

樹皮下穿孔性昆虫の寄生バチにおける寄主資源利用様式

Host-resource utilization of parasitoid wasps on subcortical beetles

浦野 忠久

Tadahisa URANO

## 目次

第1章 序論		3-3. 結果	94
1-1. 樹皮下穿孔虫の寄生バチに関する研究の推移	77	3-3-1. 2種寄生バチにおけるサイズ相関と性比	
1-2. 研究の目的	77	3-3-1-1. 供試丸太内の寄主種・寄生率	
第2章 2種寄生バチの生活史および寄主探索行動		3-3-1-2. 寄主-寄生バチのサイズ相関	
2-1. はじめに	78	3-3-1-3. 寄主サイズに依存した2種寄生バチの性比変化	
2-1-1. 寄生バチの生活史		3-3-1-4. 2種寄生バチにおける性依存的死亡に関する検討	
2-1-2. 寄生バチの寄主探索行動		3-3-1-5. 寄主摂食率の比較	
2-2. 材料と方法	79	3-3-2. <i>A. initiator</i> の寄主サイズ評価	
2-2-1. 2種寄生バチの分類学上の位置		3-3-3. <i>A. initiator</i> における体サイズ-適応度相関	
2-2-2. 採集および調査地		3-3-3-1. 雌バチ体サイズ-産卵数の関係	
2-2-3. 穿孔性昆虫の種構成と樹皮下における存在期間の調査		3-3-3-2. 雌バチ体サイズ-生涯産卵数の関係	
2-2-4. 脱出消長の調査		3-3-3-3. 雌雄の体サイズ-寿命の関係	
2-2-4-1. 野外調査		3-3-3-4. 雄バチの体サイズ-交尾能力の関係	
2-2-4-2. 室内における越冬個体の羽化時期		3-3-3-5. 寄主サイズと発育日数の関係	
2-2-5. 発育経過の調査		3-4. 考察	104
2-2-6. 成虫の寿命		3-4-1. 2種寄生バチの性比調節と寄主資源利用様式の比較	
2-2-7. 成虫の形態		3-4-2. 2種寄生バチの寄主サイズ評価	
2-2-8. <i>A. initiator</i> 成虫の寄主探索行動の観察		3-4-3. <i>A. initiator</i> における体サイズ-適応度相関	
2-3. 結果	82	第4章 野外樹幹内における2種寄生バチの寄主資源利用様式	
2-3-1. マツ樹皮下の穿孔性昆虫群集		4-1. はじめに	110
2-3-2. 2種寄生バチ成虫の脱出と羽化の消長		4-2. 材料と方法	112
2-3-3. 発育経過		4-2-1. 2種寄生バチの樹幹内分布と野外における寄主選択および性比調節	
2-3-3-1. 卵から羽化まで		4-2-2. 寄生バチと穿孔虫の樹幹内分布の季節変化	
2-3-3-2. 発育所要日数		4-3. 結果	113
2-3-4. 成虫の寿命		4-3-1. 2種寄生バチの野外枯死木における樹幹内分布	
2-3-5. 成虫の形態		4-3-2. 自然枯死木における寄主サイズに応じた寄生バチのサイズと性比の変化	
2-3-6. <i>A. initiator</i> 成虫の寄主探索行動		4-3-3. 寄生バチと穿孔虫の樹幹内分布の季節変化	
2-3-6-1. 寄主探索のプロセス		4-4. 考察	118
2-3-6-2. 寄主探索プロセスの所要時間		第5章 総合考察	
2-3-6-3. 産卵管挿入位置と産卵成功率		5-1. 樹皮下穿孔虫寄生バチの飼育・調査法	121
2-4. 考察	88	5-2. 2種寄生バチの寄主選択	124
2-4-1. 2種寄生バチの生活史		5-3. 樹皮下穿孔虫寄生バチの寄主サイズ認識	126
2-4-2. 寄主探索行動		5-4. 性比の偏り	128
第3章 性比調節		5-5. 2種寄生バチの樹幹内における種間関係	129
3-1. はじめに	91	5-6. 樹木穿孔性害虫の防除手段としての寄生バチ	129
3-1-1. 性比に関する理論		謝辞	131
3-1-2. 寄生バチの配偶システムと寄主サイズ理論		引用文献	131
3-1-3. 寄主サイズモデルへの適合性の検証と応用上の意義		摘要	134
3-2. 材料と方法	93	Summary	136
3-2-1. 供試木		写真	139
3-2-2. 2種寄生バチにおける性比調節および寄主-バチのサイズ相関, 摂食率			
3-2-3. <i>A. initiator</i> における寄主サイズ評価			
3-2-4. <i>A. initiator</i> におけるサイズ-適応度相関			

## 第1章 序論

### 1-1. 樹皮下穿孔虫の寄生バチに関する研究の推移

寄生バチとは、他の昆虫に卵を産みつけ幼虫の餌(寄主)とし、幼虫が寄主から栄養を摂取して発育する膜翅目(Hymenoptera)の昆虫を指す。すべての寄生バチが最終的には寄主を殺してしまうため、寄生者(parasite)とは区別して、捕食寄生者(parasitoid)と呼ばれている。古くから寄生バチは主として侵入害虫の防除を目的とした伝統的生物的防除に利用されてきた。近年ではとくに施設園芸において、周期的な大量放飼による「天敵農薬」としての利用が成功を収めている(村上1997;中筋1997)。

樹木に生息する食葉性昆虫と樹皮下穿孔性昆虫(以下、穿孔虫)を比較した場合、これら両方に寄生可能なハチはきわめて少ない。それは寄主発見のための行動様式や、寄主の存在の手掛かりとなる刺激に対する反応特性が両者の間で著しく異なるためと考えられる。この違いをもたらす決定的な要因は樹皮の存在である。穿孔虫寄生バチの場合は、寄主との間に樹皮が存在することにより、視覚によって寄主の存在を確認することができない。したがって樹皮を通して伝わる刺激を手掛かりとして、寄主の位置と質(子の餌として適当であるかどうか)を判断しなければならない。そのために穿孔虫の寄生バチは、食葉性などの露出型寄主を利用するハチとは異なる生活史や繁殖戦略を進化させているに違いない。しかしその調査の困難さのゆえに、これらのハチの生態に関する知見はあまりにも少ない。本論文で扱うのは、マツの内樹皮を食べる穿孔虫幼虫の寄生バチである。野外において衰弱枯死したマツの樹幹内には、さまざまな種類の穿孔虫とそれを餌とする寄生バチおよび捕食性昆虫が存在し、複雑な寄生、捕食関係が成立している。本研究では、東海から近畿地方にかけて最も普通に見られる2種のコマユバチ科(Braconidae)の寄生バチ、*Atanycolus initiator* (FABRICIUS) (和名:キタコマユバチ, 写真1-1)と*Spathius brevicaudis* RATZBURG (写真1-2)に焦点を当てることとした。

樹皮下穿孔虫の寄生バチの生態に関する研究は、1930年代に北アメリカにおいて、針葉樹を食害する *Dendroctonus* 属のキクイムシを防除する目的で本格的に始まったといえる(DeLeon 1931, 1935)。以後、寄生バチも含めた土着天敵昆虫の調査が数多く行われた。(Dahlsten 1970; Moser *et al.* 1971)。しかしその中で寄生バチの種数は比較的少なく、いずれの調査においても10種前後であった。これはその他の開放的な環境に生息する昆虫と比べても、明らかに貧弱といわざるを得ない。これは寄主の生息する樹皮下という環境が、寄生バチの寄主への到達を困難にしていることによるものと考えられる。

日本国内に分布する樹皮下穿孔虫の中で、これまで最も研究されてきたのは、マツノマダラカミキリ(*Monochamus alternatus* HOPE)とスギカミキリ(*Semanotus japonicus* (LACORDAIRE))である。しかしこれらの天敵昆

虫に関しては、先の北米のキクイムシの場合に比べるとほとんど研究が行われていない。マツノマダラカミキリについては、松枯れの主因が判明する以前から、他の穿孔虫も含めた天敵リストが作成されていた(井上1949;安永1964;野淵1980)。その中で本論文の研究対象の2種の寄生バチを除いて、生態がある程度明らかになっているものは捕食性昆虫3種、寄生バチ4種、寄生性鞘翅目1種にすぎない(表1-1)。またスギカミキリに至っては、寄生バチ2種(加藤1991;Urano and Ito 1993, 1995)以外に研究されている天敵昆虫はない。この原因として、寄生バチの大部分が広食性であり、他の捕食性昆虫同様、マツノマダラカミキリやスギカミキリに対して選択的な寄生・捕食をするものが存在しなかったこと、さらに飼育の困難さから、その生活史や生態特性が明らかにされてこなかったことが挙げられる。

### 1-2. 研究の目的

前述のように穿孔虫の寄生バチは、外界に露出した環境に生息する昆虫の寄生バチとは異なる生態を持ち、かつ森林生態系の中で穿孔虫の密度調節において重要な位置を占める可能性があるにもかかわらず、過去の研究例は非常に少ない。穿孔虫寄生バチの特性を理解するためには、生活史の解明のみにとどまらず、ハチがいかにして樹皮下の寄主を発見し、子の餌としての適合性を評価し産卵するのか、また野外におけるハチの寄生行動に影響を及ぼす要因は何か、を明らかにする行動生態学的な研究が必要となる。またこのような研究によって得られる知見は、これまで未知のまま残されてきた森林における生物間相互作用の解明につながるとともに、現在、さらには将来問題となるであろう穿孔虫の防除に資するものと期待される。以上の観点から、本研究は以下の事項を解明、検証することを目的とする。

- 1) 樹幹内に生息する昆虫は、人工飼料の開発されている場合を除き、丸太から取り出した状態で飼育することは困難とされてきた。しかし寄生バチの卵から幼虫に至る発育経過を調査するためには、常に観察可能な状況下で飼育する必要がある。また、穿孔虫寄生バチの行動学上最も興味深い特徴は、樹皮によって隔離された寄主に対してどのように産卵が行われているかという点であり、寄主の穿入した丸太をそのまま用いる実験ではこの問題を十分に解明することはできない。したがって、丸太以外の場所で寄生バチが産卵、飼育の行える系を確立することが重要な課題となる(第2章)。
- 2) 2種寄生バチの生活史を明らかにするために、室内飼育による発育経過、寿命、交尾行動を調査し、あわせて野外における脱出消長などの調査を行うことにより、自然条件下での生態特性を明らかにする(第2章)。
- 3) 一般に単寄生バチには、寄主の質に応じて子の雌雄をコントロールする能力があり、これは寄生バチの繁殖戦略を研究する上で最も重要な性質といえることができる。

表1-1. マツ穿孔性昆虫の天敵昆虫に関する研究例

天敵種	餌・寄主種	研究例
<b>捕食性昆虫</b>		
オオコクヌスト ( <i>Trogossita japonica</i> REITTER)	マツノマグラカミキリ ゾウムシ類	岸 (1970a) 五十嵐ほか (1993) 細田ほか (1995) 上田ほか (1995)
ウバタマコメツキ ( <i>Cryptalaus berus</i> (CANDEZÉ))	マツノマグラカミキリ	江崎 (1994, 1995)
コバケデオネスイ ( <i>Mimemodes japonicus</i> REITTER)	キイロコキクイムシ	Kishi (1970a)
<b>捕食寄生性昆虫</b>		
<i>Dolichomitus</i> sp. (ヒメバチの1種)	ゾウムシ類	岸 (1970b) Kishi (1970b)
クロエナガマコユバチ ( <i>Spathius razayanus</i> RATZEBURG)	ゾウムシ類	岸 (1968)
ハットリキクイコマユバチ ( <i>Ecphyllus hattorii</i> KONO et WATANABE)	キイロコキクイムシ	石窪 (1960)
サタゾウムシコマユバチ ( <i>Calyptus satai</i> WATANABE)	ゾウムシ類	岸 (1968)
キクイモンコガネコバチ ( <i>Rhopalicus tutela</i> WALKER)	ゾウムシ・キクイムシ類	石窪 (1959) 岸 (1968)
クオアリガタバチ ( <i>Sclerodermus nipponicus</i> YUASA)	マツノマグラカミキリ	岡田ほか (1966) 遠田 (1992)
サビマグラオオホソカタムシ ( <i>Dastarcus longulus</i> SHARP)	マツノマグラカミキリ	竹常 (1982) 井上 (1991)

このような性質が、視覚的に確認できない穿孔虫という寄主を利用する寄生バチにおいてもみられるのか、またそうした性の配分がいかに行われるのかは、穿孔虫寄生バチの行動生態学上最も興味深い問題である。そこで2種寄生バチにおける寄主サイズと性比の関係を、実験室内と野外の両方で明らかにする(第3章)。

- 4) 2種寄生バチはともに広食性であり、利用する寄主種にも重なりが見られる。よって両種は、同一樹幹内において共存する傾向が強い。1本のマツの樹皮下という閉鎖的な空間では、寄主となる穿孔虫は種によって特徴的な分布様式を示し、それは2種寄生バチの生態にも大きな影響を及ぼすものと考えられる。そこで野外における2種寄生バチの樹幹内分布、寄主選択および寄主サイズ-性比の関係から、樹幹内における2種寄生バチの寄主資源利用様式、種間関係および分布に影響を及ぼす要因について検討する(第4章)。

## 第2章 2種寄生バチの生活史および寄主探索行動

### 2-1. はじめに

#### 2-1-1. 寄生バチの生活史

寄生バチはその寄生様式によって幾通りかに分類されている。まず1個体の寄主に対する産卵数によって、単寄生(solitary)と多寄生(gregarious)に分けることができる。単寄生は1個体の寄主に1個体のハチが寄生する様式で、

樹皮下穿孔虫の寄生バチは大半がこのグループに属する。本研究で扱う2種の寄生バチは単寄生である。そのほかに1~数個体が寄生する随意多寄生(facultatively gregarious)のハチも存在する。

次に寄生バチ幼虫の寄生部位が寄主の体外か、それとも体内であるかによって外部寄生と内部寄生に分類される。また産卵に先立って寄主に毒液を注入し、麻痺させるものはイディオバイオント(idiobiont)、産卵後も寄主の発育を許すものはコイノバイオント(koinobiont)とよばれている(Haeselbarth 1979; Askew and Shaw 1986)。穿孔虫の寄生バチの多くは外部寄生のイディオバイオントで、2種の寄生バチも同様である。寄主を麻痺させることによって寄生バチは産卵が容易になり、寄主の脱皮を妨ぐことができる。また外部寄生バチの卵や幼虫は、外敵の攻撃や風雨に対して無防備なため、植物の組織内など外界から隔離された場所にすむ昆虫を寄主としていることが多い(村上1982)。穿孔虫の寄生バチはその代表的な例といえる。一方、外界に露出した環境にすむ食葉性昆虫などに寄生するハチは多くがコイノバイオントの内部寄生者であり、寄生時に寄主を麻痺させず寄主が捕食されにくい。寄生バチは一般に寄主のあらゆるステージを攻撃するが、穿孔虫の寄生バチの場合は本研究の2種を含めて幼虫に寄生する種が圧倒的多数を占める。

## 2-1-2. 寄生バチの寄主探索行動

寄生バチが寄主を発見し、寄生するまでの行動およびそれを解発する刺激に関しては、食葉性昆虫の寄生バチで研究が進んでいる。ハチが寄生に成功するまでの過程は、①寄主の生息場所の発見 (host habitat location), ②寄主の発見 (host location), ③寄主の認容 (host acceptance), ④寄主としての適合性 (host suitability) の4つの段階に分けることができる (Doutt 1959)。①は寄主の食物に関する臭覚的 (化学的) 刺激, あるいは生息地に関する温湿度, 明るさ, 形, 色などの物理的な手掛かりによって生息場所を特定する段階である。②では, ハチは寄主の食草上あるいは生息場所での, 寄主自身またはその存在を示す鱗粉, 脱皮殻, 糞などからの化学的刺激と, 寄主の発する視覚的, あるいは音, 振動などの物理的な手掛かりによって寄主を発見する。③は発見した寄主が産卵に適するかどうかを確認する段階である。すなわちその個体のサイズや動きを確かめたり, 他のハチによって既に寄生された個体でないかどうかを確認する。④は産みつけられた卵および幼虫が寄主体内で寄生に成功するまでの段階で, 内部寄生バチの場合は寄主体内の卵が, 寄主の生体防御を免れて初めて寄生に成功したといえることができる。化学物質は寄主探索に対し重要な役割を持ち (Vinson 1977), それらは long-range な刺激 (揮発性が高い, 1 m 以上の範囲に届く) と, short-range な刺激 (接触化学的, 揮発性が低い, 数 cm の範囲にしか届かない) に分けることができる (Kennedy 1977)。物理的な刺激はすべて short-range な刺激である (Vinson 1984)。

穿孔虫の寄生バチにとって寄生が成功するまでの過程で最も困難なことは, 樹皮下という隠れた環境にすむ寄主をいかにして発見するか, ということである。ほとんどの種は樹幹上から産卵管を樹皮下に挿入して産卵を行うため, 最後まで寄主を視覚的に確認することは不可能である。また, これらのハチに樹皮下から取り出した寄主を直接与えても, 寄生することはない (e.g. Mills *et al.* 1991)。通常, 寄生バチは寄主の生息域において, 寄主に由来するさまざまな刺激を感知することによって発見の手掛かりとしている。しかし樹幹上での観察のみでは, ハチの産卵行動を詳細にとらえることは不可能と思われる。そこで, 丸太から取り出した寄主を用いてハチが産卵可能な方法を考案し, 産卵行動の観察を行った。

## 2-2. 材料と方法

### 2-2-1. 2種寄生バチの分類学上の位置

本論文で扱う2種の寄生バチはいずれもコマユバチ科 (Braconidae) に属する。コマユバチ科は膜翅目の中で最も大きなグループの1つで, その種数は15,000を越える (Quicke and Achterberg 1990)。おもな寄主は鞘翅目, 鱗翅目および双翅目の昆虫で, 寄生ステージは幼虫期が圧倒的に多い (前藤 1994)。

① *Atanycolus initiator* (FABRICIUS) (キタコマユバチ)

(写真 1-1)

本種は旧北区に広く分布し, カミキリムシを中心とする樹木穿孔性昆虫に寄生する (Shenefelt 1978)。本種を含む *Atanycolus* 属は新旧北区に分布し, そのほとんどが穿孔性の鞘翅目および鱗翅目に寄生し, 狭食性のものから著しい広食性のものまでを含む (Quicke 1987)。本種の国内における記載は, Watanabe (1937) によってなされた。国内での分布は北海道, 本州および四国である (平嶋 1989)。

② *Spathius brevicaudis* RATZEBURG (写真 1-2)

本種は欧州にも分布し, 穿孔性のゾウムシ, キクイムシに寄生する (Shenefelt 1978)。これまで日本では記載されておらず, Urano and Hiji (1991a) による本種の生活史等に関する研究によって, 初めて国内での分布が明らかになった。*Spathius* 属は全世界に分布し, 300種以上が知られている。2, 3の例外を除きすべて穿孔性鞘翅目昆虫の外部寄生者で, おもにキクイムシ科に寄生する (Matthews 1970; Wharton 1993)。

### 2-2-2. 採集および調査地

本研究に使用した材料は, 以下の5林分より得た (図 2-1)。

- A. 愛知県瀬戸市北白坂町 (東京大学愛知演習林)
  - B. 愛知県犬山市塔野地 (東京大学愛知演習林)
  - C. 名古屋市千種区不老町 (名古屋大学構内)
  - D. 滋賀県大津市下在地町 (民有林)
  - E. 京都市山科区 (安祥寺国有林)
- A~Cはアカマツ (*Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) およびクロマツ (*P. thunbergii* PARLATORE) が優占し,

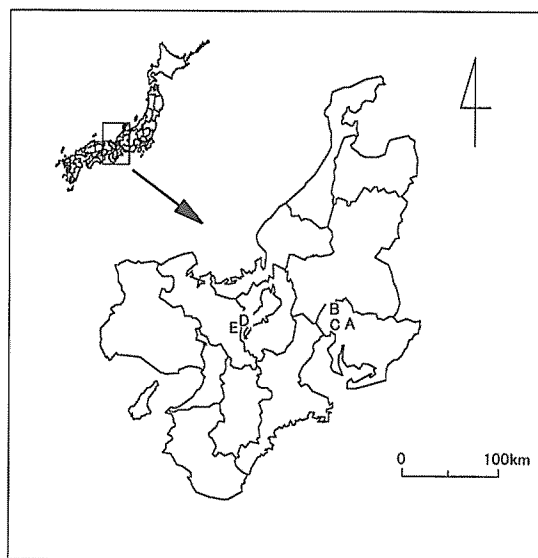


図2-1. 材料の採集地と調査地の位置

- A. 愛知県瀬戸市北白坂町 (東大愛知演習林)
- B. 愛知県犬山市塔野地 (東大愛知演習林)
- C. 名古屋市千種区不老町 (名古屋大学構内)
- D. 滋賀県大津市下在地町 (民有林)
- E. 京都市山科区 安祥寺国有林

コナラ (*Quercus serrata* THUNB.), アラカシ (*Q. glauca* THUNB.)などが混在する林分であった。D, Eはアカマツとヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* (SIEB. et ZUCC.)) の混交林であった。すべての林分で材線虫病によるマツの枯損が恒常的に発生していた。なお、本論文において林分A, B, Cの木を用いた試験(1986~90年)は名古屋大学農学部(名古屋市)で、林分D, Eの木による実験(1994~97年)は森林総合研究所関西支所(京都市)で行った。

### 2-2-3. 穿孔性昆虫の種構成と樹皮下における存在期間の調査

供試木は、脱出消長の調査(2.2.4)に用いた枯死木(表2-1)および、ハチの発育経過の調査(2.2.5)に用いたもの同一の、林分Aで伐倒したクロマツである(表2-2)。ハチの飼育期間(1988年5月~1989年12月)を通して飼育用丸太における各種穿孔虫幼虫の存在の有無を調べた。この結果と成虫の脱出消長のデータから、供試木内の寄主穿孔虫の種構成を明らかにするとともに、樹皮下における幼虫の存在期間を推定した。

### 2-2-4. 脱出消長の調査

#### 2-2-4-1. 野外調査

1986年と1987年に、マツ枯死木からの2種寄生バチと穿孔虫の脱出消長を調査した。また1985年の三浦(1986)による調査結果を引用した。調査は林分B, Cでマツ枯死木を伐倒し、長さ約1mに切断した樹幹を名古屋大学構内の屋外ケージ(2×2×2m)に搬入して、4~11月にかけて週2回脱出個体を採集した。供試木のデータは表2-1に示した。

#### 2-2-4-2. 室内における越冬個体の羽化時期

寄生バチの雌雄による羽化時期の違いを調べるため、1987年11月に伐倒した枯死木(表2-1)を12月から翌年4月にかけて1本ずつ実験室に搬入し、剥皮して寄生バチの越冬繭を取り出した。この樹幹からは*S. brevicaudis*の繭が十分に採集できなかったため、*A. initiator*の繭のみガラス製管ビン(長さ6cm, 径1.5cm, コルク栓付)に入れ、室温で保存して羽化消長を調べた。調査は搬入当日からすべての個体が羽化し終わるまで、毎日行った。なお、実験

室の温度の日変化は大きかった(表2-3)。

### 2-2-5. 発育経過の調査

寄生バチ産卵用丸太はすべて林分A(瀬戸市)で伐倒したクロマツから得られた。1988年4~10月および1989年5~10月に毎月一本ずつ生立木を伐倒した(表2-2)。その場で樹幹を長さ1mに切断して1カ月間林内に放置し、各種穿孔虫に産卵させた。伐倒から1カ月後実験室へ持ち帰り、樹幹をさらに20cmの長さに切ってハチの産卵に使用した。産卵用丸太は高さ24cm, 直径18cmのガラス円筒に寄生バチの雌成虫1個体とともに入れ(写真2-1), 1日

表2-2. 寄生バチの発育調査に用いたクロマツ

供試木 No.*	樹高 [m]	採取丸太数(1m)	伐倒年月	飼育供試期間
1	12	10	1988.4	1988.5-1988.6
2	12	10	1988.5	1988.6-1988.7
3	12	10	1988.6	1988.8
4	10	8	1988.8	1988.9-1988.10
5	10	8	1988.9	1988.10-1988.11
6	10	8	1988.10	1989.5-1989.7
7	10	8	1989.4	1989.5-1989.7
8	10	8	1989.5	1989.7-1989.8
9	10	8	1989.6	1989.8-1989.9
10	10	8	1989.7	1989.8-1989.10
11	12	10	1989.8	1989.9-1989.11
12	12	10	1989.9	1989.11-1989.12
13	12	10	1989.10	1989.11-1990.1

\*No. 7~13は第3章でも使用

表2-3. *Atanycolus initiator* 越冬個体の羽化調査を行った室内の気温 [°C]

年 月	平均気温	最低-最高
1987.12	21.6	15.0-30.0
1988.1	21.5	12.5-32.0
2	21.9	15.0-29.5
3	22.1	15.5-28.5
4	21.6	18.0-26.5

表2-1. *Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis* 成虫の脱出調査に用いた枯死木

調査年	採取地 <sup>1</sup>	採取年月	樹種	供試立木数	樹高 [m]
1985	林分C	1985.5	クロマツ	5	9
1986	林分B	1986.5	クロマツ	3	10-14
1987	林分B	1986.10-12	クロマツ・アカマツ	4	6-11
	林分C <sup>2</sup>	1987.11	クロマツ・アカマツ	4	5-11

<sup>1</sup>図2-1参照 (B:愛知県犬山市, C:名古屋大学構内)

<sup>2</sup>室内羽化調査用

8時間、計3日間産卵させた。実験中は1時間に1回観察し、その時点で雌バチが産卵管を挿入していた場合は、その位置がわかるように、樹皮表面にペンでマーキングした。なお本実験では、寄生バチ2種は分離して扱ったが、与える寄主の条件(種構成、密度)を同一にするため、同じ1m丸太から切り分けたものを2本ずつそれぞれの種に与えるようにした。供試した雌成虫は1988年4月に野外枯死木から羽化した個体を用い、その後は飼育によって羽化した雌を供試した。雌成虫は羽化後直ちに管ビン内で雄と交尾させ、2~3日間ハチミツ希釈液を与えた後に産卵させた。1個体の雌は3~5回繰り返して産卵に使用した。

産卵後直ちに丸太を剥皮し、寄生バチ卵と寄主幼虫を取り出してスチロールケース(6×5×2.5cm)に移し、寄主摂食終了まで容器内で飼育し、1日2回観察した。寄主の乾燥を防ぐため、容器の底に水を含ませた濾紙を敷いた。また容器を移動する際に寄主幼虫が転がることあるため、帯状の紙で作った枠の中に置いた(写真2-2)。寄生バチ幼虫が寄主体を離れ、営菌のための吐糸を開始した時点を寄主摂食の終了とした。摂食を終えた寄生バチ幼虫は、菌を作りやすいようにゼラチンカプセル(長さ2.5cm、径0.8cm: 榎和光純薬製)に入れ、それをさらにガラス製管ビンに入れて蛹化、羽化させた。寄主摂食終了後20日を経過しても前蛹にならなかった個体は休眠に入ったものとみなし、冷蔵庫(5~10°C)に移した。飼育はほとんどの個体で室温(18.0~35.5°C)・全暗条件下で行ったが、*A. initiator*の一部は一定の温度条件下(27°C)で行った。なお卵から羽化までの発育日数の調査には、剥皮当日に産卵された個体のみを使用した。飼育期間中の実験室内温度の推移を図2-2に示す。冬季は昼間のみ強い暖房が入るため、最高一最低の温度差が大きくなった。成虫の飼育における光条件のコントロールは行わなかった。

## 2-2-6. 成虫の寿命

室内飼育の結果得られた2種の成虫は、餌としてハチミツ希釈液を与えるかまたは何も与えずにスチロールケース内に1個体ずつ入れ、室温または20°Cの定温条件下(*A. initiator*のみ)において、毎日観察して寿命を調査した。

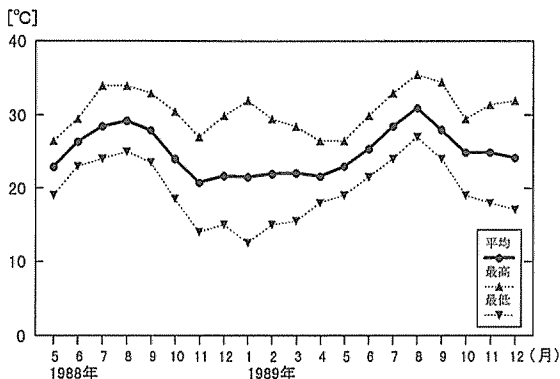


図2-2. 実験室内温度の推移

*S. brevicaudis* は室温のみで飼育した。なお、20°Cの定温条件においた *A. initiator* 雌成虫には寄主を与えなかった。餌は1週間に1回交換した。

## 2-2-7. 成虫の形態

室内で羽化した成虫に関しては、種間あるいは雌雄間の体サイズの違いを明らかにするため、羽化当日にマイクロバランス(ザルトリウス R200D)で生重を測り、体長(頭部前端から腹部後端まで、産卵管は含まない)を目盛り付きルーペでケース越しに測定した。また成虫の死後、頭幅と雌の産卵管長を実体顕微鏡(ニコン SMZ-10)下で、接眼マイクロメーターを用いて測定した。

## 2-2-8. *A. initiator* 成虫の寄主探索行動の観察

*A. initiator* の寄主探索および産卵行動を観察するため、写真2-3のような容器を考案した。これは縦横12cm、高さ3.2cmのスチロールケースにマツ枯死木樹幹の樹皮(約10cm四方に切る)を金具で固定したものである。樹皮とケース底の間に寄主幼虫を挟み、ケース内に寄生バチ雌成虫1個体を入れてふたをし、行動を観察した。供試木として林分Dのアカマツ(樹高8~12m)を1993年8月下旬に10本伐倒し、樹幹を1mごとに切断した。伐倒後、約2カ月間その場に放置して穿孔虫に産卵させてから、森林総合研究所関西支所に持ち帰った。その後5°Cの恒温室に入れて樹皮下の穿孔虫の発育を止め、翌年必要な本数をその都度剥皮して幼虫および樹皮を使用した。

容器内での寄主探索行動において、各段階にどのくらいの時間を要しているかをストップウォッチを用いて調査した。実験は1994年9月に行った。2個体の雌(既交尾、産卵未経験)を用いて、それぞれ1日約3時間の観察を4日間連続して行った。寄主にはシラホシゾウ属とクロコブゾウムシを用い、1回に2個体の寄主を産卵容器に入れた。産卵した場合は直ちに寄主と卵を取り出し、新しい未寄生幼虫を樹皮下に入れて観察を続行した。産卵管の挿入は樹幹上、産卵容器内いずれにおいても樹皮の亀裂や寄主の脱出準備孔などを通して行われるが、寄主の存在する付近にそのような場所があるとは限らない。そこで、柄付き針(径0.8mm)で寄主のいる付近の樹皮に径約1mmの穴を開け、雌バチがこれをどの程度利用するかを調べた。本実験は産卵容器を用い、1995年3月に雌5個体を供試し20日間にかけて行った。寄主にはシラホシゾウ属を用いた。1日8時間の観察中、1時間に1回約3分間の観察時間を設け、その時点で産卵管挿入を行っている個体に関して、挿入の位置とその後の産卵の有無を記録した。連続した複数回の観察時に同一箇所への挿入を行っている場合は、1回の挿入とみなした。ピンホールは寄主体の前後(約3mm以内)に2箇所あけたが、1日1回樹皮下の寄主の位置を確認し、移動によりピンホールの位置から離れている場合は新たな穴をあけた。

## 2-3. 結果

## 2-3-1. マツ樹皮下の穿孔性昆虫群集

アカマツ、クロマツ枯死木の樹皮下には、数多くの穿孔性昆虫類が穿入する。これらのほとんどは鞘翅目のカミキリムシ、ゾウムシ、キクイムシの各科によって占められている。図2-3に主要種のリストおよび、野外における成虫および幼虫の存在時期を示した。なお存在時期に関しては、本研究で得られたデータのほか、小田(1970)を参考にした。シラホシゾウ属(*Shirahoshizo* spp.)とは、ニセマツノシラホシゾウムシ(*S. rufescens* ROELOFS)、マツノシラホシゾウムシ(*S. insidiosus* ROELOFS)、コマツノシラホシゾウムシ(*S. pini* MORIMOTO)の3種を指す。これらは成虫での区別は可能であるが、幼虫は同一樹幹に混在しており、外見での区別は不可能である。したがって本研究では、寄生バチの寄主種としては一括してシラホシゾウ属として扱った。

図2-3に挙げた穿孔虫の大半は年1化性であるが、シラホシゾウ属は年2化の可能性が高い。また、キイロコキクイムシ(*Cryphalus fulvus* NIJIMA)は多化性で、1年を通して樹皮下にはさまざまな発育ステージが観察される。サビカミキリ(*Arhopalus coreanus* (SHARP))は1世代に通常2~3年を要する。マツノツノキクイムシ(*Orthotomicus angulatus* (EICHHOFF))については、本研究では1年を通してのデータが得られず、過去の調査例もないため、春から初夏にかけての樹幹内における状況は不明であった。

図2-4に野外枯死木からの主要種の脱出消長を示した。種によって比較的長期間にわたって脱出が続くもの(シラホシゾウ属、ヒゲナガモモフトカミキリ(*Acanthocinus griseus* FABRICIUS))と、短期間に脱出が集中するもの(マツノマダラカミキリ、キクイムシ類)とがあった。大部分の種が5~8月にかけて脱出している中で、サビカミキリのみが9、10月に脱出した。しかし前述のように、本種は通常2~3年1化であり、供試木は枯死後1年しか経過していなかったため、脱出数はきわめて少なかった。

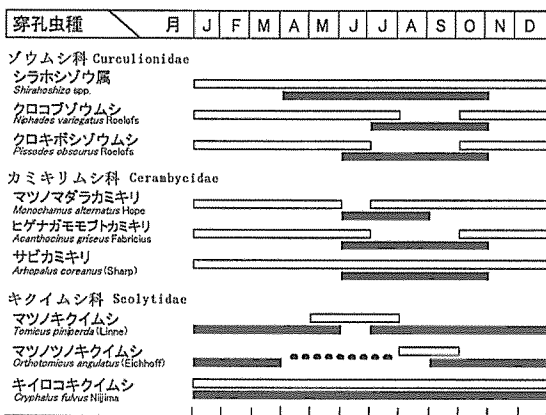


図2-3. マツ穿孔性昆虫の主要種と幼虫(□)および成虫(■)の出現時期(…は不明)

## 2-3-2. 2種寄生バチ成虫の脱出と羽化の消長

野外で伐倒したマツ枯死木からの2種寄生バチの成虫脱出状況を図2-5に示す。*A. initiator*に関しては、5月に伐倒した1985年および86年には、その直後から脱出が見られた。前年に伐倒した丸太の含まれている1987年の結果から判断すると、本種の脱出は野外では4月上旬に始まるものと思われる。一方*S. brevicaudis*は、*A. initiator*より半月ほど脱出開始時期が遅れる傾向があった。6月下旬あるいは7月上旬まで脱出は続き、明確なピークのある場合とそうでない場合とがあった。また、2種いずれにおいても10~11月にかけて、さらに少数個体の脱出が認められた。

室内における*A. initiator*越冬個体の羽化消長を、室内搬入時期および雌雄別に図2-6に示す。実験室内の気温は最低-最高の幅が月を経るごとに狭まっているが、平均気温にはほとんど差がなかった(表1-3)。4月搬入丸太では翌日から羽化が始まっており、図2-5と比較しても、この時期には野外でも羽化が始まっていることは明らかである。12月~3月にかけては搬入から10~20日を経て羽化が始まっており、室内での加温によって変態が促進されたものと考えられる。羽化開始日は月ごとに徐々に早くなる傾向があった。また、どの搬入時期においても雌の方が遅れて羽化する傾向があった(図2-6)。

## 2-3-3. 発育経過

## 2-3-3-1. 卵から羽化まで

*Atanycolus initiator*

卵(写真2-4)は乳白色で細長く、本体の長さは約1.5mmである。卵の先端に本体よりさらに細い長さ1mmほどの柄部を有する。Clausen(1940)の分類によると有柄型(stalked)である。柄部は環状になることが多い。卵は寄主の体表面、あるいは近接した位置から数mm離れた位置までの間にみられる。雌バチによる毒液の注入を受けた寄主は、完全に動けなくなるまでにある程度時間がかかるため、産卵中あるいは産卵後の寄主の動きによって、寄主体と卵の位置関係が変化するものと考えられる。産卵数は寄主1個体に1卵であるが、およそ30回の産卵に1回の頻度で2つ以上産卵することもあった。しかしその場合も成熟幼虫の段階まで発育に成功するのは1個体のみであった。

孵化直後の幼虫は乳白色で体長1.0~1.3mmである。この時期の幼虫は比較的活発に動き回る性質がある。飼育ケース内では孵化後直ちに摂食を開始する場合と、幼虫が寄主を離れてケースの壁面を移動する場合があった。寄主から離れた幼虫は、寄主体上に戻すことにより正常に摂食を開始する場合もあったが、再び寄主を離れてまた戻すという作業を繰り返すうちに死亡することが多く、このことが飼育個体の死亡要因として最も大きな割合を占めていた(第3章参照)。

幼虫は、寄主体表面に付着して寄主の内部組織を吸収する(写真2-5)。摂食開始後はほとんど移動することはない。摂食を終えた幼虫は寄主から離れるが、寄主の残骸には頭



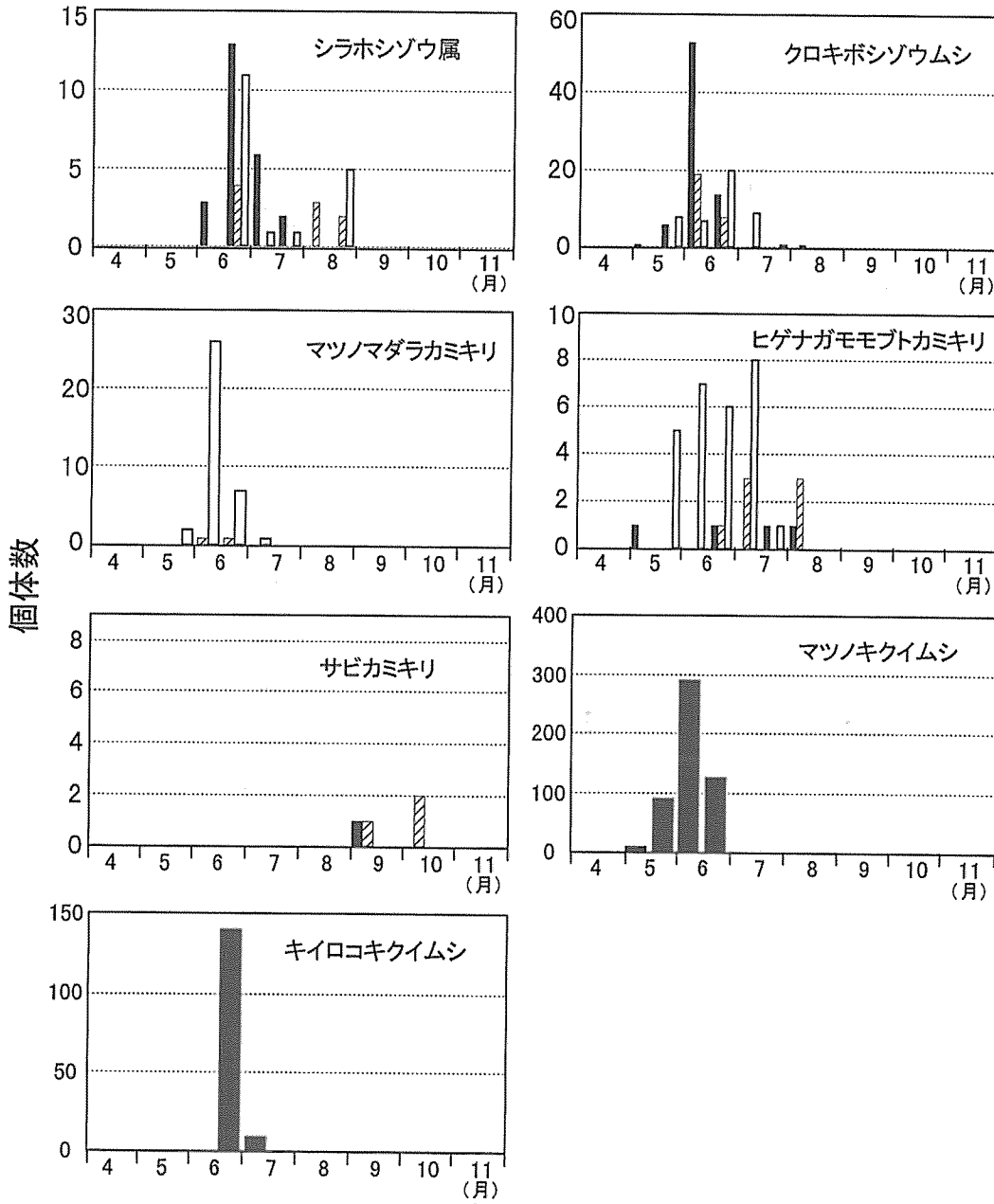


図2-4. マツ穿孔性昆虫主要種の脱出消長

(■: 1985年, ▨: 1986年, □: 1987年. 材料の枯死木は1985年5月, 1986年5月, 10~12月に採取)

蓋と表皮のみの場合と、内部組織が残されている場合とがある。これは寄主サイズやハチの雌雄による違いで、2種寄生バチ間の寄主選択の違いとも関連がある(第3章参照)。幼虫の齢数を調べるために、幼虫の摂食期間に寄主の表面に付着した脱皮殻を採集した。調査した21個体のうち、5個体において4つの脱皮殻が、残りの個体では3つが採集された。若齢期の脱皮殻は小さく発見しにくい場合もあるが、本種の幼虫も他の寄生バチ類で知られているように(Gauld and Bolton 1988)5齢を経過するものと思われる。

摂食を終えた幼虫は寄主残骸の近くで吐糸し營繭する

(写真2-6)。繭は比較的丈夫なため、成虫の羽化後も樹皮下に残存する。また、寄主の頭蓋が近くに残されていることが多いため、成虫羽化後の樹幹においても、寄主種およびその体サイズを推定することが可能である。越冬は老熟幼虫態で繭の中で行い、その後蛹化し羽化する。

飼育の全期間を通じて一部の個体(老熟幼虫)に休眠が認められた(表2-4)。休眠率は5~6月および12月に高い数値となった。休眠個体は冷蔵庫(5~10°C)に3カ月前後保存した後再び室温に戻すことによって、羽化させることができた。

