

オトシブミ類の揺籃の食料的利用面からの解析 —安定同位体分析を中心に—

内田知志¹, 藤山静雄²

¹信州大学工学系研究科, ²信州大学理学部

Studies on the Cradle as Food for the Attelabid Beetles (Coleoptera: Attelabidae)
—Special Reference to Stable-isotope Analysis—

Tomoyuki UCHIDA¹ & Shizuo FUJIYAMA²

¹Division, of Science and Technology, Graduate School of Shinshu University & ²

Faculty of Science, Shinshu University

要旨: オトシブミ類では母虫が寄主の葉を巻き植物本体から栄養供給を遮断して揺籃を作る。幼虫はその内部で揺籃を餌として育つ。そのため、揺籃がもつ餌資源量が幼虫発育の制約となっている可能性がある。オトシブミ類6種、ナミオトシブミ、ヒメコブオトシブミ、ヒメクロオトシブミ、エゴツルクビオトシブミ、ルイスアシナガオトシブミ、ナラルリオトシブミを用い揺籃を食料面から1) 餌質、餌量から検証, 2) 餌利用の安定同位体比分析による解明, を行った。

1) ヒメクロオトシブミとエゴツルクビオトシブミの幼虫期の揺籃摂食率は29.8%, 45.9%で、揺籃は餌として十分な量用意されていた。また餌の消化吸収率(1-糞量/摂食量)は72.3%, 77.1%で非常に高かった。成長効率(乾燥重量/摂食量)は19.1%, 11.6%で植食性昆虫の成長効率と比較し同程度かやや優れていた。

2) 6種のオトシブミ類の餌の揺籃と、それで育った成虫、糞の安定同位体比は炭素でそれぞれ-29.87, -27.29, -30.62‰, 窒素で-1.33, -0.04, -0.76‰であった。揺籃の炭素同位体比は未摂食の葉の同位体比よりもかなり低かった。オトシブミ類の濃縮係数は、炭素では通常係数より高い1.62~3.31‰で¹²Cの積極的な排出が行われていた。窒素では通常値より低い0.61~2.66‰であったが、残された糞量が少ないことから、幼虫による食糞による窒素栄養の吸収が推定された。ナラルリオトシブミでは窒素の濃縮係数が他のオトシブミ類より高く、通常値に近かった。これは葉と揺籃の安定同位体比から、揺籃からの窒素栄養の消失が糸状菌の腐敗防止作用により防がれているためと推定された。

揺籃は、餌としての機能を十分に発揮していた。オトシブミ類の母虫は揺籃形成において、子の餌、環境に関して、質、量ともに良い状態になるように工夫をこらしていると考えられた。

キーワード: オトシブミ類, 揺籃, 食料, 安定同位体分析, 食糞, 共生菌

Keywords: attelabid beetles, cradle, food, stable-isotope analysis, coprophagy, symbiotic fungus

はじめに

オトシブミ類は葉の一部を巻き上げて形成する揺籃と呼ばれる構造物の中に産卵する。その際に見られる特異な行動は、古くはFabre (1897) の『昆虫記』に形成過程が詳細に取り上げられ、また彼らによる寄主植物の選好性や揺籃形態等に関する生態学や動物行動学といった見地からいろいろと注目され研究されてきた(例えばKono, 1930; 岩田, 1935; Daanje, 1964)。こうした揺籃をめぐる生物学的な視点に加え、揺籃の機能面からの研究も進みつつある。

福井(2012)はチョウ目幼虫やアブラムシが作る

「リーフシェルター」の意味について考察し、①捕食者や寄生者などの外敵から卵や幼虫、蛹を守るシェルター、②乾燥など物理的条件の悪化からの卵や幼虫の保護、③寄主の化学防御物質を抑制するなど、上質な食料の保障、の3つを考えた。この機能分類の考えはオトシブミ類揺籃の機能の検討にも適用可能なのでこの3つの視点から検討を加える。

①に関しては広瀬(1968)やKobayashi (2004)の研究がある。広瀬(1968)はオトシブミとその寄生者の相互作用を調べた。ヒメクロオトシブミ(以後ヒメクロと略称。他のオトシブミ類もオトシブミの部分省略する)の母虫は普通1つの揺籃に1卵を産む

が、2 個以上の卵を意図的に産む場合がある。そして、その目的は、捕食寄生者への対抗策で 1 卵以上を寄生から逃すことであると考察した。Kobayashi (2004) は、エゴツルクビには、揺籃を地面へ切り落とす「切り落とし型」と、木に吊り下げたままにしておく、「吊り下げ型」の 2 型がある。そしてこれはエゴツルクビの卵を狙うタマゴコバチ科 2 種の寄生者が出現時期を異にしており、両者が異なるタイプの揺籃への寄生を嗜好することから、エゴツルクビは彼らの好まない方のタイプの揺籃を形成することで、寄生から回避していると考察している。

