



# ノミゾウムシ類の共存と資源利用に関する研究

磯野, 昌弘

---

(Degree)

博士 (学術)

(Date of Degree)

1991-03-18

(Date of Publication)

2012-06-12

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

乙1513

(JaLCD0I)

<https://doi.org/10.11501/3085880>

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D2001513>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



神戸大学博士論文

ノミゾウムシ類の共存と資源利用に関する研究

平成3年1月

磯野 昌弘

神戸大学博士論文

ノミゾウムシ類の共存と資源利用に関する研究

平成3年1月

磯野 昌弘

# ノミゾウムシ類の共存と資源利用に関する研究

磯野 昌弘

The Mode of Coexistence and Resource Utilization by Rhynchaenus Weevils

Masahiro ISONO

## 目次

緒言	1
方法	6
第1節 生活史の特性	10
第2節 死亡要因	18
1. 寄生蜂による死亡	18
2. 捕食による死亡	19
3. 若葉の伸長成長による死亡	21
第3節 産卵葉の選択と共存	23
1. 異種間における産卵葉の選択	23
2. 同種内における産卵葉の選択	23
3. 共存葉上での生存	24
第4節 寄主植物の選択	31
1. 野外における寄主植物	31
2. 潜在的寄主植物	32
3. 異なる寄主植物上での生存	32
4. 個々の木に対する選択性	33

第5節 若葉の成長と産卵のタイミング	37
1. 産卵パターン	37
2. 産卵葉の大きさと摂食面積	38
3. 産卵のタイミングと寄生	38
4. 産卵のタイミングに依存して起こる死亡と体サイズの減少	38
第6節 幼虫の潜葉と葉の小型化	49
考 察	54
摘 要	66
Summary	70
引用文献	75

## 緒 言

近年、種間競争を前提とした群集観は大きく揺らぎ始めている。これまで群集を構成している個体群は平衡状態にあり資源をめぐる種間競争が群集にみられるさまざまなパターンをかたちづくっていると考えられてきた (MacArthur, 1972; Cody & Diamond, 1975)。このような群集観のもとでは、共存している種間でのニッチの分割様式が主な研究のテーマとなり、多くの脊椎動物群集、例えばトリやトカゲ群集、あるいは海産性無脊椎動物群集において、時間・空間・食物の主要なニッチ次元の中で、共存している種が、互いに重なり少ない資源利用をおこなっていることが明らかにされてきた (Shoener, 1974; Tamaki, 1986)。しかし、近年このような種間競争の普遍性に関して、論争が巻き起こっており、従来の、いわゆる”競争-平衡群集”に代わり新たな”非平衡”の群集観が形成されてきた (Takeda, 1986)。それは主に、食植性昆虫を対象に研究をおこなってきた研究者達により育まれてきたものである。

H Hairston et al. (1960) は自然界において、莫大な現存量を有する緑色植物が消費つくされてしまうことはない、という経験則に基づき食植性昆虫の間で資源をめぐる競争は起こっていないと主張した。この仮説は従来の種間競争の存在を前提とした群集観を否定する根拠としてしばしば引用されてきた。

Rathcke (1976) は禾木科草本の茎内に生息する13種の昆虫の種間関係と資源の利用様式を研究し、これらの種が、互いに大きく重複した資源利用をおこなっているにもかかわらず、競争が見られたのはハナノミと小蛾の幼虫間においてのみであったことを報告している。Strong (1982) はヘリコニア植物の巻葉を利用する13種類のトゲハムシにおいて、これらの種の”調和的共存”を実証した。一方、McClure & Price (1975, 1976) はプラタナス上に共存する7種の Erythroneura 属のヨコバイの間で資源をめぐる競争が起こっていることを実証した。しかし、このような場合にも競争的排除は起こっていない。Washburn & Cornell (1981) はナラにつくタマバチ類の種間関係を解析し、その中の一種 Xanthotheras politum が生息地に出現したり消失する現象を、種間競争を用いず、野火による寄主食物の特性の変化によって説明づけた。また Chew (1981) は、Pieris rapae の侵入により起こった土着種、P. oleras ea の分布の減退や地域的消滅を生息環境の人為的改変により説明づけ、従来の競争的排除が起こった為であるとする考えを否定した。

Strong et al. (1984) はこれまでおこなわれてきた食植性昆虫の種間関係に関する研究を総括した。彼らは食植性昆虫の間で資源をめぐる種間競争が起こることは希であり、食植性昆虫群集において、種間競争は従来考えられていたほど重要な役

割を果しているわけではないと結論づけている。彼らはこれに代わって、寄主植物や天敵類などの異なる栄養段階相互の関係を重視している。また、Connell (1980) も同一の栄養段階に属する種間には、寄主と寄生者の間に見られるような親密な共存関係が存在することは少なく、資源をめぐる近縁種間での競争が形態や資源の利用様式の分化をひき起こす選択圧にはなりにくいことを指摘し、進化史的時間の中で近縁種間の形態や生態分化に種間競争の果してきた役割を、とらえどころのないおぼけのようなもの (ghost of competition past) と呼び批判した。さらに、Lowton & Strong (1981) はこれまで種間競争の結果もたらされてきたと考えられている群集のパターンは種間競争以外の他のメカニズムによって十分に説明できることを指摘している。

このような論争を経て、非平衡の群集観は現在では一般に広く受け入れられており、現在の群集生態学は、生物群集における資源や天敵の果たす役割の解明に向け、新たな段階にさしかかっている (Price, 1984)。

筆者はこれまで、シイ・カシ・ナラ林など低山地帯の森林を中心に樹上性甲虫類の群集調査をおこない、その種類組成や時間的・空間的パターンの特性を明らかにし (Isono, 1984; Isono et al., 1986)、さらに、これらの全体的アプローチにより抽出された2つのグループについて、各々別の観点から研究を進めてきた。一つはカサハラハムシ類の分類と生態分化についての研究であり (Isono, 1988, 1990a, 1990b)、他の一つはノミゾウムシ類の共存と資源利用に関する研究である。本論文は、後者の問題についてこれまで得られた知見をとりまとめ、食植者相互の種間競争や天敵類及び寄主植物の諸特性が、近縁種の共存や資源の利用様式にどの様にかかわりあっているのかを、包括的に検討したものである。

ここで扱う4種類のノミゾウムシ、すなわち、Rhynchaenus takabayashii (ムネスジノミゾウムシ)、R. japonicus (カシワノミゾウムシ)、R. variegatus (ウスモンノミゾウムシ) 及び R. galloisi (ガロアノミゾウムシ) は、最後の一種が別亜属に分類されているのを除けば、いずれも同一亜属に属し、系統的にきわめて近縁な種類である。森林性甲虫類の多くが、幼虫期には、土中生活をおくっている中であって、ノミゾウムシ類の幼虫はいずれもナラ類の若葉に潜葉し、さらに、成虫もナラ類の葉を摂食していることから、これらの種類は互いに大きく重複した資源利用をおこなっているように思われる。それにもかかわらず、低山地帯のコナラやクヌギから成る雑木林において、これらの種の共存がしばしば観察される。

Morimoto (1984) は日本産ノミゾウムシ亜科 Rhynchaenidae の再検討を行い、7亜属、34種にのぼる Rhynchaenus 属のノミゾウムシを記録した。これらのノミゾ

ウムシは、多様な種類の樹木の葉に潜葉することが知られているが、その生態については、卵が植物組織内に産み込まれること、幼虫は潜葉性であること、そして、蛹化は潜孔内でおこなわれることなど、この属に共通した幾つかの習性が知られているにすぎない。第一節では、越冬成虫の寄主植食物上への飛来から、産卵、潜葉、羽化、越冬に至るまでの生活史全般に渡る諸特性について検討する。ここで扱う4種類のノミゾウムシは、幼虫・成虫のいずれもがナラ類に依存しており、このような特性は、生活史全般に渡る資源利用様式の比較を可能にするだろう。これまで数多くおこなわれてきた研究が、生活史の中の特定の時期だけの種間関係を取り出し、調査の対象としてきた中において重要な意義を持つと思われる。

天敵類は次の2つの方法で種の共存に関与している。一つは希薄化要因としての関与であり、他の一つは、密度に依存した餌種の転換を通じての関与である。天敵類による捕食や寄生は、個体群の密度を低下させることによって共存する個体間での競争の軽減に貢献している (Harirston et al., 1960)。Faeth et. al. (1981) は、網掛けにより天敵類の働きを取り除いた場合には、ナラの葉に潜葉する小蛾の一種、Cameraria sp. の密度が、野外においてはみられないほど高くなることを観察し、希薄化要因としての寄生蜂の役割を評価した。

捕食者の多くは、個体数の多い餌種を選択的に捕食することが多く、共存している種の中で、特定の種類だけが独占的に増殖するのを抑制することによって複数の種の安定的共存に貢献していると考えられる。Paine (1966, 1969) は潮間帯に生息する無脊椎動物で、Risch & Carroll (1982) は農耕地に生息する節足動物で、各々、栄養段階の最上位に位置する捕食性のヒトデとアリの一種を取り除くことにより、群集を構成する種の数が増加することを明らかにした。また、Park (1948) は2種類の貯蔵害虫、Tribolium castaneum と T. confusum の共存に寄生性の原生動物、Adelina tribolii が関与していることを実証している。

ノミゾウムシの幼虫密度は1000葉あたり、数頭から数十頭と非常に低いレベルに維持されている。第2節ではこのようなノミゾウムシの低い密度レベルがどのような要因により維持されているのか、そして、これらの死亡要因の中に密度依存的な寄主転換により、ノミゾウムシの共存に関与しうる要因が存在するかどうかを検討する。潜葉虫には土中で蛹化する種類と、潜孔内で蛹化するものが知られている。ノミゾウムシ類は後者に属し、死亡過程の追跡は比較的容易におこなえるものと思われる。

さらに、潜葉虫はその生涯を一枚の葉の中で過ごす為、同一の葉に潜葉している幼虫間での競争は、自由生活を営む昆虫に比べ、より厳しいものであることが予想される。Murai (1974) 及び Stiling et. al. (1987) は同一葉に潜葉している個体間で潜



葉部位を互いに避けあう傾向のみられることを明らかにし、Tuomi et al. (1981)、Quiring & McNeil (1983, 1984) 及び Bultman & Faeth (1986a) は潜葉虫の体サイズや生存率が共存している幼虫密度に依存して減少することを実証している。さらに、Condrashoff (1964) は共存個体間で殺しあいの起こることを報告している。また、潜葉虫の共存は、寄生のされやすさとも関係があり、幼虫の生存率に間接的な影響を与えている (Bultman & Faeth, 1985)。

潜葉虫の共存は雌の産卵葉選択により一義的に決定づけられる。もし一枚の葉に共存している幼虫の間で生存率に著しい低下が起るのであれば、既に卵が産み込まれている葉を回避しながらの産卵行動が進化するかも知れない。トマトに潜葉するハモグリバエの一種では、産卵した葉をマークするフェロモンの存在が明らかにされており、自然条件下で共存葉がみられることは希であるという (McNeil & Quiring, 1983)。このようなノミゾウムシ相互の種間関係は第3節で扱う。本節では、葉に残される潜孔の共存パターンの解析を通じて、産卵葉をめぐる雌成虫相互の関係と共存葉上での幼虫の生育について検討する。

また、産卵雌がどのような葉や樹木を選択するかは、潜葉虫が生涯のうちに獲得できる資源の質と量を規定する。産卵された葉の質や大きさは幼虫の発育に直接的な影響を与えているだろう。おのおのの樹木のもつ遺伝的な変異に加え各種の非遺伝的な要因、例えば水分や養分のストレス (Bultman & Faeth, 1987; Waring & Price, 1988)、日照 (Bultmann & Faeth, 1988)、樹齢 (Price et al., 1987)、野火によるダメージ (Washburn & Cornell, 1981)、及び鱗翅目幼虫による食害 (West, 1985; Faeth, 1986; Raup & Denno, 1984) などが、資源の異質性を作り出しており、幾つかの固着性生物はこれらの変異に反応することが知られている。葉齢、あるいは季節に依存した葉の質の変化も、温帯の落葉樹に共通してみられる重要な特性の一つである。

温帯のナラ類は多くの潜葉虫やゴール形成昆虫の移入の対象となっており、その葉は芽吹き直後から化学的組成と硬さを急激に変化させながら成長する。葉齢の進行に伴い窒素と水分含量は減少していき物理的硬さは増大する (Edel'man, 1963; Feeny, 1970; Faeth et al., 1981; Mopper et al., 1984; Auerbach & Simberloff, 1988)。成熟葉にみられる相対的に低い窒素含量と水分含量は、幼虫の摂食効率を低下させ、幼虫期間の遅延、蛹重の低下や死亡率の増大をひき起こす (Schweitzer, 1979; Mattson, 1980; West, 1985; Schroeder, 1986; Brewer et al., 1987; Ohmart et al., 1987)。葉脈の発達や葉の硬化は、幼虫の摂食そのものを妨げたり、産卵管の挿入を阻害する (Nielsen, 1968; Faeth et al., 1981; Potter & Kimmerer, 1986; Larson & Ohmart, 1988; Day & Watt, 1989)。また、成葉に含まれる重合型のタンニンはタン

バク質と複合体を形成し、葉に含まれる窒素の利用効率を低下させ、幼虫の発育を阻害する (Feeny, 1970)。

一方、葉の大きさも、葉齢とともに急激に変化する。これまで葉の大きさの季節的变化については、ほとんど注意が向けられることはなかったが、早春のまだ十分に展葉しきっていない葉に潜葉するノミゾウムシにとって葉の大きさは生涯のうちに獲得できる資源量を規定しているという点で生態的に重要な意味をもっているだろう。第4節においては寄主植物の選択について、第5節では葉の質と大きさの季節的变化が幼虫の生存や発育におよぼす影響について検討する。

ノミゾウムシ類にみられる早春の産卵は孵化した幼虫に良質の資源を供給するという点で適応的な意味を持っていると考えられる。しかし、この時期の葉は成長の最盛期にあたり、生理的にも各種の損傷に対して最も強く反応する時期にあたると思われる。鱗翅目幼虫やタマバチによる潜葉やゴール形成は、葉や枝の成長率 (Haukioja, 1974; Weis & Kapelinski, 1984) や寿命 (Owen, 1978; Faeth & Simberloff, 1981; Sunose & Yukawa, 1979; Pritchard & James, 1984a, 1984b; Potter, 1985; Bultman & Faeth, 1986b; Stiling et al., 1987)、化学的性質 (Williams & Whitham, 1986; Waring & Price, 1988)、ホルモンバランス (Engelbrecht et al., 1969) など、葉の様々な特性に変化を引き起こすことが知られている。そして幾つかの事例においては、これらの反応の強さは、損傷の程度に依存しているという。ノミゾウムシ幼虫の摂食は葉の組織に対して特殊化しておらず、葉肉組織全体を食害する。R. takabayashii や R. japonicus では、産卵に先立ち、葉の養水分の供給路である中肋部に損傷を与えている。第6節では、このようなノミゾウムシの早春の産卵や潜葉が若葉の成長に及ぼす影響について検討する。

本文にはいるに先立ち、終始適切な指導を頂いた神戸大学農学部昆虫学研究室の桃井節也教授に心より感謝する。また、同研究室の内藤親彦助教授ならびに竹田真木生助手には適切な助言や激励を頂いた。天敵類の同定については北海道立林業試験場の上条一昭博士 (コバチ類)、森林総合研究所北海道支所の前藤薫博士 (コマユバチ類) 及び桐朋学園生物学研究室の寺山守氏 (アリ類) にお世話になった。奈良県橿原市昆虫館の中谷康弘氏からはハムシドロバチの捕食についての有益な私信を頂いた。また、本稿を草するに際しては、神戸大学農学部昆虫学研究室の専攻生諸氏、特に五味正志、木谷徹、井本聰、大西秀岳の各氏の協力を得た。ここに記して深謝の意を表する。

## 方 法

### 1. 潜葉虫の密度、潜葉の大きさ、共存のパターン、および潜葉前に起こる死亡率の推定

1986年、ノミゾウムシ類の繁殖が終盤を迎える5月上旬から中旬にかけて、神戸市内の5つの調査区、すなわち北区の衝原・藍那・木見・泉台、及び灘区の篠原伯母野山の雑木林において、コナラの枝261枝とクヌギの枝96枝を採取した。採取した枝は50-80cmの長さで、各々の調査地の中で潜葉密度の高かった15本のコナラと7本のクヌギに由来する。各々の木の中では樹冠の外側と内側及び方位を考慮して均一なサンプリングを心がけた。

採取した枝は5℃の低温室に保存し、順次、次のような調査をおこなった。まず、各々の木ごとに、潜葉されている葉とそうでない葉を区別した。潜葉されている葉については、潜葉痕の形態からノミゾウムシの種類を判別し、葉・当年枝・大枝の3つの空間単位上での潜孔数と共存のパターンを記録した。さらに、これらのサンプルの中から潜葉を持つ当年枝だけを選別し、これらすべてについて葉長を測定した。葉長は、葉柄を除く、葉身の先端から基部までの長さとして定義した。潜葉されている葉の中には葉身の右と左で葉長に違いの見られるものもあったが、その際も最大葉長を測定した。さらに、潜葉されていない葉の平均葉長を基に、後述する回帰式により、個々の木の平均葉面積を推定した。

これらのサンプルの中には、中肋上に亀裂をもつ葉がかなりの頻度でみられたので、その数を計数した。この亀裂は R. takabayashii と R. japonicus の産卵痕に由来するものと思われる。このような葉では、卵が産み込まれたものの、卵の死亡、あるいは孵化幼虫の葉への食い込みの失敗が起こったものとみなし、その死亡率を次式により推定した。

R. takabayashii 及び R. japonicus の潜孔前の死亡率 =  $D / D + T + J$

ここで、Dは潜孔されていない葉で、かつ中肋上に亀裂を持つ葉の数、T及びJは各々、R. takabayashii、R. japonicus により潜葉されている葉の数である。

### 2. コナラとクヌギ上における生存率、死亡要因、成虫の羽化パターン、体サイズ及び幼虫の摂食量

1987年と1988年の両年に渡り六甲山系長峰山山麓（神戸市灘区篠原伯母野山）にお

いて、十数本のコナラとクヌギから潜葉を採取した。潜葉の採取は幼虫摂食による潜葉痕の拡大が終了する頃に、数回に渡りおこなった。尚、この調査では中肋上に亀裂のある葉は採取しなかった。

採取した潜葉は実験室に持ち帰り、解剖した。潜葉が破損している場合や中に幼虫がみられない場合、及びひからびた遺体を含んでいる場合は死亡要因が特定できない為、一括してその他の要因による死亡とした。生存している潜葉虫、及び寄生蜂の幼虫と蛹は、個別に、内径4mm、長さ25mmの透明なビニールチューブへ移し、両端を綿栓で閉鎖した後、室外に設置した飼育箱内で発育させた。これらのサンプルを毎日、定時に観察し、個々の木ごとに、ノミゾウムシと寄生蜂の羽化パターンを記録した。寄生をうけず順調に成育した成虫については、腹部末端の構造から雌雄を判別した上、頭幅の測定をおこなった。ノミゾウムシ類の体表は剛毛により被われており、体サイズの精密な測定が可能な部位は限られている。この為、前胸内に埋没しており平滑な表面構造をもつ後頭部を摘出し、光学顕微鏡下でその最大幅を0.01mmの精度で測定した。また、破損していない潜葉を数十葉選び、半透明のグラフ用紙を用いて幼虫が摂食した葉面積を測定した。

### 3. コナラ葉とクヌギ葉の成長過程

1989年、長峰山山麓において、4本のコナラと3本のクヌギを対象に葉の成長過程を調査した。調査は芽吹き直後から、葉の伸長成長の終了する約1ヵ月後迄の間、3・4日おきにおこなった。毎回の調査では、平均的な成長段階にある当年枝を数十本採取し、それらに由来するすべての葉の葉長を測定した。これらのうちの一部はさく葉として保存し、個々の葉の葉長と葉面積を測定した。最後の野外調査を終えたのち、これらのサンプルの中から、異なる生育時期に採取した120葉を選んで、葉長と葉面積の相関を調べた。

コナラにおいては

$$\log_{10}(\text{葉面積}) = 2.064 \cdot \log_{10}(\text{葉長}) - 0.683$$
$$(r^2 = 0.995, n = 120)$$

クヌギにおいては

$$\log_{10}(\text{葉面積}) = 2.021 \cdot \log_{10}(\text{葉長}) - 0.664$$
$$(r^2 = 0.995, n = 120)$$

と良好な相関が得られたので、この調査で得られた平均葉長を用いて葉面積の季節的变化を推定した。

#### 4. R. takabayashii 及び R. japonicus 幼虫の孵化パターン

1989年、長峰山山麓部において R. takabayashii と R. japonicus の孵化パターンを調査した。前年の調査で潜葉密度の高かった3本のコナラを選び、芽吹きまでの間に、調査する枝をあらかじめテープでマークしておいた。芽吹き直後から、これらの枝上のすべての葉を調べ、中肋上に産卵痕のある葉を採取した。産卵の最盛期には1日おきに、それ以外の時期には数日おきに調査をおこなった。これら、両種の卵は中肋の内部に産み込まれており、幼虫の孵化を直接観察することはできない。この為、採取したすべての産卵葉について、卵のまわりの組織を注意深く取り除き、卵を直接観察できるようにした。産卵葉は室外に設置した飼育箱の中に保管し、毎日、定時に孵化の有無を調査した。R. takabayashii と R. japonicus の孵化幼虫は頭幅と頭蓋の色の違いにより区別できたので、それぞれの種ごとに卵が産み込まれていた葉の葉長と孵化パターンを調査した。葉の成長は年により、また個々の木により異なっているので、これらの間の比較を容易にする為、各々の木の平均葉長の季節的变化もあわせて調査した。

#### 5. 産卵のタイミングと生存率及び体サイズの変化

コナラの枝に直径40cm、長さ60cmの昆虫網を掛け、その中に1対から数対の雌雄を放飼した。放飼には芽吹きの起こる前後の時期にコナラ及びクヌギ上に飛来した R. takabayashii と R. japonicus の越冬成虫を用いた。越冬成虫はコマユバチによる寄生をかなり高い割合でうけていたので、放飼前に室内で飼育し、産卵の確認できた個体を用いた。放飼したノミゾウムシに網内で3・4日間産卵させた後、同じ木の別の枝に設置した網内に移し、葉令の少し進行した葉に産卵させた。この操作をノミゾウムシが産卵しなくなるまで続けた。枝は産卵させた後も網で保護し続け、天敵類による幼虫の死亡が起こるのを回避した。

産卵雌に供試された葉の葉令を決定する為に、すべての調査木で平均葉長を3・4日おきに調査し、網掛けをおこなった各枝への放飼期間中央日の平均葉長を推定した。葉の成長が平衡に達した時点での平均葉長を100とし、その相対葉長を産卵時の葉令の指標とした。葉令の変化に対する潜葉虫の反応は、各調査木で類似していたので、統計処理に際し、まとまった数のサンプルを確保するために各調査木のデータを一括して扱った。

1988年には各々3本のコナラとクヌギを対象に実験をおこなった。この年の調査で

は各調査木の網内に雌雄1対のノミゾウムシを放飼した。網内の幼虫の成育を数日おきに観察し、潜葉痕の拡張がみられなくなった時点ですべての潜葉を回収した。回収した潜葉から前蛹を取り出し、個体別にビニールチューブへ移しかえた。その後は室外に設置した飼育箱内で発育させ、各個体の羽化日を記録した。2種類のノミゾウムシの発育所用日数を放飼期間の中央日から羽化日までの日数として推定した。また、すべての羽化成虫について頭幅を測定し、産卵時の葉令と羽化成虫の体サイズの関係を検討した。

この年の実験では供試虫の確保がうまくいかず、芽吹いて間もない葉への産卵をおこなわせることができなかった。そこで翌年、再び3本のコナラを対象に調査をおこなった。この年の実験では網内に雌雄3対のノミゾウムシを放飼した。また、前年の実験では、幾つかの網内で捕食性のアリによると思われる死亡が起こったので、網掛けをおこなった枝の基部に粘着物質を塗布した。ノミゾウムシに産卵させた後網内のすべての葉を注意深く検分し、中肋上に産卵孔のある葉には油性のマジックで葉柄部にマークをつけた。実験期間中、網内の葉を数日おきに見廻り、網内に落下している潜葉を回収した。R. takabayashii では放飼日から23日後、R. japonicus では28日後に葉柄にマークのある葉のすべてを回収した。

