

## キバチ類 3 種の資源利用様式と繁殖戦略

Resource utilization and reproductive strategy of three  
woodwasp species (Hymenoptera: Siricidae)

福田 秀志

Hideshi FUKUDA

## 目 次

第1章 序 論			
1-1. 食材性昆虫の消化共生系とキバチ類の材摂食機構	25	第6章 寄主木における共生菌の繁殖状況がキバチの次世代生産に与える影響	
1-2. 森林害虫としてのキバチ	26	6-1. 緒 言	44
1-3. 本研究の目的	26	6-2. 材料と方法	44
第2章 調査地と実験材料		6-2-1. 産卵時の丸太の状態による共生菌の繁殖状況の違い	
2-1. 試料木の採取場所	27	6-2-2. 共生菌の繁殖期間	
2-2. 試料木・供試虫と調査項目	29	6-2-3. 産卵時の丸太の状態がキバチの次世代の生育に与える影響	
第3章 キバチ類3種の生態		6-3. 結 果	45
3-1. 緒 言	29	6-3-1. 産卵時の丸太の状態による共生菌の繁殖状況の違い	
3-2. 材料と方法	30	6-3-2. 共生菌の繁殖期間	
3-2-1. キバチ類3種の生態		6-3-3. 産卵時の丸太の状態がキバチの次世代の生育に与える影響	
3-2-2. 加害木の採取		6-4. 考 察	47
3-2-3. 脱出成虫の形態的特徴および蔵卵数		第7章 天敵生物がキバチ個体群に及ぼす影響	
3-3. 結果と考察	30	7-1. 緒 言	47
3-3-1. 寄主木の樹種と脱出したキバチ種との関係		7-2. 材料と方法	48
3-3-2. キバチ成虫の脱出消長		7-2-1. ニトベキバチの寄生蜂	
3-3-3. 性比		7-2-2. ニホンキバチとオナガキバチの寄生蜂	
3-3-4. キバチ成虫の体サイズの特徴		7-2-3. キバチ類3種に寄生する線虫	
3-3-5. キバチ成虫の蔵卵数と卵サイズ		7-2-4. ニトベキバチで認められた昆虫寄生菌	
3-3-6. 生存日数		7-3. 結 果	50
第4章 キバチ類3種の次世代生産能力		7-3-1. ニトベキバチの寄生蜂	
4-1. 緒 言	34	7-3-2. ニホンキバチとオナガキバチの寄生蜂	
4-2. 材料と方法	34	7-3-3. キバチ類3種に寄生する線虫	
4-2-1. キバチ類3種の体サイズと蔵卵数との関係		7-3-4. ニトベキバチで認められた昆虫寄生菌	
4-2-2. 新鮮丸太への産卵試験		7-4. 考 察	54
4-3. 結 果	35	7-4-1. ニトベキバチの寄生蜂	
4-3-1. キバチ類3種の体サイズと蔵卵数との関係および産卵数と産卵率の推定		7-4-2. ニホンキバチとオナガキバチの寄生蜂	
4-3-2. 新鮮丸太におけるキバチ類3種の推定産卵数および推定産卵率		7-4-3. 線虫感染がキバチ個体群に及ぼす影響	
4-4. 考 察	36	7-4-4. ニトベキバチで認められた昆虫寄生菌	
4-4-1. 体サイズと次世代生産能力との関係		第8章 総合考察	
4-4-2. 新鮮丸太におけるキバチ類3種の産卵特性		8-1. キバチ類と <i>Amylostereum</i> 菌との共生関係および両者をめぐる生物間相互関係	57
第5章 キバチ類3種の産卵選好と寄主木の条件		8-1-1. キバチ類と <i>Amylostereum</i> 菌との共生関係	
5-1. 緒 言	36	8-1-2. キバチ類と <i>Amylostereum</i> 菌をめぐる生物間相互関係	
5-2. 材料と方法	37	8-2. キバチ類3種の繁殖戦略および大発生のメカニズム	58
5-2-1. ニトベキバチの産卵試験		8-2-1. キバチ類3種の繁殖戦略	
5-2-2. ニホンキバチの産卵試験		8-2-2. キバチ類の大発生機構	
5-2-3. オナガキバチの産卵試験		8-3. キバチ類3種の天敵生物	61
5-3. 結 果	38	8-3-1. キバチ個体群の密度変動に重要な天敵生物	
5-3-1. ニトベキバチの産卵選好		8-3-2. キバチ類3種の寄生蜂相および寄生率の比較	
5-3-2. ニホンキバチの産卵選好		8-4. スギ・ヒノキ林におけるキバチ類の防除への提言	61
5-3-3. オナガキバチの産卵選好		謝 辞	63
5-4. 考 察	42	引用文献	63
5-4-1. ニトベキバチの産卵選好		摘 要	65
5-4-2. ニホンキバチの産卵選好		Summary	67
5-4-3. オナガキバチの産卵選好		写 真	71

## 第1章 序論

## 1-1. 食材性昆虫の消化共生系とキバチ類の材摂食機構

樹木の材部を常食としている昆虫は食材性昆虫と呼ばれている。植物の生きた器官を常食とする植食性昆虫は系統的にも種数においても極めて多様であるのに対して、これら食材性昆虫が昆虫全体に占める割合は決して高いものではない。しかしながら、森林には比較的多くの食材性昆虫が存在しており、その多くは微生物を利用して木質組織、樹木に含まれるセルロースやリグニンなどの難分解物を分解して食物とする、いわゆる“消化共生系”を成立させている(松本 1992)。たとえば、下等シロアリや食材性のゴキブリは、彼らの後腸内で生育する原生動物の働きによりセルロースを消化している(Bignell 1977; Breznak 1982; Noirot and Noirot-Timothee 1969; Cruden and Mathelin 1980)。またアンプロシアビートルは、木材を直接摂食するのではなく、虫体内の特殊な器官を用いて他所より運搬してきた菌類を材内に接種して菌類を栽培し、それを摂食している(Batra 1966; Harting 1844; 梶村 1995)。キノコシロアリは木材を摂食するが、十分に消化できないためいったん糞として排出し、それを材料として菌園を作り、それを摂食している(Collins 1981; Wood 1976)。オオゴキブリ科の昆虫は、食物とともに取り込んだバクテリア類を消化管内で繁殖させ、それらが生産するセルラーゼを利用することが示唆されている(Scrivener and Slaytor 1994; Scrivener *et al.* 1989)。また、Martin and Martin (1978, 1979) や Martin (1979, 1984) は、数種の食材性昆虫が、セルロースに対する酵素活性を持つ菌を摂食時に獲得することによってセルロースを消化する能力を持つことを示唆した。

木材穿孔性昆虫の一群であるキバチ類(Hymenoptera: Siricidae)は、各種針葉樹・広葉樹を加害する原始的な食材性のハチである(Benson 1951; Bradley 1913; 竹内 1962)。キバチ類の多くは、担子菌類の一種である *Amylostereum* 属菌を体内に貯蔵しており、その菌を産卵時に mucus と呼ばれる粘着物質とともに材内に接種する。この菌の働きについては、これまでのところ正確には把握されていないが、寄主木の材組織をキバチ幼虫がただちに同化できる形に変化・転換させる働きがある(Stillwell 1966)とする説と、寄主木に含まれるセルロースやリグニンなどの難分解物を消化するための消化酵素をキバチ幼虫に提供している(Kukor and Martin 1983)とする説がある。また mucus は、共生菌の胞子の発芽、菌糸の伸長を促進する働きを持つものと考えられている(Coutts and Dolezal 1969; Talbot 1977)。孵化したキバチ幼虫は、このような働きを持つ菌を利用して材組織を摂食しながら成長し、羽化後はじめて材外に脱出するという特殊な生活様式を持っている(図 1-1)。また、この菌はキバチのメス成虫によって伝播される(Cartwright 1929; Clark 1933)。キバチのメス幼虫は材内での摂食過程で、腹部の不完全器官内に分節胞子として菌を獲得し(Parkin 1942; Stillwell 1966)、材内で羽化した時にこの胞子を産卵管の基部にある対の胞子貯蔵器官内に貯蔵される(写真 1-1a, b)(Fracke-Grosmann 1939; Stillwell 1966)。Stillwell (1966) は、人工的に胞子貯蔵器官内に菌の存在しないキバチメス成虫(コルリキバチ)を飼育し、それを寄主木に産卵させる実験を行った。器官内に菌を貯蔵しているキバチが高い割合で成虫に至ったのに対して、菌を貯蔵しないキバチは若齢幼虫期にすべて死亡した。このことから、共生菌を持つキバチは、菌の存在無しには正常な生育が出来ないものと考

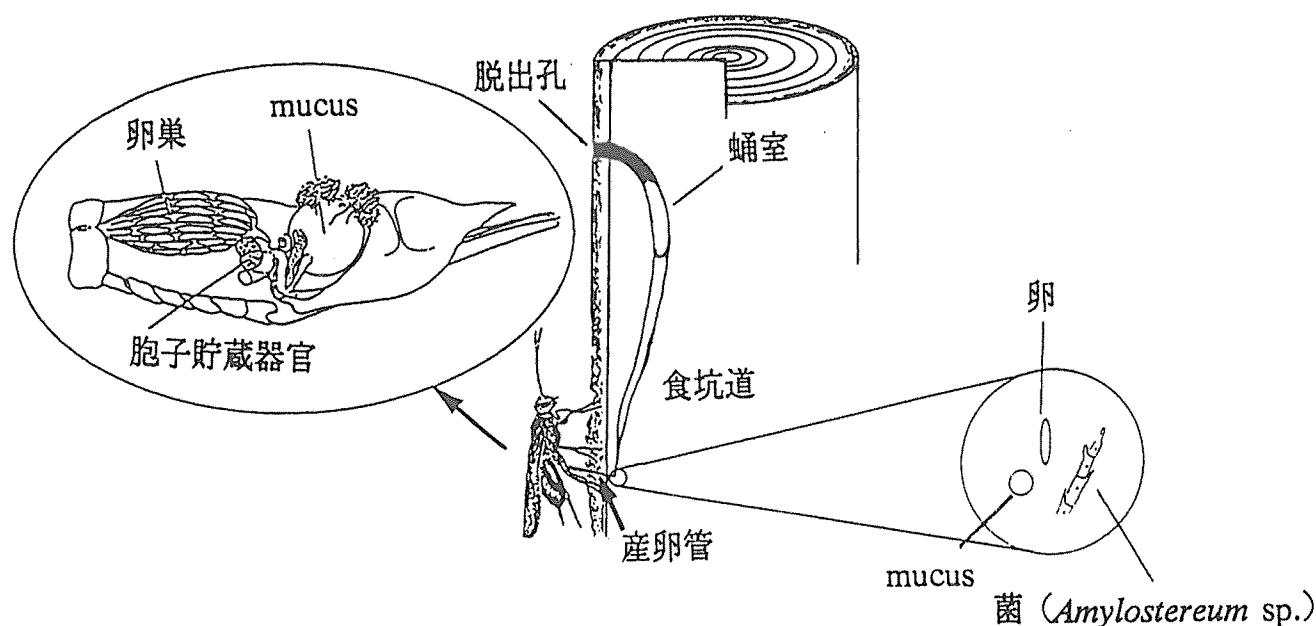


図 1-1. キバチの腹部の構造と繁殖様式

えられている。このように、キバチ類は材を食物資源として利用するために、菌との間で消化共生系を形成している食材性昆虫の一つである。

## 1-2. 森林害虫としてのキバチ

キバチによる樹木被害の多くは、産卵時の菌の接種によって引き起こされる材表面および木部における変色など木材の経済的価値の低下であり、キバチ類が一次的に樹木の枯損に関与する場合は少ないと考えられている(佐野 1992a; Schimitschek and Wienke 1968; Stillwell 1960; Wolf 1967)。キバチの加害後に樹木が枯死に至った場合でも、その加害はそれ以前の病気や様々な危害による影響をより進展させたものにすぎないと考えられている(Chrystal 1928)。すなわち、キバチは通常、他の昆虫や菌の加害(Basham and Belyea 1960; Bedding and Akhurst 1974)、火事やスモッグ(Cameron 1968)、物理的傷害(Madden 1971)などによって衰弱状態にある樹体に対し、二次的に加害する昆虫であると考えられる。

このようにキバチは二次性昆虫であると考えられていたが、1940年代にニュージーランドにおいて、キバチの一種であるノクチリオキバチ(*Sirex noctilio* Fabricius)が、明らかに健全なラジアータマツを加害し枯死させた例が報告された(Rawlins 1948)。ノクチリオキバチは、ヨーロッパなどでは大面積の樹木枯死と直接的に関係していないといわれている(Madden 1988)。それに対し、ニュージーランドさらにオーストラリアにおいては、大量の樹木枯死を引き起こしたことが知られている(Gilbert and Miller 1952; Rawlins and Wilson 1949)。歴史的に見ると、ノクチリオキバチは、そのような激甚な樹木枯死を引き起こすわずか50年ほど前の1900年頃にヨーロッパからニュージーランドに侵入し、その後定着したもので、1946年から1954年の間にラジアータマツ造林地のうち約30%を枯死させた(Rawlins 1955)。これに続きタスマニアでは、1952年から1958年までに23~28年生ラジアータマツの約40%を枯死させた(Madden 1975)。その後1960年代には、オーストラリア大陸本土においても、ノクチリオキバチによる大量枯死が発生した(Neumann and Minko 1981)。このような激甚な被害に対して、オーストラリアでは連邦政府科学産業機構(CSIRO)を中心に、キバチについて精力的な研究が行われ、後述するキバチの防除対策が確立された。

一方わが国においては、近年までキバチが主要害虫として認識されてこなかったことから、これに関する知見はきわめて乏しく、現在でも一部の種を除いては基本的な生態特性すら明らかにされていない。日本におけるキバチ研究は、1971年にCSIROの研究者が日本におけるキバチの天敵調査を行った際、協力者の金光がそれらの結果の一部を報告した例が最初といってよいだろう。金光(1978)は、北海道から九州まで9種の針葉樹を調査し、日本の針葉樹に加害するキバチは主として5種存在することを明らかに

するとともに、それらの寄生蜂についても記載した。しかしこの研究では、キバチ成虫の脱出時期、性比、主要選好樹種などについては明らかにされているものの、キバチや寄生蜂の詳しい生態については、ほとんど調べられていない。また小林ら(1978)は、日本産キバチの一種であるニトベキバチ(*Sirex nitobei* Matsumura)のマツ類への病原性を評価しようと試みたが、明瞭な結果は得られなかった。このニトベキバチは、ノクチリオキバチときわめて生態が類似しており、本種の加害によるマツ類に対する影響については大いに関心が持たれていた。しかしながら、1960年代後半から70年代にかけて、日本におけるマツ枯れの主要な原因が、マツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウによるマツ材線虫病であることが明らかにされ(徳重・清原 1969; 森本・岩崎 1972)、その後マツ枯れの原因としてのキバチについての研究はほとんど行われなくなった。

ところが、1980年代に入り、それまでもスギ、ヒノキの伐採時に木口面にしばしば認められた“星形”の変色(写真1-2)が、キバチの加害によるものであることが明らかになると(西口ら 1981; 柴田 1984)、キバチの存在がにわかに注目を集めるようになってきた。近年とくに、四国や南紀地方などにおいてこのような変色被害が顕在化しはじめている(奥田 1989a; 佐野 1992a)。これは、林業経営の悪化や林業労働者の不足により適切な間伐が行われず、1) 過密な林分の増加によって被圧木が増加したこと、2) 枯損木や台風による風倒枯死木の多くが未処理のまま放置されたこと、3) 小径木の有効利用の立ち後れから間伐木が林内に放置されたこと(写真1-3)などと深く関係しているものと考えられる。すなわち、この変色害はそうした枯死木や放置間伐木を繁殖源としてニホンキバチ(*Urocerus japonicus* Smith)などのキバチが大量に発生し、本来キバチ幼虫の生育に適さない周囲の生立木にまで高頻度に加害したことが主たる原因と考えられている(佐野 1992a)。しかしながら、このようなキバチの産卵や大発生のメカニズムについても、依然として不明な部分が数多く残されている。

## 1-3. 本研究の目的

このように、キバチ類は近年日本においても森林害虫として注目を集めるようになってきたが、その生態的特性については、スギ、ヒノキの変色に最も関与していると考えられているニホンキバチに関して、若干の知見が得られているにすぎない(奥田 1989a; 佐野 1992a)。本研究は、キバチ類の生態的特性の中で、とくに彼らの資源利用様式と繁殖戦略を、天敵生物との関わりも含めて比較生態学的な観点から明らかにすることを目的として行われた。すなわち、中部地方の愛知県および三重県において、4種の針葉樹、アカマツ(*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.)、スギ(*Cryptomeria japonica* D. Don)、ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc.)、モミ(*Abies firma* Sieb. et Zucc.)に寄生するキバチ類3種、ニトベキバチ、ニホンキバチ、



オナガキバチ (*Xeris spectrum* Linné) について、その生活史や産卵機構などの生態特性、菌類との共生関係、さらにはそれらを取りまく生物間相互関係を中心に調査を行い、とくに以下の点に関する新しい知見を得ようとした。

- 1) キバチ類3種の発生消長、体サイズ、性比、生存日数、産卵数および卵サイズなどの生態特性 (第3, 4章)。
- 2) キバチ類3種における次世代生産能力と体サイズとの関係、および寄主木の条件がそれぞれの産卵選好に及ぼす影響 (第4, 5章)。
- 3) キバチ類の共生菌の材内における繁殖状況および産卵時における寄主木の条件が次世代の生育に及ぼす影響 (第6章)。
- 4) 寄生蜂や線虫などの天敵生物がキバチ個体群に及ぼす影響 (第7章)。

さらに本論文では、本研究で得られた知見とこれまでに得られている知見にもとづいて、近年問題が顕在化しているスギ、ヒノキ林におけるキバチ類の防除のための提言を行った。

## 第2章 調査地と実験材料

### 2-1. 試料木の採取場所

本研究に用いた試料木は、愛知県内と三重県内の計6カ所から採取した (図2-1)。愛知県内では、名古屋大学農学部附属演習林 (愛知県北設楽郡稲武町: 北緯 35° 11', 東経 137° 33', 標高約 1000 m, 年平均気温約 8°C, 年間降水量約 2000 mm: 稲武プロット)、東京大学農学部附属愛知演習林 (愛知県瀬戸市: 北緯 35° 12', 東経 137° 10', 標高約 300 m,

年平均気温約 13°C, 年間降水量約 1600 mm: 瀬戸プロット)、名古屋大学東山キャンパス構内 (愛知県名古屋市: 北緯 35° 10', 東経 136° 58', 標高約 50 m, 年平均気温約 15°C, 年間降水量約 1500 mm: 名古屋プロット) の3カ所において試料木を採取した。三重県内では、三重県尾鷲市内人工林 (三重県尾鷲市口窄: 北緯 34° 4', 東経 136° 12', 標高約 300 m, 年平均気温約 15°C, 年間降水量約 4000 mm: 尾鷲プロット)、三重県海山町内人工林 (三重県北牟婁郡海山町: 北緯 35° 5', 東経 136° 13', 標高約 100 m, 年間平均気温約 16°C, 年間降水量約 3800 mm: 海山プロット)、三重県林業技術センター実習林 (三重県一志郡白山町: 北緯 34° 37', 東経 136° 21', 標高約 200 m, 年平均気温約 14°C, 年間降水量約 1500 mm: 白山プロット) の3カ所において試料木を採取した。

キバチ加害木の採取時期、状態、採取本数、キバチの種類などについては、表2-1にまとめた。表2-1の(a)は野外でキバチに加害された立枯木、間伐木で、(b)は野外でキバチが産卵するように生立木を伐倒した伐倒放置木で、(c)は、実験室内でキバチを強制産卵させた強制産卵木である。

稲武プロットは、アカマツ、モミを中心とする二次林とスギ、ヒノキ人工林の2つの林分、瀬戸プロットは、アカマツ、クロマツの人工林、名古屋プロットは、アベマキ、コナラ、アカマツを中心とする二次林であった。また、尾鷲プロット、海山プロットはスギ、ヒノキの人工林であり、試料木を採取する前年の6月から8月にかけて間伐が行われた林分であった。また白山プロットもスギ・ヒノキ人工林であったが、ここ数年間伐は行われていない林分であった。

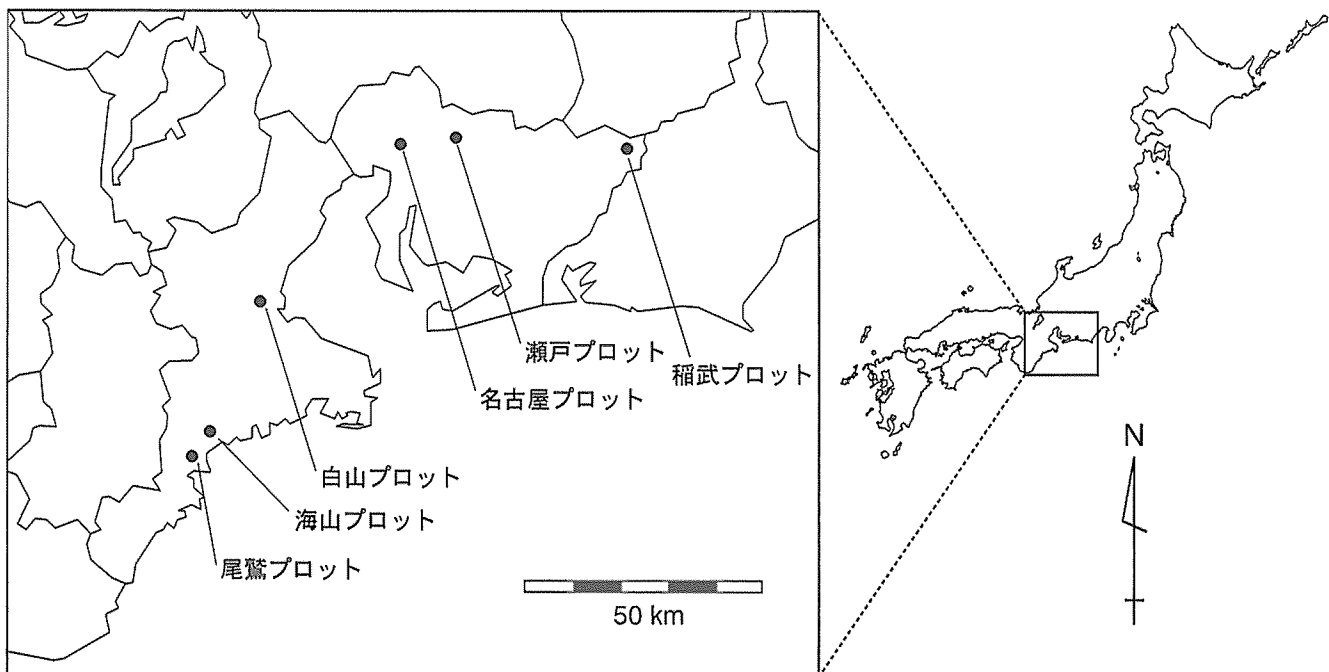


図2-1. 試料木の採取地

表 2-1. 本研究における試料木と供試虫

## (a) 立枯木, 間伐木

樹木番号	樹種	樹高(m)	状態	採集地	間伐時期	採取時期	丸太本数	丸太コード	脱出成虫	脱出個体群コード
1	P	14	S	稲武	—	1991.7	7	稲武-91P	ニトベ	稲武-91P
2	P	18	S	瀬戸	—	1992.8	10	瀬戸-92P	ニトベ	瀬戸-92P
3	P	17	S	瀬戸	—	1993.7	12	瀬戸-93P	ニトベ	瀬戸-93P
4	P	8	S	名古屋	—	1993.5	4	名古屋-93P	ニトベ	名古屋-93P
5	A	17	S	稲武	—	1991.7	4	稲武-91A	ニトベ オナガ オナガ	稲武-91A 稲武-91A-1 稲武-91A-2
6	S	15	F	海山	1990.6	1991.6	12	海山-91S	ニホン	海山-91S
7	S	15	F	海山	1991.7	1992.6	10	海山-92S	ニホン	海山-92S
8	S	12	F	稲武	1992.7	1993.6	8	稲武-93S	ニホン オナガ	稲武-93S 稲武-93S
9	S	17	F	尾鷲	1992.8	1993.6	12	尾鷲-93S	ニホン オナガ オナガ	尾鷲-93S 尾鷲-93S-1 尾鷲-93S-2
10	H	14	F	尾鷲	1994.7	1995.5	5	尾鷲-95H	ニホン	尾鷲-95H

## (b) 伐倒放置木

グループ	樹種	樹高(m)	調査地	本数	伐倒時期	採取時期	丸太本数	丸太コード	脱出成虫	脱出個体群コード
1	P	13~16	瀬戸	3	1994.9~ 10	1995. 9	27	瀬戸-95P	ニトベ	瀬戸-95P
2	S H	15~17 16~17	白山	2 2	1994. 5	1995. 4	26 26	白山 -95SH5	ニホン	白山 -95SH5
3	S H	13~16 13~14	白山	4 4	1994. 7	1995. 4	32 32	白山 -95SH7	ニホン	白山 -95SH7
4	S H	11~12 13~14	白山	2 2	1994. 9	1995. 4	14 18	白山 -95SH9	ニホン	白山 -95SH9
5	S H	12~13 13~14	白山	2 2	1994.11	1996. 4	17 19	白山 -95SH11	—	—

## (c) 強制産卵木

グループ	産卵成虫種	親世代個体群コード	産卵樹種	丸太本数	脱出成虫個体群コード
1	ニトベ	名古屋-93P	P	9	名古屋-94P

注) 樹種: P, アカマツ; A, モミ; S, スギ; H, ヒノキ

状態: S, 立枯れ; F, 間伐木

脱出成虫: ニトベ, ニトベキバチ; ニホン, ニホンキバチ; オナガ, オナガキバチ

## 2-2. 試料木・供試虫と調査項目

キバチ加害木は、採取地で1 m 丸太に玉切りして、名古屋大学構内に持ち帰り、採取地および採取時期ごとに分けて野外のステンレス製網室 (100×100×140 cm, 140×140×200 cm) 内に保管した。網室内で脱出したキバチ類は毎日採集し、供試虫とした。それぞれの試料木から脱出したキバチ個体群を、表 2-1 に示す。また、産卵試験に用いた餌木については稲武プロットおよび瀬戸プロットにおいて採取した。それらについては採取地で生立木を1 m 丸太に玉切りし、木口面からの乾燥を防ぐために両端にシリコンペーストを塗布した後、産卵試験に供試するまでの間網室内で保管した。

また、本研究で行われた調査項目と調査年度を、表 2-2 にまとめた。供試木および供試虫の処理方法などは調査・実験ごとに異なるため、これらについてはそれぞれの章において述べる。なお、本研究における統計解析については、SPSS コンピュータープログラムを用いて行った (SPSS 1993)。

## 第3章 キバチ類3種の生態

### 3-1. 緒言

キバチ科 (Siricidae) に属するハチは、世界で現存種が9 属約 90 種、化石種として6 属約 10 種が知られており、現存種は針葉樹を加害するキバチ亜科 (Siricinae) と広葉

樹を加害するヒラアシキバチ亜科 (Tremecinae) の2 つに分けられる (Smith 1978)。キバチ類の分布は北半球が主で、北アメリカ、ユーラシア、北アフリカおよび日本に生息しているが (Benson 1951; Bradley 1913; Maa 1949; Middlelkauff 1965; Sonan 1938; Stroganova 1968; 竹内 1962)、現在ではオーストラリア、ニュージーランド、タスマニアにもヨーロッパからの侵入種であるノクチリオキバチが定着し (Madden 1988; Talbot 1978)、近年では、南アフリカへの侵入も報告されている (Tribe 1995)。日本では、6 属 14 種が記録されているが、輸入材からもよく発見され、これまで外来種 9 種が記録されている (Yamasaki 1966)。

本研究で扱う針葉樹を加害するキバチ亜科には、日本では4 属 7 種が記載されているが (竹内 1962)、その中でニホンキバチ (*Urocerus japonicus* Smith)、ヒゲジロキバチ (*Urocerus untennatus* Marlatt)、ニトベキバチ (*Sirex nitobei* Matsumura)、コルリキバチ (*Sirex juvencus* Linne)、オナガキバチ (*Xeris spectrum* Linné) の3 属 5 種が主要なものとされている (金光 1978)。しかし最近では、コルリキバチと同定されていたものはニトベキバチの誤同定であると考えられており (富樫 私信)、これら5 種のキバチは3 属 4 種にまとめられるかもしれない。

金光 (1978) は、これら5 種のキバチの寄主木、脱出時期や性比、産卵孔の形状などについて記録した。また、ニホンキバチについては、脱出消長、体サイズ、生存日数、

表 2-2. 本研究で行われた調査項目一覧

調査項目	調査を行った年 (○印)						関連する章
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	
[キバチの生態]							
寄主木	○	○	○	○	○		第3章
脱出消長	○	○	○	○	○		第3章
性比	○	○	○	○	○		第3章
体サイズ	○	○	○	○	○		第3章
産卵数	○	○	○				第3, 4章
生存日数	○	○	○	○	○		第3章
[キバチの産卵試験]							
ニトベキバチ	○	○	○				第4, 5章
ニホンキバチ				○			第4, 5章
オナガキバチ	○	○	○				第4, 5章
[キバチの生存率]							
ニトベキバチ			○	○			第6章
ニホンキバチ				○	○	○	第6章
[共生菌の分離試験]							
繁殖の可否					○	○	第6章
繁殖期間					○	○	第6章
[天敵]							
寄生蜂		○	○	○			第7章
寄生線虫			○	○	○		第7章
昆虫病原菌			○				第7章

蔵卵数についてこれまでに若干の知見がある(奥田 1989a; 佐野 1992a, b)。しかしながら、他のキバチの生態についてはほとんど明らかにされておらず、ニホンキバチ以外のキバチ種の脱出消長、性比、体サイズ、蔵卵数を複数年にわたって詳細に調査した例はこれまでにみあたらない。本章では、アカマツ、スギ、モミ、ヒノキの各種キバチ加害木から脱出したキバチ類について、体サイズ、脱出消長、蔵卵数、卵サイズ、生存日数など基本的な生態特性を調査した結果を述べる。

### 3-2. 材料と方法

#### 3-2-1. キバチ類 3 種の生態

**ニトベキバチ** ニトベキバチ(写真 3-1)は、おもにアカマツ、クロマツなどのマツ類に加害し、少数のものはスギにも加害する(金光 1978, 1994)。メス成虫は、樹皮上の 1 点から 1~3 方向へ産卵管を刺す性質があり、材表面には 1~3 個の直径 0.3 mm ほどの傷穴が残る(写真 3-2)。ニトベキバチは、通常 1 孔に 1 個の卵を産むが、最初に作られる 1 番深い孔にだけは産卵しない。しかし、すべての孔には共生菌胞子とともに mucus と呼ばれる粘着物質(写真 1-1a)が接種される(金光 1978)。ニトベキバチの共生菌は *Amylostereum areolatum* Boidin であることが知られている(写真 3-3a)(寺下 1970)。また、粘着物質 mucus の構成成分は、糖類、糖蛋白質(共有結合した糖鎖をもつ蛋白質)からなり(佐野 未発表)、共生菌の胞子の発芽、菌糸の伸長を促進する働きを持つものと考えられている(Coutts and Dolezal 1969; Talbot 1977)。

孵化した幼虫は、はじめのうちは樹皮に近いごく浅い材の部分を食べ進み、しばらくすると、しだいに材内深くに穿孔する。坑道(写真 3-4)の総延長は 70~100 mm で、老熟幼虫の樹皮表面からの穿孔深度は平均 20~30 mm 程度である。また、1 世代の期間は通常 1 年である(金光 1978)。  
**ニホンキバチ** ニホンキバチ(写真 3-5)は、おもにスギ、ヒノキに加害するが、少数のものは、マツ類やウラジロモミにも加害する(金光 1978; 矢野 1917)。ニホンキバチもニトベキバチ同様に材内に産卵管を挿入して産卵するが、ニトベキバチとは異なり樹皮上の 1 点から 1 方向へ産卵管を刺す。また、1 個の産卵孔には通常 2~3 卵が産み込まれる(金光 1978; 奥田 1989a, 1994)。産卵時には、ニトベキバチと同様に菌と mucus も同時に接種される。ニホンキバチの共生菌は *Amylostereum chailletii* Boidin (写真 3-3b) である(金光 1978; 佐野ら 1995)。材内で孵化した幼虫は 10 齢を経過後、蛹を経て脱出する。坑道長は平均 80 mm で、樹皮表面からの穿孔深度は平均 23 mm である(奥田 1989a, 1994)。ニホンキバチも 1 年 1 化の生活史をとる(奥田 1989a, 1994; 佐野 1992a)。

**オナガキバチ** オナガキバチ(写真 3-6)は、他のキバチに比べて加害樹種の範囲が広く、スギ、ヒノキ、サワラ、アカマツ、クロマツ、モミ、ウラジロモミ、トドマツ、エゾマツ、アカエゾマツ、トウヒなどである(金光 1978)。産卵

孔の形状はニホンキバチと類似しているが、やや細くゆるやかにカーブしており(奥田 1989b)、なかには分岐する場合もある(金光 1978)。1 産卵孔には 2~3 卵が産下される(奥田 1989b)。しかし、オナガキバチは菌を体内に保持しておらず、産卵時には mucus (写真 1-1c) のみが接種される(Morgan 1968; 金光 1978)。オナガキバチの 1 世代の期間は、1 年のものと 2 年のものが存在する(金光 1978; 奥田 1989b)。

#### 3-2-2. 加害木の採取

キバチ類の加害樹種の再確認と脱出成虫の生態を調査するために、4 樹種(アカマツ、モミ、スギ、ヒノキ)のキバチ加害木を次のように採取した。

**アカマツ** 稲武プロットにおいて、1991 年の 7 月に 1 本のアカマツから 7 本の丸太(稲武-91 P 丸太)を採取した。また、瀬戸プロットにおいて、1992 年の 8 月と 1993 年の 7 月に、それぞれ 1 本のアカマツ枯死木からそれぞれ 10 本と 12 本の丸太(瀬戸-92 P および瀬戸-93 P 丸太)を採取した。さらに、名古屋プロットでは 1 本のアカマツ枯死木から 4 本の丸太(名古屋-93 P 丸太)を採取した(表 2-1a)。  
**モミ** 稲武プロットにおいて、1991 年の 7 月に 1 本のモミ枯死木から 4 本の丸太を採取した(表 2-1a)。このモミ枯死木は、1990 年春に環状剥皮処理をしたものであった。

**スギ** 海山プロットにおいて、1991 年 6 月と 1992 年 6 月に、林内に放置されたスギの切り捨て間伐木 1 本ずつから、それぞれ 12 本と 10 本の丸太(海山-91 S および海山-92 S 丸太)を採取した。稲武プロットと尾鷲プロットにおいても 1993 年 6 月に、それぞれ 1 本のスギの切り捨て間伐木から、それぞれ 8 本、12 本の丸太(稲武-93 S および尾鷲-93 S 丸太)を採取した。すべての間伐木は、採取年の前年の 6~8 月に伐倒されたものであった(表 2-1a)。

**ヒノキ** 尾鷲プロットにおいて、1994 年 7 月に伐倒され林内に放置されていた 1 本のヒノキの切り捨て間伐木から、1995 年 5 月に 5 本の丸太(尾鷲-95 H 丸太)を採取した(表 2-1a)。

#### 3-2-3. 脱出成虫の形態的特徴および蔵卵数

網室内で脱出したキバチ成虫(表 2-1a)を 2 年間にわたって毎日採集し、生重をマイクロバランスを用いて計測したのち、直径 15 cm、高さ 20 cm のガラスビン内で 5% のショ糖水を給餌して飼育した。死亡直後、体サイズとして、頭幅、体長、産卵管長(メス成虫)を測定した。さらに、メス成虫の一部の個体については、実体顕微鏡下で解剖しながら、蔵卵数を計数し、マイクロメーターを用いて卵サイズを計測した。なお、キバチは脱出時にすべての卵が成熟しており、卵吸収は認められなかった。