次に②については、Larsson *et al.* (1997) は、揺籃をハムシ科の *Galerucella lineola* 幼虫が脱皮場所として利用することがしばしばあるが、その場合、乾燥を避けられるので死亡が抑制されると考察した。これは、オトシブミ類幼虫も揺籃内で脱皮していることから同様な機能があると推定される。

また、③に関しては、Sandberg & Berenbaum (1989) は、オトシブミは揺籃を形成することで毒性の光増感色素の含有量を抑制できることを示した。また、Sagers (1992) は、メイガ科 Pyralidae とカノコガ科 Ctenuchidae の幼虫が揺籃の葉に対し選好性を示すことから、揺籃が防御物質の少ない餌であることを示唆した。

一方、伊澤 (2009) はオトシブミ類の揺籃形成では量より質が重視されていると主張している。

このようにオトシブミ類の揺籃の機能面からの研究は進んできてはいるが、餌としての利用面からの研究はまだ不十分である。

高橋ら (2012) は幼虫の摂食量に関して、エゴツルクビが羽化までに葉の約 30% を摂食し、また成長効率 (=羽化成虫の乾燥重量/揺籃摂食量) が $7.20 \pm 1.06\%$ であると報告した。しかし、それ以上の検討はしていない。

本研究では、揺籃の食料的な価値をさらに検討するためにエゴツルクビとヒメクロの 2 種を用い、幼虫 1 匹が揺籃のどのくらいの割合を摂食するのか、また摂食量を計測して他の植食性昆虫のそれと比較する。幼虫が摂食する餌は、揺籃内にあるためそれを直接見ることはできず、厳密な意味で餌利用を判断することはできない。そこで安定同位体分析法を用い実質的な餌利用に関して検討をする。

安定同位体分析では、一般に被食者—捕食者間で炭素同位体比が約 0.8‰ (DeNiro and Epstein, 1978)、窒素同位体比が約 3.4‰ (Minagawa and Wada, 1984)

上昇することが知られている。-

そこでオトシブミ類 6 種を用い安定同位体分析により、葉の利用の仕方や葉以外の餌の利用の有無を含めて検討する。また、本研究では糸状菌を利用するルリオトシブミ族の種も含んでいるので、糸状菌の生育する揺籃が幼虫の餌質にどのように影響しているのかについても検討する。結果を基にオトシブミ類の揺籃を餌としての視点から考察する。

方法

採集と採集後の処理

摂食量調査と安定同位体分析に用いたオトシブミ類の種とその寄主植物、採集月、採集地を表 1 に記した。

寄主植物については、切り落とし型の種では多くは樹上に作成中の揺籃を見て食草を決定した。それができない時には、落下個体の頭上の木が食草であることを確認し、それを食草とした。

対照区用にはそれらの木の未摂食の葉を枝ごと採集し乾燥器で 50℃・24 時間乾燥し安定同位体分析用にした。

幼虫飼育は 2013 年では室温で、2014 年は 25℃で行った。

羽化成虫は、50℃の乾燥器で乾燥した後、乾重を測定した。幼虫の摂食量の計測は羽化後に残った揺籃を、熱湯に入れ柔化させて開いた後、さく葉処理をした。これをスキャナーにかけて、揺籃サイズ・葉面積を計測した。その後、乾燥器で 50℃・2 日間乾燥した後、重量を測り乾重とした。スキャン作業は BMP 形式で 200dpi の解像度で画像データ化した。

摂食量調査

摂食量の推定は、羽化後に残された揺籃を広げ、同程度の大きさの未摂食の葉と比較して消失部分の

表 1. 採集した揺籃とその採集地と採取植物

採集種	採取植物	採集地・採集日
ナミオトシブミ	クヌギ、シラカバ	千曲市冠着山 2013年7月
ヒメコブオトシブミ	カラムシ	松本市岡田 2013年9月
ヒメクロオトシブミ	フジ	松本市アルプス公園 2013年6月、2014年5月
エゴツルクビオトシブミ	エゴノキ	市川市大町、中国分2014年5月、2014年5月
ルイスアシナガオトシブミ	ケヤキ	松本市里山辺2013年5月、6月、2014年5月
ナラルリオトシブミ	クヌギ	松本市里山辺 2014年5月

量を求め、これを推定摂食量とした。

葉面積の推定は、葉の葉幅と葉長を基に葉の丁度外形に収まる楕円の面積を求めた。これに葉先端部のひずみの部分の面積を加えるため、一定の定数(フジ, エゴノキでそれぞれ 1.14, 1.18 倍を掛けることで、葉全体の面積を計算した。食われた葉では、葉幅は測れるが、葉長は食われた部分が欠け測れないため、フジ, エゴノキについては野外データに基づいて、葉長は葉幅を定数倍、順に 1.8, 1.2 倍することで求めた。摂食された葉については、こうして得られた葉幅、葉長を用いて、前述の場合と同様に葉面積を計算した。同時に羽化後に摂食されずに残っていた揺籃を広げ残った葉面積を計算し、前者からこの値を差し引くことで摂食面積を求めた。これに 1mm²あたりフジでは 0.033mg, エゴノキで 0.045mg を掛けることで摂食量(重量)を推定した。

