

クリタマバチの産卵特性

林木育種センター 加 藤 一 隆

はじめに

クリタマバチは、一年一代でクリのみを寄主植物とし、単為生殖によって増殖するハチである。本種が寄生したクリの木では多くの場合果実の生産量が減少することから、このハチはクリの重大な害虫として位置付けられている。羽化時期は地域によって変動するが、6月から8月で、羽化後1週間から10日かかってゴールから脱出する。成虫の産卵数は個体間で非常にばらついているが、平均すると200~250卵であり、成虫当たりの平均産卵数は50前後である。成虫は当年枝の冬芽の中に1~数個ずつの卵を産む。産卵された卵はおよそ1か月後にふ化し、弱齢幼虫のまま冬芽の中で越冬する。翌年のシュートの伸長と同時に産卵部分は肥大してゴールになる。ゴールの中では1幼虫が1虫房をつくるため、一つのゴールに複数個の虫房が存在することが多い。

このように、クリタマバチでは幼虫が親の産卵した場所(冬芽内)で成虫まで生育するが、産卵時におけるクリの冬芽サイズは非常に不均一であるため、親の産卵場所選択が幼虫の生存率や発育に大きく影響を与えている可能性が考えられる。また、成虫の産卵可能期間はおよそ2日と短いため、すべての卵を産むためにはすばやく産卵しなくてはならず、しかもクリタマバチ成虫の個体群密度の上昇とともに産卵されていない冬芽(無産卵冬芽)は限られてくるため、産卵された冬芽(被産卵冬芽)に産卵を行うのか(二重産卵)または再び無産卵冬芽を探索するのかわちの選択に迫られる。このような状況下でクリタマバチ成虫がどのような産卵行動をとっているのか解明することは非常に興味深く、個体数の増大をもたらした理由を解く鍵でもある。

ここでは、冬芽サイズの相違がクリタマバチ成虫の産卵行動にどのような影響を与えるのか、また一つの冬芽への単一個体または複数個体による二重産卵の頻度を明らかにするため、冬芽当たりの産卵痕数と産卵数との関係について述べる。そして、これらの結果からクリタマバチの産卵行動の適応的意義について考えてみた。

I クリタマバチの産卵場所(冬芽)選択

1 冬芽サイズを選択

これまでに多くのゴール形成昆虫で雌成虫が産卵場所選択を行うことが知られている。例えば、WIGHTHAM (1978) は、ポプラの葉の基部にゴールを形成するアブラムシの一種である *Pemphigus betae* は、産卵場所としてより大きな葉を好むことを報告している。クリタマバチ成虫は産卵場所を決定するために樹枝間を活発に飛翔し、当年シュートの先端もしくは先端に近い芽から基部の芽に向かって順次に産下することが観察されている(田村, 1960)。このことから、クリタマバチ成虫はシュート内の冬芽の大きさを把握しながら産卵しているのではないかと考えられる。野外の12本の供試木で3年間にわたって、クリタマバチの産卵終了直後に20本以上の当年シュートを採取し、すべての冬芽を解剖して産卵数を調べ、供試木ごとの解剖冬芽数、被産卵冬芽の割合、被産卵冬芽の乾重および無産卵冬芽の乾重を調べた。表-1はこれらの結果を示している。被産卵冬芽の割合は各供試木の間で大きく異なり0%~47.0%の範囲であったが、ほとんどの供試木において被産卵冬芽の平

表-1 各供試木における解剖した冬芽数、被産卵冬芽の割合、被産卵冬芽と無産卵冬芽の平均乾重

供試木	解剖した冬芽数	被産卵冬芽の割合 [%]	被産卵冬芽の乾重(A) [mg] (平均±SD)	無産卵冬芽の乾重(B) [mg] (平均±SD)	A, B間のt値
T ₁	164	19.5	2.3±0.6	2.1±1.0	1.7 ^{ns}
T ₂ [*]	323	47.0	4.2±1.2	2.8±1.1	7.4 ^{***}
T ₂ [*]	213	26.8	5.2±1.3	3.7±1.7	5.9 ^{***}
T ₃	216	16.7	3.0±0.9	2.1±1.1	4.4 ^{***}
T ₄	220	13.6	2.8±0.8	2.1±1.1	2.8 ^{***}
T ₅	188	12.2	2.6±0.8	2.1±1.4	1.9 ^{ns}
T ₆	362	8.0	2.8±0.6	1.7±0.7	6.8 ^{***}
T ₇	245	6.1	2.9±0.8	2.5±0.8	1.7 ^{ns}
T ₈	246	4.1	2.9±0.7	2.1±1.1	2.4 ^{**}
T ₉	247	3.1	1.7±0.5	1.6±0.9	0.0 ^{ns}
T ₁₀	215	1.9	3.5±0.1	2.0±0.9	2.5 ^{**}
T ₁₁	179	0.6	4.3	3.7±2.3	
T ₁₂	177	0.0		2.8±1.3	

