

虫えいと虫えい形成者をめぐる生物間相互作用 —タマバエ科ハリオタマバエ族の事例を中心に—

徳田 誠

〒 840-8502 佐賀市本庄町 1

佐賀大学農学部システム生態学研究室

Interactions between gall-inducing insects and associated organisms with special reference to case studies of the tribe Asphondyliini (Diptera : Cecidomyiidae)

Makoto Tokuda

Laboratory of System Ecology, Faculty of Agriculture,
Saga University

要約—虫えい（虫こぶ）および虫えい形成昆虫をめぐる生物間相互作用に関して、とりわけハエ目タマバエ科ハリオタマバエ族の事例を中心にこれまでの知見を総括した。植物と虫えい形成昆虫との相互作用に関しては、寄主フェノロジーとの同時性、産卵場所選好性と次世代の適応度との関係、寄主側の防御機構や虫えい形成昆虫による寄主改変の事例を紹介した。他生物との関係では、虫えいを取り巻く節足動物群集について、それぞれの生態的地位ごとに知見を整理した。また、ハリオタマバエ族と共生糸状菌との関係について紹介した。

キーワード：虫えい，虫こぶ，生物間相互作用，タマバエ

1. はじめに

植物と植食者の相互作用系は、陸上生態系においてもっとも盛んに研究が展開されている系の1つである。植食者の中には、ただ植物を食べるだけでなく、植物を様々な形で改変して、自身の都合の良いように利用する者が知られている（徳田 2011）。虫えい（虫こぶ）形成者はその典型例である。

本稿では、虫えいと虫えい形成者に関して概説したのち、筆者がこれまで主として扱ってきた虫えい形成性昆虫であるタマバエ科ハリオタマバエ族の事例を中心に、植物と虫えい形成者の相互作用、そして、虫えいやその形成者をめぐる節足動物や糸状菌との生物間相互作用に関するこれまでの知見を紹介する。

なお、近年の分子系統学的研究の進展に伴い、

植物の高次分類体系が大きく見直され、多くの植物の科名が変更された（The Angiosperm Phylogeny Group 2009）。本稿では、この APG 植物分類体系に基づく植物科名を使用した。

執筆にあたり、内容に関して有益なご助言を賜った湯川淳一博士（九州大学／鹿児島大学名誉教授）に感謝申し上げます。

2. 虫えいと虫えい形成者

虫えいとは、昆虫などが植物体上に形成する構造であり、植物細胞に肥大や萎縮、多核化など、病理的な異常が生じたもののことである（湯川・榊田 1996）。

これまでに国内からは約 1,500 種類の虫えいが記録されており、このうちおよそ半数はハエ目タマバエ科によるものである（湯川・榊田

1996). この他の虫えい形成昆虫としては、ハチ目タマバチ科、カメムシ目アブラムシ科、タマワタムシ科、キジラミ上科などが挙げられる。また、昆虫以外ではダニ目フシダニ科が様々な植物にえいを形成することが知られている(徳田 2013a)。

一般的に、虫えい形成は植物側の生産性を低下させ、形成者である昆虫側に専ら利益をもたらすため、昆虫側の適応的な産物であると見なすことができる。形成者にとっての虫えい形成の適応的意義に関しては様々な仮説が提唱されているが、代表的なものは「栄養仮説」、「天敵仮説」、「微環境仮説」の3つである(Priceら 1987; 湯川・榎田 1996; 徳田 2013b)。栄養仮説は、虫えい形成者が植物組織を自身の発育に適した状態に改変することにより、効率的に植物の同化産物を搾取できる意義があるという説である。天敵仮説は、虫えいの硬化や肥厚化などにより、外部から虫えい形成者を攻撃する捕食寄生蜂などの天敵から身を守る意義があるという説である。微環境仮説は、植物組織に取り囲まれた閉鎖型の空間で生息することにより、乾燥などの生存に不適な環境から逃れられるという説である。詳細に関しては Stone & Schönrogge (2003) による総説を参照されたい。

3. 植物と虫えい形成者の相互作用

3-1. 寄主植物との同時性

虫えい形成性のタマバチは成虫寿命が1~数日と短い上、寄主部位が特定の状態の時に刺激を与えなければ虫えいを形成することができないため、羽化時期と寄主フェノロジー(生物季節)との同時性はタマバチの生存にとってきわめて重要である(Yukawa 2000)。

クスノキ科のシロダモ *Neolitsea sericea* (Blume) Koidz. の葉に虫えい(図1, 2)を形成するシロダモタマバチ *Pseudasphondylia neolitseae* Yukawa では、寄主の芽吹き時期とタマバチの羽化時期との同時性は年次により大きく異なり、年によってはタマバチの羽化時

期が早過ぎたり遅過ぎたりすることがある。そして、同時性の不成立はタマバチの個体群動態に大きな影響を与えることが判明した(Yukawa & Akimoto 2006; 湯川 2010)。



図1. シロダモタマバチによりシロダモの葉に形成された虫えい(シロダモハコブフシ;裏型)[2009年4月8日 東京都八丈島にて撮影]