回収した潜葉を次の4つの状態に区別し、その数を計数した。1) 潜葉前に死亡の起こった葉、すなわち、葉柄に産卵痕のあったことを示すマークがありながら、葉身上に潜葉痕の認められない葉、2) 食いつくし葉、すなわち葉面積の80%以上が摂食されている葉、3) 潜孔内で若齢幼虫の死亡している葉、4) 蛹室が形成されている葉、である。食いつくし葉については、潜孔内の幼虫の存否の確認と摂食葉面積の測定をおこなった。生存している幼虫は個体別にビニールチューブへ移し飼育した。これらのうち、成虫の羽化のみられたものについては、その頭幅を測定した。これらのデータを用い、摂食量と羽化の成否、及び羽化成虫の体サイズとの関係を検討した。

これらの調査はいずれも長峰山山麓部においておこなったものである。なお、1987年には、網掛けによる飼育法についての予備的な調査をおこない、R. galloisi も含めたノミゾウムシ類の卵・幼虫・前蛹・蛹のおおよその発育所要日数を調査した。

## 第1節 生活史の特性

ノミゾウムシ類はカシやナラ類の潜葉虫で、一化性の生活史をおくっていた。いずれの種類も成虫で越冬し、早春、芽吹き前の寄主植物上に飛来した (Fig. 1)。枝上では、交尾している個体がしばしば観察された。R. takabayashii、R. japonicus 及び R. galloisi はコナラ (Quercus serrata) やクヌギ (Q. acutissima) などの高木に飛来したが、R. variegatus だけは亜高木層及び低木層のアラカシ (Q. glauca) へ飛来するのが観察された (Table 1)。しかし、実験的に与えれば、これらの越冬成虫はコナラ・クヌギ及びアラカシのいずれの葉もよく摂食した。

雌は展葉して間もない葉に産卵した。産卵雌は葉の組織に口吻で孔をあけ、1卵を産み込んだ後、開口部を糞で閉鎖した。個々の雌が一生のうちに産んだ卵数は 0-137 卵であった (Table 2)。R. takabayashii の産卵数は4種のうちで最も少なく、R. japonicus の産卵数は最も多かった。産卵部位や幼虫の摂食部位は種類により異なっていた (Fig. 2, Table 3)。R. takabayashii と R. japonicus は葉の裏側の中央部から先端にかけての中肋の組織内部に卵を産み付けた。孵化幼虫は、線状の潜孔を葉先に向けて中肋沿いに伸長させた。葉先に達した幼虫は葉端部に斑状の潜葉痕を形成した。糞は潜孔の内壁に塗り付けられていた。R. galloisi は葉端の葉縁部組織内に産卵し、幼虫も葉縁に沿って線状の潜孔を拡張した。R. variegatus は葉柄組織内に産卵した。孵化した幼虫は葉先に向かって中肋内部を摂食し、やがて、葉身中央部に斑状の潜孔を形成した。

幼虫は植物の組織に対して特殊化しておらず、表皮を除く柵状組織と海綿状組織の葉肉組織全体を摂食した。孵化幼虫は3齢を経て前蛹となった。各齢期の幼虫の頭幅は Table 4 に示すとおりである。R. japonicus は4種のうちで最も多量の葉肉組織を摂食し、生体重も最も重かったが、その卵は生体重に比して最も小型であった (Table 5, 6)。この為、本種の、産卵から羽化迄の発育所要日数は R. takabayashii と R. galloisi に比べ、約1.25倍も長くなっていた (Fig. 3)。一般に、ノミゾウムシ幼虫の成長速度は速く、全発育所要日数の65-80%は卵、前蛹及び蛹という、葉を摂食しない発育段階の発育に割り当てられていた。特に、R. galloisi でこの傾向は顕著であった。

老熟幼虫は潜葉内で糸を吐き蛹室を形成し、この中で前蛹を経て蛹となった。R. galloisi の蛹室は営げん後すぐに、前蛹を含んだまま地表へ落下した。R. variegatus は若齢幼虫期に中肋内部を食い進む為、潜葉は、卵が産み込まれてしばらくすると落葉するらしく、地表で発見されることが多かった。R. takabayashii の蛹室は必

ずしも落下するわけではないが、成虫の羽化までには、風雨にさらされ、その多くが落下してしまうように思われた。

成虫は5月、遅い年でも6月初旬迄には羽化した。新成虫は調査した数年間に渡り、R. takabayashii、R. galloisi、R. japonicus の順に羽化した (Fig. 4)。R. takabayashii と R. japonicus では平均羽化日に性差は見られなかった。成虫の摂食習性は種により異なっていた。R. japonicus だけが柵状組織の、しかも、その上層部だけを削り取るように摂食した。本種の摂食は落葉期まで続いた。他の3種は葉肉組織全体を葉の裏側から摂食し、6月中・下旬には摂食をしなくなった。

新成虫は羽化して、しばらくの間は高木層に偏った垂直分布を示した (Fig. 5)。この時期の摂食活性は高かったので、高木層を形成しているコナラやクヌギを摂食しているものと思われる。産卵時には亜高木層や低木層でアラカシを摂食していた R. variegatus も、この時期には高木層に分布していた。この時期のアラカシは既に硬化しており、実験的に与えても、R. variegatus に限らず、どの種類も摂食しなかった。6月を過ぎると摂食活動は見られなくなった。この時期に対応するように、R. galloisi と R. variegatus は高木層から姿を消した。R. takabayashii はそのまま落葉期迄高木層に留まった。R. japonicus はこの調査地では7個体得られただけであったがいずれも高木層から採取された。



Table 1. Species composition of Rhynchaenus weevils on Quercus trees.

Study site	Tree <sup>1)</sup>	Date	N <sup>2)</sup>	<u>Rhynchaenus</u> species <sup>3)</sup>			
				Rt	Rj	Rg	Rv
Where <u>Q. glauca</u> grows							
Karasuhara	Qg	April 6 1985	120	0	1	0	34
	Qg	July 8 1985	50	0	0	0	4
	Qs	June 8 1984	88	2	16	0	13
	Qs	July 8 1985	133	2	1	0	2
Tsukuhara 1	Qg	April 10 1984	150	0	0	0	11
	Qg	April 10 1985	?	0	0	0	75
	Qg	July 16 1985	98	2	0	8	9
	Qs	July 16 1985	50	2	2	0	0
	Qs	April 10 1985	100	9	0	12	6
Tsukuhara 5	Qs	July 3 1984	52	12	0	10	7
Ikedayama	Qs	June 11 1984	122	177	3	13	37
Where <u>Q. glauca</u> does not grow							
Aina	Qa	April 28 1985	?	28	24	2	0
	Qs	April 8 1985	200	89	16	4	0
	Qs	April 17 1985	115	24	4	5	2
	Qs	April 28 1985	?	16	1	2	0
	Qs	July 9 1985	113	12	0	1	0
	Qs	July 24 1984	72	12	22	1	1
Nishi-ku	Qs	April 25 1985	170	17	1	3	0
	Qs	June 16 1985	140	28	0	2	1
	Qs	June 20 1985	100	27	2	0	0
	Qs	Sept. 6 1985	100	11	1	0	0
	Qs	July 22 1984	74	34	1	0	0
Hirano	Qs	Aug. 2 1984	60	14	0	0	0
Izumidai	Qs	Aug. 2 1984	64	5	0	1	1
Tsukuhara 3	Qs	April 18 1985	140	5	0	8	0
	Qs	July 17 1985	100	22	0	0	2

1) Quercus species, Qg: Q. glauca, Qa: Q. acutissima, Qs: Q. serrata.

2) Number of samples (beeting)

3) Rt: R. takabayashii, Rj: R. japonicus, Rg: R. galloisi, Rv: R. variegatus.

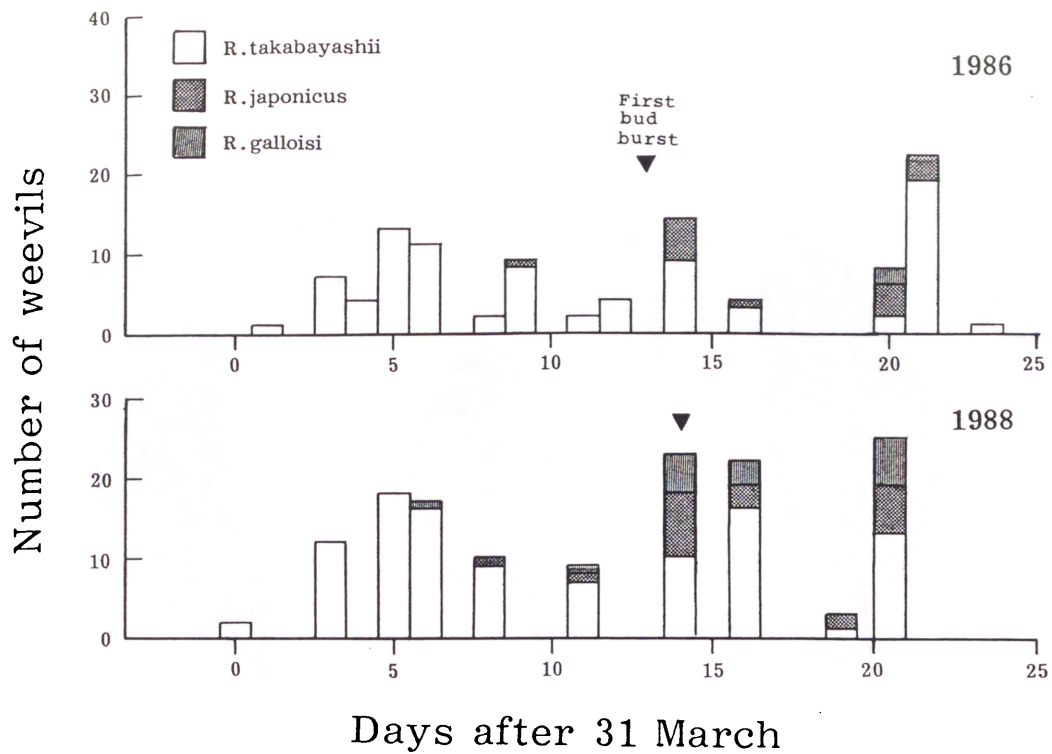


Fig. 1. Spring flight of Rhynchaenus weevils on to Quercus serrata from hibernating sites.

Table 2. Fecundity of Rhynchaenus weevils in experimental conditions.

Species	Number of eggs laid					
	Laboratory condition			Caged branch in the field		
	Mean	Range	N	Mean	Range	N
<u>R. takabayashii</u>	0.6	0- 7	12	44.1	13- 89	7
<u>R. japonicus</u>	37.5	0- 84	6	78.9	31-124	8
<u>R. galloisi</u>	16.8	0-100	10	64.7	30- 97	3
<u>R. variegatus</u>	61.0	19-137	9	81.0	-	1

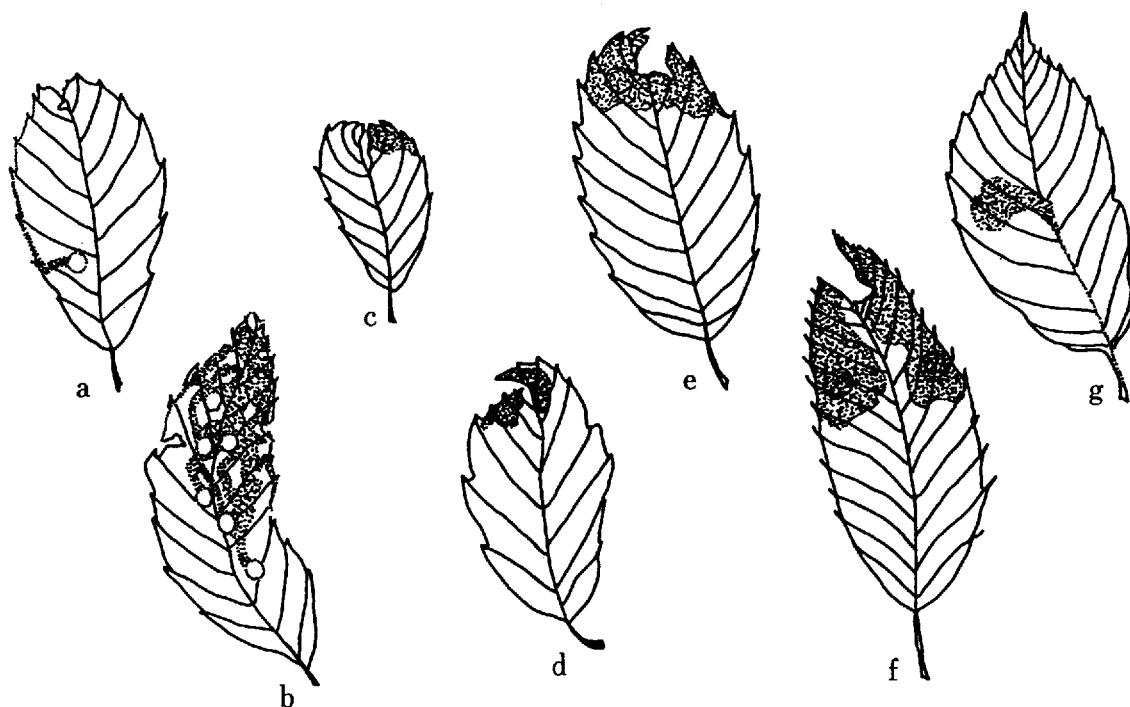


Fig. 2. Feeding tracks of Rhynchaenus miners. a and b, Quercus serrata mined by R. galloisi; c and d, Q. serrata by R. takabayashii; e and f, Q. acutissima by R. japonicus; g, Q. glauca by R. variegatus; upper figures, track made by a single miner; lower figures, tracks by several miners.

Table 3. Parts of leaves preferred for oviposition by Rhynchaenus weevils in the field and laboratory.<sup>1)</sup>

Species	Parts	Longitudinal position (%)			Sample size
		Tip	Middle	Base	
<u>R. takabayashii</u>	Midrib	99.2 (50.0)	0.4 (50.0)	0.4 ( 0.0)	471 ( 8)
<u>R. japonicus</u>	Midrib	96.8 (79.9)	3.2 (14.8)	0.0 ( 5.3)	628 (264)
<u>R. galloisi</u>	Leaf margin	78.6 (59.3)	13.8 (31.6)	7.6 ( 9.1)	341 (209)
<u>R. variegatus</u>	Midrib	- ( 2.1)	- (35.5)	- (62.3)	- (515)

1) Parenthesis; data in laboratory.

Table 4. Head width of Rhynchaenus larvae.<sup>1)</sup>

Species	First instar			Second instar			Third instar		
	Mean	Range	N	Mean	Range	N	Mean	Range	N
<u>R. takabayashii</u>	19.9	18.0-22.0	37	28.4	21.0-31.0	19	38.2	34.0-44.0	72
<u>R. japonicus</u>	26.9	25.0-30.0	64	39.7	33.0-44.0	32	57.4	47.2-63.0	118
<u>R. galloisi</u>	24.8	22.6-28.0	15	34.0	29.0-38.0	22	44.8	36.0-49.5	77
<u>R. variegatus</u>	26.9	25.0-29.0	38	34.1	31.0-38.0	17	42.9	38.0-50.0	66

1) 1 unit = 0.01 mm

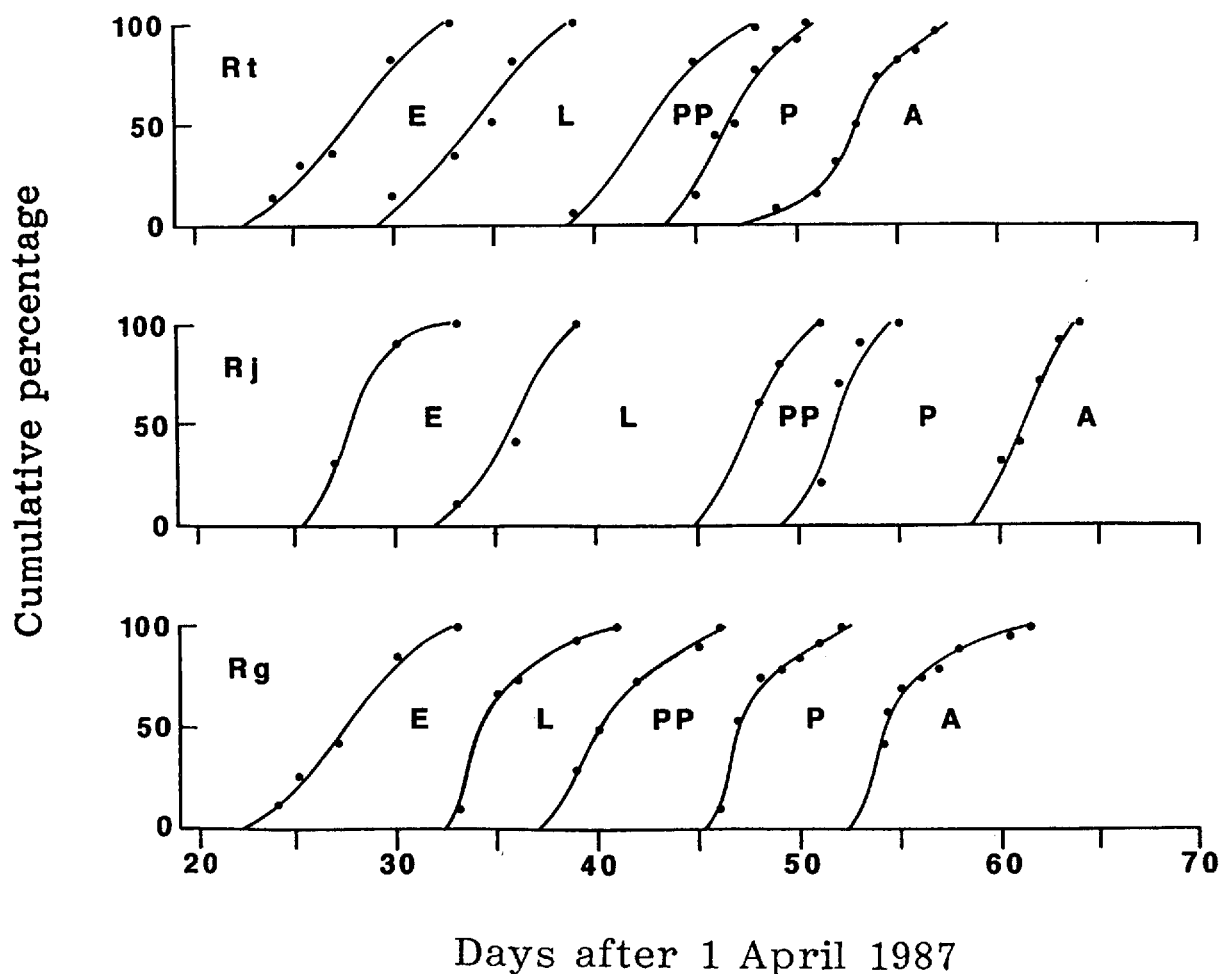


Fig. 3. Developmental record of Rhynchaenus weevils caged with Quercus serrata branches in 1987. E, egg; L, larva; PP, prepupa; P, pupa; A, adult; Rt, R. takabayashii; Rj, R. japonicus; Rg, R. galloisi.

Table 5. Leaf area (mm<sup>2</sup>) consumed by Rhynchaenus miners.

Species	Host	Mean	S.D.	N	Ratio <sup>1)</sup>
<u>R. takabayashii</u>	<u>Quercus serrata</u>	32.3	7.3	66	1.0
<u>R. japonicus</u>	<u>Q. serrata</u>	281.5	43.4	40	8.7
<u>R. japonicus</u>	<u>Q. acutissima</u>	210.0	37.3	44	6.5
<u>R. galloisi</u>	<u>Q. serrata</u>	37.5	8.5	64	1.1

1) Ratio to the area consumed by R. takabayashii.

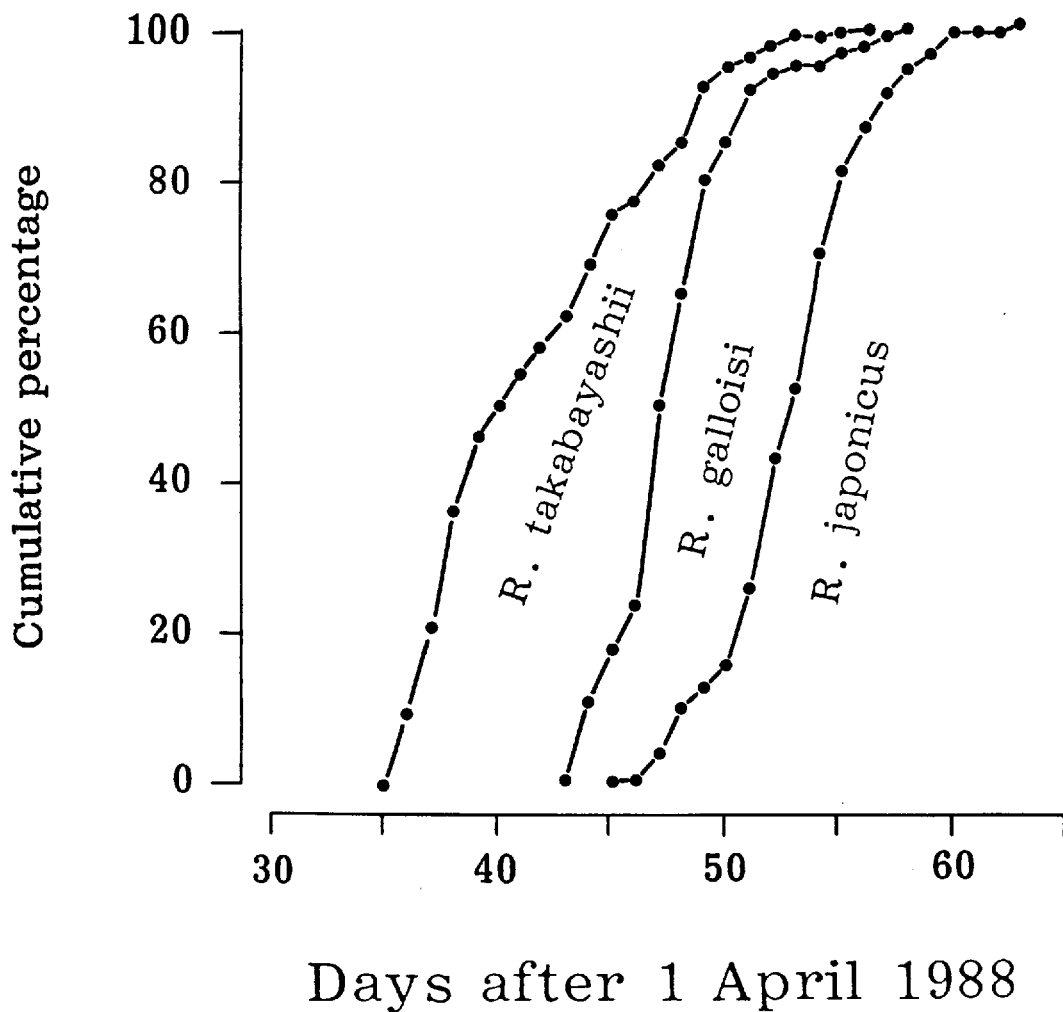


Fig. 4. Emergence record of Rhynchaenus weevils on Quercus serrata trees in 1988.

Table 6. Egg volume and fresh weight of Rhynchaenus weevils.

Species	Egg volume <sup>1)</sup>			Female fresh weight <sup>2)</sup>			Ratio <sup>3)</sup>
	Mean	S.E.	N	Mean	S.E.	N	
<u>R. takabayashii</u>	250	8.81	36	1.28	0.02	97	1.95
<u>R. japonicus</u>	506	9.37	32	4.61	0.77	19	1.10
<u>R. galloisi</u>	275	11.66	12	1.26	0.19	53	1.56
<u>R. variegatus</u>	265	2.70	81	1.70	0.35	76	2.19

1)  $1/6 \cdot \pi \cdot (\text{length}) \cdot (\text{width})^2 \times 10^{-5} \text{ mm}^3$ , Suzuki & Hara, 1975.

2) 1 unit = 0.1 mg.

3)  $(\text{egg weight} / \text{female weight}) \times 10^2$ , assuming that the egg weight per volume is 1.0 g.

