随伴アリ

緑色の胎生世代

17の複葉のうち、緑色の胎生成虫を含むコロニーが観測されたのは11の複葉であり、各コロニーでは1匹から15匹の緑色の胎生成虫が観察された。また、これら11の複葉のうち、緑色の胎生世代が最大でも同時に1匹しか観察されなかった複葉は4枚と最も多か

った。(図 6-6)。

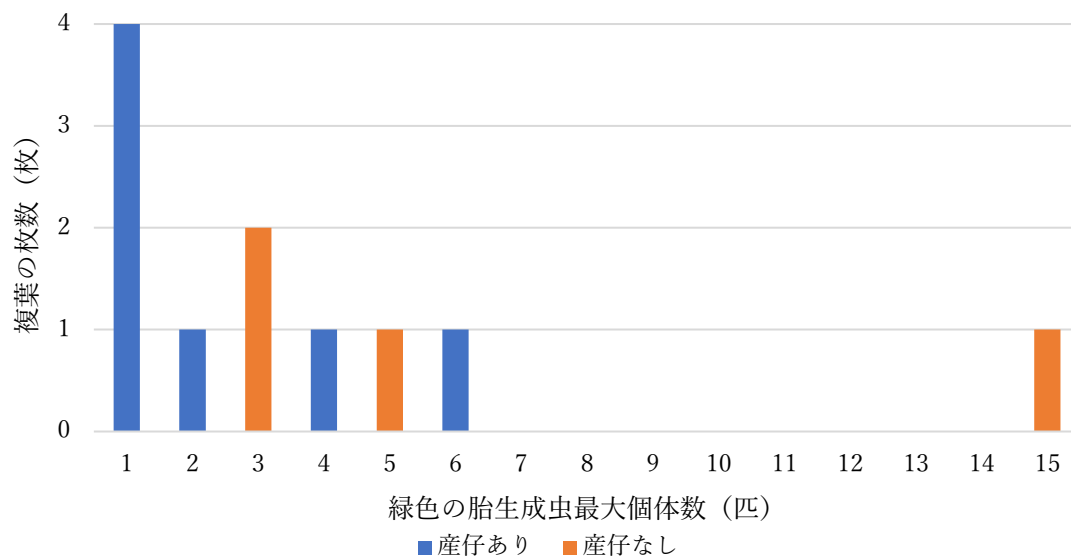


図 6-6 緑色の胎生世代コロニーの最大個 体数の頻度分布

青色は産仔が見られたコロニー，赤色は産仔が見られなかったコロニー

これらのコロニーのうち，7つでは緑色の胎生成虫の産仔が観察され，4つでは産仔が観察されなかった。産仔が観察されたコロニーは，産仔が観察されなかったコロニーより，緑色の胎生成虫が少ない傾向があった。

緑色の胎生世代が産仔しなかったコロニーにおける4月12日から5月31日までのアブラムシ各形態の出現消長を以下に示す。

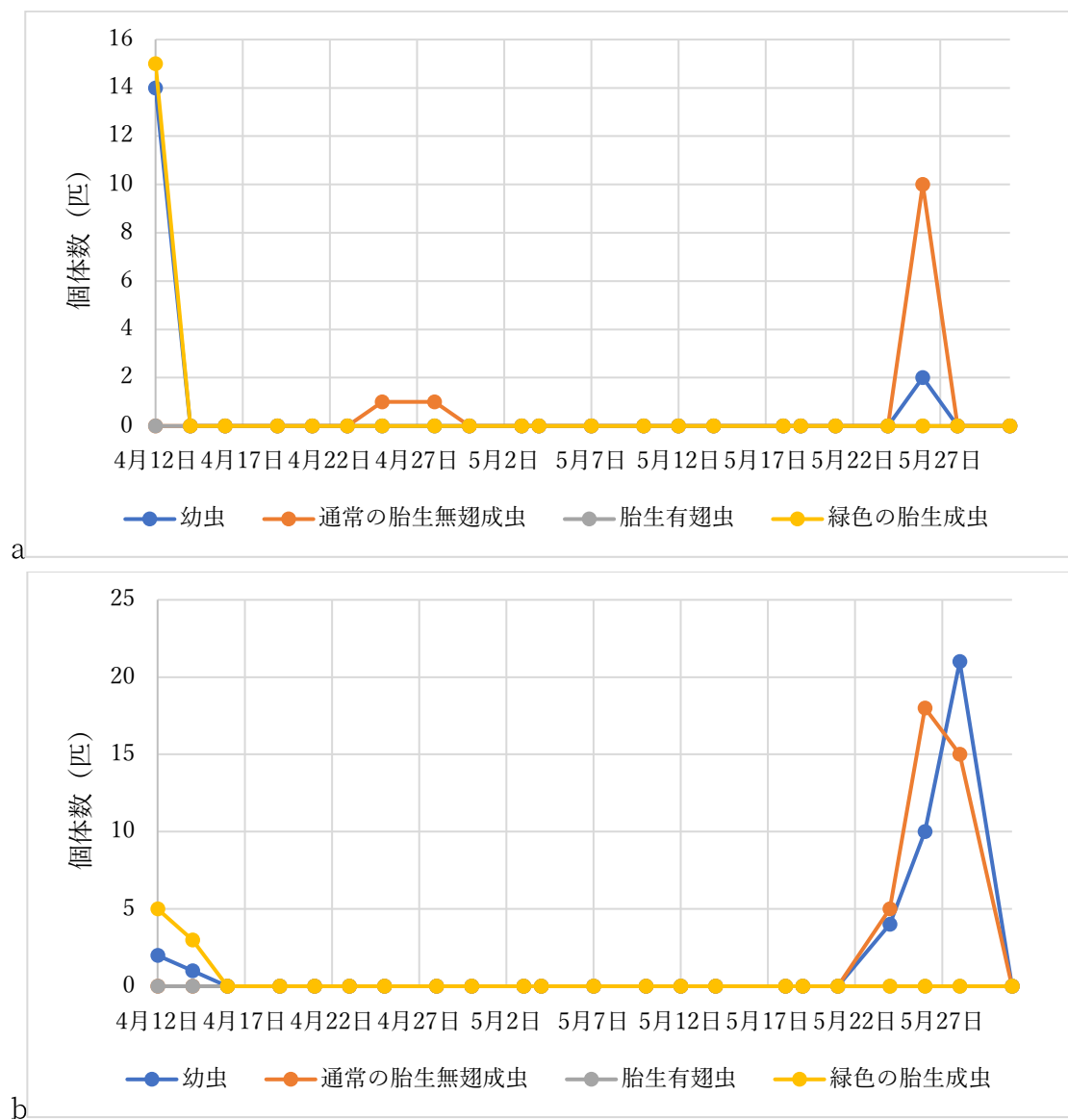


図 6-7 a, b 産仔が見られなかったコロニーでのアブラムシの出現消長

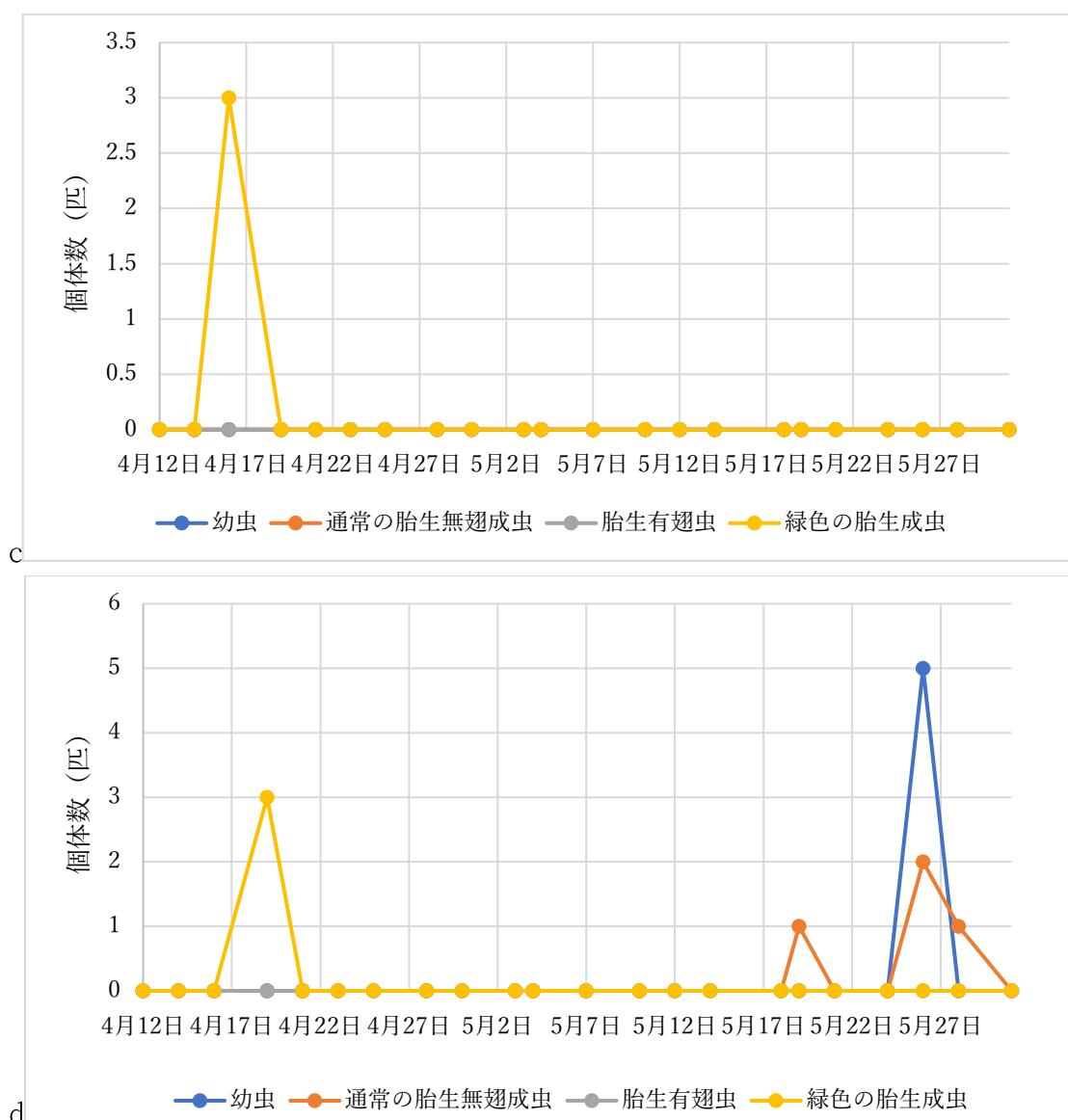
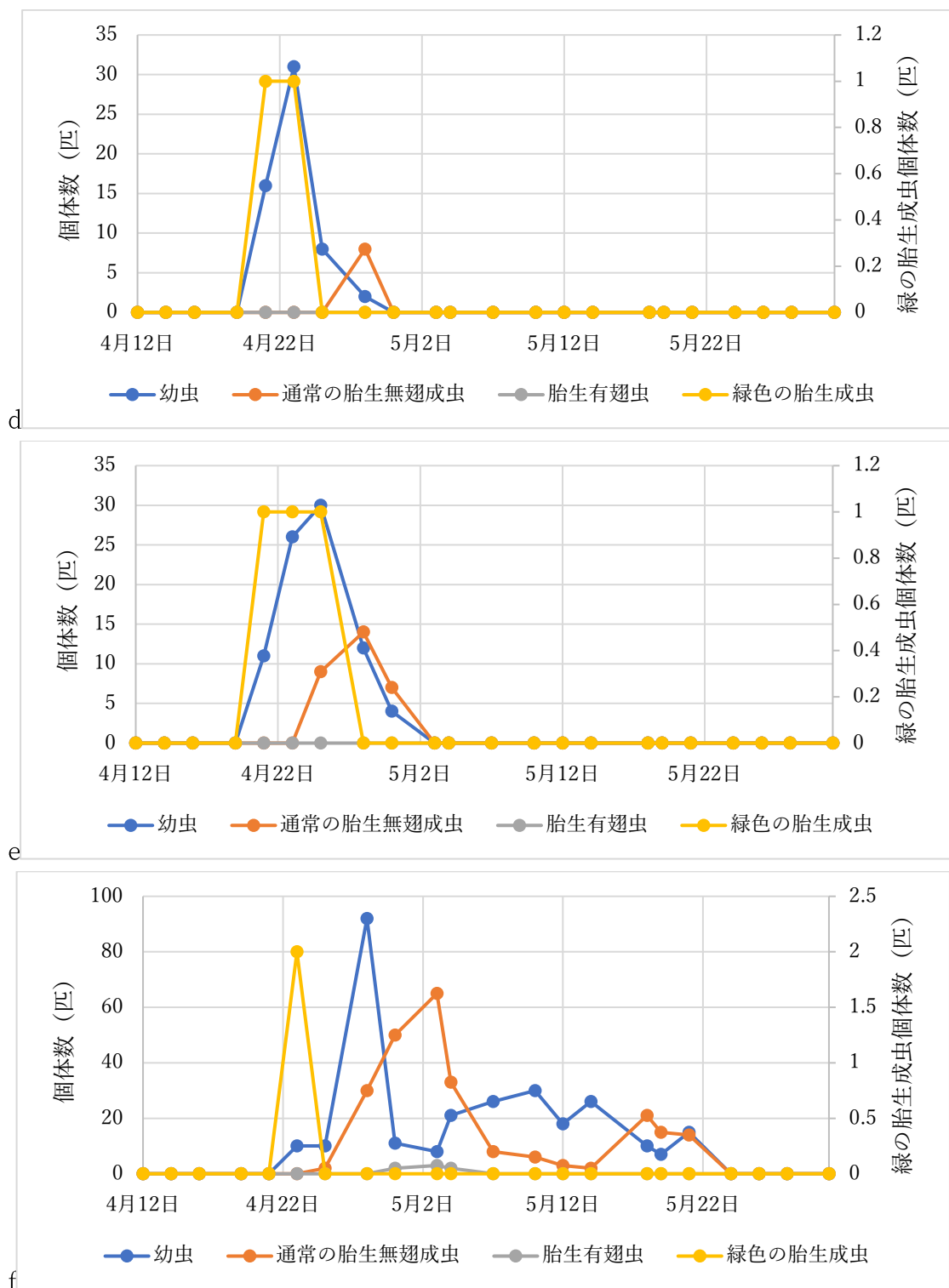