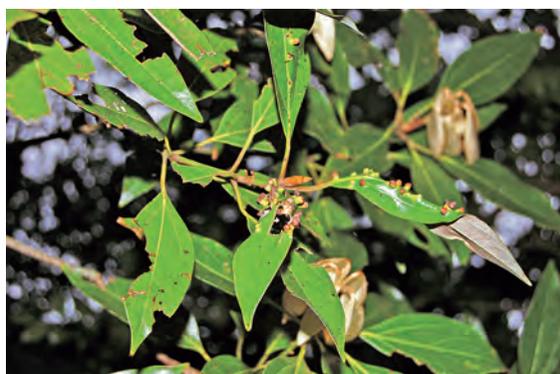


図2. シロダモタマバチによりシロダモの葉に形成された虫えい(シロダモハコブフシ;表型)[2010年4月15日 東京都神津島にて撮影]

アオキ科(アオキ科またはガリア科)のアオキ *Aucuba japonica* Thunb. var. *japonica* の実に虫えい(図3)を形成するアオキミタマバチ *Asphondylia aucubae* Yukawa & Ohsaki では、果実の物理的な状態が、産卵可能な時期を制限

している (Imai & Ohsaki 2006, 2009; 後述の「3-3. 寄主植物の防御機構」を参照). アオキの幼果には硬い内種皮が存在しており, これが果実の発達に伴いひび割れるまでは胚珠に産卵することができない. また, 果実が成熟するに連れて, 虫えいの形成場所である果実内の珠皮が急速に退化してしまう. したがってアオキミタマバエは, 内種皮に亀裂が生じてから珠皮の退化が進むまでの約 2 週間のみ産卵可能である.



図3. アオキミタマバエによりアオキの実に形成された虫えい (アオキミミドリフシ; 緑色のものが虫えいで, 赤色のものは正常な実) [2009年4月11日東京都三宅島にて撮影]

3-2. 産卵場所選好性と次世代の適応度との関係

虫えい形成者のように幼虫の移動性が乏しい昆虫にとっては, 雌成虫の産卵場所選好性が次世代の適応度に大きな影響を与える (Tokuda ら 2001). 例えば, 北米でアロヨナギ *Salix lasiolepis* Benth. の枝に虫えいを形成するハバチの一種 *Salix lasiolepis* Smith では, 雌成虫は急激に成長する新梢に好んで産卵し, その場所では次世代幼虫の発育が良好となる (Craig ら 1986, 1989). このように, 雌成虫が産卵場所として植物の勢い (vigor) がある場所を好み, その方が子孫の適応度が高まるという事例は他の昆虫でも知られており, 両者に関係性がある

という考えは 'Plant vigor hypothesis' と呼ばれている (Price 1991).

Santos ら (2010) は, ブラジルでマメ科の *Bauhinia brevipes* Vogel. の葉に虫えいを形成するハリオタマバエ属の一種 *Asphondylia microcapillata* Maia を対象として本仮説を検証した. その結果, 本種の雌成虫は中サイズの新梢を選好し, 幼虫の発育もそのような新梢が最も高かったことから, Plant vigor hypothesis は支持されなかった.

上述のシロダモタマバエの場合でも, 日向の樹勢が強い場所よりも日陰の枝の方がタマバエの生存率が高いことが知られている (徳田・湯川 2010). Plant vigor hypothesis がどのような条件で成り立つのかに関しては未だ詳細な比較研究はないものの, 樹勢が強い場所は植物にとっても重要な場所であるため, 植食性昆虫に対して重点的に防御している可能性もある. 植物側の防御とそれに対する昆虫の適応という観点からの比較研究も必要であろう.

3-3. 寄主植物の防御機構

植物は棘やトライコーム (微毛) などによる物理的防御, 毒物質や消化阻害物質を利用した化学的防御, そしてアリや寄生蜂といった植食者の天敵を誘引する生物的防御など, 様々な手段を用いて植食者から身を守っている. また, これらの防御の発現様式には, 恒常的に発現している場合 (恒常防御) と, 加害を受ける際のみ発現する場合 (誘導防御) の 2 通りがある. 上述のアオキミタマバエにおける産卵可能時期の例も, 植物側からみれば内種皮が物理的防御として機能し, タマバエの産卵を妨げていると言える.

遺伝子レベルで見ると, イネ *Oryza sativa* L. とイネいもち病菌 *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr との関係や, コムギ *Triticum aestivum* L. とヘシアンタマバエ *Mayetiola destructor* (Say) などの関係で知られるように, 植物の抵抗性と病原菌や植食性昆虫の加害性は, 1 対 1 の対応

があることが知られる（遺伝子対遺伝子説）（Harris ら 2003）。

虫えい形成者に対する植物の誘導防御の例として、過敏反応と呼ばれる現象が知られている。過敏反応とは、病原菌などが侵入しようとする際に植物がそれを阻止するために示す急激な生理的および物理的变化のことで、侵入部位の細胞死などを伴う。ハリオタマバエ族では未だ知られていないが、他のタマバエにおいては、植物側の過敏反応が重要な死亡要因となっている事例が報告されている（Fernandes ら 2003；Höglund ら 2005）。

