

博士論文

マツノマダラカミキリの産卵生態に関する研究

平成10年 3月

広島大学大学院生物圏科学研究科
環境計画科学専攻

安 佛 尚 志

目次

第1章	序論	1
第2章	マツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布とその時間的变化	4
	1. 野外における産卵痕の空間分布とその時間的变化	5
	2. 室内における産卵痕の空間分布とその時間的变化	12
第3章	マツノマダラカミキリの産卵生態	20
	1. 産卵痕, 卵および幼虫が存在する産卵資源に対する産卵反応	21
	2. 卵を含む産卵痕に対する産卵反応	25
	3. 連続して形成された産卵痕の時間的・空間的間隔	35
第4章	マツノマダラカミキリ雌成虫が産卵資源内の子孫を認識する機構	45
	1. 雌成虫由来の物質が産卵痕内の卵の有無の認識に果たす役割	45
	2. 幼虫のフラスからの抽出物が産卵場所選好に及ぼす影響	52
	3. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚と下脗鬚の感覚子	57
第5章	産卵の時間的差異と空間的距離が子の適応度成分に及ぼす影響	61
	1. 同一の産卵痕を利用して産みつけられた2卵の位置と 孵化時期がその後の生存率と成長に及ぼす影響	61
	2. 孵化の時間的差異と孵化幼虫間の距離が幼虫初期の生存, 発育および成長に及ぼす影響	72
第6章	総合考察	83
	謝辞	89
	要約	90
	引用文献	98
	図表	

第1章 序 論

個体の空間分布の様式は、動物の繁殖、死亡、移動など個体群生態学の中心課題と密接に結びついており、個体の分布およびその形成機構を解析することはその生物種の生態を明らかにする上で必須の手順の一つである。

限られた資源を利用する植食性昆虫においては、卵の分布様式はその平均密度と共に個体の生存率に重要な影響を与えられとされる。そのような昆虫の中には、同種によって既に産卵されている寄主を認識し、そのような寄主への産卵を避けることによって資源上に卵を一様に分布させる種が多くみられる。この様な産卵様式は、子の死亡率の低下を通して親の適応度を高めていると考えられており、古くは貯蔵害虫のアズキゾウムシ *Callosobruchus chinensis* (L.) に始まり (Utida, 1943)、果樹害虫であるミバエ科の数種 (例えば, Prokopy, 1972; Prokopy *et al.*, 1976)、数種の鱗翅目 (例えば, Rothschild and Schoonhoven, 1977)、および鞘翅目昆虫 (例えば, Kohno *et al.*, 1986) などで知られている。アズキゾウムシ (Oshima *et al.*, 1973) や、ヨーロッパミバエ *Rhagoletis cerasi* L. (Hurter *et al.*, 1987) では産卵抑制物質が同定され、防除への応用が研究された場合もある (Katsoyannos and Boller, 1976; 1980)。

マツノマダラカミキリ *Monochamus alternatus* Hope は、激害型の松枯れを引き起こす材線虫病の病原体、マツノサイセンチュウ *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner) Nickle の主要な媒介昆虫である (Mamiya and Enda, 1972; 森本・岩崎, 1972)。そのためマツノマダラカミキリの個体群レベルは本病の流行に直接関わっており、その産卵戦略を明らかにすることはマツ林におけるマツノマダラカミキリの個体群密度、さらには材線虫病の動態を予測・制御してマツ林を保全する上で重要である。

マツノマダラカミキリの雌成虫は、衰弱または枯死したアカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. やクロマツ *P. thunbergii* Parl. の樹皮に大腮で傷をつけ

て、外樹皮と材の間に産卵する（例えば、富樫, 1989b）。本研究では産卵管を挿入した孔のある樹皮上の傷を「産卵痕」と記述する。本種の産卵痕および卵は、マツの樹皮上で一様分布を示すことが知られている（小林, 1975; 岩崎ら, 1976; Shibata, 1984）。この一様分布は、限られた資源を有効に使い、子の生存率を高めるための適応戦略であると考えられる。事実、本種の卵期から成虫として枯死木から脱出するまでの生存率は極めて高く（Togashi, 1990）、このことは材線虫病の激害化と密接な関係があると思われる。しかし、マツノマダラカミキリの産卵生態に関しては、産卵痕の分布以外には産卵行動の報告（西村, 1973; Okamoto, 1984）があるのみで、一様分布の形成機構については何も明らかになっていない。産卵痕の一様分布は、雌成虫が既にある産卵痕を避けて産卵することによって形成されると考えられているが（小林, 1975）、雌成虫の産卵痕に対する反応も調べられてはいない。また、産卵痕の一様分布がもつ生態学的意義も実験的に明らかにされてはいない。そこで本研究においては、マツノマダラカミキリの産卵生態を調べ、本種の産卵戦略、特に産卵痕の一様分布の形成機構と、その産卵戦略の持つ生態学的意義を明らかにすることを目的として、調査、観察および実験を行った。

本文は6章からなり、序論に続く第2章では、マツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布の時間的変化を野外のアカマツ林および実験室の網箱内で調査し、産卵痕の分布の一様化に影響を及ぼす要因について考察した。第3章では、産卵痕の一様分布に関係するマツノマダラカミキリの産卵行動を明らかにするために、産卵痕、卵および幼虫が存在する産卵資源に対する産卵反応、卵を含む産卵痕に対する反応、および、連続した産卵行動を調べた。そして、その結果に基づいて産卵痕の一様分布の形成過程について考察した。第4章では、マツノマダラカミキリ雌成虫の分泌物や雌成虫の生殖器官のメタノール抽出物をつけた擬似産卵痕や、幼虫のフラスのメタノール抽出物を塗布した産卵資源に対する雌成虫の産卵反応を調べた。また、走査電子顕微鏡によるマツノマダラカ

ミキリの感覚器官の観察も行い、卵を含む産卵痕および幼虫の存在する産卵資源の認識機構について考察した。第5章では、卵を含む産卵痕に対する重複産卵がその後の幼虫の生存率に及ぼす影響と、孵化の時間的なずれや孵化幼虫間の空間的距離が幼虫の生存率や成長、発育に及ぼす影響を調べて、産卵痕(卵)の一樣分布が持つ生態学的意義について考察した。最後に第6章において全体の考察を行った。

第2章 マツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布

およびその時間的变化

昆虫の卵の空間分布のパターンは幼虫の生存率と成長、すなわち雌成虫の繁殖成功度が最大になるように進化してきたと考えられる。マツノマダラカミキリは枯死しつつある、もしくは枯死して間もないアカマツやクロマツに産卵する。幼虫は枯死木の内樹皮を摂食し、蛹化する（例えば、富樫, 1989a,b）。産卵に際して、雌成虫は樹皮表面に大腮で傷を作る。その後、傷の中心から産卵管を挿入し、樹皮下に一卵を産むが、約半分の傷に対しては産卵をしない（例えば、Togashi and Magira, 1981）。野外における成虫の発生期間（6月から9月）の終了後、産卵痕は長さ50cm（Shibata, 1984）または長さ60cm（小林, 1975）のアカマツやクロマツの丸太の樹皮表面で一様分布を示す。産卵痕の一様分布は、幼虫間の種内競争の緩和をもたらすと考えられ、限られた資源を有効に利用するための適応であると思われる。

また、網室内に放したマツノマダラカミキリ個体群を用いた実験では、産卵痕の空間分布が時間の経過、およびアカマツ丸太上の産卵痕密度の増加と共に変化することが、1週間ごとの観察によって示されている（小林, 1975）。小林（1975）は、産卵痕密度が野外では $1.5/100\text{cm}^2$ 、屋外に設置した網室では $2.0/100\text{cm}^2$ を越えると明瞭な一様分布が形成されたと、述べている。彼はまた、産卵痕の分布が最終的には一様になるとしても、産卵痕密度や樹皮の状態その他の条件に依存して途中の経過は一定にはならないと、述べている（小林, 1975）。しかし、野外における産卵痕の空間分布の時間的变化はまだ調べられていない。

そこで、野外のアカマツ林の新しい枯死木と実験室の網箱内のアカマツ丸太を用いて、樹皮上の産卵痕の空間分布の時間的变化を調べた。

1. 野外における産卵痕の空間分布およびその時間的变化

マツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布に関して詳細な情報を得るために、マツノマダラカミキリの産卵に適した資源の量や成虫の個体群密度が季節的に変動する野外アカマツ林において、産卵痕の空間分布の時間的变化を調べた。

(1) 材料と方法

調査地：野外実験は広島県東広島市のアカマツ、リョウブ *Clethra barbinervis* Sieb. et Zucc., ソヨゴ *Ilex pedunculosa* Miq., ネズ *Juniperus rigida* Sieb. et Zucc. およびアセビ *Pieris japonica* D. Don の混交林（海拔220m, 面積544m²）を区切って行った（第2.1図）。調査地を含む地域は材線虫病による被害を受けており、それがアカマツの主要な死亡要因であった。調査区域内には195本のアカマツ立木があり、そのうち138本が健全木であった。1993年5月の調査時には健全木の平均胸高直径は7.7cm, 平均樹高は7.8mであった（第2.1表）。1993年4月に調査地のアカマツを除く細い木本（胸高直径が2.0cm以下のもの）を切り倒して歩きやすいようにした。個体識別のために、各アカマツの幹の胸高部に番号付きのラベルを打ちつけた。

アカマツの生理状態の調査：アカマツ立木の生理状態は樹脂浸出機能によって判定した。アカマツの樹脂浸出機能は材線虫病の進展にともない急激に失われる（Mamiya, 1983）。調査は1993年5月から11月までの各月の終わりの5日間に行った。最初にピストル型ホッチキスで長さ13mmのステープルを樹幹に打ち込んだ。24時間以内にその傷から樹脂が浸出した場合、そのアカマツは健全であると見なした。樹脂の浸出が認められない場合、釘（長さ48mm, 直径2.7mm）を樹幹に約10mmの深さまで打ち込んだ。その24時間後にも樹脂が浸出していなかった場合、直径7mmのポンチとピンセットを用いて樹幹から円形の樹皮と形成層を除去し、材を露出させ、その24時間後に樹脂の浸出を調

査した。その際に、樹脂の浸出が確認されなかったアカマツを衰弱木と判定した。この調査は材線虫病の病原体であるマツノザイセンチュウ（清原・徳重，1971; Mamiya and Kiyohara, 1972）を人工的に接種したアカマツを除いて、すべてのアカマツ生立木に対して行われた。

アカマツに対するマツノザイセンチュウの接種：マツノマダラカミキリの産卵資源として新たに枯死するアカマツを発生させるために、1993年5月から8月の各月の9日または10日にマツノザイセンチュウを5本のアカマツ健全木に接種した。合計20本のマツノザイセンチュウ接種木の平均胸高直径は9.4 cm，平均樹高は9.5mであった。接種前日に接種を予定しているアカマツにホッチキスのステープルを打ち込み，樹脂の浸出によって健全であることを確認した。また，マツノマダラカミキリが樹幹を歩行しやすいように地際から地上3 mまでの枝をすべて切り落とした。接種には最も病原力の強いマツノザイセンチュウのアイソレイトの一つであるS-10を使用した。このアイソレイトを灰色かび病菌 *Botrytis cinerea* Pers. を餌として25℃で2週間培養し，接種の前日にベールマン法で抽出した。接種に際しては，まずカッターナイフを用いて地上50cm以内の樹幹の樹皮（およそ1.0cm×2.5cm）を剥皮して材を露出させ，そこに脱脂綿（ローラーコットン(EX)[®]，ニチエイ）を置き，パラフィルムとビニールテープを用いて上方を開けた状態で固定した。この開口部から，脱脂綿と材の接している部分にマツノザイセンチュウ懸濁液（1万頭/ml）1 mlをマイクロピペットを用いて滴下した。懸濁液にはマツノザイセンチュウの様々な発育段階が含まれていた。滴下後，開口部をパラフィルムで被い，ビニールテープで固定して乾燥を防いだ。接種位置として点対称となるように3ヶ所を選び，アカマツ1本当たり合計3万頭のマツノザイセンチュウを接種した。

産卵痕の調査：マツノザイセンチュウの接種後，アカマツの生理状態をホッチキスのステープルを用いて調査した。さらに，マツノマダラカミキリの産卵痕がマツノザイセンチュウ接種木の樹幹上に形成されるかどうかを調査した。

アカマツの生理状態と産卵痕の調査は、接種後1993年10月26日までの毎週月曜日および木曜日に行われた。接種木の樹脂浸出機能の停止が確認された場合、その樹幹から直径7mmの円形の樹皮と形成層を除去し再度その機能停止を確認した。

アカマツの樹脂の浸出機能が停止した場合、その樹幹の高さ50~100cmから300cmの部分に幅10cm、長さ50cmの方形区を4または5個、油性マジック（スーパーマックス[®]、ライオン事務器）で作成した。油性マジックは、予備実験においてマツノマダラカミキリの産卵に影響を及ぼさないことを確認した。方形区は、樹皮の厚い地際部を避けて鉛直方向に連続して作成した。各方形区は五つの10cm×10cmの正方形に油性マジックの黒線によって分けられた。方形区の作成後は産卵痕の調査を毎日行い、新しい産卵痕を見つけた場合は各正方形の上辺および左辺からの距離を測り、その位置を毎日記録した。記録が済んだ産卵痕は、油性マジックを用いて小さい円で囲むように印をつけた。樹脂浸出機能の停止を知る前に産卵痕を発見した場合は直ちに樹幹上に方形区を作成し、以後産卵痕の調査を毎日行った。

接種木以外のアカマツで樹脂浸出機能の停止もしくは産卵痕の形成が確認された場合、直ちに高さ50cmから150cmの間の樹幹に二つの方形区を作成し、以後産卵痕の調査を毎日行った。

産卵痕の空間分布の解析：産卵痕の空間分布の解析には Morisita (1959) の I_{δ} 指数を用いた。 I_{δ} 指数は分布集中度を表し、 I_{δ} 指数が1の場合は空間分布がランダム分布であることを意味する。1より大きい場合は集中分布を意味し、1未満の場合は一様分布を意味する。産卵痕の I_{δ} 指数は2.5cm×2.5cm、5.0cm×5.0cmおよび10.0cm×10.0cmの単位方形区を用いて、各方形区ごとに計算した。 I_{δ} 指数の有意性はF検定によって調べた（伊藤・村井, 1977）。

アカマツから脱出したカミキリムシ科昆虫の同定：1994年5月13日、マツノザイセンチュウの人工接種によって枯死したアカマツを伐倒し、その幹を

70cmの丸太に切り分けた。この時、カミキリムシ科昆虫の脱出孔は見つからなかった。そこで、1994年5月17日に産卵痕を含むすべての丸太を屋外の網箱に入れて、同年の8月31日まで毎日調査をし、脱出してきたカミキリムシの成虫を同定した。

(2) 結果

マツノザイセンチュウ接種木からの *Monochamus* 属昆虫の脱出

マツノザイセンチュウ接種木から合計17頭のマツノマダラカミキリが1994年6月9日から7月10日の間に脱出したが、カラフトヒゲナガカミキリ *Monochamus saltuarius* (Gebler) は脱出しなかった。このことによって、調査地で見つかった産卵痕はすべてマツノマダラカミキリによって作られたことが示された。

方形区における産卵痕の最終密度と I_{δ} 値の関係

産卵痕は、マツノザイセンチュウ接種木と自然枯死木を併せて18本のアカマツの65方形区で見つかった。5.0cm×5.0cmを単位方形区とした場合の方形区ごとの産卵痕の平均密度と I_{δ} 値の関係を第2.2図に示した。最終的な産卵痕密度が0.375/25cm²すなわち1.5/100cm²以下の場合、 I_{δ} 値は0から4の間で大きなばらつきが見られた。最終的な産卵痕密度が増加するにつれて、極端に高い、もしくは極端に低い I_{δ} 値を示す方形区の数も減少した。最終的な産卵痕密度が0.375/25cm²を越えた15方形区のうち7つで I_{δ} 値が1未満になった。さらに、産卵痕の分布の一様性が有意であった方形区はそのうち3つであった

($p < 0.05$)。

単位方形区の大きさと産卵痕の I_{δ} 値の関係

第2.3図は最終的な産卵痕密度が1.5/100cm²以上に達した15方形区のそれぞれ

れにおいて、単位方形区を2.5cm×2.5cm、5.0cm×5.0cmおよび10.0cm×10.0cmと変えたときの I_{δ} 値の変化を示す。第2.3図では類似の変動パターンを3つのグループにまとめた。6つの方形区において、 I_{δ} 値は単位方形区の大きさの減少と共に減少し、単位方形区を5.0cm×5.0cmおよび2.5cm×2.5cmとした時に I_{δ} 値が1未満になった（第2.3図A）。また、他の6つの方形区では、 I_{δ} 値が単位方形区の大きさの減少と共に増加した（第2.3図B）。単位方形区が5.0cm×5.0cmの時、1つの方形区を除いて I_{δ} 値が1より大きくなり、単位方形区が2.5cm×2.5cmの時すべての方形区で I_{δ} 値が1より大きくなった（第2.3図B）。残りの3つの方形区では、単位方形区が5.0cm×5.0cmの時に、 I_{δ} 値が1より大きく、最大になった（第2.3図C）。単位方形区が2.5cm×2.5cmの時には I_{δ} 値が1未満になった（第2.3図C）。

産卵痕の密度と I_{δ} 値の関係

最初の産卵痕の形成された日が、9本のマツノザイセンチュウ接種木の45方形区で記録された。

第2.4図は産卵痕が初めて形成された日が確認され、最終的な産卵痕密度が1.5/100cm²を越えた各方形区における、産卵痕密度と I_{δ} 値の関係を示す。11の方形区のうち、7つの方形区では産卵痕密度が低い最初の数日間の間、 I_{δ} 値は0であった。その後、 I_{δ} 値が最後まで0であった1つの方形区を除いて、産卵痕密度の増加と共に I_{δ} 値は急激に増加し、次いで速やかにもしくは徐々に減少した。 I_{δ} の最大値は4つの方形区で1より大きくなり、2つの方形区では1未満であった。他の4つの方形区では、最初に産卵痕を発見した時点で I_{δ} 値は1より大きかった。その後、 I_{δ} 値は急速に、次いで徐々に減少した。

11の方形区のうちの3つの方形区では、 I_{δ} 値は1以下を保っていた。これらは樹脂の浸出機能が完全に停止せず、産卵痕から樹脂が流れ出たり、マツノマダラカミキリの発生時期の終わり頃（9月）に産卵痕が形成されたアカ

マツで観察された。

最隣接産卵痕の時間的・空間的距離

新たに形成された産卵痕と既に形成されていた産卵痕の間の距離が2.5cm以下であった場合、2つの産卵痕は3日以内に形成された場合が79% (33/42) であり、同じ日に形成されていた場合が60% (25/42) であった (第2.5図)。産卵痕の形成から時間が経過するにつれて、その産卵痕の近くに新たに産卵痕が形成されることは希になった。

(3) 考察

野外におけるマツノマダラカミキリの成虫の発生期の終了後、その産卵痕はマツの幹から切り出した長さ50cmまたは60cmの丸太の樹皮表面において一様分布を示すと記載されてきた (小林, 1975; Shibata, 1984)。また小林 (1975) は、野外においては産卵痕密度が1.5/100cm²をこえると5.0cm×5.0cmもしくはそれより小さな方形区を単位として見た時に産卵痕が一様分布を示したと、述べている。

今回の調査では、産卵痕密度が低いときはほとんどの方形区で産卵痕が集中分布を示した (第2.2および2.4図)。網室内にアカマツ丸太をおいて20~60頭のマツノマダラカミキリ成虫を放した実験でも同様の結果が報告されている (小林, 1975)。産卵痕が最初集中分布を示す理由としては、丸太上の資源の質の不均一性、つまり、産卵に適した樹皮の部分と適していない樹皮の混在と、マツノマダラカミキリの産卵行動の二つが考えられる。例えば、小林 (1975) は、最初の産卵痕が樹皮の薄い部分に多いことから、樹皮厚が産卵を支配する重要な要因であると推察している。Nakamura *et al.* (1995) は、樹皮の厚い丸太よりも樹皮の薄い丸太の方に多くの産卵痕が形成されることを実験的に示した。また、小林 (1975) は、産卵痕密度が低いときには雌成虫はある距離を動

いて2～3回引き続いて産卵する習性があると記載している。今回の調査では産卵痕が接近していた場合、それらは比較的短い時間間隔で形成されていた(第2.5図)。これが1頭の雌成虫の連続産卵によるものか、複数の雌成虫による産卵が好適な箇所に集中した結果なのかは不明である。

その後、産卵痕密度の増加と共にほとんどの方形区で分布の集中度は低下したが、5.0cm×5.0cmもしくはそれより小さな方形区を単位として見た場合、最終的な産卵痕の空間分布は産卵痕の平均密度が1.5/100cm²をこえた時でも一様分布から集中分布までの様々な分布を示した(第2.2, 2.3および2.4図)。さらに、単位方形区の大きさの変化にともなうI₀値の変化は、小林(1975)が示したようなパターン(第2.3図A)以外にも二つのパターンが観察された。第2.3図Aのパターンは典型的な一様分布を示している。それに対して、第2.3図Bに示された変化のパターンは産卵痕の小集団を持つ集中分布を示し、第2.3図Cの変化のパターンは産卵痕の大集団を持つ集中分布を示している。最終的な産卵痕密度が3/100cm²未満の方形区では上に示したすべてのパターンが観察された。しかし、産卵痕密度がそれ以上の方形区では一様分布のパターンのみ見られた。分布パターンの違いは産卵資源であるアカマツの個体差や、産卵されているときのマツノマダラカミキリの成虫密度の差によるのかも知れない。

上記のように、今回の調査では小林(1975)やShibata(1984)が記載しているような産卵痕密度では、明瞭な産卵痕の一様分布は観察されなかった。しかし、産卵痕の最終密度とI₀値の関係(第2.2図)、および産卵痕密度とI₀値の時間的变化(第2.4図)が示すように、最初産卵痕密度が低いときは集中分布を示し、産卵痕密度が高くなるにつれて産卵痕の分布の集中度が下がり一様分布に近づくという点はこれまでの研究と同じであり、かなり高い産卵痕密度では典型的な一様分布がみられた。これまでの報告と異なる結果が得られた原因として、マツノマダラカミキリ成虫の密度や野外における枯死木と網室内の丸太の違いがマツノマダラカミキリの産卵行動に影響を与えることが考えられる。

また、マツノマダラカミキリの個体群の間で産卵行動に違いがあるのかもしれない。今回の調査地ではマツノマダラカミキリの個体群密度は高くなかった。小林（1975）の調査地には材線虫病の激害地が含まれており、マツノマダラカミキリの個体群密度は相当高かったと思われる。今回の調査において最初に産卵痕が形成されたアカマツ枯死木が衰弱し始めた時、他のアカマツはすべて健全であった。このため、そのアカマツにはマツノマダラカミキリの産卵が短期間に集中して行われ、産卵痕の分布集中度の典型的な時間的变化と、最終的な一様分布が観察された（第2.4図）。このことは、成虫密度が産卵痕の一様分布形成に深く関係していることを示唆している。

マツノマダラカミキリの産卵行動については、多くの点が不明のままである。本種の産卵行動についてより詳細な情報を得ることによって、本種の産卵痕の一様分布の形成過程についての理解を深めることができるであろう。

2. 室内における産卵痕の空間分布およびその時間的变化

野外調査（小林, 1975; Shibata, 1984）と網室内での実験（小林, 1975; 岩崎ら, 1976）において、マツノマダラカミキリの産卵痕はアカマツおよびクロマツの樹皮上で一様分布を示すことがこれまでに示されてきた。しかし、これまでの報告で一様分布を示した産卵痕密度を越えても、前節の野外調査では、アカマツの樹皮上の産卵痕の空間分布は、必ずしも一様分布を示さなかった（第2章1）。この違いの原因を明らかにすることによって、産卵痕の空間分布の一様化に必要な要因を見つけだすことができるかも知れない。

野外の枯死木の幹上にはマツノマダラカミキリの雌雄成虫が複数存在して交尾や産卵を行う（Okamoto, 1984）。マツノマダラカミキリと同属の *Monochamus scutellatus* (Say) および *M. notatus* Drury では、雌成虫の間で産卵痕をめぐる、雄成虫の間では雌成虫をめぐる種内競争が起こる（Hughes

and Hughes, 1987)。前節の野外調査の結果からも、マツノマダラカミキリの成虫密度が産卵痕の一様分布の形成に関係していることが示唆された。

ここでは、成虫密度が産卵痕の空間分布の時間的变化に及ぼす影響を明らかにするために、産卵資源としてアカマツの丸太を入れた網箱内に、マツノマダラカミキリ成虫を密度を変えて放し、丸太上の産卵痕の空間分布を毎日調査した。

(1) 材料と方法

昆虫：1993年1月に、石川県志賀町でマツノマダラカミキリ幼虫を含むアカマツとクロマツの枯死木が採集された。それから脱出した成虫の子孫を、アカマツ丸太を用いて実験室で飼育し、第1および第2世代を実験に用いた。それに加えて、1993年3月に広島県東広島市でアカマツ枯死木を採集し、それらから脱出したマツノマダラカミキリ成虫の次世代をアカマツ丸太を用いて実験室で飼育し、その成虫も実験に用いた。

丸太から脱出した成虫は、1頭ずつスチロール製角型容器(9.0cm×18.0cm×4.5cm)に入れ、アカマツの新鮮な枝を与えて1週間個体飼育をした。その後、雌雄1頭ずつをつがいにし、産卵用アカマツ小丸太(長さ：約5cm、平均直径：2.7cm)とアカマツの新鮮な枝を与えて飼育した。妊性は卵の孵化によって確認した。脱出後3～4週間経過した成虫を実験に用いた。

産卵用のアカマツ丸太と枝：広島県東広島市において健全なアカマツを伐倒して、長さ70cm(平均中央径：7.6cm, S.D.=0.4cm)の丸太にした。また、マツノマダラカミキリの餌および妊性を調べるための産卵用小丸太の材料として、アカマツの枝を東広島市内で採集した。

採集したアカマツの丸太や枝は直ちにポリエチレン製の袋に入れて乾燥を防ぎ、0～10日間、5℃で保存した。実験開始の5日前、長さ70cmの丸太を25℃に置いた。実験開始の前日、各丸太について樹皮の厚さを均一化するため、

部分的に外樹皮が厚くなっている箇所の外樹皮を削って薄くした。次に、丸太の切断面（木口）に垂直な1本の基線を、丸太の樹皮上に油性マジック（スーパーマックス[®]、ライオン事務器）で引いた。油性マジックは、予備実験においてマツノマダラカミキリの産卵に影響を及ぼさないことを確認した。乾燥を防ぐために、丸太の両切断面をパラフィン（融点：56～58℃）で封じた。

実験方法：実験用網箱（内のり：61.0cm×41.0cm×77.0cm、16メッシュの金網張り）内に、基線を引いた長さ70cmの1本の丸太を立てて置いた。また、餌として水を入れたガラス瓶（直径：6.5cm、深さ：13.8cm）に切り口を差し込んだ新鮮なアカマツの6～8本の枝（長さ：約50cm、当年～1年生）を入れた。次に、マツノマダラカミキリの雌雄成虫1つがい、2つがいまたは4つがいを、それぞれ5、4、4個の網箱に放した。実験開始から24時間おきに、産卵痕の調査を行った。丸太を網箱から取り出し、新しい産卵痕が形成されていた場合、丸太上端から産卵痕までの垂直距離と基線から産卵痕までの水平距離を測定して記録した。記録が済んだ産卵痕を油性マジックで囲み、新たな産卵痕と区別した。すべての新しい産卵痕の位置を記録して油性マジックで囲んだ後、丸太を網箱に戻した。毎日の調査時に成虫が死亡していた場合は直ちに死体を取り除き、同性で同日齢もしくは日齢の近い（2日以内の範囲）成虫を加えて成虫密度を一定に保った。実験は28日間継続して行った。餌用のアカマツの枝は1週間おきに新鮮なものと交換した。実験および昆虫の飼育は、25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で行った。

解析方法：産卵痕の空間分布の解析には I_o 指数（Morisita, 1959）を用いた。長さ70cmの丸太の両端5.0cmの範囲を除く樹皮表面の産卵痕の分布を、5.0cm×5.0cmの方形区を単位として調べた。 I_o 値が1から有意に離れているかどうかは F 検定によって調べた（伊藤・村井, 1977）。

（2）結果

産卵痕の形成は実験開始の翌日からすべての丸太で確認された。最初の1日間（24時間）の単位方形区当たりの産卵痕密度は、1つがい放了網箱内の丸太では0.06~0.42（C.V.=0.68）、2つがいでは0.15~0.48（C.V.=0.53）とばらつきが大きかった。それに対して4つがい放了網箱内の丸太では産卵痕密度は0.35~0.43（C.V.=0.09）であり、ばらつきが小さかった（第2.6図）。産卵痕の平均密度は、1つがいでは緩やかに増加する場合が多かったが、網箱間でばらついた。2つがいの場合は3本の丸太と、4つがいの場合は4本の丸太で、実験開始後6、7日まで比較的等しい速度で産卵痕密度が増加した。それ以後の産卵痕密度の増加速度は丸太間で異なった（第2.6図）。最終的な産卵痕密度も、1つがいでは単位方形区当たり0.50~1.73（C.V.=0.48）、2つがいでは0.88~2.03（C.V.=0.33）とばらついたが、4つがいでは1.58~2.10（C.V.=0.13）と比較的高い密度でそろっていた（第2.6図）。また、1つがいでは単位方形区当たりの産卵痕密度が1を越えた丸太は1本だけであった（第2.6図のa）。

産卵痕の分布集中度を示す I_{δ} 値の時間的な変化は、放した成虫の個体差による違いが顕著であった（第2.7図）。1つがいおよび2つがい放了網箱では、産卵痕の I_{δ} 値の変化は丸太間で異なった。しかし、4つがい放了網箱では、高い I_{δ} 値から低下するか、低い I_{δ} 値から増加するかの違いはあったものの、8日目からすべての丸太で I_{δ} 値が1未満になり、その後も値が安定していた（第2.7図）。

1つがい放了網箱においては、産卵痕密度が極めて低い1、2日目を除く実験期間中に2本の丸太で I_{δ} 値が1より小さくなった（第2.7図のc, e）が、有意な一様性はなかった（ $p > 0.05$ ）。実験期間の前半に、3本の丸太（第2.7図のa, d, e）で産卵痕が有意な集中分布を示し（ $p < 0.05$ ）、1本の丸太（第2.7図のc）では産卵痕が最終的に有意な集中分布を示した（ $p < 0.01$ ）。その丸太では実験の終わり頃に、産卵痕密度が急に増加した（第2.6図のc）。最終的

に5本のうちの1本(第2.7図のe)だけで産卵痕の I_{σ} 値が1より小さくなったが、有意ではなかった($p > 0.05$)。

網箱内に2つがいを放した場合、2本の丸太(第2.7図のg, i)では実験期間を通じて、産卵痕は有意な集中分布または一様分布を示さなかった。1本の丸太(第2.7図のf)は6日目から実験の終了まで、非常に有意な集中分布を示した($p < 0.01$)。その丸太では最終的な産卵痕密度が最も高くなった(第2.6図のf)。それとは反対に、残りの1本の丸太(第2.7図のh)では1日目から産卵痕の I_{σ} 値が0.95で、4日目から実験の終了まで有意な一様分布を示した($p < 0.01$)。この丸太は、2つがいを放した網箱の中では初日の産卵痕密度が最も高かった(第2.6図のh)。

4つがいを放した網箱では、2本の丸太(第2.7図のj, l)で産卵痕が1、2日目に有意な集中分布を示した($p < 0.05$)。そのうちの1本(第2.7図のj)は8日目から実験終了まで I_{σ} 値が1より小さかったが、有意ではなかった($p > 0.05$)。もう1本の丸太(第2.7図のl)は7日目から I_{σ} 値が1より小さくなり、14、15日目に産卵痕が有意な一様分布を示した($p < 0.05$)。その後、実験終了まで I_{σ} 値は1より小さかったが有意ではなかった($p > 0.05$)。残りの2本の丸太では実験期間を通して I_{σ} 値が1以下であった。そのうちの1本(第2.7図のk)では、4日目に産卵痕が有意な一様分布を示した($p < 0.05$)。

最終的な I_{σ} 値をみると、1つがいを放した網箱内の丸太では0.87~1.73(C.V.=0.27)、2つがいの場合では0.60~1.66(C.V.=0.39)とばらつきが大きかったが、4つがいを放した網箱内の丸太では0.86~1.00(C.V.=0.06)となり、ばらつきが小さかった(第2.7図)。

産卵痕の平均密度と I_{σ} 値の関係の時間的変化においても、1つがいまたは2つがいを放した網箱内の丸太ではばらつきが大きく、4つがいの場合ではばらつきが小さいという傾向があった(第2.8図)。2つがいを放した網箱内の1本の丸太(第2.8図のh)では、方形区当たりの産卵痕密度が0.85を越えてから

有意な一様分布を示した。4つがいを放した網箱内の2本の丸太（第2.8図のj, l）では、産卵痕の I_0 値は最初高かった。産卵痕密度が1.42（第2.8図のj）または1.85（第2.8図のi）を越えると I_0 値が1より小さくなった。

最終的な産卵痕の平均密度と I_0 値の関係をみると、1つがいおよび2つがいを放した網箱内の丸太では、産卵痕の平均密度と I_0 値の2つとも大きくばらついたが、4つがいを放した網箱内の丸太ではばらつきが小さく、平均的な I_0 値は1より小さくなった（第2.9図）。

（3）考察

本節の実験によって、マツノマダラカミキリ成虫の個体群密度が、産卵痕の一様分布形成に影響を及ぼすことが示された。すなわち、成虫密度が高いほど、産卵痕は樹皮上で一様分布を示すことが多くなるということである。

成虫密度が産卵痕の空間分布に影響を及ぼす過程はいくつか考えることができる。一つは、成虫が産卵痕を避けることによって産卵痕の一様分布が形成される場合である。産卵する成虫が増えると、産卵痕密度および産卵痕密度の増加速度が増加する。その結果、産卵場所を探索中の雌成虫が産卵痕に遭遇する頻度が高くなる。このことが、産卵痕の空間分布の一様化を促進するのかも知れない。しかし、今回の実験では、1もしくは2つがいを放した網箱では、4つがいを放した網箱と同じくらいの産卵痕密度の増加や最終的な産卵痕密度を達成した丸太が存在したが、それらの丸太においては、 I_0 値が1より小さくなるとは限らなかった。

もう一つは、成虫間の相互作用によって産卵痕の一様分布が形成される場合である。小林（1975）は、産卵痕が最初に集中分布を示すのは、マツ丸太上の産卵に適した場所に産卵が集中することと、雌成虫がある程度の距離を動きながら2～3個の産卵痕を形成することによると述べている。Hughes and Hughes（1987）はマツノマダラカミキリと同属の *M. scutellatus* および *M.*

notatus で、雌成虫の間では産卵痕をめぐって、雄成虫の間では雌成虫をめぐって種内競争が起こることを示した。マツ丸太上の成虫密度が上昇すれば、好適な産卵場所をめぐる競争が激しくなることが考えられる。競争の激化が、マツの樹皮上での雌成虫の分散をもたらし、産卵痕の空間分布の集中度を下げるのかも知れない。また、雌成虫による連続産卵も、よりよい産卵場所を探索する雌成虫や、交尾相手を求める雄成虫によって妨害されるかも知れない。これらの要因によって、産卵場所の分散、産卵痕の分布の一様化が促進されるのかも知れない。産卵痕の一様分布の形成にはこれらの条件が単独もしくは複合的に関わっていると考えられる。

1 もしくは2つがいを放した網箱では、産卵痕の空間分布の時間的変化が丸太間で異なった（第2.7および2.8図）。このような結果が得られた理由として、第一に供試した丸太間の違いが考えられる。実験の準備段階において、それぞれの丸太については外樹皮の厚さがほぼ均一になるように外樹皮を削った。しかし、内樹皮や外樹皮の厚さ、さらには丸太が採られた樹幹の高さを丸太間でそろえることは困難であった。このため、丸太間で内樹皮や外樹皮の厚さ、および樹皮下の環境に違いが生じ、その違いがマツノマダラカミキリの産卵行動に影響を与えたのかも知れない。樹皮厚に関しては、マツノマダラカミキリ成虫が樹皮の薄い部分を好んで産卵することがこれまでに報告されている（例えば、小林, 1975; Nakamura *et al.*, 1995）。第二に、雌成虫の産卵能力や産卵行動に個体差が存在し、それが結果に反映されたことが考えられる。4つがいを放したときには、その個体変異が平均化されて、各丸太間の産卵痕の空間分布の時間的変化がそろったのかも知れない。また、これら二つの要因が複合的に作用したのかも知れない。

小林（1975）は、マツノマダラカミキリの産卵痕密度が、野外では100cm²あたり1.5、網室では2.0を越えると、明瞭な一様分布になったと述べている。しかし、今回の実験ではその密度を越えても丸太間で I_0 値は異なった（第2.8お

よび2.9図)。小林(1975)の実験では、直径20cmのアカマツ丸太が使われた。岩崎ら(1976)の実験ではアカマツ丸太の直径は7~8cmであったが、長さ4mのものが用いられた。Shibata(1984)の調査では、調査されたアカマツの平均胸高直径は約20cmであった。それらに比べると今回使用した丸太はかなり小さい(長さ70cm, 直径約7cm)。マツノマダラカミキリの産卵痕が低密度で一様分布を示すためには、高い成虫密度だけでなく、産卵可能な空間がある程度広いことが必要なのかも知れない。

第3章 マツノマダラカミキリの産卵生態

植食性昆虫は、好適な寄主植物を選択したり、寄主の好適な部分を選択して産卵する。このような選択的産卵のいくつかは、寄主植物の物理的および化学的信号によって引き起こされることが知られている（例えば、Myers, 1985; Renwick and Radke, 1988）。さらに、ある種の昆虫は、同種の未成熟個体に既に占有されている寄主とまだ占有されていない寄主を区別できることが示されてきた。例えば、ミバエ科の数種で知られている産卵抑制フェロモンは産卵中の雌によって果実の表面に放出され、雌の繰り返し産卵を抑制する（例えば、Prokopy, 1972; Prokopy *et al.*, 1976）。同様の産卵抑制フェロモンの存在はアズキゾウムシで示されている（Oshima *et al.*, 1973）。また、オオモンシロチョウ *Pieris brassicae* L. は化学信号および視覚信号によって、同種の卵や幼虫に既に占有されている寄主植物に産卵することを避ける（Rothschild and Schoonhoven, 1977）。

このような同種の未成熟個体に占有されている寄主と占有されていない寄主の区別によって、ある種の昆虫では利用可能な資源に対して一様に産卵することが知られている。例えば、アズキゾウムシは寄主であるアズキの種子にはほぼ同数の卵を産みつける（Utida, 1943）。

マツノマダラカミキリは衰弱または枯死したばかりのアカマツやクロマツに産卵する。本種の産卵では、雌成虫は大腮で樹皮表面に傷を作り、その傷の中心から産卵管を樹皮下に挿入して一卵を産むが、産まない場合もある（例えば、Togashi and Magira, 1981）。本種の産卵痕は樹皮表面で一様分布を示すことが知られている（小林, 1975; 岩崎ら, 1976; Shibata, 1984）。この分布様式は樹皮上に既にある産卵痕の近くで産卵が抑制されることによって起こると考えられてきた（小林, 1975; Shibata, 1984）。しかし、産卵痕に占有された樹皮に対する産卵の抑制は実験的に確かめられてはいない。また、産卵痕に対する雌成虫

