

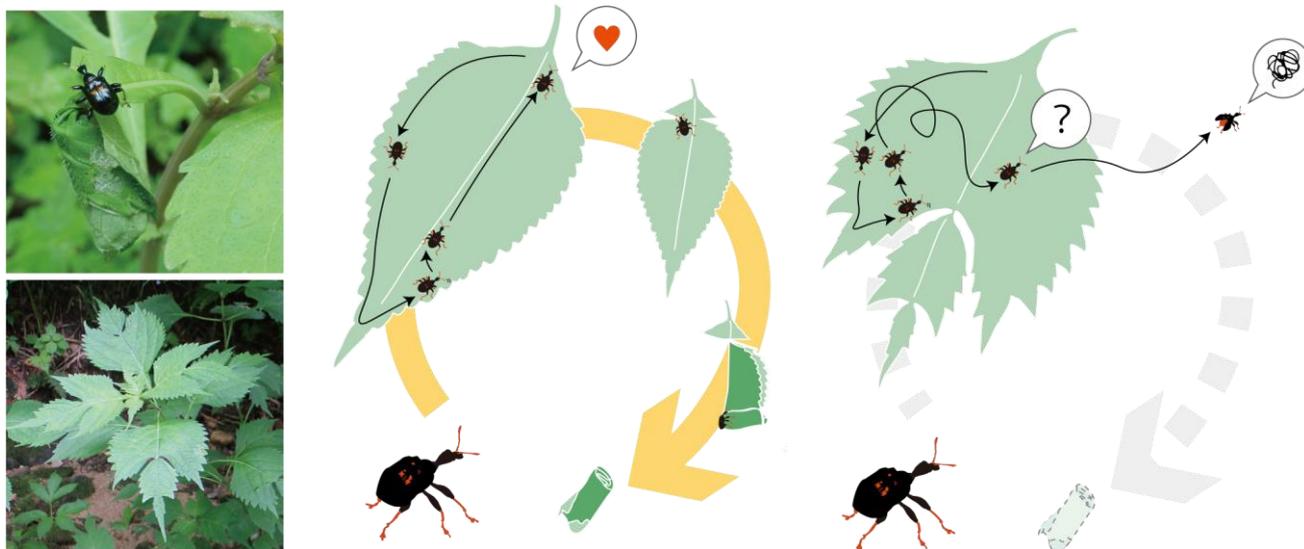
葉のかたちがオトシブミの葉の加工を妨げることを発見

—植物と昆虫の相互作用における葉のかたちの新たな役割—

概要

植物の葉はブナのように単純なものからカエデのように切れ込んだものまで多様な「かたち」を示しますが、自然界でどのように働いているのかはよくわかっていません。京都大学大学院理学研究科 樋口裕美子 博士課程学生、東京大学大学院理学系研究科附属植物園 川北篤 教授の研究グループは、シソ科ヤマハッカ属の草本ハクサンカメバヒキオコシの葉にみられる切れ込みが、ムツモンオトシブミによる葉の加工を妨げることを発見しました。ムツモンオトシブミは、メスが産卵の際に、子のエサおよび住み処となる精巧な「揺籃」をつくるオトシブミ科の甲虫の一種です。ヤマハッカ属で葉に切れ込みのない別種と比較すると、1) メスはハクサンカメバヒキオコシの葉や、人為的に切れ込ませた葉を揺籃基質として好まないこと、2) 卵を両種の葉で巻き直すとどちらの葉でも子供は同様に成長すること、3) 加工する前に葉を調べるために行う歩行の段階で、ハクサンカメバヒキオコシの葉が忌避されていることがわかりました。この歩行には加工前に葉を測量する意味もあるとされ、ハクサンカメバヒキオコシの葉では切れ込みのために規則的な歩行が妨げられるため、メスは以降の加工を諦めると考えられました。

