

## イラガ科 2 種の天敵鳥類に対する補食回避戦略と 長期個体群動態との関係

—外来種ヒロヘリアオイラガと在来種イラガの比較生態学的研究—

古川 真莉子

環境動態学専攻

### 1. はじめに

侵入に成功した外来種が一時的に繁栄したのちに、在来天敵の捕食によって衰退したと推定される現象はしばしば認められる。しかし、大発生した外来種が在来天敵により衰退する過程を、自然生態系においてリアルタイムに実証した研究はほとんどない。これまで実証研究がほとんどない理由は 2 つある。一つは、外来種の衰退がいつ生じるかを事前に予測するのは非常に困難な上、衰退は急激に生じるので、研究が手遅れになってしまうためである。そして第二の理由は、天敵、とりわけ野鳥の捕食圧を野外で定量的に測定するのが非常に困難なためである。そこで本研究では、外来種の衰退時期に地理的なずれがある可能性に着目し、近隣の衰退地の状況から衰退が近い将来に生じることを予測し、衰退前から調査することで第 1 の困難を克服した。第 2 の困難は、繭に残された捕食の痕跡を利用して捕食者を特定することで、克服した。並行して、在来天敵を共有する在来種も同時に調べることで、在来天敵—外来種—在来種間の複雑な相互作用を解明することを目指した。

### 2. 研究対象

研究対象としたのは、イラガ科の 2 種、外来種ヒロヘリアオイラガ *Parasa lepida* (以下、ヒロヘリ) と、在来種イラガ *Monema flavescens* であり、両種ともに樹木に繭を形成して越冬する。ヒロヘリは、1980 年代初頭から西日本各地で急増し、一時は街路樹や公園の樹木などに著しい被害を与えたが、1990 年代に入ってから減少が始まり、大阪や京都では現在、都市部の街路樹などを除いてわずかに生存が認められる程度に衰退した。衰退の理由は、都市林の成熟にともなって在来の鳥の捕食圧が著しく高くなったためと推測されている。しかし、衰退地域に近い滋賀県立大学構内では、鳥による繭の捕食圧は年々上昇していたが、2008 年の段階でも繭は高い密度レベルを維持しており、衰退の兆しはみられなかった (Sawada et al., 2008)。

在来種のイラガは、ヒロヘリと生活史や天敵相が

類似しているが、繭の捕食回避策は対照的である。ヒロヘリは樹幹にまぎれる隠蔽的な繭を形成する一方、イラガは、固くて頑丈だがやや目立つ繭 (ただし斑紋には大きな変異が存在する) を形成する。両種の繭に残された捕食痕に基づいて、捕食者の同定や羽化の成否を判別することに成功した。

### 3. ヒロヘリアオイラガとイラガの繭 期における個体群動態

滋賀県立大学構内では、ヒロヘリの繭は 2011 年から急激に減少し衰退したが、イラガの繭は逆に増加した。繭に対する鳥の捕食圧は、ヒロヘリ、イラガともに高まったが、捕食圧はヒロヘリの方がずっと高かった (図 1)。ヒロヘリ繭を主に捕食するシジュウカラは増加したが、ヒロヘリの衰退とともに減少した。一方、両種の繭を捕食するコゲラは増加した。ヒロヘリでは、鳥の増加とともに越冬後の世代における幼虫の捕食圧も高まった。一方、イラガでは鳥の繭捕食圧の増大により、繭の寄生蜂は減少した。以上の結果から総合的に判断すると、鳥の繭捕食圧がヒロヘリでより強く働き、さらに鳥の捕食が次世代幼虫でも強まったためにヒロヘリは急激に衰退したと推定できた。これに対して、鳥の繭捕食がもう一つの主要な天敵である寄生蜂を減少させたことが、イラガの増加をもたらしたと推定できた。

ヒロヘリがすでに衰退した京都や大阪での調査では、鳥によるイラガ繭の捕食率が年々減少していた。この理由として、ヒロヘリが減少したため、鳥の採餌場所としての価値が年々低下し、その結果、イラガの捕食率も減ったことが考えられた。

