

ニホンジカの摂食によって植生が変化した奈良公園における トサカグンバイの生活史形質の遺伝的な変化

塚田 森生^{*1}

塚田森生：ニホンジカの摂食によって植生が変化した奈良公園におけるトサカグンバイの生活史形質の遺伝的な変化 日林誌 90: 348~355, 2008 シカの個体群密度が数百年にわたって高密度で維持されている奈良公園では、植生の単純化によりカメムシ目の植食性昆虫トサカグンバイの寄主植物が事実上アセビしかない。このため、通常はアセビおよびネジキの2種の寄主植物間で季節的な寄主転換を行う本種が、奈良公園では寄主転換を行わない。長期間にわたるこのような生活環境の違いがどのような遺伝的な変化をもたらしているのかを実験的に調べた。同じ条件下で羽化させた場合でも、寄主転換する京都個体群の個体は奈良個体群の個体より産卵数が少ない傾向があった。どちらの個体群の虫にとっても、ネジキはアセビよりもはるかに多い産卵数を達成できる質の良い寄主であったが、通常ネジキを利用している京都の虫にこの傾向がやや強かった。同じ条件で飼育したあとでも、京都の虫は奈良の虫と比較して、ネジキを強く選好する傾向がみられた。寄主転換を行う場合、特に寄主間の移動を行う世代で相対的な翅長が長くなることから、産卵数の減少はそれにとまなうコストと考えられた。

キーワード：移動、昆虫、シカ、生活史進化、生物間相互作用

M. Tsukada: Life History Evolution of the Andromeda Lace Bug, *Stephanitis takeyai*, Induced by the Simplification of Vegetation in Nara Park, Caused by Browsing of the Sika Deer, *Cervus nippon*. J. Jpn. For. Soc. 90: 348~355, 2008

In Nara Park, population density of conserved sika deer has been very high for several hundreds of years. This caused vegetation simplification to toxic and unpalatable plants. The andromeda lace bug, *Stephanitis takeyai*, usually alternates its host plants seasonally. However, in Nara Park, one of the host plants, *Lyonia ovalifolia* is very scarce so that *S. takeyai* lives on the other host, *Pieris japonica* throughout the year. I investigated the long-term genetic change in life history characteristics caused by the loss of seasonal host alternation in the Park. Reared at same condition, individuals from Kyoto population, where the bug alternates the hosts, preferred *L. ovalifolia* more than Nara individuals did. The former attained lower fecundity and larger relative wing length. Lower fecundity was considered as the cost of migration apparatus.

Key words: ecological interaction, insect, life history evolution, migration, sika deer

I. はじめに

この数十年、世界各地でシカの個体群密度の増加が農林業上の問題になっている（神崎ら, 1998; Latham, 1999; Hester *et al.*, 2000）。被害の大きさは指摘するまでもないが、このような個体群密度の変化が、一方では、またとない野外生態学の場を提供しているのも事実である。これは、我が国を含む多くの地域では、シカは最も大きな植食者として生態系に強く作用するためである（Vazquez, 2002）。森林生態系におけるシカの導入や自然増加にとまなない、シカに摂食されやすい植物の構成比は減少し、これにより通常は種間競争により構成比の抑えられている有毒成分を含む植物や物理的な防御メカニズムを備えている植物が増加する（Husheer *et al.*, 2003; Suzuki *et al.*, 2008）。シカの過剰な摂食圧の影響はこれだけにはとまならず、植物個体レベルでの可塑的な防御反応を引き起こし（Takada *et al.*, 2001）、シカと共通の餌植物を利用する植食性昆虫の寄主利用に影響を与える（Shimazaki and Miyashita, 2002）。また、ササを利用するタマバエにおいては、シカの摂食の有

無で虫えいの形質が可塑的に変化し、これを利用する寄生蜂群集の構成比にまで影響が及ぶ（Ueda *et al.*, 2006）。

これらの例は、群集の各構成要素の遺伝的な変化がなくても生じるもので、シカの増加が生じてから短期間で検出しうるレベルに達するといえる。これに対し、遺伝的な変化をとまなう反応はより長期的なものである。したがって、現在は表面化していなくても、将来的にはこれは大きな問題となりうるものであろう。シカの密度が各地で現状のまま推移すれば、この可能性はきわめて高いといわざるをえない。実際に生じる事態を予測する一つの手段として、ここでは昔からシカの密度の高い奈良公園で得られたデータを紹介したい。

奈良公園はニホンジカ（*Cervus nippon*）で有名であるが、これは、西暦768年の春日大社の建立に始まる。神域となった一帯では建立直後から一切の殺生が禁じられてきたが、中でもシカは特に大切に保護され、餌付けされてきた。この結果、その密度は極端に高く維持され続け、平安時代末期には、それが世に知られていた。また、1672年には危険防止のためシカの角伐りが始まっており、1690年には

* 連絡・別刷請求先（Corresponding author）E-mail: tsukada@bio.mie-u.ac.jp

¹ 三重大学大学院生物資源学研究所昆虫生態学分野（514-8507 津市栗真町屋町1577）

Insect Ecology Laboratory, Graduate School of Bioresources, Mie University, 1577 Kurimamachiya-cho, Tsu 514-8507, Japan.
（2008年3月10日受付；2008年7月3日受理）

