

害虫種を含むヤガ類（昆虫綱チョウ目）の  
分類・生態学的研究とその応用

2019年

綿引 大祐

# 目 次

第1章 緒言	1
第2章 果樹害虫ヤガ類を中心とした分類・生態学的研究	4
2-1 果樹等共通の害虫 I: ハスモンヨトウとその近縁種	5
2-2 果樹等共通の害虫 II: ノコバヨトウとその近縁種	20
2-2-1 <i>Tiracola rufimargo</i> グループの分類学的研究	21
2-2-2 <i>Tiracola plagiata</i> グループの分類学的研究	41
2-3 カキノキ科の害虫: ムーアキシタクチバとその近縁種	67
2-4 フトモモ科の害虫: ネグロフサヤガとその近縁種	89
2-5 農・園芸作物の害虫: ベニモンアオリングとその近縁種	130
2-5-1 ベニモンアオリングの生態学的研究	131
2-5-2 ベニモンアオリングとオオベニモンアオリングの分類学的研究	140
第3章 総合考察 (応用研究: 害虫化に関わる主要因子の探索)	157
謝辞	175
Summary	176

# 第 1 章

## 緒言

ヤガ上科は、チョウ目中最大の一群で、全世界で 70,000 種以上を含むグループである（上田・吉松，2011）。そのため本グループの高次分類体系は今なお混沌とした状況にあり，近年の分子分類学的研究によると，ヒトリガ類，ドクガ類，トモエガ類では，科・亜科レベルにおいてその扱いが安定しない状況となっているほか（Zahiri *et al.*, 2013 ; Wang *et al.*, 2015），本論文で研究対象としたフサヤガ科も，近年亜科から科への昇格が提唱されたばかりである（Zahili *et al.*, 2011）。また日本国内だけで，最近数年間に限っても日本初記録種や新種が多数報告されていることからわかるように（枝・岸田，2015 ; 藤平，2016 ; 四方ほか，2017 ; 岸田，2018 等），種レベルでの分類学的研究にも未だ多くの課題が残されている状況にある。さらに本グループは成虫に比べて幼虫の分類学的研究が大変遅れており，農業の現場において害虫種を確実に識別し，防除につながるためにも，害虫種を中心とした（若齢期を含む）幼生期の解明が望まれている。幼生期の形態や生態情報は，高次系統分類でもその有用性が示唆されているため（Kristensen, 1999 ; Miller, 1991 等），それらの研究は分類学全体の進展にも大きく寄与すると考えられる。

またヤガ上科はチョウ目の中でも特に害虫種が多いグループで，日本のチョウ目害虫 885 種（日本応用動物昆虫学会，2006）のうち，ヤガ上科の主要なグループのヤガ科だけでも，その割合は約 21 %（186 種）を占める計算となる。これらにはハスモンヨトウ *Spodoptera litura* (Fabricius) やオオタバコガ *Helicoverpa armigera* (Hübner) ，イラクサギンウワバ *Trichoplusia ni* (Hübner) といった近年顕著に害虫化した種も含まれており，その対策が急がれている。なおこれらが害虫化した背景には，気候変動による昆虫相の変遷（井上，2016）や，栽培法の変遷（吉松・仲田，2003），新規作物の導入（加藤，1953）といった様々な外的要因が複合的に関わっているとされる。世界的に見てもヤガ上科は多数の害虫種を含んでおり，近年は自力で飛来・侵入する長距離移動性害虫が世界各地で問題となっている（吉松ほか，2011 ; Goergen *et al.*, 2016 ; Shylesha *et al.*, 2018 等）。

こうした侵入害虫の発生リスクを作物別に考えた場合，果樹栽培では，「凍結解凍覚醒法」（一般財団法人 ASCO）をはじめとした栽培技術の目覚ましい発展



により、近い将来日本における果樹栽培地が劇的に拡大・変化する可能性があるため、今後これら侵入害虫の発生リスクが高まることが想定される。さらに果樹は害虫相の変遷が激しい作物であるため（宮原ほか，1970），侵入害虫対策が急務といえる。なお，こうした侵入害虫に対して，日本ではこれまでにいくつかのリスク分析の開発が行われてきたが，現手法は輸入農作物に随伴する害虫にのみ有効であるため，上記のように自力で飛来・侵入するような害虫種にも対応可能な，新たなリスク分析の開発が求められている（佐々木ら，2015）。

そこで本研究では，まずヤガ類の中で外見による識別が困難な果樹害虫を含むいくつかの分類群を対象とし，それぞれの成虫と幼生期の分子・形態分類学的研究ならびに生態学的研究を行った（第2章）。なお，ここでは参考までに農・園芸作物の害虫も一部含めて研究を行った。次にこれら第2章で得られた成果と，各種が持つ食性・分布・害虫としての発生状況といった既知情報を比較検討し，害虫化に関わる主要因子の探索を行った（第3章）。これら主要因子は，あらゆる害虫種で比較検討を行うことによって，前述のようなリスク分析における害虫の評価基準にできる可能性があり，本研究ではこうした知見の探索と蓄積を通して，新たなリスク分析の開発へ貢献できるか試行を行った。

本論文では，動物命名法国際審議会（1999）の条8.2および8.3に則り，すべての命名法的行為を棄権する。これに伴い，本研究で得られた *Targalla* 属および *Tiracola* 属の種名不確定種は，それぞれ“sp. 1, 2, 3...”として扱った。

## 第2章

# 果樹害虫ヤガ類を中心とした 分類・生態学的研究

## 2-1 果樹等共通の害虫 I：ハスモンヨトウとその近縁種

### 日本産ハスモンヨトウ属の種の識別法開発と 2010 年から 2013 年に南西諸島で害虫化した アフリカシロナヨトウの侵入経路の推定

#### 緒言

ハスモンヨトウ *Spodoptera litura* (Fabricius) を含む *Spodoptera* 属は世界で 30 種が知られ (Pogue, 2002) , 熱帯から亜熱帯を中心に広く分布し, 一部は温帯にも進出している. 本属に含まれる種の多くは, 野菜, 穀物, 牧草, 果樹等を加害する農業上重要な害虫であり, 日本から知られている 8 種のうち, ハスモンヨトウ, シロイチモジヨトウ *S. exigua* (Hübner), スジキリヨトウ *S. depravata* (Butler), シロナヨトウ *S. mauritia* (Boisduval), クシナシスジキリヨトウ *S. ciliium* Guenée, アフリカシロナヨトウ *S. exempta* (Walker) の 6 種が日本では農業害虫として知られる (日本応用動物昆虫学会, 2006; 廣森ほか, 2003; 吉松ほか, 2011) . そのうちハスモンヨトウは, ハウス栽培の普及に伴い 1950年代より様々な農作物で害虫化したとされる種である (内藤ほか, 1971 ; 梅谷・岡田, 2003) .

熱帯から亜熱帯を中心に分布する害虫が多く, アメリカ大陸に産する同属の *S. frugiperda* (J. E. Smith) がアフリカ大陸やインド地方に侵入, 大発生し, 現在大きな問題となっているほか (Goergen *et al.*, 2016; Shylesha *et al.*, 2018) , 日本本土においても以下の 2 種の害虫化が近年報告されている. すなわち, クシナシスジキリヨトウは元来台湾やアフリカにおいて芝草の害虫として知られていたが, 1999 年頃より静岡県ゴルフ場の芝草において甚大な食害被害を引き起こした (廣森ほか, 2003) . アフリカシロナヨトウは 2010 年に日本において初めて害虫化が確認された種で, 同年 7 月から 11 月にかけて沖縄県多良間島と西表島, 鹿児島県喜界島と奄美大島のイネ科牧草地やサトウキビ圃場において, 多発生および食害が確認された (上里ほか, 2011 ; 吉松, 2011 ; 吉松ほか, 2011) . アフリカシロナヨトウは英名を African armyworm と言い, アフリカ, アジアの熱帯地域, オーストラリア, ハワイを含む島嶼に分布する. イネ科, カヤツリグサ科, マメ

科などを食害する害虫として知られ、アフリカでは著名な害虫である。日本においては 2010 年に多発生した後、2011 年には発生が確認されなかったものの、本種による被害が沖縄県で確認された 2010 年 8 月とほぼ同時期に、鹿児島県本土の薩摩郡紫尾山（しびさん、標高 1,067 m）で 2 個体が得られているほか（福田，2012），2012 年から 2013 年にかけて沖縄県と鹿児島県の離島で再び発生が確認された。本種は前述のツマジロクサヨトウと同様に長距離移動性を持つため、今後も引き続き発生には注意を要する。

発生予察調査等で用いられるフェロモントラップでは、対象外昆虫の混入がしばしば起こるが（「フェロモン剤利用ガイド」編集委員会編，2000），沖縄県病害虫防除技術センター，ならびに鹿児島県農業開発総合センターがアフリカシロナヨトウの多発生当初より行ってきた，アフリカシロナヨトウ用合成性フェロモントラップによる発生調査でも，得られた個体を解剖，同定した結果，本属の複数種が得られていたことが判明した。本属は類似した種が多く，特にフェロモントラップで用いる粘着板に付着した個体は，鱗粉等が脱落・変色し，外部表徴等による同定が困難になる。そのため，フェロモントラップに複数種が混じって捕獲される可能性がある場合は，確実な同定方法が必要となる。

そこで，今後のフェロモントラップを用いた発生調査等の参考となるよう，主に雄交尾器形態を用いた日本産 *Spodoptera* 属の簡易識別法の開発を行った。さらに，フェロモントラップでは多数の個体をより効率的に同定する手法が必要となることから，ミトコンドリア DNA（COI）バーコード領域を用いた標準的な DNA バーコーディングによる簡易識別の有用性についても並行して検討した。さらに，2010 年，2012 年および 2013 年に日本国内で多発生が確認されたアフリカシロナヨトウに着目し，日本を含むアジア・オセアニアのハプロタイプの情報と，Graham and Wilson（2013）により報告されたアフリカ産のハプロタイプの情報を用いて，ハプロタイプネットワークを作成し，南西諸島における本種の侵入経路の推定を行った。

## 材料および方法

### 1. 形態分類学的研究

#### 合成性フェロモントラップにより得られた個体の同定

アフリカシロナヨトウの多発生が日本において初めて確認された 2010 年より沖縄県と鹿児島県の南西諸島各地において、合成性フェロモントラップによる発生調査を、沖縄県病害虫防除技術センターおよび鹿児島県農業開発総合センターが中心になり実施した。沖縄県で多発生した個体群の性フェロモン成分の組成は既に同定されているが (Wakamura *et al.*, 2011), 2010 年の多発生時にはまだ同定されていなかったため、性フェロモンはケニヤで同定された性フェロモン成分の組成 (Cork, 1989) を元に京都学園大学の若村定男教授が作製したものを使用し、トラップは粘着型トラップ (SE トラップ: サンケイ化学社製) を使用した。これらのフェロモントラップで得られた個体は、捕獲虫の周辺を粘着板ごと切り抜いて個体毎にヘキサソールに浸漬し、10 分程度浸漬した後に、ろ紙上でドラフトチャンバーを用いて風乾させた。その上で、以下の雄交尾器による検索表の作成に向け、雄 56 個体の解剖と同定を行った。なお、用いた標本はすべて国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構 農業環境変動研究センター (以下、農業環境変動研究センター) が保管している。

#### 雄交尾器による日本産 *Spodoptera* 属の検索表

日本産 *Spodoptera* 属の全 8 種について、主に雄交尾器による検索表を作成した。なお、本研究ではフェロモントラップを前提としているため、汚損した個体の同定にも対応できるよう、交尾器を含む雄成虫の外部形態のみを取り上げた。成虫の画像、および標本の観察と検索表中の図の画像は農業環境変動研究センター所蔵の杉繁郎コレクションと、上述の 2010 年に南西諸島で合成性フェロモントラップを用いて採集された個体を用いた。

## 2. 分子分類学的研究

### サンプルの収集

日本で害虫として報告されている 6 種を扱った. そのうちアフリカシロナヨトウは, 2010 年から 2012 年に沖縄県病害虫防除技術センターの合成性フェロモントラップによる発生調査で得られた個体と, 鹿児島県の離島で 2013 年に野外で採集された幼虫と蛹より羽化した個体を用いた. クシナシスジキリヨトウ, シロナヨトウ, ハスモンヨトウの 3 種は 2010 年に沖縄県病害虫防除技術センターの合成性フェロモントラップによる発生調査で得られた個体を用い, シロイチモジヨトウは 2011 年に鹿児島県農業開発総合センターのシロイチモジヨトウ用の合成性フェロモントラップで得られた個体を供試虫として用いた. スジキリヨトウは 2011 年に埼玉県ふじみ野市の街灯で得られた個体を用いた. 外群として用いたアワヨトウ *Mythimna separata* (Walker) は 2010 年に沖縄県で採集されたものを, スモモヒメシンクイ *Grapholita dimorpha* Komai は山形県で 2011 年 8 月に幼虫ごと被害果を採集し, 飼育羽化させた個体を用いた. シロイチモジヨトウ, アワヨトウ, スモモヒメシンクイは乾燥標本を使用し, その他の種は冷凍保存されていたものを使用した. これらの用いた標本はすべて農業環境変動研究センターが保管している他, 得られた塩基配列は, 詳細なラベルデータ (採集日・採集地等) と併せて国際塩基配列データベースの GenBank に登録した (Table 1). また今回の実験においてアフリカシロナヨトウの種内変異も比較したが, そこでは上記の個体に加えて, DDBJ/EMBL/GenBank に登録されているタンザニア産のハプロタイプ (JQ315120, JQ315122, JQ315125–JQ315131, JQ315136), およびガボン産のハプロタイプ (HM893111) を用いた.

### DNA の抽出, 増幅, 塩基配列解析

DNA の抽出には, 左右いずれかの脚 1–3 本を使用し, DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) を用いて, 抽出キットのプロトコルに従い行った. DNA バーコード領域の増幅には LCO1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) と HCO2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (各3.2μl), GoTaq<sup>®</sup> Hot Start

Green Master Mix (20 $\mu$ l) (プロメガ) を用い、各々の反応液を PCR チューブに入れ、サーマルサイクラー TaKaRa PCR Thermal Cycler Dice<sup>®</sup> (タカラバイオ) により反応させた。94.0 $^{\circ}$ Cで 5 分反応させた後に 94.0 $^{\circ}$ Cで 30 秒, 47 $^{\circ}$ Cで 30 秒, 72 $^{\circ}$ Cで 1 分の反応を 35 サイクル行い、最後に 72 $^{\circ}$ Cで 5 分間反応させた。塩基配列の解析はタカラバイオ株式会社ドラゴンジェネミクスセンターにてプレート単位塩基配列解析を依頼し、Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (ライフテクノロジーズジャパン社)、および BigDye Terminator v3.1 Cycle sequencing kit (Applied Biosystems) を用いて行われた。得られた塩基配列データのアライメントは ATGC (Ver. 6) sequence assembly software (GENETYX) を用いて行った。MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011) を使用し、塩基配列から近隣結合法 (neighbor-joining method : NJ) を用いて分岐図を作成した。また、塩基置換率の算出には DnaSP (Ver. 5) (Rozas and Librado, 2009) を用い、ハプロタイプネットワークの作成には TCS ver. 1.21 (Clement *et al.*, 2000) を用いた。

## 結果および考察

### 1. 形態分類学的研究

合成性フェロモントラップにより得られた個体の同定

沖縄県病害虫防除技術センターが 2010 年 10 月および 11 月に行ったアフリカシロナヨトウ用の合成性フェロモントラップを用いた発生調査において得られた個体のうち 56 個体を解剖、同定した結果、約 7 割はアフリカシロナヨトウであったが、同属のクシナシスジキリヨトウ、ハスモンヨトウ、シロナヨトウおよび他属のヒメホシミミヨトウ *Platysenta selva* (Walker) が混じって得られていた

(Table 2)。また鹿児島県農業開発総合センターの設置した同成分組成のフェロモントラップで誘殺された *Spodoptera* 属を解剖、同定した結果、同属のシロイチモジヨトウが誘殺されており、アフリカシロナヨトウ用の合成性フェロモントラップでは、アフリカシロナヨトウの他に同属の 4 種が得られたことになる。

雄交尾器による日本産 *Spodoptera* 属の検索表

Pogue (2002) を参考に日本産 *Spodoptera* 属の全 8 種の検索表を作成した。各部の名称 (Fig. 1) も主にそれに従った。また、アカマダラヨトウは前翅の斑紋により明瞭に識別できるため、アカマダラヨトウのみ交尾器ではなく前翅の斑紋を用いた。さらにより簡易な利用のため、図解検索表も作成した (Fig. 2)。

— 検索表 —

- 1 前翅はクリーム色の地色に赤い斑紋がある・・・アカマダラヨトウ *S. picta*
- 前翅は薄茶色から黒褐色，もしくは灰褐色で，赤い斑紋はない・・・2
- 2 膜質の anellifer が valva の外縁で cucullus と valvula を隔てない  
.....シロイチモジヨトウ *S. exigua*
- 膜質の anellifer が外縁まで達し cucullus と valvula を隔てる・・・3
- 3 中央構造物 (ampulla + clasper proper) の 2 つの突起が valva 背方の  
縁を超えて突出する.....クシナシスジキリヨトウ *S. cilium*
- 中央構造物 (ampulla + clasper proper) の突起は valva 背方の縁を  
こえて突出しない.....4
- 4 Valvula と sacculus の腹方の縁が交わる角度は深い.....  
.....ハスモンヨトウ *S. litura*
- Valvula と sacculus の腹方の縁が交わる角度は浅い.....5
- 5 Cucullus は幅狭く，中央構造物は太い.....6
- Cucullus は幅広く，中央構造物は細長い.....7
- 6 中央構造物 (ampulla + clasper proper) の突起の末端は背方へ向かって尖  
る.....クシヒゲスジキリヨトウ *S. pecten*
- 中央構造物 (ampulla + clasper proper) の突起は決して背方へ向かって尖  
ることはない.....スジキリヨトウ *S. depravata*
- 7 Uncusは後半部で太くなる.....シロナヨトウ *S. mauritia*
- Uncus は一様に細い.....アフリカシロナヨトウ *S. exempta*



## 2. 分子分類学的研究

スズメガ上科, シャクガ上科, ヤガ上科の 3 上科を代表させて算出したチョウ目の同属内の種間におけるミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域の塩基置換率は, その平均値がおよそ 6.8 %である (Hebert *et al.*, 2003). 今回の研究において取り上げた日本産 *Spodoptera* 属内の 6 種における塩基置換率は, 平均値が 5.6 %であり, 先の Hebert *et al.* (2003) より低い数値を示した. また, 最も高い塩基置換率を示したシロイチモジヨトウとシロナヨトウ (8.4%) を除いた 4 種の平均値は 4.3 %であり, 日本産 *Spodoptera* 属の種間におけるミトコンドリア DNA (COI) の塩基置換率はチョウ目内では比較的小さい差異であると考えられる. しかしながら, 本研究において作成した日本産 *Spodoptera* 属のうち害虫として知られる 6 種を用いた近隣結合樹 (Fig. 3) からは, 6 種全てが種毎にクレードを形成し, 標準的な DNA バーコーディングに基づく同定が可能であることが示された. 本研究で扱った *Spodoptera* 属の種とは異なる種を多数含むフロリダ産の *Spodoptera* 属を用いたミトコンドリア DNA (COI) 領域に基づく研究 (Nagoshi *et al.*, 2010) では, フロリダ産の *Spodoptera* 属の各々の種においても同様にミトコンドリア DNA (COI) バーコーディングによる識別が可能であることが示されている. なおチョウ目の場合, 卵や幼虫, 蛹のステージにおける同定は困難であることが多く, それらが得られた場合は, 現状では飼育羽化させた成虫を用いて同定を行うことが多いが, 今回行った分子実験により標準的な DNA バーコーディングを用いた同定が可能であることが分かり, 日本で害虫として知られている *Spodoptera* 属 6 種においては, 卵, 幼虫, 蛹, 成虫の全てのステージにおける同定が可能であることが示された. 今後, 特に発生の初期段階での調査においては, 実際に作物を加害中の幼虫などを飼育することなく, 直接用いて同定することも可能になった訳で, DNA バーコーディングを用いた同定方法は, フェロモントラップを利用せずとも, より迅速かつ効率的な対応を行うことに貢献すると考えられる. そのほか, Nagoshi *et al.* (2010) および Hebert *et al.* (2010) のミトコンドリア DNA (COI) を用いた研

究においてシロイチモジヨトウが他の *Spodoptera* 属のクレードと姉妹群の関係にあることが示されているが、本研究結果においても同様の結果を示し (Fig. 3), これらの研究を支持する結果となった。なおこの結果は、形態情報に基づく Pogue (2002) の見解においても支持されている。

次に、これまで GenBank にミトコンドリア DNA (COI) の塩基配列が登録されているアフリカ大陸 (タンザニアとガボン) のアフリカシロナヨトウの個体群の塩基配列と、今回南西諸島において得られた個体群の塩基配列を比較・解析し、ハプロタイプネットワークを作成した (Fig. 4)。その結果、遺伝的多様性の高いアフリカの個体群に対し、2010 年、2012 年および 2013 年に発生した日本産の個体群は、供試した全 80 個体中に 3 つのハプロタイプが確認されたのみで、遺伝的均一性が高いことが示された。また、アフリカと日本間において塩基配列が一致するハプロタイプは存在しなかった。GenBank に登録されていたパプアニューギニア産 3 個体とオーストラリア産 3 個体のハプロタイプは、5 個体が日本産の最も頻度の高いハプロタイプ (Asia-Oceania 1) に一致し、残りのオーストラリア産 1 個体も日本産の 2 番目に個体数が多かったハプロタイプ (Asia-Oceania 2) と一致した。そのため、これらのハプロタイプは東南アジアからニューギニア、オーストラリアにかけて広く分布している可能性が示され、さらに本種は移動分散能力の高い種であることが示されていることから (Brown and Swaine, 1966), 2010 年、2012 年および 2013 年に南西諸島で発生した個体群は、アフリカからではなく、これらの地域から侵入した可能性があることが分かった。ただし東南アジア各地の標本を用いた遺伝子解析はまだ行われていないため、現時点では、これら日本で発生した個体群が、東南アジア、ニューギニア、オーストラリア等のどの地域から飛来・侵入してきたかを確定することはできない。2010 年以前より南西諸島に生息、定着していた可能性もある他、分子分類学的研究からいくつかの隠蔽種やシノニムの存在も示唆されているため (Dumas *et al.*, 2015)。今後の東南アジアを中心とした地域における本種の網羅的な遺伝子解析が望まれる。

## 引用文献

- Brown, E. S. and G. Swaine, 1966. New evidence on the migration of moths of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research* **56**: 671–684.
- Clement, M., D. Posada and K. A. Crandall, 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* **9**: 1657–1659.
- Cork, A., J. Murlis and T. Megenasa, 1989. Identification and field testing of additional components of female sex pheromone of African armyworm, *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Chemical Ecology* **15**: 1349–1364.
- Dumas, P., J. Barbut, B. L. Ru, J. F. Silvain, A. L. Clamens, E. d'Alençon and G. J. Kergoat, 2015. Phylogenetic molecular species delimitations unravel potential new species in the pest genus *Spodoptera* Guenée, 1852 (Lepidoptera, Noctuidae). *PLoS ONE* **10**: e0122407.
- 福田輝彦, 2012. アフリカシロナヨトウ (ヤガ科) 紫尾山にも飛来. *Satsuma* **62**: 164.
- Goergen, G., P. L. Kumar, S. B. Sankung, A. Togola and M. Tamò, 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa. *PLoS ONE* **11**: e0165632.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball and J. R. DeWaard, 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (270): 313–321.
- Hebert, P. D. N., J. R. De Waard and J. F. Landry, 2010. DNA barcodes for 1/1000 of animal kingdom. *Biological Letters* **6**: 359–362.
- 廣森 創・合田光太郎・吉松慎一・廿日出正美, 2003. 芝草地に発生するクシナシスジキリヨトウの形態および生態学的特徴に関する研究. *芝草研究* **31**: 128–131.

- Nagoshi R. N., J. Brambila and R. L. Meagher, 2010. Use of DNA barcodes to identify invasive armyworm *Spodoptera* species in Florida. *Journal of Insect Science* **11**: 1–11.
- 内藤 篤・服部伊楚子・五十嵐良造, 1971. わが国のハスモンヨトウの分布と発生. 植物防疫 **25**: 475–479.
- 日本応用動物昆虫学会, 2006. 農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版: 387 pp. 日本植物防疫協会, 東京.
- 「フェロモン剤利用ガイド」編集委員会, 2000. フェロモン剤利用ガイド: 111 pp. 社団法人日本植物防疫協会, 東京.
- Pogue, M. G., 2002. A world revision of the genus *Spodoptera* Guenée (Lepidoptera: Noctuidae). *Memoirs of the American Entomological Society* **43**: 1–202.
- Rozas, J. and P. Librado, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**: 1451–1452.
- Shylesha, A. N., S. K. Jalali, A. Gupta, R. Varshney, T. Venkatesan, P. Shetty, R. Ojha, P. C. Ganiger, O. Navik, K. Subaharan, N. Bakthavatsalam and C. R. Ballal, 2018. Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies. *Journal of Biological Control* **32**: (doi: 10.18311/jbc/2018/21707).
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei and S. Kumar, 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* **28**: 2731–2739.
- 上里卓己・瑞慶山浩・島谷真幸・山口綾子・兒玉博聖・渡嘉敷唯彰・若村定男, 2011. 琉球列島におけるアフリカシロナヨトウの大発生. 植物防疫 **65**: 365–370.
- 梅谷献二・岡田利承, 2003. 日本農業害虫大辞典: 1203 pp. 全国農村教育協会, 東京.
- Wakamura, S., H. Yasui, M. Shimatani, T. Tokashiki, T. Okuhira, N. Fujiwara-Tsujii, M. Ishikawa, T. Uesato, H. Zukeyama and H. Tobaru, 2011. Sex pheromone of the

African armyworm *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae): identification of components of the Okinawan population and formulation for population monitoring. *Applied Entomology and Zoology* **46**: 415–420.

吉松慎一, 2011. 日本初発生の害虫アフリカシロナヨトウを同定. 農環研ニュース (91) : 6–8.

吉松慎一・上里卓己・指宿 浩・湯田達也, 2011. 日本で初めて害虫化したアフリカシロナヨトウとこれまでの成虫の採集記録. 蛾類通信 (260) : 243–245.

図

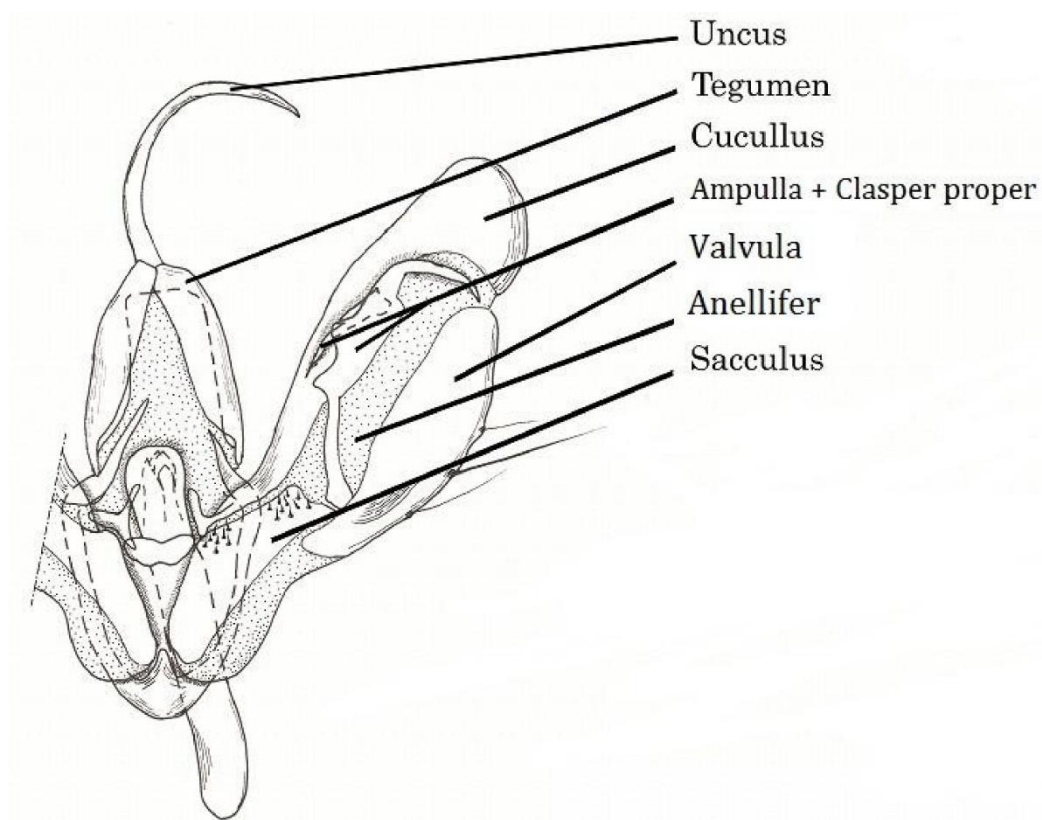


Fig. 1. Used terminology of male genitalia of *Spodoptera* spp. Right valva and ring of *S. exempta* were shown. Left valva and tuba analis were omitted.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】綿引大祐・吉松慎一・吉武啓・馬場友希・上里卓己・島谷真幸・指宿浩・湯田達也 (2013) アフリカシロナヨトウ用の合成性フェロモントラップで誘殺される日本産 *Spodoptera* 属成虫の識別法の開発. 日本応用動物昆虫学会誌 **57**: 19–26.

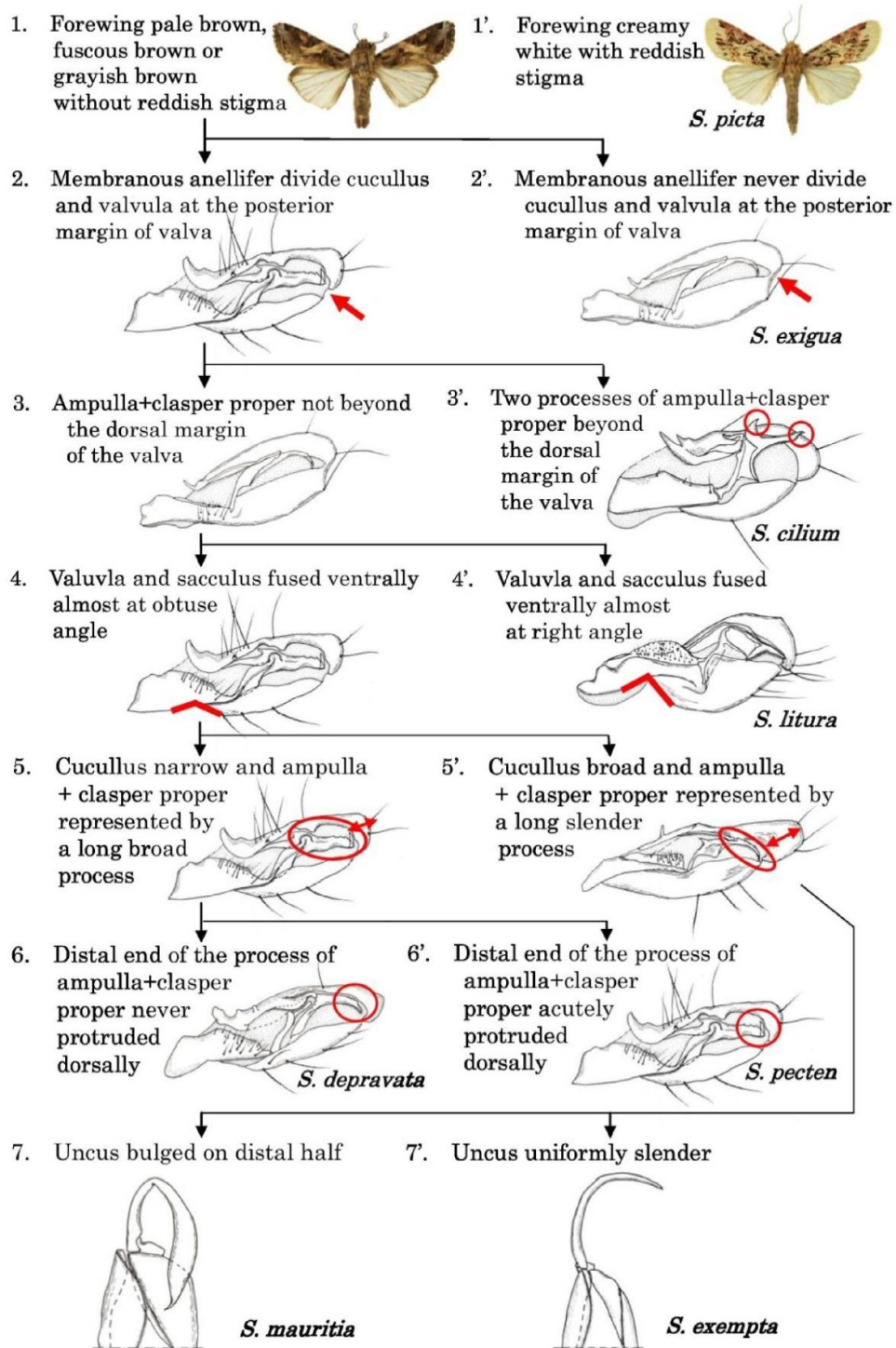


Fig. 2. An illustrated key to species of Japanese *Spodoptera* spp. based on forewing maculation and male genitalia.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 綿引大祐・吉松慎一・吉武啓・馬場友希・上里卓己・島谷真幸・指宿浩・湯田達也（2013）アフリカシロナオトウ用の合成性フェロモントラップで誘殺される日本産 *Spodoptera* 属成虫の識別法の開発. 日本応用動物昆虫学会誌 57: 19-26.

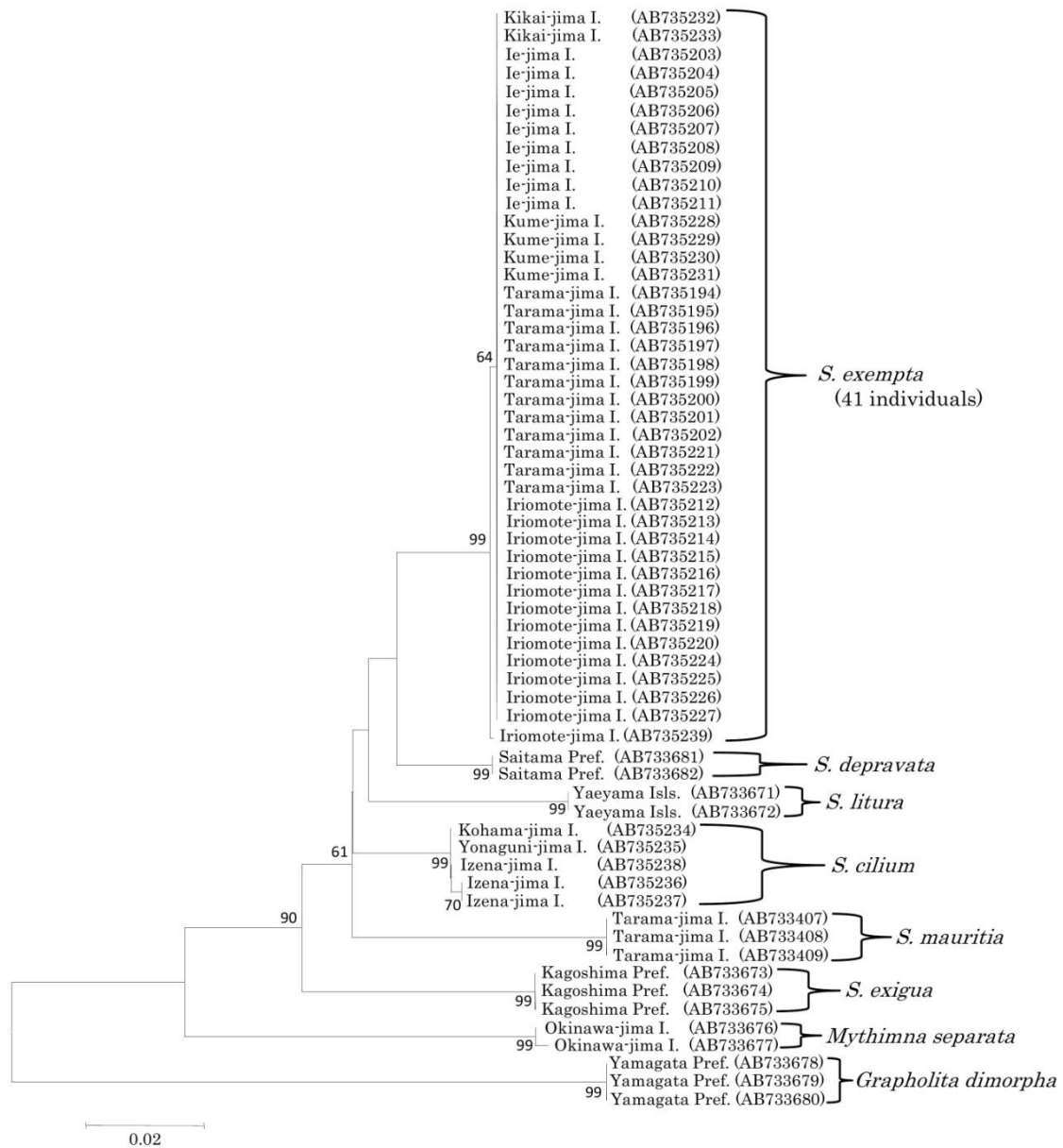


Fig. 3. Neighbor-joining tree for Japanese pest species of *Spodoptera* spp. based on 573 bp of the mitochondrial COI gene. COI sequences from *Mythimna separata* and *Grapholita dimorpha* were used as outlier sequences. Bootstrap probabilities (1,000 replicates) are provided on each branch when they are greater than 50%.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】綿引大祐・吉松慎一・吉武啓・馬場友希・上里卓己・島谷真幸・指宿浩・湯田達也（2013）アフリカシロナヨトウ用の合成性フェロモントラップで誘殺される日本産 *Spodoptera* 属成虫の識別法の開発. 日本応用動物昆虫学会誌 **57**: 19–26.

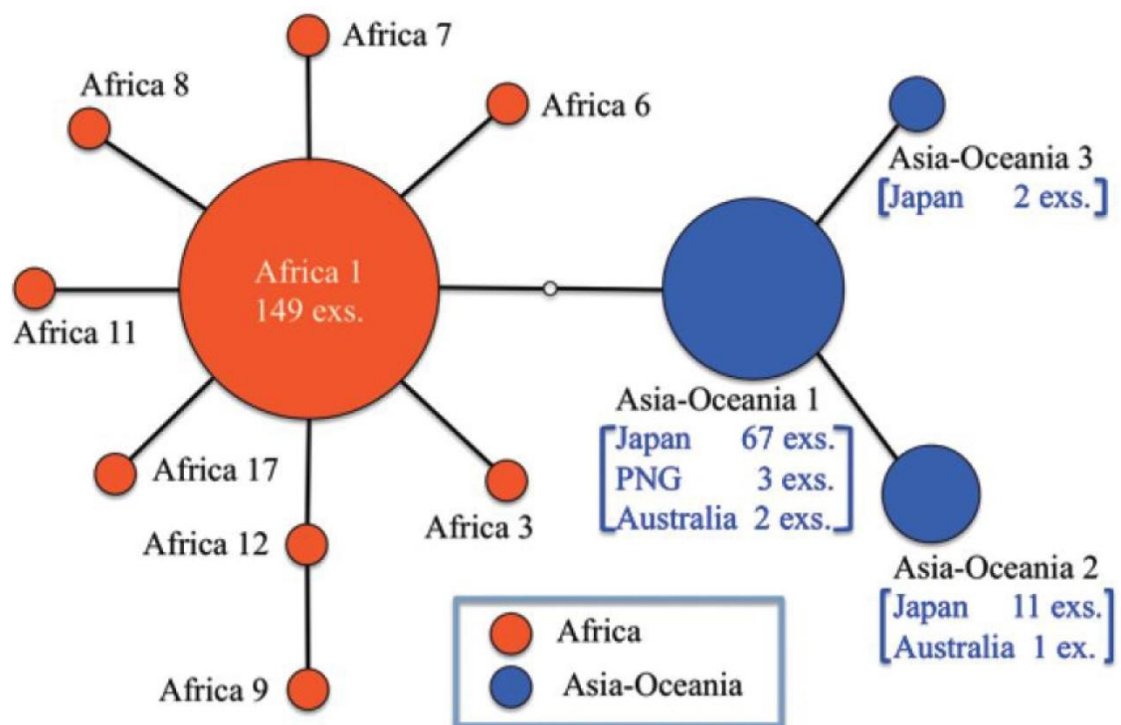


Fig. 4. Haplotype network of African and Asia-Oceanian *Spodoptera exempta* based on 585 bp of the mitochondrial COI gene. Numbers of individuals of each haplotypes are shown if not single. The haplotype of Africa 10 became the same as that of Africa 1 because they are compared with Asia-Oceanian haplotypes together. Therefore the haplotype of Africa 10 is not shown and not counted as Africa 1 here. PNG means Papua New Guinea. #

# 【図の引用元】 Shin-ichi Yoshimatsu, Daisuke Watabiki, Toshihiko Nishioka, Hiroaki Nakamura, Takuhiro Yamaguchi, Ken Takesaki, Masayuki Shimatani and Takumi Uesato (2014) Additional information on DNA barcoding of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) from Japan. *Lepidoptera Science* **65**: 89–93.



表

Table 1. Accession numbers of the *Spodoptera* spp., *Mythimna separata* and *Grapholita dimorpha* registered in GenBank.<sup>#</sup>

Names of species	Accession numbers
<i>Spodoptera exempta</i>	AB735194–AB735233, AB735239, AB915798–AB915805, AB915883–AB915913
<i>Spodoptera cilium</i>	AB735234–AB735238
<i>Spodoptera mauritia</i>	AB733407–AB733409
<i>Spodoptera litura</i>	AB733671–AB733672
<i>Spodoptera exigua</i>	AB733673–AB733675
<i>Spodoptera depravata</i>	AB733681–AB733682
<i>Mythimna separata</i>	AB733676–AB733677
<i>Grapholita dimorpha</i>	AB733678–AB733680

Table 2. Scientific names of moths with number of individuals and collecting localities captured by synthetic sex pheromone traps for *S. exempta* at Okinawa Pref. in October and November, 2010, identified after dissecting the male genitalia. Besides the species mentioned below, *S. exigua* was collected by synthetic sex pheromone traps for *S. exempta* at Kagoshima Pref., Japan in 2010.<sup>#</sup>

Names of species	No. of individuals	Collecting localities
<i>Spodoptera exempta</i>	40♂	Iheya-jima Is./Izena-jima Is./Okinawa-jima Is./ Iriomote-jima Is./Kohama-jima Is./Hateruma-jima Is./ Yonaguni-jima Is./Ie-jima Is./Miyako-jima Is./ Shimoji-jima Is./Kurima-jima Is./Ishigaki-jima Is.
<i>Spodoptera cilium</i>	11♂	Iheya-jima Is./Izena-jima Is./Iriomote-jima Is./ Ishigaki-jima Is./Kohama-jima Is./Yonaguni-jima Is.
<i>Spodoptera litura</i>	3♂	Ishigaki-jima Is.
<i>Spodoptera mauritia</i>	1♂	Ie-jima Is.
<i>Platysenta serva</i>	1♂	Iheya-jima Is.
Total	56♂	

<sup>#</sup> 【表の引用元】綿引大祐・吉松慎一・吉武啓・馬場友希・上里卓己・島谷真幸・指宿浩・湯田達也（2013）アフリカシロナヨトウ用の合成性フェロモントラップで誘殺される日本産 *Spodoptera* 属成虫の識別法の開発. 日本応用動物昆虫学会誌 57: 19–26.

## 2-2 果樹等共通の害虫Ⅱ：ノコバヨトウとその近縁種

### 概要

*Tiracola* 属は東南アジアを中心に分布するヨトウガ亜科の 1 グループで、インドからオセアニア地域にかけて 9 種 2 亜種、アメリカ大陸に 1 種 1 亜種が知られている (Holloway, 1989; Poole, 1989). そのうち、本属のタイプ種のノコバヨトウ *T. plagiata* Walker は広食性種で、東南アジアではアオイ科のカカオ *Theobroma cacao* Linnaeus やバショウ科のバナナ *Musa* spp., トウダイグサ科のパラゴムノキ *Hevea* spp. 等を食害する農林業害虫として知られている (Kalshoven and Laan, 1981).

本属は、Tams (1935) や Robinson (1975), Holloway (1979, 1989), Todd and Poole (1982) によって雌雄交尾器も含めた分類学的な検討が行われてきたものの、ニューギニア島を中心としたオセアニア地域に分布する *T. rufimargo* グループは分類学的研究が不十分であること、本属のほとんどの種は幼生期が解明されておらず、また幼生期の解明されている種も幼虫で明瞭に種の識別がなされていないことから、それぞれの種の寄主植物の記録も不確実であること等の問題を抱えていた。

そこで今回、研究が遅れているオセアニア地域のタクサに着目した成虫の形態分類学的研究 (2-2-1 *Tiracola rufimargo* グループの分類学的研究) と、害虫種である *T. plagiata* とその近縁種の幼生期を含めた分子・形態分類学的研究 (2-2-2 *Tiracola plagiata* グループの分類学的研究) を行い、本属全体の分類体系の解明に取り組んだ。

## 2-2-1 *Tiracola rufimargo* グループの分類学的研究

### 緒言

*T. rufimargo* グループは, *T. rufimargo rufimargo* Warren, *T. rufimargo samoensis* Tams, *T. rufimargo concolor* Prout, *T. versicolor* Prout の 2 種 3 亜種が知られ, 主にニューギニア島を中心としたオセアニア地域の島嶼部に分布する. 同属の *T. plagiata* グループに含まれるノコバヨトウ *T. plagiata* (Walker), *T. spectabilis* (Walker), オオノコバヨトウ *T. aureata* Holloway とは同地域で混生するが (Holloway, 1989), *T. plagiata* グループは後翅が一様に暗褐色であるのに対し, 本グループは後翅の縁が赤色を帯びる特徴を持つ. なお *T. plagiata* グループのノコバヨトウ *T. plagiata* は, インドを含む南アジア地域や東南アジア地域における著名な害虫種である (Kalshoven and Laan, 1981).

*T. rufimargo* グループには害虫種が知られていないものの, Warren (1912, 1915) によって多数の異常型 (aberration) が記録されていることや, 性的二型や個体変異が著しいグループであること等から, 詳細な分類学的研究が進んでいなかった. そこで本研究では, ニューギニア島やスラウェシ島等より得られたサンプルを用いて, 本グループの分類学的研究を行った. なお, 先行研究によって詳細な記載がなされている種や, 同定が容易な種については, それぞれの形態的特徴および他種との識別点について簡単な記述を行うに留めた. また, 海外産の種には和名の無いものが多く, 混乱を避けるために, 以下各種名の表記は学名に統一した.

### 材料および方法

雌雄交尾器を含む成虫の腹部の解剖と観察は, 5-7 % 水酸化カリウム水溶液による 5-10 分間の煮沸を経た後に行った. 供試標本には, 農研機構 農業環境

変動研究センター所蔵コレクション (NIAES), 国立科学博物館所蔵コレクション (NSMT), 千葉県立中央博物館所蔵コレクション (NHMIC), 増井武彦氏所蔵コレクション (TMC) を用いた. ロンドン自然史博物館 (NHM) の標本 (主にタイプ標本) も, 同博物館の Alberto Zilli 博士に協力してもらい検討した. 標本の詳細なラベル情報は, 結果のそれぞれの種の供試標本の中で述べた. 図中で用いた外部形態の名称は, Pierce (1909), Klots (1956), Ueda (1984), Holloway (1989), Yoshimatsu (1994), 駒井ほか (2011) に従った. なお本論文では, 今後の論文投稿の予定も考慮して, 分布と備考を除く各種の記載については英文で行った.

## 結果および考察

Genus *Tiracola* Moore

*Tiracola* Moore, 1881: 351.

Type species. *Agrotis plagiata* Walker, 1857.

### ***Tiracola rufimargo rufimargo* Warren, 1912**

*Tiracola rufimargo* Warren, 1912: 10. Type locality: Membare river, Biagi, Papua New Guinea.

*Tiracola rufimargo* ab. *grisescens* Warren, 1922: 10. (nomen invalidum)

*Tiracola rufimargo rufimargo*: Prout, 1929: 200; Tams, 1935: 199; Holloway, 1979: 406; Poole, 1989: 963.

Male (Figs 1–3). Forewing length 24–27 mm. Head: labial palpi reddish brown or fawn brown with scattered black scales; frons and vertex uniformly fawn brown, often tinged with fuscous; antenna ciliate. Thorax: tegulae fawn brown, often tinged with fuscous, sparsely scattered with black scales; fore-, mid- and hind-legs fawn brown

or fuscous, sparsely mixed with black scales entirely. Abdomen: fuscous brown dorsally, fawn brown with sparsely scattered black scales ventrally. Forewing: pale reddish brown or greenish grey, distal area of submarginal line and anterior half of medial area usually darkened, outer margin serrated; subbasal and antemedial line usually dark brown, indistinctly blurred or almost absent; orbicular stigma inconspicuous or almost absent, sometimes speckled circle shaped, outlined with faint white; reniform stigma suffused with whitish yellow and often strongly tinged with dark brown, outlined with dull red brown, distortedly oval shaped and concave on the outside; medial line represented by a conspicuous dark brown line dorsally and its basal half almost absent, excurved at the base of reniform stigma; postmedial line bluish brown, inconspicuously serrated, often represented by black dots on veins or sometimes almost absent; submarginal line brownish yellow, slightly excurved, almost absent near the apex, its outer area darker than its inner area; marginal line whitish yellow, curved along outer margin, series of black dots on interspaces of veins marginally; cilia dark brown, often tinged with brownish yellow at the distal end of veins. Hindwing fuscous brown or dark brown, suffused with pinkish red along costal and outer margin, sometimes uniformly covered by pinkish red at the outer half; cilia whitish or fawn brown and sparsely with pinkish red scales.

Female (Figs 4–6). Forewing length 25–27 mm. Almost same ground color of the wings as male, but often covered by dark brown band medially on the forewings.

Male genitalia (Fig. 16). Uncus small, short, barely bifid at the apex, densely suffused with hairs on dorsal side; socius absent. Tegumen slender, roundly squarish-shaped, slightly distorted; vinculum slightly longer and more distorted than tegumen, and rounded ventrally; saccus moderately long, protruded and tapering posteriorly; juxta sclerotized, elongate at the dorsal half, distorted rectangular-shaped at the ventral half. Valva except cucullus symmetrical, rounded; costa almost straight; ampulla very small, weakly sclerotized, sometimes with a small process and one or two spines; sacculus broad, rounded, slightly angulated at the distal margin; harpe (sacculus projection) very small, weakly sclerotized, its distal portion rounded and often with one

or two spines; cucullus protruded dorsally, rounded rectangular-shaped with stout spines (coronal setae) densely on the inside surface, its subapical ventral projection (pollex) modelately long; coremata bearing two eversible lobes (double coremata *sensu* Holloway (1989)) with hair tufts, dorsal lobe half length of the valva and longer than the ventral lobe. Phallus moderately long, curved near the middle, slightly shorter than the vanva; rostellum weakly sclerotized and relatively short; vesica long with a well-developed lateral lobe, bearing deciduous brush-like cornuti subbasally and many conspicuous large cornuti on the apex of the lateral lobe.

Female genitalia (Fig. 20). Apophyses posteriores and apophyses anteriores long. Ostium bursae sclerotized. Ductus bursae long, sclerotized and strongly waved on posterior half, weakly sclerotized on anterior half, the junction with the corpus bursae slightly sclerotized. Corpus bursae rounded, oblong with a weakly sclerotized and elongated signum. Appendix bursae spiraled 3–4 times, strongly sclerotized at the basal half of inner surface, arising from the middle part of the ductus bursae.

供試標本：[INDONESIA] 18♂, 11♀, Pass-valley, Wamena, Papua province, alt. 2,000 m, Light Trap, VII–VIII. 1997 (NIAES; TMC); [PAPUA NEW GUINEA] 1♀, Membare river, Biagi, 5,000 ft., B. N. G., III. 1906, A. S. Meek leg., type of *Tiracola rufimargo* ab. *grisescens* by Warren, 1912 (NHM; NHMUK010914544).

分布：インドネシア（ニューギニア島西半部）、パプアニューギニア（ニューギニア島東半部）。

備考：本種は、前翅の斑紋および色調の個体変異が本属中で最も大きい。また *T. sp. 1* とは、雌雄ともに外部表徴がよく似ているため、正確な同定には雌雄交尾器を検査する必要がある。これら 2 種の識別点については、*T. sp. 1* の項で述べた。なお本論文では、Warren (1912) によって記録された多数の異常型 (aberration; 命名規約上は無効) の整理も参考までに行ったが、その中の 1 つである "*grisescens*" は、タイプ標本とされる個体の外部表徴を見る限り、本種であると考えられる。

***Tiracola rufimargo samoensis* Tams, 1935**

*Tiracola rufimargo samoensis* Tams, 1935: 197; Robinson, 1975: 120; Holloway, 1979: 406; Poole, 1989: 963. Type locality: Malololeilei, Upolu Island, Samoa.

分布：サモア.

