

# やぶなべ会報

自然を見つめる「やぶなべ会」(青森)発行

誌名	やぶなべ会報
号/発行年/頁	24 / 2008 / 22-27
タイトル	植物と昆虫の不思議な関係 -虫こぶ-
著者名	市田忠夫

自然を見つめる やぶなべ会 (青森)

## 植物と昆虫の不思議な関係 — 虫こぶ —

第31代 市田 忠夫

前号に引き続き、昨夏の総会で話した内容を掲載する。今回はダケカンバの種子を餌として繁殖する、2種のツノカメムシの生態を紹介した。お互いに近縁であるものの、一方は子育てをし、もう一方は子殺しをするという、興味深いものであった。

さて、ツノカメムシを観察していたところ、2003年にダケカンバの葉の表面が袋状に膨らんだものがあるのを発見した(写真1)。葉を裏返して見ると、裏側から打ち出したように単純に膨らんでいるもので、帽子状とでも言えるものであった。膨らみの内側には多数のアブラムシが寄生していた(写真2)。この膨らみはアブラムシが葉に働きかけて形成されたものであることは間違いがなかった。このように、昆虫が寄生することによって植物の形態形成が混乱し、通常とは異なった様態を示し、内部に昆虫が生活しているものを、総称として「虫こぶ(むしこぶ)=虫えい(ちゅうえい)」と呼ぶ。今回は、興味深い虫こぶの世界を紹介する。

### アブラムシの虫こぶ

ダケカンバのアブラムシを、その年の昆虫学会の大会で立教大学の青木重幸さんお尋ねしたところ、*Hamamelistes betulinus*であると教えていただき、詳しくは Aoki et al. (2001) を見よとのことであった。この学名を見て、植物に詳しい人ならピンときたであろう、種名はカンバ属 *Betula* にちなんでいる。属名の方は *Hamamelis*、すなわちマンサク属である。つまり、ダケカンバとマンサクの間で移住、すなわち寄主転換をするアブラムシということなのだ。紹介された文献を読んだところ、非常に興味深い生態であることがわかった。

移住性のアブラムシは、そもそも複雑な生活環を持つが、本種はその中でもややこしい部類に入るので、ここではかいつまんで紹介する。ダケカンバ上では、カイガラムシ型の1齢幼虫で越冬し、萌芽すると葉に移って帽子状の虫こぶを形成する。虫こぶで育った有翅虫はマンサクへ移住するとともに、一部のものはダケカンバに残ってカイガラムシ型幼虫を産む。マンサクへ移ったアブラムシは、マンサク上で雌雄のアブラムシを産み分け、それらが交尾して越冬卵を産む。越冬卵から生まれたア



[写真1] ダケカンバ葉の袋状虫こぶ



[写真2] 虫こぶ内部のアブラムシ



[写真3] マンサクメイボフシ



[写真4] マンサクメイガフシ



[写真5] ツリフネソウハオレタマゴフシ



[写真6] ハルニレハカクフシ



[写真7] ヌルデミミフシ



[写真8] ヌルデミミフシ内部



[写真9] ノブドウミフクレフシ



[写真10] ウツギメタマフシ



[写真11] アオキミフクレフシ

ブラムシはマンサクの花芽に寄生して、サンゴ状の虫こぶを形成する(写真3)。夏～秋にマンサクの虫こぶから脱出した有翅アブラムシは、再びダケカンバに移住してカイガラムシ型幼虫を産む、という基本的に2年で1サイクルとなる生活史である。

マンサクに写真3のような虫こぶを作るアブラムシには、マンサクイボフシアブラムシという和名が与えられている。この虫こぶ、すなわちマンサクメイボフシは突起の先端が鈍頭であるが、マンサクを見ていると突起の尖った虫こぶマンサクメイガフシが見つかることもある(写真4)。こちらの虫こぶを作るマンサクイボフシアブラムシ *Hamamelistes miyabei* は、ウダイカンバの葉にニワトリのとさか状の虫こぶを作るとされるが、ウダイカンバの虫こぶはまだ見たことがない(というよりもウダイカンバ自体を知らない)。