*: 2年間調査した, **: $P < 0.05$, ***: $P < 0.01$, ^{ns}: 有意差なし。

Ovipositional Traits of the Chestnut Gall Wasp, *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae). By Kazutaka KATO (キーワード: クリタマバチ, 産卵)

均乾重は無産卵冬芽の平均乾重よりも有意に大きかった。したがってクリタマバチ成虫も産卵場所選択を行っており、産卵は乾重の大きい冬芽に集中する傾向がある。

しかしながら、冬芽の乾重クラスごとに被産卵冬芽の割合を計算した場合、被産卵冬芽の割合が高い供試木では、冬芽の乾重の増加とともにその割合は増加する傾向があったが、全体として3~4 mgの冬芽に対する産卵選好が顕著に認められた(図-1)。CRAIG et al. (1989)は、ヤナギのシュートにゴールを形成するハバチ(*Euura lasiolepis*)は最も長い有用なシュートに産卵する傾向はあるものの、それらを完璧に選択しているわけではないことを見出した。彼らはこの原因として、ハバチにとってすべてのシュートの長さを見極めるにはコストがかかりすぎるために完璧なシュート選択が行えないのではないかと推測した。クリタマバチの場合も、成虫はゴールからの羽化脱出後2日しか生存しておらず(隈元, 1953; 徳久, 1981), しかも産卵は日中に限られるため(田村, 1960), 産卵可能な時間は非常に短い。また、産卵に好適な大きな冬芽は単木内で頻度が少ないため、クリタマバチ成虫もシュート内ではすべての冬芽の大きさを把握しているが、単木内ではすべての冬芽サ

イズを把握できないようである。

2 冬芽当たり産卵数の調節

冬芽当たりの産卵数も冬芽サイズとともに増加するのではないかと推測される。図-2では、図-1で示した供試木ごとに冬芽当たりの産卵数と冬芽の乾重との関係を示した。確かに被産卵冬芽の割合が高い供試木では、産卵数は冬芽の乾重とともに増加する傾向が明瞭であった。しかしながら、他の供試木においては両者の関係は明瞭には認められなかった。どうやらクリタマバチ成虫は大きなサイズの冬芽を産卵場所として選択することはあっても、冬芽当たりの産卵数までは調節しないようである。では、なぜ被産卵冬芽の割合が高い供試木の場合には産卵数と冬芽の乾重の間に比例関係が成り立つのか。中垣・関口(1976)は、野外において冬芽当たりの産卵数が50を超えている場合もあったことを報告している。また福田・奥代(1951)も、クリタマバチによるシュートへの強制産卵を行ったところ、いくつかの冬芽では産卵数が100以上であったことを報告している。一方、田村(1960)は、クリタマバチ成虫は1回の産卵で1~数個の卵しか産まないことを報告している。したがって、このような冬芽当たりの産卵数の増加には、一つの冬芽への単一個体または複数個体による二重産卵が影