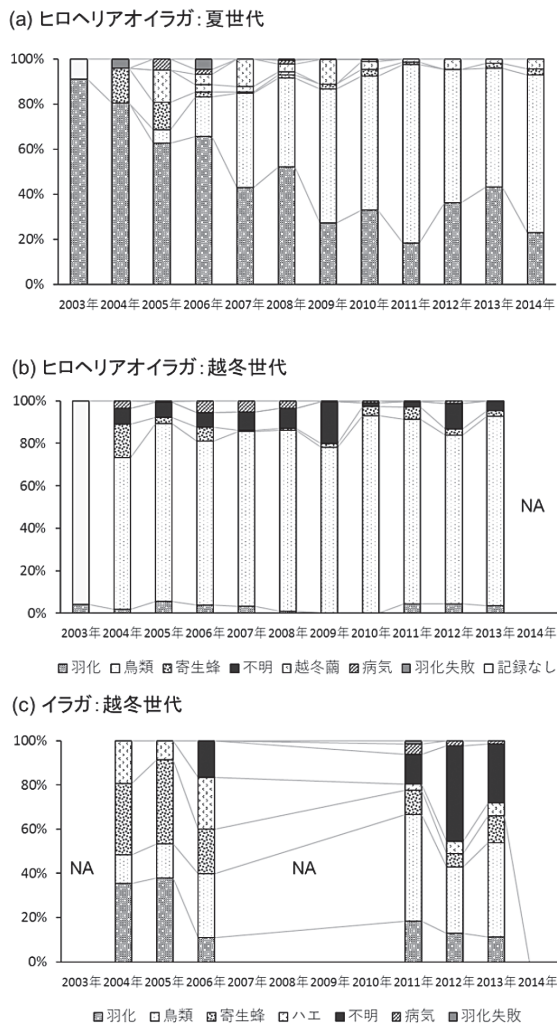


図 1. ヒロヘリアオイラガとイラガの各死亡要因と羽化の割合。NA は欠損値。ヒロヘリアオイラガよりもイラガの方が鳥類の捕食を免れていた。

#### 4. ヒロヘリとイラガの繭期の捕食圧と鳥類の採餌効率との関係

ヒロヘリとイラガが営繭する樹種と時期はほとんど共通しているにもかかわらず、鳥からの繭捕食圧は両種でかなり異なっていた。天敵である鳥の採餌は、被食リスクが無視できる場合には、最適採餌理論 (optimal foraging theory) に従うことが多くの研究で明らかになっている。ヒロヘリとイラガは同じ生息場所で同じ樹種によく似た場所に繭をつくるので、繭を捕食する鳥類が受ける被食リスクは等しいと仮定した。そして、両種の繭に対する鳥類の採餌効率を以下の式で算出した。

繭 1 個を捕食する鳥の採餌効率 = 繭 1 個から得られるエネルギー / (繭の探索時間 + 繭の処理時間)

この式の中で、繭 1 個から得られる総エネルギー

は、繭の中身である前蛹の質量 (量的評価) と、ヒヨコによる忌避実験から得られた餌の質 (質的評価) の両方から評価した。繭の探索時間は、ヒトをダミー捕食者とした仮想捕食実験を行ない、50% の繭を発見する時間を求めて、これにより評価した。繭の処理時間は、繭の硬度と鳥の野外での採餌時間を測定して評価した。これらの結果から、鳥の採餌効率を導き出し、両種で比較した。

野外で実際に繭捕食を行っていた鳥は、シジュウカラとコゲラだった。シジュウカラの採餌効率は、ヒロヘリで 0.01356 g/ 秒、イラガで 0.00031 g/ 秒であり、ヒロヘリの方が 43.7 倍も採餌効率が高かった。コゲラの採餌効率は、ヒロヘリで 0.02755 g/ 秒、イラガで 0.01159 g/ 秒であり、ヒロヘリの方が採餌効率が 2.4 倍高く、いずれの鳥にとってもヒロヘリの方が採餌効率の高い餌だった。さらに、隠蔽的なヒロヘリの繭に対してのみ、学習による正の発見促進効果がみられたことから、ヒロヘリ繭を探索する時間は採餌経験とともに短くなり、ヒロヘリの採餌効率はより高くなると予想された。ヒロヘリの衰退とイラガの増加は、捕食者鳥類にとってヒロヘリの方がイラガよりも採餌効率が高いことにより引き起こされたと推定された。

#### 5. イラガの繭模様の発現条件とその適応的意義

イラガの増加は、相対的に捕食を免れたことだけでなく、イラガ自身の捕食回避戦略の変化にも起因しているかもしれない。鳥は視覚によって餌を探索するため、イラガの繭にあらわれる模様の変異は鳥の捕食圧に影響する可能性が高い。そこで、繭模様を、鮮明な縞模様 (以下、縞模様型) と不鮮明な模様 (以下、不鮮明型) の 2 型に大別し、この 2 型の頻度と繭形成場所の環境条件との関係、2 型の発現に影響する遺伝・環境条件の関係、および 2 型の捕食回避機能、について多角的に検討した。