図 6-7 C, D 産仔が見られなかったコロニーでのアブラムシの出現消長

産仔がみられなかった4複葉では、コロニーは4月中旬以降存続することなく消失した（なお、4月下旬以降のコロニーは、他の葉から移入したものと考えられる）。これらのうち、4月12日からの比較的初期から見られたコロニー2つ（図 6-7 ab）では緑色の胎生成虫と似た体系・体色をしておりその妹と思われる幼虫が観察されたが、幼虫・成虫ともに消失した。4月中旬に観察された2つのコロニー（図 6-7 cd）は、幼虫が出現せず、すぐに消失した。

次に、緑色の胎生世代の産仔が確認されたコロニーでの、4月12日から5月31日までのアブラムシ各形態の出現消長を以下に示す。



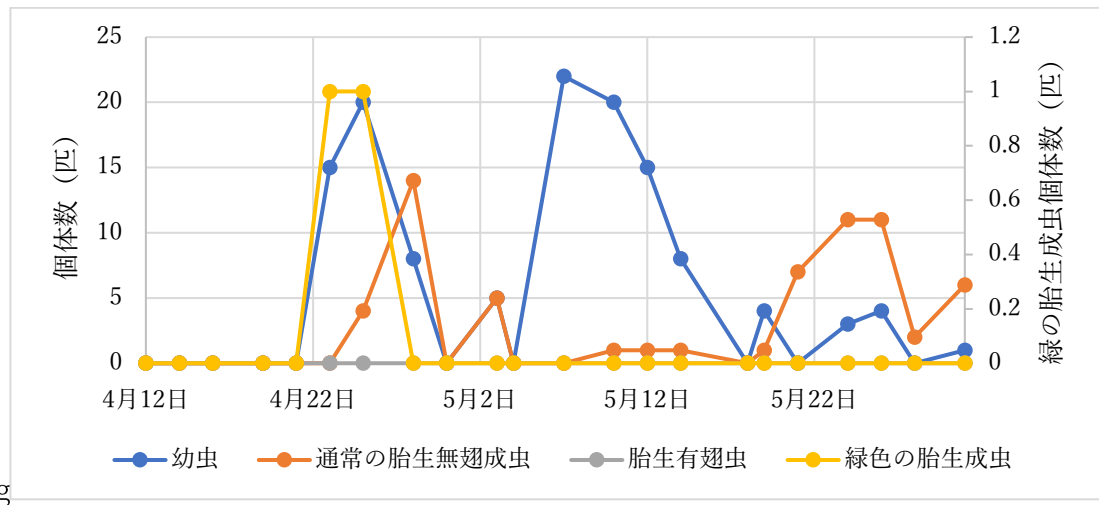


図 6-8 g 産仔が確認されたコロニーでのアブラムシ各形態の出現消長

図 6-8 より、産仔が確認された 7 コロニーでは、初めに緑の胎生成虫、次いで幼虫、通常の胎生成虫の順に明確に数のピークが観察された。また、7 コロニーの全てで緑の胎生成虫の娘世代の胎生成虫が出現ピークの直後に数を減らし、特に 7 コロニー中 4 コロニー（図 6-8 a,c,d,e）では幼虫・成虫ともにいったん消失した。

また、緑色の胎生成虫が確認されたコロニーは、すべて 4 月 23 日までに発見されており、4 月 25 日以降に発見したコロニーはすべて通常の胎生成虫しか確認されなかった。

6-4 考察

これらの結果は、本種の幹母世代から生まれる世代が特殊な緑色の胎生成虫となること、緑色の胎生成虫とその次の世代の通常の胎生成虫が分散していることが示唆している。

緑色の胎生成虫の世代

今回の観察において観察された緑色の胎生成虫は、モクゲンジニタイケアブラムシの幹母の子世代、つまり春の第 2 世代であると考えられる。初めてアブラムシを観察した 4 月 12 日の時点で、緑色の胎生成虫の親とみられる、褐色で太った個体を一例ではあるが観察している（図 6-1 赤枠）ためである。

緑色の胎生世代の移動・分散

4 月 12 日に観察されたアブラムシは緑色の胎生成虫と、その妹とみられる幼虫のみであった。これらの個体が当初に生息していた複葉に留まることなく姿を消したことで、4 月 16 日以降に緑の胎生世代が始めたと推測されるコロニーが多数観察されたことから、緑色の

胎生世代が分散し、コロニーの数を増加させたと考える。4月12日からのアブラムシの減少は、図6-1にもあるように天敵による捕食の可能性もあるが、緑色の胎生成虫によるコロニーの増加はアブラムシの積極的な移動の証拠であると考えられる。

緑の胎生成虫については、幹母のように、その世代に固有の形態を持っている世代なのか、あるいはモクゲンジが展葉して栄養条件が極めて良い時期に出現したため大きく成長したものなのかに関しては判別することができなかった。

春の第3世代の移動・分散

緑色の胎生世代第3世代を産仔した図6-8の複葉では、4月末から5月初旬にかけて胎生成虫のピークが見られたが、全ての複葉で第3世代胎生無翅成虫の数がピーク後急速に減少していた。幼虫が急速に減少することは成虫への成長が原因として考えられるが、成虫となってすぐに死亡するとは考えにくい。また、緑色の胎生成虫が観察されなかった6の複葉では、第3世代と思われる個体からコロニーがはじまっていた。そして、第3世代では胎生有翅虫が観察されたコロニーも存在していたことから、第3世代の胎生無翅成虫が歩行によって移動すると考えられる。

4月末から5月初めにかけて第3世代胎生成虫がみられた時期はモクゲンジが3月末から展葉させていた一次展葉が概ね終了した時期に当たる（図4-9改）ことから、既存の複葉の栄養条件が悪化するものの、分散可能な葉の数が多い状態にあるとみられる。