の反応や、雌成虫の連続的産卵における産卵痕形成の時間的・空間的間隔も調べられておらず、本種の産卵痕の一様分布形成過程はほとんど解明されていない。

1. 産卵痕、卵および幼虫が存在する産卵資源に対する産卵反応

ここではアカマツ丸太に卵や幼虫を含む産卵痕が存在する場合、そのような丸太に対する雌成虫の産卵反応を実験的に明らかにした。

(1) 材料と方法

昆虫：1990年に石川県志賀町でマツノマダラカミキリの幼虫が採集された。この幼虫によって確立された実験室系統の第1および第2世代の成虫を実験に用いた。卵、幼虫、蛹はアカマツ丸太を用いて25℃、光周期12L-12Dで飼育した。なお、幼虫が老熟した後、10℃、10L-14Dの条件下に2～4ヶ月置いて、その休眠を打破した。丸太から脱出した成虫は1頭ずつスチロール製角型容器(9.0cm×18.0cm×4.5cm)に入れ、アカマツの当年枝または1年枝を与え、25℃、12L-12Dで飼育した。2～3週間後、雌雄成虫を同じ容器に入れ、交尾を可能にして飼育を続けた。雌成虫の妊性は幼虫の孵化によって確認した。丸太から脱出して21～28日を経過した成虫を実験に使用した。

アカマツ丸太：健全なアカマツが広島県広島市または東広島市で伐倒され、その幹が長さ70cmまたは140cmの丸太に切断された。丸太は0～8日間5℃で保存し、実験開始の5日前に25℃に保たれた部屋に移した。実験開始の前日に丸太を節のない長さ10cmの小丸太に切断した。小丸太の直径は4.8～7.7cmであった。小丸太は乾燥を防ぐためにポリエチレン製の袋に入れ、使用するまで25℃で保存した。

産卵痕のあるアカマツ丸太への産卵(実験3.1)：マツノマダラカミキ

りが産卵した（条件づけ）アカマツ小丸太を得るために、雌成虫1頭または雌雄成虫1つがい、長さ10cmのアカマツ小丸太および餌用の切断したアカマツの枝と共に透明なスチロール製容器（25cm×40cm×30cm）に入れた。1つがいの成虫は雌成虫の産卵行動に及ぼす雄成虫の影響を調べるために使用した。枝の切り口は水の入った小瓶（直径：3.8cm、深さ：7.4cm）に入れた。1つがいの成虫の導入から1または3日後、または1頭の雌成虫の導入から3日後、容器から成虫と小丸太を取り出し、小丸太上の産卵痕の数を調べた。産卵期間の違いによって小丸太あたりの産卵痕数を変えた。各産卵痕は油性マジック（スーパーマークス[®]、ライオン事務器）で丸く囲んだ。油性マジックによる標識はマツノマダラカミキリの産卵選好に影響を与えないことが予備実験で示された。

次に、選好実験を行うために1頭の雌成虫を2本のアカマツ小丸太と新しいアカマツの枝と共に新しい容器に入れた（第3.1図）。2本の小丸太のうち1本には導入した雌成虫または異なる雌成虫によって形成された産卵痕が存在した。もう1本は対照であり、もとの幹において産卵痕によって条件づけられた小丸太と隣接した部位から得た小丸太であり、マツノマダラカミキリ成虫と接触させていなかった。対照の小丸太は対となる丸太を条件づけしている間、同じ条件下の容器に入れておいた。これら2本の丸太は実験容器の中で互いに約2cm離され、最も近い容器の壁からは約5cm離して置かれた。餌用の枝を水差しにした瓶は2本の丸太からの距離が等しく、最も離れた（最低約10cm）場所に置かれた。

雌成虫に48時間産卵させた後、2本の丸太を容器から取り出し、新しい産卵痕と各産卵痕の下に産みつけられた卵の数を調べた。丸太を剥皮した時、条件づけの時に産みつけられた卵と、選好実験の時に産みつけられた卵を区別することができなかった。そこで、選好実験の際に条件づけされた丸太に産みつけられた卵の数は、異なる仮定に基づく二つの方法で推定された。仮定1は産卵

痕が形成された時に産卵が行われたとするものである。この場合、もし条件づけの時に卵を含まない産卵痕が形成されており、選好実験の間にそのような産卵痕に産卵が行われていれば、選好実験の時の産卵数は過小推定される。仮定2は条件づけと選択実験を通じて、雌成虫の産卵速度 (r) が一定であるとするものである。 r は(二つの丸太への全産卵数) / (条件づけと選好実験に要した日数) で定義された。産卵痕がついていない丸太への産卵数 (nu) は明らかであったので、選好実験の48時間の間に産卵痕のついていた丸太に産みつけられた卵の数は、($2r - nu$) として推定された。各選好実験の繰り返し数は10~12であった。

産卵痕と幼虫のいるアカマツ丸太への産卵 (実験3.2) : 幼虫の存在する丸太を得るために、1つがいのマツノマダラカミキリ成虫が、実験1と同様に長さ10cmの小丸太1本と切断されたアカマツの枝と共に容器に入れられた。その1日または3日後、成虫と丸太を容器から取り出し、丸太上の産卵痕の数を調べた。その後、乾燥を防ぐために丸太を1本ずつポリエチレンの袋に入れ、1~2齢または3~4齢幼虫の存在する丸太を得るために、1週間または3週間の間、25℃、光周期12L-12Dの条件下に置いた。

1週間または3週間後、選好実験を行うため、産卵させながら飼育していた1頭の雌成虫を2本の小丸太とアカマツの枝と共に新しい容器に入れた。丸太の1本には、導入した雌成虫と同じ雌成虫または異なる雌成虫によって作られた産卵痕と幼虫が存在していた。もう1本は対照であり、もとの幹において産卵痕のついた小丸太と隣接した部位から得たもので、マツノマダラカミキリ成虫に接触していないことを除き、産卵痕のついた小丸太と同様に準備された。

雌成虫に48時間産卵させた後、2本の小丸太を容器から取り出し産卵痕と卵の数を調べた。選好実験の終了時に2本の小丸太に存在した卵は、選好実験の間に産みつけられたものであるとみなした(仮定3)。なぜならば、25℃における卵期間は6~9日間だからである(奥田, 1973)。選好実験の直後に条件

づけされた小丸太内の幼虫の数が調べられ、その発育ステージが頭蓋の幅によって決定された。条件づけされた小丸太に幼虫がいなかった場合は、その選好実験の結果を解析に含めなかった。各選好実験の繰り返し数は11~13であった。実験3.1および実験3.2の環境条件は、マツノマダラカミキリ成虫の飼育条件と同じであった。

解析方法：新しく作られた産卵痕と新たに産みつけられた卵の数を、既に卵または幼虫を含む産卵痕で条件づけされた丸太と対照の丸太の間で比較するために、Wilcoxonの符号順位和検定法を用いた。条件づけされた丸太上の新たな産卵痕または卵の数を選好実験間で比較するために Kruskal-Wallis 検定と多重比較を行った（米澤ら，1988）。

（2）結果と考察

産卵痕のあるアカマツ丸太への産卵（実験3.1）

実験3.1の6つの選好実験のすべてにおいて、産卵痕が存在した小丸太（条件づけ丸太）に新たに形成された産卵痕の数は、対照の小丸太よりも少なかった（第3.1表）。産卵痕数の違いは、条件づけ丸太が選好実験に用いた雌成虫と同じ個体によって条件づけされていた時は有意であったが、同じ雌成虫と雄成虫のつがいによって条件づけされていた時は有意ではなかった（第3.1表）。

選好実験に用いた雌成虫と異なる雌成虫によって小丸太が条件づけされていた場合、条件づけ丸太に新たに形成された産卵痕数の減少は、条件づけが1日の場合は有意ではなかった（第3.1表）。しかし、条件づけの時の雄成虫の存在の有無に関わらず、条件づけが選好実験と異なる雌成虫によって3日間行われたとき、条件づけされた小丸太上の新しい産卵痕の数は有意に減少した。

二つの方法で推定された卵の数についても、産卵痕とほとんど同じ結果が得られた（第3.1表）。この様に、産卵抑制は異なる雌成虫によって作られた産卵痕を有する小丸太で特に顕著であった。各産卵痕は約50%の確率で卵を含む

ので (Togashi and Magira, 1981), 産卵抑制は産卵痕の下の卵に反応して起こったのかもしれない。

産卵痕と幼虫のいるアカマツ丸太への産卵 (実験3.2)

4つの選好実験のそれぞれにおいて、雌成虫が産卵痕と1および2齢幼虫の存在する小丸太に新しく形成した産卵痕の数は、対照の小丸太に対するそれに比べて有意に少なかった(第3.2表)。3日間の条件づけがなされた小丸太に新しく形成された産卵痕の数は、産卵痕と幼虫の密度の低い小丸太(1日間の条件づけ)に比べてかなり少なかった。それに対して、どの雌成虫が丸太の条件づけに使われたかということは、産卵痕数の減少にほとんど影響を与えなかった。このことは新たに産みつけられた卵の数についてもほぼ正しかった。条件づけされた丸太を剥皮したところ、幼虫によって内樹皮がわずかに摂食されていた。

他の4つの選好実験において、雌成虫が産卵痕と3および4齢幼虫の存在する小丸太に新しく形成した産卵痕数は、対照の小丸太のそれに比べて有意に少なかった(第3.3表)。このことは新しく産みつけられた卵数についても同じであった。48時間の選好実験を通して、幼虫はフラスを小丸太の外に排出していた。条件づけされた小丸太を剥皮したところ、幼虫によって内樹皮が著しく摂食されていた。

実験3.2の結果は、産卵痕と幼虫の存在する丸太に対して産卵が抑制されることを示している。この産卵抑制はどの雌成虫が産卵したのかには依存しなかった。また、実験3.1の結果と比較すると、幼虫と産卵痕が存在する丸太は雌成虫に対してより強い産卵抑制を引き起こすことが示された。

2. 卵を含む産卵痕に対する産卵反応

マツノマダラカミキリの産卵痕はアカマツやクロマツの樹皮表面で一様分布を示す（小林, 1975; Shibata, 1984）。産卵痕の一様分布は既に形成されている産卵痕の近くの樹皮に対する産卵の抑制によるものであると考えられてきた。小林（1975）は、10cm×10cmもしくはそれ未満の範囲の中に既に産卵痕が存在する時、雌成虫はさらなる産卵を避けるということを示唆した。Shibata（1984）は、アカマツの丸太において産卵痕間の最小距離が約1.4cmであり、卵間のそれは2.0cmであることを示した。さらに、産卵痕が高密度で存在する丸太は雌成虫の産卵を抑制することが示された（Anbutsu and Togashi, 1996; 第3章1）。マツノマダラカミキリの近縁種であるカラフトヒゲナガカミキリでは、産卵場所を探索中の雌成虫が産卵痕に遭遇すると、小髭と下唇髭を使って産卵痕を触診し、その後産卵痕を離れる（Anbutsu and Togashi, 1997a）。しかし、マツノマダラカミキリにおいては雌成虫の産卵痕に対する反応は調べられていない。

ここでは、マツノマダラカミキリの産卵行動を観察し、産卵場所を探索中の雌成虫が産卵痕や人工の擬似産卵痕に出会った時の反応を調べた。

（1）材料と方法

昆虫：1994年11月15日に山口県徳山市京都大学演習林徳山試験地でアカマツ枯死木が採集され、この枯死木から翌年に脱出したマツノマダラカミキリ成虫を基にして実験室系統を確立し、その第2世代の成虫を実験に用いた。また、1996年1月27日に広島県賀茂郡大和町でアカマツ枯死木を採集して、東広島市の広島大学構内の屋外に置いた。それらの枯死木を同年3月1日、4月5日、そして5月3日に25℃、光周期12L-12Dの室内に移して、脱出したマツノマダラカミキリ成虫も実験に用いた。

脱出した成虫は、スチロール製角型容器（9.0cm×18.0cm×4.5cm）に1頭ずつ入れ、餌として新鮮なアカマツの枝を与えて25℃、光周期12L-12Dで飼育し

た。脱出の7日後、雌雄1頭ずつをつがいにして産卵用のアカマツ小丸太（後述）を与えた。雌成虫の妊性は、幼虫の孵化によって確認した。産卵行動の観察および実験の直前まで小丸太を与えて、雌成虫が産卵できるようにしておいた。

アカマツ小丸太：広島県東広島市において健全なアカマツの太い枝を採集し、長さ7cmの小丸太にした。次に小丸太をポリエチレン製の袋に入れ、約1時間、60℃に置いた。その後、室温に1日以上置いて小丸太の温度を下げてから、乾燥を防ぐために小丸太の切断面（木口）をパラフィン（融点：56～58℃）で封じ、使用するまで25℃で保存した。用いた小丸太の直径は1.5～2.5cmであった。

マツノマダラカミキリの産卵行動（観察3.1）：マツノマダラカミキリの産卵行動を観察するために、産卵基質として1本の7cm小丸太をスチロール製角型容器（9.0cm×18.0cm×4.5cm）に入れ、丸太上に1頭の雌成虫を置いた。行動の観察は2～4時間継続して行い、産卵場所の探索中および産卵中の体、腹部、産卵管、大腮、小腮鬚、下脗鬚および触角の動きを記録した。雌成虫が樹皮下に産卵管を挿入して引き抜き、産卵痕を離れてから、直ちに小丸太を回収した。回収した小丸太は実体顕微鏡下で剥皮し、卵の有無について調べた。観察は角型容器に新しい小丸太を入れて継続した。観察には脱出から18～54日経過した大和産の雌成虫29頭を用いた。観察は室温25～28℃の実験室で、弱い蛍光灯の照明の下（照度：250～600lx）で行われた。

産卵痕に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の反応（実験3.3）：産卵場所を探索中の雌成虫が産卵痕に対して示す反応を調べるために、2タイプの産卵痕と人工の擬似産卵痕を用意した。まず、マツノマダラカミキリの雌成虫を角型容器に入れて長さ7cmの小丸太を与えた。卵を含む産卵痕（第3.2図A）のある小丸太は、雌成虫が産卵を完了して産卵痕を離れた直後に小丸太を回収して得られた。卵を含まない産卵痕（第3.2図B）のある小丸太は、雌成虫が産

卵管を挿入した直後に、柔らかい面相筆の先を使って雌成虫を産卵痕から離して得られた。

擬似産卵痕は長さ7 cmの小丸太の中央に1つずつ人工的に作成した。各擬似産卵痕は内樹皮に達する深く小さな1つの孔と、その孔の両わきの、より小さく浅い傷2つで構成された(第3.2図C)。直径約1 mmの深い孔は、釘(直径2.8mm)の先端を用いて作られ、産卵管を挿入した跡を模倣した。2つの浅い傷は先端の鋭いピンセットで作られ、大腮による傷を模倣した。

新しい産卵痕または擬似産卵痕が1つある小丸太1本を角型容器に入れ、次いで雌成虫を1頭ずつその丸太の上に置いた。産卵痕を形成した個体が検査される雌成虫と同じ個体か他個体か、および産卵痕が卵を含むか含まないかを含めて、全部で5種類の産卵痕が用意された。小丸太は産卵痕の形成から30分以内に雌成虫に与えられた。産卵場所の探索を開始した雌成虫が、最初に産卵痕に遭遇した時の行動を記録した。雌成虫が産卵痕から離れると直ちに容器から小丸太を取り出して剥皮し、卵の数を調べた。雌成虫の行動観察は2～5時間継続して行った。各種類の産卵痕に対して20～22の繰り返しを行った。徳山産と大和産の雌成虫は各実験に別々に使用した。実験には脱出後18～57日の個体を用いた。

すべての実験は産卵行動の観察と同じ条件下で行った。

解析方法：5種類の産卵痕に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の反応の多重比較のために、Kolmogorov-Smirnovの検定とカイ二乗検定を用いた。個々の処理間の多重比較における有意水準は、Bonferroniの方法を用いて調整した(山村, 1993)。すなわち、 k を処理の数とすると、有意水準 $\alpha = 0.05$ を得るために、対をなす処理間の有意水準を $\alpha' = 0.05 / kC_2$ として検定を行った。

(2) 結果

マツノマダラカミキリの産卵行動(観察3.1)

29頭の雌成虫について合計で54回の産卵行動を記録した。典型的な行動の連鎖は次の通りであった。雌成虫は小丸太の上に置かれてから、しばらくの間静止していた。このあいだに、雌成虫はしばしば次のようにして触角の手入れを行った。まず、一方の触角を体の同じ側の前脚と中脚で挟み込み、次に触角を2本の脚の間でこするようにして前方に引き抜いた。最後に、2本の脚の脛節とふ節を互いにこすり合わせた。以上の手順が両方の触角に対して数回繰り返された。

小丸太上に置かれてから平均46.8分後に（S.D.=30.3分，範囲：12.3～120.4分， $N=12$ [12頭の雌成虫について]），雌成虫は歩行を開始した。雌成虫は、小髭と下脗髭，および一方もしくは両方の触角の先端で樹皮表面に触れながら小丸太上を歩き回った。雌成虫は小丸太の端に到達すると，通常体を180度回転させて向きを変え，産卵場所の探索を続けた。産卵に適した場所を見つけると歩行を止め，大髭で樹皮を咬んで傷を作った。次に，体を180度回転させて産卵管が傷の上に来るようにし，腹部先端から伸ばした産卵管の先端で傷の最も深いところを探し，傷を通して産卵管を樹皮下に挿入した。腹部はゆっくりと伸縮を繰り返し，それによって産卵管を樹皮下に押し込んでいるようであった。産卵管の挿入時間は平均8.5分（S.D.=4.7分，範囲：4.4～30.7分， $N=38$ [29頭の雌成虫について]）であった。その後，雌成虫は時々体をひねりながら産卵管を小丸太から引き抜き，体内に収納した。ほとんどの場合，雌成虫は産卵管を引き抜いた直後に体を横に素早く何度も揺らして，腹部先端を産卵痕にこすりつけた（第3.3図）。

54回の観察のうち50回（93%）で，雌成虫は産卵痕に対するこすりつけ行動を示した（第3.4図）。これら50個の産卵痕のうち，49個（98%）は卵を一つ含んでいたが，残りの1個は卵を含んでいなかった（第3.4図）。他の4回（7%）では，雌成虫はこすりつけ行動を行わず，産卵管を収納した後すぐに産卵痕から離れた（第3.4図）。これら4個の産卵痕のうち，2個（50%）は一卵

を含んでいたが、2個は卵を含んでいなかった（第3.4図）。

産卵痕の中央の深い孔は産卵管の挿入によってわずかに拡張し、孔の縁の繊維は産卵管の引き抜きによって毛羽だっていた。観察の結果、産卵管を挿入した孔の奥がゼリー状の物質によって塞がれていることがしばしば示された（第3.2図A, D）。ゼリー状の物質は、観察した54個の産卵痕のうち51個（94%）で見つかった（第3.4図）。これら51個の産卵痕はすべて一卵を有していたが、ゼリー状の物質で塞がれていなかった3個の産卵痕には卵が含まれていなかった（第3.4図）。

産卵管を引き抜いた直後、産卵痕の中央の孔の奥は既にゼリー状の物質によって塞がれていた。ゼリー状の物質（第3.2図D）は最初柔らかく、琥珀色で透明であったが、すぐに硬くなり、体積も減少した。

産卵痕に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の反応（実験3.3）

卵を含む産卵痕に対する反応を明らかにするために、雌成虫が腹部先端をこすりつけ、中央の孔の奥がゼリー状の物質で塞がれている産卵痕を有する小丸太を実験に用いた。そのような産卵痕は卵を1つ含んでいると考えられた。

産卵場所を探索中のマツノマダラカミキリ雌成虫は、産卵痕や擬似産卵痕に遭遇すると歩行を止めた。そして、まず小腮鬚と下脗鬚（主に小腮鬚）を使って産卵痕の表面や中央の孔を触診した。雌成虫は、しばしば両方の小腮鬚を交互に産卵痕の中央の孔に挿入する行動を1, 2回繰り返す、急に動きを止めた。約5秒間の触診の後、雌成虫は産卵痕から離れるか、もしくは産卵痕を咬み始め、産卵行動を開始した。

徳山産の雌成虫20頭が、自ら形成してゼリー状の物質で孔を塞いだ産卵痕に遭遇した場合、19頭が触診の後産卵痕を離れた（第3.5図A）。残りの1頭は産卵痕を咬み始めたが、その後離れた（第3.5図A）。大和産の雌成虫20頭が自ら形成した産卵痕に遭遇した場合、19頭は触診の後産卵痕を離れた。しかし、他

の1頭が産卵痕を咬んだ後、体を180度回転させ、産卵管の先端で産卵痕の中央をしばらく探した。最終的にその個体は産卵管を挿入することができずに産卵痕を離れた（第3.5図B）。

徳山産の雌成虫20頭が、他個体によって形成され、ゼリー状の物質で塞がれた産卵痕に遭遇した場合、13頭が触診の後産卵痕を離れたが、残りの7頭は産卵痕を咬み、体を180度回転させて産卵管の先端で産卵痕を探した後、産卵痕を通して産卵管を樹皮下に挿入した（第3.5図C）。産卵管を挿入した7頭のうち、6頭はこすりつけ行動を示した後に産卵痕を離れ、1頭は産卵管を引き抜いてすぐに離れた（第3.5図C）。実験終了後に小丸太を剥皮したところ、雌成虫が触診後に離れた13個の産卵痕はすべて1卵を含んでいた。それに対して、雌成虫が産卵管を挿入した7個の産卵痕はすべて2卵を含んでいた。実験の前にはすべての産卵痕が1卵を含んでいたと考えられるので、実験後に2卵を含んでいた産卵痕は、重複産卵が行われたことを示していると思われた（第3.5図Cおよび第3.4表）。大和産の雌成虫20頭が、同じく他個体の形成した産卵痕に遭遇した場合、18頭が触診の後に産卵痕を離れたが、2頭が産卵痕を咬み始め、体を180度回転させた後に産卵管の先端で産卵痕を探した（第3.5図D）。1頭は産卵管を挿入することができずに産卵痕を離れたが、もう1頭は産卵痕を通して産卵管を挿入し、1卵を産んだ（第3.5図D）。

以上の結果に対して、卵を含まない産卵痕（第3.2図B）や擬似産卵痕（第3.2図C）に対する雌成虫の反応は明らかに異なっていた。徳山産の雌成虫20頭が、自らが形成した無卵産卵痕に遭遇した場合、10頭が産卵痕を利用して産卵した（第3.5図Eおよび第3.4表）。他個体の形成した無卵産卵痕に対しては、遭遇した22頭のうち17頭が産卵した（第3.5図Fおよび第3.4表）。

徳山産の雌成虫21頭が擬似産卵痕に遭遇した場合、5頭が触診後に産卵痕を離れたが、16頭は擬似産卵痕を咬み始めた（第3.5図G）。産卵痕を咬んだ16頭のうち1頭は間もなく産卵痕を離れ、他の2頭が産卵管を挿入したが産卵し

ないで離れた。残りの13頭は擬似産卵痕を利用して産卵した（第3.5図Gおよび第3.4表）。大和産の雌成虫21頭が、同じく擬似産卵痕に遭遇した場合、5頭が触診後に産卵痕を離れたが、16頭が産卵痕を咬み、14頭が体を180度回転させ、13頭が産卵管を挿入した。最終的に、11頭の雌成虫が擬似産卵痕を通して1卵を産んだ（第3.5図Hおよび第3.4表）。

自らの卵を含む産卵痕に対する雌成虫の反応は、卵を含まない産卵痕および擬似産卵痕に対する反応と有意に異なっていた（Kolmogorov-Smirnov の検定, $p < 0.0002$; 第3.5図A, B対E, F, G, H）。卵を含む他個体の産卵痕に対する大和産の雌成虫の反応も、卵を含まない産卵痕および擬似産卵痕に対する反応と有意に異なっていた（Kolmogorov-Smirnov の検定, $p < 0.0006$; 第3.5図D対E, F, G, H）が、同じ種類の産卵痕に対する徳山産の雌成虫の反応は、無卵の産卵痕および擬似産卵痕に対する反応と有意に異ならなかった（Kolmogorov-Smirnov の検定, $p = 0.015 \sim 0.13$; 第3.5図C対E, F, G, H）。卵を含む産卵痕に対する反応の間には有意な違いはなく（Kolmogorov-Smirnov の検定, $p > 0.13$; 第3.5図A, B, C, D）, 卵を含まない産卵痕と擬似産卵痕に対する反応の間にも有意差はなかった（Kolmogorov-Smirnov の検定, $p > 0.39$; 第3.5図E, F, G, H）。

卵を含む産卵痕に対する産卵の比率は、卵を含まない産卵痕に対する産卵の比率に比べて有意に低く（8 : 72対27 : 15 ; $\chi^2 = 39.7$, d.f. = 1, $p < 0.0003$ ）, 擬似産卵痕に比べても有意に低かった（8 : 72対23 : 18 ; $\chi^2 = 30.2$, d.f. = 1, $p < 0.0003$; 第3.4表）。それに対して、卵を含まない産卵痕に対する産卵の比率は、擬似産卵痕に対する産卵の比率と有意に異ならなかった（27 : 15対23 : 18 ; $\chi^2 = 0.58$, d.f. = 1, $p = 0.45$; 第3.4表）。

（3）考察

観察されたマツノマダラカミキリの産卵行動は、以前に報告されたもの（西

村, 1973; Okamoto, 1984) や, *Monochamus* 属の他の 3 種, *M. carolinensis* (Olivier) (Edwards and Linit, 1991), カラフトヒゲナガカミキリ (Anbutsu and Togashi, 1997a) および *M. scutellatus* (Hughes, 1979) のそれと類似していた。そして, カラフトヒゲナガカミキリ (Anbutsu and Togashi, 1997a) で初めて観察された腹部先端による産卵痕のこすりつけと産卵管を挿入した孔へのゼリー状物質の分泌が, マツノマダラカミキリでも初めて確認された。

こすりつけ行動は素早い体の揺れを伴う。西村 (1973) や Okamoto (1984) は, マツノマダラカミキリは産卵管を引き抜きながら体を激しく揺する, と報告している。しかし, 今回の観察で体を揺するのは産卵管を引き抜いた直後であることがわかった。今回の観察は実験室で行い, 産卵行動を約 10cm の至近距離から観察した。西村 (1973) や Okamoto (1984) は雌成虫の行動を屋外の網室や野外の枯死木の幹上で, ある程度の距離をおいて観察した。彼らの報告と今回の観察結果が異なるのは, 観察距離が異なったためであると考えられる。西村 (1973) は, 雌成虫が体を揺すった時は卵を産んでおり, 揺すらなかったときは産んでいないと述べている。今回の観察では, 産卵痕に対する腹部のこすりつけと, ゼリー状物質の存在がマツノマダラカミキリの産卵と密接に関係していることが示された (第 3.4 図)。

マツノマダラカミキリの産卵痕は枯死木の樹皮表面で一様分布を示し, その分布パターンは既にある産卵痕の近くでの産卵抑制によって起こると考えられてきた (小林, 1975; Shibata, 1984)。今回の研究で初めて産卵痕に対する反応が明らかになった。

卵を含む産卵痕に遭遇したマツノマダラカミキリの雌成虫は, 小腮鬚と下脗鬚で触診を行った後に産卵痕から離れることが多かった (第 3.5 図 A, B, C, D)。これに対して, 雌成虫が卵を含まない産卵痕や擬似産卵痕に遭遇した時, 多くの個体がそれらを利用して樹皮下に産卵した (第 3.5 図 E, F, G, H および 第 3.4 表)。マツノマダラカミキリと同属のカミキリムシ *M. notatus* と *M.*

scutellatus においては、産卵痕をめぐる雌成虫間の種内および種間競争が存在する (Hughes and Hughes, 1987)。それらの雌成虫は産卵のための傷を作るのにかなりの時間を費やし、*M. notatus* では1時間、*M. scutellatus* では20分以上かかることもしばしばであるという。また、傷を作る際には大きな音が発生し、*M. notatus* の場合、10m離れた人間に聞こえるほどである。ゆえに、産卵のための傷を咬んで作ることは、傷の形成に費やす時間と、捕食者に発見される危険という点で、雌成虫に実質的なコストを負わせるかもしれない (Hughes and Hughes, 1987)。マツノマダラカミキリにおいても、卵を含まない産卵痕は価値があるのかもしれない。

産卵抑制はミバエ科のヨーロッパミバエ (Katsoyannos, 1975)、*Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Prokopy, 1972)、*R. fausta* (Osten Sacken) (Prokopy, 1975)、*R. cingulata* (Loew)、*R. indifferens* Curran、*R. mendax* Curran、*R. cornivora* Bush、*R. tabellaria* (Fitch) (Prokopy et al., 1976)、*Anastrepha suspensa* (Loew) (Prokopy et al., 1977)、*Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Prokopy et al., 1978) や、ハナバエ科の *Hylemya* sp. (Zimmerman, 1979)、マメゾウムシ科のアズキゾウムシ (Utida, 1943) やヨツモンマメゾウムシ *Callosobruchus maculatus* (F.) (Mitchell, 1975)、シロチョウ科のオオモンシロチョウやモンシロチョウ *Pieris rapae* L. (Rothschild and Schoonhoven, 1977; Schoonhoven, 1990) およびクモマツマキチョウ *Anthocharis cardamines* (L.) (Dempster, 1992)、そしてタバコシバンムシ *Lasioderma serricorne* (F.) (Kohno et al., 1986; Imai et al., 1990) で解析されている。それらの昆虫では産卵中の雌が放出する標識フェロモンによって産卵抑制が引き起こされる。最も広く研究されている例では、産卵抑制フェロモンはおそらく卵巢 (Prokopy et al., 1976; Zimmerman, 1979) またはその付属腺 (Schoonhoven, 1990) から分泌され、産卵中や産卵後に放出される。そして、いくつかの双翅目昆虫では産卵直後の産卵抑制フェロモンの分泌と塗り広げが観察されている。産卵抑制フェロモンを分泌することが知られているミバ

エ科数種の雌成虫は、産卵直後に産卵管を寄主の果実上で引きずりながら円を描く (Katsoyannnos, 1975; Prokopy, 1972; 1975; Prokopy *et al.*, 1976; 1977; 1978)。

マツノマダラカミキリの雌成虫による産卵痕の触診と産卵痕からの離脱は、卵を含む産卵痕の認識とその後の産卵抑制が雌成虫に由来する化学物質によって引き起こされることを示唆しているのかもしれない。

マツノマダラカミキリの産卵行動は樹皮表面を咬んで傷を作ることから始まる。その後、体を180度回転させて産卵管を傷の上におき、傷を通して産卵管を樹皮下に挿入する。産卵後、産卵痕の産卵管挿入部の孔をゼリー状の物質で塞ぎ、腹部先端で産卵痕をこする。産卵管を挿入した孔へのゼリー状物質の分泌と、産卵痕への腹部先端のこすりつけの両方、またはどちらかが卵を含む産卵痕への化学的なマーキングと関係しているのかも知れない。この産卵のための行動連鎖は交尾しようとする同種の雄成虫によって時々中断される

(Anbutsu and Togashi, 未発表)。もし、ゼリーの分泌と腹部末端による産卵痕のこすりつけが、卵を含む産卵痕の標識の役割を果たしているならば、雄成虫によって産卵行動を中断させられた雌成虫は産卵痕を標識することができないかもしれない。この仮説は、実験3.1において新たな産卵痕の形成と産卵が、1頭の雌成虫のみによって条件づけされた丸太では有意に抑制されたのに対して、1つがいの成虫によって条件づけされた丸太では有意ではなかった理由を説明できる。

3. 連続して形成された産卵痕の時間的・空間的間隔

マツノマダラカミキリの産卵痕はマツの樹皮上で一様分布を示す (例えば、小林, 1975)。この一様分布は、雌成虫が既にある産卵痕の近くで産卵を行わないことによって起こると考えられてきた。これまでの実験で、マツノマダラカミキリの雌成虫が、産卵痕や卵、幼虫の存在するアカマツ小丸太での産卵を

避けること (Anbutsu and Togashi, 1996; 第3章1), 雌成虫が卵を含む産卵痕に遭遇した時, 触診の後に産卵痕から離れること (第3章2) が明らかになった。しかし, 雌成虫が卵を含む産卵痕から離れた後, 新たに産卵痕を形成するまでに移動する距離や移動に要する時間については全くわかっていない。また, マツノマダラカミキリの雌成虫は, 樹皮上の産卵痕密度が低い時は, ある距離を動いて2~3回引き続いて産卵する習性があるという (小林, 1975)。この連続産卵についても, 産卵と産卵の間の時間的・空間的間隔は調べられていない。これらのことを明らかにすることは, 産卵痕の一様分布の形成過程を解明するために必要である。

ここでは, まず産卵を終えたマツノマダラカミキリが新たな産卵痕を形成するまでの時間的・空間的間隔を調べた。次に, 雌成虫が産卵痕に遭遇した後, 新たな産卵痕を形成するまでの時間的・空間的間隔を調べた。また, 産卵行動にかかった時間と, 産卵の有無の関係を調べた。これらの結果から, 本種の産卵痕の一様分布の形成過程について考察した。

(1) 材料と方法

昆虫: 1996年12月16日に山口県徳山市京都大学演習林徳山試験地でアカマツ枯死木が伐倒され, 長さ70cmの丸太にされた。同日, 広島大学の東広島キャンパスのアカマツ林内に丸太を運んで置いた。1997年5月4日に丸太を網箱 (内のり: 61.0cm×41.0cm×77.0cm, 16メッシュの金網張り) に入れ, 8月31日まで脱出するマツノマダラカミキリ成虫を毎日一定時刻に捕獲した。

丸太から脱出した成虫は, 1頭ずつスチロール製角型容器 (9.0cm×18.0cm×4.5cm) に入れ, 餌としてアカマツの新鮮な枝を与えて飼育した。脱出から2~3週間後, 雌雄の成虫を1頭ずつ1つの容器に入れ, 3~48時間つがいで飼育した。その後, 再び1頭ずつに分けて飼育し, 雌成虫には産卵用のアカマツ小丸太を与えた。34頭の雌成虫は, 産卵および幼虫の孵化が確認されたので

観察および実験に用いた。供試した雌成虫は脱出後30～56日であった。成虫の飼育は25℃、光周期12L-12Dで行った。

アカマツ丸太：1997年7月14日に東広島市内のアカマツ林で健全なアカマツを伐倒し、長さ210cmの丸太を20本準備した。丸太の平均中央径は6.6cm（範囲：5.3～8.7cm，S.E.=0.22cm），平均樹皮厚は2.2mm（範囲：1.6～3.0mm，S.E.=0.09mm）であった。同日、広島大学東広島キャンパスに持ち込み、室内に置いた。丸太の乾燥を防ぐため、伐倒の翌日、丸太の切断面（木口）をパラフィン（融点：56～58℃）で封じた。また、丸太上のマツノマダラカミキリ雌成虫および産卵痕の位置を記録するための基準線として、切断面に垂直な1本の線を、樹皮上に油性マジック（スーパーマークス[®]，ライオン事務器）で引いた。実験に使用するまで、丸太は室内に横たえ、その上に乾燥を防ぐためのポリエチレン製のシートをかぶせた。

連続して形成された産卵痕の時間的・空間的間隔（観察3.2）：マツノマダラカミキリ雌成虫が連続して産卵痕を形成する場合の、産卵痕の時間的・空間的間隔を測定するために、1997年8月1日から8月19日にかけて、産卵行動の観察を室内（760cm×705cm×300cm）で行った。観察は、13時05分から24時までの間に自然光、または蛍光灯の照明下（照度：150～630lx）で行われ、観察中の室温は27～31℃であった。

野外の立木に近い状態で観察を行うために、高さ240cmの枠組みを作り、丸太の上端から約5cmの所にねじ込んだ木工用ネジ（太さ4.8mm，長さ90mm）と枠組みの天井部分をステンレス製針金で結び、丸太を立てた状態で固定した（第3.6図）。次に、丸太上に性成熟した雌成虫1頭を放し、その尾端の下の樹皮に油性マジックで点と番号「1」を書き、時間の計測を開始した。その後、移動中の雌成虫が停止した時、方向転換をした時は、その位置に油性マジックで点と通し番号をつけた。産卵痕が形成された時は、産卵痕を油性マジックで囲み、通し番号をつけた。また、雌成虫の停止、移動開始、方向転換、産卵の

ための傷の形成の開始、産卵管挿入、産卵管の引き抜き、産卵痕に対する尾端のこすりつけが観察された時は、その行動と観察された時刻をテープレコーダーに記録した。

観察には、のべ18頭の雌成虫を用いた。1例を除き、観察の開始から45分以上成虫が動かなかった場合は、その成虫を取り除き、別の成虫を用いて観察を行った。成虫が丸太から離れた場合や、樹皮を摂食した場合は成虫を丸太から除去して観察を止めた。1個体についての観察時間は最も短い場合で66分間、最も長い場合は264分間であった。観察が終了した丸太は枠組みからはずし、マジックの点と産卵痕について丸太上端および基線からの距離を測定し、位置を記録した。さらに産卵痕の部分の樹皮を剥ぎ、卵の有無を調べた。

産卵痕に遭遇してから新たな産卵痕を形成するまでの時間的・空間的間隔（実験3.4）：マツノマダラカミキリの雌成虫が、産卵場所を探索中に卵を含む産卵痕に遭遇した場合、産卵痕を触診した後に次の産卵痕を形成するまでの移動距離と時間を測定した。この実験は、1997年8月19日から8月27日にかけて、産卵行動の観察を行った部屋で同じ装置を用いて行った。室温、照度、観察時間も同じであった。

まず、観察の時と同様に立てた状態で丸太を固定した。次に1～4頭の性成熟した雌成虫を丸太上に放した。そのうちの1頭が産卵痕を形成し始めた時点で他の成虫を静かに取り除き、残した雌成虫の行動を観察した。雌成虫が産卵を完了し、産卵痕に対して腹部先端をこすりつけたら、こすりつけ終了後にその雌成虫も取り除いた。こすりつけ行動を行った場合、その産卵痕には高い確率で卵が含まれる（第3章2）。この様にして、産卵痕が1つ存在する丸太を準備した。この1産卵痕の形成直後に、その産卵痕から鉛直上向きまたは下向きに約10cm離れた位置に、産卵痕を形成した個体とは別の雌成虫1頭を、産卵痕の方に頭を向けるように静かに放し、ストップウォッチを用いて時間の計測を開始した。雌成虫が産卵痕を通り過ぎた場合は直ちに雌成虫を回収し、別

の1個体を同じように放した。雌成虫が産卵痕に遭遇し、停止して触診を行った場合は、停止した時間を記録した。その雌成虫が産卵痕を咬み始めた場合は観察を中止し、新しい丸太と別の雌成虫を用いて実験を再会した。雌成虫が触診後に産卵痕を離れて移動を開始した場合はその個体を追跡し、停止や方向転換を行った時はその位置にマジックで点と通し番号をつけ、その時刻をテープレコーダーに記録した。実験は雌成虫が新たに産卵痕を形成し、産卵管の挿入および引き抜きが観察されるまで続けた。産卵のための傷の形成の開始、産卵管挿入、産卵管の引き抜き、産卵痕に対する腹部先端のこすりつけが行われた場合は、それぞれの時刻を記録した。

実験にはのべ39頭の雌成虫を用いた。実験が終了した丸太は枠組みからはずし、マジックの点と産卵痕について丸太上端および基線からの距離を測定し、位置を記録した。さらに産卵痕の部分の樹皮を剥ぎ、卵の有無を調べた。

(2) 結果

連続して形成された産卵痕の時間的・空間的間隔 (観察3.2)

観察に用いたのべ18頭の雌成虫のうち、異なる10頭が観察中に2～7個の産卵痕を形成した。

先に形成された産卵痕の中に卵がある場合、すなわち雌成虫が産卵を行った場合、その産卵痕と新たに形成された産卵痕間の直線距離の平均値は26.5cm(範囲: 2～104cm, S.D.=26.6cm, N=18)であった。この場合、新たな産卵痕内に雌成虫が産卵したかどうかは区別しなかった。産卵痕間の距離は10～20cmの場合が最も多く、次いで10cm未満と20～30cmの場合が多かった(第3.7図)。産卵痕の間が30cm以上離れた場合は少なかった(第3.7図)。なお、産卵痕の間が5cm未満の場合は1例(2cm)だけであった。それに対して、先に形成された産卵痕の中に卵がなかった場合、すなわち雌成虫が産卵を行わなかった場合、次に形成された産卵痕とその産卵痕の間の直線距離の平均値は7.7cm(範

用：1～24cm, S.D.=8.3cm, $N=6$)であった。観察された6つの距離のうち、5つは10cm以内で、特に5cm以内の場合が3例あった。他の1つの産卵痕間の距離は24cmであった。産卵痕間の距離の頻度分布は先に形成された産卵痕に卵がある場合とない場合の間で有意な違いがあり (Mann-Whitney の U 検定, $p < 0.05$) , 卵を産まないで産卵痕を離れた場合、次の産卵痕形成までの距離は、卵を産んだ場合に比べて短いことが示された (第3.7図)。