*Spathius brevicaudis*

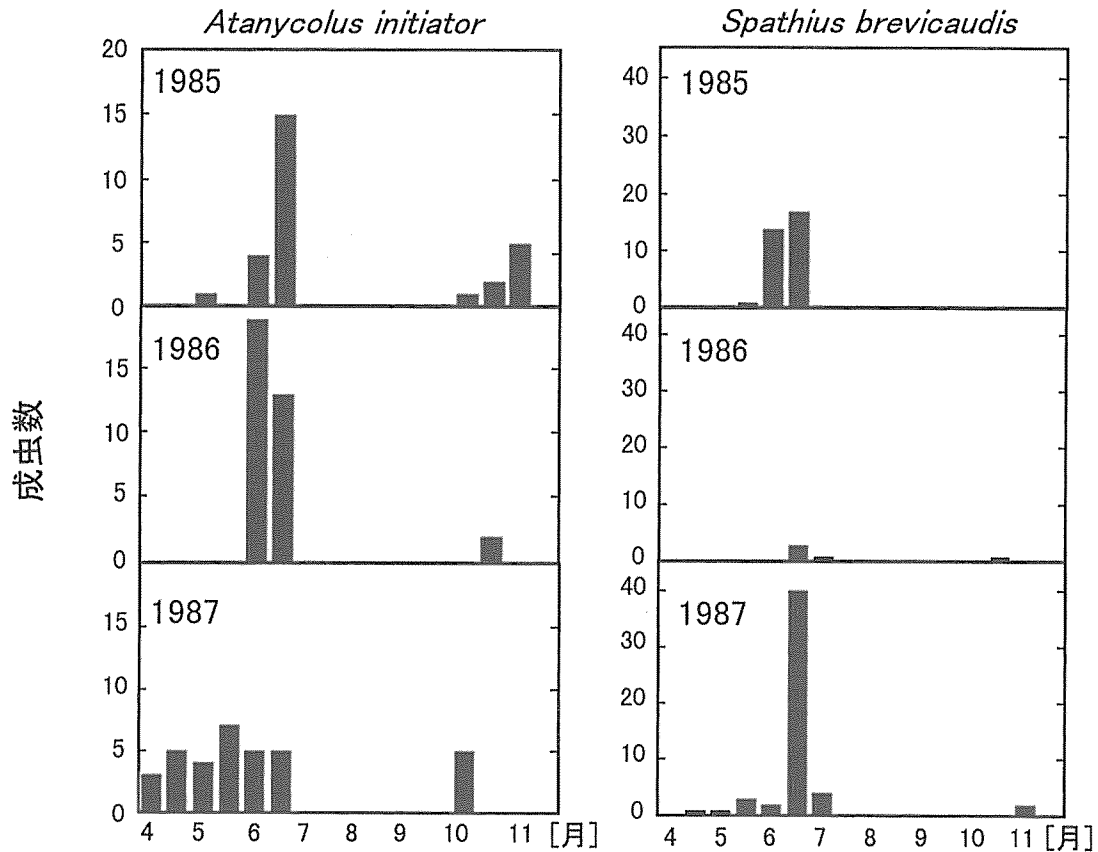
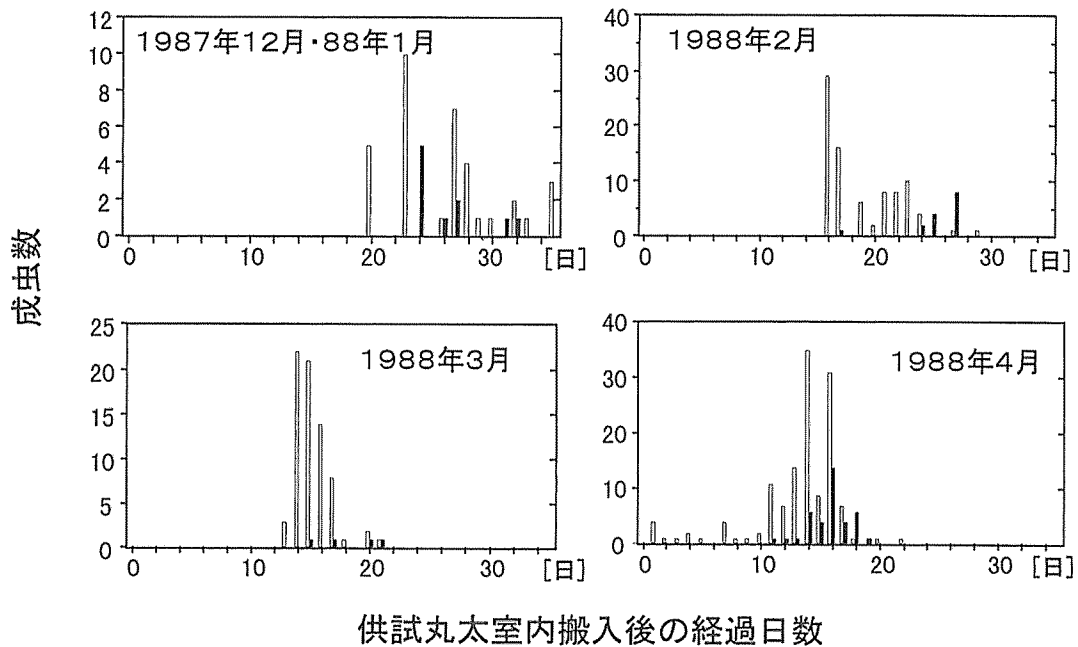


図2-5. 野外枯死木からの2種寄生バチの脱出消長  
(材料の枯死木は1985年5月, 1986年5月, 10~12月に採取した)



供試丸太室内搬入後の経過日数

図2-6. 1987年11月伐倒枯死木からの *Atanycolus initiator* 越冬個体の羽化消長  
(□: ♂, ■: ♀ 野外の丸太を暖房のある室内に搬入した。図中の年月は丸太を搬入した時期を示す。丸太は直ちに剥皮してハチの繭を採集した。繭は管瓶に入れて羽化を調べた。)

表2-4. *Atanycolus initiator* の産卵時期と幼虫の休眠率 (1989年)

月*	飼育個体数	休眠個体数	休眠率 [%]
5	4	1	25
6	13	8	62
7	39	4	10
8	44	1	2
9	13	1	8
10	43	3	7
11	23	1	4
12	71	18	25
合計	250	37	15

\*成虫(母親)は全期間にわたり、室温・日長を調節しなかった。9月までに産卵された場合卵～蛹を室温で、10月以降は27°C定温、全暗条件下で飼育した。

卵は乳白色、長さ0.8~1.0 mmで、*A. initiator* と同じく有柄型と思われるが、柄部は短く、本体と柄部の境が明瞭ではない。産卵位置は *A. initiator* とほぼ同じで、寄主体上あるいはそこから数 mm 以内のところに見られる。しかし卵サイズがきわめて小さいため、場所によっては肉眼で確認しにくい場合があった。

孵化幼虫は体長0.6~0.8 mm、乳白色で卵と同様確認しにくいことがある。形態や発育の状況は *A. initiator* とほぼ同じで、幼虫態で両者を区別することは、サイズの異なる成熟幼虫を除いては困難と思われる。また飼育下では孵化幼虫が寄主から離れやすく、それによって死亡率が高くなる場合が認められた。本種についても幼虫の脱皮殻の確認を行ったが、15個体のうち4つの脱皮殻が確認できたのは1個体のみで、残りは3つであった。若齢期の脱皮殻は、*A. initiator* に比べさらに発育困難であった。

繭は *A. initiator* のものに比べやや細長く、両端がやや尖る場合が多いので、両者を繭の形状のみで見分けることができる。越冬態および羽化までの過程は *A. initiator* とほぼ同じである。飼育247個体のうち、休眠した個体は存在しなかった。

### 2-3-3-2. 発育所要日数

4月から9月に産卵された場合の2種寄生バチの室内飼育個体における、卵から羽化までの、休眠個体を除く発育所要日数の変化を図2-7に示す。いずれの月においても2種間の発育日数には大きな差は認められなかったが、*A. initiator* の方が羽化までの期間がやや短い傾向があった。また2種ともに発育日数の変化は室内温度の動きと連動していた。

各発育ステージごとの所要日数を、雌雄別に図2-8に示す。なお、*A. initiator* は27°Cの定温条件下、*S. brevicaudis* は1989年9月の室温条件下(22.5~34.5°C)での飼育データを使用した。また、幼虫のステージは寄主摂食期、摂食完了~営繭、営繭~蛹化までの3段階に細分した。2種の

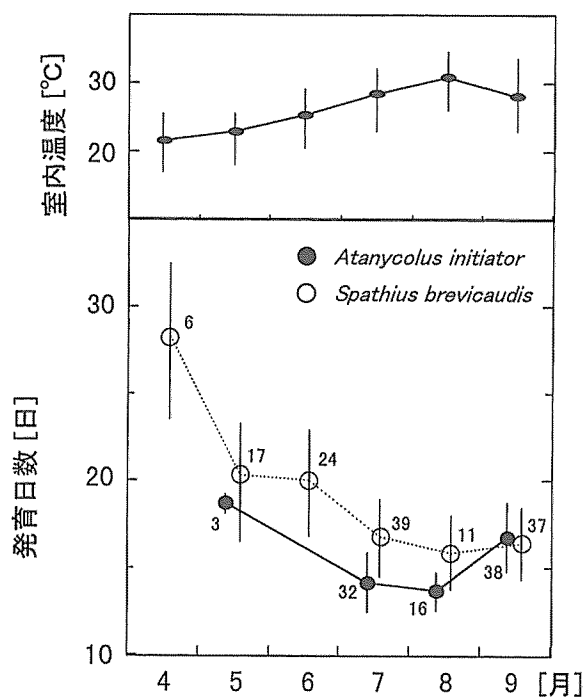


図2-7. 2種寄生バチを飼育した室内の温度(平均値±範囲)と卵から成虫までの発育日数(平均値±SD)

いずれにおいても、雌の方が発育に長い日数を必要とした。*(A. initiator : t=3.78, P<0.001, S. brevicaudis : t=4.07, P<0.001)*。ステージ別に見ると、雌雄で有意差が認められたのは、孵化~摂食完了までの期間(*A. initiator : t=2.29, P<0.05, S. brevicaudis : t=1.70, P<0.05*)および蛹期(*A. initiator : t=3.75, P<0.001, S. brevicaudis : t=3.62, P<0.001*)であった。

### 2-3-4. 成虫の寿命

2種寄生バチ飼育個体の寿命を表2-5に示す。雌成虫についてはそのすべてを2-3-3および3-3-1の産卵試験に供試したため、餌を与えずに飼育した個体のデータを得ることはできなかった。*t*検定によれば、2種の室温飼育、*A. initiator* の20°C飼育いずれにおいても雌の方が有意に長く生きることが示された。また、餌の有無で雄成虫の寿命を比較すると、2種ともに給餌個体の寿命が長かった。餌を与えて飼育した場合、*A. initiator* の雌雄ともに20°Cの定温下での寿命が室温(変温)下での寿命より長かった。室温飼育個体を2種間で比較すると、無給餌の雄では *A. initiator* の寿命が有意に長く、給餌個体では *S. brevicaudis* の方が有意に長かったが、給餌雌個体では有意差が認められなかった。

### 2-3-5. 成虫の形態

2種寄生バチ成虫の体長、頭幅、生重および産卵管長のデータを表2-6に示す。2種ともにサイズの個体差は大き

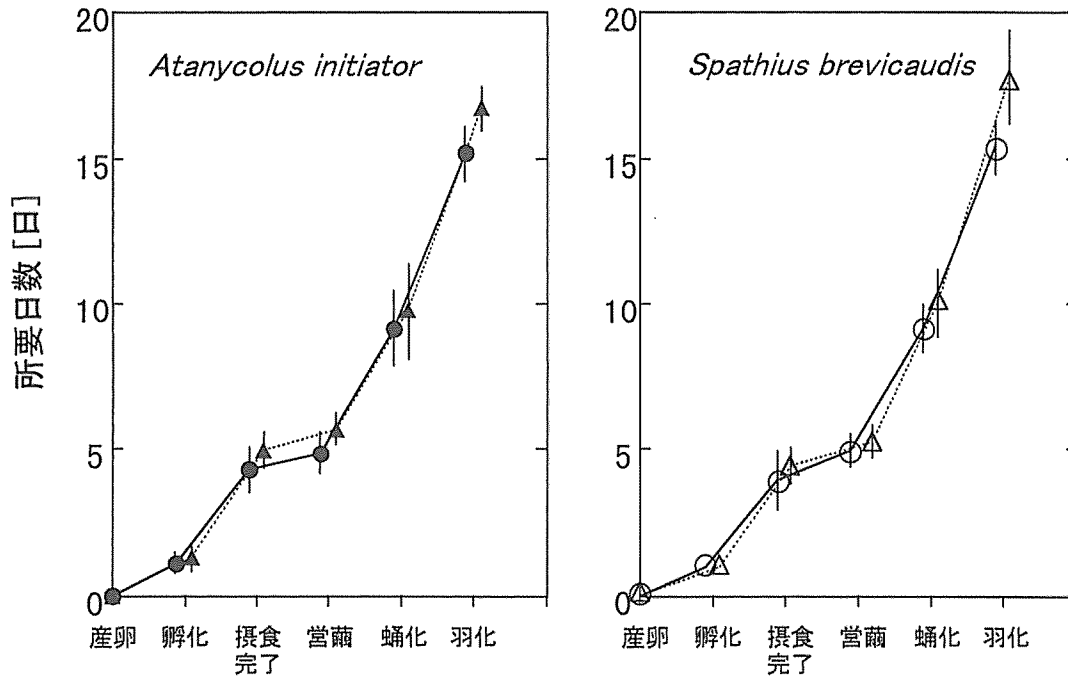


図2-8. 各ステージにおける发育積算日数 (平均値±SD)

(A. initiator ♂ (●) : n=30, ♀ (▲) : n=19, S. brevicaudis ♂ (○) : n=22, ♀ (△) : n=16)

表2-5. 2種寄生バチ成虫の寿命の比較 [日]

a. *Atanycolus initiator*

餌条件 温度条件	なし 室温	給餌 室温	t 値 (無給餌 vs. 給餌)	給餌 定温(20°C)	t 値 (室温 vs. 20°C)
♂/♀	♂	♂		♂	
個体数	22	51		106	
平均値±SD	10.8±4.9	38.4±16.7	9.04*	68.2±24.3	9.22*
最小-最大	5-19	4-69		12-119	
♂/♀	♀	♀		♀	
個体数	0	46		62	
平均値±SD		65.0±23.3		130.3±42.1	9.32*
最小-最大		24-111		47-217	
t 値(♂ vs. ♀)		6.46*		10.27*	

\*P<0.001

b. *Spathius brevicaudis*

餌条件 温度条件	なし 室温	給餌 室温	t 値 (無給餌 vs. 給餌)
♂/♀	♂	♂	
個体数	6	34	
平均値±SD	4.8±2.2	59.3±27.4	10.87*
最小-最大	3-9	14-123	
♂/♀		♀	
個体数		60	
平均値±SD		78.1±36.9	
最小-最大		26-172	
t 値(♂ vs. ♀)		2.58**	

\* P<0.001

\*\*P<0.02

c. 2種間比較 (観察値は表2-5a, bを参照)

餌条件 温度条件	無給餌 室温	給餌 室温	給餌 室温
♂/♀	♂	♂	♀
t 値	2.84**	3.78*	1.41 <sup>ns</sup>

\* P<0.001

\*\*P<0.01

<sup>ns</sup>有意差なし (P>0.05)

く、また雌雄間でも有意な体サイズの差が認められた。種間で比較した場合、*A. initiator*の方が有意にサイズが大きかった。形態上とくに顕著なのは、産卵管長の差である。長さで比較すると*A. initiator*の産卵管は*S. brevicaudis*の3.7倍ほどあり、体長と比べると*A. initiator*は約1.3倍であるのに対し、*S. brevicaudis*では約0.7倍であった。2種ともそれぞれのサイズパラメータ(体長、頭幅、生重、産卵管長)間には強い相関があり、明瞭な相対成長関係が認められた(表2-7)。

## 2-3-6. *A. initiator* 成虫の寄主探索行動

### 2-3-6-1. 寄主探索のプロセス

産卵容器を用いた観察の結果、*A. initiator*の寄主探索行動は以下の4段階に分けられた。

- ① ランダムな探索：樹幹上において触角の先端で樹皮表面をたたきながら移動する。産卵容器内では探索範囲が比較的狭いせい、この段階に要する時間は短かく、ランダム探索はほとんど行わずに次の段階から開始する場合もみられた。
- ② 集中的な探索：狭い範囲で体の向きを頻繁に変えながら、触角を樹皮に擦りつけるような行動をとる。樹皮の亀裂やゾウムシの老熟幼虫がつくる脱出準備孔に対しては、とくに入念な探索を行う。このとき雌バチは、すでに寄主の真上かごく近い所にいることが多い。
- ③ 産卵管挿入：寄主の存在を確認した雌バチは産卵管を樹皮下に挿入する(写真2-7)。このときドリルのように樹皮に穿孔するのではなく、前に記したような樹皮の亀裂および脱出準備孔を利用して、そこに産卵管を差し込むといった方法をとる。樹皮の亀裂を利用する場合、産卵管が支障なく樹皮下に到達するような場所はあまり多くはないようで、外見上は産卵管をいっぱい差し込んで見えても、容器の裏側からは見えないことが多かった。*A. initiator*の産卵管は体長よりやや長いため、樹皮に産卵管を突き立てるためには倒立のような体

勢をとらなければならない。したがってこの行動にはかなりのエネルギーを要するものと思われる。以前挿入した場所に対しては、直下に寄主が存在しなくても再び産卵管を挿入する場合が頻繁に見られた。

- ④ 寄主麻酔、産卵：挿入した産卵管の先端が寄主に触れたとき、瞬間的に毒液が注入されるようであった。しかし寄主の付近で産卵管を挿入したとしても、寄主からず

表2-7. 成虫体サイズ各パラメータ間の回帰式と決定係数

x-y	回帰式	個体数	決定係数[r <sup>2</sup> ]
<i>Atanycolus initiator</i> ♂			
体長-頭幅	$y=0.20x^{0.87}$	22	0.94*
体長-生重	$y=0.01x^{3.24}$	22	0.92*
頭幅-生重	$y=5.32x^{3.60}$	22	0.90*
<i>Atanycolus initiator</i> ♀			
体長-頭幅	$y=0.16x^{0.99}$	20	0.96*
体長-生重	$y=0.01x^{3.40}$	20	0.96*
体長-産卵管長	$y=1.17x^{1.05}$	20	0.94*
頭幅-生重	$y=6.67x^{3.36}$	20	0.96*
頭幅-産卵管長	$y=8.95x^{1.06}$	20	0.96*
生重-産卵管長	$y=4.85x^{0.30}$	20	0.94*
<i>Spathius brevicaudis</i> ♂			
体長-頭幅	$y=0.21x^{0.79}$	23	0.85*
体長-生重	$y=0.004x^{4.18}$	23	0.85*
頭幅-生重	$y=8.37x^{4.47}$	23	0.71*
<i>Spathius brevicaudis</i> ♀			
体長-頭幅	$y=0.22x^{0.81}$	37	0.94*
体長-生重	$y=0.01x^{3.31}$	37	0.94*
体長-産卵管長	$y=0.48x^{1.20}$	37	0.86*
頭幅-生重	$y=5.97x^{3.94}$	37	0.92*
頭幅-産卵管長	$y=4.48x^{1.48}$	37	0.92*
生重-産卵管長	$y=2.33x^{0.34}$	37	0.81*

\* $P < 0.001$

表2-6. 2種寄生バチ成虫の体サイズの比較

	♂/♀	<i>Atanycolus initiator</i>			<i>Spathius brevicaudis</i>			t値(種間)
		平均±SD	最小-最大	個体数	平均±SD	最小-最大	個体数	
体長 [mm]	♂	5.5±1.5	3.3-8.6	60	3.4±0.7	2.2-4.7	43	8.28*
	♀	8.2±1.7	4.6-11.0	31	4.3±0.9	2.3-5.6	83	15.73*
t値(♂ vs. ♀)		7.59*			5.71*			
頭幅 [mm]	♂	0.99±0.18	0.70-1.40	35	0.62±0.05	0.45-0.78	27	10.32*
	♀	1.24±0.20	0.93-1.65	44	0.75±0.09	0.50-0.93	81	18.74*
t値(♂ vs. ♀)		5.74*			7.05*			
個体重[mg f. wt]	♂	6.99±5.30	0.70-30.00	108	0.89±0.45	0.14-1.97	31	6.36*
	♀	13.89±5.37	2.98-29.40	45	1.98±0.78	0.30-3.89	75	19.03*
t値(♂ vs. ♀)		7.26*			7.24*			
産卵管長[mm]	♀	11.0±0.3	7.4-14.9	44	3.0±0.1	1.5-4.3	95	47.99*

\* $P < 0.001$

れた方向に挿入したり、挿入の間寄主が移動したために届かなくなってしまう例も多く観察された。そのような場合、一度産卵管を抜いて新たな位置に挿入し直すか、あるいはそのままの体勢で、寄主の方から近づいてくるのを待ち伏せるような行動をとる。後者の場合、数時間にわたって静止していることがある。寄主の麻酔に成功した後、産卵が行われる(写真 2-8)。卵は柄部から先に現れ、1~2分で産卵は終了する。産卵の間雌バチは産卵管を振り動かす。先にも述べたように産卵位置が寄主から離れていることが多いのは、寄主が動くこと(2-3-3-1)のほかに、このことにも起因しているものと思われる。

### 2-3-6-2. 寄主探索プロセスの所要時間

容器内での寄主探索行動における各段階の所要時間を表 2-8 に示す。雌成虫が樹皮上で何もせずに静止している場合や、容器側面などに止まっている場合は「非探索」とした。これが全観察時間内でもっとも多く(No. 1: 48%, No. 2: 63%)を占めていた。「探索」にはランダムな探索と集中的探索の合計値を示したが、この行動にかかる時間は他の段階に比べて短かった(No. 1, 2ともに 15%)。

2 個体の産卵効率を比較すると、No. 1 は 6 時間に 1 卵、No. 2 は 2.4 時間に 1 卵を生んだことになる。行動面から産卵の効率について比較すると、No. 1 が行った「探索」の回数(22 回)のうち、約 3 分の 2 は産卵管挿入に至らず、7 回の産卵管挿入の内でも 5 回は産卵に至っていない。一方、No. 2 の場合は行った探索の回数(8 回)は少ないが、その内 6 回は産卵管挿入まで到達し、5 回は産卵に成功している。また、産卵管挿入の時間も効率の低かった No. 1 では最長 90 分という例が見られたが、No. 2 では比較的短くばらつきも小さかった。この原因として、産卵能力の個体差のほか、No. 2 に用いた樹皮では、寄主の存在する付近に産卵管を挿入しやすい亀裂がより多く存在していたことも考えられる。

### 2-3-6-3. 産卵管挿入位置と産卵成功率

産卵管の挿入位置による産卵成功率を図 2-9 に示す。寄主に近く樹皮下への到達が容易なピンホールがよく利用されており(写真 2-9)、利用回数はすべての個体で最も多かった。また、産卵成功率(産卵数/挿入回数)には個体差が見られたが、No. 3~5 ではピンホールを利用した場合が最も高かった。すべての雌個体における産卵管挿入回数を挿入位置ごとに合計して比較したところ、有意差が認められた( $\chi^2=46.5, P<0.001$ )。しかし挿入位置による産卵成功率には有意差はなかった( $\chi^2=0.37, P>0.05$ )。

## 2-4. 考 察

### 2-4-1. 2 種寄生バチの生活史

穿孔虫の寄生バチは一般に広食性の種が大半を占め、多化性の寄主を利用する種も多いため、年に数世代を経過する種が多いものと考えられる。過去の研究例では年 3 世代から 7 世代という報告がある(Ryan and Rudinsky 1962; 岸 1968; Mendel 1986a)。図 2-5 を見る限りでは、2 種寄生バチの羽化は 4~6 月及び 10, 11 月の 2 回に分かれているため、年 2 化のように見える。しかし越冬個体の羽化が開始からほぼ 20 日以内で完了すること(図 2-6) および、室内飼育による発育所要日数(図 2-8) から推察すると、4~6 月の期間だけでもケージ内で 2 世代以上経過している可能性が高い。したがって 2 種寄生バチの脱出消長および室内発育所要日数から考えて、年 5~6 世代経過する可能性が高いものと思われる。

多化性であるということは、野外における成虫の活動期間も長いこと、生活史の異なる様々な穿孔虫種に対応することができる。2 種寄生バチの脱出消長(図 2-5)を穿孔虫のそれ(図 2-4)と比較すると、寄生バチは寄主種の羽化開始より約 1 カ月早く羽化している。ゾウムシ、カミキリムシのほとんどが幼虫で越冬するため(図 2-3)、寄生バチは羽化直後から樹皮下の寄主幼虫を利用可能な状態にあると見てよい。6~9 月にかけては 1 化性の穿孔虫種の多くが成虫の羽化、産卵時期にあり、樹幹内の寄主幼虫密度は

表 2-8. *Atanycolus initiator* における寄主探索プロセスの所要時間 [分]

♀個体 行動	No. 1					No. 2				
	非探索	探索	挿入*	産卵	総計	非探索	探索	挿入*	産卵	総計
観察回数	20	22	7	2		16	8	6	5	
合計時間	361	114	284		759	442	103	157		702
総計に占める 割合 [%]	48	15	37			63	15	22		
1 回あたり平 均所要時間	18.05	7.60	40.57			27.63	12.88	26.17		
平均所要時間										
最大値	100	22	90			124	40	34		
最小値	1	2	8			1	3	15		
標準偏差	23.06	5.21	28.60			30.56	11.56	7.06		

\*産卵管挿入

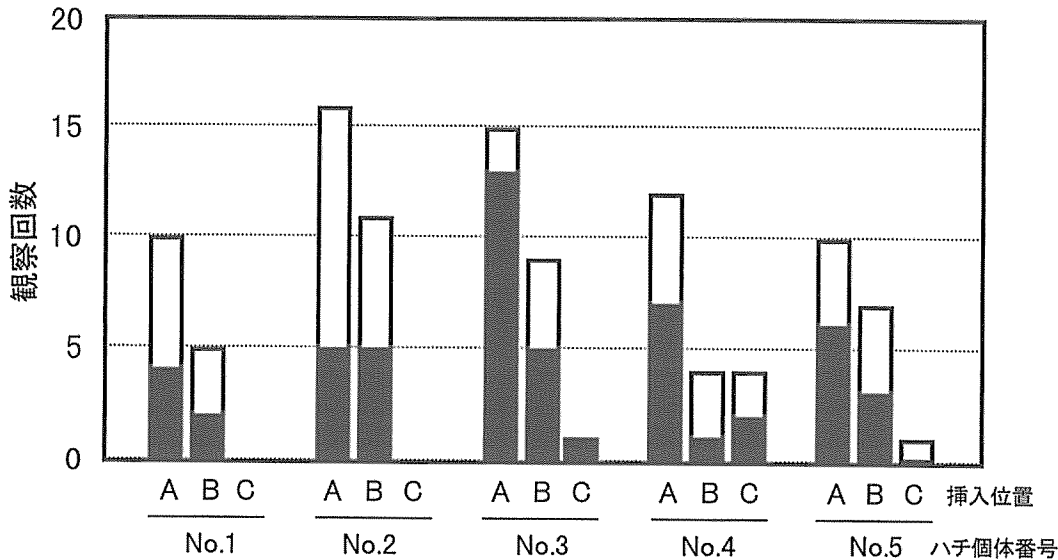


図2-9. *Atanycolus initiator* の産卵管挿入回数と産卵成功（黒塗り部分）に及ぼす樹皮の影響（樹皮のピンホール（A）、亀裂（B）、樹皮の周囲（C）を利用して産卵管が挿入された場合を区別した。No. は寄生バチの個体番号を示す。）

一時的に低下するものと考えられる。このことが、ケージ内で夏期に寄生バチの羽化が見られなかった原因と考えられる。しかし野外ではシラホシゾウ属やサビカミキリなどが樹皮下に存在しており、キクイムシ類も夏期に幼虫密度が増加するため、2種寄生バチはその活動期間を通して常に寄生・繁殖を行うことができるといえるであろう。

寄生バチの多くは雄が雌より先に性成熟する雄性先熟である (Godfray 1994)。雄性先熟の生じるメカニズムの中で、最も一般的なのは雄が雌より早く発育するという点である (King 1988)。本研究の2種寄生バチでも発育所要日数はいずれも雄の方が短く (図2-8)、*A. initiator* においては越冬個体の羽化は雄の方が早かった (図2-6)。ステージ別には寄主摂食期間と並んで、蛹期の長さにも有意な雌雄差が認められたことから、越冬個体の羽化における差は、蛹期間の差にもとづくものと考えられる。雄が雌より摂食期間が短いということは、摂取する総栄養量が少ないことになり、これが雌雄のサイズの違い (表2-6) に反映しているものと思われる。

2種寄生バチでは1個体の寄主に2つの卵が産み付けられることがあったが、2個体同時に発育に成功した例はなかった。1個体の寄主が2回以上の寄生・産卵を受けることを過寄生 (superparasitism) と称する (Waage 1986)。通常、寄生バチ雌成虫は既寄生寄主を識別する能力を持ち、寄生時に水溶性の物質 (マーキングフェロモン) を分泌して寄主体表面に残す。他個体はそれを感知することによって過寄生は回避されるが (Salt 1937)、穿孔虫寄生バチではこのような物質の存在は知られていない。また多くの単寄生バチでは1齢幼虫に発達した大顎があり、同一寄主上の過剰個体は若齢期に競争者によって排除される (e.g. Vinson and Iwantsch 1980)。本研究で調べた2種寄生バチの

場合、過寄生したうちの1個体が、卵あるいは1齢幼虫の段階で死亡しているのは確実であるが、幼虫同士の闘争は観察されなかった。また、後で孵化した個体が生き残っているのかも確認できなかった。

2種寄生バチの発育と温度の関係については、定温の条件下ではないが、実験室内の日平均気温が21.6~31.0°Cの範囲において、概ね温度の上昇とともに発育速度が増す傾向が得られた (図2-7)。他の穿孔虫寄生バチでも、飼育温度が高いほど発育所要日数が短くなることが知られている (Krüger and Mills 1990; Jones and Stephen 1994)。

*A. initiator* 飼育個体の一部に休眠する現象が見られたが、この現象はキクイムシに寄生するコマユバチ科4種においても認められている (DeLeon 1935; Ryan and Rudinsky 1962; Dahlsten 1982; Krüger and Mills 1990)。同一個体群内に休眠と非休眠の個体が存在する現象は、多くの昆虫で見られることであり、環境の急激な変化や餌の食い尽くしによる個体群の絶滅を回避するための適応 (危険分散) であると解釈されている (Dingle 1978)。*A. initiator* の場合 (表2-4)、10月以降は飼育条件を27°C、全暗に設定したが、12月の休眠率が高くなっていることから、コントロールしなかった雌成虫の飼育環境が次世代の休眠に影響している可能性がある。しかし *A. initiator* の休眠生態を明らかにするためには、今後温度、日長条件を変えた飼育を行う必要がある。

穿孔虫寄生バチの寿命は種によって異なるが、これまでの調査例では、餌を与えて飼育した場合20日以上生存し、餌を与えずに飼育した場合の生存日数は、2種寄生バチと同様、著しく短くなるケースが多い (e.g. Mendel 1988)。野外個体に関する調査例は非常に少ないが、Heatwole and Davis (1965) はキバチに寄生する *Megarhyssa* 属3種で

マーキング調査を行い、最長 27 日という結果を得ている。穿孔虫の寄生バチが産卵に長時間を要することから考えても、野外個体は何らかの餌をとっているものと考えられる。寄生バチ成虫の餌としては、花蜜、花粉、甘露および寄主摂食をあげることができる (Coulson and Witter 1984)。2 種寄生バチが野外でどのような餌を得ているかは不明である。他の穿孔虫寄生バチの野外での観察例では、アブラムシの甘露を摂取するという例がある (Matthews 1970)。

寄生バチ成虫の寿命と温度の関係については多くの研究があり、一般的に成虫の寿命は温度の上昇とともに短くなる (e.g. Jervis and Copland 1996)。*A. initiator* でも同様の傾向が得られたとあってよいであろう。また雌雄を比較すると、2 種寄生バチとも雌の方が長期間生存した。穿孔虫寄生バチの寿命の雌雄差に関しては、種によって雌の方が長い (Reid 1957; Campos and Gonzalez 1990) という研究例と、雌雄差なし (石窪 1959, 1960; Mendel 1988) という報告がある。

#### 2-4-2. 寄主探索行動

本研究での *A. initiator* の寄主探索行動に関する調査は、樹幹上での行動の観察のみに限定したため、Doutt (1959) の 4 段階の探索プロセスの中の②および③については明らかになったが、その前段階である「寄主生息場所の探索」に関しては依然として不明のままである。穿孔虫の寄生バチにとっての寄主生息場所は枯死または衰弱した樹木の幹上であり、ここから発する揮発性の物質が生息場所発見の手掛かりとなる可能性は高い。北米におけるキクイムシの寄生バチに関する研究では、寄主の集合フェロモン (Bedard 1965; Rice 1968, 1969) およびマツが食害を受けた際に分泌する  $\alpha$ -ピネンに誘引されるという例が知られている (Camors and Payne 1972)。国内においても  $\alpha$ -ピネンによる誘引試験が全国規模で行われ、穿孔虫類および鞘翅目捕食虫類に対する  $\alpha$ -ピネンの誘引効果は認められたが、寄生バチ類に関する採集記録はほとんど得られなかった (林野庁 1984)。以上の知見から推察すると、集合フェロモンや  $\alpha$ -ピネンなどの揮発性物質は、寄主による食害の初期あるいはそれ以前の段階でおもに発生するものであり、2 種寄生バチのように、寄主幼虫による樹皮下の食害がある程度進んだ状態になってから寄生を行う種にとっては、好適な寄主の存在を示す手掛かりとはならないものと考えられる。

樹皮下および材内穿孔虫の寄生バチの寄主探索行動については、いくつかの観察例がある (e.g. Krüger and Mills 1990)。ほとんどの種で共通していることは、寄主の発見から産卵までに比較的長い時間 (10 分から 3 時間) を必要とすることと、雌バチが樹幹表面を触角でたたくながら寄主探索を行うという点である。この際どのような刺激によって、樹皮下の寄主の存在を感知するのかについては、様々な説が提出されている。

最初に出されたのは、樹皮下の寄主の動きあるいは摂食

行動によって生じる振動 (音) を、雌バチが感知しているという説であった。これは DeLeon (1935) が *C. brunneri* の行動観察から推論したのであるが、Ryan and Rudinsky (1962) はその証拠として、樹皮の上に同種の雌を乗せて裏側をピンで擦ったところ、産卵管を樹皮に突き立てる行動をとったと報告した。しかし Richerson and Borden (1971) はこの実験を追試し、ハチが何の反応も示さなかったと報じた。Mills *et al.* (1991) も *C. bostrychorum* と *D. middendorffi* を用いた実験において、振動は産卵行動の解発刺激ではないと述べている。Richerson and Borden (1972) は、*C. brunneri* における振動に代わる説として代謝熱をあげた。まずサーミスタ温度計で樹幹表面温度を計測し、ハチが産卵管を挿入した地点とそこから 4 方向に触角の長さだけ離れた地点との間に、有意な温度差があることを発見した。そして、樹皮下の寄主が孔道内で動くことにより発生した代謝熱が樹皮表面に伝わり、「ホットスポット」を形成するのではないかと推測した。しかし Mills *et al.* (1991) は、*C. bostrychorum* の産卵管挿入地点と周囲の間に有意な温度差を認めることはできず、いわゆる「ホットスポット」は存在しなかったと結論づけている。Mills *et al.* (1991) は前述のように *C. bostrychorum* の寄主発見が振動、代謝熱いずれにもよらないことを確認し、産卵行動解発刺激は揮発性の物質であること、それはフラス、寄主の口器からの分泌物およびクチクラに由来する物質、共生微生物または樹皮に由来するものであることを示唆した。しかし実際にフラス、青変菌、寄主の内容物などを樹皮下に埋め込んでハチに与えても、探索・産卵行動を引き起こすことはできなかった。

2 種寄生バチがどのような刺激をもとに樹皮下の寄主を発見するかについては実験的に確かめられていない。しかし今回の観察結果からすると、触角による樹幹上探索の段階で寄主の存在をほぼ把握していることは間違いない。産卵容器を用いた実験によって、樹皮と寄主幼虫の存在のみで *A. initiator* は産卵を行うことが可能で、材部は関係しないことが明らかになった。寄主が内樹皮を食い進むことによって発生する物質が樹皮上のハチによって捉えられ、寄主発見の手掛かりとなる可能性は高い。しかしフラスは寄主孔道に充填されているため、そこから発生する化学的刺激のみで、寄主の正確な居場所が分かるとは考えられない。やはり寄主そのものに関わる振動などの物理的刺激が関与しているのではないだろうか。また、樹皮表面の形状がハチの産卵行動に及ぼす影響も無視できないものと思われる。*A. initiator* は、樹皮の亀裂や寄主の開けた穴から産卵管を挿入し、人為的に開けたピンホールもよく利用した。フラス等による揮発性物質は、このようなところを通じてより感知されやすいのかもしれない。また先にも述べたように、亀裂を利用する場合、産卵管がうまく樹皮下へ到達できるような場所は限られており、産卵管挿入によるエネルギー消費はとくに大きいものと思われた。寄主から離れたところに産卵管を差し込んだハチが、そのままの体



勢を数時間保持して、寄主を待ち伏せるような行動が観察されたのは、別の場所に挿入し直すコストが大きいためであると考えることができる。

### 第3章 性比調節

#### 3-1. はじめに

単寄生バチの多くは、寄主のサイズに応じて子の雌雄を調節する能力を持つことが知られている (Waage 1986)。この性質は寄生バチの繁殖特性を理解する上で最も興味深い研究テーマとなる。しかしこの性比調節に関する研究は、これまで主に食葉性昆虫など外界に露出した寄主を利用するハチを材料にして行われてきた。これまでに述べたとおり、本研究の2種寄生バチは樹皮下にすむ寄主を樹皮上から発見して産卵を行っている。しかし穿孔虫の寄生バチが露出型寄主を利用するハチと同様な性比調節を行っているのかどうかは、これまで全く明らかにされていない。本章では、このような穿孔虫の寄生バチの性比調節を実験的に明らかにする。またハチのサイズと適応度の関係を調べて性比調節の進化を説明する理論の検証を行う。

#### 3-1-1. 性比に関する理論

性比に関する最も古典的かつ代表的な理論は、Fisher (1930) によって唱えられた。これは、交尾、産卵、育児など親が子に対してエネルギーを費やすことを「投資」と考え、それによって期待される見返りを自らの遺伝子が子孫を通して集団内に広がっていく度合、すなわち適応度 (fitness) と考えた場合、母親が投資に対する見返りを最大化するべく雌雄に対する資源分配を行う結果、性比1:1の場合のみ進化的に安定な状態がもたらされるという理論である。しかしこの理論の基礎となる仮定が成り立たないために、実際に性比が偏る生物も数多く知られている (e.g. Trivers 1991)。一つの例として、多寄生バチにおける局所的配偶者競争 (Local Mate Competition: LMC) があげられる (Hamilton 1967)。1個体の寄主で成長・羽化し、分散前に兄弟姉妹間で交尾を行う寄生バチでは著しく雄率が低い。これは Fisher の法則における、すべての雌雄について交尾する機会が等しい、という仮定が成立しないために起こる現象である。

また Fisher の性比理論では、すべての母親は繁殖のために同一量の投資を行い、資源分配と適応度の関係 (= 投資と見返りの関係) は雌雄で等しく、環境の変化によってこの関係に差は生じないと仮定されている。これに対し Trivers and Willard (1973) はアカシカの観察によって、栄養状態のよい母親は投資量の多いことでより利益を得る方の性に重点的に資源を分配し、そうでない母親はもう一方の性におもに資源を分配するであろうと考えた。この説は Charnov (1979), Bull (1981) によって支持され、環境性決定 (environmental sex determination) と名付けられた。

#### 3-1-2. 寄生バチの配偶システムと寄主サイズ理論

環境条件に応じた性比調節の理論はさまざまな生物に適用可能であるが、寄生バチはその配偶システムからこの分野の研究に重要な役割を果たしている (King 1993; Godfray 1994)。寄生バチを含む膜翅目は一般的に半数倍数性 (haplodiploidy) の性決定システムを持っている。膜翅目においては性染色体は存在せず、雌は相同染色体を1対ずつ持つ2倍体であるが、雄はその半分しかない半数体である (巖佐 1981)。雌個体は精子を受精囊に蓄えており、卵が輸卵管を通過する際に受精の有無が決定される。受精されずに通過した卵は雄となり、受精した卵は雌になる (Flanders 1956)。このような性質を産雄性単為生殖 (arrhenotoky) と称する (Luck *et al.* 1992)。したがって母親は卵の受精を調節することにより、子供の性比を調節することができる。単寄生バチの場合この性決定に影響する環境条件が子にとって利用可能な資源量、すなわち寄主サイズである。

Charnov (1979) は、あるサイズの寄主を利用したときに得られる子の適応度 (雄では生涯交尾能力、雌では生涯産卵数) を最大化させることのできる、進化的に安定な性比を予測するためのモデル (寄主サイズモデル) を作成した。この寄主サイズに依存した性比調節が進化するためには、以下の条件を満たす必要がある。まずハチの体サイズは寄主のサイズと密接な相関性があるので、雌のサイズと適応度との間には強い相関が生じ、体が大きくなることは雌に大きな利益をもたらすことになる。一方雄の適応度と体サイズの相関は弱いので、体が大きくなることの利益は雌に比べて小さい。したがって、体サイズと適応度の間に上のような雌雄差が存在する場合に、母親はサイズの大きな寄主には雌卵を、小さな寄主には雄卵を産むことが予測される。また寄生バチの場合は、さらに5つの条件が必要となる (Charnov 1982)。

- 1) さまざまなサイズの寄主を利用すること：環境勾配としての寄主サイズを考えた場合、これは最も基本的な前提条件である。
- 2) 寄主1個体に1卵を生むこと：いわゆる単寄生であることが条件となる。
- 3) 寄主は成長しないステージであるか、麻酔を受けていること：産卵時点で子にとって利用可能な総資源量を予測することが可能なのは、いわゆるイディオバイアント (2-1-1 参照) に相当するハチのみである。
- 4) 大きなハチは大きな寄主から、小さなハチは小さな寄主から羽化すること
- 5) 寄主サイズ分布および体サイズに依存したハチの適応度が、時間とともに変化しないこと

寄主サイズモデルから予測されること (Charnov *et al.* 1981; Charnov 1982) として、まずモデルの中では雌雄決定の境界 (閾値) となる寄主サイズの存在があげられる (図 3-1 a 中の  $\tau$ )。すなわち、ある一定のサイズより小さな寄主を利用した場合にはすべて雄となり、それ以上の寄主サイ

ズではすべてが雌となる。もしそうならば、寄主サイズとハチ性比の関係を示すグラフは階段状になるはずである(図3-1 a中の i)。しかし実際にはCharnov (1982) が指摘したように、実験から得られるデータではそのような閾値は存在せず、性比(雄率(雄/(雄+雌))：以後性比はすべて雄率を用いる)は寄主サイズとともにゆるやかなカーブを描きながら徐々に低下している(図3-1 a中の ii)。

モデルから予測されるもう一つの重要な点は、寄主の大小の評価が絶対的なものではなく、雌バチが利用しようとする寄主サイズ分布の中における、相対的サイズが判断基準となっているということである。したがって図3-1 bにおいて、寄主サイズ分布が大型寄主に偏っている場合(ii)と小型に偏っている場合(i)を比較すると、寄生された同一サイズ(z)の寄主への産卵が前者では雄、後者では雌となることが考えられる(性比のシフト)。この寄主サイズの相対評価はいくつかの寄生バチで実験的に検証されている(e.g. 上野 1995)。しかしながら、上記のような実験においても性比シフトが起こらない、すなわち寄主サイズを絶対評価していると考えられる寄生バチも存在する。これらのハチではある大きさの寄主に対して、どのようなサイズとの組み合わせにおいても常に子の性比は一定である。これに関しては、絶対評価をする寄生バチは元々野外における寄主のサイズ分布に変化が少なく、サイズの変化に素早く対応できるような淘汰にさらされていないため、世代内の性比シフトが起こらないのではないかと推測されている(Charnov *et al.* 1981 ; Jones 1982)。

寄生バチの性比に影響する要因としては、上に述べた母親による性比調節以外にも母親の日齢や産卵時の温度など、さまざまな報告がある(Kochetova 1977 ; King 1987)。