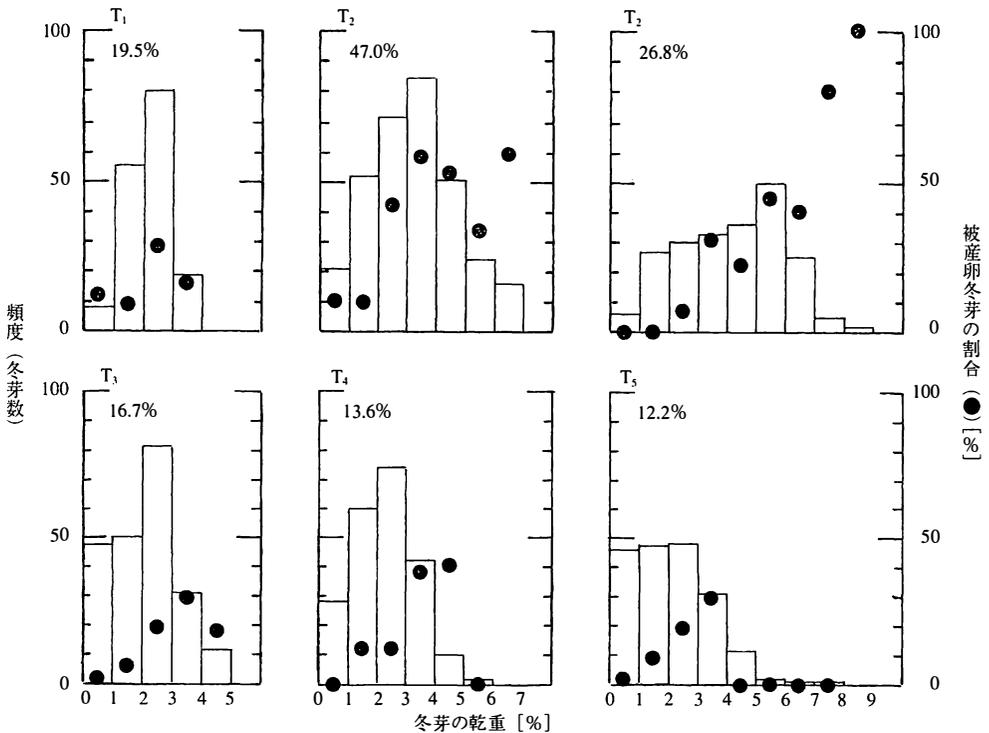


図-1 クリの冬芽サイズの頻度分布および冬芽サイズとクリタマバチの産卵の関係
 図中の数字は被産卵冬芽の割合を示す。

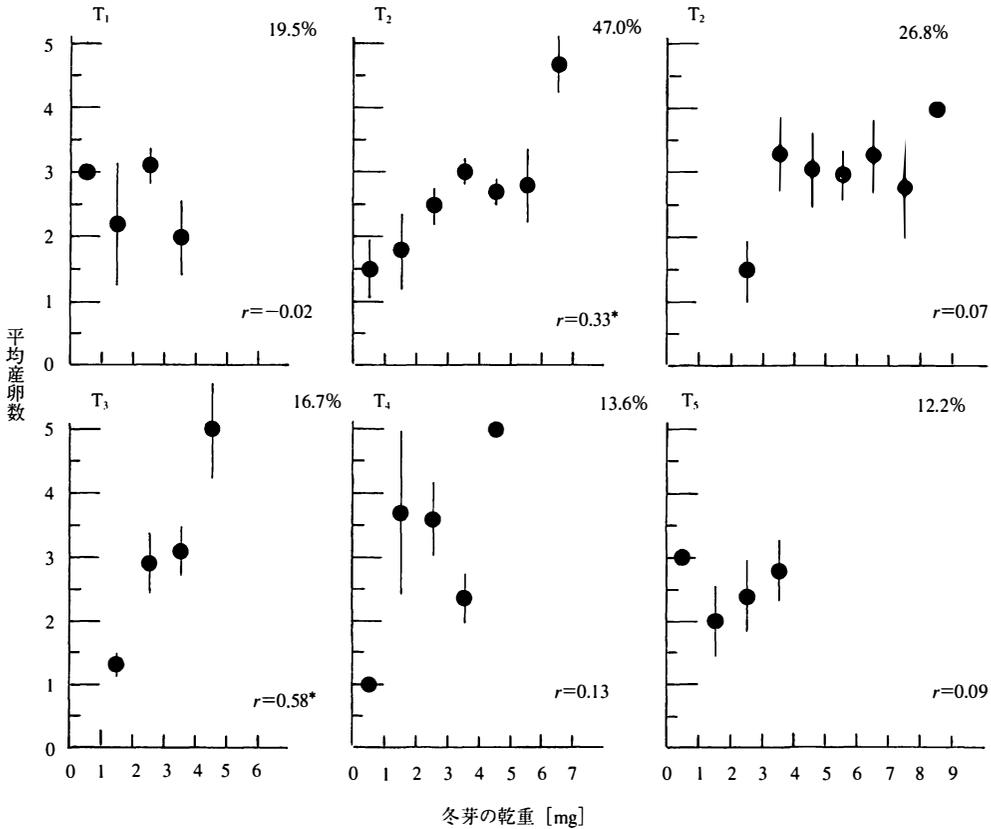


図-2 クリの冬芽サイズと被産卵冬芽当たりの卵数(±SE)の関係(*: $P < 0.05$)
 図中の数字は被産卵冬芽の割合を示す。

響しているのではないかと推察される。

II 一つの冬芽への二重産卵

1 二重産卵の頻度

Miyashita et al. (1965) や Ito (1967) は、単一あるいは複数のクリタマバチ成虫が一つの冬芽へ二重産卵を行っていることを報告している。では、このような産卵行動は頻繁に起こっているのだろうか。表-2では、Iで示した12本の供試木のうち10本において、産卵数だけでなく産卵痕数も調べ、被産卵冬芽の割合、産卵痕のある冬芽の割合、一つしか産卵痕のない冬芽数および二つ以上産卵痕のある冬芽数を示した。産卵痕のある冬芽の割合は、被産卵冬芽の割合と同様に各供試木間で大きく異なり、0%~30.0%の範囲であった。各供試木における産卵痕があった冬芽に対しての被産卵冬芽の割合は25.8~90.1%の範囲で、平均すると56.1%であった。したがって、クリタマバチ成虫はおよそ2回に1回は冬芽の中に産卵管を挿し込むだけで産卵を行わないものと考えられる。また、被産卵冬芽の割合が3.1%以上の供

表-2 各供試木における被産卵冬芽の割合、産卵痕のある冬芽の割合、一つしか産卵痕のない冬芽数と二つ以上産卵痕のある冬芽数

供試木	①	②	①/② [%]	③	④	④/③+④ [%]
	被産卵冬芽の割合 [%]	産卵痕のある冬芽の割合 [%]		一つしか産卵痕のない冬芽数	二つ以上産卵痕のある冬芽数	
T ₃	16.7	30.0	55.7	52	13	20.0
T ₄	13.6	25.0	54.4	37	18	32.7
T ₅	12.2	17.0	71.8	29	3	9.4
T ₆	8.0	8.8	90.1	31	1	3.1
T ₇	6.1	15.1	40.4	34	3	8.1