備考：原記載（Tams, 1935）において雄個体の標本が図示されているほか、Robinson（1975）と Holloway（1979）によって、雄交尾器を含む外部形態の特徴が示されている。本研究でも、それらの先行研究を踏まえ、*T. rufimargo* の 1 亜種として扱う。本亜種は、後翅の基半部が白色を帯びることによって、基亜種および他種と識別できる。

***Tiracola* sp. 1**

Male (Figs 7–8). Forewing length 24–27 mm. Head: labial palpi reddish brown or fawn brown with scattered black scales; frons and vertex uniformly fawn brown, often tinged with fuscous; antenna ciliate. Thorax: tegulae fawn brown, often tinged with fuscous, sparsely scattered with black scales; fore-, mid- and hind-legs fawn brown or fuscous, sparsely mixed with black scales entirely. Abdomen: fuscous brown dorsally, fawn brown with sparsely scattered black scales ventrally. Forewing pale reddish brown or greenish grey, distal area of submarginal line and anterior half of medial area barely darkened, outer margin serrated; subbasal and antemedial line usually dark brown, indistinctly blurred or almost absent; orbicular stigma inconspicuous or almost absent, sometimes speckled circle shaped, outlined with faint white; reniform stigma suffused with whitish yellow and often strongly tinged with dark brown, outlined with dull red brown, distortedly oval shaped and concave on the outside; medial line represented by a conspicuous dark brown line dorsally and its basal half almost absent, excurved at the base of reniform stigma; postmedial line bluish brown, inconspicuously serrated, often represented by black dots on veins or sometimes

almost absent; submarginal line brownish yellow, slightly excurved, almost absent near the apex, its outer area slightly darker than its inner area; marginal line whitish yellow, curved along outer margin, series of black dots on interspaces of veins marginally; cillia dark brown, often tinged with brownish yellow at the distal end of veins. Hindwing: fuscous brown or dark brown, suffused with pinkish red along costal and outer margin, sometimes uniformly covered by pinkish red at the outer half; cillia whitish or fawn brown and sparsed with pinkish red scales.

Female (Figs 9–10). Forewing length 25–27 mm. Almost same ground color of the wings as male, but often covered by dark brown band medially on the forewings.

Male genitalia (Fig. 17). Uncus small, short, barely bifid at the apex, densely suffused with hairs on dorsal side; socius absent. Tegumen slender, roundly squarish-shaped, slightly distorted; vinculum slightly longer and more distorted than tegumen, and rounded ventrally; saccus moderately long, protruded and tapering posteriorly; juxta sclerotized, elongate at the dorsal half, distorted rectangular-shaped at the ventral half. Valva except cucullus symmetrical, rounded; costa almost straight; ampulla very small, weakly sclerotized, sometimes with a small process and one or two spines; sacculus broad, rounded, slightly angulated at the distal margin; harpe (sacculus projection) very small, weakly sclerotized, its distal portion rounded and often with one or two spines; cucullus protruded dorsally, rounded rectangular-shaped with stout spines densely on the inside surface, its subapical ventral projection (pollex) modelately long; coremata bearing two eversible lobes with hair tufts, dorsal lobe three-quarters length of the valva and longer than the ventral lobe. Phallus moderately long, curved near the middle, slightly shorter than the vanva; rostellum weakly sclerotized and elongate; vesica long with a relatively short lateral lobe, bearing deciduous brush-like cornuti subbasally, the cornuti on the lateral lobe absent.

Female genitalia (Fig. 21). Apophyses posteriores and apophyses anteriores long. Ostium bursae sclerotized. Ductus bursae long, sclerotized and strongly waved on posterior half, weakly sclerotized on anterior half, the junction with the corpus bursae nearly membraneous. Corpus bursae rounded, oblong with a weakly sclerotized and



elongated signum. Appendix bursae spiraled 3–4 times, strongly sclerotized at the basal half of inner surface, arising from the middle part of the ductus bursae.

供試標本： [INDONESIA] 4♂, 5♀, Pass-valley, Wamena, Papua province, alt. 2,000 m, Light Trap, VII–VIII. 1997 (NIAES; TMC).

分布：インドネシア（ニューギニア島西半部）。

備考：本種は斑紋と色調が *T. rufimargo rufimargo* と似る。*T. rufimargo rufimargo* は、本種よりも前翅の亜外縁線の外側がより黒化する傾向にあるものの、正確な同定には雌雄交尾器を検査する必要がある。*T. rufimargo rufimargo* の雄交尾器は、vesica 上にある lateral lobe が棘状の cornutus を 7 本程備えるのに対し、本種は lateral lobe がより短く、cornutus を持たないことによって識別できる。雌交尾器は、ductus bursae と corpus bursae の接合部付近が、*T. rufimargo rufimargo* と比較して骨化が弱く膜質化することから識別できる。

### ***Tiracola versicolor* A. E. Prout, 1922**

*Tiracola rufimargo versicolor* A. E. Prout, 1922: 200. Type locality: Manusela, Ceram Island, Indonesia.

*Tiracola versicolor*: Holloway, 1979: 406.

供試標本：♂, Manusela, Ceram Is., X–XII. 1919, C. F. and J. Pratt leg. Syntype of *T. versicolor* (NHM; NHMUK 010914548).

分布：インドネシア（ブル島，セラム島）。

備考：ロンドン自然史博物館所蔵の本種のタイプ標本の画像データを検した。本種は長らく *T. rufimargo* のセラム島亜種として扱われてきたが、Holloway（1979）によって雄交尾器が詳細に検討され、独立種とされた。本種は *T. rufimargo rufimargo* および *T. sp. 1* と比較して、前翅の各横線や斑紋が明瞭に表われることによって識別できるが、斑紋があまり顕著に表れない個体も存在することから（ロンドン自然史博物館の Zilli 博士より私信）、正確な同定には雄交尾器を検査する必要がある。すなわち、本種は vesica 上の lateral lobe を持た

ないことによって同属他種から識別できる (Holloway, 1979). なお本研究ではブル島産の標本を取り扱わなかったが, Zilli 博士により, 同島産の本種標本がロンドン自然史博物館に収められていることが確認されたため, ここでは本種の分布にブル島を含めた.

### ***Tiracola* sp. 2**

*Tiracola rufimargo* ab. *pallidistigma* Warren, 1912: 74. (nomen invalidum)

Male (Fig. 11). Forewing length 25–28 mm. Head: labial palpi dark reddish brown or reddish brown with scattered black scales; frons and vertex uniformly fawn brown, often tinged with reddish brown; antenna ciliate. Thorax: tegulae reddish brown, sparsely scattered with black scales; fore-, mid- and hind-legs brown, sparsely mixed with black scales entirely. Abdomen fuscous brown dorsally, reddish brown ventrally. Forewing dark reddish brown uniformly, distal area of submarginal line and medial area between postmedial and submarginal lines slightly darkened, outer margin serrated; subbasal line dark brown, often almost absent; antemedial line indistinctly sinuous or almost absent, and its inner area slightly lighter than outer area; orbicular stigma inconspicuous or almost absent, sometimes speckled circle shaped, outlined with faint white; reniform stigma often strongly suffused with whitish yellow, more or less mixed with grey, outlined with dull red brown, distortedly oval shaped and concave on the outside; medial line blurred dark brown, inconspicuous, excurved at the base of reniform stigma, sometimes almost absent; postmedial line bluish brown, almost absent, sometimes represented by inconspicuously serrate or black dots on veins; submarginal line brownish yellow, slightly excurved, almost absent near the apex, its outer area relatively darker than its inner area; marginal line brownish yellow, curved along outer margin, series of black dots on interspaces of veins almost absent; cilia dark reddish brown. Hindwing fuscous brown or dark brown, suffused with pinkish red along costal and outer margin, sometimes uniformly covered by pinkish red at the outer

half; cillia whitish or fawn brown and sparsely with pinkish red scales.

Female (Fig. 12). Forewing length 27–29 mm. Almost same ground color of the wings as male, but sometimes yellowish brown and often covered by slightly dark brown band centrally.

Male genitalia (Fig. 18). Uncus small, short, barely bifid at the apex, densely suffused with hairs on dorsal side; socius absent. Tegumen slender, roundly squarish-shaped, slightly distorted; vinculum slightly longer and more distorted than tegumen, and rounded ventrally; saccus moderately long, protruded and tapering posteriorly; juxta sclerotized, elongate at the dorsal half, distorted rectangular-shaped at the ventral half. Valva except cucullus symmetrical, rounded; costa almost straight; ampulla very small, weakly sclerotized, sometimes with a small process and one or two spines; sacculus broad, rounded, slightly angulated at the distal margin; harpe (sacculus projection) very small, weakly sclerotized, distal portion rounded and often with one or two spines; cucullus protruded dorsally, rounded triangular-shaped with stout spines densely on the inside surface, its subapical ventral projection (pollex) relatively short; coremata bearing two eversible lobes with hair tufts, dorsal lobe relatively short and almost same length of the ventral lobe. Phallus moderately long, curved near the middle, slightly shorter than the vanva; rostellum weakly sclerotized and relatively short; vesica long with a well-developed lateral lobe, bearing deciduous brush-like cornuti subbasally and many conspicuously large cornuti on the apex of the lateral lobe.

Female genitalia (Fig. 22). Apophyses posteriores and apophyses anteriores long. Ostium bursae sclerotized. Ductus bursae long, sclerotized and strongly waved on posterior half, weakly sclerotized on anterior half, the junction with the corpus bursae nearly membranous. Corpus bursae rounded, oblong with a weakly sclerotized and elongated signum. Appendix bursae spiraled 4–5 times, strongly sclerotized at the basal half of inner surface, arising from the middle part of the ductus bursae.

供試標本 : [INDONESIA] 5♂, 1♀, Pass-valley, Wamena, Papua province, alt. 2,000 m, Light Trap, VII–VIII. 1997 (NIAES; TMC); [PAPUA NEW GUINEA] 1♂, Membare river, Biagi, 5,000 ft., B. N. G., III. 1906, A. S. Meek leg., type of *Tiracola rufimargo* ab.

*pallidistigma* by Warren, 1912 (NHM; NHMUK 010914545); Upper Setekwa river, Snow Mts., 2,000–3,000 ft., IX. 1910, A. S. Meek leg., type of *Tiracola rufimargo* ab. *pallidistigma* by Warren 1912 (NHM; NHMUK 010914547).

分布：インドネシア（ニューギニア島西半部），パプアニューギニア（ニューギニア島東半部）。

備考：本種は他種と比較してやや大きく，前翅の色調は明らかに黒化して濃色となることから識別できる．また本種の雄雌交尾器も同属他種とは明確に異なり，雄交尾器は *cucullus* の先端が三角形状に突出すること，*valva* 側面にある *coremata* が短いこと，雌交尾器は *appendix bursae* が本種は 4.0–4.5 回巻いた形状となるのに対し，*T. rufimargo rufimargo* と *T. sp. 1* は 3.0–3.5 回巻いた形状となること等から識別できる．

### ***Tiracola* sp. 3**

*Tiracola rufimargo* ab. *albifusca* Warren, 1915: 149. (nomen invalidum)

Male (Figs 13–14). Forewing length 25–28 mm. Head: labial palpi reddish brown or fawn brown with scattered black scales, often completely covered by black scales; frons and vertex uniformly fawn brown, often tinged with fuscous; antenna ciliate. Thorax: tegulae fawn brown, often tinged with fuscous, sparsely scattered with black scales; fore-, mid- and hind-legs fawn brown or fuscous, sparsely mixed with black scales entirely. Abdomen: fuscous brown dorsally, fawn brown with sparsely scattered black scales ventrally. Forewing pale reddish brown or greenish grey, distal area of submarginal line and anterior half of medial area usually darkened, outer margin of forewings serrated; subbasal and antemedial line usually dark brown, indistinctly blurred or almost absent; orbicular stigma inconspicuous or almost absent, sometimes speckled circle shaped, outlined with faint white; reniform stigma suffused with whitish yellow and often strongly tinged with dark brown, outlined with dull red brown, distortedly oval shaped and concave on the outside; medial line represented by a

conspicuous dark brown line dorsally and its basal half almost absent, excurved at the base of reniform stigma; postmedial line bluish brown, inconspicuously serrated, often represented by black dots on veins or sometimes almost absent; submarginal line brownish yellow, slightly excurved, almost absent near the apex, its outer area darker than its inner area; marginal line whitish yellow, curved along outer margin, series of black dots on interspaces of veins marginally; cilia dark brown, often tinged with brownish yellow at the distal end of veins. Hindwing fuscous brown or dark brown, suffused with pinkish red along costal and outer margin, sometimes uniformly covered by pinkish red at the outer half; cilia whitish or fawn brown and sparsely with pinkish red scales.

Female (Fig. 15). Forewing length 28 mm. Almost same ground color of the wings as male, but sometimes whitish brown and often covered by dark brown band medially on the forewings.

Male genitalia (Fig. 19). Uncus small, short, barely bifid at the apex, densely suffused with hairs on dorsal side; socius absent. Tegumen slender, roundly squarish-shaped, slightly distorted; vinculum slightly longer and more distorted than tegumen, and rounded ventrally; saccus moderately long, protruded and tapering posteriorly; juxta sclerotized, elongate at the dorsal half, distorted rectangular-shaped at the ventral half. Valva except cucullus symmetrical, rounded; costa almost straight; ampulla very small, weakly sclerotized, sometimes with a small process and one or two spines; sacculus broad, rounded, slightly angulated at the distal margin; harpe (sacculus projection) very small, weakly sclerotized, distal portion rounded and often with one or two spines; cucullus protruded dorsally, rounded triangular-shaped with stout spines densely on the inside surface, its subapical ventral projection (pollex) relatively long; coremata bearing two eversible lobes with hair tufts, dorsal lobe half length of the valva and almost same length of the ventral lobe. Phallus moderately long, curved near the middle, slightly shorter than the valva; rostellum weakly sclerotized and relatively short; vesica long with a well-developed lateral lobe, bearing deciduous brush-like cornuti subbasally and many relatively short cornuti on the apex of the lateral lobe.

Female genitalia (Fig. 23). Apophyses posteriores and apophyses anteriores long. Ostium bursae sclerotized. Ductus bursae long, sclerotized and strongly waved on posterior half, weakly sclerotized on anterior half, the junction with the corpus bursae slightly sclerotized. Corpus bursae rounded, oblong with a weakly sclerotized, slightly large and distorted oblong-shaped signum. Appendix bursae spiraled 5–6 times, strongly sclerotized at the basal half of inner surface, arising from the middle part of the ductus bursae.

供試標本 : [INDONESIA] 2♂, Sampuraga, Sulawesi Is., alt. 1,000 m, 28. V. – 3. VI. 1986 (NIAES); 1♂, Same locality, alt. 1,300 m, 1. I. 1995, S. & A. Saito *et al.* leg. (NIAES); 1♂, Same locality, alt. 1,350 m, 28. IV. 1994, S. & A. Saito *et al.* leg. (NIAES); 1♂, same locality, alt. 1,350 m, 25. XII. 1994, Rudy Hartono leg. (NHMIC); 1♂, Same locality, alt. 1,400 m, 23. VIII. 1994, T. Masui leg. (TMC); 1♂, Same locality, alt. 1,500m, X. 1995 (NIAES); 8♂, 1♀, Same locality, alt. 1,500 m, IX–X. 1985, S. Nagai leg. (NIAES); 1♂, Same locality, 20. VIII. 1986, N. Onishi leg. (TMC). [PAPUA NEW GUINEA] 1♀, Mt. Goliath, 5,000–7,000 ft., II. 1911, A. S. Meek leg., type of *Tiracola rufimargo* ab. *albifusca* by Warren, 1915 (NHM; NHMUK010914546).

分布 : インドネシア (スラウェシ島, ニューギニア島西半部), パプアニューギニア (ニューギニア島東半部).

備考 : 本種成虫は *T. rufimargo rufimargo* よりもやや大きく, 雌雄交尾器は同属他種とは明瞭に異なる. すなわち, 雄交尾器の *cucullus* は背方へ向かって強く突出し, その先端の腹側にある突起 (*pollex*) も顕著に発達する. また *vesica* の *lateral lobe* 上にある棘状の *cornutus* は, 同属他種と比べて明らかに短い. 雌交尾器は, *appendix bursae* が 5.0–5.5 回巻いた形状となることにより, *T. rufimargo rufimargo* や, *T. sp. 1*, *T. sp. 2* から識別できる. なお本論文では, Warren (1912) によって記録された多数の異常型 (*aberration*; 命名規約上は無効) の整理も参考までに行ったが, その中の 1 つである "*albifusca*" は, タイプ標本とされる個体の外部表徴を見る限り, 本種であると考えられる. スラウェシ島で多く得られている.

***Tiracola concolor*** A. E. Prout, 1922 **stat. rev.**

*Tiracola concolor* A. E. Prout, 1922: 201. Type locality: Manusela, Ceram Island, Indonesia.

*Tiracola rufimargo concolor*: Holloway, 1979: 406.

供試標本: [INDONESIA] 1♂, Manusela, Ceram Is., 6,000 ft, X–XII. 1919, C. F. and J. Pratt leg. syntype of *T. concolor* (NHM; NHMUK 010914549); 1♀, Manusela, Ceram Is., 6,000 ft, X–XII. 1919, C. F. and J. Pratt leg. syntype of *T. concolor*.

分布: インドネシア (ブル島, セラム島).

備考: Prout (1924 in 1922–1924) によって成虫の詳細な記載がなされており, レクトタイプを含む雌雄標本も同文献で図示されている. 前翅の色調や斑紋は個体変異が大きい, 成虫は同属他種よりも顕著に大きく, 前翅長が約 30 mm 程度であることから識別できる. 本種は Holloway (1979) によって *T. rufimargo* の亜種として扱われたが, 上述のように同属他種と比較して明らかに大きいこと, 雄交尾器は *cucullus* が背方へ向かって強く突出し, その先端の腹側にある突起 (*pollex*) が *T. rufimargo rufimargo* よりも明らかに発達すること等から, 本論文では独立種として扱う. なお外部形態は *T. sp. 3* と似るが, 本種は前翅長が明らかに長く, また黄色の亜外縁線が点線状となることによって識別できる. 亜外縁線が点線状となるのは本属中で本種のみであり, 同属他種は途切れずに線状となる.

本種の命名者である Prout (1922 in 1922–1924) はインドネシアのセラム島より得られた多数の標本 (雄 22 個体と雌 3 個体) に基づき本種を新種として記載し, さらにその 2 年後, それら標本に含まれる雌雄 1 個体ずつをホロタイプおよびアロタイプとして改めて指定, 図示を行った (Prout, 1924 in 1922–1924). そのため本種のホロタイプは原記載とは別の文献で指定されたこととなり, ホロタイプの指定基準を満たしていない. しかしながら動物命名法国際審議会 (1999) の条 74.5 よりレクトタイプの指定基準は満たしていると考えられたことから, 本論文では Prout (1924 in 1922–1924) により指定, 図示されたホロタイプはレクトタイプとして扱った. 当該標本はロンドン自然史博物館に収蔵さ

れている (NHM; NHMUK 010914549). なお本研究ではブル島産の標本を供試できなかったが, Zilli 博士により同島産の本種標本がロンドン自然史博物館に収められていることが確認されたため, ここでは本種の分布にブル島を含めた.

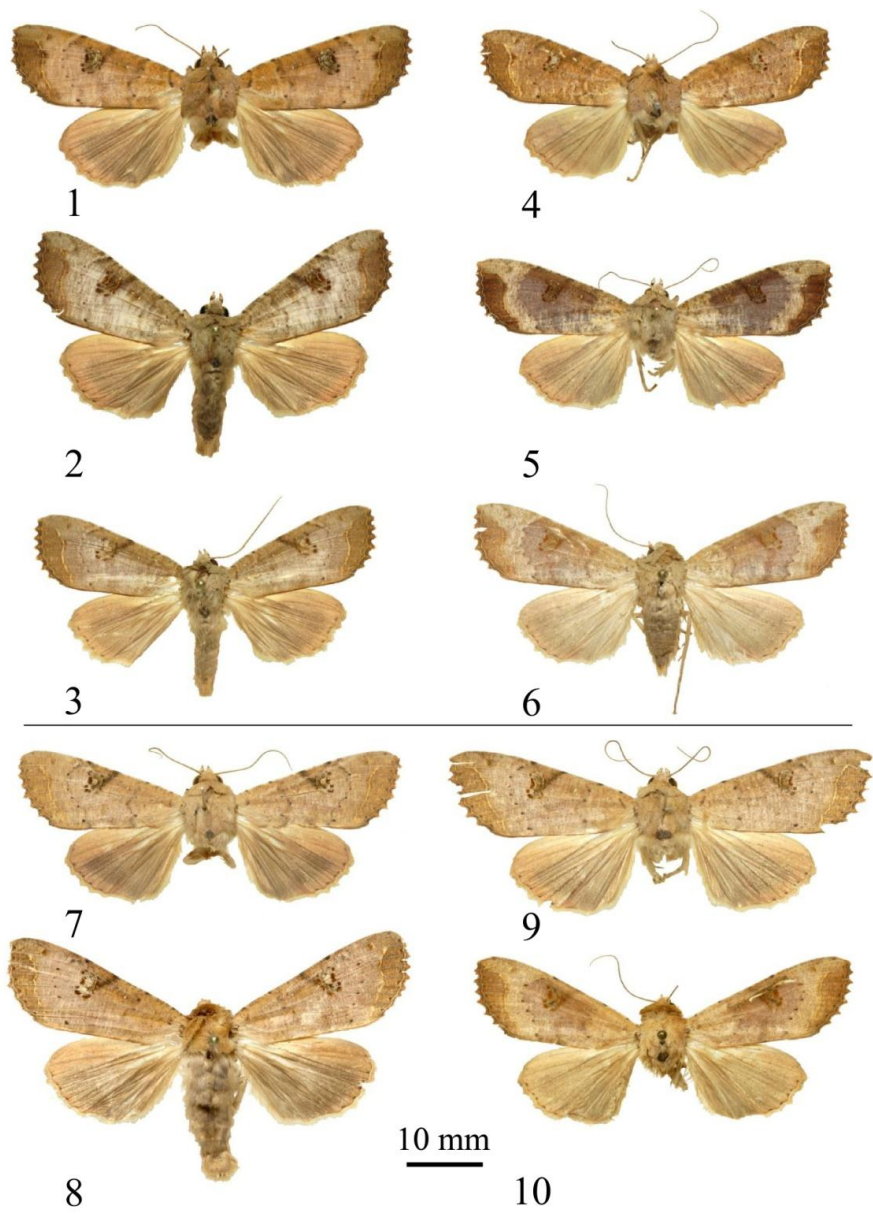
## 引用文献

- Common, I. F. B., 1990. *Moths of Australia*: 535 pp. Melbourne University Press, Melbourne, E. J. Brill, Leiden.
- Firake, D. M., R. Kumar, G. T. Behere, P. D. Firake, N. S. A. Thakur, V. K. Varma, N. A. Deshmukh and S. V. Ngachan, 2014. First report of *Tiracola plagiata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) attacking Dolichos bean, *Lablab purpureus* L. from Meghalaya, India. *Entomological News* **123**: 364–369.
- Holloway, J. D., 1979. *A survey of the Lepidoptera, biogeography and ecology of New Caledonia*. (*Series Entomologica* **15**): 588 pp. W. Junk B. V. Publishers, London.
- Holloway, J. D., 1989. The Moths of Borneo, Part 12. *Malayan Nature Journal* **42**: 57–226, The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur, Malaysia.
- 動物命名法国際審議会, 1999. 国際動物命名規約第 4 版: 306 pp. 日本動物分類学関連学会連合, 茨城県つくば市.
- Kalshoven, L. G. E. and P. A. Laan, 1981. Revised and translated by P. A. van der Laan with cooperation of G. H. L. Rotschild, *Pests of Crops in Indonesia*: 720 pp. Ichtar Baru-Van Hove, Indonesia.
- Klots, A. B., 1956. Lepidoptera. Tuxen, S. L. (ed.), *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects (Second revised and enlarged edition)*: 115–130. Munksgaard, Copenhagen.
- 駒井古実・橋本里志・吉安 裕, 2011. 形態. 駒井古実・吉安 裕・那須義次・斉藤寿久 (編), 日本の鱗翅類: 3–36. 東海大学出版会, 神奈川.

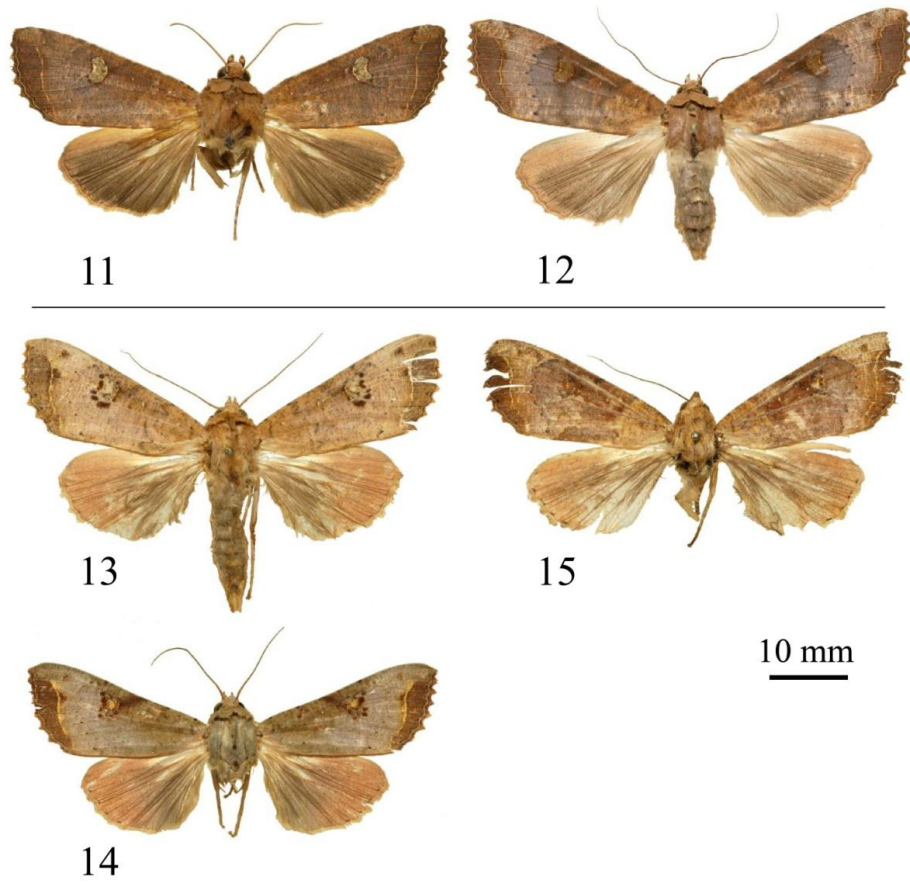


- Pierce, F. N., 1909. *The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands, An account of the morphology of the male clasping organs*: 88 pp. A. W. Duncan, Liverpool.
- Prout, A. E., 1922–1924. On some apparently new species and forms of Noctuidae. Collected by C. F. and J. Pratt, in the mountains of Central Ceram, October, 1919, to February, 1920. *Bulletin of the Hill Museum* **1** (2) (1922): 193–251; (3) (1924): pls. 18–21.
- Poole, R. W., 1989. *Lepidopterorum Catalogus* (New Series), Fascicle 118, Noctuidae, Part 1–3: 1,314 pp. E. J. Brill, Leiden, New York, København, Köln.
- Robinson, G. S., 1975. *Macrolepidoptera of Fiji and Rotuma. A taxonomic & geographic study*: 362 pp. Classey Ltd., Faringdon.
- Sakthivel, N., J. B. N. Kumar, T. Sivasubramanian, Chikkanna and V. Sivaprasad, 2015. New record of *Tiracola* sp. (Lepidoptera: Noctuidae) as a pest of mulberry from Tamil Nadu, India. *Current Biotica* **9**: 74–77.
- Tams, W. H. T., 1935. *Insects of Samoa and other Samoan Terrestrial Arthropoda*. Part III, Lepidoptera, fascicle 4, Heterocera: 169–290. British Museum, London.
- Todd, E. L. and R. W. Poole, 1980. The American species of the *Tiracola plagiata* Walker complex (Lepidoptera: Noctuidae: Hadeninae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **82**: 396–400.
- Ueda, K., 1984. A revision of the genus *Deltote* R. L. and its allied genera from Japan and Taiwan (Lepidoptera: Noctuidae; Acontiinae) Part 1. A generic classification of the genus *Deltote* R. L. and its allied genera. *Bulletin of Kitakyushu Museum of Natural History* **5**: 91–133.
- Warren, W., 1912. New Noctuidae in the Tring Museum, mainly from the Indo-Australian region. *Novitates Zoologicae* **19**: 1–57.
- Warren, W., 1915. New Palaearctic and eastern Noctuidae in the Tring Museum. *Novitates Zoologicae* **22**: 147–153.
- Wen, H. C. and W. J. Wu, 2012. *The ecology and control of the insect pests of guava in Taiwan. Special issue, "The seminar of cultivation technology and management of*

*guava, No. 108*": 165–187. Taichung District Agricultural Research and Extension Station, Council of Agriculture, Executive Yuan, Taipei. (In Chinese with English abstract)



Figs 1–10. Adults of *Tiracola* spp. 1–3: *T. rufimargo rufimargo* Warren, ♂. 4–6: *Ditto*, ♀. 7–8: *T. sp. 1*, ♂. 9–10: *Ditto*, ♀.



Figs 11–15. Adults of *Tiracola* spp. 11: *T. sp. 2*, ♂. 12: *Ditto*, ♀. 13–14: *T. sp. 3*, ♂. 15: *Ditto*, ♀.



2 mm



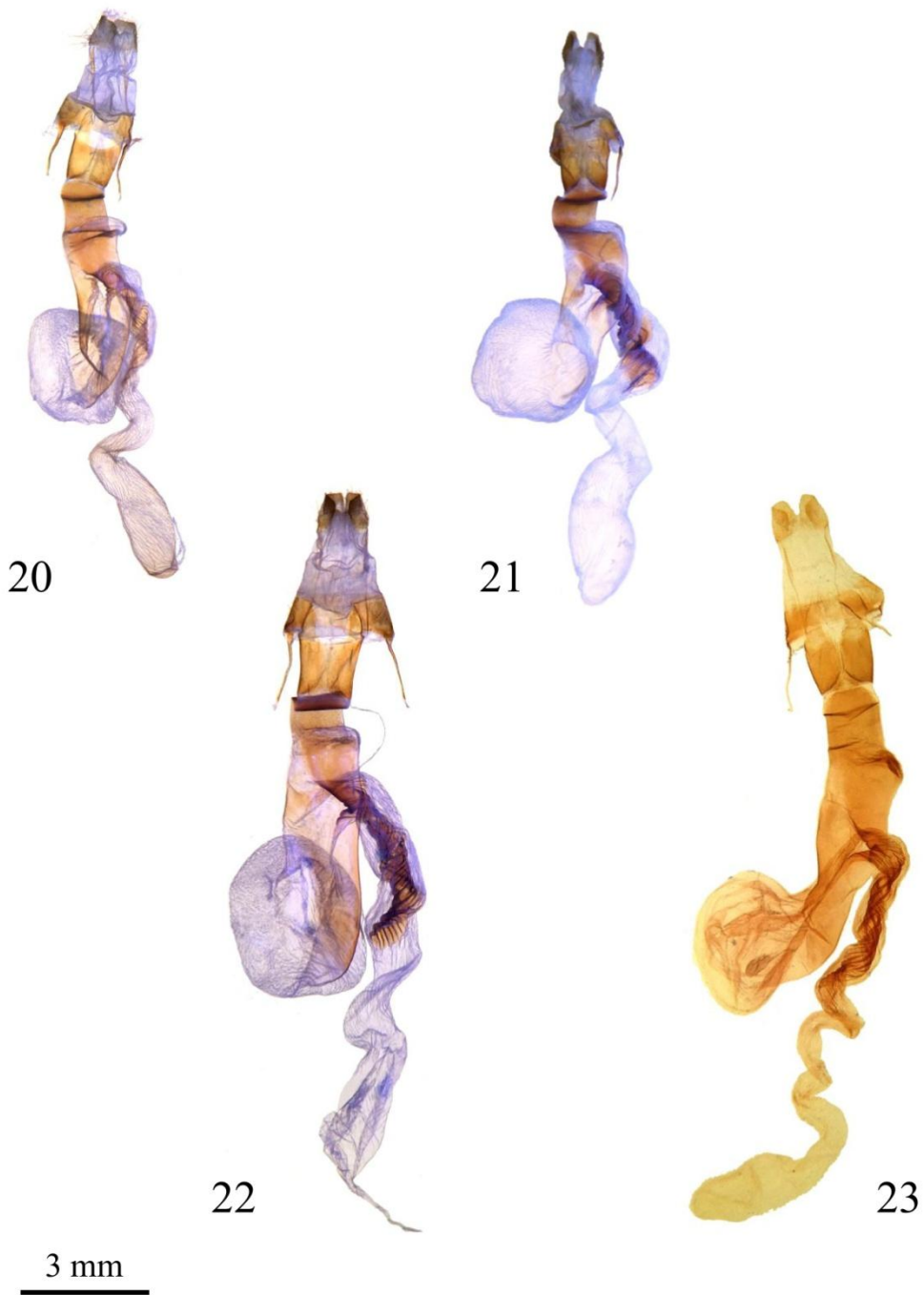
2 mm

Figs 16–17. Male genitalia of *Tiracola* spp. (a: valva + ring in ventral view; b: phallus in left lateral view). 16: *T. rufimargo rufimargo* Warren. 17: *T. sp. 1.*



Figs 18–19. Male genitalia of *Tiracola* spp. (a: valva + ring in ventral view; b: phallus in left lateral view). 18: *T. sp. 2*. 19: *T. sp. 3*.





Figs 20–23. Female genitalia of *Tiracola* spp. in ventral view. 20: *T. rufimargo* *rufimargo* Warren. 21: *T. sp. 1*. 22: *T. sp. 2*. 23: *T. sp. 3*.

## 2-2-2 *Tiracola plagiata* グループの分類学的研究

### 緒言

*T. plagiata* グループは、ノコバヨトウ *T. plagiata* (Walker) , オオノコバヨトウ *T. aureata* Holloway , *T. spectabilis* (Walker), *T. minima* Prout , *T. circularis* Holloway, *T. tabwemasana* Holloway, *T. magusina* Draudt の合計 7 種を含むグループで、インドからオセアニア地域にかけて分布し、アメリカ大陸には本グループと近縁な *T. grandirena* (Herrich-Schäffer) (アンティル諸島に分布する基亜種と、中南米大陸に分布する亜種 *T. grandirena sacca* Todd and Poole を含む) が知られている (Todd and Poole, 1980). 本グループのうち *T. plagiata* は極めて広食性の種で、東南アジア全域において、アカネ科 Rubiaceae のコーヒー *Coffea* spp., トウダイグサ科 Euphorbiaceae のパラゴムノキ *Hevea* spp., キャッサバ *Manihot esculenta* Crantz, バショウ科 Musaceae のバナナ *Musa* spp., ナス科 Solanaceae のタバコ *Nicotiana tabacum* Linnaeus, アオイ科 Malvaceae のカカオ *Theobroma cacao* Linnaeus 等の農林業害虫として知られる (Hill, 1983 ; Kalshoven and Laan, 1981). またオセアニア地域のパプアニューギニアでもバナナやカカオの害虫として被害が報告されている他 (Keane and Putter, 1992 ; Wood and Lass, 2001), 日本の隣国である台湾からはミカン科 Rutaceae のミカン属 *Citrus* spp. の害虫としても報告がある (楚南, 1934). 近年ではインド地方においてマメ科の *Lablab purpureus* Linnaeus とクワ科の *Morus* spp. からも大きな被害が報告されている (Firake *et al.*, 2014 ; Sakthivel *et al.*, 2015).

日本からはノコバヨトウ *T. plagiata* とオオノコバヨトウ *T. aureata* の 2 種が知られ (吉松, 2011), 両種は酷似していることから同定が難しいものの, 雄交尾器に明瞭な差異が認められるほか (Holloway, 1989), 後者は前者よりも常に大きいことから識別が可能とされてきた (杉・富永, 2001). しかしながら, 両種は雌交尾器の差異については検討されていない上に, ノコバヨトウ *T. plagiata* にはオオノコバヨトウ *T. aureata* よりも大きい (前翅長が長い) 個体が存在す

ることが、本研究の過程で明らかとなった (Figs 1–4). また、ノコバヨトウ *T. plagiata* の中齢および終齢幼虫は、杉・富永 (2001) によって簡単な記載と図示がなされているが、若齢幼虫や蛹の形態分類学的研究は行われておらず、両種の寄主植物や生態、分布等の従来の記録は再検討が必要であった。

そこで本研究では、これら 2 種の正確な識別法の確立を目的として、ミトコンドリア DNA (COI) バーコーディング領域、雌交尾器、幼生期の 3 点に着目した分子・形態分類学的研究を行った。さらにその上で、2–2–1 で得られた成果を併せて用いて本属全体の系統学的考察を行った。なお、海外産の種には和名の無いものが多く、混乱を避けるために、以下、各種名の表記は学名に統一した。

## 材料および方法

### 1. 分子分類学的研究

供試標本にはベトナムとラオスにおける調査で得られた個体を用い、それらの詳細なデータは「2. 形態分類学的研究」の供試標本の中で示した。なお本研究では、GenBank または Barcode of Life Data Systems (以下 BOLD systems) に *T. plagiata* として登録されていた 4 個体 (オーストラリア産 3 個体 : HQ951089, HQ951092, IM10-0156 ; パプアニューギニア産 1 個体 : USNM-ENT-00703274), *T. grandirena* として登録されていた 2 個体 (コスタリカ産 2 個体 : JQ557317, GU163728 (亜種小名は記述されていないが, Todd and Poole (1980) に従うと, これら 2 個体は *T. grandirena sacca* である)), Lepidoptera sp. として登録されていた 2 個体 (サモア産 1 個体 : USNM-ENT-00980531 ; 台湾産 1 個体 : HM388333) も併せて解析を行った。外群には、沖縄県多良間島産のアフリカシロナヨトウ *Spodoptera exempta* (Walker) (AB735221) を用いた。DNAの抽出には、供試標本の左右いずれかの脚1本を使用し、DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) を用いて、抽出キットのプロト



コルに従い行った。DNA バーコード領域の増幅には LCO1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) と HCO2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (各3.2 µl) (Folmer *et al.*, 1994), を用い、各々の反応液を PCR チューブに入れ、サーマルサイクラー TaKaRa PCR Thermal Cycler Dice® (タカラバイオ) により反応させた。94.0 °C で 5 分させた後、AB827313 は、94 °C で 30 秒、46 °C で 30 秒、72 °C で 1 分 (AB827307 および AB827314 の 2 個体は、94 °C で 30 秒、47 °C で 30 秒、72 °C で 1 分) の反応を 35 サイクル行い、最後に 72 °C で 5 分間反応させた。DNA ポリメラーゼには、GoTaq® Hot Start Green Master Mix (20µl) (プロメガ) または EX Taq (タカラバイオ) を用いた。塩基配列の解析はタカラバイオ株式会社ドラゴンジェネミクスセンターにてプレート単位塩基配列解析を依頼し、Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (ライフテクノロジーズジャパン社)、および BigDye Terminator v3.1 Cycle sequencing kit (Applied Biosystems) を用いて行われた。得られた塩基配列データのアライメントは ATGC (Ver. 6) シーケンスアセンブリソフト (GENETYX) を用いて行った。また、MEGA7 (Kumar *et al.*, 2016) を使用し、塩基配列から近隣結合法を用いて分岐図を作成した。その他、塩基置換率の算出には DnaSP (Ver. 5) (Librado and Rozas, 2009) を用いた。

## 2. 形態分類学的研究

### 成虫

日本やベトナム、ラオスの調査で得られた個体、ならびに農業環境変動研究センター所蔵コレクション (NIAES) を用いた。雌雄交尾器を含む腹部の解剖と観察は、5–7 % 水酸化カリウム水溶液による 5–10 分間の煮沸を経た後に行った。前翅長の測定はデジタルノギス (デジマチックキャリパ CD15-CX, ミツトヨ社製) を用い、前翅長の有意差の算出には、Mann-Whitney の *U* 検定を用いた。前述の分子分類学的研究ならびに形態分類学的研究に用いた供試標本のデータを以下に示す。

## 分子分類学的研究と形態分類学的研究で用いた供試標本のデータ

*Tiracola plagiata* (Walker). [VIETNAM] 1♀, Chu Yang Sin National Park, Krong Bong, Dak Lak, alt. 733m, 12. III. 2013, T. Mita *et al.* leg. (AB827314, NIAES); [PHILIPPINES] 1♂, Negros, 1991 (NIAES); [JAPAN] 1♀, Okinawa, 21. II. 2000, S. Tominaga leg. (NIAES); 1♂, *Ditto*, 28. XI. 1999, S. Tominaga leg. (NIAES); 1♂, *Ditto*, 13. XI. 1999, S. Tominaga leg. (NIAES); 1♀, *Ditto*, 17. XI. 1999, S. Tominaga leg. (NIAES); 1♀, Okuni Rindou, Kunigami vill., Okinawa., 27. V. 2000, A. Sasaki leg. (NIAES); 1♀, Kin-town, Okinawa, 28. V. 2000, A. Sasaki leg. (NIAES); 1♀, *Ditto*, 8. VIII. 1995, K. Kudo leg. (NIAES); 1♀, Tengan river, Okinawa, 22. VII. 1998, K. Kudo leg. (NIAES); 1♂, Gushikawa, Okinawa, 14. VI. 1997, K. Kudo leg. (NIAES); 1♀, Mt. Banna, Ishigakijima Island, Okinawa, 3. VI. 1973, Y. Kurosawa leg. (NIAES); 1♀, Chichijima Island, Ogasawara, Tokyo, 19. V. 1995, K. Takeuchi leg. (NIAES); [MALAYSIA] 2♂, Taiping, VIII. 1973 (NIAES); 1♂, *Ditto*, VII. 1973 (NIAES); [INDONESIA] 1♂, Berastagi, N. Sumatra, 27. IV – 4. V. 1988, S. & A. Saito leg. (NIAES) .

*Tiracola aureata* Holloway. [VIETNAM] 4♂3♀, Sapa, Tram Ton, Lao Cai, 1,926m, 22–23, vi. 2012, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. ; 1♀, Ta Phin, Lao Cai, 1,296m, 25. VI. 2012, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (AB827307, NIAES); 1♂, Chu Yang Sin National Park, Krong Bong, Dak Lak, alt. 733m, 13. III. 2013, T. Mita *et al.* leg. (AB827313, NIAES); [LAOS] 1♀, Phou Samsoum, Xieng Khouang, alt. 1,940m, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (NIAES); [INDONESIA] 3♂, Bali, IX. 1994 (NIAES); [TAIWAN] 1♂1♀, Chiayi, 12–13. VII. 1964, H. Inoue leg. (NIAES); [MALAYSIA] 2♀ Taiping, VII. 1987 (NIAES); [INDIA] 1♂, Darjeeling, V. 1975, T. Hasegawa leg. (NIAES); 1♂1♀, Sabah, Mt. Kinabalu, 16–21, III. 1977, N. Kashiwai leg. (NIAES).

## 幼虫

主にライトトラップで得られた雌成虫から採卵を行い、孵化した幼虫の飼育によって各齢期のサンプリングを行った（以下、採卵・飼育法）。ただし一部のサンプルは野外で採集した幼虫も用いた。採卵・飼育法により得られた幼虫は、各齢期毎に複数個体を 90 °C 前後の熱湯に約 5 分間浸漬した後、80 % エタノ

ール液浸標本あるいは乾燥標本として固定した。サンプルの採集地は、*T. plagiata* が沖縄県名護市（2015年10月；採卵・飼育法）と沖縄県国頭村（2017年6月；採卵・飼育法）で、*T. aureata* は沖縄県国頭村（2017年6月；採卵・飼育法）と鹿児島県奄美大島大和村（2016年7月；野外のイヌビワ *Ficus erecta* Thunberg より得られた中齢幼虫を飼育して蛹の状態に固定した1個体）である。飼育容器には直径110mm、高さ55mmの透明なプラスチック製の容器を使用し、観察時以外は人工気象器を用いて24°C16L8Dの条件下で飼育を行った。どのサンプルも1齢から4齢幼虫期は多数の個体を1つの容器で飼育したが、5齢幼虫期以降は1つの容器に1-5個体となるよう調整して飼育を行った。幼虫の餌資源には人工飼料（シルクメイト2S）を用いたが、奄美大島の野外で得られた個体のみ、中齢幼虫期にイヌビワを与えて飼育を行った（終齢幼虫期は人工飼料を与えた）。その他、鹿児島県奄美大島大和村で2016年7月に得られた *T. aureata* の雌成虫より採卵した卵は全て孵化しなかったが、Firake *et al.* (2014) によって示された *T. plagiata* の産卵数と比較するため、産卵数の計測に用いた。

### 3. 系統学的考察

「1. 分子分類学的研究」、「2. 形態分類学的研究」ならびに「2-2-1 *Tiracola rufimargo* グループの分類学的研究」で得られた成果から、本属の種分類や類縁関係を考察する上で重視すべき形質の評価を行った。ただし本属と近縁なグループの全体像は未だ解明されていない他、幼生期の形態分類学的研究もほとんど進んでいないため、現時点では詳細な系統学的考察を行うことは難しい。そのためここでは種レベルでの詳細な系統解析は避け、各形質が祖先的か子孫的かを推定するにとどめた。その上でそれら形質に基づいたグルーピングを試み、本属の略論的な系統学的考察を行った。

供試標本には、「2. 形態分類学的研究」で用いたものの他に下記の標本も供試した。各標本の所蔵先の略称は、農業環境変動研究センター所蔵コレクション (NIAES)、国立科学博物館所蔵コレクション (NSMT)、千葉県立中央博物館

所蔵コレクション (NHMIC), 増井武彦氏所蔵コレクション (TMC) である。なお, *T. circularis*, *T. tabwemasana* の 2 種は直接標本を検査することができなかったが, 詳細な記載と図示がなされている Holloway (1979) や, BOLD systems に登録されている画像等を参考に検討を行った。*T. plagiata* と *T. aureata* 以外の種の幼生期については, Common (1990) で図示された *T. spectabilis* の幼虫 (当該文献では *T. plagiata* として幼虫の画像が掲載されているが, オーストラリアには *T. spectabilis* のみが分布する (Holloway, 1989)), ペンシルベニア大学の Daniel Janzen 博士によりウェブサイト上で図示されたコスタリカ産の *T. grandirena sacca* の幼虫 (<http://janzen.sas.upenn.edu/>), BOLD systems に登録されている *Tiracola* sp. の幼虫 (*T. rufimargo* グループの 1 種; YAWCATCR0014) の形態情報を参考とした。外部形態の名称は, Holloway (1989), 一色ほか (1965), Klots (1956), 駒井ほか (2011), Pierce (1909), Ueda (1984) に従った。

*Tiracola plagiata* (Walker). [JAPAN] 1♂1♀, Mt. Yuwandake, Yamato, Amami-oshima Is., Kagoshima, alt. 600 m, 2–4. VII. 2016, D. Watabiki and S. Shimamoto leg. (NIAES); 3♂, "Guest house of YWCC", Hiji, Kunigami, Okinawa-jima Is., Okinawa, alt. 30 m, 16–20. VI. 2017, D. Watabiki and E. Tanaka leg. (NIAES); 1♂, Sate, Kunigami, Okinawa-jima Is., Okinawa, alt. 280 m, 22. VI. 2017, D. Watabiki and Y. Nakatani leg. (NIAES); [INDONESIA] 1♂1♀, Sumba Is., X. 1998 (TMC); [PAPUA NEW GUINEA] 1♂, Lae, Morobe Province, 14. X. 1968 (NHMIC); 1♂, Wau, Morobe Province, 10. XI. 1968 (NHMIC).

*Tiracola aureata* (Walker). [JAPAN] 1♀, Kurio, Yaku-shima Is., Kagoshima, alt. 40 m, 16. V. 2015, S. Yoshimatsu and D. Watabiki leg. (NIAES); 1♂, "Guest house of YWCC", Hiji, Kunigami, Okinawa-jima Is., Okinawa, alt. 30 m, 16–20. VI. 2017, D. Watabiki and E. Tanaka leg. (NIAES); 1♂, Hama, Kunigami, Okinawa-jima Is., Okinawa, alt. 200 m, 20. VI. 2017, D. Watabiki and E. Tanaka leg. (NIAES); [INDONESIA] 1♂, Mt. Sampuraga, Sulawesi Is., alt. 1400 m, 23. VIII. 1994, T. Masui leg. (TMC).

*Tiracola spectabilis* (Walker). [INDONESIA] 12♂14♀, Mt. Mutis, Kapan, Nusa

Tenggara Timur, Timor Is., 1,320 m, 19–24. IV. 1993, U. Paukstadt leg. (NIAES); 18♂5♀, Buraen, Nusa Tenggara Timur, Timor Is., 25–27. II. 2006 (TMC).

*Tiracola minima* Prout. [PHILIPPINESS] 4♂6♀, Mt. Mantalingajan, Palawan Is., alt. 600–950 m, 6–14. I. 2000, D. Mohagan leg. (TMC); [INDONESIA] 1♂, Sumba Is., X. 1998 (TMC); 4♀, Palolo, Sulawesi Is., 700 m, IX–X. 1985, S. Nagai leg. (NIAES); 6♂2♀, Palolo, Donggala, Sulawesi Is., XII. 1987 (TMC); 1♂1♀, Mata Luksag, Salakan, Peleng Is., 26. XII. 1996, S. and A. Saito leg. (NHMIC).

*Tiracola grandirena sacca* Todd and Poole. [GUATEMALA] 1♀, La Union, Zacapa, alt. 850 m, 23. V. 1984, E. C. Welling leg. (NIAES).