3-4. 植物組織の化学的および生理的改変

虫えいは形態的のみならず、生理的にも高度に改変された組織であり、植物体内において他の部位から養分などを引き寄せる「シンク」として機能することが知られている（Larson & Whitham 1991, 1997；Huang ら 2014b）。一般に、幼虫室の内壁など、虫えい内で形成者が摂食する部位は栄養に富んでいるのに対し、虫えいの外壁には植食者に対する防御物質が蓄積することが知られている（Nyman & Julkunen-Tiitto 2000；Ikai & Hiji 2007）。したがって、虫えい組織は内部に生息する虫えい形成者にとっては優れた食物であり、生息空間でもある。

虫えい形成の詳細なメカニズムは未解明であるが、一般に、幼虫の唾液腺（ハバチ科の場合産卵時に注入される卵台液）中に含まれる植物ホルモンなどの生理活性物質が、虫えい形成に深く関与すると考えられている（Hori 1992；湯川・榊田 1996）。近年の研究から、少なくとも一部の昆虫は植物ホルモンを合成する能力を持つこと（Yamaguchi ら 2012；鈴木 2013）、虫えい形成部位では特定の植物ホルモンが増減すること（Tokuda ら 2013；神代・徳田 2013）などが明らかになっている。

落葉性昆虫や虫えい形成者昆虫の中には、落葉上の植物細胞を延命させて自身の発育に利用するものが知られている（Engelbrecht ら 1969；

Elzen 1983；Lara ら 2004；Giron ら 2007；Kaiser ら 2010）。こうした現象は、落ち葉の上にあたかも緑色の島が形成されたように見えるため、'green island formation' あるいは 'green island effect' と呼ばれる。ハリオタマバエ族では、南米に生息しオシロイバナ科の *Neea madeirana* Standl. の葉に虫えいを形成する *Bruggmannia* 属の一種において本現象が報告されている（Fernandes ら 2008）。

この他、ハリオタマバエ族の虫えいに関する植物生理学的な研究として、台湾でクスノキ科タブノキ属を寄主とする *Daphnephila* 属タマバエの虫えい（図4）では、健全部位に比べ光合成活性が低下することが報告されており（Huang ら 2011；2014a）、日本で *Asphondylia* 属の一種によりウコギ科のキヅタ *Hedera rhombea* (Miq.) Bean の実に形成された虫えいから、根や胚軸の成長を抑制する様々なポリアセチレンや 'hederyne A' と名付けられた抗菌作用を示すポリアセチレンが単離されている（Yamazoe ら 2006a, b；2007a, b）。



図4. *Daphnephila taiwanensis* によりタブノキの葉に形成された虫えい [2003年3月3日 台湾にて撮影]

3-5. 虫えい形状の多型および変異

一般に、虫えいの形状は形成者の種により特異的であることが知られている。ハリオタマバエ族でも多くの場合、各種は特定の形状の虫え

いを形成するが、中には同一の種が異なる形状の虫えいを形成する場合もある(湯川・榊田 1996; Tokuda & Yukawa 2005; Ganaha ら 2007)。

シロダモタマバエは、葉表側の方が大きく突出した表型の虫えいと、葉裏側の方が突出した裏型の虫えいを形成する。九州では両虫えいの分布は側所的であり、表型は南部で、裏型は北部で見られる(湯川・榊田 1996; Mishima & Yukawa 2007)。また、伊豆諸島においては、八丈島では裏型の虫えい(図1)が形成されるが、御蔵島以北の有人島では表型の虫えい(図2)が形成される(巢瀬 1981)。両者の形成メカニズムに関しては未解明であるが、寄主であるシロダモの倍数性(2倍体か3倍体か)は虫えいの形状と関連していないことが判明している(Mishima & Yukawa 2007)。

ホルトノキ科のホルトノキ *Elaeocarpus sylvestris* (Lour.) Poir. の葉に虫えいを形成するタマバエ *Pseudasphondylia elaeocarpi* Tokuda & Yukawa は、半球形と円錐形の虫えいを形成する。両者は同一の葉にも形成されることがあるため、昆虫側の遺伝的要因が虫えいの形状に参与している可能性が高い(湯川・榊田 1996; Tokuda & Yukawa 2005)。

北米でハリオタマバエ属の一種 *Asphondylia borrichiae* Rossi & Strong によりキク科の *Borrichia* 属の茎に形成される虫えいのサイズは、寄主植物種や形成される季節により異なる(Rossi & Stiling 1995; 後述の「4-7. 植物-虫えい形成者-捕食寄生者の三者系」を参照)。加えて、植物の窒素レベルが高いほど大きな虫えいとなることが知られている(Stiling & Moon 2005)。

アオキミタマバエでは、大きな虫えいには多くの幼虫室が存在している。虫えいはアオキの実を摂食するチョウ目幼虫によって食害を受けることがあるが、大きな虫えいは部分的に食害を免れるため、その死亡率は大きな虫えいの方が低いことが知られている(Ohsaki & Yuka-

wa 1990)。

4. 虫えいと虫えい形成者をめぐる生物群集

4-1. ハリオタマバエ族をめぐる節足動物群集

上述のように虫えいは栄養に富んでいる上、複雑な形状をしているものが多いことから、虫えい形成者以外の様々な生物が食物あるいは住み場所などに利用する場合がある(Mani 1964; Price ら 1995; Koyama ら 2004)。