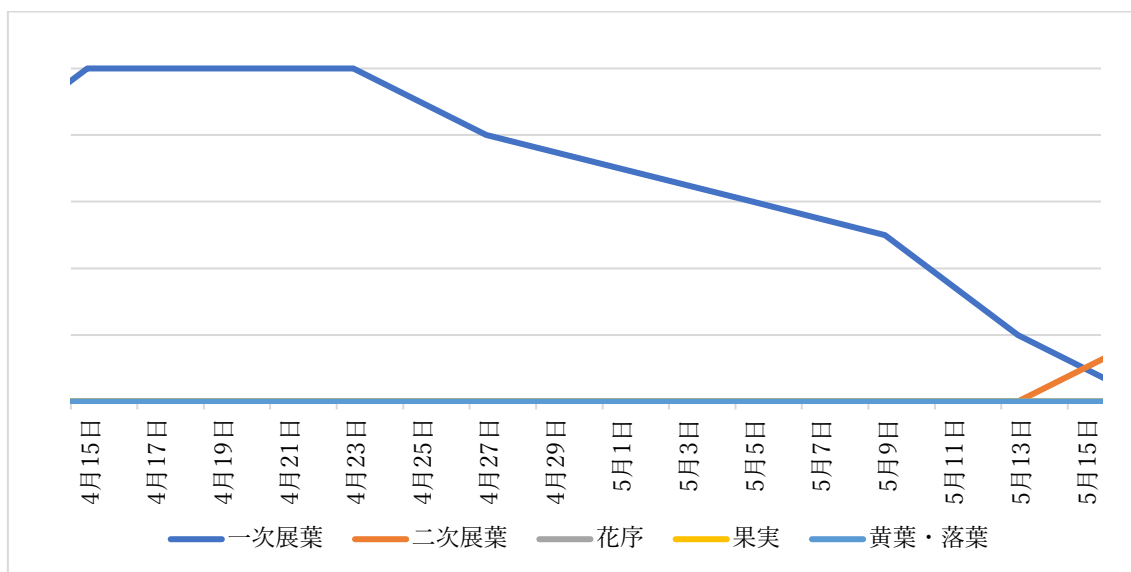
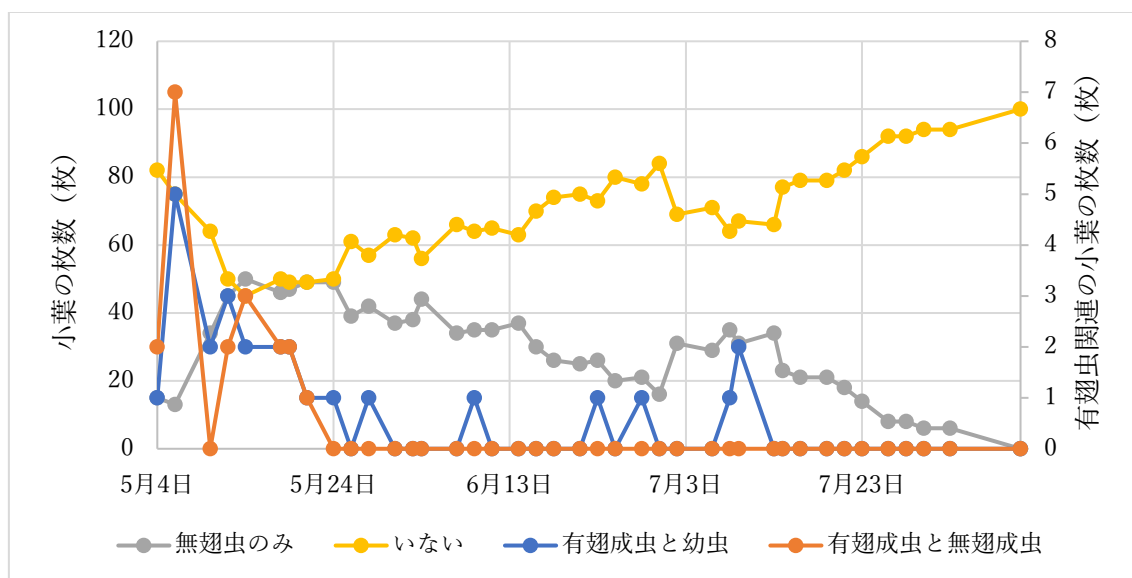


図4-9改 4月から5月にかけてのモクゲンジの成長状況

また、近い将来他の場所で二次展葉が発生すること、一部のシュートでは花序が伸長し果実ができることが、アブラムシにとって予見可能であると考ええる。ゆえに、アブラムシが移動するに足る理由が存在していると推測する。



(再掲) 図 5-5 春から夏にかけての 100 枚の小葉中にあったアブラムシのコロニー数
幼虫および無翅成虫の中の緑の胎生世代の有無は不明である。

ここで、継続観察した 17 枚の複葉よりも広い範囲でアブラムシのコロニーを観察した図 5-5 を再び示すと、有翅虫とその子世代のコロニー以外にも、5 月 6 日から 5 月 14 日にかけて無翅虫のみで構成されたコロニーも増加している。この時期は、緑の胎生成虫が産仔したコロニーで、その子である第 3 世代胎生無翅虫の数が急減した直後の時期に当たる。一般的にアブラムシの胎生有翅虫は、飛翔後に摂食を始めたときに飛行筋の崩壊が起こる（佐々木, 2000）ため、再び分散することは考えにくい。ゆえに、胎生無翅虫のみで構成されたコロニーの増加は、胎生有翅虫が飛び回って各所にコロニーを産み落としたのではなく、胎生無翅虫自身が分散したものとみることができると、第 3 世代胎生無翅虫が移動・分散したという仮説を支持している。しかしながら、胎生無翅虫が実際に歩行して移動している様子は本研究では観察されておらず、さらなる調査が必要である。

以上のことから、第 3 世代では胎生有翅虫と無翅虫の双方が生まれ、有翅虫だけでなく無翅虫も移動すると考えられる。ただし、本研究では第 3 世代以降の胎生成虫について、形態の違いを見出すことはできなかったため、歩行に最適化された個体が出現するかは不明である。

7 章 越夏型幼虫世代の生態

7-1 目的

Peryphillus 属のアブラムシの大きな特徴に越夏型幼虫による越夏があげられる。越夏型幼虫は、扁平な体躯と扇状の独特な器官をもつ 1 令幼虫で、これが夏季の栄養条件悪化時に休眠している（秋元，2000）。休眠に対する戦略は種によって異なっている。一般的に越夏型幼虫の生存性は低く、成長を再開するころにはごく少数の個体しか残っていない。

越夏型幼虫の生存性や戦略について知られている日本のモミジニタイケアブラムシとポーランドに生息する *Periphyllus testudinaceus* を例に挙げると通常の胎生世代が姿を消すのは 5 月で、それ以降 10 月ごろまで越夏型幼虫のみが生存する時期がある（古田，Wilkaniec and Sztukowska, 2008）。

一方モクゲンジニタイケアブラムシは、7 月末まで通常世代が生存し、10 月ごろには成長を再開することが先行研究より示唆されている（羽田，2014 佐藤・今井，2020）ことから、休眠する期間が 2 か月程度であると推測され、前述の同属他種に比べて半分以下である。しかしながら越夏型幼虫の出現時期や成長再開時期といった要素はあまり解明されておらず、休眠に関するデータも不十分である。

そのため、本章ではモクゲンジニタイケアブラムシの越夏型幼虫の生態について調査し、その戦略を考察する。

7-2 材料と方法

材料

- モクゲンジニタイケアブラムシ越夏型幼虫

Peryphillus 属のアブラムシは夏季に休眠する際に、特殊な形態の 1 令幼虫を産む。越夏型幼虫は扁平で淡色であり、体の周囲に特徴的な扇形の構造を持つ。産まれた後はあまり動かず、葉の裏で休眠する。10 月ごろから成長を再開し、再び分散する。



図 7-1 モクゲンジニタイケアブラムシ越夏型幼虫

方法

2021 年 4 月 12 日から 2021 年 9 月 27 日にかけて，調査対象のモクゲンジの，南西道路上の高さ 2 ～ 3 m に伸びた枝に展葉していた複葉 17 枚を，日中に週 3 回観察した。天候不順等の場合には翌日に観察を延期した。

複葉の裏側をデジタルカメラで小葉ごとに撮影し，複葉内にいたアブラムシを，幼虫，無翅成虫，有翅成虫に分けて記録した際に写りこんでいた越夏型幼虫について，小葉単位で分析した。4 月 12 日から 1 週間ごとに，小葉を撮影した写真 10 枚をランダムに選定し，越夏型幼虫および成長再開後の越夏型幼虫世代の個体数を数え，平均値としてグラフに表した。

また，5 月 4 日から 9 月 27 日にかけて，週 3 回，毎回ランダムに選定した小葉 100 枚を目視で観察し，その小葉でのアブラムシの有無及び，アブラムシがいる場合は，越夏型幼虫以外の，コロニーを構成する個体の種類によって，有翅成虫と幼虫，無翅成虫と幼虫，有翅成虫と無翅成虫に分類した。

7-3 結果

越夏型幼虫の出現消長

4 月 12 日から 9 月 27 日までの観察で，5 月 3 日から 9 月 19 日まで越夏型幼虫がモクゲンジの小葉の裏で観察され，それ以外の時期では見られなかった（図 7-2）。

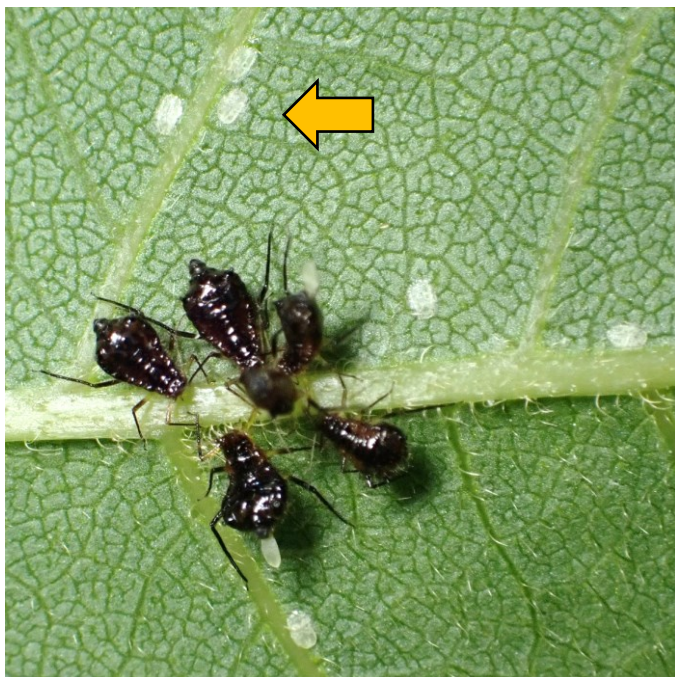


図 7-2 胎生無翅成虫（黒）と越冬型幼虫（白・黄矢印） 2021 年 5 月 24 日撮影

また、図 7-4 から、個体数のピークは 5 月にあり、それ以降減少する傾向が見られた。一方、成長再開した越冬型世代の個体は、8 月 18 日以降に観察され、幼虫でありながら体色が全体的に褐色になっていることが特徴であった（図 7-3）。以降、越冬明け個体・世代と呼称する。



図 7-3 成長再開後の越冬型幼虫（黄稚）と随伴するアミメアリ 2021 年 8 月 18 日撮影

越冬型幼虫と成長再開後の越冬型世代の出現消長は図 7-4 のようになった。越冬型幼虫のピークは 5 月にあり、それ以降減少していた。また、成長を再開したと思われる個体