## 結果および考察

### 1. 分子分類学的研究

ミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域に基づく近隣結合樹からは, *T. plagiata* と *T. aureata* の 2 種はそれぞれクレードを形成し, 標準的な DNA バーコーディングが両種の識別に有用であることが示された (Fig. 5). GenBank と BOLD systems より引用したコスタリカ産の *T. grandirena* (JQ557317; GU163728) も独自のクレードを形成した. オーストラリア産の *T. plagiata* として登録されていた 3 個体 (HQ951089 ; HQ951092 ; IM10-0156) は *T. plagiata* とは別のクレードを形成したが, BOLD systems に登録してあった成虫画像から判断したところ, これらはすべて誤同定で, *T. spectabilis* Walker であると同定できた. *T. spectabilis* は前 3 種と似るが, やや小型で, 前翅の色調がより黒色となることによつて識別できる (Holloway, 1989). また, 「2 – 1 果樹等共通の害虫 I: ハスモンヨトウとその近縁種」において著名な害虫ハスモンヨトウ等を含む日本産ヤガ科 *Spodoptera* 属 6 種の DNA バーコード領域の種間の平均塩基置換率は 5.6 % であったが, 本研究において解析した 4 種の種間の塩基置換率 も

5.8 % と類似した値であった。ただし、*T. plagiata* と *T. grandirena* の塩基置換率は約 11 % であり、チョウ目における同属内の平均塩基置換率 7.7 % (Hebert *et al.*, 2009) を大きく上回る結果となった。

## 2. 形態分類学的研究

### 成虫

*T. plagiata* と *T. aureata* の前翅長の測定結果 (Fig. 6) から、両種の前翅長は重複することが示された (*T. plagiata* は 19.9–24.9 mm, *T. aureata* は 22.9–27.0 mm)。ただし有意差も認められ (Table 1)、従来示唆されてきた通り、*T. plagiata* よりも *T. aureata* の方が大きい (前翅長が長い) ことも示された。

雌交尾器では、*T. plagiata* と *T. aureata* の両種間に明瞭な差異を見出すことができた。すなわち、*T. plagiata* の antrum は幅広く、左右両側の中央部が突出して丸みを帯びることにより *T. aureata* と識別できる (Figs 7–8)。ここでは、以前 *T. plagiata* のシノニムとして扱われていたアメリカ大陸に分布する *T. grandirena sacca* の雌交尾器も参考までに図示しておく (Fig. 9)。なお両種の雄交尾器は Holloway (1989) が述べているように明らかな差異があり、*T. plagiata* は cucullus 先端部が三角形状となって背方へ突出することや、dorsal arm が中央部で側方へ強く折れ曲がった形状となること等から識別できる (Figs 10–11)。

### 幼虫

採卵・飼育法により、*T. plagiata* と *T. aureata* の幼生期における齢期数や発育日数、各齢期毎の形態的特徴等の情報を得ることができたため、それらの概略を以下に示す。なお、*T. plagiata* の産卵数は 1,600 卵以上であることが Firake *et al.* (2014) によって報告されているが、今回、2016 年 7 月に奄美大島大和村で得られた *T. aureata* の雌成虫の産卵数を数えたところ、2,087 卵であった (ただし全て孵化しなかったため、無精卵であった可能性が高い)。

*T. plagiata* と *T. aureata* の幼生期における発育日数はほぼ同じで、卵期間 (産卵から孵化までに要する日数) が 4–5 日、幼虫期間 (孵化から蛹化まで) が

26–28 日，蛹期間（蛹化から羽化まで）が 13–15 日であった．雌雄間におけるこれら日数の差異も見られず，また両種ともに全齢期数は 6 齢であった．本研究で観察された上述の発育日数は，Firake *et al.* (2014) によってインド地方で行われた *T. plagiata* の飼育実験の記録（室温条件下で，餌資源としてマメ科 Fabaceae の Dolichos bean: *Lablab purpureus* Linnaeus の葉を与えた飼育記録．幼虫期間が 44 日前後で，蛹期間が 29 日前後を要したとされる）よりも明らかに短い日数であったが，材料および方法でも述べたように，本研究では人工気象器や人工飼料を用いているために飼育環境や餌資源の違いも大きく，検討の余地がある．なお，Firake *et al.* (2014) は飼育実験に用いた幼虫ならびに羽化した雄成虫の交尾器を図示しており，それを見る限りでは，本研究で供試した *T. plagiata* と同種である．

*T. plagiata* と *T. aureata* の幼生期の形態による識別は，卵から若齢幼虫にかけては外部表徴による識別が難しいものの，中齢幼虫から終齢幼虫にかけては明確に識別できることが分かった (Fig. 12)．以下に，若齢幼虫として 1 齢を，中齢幼虫として 3・4 齢を，終齢幼虫として 6 齢を代表させ，両種の特徴や識別点を示す．なお卵は両種ともに淡緑色で肉眼での差異は見られず，蛹は *T. aureata* がやや大きい傾向にあるものの，両種の形態的識別点を見い出すには至っていない．

1 齢幼虫 (Figs 12a, e) は，両種における差異はほとんど無い．頭部は黒色に近い黒褐色で，胸部から腹部にかけての体色はやや緑色を帯びた黄色．刺毛基盤は黒褐色で，各刺毛の長さもほぼ同じである．

3 齢幼虫 (Figs 12b, f) は，両種ともに頭部は黒色に近い黒褐色であるが，胸部から腹部にかけての体色や刺毛の長さが異なることによって識別できる．すなわち，*T. aureata* は胸部から腹部の青白色の各縦線がよく目立つほか，腹部第 3–6 節に黄白色の気門下線がほとんど表れないことによって *T. plagiata* と識別できる．また各刺毛の長さも 3 齢幼虫以降は差異が表れ，*T. aureata* はやや長い傾向にある．その他，腹脚の側方下半部の色調も僅かに異なり，*T. plagiata* が乳白色であるのに対して *T. aureata* はやや赤みを帯びた乳白色となる．1 齢および 2 齢幼虫では見られないこれらの特徴を用いることにより，*T. plagiata* と

*T. aureata* は 3 齢幼虫のステージで初めて正確な識別が可能となる。

4 齢幼虫 (Figs 12c, g) は、両種ともに頭部が赤褐色となり、個体によっては顔面がやや暗褐色を帯びる。3 齢幼虫のところで述べた両種の形態的差異はより顕著となり、特に腹部第 3–6 節の黄白色の気門下線の差異が明瞭となる。各刺毛の長さも 3 齢幼虫と同様に *T. aureata* はやや長い傾向にある。また本齢期では *T. aureata* は刺毛基盤がやや強く隆起し、この傾向は 5 齢、6 齢幼虫においても同様である。その他、*T. aureata* は腹部背面が黄金色を帯びる。

6 齢 (終齢) 幼虫 (Figs 12d, h) も 4 齢幼虫と同様な差異を持つ。特に腹部第 3–6 節の黄白色の気門下線が *T. aureata* では明らかに消失し (痕跡的に表われる個体もあるが、*T. plagiata* のように連続した縦線とはならない)、腹脚の側方下半部の色調もより強く赤色を帯びるようになる。また刺毛の長さの差異も顕著に表われ、特に胸部と腹部各節の D 刺毛, SD 刺毛, SV 刺毛が、*T. aureata* は *T. plagiata* の約 1.5–2 倍の長さとなる。なお両種ともに 4 齢幼虫までは脚部 (腿節から跗節) が黒褐色であるが、5 齢幼虫以降は赤褐色となる。

以上の結果を踏まえ、*T. plagiata* の幼虫として詳細に記述または図示された過去の文献の整理を試みたところ、インドネシアにおけるタバコやカカオ、パラゴムノキの害虫としての記録 (Kalshoven and Laan, 1981) や、パプアニューギニアにおけるカカオの害虫としての記録 (Keane and Putter, 1992)、近年のインド地方におけるマメ科の *Lablab purpureus* Linnaeus とクワ科の *Morus* spp. の相次ぐ被害の記録 (Firake *et al.*, 2014 ; Sakthivel *et al.*, 2015) は従来通り *T. plagiata* によるものであることが分かった。ただし台湾におけるミカン属の害虫としての記録 (楚南, 1934) のみ、*T. aureata* の幼虫によるものであった。なお、オーストラリアでは 1927 年の乾季にバナナとカカオ、トウモロコシ *Zea* sp., カボチャ *Cucurbita* sp. において、本属種による突発的な被害が同時に発生したようだが (Weddell, 1930)、これがオーストラリアに唯一分布するとされる *T. spectabilis* によるものかは検討が必要かもしれない。害虫として多数の記録がある *T. plagiata* は、長距離移動性を持ち、乾季を中心に時々大発生をすることがノーフォーク島で確認されている (Holloway, 1977)。



その他、害虫としての記録ではないが、Sevastopulo (1946) がインドにおいてキク科の *Emilia* 属を用いて飼育と記述を行った *T. plagiata* の記録は *T. aureata* であることも併せて判明した。また、2016 年 7 月に鹿児島県奄美大島で *T. aureata* の中齢幼虫 1 個体がイヌビワより得られていることから、イヌビワは *T. aureata* の野外における寄主植物の 1 つと考えられる。

### 3. 系統学的考察

ここまでの研究結果を踏まえると、*Tiracola* 属は 14 種 2 亜種を含むことになるが、中国から記載された *T. magusina* のタイプ標本の画像を精査したところ、本属とは明らかに異なる種であることが分かった（外部表徴からは、恐らく *Apospasta* 属の種と考えられる）。そのため *Tiracola* 属は、*T. plagiata* グループ（6 種；本属のタイプ種 *T. plagiata* を含む）、*T. rufimargo* グループ（6 種 1 亜種）、アメリカ大陸産の種（1 種 1 亜種）の合計 13 種 2 亜種を含むこととなる。なお *T. grandirena* はアンティル諸島に分布する基亜種の他に中南米亜種の *T. grandirena sacca* を含むが（Todd and Poole, 1980）、本考察では主にインドからオセアニア地域にかけて分布する種を対象とするため、ここでは *T. grandirena grandirena* と *T. grandirena sacca* の両亜種は併せて *T. grandirena* として扱う。

*Tiracola* 属の形態的特徴については、Holloway (1989) が他のヨトウガ亜科の種と雌雄交尾器の比較、検討を行っており、雄交尾器の *uncus* が発達しないこと、*cucullus* が幅広く発達しないこと、*aedeagus* の *vesica* は基部にブラシ状の *spines* と、先端に *spines* を伴った *lateral lobe* を持つこと、雌交尾器は螺旋状の *appendix bursae* を持つこと等を本属の特徴として挙げている。成虫の外部表徴については Warren (1912) が精査しており、後翅中室の鱗粉が無い領域を *hyaline patch* とよび (Fig. 13)、本属の特徴的な形質であると述べている（ただしこの形質は雄のみが有することを Prout (1922) が後に指摘している）。また、本属に近縁なグループについてはよく分かっていないものの、近年は暫定的に *Leucaniini* (*Mythimna-Leucania* complex)（または Hacker *et al.* (2002) でいうと

ころの *Mythimnini*) に含める扱いが提唱されている (Fibiger and Hacker, 2005 ; Lafontaine and Schmidt, 2010 ; Holloway, 2011). そこで本研究では, *Leucaniini* に属するグループの形質状態が示されている上記の文献や Yoshimatsu (1994) 等を参考に, 本属の成虫および幼虫の形態的特徴に基づく系統学的考察を行った.

#### 前後翅の色調と斑紋

*Tiracola* 属の種の大多数は, 前翅の斑紋や色調が雌雄ともに大きな個体変異を持ち, 種の識別に有用な形質は少なからず見られるものの, 系統関係の考察に有用な形質はほとんどない. しかしながら後翅の構造や色調にはいくつかの分類学的に重要な形質が見られる. 上述の Warren (1912) および Prout (1922) が指摘した hyaline patch はその 1 つで, 本属の子孫的な形質と考えられるが, 今回詳しく精査したところ, *T. minima*, *T. tabwemasana*, アメリカ大陸に分布する *T. grandirena* では本形質が見られないことが分かった. したがって, hyaline patch は *T. minima*, *T. tabwemasana* を除くアジア・オセアニア地域に分布するタクサの共有派生形質と考えられた. その他, 後翅の外縁 (あるいは外半部) が顕著に赤色を帯びるのはオセアニア地域に分布する *T. rufimargo* グループのみで, 本グループの共有派生形質であると考えられた. また前翅の斑紋に顕著な雌雄二型が見られないこと, 後翅全体が乳白色となることの 2 点は, 本属中で *T. minima* のみに見られる形質状態で, 本種の固有派生形質と考えられる.

#### 雄交尾器

本属の種はいずれも *uncus* が顕著に退化するが, これはアメリカ大陸に分布する *T. grandirena* も含めた本属の共有派生形質とされる (Holloway, 1989). *Valva* 側方にある *coremata* は, 本属ではアジア・オセアニア地域に分布するタクサのみ 2 つ持ち, 有力な共有派生形質と考えられる (Holloway, 1989). *Ampulla* と *harpe* は, *Leucaniini* の種では一般的によく発達し, アメリカ大陸に分布する *T. grandirena* においてもよく発達しているが, アジア・オセアニア地域に分布する種では *ampulla* がほぼ消失する (骨化の弱いプレートや微小突起として痕跡的に見られる場合もある). *Harpe* も退化傾向にあり, 特に *T. rufimargo* グルー

プでは丸みを帯びた小さい骨下部となり膜質部から遊離しない。Cucullus は、*T. aureata* と *T. spectabilis* では、その先端の背方端と、腹方端の pollex (= spur or digitus sensu Holloway (1989)) を結んだ線が、腹部背面と並行に近い状態となり (Fig. 14c), 両種の共有派生形質と考えられる (Holloway, 1989). さらに cucullus 背方部に密生する coronal setae の形質状態にも着目したところ、各 seta の基部に当たるソケットの相対的な位置が、*T. rufimargo* グループ、*T. plagiata*, *T. spectabilis*, *T. aureata* では Fig. 14 で示した 1-7 の相同と考えられる位置関係を共有していることが分かった。これは *T. minima* や *T. grandirena* を始め、他の Leucaniini の種では見られない形質状態である。その他、*T. grandirena* では cucullus が stout spines (coronal setae) を持たずによく骨化した 1 本の突起となり (= "a single dorsally directed process" (Todd and Poole, 1980) ; = "an upturned spine" (Holloway, 1989)), *T. tabwemasana* では cucullus の pollex を欠くが (Holloway, 1979), これらはそれぞれ両種の固有派生形質と考えられる。Juxta と dorsal arm (costa から cucullus の先端部にかけての連続した構造の総称) は *T. plagiata* のみ他種と異なり、種同定の上でも本種を特徴づける有用な形質となっている。すなわち、*T. plagiata* では juxta の腹半部が強く膨らんだへら状となる他 (Fig. 10a), dorsal arm は中央部で外方側へ大きく折れ曲がり cucullus が sacculus に食い込んだ形状となる (Fig. 10b). Juxta の両脇にある lateral band もグループによって形状が異なるが、*T. aureata*, *T. spectabilis*, *T. circularis*, *T. rufimargo* グループでは腹半部が背半部に比べて細くなり (Fig. 11a), これはより子孫的な形質状態と考えられる。

#### 雌交尾器

Holloway (1989) は、本属の特徴として螺旋状の appendix bursae を持つことを挙げているが、さらに本研究によって、この螺旋構造の巻く方向がグループにより異なる事が初めて分かった。すなわちアメリカ大陸に分布する *T. grandirena* では appendix bursae が、ductus bursae 末端の背方側にある開口部から、(後方より見た場合) 時計回りに半周ほど折り返した後、やや前方へ伸長し、次いで反時計回りに螺旋状に巻きながら前方へと伸長する構造となっているの

に対し (Fig. 9), アジア・オセアニア地域の種では, 常に時計回りの構造となる (Figs 7-8). なお appendix bursae の巻く回数は種によって異なる. その他にもアジア・オセアニア地域に分布する種は appendix bursae の開口部が, ductus bursae の中央部付近から ductus bursae と corpus bursae の接合部にかけて縦長に開口しており, これも他の Leucaniini の種では見られない形質状態である. また *T. grandirena* は, antrum の後縁中央部が大きく前方へ向かって陥入するが (Fig. 9), これは本種の固有派生形質と考えられる. Signum の位置は, *T. rufimargo* グループのみ ductus bursae の開口部付近にあり, その他の種では corpus bursae の後方付近にある.

#### 幼虫の外部表徴

これまで本属の幼生期はあまり詳細な形態分類学的研究が行われてこなかったが, 本研究では, 先行研究や BOLD systems 上の画像も含めて合計 5 種の形態情報を得ることができた. すべての種を取り扱っていないために今後の検討が必要ではあるものの, 上述の成虫形態に基づいた系統学的考察を支持する形質が得られたことから, ここでは参考までに触れておく.

Leucaniini を含むヨトウガ亜科の幼虫は, Godfrey (1972) や, 一色ほか (1965), Merzheevskaya (1989), 杉ほか (1987), 吉松ほか (2011) といった本亜科の多数タクサを扱っている文献を見る限り, 多くの種で腹部第 1 節から第 8 節 (A1-A8) の気門下線は途切れることなく明瞭に表われる. このような形質は, 本属でも *T. grandirena* と *T. plagiata* において確認することができたが, *T. aureata*, *T. spectabilis*, *T. rufimargo* グループの 1 種の幼虫は, 第 3 節から第 6 節にかけてこの気門下線がほぼ消失することが分かった. したがって本形質はこれらタクサの持つ, より子孫的な形質である可能性が示唆された.

以上の結果を踏まえ, *Tiracola* 属の分類や類縁関係を考察する上で重視すべき形質を取りまとめた (a: 子孫形質; p: 祖先形質). なお各形質に割り当てられた番号は, 推定されたクラドグラム (Fig. 15) と対応している.

1. 雄交尾器の *valva* 側面に *coremata* を, 2 本有する (a) / 1 本のみ有する (p) .
2. 雄交尾器の *ampulla* は, 痕跡的かほとんど消失する (a) / 明瞭な突起状となる (p) .
3. 雌交尾器の *appendix bursae* は, *ductus bursae* の中央部付近から *corpus bursae* との接合部にかけて縦長に開口する (a) / *corpus bursae* とともに *ductus bursae* の末端に開口する (p) .
4. 雄交尾器の *cucullus* の先端は, 1 本の突起状となる (a) / 幅広い三角形状となり, *cornal setae* を密生する (p) .
5. 雌交尾器の *antrum* は後方中央部が, 前方へ向かって深く陥入する (a) / 陥入しない (p) .
6. 雄交尾器の *cucullus* は, *pollex* を持たない (a) / 持つ (p) .
7. 前翅の色調と斑紋は, 顕著な雌雄二型がある (a) / 雌雄二型はほぼ無い (p) .
8. 後翅の地色は, 乳白色である (a) / 茶 (黒) 褐色である (p) .
9. 後翅の中室には *hyaline patch* が, ある (a) / ない (p) .
10. 雄交尾器の *cucullus* 先端部は Fig. 14 でいうところの 1-7 の相同な *coronal setae* を, 持つ (a) / 持たない (p) .
11. 雄交尾器の *juxta* の腹半部は, 幅広い四角形状になる (a) / 縦長の楕円形状になる (p) .
12. 雄交尾器の *dorsal arm* は, 中央部で外方へ折れ曲がり *sacculus* へと食い込む (a) / ほぼ真っすぐで *sacculus* には食い込まない (p) .
13. 雌交尾器の *antrum* は, 丸みを帯びる (a) / 四角形状になる (p) .
14. 雄交尾器の *lateral band* (of *juxta*) は, 背半部が太く, 腹半部の幅が極端に細い (a) / 一様に太く, 背半部と腹半部で幅の変化はほとんど無い (p) .
15. 幼虫の腹部 A3-A6 の気門下線は, 痕跡的かほとんど消失する (a) / 明瞭に表われる (p) .
16. 雄交尾器の *cucullus* は, その先端の背方端と腹方端 (*pollex*) を結んだ線が, 腹部背面と並行に近い状態となる (a) / 背方端から腹方側へ強く折り返すため並行にならない (p) .
17. 雄交尾器の *vesica* の *basal cornuti* には, 1 本の強靱な *cornutus* を伴う (a)

- / 伴わない (p) .
18. 後翅の外縁（または外半部）は，赤色を帯びる (a) / 一様に茶（黒）褐色である (p) .
  19. 雄交尾器の *harpe* は，発達せずに膜質部から遊離しない (a) / 遊離した骨化部となる (p) .
  20. 雌交尾器の *corpus bursae* 上の *signum* は，*ductus bursae* の開口部付近にある (a) / *corpus bursae* の後方付近にある (p) .

結果として，*T. rufimargo* グループの単系統性は支持されたものの，*T. plagiata* グループに含まれる *T. plagiata* や *T. aureata*, *T. minima* 等は多系統である可能性が示唆された．分子分類学的研究では，ミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域のみしか扱っていないことと，本属のうち 4 種のみしか扱っていないことから，系統学的な知見はほとんど得ることができなかつたが，「1. 分子分類学的研究」の結果でも述べたように，*T. plagiata* と *T. grandirena* の塩基置換率は，チョウ目における同属内の平均塩基置換率を大きく上回る結果となった．このことは上述の通り形態分類学的にも明確に支持され，インド・オセアニア地域の本属種が単系統であることはほぼ確実である．また害虫として著名な *T. plagiata* は，雌雄交尾器を含む外部形態がやや異質であり，*T. aureata* や *T. rufimargo* グループ等といくつかの子孫的な形質を共有するものの，本種のみが持つ固有派生形質も多数存在する．さらに本種は，成虫だけでなく幼虫もより祖先的な形質状態を有していた．その他，これまで多くの分類群で着目されてこなかった *cucullus* のソケットの相対的な位置関係は，少なくとも本属では系統関係の推定や種分類に用いることができる形質であると考えられた．

本属およびその近縁なグループの詳細な系統関係を解明するためには，多数標本に基づいた，他の遺伝子領域も含むさらなる分子分類学的研究ならびに詳細な形態分類学的研究が必要である．

## 引用文献

- Common, I. F. B., 1990. *Moths of Australia*: 533 pp. E. J. Brill and Melbourne University Press, Melbourne.
- Fibiger, M. and H. H. Hacker, 2005. Systematic list of the Noctuoidea of Europe (Notodontidae, Nolidae, Arctiidae, Lymantriidae, Erebidae, Micronoctuidae and Noctuidae). *Esperiana* **11**: 93–205.
- Firake, D. M., R. Kumar, G. T. Behere, P. D. Firake, N. S. A. Thakur, V. K. Varma, N. A. Deshmukh and S. V. Ngachan, 2014. First report of *Tiracola plagiata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) attacking Dolichos bean, *Lablab purpureus* L. from Meghalaya, India. *Entomological News* **123**: 364–369.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz and R. Vrijenhoek, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**: 294-297.
- Godfrey, G. L., 1972. A review and reclassification of larvae of the subfamily Hadeninae (Lepidoptera, Noctuidae) of America North of Mexico. *Technical Bulletin* (1450): 1– 274.
- Hacker, H., L. Ronkay and M. Hrebley, 2002. *Noctuidae Europaeae, Volume 4, Hadeninae* I: 418 pp. Entomological Press, Sorø.
- Hebert, P. D. N., J. R. deWaard and J. F. Landry, 2009. DNA barcodes for 1/1000 of the animal kingdom. *Biology Letters* **6**: 359–362.
- Hill, D. S., 1983. *Agricultural insect pests of the tropics and their control*: 760 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Holloway, J. D., 1977. *The Lepidoptera of Norfolk Island, their biogeography and ecology*. (Series Entomologica **13**): 291 pp. W. Junk B. V. Publishers, The Hague.
- Holloway, J. D., 1979. *A survey of the Lepidoptera, biogeography and ecology of New*

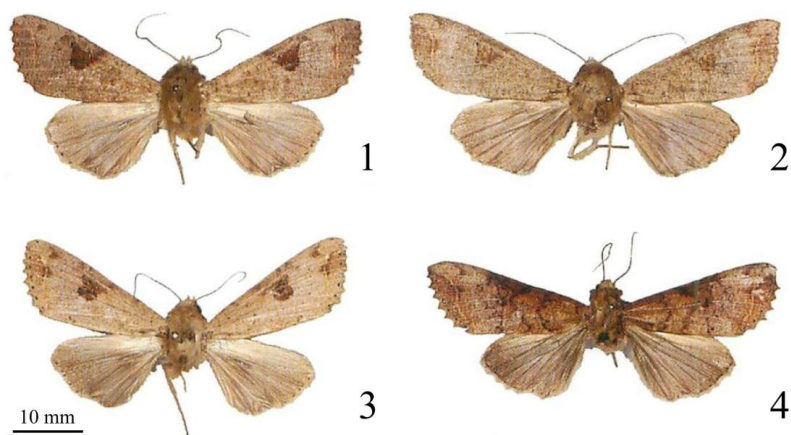
- Caledonia*. (*Series Entomologica* **15**): 588 pp. W. Junk B. V. Publishers, London.
- Holloway, J. D., 1989. The moths of Borneo, Part 12. *Malayan Nature Journal* **42**: 57–226, 404 figs, 8 pls. The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.
- Holloway, J. D., 2011. The moths of Borneo, Part 2. *Malayan Nature Journal* **63**: 1–548.
- 一色周知・六浦 晃・山本義丸・服部伊楚子, 1965. 原色日本蛾類幼虫図鑑 (上) : 237 pp. 保育者, 大阪.
- Kalshoven, L. G. E. and P. A. Laan, 1981. Revised and translated by P. A. van der Laan with cooperation of G. H. L. Rotschild, *Pests of crops in Indonesia*: 720 pp. Ichtar Baru-Van Hoeve, Indonesia.
- Keane, P. J. and C. A. J. Putter, 1992. Cocoa pest and disease management in Southeast Asia and Australasia. *FAO plant production and protection papers* **112**: 223 pp. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- Klots, A. B., 1956. Lepidoptera. Tuxen, S. L. (ed.), *Taxonomist's glossary of Genitalia in Insects* (Second revised and enlarged edition): 115–130. Munksgaard, Copenhagen.
- 駒井古実・橋本里志・吉安 裕, 2011. 形態. 駒井古実・吉安 裕・那須義次・齊藤寿久 (編), *日本の鱗翅類*: 3–36. 東海大学出版会, 神奈川.
- Kumar, S., G. Stecher and K. Tamura, 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution* **33**: 1870–1874.
- Lafontaine, J. D. and B. C. Schmidt, 2010. Annotated check list of the Noctuoidea (Insecta, Lepidoptera) of North America north of Mexico. *Zookeys* **40**: 1–239.
- Librado, P. and J. Rozas, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**: 1451–1452.
- Merzheevskaya, O. I., 1989. *Larvae of owlet moths (Noctuidae): Biology, Morphology, and Classification*: 419 pp. E. J. Brill., Leiden, New York, København, Köln.



- Pierce, F. N., 1909. *The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands, An account of the morphology of the male clasping organs*: 88 pp. A. W. Duncan, Liverpool.
- Poole, R. W., 1989. *Lepidopterorum Catalogus (New Series) Fascicle 118 Noctuidae Part1–3*: 1314 pp. E. J. Brill., Leiden, New York, København, Köln.
- Prout, A. E., 1922. On some apparently new species and forms of Noctuidae, collected by C. F. and J. Pratt, in the mountains of Central Ceram, October, 1919, to February, 1920. *Bulletin of the Hill Museum* **1**: 193–251.
- Sakthivel, N., J. B. N. Kumar, T. Sivasubramanian, Chikkanna and V. Sivaprasad, 2015. New record of *Tiracola* sp. (Lepidoptera: Noctuidae) as a pest of mulberry from Tamil Nadu, India. *Current Biotica* **9**: 74–77.
- Sevastopulo, D. G., 1946. Early stages of Indian Lepidoptera, part 7. *Journal of Bombay Natural History Society* **46**: 413–429.
- 楚南仁博, 1934. 台湾農作物病害蟲防除要覽, 第 1 編, 果樹類の害虫. 素木得一 (編), 台湾總督府殖産局出版 (636) : 76–131.
- 杉 繁郎・山本光人・中臣謙太郎・佐藤力夫・中島秀雄・大和田 守, 1987. 日本産蛾類生態図鑑: 453 pp. 講談社, 東京.
- 杉 繁郎・富永 智, 2001. 属 *Tiracola* の第二の種ノコバヨトウ (新称) の発見. 蛾類通信 (212) : 217–219.
- Todd, E. L. and R. W. Poole, 1980. The American species of the *Tiracola plagiata* Walker complex. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **82**: 396–400.
- Ueda, K., 1984. A revision of the genus *Deltote* R. L. and its allied genera from Japan and Taiwan (Lepidoptera: Noctuidae; Acontiinae) Part 1. A generic classification of the genus *Deltote* R. L. and its allied genera. *Bulletin of Kitakyushu Museum of Natural History* **5**: 91–133.
- Warren, W., 1912. New Noctuidae in the Tring Museum, mainly from the Indo-Australian region. *Novitates Zoologicae* **19**: 1–57.

- Weddell, J. A., 1930. Field notes on the Banana fruit-eating caterpillar (*Tiracola plagiata* Walker). *Queensland Agricultural Journal* **33**: 186–201.
- Wood, G. A. R. and R. A. Lass, 2001. *Cocoa (4th Edition)*: 620 pp. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Yoshimatsu, S., 1994. A revision of the Genus *Mythimna* (Lepidoptera: Noctuidae) from Japan and Taiwan. *Bulletin of the National Institute of Agro-Environmental Sciences* **11**: 81–323.
- 吉松慎一, 2011. ヨトウガ亜科. 岸田泰則 (編), 日本産蛾類標準図鑑 2: 368–384. 学研教育出版, 東京.
- 吉松慎一・宮田 彬・大和田 守・吉安 裕・那須義次, 2011. ヤガ科. 駒井古実・吉安 裕・那須義次・斉藤寿久 (編), 日本の鱗翅類: 885–930. 東海大学出版会, 神奈川.

図



Figs 1–4. Adults of *Tiracola* spp. (LF = Lengths of forewings). 1: *T. plagiata*, ♂ (LF 23.9 mm). 2: *Ditto*, ♀ (LF 24.5 mm). 3: *T. aureata*, ♂ (LF 22.2 mm). 4: *Ditto*, ♀ (LF 22.3 mm).<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2013) Distinguishing the externally similar imagines of *Tiracola plagiata* and *T. aureata* whose forewing lengths were shown to overlap (Lepidoptera, Noctuidae). *Lepidoptera Science* **64**: 123–127.

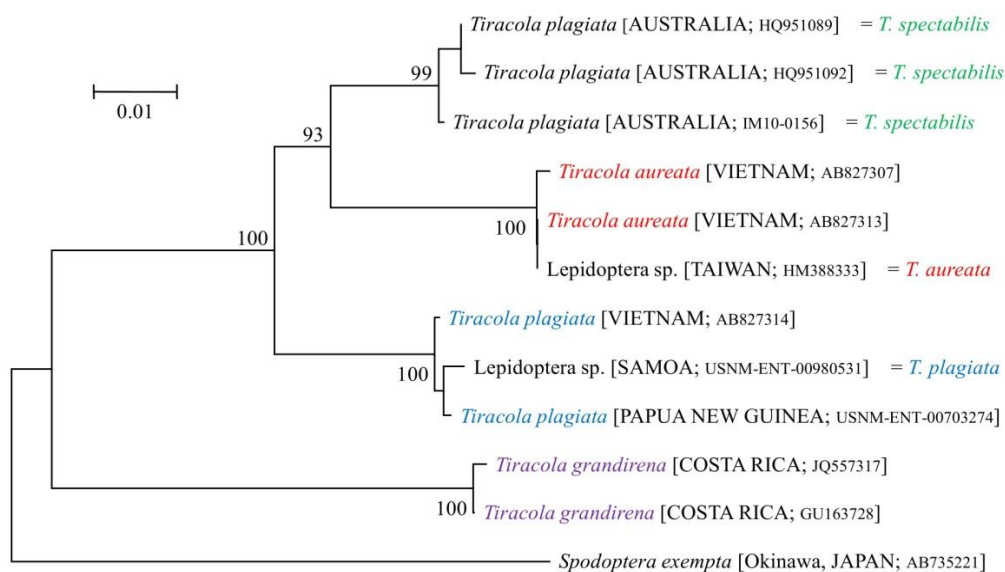


Fig. 5. Neighbor-joining tree of *Tiracola* spp. based on 616 bp of the mitochondrial COI gene. *Spodoptera exempta* Walker was used as an outgroup species. The bootstrap method was performed with 1,000 replications.

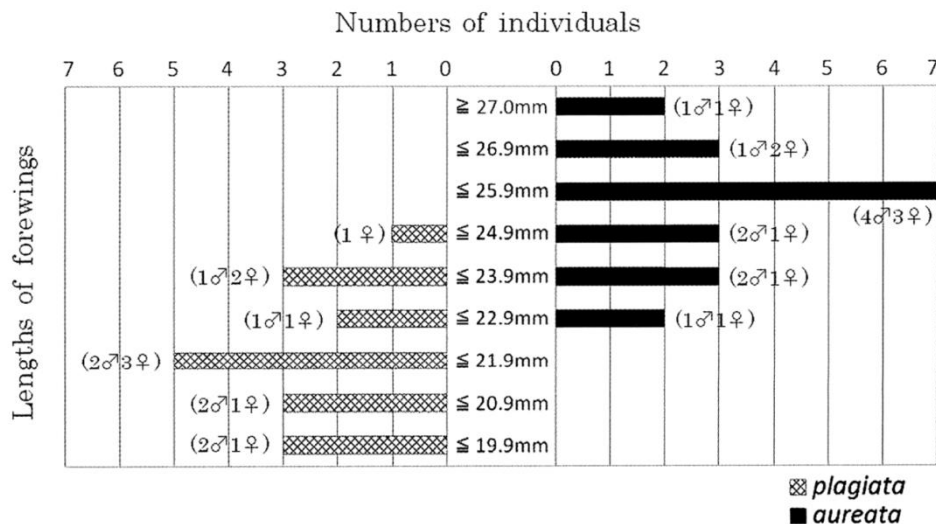
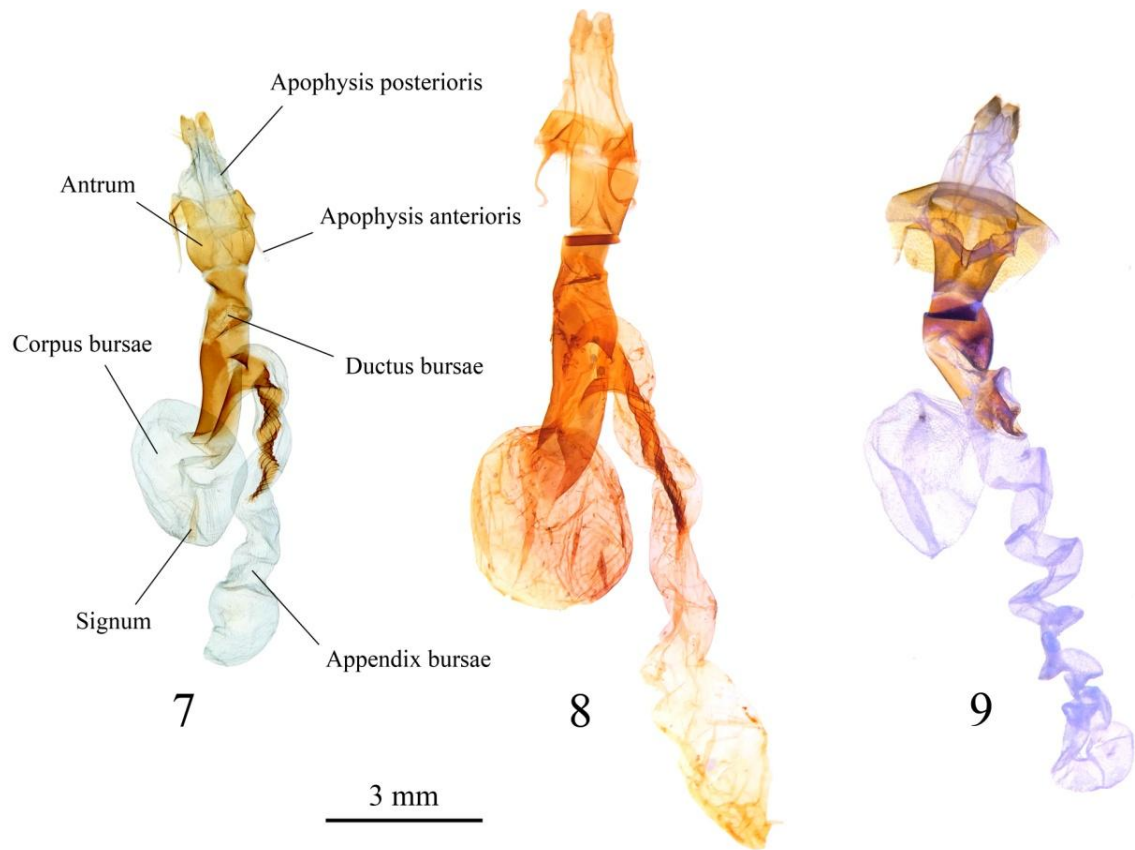
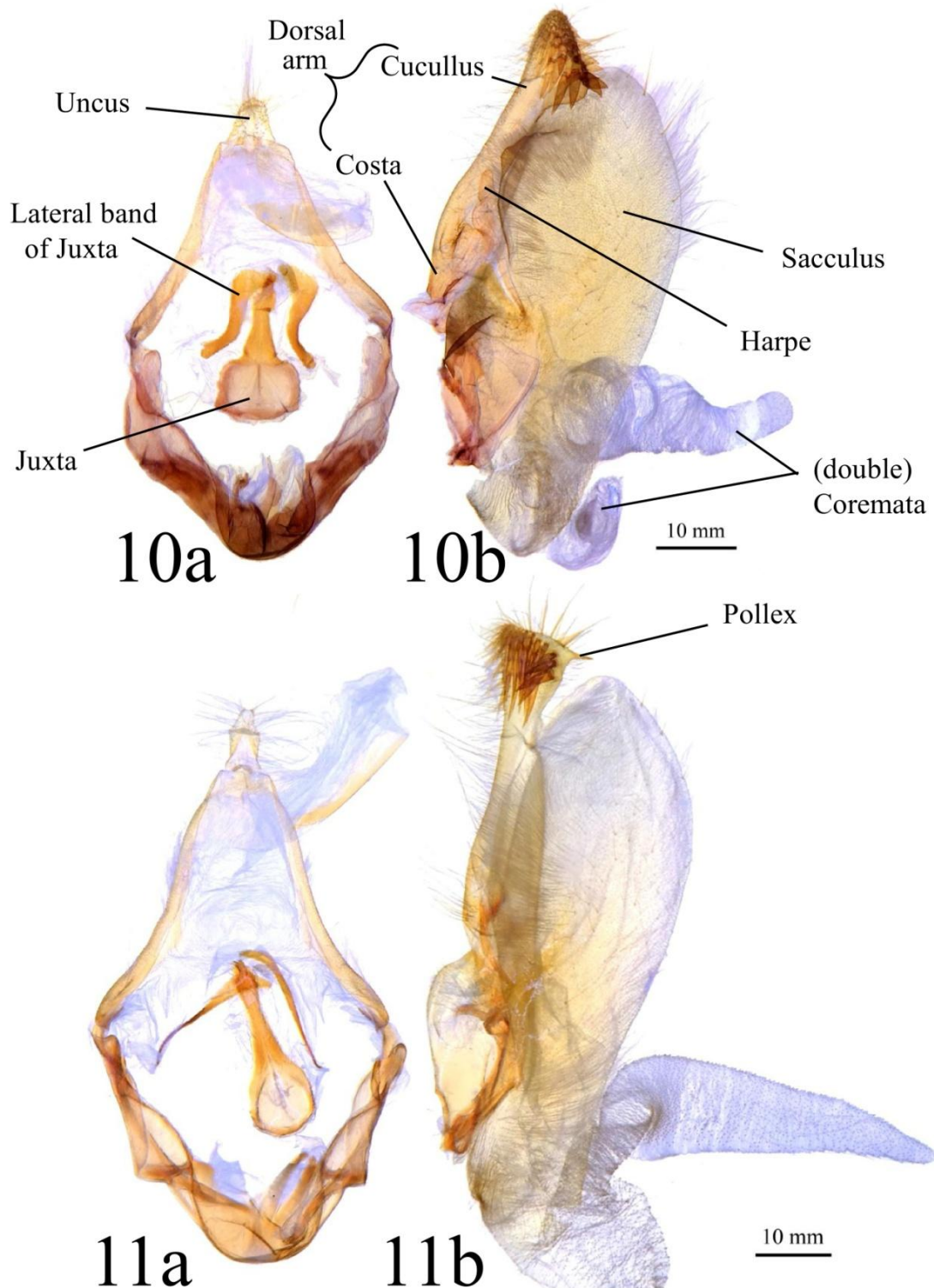


Fig. 6. Lengths of forewings and numbers of individuals of *T. plagiata* and *T. aureata* falling within each band. Males and females are distinguished and their numbers are also shown.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【表の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2013) Distinguishing the externally similar imagines of *Tiracola plagiata* and *T. aureata* whose forewing lengths were shown to overlap (Lepidoptera, Noctuidae). *Lepidoptera Science* **64**: 123–127.



Figs 7–9. Female genitalia of *Tiracola* spp. in ventral view. 7: *T. plagiata*, 8: *T. aureata*, 9: *T. grandirena*.



Figs 10–11. Male genitalia of *Tiracola* spp. in ventral view (a: Ring (excluding aedeagus), b: valva). 10: *T. plagiata*, 11: *T. aureata*.



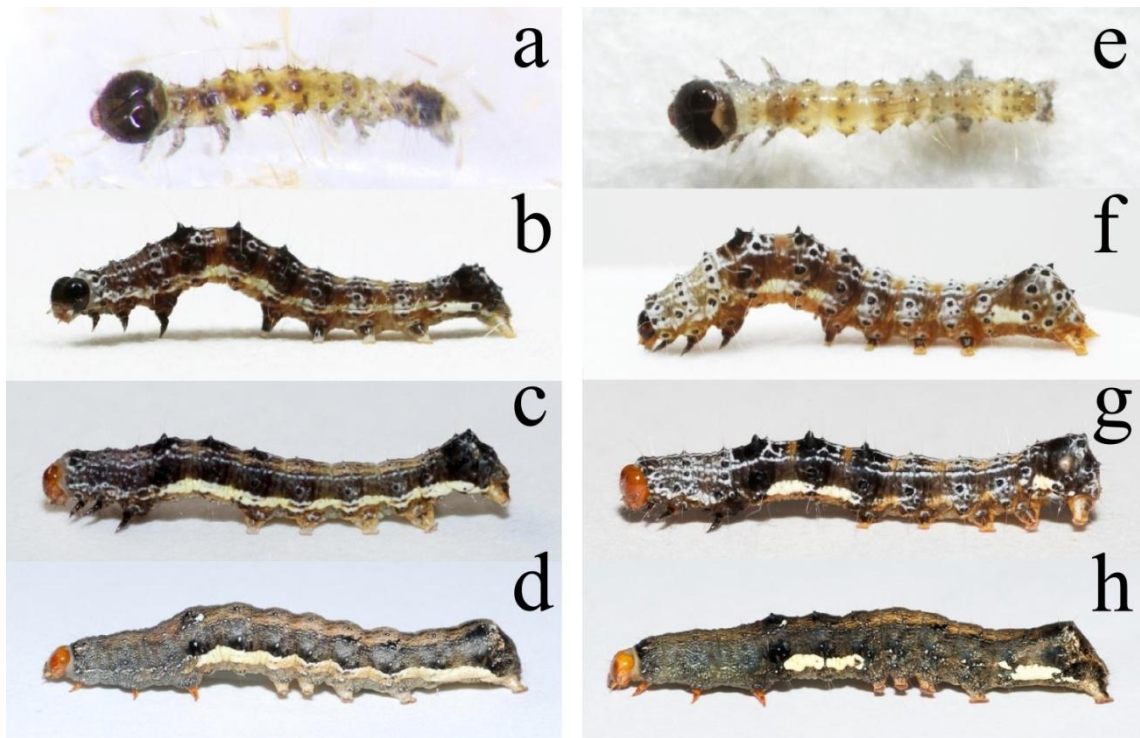


Fig. 12. Larvae of *T. plagiata* (a–d) and *T. aureata* (e–h) from Okinawajima Island, Okinawa Prefecture. a, e: First instar larvae. b, f: Third instar larvae. c, g: Fourth instar larvae. d, h: Sixth (last) instar larvae.

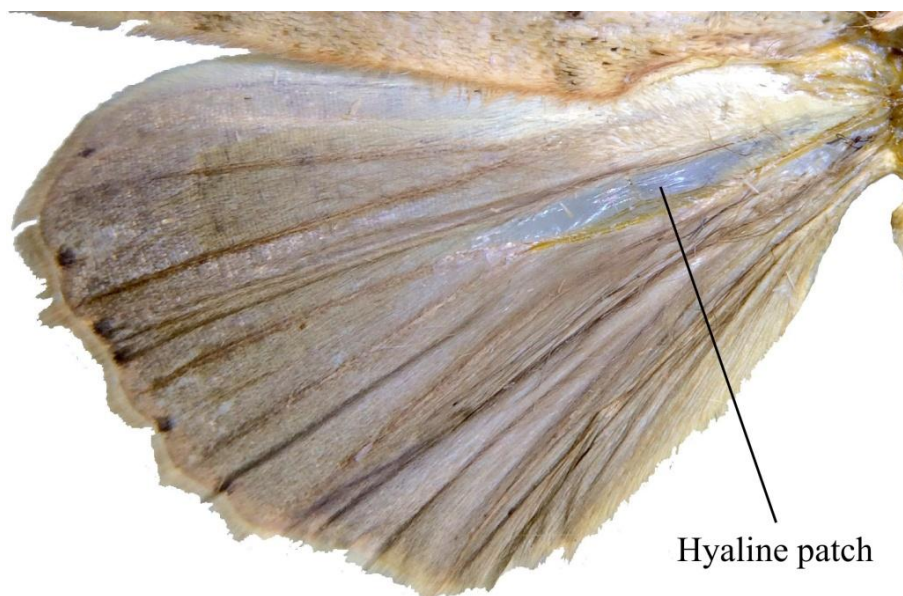


Fig. 13. "Hyaline patch" *sensu* Warren (1912) on the left hindwing of a male adult of *T. aureata*.

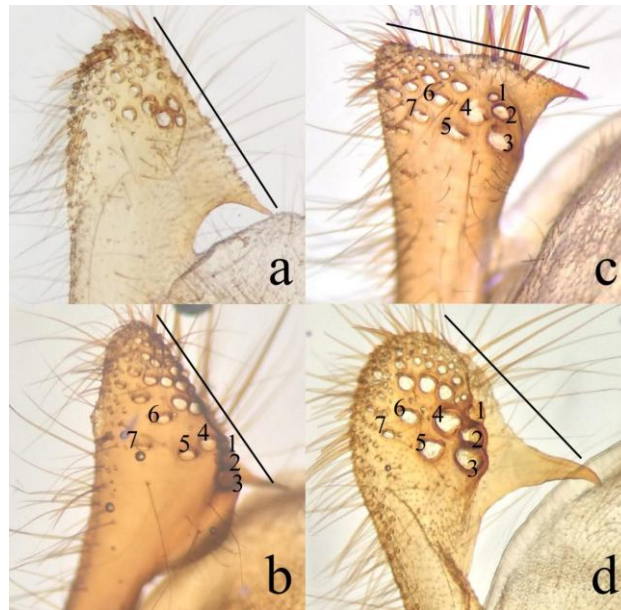


Fig. 14. Apical portion of the cucullus on the right valva of *Tiracola* spp. in ventral view. a: *T. minima*, b: *T. plagiata*, c: *T. aureata*, d: *T. rufimargo*. Black bars indicate the dorsal edge of the cucullus. Numbers indicate the homologous sockets of stout spines (coronal setae) among each species.

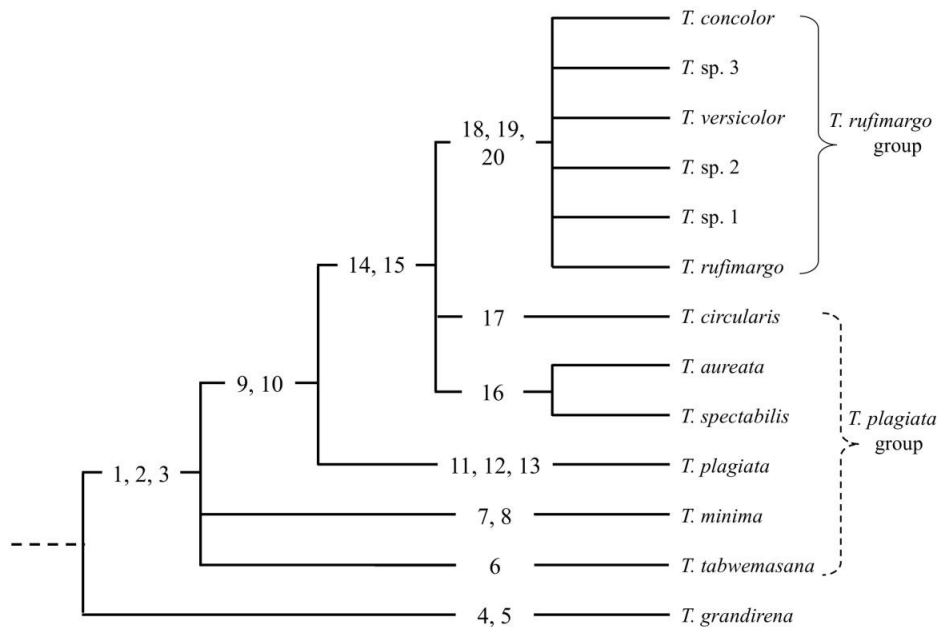


Fig. 15. Morphologically-based cladogram of the species in the genus *Tiracola*. Numbers 1–20 correspond to the character numbers mentioned in above manuscript.

表

Table 1. Numbers of individuals examined and lengths of forewings of *T. plagiata* and *T. aureata*.<sup>#</sup>

Species name	No. of individuals	Lengths of forewings (mm, Mean±SE)	<i>Z</i>	<i>p</i>
<i>T. plagiata</i>	17	21.6±1.6	4.604	<i>p</i> <0.0001
<i>T. aureata</i>	20	25.1±1.5		

\*Lengths of forewings of two species are significantly different by Mann–Whitney *U* test

<sup>#</sup> 【表の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2013) Distinguishing the externally similar imagines of *Tiracola plagiata* and *T. aureata* whose forewing lengths were shown to overlap (Lepidoptera, Noctuidae). *Lepidoptera Science* **64**: 123–127.



## 2-3 カキノキ科の害虫：ムーアキシタクチバとその近縁種

カキノキ科の害虫ムーアキシタクチバの同胞種，ミナミキシタクチバの  
日本からの発見および両種の分布・寄主植物に関する研究

### 緒言

*Hypocala* 属は 16 種 1 亜種を含むヤガ上科の 1 グループで，アジア・オセアニア地域の温帯から熱帯域にかけて分布する他，新熱帯区には 1 種が知られる (Holloway, 1977, 2005; Poole, 1989). 日本にはムーアキシタクチバ *H. deflorata* (Fabricius), インドキシタクチバ *H. rostrata* (Fabricius), タイワンキシタクチバ *H. subsatura* Guenée, ヘリボキシタクチバ *H. violacea* Butler, ヒロオビキシタクチバ *H. biarcuata* Walker の 5 種が分布している (岸田ほか, 2011). 本属に含まれる種の多くはカキノキ科 Ebenaceae を寄主植物とし (杉, 1969), これらのうち日本ではムーアキシタクチバ *H. deflorata*, インドキシタクチバ *H. rostrata*, タイワンキシタクチバ *H. subsatura* の 3 種がカキノキ科 Ebenaceae のカキノキ *Diospyros kaki* Thunberg の害虫として知られている (杉, 1969; 日本応用動物昆虫学会, 2006). その中でもムーアキシタクチバは古くよりカキノキ *D. kaki* の害虫として扱われてきた種であり (行徳, 1971; Sonan, 1939 等), これまでに複数の異なる和名が用いられてきた (カキノキタバ: 高橋 (1930); ムーアキシタヤガ: 松村 (1931), 緒方 (1954)). 1900 年代初頭には宮崎県で害虫として多数の発生が見られたようで, 幼虫によるカキノキの葉の食害も大きかったとされる (高橋, 1930). また幼虫は主に苗木 (台木苗) に被害を与えるとされる (行徳, 1971). そのほか, 本種はオーストラリアでは植物防疫上カキノキの害虫として発生が懸念されるなど (Australian Government, 2004), 現在も国内外においてその動向が注目される種といえる. ムーアキシタクチバ *H. deflorata* には 2 亜種が知られており, 基亜種の *H. deflorata deflorata* (Fabricius) がアフリカ大陸からアジア (日本を含む) および太平洋上の島嶼にかけて分布し, オーストラリア地域からは別亜種 *H. deflorata australiae* Butler が知られている. しかしながらこれら 2 つ

のタクサは、オーストラリア地域の亜種 *H. deflorata australiae* が基亜種 *H. deflorata deflorata* のシノニムとして扱われることがあるほか (Zimmerman, 1958), 岸田・吉本 (1975) によって台湾産の *H. moorei* (= *H. deflorata*) は別系統を含むことが示唆されるなど, 分類学的な問題を抱えていた. そこで日本産本属の害虫種を中心とした DNA バーコードによる識別を検討したところ, タイワンキシタクチバは別クレードとして識別できたが, いわゆる日本産のムーアキシタクチバには, 2 つの異なるクレード (clade, 分岐群) があることが判明した. そこで日本を中心とした国内外より得られたサンプルを用いて, これら 2 つタクサの分子・形態分類学的研究を行った. その結果, 両タクサは明瞭な別種として識別できたため, 両種の分布域と寄主植物についても詳細な検討を行った.

## 材料および方法

材料に用いた標本は, 国立研究開発法人農研機構 農業環境変動研究センター (NIAES) 所蔵のジェネラルコレクション, 故杉繁郎氏・故櫻井精氏・佐藤力夫博士・藤村俊彦氏・柳田慶浩氏の寄贈コレクションのほか, 国立科学博物館所蔵コレクション (NSMT), 長野県の飯田市美術博物館所蔵コレクション (ICM), 東京都小笠原亜熱帯農業センター所蔵コレクション (OSBTMAFRC), 香川県の増井武彦氏所蔵コレクション (TMC), 静岡県の枝恵太郎氏所蔵コレクション (KEPC) を用いて行った. また両種の分布域と寄主植物を検討するために, これまでにムーアキシタクチバとして報告された国内外の多数文献の調査も行った. これらの文献は, 正確な同定を行うために成虫や交尾器の図が示されているもののみを引用した. そのほか, 北海道の記録は極めて少なかったことから, 北海道大学がウェブサイト上で提供しているデータベースの記録 (TOEFbioinfo: 苫小牧研究林生命情報データベース [https://bioinfo.museum.hokudai.ac.jp/db/modules/zukan/index.php?action=node&node\\_id=3116](https://bioinfo.museum.hokudai.ac.jp/db/modules/zukan/index.php?action=node&node_id=3116). 2019 年 2 月 22 日閲覧) も調査した.

## 1. 分子分類学的研究

いわゆるムーアキシタクチバの日本産 2 標本 (Genbank accession number MH215219, MH215220), ラオス産 1 標本 (MH215218), タイワンキシタクチバの日本産 2 標本 (MH215221, MH215222), ならびに外群としてネジロフトクチバ *Serrodes campana* Guenée の日本産 1 標本 (MH215223) を分子実験に用いた. このうちタイワンキシタクチバとネジロフトクチバの供試標本の詳細は以下に示し, いわゆるムーアキシタクチバの供試標本の詳細は「2. 形態分類学的研究」で本研究成果と併せて示した. なお得られた塩基配列は, Barcode of Life Data Systems (以下 BOLD systems) にムーアキシタクチバ *H. deflorata* として登録されていたガボン, パキスタン, オーストラリア産の 6 標本 (Hebert *et al.*, 2013 ; Ashfaq *et al.*, 2017) と比較を行った.

*H. subsatura* Guenée [Kagoshima Prefecture] 1 ♂, Anbou, Yaku-shima Is., alt. 70 m, 11. V. 2015, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (MH215222, NIAES); 1 ♀, Mt. Yuwandake, Yamato, Amami-oshima Is., alt. 600 m, 2-4. VII. 2016, D. Watabiki & S. Shimamoto leg. (MH215221, NIAES).

*Serrodes campana* Guenée [Ibaraki Prefecture] 1 ♂, Mt. Yamizosan, Daigo, alt. 960 m, 24. VII. 2016, E. Tanaka & D. Watabiki leg. (MH215223, NIAES).

DNAの抽出には, 供試標本の左右いずれかの脚1本を使用し, DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) を用いて, 抽出キットのプロトコルに従い行った. DNA バーコード領域の増幅には LCO1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) とHCO2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (各3.2μl) (Folmer *et al.*, 1994) を用い, 各々の反応液を PCR チューブに入れ, サーマルサイクラー TaKaRa PCR Thermal Cycler Dice® (タカラバイオ) により反応させた. 94.0 °Cで 5 分反応させた後に 94.0 °Cで30秒, 47 °Cで 30 秒, 72 °Cで 1 分の反応を 35 サイクル行い, 最後に 72 °Cで 5 分間反応させた. DNA ポリメラーゼには,

GoTaq<sup>®</sup> Hot Start Green Master Mix (20 $\mu$ l) (プロメガ) または EX Taq (タカラバイオ) を用いた。塩基配列の解析はタカラバイオ株式会社ドラゴンジェネミクスセンターにてプレート単位塩基配列解析を依頼し, Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (ライフテクノロジーズジャパン社), および BigDye Terminator v3.1 Cycle sequencing kit (Applied Biosystems) を用いて行われた。得られた塩基配列データのアライメントは ATGC (Ver. 6) シーケンスアセンブリソフト (GENETYX) を用いて行った。MEGA7 (Kumar *et. al.*, 2016) を使用し, 塩基配列から近隣結合法を用いて, 分岐図を作成した。また, 塩基置換率の算出には DnaSP (Ver. 5) (Librado and Rozas, 2009) を用いた。なお, これらの塩基配列は国際塩基配列データベースである Genbank に登録した。

## 2. 形態分類学的研究

雌雄交尾器を含む腹部の解剖と観察は, 7 % 水酸化カリウム水溶液による約 10 分間の煮沸を経た後に行った。分子分類学的研究および形態分類学的研究に用いた標本の詳細な情報は, 以下の結果における各種の供試標本の中で述べた。

# 結果

## 1. 分子分類学的研究

Fig. 13 で示したように, アジア産のいわゆるムーアキシタクチバの中に 2 つの異なるクレード (clade, 分岐群) を認めた。すなわち, 沖縄島より得られた個体 (MH215219) とラオスより得られた個体 (MH215218) は, BOLD systems 上に登録されているパキスタン産の個体 (MAMOT29933-12) と併せて 1 つのクレードを形成し, 屋久島より得られた個体 (MH215220) の塩基配列は, BOLD systems に登録されているオーストラリア産の 3 個体 (NSWHH042-09, NSWHH270-09 and ANIAF906-11) と併せて 1 つのクレードを形成した。またそ

れらクレード間には 3.03 % の平均塩基置換率を確認することができた. この値は, Hausmann *et al.* (2011) によって示された同定が難しいヤガ類の近縁種間における塩基置換率 1.5-2.5 % よりもやや高い値であったことから, 今回認められた 2 つのクレードは, 別種と判断できる程に異なったタクサであることが強く示唆された. またアフリカ大陸のガボンより得られた 2 個体 (MGABB596-10 と MGABB553-10) はそれらとは異なったクレードを形成した. これらガボン産の個体群の扱いについては後述する. なお, タイワンキシタクチバもこれら 3 つのタクサとは明瞭に識別できることが分かった.