T ₈	4.1	15.9	25.8	37	2	5.1
T ₉	3.1	4.9	63.3	11	1	8.3
T ₁₀	1.9	2.8	67.9	6	0	0
T ₁₁	0.6	1.7	35.3	3	0	0
T ₁₂	0.0	0.0				

試木では二つ以上産卵痕のある冬芽が存在し、各供試木において産卵痕のある冬芽に対して二つ以上産卵痕があった割合は3.1%~32.7%を示した。さらに、この割合

は産卵された冬芽の割合が高くなるにつれて増加する傾向があった。クリタマバチ成虫は2回に1回は冬芽の中に産卵管を挿し込むだけで産卵を行わず、また三個以上産卵痕のある冬芽は無視し、さらに産卵行動はランダムに行われると仮定した場合、産卵痕のある冬芽に対して二つ以上産卵痕があった割合を X とすると、計算上被産卵冬芽に占める二重産卵が行われた冬芽の頻度は $X/(2+X)$ となる。したがって、各供試木においてその頻度は 1.5%~14.1% になる。実際、被産卵冬芽の割合は単木において 50% 以上になるという報告もあるため、その場合には二重産卵の頻度はかなり高くなるであろう。

2 冬芽サイズを選択

二重産卵は、やはり乾重の大きい冬芽で起こりやすいのであろうか。表-3では、各供試木ごとに産卵痕のない

表-3 各供試木における産卵痕のない冬芽と産卵痕のある冬芽の平均乾重

供試木	産卵痕のない冬芽の乾重 [mg] (平均±SD)	産卵痕のある冬芽の乾重 [mg] (平均±SD)		A, B 間の t 値
		一つの産卵痕 (A)	二つ以上の産卵痕 (B)	
T ₃	2.3±1.1	2.6±0.8	3.2±1.1	2.1*
T ₄	2.1±1.1	2.4±0.9	2.8±0.8	1.6
T ₅	2.1±1.4	2.6±0.8	2.6±0.5	0.1
T ₆	1.6±0.7	2.9±0.7	3.0	
T ₇	2.2±0.8	2.8±0.8	3.5±0.7	1.4
T ₈	2.2±1.1	2.7±0.7	2.5±0.1	-0.2
T ₉	1.6±0.9	1.7±0.5	1.7	
T ₁₀	2.0±0.9	3.0±0.4		
T ₁₁	3.7±2.3	5.2±2.5		
T ₁₂	2.8±1.3			

*: $P < 0.05$.