200頭の角を伐った記録が残っている。現在奈良公園での性比(雄比)は0.2強であり、これが当時にも当てはまると単純に仮定すると、およそ1,000頭のシカがいたことになる。捕獲効率などを考えると、総個体数はこれよりもかなり多かっただろう。この後、明治になって害獣として駆除され、38頭にまで激減したとの記録があるが、いったん1,000頭近くまで増加し、第二次大戦後に再び100頭以下となり、その後20年ほどかけて1,000頭以上まで回復し、現在の総個体数は1,200頭ほどである。

このように個体数の変動はあるものの、長期間にわたってシカの密度が高く維持されてきた結果、公園周辺では餌となる植物に対する摂食圧が強く働き続けてきたと考えられ、現在の植生はシカに忌避されるものに著しく限定されている。シカの摂食圧の高まる前から十分大きく、高さで摂食からエスケープしたスダジイやアカマツなどの巨木以外では、現在公園内に通常みられるのは、ナギ、アセビ、ナンキンハゼなど、シカが好まない植物のみである(菅沼, 1982)。このように、人間のシカに対する働きかけが、生物間相互作用を通じて、公園内の植物の分布様式を大きく変化させてきた。

植食性昆虫にとって、寄主植物の分布様式は生活史に密接に関わる非常に重要な要素の一つである(Hunter *et al.*, 1992)。たとえば、寄主の分布様式が植食者の個体数変動に与える影響は大きい(Preisler and Price, 1988; Craig *et al.*, 1990; Price, 1992)、寄主植物の豊富さが産卵スケジュールを決める一つの要因となっている(Ohgushi, 1991, 1992)。このほか、寄主植物の分布様式はヒヨウモンモドキの移動性向に影響を及ぼす(Hanski *et al.*, 2004)。また、アブラムシの一種では、同種の寄主植物の中から、次世代の生存により有利な個体を産卵場所としてより多く選好しており(Moran and Whitham, 1990)、同種の寄主植物内での変異やその分布様式の違いでさえも、植食者にとって重要であることがわかる。

広食性の植食者の場合、種としての寄主範囲の中で、その個体、あるいは個体群が通常利用できる寄主植物が空間的にみても限られていれば、それに特殊化し、いわゆるHost raceを形成する傾向がある(Futuyma and Moreno, 1988; Jaenike, 1990)。もっとも、この特殊化は、必ずしも空間的に隔離されることによって起こるとは限らず、一つの交配集団と考えられる中に異なる寄主に特殊化した個体が存在することも期待される(Via, 1984a, b, 1990)。このような特殊化が起こる場合、寄主植物選好性が先に進化するか、あるいは各寄主を利用したときの適応度成分、たとえば生涯産卵数の値の違いが先に進化するのかという問題は、植食者の種分化ともからんで興味深い。この答えは事例によって異なり、たとえばある種の広食性のアブラムシでは通常自らが利用している以外の寄主を与えられると適応度が著しく小さくなる(Akimoto, 1990)。他方、広食性のシヤクガでは、自らが普段利用していない寄主よりも、利用している寄主に対して選好性が強いが、それぞれの寄

主上での適応度には差がないという(Futuyma and Philippi, 1987)。

広食性の種においても、一年の中のそれぞれの時期によって、利用できる寄主が事実上上限られていることもある(たとえば、小田, 1980)。そのような場合、寄主植物の消長に応じた季節的な移動が生じるだろう。また、アブラムシの寄主転換は、寄主の状態と虫の側の状態の両方が季節的に変化するものと考えられるが(Moran, 1990)、これもまた季節的な移動という点に関しては同様の範疇に入れることができよう。

アメリカで海岸のスゲ類を利用するウンカの一種では、大西洋岸では冬季に低地の好適な寄主が氷結して枯れてしまうためにより陸地側の別の寄主に移動してそこで繁殖するが、メキシコ湾岸では氷結がないために低地の寄主を周年利用する(Denno and Grissel, 1979)。このウンカには長翅型と短翅型が存在するが、このような寄主利用様式の個体群間の違いにより、大西洋岸では、寄主間の移動を行う2世代で長翅型が多かったのに対し、メキシコ湾岸では常に短翅型が多かったという。この種では、室内実験では長翅型と短翅型との間で生涯産卵数には差がないと考えられたが(Denno and McCloud, 1985)、一般には長翅型の個体は短翅型の個体と比べて産卵数が少ないことが認められており(May, 1975; Denno *et al.*, 1989)、これは昆虫の移動にともなう生態学的なコストであるとの合意が得られている(Denno *et al.*, 1989; Denno and Roderick, 1990; Crnokrak and Roff, 2002)。また、このような翅型多型は、幼虫期の寄主植物の質や(*e.g.*, Fujisaki, 1985)、生育密度(*e.g.*, Kisimoto, 1956; Denno and Grissell, 1979)、さらには温度(*e.g.*, Aukema, 1990)、日長(*e.g.*, Higaki and Ando, 2003)など、さまざまな要因によってその頻度が変化する。おそらく、移動が必要である時期が予期できないか、または不確かである場合に、植物の質やこみあいなど、直接ある寄主が生息に不適であることのみ安となるものが翅型を決め、毎年決まった時期に移動が行われる場合には、季節の指標となる温度や日長が決定要因となるのであろう(Tauber *et al.*, 1986 参照)。