雌成虫が産卵して産卵痕から移動を始めてから、新たに産卵痕の形成を開始するまでの時間は平均16.2分 (範囲：43秒～79.1分, S.D.=19.1分, $N=18$) であった。一方、雌成虫が産卵を行わずに産卵痕を離れた場合、次の産卵痕形成を始めるまでに要した時間は平均8.4分 (範囲：56秒～36.4分, S.D.=13.8分, $N=6$) であり、産卵を行ってから産卵痕を離れた場合よりも時間が短かった。しかし、両者の時間の頻度分布には有意な違いがなかった (Mann-Whitney の U 検定, $p > 0.05$; 第3.8図)。

産卵痕に遭遇してから新たな産卵痕を形成するまでの時間的・空間的間隔 (実験3.4)

実験に用いたのべ39頭の雌成虫のうち、27頭が産卵痕に遭遇して触診した。そのうちの18頭が触診後直ちに産卵痕を離れたが、9頭は産卵痕を咬み始めたので実験を中止した。産卵痕を離れた18頭のうち、13頭がその後新たな産卵痕を形成した。その13頭はすべて異なる個体であり、それぞれが遭遇した産卵痕もすべて異なる個体によって形成されたものであった。雌成虫が遭遇した産卵痕、および新たに形成した産卵痕は、すべて1卵を含んでいた。

雌成虫が遭遇して触診した産卵痕とそこから離れて新たに形成した産卵痕との間の直線距離は、平均32.4cm (範囲：8～106cm, S.D.=33.6cm, $N=13$) であった。距離の頻度分布は、10～20cmの場合が5例で一番多く、ほとんどの場合が50cm未満であったが、100cm～110cmの場合が2例あった (第3.9図)。

雌成虫が産卵痕を触診してそこから移動を開始してから、新たに産卵痕の形成を始めるまでの平均時間は、14.1分（範囲：55秒～66.1分，S.D.=18.2分， $N=13$ ）であった。しかし、時間の頻度分布を見ると、8頭の雌成虫が10分未満で産卵痕を形成し始めており、その頻度は他の時間間隔の場合に比べて極めて高かった（第3.10図）。

産卵行動に要した時間と産卵の有無の関係

今回の実験中に形成され、産卵行動に要した時間が測定された産卵痕は44個であり、そのうちの37個が1卵を含んでいた（第3.5表）。樹皮を咬み始めてから、産卵管を挿入するまでの平均時間（産卵のための傷の形成時間）は、卵を含む産卵痕の場合が短く、その差は有意であった（Mann-Whitneyの U 検定， $p < 0.05$ ）。ところが、産卵管を樹皮下に挿入してから、引き抜くまでの時間（産卵管挿入時間）は、反対に卵を含まない産卵痕の場合が短く、その差は有意であった（Mann-Whitneyの U 検定， $p < 0.001$ ）。その結果として、産卵痕の形成を開始してから産卵管を引き抜くまでの平均時間（産卵行動に要した時間）は、卵を含む産卵痕と含まない産卵痕の間で有意な差はなかった（Mann-Whitneyの U 検定， $p > 0.05$ ）。

（3）考察

マツノマダラカミキリの産卵痕はマツの樹皮上で一様分布を示すという（小林, 1975; 岩崎ら, 1976; Shibata, 1984）。そして、その一様分布は産卵場所を探索中の雌成虫が、既にある産卵痕から5～10cmの範囲内に産卵することを避けるためであると考えられてきた（小林, 1975）。これまでの実験で、雌成虫が産卵痕に遭遇した時、それを触診することによって卵の存在を認識し、産卵痕の中に卵がある場合はその産卵痕から離れることが示された（第3章2）。この節の実験によって、雌成虫が卵を含む産卵痕を触診してそこから離れた場

合、少なくとも 8 cm、平均では 32.4 cm（範囲：8～106 cm）離れてから新たな産卵痕を形成した（第 3.9 図）。また、雌成虫が産卵を行った場合、平均 26.5 cm（範囲：2～104 cm）離れてから新しい産卵痕を形成することが示された（第 3.7 図）。

既にある産卵痕から離れて産卵したり、連続的に産卵する場合、空間的にある程度の間隔を空ける行動は、産卵痕の一樣分布形成に深く関わっていると考えられる。しかし、産卵痕から離れるという行動だけでは、それによって別の産卵痕に近づいてしまう可能性も考えられ、その行動だけで産卵痕の一樣分布を十分に説明することはできない。雌成虫が触診した産卵痕から離れるだけでなく、自分からある範囲内に存在して、まだ出会っていない産卵痕に対する反応が必要であると考えられる。

今回の実験において、卵を含む産卵痕から約 10 cm だけ離れた所に雌成虫を放した時、約 7 割の成虫が産卵痕に接近して触診した。産卵痕からある範囲にいる雌成虫は産卵痕に引き寄せられるのかも知れない。マツノマダラカミキリ成虫は両性とも衰弱したマツ類から揮発するモノテルペン炭化水素とエタノールに誘引される（Ikeda *et al.*, 1980; 池田ら, 1986）。産卵痕は樹皮を傷つけて形成されることから、これらの誘引物質が傷のついていない樹皮に比べて産卵痕から盛んに揮発していることが考えられる。雌成虫は誘引物質の濃度勾配を認識して、産卵痕に接近するのも知れない。小林（1975）は、雌成虫が産卵を避けるのは、既にある産卵痕から 5～10 cm の範囲であると推定した。

Shibata（1984）は、産卵痕間の最短距離は 1.4 cm であることを示した。これらの距離は、雌成虫が産卵痕を認識できる距離を反映しているのかも知れない。

マツノマダラカミキリの産卵痕は最初から明瞭な一樣分布を示すとは限らない。それよりも、産卵痕ははじめ集中分布を示し、その後産卵痕密度の増加と共に分布集中度が低下する場合が多い（小林, 1975; 第 2 章 1）。最初に産卵痕が集中分布を示す理由として、丸太または幹上の樹皮の不均一性によって好

適な場所に産卵が集中することと、産卵中の雌成虫がある距離を移動して2～3回引き続いて産卵する習性によると考えられていた(小林, 1975)。今回の観察では、1頭の雌成虫が連続して産卵する場合も、平均26.5cmの距離を空けることが示された(第3.7図)。ゆえに、樹皮が比較的均一であれば、1頭の雌成虫の連続産卵が集中分布の原因になることは少ないと考えられる。よって、初期の産卵痕の集中分布は主として環境の不均一性によって起こると考えられた。また、今回の観察では、産卵痕を形成したにもかかわらず産卵を行わなかった雌成虫は、産卵を行った場合に比べて短い時間的・空間的間隔で新しい産卵痕を形成することが示唆された(第3.7および3.8図)。極端に近くに形成された産卵痕は、どちらかに卵が含まれていないことが多いのかも知れないが、このことが産卵痕の集中分布を引き起こす場合もあると考えられる。

産卵のための傷の平均形成時間と産卵の有無の間には負の関係があり、卵を産み込まなかった産卵痕の方が傷を作る平均時間が長かったが、産卵管を挿入している平均時間は短かった(第3.5表)。この結果は、今回観察された卵のない産卵痕の多くが、比較的樹皮の厚い部分(平均値=2.8mm, S.D.=0.82mm)に作られたことによると考えられる。それゆえ、産卵のための傷を作るのに時間がかかり、また内樹皮まで届く傷を作ることができないため、産卵管を十分に挿入することができずに途中で産卵することを止めたのかも知れない。もっとも、越智・片桐(1979)は成虫密度や樹皮厚が無卵の産卵痕の割合に及ぼす影響を調査したが、有意な影響を認めることはできなかった。産卵痕を挿入した雌成虫が、寄主の状態(例えば含水率や樹脂滲出機能の低下の程度)を認識して、産卵に適していないと判断した場合に産卵をやめるのかも知れない。雌成虫が産卵をやめた原因が樹皮厚と寄主の状態のどちらであったにせよ、そのような産卵に適していない場所からはできるだけ離れて、より好適な産卵場所を探すことが有利であると考えられるが、今回の実験では産卵しなかった場合ほど、あまり移動せずに次の産卵痕を形成した(第3.7図)。産卵に適した場

所と適さない場所が近接して存在しているのかも知れない。あるいは、雌成虫が産卵を途中で放棄した場合、産卵を終えた雌成虫よりも産卵欲求が高く、そのことが新たな産卵痕形成までの間隔を短くするのも知れない。

今回の実験および観察から、マツノマダラカミキリ雌成虫が自分からある範囲内の産卵痕に誘引されること、卵のある産卵痕から平均32.4cmの距離を離れて新しく産卵痕を形成すること、および十分な距離をおいた連続産卵という3つの行動によって産卵痕の一様分布が形成されることが示唆された。今回得られたデータに、雌成虫の移動速度や方向転換を行う頻度などを加え、産卵行動のシミュレーションを行うことによって、上記の仮説の妥当性が検証できるであろう。野外では複数の雄成虫と雌成虫が同時に枯死木の幹にいるので、さらに成虫間の相互干渉を加えることによって産卵痕の一様分布の形成過程がより明らかになると考えられる。

第4章 マツノマダラカミキリ雌成虫が産卵資源内の子孫を 認識する機構

植食性昆虫には、同種の雌によって既に産卵されている寄主を認識して、産卵の重複を避けることによって、雌成虫毎の繁殖成功度を高めている場合が見られる。そのような産卵戦略を持つ種のほとんどは産卵時に化学物質を添付して、自分自身を含む同種の雌に卵の存在を示す情報を残す。

雌成虫の作り出す産卵抑制フェロモン (ODP) は、アズキゾウムシ (Oshima *et al.*, 1973) や、シロチョウ科の数種 (Rothschild and Schoonhoven, 1977; Schoonhoven, 1990; Dempster, 1992), ミバエ科の数種 (Katsoyannnos, 1975; Prokopy, 1972; 1975; Prokopy *et al.*, 1976; 1977; 1978), ハナバエ科 (Zimmerman, 1979) そしてタバコシバンムシ (Kohno *et al.*, 1986; Imai *et al.*, 1990) で示されている。

産卵痕と卵または幼虫が存在する丸太は、マツノマダラカミキリの雌成虫にあまり産卵されない (Anbutsu and Togashi, 1996; 第3章1)。また、雌成虫は産卵痕を触診することによって卵の有無を識別し、産卵痕内に卵がある場合は産卵痕から離れ、卵がない場合はその産卵痕を利用して産卵することが多い (第3章2)。このようなマツノマダラカミキリの行動観察から、産卵痕内の卵の有無の識別は産卵抑制フェロモンによって起こることが強く示唆された。卵を含む産卵痕の孔にはゼリー状の物質が常に分泌されており (第3章2), これが産卵痕に対する化学的マーキングと関係しているのかも知れない。

そこで、産卵に伴い分泌されるゼリー状物質とその分泌器官からのメタノール抽出物や幼虫のフラスのメタノール抽出物の産卵抑制効果と雌成虫の小腮鬚と下脗鬚の感覚子を調べた。

1. 雌成虫由来の物質が産卵痕内の卵の有無の認識に果たす役割

ここでは、マツノマダラカミキリが産卵痕の孔に分泌するゼリー状物質および雌成虫の生殖器官のメタノール抽出物が産卵抑制効果を示すかどうかを、擬似産卵痕を用いた実験によって調べた。

(1) 材料と方法

昆虫：アカマツ枯死木が1994年11月15日に山口県徳山市京都大学演習林徳山試験地で採集された。翌年にこれらの枯死木からマツノマダラカミキリ成虫が脱出した。この成虫を採集世代として確立した実験室系統の第2世代の成虫を実験に用いた。また、アカマツ枯死木を1996年12月16日に徳山市の同じマツ林で採集した。その枯死木から脱出したマツノマダラカミキリ成虫も実験に使用した。

脱出した成虫は、スチロール製角型容器（9.0cm×18.0cm×4.5cm）に1頭ずつ入れ、餌として新鮮なアカマツの枝を与え、25℃、光周期12L-12Dで飼育した。脱出の7日後に、雌雄を1頭ずつアトランダムに選んで1つの容器に入れ、産卵用のアカマツ小丸太を与えた。雌成虫の妊性は、幼虫の孵化によって確認した。妊性を確認してからは再び成虫を1頭ずつで飼育し、雌成虫には実験直前まで産卵用小丸太を与えて自由に産卵させた。供試した雌成虫は、各実験で20～22頭であった。雌成虫と交尾させるために、ほぼ同数の雄成虫を用いた。

アカマツ丸太：広島県東広島市で健全なアカマツ立木の太い枝または幹の先端部を採集して、長さ7cmの小丸太にした。小丸太の直径は1.5～2.5cmであった。これらの小丸太をポリエチレン製の袋に入れ、60～70℃の熱湯で満たし、袋を輪ゴムで密封した。約12時間後、小丸太を袋から取り出し、水道水で表面を洗浄した。丸太表面の水分を蒸発させた後、小丸太内の乾燥を防ぐために両方の切断面をパラフィン（融点：56～58℃）で封じ、使用するまで密封したポリエチレン製の袋に入れて25℃で保存した。

ゼリー状物質を付加された擬似産卵痕に対する雌成虫の反応（実験4.1）：産卵が行われた場合、産卵管が挿入された産卵痕の孔の奥には、雌成虫の分泌したゼリー状物質が残されている（第3章2）。このゼリー状物質の存在が産卵痕内の卵の有無についての雌成虫の認識に及ぼす影響を明らかにするために、実験4.1を行った。

まず、ゼリー状物質を採集するためにマツノマダラカミキリの雌成虫を1頭ずつスチロール製角型容器に入れ、1本の産卵用アカマツ小丸太を与えた。雌成虫が産卵を完了して産卵痕を離れた直後に小丸太を回収し、産卵痕の部分の樹皮を剥皮した後、実体顕微鏡下で先端の尖ったピンセットを用いてゼリー状物質を注意深く剥し取った。採集後、ゼリー状物質は直ちに前もって準備しておいた擬似産卵痕の中央の孔につめられた。擬似産卵痕は、釘で作られた深くて小さな孔1つと、その両わきにピンセットで作られた浅くてより小さい傷2つで構成された（第3章2参照）。小丸太は擬似産卵痕にゼリー状物質を詰めた直後に実験に使用された。

1つの擬似産卵痕を形成された小丸太を1本ずつスチロール製角型容器に入れ、すぐに雌成虫を1頭ずつ入れた。この時、擬似産卵痕にはゼリー状物質が詰められている場合と詰められていない場合があった。雌成虫の導入後、その行動を観察した。雌成虫が産卵場所を探索中に、最初に擬似産卵痕に遭遇した時に示す行動を記録した。雌成虫が擬似産卵痕に産卵管を挿入した場合は、雌成虫が擬似産卵痕から離れた後に小丸太を取り出して剥皮し、卵の有無を調べた。雌成虫の行動は2～5時間継続して観察された。ゼリー状物質を詰められた擬似産卵痕については20頭の雌成虫を、ゼリー状物質を詰めていない擬似産卵痕については21頭の雌成虫を供試した。実験には脱出後18～57日の個体を用いた。実験は気温25～28℃の実験室で、弱い蛍光灯照明の下（照度：250～600lx）で行われた。

雌成虫の生殖器官の抽出物を含む擬似産卵痕に対する雌成虫の反応

(実験4.2) : 雌成虫の生殖器官の中に産卵を抑制する物質が含まれるかどうかを明らかにするために、実験4.2を行った。まず卵を産むことを確認した雌成虫を5℃で麻酔し、生理食塩水に浸けて実体顕微鏡下で注意深く解剖した。尾端と生殖器官以外の部分を取り除いた後、生殖器官を観察した。また、死亡直後の雌成虫の生殖器官も同様にして観察した。

サンプル瓶に99.8%メタノールを1ml入れ、その中に生きている雌成虫から取り出した受精嚢腺4頭分を入れて、ピンセットで良くつぶした後、栓をして25~28℃の室内で静置した。受精嚢腺を取り除いた残りの部分も同様にメタノールに浸けたが、その時には卵を破壊しないように注意して攪拌した。メタノールに浸けてから12~24時間後に脱脂綿を詰めたシリンジ(1ml)を用いて溶液を濾過した。その後、濾液からメタノールを蒸発させて0.05mlに濃縮した。濃縮した2種類のメタノール溶液と、対照となる同量の99.8%メタノールを、それぞれ10mm×1mmの大きさに切った濾紙(No. 2, 東洋濾紙会社)にしみこませ、メタノールを蒸発させた。最後に、前もって準備しておいた擬似産卵痕の中央の孔に純水0.001mlを落とし、その上に前述の濾紙を1mm×1mmに切ったものを挿入した。このため、1つの擬似産卵痕には0.4頭分の抽出物が含まれることになった。濾紙は中央の孔の底に完全に密着させた。なお、擬似産卵痕は小丸太の中央に1つだけ作られた。小丸太は処理直後に実験に使用した。

抽出物の詰められた擬似産卵痕または対照の擬似産卵痕が1つ作られた小丸太を1本だけスチロール製角型容器に入れ、次に雌成虫を1頭ずつ入れた。その後は実験4.1と同様に成虫の行動を観察した。3種類の擬似産卵痕について、脱出後43~74日を経過した20~22頭の雌成虫を用いて反応を調べた。

解析方法 : 擬似産卵痕に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の反応を比較するために、Kolmogorov-Smirnovの検定とカイ二乗検定を用いた。実験4.2の3種類の擬似産卵痕に対する反応間の多重比較では、Bonferroniの方法によっ

て調整した有意水準を用いた（山村, 1993）。

（2）結果

ゼリー状物質を付加された擬似産卵痕に対する雌成虫の反応（実験4.1）

産卵場所を探索中のマツノマダラカミキリ雌成虫は、擬似産卵痕に遭遇すると歩行を止めて、産卵痕を触診した。その後、擬似産卵痕から離れるか、または擬似産卵痕を咬み始めて産卵行動を開始した。

実験では20頭の雌成虫が、ゼリー状物質を含む擬似産卵痕に遭遇した。そのうちの16頭が触診の後に産卵痕を離れた（第4.1図A）。他の4頭の雌成虫は産卵痕を咬み始め、そのすべての個体が擬似産卵痕を利用して産卵した（第4.1図Aおよび第4.1表）。これに対して、21頭の雌成虫がゼリー状物質を含まない擬似産卵痕に出会った。このうちの16頭の雌成虫が擬似産卵痕を咬み始め、最終的に13頭が産卵した（第4.1図Bおよび第4.1表）。

ゼリー状物質を含む擬似産卵痕に対する雌成虫の反応は、ゼリー状物質を含まない擬似産卵痕に対する反応と有意に異なっていた（Kolmogorov-Smirnovの検定、 $p=0.0016$ ；第4.1図A対B）。また、産卵の比率もゼリー状物質を含む擬似産卵痕の場合が有意に低かった（4：16対13：8； $\chi^2=7.41$, d.f.=1, $p=0.0065$ ；第4.1表）。

雌成虫の生殖器官の抽出物を含む擬似産卵痕に対する雌成虫の反応（実験4.2）

雌成虫の解剖の結果、マツノマダラカミキリは、長い受精嚢腺を持つことがわかった（第4.2図）。生存している雌成虫の受精嚢腺は、流動性のある、ほとんど無色か、やや黄色がかった透明な液体を内包していた。しかし、死亡して24時間以内の雌成虫を解剖すると、受精嚢腺の内部は、弾力のあるゼリー状で、琥珀色の透明な物質で満たされていた。この物質は、産卵痕内に分泌され

るゼリー状物質と色や硬さにおいて酷似していた。また、産卵痕に分泌されるゼリー状物質は比較的大量で、そのための貯蔵器官はそれに相当する大きさを持つと考えられるが、生殖器官を注意深く観察しても、受精嚢腺以外に該当する器官を見つけることができなかった。それゆえ、受精嚢腺がゼリー状物質の分泌器官であると推測された。

1 mm×1 mmの濾紙を孔の奥に詰めた擬似産卵痕に対しても、マツノマダラカミキリ雌成虫はこれまでと同様の触診行動を示した。

21頭の雌成虫が受精嚢腺の抽出物を含む擬似産卵痕に遭遇し、そのうちの15頭は触診の後に産卵痕を離れた(第4.1図C)。他の1頭の雌成虫は触診後に擬似産卵痕を咬み始め、体を180度回転させたが、産卵管を挿入しないでそこを離れた(第4.1図C)。また他の1頭は産卵管を挿入したが、産卵しなかった。

(第4.1図C)。残りの4頭の雌成虫は、擬似産卵痕を利用して産卵した(第4.1図Cおよび第4.1表)。他方、20頭の雌成虫が受精嚢腺を除く生殖器官の抽出物を含む擬似産卵痕に遭遇した。このうちの14頭が触診後に産卵痕を離れた(第4.1図D)。他の3頭の雌成虫は擬似産卵痕を咬んだだけでそこから離れたが、残りの3頭の雌成虫は産卵管の挿入まで行い、そのうちの2頭が産卵した(第4.1図Dおよび第4.1表)。

これに対して、メタノールだけを添加した擬似産卵痕(対照)に遭遇した雌成虫の場合、供試した22頭の雌成虫がすべて擬似産卵痕を咬み始めた(第4.1図E)。そしてそのうちの2頭の雌成虫は産卵痕を咬んだ後にそこから離れ、他の4頭は体を180度回転させた後にそこから離れたが、最終的には16頭の雌成虫が産卵管を挿入して産卵した(第4.1図Eおよび第4.1表)。受精嚢腺のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕に対する雌成虫の反応と対照の擬似産卵痕に対する雌成虫の反応は有意に異なっていた(Kolmogorov-Smirnovの検定, $p=0.00001$; 第4.1図C対E)。また、受精嚢腺以外の生殖器官のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕に対する雌成虫の反応も対照のそれと有意に異なってい

た (Kolmogorov-Smirnov の検定, $p=0.000002$; 第4.1図D対E)。それに対して, 受精嚢腺のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕に対する雌成虫の反応と, 受精嚢腺を除く生殖器官のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕に対するそれとの間には有意な違いがなかった (Kolmogorov-Smirnov の検定, $p=0.98$; 第4.1図C対D)。

産卵の比率の違いについても同じ傾向があった。すなわち, 受精嚢腺のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕と対照の擬似産卵痕の間 (4 : 17対16 : 6 ; $\chi^2=12.4$, d.f.= 1, $p=0.0004$; 第4.1表) や, 受精嚢腺以外の生殖器官のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕と対照の擬似産卵痕の間 (2 : 18対16 : 6 ; $\chi^2=16.8$, d.f.= 1, $p=0.00004$; 第4.1表) にはそれぞれ有意な違いがあった。しかし, メタノール抽出物を含む2種類の擬似産卵痕に対する産卵比率には違いがなかった (4 : 17対2 : 18 ; $\chi^2=0.67$, d.f.= 1, $p=0.41$; 第4.1表)。

(3) 考察

ここでの実験では, マツノマダラカミキリの産卵後に産卵痕の中央の孔の奥に分泌されるゼリー状物質および雌成虫の生殖器官のメタノール抽出物は, 産卵痕を触診した雌成虫の産卵を抑制することが明らかになった。このことは, 本種において観察された産卵痕内の卵の認識が, 雌成虫の生殖器官から分泌された化学物質によって引き起こされ, その物質は産卵痕の中央の孔に存在するゼリー状物質に含まれることが強く示唆された。

産卵を抑制するマーキングフェロモンは, アズキゾウムシ (Oshima *et al.*, 1973) や, ミバエ科の数種 (Katsoyannos, 1975; Prokopy, 1972; 1975; Prokopy *et al.*, 1976; 1977; 1978), ハナバエ科 (Zimmerman, 1979), シロチョウ科のオオモンシロチョウ, モンシロチョウ (Rothschild and Schoonhoven, 1977; Schoonhoven, 1990) およびクモマツマキチョウ (Dempster, 1992), そしてタバコシバンムシ (Kohno *et al.*, 1986; Imai *et al.*, 1990) で示されている (ただし,

最近の研究ではオオモンシロチョウの産卵抑制物質は、寄主植物がチョウの卵に反応して生産していることが示された (Blaakmeer *et al.*, 1994))。これまでの研究では、産卵抑制物質は卵巢 (Prokopy *et al.*, 1976; Zimmerman, 1979) や生殖器の付属腺 (Schoonhoven, 1990) に由来していた。しかし鞘翅目では、他では一般的な腹部第9節由来の付属腺は普通 (あるいは常に) 欠如している (Matsuda, 1976)。この実験では、マツノマダラカミキリの受精嚢腺に産卵抑制物質が含まれることがわかった。この様な例は今までに報告されていない。ただし、受精嚢腺以外の、卵巢を含む生殖器にも産卵を抑制する効果があったので、抑制物質を生産する器官が他にもある可能性は残っている。今後は、ゼリー状物質や生殖器のメタノール抽出物に含まれる産卵抑制物質の同定が必要である。フェロモンの同定は、アズキゾウムシ (Oshima *et al.*, 1973) と、ヨーロッパミバエ (Hurter *et al.*, 1987) , タバコシバンムシ (Imai *et al.*, 1990) で行われている。ヨーロッパミバエについては、野外で寄主植物に産卵抑制フェロモンの水溶液を散布することによって、その産卵を効果的に防ぐことに成功している (Katsoyannos and Boller, 1976; 1980)。材線虫病の被害地ではマツノマダラカミキリはこの病気によって枯れたマツに産卵する。翌年、その枯死木から脱出した成虫が、材線虫病をさらに拡大させる。もし、産卵抑制物質の施用によって、材線虫病で枯れたマツに対するマツノマダラカミキリの産卵を防ぐことができれば、マツ林における材線虫病の拡大を抑制することができるかもしれない。

2. 幼虫のフラスからの抽出物が産卵場所選好に及ぼす影響

雌成虫が卵を含む産卵痕に遭遇した場合、産卵痕を触診した後に離れることが多い (第3章2)。幼虫が孵化する前ならば、卵を含む産卵痕から離れて産卵することによって、孵化幼虫の間の競争を軽減することができるだろう。し

かし、卵から孵化した幼虫は内樹皮を摂食しながら樹皮下を移動するため、孵化してから時間が経過するほど、幼虫が産卵痕から離れた場所にいる可能性が高くなる。幼虫間には共食い、もしくは咬み合いによる死亡があるため（例えば、Togashi, 1990）、既産卵痕から離れて産卵するという行動だけでは、雌成虫は子孫を十分に残すことができないかも知れない。マツノマダラカミキリでは、雌成虫が卵を含む産卵痕のある丸太よりも幼虫のいる丸太をより忌避して産卵する傾向が強いことが示された（Anbutsu and Togashi, 1996; 第3章1）。このことから、マツノマダラカミキリの雌成虫は、産卵痕への条件づけによる卵の認識だけでなく、幼虫に関係した信号によっても、産卵資源中の同種の存在を認識していることが示唆される。そして、幼虫に関係した信号による産卵抑制は、産卵痕によるそれに比べて強いことが考えられる。

ここでは、マツノマダラカミキリ幼虫のフラス中に産卵抑制効果を持つ物質が存在するかどうかを明らかにするために、フラスのメタノール抽出物を使って産卵選好実験を行った。

（1）材料と方法

昆虫： 広島県賀茂郡大和町で1994年1月27日にアカマツ枯死木を採集した。それらの枯死木から脱出したマツノマダラカミキリ成虫に由来する実験室系統第1世代の成虫を実験に使用した。

脱出した成虫は、スチロール製角型容器（9.0cm×18.0cm×4.5cm）に1頭ずつ入れ、餌として新鮮なアカマツの枝を与えて、25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で飼育した。脱出の7～10日後に雌雄をつがいにして角型容器に入れ、産卵用のアカマツ小丸太（後述）を与えた。雌成虫の妊性は、幼虫の孵化によって確認した。実験の直前まで、雌成虫に産卵用小丸太を与えて自由に産卵をさせた。小丸太は毎日取り替え、幼虫のフラスの採集に使用した。

アカマツ丸太： 広島県東広島市で健全なアカマツの太い枝または幹の先端

を採集し、表面を水道水で十分に洗浄した。その後、枝または幹を切断して長さ7 cmの小丸太にした。小丸太の直径は1.5~3.5cmであった。次に、小丸太をポリエチレン製の袋に入れ、60~70℃の熱湯を小丸太が全部つかるまで注ぎ、袋の口を輪ゴムで止めて密封した。そのまま2~12時間放置した後に水を捨て、もう一度水道水で小丸太の表面を洗浄した。小丸太をしばらく室温に置いて温度を下げると同時に表面を乾かしてから、小丸太の切断面（木口）をパラフィン（融点：56~58℃）で封じた。その後、実験に使用するまでポリエチレン製の袋に入れて密封し、25℃で保存した。

フラスの採集とそのメタノール抽出：産卵用小丸太を雌成虫に与えてそれに産卵させた。小丸太は毎日交換し、回収した小丸太を角型容器に入れて約1ヶ月間25℃に置いた。その後、丸太を剥皮してフラスを採集した。採集したフラスは50mlサンプル瓶に入れ、フラス1g（湿重）に対して10mlの割合で99.8%メタノールを注いで良く攪拌した後、約24時間室温（25~28℃）で放置した。次に、濾紙（No. 5B, 東洋濾紙会社）と漏斗を用いてフラスを取り除いた。こうして得られたメタノール溶液を35~40℃の恒温槽に置いてメタノールを蒸発させ、最終的に溶液1ml当たりフラス1.5g（湿重）等量になるまで濃縮したものを産卵選好実験に用いた。

産卵選好実験（実験4.3）：1本の産卵用アカマツ小丸太当たりフラスのメタノール抽出液1mlを面相筆を用いて塗布した。これを処理丸太と呼ぶ。対照として1本の小丸太当たり1mlの99.8%メタノールを塗布した。産卵選好実験に使用した小丸太の平均直径は2.9cm（範囲：2.5~3.4cm, S.E.=0.03cm）、平均樹皮厚は1.8mm（範囲：1.2~2.6mm, S.E.=0.05mm）であった。

産卵選好実験を行う場合、1本の処理丸太と1本の対照丸太および餌として新鮮なアカマツの当年枝または1年枝（長さ約7cm, 平均直径7.5mm）1本をスチロール製容器（14.0cm×8.5cm×10.5cm）に置いてから、1頭のマツノマダラカミキリ雌成虫を入れた。2本の丸太を9cm離して、容器の壁面に接す

るように立てた。餌用のアカマツの枝は、2本の丸太の木口を結ぶ直線を垂直に二等分するように容器の底面に置かれた（第4.3図）。

雌成虫の導入から24時間後に2本の丸太を容器から取り出し、丸太上に形成された産卵痕と樹皮下に産みつけられた卵の数を調べた。実験には、脱出から50～71日を経過した雌成虫19頭を用いた。また、実験は25℃、光周期12L-12Dの恒温室内で行われた。

解析方法：24時間の実験期間中に形成された産卵痕数と産卵数を処理丸太と対照丸太の間で比較するために、Wilcoxonの符号順位和検定を用いた。

（2）結果と考察

24時間の産卵選好実験が終了した時、雌成虫がどちらの丸太にも産卵痕を形成しなかったか、あるいはどちらの丸太にも産卵しなかった場合はそれぞれの解析から省いた。解析の結果、雌成虫は処理丸太には対照丸太より極めて少数の産卵痕しか形成せず（平均値±S.D.：処理丸太=0.26±0.65，対照丸太=2.32±1.95， $p<0.001$ ， $N=14$ ），より少数の卵しか産まなかった（平均値±S.D.：処理丸太=0.26±0.65，対照丸太=1.42±1.80， $p<0.005$ ， $N=10$ ；第4.4図）。このことから、マツノマダラカミキリの幼虫のフラスには雌成虫の産卵を抑制する化学物質が含まれることが示された。

マツノマダラカミキリのように幼虫の移動能力が限られている場合、その産卵資源における過度に高い生息密度は幼虫の生存や発育に有害な影響を与える（越智・片桐，1979；Togashi，1990）。それゆえ、同種の産卵によって不適となった産卵資源と好適な産卵資源を区別することは、雌成虫の繁殖成功度を高める上で非常に重要である。

Anbutsu and Togashi（1996）と第3章1によって、産卵痕と卵または幼虫の存在がマツノマダラカミキリ雌成虫の産卵を抑制することが示された。卵を含む産卵痕に対する産卵抑制については、マツノマダラカミキリの雌成虫が卵を

含む産卵痕を認識して、それから離れて産卵を行うこと（第3章2および3）、および産卵痕の認識が雌成虫の生殖器官から分泌される化学物質によって引き起こされること（第4章1）が明らかになっている。卵を含む産卵痕から離れて産卵することは、まだ産卵され始めて間もない枯死木で孵化幼虫間の距離を離すことにつながり、種内競争による死亡を減少させると考えられる。しかし、マツノマダラカミキリの孵化幼虫は内樹皮を摂食しながら樹皮下を移動する（例えば、富樫, 1989a,b）。蛹化までに幼虫が摂食する内樹皮の平均面積は 107cm^2 （範囲： $34\sim 192\text{cm}^2$ ）である（遠田, 1976）。そのため、枯死木が産卵資源として利用され始めてから時間が経過するにつれて、産卵痕から離れて産卵しても、幼虫間の咬み合いのような種内競争が生じる可能性が高くなることが考えられる。マツノマダラカミキリと同属の *M. sutor* では、大きな幼虫が小さな幼虫を摂食することが実験的に示されている（Victorsson and Wikars, 1996）。おそらくマツノマダラカミキリにおいて咬み合いが起こる場合も、遅く孵化した小さな幼虫は、早く孵化した大きな幼虫によって殺される可能性が極めて高いだろう。また、遅く孵化した幼虫は、早く孵化した幼虫との遭遇を避けることができたとしても、早く孵化した幼虫の摂食によって利用できる餌資源の量が減少しているために十分な発育ができないかも知れない。

ここでの実験結果から、マツノマダラカミキリの雌成虫が卵を含む産卵痕だけでなく、幼虫の出すフラスも認識して産卵を抑制することが明らかになった。このことは、本種が幼虫の孵化前だけでなく、孵化後の産卵資源においても雌成虫が既に幼虫のいる場所から離れて産卵することを可能にし、生涯を通じてより多くの子孫（成虫）を残すことに貢献するだろう。

成虫の産卵行動に影響を与える、幼虫と関係した要因についてはいくつかの報告が成されている。スジコナマダラメイガ *Ephestia kuehniella* Zeller の幼虫同志が出会った時、彼らはその大腮腺から分泌物を出す（Corbet, 1971）。Corbet（1973）は、産卵中のスジコナマダラメイガの雌成虫が、その分泌物に反応し

て産卵数を調節していることを示した。イラクサキンウワバ *Trichoplusia ni* (Hubner) はアブラナ科の葉の表面に一卵ずつ産卵する (Shorey *et al.*, 1962)。Renwick and Radke (1980) は、イラクサキンウワバの産卵が寄主を摂食中の幼虫の存在によって抑制されることを見だし、幼虫のフラスがその信号であることを示唆した。産卵対象の寄主の選択に幼虫のフラスが関与することは、他に *Ostrinia nubilalis* (Dittrik *et al.*, 1983), *Thecla basilides* Geyer (Rhainds *et al.*, 1996) などの鱗翅目で知られている。また、マツノマダラカミキリの産卵では、産卵痕と卵だけが存在する丸太よりも、幼虫が存在する丸太がより強く忌避されて、ほとんど産卵が行われなかった (Anbutsu and Togashi, 1996; 第3章1)。この産卵選好実験でも、19本の小丸太にフラスのメタノール抽出物を塗布したが、産卵痕の形成および産卵が行われたのはわずか3本であった。雌成虫が幼虫のフラスを認識した場合、卵を含む産卵痕を認識した場合よりも強い忌避行動、例えば枯死木からの飛び去りを喚起するのかも知れない。

化学物質を認識する機構は不明であるが、嗅覚 (den Otter *et al.*, 1980; Anderson *et al.*, 1993) もしくは接触化学刺激 (Klijnstra and Roessingh, 1986) によるものであろう。フラスに含まれる産卵抑制物質が同定されるならば、その類縁化合物を用いた新しい防除方法を確立できるかも知れない。

3. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚と下脣鬚の感覚子

マツノマダラカミキリの雌成虫が卵を含む産卵痕に遭遇すると、小腮鬚と下脣鬚で産卵痕内部を触診する (第3章2)。特に、産卵痕の中央の孔に左右の小腮鬚を差し込む行動がよく見られた。また、雌成虫の生殖器官のメタノール抽出物が雌成虫の産卵を抑制したことから、卵を含む産卵痕の認識は雌成虫の生殖器官に由来する化学物質に支配されていることがわかった (第4章1)。これらのことから、マツノマダラカミキリ雌成虫は産卵痕の触診を行う時に、

小腮鬚と下脗鬚で化学物質を受容していると考えられる。しかし、マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚と下脗鬚に存在する感覚子はこれまで調べられていない。そこで、マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚と下脗鬚の感覚子の形態を走査電子顕微鏡によって調べた。

(1) 材料と方法

昆虫： 広島県賀茂郡大和町で1994年1月27日にアカマツ枯死木を採集した。それらの枯死木から脱出したマツノマダラカミキリ成虫に由来する実験室系統第1世代の雌成虫を観察に使用した。

脱出した成虫は、スチロール製角型容器 (9.0cm×18.0cm×4.5cm) に1頭ずつ入れ、餌として新鮮なアカマツの枝を与えて、25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で飼育した。

走査電子顕微鏡による観察： 脱出後41～80日を経過した雌成虫を5℃で麻酔し、実体顕微鏡下で解剖した。雌成虫の頭部から口器を分離し、70%エタノール中に約12時間置き、その後、50%、75%、95%、99.8%エタノールで段階的に脱水してから風乾した。口器全体、および口器から取り外した小腮鬚と下脗鬚を両面テープで試料台の上に固定し、JEOL JFC-1100 ion sputterで金を蒸着した。さらにJEOL JEE-400 vacuum evaporatorを用いてそれらにカーボンを蒸着した。観察および撮影はJEOL JSM-5400 scanning electron microscopeで行った。写真から感覚子のタイプを分け、タイプ別に3～5個の感覚子の大きさを測定した。

(2) 結果と考察

マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚および下脗鬚はそれぞれ4および3節から成っていた (第4.5図)。昆虫の小腮鬚と下脗鬚の機械受容器は普通外縁に沿って分布し、化学受容器は先端節の末端部に集中する。末端部の感覚子は

機械刺激感受性も併せ持つ場合がある (Zacharuk, 1985)。マツノマダラカミキリの小髭と下脗の先端節の末端はクレーター状に凹んでおり、その内部に多数の感覚子が分布していた (第4.6および4.7図)。感覚子は形態から4種類に分けられた。感覚子の種類とそれらの大きさは小髭と下脗の間でほとんど違いはなかった (第4.2表)。

錘状感覚子には、機械受容、接触化学受容、嗅覚、温度および湿度受容のものが知られている (Zacharuk, 1985)。雌成虫の小髭と下脗にはコーン状とペグ状の錘状感覚子が見られた (第4.8および4.9図)。コーン状の錘状感覚子は側面が曲線で頂端はやや丸い。その先端には、明瞭な1細孔が観察された (第4.8および4.9図)。単孔性の感覚子は一般的に接触化学受容に関わっているとされている (Zacharuk, 1985)。この感覚子が雌成虫由来の産卵抑制物質を受容しているのかも知れない。ペグ状錘状感覚子は側面が直線的で、先端に向けて徐々に細くなり、先端は丸い。その先端に明瞭な孔は見られなかった (第4.8図)。

尖球状感覚子は円錐または円筒状のクチクラの先端にペグ、コーンまたはずんぐりした毛状突起が挿入されたものであり、一般的に機械受容器または化学受容器または両方の受容器である (Zacharuk, 1985)。マツノマダラカミキリ雌成虫の尖球状感覚子の先端には明瞭な凹みが観察されたが、孔が存在するかどうかは不明であった (第4.10図)。

ボールがティーの上ののったような形の鐘状感覚子は、Zacharuk (1985)によれば機械受容器である。しかし、雌成虫の鐘状感覚子には先端に孔のような凹みが存在する場合があった (第4.8図)。