Yukawa (1983) は、シロダモタマバエとその虫えいに関連した節足動物群集を調査し、少なくとも17種の昆虫と11種のクモ、数種のダニによる群集が構成されていることを明らかにするとともに、それぞれの生態的地位や相互関係を解明した。

Hawkins & Goeden (1984) は、ハリオタマバエ属のタマバエによりヒユ科の *Atriplex polycarpa* (Torr.) S. Wats. および *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. に形成される12種類の虫えいを調査し、関連する37種の昆虫の生態的地位を報告した。同様にDixon ら(1998) は、そのうちの一種 *Asphondylia floccosa* Gagné が形成する虫えいから20種の節足動物を得た。

このように、虫えいには様々な節足動物が関連しており、植物上における節足動物群集の多様性にも大きな影響を及ぼしている。以下、ハリオタマバエ族の虫えいと関連する生物に関して、その生態的地位ごとに紹介する。

4-2. 捕食寄生者 (Parasitoid)

寄生者のうち、最終的に寄主を殺してしまうものは捕食寄生者と呼ばれる。通常、昆虫寄生性の寄生蜂は捕食寄生者であり、タマバエやタマバチなどの虫えい形成者にとって最大の天敵である。

虫えい形成者を寄主とする寄生蜂の戦略は、早期攻撃型と晚期攻撃型の2つに大別される(Askew 1975)。早期攻撃型は、虫えいが形成される前に、虫えい形成者の卵や若齢幼虫に寄生するタイプであり、一般に内部寄生性で、寄

主幼虫が十分に成長するまで生かしたまま寄生する koinobiont (飼い殺し寄生) 型の捕食寄生者である。晩期攻撃型は、虫えいが完成した後、外部から長い産卵管を突き刺して内部の老齢幼虫に寄生するタイプであり、外部寄生性で寄主を麻酔あるいは殺傷した上で産卵する idiobiont (殺傷寄生) 型の捕食寄生者である (湯川ら 1981; Maeda ら 1982; Yukawa 1983)。

ハリオタマバエ族を寄主とする寄生蜂では、早期攻撃型としてヒメコバチ科やカタビロコバチ科などが、晩期攻撃型としてコマユバチ科やオナゴバチ科などが知られている (Tokuda 2012)。そして一般的に、壁が厚い虫えいほど晩期攻撃型による寄生を逃れやすいことが知られている (Tokuda 2012)。

4-3. 捕食者 (Predator)

虫えい形成性のタマバエは、一生の大半を虫えい内の閉鎖空間で過ごすこともあり、捕食者はほとんど知られていない。

ハリオタマバエ族の捕食者としては、ヒメアリ *Monomorium intrudens* F. Smith がシロダモタマバエの虫えいに穴をあけ、内部の幼虫を捕食することが知られており、本種の成虫の捕食者として数種のクモが報告されている (Yukawa 1983)。また、Hawkins & Goeden (1984) および Dixon ら (1998) は、カッコウムシ科の甲虫と捕食性タマバエである *Lestodiplosis* 属の一種を、ハリオタマバエ属の捕食者として報告している。

4-4. 同居者 (Inquiline)

タマバエ科の中には、自身では虫えいを形成せず、他者が形成した虫えいに「居候」する者も知られている。これらは同居者と呼ばれる。同居者は、直接形成者を摂食することはないが、副次的に形成者の死亡要因となることもある (Osgood & Gagné 1978; Roskam 1979)。ハリオタマバエ族の虫えいの同居者としては、*Trotteria* 属タマバエなどが知られている

(Gagné 1989, 1994)。

4-5. えい食者 (Cecidophage)

上述のように虫えいは栄養的に優れた組織であるため、一般的な植食者にとっても魅力的な資源である。えい食者は、虫えい組織のみを摂食する絶対的えい食者と、虫えい以外の植物組織も摂食する随意的えい食者の2つに分けられる。

なお、Mani (1964) は、虫えい形成性の祖先からえい食性を進化させてきた者を inquiline と呼ぶのに対し、非虫えい形成性の祖先からえい食性を進化させてきた者を cecidophage と定義し、両者を区別した。本稿ではこの定義に従って区分しているが、研究者によっては両者を区別せず、単に inquiline とする場合もあるので注意が必要である。

ハリオタマバエ族の虫えいでは、ハマキガ科やゾウムシ科、ハネオレバエ科などのえい食者が知られているが、その詳細に関しては杉浦・山崎 (2012) ですでに解説されているため、本稿では割愛する。

4-6. 跡地利用者 (Successor)

虫えい形成者が使い終わった後の虫えいを利用する者は跡地利用者と呼ばれる。*Lasioptera* (ウロコタマバエ) 属のタマバエは、一般的には虫えい形成性であり、糸状菌と共生 (後述) しているが、Yukawa & Haitsuka (1994) はヤドカリタマバエ *Lasioptera yadokariae* Yukawa & Haitsuka の跡地利用性について報告した。