本研究成果は、2019年9月3日に、国際学術誌「Nature Plants」にオンライン掲載されました。



第1図 ムツモンオトシブミは、切れ込んでいないクロバナヒキオコシの葉では揺籃をつくることができるが、切れ込んだハクサンカメバヒキオコシの葉では加工前の踏査がうまく完了できず、揺籃をつくれない。

1. 背景

植物の葉は様々なかたちを示しますが、葉の他の形質に比べて自然界でどのように作用しているのかはよくわかっていません。植物はときに葉を食べる昆虫により大きな被害を受けることがあります。昆虫の食害に対する葉のかたちの機能は特に知られてきませんでした。これには、葉のかたちのようなスケールの大きい形態情報が、化学物質やより細かい形態形質に比べて植食性昆虫の寄主選択に作用しにくいと考えられてきたことがあると思われます。

オトシブミ科の甲虫は、産卵の際メスが葉を巧妙に巻き上げ、子供のエサかつ住み処となる「揺籃」と呼ばれる円筒状の葉巻きをつくります。この揺籃作成は非常に緻密な加工を必要とするため、通常の寄主植物とは異なるかたちの葉では、メスはうまく加工できないため、葉のかたちが寄主選択に影響している可能性があります。国内に広く生育するムツモンオトシブミは主にシソ科ヤマハッカ属植物を利用します。このヤマハッカ属はふつう単純な楕円形の葉をもちますが、北陸地方に生育するハクサンカメバヒキオコシは例外的に顕著に切れ込んだ葉をもちます。そこで、本研究ではこの切れ込んだハクサンカメバヒキオコシの葉がムツモンオトシブミの産卵加工を阻害するのではないかと考え、これを検証しました。

2. 研究手法・成果

実験にはハクサンカメバヒキオコシと、本種としばしば同所的に生育する同属で葉に切れ込みのないクロバナヒキオコシの2種を用いました。まず、複数の同所群落で各種に作られた揺籃の数を調べたところ、クロバナヒキオコシではハクサンカメバヒキオコシよりも1.6~73倍ほど多く揺籃がつくられていました。飼育下で両種の葉を同時にムツモンオトシブミに与える選択実験でも、メスはクロバナヒキオコシにより多く揺籃をつくりました。一方、卵を両種の葉で人為的に巻き直すと幼虫は同様に成長し成虫となったため、子供の成長にとっての葉の質が、両種におけるメスの好みのちがいをもたらしたのではないと考えられました。

野外で揺籃に使われたハクサンカメバヒキオコシの葉は、いずれも平均より切れ込みの少ない葉でした。そこで、クロバナヒキオコシの葉をハクサンカメバヒキオコシに似た「切れこんだ」かたちと、同じ長さ葉の縁を切る「切れ込まない」かたちに整形し、ムツモンオトシブミに同時に与えて直接「かたち」の影響を調べました。すると、メスは切れ込んでいないクロバナヒキオコシにより多く揺籃をつくりました。

メスの揺籃形成行動を観察すると、加工前に葉の上を歩き回って葉が揺籃に適切か調べる「踏査」の段階でハクサンカメバヒキオコシの葉が忌避されていました。この「踏査」では通常、葉の基部から葉の縁を歩いて先端を通り、主脈に沿って葉の基部に戻る歩行を左右交互に複数回行います。この規則的な歩行は加工前の測量の意味をもつといわれているのですが、深く切れ込んだハクサンカメバヒキオコシの葉では、メスはしばしば側裂片の先端で引き返してしまい、その結果左右非対称で不規則な歩行になっていました。

これらの結果から、ムツモンオトシブミのメスは、葉の質としてはハクサンカメバヒキオコシを利用できるものの、切れ込みのために葉の踏査をうまく完了できず、以降の加工が妨げられていると結論されました。

3. 波及効果、今後の予定

これまでに、葉の「かたち」が寄主選択に影響することは、主に視覚的情報を利用するチョウをはじめとしていくつかの昆虫で知られていましたが、今回の研究で、葉のかたちが新たに物理的に植食性昆虫の加工行動を妨げることが明らかとなりました。葉を加工する習性は、チョウやガの仲間を中心に他のいくつかの節足動物の分類群で知られます。葉を加工する昆虫にとって、母材である葉の「かたち」は、これまで見過ごされてきた加工しやすさに影響する重要な要素であり、寄主範囲を決める要因となっているかもしれません。