### 3-3. 結果と考察

#### 3-3-1. 寄主木の樹種と脱出したキバチ種との関係

本研究では、各種供試木からニトベキバチ、ニホンキバ

チ, オナガキバチの合計 3 属 3 種のキバチ成虫が脱出した。すなわち, アカマツからはニトベキバチのみが, モミからはニトベキバチとオナガキバチが脱出した。また, スギからはニホンキバチとオナガキバチが脱出し, 一方ヒノキからはニホンキバチのみが脱出した。金光 (1978) は, いずれも少数例ではあるがニホンキバチがアカマツから, またニトベキバチがスギからも脱出することを報告したが, 今回の調査ではこのような例は認められなかった。また, モミから脱出する種類は主としてコルリキバチとオナガキバチであるとされており (金光 1978), ニトベキバチが脱出した記録はなく, 今回がはじめての事例である。しかし, 前述のとおり日本産コルリキバチはニトベキバチの誤同定である可能性が高いことから, これまでコルリキバチと同定された種もニトベキバチであったかもしれない。また, スギからは, ヒゲジロキバチも脱出することが報告されているが, 本研究の供試木からは, 全く脱出しなかった。今回対象とした供試木のほかに予備的に採取したスギのキバチ加害木からは, ごく少数のヒゲジロキバチが脱出したが, 本研究の各調査地域においては, 本種の発生密度は低いものと推察された。また, 今回対象としたヒノキ試料木からオナガキバチは脱出しなかったが, 予備的に採取したヒノキのキバチ加害木の中には, 多数のオナガキバチが脱出したものもあった。これまでの知見および本研究の結果をあわせて, 中部地方における寄主木樹種とキバチ種との関係を表 3-1 に整理した。

### 3-3-2. キバチ成虫の脱出消長

**ニトベキバチ** ニトベキバチ成虫は, 8 月中旬から 11 月上旬にかけて脱出した (図 3-1)。稲武-91 A 個体群は, 大部分の個体が 8 月下旬までに発生し, 稲武-91 P 個体群は, 9 月に発生が集中した。名古屋-93 P 個体群は, 9 月下旬から 10 月上旬にかけて発生ピークが認められた。一方, 瀬戸-92 P および瀬戸-93 P 個体群では明瞭な発生ピークは認められず, 9 月上旬から 10 月下旬ないし 11 月上旬にかけて少数の個体が断続的に発生した (図 3-1)。これらの結果から, ニトベキバチの発生パターンは地域ごとと年ごとに異なり, ニトベキバチ個体群全体としての発生ピークも明瞭ではないと思われる。しかし, 全体的にみて 9 月上旬から 10 月中

旬が, ニトベキバチの発生割合が比較的高い時期であると考えられた。

**ニホンキバチ** ニホンキバチ成虫は, 6 月下旬から 10 月上旬にかけて脱出した (図 3-2)。海山-91 S 個体群は, 7 月上旬から中旬にかけて発生数が多く, 6 月下旬から 10 月上旬まで長期間にわたって発生した。また, 尾鷲-93 S 個体群は, 8 月中旬から 9 月上旬にかけて発生数が多く, 7 月中旬から 9 月下旬にかけて発生した。一方, 発生数が海山-91

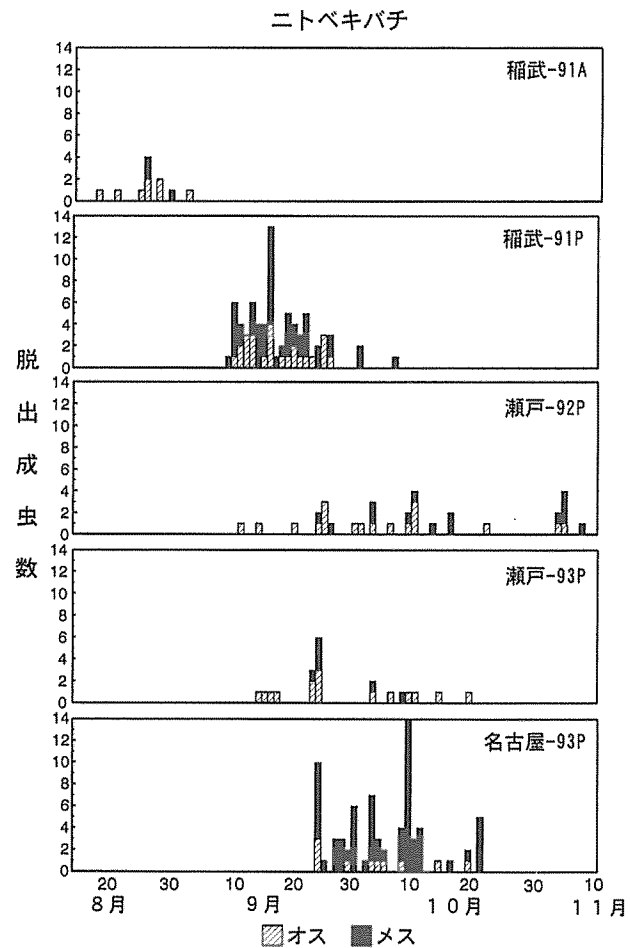


図 3-1. 1 本の加害木から脱出したニトベキバチの脱出消長  
個体群コードについては表 2-1 参照

表 3-1. 中部地方におけるキバチ種と寄主木樹種との関係  
(本調査結果および金光 (1978) より)

	アカマツ	クロマツ	モミ	スギ	ヒノキ
ニトベキバチ	◎	○	○	△	×
ニホンキバチ	△	△	△	◎	◎
オナガキバチ	○	○	◎	◎	◎
ヒゲジロキバチ	×	×	×	△	×

注) ◎: 寄主木として非常によく利用される, ○: よく利用される

△: 若干利用される, ×: ほとんど利用されない

Sや尾鷲-93S個体群に比べて少なかった海山-92S、稲武-93Sおよび尾鷲-95H個体群は、7月中旬から下旬にかけての短期間に発生が集中した(図3-2)。このように、ニホンキバチも発生パターンは地域ごと年ごとに大きく異なっていたが、前年の6月に伐倒された丸太(海山-91S丸太)においては翌年の7月前半に、前年の7月に伐倒されたもの(海山-92S、稲武-93S、尾鷲-95H丸太)においては翌年の7月中旬に、前年の8月に伐倒されたもの(尾鷲-93S丸太)においては翌年の8月中旬に発生のピークが認められたことから、前年の伐倒時期、すなわち前年の加害時期が、翌年の脱出時期を左右していることが強く示唆された。また、ニホンキバチの個体群全体としての発生数は、7月上旬から9月中旬の比較的長期間にわたって高い値を示すものと考えられた。

**オナガキバチ** オナガキバチは、ニトベキバチおよびニホンキバチと大きく異なる発生パターンを示した。ニトベキバチおよびニホンキバチは加害されて2年目の丸太からは全く成虫が発生しなかったが、オナガキバチでは2年目の丸太からも多数の成虫が発生した。オナガキバチ成虫は、1年目には8月上旬から9月中旬、2年目には、4月下旬

から6月下旬にかけて発生した(図3-3)。稲武-91A-1個体群および尾鷲-93S-1個体群は1年目の丸太から、稲武-91A-2個体群および尾鷲-93S-2個体群は2年目の丸太から同時期に発生したが、1年目に脱出した個体数と2年目に脱出した個体数との割合は、両地域で大きく異なっていた(図3-3)。オナガキバチ個体群全体としての発生ピークは、5月上旬から6月中旬(2年目脱出個体群)、および8月中旬から8月下旬(1年目脱出個体群)の年2回あるものと考えられた。

以上のような、キバチ3種の発生時期を図3-4にまとめた。

### 3-3-3. 性比

丸太から脱出した3種類のキバチの性比( $\frac{\text{♀}}{\text{♀}+\text{♂}}$ )を比較すると、ニトベキバチとオナガキバチではそれぞれ0.63, 0.62となり約60%がメス成虫であったが、ニホンキバチでは0.13となりメス成虫の割合は全体の10%程度と比べて少なかった( $p < 0.01$ ,  $\chi^2$ -test)(表3-2)。ニホンキバチの性比が大きくオスに偏る傾向は、金光(1978)や佐野(1989, 1992c)らの報告とも一致している。

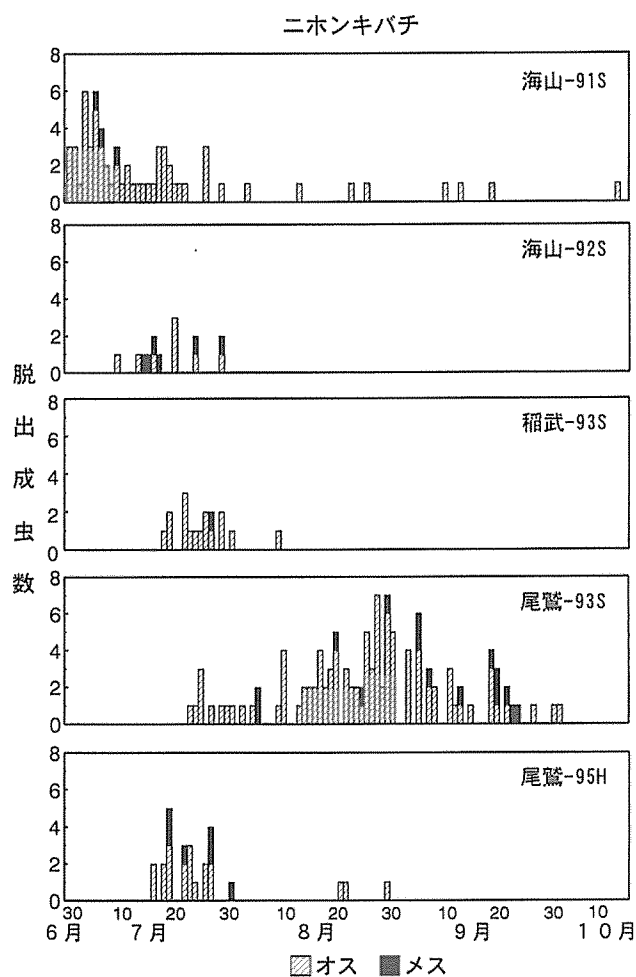


図3-2. 1本の加害木から脱出したニホンキバチの脱出消長  
個体群コードについては表2-1参照

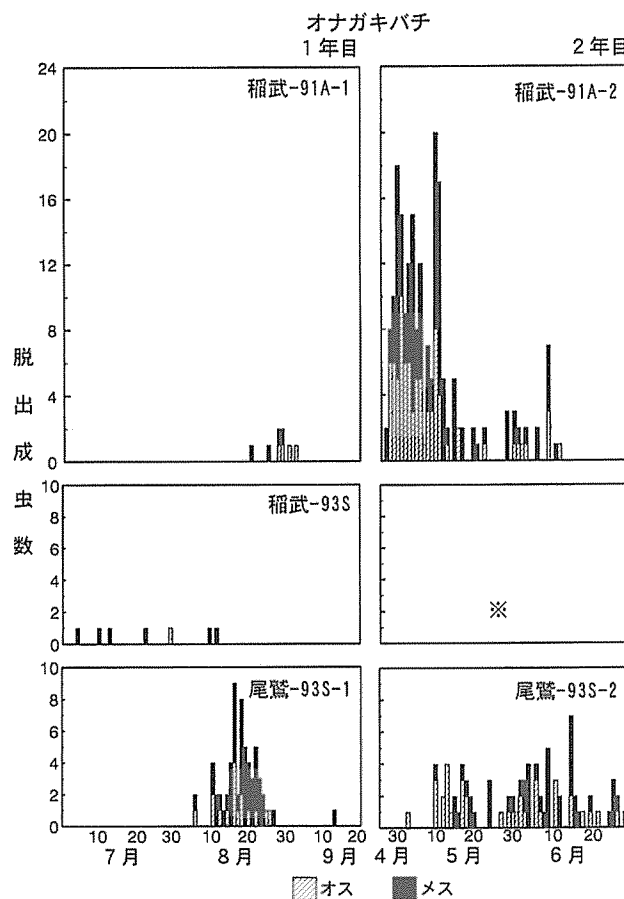


図3-3. 1本の加害木から脱出したオナガキバチの脱出消長  
個体群コードについては表2-1参照

※: 未観察

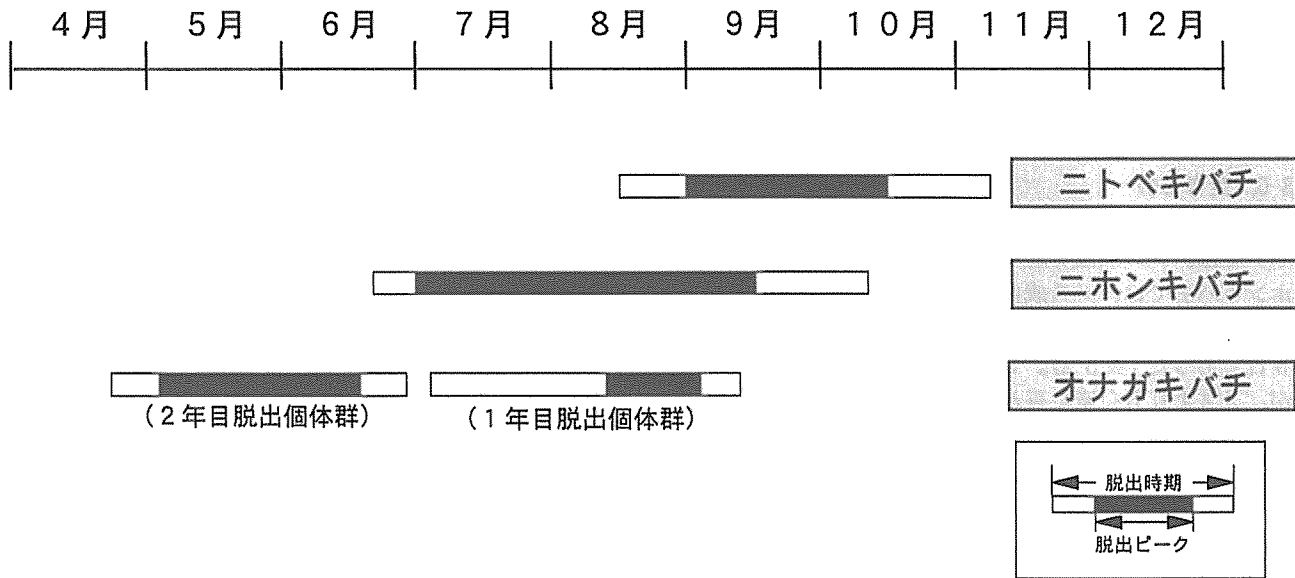


図3-4. 本研究におけるキバチ3種の成虫の脱出時期

## 3-3-4. キバチ成虫の体サイズの特性

**生体重** キバチ成虫の羽化直後の生体重（以下生重）は、ニトベキバチでは、メス成虫で20~490 mg、オス成虫で11~226 mg、ニホンキバチでは、メス成虫で42~299 mg、オス成虫で17~84 mg、オナガキバチでは、メス成虫で12~181 mg、オス成虫で3~62 mgであった。メス成虫の平均生重はオス成虫よりも、ニトベキバチでは2.3倍、ニホンキバチでは3.4倍、オナガキバチでは2.2倍重かった（ $p < 0.01$ ,  $t$ -test）（表3-2）。生重の変動係数（C.V.）は、ニトベキバチではメス成虫で0.78、オス成虫で0.66、ニホンキバチではメス成虫で0.40、オス成虫で0.34、オナガキバチではメス成虫で0.62、オス成虫で0.52であった。以上のことより、ニホンキバチは、他の2種に比べてメス、オスいずれも生重のばらつきは小さいものの、メスとオスの生重の差は大きいことが示唆された。

**産卵管長** キバチ成虫の産卵管長は、ニトベキバチでは6~14 mm（平均9.4 mm）、ニホンキバチでは9~20 mm（平均14.7 mm）、オナガキバチでは8~23 mm（平均13.5 mm）の範囲であった（表3-2）。ニトベキバチは、他の2種に比べて産卵管長が短いことが明らかになった（Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ ）。また、3種とも生重（ $W$ ）と産卵管長（ $O_L$ ）の間には、明瞭な正の相関関係が認められ（図3-5）（ニトベキバチ,  $r = 0.96$ ,  $p < 0.01$ ; ニホンキバチ,  $r = 0.94$ ,  $p < 0.01$ ; オナガキバチ,  $r = 0.93$ ,  $p < 0.01$ ），以下の回帰式が与えられた。

$$O_L = 2.6 W^{0.27} \quad (r^2 = 0.95, n = 129) \quad (\text{ニトベ}) \quad (3-1)$$

$$O_L = 2.9 W^{0.32} \quad (r^2 = 0.88, n = 25) \quad (\text{ニホン}) \quad (3-2)$$

$$O_L = 3.1 W^{0.38} \quad (r^2 = 0.87, n = 173) \quad (\text{オナガ}) \quad (3-3)$$

(3-1)~(3-3)式より、べき示数はオナガキバチが最大で、ニトベキバチが最小であった（Bonferroni's multiple range test,  $p < 0.05$ ）。すなわち、生重あたりの産卵管長は

オナガキバチが最も大きく、ニトベキバチが最も小さいことが明らかになった。

## 3-3-5. キバチ成虫の蔵卵数と卵サイズ

キバチ成虫の蔵卵数 (potential fecundity) は、ニホンキバチで最も多く、平均約370個であり、オナガキバチは約150個、ニトベキバチは約130個と最も少なかった（Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ ）。一方、卵長で評価した卵サイズは、ニトベキバチが1.6 mmと最も大きく、オナガキバチは1.4 mmで、ニホンキバチは1.1 mmと最も小さかった（Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ ）（表

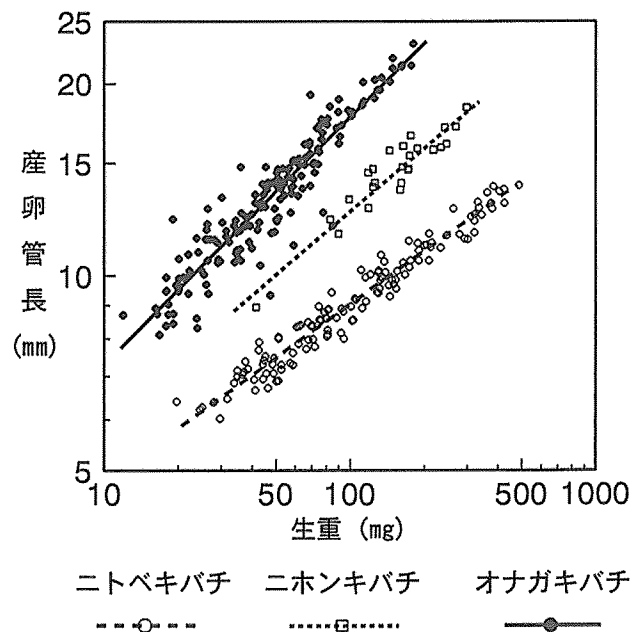


図3-5. キバチ3種のメス成虫の生重と産卵管長との関係

3-2)。以上の結果より、ニトベキバチは大きな卵を少数生産し、ニホンキバチは小さな卵を多数生産し、オナガキバチはその中間であると考えられた。なお、3種のキバチの生重と蔵卵数との関係は、第4章で述べる。

### 3-3-6. 生存日数

脱出成虫の飼育条件下における平均生存日数は、ニトベキバチでは、メス成虫で約4日、オス成虫で約5.5日で、ニホンキバチでは、メス成虫で約3.5日、オス成虫で約4日、オナガキバチでは、メス成虫で約3.5日、オス成虫で約5日であった(表3-2)。3種ともに、生存日数はオスの方が、メスよりも有意に長かった( $p < 0.05$ ,  $t$ -test)。佐野(1992b)も、ニホンキバチとオナガキバチについて、本研究と同様の結果を得ている。また、3種のメス成虫の生重と生存日数の間には有意な相関は認められず(図3-6)(ニトベキバチ,  $r = 0.21$ ,  $p > 0.05$ ; ニホンキバチ,  $r = 0.11$ ,  $p > 0.05$ ; オナガキバチ,  $r = 0.30$ ,  $p > 0.05$ )、体サイズはキバチのメス成虫の生存日数には影響しないことが明らかになった。

## 第4章 キバチ類3種の次世代生産能力

### 4-1. 緒言

昆虫では同種内の個体の適応度(fitness)は、通常その体サイズに大きく依存すると考えられている(Charnov 1982)。Madden (1974) は、ノクチリオキバチのメスの体サイズと蔵卵数との間に、明瞭な正の相関があることを示している。第3章で示したようにキバチのメス成虫は、生存期間がいずれも4日程度と短く、卵は脱出時にすべて成熟していた。このような生態的特徴を持つキバチにとって、体サイズはその適応度を決定する最も重要な要因であると予想される。

前述のとおり、キバチ類は材内に産卵管を差し込み、そ

の産卵孔の中に産卵するため、実際の産卵数を非破壊的に求めることはできず、このことがキバチの次世代生産過程や生育過程を知る上で大きな障害となってきた。本章では、キバチの体サイズと蔵卵数との関係から、これまで明らかにされていなかったキバチの産卵数および産卵率の推定を試みた。また、実際にキバチを伐倒後1週間以内の新鮮丸太に産卵させることにより産卵数および産卵率を推定し、体サイズと次世代生産能力との関係およびキバチ3種の産卵特性を考察した。

### 4-2. 材料と方法

#### 4-2-1. キバチ類3種の体サイズと蔵卵数との関係

加害木から脱出したキバチ3種のメス成虫のうち、ニトベキバチ18個体(稲武-91 P 個体群)、ニホンキバチ13個体(尾鷲-93 S 個体群)、オナガキバチ18個体(稲武-91 A

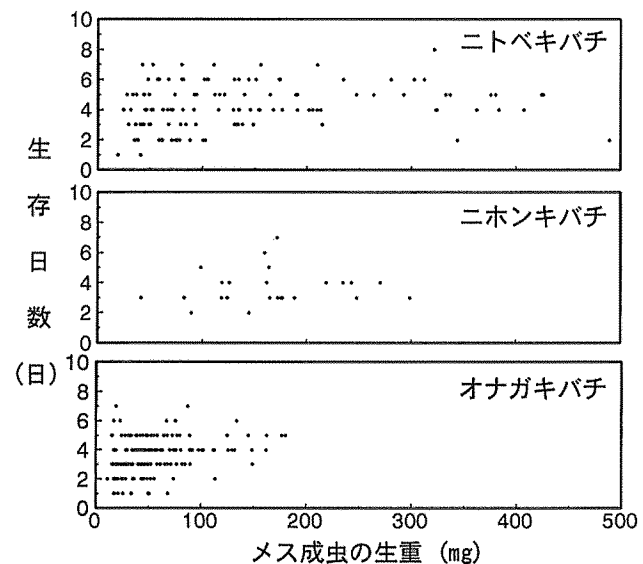


図3-6. キバチ3種のメス成虫の生重と生存日数との関係

表3-2. キバチ3種の成虫の体サイズ、生存日数、蔵卵数および性比(平均値±SE)

		ニトベキバチ		ニホンキバチ		オナガキバチ	
		♂ (n=76)	♀ (n=132)	♂ (n=201)	♀ (n=31)	♂ (n=106)	♀ (n=173)
生重	[mg]	60.5±4.6	135.1±9.2**	47.6±1.1	166.9±12.0**	24.4±1.2	54.8±2.6**
頭幅	[mm]	2.7±0.1	3.2±0.1**	2.6±0.0	3.5±0.1**	2.0±0.0	2.3±0.0**
体長	[mm]	15.8±0.4	18.8±0.4**	16.7±0.1	23.0±0.6**	13.8±0.2	17.0±0.2**
産卵管長	[mm]	—	9.4±0.2	—	14.7±0.4	—	13.5±0.3
生存日数		5.6±0.3	4.2±0.1**	4.1±0.1	3.4±0.2**	5.0±0.2	3.5±0.1**
蔵卵数 <sup>R</sup>		128.1±14.2 <sup>a</sup> (n=42)		372.2±33.2 <sup>b</sup> (n=12)		145.1±21.1 <sup>a</sup> (n=17)	
卵長 <sup>R</sup>	[mm]	1.57±0.02 <sup>a</sup> (n=30)		1.05±0.02 <sup>b</sup> (n=11)		1.44±0.02 <sup>c</sup> (n=23)	
性比(メス比率)		0.63*		0.13*		0.62*	

注) R: ランダムに選んだメス成虫からの平均値

\*\* : オス成虫と値が有意に異なることを示す ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test)

\* : 0.5 (性比1 : 1) から有意に偏っていることを示す ( $p < 0.05$ ,  $\chi^2$ -test)

a, b, c: 異なる文字は種間に有意差があることを示す (Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ )



-2 個体群) は、生重測定後産卵させずそのままガラス瓶内で飼育し、死亡後ただちに実体顕微鏡下で腹部を切開して蔵卵数を計数した。その後、これらの個体の体サイズ(頭幅、体長、産卵管長)を測定し、3種のキバチの体サイズと蔵卵数との関係について調べた。ニトベキバチについては、これまでに得られている生重、頭幅と蔵卵数のデータ(24 個体)(Fukuda *et al.* 1993)を加えて、体サイズと蔵卵数との関係を求めた。

#### 4-2-2. 新鮮丸太への産卵試験

**供試虫** 産卵試験には、名古屋-93 P 丸太から脱出したニトベキバチ(名古屋-93 P 個体群)15 個体、白山-95 SH 7 丸太から脱出したニホンキバチ(白山-95 SH 7 個体群)10 個体、稲武-91A 丸太から脱出したオナガキバチ(稲武-91A-2 個体群)21 個体を用いた(表 2-1a, b)。これらの供試虫については、採集直後にマイクロバランスを用いて生重を測定したのち、ほぼ同一日に脱出したそれぞれの種のオス成虫とガラス瓶(直径 15 cm×高さ 20 cm)の中で一日間交尾させた。

**産卵試験** 産卵試験の供試丸太は、ニトベキバチには稲武プロットで新たに伐倒し、現地で 1 m に玉切りしたアカマツ丸太、ニホンキバチおよびオナガキバチには、稲武プロットで同様に伐倒、玉切りしたスギ丸太を用いた。すべての丸太は、乾燥を防ぐため両端にシリコンペーストを玉切り後すぐに塗布して網室内に保管した。これらの丸太の産卵開始時点の伐倒後経過日数は 0~7 日であった。産卵試験は、供試虫をそれぞれ 1 本の丸太を入れたポリ塩化ビニル(PVC)製の透明なフタ付き円筒管(直径 30 cm×高さ 110 cm)内に一匹ずつ投入して死亡するまで産卵させて行った。なお、産卵成虫には、産卵期間中餌は与えなかった。

### 4-3. 結果

#### 4-3-1. キバチ類3種の体サイズと蔵卵数との関係および産卵数と産卵率の推定

キバチ3種の各体サイズパラメータ(生重、頭幅、体長、産卵管長)と蔵卵数との間には、それぞれ明瞭な正のべき乗関係が認められた(図 4-1~3)。ここで、体サイズのパラメータを生重とすると、生重( $W$ )と蔵卵数( $N_p$ )との間には、両対数軸上で以下のような関係式が得られた。

$$N_p = 1.86 W^{0.92} \quad (\text{ニトベキバチ}) \quad (4-1)$$

$$N_p = 1.47 W^{1.07} \quad (\text{ニホンキバチ}) \quad (4-2)$$

$$N_p = 2.07 W^{1.04} \quad (\text{オナガキバチ}) \quad (4-3)$$

いずれの種においてもべき示数がほぼ 1 であることから、蔵卵数は生重にほぼ正比例することが示された。これらの回帰式を用いれば、産卵前の蔵卵数は、それぞれのキバチメス成虫の脱出直後の生重を測定しておくことで推定することが可能となる。さらに、この推定値と産卵後に計数したキバチ卵巣内の残存卵数( $N_r$ )によって、以下の式(4-4)~(4-5)のように、推定産卵数( $N_L$ )と推定産卵率( $P_E$ ) (メス成虫の生存期間中の蔵卵数に対する産卵数の割合)を推

定することができる。

$$N_L = N_p - N_r \quad (4-4)$$

$$P_E = (N_L / N_p) \times 100 [\%] \quad (4-5)$$

#### 4-3-2. 新鮮丸太におけるキバチ類3種の推定産卵数および推定産卵率

ニトベキバチ 式(4-1), (4-4), (4-5)を用いて、ニトベキバチの伐倒後 1 週間以内のアカマツ丸太における産卵率を推定したところ、平均 54%となった。しかし、その推定産卵率は 0~100%の範囲で個体ごとに大きくばらついた(図 4-4a)。

ニホンキバチ 式(4-2), (4-4), (4-5)から推定したニホンキバチの伐倒後 1 週間以内のスギ丸太に対する産卵率は 50~100%の範囲にあったが、産卵率 70%以上の高い産卵率を示す個体が全体の 60%以上を占め、平均産卵率は 79%であった(図 4-4b)。

オナガキバチ 式(4-3), (4-4), (4-5)からオナガキバチの伐倒後 1 週間以内のスギ丸太に対する産卵率を推定したところ、産卵率 10%以下の個体の割合が全体の 70%以上を占め、平均産卵率も 3%と新鮮なスギ丸太にはオナガキバチはほとんど産卵しなかった(図 4-4c)。

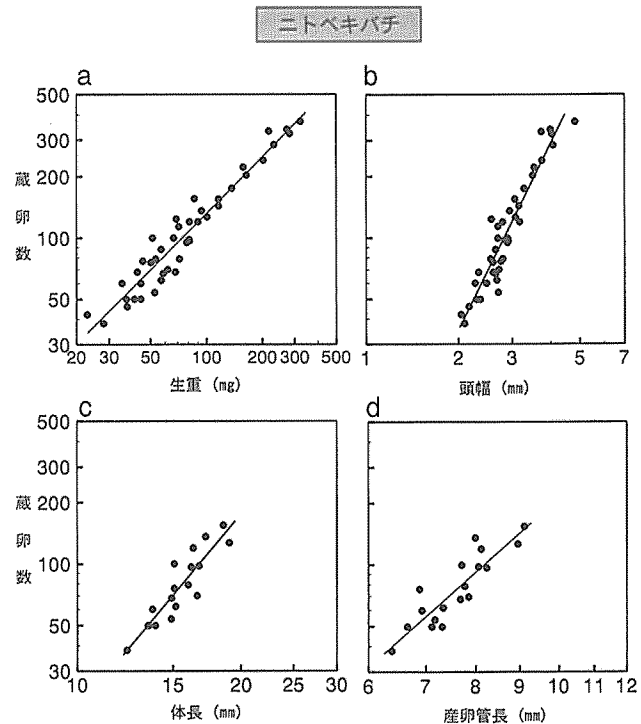


図 4-1. ニトベキバチメス成虫の各種体サイズと蔵卵数との関係

a:  $N_p = 1.86 W^{0.92} \quad (r^2 = 0.94, n = 42)$

b:  $N_p = 4.17 H_w^{3.02} \quad (r^2 = 0.90, n = 42)$

c:  $N_p = 0.0128 B_L^{3.18} \quad (r^2 = 0.82, n = 18)$

d:  $N_p = 0.0403 O_L^{3.72} \quad (r^2 = 0.78, n = 18)$

注)  $N_p$ : 蔵卵数,  $W$ : 生重,  $H_w$ : 頭幅,  $B_L$ : 体長,

$O_L$ : 産卵管長

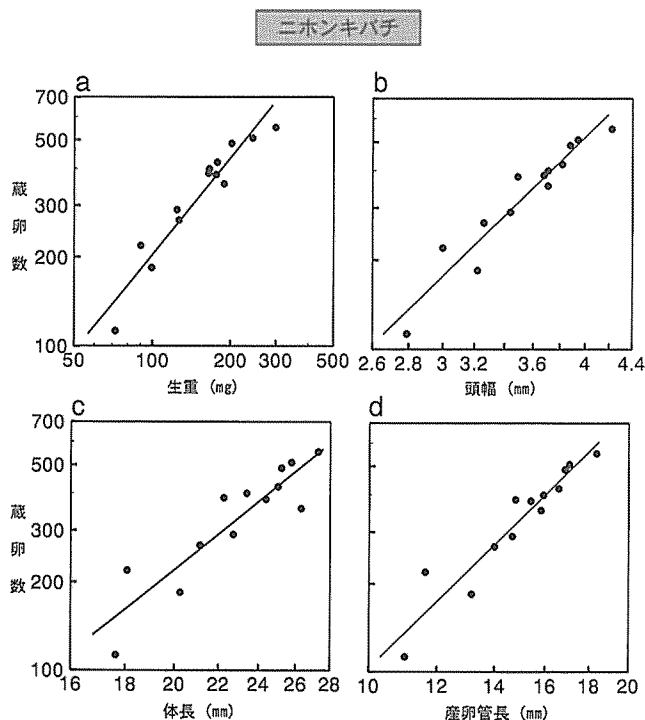


図 4-2. ニホンキバチメス成虫の各種体サイズと蔵卵数との関係

a:  $N_p = 1.47 W^{1.07}$  ( $r^2 = 0.91$ ,  $n = 13$ )

b:  $N_p = 2.99 H_w^{3.72}$  ( $r^2 = 0.91$ ,  $n = 13$ )

c:  $N_p = 0.0319 B_L^{2.95}$  ( $r^2 = 0.82$ ,  $n = 13$ )

d:  $N_p = 0.142 O_L^{2.86}$  ( $r^2 = 0.90$ ,  $n = 13$ )

注)  $N_p$ : 蔵卵数,  $W$ : 生重,  $H_w$ : 頭幅,  $B_L$ : 体長,  
 $O_L$ : 産卵管長

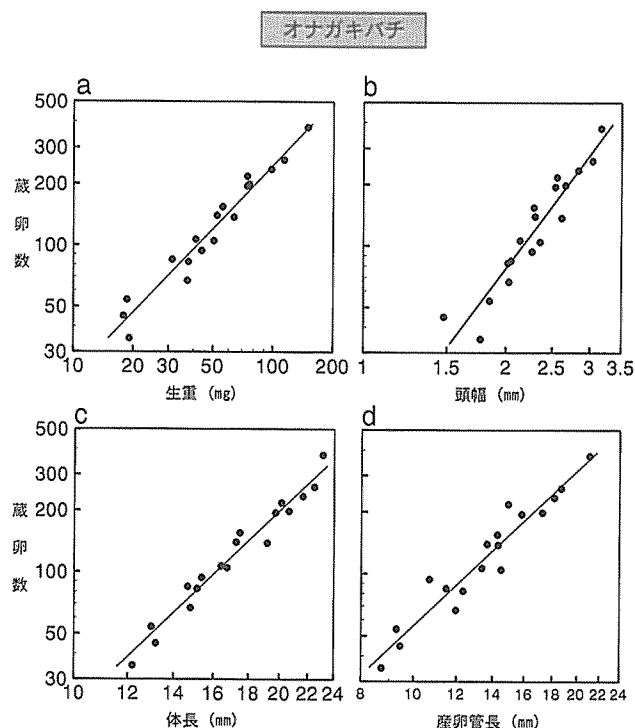


図 4-3. オナガキバチメス成虫の各種体サイズと蔵卵数との関係

a:  $N_p = 2.07 W^{1.04}$  ( $r^2 = 0.95$ ,  $n = 18$ )

b:  $N_p = 8.92 H_w^{3.13}$  ( $r^2 = 0.89$ ,  $n = 18$ )

c:  $N_p = 0.0116 B_L^{3.25}$  ( $r^2 = 0.96$ ,  $n = 18$ )

d:  $N_p = 0.183 O_L^{2.49}$  ( $r^2 = 0.92$ ,  $n = 18$ )

注)  $N_p$ : 蔵卵数,  $W$ : 生重,  $H_w$ : 頭幅,  $B_L$ : 体長,  
 $O_L$ : 産卵管長

#### 4-4. 考 察

##### 4-4-1. 体サイズと次世代生産能力との関係

今回調査した3種のキバチは、脱出時にはすべての卵が成熟していた。すなわち、脱出時に保持している卵数が、キバチの潜在的な次世代生産能力を示すと考えてよい。キバチ3種の生重と蔵卵数との間には、比例関係が認められ、いずれの種も最大個体は、最小個体の約10倍もの卵を保持していた(図4-1~3)。このことは、大型の個体は小型の個体に比べて、潜在的な次世代生産能力が圧倒的に高いことを示している。すなわち、キバチの繁殖戦略を考える場合、多くの子孫を残すためには大型のメス成虫となることがまず最も重要であると考えられる。

##### 4-4-2. 新鮮丸太におけるキバチ類3種の産卵特性

伐倒後の経過日数が一週間以内の新鮮丸太に対する産卵率は、キバチの種ごとに大きく異なる傾向が認められた。すなわち、ニトベキバチでは、産卵率は個体ごとに大きくばらつき、ニホンキバチでは、大部分の個体が高い産卵率を示し、一方オナガキバチではほとんどの個体が産卵しなかった(図4-4)。このことは、産卵に用いた丸太の条件が、ニホンキバチにとっては好適であったが、ニトベキバチには最適ではなく、オナガキバチにとっては産卵に全く適さ