アブラムシによる虫こぶは、他にもツリフネソウの葉がギョウザのような形になるツリフネソウハオレタマゴフシ(写真5)、ハルニレに葉に菱形の虫こぶができるハルニレハカクフシ(写真6)、ヌルデ葉柄の翼葉にできるヌルデミミフシ(写真7)など多様なものがある。ヌルデミミフシは虫こぶの中でも最大級のもので、内部に多数のアブラムシを蔵し(写真8)、虫こぶには多量のタンニンが蓄積されている。昔はインクや染料の原料とするタンニンを、ヌルデミミフシから採ったという。

## タマバエの虫こぶ

さて、虫こぶの中で、ほとんどの人が見たことのあるものといえば、なんと言ってもノブドウミフクレフシ(写真9左上)ではないであろうか。ノブドウの果実は、白～青紫の色彩変異があり、大きさも不揃いである。そのように記載している植物図鑑もある。しかし、実はそうした色合いの果実は、全てノブドウミタマバエの寄生によって虫こぶとなったものなのだ。ノブドウミタマバエは、ノブドウの実にカビを寄生させ、そのカビを食べて幼虫が育つという。カビの繁殖具合によって、虫こぶの大きさが異なるのであろう。ともかくも、ノブドウの実はことごとく虫こぶ化して、種子ができないのであるが、その割にはノブドウがありふれた植物であるのが不思議であった。ところが、気づいてみれば何のことはない、秋に実る果実は虫こぶ化を免れ、ちゃんと種子ができる。あたりまえのことながら、正常な果実は大きさが揃い、色彩も緑色である(写真9右下)。

ノブドウミタマバエの虫こぶからは秋までに成虫が羽化してしまうが、成虫の寿命は1～2日しかない。では、ノブドウミタマバ

エは何処へ行くのか。このことを最初に確かめたのは巢瀬(1992)で、ノブドウ果実から羽化した成虫が、タニウツギの冬芽に産卵することを北海道で観察した。しかし、その後は再確認ができないまま年月が経過するばかりであった。最近になり、DNA解析によって巢瀬の観察が正しかったことが証明された(Uechi et al., 2004)。タニウツギの冬芽をウツギメタマフシ(写真10)にするタマバエは、虫こぶができる植物と虫こぶの形態から、北米の同様の生態のものと同じ種類と考えられていたが、それとは異なり、ノブドウの実に寄生する種と同じものであることが、DNAからもはっきりした。

ノブドウミタマバエが含まれるハリオタマバエ属(*Asphondylia*)には、ダイズの害虫であるダイズサヤタマバエがあり、暖地では大害虫であるにもかかわらず長らく学名が確定していなかった。一般にタマバエ類は成虫の短命を反映してか、形態的な形質分化が著しく軽微であり、他の植物に虫こぶを作るものとの異同を客観化できなかつたためである。これについてもDNAの研究によって、越冬寄主がサクラ属の常緑樹バクチノキの果実であることがわかり、塩基配列も判明したことから、晴れて学名が与えられたことは記憶に新しい(Yukawa et al., 2003)。

ハリオタマバエ属では、寄主転換によって種分化が促進したといえるであろうが、同属種であってもヒメアオキなどにアオキミフクレフシ(写真11、上の虫こぶに成虫がいる。虫こぶから突き出しているのは蛹殻)を作るアオキミタマバエなどは年1化性で寄主転換はしないと考えられている(上地私信)。

一方で、同じ寄主を利用するものの、虫こぶを作る場所を変えることによって、種分化していったのではないかと考えられているものにヨモギタマバエ属(*Rhopalomyia*)がある(Ganaha et al., 2007)。それらは、種によってヨモギの頂芽(写真12:ヨモギシントメフシ)、腋芽(写真13:ヨモギメツボフシ)、茎(写真14:ヨモギクキコブフシ)、葉表(写真15:ヨモギハエボシフシ)、葉裏(写真16:ヨモギハヒメエボシフシ、写真17:ヨモギハシロケタマフシ;茎が膨らんでいるのはヨモギマルフシミバエによるヨモギクキマルズイフシ)など、ヨモギのいろいろな部位に様々の虫こぶを作る。ヨモギタマバエ属には、オトコヨモギの頂芽を花のような虫こぶ(写真18:オトコヨモギメハナガタフシ)にする種もある。表面中央が褐変したやや扁平なオトコヨモギハフクレフシ(写真19)のように、ヨモギにはヨモギタマバエ属以外のタマバエも寄生する。