は8月10日以降にのみ観察されていた。ただし、越夏明け個体が産まれた時期については不明である。

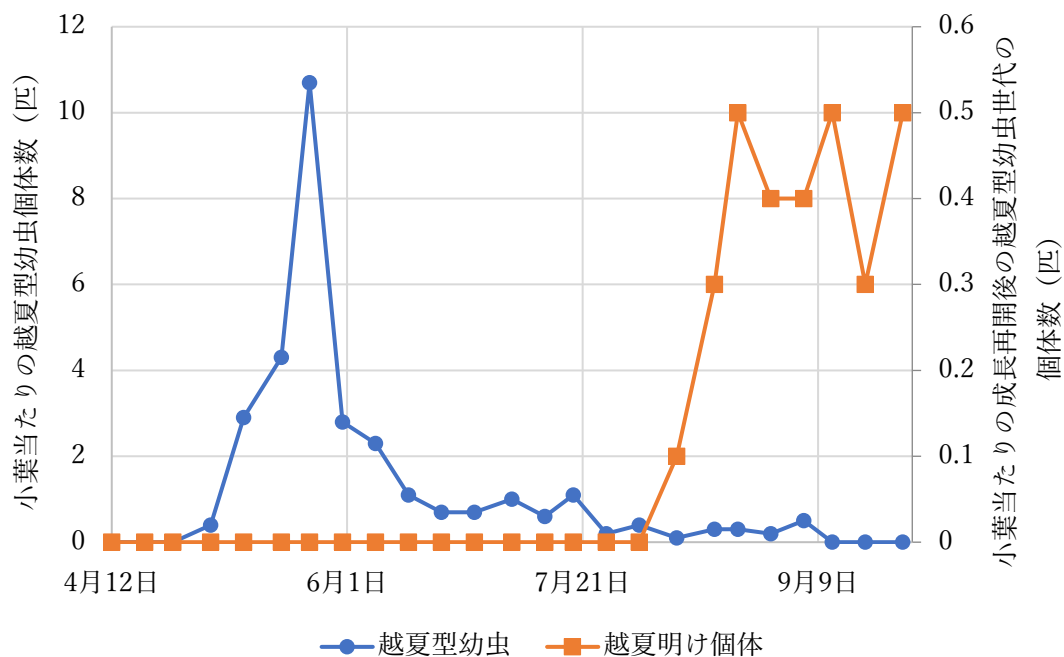


図 7-4 小葉当たりの越夏型幼虫および越夏型世代の平均個体数

青●グラフが越夏型幼虫，赤■グラフが成長再開後の越夏型幼虫世代の個体数。

縦軸は個体数，観察した小葉は10枚である。

また，通常形態の出現消長については以下のようになった（図 7-5）。

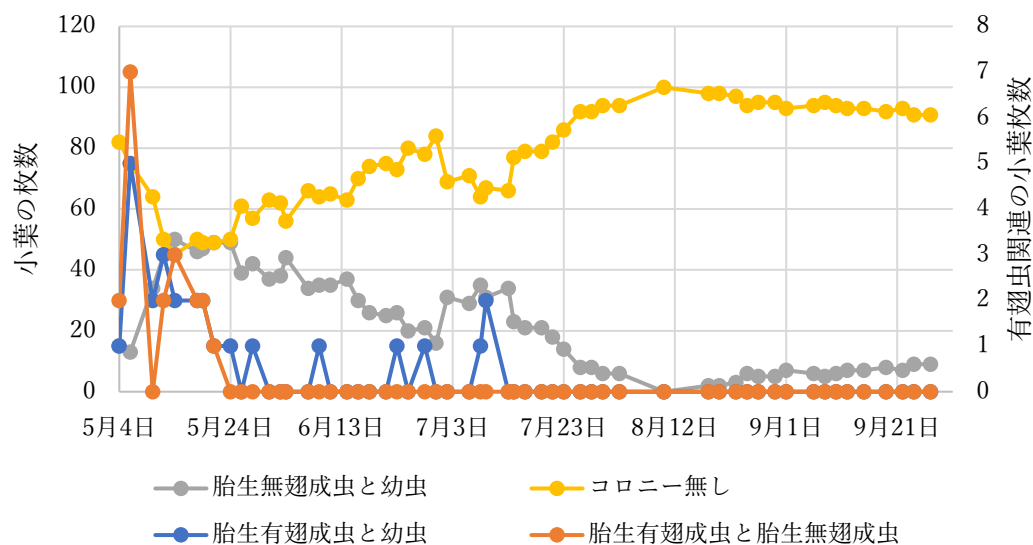


図 7-5 5月4日から9月27日までの100枚の小葉中にあったアブラムシのコロニー数

灰色が無翅虫のみ，黄色が何も観察されなかった複葉の枚数。

モクゲンジの高さ2～3mの範囲において通常の形態のモクゲンジニタイケアブラムシが観察されなくなったのは8月10日の観察のみであった。8月2日までは春の通常型の胎生世代が、8月18日の観察では成長再開後の越夏型世代と思われる個体が出現しており、越夏型幼虫のみが生存し休眠していた期間は長くても8月3日から8月17日までの2週間程度といえる。一方で、越夏型幼虫自体はより早く、5月ごろから出現していることがわかった。

越夏型幼虫の成長及び産仔

越夏型幼虫の産仔を始めて観察したのは9月6日であった。また、9月8日には一部の小葉が黄葉し始めていることが観察された。これは越夏型幼虫の成長再開を初めて観察してから1か月ほど経過している。越夏型幼虫の子世代は、腹部が交尾器として伸びておらず、胎生世代であると考えられる(図7-6)。

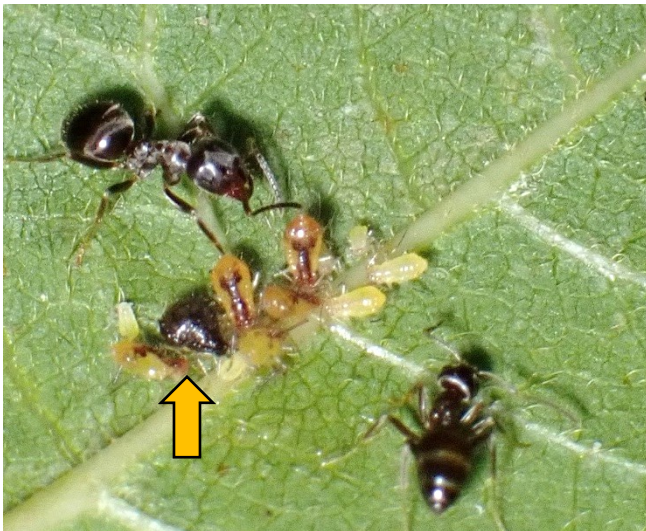


図7-6 越夏型世代の成虫(黒色・黄矢印)とその子(黄色)及び随伴するトビイロケアリ子世代には有性メスの特徴である腹部後端の交尾器が見られず、胎生無翅虫と推測される。

2021年10月10日撮影

2021年の観察では、11月1日以降に観察対象としていた領域においてアブラムシが見られなくなったため、越夏後の胎生世代および有性世代への遷移に関しては観察することができなかった。

また、8月から10月にかけても天敵の活動は活発であり、ヒラタアブ幼虫やテントウムシ成虫を観察した。この際、テントウムシに対して防衛行動を行うアミメアリが観察され

た（図 7-7）。



図 7-7 越夏型世代を襲撃するテントウムシ，防衛するアミメアリ 2021 年 8 月 23 日撮影

7-4 考察

越夏型幼虫の出現消長

越夏型幼虫は 5 月初旬に初めて観察されていた。この時期のアブラムシの世代は 6 章で考察したように春の第 3 世代が成虫になる時期と合致する。また，この時期は 3 月末から始まっていたモクゲンジの展葉が終了する時期とも合致する。このことからモクゲンジニタイケアブラムシの越夏型幼虫は第 3 世代の胎生成虫以降から産まれると考えることができるが，モクゲンジの展葉が終了することで栄養条件が悪化したため餌質の悪化によって越夏型幼虫が産仔された可能性もある。モミジニタイケアブラムシでは，越夏型幼虫を産み始めた胎生虫に対して，栄養条件の良い葉を与えたところ再び通常の胎生虫を産み始める場合がある（橋本・古田，1988）。そのためモクゲンジニタイケアブラムシ各世代に対しても栄養条件による産仔の変化を調査する必要がある。

休眠期間が短いにもかかわらず，越夏型幼虫の出現消長は他の *Peryphillus* 属のアブラムシとあまり差がないといえる。ポーランドに生息する *Peryphillus testudinaceus* の越夏型幼虫の出現消長を示すと，5 月上旬にはすでに越夏型幼虫が観察されており，5 月中にピークを迎え減少していくようになっている（図 7-8）。

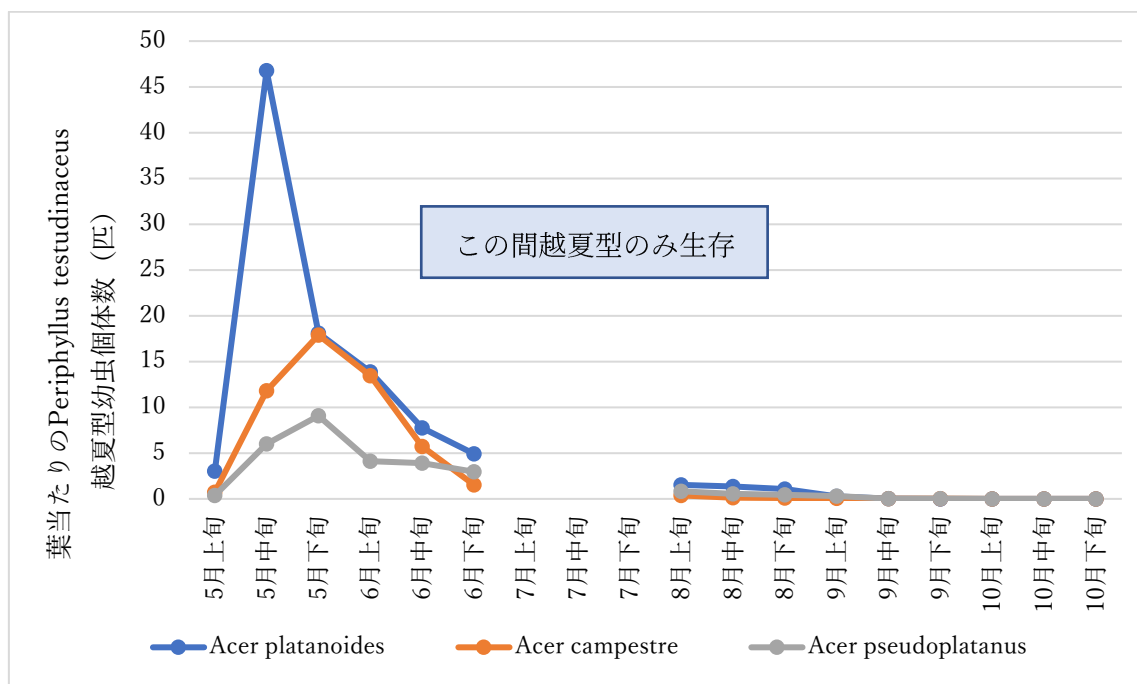


図 7-8 2006 年の *Peryphillus testudinaceus* の越冬型幼虫の出現消長 (Wilkaniec and Sztukowska, 2008 より作成)