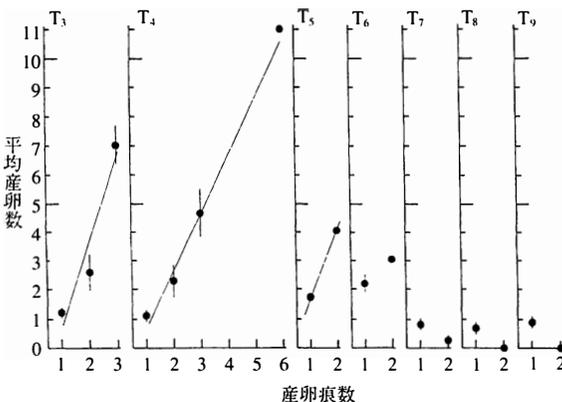


図-3 産卵痕のある冬芽当たりの産卵痕数と平均産卵数 (±SE) の関係

い冬芽の乾重、一つしか産卵痕のない冬芽の乾重および二つ以上産卵痕のある冬芽の乾重を示した。二つ以上産卵痕のある冬芽が存在した7本の供試木のうち5本の供試木では、産卵痕のある冬芽の平均乾重は産卵痕のない冬芽の平均乾重よりも有意に大きかった。さらに、二つ以上産卵痕のある冬芽の平均乾重は一つしか産卵痕のない冬芽の平均乾重よりも大きい傾向があり、特に被産卵冬芽の割合が最も高い供試木では有意に大きかった。したがって、クリタマバチでは二重産卵の対象となる冬芽はやはり乾重の大きい冬芽であると考えられる。

3 後から産卵した成虫の産卵数

もう一つ重要なことは、後から産卵した成虫の産卵数が先に産卵した成虫の産卵数よりも果たして多いのか少ないのかということである。図-3では、一つしか産卵痕のない冬芽と二つ以上産卵痕のある冬芽が存在した供試木において、産卵痕のある冬芽上での産卵痕数と産卵数との関係を示した。産卵された冬芽の割合が低い供試木では両者の相関係数は有意ではなかった。しかしながら、その割合の高い供試木 (T₃, T₄, T₅) では両者の間の相関係数は有意になり、回帰直線の傾きは1以上であった。後から産卵した成虫の産卵数が先に産卵した成虫の産卵数よりも少なければ、この傾きは1以下になる。しかしながら、今回の結果では1以上であったことから、後から産卵した成虫の産卵数は先に産卵した成虫の産卵数に比べて必ずしも少ないわけではないと考えられる。Iで述べたように、野外では冬芽当たりの産卵数が50を超えている場合もあったことから、冬芽にどれほどの卵が産卵されているのかということは後から産卵する成虫にとって重要ではないのであろう。

III このような産卵行動は適応的なのか

クリタマバチのような多室型のゴールを形成した場合、一般的にゴール内で種内競争が起こるといわれている (Weis et al., 1988)。例えば、STREBLER (1977) は、ウマゴヤシの花頭に複数の卵を産卵するタマバエの一種 *Contarinia medicaginis* において、一つのゴール内で6個体以上の幼虫が发育する場合、成虫の生体重や蔵卵数が減少することを発見した。クリタマバチにおいても、加藤・肘井 (1989) は、同一ゴール内の成虫の蔵卵数がばらつく場合があることを報告している。また、ゴール当たりの虫房数が増加するにつれて羽化成虫当たりの蔵卵数は低下する傾向があることも報告されている (KATO and HIRAI, 1993)。したがって、ゴール内の栄養には上限があり、栄養の獲得において内部の幼虫の間で競争が起こっている可能性がある。しかしながら、最初に

産下された卵から羽化した成虫と2番目以降に産下された卵から羽化した成虫の間で蔵卵数に差が生じたとしても、成虫当たりの産卵率は非常に低いため(徳久, 1981), 蔵卵数の差が産卵数の差にあまり結びつかない。さらに、クリタマバチの若齢幼虫期からゴール脱出までの生存率は非常に低いため(MIYASHITA et al., 1965), 次世代成虫数の差を決定するのは蔵卵数よりも生存率であると考えられる。