ない状態であることを示唆している。すなわち、キバチの種によって産卵に適した寄主木の条件が異なっているものと考えられる。それでは、それぞれのキバチにとって産卵に適した条件とはどのようなものであろうか？この問題については、次章(第5章)で詳しく述べることにする。

### 第5章 キバチ類3種の産卵選好と寄主木の条件

#### 5-1. 緒 言

植食性昆虫にとって寄主植物はその生存・繁殖過程に最も大きな影響を与える要因となるため、昆虫は植物の種や個体を選択して利用している。とくに、幼虫の移動能力が低い種では、親は子供の生存にとって好適な場所に産卵を行っていると思われる(Thompson and Pelmyr 1991)。キバチの生活史を考える場合、卵は材内に産みつけられ、孵化した幼虫は材内深くで幼虫期間のすべてを過ごす。当然、キバチが移動できる範囲は材内のみであり、その生活範囲は最大でも3×10 cm以内ときわめて狭い(奥田1989a; 金光1978)。このような生活史を持つキバチにおいては、どの樹種のどのような個体、どのような場所に産卵するかが、他の植食性昆虫と比較しても、その後の幼虫の生存と発育を左右する決定的な要因となっているものと考え

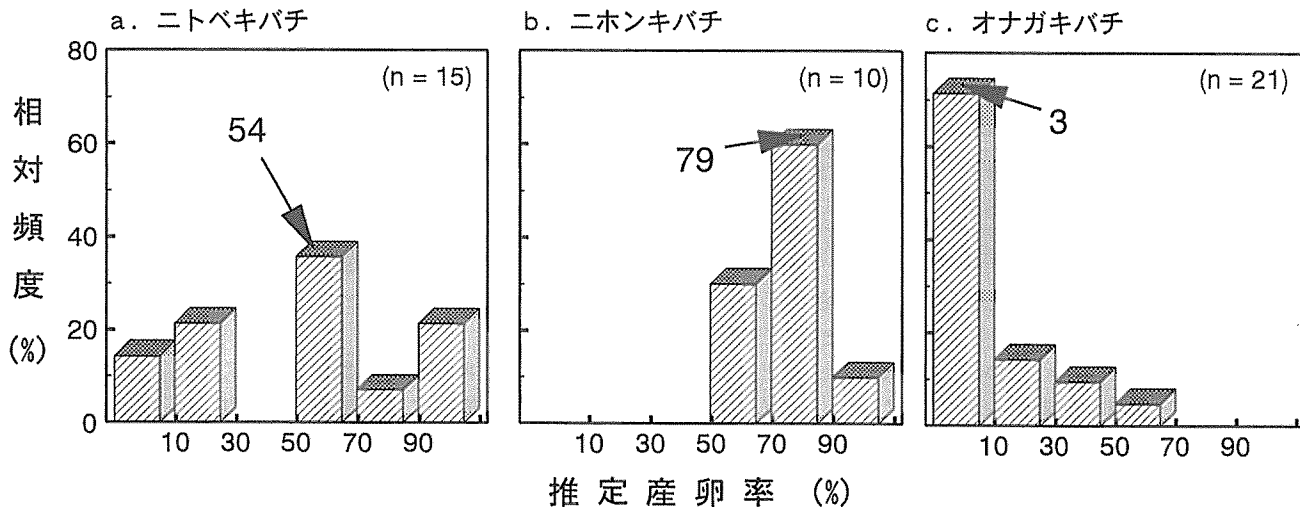


図4-4. キバチ3種の新鮮丸太（伐倒後7日以内）における産卵率の相対頻度分布

ニトベキバチにはアカマツを、ニホンキバチとオナガキバチにはスギを使用 矢印は平均値

えられる。

第4章で述べたとおり、伐倒後1週間以内の新鮮な丸太に産卵させた場合、3種のキバチはそれぞれ異なる産卵特性を示した。すなわち、ニトベキバチでは産卵率の変動が大きく、ニホンキバチは高い産卵率を示し、オナガキバチはほとんど産卵しなかった。3種のキバチにとって産卵に好適な条件、さらには彼らの幼虫の生育に好適な条件とはどのようなものなのだろうか？本章では、キバチ3種それぞれの産卵に好適な寄主植物条件を探り、その条件を選択する理由について考察した。

まず、ニトベキバチについては、彼らの産卵行動と産卵試験に供試した丸太の伐倒後経過日数との関係について検討した。さらに、林内のアカマツ生立木・枯死立木（以下、枯死木）への産卵試験を試みた。

また、ニホンキバチについては、供試丸太の伐倒後の日数および含水率が、ニホンキバチの産卵行動に与える影響について調査した。

一方、これら2種のキバチと異なり共生菌を持たないオナガキバチは、前述のように新鮮な丸太にはほとんど産卵しなかった。したがって、オナガキバチは、共生菌を持たないために、他のキバチとは異なる繁殖様式を持つことが予想される。そこで、オナガキバチがどのような条件の寄主木に産卵し繁殖するのかという点を、様々な条件の丸太を用いた産卵試験および野外の加害木上での脱出孔の分布を調査することによって検討した。

## 5-2. 材料と方法

### 5-2-1. ニトベキバチの産卵試験

供試虫 産卵試験に供試した成虫は、瀬戸-92 P 丸太および瀬戸-93 P 丸太から脱出したニトベキバチ（瀬戸-92 P および瀬戸-93 P 個体群）、名古屋-93 P 丸太から脱出したニトベキバチ（名古屋-93 P 個体群）である（表2-1a）。なお、

これらの個体の中には、第4章の新鮮丸太に産卵させたニトベキバチ個体のデータも含まれている。いずれの個体も、脱出直後の生重をマイクロバランスを用いて測定したのち、脱出後1日間、ほぼ同一日に脱出したオス成虫と一緒に飼育瓶に入れ交尾させた。

### 寄主木の条件と産卵行動との関係

1) 伐倒後の経過日数（実験1-1）最初に、アカマツの伐倒後の経過日数と産卵率との関係調べる実験を行った。交尾後の43頭の新生成虫（瀬戸-92 P 個体群、瀬戸-93 P 個体群、名古屋-93 P 個体群のそれぞれ8、4、31頭ずつ）を1個体ずつ43本のアカマツ丸太上で産卵させ、第4章の場合と同じ方法で、(4-1, 4-4, 4-5) 式から推定産卵数、推定産卵率を算出した。産卵試験に用いた丸太は、瀬戸プロットにおいて6本のアカマツ生立木から採取した43本（直径8~15 cm）で、乾燥を防ぐため両端にシリコンペーストを玉切り後すぐに塗布した後、それぞれ産卵試験に用いるまでの間（最長63日間）、名古屋大学構内の網室内で保管した。また、産卵行動への樹皮の影響を除くため、実験には樹皮厚が2 mm以下の丸太のみを用いた。

さらに、産卵孔当たりの産卵数を算出するために、各供試丸太に形成された丸太当たりの産卵孔数も数えた。しかし、この作業は極めて労力を要するため、43本中約3分の2にあたる28本の丸太に対してのみ行った。

2) アカマツの状態：枯死、生存、伐倒（実験1-2）次に、1994年9月から10月にかけて、寄主木であるアカマツの状態の違い、すなわち枯死木、生立木、伐倒木に対するニトベキバチの産卵行動の違いを調べる実験を行った。供試木は、名古屋プロットのアカマツ生立木4本（L1~L4）と枯死木2本（D1~D2）（表5-1）、および1994年9月下旬に稲武プロットで新たに伐倒し、1 mに玉切りしたアカマツ（直径9~11 cm）とした。今回の供試木のうち枯死木は、1994年の夏から秋にかけ材線虫病によって枯死したも

表 5-1. ニトベキバチの産卵試験に供試した生立木と枯死木

樹木番号	生立木				枯死木	
	L1	L2	L3	L4	D1	D2
DBH [cm]	11.6	9.8	9.8	14.3	12.1	16.6
樹高 [m]	7.6	7.5	8.7	5.5	8.3	11.0

ので、9月の時点で樹皮下穿孔性昆虫に被害されていた。生立木、枯死木には、地上高約1.3mを中心として上下50cmの長さにサランネット(34×32メッシュ/インチ)を巻き付け、上端と下端を粘着テープで固定した。一方、アカマツ丸太は、乾燥を防ぐため両端にシリコンペーストを塗布したのち網室内に保管した。産卵試験に用いたアカマツ丸太は2本で、産卵開始時における伐倒後の経過日数は約10日であった。また、本実験で使用した供試木(生立木、枯死木)の産卵部位の樹皮厚はいずれも2mm以内であった。

供試虫として、名古屋-93P個体群の次世代である名古屋-94P個体群(表2-1c)の中からランダムに合計40個体のメス成虫を選び、各供試木(または丸太)あたり5個体のメス成虫をこれまでと同様に産卵させた。供試虫は、野外の生立木、枯死木に対してはネット内で、丸太に対しては実験室内の円筒管(PVC)内で産卵させた。産卵時の野外の平均気温は約22°C、実験室内の平均気温は約25°Cであった。産卵させたメス成虫は、死亡後ただちに実体顕微鏡下で解剖して残存卵数を計数し、第4章と同様の方法で、各個体の産卵率を推定した。

## 5-2-2. ニホンキバチの産卵試験

供試虫 産卵試験に用いた供試虫は、尾鷲-95H丸太および白山-95SH7から脱出したニホンキバチ(尾鷲-95Hおよび白山-95SH7個体群)22個体を用いた(表2-1a, b)。なお、これらの個体の中には、第4章の新鮮丸太に産卵させたニホンキバチ個体も含まれている。供試前に、ニトベキバチと同様の方法で生重測定と交尾処理を行った。

### 寄主木の条件と産卵選好との関係

1) 伐倒後の経過日数(実験2-1) まず最初に、スギの伐倒後の経過日数と産卵率との関係を調べる実験を行った。交尾後の新成虫22個体を1個体ずつ22本のスギ丸太に産卵させ、第4章の場合と同じ方法で、(4-2, 4-4, 4-5)式から産卵数、産卵率を推定した。産卵試験に用いた丸太は、稲武プロットにおいて6本のスギ生立木から採取した22本(直径8~15cm)で、乾燥を防ぐため両端にシリコンペーストを塗布して、それぞれの産卵試験に用いるまでの間(最長125日間)、名古屋大学構内の網室内に保管した。実験には産卵行動への樹皮の影響を除くため、樹皮厚が2mm以下の丸太のみを用いた。

2) 含水率(実験2-2) 実験2-1に用いたスギ丸太22本のうち16本については、ニホンキバチに産卵させる直前に

含水率を測定した。含水率は、丸太の元口から10cm, 50cm, 90cmの部分にドリルを用いて直径約1.8cmの穴をあけ、そこから取り出した辺材部の木片の湿重( $F_w$ )、および通風乾燥器で85°C, 48時間乾燥後の乾重( $D_w$ )を測定し、次式を用いて算出した(野々田・鈴木1995)。

$$\text{含水率} = \{(F_w - D_w) / D_w\} \times 100 [\%]$$

本実験では、丸太の含水率として3点の平均値を用い、含水率と伐倒後経過日数および含水率とニホンキバチの産卵率との関係について調べた。

## 5-2-3. オナガキバチの産卵試験

供試虫 産卵試験には、尾鷲-93S丸太から1993年から1994年にかけて脱出したオナガキバチ(尾鷲-93S-1および尾鷲-93S-2個体群)47個体を用いた(表2-1a)。供試前に、ニトベキバチ、ニホンキバチと同様の方法で生重測定と交尾処理を行った。

産卵試験 交尾したメス成虫は、長さ1mのスギ丸太1本とともにPVC円筒管内に入れ、死亡するまで丸太に産卵させた。この産卵試験には、4種類のスギ丸太、すなわち伐倒後1年以上が経過した古い丸太(古丸太)、ニホンキバチの共生菌 *Amylostereum chailletii* を接種した丸太(菌接種丸太(Ac))、ニトベキバチの共生菌 *Amylostereum areolatum* を接種した丸太(菌接種丸太(Aa))、PDA培地のみを接種した丸太(PDA接種丸太)を用意した。菌接種丸太については、菌接種後1週間以内に産卵させた。丸太の状態、産卵させた個体群、供試虫数は、表5-2のとおりである。各キバチ個体の産卵行動は直接観察し、産卵が確認された丸太については、樹皮を剥皮して産卵孔の位置を記録した。

丸太への菌の接種方法 今回実験に使用した菌接種丸太は、以下のように調整した。すなわち、伐倒後1週間以内のスギ丸太の4方向の20cmごと(計16カ所)に、滅菌したコルクボーラーで直径10mm、深さ5mmの穴をあけ、そこに25°Cで15日間PDA培地上で繁殖させたニホンキバチの共生菌(*A. chailletii*)またはニトベキバチの共生菌(*A. areolatum*)を培地ごと直径10mmの円型にコルクボーラーで取り出したものを、滅菌したピンセットを使って接種した。またPDA丸太も同様の方法で接種した。接種後、乾燥を防ぐために接種場所をビニールテープで被った。オナガキバチとニトベキバチの脱出孔の位置 1991年~1992年にかけてオナガキバチ(稲武-91A-1および稲武-91A-2個体群)、1991年にニトベキバチ(稲武-91A個体群)が脱出したモミ加害木(稲武-91A丸太)において、それぞれのキバチ個体群の脱出孔の位置を記録した。

## 5-3. 結 果

### 5-3-1. ニトベキバチの産卵選好

#### 伐倒後の経過日数の影響(実験1-1)

1) 産卵率 産卵開始時点における丸太の伐倒後経過日数にもとづき、実験に用いた丸太を、便宜的に3つのグルー

表 5-2. オナギキバチの産卵試験に供試した丸太の種類と状態

丸太の種類	丸太の状態	産卵個体群	供試虫数
古丸太	産卵まで約 1 年間野外の網室内に保管しておいたスギ丸太	尾鷲-93S-1	8
菌接種丸太 (Ac)	ニホンキバチの共生菌 ( <i>A. chailletii</i> ) を接種したスギの新鮮丸太	尾鷲-93S-1	18
菌接種丸太 (Aa)	ニトベキバチの共生菌 ( <i>A. areolatum</i> ) を接種したスギの新鮮丸太	尾鷲-93S-2	11
PDA 接種丸太	PDA を接種したスギの新鮮丸太	尾鷲-93S-2	10

プ、伐倒後 3 日以内、4～24 日、25 日以上に分けた (図 5-1)。ニトベキバチの産卵率は、伐倒後 3 日以内の丸太 (以下、新鮮丸太) では丸太ごとに大きくばらつき、約半数 (56%) が 50% 以下の産卵率を示した ( $39 \pm 32\%$ : 平均  $\pm$  SD,  $n=9$ )。しかし、伐倒後 4～24 日の丸太 (以下、中間丸太) では、すべての個体が 50% 以上の産卵率を示した ( $88 \pm 15\%$ ,  $n=18$ )。一方、伐倒後日数が 25 日以上の丸太 (以下、古丸太) における産卵率は、大部分の個体 (94%) が 50% 以下であった ( $26 \pm 17\%$ ,  $n=17$ ) (図 5-1)。また、中間丸太と古丸太における産卵率の間には、有意差が認められた (Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ )。また、3 つのグループの丸太に産卵させたニトベキバチのメス成虫の平均生存日数には有意差は認められなかった (Scheffe's multiple range test,  $p > 0.05$ )。

メス成虫の生重と新鮮丸太における推定産卵数との間には、相関は認められなかったが ( $r=0.47$ ,  $p > 0.05$ )、中間丸太と古丸太においては高い正の相関が認められた。産卵させたニトベキバチのメス成虫の産卵前の生重 ( $W$ ) と推定産卵数 ( $N_L$ ) との間には、それぞれ次式で与えられる直線関係が認められた。

$$N_L = 1.04 W - 2.20 \quad (n=18, r^2=0.87, p < 0.01) \quad (5-1)$$

$$N_L = 0.34 W - 1.14 \quad (n=17, r^2=0.67, p < 0.01) \quad (5-2)$$

しかし、中間丸太と古丸太では、直線の傾きが有意に異なっていた ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test) (図 5-2)。このことは、産卵したメス成虫の体サイズが同じ場合、古丸太では産卵が抑制されることを意味している。

2) 産卵孔あたりの産卵数 産卵孔あたりの産卵数は、平均 1.5 (0.8～2.2) であった (図 5-3)。体サイズと産卵孔あたりの産卵数の間には相関は認められなかったが、中間丸太と古丸太における産卵孔あたりの産卵数は有意に異なっていた (Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ )。アカマツの状態 (枯死, 生存, 伐倒) による影響 (実験 1-2) アカマツ生立木, 枯死木に産卵させたそれぞれ 20 個体と 10 個体の産卵率は、平均 45%, 58% であった (図 5-4)。一方、アカマツ伐倒木に対しては、実験 1-1 の中間丸太と同様に高い産卵率を示した (平均 86%) (図 5-4)。また、アカマツ生立木に対する産卵率はばらつきが大きかった。ニ

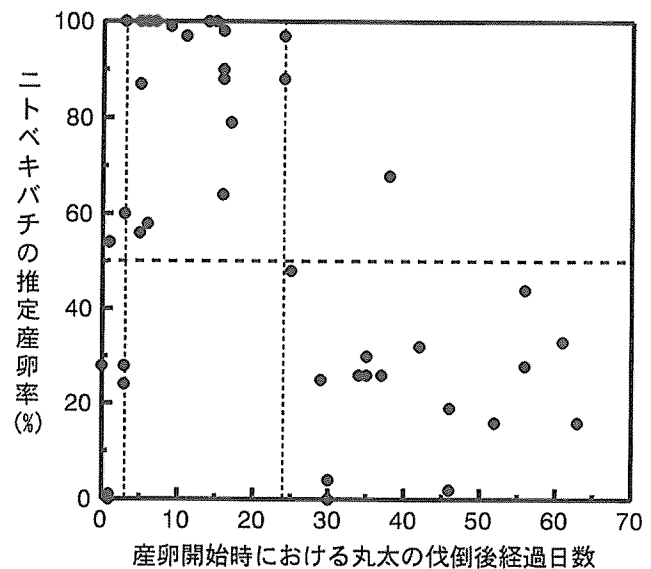


図 5-1. ニトベキバチの産卵開始時におけるアカマツ丸太の伐倒後経過日数と推定産卵率との関係

トベキバチのアカマツ生立木に対する樹木個体ごとの産卵率の頻度分布をみたところ、その分布には大きな違いが認められた (図 5-5)。

### 5-3-2. ニホンキバチの産卵選好

丸太の伐倒後の経過日数と産卵率との関係 (実験 2-1) 前章で述べたとおり、ニホンキバチは伐倒後まもない丸太には高い産卵率を示したが、丸太の伐倒後経過日数が増すにつれて産卵率は低下した (図 5-6)。とくに、伐倒後 50 日以降の丸太においては、すべての個体が 50% 以下の産卵率であった (図 5-6)。

丸太の含水率と産卵率との関係 (実験 2-2) ニホンキバチの産卵試験に供試したスギ丸太の伐倒後経過日数と含水率との間には、明瞭な関係は認められなかった ( $r=0.23$ ,  $p > 0.05$ )。とくに、伐倒直後の丸太の含水率は丸太ごとに 100～200% の範囲で大きくばらついた (図 5-7)。また、産卵時のスギ丸太の含水率とニホンキバチの産卵率との間にも明瞭な関係は認められなかった ( $r=0.11$ ,  $p > 0.05$ ) (図

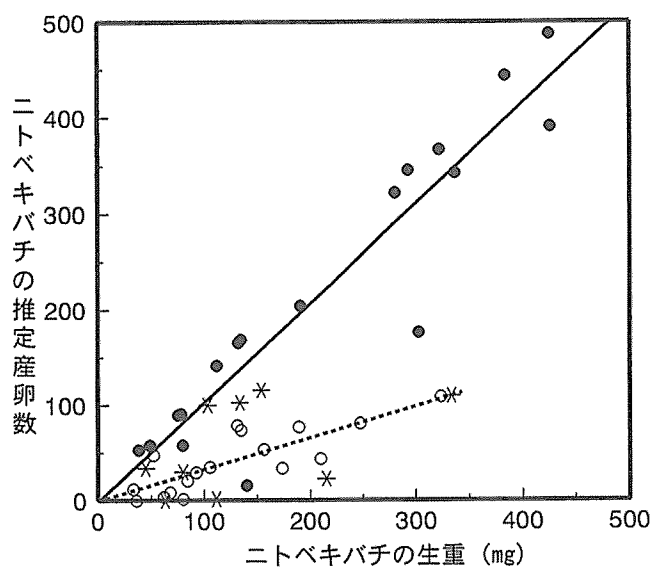


図 5-2. ニトベキバチメス成虫の生重と推定産卵数との関係  
 \*: 伐倒後 3 日以内の丸太, ●: 伐倒後 4～24 日の丸太,  
 ○: 伐倒後 25 日以上丸太  
 注) 直線の回帰式は, 本文中の (5-1) 式 (—●—),  
 (5-2) 式 (---○---) によって与えられている

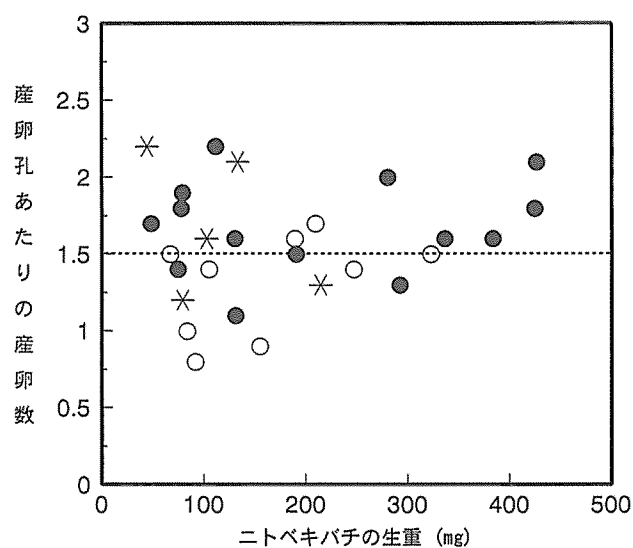


図 5-3. ニトベキバチの生重と産卵孔あたりの産卵数との関係  
 \*: 伐倒後 3 日以内の丸太, ●: 伐倒後 4～24 日の丸太,  
 ○: 伐倒後 25 日以上丸太

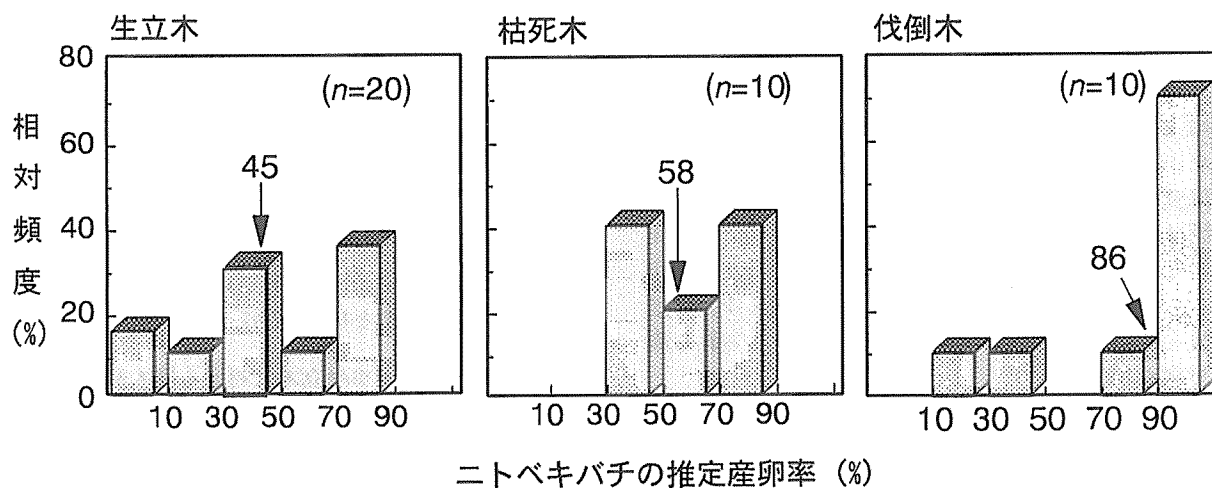


図 5-4. アカマツの生立木, 枯死木, 伐倒木におけるニトベキバチの推定産卵率の相対頻度分布

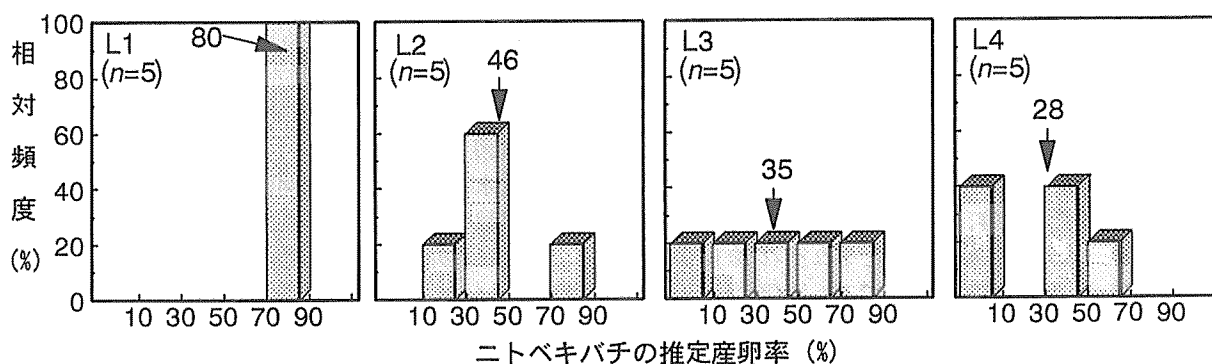


図 5-5. アカマツの各生立木 (L1-L4) におけるニトベキバチの推定産卵率の相対頻度分布

5-8)。

### 5-3-3. オナガキバチの産卵選好

オナガキバチの産卵に適した寄主木の条件 産卵試験の結果、伐倒後1年を経過した古丸太では、第4章で述べた伐倒後1週間以内の新鮮丸太と同様に産卵率がきわめて低く(平均約4%) (図5-9a), 多くの個体は産卵行動さえ示さなかった。これに対して、菌接種丸太 (Ac) または菌接種丸太 (Aa) には、平均30%程度(それぞれ33%, 30%)の産卵率を示し、中には90%以上の高い産卵率を示す個体も

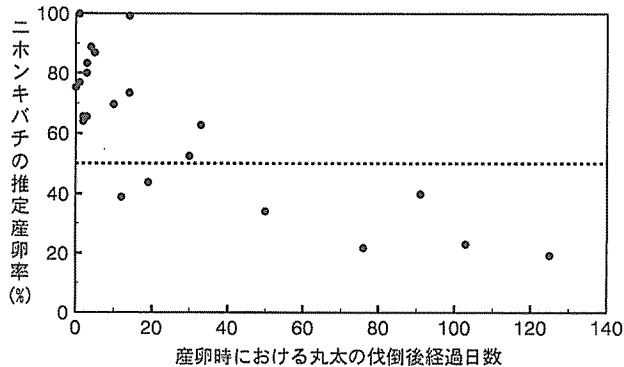


図5-6. ニホンキバチ産卵時におけるスギ丸太の伐倒後経過日数と推定産卵率との関係

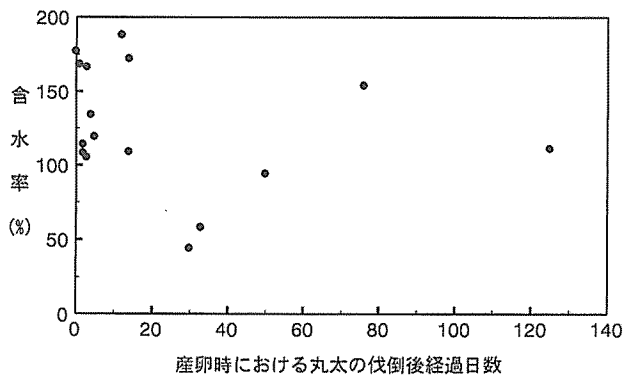


図5-7. スギ丸太の伐倒後経過日数と含水率との関係

認められた(図5-9b, c)。しかし、PDA 接種丸太には新鮮丸太と同様にほとんど産卵せず、平均産卵率は10%であった(図5-9d)。

オナガキバチの産卵行動と産卵孔の位置 オナガキバチの産卵行動を観察したところ、オナガキバチは菌接種丸太において菌接種部付近に集中して産卵する傾向が認められた(写真5-1a)。さらに、産卵行動が高頻度で認められた菌接種丸太上の産卵孔の位置を調べたところ、どちらの種類の菌接種丸太においても、産卵孔は菌接種点付近に集中していた(図5-10, 写真5-1b)。

オナガキバチとニトベキバチの脱出孔の位置 オナガキバチの脱出孔は樹高10.8~13.4 mの部分に分布しており、ニトベキバチの脱出孔は大部分が11.6~12.4 mの部位に認められた(図5-11)。さらに細かく見ていくと、オナガキバチの脱出孔は樹高11.4~12.2 m付近に集中しており、ニトベキバチの脱出孔が多く認められた位置とほぼ一致していた(図5-11)。

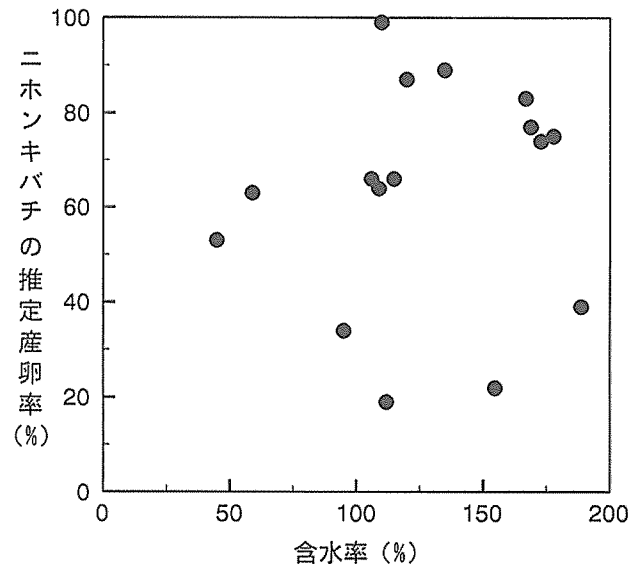


図5-8. スギ丸太の含水率とニホンキバチの推定産卵率との関係

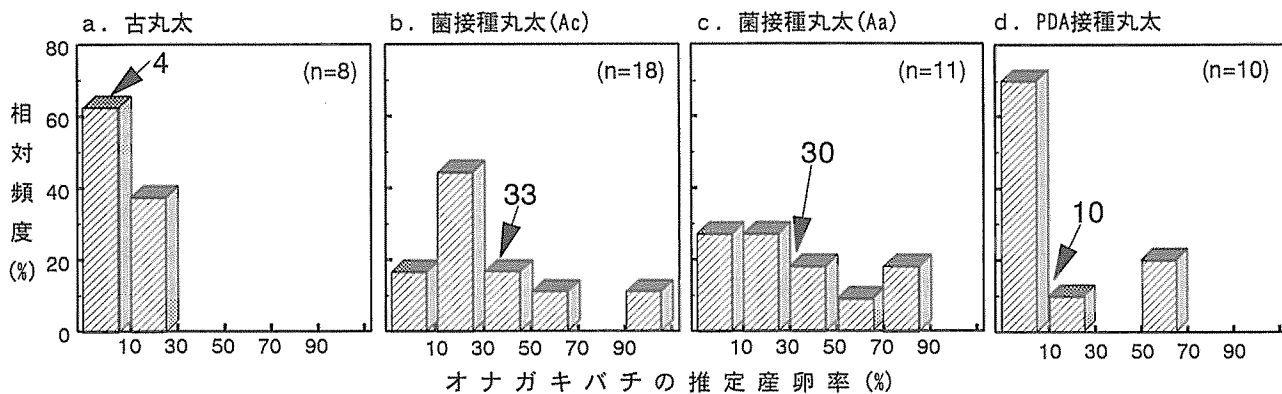


図5-9. 4種類のスギ丸太におけるオナガキバチの推定産卵率の相対頻度分布

矢印は平均値,  $n$  は供試メス成虫数, a, b, c, dの詳しい説明は表5-2 参照

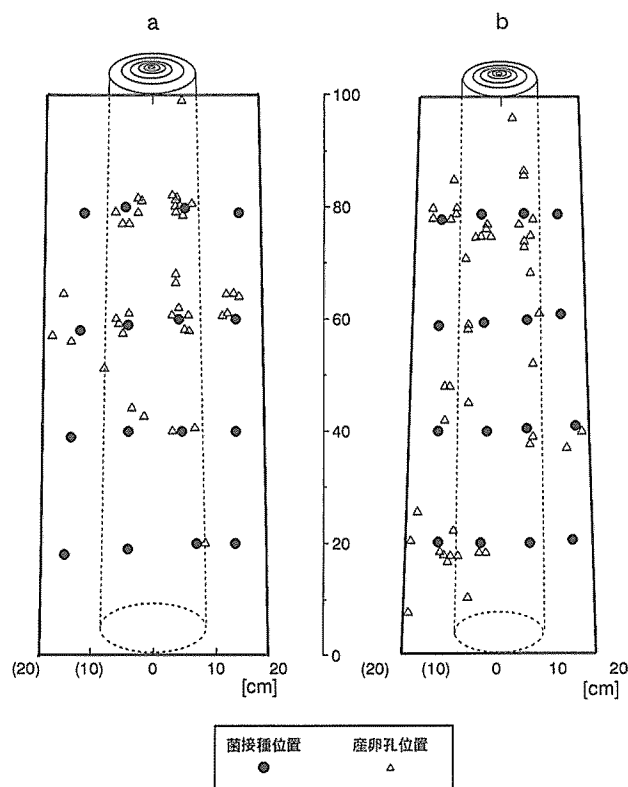


図 5-10. 菌接種丸太における菌の接種位置とオナガキバチの産卵孔位置との関係

a: 菌接種丸太 (Ac), b: 菌接種丸太 (Aa)

a, bの詳しい説明は表 5-2 参照

#### 5-4. 考 察

##### 5-4-1. ニトベキバチの産卵選好

図 5-2, 3 は、ニトベキバチの産卵選好が産卵時の寄主木の状態に強く依存していることを示している。したがって、キバチが最も産卵に適した寄主木を自ら探索できる野外においては、実験 1-1 の産卵試験に用いたような古丸太はおそらく、産卵対象として受け入れられないであろう。

キバチの特異的な産卵様式からみて、これにかかるコストを考えると、1つの産卵孔に産みつける卵数の平均値(=1.5)は、1メス当たり 40~400 という蔵卵数に比してきわめて小さい。このことから、キバチのメス成虫は、種内競争をできるだけ避けるために、その多大な労力にも関わらず多くの産卵孔をあけ、各々に少ない数の卵を注意深く産卵しているものと考えられる。またこのことが、金光(1978)が示したような寄生者のいない条件下での本種の高い生存率を保証しているものと推察される。

ニトベキバチの産卵孔あたりの産卵数は中間丸太では古丸太の場合よりもその値は有意に高かった(図 5-3)。このことは、キバチは生立木への産卵においてはその樹脂圧によって産卵孔あたりの産卵数を調節しているのに対して(Madden 1974)、伐倒木においても伐倒後経過日数によって産卵孔あたりの産卵数を調節していることを示して