野外におけるイラガ繭模様の 2 型の頻度と環境条件との関係を調べたところ、繭の 2 型と、繭を形成する樹種および形成場所の地上高との間には関係が見られなかった。一方、繭模様の 2 型と繭が形成された枝の太さ (周囲長) には明瞭な関係があり、細枝では縞模様型が多く、幹や太枝ではほとんどが不鮮明型であった。また、縞模様型と不鮮明型の繭サイズを比較したところ、不鮮明型が有意に大きかった。

次いで、繭模様の2型の発現に枝の太さがどのように影響するかを実験的に検証した。共通の両親から由来した兄弟幼虫を同じ餌条件で飼育し、異なる太さの棒に強制的に営繭させて発現する繭模様を調べた。その結果、イラガは親の繭模様型に関係なく、細い棒（細枝の太さに対応）ではほとんどが縞模様型になり、逆に太い棒（太枝の太さに対応）ではすべてが不鮮明型になった。以上の結果から、枝の太さによって、繭の模様型がおおよそ決まることが分かった。さらに、繭のサイズは、繭を形成する枝の太さによって決まること、繭模様の発現コスト自体は模様型により変わらないことが分かった。

繭の模様型と鳥の探索効率の関係を仮想捕食実験によって評価した。その結果、枝では縞模様型がより隠蔽的だが、幹では不鮮明型がより隠蔽的であることがわかった（図2）。つまり、イラガは繭形成場所に依拠して異なる模様型を形成することにより効率的に捕食回避を行っていることがわかった。

野外で鳥による繭捕食圧と枝の太さとの関連性を調べたところ、枝の周囲長と捕食圧の間には弱いものの有意な正相関がみられた。つまり、細枝という繭形成場所は、天敵である鳥にとって繭を発見しづらく、発見した繭の処理に時間がかかる可能性が示唆された。この結果は、繭のサイズと鳥からの捕食圧の間にトレードオフがあることを示唆した。

## 6. まとめ

在来天敵である鳥の増加・定着と選択的捕食によってヒロヘリは衰退したが、イラガは捕食回避策が有効に効き、衰退を免れたことがわかった。野鳥の増加や定着が生じた原因は、都市林の成熟が野鳥に良好な生息場所を提供したことと推測された。ヒロヘリがすでに衰退した大阪市の大規模緑地では1970年代に公園が造成され、その後急激に緑化がすすみ、森林性の昆虫食の鳥類が定住したといわれている。そして、野鳥が定着したことにより、生息する昆虫に様々な捕食の影響を与えたことが示唆される。ヒロヘリが衰退しつつある滋賀県立大でも、造成から16年経った現在、植樹された樹木が大きく育ち、様々な野鳥が定住できる環境が整いシジュウカラやコゲラなどの野鳥が定着したことが、被食者である昆虫に対して大きな影響を与えたと考えられる。

本研究は、外来種の侵入から衰退に至るまでの過程をリアルタイムに調査し、衰退のメカニズムを実証した先駆的な研究である。今後新たに侵入する外来生物の個体群動態の予測や防除にも応用できると期待される。

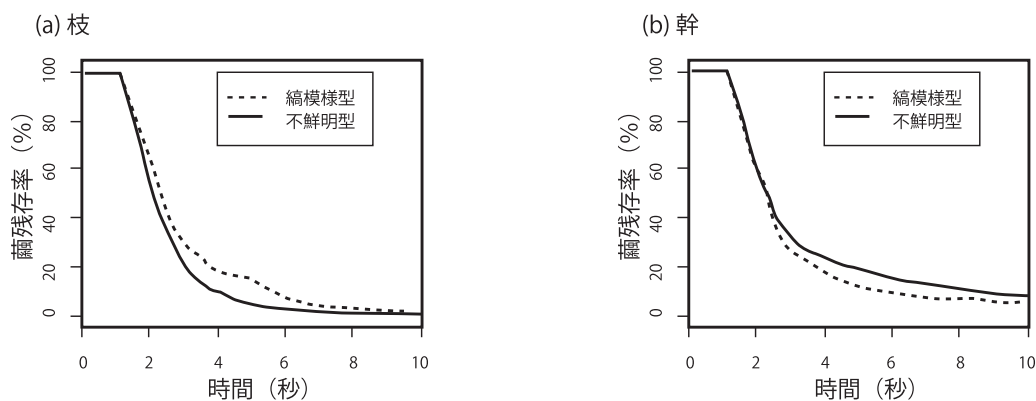


図2. 仮想捕食実験によるイラガ繭のそれぞれの多型（縞模様型と不鮮明型）の生残率の変化。(a) 枝を背景にした場合、(b) 幹を背景にした場合。隠蔽的な型は背景ごとによって異なり、枝では鮮明型、幹では不鮮明型が隠蔽的であった。