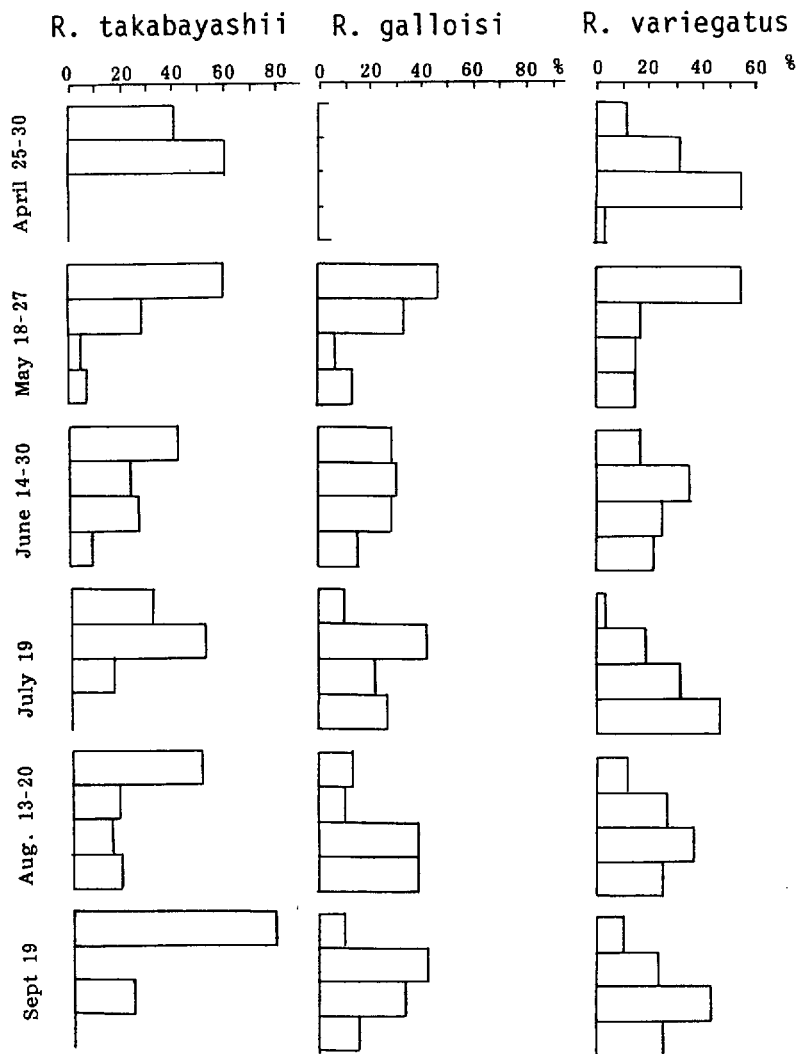


Fig. 5. Seasonal shift in vertical distribution of Rhynchaenus weevils along tree strata in a deciduous oak forest in 1983. Horizontal bars indicate four strata; < 2 m, 2-4 m, 4-6 m and 6 < m above the ground. Upper bars represent upper strata. Horizontal axis; frequency (%).

## 第2節 死亡要因

### 1. 寄生蜂による死亡

1985年、野外から採集されたノミゾウムシ類の3齢幼虫と前蛹から羽化する寄生蜂を調査し、コガネコバチ科1種、ヒメコバチ科10種及びコマユバチ科1種の寄生を記録した (Table 7)。これらの寄生蜂は比較的広い寄主範囲を示したが、寄主に対する選好性は異なっており、4種類のノミゾウムシはそれぞれ異なった種類の寄生蜂により攻撃されていた。R. takabayashii からは主に2種類の寄生蜂 Chrysocharis ujiyei と Entedon nomizonis が羽化した。E. nomizonis による寄生は山間部の生息地で多くみられた。R. japonicus は主に E. nomizonis に、R. variegatus は P nigario spp. により寄生されていた。R. galloisi からは Cirrospilus isonoi が羽化した。

Table 7. Number of parasite wasps which emerged from third instar larvae or prepupae of Rhynchaenus miners in 1985.

Parasite species	Host species			
	<u>R.takabayashii</u>	<u>R.japonicus</u>	<u>R.galloisi</u>	<u>R.variegatus</u>
Chalcidoidea				
Pteromalidae				
<u>Pteromalid</u> sp.	31	-	-	1
Eulophidae				
<u>Chrysocharis</u> sp.	14	-	1	-
<u>C. ujiyei</u> Kamijo	129	3	2	-
<u>C. kumatai</u> (Kamijo)	-	14	-	-
<u>Entedon nomizonis</u> Kamijo	75	213	-	1
<u>Pnigalio</u> spp.	19	-	-	38
<u>Pediobius saulius</u> (Walker)	4	10	-	-
<u>Tetrasticus</u> spp.	5	19	-	-
<u>Cirrospilus isonoi</u> Kamijo	-	-	6	-
<u>Cirrospilus</u> sp.	1	1	-	1
<u>Teleopterus</u> sp.	-	-	-	2
Ichneumonoidea				
Braconidae				
<u>Triaspis</u> sp.	1	1	-	-

Rhynchaenus galloisi の蛹室は形成後すぐに落下するのでこの年の調査で回収されたサンプルの数は限られていた。この為、1988年には、さらに早い時期に採集をおこない、2齢から3齢初期の幼虫を採取した。ほとんどの幼虫が順調に生育し、前蛹となったが、その24.3%はコマユバチの1種、Diopspilus sp. による寄生をうけていた (Table 8)。

ノミゾウムシ類は成虫期にも寄生蜂の攻撃をうけていた。1987年と1988年の春、寄主植物上に飛来した成虫のうち、15.3-28.6%はコマユバチにより寄生されていた (Table 8)。R. takabayashii と R. variegatus は同一の寄生蜂、Syrrhijus sp. により攻撃されていた。R. japonicus からは別のコマユバチ、Microctonus sp. の羽化がみられた。R. galloisi 成虫へのコマユバチの寄生は確認できなかった。6月下旬以降に採取された R. takabayashii と R. variegatus の成虫体内からは、寄生蜂の若令幼虫が発見されたことから、少なくとも Syrrhijus sp. は羽化して間もない新成虫に産卵をおこなっているものと思われる。

Table 8. Percentage parasitism of Rhynchaenus weevils by braconid wasps.

Parasite	Host	Stage	1987		1988	
			Percentage	N <sup>1)</sup>	Percentage	N
<u>Syrrhijus</u> sp.	<u>R. takabayashii</u>	Adult	15.3	124	22.6	62
<u>Microctonus</u> sp.	<u>R. japonicus</u>	Adult	0	3	28.6	14
<u>Diopspilus</u> sp.	<u>R. galloisi</u>	Larva	-	0	24.3	107
<u>Syrrhijus</u> sp.	<u>R. variegatus</u>	Adult	26.7	19	-	0

1) Total number of samples examined.

## 2. 捕食による死亡

コナラの樹上でテラニシリアゲアリ、Crematogaster brunnea teranishii によるノミゾウムシへの攻撃を観察した (Table 9)。このアリはコナラに潜葉する3種類のノミゾウムシ、すべてを攻撃した。また、攻撃の対象も3齢幼虫・蛹及び羽化したの成虫と幅広い生育段階に渡っていた。また、ワラシベに営巣するハムシドロバチの1種、Symmorphus sp. が R. takabayashii と R. galloisi の前蛹を狩猟していることを確認した。



Table 9. Field observations of attacks by a predatory ant, Crematogaster brunnea teranishii Santschi.

Date	Species	Stage attacked	Note
May - 1987	<u>R. japonicus</u>	3rd instar larva	*
May 2 1987	<u>R. takabayashii</u>	Pupa	Carry by an ant
May 5 1988	<u>R. galloisi</u>	3rd instar larva	Carry by an ant
May 26 1988	<u>R. japonicus</u>	New adult	Attack by 3 ants inside the cocoon
May 20 1990	<u>R. japonicus</u>	3rd instar larva	Attack by 3 ants inside the mine

\*: All of 16 larvae caged by insect net disappeared leaving empty mines behind.

### 3. 若葉の伸長成長による死亡

若葉の急速な伸長成長は R. takabayashii と R. japonicus の潜葉前に起こる死亡に関与していた。これら、2種の雌成虫は葉の先端部手前の中肋に口吻で産卵孔をあけ、卵を産み込んだ。穿孔された中肋の組織は部分的に枯死し、卵鞘を形成した。卵鞘を取り囲むまわりの組織は、その後も伸長成長を続けるので、枯死した卵鞘との間に歪みが生じ、やがて卵鞘の一端、さらには、その両側にまで亀裂が生じた。葉から3方を切り離された卵鞘は、幼虫が孵化するまでの間に、下方へ大きく反り返り、葉から脱落し易くなった。また、卵鞘と葉肉組織の接触面が減少する為、孵化幼虫の葉への食い込みの失敗が起こった。このような葉では葉身に潜孔は形成されないものの、産卵孔に由来する亀裂が中肋上に残される。卵鞘の脱落、孵化幼虫の葉への食い込みの失敗の他、卵そのものの死亡によっても、このような葉は形成される。しかし、野外において、空の卵鞘もしばしば発見されることから、中肋上に亀裂のある葉のすべてに卵が産み込まれていたかどうかは疑問である。Nielsen (1968) はブナに潜葉する Rhynchaenus fagi において、空の卵鞘がしばしば発見されることを報告しており、このような卵鞘には捕食者による外傷がみられない事から、最初から卵が産み込まれていなかったのだと考えている。しかし、このような観察は産卵後、かなり日数の経過した後になされる事が多い。そこで、1990年春、3本のコナラを対象にして、産卵痕のある葉を数日おきに採取し、このような葉に、実際に卵が産み込まれているかどうかを調査した。産卵痕をもちながら、卵の産み込まれてない葉もみられたが、その割合は1割以下であった。また、そのような事例は繁殖期後半の成長の進んだ葉でみられることが多く、産卵最盛期の芽吹き後間もない葉でみられることは希であった。この観察は、幼虫の潜葉痕の存否にかかわらず、中肋に亀裂をもっている葉の多くは、R. takabayashii か R. japonicus のどちらかの種によって卵が産み込まれていた葉であると仮定する根拠を与える。

中肋上に亀裂をもちながら幼虫の潜葉の見られない葉は、野外で頻繁に発見された (Table 10)。これらの葉では、卵が産み込まれたものの、孵化幼虫が潜葉するまでの間に死亡が起こったものとみなし、その死亡率を推定した。推定された死亡率は 5-98%と個々の木により変異があったものの、一般に高い値を示し、中肋に卵を産み込むこの2種類のノミゾウムシにとって、潜葉前の死亡は重要な死亡要因となっていることが示唆された。

Table 10. Comparisons of leaf area, mortality rate before mining stages and density of *Rhychaenus* miners between two *Quercus* species.

Tree code	No. of leaves sampled	Mean leaf area (mm <sup>2</sup> )	No. of leaves having a hole on midrib (%)	Mortality <sup>1)</sup> before mining stages (%)	Number of mines per 1000 leaves		
					<i>R. takabayashii</i>	<i>R. japonicus</i>	<i>R. galloisi</i>
<i>Quercus setrata</i>							
TK1	5571	1434	1.89	71.9	7.36	0	31.77
TK2	30753	1338	1.86	88.3	2.89	1.14	7.35
TK3	21255	1222	1.64	86.6	2.26	0.28	3.15
TK4	9109	1146	3.46	72.9	10.87	1.98	0.33
TK5	17890	1379	1.45	61.3	8.11	1.29	2.86
TK6	7795	1391	5.17	78.9	6.29	7.80	1.80
KM1	14649	1563	9.58	97.8	1.98	0.14	0.27
AN1	40989	984	3.94	83.8	7.39	0.22	2.03
I21	20860	1394	2.03	89.6	2.21	0.19	0.72
NG1	14270	1513	1.44	71.9	4.91	0.70	1.61
NG2	12213	1089	1.44	70.1	5.57	0.57	2.70
NG3	1792	2219	0.45	66.7	2.23	0	0
NG4	2105	1616	0.62	54.2	5.23	0	4.75
NG5	2571	1450	2.41	60.2	2.33	13.61	1.56
NG6	2348	1587	1.92	43.7	0	24.74	0
NG7	5073	-	1.26	57.7	4.93	4.34	0
Mean	-	1421	2.54	72.2	4.66	3.56	3.81
<i>Quercus acutissima</i>							
TK7	4447	1935	16.82	63.7	2.02	94.90	17.99
NG8	7009	3153	6.04	38.0	0	104.44	0
NG9	910	2720	0.88	26.7	0	24.18	30.77
NG10	967	4960	0.21	5.0	0	39.30	0
NG11	769	3968	2.47	31.1	0	54.62	0
NG12	5019	4531	4.32	57.3	0	32.68	0
NG13	5381	-	1.34	68.6	0.93	6.13	0
Mean	-	3544	4.58	41.5	0.42	50.89	6.97

1) See text in detail.

### 第3節 産卵葉の選択と共存

#### 1. 異種間における産卵葉の選択

野外における潜孔の密度は非常に低く (Table 10)、1986年に野外で採取されたコナラ葉 209243 葉とクヌギ葉 26163 葉のうち、各々 2024 葉と 1571 葉においてノミゾウムシの潜孔がみられたにすぎない。これらのうち、同種・異種の組合せを含めても、潜孔の共存がみられたのは、コナラで 7 葉、クヌギで 31 葉であった。Fisher の正確確率検定は、これらの潜孔が、葉・当年枝・大枝のいずれの空間を単位とした場合にも、他種の潜孔の存否にかかわらず独立に出現していることを明らかにした (Table 11)。試行した112の検定のうち、独立分布の帰無仮説が棄却されたのは、コナラ・TK2 とクヌギ・TK7 における R. japonicus と R. galloisi の共存についての2例にすぎなかった。

1990年には、網掛けをおこない R. takabayashii と R. japonicus の密度を人為的に高め、これらの種により産み付けられた卵の共存のパターンを検討した。卵の密度は野外で観察された約10倍にまで高まったが、得られた結果は低密度の場合と同様であった (Table 12)。

これらの結果は R. takabayashii、R. japonicus 及び R. galloisi の雌成虫は、他種の卵が既に産み付けられているかどうかにかかわらず、ランダムに産卵葉を選択していることを示唆する。

#### 2. 同種内における産卵葉の選択

3種類のノミゾウムシ、各々について、卵と潜孔のランダム分布への適合性を検討した。R. takabayashii と R. galloisi の葉当り潜孔数の分布はポアソン分布から予想される期待値とよく一致していた (Table 13)。しかし、葉当り潜孔数が2個以上となる項目の期待値は非常に小さく、 $\chi^2$  検定は適用できなかった。R. japonicus の葉当り卵数及び潜孔数の分布はコナラとクヌギ上で異なっていた (Table 13)。すなわち、コナラ上ではポアソン分布への良好な適合がみられたのに対し、クヌギ上では、ポアソン分布から予想されるのよりも少数の共存葉しか得られず、この寄主植物上では、既に卵の産み込まれている葉を避けながら産卵をおこなっていることが示唆された。

一方、当年枝上の卵及び潜孔の分布は3種のノミゾウムシのいずれにおいてもポア

ソン分布とは有意に異なるものであった (Table 14)。複数の卵及び潜孔をもつ当年枝はポアソン分布から期待されるのよりも多数存在しており、卵や潜孔は当年枝上においては集中分布していることが示唆された。また、Morishita (1959) の集中度示数による解析は、各々のノミゾウムシの潜孔が大枝上においても集中分布していることを示した (Table 15)。

### 3. 共存葉上での生存

1988年におこなった網掛け実験により、比較的まとまった数の単独葉と共存葉が得られた。このサンプルを用いて共存葉と単独葉から羽化した成虫の体サイズを比較したが、13の事例、すべてにおいて、両者の間に有意な差はみいだされなかった (Table 16)。

この年以外にも、網掛けをおこない、さまざまな組み合わせの共存葉を作出した。異種間の3つの組み合わせ、すなわち R. takabayashii と R. japonicus、R. takabayashii と R. galloisi、R. japonicus と R. galloisi が共存した場合、及び R. takabayashii と R. japonicus では、各々3個体の同種が共存した場合、R. galloisi では6個体が共存した場合にも幼虫は順調に生育し、羽化することを確認した。多個体が共存した場合には潜孔の融合が起こったが、幼虫間で攻撃的な行動は観察されなかった。しかし、2個体が共存した場合には、中肋を挟んで葉身の右左に分かれて潜葉することが多かった。

1988年、複数の共存葉をもつ4本のクヌギを対象にして、共存の状態と寄生のされやすさの関係を検討した。尚、この際得られた共存葉はいずれも R. japonicus の幼虫が2個体潜葉しているものであった。検討された4本のいずれの木においても単独で潜葉している場合と、他個体と共存している場合で、寄生の起こりかたに違いはみられなかった (Table 17)。

Table 11. Fisher's exact probability test for random association of three Rhyrnchaenus miners on leaves, shoots or branches for all possible species pairs.

Tree code	Leaves			Shoots			Branches		
	Rt x Rj <sup>1)</sup>	Rt x Rg	Rj x Rg	Rt x Rj	Rt x Rg	Rj x Rg	Rt x Rj	Rt x Rg	Rj x Rg
<u>Quercus serrata</u>									
TK1	-	.903	-	-	.100	-	-	1.000	-
TK2	.903	.521	.774	.673	.078	.036	.673	.813	.500
TK3	.987	.859	.981	.942	.527	.923	.124	.546	.149
TK4	.821	.968	.994	.528	.899	.981	.319	.716	.479
TK5	.829	.660	.936	.959	.478	.749	.450	.850	.145
TK6	.688	.915	.899	.224	.695	.932	1.000	1.000	.867
KM1	.996	.992	.999	-	-	-	.521	.207	.632
AN1	.935	.540	.982	.667	.501	.895	1.000	1.000	.870
I21	.991	.968	.997	.966	.885	.989	.436	.377	.379
NG1	.952	.893	.984	.905	.752	.960	.367	.919	.979
NG2	.962	.836	.982	.838	.960	.921	.632	.957	.237
NG4	-	.974	-	-	-	-	-	.999	-
NG5	.921	.991	.947	.725	.961	.807	.999	.999	.999
NG7	.987	-	-	-	-	-	.999	-	-
<u>Quercus acutissima</u>									
TK7	.783	.860	.023	-	-	-	-	.600	1.000
NG8	-	-	.499	-	-	-	-	-	.999
NG13	.967	-	-	-	-	-	.251	-	-

1) Rt: R. takabayashii, Rj: R. japonicus, Rg: R. galloisi.

Table 12. Association pattern of eggs laid by caged females of Rhynchaenus takabayashii and R. japonicus on leaves and shoots.

Branch code	Number of leaves				Number of shoots				P	
	++ <sup>1)</sup>	+-	-+	--	++	+-	-+	--		
A	1	2	29	136	.917	1	1	15	22	.838
B	0	5	17	173	.638	0	4	11	40	.398
C	1	17	19	143	.377	5	9	8	25	.876
D	3	15	35	140	.510	4	9	14	31	.632
E	1	16	43	195	.172	7	8	20	29	.759

1) Paired symbol represents presence (+) or absence (-) of R. takabayashii (first symbol) and R. japonicus (second symbol).

2) Fisher's exact probability.

Table 13. Intraspecific association patterns of Rhynchaenus miners on single leaves. <sup>1)</sup>

Species	Stage <sup>2)</sup>	No. of trees	Density of miner	Class (number of miners per leaf)			X <sup>2</sup> test <sup>3)</sup>
				0	1	2 ≤	
<u>Quercus serrata</u>							
<u>R. takabayashii</u>	mine	15	0.005	208209 (208210.6)	1033 (1029.9)	1 ( 2.5)	x
<u>R. takabayashii</u>	egg #	5	0.065	933 ( 933.0)	61 ( 60.9)	2 ( 2.0)	x
<u>R. japonicus</u>	mine	13	0.001	199487 (199487.2)	288 ( 287.6)	0 ( 0.2)	x
<u>R. japonicus</u>	egg #	5	1.162	846 ( 847.3)	139 ( 137.0)	11 ( 11.7)	0.09
<u>R. galloisi</u>	mine	13	0.004	199326 (199321.3)	698 ( 705.5)	6 ( 3.2)	x
<u>Q. acutissima</u>							
<u>R. takabayashii</u>	mine	3	0.003	11457 ( 11456.0)	31 ( 32.9)	1 ( 0.1)	x
<u>R. japonicus</u>	mine	8	0.056	24723 ( 25181.9)	1418 (1408.1)	22 (427.0)	392.5**
<u>R. japonicus</u>	egg	1	0.448	522 ( 563.9)	326 ( 252.9)	35 ( 66.2)	39.0**
<u>R. galloisi</u>	mine	2	0.020	5255 ( 5250.1)	96 ( 105.8)	6 ( 1.1)	x

1) Parenthesis; expected values from Poisson distribution.

2) #: egg density was artificially increased by caged females.

3) x: minimum expected cell frequency was too small to meet X<sup>2</sup> test requirements, \*\*: p < 0.01.



Table 14. Intraspecific association patterns of Rhyngaenus miners on single shoots. <sup>1)</sup>

Species	Stage <sup>2)</sup>	No. of trees	Density of miner	Class (number of miners per shoot)			$\chi^2$ test <sup>3)</sup>	
				0	1	2		
<u>Quercus serrata</u>								
<u>R. takabayashii</u>	mine	13	0.023	41306 (41296.8)	920 ( 936.5)	18 (10.7)	0	5.3*
<u>R. takabayashii</u>	egg #	5	0.250	212 ( 202.5)	35 ( 50.6)	13 ( 6.9)	0	10.7**
<u>R. japonicus</u>	mine	11	0.006	40406 (40392.8)	234 ( 259.3)	13 ( 0.8)	0	x
<u>R. japonicus</u>	egg #	5	0.619	172 ( 140.0)	48 ( 86.7)	21 (26.8)	18 ( 6.5)	53.9**
<u>R. galloisi</u>	mine	12	0.017	41158 (41118.9)	623 ( 694.2)	38 ( 5.9)	0	182.3**
<u>Q. acutissima</u>								
<u>R. japonicus</u>	mine	5	0.333	1657 ( 1510.7)	282 ( 502.6)	107 (83.6)	61 (10.1)	374.1**

1) Parenthesis; expected values from Poisson distribution.

2) #: egg density was artificially increased by caged females.

3) x: minimum expected cell frequency was too small to meet  $\chi^2$  test requirements, \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

Table 15. Intraspecific association patterns of Rhynchaenus miners on single branches.

Tree code	No. of branch	<u>R. takabayashii</u>		<u>R. japonicus</u>		<u>R. galloisi</u>	
		$I_{\delta}$ <sup>1)</sup>	F-value <sup>2)</sup>	$I_{\delta}$	F-value	$I_{\delta}$	F-value
<u>Quercus serrata</u>							
TK1	10	1.85	4.79**	-	-	1.59	12.48**
TK2	32	1.28	1.80**	3.23	3.44**	1.36	3.58**
TK3	33	1.76	2.11**	2.20	1.19	1.79	2.63**
TK4	20	1.32	2.65**	4.44	4.08**	10.00	2.42**
TK5	20	1.72	6.44**	2.69	2.96**	1.37	1.96**
TK6	10	1.26	2.38*	1.33	3.15**	1.65	1.94*
KM1	20	1.23	1.34	-	-	-	-
AN1	23	1.25	3.33**	2.19	1.33	1.63	2.97**
IZ1	30	0.92	0.88	5.00	1.41	3.97	2.64**
NG1	23	2.35	3.94**	3.29	1.62**	9.73	9.73**
NG2	20	1.35	2.24**	14.29	5.20**	3.56	5.31**
<u>Quercus acutissima</u>							
TK7	10	3.06	2.83**	1.26	13.10**	1.81	8.19**
NG8	20	-	-	1.57	18.97**	-	-
NG12	31	-	-	1.66	4.56**	-	-
NG13	20	6.00	2.05**	1.77	2.14**	-	-
<u>Castanea crenata</u>							
IZ2	11	1.46	5.91**	-	-	2.83	8.67**

1) Morishita, 1959.

2) \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

Table 16. Comparison of head widths between Rhynchaenus weevils which fed on leaves mined by a single larva or several larvae.

Species	Sex	Leaf age class	Single-mined leaves			Multi-mined leaves			2) z-value
			1) Mean			Mean			
			S.D.	N	S.D.	S.D.	N		
<u>Quercus serrata</u>									
<u>R. takabayashii</u>	female	40-50	44.78	2.23	27	44.67	1.16	3	0.56
<u>R. japonicus</u>	male	< 40	61.12	2.11	33	60.50	3.32	4	0.12
<u>Q. acutissima</u>									
<u>R. japonicus</u>	male	< 40	59.88	1.25	12	58.33	1.51	6	0.66
<u>R. japonicus</u>	male	40-50	59.10	2.12	21	59.58	1.19	13	0.65
<u>R. japonicus</u>	female	< 40	64.00	1.00	7	63.00	1.90	6	1.13
<u>R. japonicus</u>	female	40-50	63.93	2.60	15	63.85	2.88	17	0.06
<u>R. japonicus</u>	female	50 ≤	58.417	5.39	6	58.67	2.08	3	0.65

1) 1 unit = 0.01 mm

2) Difference is insignificant at 5 % level by Mann-Whitney U-test in all comparisons.