## 2. 形態分類学的研究

分子分類学的研究で示唆された 2 つのクレードを精査したところ, いわゆるムーアキシタクチバの中に 2 つの異なった雌雄交尾器形態を認め (Figs 9-12), それぞれをムーアキシタクチバ *H. deflorata*, ミナミキシタクチバ *H. australiae* *stat. rev.* と同定することができた. これを踏まえて行った文献調査の同定結果を, 日本国内と海外に分けて表にまとめた (日本国内: Table 1, 海外: Table 2).

### ムーアキシタクチバとミナミキシタクチバ

ミナミキシタクチバは従来ムーアキシタクチバのオーストラリア地域の亜種として扱われてきたタクソンで, Holloway (1979) と Robinson (1974) によってタイプ標本の精査と, 雌雄交尾器形態の図示がなされている. そのため今回それらの図を参照することで両者をそれぞれ正確に同定することができた. Holloway (1977; 1979; 2005) はミナミキシタクチバをムーアキシタクチバのオーストラリア地域亜種として扱ったが, 本研究によって両タクサは, 雌雄交尾器形態で明瞭に識別できること, DNA バーコーディングでは種レベルの違いが認められること (塩基置換率は約 3.03 %), 分布域が日本で重複することが判明したため, ミナミキシタクチバは独立種として扱うべきであると判断した. 以下に両種の特徴と識別法を示す. なお使用した用語等は, Tams (1935), Zimmerman (1958), Robinson (1975), Holloway (1977, 1979, 2005), Kononenko

*et al.* (1998) および Kononenko and Han (2007) を参考に決定した.

外部表徴 (Figs 1-8) : 前翅の斑紋は両種ともに良く似ているが, 後翅外縁付近の CuA2 から CuA1 にかけて生じる細長い黄色紋 (Figs 7-8, 矢印) が, ムーアキシタクチバではほぼ外縁に沿って外向きに現れるのに対し, ミナミキシタクチバでは後翅基部へと内向きに生じる. さらにムーアキシタクチバは後翅基半部の黄色部がよく発達し, その外側の縁はほぼ直線状, あるいはやや波打った形状であるのに対し, ミナミキシタクチバは全体的に黄色部が発達せず, CuA2 脈室付近でほぼ直角に内側へ湾曲する (Figs 7-8, 黒太線). また, ミナミキシタクチバは Fig. 1 のムーアキシタクチバのように黄色部が後角部付近まで達することはない. 一部の個体を除いて上記の外部表徴によって両種は識別できるが, Fig. 3 のように中間的な形態を有する個体もあり, 正確な同定は雌雄交尾器を鏡検することによって可能である.

雄交尾器 (Figs 9-10) : ムーアキシタクチバの valva 腹縁は, 基部から外縁にかけてよく骨化し, 腹縁と外縁の角度がほぼ直角をなすのに対し, ミナミキシタクチバでは valva 腹縁の外縁付近が膜質的で丸みを帯びる (Figs 9-10, 黒線). また valva 腹縁のローブ状に強く骨化した部位が, ムーアキシタクチバでは丸みを帯びた形状であるのに対し, ミナミキシタクチバでは外方へ向かってやや突出した棘状となる (Figs 9-10, 矢印). Valva 中央部の強く骨化した harpe はミナミキシタクチバでよく発達する傾向にあり, 顕著に二叉した形状となる.

雌交尾器 (Figs 11-12) : Bulla seminalis の基部, すなわち ductus bursae との接合部付近が, ムーアキシタクチバは膜質であるのに対し, ミナミキシタクチバではやや骨化することによって識別できる (Figs 11-12, 矢印). また両種ともに corpus bursae にはバンド状の 2 つの大きな signa を生じるが, ムーアキシタクチバではその腹方側が背方のものと比較して (Figs 11-12 ではいずれも左側が腹方側, 右側が背方側となっている) 約 2/3 の長さであるのに対し, ミナミキシタクチバでは短く, 約 1/2 の長さとなる. 交尾器全体の大きさはミナミキシタクチバ

クチバがやや大きい傾向にある。

両種のシノニミックリストと供試標本

*Hypocala deflorata* (Fabricius, 1794) (ムーアキシタクチバ)

*Hyblaea deflorata* Fabricius, 1794: 127.

*Hypocala deflorata*: Zimmerman, 1958: fig. 330 (in part); Kononenko *et al.*, 1998: 87, figs 198a, 198b; Kononenko and Han, 2007: 61, plate 53: fig. 2 and plate 212: fig. 6; Kishida *et al.*, 2011: 241, plate 2-050: fig. 13.

*Hypocala deflorata deflorata*: Holloway, 1977: 90; Holloway, 1979: 496; Holloway, 2005: 168, fig. 259 and plate 1: fig. 1 (in part).

*Hypocala efflorescens* Boisduval and Guenée, 1852: 77.

*Hypocala moorei* Butler, 1892: 21; Berio, 1955: 87, fig. 4; Kishida and Yoshimoto, 1975: 413 (in part).

*Hypocala deflorata moorei*: Holloway, 1977: 90.

供試標本. JAPAN: [Niigata Prefecture] 1♀, Niigata, 17. IX. 1960, T. Sabakawa leg. (NIAES); 1♀, Mt. Ômine, 21. IX. 1963, R. Sato leg. (NIAES); 1♂, Ogi, Shukunegi, Sado, Sadoga-shima Is., VIII. 1972, S. Sakurai leg. (NIAES); 1♂, Tubame-onsen, Myoko, 14. IX. 1996, K. Shikata leg. (ICM); [Tokyo] 1♂2♀, Komagari, Chichi-jima Is., Ogasawara Isls., Tokyo, 19–20. VII. 1995. larva coll. on Black Sapote (*Diospyros nigra*), 23–27. VII. pupated, 5–9. VIII. emerged, K. Takeuchi leg. and reared (OSBTMAFRC); 1♂, Komagari, Chichi-jima Is., Ogasawara Isls., VII. 2000. larva coll. on Black Sapote (*Diospyros nigra*), T. Ohbayashi leg. and reared (OSBTMAFRC); [Saitama Prefecture] 1♂, Kumotori rindou, Ôtaki, Chichibu, 29. IX. 2009, D. Watabiki leg. (NIAES); [Kanagawa Prefecture] 1♂, Sengokubara, Hakone, alt. 600 m, 27. VIII. 2002, Y. Yanagita leg. (NIAES); [Shizuoka Prefecture] 1♂1♀, Mt. Fuji, Fuji-skyline, Fujinomiya, alt. 1,400 m, 14. X. 1999, Y. Yanagita leg. (NIAES); [Yamanashi Prefecture] 1♀, Goudo tunnel, Masutomi, Sudama, alt. 1,400 m, 25. VIII. 1996, Y.

Yanagita leg. (NIAES); 1♂, Otome-kogen, Mt. Kinpu, Makioka, alt. 1,400 m, 23. IX.  
 2005, Y. Yanagita leg. (NIAES); 1♀, Ohdarumi touge, Kosu, alt. 2,300 m, 29. VII.  
 2006, Y. Yanagita leg. (NIAES); 1♀, Mt. Kenashi, Shimobe, alt. 900 m, 30. IX. 2000, Y.  
 Yanagita leg. (NIAES); [Nagano Prefecture] 2♂1♀, Ôdaira touge, Nagiso, 23. IX. 2009,  
 K. Shikata leg. (ICM); 1♂, Mt. Takabocchi, Shiojiri, 11. X. 2004, K. Shikata leg.  
 (ICM) ; 1♂, Matsushima, Tenryû, 8. IX. 2002, K. Shikata leg. (ICM); 1♂,  
 Uminokuchi, Minamimaki, 19. VIII. 2001, K. Shikata leg. (ICM); 1♀, Shiojiri, Shiojiri,  
 10. X. 1999, M. Hama leg. (ICM); 1♂, Yokokawa, Tatsuno, 27. IX. 1975, M. Hama leg.  
 (ICM); [Okayama Prefecture] 1♀, Kanbanotaki, Katsuyama, alt. 450 m, 6. VII. 1993, Y.  
 Yanagita leg. (NIAES); [Shimane Prefecture] 1♂, Ichinose, Hamada, 30. VIII. 1963, T.  
 Fujimura leg. (NIAES); 1♂, Choshigawa River, Dogo Is., Oki, alt. 200 m, 15–18. IX.  
 1993, M. Owada leg. (NSMT); [Fukuoka Prefecture] 2♀, Tanushimaru, 18. X. 1962  
 emerged, N. Gytoku leg. (NIAES); [Nagasaki Prefecture] 1♀, Setoyama, Tabira, alt.  
 100 m, 23. VIII. 1993, Y. Yanagita leg. (NIAES); [Saga Prefecture] 1♂, Mt. Seburi,  
 Seburi, alt. 1,000 m, 26. VIII. 1991, Y. Yanagita leg. (NIAES); [Kumamoto Prefecture]  
 1♀, Shiiya rindou, Yabe, alt. 1,420m, 15. IX. 1991, Y. Yanagita leg. (NIAES); 2♂,  
 Shiiya rindou, Yabe, alt. 1,460 m, 22. X. 1995, Y. Yanagita leg. (NIAES); [Miyazaki  
 Prefecture] 1♂, Mt. Shiratori, Ebino, Kirishima, alt. 1,000 m, 30. VIII. 1991, Y.  
 Yanagita leg. (NIAES); 2♂2♀, Kirei rindou, Suki, alt. 850 m, 12. IX. 1991, Y. Yanagita  
 leg. (NIAES); [Kagoshima Prefecture] 1♂, Mt. Kurino, Kirishima, alt. 800 m, 20. VII.  
 1992, Y. Yanagita leg. (NIAES); 1♀, Jonodan, Izumi, alt. 300 m, 4. VI. 1991, Y.  
 Yanagita leg. (NIAES); 1♂, Otake, Nakano-shima Is., 25. X. 1992, M. Owada leg.  
 (NSMT); 1♀, Otake, Nakano-shima Is., 26. X. 1992, M. Owada leg. (NSMT); 1♂,  
 Shirataniunsuikyô, Yaku-shima Is., alt. 600 m, 12. XI. 1993, H. Kobayashi leg.  
 (NSMT); 1♂, Naze, Amami-oshima Is., 16. VII. 1968, R. Sekiguchi leg. (NIAES); 1♂,  
 Kasari, Amami-oshima Is., 24. VII. 1968, R. Sekiguchi leg. (NIAES); 1♂, Ongachi,  
 Yamato, Amami-oshima Is., 29. VI. 2016, D. Watabiki & S. Shimamoto leg. (NIAES);  
 [Okinawa Prefecture] 1♂, Fukugawa, Okinawa, 4. VI. 1981, K. Deguchi leg.  
 (NIAES); 1♂, Ishikawa rindou, On-na, Okinawa, 26–27. XI. 2015, H. Yoshitake leg.



(215219, NIAES) 2♂, Okuyona indou, Sate, Kunigami, Okinawa, alt. 280 m, 22. VI. 2017, D. Watabiki & Y. Nakatani leg. (NIAES); [INDIA]: 1♂, Gudalur, Nilgiri Hill, alt. 1,200 m, X–XI. 1977, T. Hasegawa leg. (NIAES); [NEPAL] 1♂, Godavari, Kathmandu, alt. 1,600 m, 5. VIII. 1991 (NSMT); [MYANMAR] 1♀, Malcolm Is., Mergui Archipelago, 30. X. 1961, R. Wada leg. (NSMT); 1♀, Malcolm Is., Mergui Archipelago, 7. XI. 1962, R. Wada leg. (NSMT); [VIETNAM] 2♂1♀, Sapa, Tram Ton, alt. 1,926 m, 22–23. VI. 2012, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (NIAES); 2♂, Chu Yang Sin National Park, Krong Bong District, alt. 733 m, 12–13. III. 2013, T. Mita *et al.* leg. (NIAES); [THAILAND] 1♂, Doi Suthep, N. Thailand, 8–10. VII. 1966, Inoue & Okagawa leg. (KEPC); 3♂, Phu Khilo, Chaiyapumh District, alt. 800 m, 4. V. 1986. larva coll. on vine, 9. V. 1986. pupated, 19. V. 1986. emerged, M. G. Allen leg. (NIAES); [CHINA] 1♂, Shiren Shan, Lushan, Henan, 7. VIII. 1983 (KEPC); 1♀, Nanling, Guangdong, 5. VII. 2012 (KEPC); [TAIWAN] 1♂, "Lishan, Formosa", 30. VII. 1970, G. Miyake leg. (NIAES); 1♀, "Formosa", J. Okura leg. (NIAES); 2♂2♀, Arishan, Formosa, VIII. 1969, S. Mochizuki leg. (KEPC); 1♂, Arishan, Formosa, 20. VI. 1970, Y. Kishida leg. (KEPC); 1♂1♀, Lushan Spa, Nantou, Hsien, Formosa, 2. VII. 1970, Y. Kishida leg. (KEPC); 2♂2♀, Chiayi, Punchihu, Formosa, 27–28. III. 1972, M. Owada leg. (KEPC); 2♂, Rushan, Unchen, Nantou, Formosa, 3–6. IV. 1972, M. Owada leg. (KEPC); 1♀, Mt. Foufuanshan, alt. 3,100 m, Nantou, Formosa, 8. VIII. 1974. Y. Kishida leg. (KEPC); 1♂, "Nanshanchi, Nantou Hsien, Formosa", 23. VII. 1974, Y. Shibata leg. (NIAES); 1♂, "Alishan, Formosa", 7. VII. 1974, Y. Shibata leg. (NIAES); 1♂, Mts. Hohuanshan, Hualien, alt. 3,100 m, 23–24. VI. 1989, Mamoru Owada leg. (NSMT); [LAOS] 1♀, Phou Samsoum, Xieng Khouang, N: 19° 08' 14", E: 103° 47' 11", alt. 2,039 m, 27. V. 2013, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (MH215218, NIAES); [PHILIPPINES] 1♂, Mt. Busa, Mindanao Is., 11–18. VI. 1997 (NSMT).

*Hypocala australiae* Butler, 1892 **stat. rev.** (ミナミキシタクチバ: 新称)

*Hypocala australiae* Butler, 1892: 21; Tams, 1935: 223, plate 18: figs 5–8; Robinson, 1975: 200, fig. 130.

*Hypocala deflorata*: Zimmerman, 1958: 386, fig. 329.

*Hypocala deflorata australiae*: Holloway, 1977: 90, plate 23: fig. 4; Holloway, 1979: 496, fig. 132 (1); Holloway, 2005: 168, fig. 257 (in part).

供試標本. JAPAN: [Nagano Prefecture] 1♀, Anan, Murakage, 19. VI. 1983, M. Ihara leg. (ICM) . [Yamanashi Prefecture] 1♀, Ohmuro-yama, Mt. Fuji, Kamikuisshiki, alt. 1,350 m, 26, VI. 2005, Y. Yanagita leg. (NIAES); [Kagoshima Prefecture] 1♂, Kurio, Yaku-shima Is., N: 30° 16' 55", E: 130° 25' 27", alt. 40 m, 16. V. 2015, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (MH215220, NIAES); [INDONESIA] 1♀, Timor is., Braen, 60km from S. E. Kupong, alt. 350 m, 25–27. II. 2006 (TMC); [NEW CALEDONIA ISLANDS] 1♂, Mont Koghi, 26. XII.1985, H. Yui leg. (NIAES).

## 考察

### 両種の分布域

供試標本の同定結果, ならびに文献調査による同定結果 (Tables 1–2) を踏まえ, 両種の分布図を作成した (Fig. 14). これによると, ムーアキシタクチバは主に西アジアから東アジアに分布し, ミナミキシタクチバは主にオーストラリア地域に分布することが分かった. さらに太平洋上の島嶼部では, 小笠原諸島でムーアキシタクチバが得られている一方, フィジー島やハワイ島ではミナミキシタクチバが得られていることが分かった. この結果は, Fox (1971) や Holloway (1979), 岸田ほか (2011), Robinson (1975) が述べている様に, 両種が長距離移動性を持つことを示唆している. また以下に述べるように, ミナミキシタクチバは日本からも散発的に得られていることから, 本種はフィリピンやインドネシアといった地域にも分布する可能性が高い. なお, 岸田・吉本 (1975) によると, 台湾にはアフリカ大陸固有種の *H. gaedei* Berio とよく似た別系統が存在するようだが, *H. gaedei* の雄交尾器は, 今回見出されたミナミキシタクチバと本属中で最も似ていることから, この別系統はミナミキシタクチ

バである可能性が高いと考えられる。

日本国内に着目すると、供試標本のほとんどはムーアキシタクチバであったが、長野県阿南町村影より得られた 1♀、山梨県富士河口湖町より得られた 1♀、および鹿児島県屋久島町より得られた 1♂ がミナミキシタクチバであった。文献調査による同定結果もほとんどがムーアキシタクチバであった (Table 1)。以上の結果を踏まえると、ムーアキシタクチバは北海道・秋田県・山形県・新潟県 (佐渡島含む)・長野県・群馬県・埼玉県・東京都 (小笠原諸島)・山梨県・神奈川県・静岡県・愛知県・京都府・岡山県・島根県 (隠岐諸島含む)・福岡県・長崎県・佐賀県・熊本県・宮崎県・鹿児島県 (九州本土・奄美大島)・沖縄県 (沖縄島・石垣島) には確実に分布することが分かり、ミナミキシタクチバは長野県・山梨県・鹿児島県 (屋久島) から確認することができた。したがって、現在日本においてはムーアキシタクチバがより高頻度に得られており、ミナミキシタクチバは散発的な発生であると考えられた。しかしながら前述の通りミナミキシタクチバは長野県 (1983 年 6 月)、山梨県 (2005 年 6 月)、および鹿児島県 (屋久島; 2015 年 5 月) という異なる地域・年月に得られていること、比較的きれいな状態で得られている標本もあることから、本種は少ないながらも時折日本へと侵入し、発生を繰り返している種であると推定できた。定着の可能性については現時点では不明であるが、これまでに記録された 3 個体はすべて 5-6 月に得られており、この記録はムーアキシタクチバがまとまって得られる秋季 (8-10 月) と比較して早い時期であるため、両種の生態や長距離移動性と何らかの関係があるのかもしれない。また、山梨県富士河口湖町大室山と山梨県身延町毛無山では直線距離 10 km、長野県阿南町村影と天龍村松島では直線距離 4 km で両種がそれぞれ得られており、両種が同所的に得られる可能性も十分にある。したがって両種の同定には注意が必要である。

#### 両種の寄主植物

寄主植物情報を伴う供試標本の同定結果、ならびに文献調査による同定結果を踏まえて両種の寄主植物を考察したところ、両種の幼虫はいずれもカキノキ科の *Diospyros* 属の複数種を摂食することが分かった。ただしミナミキシタクチ

バはアカテツ科の *Planchonella* 属からも得られた記録があるほか (Robinson, 1975), ムーアキシタクチバは “Vine” (供試標本のラベルには学名が記載されていないが, つる性の植物であると考えられる) から複数幼虫が採集, および飼育羽化されている. 以上のことから, 両種は主にカキノキ科を寄主植物とするものの, その他の植物も機会的に寄主植物として利用することが示唆された.

#### アフリカ大陸ガボン産 2 個体の種名

分子分類学的研究の結果で述べたように, BOLD systems に登録されているガボン産の 2 個体 (MGABB596-10 と MGABB553-10) は, アジア産のミナミキシタクチバに近いものの, 遺伝的に異なることが示唆された (Fig. 13). そこでムーアキシタクチバに比較的近縁とされるアフリカ大陸固有種の *H. gaedei* Berio のタイプ標本の画像を入手し, その外部表徴を確認したところ, ミナミキシタクチバとよく似ていることが分かった. ただし両種の雄交尾器は明瞭に異なり, valva 腹縁の強く骨化したローブ状の部位に生じる外向きの棘状突起が, *H. gaedei* はミナミキシタクチバよりも顕著に発達することによって識別できる (Berio, 1955). なおアフリカ大陸には上記のムーアキシタクチバ, *H. gaedei* の 2 種以外の本属の近縁種は知られていない. 以上のことから, 上記ガボン産の 2 個体は *H. gaedei* と考えることが妥当である.

#### 引用文献

- Ashfaq, M., S. Akhtar, M. A. Rafi, S. Mansoor and P. D. N. Hebert, 2017. Mapping global biodiversity connections with DNA barcodes: Lepidoptera of Pakistan. *PLoS ONE* **12**: e0174749. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174749>)
- Australian Government, 2004. Final Import Policy: Persimmon fruit (*Diospyros kaki* L.) from Japan, Korea and Israel, 218 pp. Department of Agriculture and Water Resources, Canberra. Available from:

- [http://www.agriculture.gov.au/SiteCollectionDocuments/ba/plant/ungroupeddocs/persimmon\\_final.pdf](http://www.agriculture.gov.au/SiteCollectionDocuments/ba/plant/ungroupeddocs/persimmon_final.pdf). [accessed January 2018].
- Berio, E., 1955. Osservazioni sul gen. *Hypocala* e diagnosi di una nuova specie (Lep. Noctuida). *Bollettino della Società Entomologica Italiana* **85**: 84–88. (In Italian)
- Boisduval, J. B. A. D. de and A. Guenée, 1852. *Histoire Naturelle des Insectes. Species Général des Lépidoptères*. Tome Septième. Noctuélites **3**: 441 pp. Roret, Paris.
- Butler, A. G., 1892. On the genus *Hypocala*, a group of noctuid moths. *Annals and Magazine of Natural History* **10**: 19–22.
- Chen, Y., 1999. *Fauna Sinica* 16, Lepidoptera, Noctuidae: 1596 pp. Science Press, Beijing, China. (In Chinese)
- Common, I. F. B., 1990. *Moths of Australia*: 533 pp. E. J. Brill and Melbourne University Press, Melbourne.
- Fabricius, J. C., 1794. *Entomologiae Systematica Emendata et Aucta. Secundum Classes, Ordines, Genera, Species Adjectis Synonymis, Locis, Observationibus, Descriptionibus* **3**: 349 pp. C. G. Proft, Hafniae.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz and R. Vrijenhoek, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**: 294–299.
- Fox, K. J., 1971. Migrant Lepidoptera in New Zealand 1970–1971. *New Zealand Entomologist* **5**: 59–62.
- Fu, C. M, L. Ronkay and H. H. Lin, 2013. *Moths of Hehuanshan*: 557 pp. Endemic Species Research Institute, Council of Agriculture, Executive Yuan, Taipei.
- Haruta, T., 1993. Noctuidae: Catocalinae and Ophiderinae 1. In Haruta, T. (ed.) *Moths of Nepal Part 2 (Tinea* **13**, Supplement 3) : 57–73. Japan Heterocerists' Society, Tokyo.
- 福田輝彦, 1998. 鹿児島市吉野台地・寺山の蛾類 (1). *Satsuma* **46**: 63–78.
- 行徳直巳, 1971. カキを加害する *Hypocala* 属について. 九州病害虫研究会報 **17**: 69–74.

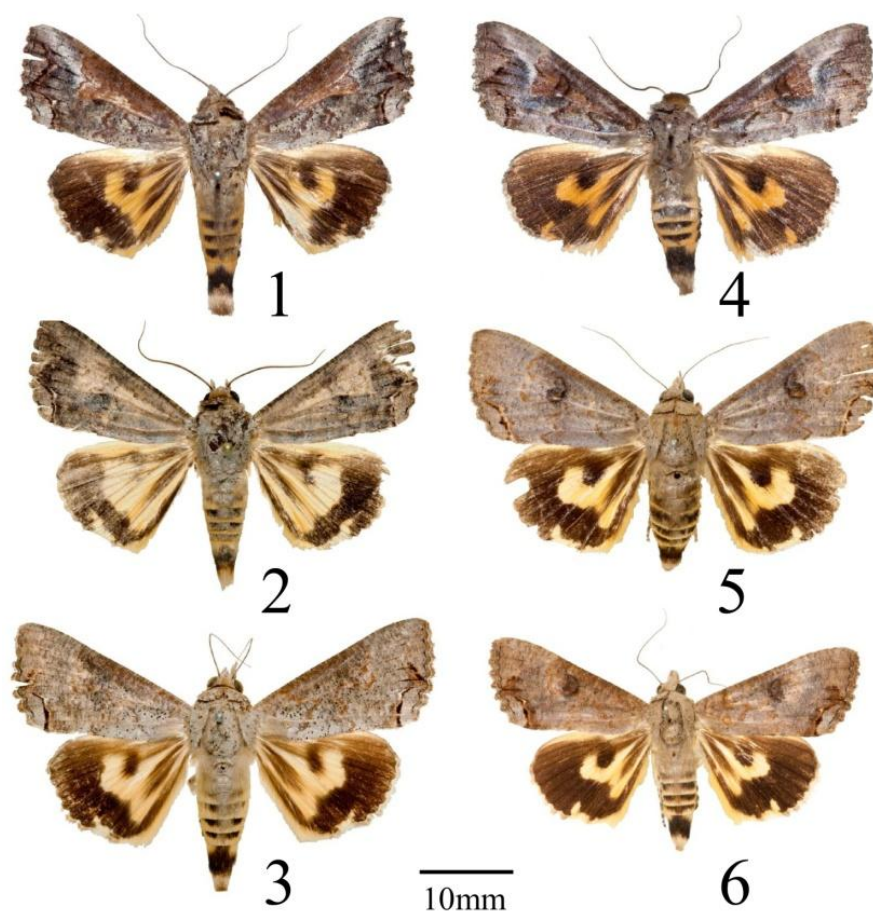
- 萩原 昇・利根川雅実・築比地秀夫・矢野高広・氷室美芳, 1998. 埼玉県の鱗翅目 (蛾類). 碓井徹 (編), 埼玉県昆虫誌 I: 387–544. 埼玉昆虫談話会, 埼玉.
- Hausmann, A., G. Haszprunar, A. H. Segerrer, W. Speidel, G. Behounek and P. D. N. Hebert, 2011. Now DNA-barcoded: the butterflies and larger moths of Germany (Lepidoptera: Rhopalocera, Macroheterocera) . *Spixiana* **34**: 47–58.
- Hebert, P. D. N., J. R. deWaard, E. V. Zakharov, S. W. J. Prosser, J. E. Sones, J. T. A. McKeown, B. Mantle and J. L. Salle, 2013. A DNA 'Barcode Blitz': Rapid digitization and sequencing of a natural history collection. *PLoS ONE* **8**: e68535. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068535>)
- Holloway, J. D., 1977. Lepidoptera of Norfolk Island, their biogeography and ecology. (*Series Entomologica* **13**): 297 pp. W. Junk B. V. Publishers, London.
- Holloway, J. D., 1979. *A survey of the Lepidoptera, biogeography and ecology of New Caledonia*. (*Series Entomologica* **15**): 588 pp. W. Junk B. V. Publishers, London.
- Holloway, J. D., 2005. The moths of Borneo, Part 15 & 16: family Noctuidae, subfamily Catocalinae. *Malayan Nature Journal* **58**: 1–529. The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.
- Kim. S. Y., J. M. Kim, M. Jang, S. A. Jang and C. G. Park, 2015. Three new lepidopteran insect pests of persimmon leaf in Korea. *Korean Journal of Applied Entomology* **54**: 111–114. (In Korean with English abstract)
- 木俣 繁, 1962. 山形の *Hypocala* 属 (ヤガ科). 蛾類通信 (27) : 143.
- 岸田泰則・柳田慶浩・清野昭夫, 2011. エグリバ亜科. 岸田泰則 (編), 日本産蛾類標準図鑑 2: 238–244. 学研教育出版, 東京.
- 岸田泰則・吉本 浩, 1975. 日本未記録種を含む石垣島の *Hypocala* 属 (ヤガ科) について. 蛾類通信 (85) : 410–414.
- Kononenko, V. S., S. B., Ahn and L. Ronkay, 1998. Illustrated Catalogue of Noctuidae in Korea (Lepidoptera) . (*Insects of Korea* **3**): 507 pp. Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology & Center for Insect Systematics, Seoul.
- Kononenko, V. S. and H. L. Han, 2007. Atlas genitalia of the Noctuidae in Korea

- (Lepidoptera) . (*Insects of Korea* **11**): 461 pp. Korean National Arboretum and Center for Insect Systematics, Seoul.
- Kononenko, V. S. and A. Pinratana, 2005. *Moths of Thailand* **3**. Noctuidae: 261 pp. Brothers of Saint Gabriel, Thailand.
- Kumar, S., G. Stecher and K. Tamura, 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution* **33**: 1870–1874.
- Librado, P. and J. Rozas, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**: 1451–1452.
- 松村松年, 1931. 日本昆蟲大図鑑: 1497 pp. 刀江書院, 東京.
- Moore, F., 1884–1887. *The Lepidoptera of Ceylon* **3**: 578 pp. L. Reeve and Co., London.
- 日本応用動物昆虫学会, 2006. 農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版: 387 pp. 日本応用動物昆虫学会, 東京.
- 緒方正美, 1954. 日本産 *Hypocala* 属について. *Tinea* **1**: 48–53.
- 緒方正美, 1958. ヤガ科. 江崎悌三・一色周知・六浦 晃・井上 寛・岡垣 弘・緒方正美・黒子 浩, 原色日本蛾類図鑑 (下巻): 83–119. 保育社, 大阪.
- Park, K. T., Y. S. Bae, N. N. Cuong, P. V. Nha and P. T. Vuong, 2007. Moths of North Vietnam (*Insects of Korea*, Supplement 1) : 342 pp. Center for Insect Systematics, Korea.
- Poole, R. W., 1989. Lepidopterorum Catalogus (New Series) Fascicle 118 Noctuidae Part 1–3: 1,314 pp. E. J. Brill, Leiden.
- Robinson, G. S., 1975. *Macrolepidoptera of Fiji and Rotuma: A taxonomic and geographic study*: 362 pp. E. W. Classey Ltd, Faringdon.
- Robinson, G. S., P. R. Ackery, I. J. Kitching, G. W. Beccaloni and L. M. Hernández, 2001. *Host plants of the moth and butterfly caterpillars of the Oriental region*: 744 pp. Natural History Museum, London.
- 櫻井 精, 2004. 佐渡島南端の宿根木における蛾. 誘蛾燈 (178) : 139–143.
- 櫻井 精, 2006. 新潟県津南町におけるヤガ 2 種の記録. 誘蛾燈 (183) : 1.

- 佐藤力夫・石田 宏, 1964. 新潟県湯沢町大峰山のヤガ数種. 蛾類通信 (36) : 294–295.
- 七五三木伸二・中村亮司, 1964. 新鹿沢温泉秋の蛾数種. 蛾類通信 (35) : 267–268.
- Sonan, J., 1939. Notes on the noctuid moths from Formosa. *Transactions of the Natural History Society of Formosa* **29**: 48–55.
- 杉 繁郎, 1969. カキに加害する日本未記録の *Hypocala* の一種, インドキシタクチバ (新称) の発見. 蛾類通信 (55) : 624–627.
- 杉 繁郎, 1982. ヤガ科. 井上 寛・杉 繁郎・黒子 浩・森内 茂・川辺 湛 (編), 日本産蛾類大図鑑 1: 699–935, 2: 344–408, pls. 146–226. 講談社, 東京.
- 杉 繁郎, 2007. ヤガ科. 矢田 脩 (編), 新訂原色昆虫大圖鑑 第 I 卷 (蝶蛾篇) : 199–253. 北隆館, 東京.
- 杉本 武, 1962. 若干の蛾類の記録. 蛾類通信 (30) : 197.
- 杉本 武, 1966. 秋田県産ムーアキシタクチバの幼期について. 蛾類通信 (42) : 395–396.
- 高橋 奨, 1930. 果樹害虫各論 (下巻) : 671 pp. 明文堂, 東京.
- Tams, W. H. T., 1935. *Insects of Samoa and other Samoan Terrestrial Arthropoda*. Part III, Lepidoptera, fasc. 4, Heterocera: 169–290. British Museum, London.
- Wang, H. Y., 1994. *Guide book to insects in Taiwan* (8) *Noctuidae*: 477 pp. Shuqing Publish House, Taipei. (In Chinese)
- Warren, W., 1914. family Noctuidae. In Seitz, A. (ed.) *The Macrolepidoptera of the World: A systematic description of the known Macrolepidoptera, Section I: Palearctic region, volume 3 : The noctuid moths*: 9–511, Fritz Lehmann Verlag, Stuttgart.
- 柳田慶浩・中尾健一郎, 2003. 神奈川県の記録しておきたい偶産蛾類. 蛾類通信 (223) : 434.
- Zimmerman, E. C., 1958. Macrolepidoptera. In Liebherr, J. K. (ed.) *Insects of Hawaii* **7**: 542 pp. University of Hawaii Press, Honolulu.

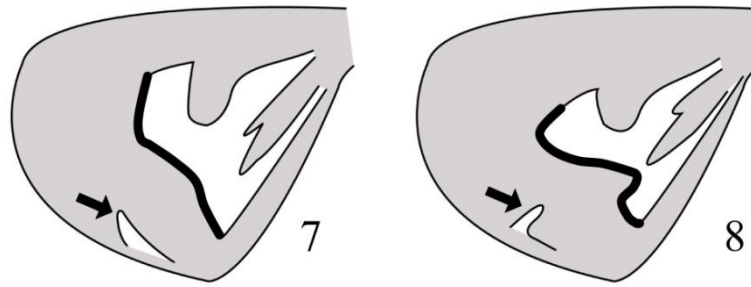


図

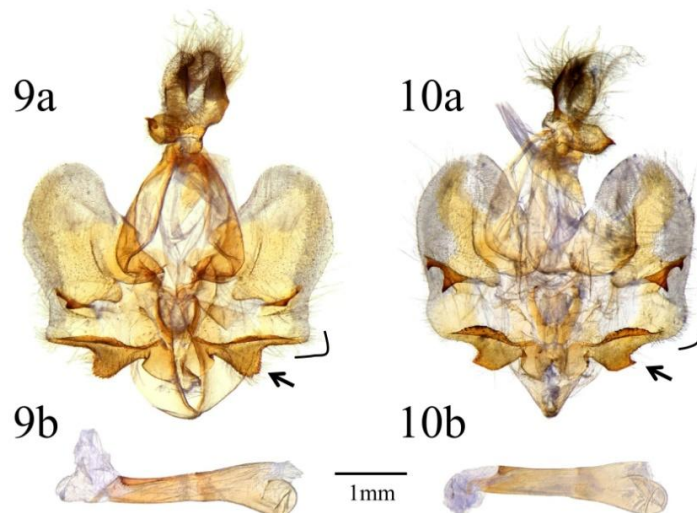


Figs 1–6. Adults of *Hypocala* spp. 1: *H. deflorata*, ♂, Saitama Prefecture. 2: *Ditto*, ♂, Okinawa-jima Island. 3: *Ditto*, ♀, Okayama Prefecture. 4: *H. australiae* stat. rev., ♂, Yaku-shima Island, MH215220. 5: *Ditto*, ♀, Yamanashi Prefecture. 6: *Ditto*, ♀, Timor Island, Indonesia.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Discovery of *Hypocala australiae* Butler stat. rev. from Japan which is shown to be distinct from the persimmon pest *H. deflorata* (Fabricius) (Erebidae: Hypocalinae). *Lepidoptera Science* 69: 75–83.



Figs 7–8. Diagrammatic illustrations of left hindwings of *Hypocala* spp. 7: *H. deflorata*. 8: *H. australiae* stat. rev. The submarginal yellow patch indicated by an arrow is weakly bent inwardly in *H. deflorata*, while it is strongly bent inwardly in *H. australiae*. The outer margin of inner yellow area shown by a bold black line is weakly waved in *H. deflorata*, while it is strongly waved and incurved on CuA2 in *H. australiae*.<sup>#</sup>



Figs 9–10. Male genitalia of *Hypocala* spp. (a: ring and valva in ventral view, b: phallus in right lateral view). 9: *H. deflorata*. 10: *H. australiae* stat. rev. The sclerotized lobe indicated by an arrow is roundly protruded in *H. deflorata*, while it is acutely protruded in *H. australiae*. The outside of the ventral margin of valva indicated by a black line is rectangular in *H. deflorata*, while it is rounded in *H. australiae*.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Discovery of *Hypocala australiae* Butler stat. rev. from Japan which is shown to be distinct from the persimmon pest *H. deflorata* (Fabricius) (Erebidae: Hypocalinae). *Lepidoptera Science* 69: 75–83.



Figs 11–12. Female genitalia of *Hypocala* spp. 11: *H. deflorata* in ventral view. 12: *H. australiae* stat. rev. in ventral view. The junction of bulla seminalis and ductus bursae indicated by an arrow is membranous in *H. deflorata*, while it is sclerotized in *H. australiae*.<sup>#</sup>

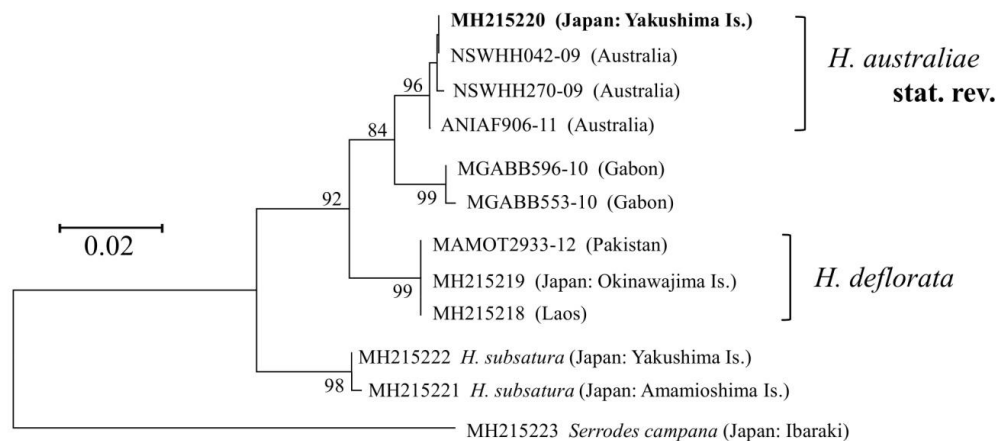


Fig. 13. Neighbor-joining tree of *H. deflorata* and its close relatives based on 610 bp of the mitochondrial COI gene. *Serrodes campana* Guenée was used as an outgroup species. The bootstrap method was performed with 1,000 replications.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Discovery of *Hypocala australiae* Butler stat. rev. from Japan which is shown to be distinct from the persimmon pest *H. deflorata* (Fabricius) (Erebidae: Hypocalinae). *Lepidoptera Science* 69: 75–83.

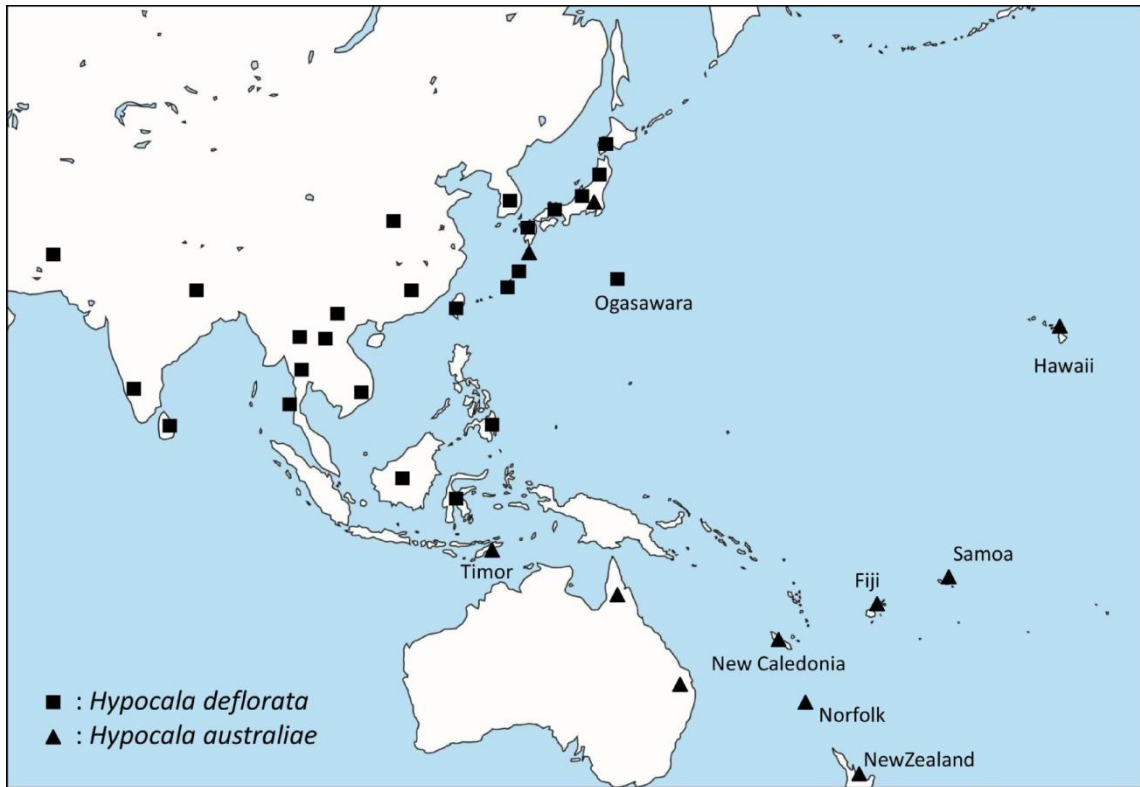


Fig. 14. Distributional records of *H. deflorata* and *H. australiae* in Indo-Australian region.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki, Keitaro Eda and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Host plants and distributions of the persimmon pest *Hypocala deflorata* (Fabricius) and its close relative, *H. australiae* Butler in Indo-Australian region (Erebidae: Hypocalinae). *Tinea* 24.

表

Table 1. Results of identification of "*H. deflorata*" indicated by previous records in Japan.<sup>#</sup>

Literature	Scientific names treated in literature	Results of identification in this paper	Collecting localities
<b>【Literature】</b>			
Takahashi (1930)	<i>Catocala</i> sp.	<i>H. deflorata</i>	–
Matsumura (1931)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	–
Ogata (1954)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Kyoto
Ogata (1958)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	–
Kimata (1962)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Yamagata Pref.
Sugimoto (1962)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Aichi Pref.
Sato and Ishida (1964)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Niigata Pref.
Shimeki and Nakamura (1964)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Gunma Pref.
Sugimoto (1966)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Akita Pref.
Gyotoku (1971)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Fukuoka Pref.
Kishida and Yoshimoto (1975)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Okinawa Pref. (Ishigaki Is.)
Sugi (1982)	<i>H. deflorata deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	–
Fukuda (1988)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Kagoshima Pref.
Ogiwara <i>et al.</i> (1998)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Saitama Pref.
Yanagita and Nakao (2003)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Kanagawa Pref.
Sakurai (2004)	<i>H. deflorata deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Niigata Pref. (Sado Is.)
Sakurai (2006)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Niigata Pref.
Sugi (2007)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	–
Kishida <i>et al.</i> (2011)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	–
<b>【Website】</b>			
TOEFbioinfo	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Hokkaido

"–" means localities are not given.

※ records are arranged in chronological order.

<sup>#</sup> 【表の引用元（一部改変）】綿引大祐・四方圭一郎・吉松慎一 (2018) ムーアキシタクチバとミナミキシタクチバの日本国内分布. 蛾類通信 (288): 313–317.

Table 2. Results of identification of "*H. deflorata*" indicated by previous records in Indo-Australian region excluding Japan.

Literature	Scientific names in literature	Results of identification in this paper	Collecting localities
Moore (1884-1887)	<i>H. efflorescens</i>	<i>H. deflorata</i>	Sri Lanka
Warren (1914)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	Sri Lanka
Haruta (1993)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Nepal
Kononenko and Pinratana (2005)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Thailand
Park <i>et al.</i> (2007)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Vietnam
Berio (1955)	<i>H. moorei</i>	<i>H. deflorata</i>	China
Chen (1999)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	China
Fu <i>et al.</i> (2013)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Taiwan
Kononenko <i>et al.</i> (1998)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Korea
Kononenko and Han (2007)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Korea
Kim <i>et al.</i> (2015)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Korea
Holloway (2005)	<i>H. deflorata deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Borneo Island
Wang (1994)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. deflorata</i>	Sulawesi Island
Common (1990)	<i>H. deflorata australiae</i>	<i>H. australiae</i>	Australia
Fox (1971)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. australiae</i>	New Zealand
Holloway (1979)	<i>H. deflorata australiae</i>	<i>H. australiae</i>	New Caledonia Island
Holloway (1977)	<i>H. deflorata australiae</i>	<i>H. australiae</i>	Norfolk Island
Robinson (1975)	<i>H. australiae</i>	<i>H. australiae</i>	Fiji
Tams (1935)	<i>H. australiae</i>	<i>H. australiae</i>	Samoa
Zimmerman (1958)	<i>H. deflorata</i>	<i>H. australiae</i>	Hawaii Islands

"-" means no host plant is mentioned.

※ records are arranged roughly from West to East.

## 2-4 フトモモ科の害虫：ネグロフサヤガとその近縁種

### ネグロフサヤガとその近縁種の分類学的研究

#### 緒言

ネグロフサヤガ *Targalla delatrix* (Guenée) が属する *Targalla* 属を含むフサヤガ科 Euteliidae は、従来ヤガ科の 1 亜科として扱われてきたグループであるが、近年の分子系統学的研究によりヤガ上科の下の 1 つの科として昇格された (Zahili *et al.*, 2011). 本科の単系統性を支持する形質には、成虫が尾端を持ちあげる特徴的な静止姿勢をとり (Fig. 1), それに関連した腹部内部構造を持つこと, 触角が雌雄ともに糸状である (顕著な櫛歯状とならない) こと, 雌交尾器の *apophysis anterioris* が痕跡的か欠如すること等が挙げられている (Holloway, 1985).

*Targalla* 属は世界で 20 種 1 亜種が知られ (Holloway, 1985; Poole, 1989), 2 つの種群 (*T. delatrix* 種群および *T. euteliella* 種群) と, 未整理の 1 群に分けられており, 太平洋上の島嶼部を含むインドからオーストラリアの亜熱帯および熱帯にかけて分布する. 寄主植物は主にフトモモ科で, タイにおいては本属の一種であるネグロフサヤガがフトモモ科のレンブ *Syzygium aquea* (Burm. f.) Alston や, フトモモ *S. jambos* (L.) Alston, センダン科のサントール *Sandoricum koetjape* (Burm. f.) Merr. といった果実の害虫として知られている (Kuroko and Lewvanich, 1993; Robinson *et al.*, 2001). 本属の分類学的研究は, 主に Holloway (1985) によって, インド周辺およびボルネオ島を中心とした東南アジア産の種について進められてきたものの, 同定が難しいグループでもあるため, 日本を含む中国やベトナム, ラオス, タイ, 台湾といった他のアジア地域においては分類学的研究が未だ不十分であった. また日本産種においても, いわゆるネグロフサヤガには 2 種が混同されたままとなっていた (岸田, 2011).

そこで本研究では, アジア各地より得られた標本に基づき, *T. delatrix* 種群の分類学的研究に取り組んだ. 特にこれまであまり検討されてこなかった雄交尾器の *vesica* 上の *cornutus* にも着目して形態分類学的研究を行った他, 外見での識別が困難な東南アジア産 7 種のみトコンドリア DNA (COI) バーコード領域に基づく分子分類学的な検討も行った. なお, 本グループの海外産種は和名の無いものも多いため, 文章中の混乱を避けるために, 各種名の表記は和名ではなく学名に統一して記述を行った.

## 材料および方法

### 1. 形態分類学的研究

雌雄交尾器を含む腹部の解剖と観察は、5% 水酸化カリウム水溶液による約5分間の煮沸を経た後に行った。供試標本には、ベトナムやラオスにおける調査で得た標本を含む農業環境変動研究センター所蔵コレクション (NIAES)、国立科学博物館所蔵コレクション (NSMT)、大阪府立大学所蔵コレクション (OPU)、北九州市立いのちのたび博物館所蔵コレクション、増井武彦氏所蔵コレクション (TMC) を用いた。ロンドン自然史博物館 (NHM)、オックスフォード大学自然史博物館 (OUMNH)、オーストラリア連邦科学産業研究機構所蔵コレクション (CSIRO) の標本は、画像データに基づいて形態分類学的研究を行った。なお図中で用いた外部形態の名称 (Figs 2–4) は、主に駒井ほか (2011) に従い、一部の名称は Ueda (1984)、Klots (1956)、Holloway (1985) に従った。その他、分布と備考を除く種の記載については英文で行った。

### 2. 分子分類学的研究

*T. delatrix* 種群のうち、特に同定の難しい東南アジア産 7 種を対象に、ミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域に基づく近隣結合樹を作成した。そのうち *T. infida*, *T. sugii*, *T. sp. 1*, *T. subocellata* は、ベトナムとラオスの調査で得られた個体を用い、*T. delatrix* は 2003 年に沖縄県で得られた個体を用いた。*T. subocellata* の一部はフィリピンのレイテ島産および GenBank に登録されていた個体 (HQ006210) を用いた。系統学的考察で塩基置換率の比較に用いた別種群の個体は、GenBank および Barcode of Life Data Systems (以下 BOLD systems) の登録個体で、各々の accession number は、*T. suffundens* (HQ951360), *T. plumbea* (KF390434), *T. apicifascia* (LEPMY798-13), *T. scelerata* (HQ951362) である。また、GenBank および BOLD systems 上に登録されていた *T. delatrix* とされるスマトラ島産の個体 (KF492013) は *T. palliatrix* で、Lepidoptera sp. と扱われていたオーストラリア産の複数個体は *T. pantarcha* (HQ951346–HQ951348), *T. infida* (HQ951349), *T. delatrix* (HQ951350–HQ951353)



と判断することができたため、本論文ではそのように同定して引用した。いずれの個体も直接標本を精査することはできなかったが、塩基配列データや、採集地、公開されている画像データ等からそのように同定することができた。DNA の抽出は左右いずれかの脚 1-3 本を使用し、DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) を用いて抽出キットのプロトコルに従って行った。DNA の増幅には LCO1490

(GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) および HCO2198

(TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (Folmer *et al.*, 1994) を各 3.2  $\mu$ l, GoTaq<sup>®</sup> Hot Start Green Master Mix (20 $\mu$ l) (プロメガ) を用い、各々の反応液を PCR チューブに入れ、サーマルサイクラー TaKaRa PCR Thermal Cycler Dice<sup>®</sup> (タカラバイオ) により反応させた。94.0 °C で 5 分反応させた後に 94.0 °C で 30 秒, 47 °C で 30 秒, 72 °C で 1 分の反応を 35 サイクル行い、最後に 72 °C で 5 分間反応させた。塩基配列の解析はタカラバイオ株式会社ドラゴンジェネミクスセンターにてプレート単位塩基配列解析を依頼し、Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (ライフテクノロジーズジャパン社), および BigDye Terminator v3.1 Cycle sequencing kit (Applied Biosystems) を用いて行われた。得られた配列データのアライメントは ATGC (Ver. 6) シーケンスアセンブリソフト (GENETYX) を用いて行った。また MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011) を使用し、塩基配列から近隣結合法 (neighbor-joining method : NJ; Saitou and Nei, 1987) を用いて分岐図を作成した。塩基置換率の算出には上記 MEGA 5 のほか、DnaSp (Ver. 5) (Librado and Rozas, 2009) を用いた。

### 3. 系統学的考察

「1. 形態分類学的研究」および「2. 分子分類学的研究」によって得られた成果から、*T. delatrix* 種群の種分類や類縁関係を考察する上で重視すべき形質の評価を行った。ただし本種群に近縁なグループの全体像は未だ解明されておらず、また幼生期の形態分類学的研究もほとんど進んでいないため、現時点では詳細な系統学的考察を行うことは難しい。そのためここでは種レベルでの詳細な系統解析は避け、各形質が祖先的か子孫的かを推定するにとどめた。その上でそれら形質に基づいたグルーピングを試み、本種群の略論的な系統学的考察を行った。

## 結果および考察

### 1. 形態分類学的研究

Genus *Targalla* Walker

*Targalla* Walker, [1858] 1857: 1008.

*Cryassa* Walker, 1858: 1745.

*Euteliella* Roepke, 1938: 17.

Type species. *Targalla infida* Walker, 1858.

#### ***Targalla atripars* (Hampson, 1912)**

*Phlegetonia atripars* Hampson, 1912: 84. Type locality: Java, Indonesia.

*Targalla atripars*: Holloway, 1985: 193; Chen, 1999: 940, pl. 42: 45.

Male (Fig. 5). Forewing length 15.7–16.1 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae ochreous tinged with slightly reddish brown; fore-legs usually brownish black with creamy white band on marginal end of each segments of tarsus, mid- and hind-legs white mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: creamy brown with brownish black 2nd to 5 or 6th dorsal area, creamy brown ventrally. Forewing: distal half creamy brown; basal half blackish brown; subbasal and antemedial line usually blackish brown and inner area of subbasal line creamy brown; orbicular spot very small, and white; reniform stigma large, rounded, brown, defined by yellowish white, slightly distorted on the outer side; median line yellowish white sometimes tinged with pink, oblique and slightly curved; postmedial line blackish brown and inconspicuous; subterminal line curved along outer margin with a dark brown triangular shade subapically; a series of inconspicuous black dots on interspaces of veins marginally; cilia brown. Hindwing: uniformly dark brown, cinereous-white at the base; cilia brown, sometimes mixed with reddish brown.

Female (Fig. 6). Forewing length and wing maculation same as male, but female with more prominent forewing and hindwing.

Male genitalia (Figs 33–34). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, spinules absent. Ring relatively large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus very long and longer than valva. Valva rectangular with strongly produced right angle corner at the outside apex. Aedeagus short and thick; rostellum elongate with sharp apex; vesica multilobed, bearing three slender cornuti and some sclerotized plates.