昆虫の移動形質の適応的意義への理解は、上記のように長翅型、短翅型の翅型二型の研究により大いに深まったが、このような二型が進化する前段階として、翅長をはじめとする飛翔性向の連続的な遺伝的変異が集団内にあったと考えられる。これに選択圧がかかることにより、中途半端に飛翔筋、さらに翅をもつ個体は淘汰され、二型が完成したというシナリオが有力である(Roff, 1986)。したがって、翅型二型の進化の理解には、翅に連続的な変異をもつ種を対象にした研究が不可欠であるが、これまでの研究は翅型二型をもつ種に関するものが先行しており、連続的に変化する種に関するものはわずかである(Tanaka *et al.*, 2001; Gu *et al.*, 2006; Hanski *et al.*, 2006)。

筆者はこれまでカメムシ目の植食者トサカゲンバイ(*Stephanitis takeyai*)を奈良公園内で調査してきた。トサ

カグンバイの寄主植物は、ツツジ科、クス科のさまざまな種をはじめとしてシキミ、カキノキ、トチノキなど、多岐にわたるが (Takeya, 1963), 最も主要な寄主はツツジ科の常緑樹アセビ (*Pieris japonica*) と同じ科の落葉樹ネジキ (*Lyonia ovalifolia*) である (宮本, 1965)。アセビは庭木として利用されているため本種はその害虫として知られる。さらに、アセビはわが国から米国、欧州、豪州に輸出されていて、本種もこれにともなって世界中で侵入害虫として被害が大きい (Baily, 1950; Shread, 1968; Aukema *et al.*, 2005)。これら以外には、クス科の常緑樹クス、同じ科の落葉樹クロモジ、シロモジといった植物がよく利用される。東海・近畿地方ではアセビとネジキの間で季節的な寄主転換を行うことが普通であるが (Tsukada, 1994), 他にもアセビとクロモジなど、いくつかの寄主の組み合わせがある。アセビとネジキの場合は、アセビの葉の中で越冬し、羽化した虫 (これを越冬世代とする) はネジキに移る。そこで第1, 第2世代, 場合によっては第3世代が発生し、最後の世代の成虫はネジキの落葉の始まる前にアセビへの移動を行い、12月ごろからアセビの葉裏に越冬卵を埋め込む。ところが、奈良公園ではアセビがきわめて豊富である一方、シカの摂食のためネジキやクロモジなどの木がほとんどみられず、またクスノキは豊富ではあるが利用されることはなく、トサカグンバイはアセビ上で周年発生する (Tsukada, 1994) (図-1)。

奈良公園の歴史を考えると、季節的な寄主転換のない状態が300年程度は持続していると考えられる。これはトサカグンバイの世代数にして約1,000であり、さまざまな形質の進化が目に見える状態になるに十分であると期待できよう。筆者はこれまでに、トサカグンバイの卵寄生蜂 *Anagrus takeyanus* が、寄主転換のない状態に適応して、休眠形質を進化させてきたことを報告しているが (Tsukada, 1999, 2000), ここではトサカグンバイ自体の形質の変化を述べたい。このために、奈良公園とその北約45 kmの京都大学農学部上賀茂試験地内の二次林に生息する虫を用いて実験を行った。上賀茂は京都盆地の、奈良公園は奈良盆地のそれぞれ北端に位置し、気候は似通っている。トサカグンバイは上賀茂試験地では、アセビとネジキ

の間で季節的な寄主転換を行っている。したがって京都の個体は、いわば広食性の形質を保持していると期待されるのに対し、奈良の個体はアセビのみに特殊化している可能性があるとも期待される。そこで、本稿では両個体群から得た個体の寄主植物選好性の違いを探るとともに、それぞれの寄主植物上での適応度成分の一つとして、産卵数を調査し、その違いを解析する。また、両個体群での寄主間の移動の有無という移動性に関する違いに対してトサカグンバイが何らかの形で適応進化しているのではないかと仮説をたて、相対翅長の違いという面から解析する。

II. 方 法

1. 野外における網かけ実験

上賀茂試験地においてアセビおよびネジキの木に京都および奈良の個体群より得られた雌雄のペアを網かけして放飼し、その産卵数を比較した。そのために、1990年4月に奈良公園内のアセビより1,000個体以上の本種幼虫を採取して京都大学構内に持ち帰り、野外に置いた飼育ケージ内で羽化させて実験材料とした。また、上賀茂試験地からも同様に幼虫を採取して持ち帰り、羽化させた。用いた餌はいずれの場合もアセビである。

このようにして得られた本種成虫を上賀茂試験地へ運び、両個体群から雄と雌のペアを無作為にそれぞれ10対作り、1対ずつ目の細かいポリエステル製のゴース (東レスカイラーク #C-119) の袋を使って、アセビおよびネジキに閉じこめた。アセビおよびネジキを調査地内よりランダムに各10本を選び出し、それぞれの木に2個ずつの袋をかけ、両個体群から1対ずつ計2対 (それぞれの袋に1対ずつ) を放飼した。これら計20の実験区それぞれについて全産卵数を調べた。この実験で得られた第1世代成虫のうち、アセビを寄主として飼育されたものの一部は、同様の網かけ実験の試料とした。京都個体群由来の虫については次世代成虫がほとんど得られなかったため、新たに京都個体群の越冬世代成虫を、ネジキで育てた上で野外ケージ内に入れたアセビに産卵させ、アセビのみを餌として育てた第1世代成虫も、この世代の網かけ実験の試料とした。これらの試料を使用して越冬世代成虫によるときと同様に第1世代成虫の網かけ実験を行った。ただし、このときは各操作10対ずつとした。また、同様に第2世代の成虫についても網かけ実験を行った。ただし、第2世代成虫が越冬卵を産む時期には落葉樹であるネジキの葉は存在しないので、アセビのみに実験区を設けた。このときは両個体群20対ずつとした。なお、これら一連の実験操作の過程で天敵が網の中に侵入してしまった場合には、その実験区はデータ処理の対象からはずした。得られたデータはすべてSAS統計パッケージを用いて解析した。