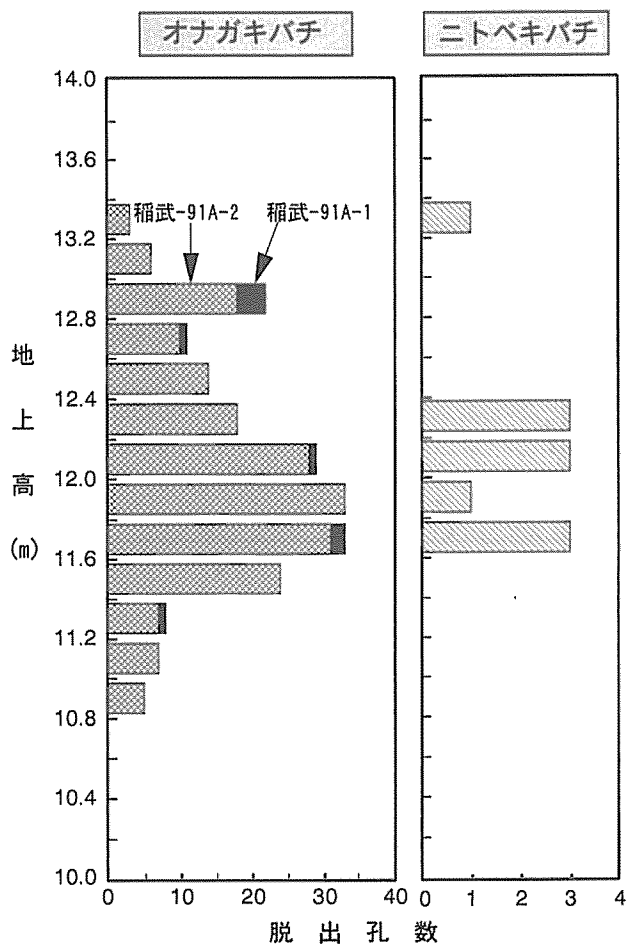


図 5-11. モミ試料木におけるオナガキバチとニトベキバチの脱出孔の垂直分布

個体群コードについては表 2-1 参照

いる。さらに、このことは、メス成虫はより産卵に適した場所により多くの卵を産む傾向があることを示唆している。

ニトベキバチのアカマツ生立木に対する産卵率は、伐倒後約 10 日目のアカマツ丸太に比べて低く、樹木個体ごとにばらついていた(図 5-4, 5-5)。また、枯死木に対しては産卵率のばらつきは小さかったものの、丸太の場合に比べるとその平均値は低かった(図 5-4)。これらの結果は、ニトベキバチの産卵率が、実験 1-1 の伐倒後 3 日以内のアカマツ丸太ではばらつき、4~24 日の丸太で高くなり、25 日目以降の丸太において低下するという結果に対応しているものと考えられる。すなわちニトベキバチは、林内の生立木と伐倒直後の生立木の丸太に対してはほぼ同様の産卵選好度を示し、また林内の自然枯死木には生立木を伐倒して 1 ヶ月以上経過した丸太と同様の産卵選好度を示すことが強く示唆される。また、生立木においてニトベキバチの産卵率が樹木個体ごとにばらついたことは、樹木個体ごとの樹勢の違いが影響しているものと推察される。

このようにニトベキバチは、樹勢の強いアカマツ生立木



や、すでにキバチの共生菌以外の腐朽菌や穿孔虫が侵入しており、物理的・化学的にも生立木とは大きく異なる枯死木に対しては産卵選好度が低いものと考えられた。ニトベキバチは、樹勢の強いアカマツ生立木を忌避して産卵しない結果、樹脂によって直接産卵行動が阻害されたり(福田, 未発表),あるいは産下した卵が樹脂にまかれたり、樹木のフェノール代謝の変化などの化学的抵抗反応によって産卵時に接種する菌の成長が阻害される(Coutts and Dolezal 1966; Madden 1988)ことを回避しているものと考えられる。また枯死木に対する産卵忌避によって、キバチの共生菌以外の木材腐朽菌の存在により孵化したキバチ幼虫の成長が阻害されるか、あるいは接種した菌の成長が、他種の菌との拮抗作用や木部の物理的・化学的变化によって阻害されることを回避しているものと考えられる。

実際の野外においては、ニトベキバチのメス成虫は寄主木の揮発成分( $\alpha$ -ピネンや $\beta$ -ピネン)の濃度の違いを感知して、産卵に対する寄主木の産卵度を判断しているものと考えられる(Simpson 1976)。野外において、ニトベキバチは、アカマツ衰弱木においても、伐倒後4~24日のアカマツの丸太の場合と同様に、前述の2つの制限要因、すなわちマツ類の樹脂や化学的抵抗反応および共生菌の他の腐朽菌との拮抗作用による成長阻害を免れるものと考えられる。他の同属種であるコルリキバチ(*Sirex juvencus*)は昆虫の加害により衰弱した木や枯死直後の木に加害し、またキバチのなかで唯一、一次性昆虫と考えられているノクチリオキバチでさえ、生理的ストレスを受けた木に誘引されることが確かめられている(Madden 1977)。したがって、野外ではニトベキバチはアカマツの衰弱木に対しても高い産卵選好度を示すことが予想される。

#### 5-4-2. ニホンキバチの産卵選好

第4章で述べたとおり、ニホンキバチは伐倒後1週間以内の新鮮丸太において高い産卵率を示した。本章ではさらに、産卵時点における丸太の伐倒後経過日数が増すにつれて本種の産卵率は単調減少することが示された(図5-6)。この原因としてはニトベキバチの場合と同様の理由から、メス成虫が伐倒後長期間経過した丸太を産卵に好適と判断しないことが原因として考えられる。一方、ニトベキバチでは、伐倒直後のアカマツ丸太に対してほとんど産卵しない個体が認められたが、ニホンキバチでは、伐倒直後のスギ丸太に対してすべての個体が産卵した。これは、それぞれのキバチが利用する寄主木樹種の性質の違いに由来するものと考えられる。すなわち、ニトベキバチを産卵させたアカマツは材部に樹脂道を持っており、キバチが産卵すると産卵孔には多量の樹脂が流入するが、スギは樹脂道を持っておらず(山中 1984)、スギやヒノキを寄主とするニホンキバチにとって、ニトベキバチの寄主であるマツ類やミミにおいて認められる樹脂という制限要因がないことが、上記のような産卵行動上の違いを生む原因と考えられる。

Madden (1981) は、ラジアータマツで繁殖するノクチリ

オキバチについて調べ、産卵時の寄主木の含水率がキバチ幼虫および脱出成虫の体サイズに影響を与え、とくに含水率が180%以上の寄主木においては非常に小型の成虫が脱出することを報告している。しかし今回の実験においては、寄主木であるスギの初期含水率が180%を上回るものは少なく、ニホンキバチの産卵選好度に与える影響は認められなかった(図5-7)。

このように、ニホンキバチは寄主木の含水率が50~180%の場合それに関わらず、伐倒直後のスギ丸太に対して高い産卵選好度を示すことが示唆された。

#### 5-4-3. オナガキバチの産卵選好

共生菌を持たないオナガキバチは、伐倒後1年を経過した古丸太やPDAを接種した新鮮丸太には、伐倒後1週間以内の新鮮丸太と同様に産卵率がきわめて低くかったが(図4-4, 図5-9)、すでに他種のキバチの共生菌が接種されている加害木で、しかも菌が最も繁殖している場所に選択的に産卵していたことは注目すべきことである(図5-10)。このことは、オナガキバチがすでに他種のキバチによって加害された寄主木に産卵するという過去の観察記録を裏付けるものである(Francke-Grosmann 1954; Spradbery unpublished observation)。

しかしながら、今回の産卵試験で得られた平均30%という産卵率は、ニホンキバチやニトベキバチが最適な寄主木で示した80%以上の産卵率に比べて著しく低く、菌接種丸太がオナガキバチの産卵にとって必ずしも最適なものでなかったことを示唆している。この原因の一つとしては、産卵試験に供試した丸太が、丸太に培地とともに菌を接種するという方法によって作られたものであり、野外でオナガキバチが実際に産卵対象とする木の条件とは大きく異なっていたことが考えられる。しかしながら、材内において*Amylostereum*菌が繁殖しているかどうか、オナガキバチの産卵を誘導する決定的要因であることは間違いないところであろう。すなわち、自らは共生菌を持たないオナガキバチは、菌を必要としないわけではなく、他種のキバチの共生菌を利用する繁殖様式を持つことが強く示唆された。また、オナガキバチの脱出位置が、他種のキバチの脱出位置周辺に集中したことは(図5-10)、野外においてもオナガキバチの産卵位置が集中することを示唆している。

さらに興味深いことに、共生菌を持つキバチは菌と種特異的な関係を維持しているのに対して、オナガキバチは複数の菌を利用していることが示唆された(図5-8)。このことは、オナガキバチが、*A. areolatum* と共生するニトベキバチ、*A. chailletii* と共生するニホンキバチの両方の種とそれぞれ同一寄主木内で繁殖していたことによっても裏付けられる。オナガキバチが、寄主の範囲が広く(金光 1978)、また世界中の様々な地域に分布している(Morgan 1968; 竹内 1962)ことは、本種がその繁殖において他種のキバチの複数の共生菌を非特異的に利用できることと大いに関係があるものと思われる。

## 第6章 寄主木における共生菌の繁殖状況がキバチの次世代生産に与える影響

### 6-1. 緒言

第5章において、共生菌を持つキバチ（ニトベキバチ、ニホンキバチ）は、寄主木が伐倒木の場合には、ニトベキバチでは伐倒後約25日以上、ニホンキバチでは約50日以上経過したものに対して、産卵選好度が著しく低下することが明らかにされた。枯死木や伐倒後長期間経過した伐倒木には、すでにキバチの共生菌以外の腐朽菌や穿孔虫が侵入しており、生立木や伐倒直後の丸太とは物理的、化学的性質も大きく異なる。そのため、接種された菌は他種の菌との拮抗作用や木部の物理的、化学的变化によって成長が阻害されることが考えられ、菌の成長によって大きく左右されるキバチの食物資源の価値は低下することが予想される。

そこで本章では寄主木の状態が共生菌の繁殖に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、ニトベキバチおよびニホンキバチに産卵された伐倒後経過日数の異なる強制産卵丸太から、菌の分離を試みた。さらに、キバチによる共生菌の接種後の期間の違いに伴う共生菌の繁殖状況の変化についても併せて検討した。

また、ニトベキバチについては、産卵時の寄主木の状態がキバチの次世代の生育に及ぼす影響を明らかにするために、伐倒後一ヶ月以内の新鮮丸太と一ヶ月以上経過した古丸太に強制産卵させ、卵期から成虫として脱出するまでの生存率を比較した。さらに、ニホンキバチについては、寄主木の伐倒時期の違いによるキバチの繁殖源としての価値を評価するために、異なる時期に人為的に伐倒木を林内に放置して、ニホンキバチ次世代の脱出成虫数および体サイズを比較した。

### 6-2. 材料と方法

#### 6-2-1. 産卵時の丸太の状態による共生菌の繁殖状況の違い（実験1）

ニトベキバチの瀬戸-95 P 個体群（表2-1b）の中から、メス成虫をランダムに2個体選び、稲武プロットで採取した伐倒後17日目のアカマツ丸太（新鮮丸太）と56日目のアカマツ丸太（古丸太）にそれぞれ1個体ずつ産卵させた。孵化した幼虫が若齢幼虫で樹皮に近い部分に穿孔していると考えられる産卵約3ヶ月後の1月上旬に丸太を剥皮して、1丸太あたり5個の産卵孔を選んだ。また、ニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群（表2-1b）の中から、メス成虫をそれぞれ2個体ランダムに選び、稲武プロットで採取した伐倒後4日目のスギ丸太（新鮮丸太）と76日目のスギ丸太（古丸太）に1995年7月下旬にそれぞれ1個体ずつ産卵させた。ニトベキバチの場合と同様に、約3ヶ月後の10月下旬に、丸太の中央部50 cmあまりを剥皮して、1丸太あたり5個の産卵孔を任意に選んだ。

次に、それぞれの産卵孔付近から縦（軸方向）4 cm、横

1 cm、深さ1 cmの木片を、滅菌したノミを用いて切り出し、さらにその木片を滅菌した剪定ばさみを用いて約3 mmの分離片にした。作成された分離片は、70%エタノールに数秒浸した後、アンチホルミン10倍液で3分間表面殺菌した。表面殺菌した分離片を滅菌水で2回洗浄した後、シャーレ内のPDA培地上に置き、インキュベーター内で15°Cの条件下に置いた。その後、培地上で繁殖した微生物を試験管斜面培地（PDA培地）に移植し、同定を行った。

#### 6-2-2. 共生菌の繁殖期間（実験2）

実験1では産卵3ヶ月後の菌の繁殖状況を調査したが、ニホンキバチに産卵されたスギ丸太についてはさらに、すべての幼虫が蛹化する産卵10ヶ月後、および、1年前にすべての成虫が脱出し終えた産卵後2年を経過した丸太における産卵孔付近の菌の繁殖状況についても調べた。産卵10ヶ月後の丸太は、実験1と同様に、1995年7月にニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群の中からランダムに選んだ2個体に産卵させた2本のスギ丸太で、産卵時における丸太の伐倒後経過日数は4日と5日であった。また、産卵2年後の丸太は、1995年にニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群が脱出脱出した丸太のうちの2本のスギ丸太であり、供試数は表6-1のとおりである。これらの丸太について、実験1と同様の方法で、菌の分離を行った。また、産卵2年後の丸太については、ニホンキバチの食坑道内部と外部の両方から材片を切り取り、実験1と同様の方法で菌の分離を行った。

#### 6-2-3. 産卵時の丸太の状態がキバチの次世代の生育に与える影響（実験3）

ニトベキバチ 伐倒後経過日数の異なる状態の丸太におけるニトベキバチの生存率の違いを調査するために、1993年の10月上旬に、ニトベキバチ（名古屋-93 P 個体群）メス成虫を、稲武プロットで採取した伐倒後1ヶ月以下のアカマツ丸太（新鮮丸太）と1ヶ月以上のアカマツ丸太（古丸太）の2種類の丸太各5本に、1丸太あたり2～3個体、合計12個体ずつ産卵させた。推定産卵数は、第4章と同様の方法によって算出した。産卵された丸太は野外の網室に保管した。約1年後の1994年9月下旬から10月中旬にかけて次世代が脱出した後、1994年11月に各丸太ごとの脱出孔数を数えた。

ニホンキバチ ニホンキバチについては、スギ、ヒノキの伐採時期の違いによる翌年のニホンキバチの脱出数およびそれらの体サイズの違いを評価するために、白山プロットにおいて1994年の5月、7月、9月、11月にスギ、ヒノキ生立木をそれぞれ、2、4、2、2本ずつ同一林分内で伐倒しそのまま林床に放置した。5、7、9月伐倒木は1995年4月に、11月伐倒木は1996年4月下旬に、現地で1 m丸太（白山-95 SH 5丸太、白山-95 SH 7丸太、白山-95 SH 9丸太および白山-96 SH 11丸太）にして、名古屋大学構内の網室に伐倒時期別に分けて搬入した（表2-1b）。脱出したニ

表 6-1. ニホンキバチの共生菌の分離に用いたスギ丸太

番号	産卵後の 期間	産卵時期	分離片作成 時期	供試数	丸太の種類
1	3ヶ月	1995.7	1995.10	68	強制産卵丸太
2	10ヶ月	1995.7	1996.5	70	強制産卵丸太
3	10ヶ月	1995.7	1996.5	70	強制産卵丸太
4	2年	1995.7~9	1996.6	70	自然産卵丸太 (白山-95SH丸太)
5	2年	1995.7~9	1996.6	70	自然産卵丸太 (白山-95SH丸太)

ホンキバチ成虫は毎日採集して、脱出時の生重をマイクロバランスを用いて測定した。

なお、本調査林分内のニホンキバチは、ホドロン油剤(商品名、主成分: 安息香酸・オイゲノール, 500 ml 入り)を用いた誘引トラップによって7月上旬から10月上旬に発生し、7月の下旬がピークであることが確かめられている(福田ら 1997)。すなわち、5月伐倒木はキバチが産卵する時点では最低でも伐倒後2ヶ月近く経過しており、7月伐倒木は伐倒時期がニホンキバチの発生ピークにあたり、9月伐倒木は伐倒時にはすでにニホンキバチの発生のピークは過ぎていますが、産卵したニホンキバチは少なくとも伐倒後1ヶ月以内に産卵したことになる。また、11月伐倒木は産卵時には最低でも8ヶ月以上経過していたことになる。

### 6-3. 結 果

#### 6-3-1. 産卵時の丸太の状態による共生菌の繁殖状況の違い(実験1)

菌の分離を行った結果、ニトベキバチが産卵した新鮮丸太では(供試分離片数  $n=50$ ) は、産卵時に接種された *Amylostereum areolatum* が産卵3ヶ月後に優占度30%で分離された(図6-1a)。ここで優占度とは、分離されたすべての菌株数(分離数)に占める各菌種の菌株数の割合である。また分離率は、分離数を分離試験に用いた分離片数(供試数)で除した値とした。しかし、古丸太から( $n=50$ ) は、*A. areolatum* は全く分離されず、*Trichoderma* spp. などの菌が分離された(図6-1a)。また、ニホンキバチが産卵した新鮮丸太(4日目)から( $n=68$ )、産卵時にキバチによって接種された菌である *Amylostereum chailletii* が産卵3ヶ月後に優占度約60%という高い頻度で分離された。一方、古丸太(76日目)から( $n=71$ ) は、接種菌 *A. chailletii* は全く分離されず、*Trichoderma* spp. や *Guignardia cryptomeriae* などの菌が高頻度で分離された(図6-1b)。以上の結果から、伐倒後2ヶ月以上経過した丸太に共生菌を持つキバチが産卵した場合、産卵時に接種されたキバチの共生菌は定着できないことが強く示唆された。

#### 6-3-2. 共生菌の繁殖期間(実験2)

ニホンキバチに産卵させた丸太について、産卵3ヶ月後には、*A. chailletii* が約60%の優占度で分離されたのに対

し、すべての幼虫が終齢期である産卵10ヶ月後の産卵孔付近では、約20%の優占度にとどまった(図6-2)。このことからこの時期には産卵孔付近よりもむしろ幼虫が実際に存在している坑道付近において共生菌が活発に繁殖しているものと考えられる。しかし、産卵2年後の丸太では、産卵孔付近からは *A. chailletii* は全く分離されず、*Trichoderma* spp. など様々な菌が分離された(図6-2)。またこの時期には、ニホンキバチの坑道の内外でも( $n=139$ )、*A. chailletii* は全く分離されなかった。

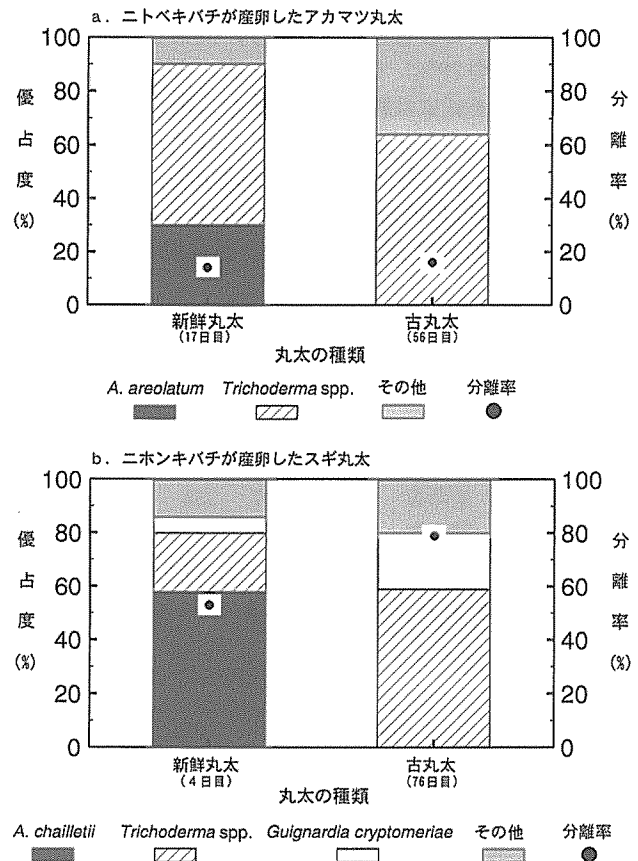


図 6-1. ニトベキバチが産卵したアカマツ丸太(a)およびニホンキバチが産卵したスギ丸太(b)における各種分離菌の優占度および分離率(産卵3ヶ月後分離)

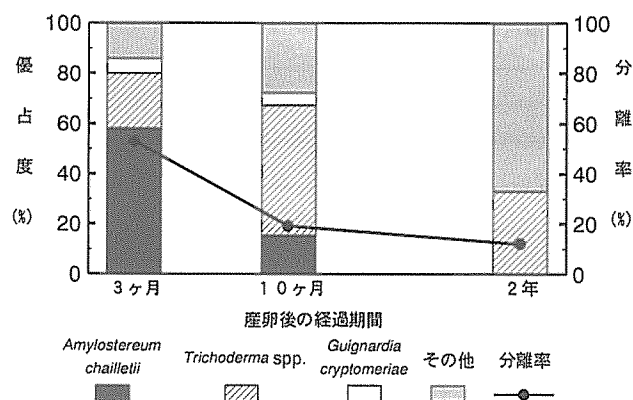


図 6-2. ニホンキバチが生育していたスギ丸太における産卵後の経過期間と各種分離菌の優占度および分離率との関係

### 6-3-3. 産卵時の丸太の状態がキバチの次世代の生育に与える影響（実験 3）

**ニトベキバチ** ニトベキバチメス成虫 1 個体当たりの産卵数は、新鮮丸太では約 190 個、古丸太では約 80 個であった（表 6-2）。約 1 年後には、産卵された丸太から多数のニトベキバチ成虫が脱出した。新鮮丸太からは、約 500 頭の新成虫が脱出した。これは、メス成虫 1 個体あたり約 40 頭の成虫を生産したことを意味しており、丸太ごとの生存率は 13～32%（平均 22%）であった。一方、古丸太からは、全くニトベキバチ成虫は脱出しなかった（表 6-2）。

**ニホンキバチ** ニホンキバチは、5 月伐倒丸太からは、オス 3 頭、メス 1 頭の計 4 頭、7 月伐倒丸太からは、オス 67 頭、メス 29 頭の計 96 頭、9 月伐倒丸太からは、オス 13 頭、メス 4 頭の計 17 頭が脱出したが、11 月伐倒丸太からは、全

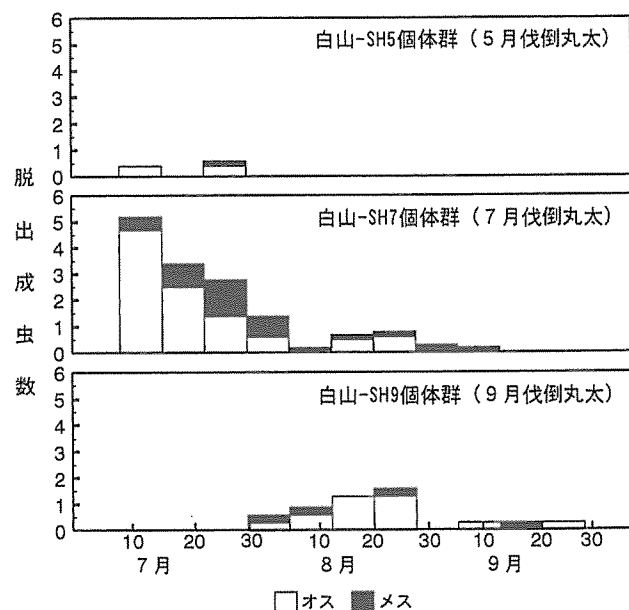


図 6-4. 伐倒時期の異なるスギ・ヒノキ伐倒木から羽化脱出したニホンキバチの脱出消長

個体群コードについては表 2-1 参照

注) 値は丸太 10 本あたり 1 週間あたりに換算したもの

く脱出しなかった（図 6-3、表 6-3）。5 月、7 月、9 月伐倒丸太それぞれ 10 本あたりの脱出数は 0.8 頭、15 頭、5.3 頭で、7 月伐倒丸太において極めて多かった。またニホンキバチは、5 月伐倒丸太からはすべて 7 月上旬から下旬に脱出し、7 月伐倒丸太においても同様の時期に集中していた。しかし 9 月伐倒丸太では、8 月下旬に脱出のピークを

表 6-2. ニトベキバチの丸太における生存率

	新鮮丸太						古丸太					
	FL1	FL2	FL3	FL4	FL5	平均	OL1	OL2	OL3	OL4	OL5	平均
産卵虫数	3	2	2	2	3	2.4	2	2	2	3	3	2.4
産卵数	585	437	355	522	424	465(193)	338	65	90	70	393	191(80)
羽化数	95	56	50	169	131	100(42)	0	0	0	0	0	0(0)
生存率 [%]	16	13	14	32	31	22	0	0	0	0	0	0

注) FL1…、OL1…は丸太番号、括弧内は 1 メス成虫あたりに換算した値

表 6-3. 伐倒時期の異なる丸太から脱出したニホンキバチの個体数と平均生重

伐倒時期	5 月		7 月		9 月		11 月	
丸太コード	白山-95SH5		白山-95SH7		白山-95SH9		白山-95SH11	
性	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
羽化脱出数	3	1	67	29	13	4	0	0
平均生重[mg]	26.0	62.1	46.1	204.1	75.8	245.7	—	—
±SE	±1.5		±2.8	±18.6	±5.6**	±25.4**		

注) 白山-95SH7個体群より有意に値が大きいことを示す (\*\* $p < 0.01$ ,  $t$ -test)

迎えた。また、脱出成虫の生重を比較したところ、オス、メスとも9月丸太から脱出した成虫が最も大きかった ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test) (表6-3)。

#### 6-4. 考 察

第5章で述べたとおり、共生菌を持つキバチは、伐倒後経過期間が1ヶ月以内の丸太には高頻度で産卵するものの、伐倒後2ヶ月以上経過した丸太には産卵選好度が低かった。本章では、共生菌の繁殖の観点から新鮮丸太と古丸太を比較し、その結果産卵選好度が高かった新鮮丸太においては、産卵時に材内に接種した共生菌は繁殖していたが、産卵選好度の低い古丸太においては、共生菌は全く繁殖していないことが明らかとなった(図6-1)。三原ら(1995)は、インキュベータ内で“つまようじ”上に繁殖させたニホンキバチの共生菌 *A. chailletii* を人工的にスギ、ヒノキ伐倒木にドリルで空けた穴に接種する実験を行った。その結果、接種時における伐倒後経過期間が1ヶ月以内のスギ、ヒノキ伐倒木においては、*A. chailletii* が繁殖できることを確かめた。ところが、伐倒後2ヶ月以上経過したスギ、ヒノキ伐倒木では、本菌はほとんど分離されず、他の腐朽菌が高頻度で分離されることを見いだしている(三原 私信)。このように、キバチの共生菌である *Amylostereum* 菌は、菌が持ち込まれた時点で伐倒後約1ヶ月以内の丸太では繁殖可能であるが、伐倒後2ヶ月以上経過したような丸太においては繁殖が困難であるものと考えられた。また共生菌は、幼虫が生育している期間は材内で繁殖していたが、幼虫がすでになくなった産卵後約2年を経過した丸太では、共生菌は全く繁殖していないことが示された(図6-2)。Stillwell and Kelly (1964) は、ハマキガによって枯死したバルサムモミにおいて、枯死して1年以内にはキバチが持ち込んだ *A. chailletii* が優占的に繁殖していたが、その後は *Polyporus abietinus* (シハイタケ: *Trichaptum abietinum*) がこれにとってかわり腐朽が進展すると報告している。また、周藤(1994)も、スギ、ヒノキにおいてニホンキバチの産卵によって生じた変色部から菌の分離を行い、枯死後ある程度期間を経過した枯死木の変色部からは、*Amylostereum* 菌の分離率が低いことを報告している。これらのことから *Amylostereum* 菌は、繁殖に適した伐倒木や枯死木に運ばれても、その中で長期間繁殖を続けることはできず、時間が経過するにつれて、他の腐朽菌に置き換えられる菌であることが示唆された。

また、生存率でみると、ニトベキバチは新鮮丸太では平均20%以上の生存率を示し、1メスが約40頭の次世代成虫を生産したが、古丸太においては、次世代が成虫にまで至ったものは全くなかった。この新鮮丸太における生存率は、金光(1978)の報告とほぼ一致した。一方、ニホンキバチでは、やはり発生ピークにあたる7月の伐倒木から最も多くの個体が脱出した。それに対して、伐倒後2ヶ月以上経過していた5月伐倒木ではニホンキバチはほとんど繁殖できず、伐倒後8ヶ月以上経過した11月伐倒木では、ニ

ホンキバチは全く繁殖できなかった。なお、五十嵐・奥田(1987)は、ニホンキバチのスギ・ヒノキ伐倒木における脱出までの生存率は、寄生がない状況下では40~50%にも及ぶと報告している。

このように、伐倒後の経過期間とともに寄主木の微生物相や非生物的環境状態が変化し(Ohashi *et al.* 1990)、その結果材内での共生菌の繁殖は大きな影響を受けること、キバチ幼虫は共生菌の繁殖可能な条件の寄主木でのみ生育できることが強く示唆された。また、このような寄主木に産卵された場合には、寄生蜂などの天敵による影響がない状況下では、脱出までの生存率はかなり高いものと推察された。

### 第7章 天敵生物がキバチ個体群に及ぼす影響

#### 7-1. 緒 言

これまでの章において、キバチ類は次世代の生存に適した状態の寄主木に選択的に産卵し、このような寄主木に産卵された場合には、寄生や捕食を排除した条件下では、脱出までの生存率は潜在的に高いことが強く示唆された。しかしながら、これまで日本においては、間伐後林内に放置されたスギ、ヒノキを繁殖源としたニホンキバチおよびオナガキバチの大発生の例を除いて、キバチは通常非常に低い密度に保たれている。この原因の一つとして、日本固有の天敵の働きが考えられる。1960~1970年代のオーストラリアでは、ヨーロッパから侵入したノクチリオキバチによるラジアータマツの被害が激甚であったため、その防除法として生物的防除が検討された。1963年から1971年にわたり連邦政府科学産業機構(CSIRO)を中心として進められたヨーロッパにおける天敵探索調査、および連邦生物防除協会(CIBP)とCSIROによる北アメリカ、日本、ネパールにおける調査の結果、21にのぼる種と亜種の寄生蜂の導入が検討され、室内実験を経て、10種が放飼され5種が定着した(Talbot 1977)。このうち、とくにシロフオナガバチ(*Rhyssa persuasoria* Linné.), *Megarhyssa nortoni nortoni* Cresson, ヒラタタマバチ(*Ibalia leucospoides* Howchenw)の3種が天敵として大きな成果を挙げた(Madden 1988; Talbot 1977)、さらに、1962年にニュージーランドで発見された線虫の一種 *Deladenus siricidicola* Bedding (Bedding 1968)を導入した結果、防除効果は一層高いものとなった(Madden 1988; Talbot 1977)。

日本に存在するキバチの寄生蜂については、金光(1978)が5種の寄生蜂を報告しており、また日本に存在するキバチの寄生性線虫については、Bedding and Akhurst (1978)が3種の *Deladenus* 属線虫を報告している。しかし、日本産キバチとこれらの寄生蜂や線虫に関する知見は上記の記載以外にはほとんどなく、キバチと寄生蜂、線虫の相互関係を明らかにした研究は全くない。そこで本章では、アカマツ枯死木からニトベキバチとともに脱出した寄生蜂、およびスギ間伐木からニホンキバチ、オナガキバチとともに

脱出した寄生蜂について調査し、これらがキバチ個体群の生存と繁殖に及ぼす影響を考察した。また、3種のキバチのメス成虫に寄生していた線虫についても同様に検討を試みた。さらに、本研究においてはじめて確認された、ニトベキバチに認められた昆虫病原菌についても若干の調査を行った。具体的には、以下のとおりである。

ニトベキバチの寄生蜂として記載されているオオホシオナガバチ (*Megarhyssa praececellens* Tosquinet) とヒラタタマバチについて、体サイズ、蔵卵数、生存日数、発生活長およびニトベキバチに対する寄生率について調査し、これら寄生蜂の生態とキバチへの寄生様式を明らかにしようとした。また、ニホンキバチとオナガキバチの主要な寄生蜂として記載されているヒメバチ科のシロフオナガバチ、オオホシオナガバチ、同じくヒメバチ科で二次寄生蜂の *Pseudorhyssa sternata* Merrill について、ニトベキバチの寄生蜂と同様の調査を行い、これらの寄生蜂の生態、寄生様式および相互関係について検討した。また、3種のキバチに対する寄生性線虫の感染状況を調査し、キバチ個体群に及ぼす影響を検討した。さらに、今回はじめてニトベキバチ成虫において、衰弱個体の脚関節や腹節に白色の糸状菌が認められ、死亡後体表全体が菌で覆われる現象が多数観察された(写真7-1)。そこで、このニトベキバチに感染していた菌の種を同定するとともに、ニトベキバチに対するこの菌の感染状況を調査し、キバチ個体群に及ぼす影響を検討した。

## 7-2. 材料と方法

### 7-2-1. ニトベキバチの寄生蜂

**寄生蜂の生態** 今回の研究では、ニトベキバチに被害されたアカマツから、以下に示すオオホシオナガバチ(写真7-2a)とヒラタタマバチ(写真7-2b)が脱出した。

**オオホシオナガバチ:** 本種の生態についての知見はほとんどない。*Rhyssa* 属や *Megarhyssa* 属の寄生蜂は一般に、キバチが産卵時に接種する *Amylostereum* 菌が繁殖した材から発せられる匂いに誘引されて、キバチ幼虫が存在している木に集まるとされている(Madden 1968; Nuttall 1980a)。これらの寄生蜂は、その中にいるキバチ幼虫の位置をまず触覚によって大まかに探索し、さらに産卵管を抜き刺ししながらその位置を特定し、最後に幼虫の体表に産卵する(外部寄生)(Spradbery 1970a)。寄生蜂の幼虫の多くは、寄主であるキバチ幼虫を食べ終わってすぐには穿孔行動をおこさず、蛹化するまでの約1年間その場に留まり休眠する。成虫となった寄生蜂は、材を大顎で掘り進み材外に脱出する。幼虫の一部は、休眠せずただちに蛹化しその年の夏に脱出するという(Hocking 1968; Madden 1968; Spradbery 1970a; Nuttall 1980a)。

**ヒラタタマバチ:** 本種は、はじめはキバチに内部寄生するが、キバチが老熟幼虫になったところで、体外に出て外部寄生する。本種は、キバチの孵化直前の卵あるいは一齢幼虫に産卵する。本種のメス成虫は、菌の匂いによって最

近作られた産卵孔を探りあて、その中に髪の毛のように細い産卵管(写真7-3)を差し込み寄主に産卵する(Chrystal 1930; Madden 1968; Spradbery 1970b; Nuttall 1980a)。  
**実験手順** 本調査は、1992年8月から1994年6月に行われた。瀬戸プロットにおいて1992年8月に樹高18mのアカマツ枯死木1本から10本の1m丸太(瀬戸-92 P丸太)(グループ1)、1993年7月に樹高17mのアカマツ枯死木1本から12本の1m丸太(瀬戸-93 P丸太)(グループ2)を採取した。

グループ1については、1992年8月下旬~11月および1993年4月~11月、またグループ2については、1993年8月~11月および1994年4月~6月に脱出したニトベキバチ成虫(瀬戸-92 P, 瀬戸-93 P 個体群)と寄生蜂成虫を毎日採集し、それぞれの生重と産卵管長(メス成虫)を測定した。キバチ、寄生蜂とも脱出時には卵が成熟していたため、生重には卵の重さも含まれている。ニトベキバチ成虫および寄生蜂成虫は、生存日数を測定するため、実験室条件下(約25°C)で5%のショ糖水を給餌して、ガラス瓶(直径15 cm×高さ20 cm)内で飼育した。

オオホシオナガバチのメス成虫については、死亡後すぐに実体顕微鏡下で解剖して蔵卵数を計数した。ヒラタタマバチは、実体顕微鏡下で卵巣内の成熟卵を観察することができたが、きわめて小さいためすべてを取り出すことができず、蔵卵数を計数することはできなかった。ニトベキバチの蔵卵数については、すでに第3章および第4章で述べたとおりである。

オオホシオナガバチもヒラタタマバチも単寄生をするものと考えられており(Chrystal 1930; Hocking 1968; 金光 1978)、これにしたがえば寄生蜂1個体は1個体のニトベキバチに由来する。したがって実験に供試した丸太すべてを合わせた材内寄生率は、以下の式によって算出される。

$$\{M/(S+M+I)\} \times 100 [\%]$$

(オオホシオナガバチによる寄生率) (7-1)

$$\{I/(S+M+I)\} \times 100 [\%]$$

(ヒラタタマバチによる寄生率) (7-2)

ここで、S, M, I は、それぞれ、1試料木から採取したすべての丸太から脱出したニトベキバチ、オオホシオナガバチ、ヒラタタマバチの総個体数である。

### 7-2-2. ニホンキバチとオナガキバチの寄生蜂

**寄生蜂の生態** 今回の調査では、ニホンキバチおよびオナガキバチに被害されたスギから、オオホシオナガバチ、シロフオナガバチ、*Pseudorhyssa sternata*(写真7-2a, c, d)が脱出した。シロフオナガバチとオオホシオナガバチについてはすでに説明したが、*P. sternata* は副次的な寄生をする種とされており、産卵管は非常に長いものの自ら直接幹に穿孔する能力はなく、一次寄生蜂の攻撃によって麻酔されたキバチ幼虫に対して、一次寄生蜂の作った産卵孔を通して産卵管を差し込み卵を産みつける。卵から孵化したこれらの幼虫は、一次寄生蜂の幼虫を食い殺し、寄主である