Table 17. Effect of intraspecific association of Rhynchaenus japonicus on parasitism. 1)

Tree code	Single-mined leaves		Multi-mined leaves		Fisher's exact probability
	Survival	Parasitism	Survival	Parasitism	
M	213 (212)	76 (76)	8 (8)	4 (3)	0.81
Y	119 (119)	28 (27)	4 (3)	0 (0)	0.44
59	165 (165)	107 (106)	4 (3)	2 (2)	0.56
L	149 (150)	64 (62)	4 (2)	0 (1)	0.24

1) Parenthesis; expected values from random parasitism.

#### 第4節 寄主植物の選択

##### 1. 野外における寄主植物

ノミゾウムシ類の潜葉は複数の種類のブナ科植物上で発見されたが(Table 18)、寄主植物に対する選好性はノミゾウムシの種類により異なっていた。R. takabayashiiの潜葉はコナラ上で、R. japonicusの潜葉はクヌギ上で密度が高かった(Table 10)。一方、R. variegatusの潜葉がこれらの落葉樹上で発見されることはごく希で、4年間に渡る調査の中で2・3例発見されたにすぎない。R. takabayashiiとR. variegatusが単一の寄主植物に対して、強い選好性を示したのに対して、R. japonicusはクヌギの他にコナラ上からも、かなりの数の潜葉が発見された。

このような各寄主植物上での密度の違いは越冬成虫の飛来パターンを反映したものであった。3月中旬から展葉期迄の間にコナラとクヌギ上で不定期の採集をおこなった。1987年に調査した17本のコナラ上からは、R. takabayashiiとR. japonicusが各々、95個体と14個体採集された。1988年に調査した3本のコナラ上からは各々、19個体と2個体、3本のクヌギ上からは2個体と39個体が各々採集された。一方、R. variegatusはコナラやクヌギ上へ飛来することは少なく、そのほとんどが低木層や亜高木層のアラカシに飛来した(Table 1)。

Table 18. Host range of Rhynchaenus miners.

Tree species	<u>R. takabayashii</u>	<u>R. japonicus</u>	<u>R. galloisi</u>	<u>R. variegatus</u>
Deciduous				
<u>Quercus serrata</u>	+++	++	++	+
<u>Q. acutissima</u>	+	+++	++	-
<u>Q. dentata</u>	-	*	-	-
<u>Castanea crenata</u>	+	-	+	-
Evergreen				
<u>Quercus glauca</u>	+	+	-	+++
<u>Q. salicina</u>	*	-	-	-
<u>Castanopsis cuspidata</u>	-	-	-	*

+++ : abundant, ++ : common, + : rare, - : unknown

\* : Cited from Morimoto, 1984.

## 2. 潜在的寄主植物

ノミゾウムシ類は特定の寄主植物に対して選好性をもっていたが、Table 18 に示した全ての植物から成虫の羽化を確認した。特に、R. takabayashii と R. variegatus については、各々、通常はほとんど利用されることのないクヌギとコナラに網掛けをおこない人為的に産卵させ、この様な場合にも幼虫が順調に生育することを確認した。これらの観察はノミゾウムシ類が、潜在的にはブナ科の植物を広範に利用できることを示唆している。事実、ごく希ではあるが野外においても、通常は利用されない樹種への潜葉が見られた。偶然見つけたクヌギ・Tk7 は R. takabayashii により利用されていた (Table 10)。また、1988年には R. japonicus がアラカシに潜葉しているのを観察した (Table 21)。この2例とも通常は利用されていない樹種でありながら、発見された潜葉の密度は非常に高かった。

## 3. 異なる寄主植物上での生存

1987年から1989年にかけて、通常、野外で利用されている寄主植物と利用されることの少ない植物上で R. japonicus の生存を比較した (Table 19)。コナラとクヌギで育てた R. japonicus 成虫の頭幅と発育所要日数には統計的に有意な差はみられなかった。クヌギで育てた幼虫の摂食葉面積は有意に減少していたが、これは両植物の葉の厚さの違いにより説明できるかも知れない。これらのデータは、この2つの寄主植物のいずれもが、R. japonicus 幼虫の生育にとって栄養学的に同等な餌資源であることを示唆している。ところが、葉サイズは両植物間で著しく違っており (Table 10)、潜葉虫が生涯のうちに利用できる資源量は著しく異なっていた。後述するように、R. japonicus は芽吹き直後の小型葉に産卵しており (Fig. 9)、葉面積の違いは生態的に重要な意味をもっていると考えられる。Figure 6 に両寄主植物の葉面積が季節的にどのように変化しているかを示した。この図はコナラへの潜葉はクヌギに潜葉した場合に比べ、葉を食いつくしてしまう高い危険性を伴っていることを示唆している。尚、この調査地における両寄主植物の芽吹き時期には大きな違いはみられなかった。

Rhynchaenus japonicus のコナラとクヌギ上での生存率に著しい違いはみられなかったが、その死亡要因は2つの寄主植物上で異なっていた (Table 20)。すなわち、寄生蜂による死亡はクヌギ上で高く、原因の明らかではない死亡要因はコナラ上で高くなっていた。また、コナラ上の R. japonicus は、同じくコナラに潜葉している

R. takabayashii に比べ高い生存率を示した (Table 20)。これは、同じ寄主植物を利用していながら R. japonicus は寄生蜂による死亡を免れていた為である。寄生蜂による死亡の大部分は2種類の蜂により引き起こされていた。Chrysocharis ujiyei は R. takabayashii を、Entedon nomizonis は寄主の利用している植物の種類にかかわらず R. japonicus を攻撃していた。

1988年には、偶然、R. japonicus の潜葉密度の高い1本のアラカシを発見した。羽化成虫の体サイズはクヌギから羽化したもの (Table 19) に比べ、バラツキが大きくなっており、その平均値も有意に減少していた (平均値±標準誤差: 雄,  $0.56 \pm 0.04$  mm, N=86; 雌,  $0.60 \pm 0.05$  mm, N=84; Cochran-Cox の検定でいずれも  $P < 0.001$ )。また、アラカシ上では寄生による死亡は非常に少なく、代わって、捕食や葉の硬化によると思われる死亡が頻発していた (Table 21)。さらに、寄生蜂の種類もコナラやクヌギ上で観察されたのとは異なっており、Entedon nomizonis による寄生が2例しかみられなかったのに対し、Chrysocharis ujiyei による寄生は17例みられた。

#### 4. 個々の木に対する選択性

ノミゾウムシ相は個々のコナラの木で異なっていた (Table 22)。R. takabayashii の潜葉はどの木からも発見されたが、R. japonicus と R. galloisi の潜葉が発見される木は限られていた。このような個々の木によるノミゾウムシ相の違いは年次的にも比較的安定したものであった。

1988年、R. japonicus の潜葉密度の著しく低い2本の調査木YとCに網掛けをおこない、人為的に産卵させたが、このような場合にも、ほとんどの幼虫が順調に育ったことは、これらの木が幼虫の生育にとって特に劣ったものではないことを示唆する。

1989年には前年に R. japonicus の潜葉の見られなかった調査木Yと、潜葉の見られた調査木Jにおいて、特定の枝上の葉に産み込まれている卵数の調査をおこなった。採取された R. takabayashii と R. japonicus の卵は、調査木Yでは208卵と10卵、調査木Jでは133卵と614卵であった。これは個々の木のノミゾウムシ相の違いが、産卵後の幼虫の死亡パターンの違いによりもたらされたものではなく、産み込まれた卵数の違いそのものを反映したものであることを示唆している。しかし、調査木Jで回収された R. japonicus の卵数は前年までに観察された潜葉数に比べ著しく多く (Table 22)、卵の死亡、あるいは孵化幼虫の葉への食い込みの失敗による死亡が頻繁に起こっていることを示唆する。

Table 19. Consumed leaf area, developmental time and adult head widths of Rhynchaenus miners when reared on two Quercus species.<sup>1)</sup>

	<u>R. takabayashii</u>		<u>R. japonicus</u>		t-test
	<u>Q. serrata</u>	<u>Q. serrata</u>	<u>Q. acutissima</u>		
Consumed leaf area (mm <sup>2</sup> )	32.3±0.9 (66)	281.5±6.86 (40)	210.0±5.63 (44)		p < 0.01
Developmental time (days)					
1988	24.8±1.7 (97)	30.8± 1.6 (153)	31.3± 1.5 (144)		N.S.
1989	29.8±1.1 (136)	37.3± 1.5 (153)	-		-
Adult head width (x 0.01 mm)					
Male	43.41±0.14 (83)	59.88±0.17 (160)	59.87±0.12 (213)		N.S.
Female	46.20±0.16 (74)	64.86±0.23 (184)	64.67±0.17 (239)		N.S.

1) Mean ± S.E. and (sample size).

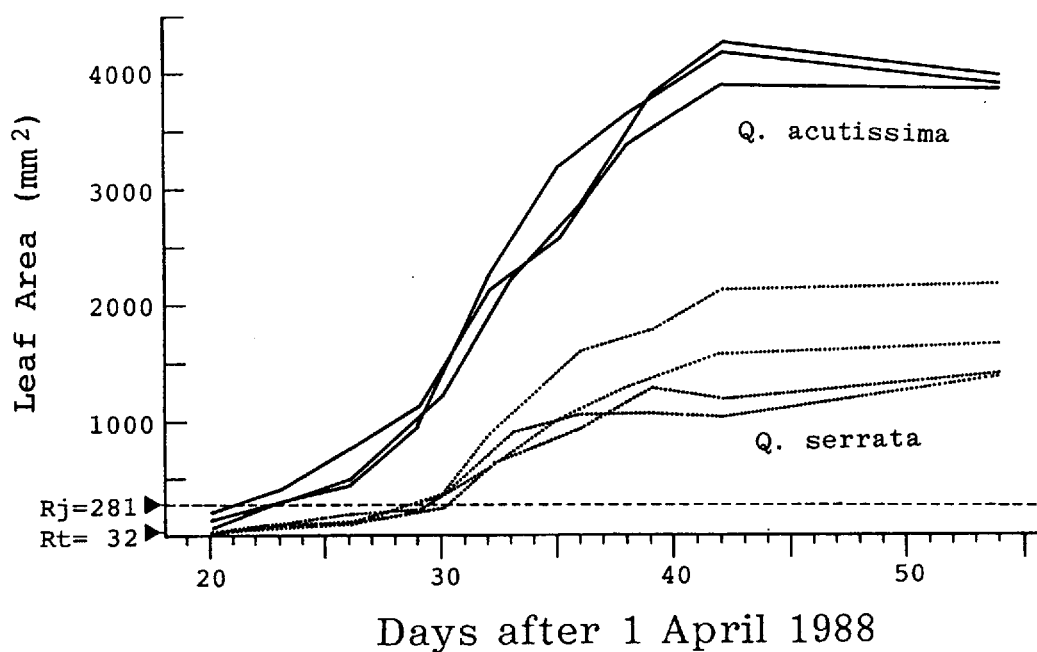


Fig. 6. Seasonal changes in mean leaf area on three Quercus acutissima and four Q. serrata trees. Upper and lower triangles on Y axis represent mean area occupied by miners of Rhynchaenus japonicus and R. takabayashii, respectively.

Table 20. Success in emergence and causes of mortality of Rhynchaenus miners when reared on two Quercus species.

Year	Number of mines	Successful emergence (%)	Parasitism (%)			Death of other causes (%)
			Overall	( <u>C. ujiyei</u> )	( <u>E. nomizonis</u> )	
<u>R. takabayashii</u> on <u>Q. serrata</u>						
1987	1432	21.9	38.0	( 29.7	1.0 )	40.1
1988	887	24.4	54.3	( 43.7	1.8 )	21.3
<u>R. japonicus</u> on <u>Q. serrata</u>						
1987	398	46.2	10.8	( 1.5	2.5 )	43.0
1988	549	65.9	9.8	( 0.7	8.9 )	24.2
<u>R. japonicus</u> on <u>Q. acutissima</u>						
1987	396	61.6	19.2	( 1.5	15.7 )	19.2
1988	951	65.7	26.2	( 0.9	20.9 )	8.2

Table 21. Success in emergence and mortality of Rhynchaenus japonicus on a Quercus glauca tree in 1988.

Fate	N (%)
Successful emergence	180 (23.4)
Death from leaf toughness	273 (35.5)
Death from predation	291 (37.9)
Death from parasitism	24 ( 3.1)



Table 22. Species composition of Rhynchaenus miners on individual trees of Quercus serrata.

Tree code	Year	<u>R. takabayashii</u>	<u>R. japonicus</u>	<u>R. galloisi</u>
AN1	1985	303 (76.7%)	9 (2.3%)	83 (21.0%)
	1986	143 (83.6%)	7 (4.1%)	21 (12.3%)
IZ2	1985	46 (70.8%)	4 (6.2%)	15 (23.1%)
	1986	26 (89.7%)	0	3 (10.3%)
TK6	1985	49 (40.2%)	59 (48.4)	14 (11.5%)
	1986	69 (52.3%)	59 (44.7)	4 ( 3.0%)
NGC	1987	194 (64.0%)	0	109 (36.0%)
	1988	106 (46.7%)	4 (1.8%)	117 (51.5%)
NGJ	1987	168 (54.9%)	96 (31.4%)	42 (13.7%)
	1988	153 (55.6%)	102 (37.1%)	20 ( 7.3%)
	1989*	133 (17.8%)	614 (82.2%)	-
NG58	1987	52 (54.7%)	43 (45.3%)	0
	1988	153 (55.6%)	102 (37.1%)	20 ( 7.3%)
NGY	1988	124 (93.9%)	1 ( 0.8%)	7 ( 5.3%)
	1989*	208 (95.4%)	10 ( 4.6%)	-

\*: Data for eggs

1. 産卵パターン

Rhynchaenus takabayashii と R. japonicus の産卵パターンを2つの方法により推定した。

1988年、前年に潜葉密度の高かった4本のコナラで羽化パターンを調査した。R. takabayashii は R. japonicus より早い時期に羽化した。この年、野外で調査した発育所要日数 (Table 19) に基づき、R. takabayashii の産卵は、観察された羽化日の25日前に、R. japonicus の産卵は31日前に起こったものと仮定して、両種の産卵パターンを推定した (Fig. 7)。R. takabayashii は、芽吹き直後から約2週間に渡り産卵していると推定された。R. japonicus は、これよりも約1週間遅れて産卵を始めていたが、産卵の期間は R. takabayashii よりも短かく、結局、両種とも葉の相対葉長が、成葉時の 30-40% に達する頃迄に産卵を終えているものと推定された。

1989年、3本のコナラで R. takabayashii と R. japonicus の産卵葉を採取し、幼虫の孵化パターンを調査した。毎回の調査で産卵葉の見落としが生じることは、どうしても回避できなかった。この為、各々の調査で採取された産卵葉数を、そのまま、前回の調査日以降に産下された卵の数とみなすことはできなかった。そこで、R. takabayashii と R. japonicus の産卵は、各々、観察された孵化の6日と7日前に起こったものと仮定して (Fig. 3)、葉の成長に伴う産卵パターンを推定した。ここでは、両種の産卵パターンに違いはみられず (Kolmogorov-Smirnov の検定、調査木63 及び Jとも  $P < 0.01$ )、芽吹き直後から約2週間に渡って産卵を続けていることが示唆された (Fig. 8)。

2つの異なる方法で推定された産卵のパターンは、R. takabayashii ではよく一致していたが、R. japonicus では著しく異なっていた。羽化曲線から推定された R. japonicus の産卵パターンは孵化曲線から推定されたものに比べ、産卵の開始時期が遅れており、産卵期間も短縮していた (Fig. 7, 8)。この矛盾は、R. japonicus の繁殖初期に産卵された個体で頻繁に死亡が起こっていると仮定することにより説明できるかも知れない。そのような死亡要因として葉の食いつくしによる死亡が考えられた。

## 2. 産卵葉の大きさと摂食面積

コナラに潜葉している R. japonicus の幼虫は、生育を完了する迄に R. takabayashii の8.7倍の葉面積を摂食した (Table 19)。この摂食面積に対応する葉長を葉面積-葉長の回帰式により推定した。 R. takabayashii では11.5mm、 R. japonicus では32.9mmであった。

1989年の調査で採取された産卵葉長の頻度分布を Fig. 9 に示す。 R. japonicus は幼虫期に大量の葉肉組織を摂食するにもかかわらず、 R. takabayashii と同一サイズの葉に産卵していた。両種とも、ほとんどの卵を芽吹いて間もない小型葉に産み付けており、その最頻値は7-13mmのクラスにみられた。しかし、繁殖の後期には大型葉にも産卵しており、そのバラツキも大きくなった。これは葉の成長に伴う小型葉の消失によるものと思われる。

これらの観察は、葉の食いつくしが、 R. japonicus のみで、しかも、産卵のタイミングに依存して起こり得る死亡要因であることを強く示唆する。

## 3. 産卵のタイミングと寄生

Rhynchaenus takabayashii に寄生する Chrysocharis ujiyei、及び R. japonicus に寄生する Entedon monizonis の羽化曲線は、各々の寄主の羽化パターンとよく対応していた (Fig. 10)。これは、これら2種の寄生蜂が、ノミゾウムシの卵が産下された時期に関係なく幼虫への寄生をおこなっていることを意味しており、ノミゾウムシ類の産卵のタイミングの決定に寄生蜂が関与している可能性はほとんどないと思われる。

## 4. 産卵のタイミングに依存して起こる死亡と体サイズの減少

1989年、 R. takabayashii と R. japonicus を用いた網掛け実験をおこない、餌資源の質と量の季節的变化に対応して、幼虫の生存率や羽化成虫の体サイズがどのように変化するかを検討した。

昆虫網により、天敵類の攻撃から保護されていたにもかかわらず、 R. takabayashii と R. japonicus の潜葉虫はコナラ上で、各々、33%と53%の死亡を経験していた (Table 23)。潜葉以前に起こる死亡、おそらく卵鞘の脱落と孵化幼虫の葉への食い込みの失敗による死亡は、全死亡の23.3%と30.6%を説明づける最も重要な死亡要因で

あった。この死亡は産卵のタイミングとは無関係に発生していた (Table 24)。5つの実験区のうち、両端の実験区、すなわち、芽吹き後間もない若葉に産卵させた場合と、葉令の進行した葉に産卵させた場合に、比較的高い死亡率がみられた (Table 23)。これは産卵時の葉令に依存して起こる2つの要因により引き起こされていた (Table 24)。一つは葉の食いつくしによる死亡で、若令葉に産卵した場合に頻発した。他の一つは、若令幼虫の潜孔内での死亡で、これは、葉令の進んだ葉に産卵した場合にみられた。

葉令の進んだ葉に産卵した場合にも、一部の幼虫は順調に成育したが、その潜葉パターンは、通常みられるものとは異なっていた。R. japonicus は通常、葉端部に斑状の潜葉痕を形成するが、このような葉上では、葉沿部や2次脈に沿った不自然な形の潜孔を形成した。葉の成長に伴う、2次脈の発達や葉の硬化が正常な潜孔の形成を妨げているように思われる。

相対葉長が60を越える葉には、網掛けを継続しても産卵しなかった。

食いつくしの起こらなかった葉を用いて、産卵のタイミングと羽化成虫の体サイズの関係を検討した。産卵のタイミングが芽吹き日から遅れるに従って、体サイズのバラツキは大きくなり、平均値も有意に減少していった (Table 25)。

1988年、7本のコナラから羽化した成虫を平均羽化日の前と後に羽化したグループに分け、体サイズを比較した。野外から採取したサンプルでは2つの例外を除き、早く羽化したグループと遅く羽化したグループの間に有意な差はみられなかった (Table 26)。

幼虫期の摂食量の違いを反映して、産卵葉の食いつくしは、R. takabayashii よりも R. japonicus で頻繁に起こった (Table 23)。R. japonicus で食いつくしの起こった葉の平均葉長とその標準誤差は $16.6 \pm 0.56$ mmであった。早春の産卵で必然的に生じる餌不足は、必ずしも幼虫の死亡を引き起こしたわけではない。R. japonicus による食いつくしの起こった118葉のうち44葉で成虫の羽化がみられた (Fig. 11)。最も極端な場合には通常の摂食面積の約 20% (60mm<sup>2</sup>) の葉面積しかもたない葉からも成虫の羽化が観察された。これらの羽化成虫の体サイズは幼虫期の摂食量に依存して非線形に減少していた (Fig. 12)。しかし、幾つかの葉では、幼虫期に明らかに餌不足を経験しているにもかかわらず、通常の大サイズの成虫の羽化がみられた。

食いつくしの起こった葉は通常、網中に落下した状態で発見された。中には幼虫が潜孔を食い破り、脱出している場合もみられた。この実験では、食いつくし葉は発見されるたびに回収し、幼虫は、その後、室内で個別に飼育された為、落葉中の幼虫が野外に於いても順調に成育できるかどうかは明らかではない。

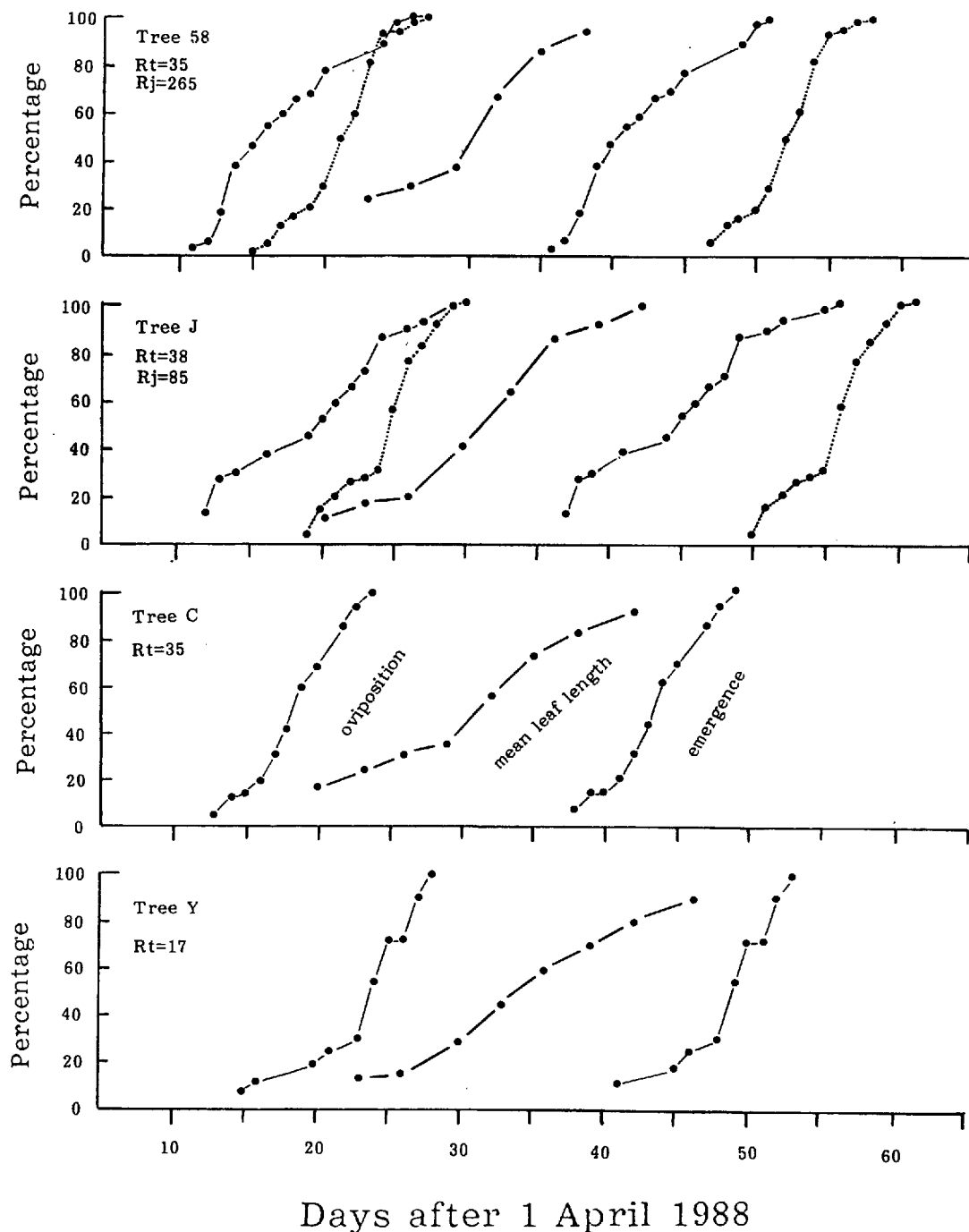


Fig. 7. Phenology of *Rhynchaenus* weevils showing oviposition and emergence in relation to leaf growth of four *Quercus serrata* trees in 1988. Solid line, *R. takabayashii*; Dotted line, *R. japonicus*; Rt, number of *R. takabayashii* emerged; Rj, the number of *R. japonicus*.