安定同位体分析

供試虫を 50°C の乾燥器で 2 日間、乾燥した後、すり鉢で粉末状にした。粉末試料を約 1mg 量測り、スズカップに納めて質量分析計にかけた。

安定同位体比 δ の計算式は、

$$\delta_x = (R_{\text{試料}}/R_{\text{標準}} - 1) \times 1000 \quad \text{—————(1)}$$

ここで X は炭素、窒素それぞれに対して、¹³C, ¹⁵N を表す。R_{試料} は試料の炭素、窒素安定同位体比 R (¹³C/¹²C), R (¹⁵N/¹⁴N), を表し、R_{標準}, 国際測定標準は、炭素では Vienna PeeDee Belemnite (VPDB), 窒素では air nitrogen (Air-N₂) を用いた。

試料の測定値は、標準物質で校正した。自家標準物質はアトロピン, グリシン, L-アラニンを用いた。標準物質測定は 10~20 試料ごとに行い、各区間で最初と最後の 2 回の標準物質の値の平均を用いて補正した。分析には、元素分析装置はサーモクエスト社製 Flash EA 1112 型、安定同位体比質量分析計は、サーモフィッシャーサイエンティフィック社製 Delta V simple。質量分析のソフトウェアは Thermo Finnigan 社製 Isodat NT Software を用いた。

結果

摂食, 消化吸収, 成長率

表 2 にヒメクロとエゴツルクビの摂食量と揺籃の摂食割合の調査結果を示した。

揺籃外側の部分は幼虫の落下防止保護用に必要で、摂食はできないと考え、その割合を揺籃の 40% とし

た。残り 60% が母虫の供給した餌利用可能部分と推定した。これを基に摂食割合で考える。エゴツルクビでは揺籃全体の 29.8% が摂食されていた。高橋ら (2012) も本種で約 30% を摂食したと述べているが、この値は同種による揺籃の摂食量としては一般的な値と考えてよいだろう。これは餌利用可能部分の揺籃 60% のうち約 50% を利用していたことになり、摂食できる量にはまだ余裕がある。また、ヒメクロでは揺籃の 45.9% が摂食され、利用可能部分 60% の約 77% で、利用割合はエゴツルクビに比べやや高い。まだ余裕はあるが、この種では揺籃の食料的利用価値はそれなりに高いと言えるだろう。以上の 2 種の結果は揺籃の摂食率はやや違うのが、摂食量は揺籃の利用可能部分に対して十分に余裕があった。したがって、母虫は子に対し十分な餌量を保証できるサイズの揺籃を作成していたと考えられる。

また、オトシブミ類の糞量と、消化吸収率 (= (1 - 糞量/摂食量) · 100) を計算し結果を表 3 に示した。これよりヒメクロ, エゴツルクビで消化吸収率はそれぞれ 72.3%, 77.1% となり非常に高かった。この原因については考察で論じる。

これらを基に計算されたヒメクロとエゴツルクビの成長効率 (= 成長量/摂食量) を表 4 に示した。これよりそれぞれの値は 19.1%, 11.6% となった。これらは、一般に言われる 10% 程度と比べると標準的か、やや高い程度であると言える。

以上よりオトシブミ類では、生葉でなく、栄養補給を停止された葉を餌としているにもかかわらず、高い消化吸収率があり、成長効率も比較的良い結果が得られたことは大変興味深い。

表 2. ヒメクロオトシブミとエゴツルクビオトシブミの揺籃の摂食割合. (平均 ± SE)

オトシブミ種	未摂食揺籃 乾重(mg)	摂食量 乾重(mg)	揺籃摂食*1 割合(%)	サンプル数
ヒメクロ オトシブミ	17.1 ± 1.0	7.9 ± 1.2	45.9	6
エゴツルクビ オトシブミ	49.4 ± 5.3	14.7 ± 2.4	29.8	8

* 1 (推定未摂食揺籃重 - 羽化後の残揺籃重) / 未摂食揺籃 · 100

表 3. 2種のオトシブミ類の摂食量と消化吸収率. (± SE)

オトシブミ種	羽化成虫 (mg)	糞量 (mg)	推定摂食量 (mg) *1	消化吸収率 (%) *2	サンプル数
ヒメクロ オトシブミ	1.3 ± 0.1	2.2 ± 0.4	7.9	72.3	(N=5)
エゴツルクビ オトシブミ	1.9 ± 0.2	3.4 ± 0.3	14.7	77.1	(N=6)

* 1 表 2 の結果より

* 2 表 4 の 4 種の植食昆虫において、摂食量 = (個体乾重 + 糞量) / 0.6 をオトシブミ類に当てはめて計算した。

表4. ヒメクロオトシブミとエゴツルクビオトシブミの成長効率.
(平均±SE)

オトシブミ種	羽化虫 乾重(mg)	摂食量 乾重(mg)	成長効率 (%) ^{*1}	サンプル数 N
ヒメクロオトシブミ	1.5±0.1	7.9 ± 1.2	19.1	6
エゴツルクビオトシブミ	1.7±0.1	14.7 ± 2.4	11.6	8

*1 成長効率(%)=(羽化虫重/摂食量重)・100

オトシブミ類 6種の同位体分析

オトシブミ類 6種の羽化後の揺籃, 羽化成虫, 糞の炭素と窒素の同位体比の測定結果を順に表 5, 6 に, またそれらの濃縮係数の値を表 7 に示した.