一方, REDFERN and CAMERON (1978) は, 数個体のタマバエ (*Taxomyia taxi*) の若齢幼虫がゴールを形成するためにイチイの冬芽の中に穿孔するが, そのうちの1個体しか生き残ることができないことを発見した。クリタマバチでは, まず若齢幼虫期(ゴールの肥大開始時期)から羽化までのおもな死亡要因は, 寄生蜂による寄生(安松, 1955; TORII, 1959; 村上ら, 1994), 寄生蜂による捕食(MURAKAMI and TOKUIHISA, 1985), およびゴールからの脱出の失敗(徳久, 1981; 加藤・肘井, 1989)の三つに分けることができるが, どの要因もゴール内の虫房数とは関係がないことがわかっている。しかしながら, MIYASHITA et al. (1965) は, 一つの冬芽当たりの産卵数が増加するにつれて, 若齢幼虫期に生存率が低下することを報告している。

おわりに

クリタマバチは, 100卵以上産卵する能力があるが(徳久, 1981), ゴールからの羽化脱出後2日しか生存しておらず(隈元, 1953; 徳久, 1981), 産卵時期は昼間

に限られ(田村, 1960), しかも産卵場所である冬芽間の移動時における死亡率が高い(MIYASHITA et al., 1965; NAKAMURA and NAKAMURA, 1977)。このように産卵時間が制限された場合, クリタマバチ成虫にとって被産卵冬芽に産卵する産卵行動(二重産卵)は, 無産卵冬芽を再び探索するよりも適応的な産卵行動なのであろう。確かに, 二重産卵は冬芽内の卵の込み合い度を高めるため, 卵の生存率を低下させる。しかしながら, 産卵時に大きい冬芽の方がその込み合い度は緩和されるため, クリタマバチ成虫はできるだけ大きな冬芽を選択して二重産卵を行うのであろう。

引用文献

- 1) CRAIG, T. P. et al. (1989): Ecology 70: 1691~1699.
- 2) 福田仁郎・奥代重敬 (1951): 応用動物学 16: 147~156.
- 3) ITO, Y. (1967): Res. Popul. Ecol. 9: 177~191.
- 4) 加藤一隆・肘井直樹 (1989): 日林論 100: 571~572.
- 5) KATO, K. and N. HUIJI (1993): Res. Popul. Ecol. 35: 1~14.
- 6) 隈元吉照 (1953): 植物防疫 7: 309~311.
- 7) MIYASHITA, K. et al. (1965): Jap. J. Appl. Entmol. Zool. 9: 42~52.
- 8) MURAKAMI, Y. and E. TOKUIHISA (1985): Appl. Entmol. Zool. 20: 43~49.
- 9) 村上陽三ら (1994): 応動昆 38: 29~41.
- 10) 中垣至郎・関口計主 (1976): 茨城園芸試研報 6: 33~64.
- 11) NAKAMURA, M. and K. NAKAMURA (1977): Oecologia 27: 97~116.
- 12) REDFERN, M. and R. A. D. CAMERON (1978): Ecol. Entmol. 3: 251~263.
- 13) STREBLER, G. (1977): Ann. Zool. Ecol. Anim. 9: 343~350.
- 14) 田村正人 (1960): 東京農大農学集報 6: 13~26.
- 15) 徳久英二 (1981): 九病虫研会報 27: 154~156.
- 16) TORII, T. (1959): J. Fac. Agr. Shinshu Univ. 2: 71~149.
- 17) WEIS, A. E. et al. (1988): Ann. Rev. Entmol. 33: 467~486.
- 18) WHITHAM, T. G. (1978): Ecology 59: 1164~1176.
- 19) 安松京三 (1955): 森林防疫ニュース 4: 100~102.

!好評の「ひと目でわかる果樹の病害虫」! 全3冊 B5判

第1巻 ミカン・ビワ・キウイ (改訂版)

本文 176頁 カラー写真 562点以上

定価 4,830円税込 (本体 4,600円) 送料 340円

第2巻 ナシ・ブドウ・カキ・クリ・イチジク

本文 257頁 カラー写真 913点

定価 5,301円税込 (本体 5,049円) 送料 340円

第3巻 リンゴ・マルメロ・カリン・モモ・スモモ・アンズ・プルーン・ウメ・オウトウ・ハスカップ

本文 262頁 カラー写真 991点

定価 6,117円税込 (本体 5,826円) 送料 340円

CD-ROM版「ひと目でわかる果樹の病害虫」(for Windows & Macintosh)

全3巻の写真データ収録のCD-ROM版

定価 21,000円税込 (本体 20,000円) 送料サービス

お申し込みは直接当協会へ、前金(現金書留・郵便為替)で申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。
 社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込 1-43-11
 郵便振替口座 00110-7-177867 TEL (03)3944-1561 (代) FAX (03)3944-2103 メール: order@jppa.or.jp