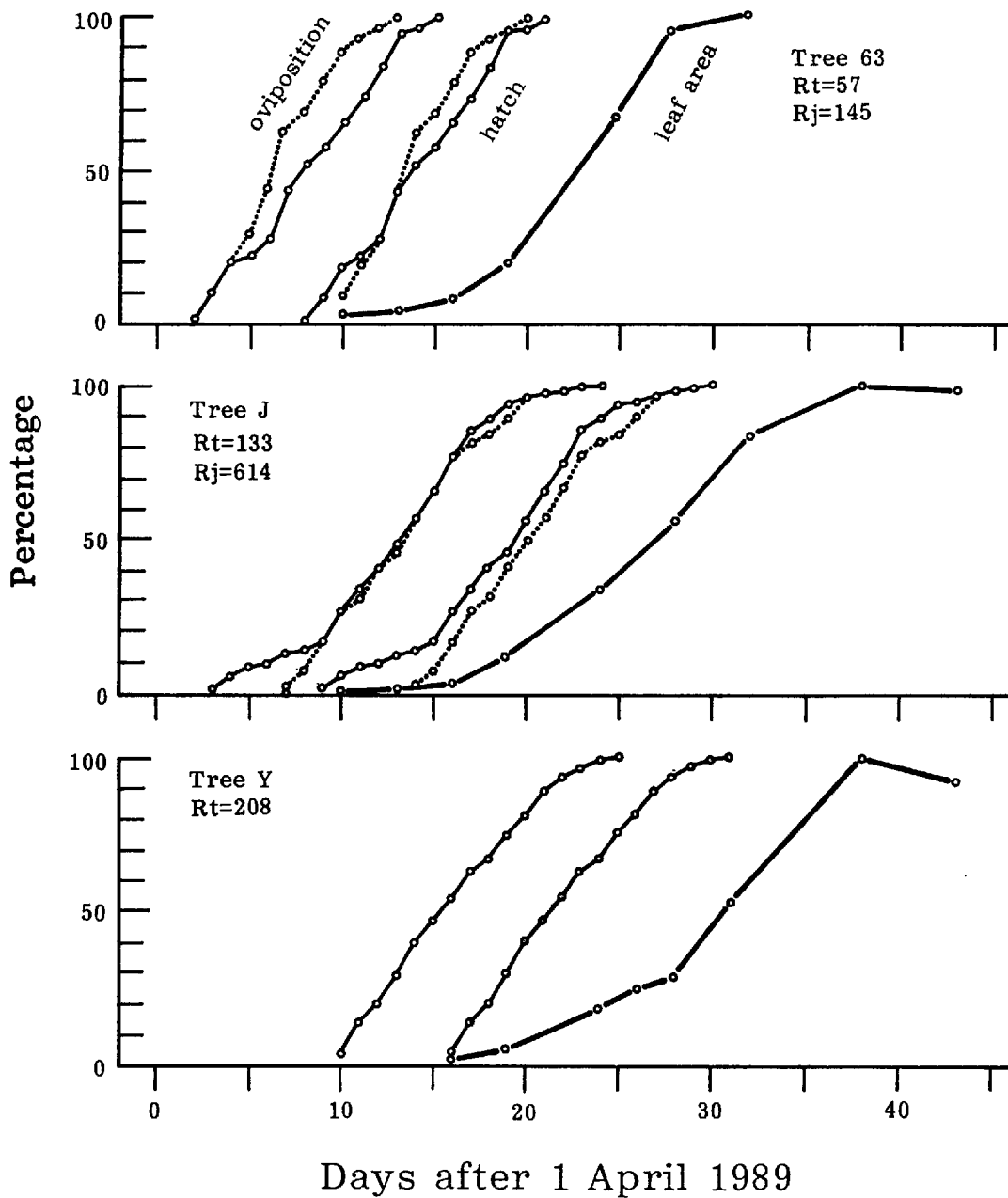


Fig. 8. Phenology of *Rhynchaenus* weevils showing oviposition and egg hatch in relation to leaf growth of three *Quercus serrata* trees in 1989. Solid line, *R. takabayashii*; Dotted line, *R. japonicus*; Rt, number of *R. takabayashii* hatched; Rj, the number of *R. japonicus*.

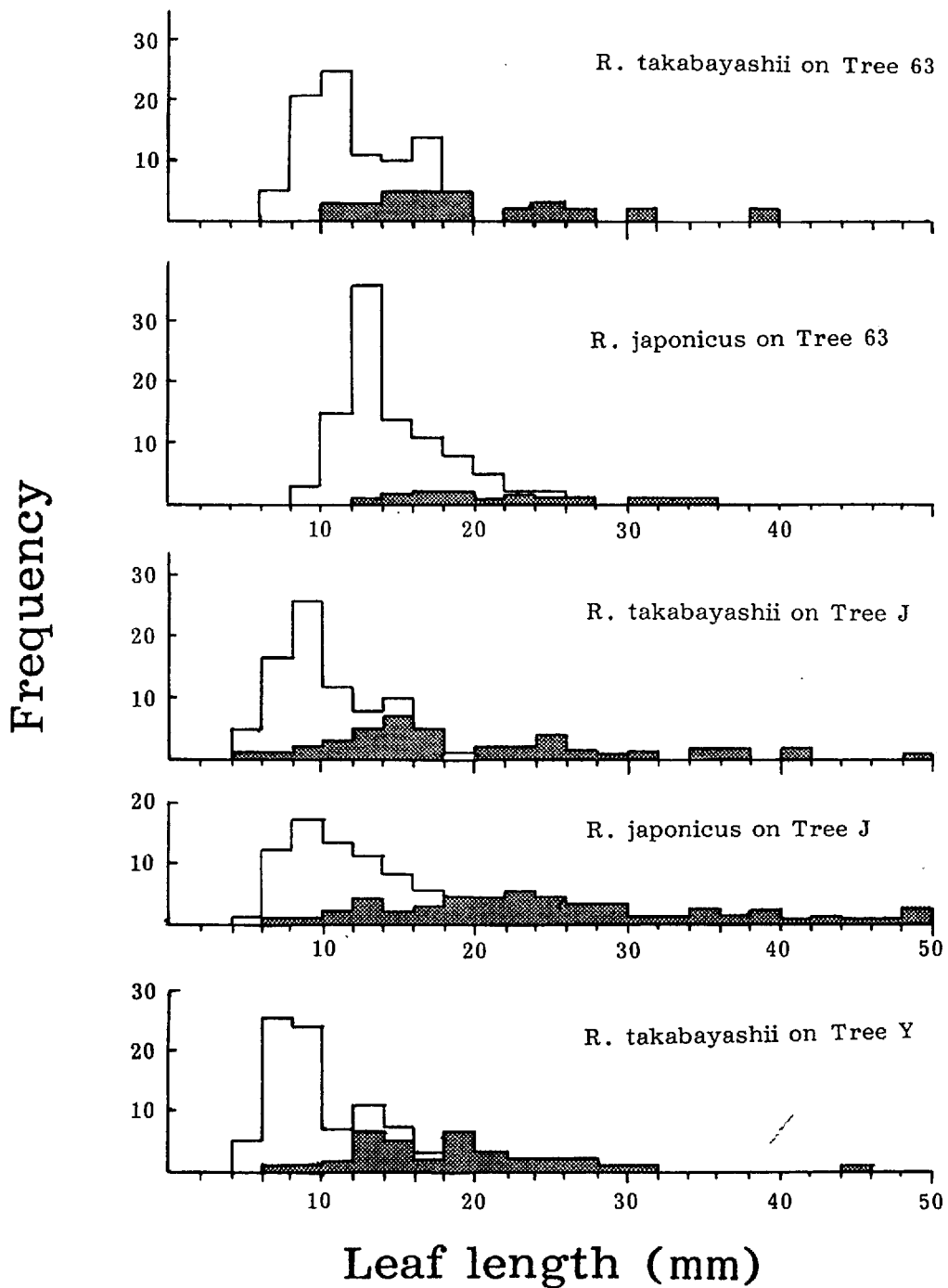


Fig. 9. Frequency distribution of leaf length of Quercus serrata oviposited by Rhynchaenus takabayashii and R. japonicus in 1989. Open bars, leaves in early half of breeding season; Shaded bars, leaves in the latter half.

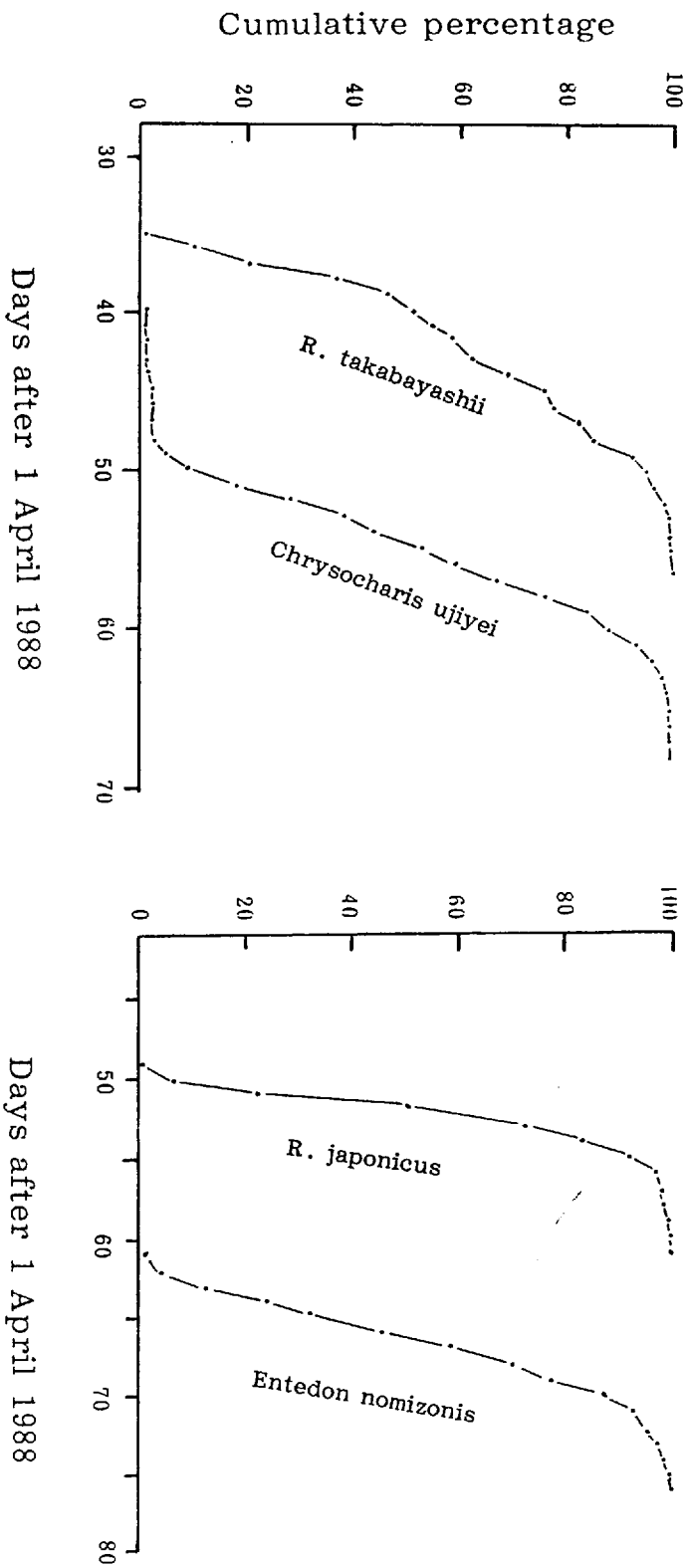


Fig. 10. Phenology showing the emergence of *Rhynchaenus weevils* and that of their parasitoids on *Quercus serrata* (left) and *Q. acutissima* (right) trees in 1988.



Table 23. Change in mortality causes of *Rhynchaenus* miners in relation to age of leaves oviposited.

Leaf age (relative leaf length)	No. of eggs observed	Success in emergence (%)	Causes of mortality (%)				Number of leaves whose most area were consumed by larvae (%)
			Death before mining stages	Starvation	Mining successful larval death within mine	Others	
<u>R. takabayashii on Quercus serrata</u>							
0 - 10	54	64.8	27.8	7.4	0	0	14.8
10 - 20	28	85.7	10.7	3.6	0	0	16.7
20 - 30	56	87.5	32.1	1.8	0	0	8.9
30 - 40	70	58.4	22.9	0	12.9	5.4	0
40 - 60	3	33.3	0	0	66.7	0	0
Overall	223	67.3	23.3	2.7	4.9	1.8	7.6
<u>R. japonicus on Quercus serrata</u>							
0 - 10	54	18.5	24.1	31.4	0	1.9	55.6
10 - 20	81	30.9	32.1	17.3	0	0	37.0
20 - 30	116	50.0	25.0	10.3	0	0.9	24.1
30 - 40	165	33.9	37.7	10.4	10.9	3.6	18.8
40 - 60	38	13.2	44.7	0	42.1	0	0
Overall	454	46.9	30.6	13.2	7.5	1.8	26.2

Table 24. Contingency tables of mortality causes of Rhynchaenus miners to test independent incidence from age of leaves oviposited. Cells with the same superscript were combined to meet  $\chi^2$  test requirements for minimum expected cell frequencies. When the procedure could not satisfy the requirements Fisher's exact probability test was conducted.

Leaf age (relative leaf length)	Success in emergence		Death before mining stages		Successful mining					
					Death from starvation		Death within mine		Consumption of most leaf area	
	Yes	No	Yes	No	Yes	No	Yes	No	Yes	No
<u>R. takabayashii on Q. serrata</u>										
0 - 10	35 <sup>a</sup>	19 <sup>c</sup>	15	39	4 <sup>a</sup>	35 <sup>c</sup>	0 <sup>a</sup>	39 <sup>c</sup>	8 <sup>a</sup>	31 <sup>c</sup>
10 - 20	24 <sup>a</sup>	4 <sup>c</sup>	3	25	1 <sup>a</sup>	24 <sup>c</sup>	0 <sup>a</sup>	25 <sup>c</sup>	4 <sup>a</sup>	21 <sup>c</sup>
20 - 30	49	19	18	50	1 <sup>a</sup>	49 <sup>c</sup>	0 <sup>a</sup>	50 <sup>c</sup>	5 <sup>a</sup>	45 <sup>c</sup>
30 - 40	41 <sup>b</sup>	29 <sup>d</sup>	16 <sup>a</sup>	54 <sup>b</sup>	0 <sup>b</sup>	54 <sup>d</sup>	9 <sup>b</sup>	45 <sup>d</sup>	5 <sup>b</sup>	54 <sup>d</sup>
40 - 60	1 <sup>b</sup>	2 <sup>d</sup>	0 <sup>a</sup>	3 <sup>b</sup>	0 <sup>b</sup>	3 <sup>d</sup>	2 <sup>b</sup>	1 <sup>d</sup>	0 <sup>b</sup>	3 <sup>d</sup>
Test	$\chi^2 = 4.67$ $p > 0.05$		$\chi^2 = 3.55$ $p > 0.05$		-		-		-	
					$p = 0.08$		$p < 0.01$		$p < 0.01$	
<u>R. japonicus on Q. serrata</u>										
0 - 10	23	31	13	41	17	24	0 <sup>a</sup>	41 <sup>b</sup>	30	11
10 - 20	41	40	26	55	14	41	0 <sup>a</sup>	55 <sup>b</sup>	30	25
20 - 30	74	42	29	87	12	75	0 <sup>a</sup>	87 <sup>b</sup>	28	59
30 - 40	70	95	54	111	17	94	18	93	31	80
40 - 60	5	33	17	21	0	21	16	5	0	21
Test	$\chi^2 = 32.8$ $p < 0.01$		$\chi^2 = 6.8$ $p > 0.05$		$\chi^2 = 22.3$ $p < 0.01$		$\chi^2 = 118.8$ $p < 0.01$		$\chi^2 = 31.2$ $p < 0.01$	

Table 25. Effect of food quality which is a function of leaf growth on adult head widths of Rhynchaenus weevils.

Relative leaf length	Male				Female			
	N	Mean <sup>1)</sup>	S.E.	Test <sup>2)</sup>	N	Mean	S.E.	Test
<u>R. takabayashii</u> reared on <u>Quercus serrata</u>								
10-40	13	43.8	0.20	$\chi^2 = 21.4$	19	46.3	0.16	$\chi^2 = 11.4$
40-50	26	41.8	0.41	$P < 0.01$	30	44.8	0.39	$P < 0.01$
50-60	7	39.6	0.90		4	44.2	1.25	
<u>R. japonicus</u> reared on <u>Quercus serrata</u>								
10-40	35	61.3	0.35	$\chi^2 = 26.7$	39	65.3	0.35	$\chi^2 = 24.4$
40-50	32	57.7	0.67	$P < 0.01$	25	61.2	0.74	$P < 0.01$
50-60	8	53.4	1.63		8	60.0	1.17	
<u>R. japonicus</u> reared on <u>Quercus acutissima</u>								
10-40	18	59.4	0.35	$\chi^2 = 8.06$	13	63.5	0.42	$\chi^2 = 12.6$
40-50	34	59.3	0.31	$P < 0.05$	32	63.9	0.48	$P < 0.01$
50-60	6	56.8	0.83		9	58.5	1.46	

1) 1 unit = 0.01 mm.

2) Kruskal-Wallis test.

Table 26. Difference in adult head widths of Rhynchaenus weevils due to the emergence season.<sup>1)</sup>

Tree code	Early emergence			Late emergence			t-value <sup>3)</sup>
	Mean <sup>2)</sup>	S.E.	N	Mean	S.E.	N	
Males of <u>R. tkabayashii</u>							
B	43.46	0.22	8	42.82	0.31	8	1.61
59	44.06	0.23	12	42.47	1.04	6	1.50
C	44.11	0.47	8	43.43	0.20	14	1.33
J	44.22	0.67	6	43.12	0.30	10	1.49
Y	43.50	0.25	4	42.61	0.54	7	1.43
Females							
B	45.93	0.39	10	46.08	0.23	6	0.34
59	46.25	0.47	7	45.42	0.48	10	1.25
C	46.23	0.36	7	45.75	0.52	6	0.75
J	46.70	0.57	10	46.26	0.47	11	0.59
Y	47.75	0.75	2	47.60	0.80	5	0.63
Males of <u>R. japonicus</u>							
58	59.18	0.21	63	60.03	0.31	63	2.27*
J	62.20	0.65	11	60.32	0.41	23	2.47*
Females							
58	63.88	0.37	69	64.31	0.38	63	1.54
J	65.86	0.62	23	64.24	0.59	29	1.90

1) Weevils were divided in two groups based on their emergence date; those emerged earlier than the mean in each tree were grouped as early emergence, and the others late emergence.

2) 1 unit = 0.01 mm

3) \*:  $p < 0.05$ .

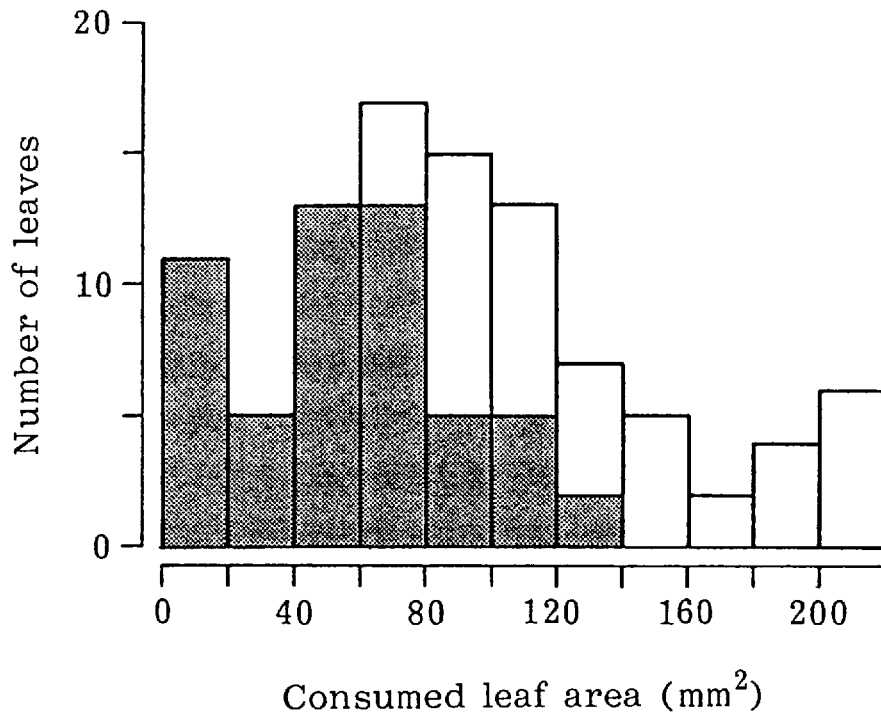


Fig. 11. A relationship between the fate of Rhynchaenus japonicus and the amount of food intake during the larval stages. Shaded bars, death from starvation; open bars, successful emergence.

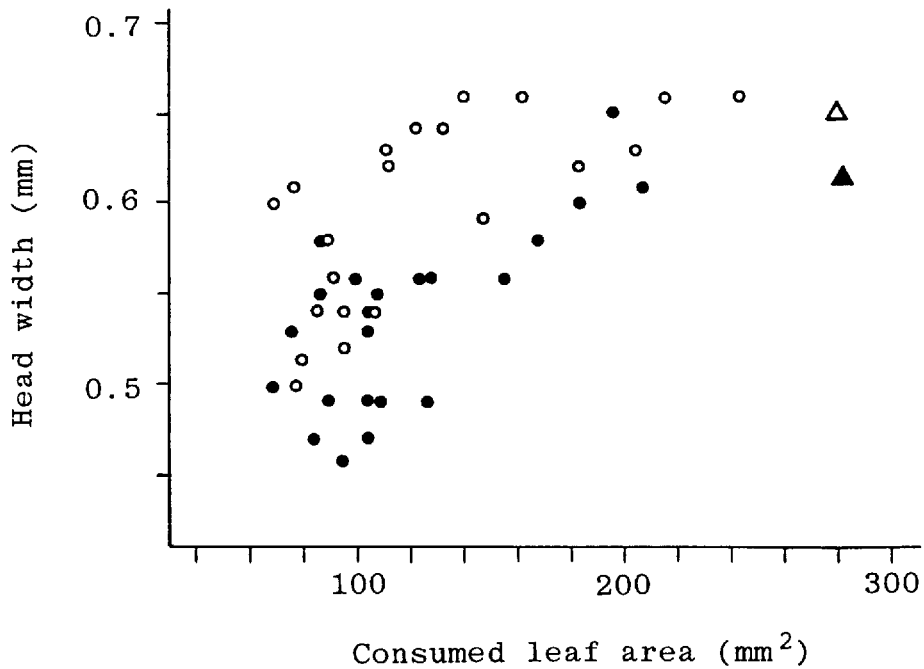


Fig. 12. A relationship between the adult head width of Rhynchaenus japonicus and their food intake during the larval stage in 1989. Open circles, females; Solid circles, males; triangles, means of head width in the weevils collected in the field.

## 第6節 幼虫の潜葉と葉の小型化

1985年の5月上旬から中旬にかけてコナラの潜葉を採取し、潜葉の大きさを比較した。前述したように、少なくとも、R. takabayashii と R. japonicus の間では産卵時の葉長に違いはみられなかったものの (Fig. 9)、伸長成長を終了した時点で採取したコナラ葉の大きさは、潜葉しているノミゾウムシの種類によって有意に異なっていた (Table 27)。R. takabayashii の潜葉は最も小型で、R. japonicus の潜葉、R. galloisi の潜葉の順に大型であった。1986年には、さらにクヌギも調査対象に加え、潜孔のある葉とない葉の間で葉長を比較した (Table 28)。R. takabayashii 及び R. japonicus の潜葉は、検討した33例のうちサンプル数の少なかった4例を除き有意に小型であった。一方、R. galloisi においては、潜葉されている葉と潜葉されていない葉の間で大きさに違いはみられず、14例のうち1例において有意な差がみられたにすぎなかった。また、この調査においても、多くの場合、R. takabayashii の潜葉は R. japonicus の潜葉に比べてより小型であった。さらに、1987年には個葉の成長過程を追跡し、R. takabayashii と R. japonicus の潜葉した葉で、その成長率が低下していることを確認した (Fig. 13)。しかし、R. japonicus をもちい、ある程度葉令の進行した葉に産卵させた場合には、処理葉と未処理葉の成長率に違いはみられなかった (Fig. 13)。

Rhynchaenus takabayashii と R. japonicus でみられた潜葉の小型化は、ノミゾウムシ成虫による中肋上への産卵孔の穿孔や幼虫の食害等のダメージにより誘導されたもののように思われる。ところが、コナラの葉長は正規分布をしており、まったく潜葉をもたない枝の中にも、これらの種が潜葉した場合にみられるような小型葉が一定の割合で含まれていた。葉の小型化は、雌成虫による産卵葉選択の結果もたらされ

Table 27. Length of Quercus serrata leaves which were mined by Rhynchaenus larvae. 1985.

