

〈総説〉

毒を喰らう、病を運ぶ、壁を築く。 — “健気” に生きる昆虫たちの日常

佐賀大学 農学部 システム生態学分野 教授

徳田 誠

はじめに

昆虫といえば、「一寸の虫にも五分の魂」「飛んで火に入る夏の虫」「虫の息」「弱虫」など、弱いもの、儂いものというイメージを持たれることが多いだろう。しかしながら、昆虫は地球上でもっとも既知種数が多い分類群であり、とりわけ陸上生態系においてさまざまな環境に適応している¹⁾。中でも、生きた植物を摂食する植食性昆虫はその約半数を占めるとされ、生物の進化や適応放散を考える上で興味深い研究対象である²⁾。

本稿では、植食性昆虫と植物の関係を中心に、“健気” に生きる昆虫たちの日常についていくつかのトピックを取り上げて紹介したい。

毒を喰らう

私たちヒトが病気の時に薬を飲むように、昆虫の中にも“自己治癒”行動をとるものが知られている^{3,4)}。例えばキイロショウジョウバエの幼虫は、自然界では腐敗した植物組織を摂食し、そこにはしばしばアルコールが含まれていることがある。エタノールは、通常の条件下ではショウジョウバエにとって有害であるが、実験条件下でエタノール入りとエタノールを含まない餌をショウジョウバエの幼虫に与えた場合、天敵である寄生蜂が存在していると、エタノール入りの餌を好んで摂取した。寄生蜂はエタノールを含まない餌を食べたショウジョウバエ幼虫に好んで産卵するのに加え、エタノール入りの餌を食べた方の幼虫に寄生した場合には寄生に失敗しやすくなった⁵⁾。したがって、キイロショウジョウバエは、天敵が存在している状況では、有害で

あるエタノールをあえて摂取することにより、寄生を逃れて相対的に生存率を高めていると言える。

長距離の渡りをするチョウとして知られるオオカバマダラの幼虫は、有毒のカルデノライドを含むトウワタを食草としており、この毒を体内に蓄えて成虫になっても保持し続け、天敵から逃れるために利用している⁶⁾。このほか、さまざまなドクチョウの仲間が植物の二次代謝産物を体内に取り込み、天敵からの防御に利用している(図1)。まさに“毒を喰らわば皿まで”を体現しているといえる。また、オオカバマダラは原虫に寄生される場合があるが、寄生された成虫は、毒性が高い寄主植物に好んで産卵する^{10,11)}。そして、その植物を食べて育った次世代は、毒性が低い植物で育った場合よりも寿命が長く、寄生虫量も少なくなった。一方、寄生されていない状態では毒性が低い植物を食べた方が長命であったことから、原虫に寄生された場合、不利益を回避するため、メスが原虫を排除しやすい場所に産卵していると考えられる。

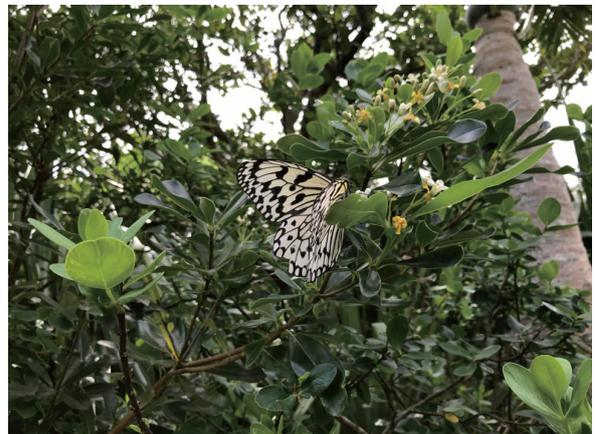


図1 ドクチョウの一種、オオゴマダラの成虫

このほか、ヤマアリの一種がオウシュウトウヒなどの針葉樹のヤニを巣に運び入れることにより、細菌やカビの増加を防いで幼虫や成虫の生存率を高める¹²⁾など、昆虫たちが寄生者や病原体から自身の身を守るため、さまざまな行動をしている事例がいくつも報告されている^{6,7)}。