2. 寄主植物選好性実験

1991年4月に上賀茂試験地からグンバイの越冬卵をアセビの葉ごと持ち帰り、実験室内で25℃に保って孵化させ、さらに羽化させて成虫を得た。同様に、奈良公園から

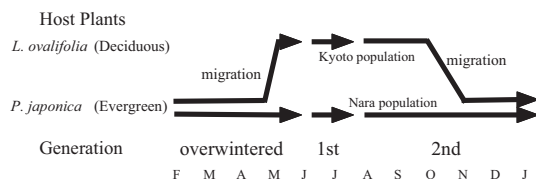


図-1. トサカグンバイの典型的な生活環

Outline of typical life cycle of the andromeda lace bug, *Stephanitis takeyai* with (Kyoto population) and without (Nara population) seasonal host-plant alternation.

通常 (京都個体群) はアセビ (*P. japonica*) とネジキ (*L. ovalifolia*) の間で季節的な寄主転換を行うが、行わない場合はアセビのみを利用する (奈良個体群)。

もアセビの葉ごと越冬卵を持ち帰り、室内で成虫を得た。つぎに、縦 40 cm, 横 30 cm, 高さ 7 cm の透明なプラスチック容器の片方の短辺に沿った中央部分に直径 10 cm の蓋のないシャーレを置き、さらに、もう片方の短辺の両端にアセビのシュートとネジキの葉を、根元を湿った綿でくるんだ上で安置した(図-2)。このようにして用意したそれぞれの容器の中のシャーレ内に前述のゲンバイ成虫を個々に放ち、8 時間後にどちらの寄主で吸汁しているかを記録した。8 時間後にどちらの寄主上にもいなかった個体は解析から除外した。

3. 野外条件下での成虫の相対翅長の計測

上記の網かけ実験で得られた成虫の一部については、各

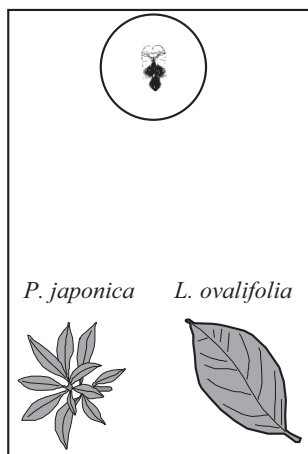


図-2. 寄主選好性試験の方法
Test of host preference.

京都または奈良個体群から得られた若虫をアセビで飼育後、羽化成虫を試験に供した。

S. takeyai nymphs from Kyoto or Nara population were reared in the laboratory with *P. japonica* as food. Then obtained adults were allowed to prefer either of the two host plants in a plastic cage.

世代, 個体群, および性別に個体ごとの前翅長, および体長をノギスで計測し(図-3), 前翅長/体長の値を求め、これを相対翅長として世代, 個体群間での比較を行った。このとき、越冬世代成虫はすべてアセビから得たが、その他の世代の成虫はアセビから十分な数を得られなかったのでネジキから得た。

III. 結 果

1. 寄主転換の有無によってもたらされる個体群間・世代間の産卵数の違いと、個体群間での寄主選好性の違い

越冬世代成虫を網かけして得られた各調査区での産卵数は、寄主間および個体群間で大きく異なっていた(図-4A)。アセビでの産卵数は、どちらの個体群でもネジキでの産卵数の 1/10 程度でしかなかった。また、どちらの寄主でも、奈良個体群は京都個体群の約 2 倍の産卵数を示した。GLM ANOVA の結果, 個体群 ($p < 0.05$), 寄主 ($p < 0.01$)

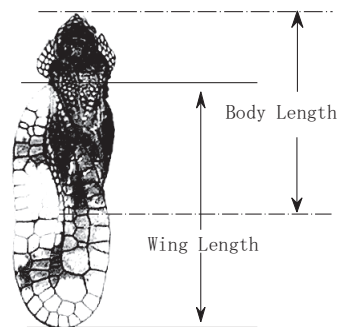


図-3. 相対翅長を求めるための体長および翅長の定義
Definition of body length (from top of the hood to the tip of the abdomen) and wing length (from top to the end of the forewing) to calculate relative wing length.

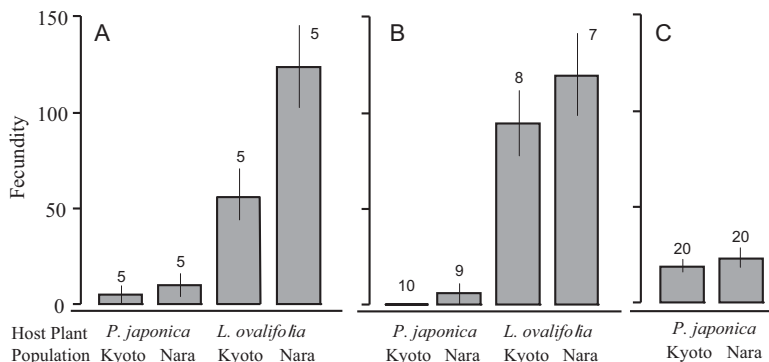


図-4. 京都および奈良個体群より得られた雌の生涯産卵数
Fecundity of *S. takeyai* adults from the two populations, on the two host plants.