キバチ幼虫を横取りして餌とする cleptoparasitism (労働寄生) とよばれる寄生様式を持っている (金光 1978; Spradbery 1969)。

**実験手順** 試料の採取は、尾鷲プロットのスギ、ヒノキの人工林内において 1993 年 6 月に行った。1992 年 8 月に伐倒後、林内に放置された間伐木の中から、キバチのものとされる産卵孔が高頻度で認められた樹高約 17 m の 35 年生スギを試料木として選び、現地で約 1 m に玉切りしたのち、12 本の丸太 (尾鷲-93 S 丸太) を名古屋大学構内の網室に搬入した。脱出した昆虫 (キバチおよび寄生蜂) は毎日採集した。また、生存日数を測定するため、それらの脱出昆虫を実験室条件下 (25°C) において、ガラス瓶 (直径 15 cm×高さ 20 cm) 内で 5 % ショ糖水を給餌して飼育した。寄生蜂については、死亡後実体顕微鏡下で解剖して、卵巣内の蔵卵数を計数した。

3 種の寄生蜂のうち、オオホシオナガバチとシロフオナガバチは前述のように単寄生蜂であり、一方 *P. sternata* は 1 寄主に最大 3 個の卵を産むが、そのような場合でも 1 齢幼虫期で生き残るのは 1 個体だけであることが明らかにされている (Spradbery 1968)。したがって、実験に供試したすべての丸太における寄生率は、以下の式によって算出することができる。

$$\{M/(H+M+R+P)\} \times 100 [\%]$$

(オオホシオナガバチによる寄生率) (7-3)

$$\{R/(H+M+R+P)\} \times 100 [\%]$$

(シロフオナガバチによる寄生率) (7-4)

$$\{P/(H+M+R+P)\} \times 100 [\%]$$

(*P. sternata* による寄生率) (7-5)

ここで、*H* はすべての丸太から脱出したキバチの総個体数、*M*, *P*, *R* は脱出した寄生蜂 (それぞれオオホシオナガバチ、シロフオナガバチ、*P. sternata*) の総個体数である。

### 7-2-3. キバチ類3種に寄生する線虫

**線虫の生態** キバチ類に寄生する線虫として知られる *Deladenus* 属の線虫は Tylenchida 目に属し、昆虫体外での菌食性にもとづく自活性の生活と、昆虫体内で送る寄生性生活とがはっきり区別されている典型的な任意寄生性の線虫である (真宮 1992; Bedding 1993)。さらにこれら線虫には、キバチのメス成虫を不妊化させる不妊化型系統と不妊化させない非不妊化型系統が存在する (Nuttall 1980b; Zondag 1975)。いずれの系統の自由生活者、寄生生活者も環境条件によって自由生活者にも寄生生活者にもなることができる (Bedding 1972, 1993; Nuttall 1980b)。日本では、今回の 3 種キバチはいずれも線虫に寄生されることが確認されており、ニトベキバチは *D. siricidicola*、ニホンキバチは *D. rudyi* Bedding, オナガキバチ線虫は、*D. siricidicola* と *D. rudyi* が寄生する。ただし、スギを寄主木とするオナガキバチに寄生する線虫は *D. rudyi* のみである (Bedding and Akhurst 1978)。

**実験手順** 実験に用いたキバチ成虫は、瀬戸プロットにおいて採取したアカマツ丸太 (瀬戸-95 P 丸太) から 1995 年 9 月下旬から 10 月下旬にかけて脱出したニトベキバチ (瀬戸-95 P 個体群) (表 2-1 b), 白山-95 SH 7 丸太から 7 月上旬から 9 月下旬に脱出したニホンキバチ (白山-95 SH 7 個体群), および尾鷲-93 S 丸太から 1993 年 7 月下旬から 8 月下旬にかけて脱出したニホンキバチ (尾鷲-93 S 個体群) とオナガキバチ (尾鷲-93 S-1 個体群), 同一の丸太から、1994 年の 5 月上旬から 6 月下旬にかけて脱出したオナガキバチ (尾鷲-94 S-1 個体群) の 3 種のキバチの 5 つの個体群のものである。これらのメス成虫についてこれまでと同様の方法で、体サイズと生存日数を測定した。また、死亡後すぐに実体顕微鏡下で解剖を行い、卵巣内での線虫感染の有無を確認し、以下の式を用いて線虫感染率を算出した:

$$(I_n/T_n) \times 100 [\%]. \quad (7-6)$$

ここで、*T<sub>n</sub>* は各個体群から任意に選んだ供試メス個体数、*I<sub>n</sub>* はそのうち線虫感染が確認された個体数である。また、寄生していた線虫が不妊化型か非不妊化型かを、線虫感染していたキバチの卵巣の状態から類別した。すなわち、卵殻を貫通し卵内に侵入し、卵の縮小化や卵の機能破壊をもたらしている線虫を不妊化型線虫とし、卵巣内で卵の周囲にからみつくように存在しているものを非不妊化型線虫とした。なお、オナガキバチ (尾鷲-93 S-2 個体群) のメス成虫については、蔵卵数もあわせて計数した。この際、縮小化や機能破壊された卵は蔵卵数に含めなかった。

### 7-2-4. ニトベキバチで認められた昆虫寄生菌

本研究では、ニトベキバチ成虫の中に死亡後すぐに体表全面が白色の糸状菌で覆われる個体が数多く観察された。そこで、この糸状菌の特定とこの菌がキバチの次世代生産に及ぼす影響についての検討を試みた。供試虫は、名古屋-93 P 丸太から 1993 年の 9 月中旬から 10 月下旬にかけて脱出したニトベキバチ成虫 (名古屋-93 P 個体群) である。これらの個体は供試前に脱出成虫の生重を測定し、1 頭ずつガラス瓶 (直径 15 cm×高さ 20 cm) 内で 5 % ショ糖水を給餌して飼育した。さらに、白色菌に覆われたもの (以下、感染個体) と白色菌に覆われなかったもの (以下、非感染個体) に分け、感染個体については体表、卵巣および孢子貯蔵器官 (メスのみ) から菌の分離を行い、インキュベータ内 25°C の条件下で 10 日間 PDA 培地上で培養した。

脱出したメス成虫のうち 24 頭はオス成虫と交尾させるため、それぞれ 1 日間ガラスの飼育瓶内で飼育後、稲武プロットで伐倒したアカマツ丸太を 1 本ずつ入れた PVC 円筒管内に、1 丸太につき 1~4 個体を無作為に投入し、実験室条件 (25°C) 下で産卵させた。産卵開始時点でのこれらの丸太の伐倒後経過日数は 3~16 日であった。また、産卵させたメス成虫のうち、10 個体は感染個体と非感染個体にわけて、実体顕微鏡下で解剖して残存卵数を計数し、これまでと同様の方法 (4-3-1) で推定産卵率を算出した。ま



た、これと同一時期に、瀬戸-93 P 丸太から脱出したしたニトベキバチ (瀬戸-93 P 個体群) のメス成虫についても、同一条件下で産卵試験を行った。

### 7-3. 結果

#### 7-3-1. ニトベキバチの寄生蜂

**蜂成虫の脱出消長と寄生率** グループ1では、ニトベキバチの脱出は、1992年の9月上旬から11月上旬の約2ヶ月間続いた (図7-1)。2種の寄生蜂、オオホシオナガバチとヒラタタマバチは、約1ヶ月半脱出が続いたが、脱出期間は両種間で異なっていた。すなわち、オオホシオナガバチは、1992年8月下旬から10月上旬にかけて脱出したが、ヒラタタマバチは、9月中旬から11月上旬にかけて脱出した (図7-1)。1993年春には、オオホシオナガバチだけが5月上旬から6月中旬にかけて脱出したが、1993年秋にはどの寄生蜂も全く脱出しなかった (図7-1)。一方グループ2では、ニトベキバチは1993年8月中旬から10月下旬の約1ヶ月半脱出を続けた。ヒラタタマバチは、ニトベキバチとほぼ同時期に脱出したが、この時期オオホシオナガバチは全く脱出しなかった。

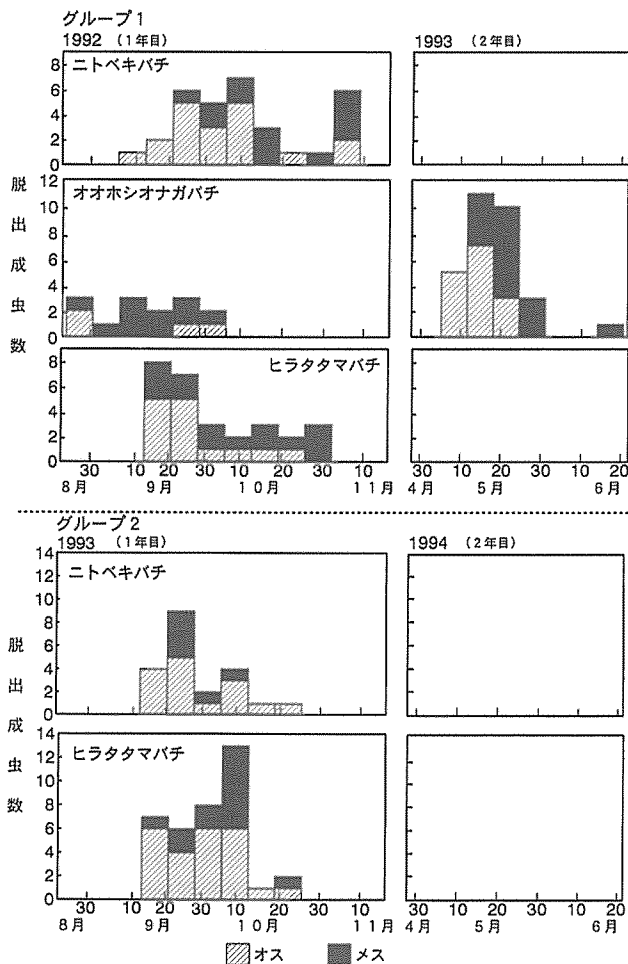


図7-1. ニトベキバチとその寄生蜂のアカツ試料木からの脱出消長

(7-1), (7-2) 式を用いて推定した寄生率は非常に高く、グループ1では、ニトベキバチはオオホシオナガバチに約43%、ヒラタタマバチに約26%寄生されており、グループ2では、ニトベキバチはヒラタタマバチに約64%寄生されていた。

**成虫の体サイズと生存日数** グループ1において、オオホシオナガバチの秋脱出個体群は、オス、メスともに寄主であるニトベキバチよりも生重が小さかったが (♂,  $p < 0.01$ , ♀,  $p < 0.05$ ,  $t$ -test), 春脱出個体群の生重はオス・メスともニトベキバチの生重と有意な差は認められなかった ( $p > 0.05$ ,  $t$ -test)。一方ヒラタタマバチは、両グループともにオス、メスいずれもニトベキバチに比べ生重が明らかに小さかった ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test) (表7-1)。

グループ1においては、両性間での生重の違いはヒラタタマバチよりオオホシオナガバチでより大きかった。ヒラタタマバチの産卵管長はニトベキバチのものと同様の長さであったが、オオホシオナガバチの産卵管は他の2種よりはるかに長かった (表7-1)。オオホシオナガバチの産卵管は比較的に太く、ヒラタタマバチの産卵管は毛髪状であった (写真7-3b)。オオホシオナガバチの1993年の春脱出個体の生重は1992年の秋脱出個体のものと比べてかなり大きかった。また、グループ1のオオホシオナガバチの生存日数は約1週間であったが、ヒラタタマバチは両グループともに約2~3週間であった (表7-1)。

**蔵卵数と卵サイズ** オオホシオナガバチの卵巣内に認められた蔵卵数は、4~16個 (平均11個) であった。オオホシオナガバチの脱出時の生重と観察された蔵卵数との間には、キバチの場合と同様に (図4-1), 正の相関関係が認められた ( $r = 0.87$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 26$ ) (図7-2)。また、オオホシオナガバチの平均卵長は約2.3 mmであったが、一部の卵は小型化しており、卵巣内の卵の一部は体内に再吸収されていた可能性がある。

一方ヒラタタマバチの卵巣内には、多数の小型卵が存在していた。平均卵長は0.25 mmであったが、卵巣内のすべての卵を取り出すことはできなかったため、蔵卵数は不明である。しかし、大きいメス個体は約600個以上の卵を生産すると推定されている (Chrystal 1930)。

#### 7-3-2. ニホンキバチとオナガキバチの寄生蜂

**脱出成虫の発生消長と寄生率** 供試丸太 (尾鷲-93 S 丸太) からは、1993年 (1年目) の7月下旬から9月下旬にかけてニホンキバチ (尾鷲-93 S 個体群) が脱出し、8月上旬から9月中旬にかけてオナガキバチ (尾鷲-93 S-1 個体群) が脱出した。また、寄生蜂としては、7月上旬から7月下旬にかけて、オオホシオナガバチが脱出した (図7-3)。1994年 (2年目) には同じ丸太から、5月上旬から6月下旬にかけてオナガキバチ (尾鷲-93 S-2 個体群) が脱出した。また寄生蜂は、4月上旬から下旬にかけて、オオホシオナガバチ、シロフオナガバチ、さらに二次寄生蜂の *P. sternata* が脱出した (図7-3)。しかし、オオホシオナガバチは、わ



表7-1. ニトベキバチと2種の寄生蜂（オオホシオナガバチ，ヒラタタマバチ）成虫の体サイズと生存日数（平均値±SE）

グループ1	ニトベキバチ		オオホシオナガバチ				ヒラタタマバチ	
	(1992)		秋個体群(1992)		春個体群(1993)		(1992)	
	♂(n=18)	♀(n=14)	♂(n=4)	♀(n=10)	♂(n=15)	♀(n=15)	♂(n=13)	♀(n=13)
生重 [mg]	72.0±10.8	151.3±28.2	20.4±3.4**	73.6±11.0**	76.6±10.3	166.3±14.5	27.2±1.0	40.4±3.4
産卵管長 [mm]	—	9.8±0.5	—	25.8±1.9**	—	36.8±1.5	—	9.4±0.5
生存日数 [日]	5.8±0.5	5.1±0.3	3.8±0.9**	5.7±0.4**	6.5±0.6	9.3±1.2	13.5±1.3	17.9±2.0

グループ2	ニトベキバチ		オオホシオナガバチ		ヒラタタマバチ	
	♂(n=15)	♀(n=6)	♂(n=0)	♀(n=0)	♂(n=24)	♀(n=13)
	生重 [mg]	74.1±13.5	—	—	22.4±2.1	38.1±3.3
産卵管長 [mm]	—	8.2±0.4	—	—	—	8.9±0.5
生存日数 [日]	7.8±0.6	4.0±0.3	—	—	12.8±1.3	15.6±2.2

注) オオホシオナガバチの春脱出個体群と平均値が有意に異なる (\*\*  $p < 0.01$ )

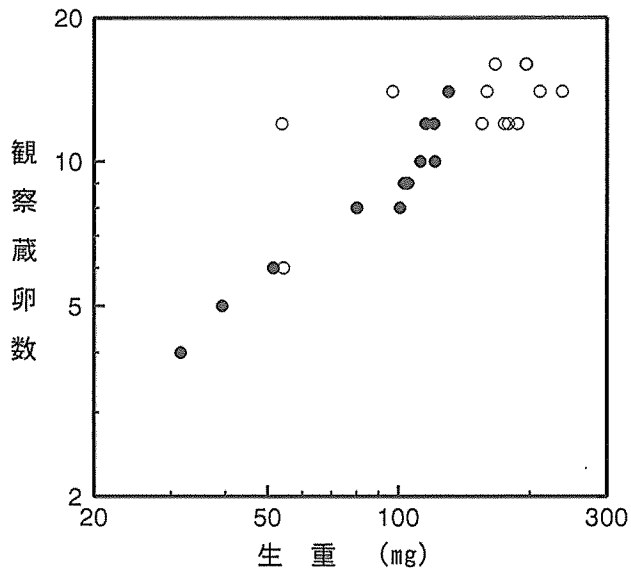


図7-2. オオホシオナガバチのメス成虫の生重と卵巣内に観察された蔵卵数との関係

注) ●：秋脱出個体群，○：春脱出個体群

ずかにオス1個体が脱出したただけであった。一方，1994年の夏から秋にかけてはキバチ，寄生蜂ともに脱出しなかった。

性比(♀/(♀+♂))はオオホシオナガバチで0.40，シロフオナガバチで0.28，*P. sternata*で0.35であった。(7-3)～(7-5)式を用いて算出した供試丸太全体の寄生率は，オオホシオナガバチでは約9%，シロフオナガバチでは約10%，*P. sternata*では約7%，全体では約26%であった。寄生蜂の体サイズと生存日数 オオホシオナガバチの生重は，シロフオナガバチならび*P. sternata*より，オオホシオナガバチのオス成虫と*P. sternata*のオス成虫に有意差がないのを除いて，有意にその値が大きかったが( $p < 0.05$ , Scheffe's multiple range test; 以下，同 test)，シロフオナガバチと*P. sternata*の生重の値に有意差は認められな

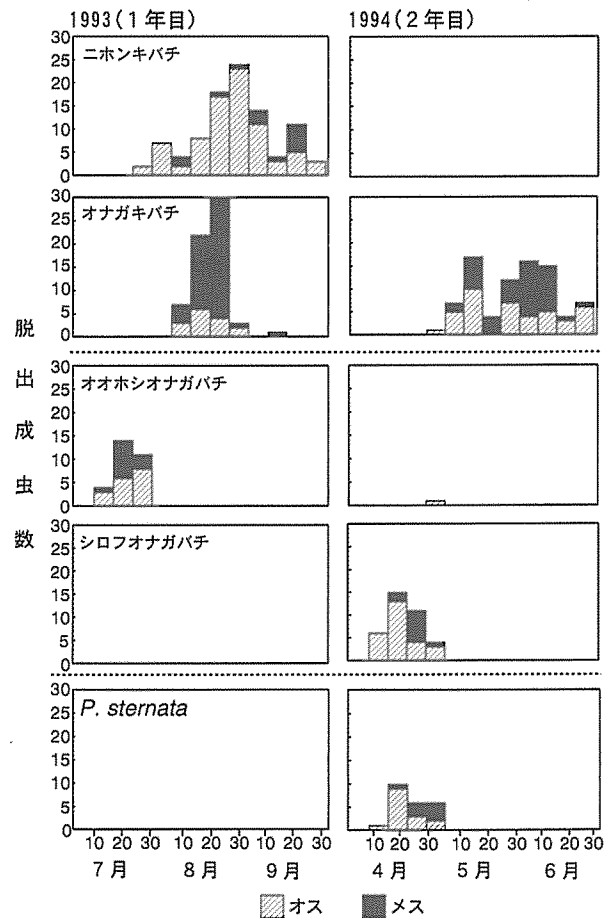


図7-3. ニホンキバチおよびオナガバチとその寄生蜂のスギ試験木からの脱出消長

かった( $p > 0.05$ ) (表7-2)。一方，産卵管長の平均値は，3種間で有意差は認められなかった( $p > 0.05$ ) (表7-2)。

生存日数は，オオホシオナガバチのメス成虫が他の2種より有意に長かったが( $p < 0.05$ ) (表7-2)，これ以外には有意な差は認められなかった( $p > 0.05$ ) (表7-2)。

表 7-2. ニホンキバチとオナガキバチ幼虫が摂食するスギ丸太から脱出した 3 種の寄生蜂成虫の体サイズ、蔵卵数および生存日数 (平均値±SE)

	オオホシオナガバチ		シロフオナガバチ		<i>Pseudorhyssa sternata</i>	
	♂ (n=17)	♀ (n=12)	♂ (n=26)	♀ (n=10)	♂ (n=15)	♀ (n=8)
生重 [mg]	24.3±3.1 <sup>a</sup>	84.4±8.7 <sup>a</sup>	17.3±1.5 <sup>b</sup>	59.7±5.8 <sup>b</sup>	27.2±1.0 <sup>ab</sup>	49.9±5.5 <sup>b</sup>
産卵管長 [mm]	—	24.7±1.1 <sup>a</sup>	—	25.2±0.9 <sup>a</sup>	—	23.6±1.3 <sup>a</sup>
蔵卵数	—	10.3±0.5 <sup>a</sup>	—	10.7±0.8 <sup>a</sup> (n=7)	—	10.7±1.6 <sup>a</sup> (n=6)
卵長 [mm]	—	2.3±0.1 <sup>a</sup>	—	2.5±0.1 <sup>a</sup> (n=7)	—	2.6±0.2 <sup>a</sup> (n=5)
生存日数 [日]	4.5±0.6 <sup>a</sup>	9.3±0.9 <sup>a</sup>	4.7±0.3 <sup>a</sup>	6.5±0.6 <sup>b</sup>	3.9±0.4 <sup>a</sup>	4.8±0.5 <sup>b</sup>

注) 同性内の異なる文字は寄生蜂種間に有意差があることを示す (Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ )

**蔵卵数と卵サイズ** 3種の寄生蜂の蔵卵数はいずれも平均10個程度で3種間に有意差は見られず、平均卵長にも有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (表 7-2)。しかし、3種とも一部の卵は小型化しており、卵巣内の卵の一部は体内に再吸収されているものと考えられる。

### 7-3-3. キバチ類 3 種に寄生する線虫

**線虫感染率** ニトベキバチ (瀬戸-95 P 個体群) では、解剖したメス成虫 30 個体中 21 個体 (70%) が線虫に感染していた。一方、ニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群では、27 個体中 9 個体 (33%) が線虫に感染しており、ニホンキバチの尾鷲-93 S 個体群は 15 個体中 4 個体 (27%) が線虫に感染していた。またオナガキバチは、1 年目に脱出した個体群 (尾鷲-93 S-1 個体群) では 48 個体中線虫感染個体は認められなかったが、2 年目に脱出した個体群 (尾鷲-93 S-2 個体群) では 47 個体中 26 個体 (55%) が線虫に感染していた。

**不妊化率** 3 種のキバチで線虫に感染していたメス成虫の

うち、不妊化していたメス成虫は、ニトベキバチで 21 個体中 3 個体 (14%)、ニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群では 9 個体中 1 個体 (11%)、ニホンキバチの尾鷲-93 S 個体群では 4 個体中 0 個体 (0%)、オナガキバチ尾鷲-93 S-2 個体群では 26 個体中 4 個体 (15%) であった。

**感染個体と非感染個体の体サイズと生存日数** メス成虫の平均生重は、ニトベキバチでは感染個体が 102 mg であったのに対して非感染個体が 147 mg、ニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群では、感染個体が 173 mg であったのに対して非感染個体が 231 mg、ニホンキバチの尾鷲-93 S 個体群では感染個体が 132 mg であったのに対して非感染個体は 179 mg、オナガキバチでは感染個体が 28 mg であったのに対して非感染個体は 53 mg であった。このように 3 種のキバチはすべて、感染個体の方が非感染個体よりも生重の値が有意に低く (表 7-3, 図 7-4) ( $p < 0.05$ , Mann-Whitney *U*-test), 小型化していることが明らかとなった。一方生存日数は、ニトベキバチでは、感染個体が 3.5 日であったのに対して非感染個体が 5.8 日と、感染個体の生存

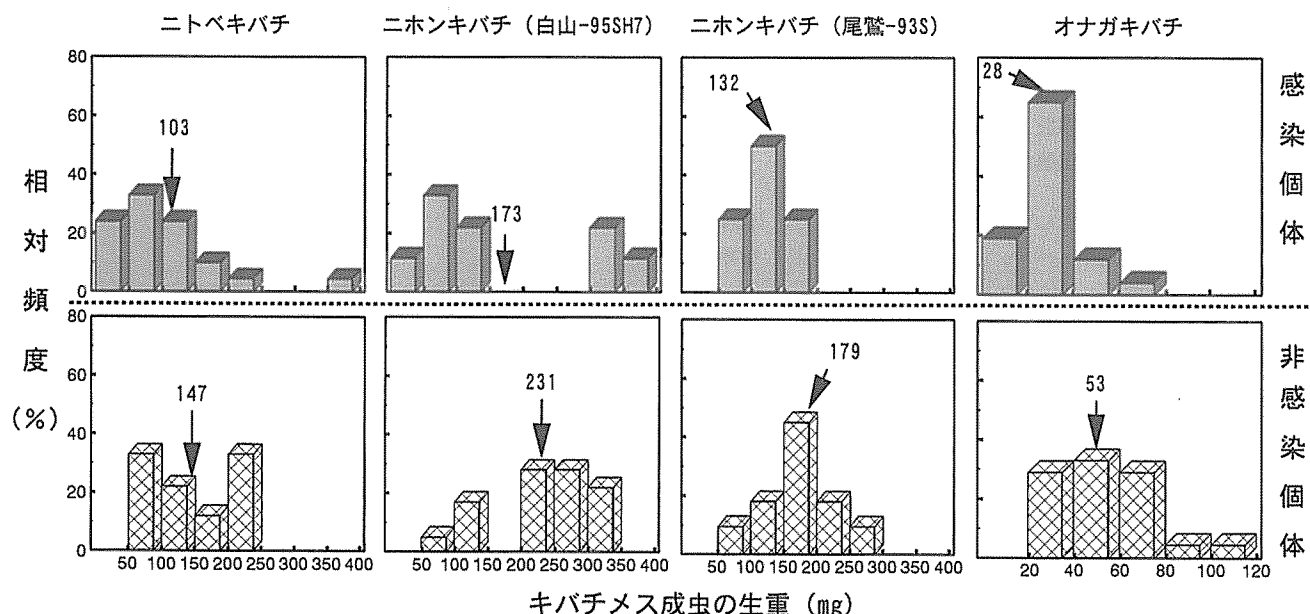


図 7-4. キバチ 3 種における線虫感染個体と非感染個体の生重の階級別相対頻度分布  
矢印は平均値、個体群コードについては表 2-1 参照

表7-3. 3種のキバチメス成虫の線虫感染・非感染の割合とそれぞれの個体の体サイズおよび生存日数（平均値±SE）

キバチ種	ニトベキバチ				ニホンキバチ				オナガキバチ			
	瀬戸-95P		白山-95SH7		尾鷲-93S		尾鷲-93S-1		尾鷲-93S-2			
	I	U	I	U	I	U	I	U	I	U		
個体数	21	9	9	18	4	11	0	48	26	21		
生重	102.9±17.3**	146.6±19.9	173.0±43.1**	231.1±17.4	131.5±17.6**	178.6±16.2	—	44.6±2.1	28.2±2.0**	52.7±4.8		
生存日数	3.5±0.5**	5.8±0.9	3.0±0.4	3.1±0.2	3.5±1.2	3.4±0.2	—	4.1±0.1	4.1±0.2	4.0±0.2		

注) I: 感染個体, U: 非感染個体 \*\* : 感染個体と生重 [mg] あるいは生存日数 [日] の値が有意に異なる ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test)

日数の方が有意に短かったが ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test), ニホンキバチの白山-95 SH 7 個体群と尾鷲-93 S 個体群, およびオナガキバチの尾鷲-93 S-2 個体群では感染個体と非感染個体の生存日数は, それぞれ 3.0 (感染) と 3.1 日 (非感染), 3.5 と 3.4 日, 4.1 と 4.0 日と有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ,  $t$ -test) (表 7-3)。

**感染個体の脱出時期と蔵卵数** メス成虫の線虫感染数が多かったオナガキバチの尾鷲-93 S-2 個体群を, 同一寄主木から前年に脱出した尾鷲-93 S-1 個体群と比較しながら解析したところ, 1 年目に脱出した個体群では脱出消長は明らかに一山型であったのに対して, 2 年目の個体群では 2 つの脱出期間 (脱出前期と脱出後期) が認められた (図 7-5)。2 年目前期に脱出したオスの平均生重は 1 年目に脱出したオスとほぼ同様であったが, 2 年目後期のオスの平均生重は, 1 年目および 2 年目前期の平均生重よりも有意に小さかった。また, 2 年目前期のメスの平均生重は 1 年目のそれより有意に値が大きかったが, この 1 年目のメスの平均生重は逆に, 2 年目後期のメスの平均生重よりも大きかった (Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ ) (表 7-4) (図 7-5)。また, 2 年目前期のメス個体は全く線虫に感染していなかったが, 逆に, 2 年目後期のほとんどのメス個体は線虫に感染していた (図 7-5)。これらのことから, 幼虫期に線虫に寄生された (Bedding 1972) キバチ個体は非感染のものより脱出時期が遅くなり, 体サイズも小型化することが示唆された。線虫寄生により脱出時期が遅れることは, *D. siricidicola* の感染を受けたノクチリオキバチの例でも知られている (Neumann *et al.* 1993)。

先に述べたとおり, オナガキバチに寄生していたほとんどの線虫は非不妊化型系統であり, 卵の機能破壊や縮小化を導いている不妊化型系統は, 感染個体 26 個体中 4 個体 (15%) ときわめて少なかった。しかしながら, 感染個体

の平均蔵卵数は非感染個体のものと比べると明らかに少なかった ( $p < 0.01$ ,  $t$ -test)。卵巣が破壊された 4 個体を除いては, 感染個体および非感染個体いずれの場合も, メス成虫の生重と蔵卵数との間にはそれぞれ明瞭な正の相関が認められた ( $n=20$ ,  $r=0.89$ ,  $p < 0.01$  (感染個体);  $n=18$ ,  $r=0.95$ ,  $p < 0.01$  (非感染個体))。さらに, 感染, 非感染それぞれについて別々に回帰直線を引いたところ, 両直線の傾きおよび切片には有意差は認められず ( $p > 0.05$ ,  $t$ -test), メス成虫の生重と蔵卵数との間の関係は, 線虫感染の有無に関係なく, 同一の回帰直線で近似されることが明らかとなった (図 7-6)。感染個体の多くは非感染個体よりも小型化していることから, これらの個体における蔵卵数

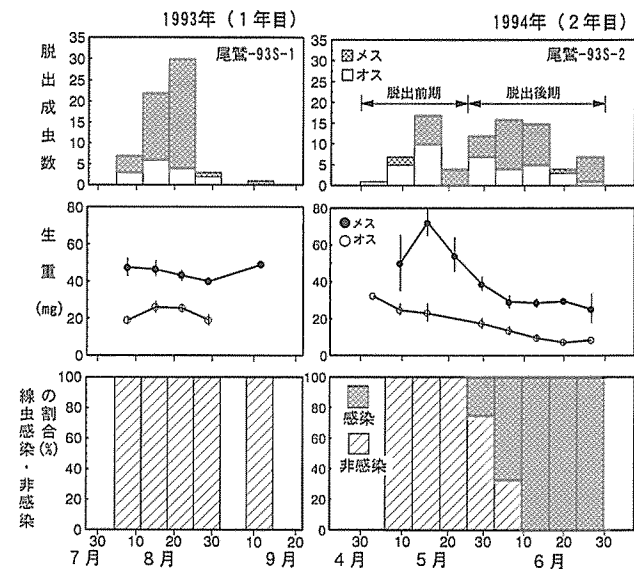


図 7-5. スギ試料木から 1993 年と 1994 年に脱出したオナガキバチの (a) 1 週間あたりの脱出成虫数, (b) 生重 (平均値±1 SE), (c) 線虫感染・非感染の割合

表 7-4. オナガキバチの尾鷲-93 S-1 個体群と尾鷲-93 S-2 個体群の生重 [mg] (平均値±SE)

	♂	♀
尾鷲-93S-1 (1 年目脱出)	23.7±1.7 <sup>a</sup>	44.6±2.1 <sup>a</sup>
尾鷲-93S-2の前期 (2 年目脱出前期)	24.5±2.6 <sup>a</sup>	63.2±5.7 <sup>b</sup>
尾鷲-93S-2の後期 (2 年目脱出後期)	13.3±1.4 <sup>b</sup>	29.9±2.2 <sup>c</sup>

注) 同性内の異なる文字は個体群間に有意差があることを示す (Scheffe's multiple range test,  $p < 0.05$ )

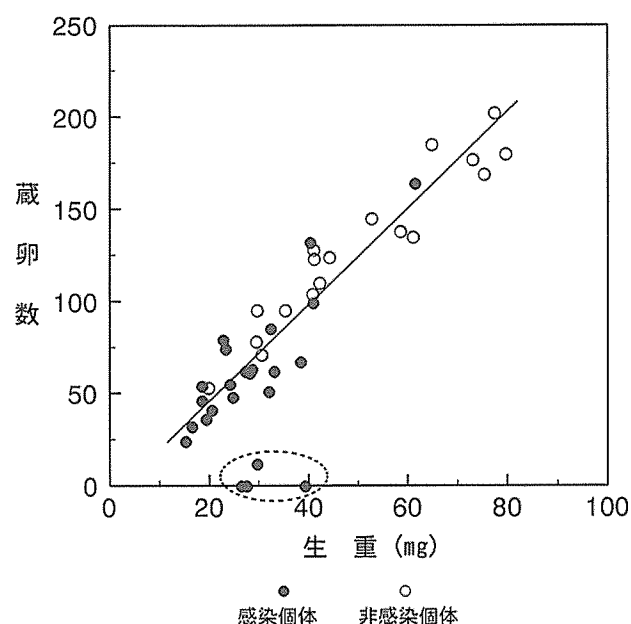


図 7-6. オナガキバチにおける線虫感染個体と非感染個体の生重と蔵卵数との関係

注) 波線内は不妊化型線虫感染個体の蔵卵数

の減少は体サイズの小型化に伴うものであると考えられた。

同一寄主木から脱出したニホンキバチとオナガキバチの線虫感染状況の違い 前述のとおり、1993 年に採取した尾鷲-93 S 丸太からは、1 年目にはニホンキバチとオナガキバチが、2 年目にはオナガキバチが脱出した。1 年目 (1993 年) に脱出した個体のうち、ニホンキバチはメス 15 個体中 4 個体 (27%) が線虫に感染していたが、オナガキバチはメス 48 個体中に感染個体は全く確認されなかった。これに対して、2 年目 (1994 年) に脱出したオナガキバチのメス成虫 47 個体中、26 個体 (55%) が線虫に感染していた。

### 7-3-4. ニトベキバチで認められた昆虫寄生菌

ニトベキバチ成虫の体表で認められた菌は、菌叢、菌糸および分生糸の形態などから昆虫寄生菌の一種である *Beauveria bassiana* Vuillemin (以下、ボーベリア菌) と同定された。またこのボーベリア菌は、感染メス個体の卵巣内および胞子貯蔵器官内からも分離された。名古屋-93 P 丸太から脱出したニトベキバチ (親世代) のうちオス成虫は 43%、メス成虫は 57% が感染個体であった (表 7-5)。感染個体と非感染個体の産卵率を比較したところ、それぞれ 75% ( $n=4$ )、85% ( $n=6$ ) で統計的に有意差は認められなかった (Mann-Whitney  $U$ -test,  $p>0.05$ )。産卵させた丸太からは、翌年 (1994 年) 9~10 月にかけて、多数のニトベキバチ成虫 (子世代) が脱出した。これらの中にはボーベリア菌に感染している個体も認められた。メス成虫では感染個体は認められなかったが、オス成虫の感染率は 22% であった (表 7-5)。しかし、同一時期に同一実験室内で飼育した、瀬戸-93 P 丸太から脱出した成虫 (瀬戸-93 P 個体群)、および産卵させた丸太から翌年脱出した成虫では感染個体は認められなかった。このことより、実験室内での感染は少ないものと推察される。感染個体と非感染個体の生重と生存日数を比較したところ、感染個体における生重および生存日数の減少は認められず、むしろ高い値を示す場合さえみられた (表 7-6)。

### 7-4. 考 察

#### 7-4-1. ニトベキバチの寄生蜂

図 7-7 は、2 種の寄生蜂の寄生時期をニトベキバチの生活史と対応させ、それぞれの脱出消長にもとづいて推定した模式図である。オオホシオナガバチは、ニトベキバチの脱出が終わる約 1 ヶ月前に脱出が終了した。この時期は、すべてのニトベキバチ幼虫が蛹化し終わる時期と一致している。このことは、オオホシオナガバチが寄主であるキバチの発育段階に合わせて出現する、すなわち大部分がキバ