表 5 よりオトシブミ類 6種全体の炭素同位体比は羽化後の揺籃で平均-30.64‰, 範囲は-35.28 ~ -28.86‰, 羽化虫では同様に-28.18‰, -33.50 ~ -26.27‰, 糞では-30.62‰, -31.94 ~ -28.99‰であった.

ここでヒメコブの測定は 1 個体のみで, 値も他と大きく異なるのでこの値を除き, 以降 5 種 6 ケースの値について評価する. 炭素同位体比は羽化後の揺籃で平均-29.87‰, -35.28 ~ -28.86‰, 羽化虫では同様に-27.29‰, -33.50 ~ -26.27‰, 糞で-30.62‰, -31.94 ~ -28.99‰であった. 一般にオトシブミ類が寄主する C3 植物の炭素同位体比は, 多くが -27 ~ -25‰ 程度であり (Deines, 1980), 今回得られた羽化後の揺籃の値やその範囲はこれよりも低い値にずれ, かつ範囲は拡大していた. そして揺籃の値は未摂食の葉の値よりかなり低下していた. これは母虫による関与が関係しているか否かは不明であるが, 揺籃形成からこの時期までに葉に何らかの変化があり, 炭素同位体比が低下したと考えられる. 成虫の同位体比はヒメコブを除くと 2.4‰のレンジで, 種間差は比較的小さい. 濃縮係数は 2.46‰であった. この値は一般的値 0.8‰よりかなり大きい. 糞の値は成虫の値よりも 2.44‰低く, 揺籃の値とほぼ等しいが, 値の範囲は 2.95‰で揺籃の 6.42 の半分以下で小さくなっている.

表 6 より同様に窒素同位体比は, 羽化後の揺籃で平均-1.33‰, 範囲は -4.53 ~ 1.76‰, 羽化虫では同様に-0.04‰, -1.87 ~ 2.88‰, 糞で-0.76‰, -2.21 ~ 1.06‰であった. オトシブミ 5 種の窒素同位体比の値の幅は 4.75‰ と揺籃の値の範囲 6.29‰より狭い.

表 7 からこれらの成虫の窒素同位体比の濃縮係数は平均で 1.02‰であった. これは一般に知られる濃縮係数 3.4‰よりもかなり小さい. 但し, ナラルリの濃縮係数は 2.66‰ と調査した 6 種の濃縮係数の中で最も高く, それは一般の濃縮係数 3.4‰に近い.

なお, ナラルリの炭素の濃縮係数は 2.14‰ で通常値の 0.8‰ よりやや大きかった. こうした結果は, ナラルリが属するルリオトシブミ族では, 母虫による揺籃への糸状菌塗布が知られていることが大いに関係していると思われる. この点については, 考察で論じる.

6 種の糞の窒素同位体比の平均値は-0.76‰で, 成

表5. オトシブミ6種の羽化後揺籃, 羽化虫, 糞の $\delta^{13}\text{C}$ の比較(平均±SE).

種	羽化後揺籃	羽化虫	糞 ^{*1}	サンプル数
ナミオトシブミ (シラカバ寄主)	-30.60 ± 0.74	-27.94 ± 0.87	-31.28 ± 0.83	4
ナミオトシブミ (クヌギ寄主)	-30.36 ± 0.42	-28.65 ± 0.13 ^{*2}	-30.52 ± 0.67	6 ^{*3}
ヒメクロオトシブミ	-29.50 ± 0.27	-26.48 ± 0.27	-30.35 ± 0.11	5
ヒメコブオトシブミ	-35.28	-33.50		1
エゴツルクビ オトシブミ	-30.99 ± 0.08	-27.68 ± 0.07	-31.94 ± 0.08	7
ルイスアシナガ オトシブミ	-28.88 ± 0.32	-26.27 ± 0.24 ^{*4}	-28.99 ± 0.35	10
ナラルリ オトシブミ	-28.86 ± 0.04	-26.72 ± 0.06 ^{*5}		12
平均 ¹	-30.64	-28.18	-30.62	
平均 ² ^{*6}	-29.87	-27.29	-30.62	

*1 サンプル数はナミ(シラカバ寄主), ナミ(クヌギ寄主), ヒメクロ, エゴツルクビ, ルイスアシナガで順に2, 2, 5, 6, 6.