病を運ぶ

植食性昆虫の中には、植物病原ウイルスの媒介者となるものが多く知られている。例えば、タバココナジラミはトマト黄化葉巻ウイルス (TYLCV) などの媒介者として知られている。本種には性質が異なる多数のバイオタイプが知られており、日本国内では以前はバイオタイプ B が、近年はバイオタイプ Q が農業害虫として問題となっている¹³⁾。バイオタイプ B から Q への優占系統の置き換えには、薬剤抵抗性の違いが影響しているとされるが、それに加えて、TYLCV との関係も影響している可能性がある。バイオタイプ B は TYLCV 感染株を避ける傾向があり、感染株上で発育が悪くなるのに対し、バイオタイプ Q は TYLCV 感染株を好み、かつ、感染株上の方が良く発育することが知られている¹⁴⁾。つまり、バイオタイプ Q は TYLCV と相利共生的な関係にあり、ウイルスを広めることにより自身の発育がより良くなるのに加え、ウイルスがバイオタイプ B の発育を抑制することにより、Q にとって有利な状況が産み出されることになる。

カブやダイコンなどのアブラナ科植物に感



図2 葉にウイルスによるモザイク症状が現れたダイコン

染するカブモザイクウイルス (TuMV) は、アブラムシによって媒介される (図2)。著者らが行った研究で、広食性のモモアカアブラムシではウイルス感染の有無が発育に影響しないのに対し、狭食性でアブラナ科植物を寄主とするニセダイコンアブラムシでは TuMV 感染株の方が発育が良かった¹⁵⁾。したがって、後者はアブラナ科植物の栽培地において TuMV 感染株でより速く増殖し、周囲の植物へと「病を運ぶ」ことにより、自身にとって有利な環境を作り出している可能性がある。

壁を築く

昆虫の中には、寄主植物に虫こぶ (虫えい、ゴール) を形成してその中で発育するものが存在する。例えばマサキタマバエは、マサキの葉に火ぶくれ状の虫こぶ (虫えい、ゴール) を形成する (図3)。虫こぶ形成昆虫にとって最大の天敵は寄生蜂であり、マサキタマバエにもいくつかの天敵の寄生蜂が知られている¹⁶⁾。その中で、マサキハラビロクロバチは、マサキタマバエが虫こぶを形成する前に、卵や一齢幼虫に寄生する「早期攻撃型」の寄生蜂である¹⁷⁾。一方、他の寄生蜂は、マサキタマバエの虫こぶが完成した後で、終齢幼虫や蛹に寄生する「晚期攻撃型」である。一般に、早期攻撃型の寄生蜂は寄主昆虫の体内に寄生し、寄主の幼虫が大きく育つまで静かに過ごす。そして、その後、急速に発育してタマバエ幼虫の皮だけを残して体内を食べ尽くす。それに対して、晚期攻撃型の寄生蜂は、長い産卵管を完成した虫こぶの壁に突き刺し、内部にいるタマバエ幼虫の体表面に産卵する。そして、体の外側からタマバエ幼虫を食べる。早期攻撃型と



図3 マサキタマバエがマサキの葉に形成した虫こぶ

晩期攻撃型の寄生蜂が同じタマバエ幼虫に寄生すると、晩期攻撃型のみが生き残ることが知られている。したがって、タマバエだけでなくマサキハラビロクロバチにとっても、晩期攻撃型の寄生蜂から逃れることが生存上重要になる。

マサキタマバエが形成した虫こぶの厚さと寄生蜂による寄生率の関係を調査したところ、幼虫を取り囲んでいる虫こぶの壁が厚い方が晩期攻撃型からの寄生から逃れやすいことが判明した¹⁸⁾。両者の関係は、まさに“矛と盾”であり、タマバエは厚い「壁を築く」ことにより、天敵から身を守っているのに対し、晩期攻撃型の寄生蜂は、長い産卵管で壁を貫き、内部のタマバエに産卵を試みている。