ムツモンオトシブミのメスが切れ込み葉を踏査で忌避するメカニズムには未解明な部分も多く、メスの踏査行動の定量的評価や操作実験を通じて、今後より詳細に明らかにする必要があります。さらに、他のオトシブミ種でも葉のかたちが揺籃づくりに影響するのか、またハクサンカマバヒキオコシの切れ込み葉がムツモンオトシブミに対する防衛として進化してきたのか、これらの疑問を明らかにしていくことも今後の課題です。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は、日本学術振興会（18J12748）、科学研究費（15H04421）、藤原ナチュラルヒストリー振興財団の支援を受けて行われました。

<研究者のコメント>

葉のかたちが昆虫に作用する可能性は以前から言われてきましたが、実証例はごく限られていました。オトシブミは、地面に落とされた揺籃を鳥の「落とし文」になぞらえたことに由来する名をもつ、昔から身近な昆虫です。植物が多様な葉のかたちをもつ理由はおそらく一つの要因では説明できませんが、自然界において思いがけない方法で作用しているかもしれません。

<論文タイトルと著者>

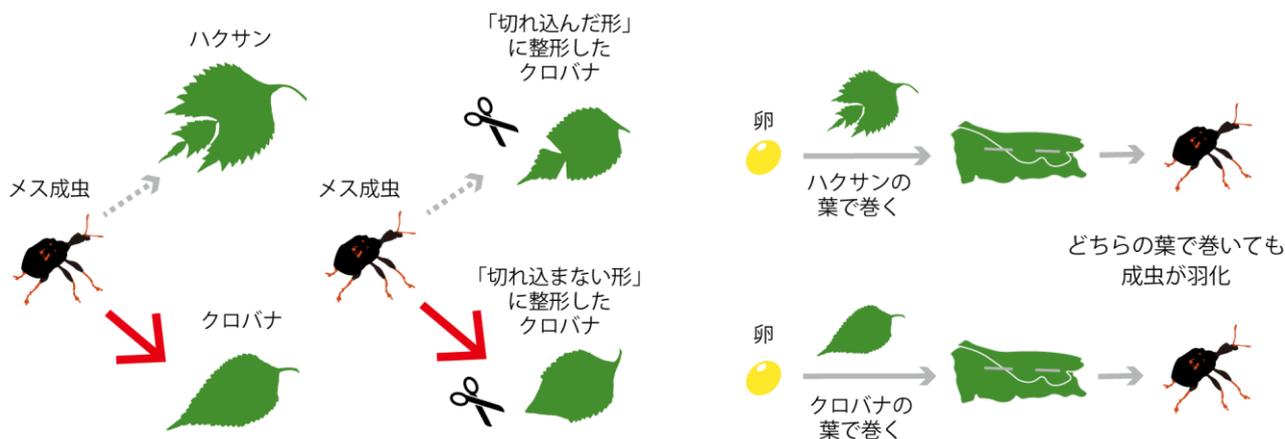
タイトル：Leaf shape deters plant processing by an herbivorous weevil