*2 6個体中成虫2個体は混合分析.

*3 6サンプル中3サンプルは蛹期に回収分析.

*4 10個体中, 6個体は混合分析したため, 分析数は5回.

*5 体重が1mg未満のため3個体ずつ混合分析, 4回分析.

*6 ヒメコブオトシブミの値を除いた平均.

表6. オトシブミ6種の揺籃, 羽化虫, 糞の $\delta^{15}\text{N}$ の比較(±SE).

種	羽化後の揺籃	羽化成虫	糞 ^{*1}	サンプル数
ナミオトシブミ (シラカバ寄主)	-2.07 ± 0.32	-1.40 ± 0.40	-1.88 ± 0.42	4
ナミオトシブミ (クヌギ寄主)	-0.67 ± 0.30	-0.07 ± 0.20 ^{*2}	-1.08 ± 0.01	6 ^{*3}
ヒメクロオトシブミ	1.76 ± 0.31	2.88 ± 0.53	1.06 ± 0.39	5
ヒメコブオトシブミ	-2.53	-3.14		1
エゴツルクビ オトシブミ	-1.77 ± 0.03	-0.90 ± 0.03	-2.21 ± 0.07	7
ルイスアシナガ オトシブミ	-0.72 ± 1.14	1.14 ± 1.09	0.32 ± 1.49	10
ナラルリ オトシブミ	-4.53 ± 0.06	-1.87 ± 0.12 ^{*5}		12
平均 ¹	-1.50	-0.48	-0.76	
平均 ² ^{*6}	-1.33	-0.04	-0.76	

*1 ~ 6は表5参照

表7. オトシブミ類6種に関する $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数の比較.

種	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
ナミオトシブミ (シラカバ寄主)	2.65 ± 0.16 ^{*1}	0.67 ± 0.19 ^{*1}
ナミオトシブミ (クヌギ寄主)	1.62 ± 0.36	0.83 ± 0.15
ヒメクロオトシブミ	3.02 ± 0.11	1.12 ± 0.49
ヒメコブオトシブミ	1.78	-0.61
エゴツルクビ オトシブミ	3.31 ± 0.09	0.87 ± 0.13
ルイスアシナガ オトシブミ	2.38 ± 0.13	1.85 ± 0.24
ナラルリ オトシブミ	2.14 ± 0.06	2.66 ± 0.12
平均 ^{*2}	2.52	1.33

*1: (±SE)

*2: ヒメコブオトシブミの値を除いた平均.

虫の値よりもわずかに小さい。また、揺籃での値に比べ低下した種は3種、増加した種は2種で、揺籃の値と最高に異なっている場合でも1.04%の違いで、平均値ではわずかに0.74%増であった。

これらの結果から、特に羽化成虫の同位体比とその濃縮係数からオトシブミ類は揺籃を通して窒素栄養についても特異的な利用の仕方が考えられる。

考察

オトシブミ類の摂食量

オトシブミ類の消化吸収率と植食性昆虫のそれとを比較するため、研究のある植食性昆虫4種の結果を表8に示した。4種の値は23~59%で、オトシブミ2種の72.3%、77.1%はこれと比べ著しく高い。

また、同様に植食性昆虫5種で調べられて成長効率の結果を表9に示した。オトシブミ2種の値19.1%、11.6%は植食性昆虫の16.7%とほぼ同じあるいはやや良くオトシブミ類の成長効率は植食者として一般的と言ってよいだろう。これは、オトシブミの形成した揺籃の餌の質は、植物体から切り裂かれることで栄養補給が停止されているにもかかわらず、普通の生葉と比べて栄養面では劣ってはいないことを示

していると考えられる。また、2種の摂食量調査の結果では揺籃の餌としての利用可能量の46%から77%が摂食されている程度であった。このことは母虫により幼虫の発育に必要な十分な餌質や餌量が提供されていたことを示すだろう。以上より揺籃は子にとって十分に良い餌環境となっていると考える。

この2種の消化吸収率は、72.3%から77.1%と驚異的に高い値であった。この原因として考えられるのは、消化吸収率は、結果の項で示した式から解るように糞量が減少すれば高く、増加すれば低く計算されるので、1) 幼虫が積極的に糞食を行ったことで、糞量が減り、それが値に影響し、見かけ上、高い消化吸収率となった。2) 揺籃は母虫により加工されているので、葉の栄養価が高まったことで、消化吸収が良くなり糞量が減った、の2つの可能性が考えられる。

1)の可能性について検討すると、揺籃を解体してみるとわかるが、筒状の狭い空間の中に幼虫は存在する。丁度宇宙船中に人のように空間が非常に限られている。そこでは、空間という資源の無駄遣いは御法度だろう。食葉性の幼虫にとって糞の量はかなり多く、オトシブミ類でも同様と予想されるので、食糞することにより糞量を減らすとともに、残った栄養を吸収することで餌の効率的な利用にもなるだろう。空間の衛生向上、空間利用の節約、限られた食料の有効利用という3つの意味から食糞がされていることが期待される。表6で見たようにオトシブミ類の窒素同位体比の濃縮係数が通常に比べて低いが、この原因が食糞により説明可能と考えられる。