対照的に、早期攻撃型のマサキハラビロクロバチの場合、タマバエが虫こぶを作る前に寄生するため、虫こぶの壁の厚さは寄生の成功率には影響していなかった。それに加えて、マサキハラビロクロバチが寄生した虫こぶと寄生されなかった虫こぶとで虫こぶの壁の厚さを追跡調査したところ、寄生された虫こぶの方が壁がより厚くなった。さらに、マサキハラビロクロバチに寄生された虫こぶは、晩期攻撃型による寄生をほとんど受けていなかった¹⁹⁾。これらの結果から考えると、マサキハラビロクロバチは単にマサキタマバエの幼虫に寄生しているだけでなく、幼虫の行動を操作することにより虫こぶの壁をより厚くし、いわば、“泥棒が住宅をリフォーム”して、後からやってくる晩期攻撃型の寄生を回避していると考えられた。

おわりに

本稿で紹介したように、昆虫と植物の関係は、単に「食う・食われる」というだけでなく、昆虫が植物の毒を取り込んで身を守ったり、植物のウイルス病を広めてより増殖しやすい環境を作ったり、あるいは植物に虫こぶを作って天敵から逃れたり、とさまざまな形で植物を利用したり、改変したりしている。このような植物資源の効率的・効果的な利用が、昆虫の繁栄の1つの源となっている。

冒頭でも述べたが、昆虫は地球上の生物の

中で、既知種数をもっとも多い分類群である。また、近年の試算によると、昆虫の中のアリの重量だけで地球上の野生の哺乳類や鳥類の総重量を上回り、人類の総重量の約2割に相当するとされる¹⁹⁾。したがって、バイオマスの観点からも、生態系の中で重要な役割を果たしていると言える。

表題に、あえて“健気”という単語を用いたが、虫たちは決してか弱く生きているわけではなく、むしろしたたかに、巧みに、そして“健やか”に、人類が誕生するはるか以前から地球上で生き残っている分類群である。

昨今、地球規模での生物多様性の減少と、それに伴う生態系サービス、いわゆる自然の恵み、の劣化が世界的な問題となっている。その原因は、人間活動による開発や乱獲、化学物質の使用、外来種の侵入や地球温暖化など、もっぱら人為的な影響とされる²⁰⁾。

昆虫とそれを取り巻く生物たちとの関係を理解し、生態系のバランスを保ちながら昆虫たちをうまく活用し、共存していくことが、私たちが持続可能な社会を実現していく上で重要な課題と言えよう。

文献

- 1) Wheeler QD: Insect diversity and cladistic constraints. *Ann Entomol Soc Am* 1990; 83: 1031–1047.
- 2) Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson GB, Worm B: How many species are there on Earth and in the ocean. *PLOS Biol* 2011; 9: e1001127.
- 3) Costello MJ, Wilson S, Houlding B: Predicting total global species richness using rates of species description and estimates of taxonomic effort. *Syst Biol* 2012; 61: 871–883.
- 4) Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, et al.: Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 2014; 346: 763–767.
- 5) Price PW, Denno RF, Eubanks MD, Finke DL, Kaplan I: *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press, 2011.
- 6) Abbott J: Self-medication in insects: current evidence and future perspectives. *Ecol Entomol* 2014; 39: 273–280.
- 7) de Roode JC, Hunter MD: Self-medication in insects: when altered behaviors of infected insects are a de-