3 種の寄主植物において 100 枚の葉を 10 日ごとに観察し、そこにいた越冬型幼虫の平均個体数。7 月は未観察である。

しかし、*Peryphillus testudinaceus* は 6 月から 9 月までの 4 か月を休眠するため、モクゲンジニタイケアブラムシに比べてはるかに休眠期間は長く、6 月以降は越冬型幼虫が供給されることもない。一方モクゲンジニタイケアブラムシは、8 月上旬まで通常の胎生成虫が残存するため、越冬型幼虫は継続的に供給されているはずである。このことは図 7-4 と図 7-8 で類似したグラフとなったこととは整合しない。また、越冬型幼虫が早期に成長を再開することも観察されていない。本研究ではこの現象を説明することができず、さらなる調査が必要である。

成長再開後の生態

越冬型世代は、成長再開から産仔可能となるまで 1 か月程度かかることが観察結果より示された。また、成長再開後の越冬型世代にはアリの随伴が確認されていたことから、甘露の供給能力もあるとみられる。しかしながら成長に必要な時間は極めて長く、その間に多くの天敵に遭遇していると考えられ、休眠後の成長再開フェーズにおいても生存が難しいと考えられる。

越冬型世代の成長再開から産仔可能になるまで長期間を要するのは、8 月ごろの、成長

も黄葉もしていないモクゲンジの栄養状態が悪いためであると考えられる。これは栄養条件の悪い時期を休眠するという戦略からは逸脱しているように見える。この生態には越夏後の世代数が原因である可能性がある。越夏型世代の次世代は胎生世代であったことから、有性世代は少なくともさらに次の世代であると推測される。ゆえに越夏型世代はモクゲンジが11月中旬には落葉するまでに2世代を重ねられる時期に成長を再開する必要があると考えられる。

また、モクゲンジニタイケアブラムシが休眠後に出現する胎生世代の数は春に比べるとはるかに少ない。この点はモミジニタイケアブラムシ（古田，2003）や *Peryphillus testudinaceus*（Wilkaniec and Sztukowska, 2008）でも見られ、*Peryphillus* 属によくみられる生活史の特徴と一致している。

休眠スケジュールへの気候の影響

モクゲンジニタイケアブラムシは他の *Peryphillus* 属と類似した越夏型幼虫の出現消長を持っていることが示唆されたが、越夏型幼虫への移行完了時期が他のアブラムシに比べてかなり遅い。この原因について、生息する気候の違いが挙げられる。温暖な台湾では、有性世代が12月から1月にかけて出現する一方、より寒冷的な中国天津では10月から11月まで観察される（Junkiert and Wiczorek, 2019）ことから、モクゲンジニタイケアブラムシは温暖な気候ではより長い期間休眠を行う可能性がある。しかしながら、寄主であるモクゲンジは中国から朝鮮半島を原産としており、この中には日本と同等な気候を持つ地域もあり、より詳細に調査を行う必要がある。

8 章 有性世代の交尾・産卵

8-1 目的

多くのアブラムシ類は年に一回有性生殖を行い、卵により越冬する生活史を持っている。有性生殖により産まれた卵の世代、すなわち翌年の幹母となる世代は、単為生殖により増殖する他の世代に比べて親は子がおかれる環境を予測することが難しい。

そのため、産卵する有性世代には有性生殖を行うだけでなく、翌年の幹母世代ができるだけ生存できるように、或いは全滅しないように産卵することが求められると考えられる。

ケアブラムシ亜科の *Peryphillus* 属は秋に無翅の産性虫が出現し、無翅のメスと有翅のオスを産む場合が多く（秋元，2000），モクゲンジニタイケアブラムシも同様の戦略をとっている（佐藤・今井，2020）。モクゲンジニタイケアブラムシは、いずれ落葉するモクゲンジの葉の裏に生息するため、別の場所に産卵する必要があると考えられる。有性世代メスは無翅であるため、歩行し産卵していると考えられるが、産卵場所や産卵個数、産卵個所数といった産卵の性質に関しては不明な点が多い。

そのため、モクゲンジニタイケアブラムシの産卵に関して飼育・観察・実験を行い、その戦略について調査を行った。

8-2 材料と方法

材料

- モクゲンジニタイケアブラムシ有性メス

10 月から 11 月にかけて産まれる。無翅で、体格は通常の胎生無翅虫と同等であるが、腹部後端に交尾器が突出しているのが特徴である。モクゲンジの小葉の葉裏にコロニーを形成する。また、アリが随伴する様子が観察されている。



図 8-1 モクゲンジニタイケアブラムシ有性メス (2020 年 11 月 11 日撮影)

- モクゲンジニタイケアブラムシ有性オス

10 月から 11 月にかけて産まれる。有翅だが，胎生無翅虫に比べると体格は小さい。モクゲンジの葉裏にメスとともにコロニーを形成する。



図 8-2 モクゲンジニタイケアブラムシ有性オス (2020 年 11 月 11 日撮影)

- モクゲンジ鉢植え

2020 年 5 月にトオヤマグリーンより購入。高さ 1 m 程度の園芸ポットに入っていたものを，培養土を入れた植木鉢に移植した。移植後に展葉およびシュートの伸長を確認した。

方法

2020 年 5 月にモクゲンジ幼木を 5 本購入し，植木鉢に移植して維持した。南向きの日当たりの良い階段の踊り場にバットを置き，その上に植木鉢を設置した。週に 1 回程度水をやり，枯れないように 11 月まで維持した。

2020 年 11 月 15 日から 2020 年 12 月 10 日にかけて，1 号館 A 棟西端にある観察対象モクゲンジ株より採取したモクゲンジニタイケアブラムシ有性オス 3 頭および有性メス 9 頭を使用して，2020 年 5 月に購入したモクゲンジ鉢植えに移植し，人為的に交尾を行わせ，

その様子及び産卵について、月曜から金曜日毎日および土曜日または日曜日の最低1日、観察した。

オスおよびメスに関しては、体形や体色、体表の模様の違いを目視で判定することで識別した。

- 人為的な交尾

交尾をさせたいメスをピンセットで、両足を掬うようにつまみ上げ、他にアブラムシがない小葉に移植した。移植後しばらくは歩き回るがしばらくすると静止するので、それまで待機したのちオスを移植した。

オスを、ピンセットで前翅をつまんで持ち上げた。メスを移植した小葉の、メスの後方5cm程度の場所に移植する。オスも逃避を始めるが、メスと接触すると交尾を行おうとして交尾が成功するが多かった。

- 野外での観察

2020年9月14日から11月17日まで、野外の観察対象モクゲンジ株において、有性世代を週2回観察した。葉裏や幹等でアブラムシを探索し写真を撮影した。

8-3 結果

雌雄による移動傾向のちがい

- オス

各観察日において、オスは前日に観察した場所とは同一の鉢植え上の異なった場所にいるが多かった。また、観察中に実験操作を行っていない状態でも、歩行している姿を観察した。複葉内で小葉を行き来するだけでなく、複葉から出て枝や幹を歩行している姿も観察された。

- メス

メスの行動は交尾の有無によって大きく異なった。交尾前のメスは移植後しばらく移動した後に、葉裏に静止した。日をまたいだ後も前日と同じ小葉にとどまっていることが多かった。また、隣接する小葉に移植した場合、合流してコロニーを形成していることも観察された。

交尾について

交尾は、メスの上に同じ方向を向いたオスが覆いかぶさる形で行われた。この際、メス

の交尾期は背中側に大きく湾曲させる様子が観察された（図 8-3）。オスが交尾を試みるもメスが受け入れなかった場合を 3 例観察しており、オスは交尾に積極的な様子が見られた。また、11 月 27 日には、産卵中のメスに対して、オスが交尾をしようと接近し、メスの産卵が中断される現象を観察した。



図 8-3 実験環境下で交尾するモクゲンジニタイケアブラムシ
有性メスにオスが覆いかぶさっている。（2020 年 11 月 15 日撮影）

交尾後の様子について

交尾を終えたメスは小葉裏から離れて移動を開始した。交尾から移動を開始するまでの期間は 1 日が最も多く、平均は 1.56 日となった（表 8-1）。また、9 匹のうち 6 匹が産卵を行うことができた。

表 8-1 メスの移入日，交尾日，移動開始日，初産卵日，行方不明日

メス No	移入日	交尾日	移動開始日	産卵日	行方不明日
1	11 月 15 日	11 月 15 日	11 月 16 日	11 月 17 日	11 月 19 日
2	11 月 15 日	11 月 17 日	11 月 18 日		11 月 24 日
3	11 月 18 日	11 月 20 日	11 月 21 日	11 月 23 日	12 月 7 日
4	11 月 19 日	11 月 20 日	11 月 21 日		11 月 23 日
5	11 月 20 日	11 月 20 日	11 月 23 日		11 月 26 日
6	11 月 20 日	11 月 20 日	11 月 23 日	11 月 26 日	12 月 2 日
7	11 月 20 日	11 月 23 日	11 月 25 日	11 月 27 日	12 月 3 日
8	11 月 21 日	11 月 23 日	11 月 24 日	11 月 26 日	12 月 9 日
9	11 月 23 日	11 月 23 日	11 月 24 日	12 月 3 日	12 月 11 日

※移動開始日は毎日の観察において，移動を初めて観察した日，行方不明日は以降観察されなくなった日である。

移動を開始したメスは，モクゲンジの幹を歩行し産卵場所を探しているように見えた（図 8-4）。他の時期にはモクゲンジの枝や幹を歩行している個体は全く見られなかった。



図 8-4 モクゲンジ鉢植えの幹を歩行するメス

交尾器を幹にこすりつけるような姿勢で歩行している。（2020 年 11 月 16 日撮影）

また，屋外のモクゲンジ株においても，11 月 21 日に同様に幹を歩行する有性メスを 1 例観察した（図 8-5）。



図 8-5 屋外のモクゲンジ幹を歩行する有性メス（黄矢印）（2020 年 11 月 11 日撮影）

産卵について

人為的に交尾させた 9 頭のうち 6 頭が産卵に成功した。モクゲンジニタイケアブラムシの卵は黄色の回転楕円体（図 8-6）で産卵後日数が経過すると黒色に変化した（図 8-7）。