Species	Mean <sup>1)</sup>	S.E.	N
<u>R. takabayashii</u>	33.4	0.631	424
<u>R. japonicus</u>	51.1	1.009	219
<u>R. galloisii</u>	61.1	0.793	354

1) Difference is significant at 5% level between species of all possible pairs by t-test.

たものかも知れない。ノミゾウムシは、まだ葉長の変異の小さい、芽吹き直後から繁殖を始めていたので、産卵時に葉の大きさを識別しているとは考えにくい。しかし、もし、将来、小型葉となる葉がなんらかの化学的特性を備えており、かつ、雌成虫がそのような葉を選択しながら産卵しているのであれば、観察されたようなパターンがもたらされるであろう。そこで、1988年には、網掛けにより人為的に潜葉の密度を高め、このような場合に、加害されていない葉も含めた枝全体における葉長の頻度分布が変化するかどうかを検討した (Fig. 14)。潜葉密度の高かった調査木Cでは、小型葉の割合が著しく増加した。また、いずれの場合においても、葉長の頻度分布は実験枝と未処理枝の間で異なっており、潜葉された葉にみられたサイズの減少は、産卵雌による葉選択の結果もたらされたものではなく、ノミゾウムシによる葉へのダメージにより誘導されたものであると考えられた。

Table 28. Comparison of leaf length between intact and leaves mined by *Rhynchaenus* larvae.<sup>1, 2)</sup>

Tree code	Intact	Leaves mined		
		<i>R. takabayashii</i>	<i>R. japoincus</i>	<i>R. galloisi</i>
<u><i>Quercus serrata</i></u>				
TK1	72.4 $\pm$ 0.64 ( 722)	41.6 $\pm$ 2.23** ( 46)	-	71.4 $\pm$ 1.29 (170)
TK2	70.0 $\pm$ 0.54 (1151)	39.5 $\pm$ 1.66** ( 74)	53.2 $\pm$ 2.54** ( 37)	67.4 $\pm$ 1.44 (157)
TK3	67.5 $\pm$ 1.00 ( 322)	38.1 $\pm$ 1.90** ( 35)	57.5 $\pm$ 5.21 ( 6)	65.4 $\pm$ 2.54 ( 50)
TK4	65.0 $\pm$ 1.39 ( 197)	29.7 $\pm$ 1.42** ( 62)	47.1 $\pm$ 4.24** ( 11)	62.0 $\pm$ 5.43 ( 4)
TK5	71.1 $\pm$ 0.52 ( 955)	40.0 $\pm$ 1.00** (140)	44.7 $\pm$ 2.80** ( 23)	57.2 $\pm$ 2.11 ( 50)
TK6	71.4 $\pm$ 0.83 ( 468)	39.5 $\pm$ 1.55** ( 46)	49.7 $\pm$ 6.09** ( 62)	65.2 $\pm$ 3.13 ( 11)
KM1	75.5 $\pm$ 3.32 ( 46)	49.0 $\pm$ 4.06** ( 17)	74.0 $\pm$ 16.0 ( 2)	69.0 $\pm$ 8.63 ( 4)
AN1	60.4 $\pm$ 0.57 (1321)	37.1 $\pm$ 1.06** (230)	42.0 $\pm$ 7.20** ( 6)	63.2 $\pm$ 1.64 ( 84)
I21	71.5 $\pm$ 1.27 ( 241)	44.8 $\pm$ 2.07** ( 44)	56.8 $\pm$ 12.5 ( 4)	68.8 $\pm$ 3.17 ( 17)
NG1	74.3 $\pm$ 1.97 ( 179)	44.7 $\pm$ 2.57** ( 53)	55.5 $\pm$ 8.22* ( 8)	63.3 $\pm$ 5.20 ( 15)
NG2	63.4 $\pm$ 0.87 ( 499)	38.0 $\pm$ 1.69** ( 61)	48.0 $\pm$ 3.95** ( 6)	61.9 $\pm$ 2.88 ( 32)
NG3	89.5 $\pm$ 5.93 ( 14)	39.0 $\pm$ 6.03** ( 4)	-	-
NG4	76.7 $\pm$ 2.63 ( 78)	38.8 $\pm$ 7.07** ( 11)	-	64.7 $\pm$ 4.96* ( 10)
NG5	72.8 $\pm$ 1.29 ( 190)	47.0 ( 1)	49.2 $\pm$ 2.61** ( 40)	71.6 $\pm$ 2.16 ( 5)
NG6	76.1 $\pm$ 1.34 ( 181)	-	53.1 $\pm$ 2.77** ( 40)	-
<u><i>Quercus acutissima</i></u>				
TK7	90.2 $\pm$ 1.06 ( 311)	61.1 $\pm$ 6.29** ( 10)	77.8 $\pm$ 0.99** (358)	88.3 $\pm$ 2.78 ( 65)
NG8	114.8 $\pm$ 0.66 (1418)	-	93.0 $\pm$ 0.88** (745)	-
NG9	106.7 $\pm$ 1.67 ( 192)	-	91.8 $\pm$ 3.08** ( 65)	-
NG10	143.6 $\pm$ 3.51 ( 114)	-	114.9 $\pm$ 3.29** ( 37)	-
NG11	128.6 $\pm$ 2.43 ( 103)	-	114.1 $\pm$ 3.23** ( 38)	-
NG12	137.4 $\pm$ 2.11 ( 172)	-	116.1 $\pm$ 2.37** (165)	-

1) Values are mean  $\pm$ S.E. and (sample size).

2) T-tests are conducted between intact and leaves mined, \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .



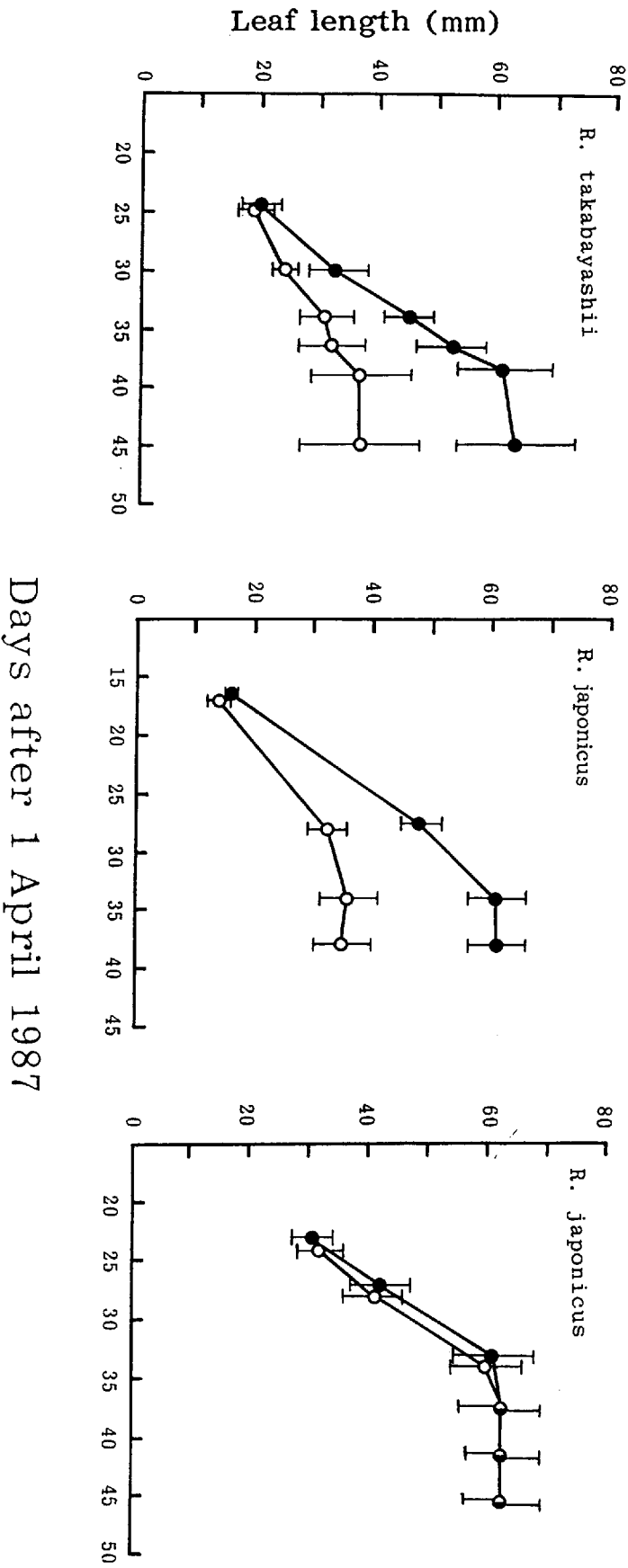


Fig. 13. Comparison of leaf growth rate between intact and damaged leaves of *Quercus serrata* in 1987. Each point with vertical line represents mean and 95% confidence interval. Open circles, damaged leaves by *Rhynchaenus* larvae; solid circles, intact leaves.

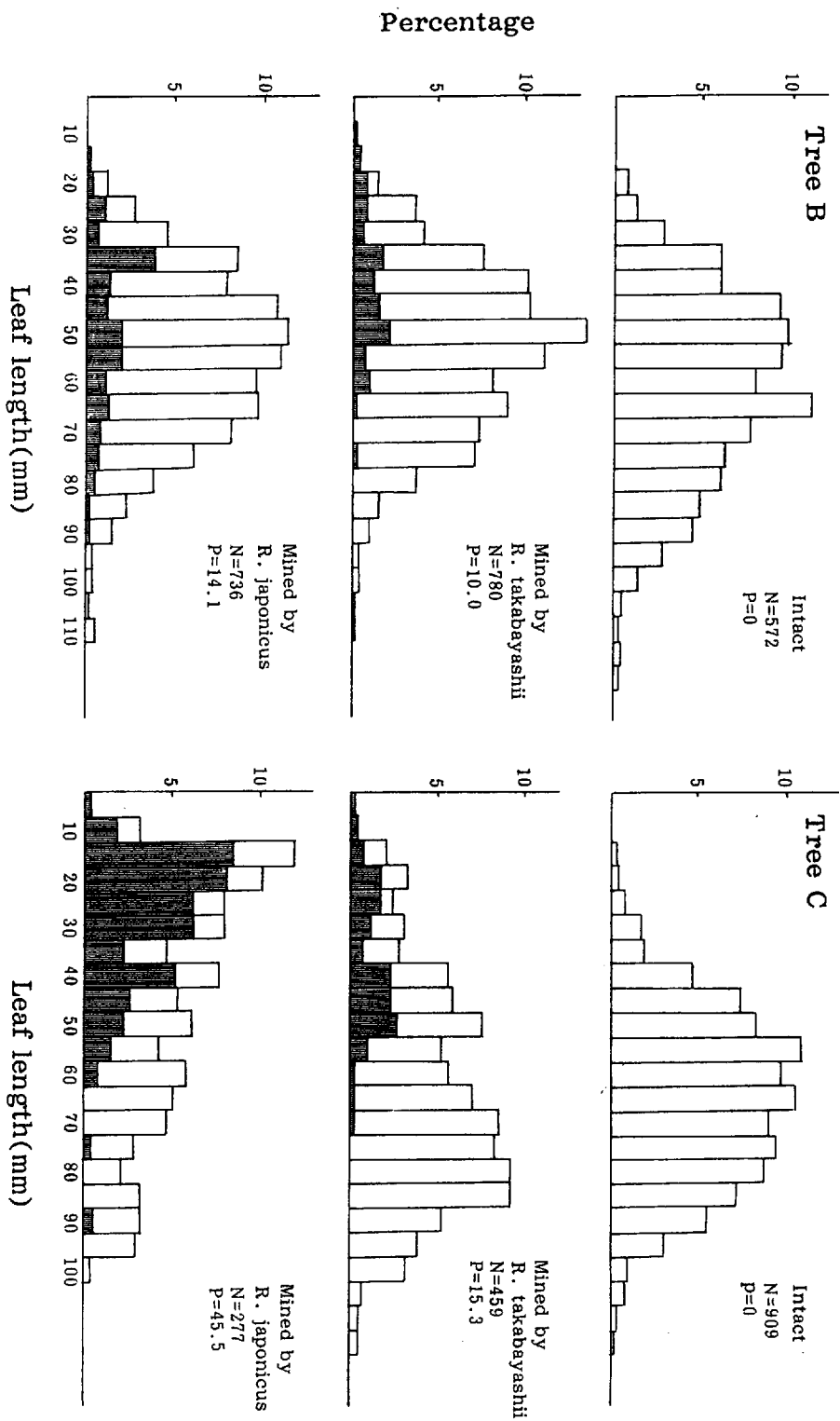


Fig. 14. Frequency distribution of leaf length of *Quercus serrata* on control (upper graphs), and experimental branches where mined leaves were artificially increased by caged *Rhynchaenus takabayashii* (middle) and *R. japonicus* (bottom). Shaded bars, mined leaves; open bars, intact leaves; N, sample size; P, percentage of mined leaves.

## 考 察

ノミゾウムシ類の密度はその莫大な資源量に比して非常に低いレベルに維持されていた。天敵類による捕食や寄生、及び葉の急激な伸長成長による死亡は、個体群の密度を、競争が起こるのよりもはるかに低いレベルに維持することにより、これらの種の共存に関与していると考えられる。また、葉の成長に伴う物理・化学的特性の急激な劣化も繁殖時間の不足をもたらし、個体群の増殖を制限する要因の一つとなっているのかも知れない。

ノミゾウムシ類の死亡は卵・幼虫・前蛹・蛹・成虫の生活史のすべての発育段階にわたり起こっていた。葉の中肋に卵を産み込む R. takabayashii と R. japonicus では、若葉の急激な伸長成長が卵鞘の落下や孵化幼虫の葉への食い込みの失敗を引き起こしており、中肋上に亀裂のある葉数から推定された死亡率は、かなり高いものであった。卵期の死亡要因としてこれまでに授精の有無、卵寄生蜂、気候条件等の関与が示唆されてきた。Nielsen (1968) は、ブナに潜葉する Rhynchaenus fagi の卵期の死亡要因の一つとして未授精卵の存在の可能性を指摘している。しかし、著者は産卵後日数の経過しない内に採取した R. takabayashii と R. japonicus の卵のほとんどが孵化することを確認しており、これらの種においては未授精が卵の重要な死亡要因である可能性は少ない。Askew & Shaw (1974) は Orchestes (=Rhynchaenus) quercus と O. fagi の卵で ホソハネヤドリコバチによる寄生を報告している。本研究では、産卵後、日数の経過した R. takabayashii と R. japonicus の卵を野外で採取し、シャーレ内で飼育をおこなったが、卵寄生蜂の羽化は確認できなかった。中肋に卵を産み込む種類では産卵孔から浸出する樹液を執拗になめるアブの存在が確認され、卵期の死亡への関与が指摘される。網掛けにより天敵類から保護した場合にも卵期あるいは孵化幼虫期に高い死亡率が認められたことから、天敵類以外の要因の関与が示唆される。Day & Watt (1989) は、R. fagi の卵の死亡率が風の強い年に高いことを見いだした。彼らは、風雨による葉の擦れあいや乾燥による死亡を想定している。事実、風雨の強い日には葉が激しく擦れあったり傷ついたりするのが観察され、R. takabayashii や R. japonicus においては卵鞘の落下が重要な死亡要因の一つになっているものと思われる。

幼虫期、前蛹期及び蛹期には、コガネコバチやヒメコバチ、コマユバチ等による寄生やシリアゲアリ、ハムシドロバチによる捕食がみられた。Heads & Lawton (1983) は西洋ヒイラギにつくハモグリバエで鳥による捕食を、Askew & Chaw (1979) 及び Kato (1985) は、各々ナラ類につく潜葉性の小蛾類とスイカズラにつくハモグリバエ

で、寄生蜂成虫が潜葉虫の体液を摂取していることを報告している。前者は潜葉の破損を、後者は潜葉内でのひらかびた状態での幼虫の死亡を説明づけるかも知れない。多くの潜葉虫が棚状組織や海綿状組織を選択的に摂食している中で、ノミゾウムシ類の幼虫は葉肉組織全体を摂食する。この為、ノミゾウムシ類の潜孔は風雨によって、破損したり落下してしまうことが多い。蛹室の消失や潜孔内における幼虫の不在の一部はこのような要因によるものと思われる。少なくとも、R. japonicus においては、樹冠の下に受け箱を設置し蛹室や幼虫の落下が起こっていることを確認している。また、早春の寄主植物上で見られるアザミウマ、ハナカメムシ、ジョウカイ等の捕食性の昆虫もこの時期の死亡に関与しているかも知れない。また、R. japonicus では、潜葉している葉を幼虫が食いつくしてしまう為に、餌不足による死亡が起こっている可能性が示唆された。

これまで、潜葉性昆虫の卵期や幼虫期の死亡要因については比較的多くの報告があるが、その成虫期の死亡要因にまで言及しているものは見あたらない。ノミゾウムシ類は成虫期にも寄生蜂の攻撃をうけており、コマユバチによる寄生は産卵直前の成虫期にとって重要な死亡要因となっていた。越冬期の死亡については不明のままである。

Utida (1957) は、室内実験により、アズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシの安定的共存に寄生蜂が関与していることを実証した。広食性の捕食者や寄生蜂による、寄主密度に依存した攻撃対象の転換は、ノミゾウムシ類の共存に関与しているかも知れない。

一般に、潜葉性昆虫の寄生蜂は広食性であり、しかも、系統的に近縁な樹木上には類似した寄生蜂群集が形成されていることが知られている(Askew & Chaw, 1974)。ここで扱われた4種類のノミゾウムシは、いずれもブナ科植物に潜葉するものであった。また、R. takabayashii や R. japonicus 幼虫に寄生する Chrysocharis ujiyei と Entedon nomizonis は鱗翅目や鞘翅目に属する広範な種類の昆虫に寄生することが知られている(Kamijyo, 1986; 上条私信)。それにもかかわらず、幼虫期の主要な死亡要因として働く寄生蜂の種類は4種類のノミゾウムシの間で、基本的に異なっており、寄生蜂によるノミゾウムシ類の死亡過程は、共存している他の種の存在とは独立に起こっていることが示唆された。

しかし、コマユバチの一種、Syrrhiyus sp. によるノミゾウムシ成虫への寄生やハムシドロバチの一種、Symmorphs sp. とテラニシシリアゲアリによる捕食は複数のノミゾウムシで共通した死亡要因となっており、ノミゾウムシ類の共存に関与している可能性が残されている。これらの天敵類で、寄主の密度に依存した攻撃対象の転換が起こりうるかどうかについてさらに詳しい調査を進める必要がある。

4種類のノミゾウムシ幼虫の間にみられた寄生蜂群集の違いはノミゾウムシ類の潜葉習性と寄生蜂の探索行動の違いによって説明することができるかも知れない。R. takabayashii、R. japonicus、R. galloisiの3種類のノミゾウムシがコナラやクヌギなどの樹冠を構成する樹木を利用していたのに対して、R. variegatusだけは亜高木層や低木層に分布するアラカシを利用しており、Pnigario spp. による寄生をうけていた。寄生蜂の中には樹冠のような日当りのよい生息場所を探索する種類と、日陰となる林内の植物だけを探索する種類があるのかも知れない。一方、樹冠に生息する3種類の間には潜葉習性に違いがみられた。コマユバチの一種、Diospilus sp. による攻撃をうけていた R. galloisi は葉縁部に沿って潜孔し、老熟幼虫により形成される蛹室もすぐに地表に落下する。一方、ヒメコバチによる寄生をうけていた R. takabayashii と R. japonicus は葉端部に斑状の潜葉痕を形成し、その蛹室も基本的には葉上に存在し続けた。また、R. galloisi はこれらの種の中で最も速い幼虫発育をおこなっており、ヒメコバチによる攻撃からのエスケープに貢献しているのかも知れない。寄生蜂の違いはこのような潜葉習性と寄生蜂の葉上での探索習性の違いを反映したもののようと思われる。R. takabayashii と R. japonicus は同じ季節に、しかも、葉の同じ部位に類似したタイプの潜孔を形成するにもかかわらず異なる種類の寄生蜂、すなわち、各々、Chrysocharis ujiyei と Entedon nomizonis による寄生をうけていた。R. japonicus の潜孔はコナラとクヌギのいずれの植物上でも発見されたが、いずれの場合も E. nomizonis の寄生をうけており、C. ujiyei による寄生はほとんどみられなかった。これらの寄生蜂は生態的に類似した2種類の潜葉虫の種類、そのものを識別し、攻撃していることが示唆される。

Price (1984) は資源を 1) rapidly increase、2) plusing (ephemeral)、3) steadily renewed、4) constant、5) rapidly decrease という5つの基本タイプに類別した。彼は、この中で、種間競争の果たす役割の重要性は、資源の時間的存在様式とそれに対する生物の反応速度により異なることを指摘し、世代時間の短い種類が、出現してすぐに劣化してしまう資源を利用するような場合には、資源をめぐる競争は起こりにくいことを予測している。ナラ類の若葉に潜葉するノミゾウムシ類はこのような事例に該当すると思われる。共存葉上での幼虫の生育と葉や枝上での共存のパターンを検討したが、種間競争がノミゾウムシの存在様式に影響を与えているという証拠は何も得られなかった。

コナラを利用する3種類のノミゾウムシの卵や幼虫は、一般に、他の種類の存否に影響されることなくランダムに葉や枝上に出現していた。これは、競争の結果もたらされると予測される一様な分布様式とは異なるものである。一方、Bultman & Faeth

(1985)は、ナラ類につく16種類の潜葉虫の多くが特定の葉上に共存する傾向をもっていることを明らかにしている。彼らは、多くの潜葉虫が資源に対して類似した選好性をもっていること、そして、雌成虫は多くの不適な資源に混じって存在しているこのような葉を探索しつつ産卵していることを仮定し、この現象を説明づけた。ナラ類の葉に、このようなはっきりとした選択性を導くほどの異質性が存在するかどうかは十分には解明されていない。しかし、これらの潜葉性昆虫が繁殖をおこなう初夏迄の間にナラ類の葉はさまざまな修飾作用をうけている。このような要因として日射条件の違い (Bultman & Faeth, 1988) や 鱗翅目幼虫の摂食により誘導される葉の化学的特性の変化 (West, 1985; Faeth, 1986,)、さらには食害をうけた葉上での寄生率の増大 (Faeth, 1985) 等が知られている。ノミゾウムシ類が利用している資源は、芽吹き後間もない若葉である。この時期の葉はこのような修飾作用をうけておらず、ノミゾウムシ類にとって、一様に優れた資源であるのかも知れない。ノミゾウムシ類にみられたランダムな分布はこのような状況の中で作りだされているものと考えられる。また、この時期の葉に質的な異質性が存在したとしても、春先のナラ類の葉の物理・化学的特性の急激な劣化は (Feeny, 1970)、好適な葉を探索しながらの産卵を妨げる要因となるだろう。さらに、単独葉と共存葉上で、幼虫の寄生のされ易さや羽化成虫の体サイズの違いが見られなかったことは、競争や寄生が一様分布や集中分布を導くような選択圧とはなりえないことを示唆している。

一般に、単一葉上においては卵や幼虫のランダムな分布がみられたなかで、R. japonicus だけはクヌギ上で非ランダムな分布を示した。本種は、コナラ上においては、他の種で観察されたのと同様にランダムな分布をしていたにもかかわらず、クヌギ上においては、ランダム分布から予想されるのよりも著しく小数の共存葉しか得られなかった。これは、雌成虫がクヌギ上では既に卵が産み込まれている葉を避けながら産卵していることを示唆する。野外におけるコナラ上での R. japonicus の潜葉密度はクヌギ上において観察されるのよりも著しく低かったので、網掛けにより人為的に密度を高めてみたが、ランダムな分布に変化はみられなかった。R. japonicus は共存葉上でも順調に生育することから、既産卵葉の忌避は、共存葉上での幼虫個体間での種内競争が選択圧となり、もたらされたものではないと思われる。R. japonicus が2つの寄主植物上で示す異なる分布様式は各々の植物の葉の成長速度や芽のつき方の違いにより説明できるかも知れない。