寄主サイズに依存した要因であるにもかかわらず、母親による性比調節と混同しやすいものに「性依存的死亡」(differential mortality)がある。多くの寄生バチでは雌の体サイズが大きいため、発育に多くの資源を必要とする。したがって、母親が寄主サイズにかかわらず同じ性比で産卵した場合、もしサイズの小さな寄主において雌の栄養不足による死亡率が有意に高ければ、羽化時点での子の性比は寄主サイズに依存したものとなる。このような性依存的死亡は、これまでに多くの寄生バチで認められている(e.g. Wellings *et al.* 1986)。

寄生バチの性比調節を論じる場合には、あらかじめ性依存的死亡が生じていないことを確かめる必要がある。これまでに寄主サイズに応じた性比変化が報告された寄生バチの中で、性依存的死亡が実験的に排除されたのは12種にとどまっている(King 1993)。

### 3-1-3. 寄主サイズモデルへの適合性の検証と応用上の意義

本章では穿孔虫の寄生バチにおいてCharnovの寄主サイズモデルの前提となるサイズ—適応度関係の雌雄差、すなわち適応度相関に関する雌雄間の非対称性が認められるかどうかについて検証を行う。ここで問題となるのは、適応度の尺度を何にするかということである。雌雄の適応度を直接示すものとしては、雌の産卵能力および雄の交尾能力が考えられるが、実験的にこれをどのようにして測るかが問題とされている。過去に行われた実験における適応度の尺度(適応度要素)は、①産卵数、②時間あたり産卵数あるいは生涯産卵数、③雌雄における寿命の差、④雄の交尾能力および⑤発育所要日数であった(Godfray 1994)。①および③は比較的測定が容易な適応度要素であり、調査事

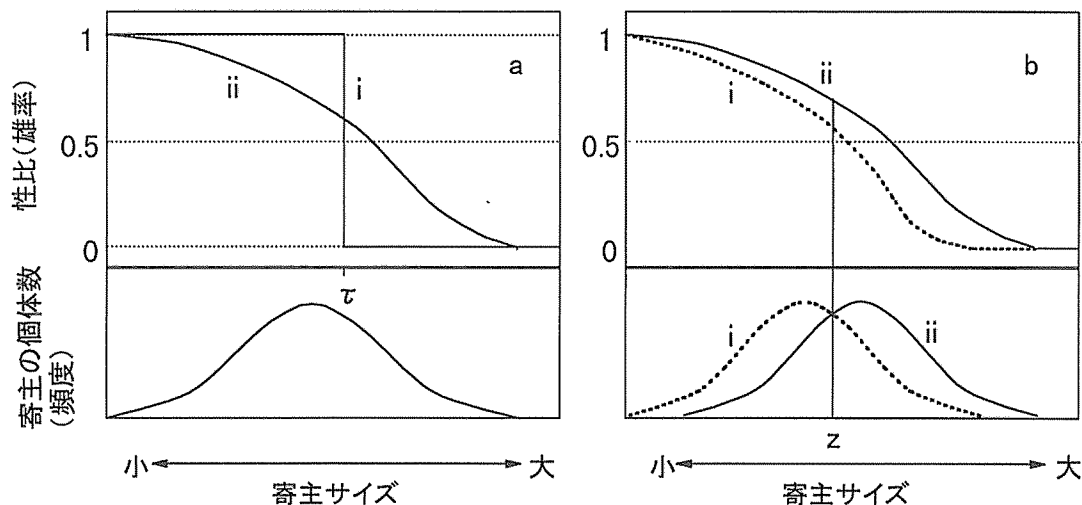


図3-1. Charnovの寄主サイズモデル

a. 寄生バチの性比は寄主サイズとともに低下する。モデルでは雌雄産み分けの境界値( $\tau$ )が存在し、グラフは階段状(i)となるが、実際には性比は寄主サイズとともに曲線を描きながら徐々に低下する(ii)。b. あるサイズの寄主(z)に対して雌バチが雌雄どちらの卵を産むかは、寄主全体のサイズ分布に依存する。寄主のサイズ分布が小さい方に偏っている場合(i)、zは相対的に大きな寄主であり、雌卵を配分される確率が高い。逆に寄主のサイズ分布が大きい方に偏っている場合(ii)は、zは相対的に小さな寄主となり、雄卵を配分される確率が高い(Charnov *et al.* 1981を改変、詳しくは本文3.1.2参照)。

例も多い(Visser 1994)。行動生態学的視点から成虫の寿命をとらえると、寿命の長い雄はより多くの雌と交尾でき、寿命の長い雌はより多くの卵を生産することができる(Jervis and Copland 1996)。したがって③は、繁殖能力を間接的に評価しているといえる。本研究では *A. initiator* を材料として、雌については①から③の評価法を用いた。

一般に、雄の交尾能力は雌の産卵能力に比べて測定が困難である(Charnov 1982)。本研究ではサイズの異なる2個体の雄における交尾成功率の差を調べた。⑤に関しては、King (1987, 1993) によって雌雄の適応度に対する異なる効果はハチのサイズとは関係なく、寄主サイズが発育所要日数に与える影響によっても生じることが示唆されている。すなわち雄の場合は、自らの体サイズとは関わりなく、他個体より早く羽化した方がより多く交尾の機会を得られるという説である。そこで本研究では、雄の適応度の評価に関しては上記③から⑤の尺度を用いた。

寄生バチが性比調節の研究において注目される理由の一つは、多くの種が室内で大量飼育されており、雌が反応するであろう環境条件が計測あるいは調節可能なことである。また、どのような要因が子の性比に影響するのかを知ることは応用面にもつながる(King 1993)。寄生バチを用いた生物的防除において、性比は寄生バチの内的自然増加率に直接的な影響を及ぼし、間接的には密度依存性、競争能力や寄主探索能力にも影響する(Hall 1993)。また、飼育個体群の性比を調節することは、飼育コストの軽減にもつながる。実際に野外の放飼個体群において、性比を人為的に調節して効果を改善できたという例は今のところないが(Hall 1993)、どのような要因が寄生バチの性比に影響するかを明らかにすることは、ハチの飼育、放飼の成功において重要である(Waage 1986)。

### 3-2. 材料と方法

#### 3-2-1. 供試木

1989年4~10月に林分A(愛知県瀬戸市)において、樹高10~12m、胸高直径10~15cmのクロマツを毎月1本伐倒し、1カ月間林内に放置して穿孔虫に産卵させた。持ち帰った伐倒木を1989年から90年にかけて丸太(長さ20cm)の状態では2種寄生バチに別々に与え、産卵させた。実験には表2-2のNo.7~13のクロマツを用いた。1994~97年には林分D(滋賀県大津市)の伐倒木から穿孔虫を取り出し、産卵容器(写真2-3)を用いて寄主サイズ等を調節した上での実験を、*A. initiator* のみについて行った。供試木は、各実験の前年(1993~96年)8月下旬に樹高8~12m、胸高直径9~12cmのアカマツを約10本伐倒し、約2カ月間放置して穿孔虫に産卵させたものである。その後長さ1mに玉切りした丸太を5°Cの恒温室に入れて樹皮下の穿孔虫幼虫を保存し、その都度取り出して産卵試験に用いた。供試したハチは、毎年3月下旬に林分C(名古屋大学構内)の枯損マツの樹皮下から *A. initiator* の越冬繭を採集して森林総合研究所関西支所(京都市)で羽化させたものであ

る。

#### 3-2-2. 2種寄生バチにおける性比調節および寄主—ハチのサイズ相関、摂食率

本実験は1989~90年に名古屋大学農学部で行った。産卵用丸太は林分Aから採集し、長さ20cmに切ったものを供した。飼育法は第2章の室内飼育(2-2-5)とほぼ同じで、ガラス円筒に丸太と雌成虫1個体を入れ、3日間産卵させた。産卵試験には室内飼育で羽化した雌バチを使用した。供試丸太内の寄主種や個体数は操作せず、野外とほぼ同じ条件で産卵させた。しかし2種間での比較をするためには、与える寄主の条件をなるべく同一にする必要がある。そこで同じ1m丸太から4本の産卵供試丸太を取り、2本ずつ交互にそれぞれの種に与えた。

産卵後直ちに供試丸太を剥皮し、樹皮下から寄生バチの卵(または孵化幼虫)を寄主とともに取り出し、寄主の生重をハチの卵とともにマイクロバランスで計測して寄主サイズとした。その後の飼育法は第2章(2-2-5)と同様である。第2章で記したように、寄主の摂食は頭蓋と外皮のみが残される場合と、寄主組織のかなりの部分を残して摂食を終了する場合とがあり、とくに *S. brevicaudis* では後者の傾向が強かった。そこで寄主の摂食状況の2種間および寄主種やサイズによる違いを明らかにするため、摂食終了後の寄主残骸の重量(生重)を測り、摂食率(C)を以下の式により求めた。

$$C = (I - R) / I \quad (3-1)$$

*I*: 産卵時の寄主サイズ[mg f. wt]

*R*: 寄生バチ幼虫の摂食完了後の寄主残骸重量[mg f. wt]  
また寄生バチは羽化後直ちに生重を測定し、寄主サイズとハチ成虫サイズおよび性比との関係を調べた。

2種寄生バチの性依存的死亡に関する実験を以下の方法で行った。まず丸太産卵による2種飼育個体の中からシラホシゾウ属に寄生したものを選び、寄主サイズと死亡率の関係(死亡率のサイズ依存性)を調べた。また *A. initiator* に関しては、交尾雌と未交尾雌における次世代死亡率の比較を以下の方法で行った。寄主にサビカミキリ幼虫を用い、寄主サイズを大(30~50mg f. wt)および小(10~30mg f. wt)の2つに分けて、産卵容器を用いて大小各1個体の寄主を雌バチに与え、産卵させた。寄生を受けた寄主は1日1回新たな寄主と交換した。以上の実験を交尾雌10個体(雌雄の子を産む)、未交尾雌7個体(次世代は雄のみ)について行った。実験は雌バチの羽化後10日以内に開始し、死亡するまで続けた。

#### 3-2-3. *A. initiator* における寄主サイズ評価

1994~96年にかけて、*A. initiator* を用いて寄主サイズ評価の相対性を検証するための実験を行った。このためには雌バチに与える寄主のサイズをあらかじめ把握しておく必要があるが、丸太を用いた方法では樹皮下の寄主サイズ分布が予測できないため、産卵容器(写真2-3)を使用した。

まず供試丸太から取り出した寄主幼虫をサイズによって3つにクラス分けした(S: 10-20, M: 20-30, L: 30-50 [mg f. wt])。これらのうち、2つのクラスに属する幼虫を1個体ずつ、あるいは同一クラスの幼虫2個体を産卵容器に入れ、雌バチに産卵させた。産卵試験は1日8時間、28°Cの定温下で行い、1個体の雌バチに与える寄主は1日2個体とし、1時間に1回観察して寄生を受けた寄主は過寄生を防ぐため直ちに容器からとりだし、翌日の試験開始時に新たな寄主を入れた。雌バチは羽化後直ちに交尾させて10日以内に供試し、死亡するまで同一個体を用いた。産卵試験時以外は雌バチをスチロールケースに入れ、ハチミツを与えて20°Cの定温、長日条件(16L:8D)下に保存した。寄生後のハチ卵は第2章(2-2-4)と同じ方法で飼育し、羽化した成虫は雌雄を判別し、雌の一部は再び産卵実験に用いた。

### 3-2-4. *A. initiator* におけるサイズ—適応度相関

*A. initiator* におけるサイズ—適応度相関は、1994~97年にかけて以下の方法で調べた。以下の実験に供試したハチは、越冬個体の羽化時期の調査を除いて、林分Dの伐倒木から得た寄主を用いて室内飼育したものである。

雌成虫体サイズ—産卵数の関係を明らかにするために、羽化した雌にハチミツ希釈液を与えてケース内で20°C、16L:8Dで保存し、羽化当日、3日後および7日後に解剖して成熟卵数を調べた。なお、ハチのサイズ—適応度相関の調査におけるハチの体サイズは、すべて羽化時点の生重を採用した。また、3-2-3の産卵試験から生涯産卵数を求めた。

雌雄の体サイズ—寿命の関係は、羽化成虫のサイズを測定後、①ハチミツ希釈液を給餌、②無給餌の2群に分け、産卵、交尾をさせずに1個体ずつ飼育瓶内で20°C、16L:8Dで飼育し、それぞれの死亡日を記録した。餌は1週間に1回交換した。

また、雄サイズ—交尾能力の関係を調べるために、実験室内(気温20~28°C)において、ガラス製の管ビン(径35mm、長さ130mm、底に金網を張ったもの)に羽化時期がほぼ同一の、サイズの異なる雄2個体を入れ、底部を上にして置き、雄が管ビンの上方で静止したところで処女雌1個体を入れて観察した。1ペアの雄につき5回実験を繰り返し、交尾が観察された場合は開始から終了までの時間をストップウォッチを用いて計測した。交尾が行われない場合は20分で観察を終了した。なお供試した雄バチについては、交尾能力を確認するため、あらかじめ1度だけ交尾をさせてから実験を開始した。

寄主サイズ—発育日数に関しては、スチロールケース内、28°C一定、16L:8Dで飼育したハチの卵(産卵)から羽化までの日数と、寄生直後の寄主サイズ(生重)の関係を調べた。また、越冬個体の羽化時期にサイズによる差があるかどうかを確かめるため、1997年3月6日に林分C(名古屋市)で枯死したマツ(アカマツ、クロマツ)の樹皮下か

ら *A. initiator* 越冬繭を採集した。採集した繭は28°C一定、16L:8Dで羽化時期を調べた。

## 3-3. 結果

### 3-3-1. 2種寄生バチにおけるサイズ相関と性比

#### 3-3-1-1. 供試丸太内の寄主種・寄生率

本実験で2種寄生バチに与えた丸太の穿孔虫種と個体数を表3-1に示す。表3-1に示したのは、供試木の中で穿孔虫種構成の明らかな4本についての、地際から4m(No.11のみ3m)までの丸太(長さ1m)から採取した供試丸太(a, b, c, d:各長さ20cm)における穿孔虫種の分布である。伐倒時期によって樹皮下の種構成には変化が認められるが、同一供試木における各供試丸太間の穿孔虫の分布には大きな差はなく、実験下における寄主の条件には寄生バチ2種間でほとんど違いがないと仮定できる。

丸太を用いた2種寄生バチの産卵実験における、樹皮下の主要な穿孔虫種名、個体数、被寄生数、寄生率、寄主サイズならびに羽化したハチの数と性比を表3-2に示す。供試木内の寄主種で最も個体数の多かったのはシラホシゾウ属であった。被寄生数もシラホシゾウ属が最大であるが、寄生率は高いとはいえなかった。*A. initiator* では、クロコブゾウムシ、ヒゲナガモモブトカミキリなど平均サイズの比較的大きな寄主種に対する寄生率が高かった。*S. brevicaudis* の場合は逆に、サイズの小さなキクイムシ科の2種に多く寄生していた。*A. initiator* ではキクイムシへの寄生は認められなかった。また、クロキボシゾウムシに対する寄生率は2種間で大きく異なり、*A. initiator* ではほとんど寄生が認められなかった。2種寄生バチの寄生を受けた寄主の平均サイズを同一の寄主種について比較すると、明らかに *A. initiator* の方が大きなサイズの寄主を選んでいることがわかる。

寄生バチの羽化率(羽化個体数/被寄生数)を2種間で比較すると、ほとんどの寄主種で *S. brevicaudis* の方が低く、飼育途中での死亡率は高かった。*A. initiator* の場合はとくにクロコブゾウムシ、ヒゲナガモモブトカミキリ、サビカミキリでは羽化率は100%であった。同一寄主種からの羽化成虫の性比も2種間で大きな差があり、シラホシゾウ属における性比は *A. initiator* では雄に ( $\chi^2=44.5, P<0.001$ )、*S. brevicaudis* では雌に ( $\chi^2=6.4, P<0.01$ ) 偏っていた。その他の寄主種においては、*A. initiator* ではサイズの大きいクロコブゾウムシ、ヒゲナガモモブトカミキリでは、ほぼ1:1の性比であった。*S. brevicaudis* ではサイズのとくに小さなマツノツノキクイムシを除いては雌の方が多かった。

#### 3-3-1-2. 寄主—寄生バチのサイズ相関

2種寄生バチにおける主要寄主3種の体サイズとハチ羽化成虫の体サイズとの相関関係を図3-2に、そこから得られた回帰式を表3-3に示す。寄生バチ羽化成虫のサイズはいずれの種においても、寄主幼虫のサイズと有意な正の相

表3-1. 2種寄生バチ供試丸太内の穿孔虫種構成および個体数（寄生+未寄生）分布（Urano and Hijii (1995) を改変）

<i>A. initiator</i> 供試丸太				<i>S. brevicaudis</i> 供試丸太					
供試丸太 No. <sup>1</sup>		穿孔虫種・個体数 <sup>2</sup>		供試丸太 No.		穿孔虫種・個体数			
供試木 No. 8 (5月伐倒)									
	Sh	To	Ar		Sh	To	Ar		
1a	1	73	0	1c	0	67	0		
1b	2	56	0	1d	0	91	0		
2a	5	81	0	2c	2	99	0		
2b	0	56	0	2d	1	115	0		
3a	0	18	0	3c	0	33	0		
3b	0	50	0	3d	0	28	0		
4a	0	7	2	4c	0	7	0		
4b	0	5	0	4d	0	0	0		
合計	8	346	2	合計	3	446	0		
供試木 No. 11 (8月伐倒) <sup>3</sup>									
	Or	Ar		Or	Ar				
2b	7	0		2d	9	0			
3a	28	11		3c	33	6			
3b	42	0		3d	52	13			
合計	77	11		合計	94	19			
供試木 No. 12 (9月伐倒)									
	Sh	Pi	Ac	Ar	Sh	Pi	Ac	Ar	
1a	76	2	0	5	1c	63	0	0	8
1b	69	1	0	8	1d	53	2	0	8
2a	60	1	0	12	2c	56	3	0	10
2b	50	0	0	4	2d	55	0	0	2
3a	43	0	1	0	3c	39	1	0	0
3b	43	1	0	0	3d	44	2	1	0
4a	39	1	0	0	4c	26	0	0	0
4b	35	0	0	3	4d	8	1	0	2
合計	415	6	1	32	合計	344	9	1	30
供試木 No. 13 (10月伐倒)									
	Sh	Ni	Pi		Sh	Ni	Pi		
1a	1	16	0		1c	5	15	5	
1b	5	4	2		1d	1	4	3	
2a	2	4	4		2c	3	3	11	
2b	4	2	10		2d	4	1	17	
3a	3	3	1		3c	1	1	1	
3b	3	1	1		3d	2	2	4	
4a	5	3	5		4c	10	1	0	
4b	6	5	0		4d	5	2	1	
合計	29	38	23		合計	31	29	42	

<sup>1</sup> 数字は1m丸太の地際からの番号を示し、アルファベットは1m丸太をさらに産卵用に切り分けた各20cm丸太(4本)を示す。

<sup>2</sup> Sh: *Shirahoshizo* spp. シラホシゾウ属 Ni: *Niphades variegatus* クロコブゾウムシ  
Pi: *Pissodes obscurus* クロキボシゾウムシ Ac: *Acanthocinus griseus* ヒゲナガモモトカミキリ  
Ar: *Arhopalus coreanus* サビカミキリ To: *Tomicus piniperda* マツノキクイムシ  
Or: *Orthotomicus angulatus* マツノツノキクイムシ

<sup>3</sup> 丸太 No. 1および2a, bには寄主種の穿入が認められなかった。

関を持つことが確認された。ハチにおける雌雄間のサイズ差は、寄主種の平均サイズが大きくなるとともに増大する傾向が見られた。*A. initiator* の寄主3種のうち、回帰係数に雌雄間で有意差が認められたのはクロコブゾウムシのみであった( $t=2.71, P<0.01$ )。しかし、寄生された寄主サイズの平均値を雌雄間で比較すると、すべての寄主種におい

て有意差が見られた(表3-4)。

*S. brevicaudis* においては、シラホシゾウ属に寄生した場合には回帰が対数曲線に近似された(図3-2f)が、他の2寄主種の場合は直線回帰であった。最もサイズの小さなマツノツノキクイムシでは羽化成長のほとんどが雄であった(図3-2d)。*A. initiator* と同様に、相対的に大きな寄主種

表3-2. 丸太を用いた産卵実験における樹皮下の寄主群集と寄生率, および羽化した2種寄生バチの個体数と性比 (Urano and Hijii (1995) を改変)

a. *Atanycolus initiator* に供試した丸太

寄主種	樹皮下頭数	被寄生数	寄生率[%]	寄主サイズ[mg f. wt] <sup>1</sup> (平均±SD)	羽化頭数	羽化率[%] <sup>2</sup>	性比(雄率)
<b>ゾウムシ科</b>							
シラホシゾウ属 ( <i>Shirahoshizo</i> spp.)	1648	284	17	28.51±14.71	234	82	0.72
クロコブゾウムシ ( <i>Niphades variegatus</i> )	199	88	41	66.54±34.67	88	100	0.56
クロキボシゾウムシ ( <i>Pissodes obscurus</i> )	270	2	1	47.12±12.37	1	50	
<b>カミキリムシ科</b>							
ヒゲナガモモブトカミキリ ( <i>Acanthocinus griseus</i> )	41	27	66	74.18±50.45	27	100	0.59
サビカミキリ ( <i>Arhopalus coreanus</i> )	127	12	9	13.19±11.80	12	100	0.92
<b>キクイムシ科</b>							
マツノキクイムシ ( <i>Tomicus piniperda</i> )	438	0	0		0		
マツノツノキクイムシ ( <i>Orthotomicus angulatus</i> )	119	0	0		0		

b. *Spathius brevicaudis* に供試した丸太

寄主種	樹皮下頭数	被寄生数	寄生率[%]	寄主サイズ[mg f. wt] <sup>1</sup> (平均±SD)	羽化頭数	羽化率[%] <sup>2</sup>	性比(雄率)
<b>ゾウムシ科</b>							
シラホシゾウ属	1406	241	17	18.43±10.84	141	59	0.40
クロコブゾウムシ	126	14	11	26.21±21.71	6	43	0.17
クロキボシゾウムシ	154	47	31	8.73±9.06	8	17	0.13
<b>カミキリムシ科</b>							
ヒゲナガモモブトカミキリ	26	5	19	22.84±14.14	3	60	0.67
サビカミキリ	69	15	22	9.39±4.65	12	80	0.25
<b>キクイムシ科</b>							
マツノキクイムシ	562	163	29	6.65±2.89	76	47	0.36
マツノツノキクイムシ	164	42	26	1.96±0.72	21	50	0.90

<sup>1</sup>寄生を受けた寄主のサイズを示す。平均±SD

<sup>2</sup>(羽化頭数/被寄生数)×100

(シラホシゾウ属)では雌雄の回帰係数間に有意差が生じた( $t=3.41, P<0.001$ )。寄主サイズの平均値は、シラホシゾウ属、マツノキクイムシ(図3-2 e)いずれを利用した場合でも雌雄間で有意差があった(表3-4)。

また、2種寄生バチのそれぞれにおいて寄主種間でサイズ相関に違いがあるかどうかを調べるために回帰係数の比較を行ったが、2種ともに雌雄いずれにおいても寄主種間での回帰係数の有意差は認められなかった(*A. initiator* 雌雄および *S. brevicaudis* 雄: Bonferroni's multiple range test,  $P>0.05$ , *S. brevicaudis* 雌(2寄主種):  $t=0.94, P>0.05$ )。したがって、いずれのハチにおいても同一サイズの寄主種間の利用価値の違いはほとんどないものと考えられ

る。

シラホシゾウ属は2種寄生バチの寄生を数多く受けたが、サイズ相関のパターンは2種間で大きく異なっていた。すなわち、*A. initiator* では羽化成虫サイズは寄主サイズに対して高い正の相関を示していた(図3-2 a, 表3-3)。このことは、シラホシゾウ属のサイズ分布内ではハチ成虫サイズが寄主サイズに強く規定されていることを示唆しており、シラホシゾウ属は *A. initiator* にとっては相対的にサイズの小さな寄主種であると考えられる。一方 *S. brevicaudis* においては、シラホシゾウ属が主要な3寄主種のうちで最も大きく、回帰は飽和曲線となり(図3-2 f)、決定係数は有意ではあるが *A. initiator* とシラホシゾウ属の

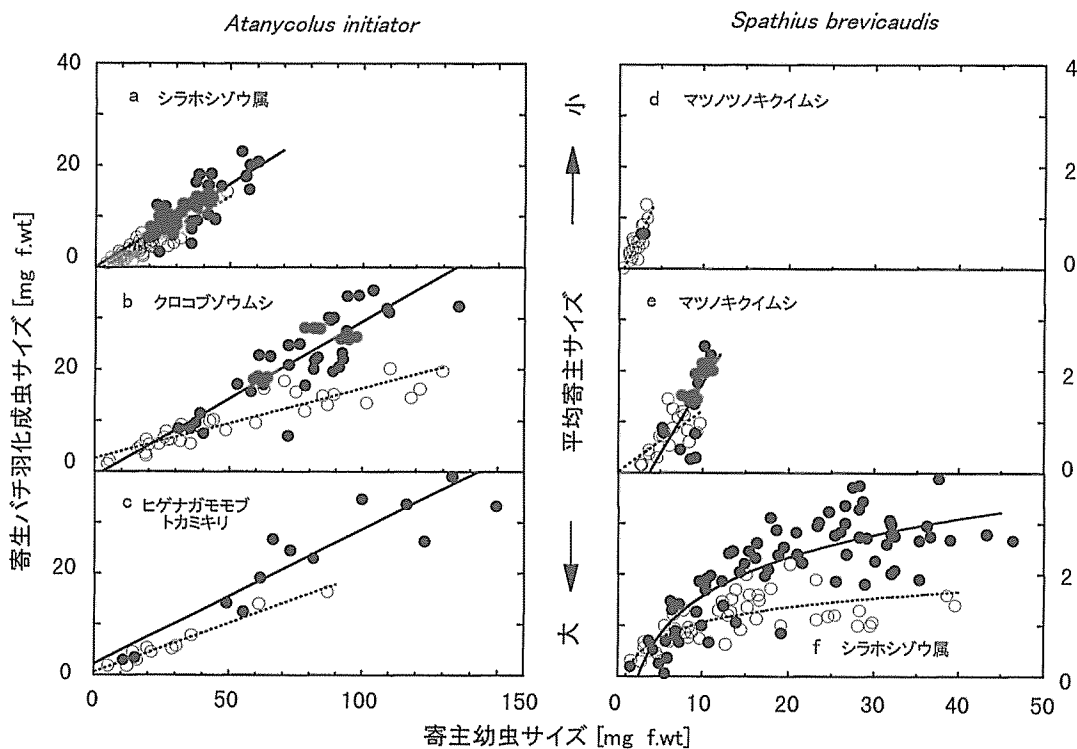


図3-2. 2種寄生バチにおける主要寄主種の体サイズと羽化成虫体サイズの相関関係  
(○: ♂, ●: ♀) (Urano and Hijii (1995) を改変, 回帰式は表3-3参照)

表3-3. 2種寄生バチにおける寄主サイズと羽化成虫サイズの相関性<sup>1</sup>

寄主種	♂/♀	回帰式 <sup>2</sup>	決定係数( $r^2$ )	個体数
<i>Atanycolus initiator</i>				
シラホシゾウ属	♂	$y = -0.79 + 0.29x$	0.83*	58
	♀	$y = 0.06 + 0.33x$	0.62*	51
クロコブゾウムシ	♂	$y = 2.65 + 0.14x$ †	0.83*	39
	♀	$y = -0.90 + 0.30x$ †	0.72*	43
ヒゲナガモモブトカミキリ	♂	$y = 0.57 + 0.19x$	0.96*	11
	♀	$y = 2.26 + 0.26x$	0.85*	16
<i>Spathius brevicaudis</i>				
マツノツノキクイムシ	♂	$y = -0.20 + 0.35x$	0.71*	18
マツノキクイムシ	♂	$y = 0.03 + 0.12x$	0.46*	21
	♀	$y = -1.01 + 0.28x$	0.42**	21
シラホシゾウ属	♂	$y = 0.05 + 0.44 \ln x$ ††	0.50*	49
	♀	$y = 0.96 + 1.10 \ln x$ ††	0.69*	75

<sup>1</sup> 図3-2参照

<sup>2</sup>  $x$ : 寄主体サイズ [mg f. wt],  $y$ : 寄生バチ羽化成虫の体サイズ [mg f. wt]

\*  $P < 0.001$

\*\*  $P < 0.01$

† 回帰係数に雌雄間で有意差あり ( $P < 0.01$ )

†† 同上 ( $P < 0.001$ )

表3-4. 2種寄生バチが寄生した寄主サイズ平均値 (雌雄別)

寄主種	<i>Atanycolus initiator</i>			<i>Spathius brevicaudis</i>				
		個体重 (平均±SD, mg f. wt)	<i>n</i>	<i>t</i> 値		個体重 (平均±SD, mg f. wt)	<i>n</i>	<i>t</i> 値
クロコブゾウムシ	♂	54.85±35.39	39	<i>t</i> =3.35*				
	♀	77.33±22.98	43					
ヒゲナガモモフトカミキリ	♂	30.25±22.97	11	<i>t</i> =4.02**				
	♀	88.84±42.43	16					
シラホシゾウ属	♂	19.79± 9.94	58	<i>t</i> =7.95**	♂	13.76± 9.38	49	<i>t</i> =5.68**
	♀	35.50±10.50	51		♀	20.91±11.72	75	
マツノキクイムシ					♂	5.89± 2.09	21	<i>t</i> =5.32**
					♀	8.97± 1.54	21	

\*  $P < 0.002$ \*\*  $P < 0.001$ 

場合よりも雌雄ともに低い値を示していた。(表3-3)。回帰が飽和型になったということは、ある大きさを越えるシラホシゾウ属幼虫に寄生しても、そのサイズの増分が羽化成虫のサイズ増加に反映されないことを示している。また、シラホシゾウ属幼虫に対する回帰係数を2種寄生バチ間で比較した結果、雌雄ともに有意差が認められた(雄： $t=6.18$ ,  $P < 0.001$ , 雌： $t=7.09$ ,  $P < 0.001$ )。

### 3-3-1-3. 寄主サイズに依存した2種寄生バチの性比変化

寄主サイズの変化にともなう2種寄生バチ羽化成虫の性比の変化を、主要な2寄主種について示した(図3-3)。2種いずれにおいても、寄主サイズの増加にともなって雄率が徐々に低下する傾向が見られた。*A. initiator* では20 mg f. wt以下の寄主を利用した場合、いずれの寄主種においても羽化成虫はほとんど雄であった。寄主サイズがそれよりも大きい場合の性比曲線を2つの寄主種間で比較すると、大きな差はなかったものの、全体の性比には差があった(シラホシゾウ属：0.72, クロコブゾウムシ：0.56, 表3-2)。

*S. brevicaudis* の2寄主種に対する性比変化は、*A. initiator* のそれとはかなり異なった。すなわち、マツノキクイムシに寄生した場合にはわずか0-12 mgの間で急激な性比の低下が見られたのに対し、シラホシゾウ属では性比はほぼ直線的かつ緩やかに低下した。しかし全体の性比では、2つの寄主種いずれにおいても雌に偏っていた(マツノキクイムシ：性比0.36,  $\chi^2=6.4$ ,  $P < 0.01$  シラホシゾウ属：性比0.40,  $\chi^2=6.0$ ,  $P < 0.01$ )。

### 3-3-1-4. 2種寄生バチにおける性依存的死亡に関する検討

本実験では、*A. initiator* 全飼育個体の13% (51個体) ならびに *S. brevicaudis* の49% (260個体) が羽化以前の段階で死亡した。図3-4に2種寄生バチの死亡個体に占める各発育ステージの割合を示す。2種ともに、死亡個体の大部分は幼虫期に集中しており(*A. initiator* : 76%, *S. brevicaudis* : 89%), 卵および蛹段階での死亡率は低かつ

た。とくに、*S. brevicaudis* では孵化幼虫(摂食に入る以前)の死亡率が非常に高く、全体の39%が寄主を摂食することなく死亡した。第2章(2-3-3-1)で記したように、孵化幼虫は活発に動き回る性質があり、この死亡の大部分は、寄主体上で孵化したにもかかわらず寄主を離脱してしまったことによるものと考えられる。

前述のように寄主サイズに応じた性比変化が認められた場合でも、それが母親による性比調節の結果であるか、寄主サイズに依存した死亡率の雌雄間における違い(性依存的死亡)によるものであるかを確かめる必要がある。そこで、まずシラホシゾウ属に寄生した場合の寄主サイズと2種寄生バチの死亡率の関係を調べてみた(図3-5)。性依存的死亡は主としてサイズの小さな寄主において、雌が栄養不足により雄より多く死亡することを前提としているので、寄主摂食以前のステージにおける死亡個体はデータから除外した。*A. initiator* の死亡率は、寄主サイズ20 mg f. wt以上では寄主サイズに依存して減少したが、0~20 mg f. wtの小さな寄主サイズクラスでは低い値となった。一方 *S. brevicaudis* の死亡率は、最小寄主サイズクラス(0~10 mg f. wt)では比較的高い値であったが、それ以上では性依存的死亡にみられるパターンとは逆に、寄主サイズとともに上昇する傾向にあった。したがって、2種寄生バチにおける寄主サイズと死亡率の間に明らかな関係はなく、死亡率の寄主サイズ依存性(負の関係)はないといえるであろう。

しかしながら、蛹以前のステージでは雌雄の判別ができないため、図3-5の結果のみで性依存的死亡は検出できない。このため、*A. initiator* について交尾雌と未交尾雌の次世代死亡率を比較する実験を行った(表3-5)。この場合も寄主摂食以前のステージにおける死亡個体は除外した。性依存的死亡が認められるとすれば、大小いずれの寄主にもほぼ1:1の性比で産卵が行われ、雌の死亡率が寄主サイズとともに減少することによって、羽化成虫の雌率が上昇することになる。ここで小さな寄主サイズにおける交尾雌



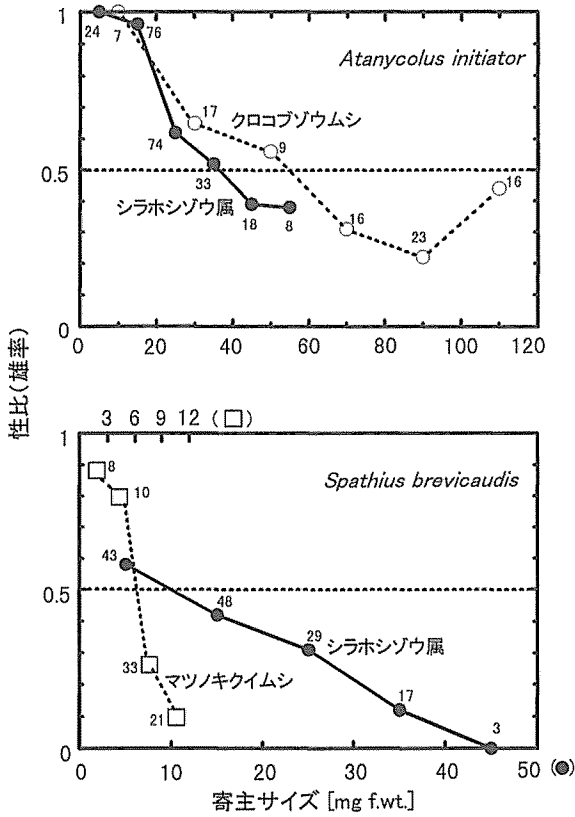


図3-3. 寄主サイズにともなう2種寄生バチの性比の変化  
(Urano and Hiji (1995) を改変, グラフ内の数字は各寄主サイズクラスにおけるサンプル数を示す)

(次世代は雌雄両方を含む)の次世代死亡率は雌において高くなるため、全体としても未交尾雌(次世代は雄のみ)よりも高くなるはずである。また大きなサイズの寄主では交尾雌における雌の子の死亡率が雄の子のそれより低くなり、全体の死亡率は未交尾雌よりも低くなるのが予想される。しかしながら、表3-5から寄主サイズの大小に関わらず交尾雌と未交尾雌の産んだ子の死亡率に有意差はなかった。したがって、少なくとも *A. initiator* では性依存的死亡は起こっていないということができ、本種において認められた寄主サイズに応じた性比の変化は、母親による性比調節の結果と結論づけることができる。

3-3-1-5. 寄主摂食率の比較

2種寄生バチそれぞれの主要2寄主種における寄主サイズと、前述の(3-1)式(3-2-2)で求めた寄主摂食率の関係を図3-6に示した。*A. initiator* とシラホシゾウ属の関係(図3-6 a)を除いては、寄主サイズとともに摂食率は低下する傾向が認められた。シラホシゾウ属に寄生した *A. initiator* は、雌雄ともに寄主サイズが増加しても摂食率は80%前後と高く、寄主体の大部分を摂食したと見ることができる。クロコブゾウムシに寄生した場合は、雌に比べ雄の方が摂食率の減少傾向が大きいように思われた。しかし寄主サイズ20~120 mgにおける5つのサイズクラスでの摂食率を雌雄間で比較した結果、有意差はなかった (arcsin変換後, 2way-ANOVA,  $F=7.06, df=9, P>0.05$ )。

*S. brevicaudis* では、平均サイズの小さいマツノキクイムシにおいて、雌の摂食率は80%近くの高い値のままであったが、雄は最大の寄主サイズクラスにおいて摂食率が50%

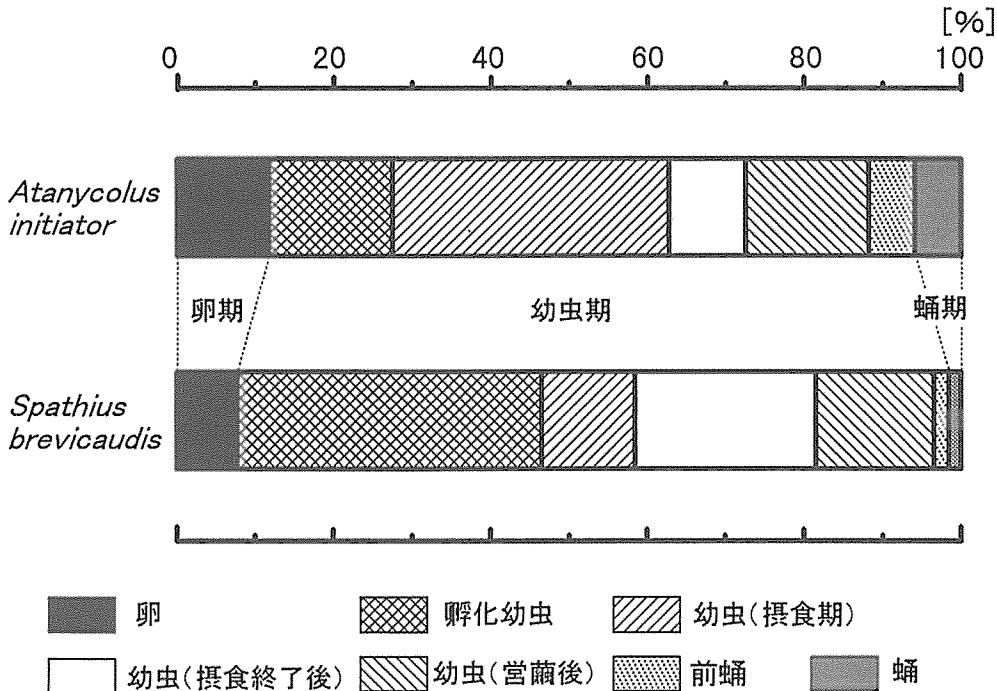


図3-4. 2種寄生バチ死亡個体に占める各発育ステージの割合

表3-5. *Atanycolus initiator* 交尾雌 (10個体) と未交尾雌 (7個体) の次世代死亡率<sup>1</sup> の比較

寄主サイズ ♀バチ No.	大 (30~50mg f. wt)				小 (10~30mg f. wt)			
	交尾雌の次世代		未交尾雌の次世代		交尾雌の次世代		未交尾雌の次世代	
	羽化数	死亡数	羽化数	死亡数	羽化数	死亡数	羽化数	死亡数
1	5	0	5	1	2	1	2	0
2	5	3	6	1	2	0	0	0
3	12	4	5	2	3	0	4	1
4	4	1	4	4	1	1	1	1
5	11	9	7	3	4	6	9	4
6	19	1	1	1	2	4	3	1
7	14	5	8	1	8	3	7	2
8	6	2	—	—	2	3	—	—
9	19	3	—	—	8	6	—	—
10	9	2	—	—	10	2	—	—
合計	104	30	36	13	42	26	26	9
死亡率 [%]		22.4		26.5		38.2		25.7
$\chi^2$ 値		0.34 ( $P>0.05$ )			1.61 ( $P>0.05$ )			

<sup>1</sup> 孵化幼虫が摂食を開始してから成虫になるまでの死亡率

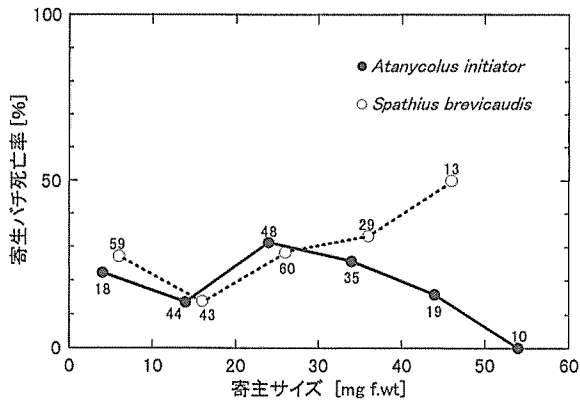


図3-5. 2種寄生バチの死亡率(摂食幼虫期から羽化までの間に死亡した個体の割合)と寄主サイズの関係

(グラフ内の数字は各寄主サイズクラスにおけるサンプル数を示す。寄主はシラホシゾウ属)

近くまで低下した。しかしながら、寄主サイズ 3~12 mg における 3つのサイズクラスでの摂食率を比較したところ、雌雄間に有意差は認められなかった ( $F=1.37$ ,  $df=5$ ,  $P>0.05$ )。シラホシゾウ属に寄生した *S. brevicaudis* の場合では、最も顕著な摂食率の低下傾向が認められ、雌雄ともに寄主サイズが増加すると摂食率は 50% から 30% 近くまで低下した。雌雄間には有意差が認められ、0~30 mg の 3つの寄主サイズクラスにおいて雄の方が摂食率が低かった ( $F=32.79$ ,  $df=5$ ,  $P<0.05$ )。

シラホシゾウ属を利用した場合の各サイズクラスにおける摂食率を 2種寄生バチ間で比較した。雄では 0~30 mg の 3つの寄主サイズクラスの、雌では 20~50 mg の 3つの寄主サイズクラスにおける数値を比較した。その結果、雌の場合のみ有意差があった ( $F=27.20$ ,  $df=5$ ,  $P<0.05$ )。

### 3-3-2. *A. initiator* の寄主サイズ評価

3段階の寄主サイズをそれぞれ単独、あるいは2種類組み合わせさせて *A. initiator* 雌成虫に産卵させたときの供試寄主数、寄生数および寄生率を表 3-6 に示す。少ない回数しか調査できなかった組み合わせもあるが、いずれの組み合わせにおいても、小さい方の寄主に対する寄生率が低くなる傾向が認められた。L-S の組み合わせを例にとると、11回の実験で L に対する寄生率は平均 0.68、一方 S では 0.34 で、有意差が認められた (Wilcoxon signed-ranks test,  $T=1$ ,  $P<0.01$ )。また、同じサイズクラスの寄主を 2 個体与えた場合においても、S サイズの寄主に対する寄生率は低かった。これは S サイズの寄主が絶対的に無視される(寄生されない)可能性が高いことを示している。