Minagawa (1992) は炭素、及び窒素の安定同位体比からの餌の利用割合を求める式を提案している。

ここで、羽化成虫の同位体比の値を $\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}$ 、羽化後の揺籃の同位体比の値を $\delta^{15}\text{N}_{\text{cradle}}$ 、濃縮係数を Δ_{dig1} 、食糞の同位体比の値を $\delta^{15}\text{N}_{\text{excreta}}$ 、濃縮係数を Δ_{dig2} とし、揺籃の摂食の影響を f_1 、食糞の影響を f_2 の比率であった場合の計算式を以下に示す。

$$\begin{cases} 1 = f_1 + f_2 \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{sample}} = f_1(\delta^{15}\text{N}_{\text{cradle}} + \Delta_{\text{dig1}}) + f_2(\delta^{15}\text{N}_{\text{excreta}} + \Delta_{\text{dig2}}) \end{cases} \quad (2)$$

これを以下に変換し、食糞の摂食比率 f_2 を計算した。

$$f_2 = \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{cradle}} + \Delta_{\text{dig1}}) - \delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}}{(\delta^{15}\text{N}_{\text{cradle}} + \Delta_{\text{dig1}}) - (\delta^{15}\text{N}_{\text{excreta}} + \Delta_{\text{dig2}})} \quad (3)$$

濃縮係数を揺籃 Δ_{dig1} を餌とした場合、通常の+3.4%、糞 Δ_{dig2} を餌とした場合には、デトリタスを摂食する生物では、平均0.53%の濃縮係数が示さ

表8. 4種の植食性昆虫の消化吸収率.

種名	消化吸収率 (%)	文献
ニカメイガ	57.4	Hirano & Ishii (1962)
ヒメギフチョウ	59.4	倉田(1970)
ヨトウガ	48.7	平野・野口(1963)
コナガ	51.8	Taylor & Bardner (1968)
平均	54.3	

表9. 葉を摂食する5種の昆虫で測定された幼虫の成長効率.

種名	成長効率 (%)	文献
ヒメギフチョウ	13.4	倉田(1970)
コナガ	17.9	Taylor & bardner (1968)
ハムシの1種 <i>Phaedon cochleariae</i>	18.3	Taylor & bardner (1968)
ヨトウガ	15.0	平野・野口(1963)
アルファルファ タコゾウムシ	18.9	Koehler & Pimentel (1978)
平均	16.7	

れている (Vanderklift and Ponsard, 2003) のでそれにしたがって、0.53‰とした。これらの値を代入して計算した結果を表 10 に示した。これより調べられたオトシブミ類 4 種 5 ケースの場合、種によってかなり違いはあるが、全ての種で食糞が見られ最も高いシラカバを餌としたナミの場合、約 89%、最も少ないルイスアシナガでも 41%、平均で 68%という高い食糞率をとった。この推定は、オトシブミ類の消化吸收率が他の植食性昆虫よりも約 20% も高い

が、葉食であるので他の植食性昆虫の消化率に近いことが期待されることと矛盾している。また成長効率は、揺籃では植物体からの栄養補給が遮断されており、生葉食の種よりも栄養面で劣るはずなのに、表 9 で見たように他の植食性昆虫に比べやや高いか普通の値であり変わらなかったこと。これらの状況と、実際に残った非常に少ない糞量から、糞食をかなり積極的に行っていると考えられ、この数値はかなり妥当な推定と考えられる。以上のように揺籃内の糞量が少ないことを説明できる。このことが事実なら、高い消化効率は、食糞による餌の反復利用の結果であって、表 2 で示された高い消化吸收率は見かけ上のものであると言える。今後、揺籃内での食糞を防ぐ処理をして調査し、この推定が正しいことを検証する必要がある。

また、食糞が餌の利用効率を高める効果以外の機能を有しているかについても、検討する必要がある。

ここでは 2) の可能性については検討しなかったが、母虫は揺籃形成において、噛んだり、切込みを入れるなど葉に対して仕掛けをしている。種によっては、ナラルリオトシブミ族のように共生菌を揺籃に塗布する種も知られており、今後、母虫の揺籃形成行動が餌の質にどのような影響を与えているかについて検討することが必要である。

次にオトシブミ類 6 種で得られた炭素、窒素同位体比の値がどのような傾向を示すかを見るために、図 1 には、これらの値とともに Bennett and Hobson (2009) が調べたバッタ目とチョウ目の安定同位体比の範囲を示した。これよりオトシブミ類 6 種の値の炭素同位体比の値の範囲は 7.23‰でバッタ目、チョウ目の値は順に 2.9‰, 8.2‰であり、大きな違いはなかった。窒素同位体比の範囲はバッタ目の 5.62‰, チョウ目の 7.54‰と比較すると、オトシブミ類では 4.75‰とやや狭い範囲であることが分かった。そのため、オトシブミ類は、他の植食性昆虫より窒素栄養における食性範囲は狭いと考えられた。