本種は自身では虫えいを形成せず、生息場所としてシロダモタマバエなど3種のタマバエが形成した虫えいの跡地を利用する。雌成虫は、虫えい形成者が脱出した後の虫えいに共生糸状菌と共に卵を産みつけ、幼虫は菌糸を摂食して発育する。シロダモタマバエに加え、その晩期攻撃型寄生蜂であるコマユバチ科のシロダモタマバエコマユバチ *Bracon tamabae* Maetô が羽化した後の虫えいも利用可能である。しかしな

がら、シロダモタマバエの早期攻撃型寄生蜂 *Gastrancistrus* sp. (コガネコバチ科) は羽化時期が遅いため、同種が寄生したシロダモタマバエの虫えいはあまり利用することができない。

シロダモタマバエコマユバチが高い割合で寄生している場合、その年は多数の虫えいを利用できるが、その翌年はシロダモタマバエの個体数が減少するため利用可能な虫えいの数が少なくなる (Yukawa ら 2006)。このように、跡地利用者の生息場所は、タマバエの個体群動態やその捕食寄生者群集の影響も受ける。

また、筆者は 2002 年に、沖縄本島でヤブニッケイエダタマバエ *Bruggmanniella cinnamomi* Tokuda & Yukawa によりクスノキ科のヤブニッケイ *Cinnamomum tenuifolium* (Makino) Sugim. ex H. Hara の枝に形成された虫えいの跡を、アカヒラズオオアリ *Camponotus shohki* Terayama が巣として利用している事例を観察したことがある (Tokuda 2012)。

4-7. 植物 - 虫えい形成者 - 捕食寄生者の三者系

植食性昆虫の個体群において、植物からの影響(ボトムアップ効果)と、天敵からの影響(トップダウン効果)のどちらが密度制御のカギとなる役割を果たしているかは、個体群生態学における主要な研究課題の 1 つである。

Stiling & Rossi (1997) および Moon & Stiling (2002a, b) は、寄主植物の栄養状態や天敵からの圧力を操作した実験系により、前述の *A. borrichiae* の個体群を対象に、植物と天敵による影響の相対的な重要性について検討した。その結果、タマバエ密度は寄主植物の栄養状態が良い方が高かったが、天敵の圧力を減らしても寄主植物の栄養状態が悪い処理区ではタマバエ密度が増加しなかったことなどから、ボトムアップ効果の方が本種個体群の密度制御に重要であると結論づけた。

4-8. 外部共生糸状菌

前述のウロコタマバエ属と同様に、ハリオタマバエ族も糸状菌と共生関係にあり、虫えい内には糸状菌の菌糸が発達することが知られている (Yukawa & Rohfritsch 2005 ; Rohfritsch 2008)。

ハリオタマバエ族の雌成虫は羽化時には糸状菌の胞子を有していないが、産卵時には腹部第 7 節のポーチ上の構造内に胞子を持っており、卵とともに寄主組織内に産みつける (Borkent & Bissett 1985 ; Yukawa & Rohfritsch 2005)。成虫がどこでどのように共生糸状菌の胞子を獲得するかは未解明であるが、羽化から産卵までの間に、虫えい以外の場所から獲得しているものと考えられている (Kobune ら 2012)。共生糸状菌に関しては様々な報告があるが、植物病原性の *Botryosphaeria dothidea* (Moug. ex Fr.) Ces. & De Not. などが主要な菌として知られている (Adair ら 2009 ; Kobune ら 2012)。

5. おわりに

虫えいは植物組織から形成されているものの、その形状は形成者である昆虫により決定される。どのようにして形が決定されているのか、そのメカニズムは非常に興味深い (徳田 2013b)。それに加え、虫えい形成昆虫は野外での個体数の把握が他の昆虫に比べ容易であるため、野外での個体群生態学的な研究に非常に適した研究対象である (Yukawa & Rohfritsch 2005 ; 徳田 2013b, 2014)。

また、上述のように、成虫寿命が短い虫えい形成者では、成虫の出現時期と寄主植物のフェノロジーとの同時性が次世代を残す上で重要である。地球温暖化などの気候変動により、両者の同時性が成立しなくなる可能性も指摘されており (湯川 2010 ; 徳田・湯川 2010)、虫えい形成昆虫の分布や密度が今後どのように変化するか非常に興味深い。

こうした虫えい形成者自身の特徴に加え、本稿で述べたような虫えいや虫えい形成者をめぐ

る様々な生態的地位の生物との密接な関わりは、虫えい形成者が地域の生態系において占める地位の重要性を物語っており、陸上生態系における環境指標生物として潜在的に有効な分類群であることを示唆しているとも言えよう。