それぞれの寄主サイズの組み合わせにおける、供試雌 1 個体あたりの合計産卵数および供試雌成虫体サイズを表

表3-6. *Atanycolus initiator* の産卵に及ぼす寄主サイズの組み合わせの影響 (寄主種: シラホシゾウ属)

寄主サイズ <sup>1</sup> の組み合わせ	供試雌バチ数	供試寄主数	寄生数	寄生率
L-L	24	634	379	0.60
M-M	2	49	28	0.57
S-S	4	62	17	0.27
<u>L</u> -M <sup>2</sup>	3	36	22	0.61
<u>L</u> - <u>M</u>	3	31	17	0.55
<u>M</u> -S	3	27	14	0.52
<u>M</u> - <u>S</u>	3	27	11	0.41
<u>L</u> -S	11	138	94	0.68
<u>L</u> - <u>S</u>	11	106	37	0.35

<sup>1</sup> 寄主サイズクラス S: 10-20, M: 20-30, L: 30-50 [mg f. wt]

<sup>2</sup> L-M の組み合わせにおける L サイズ寄主における数値。以下の組み合わせについても下線の寄主サイズにおける数値を示す。

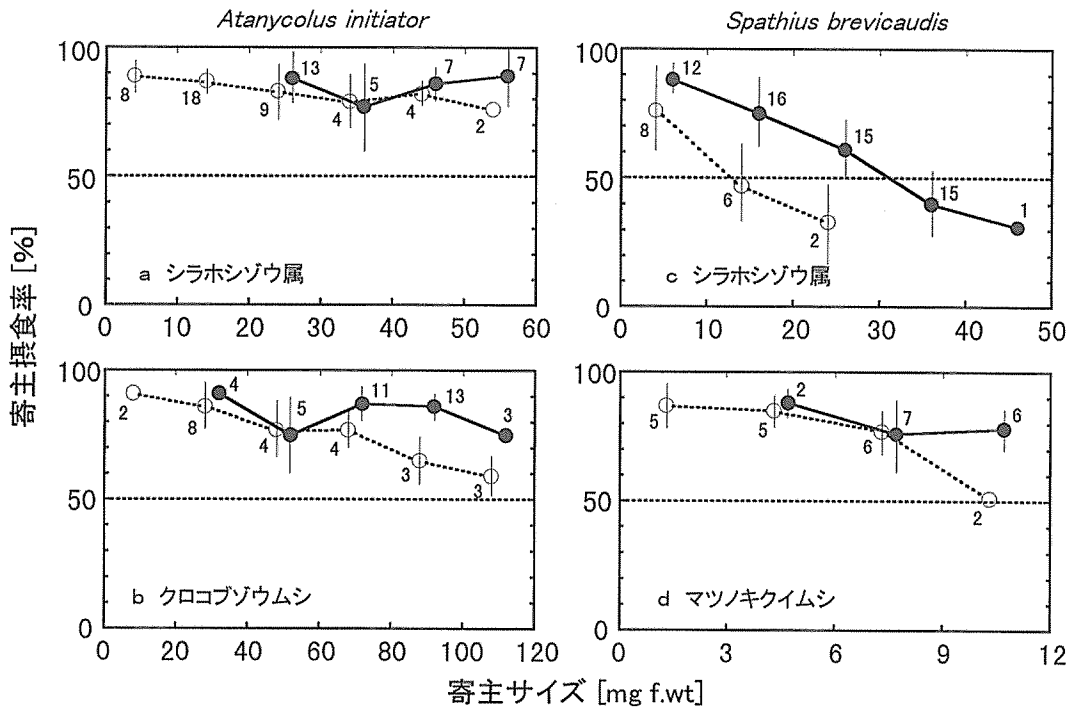


図3-6. 2種寄生バチにおける寄主摂食率 (平均±SD) (○:♂, ●:♀)  
 グラフ内の数字は各寄主サイズクラスにおけるサンプル数を示す (Urano and Hiji (1995) を改変)

表3-7. *Atanycolus initiator* の産卵数・供試雌数および供試雌体サイズに及ぼす寄主サイズクラスの組み合わせの影響 (寄主種: シラホシゾウ属)

寄主サイズクラス <sup>1</sup> の組み合わせ	産卵数 <sup>2</sup> (平均値±SD)	供試雌数 (くりかえし数)	供試雌体サイズ [mg f. wt] (平均値±SD)
L-L	16.3±9.3	24	12.54±3.19
L-M	13.3±4.7	3	13.73±2.05
L-S	11.9±6.7	11	11.85±1.95
M-M	14.0±2.0	2	12.78±1.01
M-S	8.3±6.1	3	10.87±1.79
S-S	4.3±1.3	4	13.74±3.23

<sup>1</sup>表3-6の脚注参照

<sup>2</sup>両サイズクラスへの産卵数合計

3-7に示した。やはり寄主の組み合わせが小さいサイズのものと移行するにつれて産卵数が減る傾向が認められた (Kruskal-Wallis test,  $H=16.41, P<0.01$ )。一方、いずれの寄主サイズの組み合わせにおいても供試雌成虫のサイズ (生重) には有意差はなかった ( $H=9.70, P<0.10$ ) ので、各処理間での雌の産卵能力に差はなく、やはりある程度の大きさを持つ寄主に対して実際の産卵が行われるものと考えられる。

表3-6の中で次世代羽化率の比較的高かった13個体の供試雌成虫について、供試寄主数、寄生数および羽化数のデータに羽化成虫の性比を加えて図示した (図3-7)。Lサイズを単独供試した場合 (L-L) の性比はハチの個体によって (No. 1~6) ばらつきが見られたが、 $\chi^2$  検定の結果

からはいずれもどちらかの性に有意に偏っているとはいえなかった ( $\chi^2=0.14\sim 2.27, P>0.05$ )。単独 (S-S)、組み合わせ (L-S, M-S) いずれの場合においても、Sサイズの寄主ではすべてが雄となった。2つのサイズクラスの個体を同時に与えた場合の性比は、M-Sを除いて明らかに大きい方の寄主において雄率が低く、サイズの大きな寄主には雌卵を多く配分していることがわかった。

A. *initiator* が寄主サイズを相対評価しているかどうかは、L-MとM-Sの2つの組み合わせのMにおける性比を比較することによって判明する。しかし今回は、M-Sのデータが1つしか得られず、しかも性比がM, Sいずれのサイズでも1となったため、寄主サイズ評価が相対的なものかどうかを実験的に明らかにすることはできなかった。

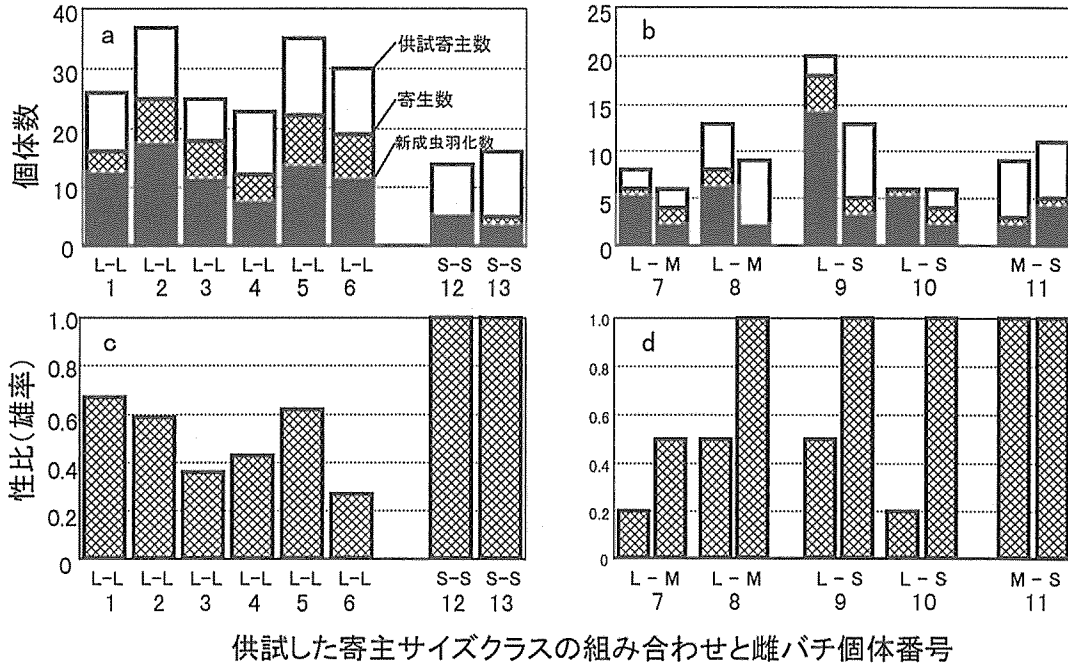


図3-7. 寄生サイズを単独 (a, c) あるいは2種組み合わせて2個体与えたとき (b, d) の *Atanycolus initiator* の寄生した寄主数, 新成虫羽化数 (上段) および性比 (下段).  
(寄主種はシラホシソウ属, 寄主サイズクラス S: 10-20, M: 20-30, L: 30-50 [mg f. wt])

3-3-3. *A. initiator* における体サイズ—適応度相関

3-3-3-1. 雌バチ体サイズ—蔵卵数の関係

*A. initiator* 雌成虫卵巣内の成熟卵数を羽化当日, 3日後および7日後に解剖して調べた結果, 羽化直後にはほとんど成熟卵を持たず, その後徐々に増加することが明らかになった (図3-8)。羽化後7日目の成熟卵数と雌バチ体サイズの関係には, 有意な正の相関 ( $r=0.89, P<0.001$ ) が認められた (図3-9)。

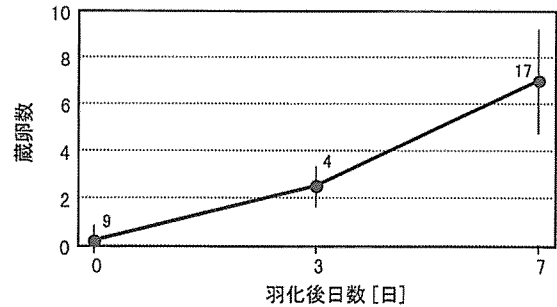


図3-8. *Atanycolus initiator* 雌成虫の羽化後経過日数と蔵卵数の関係  
(平均値±SD, グラフ内の数字はサンプル数を示す)

3-3-3-2. 雌バチ体サイズ—生涯産卵数の関係

寄主サイズ評価の実験に用いた雌バチのうち, Lサイズを単独供試 (L-L) した24個体について, 羽化時の生重と生涯産卵数 (試験開始から死亡するまでの産卵数) の関係を調べた (図3-10)。供試雌個体の生重は10-15 mgの範囲に集中していたが, 両者の間には有意な正の相関関係が認められた ( $r=0.63, P<0.001$ )。

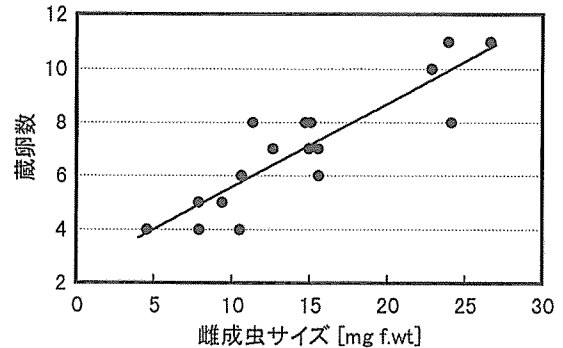


図3-9. *Atanycolus initiator* 雌成虫の体サイズと羽化後7日目の蔵卵数の関係  
( $y=2.43+0.31x, r=0.89, P<0.001, n=17$ )

3-3-3-3. 雌雄の体サイズ—寿命の関係

20°Cの定温条件下で飼育した成虫の体サイズ (生重) と寿命の関係を雌雄別に図3-11に示した。給餌個体では雌雄ともばらつきが非常に大きく, 雌では有意な相関は得られなかった。雄の相関は有意であった ( $r=0.30, P<0.01$ ) が, サイズにともなう生存日数の増加傾向 (回帰直線の傾き) は顕著ではなく, 寄主サイズとともに明らかに寿命が長くなるとは言えない。一方, 無給餌個体では, 雌雄ともに有意な正の相関が得られた (雄:  $r=0.82, P<0.001$  雌:  $r=0.70, P<0.001$ )。また平均生存日数は, 給餌した場合は雌

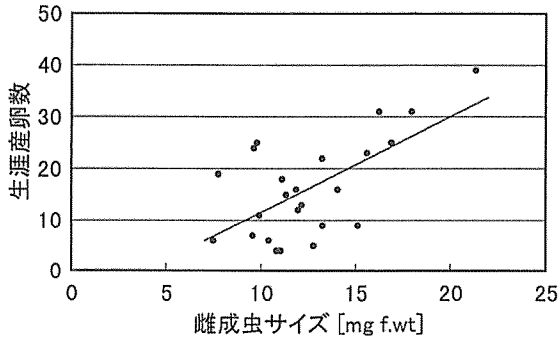


図3-10. *Atanycolus initiator* 雌成虫の体サイズと生涯産卵数の関係  
( $y = -6.94 + 1.85x$ ,  $r = 0.63$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 24$ )

雄間で明瞭な差が見られた(雄: 68.4日, 雌: 130.3日,  $t = 10.51$ ,  $P < 0.001$ )。餌を与えなかった個体は明らかに短命であり, 雌雄の平均値に有意差は認められたものの, 給餌個体に比べてその差は顕著ではなかった(雄: 14.9日, 雌: 17.5日,  $t = 2.07$ ,  $P < 0.05$ )。雌雄の回帰係数の差を検定したところ, 雄の方が有意に傾きが大きく( $t = 2.99$ ,  $P < 0.005$ ), 体サイズの増加とともに寿命の延びる傾向は雄の方が大きいことが示された。

#### 3-3-3-4. 雄バチの体サイズ—交尾能力の関係

雄のサイズ—交尾能力の関係について, 大小の雄を1個体の処女雌とともに管瓶に入れ, どちらが交尾に成功するかを調べた(表3-8)。大小各1個体の雄の組み合わせでそれぞれ5回の実験を行い, これを9ペアについて行った。

したがって供試した雄成虫は18個体, 雌は45個体である。

交尾成功回数は, No. 7を除くすべてのペアで大きな雄の方が上回っており, 交尾回数の合計値を比較すると, 有意差が認められた( $\chi^2 = 9.80$ ,  $P < 0.01$ )。*A. initiator*は雌雄ともに交尾に対してはあまり積極的ではないようであり, 雄が雌に接近した際に特別な交尾前行動をとることはなく, 執拗に雌を追跡するような例もほとんどなかった。また, 1度交尾した雌はその後新たな雄の交尾を受け入れることはなく, 生涯に1度の交尾で必要な精子をすべて獲得しているものと考えられる。したがって交尾に至るまでの条件としては, 管瓶内で雌雄が接触した際に雄に高い交尾欲求があるかどうか(雌を交尾相手として認識し, 行動を起こすかどうか)が重要ではないかと考えられる。管瓶内で雌と接触する頻度は雄サイズの大小で差はないものと推察されるため, 体サイズの大きな雄が交尾能力において勝っているものと思われる。

また, 2個体の雄が交尾を巡って争った場合にどちらが優位であるかによって, より直接的に交尾能力の差を知ることができる。管瓶内で観察された*A. initiator*の配偶者獲得競争は, 2個体の雄が雌の背面上に重なり, あるは横並びの状態で腹端をのぼし, どちらが交尾に成功するかを争うというものであった。このような争いは7例しか見られなかったが(表3-8), その行動パターンは以下の2つのタイプに分けることができる。

- ① ある雄がすでに交尾を行っているところに他方の雄が接近して体上に乗る(あるいは横並びとなり), 交尾を試みる。このケースは5例見られたが, 先に交尾を始めた雄が最後まで続けるケース(大の勝利2例, 小

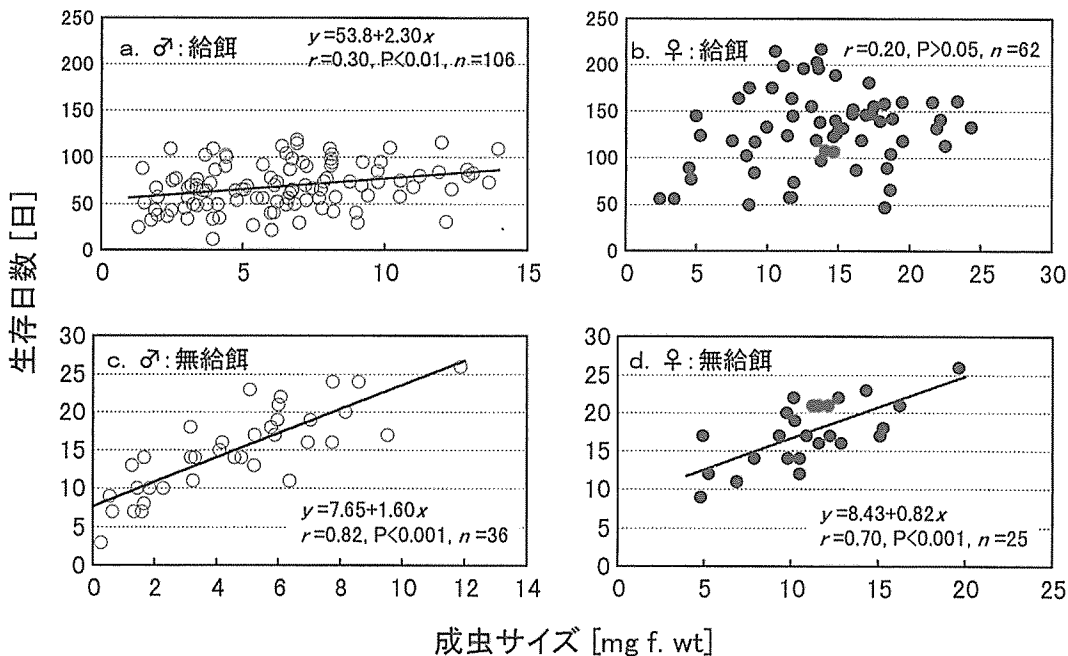


図3-11. *Atanycolus initiator* 成虫における体サイズ—寿命の関係  
(a, b: 蜂蜜を与えて飼育, c, d: 餌なし)

表3-8. *Atanycolus initiator* 雄の体サイズが交尾成功度に及ぼす影響

組み合わせ No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	合計
♂体サイズ [mg f. wt]										
大	8.51	18.07	13.01	11.77	10.09	9.38	7.23	11.87	9.29	
小	1.89	4.76	7.75	3.21	3.98	4.52	2.37	2.73	3.14	
交尾回数										
大	4	4	5	4	4	5	0	4	3	33
小	1	1	0	1	1	0	5	1	2	12
直接争いに勝った回数										
大	1	0	0	1	1	0	0	0	1	4
小	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
両者 <sup>1</sup>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2

<sup>1</sup>大小ともに交尾に成功した場合

の勝利1例)と、先に交尾を始めた雄が交尾を中止して去り、残った雄が交尾をするというケースが2例あった。後者の例は両方の雄が交尾に成功したことになるが、交尾時間は2例とも大きい雄の方が長かった。

② 2個体の雄がほぼ同時に雌の体上に乗る、腹端をのばして交尾を試みる(2例)。うち1例は2個体が横並びになって互いに押し合うような行動が見られたが、大きい雄が交尾に成功した。もう1例は大きい雄の背面に小さい雄が重なる状態になったが、小さい雄は腹端を伸ばしても雌の交尾器まで届かず、大きい雄の交尾を妨げることはできなかった。

以上の結果から、雄同士で交尾を巡って直接争った場合でも、サイズの大きな雄が有利であると考えられる。交尾に要する平均時間は2分47秒(最長7分15秒, 最短1分10秒)であった。ほとんどの場合、交尾は雌が体上の雄を振り払うことで終了する。通常雌は1個体の雄としか交尾しないものと思われるが、上記のような争いが起きた場合には、複数の雄と交尾する可能性も十分あることが明らかになった。

### 3-3-3-5. 寄主サイズと発育日数の関係

1994~96年に28°Cで飼育した *A. initiator* (雄:75個体, 雌:80個体)の、各寄主サイズクラスにおける産卵から羽化までの発育所要日数の平均値を図3-12に示した。雄の発育日数は最小13日, 最大21日で、寄主サイズとともに上昇する傾向が見られた。また、発育日数にはサイズクラス間で有意差が認められた(Kruskal-Wallis test,  $H=14.00$ ,  $P<0.01$ )。したがって、雄においては小さな寄主を利用したもののほど早く羽化する傾向があるといえるであろう。一方、雌の発育所要日数は最小15日, 最大23日で、寄主サイズクラス間で有意な差は認められなかった( $H=1.59$ ,  $P>0.05$ )。 *A. initiator* 越冬個体の羽化成虫サイズと羽化所要日数の関係を図3-13に示す。第2章(図2-6)で示したような羽化時期についての雌雄差は認められたが、雌雄ともに寄主サイズと羽化までの所要日数の間に有意な相関は認められなかった(雄:  $r=0.03$ ,  $P>0.05$ , 雌:  $r=0.02$ ,  $P>0.05$ )。

## 3-4. 考察

### 3-4-1. 2種寄生バチの性比調節と寄主資源利用様式の比較

丸太を使用した2種寄生バチにおける産卵と飼育の結果

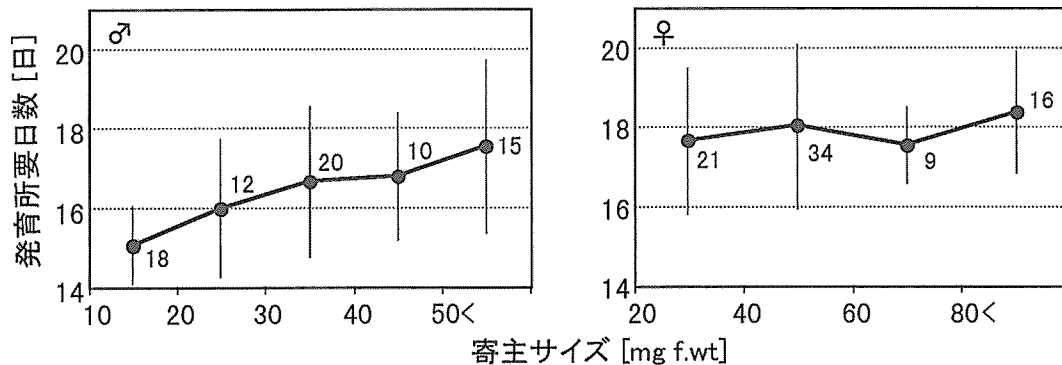


図3-12. *Atanycolus initiator* の発育所要日数に及ぼす寄主サイズの影響  
(平均値±SD, 数字はサンプル数, 寄主種はシラホシゾウ属, クロコブゾウムシ)

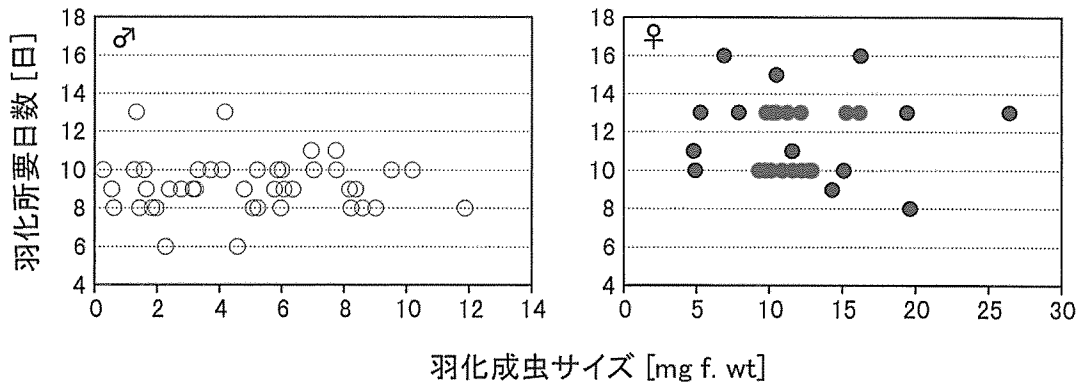


図3-13. *Atanycolus initiator* 越冬個体の羽化成虫サイズと羽化所要日数の関係

(♂:  $r=0.03$ ,  $P>0.05$ ,  $n=44$ , ♀:  $r=0.02$ ,  $P>0.05$ ,  $n=28$ , 寄主種はシラホシゾウ属, サビカミキリ)

から、羽化成虫の性比が寄主サイズとともに変化することが明らかとなった(図3-3)。また、産卵容器内で大小の寄主を組み合わせて *A. initiator* に寄生させた実験からも、寄主サイズの大小に応じた性比の変化が認められた(図3-7)。*A. initiator* では交尾雌と未交尾雌の間で次世代死亡率に差がなかったことから(表3-5)、性比変化が性依存的死亡によるものではないことがわかった。したがって *A. initiator* における寄主サイズと性比の関係は、母バチが寄主サイズに応じた性比配分を行った結果であることが判明した。これまで単寄生バチの多くで寄主サイズにともなう性比変化の事例が報告されている(e.g. King 1987)。樹皮下穿孔虫の寄生バチの場合は、寄主サイズと性比の関係が示されたのはわずかに4例(Ryan and Rudinsky 1962; Kishi 1970b; Samson 1984; Mendel 1986b)であり、このうち性依存的死亡が関与していないことを示したのは Kishi (1970b) のみである。

2種寄生バチの寄生様式を、寄主サイズ依存的な性比調節が進化するための5つの条件(Charnov (1982), 3-1-2 参照)に照らしてみると、1) あるサイズ幅を持った寄主を利用する、2) 単寄生である、3) 寄主は麻酔を受け、寄生後の寄主の成長はない、4) 寄主-寄生バチ間のサイズ相関が認められる、という4つの条件に合致していることがわかる。第5の条件、すなわち適応度の時間的変化については、本研究では確かめることができなかった。

寄主サイズに応じた性比調節と寄主-寄生バチのサイズ相関を、母親による餌資源の評価および子による資源利用という観点からとらえると、2種寄生バチの繁殖戦略に関して以下の3つの視点から比較考察することができよう。

#### (1) 寄生バチの雌雄間における寄主資源利用様式の比較

寄主-寄生バチのサイズ相関の雌雄差は、平均サイズの大きな寄主種において有意となる傾向があった。*S. brevicaudis*-シラホシゾウ属のサイズ相関では、寄主サイズがある程度以上に大きくなると寄生バチサイズは頭打ちとなったが、そのようになる寄主サイズの境界値はやはり雄の方が低かった(図3-2 f)。同様の結果は Charnov (1982) でもみられるが、この場合には雌における寄主-寄

生バチサイズ相関が飽和型となる寄主サイズの値を境に性比曲線も緩やかになることも示されている。このことは、ある大きさ以上の寄主に寄生しても雌雄間で利用可能な資源の割合に差はなくなるため、寄主サイズモデルの前提である適応度上のメリットもなくなり、したがって配分される性比も一定に近くなるためと考えられる。一方、*S. brevicaudis* では性比はほぼ直線的に低下したが(図3-3 b)、これは大きなサイズクラスでのデータ数の不足によるものと思われる。

雌雄間の寄主資源利用様式の違いは、摂食率の雌雄間比較によってさらに明らかとなる(図3-6)。寄主-寄生バチのサイズ相関が直線回帰で示されるということは、対象となる寄主サイズの範囲内では、1寄主の総資源量がハチの1幼虫によって資源量とは無関係に一定の割合で利用され、それが羽化成虫のサイズに反映されているということを意味する。しかし、寄主総資源量に対するハチ幼虫の利用率(=摂食率)が寄主サイズとともに低下すると、その効果がハチ成虫のサイズに反映されてサイズ相関は飽和型となる。*S. brevicaudis*-シラホシゾウ属の関係は、その効果が最もよく表れた例といえるであろう。摂食率における雌雄差は、サイズ相関における雌雄差と密接に関連している。*S. brevicaudis*-シラホシゾウ属の関係では、摂食率、サイズ相関の回帰係数ともに雌雄で有意差があった。寄主サイズにともなう摂食率の低下率が雄の方が大きいということは、雄にとってサイズを大きくすることよりも、摂食を早めに終えて早く羽化した方が有利となることを示唆している(3-4-3)。

#### (2) 寄主種間における寄主資源利用様式の比較

2種寄生バチが利用する寄主は、種によってサイズ分布が異なっている。したがって寄主種ごとにハチの全体的なサイズおよび性比を比較した場合、平均サイズの大きな寄主種においてハチのサイズは大きくなり(図3-2)、性比は低くなった(表3-2)。寄主種がハチの性比調節に影響を及ぼす例はいくつか報告されている(Kochetova 1977; King 1987)。しかし一方で、性比配分の基準としては寄主種よりもサイズの方が重要であるという研究例も多い(e.g. Sand-

lan 1979)。本研究の2種寄生バチにおいては、サイズ相関の回帰係数を寄主種で比較した結果、2種ともに有意差がなかった。したがって、ハチ成虫のサイズに影響する寄主の資源的な価値は、寄主種間でほとんど差はないものと思われる。また、性比曲線を比較すると(図3-3)、*A. initiator*の2種類の寄主では曲線に大きな違いはなく、雌バチがこの2種に対してほぼ同じ基準で性比配分をしていることがわかる。ところが*S. brevicaudis*における2種の寄主では、性比曲線に著しい違いが認められる。しかしこれは、この2種の寄主が同一丸太内に混在していなかったため(表3-1)、雌バチがそれぞれの種に対して異なる基準で、すなわち異なるサイズ分布集団と見なしてサイズの相対評価をしたためと思われる(3-4-2)。

### (3) 2種寄生バチ間における寄主資源利用様式の比較

2種寄生バチにはその成虫サイズに顕著な差がある(表2-6)。したがって幼虫期に必要な栄養摂取量も当然異なり、利用する寄主のサイズも違ってくることになる。両種ともに様々なサイズの寄主に寄生可能であるが、*A. initiator*は丸太を用いた産卵実験ではキクイムシの幼虫には寄生せず(表3-2 a)、また産卵容器を用いた寄主サイズ評価実験でも20 mg以下の寄主に対しては寄生率が低く、このサイズを単独で与えた場合の羽化成虫はすべて雄であった(図3-7)。供試丸太の樹皮下に存在したキクイムシ科2種幼虫の生重は、その大部分が10 mg以下であった(表3-2 b)。したがって20 mgを下回る寄主個体は*A. initiator*の生育には不適であり、もし成長・羽化できたとしてもほとんどが雄である可能性が高い。一方*S. brevicaudis*は、供試丸太内のキクイムシ幼虫にも多く寄生し、生重10 mg以下のマツノキクイムシに寄生したときの性比は、それよりはるかに大きいシラホシゾウ属に寄生した場合の性比とほとんど変わらない(表3-2 b)。したがって、*S. brevicaudis*は10 mg以下の寄主でも十分に生育可能であるものと思われる。ただしマツノツノキクイムシを寄主とした場合には、*S. brevicaudis*の性比は明らかに雄に偏っていた。この寄主の生重はほとんど3 mg以下で、ここまで小さいと*S. brevicaudis*にも好適とはいえなくなるものと思われる。2種寄生バチはどちらも広食性であるため、野外では同一樹幹内の寄主群集を利用することが多い。上記の結果から、2種の好適な寄主のサイズ分布のモードには隔たりがあり、このことが2種の同一樹幹内での共存を可能にしている要因の一つではないかと思われる。

### 3-4-2. 2種寄生バチの寄主サイズ評価

3-1-2で論じたように、寄主サイズモデルからの予測の一つとして、寄生バチが産卵する際の寄主サイズの大小は相対的な基準にもとづいて行われることがあげられている。本研究では、*A. initiator*に3種類のサイズの寄主を与え、サイズ評価に関する実験を行ったが、サンプル数の不足もあってこの予測を検証することはできなかった。しかし、*S. brevicaudis*の性比曲線は2つの寄主種(マツノキク

イムシ、シラホシゾウ属)間で大きな違いがあり(図3-3 b)、両寄主種間でサイズ分布が明らかに異なるにもかかわらず、*S. brevicaudis*の全体の性比にはほとんど差がなかった(表3-2)。シラホシゾウ属は5月と8月の伐倒木を除くすべての供試木で優占種であったが、マツノキクイムシは5月伐倒の丸太のみで優占しており、しかも他種とほとんど混在していなかった(表3-1)。したがって*S. brevicaudis*は、マツノキクイムシがほぼ単独で与えられた場合に、シラホシゾウ属とは全く異なる基準で性比配分をしたということになり、*S. brevicaudis*は一時的な寄主サイズ分布の変異に反応して相対的な尺度で寄生を行ったと推測できる。

丸太を用いた産卵実験の供試木は4月から10月にかけて毎月1本ずつ伐倒したものであり、表3-1に示すように単木ごとに穿孔虫の種構成は異なっていた。全体としてはシラホシゾウ属が優占種であったが(表3-2)、5月伐倒木ではマツノキクイムシが、また8月にはマツノツノキクイムシが優占していた。これまでは寄主サイズに応じた2種寄生バチの性比配分を、主として寄主種別に考察してきた。しかし、実際の供試丸太内には複数の寄主種が存在していたことから、5月伐倒木のような例外を除いては、母バチによる実際の寄主サイズ評価は特定の寄主種のみに対して行われたものではない。したがって、単木ごとに異なる寄主サイズ分布に対して、どのような性比配分がなされたかを検討する必要がある。そこで、図3-14に丸太を用いた産卵試験の供試木すべてについて、単木ごとに寄生された穿孔虫のサイズ分布と2種寄生バチ羽化成虫の性比を示した。

2種類のキクイムシがそれぞれ優占していた5月および8月伐倒木には、*A. initiator*の寄生は認められなかった。寄生を受けた寄主サイズ分布には2種寄生バチ間のみでなく、供試木間でもかなりの違いが認められ、両種とも各供試木の寄主サイズ分布に応じて性比が変化していた。とくに*A. initiator*の場合には、サイズの大きな寄主種(クロコブゾウムシ、ヒゲナガモモフトカミキリ)がほとんど存在しなかった7、9月伐倒木の樹幹では性比が著しく雄に偏っていた。一方これらの大型寄主が多く存在した10月伐倒木では、ほぼ1:1の性比となった。この結果のみから判断すると、*A. initiator*は寄主サイズ分布が変化しても同一の基準で寄主の大小を判断している、すなわち絶対的な寄主サイズ評価を行っているようにもみえる。しかしすでに述べたように、生重20 mg以下の寄主は*A. initiator*の寄主としては資源不足であり、7、9月の樹幹に対し雌卵が産み付けられることはほとんどなかったものと考えられる。*A. initiator*の寄主サイズ評価を明らかにするには、3-3-2で行ったような産卵容器を用いた実験データをさらに蓄積する必要がある。

一方*S. brevicaudis*が利用した寄主のサイズ分布は、*A. initiator*に比べて小さなサイズクラスに偏っていた。また性比は、マツノツノキクイムシが優占していた8月伐倒木を除きすべて雌に偏っていたが(図3-14)、*A. initiator*は



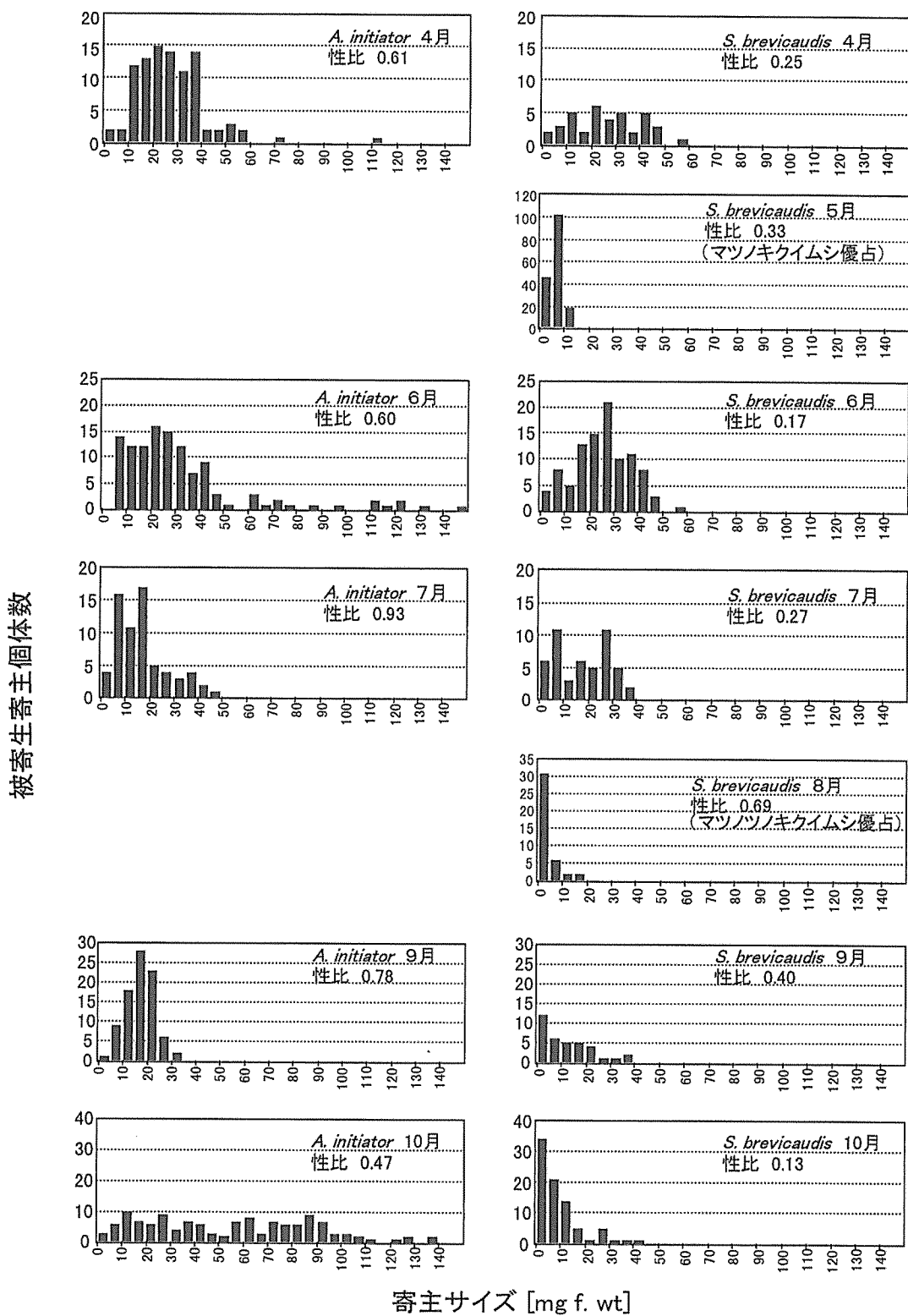


図3-14. 各月の供試木における寄主（被寄生個体）のサイズ分布とそこから羽化した2種寄生バチ（*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*）羽化成虫の性比（雄率）

どにはサイズ分布の変化に連動した全体の性比変化は認められない。したがって、単木ごとの寄主サイズ分布と性比調節の関係から見ても、*S. brevicaudis* は相対的な基準で寄主サイズ評価を行っている可能性が高い。

### 3-4-3. *A. initiator* における体サイズ—適応度相関

つぎに、寄主サイズに応じた性比調節を生じさせる根拠となる寄生バチの体サイズと適応度の関係について、*A. initiator* から得られた結果をもとに考察する。*A. initiator* 雌成虫の体サイズと生涯産卵数および羽化後1週間目の蔵卵数の関係(図3-9, 10)は、雌成虫の体サイズと産卵能力の間に強い正の相関関係があることを示していた。すなわち、雌において最も重要な適応度要素である産卵能力は、その体サイズに大きく依存していることが明らかとなった。これまで多くの種で雌の産卵能力(産卵小管数、蔵卵数、生涯産卵数)と体サイズの間に正の相関関係があることが明らかにされている(Jervis and Copland 1996)。しかしながら、樹皮下穿孔虫の寄生バチの体サイズと雌の産卵能力については、これまで調べられた例はない。

別の適応度要素である寿命と体サイズの関係については、無給餌個体で雌雄ともに有意な正の相関が認められた(図3-11 c, d)。この理由は Mendel (1988) が示したように、栄養が与えられない場合は体内に保持したエネルギーの消費のみで生きなければならないため、サイズと寿命の相関が顕著に表れたためではないかと考えられる。*A. initiator* における実験条件は野外での状況とはかなり異なり、飛翔や産卵行動などくにエネルギーを必要とする行動が制限され、狭い空間内での生存日数が測定された。したがって野外で栄養摂取を行わずに活動した場合の寿命はこれよりも短くなることが予想される。寿命が長いことは産卵や交尾の機会を増やす上で有利であるものと考えられるが、Visser (1994) が指摘したように、実際には寄主発見の効率なども考慮する必要がある。したがって飼育個体の寿命は、それだけで適応度の適切な尺度とはならないのではないかとと思われる。

*A. initiator* において、実際に産卵を行った雌飼育個体の体サイズ—寿命間の関係、および寿命の長さが生涯産卵数

の増加につながるかどうかを図3-15に示す。使用したデータは、サイズ—生涯産卵数の関係(図3-10)を調べた24個体(給餌)のうち、羽化日および死亡日の明らかな16個体に関するものである。サイズ—寿命関係では、ばらつきは大きいものの有意な正の相関が認められた(図3-15 a)。産卵させなかった給餌雌における関係(図3-11 b)と比べると、サンプル数に差はあるものの異なる結果となり、繁殖行動の有無によって寿命の体サイズ依存性が異なると考えられる。また図3-15 bが示すように、寿命と生涯産卵数の相関も有意であった。したがって体サイズ、寿命、生涯産卵数の三者間では、いずれの間にも正の相関が成立することが明らかとなった。

つぎに *A. initiator* の雄について体サイズ—適応度相関を考える。雄において最も重要な適応度要素は交尾能力であるが、*A. initiator* における交尾実験では、ほとんどの場合、サイズの大きな雄が交尾に成功した。また雄同士の争いが生じた場合にも、大きな雄が勝つケースが多かった(表3-8)。したがって *A. initiator* ではサイズの大きな雄が交尾能力に優れていると考えられる。過去の実験室内の研究では、サイズの大きな雄が勝る例がほとんどであったが(e.g. Lampson *et al.* 1996)、サイズとは無関係という研究結果もある(King 1988)。

単寄生バチでは成虫が羽化、分散後に交尾を行う種が多いが、寄主が集団を作っている場合やパッチ状に分布している場合には、雄が羽化地点にとどまり、羽化直後の雌と交尾するケースが多い。またこの場合、しばしば羽化雌を巡る雄同士の格闘が生じる(Godfray 1994)。本研究で用いた2種寄生バチでは、1本の枯死木の樹幹内に寄主が高密度に存在するため、雄成虫は羽化後直ちに分散するよりも、同じ樹幹上で雌成虫の羽化を待った方が有利と考えられる。穿孔虫の寄生バチに関する過去の研究でも、羽化雄の待機行動が観察されている(e.g. Campos and Gonzalez 1991)。このような待機行動をとる穿孔虫の寄生バチでは、交尾を巡る雄間の争いはかなり激しいものと考えられる。本研究では2種寄生バチの野外樹幹上における交尾行動の観察は行っていないが、これまでに観察された多くの穿孔虫寄生バチと同様の交尾習性を持つ(待機行動をとる)可