共生菌を持つことが知られるナラルリオトシブミについて

ナラルリの窒素同位体比の濃縮係数は 2.66‰ の通常値に近かったが、炭素においては 2.14‰ と通常値 1‰ より大きかった。そのため、他のオトシブミ類と同様、炭素の選択的排出があると考えられる。

ここで、ナラルリの窒素同位体比の濃縮係数が通常値に近い原因を検討するため、図 2 に揺籃と未撰

表10. 糞の濃縮係数を0.53‰にした場合のオトシブミ類の餌中の糞の利用率。

オトシブミ種(採取植物)	糞の利用率(%)
ルイスアシナガオトシブミ	41.0
ナミオトシブミ(シラカバ寄主)	89.2
ナミオトシブミ(クヌギ寄主)	68.0
ヒメクロオトシブミ	64.2
エゴツルクビオトシブミ	76.7
平均	67.8

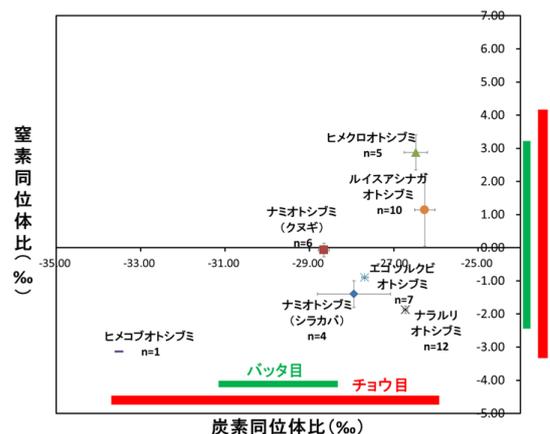


図1. 6種のオトシブミ類の炭素、窒素の安定同位体比(±SE)とバッタ目、チョウ目が見出す同位体比のレンジ。緑帯はバッタ目、赤帯はチョウ目の安定同位体比の範囲を示す(Bennett and Hobson, 2009)。

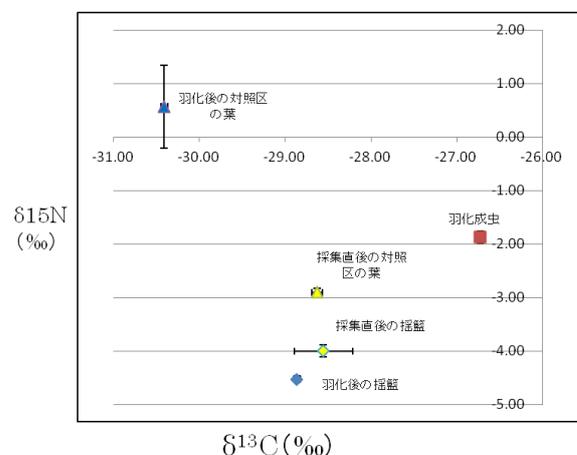


図2. ナラルリオトシブミの採集直後と羽化した後に残された揺籃と参照区の葉の窒素、炭素の安定同位体比の比較。点は平均、線は標準誤差を示す。

食葉及び成虫の同位体比を比較できるように示した。

これでは採集直後の揺籃を乾燥させたもの『採集直後の揺籃』と、成虫の脱出時に残された『羽化後の揺籃』、未摂食の対照区の葉では採集直後に乾燥させたもの『採集直後の対照区の葉』と揺籃の飼育環境と同じ場所に置き成虫の羽化と同時期に回収した未摂食の葉、『羽化後の対照区の葉』の値を区別できるように示した。

対照区では、採集直後の葉とオトシブミが羽化後の葉で比較すると後者で窒素同位体比の値が増加し、炭素では減少した (Mann-Whitney の U 検定, 共に $p < 0.05$) (図 2)。これは通常の葉では微生物の活動などにより葉中のタンパク質などの窒素化合物が化学反応により変換されて軽い ^{14}N がより多く空中に流出し、逆に炭素は軽い ^{12}C がより多く固定されたために生じた変化と考えられる。

しかし、ナラルリの生息する揺籃では、採集直後と羽化後で、窒素、炭素の両方で有意な差は見られなかった (Mann-Whitney の U 検定, 共に $p > 0.05$) (図 2)。そのため、母虫により揺籃に塗布される糸状菌の働きにより、揺籃の変質が抑えられたと考えるのが妥当であろう。Li *et al.* (2012) の考察したように糸状菌による腐敗の防止がおき、栄養の消失を抑える働きがあったと考えられる。