図 8-6 産卵直後のモクゲンジニタイケアブラムシ卵（2020 年 11 月 28 日撮影）



図 8-7 産卵から数日後のモクゲンジニタイケアブラムシ卵（2020 年 12 月 1 日撮影）

有性メスの産卵について、産卵した 6 匹は 2～12 個の卵を 1～2 か所に産卵した（

表 8-2）。産卵場所はモクゲンジの葉柄の付け根の、芽の部分であった（図 8-8）。

表 8-2 メスの産卵個数及び産卵個所数

メス No	産卵個所数	産 卵 個 数 (内訳)
1	1	12
2		
3	1	2
4		
5		
6	1	8
7	2	5 (2+3)
8	2	7 (3+4)
9	1	5

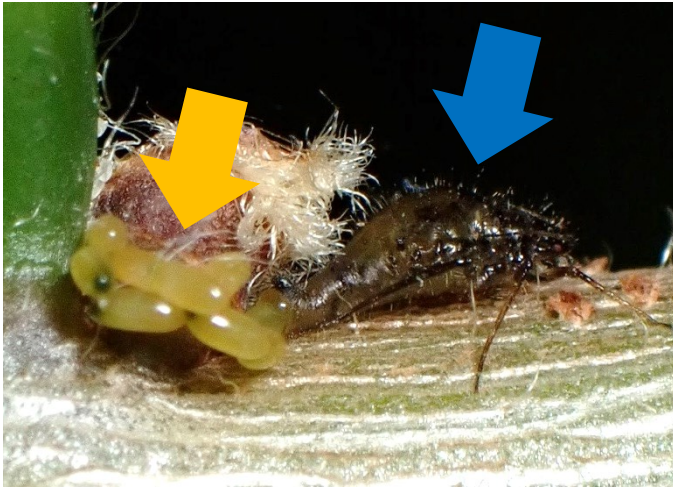


図 8-8 モクゲンジ枝に産卵する有性メス（青矢印）と卵塊（黄矢印）（2020 年 11 月 17 日撮影）

8-4 考察

交尾について

モクゲンジニタイケアブラムシのメスは育った葉の中にとどまって、交尾後産卵場所を探すまで動かないことが観察された。一方でオスは積極的に移動してメスを探すことが明らかになった。このことは交尾の回数を効率的に増やすことに利点があると考えられる。

メスが散開せずにコロニーを形成していれば、オスはひとたびメスを発見すれば複数のメスと交尾が可能となり、雌雄双方に利点があると考えられる。

産卵場所の選択

モクゲンジニタイケアブラムシの産卵場所は芽と考えられていたが、実際の卵は観察されていなかった（羽田，2014）が、本研究では室内の幼木という条件ではあるが産卵している様子を観察でき、芽に産卵することを確認した。実際の成木においても、鉢植えと同様に幹を歩行する有性メスが観察されたことから、小葉外に産卵している可能性が高く、屋外での実際の調査が必要である。

有性世代が出現する 11 月は、モクゲンジが落葉する時期であり、メスは産卵を果たせずに落葉に巻き込まれるリスクを背負っていると考えられる。先行研究では、11 月中旬の降雨によってモクゲンジの落葉が急激に進んだことが観察されている（佐藤・今井，2020）。

図 8-8 では、メスの産卵は芽の大きさに対して卵の個数が多く、無理があるように見える。幼木の細い枝であるだけでなく、葉が残っていることも産卵場所を減らしているよ

うに解釈できる。また、翌春のモクゲンジの展葉は、4 章より枝の先端近傍にある芽で起こりやすいと考えられる。ゆえに当年に葉の生えていた芽は、翌年発芽して生息場所となる可能性が高いと判断することができることから、葉のあった芽に、落葉の後に産卵することが生存に有利であると考えることができる。

ゆえにモクゲンジニタイケアブラムシ有性メスは、翌年に確実に生存可能な場所を選んで産卵するために落葉によるリスクを背負ってでも 11 月に出現すると考えられる。

9 章 モクゲンジニタイケアブラムシの寄主内移動

9-1 目的

寄主転換を行わないアブラムシであっても、寄主のフェノロジーの影響を大きく受けていると考えられる。モミジニタイケアブラムシは寄主転換を行わないが、寄主の展葉途上の若葉でしか生存することができないため、寄主内で生息可能な場所を転々としている（橋本・古田，1988）。また、同一地点にコロニーを形成し続けることは、天敵から捕食される可能性を高めることが報告されている。

モクゲンジニタイケアブラムシは、モクゲンジの成葉も利用して生存することができる（佐藤・今井，2020）が、寄主が7月まで散発的に資源を供給することから、生存に適した葉を求めて寄主内を移動することが考えられる。また、天敵からの捕食を回避するためにも移動する意義はあると考えられる。

モクゲンジのフェノロジーに関しては、4章で述べたように、4～5月の間に大規模な展葉が起こった後、5月中旬に小規模な展葉、6月以降は花や果実の成長が起こった。本章では、モクゲンジの5月の展葉および6月以降の花序から果実を調査し、そこにモクゲンジニタイケアブラムシがコロニーを形成するかどうか、あるいはその数やコロニーの様子がどのように異なるか調査を行い、モクゲンジのフェノロジーとの関係について考察した。

9-2 方法

2021年5月14日から6月7日まで、5月14日時点で新たに展葉を開始したモクゲンジのシュートを毎回4シュート程度ランダムに選定し、週三回観察した。シュートについて写真を撮影し、そこにいるアブラムシの様子や形態について観察を行った。

6月3日から8月10日まで、伸長中の段階にあった花序を4つランダムに選定し、毎週3回継続して観察した。シュートの花・果実部分および、葉部分を撮影し、アブラムシのコロニーの様子を観察し、その個体数を記録し、平均値をグラフに表した。

9-3 結果

二次展葉シュートへの移動

5月14日に、二次展葉の開始を観察するとともに、すでに二次展葉シュートにモクゲンジニタイケアブラムシが寄生していた。この時二次展葉シュートには胎生無翅成虫が多く見られた（図9-1）。

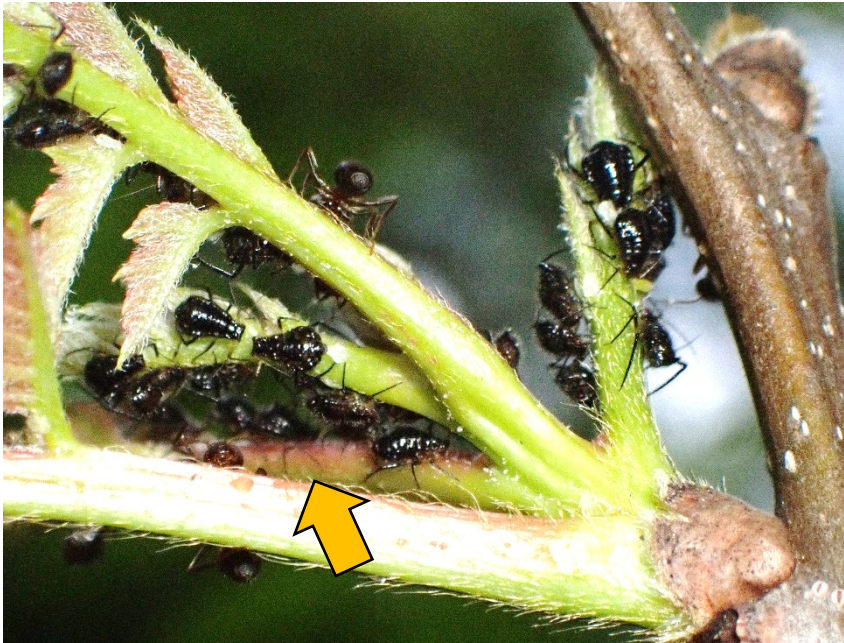


図 9-1 二次展葉シュートに寄生するモクゲンジニタイケアブラムシ胎生無翅成虫（黄矢印）
（2021年5月14日撮影）

観察を終了した6月7日まで二次展葉シュートにおいてもコロニーが継続して見られたが、この期間個体数は減少していた。

花序・果実への移動

6月3日の時点では、花序には蕾がついているのみでまだ開花していなかったが、モクゲンジニタイケアブラムシの胎生世代無翅成虫と幼虫からなるコロニーが見られた（図9-2）。



図 9-2 モクゲンジの花序に寄生するモクゲンジニタイケアブラムシ（黄矢印）
（2021年6月18日撮影）

そののち、花が咲き始めると同時にコロニーの規模も大きくなっていった。花が満開になる6月下旬には非常に大規模なコロニーが観察された(図9-3)。



図9-3 花序に寄生するモクゲンジニタイケアブラムシコロニー(黄矢印)
(2021年6月28日撮影)

これ以降7月中旬にかけて花が散って果実の成長が始まった。アブラムシは花の時期と同様に花柄のほか、果皮表面や内部にも侵入している様子が観察された(図9-4, 図9-5)。果実で見られたコロニーも8月10日にはすべてアブラムシが見られなくなっていた。

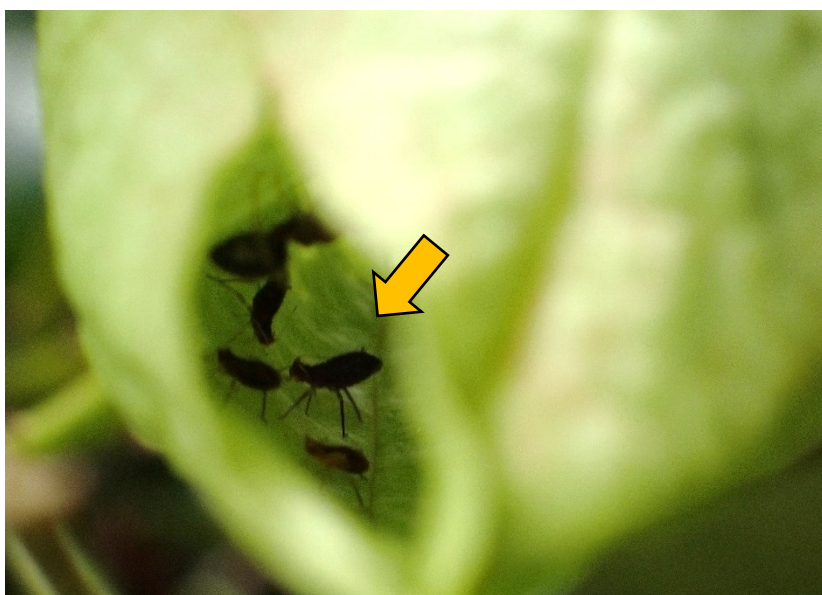


図9-4 果実内部に寄生するモクゲンジニタイケアブラムシ(黄矢印)(2021年7月19日撮影)



図 9-5 モクゲンジ果実表面に寄生するモクゲンジニタイケアブラムシと随伴するトビイロケアリ
(2021年7月23日撮影)

6月3日から8月10日までの間で花序のあるシュートあたりのモクゲンジニタイケアブラムシの個体数平均をグラフに表した(図 9-6, 図 9-7)。6月末と7月中旬に2回の個体数のピークが見られた。この傾向は花序も葉も同様の傾向が見られた。しかし、その個体数は花序部分が葉部分の2倍以上の数を擁していた。