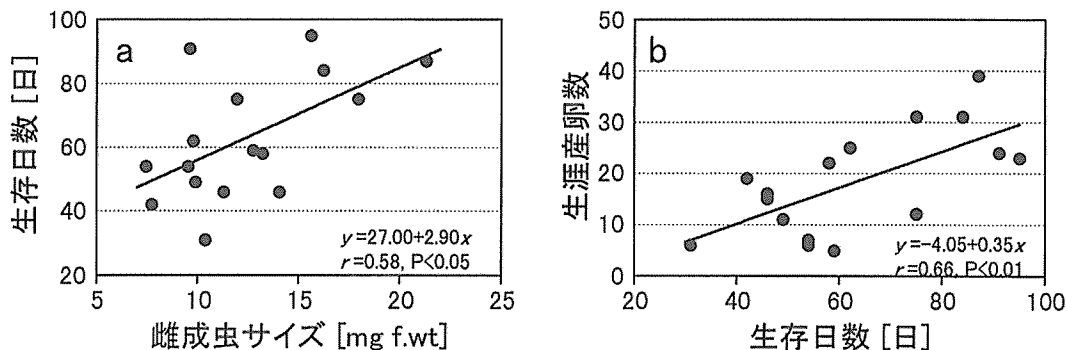


図3-15. *Atanycolus initiator* 雌成虫の (a) 体サイズと寿命および (b) 寿命と生涯産卵数の関係 (n=16)

能性が高い。

雄の体サイズと交尾能力との関係については、これまで2つの異なる側面から実験がなされてきた。一つは1個体の雄を多数の処女雌と同じ空間に入れ、一定時間にどれだけ多くの雌と交尾できるかを調べるものであるが(e.g. Dijkstra 1986)、この方法の問題点はHeintz (1991)が指摘したように、野外の雄が室内実験と同様の、十分な数の雌と交尾する機会があるかどうかという点である。もうひとつはサイズの異なる雄2個体を雌1個体とともに容器に入れ、どちらが交尾するかを調べる方法である(King 1988; Lampson *et al.* 1996)が、実際に雌を巡って大小の雄が闘争した場合については実験的に明らかにされていない。穿孔虫の寄生バチの場合は前述のように、雌の羽化地点で多数の雄が交尾を巡って争うような特徴がある。したがって実験的に交尾能力を測る上では、大小の雄が1個体の雌を巡って直接争ったときに、どちらが有利かを評価するのが最も適切ではないと思われる。本研究でも雄同士の争いは7例観察されたが(表3-8)、これだけではまだ観察回数が不足であり、さらなるデータの蓄積が必要である。

*A. initiator*の交尾行動の観察からは、片方の雄が交尾を終えた後もう一方の雄が交尾を行う、あるいはもう一方の雄が交尾中の雄を排除して自らが交尾をするという例がみられた。雄を受け入れた処女雌は静止した上で交尾器を開き、終了して交尾器を閉じた後は、新たな交尾を受け入れることはほとんどなかった。したがって雌が交尾器を開いている間は、複数の雄が交尾することも可能であると考えられる。昆虫では1個体の雌が複数の雄と交尾した場合、最後の雄の精子が受精に成功する割合が高い(Parker 1970; Waage 1979)ので、サイズの大きな雄が争いに勝って先に交尾を行ったとしても、繁殖上の利益にはつながらないかもしれない。

発育期間を短くして早く羽化することは、雄の交尾成功率を高めるほかに、年間世代数が増える、あるいは卵〜蛹期間における捕食等による死亡率を減らす効果がある(e.g. King 1996)。したがってその他の形質に影響しない限り、発育期間の短縮は雌雄両方において適応度上の利益につながるということが出来る。これまでいくつかの寄生バチ種で寄主サイズ—発育期間の関係が調べられてきたが、結果は一定ではない(e.g. King 1988)。一般的には寄主サイズが小さいほど摂食に要する期間が短縮され、羽化も早まるものと考えられるが、過去の研究例をみる限りでは、必ずしもそのような結果にはなっていない。寄生バチの場合、元来摂食活動を比較的短い期間で終えるものが多いため、寄主の大小による発育速度の差も顕著に表れない可能性があるように思われる。

*A. initiator*の雄では寄主サイズとともに発育日数が増える傾向があったが、雌では無関係であった(図3-12)。したがって、雄は小さな寄主に寄生したものほど早く羽化する傾向があるということが出来る。越冬個体の羽化所要日数と羽化成虫の体サイズの間には相関がないことから(図

3-13)、ハチの体サイズによって蛹化から羽化までの所要日数に差はなく、寄主摂食に要する期間の差が、発育期間全体に差を生じさせる主要因になっているものと思われる。しかしながら、この結果から即座に小さな雄の方が繁殖上のメリットがあるとはいえないであろう。雄の方が先に羽化するという性質は、明確に世代が分離され、かつ羽化場所で交尾を行った後に雌が分散するような種においてのみ進化するとされている(Singer 1982)。網室内における脱出消長(図2-5)から、*A. initiator*成虫の脱出は4月から6月まで続き、この間に2世代以上経過していることが示唆された。しかもこの間の脱出は連続的で、明瞭なピークは認められなかった。したがって本種では世代が重複している可能性が高い。一方越冬世代に関しては明確に分離されており、雄性先熟の意義はあるものと考えられる。しかし越冬個体の羽化所要日数にはサイズとの間に相関は得られなかった(図3-13)。したがって*A. initiator*には雄が雌より先に羽化する性質があり、サイズの小さな雄の方が発育日数が短い傾向はあるものの、野外における世代経過を考慮すれば、必ずしもサイズの小さな雄が交尾の機会を多く得ているとはいえないと考えられる。このことに関しては総合考察でさらに検討する。

ここまで検討してきた適応度要素のほかに、穿孔虫寄生バチに特有の性質として、寄主選択に関わる産卵管長の影響をあげることができる。これまでにも述べたように、2種寄生バチをはじめとする穿孔虫の寄生バチは、樹幹上から産卵管を樹皮下に挿入して産卵を行う。マツの樹幹は地際に近くなるほど樹皮が厚くなるので、そのような場所では長い産卵管を持つ雌が有利となるであろう。また寄主種によっては、地際の厚皮部に多く穿入するものもある(第4章)。*A. initiator*雌成虫の産卵管長は体長、頭幅、生重のいずれのサイズパラメータとも有意な正の相関を示した(表2-7)。したがって、長い産卵管を持つ雌、すなわち体サイズの大きな雌は樹幹上でより広範囲に産卵行動を行うことが可能となる。このことは、やはり体サイズが雌の適応度を高める上で最も重要な要因であることを示すものである。

最後に、以上の結果にもとづき*A. initiator*のサイズ適応度相関における雌雄差について総括する。表3-9に本章で調査した*A. initiator*のサイズ—適応度相関に関する結果を雌雄別にまとめた。表にあげた項目の中で、繁殖成功度と最も密接に関連すると思われるのは、雄の交尾能力と雌の蔵卵数及び生涯産卵数である。雌では明らかにサイズの大きな個体が有利であることが示されており、一方雄でも交尾を優先的に行う能力や1個体の雌を巡って争った場合の交尾成功率に関しては、大きな個体が有利であった。しかし、雌が交尾体勢にある間は複数の雄と交尾可能なため、このような場合は必ずしも争いに勝って先に交尾した雄の精子が優位であるとは限らず、やや疑問の残る結果となった。寿命については、無給餌の場合は雌雄ともサイズとの相関が認められた。発育日数については、雌では相関

表3-9. *Atanycolus initiator* における体サイズ—適応度相関 (まとめ)

雄の適応度要素	体サイズとの相関性		雌の適応度要素	体サイズとの相関性	
	相関の正負	相関係数( $r$ )		相関の正負	相関係数( $r$ )
①交尾能力			① 産卵数	正	0.89 ( $P < 0.001$ )
・先に交尾する能力	正	$\chi^2 = 9.80$ ( $P < 0.01$ )	② 生涯産卵数	正	0.63 ( $P < 0.001$ )
・直接争った場合	正?	6:3(大:小)*	③ 寿命		
・精子競争を考慮した場合	?		・無給餌	正	0.70 ( $P < 0.001$ )
② 寿命			・給餌	相関なし	0.20 ( $P > 0.05$ )
・無給餌	正	0.82 ( $P < 0.001$ )	・産卵個体	正	0.58 ( $P < 0.05$ )
・給餌	正(弱い)	0.30 ( $P < 0.01$ )	④ 発育日数		
③ 発育日数			・室内飼育個体	相関なし	$H = 1.59$ ( $P > 0.05$ )**
・室内飼育個体	負	$H = 14.00$ ( $P < 0.01$ )**	・越冬個体	相関なし	0.02 ( $P > 0.05$ )
・越冬個体	相関なし	0.03 ( $P < 0.05$ )	⑤ 産卵管長	正	0.93 ( $P < 0.001$ )
・野外の世代数を考慮した場合	?				

\* サイズの異なる2個体の雄に処女雌を与えたときの合計交尾回数之比

\*\*各寄主サイズクラスにおける発育日数の有意差検定(Kruskal-Wallis test)

がなかったが、雄では室内飼育個体でのみ体サイズとの負の相関関係が認められ、この場合には小さな個体が有利であることが示唆された。しかし、野外での世代経過を考慮すると、このことが繁殖上の利益につながるかどうかは明らかではない。また上述の通り、雌の産卵管長はサイズと明らかな相関(相対成長関係)を持っており、産卵場所・寄主選択において大きな個体ほど有利と考えられる。雌雄間の比較では、異なる尺度を用いているため単純に比較することはできないが、雌では多くの適応度要素において明らかに大きなサイズが有利であるのに対し、雄では小さな個体が有利と思われる場合や不明確なものが多かった。以上の実験結果から、*A. initiator* ではサイズ—適応度相関は雄より雌において強く、穿孔虫の寄生バチにおいてもサイズが大きくなることによる繁殖上の利益は雌の方が大きいという寄主サイズモデルの前提が成立していることが強く示唆された。

過去の研究において雌雄のサイズ—適応度相関を比較した例を表3-10に示す。この中で適応度の体サイズ依存性が雄よりも雌の方が大きいと結論されたのは4例(Jones 1982; van den Assem *et al.* 1989; Heintz 1991; Visser 1994)である。Jones (1982) および van den Assem *et al.* (1989)の研究は、実験室内で雄の交尾能力(交尾可能な雌数)と雌の生涯産卵数を調べ、それぞれ最大サイズの個体が最小個体の何倍の値を示したかを雌雄で比較している。Heintz (1991) および Visser (1994)の例では、室内実験では雌雄ともにサイズ—適応度に正の相関が認められているが、野外調査では雄のサイズと交尾能力の間に相関がなかったことが明らかとなっている。*A. initiator* の場合、室内では概ねサイズの大きな雄が交尾能力において勝るという結果が得られたが、野外における交尾習性については未

確認である。したがって、本種の野外における交尾習性を観察し、雄の体サイズの違いが交尾行動に及ぼす影響を解明することが、今後適応度相関における雌雄間の非対称性をより明確にする上で重要な課題となろう。

#### 第4章 野外樹幹内における2種寄生バチの寄主資源利用様式

##### 4-1. はじめに

第3章において、2種寄生バチはそれぞれに好適なサイズの寄主を選択していることが実験的に明らかにされた。このことから樹幹内の寄主サイズ分布は2種の資源利用様式に大きな影響を及ぼすことが考えられる。寄主サイズ分布の違いが生じる要因には、種構成によるものと発育段階によるものがある。前者の例としては、第3章で示したような(図3-14)平均サイズの異なる寄主種がそれぞれ優占した樹幹の間における寄主サイズ分布の違いをあげることができる。後者に関しては、同一寄主種でも発育が進むにつれて平均サイズが大きくなることによって、寄生に影響を及ぼすことが予想される。

寄主の種構成を変化させる要因としては、地理的要因とマツの衰弱・枯死時期のほかに、樹幹上における部位をあげることができる。枯死木樹幹内の穿孔虫を調べてみると、種によって穿孔する部位(高さ)に一定の傾向を持つ場合が多い。小林(1975)は、樹幹内密度の垂直変化を引き起こす要因として、以下の4つをあげた。

- 1) 地上からの高さそのもの(飛翔習性との関係)
- 2) マツの衰退のパターン(枯死原因によっては特定の部位から先に枯れることがある)
- 3) 産卵行動に影響を与える樹皮の厚さ

表3-10. 過去の研究における寄生バチ雌雄の体サイズ—適応度相関の比較

引用文献 寄生バチ種	♂			♀		
	適応度要素	正/負	(r)	適応度要素	正/負	(r)
Jones(1982) <i>Heterospilis prosopoidis</i> (コマユバチ科)	交尾能力	正	3倍 <sup>1)</sup>	生涯産卵数	正	21倍 <sup>1)</sup>
King(1988) <i>Spalangia cameroni</i> (コガネコバチ科)	寿命	n.s.	0.15 ( $P=0.27$ )	生涯産卵数	n.s.	0.02 ( $P=0.47$ )
	交尾能力 <sup>2)</sup>	n.s.	$\chi^2=3.23$ ( $P=0.36$ )	繁殖日数 <sup>3)</sup>	n.s.	0.08 ( $P=0.33$ )
	発育日数	n.s.	0.13 ( $P=0.12$ )	発育日数	負	0.14 ( $P=0.01$ )
van den Assem <i>et al.</i> (1989) <i>Lariophagus distinguendus</i> (コガネコバチ科)	交尾能力	正	0.95 ( $P<0.001$ )	生涯産卵数	正	0.70 ( $P<0.001$ )
	寿命	正	0.57 ( $P<0.001$ )	寿命	正	0.67 ( $P<0.0001$ )
				産卵管長	正	0.75 ( $P<0.001$ )
Heintz(1991) <i>Diglyphus begini</i> (ヒメコバチ科)	交尾能力	正	0.66 ( $P=0.02$ )	生涯産卵数	正	0.58 ( $P<0.01$ )
King and Lee(1994) <i>Spalangia cameroni</i> (コガネコバチ科)	翼面荷重 <sup>3)</sup>	正	0.44 ( $P=0.001$ )	寄主穿孔能力	n.s.	0.10 ( $P=0.66$ )
				産卵時の他種との競争能力	n.s.	-0.03 ( $P=0.21$ ) <sup>4)</sup>
				翼面荷重 <sup>3)</sup>	n.s.	0.20 ( $P=0.13$ )
Visser(1994) <i>Aphaereta minuta</i> (コマユバチ科)	寿命	正	$P<0.005$ <sup>5)</sup>	産卵数	正	$F=228$ ( $P<0.001$ )
	雌誘引行動 <sup>6)</sup>	n.s.	$P=0.38$ <sup>7)</sup>	卵サイズ	正	$F=193$ ( $P<0.001$ )
				寿命	正	$P<0.005$ <sup>5)</sup>
				寄主探索能力	正	$F=22.65$ ( $P<0.001$ )
				寄主発見能力	正 <sup>8)</sup>	
Kazmer and Luck(1995) <i>Trichogramma pretiosum</i> (タマゴコバチ科)	雌発見能力 (野外)	正 <sup>8)</sup>		寄主発見能力 (野外)	正 <sup>8)</sup>	
Heintz(1996) <i>Chrysocharis nephereus</i> (ヒメコバチ科)	寿命	正	0.94 ( $P<0.0001$ )	寿命	正	0.75 ( $P<0.0001$ )
Lampson <i>et al.</i> (1996) <i>Metaphycus helvolus</i> (トビコバチ科)	交尾能力	正		産卵数	正	0.69 ( $P<0.001$ )
	寿命	正	0.41 ( $P<0.0025$ )	寿命	正	0.39 ( $P<0.0005$ )

<sup>1)</sup>最大—最小個体間の比較

<sup>2)</sup>大小の雄をペアにしたときの交尾成功回数の比較

<sup>3)</sup>成虫の乾重を翅の面積で除した値、分散能力を示す。

<sup>4)</sup>Spearman の順位相関係数

<sup>5)</sup>Weibull 分布による近似( $\chi^2$  検定)

<sup>6)</sup>野外で雌に対する誘引行動をとっている雄の体サイズ分布を羽化成虫全体の分布と比較

<sup>7)</sup>Kolmogorov-Smirnov 検定

<sup>8)</sup>Bootstrap analysis

#### 4) 穿孔虫の種間競争

このほか北米における *Dendroctonus ponderosae* の調査では、樹皮の形状 (Shepherd 1965) や樹幹の直径 (Cole *et al.* 1976) が種の垂直分布を決める主要な要因とされた。マツ穿孔虫類の樹幹内分布に関する過去の調査例によると、主要種の樹幹内での分布には、以下のような傾向が認められる (図 4-1)。

- ① シラホシゾウムシ：樹皮表面の単位面積あたり脱出孔密度は樹幹下部 (高さ 1 m 以下) で最大になる傾向があり、交尾産卵のために集まる成虫の樹皮表面の形状に対する選好性が、次世代の樹幹内分布に影響を与えていると考えられる (Yoshikawa 1981, 1987a)。
- ② マツキボシゾウムシ：樹幹中央部～上部の薄皮部に多い (Yoshikawa 1987a)。

- ③ クロキボシゾウムシ：樹皮厚 3 mm 以下の薄皮部に分布が限定される (小林 1975)。
- ④ マツノマダラカミキリ：樹皮厚に関係なく樹幹のあらゆる部位を利用する。しかし産卵および幼虫の発育に最も適しているのは中央部と思われる (Yoshikawa 1987a)。
- ⑤ サビカミキリ：樹幹下部に集中する (小田 1970; 小林 1975)。
- ⑥ ヒゲナガモモブトカミキリ：樹幹のあらゆる部位からほぼ均等に羽化する。厚皮部には少ない (Yoshikawa 1987a, 1987b)。
- ⑦ キイロコキクイムシ：薄皮部に多く、羽化密度は高さとともに増加する (Yoshikawa 1987a)。  
このような穿孔虫の垂直分布の傾向には、成虫の産卵習

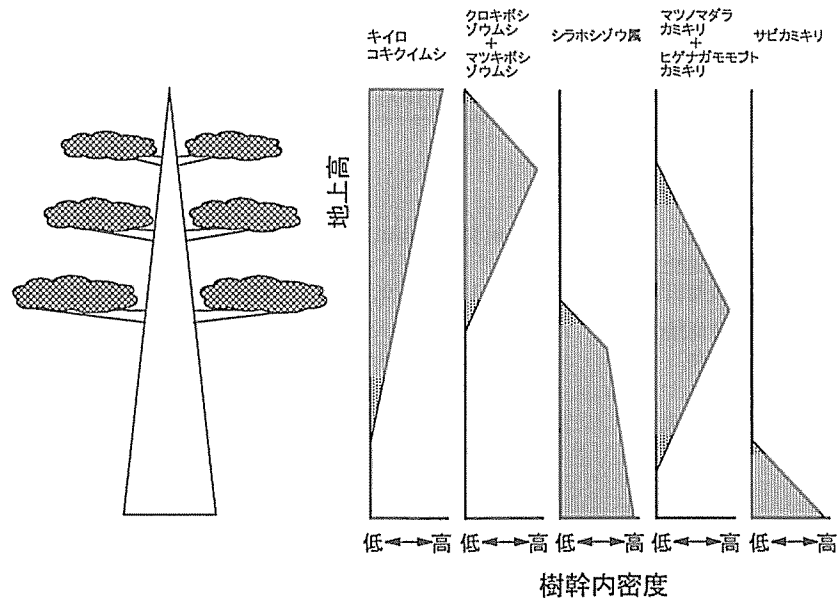


図4-1. 穿孔虫主要種の樹幹内分布 (模式図)

性にもとづいて特定の樹皮厚、あるいは樹皮の形状を示す部位が選好され、それが幼虫の樹幹内分布に反映される場合が多いと考えられる。樹皮下穿孔虫を利用する寄生バチの樹幹内における分布が、寄主種の分布によってある程度決まるであろうということは容易に予測できる。しかし2種寄生バチはいずれも広食性であるため、季節的な変化によって樹幹内の穿孔虫の種数が増加すれば、利用可能な寄主の樹幹内における分布範囲も広がることが考えられる。また好適な寄主が樹皮下に存在する場合でも、樹皮厚と産卵管長の関係によって実際の産卵行動は制限されるであろう (Urano and Hiji 1991b)。本章では、寄主昆虫の種およびサイズの時空間分布と樹皮厚の変化に応じた2種寄生バチの樹幹内分布を調査し、同一樹幹内で2種がどのような関係にあり、それが時空間的にどのような変化を示すかについて検討した。

#### 4-2. 材料と方法

##### 4-2-1. 2種寄生バチの樹幹内分布と野外における寄主選択および性比調節

ここでは、マツ枯死木を伐倒し剥皮調査を行うことにより、寄生バチと寄主の樹幹内における分布、および野外における寄主-寄生バチのサイズ相関と寄主サイズに応じた性比変化を明らかにすることを目的とした。供試木については表 4-1 に示す。供試木はいずれも 1987 年および 88 年に材線虫病で枯死したと思われるマツであり、No. 1 のみが孤立木で、樹幹直径が他の供試木に比べて大きかった。

伐倒は冬季または寄生バチの羽化以前に行った。樹幹を長さ 1 m に玉切りして名古屋大学農学部へ搬入し、直ちに剥皮した。まずそれぞれの丸太の正確な長さ、直径、樹皮厚を計測した (供試木 No. 1 を除く)。樹皮厚の計測には 5

倍の目盛り付きルーペを用い、各丸太の末口において 8 箇所計測し、平均値を求めた。そのうち、樹皮下の寄生バチと穿孔虫幼虫を取り出した。調査時期の寄生バチはすべて繭内の幼虫 (越冬ステージ) であった。繭の近くに寄主の頭蓋 (head capsule) が残っている場合はこれを採集して頭幅を計測し、寄主種および寄主サイズの推定に用いた。剥皮によって取り出した寄生バチ繭数と寄生されずに生存している穿孔虫数を調べ、各丸太の長さおよび直径から算出した表面積を用いて、樹幹表面 100 cm<sup>2</sup> あたりの密度を計算した。寄生バチの繭は管瓶に入れて室温で保存、羽化させ、生重をマイクロバランスを用いて測定した。供試木 No. 4 と 5 に関しては、寄生バチと寄主間のサイズ相関を調べたが、この場合の寄主サイズの尺度が頭幅であったため、このままでは第 3 章で得たサイズ相関との比較ができない。そこでまず、1988 年 4 月から 9 月に林分 A で伐倒した各供試木 (表 2-2) からシラホシゾウ属の健全幼虫 205 個体を集め、これらの生重 ( $W$ ) と頭幅 ( $L$ ) の測定値より以下の回帰式を得た ( $r^2=0.85, P<0.001$ )。次に、この式を用いて寄主頭幅を生重に変換し、寄生バチ羽化成虫の生重との間で相関を調べることにした。

$$W = 5.18L^{3.35} \quad [\text{mg f. wt, mm}] \quad (4-1)$$

##### 4-2-2. 寄生バチと穿孔虫の樹幹内分布の季節変化

この実験では、マツの枯死後の時間経過にともなう穿孔虫の種構成およびサイズ分布の変化と、それに対応して2種寄生バチがどのように寄主を利用していくかを調査した。実験は 1995 年 3 月～1996 年 3 月にかけて、林分 E (京都市山科区：図 2-1) で行った。1995 年 3 月に試験地内でアカマツ健全木 9 本を選び、樹幹を地際部で切断して付近の健全木に立てかけ、樹幹下部をビニールロープで縛って

固定した(写真4-1)。それぞれの供試木のデータを表4-2に示す。供試木は1カ月後(4月)から1年後(翌年3月)にかけて、冬季(12~2月)を除いて毎月1本ずつ回収し、50 cmの丸太に玉切って森林総合研究所関西支所(京都市伏見区)で剥皮調査を行った。剥皮は長さ50 cmごとに行い、各丸太の直径、樹皮厚を計測したのち、樹皮下の穿孔虫と寄生バチを採集し、樹幹表面積100 cm<sup>2</sup>あたりの密度を計算した。とりだした穿孔虫幼虫はマイクロバランスで生重を測り、各丸太ごとの平均個体重を求めた。幼虫のサイズが微小な場合は、採集された個体数の多い(10個体以上)丸太でのみ平均個体重の測定を行った。寄生バチは剥皮の時点で卵および摂食幼虫であったものについては、第2章(2-2-5)と同じ方法で飼育し、繭は管瓶に入れて成虫を羽化させ、生重をマイクロバランスで測った。

#### 4-3. 結果

##### 4-3-1. 2種寄生バチの野外枯死木における樹幹内分布

野外の自然枯死木(表4-1)の樹皮下における寄主穿孔虫と寄生バチ(2種の合計)個体数、および寄生率を表4-3に示す。供試木No.1に関しては、未寄生寄主の個体数を調査しなかったため表から除外したが、主要な寄主種はシラホシゾウ属とサビカミキリであった(図4-2)。No.2~5のいずれの供試木でもシラホシゾウ属が84%~97%と大多数を占めており、寄生はほとんどが本種に対するものであった。これら4本の供試木は同一林分内で採取したにもかかわらず、寄生率には大きな差が認められ、No.3,4では寄生率は10%未満にとどまった。2種寄生バチの寄主以外の穿孔虫では、キイロコキクイムシとマツノマダラカミキリがほぼすべての供試木でみられた。2種以外の寄生バチでは、ハツトリキクイコマユバチがほとんどの供試木でキイロコキクイムシに寄生していたほか、No.2ではクイモンコガネコマユバチがシラホシゾウ属に、No.5ではサタゾウムシコマユバチのクロキボシゾウムシへの寄生が少数認められた。

供試木No.1における寄生バチ個体数、被寄生個体の寄主サイズおよび寄生バチ性比の垂直的变化を図4-2に示す。本供試木は他の4本とは異なりアカマツで、また林分C(名古屋大学構内)で採取された孤立木で、樹幹直径は最も大きかった(表4-1)。樹皮厚は測定しなかったが、他の4本に比べて樹皮が厚かった。本供試木から得られた寄生バチは*A. initiator*のみで、樹幹下部に集中していた(図4-2 a)。

樹皮下ではシラホシゾウ属とサビカミキリが比較的高率で寄生を受けていた。サビカミキリ幼虫は頭幅値からみても比較的齢の進んだサイズの大きな個体とみられ、*A. initiator*の寄主として好適な状況にあったことが推察される。サビカミキリ幼虫は地際部に多く存在し、平均頭幅は地上高が増すとともに減少した(図4-2 b)。本種の穿入の多い部位が*A. initiator*の最も多かった部位と一致するため、本供試木では*A. initiator*はおもにサビカミキリを寄

表4-1. 寄主および寄生バチの樹幹内分布調査に供試した自然枯死木

供試木 No.	樹種	林分	枯死年月	伐倒・搬入年月	樹高 [m]	D. B. H. [cm]
1	アカマツ	C	1987.1	1988.4	10	27
2	クロマツ	A	1988.9	1988.12	12	13
3	クロマツ	A	1988.9	1988.12	11	11
4	クロマツ	A	1988.9	1988.12	11	12
5	クロマツ	A	1988.9	1988.12	14	12

表4-2. 寄主および寄生バチの樹幹内分布調査に供試した健全木\*

供試木 No.	種類	搬入年月	樹高[m]	D. B. H. [cm]
E-1	アカマツ	1995.4	9	8
E-2	アカマツ	1995.5	10	9
E-3	アカマツ	1995.6	8	7
E-4	アカマツ	1995.7	8	8
E-5	アカマツ	1995.8	8	7
E-6	アカマツ	1995.9	9	7
E-7	アカマツ	1995.10	8	7
E-8	アカマツ	1995.11	7	6
E-9	アカマツ	1996.3	7	7

\*林分Eで1995年3月に伐倒した

主として利用していたものと考えられた。また羽化成虫の性比の垂直变化をみると(図4-2 c)、全体的に雄に偏った値を示していた。サンプル数の多かった地際から高さ4 mの間では、地上高とともに雄率が高くなっており、これは主としてサビカミキリのサイズ分布の変化の影響と思われる。

No.2の供試木における樹皮厚、寄生バチ個体数、および寄生バチとシラホシゾウ属の密度の垂直的变化を図4-3に示す。シラホシゾウ属に対する寄生率は33%と比較的高かった(表4-3)。全体的に*A. initiator*の方が多く、とくに地上高3 m以下において優占していた(図4-3 b)。この部位における樹皮厚(図4-3 a)、は*S. brevicaudis*の平均産卵管長3.0 mm(表2-6)を上回っていた。これより上の部位では両者の個体数はほぼ同じであった。シラホシゾウ属幼虫は樹幹全体にわたって穿入しており(図4-3 c)、穿入密度と地上高および樹皮厚との間には明瞭な関係はみられなかった。

供試木No.3における樹皮厚、寄生バチ個体数、および寄生バチとシラホシゾウ属の密度の垂直的变化を図4-4に示す。シラホシゾウ属幼虫の密度は明らかに地際部において多く、地上高とともに減少した(図4-4 c)。ハチの寄生率は非常に低く(5%:表4-3)、とくに樹幹下部(地上高2 m以下)では、2種とも寄生が認められなかった(図4-4 c)。個体数では*S. brevicaudis*の方が*A. initiator*よりもや

や多かったが、その差は顕著ではなかった。また、2種それぞれが利用した寄主頭幅の分布(図4-5)には明らかな違いがあり、*A. initiator* がよりサイズの大きな寄主を利用していた。

No. 4の供試木における樹皮厚、寄生バチ個体数および寄生バチとシラホシゾウ属の密度の垂直的变化を図4-6に示す。No. 3と同様、シラホシゾウ属幼虫の密度は樹幹下部で圧倒的に高かった。寄生バチは樹幹の中央部から上部でのみ採集され、とくに樹幹上部に集中する傾向があったが、これらのハチの大部分が *S. brevicaudis* であった(図4-6 b, c)。寄生バチの利用した寄主頭幅の分布を図4-7に示す。*S. brevicaudis* の利用した寄主サイズ分布はNo. 3(図4-5)とほぼ同じで、1.1~1.2 mmがピークであった。

図4-8には、供試木No. 5における樹皮厚、寄生バチ個体数、ハチと寄主密度の垂直的变化に加え、2種それぞれが寄生した寄主サイズ、羽化成虫のサイズおよび性比の垂直的变化を示した。本供試木は5本のうちで最も寄生率が高く(85%:表4-3)、シラホシゾウ属の生存幼虫は、地際部を除いて非常に少なかった(図4-8 c)。未寄生幼虫と寄生バチの密度をあわせて考えると、寄生を受ける前のシラホシゾウ属の幼虫密度はやはり樹幹下部で高かったと思われるが、地上高5 m以上の部位では徐々に減少した。*A. initiator* の分布は樹幹下部のみに限定されており、とくに最下部で多かった。*S. brevicaudis* の個体数は地上2 mから急増した(図4-8 b)。樹皮厚は最下部でのみ *S. brevicaudis* の平均産卵管長3.0 mmを越えており(図4-8 a)、2種の分布にはNo. 2の供試木と同様の傾向が認められた。

表4-3. 自然枯死木 No. 2~5の穿孔虫, 寄生バチの総個体数および寄生率

供試木 No.	シラホシゾウ属	クロキボシゾウムシ	サビカミキリ	ヒゲナガモモトカミキリ	合計
2					
穿孔虫数	312	0	3	9	324
寄生バチ数	151	0	0	0	151
寄生率	0.33	—	0	0	0.32
3					
穿孔虫数	1186	89	132	6	1413
寄生バチ数	61	10	0	0	71
寄生率	0.05	0.10	0	0	0.05
4					
穿孔虫数	945	27	53	62	1087
寄生バチ数	63	3	0	3	63
寄生率	0.06	0.10	0	0.03	0.06
5					
穿孔虫数	62	14	9	23	108
寄生バチ数	357	1	6	9	373
寄生率	0.85	0.07	0.40	0.28	0.78

利用した寄主サイズ(図4-8 d)には、他の供試木と同様に2種間で差がみられる。*A. initiator* が地際部でしか見られなかったのは、本種の生育に適したサイズの寄主幼虫が地際部以外に存在しなかったためである可能性が高い。寄生バチ羽化成虫のサイズ分布(図4-8 e)は、*A. initiator* では寄主の平均体サイズと同様に、地上高が高くなるにつれて低下する傾向を示した。*S. brevicaudis* では寄主と寄生バチの平均サイズの同調性に関して見た目ではわかりにくいですが、Spearmanの順位相関検定の結果、両者の間に有意な相関が認められた( $\rho=0.75, P<0.05$ )。本供試木から羽化した *A. initiator* の体サイズは飼育個体(図3-2)に比べると非常に小さかった。羽化成虫の性比も、*S. brevicaudis* では地上高にともなう寄主の平均サイズの変化にしたがって雄率が徐々に高くなっていくが、*A. initiator* では地際部を除いてすべて雄であった(図4-8 f)。羽化成虫の平均サイズの垂直的分布と同様、この傾向は本供試木における *A. initiator*

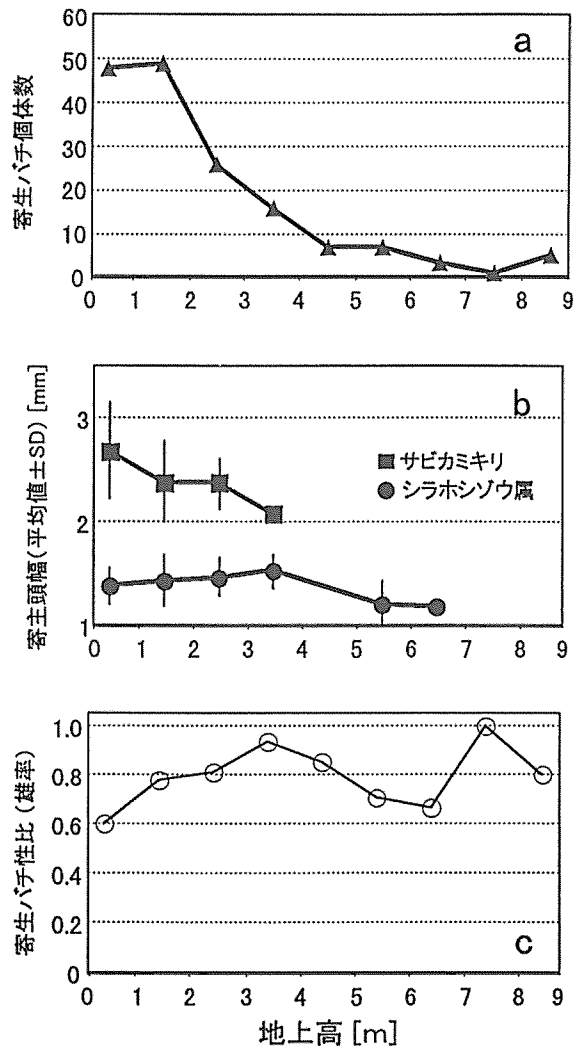


図4-2. 自然枯死木 No. 1における(a) *Atanycolus initiator* 個体数, (b) 寄生された寄主の頭幅, (c) *A. initiator* 性比の垂直的变化



にとって寄主個体の資源が絶対的に不足していることを示していると考えられる。

4-3-2. 自然枯死木における寄主サイズに応じた寄生バチのサイズと性比の変化

図4-9に供試木 No. 4 における *S. brevicaudis* とシラホシゾウ属の、図4-10に供試木 No. 5 における2種寄生バチとシラホシゾウ属とのサイズ相関を示す。*S. brevicaudis* の寄主サイズは、いずれの供試木でもほぼ 10 mg f. wt 以下に集中していた。また、雌雄が利用した寄主サイズ分布も供試木間で類似していた。ただし No. 4 の供試木では、雄の相関は有意ではなく、雌は直線回帰された(図4-9)。No. 5 では雌雄ともに対数曲線となり(図4-10 b)、寄主サイズの増加にともない羽化する *S. brevicaudis* の成虫サイズには頭打ちがみられることがわかった。飼育個体における回帰曲線(図3-2 f)と比較すると、寄主サイズ分布は飼育個体の方がはるかに大きいものの、全体的には同様な傾向を

示している。雌雄間の回帰曲線は明らかに分離しており、回帰係数には有意差が認められた ( $t=3.07, P<0.02$ )。一方、*A. initiator* については、雄に関しては有意な正の相関が得られたものの、雌ではサンプル数が少なく傾向は把握できなかった(図4-10 a)。飼育個体におけるサイズ相関(図3-2 a)と比較すると、利用していた寄主サイズは飼育個体の場合よりも小さく、30 mg 以上の個体は存在しなかったか、あるいは利用されなかったものと推定される。図4-8でも明らかなように、樹幹内に存在していたシラホシゾウ属幼虫の体サイズが *A. initiator* の餌資源として不足していたことが推測できる。

上記のサイズ相関をもとに描いた、供試木 No. 5 における2種寄生バチの寄主サイズ-性比の関係を図4-11に示す。*A. initiator* の性比曲線は著しく雄に偏ったものとなり、また寄主サイズによらずほぼ一定であった。*S. brevicaudis* では寄主サイズとともに性比が低下し、図3-3の飼育個体における性比変化とはほぼ同様の傾向が認められ

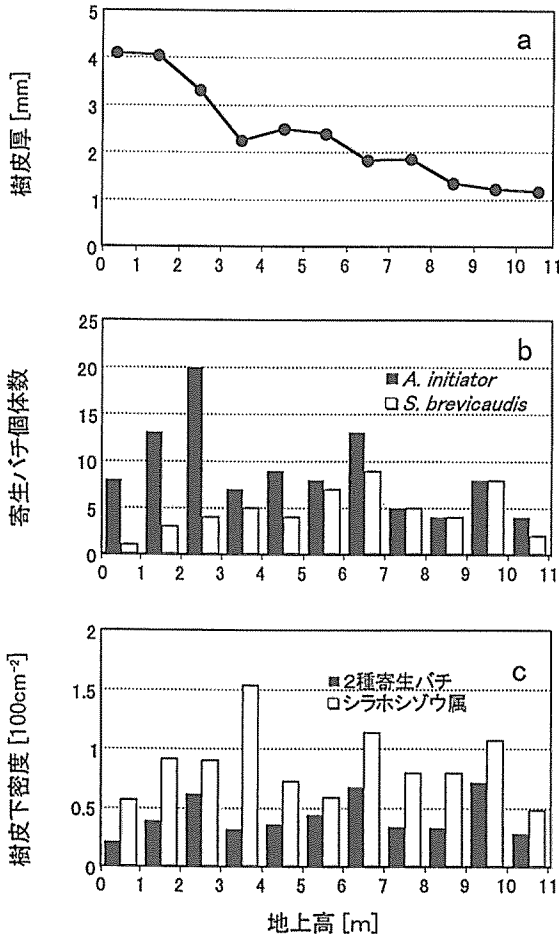


図4-3. 枯損木 No. 2 における(a) 樹皮厚, (b) 2 種寄生バチ (*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*) の個体数, (c) 2 種寄生バチと未寄生寄主 (シラホシゾウ属) 密度の垂直的变化 (Urano and Hijii (1991b) を改変)

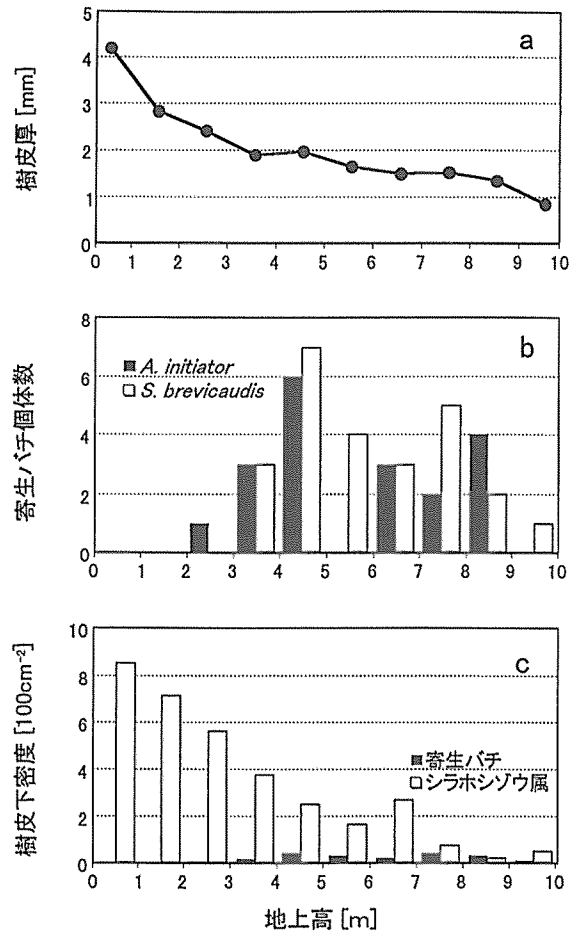


図4-4. 枯死木 No. 3 における(a) 樹皮厚, (b) 2 種寄生バチ (*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*) の個体数, (c) 2 種寄生バチと未寄生寄主 (シラホシゾウ属) 密度の垂直的变化 (浦野(1991) を改変)

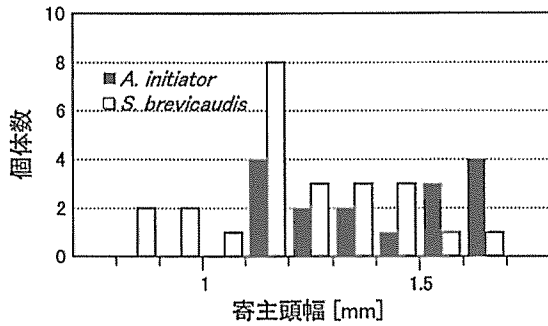


図4-5. 枯死木No. 3における2種寄生バチ (*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*) の寄生を受けた寄主 (シラホシゾウ属) のサイズ分布

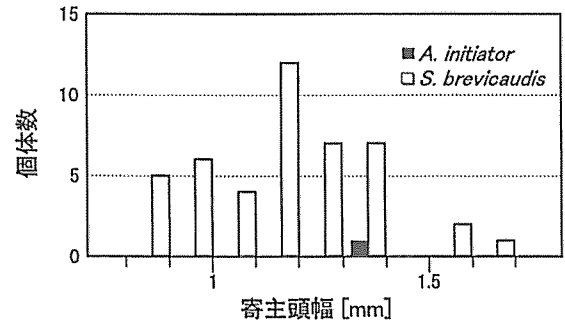


図4-7. 枯死木No. 4における2種寄生バチ (*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*) の寄生を受けた寄主 (シラホシゾウ属) のサイズ分布

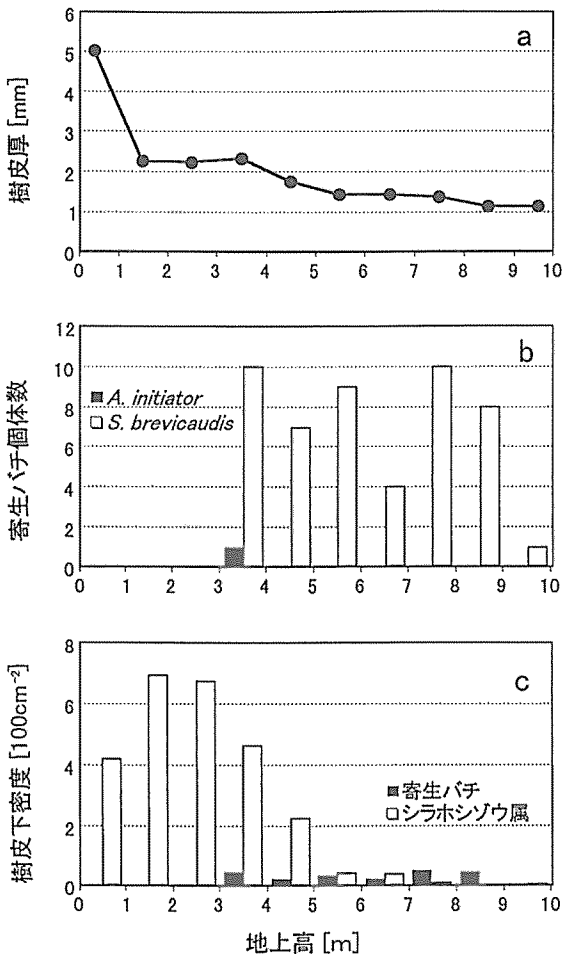


図4-6. 枯死木 No. 4における(a) 樹皮厚, (b) 2種寄生バチ (*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*) の個体数, (c) 2種寄生バチと未寄生寄主 (シラホシゾウ属) 密度の垂直的变化 (浦野 (1991) を改変)