実験はすべて京都で自然林内の樹に網掛けして行った。Mean ± SE。各棒の上の数字は反復の数。A) 越冬世代雌成虫による産卵数。B) 第 1 世代雌成虫による産卵数。C) 第 2 世代雌成虫による産卵数。

Nymphs obtained from each population were reared on *P. japonica* in Kyoto. Obtained adults were paired and confined to the host plant with fine meshed net in Kyoto. Mean ± SE. Number of replicates is presented above each bar. A) Eggs laid by females of overwintered generation. B) Eggs laid by 1st generation females. C) Eggs laid by 2nd generation females.

ともに産卵数の違いに有意に働いていることがわかった。また、寄主植物と個体群との間には弱い交互作用が認められ ($p < 0.05$)、京都個体群にとってのアセビに対するネジキの優位性は、奈良個体群にとっての場合よりも大きかった。第一世代成虫のアセビでの産卵数は、ネジキでのその1/10程度であり (図-4B)、越冬世代で得られた結果と同じく、ネジキの質の良さが明らかになった ($p < 0.01$)。しかし、個体群間での違いについては、やはり奈良個体群の方が産卵数が多い傾向はあったものの、その差は小さく、有意ではなかった。また、寄主と個体群との相互作用も認められなかった。第2世代でも、奈良個体群の方がやや産卵数が多かったが、その差は有意ではなかった (図-4C)。両個体群のデータを込みにして、各世代間でのアセビへの産卵数の違いを検定したところ、第2世代成虫によって産まれた越冬卵の数が、他の二つの世代の卵の数と比べてそれぞれ有意に大きかった (t -test, $p < 0.05$)。

寄主植物選好性試験の結果、雌雄ともに奈良個体群はネジキよりもアセビを選ぶ傾向があり、逆に京都個体群は、アセビよりもネジキを選んだ (図-5)。いずれの場合でも、その逆の寄主を選ぶ個体も少なくはなかったが、この選好性の違いは雌雄それぞれで有意であった (χ^2 -test, $p < 0.05$)。

2. 個体群間・世代間の相対翅長の違い

網かけ実験で得られた標本の体長と翅長を計測した結果、本種ではおおむね越冬世代でサイズが大きく、第2世代で最も小さいという傾向があった (図-6)。しかし、京都個体群では本来寄主間の移動を行う越冬世代と第2世代で奈良個体群と比べてやや翅長が大きく、このためこれらの世代では京都個体群の虫で相対翅長が大きい。一方、寄主間の移動を行わない第1世代では相対翅長の個体群間の違いはほとんどないことがわかった (図-6)。また、雄よりも雌でこの傾向が明瞭であった。雌の相対翅長の違いを引き起こす体長および翅長の変化については、越冬世代ではどちらも大きく、その他の世代ではどちらも小さい傾向があった。ただし、ここでは越冬世代にはアセビを、その他の世代にはネジキを幼虫の寄主として与えており、寄主の違いが成長に影響を与えている可能性があるため世代間の単純な比較はできない。それぞれの世代において、体長および翅長に個体群間で有意差はなかった (Aspin-Welch t -test; Dunn-Šidák の補正済み)。

雌で相対翅長の平均値の差を同世代の個体群間で検定したところ、越冬世代および第2世代の個体群間の違いは有意であった (Aspin-Welch t -test, $p < 0.05$; Dunn-Šidák の補正済み)。第1世代に有意差はなかった。一方雄では、同世代内で個体群間の違いはなかった。

IV. 考 察

越冬世代および第1世代の網かけ実験の結果、どちらの個体群にとっても、アセビよりネジキの方が、産卵数の点ではるかに質のよい寄主であることが明らかになった。越冬世代では寄主と個体群に交互作用が認められ、京都個体

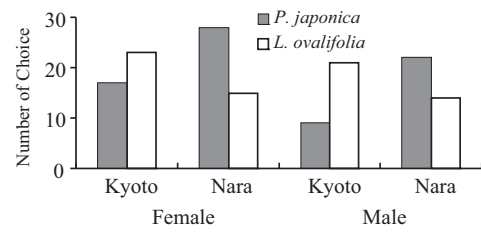


図-5. 寄主選好性実験の結果

Host preference of individuals from Kyoto and Nara populations.

See Fig. 2 for the details.

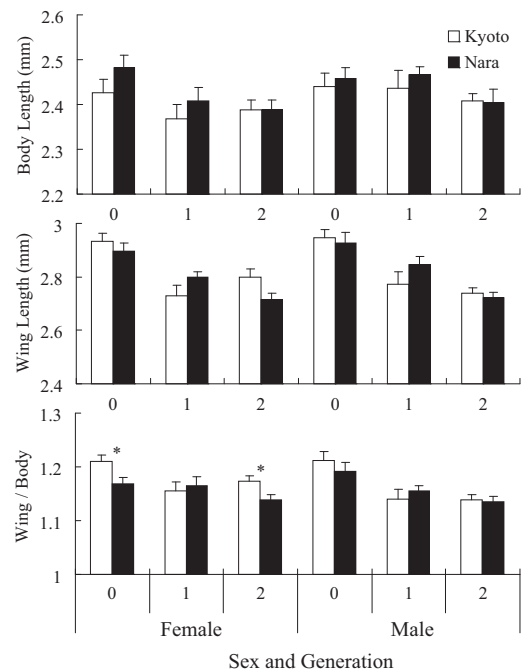


図-6. トサカグンバイ京都および奈良個体群より得た成虫の体長、前翅長、および相対翅長 (forewing length/body length) of *S. takeyai* Kyoto and Nara populations for three generations.