それぞれの感覚子の分布を見ると、尖球状感覚子は小髭および下脗末端凹部の中心部に多く分布していたが、周縁部には見られなかった。逆に、他の3種類の感覚子は中心部分には観察されず、凹部の周縁部の内側に分布していた (第4.6および4.7図)。

いくつかの鞘翅目昆虫において、下脗鬚に存在する感覚子は、その数がやや少ないことを除き、小腮鬚に存在する感覚子と同じである (Zacharuk, 1985)。マツノマダラカミキリでも同様の傾向がみられた。両方の付属肢の感覚子のタイプは同じで、その分布も非常に良く似ていた (第4.6および4.7図)。

先端に1孔を有する感覚子には2種類あり、その孔が透過性である場合は主に接触化学受容器であり、孔が透過性でない場合は機械受容器である

(Zacharuk, 1985)。走査電子顕微鏡による情報だけでは、これらを見分けるのに十分ではない。今後、透過型電子顕微鏡による内部構造の観察が必要である。しかし、今回観察されたコーン状錘状感覚子の先端の孔 (第4.9図) はかなり明瞭であったため、接触化学受容器と考えて間違いないと思われる。マツノマダラカミキリの雌成虫は、卵を含む産卵痕を主に小腮鬚で触診した後に産卵痕を離れる (第3章2)。産卵痕の識別は、雌成虫に由来する化学物質によることがわかっており (第4章2)、幼虫のフラスにも産卵抑制効果のある化学物質が含まれることがわかった (第4章3)。これらのことは、マツノマダラカミキリ雌成虫が小腮鬚または下脗鬚またはその両方で産卵抑制物質を感受していることを強く示唆している。

第5章 産卵の時間的差異と空間的距離が子の適応度成分に及ぼす影響

資源をめぐる種内競争は、それが個体の適応度、すなわち繁殖成功度に影響を及ぼすために非常に重要である。それゆえ多くの生物種は、そのような競争を避けるためのメカニズムを進化させてきた。例えば、ある種の昆虫は同種によって既に占有されている寄主を避けて産卵する。そのような戦略は多くの植食性昆虫において研究されてきた（例えば、Utida, 1943; Mitchell, 1975）。

マツノマダラカミキリは枯死しつつある、もしくは枯死して間もないアカマツやクロマツに産卵し、孵化した幼虫は内樹皮を摂食して枯死木内で蛹化する（例えば、富樫, 1989b）。枯死木の樹皮表面の産卵痕および樹皮下の卵は、一様分布を示すことが知られている（小林, 1975; Shibata, 1984）。また、雌成虫は産卵痕が高密度で存在するアカマツ丸太に対する産卵を抑制する

（Anbutsu and Togashi, 1996; 第3章1）。さらに、産卵場所を探索中の雌成虫は、卵を含む産卵痕に遭遇すると歩行を停止し、主に小腮鬚を使って産卵痕の孔を触診した後に産卵痕を離れる（第3章2）。このような産卵習性によって産下された卵は、他の卵から一定以上の距離だけ離れる（第3章3）ことになり、その結果として卵期から成虫の脱出までの高い生存率をもたらすかも知れない。しかし、樹皮下で起こる密度依存的な死亡は研究されているが（越智・片桐, 1979; Togashi, 1990）、既に産卵されている場所を避けて産卵する行動によって雌成虫が得る利益については調べられていない。

そこで、卵や孵化幼虫を用いて、産卵の時間的差異や空間的距離が幼虫初期までの生存、発育および成長に及ぼす影響を実験的に調べた。

1. 同一の産卵痕を利用して産みつけられた2卵の位置と孵化時期がその後の生存率と成長に及ぼす影響

衰弱したアカマツはマツノマダラカミキリ成虫を誘引する化学物質を放出する (Ikeda *et al.*, 1980; 池田ら, 1986)。産卵痕では外樹皮が傷つき内樹皮が露出しているため、その周辺は誘引物質が他の部分よりも高濃度で存在すると考えられる。実際、産卵痕の付近に歩いてきたマツノマダラカミキリの雌成虫は高い頻度で産卵痕に近づき、それを触診する (第3章3)。もし、雌成虫が卵の存在を認識できなかったら、かなりの割合で重複産卵が行われるであろう。雌成虫が卵を含む産卵痕の孔を通して繰り返し樹皮下に産卵した場合、早く孵化した幼虫が後から孵化した幼虫もしくは孵化前の卵を殺す可能性が高いであろう。重複産卵では卵同志の距離は極めて近くなるので、それを避けるということは、ある程度の距離を離して産卵すること以上に繁殖成功度を高める上で重要だと考えられる。重複産卵が行われた場合の卵の生存率と死亡要因を明らかにすることは、マツノマダラカミキリにおける、卵の認識と重複産卵の回避という産卵戦略の進化を理解する上で重要である。

ここでは卵を含む産卵痕への重複産卵を仮定し、マツノマダラカミキリの卵をアカマツ丸太に接種して卵と孵化幼虫の生存率と成長を調べた。

(1) 材料と方法

マツノマダラカミキリの卵：1994年1月27日に広島県賀茂郡大和町でアカマツ枯死木を切って丸太にした。その丸太から脱出したマツノマダラカミキリ成虫を採集世代としてその後実験室で飼育した。この実験室系統第1世代の産んだ卵を実験に使用した。

飼育用のアカマツ丸太から脱出した成虫を、スチロール製角型容器 (9.0cm × 18.0cm × 4.5cm) に1頭ずつ入れ、餌として新鮮なアカマツの枝を与えて25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で飼育した。脱出の7～10日後に雌雄の成虫を1日間つがいにした。その後は約1週間に1日の頻度でつがいにし、それ以外の期間は雌雄を分けて1頭ずつ飼育した。雌成虫には産卵用のアカマツ小丸

太を与えた。産卵用小丸太は第3章2と同じ方法で作った。雌成虫の妊性を確認するため、雌成虫が産んだ卵を小丸太から取り出し、ペトリ皿（直径8.6cm）に敷いた純水で湿らせたペーパータオル（JKワイパー[®]，クレシア）の上に置き、25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で孵卵した。妊性のあることを確認した後は、産卵用小丸太を毎日12時に交換した。採卵には14頭の雌成虫を用いた。

アカマツ丸太：東広島市内のアカマツ林で健全なアカマツを伐倒し、長さ70cmまたは80cmの丸太にした。持ち帰った丸太は、乾燥を防ぐためにポリエチレン製の袋に入れ、幼虫の接種に適した状態にするために約1ヶ月間25℃に置いた。その後は丸太を5℃で保存し、接種の少なくとも1日前に、室温（20～25℃）に置いた。接種直前に丸太を長さ10cmに切断し、これを接種用丸太とした。

卵と幼虫の生存率に及ぼす時間間隔の短い重複産卵の影響(実験5.1)：24時間雌成虫に産卵させた小丸太を、容器から取り出してすぐに剥皮した。そして、純水で湿らせた柔らかい面相筆を用いて卵を採集した。採集した卵は湿ったペーパータオルの上に置き、すぐに接種に用いた。これらの卵の産卵時間の違いは、0時間～24時間であった。

接種用丸太の外樹皮および内樹皮に、ノミを用いて3cm×3cmの正方形の切り込みをいれ、ノミとピンセットを用いて樹皮を剥して材を露出させた。実際に重複産卵が行われる時、雌成虫は（1）産卵痕の中央の孔から以前に産卵した雌成虫と同じ方向に産卵管を挿入して産卵するか、または（2）産卵痕の中央の孔から反対方向に産卵管を挿入して産卵する。重複産卵の終了後に樹皮を剥皮して調べると、（1）の場合は卵は産卵痕の中央の孔に対して同じ方向にあり、卵同士が接触していることが多い。（2）の場合は産卵痕の中央の孔を中心にして両側にあり、ほぼ直線状に並んでいることが多い（個人的観察）。そこでこれから本文中では（1）の場合を「並列産卵」、（2）の場合を「直列産卵」と記述する。この観察を参考にして、剥皮部分の中心から産卵が行わ

れたと仮定して接種位置を設定した(第5.1図)。対照の丸太には1卵を接種した(対照1)。並列産卵と対照については、産卵が行われる方向(材の繊維方向に沿って鉛直上向き、または下向き)をランダムに決めた。卵を接種位置に安定させるために、また卵の圧潰を防ぐために、卵の接種位置の材に丸い刃の彫刻刀で小さな凹み(長さ約6mm、幅約3mm、深さ約0.5mm)を作り、そこに面相筆を用いて卵を置いた。実際に雌成虫が産んだ卵を調べると、卵の産卵痕の孔側の先端は少し凸になっており、その部分の卵殻に1孔が開いていた。孵化まで観察したところ、孔のある卵殻側で幼虫の頭部と胸部が形成されることがわかった。さらに、卵は内樹皮側にある面よりも材に接している面の方がわずかに膨らんでいた(個人的観察)。そこで、卵を接種位置に置くときは、卵の前後と上下の向きが実際に産卵が行われた場合と同じになるようにした。卵を接種位置に置いた後、剥した外樹皮および内樹皮を戻し、粘着テープ(およそ5cm×8cm)で固定した。並列接種、直列接種および対照1に使用した丸太はそれぞれ17本、16本、13本であった。接種が終了した丸太は、透明のスチロール製飼育容器(25cm×40cm×30cm)内に立て、乾燥を防ぐために容器の口の部分をポリエチレン製のシートで覆った。接種から10日後、丸太を剥皮して生存および死亡個体の数と発育ステージ、生存幼虫の生重を調べた。幼虫の齢期は頭幅によって決定した(小島・片桐, 1964; Togashi, 1991)。実験は25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で行った。

卵と幼虫の生存率に及ぼす時間間隔の長い重複産卵の影響(実験5.2)：
24時間雌成虫に産卵させた小丸太を容器から取り出してスチロール製角型容器に入れ、25℃、光周期12L-12Dの条件下においた。その5日後に小丸太を剥皮して卵を採集した。それらを早く産みつけられた卵とした。また、24時間産卵させた直後に採集した卵を、遅く産みつけられた卵とした。そのため、これら2種類の卵の産卵時間の差は、96時間～144時間であった。

実験5.1と同様に、並列産卵および直列産卵を想定して決められた接種位置

に、早く産まれた卵と遅く産まれた卵をランダムに接種した。早く産まれた卵の対照として、丸太当たり1個の早く産まれた卵を接種した(対照2)。並列接種、直列接種および対照2に使用した丸太はそれぞれ11本、13本、16本であった。接種から5日後に丸太を剥皮して、生存および死亡個体の数と発育ステージおよび生存幼虫の生重を調べた。遅く産まれた卵が無傷で残っており、さらに孵化前であった場合には、卵をペトリ皿に敷いた純水で湿らせたペーパータオルの上に置き、25℃で孵卵した。実験5.1の対照1における死亡はすべて卵期に起こったので、これを遅く産まれた卵の対照とした。実験は25℃、光周期12L-12Dの一定条件下で行った。

解析方法：卵および幼虫の生存率についてカイ二乗検定を行った。多重比較の場合は、Bonferroniの方法(山村,1993)で有意水準を調整した。

(2) 結果

卵と幼虫の生存率に及ぼす時間間隔の短い重複産卵の影響(実験5.1)

重複産卵が0時間~24時間の間に行われたと仮定して(実験5.1)、2卵を並べて接種した17本の丸太のうち、15本の丸太では1頭の幼虫しか生存していなかった(第5.1表)。残りの2本の丸太では2卵とも孵化していなかった。採集された15頭の生存幼虫のうち13頭は1齢幼虫で、2頭が脱皮直後の2齢幼虫であった。生存幼虫のいた丸太では、接種位置の内樹皮は摂食され、卵の置かれた場所はフラスに埋もれるか、または空洞になっていた。フラスと摂食した跡を実体顕微鏡下で調べると、4本の丸太で卵殻の一部が発見された。卵殻が死亡個体のものか、生存個体のものかは不明であった。幼虫の死体は見つからなかった。他に捕食者は存在しなかったため、卵または幼虫が消失した原因は、生き残っていた幼虫による摂食(共食い)であると同定した。2本の丸太では接種した2卵とも孵化しなかった。これらの卵を解剖したところ、幼虫の頭蓋が見つかったため、未受精卵ではなかった。接種に伴う操作によって死亡

したのかも知れない。

16本の丸太では、卵を点対称となるように一直線上に接種した。接種の10日後には2本の丸太で2頭の生存幼虫が、13本の丸太で1頭の生存幼虫が見つかり、1本の丸太では幼虫の生存が確認されなかった(第5.1表)。生存幼虫はすべて1齢であった。生存幼虫が1頭であった丸太では、接種位置の内樹皮は摂食され、卵の置かれた場所はフラスに埋もれるか、または空洞になっていた。フラスを調べたところ、1本の丸太で捕食された幼虫の尾端が見つかり、4本の丸太では卵殻の一部が見つかった。摂食した跡の状態から判断して、卵殻は死亡個体のものである可能性が極めて高かった。これらの卵と幼虫の消失は、共食いによるものであると同定された。幼虫がいない1本の丸太では、接種した2卵の表面に黒い糸状菌が生えており、幼虫は孵化していなかった。卵内を調べたところ、頭蓋が見つからず、未受精の可能性が高かった。2頭の生存幼虫がいた2本の丸太では、幼虫の食痕が接触していなかった。

1卵を接種した13本の丸太(対照1)では、そのうちの11本の丸太で生存幼虫が見つかり、残りの2本の丸太では幼虫が孵化していなかった(第5.1表)。未孵化卵を調べたところ、1卵では頭蓋が見つからず、未受精の可能性が高かった。もう1卵では幼虫が卵内で死亡していたが、孵化に失敗した原因は不明であった。

並列に接種された卵と対照の卵の間では、卵期から幼虫初期までの生存率に有意な差が見られた($\chi^2=6.24$, d.f.=1, $p=0.012$; 第5.1表)。また、直列的に接種された卵は対照の卵に比べて幼虫初期までの生存率が低かったが、その差は有意ではなかった($\chi^2=3.90$, d.f.=1, $p=0.048$; 第5.1表)。並列接種された卵と直列接種された卵の生存率に差はなかった($\chi^2=0.54$, d.f.=1, $p=0.46$; 第5.1表)。

卵と幼虫の生存率に及ぼす時間間隔の長い重複産卵の影響(実験5.2)

96時間～144時間の間隔で重複産卵が行われたと仮定した実験5.2では、剥皮調査の時点で早く産まれた卵は既に孵化から数日を経過していた。一方、遅く産まれた卵はまだ孵化していないか、あるいは孵化直後であった。このため、早く産卵された個体と遅く産卵された個体を容易に区別することができた。

11本の丸太では2卵が並列的に接種された。そのうちの10本では、早く孵化した幼虫の生存と遅く産まれた卵の破壊または卵の消失が確認された（第5.2表）。それら10頭の生存幼虫のうち、9頭は1齢で、1頭は2齢に脱皮中であった。3本の丸太では、フラスの中に卵殻の一部が見つかった。このため、遅く産まれた個体が卵期に死亡したと判断し、その死亡要因は共食いと同等とした。他の1本の丸太では、早く産まれた卵が孵化しないで死亡していた。卵内に頭蓋が見つからなかったため、未受精卵の可能性が高かった。遅く産まれた卵は孵化途中であった。

13本の丸太では2卵が直線的に接種された。そのうちの7本の丸太では早く産まれた卵から孵化した幼虫の生存と、遅く産まれた卵の破壊または消失が確認された（第5.2表）。すべての生存幼虫は1齢であった。7本のうちの2本の丸太ではフラス中に卵殻の一部が見つかった。これらは卵期に死亡したと判断され、その死亡要因は共食いと同等された。残り6本の丸太では遅く産まれた卵、または遅く産まれた卵から孵化した直後の幼虫が無傷で見つかった（第5.2表）。これらの丸太のうち、2本の丸太では早く産まれた卵から孵化した幼虫が十分に摂食していたが、幼虫の摂食経路が遅く産まれた卵から逸れていたため、遅く産まれた卵は無傷で残っていた。他の2本の丸太では、早く産まれた卵から孵化した幼虫はほとんど摂食しておらず、接種位置から移動していなかったが、その理由は不明であった。遅く産まれた卵は無傷であった。残りの2本の丸太では、早く産まれた卵が孵化せず死亡していた。これらは未受精卵の可能性が高かった。遅く産まれた卵は、1卵が無傷でもう1卵は幼虫が孵化した直後であった。無傷で残っていた5卵は、その後すべて孵化した。

16本の丸太には、早く産まれた卵を丸太当たり1卵ずつ接種した（対照2）。接種の5日後には14本で幼虫が孵化していた（第5.2表）。14頭の幼虫のうち2頭はほとんど摂食していなかった。この理由は不明であった。2卵が孵化しなかったが、そのうちの1卵の中では発生途中の幼虫が死亡していた。もう1卵では頭蓋が確認できなかったため、未受精卵の可能性が高かった。

早く産まれた個体の初期の生存率は、並列接種、直列接種および対照2の間で差がなかった（ $\chi^2=0.22$, d.f.=2, $p=0.90$ ；第5.2表）。一方、遅く産まれた個体の初期の生存率は、並列接種と対照1の間で有意な差があった（ $\chi^2=13.6$, d.f.=1, $p=0.0002$ ；第5.2表）。直列接種の個体の初期の生存率も対照1より低かったが、その差は有意ではなかった（ $\chi^2=4.25$, d.f.=1, $p=0.039$ ；第5.2表）。並列接種の場合の初期生存率は直列接種の場合より低かったが、その差は有意ではなかった（ $\chi^2=3.96$, d.f.=1, $p=0.047$ ；第5.2表）。

共食いが幼虫の成長に及ぼす影響

実験5.1および5.2において共食いをして生き残った幼虫と対照の幼虫の生重を比較したところ、共食いをした幼虫の生重は対照の幼虫より重かった（第5.2図）。特に産卵が5日の間隔をおいて直列的に行われたと仮定された場合の生存幼虫と対照2の生存幼虫の間には有意な生重の差があった（第5.2図）。2卵接種において共食いを行わなかった生存幼虫は少数であったので、統計的検定を行えなかった。なお、実験5.2において共食いをして生き残った幼虫はすべて早く産まれた卵から孵化した個体であった。

（3）考察

生物にとって資源は必ずしも連続的に存在している訳ではなく、散在していることもある。散在している個々の資源が養うことのできる個体数（環境収容力）は限られていることがある。このような資源に産卵する植食性昆虫の中に

は、化学物質を介した信号によって既に産卵されている資源を避け、卵を一様に分布させるものが多い。そのような産卵戦略はマメゾウムシ科 (Utida, 1943; Oshima *et al.*, 1973; Mitchell, 1975), ミバエ科 (例えば, Prokopy, 1972; 1975; Prokopy *et al.*, 1976; 1977; 1978), シロチョウ科 (例えば, Rothschild and Schoonhoven, 1977; Schoonhoven, 1990), タバコシバンムシ (Kohno *et al.*, 1986; Imai *et al.*, 1990) などで見られる。マツノマダラカミキリの雌成虫は、卵を含む産卵痕に遭遇すると産卵痕を触診し、ほとんどの場合産卵痕から離れる (第3章2)。この行動は産卵痕に分泌された雌成虫由来の化学物質によるものであることがわかっている (第4章1)。本節の実験は、この産卵行動のもつ適応的意義を明らかにするために行った。

アカマツ丸太に1卵だけを接種した場合、幼虫初期までの死亡率はおよそ0.9であった (第5.1および5.2表)。それに対して、同一の産卵痕を利用した重複産卵を想定して2卵を接種した丸太では種内競争すなわち共食いが起こり、ほとんどの場合1頭の幼虫しか生き残ることができなかった (第5.1および5.2表)。この結果から、雌成虫が卵を含む産卵痕を認識して重複産卵を避けるという形質は、それを持たない雌成虫より多くの子孫を残す可能性を高めることが示された。

実験5.1では、重複産卵が比較的短い時間間隔 (0~24時間) で行われたことを想定して実験を行った。卵期から幼虫初期までの生存率は、樹皮下に並んで産卵された場合でも産卵痕に対して点対称に直線的に産卵された場合でも、どちらの場合とも0.5前後であった (第5.1表)。並列接種では卵同士を接触させたので、共食いは一方の幼虫の孵化直後に起こったと考えられる。故に、どちらの卵が死亡するかは孵化のタイミングに大きく依存する。一般的に産卵時期が遅くなるほど、孵化の時期も遅くなると考えられるが、25°Cでの卵期間は6~9日であり (奥田, 1973), 実験5.1の時間間隔 (24時間以内) では遅く産まれた卵が早く孵化することも考えられる。それゆえ、短い時間の間に重複産

卵が起こった場合は、産卵の後先にあまり関係なく生存率は0.5前後になるであろう。

直列接種では、卵同士がその前端部（anterior part）から1 cmずつ離れており、共食いは孵化のしばらく後に起こるであろう。もし、先に孵化した幼虫が他方の卵をその孵化前に摂食するならば、死亡はやはり孵化のタイミングに依存する。ただし、幼虫-卵間の共食いに加えて、直列接種の場合はさらに幼虫-幼虫間の共食いも起こると考えられる。一般的に幼虫間の共食いの場合、体サイズに依存した死亡が起こる。すなわち、大きな個体は小さな個体よりも貪欲な共食い者であり、小さな個体は大きな個体に摂食されやすい（Polis, 1981）。マツノマダラカミキリと同属の *M. sutor* では、大きな幼虫が小さな幼虫を捕食することが実験的に示されている（Victorsson and Wikars, 1996）。マツノマダラカミキリにおいても遅く孵化した幼虫は、早く孵化した幼虫との競争に負ける確率が高い（Anbutsu and Togashi, 1997b）。早く孵化すればその分摂食量が多くなって体サイズが大きくなることが考えられるが、体サイズには母性効果（maternal effect）がある。マツノマダラカミキリの大きな雌成虫は大きな卵を産み（Togashi *et al.*, 1997）、大きな卵からは大きな幼虫が孵化する（Togashi, 未発表）。しかし、一般的に大きい卵は小さい卵より長い発生期間を必要とすることが多い。形成されて間もない産卵痕に重複して産卵する場合、大きな雌成虫の方が小さな雌成虫よりも子を残す確率が高いかどうかは、今後に残された問題である。

実験5.2では、早い産卵から5日後に重複産卵が行われたことを想定して2卵が接種された。この場合、種内競争による死亡は遅く産まれた卵が孵化する前に生じた。それゆえ、早く産まれた卵の接種後の生存率は並列接種でも、直列接種でも0.9前後と非常に高かった。それに反して、遅く産まれた卵の接種後の生存率は並列接種で0.09と極めて低かった（第5.2表）。しかも、それらの生残は早く産まれた卵が死亡した場合に限られていた。遅く産まれた卵の接

種後の生存率は、並列接種の場合より直列接種の場合でより高かった（0.38）が、この場合の生残も早く産まれた卵が死亡していた（2例）かまたは孵化幼虫の摂食量が極めて少なかった（2例）場合が含まれた。この実験から、遅く孵化する卵ほどその後の生存率が低くなることが示された。

マツノマダラカミキリの成虫は衰弱したマツ類から揮散するモノテルペン炭化水素とエタノールに誘引される（Ikeda *et al.*, 1980; 池田ら, 1986）。樹皮を傷つけて形成される産卵痕は内樹皮を露出するので、産卵痕からこれらの誘引物質が盛んに放出されると考えられる。もし、雌成虫が卵を認識することができなければ、重複産卵はかなり頻繁に起こるのであろう。それゆえ、化学物質による産卵痕のマーキング（第4章1）は、雌成虫の繁殖成功度を高める上で非常に重要であるといえる。

卵および孵化直後の幼虫はエネルギーと栄養に富み、親による保護がなければ比較的無防備である。同種他個体による卵の摂食は卵生の動物80科以上で報告されており、社会性昆虫と非社会性昆虫を含む（Polis, 1981）。これらの共食いの場合、捕食する側は比較的傷つけられることなく、高い栄養を手に入れることができる。今回の実験において、共食いした幼虫の生重が共食いしなかった幼虫よりも重かった（第5.2図）のは、高い栄養を摂取した結果なのかもしれない。

まだ産卵されていないマツの衰弱木や新しい枯死木が存在したり、マツの樹皮上に産卵されていない場所や卵を含まない産卵痕が存在する限り、卵を含む産卵痕を避けてそれらに産卵することは、雌成虫の適応度を高めるだろう。しかし、形成されて間もない卵を含む産卵痕を利用して産卵した場合の幼虫初期までの生存率（0.5）や、形成されてから5日後の産卵痕を利用して、先に産卵された卵の反対側に産卵した場合の生存率（0.4）は、卵を含む産卵痕に対する重複産卵を完全に止めるという単純な反応が、雌成虫にとって常に最適であるとは限らないことを示唆する。例えば、野外では産卵に適したマツの量は

普通限られており、その出現は不規則である。それゆえ、もしすべてのマツの樹皮上が産卵痕で埋まっている、十分に間隔をとって産卵することのできる空間がない場合は、産卵を完全に止めるよりは重複産卵を行う方が、繁殖成功度を高めることができるかもしれない。その場合、より新しい産卵痕を選び、産卵する際は先に産卵された卵の反対側に産むことができればより有利になるであろう。実験的にマツノマダラカミキリの雌成虫に限られた産卵資源しか与えないと、重複産卵がよく観察された（個人的観察）。マツノマダラカミキリの卵を含む産卵痕に対する反応は、利用可能な資源の量にも依存して変化し、雌成虫の繁殖成功度を最大にするのかもしれない。

2. 孵化の時間的差異と孵化幼虫間の距離が幼虫初期の生存、発育および成長に及ぼす影響

孵化直後の2頭の幼虫を、時間的・空間的間隔を変えてアカマツ丸太に接種することによって、産卵場所間の距離と孵化時期（産卵時期）の違いが、幼虫初期の生存、発育および成長に及ぼす影響を調べた。

(1) 材料と方法

昆虫：1996年1月27日に広島県賀茂郡大和町でアカマツ枯死木を採集して丸太にし、広島県東広島市の広島大学構内の屋外に置いた。1996年3月1日、4月5日そして5月3日に丸太を25℃、光周期12L-12Dの室内に移動した。丸太から脱出したマツノマダラカミキリ成虫はスチロール製角型容器（18.0cm×9.0cm×4.5cm）に入れ、餌として新鮮なアカマツもしくはクロマツの枝を与えて個体飼育をした。脱出の7～10日後に雌成虫と雄成虫をつがいにし、餌としてのアカマツの枝に加えて産卵用のアカマツ小丸太を与えた。産卵用小丸太は3日毎に交換した。小丸太から採取した卵をペトリ皿に入れ、25℃、光周期

12L-12Dに置いた。なお、ペトリ皿の底には純水で湿らしたペーパータオル（JKワイパー[®]、クレシア）を敷いておき、その上に卵をのせた。接種には孵化後24時間以内の幼虫を使用した。採卵には98頭の雌成虫を使用した。

アカマツ丸太：東広島市で健全なアカマツを伐倒し、長さ80cmの丸太にした。乾燥を防ぐために丸太はポリエチレン製の袋に入れ、約1ヶ月間25℃に置き、その後5℃で保存した。実験の前日に丸太の両端の2.5cmを切り落とし、残りの部分を切断して長さ25cmの丸太（直径：3.3～6.9cm）にした。その後、丸太は使用するまで25℃で保存した。

マツノマダラカミキリの幼虫は、孵化してから蛹室を形成するまでに平均して107cm²（範囲：34～192cm²）の内樹皮を摂食する（遠田, 1976）。従って、各丸太には2頭の幼虫が発育を完了するのに十分な量の餌があると考えられた。

幼虫の接種：幼虫を接種するために、長さ25cmの丸太の接種位置（第5.3図）の外樹皮を、丸い刃の彫刻刀で直径6mm～7mmの円形に切り取り、内樹皮を露出させた。さらに、露出した内樹皮の中央部に彫刻刀で小さな凹み（長さ：5mm、幅：2mm、深さ：1mm）を作った。次に、孵化直後の幼虫をその凹みに入れ、円形の外樹皮を元の場所に戻し、粘着テープ（およそ3cm×5cm）で固定した。接種の完了後に、透明のスチロール製飼育容器（25cm×40cm×30cm）に丸太を直立にして入れて、乾燥を防ぐために容器の口をポリエチレンのシートで覆い、25℃、光周期12L-12Dの一定条件下に置いた。

接種の2日後に、接種位置の円形の外樹皮を取り除いて、接種の成否を調べた。外樹皮の下にフラスがあった場合は接種が成功したとみなし、外樹皮を元に戻して再び粘着テープで覆った。幼虫が凹みの中で死亡していた丸太はデータから除いた。接種の成功率は76%（296/388）であった。

同時に接種された2頭の幼虫間の距離が生存、発育および成長に及ぼす影響（実験5.3）：2頭の孵化直後の幼虫を長さ25cmの丸太に同時に接種した。小林（1975）は、樹皮上で産卵痕を含む10cm×10cm以内の範囲では、

雌成虫が産卵を避けることを示唆した。Shibata (1984) は、樹皮上の卵密度の増加に伴って、最近接の卵の間の距離は約10cmから2 cmまで漸近的に減少することを示した。そこで、2.5cmと10.0cmの接種距離を、それぞれ卵密度が低い時と高い時の最近接距離として選択した(第5.3図)。対照としては、孵化直後の幼虫を長さ25cmの丸太に1頭ずつ接種した。そして、幼虫の接種が成功した丸太を実験に用いた。近距離(2.5cm)接種、遠距離(10cm)接種および対照に使用した丸太はそれぞれ19本、19本、26本であった。

幼虫は成長に伴って接種位置から移動するため、幼虫の死亡率に及ぼす幼虫の接種位置間の距離の影響は、幼虫期の初期に大きいと考えられる。そこで、幼虫の接種から2週間後に丸太を剥皮して、生存幼虫と死亡幼虫の数および生存幼虫の発育ステージと生重を記録した。幼虫の齢期は頭幅によって決定した(小島・片桐, 1964; Togashi, 1991)。さらに、いくつかの丸太では生存幼虫間の直線距離を測定した。

異なる時期に接種された2頭の幼虫間の距離が生存、発育および成長に及ぼす影響(実験5.4) : 1頭の孵化直後の幼虫を丸太の上部または下部の接種位置(第5.3図)のどちらかにランダムに接種した。接種の成功を確認した後、最初の接種の2週間後に、もう1頭の孵化直後の幼虫を最初の接種位置から2.5cmまたは10.0cm離れた接種位置に接種した。後の接種位置の内樹皮が最初に接種した幼虫によって既に摂食されていた場合は、そこに最も近くで内樹皮が無傷の場所に幼虫を接種した。近距離(2.5cm)接種、遠距離(10cm)接種に使用した丸太はそれぞれ39本ずつであった。後の幼虫接種から2週間後に、幼虫の生存と発育、および生存幼虫間の距離を記録した。

最初に接種された幼虫の対照として、長さ25cmの丸太に孵化直後の幼虫を1頭ずつ接種した。接種が成功した丸太26本を実験に使用した。接種から4週間後に幼虫の生存と発育を調べた。後に接種された幼虫の対照には実験5.1の対照のデータを使用した。

実験5.3, 5.4において幼虫は25℃, 光周期12L-12Dの一定条件下で飼育された。

解析方法: 幼虫の死亡率および生存幼虫の齢期の分布の多重比較のためにカイ二乗検定を行った。生存幼虫の生重の多重比較には, Kruskal-Wallis の検定および Kolmogorov-Smirnov の検定を用いた。カイ二乗検定と Kolmogorov-Smirnov の検定では, 有意水準を Bonferroni 法 (山村, 1993) によって調整した。生存幼虫間の距離の比較には Mann-Whitney の *U* 検定を用いた。

(2) 結果

幼虫接種の時間的・空間的間隔が初期の生存に及ぼす影響

19本の丸太には, 2頭の孵化幼虫を近く (2.5cm) に同時に接種した(実験5.3)。幼虫の接種から2週間後には, 13本の丸太には1頭の幼虫が生存しており, 他の6本の丸太の中には2頭の幼虫が生存していた(第5.3表)。1頭の幼虫だけが生存していた丸太では, 2頭の幼虫の食痕が接触していた。食痕の接触の後, 12本の丸太では幼虫がいなくなっており, 他の1本の丸太では他の幼虫に咬まれた幼虫の死体が見つかった(第5.4図)。捕食者は存在しなかったため, 幼虫の消失と死体は幼虫間の咬み合いが原因であると同定された。

19本の丸太には, 2頭の孵化幼虫を遠く (10cm) に同時に接種した(実験5.3)。それらの丸太のうち, 1頭および2頭の幼虫の死体がそれぞれ1本の丸太で見つかった(第5.3表)。死亡した幼虫は内樹皮をほんのわずかだけ摂食していた。食痕が接触していないことから, これらの死亡要因は幼虫間の咬み合いではなく, 不明であった。

近くに接種した幼虫の死亡率は, 遠くに接種した幼虫のそれよりも有意に高かった ($\chi^2=7.92$, d.f.=1, $p=0.005$; 第5.3表)。しかしながら, 1本の丸太に1頭ずつ接種した幼虫の死亡率は, 近くに接種された幼虫や遠くに接種された幼虫の死亡率とは有意に違わなかった (それぞれ, $\chi^2=4.23$, d.f.=1,

$p=0.040$ および $\chi^2=0.24$, d.f.= 1, $p=0.62$; 第5.3表)。

2頭の孵化幼虫が2週間の間隔をおいて丸太に接種された(実験5.4)場合、後の接種から2週間後では、最初に接種された幼虫は食痕の追跡と大きい体サイズ、またはそのどちらかにより後に接種された幼虫と区別できた。

39本の丸太にはそれぞれ2頭の幼虫を近く(2.5cm)に2週間間隔で接種した(実験5.4)。そのうち14本の丸太では1頭の幼虫が生き残り、他の25本の丸太では2頭の幼虫が生存していた(第5.4表)。1頭の幼虫が生き残っていた場合、2本の丸太では最初に接種された幼虫の死体が見つかった(第5.4表)。食痕の接触が見られなかったため、幼虫間の咬み合いによる死亡ではなく、それらの死亡要因は不明であった。残りの12本の丸太では、最初に接種した幼虫が生存していた。そのうちの11本の丸太では、食痕の接触が見られたため、後に接種された幼虫は他個体との咬み合いによって死亡したと同定された。しかし、残りの1本の丸太では食痕の接触がなかったため、死亡要因は不明であった(第5.4表)。

39本の丸太では2頭の幼虫を遠く(10cm)に2週間間隔で接種した(実験5.4)。これらの丸太のうち、2本の丸太では最初に接種された幼虫の死体が見つかり、6本の丸太で後に接種された幼虫がいなくなっていた。残りの31本の丸太では2頭の幼虫が生存していた(第5.4表)。後に接種された幼虫の消失は他個体との咬み合いによって死亡したためと同定された。しかし、最初に接種された幼虫の死亡要因は不明であった。

1頭の幼虫の接種から4および2週間後の対照の丸太で、それぞれ2頭および3頭の死亡幼虫が見つかった(第5.4表)。それらの幼虫の死亡要因は不明であった。

実験5.4における幼虫の死亡率は、六つのグループの間で有意に異なっていた($\chi^2=15.5$, d.f.= 5, $p=0.009$; 第5.4表)。2頭の幼虫を近くに接種した場合、後に接種された幼虫の死亡率は、最初に接種された幼虫の死亡率よりも有

意に高かった ($\chi^2=9.49$, d.f.= 1, $p=0.002$; 第5.4表)。2頭の幼虫を遠くに接種した場合も同じ傾向がみられたが、最初に接種された幼虫の死亡率と後に接種された幼虫の死亡率の差は有意でなかった ($\chi^2=2.32$, d.f.= 1, $p=0.13$; 第5.4表)。

最初に接種された幼虫の死亡率は、近距離接種、遠距離接種および1頭接種の間で有意に違わなかった ($\chi^2=0.43$, d.f.= 2, $p=0.80$; 第5.4表)。後に接種された幼虫の死亡率は、近距離接種で最も高く、対照で最も低かったが、三つのグループ間で有意な差はなかった ($\chi^2=4.48$, d.f.= 2, $p=0.11$; 第5.4表)。

幼虫接種の時間的・空間的間隔が初期の発育に及ぼす影響

2頭の孵化直後の幼虫を同時に接種した場合(実験5.3)、接種の2週間後にはほとんどの幼虫が2齢になっていた(第5.5図A)。すべての丸太について生存幼虫の齢構成を比較したところ、近距離接種、遠距離接種および1頭接種のグループ間で有意な差はなかった ($\chi^2=1.78$, d.f.= 4, $p=0.78$; 第5.5図A)。この傾向は、丸太1本あたり2頭の密度で接種された幼虫を、丸太あたりの生存幼虫数に従って二つのカテゴリーに分類した場合においても見られた。すなわち、カテゴリーAは競争相手が生存していた幼虫、カテゴリーBは競争相手が死亡していた幼虫、カテゴリーCは対照丸太における生存幼虫、とした場合、カテゴリーAおよびCの生存幼虫(第5.5図B)や、カテゴリーBおよびCの生存幼虫(第5.5図C)においても齢構成に違いがみられなかった。しかし、近距離接種と遠距離接種の幼虫に1齢または3齢がいなかったため、統計的検定は行えなかった。

2頭の孵化直後の幼虫を2週間の間隔をおいて接種した場合(実験5.4)、最初に接種された生存幼虫における4齢の割合は、対照の丸太(対照2)の生存幼虫の4齢の割合よりも高く、特に遠くに接種された幼虫の4齢の割合が高かった(すべての生存幼虫: $\chi^2=7.14$, d.f.= 2, $p=0.03$, 第5.5図D; カテゴリー

—AおよびCの生存幼虫： $\chi^2=6.85$, d.f.=2, $p=0.03$, 第5.5図E；カテゴリー—BおよびCの生存幼虫： $\chi^2=8.46$, d.f.=2, $p=0.01$, 第5.5図F）。

後に接種された幼虫の齢構成は近距離接種，遠距離接種および1頭接種の幼虫の間で有意な違いはなかった（すべての生存幼虫： $\chi^2=8.35$, d.f.=2, $p=0.08$, 第5.5図G；カテゴリー—AおよびCの生存幼虫： $\chi^2=7.06$, d.f.=2, $p=0.13$, 第5.5図H）。カテゴリー—BおよびCの生存幼虫では，後に接種した幼虫だけが生存していることが希であったので，齢構成の違いを統計的に検定できなかった（第5.5図I）。

幼虫接種の時間的・空間的間隔が初期の成長に及ぼす影響

丸太を剥皮する際に一部の生存幼虫を人為的に傷つけた。それらの幼虫は生重を測ることができなかったので，データから除いた。

2頭の孵化直後の幼虫が同時に接種された場合（実験5.3），接種から2週間後の生存幼虫の生重とその頻度分布は，近距離接種，遠距離接種および1頭接種の幼虫の間で有意に違わなかった（すべての生存幼虫：Kruskal-Wallisの検定， $H=0.66$, $N=74$, $p=0.72$, Kolmogorov-Smirnovの検定， $p>0.05$, 第5.6図A；カテゴリー—AおよびCの生存幼虫：Kruskal-Wallisの検定， $H=0.87$, $N=62$, $p=0.64$, Kolmogorov-Smirnovの検定， $p>0.05$, 第5.6図B；カテゴリー—BおよびCの生存幼虫について：Kruskal-Wallisの検定， $H=0.66$, $N=33$, $p=0.72$, Kolmogorov-Smirnovの検定， $p>0.05$, 第5.6図C）。

2頭の孵化直後の幼虫を2週間の間隔をおいて遠く（10cm）に接種した場合（実験5.4），最初に接種された幼虫は1頭接種された4週間後の幼虫（対照2）よりも生重が有意に重かった（Kruskal-Wallisの検定， $H=9.64$, $N=93$, $p=0.008$ ；第5.6図D）。また，Kolmogorov-Smirnovの検定によれば，遠距離接種で最初に接種された幼虫の生重の頻度分布と1頭接種の幼虫のそれは有意に異なることが示された（ $p=0.006$ ；第5.6図D）。遠距離接種の場合，最初に接