た。

各供試枯死木から羽化した2種寄生バチの雌雄別個体数と性比を表4-4に示した。*A. initiator*の性比はいずれの供試木においても著しく雄に偏った値となった。No. 2~5では羽化個体数が少なく、寄主種もほぼシラホシゾウ属のみであった。一方、No. 1は羽化個体数も多く、サイズの大きなサビカミキリが主な寄主であったにもかかわらず、性比は雄に偏っていた。この結果を見る限りでは、野外個体群における本種の性比は雄に偏っていることが推察される。一方、*S. brevicaudis*の性比はどの供試木でもほぼ1:1となった。

#### 4-3-3. 寄生バチと穿孔虫の樹幹内分布の季節変化

1995年3月に伐倒したアカマツ生立木9本(表4-2)を林内に放置して、その後毎月1本ずつ樹幹を剥皮して、樹幹内の穿孔虫の主要種と2種寄生バチの密度、およびサイズの垂直分布を調べた(図4-12~18)。伐倒後3カ月間は穿孔虫の種類、密度ともに少なく、寄生バチも認められなかった(図4-12)。穿孔虫の初期密度の季節的増加が遅れたのは伐倒時期が3月であったことと、林内が比較的湿潤な環境にあり、切断後も樹幹の乾燥が進まず穿孔虫の産卵に適した条件に到達するのに時間がかかったことが考えられる。最も早く樹皮下で幼虫が確認されたのはマツキボシゾウムシであった。本種は成虫で越冬し2~4月に産卵を行うため、伐倒時期が本種の産卵時期と合致したものと思われる。5月までは幼虫は樹幹中央部から上部にのみ見られた。6月(E-3)にはシラホシゾウ属幼虫の穿入が認められ、樹幹下部の密度が上昇したが、両者とも幼虫の平均個体サイズは2種寄生バチが利用可能な大きさに達しておらず、寄生は受けていなかった。なお、供試木内には上記2種のゾウムシの他にクモゾウムシ類と見られる幼虫が存在しており、シラホシゾウ属の若齢幼虫との区別が困難なため、図では「シラホシゾウ属+その他のゾウムシ」として扱った。また、図4-12~18には2種寄生バチの寄主となる穿孔虫種のデータのみが記されている。供試木樹皮下には、この他にもマツノマダラカミキリやキイロコキウムシの穿入が

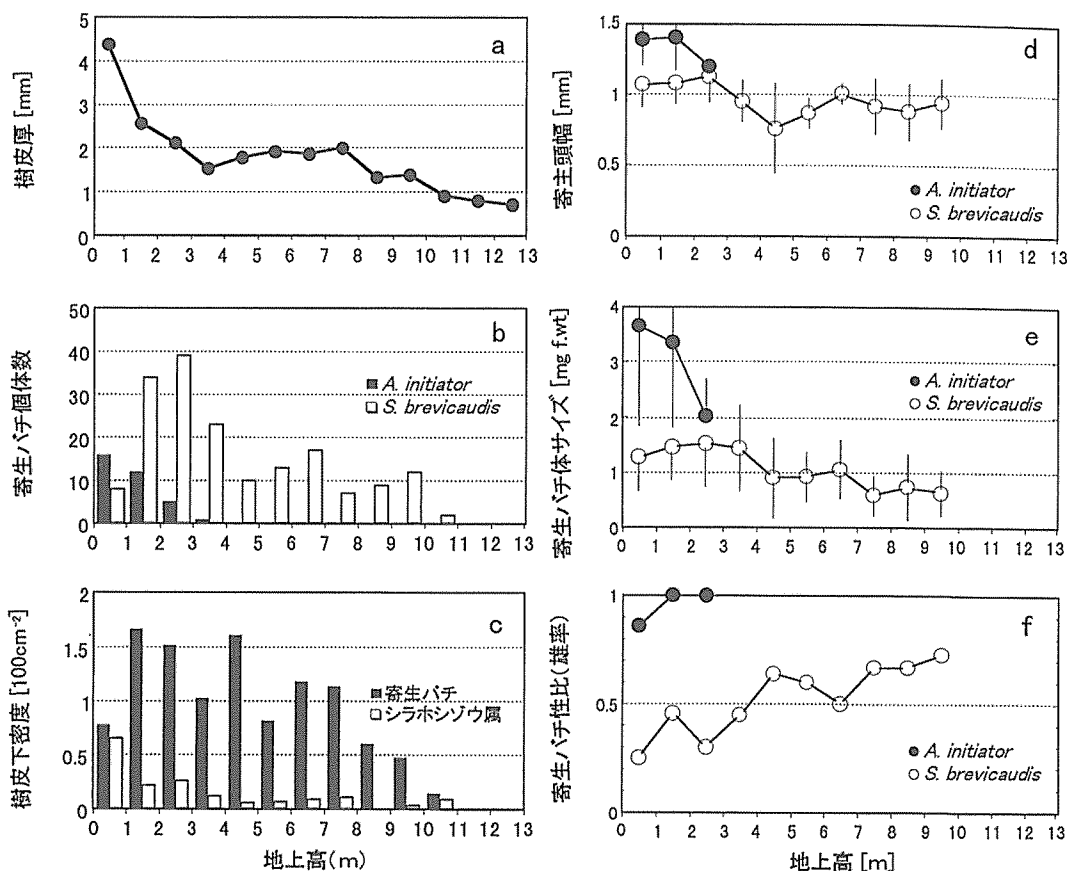


図4-8. 枯死木 No. 5における(a)樹皮厚, (b)2種寄生バチ(*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*)の個体数, (c)2種寄生バチと未寄生寄主(シラホシゾウ属)密度, (d)それぞれのハチが寄生した寄主サイズ(シラホシゾウ属), (e)寄生バチの羽化成虫体サイズ, および(f)性比の垂直的变化(Urano and Hijii (1995)を改変)

認められた。

7月に回収したE-4の樹幹(伐倒の4ヵ月後, 図4-13)ではシラホシゾウ属が樹幹下部, マツキボシゾウムシが樹幹上部において比較的高密度に穿入していた。幼虫の平均個体サイズは両者とも2種寄生バチの利用可能な大きさに達している。寄生バチの密度はこの樹幹において最も高く, 最上部を除いて *S. brevicaudis* が全体に分布し, 樹皮厚の大きい地際部でも比較的高密度であった。*A. initiator* は樹幹下部から中央部に見られたが密度は低かった。これは本種の発育に適したサイズの寄主が少なかったことによるものと考えられる。また, 本樹幹において初めてフィリピンキクイムシ (*Cyrtogenius brevior* (EGGERS)) の穿入が認められた。本種の幼虫サイズは平均1 mg f. wt以下であったが, 少数の個体が *S. brevicaudis* の寄生を受けていた。

8月に回収したE-5の樹幹(伐倒の5ヵ月後, 図4-14)では, マツキボシゾウムシは成虫として木から脱出していたために, その幼虫は樹皮下に存在しなかった。したがって樹皮下ではシラホシゾウ属とフィリピンキクイムシが優占していた。ただしフィリピンキクイムシは寄生を受ける頻度が低いため, 実際に寄生されたのは, 大部分がシラホ

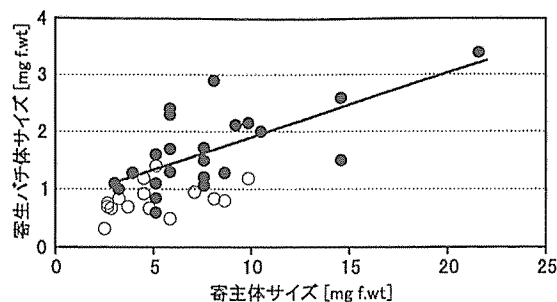


図4-9. 枯死木 No. 4における寄生シラホシゾウ属のサイズと *Spathius brevicaudis* (○: ♂, ●: ♀)の羽化成虫サイズの相関関係 (♂:  $r=0.41, P>0.05, n=15$ , ♀:  $y=0.77+0.11x, r=0.67, P<0.01, n=24$ )

シゾウ属+その他のゾウムシであった。*A. initiator* の寄生は認められず, *S. brevicaudis* が樹幹のほぼ全体にわたって分布していた。樹皮厚は最下部でのみ高い値であったが, ここでも *S. brevicaudis* の寄生に対する影響は認められなかった。

9月に回収したE-6の樹幹(伐倒の6ヵ月後, 図4-15)には, ヒゲナガモモフトカミキリの穿入が認められた。本

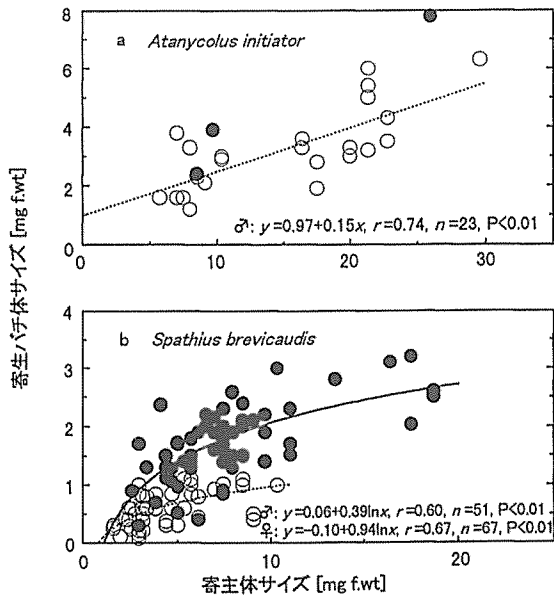


図4-10. 枯死木 No. 5における寄生(シラホシゾウ属)サイズと2種寄生バチ(○:♂, ●:♀)の羽化成虫サイズの相関関係 (Urano and Hiji (1995) を改変)

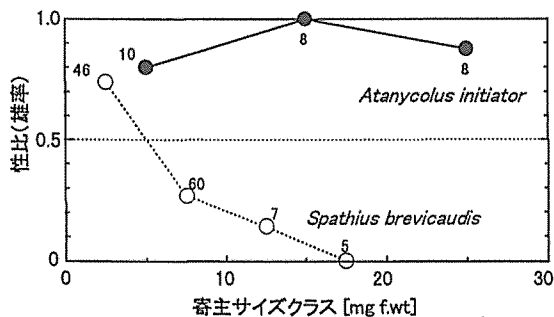


図4-11. 枯死木 No. 5における寄生(シラホシゾウ属)サイズと2種寄生バチの性比の関係 (数字はサンプル数, Urano and Hiji (1995) を改変)

種は穿入密度が低いもののサイズは比較的大きく, *A. initiator* による寄生がみられた。またこの樹幹ではフィリピンクイムシの密度が非常に高く, ゾウムシ類の密度は逆に低かった。*S. brevicaudis* は樹幹下部～中央部にかけて分布していたが, 樹皮厚が 3 mm を越える最下部でのみ, 他の部位よりも密度が低かった。

10月回収以降の樹幹(E7～9, 図4-16～18)では, 穿孔虫の種, 密度ともに低下し, 寄生バチの密度も低下する傾向が認められた。寄生種ではシラホシゾウ属(+その他)が優占していたが, 生存幼虫の平均体サイズは著しく減少していた。

一連の供試木の樹幹における, 2種寄生バチの寄生種と発育ステージの変化を図4-19に示した。寄生バチの個体数は最初に確認された樹幹(E-4; 7月回収)で最も多く, そ

の後徐々に減少する傾向にあった。またいずれの樹幹でも *S. brevicaudis* が優占していた。初期(E-4, 5)における寄主は大部分がシラホシゾウ属であった。9月回収のE-6では, *A. initiator* の寄主としてヒゲナガモモトカミキリが約60%を占めていた。これは前述の通り, この寄主のサイズが比較的大きかったためと考えられる。また, 回収時期が遅くなると寄主残骸が見つかりにくくなったため, 寄生種不明の割合が高くなった。

寄生が最初に認められたE-4では, 卵および幼虫の占める割合が高く, 羽化脱出後の繭はほとんど見られなかった。その後初期の発育ステージの割合は徐々に減少し, E-7(10月回収)以降では越冬繭と脱出後の繭のみとなった。またこの時期以降は, 寄主摂食ステージのハチ幼虫は存在しておらず, 供試木内の穿孔虫幼虫に対する新たな寄生は起こらなかったことが推察される。この原因の一つとしては, 前述の通り生存寄主幼虫の平均体サイズが減少し, 寄生に適さなくなったことがあげられる。また成虫脱出後数カ月を経過した繭が, 樹皮下で分解されて判別しにくくなったことも原因として考えられる。とくに *S. brevicaudis* のサイズの小さな個体では繭も小さく薄いため, 過去に寄生が起こっていたとしても剥皮時に記録されなかった可能性が高い。

伐倒木における2種寄生バチの寄生を受けたシラホシゾウ属の幼虫サイズと, ハチの成虫サイズの関係を図4-20に示す。*A. initiator* に関してはシラホシゾウ属への寄生が9例確認され, このうち成虫が羽化したのは7例であったが(サイズが判明したものは5例), すべてが雄であった。またヒゲナガモモトカミキリからも雌の羽化は認められなかった。シラホシゾウ属のサイズはすべて10 mg f. wt以下であった(図4-20 a)。これは室内飼育(図3-2 a)および枯死木 No. 5(図4-10)における寄主サイズと比較しても明らかに小さく, 室内飼育では雌バチに無視される可能性の高かったサイズ範囲に相当する。また, サイズ相関も有意ではなかった。*S. brevicaudis* の場合は(図4-20 b), 利用した寄主のサイズには雌雄間で明瞭な差が認められた。雌雄が利用した寄主サイズの範囲は枯死木 No. 4および5(図4-9, 10)と類似していた。しかし有意なサイズ相関が得られたのは雄のみであった。*S. brevicaudis* の全体の性比は0.5(雌雄とも28個体)で, 枯死木における値(表4-4)と同様, 性比の偏りはみられなかった。

#### 4-4. 考察

ここでは本章で示した野外データにもとづき, 樹皮下の寄主サイズ分布および樹皮厚がどのように2種寄生バチの寄主資源利用様式にかかわっているのかを考察する。前述の通り, 寄主サイズの分布は寄生種とその発育段階によって変化する。発育段階は主として時間(季節)による変化であるが, 樹皮下の種構成はそれぞれの生活史とマツの衰弱時期に応じた時間的要素と, 寄生種の産卵習性等の違いにもとづく空間的要素(垂直分布)の組み合わせによって

表4-4. 各供試枯死木における2種寄生バチの羽化成虫の性比および性比の偏りに関する $\chi^2$ 検定の結果

供試木 No.	1	2	3	4	5	
<i>Atanycolus initiator</i>						
♂	121	24	15	1	23	[頭]
♀	41	7	3	0	3	
性比 (雄率)	0.75	0.77	0.83	1.00	0.88	
$\chi^2$ 値	39.51*	9.32**	8.00**	—	15.38*	
<i>Spathius brevicaudis</i>						
♂	0	9	14	15	51	[頭]
♀	0	8	14	24	67	
性比 (雄率)	—	0.53	0.50	0.38	0.43	
$\chi^2$ 値	—	0.06 <sup>ns</sup>	0 <sup>ns</sup>	2.08 <sup>ns</sup>	2.17 <sup>ns</sup>	

\*  $P < 0.001$ \*\*  $P < 0.01$ <sup>ns</sup>有意差なし ( $P > 0.05$ )

変化する。一般に、産卵習性には樹皮厚および樹皮の形状が影響する。そこでまず、伐倒後1カ月おきに回収、調査した供試木 (E-1~9) のデータをもとに、寄主の種構成とサイズおよび樹幹内の分布の季節変化と2種寄生バチの資源利用様式の関係について検討する。

伐倒木における寄主と寄生バチの樹幹内分布の季節的变化についてまとめると、まず時間による寄主の発育段階の変化が寄生に与えた影響としては、E-3からE-4へ至る間の平均寄主サイズの増加によって寄生が可能になったことがあげられる。しかしその後の発育による寄主サイズの増加はみられず、したがって小さなサイズの寄主を利用できる *S. brevicaudis* 優位の状況にも変化はなかった。つぎに寄主種構成における変化の影響については、伐倒木での利用可能な寄主種がほぼシラホシゾウ属 (とその他のゾウムシ) に限定されていたことから、期間を通して利用される寄主の種構成には大きな変化はなかったと考えられる。飼育実験の結果から、*A. initiator* にはシラホシゾウ属よりもヒゲナガモモトカミキリやクロコブゾウムシなどの寄主が好適であることが明らかにされているが、伐倒木内にこれらの寄主種が少なかったことも、*S. brevicaudis* が優占していた要因の一つとしてあげることができる。本実験においては、寄主幼虫が若齢の段階では、サイズの小さな寄主を選好する *S. brevicaudis* が優占し、その後時間の経過とともに寄主の発育によって平均サイズが増加し、大きなサイズを選好する *A. initiator* が増えていくものと予想していたが、実際には *A. initiator* にとって好適な条件となるほどには寄主サイズが増加しなかった。本実験の供試木はいずれも胸高直径10 cm未満の小径木であったことから、供試木の大きさが穿孔虫の種構成とサイズ分布に影響を与えたことが考えられる。

つぎに寄主と2種寄生バチの樹幹内分布と、これに対する樹皮厚の影響について考察する。穿孔虫の寄生バチにおける樹幹内の垂直分布については、過去に多くの研究例が

あり (e.g. Gargiullo and Berisford 1981), その多くで樹皮厚が寄生バチの産卵能力および樹幹内分布の制限要因となっていることが明らかにされている。本研究における供試木では、*A. initiator* が樹幹下部に多く、*S. brevicaudis* は中央部~上部に多いという分布パターンが多く見られた。*S. brevicaudis* はほぼ樹幹全体に分布することもあったが、そのような場合でも樹皮厚が平均産卵管長 (3.0 mm) を越える部位では、密度が低下する傾向が認められた。*A. initiator* の平均産卵管長は11.0 mm (表2-6) と *S. brevicaudis* より明らかに長く、すべての供試木の樹皮厚を上回っていたため、樹皮厚が産卵の制限要因になることはほとんどないであろう。しかしながら、地際の厚皮部においても *S. brevicaudis* の寄生はある程度認められた。通常マツの樹幹下部では樹皮に深い亀裂が生じており、部分的に樹皮の薄い箇所が存在する。したがって *S. brevicaudis* はこのような亀裂を利用して樹幹下部でもある程度は寄生可能になるものと思われ、このような例は過去の研究でも報告されている (Ryan and Rudinsky 1962; Kennedy 1970)。

一般に樹皮厚は樹幹直径によって変化する (Ball and Dahlsten 1973)。本実験の自然枯死木 No. 2~5 (表4-1) の胸高直径はほぼ同じ値であり、地際における樹皮厚は4~5 mm とほぼ一定していた (図4-2~8)。しかも、いずれの供試木もすべて同一林分内にあり、枯死時期もほぼ同一であった。にもかかわらず、各供試木に対するシラホシゾウ属および2種寄生バチの分布様式には単木間で差が認められた。大別すると、

- 1) 地際から樹幹上部まで比較的 low 密度でシラホシゾウ属幼虫の穿入が認められ、2種寄生バチの寄生率も高い。*A. initiator* は地際部で優占している (No. 2 および 5)。
- 2) シラホシゾウ属の穿入密度は樹幹下部で非常に高く、地上高とともに低下する。2種寄生バチは中央部~上部でのみ少数の寄生が認められる (No. 3 および 4)。

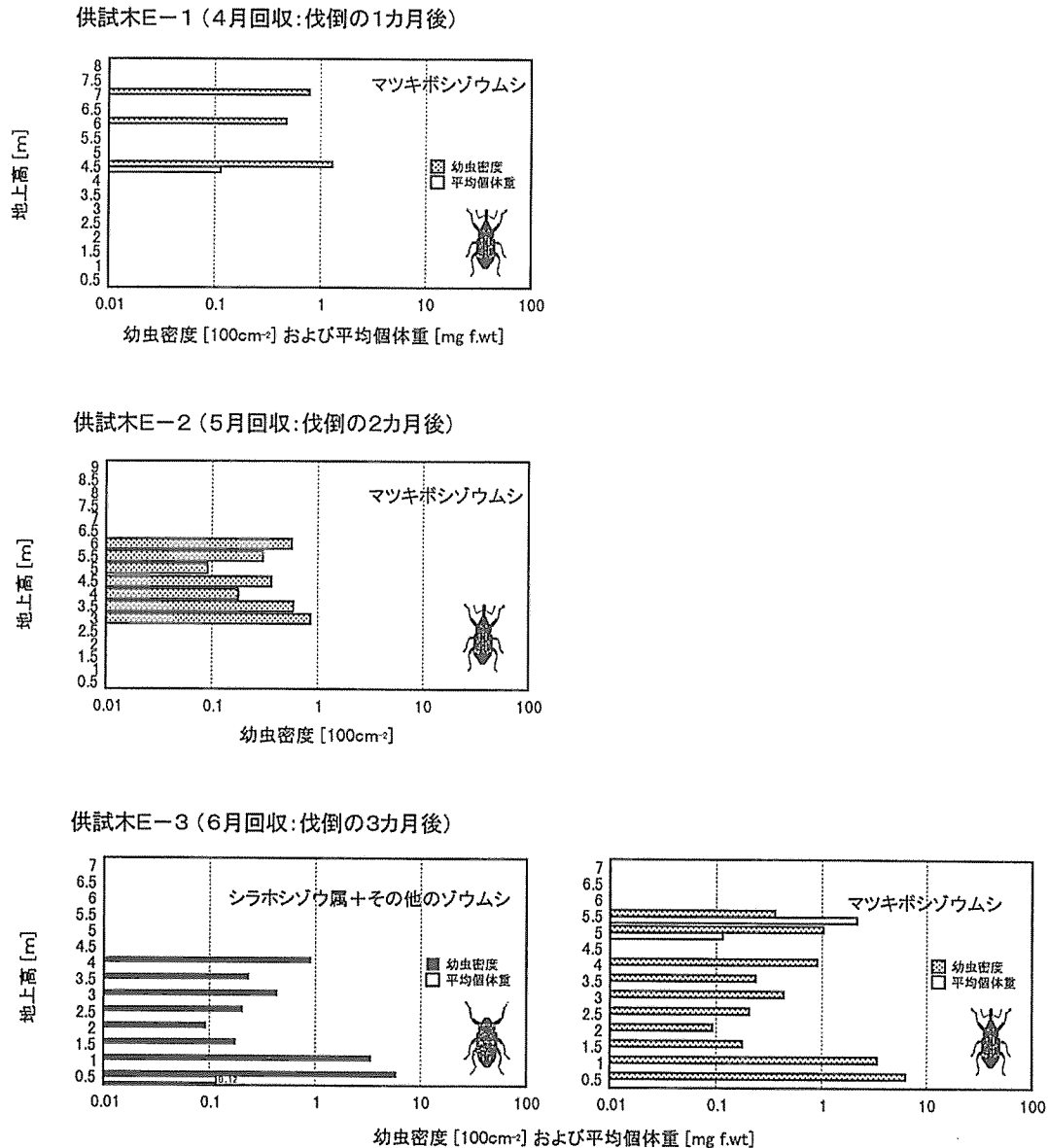


図4-12. 伐倒木E-1～E-3の樹幹内における寄主の密度の垂直的变化  
(その他のゾウムシ:シラホソウム属幼虫と区別つかない不明種)

No. 3および4の枯死木で地際部の寄生が認められなかった原因としては、2種寄生バチの産卵時期における地際部の寄主サイズが非常に小さく寄生に適さなかった可能性がある。またNo. 3では *S. brevicaudis* がやや多いものの、両者の個体数に顕著な差はなく、一方No. 4では *S. brevicaudis* が圧倒的に優占していた。これは寄主幼虫のサイズ分布の差に起因するものと考えられる(図4-5, 4-7)。

5本の枯死木の中で胸高直径が他より大きかったNo. 1では、唯一 *A. initiator* のみの寄生が認められた。利用していた寄主種も樹幹下部ではサビカミキリ老熟幼虫とみられる個体が多く、*A. initiator* の寄生に適した資源量を持つ寄主が存在していたと推定される。樹皮厚を計測しなかったため、なぜ *S. brevicaudis* の寄生が全く認められなかった

のかは不明である。しかし胸高直径から判断して、樹幹下部から中央部にかけて *S. brevicaudis* の寄生行動がかなり制限されたことは予測できる。

以上のことから、マツ樹幹の樹皮厚が2種寄生バチの寄生に与える影響は大きいものと考えられ、とくに産卵管の短い *S. brevicaudis* に対しては、産卵制限要因として強く作用していることが明らかになった。樹皮下の寄主種およびサイズ構成には枯死時期とともに木の大きさ(樹幹直径)が作用している可能性が高い。戸田(1993)は、マツ樹幹内の穿孔虫密度が地際部および枝の近辺で高くなることを示唆した。したがって樹幹直径に関連した樹皮厚の違いが寄主穿孔虫の密度および分布の決定要因となる一方、寄

供試木E-4 (7月回収:伐倒の4カ月後)

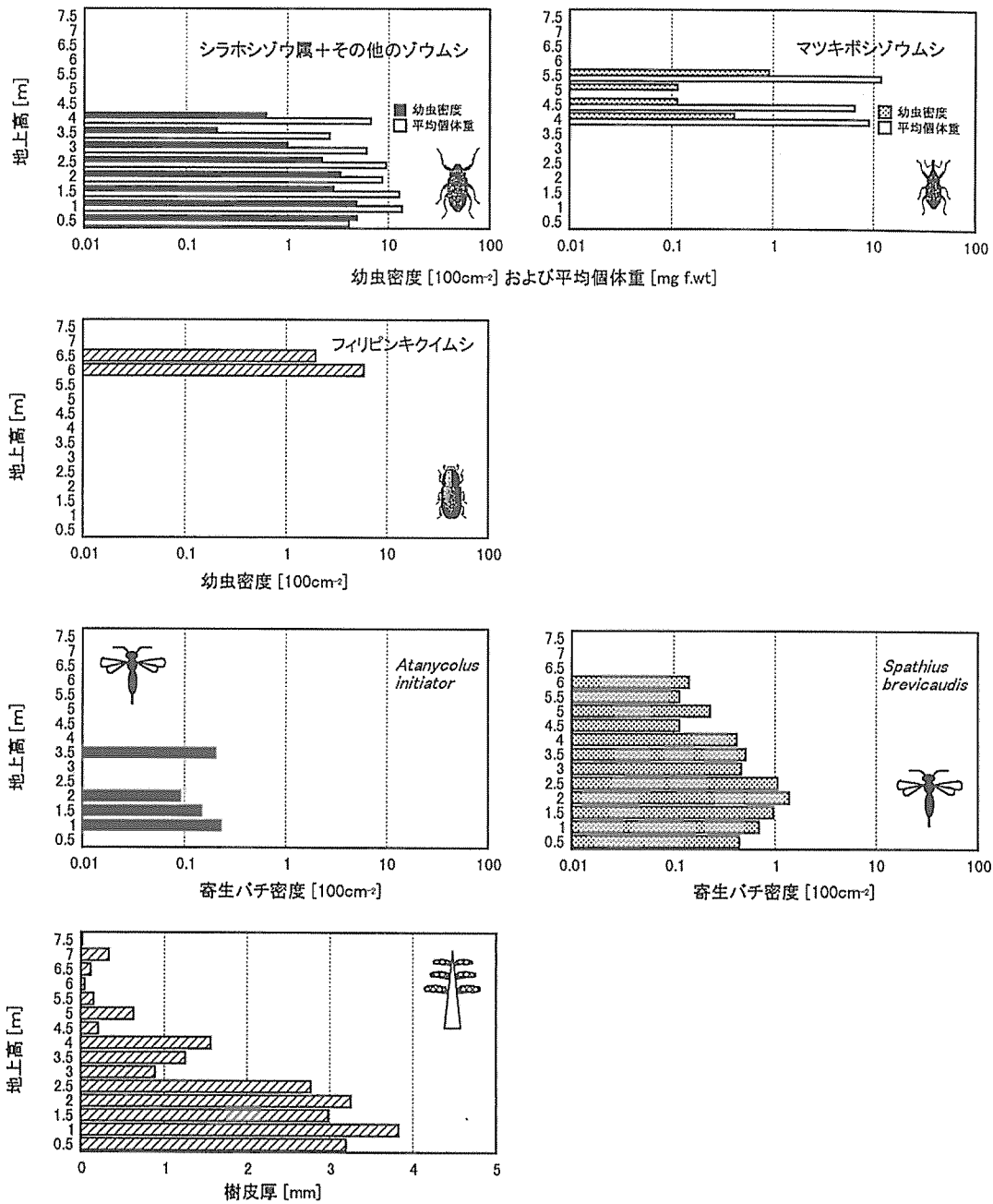


図4-13. 伐倒木E-4の樹幹内における寄主と寄生バチ密度および樹皮厚の垂直的变化  
(その他のゾウムシ: シラホシゾウムシ属幼虫と区別つかない不明種)

生バチの産卵行動に関しては制限要因として働くことによって、2種寄生バチの樹幹内における空間分布および相対的な優占度が決まるものと考えられる。

## 第5章 総合考察

### 5-1. 樹皮下穿孔虫寄生バチの飼育・調査法

すでに述べたように、本論文の主要なテーマである寄生

バチの生活史、性比調節および寄主探索行動に関しては数多くの研究例がある。しかしそれらはおもに食葉性昆虫や貯穀害虫、およびハエなどの腐食性昆虫を寄主とする寄生バチに関する知見であり、本研究で扱ったような樹皮下穿孔虫の寄生バチに関する研究はきわめて少ない。その理由として第一に考えられるのは、飼育および調査が困難なことであろう。穿孔虫の寄生バチのような植物体内で发育する昆虫の場合、一旦生息場所から外に出してしまうと、そ

供試木E-5 (8月回収:伐倒の5カ月後)

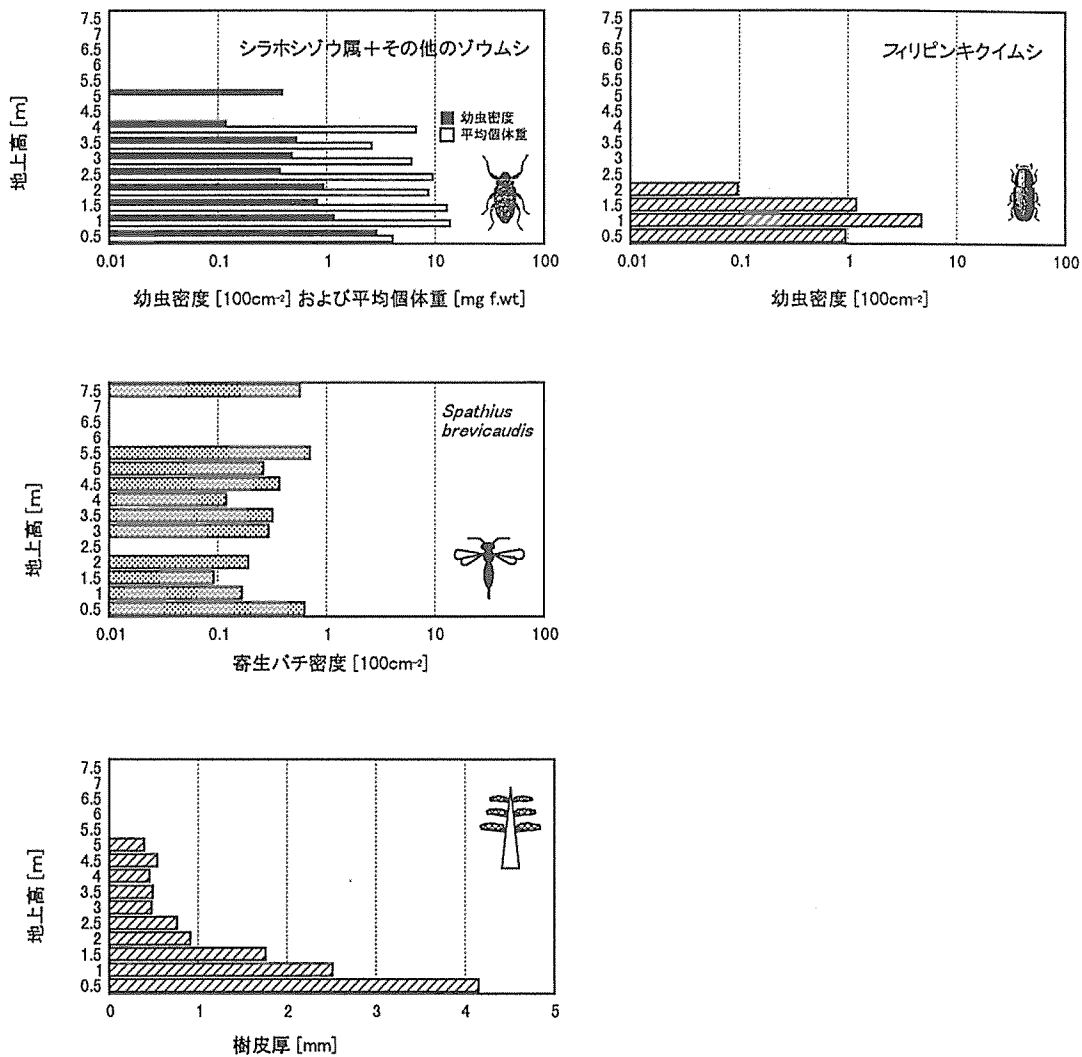


図4-14. 伐倒木E-5の樹幹内における寄主と寄生バチ密度および樹皮厚の垂直的变化  
(その他のゾウムシ: シラホシゾウ属幼虫と区別のつかない不明種)

の後の生存がきわめて困難になることが多い。したがって過去の研究例では丸太をそのまま用いた飼育法が主流となっている。この方法では定期的な剥皮を行うことにより、種としての生活史を把握することは可能であるが、個体レベルでの発育状況を追うことはできない。丸太外での寄生バチの飼育例もあるが (Samson 1984; Krüger and Mills 1990), 乾燥, ポーベリア菌 (*Beauveria bassiana*) および本研究でも見られたような孵化幼虫の寄主体からの離脱による死亡率が高かった。

本研究ではハチの飼育をスチロールケースの中で行った。底に水を加えた濾紙を置くことで乾燥を防ぐことはできたが, とくに *S. brevicaudis* においては, 活発な孵化幼虫が寄主体を離脱して, 摂食を開始することなく死亡する例が多かった (図 3-4)。樹皮下ではこのような死亡が飼育実験と同じ確率で起こるとは考えられないので, 卵および孵

化幼虫の段階で寄生バチを外部に移したことによって, ハチ幼虫の摂食行動が何らかの形で阻害されたものと考えられる。また樹皮下では寄主体そのもの以外に, ハチ幼虫に寄主の存在を認識させ, 摂食行動を解発する何らかの物質が存在する可能性もある。たとえばフラスなどの寄主の排泄物には, このような作用があるのではないと思われる。

樹皮下穿孔虫の寄生バチにおいて, 性比調節などの繁殖戦略に関する研究が進んでいない原因の一つとして, 人為的に寄主サイズを調節して雌バチに供試することの難しさがあげられる。本研究では, 丸太を用いた産卵実験によって寄主サイズと羽化した寄生バチのサイズおよび性比の関係を明らかにすることはできた。しかし Charnov *et al.* (1981) による寄主サイズモデルからの重要な予測である寄主サイズ評価の相対性を検証することは, この方法では不可能であった。また産卵行動に関しても, 丸太上の観察



供試木E-6 (9月回収:伐倒の6ヵ月後)

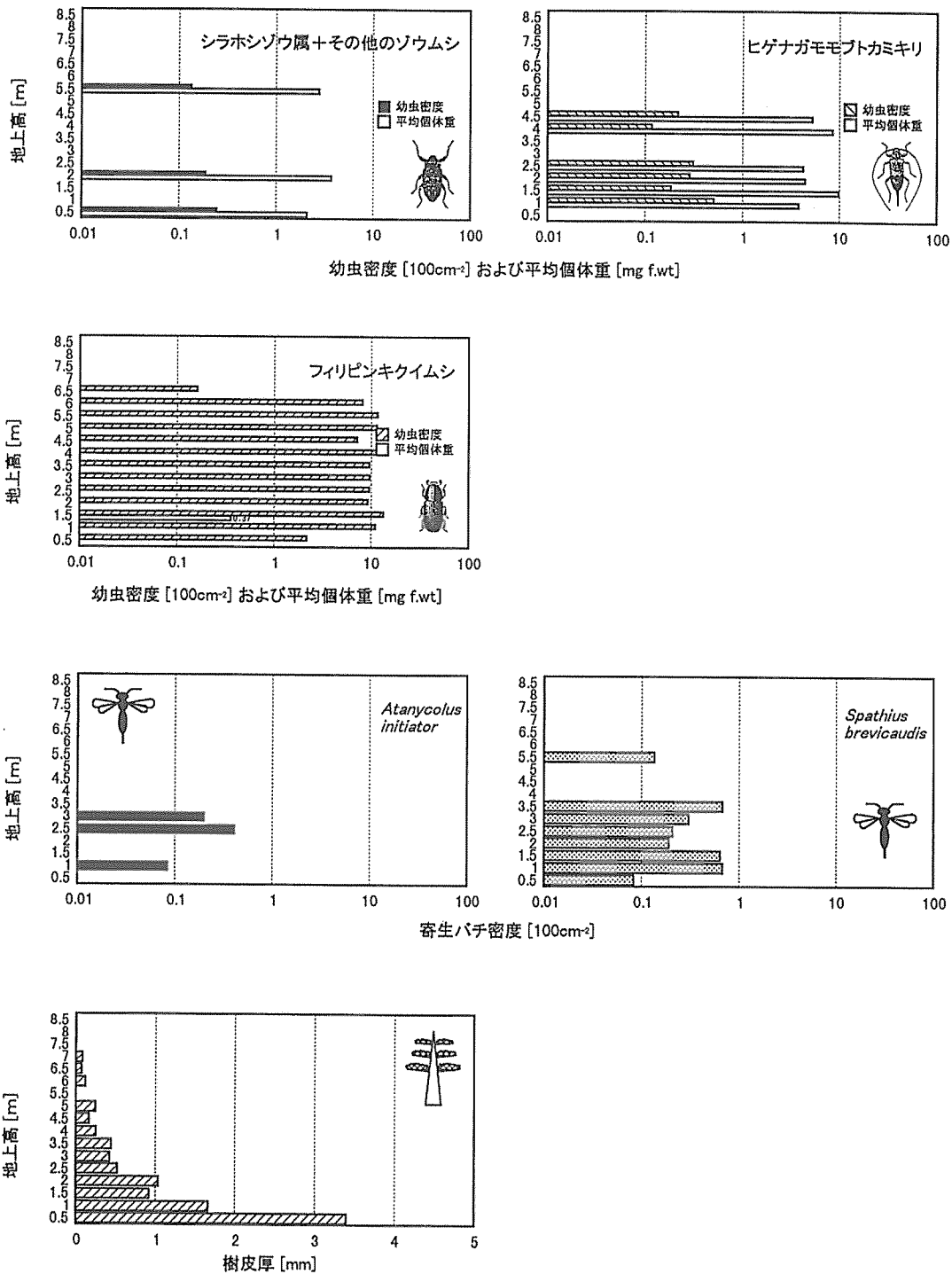


図4-15. 伐倒木E-6の樹幹内における寄主と寄生バチ密度および樹皮厚の垂直的变化  
(その他のゾウムシ: シラホシゾウ属幼虫と区別つかない不明種)

供試木E-7 (10月回収:伐倒の7カ月後)

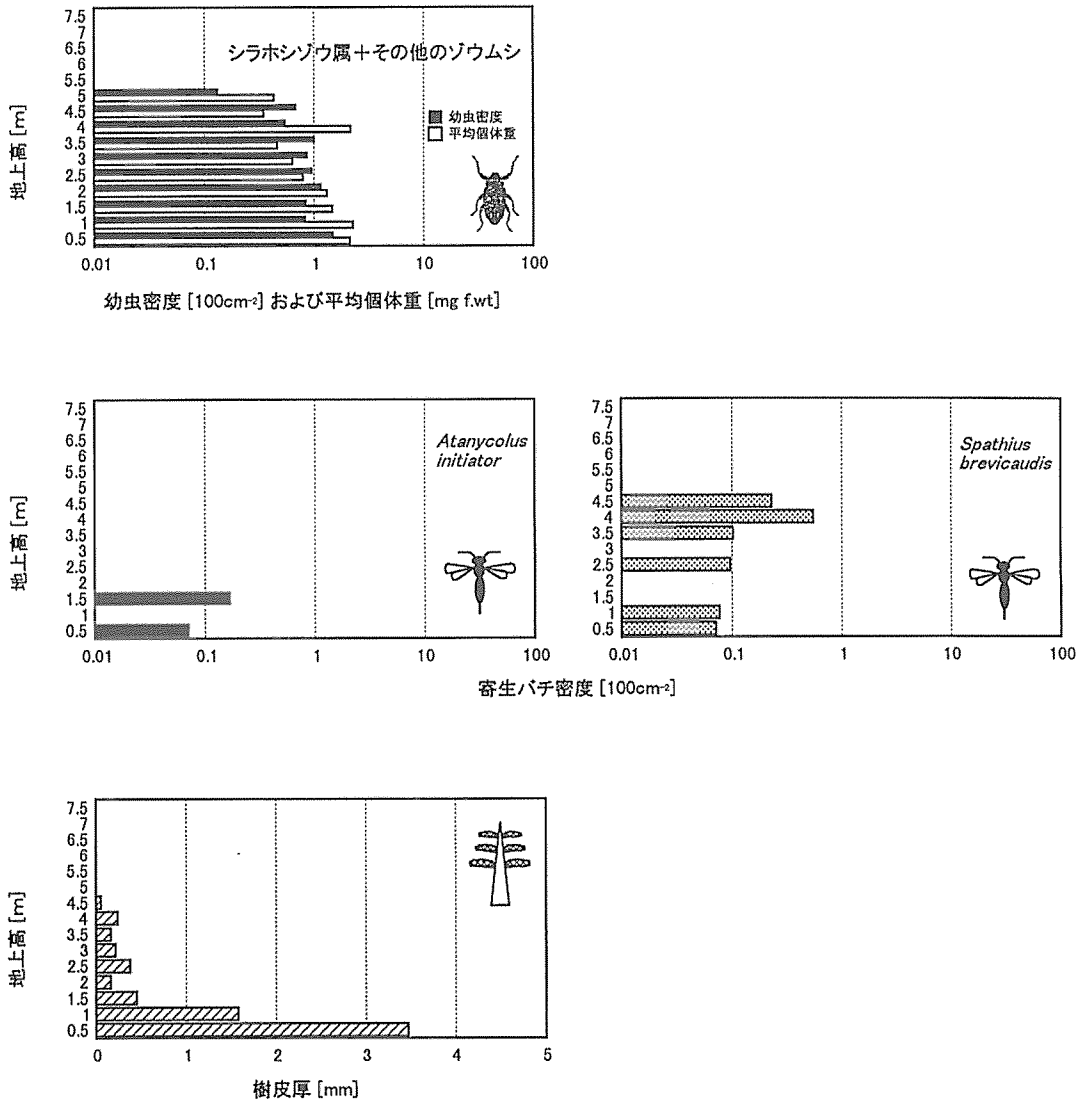


図4-16. 伐倒木E-7の樹幹内における寄主と寄生バチ密度および樹皮厚の垂直的变化  
(その他のゾウムシ: シラホシゾウ属幼虫と区別つかない不明種)