引用文献

- Adair, R. J., Burgess, T., Serdani, M., & Barber, P. 2009. Fungal associations in *Asphondylia* (Diptera : Cecidomyiidae) galls from Australia and South Africa : implications for biological control of invasive acacias. *Fungal Ecology* 2 : 121-134.
- Askew, R. R. 1975. The organization of chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts. In : Price PW (ed.) *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*, pp 130-153. Plenum Press, New York.
- Borkent, A., & Bissett. J. 1985. Gall midges (Diptera : Cecidomyiidae) are vectors for their fungal symbionts. *Symbiosis* 1 : 185-194.
- Craig, T.P., Price, P. W., & Itami J. K. 1986. Resource regulation by a stem-galling sawfly, on the arroyo willow. *Ecology* 67 : 419-425.
- Craig, T.P., Itami, J. K., & Price, P. W. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70 : 1691-1699.
- Dixon, K. A., Lerma, R. R., Craig, T. P., & Hughes, K. A. 1998. Gall morphology and community composition in *Asphondylia floccosa* (Cecidomyiidae) galls on *Atriplex polycarpa* (Chenopodiaceae). *Environmental Entomology* 27 : 592-599.
- Engelbrecht, L., Orban, U., & Hesse, W. 1969. Leaf-miner caterpillars and cytokinins in the "green islands" of autumn leaves. *Nature* 223 : 319-321.
- Elzen, G. W. 1983. Cytokinins and insect galls. *Comparative Biochemistry and Physiology* 76A : 17-19.
- Fernandes, G. W., Duarte, H., & Lüttge, U. 2003. Hypersensitivity of *Fagus sylvatica* L. against leaf galling insects. *Trees* 17 : 407-411.
- Fernandes, G. W., De Marco Júnior, P., & Schönrogge, K. 2008. Plant organ abscission and the green island effect caused by gallmidges (Cecidomyiidae) on tropical trees. *Arthropod-Plant Interaction* 2 : 93-99.
- Gagné, R. J. 1989. *The Plant-Feeding Gall Midges of North America*. 356 pp. Cornell University Press, Ithaca.
- Gagné, R. J. 1994. *The Gall Midges of the Neotropical Region*. 352 pp. Cornell University Press, Ithaca.
- Ganaha, T., Nohara, M., Sato, S., Uechi, N., Yamagishi K., Yamauchi, S., & Yukawa, J. 2007. Polymorphism of axillary bud galls induced by *Rhopalomyia longitubifex* (Diptera : Cecidomyiidae) on *Artemisia princeps* and *A. montana* (Asteraceae) in Japan and Korea, with designation of new synonyms. *Entomological Science* 10 : 157-169.
- Giron, D., Kaiser, W., Imbault, N., & Casas, J. 2007. Cytokinin-mediated leaf manipulation by a leafminer caterpillar. *Biology Letters* 3 : 340-343.
- Harris, M. O., Stuart, J. J., Mohan, M., Nair, S., Lamb, R. J., & Rohfritsch, O. 2003. Grasses and gall midges : plant defense and insect adaptation. *Annual Review of Entomology* 48 : 549-577.
- Hawkins, B. A., & Goeden, R. D. 1984. Organization of a parasitoid community associated with a complex of galls on *Atriplex* spp. in southern California. *Ecological Entomology* 9 : 271-292.
- Höglund, S., Larsson, S., & Wingsle, G. 2005. Both

- hypersensitive and non-hypersensitive responses are associated with resistance in *Salix viminalis* against the gall midge *Dasineura marginemtorquens*. *Journal of Experimental Botany* 56 : 3215–3222.
- Hori, K. 1992. Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. In : Shorthouse, J. D., & Rohfritsch, O. (eds.) *Biology of insect induced galls*, pp. 157–170. Oxford University Press, New York.
- Huang, M. Y., Lin, K. H., Yang, M. M., Chou, H. M., Yang, C. M., & Chang, Y. T. 2011. Chlorophyll fluorescence, spectral properties, and pigment composition of galls on leaves of *Machilus thunbergii*. *International Journal of Plant Science* 172 : 323–329.
- Huang, M. Y., Chou, H. M., Chang Y. D., & Yang, C. M. 2014a. The number of cecidomyiid insect galls affects the photosynthesis of *Machilus thunbergii* host leaves. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 17 : 151–154.
- Huang, M. Y., Huang, W. D., Chou, H. M., Lin, K. H., Chen, C. C., Chen, P. J., Chang, Y. T., & Yang, C. M. 2014b. Leaf-derived cecidomyiid galls are sinks in *Machilus thunbergii* (Lauraceae) leaves. *Physiologia Plantarum* (published online) doi : 10.1111/ppl.12186.
- Ikai, N., & Hijii, N. 2007. Manipulation of tannins in oaks by galling cynipids. *Journal of Forest Research* 12 : 316–319.
- Imai, K., & Ohsaki, N. 2006. Loss of integument in maturing fruits prevents gall induction by the midge, *Asphondylia aucubae* (Cecidomyiidae : Diptera). *Environmental Entomology* 35 : 1109–1114.
- Imai, K., & Ohsaki, N. 2009. A mechanical plant defense defines the opening of a phenological window for gall induction by *Asphondylia aucubae* (Cecidomyiidae : Diptera). *Environmental Entomology* 38 : 404–410.
- Kaiser, W., Huguet, E., Casas, J., Commin, C., & Giron, D. 2010. Plant green-island phenotype induced by leaf-miners is mediated by bacterial symbionts. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Science* 277 : 2311–2319.
- Kobune, S., Kajimura, H., Masuya, H., & Kubono, T. 2012. Symbiotic fungal flora in leaf galls induced by *Illiciomyia yukawai* (Diptera : Cecidomyiidae) and in its mycangia. *Microbial Ecology* 63 : 619–627.
- Koyama, Y., Yao, I., & Akimoto, S. 2004. Aphid galls accumulate high concentrations of amino acids : a support for the nutrition hypothesis for gall formation. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113 : 35–44.
- 神代瞬・徳田誠. 2013. ゴール形成機構解明のモデル実験系としてのイネ科作物とフタテンチビヨコバイ. *昆虫と自然* 48 (13) : 16–19.
- Lara, M. E. B., Garcia, M. C. G., Fatima, T., Ehneß, R., Lee, T. K., Proels, R., Tanner, W., & Roitsch, T. 2004. Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *Plant Cell* 16 : 1276–1287.
- Larson, K. C., & Whitham, T. G. 1991. Manipulation of food resources by a gall-forming aphid : the physiology of sink–source interactions. *Oecologia* 88 : 15–21.
- Larson, K. C., & Whitham, T. G. 1997. Competition between gall aphids and natural plant sinks : plant architecture affects resistance to galling. *Oecologia* 109 : 575–582.
- Maeda, N., Sato, S., & Yukawa, J. 1982. Polymodal emergence pattern of the machilus leaf gall midge, *Daphnephila machilicola* Yukawa (Diptera, Cecidomyiidae). *Kontyû* 50 : 44–50.
- Mani, M. S. 1964. *Ecology of plant galls*. 434 pp. Dr. W. Junk, The Hague.
- Mishima, M., & Yukawa, J. 2007. Dimorphism of