種されたカテゴリーAに属する幼虫の生重は、1頭接種（対照1）された幼虫のそれより有意に重く（Kruskal-Wallisの検定、 $H=8.46$ 、 $N=75$ 、 $p=0.01$ ）、それらの生重の頻度分布も有意に異なった（Kolmogorov-Smirnovの検定、 $p=0.007$ ；第5.6図E）。近距離接種の場合、最初に接種されたカテゴリーBに属する幼虫と1頭接種（対照1）された幼虫の間でのみ、生重およびその頻度分布に有意差があった（Kruskal-Wallisの検定、 $H=9.52$ 、 $N=38$ 、 $p=0.009$ 、Kolmogorov-Smirnovの検定、 $p=0.003$ ；第5.6図F）。

それに対して、後に接種された幼虫の生重とその頻度分布は、近距離接種、遠距離接種および1頭接種の間で有意な違いはみられなかった（すべての生存幼虫：Kruskal-Wallisの検定、 $H=2.70$ 、 $N=82$ 、 $p=0.26$ 、Kolmogorov-Smirnovの検定、 $p>0.05$ 、第5.6図G；カテゴリーAおよびCの生存幼虫：Kruskal-Wallisの検定、 $H=2.35$ 、 $N=79$ 、 $p=0.31$ 、Kolmogorov-Smirnovの検定、 $p>0.05$ 、第5.6図H；カテゴリーBおよびCの生存幼虫：Kruskal-Wallisの検定、 $H=1.18$ 、 $N=24$ 、 $p=0.55$ 、Kolmogorov-Smirnovの検定、 $p>0.05$ 、第5.6図I）。

生存幼虫間の距離

丸太あたり2頭の孵化幼虫を同時に接種した場合、その2週間後に2頭とも生存していることがあった。このような2頭の生存幼虫の発見場所間の距離は近距離接種と遠距離接種の間で有意に異ならなかった（Mann-WhitneyのU検定、 $p>0.05$ ；第5.5表）。丸太に2頭の孵化幼虫を異なる時期に接種した場合でも、実験終了時の2頭の生存幼虫間の距離は近距離接種と遠距離接種の間で有意に異ならなかった（Mann-WhitneyのU検定、 $p>0.05$ ；第5.5表）。

（3）考察

ある種の昆虫の雌は寄主上の子孫を認識することができ、既に占有されている寄主に対する産卵を止めることによって、卵を一様に分散させる。そのよう

な産卵戦略はマメゾウムシ科のアズキゾウムシ (Utida, 1943) や、ヨツモンマメゾウムシ (Mitchell, 1975), ミバエ科の数種 (例えば, Prokopy *et al.*, 1976), シロチョウ科のオオモンシロチョウとモンシロチョウ (Rothschild and Schoonhoven, 1977; Schoonhoven, 1990), そしてタバコシバンムシ (Kohno *et al.*, 1986; Imai *et al.*, 1990) などで研究されてきた。マツノマダラカミキリの産卵痕と卵もまた枯死木の樹皮上または樹皮下で一様分布を示す (小林, 1975; Shibata, 1984)。この分布パターンは既に存在する産卵痕の近くの樹皮に対する産卵の抑制によって形成されることが示唆されており, 幼虫の種内競争を減少させると考えられてきた。

実験5.3の結果によって, 同時に接種された幼虫の初期死亡率は, 接種位置間の距離に依存して変化することが示された。すなわち, 同種の咬み合いによる死亡率が, 距離の減少と共に高くなった (第5.3表)。このことは, 卵を含む新しい産卵痕から離れて産卵した雌成虫が, 産卵痕の近くに産卵した雌成虫よりも多くの子孫を残しやすいことを示唆している。産卵場所を探索中の雌成虫は, 新たに形成された, 産卵痕に遭遇すると歩行を止め, 産卵痕を触診する。産卵痕の中に卵がある場合, 雌成虫は産卵痕から離れる (第3章2)。産卵痕から離れた雌成虫は一定以上の距離をおいて, 新たな産卵痕を形成する (第3章3)。この行動によって, 雌成虫は新たに形成された産卵痕から離れて産卵し, その子孫の幼虫初期における死亡率を減少させるに違いない。

2頭の幼虫の接種が2週間の間隔をおいて行われた場合 (実験5.4), 幼虫間の咬み合いによる死亡は, 後に近くに接種された幼虫でより高い頻度で生じた (第5.4表)。このことは, 雌成虫が既産卵痕から離れて産卵する行動は, 時間的な遅れを伴う産卵においても幼虫の生存に有利であることを示唆している。しかし, 後の幼虫の接種を最初の接種位置から10cmだけ離して行った場合でも, 後に接種された幼虫に, 最初に接種された幼虫との咬み合いによる死亡が生じた (第5.4表)。この結果は, 後の産卵が早い産卵より時間的に遅れ

るほど、早く孵化した幼虫の移動できる時間が多くなるので、早く形成された産卵痕から離れて雌成虫が産卵しても、子が咬み合いによって死亡する可能性があることを示している。

共食いでの死亡は、サイズや齢に依存して起こることが一般的である。すなわち、より大きな（齢の進んだ）個体は、小さな（齢の若い）個体よりも貪欲な共食い者であり、小さな個体は大きな個体より頻繁に食べられる（Polis, 1981）。実験5.4の結果はまた、2頭の体サイズの異なる幼虫が遭遇した場合、咬み合いによる死亡率は、遅く孵化した、より小さい個体で高いことを示している（第5.4表）。それに対して、早く孵化した幼虫は死亡率が非常に低く、遅く孵化した同種他個体によって殺されることはなかった（第5.4表）。マツノマダラカミキリと同属の *M. sutor* においては、大きな幼虫が小さな幼虫を摂食することが実験的に示されている（Victorsson and Wikars, 1996）。

Monochamus 属において、サイズや齢に依存した死亡は普通に起こるようである。

異なる時期に接種された孵化幼虫のうち、最初に接種された幼虫は1頭だけ接種された幼虫よりも成長が早く、しかも発育が早かった（第5.5および5.6図）。このことは、遅く孵化した幼虫の存在が、早く孵化した幼虫の発育と成長を促進したことを示唆している。もっともらしい理由の一つは、他の幼虫の存在に反応して摂食量が増加したことであり、もう一つは栄養価の高い他個体の摂食である。

Shibata (1984) は、幼虫密度と最近接個体間距離の関係に基づいて、樹皮下に存在する幼虫の干渉距離は約3 cmであると推定した。この実験では、2頭の幼虫の接種が完了してから2週間後での生存幼虫間の平均距離は9~10 cmであった。この値は接種距離や接種時期に関係なくほとんど一定であった。9~10 cmという距離は幼虫の干渉距離よりも大きく、実験に使用した個々の丸太は2頭の幼虫が発育を完了するのに十分な量の餌資源を有していた。それゆ

え、25℃において幼虫が発育を完了するために8～12週を要する（Togashi, 未発表）としても、幼虫の接種が完了してから2週間目以降は、幼虫間の咬み合いによる死亡は起こりにくいであろう。しかし、幼虫が多くのお他個体と存在する自然条件下では、3齢および4齢幼虫間の共食いが観察される（例えば、Togashi, 1990）。幼虫の一樣分布は内樹皮を摂食するすべての齢期を通じて、咬み合いによって維持されているに違いない。

野外において、新たに枯死したクロマツは1～2ヶ月の間、マツノマダラカミキリの産卵資源として利用可能である（富樫, 1989b）。もし、時期的に遅く孵化した幼虫が早く孵化した幼虫との遭遇を免れたとしても、その利用できる餌資源の量は早く孵化した幼虫の摂食によって減少している。遅く孵化した小さな幼虫は、早く孵化した大きな幼虫によって高い死亡率を課せられ、また利用できる餌資源の量も減らされるので、時期的に遅く産卵する雌成虫は産卵痕や幼虫の存在する樹皮の近くでは産卵を避けて、他個体と自分の産む卵の間の距離を空けることによってのみ子孫の生存率の低下を防ぐことができるだろう。その際、以前の研究で示されたように、卵を含む産卵痕の認識とそこから離脱すること（第3章2および3）、および幼虫のフラスに反応した産卵抑制機構（第4章2）が役に立つであろう。

第6章 総合考察

本研究は、マツノマダラカミキリの産卵痕の一様分布形成のメカニズムおよび産卵痕の一様分布が持つ生態学的な意義を明らかにするために行われた。

まず、野外と実験室においてマツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布パターンの時間的な変化を調べた(第2章)。その結果、幹や丸太に産卵が開始された時期には産卵痕は高い分布集中度を示し、その後、平均産卵痕密度が増加するにつれて分布集中度が低下する、という典型的なパターンが野外、実験室ともに観察された。この分布集中度の変化パターンは、これまでも小林(1975)や岩崎ら(1976)によって報告されている。このパターンは、最初はマツノマダラカミキリの産卵に好適な場所が幹や丸太上で不均一に分布するため、好適な場所に産卵が集中することと、その後は既に産卵している場所を避けて産卵する結果であると考えられてきた(小林, 1975)。しかし、これまでの報告では100cm²あたりの産卵痕密度が1.5~2.0を越えると明瞭な一様分布が観察されたのに対して、本研究の野外調査では産卵痕が比較的高密度になっても一様分布とならない場合や、集中分布を示す場合が観察された。この違いの原因として、今回調査を行った林内のマツノマダラカミキリ成虫の個体群密度が低かったことが考えられた。

そこで、室内実験ではマツノマダラカミキリの成虫密度を変えて、産卵痕の空間分布の時間的な変化を調べた。その結果、成虫密度が高いほど産卵痕は樹皮上で一様分布を示すことが多くなることが示された。成虫密度が産卵痕の空間分布に影響を与える過程としては、雌成虫が他個体の産卵痕に遭遇する確率が増えることと、産卵場所を探索中かまたは単に移動中の雌成虫同志の物理的な接触が、雌成虫を分散させることが考えられる。しかし、室内実験においても産卵痕が比較的高い密度になっても明瞭な一様分布となるとは限らなかった。室内実験で使用した丸太の大きさが、これまでの調査や実験に比べてかなり小

さかったことが、その原因かも知れない。既に産卵されている場所からある一定の距離以上を空けて産卵することによって一様分布が形成されるならば、産卵痕間の距離を空けるのが可能な産卵場所の広さも産卵痕が一様分布を示すのに必要なのかも知れない。

このように、産卵痕が明瞭な一様分布を示すためには高い成虫密度や広い産卵空間が必要であることが示唆されたが、マツノマダラカミキリ雌成虫が既に産卵された樹皮の周辺を避けて、産卵場所を分散させる性質を持つことは確かなようであった。そこで、マツノマダラカミキリ雌成虫が既に産卵された場所を実際に避けるのかどうかを調べるために、産卵痕と卵または幼虫が存在するアカマツ小丸太に対する産卵を調べた。その結果、既に産卵されている丸太とまだ産卵が行われていない丸太を同時に与えたとき、雌成虫は前者よりも後者の方に有意に多くの卵を産みつけた。すなわち、既に産卵されている丸太に対する産卵を避けることが示された。しかし、雌成虫の行動を観察していないため、実際にどの様に産卵されている丸太を認識してそれを避けるのかは不明であった。これまでも、産卵痕の一様分布は雌成虫が産卵痕を避けて産卵することによって形成されると考えられてきた（小林, 1975; Shibata, 1984）が、雌成虫の産卵痕に対する反応を調べる実験は行われていなかった。

そこで、産卵痕のついた丸太上に雌成虫を放してその行動を観察した。産卵場所を探索中の雌成虫は、産卵痕の近くに来ると産卵痕に引き寄せられるように接近していった。産卵痕に遭遇した雌成虫は、歩行を停止して、主に小腮鬚を使って産卵痕を触診した。卵を含む産卵痕を触診した場合、ほとんどの雌成虫はその産卵痕を離れたが、卵を含まない産卵痕や擬似産卵痕を触診した場合、雌成虫はそのまま産卵痕を咬み始めその産卵痕を通して産卵することが多かった。この結果から、マツノマダラカミキリは産卵痕の存在を認識できることがわかった。おそらく、産卵痕から発散されるモノテルペン炭化水素やエタノール（Ikeda *et al.*, 1980; 池田ら, 1986）に引き寄せられるのであろう。そして、

産卵痕に遭遇した雌成虫は、産卵痕を触診することによって卵の有無を認識でき、卵が含まれる産卵痕への重複産卵を避けていることが示された。マツノマダラカミキリは、卵が含まれる産卵痕から離れて産卵することによって卵の間の距離を空け、また卵が含まれない産卵痕を利用して産卵することによって産卵痕の形成に伴うコストを軽減していると考えられる。

本研究で示されたように、マツノマダラカミキリの雌成虫は卵を含む産卵痕を認識し、そこから離れることは証明された。しかし、一様分布形成のためには、既にある産卵痕からある一定の距離以上離れてから次の産卵を行うことが必要である。そこで、マツノマダラカミキリが産卵した場合や産卵痕に遭遇した場合に、次の産卵までに移動する距離を室内で実験的に調べた。その結果、雌成虫が連続して産卵する場合、産卵場所の間にはある程度の距離をおくことがわかった（第3章3）。さらに、産卵痕に遭遇した場合はその産卵痕を触診した後、ある程度離れてから産卵を行うこともわかった（第3章3）。

産卵直後のマツノマダラカミキリの産卵痕を観察すると、ゼリー状の分泌物が産卵痕の中央の孔の奥にあるのが見つかった（第3章2）。この分泌物を人工の擬似産卵痕につけると、擬似産卵痕に対しても卵を含む産卵痕と同じように産卵が阻害されることがわかった（第4章1）。このことから、卵を含む産卵痕の認識は、雌成虫由来の分泌物によって行われることが示唆された。そこで、分泌物中の化学物質によって産卵阻害が起こっているのかどうかを明らかにするために、ゼリー状物質の分泌線である受精嚢腺または受精嚢腺を除いた雌生殖器官のメタノール抽出物を擬似産卵痕につけて雌成虫に与えたところ、どちらの抽出物にも産卵抑制効果があることが示された（第4章1）。すなわち、卵を含む産卵痕の認識は雌成虫由来の化学物質によって行われていることが証明された。また、幼虫のフラスのメタノール抽出物を塗布した丸太に対しても産卵は抑制された（第4章2）。それゆえ、幼虫の存在する丸太に対する産卵抑制（第3章1）は、フラスに含まれる化学物質によることが示された。

卵を含む産卵痕からマツノマダラカミキリ雌成虫が離れる行動は、必ず小腮鬚による産卵痕の触診の後に起こった。小腮鬚および下脗鬚の先端を走査電子顕微鏡で調べたところ、多数の感覚子が分布していることがわかった（第4章3）。それらの中には、明らかに接触化学刺激の受容器官と思われるものが含まれており、小腮鬚または下脗鬚あるいはその両方が産卵抑制物質の受容器官であることが示唆された。

これまでの結果から、産卵痕の一様分布の形成過程は次のように考えられる。雌成虫は衰弱したあるいは枯死したばかりのマツに飛来して、好適な場所に傷をつけて産卵する。産卵後、雌成虫は産卵痕の開口部に産卵抑制物質の含まれたゼリー状の分泌物を残す。その後、雌成虫はある一定以上の距離を移動してから次の産卵を行う。産卵場所を探索中に、雌成虫が既にある産卵痕から一定範囲内に入ると、産卵痕から発散する誘引物質によって産卵痕に引き寄せられる。この範囲は、産卵痕が形成されてからの時間や寄主の状態によって多少異なると考えられる。雌成虫が既に形成された産卵痕を見つけると、それを触診する。その産卵痕が卵を含む場合には、雌成虫はゼリー状の分泌物に含まれる産卵抑制物質によって卵の存在を認識し、その産卵痕から離れて、ある一定以上の距離を移動してから産卵する。最初、産卵痕と卵は資源の不均一性によって好適な場所にある程度集中して分布するが、産卵痕密度が高くなると産卵痕に遭遇する確率が高くなり、産卵痕密度の高い場所から離れて産卵が行われるようになる。この様に既に産卵された場所が避けられて産卵場所が拡大することによって、徐々に産卵痕の分布の集中度が下がる。この時成虫密度が高いと、産卵痕に遭遇する確率の増加や雌成虫同志の物理的な接触によって雌成虫の分散が促進されるかもしれない。さらに、樹皮下で孵化幼虫が摂食を始めるとフラスが排出され、それに含まれる産卵抑制物質によって更に広い範囲で産卵が抑制されるようになり、産卵場所の分散が一層促進されるであろう。この様な過程によって、産卵痕の一様分布は形成される。マツ上に産卵可能な場所がな

くなれば、新たに出現した産卵資源や、産卵痕密度の比較的低い資源に移動すると考えられる。

産卵痕の一様分布はどのような生態学的意義を持つのであろうか。そのことを明らかにするために、第5章の実験を行った。その結果、卵を含む産卵痕を利用して重複して産卵が行われた場合、すなわち、一つの産卵痕に2卵が存在すると、どちらか一方しか生き残ることができず、死亡する確率は遅く産卵されたものほど高かった（第5章1）。また、孵化幼虫同志が近くにいる場合は、比較的離れている場合に比べて、幼虫同志の種内競争（咬み合い）によって幼虫初期までの死亡率が高くなることがわかった。特に遅く孵化した個体の死亡率が高くなった（第5章2）。卵を含む産卵痕とその近くを避けて産卵する雌成虫は、そうしない雌成虫よりも多くの子孫を残すことができ、高い繁殖成功度を得ることができるであろう。

受精嚢腺の分泌液は、精子の輸送に関わっている（Snodgrass, 1935）、あるいは、精子に栄養を供給する（Chapman, 1971）とされている。産卵痕内に残ったゼリー状物質は、本来の役割を果たした分泌液が産卵時に体外に出されてゲル化したものにすぎないのかも知れない。しかし、産卵とゼリー状物質の存在が密接に関係することから、産卵痕内のゼリー状物質の存在を認識し、そのような産卵痕から離れて産卵するという形質は、重複産卵や近接産卵に伴う幼虫初期の高い死亡率が選択圧として働いた結果、進化してきたと考えられる。

マツノマダラカミキリは材線虫病の主要な媒介昆虫である（Mamiya and Enda, 1972; 森本・岩崎, 1972）。この病気が、これまで日本のアカマツやクロマツに激しい被害をもたらし、今なお被害を拡大していることと、その媒介昆虫であるマツノマダラカミキリが高度に進化した産卵生態によって個体群密度を高く維持できることは無関係ではないであろう。逆に、マツノマダラカミキリの個体群密度を低くすることは材線虫病の沈静化につながるといえる。本病の防除のために行われている殺虫剤の空中散布は、まさにその観点にたったも

のである。しかし、殺虫剤散布はマツ林生態系や、それ以外の生態系にも悪影響を及ぼすことが懸念されている。そのような理由から、天敵微生物の散布による防除も試みられているが、養蚕等との関係で問題点も多い（例えば、Shimazu, 1994; Shimazu *et al.*, 1995）。そのため、マツ林およびその周囲の生態系に大きな影響を与えない防除手段の開発は重要である。

本研究において、マツノマダラカミキリ雌成虫および幼虫が産卵抑制物質を生産して分泌することが証明された。これらの物質が単離同定され、その類縁化合物の効果が明らかになれば、将来この物質またはその類縁化合物を利用して本種の増殖率を低下させる技術を確立できるかも知れない。例えば、材線虫病で枯死したマツに産卵抑制物質を塗布することによって、そのようなマツに対する産卵を抑制し、翌年のマツノサイセンチュウの伝播を抑えることができるかもしれない。また、産卵抑制物質を林分に用いる場合、数本のマツを未処理のまま残すことによって、そのようなマツにマツノマダラカミキリの産卵を集中させることができるかも知れない。その結果、このような枯死木内での種内競争による密度依存的な死亡によって、マツノマダラカミキリの個体群密度を下げることもできるかもしれない。あるいは、防除すべき対象の枯死木の数を少なくし、防除にかかるコストを下げることもできるかも知れない。もしこれらが実現すれば、材線虫病のIPM（総合的病害虫管理）の有効な一手段になるであろう。

謝 辞

本研究の遂行に対し多くのご教示およびご批判を賜った広島大学総合科学部の堀越孝雄教授に厚く御礼申し上げます。また、研究に対する貴重なご助言や本論文に対する御校閲をいただいた広島大学総合科学部の本田計一教授、同じく根平邦人教授、名古屋大学農学部の柴田叡弌教授に、この場をかりて御礼を申し上げたい。

京都大学大学院農学研究科の二井一禎助教授には線虫の培養法をご教授いただき、実験に使用する線虫を譲っていただいた。広島大学総合科学部の海堀正博助教授には測量に必要な器具を貸していただいた。同じく平山恭之博士には走査型電子顕微鏡の使用に際し、親切なご指導をいただいた。

実験に必要不可欠な枯死木の採集には、京都大学演習林徳山試験地の皆様および広島県賀茂郡大和町のマツ枯れの防除に関わる方々に御協力いただいた。

富樫研究室をはじめとする広島大学総合科学部の諸兄姉には、野外調査や室内実験を遂行する上で有形無形の御援助を賜った。また、広島大学大学院教育学研究科の元田静さんには本論文を読んでいただき、より読みやすい文章にするための適切なご助言をいただいた。

皆様に、この場をかりて厚く御礼を申し上げます。

広島大学総合科学部の富樫一巳助教授には、広島大学学校教育学部の4年次から、同学大学院生物圏科学研究科に進学し現在に至るまで、生態学の基本から研究の進め方、論文の書き方に至るまで、すべての面に渡って指導していただいた。生態学に関する基礎知識に乏しく、なかなか進歩の見られない私を我慢強く指導していただいたことに対し、心から御礼を申し上げます。

最後に、学生生活を通じてご助言、励ましをいただいた方々、本研究に様々な形で関わっていただいたすべての方々に、もう一度感謝の意を表したい。

ありがとうございました。

要 約

マツノマダラカミキリの成虫は、材線虫病の病原体であるマツノサイセンチュウの主要な媒介昆虫である。それゆえ、マツノマダラカミキリの個体群レベルは本病の伝播に直接関わっている。本種の産卵生態を明らかにすることは、その個体群レベルを高く維持する機構を解明するために必要不可欠である。また、将来貴重な森林資源となることが予想されるマツ林の保全にとっても、有益な情報を提供するであろう。

マツノマダラカミキリは、野外では衰弱したあるいは枯死して間もないアカマツやクロマツに産卵する。産卵に際して、雌成虫は樹皮を咬んで傷をつけ、そこから産卵管を挿入して樹皮下に産卵する。この傷を「産卵痕」と呼ぶ。産卵痕はマツの樹皮上で一様に分布することが知られている。しかし、一様分布の形成機構や、一様分布の持つ生態学的な意義は不明である。そこで、本研究ではマツノマダラカミキリの産卵生態を調べ、産卵痕の一様分布の形成機構と一様分布の生態学的意義を明らかにするために、調査、観察および実験を行った。

マツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布およびその時間的变化

1. 野外における産卵痕の空間分布およびその時間的变化

マツノマダラカミキリの産卵痕の空間分布に関する詳細な情報を得るために、野外アカマツ林で産卵痕の空間分布の時間的变化を調べた。調査は東広島市内のアカマツ林で1993年7月から10月にかけて毎日行った。産卵痕の分布集中度は樹皮上の10cm×50cmを1つの方形区として調べた。産卵痕の平均密度と分布集中度の関係の時間的变化を見ると、時間の経過と共に産卵痕密度は上昇し、それに対応して分布集中度はほとんどの場合急激に高くなった。その後さらに産卵痕密度が増加すると分布集中度は低くなった。最終的な空間分布の様式は、

一様分布から集中分布まで様々な分布が見られた。樹皮上の最終的な産卵痕密度と分布集中度の関係をみると、産卵痕密度が低い場合は、産卵痕は一様分布から集中分布まで示した。産卵痕密度が高くなると、極端に低いまたは高い分布集中度は示されなくなった。分布集中度を調べるときに単位とする方形区の大きさと分布集中度の関係を見ると、典型的な一様分布の他に、小集団または大集団を持つ集中分布も見られた。

2. 室内における産卵痕の空間分布およびその時間的变化

マツノマダラカミキリの成虫密度が、産卵痕の空間分布の時間的变化に及ぼす影響を調べるために、1本のアカマツ丸太を入れた網箱内に雌雄1つがい、2つがいまたは4つがいを放して産卵痕の空間分布の時間的变化を調べた。実験開始後24時間での産卵痕密度は、1つがいと2つがいでは網箱間のばらつきが大きかったが、4つがいを放した網箱間ではばらつきが小さかった。実験開始から28日後（実験終了時）の産卵痕密度についても同じ傾向がみられた。雌雄4つがいを放した網箱内の丸太で最も早く産卵痕の分布集中度が低下し、その後も安定して低かった。成虫密度が産卵痕の空間分布の一様化に大きく寄与することが示唆された。

マツノマダラカミキリの産卵生態

1. 産卵痕、卵および幼虫が存在する産卵資源に対する産卵反応

産卵痕、卵および幼虫が存在するアカマツ丸太に対するマツノマダラカミキリの産卵を調べた。1頭の雌成虫または雌雄1つがいに1または3日間産卵させた丸太1本と未産卵の丸太1本を、1頭の雌成虫に与えた。48時間産卵させた後、新しい産卵痕と卵の数を両方の丸太の間で比較した。その結果、丸太内の卵が孵化する前では、高密度の産卵痕が同一または他の1頭の雌成虫によって丸太上に形成されていた場合、その丸太に対する産卵は抑制された。雌雄1つがいによって高密度の産卵痕が丸太上に形成されていた場合、他の雌成虫に

よって条件づけられた丸太では産卵が抑制されたが、同一の雌成虫による場合には抑制されなかった。また、産卵痕のついた丸太が幼虫を含む場合、そのような丸太に対する産卵は強く忌避された。雌成虫が既に産卵されている寄主を認識し、そのような寄主への産卵を避けることが示された。

2. 卵を含む産卵痕に対する産卵反応

マツノマダラカミキリの産卵行動を観察した。産卵に適した場所を見つけた雌成虫は、歩行を止めて大腮で樹皮を咬んで傷を作った。次に、体を180度回転させて産卵管が傷の上に来るようにして、傷を通して産卵管を樹皮下に挿入した。その後、雌成虫は産卵管を引き抜いて体内に収納した。54回の観察のうち50回(93%)で、雌成虫は産卵管を引き抜いた直後に、腹部先端を産卵痕にこすりつけた。これらの産卵痕のうち、49個(98%)には1卵があった。こすりつけ行動を行わなかった4個の産卵痕のうち、2個(50%)には1卵があったが、2個には卵がなかった。観察した54個の産卵痕のうち51個(94%)で、産卵管を挿入した孔の奥にゼリー状の物質が見つかった。これら51個の産卵痕には1卵があったが、ゼリー状物質のなかった3個の産卵痕には卵がなかった。

産卵場所を探索中の雌成虫が産卵痕に対して示す反応を調べるために、卵を含む産卵痕、卵を含まない産卵痕または人工の擬似産卵痕が1つある1本の小丸太を、1頭の雌成虫に与えた。擬似産卵痕以外は、調べられる個体と同個体または他個体が新しく作ったものであった。産卵場所を探索中の雌成虫は、産卵痕や擬似産卵痕に遭遇すると歩行を止め、主に小腮鬚を使って産卵痕を触診した。産卵痕が卵を含んでいた場合、ほとんどの個体が触診後産卵痕を離れた。卵を含んでいなかった場合、ほとんどの個体が産卵痕を咬み始め、半分以上の個体はその産卵痕を利用して1卵を産んだ。人工の擬似産卵痕にも半分以上の個体が産卵した。卵を含む産卵痕に対する産卵の比率(0.10)は、卵を含まない産卵痕に対する産卵の比率(0.64)に比べて有意に低く、擬似産卵痕(0.57)に比べても有意に低かった。雌成虫が卵を含む産卵痕と含まない産卵痕を識別

し、卵を含む場合は産卵せずに離れ、含まない場合はそれを利用して産卵することが示された。

3. 連続して形成された産卵痕の時間的・空間的間隔

産卵を終えたマツノマダラカミキリが新たな産卵痕を形成するまでの時間的・空間的間隔を明らかにするために、高さ240cmの枠組みを作って長さ210cmの丸太を立てた状態で固定し、丸太上に性成熟した雌成虫1頭を放して行動を観察した。雌成虫が産卵を行った場合、その産卵痕と新たに形成された産卵痕の間の直線距離は平均26.5cmであった。それに対して、先に形成された産卵痕の中に卵がない、すなわち雌成虫が産卵を行わなかった場合、次に形成された産卵痕とその産卵痕の間の直線距離は平均7.7cmであった。産卵痕間の距離の頻度分布は先に形成された産卵痕に卵がある場合とない場合の間に有意な違いがあり、卵を産まないで産卵痕を離れた場合、次の産卵痕形成までの距離は、卵を産んだ場合に比べて短いことが示された。雌成虫が産卵痕から移動してから新たに産卵痕の形成を開始するまでの時間も、雌成虫が産卵を行わずに産卵痕を離れた場合の方が、産卵を行ってから産卵痕を離れた場合よりも短かった。しかし、両者の時間の頻度分布には有意な違いがなかった。

雌成虫が産卵痕に遭遇した後、新たな産卵痕を形成するまでの時間的・空間的間隔を210cmのアカマツ丸太を用いて調べた。その結果、雌成虫が遭遇して触診した産卵痕と、そこから離れて新たに形成した産卵痕間の直線距離は平均32.4cmであった。産卵痕の触診後、雌成虫が移動を開始してから新たに産卵痕の形成を始めるまでの時間は、平均14.1分であった。

マツノマダラカミキリ雌成虫が産卵資源内の子孫を認識する機構

1. 雌成虫由来の物質が産卵痕内の卵の有無の認識に果たす役割

マツノマダラカミキリが産卵痕の孔に分泌するゼリー状物質が産卵抑制効果を示すかどうかを明らかにするために、ゼリー状物質を含む擬似産卵痕を雌成

虫に与えた。ゼリー状物質を含む擬似産卵痕に遭遇した20頭のうち、16頭が触診の後に産卵痕を離れた。これに対して、ゼリー状物質を含まない擬似産卵痕に出会った21頭のうち、16頭が擬似産卵痕を咬み始め、最終的に13頭が産卵した。産卵の比率もゼリー状物質を含む擬似産卵痕の場合が有意に低かった(0.20対0.62)。

雌成虫の解剖の結果、受精嚢腺がゼリー状物質の分泌器官であると推定された。受精嚢腺のメタノール抽出物を擬似産卵痕に添加して雌成虫に与えると、それに遭遇した21頭のうち15頭は触診の後に産卵痕を離れた。また、受精嚢腺を除く生殖器官のメタノール抽出物を擬似産卵痕に添加して雌成虫に与えた場合、それに遭遇した20頭のうち14頭が触診後に産卵痕を離れた。これに対して、メタノールだけを添加した擬似産卵痕(対照)に遭遇した雌成虫の場合、供試した22頭すべてが擬似産卵痕を咬み始め、最終的には16頭が産卵した。受精嚢腺のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕(0.19)と、受精嚢腺以外の生殖器官のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕(0.10)に対する産卵の比率は、対照の擬似産卵痕(0.73)に比べて有意に低かった。

雌成虫が産卵痕内の卵の存在を認識してそこから離れる行動は、雌成虫の生殖器官から分泌された化学物質によって喚起されること、およびその物質が産卵痕の中央の孔に存在するゼリー状物質に含まれることが強く示唆された。

2. 幼虫のフラスからの抽出物が産卵場所選好に及ぼす影響

マツノマダラカミキリ幼虫のフラス中に産卵抑制効果を持つ化学物質が存在するかどうかを明らかにするために、フラスのメタノール抽出物を使って産卵選好実験を行った。フラスのメタノール抽出液を塗布した処理丸太1本と、99.8%メタノールを塗布した対照丸太1本を同時に1頭の雌成虫に与えた。雌成虫の導入から24時間後に、丸太上に形成された産卵痕と産みつけられた卵の数を調べた。雌成虫は処理丸太には対照丸太より極めて少数の産卵痕しか形成せず(平均値±S.D.: 処理丸太=0.26±0.65, 対照丸太=2.32±1.95), より少

数の卵しか産まなかった（処理丸太=0.26±0.65， 対照丸太=1.42±1.80）。処理丸太と対照の間の差はどちらも有意であった。このことから、マツノマダラカミキリの幼虫のフラスには雌成虫の産卵を抑制する化学物質が含まれることが示された。

3. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚と下脗鬚の感覚子

マツノマダラカミキリ雌成虫は産卵痕の触診を行う時に、小腮鬚と下脗鬚で産卵抑制物質を受容していると考えられる。そこで、マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚と下脗鬚の感覚子の形態を走査電子顕微鏡によって調べた。小腮鬚と下脗鬚の先端節の末端はクレーター状に凹んでおり、その内部に多量の感覚子が分布していた。感覚子はコーン状およびペグ状の錘状感覚子、尖球状感覚子およびボールがティーの上に乗ったような形の鐘状感覚子の4種類に分けられた。コーン状の錘状感覚子の先端には、明瞭な1細孔が観察され、接触化学受容器であると考えられた。雌成虫が小腮鬚と下脗鬚またはそのどちらかで産卵抑制物質を感受していることが強く示唆された。

産卵の時間的差異と空間的距離が子の適応度成分に及ぼす影響

1. 同一の産卵痕を利用して産みつけられた2卵の位置と孵化時期がその後の生存率と成長に及ぼす影響

卵を含む産卵痕への重複産卵が卵や幼虫の生存と成長に及ぼす影響を明らかにするために、2卵をアカマツ丸太に接種した。重複産卵が0～24時間の間に行われたことを仮定した場合、卵期から幼虫初期までの生存率は、樹皮下に並んで接種された場合でも産卵痕に対して点对称に直線的に接種された場合でも同じで0.5前後であった。この場合、ほとんどの死亡要因が共食いであると推定された。並列に接種された卵の幼虫初期までの生存率（0.44）は対照の卵（1卵接種）の生存率（0.85）よりも有意に低かった。

重複産卵が96～144時間の間に行われたことを仮定した場合、共食いによる

死亡は遅く産まれた卵が孵化する前に生じた。このため、早く産まれた卵の接種後の生存率は並列接種（0.91）でも直列接種（0.85）でも高く、対照（0.88）との間で差がなかった。それに対して、遅く産まれた卵の接種後の生存率は並列接種で0.09と極めて低く、対照（0.85）との間で有意な差があった。直列接種では0.38であった。この結果から、重複産卵が行なわれた場合、ほとんどの場合で2卵のうち1卵しか生き残らないことが示された。また、遅く孵化する卵ほどその後の生存率が低くなることが示された。また、共食いをして生き残った幼虫と対照の幼虫の生重を比較したところ、共食いをした幼虫の方が対照の幼虫より重かった。

雌成虫が卵を含む産卵痕を認識して重複産卵を避けるという形質は、それを持たない雌成虫より多くの子孫を残す可能性を高めることが示唆された。

2. 孵化の時間的差異と孵化幼虫間の距離が幼虫初期の生存、発育および成長に及ぼす影響

2頭の孵化直後の幼虫を2.5cmまたは10cmの間隔で同時に、または2週間の間隔においてアカマツ丸太に接種した。対照の丸太には幼虫を1頭ずつ接種した。接種完了の2週間後、幼虫の死亡率を調べた。2頭の幼虫を同時に2.5cm離して接種した丸太では、幼虫の死亡率は0.34であった。これは10cm離して接種した場合（0.08）に比べて有意に高かった。このような高い死亡率は幼虫間の咬み合いによるものであった。1頭のみを接種した場合は0.12であった。2頭の幼虫を2週間間隔で接種した場合、早く接種された幼虫は遅く接種された幼虫に殺されることはなく、死亡率は低かった。しかし、遅く接種された幼虫の死亡率は、早く接種された幼虫の接種場所の近く（2.5cm）に接種されたとき最も高く（0.31）、早く接種された幼虫の死亡率（0.05）よりも有意に高かった。2頭の幼虫を同時に接種したとき、その間の距離は幼虫初期の成長と発育に影響を与えなかった。2頭の幼虫を2週間あけて接種したとき、早く接種された幼虫は対照である1頭接種の幼虫よりも発育と成長が早かった。以上の

結果から、既にある産卵痕から離れて産卵する本種の行動は幼虫の初期の死亡を避け、子孫を多く残す点で有利であることが示された。

総 合 考 察

産卵痕の一様分布の形成過程は次のように考えられる。産卵した雌成虫は、さらに連続して産卵する場合一定以上の距離をおく。産卵場所を探索中の雌成虫は産卵痕の付近に来ると、産卵痕に近づいて触診する。その産卵痕が卵を含む場合には、雌成虫が分泌したゼリー状物質に含まれる化学物質によって卵があることを認識し、その産卵痕から離れ、一定以上の距離を移動してから産卵する。最初はマツの樹皮の不均一性によって、産卵が好適な場所に集中するが、既に産卵された場所が避けられることにより産卵場所の分散が起こる。成虫密度が高いと、産卵痕に遭遇する確率の増加や、雌成虫同志の物理的な接触によって雌成虫の分散が促進される。産卵痕密度が高くなり、樹皮下で孵化幼虫が摂食を始めると、幼虫のフラスに含まれる化学物質によってさらに産卵場所の分散が促進され、産卵痕の一様分布が形成される。最終的に雌成虫は、新たに出現した産卵資源や比較的産卵密度の低い資源に移動すると考えられる。

産卵場所が接近していたり、同じ産卵痕に対する重複産卵が起こると、幼虫同士の間競争（咬み合いまたは共食い）によって卵期から幼虫初期の死亡率が高くなった。特に遅く産卵された個体の死亡率が高かった。このことから、同じ産卵痕への繰り返し産卵を避け、既に産卵した場所から離れて産卵することは、より多くの子孫を残す可能性を高め、産卵を行う雌成虫にとってより適応的であることが示唆された。産卵抑制物質はマツノマダラカミキリの個体群レベルの制御に役立つかもしれない。

引用文献

- Anbutsu, H. and K. Togashi (1996) Deterred oviposition of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) on *Pinus densiflora* bolts from oviposition scars containing eggs or larvae. *Applied Entomology and Zoology* **31**: 481-488.
- Anbutsu, H. and K. Togashi (1997a) Oviposition behavior and response to the oviposition scars occupied by eggs in *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology* **32**: 541-549.
- Anbutsu, H. and K. Togashi (1997b) Effect of spatio-temporal intervals between newly-hatched larvae on larval survival and development in *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Researches on Population Ecology* **39**: (in press).
- Anderson, P., M. Hilker, B. S. Hansson, S. Bombosch, B. Klein and H. Schildknecht (1993) Oviposition deterring components in larval frass of *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera: Noctuidae): a behavioural and electrophysiological evaluation. *Journal of Insect Physiology* **39**: 129-137.
- Blaakmeer, A., D. Hagenbeek, T. A. van Beek, Ae. de Groot, L. M. Schoonhoven and J. J. A. van Loon (1994) Plant response to eggs vs. host marking pheromone as factors inhibiting oviposition by *Pieris brassicae*. *Journal of Chemical Ecology* **20**: 1657-1665.
- Chapman, R. F. (1971) *The Insects: Structure and Function*. 2nd ed. American Elsevier Publishing Co., Inc., New York. 819p.
- Corbet, S. A. (1971) Mandibular gland secretion of larvae of the flour moth, *Anagasta kuehniella*, contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature* **232**: 481-484.
- Corbet, S. A. (1973) Oviposition pheromone in larval mandibular glands of *Ephestia kuehniella*. *Nature* **243**: 537-538.