- fense instead of a parasite manipulation. *Curr Opin Insect Sci* 2019; 33: 1–6.
- 8) Milan NF, Kacsoh BZ, Schlenke TA: Alcohol consumption as self-medication against blood-borne parasites in the fruit fly. *Curr Biol* 2012; 22: 488–493.
 - 9) Betz A, Höglinger B, Walker F, Petschenka G: Regionality and temporal dynamics of sequestration and relocation of cardenolides in the monarch butterfly, *Danaus plexippus*. *J Chem Ecol* 2025; 51: 19.
 - 10) Lefèvre T, Oliver L, Hunter MD, de Roode JC: Evidence for trans-generational medication in nature. *Ecol Lett* 2010; 13: 1485–1493.
 - 11) Lefèvre T, Chiang A, Kelavkar M, Li H, Li J, de Castillejo CLF et al.: Behavioural resistance against a protozoan parasite in the monarch butterfly. *J Anim Ecol* 2012; 81: 70–79.
 - 12) Chabuisat M, Oppliger A, Magliano P, Christe P: Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proc Roy Soc B* 2007; 274: 2013–2017.
 - 13) 飯田博之, 北村登史雄, 本多健一郎, 水澤靖弥, 鎌田茂, 大野徹, 広瀬拓也: タバココナジラミバイオタイプQの寄主範囲. *関西病虫研報*2009; 51: 75–77.
 - 14) Pan H, Chu D, Liu B, Shi X, Guo L, Xie W et al.: Differential effects of an exotic plant virus on its two closely related vectors. *Sci Rep* 2013; 3: 2230.
 - 15) Adachi S, Honma T, Yasaka R, Ohshima K, Tokuda M: Effects of infection by *Turnip mosaic virus* on the population growth of generalist and specialist aphid vectors on turnip plants. *PLOS ONE* 2018; 13: e0200784.
 - 16) Sunose T: Parasitoid complex of the euonymus gall midge *Masakimyia pustulae* Yukawa et Sunose (Diptera, Cecidomyiidae) in Japan. *Kontyû* 1984; 52: 557–564.
 - 17) Matsuo K, Fujii T, Tokuda M, Ganaga-Kikumura T, Yukawa J, Yamagishi K: Descriptions of two new species of *Platygaster* Latreille that attack gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) with notes on their biology (Hymenoptera, Platygastridae). *ZooKeys* 2018; 754: 113–125.
 - 18) Fujii T, Matsuo K, Abe Y, Yukawa J, Tokuda M: An endoparasitoid avoids hyperparasitism by manipulating immobile host herbivore to modify host plant morphology. *PLOS ONE* 9: e102508.
 - 19) Schultheiss P, Nooten SS, Wang R, Wong MKL, Brassard F, Guénard B: The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *PNAS* 2022; 119: e2201550119.
 - 20) Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JE: Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 2016; 536: 143–145.

Eating poison, carrying disease, and building walls: the “healthy” daily life of insects

Professor, Laboratory of Systems Ecology, Faculty of Agriculture, Saga University

Makoto Tokuda

Summary Insects are one of the most speciose taxa in terrestrial ecosystems adapting to diverse environments. Among them, herbivorous insects, which feed on living plants, account for approximately half of the total number of extant insect species. Therefore, they are important study targets to understand the evolution and diversification of organisms. In this review, I introduce the “healthy” daily lives of insects associated with plants, focusing mainly on their unique behaviors to increase their survival rates and fitness.

Plants have various secondary metabolites to protect themselves against herbivores. Recent studies have revealed that some herbivorous insects exhibit self-medication behaviors by utilizing plant secondary metabolites and other substances. Examples are known in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), the monarch butterflies *Danaus* (Lepidoptera: Nymphalidae), wood ants *Formica* (Hymenoptera: Formicidae), etc.

Many plant-sucking insects are known to act as vectors of plant pathogenic viruses. Recent studies of silver leaf whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) and some aphids transmitting plant viruses revealed that some species or strains of these vector insects have a mutualistic relationship with the viruses. For these insects, the spread of plant pathogenic viruses is beneficial for their better fitness.

Some herbivorous insects such as gall midges and gall wasps induce species-specific shapes of galls on their host plants. Hymenopteran parasitoids are the most dominant natural enemies for gall inducers. A gall midge *Masakimyia pustulae* (Diptera: Cecidomyiidae) induces blister-shaped leaf galls on its host *Euonymus japonicus* (Celastraceae). *Platygaster ingeniosus* (Hymenoptera: Platygastridae) was the most common primary parasitoid of *M. pustulae*. In galls attacked by *P. ingeniosus*, the thickness of the gall wall was significantly larger than in unparasitized galls. Galls attacked by *P. ingeniosus* were seldom hyperparasitized by secondary parasitoids attacking galls after the maturity of host larvae. These results strongly suggest that *P. ingeniosus* manipulates the host gall midge larvae to avoid hyperparasitism by thickening galls.

As shown in these examples, insects exhibit various unique behaviors and finely manipulate their hosts to increase their fitness. Understanding their roles in the natural ecosystem is the key issue for us to realize a sustainable society is to utilize insects and coexist with them properly by maintaining the balance of the ecosystem.

Key words: gall inducer, plant-herbivore interaction, plant-sucking insect, poisonous butterfly