サンプルサイズは原則として20だが、19から26の範囲。* $p < 0.05$ (個体群間の比較)。

Mean \pm SE. Sample sizes were 19 to 26. In each panel, 0, 1, 2 corresponds to overwintered, 1st, and 2nd generation, respectively. * $p < 0.05$ for between-population difference.

群がネジキにより適応している可能性はあるが、第1世代ではこのような交互作用が全く認められなかったことを考えると、自然状態では京都個体群だけがネジキを寄主として利用しているにもかかわらず、奈良個体群よりもネジキを効率的に利用できるような大きな遺伝的な違いを保持しているとは結論づけられない。一方、京都個体群と奈良個体群との間には寄主植物選好性の違いが認められた。したがって、本種においては、寄主植物への特殊化が確かに生じていると考えられる。そしてそれは、各寄主植物上での

異なる適応度としてではなく、寄主植物選好性の違いとしてあらわれていると考えられる。これは、Futuyma *et al.* (1984) あるいは Futuyma and Phillippi (1987) による鱗翅目幼虫での寄主植物選好性の進化に関する研究の結論と一致している。Akimoto (1990) は、アブラムシの適応度がそれぞれの個体の利用している寄主上で有意に高いことを示しているが、彼は寄主植物選好性についての実験は行っていないから、選好性が先に進化するという説を必ずしも否定するものではない。また、Moran and Whitham (1988) によると、ダム工事の結果、一次寄主が利用できなくなったアブラムシでは二次寄主のみを利用する生活環がみられ、それにともない適応度に影響する各種形質や有翅型の出現頻度が寄主転換する個体群とは異なっていたという。彼らの研究でも寄主植物選好性の個体群間の違いについては調べられていないが、一般的にアブラムシのように移動性が小さく、自らの力で寄主を探索する能力に長けていない生物では、比較的飛翔力のあるグンバイムシや鱗翅目類とは異なる進化の様式の方がより自然かもしれない (Akimoto, 1990)。

網かけ実験では、いずれの世代でも、奈良個体群による産卵数は、京都個体群のそれを上回った。特に、越冬世代での差は有意であった。この個体群間の遺伝的な差異は、異なる気候に対する適応ではなく、寄主転換の有無に対する適応であると考えてよいと思われる。したがって、京都個体群の産卵数が少ないのは、寄主間の移動を行うための生態的なコストではないかの予測が立つ。そして、京都個体群では寄主間の移動を行う世代で奈良個体群よりも相対翅長が大きいことがわかったので、これが寄主間の移動に適応的に進化した形質であると考えられる。また、奈良個体群の本来移動を行う世代でも相対翅長の増加の度合いが小さかったことは、寄主間の移動を行わないならば、この形質を保持することは適応的でないことを示唆する。つまり、相対翅長を増加させることには生態的なコストがかかっており、それは産卵数の減少として現れていると考えられた。

トサカグンバイに翅型二型は存在せず、網掛け実験の結果得られた越冬世代および第2世代の相対翅長の個体群間の差異はわずかであった。また季節的な寄主転換以外の日常の小規模な分散において飛翔は有効であろうから、今後奈良公園で短翅化が急速に促進されるとは考えにくい。しかし、越冬世代成虫による産卵数の個体群間の違いは大きく、飛翔筋などの相対翅長以外の飛翔にかかる形質には個体群間にすでに大きな違いが存在するのかも知れない。Roff (1986) も飛翔筋の退化の後に翅が退化して翅型二型が完成するシナリオを描いており、今後これに関する研究が必要であろう。一方で、第2世代の成虫による越冬卵の産卵数には、京都と奈良の両個体群間でほとんど差がみられず、相対翅長の差から考えられる予測をうらぎる結果となった。これに対する可能な説明の一つとして、冬期の低温が挙げられる。つまり、夏の高温条件下では雌成虫の卵

巢の大きさなどの条件が産卵速度を制限するのに対し、冬の低温下では温度条件自体が産卵速度を強く抑制するために、個体間の形態的・生理的差異は産卵数に反映されないという考えである。しかし、今のところこの考えを裏付けるデータは全くないので、その当否については今後実験的な検証が必要である。

京都個体群において相対翅長が大きくなる世代には、翅長だけでなく体長も大きくなる傾向があった。つまり、本種の発生の過程において、体長と翅長との間に単純なトレードオフは見つけられなかった。これは生態学の常識からすると一見不自然にも思えるが (たとえば, Gu *et al.*, 2006), このような現象は他の昆虫種においても報告されており (Hegmann and Dingle, 1982; Dingle, 1986), 一般に新しい生息場所への移動を行う個体では、移動能力と繁殖の両方を最大化するような自然選択が働くものと期待される (Simberloff, 1981)。本種においても、体長と生涯産卵数との間に正の相関があることは十分予想され、一つの個体群内では移動を行う世代で相対翅長が大きいとしても、それによってただちに産卵数が減少するとは期待できない。しかし、個体群内の世代間の相対翅長の変異だけでなく、個体群間の変異も考えると、京都の雌成虫は体長が小さい第1世代では奈良の雌成虫より翅長がやや小さかったが、体長が大きい場合には奈良の雌成虫よりも翅長が大きくなる傾向があった。したがって、発育条件の違いによって生じる表現型変異のレベルではトレードオフは検出できなくても、遺伝的変異が存在すればトレードオフは検出できる可能性がある。