- Dempster, J. P. (1992) Evidence of an oviposition-detering pheromone in the orange-tip butterfly, *Anthocharis cardamines* (L). *Ecological Entomology* **17**: 83-85.
- den Otter, C. J., M. Behan and F. W. Maes (1980) Single cell responses in female *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae) to plant volatiles and conspecific egg odours. *Journal of Insect Physiology* **26**: 465-472.
- Dittrick, L. E., R. L. Jones and H. C. Chiang (1983) An oviposition deterrent for the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), extracted from larval frass. *Journal of Insect Physiology* **29**: 119-121.
- Edwards, O. R. and Linit, M. J. (1991) Oviposition behavior of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) infested with the pinewood nematode. *Annals of the Entomological Society of America* **84**: 319-323.
- 遠田暢男 (1976) マツノマダラカミキリの生活史. *森林防疫* **25**: 182-185.
- Hughes, A. L. (1979) Reproductive behavior and sexual dimorphism in the white-spotted sawyer *Monochamus scutellatus* (Say). *The Coleopterists Bulletin* **33**: 45-47.
- Hughes, A. L. and M. K. Hughes (1987) Asymmetric contests among sawyer beetles (Cerambycidae: *Monochamus notatus* and *Monochamus scutellatus*). *Canadian Journal of Zoology* **65**: 823-827.
- Hurter, J., E. F. Boller, E. Stadler, B. Blattmann, H.-R. Buser, N. U. Bosshard, L. Damm, M. W. Kozlowski, R. Schoni, F. Raschdorf, R. Dahinden, E. Schlumpf, H. Fritz, W. J. Richter and J. Schreiber (1987) Oviposition-detering pheromone in *Rhagoletis cerasi* L.: Purification and determination of the chemical constitution. *Experientia* **43**: 157-164.
- Ikedo, T., K. Oda, A. Yamane and N. Enda (1980) Volatiles from pine logs as the attractant for the Japanese pine sawyer *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of the Japanese Forestry Society* **62**: 150-152.

- 池田俊弥・山根明臣・遠田暢男・尾田勝夫・楨原 寛・伊藤賢介・大河内勇
(1986) マツ伐倒木揮発成分のマツノマダラカミキリに対する誘引性. 日本
林学会誌 **68**: 15-19.
- Imai, T., H. Kodama, T. Chuman and M. Kohno (1990) Female-produced oviposition
deterrents of the cigarette beetle, *Lasioderma serricornis* (F.) (Coleoptera:
Anobiidae). *Journal of Chemical Ecology* **16**: 1237-1247.
- 伊藤嘉昭・村井 実 (1977) 動物生態学研究法 (上巻). 古今書院, 東京. 268p.
- 岩崎 厚・森本 桂・讃井孝義 (1976) マツノマダラカミキリに関する研究
(XXI). 産卵痕の分布. 日本林学会九州支部研究論文集 **29**: 201-202.
- Katsoyannos, B. I. (1975) Oviposition-deterrence, male-arresting, fruit-marking
pheromone in *Rhagoletis cerasi*. *Environmental Entomology* **4**: 801-807.
- Katsoyannos, B. I. and E. F. Boller (1976) First field application of oviposition-
deterrence marking pheromone of European cherry fruit fly. *Environmental
Entomology* **5**: 151-152.
- Katsoyannos, B. I. and E. F. Boller (1980) Second field application of oviposition-
deterrence pheromone of the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* L. (Diptera:
Tephritidae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **89**: 278-281.
- 清原友也・徳重陽山 (1971) マツ生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接
種試験. 日本林学会誌 **53**: 210-218.
- Klijnstra, J. W. and P. Roessingh (1986) Perception of the oviposition deterring
pheromone by tarsal and abdominal contact chemoreceptors in *Pieris brassicae*.
Entomologia Experimentalis et Applicata **40**: 71-79.
- 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.
- Kohno, M., K. Mochizuki, T. Chuman and A. Ohnishi (1986) Pheromone-like
substances affecting the oviposition behavior of the female cigarette beetle,

- Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae). *Applied Entomology and Zoology* **21**: 15-20.
- 小島圭三・片桐一正 (1964) マツノマダラカミキリの幼虫の齢期と齢構成の動き. 日本林学会誌 **46**: 307-310.
- Mamiya, Y. (1983) Pathology of the pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annual Review of Phytopathology* **21**: 201-220.
- Mamiya, Y. and N. Enda (1972) Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematologica* **18**: 159-162.
- Mamiya, Y. and T. Kiyohara (1972) Description of *Bursaphelenchus lignicolus* N. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from pine wood and histopathology of nematode-infested trees. *Nematologica* **18**: 120-124.
- Matsuda, R. (1976) *Morphology and Evolution of the Insect Abdomen*. Pergamon Press, Oxford. 532p.
- Mitchell, R. (1975) The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecology* **56**: 696-702.
- Morisita, M. (1959) Measuring of dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University. Ser. E, Biology* **2**: 215-235.
- Myers, J. H. (1985) Effect of physiological condition of the host plant on the ovipositional choice of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*. *Journal of Animal Ecology* **54**: 193-204.
- 森本 桂・岩崎 厚 (1972) マツノザイセンチュウ伝播者としてのマツノマダラカミキリの役割. 日本林学会誌 **54**: 177-183.
- Nakamura, H., N. Tsutsui and H. Okamoto (1995) Oviposition habit of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera, Cerambycidae). II. Effect

- of bark thickness on making oviposition scars. *Japanese Journal of Entomology* **63**: 739-745.
- 西村正史 (1973) マツノマダラカミキリ成虫の行動の連続観察. 日本林学会誌 **55**: 100-104.
- 越智鬼志夫・片桐一正 (1979) 松枯損木内でのマツノマダラカミキリの個体数変動とその要因. 林業試験場研究報告 **303**: 125-152.
- Okamoto, H. (1984) Behavior of the adult of Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope. Proc. U.S.-Japan seminar "The resistance mechanism of pine wilt disease." pp. 82-90.
- 奥田素男 (1973) マツノマダラカミキリの発育に関する温度別試験. 日本林学会関西支部論文集 **24**: 146-149.
- Oshima, K., H. Honda and I. Yamamoto (1973) Isolation of an oviposition marker from Azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.). *Agricultural and Biological Chemistry* **37**: 2679-2680.
- Polis, G. A. (1981) The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 225-251.
- Prokopy, R. J. (1972) Evidence for a marking pheromone deterring repeated oviposition in apple maggot flies. *Environmental Entomology* **1**: 326-332.
- Prokopy, R. J. (1975) Oviposition-deterring fruit marking pheromone in *Rhagoletis fausta*. *Environmental Entomology* **4**: 298-300.
- Prokopy, R. J., P. D. Greany and D. L. Chambers (1977) Oviposition deterring pheromone in *Anastrepha suspensa*. *Environmental Entomology* **6**: 463-465.
- Prokopy, R. J., W. H. Reissig and V. Moericke (1976) Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **20**: 170-178.
- Prokopy, R. J., J. R. Ziegler and T. T. Y. Wong (1978) Deterrence of repeated

- oviposition by fruit-marking pheromone in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology* **4**: 55-63.
- Renwick, J. A. A. and C. D. Radke (1980) An oviposition deterrent associated with frass from feeding larvae of the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology* **9**: 318-320.
- Renwick, J. A. A. and C. D. Radke (1988) Sensory cues in host selection for oviposition by the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Journal of Insect Physiology* **34**: 251-257.
- Rhains, M., G. Gries and J. L. Morales (1996) Oviposition deterreny in pineapple borer females, *Thecla basilides* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ecological Entomology* **21**: 105-106.
- Rothschild, M. and L. M. Schoonhoven (1977) Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). *Nature* **266**: 352-355.
- Schoonhoven, L. M. (1990) Host-marking pheromone in Lepidoptera, with special reference to two *Pieris* spp. *Journal of Chemical Ecology* **16**: 3043-3052.
- Shibata, E. (1984) Spatial distribution pattern of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae), on dead pine trees. *Applied Entomology and Zoology* **19**: 361-366.
- Shimazu, M. (1994) Potential of the cerambycid-parasitic type of *Beauveria brongniartii* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) for microbial control of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology* **29**: 127-130.
- Shimazu, M., D. Tsuchiya, H. Sato and T. Kushida (1995) Microbial control of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) by application of nonwoven fabric strips with *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on infested tree trunks. *Applied Entomology and Zoology* **30**: 207-213.

- Shorey, H. H., L. A. Andres and R. L. Hale, Jr. (1962) The biology of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). I. Life history and behavior. *Annals of the Entomological Society of America* **55**: 591-597.
- Snodgrass, R. E. (1935 [1993]) *Principles of Insect Morphology*. Cornell University Press, Ithaca. 667p.
- 富樫一巳 (1989a) 異なる時期に産卵されたマツノマダラカミキリの発育. 日本応用動物昆虫学会誌 **33**: 1-8.
- 富樫一巳 (1989b) マツノマダラカミキリの個体群動態とマツ材線虫病の伝播に関する研究. 石川県林業試験場研究報告 **20**: 1-142.
- Togashi, K. (1990) Life table for *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within dead trees of *Pinus thunbergii*. *Japanese Journal of Entomology* **58**: 217-230.
- Togashi, K. (1991) Different developments of overwintered larvae of *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae) under a constant temperature. *Japanese Journal of Entomology* **59**: 149-154.
- Togashi, K. and H. Magira (1981) Age-specific survival rate and fecundity of the adult Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae), at different emergence times. *Applied Entomology and Zoology* **16**: 351-361.
- Togashi, K., Y. Akita, I. Nakane, Y. Shibata and I. Nakai (1997) Relatively larger eggs produced by smaller females of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology* **32**: 264-266.
- Utida, S. (1943) Studies on the experimental population of the Azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.). VIII. Statistical analysis of the frequency distribution of the emerging weevils on beans. *Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto Imperial University* **54**: 1-22.
- Victorsson, J. and L.-O. Wikars (1996) Sound production and cannibalism in larvae of

the pine-sawyer beetle *Monochamus sutor* L. (Coleoptera: Cerambycidae).

Entomologisk Tidskrift **117**: 29-33.

山村光司 (1993) 多重比較法とその選び方 (Ⅲ). 植物防疫 **47**: 463-467.

米澤勝衛・佐々木義之・今西 茂・藤井宏一 (1988) 生物統計学. 朝倉書店, 東京. 212p.

Zacharuk, R. Y. (1985) Antennae and sensilla. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (Kerkut, G. A. and L. I. Gilbert eds.). Pergamon Press, Oxford. **6**: pp. 1-69. .

Zimmerman, M. (1979) Oviposition behavior and the existence of an oviposition-detering pheromone in *Hylemya*. *Environmental Entomology* **8**: 277-279.

第2.1表. 調査地におけるマツノマダラカミキリ成虫の脱出期前（5月）の健全木の種別の個体数とその大きさ（1993年）

樹種	本数	胸高直径 (cm) ^a	平均樹高 (m) ^a
アカマツ <i>Pinus densiflora</i>	138	7.7 ± 2.9	7.8 ± 2.5
リョウブ <i>Clethra barbinervis</i>	1	8.3	8.9
ソヨゴ <i>Ilex pedunculosa</i>	17	9.8 ± 2.5	9.6 ± 1.6
ネズ <i>Juniperus regida</i>	14	7.4 ± 2.0	9.3 ± 1.3
アセビ <i>Pieris japonica</i>	4	5.5 ± 1.2	4.0 ± 0.4

胸高直径が2cm以下のものは除いた。^a : 平均値 ± 標準偏差。

第3.1表. 産卵痕の存在するアカマツ丸太と、産卵痕が存在しない丸太を同時に与えた時のマツノマダラカミキリの産卵反応 (実験3.1)

実験に用いた雌と条件づけに用いた雌との関係	アカマツ丸太の条件づけ			供試雌成虫数	産卵痕の数		p^b
	条件づけの際の雄の存在	条件づけの期間	丸太上の産卵痕または卵の数 ^a		新しい産卵痕または卵の数 条件づけ丸太	新しい産卵痕または卵の数 対照丸太	
					産卵痕の数		
同個体	有	1日	8.3±4.4 ^c	10	6.1±8.1	8.6±7.9	n.s.
同個体	有	3日	15.8±8.6 ^c	10	4.5±4.1	6.1±4.0	n.s.
同個体	無	3日	11.8±5.4 ^c	12	1.8±1.9	6.9±4.8	< 0.005
他個体	有	1日	5.8±5.2 ^c	12	4.0±2.8	7.3±2.4	n.s.
他個体	有	3日	14.1±4.7 ^c	12	2.8±2.0	7.8±3.1	< 0.005
他個体	無	3日	11.6±3.6 ^c	12	1.7±3.0	6.5±5.9	< 0.005
					仮定1により推定された卵の数 ^d		
同個体	有	1日	4.9±2.4 ^e	10	3.2±3.7 ^e	4.3±2.9	n.s.
同個体	有	3日	11.4±4.5 ^e	10	3.8±3.2 ^e	3.0±3.0	n.s.
同個体	無	3日	9.8±3.6 ^e	12	1.2±1.7 ^e	5.2±2.0	< 0.01
他個体	有	1日	4.4±3.3 ^e	12	3.3±2.6 ^e	4.5±2.9	n.s.
他個体	有	3日	11.9±3.0 ^e	12	2.6±1.8 ^e	5.3±2.7	< 0.025
他個体	無	3日	10.3±3.7 ^e	12	1.2±1.6 ^e	4.9±2.2	< 0.005
					仮定2により推定された卵の数 ^d		
同個体	有	1日	4.1±0.8 ^e	10	4.0±3.7 ^e	4.3±2.9	n.s.
同個体	有	3日	10.9±3.4 ^e	10	4.3±3.5 ^e	3.0±3.0	n.s.
同個体	無	3日	9.7±2.8 ^e	12	1.3±2.4 ^e	5.2±2.0	< 0.025
他個体	有	1日	4.0±1.3 ^e	12	3.6±3.1 ^e	4.5±2.9	n.s.
他個体	有	3日	11.9±2.3 ^e	12	2.6±2.2 ^e	5.3±2.7	n.s.
他個体	無	3日	9.9±2.8 ^e	12	1.7±1.9 ^e	4.9±2.2	< 0.025

^a 平均値±標準偏差。 ^b Wilcoxonの符号順位和検定法を用いた。 ; n.s. : 有意差無し。 ^c 産卵痕の数。 ^d 「材料と方法」参照。 ^e 仮定1または2によって推定された卵の数。

第3.2表. 産卵痕と1, 2齢幼虫の存在するアカマツ丸太と, それらの存在しない丸太を同時に与えた時のマツノマダラカミキリの産卵反応 (実験3.2)

アカマツ丸太の条件づけ				選好実験			
実験に用いた雌と条件づけに用いた雌との関係	条件づけの際の雄の存在	条件づけの期間	丸太上の産卵痕または幼虫の数 ^a	供試雌虫数	新しい産卵痕または卵の数 ^a		<i>p</i> ^c
					条件づけ丸太 ^b	対照丸太	
同個体	有	1日	8.4 ± 1.4 ^d	9	2.8 ± 2.5	7.7 ± 2.8	< 0.025
同個体	有	3日	15.5 ± 7.4 ^d	11	1.3 ± 1.6 ^{**}	7.6 ± 3.8	< 0.005
他個体	有	1日	8.8 ± 3.4 ^d	11	2.7 ± 2.7 [*]	5.7 ± 2.3	< 0.025
他個体	有	3日	10.7 ± 3.8 ^d	12	0.3 ± 0.7	7.1 ± 2.2	< 0.005
産卵痕の数							
同個体	有	1日	3.9 ± 1.5 ^f	9	2.3 ± 2.1	5.6 ± 2.3	< 0.05
同個体	有	3日	8.5 ± 3.6 ^f	11	1.5 ± 2.1	4.9 ± 2.3	< 0.025
他個体	有	1日	4.8 ± 1.8 ^f	11	3.8 ± 2.6 [*]	4.4 ± 2.2	n.s.
他個体	有	3日	9.2 ± 3.1 ^f	12	1.0 ± 1.0	6.9 ± 2.3	< 0.005
仮定3により推定された卵の数 ^e							

^a 平均値 ± 標準偏差。 ^b 角括弧はKruskal-Wallisの検定で有意差があったことを示す (**p*<0.05, ***p*<0.01)。
^c Wilcoxonの符号順位和検定法を用いた。 ; n.s. : 有意差無し。 ^d 産卵痕の数。 ^e 「材料と方法」参照。 ^f 幼虫の数。全幼虫は1または2齢であった。

第3.3表. 産卵痕と3, 4齢幼虫の存在するアカマツ丸太と, それらの存在しない丸太を同時に与えられた時のマツノマダラカミキリの産卵反応 (実験3.2)

アカマツ丸太の条件づけ				選好実験	
実験に用いた雌と条件づけに用いた雌との関係	条件づけの際の雄の存在	条件づけの期間	丸太上の産卵痕または幼虫の数 ^a	新しい産卵痕または卵の数 ^a	
				条件づけ丸太 ^b	対照丸太
産卵痕の数					
同個体	有	1日	5.6 ± 2.8 ^d	1.2 ± 0.8	3.7 ± 2.1 < 0.01
同個体	有	3日	10.8 ± 7.7 ^d	0.6 ± 0.8	6.6 ± 3.8 < 0.005
他個体	有	1日	10.7 ± 5.7 ^d	1.5 ± 1.2	3.2 ± 1.9 < 0.025
他個体	有	3日	12.9 ± 5.3 ^d	1.2 ± 1.1	3.3 ± 2.1 < 0.025
仮定3により推定された卵の数 ^e					
同個体	有	1日	2.1 ± 0.9 ^f	1.1 ± 1.0	3.5 ± 1.9 < 0.01
同個体	有	3日	3.2 ± 1.2 ^f	0.5 ± 1.0 [*]	5.3 ± 2.6 < 0.005
他個体	有	1日	3.6 ± 1.6 ^f	2.2 ± 1.6 ^f	4.6 ± 2.3 < 0.025
他個体	有	3日	5.8 ± 2.4 ^f	1.3 ± 1.4	4.0 ± 2.0 < 0.01

^a 平均値 ± 標準偏差。 ^b 角括弧はKruskal-Wallisの検定で有意差があったことを示す (* $p < 0.05$)。

^c Wilcoxonの符号順位和検定法を用いた。 ^d 産卵痕の数。 ^e 「材料と方法」参照。 ^f 幼虫の数。全幼虫は3または4齢であった。

第3.4表. マツノマダラカミキリ雌成虫が自ら形成した産卵痕, 他個体が形成した産卵痕または人工の擬似産卵痕に最初に遭遇した時の産卵反応

産卵痕を形成した個体	卵の有無	供試虫の産地	供試虫数	産卵痕に対する反応	
				産卵した	産卵せず
実験に用いた個体と同じ雌	有	{ 徳山 大和	20	0	20
			20	0	20
実験に用いた個体と異なる雌	有	{ 徳山 大和	20	7	13
			20	1	19
実験に用いた個体と同じ雌	無	徳山	20	10	10
実験に用いた個体と異なる雌	無	徳山	22	17	5
人工 (擬似産卵痕)	無	{ 徳山 大和	21	13	8
			21	11	10

第3.5表. マツノマダラカミキリの産卵行動の時間的特徴

	卵を含む産卵痕	卵を含まない産卵痕	<i>p</i> ^b
観察数	37	7	
傷の形成時間 (秒) ^a	474 ± 94	899 ± 263	<0.05
産卵管挿入時間 (秒) ^a	511 ± 42	179 ± 59	<0.001
計 (秒) ^a	985 ± 114	1079 ± 236	n.s.

^a 平均値 ± 標準誤差。 ^b Mann-WhitneyのU検定 (n.s. : 有意差なし)。

第4.1表. 産卵痕内のゼリー状物質, 受精嚢腺または受精嚢腺を除く雌成虫の生殖器官のメタノール抽出物を添加された擬似産卵痕に遭遇した時のマツノマダラカミキリ雌成虫の産卵反応

実験	擬似産卵痕に対する添加物	供試虫数	産卵痕に対する反応 ^a (産卵した: 産卵せず)
4.1	産卵痕から取り出したゼリー	20	4 : 16]**
	無処理 (対照1)	21	13 : 8
4.2	受精嚢腺のメタノール抽出物	21	4 : 17
	受精嚢腺を除く生殖器官 ^b のメタノール抽出物	20	2 : 18]***
	メタノールのみ (対照2)	22	16 : 6]****

^a 角括弧はカイ二乗検定で有意差があったことを示す (** $p < 0.01$, *** $p < 0.005$, **** $p < 0.001$)。なお, 有意水準はBonferroniの方法で調整された。^b 卵巣, 輸卵管, 交尾嚢, 受精嚢, 尾端を含む。

第4.2表. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚および下脗鬚の先端の凹部に存在する感覚子の種類とその大きさ (μm)

感覚子の種類	小腮鬚 ^a		下脗鬚 ^a		
	長さ	基部の幅	長さ	基部の幅	
錘状					
{	コーン	4.9 ± 0.9 (5)	2.8 ± 0.1 (5)	4.0 ± 0.2 (3)	2.8 ± 0.2 (3)
	ペグ	5.5 ± 0.7 (5)	3.2 ± 0.1 (5)	5.3 ± 0.3 (5)	3.4 ± 0.1 (5)
尖球状	5.4 ± 0.2 (5)	4.4 ± 0.2 (5)	5.5 ± 0.3 (5)	4.2 ± 0.2 (5)	
鐘状	5.7 ± 0.4 (5)	3.3 ± 0.1 (5)	4.8 ± 0.2 (3)	3.8 ± 0.1 (3)	

^a 平均値 ± 標準偏差 (調査数)。

第5.1表. 同じ産卵痕を利用して24時間以内に重複産卵されたマツノ
マダラカミキリの2卵のその後の生存率 (実験5.1)

2卵の 位置 関係	丸太の数			生存率 ^a
	供試	2頭生存	1頭生存 生存なし	
並列 ^b	17	0	15	2 0.44
直列 ^b	16	2	13	1 0.53 [*]
対照1 ^c	13	-	11	2 0.85

^a 角括弧はカイ二乗検定で有意差があったことを示す ($p < 0.05$)。
有意水準はBonferroniの方法で調整した。^b 2卵を並べて接種するか
または離して直線的に接種した。生存率は接種日の10日後に調べた。
^c "対照1"は丸太あたり1卵を接種した場合の生存率。

第5.2表. 同じ産卵痕を利用して5日の間隔を置いて重複産卵されたマツノ
マダラカミキリの2卵のその後の生存率 (実験5.2)

2卵 の 位置 関係	丸太の数			生存率 ^a		
	供試	2頭 生存	1頭 生存	生存 なし	早く産卵 された個体	遅く産卵 された個体
並列 ^b	11	0	11	0	0.91	0.09
直列 ^b	13	4	9	0	0.85	0.38 [*]
対照1 ^c	13	-	11	2	-	0.85
対照2 ^d	16	-	14	2	0.88	-

^a 角括弧はカイ二乗検定で有意差があったことを示す ($*p < 0.05$)。有意水準はBonferroniの方法で調整した。^b 2卵を並べて接種するかまたは離して直線的に接種した。生存率は接種日の5日後に調べた。^c "対照1"は丸太あたり1卵を接種した場合の10日後の生存率。死亡が起こったのはすべて卵期であった。産卵後1日以内の卵を接種に用いた。^d "対照2"は丸太あたり1卵を接種した場合の5日後の生存率。産卵の5日後の卵を接種に用いた。

第5.3表. アカマツ丸太に同時に接種された2頭のマツノマダラカミキリ孵化幼虫の接種距離が、接種から2週間後の幼虫の生存に及ぼす影響（実験5.3）

2頭の幼虫の 接種位置の 間の距離	丸太の数			死亡率 ^b
	供試	2頭生存 ^a	1頭生存 ^a 生存なし ^a	
2.5cm	19	6 (0)	13 (13) 0	0.34]*
10.0cm	19	17 (0)	1 (0) 1 (0)	0.08
対照	26 ^c	-	23 3	0.12

^a 丸括弧内の数字は、2頭の幼虫の摂食痕の接触が見られた丸太の数を示す。

^b 角括弧はカイ二乗検定で有意差があったことを示す (* $p < 0.05$)。なお有意水準はBonferroniの方法で調整した。^c 対照として丸太に1頭ずつの幼虫を接種した。

第5.4表. アカマツ丸太に2週間の間隔を置いて接種された2頭のマツノマダラカミキリ
 孵化幼虫の接種距離が、接種の完了から2週間後の幼虫の生存に及ぼす影響（実験
 5.4）

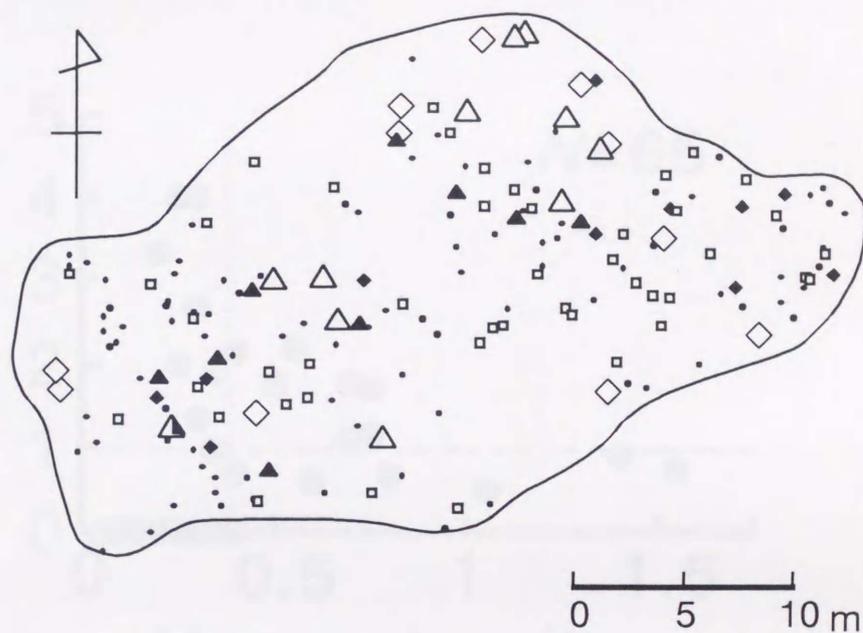
2頭の幼 虫の接種 位置の間 の距離	丸太の数				死亡率	
	供試	2頭 生存 ^a	1頭 生存 ^a	生存 なし ^a	最初に接種 された幼虫 ^b	遅れて接種 された幼虫 ^b
2.5cm	39	25 (9)	14 (11)	0	0.05 (2)	0.31 (12)
10.0cm	39	31 (5)	8 (6)	0	0.05 (2)	0.15 (6)
対照1 ^c	22 ^c	-	20	2	0.09 (2) ^c	-
対照2 ^c	26 ^c	-	23	3	-	0.12 (3) ^c

^a 丸括弧内の数字は、2頭の幼虫の摂食痕の接触が見られた丸太の数を示す。摂食痕の
 接触後、遅れて接種された幼虫はいなくなった。^b 丸括弧内の数字は死亡幼虫数を示
 す。角括弧は、カイ二乗検定で有意差があったことを示す（* $p < 0.05$ ）。なお、有意水
 準はBonferroniの方法で調整した。^c "対照1"と"対照2"は、丸太に1頭ずつ接種され
 た幼虫の接種から4週間および2週間後の生存数と率である。

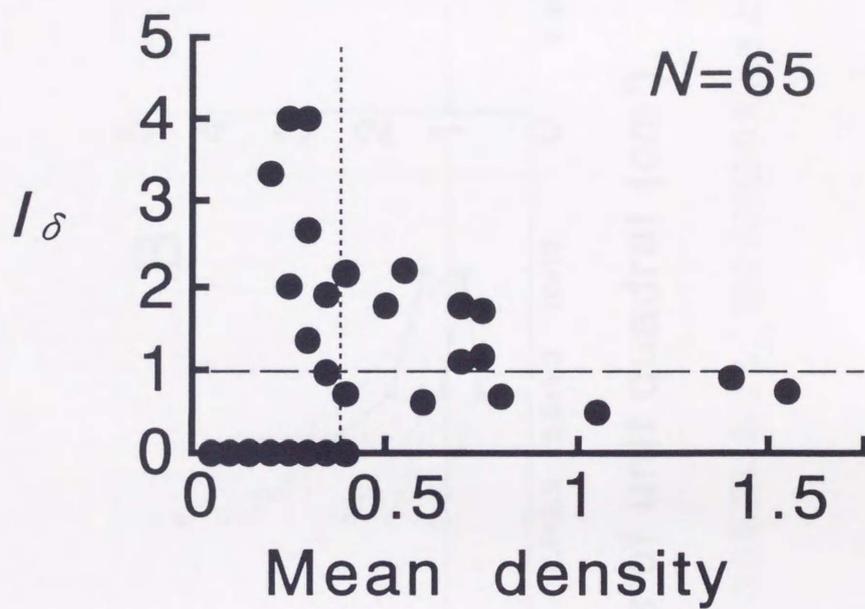
第5.5表. アカマツ丸太に2頭のマツノマダラカミキリ孵化幼虫を接種してから2週間後における2頭の生存幼虫の間の距離

2頭の 幼虫の 接種位 置の間 の距離	実験終了時の2頭の生存幼虫間の距離			
	同時接種		時間差接種	
	調査丸太数	距離 (cm) ^a	調査丸太数	距離 (cm) ^a
2.5cm	4	10.7 ± 1.7	23	8.7 ± 3.2
10.0cm	7	9.9 ± 7.2	29	9.3 ± 3.2

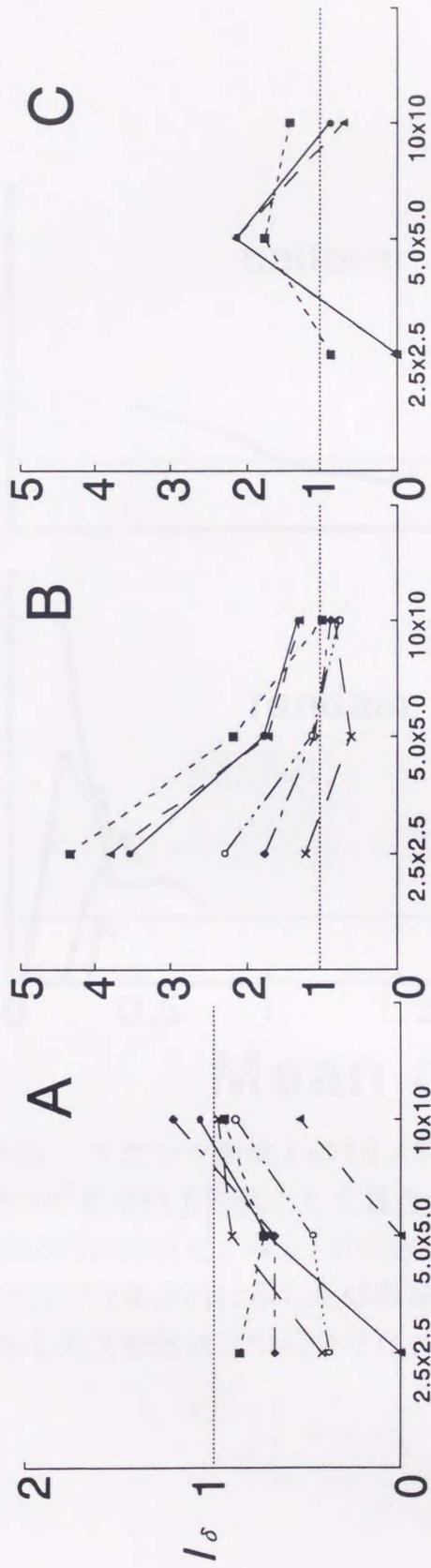
^a 平均値 ± 標準偏差。各列において、平均値の間には有意差がなかった (Mann-WhitneyのU検定, $p > 0.05$)。



第2.1図. 調査林におけるアカマツ立木の空間分布 (1993年12月)。△: 調査期間中に新しい産卵痕が見つかったマツノザイセンチュウ接種木, ▲: 調査期間中に新しい産卵痕が見つからなかったマツノザイセンチュウ接種木, ◇: 調査期間中に新しい産卵痕が見つかった材線虫病自然感染木, ◆: 調査期間中に新しい産卵痕が見つからなかった材線虫病自然感染木, □: 1992年に材線虫病に感染し, 1993年にマツノマダラカミキリ成虫が脱出したと思われる木, ●: 1993年12月の時点での健全木。

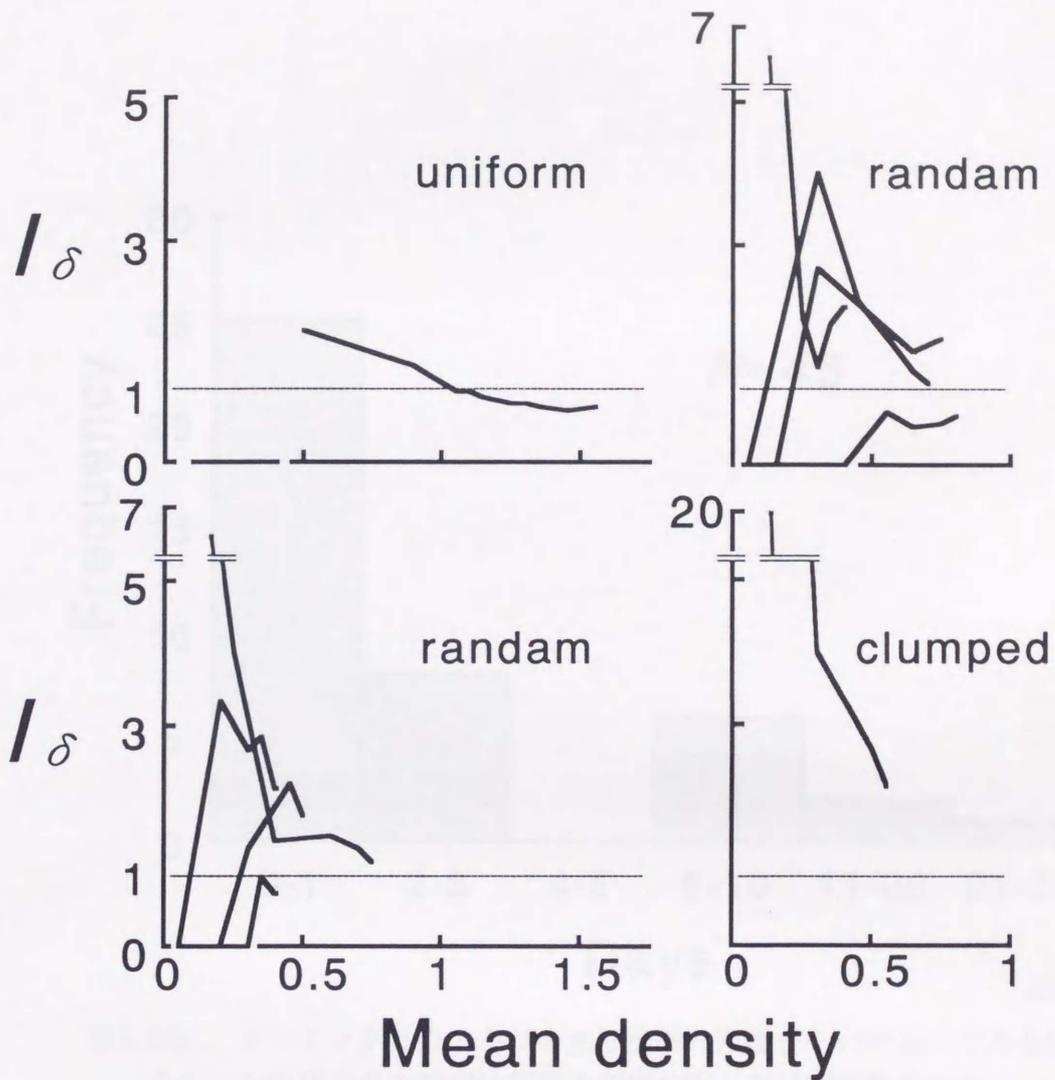


第2.2図. アカマツ樹皮上の $10 \times 50 \text{cm}^2$ の方形区において $5 \times 5 \text{cm}^2$ を単位方形区とした場合の、マツノマダラカミキリの産卵痕の最終的な平均密度と I_δ 値の関係。破線はポアソン分布を示す。点線は $5 \times 5 \text{cm}^2$ 当たりの産卵痕密度が 0.375 であることを表す。

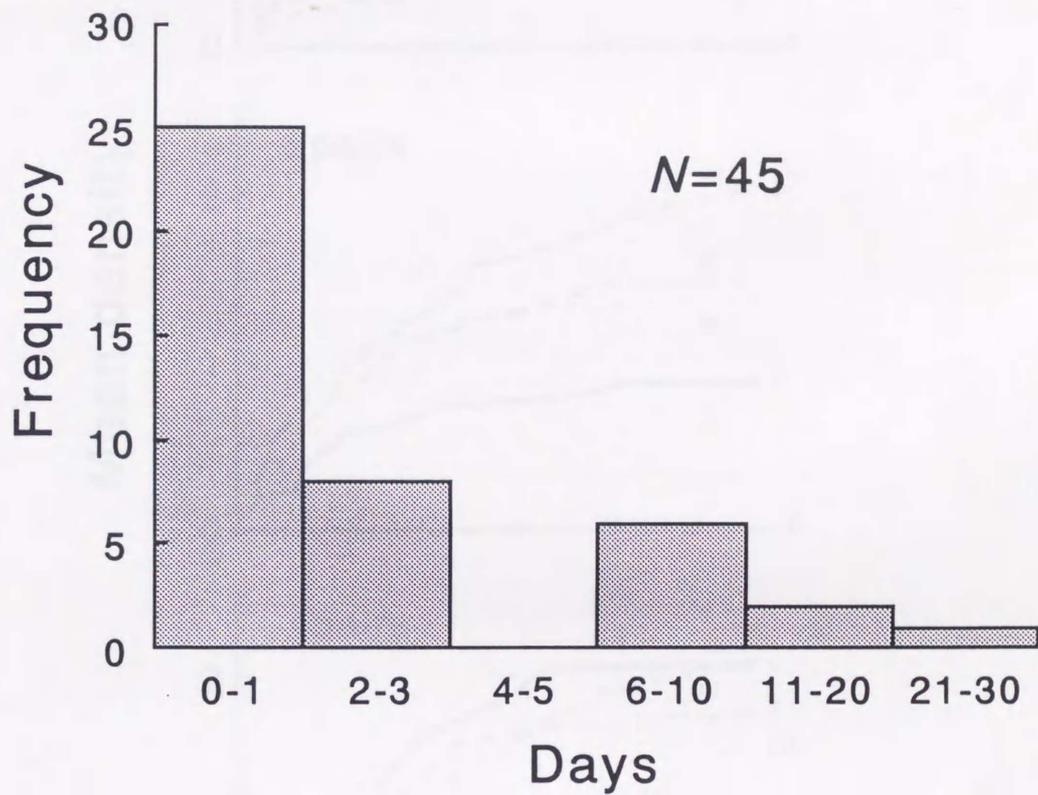


Sizes of unit quadrat (cm²)

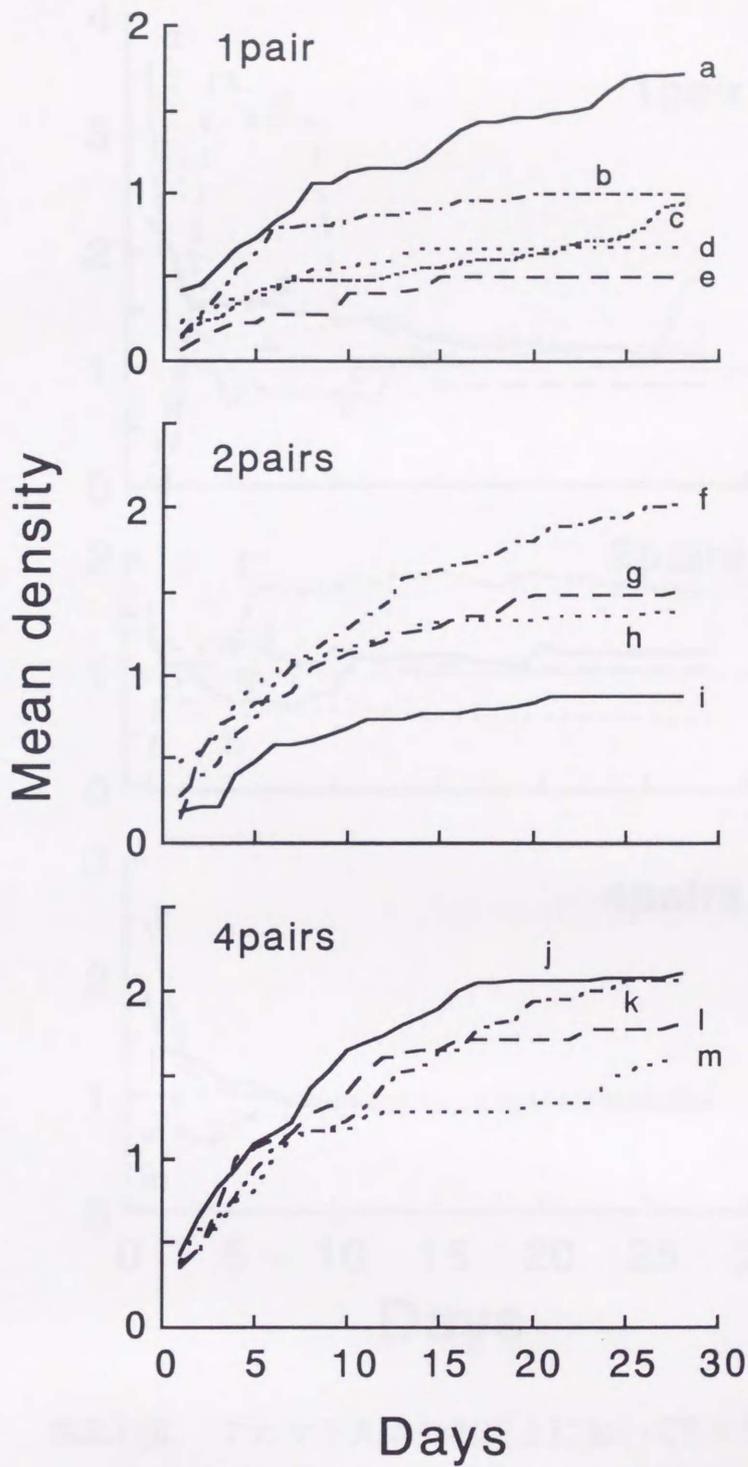
第2.3図. アカマツ樹皮上の10×50cm²の方形区における, 単位方形区の大きさと最終的な l_δ 値の関係。
 $l_\delta=1$ の点線はポアソン分布を示す。