（葉の形は植食性甲虫による植物の加工を妨げる）

著者：Yumiko Higuchi（樋口 裕美子）、Atsushi Kawakita（川北 篤）

掲載誌：Nature Plants DOI：10.1038/s41477-019-0505-x

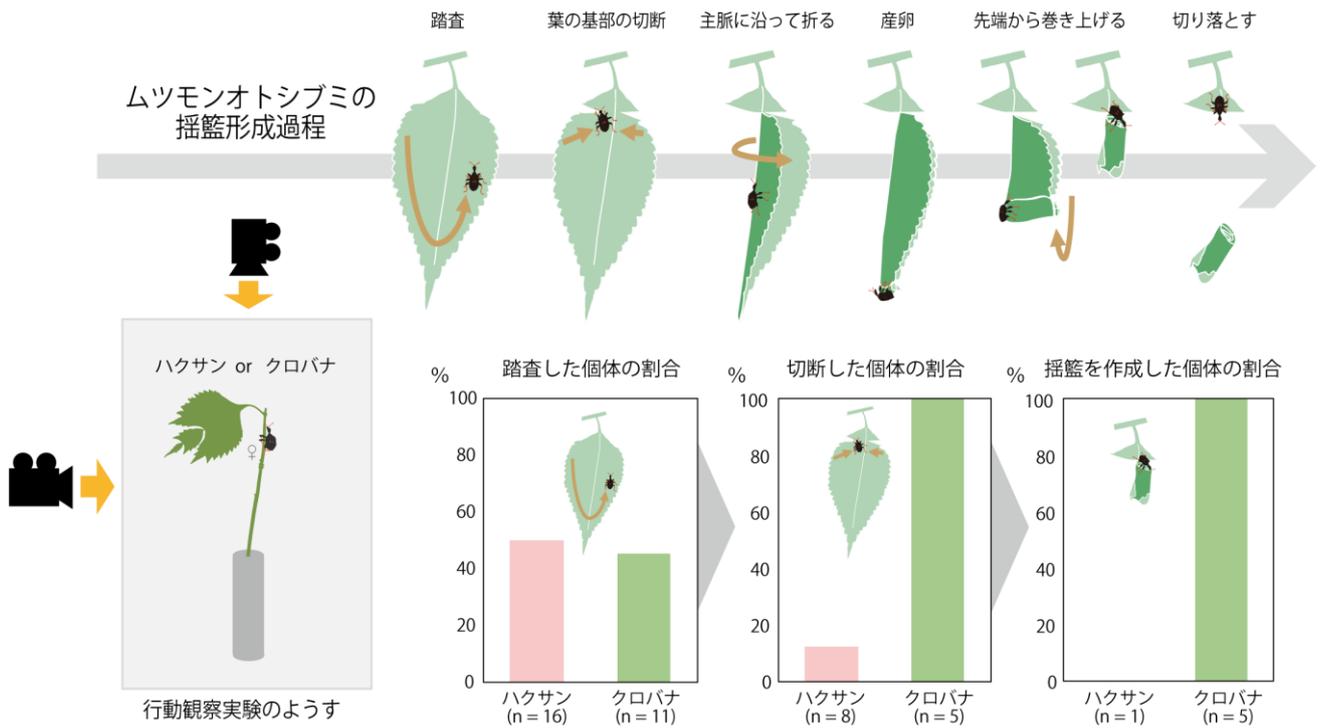
<参考図表>



メス成虫は切れ込みのない葉により多く揺籃をつくる

幼虫はどちらの種の葉も利用できる

第2図 揺籃形成における葉のかたちの効果の実証 メス成虫にハクサンとクロバナの葉を同時に与えたところ、メスは切れ込みのないクロバナにより多く揺籃をつくりました。次に、「切れ込んだ」形と「切れ込んでいない」形に整形した同一個体のクロバナの葉を与えると、メスは「切れ込んでいない」形の葉により多く揺籃をつくりました。さらに、卵をクロバナとハクサンの葉で巻きなおしたところ、幼虫はどちらの葉も摂食して同様に成虫になりました。これらの結果から、ハクサンとクロバナの2種におけるメスの揺籃形成の好みのちがいは、栄養素などの葉の質のちがいでなく、主に「かたち」のちがいによって決まっていると考えられます。（イラスト作成：樋口裕美子）



第 3 図 葉のかたちが作用する段階の特定 メスの揺籃形成行動を観察したところ、切れ込みのないクロバナでも切れ込んだハクサンでも、メスは同様に揺籃形成の第一段階である葉の踏査を行いました。このことから、葉の踏査の段階で、切れ込んだハクサンの葉が揺籃形成を妨げていると考えられます。(イラスト作成：樋口裕美子)