本研究では季節性という点に主眼を置いて、シカによる植生の単純化がトサカグンバイの生活史の進化を引き起こしていることを探ろうとした。そして、本種は食物連鎖における下位栄養段階に属する植物の存在様式から大きな影響を受け、現在の生活史を形成してきたことが明らかになったといえよう。これまでの群集生態学の成果をみるまでもなく、生物はお互いに強い影響を及ぼしあって生活している。物理的環境条件に加えて、競争、捕食・被食、共生、寄生など、さまざまな形の生物どうしの関係が、各生物の季節的な生活史をかたちづくってきたのであろう。寄主転換の有無という生活史の違いは、本来寄主植物の存在様式の違いに対してトサカグンバイが可塑的に対応することによって生じたと考えられる。しかし、そのような非遺伝的な生活史の違いが個体群間で長く保持されて来た結果、寄主植物選好性や季節的な相対翅長の変化など、さまざまな遺伝的形質がそれに適応的に進化していることが示された。このように、シカの爆発的な増加が生態系のさまざまな構成要素に影響を及ぼしてこれらを遺伝的に改変することが、今後さまざまな場所で表面化すると思われる。

本研究を行うにあたり、久野英二先生をはじめとする京都大学昆虫学研究室の皆様と、京都大学上賀茂試験地の皆様、国立科学博物館の友国雅章博士に大変お世話になった。

また、名古屋大学の柴田叡教授には本稿執筆の機会を与えていただいた。最後に、お二人の匿名の査読者からの御意見により本稿は大きく改善された。ここに記して厚くお礼申しあげる。

引用文献

- Akimoto, S. (1990) Local adaptation and host race formation of a gall-forming aphid in relation to environmental heterogeneity. *Oecologia* 83: 162–170.
- Aukema, B. (1990) Wing-length determination in two wing-dimorphic *Calathus* species (Coleoptera: Carabidae). *Hereditas* 113: 189–202.
- Aukema, B., Bos, F., Hermes, D., and Zeinstra, P. (2005) Nieuwe en interessante Nederlandse Wantsen II, met een geactualiseerde Naamlijst (Hemiptera: Heteroptera). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 23: 37–76.
- Baily, N.S. (1950) An Asiatic tingid new to North America (Heteroptera). *Psyche* 57: 143–145.
- Craig, T.P., Itami, J.K., and Price, P.W. (1990) Intraspecific competition and facilitation by a shoot-galling sawfly. *J. Anim. Ecol.* 59: 147–159.
- Crnokrak, P. and Roff, D.A. (2002) Trade-offs to flight capability in *Gryllus firmus*: the influence of whole-organism respiration rate on fitness. *J. Evol. Biol.* 15: 388–398.
- Denno, R.F. and Grissell, E.E. (1979) The adaptiveness of wing-dimorphism in the salt marsh-inhabiting planthopper, *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Ecology* 60: 221–236.
- Denno, R.F. and McCloud, E.S. (1985) Predicting fecundity from body size in the planthopper, *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Environ. Entomol.* 14: 846–849.
- Denno, R.F. and Roderick, G.K. (1990) Population biology of planthoppers. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 489–520.
- Denno, R.F., Olmstead, K.L., and McCloud, E.S. (1989) Reproductive cost of flight capability: a comparison of life history traits in wing dimorphic planthoppers. *Ecol. Entomol.* 14: 31–44.
- Dingle, H. (1986) Evolution and genetics of insect migration. *In* *Insect flight: dispersal and migration*. Danthanaranaya, W. (ed.), Springer-Verlag, Berlin, 11–26.
- Fujisaki, K. (1985) Ecological significance of the wing polymorphism of the oriental chinch bug, *Caveleius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae). *Res. Popul. Ecol.* 28: 43–52.
- Futuyma, D.J. and Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 207–233.
- Futuyma, D.J. and Philippi, T.E. (1987) Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila pomataria* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolution* 41: 269–279.
- Futuyma, D.J., Cort, R.P., and Noordwijk, I. (1984) Adaptation to host plants in the fall cankerworm (*Alsophila pomataria*) and its bearing on the evolution of host affiliation in phytophagous insects. *Am. Nat.* 123: 287–296.
- Gu, H., Hughes, J., and Dorn, S. (2006) Trade-off between mobility and fitness in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae). *Ecol. Entomol.* 31: 68–74.
- Hanski, I., Saastamoinen, M., and Ovaskainen, O. (2006) Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *J. Anim. Ecol.* 75: 91–100.
- Hanski, I., Eralahti, C., Kankare, M., Ovaskainen, O., and Siren, H. (2004) Variation in migration propensity among individuals maintained by landscape structure. *Ecol. Lett.* 7: 958–966.
- Hegmann, J.P. and Dingle, H. (1982) Phenotypic and genetic covariance structure in milkweed bug life history traits. *In* *Evolution and genetics of life histories*. Dingle, H. and Hegmann, J.P. (eds.), Springer-Verlag, Berlin, 177–184.
- Hester, A.J., Edenius, L., Buttenschön, R.M., and Kuiters, A.T. (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73: 382–391.
- Higaki, M. and Ando, Y. (2003) Effects of crowding and photoperiod on wing morph and egg production in *Eobiana engelhardti subtropica* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Appl. Entomol. Zool.* 38: 321–325.
- Hunter, M.D., Ohgushi, T., and Price, P.W. (1992) Effects of resource distribution on animal-plant interactions. 505 pp, Academic Press, San Diego, CA.
- Husheer, S.W., Coomesb, D.A., and Robertson, A.W. (2003) Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand *Nothofagus* forests. *For. Ecol. Manage.* 181: 99–117.
- Jaenike, J. (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 243–273.
- 神崎伸夫・丸山直樹・小金澤正昭・谷口美洋子 (1998) 栃木県日光のニホンジカによる樹木剥皮. *野生生物保護* 3: 107–117.
- Kisimoto, R. (1956) Effect of crowding during the larval period on the determination of the wing-form of an adult planthopper. *Nature* 178: 641–642.
- Latham, J. (1999) Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *For. Ecol. Manage.* 120: 13–21.
- May, Y.Y. (1975) Study of two forms of the adult *Stenocranus minutus*. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 127: 241–254.
- 宮本正一 (1965) グンバイムシ科. (原色昆虫大図鑑 Ⅲ. 朝比奈正二郎, 石原 保, 安松京三監修, 北隆館, 東京). 90–92.
- Moran, N.A. (1990) Aphid life cycles: two evolutionary steps. *Am. Nat.* 136: 135–138.
- Moran, N.A. and Whitham, T.G. (1988) Evolutionary reduction of complex life cycles: Loss of host-alternation in *Pemphigus* (Homoptera: Aphididae). *Evolution* 42: 717–728.
- Moran, N.A. and Whitham, T.G. (1990) Differential colonization of resistance and susceptible host plants: *Pemphigus* and *Populus*. *Ecology* 71: 1059–1067.
- 小田道宏 (1980) チャバネアオカメムシの生態. *植物防疫* 34: 309–314.
- Ohgushi, T. (1991) Life time fitness and evolution of reproductive pattern in the herbivorous lady beetle. *Ecology* 72: 2110–2122.
- Ohgushi, T. (1992) Resource limitation on insect herbivore populations. *In* *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Hunter, M.D., Ohgushi, T., and Price, P.W. (eds.), Academic Press, San Diego, CA, 199–241.
- Preszler, R.W. and Price, P.W. (1988) Host quality and sawfly populations: A new approach to life table analysis. *Ecology* 69: 2012–2020.
- Price, P.W. (1992) Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics. *In* *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Hunter, M.D., Ohgushi, T., and Price, P.W. (eds.), Academic Press, San Diego, CA, 139–173.
- Roff, D.A. (1986) The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40: 1009–1020.
- Schread, J.C. (1968) Control of lace bugs on broadleaf evergreens. *Bull/Conn. Agric. Exp. Sta.* 684: 3–7.
- Shimazaki, A. and Miyashita, T. (2002) Deer browsing reduces leaf damage by herbivorous insects through and induced response of the host plant. *Ecol. Res.* 17: 527–533.
- Simberloff, D. (1981) What makes a good island colonist? *In* *Insect life history patterns: Habitat and geographic variation*. Denno, R.F. and Dingle, H. (eds.), Springer-Verlag, New York, 195–201.
- 菅沼孝之 (1982) 植生. (奈良公園史. 奈良公園史編集委員会編, 奈良県). 13–22.
- Suzuki, M., Miyashita, T., Kabaya, H., Ochiai, K., Asada, M., and Tange, T. (2008) Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the Boso Peninsula, Japan. *Ecol. Res.* 23: 151–158.
- Takada, M., Asada, M., and Miyashita, T. (2001) Regional differences in the morphology of a shrub *Damnacanthus indicus*: an induced resistance to deer herbivory? *Ecol. Res.* 16: 809–813.
- Takeya, C. (1963) Taxonomic revision of Tingidae in Japan, Korea, the Ryukyus and Formosa. Part 1 (Hemiptera). *Mushi* 37: 27–52.
- Tanaka, S., Katagiri, C., Arai, T., and Nakamura, K. (2001) Continuous