ナラルリは炭素に関しては他のオトシブミ類と同様に炭素を多く排出し、それにより ^{12}C がより多く減少し炭素同位体の濃縮係数が通常より高くなっていた。これは炭素栄養の排出の影響が大きいことから、Li *et al.* (2012) が指摘したような、セルロースなどの多糖類の分解による炭素栄養の補給の効果、の意味はあまりないだろう。

今後の課題としては、ナラルリの摂食において共生菌が直接的効果として窒素栄養の補給に関わっているのかどうかを検証することが重要である。それには糸状菌を除いた揺籃で幼虫の窒素同位体濃縮係数を調べ、比較することが必要だろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり信州大学理学部戸田任重教授、市野隆雄教授、東城幸治准教授には大変お世話になりました。また、旧藤山研究室の徐 啓聡博士、井上智也、大崎順平、上條慶子、藤田淳一の各氏には材料採集等にご協力を頂きました。厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Bennett P. M., and Hobson K. A. (2009) Trophic structure of a boreal forest arthropod community revealed by stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses, *Entomological Science* 12(1) : 17–24.
- Checkley D. M. Jr, and Miller C. A. (1989) Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep Sea Research*, 36 (10) 1449–1456.
- Daanje A. (1964) Über die Ethologie und Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* L. und ein Vergleich mit den anderen Blattrollenden Rhynchitinen und Attelabinen (Coleoptera, Attelabinae). Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschppij, Amsterdam
- Deines P. (1980) The isotopic composition of reduced organic carbon. In *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, Fritz P. and Fontes J. C., pp.330-350, Elsevier.
- DeNiro M. J., and Epstein S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42 : 495-506.
- Fabre, J. -H. (1879-1910) *Souvenirs entomologiques*. 10 Vols. [第7巻上 : 奥本大三郎訳 (2005) 『完訳 フェアブル昆虫記 第7巻上』集英社。(東京)]
- Hirano C., & Ishii S. (1962) Utilization of dietary carbohydrates and nitrogen by rice stem borer larvae, under axenic conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 5 (1) : 53-59.
- 広瀬義躬 (1968) オトシブミ類における 1 揺籃内の卵数と卵寄生蜂 : 特にオトシブミタマゴバチ *Poropoea morimotoi* Hirose の寄生との関係. *昆虫* 36 (4) : 377-388.
- 福井晶子 (2012) リーフシェルターをめぐる生物間の相互作用 : 場所資源は余っているのか? *生物科学* 64 (1) : 11-20.
- 岩田久二雄 (1935) 潤葉を捲く象蟲の習性に就いて. *昆虫* 9 : 261-278.
- 伊澤和義 (2009) オトシブミ&チョッキリの世界. (2009. 11.25) . http://www.d1.dion.ne.jp/~k_izawa/index.htm
- Kobayashi C., and Koto M. (2004) To be suspended or to be cut off? Differences in the performance of two types of leaf-rolls constructed by the attelabid beetle *Cycnotrachelus roelofsi* . *Population Ecology* 46 : 193-202.
- Kono H. (1930) Die biologischen gruppen der Rhynchitinen, Attelabinen und Apoderinen. *Journal of the Faculty of Agriculture Hokkaido university* 29 : 1-36.
- 倉田 稔 (1970) ヒメギフチョウ幼虫の成長と物質代謝およびエネルギー代謝ならびにそれら代謝能力の成長にともなう変化について. *成長*. 9 : 4-20.
- Larsson S., Häggström H., and Denno R. (1997) Preference for protected feeding sites by larvae of the willow-feeding leaf beetle *Galerucella lineola*. *Ecological Entomology* 22 (4)

- : 445-452.
- Li X., Wenfeng G., and Jianqing D. (2012) Mycangial fungus benefits the development of a leaf-rolling weevil, *Euops chinesis*. *Journal of Insect Physiology* 58 : 867-873.
- Minagawa M. (1992) Reconstruction of human diet from $\sigma^{13}\text{C}$ and $\sigma^{15}\text{N}$ in contemporary Japanese hair: a stochastic method for estimating multi-source contribution by double isotopic tracers. *Applied Geochemistry* 7 (2) : 145-158.
- Minagawa M. and Wada E. (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (5) : 1135-1140.
- Sagers C. L. (1992) Manipulation of host-plant quality: herbivores keep leaves in the dark. *Functional Ecology* 6 : 741-743.
- Sandberg S. L., and Berenbaum M. R. (1989) Leaf-tying by tortricid larvae as an adaptation for feeding on phototoxic *Hypericum perforatum*. *Journal of Chemical Ecology* 15 (3) : 875-885.
- 高橋佑輔・米林甲陽・田中栄爾・上田哲行 (2012) なぜオトシブミ幼虫は葉1枚だけを餌にして成虫になれるのか? 日本生態学会第59回全国大会 (2012年3月, 大津) 講演要旨
- Vanderklift M. A. and Ponsard S. (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136 : 169-182.

(原稿受付 2015. 3. 24)