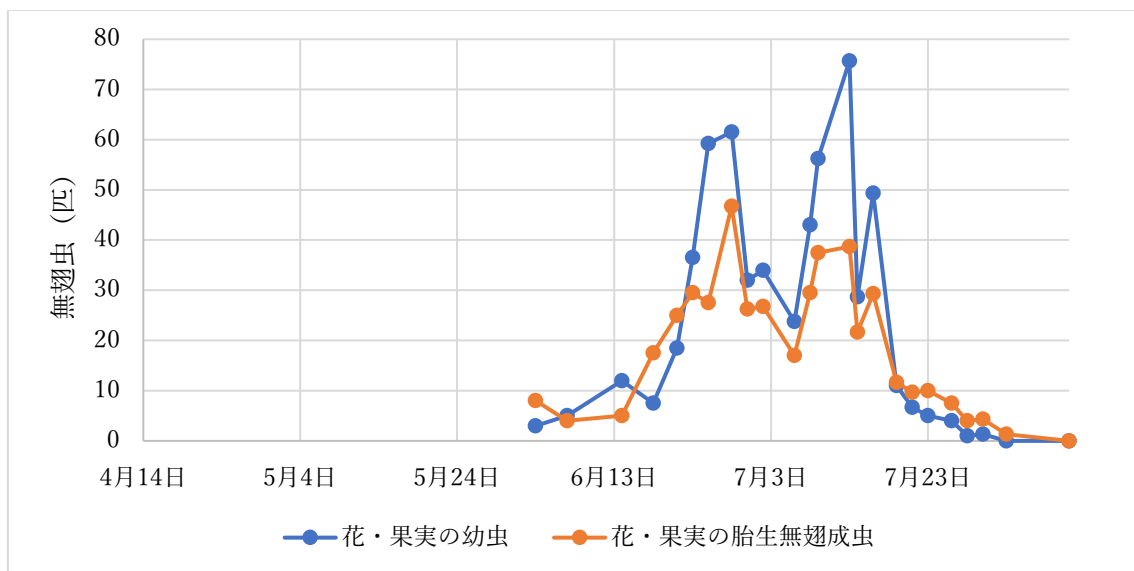
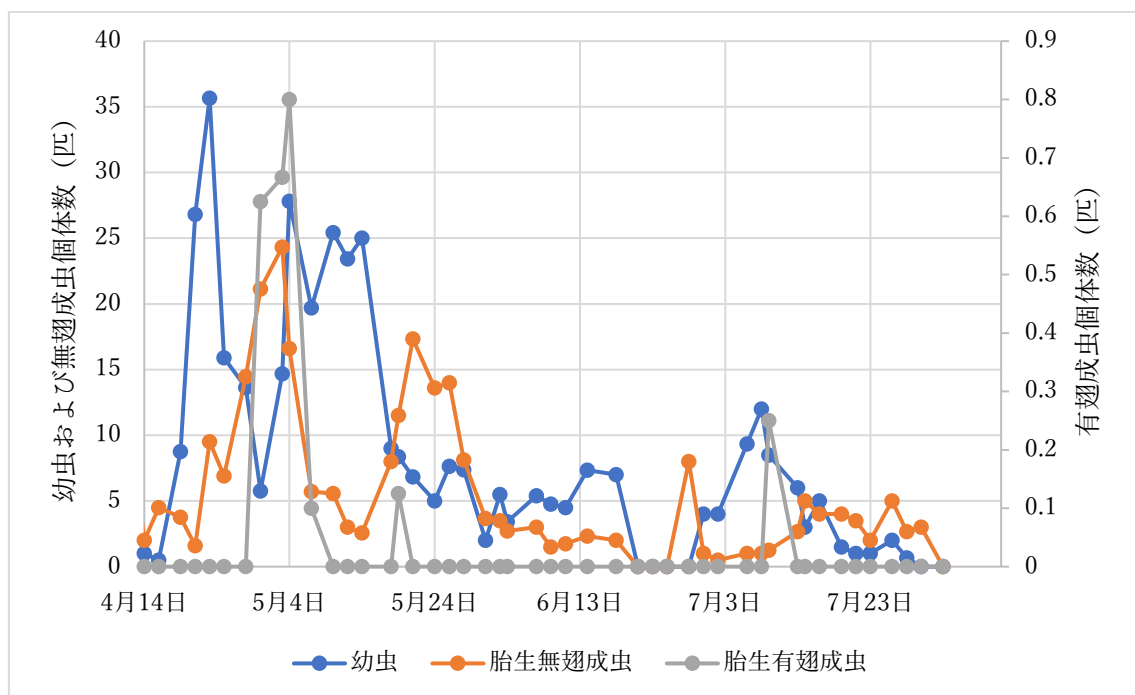


図 9-6 6月3日から8月10日まで4シュートの花序・果実部分で観察されたモクゲンジニタイケアブラムシの平均個体数



(再掲) 図 5-4 4月14日から8月2日までの17枚の複葉におけるアブラムシ各形態の平均個体数
すべての複葉が属するシュートでは花序が成長しなかった。

複葉ごとの個体数とシュート全体の個体数であり、直接比較することは難しいが、花序が成長しなかったシュートと成長したシュートでは、6月以降の個体数に大きく差が出る可能性があり、さらなる調査が必要である。

栄養条件を推測した場合、花序や果実の成長に栄養が供給されるため、花序が成長したシュートのほうが栄養条件は良いと推測される。一方花序が成長しなかったシュートでは4月に展葉が終了して以降、栄養条件は悪化していくと考えられ、アブラムシの状態とは合致する。花序が成長するのは展葉した芽の中でも半数に満たないが、寄生することができれば個体数を急増させることができる。5月の積極的な移動・分散は花序へ寄生するために行っている可能性も考えられるが詳細に関してはさらなる調査が必要である。

また、花序の成長にかかわらず8月初旬まで通常形態がコロニーを形成し続け原因に関しては不明であり、今後の調査が必要である。

10章 総合考察

10-1 モクゲンジニタイケアブラムシの生活史

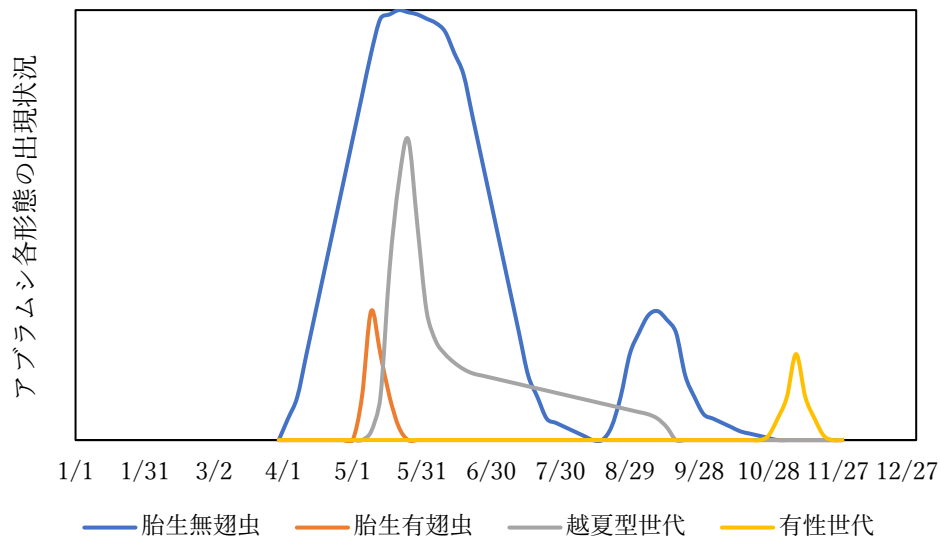
各章より、モクゲンジニタイケアブラムシの出現消長は寄主植物であるモクゲンジのフェノロジー進行に関連していることが示唆された。

5章及び6章から、モクゲンジニタイケアブラムシはモクゲンジの展葉開始に合わせて出現し、近距離の分散に適した緑色の胎生世代および遠距離の分散に適した胎生有翅虫を順番に出現させ、増加する生息可能領域に対して効率的に分散していると考えられる（図10-1a 青線、赤線）。また、9章より展葉以降も供給される生存場所に進出し、胎生世代を長期間維持していることが示唆された。

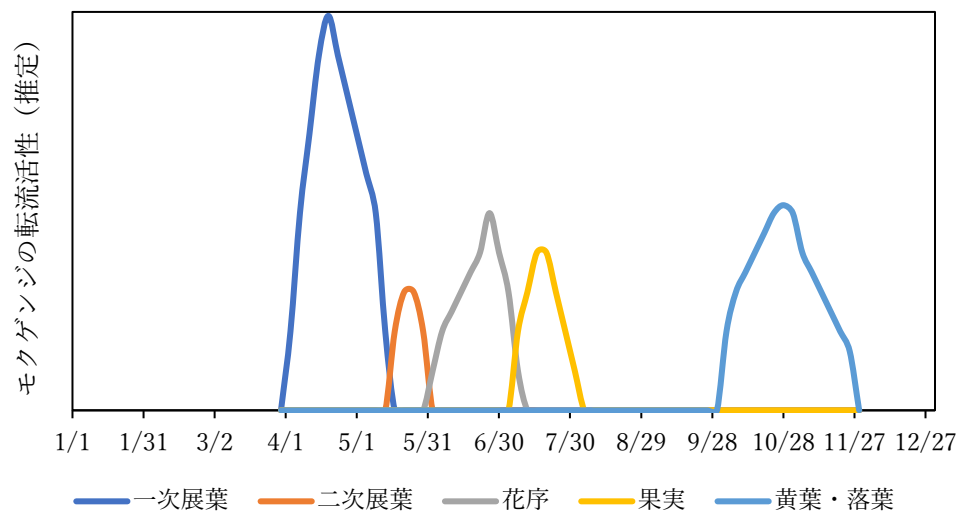
7章から、果実の成長から黄葉までのモクゲンジのフェノロジーの空白期間に適応し、越夏型幼虫が休眠し越夏していることが示唆された。しかしながら、越夏型幼虫の出現開始時期は休眠時期より2か月以上早く、また成長再開時期はまだモクゲンジの黄葉が始まっていない時期であり、モクゲンジのフェノロジー進行とは一致しておらず、さらなる調査が必要である。

8章から、有性世代はモクゲンジが黄葉し栄養条件が良いと考えられる期間に出現し、落葉までの限られた期間で交尾・産卵を行っていると考えられる。また、翌年の生存場所となり得る芽に産卵し、卵による越冬を行っていることが示唆された。