Female genitalia (Fig. 53). Apophyses posteriores weakly sclerotized, moderately long. Eighth abdominal segment + antrum symmetrical rounded, remarkably tapering toward ductus bursae. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half and bulged, sclerotized, densely covered with small spines of the entire surface on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated and slightly curved inside.

供試標本 : [MALAYSIA] 1♂1♀, Sabah, Mt. Kinabalu, Kundasang, 1000m, 3–18. V. 1980, T. Hasegawa leg. (NIAES) ; 1♂1♀, Sabah, mamut, 1500m, 25.V.–4.VI. 1980, T. Hasegawa leg. (NIAES) ; [INDONESIA] 1♀, Bali west, Kec mendoyo, 100–300m, Feb. 1991 (NIAES).

分布: マレーシア (ボルネオ島), インドネシア (ジャワ島, バリ島). その他 Holloway (1985) によると, インドからスンダランド一円, フィリピン, ソロモン諸島にも産する.

備考: 本種は本属中で最も大きく, 前翅の基半部が黒色に近い黒褐色であることから, 他種とは容易に識別できる.

***Targalla delatrix* (Guenée, 1852): ネグロフサヤガ**

*Penicillaria delatrix* Guenée, 1852: 304. Type locality: Java, Indonesia.

*Eutelia plusioides* Walker, 1865: 822.

*Eurhipia praetexta* Felder & Rogenhofer, 1874: 10, pl. 111, fig. 24.

*Eutelia delatrix*: Hampson, 1894: 391.

*Phlegetonia delatrix*: Hampson, 1912: 84.

*Targalla delatrix*: Swinhoe, 1888: 337; Swinhoe, 1890: 85; Holloway, 1985: 190.

Male (Fig. 7). Forewing length 11.4–13.4 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae brown or dark brown, sparsely mixed with black scales; fore- and mid-legs usually brownish black with creamy white band on marginal end of each segments of tarsus, hind-legs white mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: brown with dark brown 2<sup>nd</sup> to 5 or 6<sup>th</sup> dorsal area, ochreous or creamy brown on ventrally. Forewing: ground color brown or dark brown, sometimes purplish-dark brown, distal half dark brown often tinged with gray; inner area of median line rather black; basal, subbasal and antemedial line faint black or almost absent; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma brownish yellow, sometimes tinged with dark brown, oblong, distorted and concave on the outside; median line purplish pale, inconspicuous, oblique and slightly curved; postmedial line almost absent or represented by a faint, blackish brown line; subterminal line serrated, and its outer area darker than inner area and with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally; cilia reddish brown. Hindwing: uniformly dark brown, slightly cinereous-white at the base; cilia reddish brown.

Female (Fig. 8). Forewing length 12.0–14.4 mm. Generally similar to male, but female with a reniform stigma concave on the outside and with a characteristic exterior dark chevron area.

Male genitalia (Figs 35–36). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, with dense spinules. Ring relatively small; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus long, relatively broad tongue-like and approximately same length as valva. Valva rectangular and strongly distorted at the outside, slightly concave at the apex. Aedeagus elongate, longer than ring, Rostellum relatively long and slender; vesica multilobed, bearing short conical cornuti and some sclerotized plates.

Female genitalia (Fig. 54). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum symmetrical rounded and tapering toward the

ductus bursae. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half and bulged, sclerotized with three patchwise spines on anterior half. Corpus bursae oblong; two signa scobinated and slightly curved inside.

供試標本 : [INDIA] 3♂, West Bengal, Darjeeling, Mangpu, alt. 1,300m, 2. IV. 1986, W. Thomas leg. (NIAES); 1♂2♀, West Bengal, Darjeeling, Pusbok, alt. 850m, 3–7. IV. 1986, W. Thomas leg. (NIAES); 1♂, West Bengal, Darjeeling, 14–15. VI. 1987, T. Miyashita leg. (NIAES); 1♂, West Bengal, Darjeeling, Tigerhill, alt. 2,400m, 19–28. IV. 1987, W. Thomas leg. (NIAES); [Sri Lanka] Kandy District, 20. VII. 1973, A. Otake leg. (NIAES); [NEPAL] 1♀, Mechi, Ilam, Godok, 400m, 11–18. VI. 1993, M. S. Limbu leg. (NSMT); [LAOS] 1♂, Laos-Vietnam Border: Custom house, 36km NE from Laksao, Bori Kham Xai, alt. 800m, 18. IX. 1998, T. Masui Leg. (TMC) ; 1♀, Hydro power station, 32km NE from Laksao, Bori Kham xai, alt. 750m, 20. IX. 1998, T. Masui leg. (TMC) ; [VIETNAM] 1♂, Tinh Hue, Back Ma, alt. 1,200m, 24–28. VII. 2001, Y. Kishida leg. (NSMT); 1♀, Tam dao, Vinh Phu District, alt. 900m, 17–21. V. 1990, J. Horak leg. (NSMT); [THAILAND] 1♂, Doi Suthep, 8–10. VII. 1966, Inoue & Okagawa leg. (NIAES); 1♂, Chanthaburi, Phliu, 4.VI. 1983, H. Kuroko, S. Moriuti, Y. Arita & Y. Yoshiyasu leg. (OPU); [CHINA] 1♂, Hainan Is., Near Diaoluoshang resort Hotels, alt. 750/900m, 20. III. 2003. L. T., K. Ueda leg. (KMNH) ; [JAPAN] 1♂, Iriomote-jima Is., 24. VII. 1982, T. Nagayoshi leg. (NIAES); 1♀, Okinawa, Kunigami, Nishimedake, 18. VI. 1981, K. Deguchi leg. (NIAES); (2♂, 17. IX. 2003), (1♂, 19. IX. 2003), (1♂2♀, 21. IX. 2003), (1♂, 30. IX. 2003), Okinawa, S. Tominaga (reared) (NIAES); 1♀, Okinawa, 3. IX. 2005, S. Tominaga (reared), (AB915690), (NIAES); [INDONESIA] 1♂1♀, W. Jawa, Djatilubur, Purwakarta, 24–25. IX. 1965 (NIAES).

分布 : 東南アジア全域の広域分布種で, インド, スリランカ, ネパール, タイ, ラオス, ベトナム, 日本, ジャワ島の標本を検した. GenBank に *Lepidoptera* sp. (HQ951350; HQ951351; HQ951352; HQ951353) として登録されているオーストラリア産の個体は本種である. 太平洋上の島嶼部からも多数の記録があり, Clarke (1971), Robinson (1975), Holloway (1985) によると, ミクロネシア, ニューヘブリデス諸島, サモア, フィジー島, ソシエテ諸島, ラパ島, マルキーズ諸島, ハワイ島等から記録がある. このことからわかるように, 本種は長距離移動性をもつ可能性が示唆されている (Holloway, 1979).

備考 : 本種は本グループ中で最も小型で, 前後翅ともに他種と比べて黒化が強く,

横線がほとんど目立たない。また、他種では外横線上端に表れる半円形の特徴的な斑紋が本種ではほとんど消失することから識別できる。本種の食草としてフトモモ科およびセンダン科の植物が記録されているが (Robinson *et al.*, 2001), 本研究で供試した沖縄県産のいくつかの個体も、フトモモ科のフトモモ *S. jambos* (L.) Alston およびレモンユーカリ *Corymbia maculata* (Hook.) Hill and Johnson より得られている。

***Targalla palliatrix* (Guenée, 1852)**

*Penicillaria palliatrix* Guenée, 1852: 205. Type locality: Java, Indonesia.

*Eutelia opposita* Walker, [1863] 1864: 67.

*Eutelia delatrix*: Hampson, 1894: 391.

*Phlegetonia delatrix*: Hampson, 1912: 84.

*Targalla palliatrix*: Holloway, 1985: 191.

Male (Fig. 9). Forewing length 13.0–15.3 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae grayish brown, sparsely mixed with dark brown scales; fore-legs usually brownish black with creamy white band on marginal end of each segments of tarsus, mid- and hind-legs white mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: whitish brown with grayish brown 2nd to 5 or 6th dorsal area, creamy brown on ventral half. Forewing: distal half hoary brown; inner area of median line grayish brown; basal, subbasal and antemedial line dark brown, indistinctly speckled with sinuous; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma brownish yellow, sometimes tinged with dark brown, oblong, distorted, sometimes slightly defined by a white line at the inside, concave on the outside with an indistinctly exterior dark chevron area; median line pale gray, oblique and slightly curved; postmedial line almost absent or represented by a faint, dark brown-speckled line and its dorsal half forming an outcurved semicircular line located at subapical portion of costa to vein M2 or M3; subterminal line serrated, its outer area darker than inner area and with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally; cilia fawnish brown often mixed with reddish brown scales. Hindwing: uniformly dark

brown, slightly cinereous-white at the base; cilia fawnish brown often mixed with reddish brown scales.

Female (Fig. 10). Forewing length 12.5–14.4 mm. Generally similar to male, but transverse lines almost inconspicuous; reniform stigma concave on the outside and with a characteristic exterior dark chevron area.

Male genitalia (Figs 37–38). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, spinules absent. Ring relatively large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus tongue-like, inverted triangle. Valva asymmetrical, left valve concave at the outside, rounded at the apex with a sickle-shaped large spur, right valva slightly concave at the outside, strongly folded at the apex with a small spur. Aedeagus elongate, slightly shorter than ring + valva, Rostellum short; vesica multilobed, bearing four conspicuous cornuties, a densely spined band, and weakly sclerotized plate with minute coarser spines.

Female genitalia (Fig. 55). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum asymmetric with a strongly sclerotized tongue-like lobe and its posterior margin obtuse-angled triangular. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half, and bulged, asymmetrical sclerotized triangular, with two strong coarser spiny bands on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated and strongly curved inside.

供試標本 : ♂, Borneo, Sarawak, type of *T. opposita* (OUMNH); [THAILAND] 1♀, Surat Thani, Phanom, Khao Sok Natn. Pk., 100m, 10–11. VIII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); [MALAYSIA] 1♀, Jalam Sultan, Abu Baker, Cameron Highlands, 1. XI. 1969, H. Hasegawa leg. (NIAES); 3♂3♀, Taiping, Perak, at light, 5. VIII. 1973 (NIAES); 1♂, Kampong, II. 1982 (NIAES); 2♂1♀, Tanah Rata, Cameron Highlands, III. 1983, at light, T. Hirowatari, A. Kurachi, N. Kawamoto leg. (NIAES); 1♀, Maxwell Hill, Perak, at light, 8. IV. 1983, T. Hirowatari, A. Kurachi, N. Kawamoto leg. (NIAES); 1♀, Cameron Highlands, 1984 (NIAES); 2♂, Genting Highlands, alt. 1,700m, 6–8. IV. 1986, K. Yazaki leg. (NSMT); 1♀, Penin, Pahang, Raub, Bukit Fraser, alt. 1,300m, 17–19. VII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); 1♂1♀, Penin, Pahang, Cameron Highlands, G. Berinchang, 1,950m, 21–22. VII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); 1♂1♀, Penin, Pahang, Cameron Highlands, Berinchang, 1,400m, 20–22.

VII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); 1♂1♀, Penin, Kedah, Kuala Muda, Gunung Jerai, alt. 950m, 25. VII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); 1♀, Cameron Highlands, alt. 1,800m, V. 1989 (TMC); 2♂1♀, Borneo Is., Sabah, Mt. Kinabalu, Park H. Q., alt. 1,560m, 16–21. III. 1977, N. Kashiwai leg. (NIAES); 1♀, Borneo Is., Sabah, Kenningau, IV–V. 1984, T. Hasegawa leg. (TMC); [INDONESIA] 1♂, Kallo Hill, 23. II. 1985 (TMC); 1♂1♀, near Berastagi, Utara, Mt. Sibayak II, alt. 1,500m, 25. VII. 1989, Arbaimun leg. (TMC); 1♀, Pematang Siantar, 22. XII. 1992, L. T., S. Yoshimatsu & K. Matsumoto leg. (NIAES); 2♂1♀, Sumatra Is., Utara, Aek Nauli, alt. 1,200m, 19–21. III. 1994, at light, K. Matsumoto & K. Konishi leg. (NIAES).

分布：タイ，マレーシア（マレー半島，ボルネオ島），インドネシア（スマトラ島，ジャワ島）。マレー半島では本種が優占種のように多く得られるが，本属の他種は少ない。これまで *T. palliatrix* として記録されてきたものは *T. infida* を含んでいる可能性が高いため，本種の分布は再検討が必要である。

備考：本種は雌雄ともに前翅の地色が薄く，わずかに青白色を帯びること，また雄は他種に比べて前翅の翅形がやや丸みを帯びる点で識別できるが，例外も多く正確な同定には交尾器を検査することが望ましい。

### ***Targalla infida* Walker, 1858 sp. rev.**

*Targalla infida* Walker [1858] 1857: 1008; Moore, 1884–1887: 63. Type locality: Burma (Hindustan).

*Eutelia repleta* Walker, 1865: 821. **syn. n.**

*Targalla delatrix*: Swinhoe, 1890: 228.

*Eutelia delatrix*: Hampson, 1894: 391.

*Phlegetonia delatrix*: Hampson, 1912: 84.

*Targalla palliatrix*: Holloway, 1985: 191.

*Targalla sugii*: Park *et al.*, 2007: 70, pl. 13: 245, pl. 40: 245, pl. 65: 245.

Male (Figs 11–12, 14). Forewing length 13.8–15.4 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae hoary brown, sparsely mixed with dark brown scales; fore-legs usually



brownish black with creamy white band on marginal end of each segments of tarsus, mid- and hind-legs white mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: whitish brown with grayish brown 2nd to 5 or 6th dorsal area, creamy brown ventrally. Forewing: distal half hoary brown; inner area of median line grayish brown; basal, subbasal and antemedial line dark brown, indistinctly speckled with sinuous; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma brownish yellow, oblong, distorted, upper end pointed, bordered by a conspicuous white part at the inside, slightly concave on the outside with a indistinctly exterior dark chevron area; median line pale gray, oblique and slightly curved; postmedial line represented by a faint, dark brown-speckled line and its dorsal half forming a indistinctly outcurved semicircular line located at subapical portion of costa to vein M2 or M3; subterminal line serrated, and its outer area darker than inner area and with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally; cilia fawnish brown. Hindwing fuscous, often tinged with reddish pink, and accompanying by some white streaks at the distal half.

Female (Fig. 13). Forewing length 12.6–15.1 mm. Generally similar to male, but transverse lines almost inconspicuous; inner area of median line sometimes slightly tinged with orange; outside of the reniform stigma with a characteristic exterior dark chevron area.

Male genitalia (Figs 39–40). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, spinules absent. Ring relatively large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus tongue-like, inverted triangle. Valva asymmetrical, left valve concave at the outside, rounded at the apex with a sickle-shaped large spur, right valva concave at the outside, slightly distorted squarish apex with a small spur. Aedeagus elongate, slightly shorter than ring + valva, Rostellum short; vesica multilobed, bearing four conspicuous cornuties, a densely spiny band, and a weakly sclerotized plate with spines.

Female genitalia (Fig. 56). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum asymmetric with a weakly sclerotized tongue-like lobe and its posterior margin acute-angled triangular. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half, and bulged, asymmetrical sclerotized triangular, with two strongly coarser spiny bands on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated and strongly curved

inside.

供試標本：♂, Burma, holotype of *T. infida* (NHM); [LAOS] 2♂, Hydro power station, 32km NE from Laksao, Bori Kham xai, alt. 750m, 20. IX. 1998, T. Masui leg. (TMC) ; 1♂, Xieng Khouang Prov., Phou Samsoum, alt. 1,940m, 23. V. 2013, L. T., S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915689), (NIAES); [VIETNAM] 1♀, Vinh Phu Prov., Tam Dao, 930m, 21–24. IV. 1995, M. Owada leg. (NSMT); [MALAYSIA] 1♀, Borneo Is., Sabah, Kenningau, IV–V. 1984, T. Hasegawa leg. (TMC) ; [PHILIPPINES] 1♀, Leyte Is., XII. 1994 (NIAES); 1♂, Mindanao is., Davao, Upper Baracatan, Apo Range, Mt. Talomo, 1,100m, 3–6. VIII. 1985, M. Owada leg. (NSMT); [INDONESIA] 1♂, Sulawesi Is., Puncak Dingin, Poso, alt. 2,000m, 14–21. X. 1985, S. Nagai leg. (TMC) 1♂, Sulawesi Is., Nr. north border, Puncak Dingin, 1,700m, IX–X. 1985, S. Nagai leg. (NIAES); 1♂, Sulawesi Is., Sampuraga, Puncak, Pendoro side, 1,300m, 23. VIII. 1994, T. Masui leg. (TMC) ; 1♀, W. Papua, 40km south of Takar, 12. VIII. 2000, L. T., alt. 600m, N. Onishi leg. (TMC) .

分布：インド，ラオス，ベトナム，マレーシア（ボルネオ島），フィリピン（レイテ島，ミンダナオ島），インドネシア（スラウェシ島，ニューギニア島）の標本を確認した．そのほか GenBank には Lepidoptera sp. (HQ951349) としてオーストラリア産の個体が登録されているが，これは本種である．また，従来 *T. palliatrix* として報告されてきたフィリピン，ニューギニア地方の記録は，本種である可能性が高い．

備考：本種は *T. palliatrix* のシノニムとされてきたが，雄は前翅に多数の横線が目立つこと，雌雄ともに後翅が淡いピンク色を帯び，腎状紋が白く目立つこと，雌雄交尾器ともに *T. palliatrix* とは明瞭な差異があること等から識別できる．すなわち，*T. palliatrix* の雄交尾器は，右 valva 先端の中央部が強く背方へ折りたたまれることによって2又するのに対し，本種はやや背方に折りたたまれるのみで2又しない．雌交尾器は *T. palliatrix* では第8腹板と antrum からなる骨化部の右側面に舌状の大きな突出部が発達するのに対し，本種は同部位があまり発達しないこと，第8腹板と antrum からなる骨化部の中央部が，*T. palliatrix* では丸みを帯びて背方へ向かい，やや歪んだへの字型の骨化部となるのに対し，本種は尖った山型の骨化部となること等から識別ができる．また Park *et al.* (2007) において *T. palliatrix* として示された個体は本種である．なお *T. repleta* (Walker) は本種と同様な斑紋を有し，ホロタイプの産地も本種と同じインド地方であることから，ここでは本種のシノニムとして扱った．

***Targalla sugii* Holloway, 1985**

*Targalla sugii* Holloway, 1985: 191. Type locality: Cherrapunji, India.

Male (Fig. 15). Forewing length 12.8–15.8 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae brown, sparsely mixed with dark brown scales; fore-legs usually brownish black with creamy white band on marginal end of each segments of tarsus, mid- and hind-legs white, mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: grayish brown with brown 2nd to 5 or 6th dorsal area, creamy brown ventrally. Forewing: distal half grayish brown; inner area of median line brown; basal, subbasal and antemedial line usually dark brown, indistinctly speckled or almost absent; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma dark orange yellow, oblong, distorted and concave on the outer side with a inconspicuous exterior dark chevron area; median line pale gray, oblique and slightly curved; postmedial line almost absent or represented by a faint, dark brown-speckled line and its dorsal half forming a outcurved semicircular line located at subapical portion of costa to vein M2 or M3; subterminal line serrated, and its outer area darker than inner area and with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally. cilia fawnish brown. Hindwing: uniformly dark brown, slightly cinereous-white at the base; cilia reddish brown.

Female (Fig. 16). Forewing length 13.9–16.4 mm. Generally similar to male, but reniform stigma concave on the outside and with a characteristic exterior dark chevron area.

Male genitalia (Figs 41–43). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, with spinules. Ring moderately large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus long, relatively broad, tongue-like and approximately same length as valva. Valva distorted and rectangular, apically bifid and bearing a long stick-like process. Aedeagus short, almost same length as valva, Rostellum strongly bent at the apex; vesica multilobed, bearing three conspicuous slender cornuti (B, C, D), a short cornuti (A) and a densely spiny band (E).

Female genitalia (Fig. 57). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum symmetrical ovoid. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half and bulged, asymmetrical sclerotized triangular, left side strongly protruded, with two small spiny bands on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated.

供試標本： [INDIA] ; 1♂, W. Bengal, Darjeeling, alt. 2,000m, 11–20. VIII. 1985 (NIAES); 1♂, W. Bengal, 9miles villageon road to Sikkim, ca. 23km from Darjeeling, alt. 1,700m, 18. VII. 1985 (NIAES); 1♂, W. Bengal, Darjeeling, alt. 2,000m, 8. IV. 1986, W. Thomas leg. (NIAES); 2♀, W. Bengal, Darjeeling, Ghoom, 2,200m, 27. III. 1986, W. Thomas leg. (NIAES); 2♀, W. Bengal, Darjeeling, Tigerhill, alt. 2,400m, 19–28. VI. 1987, W. Thomas leg. (NIAES); [NEPAL] 1♂, Kathmandu, Mt. Phulchouki, 2,275m, 2. VII. 1990 (NSMT); 1♀, Kathmandu, Mt. Pulchouki, alt. 2,770m, 21. VII. 1990 (NSMT); 1♂, Sagarmatha, Okhaldhunga, 600m, 13. II. 1990, K. Ito leg. (NSMT); 1♀, Sagarmatha, Okhaldhunga, alt. 1,800m, 15. VII. 1991, K. Ito leg. (NSMT); 1♂, Kathmandu, Godavari, alt. 1,600m, 24. III. 1992, M. S. Limbu leg. (NSMT); (2♂1♀, 11–18. VI. 1993), (1♂, 8–17. X. 1993) Mechi Ilam, Godok, alt. 400m, M. S. Limbu leg. (NSMT); 1♀, Gandaki Zone, Kaski Dist., Pokhara, alt. 850m, 26–31. III. 1993 (NSMT); 1♂, Kosi, Pheksinda, alt. 780m, 6–13. V. 1994, M. S. Limbu leg. (NSMT); 1♀, Mahakali, Dandeldhula, alt. 1,900m, 1–4. VI. 1995, T. Haruta leg. (NSMT); [VIETNAM] 1♀, Lao Cai Prov., Ta Phin, alt. 1296m, L. T., N:22°23'485"/ E: 103°50'871", 25. VI. 2012, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915682), (NIAES)

分布：インド，ネパール，ベトナム。その他，Kononenko and Pinratana (2005) において示されたタイ産の標本は次種の可能性があり，また Kononenko and Pinratana (2013) によって *T. palliatrix* および *T. delatrix* として図示されたタイ産の標本は，本種または次種である。

備考：本種は次種と酷似しており，斑紋等の外部表徴では両種をほとんど識別することができない。ただし本種は，雄交尾器の valva 先端が二叉して外側の突起が顕著に目立つこと，aedeagus の末端部である rostellum が強く屈曲すること，雌交尾器の ductus bursae の骨化部が ductus seminalis の開口部へ向かってやや突き出た三角形状になること等，雌雄交尾器形態によって次種とは容易に識別できる。

### ***Targalla* sp. 1**

*Phlegetonia delatrix*: Kuroko, 1957: 76; Watanabe, 1980: 150; Sugi, 1982: 789 (in part).

*Targalla delatrix*: Kishida, 2011: 267 (in part); Choi and Kim, 2018: 96–100.

*Targalla subocellata*: Wang and Kishida, 2011: 245; Zahiri *et al.*, 2011: 164.

Male (Figs 17–18). Forewing length 12.9–15.3 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae brown, sparsely mixed with dark brown scales; fore-legs usually brownish black with creamy white band on marginal end of each segments of tarsus, mid- and hind-legs white, mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: grayish brown with brown 2nd to 5 or 6th dorsal area, creamy brown ventrally. Forewing: distal half grayish brown; inner area of median line brown; basal, subbasal and antemedial line usually dark brown, indistinctly speckled or almost absent; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma dark orange yellow, oblong, distorted and concave on the outer side with a inconspicuous exterior dark chevron area; median line pale gray, oblique and slightly curved; postmedial line almost absent or represented by a faint, dark brown-speckled line and its dorsal half forming a outcurved semicircular line located at subapical portion of costa to vein M2 or M3; subterminal line serrated, its outer area darker than inner area and with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally. cilia fawnish brown. Hindwing: uniformly dark brown, slightly cinereous-white at the base; cilia reddish brown.

Female (Figs 19–20). Forewing length 13.4–14.9 mm. Generally similar to male, but reniform stigma concave on the outside and with a characteristic exterior dark chevron area.

Male genitalia (Figs 44–46). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, with spinules. Ring moderately large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus long, relatively broad, tongue-like and approximately same length as valva. Valva distorted and rectangular, apex with weakly sclerotized and triangular lobes that bent to dorsally. Aedeagus elongate, almost same length as ring, Rostellum rather short; vesica multilobed,

bearing three conspicuous same sized cornuties (B, C, D), a plate-like cornuti (A) and a densely spiny band (E).

Female genitalia (Fig. 58). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum symmetrical ovoid. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half and bulged sclerotized, squarish, with two dense spiny patches on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated and slightly curved inside.

供試標本:[CHINA] 2♂2♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 1,000m, 29. VII.– 1. VIII. 2002, Y. Kishida leg. (NIAES); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 1,000m, 29–31. VII. 2002, Y. Kishida leg. (NSMT); 1♂1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 1,100m, 29. III–1. IV. 2003, Y. Kishida leg. (NIAES); 1♀, Guangdong, Nankunshan, alt. 600m, 8. VIII. 2003, Y. Kishida leg. (NIAES); 2♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 1,100m, 9–12. VIII. 2003, Y. Kishida leg. (NIAES); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 1,100m, 20–24. II. 2003, K. Yazaki leg. (NIAES); 1♂, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 700–1,200m, 18–22. VI. 2003, K. Suzuki leg. (NIAES); 1♂, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 600–1,300m, 18–22. VI. 2003, K. Suzuki leg. (NSMT); 1♂, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 1,100m, 31. VIII. –1. IX. 2003, K. Horie leg. (NSMT); 1♂1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 800–1,400m, 18–21. V. 2004, M. Owada leg. (NSMT); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 700–1,200m, 22–27. VII. 2004, Y. Kishida leg. (NSMT); 1♂7♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 800–1,200m, 23–25. IV. 2004, K. Horie leg. (NSMT); 1♂1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 700–1,200m, 3–4. VII. 2004, K. Horie leg. (NSMT); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 700–1,200m, 22–27. VII. 2004, Y. Kishida leg. (NSMT); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, 700–1,200m, 27–29. III. 2004, H. Yoshimoto leg. (NSMT); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 700–1,200m, 11–15. IV. 2005, K. Suzuki leg. (NSMT); 1♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 800–1,400m, 5–11. IX. 2005, M. Owada leg. (NSMT); 3♂4♀, Guangdong, Shaoguan, Nanling, alt. 900–1,400m, 7–8. 12–13. VII. 2007, M. Owada leg. (NSMT); 1♀, Guangxi, Guilin, Mao' ershan, alt. 1,000m, 14–16. VIII. 2009, M. Owada & M. Wang leg., (AB915686), (NSMT); 1♀, Guangxi, Guilin, Mao' ershan, alt. 1,400m, 19. VIII. 2009, M. Owada & M. Wang leg., (AB915687), (NSMT); 1♀, Guangdong, Lianzhou, Dadongshan, 650m, 16. V. 2010, M. Owada & M. Wang leg. (NSMT); 2♂, Guangdong, Lianzhou, Dadongshan, 650m, 9. V. 2011, M. Owada & G. Huang leg., (AB915688), (NSMT); [LAOS] 1♂, 32km NE from Laksao, Bori Kham Xai, Hydro Power

Station, alt. 750m, 18. IX. 1998, T. Masui leg. (TMC) ; [VIETNAM] 1♂, Cao Bang Prov., Cum Cuoi, alt. 400m, 30. IX. –2. X. 1994, M. Owada leg. (NSMT); 1♀, Vinh Phu Prov., Tam Dao, alt. 930m, 22–26. IX. 1994, M. Owada leg. (NSMT); 1♀, Lao Cai Prov., Sapa, alt. 1,700m, 3–5. VIII. 2000, Y. Kishida leg. (NSMT); (1♂1♀, 22–23. VI. 2012), (1♀26. VI. 2012), Lao Cai Prov., Tram Ton, Sapa, alt. 1,926m, L. T., N:22°21'182"/ E: 103°46'490", S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915683–AB915685), (NIAES); [TAIWAN] 2♂2♀, Lushan Spa., 26–29. VII. 1981, A. Seino leg. (NIAES); 1♀, Hualien, Tze-en, Nr. Pilu, alt. 2,000m, 4–6. VI. 1982, T. Tanabe leg. (NSMT); 1♂, Nantou Hsien, Nanshanchi, alt. 800m, 25–26. VII. 1983, S. Sugi leg. (NIAES); 1♂, Nantou Hsien, Lushan Spa, alt. 1,200m, 29. IV. –1. V. 1984, H. Yoshimoto leg. (NSMT); 2♂1♀, Kaohsiung Hsien, Shihtyutou, 15–20. V. 1984, L. T., S. Yoshimatsu leg. (NIAES); 2♂, Chiayi Hsien, Mt. Alishan, alt. 2,200m, 2–5. VIII. 1984, K. Yazaki leg. (NSMT); 1♀, Kaosing Hsien, Boashan, 7. IX. 1986, R. L. Chen leg. (TMC) ; 1♂1♀, Nantou Hsien, Sonkan, Renai Siang, 2,000m, 2. VIII. 1986, L. K. Ki leg. (TMC) ; 1♂, Nantou Hsien, Nanshanchi, alt. 800m, 6. VI. 1988, S. Sugi leg. (NIAES); [JAPAN] 1♂, Amami-oshima Is., Mt. Yuwandake, 16–17. VII. 1963, H. Inoue leg. (NIAES); 1♀, Yaku-shima Is., Kurio, 6–7. VIII. 1972, K. Ishizuka leg. (NIAES); 1♀, Yaku-shima Is., Kurio E., 15. V. 1972, T. Watanabe leg. (NIAES); 1♂, Yaku-shima Is., Mt. Aikodake, 8. VI. 1972. T. Watanabe leg. (NIAES); 1♂, Yaku-shima Is., Mt. Kuromidake, 10. VII. 1972. T. Watanabe leg. (NIAES); 1♂, Yaku-shima Is., Anbo, 26. VII. 1976, Y. Kawakami leg. (NIAES); 1♂, Yaku-shima Is., Anbo, 30. VII. 1976, Y. Kawakami leg. (NIAES); 3♂, Amami-oshima Is., Mt. Yui-dake, 13–15. VIII. 1977, R. Sato leg. (NAIES); 1♂, Okinawa-jima Is., Kunigami, Fuku dam, 26. VI. 1981, K. Deguchi leg. (NIAES); 1♀, Ishikawa Pref., Oshimizu, Sogo, 21. VII. 1990, I. Togashi leg. (NIAES)

分布：中国，ベトナム，ラオス，韓国，台湾，日本（本州，九州，屋久島，奄美大島，沖縄本島）。近年，Choi and Kim (2018) によって韓国から記録された *T. delatrix* は，本種の誤同定である。本州では，石川県より 1 個体が得られているが，これは恐らく偶産である。九州からは ネグロフサヤガ（またはヒメネグロフサヤガ）*Phlegetonia delatrix* として，福岡県の英彦山より 1 個体（黒子，1957），屋久島より多数個体（渡辺，1980）が報告されているが，それらは本種である。

備考：本種は *T. sugii* と酷似しており，外部表徴から両種を識別することは難しいが，雌雄交尾器によって明瞭に識別できる。*T. subocellata* および *T. pantarcha* とは雌

雄ともに交尾器がよく似ているが、本種は雄交尾器の大きさが明らかに小さい。また、vesica を反転しなくとも、aedeagus 内にほぼ等間隔に配置される等しい大きさの3つの cornutus (B, C, D) が顕著に目立つことから識別が可能である。雌交尾器の差異は非常に少ないが、ductus bursae と corpus bursae との接合部の骨化したパッチ状の spine が、*T. subocellata* ほど密生しない。DNA バーコーディングからも独立種であることが支持され、雌雄交尾器を見る限りでは、*T. subocellata* と最も近縁であると考えられる。日本には本種と *T. delatrix* の2種が九州以南に分布するが、本種は外横線の上端に半円形の特徴的な斑紋が表れる点で識別できる。

### ***Targalla subocellata* (Walker, 1864)**

*Eutelia subocellata* Walker, [1863] 1864: 67. Type locality: Sarawak, Borneo, Malaysia.

*Targalla delatrix*: Swinhoe, 1900: 85.

*Phlegetonia delatrix*: Hampson, 1912:84.

*Targalla subocellata subocellata*: Holloway, 1985: 192; Park *et al.*, 2007: 69 (in part), pl. 12; 243, pl. 64: 243.

*Targalla palliatrix*: Park *et al.*, 2007: 70, pl. 12: 244, pl. 40: 244, pl. 65: 244.

Male (Figs 21–23). Forewing length 14.7–16.2 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae greenish gray, sparsely mixed with reddish brown scales; fore-, mid- and hind-legs white, mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: gray with fuscous or dark gray 2nd to 5 or 6th dorsal area, whitish or yellowish brown with two blackish brown lines ventrally. Forewing: distal half entirely gray; inner area of median line brown, often tinged with dark greenish gray; basal, subbasal and antemedial line usually dark brown or sometimes reddish brown, indistinctly speckled or almost absent; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma dark orange yellow, oblong, distorted and concave on the outer side with a characteristic exterior dark chevron area; median line orange yellow, oblique and slightly curved; postmedial line almost absent or represented by a faint dark reddish brown line and its dorsal half forming a comparatively conspicuous outcurved semicircular



line located at subapical portion of costa to vein M2 or M3; subterminal line serrated, and its outer area darker than inner area and with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally. cilia dark gray. Hindwing: uniformly dark brown, slightly cinereous-white at the base; cilia dark gray, sometimes mixed with reddish brown.

Female (Fig. 24). Forewing length 13.9–16.4 mm. Similar to male, but without two blackish brown lines in the ventral center of abdomen and with reddish brown 7th and 8th segments.

Male genitalia (Figs 47–49). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, with spinules. Ring relatively large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus long, relatively broad, tongue-like and approximately same length as valva. Valva distorted and rectangular, apex with weakly sclerotized and triangular lobes that bent to dorsally. Aedeagus elongate, almost same length as ring; rostellum rather short and slender; vesica multilobed, bearing three conspicuous cornuti (B, C, D; lacking A) and a densely spiny band (E).

Female genitalia (Fig. 59). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum symmetrical ovoid. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half and bulged sclerotized, squarish, with two dense spiny patches on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated and slightly curved inside.

供試標本 : [INDIA] 1♀, West Bengal, Darjeeling, alt. 2,100m, 8. IX. 1983, M. Owada leg. (NSMT); [CHINA] 1♂, Hainan Is., Near Diaoluoshang, Resort Hotels, alt. 750/900m, 20. III. 2003, L. T., K. Ueda leg. (KMNH) ; (1♂, 22. V. 2004), (1♂, 21. X. 2006), Hainan Is., Jianfengling, alt. 900m, K. Ueda leg. (KMNH) ; 1♂, Hainan Is., Hongshan, 22. X. 2006, L. T., K. Ueda leg. (KMNH) ; [THAILAND] 1♂1♀, Nakhon Nayok, Khao Yai, alt. 800m, 15. IV. 1983, Kuroko, Moriuti, Arita & Yoshiyasu leg. (OPU); 1♂, Chanthaburi, Khao Soi Dao, alt. 400m, 7–8. X. 1985, Kuroko, Moriuti, Saito & Arita leg. (OPU); 1♂, Loei, Phu Rua, Natn. Pk., alt. 1,200m, 21.VIII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); [LAOS] 2♂, Xieng Khouang Prov., Phou Samsoum, alt. 2,039m, N:19°08'14" / E: 103°47'11", 27. V. 2013 L.T., S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915678, AB915679), (NIAES); (1♀, 23. V. 2013), (1♀, 30. V. 2013),

Xieng Khouang Prov., Phou Samsoum, alt. 1,940m, N:19°08'70"/ E: 103°46'81", at light, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915677), (NIAES); 1♀, Xieng Khouang Prov., Phou Samsoum, alt. 2,064m, N:19°08'44"/ E: 103°47'14", 28. V. 2013, L. T., S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (NIAES); [VIETNAM] 1♂1♀, Tam Dao, Vinh, Phu distr., alt. 900m, 6–10, X, 1990, J. Horak leg. (NSMT); 1♂, Tam Dao, Vinh Phu, alt. 930m, 5–8. V. 1999, H. Yoshimoto leg. (NSMT); (13♂15♀, 22–23. V. 2012), (2♂, 26. V. 2012), Lao Cai Prov., Tram Ton, Sapa, alt. 1,926m, L. T., N:22°21'182"/ E: 103°46'490", S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915675), (NIAES); 1♂, Lao Cai Prov., Ta Phin, alt. 1,296m, L. T., N:22°23'485"/ E: 103°50'871", 25. VI. 2012, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg., (AB915676), (NIAES); 1♀, Lao Cai Prov., Ta Phin, alt. 1,296m, L. T., N:22°23'485"/ E: 103°50'871", 25. VI. 2012, M. Owada leg. (NSMT); 1♂, Dak Lak Prov., Krong Bong District, Chu Yang Sin National Park, alt. 733m, N:12°28'01.9"/ E: 108°20'25.5", L. T., 13. III. 2013, T. Mita *et al.* leg., (AB915680), (NIAES); [MALAYSIA] 4♂, Selangor, Fraser's Hill, alt. 1,500m, 27–30. IV. 1986, S. Saito leg. (NSMT); 1♂1♀, Fraser's Hill, L. T., 28–29. VI. 1987, I. Hattori, M. Miyazaki and S. Yoshimatsu leg. (NIAES); 1♀, Genting Highland, alt. 1,700m, 20–22. IV. 1979, S. Asahina leg. (NSMT); 1♂2♀, Genting Highlands, alt. 1,700m, 6–8. VI. 1986, Y. Yazaki leg. (NSMT); 1♂, Cameron Highland, Abu Baker, Jalam Sultar, 1. XI. 1969, H. Hasegawa leg. (NIAES); 8♂, Pahang, Cameron High lands, G. Berinchang, alt. 1,950m, 21–22. VII. 1987, M. Owada leg. (NSMT); 2♂3♀, Cameron highland, alt. 1,800m, V. 1989, (TMC) ; (1♂, 19. XII. 1992), (1♂, 23. XII. 1992), N. Sumatra, Pematang Siantar, L. T., S. Yoshimatsu & K. Matsumoto leg. (NIAES); 1♂, N. Sumatra, Kallo-hill, 19. II. 1985, (TMC) ; 1♂, Sumatra, Brastagi, XII. 1991, (TMC) ; 2♂, Borneo Is., Sabah, Kenningau, IV–V. 1984, T. Hasegawa leg. (TMC) ; 1♀, Borneo is., Sabah, Mt. Emas, 12. V. 1995, H. Matsuda leg. (TMC) ; (3♂1♀, VIII. 1995), (1♂, VII. 1996), Borneo Is., Sabah, Croker range, (TMC) ; 1♂, Borneo Is., Kota Kinabalu, Crokekr range, alt. 1,600m, 1–20. III. 1992, (NSMT); 2♂, Borneo is., Sarawak, Kuchin, Mt. Serapi, alt. 700m, 25. IV. 1990, (TMC) ; [PHILIPPINES] 1♂, Palawan Is., Victoria Peaks, Trident Mines (Nr. Narra), alt. 500m, 3–5. IX. 1985, M. Owada leg., (NSMT); 1♀, Palawan Is., Brooke's Pt., 4. III. 1995 (NIAES); 1♂3♀, Palawan Is., Mt. Mantalingajan, alt. 1,000m, 9–13. III. 2000, D. Mohagan leg., (TMC) ; 1♂, Negros Is., Mt. Canlaon, alt. 2,550m, 18–22. VI. 1998, D. Mohagan leg., (TMC) ; 2♂, Negros Is., Mt. Canlaon, alt. 2,100m, 5–10. VII. 1999, (TMC) ; (5♂, III–IV. 1985), (3♂, VIII. 1986), Luzon Is., Mt. Thomas, alt. 2,000m, (TMC) ; 1♂, Panay

Is., Valderrama, Antique, Mt. Baloy, alt. 1,000m, VI. 2010, D. Mohagan leg., (AB915681), (TMC) ; 1♂, Mindanao Is., Mt. Apo, alt. >2,000m, 10–13. VIII. 2001, R. Cabale leg., (TMC) ; (1♀, 25. XI–1. XII. 2001), (1♀, 3–9. XIII. 2001), Mindanao Is., Mt. Apo, alt. 1,300m, R. Cabale leg., (TMC) ; 3♀, Mindanao Is., Davao, Baracatan, Mt. Talomo, alt. 1,100m, 17–19. VIII. 1985, M. Owada leg., (NSMT)

分布：インドからスンダランド一円，マレーシア（ボルネオ島），フィリピン（ルソン島，パナイ島，ネグロス島，パラワン島，レイテ島，ボホール島，ミンダナオ島）。フィリピン，インドネシア東部（スラウェシ島），ニューギニア，オーストラリア地方からの従来記録は次種を含んでいるため，再検討が必要である。

備考：本種は中横線が橙色を帯びた黄色になることで，他種と容易に識別ができる。雌雄交尾器ともに *T. pantarcha* と非常によく似ているが，次種の項に識別点を示した。

#### ***Targalla pantarcha* Turner, 1922 stat. rev.**

*Targalla pantarcha* Turner, 1922: 36. Type locality: Kuranda, near Cairns, North Queensland, Australia.

*Targalla subocellata pantarcha*: Holloway, 1985: 192.

Male (Figs 25–26). Forewing length 14.5–16.9 mm. Head: labial palpus reddish brown with black scales and speckled with white; frons reddish brown on dorsal half and white on ventral half; vertex densely covered with reddish brown scales; antenna filiform. Thorax: tegulae brownish gray, sparsely mixed with reddish brown scales; fore-, mid- and hind-legs white, mixed with black and reddish brown scales. Abdomen: gray with fuscous 2nd to 5 or 6th dorsal area with grayish brown ventrally. Forewing: distal half entirely gray; inner area of median line dark gray; basal, subbasal and antemedial line usually dark brown, indistinctly speckled or almost absent; orbicular spot very small, white or almost absent; reniform stigma brownish yellow, oblong, distorted, upper end pointed and bordered by a indistinctly white part at the inside, slightly concave on the outside with a indistinct exterior dark chevron area; median line pale ashy gray, sometimes tinged with pink, oblique and slightly curved; postmedial line almost absent or represented by a faint, dark brown line and its dorsal half forming a comparatively conspicuous outcurved semicircular line located at subapical portion

of costa to vein M2 or M3; subterminal line almost absent or represented by a faint serrated line and its outer area darker than inner area with a dark brown triangular shade subapically; a series of black dots on interspaces of veins marginally. cilia dark gray, often mixed with reddish brown. Hindwing: uniformly dark grayish brown, often tinged with reddish pink, cinereous-white at the base; cilia dark gray, often mixed with reddish brown.

Female (Figs 27–29). Forewing length 13.9–16.4 mm. Similar to male, but reniform stigma concave on the outside and with a characteristic exterior dark chevron area. Hindwing strongly tinged with reddish pink and outer area of forewing sometimes tinged with reddish pink also.

Male genitalia (Figs 50–52). Uncus very small, hooked, sharply flexed; socius rectangular plate-like, with spinules. Ring relatively large; tegumen rather thick, smooth, strongly curved in lateral view, with a very long rod-like process at middle part accompanying by uncus at apex; vinculum represented by a distorted, tape-like sclerite; saccus long, relatively broad, tongue-like and approximately same length as valva. Valva distorted and rectangular, apex with weakly sclerotized and triangular lobes that bent to dorsally. Aedeagus elongate, almost same length as ring. Rostellum rather short and slender; vesica multilobed, bearing two conspicuous cornuti (B & D), a plate-like cornuti (A) and a densely spiny band (E).

Female genitalia (Fig. 60). Apophyses posteriores weakly sclerotized and moderately long. Eighth abdominal segment + antrum asymmetrical ovoid with slightly protruded left side. Ductus bursae narrow, membranous on posterior half and bulged, sclerotized, squarish, with two patchwise spines on anterior half. Corpus bursae rounded; signum scobinated and slightly curved inside.

供試標本 : Lectotype (Fig. 29): ♀, Australia, Q., National Park (3,000ft.), III, here designated. [PHILIPPINES] 2♂, Luzon Is., Mt. St. Tomas, 2,000m, III–IV. 1985, (TMC) ; 1♂, Luzon Is., Mountain Prov., Mt. Data, alt. 2,250m, 24–26. VII. 1985, M. Owada leg. (NSMT); 1♀, Mindanao Is., Mt. Imbayaw, V. 1991 (TMC) ; 1♀, Panay Is., Mt. Madja-as, alt. 500m, 23. VII. –5. VIII. 2000, Ramel Cabale leg. (TMC) ; 1♀, Panay Is., Mt. Balabag, alt. 500m, 23. VIII. –1. IX. 2000, Ramel Cabale leg. (TMC) ; 1♀, Leyte Is., Mt. Lobi, alt. 600m, 25. X–6. XI. 2000, Ramel Cabale leg. (TMC) ; 1♀, Leyte Is., Mt. Bolocau, alt.800m, 25–31. III. 2001, Danny Mohagan leg. (TMC) ; 2♀, Bohol Is., Mayana, alt. 300m, I. 2001, Ramel Cabale leg.

(TMC) ; 1♀, N. Palawan, Dumarán Is., alt. 300–400m, Beginning of XII. 2005, Domingo Mohagan leg. (TMC) ; [INDONESIA] (1♀, 30. III. 1985), (1♀, 15. X. 1985), Sulawesi Is., Toraja, Mt. Pedamaran, alt. 1,000m, Kunihiko Sohma leg. (TMC) ; 1♀, Sulawesi Is., Nr. north border Puncak Dingin, alt. 1,700m, IX–X. 1985, Shinji Nagai leg. (NIAES) ; 1♀, Sulawesi Is., (Puncak) 32km from Palopo, Luwu, 30. IV. 1994, S. Saito *et al.* leg. (NIAES) ; 1♂, Sulawesi Is., Sampuraga, Puncak, Pendoro side, 23. VIII. 1994, alt. 1,300m, T. Masui leg. (TMC) ; 1♂2♀, W. Papua, Wamena, Pass-valley, alt. ±2,000m, L. T., VII–VIII. 1997 (TMC)

分布：フィリピン（ルソン島，パナイ島，レイテ島，ボホール島，ミンダナオ島），インドネシア（スラウェシ島，ニューギニア島西半部）．その他，GenBank に *Lepidoptera* sp. (HQ951346; HQ951347; HQ951348) として登録されているオーストラリア産の個体は本種である．

備考：本種は Holloway (1985) によって，*T. subocellata* のスラウェシ島およびニューギニア・オーストラリア地方亜種とされたが，フィリピンで *T. subocellata* と同所的に分布すること，雄交尾器の vesica 上にプレート状の cornutus (A) を生じること，cornutus (C) を本種は欠くこと，雌交尾器の第 8 腹板と antrum からなる骨化部が極わずかに左右非対称で，右側面が突出する傾向があること，ductus bursae の骨化部に生じるパッチ状の spine があまり発達しないこと，ミトコンドリア DNA (COI) 領域の一部配列に明らかな差異が認められること等から独立種と見なした．またオーストラリアとパプアニューギニアの個体の多くは中横線がピンク色を帯びる．稀に *T. infida* と紛らわしい個体もあるが，本種は各横線があまり発達せず，外横線上端の半円形紋がよく目立つことから識別できる．

### ***Targalla bifacies* (Walker, 1858)**

*Cryassa bifacies* Walker, 1858: 1745.

*Targalla bifacies*: Moore, 1884: 64; Holloway, 1985: 189.

*Eutelia delatrix*: Hampson, 1894: 391.

*Phlegetonia bifacies*: Hampson, 1912: 81.

Male (Fig. 30; holotype). Expanse 29.7 mm (holotype). The forewing coloration is entirely colored by olive brown, and each maculations on the forewings are more conspicuous

than other congeners.

Female. Unknown.

Male and Female genitalia. Unknown.

分布：スリランカ

備考：前翅の色調が全体的にオリーブ色を帯びること，基線・亜基線・内横線が明瞭に表れることなどから他種とは容易に識別できる．

### ***Targalla ludatrix* (Walker, 1858)**

*Penicillaria ludatrix* Walker, 1857: 1773.

*Targalla infida*: Moore, 1884: 63.

*Eutelia delatrix*: Hampson, 1894: 391.

*Targalla delatrix*: Swinhoe, 1900: 85.

*Phlegetonia delatrix*: Hamson, 1912: 82.

*Targalla ludatrix*: Holloway, 1985: 191.

Male (Fig. 31; holotype). Expanse 29.7 mm (holotype). This is a relatively small species. The maculation on the forewing is rather simple than other congeners.

Female. Generally similar to male (Holloway, 1985).

Male and Female genitalia. They are illustrated by Holloway (1985).

分布：スリランカ

備考：*T. delatrix* と似るが，雌雄交尾器形態によって *T. pallatrix* および *T. infida* に近縁であるとされる (Holloway, 1985)．雄交尾器の valva の先端が，*T. pallatrix* や *T. infida* のような棘状の突起を伴わず，幅広いスプーン状の突起を持つことから容易に識別できる．

## 2. 分子分類学的研究

外見での識別が困難な東南アジア産 *T. delatrix* 種群 7 種のミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域に基づく近隣結合樹からは，7 種すべてが種毎にクレードを

形成し、本種群における標準的な DNA バーコードに基づく同定は有用であることが示唆された (Fig. 61). その結果、従来 8 種 1 亜種とされてきた本グループを、上述したように 1 未記載種、1 亜種の種への昇格、1 種の復活と 1 種のシノニムを認め、10 種に整理することができた. チョウ目の同属種間におけるミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域の平均塩基置換率は、チョウ目全体で 7.7 % (Hebert *et al.*, 2009), セセリチョウ科で 4.6 %, スズメガ科で 4.4 %, ヤママユガ科で 6.0 % (Hajibabaei *et al.*, 2005) であることが示されているが、本研究で確認した *T. delatrix* 種群内の塩基置換率 5.4 % も、それらの数値と近い値であった. なお最も低い値を示したのが *T. sp. 1* と *T. subocellata* の種間の置換率 3.8 % であった. また、GenBank に Lepidoptera sp. として登録されていたもののうち、斑紋によって *T. palliatrix*, *T. infida*, *T. pantarcha* と同定して本論文中で引用したものは、各々が Fig. 61 の分岐図上ほぼ適当と思われる位置に配置された. その他、Zahiri *et al.* (2011) により *T. subocellata* として扱われた個体 (HQ006210) は、*T. sp. 1* の塩基配列と完全に一致した.