産卵葉は、葉の伸長成長に伴い産卵孔から先端部が折れ曲がり、産卵されていない葉と外見的に区別できる。R. japonicus は産卵に先立ち、決まって葉端手前の中肋に産卵孔を穿孔する。この際、雌成虫は中肋上を葉柄に向かって移動しながら定位す

る。この過程で雌は葉の折れ曲がりを経験できるだろう。葉端の折れ曲がり産卵後のどれくらい後に起こるのかは明らかではない。もし、産卵後速やかに起こっているのであれば既卵葉を識別する為の機構となりうるだろう。伸長成長の速いクヌギはコナラよりも短期間のうちにこのような反応を引き起こすことが予想され、既産卵葉の識別に利用されているのかも知れない。

また、クヌギとコナラは枝上での芽のつき方が異なっている。クヌギの前年枝はコナラに比べ長く、その枝上には一つの頂芽と多数の側芽をもっている。このような枝上では、例えば頂芽から基部に向かっての系統的な産卵が可能であるかも知れない。一方、コナラでは、一般に側芽の数は少なく、枝先には複数の芽がかたまっていることが多い。このような状況のもとでは、複数の頂芽を区別し、順次、系統的に産卵していくことは難しいように思われる。さらに、ノミゾウムシの繁殖の中・後期には当年枝の伸長と葉の展葉に伴い枝の構造は急変する。このようなコナラとクヌギの成長特性の違いと、その季節的变化は卵や潜孔の分布様式の成立過程をより一層複雑なものにしているように思われる。このような違いは、枝上を移動しながら産卵している雌成虫の産卵パターンに影響を与え、ここで観察されたような異なる寄主植物上での卵や潜孔の分布様式の違いをもたらしているのかも知れない。

一方、同じ種どうしの卵や潜孔は、特定の当年枝上や大枝に集中分布する傾向がみられた。このような分布パターンは資源の異質性によって、あるいは、雌成虫の伝ばん過程によって説明できると思われる。

前述のように芽吹き直後の若葉に質的な異質性の存在を仮定するのは無理かも知れない。しかし、枝を単位とした変異は存在するだろう。Whitham (1981) は木本植物の場合、芽上で起こった突然変異は温存されてゆき、同一樹木内での異質性の増大要因となりうることを指摘している。雌成虫がこのような中から選好性に合致した枝を選んで繁殖している場合には観察されたような特定の枝上での集中分布が実現されるであろう。

他の一つの説明は伝ばん過程によるものである。繁殖期のノミゾウムシの移動には、歩行による当年枝から隣接する当年枝への移動と、飛翔による大枝から大枝への移動の2つのタイプが観察される。ここで、次のような伝ばん過程が仮定できるだろう。すなわち、一卵を産んだ後、飛翔して他の大枝に移動する場合、隣接した葉や当年枝上にまとまった数の卵を産んだ後、飛翔による移動が起こる場合、そして、一生涯特定の枝上で繁殖する場合である。産卵雌が2番目、あるいは3番目の伝ばん過程を採用している場合には、資源の異質性を仮定することなく卵や潜孔の集中分布を説明することができるであろう。最初の伝ばん過程を採用している場合には枝間での資源の

異質性を仮定しないと集中分布は期待できない。資源の異質性と伝ばん過程のどちらの仮説がより現実的なものであるかは、今後の調査の中で明らかにされてゆくだろう。

ノミゾウムシ類の潜孔はさまざまな植物上から発見された。ノミゾウムシ類は、常緑樹、落葉樹にかかわらずアラカシやナラ類など、ブナ科植物の葉を広範に利用できると思われる。しかし、野外においては R. japonicus はクヌギを、R. variegatus はアラカシを、そして、R. takabayashii はコナラを選択的に利用していた。

R. japonicus のクヌギに対する選好性は樹木の種類による葉の大きさの違いを反映したものであると考えられた。これについては、葉の特性の季節的変化と関連させ後述する。R. japonicus はコナラとクヌギの他にアラカシ上からも発見された。アラカシ上では寄生による死亡は顕著に減少していたものの、それに代わって捕食と潜孔内での幼虫の死亡が頻発しており、幼虫の生存率はコナラやクヌギで観察されたものに比べ著しく低下していた。穿孔内での幼虫の死亡は、おそらく葉の硬化によるものと思われる。常緑のアラカシ葉では、落葉性の葉に比べより強固な葉脈の発達が発達後速やかにおこる為と思われる。野外において、アラカシがほとんど利用されないことがないのはこのような理由によるものと思われる。

ところが、R. variegatus は、野外においてアラカシを主に利用しており、葉令の進行に伴う葉の硬化を、特殊な潜葉習性により克服している。本種の雌は産卵に先立ち葉柄部を穿孔するのに加え、孵化幼虫も、中肋内部の組織を摂食することにより、潜葉の落葉を促進しているように思われる。このような早春の落葉は、葉の葉令に伴う物理・化学的な特性の劣化を阻止し、これらの要因に起因する幼虫の死亡を回避するのに役だっているものと思われる。本種の幼虫は、人為的にコナラに潜葉させた場合にも順調に生育できることが確認されている。しかし、落葉性のナラ類の葉はアラカシに比べ含水量が低く、より薄い葉肉組織しかもっていない。この為、落葉が起こると乾燥による幼虫の死亡は避けられないように思われる。Kahan & Cornell (1983) はこのような早春の落葉がもたらす利点の一つとして、寄生蜂からのエスケープの可能性を指摘している。しかし、R. variegatus の場合にはこのような葉に潜葉している幼虫からも多数の寄生蜂の羽化がみられたことから、この可能性は支持されなかった。

アラカシにみられる葉の季節的な硬化は R. variegatus の新成虫が摂食できる植物の種類をも限定している。展葉期の柔らかい葉は本種に限らずすべての種類のノミゾウムシがよく摂食した。しかし、新成虫が羽化する迄の間に葉は硬度を増し、この時期の葉を実験的に与えてもまったく摂食しなかった。本種は、繁殖期には垂高木層や低木層のアラカシ上で摂食や産卵をおこなっているのが観察される。ところが、羽



化した新成虫はアラカシの存在しない高木層に分布していることから、新成虫は樹冠部のコナラやクヌギを摂食しているものと思われる。これは同一世代の昆虫が繁殖期と非繁殖期で寄主植物の転換をおこなっていることを意味している。アラカシの生育していない林における本種の成虫密度は低く保たれており、このような寄主植物の転換は本種の分布の制限要因ともなっているように思われる。R. variegatus の安定的定着には、産卵植物としてのアラカシと成虫の餌資源としてのコナラやクヌギの両者の生育が不可欠であることが示唆される。

Rhynchaenus takabayashii が野外において、クヌギをほとんど利用することがない理由については検討できなかった。

資源の持つ季節的な特性の変化は、食植性昆虫の生活史形成に重要な影響を与えている。温帯の落葉樹は一般に春に展葉し、秋に落葉する。この間、特に春先には、若葉の物理・化学的特性に急激な変化が起こっていることが知られており、一般に、食植性昆虫にとって若葉は葉令の進行した葉に比べて優れた資源であると考えられている (Rockwood, 1974)。ナラ類につく鱗翅目幼虫の多くが、幼虫の摂食時期を葉の展葉期に同調させているのは、このような資源の特性の季節的変化を反映したものであると考えられている (Feeny, 1970; Yoshida, 1985)。一方、成虫の出現時期は、このような資源の拘束を受けておらず、種類によって様々な時期に羽化がみられるという (Shapiro, 1975)。また、常緑のモチの木に潜葉するハモグリバエの一種では、産卵管の挿入可能な春の葉に、卵を産み込むものの、幼虫の急速な摂食が始まるのは、アルカロイド含量の低下する冬期になってからであることが知られている (Potter & Kimmerer, 1986)。ノミゾウムシ類にみられる早春の産卵も、ナラ類の葉の季節的特性によりもたらされたもののように思われる。

Schweitzer (1979) はナラ類につく鱗翅目幼虫を用いて、ナラの葉の餌資源としての好適性は、若葉であっても少し葉令の進んだ葉では大きく劣っていることを明らかにしている。このような葉令に伴う葉の質の変化はノミゾウムシ類の産卵期間中に起こっているので、産卵のタイミングはノミゾウムシ類にとって生態的に重要な意味をもっている。すなわち、成長途上の若葉であっても少し葉令の進んだ葉への産卵は、潜葉内での幼虫の死亡や、羽化成虫の体サイズの減少とバラツキをもたらし、このような葉から羽化した小型の雌は生涯産卵数の低下や、寿命の短縮、小型雄との交尾、そして、越冬時の高い死亡等の不利益を被っていると思われる (Quiring & McNeil, 1984; West, 1985)。このような負の効果は、おそらく、窒素含量や水分含量の低下、タンニン含量の増大、そして、二次脈の発達に伴う葉の硬化等、葉令の進行に伴う葉の物理・化学的特性の複合的な変化によるものと考えられる (Mattson, 1980; Brew

r et al., 1987; Minkenberg & Fredrix, 1989)。ノミゾウムシ類においては、これらの要因のうち、特に最後の要因が主要な役割を果たしているように思われる。

Nielsen (1968), Bale (1984) 及び Day & Watt (1989) はブナの若葉に潜葉する *R. fagi* で、春の気温が低く、幼虫の生育が遅延した年には、若令幼虫の潜孔内での死亡が頻繁に起こることを報告している。彼らは、葉脈の硬化が幼虫の摂食を妨げているのだと考えている。ナラ類の若葉に潜葉するノミゾウムシにおいても、このことはあてはまるようである。人為的に葉令の進んだ葉に産卵させると、潜孔内での若令幼虫の死亡が起こるのに加え、通常は利用しない部分への潜葉、すなわち、葉縁部に沿った潜孔の拡張や二次脈に沿った不自然な潜葉パターンがみられた。

このような負の効果は、産卵時の葉長が、成葉の30%に達した時点で産卵された個体で既に現われていた。このことは、コナラの葉は個々の木で最初の芽吹きが起こってから、2週間前後のうちには、ノミゾウムシの生育にとって不適な資源となってしまうことを意味している。一本の木の中の枝間で芽吹きの時期は多少ともずれているので、ノミゾウムシにとっての個々の葉の餌資源としての寿命は、実際にはもっと短いものと考えられる。しかし、産卵雌は、葉がこのような葉令に達する迄に、ほとんどの卵を産み終えており、野外において、葉の質の劣化がノミゾウムシ類の死亡に深く関与していることはないと考えられる。また、野外で採取されたサンプルでは、平均羽化日より速く羽化した個体と遅く羽化した個体の体サイズに違いがみられなかったことからこの考えは支持される。

ナラ類の若葉は、ノミゾウムシ類にとって出現してすぐに劣化してしまう短命な資源であった。ノミゾウムシ類に共通して見られた生活史上の特性、すなわち、成虫での越冬、寄主植物上への早春の飛来、芽吹き直後からの産卵、そして、幼虫の速い発育は、このような短命な資源を効率的に利用し、孵化した幼虫が優れた質の資源を獲得できる確率を飛躍的に高めていると思われる。

また、早春から産卵をおこなっているノミゾウムシ類にとって、幼虫の摂食時期を資源と同調させることも重要な問題となる。芽吹きのおこる時期は、年によって、また、個々の木によっても大きく異なっている。卵で越冬する鱗翅目幼虫では、孵化と寄主植物の芽吹き時期が、うまく同調しない年には、芽鱗に包まれた芽に食い込めず、多くの孵化幼虫が餓死してしまうという (Feeny, 1970)。また、第二世代の餌資源を、樹木の二次成長により芽吹く夏の若葉に依存している潜葉性の小蛾では、休眠の深さに変異をもたせることにより、芽吹き時期やその量の不安定な資源への同調をおこなっている (Auerbach & Simberloff, 1984)。ブナに潜葉する *R. fagi* では、越冬後の最初の摂食が卵巣発育の引金となっていることが知られている (Bale & Luff, 1978)。

ここで扱ったノミゾウムシ類においても同様な機構が資源への同調を確実なものとするのに役だっているのかも知れない。

ノミゾウムシにとって、芽吹いて間もない若葉は成長の少し進んだ葉に比べ、すぐれた資源であることが示された。しかし、この時期の葉は、まだ、十分に展葉しておらず小型であるということについては、これまで、あまり関心が向けられることはなかった。これは、そのような研究が鱗翅目やハムシ科幼虫等の自由生活をおくっている昆虫を対象におこなわれてきた為であると思われる。しかし、他の葉へと自由に移動できない潜葉性の昆虫においては、葉の大きさは、幼虫が生涯に獲得できる資源量を規定しているという点で、その生存に深く関与している。

網掛けにより、人為的に、芽吹いて間もない若葉に産卵させると、潜葉虫による葉の食いつくしが、しばしば起こった。このような食いつくしは、幼虫期の摂食量と密接な関係があり、大面積の葉肉組織を摂食する R. japonicus では頻繁に起こったが、摂食量の少ない R. takabayashii ではほとんど起こらなかった。 R. japonicus は R. takabayashii の 8.7倍のも葉面積を摂食する。これは、葉長-葉面積の回帰式から、葉長33mmの葉に相当することが推定された。 R. japonicus が産卵をおこなってから数日中に採取された産卵葉の大きさは、これよりも明らかに小型で R. japonicus 幼虫が生育を完了するのに必要なだけの資源量を満たすものではない。 R. japonicus の卵期間は約7日であり、この間も葉は成長を続けているので、食いつくしの起こる確率は幾らかは低下すると考えられるものの、幼虫が潜葉している葉を食いつくしてしまうことは避けられないように思われる。また、 R. japonicus の雌による産卵孔の形成や幼虫の潜葉は、葉の成長に影響を与え、潜葉している葉の小型化をもたらしており、より一層食いつくしの起こり易い状況をつくりだしている。

羽化パターンと発育所要日数から、 R. takabayashii は芽吹き直後から、 R. japonicus ではそれより少し遅れて産卵していることが推定された。著者は、頭初、このような産卵のタイミングの違いは、幼虫期の摂食量の多い R. japonicus で、食いつくしが起こるのを回避する為の機構として有効に働いていると考えていた。ところが、翌年に調査した孵化パターンから、 R. japonicus は R. takabayashii と同様に、コナラの芽吹き直後から産卵をおこなっていることが明らかになった。前年に調査した羽化パターンは、幼虫の摂食が終わる頃に、野外で数回にわたり採取されたサンプルに基づくものである。1989年におこなった網掛け実験は食いつくしの起こった葉でしばしば早期の落葉が起こることを明らかにした。この2つの方法により推定された産卵パターンの違いは、 R. japonicus により産卵された芽吹き直後の小型葉においては、幼虫による葉の食いつくしが非常に高い確率で起こっており、そのような葉は

サンプリングがおこなわれる迄の間に落葉してしまったと仮定することによりうまく説明できる。これら一連の観察は、産卵のタイミングに依存した R. japonicus 幼虫による葉の食いつくしが、野外においても頻繁に起こっていることを強く示唆する。

Morris & Fulton (1970) はアメリカシロヒトリの羽化時期が遺伝的に支配されていることを明らかにしている。もし、野外においてもこのような葉の食いつくしが頻繁に起こっており、ノミゾウムシ類の産卵のタイミングが遺伝的な基盤をもっているのであれば、R. japonicus は、産卵時期を遅らせるように作用する強い選択圧にさらされているはずである。また、越冬後の最初の摂食を引金として、ゆっくりとした卵巣の発育をおこなうことにより資源との同調を図ることも可能なように思われる。それにもかかわらず R. takabayashii と同様に芽吹き直後から産卵をおこなっているのはどうしてなのだろうか。これに対して幾つかの理由をあげることができる。

前述のように、ノミゾウムシ類にとってコナラの葉は出現してから急速に劣化するタイプの資源であり、産卵のタイミングを遅らせることは、餌資源の有効な期間の一層の短縮を意味する。R. japonicus はそのような繁殖戦略を採用した場合に要求される、速い卵の生産に対応できるだけの生理的な基盤を備えていないのかも知れない。R. japonicus はここで扱った4種類のノミゾウムシの中で、相対的に最も小型の卵を産んでおり、生涯産卵数も他の種に比べ多かった。本種は、産卵のタイミングを遅らせる代わりに、このような小卵多産型の繁殖戦略を採用することで、食いつくしによる死亡の効果を補償しているのかも知れない。

他の説明は食いつくしの起こらないような状況の存在である。ノミゾウムシ類は、潜在的に多様な樹種を利用できるにもかかわらず、特定の樹種に対して強い選好性をもっていた。R. japonicus はこのような樹種の中から葉面積の大きいクヌギを選択的に利用することにより、食いつくしの起こる確率を最小化しているのかも知れない。コナラとクヌギ上での幼虫発育の比較は、これらの2つの樹種が栄養学的には同等なものであることを示唆している。また、野外における、両樹種上での生存率にも著しい違いはみられなかった。それにもかかわらず、R. japonicus は野外においてクヌギを選好しているのは、このような事情によるものと思われる。

これまでの議論の中で、森林の樹冠を形成するナラ類の葉は、莫大な現存量をもちながらも、ノミゾウムシ類にとっては季節的に制限された資源であり、このような資源環境のもとでは、従来考えられていたような資源をめぐる激しい種間競争はみられず、代わって、天敵類の働きや資源の時間的・空間的特性が食植性昆虫の存在様式、例えば、非平衡な状態の維持や生活史の形成、寄主植物の選択等に深くかかわりあっていることを明らかにしてきた。ところがその一方で、ノミゾウムシ幼虫も、逆

に、寄主植物の成長に影響を及ぼしていた。

ノミゾウムシ幼虫により潜葉された葉は、潜葉されていない葉に比べて小型であった。葉の小型化は R. takabayashii と R. japonicus の潜葉した葉でみられたが、R. galloisi の潜葉した葉ではみられなかった。このような、葉の成長に及ぼす影響の違いは、各々の種の産卵習性や幼虫の摂食習性を反映したもののようと思われる。

Rhynchaenus takabayashii と R. japonicus は葉の養水分の転送路として重要な中肋に産卵孔を穿孔し、孵化幼虫は葉端部に斑状の潜孔を形成した。R. galloisi も葉肉組織内に卵を産み込むが、それは葉縁部に限られており、幼虫も葉縁部に沿った線状の潜孔を形成した。これは、葉の成長に最も影響の少ない潜葉様式であると思われる。

このような、潜葉習性の違いを反映して R. galloisi の潜葉した葉が変形することとはなかったが、R. takabayashii や R. japonicus の潜葉した葉では、しばしば左右不対称な葉型に変化した。すなわち、中肋を挟んで潜葉された側の葉身の伸長成長が抑制され、短くなっていた。また、葉の成長が終了した時点で採取された潜葉における R. takabayashii と R. japonicus 幼虫の摂食開始点は、葉端側に著しく偏っていたのに対し、産卵後すぐに採取された葉ではその中央部にもしばしば産卵孔がみられた。これらの観察は、潜葉された葉のサイズの減少は、産卵孔が穿孔された部分から端半における成長率の低下により引き起こされていることを示唆する。

このような葉の成長に対する効果はノミゾウムシの幼虫が葉に与えるダメージの強さに依存していると考えられる。R. japonicus は R. takabayashii に比べ明らかに大型種であり、卵もより大きかったことから中肋に穿孔される産卵孔も、より太く深いものであると思われる。また、R. japonicus が幼虫期の摂食により取り除く葉肉組織の量は R. takabayashii の8.7倍にも相当する。このような特性をもった R. japonicus が葉に与えるダメージは R. takabayashii よりも顕著なものであり、より強い葉の小型化をもたらすことが予想される。ところが、実際に観察されたパターンはこの逆で、一般に、R. japonicus の潜葉は R. takabayashii の潜葉より大型であった。

葉の小型化は産卵のタイミングに依存しており、R. japonicus を用いた実験で、成長の進行した葉に潜葉した場合には、葉の小型化は起こらないことが明らかにされた。しかし、両種の産卵時期はほぼ重なりあっており潜葉された葉のサイズの違いを説明づけるものではなかった。この違いは、食いつくしによる葉の落葉により説明できるかも知れない。つまり、予想されるように R. japonicus は R. takabayashii よりも顕著な葉の小型化をひき起こしているものの、このような葉は早期に落葉して

しまう為、単にサンプリングされなかつただけなのかも知れない。いずれにしても、このような葉の小型化は、潜葉している幼虫自身がひき起こしたものでありながら、資源の食いつくしの起こる危険を増大させている。

## 摘 要

低山地帯のナラ林に共存する4種類のノミゾウムシ、すなわち、Rhynchaenus takabayashii、R. japonicus、R. galloisi、R. variegatus をもちいて、食植者相互の関係と、その天敵類及び寄主植物との相互関係を包括的に検討し、共存しているノミゾウムシ類の間に明確な種内競争や種間競争は見いだされないこと、そして、これらの種の密度レベルの制御、空間分布、寄主植物の選択性及び生活史の形成に、天敵類の働きや餌資源の時間的・空間的存在様式が深く関与していることを明らかにした。

### 第1節 生活史の特性

ノミゾウムシ類はカシやナラ類の潜葉虫で、一化性の生活史をおくっていた。いずれの種類も成虫で越冬し、早春、芽吹き前の寄主植物上に飛来した。雌は展葉して間もない葉に産卵した。産卵にさきだち雌は葉の組織に口吻で孔を開け、卵を産下した後、開口部を糞で閉鎖した。産卵部位や幼虫の摂食習性は種類により異なっていた。孵化幼虫は3齢を経て前蛹となり、潜孔内で蛹化した。各ノミゾウムの、卵サイズ、各齢期の幼虫の頭幅、摂食量、発育スケジュール、成虫の生体重、及び生涯産卵数を明らかにした。この中で、特に R. galloisi の速い幼虫発育と、R. japonicus での小卵多産傾向を指摘した。新成虫は調査した数年間に渡り、R. takabayashii、R. galloisi、R. japonicus の順に羽化した。羽化した新成虫は高木層に偏った垂直分布を示したが、6月を過ぎると R. galloisi と R. variegatus は高木層から姿を消し、亜高木層や低木層へと移動した。この期に対応して成虫の摂食活性は低下した。しかし、葉の柵状組織表面を削り取るように摂食する R. japonicus だけは落葉期まで摂食を続けた。

### 第2節 死亡要因

ノミゾウムシ類の死亡は生活史のすべての発育段階でみられた。卵や孵化幼虫の死亡は、若葉の急激な伸長成長に伴う卵鞘の落下や葉肉組織への食い込みの失敗によりひきおこされていた。幼虫期と前蛹期、蛹期には寄生蜂や捕食性のシリアゲアリ、ハムシドロバチ等による死亡を経験していた。摂食量の多い R. japonicus 幼虫では葉の食いつくしによる死亡が起こりうることを示された。また、成虫期にもコマユバチによる寄生をうけていた。このような希薄化要因により、ノミゾウムシの密度は資源をめぐる競争が起こりそうもないほど低いレベルに維持されていた。また、主要な死亡要因として働く寄生蜂の種類は、基本的に4種類のノミゾウムシの間で異なっ

ており、寄生蜂による死亡過程が、各々の種で独立に起こっていることが示唆された。

### 第3節 産卵葉の選択と共存

コナラに潜葉する3種類のノミゾウムシの卵や潜孔は、いずれの種の組合せにおいても葉、当年枝、大枝上にランダムに出現した。また、各々の種の葉当り卵数及び潜孔数も、一般に、ランダム分布をしていた。一方、同一種の卵及び潜孔は、特定の当年枝及び大枝上に集中分布する傾向を示した。これは、枝を単位として起こる葉の変異あるいは産卵雌の伝ばん過程によるものであると考えられた。共存葉と単独葉から羽化した成虫の体サイズに有意な差はみられなかった。また、寄生は幼虫の共存の状態とは独立に起こっていた。以上のように、産卵葉をめぐる雌成虫間での競争や、共存葉上での幼虫間の競争を示唆する証拠はなにも得られなかった。

### 第4節 寄主植物の選択

ノミゾウムシ類の潜葉は複数の種類のブナ科植物上で発見された。また、網掛けによる人為的な産卵実験により、ノミゾウムシ類は潜在的に広範な種類のブナ科の植物を利用できることを明らかにした。しかし、野外における幼虫密度は樹木の種類により大きく異なっていた。このような各寄主植物に対する選好性の違いは越冬成虫の飛来パターンを反映したものであった。