表 7-5. ニトベキバチのボーベリア菌感染率

	親世代			子世代		
	供試虫数	感染個体数	感染率 (%)	供試虫数	感染個体数	感染率 (%)
♂	7	3	43	372	83	22
♀	47	27	57	65	0	0

表 7-6. ボーベリア菌に感染または非感染のニトベキバチ成虫の生重と生存日数 (平均値±SE)

	親世代				子世代			
	感染個体		非感染個体		感染個体		非感染個体	
	♂ ( $n=3$ )	♀ ( $n=27$ )	♂ ( $n=4$ )	♀ ( $n=20$ )	♂ ( $n=83$ )	♀ ( $n=0$ )	♂ ( $n=289$ )	♀ ( $n=65$ )
生重 [mg]	117.8±55.7	221.3±22.9**	108.8±23.0	114.3±16.8	25.4±1.2	—	24.4±0.9	59.9±2.8
生存日数 [日]	5.7±0.7	4.8±0.2**	7.0±0.4	3.6±0.4	6.9±0.2**	—	5.7±0.1	4.9±0.2

注) \*\*: 非感染個体と値が有意に異なる ( $p<0.01$ ,  $t$ -test)

チの老熟幼虫に寄生できる時期に脱出してくることを意味している。

オオホシオナガバチの春脱出個体は、秋脱出個体に比べて著しく体サイズが大きい(表7-1)。このことは、この寄生蜂の体サイズが寄生時点の寄主(キバチ幼虫)のサイズに依存していることを強く示唆している。オオホシオナガバチの場合も、体サイズが大きいほどより多くの卵を生産する傾向にある(図7-2)。図7-7に示されているように、4月下旬から5月下旬に脱出したオオホシオナガバチのメス成虫は、ニトベキバチの小型の未成熟幼虫に産卵することしかできず、その結果として次世代は小型成虫となる。脱出消長の結果によれば、早春に脱出したメス成虫(春脱出個体)はそのままキバチの未成熟幼虫に産卵し、その次世代は材内で休眠することなく秋に小型成虫として脱出する(秋脱出個体群)。この時、すでに大型の老熟幼虫になっているキバチ幼虫に産みつけられた次世代は、寄主を食べ尽くした後翌年春まで材内で休眠し、多くの卵を生産する大型の個体となることが期待される。オオホシオナガバチの春脱出個体が秋脱出個体に比べて体サイズが著しく大きいのは、このような理由によるものであろう。

一方ヒラタマバチは、ニトベキバチとほぼ同時期に脱出する(図7-7)。ニトベキバチは、脱出後すぐに産卵をはじめることから、本種の脱出時期は、寄主であるキバチの卵あるいは一齢幼虫の時期と一致している。

両寄生蜂を比較すると、オオホシオナガバチの生重はヒラタマバチよりはるかに大きかったが、観察された産卵数はヒラタマバチに比べると著しく少なかった。また両

性間の体サイズの違いは、オオホシオナガバチの方がヒラタマバチよりも大きい(表7-1)。これらのことは、オオホシオナガバチがごく短い生存期間中に(表7-1)、キバチの共生菌が繁殖している材から発せられる匂いを手がかりにキバチ幼虫の成育している寄主木を探索し、材内深くに産卵管を差し込んでキバチ幼虫に寄生するという、高い寄主探索・産卵コストに由来するものと考えられる。

ヒラタマバチの体サイズはきわめて小型であるが、産卵管長はニトベキバチとほぼ同様の長さであった(表7-1)。本種のこの産卵管長と毛髪状の産卵管の形状は、ニトベキバチの産卵孔を利用して産卵するヒラタマバチの産卵行動と深く結びついているものと考えられる。さらに、ヒラタマバチの生存日数は、ニトベキバチ、オオホシオナガバチよりも2倍以上長い(表7-1)。ヒラタマバチの産卵対象はニトベキバチの卵あるいは一齢幼虫に限られているため(図7-7)、寄生のタイミングが繁殖成功度の鍵となる。本種は比較的長い生存期間を持つことによって、キバチの産卵との同調性をより確実なものとする事で産卵成功度を高めるように進化してきたものと考えられる。本研究においては、形態的特徴や脱出時期が大きく異なり、さらにニトベキバチの異なる発育段階の幼虫(または卵)に寄生する、オオホシオナガバチとヒラタマバチという2種の寄生蜂が共存していることが確認された。ニトベキバチは異なる発育段階で、異なる形態・寄生様式を持つ2種の寄生蜂の寄生を受けている。本研究における両種による寄生率の高さからみても、実際の野外におけるキバチが受ける寄生圧はかなり高いものと考えられる。

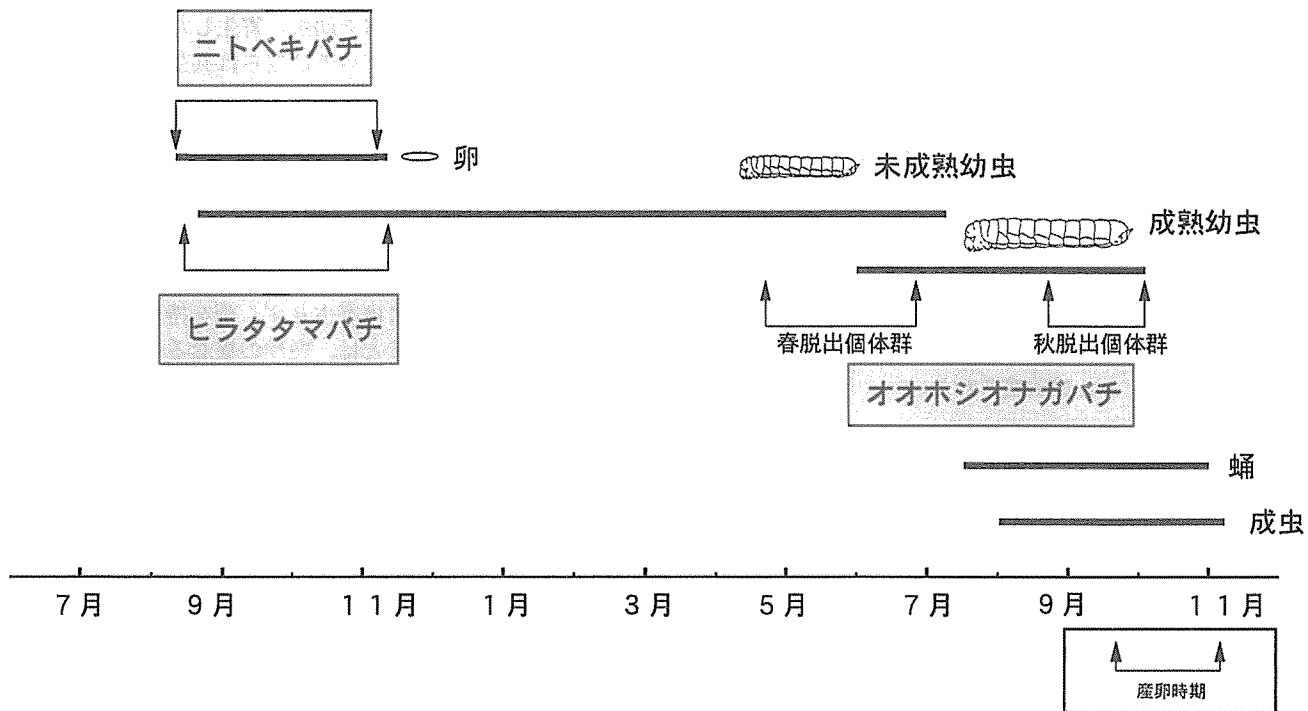


図7-7. ニトベキバチの発育ステージに対応させた寄生蜂の産卵時期

ニトベキバチの生活史は加藤(1966)によった

## 7-4-2. ニホンキバチとオナガキバチの寄生蜂

本研究では、スギに寄生するニホンキバチ、オナガキバチの寄生蜂として、オオホシオナガバチ、シロフオナガバチおよび二次寄生蜂の *P. sternata* が脱出したが、これは金光 (1978) の報告と一致している。

本研究の脱出消長の結果から、1年目 (1993) の春に寄生した寄生蜂のうち、オオホシオナガバチはほとんどが休眠せず、1年目の夏 (7月) に脱出し、その次世代はその時材内にいるキバチの老熟幼虫に寄生して、2年目の春に脱出するものと考えられる。これに対しシロフオナガバチと *P. sternata* は、すべての個体が休眠し、2年目の春に脱出する (図 7-3)。

表 7-7 に、今回の研究においてニホンキバチあるいはオナガキバチに寄生していた 3 種の寄生蜂の生態をまとめた。これら 3 種は、すべてヒメバチ科の種である。3 種の観察された蔵卵数 (次世代生産能力) は互いに類似していた。オオホシオナガバチは他の 2 種に比べて生重が大きかったが、産卵管長には 3 種間に差はなかった (表 7-2, 7)。しかしながら、3 種の寄生様式および生活史には異なる点がみられる。オオホシオナガバチ、シロフオナガバチはキバチの老熟幼虫にのみ特異的に寄生し (Nuttall 1980a; Madden 1988)、その寄生様式は外部寄生であるが、*P. sternata* は異なる寄生様式である、すなわち労働寄生の寄生様式を持つ (Spradbery 1968)。また、ほとんどのオオホシオナガバチは休眠をしない世代であったのに対して、シロフオナガバチおよび *P. sternata* はその生活環の中に休眠過程を持っていた。

Heatwole and Davis (1965) は、ヒラアシキバチに寄生する同所性の 3 種の *Megarhyssa* 属の寄生蜂 (*M. atrata lineata*, *M. macrurus lunator* および *M. greeni greeni*) について調査した。これら 3 種は、脱出時期および活動時間は類似していたが、その産卵管の長さが異なっていた。3 種の寄生蜂は、同一時期にそれぞれ異なる深さに穿孔しているキバチ幼虫に対して、産卵管の長さに応じてニッチを分けあって寄生することにより共存が可能になっているものと考えられた。これに対し今回の調査では、ニホンキバチ、オナガキバチに寄生していた 3 種のヒメバチ科の寄生蜂は、互いに異なる寄生様式あるいは寄生時期を持つことで、共存できることが示唆された。

## 7-4-3. 線虫感染がキバチ個体群に及ぼす影響

本研究では 3 種のキバチの線虫感染率は、ニトベキバチでは 70% と高く、ニホンキバチでは約 30% 程度とやや低かった。またオナガキバチでは、寄主木から 1 年目に脱出したものは全く線虫に感染していなかったのに対し、2 年目に脱出したものの半数以上が線虫に感染していた。しかし、3 種のキバチとも不妊化型線虫の割合はきわめて少なく、線虫に感染したキバチ個体も大部分は次世代を生産できることが示唆された。このように、日本における現状としては線虫感染によるキバチの次世代生産への影響はそれほど大きくないものと推察されたが、感染個体は非感染個体よりも体サイズが小型化し、それに伴って蔵卵数が低下しており、ニトベキバチでは線虫感染による生存日数の減少も認められた。このように、線虫感染はキバチの次世代生産に全く影響を与えないわけではなく、体サイズの小型化に伴う蔵卵数の減少、あるいは生存日数の低下に伴う産卵期間の減少により、キバチの次世代生産能力を低下させている可能性が示唆された。

前述のように、*Deladenus* 属の線虫は 2 つの生活型、すなわち環境条件によって菌食性自由生活を選択するものと、寄生生活を選択するものとが存在する。前者は材内で生活し、後者はキバチの体内で生活する (Bedding 1972)。本研究において、同一寄主木から 1 年目に脱出した個体は全く線虫感染がみられなかったオナガキバチが、2 年目に脱出した個体では高率で線虫に感染していたことは、1 年目に材内で菌食生活をしていた線虫個体群が、2 年目になると材内における菌の活性が低下するため (図 6-2)、線虫は自由生活性から昆虫寄生生活性の生活環に移行し、その時点で材内にいるオナガキバチ幼虫に寄生したためではないかと考えられる。オナガキバチは自らは共生菌を持たないが (Morgan 1968)、第 5 章で述べたように通常は他のキバチによって材内に持ち込まれた菌が繁殖している場所に産卵する。おそらく線虫は、他種のキバチが接種した菌が繁殖している別の寄主木に運搬してもらうための媒介者 (vector) として、自らは菌を持たないオナガキバチを利用しているのではないかと考えられる。またこの線虫が、1 年目にオナガキバチには寄生せず、菌を持つニホンキバチのみに寄生していたことは、種類の異なるキバチ幼虫が同一寄主木内に共存する場合、線虫は共生菌を持つキバチ幼

表 7-7. 3 種の寄生蜂の生態の比較

	オオホシオナガバチ	シロフオナガバチ	<i>P. sternata</i>
科	ヒメバチ科		
蔵卵数	≒	≒	
産卵管長	≒	≒	
寄生様式	外部寄生		労働寄生
休眠の有無	無	有	

虫に選択的に寄生する可能性を示唆している。

*Deladenus* 属の線虫は、同一種であっても系統 (strain) が異なれば寄主に与える影響は大きく異なる (Bedding 1993)。しかし現在まで、日本産キバチ類に寄生する線虫の系統レベルでの分類は全く行われておらず、今後の研究が待たれるところである。線虫によるキバチの生物的防除が成功したオーストラリアでは、当初 (1970 年代前半) は線虫接種によるキバチの感染率はほぼ 100% であったが、近年 (1980 年代後半以降) では線虫感染率は大きく低下していると報告されている (Haugen and Underdown 1993)。この原因としては、接種源となる線虫が 20 年以上も培地上で継代培養されたものであるため、寄生生活に移る能力が低下している可能性が考えられている (Haugen and Underdown 1993)。また、導入された線虫は 1 種 1 系統であったため、その線虫の病原性の低下とキバチの抵抗性の上昇という共進化によって、当初のような 100% の寄生率の到達が困難になった可能性も考えられる。これらのことから、線虫の野外からの継続的な分離培養と系統レベルでの分類は、今後行なうべき重要な課題であると考えられる。

#### 7-4-4. ニトベキバチで認められた昆虫寄生菌

本研究でニトベキバチの体表、卵巣および孢子貯蔵器官で認められた昆虫病原菌 *Beauveria bassiana* は、マツノマダラカミキリに高い病原性があり、その防除に利用することが検討されている菌である (野淵 1989 ほか)。また同属の *Beauveria tenella* Delacr. は、スギカミキリへの病原性が確認されている (柴田 1994; Shibata and Higuchi 1988; Shibata *et al.* 1991)。しかし、キバチ類へのボーベリア菌感染の報告は今回がはじめてである。キバチ類は一般に、樹幹内に産卵する際に同時に孢子貯蔵器官内の菌を材内に接種することから (Cartwright 1929; Clark 1933; Morgan 1968)、今回のニトベキバチの場合、メス成虫が産卵時に卵、共生菌とともにボーベリア菌を材内に持ち込み、次世代のキバチが幼虫期または羽化直後にこのボーベリア菌に感染した状態で材外に脱出したものと推察される。しかし今回の調査では、ニトベキバチの産卵行動および体サイズ・生存日数には、ボーベリア菌感染による負の影響は認められなかった。これらのことから、ボーベリア菌は、少なくとも本調査ではニトベキバチの次世代生産に大きな影響を与えていないものと考えられる。

今後は、ニトベキバチの交尾の際のボーベリア菌の感染の有無、感染経路および幼虫期における本菌の影響もあわせて調査していく必要があるものと思われる。

## 第 8 章 総合考察

本章では、本研究で行った調査および実験の結果をもとに、キバチ類と *Amylostereum* 菌との共生関係、キバチ類 3 種の繁殖戦略および天敵生物がキバチ個体群に及ぼす影響を中心に議論する。まず、キバチ類と *Amylostereum* 菌

それぞれの繁殖様式を解析することによって、両者の間に成立する共生関係および両者をめぐる生物間相互関係について考察し、さらにキバチ 3 種の生態特性の比較を通じてそれぞれの繁殖戦略を進化生態学的に考察する。つづいて、3 種のキバチの繁殖戦略の特徴から、それぞれの種の大発生メカニズムについて議論し、さらに、天敵生物がキバチ個体群に及ぼす影響についても若干の考察を加える。最後に、本研究で得られた知見とこれまでに得られている知見にもとづいて、キバチ類の防除のための提言を行なう。

### 8-1. キバチ類と *Amylostereum* 菌との共生関係および両者をめぐる生物間相互関係

#### 8-1-1. キバチ類と *Amylostereum* 菌との共生関係

共生菌を持つキバチは、伐倒後約 1 ヶ月以内の丸太には高い産卵選好性を示したが、伐倒後 2 ヶ月以上経過した丸太に対しては産卵選好性は低かった (第 5 章および第 6 章)。さらに、産卵選好性が高かった丸太においてはキバチが産卵時に接種した菌が高い割合で再分離され、次世代の生存率も高かったが、産卵選好性の低かった丸太では菌は全く再分離されず、次世代の生存率もきわめて低いことが示された。すなわち、伐倒後の経過時間にもなって変化する寄主木の状態 (Ohashi *et al.* 1990) は、共生菌の材内での繁殖に大きな影響を及ぼし、共生菌を持つキバチのメス成虫は菌が繁殖できる寄主木に選択的に産卵し、孵化した幼虫はこのような菌が繁殖している寄主木でのみ生育できることが示唆された。また、自らは共生菌を持たないオナガキバチでさえ、他のキバチの共生菌が繁殖している木に選択的に産卵し、そのような寄主木でのみ繁殖が可能であったことは、すべてのキバチは菌の存在なしには木材を食物資源として利用できないという仮説 (Stillwell 1966) を強く支持するものと考えられる。

一方、菌の側からみると、*Amylostereum* 菌が接種後 1 年目には活性が低下し 2 年目で完全に分離されなくなることから、この菌が一本の寄主木を利用できるのは、他の木材腐朽菌に比べてごく短期間であることがわかる。また、このような菌の定着、繁殖の成否が寄主の条件に強く依存し、それに好適な寄主木は、森林の中では予測性が低い資源である。菌がそのような寄主木に到達し定着するためには、特殊化した媒介者 (vector) の存在が不可欠となる。キバチと *Amylostereum* 菌との出会いは、抵抗性が低下しかつ菌の繁殖に適した条件が維持されている衰弱木や新鮮な風倒木を最も効率よく利用する上での必然であったのかもしれない。

すなわち、共生菌を持つキバチと *Amylostereum* 菌とは、一方の共生者の存在なしには成立し得ない義務的共生関係 (obligatory symbiosis) を結んでいるものと考えられた。一方共生菌を持たないオナガキバチは、他種の共生菌を片利共生的に利用しているものと考えられた。

### 8-1-2. キバチ類と *Amylostereum* 菌をめぐる生物間相互関係

キバチは、幼虫期に辺材部まで穿孔することから外敵に遭遇する機会が少なく、幼虫期の捕食圧は食葉性昆虫や樹皮下穿孔性昆虫に比べて低いものと推察される。しかし実際には、第7章で示したように、寄生蜂に高率で捕食寄生されており、天敵が存在しなかったオーストラリアにおけるノクチリオキバチの大発生の例 (Madden 1988; Talbot 1978) を除いて、キバチは通常低い密度に保たれている。この高い寄生率は、キバチが産卵時に接種した菌が繁殖している寄主木から発せられる匂いによって、寄生蜂が効果的に誘引されることが原因であると考えられている (Nuttall 1980a; Madden 1968, 1988)。とくに、キバチの老熟幼虫に専門に寄生する *Megarhyssa* 属や *Rhyssa* 属の寄生蜂は、共生菌が生育していて終齢幼虫のキバチを有する寄主木に対して高い誘引性を示し、それ以外の寄主木に対してほとんど誘引性を示さないことが実験で確かめられている (Spradbery 1970)。さらに、菌食性生活と昆虫食性生活の2つの生活史を持つ *Deladenus* 属の線虫も高い割合でキバチに寄生しており (Bedding and Akhurst 1978)、本研究において共生菌を持つキバチと共生菌を持たないキバチが同一寄主木内に共存する場合には、共生菌を持つキバチが優先的に寄生されることが示唆されている。このように、キバチにとって菌との共生はメリットばかりでなく、寄生者からの捕食・寄生圧の増加という負の側面も同時に抱えているのである。本研究で示された、自らは共生菌を持たず他のキバチの菌が繁殖している場所に産卵することによって菌を利用するというオナガキバチの戦略は、このような寄生蜂や線虫の寄生を軽減するための戦略である可能性も考えられる。キバチの菌との共生、非共生の進化的意義を明らかにするためには、今後このような点についても明らかにしていく必要がある。

### 8-2. キバチ類3種の繁殖戦略および大発生のメカニズム

#### 8-2-1. キバチ類3種の繁殖戦略

本研究で明らかにされた3種のキバチの生態は、表8-1のとおりである。

ニトベキバチは、共生菌 *Amylostereum areolatum* を持っており (寺下 1978)、おもにマツ類やモミに加害する。マツ類は木部に樹脂道を持っており、モミも傷害を受けると木部に傷害樹脂道を形成する (山中 1984)。すなわち、木部に産みつけられたニトベキバチの卵は樹脂にさらされることになるため、樹脂に対して耐性のある卵殻の厚い卵を形成する必要がある。ニトベキバチが、少数の大型卵を生産しているのはこのためであろう。しかし、大型の卵を生産するニトベキバチも、活性の高い生立木や伐倒直後の丸太では樹脂の流出量が多すぎるため、そうした寄主木への産卵は回避するであろう。一方、完全に枯死した木や伐倒後1ヶ月以上経過したような丸太は、樹脂の影響は無視できても他の腐朽菌や穿孔性昆虫が繁殖しているため、共生

菌や幼虫の生育には好適な資源とはいえず、やはり産卵対象とはならないであろう。すなわちニトベキバチは、森林内でしばしばみられる乾燥や気象害、食害など様々なストレスによって活性の低下した衰弱木に選択的に産卵して繁殖しているものと考えられる。

また、ニホンキバチも共生菌 *Amylostereum chailletii* を持っているが (金光 1978; 佐野ら 1995)、本種はおもにスギ、ヒノキを加害する。スギ、ヒノキはマツ類やモミと異なり、木部に樹脂道も傷害樹脂道も形成せず (山中 1984)、木部に産卵するニホンキバチにとっては、樹脂は産卵における制限要因にはなっていない。しかし彼らは、生立木では生育することができず、樹木を枯死させる能力もきわめて低いことから (佐野 1995)、通常森林内で散発的に供給される新しい風倒木や被圧枯死木を繁殖源として繁殖しているものと考えられる。したがって、ニトベキバチと比較してより小型の卵をより多く生産するニホンキバチの産卵様式は、ニトベキバチの繁殖資源に比べて予測性のより低い資源に遭遇した時により多くの卵を産卵できるという点で適応的であるといえよう。

これに対して、オナガキバチは他の2種のように共生菌を持っておらず (Morgan 1968)、非常に幅広い樹種に加害する (金光 1978)。オナガキバチは、自らは共生菌を持たないものの、他の共生菌を持つキバチが加害に成功した寄主木の中で繁殖している菌に反応して産卵する。また、オナ

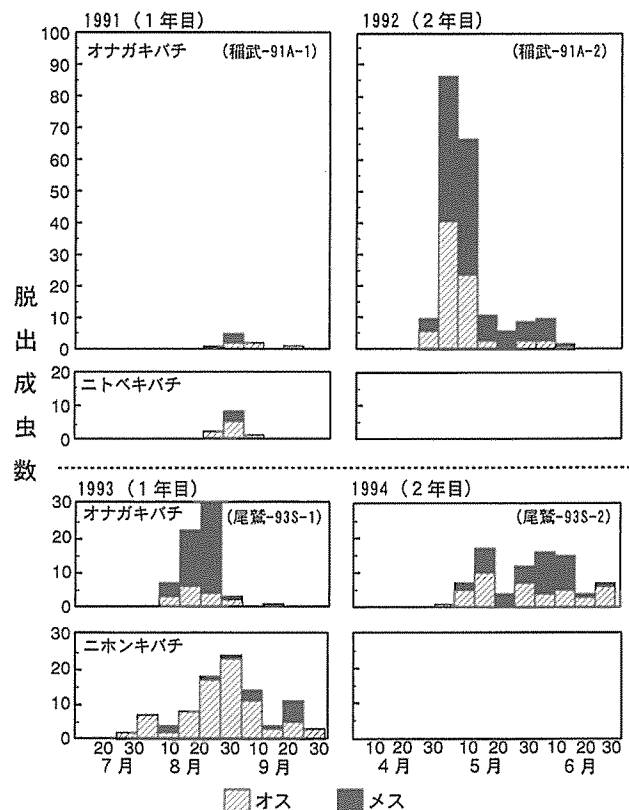


図8-1. 同一寄主木から脱出したオナガキバチとニトベキバチ、およびオナガキバチとニホンキバチの脱出消長



表 8-1. キバチ類3種の生態の比較

キバチ種	ニトベキバチ <i>Sirex nitobei</i>	ニホンキバチ <i>Urocerus japonicus</i>	オナガキバチ <i>Xeris spectrum</i>
共生菌	<i>Amylostereum areolatum</i>	<i>Amylostereum chailletii</i>	なし
主要加害樹種	マツ類・モミ	スギ・ヒノキ	スギ・ヒノキ・モミ・マツ類
化性	1年1化	1年1化	1年1化あるいは2年1化
脱出ピーク	8月下旬～10月中旬	7月上旬～9月中旬	5月上旬～6月中旬および 8月中旬～9月初旬
メス成虫の割合	約60%	約10%	約60%
メスの生存日数	約4日	約3.5日	約3.5日
生重	重	重	軽
産卵管長	短	長	長
蔵卵数	少	多	少
卵サイズ	大	小	中
産卵に好適な丸太の条件	伐倒後4～24日の丸太	伐倒直後の丸太	他のキバチの共生菌が繁殖している丸太
寄生蜂種	オオホシオナガバチ・ ヒラタマバチ	オオホシオナガバチ・シロフオナガバチ・ <i>Pseudorhyssa sternata</i>	
寄生率	60～70%	約30%	
寄生線虫種	<i>Deladenus siricidicola</i>	<i>D. rudyi</i>	<i>D. rudyi</i> , ( <i>D. siricidicola</i> )
線虫感染率	約70%	約30%	1年目0%, 2年目約50%

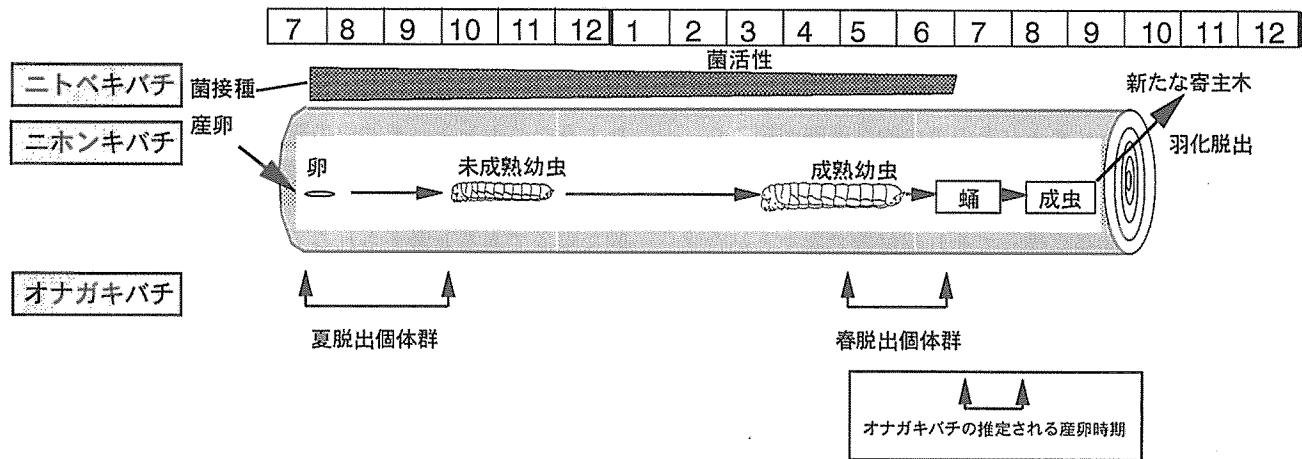


図 8-2. ニトベキバチおよびニホンキバチの发育ステージに対応させたオナガキバチの産卵時期

ガキバチがニホンキバチあるいはニトベキバチと同一寄主木から脱出したという本研究の結果は、本種が *A. areolatum*, *A. chailletii* いずれの菌も利用可能であることを示しており、このことが本種の利用樹種および地理的分布域の広さと密接に関わっていることが強く示唆される。

さらに、生活史においてもオナガキバチには、ニトベキバチ、ニホンキバチとは異なる特性がみられた。図 8-1 が示すように、オナガキバチでは、ある割合の個体が共生菌

を持つキバチの脱出とほぼ同一時期の夏（7～9月）に脱出し、残りは他のキバチの脱出直前の春（5～6月）に脱出するという二山型の出現パターンを持つ。共生菌を持つキバチの局地的な個体群密度は年ごとに大きく変動することから（Madden 1988; 佐野 1992a）、他種のキバチが繁殖している寄主木を利用するオナガキバチにとって、産卵機会を多くすることは適応的であると考えられる。オナガキバチの脱出時期から推定した産卵時期を、共生菌を持つニ

トベキバチ、ニホンキバチの生活環（加藤 1966; 奥田 1989a）と対応させてみると、図 8-2 のようになる。オナガキバチの夏脱出個体群は、他種のキバチが産卵した直後に寄主木に産卵しているものと考えられ、これらの個体群は接種直後の活性の高い *Amylostereum* 菌を利用できるが、逆にこれらのキバチとの材内での種間競争は避けられない。また、他種のキバチの脱出時期（8～9月）に先んじて脱出するオナガキバチ春脱出個体群は、1 年前に他種のキバチによって産卵されそのキバチの摂食活動が終わった寄主木に産卵しているものと考えられる。この個体群は、その寄主木に残された活性の低下した菌を利用しなければならないが、共生菌を持つキバチとの材内での種間競争は回避できる。

このように、年 2 回の繁殖機会を持つことや、ニトベキバチ、ニホンキバチと共生関係にある、*Amylostereum areolatum*, *Amylostereum chailletii* をどちらも利用可能であることは、自ら菌を持たないオナガキバチの個体群維持機構と広い寄主範囲・分布域を説明する重要な鍵といえよう。今後は、今回明らかにできなかった、オナガキバチにとって菌を持たないことの適応的意義を共生菌胞子の獲得・貯蔵・運搬のコストと蔵卵・産卵コストにおけるトレード・オフ関係の有無、および 8-1-2 で触れた寄生回避の観点から検証していく必要がある。

## 8-2-2. キバチ類の大発生機構

キバチ類の大発生として世界的に有名なのは、1950 年代～1960 年代にかけてのオーストラリア、ニュージーランドにおける、ラジアータマツ (*Pinus radiata*) の大面積の枯死を伴ったノクチリオキバチの大発生である。このラジアータマツの枯死のメカニズムは、一時的に生理状態が崩れた樹木に対してノクチリオキバチの集中的な産卵が起こり、産卵時に接種される *Amylostereum* 菌および粘着物質 (mucus) の作用により個々の接種点に局所的な乾燥パッチが生じ、菌糸の伸長に伴ってそれが材内で次々と結合することによって通導阻害を引き起こされ、その結果枯死に至るというものである (Coutts 1969a, b)。このラジアータマツはアメリカからの導入樹種であり、ノクチリオキバチもまたヨーロッパからの侵入種であった (Madden 1988)。ラジアータマツがこのキバチの加害によって大面積で枯死したのは、ノクチリオキバチとオーストラリアにおいてはじめて出会ったため、キバチの加害に対する抵抗性を備えていなかったためと考えられる (Madden 1988)。こうして、ノクチリオキバチはオーストラリアで分布域を拡大しながら 15 年以上にもわたって漸進大発生を続けた (Madden 1975)。実際、ラジアータマツは、ノクチリオキバチが侵入してから約 10 年後には、キバチの加害に対して樹脂やポリフェノールの形成能力を高めることにより抵抗性を持ち始めたことが報告されている (Madden 1988)。このことは逆に、長い時間をかけて成立している地域固有のキバチ～寄生樹種関係においては、オーストラリアでみられたような、

樹木の集団枯損を引き起こす大発生はおこりにくいことを示唆している。

本研究で対象としたニトベキバチはノクチリオキバチと同属で、同種の共生菌を持ち、しかも加害樹種もマツ属という共通点があるが、主要加害樹種であるアカマツとともに日本固有の種である。アカマツはニトベキバチの加害に対して多量の樹脂の生成による抵抗性を備えており、ニトベキバチは第 5 章で述べたとおり、健全木には産卵せず樹脂の生成能力が低下した衰弱木に選択的に産卵しているものと考えられる。しかし、衰弱木がニトベキバチによって高密度で産卵された場合には、枯死に至るという報告もある (小林ら 1978)。近年では、1986 年に岩手県においてニトベキバチの加害によるものと考えられるアカマツの集団枯損が発生した。これらのアカマツはマツカレハによる食害を受けたために樹勢が衰え、ニトベキバチの加害に対する感受性が高まって枯死したと考えられている (佐藤ら 1988)。土着のキバチによる樹木の枯死は、このような食葉性昆虫の食害によって衰弱した木へのキバチ類の加害による場合が多く、カナダでは、ハマキガの食害によって衰弱したバルサムモミがコルリキバチ (*Sirex juvencus*) の加害を受け枯死に至った例がある (Stillwell 1960, 1962)。また、オーストラリアにおいても、食葉性昆虫 (シャクガ幼虫) の加害がノクチリオキバチの被害をいっそう激しくさせたことが報告されている (Madden and Bashford 1977)。

一方、近年日本各地で大発生が報告されているニホンキバチは、ノクチリオキバチやニトベキバチとは系統的に属が異なり、保持する菌や主要加害樹種も異なっている。ニホンキバチは、とくに大発生時には生立木にも加害するが、孵化した幼虫はすべて蛹化に至らず死亡する (佐野 1992a)。現在起こっている大発生の多くは、第 5 章で示したようなニホンキバチ幼虫の発育に適した伐倒直後の間伐木が林内に大量に放置され、蔵卵数の多いニホンキバチがそうした繁殖源を最大限に利用した結果として生じた特異的な現象であると考えられる (佐野 1992a)。また、こうした切り捨て間伐の増加のほかに、近年のわが国の林業経営の不振や労働力不足による枝打ち、間伐の不十分な過密高齢林分の増加は、林内に被圧枯死木を生じさせ、実際これらを繁殖源としている例も確認されている (井ノ上 1995)。前述のとおり、このような被圧枯死木における繁殖が、人為的に生じた間伐木における繁殖よりもむしろ、ニホンキバチ本来の繁殖形態と考えられる。ニホンキバチの産卵および菌の接種は、健全なスギ、ヒノキでは外観上の傷害を生じさせないと報告されている (佐野 1995)。材の内部には、星形変色のほか水分通道阻害を引き起こすことも示唆されている (川崎ら 1995)。今後このような被圧木が多く存在する林分においては、ニホンキバチの産卵による枯死を伴う大発生が起こる可能性は否定できない。

さらにオナガキバチは、これまで述べてきたとおり、自らは共生菌を持たず他種のキバチが接種した菌が繁殖している寄主木を利用して生育するため、その大発生が共生菌

を持つキバチの大発生に同調する可能性もある。ただし、オナガキバチは他のキバチと異なり、寄主木を2年間利用することから、共生菌を持つキバチの大発生の1年後にも大発生が起こることも十分あり得る。

### 8-3. キバチ類3種の天敵生物

#### 8-3-1. キバチ個体群の密度変動に重要な天敵生物

本研究においては、キバチ個体群に対して最も大きな影響を与える天敵生物は、寄生蜂であることが明らかにされた。寄生蜂はキバチ幼虫の主要な死亡要因の一つとして働いているのに対して、線虫はキバチ幼虫に寄生し成虫の小型化をもたらしたが、直接的な死亡要因としての比重は低いものと推察された。キバチの被害が激甚であったオーストラリアに導入された線虫は、メス成虫を不妊化させる機能を持っていたため、キバチ個体群の次世代生産に最も大きな影響を与えた天敵であった (Bedding 1993; Madden 1988)。しかし、日本においては野外における不妊化型線虫の割合はきわめて低く、本研究において調査個体数の70%に線虫感染がみられたニトベキバチでも、不妊化型の線虫に感染していた割合は全体の10%にすぎなかった。このように、日本における現状では、線虫はキバチ個体群の密度変動に与える影響は小さいものと考えられる。ただし不妊化型線虫は、キバチ密度の上昇とともに優勢となることから (Nuttall 1980b)、現在起こっているようなスギ、ヒノキ林におけるキバチの大量発生が続いて全体的な個体群レベルが上昇した場合には、不妊化型と非不妊化型の比率は逆転することも考えられる。これらの線虫については、これまで日本においては、系統 (strain) レベルでの分類は行われておらず、種と同様、系統レベルでの分類と人工飼育技術の確立は、キバチの防除への応用を考えていく上でも急がれる課題である。