- variation in wing length and flight musculature in a tropical field cricket, *Teleogryllus derelictus*: implications for the evolution of wing dimorphism. *Entomol. Sci.* 4: 195–208.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., and Masaki, S. (1986) Seasonal adaptations of insects. 426 pp., Oxford University Press, Oxford.
- Tsukada, M. (1994) Seasonal host alternation by the andromeda lace bug, *Stephanitis takeyai* (Heteroptera: Tingidae) between its two main host-plant species. *Res. Popul. Ecol.* 36: 219–224.
- Tsukada, M. (1999) Interpopulation variation of hibernal-aestival-diapause in the egg parasitoid wasp, *Anagrus takeyanus*: adaptation to seasonal host-plant alternation of the tingid host, *Stephanitis takeyai*. *Entomol. Exp. Appl.* 92: 37–43.
- Tsukada, M. (2000) Migration and diapause in ecological interactions: a case study in the tingid bug, *Stephanitis takeyai*. *Entomol. Sci.* 3: 167–175.
- Ueda, A., Hino, T., and Tabuchi, K. (2006) Deer browsing on dwarf bamboo affects the interspecies relationships among the parasitoids associated with a gall midge. *In* Galling arthropods and their associates — ecology and evolution. Ozaki, K., Ohgushi, H., and Price, P.W. (eds.), Springer, Tokyo, 229–240.
- Vazquez, D.P. (2002) Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biol. Inv.* 4: 175–191.
- Via, S. (1984 a) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I. Genotype-environment interaction in larval performance on different host plants. *Evolution* 38: 881–895.
- Via, S. (1984 b) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution* 38: 896–905.
- Via, S. (1990) Ecological genetics of herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 421–446.