### 3. 系統学的考察

*Targalla* 属は、本研究結果を踏まえると 22 種を含むことになるが、それらはさらに *T. delatrix* 種群 (10 種 ; 本属のタイプ種を含む), *T. euteliella* 種群 (4 種), その他未整理の群 (8 種) の 3 つに分けられる. 本属は雄交尾器の tegumen が大きく屈曲するといった共有派生形質を持つが (Holloway, 1985), *T. euteliella* 種群と未整理の群は、外部表徴や雌雄交尾器のその他の形態が *T. delatrix* 種群と比べてかなり異なり、かつ含まれている種同士もそれぞれ異なった形態を有しているため、これらの群の単系統性は不明確である. このことは分子分類学的にも示唆され、例えば *T. delatrix* 種群の 1 種 *T. subocellata* と、その他の 2 つの群に含まれている ① *T. suffundens* Walker, ② *T. plumbea* (Walker), ③ *T. apicifascia* (Hampson), ④ *T. scelerata* Holland のミトコンドリア DNA (COI) 領域の一部配列を比較した場合、塩基置換率はそれぞれ ① 9.4 %, ② 9.6 %, ③ 11.1 %, ④ 11.8 % となった. この置換率は Fig. 61 で示した *T. delatrix* 種群 7 種の平均塩基置換率 5.4 %, ならびに前述の Hajibabaei *et al.* (2005) や Hebert *et al.* (2009) によって示されたチョウ目の同属種間における平均塩基置換率よりも大きい. したがって ①~④ の置換率は、同属種間における置換率としては大きな値と考えられ、現状では *T. delatrix* 種群の明らかな姉妹群を確定する

ことはできない。そのためここでは、上記の *T. euteliella* 種群と未整理の群を主な外群としつつも、フサヤガ科における他の近縁なグループ (*Penicillaria* 属等) の形質状態も踏まえて、*T. delatrix* 種群に含まれる成虫の形態的特徴およびそれに基づいた系統学的考察を述べる。ただし *T. bifacies* (Walker) は雌雄交尾器を検することができなかったため、本論文では外部表徴から推定できることを述べるのみに留めた。

#### 前翅長および前後翅の色調と斑紋

*T. delatrix* 種群の大多数の種は、地色が茶褐色で基半部がそれよりやや濃色、腎状紋は Rs 脈と M3 脈上でやや外側に角張った三日月形となり、黄白色または黄褐色で良く目立つ。また *T. bifacies* と *T. atripars* を除いた他の種は性的二型があり、雌のみが腎状紋の外側に山型の特徴的な黒色紋を有する。この形質状態は他のグループでは見られないことから、*T. bifacies* と *T. atripars* を除く *T. delatrix* 種群の種が持つ子孫的な形質と考えられる (*T. subocellata* は雄も同様な斑紋を持つが、雄でこの黒色紋が表れるのは本種のみであり、これはより子孫的な形質と考えられる)。 *T. bifacies* および *T. atripars* の 2 種は、本種群の中でそれぞれ明らかに異なった斑紋を有する。すなわち *T. bifacies* は前翅の地色がオリーブ色を帯びること、各横線が明瞭に表れ、特に亜基線が明瞭に表れること等がそれにあたる。 *T. atripars* は明らかに前翅長が長く、前翅の地色が黄白色で基半部が黒褐色であること、腎状紋は大きく、歪んだ楕円形で不明瞭となること、後翅は黄白色であること等がそれにあたる。これらの形質状態は、両種が *T. delatrix* 種群の他種とは系統的に異なることを示唆している。後翅は一様に暗褐色であるが、*T. infida* および *T. pantarcha* の 2 種は淡いピンク色を帯びる。

#### 脚部

中・後脚の脛節にある内距および端距の有無は、他のフサヤガ科の種とほぼ同様で大差はない。ただし距の長さが本種群内で *T. atripars* のみ異なり、後脚の脛節にある 2 本の端距のうち、外側の距が内側の距に対して半分以上の長さを持つ (Fig. 62)。 *T. delatrix* 種群の他の種は半分以下の長さで、おおよそ 1/4–1/3 程度である (Fig. 63)。この距の長さの比は、フサヤガ科の他のグループでもいくつかのタイプが見られるが、*Targalla* 属の多くの種 (*T. delatrix* 種群の各種、*T. euteliella* 種群の *T. scelerata*, *T. duplicilinea* (Walker), 未整理の群に含まれる *T. apicifascia* と *T. suffundens*) を精査したところ、*T. atripars* のみが半分以上の長さを有することがわかった。したがって、*T.*



*atripars* のこのような形質状態は、本種の固有派生形質と考えられる。

#### 雄交尾器

Uncus は *T. euteliella* 種群以外の種は先端がフック状となり、これはフサヤガ科の他のグループには見られない形質状態であることから、より子孫的な形質と考えられている (Holloway, 1985)。Saccus は他のグループと同様に舌状に発達するが、*T. atripars* は顕著に細長く、他種とは明瞭に異なる。Valva はほとんどの種で、側面が大きく窪んだ形となるが、*T. atripars* はほぼ並行に近い形状で、近縁なグループと比較すると前者がより子孫的な形質である。また *T. atripars* および *T. delatrix* は valva の先端が角張った四角形状で単純な構造をしており、*T. euteliella* 種群とよく似た形質状態を持つ。*T. sugii*, *T. sp. 1*, *T. subocellata*, *T. pantarcha* の4種は valva の先端の中央部が僅かに窪み、両端がやや突出した形状となり、どの種も良く似た構造である (ただし *T. sugii* は valva 外側の突起がより長く伸長する)。このような構造も *T. atripars* やその他のフサヤガ科の種には見られない形質であるため、子孫的な形質と考えられる。*T. palliatrix*, *T. infida*, *T. ludatrix* では valva の先端の構造がより複雑化し、外側下部にスプーン状または棘状の突起を持つ。特に *T. palliatrix*, *T. infida* の2種はバルバの構造が左右非対称であり、これは明らかな共有派生形質である。Aedeagus は、*T. atripars* と *T. delatrix* では rosetellum が aedeagus 全体の約 1/3 の長さであり、後方へ細長く伸長している。また *T. delatrix* は aedeagus 全体が太く長く、ring+valva よりも長い。その他の種は rostellum があまり伸長せず、先端は丸みを帯びる。*T. sugii* のみ rostellum が湾曲した特徴的な形態を持ち、本種の固有派生形質と考えることができる。Vesica はいずれの種も複数の cornutus を持つが、*T. delatrix* のみ cornutus があまり発達せず棘状とならないため、これは *T. delatrix* の固有派生形質と考えられる。*T. palliatrix*, *T. infida*, *T. ludatrix* では構造がより複雑化し、A~E の5つの顕著な cornutus を持つ。*T. sugii* および *T. sp. 1* でも5つの cornutus が認められるが、E の cornutus が棘状となるのは、*T. palliatrix*, *T. infida*, *T. ludatrix* の3種のみである。

#### 雌交尾器

Apophysis anterioris は他のフサヤガ科の多くの種と同様欠如している。第8腹板と antrum からなる骨化部は、本種群の多くの種において卵形であるが、*T. atripars* と *T. delatrix* の2種は ductus bursae との接合部へ向かって細まる特徴をもち、後者はより

祖先的な形質状態である。Ductus bursae と corpus bursae の接合部付近が骨化すること、およびパッチ上の spine を伴うことは、*T. atripars* および他の近縁と思われるフサヤガ科の種では見られない形質で、*T. atripars* を除く *T. delatrix* 種群の種が持つ子孫的な形質と考えられる。Ostium bursae の形状は *T. palliatrix*, *T. infida*, *T. ludatrix* の3種が左右非対称で、右側面に舌状の突出部が発達しており、この3種の共有派生形質と考えられる。ただし *T. pantarcha* も極わずかに左右非対称で、右側面が突出する傾向があり、上記3種との関連が疑われる。Corpus bursae 上にある signum は、近縁な他のグループおよび *T. atripars* は欠如するが、*T. delatrix* は2つ、それ以外の種は1つ有する。*T. palliatrix*, *T. infida*, *T. ludatrix* の3種は signum が強く湾曲して corpus bursae 自体に凹んだ形状をつくり、これもより子孫的な形質状態と考えられる。

以上の結果を踏まえ、*T. delatrix* 種群の分類や類縁関係を考察する上で重視すべき形質を取りまとめた (a: 子孫形質; p: 祖先形質)。なお各形質に割り当てられた番号は、推定されたクラドグラム (Fig. 64) と対応している。

1. 後脚の脛節にある2本の端距のうち、外側の距が内側の距に対して、半分以上の長さである (a) / 半分以上の長さではない (p).
2. 前翅の垂基線が明瞭に表れる (a) / 表れない (p).
3. 前翅の斑紋に性的二型がある (雌は腎状紋の外側に山型の特徴的な黒色紋を有する) (a) / 性的二型はない (p).
4. 雄交尾器の valva 側面は、強く窪んだ形状である (a) / ほぼ直線状である (p).
5. 雌交尾器の ductus bursae と corpus bursae の間は、骨化してパッチ状の spine を伴う (a) / 膜質的でパッチ状の spine は伴わない (p).
6. 雄交尾器の aedeagus は太く長く、ring+valva よりも長く発達する (a) / ring+valva よりも明らかに短い。
7. 雄交尾器の aedeagus の vesica の cornutus は、骨化が弱く痕跡的で棘状のものを持たない (a) / 発達した棘状のものを複数本持つ (p).
8. 雌交尾器の corpus bursae は signum を2つ持つ (a) / 持たないか1つ持つ (p).
9. 雄交尾器の aedeagus の rostellum は、aedeagus 全体の1/3以下の長さで、先端が丸みを帯びる (a) / 1/3以上の長さで先端は尖る (p).
10. 雄交尾器の aedeagus の vesica は、spined band (cornutus E) を持つ (a) / spined band

- は持たない (p).
11. 雌交尾器の第 8 腹板と antrum からなる骨化部は, 卵形である (a) / ductus bursae との接合部へ向かって細まった形状である (p).
  12. 雄交尾器の valva は左右非対称である (a) / 対象である (p).
  13. 雄交尾器の valva は, 外側にスプーン状または棘状突起を持つ (a) / 持たない (p).
  14. 雄交尾器の aedeagus の vesica 上の spined band (cornutus E) は 顕著な棘状の cornutus を持つ (a) / 持たない (p).
  15. 雌交尾器の ostium bursae は, 左右非対称で右側面に発達した突出部を伴う (a) / 左右対称で突出部は伴わない (p).
  16. 雌交尾器の corpus bursae の signum は, 強く湾曲する (a) / 湾曲しない (p).
  17. 雄交尾器の valva は, 先端の中央部が僅かに窪み, 両端がやや突出した形状となる (a) / 窪みはなく, ほぼ直線状である (p).

結果として, 「*T. atripars*」, 「*T. delatrix*」, 「*T. palliatrix* を含むクレード (*T. palliatrix*, *T. infida*, *T. ludatrix*) = Clade I」, 「*T. subocellata* を含むクレード (*T. subocellata*, *T. pantarcha*, *T. sugii*, sp. 1) = Clade II」の 4 つに分けることができ (Fig. 64), この得られたクラドグラムは分子分類学的研究の結果 (Fig. 61) とおおよそ類似した結果となった. 特に Fig. 64 の Clade I と Clade II を取りまとめて *T. delatrix* から隔てている枝が, Fig. 61 においてもその信頼性を示すブートストラップ値が 95 と高い値を示しており, これは分子と形態の両方から支持される結果となった. *T. atripars*, *T. bifacies*, *T. ludatrix* の 3 種は DNA バーコードの情報がないために Fig. 61 では取り上げることができなかったが, 上述したような外部形態から, *T. atripars* と *T. bifacies* は明らかに独立した系統であること, *T. ludatrix* は Clade I に属することが示唆された. また, Fig. 61 における Clade I と Clade II の各枝のブートストラップ値はそれぞれ 40 以下で信頼性に乏しいが, このことは Clade II に含まれる *T. pantarcha* の分類学的位置が不明確であることに起因すると考えられ, 形態分類学的にもそのことが示唆される結果となっている. すなわち, *T. pantarcha* は雌雄交尾器形態からは明らかに *T. subocellata* に近縁であると考えられるものの (したがって形態分類学的考察によるクラドグラム (Fig. 64) では *T. subocellata* と同じ Clade II に含まれている), Clade I に含まれる *T. infida* と, 外部表徴ではいくつかの形質を共有しており (例: *T. pantarcha* と *T. infida* の 2 種は, 後翅が全体的にややピンク色を帯びる形質を共有し

ている), 形態分類学的にもその分類学的位置が判然としない結果となっている. 以上のことから, 本研究では *T. delatrix* 種群を4つに分けることができ, そのうち2つの派生的なクレード (Clade I と Clade II) の信頼性はやや不明確であるものの, それ以外の *T. delatrix*, *T. atripars*, *T. bifacies* はそれぞれ系統的に異なることが支持される結果となった.

本種群およびその近縁なグループの詳細な系統関係を解明するためには, 多数標本に基づいた, 他の遺伝子領域も含むさらなる分子分類学的研究および詳細な形態分類学的研究が望まれる.

## 引用文献

- Choi, S. W. and S. S. Kim, 2018. New reports of one eutelid (Lepidoptera: Euteliidae) and two nolid (Lepidoptera: Nolidae) moths from Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity* **34**: 96–100.
- Clarke, J. F. G, 1971. The Lepidoptera of Rapa Island. *Smithsonian Contributions to Zoology* (56): 1–282.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz and R. Vrijenhoek, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**: 294–297.
- Hajibabaei, M., D. H. Janzen, J. M. Burns, W. Hallwachs and P. D. N. Hebert, 2005. DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**: 968–971.
- Hebert, P. D. N., J. R. deWaard and J. F. Landry, 2009. DNA barcodes for 1/1000 of the animal kingdom. *Biology Letters* **6**: 359–362.
- Holloway, J. D., 1979. *A survey of the Lepidoptera, Biogeography and ecology of New Caledonia. (Series entomologica 15)*: 588 pp. W. Junk B. V. Publishers, London.
- Holloway, J. D., 1985. The moths of Borneo, Part 14. *Malayan Nature Journal* **38**: 157–317, 339 figs, 8 pls. The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.

- 岸田泰則, 2011. フサヤガ科. 岸田泰則 (編), 日本産蛾類標準図鑑 2: 71, 266–267. 学研教育出版, 東京.
- Klots, A. B., 1956. Lepidoptera. In Tuxen, S. L. (ed.), *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects* (Second revised and enlarged edition): 115–130. Munksgaard, Copenhagen.
- 駒井古実・橋本里志・吉安 裕, 2011. 形態. 駒井古実・吉安 裕・那須義次・齊藤寿久 (編), 日本の鱗翅類: 3–36. 東海大学出版会, 神奈川.
- Kononenko V. S. and B. A. Pinratana, 2005. *Moths of Thailand* 3, Part 1. Noctuidae: 261 pp. Brothers of Saint Gabriel in Thailand.
- Kononenko V. S. and B. A. Pinratana, 2013. *Moths of Thailand* 3, Part 2. Noctuoidea: 624 pp. Brothers of Saint Gabriel in Thailand.
- 黒子 浩, 1957. 彦山昆虫目録 I, 鱗翅目: 106 pp, 4 pls. 九州大学彦山生物学研究所, 福岡.
- Kuroko, H. and A. Lewvanich, 1993. *Lepidopterous Pest of Tropical Fruit Trees in Thailand* : 132 pp., 55 pls. Japan International Cooperation Agency, Tokyo.
- Librado, P. and J. Rozas, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**: 1451–1452.
- Park, K. T., Y. S. Bae, N. N. Cuong, P. V. Nha and P. T. Vuong, 2007. Moths of North Vietnam. (*Insects of Korea* Supplement 1): 342 pp. Center for Insect Systematics, Korea.
- Poole. R. W., 1989. *Lepidopterorum Catalogus (New Series)* Fascicle 118 Noctuidae Part1–3: 1,314 pp. E. J. Brill.
- Robinson, G. S., 1975. *Macrolepidoptera of Fiji and Rotuma: A taxonomic and geographic study*: 362 pp. E. W. Classey Ltd., Faringdon.
- Robinson, G. S., P. R. Ackery, I. J. Kitching, G. W. Beccaloni and L. M. Hernández, 2001. *Host plants of the moth and butterfly caterpillars of the Oriental region*: 744 pp. Natural History Museum, London.
- Saitou, N. and M. Nei, 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Ecology* **4**: 406–425.

- Tamura K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei and S. Kumar, 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* **28**: 2731–2739.
- Ueda, K., 1984. A revision of the genus *Deltote* R. L. and its allied genera from Japan and Taiwan (Lepidoptera: Noctuidae; Acontiinae) Part 1. A generic classification of the genus *Deltote* R. L. and its allied genera. *Bulletin of Kitakyushu Museum of Natural History* **5**: 91–133.
- 渡辺 徳, 1980. 屋久島の蛾類: 206 pp., 20 pls. 日本蛾類学会, 東京.
- Zahiri, R., I. J. Kitching, J. D. Lafontaine, M. Mutanen, L. Kaila, J. D. Holloway and N. Wahlberg, 2011. A new molecular phylogeny offers hope for a stable family level classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). *Zoologica Scripta* **40**: 158–173.



Fig. 1. Resting posture of a male adult of *Targalla subocellata* (Walker). Photo by D. Watabiki at North Vietnam in 2012. #

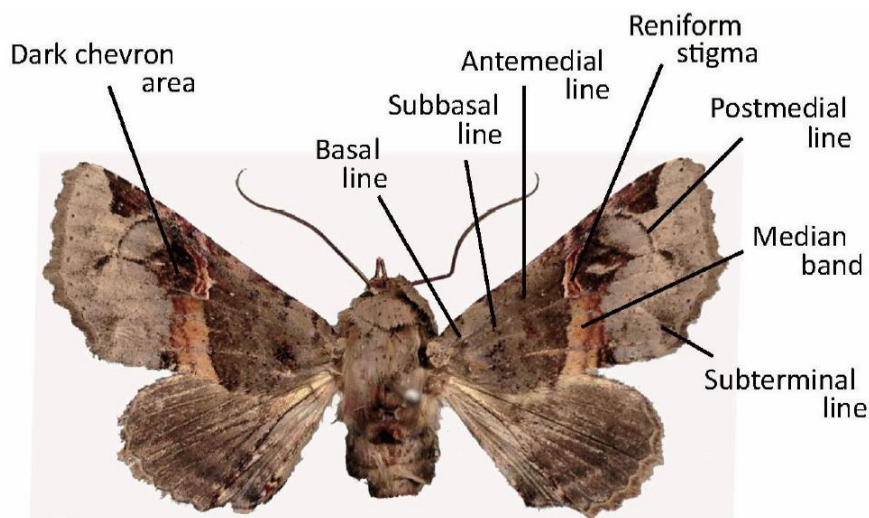


Fig. 2. Terminology of wing pattern used in Chapter 2–4 (*Targalla subocellata* (Walker)). #

---

# 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* **65**: 158–179.

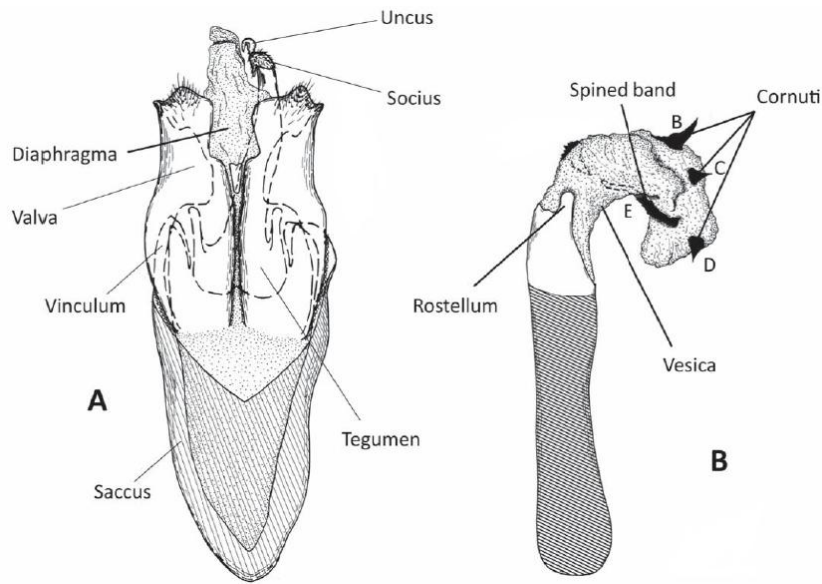


Fig. 3. Terminology of male genitalia used in in Chapter 2–4 (*Targalla subocellata* (Walker)). A: valvae + saccus in ventral view. B: aedeagus in right lateral view, vesica everted. #

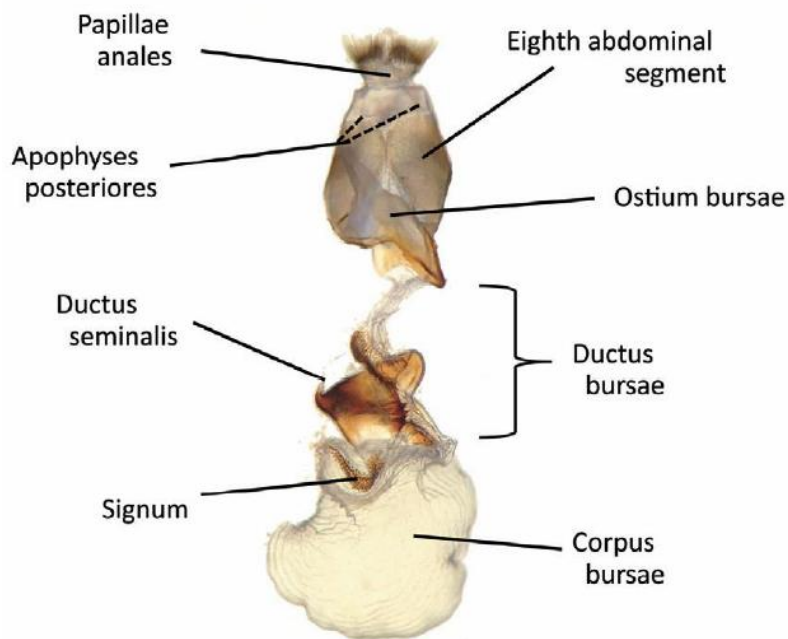
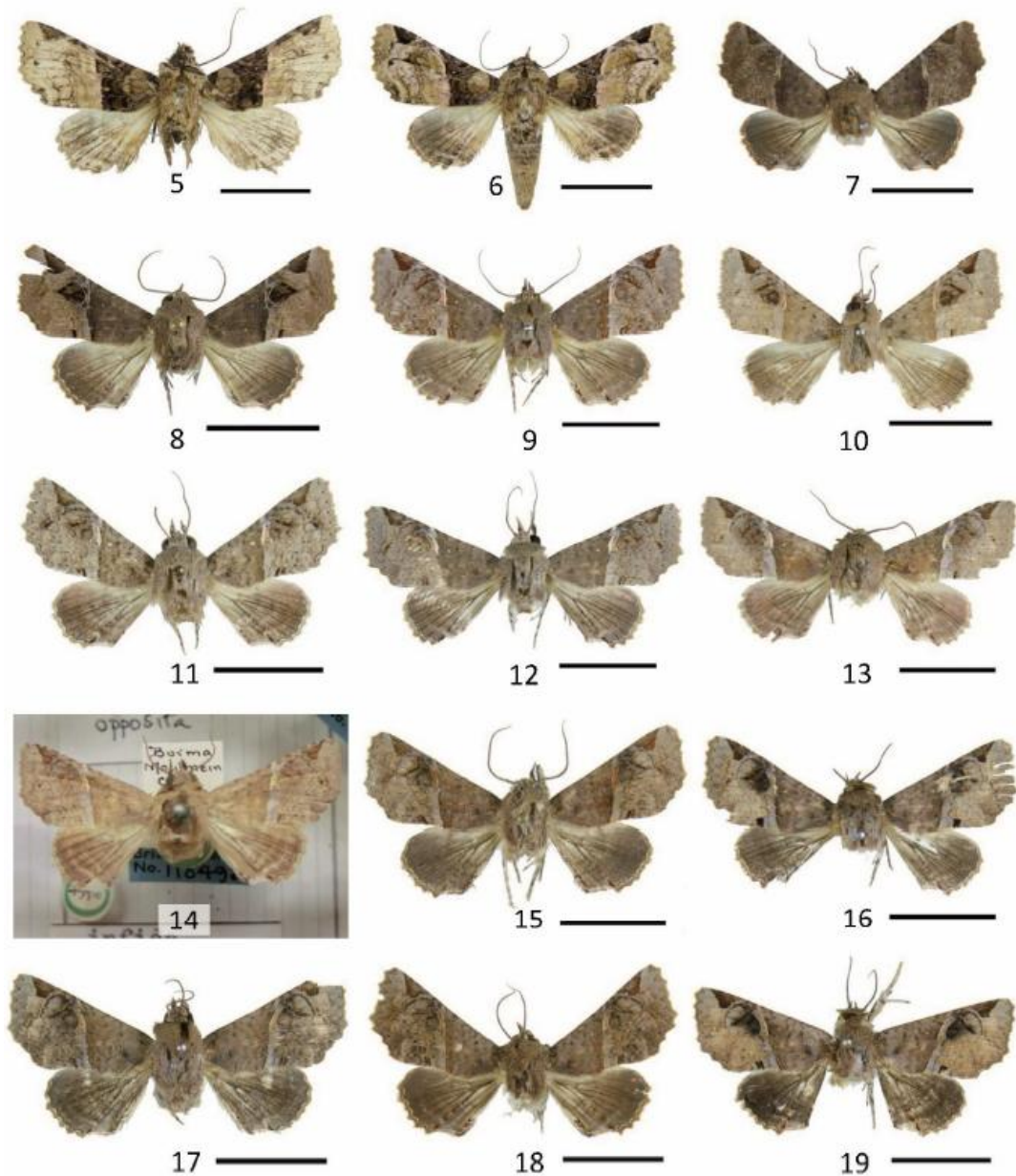


Fig. 4. Terminology of female genitalia used in Chapter 2–4 (*Targalla palliatrice* (Guenée)) in ventral view. #

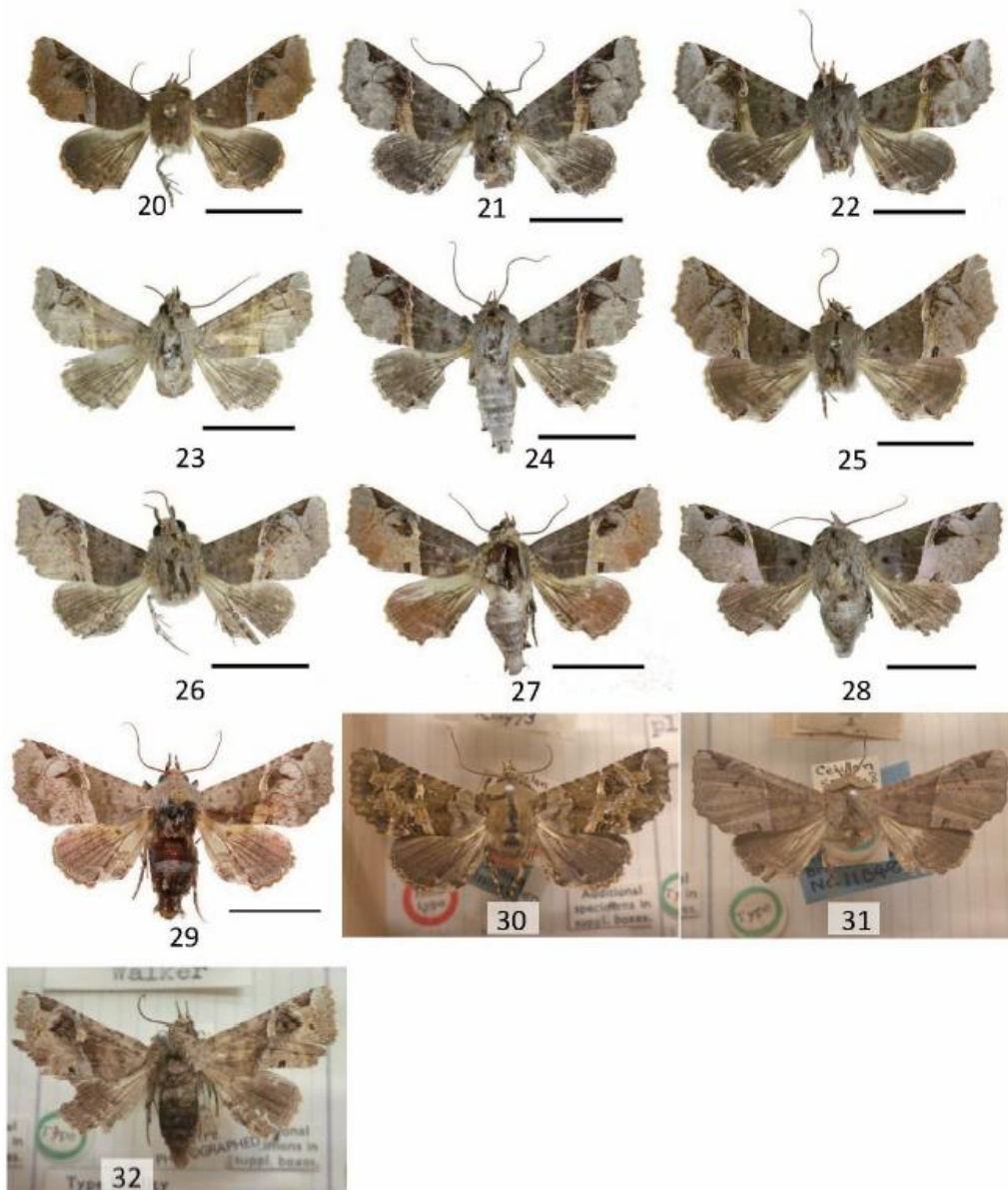
# 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* **65**: 158–179.





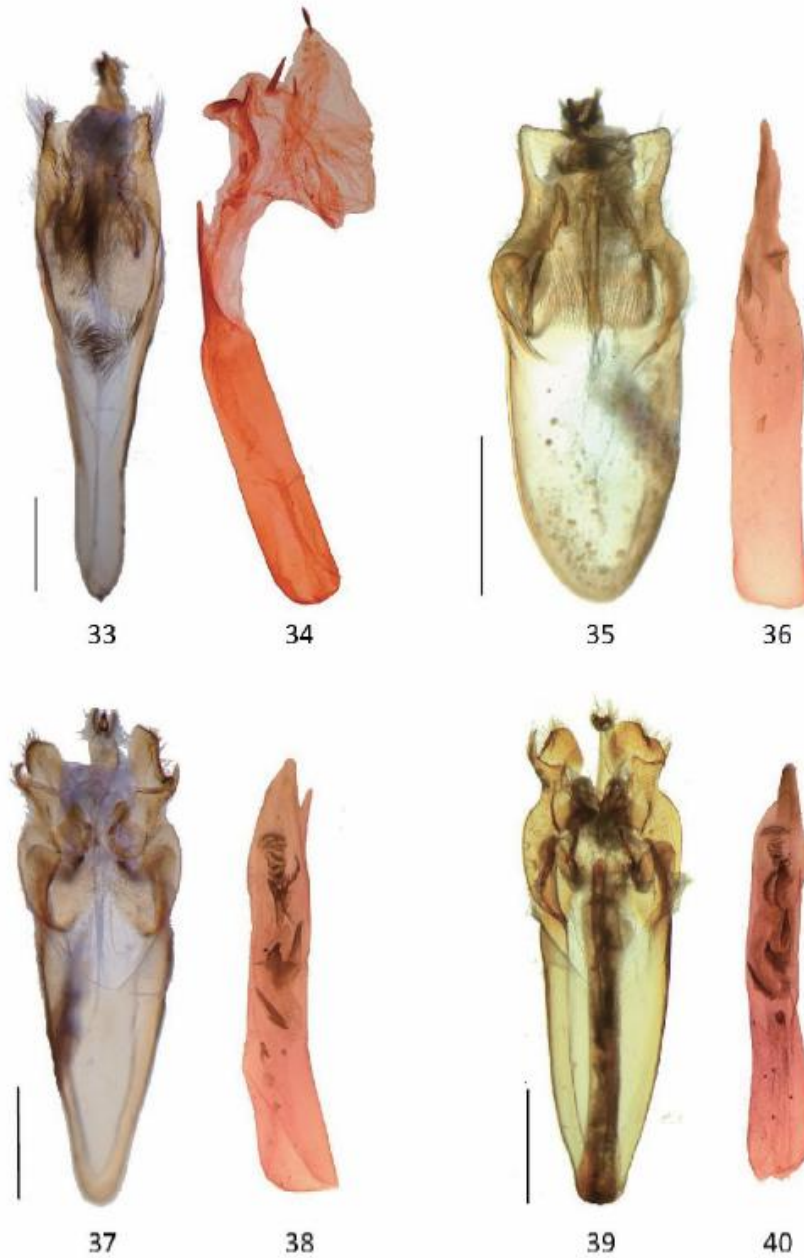
Figs 5–19. Adults of *Targalla* spp. 5: *T. atripars* (Hampson), ♂. 6: *Ditto*, ♀. 7: *T. delatrix* (Guenée), ♂. 8: *Ditto*, ♀. 9: *T. palliatrice* (Guenée), ♂. 10: *Ditto*, ♀. 11: *T. infida* Walker, sp. rev., ♂. 12: *Ditto*, ♂. 13: *Ditto*, ♀. 14: *Ditto*, holotype, ♂. 15: *T. sugii* Holloway, ♂. 16: *Ditto*, ♀, [AB915682]. 17: *T. sp. 1*, ♂, [AB915685]. 18: *Ditto*, ♂. 19: *Ditto*, ♀, [AB915684]. \*14: © Natural History Museum Collection, NHM. Scale bars = 10 mm. GenBank Accession numbers are given in the parentheses.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* 65: 158–179.



Figs 20–32. Adults of *Targalla* spp. 20: *T.* sp. 1, ♀. 21: *T. subocellata* (Walker), ♂, [AB915687]. 22: *Ditto*, ♂. 23: *Ditto*, ♂, [AB915681]. 24: *Ditto*, ♀. 25: *T. pantarcha* (Turner) stat. rev., ♂. 26: *Ditto*, ♂. 27: *Ditto*, ♀. 28: *Ditto*, ♀. 29: *Ditto*, lectotype, ♀. 30: *T. bifacies*, holotype, ♂. 31: *T. ludatrix*, holotype, ♂. 32: *T. repleta*, holotype, ♀ (= a synonym of *T. infida*). \*29: © Australian National Insect Collection, CSIRO. 30–32: © Natural History Museum Collection, NHM. Scale bars = 10 mm. GenBank Accession numbers are given in the parentheses. #

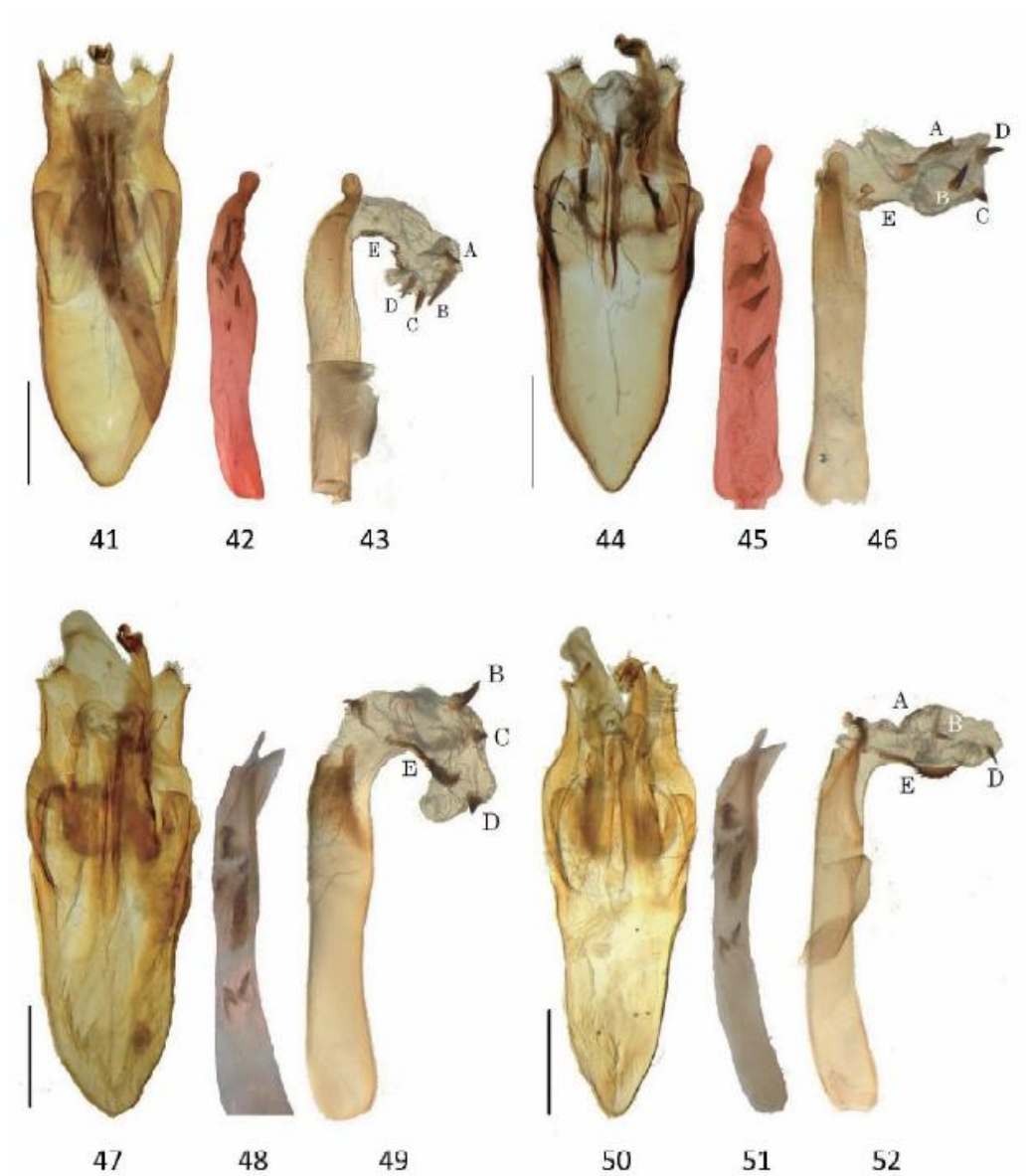
# 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* 65: 158–179.



Figs 33–40. Male genitalia of *Targalla* spp. 33–34: *T. atripars* (Hampson). 35–36: *T. delatrix* (Walker). 37–38: *T. palliatrix* (Walker). 39–40: *T. infida* Walker sp. rev. #

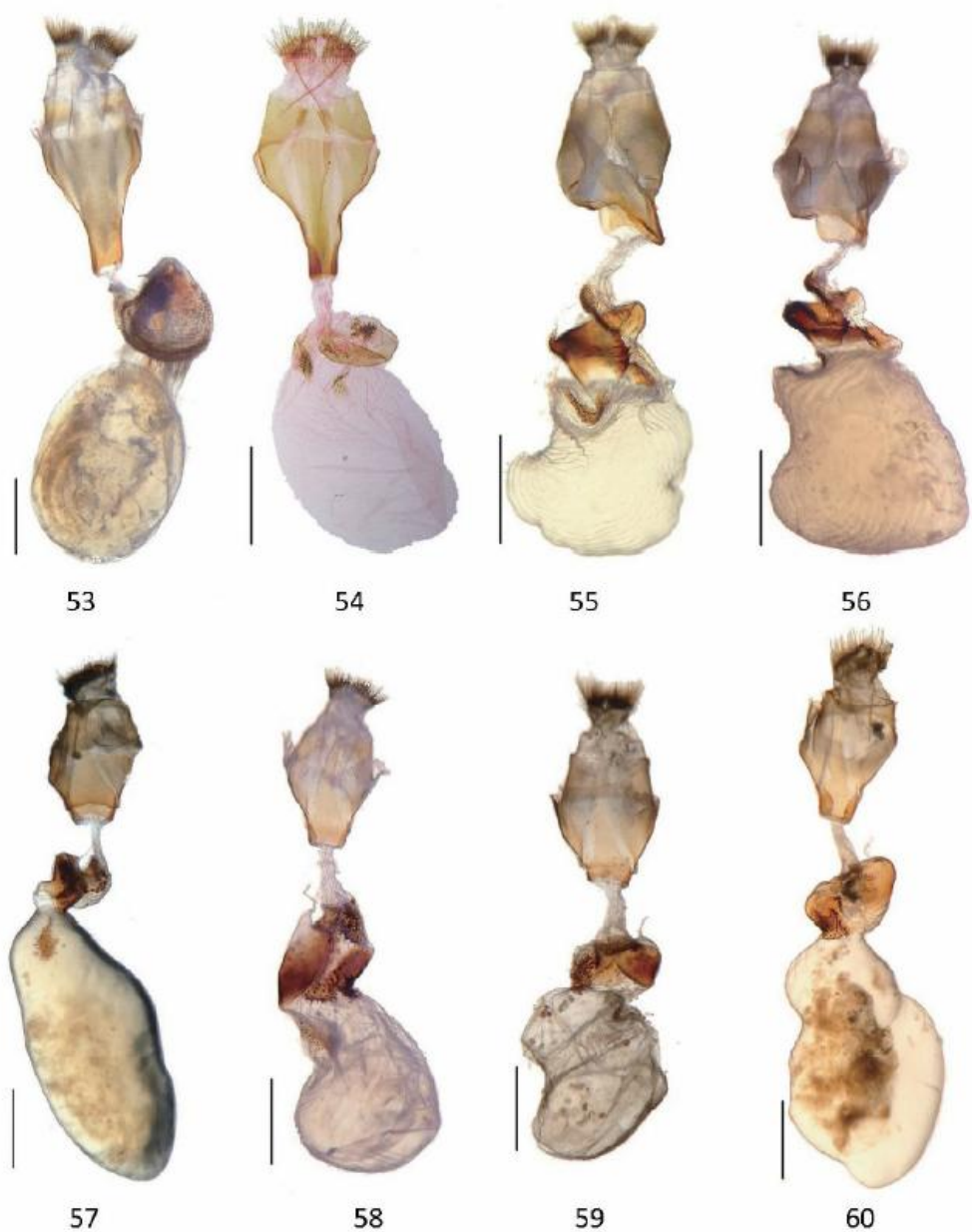
# 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* **65**: 158–179.





Figs 41–52. Male genitalia of *Targalla* spp. A, B, C, D and E are representing the cornuti on the vesica, when everted. 41–43: *T. sugii* Holloway. 44–46: *T. sp. 1*. 47–49: *T. subocellata* (Walker). 50–52: *T. pantarcha* (Turner) stat. rev. #

# 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* **65**: 158–179.



Figs 53–60. Female genitalia of *Targalla* spp. 53: *T. atripars* (Hampson). 54: *T. delatrix* (Walker). 55: *T. palliatrix* (Walker). 56: *T. infida* Walker sp. rev. 57: *T. sugii* Holloway. 58: *T. sp. 1*. 59: *T. subocellata* (Walker). 60: *T. pantarcha* (Turner) stat. rev.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* **65**: 158–179.

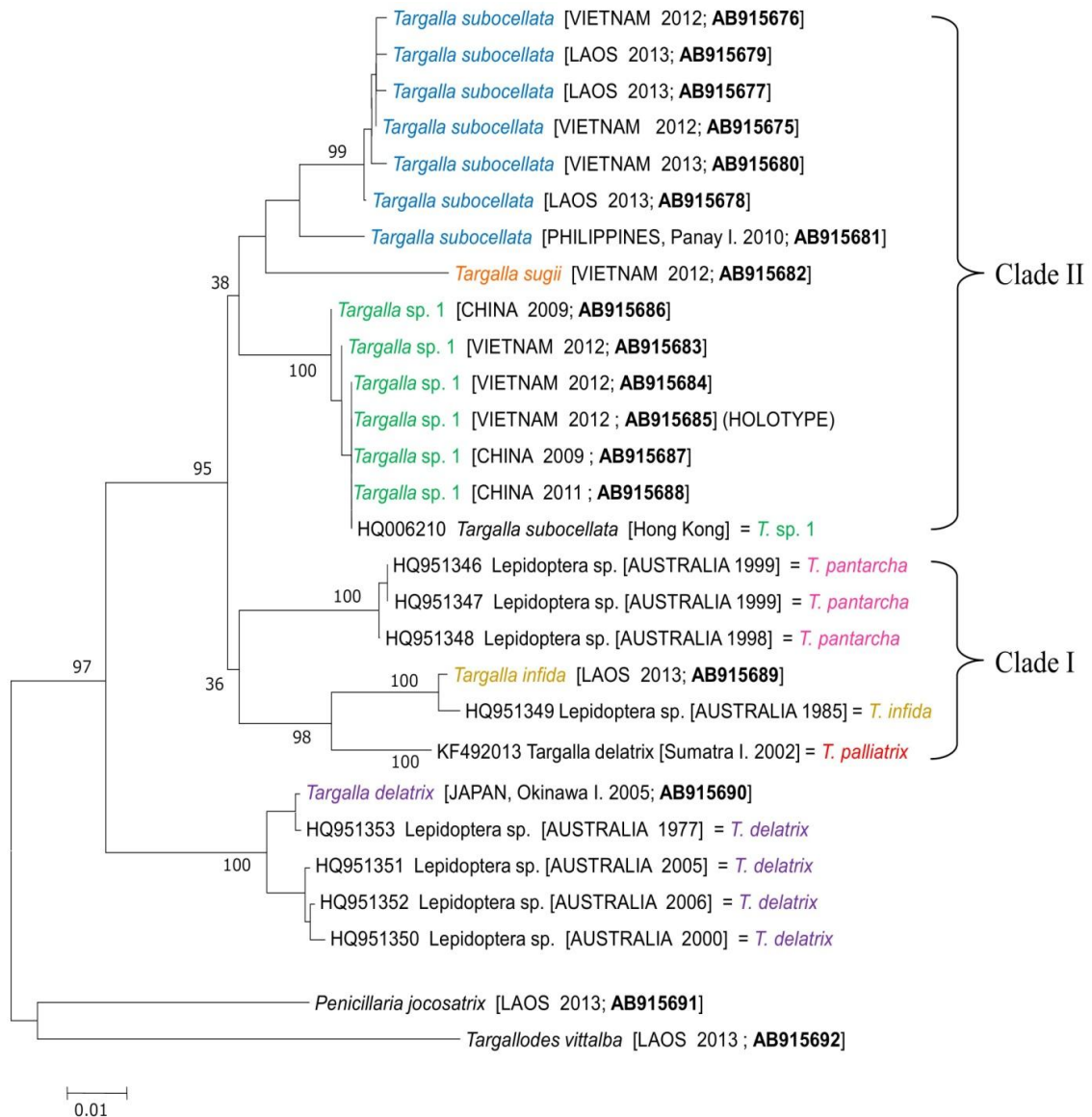
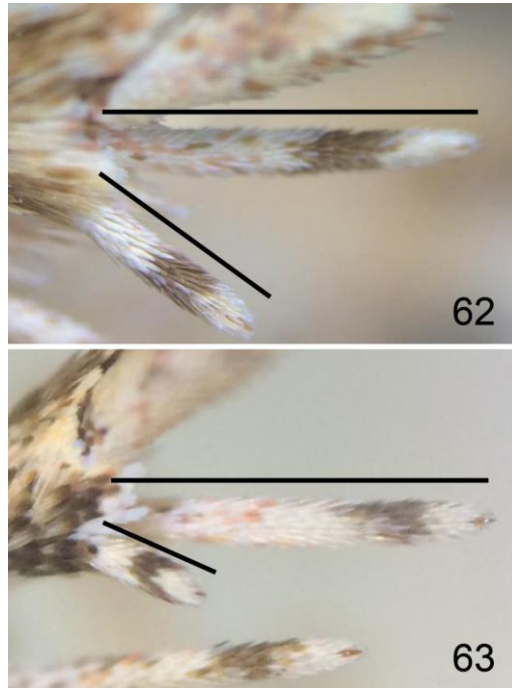


Fig. 61. Neighbor-joining tree of *Targalla* spp. based on 616 bp of the mitochondrial COI gene. Accession numbers HQ006210, HQ951346–HQ951353 and KF492013 were quoted from GenBank. Two eutelid moths, *Penicillaria jocosatrix* and *Targallodes vittalba*, were used as outgroup species. The bootstrap method was performed with 1,000 replications. #

# 【図の引用元】 Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2014) Taxonomic study of *Targalla delatrix* (Guenée) and its close relatives from East and Southeast Asia with description of a new species (Lepidoptera: Euteliidae). *Lepidoptera Science* **65**: 158–179.



Figs 62–63. Terminal spurs on tibia of left hind-leg of *Targalla* spp. in left lateral view. 62: *T. atripars*, ♀. 63: *T. sp. 1*, ♀. Black lines indicate the two under terminal spurs of left hind leg.

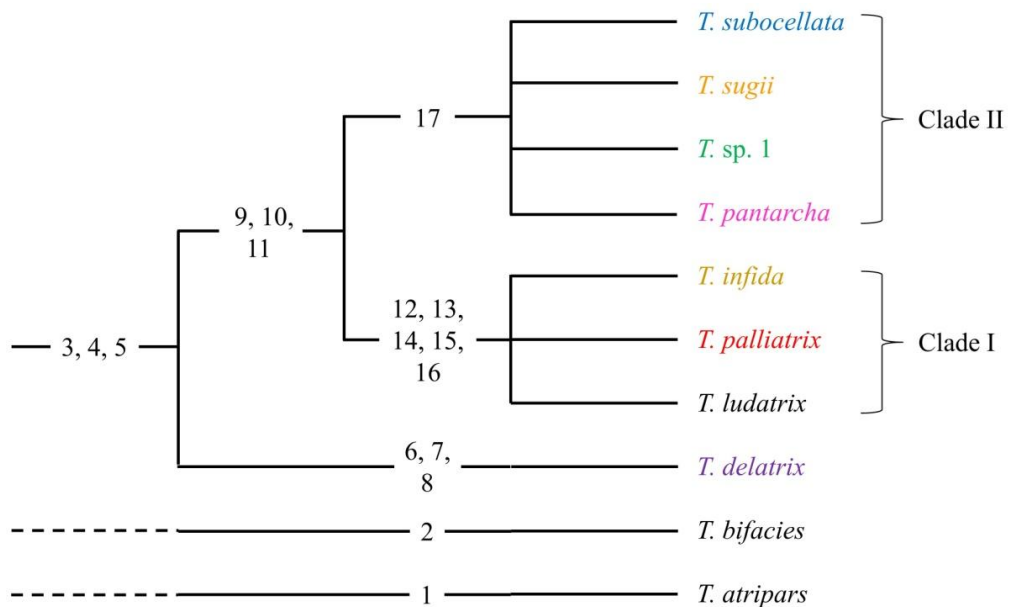


Fig. 64. Morphologically-based cladogram of the *Targalla delatrix* species group. Numbers 1–16 correspond to the character numbers mentioned in above manuscript.

## 2-5 農・園芸作物の害虫：ベニモンアオリングとその近縁種

### 概要

*Earias* 属は 49 種 2 亜種を含むヤガ上科の 1 グループで、アフリカからアジア、オーストラリアの温帯から熱帯域にかけて分布する (Holloway, 2003; Poole 1989). 本属はワタリング *E. cupreoviridis* (Walker) や、クサオビリング *E. vittella* (Fabricius) といったワタ *Gossypium* spp. やオクラ *Abelmoschus esculentus* (Linnaeus) Moench の害虫を含み、海外では輸入されたオクラに本属の複数種が食害・随伴するなどして植物防疫上の問題ともなっている (Malumphy and Robinson, 2002). 日本国内ではベニモンアオリング *E. roseifera* Butler がツツジ類の著名な害虫として知られるが (日本応用動物昆虫学会, 2006), 姉妹種のオオベニモンアオリング *E. roseoviridis* Sugi をはじめとした近縁種との識別が難しく問題となっていた. またベニモンアオリングとオオベニモンアオリングは、日本のトカラ列島を境にその分布域が隔たれているとされるが、両タクサを同種として扱っている文献や (Sugi, 1994), 同種の亜種関係にあたる可能性を示唆する文献も見られる等 (岸田, 2011a), 分類学的な関係がよく分かっていなかった. そこでこれら 2 種に着目し、幼生期の生態学的研究、ならびに主に成虫の外部形態と分子情報に基づいた分類学的研究を行った. ここではそれぞれの研究を 2 つの項目に分けて掲載する.