モクゲンジニタイケアブラムシ各世代の生活史およびモクゲンジのフェノロジー進行、特に転流活性が高まっているとみられる時期とおおむね一致し（エラー! 参照元が見つかりません。a, b）、このことはモクゲンジの栄養条件が良い時期に出現し、栄養条件の悪い時期には越夏型幼虫および卵で休眠を行っているためだと考えられる。



a



b

図 10-1 a アブラムシ各形態の出現状況の時系列変化

b モクゲンジの各イベントにおける想定される転流活性

10-2 各世代の特徴

春の胎生世代

モクゲンジニタイケアブラムシは、3 月末から4 月初頭にかけて幹母世代が出現する。これは、寄主の最初の発芽に合わせて出現し生存するための適応と考えられる。

モクゲンジニタイケアブラムシの有翅虫は第3 世代以降に少数が生まれ7 月末まで胎生世代で世代を重ねていくことが観察された。モクゲンジの成葉でも生存可能なモクゲンジニタイケアブラムシは、展葉後もモクゲンジの株内に多くの生息可能な場所を確保し続け

られると考えられ、有翅虫による遠距離への分散を行う必要がすくないものとみられる。一方でモクゲンジの2回目の展葉や花序・果実の成長に伴い、その時点で資源が豊富なところに大きなコロニーを形成する様子が観察されたことから、歩行による移動は少なからず行われているものと考えられる。

6月から7月末にかけてのモクゲンジニタイケアブラムシの生活史は、他種が完全に休眠する中で本種は胎生世代が生存し続けており、*Peryphillus* 属の中でも特殊な生態といえる。ただし、日本より高温の台湾で観察されたモクゲンジニタイケアブラムシの生活史においては、越夏型幼虫による夏季休眠期間がより長い（Junkiart and Wieczorek, 2019）ため、越夏型幼虫による休眠の意義はおかれた環境によって変化し、より寒冷な日本の場合、休眠の重要度が低くなっていると考えられる。

また、生存に適した場所が供給され続けることが、長期間胎生世代が維持される現象をもたらす原因である可能性がある。モクゲンジは複葉を持ち、一次展葉の期間は1か月程度を要した。そのため葉の成長にかかる時間が長いことが考えられる。そののちも再度の展葉や花序・果実といった生存に適した場所を提供する。このことも胎生世代が長期間みられる原因の一つであると考えられる。

越夏型世代

モクゲンジニタイケアブラムシも越夏型幼虫の生存率は低く、他種とさほど変わらないという結果が得られた。しかしながら、胎生世代がより長く生存しているため、越夏型幼虫が5月ごろにピークを迎えること、それ以降減少することとは合致しなかった。そのため、モクゲンジの部位ごとに越夏型幼虫の出現消長を調査する必要があると考える。

秋の胎生世代・有性世代

越夏型世代が成長を再開する時期は他種（古田・坂本, 1984, Wilkaniec and Sztukowska, 2008）より早かったが、成虫になるまでに長い時間を要した。これはモクゲンジの栄養条件が悪化しているためだと考えられる。この間にも天敵は活発に活動しており、天敵から逃れながら長期間生存するという難題に直面しているとみられる。越夏型世代は胎生無翅虫であり、その子も胎生世代無翅虫であったことから、その次の世代が有性世代となると考えられる。2021年10月後半に越夏型の次世代が登場しているため、11月下旬までに産卵を終えるスケジュールとは合致している。しかしながら、2021年は有性

世代の出現を確認できておらず、さらなる調査が必要である。胎生有翅虫についても確認することはなかったが、出現するとすれば越夏型の次世代であると考えられ、さらに観察する必要がある。

有性世代については 11 月ごろに出現し、20 日程度で産卵を完了する必要があるとみられる。また、メスは交尾後歩行して産卵場所を探すことが示唆された。これは、適した産卵場所へ移動することと、落葉寸前の葉から脱出し生存することが可能な行動であると考えられ、さらなる屋外での調査が必要である。有性世代の出現時期は他の *Peryphillus* 属（古田・坂本, 1984, Wilkaniec and Sztukowska, 2008）と差がなかった。

有性世代の産卵

モクゲンジニタイケアブラムシの産卵場所は実験環境下で芽であることが確認された。しかしながら、野外での産卵場所に関しては確認されていない。芽についても発芽する可能性は異なっていると考えられており、アブラムシは移動しながら適した芽を選んでいる可能性がある。

10-3 モミジニタイケアブラムシとの比較

モクゲンジニタイケアブラムシとモミジニタイケアブラムシは、卵からの孵化時期は類似していたが、それ以降の生態が異なっていた。モミジニタイケアブラムシは、幹母の子世代から有翅虫や越夏型世代が生まれ、春の胎生世代は幹母を含めて 3 世代程度で越夏型幼虫に移行する（古田・坂本, 1984）。一方モクゲンジニタイケアブラムシでは第 3 世代以降に胎生有翅虫が生まれ、それ以降も通常型の胎生世代が世代を重ねた。これは、それぞれのアブラムシが利用可能な寄主の資源の差によって生じた違いであると考えられる。

モミジニタイケアブラムシが春に利用可能な資源は、展葉途上の若葉のみである（橋本・古田, 1988）ため、一カ所にとどまって長くコロニーを形成することができない。そのため有翅虫を多く産み、株内外の展葉途中の若葉を目指して積極的に分散する必要があるとされている（橋本・古田, 1988）。また、カエデ科の植物も年に 1 回しか展葉しない植物で、カエデの花序・翼果の水溶性窒素含有量は 4 月から 5 月の早いうちに急速に低下する（橋本・古田, 1988）ため、栄養条件が良い時期は短期間で終わり、以降の長期間にわたって越夏型幼虫による越夏を行う必要があると考える。一方、モクゲンジニタイケアブラムシはモクゲンジの成葉でも生存することが可能であり、また、モクゲンジは 4 月の

展葉から、7月の果実の成長終了まで長期間にわたって栄養条件が良い場所が継続して存在するため、通常型で長期間生存したと考えられる。一方で各世代の生息場所を比較する（表10-1）とあまり違いが見られない。

表10-1 モクゲンジニタイケアブラムシおよびモミジニタイケアブラムシの各世代の生息場所

	モクゲンジニタイケアブラムシ	モミジニタイケアブラムシ ＊
幹母	芽・シュート？（未観察）	芽・シュート
有翅虫分散後の春世代	シュート・花序・果実	シュート・花序
越夏型世代	葉	葉・翼果
分散前の秋世代	有翅虫分散が見られなかった。 生息場所は葉	翼果
分散後の秋世代		葉
有性世代	葉・産卵時は枝	小枝

＊モミジニタイケアブラムシは古田・坂本，1984より作成。

以上のことから、モクゲンジニタイケアブラムシとモミジニタイケアブラムシの生活史の違いは、それぞれの寄主植物のフェノロジーの違いによると考えられる。そのため、モクゲンジニタイケアブラムシの有翅虫戦略についてもフェノロジーの影響が予測される。

本研究ではモクゲンジのフェノロジーについて定量的な調査は行わなかったため、水溶性窒素含有量の変化などを調査することでさらなる知見を得ることが可能だと考える。また、アブラムシの生活史戦略から植物のフェノロジーを逆引きすることも可能であると考ええる。

1 1 章 謝辞

本研究を行うにあたり，指導教員として多大なご指導を頂きました，今井健介先生，藤浪理恵子先生に心より感謝いたします。

また，日々の討論や日常生活の中で様々なヒントを得ることができました。生態学研究室や大学院の学生の皆様に感謝いたします。

1 2 章 参考文献

- 石川統 編 青木重幸, 秋元伸一, 石川統, 伊藤嘉昭, 黒須詩子, 坂田宏志, 佐々木哲彦, 高田肇, 浜弘司, 深津武馬, 本多健一郎, 宮崎昌久 著 (2000) 「アブラムシの生物学」東京大学出版会
- 菊沢喜八郎 (1986) 「北の国の雑木林」蒼樹書房
- 北村四郎, 村田源 (1971) 「原色日本植物図鑑」保育社
- 佐竹義輔, 原寛, 亘理俊次, 富成忠雄 (1989) 「日本の野生植物 木本編Ⅱ」平凡社
- 佐藤隆亮, 今井健介 (2020) 「モクゲンジニタイケアブラムシ *Periphyllus Koelreuteriae* の生活史」京都教育大学理学科「フォーラム理科教育」21 号
- 寺山守, 久保田敏, 江口克之 (2014) 「日本産アリ類図鑑」朝倉書店
- 羽田智子 (2014) 「モクゲンジニタイケアブラムシの生活環とアリとの共生関係」京都教育大学卒業論文
- 橋本ほしみ, 古田公人 (1988) 「カエデの生物季節とモミジニタイケアブラムシの春の産仔」日本応用動物昆虫学会誌第 32 巻第 3 号 pp.169-175
- 古田公人 (2003) 「イロハモミジ樹上のモミジニタイケアブラムシ密度の長期変動に与える生物季節と天敵類の影響」樹木医学研究第 7 巻 1 号 pp.7-14
- 古田公人 (2004) 「モミジニタイケアブラムシ有翅虫の秋の飛来数・増殖率と飛来から紅葉までの時間差」日本森林学会誌第 86 巻 (2) pp.129-133
- 古田公人 坂本二郎 (1984) 「モミジニタイケアブラムシ(*Periphyllus californiensis* Shinji; Hom., Aphididae) 個体群密度の季節的变化」東京大学農学部演習林報告第 73 号 pp.97-113
- 湯川淳一 (2010) 「植食性昆虫の出現期と寄主植物のフェノロジーとの同時性ータマバエの野外調査から見た同時性のずれとその影響ー」植物防疫第 64 巻第 7 号 pp.439-442
- Akimoto, S. (1985) Taxonomic study on gall aphids, *Colopha*, *Paracolopha* and *Kaltenbachella* (Aphidoidea: Pemphigidae) in East Asia, with special reference to their origins and distributional patterns. *Insecta Matsumurana*, 31: 1-79.
- Dixon, A. F. G. (1998) Aphid Ecology: An Optimization Approach. 2nd ed. Chapman & Hall, London
- Eastop, V. F. (1973) Biotypes of aphids. *Bull. Ent. Soc. N. Z.*, 2: 40-51
- Lukasz Junkiert and Karina Wieczorek (2019) Description of the previously unknown morphs of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) (Hemiptera, Aphididae: Chaitophorinae), *Zootaxa* 4585(1) p.360-368
- Sutherland, O. R. W. (1969) The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid *Megoura viciae*. *J. Exp. Biol.*, 67: 117-135
- Barbara Wilkaniec and Katarzyna Sztukowska (2008) *Periphyllus testudinaceus* (Ferne, 1852) (Hemiptera, Aphidoidea) number dynamics on the domestic species of maple-

trees, Aphids and other Hemipiterous insects Vol.14: 83-89