ヨモギとは逆に、1種類の植物に、いろいろなグループのタマ



[写真12] ヨモギシントメフシ



[写真13] ヨモギメツボフシ



[写真14] ヨモギクキコブフシ



[写真15] ヨモギハエボシフシ



[写真16] ヨモギハヒメエボシフシ



[写真17] ヨモギハシロケタマフシ



[写真18] オトコヨモギメハナガタフシ



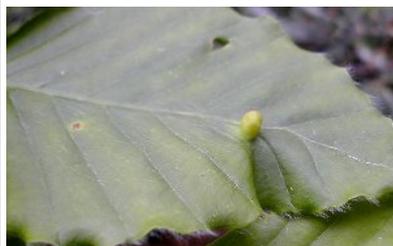
[写真23] ブナハマルタマフシ



[写真28] ワラビクロハベリマキフシ



[写真19] オトコヨモギハフクレフシ



[写真24] ブナハマゲタマフシ



[写真29] ウチワドコロハマルフシ



[写真20] ブナハスジトガリフシ



[写真25] ブナハウラコメツブフシ



[写真30] ササウオフシ



[写真21] ブナハツノタマフシ



[写真26] ブナハカイガラフシ(葉裏型)



[写真31] ヒメササウオフシ



[写真22] ブナハマルツノタマフシ



[写真27] ブナハカイガラフシ(葉表型)



[写真32] エノアジサイミフクレフシ

バエが虫こぶを作るものもある。ブナである。とはいえ、ヨモギとは異なり、何故か葉に形成される虫こぶのみが知られる。葉の表面には、ブナハスジトガリフシ(写真20)、ブナハツノタマフシ(写真21)、ブナハマルツノタマフシ(写真22)、ブナハマルタマフシ(写真23)、ブナハマゲタマフシ(写真24)などが形成される。ハツノとハマルツノは、それぞれ葉脈間と葉脈上に虫こぶができることから区別できる。ハマゲタマフシは、虫こぶができたところの外側の葉身が折れ曲がるのが、ハマルタマフシと異なる。ブナの葉の裏面には、ブナハウラコメツブフシ(写真25)、ブナハカイガラフシ(写真26)などができる。ハカイガラフシは2枚貝の貝殻のようなドーム状の莢が2枚合わさり、圧力を

加えると2枚に分離しやすい虫こぶである。裏にできるものの他に、表面に出来るものもある(写真27)。表面にできるものは葉脈上に貝殻の合わせ目で立っていて、裏面のものは葉脈間に片方の貝殻を下にして伏せている。この2種についても、最近のDNAの研究で、別種に分化していることが判明した。これらのブナのタマバエは、まだ多くのものが記載命名されていないが、いくつか学名が判明しているものは、2種となったブナカイガラタマバエを除くと、全て別属となっている。

タマバエは、非常に多くの植物に虫こぶを作る。双子葉植物ばかりではなく、ワラビ(写真28:ワラビクロハベリマキフシ)などのシダ類や、ササやウチワドコロ(写真29:ウチワドコロハマルフシ)のような単子葉植物まで、広く維管束植物が利用されている。ササには、俗にササウオと呼ばれる大きな虫こぶができる。この名前は昔、この虫こぶが溪流に落ちてイワナになるという俗信があったためという。ササウオはよく見ると2種ある。一方はササの脇芽の茎が虫こぶになったもので、葉身はほとんど発達せず、これが真のササウオである(写真30)が、県内では少ないようである。もう一方は、葉鞘が虫こぶとなったといえるもので、葉身もそれなりに発達し、ヒメササウオと呼ばれ(写真31)、山地ではしばしば見られる。