## 2-5-1 ベニモンアオリングの生態学的研究

### 緒言

ベニモンアオリング *Earias roseifera* Butler とオオベニモンアオリング *E. roseoviridis* Sugi は、いずれもツツジ類を寄主植物とすることが知られており、両種の終齢幼虫は各体節上にある肉状突起の有無で識別できる（富永, 2015）。しかしながら若齢幼虫に関する知見や、食性を含む生態についての知見が不足していたため、両者の幼生期に着目した生態学的研究を実施した。その結果、ベニモンアオリングの幼虫をツツジ類もち病の菌えいから採集することができ、またさらに詳しく野外観察および室内飼育観察を行ったところ、本種の菌食性とえい食性を初めて確認することができた。なお近縁なオオベニモンアオリングが同様な食性を有するかは不明であり、今後の調査が必要である。

昆虫類において菌食性の種はコウチュウ目やハエ目に多く見られ、一部はシイタケ等きのご類の害虫として知られている（古川・野淵, 1986）。チョウ目では菌食性の種は少なく、ヒロズコガ科やメイガ科の一部に菌食性の種が含まれているが、ヤガ上科では岸田（2011b）の分類体系におけるヤガ科ムラサキアツバ亜科とカギアツバ亜科のごく一部の種に菌食性の報告があるにすぎない

（吉松・仲田, 2003；Yoshimatsu and Nakata, 2006；吉松・川島, 2016）。ベニモンアオリングはツツジ類の害虫として知られ、幼虫はツツジ類の柔らかい新芽と花芽に食入・食害することから、低密度でも寄主植物に大きな被害を及ぼすとされる（梅谷・岡田, 2003）。ベニモンアオリングの寄主植物であるツツジ類には、ツツジ類もち病と呼ばれる植物病が知られており、これは担子菌の *Exobasidium* 属菌の感染によって引き起こされる。新葉や新芽（葉芽・花芽）に著しく肥大・肉質化した細胞の増生を伴う病徴を示し、はじめ淡緑色、のち全面に白色粉状の子実層を生じる植物病であり（江塚, 1999）、肥大・肉質化した部分は菌えいである（Fig. 1）。このいわゆる“えい（gall）”の形成者には菌類

の他、昆虫・ダニ類、線虫類、細菌類、バクテリア、ウイルス等が知られており（湯川・梶田, 1996）、そのうち昆虫・ダニ類により形成される虫えいを摂食する昆虫種は多数知られるが、菌類により形成される菌えいを摂食する種の報告は少なく、チョウ目ではシンクイガ科のシロモンクロシンクイ *Commatarcha palaeosema* Meyrick が、シイやアラカシなどの菌えいおよびその下の組織に食入することが日本から知られている程度である（Yano, 1959；那須, 2011）。ここでは、ベニモンアオリンガの幼虫をツツジ類もち病の菌えいから得た記録、および簡易飼育実験と低速度撮影（タイムラプス）による摂食行動の観察結果を述べるとともに、本種の菌食性とえい食性、ならびにツツジ類の害虫としての特徴について考察を行った。なお、幼虫が菌えいの表面に生じた子実層をかじり取る際、少なからず菌えい本体も摂食していると考えられるほか、子実層は菌えいの一部だと考えることも可能であることから、厳密にはこの菌食性行動は広義のえい食性と見なすこともできる。ただし本論文では、幼虫が菌えい本体を摂食する本来のえい食性と区別するために、菌えい表面の子実層をかじり取り摂食する行動は菌食性として扱った。

## 材料および方法

### 1) 野外における菌えいからの幼虫採集

野外における本種の菌食性を確認することを目的として、2016年5月15日に埼玉県ふじみ野市大井、および2016年5月20日に鹿児島県屋久島町安房において、植栽されたツツジ類に生じたもち病の菌えいから、本種幼虫の見つけ採りを試みた。その際、菌えいとその表面に生じた子実層が、幼虫によって摂食されているかどうか併せて確認を行った。

### 2) 簡易飼育実験による食性観察

本種の菌食性とえい食性のより詳細な観察と確認を目的として、以下の簡易飼育実験を屋内において行った。

・野外採集により得られた幼虫

1) において得られた両調査地の中齢幼虫 1 個体ずつを用いて、予備的な簡易飼育実験による食性の観察を試みた。すなわち、ふじみ野市の個体は表面に子実層が生じた菌えい（以下、「菌えい+子実層」）のみを餌資源として飼育を行い、屋久島町安房の個体はそれに加えて、新葉と新芽を含む健全な葉茎（以下、「菌えい+子実層+健全な葉茎」）を与えて飼育を行った。いずれの個体も屋久島での野外採集調査と並行して飼育を行ったため、人工気象器等は用いることができず、室温条件下において飼育を行った。

・採卵により得られた幼虫

2016 年 5 月 18 日に屋久島町宮之浦より得られた 1 雌成虫から採卵・ふ化した幼虫を用いて簡易飼育実験を行った。実験には「菌えい+子実層」のみを与えるグループ 1 (3 個体) と、「菌えい+子実層+健全な葉茎」を与えるグループ 2 (5 個体) を設けた。直径 110 mm 高さ 55 mm の透明なプラスチック製の容器を使用し、それぞれグループ毎に同じ容器で飼育を行った。なお、観察時以外は人工気象器を用いて 24°C16L8D の条件下で飼育を行った。

3) 低速度撮影による食性観察

子実層を摂食するペースや割合を把握し、菌食性とえい食性の詳細な記録と考察を行うために、幼虫が摂食の様子を iPhone 5 のタイムラプス機能を用いた 60 分間の低速度撮影により撮影した。撮影には 2016 年 5 月 24 日に茨城県つくば市より得られた終齢幼虫 1 個体を用いた。撮影した動画は、撮影開始時 (0 分後)、15 分後、30 分後、60 分後の映像を静止画像として選抜し、表面の子実層 (菌えいも一部含む) が幼虫によってどのように摂食されるか観察を行った。

## 結果

### 1) 野外における菌えいからの幼虫採集

ふじみ野市から 2 個体，屋久島町安房から 1 個体の幼虫をツツジ類もち病の菌えいから得ることができた。ただし，ふじみ野市の 2 個体のうち 1 個体は採集から 4 日後に中齢幼虫となった際に初めて見出されたため，恐らく採集時は若齢幼虫で，菌えいの内部に食入していたものと推察された。この個体は「菌えい+子実層」を摂食して成長した後 (Fig. 2)，エタノール液浸標本として固定した。その他のふじみ野市と屋久島町安房の各 1 個体は採集時には既に中齢で，肥大して丸まった菌えいの内側に静止しており，菌えいには内側と外側 (表と裏) の両面に生じた子実層をかじり取るように摂食した跡が残っていた。なお，両調査地とも展葉後の葉を食害されたツツジ類の株が多く目立っていたが，そのほとんどはハチ目のルリチュウレンジ *Arge similis* (Vollenhoven) によるもので，被害葉から本種は見い出せなかった。

### 2) 簡易飼育実験による食性観察

#### ・野外採集により得られた幼虫

ふじみ野市より得られた中齢幼虫は，「菌えい+子実層」の子実層をかじり取るように摂食した他，菌えい本体も摂食し，採集から 5 日後に蛹化，その 13 日後に羽化した。屋久島町安房より得られた中齢幼虫は子実層をかじり取るように摂食した後，健全な葉茎のうち新葉と新芽部を摂食して成長し，採集から 10 日後に蛹化，その 12 日後に羽化した。いずれも展葉後の葉は摂食しなかった。

#### ・採卵により得られた幼虫

グループ 1 (「菌えい+子実層」のみを与えたグループ: 3 個体) では，1 齢幼虫の 2 個体は直ちに菌えいの組織内部へと食入し，1 個体は食入前に死亡した。食入中の菌えいが途中で萎れ始めたため，新鮮なものを 2 個追加したが，2 個体ともに約 10 日間，同一の菌えいの内部で過ごし，中齢幼虫となって菌

えいの外部へ完全に脱出した。なお、若齢幼虫が菌えいから出入りする様子は観察できなかったが、複数の食入口が見られたことから、時折菌えいの内外へ出入りしていたものと考えられた。完全に脱出した後は積極的に菌えいの表面に生じた子実層をかじり取るように摂食を続け、その後およそ 10 日間の中齢～終齢幼虫期を経て蛹化し、1 個体はその 126 日後に羽化した。以上のことから、少なくとも中齢幼虫期以降にはもち病の子実層を摂食すること、および「菌えい+子実層」のみを餌資源として全ステージを完了できることが示された。

グループ 2(「菌えい+子実層+健全な葉茎」を与えたグループ: 5 個体)では、すべての個体が新芽の葉柄基部より植物体の組織内部へと食入し、菌えいに食入する個体はいなかった。食入した若齢幼虫は葉茎の中で成長を続け、いくつかの個体が食入口から出入りする様子も観察できた。その後 3 個体が中齢幼虫となり外部へと完全に脱出し、それ以後食入することはなかった。脱出後は新芽と菌えい表面の子実層を摂食し、3 個体とも 13 日間の中齢から終齢幼虫期を経て蛹化した。その後それぞれ蛹化から 15 日後と 65 日後、77 日後に羽化した。

### 3) 低速度撮影による食性観察

60 分間の低速度撮影動画から選抜した撮影開始時(0 分後)と 15 分後、30 分後、60 分後の静止画像を示した (Fig. 3)。破線は子実層が残っている部分で、実線は幼虫が摂食した部分である。撮影開始時 (Fig. 3A) では菌えいの表面が白色粉状の子実層に覆われているが、15 分後 (Fig. 3B) では一部の子実層がかじり取られ、淡緑色の菌えい本体が露出している。さらに 30 分後 (Fig. 3C) では露出した淡緑色の菌えい表面の範囲が広がっているのがわかる。60 分後 (Fig. 3D) には元々摂食によって露出していた右側半分の淡緑色部とつながるまで、子実層がかじり取られている。その後、Fig. 3 の静止画像内に映っている子実層は、翌日までにすべて摂食された。なお、オリジナルの動画からは、60 分間の間に図示した部分以外は摂食していなかったことも確認できた。

## 考察

### 菌食性とえい食性

野外での幼虫採集において、調査を行った 2 地点ともにツツジ類もち病の菌えいからベニモンアオリングの幼虫を得ることができ、さらに子実層を摂食した食痕も見られたことから、本種の野生下での菌食性が認められた。屋内での簡易飼育実験においては、1 齢幼虫が菌えいの組織内部に食入・成長できたことから、えい食性も併せ持つことが示唆された。また「菌えい+子実層」のみを餌資源として全ステージを完了できることが分かったことに加え、低速度撮影においても終齢幼虫が子実層を積極的に摂食している様子が観察されたことは、本種の菌食性とえい食性をより強く示す結果となった。

菌食性の昆虫類には、菌類のみを寄主とする *obligate fungivore* と、植物体を中心に菌類も摂食する *facultative fungivore* が知られており (Komonen, 2003)、またえい食性の昆虫類においても植物体を中心にえいも摂食する *facultative cecidophage* が知られている (Tokuda, 2012)。ベニモンアオリングの場合、今回の実験において幼虫が健全な植物体に加えて菌えいと子実層の両方を摂食し、特に中齢～終齢幼虫が積極的に子実層を摂食する様子が観察されたことから、*facultative* な菌食者・えい食者であると考えられた。チョウ目の菌食性は、様々なグループで派生的に繰り返し生じたものであるとされている (Rawlins, 1984)。本種は新芽など生きた植物も摂食することに加え、今回新たに菌食性とえい食性も観察できたことから、本種の食性は、植食性から完全な菌食性へと移り変わる進化段階を示している可能性もある。

### 害虫種としてのベニモンアオリング

簡易飼育実験を通して、若齢幼虫期はその大部分を植物体内や菌えい内で生活し、中齢幼虫期にはほとんどを植物体外で生活することが確認された。本種の幼虫はツツジ類の新芽や花芽の基部側面に穴をあけて植物体の組織内部へ食入・食害することが知られ (梅谷・岡田, 2003)、どのステージの幼虫が食入す

るのかといった詳しいことはこれまで示されてこなかったが、今回の観察により、植物体に食入するのは若齢幼虫によるものがほとんどであり、外部から直接新芽や花芽を食害するのは、主に中齢以降の幼虫によるものであることが推察できた。なお、結果でも示したように、ルリチュウレンジは展葉後の葉も著しく食害するが、本種が展葉後の葉に与える害は少なく、ほとんど問題とならない程度であると考えられる。その他、自然条件下ではベニモンアオリンガの産卵孔がツツジ類芽枯病 (*Pycnostysanus* 属菌によってツツジの新芽や花芽が枯死する植物病) としばしば結びついている場合があるとされるが (Kaneko *et al.*, 1988), ベニモンアオリンガは葉上に産卵し、産卵孔は形成しないことから、これは産卵孔ではなく若齢幼虫の食入口であり、またツツジ類芽枯病との関連性も証明されておらず疑問である。

## 引用文献

- 江塚昭典, 1999. ツツジ類もち病. 日本植物病害大辞典. 岸 国平 (編): 951–952. 全国農村教育協会, 東京.
- 古川久彦・野淵 輝, 1986. 栽培きのご害菌・害虫ハンドブック: 284 pp. 全国林業改良普及協会, 東京.
- 岸田泰則, 2011a. コブガ科, ワタリングア亜科. 岸田泰則 (編), 日本産蛾類標準図鑑 2: 43, 186–187. 学研教育出版, 東京.
- 岸田泰則, 2011b. ムラサキアツバ亜科, カギアツバ亜科. 岸田泰則 (編), 日本産蛾類標準図鑑 2: 191–195, 215–219. 学研教育出版, 東京.
- Kaneko, S., Y. Yokozawa and T. Kubono, 1988. Bud blight of *Rhododendron* trees caused by *Pycnostysanus azaleae*. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* **54**: 323–326.
- Komonen, A., 2003. Distribution and abundance of insect fungivores in the fruiting bodies of *Fomitopsis pinicola*. *Annales Zoologici Fennici* **40**: 495–504.
- Malumphy, C. and J. Robinson, 2002. Lepidopterous larvae intercepted on imported

- produce of fresh bean, pea, okra, sweet pepper, aubergine and tomato fruit in England and Wales between 1970 and 2000. *Entomologist's Gazette* **53**: 191–202.
- 那須義次, 2011. 鱗翅類の食性の多様性. 駒井古実・吉安 裕・那須義次・斉藤 寿久 (編), 日本の鱗翅類: 37–48. 東海大学出版会, 神奈川.
- 日本応用動物昆虫学会, 2006. 農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版: 387 pp. 日本植物防疫協会, 東京.
- Rawlins, J. E., 1984. Mycophagy in Lepidoptera. In Wheeler, Q., M. Blackwell (eds). *Fungus-Insect Relationships, Perspectives in Ecology and Evolution*: 382–423. Columbia University Press, New York.
- Tokuda, M., 2012. Biology of Asphondyliini (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomological Science* **15**: 361–383.
- 梅谷献二・岡田利承, 2003. 日本農業害虫大辞典: 1,203 pp. 全国農村教育協会, 東京.
- Yano, K., 1959. On the larva and pupa of *Commatarcha palaeosema* Meyrick, with its biological notes (Lepidoptera, Carposinidae). *Kontyû* **27**: 214–217.
- 湯川淳一・榊田 長, 1996. 日本原色虫えい図鑑: 826 pp. 全国農村教育協会, 東京.
- 吉松慎一・川島祐介, 2016. シイタケの新害虫ヨコハマセニジモンアツバ (チョウ目: ヤガ科). 日本応用動物昆虫学会誌 **60**: 49–53.
- 吉松慎一・仲田幸樹, 2003. シイタケの害虫としてのムラサキアツバ (鱗翅目: ヤガ科). 昆蟲 (ニューシリーズ) **5**: 101–102.
- Yoshimatsu, S. and Y. Nakata, 2006. Fungivory of *Anatatha lignea*, an interesting habit in Noctuidae (Lepidoptera). *Entomological Science* **9**: 319–325.





Figs 1, 2. 1: A leaf gall on *Rhododendron* sp. caused by *Exobasidium* sp. observed at Tsukuba. 2: A mature *E. roseifera* larva feeding on whitish hymenium on the surface of a leaf gall on *Rhododendron* sp. induced by *Exobasidium* sp.<sup>#</sup>

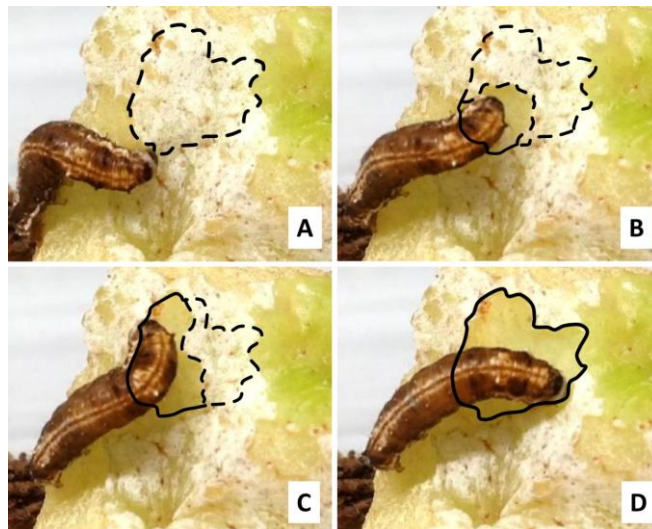


Fig. 3. Time-lapse photography of fungivorous habit in a last instar larva of *E. roseifera*. A: 0 minutes. B: 15 minutes. C: 30 minutes. D: 60 minutes. The portion consumed over 60 minutes (at shown in D) is outlined and superimposed over A–C. Dashed lines indicate the portion of whitish hymenium not yet eaten.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】 綿引大祐・吉松慎一（2017）ツツジ類の害虫ベニモンアオリンガの菌食性とえい食性の記録. 昆虫ニユーシリーズ 20 : 49–55.

## 2-5-2 ベニモンアオリングと オオベニモンアオリングの分類学的研究

### 緒言

オオベニモンアオリング *E. roseoviridis* Sugi は奄美大島をタイプ産地として記載された種で、東京をタイプ産地として記載されたベニモンアオリング *E. roseifera* Butler の姉妹種とされる。両種は雌雄交尾器を含む外部形態がよく似ているものの、前翅長や翅の色調によって識別できるとされるほか（杉, 1982 ; Kononenko and Han, 2007 ; 岸田, 2011）（Table 1）、幼虫の各体節に生じる肉状突起の有無によっても識別できるとされてきた（富永, 2015）。また両種は異所的な分布をしており、日本国内ではベニモンアオリングが北海道から鹿児島県の屋久島にかけて分布するのに対し、オオベニモンアオリングは鹿児島県の奄美大島から沖縄県の西表島にかけて分布するとされる（岸田, 2011）。しかしながら、オオベニモンアオリングがベニモンアオリングのシノニムとして扱われることがあること（Kononenko *et al.*, 1998; Sugi, 1994）、ベニモンアオリングの亜種である可能性が示唆されていること（岸田, 2011）、ベニモンアオリングが屋久島と奄美大島の間にあるトカラ列島から近年記録されたこと（福田, 2008; Owada *et al.*, 1994）等から、両タクサの分類学的関係は再検討する必要がある。そこでトカラ列島を中心とした南西諸島に着目し、両タクサの分子・形態分類学的研究を行った。

### 材料および方法

#### 1. 分子学的研究

山形県, 茨城県, 埼玉県, 和歌山県, 鹿児島県（屋久島, 口永良部島, 口之

島, 中之島, 悪石島, 奄美大島), 沖縄県 (沖縄島) とラオスより得られた成虫標本の合計 28 個体を分子学的研究に用いた. 外群には同属のワタリंगा *E. qupreoviridis* (Walker) とモモブトアオリング *E. dilatifemur* Sugi を 1 個体ずつ用いた. DNA の抽出は左右いずれかの脚 1 本を使用し, DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) を用いてキットのプロトコルに従って行った. ミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域の増幅には LC01490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) と HCO2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA) (各 3.2 μl) (Folmer *et al.*, 1994) を用い, 各々の反応液を PCR チューブに入れ, サーマルサイクラー TaKaRa PCR Thermal Cycler Dice® (タカラバイオ) により反応させた. LC317375–LC317376, LC317378, LC317380–LC317383, LC317400–LC317403 は 94.0 °C で 5 分反応させた後に 94.0 °C で 30 秒, 44 °C で 30 秒, 72 °C で 1 分の反応を 35 サイクル行い, 最後に 72 °C で 5 分間反応させた. LC317384–LC317399 は 94.0 °C で 5 分反応させた後に 94.0 °C で 30 秒, 45 °C で 30 秒, 72 °C で 1 分の反応を 35 サイクル行い, 最後に 72 °C で 5 分間反応させた. LC317374, LC317377, LC317379 は 94.0 °C で 5 分反応させた後に 94.0 °C で 30 秒, 47 °C で 30 秒, 72 °C で 1 分の反応を 35 サイクル行い, 最後に 72 °C で 5 分間反応させた. DNA ポリメラーゼには, GoTaq® Hot Start Green Master Mix (20 μl) (プロメガ) または EX Taq (タカラバイオ) を用いた. 塩基配列の解析はタカラバイオ株式会社ドラゴンジェネミクスセンターにてプレート単位塩基配列解析を依頼し, Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (ライフテクノロジーズジャパン社), および BigDye Terminator v3.1 Cycle sequencing kit (Applied Biosystems) を用いて行われた. 得られた塩基配列データのアライメントは ATGC (Ver. 6) シーケンスアセンブリソフト (GENETYX) を用いて行った. MEGA6 (Tamura *et al.*, 2013) を使用し, 塩基配列から近隣結合法を用いて, 分岐図を作成した. また, 塩基置換率の算出には DnaSP (Ver.5) (Librado and Rozas, 2009) を用いた. なお, これらの塩基配列は国際塩基配列データベースである GenBank に登録し, それらのアクセッションナンバーは供試標本の採集地と併せて Table 2 に示した.

## 2. 形態学的研究

分子学的研究に用いたベニモンアオリंगाとオオベニモンアオリंगाの標本全 28 個体を供試した. 前翅長の測定はデジタルノギス (Mitutoyo, ABS Digimatic Caliper CD-15 CX) を用いて行い, 得られた数値は Mann-Whitney の *U* 検定によって有意差を検討した (Table 3). また, 雌雄交尾器を含む腹部の解剖と観察は, 5 % 水酸化カリウム水溶液による約 5 分間の煮沸を経た後に行った. なお LC317385 (口之島産) および LC317394 (屋久島産) の個体は, 標本の状態があまり良くなかったため頭部の観察には用いることができなかった. それぞれの供試標本の詳細なラベル情報は以下の通り.

*Earias roseifera* Butler. Japan: [Yamagata Prefecture] 1 ♂ 1 ♀, Iide, Iwakura, alt. 820 m, 6. VIII. 2015, D. Watabiki leg. (LC317387–LC317388); 1 ♂, Iide, Takeya, alt. 650 m, 7. VIII. 2015, D. Watabiki leg. (LC317386); [Ibaraki Prefecture] 1 ♀, Tsukuba City, Kan-nondai, 20. VI. 2016, D. Watabiki leg. (LC317397); 1 ♂, Ishioka, Shoubu-sawa, 27. VI. 2016, D. Watabiki leg. (LC317396); 1 ♂, Ishioka, Yuduri, alt. 250 m, 2. VIII. 2016, D. Watabiki leg. (LC317398); [Saitama Prefecture (near type locality)] 1 ♂, Fujimino, Ohi, 18. IV. 2013, D. & K. Watabiki leg. (LC317374); [Wakayama Prefecture] 1 ♂ 2 ♀, Kushimoto, Tsuga, alt. 100 m, 1. V. 2016, Y. Nakatani leg. (LC317389–LC317391); [Kagoshima Prefecture: Ōsumi Islands] 1 ♀, Yaku-shima Is., Miyanoura, alt. 130 m, 17. V. 2015, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (LC317383); 1 ♂ 2 ♀, Yaku-shima Is., Kurio, North Kuromi-gawa river, alt. 80 m, 22. V. 2016, D. Watabiki leg. (LC317392, LC317393–LC317394); 1 ♀, Yaku-shima Is., Anbo, 20. V. 2016 larva leg., 30. V. 2016 pupated, 11. VI. 2016 emerged, D. Watabiki leg. and reared (LC317399); 1 ♂, Kuchinoerabu-jima Is., Nanagama, alt. 170 m, 27. VIII. 2013, D. Watabiki leg. (LC317384); [Kagoshima Prefecture: Tokara Island group] 2 ♀, Kuchino-shima Is., Mt. Tanagi-dake, 3. V. 2013, D. Watabiki leg. (LC317382, LC317385); 1 ♂, Akuseki-jima Is., 7. III. 2013, D. Watabiki leg. (LC317401).

*Earias roseoviridis* Sugi. Japan: [Kagoshima Prefecture: Tokara Island group] 1 ♀, Nakano-shima Is., Satomura, 13. III. 2013, D. Watabiki leg. (LC317376); 2 ♂ 1 ♀, Akuseki-jima Is., Yudomari, 5. III. 2013, D. Watabiki leg. (LC317380–LC317381, LC317400); [Kagoshima Prefecture: Amami-oshima Island (type locality)] 1 ♀, Amami City, Sumiyo, Yakugachi, 3. III. 2016, D. Watabiki leg. (LC317402); 1 ♀, Amami City, Sumiyo, Yakugachi, 5. III. 2016, D. Watabiki leg. (LC317403); [Okinawa Prefecture: Okinawa Islands] 1 ♂, Okinawa, Kunigami Village, Hiji, 2. X. 2016, S. Yoshimatsu leg. (LC317395); Laos: 1 ♀, Xieng Khouang Province, Phou Samsoum, alt. 2039 m, 27. V. 2013, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (LC317378); 1 ♀, Xieng Khouang Prov., Phou Samsoum, alt. 2064 m, 28. V. 2013, S. Yoshimatsu & D. Watabiki leg. (LC317377).

Other species: *Earias cupreoviridis* (Walker) [Kagoshima Prefecture: Tokara Island group] 1 ♂, Takara-jima Is., Mt. Megami-yama, 9. III. 2013, alt. 25 m, D. Watabiki leg. (LC317375); *Earias dilatifemur* Sugi [Kagoshima Prefecture: Tokara Island group] 1 ♂, Takara-jima Is., 10. III. 2013, alt. 20 m, D. Watabiki leg. (LC317379).

## 結果

### 1. 分子学的研究

両タクサのミトコンドリア DNA (COI) バーコード領域の一部配列間に 1.8 % の塩基置換率があることを確認するとともに (Fig. 1), 分布が一部の地域で重複することが新たに判明したことから (Fig. 2), 両分類群は同じ種の別亜種ではない可能性が示唆された. またラオスより得られた 2 個体 (LC317377, LC317378) の塩基配列は, 奄美大島, 中之島, 悪石島産のオオベニモンアオリンガと考えられる個体の配列と完全に一致した.

### 2. 形態学的研究

## 前翅長

両タクサの前翅長を測定した結果を Table 3 に示す. これまで両タクサは前翅長によって識別できるとされてきたが (杉, 1982 ; Kononenko and Han, 2007 ; 岸田, 2011), 結果として本研究において有意差は認められなかった.

## 前翅の色調と雌雄交尾器形態

従来, 前後翅の色調によって両タクサは識別できるとされてきたが (Table 1), 本研究よりそれらの形質は確実な同定に用いることができないことが分かった. 例えば, 前翅中央部にある紅色の紋は, オオベニモンアオリングの方がベニモンアオリングよりも大きいとされてきたが, しばしば消失する個体もあることが分かった (Fig. 3d). また後翅の地色は, オオベニモンアオリングがより白色で, さらに縁毛が黄色を帯びるとされてきたが, ベニモンアオリングもそのような形質を有する個体が存在することが分かった (Fig. 3b). 雌雄交尾器の差異については, オオベニモンアオリングがやや大きい傾向にあるとされてきたが (Kononenko and Han, 2007), 本研究ではそのような差異は見られなかった (Fig. 4). なお本研究の過程で, オオベニモンアオリングの雄交尾器に計数值形質の変化を伴う顕著な二型を, トカラ列島の悪石島より 1 個体 (LC317381) 見出すことができた (Fig. 7g-i). ここで二型として扱ったものは, 杉 (1982) によって図示された沖縄島産 1 個体 (Fig. 7d, e, f) が最初の報告で, 通常のアオベニモンアオリングの雄交尾器が左 valva 中央の cucullus から生ずる湾曲した spine が 1 本であるのに対し (Fig. 7a, b, c), 今回見出した悪石島産 1 個体は, 杉 (1982) によって示された沖縄島産 1 個体と同様にこの spine を 2 本有する. 今回見出された後者の型は, 前者に比べて spine の基部にあたる骨化部も幅広い.

## 頭部の形態

前述の通り, 従来知られてきた両種の識別点は有用でないことが明らかとなったため, 今回新たな同定形質の探索を試みたところ, 両分類群は頭部の形態によって識別できることが判明した. すなわち, オオベニモンアオリングの触

角は雌雄ともにほぼ一様に赤褐色の地色で、基半部においてはまばらに白色鱗片を散布するのに対し (Figs 5c-d), ベニモンアオリंगाの触角は主に基半部が灰褐色と白色のストライプ状の地色になること (Figs 5a-b), オオベニモンアオリंगाの頭盾はピンク色を帯びた黄色で、特に両複眼のすぐ内側の鱗片はピンク色から赤褐色を帯びるのに対し、ベニモンアオリंगाは黄色から白黄色を帯びることによって識別できる (Figs 6a-b). しかしながら、トカラ列島の悪石島より得られた個体 (LC317401) と口之島より得られた個体 (LC317382) のみ、本形質とミトコンドリア DNA (COI) 領域の塩基配列の差異が一致しなかった.

#### 幼虫の形態

なお、富永 (2015) により、両タクサは幼虫の肉状突起の有無によって識別できることが分かっているが (終齢幼虫については、オオベニモンアオリंगाは各体節上に肉状突起を持つが、ベニモンアオリंगाはそれらを持たない), 本研究の過程で、少なくとも西表島産の個体群の終齢幼虫は、そのような特徴を持つことが確認できたほか、両種とも若齢～中齢幼虫はそのような特徴を持たないことが分かったため、参考までに図示しておく (Fig. 8a-d).

## 考察

#### ベニモンアオリंगाとオオベニモンアオリंगाの分類学的扱い

今回の分子学的研究により判明した両分類群のミトコンドリア DNA (COI) 領域の一部配列の塩基置換率 1.8 % は、チョウ目の近縁な種間で見られる平均的な置換率よりやや低い値であるものの、1: 分類が難しい属においては同程度の置換率の例がいくつか報告されていること (例えば交尾器を含む外部形態での識別が難しいヤガ科 *Euxoa* 属) (Hausmann *et al.*, 2011), 2: 両分類群は幼虫の形態によって明瞭に識別できること (各体節に生じる肉状突起の有無) (富永, 2015), 3: 両分類群は成虫の頭部形態によって識別できること (触角の色彩と複眼近くの鱗片の色) の 3 点に基づいて、現状では両分類群を別種と扱ってお

くのが妥当と考えた。ただし、両分類群が混生しているトカラ列島産の成虫のみ、上記の形態学的特徴とミトコンドリア DNA (COI) 領域の塩基配列の差異が必ずしも一致しなかった。したがって、交雑の可能性も考えられることから、今後は核遺伝子領域も含めたさらなる分子遺伝学的研究や、交尾後の生殖隔離に関する検討が必要となる。なお、波照間島におけるオオベニモンアオリンガの記録 (長田, 2017) はワタリンガの誤同定であるほか、タイや韓国における本種の記録 (Ahn *et al.*, 1994 ; Kononenko and Han, 2007 ; Kononenko and Pinratana, 2013) は、再度精査する必要がある。

#### オオベニモンアオリンガの雄交尾器の二型

今回見出された 2 本の spine を持つ型は、今のところ杉 (1982) によって示された沖縄島産 1 個体と、今回見出したトカラ列島悪石島産 1 個体の合計 2 個体のみである。杉 (1982) がこの型を見つけた時点では、沖縄島産の 1 個体のみしか知られていなかったことから、杉 (1982) は深く言及しなかった (異常型と考えた) と思われるが、異なる産地・年月日から全く同じ異常型が偶然得られるとは考えにくく、何らかの遺伝的な要因によって発現する形質である可能性が高い。そのためここではこれら 2 つの型を異常型ではなく二型として扱った。

雌雄交尾器形態は、多くの昆虫類で分類学的研究や種同定に用いられており、特にいわゆるアルファ分類学においては重要な情報とされる (Sihvonen, 2007)。これは雌雄が同種を互いに正確に識別するために、雌雄交尾器形態が種特異的に対応・進化してきたとする “lock-and-key” 仮説 (Eberhard, 1985 ; Shapiro and Porter, 1989) に基づいたものであり、この仮説に則した事例はオサムシ科昆虫でよく知られている (Sota and Kubota, 1998)。ただしこうした交尾器形態による物理的な生殖的隔離機構が実際に機能する実験的な証拠は少ない (Mutanen and Kaitala, 2006)。近年は、性選択が雌雄交尾器形態の進化や種内多型の発達に影響を与えることを示唆する多くの事例が報告されており (Arnqvist and Rowe, 2005 ; Waage, 1979 等)、交尾器形態は種内で必ずしも一定でないことが明らかになりつつある (Hosken and Stockley, 2004 ; Mutanen, 2006)。またヤガ科のいく



つかの分類群を用いた研究では、フェロモン等の交尾前隔離が存在する種を除き、雄交尾器の aedeagus や vesica, 雌交尾器の bursa copulatrix といった内部生殖器には“lock-and-key”仮説が成立するものの、雄交尾器の valva 等外部生殖器には、雌雄間に対応した種特異的な構造は見られない場合が多いとされる (Mikkola, 2008). ただし日本にも分布するシャクガ科のムラサキエダシャク *Selenia tetralunaria* (Hufnagel) では、成虫の体サイズの季節的な二型に対応した雄交尾器形態の多型が見られ、その場合は aedeagus や vesica といった内部生殖器が、uncus や valva といった外部生殖器よりも形態の変異が大きいことが報告されている (Mutanen and Kaitala, 2006). 今回見つかったオオベニモンアオリンガの二型は、外部生殖器に当たる valva 上の構造の二型であり、前述のような仮説の影響を受ける部分かどうか現時点では不明である. しかしながらここで取り上げた二型は、少なくとも交尾器形態が種内で必ずしも一定ではないことを示す 1 例であり、本種をはじめとした *Earias* 属は、進化生物学的研究や種分化メカニズムの解明といった分野の恰好な研究材料となるかもしれない.

## 引用文献

- Ahn, S. B., V. S. Kononenko and K. T. Park, 1994. New records of Noctuidae (Lepidoptera) from the Korean Peninsula (II). Quadrifinae. *Insecta Koreana* **11**: 48–57.
- Arnqvist, G. and L., Rowe, 2005. *Sexual Conflict*: 352 pp. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Eberhard, W. G., 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*: 244 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- 福田輝彦, 2008. 鹿児島県トカラ列島の蛾類. *Satsuma* **58**: 108–112.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz and R. Vrijenhoek, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular marine biology and biotechnology* **3**:

294–297.

- Hausmann, A., G. Haszprunar, A. H. Segerrer, W. Speidel, G. Behounek and P. D. N. Hebert, 2011. Now DNA-barcoded: the butterflies and larger moths of Germany (Lepidoptera: Rhopalocera: Macroheterocera). *Spixiana* **34**: 47–58.
- Hosken, D. J. and P. Stockley, 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 87–93.
- 岸田泰則, 2011. コブガ科ワタリンガ亜科. 岸田泰則 (編), 日本産蛾類標準図鑑 2: 43, 186–187. 学研教育出版, 東京.
- Kononenko, V. S., S. B. Ahn and L. Ronkay, 1998. Illustrated Catalogue of Noctuidae in Korea (Lepidoptera). (*Insects of Korea* **3**): 507 pp. Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology & Center for Insect Systematics, Seoul.
- Kononenko, V. S. and H. L. Han, 2007. Atlas genitalia of the Noctuidae in Korea (Lepidoptera). (*Insects of Korea* **11**): 461 pp. Korean National Arboretum and Center for Insect Systematics, Seoul.
- Kononenko, V. S. and B. A. Pinratana, 2013. *Moths of Thailand 3 Part 2 Noctuoidea*: 625 pp. Brothers of Saint Gabriel in Thailand, Bangkok.
- Librado, P. and J. Rozas, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**: 1451–1452.
- Mikkola, K., 2008. The lock-and-key mechanisms of the internal genitalia of the Noctuidae (Lepidoptera): How are they selected for ? *European Journal of Entomology* **105**: 13–25.
- Mutanen, M., 2006. Genital variation in moths-evolutionary and systematic perspectives. *Acta Universitatis Ouluensis, A Scientiae Rerum Naturalium* **459**: 1–43.
- Mutanen, M. and A. Kaitala, 2006. Genital variation in a dimorphic moth *Selenia tetralunaria* (Lepidoptera, Geometridae). *Biological Journal of the Linnean Society* **87**: 297–307.
- 長田庸平, 2017. 八重山諸島波照間島における蛾類 2 種の新分布記録. 蛾類通信 (282) : 189.
- Owada, M., R. Sato and M. Kimura, 1994. Moths of the Tokara Group of the Ryukyu

- Islands, results of the research project on the Tokara Group, WWF Japan. *WWF Japan Science Report* **2**: 199–250.
- Shapiro, A. M. and A. H. Porter, 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual review of Entomology* **34**: 231–245.
- Sihvonen, P., 2007. Mating behaviour and copulation mechanisms in the genus *Scopula* (Geometridae: Sterrhinae). *Nota lepidopterologica* **30**: 299–313.
- Sota, T. and T. Tanabe, 2009. Multiple speciation events in an arthropod with divergent evolution in sexual morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* **277**: 689–696.
- 杉 繁郎, 1982. ヤガ科. 井上 寛・杉 繁郎・黒子 浩・森内 茂・川辺 湛 (編), 日本産蛾類大図鑑 1: 699–935, 2: 344–408, pls. 146–226. 講談社, 東京.
- Sugi, S., 1994. Chloephorinae. In Inoue, H. and J. B. Happner (eds) *Lepidoptera of Taiwan 1, Part 2: Checklist*: 186–187. Scientific Publishers, Tokyo.
- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski and S. Kumar, 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **30**: 2725–2729.
- 富永智, 2015. 沖縄島におけるオオベニモンアオリンガの生態記録. 誘蛾燈 (221) : 111–116.
- Waage J. K., 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* **203**: 916–918.

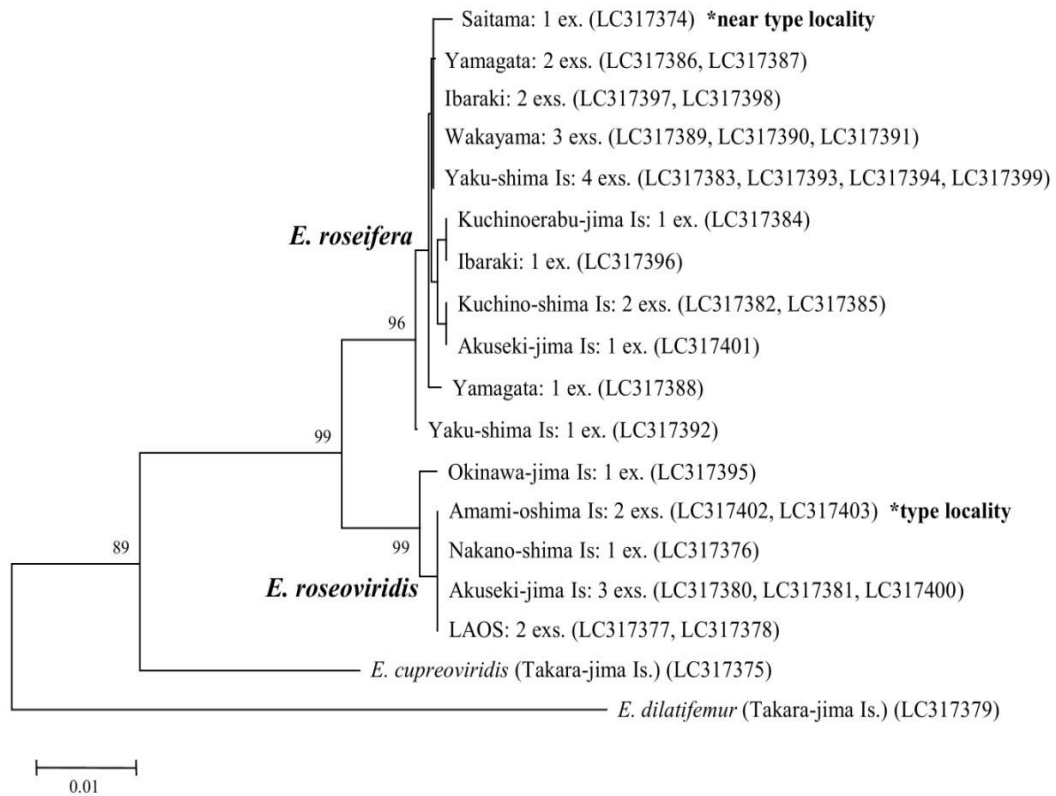


Fig. 1. Neighbor-joining tree of *E. roseifera* and *E. roseoviridis* based on 591 bp of the mitochondrial COI gene. *E. cupreoviridis* and *E. dilatifemur* were used as outgroup species. The bootstrap method was performed with 1,000 replicates.<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* **69**: 11–18.

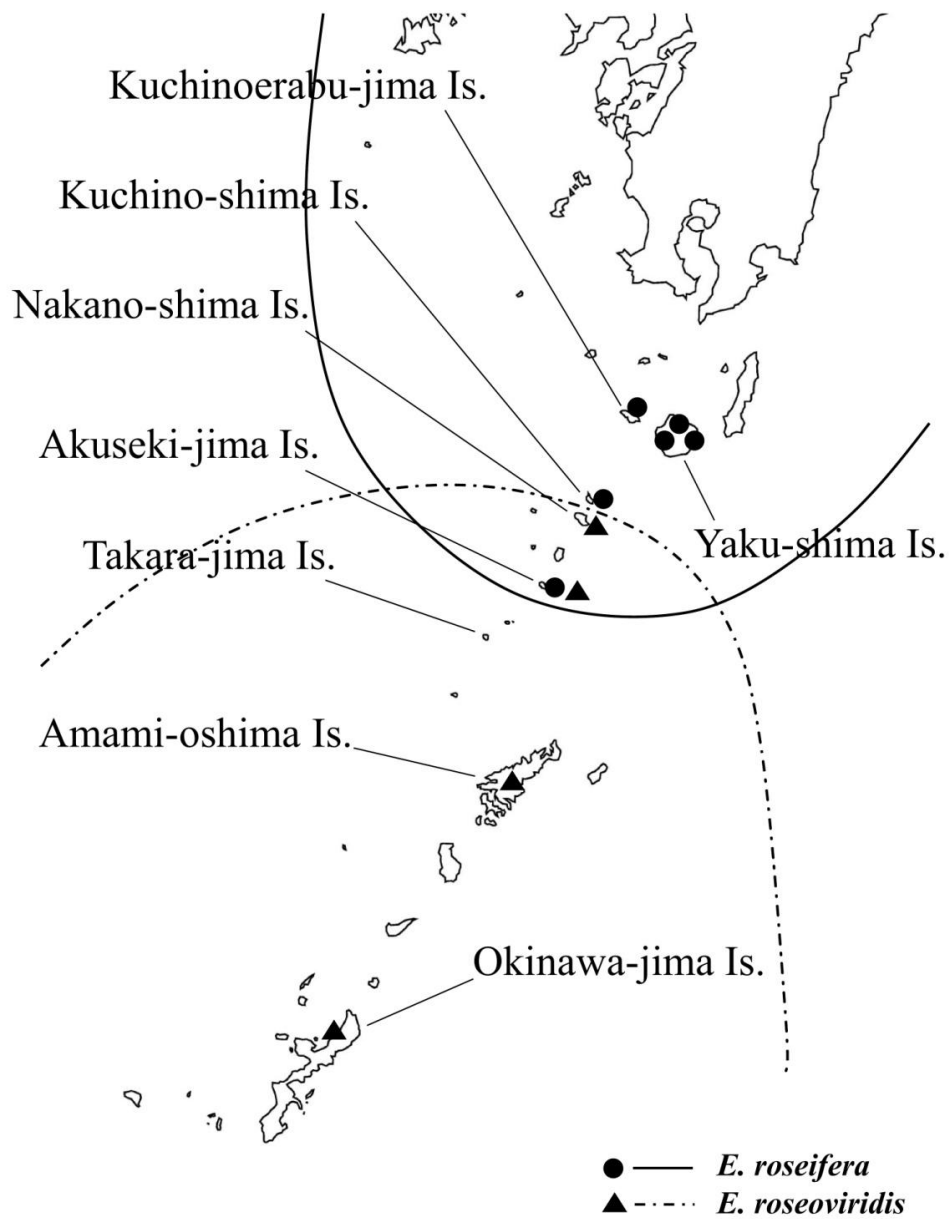


Fig. 2. Map of the distributions of *E. roseifera* and *E. roseoviridis* in the Nansei Islands, Japan. The distribution and collection localities of *E. roseifera* are indicated by the solid line and circular points, whereas those of *E. roseoviridis* are indicated by the dashed line and triangular points. #

# 【図の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* 69: 11–18.

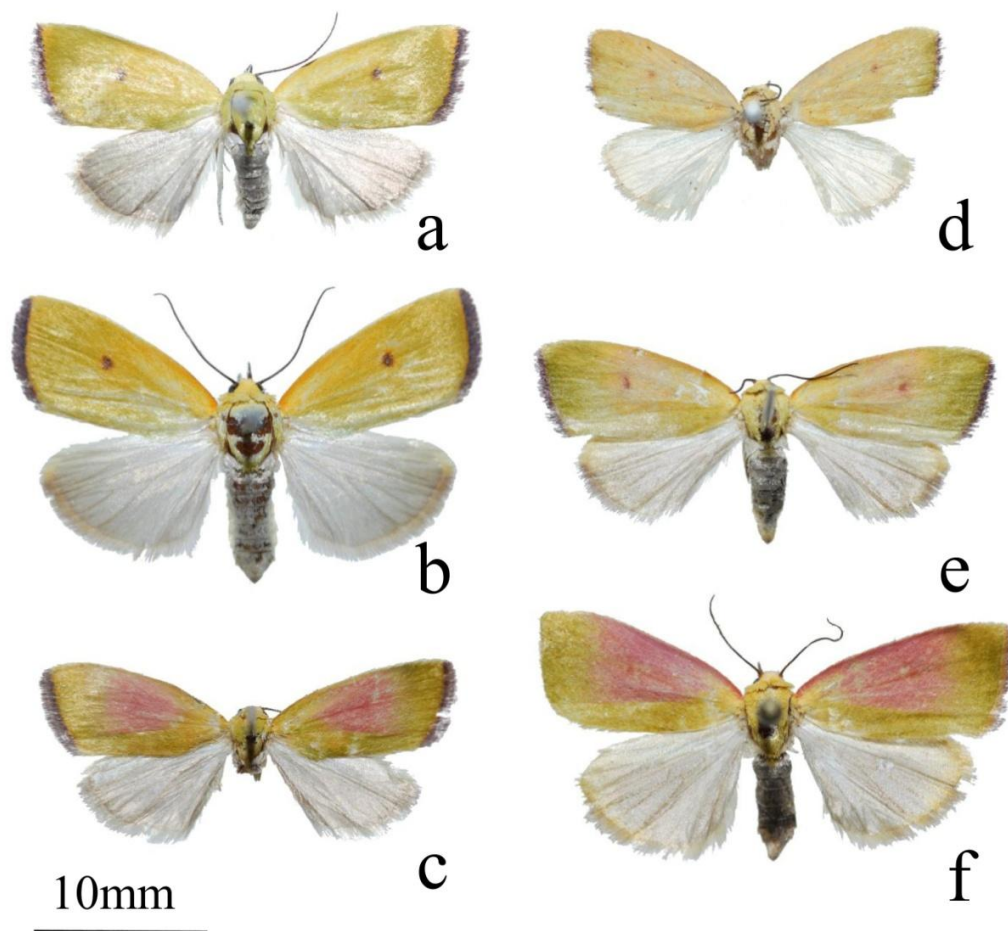


Fig. 3a–f. Adult specimens of *Earias* spp. a: *E. roseifera*, ♀ (LC317397). b: *Ditto*, ♀ (LC317399). c: *Ditto*, ♂ (LC317374). d: *E. roseoviridis*, ♂ (LC317395). e: *Ditto*, ♀ (LC317403). f: *Ditto*, ♀ (LC317402).<sup>#</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* **69**: 11–18.

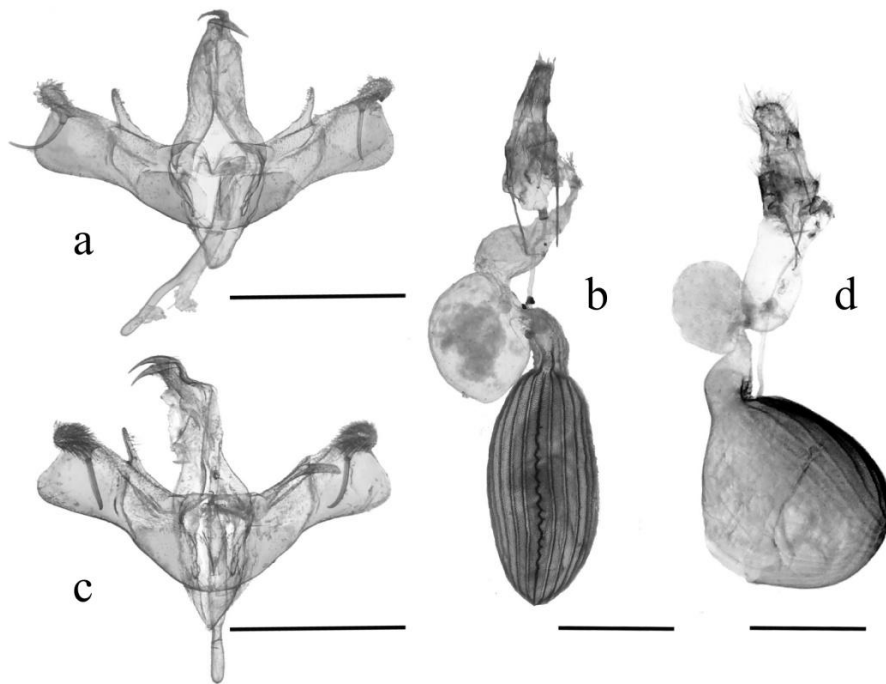


Fig. 4a–d. Male and female genitalia of *Earias* spp. a: *E. roseifera*, ♂ (LC317374). b: *Ditto*, ♀ (LC317383). c: *E. roseoviridis*, ♂ (LC317395). d: *Ditto*, ♀ (LC317403). Scale bars = 1mm. #

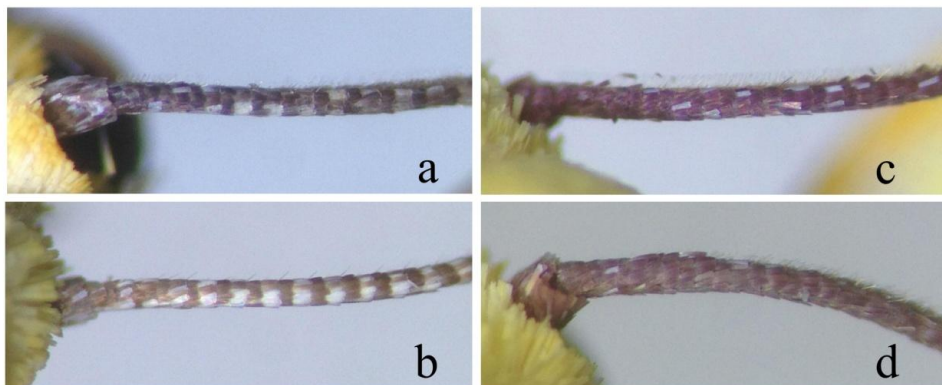


Fig. 5a–d. Right antennae in upper view of *Earias* spp. a: *E. roseifera*, ♂. b: *Ditto*, ♀. c: *E. roseoviridis*, ♂. d: *Ditto*, ♀. #

# 【図の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* 69: 11–18.

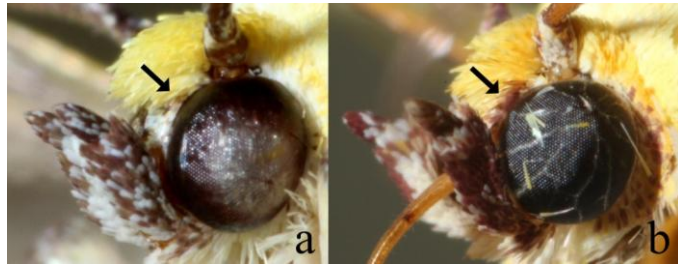


Fig. 6a–b. Heads in left lateral view of *Earias* spp. a: *E. roseifera*, ♂. b: *E. roseoviridis*, ♂. Scales near left eyes on the clypeus are indicated by black arrows.<sup>#</sup>

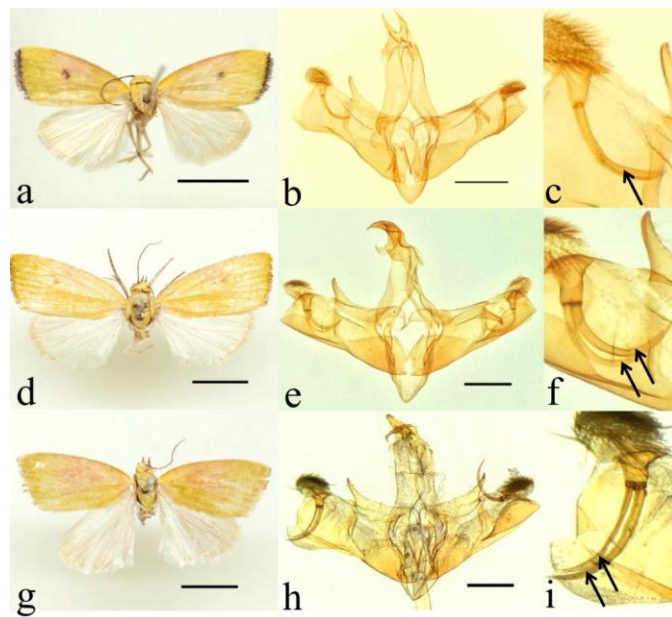


Fig. 7a–i. Male adults and genitalia of *E. roseoviridis* (a, d, g: adults; b, e, h: genitalia (ring + valva); c, f, i: magnified view of spine (s) on the left valva). Arrows indicate spine (s) on the left valva. a–c: a specimen with a single spine on the left valva from Iriomote-jima Island, Japan. d–f: an individual having double spines on the left valva from Okinawa-jima Island, Japan. g–i: a sample possessing double spines on the left valva from Akuseki-jima Island, Japan (Scale bars: a, d, g = 5 mm, b, e, h = 0.5 mm).<sup>\*</sup>

<sup>#</sup> 【図の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* 69: 11–18.

<sup>\*</sup> 【図の引用元】綿引大祐・吉松慎一 (2018) オオベニモンアオリンガの雄交尾器の二型. *蛾類通信* (286): 262–264.



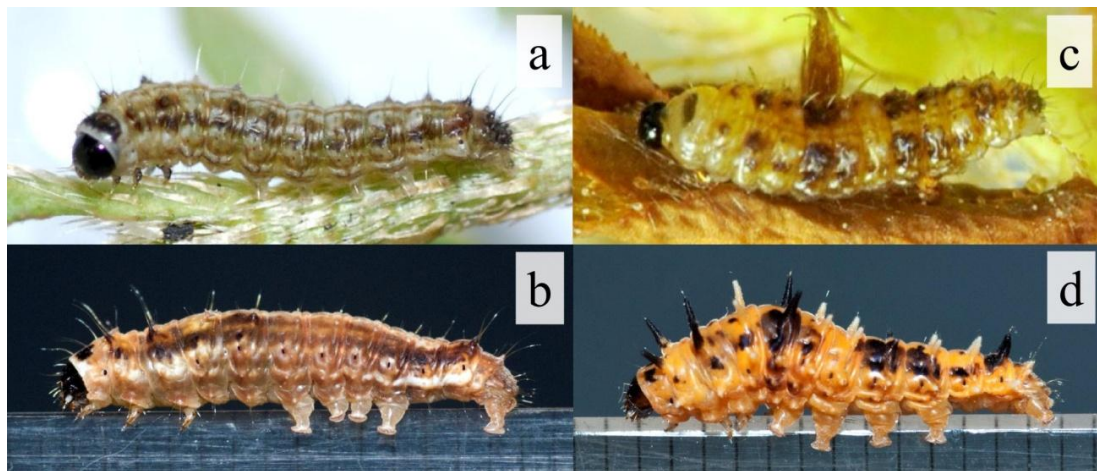


Fig. 8a–d. Middle instar larvae (a, c) and last instar larvae (b, d) of *Earias* spp. a–b: *E. roseifera* from Yaku-shima Island, Kagoshima Prefecture. c–d: *E. roseoviridis* from Iriomote-jima Island, Okinawa Prefecture.

表

Table 1. Morphological differences and taxonomic treatments of *E. roseifera* and *E. roseoviridis* mentioned in four different literature sources. #

	Wingspans		Pinkish–red maculations on forewings		Hindwing coloration		Taxonomic treatments	
	<i>E. roseifera</i>	<i>E. roseoviridis</i>	<i>E. roseifera</i>	<i>E. roseoviridis</i>	<i>E. roseifera</i>	<i>E. roseoviridis</i>	<i>E. roseifera</i>	<i>E. roseoviridis</i>
Sugi (1982)	–	27 mm	Present (first generation only)	Present	Deep grey	Greyish white (with sparsed yellow scales)	Species	Species
Sugi (1994)	–	–	–	–	–	–	Species	Synonym of <i>E. roseifera</i>
Kononenko and Han (2007)	–	Larger than <i>E. roseifera</i>	–	Present	–	–	–	Species
Kishida (2011)	19-23 mm	27 mm	Present, but sometimes absent	Present	Deep grey	Greyish white	Species	Species or subspecies of <i>E. roseifera</i>

"–" means not mentioned in the paper.

# 【表の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* 69: 11–18.

Table 2. Specimens used for DNA experiments of *E. roseifera* and *E. roseoviridis*, and their collection sites with GenBank Accession Numbers. #

Collection sites *	Genbank Accession Numbers	
	<i>E. roseifera</i>	<i>E. roseoviridis</i>
Yamagata Pref.	LC317386, LC317387, LC317388	
Ibaraki Pref.	LC317396, LC317397, LC317398	
Saitama Pref.	LC317374 (near type locality)	
Wakayama Pref.	LC317389, LC317390, LC317391	
Yaku-shima Is.	LC317383, LC317392, LC317393, LC317394, LC317399	
Kuchinoerabu-jima Is.	LC317384	
Kuchino-shima Is.	LC317382, LC317385	
Nakano-shima Is.		LC317376
Akuseki-jima Is.	LC317401	LC317380, LC317381, LC317400
Amami-oshima Is.		LC317402, LC317403 (type locality)
Okinawa-jima Is.		LC317395
LAOS (Xieng Khouang)		LC317377, LC317378

\*Collection sites are arranged from north to south.