また、今回ニトベキバチにおいて初めて確認された昆虫寄生菌 (*Beauveria bassiana*) がキバチ個体群にどのように影響を及ぼすかについては、今回の調査では明らかにできなかった。これについても、今後調査実験を進めていく必要がある。

#### 8-3-2. キバチ類3種の寄生蜂相および寄生率の比較

本研究では、マツ類に寄生するニトベキバチには、老熟幼虫に寄生するオオホシオナガバチと卵もしくは1齢幼虫に寄生するタマバチ科のヒラタタマバチの2種類の寄生蜂の存在が確認された。これに対して、スギ、ヒノキに寄生するニホンキバチおよびオナガキバチには、ニトベキバチと共通するオオホシオナガバチのほかシロフオナガバチと老熟幼虫に労働寄生する *P. sternata* が寄生していた。ニホンキバチあるいはオナガキバチに寄生していたオオホシオナガバチは、2年目に脱出した個体数が著しく少なかった。以上のことから、アカマツに加害するキバチの寄生蜂相は、スギ、ヒノキに加害するキバチのそれとは異なり、また3種のキバチに共通する寄生蜂もそれぞれのキバチをめぐる

寄生蜂相の違いによって異なる寄生様式を持つことが示唆された。

興味深いことに、ニトベキバチが60~70%もの高率で寄生蜂に寄生されていたのに対し、ニホンキバチ、オナガキバチに対する3種の寄生蜂の寄生率は全体で30%以下とニトベキバチの場合よりも低かった。ニホンキバチやオナガキバチは、現状では主として林床に放置された伐倒木上で繁殖しているのに対し、ニトベキバチはおもに林内で散発的に発生する劣勢木において繁殖している。近年、間伐木が大量に林内に放置され、ニホンキバチおよびオナガキバチにとっての潜在的な繁殖源が増加し、全体として短期間にこれらのキバチの個体群レベルが急激に上昇している。本研究における調査地もそうした状況にある林分であった。ニホンキバチ、オナガキバチに寄生していた3種の単寄生蜂の蔵卵数がそれぞれ平均10個程度である (表7-2) のに対して、キバチの場合は第3、4章で示したとおりかなり多くの蔵卵数 (ニホンキバチで40~500個 (平均約370個)、オナガキバチで30~400個 (平均約150個)) を保持しているため (表3-2)、予測性の低い資源の増加に対して個体群レベルの上昇という点でより素早く反応できると考えられる。すなわち、ニホンキバチ、オナガキバチにおける全体的な寄生率の低さは、切り捨て間伐を背景とする繁殖資源の急激な増加が生じたことによって、寄生蜂よりも高い増殖能力をもつニホンキバチやオナガキバチの密度レベルが短期間に上昇し、一種のエスケープが起こったためと考えられる。このように、キバチにとっての潜在的な繁殖資源の増加は、寄生蜂によるキバチの密度抑制効果にも影響を及ぼしている可能性が考えられた。

#### 8-4. スギ・ヒノキ林におけるキバチ類の防除への提言

これまでみてきたように、キバチ類は通常は、森林内で散発的に発生する風倒木、衰弱木、枯死木上で繁殖しているが、一方寄生蜂によってかなりの割合が捕食寄生されており、全体的には低い密度レベルに保たれている昆虫であると考えられる。森林生態系における役割を考えると、個体群が低密度に保たれているかぎりには、キバチは樹木枯死後の初期段階における間接的な分解者の役割を担うものとして位置づけることができよう。しかし、干ばつ、風害などの森林に何らかの攪乱やストレスが発生し繁殖源が増加すると、キバチ固有の潜在的に高い次世代生産能力により大発生が起こり、害虫化する (Madden 1988)。

しかし、近年日本各地で起こっているスギ、ヒノキ林におけるニホンキバチを中心とするキバチの大発生およびそれによるスギ、ヒノキ生立木の変色被害は、これとは状況が異なっている。それは、木材価格の低迷と人手不足による間伐木の林内放置といった産業構造の変化によって引き起こされた、言わば“人災”なのである。しかし、林業不振の構造的問題を早急に解決することは難しく、当面は現在の森林施業をいかに適切なものとしていくかが今後の課題となろう。

これまで述べてきたとおり、共生菌を持たないオナガキバチを含め、キバチ類は *Amylostereum* 菌の存在なしでは繁殖は不可能である。これは裏を返せば、キバチは菌との関係が断ち切られた時には、その存在がおぼつかなくなるということを意味するが、このことは、キバチの防除を考える上で重要な示唆を与えている。切り捨て間伐を行なうとしても、間伐時期によっては、その間伐木が本研究で示したようにたとえキバチに産卵されても、接種された菌が繁殖できず、したがってキバチの次世代も生存できないような資源となる場合もある。すなわち、それぞれの林分におけるキバチ類の脱出時期を把握し、そこから間伐時期を決定することが最も重要である。第6章で示したように、7月上旬から10月上旬にわたってニホンキバチが発生する林分では、11月に伐倒した伐倒木からは全く次世代が生産されなかったことから、この方法が有効であることを強く示唆している。海外ではこれまでも、キバチは間伐時期を考慮することによって大発生を防ぐことができる昆虫であると考えられてきた (Jackson 1955; Rawlings and Wilson 1949)。ただし、伐根長が 50~80 cm 以上残されて伐採された場合は、それを繁殖源としてキバチが発生することが確認されていることから (佐野 1993)、この点についても考慮する必要がある。長い伐根が残ってしまった場合は、薬剤を噴霧することによってキバチが産卵しないように保護することも必要である (Horwood *et al.* 1970)。

夏に間伐が行われ、伐倒木を林外へ搬出できない場合には、近年開発されたキバチ用誘引トラップの利用も有効であると考えられる。この誘引器は、ホドロン油剤 (商品名、主成分: 安息香酸・オイゲノール, 500 ml 入り) をプラスチック製のキバチ用円筒型トラップに入れ、粘着紙を巻き

付けたものである (山崎ら 1992)。この誘引器により、前年の間伐木が放置された林分で、多いものでは誘引器 1 基当たり 300 頭以上のニホンキバチ成虫が誘殺されることが確かめられている (山崎・峰尾 1991)。しかし、間伐木が放置されていない林分では、この誘引器を設置しても 1 基あたり 10 頭程度しか誘殺されず (福田 1997)、また前年夏の間伐木が放置されている林分でもそこからのキバチ発生数が少ない林分においては、間伐木のない林分における誘殺数とほとんど差がない場合もある (福田 未発表データ)。このように、この誘引トラップはニホンキバチが大発生している林分において、とくに有効に働くものと考えられる。

図 8-3 に、間伐期を迎えたスギ・ヒノキ人工林におけるキバチ防除対策についてまとめた。間伐は、キバチの発生時期から最も離れた秋の終わりから冬にかけて行なうことが望ましい。また、伐倒する際にはできるだけ地際近くで切断し、長い伐根が残った場合には薬剤処理を施す必要がある。やむを得ず夏に間伐を行なう場合には、間伐木を林内に放置しないことが肝要である。しかし、これが実行不可能な場合には、林内に誘引器を設置し翌年発生する成虫を効果的に誘殺することによって被害をある程度軽減できると考えられる。

また、間伐を当分見送る場合には、林内には被圧枯死木が数多く発生することが予想される。このような被圧木は可能なかぎり伐倒し林外に搬出するか、キバチが産卵してから伐倒・搬出し焼却処分すべきである。それが不可能な場合は、オーストラリアで行われたように不妊化型線虫を、キバチが産卵した被圧木に接種して翌年脱出するキバチ成虫を不妊化させる生物的防除を行なうことも検討されよう。

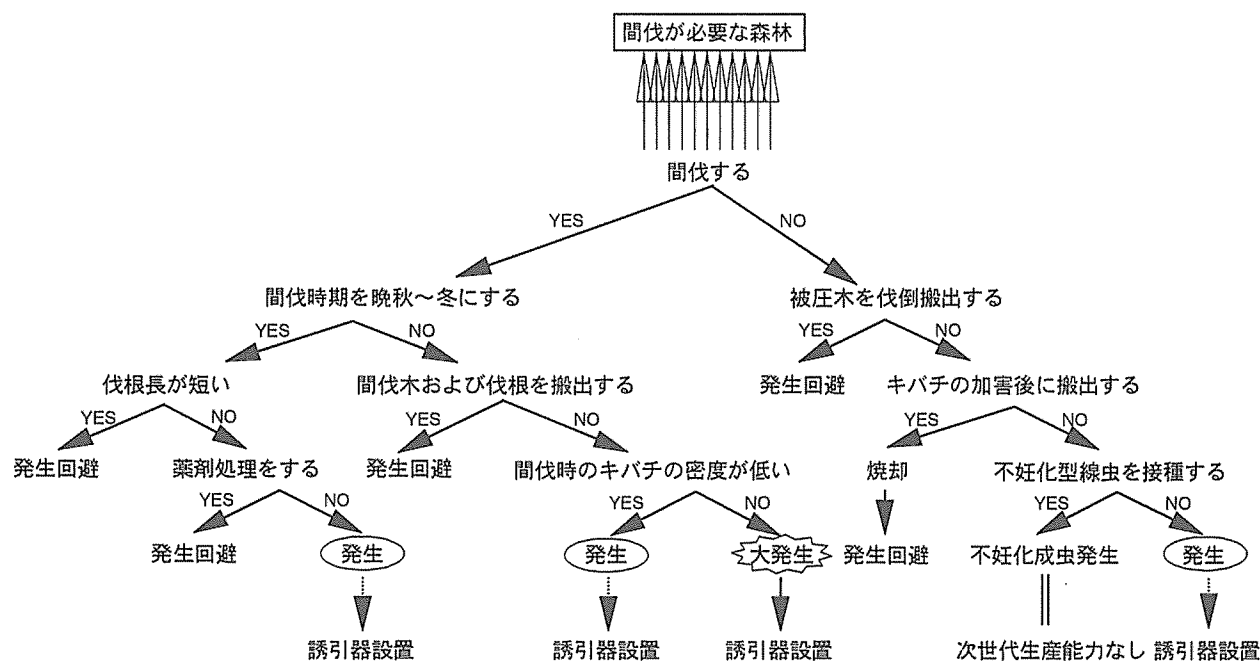


図 8-3. 間伐期を迎えているスギ・ヒノキ林におけるキバチ類の防除対策

このような防除対策を行えば、キバチ個体群は低密度に保たれ、スギ、ヒノキ生立木の変色被害も問題化しないものと考えられる。

本研究によって得られた知見は、日本および世界各国において、今後重大な害虫となる潜在的危険性を持つキバチの管理に対して重要な知見を提供するものと考えられる。また本研究の結果は、キバチ類が菌との共生関係をもつことによって、栄養価は低いが現存量が大きく、競争回避・寄生回避には有利と考えられる木材を食物資源として有効に利用できるようになったことを示唆している。このような昆虫と菌との消化共生系の成立は昆虫の適応放散の一つの原動力であったといえよう。

## 謝 辞

本研究において、野外での試料採取から論文作成にいたるまでご指導、ご助力をいただいた、名古屋大学農学部森林保護学研究室の肘井直樹助教授に心から感謝の意を表したい。森林保護学研究室の柴田徹式教授、金光桂二名誉教授、梶村 恒博士、東京大学の古田公人教授、三重県林業技術センターの佐野 明氏には本論文に対して数々の的確なご指摘をいただいた。また、名古屋大学の只木良也名誉教授、広島大学の富樫一巳助教授からは、ご専門の立場から貴重なご意見、ご批評をいただいた。石川県農業短期大学の富樫一次前教授にはキバチ科、農業環境技術研究所の小西和彦博士にはヒメバチ科、京都府立大学の阿部芳久博士にはタマバチ科の同定について、また森林総合研究所の伊藤進一郎博士、山田利博博士、佐藤大樹博士には糸状菌の同定について多大なご教示を賜った。名古屋大学農学部附属演習林の山田金二元技官、青木重昌元技官、今泉保次技官、山口法雄技官、稲武町古橋会の北原宣幸氏、東京大学農学部附属愛知演習林の原 孝秀技官、井上 淳技官、三重県林業技術センターの奥田清貴氏、尾鷲市役所農林課の中島平八氏、田中威七郎氏には、調査林分の使用と試料採取に関して多大なご便宜を図っていただいた。さらに、衣浦晴生博士(森林総合研究所東北支所)、浦野忠久氏(森林総合研究所関西支所)、森林保護学研究室の大野義徳氏、彭 旭東博士、石田 朗博士(現：農業研究センター)、平野恭弘氏、吉田和広氏(現：愛知県林業センター)、松田陽介氏、横山昌太郎氏(現：環境庁)、篠原(三原)由美氏、大谷達也氏(現：森林総合研究所東北支所)、福本浩士氏、中島美幸氏(現：岐阜県林業センター)、伊藤正仁氏、前地育代氏、水谷瑞希氏、および歴代の学部専攻学生諸氏には、数々の示唆に富む討論の場を与えられ、また野外調査においても様々な形で惜しみないご助力をいただいた。これらの方々にも、深く感謝の意を表したい。

## 引用文献

Basham J.T. and Belyea R.M. (1960) Death and deterioration of balsam fir weakened by spruce budworm defoliation in Ontario. *For. Sci.* 6: 78-96.  
 Batra L.R. (1966) *Ambrosia* fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science* 153: 193-195.  
 Bayon C. and Mathelin J. (1980) Carbohydrate fermentation and by-product absorption studied with labelled cellulose in *Oryctes nasicornis* larvae (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Insect Physiol.* 26: 833-840.  
 Bedding R.A. (1968) *Deladenus wilsoni* n. sp. *D. siricidicola* n. sp. (Neotylenchidae) entomophagous-mycetophagous nematodes parasitic in siricid woodwasps. *Nematologica* 14: 515-525.  
 Bedding R.A. (1972) Biology of *Deladenus siricidicola* (Neotylenchidae) and entomophagous-mycetophagous nematode parasitic in siricid woodwasps. *Nematologica* 18: 482-493.  
 Bedding R.A. (1993) Biological control of *Sirex noctilio* using the nematode *Deladenus siricidicola*. In *Nematodes and the*

biological control of insect pests (Bedding R.A., Akhurst R.J. and Kaya H.K. eds.), pp.11-20. CSIRO, Australia.  
 Bedding R.A. and Akhurst R.J. (1974) Use of nematode *Deladenus siricidicola* in the biological control of *Sirex noctilio* in Australia. *J. Aust. Ent. Soc.* 13: 129-135.  
 Bedding R.A. and Akhurst R.J. (1978) Geographical distribution and host preferences of *Deladenus* species (Nematoda: Neotylenchidae) parasitic in siricid woodwasps and associated hymenopterous parasitoids. *Nematologica* 24: 286-294.  
 Benson R.B. (1951) Handbook for the identification of British insects. Hymenoptera 2. Symphyta. Section a. R. Ent. Soc. (London) vi (2) (a): 1-49.\*  
 Bignell D.E. (1977) An experimental study of cellulose and hemicellulose degradation in the alimentary canal of American cockroach. *Can. J. Zool.* 55: 579-589.  
 Bradley J.C. (1913) The Siricidae of North America. *J. Ent. Zool.* 5: 1-35.  
 Breznak J.A. (1982) Intestinal microbiota of termites and other xylophagous insects. *Ann. Rev. Microbiol.* 36: 323-343.  
 Cameron E.A. (1968) *Sirex juvencus californicus* in smog-killed trees in Southern California (Hymenoptera: Siricidae). *Pan-Pac. Ent.* 44: 168.  
 Cartwright K.S.G. (1929) Notes on fungus associated with *Sirex cyaneus*. *Ann. Appl. Biol.* 16: 182-187.\*  
 Charnov E.L. (1982) The theory of sex allocation. 355pp. Princeton Univ. Press, Princeton.  
 Chrystal R.N. (1928) The *Sirex* woodwasps and their importance in forestry. *Bull. Ent. Res.* 19: 219-247.  
 Chrystal R.N. (1930) Studies on *Sirex* parasites. Oxford Forestry Memories 11, 63pp.  
 Clark A.F. (1933) The horntail borer and its fungal association. *N. Z. J. Sci. Technol.* 15: 188-190.\*  
 Collins N.M. (1981) The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in the Southern Guinea Savanna of Nigeria. *Oecologia* 51: 389-399.  
 Coutts M.P. (1969a) The mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata*. I. Effects of the symbiotic fungus *Amylostereum* sp. (Thelophoraceae). *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 915-924.  
 Coutts M.P. (1969b) The mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata*. II. Effects of *S. noctilio* mucus. *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 1153-1161.  
 Coutts M.P. and Dolezal J.E. (1966) Polyphenols and resin in resistance mechanism of *Pinus radiata* attacked by woodwasp, *Sirex noctilio*, and associated fungus. Leaflet, For. Res. Inst. Canberra 101: 19.  
 Coutts M.P. and Dolezal J.E. (1969) Emplacement of fungal spores by the woodwasp, *Sirex noctilio*, during oviposition. *For. Sci.* 15: 412-416.  
 Cruden D.L. and Markovetz A.J. (1979) Carboxymethylcellulose decomposition by intestinal bacteria of cockroaches. *App. Environ. Microbiol.* 38: 369-372.  
 Fukuda H., Kajimura H. and Hijii N. (1993) Fecundity of the woodwasp, *Sirex nitobei* Matsumura, in relation to its body size. *J. Jpn. For. Soc.* 75: 405-408.  
 福田秀志・三原由美・奥田清貴・柴田徹式 (1997) スギ・ヒノキ林における誘引剤を用いたキバチ類の誘引効果(I)―間伐木の放置されていない林分において―。中部森林研究 45: 181-184.  
 Francke-Grosmann H. (1939) Über das Zusammenleben von Holzwespen (Siricinae) mit Pilzen. *Z. Angew. Ent.* 25: 647-680. (in German)\*  
 Francke-Grosmann H. (1954) Tierische Holzschädlinge, Holzwespen. *Holz Roh Werkst* 22: 35-38. (in German)\*  
 Gilbert J.M. and Miller L.W. (1952) An outbreak of *Sirex noctilio* in Tasmania. *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 905-914.  
 Harold H. and Donald M.D. (1965) Ecology of the three sympatric species of parasitic insect of the genus *Megarhyssa*

- (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ecology 46: 140-150.
- Harting T. (1844) *Ambrosia des Bostrychus dispar*. Allg. Forest-Jagdzeit. 13: 73-74.\*
- Harwood D.W., Morgan F.D. and Stewart N.C. (1970) Effectiveness of contact insecticides against the woodwasp *Sirex noctilio*. Aust. For. 34: 49-59.
- Haugen D.A. and Underdown M.G. (1993) Reduced parasitism of *Sirex noctilio* in radiata pines inoculated with the nematode *Beddingia siricidicola* during 1974-1989. Aust. For. 56: 45-48.
- Hocking H. (1968) Studies on the biology of *Rhyssa persuasoria* L. (Hymenoptera: Ichneumonidae) incorporating an X-ray technique. J. Aust. Ent. Soc. 7: 1-5.
- 五十嵐豊・奥田素男 (1987) スギ・ヒノキを加害するニホンキバチの生態(2)一産卵孔の形態および産卵数一. 林試四国支場年報 28: 29-30.
- 井ノ上二郎 (1995) スギ・ヒノキ生立木におけるニホンキバチの繁殖例. 日林関西支論 4: 161-162.
- Jackson D.S. (1955) The *Pinus radiata*-*Sirex noctilio* relationship at Rotoehu Forest, New Zealand. N. Z. J. For. 7: 26-40.
- 梶村 恒 (1995) クスノオオキクイムシとアンブロシア菌の共生機構とその適応的意義. 名大演報 14: 89-171.
- 金光桂二 (1978) 針葉樹に入るキバチ類とその寄生蜂. 昆虫 46: 498-508.
- 金光桂二 (1994) キバチ類. 森林昆虫 (小林富士雄・竹谷昭彦編), pp. 55-56. 養賢堂, 東京.
- 加藤幸雄 (1966) 松くい虫の发育経過と枯損型. 森林防疫ニュース 15: 178-185.
- 川崎達郎・田端雅進・田淵隆一・酒井 武 (1995) 若齡スギにおけるニホンキバチ被害による変色材の水分通導阻害. 46 回日林関西講要旨集: 54.
- 小林享夫・佐々木克彦・遠田暢男 (1978) 冬季のマツ枯損に関与するキバチ (*Sirex*) -糸状菌 (*Amylostereum*) 相互の関係. 日林誌 60: 405-411.
- Kukor J.J. and Martin M.M. (1983) Acquisition of digestive enzymes by siricid woodwasps from their fungal symbiont. Science 220: 1161-1163.
- Maa T.C. (1949) A synopsis of Asiatic Siricidae with notes on certain exotic and fossil forms. Notes Ent. Chin. 13: 76-163.\*
- Madden J.L. (1968) Behavioral responses of parasites to symbiotic fungus associated with *Sirex noctilio* F. Nature 218: 189-190.
- Madden J.L. (1971) Some treatments which render Monterey Pine (*Pinus radiata*) attractive to the woodwasp *Sirex noctilio* F. Bull. Ent. Res. 60: 467-472.
- Madden J.L. (1974) Oviposition behavior of the woodwasp, *Sirex noctilio* F. Aust. J. Zool. 22: 341-351.
- Madden J.L. (1975) An analysis of an outbreak of the woodwasp, *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). Bull. Ent. Res. 65: 491-500.
- Madden J.L. (1977) Physiological reactions of *Pinus radiata* to attack by woodwasp, *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). Bull. Ent. Res. 67: 405-426.
- Madden J.L. (1981) Egg and larval development in the woodwasp, *Sirex noctilio* F. Aust. J. Zool. 29: 493-506.
- Madden J.L. (1988) *Sirex* in Australasia. In Dynamics of forest insect populations—Patterns, causes, implications—. (Berryman A.A. ed.), pp.407-429. Plenum Press, New York & London.
- 真宮靖治 (1992) 樹木・森林とかかわる線虫. 森林保護学 (真宮靖治編), pp.119-170. 文永堂出版, 東京.
- Martin M.M. (1979) Biochemical implications of insect mycophagy. Biol. Rev. 54: 1-21.
- Martin M.M. (1984) The role of ingested enzymes in the digestive process of insects. In Invertebrate-Microbial Interactions (Anderson A.D., Rayner A.D.M. and Walton D.W.H. eds.), pp. 155-172. Cambridge University Press, London.
- Martin M.M. and Martin J.S. (1978) Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*: the role of acquired digestive enzymes. Science 199: 1453-1455.
- Martin M.M. and Martin J.S. (1979) The distribution and origins of the cellulolytic enzymes of the higher termite *Macrotermes natalensis*. Physiol. Zool. 52: 1-11.
- 松本忠夫 (1992) 昆虫の消化共生系. 地球共生系とは何か (東 正彦・阿部琢哉編), pp.40-57. 平凡社, 東京.
- Middlekauff W.W. (1965) The siricid woodwasps of California (Hymenoptera: Symphyta). Bull. Cal. Ins. Surv. 6: 59-77.
- 三原由美・福田秀志・奥田清貴 (1993) キバチの共生菌を接種したスギ・ヒノキ伐倒木における材変色 (予報). 44 回日林中支論: 149-152.
- Morgan F.D. (1968) Bionomics of Siricidae. Ann. Rev. Ent. 13: 239-256.
- 森本 桂・岩崎 厚 (1972) マツノザイセンチュウ伝播者としてのマツノマダラカミキリの役割. 日林誌 54: 177-183.
- Newmann F.G., Collett N.G. and Smith I.W. (1993) The *Sirex* wasp and its biological control in plantations of radiata pine variably defoliated by *Dothistroma septospora* in north-eastern Victoria. Aust. For. 56: 129-139.
- Newmann F.G. and Minko G. (1981) The *Sirex* woodwasp in Australian Radiata pine plantations. Aust. For. 44: 46-63.
- 西口陽康・柴田淑子・山中勝次 (1981) キバチ類による生立木の変色. 32 回日林関西支論: 257-260.
- 野淵 輝 (1989) キイロコキクイムシを運搬者とした天敵微生物によるマツ枯損防止の試み. 森林防疫 38: 130-132.
- Noirot C. and Noirot-Timothee C. (1969) The digestive system. In Biology of Termites vol. 1. (Krishna K. and Weesner F.M. eds.), pp.49-88. Academic Press, New York.
- 野々田稔郎・鈴木直之 (1995) 三重県におけるスギ葉枯らし試験 (I) —含水率の減少効果—. 三重県林技セ研報 9: 1-9.
- Nuttall M.J. (1980a) Insect parasites of *Sirex* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Ibalidae and Orussidae). N. Z. For. Serv., For. Res. Inst., Forest and Timber Insects in New Zealand 47, 12pp.
- Nuttall M.J. (1980b) Nematode parasites of *Sirex*, *Deladenus siricidicola* Bedding (Nematoda: Neotylenchidae). N. Z. For. Serv., For. Res. Inst., Forest and Timber Insects in New Zealand 48, 8pp.
- Ohashi H., Imai T., Yoshida K. and Yasue M. (1990) Characterization of physiological function of sapwood: Fluctuation of extractive in the withering process of Japanese cedar sapwood. Holzforschung 44: 79-86.
- 奥田素男 (1989a) ニホンキバチ. 林業と薬剤 108: 1-8.
- 奥田素男 (1989b) オナガキバチの生態—羽化脱出消長と成虫の行動—. 40 回日林関西支論: 47-49.
- 奥田素男 (1994) ニホンキバチ. 森林昆虫 (小林富士雄・竹谷昭彦編), pp.235-237. 養賢堂, 東京.
- Parkin E.A. (1942) Symbiosis and siricid woodwasps. Ann. Appl. Biol. 29: 268-274.
- Rawlings G.B. (1948) Recent observations on the *Sirex noctilio* population in *Pinus radiata* forests in New Zealand. N. Z. J. For. 5: 411-421.
- Rawlings G.B. (1955) Epidemics in *Pinus radiata* forests in New Zealand. N. Z. J. For. 7: 53-58.
- Rawlings G.B. and Wilson N.M. (1949) *Sirex noctilio* as a beneficial and destructive insect to *Pinus radiata* forests in New Zealand. N. Z. J. For. Sci. 6: 20-29.
- 佐野 明 (1989) マツノマダラカミキリ誘引剤のキバチ類に対する誘引効果 (予報). 100 回日林論: 573-574.
- 佐野 明 (1992a) ニホンキバチ. 林業と薬剤 122: 1-8.
- 佐野 明 (1992b) キバチ亜科 3 種の脱出後の生存期間. 三重県林技セ研報 8: 5-7.
- 佐野 明 (1992c) 三重県のスギ・ヒノキ林のキバチ相. 三重県林技セ研報 8: 8-11.
- 佐野 明 (1993) キバチ類の繁殖源としてのスギ・ヒノキの伐根. 41

- 回日林中支論: 177-178.
- 佐野 明 (1995) キバチの共生菌および mucus を接種した幼齡針葉樹の生存価. 43 回日林中支論: 127-128.
- 佐野 明・三原由美・伊藤進一郎 (1995) キバチ属 (*Urocetus*) 2 種の共生菌胞子貯蔵器官から分離された菌類. 43 回日林中支論: 127-128.
- 佐藤平典・小林光憲・作山 健 (1988) ニトベキバチが関与するアカマツの枯死被害. 99 回日林論: 507-508.
- Schimitschek E. and Wienke E. (1968) The susceptibility of tree species to secondary pests. IV. *Abies alba*. Z. Angew. Ent. 62: 294-306.
- Scrivener A.M. and Slaytor M. (1994) Cellulose digestion in *Panesthia cribrata* Saussure: does fungal cellulase play a role? Comp. Biochem. Physiol. 107: 309-315.
- Scrivener A.M., Slaytor M. and Rose H.A. (1989) Symbiont-independent digestion of cellulose starch in *Panesthia cribrata* Saussure, an Australian wood-eating cockroach. J. Insect Physiol. 35: 935-941.
- 柴田徹式 (1984) ニホンキバチによるスギ磨き丸太の被害について. 森林防疫 33: 12-14.
- 柴田徹式 (1994) ボーベリア菌によるスギカミキリ防除の試み. 森林防疫 43: 11-17.
- Shibata E., Yoneda Y., Higuchi T., Ichinose H. and Yamada N. (1991) Control method of the adult sugi bark borer, *Semanotus japonicus* Lacordaire (Coleoptera: Cerambycidae), using the nonwoven fabric sheet with an entomogenous fungus, *Beauveria brongniartii* (Sacc.) Petch, in Japanese cedar, *Cryptomeria japonica* D. Don, stand. Appl. Ent. Zool. 26: 587-590.
- Shibata E. and Higuchi T. (1993) Fecundity of the adult sugi bark borer, *Semanotus japonicus* Lacordaire (Coleoptera: Cerambycidae), infected with an entomogenous fungus, *Beauveria brongniartii* (Sacc.) Petch. Appl. Ent. Zool. 28: 249-250.
- Simpson R.F. (1976) Bioassay of pine oil components as attractants for *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) using electroantennogram techniques. Ent. Exp. Appl. 19: 11-18.
- Smith D.R. (1978) Hymenoptera Catalogue. In Pars 14, ed. Nova, pp.43-128. Dr Junk W., B.V.-Publishers, The Hague, Holland.\*
- Sonan J. (1938) Siricidae of Formosa. Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa. 28: 88-94.
- Spradbery J.P. (1968) The biology of *Pseudorhyssa sternata* Merrill (Hym., Ichneumonidae), a cleptoparasite of Siricid woodwasps. Bull. Ent. Res. 59: 291-297.
- Spradbery J.P. (1970a) Host finding by *Rhyssa persuasoria* (L.), an ichneumonid parasite of siricid woodwasps. Anim. Behav. 18: 103-114.
- Spradbery J.P. (1970b) The biology of *Ibalia drewseni* Borries (Hymenoptera: Ibalidae) Proc. the Royal Ent. Soc., London (A) 45: 104-113.
- SPSS (1993) SPSS for Windows, Release 6.0 J, SPSS, Chicago.
- Stillwell M.A. (1960) Decay associated with woodwasps in balsam fir weakened by insect attack. For. Sci. 6: 225-231.
- Stillwell M.A. (1966) Woodwasps (Siricidae) in conifers and associated fungus, *Stereum chailletii* in eastern Canada. For. Sci. 12: 121-128.
- Stillwell M.A. and Kelly D.J. (1964) Fungus deterioration of balsam fir killed by spruce budworm in northern New Brunswick For. Chron. 40: 482-487.
- Stroganova V.K. (1968) Horntails of Siberia. Nauka, Novosibirsk. (in Russian)\*
- 周藤靖雄 (1994) *Amylostereum* sp. によるスギ・ヒノキの材変色—林木の生死が変色の発生と菌の生存に及ぼす影響—. 日林関西支論 3: 163-164.
- 竹内吉蔵 (1962) 膜翅目キバチ科. 日本昆虫分類図説 2. 12pp. 北隆館, 東京.
- Talbot P.H.B. (1977) The *Sirex*-*Amylostereum*-*Pinus* association. Ann. Rev. Phytopathol. 15: 41-54.
- Taylor K.L. (1976) The introduction and establishment of insect parasitoids to control *Sirex noctilio* in Australia. Entomophaga 21: 429-440.
- Taylor K.L. (1978) Evaluation of insect parasitoids of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) in Tasmania. Oecologia 32: 1-10.
- 寺下隆喜代 (1970) キバチと共生する担子菌類の一種. 日林誌 52: 313-316.
- Thompson J.N. and Pellmyr O. (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. Ann. Rev. Ent. 36: 65-89.
- 徳重陽山・清原友也 (1969) マツ枯死木中に生息する線虫 *Bursaphelenchus* sp. 日林誌 51: 193-195.
- Tribe G.D. (1995) The woodwasp *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae), a pest of *Pinus* species, now established in South Africa. Afri. Ent. 3: 215-217.
- Wolf F. (1967) Les Siricides en Belgique, leurs moers et leur importance en sylviculture. Bull. Soc. R. For. Belg. 76: 281-301. (in French)\*
- Wood T.G. (1976) The role of termite (Isoptera) in decomposition process. In The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition process (Anderson J.M. and Macfadyen A. eds.), pp.145-168. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- 山田利博・奥田清貴 (1987) ニホンキバチと共生する *Amylostereum* 属を接種したスギ・ヒノキ生立木の材の変色. 98 回日林論: 515-516.
- 山中勝次 (1984) 針葉樹二次師部の樹脂道. 木材学会誌 30: 347-353.
- Yamasaki A. (1966) A list of the injurious insects found on imported logs at Osaka port. 大阪植物防疫 89: 1-16.
- 山崎三郎・井上大成・宮田弘明 (1992) 誘引剤によるニホンキバチの誘引と発生消長 (II). 日林関西支論 1: 281-283.
- 山崎三郎・峰尾一彦 (1991) 誘引剤によるニホンキバチの誘引と発生消長. 102 回日林論: 247-249.
- 矢野宗幹 (1917) 既知日本産樹蜂科目録, 附 1 新種ナワキバチ記載. 名和靖氏還暦記念寄贈論文集: 115-121\*.
- Zondag R. (1967) Biological control of *Sirex noctilio*. N. Z. For. Serv. Rep. For. Res. Inst. 1966: 62-64.
- Zondag R. (1975) Controlling siren with a nematode. Proc., 28 th N. Z. Weed and Pest Control Conference: 196-199.
- (\*: 間接引用)

## 摘 要

キバチ類 (Siricidae) は, 各種針葉樹・広葉樹に穿孔する食材性のハチの一群である。キバチ類の多くは, 体内に貯蔵している担子菌類の *Amylostereum* 菌を産卵時に材内に接種し, キバチ幼虫はこの菌を利用しながら辺材部を摂食して生育する。近年, スギ・ヒノキの木口面に認められる“星形”の変色が, キバチの接種する菌の作用であることが明らかとなり, 害虫としてのキバチの存在も注目されつつある。本研究では, キバチ類の生態的特性の中で, とくに彼らの資源利用様式と繁殖戦略を, 天敵生物との関わりも含めて比較生態学的な観点から明らかにした。すなわち, アカマツ, スギ, ヒノキ, モミに寄生する3種のキバチ, ニトベキバチ (*Sirex nitobei*), ニホンキバチ (*Urocetus japonicus*), オナガキバチ (*Xeris spectrum*) について, 6年間にわたってそれらの生活史や産卵機構などの生態特性, 菌類との共生関係, さらにそれらを取りまく生物間相互関係を中心に調査・実験を行い, 以下のような新しい



知見を得た。

#### (1) キバチ類 3 種の生態特性

1. 4 樹種の寄主木から、ニトベキバチ、ニホンキバチ、オナガキバチの 3 属 3 種のキバチが羽化脱出した。ニトベキバチは 1 年 1 化であり、寄主木のアカマツ、モミから 9 月上旬～10 月中旬に多く羽化脱出した。またニホンキバチも 1 年 1 化で、スギ、ヒノキから 7 月上旬～9 月中旬の長期間にわたって多く発生した。一方オナガキバチは、スギ、モミから羽化脱出したが、8 月中～下旬に脱出ピークをもつ 1 年 1 化のものと 5 月上旬～6 月中旬をピークとする 2 年 1 化のものとが存在した。
2. キバチ成虫の生重は、ニトベキバチでは 20～490(♀), 11～226(♂)mg, ニホンキバチでは 42～299(♀), 17～84(♂)mg, オナガキバチでは 12～181(♀), 3～62(♂)mg であり、3 種ともに著しい個体差があった。また、キバチ成虫の平均蔵卵数(次世代生産能力)は、ニホンキバチで 370 個と最も多く、オナガキバチは 150 個、ニトベキバチは 130 個と最も少なかった。一方、卵長で評価した卵サイズは、ニトベキバチが 1.6 mm と最も大きく、オナガキバチは 1.4 mm, ニホンキバチは 1.1 mm と最も小さかった。さらに成虫の平均生存日数は、3 種いずれも 3.5～5.5 日であった。