のみでは雌バチが樹幹上からどの程度の正確さで寄主の位置を知ることができるのか、いつ産卵が行われるのか、また産卵管を挿入した状態で長時間にわたって静止するのはなぜか、といった疑問を解決することはできない。しかし、本研究では樹皮をスチロールケースに固定することによって、雌バチに与える寄主サイズを操作した上での産卵実験およびより詳細な寄主探索行動の観察が可能となった。寄主サイズの相対評価に関しては、データの不足により十分な結果が得られなかったが、今後同様の実験を継続することによって明らかになるであろう。また寄主探索行動に関しては、樹皮下の寄主発見の鍵となる刺激が何であるかを解明することが今後の課題となる。

## 5-2. 2種寄生バチの寄主選択

本研究では、2種の寄生バチがそれぞれ最適なサイズの寄主を選択する傾向があり(図3-2, 表3-2)、性比調節の基準となる寄主の大小判断は、寄主種の影響を受けないことが示された(3-3-1-2)。しかし、実際には穿孔虫種によってはほとんど寄生を受けない種も存在している。表3-2の結果をもとに考察すると、まずサイズの点で適さなかったと思われるものに *A. initiator* に対するキクイムシ類がある。これは先にも述べたように、絶対的な資源不足から無視されていることが推察できる。また *S. brevicaudis* によるクロコブゾウムシへの寄生は、比較的若齢の個体に限定されていた。これはシラホシゾウ属に対する摂食率の変化(図3-6)から考えても、さらに大きなクロコブゾウムシに

供試木E-8 (11月回収:伐倒の8カ月後)

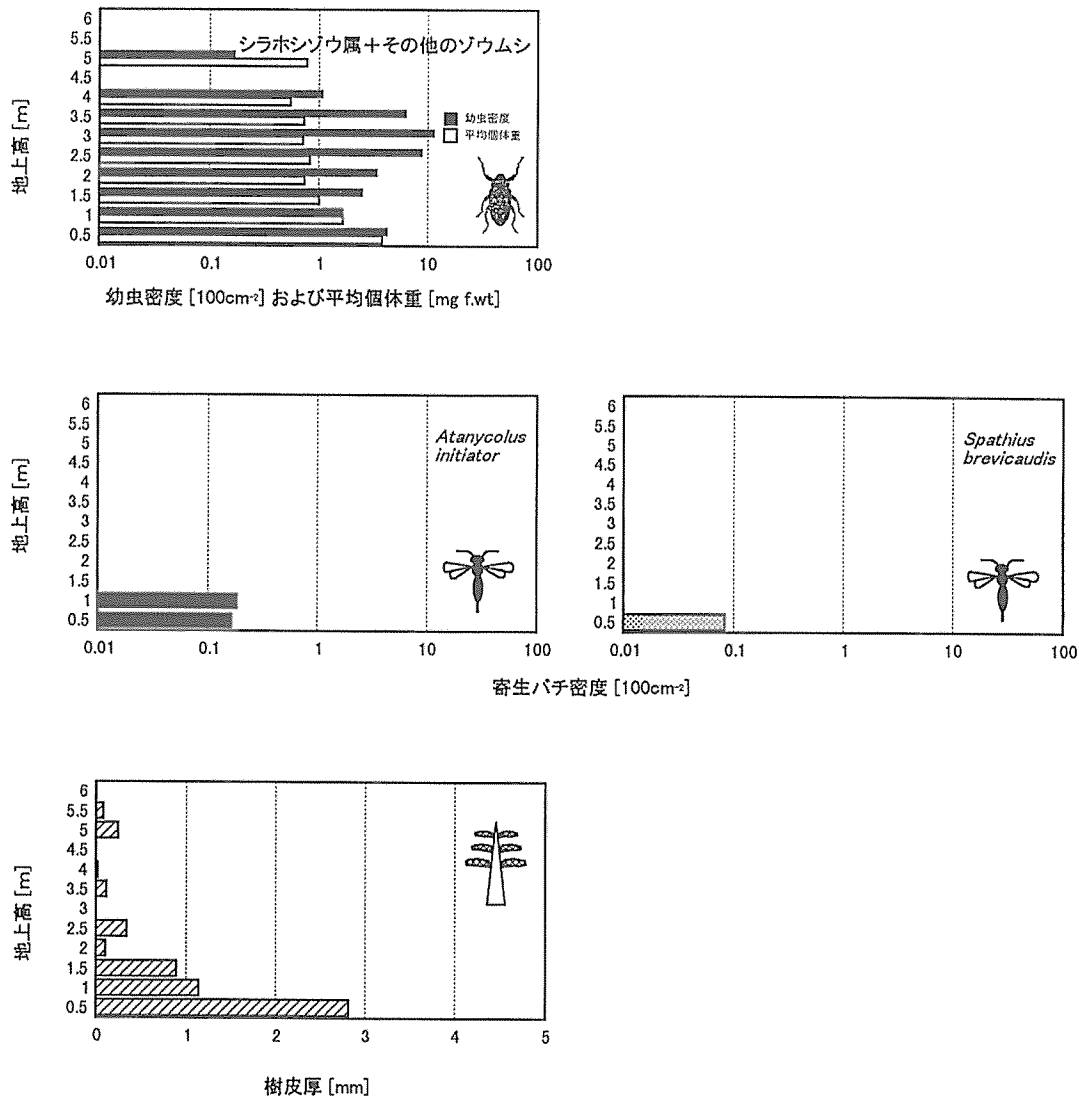


図4-17. 伐倒木E-8の樹幹内における寄主と寄生バチ密度および樹皮厚の垂直的变化  
(その他のゾウムシ: シラホシゾウ属幼虫と区別つかない不明種)

寄生しても *S. brevicaudis* に適応度上の利益はないためと考えられる。

次にサイズは適していても寄生されなかったものとして、2種の穿孔虫をあげる事ができる。まずマツノマダラカミキリは供試木内にはかなりの個体数が穿入していたにもかかわらず、2種による寄生は1例も認められなかった。マツノマダラカミキリ幼虫は成熟すると生重が1000 mg 近くに達することが多く、このような個体は *A. initiator* にとっても、*S. brevicaudis* に対するクロコブゾウムシと同じく「無駄な」存在であるものと思われる。しかし若齢~中齢の幼虫は、資源的には2種の利用可能な範囲にある。マツノマダラカミキリ幼虫の他種との違いには、相対的なサイズ差以外に、樹皮下における動きの早さと攻撃性

の強さがある。前述の産卵容器を用いて、マツノマダラカミキリの生重200~500 mgの幼虫を *A. initiator* に供試する実験を10数回行ったところ、マツノマダラカミキリ幼虫は内樹皮をかじりながら樹皮下を活発に移動し、約10 cm四方の内樹皮部が数時間でほとんどなくなる場合も見られた。*A. initiator* による寄生は1例のみ認められたが、寄主幼虫はまったく麻痺していなかった。この結果から考えられることは、マツノマダラカミキリ幼虫の動きが寄生バチの探索行動を攪乱している可能性があること、また実際に寄生を受けても雌バチの注入する毒液の効果が全くない、という2点である。野外枯死木の剥皮調査では、2種寄生バチ以外にもマツノマダラカミキリを好適な餌として利用している寄生バチおよび捕食虫類はほとんど存在せず、本

供試木E-9 (1996年3月回収:伐倒の12カ月後)

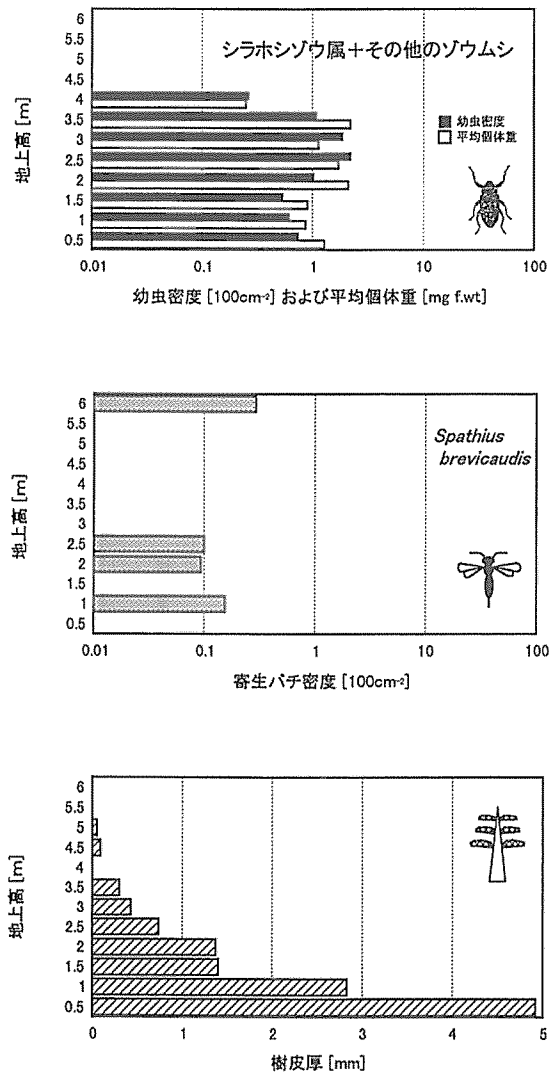


図4-18. 伐倒木E-9の樹幹内における寄主と寄生バチ密度および樹皮厚の垂直的变化  
(その他のゾウムシ: シラホシゾウ属幼虫と区別つかない不明種)

種に対する天敵相が、他の穿孔虫種に比べ非常に希薄であることが明らかになった(浦野 未発表)。このことはマツノマダラカミキリを媒介者とするマツ材線虫病が、依然として猛威を振っていることの原因の一つと考えることができるであろう。

もう1種はクロキボシゾウムシである。本種の老熟幼虫はシラホシゾウ属とほぼ同じサイズに達するが、*A. initiator*の寄生を全く受けなかった(表3-2)。老熟幼虫は辺材部にやや深い蛹室をつくり、上部を細かいフラスで覆う(蓋をする)性質がある。したがって樹幹上を探索する*A. initiator*雌成虫には探知されない可能性がある。また本種幼虫は樹幹中央部から上部にかけて主に分布しており、シラホ

シゾウ属やクロコブゾウムシなど*A. initiator*の主要な寄主種の分布域(下部)とは異なる。このため雌バチの探索を行う頻度が他種に比べて低い可能性もある。以上のように、2種寄生バチの寄主選択はおもにサイズによって決まるものの、穿孔虫種による生態の違いも寄生の有無に何らかの形で関与することが示唆される。

### 5-3. 樹皮下穿孔虫寄生バチの寄主サイズ認識

2種寄生バチの繁殖戦略を行動面からみた場合、最も重要であるにもかかわらず不明なのは、いかにして樹皮下の寄主サイズを認識しているか、という点である。第2章で言及した寄主の存在そのものは、振動やフラスなど物理的、化学的な手掛かりで知ることができたとしても、寄主に直接接触することのほとんどない雌バチが、どのようにして寄主の大小を見極めることができるのか、という点に関しては過去に研究例が全くない。

外界に露出した寄主を利用する寄生バチの寄主サイズ認識に関しては、過去にいくつかの種類で明らかにされている。例えば寄主の体幅(Dijkstra 1986)、体長(Sandlan 1979)、および寄主表面の曲線度(Schmidt and Smith 1987)などである。外形によらない寄主サイズ認識の例として、産卵管による穿孔の際に寄主体内で生じる化学的あるいは物理的变化(Wylie 1967)、寄主の体液の状態(Takagi 1986)および寄主の齢に応じて変化する寄主由来の化学物質(CO<sub>2</sub>など)があげられている。しかしこのような寄主サイズの指標となるような物質は明らかにされていない。植物体内に穿入する寄主を利用するハチについては、Sugimoto (1977)がハモグリバエに寄生する*Kratochviliana* sp. (ヒメコバチ科)について、葉の組織内に穿入する幼虫が成長することによって葉面上に生じる隆起を雌バチが認識することを明らかにしている。

*A. initiator*の場合、寄主サイズの認識が寄主探索行動のどの段階で行われているかがまず問題となる。産卵管挿入以前に行われているとすれば、樹幹上での触角による探索のみで寄主サイズを把握していることになる。産卵管挿入後にサイズが認識される場合は、寄主に触れた際に伝わる何らかの刺激が判定基準になる可能性がある。これを確かめるためには、産卵管挿入時の寄主入れ替え実験を行う必要がある。触角による探索を終えた雌バチが産卵管挿入を行う間に、元の寄主より小さいサイズの寄主個体に入れ替えても羽化成虫の雄率が対照区と変わらなければ挿入前に、雄率が高くなれば挿入後にサイズ認識が行われたことが予測できる。この実験は今後の課題である。

次に問題となるのは、雌バチが何を寄主サイズの尺度にしているかということである。本研究では、実験者側の寄主サイズの尺度として寄主の生重を用いた結果、寄主サイズに応じた性比曲線が得られているので、雌バチは生重と相関を持つような刺激によって寄主の大小判断を行っていることが予想される。しかし穿孔虫の寄生バチが、外界に露出した寄主を利用するハチのように直接寄主に触れてそ

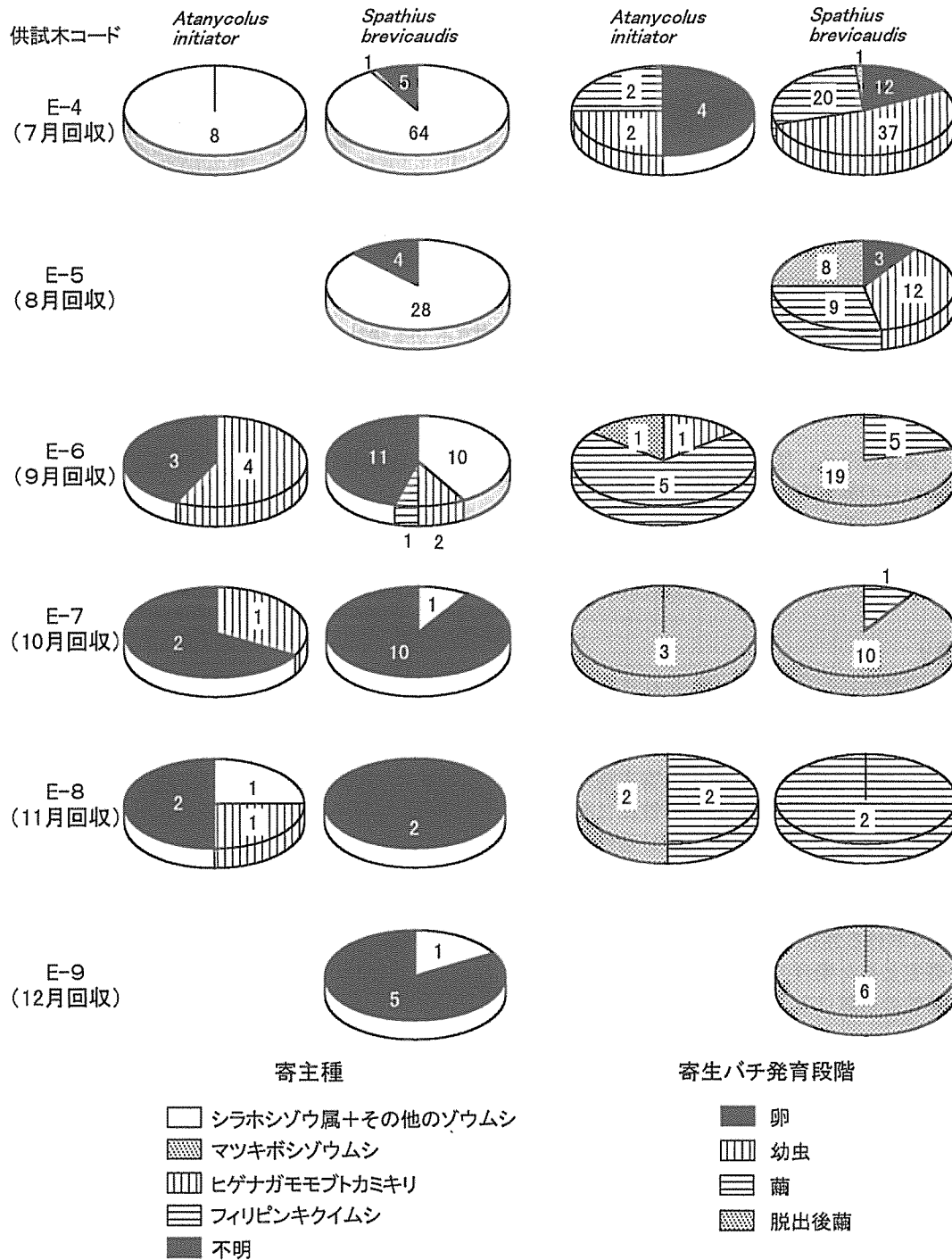


図4-19. 供試木から得られた被寄生寄主の種構成と寄生バチの発育段階の変化 (グラフ内の数字は個体数)

の体長あるいは体幅を測っているとは考えにくい。A. *initiator* の産卵行動の観察 (2-3-5) から、樹皮下に挿入した産卵管が確実に寄主体に触れるのは毒液注入がなされるわずかな間のみであり、その後は産卵管で寄主体に触れるような行動が必ずしも観察されるわけではない。したがって、産卵管挿入後にサイズ認識が行われるとすれば、体長や体幅以外の尺度を用いていることが推測される。樹幹上での

探索でサイズを認識すると仮定した場合、樹皮を通して雌バチに感知される刺激の強弱がその尺度となることが考えられる。例えば振動を手掛かりとしているのならその大きさ (Ryan and Rudinsky 1962)、代謝熱 (Richerson and Borden 1972) ならば樹幹表面で感知される面積 (あるいは長さ、幅) ということになる。しかし寄主サイズと振動の強弱との関係は明らかではなく、また樹皮厚は樹幹の部位

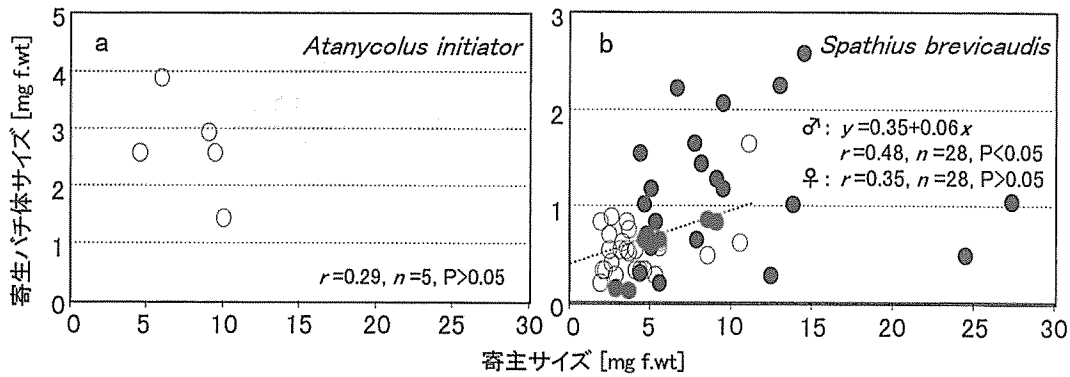


図4-20. 強制枯損処理木 (E-1~9) における寄主 (シラホシゾウ属) サイズと2種寄生バチ (○:♂, ●:♀) 羽化成虫サイズの相関関係

によって大きく異なるため、雌バチが樹皮厚の影響を受けることなく寄主からの刺激を正確に感知できるのか、という点には疑問が残る。寄主サイズ認識のメカニズムを実験的に解明することは、寄主の存在の手掛かりとなる刺激が何であるかを解明することと同様に、今後の課題である。

#### 5-4. 性比の偏り

2種寄生バチの野外における性比 (表4-4) は、単木ごとに見ると *S. brevicaudis* ではほぼ1:1であったのに対し、*A. initiator* では全体的に雄に偏っている。一方、*S. brevicaudis* の室内飼育個体群では、主要な寄主種の中でシラホシゾウ属とマツノキクイムシにおける性比に有意な雌への偏りが認められる (表3-2)。野外における性比がやや雌に偏るケースは、多くの種で記録されている (e.g. Mackauer 1976)。しかし *S. brevicaudis* の場合は、自然枯死木 No. 4 および 5 における性比 (表4-4) と、表3-2における主要2寄主を寄主とした場合の性比の間に大きな違いはなく、偏りの有意性の有無は主として標本数の差に起因するものと推定される。

寄生バチ個体群の性比の偏りに関してはいくつかの要因が知られている。まず性比を雌に偏らせる原因としては LMC (局所的配偶者競争) (Hamilton 1967: 3-1-1 参照) および細胞内共生微生物の作用によって性比が歪められる現象 (石川 1994) が知られている。また雄に偏る原因として、小個体群あるいは近縁交配の個体群内における倍数体雄の出現 (Stouthamer *et al.* 1992) があるが、*A. initiator* の飼育個体の場合は、野外個体群との交配を年1回以上行ったので、これに該当するとは考えられない。*A. initiator* における寄主サイズを調節した上での産卵実験 (図3-7) では、Lサイズのみを与えた場合は性比の有意な偏りは認められなかった。一方Sサイズの寄主では、単独、他サイズとの組み合わせいずれの場合も羽化成虫はすべて雄で、雌卵が配分されなかったことは明らかである。このことから推察すると、少なくともシラホシゾウ属老熟幼虫を越える大きさ (概ね 30 mg 以上) の寄主を利用する場合は、野外で見られたような性比の偏りは起こらず、20 mg 以下

の寄主を数多く利用することによって全体の性比が雄に偏っているように思われる。しかし、野外枯死木 No. 1 (図4-2) のようにサイズの大きな寄主が多く穿入している樹幹においても、実際に性比の雄への偏りが認められている (表4-4)。ここで注意すべき点は、第4章で供試した野外枯死木 (表4-1) から羽化した成虫は、すべて越冬個体であったということである。Kraaijeveld and van Alphen (1995) は、ショウジョウバエに寄生する *Asobara tabida* (コマユバチ科) において休眠個体の性比が雄に偏ることを発見した。そこで第3章 (3-3-2) で供試した *A. initiator* 雌成虫の中で、次世代に休眠個体が認められた6個体について雌雄の休眠率を比較してみると、明らかに雄の方が休眠する率が高かった (表5-1)。このことから、野外枯死木における *A. initiator* 性比の偏りは *A. tabida* と同じく、雌雄の休眠率の差に起因する可能性が高い。

Kraaijeveld and van Alphen (1995) は、*A. tabida* 休眠個体の性比の偏りの適応的意義に関して、休眠するかどうかは現在と次のシーズンに期待できる適応度のバランスに依存し、これが雌雄間で異なっているためであること、また局地的な (羽化地点の近くで行われる) 交配システムにおいては、休眠する雄には新しいシーズンの初めに交尾の機会がより多く得られることを示唆した。*A. initiator* も含めた多化性の寄生バチで世代の重なりがある場合には、すべての個体が一斉に羽化するのとは唯一越冬世代だけであり、越冬世代では交尾の機会も多く得られることが予測できる。*A. initiator* 飼育個体では、温度や日長などを操作しない環境で一部個体の休眠が観察されたが (表2-4)、この現象の適応的意義も上記の理由によって説明できるものと思われる。また、越冬世代の羽化が雌より雄の方が早い (図2-4) ことに関して、第3章では越冬世代のみが明確に分離された世代であり、雄性先熟の意義が認められることを述べた。したがって、*A. initiator* に見られる雄に偏った休眠生態は、雄性先熟のメリットを生かすための戦略であるといえるだろう。では休眠する個体としない個体との違いは何か、休眠を決定するのは母親か、あるいは幼虫か、もし母親が決定するとした場合、休眠個体をランダムに決めて

表5-1. *Atanycolus initiator* 飼育個体の雌雄間の休眠率の違い

母バチ No.	1	2	3	4	5	6	7	8	合計
♂									
個体数	10	3	3	8	2	5	10	3	44
休眠数	9	2	0	6	1	1	5	0	24
休眠率	0.90	0.67	0	0.75	0.50	0.20	0.50	0	0.54*
♀									
個体数	7	4	8	5	5	3	7	4	43
休眠数	2	0	0	1	0	0	1	0	4
休眠率	0.29	0	0	0.20	0	0	0.14	0	0.09*

\*雌雄間で有意差あり ( $\chi^2=20.40$ ,  $P<0.001$ )

いるのか、あるいはある条件に従って配分しているのか、これらの疑問に答えることが今後の課題となろう。

### 5-5. 2種寄生バチの樹幹内における種間関係

第4章では同一樹幹内における2種寄生バチの分布が、寄主サイズと樹皮厚によって決まること、またそれらの要因は樹幹サイズによって変化することを述べた。ここではすべての要因を総合的に考慮した上で、樹幹内における2種寄生バチの関係を考察したい。図5-1に第4章で得られた結果をもとに、樹皮厚、寄主サイズおよび樹幹内における2種の密度の垂直的変化を、樹幹サイズ別に模式的に示した。

樹皮厚3mmという値は第4章でも述べたとおり、*S. brevicaudis*の平均産卵管長を示し、これを越えると*S. brevicaudis*の産卵が制限され、寄主サイズの分布にかかわらず密度が下がると考えられる。大径木ではこの閾値が樹幹の上部に位置するのに対し、小径木では地際に近いところすでにこの値を下回る。したがって*S. brevicaudis*の密度は、大径木では樹幹下部できわめて低く押さえられ、一方小径木では最下部のみで密度が低く、それより上では高密度に達するものと考えられる。寄主サイズ10mg f. wtは、第3章および第4章で推定された*A. initiator*の発育可能な寄主サイズの下限値である。クロコブゾウムシやサビカミキリなどの集中する地際部は、とくに寄主サイズの平均値が高く、また大径木ではシラホシゾウ属などの分布も比較的上部にまで達するため、全体的に*A. initiator*が優占すると予測される。小径木では樹幹下部のみで閾値を上回り、しかも大型寄主種がほとんど存在しないため、*A. initiator*の密度は低く押さえられ、地際部より上の部位では*S. brevicaudis*のみが分布するものと考えられる。小径木の上部ではキイロコキウムシなどの微小な穿孔虫種が優占する傾向があるため、*S. brevicaudis*の利用可能な寄主は減少し、*S. brevicaudis*密度も徐々に減少するものと推測される。以上のように樹皮厚と寄主サイズがともに樹幹サイズの影響を受けることから、同一樹幹内での2種の関係も樹幹サイズにより大きく変化することが考えられる。

樹幹内の寄主資源をめぐる2種寄生バチの関係を考えた

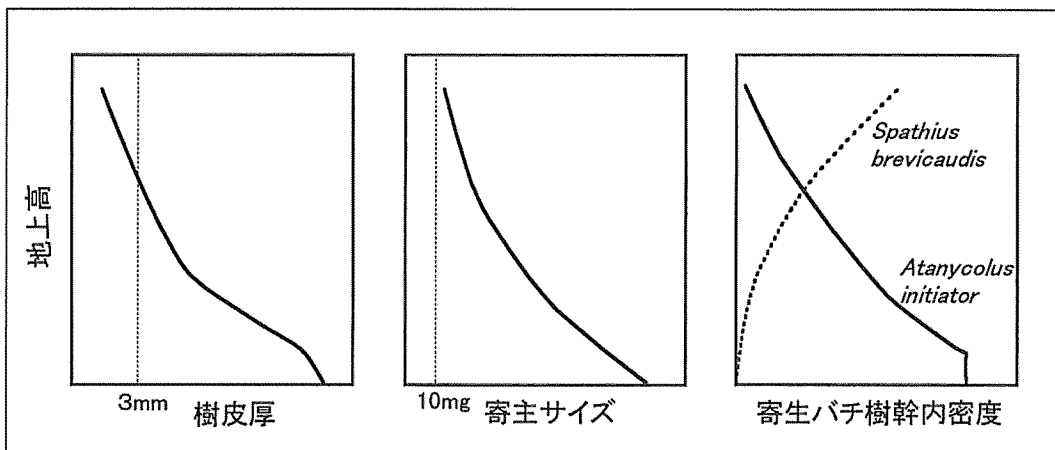
場合、種間競争がどの程度働いているのかという疑問が生じる。自然界において種間競争の作用を示すためには、相手の種がいる場合といない場合との資源利用パターンを比較し、競争種の存在下では本来利用できるはずの基本ニッチ（他種との相互作用のない時に示すニッチ）よりも狭い範囲に実現ニッチ（相互作用のあるときのニッチ）が制限されていることを示すことが必要である（Pianka 1988）。2種寄生バチの場合は元来選好する寄主サイズが異なっており、*S. brevicaudis*は*A. initiator*の生育に適さない10mg以下の寄主をおもに利用していた（図4-8, 9, 10）。また同一樹幹内で2種寄生バチの占めるニッチの重複度を考えた場合、例えば2種が共存可能な寄主サイズと樹皮厚の分布を有する樹幹において、どちらか一方の寄生バチ種を除去したとしても、もう一方の種が相手のニッチを占めて全体に広がることはできないであろう。なぜなら*A. initiator*は10mg以下の寄主をほとんど利用できず、一方*S. brevicaudis*にとっては樹皮厚3mm以上の部位での産卵が困難なためである。したがって2種による野外の樹幹内群集を形成する要因としては、種間競争などの相互作用よりも樹幹内での環境（樹皮厚）および資源（寄主サイズ）条件の違いがより重要であると考えられる。

### 5-6. 樹木穿孔性害虫の防除手段としての寄生バチ

これまで世界中の数多くの森林害虫において、寄生バチによる生物的防除が成功しているが（前藤 1994）、樹木穿孔性害虫の防除に寄生バチが用いられた例は、ノクチリオキバチ（*Sirex noctilio*）に対する寄生バチの導入（Taylor 1976, 1978）以外にはほとんどない。穿孔性害虫の寄生バチによる防除成功例がほとんどない原因は、やはりハチの生態に関する知見が少なく、飼育が困難という点につきるであろう。

現在日本国内の森林に最も深刻な被害または損害を与えている樹皮下穿孔性害虫は、マツノマダラカミキリとスギカミキリである。前者はマツノザイセンチュウの運搬者として、また後者はスギ・ヒノキ生立木への直接加害者として、この数十年間で急速に被害地を拡大させている。これまで行われたマツノマダラカミキリの死亡要因に関する研

## a: 大径木(DBH20cm以上)



## b: 小径木(DBH15cm以下)

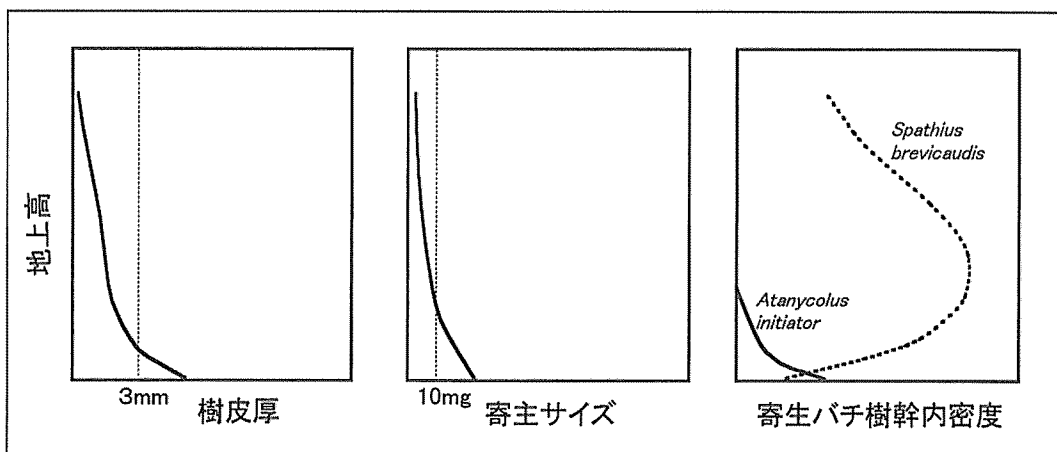


図5-1. 樹幹サイズと樹皮厚, 寄主サイズおよび2種寄生バチ樹幹内密度の垂直変化に関する模式図

究では, *A. initiator* および *Spathius* 属の寄生バチによる寄生が認められているものの, 他の寄生バチ種も含めて寄生による死亡率は低いことが明らかにされた (e.g. Togashi 1986, 1990a, 1990b). 本研究では供試丸太樹皮下のマツノマダラカミキリ幼虫に対する2種寄生バチの寄生は認められず, それは他種に比べ幼虫が活発なため寄主探索行動が攪乱されることと, 寄生に成功しても毒液の効果が無いことによるものであることが示唆されている (5-2). 探索行動の攪乱については, 2-3-6で行ったような探索行動の解析をマツノマダラカミキリ幼虫と他の穿孔虫種とで比較し, 明確化する必要がある。また毒液の効果については, 100 mg f. wt 以下の幼虫に対しても同様の結果が出るかどうかを今後確認しなければならない。そしてこれらの性質を明らかにした上で, *A. initiator* によるマツノマダラカミキリ防除の可能性について検討したい。

スギカミキリはスギ・ヒノキの生立木に穿入し, 被害木は材質が著しく劣化する。本種の天敵昆虫に関してはほとんど調査が行われてこなかったが, スギ丸太接種幼虫に対

してヨゴオナガコマユバチ (*Doryctes yogoi*) が高率の寄生を行うことが認められ, 京都市内における1991~93年の調査では, 丸太接種幼虫の60~80%が本種の寄生により死亡した (Urano and Ito 1993)。しかし, 生立木における寄生率を調査した例は今のところない。生立木に穿入したスギカミキリ幼虫の死亡要因としては, 樹皮食入の段階で内樹皮の樹脂道から分泌される樹脂が最も重要であることがわかっている (Shibata 1987)。伊藤 (1996) の実験では, 生立木に接種したスギカミキリ幼虫が辺材食入後蛹室形成までの間に90%以上死亡したことが明らかにされており, ヨゴオナガコマユバチによる高率の寄生があったものと推定された。今後本種のスギカミキリ防除手段としての有効性が期待される。

以上のように寄生バチ類は穿孔性害虫の防除面からも効果の期待できる存在である。一般的に穿孔虫類は薬剤による防除が困難であると同時に, 環境への配慮の必要性が近年高まってきたことから, 生物的防除法の開発がより一層重要度を増すものと考えられる。しかし天敵生物の中でも



最も主要なグループである寄生バチに関する過去の知見はあまりにも乏しく、とくに日本国内ではこれまで全く無視されてきたといっても過言ではない。また、これまで森林昆虫の密度調節における寄生バチの役割はあまり重要視されてこなかった。しかし本研究によってこれまで難しいとされてきた樹皮下穿孔虫寄生バチの飼育・産卵法がほぼ確立し、産卵行動の解析を行うことが可能になった。また行動生態学的に最も重要な性質である性比配分についても解明することができたほか、*A. initiator* に関してはCharnovの寄主サイズモデルの前提であるハチのサイズ—適応度相関を、樹皮下穿孔虫の寄生バチとしては初めて明らかにすることができた。このことにより、寄主を視覚的に確認できない穿孔虫の寄生バチが、露出型寄主の寄生バチと同様に、寄主サイズモデルに従った寄主サイズの認識と性比配分を行っていることがわかった。加えて、室内実験によって明らかにされた2種寄生バチの寄主資源利用様式は、野外の枯死木における2種の関係を決定する主要因となっていることが解明された。本研究によって得られた知見は、寄生バチの行動生態学に新たな知識を提供し、森林における穿孔性昆虫に対する捕食寄生圧の正確な定量的評価につながるとともに、今後穿孔性害虫の生物防除を検討する上での基礎資料となるものと考えられる。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、野外での試料採取から論文作成にいたるまで数々のご指導、ご助力を頂いた、名古屋大学農学部森林保護研究室の肘井直樹助教授に心からの謝意を表す。森林保護学研究室の柴田毅教授、金光桂二名誉教授、梶村 恒博士には、寄生バチおよび穿孔虫の野外採集において便宜を図って頂くとともに、本論文に関して貴重なご意見を賜った。また名古屋大学農学部環境昆虫学教室の宮田 正教授、広島大学総合科学部の富樫一巳助教授からは、本論文に関して数々の貴重なご意見、ご批評を頂いた。厚く御礼申し上げます。森林総合研究所四国支所の前藤 薫博士にはコモバチ科寄生バチの同定を、ロシア科学アカデミーのS. Belokobylskij博士には*S. brevicaudis*の同定を、また森林総合研究所東北支所の衣浦晴生博士および同関西支所の上田明良氏にはキクイムシ科の同定をして頂いた。心から御礼申し上げます。森林総合研究所関西支所の藤田和幸博士、伊藤賢介氏(現:九州支所)、伊藤雅道博士(現:木曾試験地)ならびに五十嵐正俊氏(現:ヤシマ産業㈱)、細田隆治氏(現:住友化学㈱)には、京都における野外調査および材料採取において数々の惜しみないご助力を賜った。厚く御礼申し上げます。また滋賀県大津市のマツ林の使用を許可された住宅都市整備公園関西支社の方々には心から感謝の意を表する次第である。名古屋大学農学部森林保護研究室の福田秀志博士、加藤一隆氏(現:林木育種センター関西育種場)、東京大学農学部附属愛知演習林の原 孝秀、井上 淳枝官、名古屋大学農学部附属演習林の青木重昌技官には、名古屋周辺における研究資料の採取に関して多大なるご助力を賜った。心から御礼申し上げます。

## 引用文献

- Askew R.R. and Shaw M.R. (1986) Parasitoid communities: their size, structure and development. In *Insect Parasitoids* (Waage J. and Greathead D. eds.), pp.225-264. Academic Press, London.
- Assem J. van den, van Iersal J.A. and Los-den Hartogh R.L. (1989) Is being large more important for female than male parasitoid wasps? *Behaviour* 108: 160-195.
- Ball J.C. and Dahlsten D.L. (1973) Hymenopterous parasites of *Ips paraconfusus* (Coleoptera: Scolytidae) larvae and their contribution to mortality. I. Influence of host tree and tree diameter on parasitization. *Can. Ent.* 105: 1453-1464.
- Bedard W.D. (1965) The biology of *Tomicobia tibialis* (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitizing *Ips confusus* (Coleoptera: Scolytidae) in California. *Contributions from Boyce Thompson Institute* 23: 77-83.
- Bull J.J. (1981) Sex ratio evolution when fitness varies. *Heredity* 46: 9-26.
- Camors F.B. Jr. and Payne T.L. (1972) Response of *Heydenia unica* (Hymenoptera: Pteromalidae) to *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) pheromones and a host-tree terpene. *Ann. Ent. Soc. Am.* 65: 31-33.
- Campos M. and Gonzalez R. (1990) Influence of breeding conditions on longevity and fecundity of *Raphiterus maculatus* (Hymenoptera: Pteromalidae) reared under standard laboratory conditions. *Entomophaga* 35: 411-420.
- Campos M. and Gonzalez R. (1991) Effect of parent density on fecundity of two parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) of the olive beetle, *Phloeotribus scarabaeoides* (Coleoptera: Scolytidae). *Entomophaga* 36: 473-480.
- Charnov E.L. (1979) The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *Am. Nat.* 113: 465-480.
- Charnov E.L. (1982) *The Theory of Sex Allocation*. 355pp. Princeton University Press, Princeton.
- Charnov E.L., Los-den Hartogh R.L., Jones W.T. and Assem J. van den (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Clausen C.P. (1940) *Entomophagous Insects*. 688pp. McGraw-Hill, New York.
- Cole W.E., Amman G.D. and Jensen C.E. (1976) Mathematical models for the mountain pine beetle-Lodgepole pine interaction. *Environ. Entomol.* 5: 11-19.
- Coulson R.N. and Witter J.A. (1984) *Forest Entomology, Ecology and Management*. Wiley, New York.
- Dahlsten D.L. (1970) Parasites, predators, and associated organisms reared from western pine beetle infested bark samples. In *Studies on the Population Dynamics of the Western Pine Beetle, Dendroctonus brevicaudis* LECONTE (Coleoptera: Scolytidae) (Stalk R.W. and Dahlsten D.L. eds.), pp.75-79. University of California, Div. of Agric. Sci.
- Dahlsten D.L. (1982) Relationships between bark beetles and their natural enemies. In *Bark Beetles in North American Conifers* (Mitton J.B. and Sturgeon K.B. eds.), pp.140-182. University of Texas Press, Austin.
- DeLeon (1931) The important parasites, predators and associated insects of the mountain pine beetle in western white pine. 13pp. *Unpubl. Rep. For. Ins. field Sta., Coeur d'Alene, Idaho*.
- DeLeon (1935) The biology of *Coeloides dendroctoni* Cushman (Hymenoptera-Braconidae) an important parasite of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monticolae* Hopk.). *Ann. Ent. Soc. Am.* 28: 411-424.
- Dingle H. (1978) *Evolution of insect migration and diapause*. 284pp. Springer-Verlag, Berlin.
- Dijkstra L.J. (1986) Optimal selection and exploitation of hosts in the parasitic wasp *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Neth. J. Zool.* 36: 177-301.
- Doutt R.L. (1959) The biology of parasitic Hymenoptera. *Ann. Rew. Ent.* 4: 1641-182.
- 遠田暢男 (1992) 中国における天敵昆虫アリガタバチを利用した松くい虫の防除. *森林防疫* 41: 126-131.
- 江崎功二郎 (1994) ウバタマコメツキ (*Cryptalaus bernus* (CANDEZE)) の生活場所と発育. *応動昆* 38: 255-259.