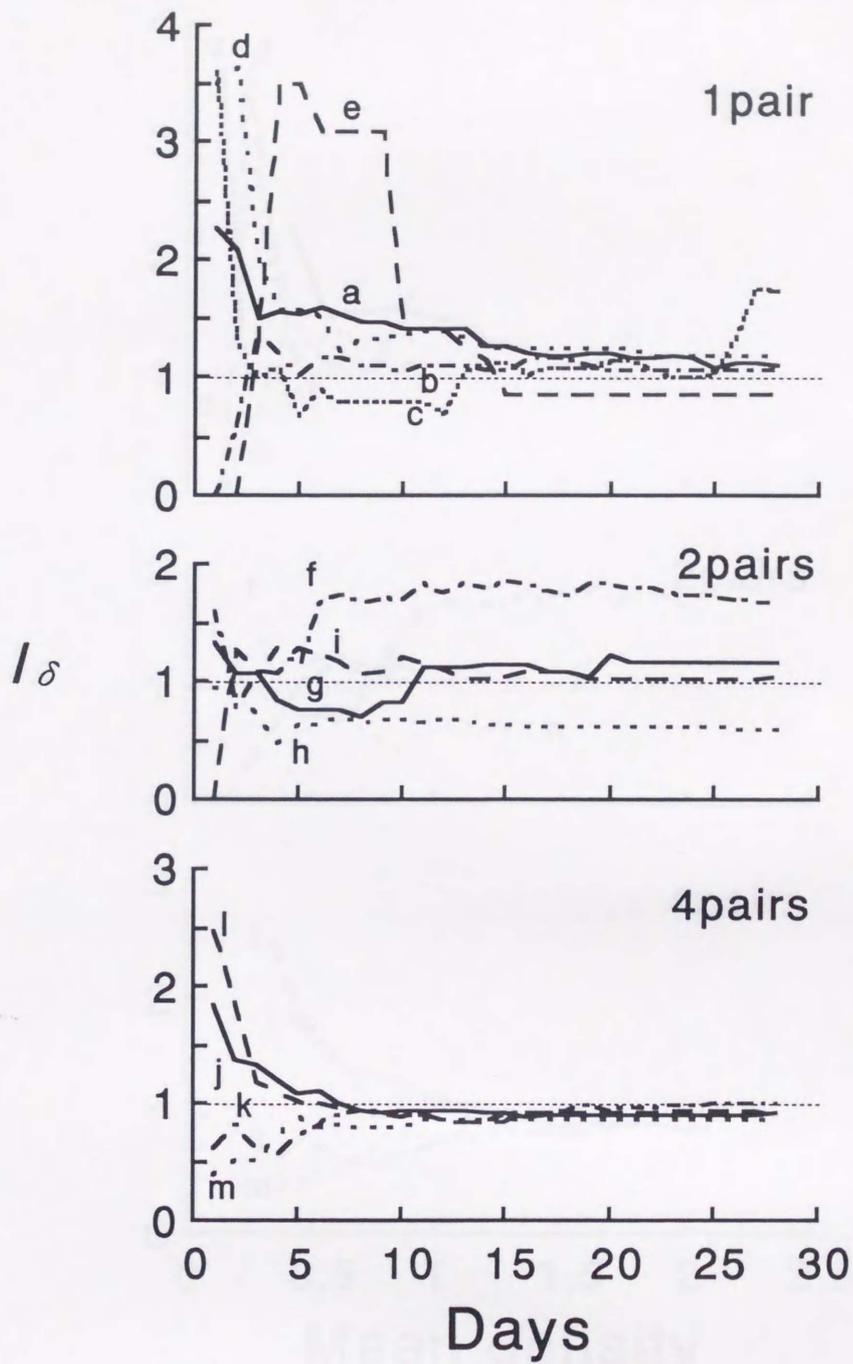
第2.4図. アカマツ樹皮上の $10 \times 50 \text{cm}^2$ の方形区において $5 \times 5 \text{cm}^2$ を単位方形区とした場合の、産卵痕密度と I_δ 値の関係の時間的变化。 $I_\delta = 1$ の点線はポアソン分布を示す。図中の説明は最終的に示した分布様式を表す。ランダム分布を示した方形区は二つに分けた。



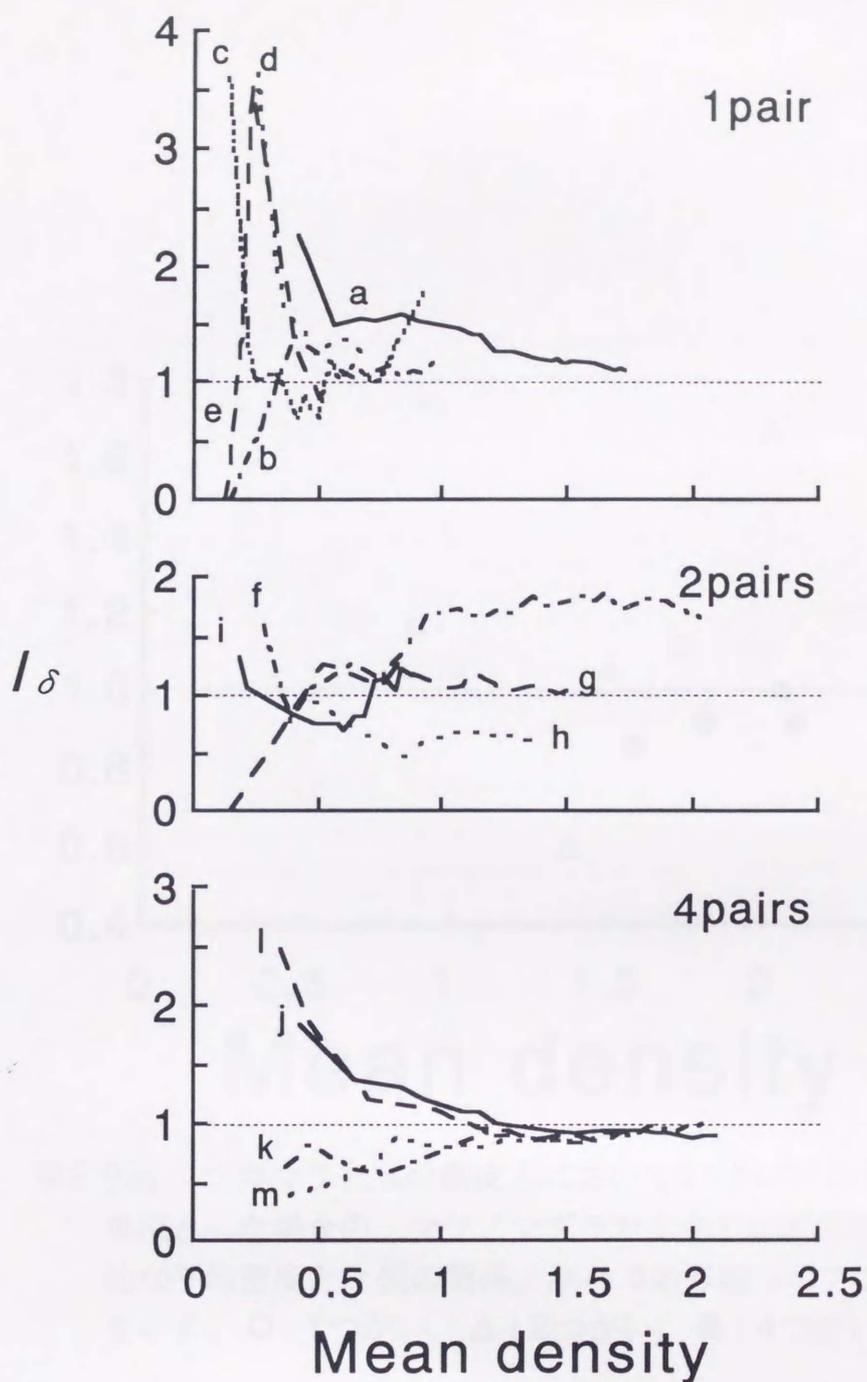
第2.5図. マツノマダラカミキリの産卵痕間の距離が2.5cm以内である場合, それらが形成された時間的間隔の頻度分布。Nは観察数を示す。



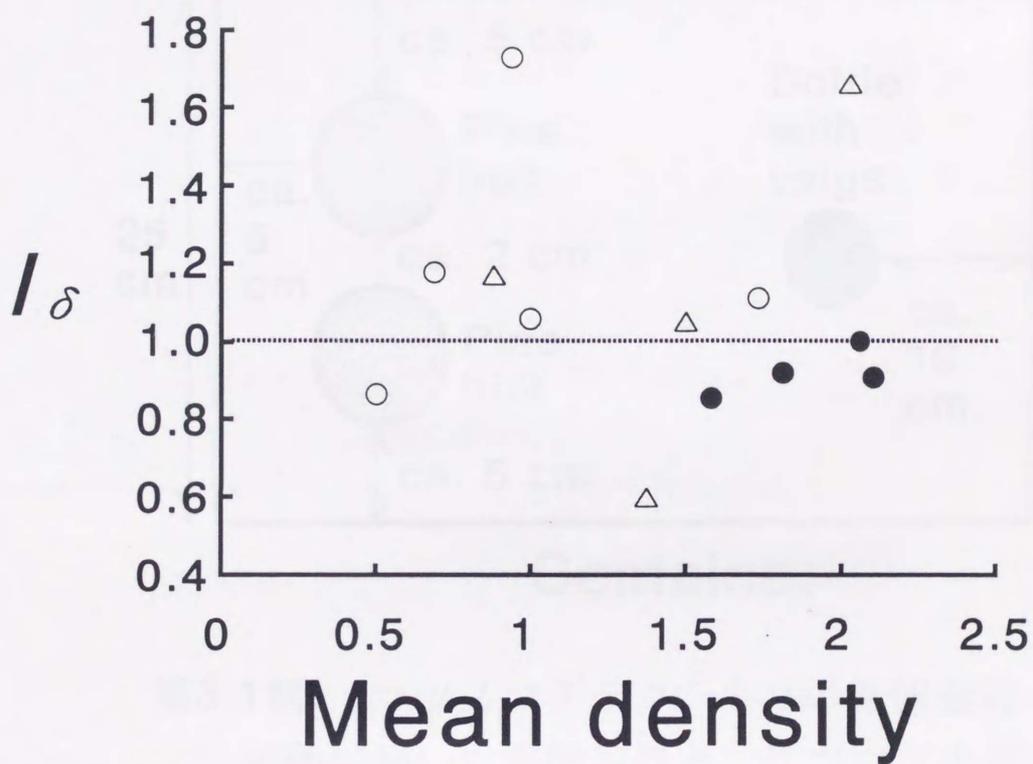
第2.6図. アカマツ丸太の樹皮上において $5 \times 5 \text{ cm}^2$ の方形区を単位とした場合の、実験開始後の日数とマツノマダラカミキリ産卵痕の平均密度の関係。図中のpair数は網箱内の成虫密度を、アルファベットは丸太を示す。



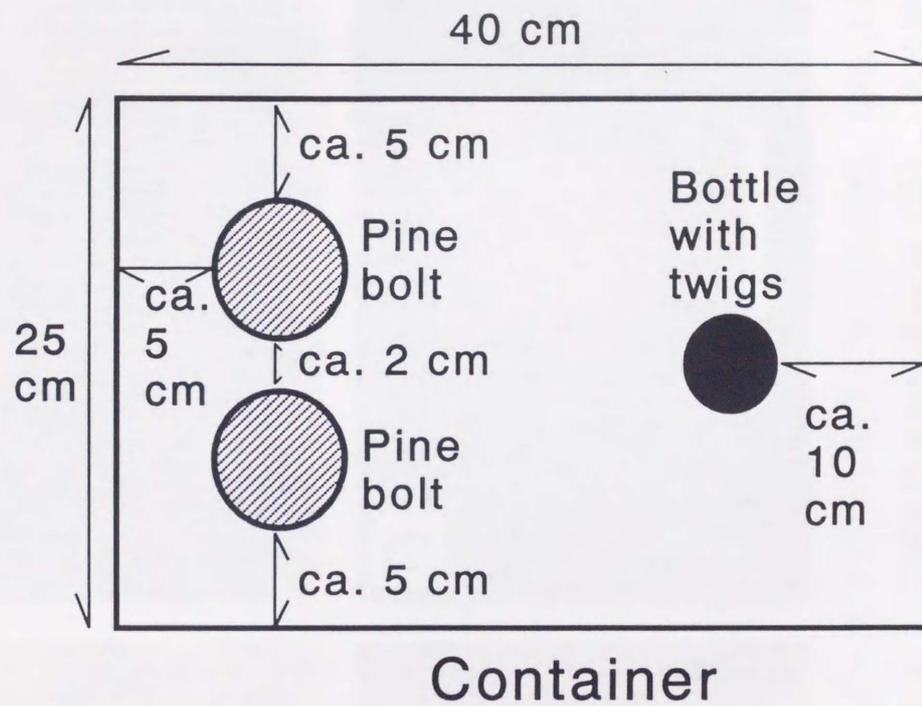
第2.7図. アカマツ丸太の樹皮上において $5 \times 5 \text{ cm}^2$ の方形区を単位とした場合の、実験開始後のマツノマダラカミキリ産卵痕の $I\delta$ 値の時間的变化。 $I\delta=1$ の点線はポアソン分布を示す。図中のpair数は網箱内の成虫密度を、アルファベットは丸太を示す。



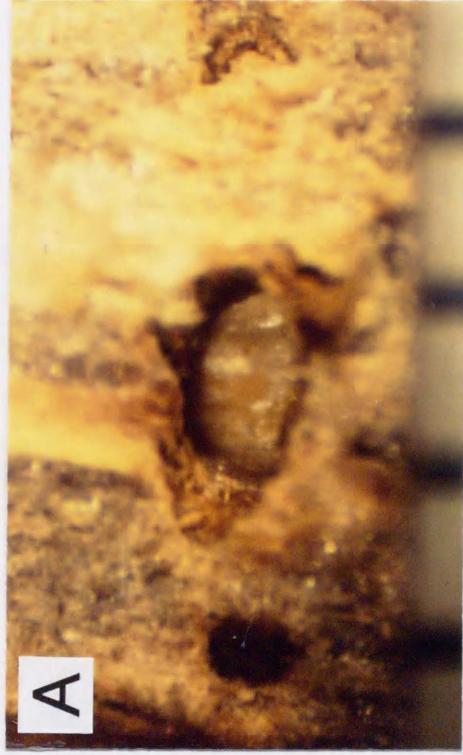
第2.8図. アカマツ丸太の樹皮上において $5 \times 5 \text{cm}^2$ の方形区を単位とした場合の、マツノマダラカミキリ産卵痕の平均密度と I_δ 値の関係の時間的变化。 $I_\delta=1$ の点線はポアソン分布を示す。図中のpair数は網箱内の成虫密度を、アルファベットは丸太を示す。



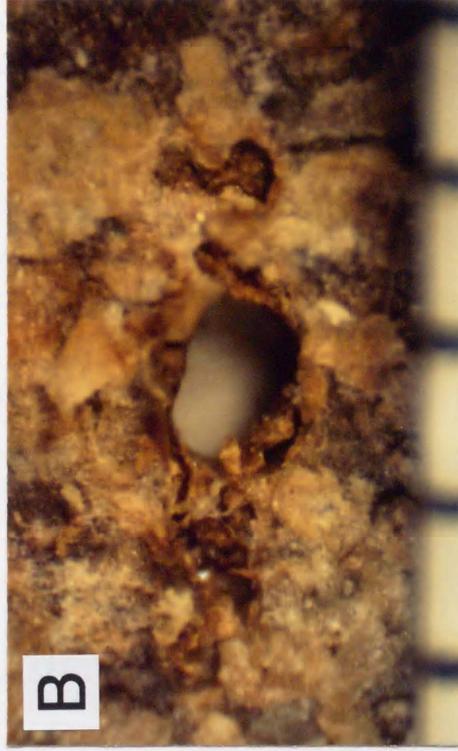
第2.9図. アカマツ丸太の樹皮上において $5 \times 5 \text{cm}^2$ の方形区を単位とした場合の、マツノマダラカミキリの産卵痕の最終的な平均密度と I_δ 値の関係。 $I_\delta=1.0$ の点線はポアソン分布を示す。○: 1つがい, △: 2つがい, ●: 4つがい。



第3.1図. マツノマダラカミキリの産卵選好実験に用いた実験容器と、アカマツ小丸太およびアカマツ枝を差した瓶の配置。図は容器を上から見た状態を示す。



A

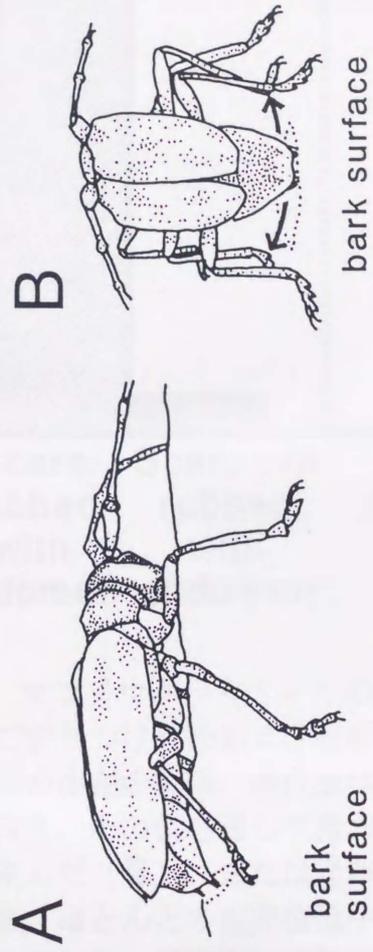


C

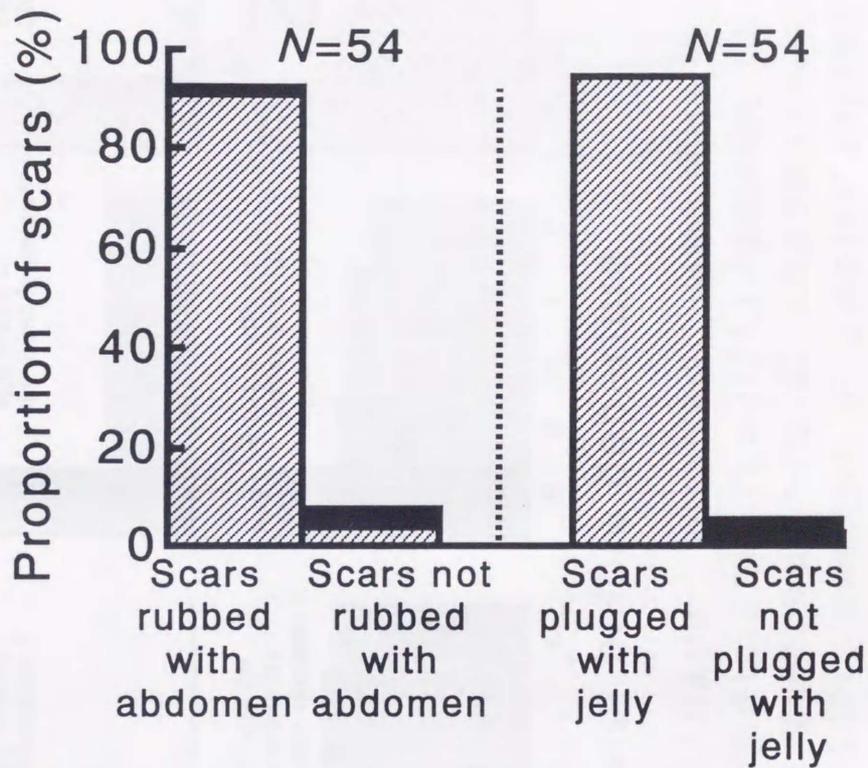


D

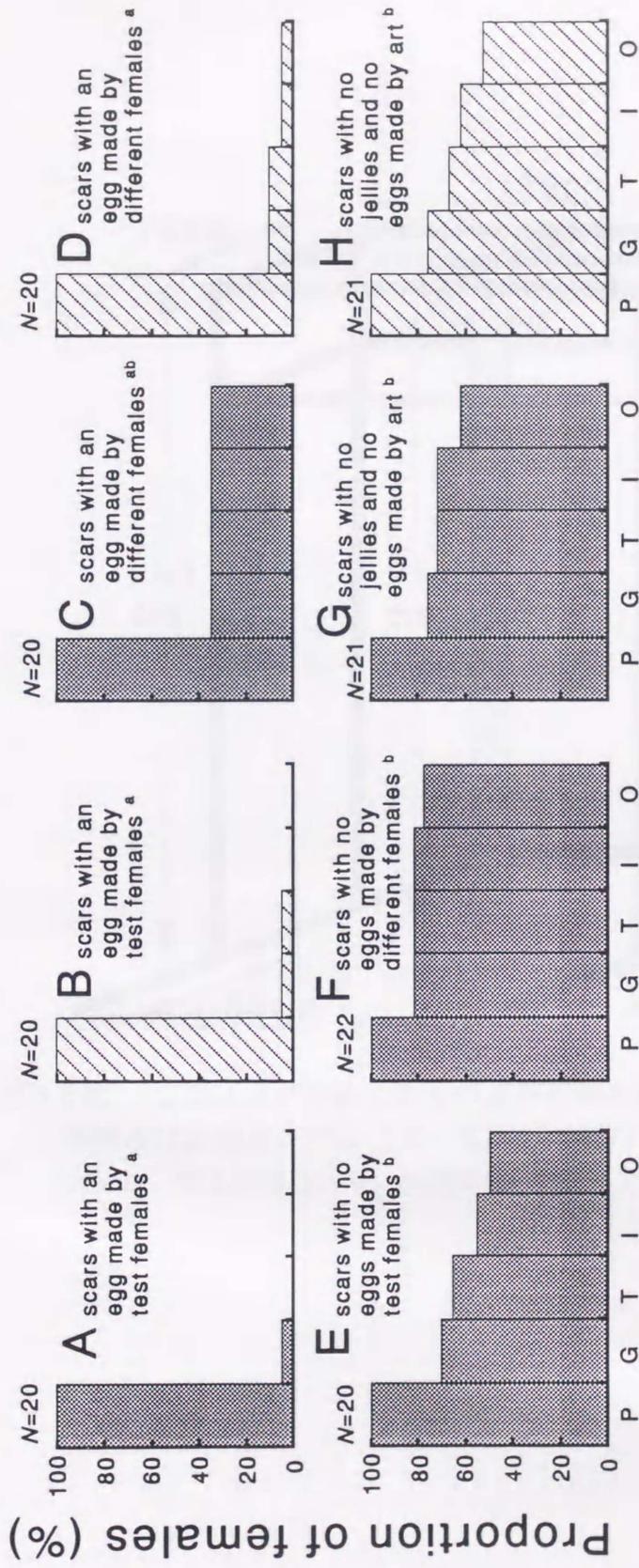
第3.2図. マツノマダラカミキリによってアカマツ丸太に形成された、卵およびゼリー状物質を含む産卵痕 (A) および卵を含まない産卵痕 (B)。人工的に作られた擬似産卵痕 (C)。卵を含む産卵痕から取り出した、分泌された間もないゼリー状物質 (D)。図A, B, C中の下の目盛りは1mm間隔。図D中のスケールは0.5mm。



第3.3図. 産卵完了直後のマツノマダラカミキリ雌成虫が腹部先端を産卵痕にこすりつける行動 (A: 側面図, B: 背面図)。アカマツ丸太上の産卵痕の輪郭を点線で示した。矢印は腹部先端の動きを示す。

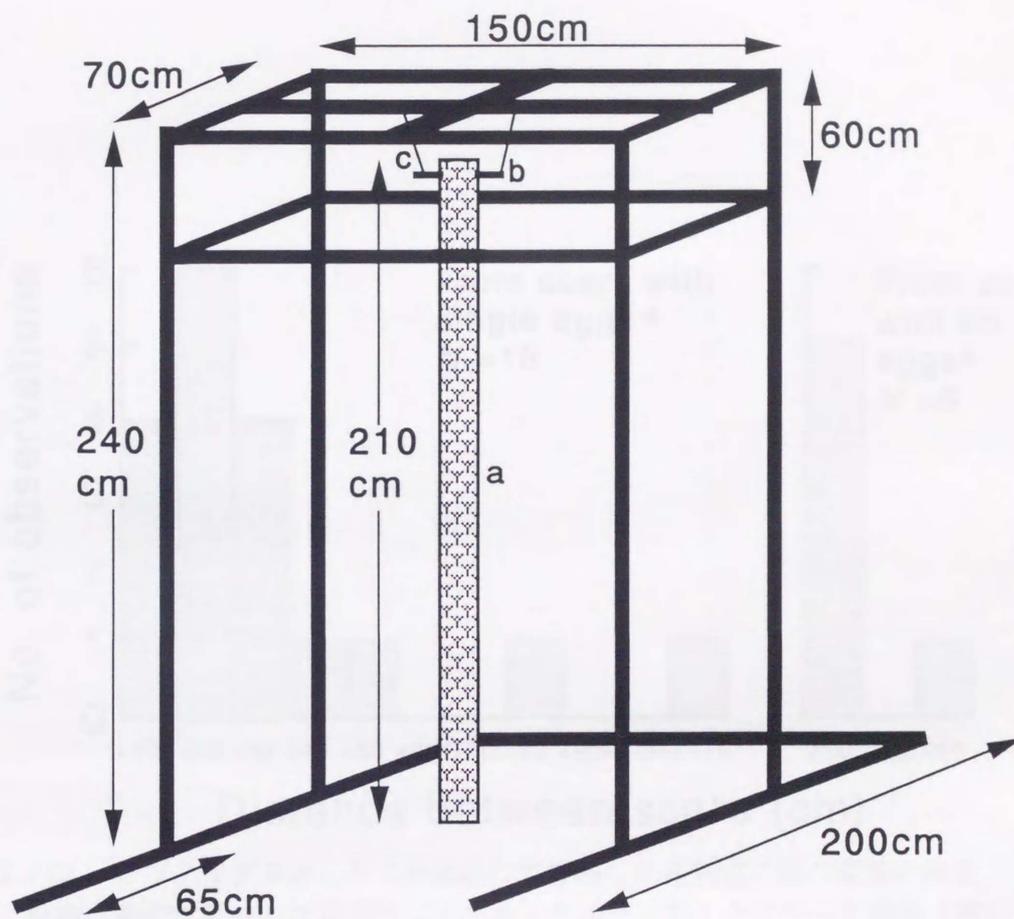


第3.4図. マツノマダラカミキリの産卵, 産卵痕に対する腹部のこすりつけ行動および産卵管の挿入孔を塞ぐゼリー状物質の存在の関係。雌成虫はアカマツの樹皮を咬んで傷を作り, その傷を通して産卵管を樹皮下に挿入し, 1卵を産んだ (▨), または産卵しなかった (■)。産卵の直後, ほとんどの産卵痕は中心の穴がゼリー状物質で塞がれており, 雌成虫は産卵痕に腹部先端をこすりつけた。Nは調査した産卵痕の数を表す。

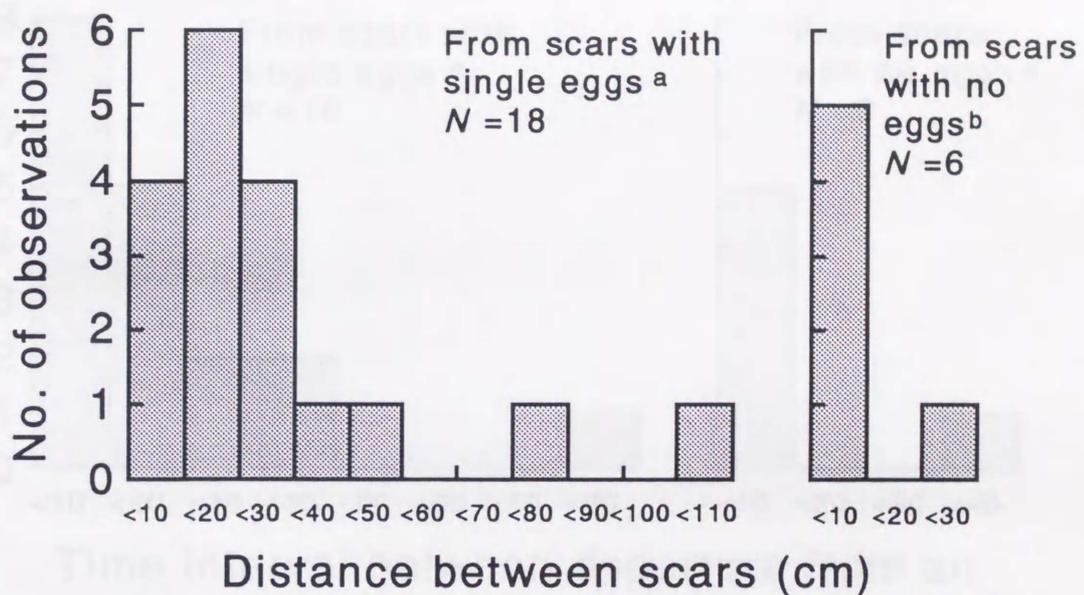


Behavior before departure

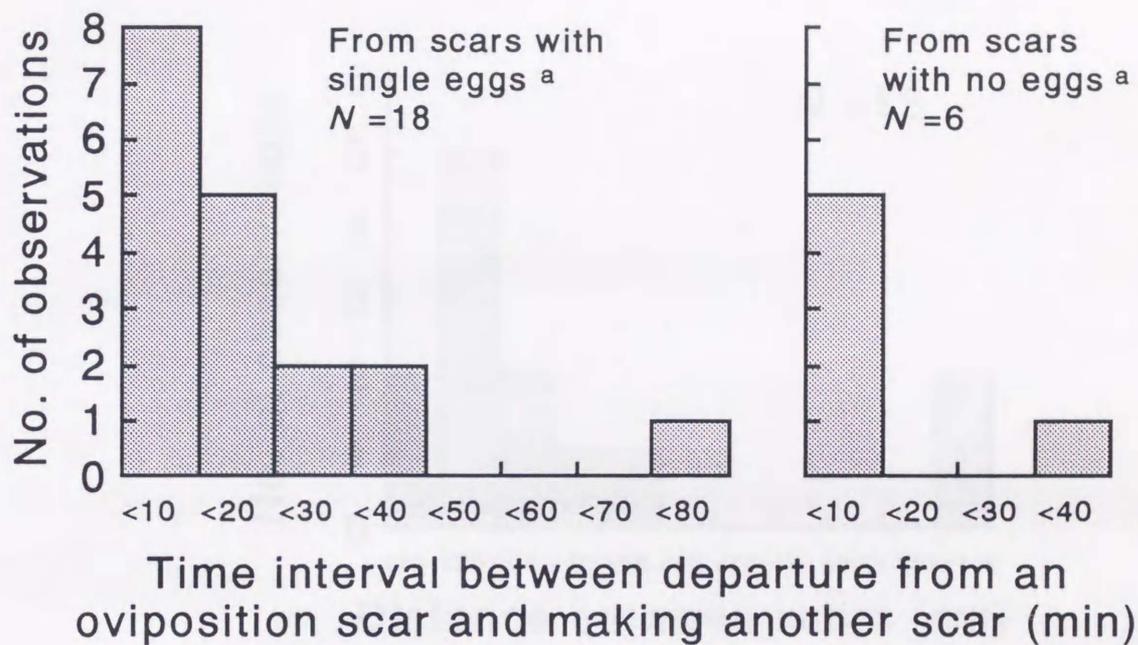
第3.5図. 1卵を含む, 自らが形成した産卵痕 (AおよびB), 他個体が形成した産卵痕 (CおよびD), 卵を含まない, 自らが形成した産卵痕 (E), 他個体が形成した産卵痕 (F) および人工の擬似産卵痕 (GおよびH) に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の反応 (■: 徳山産の雌成虫の反応, □: 大和産の雌成虫の反応)。横軸は産卵に伴う行動連鎖を示す; 産卵痕を触診する (P), 産卵痕を咬む (G), 体を180°回転させる (T), 産卵管を挿入する (I) および産卵する (O)。縦軸はそれぞれの行動を示した雌成虫の割合を示す。Nはそれぞれの実験の供試個体数を表す。図中の説明の後の同じアルファベットは, Bonferroniの方法で有意水準を調整したKolmogorov-Smirnovの検定で頻度分布に違いがなかったことを示す ($p > 0.05$)。



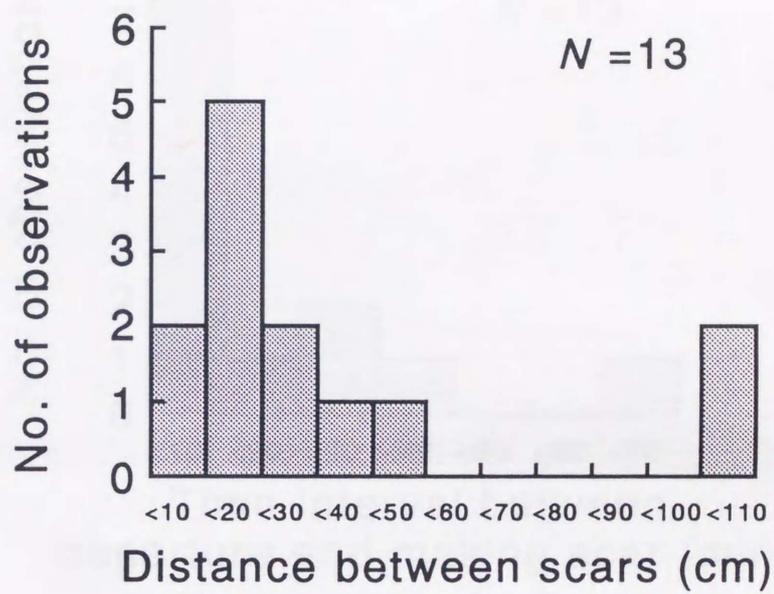
第3.6図. マツノマダラカミキリの産卵行動を観察するための装置。
 枠組みは鉄製アングル（太い直線）で製作した。a：アカマツ丸太，b：木工用ネジ，c：ステンレス製針金。



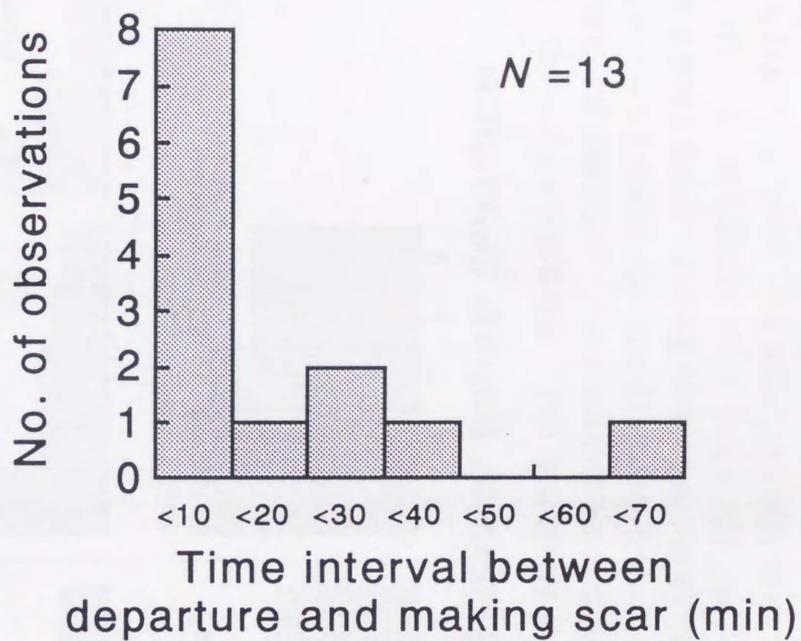
第3.7図. マツノマダラカミキリが連続して形成した産卵痕の間の距離の頻度分布。最初に形成した産卵痕に卵があった場合（左）となかった場合（右）に分けて示した。 N は観察数を表す。図の説明につけられた異なるアルファベットは、先に形成された産卵痕内の卵の有無によって距離の頻度分布が有意に異なっていることを示す（Mann-Whitneyの U 検定。 $p < 0.05$ ）。



第3.8図. マツノマダラカミキリが連続して産卵痕を形成した時, 最初の産卵痕を離れてから, 次の産卵痕の形成を始めるまでの時間の頻度分布。最初に形成した産卵痕に卵があった場合(左)となかった場合(右)に分けて示した。Nは観察数を表す。図の説明につけられた同じアルファベットは, 先に形成された産卵痕内の卵の有無によって時間の頻度分布が有意に異なることを示す(Mann-WhitneyのU検定。p>0.05)。