- leaf galls induced by *Pseudasphondylia neolit-seae* (Diptera : Cecidomyiidae) on *Neolitsea sericea* (Lauraceae) and their distributional patterns in Kyushu, Japan. Bulletin of the Kyushu University Museum 5 : 57-64.
- Moon, D. C., & Stiling, P. 2002a. The effects of salinity and nutrients on a tritrophic salt-marsh system. Ecology 83 : 2465-2476.
- Moon, D. C., & Stiling, P. 2002b. The influence of species identity and herbivore feeding mode on top-down and bottom-up effects in a salt marsh system. Oecologia 133 : 243-253.
- Nyman, T., & Julkunen-Tiitto, R. 2000. Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America 97 : 13184-13187.
- Ohsaki, N., & Yukawa, J. 1990. Gradual increase in the number of *Asphondylia aucubae* (Diptera : Cecidomyiidae) due to inversely density-dependent mortality processes. Ecological Research 5 : 173-183.
- Osgood, E. A., & Gagné, R. J. 1978. Biology and taxonomy of two gall midges (Diptera : Cecidomyiidae) found in galls on balsam fir needles with description of a new species of *Paradiplosis*. Annals of the Entomological Society of America 71 : 85-91.
- Price, P.W., Fernandes, G. W., & Waring, G. L. 1987. Adaptive nature of insect galls. Environmental Entomology 16 : 15-24.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. Oikos 62 : 244-251.
- Price, P.W., Andrade, I., Pires, C., Sujii, E., Vieira, E. M. 1995. Gradient analysis using plant modular structure : pattern in plant architecture and insect herbivore utilization. Environmental Entomology 24 : 497-505.
- Rohfritsch, O. 2008. Plants, gall midges, and fungi : a three-component system. Entomologia Experimentalis et Applicata 128 : 208-216.
- Roskam, J. C. 1979. Biosystematics of insects living in female birch catkins. II. Inquiline and predaceous gall midges belonging to various genera. Netherlands Journal of Zoology 29 : 283-351.
- Rossi, A. M., & Stiling, P. 1995. Intraspecific variation in growth rate, size, and parasitism of galls induced by *Asphondylia borrichiae* (Diptera : Cecidomyiidae) on three host species. Annals of the Entomological Society of America 88 : 39-44.
- Santos, J. C., Silveira, F. A. O., Pereira, E. C., & Fernandes, G. W. 2010. Pattern of attack of a galling insect reveals an unexpected preference-performance linkage on medium-sized resources. Revista Brasileira de Entomologia 54 : 96-103.
- Stiling, P., & Moon, D. C. 2005. Quality or quantity : the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. Oecologia 142 : 413-420.
- Stiling, P., & Rossi, A. M. 1997. Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. Ecology 78 : 1602-1606.
- Stone, G. N., & Schönrogge. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. Trends in Ecology and Evolution 18 : 512-522.
- 杉浦真治・山崎一夫. 2012. 虫えいをめぐる昆虫群集. 種生物学会 (編), 種間関係の生物学共生・寄生・捕食の新しい姿. pp. 101-120. 文一総合出版, 東京.
- 鈴木義人. 2013. ヤナギのゴール形成ハバチにおける植物ホルモン合成. 昆虫と自然 48 (13) : 8-11.
- 巢瀬司. 1981. 伊豆諸島の生物地理に関する一考察とタマバエに関する覚え書き. Panmixia 4 : 8-12.