Table 3. Numbers of individuals examined and forewing lengths of *E. roseifera* and *E. roseoviridis*. #

Species name	No. of individuals	Forewing lengths (mm, Mean±SD)	Z	p
<i>E. roseifera</i>	19 (8♂11♀)	10.1 ± 1.07	1.355	p > 0.05
<i>E. roseoviridis</i>	9 (3♂6♀)	10.4 ± 1.23		

\*Forewing length did not differ significantly between *E. roseifera* and *E. roseoviridis* according to the Mann-Whitney U test.

# 【表の引用元】Daisuke Watabiki and Shin-ichi Yoshimatsu (2018) Taxonomic relationship between *Earias roseifera* Butler and *E. roseoviridis* Sugi (Lepidoptera: Nolidae: Eariadinae) with reference to their distributions mainly in Japan. *Lepidoptera Science* **69**: 11–18.

# 第3章

## 総合考察

(応用研究：害虫化に関わる主要因子の探索)

## 緒言

日本産鱗翅類（チョウ目）はその約 13.8 % の種が何らかの農林業害虫として扱われており（那須・神保, 2011）、その害虫化に関わる外的因子や、内的因子（生理的・生態的メカニズム）について多くの研究が行われてきた。外的因子が原因となった害虫化現象には、温暖化をはじめとした気候変動による分布域の拡大（那須・神保, 2011）や、栽培方法の変遷等が挙げられ、例えば 1950 年代より様々な農作物で被害が多発したヤガ科ハスモンヨトウ *Spodoptera litura* (Fabricius) は、ハウス栽培の普及により害虫化した可能性が高いことが分かっている（内藤ほか, 1971 ; 梅谷・岡田, 2003）。その他、ヤガ科ムラサキアツバ *Diomea cremata* (Butler) は、従来の原木栽培の代わりに 1980 年代後半から始まったシイタケ菌床栽培の普及に伴って食性をシイタケにも拡大し、害虫化したと考えられる（吉松・仲田, 2003）。内的因子については、害虫種を含むタクサは広食性種を多く含むこと（Cho *et al.*, 2008）、害虫種は高い遺伝的多様性を持つ場合が多いこと（桐谷・田付, 2011）等が挙げられている他、1990 年代より西日本を中心にナスやピーマン等で突発的な被害が多発しているオオタバコガ *Helicoverpa armigera* (Hübner) や、2000 年代よりアブラナ科をはじめとした様々な農作物で被害が確認され始めたイラクサギンウワバ *Trichoplusia ni* (Hübner) では、農薬抵抗性の発達が、被害の拡大に影響したことが示唆されている（吉松, 1995 ; 八瀬, 2005）。

以上のように、害虫化に関わる内的・外的因子については害虫種毎に研究が進められ、それぞれに対する防除法も検討が行われてきた。しかしながら、害虫種同士が共通して持つ因子に着目した研究はほとんど無く、蛾類では上述の遺伝的多様性が高いこと、広食性であること以外の因子については立証を試みた研究がない。また前述の通り、近年は気候変動の影響によって未知の害虫の侵入・発生リスクが高まっており、実際にチョウ目では多くのタクサにおいて、分布域の拡大が確認されている（井上, 2016）。こうした侵入害虫による突発的な被害が発生した場合、新たな発生地では当該種の生態や防除に関する情報が少なく、迅速な種同定やその早期対応が難しいことが多い。また日本ではこう

した未知の害虫のリスクを鑑み、病虫害リスクアナリシス（Pest Risk Analysis : PRA）の開発が進められてきたが、現手法は輸入農作物に随伴する侵入害虫のみにしか有効ではないため、上述のように自力で飛来する侵入害虫にも対応可能な、新たなリスク分析の開発が求められている（佐々木ら，2015）。

そこで第3章の本研究では、リスク分析の開発に用いることができる新たな評価基準を模索することを念頭に、第2章で得られた分類学的成果から、害虫種を含む近縁種間における生理・生態・分類学的性質の相違について比較検討を行い、害虫種の多くが持つと想定される性質（害虫化に関わる主要な内的因子）の探索を試みた。特に本研究では、詳細な生理・生態情報が解明されていない種でも対応できるリスク分析の開発に向け、主に博物館等に蓄積された標本からその種の内的因子の情報を得ることができる“分布域の広さ”と、Holloway (1977, 1979) や Robinson (1975) によって多数のタクサで検討されている“長距離移動性”に着目して考察を行った。長距離移動性はアワヨトウ *Mythimna separata* (Walker) やコブノメイガ *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) 等の害虫種において古くからその動態の研究が行われている特性で（梅谷・岡田，2003）、チョウ目では東シナ海上の定点観測船を利用した移動性害虫の調査等も行われている（吉松，2010）。さらに本研究では、分類学的知見を上述のリスク分析の新たな評価基準に用いることを検討するために、害虫と非害虫のそれぞれの系統学的な分岐パターンの相違についても調べ、害虫種に多く表れる分岐パターンがあるかどうかを併せて考察を行った。なお、海外産の種には和名の無いものが多いことから、混乱を避けるために、「結果および考察」における各種名の表記は学名に統一した。

## 材料および方法

第2章の「2-1ハスモンヨトウとその近縁種」、「2-2ノコバヨトウとその近縁種」、ならびに「2-4ネグロフサヤガとその近縁種」において得られた分類学的成果を主に用いて検討を行った。「2-2」と「2-4」に含まれるタ

クサは、それぞれの章で示したクラドグラムを一部編集したものを分岐パターンの相違に関する考察に用いたが、「2-1」に含まれるタクサは、Pogue (2002) の詳細な形態学的研究により示された系統情報を参考に作成したクラドグラムを用いた (Fig. 1). なおこの Pogue (2002) の系統学的見解は、その後の Kergoat *et al.* (2012) や Dumas *et al.* (2015) による分子学的研究でも概ね支持されている信頼性の高い系統情報であると考えられる. これら本研究で用いたクラドグラムは、害虫種には「\*」を付し、重要害虫種 (ここでは大発生 (Outbreak) の記録が複数存在する種をそのように扱った) には「\*\*」を付した. また長距離移動性が確認されている種は赤字で示した. なお「2-3 ムーアキシタクチバとその近縁種」については、詳細な系統情報が判明していないことから、クラドグラムを用いた分岐パターンの相違に関する考察には用いず、その他の主要因子についてのみ考察を行った.

## 結果および考察

ハスモンヨトウ *Spodoptera litura* (Fabricius) とその近縁種

*S. litura* を含む *Spodoptera* 属は全世界に約 30 種が知られ、寄主植物は主に草本であるが、広食性の種も多く、様々な野菜、穀物、牧草、果樹等を摂食する害虫種を多く含んでいる (Pogue, 2002). 本属で害虫種として知られているものは 17 種で、そのうちしばしば大発生する重要害虫として *S. exigua* (Hübner), *S. exempta* (Walker), *S. mauritia* (Boisduval), *S. litura*, *S. littoralis* (Boisduval), *S. frugiperda* (J. E. Smith), *S. eridania* (Stoll) の 7 種が知られる (Kalshoven and Laan, 1975; Meagher *et al.*, 2008; Pogue, 2002; Nagoshi *et al.*, 2011). これらのうち *S. exigua*, *S. mauritia*, *S. litura* の 3 種は、日本においても様々な農作物の害虫として扱われており (日本応用動物昆虫学会, 2006), *S. exempta* は 2010 年に南西諸島で大発生した突発性の害虫である (吉松ほか, 2011). また, *S. exigua* はコスモポリタン (汎世界種) な害虫種である他 (Fu *et al.*, 2017), *S. frugiperda* (J. E. Smith) は近年アメリカ大陸よりアフリカ大陸やインド地方に侵入, 大発生し,

現在も経済的に大きな被害をもたらしている種である (Goergen *et al.*, 2016; Shylesha *et al.*, 2018).

本属の長距離移動性と分布域については多くの研究がなされており, *S. exigua*, *S. exempta*, *S. mauritia*, *S. litura*, *S. littoralis*, *S. frugiperda* の 6 種が長距離移動性を持つことで知られる (Brown and Swaine, 1966; Campion *et al.*, 1977; Fu *et al.*, 2017; Holloway, 1977; Johnson, 1987; Robinson, 1975). 前 4 者は主にアジア地域に分布し, ニューカレドニアやノーフォーク島といった太平洋上の島嶼部にも分布する (Holloway, 1977, 1979; Pogue, 2002). これまで触れてこなかった同属の *S. cilium* (Guénee) や *S. picta* (Guérin-Méneville) もアジアからオセアニア地域にかけて広域に分布するが, ラパ島やクック諸島, ハワイ諸島の様な大陸から遠く離れた島嶼部でも得られているのは, 上述の長距離移動性種のみである (Pogue, 2002).

害虫と非害虫のそれぞれの分岐パターンの相違に関しては, 以下の知見を得ることができた (Fig. 1). すなわち, コスモポリタンな害虫種として知られる *S. exigua* は, 本属の最も祖先的なノードに位置しており, このことは Kergoat *et al.* (2012) と Dumas *et al.* (2015) による分子系統学的研究のいずれにおいても強く支持される分岐パターンであった. また近年アフリカやインドに侵入し, 大きな被害をもたらした *S. frugiperda* は, 主にアメリカ大陸の諸地域に種分化したクレード (Fig. 1 の I) の一つ祖先的なノードに単独で位置する結果となったが, このノードも Kergoat *et al.* (2012), Dumas *et al.* (2015) のいずれにおいても強く支持される分岐パターンであった. その他, 2010 年に日本の南西諸島で大きな被害をもたらした *S. exempta* は, Fig. 1 では単独のクレードを形成していないが, Kergoat *et al.* (2012) では, Fig. 1 の I と II を併せたクレードの一つ祖先的なノードに単独で位置することが示唆されている. なお, これら 3 種は, 上述のように長距離移動性を持つことが確認されている種である.

ノコバヨトウ *Tiracola plagiata* (Walker) とその近縁種

*T. plagiata* を含む *Tiracola* 属は全世界に 13 種 2 亜種が知られ, そのうちア

ジア・オセアニア地域には 12 種 1 亜種が分布する。主な寄主植物は「2-2-2」で述べたように木本だが、東南アジアにおける様々な農作物の害虫種 *T. plagiata* は広食性で (Holloway, 1989), マメ科やクワ科, アオイ科, トウダイグサ科等を摂食する。また, *T. aureata* Holloway も複数の目に属する植物種 (キク目, バラ目, ムクロジ目) より幼虫が得られていることから, 広食性であることに間違いない。本属のうち, 上述の *T. plagiata*, *T. aureata* ならびに *T. spectabilis* Walker の 3 種が害虫として知られるが, 害虫としての記録の大半は *T. plagiata* である。また, 本属の種の多くが同所的に分布するニューギニア島においても, 害虫として記録があるのは *T. plagiata* のみである。その他, *T. plagiata* は雌成虫 1 個体あたりの生涯産卵数が最大 1,800 卵以上であるとする報告があるが (Firake et al., 2014), *T. aureata* の雌成虫も, 1 個体あたりの生涯産卵数は 2,000 卵以上であることが本研究(「2-2-2」)により初めて確認された。

本属で長距離移動性が確認されている種は *T. plagiata* のみで, 乾季を中心に時折大発生することがノーフォーク島で確認されており, それらの個体の供給原因は, 長距離移動に伴う "immigration" であることが示唆されている

(Holloway, 1977)。こうした現象はフィジー島でも確認されており, 一晚のライトトラップで, 推定 20,000 個体以上の成虫が飛来したとする記録がある

(Robinson, 1975)。またアジア・オセアニア地域に分布する本属の種のうち, 太平洋上の島嶼部で幅広く得られているのは, *T. plagiata* のみである (Fig. 2)。*T. aureata* もインド・オセアニア地域の全域に分布するが, *T. plagiata* とは違い, 島嶼部から得られていない。日本の海洋島である小笠原諸島においても, 本属では *T. plagiata* のみ多数の個体を得られている。

害虫と非害虫のそれぞれの分岐パターンの相違に関しては, 以下の知見を得ることができた (Fig. 3)。すなわち, 害虫としての記録が無い *T. rufimargo* グループのクレード (Fig. 3 の I) と, *T. aureata* を含むタクサ (Fig. 3 の II) の一つ祖先的なノードに長距離移動性を持った重要害虫である *T. plagiata* が単独で位置する結果となった。



ネグロフサヤガ *Targalla delatrix* (Guénee) とその近縁種

*T. delatrix* 種群はアジア・オセアニア地域に分布し、全 10 種が知られる。フサヤガ科にはウルシ科植物を寄主植物とする種が多いが、本種群は主にフトモモ科を寄主植物とする (Holloway, 1985)。本種群で害虫として発生した記録の多くは *T. delatrix* で、本種の幼虫は *Eugenia caterpillar* と呼ばれ、フトモモ科のレンブ *Syzygium aquea* (Burm. f.) Alston や、フトモモ *S. jambos* (L.) Alston, センダン科のサントール *Sandoricum koetjape* (Burm. f.) Merr. 等の果実の葉を食害する (Robinson *et al.*, 2001)。沖縄県ではフトモモ科レモンユーカリ *Corymbia maculata* (Hook.) Hill and Johnson から本種の幼虫が得られており、羽化した成虫は「2-4」で検している。タイにおけるフトモモ科ローズアップル *Syzygium* spp. の害虫としての記録 (Kuroko and Lewvanich, 1993) も、成虫の図が併せて掲載されていたため、*T. delatrix* であることが確認できた。その他、*T. atripars* Hampson が レンブ *Syzygium aquea* (Burm. f.) Alston より得られた記録があるものの (Yunus and Ho, 1980)、それ以外の種における寄主植物の記録はない。

本属で長距離移動性が確認されている種は *T. delatrix* のみで (Holloway, 1977)、ミクロネシアやニューヘブリデス諸島、サモア諸島、フィジー島、ソシエテ諸島、ラパ島、マルキーズ諸島、ハワイ島等の太平洋上の島嶼部における記録 (Clarke, 1971 ; Robinson, 1975 ; Holloway, 1985) があるのも本種のみである (Fig. 4)。日本の小笠原諸島からも、本属では本種のみが得られている。

害虫と非害虫のそれぞれの分岐パターンの相違に関しては、以下の知見を得ることができた (Fig. 5)。すなわち、害虫としての記録が無い *T. subocellata* を含むクレード (Fig. 5 の I) および *T. infida* を含むクレード (Fig. 5 の II) の一つ祖先的なノードに長距離移動性を持った害虫である *T. delatrix* が単独で位置する結果となった。

ムーアキンタクチバ *Hypocala deflorata* (Fabricius) とその近縁種

*H. deflorata* を含む *Hypocala* 属は全世界に 17 種が知られ、マダガスカルを含むアフリカ・アジア・オセアニア地域には 16 種が分布する (Figs 6-7)。本属の主な寄主植物は「2-3」で述べたようにカキノキ科で、日本にも分布す

る *H. deflorata*, *H. australiae* Butler, *H. rostrata* (Fabricius), *H. subsatura* Guenée, *H. biarcuata* Walker の合計 5 種がこれらの地域でカキノキ属 *Diospyros* spp. を摂食することが知られる (Robinson *et al.*, 2001 および「2-3」参照). このうち日本では *H. deflorata*, *H. rostrata*, *H. subsatura* の 3 種がカキ *Diospyros kaki* Thunberg の害虫として古くから突発的な被害が報告されており, 3 種はともに長距離移動性を有する広域分布種で, 特に *H. deflorata* は春から秋にかけて明らかな長距離移動を行うとされる (岸田, 2011). *H. subsatura* は, 九州以北では通常稀な種であるが, 1960 年代に北海道や本州の各地 (高山帯を含む) で多数の個体が採集された記録があり (江波戸ほか, 1961), 当時は岩手県でバラ科のリンゴ *Malus* sp. の害虫として発生したことも報告されている (氏家, 1966; 杉, 1969). また本種は食性が広く, 上述の寄主植物の他にブナ科のクヌギ *Quercus acutissima* Carruth. からも幼虫が得られている (白水, 1939). *H. rostrata* は突発性の害虫で, 日本国内では 1960 年代に福岡県のカキ園で初めて被害が確認された種である (杉, 1969). *H. subsatura* と *H. rostrata* の 2 種は以前に学名の扱いに問題があったことから, 両者の寄主植物の記録は再検討が必要であるものの (Holloway, 2005), 杉 (1969) の図と記述を精査する限り, *H. subsatura* が上述のカキノキ科, バラ科, ブナ科を寄主植物とする記録は間違いないと思われる. なお Beeson (1941) による *H. rostrata* と *H. subsatura* の寄主植物の記録は前述の理由から再検討が必要であるものの, これら 2 種を *H. biarcuata*, *H. deflorata*, *H. violacea* とは区別した上で, *H. rostrata* の寄主植物としてコミカンソウ科, トウダイグサ科, ウルシ科等に含まれる複数種を挙げ, *H. subsatura* の寄主植物としてブナ科ブナ属を挙げていることから, 少なくとも *H. rostrata* と *H. subsatura* は広食性であると考えられる. また「2-3」で述べた通り, *H. deflorata* と *H. australiae* の 2 種もカキノキ科以外の植物を摂食することが分かっている. その他, *H. violacea* と *H. biarcuata* は *Diospyros* sp. を寄主植物とする記録があるが, それ以外の種の寄主植物に関する記録は無い (Robinson *et al.*, 2002). したがって, 日本において害虫としての記録が多い *H. rostrata*, *H. subsatura*, *H. deflorata* の 3 種は, 広食性と長距離移動性が確認されている種であるといえる. なお *H. violacea* も複数個体が九州地方以北で得られており (真

鍋, 1997), 移動性を持つ可能性があるが, *H. deflorata* や *H. australiae* で見られるような明らかな長距離移動性 (Fox, 1971; Holloway, 1977, 1979; 岸田, 2011) は観察されていない. なお *H. rostrata*, *H. deflorata*, *H. australiae* の 3 種は分布域も広く, 特に上述のように定期的な長距離移動が知られている *H. deflorata* は小笠原諸島でも得られている他, *H. australiae* は太平洋上の島嶼部でも多数の記録がある.

害虫化に関わる主要因子として“広食性” (Cho *et al.*, 2008) と“高い遺伝的多様性” (桐谷・田付, 2011) がこれまでに挙げられているが, 本研究ではこれら以外に“長距離移動性”と“広い分布域”が害虫化に関わる主要因子となるか検討を行ってきた. その結果, 本研究で取り扱った *Spodoptera* 属 (ヤガ科ヨトウガ亜科), *Tiracola* 属 (ヤガ科ヨトウガ亜科), *Hypocala* 属 (トモエガ科エグリバ亜科), *Targalla* 属 (フサヤガ科フサヤガ亜科) の 4 グループすべてにおいて, 長距離移動性を持つ種は, 大陸から遠く離れた太平洋上の島嶼部 (主にハワイ島やラパ島, クック諸島等の海洋島) にまで及ぶ広い分布域を持つ種であり, 対象としたグループ内で特に突発的被害をもたらす (重要) 害虫種であった. このことは, 長距離移動性や広い分布域を持つ種は, そうでないタクサと比較して, 害虫として発生する機会が多いことを示唆しており, これは空きニッチへの侵入や, 新天地での天敵の不在といった因子 (鷺谷, 2007) が影響している可能性も考えられる.

害虫と非害虫の分岐パターンの相違についても, 突発的被害をもたらす害虫種は, そのグループ内の進化過程において, より派生的な種群で急激な種分化が起こる直前に枝分かれした分岐パターンを示す場合が多かった. またそうした種はいずれのグループでも, 長距離移動性と広い分布域という性質を共有していた.

以上のことから, 長距離移動性と広い分布域は, 害虫化に関わる主要因子となる可能性があること, 系統情報はこうした因子が発達してきた進化史を反映している可能性があることが分かった. このことはまた, 系統情報を病害虫リスク分析等の新たな評価基準として用いることができる可能性を示唆している.

ただし上述の結果は必ずしも全ての分類群に当てはまるものではないようで、ナス科植物等の害虫を含むヤガ科 *Helicoverpa* 属の分子系統樹では、長距離移動性を持つ重要害虫種のオオタバコガ *H. armigera* がより派生的なクレードに含まれており、本研究とは異なった結果を示している (Cho *et al.*, 2008)。

したがって、本研究ではヤガ科とその近縁なグループしか扱っていないこと、葉を食害する害虫種しか扱っていないこと、他のグループでは異なった結果も示されていること等もあることから、本研究成果の検証のため、今後は他の様々なグループを用いた詳細な検討が必要である。

#### 参考文献

- Beeson, C. F. C, 1941. *The ecology and control of the forest insects of India and the neighbouring countries*: 1,007 pp, Vasant Press, India.
- Brown, E. S. and G. Swaine, 1966. New evidence on the migration of moths of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Wlk.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research* **56**: 671–684.
- Campion, D. G., B. W. Bettany, J. B. McGinnigle and L. R. Taylor, 2009. The distribution and migration of *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae), in relation to meteorology on Cyprus, interpreted from maps of pheromone trap samples. *Bulletin of Entomological Research* **67**: 501–522.
- Clarke, J. F. G, 1971. The Lepidoptera of Rapa Island. *Smithsonian Contributions to Zoology* (56): 1–282.
- Cho, S., A. Mitchell, C. Mitter, J. Regier, M. Matthews and R. Robertson, 2008. Molecular phylogenetics of heliothine moths (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae), with comments on the evolution of host range and pest status. *Systematic Entomology* **33**: 581–594.
- Dumas, P., J. Barbut, B. L. Ru, J. F. Silvain, A. L. Clamens, E. d'Alençon and G. J. Kergoat, 2015. Phylogenetic molecular species delimitations unravel potential new

- species in the pest genus *Spodoptera* Guenée, 1852 (Lepidoptera, Noctuidae). *PLoS ONE* **10**: e0122407.
- 江波戸俊弥・前波鉄也・関口武司・杉 繁郎・横山 紘, 1961. 東日本におけるタイワンキシタクチバの最近の記録. 蛾類通信 (24) : 89–90.
- Firake, D. M., R. Kumar, G. T. Behere, P. D. Firake, N. S. A. Thakur, V. K. Varma, N. A. Deshmukh and S. V. Ngachan, 2014. First report of *Tiracola plagiata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) attacking Dolichos bean, *Lablab purpureus* L. from Meghalaya, India. *Entomological News* **123**: 364–369.
- Fox, K. J., 1971. Migrant Lepidoptera in New Zealand 1970–1971. *New Zealand Entomologist* **5**: 59–62.
- Fu, X., H. Feng, Z. Liu and K. Wu, 2017. Trans–regional migration of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), in North–East Asia. *PLoS ONE* **12**: e0183582.
- Goergen, G., P. L. Kumar, S. B. Sankung, A. Togola and M. Tamò, 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae) , a new alien invasive pest in west and central Africa. *PLoS ONE* **11**: e0165632.
- Holloway, J. D., 1977. *The Lepidoptera of Norfolk Island their biogeography and ecology*. (*Series entomologica* **13**): 291 pp. W. Junk B. V. Publishers, The Hague.
- Holloway, J. D., 1979. *A survey of the Lepidoptera, biogeography and ecology of New Caledonia*. (*Series entomologica* **15**): 588 pp. W. Junk B. V. Publishers, London.
- Holloway, J. D., 1985. The moths of Borneo, Part 14. *Malayan Nature Journal* **38**: 157–317, 339 figs, 8 pls. The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.
- Holloway, J. D., 1989. The moths of Borneo, Part 12. *Malayan Nature Journal* **42**: 57–226, 404 figs, 8 pls. The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.
- Holloway, J. D., 2005. The moths of Borneo, Part 15 & 16: family Noctuidae, subfamily Catocalinae. *Malayan Nature Journal* **58**: 1–529. The Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.

- 井上大成, 2016. 様々な要因によるチョウの分布拡大. 井上大成・石井 実(編),  
チョウの分布拡大: 8–32. 北隆館, 東京.
- Johnson, S. J., 1987. Migration and life history strategy of the fall armyworm,  
*Spodoptera frugiperda* in the Western Hemisphere. *International Journal of  
Tropical Insect Science* **8**: 543–549.
- Kalshoven, L. G. E. and P. A. Laan, 1981. Revised and translated by P. A. van der Laan  
with cooperation of G. H. L. Rotschild, *Pests of crops in Indonesia*: 720 pp.  
Ichtar Baru-Van Hoeve, Indonesia.
- Kergoat, G. J., D. P. Prowell, B. P. L. Ru, A. Mitchell, P. Dumas, A. L. Clamens, F. L.  
Condamine and J. F. Silvain, 2012. Disentangling dispersal, vicariance and  
adaptive radiation patterns: A case study using armyworms in the pest genus  
*Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **65**:  
855–870.
- 桐谷圭治・田付貞洋, 2011. ニカメイガをモデルとする種の絶滅過程の研究.  
植物防疫 **65**: 280–286.
- 岸田泰則・柳田慶浩・清野昭夫, 2011. ヤガ科エグリバ亜科. 岸田泰則(編),  
日本産蛾類標準図鑑 2: 238–244. 学研教育出版, 東京.
- Kuroko, H. and A. Lewvanich, 1993. *Lepidopterous Pest of Tropical Fruit Trees in  
Thailand* : 132 pp., 55 pls. Japan International Cooperation Agency, Tokyo.
- 真鍋泰彦, 1997. 高知県でヘリボシキシタクチバを採集. 蛾類通信 (193) : 290.
- Meagher, R. L., J. Brambila and E. Hung, 2008. Monitoring for exotic *Spodoptera*  
species (Lepidoptera: Noctuidae) in Florida. *Florida Entomologist* **91**: 517–522.
- 内藤 篤・服部伊楚子・五十嵐良造, 1971. わが国のハスモンヨトウの分布と  
発生. 植物防疫 **25**: 475–479.
- Nagoshi R. N., J. Brambila and R. L. Meagher, 2011. Use of DNA barcodes to identify  
invasive armyworm *Spodoptera* species in Florida. *Journal of Insect Science* **11**:  
1–11.

- 那須義次・神保宇嗣, 2011. 害虫としての鱗翅類. 駒井古実・吉安 裕・那須義次・斉藤寿久 (編), 日本の鱗翅類: 512–520. 東海大学出版会, 神奈川県.
- 日本応用動物昆虫学会, 2006. 農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版: 387 pp. 日本植物防疫協会, 東京.
- Pogue, M. G., 2002. A world revision of the genus *Spodoptera* Guenée (Lepidoptera: Noctuidae). *Memoirs of the American Entomological Society* **43**: 1–202.
- Robinson, G. S., 1975. *Macrolepidoptera of Fiji and Rotuma. A taxonomic & Geographic study*: 362 pp. Clasesy Ltd., Faringdon.
- Robinson, G. S., P. R. Ackery, I. J. Kitching, G. W. Beccaloni and L. M. Hernández, 2001. *Host plants of the moth and butterfly caterpillars of the Oriental region*: 744 pp. Natural History Museum, London.
- 佐々木真一・阿部清文・山下元樹・井坂正大, 2015. 我が国の植物防疫における病害虫リスクアナリシス手法の紹介と実施例. 植物防疫所調査研究報告 **51**: 49–57.
- 白水 隆, 1939. ヤクシマキシタバの食餌植物と其の一未記録型. むし (福岡虫の会) **12**: 156.
- Shylesha, A. N., S. K. Jalali, A. Gupta, R. Varshney, T. Venkatesan, P. Shetty, R. Ojha, P. C. Ganiger, O. Navik, K. Subaharan, N. Bakthavatsalam and C. R. Ballal, 2018. Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies. *Journal of Biological Control* **32**: (doi: 10.18311/jbc/2018/21707).
- 杉 繁郎, 1969. カキに加害する日本未記録の *Hypocala* の一種, インドキシタクチバ (新称) の発見. 蛾類通信 (55) : 624–627.
- 氏家 武, 1966. リンゴ樹を加害するシャクガ科およびヤガ科の種類について (追加 II) . 北日本病害虫研究会報 (17) 85.
- 梅谷献二・岡田利承, 2003. 日本農業害虫大辞典: 1,203 pp. 全国農村教育協会, 東京.
- 鷺谷いづみ, 2007. 外来種の定着と侵略性の生態的要因. 日本水産学会誌 **73** :

1117–1120.

八瀬順也, 2005. 野菜におけるイラクサギンウワバの多発生. *植物防疫* **59**: 14–18.

吉松慎一, 1995. 1994年に西日本で多発生したオオタバコガとその加害作物.  
*植物防疫* **49**: 495–499.

吉松慎一, 2010. 日本周辺における長距離移動性鱗翅類の研究. *やどりが* (227):  
16–20.

吉松慎一・仲田幸樹, 2003. シイタケの害虫としてのムラサキアツバ (鱗翅目:  
ヤガ科). *昆虫ニューシリーズ* **6**: 101–102.

吉松慎一・上里卓己・指宿 浩・湯田達也, 2011. 日本で初めて害虫化したア  
フリカシロナヨトウとこれまでの成虫の採集記録. *蛾類通信* (260): 243–245.

Yunus, A. and T. H. Ho, 1980. List of economic pests, host plants, parasites and  
predators in West Malaysia (1920–1978). *Bulletin of the Malasian Department of  
Agriculture* (153): 1–538.



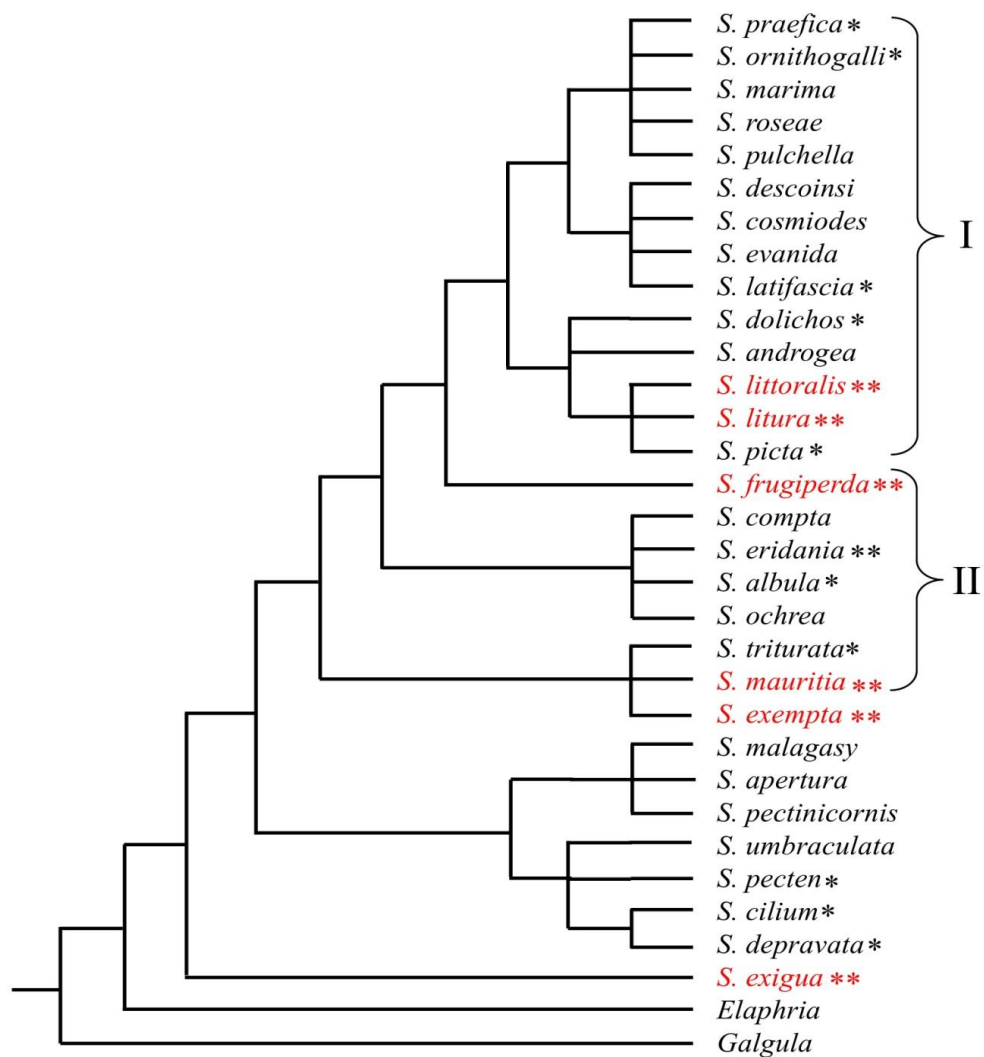


Fig. 1. Morphologically-based cladogram of the genus *Spodoptera*, modified version of Pogue (2002). I and II are already explained in the results and discussion of this chapter. Asterisks (\*) indicate the pest species (\* = occasional pest; \*\* = epidemic pest). Migrant species are written in the red characters.

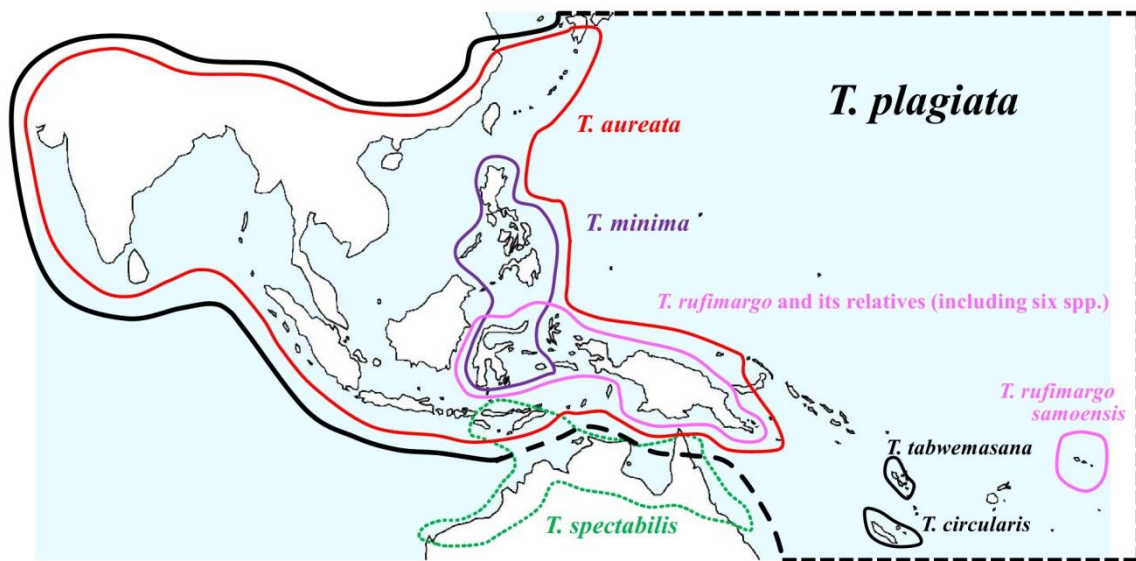


Fig. 2. Distributional records of *Tiracola* spp. in the world.

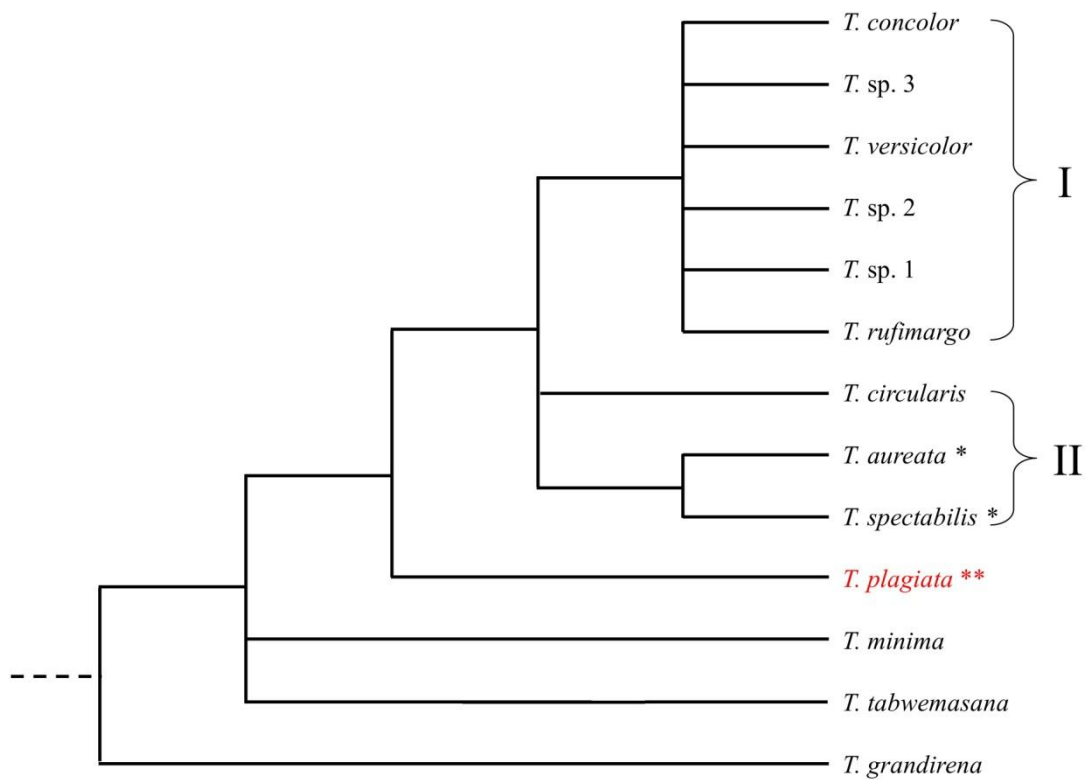


Fig. 3. Morphologically-based cladogram of the genus *Tiracola*. I and II are already explained in the results and discussion of this chapter. Asterisks (\*) indicate the pest species (\* = occasional pest; \*\* = epidemic pest). Migrant species is written in the red character.

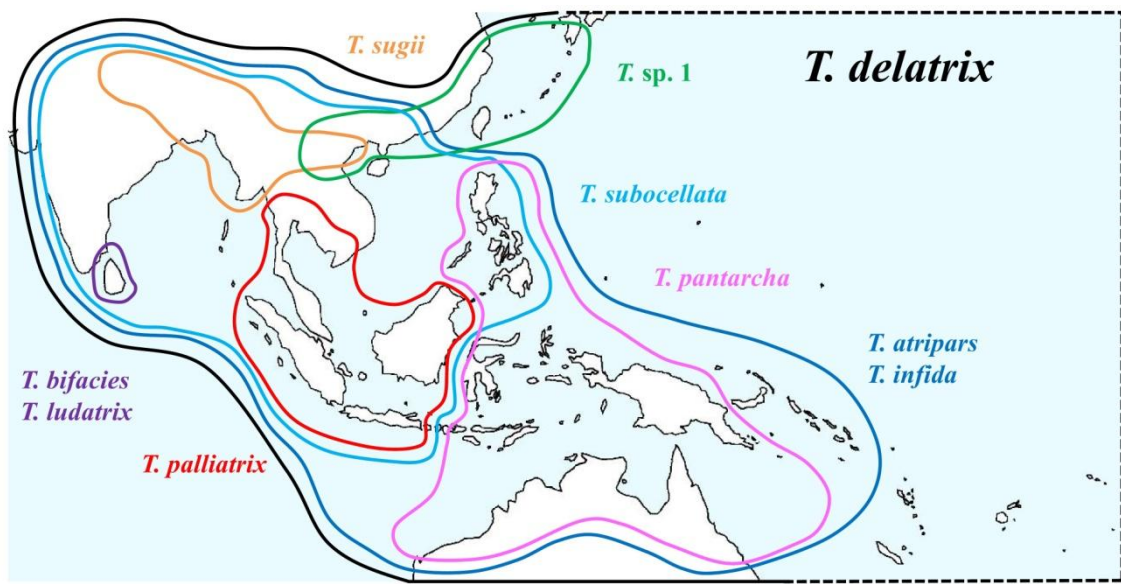


Fig. 4. Distributional records of *Targalla* spp. in the world.

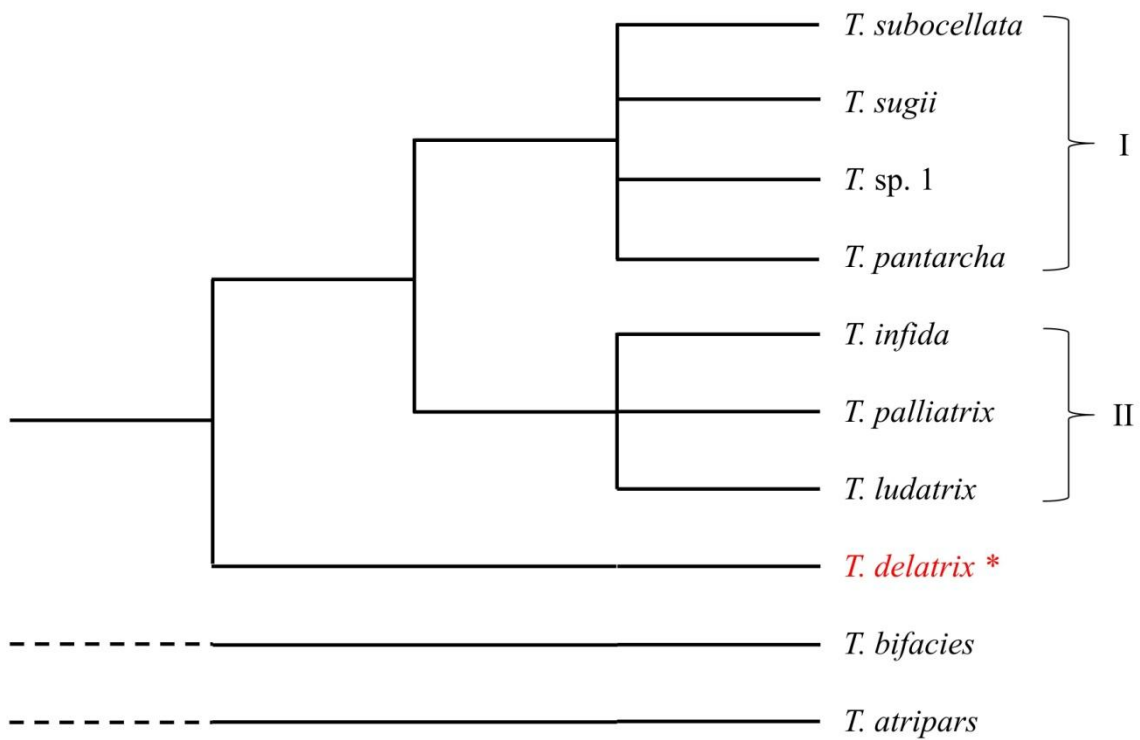


Fig. 5. Morphologically-based cladogram of the genus *Targalla*. I and II are already explained in the results and discussion. Asterisk (\*) indicates the pest species.

Migrant species is written in the red character.

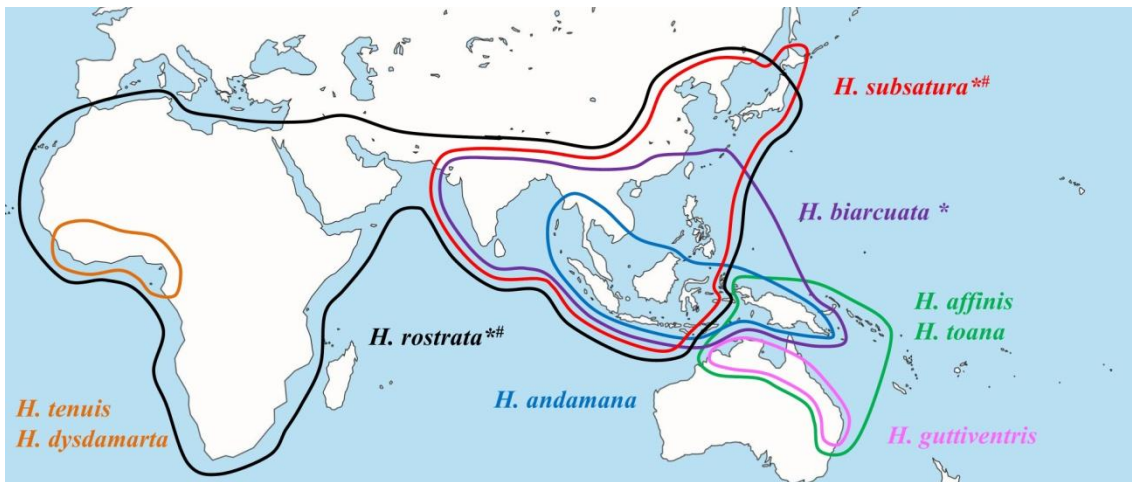


Fig. 6. Distributional records of *Hypocala rostrata* group and *H. andamana* group in the world. Asterisks (\*) indicate the pest species and sharps (#) show the migrant species.

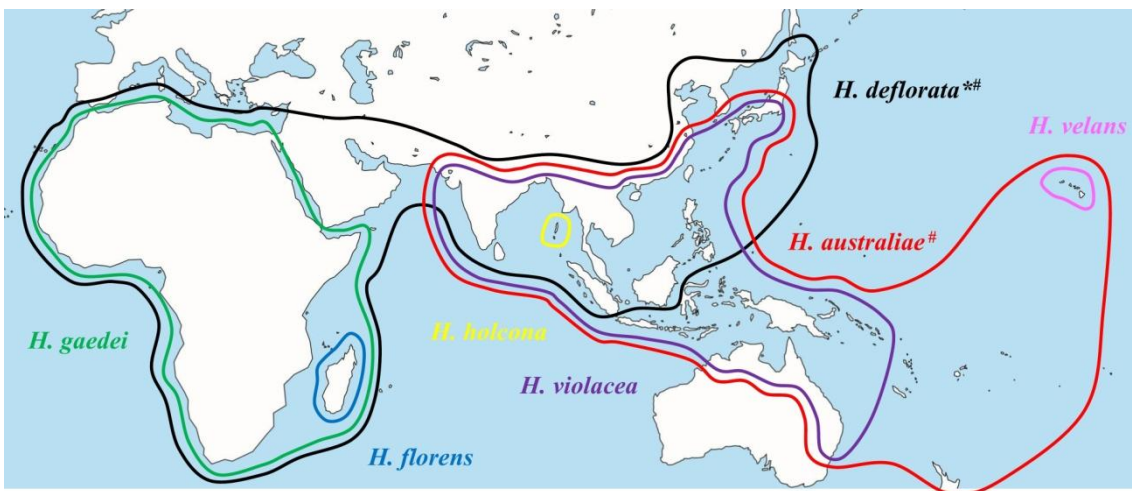


Fig. 7. Distributional records of *Hypocala deflorata* group in the world. Asterisks (\*) indicate the pest species and sharps (#) show the migrant species.

## 謝辞

多くのご助言・ご指導をいただいた農業・食品産業技術総合研究機構の吉松慎一博士，東京農業大学の岡島秀治名誉教授，小島弘昭教授，長島孝行教授，石川忠准教授に心より感謝申し上げますとともに，各調査や分子実験，共同研究，論文校閲等でご支援をいただいた以下の方々にこの場を借りてお礼申し上げます。

農業・食品産業技術総合研究機構の中谷至伸博士，馬場友希博士，安田耕司博士，山中武彦博士，吉武啓博士，井澤真知子氏，田中絵里氏，塚本麻緒氏，一般社団法人 国際環境研究協会の松本和馬博士，首都大学東京の大澤剛士准教授，大阪府立大学の平井規央准教授，小林茂樹博士，京都学園大学の若村定男特任教授，愛媛大学の小西和彦教授，九州大学の広渡俊哉教授，三田敏治助教，琉球大学の佐々木健博士，堤ひとみ氏，国立科学博物館の大和田守名誉研究員，神保宇嗣博士，飯田市美術博物館の四方圭一郎氏，北九州市立いのちのたび博物館の上田恭一郎博士，環境省屋久島世界遺産センターのスタッフの皆様，環境省奄美野生生物保護センターのスタッフの皆様，環境省やんばる野生生物保護センターのスタッフの皆様，山形県農業総合研究センターの菅原秀治氏，東京都農林総合研究センターの大林隆司博士，竹内浩二氏，鹿児島県農政部の指宿浩氏，嶽崎研氏，中村浩昭氏，西岡稔彦氏，松比良邦彦氏，山口卓宏氏，湯田達也氏，鹿児島県十島村役場のスタッフの皆様，沖縄県農林水産部の上里卓己氏，島谷真幸氏，自然環境研究センターの寺田剛博士，永野裕氏，辻井健太郎氏，日本蛾類学会の故杉繁郎氏，故櫻井精氏，佐藤力夫博士，中島秀雄博士，増井武彦氏，岸田泰則氏，枝恵太郎氏，ラオス在住の若原弘之氏，華南農業大学の Min Wang 教授，ベトナム国立自然史博物館の Hong Thai Pham 博士，アメリカ合衆国農務省の Maria Chamorrow 博士，ロンドン自然史博物館の Jeremy Holloway 博士，Alberto Zilli 博士，Martin Honey 氏，Geoff Martin 氏，Alessandro Giusti 氏，オックスフォード大学自然史博物館の James Hogan 氏，オーストラリア連邦科学産業研究機構の You Ning Su 氏。

なお本研究の一部には，日本学術振興会科学研究費助成事業（JP25292034, JP24405028, JP16J02810）の助成を受けて行われた成果が含まれている。

## Summary

The Noctuoidea comprises over 7,200 genera and nearly 70,000 species throughout the world including many economically important pests of various plants of forest and agriculture. The higher classification of the superfamily are not yet clear. Therefore, focused on five groups mentioned below which include agricultural pests, taxonomic study was carried out both in morphological and molecular aspects. Among many characteristics of species (*e.g.* host plants, distribution or taxonomic information) examined through the study, "migration of long-distance" and "widespread distribution" were estimated as important key factors to explain insect pest species. The thesis are divided into following five chapters.

Chapter 2–1: The genus *Spodoptera* Guenée (Noctuidae; Xyleninae) is mainly distributed from tropical to subtropical regions in the world, and it contains many pests of food crops, vegetables, forage crops and grasses. The African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) has been known from Africa, South East Asia, Australia to some Pacific islands as a migratory pest of crops or pasture. Although no damage by this pest had been reported from Japan before 2010, severe damage of forage crops and grasses by this species was recognized for the first time from Japan at the Nansei Islands in 2010, and at the same region it occurred in 2012 and 2013 also. Many individuals of *Spodoptera* spp. were lured by the pheromone trap for *S. exempta* and it was difficult to identify them superficially. Therefore, a key to distinguish all eight Japanese species of *Spodoptera* using external features including male genitalia was made and it was possible to distinguish six Japanese *Spodoptera* pest species using standard DNA barcoding. The comparison of haplotypes of individuals from Africa, Australia, Papua New Guinea and Japan revealed that they are divided into following, two different groups *i.e.*, the Asia-Oceanian population (including Japan) and the African population, and Japanese population was estimated to probably came from other Asia-Oceanian region.

Chapter 2–2: The genus *Tiracola* Moore (Noctuidae; Hadeninae) is mainly distributed in South-East Asian region. The banana fruit caterpillar, *T. plagiata* (Walker)

is the most widespread and highly polyphagous species in this genus which has been known as a notorious pest of Banana fruit: *Musa* spp., Cacao: *Theobroma cacao*, Para rubber tree: *Hevea* spp., Dolichos bean: *Lablab purpureus* Linnaeus, and so on. *T. rufimargo* Warren and its close relatives from Sulawesi and New Guinea Islands in Indonesia were taxonomically revised. It is difficult to distinguish the adults of two Japanese species, *T. plagiata* and *T. aureata* Holloway externally and their larvae had not been investigated sufficiently. Therefore, discrimination methods for two Japanese species, *T. plagiata* and *T. aureata* were developed using the adult and larval external features and standard DNA barcoding.

Chapter 2–3: The genus *Hypocala* Guenée is distributed from the subtropical and tropical Old World to the Australian region, with one species in the Neotropics. The host plants of most species in this genus are Ebenaceae and *H. deflorata deflorata* is known as a pest of the persimmon tree, *Diospyros kaki* Thunberg in Japan. It was revealed that *H. deflorata deflorata* known from African and Asian regions and *H. deflorata australiae* Butler stat. rev. mainly recorded from Australian region are not different subspecies but representing two distinct species, judging from their male and female genitalia, DNA barcode data and distributions. *H. australiae* Butler was recorded from Japan for the first time and this was also the first record of this species from Asia. This fact means that the distribution of *H. deflorata* and that of *H. australiae* are overlapping in Asia. Therefore, how to distinguish the two species, *H. deflorata* and *H. australiae* by the distinguishing features of morphology and DNA barcoding were shown.

Chapter 2–4: The genus *Targalla* Walker (Euteliidae; Euteliinae) mainly distributes from tropical to subtropical Indo-Australian region, and the *Eugenia* caterpillar, *T. delatrix* (Guenée) is known as a pest of Myrtaceae. The *Targalla* species from East and Southeast Asian countries such as China, Vietnam, Laos, Taiwan, Japan etc., especially focusing on *Targalla delatrix* species-group were taxonomically revised with the information of standard DNA barcoding.

Chapter 2–5: The genus *Earias* Butler (Nolidae; Chloephorinae) is widespread in

temperate to tropical Old World and Australian regions, and it includes several pests of Ericaceae, Malvaceae, Solanaceae, and so on. In Japan, the azalea rough bollworm, *E. roseifera* Butler is known as a pest of *Rhododendron* spp. The fungivory of the larvae of *E. roseifera*, a rare habit of Noctuoidea was reported and this is the first record of fungivory in the genus *Earias*. Although the taxonomic relationship between *E. roseifera* and *E. roseoviridis* Sugi has been uncertain, they were considered as two distinct species based on the DNA barcoding, larval morphologies and adult head characteristics (the coloration of the antennae and that of the scales near the eyes on the clypeus).

Chapter 3: Among many characteristics of species mentioned above studies (*e.g.* host plants, distribution and taxonomic information), "migration of long-distance" and "widespread distribution" were shared among the pest species of *Spodoptera*, *Tiracola* and *Targalla delatrix* species-group and these pest species have similar location of branch in the phylogenetic cladograms.

On the basis of the article 8.2 and 8.3 of the International Code of Zoological Nomenclature (1999), all nomenclatural acts in this thesis will be disclaimed.