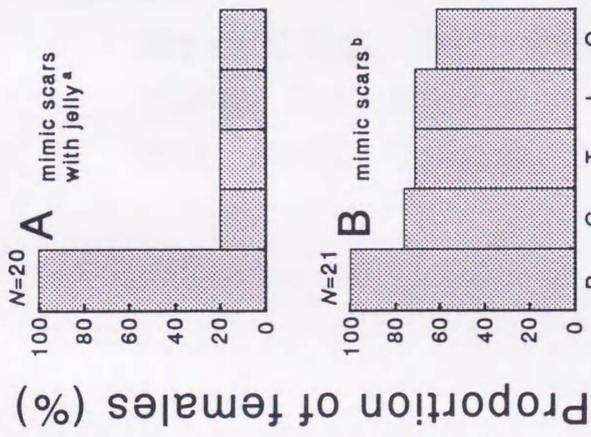


第3.9図. マツノマダラカミキリの雌成虫が卵を含む産卵痕を触診して離れた後に産卵痕を形成した場合の、その2つの産卵痕間の距離の頻度分布。 N は観察数を表す。

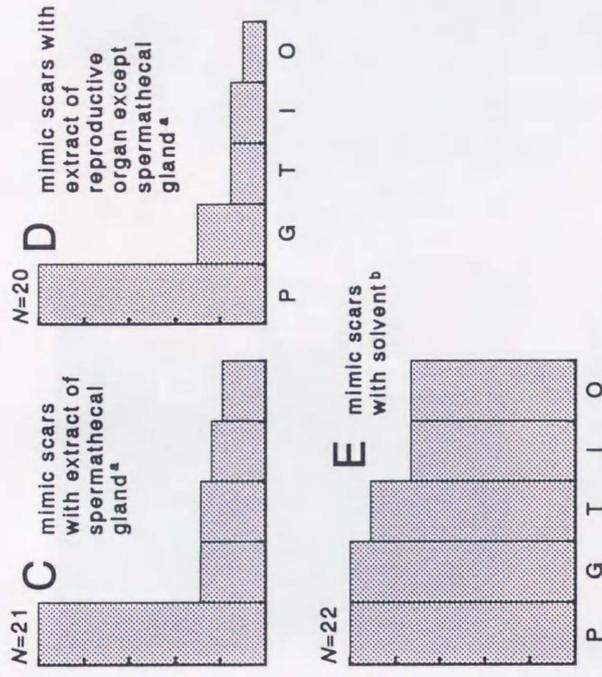


第3.10図. マツノマダラカミキリ雌成虫が卵を含む産卵痕を触診して離れてから、次の産卵痕の形成を始めるまでの時間の頻度分布。 N は観察数を表す。

Experiment 4.1

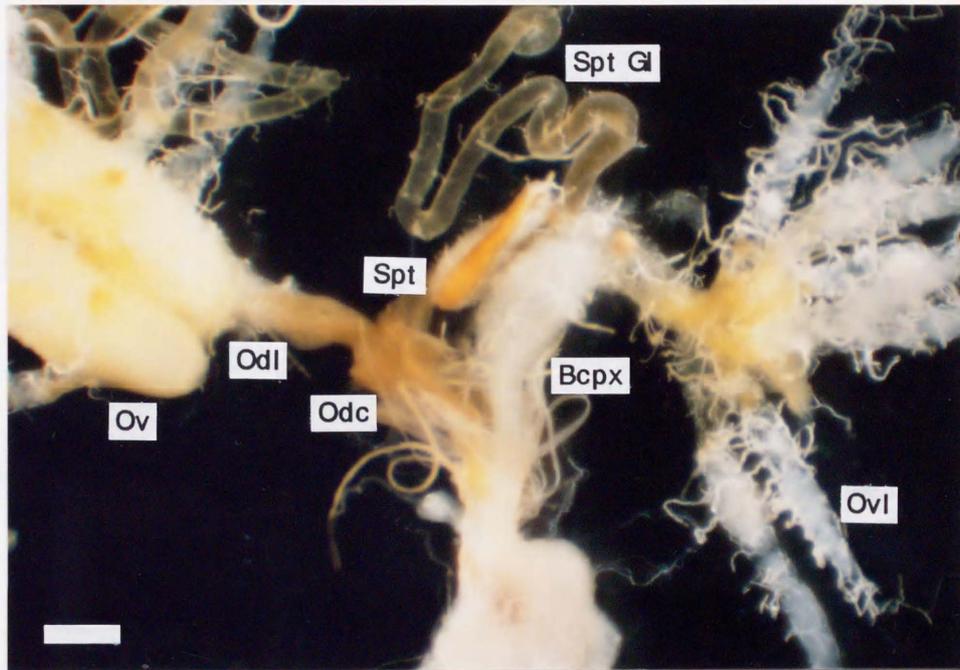


Experiment 4.2

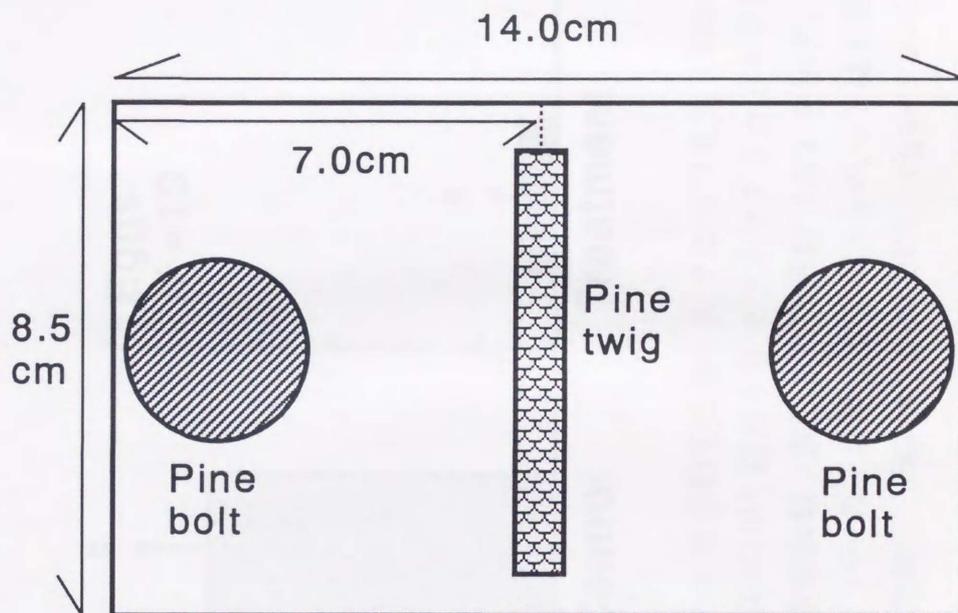


Behavior before departure

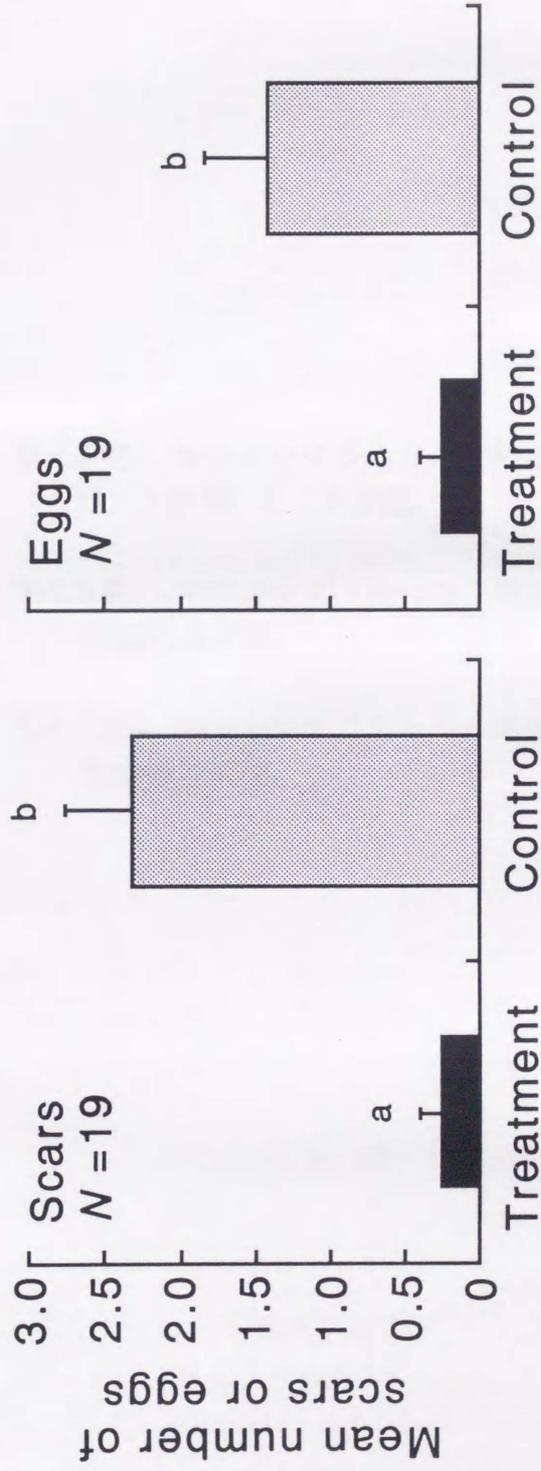
第4.1図. ゼリー状物質を含む擬似産卵痕 (A), 受精嚢腺のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕 (B), 受精嚢腺以外の生殖器官のメタノール抽出物を含む擬似産卵痕 (C), 擬似産卵痕 (D), メタノールを含む擬似産卵痕 (E) に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の産卵反応. 横軸は産卵に伴う行動連鎖を示す; 産卵痕を触診する (P), 産卵痕を咬む (G), 体を180°回転させる (T), 産卵管を挿入する (I) および産卵する (O)。縦軸はそれぞれの行動を示した雌成虫の割合を示す。Nはそれぞれの実験の供試虫数を表す。図の説明につけられた同じアルファベットは、各実験において頻度分布に違いがなかったことを示す ($p > 0.05$)。検定にはKolmogorov-Smirnovの検定法を用い、有意水準はBonferroniの方法で調整した。



第4.2図. マツノマダラカミキリ雌成虫の生殖器官。
Bcpx : 交尾囊, Odc : 中央輸卵管, Odl : 側部輸卵管, Ovl : 卵巣小管, Ov : 卵巣, Spt : 受精囊, Spt Gl : 受精囊腺。スケールは1mm。



第4.3図. マツノマダラカミキリの産卵選好実験に用いた実験容器と、アカマツの小丸太およびアカマツ枝の配置。図は容器を上から見た状態を示す。



第4.4図. 幼虫のフラスコのメタノール抽出物を塗布したアカマツ丸太 (Treatment) とメタノールのみを塗布した丸太 (Control) に対するマツノマダラカミキリ雌成虫の産卵嗜好。縦軸は丸太あたりの平均産卵痕数 (左) または卵数 (右) を示す。Nは供試虫数を示す。バーは標準誤差を示す。バーの上の異なるアルファベットは有意差があったことを示す (Wilcoxonの符号順位検定, Scars : $p < 0.001$, Eggs : $p < 0.005$)。

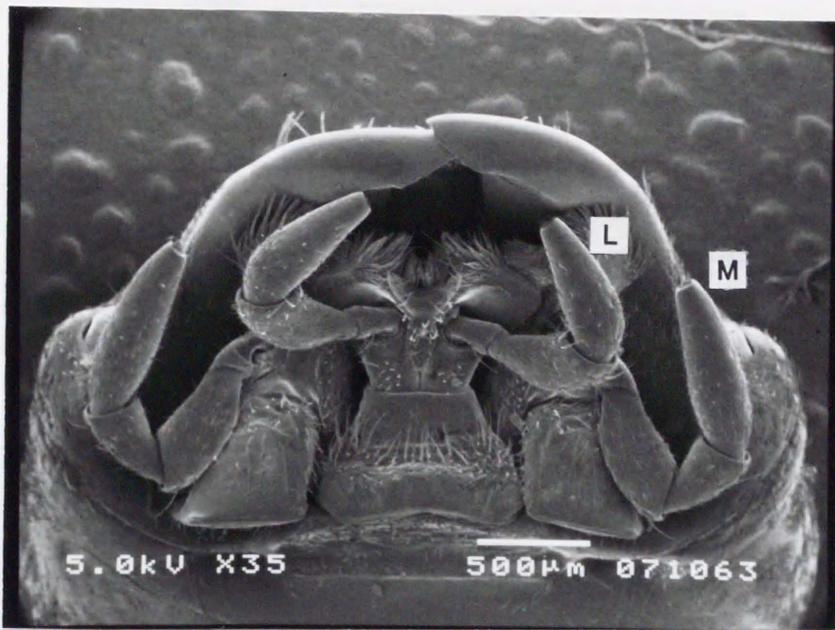


第4.5図. マツノマダラカミキリ雌成虫の口器。
M: 小腮鬚, L: 下脗鬚。

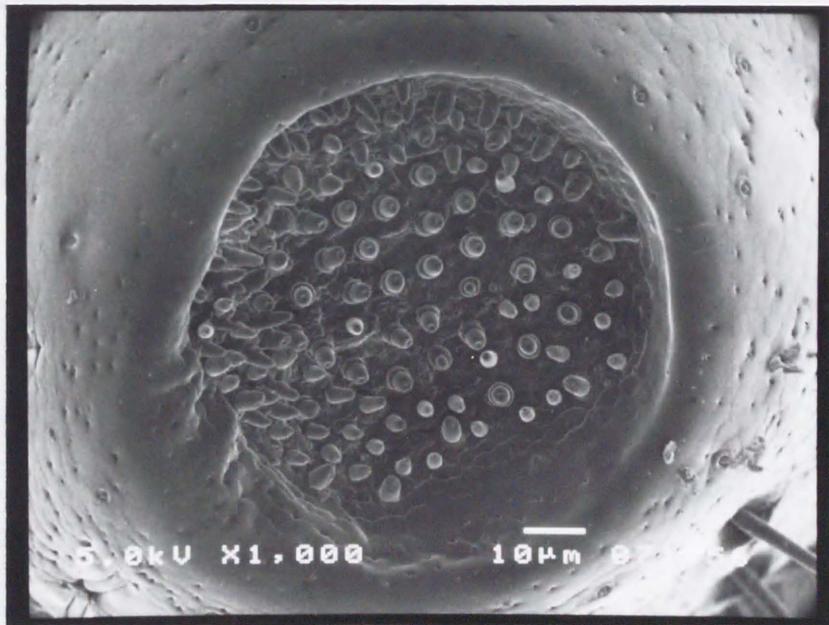
第4.6図. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚
先端節の末端。

第4.7図. マツノマダラカミキリ雌成虫の下脗鬚
先端節の末端。

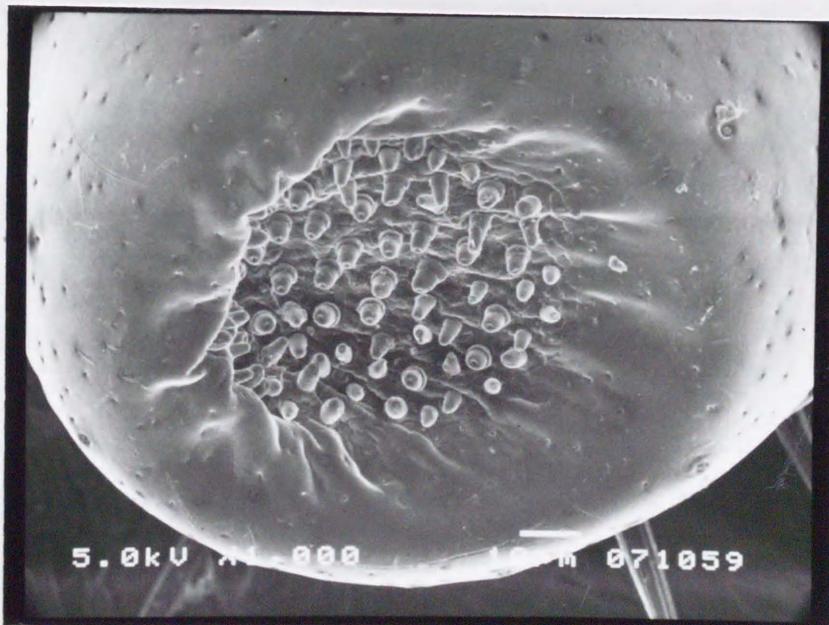




第4.5图



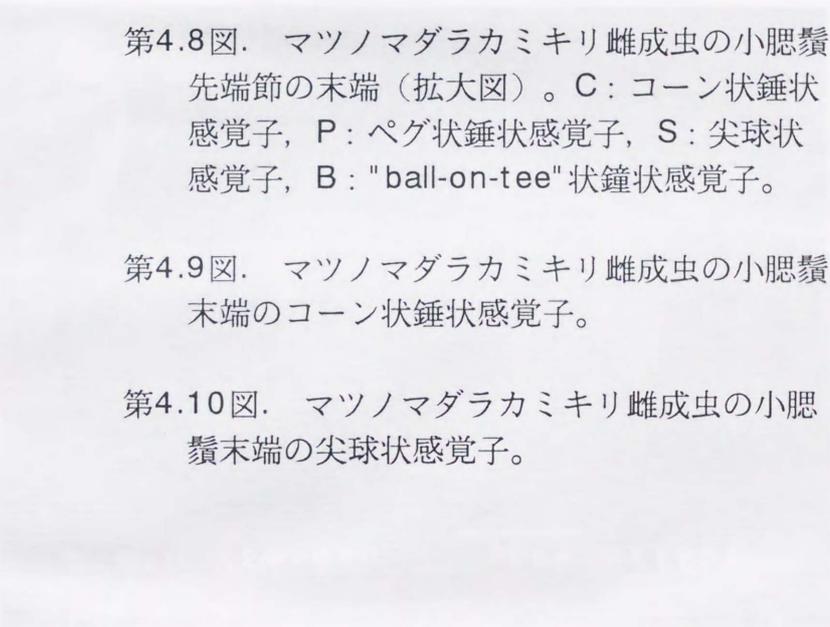
第4.6图



第4.7图



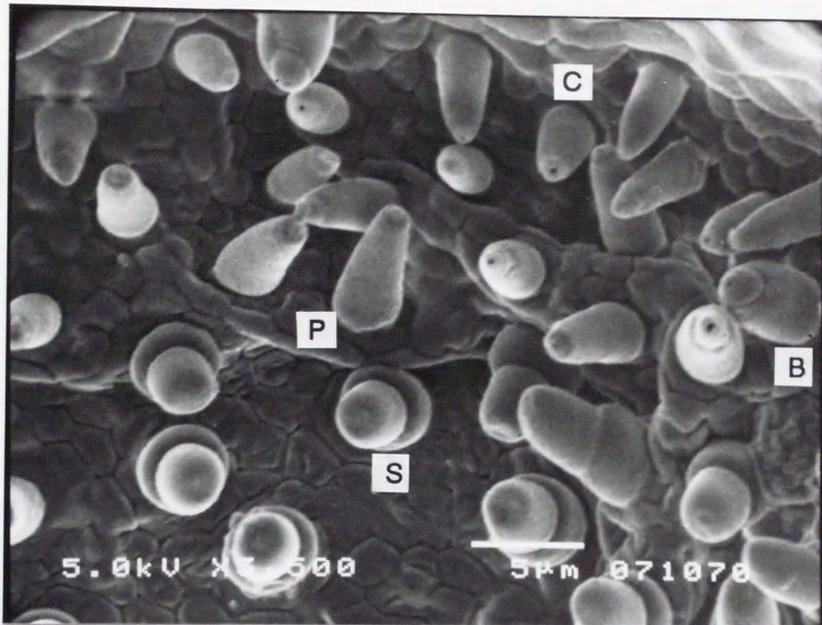
第4.8図. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚先端節の末端（拡大図）。C: コーン状錘状感覚子, P: ペグ状錘状感覚子, S: 尖球状感覚子, B: "ball-on-tee" 状鐘状感覚子。



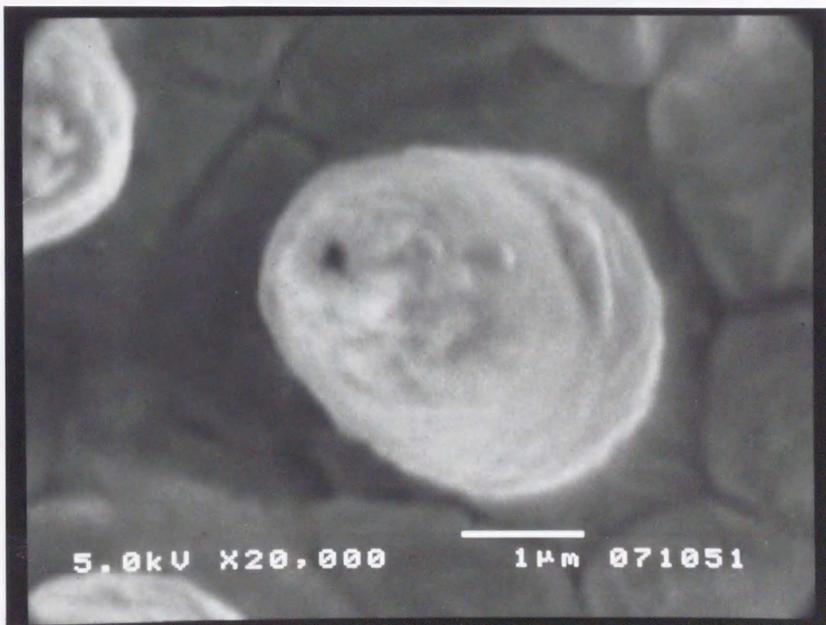
第4.9図. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚末端のコーン状錘状感覚子。



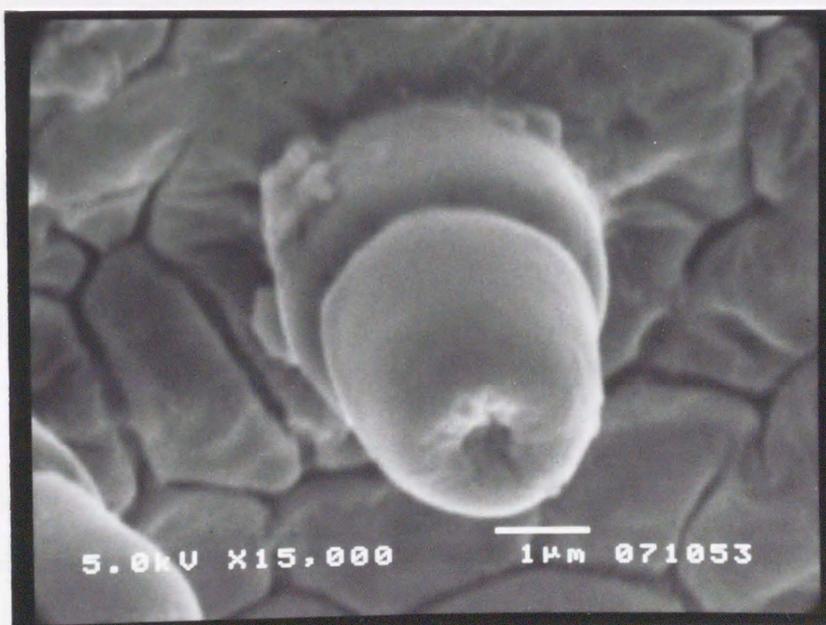
第4.10図. マツノマダラカミキリ雌成虫の小腮鬚末端の尖球状感覚子。



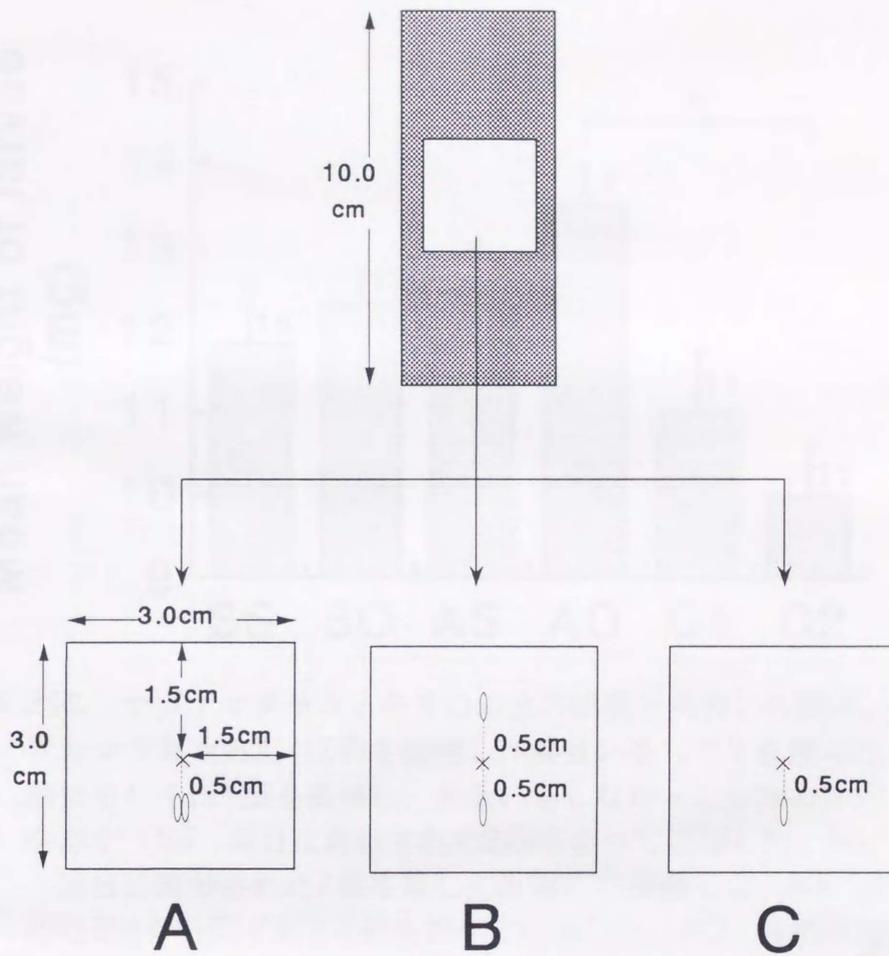
第4.8図



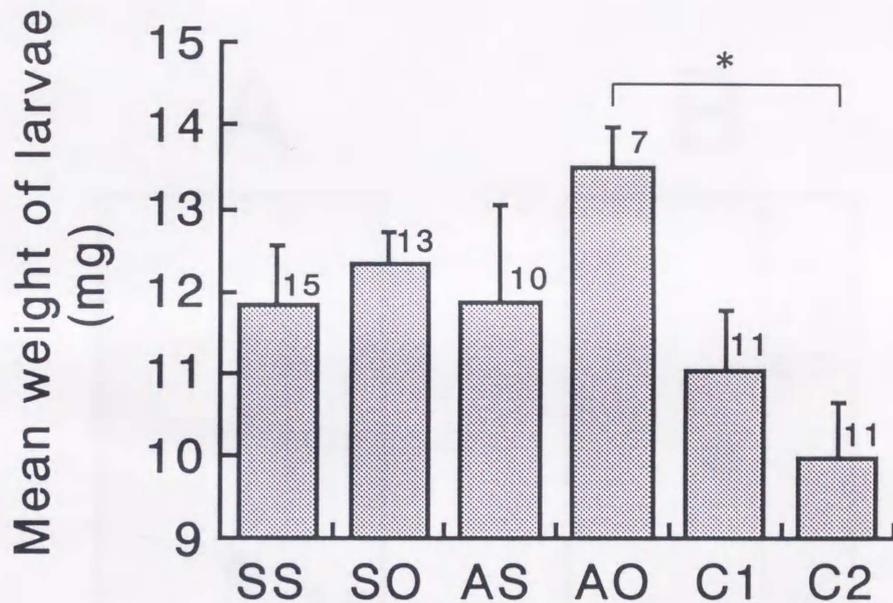
第4.9図



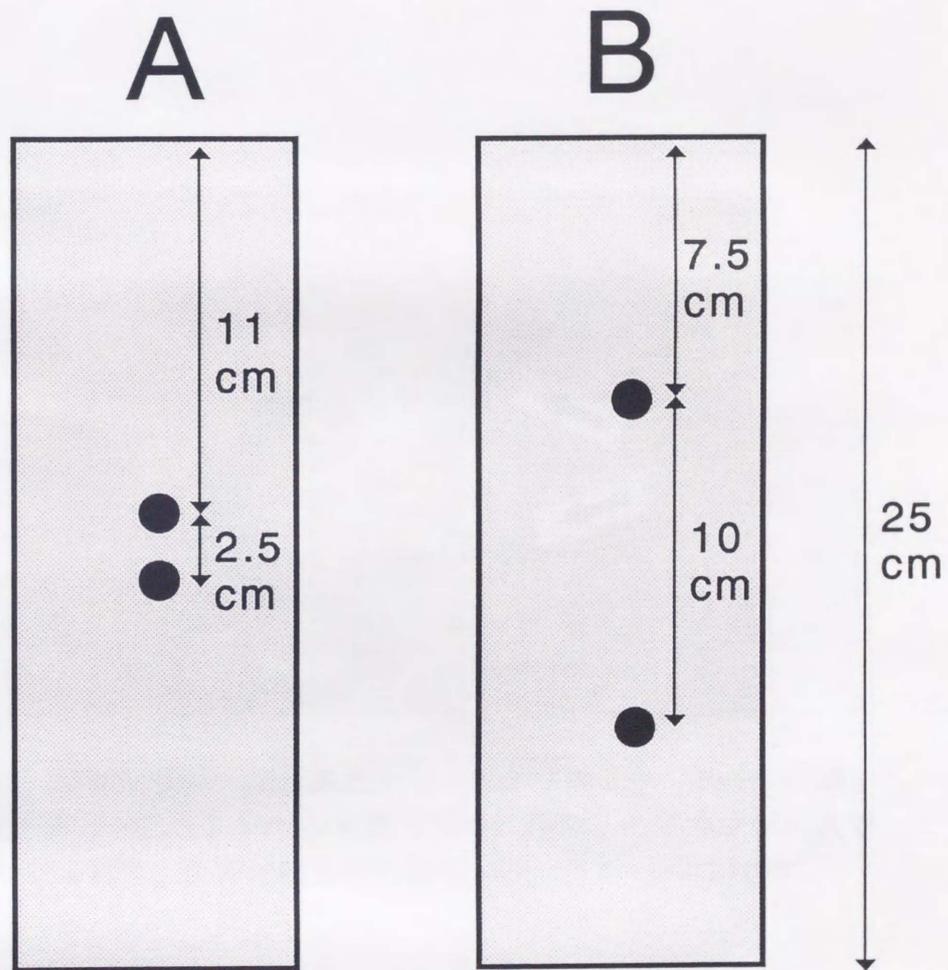
第4.10図



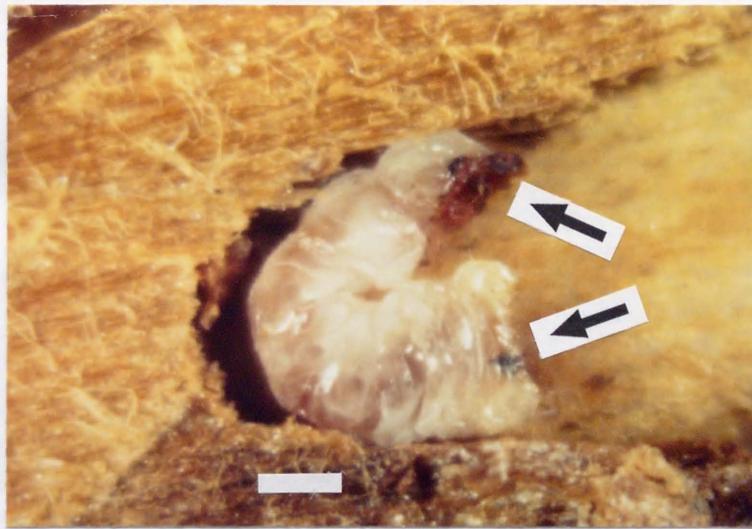
第5.1図. マツノマダラカミキリの重複産卵を仮定した卵の接種位置。陰影のある長方形はアカマツ丸太を示す。白い正方形は剥いだ樹皮の部分を示す。楕円形は卵を示す。A：並列産卵，B：直列産卵，C：対照。



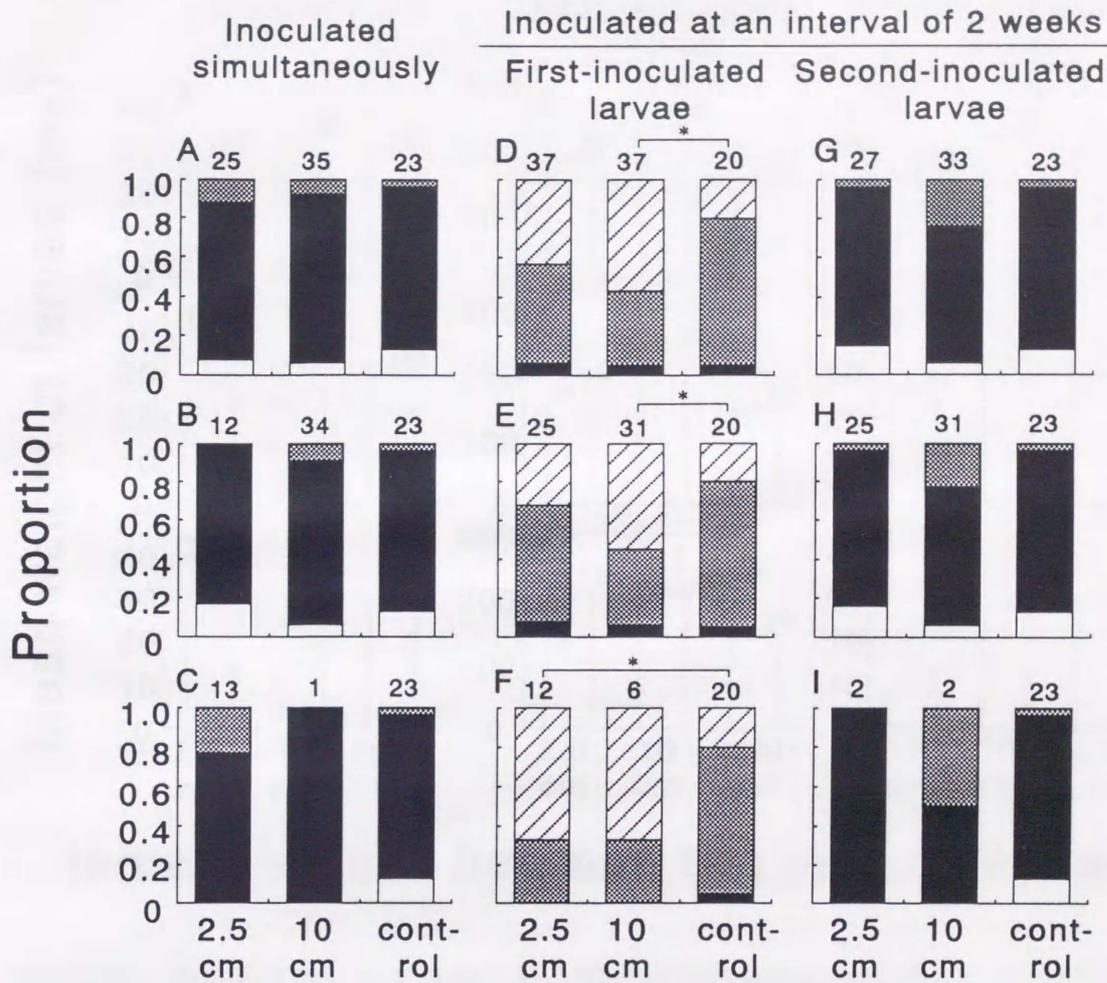
第5.2図. マツノマダラカミキリの幼虫の体重と共食いの関係。アカマツ丸太あたり2卵を接種し、共食いをして生き残った個体もしくは1卵を接種し、共食いをしなかった個体の体重を示す（SS：同日に産卵された2卵を並べて接種した，SO：同日に産卵された2卵を離して直線的に接種した，AS：産卵時期が5日間ずれた2卵を並べて接種した，AO：産卵時期が5日間ずれた2卵を離して直線的に接種した，C1：1卵を産卵された日に接種した，C2：1卵を産卵されてから5日後に接種した）。SS，SOは接種日から10日後，AS，AOは接種から5日後に幼虫の体重を調べた。ASおよびAOはすべて早く産まれた卵から孵化した個体である。各カラムの右肩の数字は調査した幼虫の数を表す。バーは標準誤差を示す。角括弧はKruskal-Wallisの検定で有意差があったことを示す（* $p < 0.05$ ）。



第5.3図. アカマツ丸太におけるマツノマダラカミキリ幼虫の接種位置。影のついた長方形は丸太を表す。各黒丸は樹皮下に孵化直後の幼虫を接種する場所を示す。2頭の幼虫が近距離（A）または遠距離（B）で接種された。

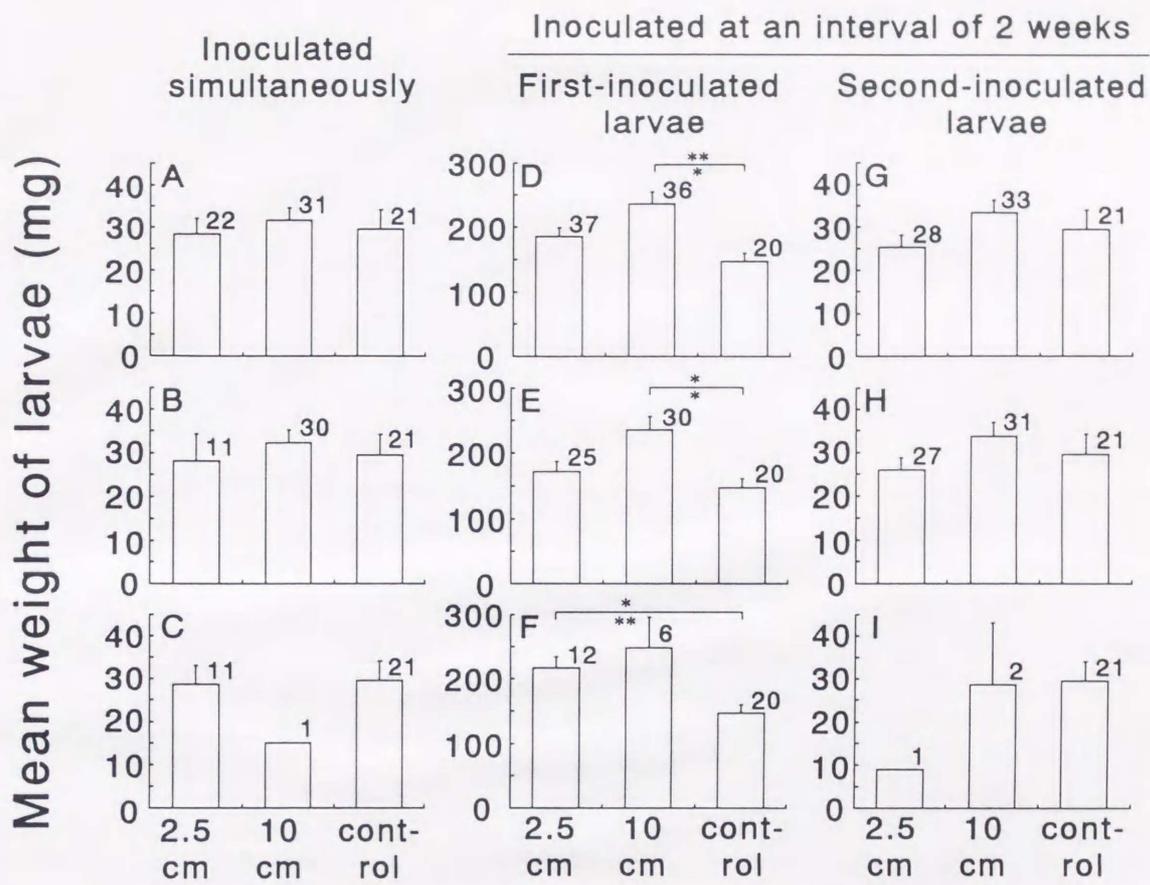


第5.4図. 同種他個体に咬まれたマツノマダラカミキリ幼虫の死体。
2頭の孵化幼虫を2.5cmの距離で同時に接種したアカマツ丸太で
見つげられた。矢印は咬まれた跡を示す。スケールは1mm。



Initial distance between two inoculated larvae

第5.5図. 2頭のマツノマダラカミキリ孵化幼虫の接種距離が幼虫の齢分布に及ぼす影響。孵化直後の幼虫が、アカマツ丸太に同時にまたは2週間の間隔をおいて接種された。各丸太について接種完了から2週間後に生存幼虫の齢期を調べた。上段、中段および下段の図は、それぞれ、すべての生存幼虫、競争相手も生存していた丸太内の生存幼虫（カテゴリーA）および競争相手が死亡していた丸太内の生存幼虫（カテゴリーB）について示す。"control"は、丸太に1頭ずつ接種された幼虫を表す。各カラム上の数字は調査した生存幼虫の数を表す。角括弧はカイ二乗検定で有意差があったことを示す（* $p < 0.05$ ）。なお、有意水準はBonferroniの方法で調整した。□, 1齢；■, 2齢；▒, 3齢；▨, 4齢。



Initial distance between two inoculated larvae

第5.6図: 2頭のマツノマダラカミキリ孵化幼虫の接種距離が幼虫の体重に及ぼす影響。孵化直後の幼虫が、アカマツ丸太に同時にまたは2週間の間隔をおいて接種された。各丸太について、接種完了から2週間後に生存幼虫の体重を調べた。上段、中段および下段の図はそれぞれ、すべての生存幼虫、競争相手も生存していた丸太内の生存幼虫（カテゴリーA）および競争相手が死亡していた丸太内の生存幼虫（カテゴリーB）について示す。"control"は、丸太に1頭ずつ接種された幼虫を表す。各カラムの右肩の数字は調査した生存幼虫の数を表す。バーは標準誤差を示す。角括弧はKruskal-Wallisの検定（上側のアスタリスク）およびKolmogorov-Smirnovの検定（下側のアスタリスク）で有意差があったことを示す（* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ ）。Kolmogorov-Smirnovの検定の有意水準はBonferroniの方法で調整した。