この中から特に、*R. japonicus* をとりあげ、野外における寄主植物の選択について検討した。本種が野外において利用することの多いクヌギと、通常利用されことの少ないコナラ及びアラカシ上での生育を比較した。幼虫の発育所要日数及び羽化成虫の体サイズから考えて、コナラとクヌギは栄養学的には同等な餌資源であることが示唆された。また、野外における両植物上での幼虫の生存率にも著しい違いはみられなかった。本種は芽吹き直後の小型葉に産卵しており、このような産卵習性は葉の食いつくしが生じる高い危険性を伴っている。本種は、潜在的に利用可能な寄主植物の中から、大型の葉を持つクヌギを選択することにより、食いつくしの起こる危険を軽減していると考えられた。一方、アラカシから羽化した成虫の体サイズは、コナラやクヌギから羽化したものに比べ、バラツキが大きく、その平均値も低下していた。また、アラカシ上では、捕食や潜孔内での幼虫の死亡が頻発しており、生存率も著しく低下していた。このような負の効果は、主に、葉の硬化や二次脈の速やかな発達によるものと考えられた。アラカシが野外で利用されることがほとんどないのはこのような理由によるものと思われる。

コナラの樹上のノミゾウムシ相は個々の木で異なっており、それは年次的にも比較



的安定したものであった。これは、同一の種類の樹木の中にも資源の異質性が存在することを示唆する。

#### 第5節 若葉の成長と産卵のタイミング

ナラ類の葉の物理・化学的特性は葉の展葉と共に急激に変化することが知られている。潜葉性の昆虫は好適な資源を求めて葉間を自由に移動できないため、このような葉の質と大きさの季節的な変化は直接幼虫の発育や生存に影響を与えていると思われる。R. takabayashii と R. japonicus の羽化と孵化のパターンを調査し、各々、発育所要日数から逆算して、葉の成長に伴う各々の種類の産卵パターンを推定した。R. takabayashii では、この2つの方法により推定された産卵のパターンはよく一致しており、本種は芽吹き直後から約2週間に渡り産卵していると推定された。ところが、R. japonicus においては異なったパターンが推定された。すなわち、羽化曲線から推定されたパターンは、孵化曲線から推定されたものに比べ、産卵の開始時期が一週間程遅れており、産卵期間も短縮していた。また、R. japonicus の卵が産み込まれている葉の大きさは本種が幼虫期に摂食する葉面積よりも著しく小さいものであった。R. japonicus でみられた産卵パターンの矛盾は繁殖初期に産卵された個体で葉の食いつくしによる死亡が頻繁に起こっていることを示唆する。

産卵のタイミングの早晚が孵化した幼虫の発育に及ぼす影響について検討する為、数本のコナラで網掛けをおこない、芽吹き直後から順次、葉令の異なる葉へ産卵させていった。産卵のタイミングが遅れるに従って、羽化成虫の体サイズの平均値は有意に減少し、そのバラツキも増大していった。卵や孵化幼虫の死亡は最も重要な要因となっていたが、産卵のタイミングとは無関係に生起していた。早春の小型葉への産卵は予想されたように、しばしば葉の食いつくしによる死亡をひき起こした。この死亡は摂食面積の大きい R. japonicus で顕著であり、少なくとも、この種類においては、野外においても重要な死亡要因となっていると考えられた。一方、葉長が成葉の30%以上に達した時点で産卵された場合には、多くの孵化幼虫は1・2令のうちに潜孔内で死亡した。しかし、野外における産卵は、このような餌資源の劣化が起こるまでには終了しており、野外から採取された前蛹の羽化時期と体サイズの間にも有意差はみられなかった。

#### 第6節 幼虫の潜葉と葉の小型化

Rhynchaeus takabayashii と R. japonicus の潜葉は、潜葉されていない葉に比べ有意に小型であった。R. galloisi の潜葉では有意差はみられなかった。前2種の

潜葉について、個葉の成長過程を追跡し、その成長率が低下していることを確認した。また、ある程度葉令の進行した葉に産卵させた場合には成長率の低下は起こらないことが明らかにされ、葉の成長への影響は産卵時の葉令に依存して起こっていることが示唆された。網掛けにより、潜葉の密度を高めた枝では、小型葉の割合が増加し、葉長の頻度分布に変化がみられた。以上のことから、潜葉された葉にみられるサイズの減少は、産卵雌による葉選択によるものではなく、幼虫の潜葉そのものに起因していると考えられた。

## Summary

Ecological interactions were studied among three trophic levels in a community constituted by coexisting Rhynchaenus weevils in deciduous oak forests which covered small mountains. The following observations and experiments demonstrated that the resource tactics and natural enemies exerted stronger influences on the regulation of the weevil population, spatial distribution, host selection and life history patterns of the larvae which mined young leaves than did the intra- and interspecific competitions.

### 1. Life history

Rhynchaenus weevils, viz., R. takabayashii, R. japonicus, R. galloisi and R. variegatus, had univoltine life cycle in Kobe area. When early spring flight occurred from hibernation sites, buds of the host trees were still closely covered with scales. Females oviposited soon after fresh leaves appeared, making a small hole to lay an egg by using the rostrum. Then they closed it with their feces. Larvae hatched about a week after the oviposition. The mining larvae then expanded the feeding tunnels. The holes and feeding tunnels made by weevils and the larvae were found in different parts of leaves and had some distinctive features depending on the species. Larvae spun a cocoon to pupate after twice molting inside the mine. When the egg sizes, larval head widths, leaf areas which were consumed, developmental periods, adults weights and fecundities were compared, it revealed that R. galloisi larvae grew at the highest rate and that R. japonicus which showed the highest fecundity laid the smallest eggs per fresh weight of all. Every year new adults emerged in May or early June in the following order, R. takabayashii, R. galloisi and R. japonicus. Their distributions were biased to canopies, but R. galloisi and R. variegatus move to the lower strata in late June. Feeding activi-

ty faded away at this time of year in all species but R. japonicus, which continued to feed Palisado parenchyma until all the leaves fell.

## 2. Mortality factors

Rhynchaenus weevils died in the all developmental stages. Rapid leaf growth in early spring often induced the drop of egg cradles and also blocked a successful mining, which killed eggs and newly hatched larvae. Larvae, prepupae and pupae were parasitized by pteriomarid, eulophid and braconid wasps, and hunted by Symmorphus wasps and predatory ants. Starvation was also an important possible mortality factor in R. japonicus larvae. Adults weevils also were parasitized by braconid wasps. These mortality factors were due not only to the natural enemies but also to host plant tactics, which are instrumental in maintaining leaf miner populations far below levels at which competition would occur. Major factors for each weevil species were fundamentally different each other. The population growth is probably regulated independently of other coexisting weevils.

## 3. Leaf selection by ovipositing females and the state of coexistence on leaves

Although females were expected to avoid leaves already oviposited to reduce intra- and interspecific competition between larvae on the same leaves, Rhynchaenus miners showed no sign of possible competitions for leaves, shoots and branches, coexisting just by chance in all possible species pairs. The number of mines per leaf made by each weevil species nicely followed the Poisson distribution, whereas it showed an aggregating tendency among shoots and branches, which possibly resulted from concentration ovipositing activity on particular branches or variation in leaf quality among branches. The body size did not significantly differ

between adults raised on single-mined and multi-mined leaves. Parasitoid wasp attack on larvae were independent of the larval association pattern in leaves. Data suggested no interactions between the ovipositing females and between larvae mining the same leaves.

#### 4. Host tree selection

Several species of oaks were recorded as host plants for Rhynchaenus weevils. Although all these were potentially exploitable to the weevils, the miners were found selectively on one or a few host species in the field. The host specificity in the field was partly due to selective colonization by post-hibernation adults.

Why R. japonicus did not exploited potential hosts other than Quercus acutissima in the field was specially investigated. Both adult body size and developmental period were statistically at the same significance level between the usual host, Q. acutissima and a unusual Q. serrata, which means that the both species have equivalent nutritional values for the larval growth. Total mortality due both to the natural enemies and bad weather did not significantly differ between the larvae raised on the two host species. However, the miners in Q. serrata possibly experienced heavier mortality from food shortage than did those in Q. acutissima because of smaller size of leaves in the former. The utility of Q. acutissima whose leaf size is the largest of the potential hosts, may have minimized danger of the food shortage in R. japonicus in their early breeding season when leaves are generally small, whereas the evergreen oak, Q. glauca produced smaller and more variable adults than usual size. The numbers of empty tunnels and tunnels containing dead larvae increased in Q. glauca. The toughness of leaves probably reduced the survival rate as compared with those raised on usual host, increasing rapidly after the buds burst. It may explain why R. japonicus rarely used Q. glauca as

their natural host.

Rhynchaenus weevils may select not only host species but also individual trees. This was suggested by the year-to-year stability in the species composition and abundance which differed among individual Q. serrata trees.

##### 5. Ecological significance of oviposition timing with rapidly growing young leaves

As oak leaves grow they radically change leaf chemistry, toughness and size just after the buds burst. These changes are possibly reflected on the larval survivorship because larvae are totally surrounded by the leaves. The oviposition phenology of R. takabayashii and that of R. japonicus were determined based on the observed hatching and the emergence by assuming that eggs had been laid before the period equivalent to the developmental time. Both the species probably commenced and continued oviposition for about two weeks just after the bud burst. However, the emergence curves of R. japonicus showed another seasonal oviposition pattern: It started laying eggs about a week later and completed it in the same season. Leaves oviposited by R. japonicus were too small to supply resources sufficient to the larval growth because the species consumed 8.7 times as large as leaf area fed by R. takabayashii. This aberrant pattern found in R. japonicus suggests that the larvae produced in the early breeding season, when leaves were very small, faced to serious mortality probably due to resource limitation.

Rhynchaenus takabayashii and R. japonicus larvae which mined leaves of different ages were experimentally produced by caged females to examine the importance of oviposition timing. As the oviposition timing lagged behind the leaf development adult body size significantly decreased and increased the variance. Death during pre-mining stages, the most impor-

tant factor of the mortality, occurred evenly irrespective to the leaf age. Oviposition in developing leaves of very early stages resulted in high mortality from resource limitation. The mortality was more serious in R. japonicus which tended to consume large leaf area during the growth. The mortality due to the leaf-age was considered important also in the field because the females of this species tended to oviposit when leaf size was very small. On the other hand, when eggs were laid into leaves stretched more than 30% they frequently died inside the mine at the first two instars. Such mortality, however, would be less important in the field because the two Rhynchaenus weevils had terminated oviposition before the negative effects on larval growth became detectable and because the body size of adults sampled from the field showed no correlation with the emergence timing.

#### 6. Reduction in leaf size by larval mining

Fully grown leaves mined by R. takabayashi and R. japonicus, were significantly smaller than intact leaves, but such a tendency was not found with R. galloisi. Responding to the damage caused by the former two leaf miners individual leaves reduced leaf growth rate. Such an effect depended on the age of leaves to be oviposited. When leaves with damages were experimentally increased by caging more ovipositing females the frequency distribution of leaf lengths was also modified. This observation suggested that the size reduction in leaves with damages was not due to the selective oviposition by females but to damages by the leaf miners themselves.

## 引用文献

- Askew, R.R., & M.R. Shaw, 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasiting leaf-mining insects of deciduous trees in Britain. *Biol.J.Linn. Soc.*, 6:289-335.
- Askew, R.R., & M.R. Shaw, 1979. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of Phyllonorycter (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors. *Zool.J.Linn. Soc.*, 67:31-49.
- Auerbach, M., & D. Simberloff, 1984. Responses of leaf miners to atypical leaf production patterns. *Ecol.Entomol.*, 9:361-367.
- Auerbach, M., & D. Simberloff, 1988. Rapid leaf-miner colonization of introduced trees and shifts in sources of herbivore mortality. *Oikos*, 52:41-50.
- Bale, J.S., 1984. Bud burst and success of the beech weevil, Rhynchaenus fagi: Feeding and oviposition. *Ecol. Entomol.*, 9: 139-148.
- Bale, J.S., & M.L. Luff, 1978. The food plants and feeding preferences of the beech leaf mining weevil, Rhynchaenus fagi L.*Ecol.Entomol.*, 3:245-249.
- Brewer, J.W., M.K. O'Neill & R.E. Deshon, 1987. Effects of artificially altered foliar nitrogen levels on development and survival of young instars of western spruce budworm, Choristoneura occidentalis Freeman. *J. Appl. Entomol.*, 104:121-130.
- Bultman, T.L., & S.H. Faeth, 1985. Patterns of intra- and interspecific association in leaf-mining insects on three oak host species. *Ecol. Entomol.*, 10:121-129.
- Bultman, T.L., & S.H. Faeth, 1986a. Effect of within-leaf density and leaf size on pupal weight of a leaf-miner, Cameraria (Lepidoptera: Gracillariidae). *Southwestern Nat.*, 31: 201-206.
- Bultman, T.L., & S.H. Faeth, 1986b. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation in abscission. *Oecologia*, 69:117-120.
- Bultman, T.L., & S.H. Faeth, 1987. Impact of irrigation and experimental drought stress on leaf-mining insects of Emony oak. *Oikos*, 48:5-10.
- Bultman, T.L., & S.H. Faeth, 1988. Abundance and mortality of leaf miners on artificially shaded Emony oak. *Ecol. Entomol.*, 13:131-142.
- Cody, M.L., & J.M. Diamond, 1975. Ecology and evolution of communities, 545pp. Harvard Univ. Press, Cambridge.



- Condrashoff, S.F., 1964. Bionomics of the aspen leaf miner, Phyllocnistis paopuliella Cham. (Lepidoptera: Gracillariidae). *Can. Entomol.* 96:857-875.
- Connell, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35:131-138.
- Chew, F.S., 1981. Coexistence and local extinction in two pierid butterflies. *Am. Nat.*, 118:655-672.
- Day, K.R., & A. Watt, 1989. Population studies of the beech leaf mining weevil (Rhynchaenus fagi) in Ireland and Scotland. *Ecol. Entomol.*, 14:23-30.
- Edel'man, N.M., 1963. Age changes in the physiological condition of certain arbivorous larvae in relation to feeding conditions. *Entomol.Rev.*, 42:4-9.
- Engelbrecht, L., U. Orban, & W. Heese, 1969. Leaf-miner caterpillars and cytokinins in the "Green island" of autumn leaves. *Nature*, 223:319-321.
- Faeth, S.H., 1985. Host leaf selection by leaf miners: Interactions among three trophic levels. *Ecology*, 66:870-875.
- Faeth, S.H., 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology*, 67:479-494.
- Faeth, S.H., & D. Simberloff, 1981. Population regulation of a leaf-mining insect, Cameraria sp. nov., at increased field densities. *Ecology*, 62:620-624.
- Faeth, S.H., E.F. Connor, & D. Simberloff, 1981. Early leaf abscission: A neglected source of mortality for folivores. *Am. Nat.*, 117:409-415.
- Faeth, S.H., S. Mopper, & D. Simberloff, 1981. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: Effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves. *Oikos*, 37:238-251.
- Feeny, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a caused of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51:565-581.
- Hairston, N.G., F.E. Smith, & L.B. Slobodkin, 1960. Community structure, population control, and competition. *Am.Nat.*, 94:421-425.
- Heads, P.A., & J.H. Lowton, 1983. Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: The effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. *Oikos*, 40:267-276.
- Haukioja, E., 1974. Measuring consumption in Eriocrania (Eriocraniidae, Lep.) miners with reference to interaction

between the leaf and the miner. Rep. Kevo. Subarctic Res. Stat., 11:16-21.

Isono, M., 1984. Studies on coleopterous community in a deciduous oak forest in Kobe. Dissertation, Graduate School of Agriculture, Kobe Univ., 91pp. (In Japanese)

Isono, M., 1988. Differentiation in life history pattern and oviposition behavior, and thelytoky in Demotina and Hyperaxis beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in western Japan. Kontyu, 56:402-409.

Isono, M., 1990a. A revision of the genus Demotina (Coleoptera, Chrysomelidae) from Japan, the Ryukyus, Taiwan and Korea, I. Jpn.J.Entomol., 58:375-382.

Isono, M., 1990b. A revision of the genus Demotina (Coleoptera, Chrysomelidae) from Japan, the Ryukyus, Taiwan and Korea, II. Jpn.J.Entomol., 58:541-554.

Isono, M., S. Takeda, & H. Sakurai, 1986. The species composition and diversity of tree-dwelling beetles in deciduous oak and evergreen forests in central Japan; relationship between the diversity index and sample size. Ecol.Res., 1:265-278.

Kahn, D.M., & H.V. Cornell, 1983. Early leaf abscission and folivores: Comments and considerations. Am.Nat., 122:428-432.

Kato, M., 1985. Life history and mortality pattern of the honeysuckle leaf-miner, Phytomyza jonicerae Robineau-Desboidy (Diptera, Agromizidae). Kontyu, 53:604-615.

Kamijo, K., 1986. Two new species of Entedon (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan. Kontyu, 56:331-336.

Larsson, S., & C.P. Ohmart, 1988. Leaf age and larval performance of the leaf beetle, Paropsis atomaria. Ecol.Entomol., 13:19-24.

Lawton, J.H., & D.R. Strong Jr., 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. Am. Nat., 118:317-338.

MacArthur, R.H., 1972. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. 269pp. Harper & Row, New York.

Mattson, W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11:119-161.

McClure, M.S., & P.W. Price, 1975. Competition and coexistence among sympatric Erythroneura leaf hoppers (Homoptera: Cicadellidae) on American sycamore. Ecology, 56:1388-1397.

McClure, M.S., & P.W. Price, 1976. Ecotope characteristics of coexisting Erythroneura leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) on sycamore. Ecology, 57:928-940.

McNeil, J.N., & D.T. Quiring, 1983. Evidence of an oviposi-

tion-detering pheromone in the alfalfa blotch leaf miner, Agromiza frontella (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). *Environ. Entomol.*, 12: 990-992.

Minkenberg, O.P.J., & M.J.J. Fredrix, 1989. Preference and performance of an herbivorous fly, Liliomiza trifolii (Diptera: Agromyzidae), on tomato plants differing in leaf nitrogen. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 82: 350-354.

Mopper, S., S.H. Faeth, W.J. Boecklen, & D.S. Simberloff, 1984. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: Effects on density, natural enemies and behavior of Stilbosis quadricustatella (Lepidoptera: Cosmopterigidae). *Ecol. Entomol.*, 9: 169-177.

Morimoto, K., 1984. Family Curculionidae of Japan. IV. Subfamily Rhynchaeninae. *Esakia*, (22): 5-76.

Morishita, M., 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E*, 2: 215-235.

Morris, R.F., & W.C. Fulton, 1970. Heritability of diapause intensity in Hyphantria cunea and correlated fitness responses. *Can. Entomol.*, 102: 927-938.

Murai, M., 1974. Studies on the interference among larvae of the citrus leaf miner, Phyllocnistis citrella Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae). *Res. Popul. Ecol.*, 16: 80-111.

Nielsen, O.B., 1968. Studies on the fauna of beech foliage 2. Observations on the mortality and mortality factors of the beech weevil (Rhynchaenus (Orchestes) fagi L.) (Coleoptera, Curculionidae). *Natura Jutlandica*, 14: 99-125.

Ohmart, C.P., J.R. Thomas, & L.G. Stewart, 1987. Nitrogen, leaf toughness and the population dynamics of Paropsis atomaria Oliver (Coleoptera: Chrysomelidae) - a hypothesis. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 26: 203-207.

Owen, D.F., 1978. The effect of a consumer, Phytomyza ilicis, on seasonal leaf-fall in the holly, Ilex aquifolium. *Oikos*, 31: 268-271.

Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100: 66-75.

Paine, R.T., 1969. The Pisaster-Tegula interaction: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology*, 50: 950-961.

Park, T., 1948. Experimental studies of interspecies competition. 1. Competition between populations of the flour beetles, Tribolium confusum Duval and Tribolium castaneum Herbst. *Ecol. Monogr.* 18: 265-308.

Potter, D.A., 1985. Population regulation of the native holly

- leaf miner, Phytomyza ilicicola Loew (Diptera: Agromyzidae), on American holly. *Oecologia*, 66:499-505.
- Potter, D.A., & T.W. Kimmerer, 1986. Seasonal allocation of defense investment in Ilex opaca Aiton and constraints on a specialist leaf-miner. *Oecologia*, 69:217-224.
- Price, P.W., 1984. Alternative paradigms in community ecology. "A new ecology", (Price, P. W., C.N. Slobodchikoff, & W.S. Gaud, ed.), 353-383. Wiley-Interscience, New York.
- Price, P.W., H. Roininen, & J. Tahvanainen, 1987. Plant age and attack by the bud galler, Euura mucronata. *Oecologia*, 73: 334-337.
- Pritchard, I.M., & R. James, 1984a. Leaf mines: Their effect on leaf longevity. *Oecologia*, 64:132-139.
- Pritchard, I.M., & R. James, 1984b. Leaf fall as a source of leaf miner mortality. *Oecologia*, 64: 140-141.
- Quiring, D.T., & J.N. McNeil, 1983. Exploitation and interference intraspecific larval competition in the dipteran leaf miner, Agromiza frontella (Rondani). *Can.J.Zool.*, 62:421-427.
- Quiring, D.T., & J.N. McNeil, 1984. Influence of intraspecific larval competition and mating on the longevity and reproductive performance of females of the leaf miner, Agromiza frontella (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). *Can.J.Zool.*, 62:2197-2200.
- Rathcke, B.J., 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology*, 57:76-87.
- Raup, M.J., & R.F. Denno, 1984. The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle, Plagioderia versicolora. *Ecol.Entomol.*, 9:443-448.
- Risch, S.J., & C.R. Carroll, 1982. Effect of keystone predaceous ant, Solenopsis geminata, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology*, 63:1979-1983.
- Rockwood, L.L., 1974. Seasonal changes in the susceptibility of Crescentia alata leaves to the flea beetle, Oedionycus sp. *Ecology*, 55:142-148.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- Schroeder, L.A., 1986. Changes in tree leaf quality and growth performance of lepidopteran larvae. *Ecology*, 67:1628-1636.
- Schweitzer, D.F., 1979. Effects of foliage age on body weight and survival in larvae of the tribe Lithophanini (Lepidoptera: Noctuidae). *Oikos*, 32:403-408.

Shapiro, A.M., 1975. The temporal component of butterfly species diversity. "Ecology and evolution of communities" (Cody, M.L., & M. Diamond), 181-195. Harvard Univ. Press, Cambridge.

Stiling, P.D., D.Simberloff, & L.C. Anderson, 1987. Non-random distribution patterns of leaf miners on oak trees. *Oecologia*, 74:102-105.

Strong, D.R.Jr., 1982. Harmonious coexistence of hispinae beetles on Heliconia in experimental and natural communities. *Ecology*, 63:1039-1049.

Strong, D.R.Jr., J.H. Lawton, & Sir Southwood, R., 1984. Insects on plants: Community patterns and mechanisms. 313pp. Blakwell Scientific Publication, Oxford.

Sunose, T., & J. Yukawa, 1979. Interrelationship between the leaf longevity of the evergreen spindle tree, Euonymus japonicus Thumb. and the euonymus gall midge, Masakimyia pustulae Yukawa et Sunose (Diptera, Cecidomyiidae) in different environments. *Jpn.J.Ecol.*, 29:29-34.

Suzuki, K., & A. Hara, 1975. Comparative study of the egg size in relation to the egg number in the family Chrysomelidae. *J.Coll.Lib. Arts, Toyama Univ. (Nat. Sci.)*, 9:39-81.

Takeda, H., 1986. A review on current community theories - Equilibrium and non-equilibrium communities -. *Jpn.J.Ecol.*, 36: 41-53. (In Japanese)

Tamaki, A., 1986. Current studies on species interactions and community ecology of macrobenthos in intertidal flats: a review. *Jpn.J.Ecol.*, 36:55-68. (In Japanese)

Tuomi, J., P. Niemelä, & R. Mannila, 1981. Leaves as islands: Interactions of Scolioneura betuleti (Hymenoptera) miners in birch leaves. *Oikos*, 37:146-152.

Utida, S., 1957. Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. *Ecology*, 38:442-449.

Washburn, J.O., & H.V. Cornell, 1981. Parasitoids, patches, and phenology: Their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology*, 62:1597-1607.

Waring, G.L., & P.W. Price, 1988. Consequences of host plant chemical and physical variability to an associated herbivore. *Ecol.Res.*, 3:205-216.

Weis, A.E., & A. Kapelinsky, 1984. Manipulation of host plant development by the gall-midge, Rhabdophaga strobiloides. *Ecol.Entomol.*, 9:457-465.

West, C., 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak. *Ecol. Entomol.* 10:111-120.

Whitham, T.G., 1981. Individual trees as heterogeneous environments: Adaptation to herbivory or epigenetic noise? "Insect life history patterns: Habitat and geographic variation" (Denno, R.F., & H. Dingle, ed.), 9-27. Springer-Verlag, Berlin.

Williams, A.G., & T.G. Whitham, 1986. Premature leaf abscission: An induced plant defense against gall aphids. *Ecology*, 67:1619-1627.

Yoshida, K., 1985. Seasonal population trends of macrolepidopterous larvae on oak trees in Hokkaido, norther Japan. *Kontyu*, 53:125-133.