タマバエの虫こぶは非常に多様であり、ここで多くを紹介することはできないので、2005年12月に九州大学農学研究院に湯川淳一先生をお訪ねし、撮り溜めた虫こぶの写真をご覧いただいた際に、先生が初めて見たというものを以下に紹介しておく。写真32はエゾアジサイの果実が秋になっても枯れず、しかも正常果よりやや大きい。写真33はサンカクヅル葉柄の葉身に接した部分や、葉脈が膨らんだ虫こぶ。写真34はタラノキ果実の虫こぶで、正常のものが黒紫色に熟し、落果しているものがあるのに対して、虫こぶは色が淡く大きい。写真35はガマズミの果実が赤く熟さず、正常のもののように肥大していないもの。これらは、いずれも内部にタマバエの幼虫が認められ、タマバエによる虫こぶであることが確認された。虫こぶの命名法は「日本原色虫えい図鑑」出版を機に統一されているので、それに従うと、以上の虫こぶは順に、エゾアジサイミフクレフシ、サンカクヅルハグキツフシ、タラノキミフクレフシ、ガマズミミドリフシとなるであろう。ちなみに、ハグキツは葉茎苞、ミドリは実緑の意味である。

## タマバチの虫こぶ

以上で述べてきたタマバエと並んで、虫こぶ形成昆虫の双壁といえるものがタマバチである。しかしながら、タマバエが維



[写真33] サンカクヅルハグキツフシ



[写真34] タラノキミフクレフシ



[写真35] ガマズミミドリフシ



[写真36] カシワのナラハグキツフシ



[写真37] カシワのナラエダムレタマフシ



[写真38] 古いナラエダムレタマフシ



[写真39] カシワハマルタマフシ



[写真40] ナラハスジコタマフシ



[写真41] ミズナラメウロコタマフシ



[写真42] クリメコブズイフシ



[写真43] バラハタマフシ

管束植物を広く寄主とするのに対して、日本産のタマバチではブナ科、バラ科、キク科の利用しか知られていない。

アブラムシやタマバエの寄主転換と対比すべきものが、タマバチの世代交代である。前述の「虫えい図鑑」によれば、典型的なものは以下のようなになる。写真36は、カシワの中肋に形成されたナラハグキコブフシで、この虫こぶから羽化したハチは当年枝に産卵する。枝の虫こぶは個々には略球形の虫こぶが集合したもので、ナラエダムレタマフシと呼ばれる(写真37)。このエダムレタマフシは、産卵直後から虫こぶが形成される場合と、翌春になってから虫こぶになる場合があるという。いずれにしても、枝の虫こぶは成熟すると地上に落下し、虫こぶの中でハチの状態越冬する。落下した枝の虫こぶから脱出したハチは若葉の中肋に産卵する。したがって、実際に初夏にはハグキコブフシとエダムレフシが同時に見られるが、寒冷な本県でも秋のエダムレフシも出現しているかは調査していない。写真37で、枝に付いたまま脱出口のある虫こぶは同居ハチの被害を受けたものである。また、緑色の正常の虫こぶは甘露を分泌するため、それを舐めるためにアリが集まっているのがわかる。同居ハチの虫こぶは、そのまま長く枝に残るため、枝の肥大生長を阻害し、ついには枝を枯死させることも少なくないようである(写真38:ナラエダムレタマフシの同居ハチの古い虫こぶ)。

ナラ類では、他にカシワハマルタマフシ(写真39)、ナラハスジコタマフシ(写真40)やミズナラメウロコタマフシ(写真41)など、多種多様な虫こぶが形成されるようであるが、短期間で消失するものや、目立たないものも多いようで、実際に観察した経験のあるものは少ない。興味深いことに、ブナをあれだけ利用していたタマバチは、ナラ類にはほとんど寄生しないし、ブナに寄生するタマバチは、少なくとも「虫えい図鑑」には掲載されていない。

他にタマバチの虫こぶとしては、中国からの外来害虫として有名な、クリタマバチによるクリメコブズイフシ(写真42)、バラハタマバチによるバラハタマフシ(写真43)などがある。

「虫こぶ(虫えい)」は、チョウ目やコウチュウ目をはじめ、いろいろな分類群にわたる昆虫によって形成されるだけでなく、ダニ目の主としてフシダニ科の種によって形成されるダニえいなど、そのつもりで探すとたくさん見られる。本報によって興味を持たれた人があるなら、野外観察の際に注意してみるとよい。また、「虫えい図鑑」はやや高価であるが、図書館に置かれていることも多く、大変参考になるのでは是非ご覧になっていただきたい。