- The Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161 : 105–121.
- 徳田誠. 2011. 植食性昆虫による植物の生理的改変. *植物の生長調節* 46 : 137–141.
- Tokuda, M. 2012. Biology of *Asphondyliini* (Diptera : Cecidomyiidae). *Entomological Science* 15 : 361–383.
- 徳田誠. 2013a. 虫こぶ・虫えい — 昆虫がつくる植物の奇形 —. *農業および園芸* 88 : 635–646.
- 徳田誠. 2013b. 研究対象としてのゴール形成昆虫の魅力. *昆虫と自然* 48 (13) : 2–3.
- 徳田誠. 2014. 伊豆諸島の虫えい形成タマバエ相. *昆虫と自然* 49 (3) : 26–29.
- Tokuda, M., Jikumar, Y., Matsukura, K., Takebayashi, Y., Kumashiro, S., Matsumura, M., & Kamiya, Y. 2013. Phytohormones related to host plant manipulation by gall-inducing leafhopper. *PLoS ONE* 8 : e62350.
- Tokuda, M., Maryana, N., & Yukawa, J. 2001. Leaf-rolling site preference by *Cycnotrachelus roelofsi* (Coleoptera : Attelabidae). *Entomological Science* 4 : 229–237.
- 徳田誠・湯川淳一. 2010. 樹冠から下枝へ, 生活舞台の移動. 桐谷圭治・湯川淳一 (編), *地球温暖化と昆虫*. pp. 140–150. 全国農村教育協会, 東京.
- Tokuda, M., & Yukawa, J. 2005. Two new and three known Japanese species of the genus *Pseudasphondylia* Monzen (Diptera : Cecidomyiidae : Asphondyliini) with notes on their life history strategies. *Annals of the Entomological Society of America* 98 : 259–272.
- Yamaguchi, H., Tanaka, H., Hasegawa, M., Tokuda, M., Asami, T., & Suzuki, Y. 2012. Phytohormones and willow gall induction by a gall-inducing sawfly. *New Phytologist* 196 : 586–595.
- Yamazoe, S., Hasegawa, K., Ito, J., Mikami, Y., & Shigemori, H. 2007a. Hederyne A, a new antimicrobial polyacetylene from galls of *Hedera rhombea* Bean. *Journal of Asian Natural Products Research* 9 : 537–540.
- Yamazoe, S., Hasegawa, K., & Shigemori, H. 2006a. Structure-activity relationship of acetylenes from galls of *Hedera rhombea* as plant growth inhibitors. *Zeitschrift fur Naturforschung C Biosciences* 61 : 536–540.
- Yamazoe, S., Hasegawa, K., & Shigemori, H. 2007b. Growth inhibitory indole acetic acid polyacetylenic ester from Japanese ivy (*Hedera rhombea* Bean). *Phytochemistry* 68 : 1706–1711.
- Yamazoe, S., Hasegawa, K., Suenaga, K., & Shigemori, H. 2006b. Growth inhibitory polyacetylenes from galls of *Hedera rhombea* Bean. *Natural Product Communications* 1 : 87–94.
- Yukawa, J. 1983. Arthropod community centred upon the neolitsea leaf gall midge, *Pseudasphondylia neolitseae* Yukawa (Diptera, Cecidomyiidae) and its host plant, *Neolitsea sericea* (Blume) Koidz. (Lauraceae). *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University* 19 : 89–96.
- Yukawa, J. 2000. Synchronization of galls with host plant phenology. *Population Ecology* 42 : 105–113.
- 湯川淳一. 2010. 昆虫と寄主植物のフェノロジーとの同時性. 桐谷圭治・湯川淳一 (編), *地球温暖化と昆虫*. pp. 121–139. 全国農村教育協会, 東京.
- Yukawa, J., & Akimoto, K. 2006. Influence of synchronization between adult emergence and host plant phenology on the population density of *Pseudasphondylia neolitseae* (Dip-

- tera : Cecidomyiidae) inducing leaf galls on *Neolitsea sericea* (Lauraceae). *Population Ecology* 48 : 13-21.
- Yukawa, J., & Haitzuka, S. 1994. A new cecidomyiid successor (Diptera) inhabiting empty midge galls. *Japanese Journal of Entomology* 62 : 709-718.
- Yukawa, J., Haitzuka, S., Miyaji, K., & Kamikado, T. 2006. Influence of the population dynamics of a gall-inducing cecidomyiid and parasitoids on the abundance of a successor, *Lasioptera yadokariae* (Diptera : Cecidomyiidae). In : Ozaki, K., Yukawa, J., Ohgushi, T., & Price, P. W. (eds.) *Ecology and Evolution of Galling Arthropods and Their Associates*, pp. 241-249. Springer-Verlag, Tokyo.
- 湯川淳一・榊田長. 1996. 日本原色虫えい図鑑. 826pp. 全国農村教育協会, 東京.
- 湯川淳一・大迫壯一・池長裕史. 1981. ダイズサヤタマバエを含む日本産 *Asphondylia* 属タマバエ類 (双翅目: タマバエ科) の寄生者複合体. *九州病害虫研究会報* 27 : 113-115.
- Yukawa, J., & Rohfritsch, O. 2005. Biology and ecology of gall-inducing Cecidomyiidae (Diptera : Cecidomyiidae). In : Raman, A., Schaefer, C. W., Withers, T. M. (eds.) *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-inducing Arthropods*, pp. 273-304. Science Publishers, Inc., Enfield.