#### (2) キバチ類 3 種の次世代生産能力および寄主木の条件が産卵行動に及ぼす影響

1. キバチ類 3 種の体サイズと蔵卵数との間には、それぞれ明瞭な正比例関係が認められ、この関係からキバチの産卵数および産卵率の推定が可能となった。この方法を用いて、伐倒後 1 週間以内の主要寄主木丸太への 3 種の産卵特性を比較した。その結果、ニトベキバチのアカマツ丸太への推定産卵率は平均 54% で、キバチ個体間の変動が大きかった(0～100%)。ニホンキバチのスギ丸太への産卵率は 50～100% の範囲にあったが、産卵率 70% 以上の個体が全体の 60% 以上を占め、平均産卵率は 79% ときわめて高かった。一方、オナガキバチのスギ丸太への産卵率では、10% 以下の個体の割合が全体の 70% 以上に達し、平均産卵率も 3% にすぎなかった。
2. ニトベキバチについて、主要寄主木の伐倒後経過日数と産卵率との関係をみたところ、伐倒後 3 日以内の「新鮮丸太」では産卵率は供試丸太ごとに大きく異なり、約半数の個体は産卵率 50% 以下であった(平均 39%)。しかし、伐倒後 4～24 日の「中間丸太」では、すべての個体が 50% 以上の産卵率を示し、平均産卵率も 88% に達した。一方、伐倒後 25 日以上経過した「古丸太」における産卵率は、大部分の個体で 50% 以下であった(平均 26%)。また、アカマツの生立木、枯死木に産卵させたニトベキバチの平均産卵率はそれぞれ 45, 58% であり、中間丸太における産卵率よりも低かった。
3. ニホンキバチは、伐倒後 10 日以内のスギ丸太には高い

産卵率(平均 80%)を示したが、伐倒後経過日数が増すにつれて産卵率は低下し、伐倒後 50 日以降の丸太ではすべての個体が産卵率 50% 以下であった。また、産卵時のスギ丸太の含水率とニホンキバチの産卵率との間には明瞭な関係は認められなかった。

4. オナガキバチでは、伐倒後 1 年を経過した古丸太には、伐倒後 1 週間以内の丸太と同様の低い産卵率にとどまり(平均 4%), 多くの個体は産卵行動すら示さなかった。これに対し、*Amylostereum chailletii* または *A. areolatum* を接種した丸太に対しては、それぞれ平均 30% 程度の産卵率を示し、90% 以上の高い産卵率を示す個体もみられた。さらに、丸太上の菌の接種部付近に集中して産卵する傾向も認められた。

#### (3) 共生菌の材内繁殖状況および産卵時の寄主木条件が次世代の生育に及ぼす影響

1. 材からの菌の再分離試験の結果、ニトベキバチを新鮮アカマツ丸太(伐倒後 17 日目)に産卵させた場合、産卵から 3 ケ月後には産卵時に接種した共生菌の *A. areolatum* が約 30% の相対優占度で再分離された。しかし、古丸太(同 56 日目)に同様に産卵させた場合には、3 ケ月後 *A. areolatum* は全く分離されず、*Trichoderma* spp. など共生菌以外の菌のみが分離された。ニホンキバチの場合も同様に、新鮮スギ丸太(同 4 日目)に産卵させると、3 ケ月後には接種共生菌である *A. chailletii* が優占度約 60% という高率で再分離されたが、古丸太(同 76 日目)への産卵では *A. chailletii* は全く分離されなかった。また、新鮮丸太への産卵の場合でも、産卵から 10 ケ月後には *A. chailletii* は約 20% の優占度にとどまり、産卵後 2 年経過した丸太では、産卵孔、坑道周辺いづれからとも全く分離されなかった。
2. アカマツの新鮮丸太に産卵したニトベキバチの次世代の羽化脱出までの生存率は 13～32% (平均 22%) であったが、同様に産卵させた古丸太からは、次世代成虫は全く脱出しなかった。一方、林内において 5, 7, 9, 11 月にスギ、ヒノキ生立木を伐倒し、伐倒時期に関連したニホンキバチの繁殖状況を調べたところ、それぞれ丸太 10 本あたりからの羽化脱出数は、0.8, 15, 5.3, 0 頭で、ニホンキバチの発生ピークにあたる 7 月の伐倒木からの脱出数が圧倒的に多いことが明らかとなった。

#### (4) 天敵生物がキバチ個体群に及ぼす影響

1. ニトベキバチに加害されたアカマツからは、オオホシオナガバチ(*Megarhyssa praeceles*)とヒラタタマバチ(*Ibalia leucospoides*)が羽化脱出した。キバチの幼虫ステージ後半で寄生するオオホシオナガバチのメス成虫の平均生重は、卵または 1 齢幼虫に寄生するヒラタタマバチに比べ、秋脱出個体群では 1.8 倍、春脱出個体群では 4.1 倍も大きかった。また、オオホシオナガバチの卵長はヒラタタマバチの 10 倍であったが、卵数は 50 分の 1 で



あった。一方、2種の寄生蜂によるニトベキバチの寄生率は60%以上と高い値を示していた。これらの結果、形態的特徴、脱出時期、寄生ステージの異なる2種が、ニトベキバチの寄生蜂として共存していることが確認された。また、本研究における両種による寄生率の高さから、野外におけるニトベキバチに対する寄生圧はかなり高いものと推測された。

2. スギに寄生するニホンキバチ、オナガキバチの寄生蜂として、いずれもヒメバチ科のオオホシオナガバチ、シロフオナガバチ (*Rhyssa persuasoria*) および *Pseudorhyssa sternata* が脱出した。3種の蔵卵数、産卵管長には有意差はなかったが、*P. sternata* は唯一労働寄生性であり、またシロフオナガバチと *P. sternata* はその生活環の中に休眠過程を持っていたことから、これら3種の寄生蜂は、互いに異なる寄生様式・寄生時期を持つことによって共存していることが示唆された。また、オオホシオナガバチによる寄生率は9%、シロフオナガバチでは10%、*P. sternata* では7%であった。
3. ニトベキバチメス成虫のうちの70%、ニホンキバチではその30%が *Deladenus* 属線虫に感染していた。またオナガキバチでは、1年目脱出個体群には線虫感染個体は認められなかったが、2年目脱出個体群では55%が線虫に感染していた。3種のキバチで線虫に感染していたメス成虫のうち、不妊化していたものの割合はきわめて低かったが、平均生重は3種とも感染個体の方が非感染個体よりも小さく、またニトベキバチでは、感染個体の方が生存日数が有意に短かった。このように、線虫感染はキバチに対して体サイズの小型化に伴う蔵卵数の減少あるいは生存日数の低下に伴う産卵期間の減少により、キバチの次世代生産能力を低下させている可能性が強く示唆された。
4. あるアカマツ被害木では、脱出したニトベキバチのうちの約半数が、昆虫寄生菌の一種であるボーベリア菌 (*Beauveria bassiana*) に感染していた。さらにそれらの次世代の中にも本菌に感染している個体が認められた。しかし、感染個体における生重、生存日数および産卵率の減少は認められなかった。

以上の結果を総合して、次のことが示唆された。

1. 産卵時の寄主木の状態は材内での共生菌の繁殖に大きな影響を及ぼすことから、共生菌を持つキバチのメス成虫は菌の繁殖に好適な寄主木に選択的に産卵する。また、自らは共生菌を持たないオナガキバチでさえ、他のキバチの共生菌が繁殖している木に選択的に産卵していたことから、キバチ幼虫はこのような菌が繁殖可能な寄主木でのみ生育できることが強く示唆された。一方菌の側からみると、*Amylostereum* 菌は接種後2年目には完全に分離されなくなることから、この菌が一本の寄主木を利用できるのは他の木材腐朽菌類等に比べごく短期間であり、新たな繁殖場所の確保に

は特殊化した媒介者の存在が不可欠であることが示唆される。すなわち、他種の菌を一方的に利用するオナガキバチを除き、キバチと *Amylostereum* 菌との間には、互いに他方の共生者の存在なしには生存し得ない「義務的共生関係」を成立させているものと考えられた。

2. 樹脂道を持つアカマツを寄主木とし、ある程度活性のある木も利用するニトベキバチは、樹脂に対して耐性を持つ卵殻の厚い卵を形成する必要があるため、このため少数の大型卵を生産するものと推察される。これに対し、樹脂は産卵の制限要因とはならないものの、ニトベキバチの寄主木に比べてより散発的にしか供給されない新たな風倒木や被圧枯死木を繁殖源とするニホンキバチは、ニトベキバチに比べて小型の卵をより多く生産する。こうした蔵卵様式は、予測性がより低い資源に遭遇した時により多くの卵を集中的に産卵できるという点で適応的であると考えられる。一方オナガキバチは、他の2種とは異なり、自らは体内に共生菌を持たずに他種のキバチの共生菌を非選択的に利用して繁殖しており、このことが本種にみられる寄生樹種と地理的分布の拡大に寄与してきたものと考えられた。
3. キバチ個体群に対して最も主要な死亡要因の一つとして働く天敵生物は、寄生蜂であることが明らかにされた。これに対し線虫は、キバチ成虫の小型化をもたらしたものの、直接的な死亡要因としての比重は低いものと推察された。また、アカマツにおけるニトベキバチが60~70%の高率で2種の寄生蜂に寄生されていたのに対して、ニホンキバチ、オナガキバチに対する3種の寄生蜂の寄生率は全体でも30%以下とやや低かった。これは、切り捨て間伐を背景とする繁殖資源の急激な増加が生じたことによって、寄生蜂よりも高い増殖能力をもつニホンキバチやオナガキバチの密度レベルが短期間に上昇し、一種のエスケープが起こったためと考えられる。このように、キバチにとっての潜在的な繁殖資源の増加は、寄生蜂によるキバチの密度抑制効果にも影響を及ぼしている可能性が示唆された。
4. 本研究およびこれまでの知見を総合して、キバチ類、とくにニホンキバチの防除に関する提言を行った。

## Resource utilization and reproductive strategy of three woodwasp species (Hymenoptera: Siricidae)

Hideshi FUKUDA

Woodwasps (Siricidae) are hymenopterans whose larvae feed primarily on the sapwood of various conifer-

ous and broad-leaved trees. In many species of woodwasp, the females carry arthrospores of one of the specific basidiomycetous fungi, *Amylostereum* spp., as a symbiont in a pair of small intersegmental sacs in their bodies. Females drill several holes through the bark deep into the sapwood of new host trees and then deposit arthrospores of the fungus together with eggs in the holes. The mycelia propagated in the wood tissues or fungus-infected parts of the wood are likely to provide essential nutriment and/or digestive enzymes which decompose wood tissues for the larvae. Recently in Japan, woodwasps have been regarded as a forest pest, because the discoloration and deterioration of wood tissue induced by the symbiotic fungi have often degraded the commercial value of the wood. During a six-year period of study, I investigated ecological traits such as life history and oviposition system, the symbiotic relationship between woodwasps and fungi, and the interactions between organisms involved in the system, for three woodwasp species, *Sirex nitobei*, *Urocerus japonicus* and *Xeris spectrum* which infested *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and/or *Abies firma*. The results are summarized as follows.

#### (1) Ecological traits of the three woodwasp species

1. Three genera and three species of woodwasp, *S. nitobei*, *U. japonicus* and *X. spectrum*, emerged from the four host tree species. The life cycle of *S. nitobei* was completed in one year. Most of *S. nitobei* emerged from *P. densiflora* or *A. firma* from early September to mid-October. The life cycle of *U. japonicus* was also completed in one year, and most emerged from *C. japonica* or *C. obtusa* from early July to mid-September. On the other hand, *X. spectrum* had two types of population, a population emerging from *C. japonica* or *A. firma* from mid-August to late August one year after oviposition, and another population emerging from these host-trees during early May to mid-June two years after oviposition.
2. The body weight ranged from 20–490 (♀) and 11–226 mg f. wt (♂) in *S. nitobei*, 42–299 (♀) and 17–84 mg f. wt (♂) in *U. japonicus* and 12–181 (♀) and 3–62 mg f. wt (♂) in *X. spectrum*. The values varied greatly among individuals in all the woodwasp species. The mean number of eggs produced per female (potential fecundity) was largest in *U. japonicus* (370), followed by *S. nitobei* (150) and least in *X. spectrum* (130). On the other hand, the egg size evaluated by egg length was largest in *S. nitobei* (1.6

mm), followed by *X. spectrum* (1.4 mm) and least in *U. japonicus* (1.1 mm). The mean longevities of the three species ranged from 3.5–5.5 days.

#### (2) Fecundities of the three woodwasp species and host-tree conditions affecting their oviposition behavior

1. The potential fecundities of the three woodwasp species were approximately proportional to the fresh body weights of female adults at the time of emergence, and this regression allowed estimates of the number of eggs laid and the proportion of oviposition. Using these relationships, the oviposition traits of the three species on their major host trees were compared using fresh logs within one week after tree-felling. The mean proportion of oviposition was estimated to be about 54% (range 0–100%) on *P. densiflora* logs by *S. nitobei* and 79% (50–100%) on *C. japonica* logs by *U. japonicus*, in marked contrast to only 3% on *C. japonica* logs by *X. spectrum*.
2. According to the days elapsed after tree-felling, the oviposition proportions of *S. nitobei* on *P. densiflora* logs can be divided arbitrarily into three groups. The oviposition proportions on the logs within 0–3 days after tree-felling ("fresh logs") varied greatly from log to log, and about half of female adults showed proportions less than 50% (mean: 39%). However, all the females that oviposited on the logs 4–24 days after tree-felling ("intermediate logs") invariably showed proportions over 50% (mean: 88%). The oviposition proportion in females ovipositing on logs more than 25 days since felling ("old logs") was less than 50% (mean: 26%). The mean oviposition proportion was 45% on live trees and 58% on dead trees.
3. *Urocerus japonicus* exhibited high oviposition proportions (mean: 80%) on *C. japonica* logs within 10 days of tree-felling. However, there was a negative relationship between oviposition proportion and days after tree-felling (0–125 days). The oviposition proportion was particularly low for the logs that elapsed more than 50 days after tree-felling at the time of oviposition. There was no significant relationship between the oviposition proportion of *U. japonicus* and water content of *C. japonica* log at the time of oviposition.
4. *Xeris spectrum* laid few eggs on old logs (mean: 4%) or fresh logs, whereas on logs inoculated with *Amylostereum chailletii* or *A. areolatum*, the females oviposited no less than 30%, on average, of their potential fecundity. Moreover, the oviposition sites on these

logs were concentrated near the *Amylo-stereum*-inoculated positions.

### (3) Host-tree conditions affecting the propagation of symbiotic fungi in the wood and the reproductive success of the woodwasps

1. Isolation of microorganisms was performed from the wood around the oviposition holes three months after oviposition on fresh and old logs. The symbiotic fungus of *S. nitobei*, *A. areolatum*, was isolated with a frequency of about 30% from a fresh *P. densiflora* log (17 days after tree-felling at the time of oviposition), whereas this fungus was not isolated from an old log (56 days), whereas *Trichoderma* spp. etc. were. The symbiotic fungus of *U. japonicus*, *A. chailletii*, was also isolated at about 60% from a fresh *C. japonica* log (4 days), whereas the fungus was not isolated from an old log (76 days) as with the case of *S. nitobei*. From the fresh log oviposited by *U. japonicus*, *A. chailletii* was isolated at only about 20% frequency 10 months after oviposition, and two years after oviposition the fungus was not isolated from the wood around the oviposition hole nor from the galleries.
2. The survival rate of *S. nitobei* from egg to adult emergence was estimated to be 13–32% (mean: 22%) on fresh *P. densiflora* logs, while no adults emerged from old logs. Moreover, the reproductive success of *U. japonicus* in relation to the period of tree-felling was examined using living trees of *C. japonica* and *C. obtusa* felled in the field. The number of emerged adults per 10 logs was 0.8 in May, 15 in July, 5.3 in September and 0 in November, with the maximum on the tree felled in July, when the density of *U. japonicus* in the field was highest.

### (4) Effects of natural enemies on woodwasp populations

1. Two parasitoid wasps, *Ibalia leucospoides* and *Megarhyssa praececellens*, emerged together with their host woodwasp, *S. nitobei*, from trees of *P. densiflora*. The mean female body mass of *M. praececellens* was about 1.8 times (fall population) or about 4.1 times (spring population) larger than that of *I. leucospoides*. The difference in body size was marked between sexes in both species. The spring population of *M. praececellens* was about 3.7 times (♂) or 2.3 times (♀) larger in mean body-weight than the fall population. The mean egg length of *M. praececellens* was about 10 times larger than that of *I. leucospoides*, whereas *I. leucospoides* produced about 50 times more eggs than

*M. praececellens*. The percentage of parasitism on *S. nitobei* by both parasitoids was high, accounting for more than 60%. The results suggest that the two parasitoid species could utilize larvae of *S. nitobei* in the wood as their hosts at different developmental stages of the woodwasp in different ways: egg and/or 1st-instar larvae parasitized by *I. leucospoides* and mature larvae by *M. praececellens*.

2. Three ichneumonid parasitoid wasps, *M. praececellens*, *Rhyssa persuasoria* and *Pseudorhyssa sternata*, emerged together with their host woodwasps, *U. japonicus* and *X. spectrum*, from *C. japonica* trees. There was no significant difference in fecundity and ovipositor length among the three parasitoids. The parasitism patterns of *M. praececellens* and *R. persuasoria* are ectoparasitism, whereas *P. sternata* has a different parasitism pattern, cleptoparasitism. *Rhyssa persuasoria* and *P. sternata* had a hibernation process in their life cycle. These results suggest that the three ichneumonid parasitoids differ in their niches by having different parasitism patterns and/or parasitism periods. The percentage parasitism of the two woodwasps in all the logs accounted for less than 30% by the three parasitoids: about 9% by *M. praececellens*, about 10% by *R. persuasoria* and about 7% by *P. sternata*.
3. The percentage of nematode infection in *S. nitobei* females accounted for about 70%, compared with about 30% in *U. japonicus* females. On the other hand, no *X. spectrum* females emerging in the first year were infected by the nematode, whereas in the second year about 55% of the females were infected. Nematode-infected woodwasps tend to have lower fecundities, related to their smaller body mass, than uninfected ones. However, there were few individuals among the infected woodwasps that suffered ovarian dysfunction and reduced fecundity independent of body size. Moreover, the longevity of nematode-infected females of *S. nitobei* was significantly less than that of uninfected individuals. These results suggest that although nematode infection can lead to reduction of woodwasp fecundity due to reduced body size and/or adult longevity, it is unlikely to be a major mortality factor for the woodwasp.
4. On a *P. densiflora* tree infested by *S. nitobei*, about half the individuals were infected with an entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*. Moreover, some individuals of the next generation were also infected. However, there were no significant differences in body weight, longevity or oviposition proportion

between infected and uninfected individuals.

These results suggest that:

1. Fungus-carrying woodwasp species oviposit selectively on logs which are presumed to be suitable for fungus propagation, because the conditions of the wood at the time of oviposition affect propagation of the fungus. Moreover, even *X. spectrum* with no fungal symbiont oviposited exclusively at locations where the fungi had been inoculated by other fungus-carrying woodwasp species. Thus, no woodwasp larvae could develop in wood where no *Amylostereum* fungus had propagated. In addition, the symbiotic fungus was scarcely isolated from wood where it had been inoculated two years previously. The period during which the *Amylostereum* fungus can propagate actively in the host tree is likely to be shorter than that for other wood-decaying fungi, and thus *Amylostereum* needs a vector that carries it to other favorable habitats where it can propagate successfully. Thus, all the woodwasps, except for *X. spectrum* which utilizes the fungi associated with other woodwasp species, and *Amylostereum* fungi may have developed an obligatory mutualism.
2. *Sirex nitobei* attacks living trees of *P. densiflora*, whose resin canals have higher resistance to larval growth than dead trees, and thus females need to produce eggs with a thick shell. This may be closely related to the fact that *S. nitobei* produces fewer, but larger, eggs than the other two species. *Urocerus japonicus* depends greatly on unpredictable resources such as freshly felled or dead trees occurring naturally. Thus, *U. japonicus* females have to search for occasional resources in the field for their reproduction, and therefore a reproductive strategy maximizing their fecundity on suitable host trees would be adaptive for this species. This may partly explain why adult females of this species produce smaller, but more eggs than *S. nitobei*. On the other hand, *X. spectrum* has a life history in which it utilizes the fungal symbionts of other woodwasp species unselectively, since it does not possess any symbiotic fungi itself; this trait may have allowed it to have a wider host range and a wider worldwide distribution than other siricid species with species-specific fungal symbionts.
3. Parasitoid wasps were shown to be the major mortality factor for woodwasps in the present system. The percentage of parasitism by the three parasitoids on *U. japonicus* and *X. spectrum* in logs totalled less

than 30%, a value considerably less than the 60–70% for *S. nitobei*. *U. japonicus* and *X. spectrum* emerged mainly from felled trees left on the forest floor by thinning operations, whereas *S. nitobei* reproduced on living, but suppressed, stressed or damaged trees which occur more sporadically in the field. In recent years, artificial thinning operations have left many logs to decompose on the forest floor, thus providing potential breeding sites for *U. japonicus* and *X. spectrum*; as a consequence, the local and overall population density levels of these woodwasps have increased sharply in a short period. Woodwasps with much larger fecundities can respond more rapidly to unexpected increases in resources than solitary parasitoids with lower fecundity. This may be closely related to the low rate of parasitism by wasps on *U. japonicus* and *X. spectrum* in the present study.

4. From the results of this study and other related information, some practical suggestions are provided for the control of woodwasps, especially *U. japonicus*.

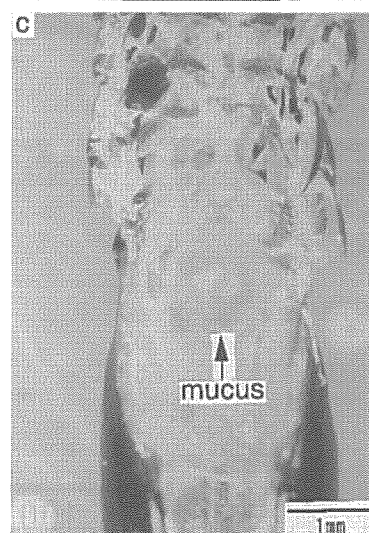
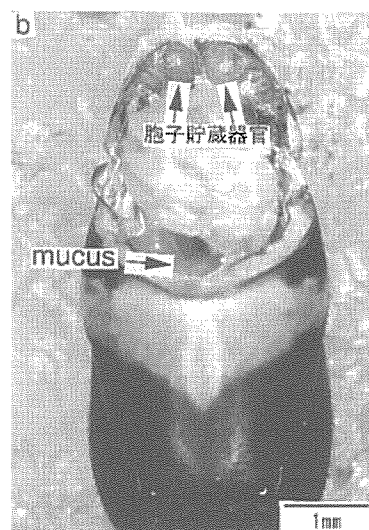
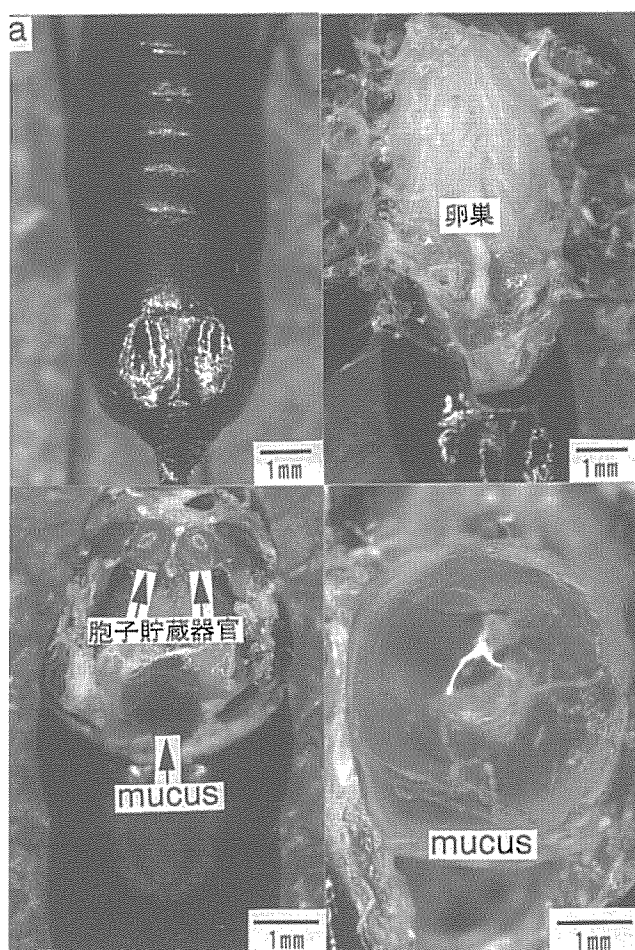


写真 1-1. キバチ 3 種の腹部の構造

a: ニトベキバチ, b: ニホンキバチ, c: オナガキバチ



写真 1-2. ヒノキの木口面に認められた星形変色



写真 1-3. ヒノキ人口林における“切り捨て間伐” (尾鷲プロット)





写真 3-1. ニトベキバチ成虫 (左♀, 右♂)

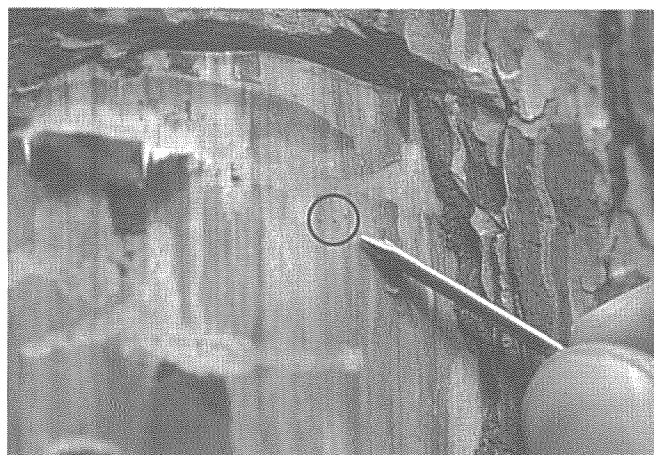


写真 3-2. ニトベキバチの産卵

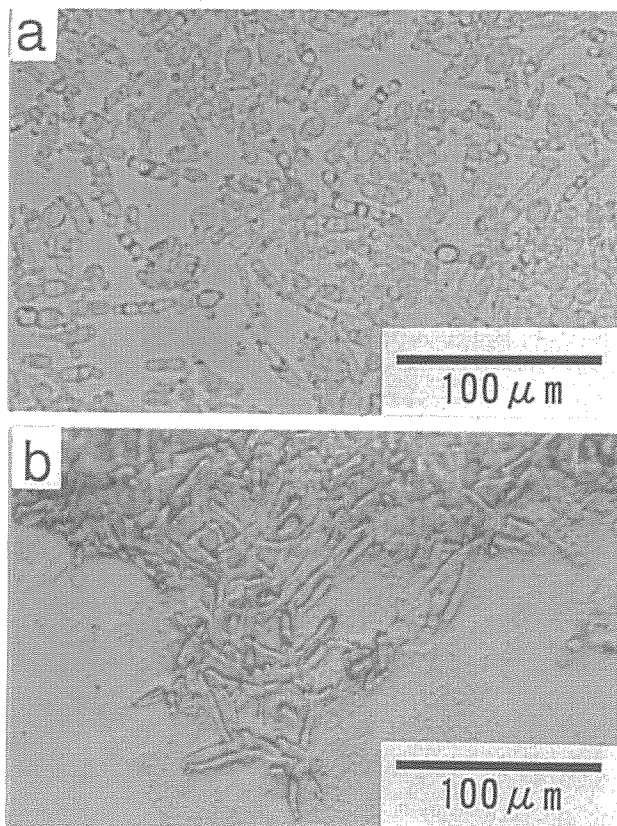


写真 3-3. キバチの共生菌 a: ニトベキバチの胞子貯蔵器官から取り出した *Amylostereum areolatum*, b: ニホンキバチの胞子貯蔵器官から取り出した *Amylostereum chailletii*

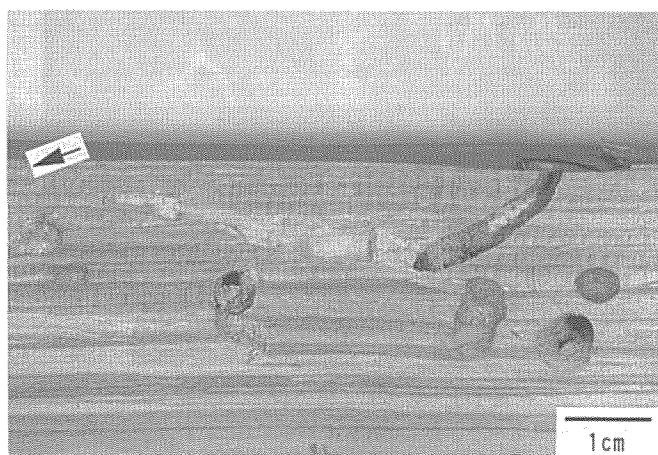


写真 3-4. ニトベキバチの坑道 矢印は産卵孔を示す

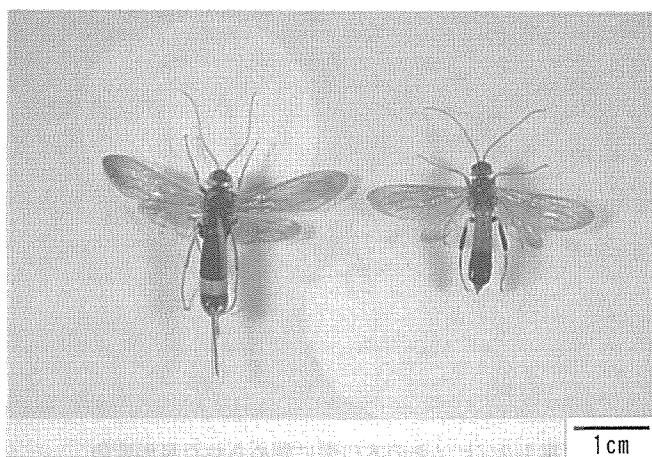


写真 3-5. ニホンキバチ成虫 (左♀, 右♂)

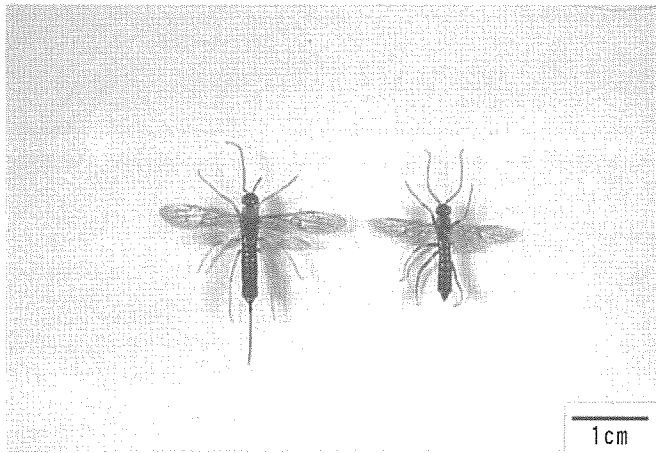


写真 3-6. オナガキバチ成虫 (左♀, 右♂)

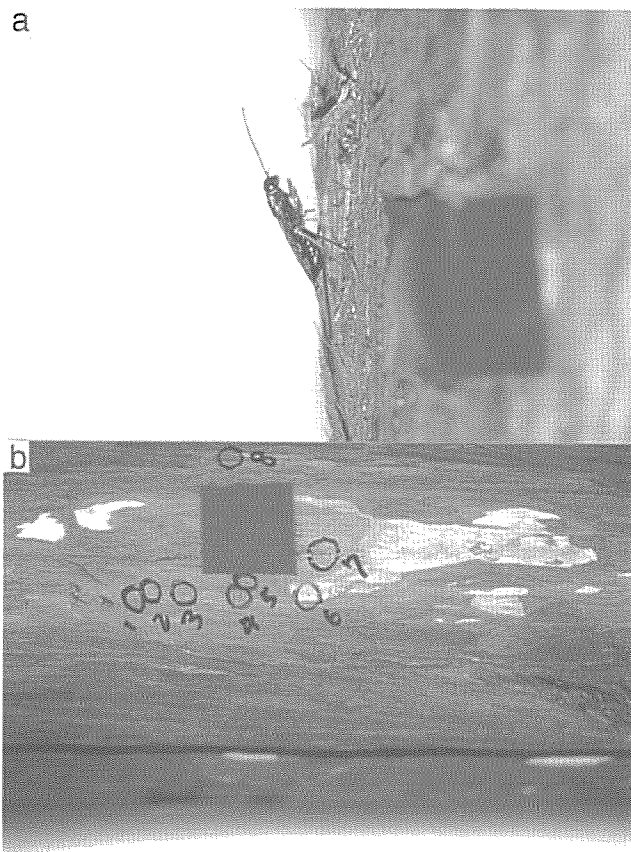


写真 5-1. 菌接種丸太 (Ac) 上における, (a) オナガキバチの産卵行動と (b) 産卵孔 (黒丸) (赤いビニールテープが菌接種位置)



写真 7-1. 白色の糸状菌の覆われたニトベキバチメス成虫

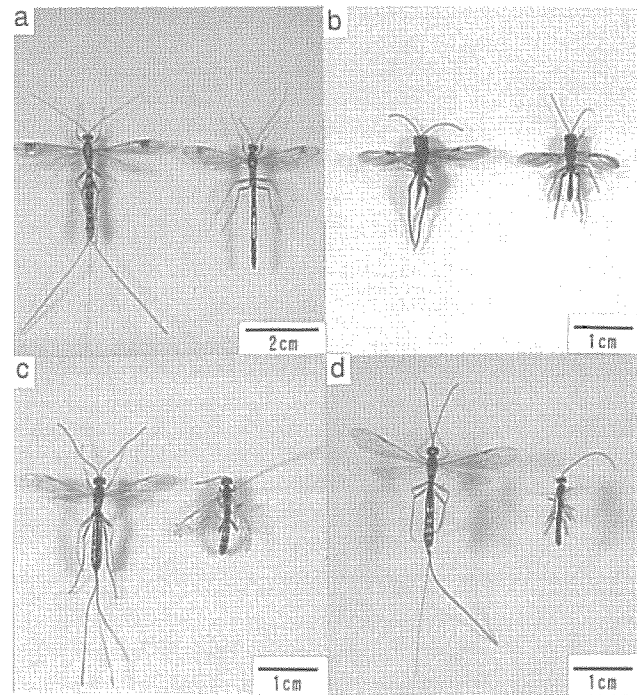


写真 7-2. キバチ 3 種の寄生蜂 a: オオホシオナガキバチ成虫 (左♀, 右♂), b: ヒラタタマバチ (左♀, 右♂), c: シロフオナガバチ (左♀, 右♂), d: *Pseudorhyssa sternata* (左♀, 右♂)

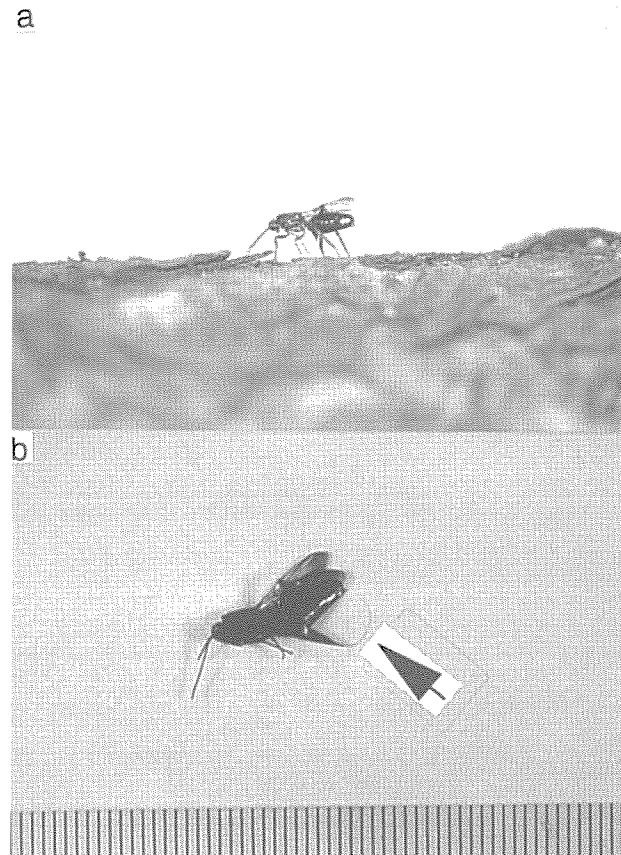


写真 7-3. ヒラタタマバチの産卵行動と産卵管 a: ヒラタタマバチがニトベキバチの産卵孔に産卵管を挿入している様子, b: ヒラタタマバチの毛髪状の産卵管