- 江崎功二郎 (1995) ウバタマコメツキ (*Cryptalaus berus* (CANDEZE)) の生活史. 応動昆 39: 241-244.
- Fisher R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Flanders S.E. (1956) The mechanisms of sex ratio regulation in the (parasitic) Hymenoptera. *Insectes Soc.* 3: 414-419.
- Gargiullo P.M. and Berisford C.W. (1981) Effects of host density and bark thickness on the densities of parasites of the southern pine beetle. *Environ. Entomol.* 10: 392-399.
- Gauld I. and Bolton B. (1988) *The Hymenoptera*. 332pp. Oxford University Press, New York.
- Godfray H.C.J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. 473pp. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Haeselbarth E. (1979) Zur Parasitierung der Puppen von Forleule (*Panolis flammea* (SCHIFF.)), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* (L.)) und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistortana* (GOEZE)) in bayerischen Kiefernwaldern. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 87: 186-202.
- Hall R.W. (1993) Alteration of sex ratios of parasitoids for use in biological control. In *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Wrensch D.L. and Ebbert M.A. eds.), pp.542-547. Chapman and Hall, New York and London.
- Hamilton W.D. (1967) Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Heatwole H. and Davis D.M. (1965) Ecology of three sympatric species of parasitic insects of the genus *Megarhyssa* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ecology* 46: 140-150.
- Heintz K.M. (1991) Sex-specific reproductive consequences of body size in the solitary ectoparasitoid, *Diglyphus begini*. *Evolution* 45: 1511-1515.
- Heintz K.M. (1996) Host size selection and sex allocation behaviour among parasitoid trophic levels. *Ecol. Ent.* 21: 218-226.
- 平嶋義宏 (1989) 日本産昆虫総目録. 1088pp. 九州大学農学部昆虫学教室・日本野生生物研究センター共編.
- 細田隆治・上田明良・藤田和幸・浦野忠久・伊藤賢介・五十嵐正俊 (1995) オオコクヌストの生態 (II) —誘引トラップによる成虫の捕獲消長と雌雄の判別法—. 日林関西支論 4: 171-172.
- 五十嵐正俊・細田隆治・伊藤賢介・浦野忠久 (1993) オオコクヌストの生態 (I) —成虫の捕獲および採卵—. 日林関西支論 2: 189-190.
- 井上悦甫 (1991) マツノマダラカミキリの天敵サビマダラオオホソカタムシに関する研究. 岡山県林試研報 10: 40-47.
- 井上元則 (1949) 松喰虫防除精説. 138 pp. 朝倉書店, 東京.
- 石川 統 (1994) 昆虫を操るバクテリア. シリーズ共生の生態学 1. 230pp. 平凡社, 東京.
- 石窪 繁 (1959) 松類穿孔虫の寄生蜂 (*Rhopalicus tutela* WALKER) の生活史および寄生活動について. 鹿大教研紀 11: 25-34.
- 石窪 繁 (1960) 松類穿孔虫 (*Cryphalus fulvus* NIJIMA) の寄生蜂 (*Ecphytus hattori* KONO et WATANABE) の発育および寄生活動について. 鹿大教研紀 12: 40-49.
- 伊藤賢介 (1996) スギカミキリ生立木に接種されたスギカミキリ幼虫の密度と生存の関係. 応動昆 40: 1-7.
- 巖佐 庸 (1981) 生物の適応戦略 (ライブラリ生命を探る—3 団勝磨, 山口昌哉, 岡田節人編). 229 pp. サイエンス社, 東京.
- Jervis M.A. and Copland M.J.W. (1996) The life cycle. In *Insect Natural Enemies*. (Jervis M. and Kidd N. eds.), pp.63-162. Chapman and Hall, London.
- Jones W.T. (1982) Sex ratio and host size in parasitoid wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 207-210.
- Jones J.M. and Stephen F.M. (1994) Effect of temperature on development of hymenopterous parasitoids of *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 23: 457-463.
- 加藤一隆 (1991) スギの伐倒木に見られたスギカミキリの寄生バチ. 日林論 102: 253-254.
- Kazner D.J. and Luck R.F. (1995) Field tests of the size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology* 76: 412-425.
- Kennedy B.H. (1970) *Dendrosoter protuberans* (Hymenoptera: Braconidae), an introduced larval parasite of *Scolytus multistriatus*. *Ann. Ent. Soc. Am.* 63: 351-358.
- Kennedy J.S. (1977) Olfactory responses to distant plants and other odours. In *Chemical Control of Insect Behavior: Theory and Application* (Shorey and McKeivry eds.), pp. 67-91. Wiley, New York.
- King B.H. (1987) Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *Quar. Rev. Biol.* 62: 367-396.
- King B.H. (1988) Sex-ratio manipulation in response to host size by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*: a laboratory study. *Evolution* 42: 1190-1198.
- King B.H. (1993) Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. In *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Wrensch D.L. and Ebbert M.A. eds.), pp.418-441. Chapman and Hall, New York and London.
- King B.H. (1996) Fitness effects of sex ratio response to host quality and size in the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*. *Behav. Ecol.* 7: 35-42.
- King B.H. and Lee H.E. (1994) Test of the adaptiveness of sex ratio manipulation in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 437-443.
- Kishi Y. (1970a) *Mimemodes japonicus* REITTER (Coleoptera: Rhizophagidae), an egg predator of the pine bark beetle. *Kontyû* 38: 195-197.
- Kishi Y. (1970b) Difference in the sex ratio of the pine bark weevil parasite, *Dolichomitus* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), emerging from different host species. *Appl. Entomol. Zool.* 5: 126-132.
- 岸 洋一 (1968) アカマツに穿孔するゾウムシの寄生蜂. 日林誌 50: 120-123.
- 岸 洋一 (1970 a) 松くい虫の捕食者, オオコクヌスト (*Tennochila japonica* REITTER) (鞘翅目: コクヌスト科) について. 日林誌 52: 215-217.
- 岸 洋一 (1970 b) マツの穿孔性ゾウムシの寄生蜂 *Dolichomitus* sp. (膜翅目: ヒメバチ科) について. 応動昆 14: 122-126.
- 小林富士雄 (1975) 森林昆虫の密度および分布の調査法に関する研究 (第1報) —マツの穿孔虫類の樹体内分布. 林業試験場研究報告 274: 85-124.
- Kochetova N.I. (1977) Factors determining the sex ratio in some entomophagous Hymenoptera. *Entomol. Rev.* 56: 1-5.
- Kraaijeveld A.R. and van Alphen J.J.M. (1995) Variation in diapause and sex ratio in the parasitoid *Asobara tabida*. *Ent. Exp. Appl.* 74: 259-265.
- Krügler K. and Mills N.J. (1990) Observations on the biology of three parasitoids of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae): *Coelodes bostrychorum*, *Dendrosoter middendorffi* (Hymenoptera: Braconidae) and *Rhopalicus tutela* (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Appl. Ent.* 110: 281-291.
- Lampson L.J., Morse J.G. and Luck R.F. (1996) Host selection, sex allocation, and host feeding by *Metaphycus helvolus* (Hymenoptera: Encyrtidae) on *Saissetia oleae* (Homoptera: Coccidae) and its effect on parasitoid size, sex, and quality. *Environ. Entomol.* 25: 283-294.
- Luck R.F., Stouthamer R. and Nunney L.P. (1992) Sex determination and sex ratio patterns in parasitic Hymenoptera. In *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Wrensch D.L. and Ebbert M.A. eds.), pp.442-476. Chapman and Hall, New York.
- Mackauer M. (1976) The sex ratio in field populations of some aphid parasites. *Ann. Ent. Soc. Am.* 69: 453-456.
- 前藤 薫 (1994) 寄生バチとその利用. 森林昆虫—総論・各論 (小林富士雄, 竹谷昭彦編著), pp.91-98. 養賢堂, 東京.
- Matthews R.W. (1970) A revision of the genus *Spathius* in

- America north of Mexico (Hymenoptera: Braconidae). 86pp. *Contributions of the American Entomological Institute* Vol. 4, No. 5.
- Mendel Z. (1986a) Hymenopterous parasitoids of bark beetles (Scolytidae) in Israel: host relation, host plant, abundance and seasonal history. *Entomophaga* 31: 113-125.
- Mendel Z. (1986b) Hymenopterous parasitoids of bark beetles (Scolytidae) in Israel: relationships between host and parasitoid size, and sex ratio. *Entomophaga* 31: 127-137.
- Mendel Z. (1988) Effects of food, temperature, and breeding conditions on the life span of adults of three cohabitating bark beetle (Scolytidae) parasitoids (Hymenoptera). *Environ. Entomol.* 17: 293-298.
- Mills N.J., Kruger K. and Schlup J. (1991) Short-range host location mechanisms of bark beetle parasitoids. *J. Appl. Ent.* 111: 33-43.
- 三浦 彰 (1986) まつくい虫およびその天敵類の羽化記録. 38 pp. 名古屋大学農学部卒業論文.
- Moser J.C., Thatcher R.C. and Pickard L.S. (1971) Relative abundance of southern pine beetle associates in east Texas. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 64: 72-77.
- 村上陽三 (1982) 害虫の天敵. 88 pp. ニュー・サイエンス社, 東京.
- 村上陽三 (1997) クリタマバチの天敵—生物防除へのアプローチ. 308pp. 九州大学出版会, 福岡.
- 中筋房夫 (1997) 総合的害虫管理学. 273pp. 養賢堂, 東京.
- 野淵 輝 (1980) 松くい虫の天敵昆虫. 森林防疫 29: 23-28.
- 小田久五 (1970) まつくいむし. 林業新技術 33 選 (全国林業改良普及協会編) pp.415-438.
- 岡田武次・井戸規雄 (1966) アリガタバチに関する研究—クロアリガタバチ (*Scleroderma nipponica*) の生態の 1 部について—和歌山県林業試験場 40 年業務報告 23: 99-101.
- Parker G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- Pianka E.R. (1988) *Evolutional Ecology*. 4th ed. 468pp. Harper and Row, New York.
- Quicke D.L.J. (1987) The old world genera of braconine wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Natural History* 21: 43-157.
- Quicke D.L.J. and van Achterberg C. (1990) Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zool. Verh.* 258: 1-95.
- Reid R.W. (1957) The bark beetle complex associated with lodgepole pine slash in Alberta. Part II—notes on the biology of several Hymenopterous parasites. *Can. Ent.* 89: 5-8.
- Rice R.E. (1968) Observations on host selection by *Tomicobia tibialis* Ashmead (Hymenoptera: Pteromalidae). *Contr. from Boyce Thompson Inst.* 24: 53-56.
- Rice R.E. (1969) Response of some predators and parasites of *Ips confusus* (Lec.) (Coleoptera: Scolytidae) to olfactory attractants. *Contr. from Boyce Thompson Inst.* 24: 189-194.
- Richerson J.V. and Borden J.H. (1971) Sound and vibration are not obligatory host finding stimuli for the bark beetle parasite, *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomophaga* 16: 95-99.
- Richerson J.V. and Borden J.H. (1972) Host finding by heat perception in *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *Can. Ent.* 104: 1877-1882.
- 林野庁 (1984) 松の枯損防止技術に関する総合研究. 165 pp. 大型プロジェクト研究成果 2.
- Ryan R.B. and Rudinsky J.A. (1962) Biology and habits of the douglas-fir beetle parasite, *Coeloides brunneri* VIERECK (Hymenoptera: Braconidae), in Western Oregon. *Can. Ent.* 94: 748-763.
- Salt G. (1937) Experimental studies in insect parasitism. V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. *Proc. Royal Soc. London B* 122: 57-75.
- Samson P.R. (1984) The biology of *Roptrocerus xylophagorum* (Hymenoptera: Totymidae), with a note on its taxonomic status. *Entomophaga* 29: 287-298.
- Sandlan K. (1979) Sex ratio regulation in *Coccygomimus tionella* Linnaeus (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its ecological implications. *Ecol. Ent.* 4: 365-378.
- Schmidt J.M. and Smith J.J.M. (1987) The external sensory morphology of the legs and hairplate system of female *Trichogramma minutum*. *Proc. Roy. Soc. London B* 232: 323-366.
- Shenefelt R.D. (1978) *Hymenopterorum Catalogues Part 15 Braconidae*. (Ferrere C. and Vecht van der eds.) Junk, Hague.
- Shepherd R.F. (1965) Distribution of attacks by *Dendroctonus ponderosae* HOPK. on *Pinus contorta* Douglas var. *Latifolia* ENGELMANN. *Can. Ent.* 97: 207-215.
- Shibata E. (1987) Oviposition schedules, survivorship curves, and mortality factors within trees of two cerambycid beetles (Coleoptera: Cerambycidae), the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* HOPE, and sugi bark borer, *Semanotus japonicus* LACORDAIRE. *Res. Popul. Ecol.* 29: 347-367.
- Singer M.C. (1982) Sexual selection for small size in male butterflies. *Am. Nat.* 119: 440-443.
- Stouthamer R., Luck R.F. and Werren J.H. (1992) Genetics of sex determination and the improvement of biological control using parasitoids. *Environ. Ent.* 21: 427-435.
- Sugimoto T. (1977) Ecological studies on the relationship between the ranunculus leaf mining fly, *Phytomyza ranunculi* SCHRANK (Diptera: Agromyzidae) and its parasite, *Kratochviliana* sp. (Hymenoptera: Eulophidae) from the viewpoint of spatial structure I. analysis of searching and attacking behaviors of the parasite. *Appl. Ent. Zool.* 12: 87-103.
- Takagi M. (1986) The reproductive strategy of the gregarious parasitoid, *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) 2. Host size discrimination and regulation of the number and sex ratio of progeny in a single host. *Oecologia* 70: 321-325.
- 竹常明仁 (1982) マツノマダラカミキリの天敵サビマダラオオホソカタムシ. 森林防疫 31: 228-230.
- 竹常明仁 (1983) マツノマダラカミキリの個体数変動調査と天敵微生物による防除試験. 広島県林試研報 18: 39-62.
- 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 the insect parasitoids of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) in Tasmania. *Oecologia* 32: 1-10.
- 戸田桂一郎 (1993) マツ類に穿孔する甲虫類と寄生蜂の分布様式. 44 pp. 名古屋大学農学部卒業論文.
- Togashi K. (1986) Effects of the initial density and natural enemies on the survival rate of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* HOPE (Coleoptera: Cerambycidae), in pine logs. *Appl. Ent. Zool.* 21: 244-251.
- Togashi K. (1990a) Effects of aerial application of insecticide on the survival rate of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within *Pinus densiflora* logs. *Appl. Ent. Zool.* 25: 187-197.
- Togashi K. (1990b) Life table for *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within dead trees of *Pinus thunbergii*. *Jpn. J. Ent.* 58: 217-230.
- Trivers R.L. and Willard D.E. (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Trivers R.L. (1991) 生物の社会進化 (中島康裕・福井康雄・原田泰志訳). 582 pp. 産業図書, 東京.

- 上野高敏 (1995) 蛹寄生蜂における寄生受け入れの意志決定に関わる要因に関する研究. 名古屋大学大学院農学研究科博士論文.
- 浦野忠久 (1991) シラホシゾウ属とその寄生バチ 2 種の樹幹内分布. 日林論 102: 251-252.
- Urano T. and Hijii N. (1991a) Biology of the two parasitoid wasps, *Atanycolus initiator* (FABRICIUS) and *Spathius brevicaudis* RATZEBURG (Hymenoptera: Braconidae), on subcortical beetles in Japanese pine trees. *Appl. Ent. Zool.* 26: 183-193.
- Urano T. and Hijii N. (1991b) Factors causing the difference in parasitism pattern between two parasitoid wasps, *Atanycolus initiator* (FABRICIUS) and *Spathius brevicaudis* RATZEBURG (Hymenoptera: Braconidae), on subcortical beetles in Japanese pine trees. *Appl. Ent. Zool.* 26: 425-434.
- Urano T. and Hijii N. (1995) Resource utilization and sex allocation in response to host size in two ectoparasitoid wasps on subcortical beetles. *Ent. Exp. Appl.* 74: 23-35.
- Urano T. and Ito K. (1993) Life histories of the parasitoid wasps and their percent parasitisms on inoculated larvae of the *Cryptomeria* bark borer, *Semanotus japonicus* LACORDAIRE (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Jpn. For. Soc.* 75: 409-415.
- Urano T. and Ito K. (1995) Percent parasitisms of the parasitoid wasps on inoculated larvae of the *Cryptomeria* bark borer *Semanotus japonicus* LACORDAIRE (Coleoptera: Cerambycidae). *Proceedings of the International Union of Forestry Research Organizations Joint Conference-February, 1994*: 408-414.
- Vinson S.B. (1977) Behavioral chemicals in the augmentation of natural enemies. In *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies* (Vinson S.B. ed.), pp.237-279. Plenum Press, New York.
- Vinson S.B. (1984) The chemical ecology of the parasitoid host relationship. In *The Chemical Ecology of Insects* (Bell W.J. and Card R.T. eds.), pp.205-233. Chapman and Hall, London.
- Vinson S.B. and Iwantsch G.F. (1980) Host suitability for insect parasitoids. *Ann. Rev. Ent.* 25: 397-419.
- Visser M.E. (1994) The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Anim. Ecol.* 63: 963-978.
- Waage J.K. (1979) Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science Wash.* 203: 916-918.
- Waage J.K. (1986) Family planning in parasitoids: adaptive patterns of progeny and sex allocation. In *Insect Parasitoid* (Waage J. and Greathead D. eds.), pp.63-95. Academic Press, London.
- Watanabe C. (1937) A contribution to the knowledge of the Braconid fauna of the empire of Japan. *J. Facul. Agr., Hokkaido Imp. Univ.* 42: 1-204.
- Wellings P.W., Morton R. and Hart P.J. (1986) Primary sex-ratio and differential progeny survivorship in solitary haplo-diploid parasitoids. *Ecol. Ent.* 11: 341-348.
- Wharton R.A. (1993) Bionomics of the Braconidae. *Ann. Rev. Entomol.* 38: 121-143.
- Wylie H.G. (1967) Some effects of host size on *Nasonia vitripennis* and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Ent.* 99: 742-748.
- 安永邦輔 (1964) 松くい虫の分類と天敵の手引. 123 pp. 熊本営林局造林課.
- Yoshikawa K. (1981) Seasonal changes in numbers and distribution patterns of pine bark weevils (*Shirahoshizo* spp.) (Coleoptera: Curculionidae) attracted to pine bait logs. *Appl. Ent. Zool.* 16: 367-37.
- Yoshikawa K. (1987a) A study of the subcortical insect community in pine trees II. Vertical distribution. *Appl. Ent. Zool.* 22: 195-206.
- Yoshikawa K. (1987b) A study of the subcortical insect community in pine trees III. Species correlation. *Appl. Ent. Zool.* 22: 207-215.

## 摘要

森林内において衰弱枯死した樹木の樹幹内には様々な種類の昆虫が生息し、それを餌として複雑な捕食・寄生関係が成立している。しかしこれら樹木穿孔性昆虫の密度調節に関わる天敵生物、とりわけ寄生バチの役割については、これまでに行われた定量的研究に基づいた評価は少ない。その理由として、寄生バチそのものの生活史や寄生様式、寄主昆虫群集との相互関係がほとんど解明されていないことがあげられる。本研究は、マツ樹皮下に生息する穿孔性昆虫の寄生バチ 2 種 (*Atanycolus initiator* と *Spathius brevicaudis*) の飼育・調査法の改良を通して、その生活史を解明するとともに、視覚的に寄主を識別できないハチがいかにして樹皮下の寄主を発見し、子の餌として評価し産卵するのか、また野外における寄生バチの寄生行動に影響を及ぼす要因は何かを明らかにするための調査を行った。

### (1) 2 種寄生バチの生活史および寄主探索行動

- ① 2 種の寄生バチはアカマツ・クロマツ枯死木の樹皮下に穿入するカミキリムシ科, ゾウムシ科, キクイムシ科の幼虫に寄生する, 広食性の外部単寄生性のハチである。2 種ともに野外における脱出は 4 月に始まり, 断続的に 11 月まで続いた。7 月から 9 月にかけては羽化成虫が採集されなかったが, これは樹幹内の寄主幼虫数が減少したことによると考えられた。また越冬個体は雄の方が雌より先に脱出する傾向があった。
- ② 2 種の卵から羽化までの発育は, ほぼ同様の経過をたどることが明らかになった。室内飼育における発育所要日数にも顕著な差はなかった。雌雄を比較すると, 2 種いずれにおいても雌の方が発育に長い日数を必要とした。ハチミツ給餌した成虫の寿命は, 2 種ともに雌の方が有意に長かった。また *A. initiator* では, 1 年を通して飼育個体群の一部に休眠するものが認められた。
- ③ 2 種の形態には明らかな差が認められた。とくに顕著なのは産卵管長であり, *A. initiator* の産卵管は, *S. brevicaudis* のその 3.7 倍の長さであった。それぞれのサイズパラメータ (体長, 頭幅, 生重, 産卵管長) 間には明瞭な相対成長関係が認められた。
- ④ *A. initiator* の室内産卵を従来の丸太を用いる方法から, 透明なスチロールケースに樹皮を固定する方法によって, 雌バチの寄主探索行動をより詳細に追跡することが可能となった。*A. initiator* の寄主探索行動は, a ランダムな探索, b 集中的な探索, c 産卵管挿入, d 寄主麻酔・産卵の 4 段階に分けることができた。雌バチは樹皮の亀裂などを利用して産卵管を樹皮下に挿入するが, 産卵には多くのエネルギーと時間を要することが明らか

になった。

## (2) 性比調節

① 一般に単寄生バチ類の多くでは、母親が寄主のサイズに応じた性比調節を行うことが知られており、この性質に関する理論的説明もなされている(寄主サイズモデル, Charnov et al. 1981)。寄主の存在およびサイズをを視覚的に確認できない穿孔虫の寄生バチが、このような性質を持つかどうかを明らかにするための実験を行った。丸太を用いた室内産卵実験では、丸太内に最も多く存在したシラホシゾウ属幼虫に対する性比が *A. initiator* では雄に偏り、*S. brevicaudis* では逆に雌に偏っていた。*A. initiator* では平均サイズの大きいクロコブゾウムシおよびヒゲナガモモプトカミキリに対する寄生率が高く、これらにおける性比はほぼ1:1であった。また *A. initiator* のキクイムシに対する寄生は認められなかった。一方 *S. brevicaudis* はキクイムシも利用しており、マツノキクイムシに対する性比はやや雌に偏っていた。

② 丸太産卵における2種寄生バチと主要寄主種において、寄主体サイズと寄生バチ羽化成虫体サイズ(いずれも生重)の間に有意な相関が認められた。2種いずれにおいても、相対的にサイズの大きな寄主種では雌雄の回帰係数に有意差が生じた。また同一寄生バチ種の寄主種間では回帰にほとんど差が認められなかった。またシラホシゾウ属に対する回帰は2種で大きく異なっており、*S. brevicaudis* では飽和型曲線となった。

③ 丸太産卵における2種寄生バチと主要寄主種の間、寄主サイズにともなう寄生バチ羽化成虫の性比変化が認められた。*A. initiator* ではサイズの異なる2種の寄主において性比曲線に顕著な違いはなかったが、*S. brevicaudis* ではサイズの小さいマツノキクイムシにおいて、急激な性比の低下がみられた。またこの性比変化は性依存的死亡によるものではなく、母親による性比調節の結果であることが、*A. initiator* を用いた実験で明らかになった。

④ 2種寄生バチにおいて平均サイズの大きな寄主種では、寄主サイズの増加とともに寄主摂食率の低下が認められた。とくに *S. brevicaudis* とシラホシゾウ属の関係ではこの傾向が顕著であり、雌雄を比較すると、いずれの寄主サイズクラスにおいても雄の方が有意に低い値を示した。

⑤ 寄主サイズモデルからの予測として、雌バチによる寄主サイズの大小の評価は相対的な基準にもとづいて行われると説明されている。本研究ではスチロールケースを用いた産卵方法によって、あらかじめ寄主サイズや寄主種を操作した上で雌バチに供試することが可能となった。そこで寄主サイズを3つのクラスに分け、そのうち2つのサイズを組み合わせて *A. initiator* 雌成虫に与え、穿孔虫の寄生バチとしては初めて寄主サイズ評価に関する実験を行った。その結果寄主サイズに応じた性比

の変化は認められたが、寄主サイズ評価の相対性を検討するにはデータ不足であった。

⑥ 寄主サイズに応じた性比調節が進化する前提条件として、体サイズと適応度の相関が雌雄で異なることがあげられている。*A. initiator* がこの条件を満たしているかどうかを確認するために、雌雄の体サイズといくつかの適応度要素の相関を調べた。その結果、雌では最も重要な適応度要素と思われる生涯産卵数と蔵卵数が体サイズと強い相関を持つことが明らかとなった。一方雄の交尾能力に関しては、サイズの大きな個体が交尾成功率は高いものの、1個体の雌をめぐって大小の雄が直接争った場合は、両者ともに交尾に成功する場合もあり、そのような場合は必ずしもサイズの大きな個体が有利とはいえなかった。また寄主サイズと発育所要日数の関係では、雄ではサイズの小さな個体において発育日数が有意に短かった。したがって体サイズと適応度の関係は雄より雌の方が強く、寄主サイズモデルの前提条件をほぼ満たしていることが明らかとなった。

## (3) 野外枯死木における2種寄生バチの寄主資源利用様式

① 先の室内実験で明らかにされた2種寄生バチの繁殖戦略が、野外枯死木樹幹内の2種の関係にどのような影響を及ぼしているかを解明するために、野外における自然枯死木および伐倒木における寄主穿孔虫と2種寄生バチの時空間分布に関する調査を行った。自然枯死木では、樹幹直径によって穿孔虫の種構成が異なり、大径木ではサビカミキリが、小径木ではシラホシゾウ属が優占していた。寄主種構成の違いは2種寄生バチの優先度にも影響しており、寄主サイズが比較的大きな大径木では *A. initiator* が、寄主サイズの小さな小径木では *S. brevicaudis* が優占する傾向にあった。しかしいずれの供試木においても、樹幹下部では *A. initiator* の密度が高かった。これは樹幹下部にサイズの大きな寄主が集中していたことと、樹幹下部の樹皮厚が *S. brevicaudis* の平均産卵管長を上回っており、*S. brevicaudis* の産卵が制限されたことが原因と考えられる。

② 自然枯死木の同一樹幹内において2種の利用した寄主サイズには明らかな違いがあった。また寄主サイズと寄生バチサイズの間には有意な相関が認められ、とくに *S. brevicaudis* とシラホシゾウ属の関係は、室内飼育個体で得られた回帰と同様の飽和型曲線となった。また寄主サイズと寄生バチ性比の関係は、*S. brevicaudis* とシラホシゾウ属の間では室内飼育個体と同じく、寄主サイズの増加とともに下がる傾向が認められたが、全体の性比はほぼ1:1だった。一方 *A. initiator* の性比はいずれの樹幹においても雄に偏っていた。

③ 1995年3月に伐倒した健全なアカマツをその後定期的に剥皮調査することにより、寄生バチと寄主穿孔虫の樹幹内分布の季節変化を調べた。伐倒の3カ月後まではハチによる寄生は全く認められず、これは樹皮下の穿孔

虫幼虫の体サイズが、2種寄生バチの利用可能な大きさに達していなかったためと考えられた。しかし4カ月後には寄主幼虫のサイズが急速に増加し、それともなって2種寄生バチの寄生も認められた。樹幹内では *S. brevicaudis* が優占しており、シラホシゾウ属が寄主として最も多く利用されていた。樹幹内の寄主サイズは全体的に小さく、時間の経過によるサイズの増加も認められなかったため、*S. brevicaudis* 優占の状況は最後まで変わらなかった。しかし、樹幹下部の厚皮部でのみ *A. initiator* の密度が高くなるが多かった。

以上の結果を総合して以下の事項が示唆された。

- ① 2種寄生バチの脱出消長および室内飼育実験から、2種はともに年5～6世代を経過し、世代が重複する可能性が高く、ほぼ同一の生活環を持つことが明らかになった。また *A. initiator* の休眠生態は、野外個体群の性比の偏りに影響することが推察された。
- ② *A. initiator* の寄主探索行動の解発刺激としては、寄主の活動にともなう振動などの物理的的刺激、および寄主の排出するフラスから発生するにおい物質などの化学的刺激的の他に、樹皮の形状もかわりを持つことが示唆された。
- ③ 2種寄生バチはその平均体サイズの違いから、発育に必要な栄養要求量が異なるため、共通の寄主種であるシラホシゾウ属を利用した場合の性比および摂食率に差が生じるものと考えられる。このことは室内飼育実験およびシラホシゾウ属の優占していた野外枯死木の両方の結果から考察することができた。
- ④ 本研究では、寄主を視覚によって発見することのできない穿孔虫の寄生バチにおいて、寄生バチ性比の寄主サイズへの依存性が生じていることを明らかにしたほか、その理論的根拠である寄主サイズモデルの前提条件、すなわち寄生バチ体サイズと適応度の相関に雌雄差があることを解明した。2種寄生バチはそれぞれにとって最適なサイズの寄主を選択する傾向があり、性比調節の基準となる寄主の大小判断は、寄主種の影響を受けないことが示された。しかしサイズの点で適さない穿孔虫種および特殊な生態を持つ種は寄生を受けないかまたは受けにくいことがわかった。後者の例としてマツノマダラカミキリをあげることができ、幼虫の活動性および雌バチの注入する毒液に対する抵抗性が、寄生を受けにくい原因と考えられる。
- ⑤ 野外枯死木における2種の樹幹内分布は、寄主種および寄主サイズの季節的变化と樹皮厚の分布によって決まり、それらの要因は樹幹サイズによって変化することが明らかとなった。*A. initiator* の樹幹内分布に対しては寄主サイズが主な制限要因として働き、10 mg f. wt 以下の寄主が多い小径木では密度が低く、性比は著しく雄に偏ることが予想される。また *S. brevicaudis* の分布は樹皮厚の影響を強く受けており、全般的に樹皮厚の大きな大

径木では、分布が樹幹上部に限定されることが示唆された。

## Host-resource utilization in the ectoparasitoid wasps on subcortical beetles

Tadahisa URANO

In forest ecosystems, complex interactions exist between many species of subcortical beetles and their natural enemies in declining and dead trees. Only a few studies have tried to measure the role of natural enemies, especially parasitoid wasps, in regulating the population density of the beetles, because most of the biological and ecological traits and the interactions between hosts and parasitoids have not been clarified. This study investigated life histories and host-searching behaviors of 2 solitary ectoparasitoids, *Atanycolus initiator* (FABRICIUS) and *Spathius brevicaudis* RATZEBURG, and improved the methods for use in oviposition experiments and rearing the wasps in the laboratory. The paper discusses criteria for evaluating beetle larvae as hosts and factors causing the differences in the parasitism pattern between the 2 parasitoids.

### (1) Life histories and host-searching behaviors in the 2 parasitoids

1. The 2 parasitoids are both polyphagous and parasitic on Cerambycidae, Curculionidae, and Scolytidae larvae infesting Japanese pines, *Pinus densiflora* and *P. Thumbergii*. Pine logs were collected in the field and kept in an outdoor cage. Adults of both species emerged from April to November. Emergence was not observed from July to September, probably because most of the host species had emerged by then. Most male adults of the overwintering generation of *A. initiator* emerged a few days before the females.
2. The duration from egg hatch to adult emergence of both species was almost identical under laboratory conditions. In both species, females required more time than males for development. The mean longevity of female adults was longer than males in both species when reared on dilute honey. Between 2% and 25% of the reared *A. initiator* larvae diapaused.
3. *A. initiator* adults were distinctly larger than *S. brevicaudis* adults. *A. initiator*'s ovipositor was 3.7

times longer than *S. brevicaudis*'s. Clear allometric relationships were established between all combinations of body length, head width, body weight, and ovipositor length.

4. A new method was developed to observe the oviposition behavior of the parasitoids on subcortical beetles in the laboratory. A piece of pine bark was attached to the bottom of a clear styrene case by metal fittings, and living host larvae were placed under the bark. A female wasp was put in the case and induced to oviposit through the bark. Observation allowed the host searching behavior of *A. initiator* to be divided into 4 phases: random search, concentrated search, ovipositor penetration, and host paralysis and oviposition.

## (2) Sex allocation of the 2 parasitoids

1. Many solitary parasitoids manipulate the sex of their offspring in response to host size, as proposed by the host-size model of Charnov *et al.* (1981). Several experiments were conducted to test the sex allocation systems of the 2 parasitoids, which cannot see their hosts. The sex ratio of wasps emerging from *Shirahoshizo* spp., the most abundant host species, was strongly male-biased in *A. initiator*, but female-biased in *S. brevicaudis*. The percentage parasitism of *A. initiator* on *Niphades variegatus* and *Acanthocinus griseus*, which are larger, was higher than on *Shirahoshizo* spp., and the sex ratio of emerging adults of both host species was almost 1 : 1. Only *S. brevicaudis* exploited 2 species of Scolytidae smaller than 10 mg fresh weight, and the sex ratio of emerging adults from 1, *Tomicus piniperda*, was female-biased.
2. The size of emerging wasps was positively correlated with host size in both parasitoid species. Regression coefficients of the size relationships were significantly different between males and females of both parasitoids for relatively larger host species. There was no significant difference in the regression coefficients between host species parasitized by each wasp species. Both parasitoids clearly responded differently to the size of their common host species, *Shirahoshizo* spp. For *A. initiator*, *Shirahoshizo* spp. were relatively small hosts, and the regression was linear. In contrast, *Shirahoshizo* spp. were relatively large hosts for *S. brevicaudis*, and the regression was logarithmic.
3. The sex ratio (male proportion) of emerging wasps decreased in both parasitoids as host size increased.

In *A. initiator*, there was no remarkable difference in the pattern of sex ratio shift with host size between large (*N. variegatus*) and small (*Shirahoshizo* spp.) host species. In contrast, the sex ratio of *S. brevicaudis* on *T. piniperda*, a smaller host species, declined more sharply than it did on *Shirahoshizo* spp., a larger species for this wasp. The oviposition experiment in *A. initiator* proved that the sex ratio shift observed in emerging wasps did not result from the differential mortalities of male and female offspring as a function of host size but from the sex manipulation of eggs at oviposition by female adults.

4. The proportions of host body consumed by both parasitoid species declined in response to host size for relatively large host species. The proportions of host consumption declined rapidly in *S. brevicaudis* parasitizing *Shirahoshizo* spp. and differed significantly between sexes.
5. Charnov *et al.* (1981) predicted that when female wasps manipulate the offspring sex ratio in response to host size, they evaluate the size of the host relative to the size of other hosts they have encountered. In this study, the new apparatus for oviposition experiments enabled the size distribution of host larvae offered to female wasps to be manipulated in advance. *Shirahoshizo* spp. larvae were divided into 3 sizes—large, medium, and small—and then 2 classes were combined and offered to an *A. initiator* female. The results showed a shift in sex allocation in response to host size but could not support the relative evaluation of host size by the parasitoid.
6. The host-size model assumes that, by influencing the size of offspring, host size affects the reproductive success of a parasitoid's daughters more strongly than that of her sons. For *A. initiator*, the effect of host size on various aspects involved in reproductive success of both male and female wasps was measured to verify this assumption. Lifetime production of offspring and egg load at 7 days after emergence were both positively correlated with female wasp size. Two males, 1 large and 1 small, were introduced simultaneously into a vial with a virgin female to show the relationship between a male's body size and his mating ability. Although large males tended to mate more than small ones, there was no clear evidence of the advantage of large size when both males succeeded in mating. There was a positive correlation between the male's size and development time, suggesting that smaller males have a tendency to emerge before larger ones and could mate with more females.

These results suggest that the positive effect of body size on reproductive success is greater in females than in males, supporting the assumptions of the host-size model.

### (3) Host-resource use of 2 parasitoids in the field

1. Spatial and temporal distributions of the 2 parasitoids and the host species in dead pine trunks were investigated to determine the effect of the host resource use of both parasitoids on interactions between them in the field. Host species composition depended on trunk diameter. *Arhopalus coreanus*, for example, a relatively large host species, predominated in large trees, whereas *Shirahoshizo* spp., a relatively small host species, predominated in small trees. The host species composition influenced the domination of the 2 parasitoids in a tree: *A. initiator* predominated in large trees, *S. brevicaudis* in small trees. However, the density of *A. initiator* was greater than that of *S. brevicaudis* in the lower part of all sample trunks, because large host larvae concentrated where the bark thickness exceeded the mean ovipositor length of *S. brevicaudis*.
2. Host size was significantly different between the hosts parasitized by *A. initiator* and those parasitized by *S. brevicaudis* in the dead trunks. The size of emerging wasps was positively correlated with host size in both species. The regression of *S. brevicaudis* and *Shirahoshizo* spp. was logarithmic, and the sex ratio of *S. brevicaudis* decreased with increasing size of *Shirahoshizo* spp. Both of these results are similar to the laboratory results. The overall sex ratio of emerging *S. brevicaudis* adults was almost 1:1, whereas that of *A. initiator* was strongly male-biased.
3. Seasonal changes in the spatiotemporal distribution of both parasitoids and their host species were monitored by regular debarking of pine trees felled in March 1995. Parasitism was not examined in the first 3 months after felling because the host larvae in the trunk were likely to be too small. Observation began 4 months after felling, when there was a rapid increase in host size. In all sample trees, most parasitoids were *S. brevicaudis*, which parasitized mainly *Shirahoshizo* spp. *Spathius brevicaudis* predominated throughout the observation period because the average host size in the trunks was relatively small and did not increase with time. However, the density of

*A. initiator* was high in the bottom part of most sample trees with thick bark.

### Conclusions

1. Judging from the emergence patterns and developmental periods in the laboratory, the life cycles of the 2 parasitoids are almost identical. Both species could yield 5 or 6 generations in the field each year, and overlap of generations is likely. The male bias in emerging *A. initiator* wasps in the field may be caused by a difference in the proportion of diapausing larvae between males and females.
2. The results from both the laboratory and the field suggest that the sex ratio and the proportion of host body consumption of the common host species, *Shirahoshizo* spp., differed greatly between the 2 parasitoids because of differences in the nutritive requirements for larval development deriving from the difference in adult sizes.
3. Parasitoids that cannot see their hosts still allocate sex in response to host size. The assumption of the host-size model was supported in *A. initiator*. Both parasitoids selected host larvae of suitable size for the development of their offspring, and they are thus most likely to employ "size" rather than "species" as a criterion for evaluating a host and determining which sex to allocate to it. Neither wasp parasitized *Monochamus alternatus* in spite of its suitable size, probably because the larva could move more rapidly under the bark than other host species, and possibly because of resistance to the poison injected by a female wasp for paralysis.
4. Interactions between the 2 parasitoids in a trunk would be affected by temporal and spatial changes in host size and host species composition and by the distribution of bark thickness. These effects depend on the diameter of the trunk. The field data suggest that the main limiting factor for the distribution of *A. initiator* is host size. Host larvae smaller than 10 mg average fresh weight, which dominated in small trunks, were not suitable for *A. initiator*, and the sex ratio of emerging adults was thus strongly male-biased. On the other hand, the distribution of *S. brevicaudis* was limited mainly by bark thickness, and on large trunks with a thick bark the distribution was strongly restricted to the upper part.



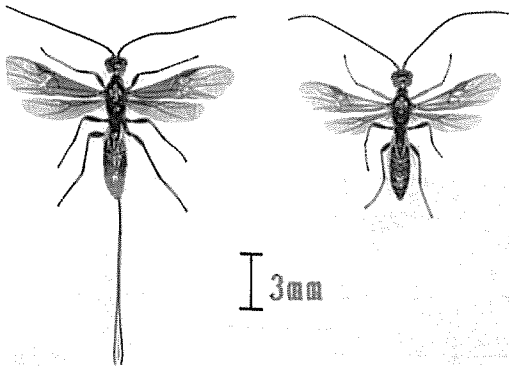


写真1-1. *Atanycolus initiator* 成虫 (左: ♀, 右: ♂)

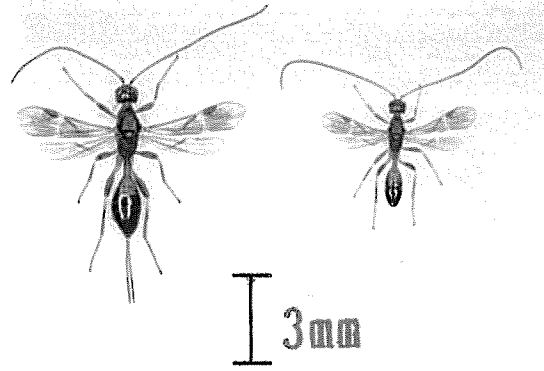


写真1-2. *Spathius brevicaudis* 成虫 (左: ♀, 右: ♂)



写真2-1. 産卵実験用ガラス円筒

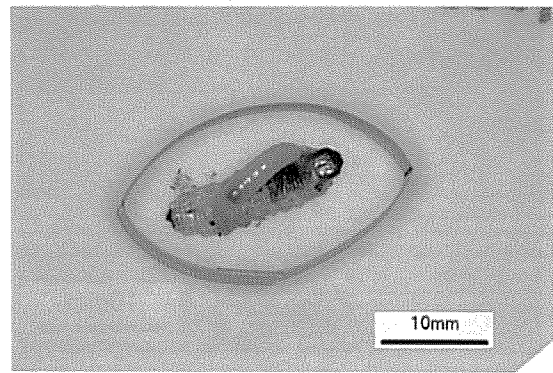


写真2-2. スチロールケース内での *Atanycolus initiator* 幼虫の飼育 (寄主はシラホシゾウ属幼虫)

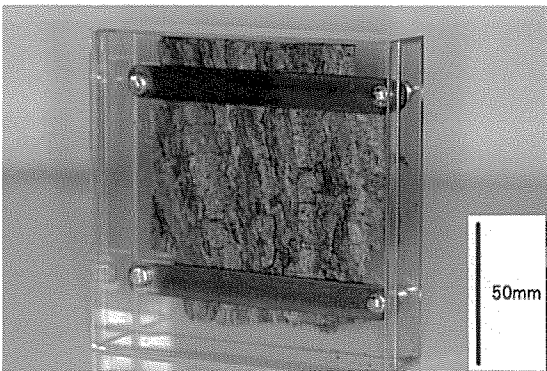


写真2-3. スチロール製産卵容器

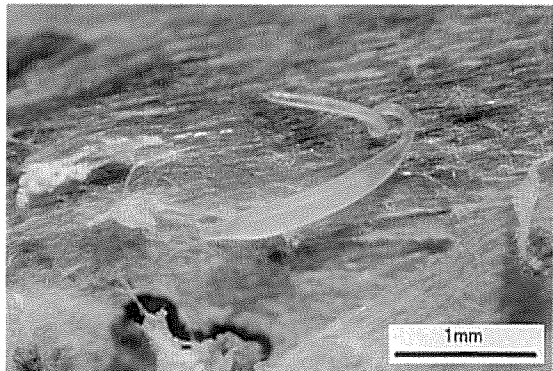


写真2-4. *Atanycolus initiator* の卵

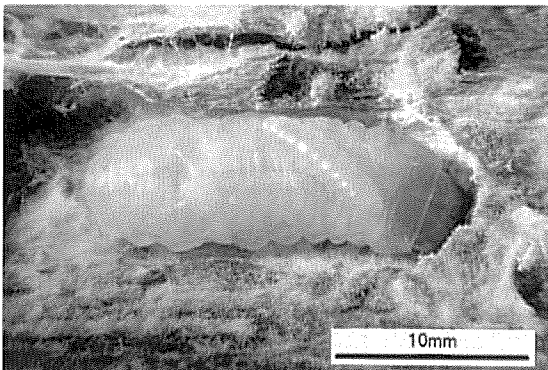


写真2-5. *Atanycolus initiator* 幼虫 (寄主はシラホシゾウ属幼虫)

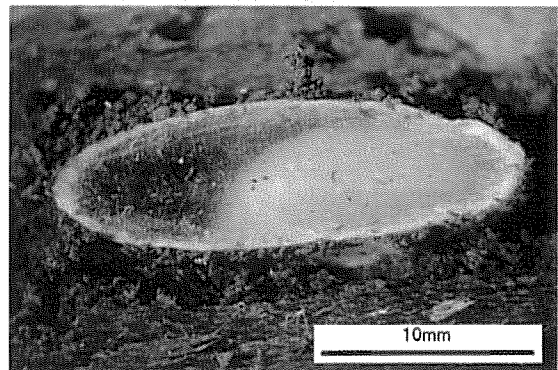


写真2-6. *Atanycolus initiator* の繭 (内部に幼虫が見える)



写真2-7. *Atanycolus initiator* 雌幼虫の産卵行動

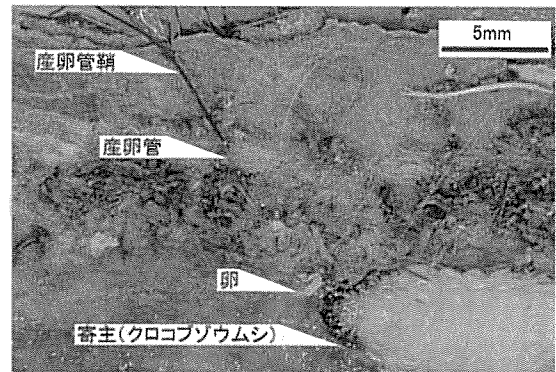


写真2-8. 産卵容器を用いて観察した *Atanycolus initiator* の産卵状況

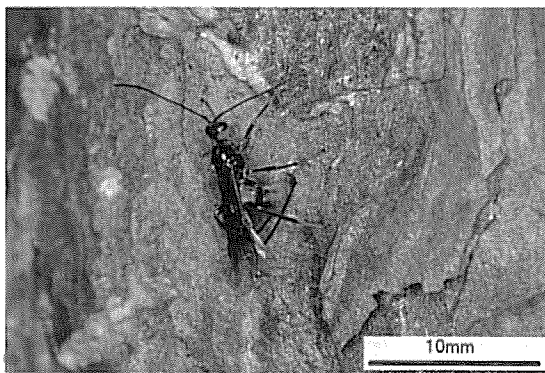


写真2-9. ピンホールを利用し産卵する *Atanycolus initiator* 雌成虫



写真4-1. 林分Eにおける伐倒木の設置状況