

Kontyû, 36 (4) : 377-388. 1968

オトシブミ類における 1 揺籃内の卵数と卵寄生蜂、
特にオトシブミタマゴバチ *Poropoea morimotoi* Hirose の
寄生との関係¹

広 瀬 義 躬²
九州大学農学部昆虫学教室

Egg parasitism of some leaf-rolling weevils in relation to the
number of eggs laid in a leaf roll, with special reference
to parasitism by *Poropoea morimotoi* Hirose
(Hymenoptera : Trichogrammatidae)

By Yoshimi Hirose

Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyushu University

はじめに

オトシブミ科の甲虫は、よく知られているように、各種の植物の葉を巻いて揺籃を作り、その中に卵を産みこむ。その際、1つの揺籃内に産まれる卵の数はオトシブミの種類によつて著しく相違するが、いわゆるオトシブミ類（オトシブミ亜科 Attelabinae を指す）ではチョッキリゾウムシ類（特にチョッキリゾウムシ亜科 Rhynchitinae のハマキチョッキリ族 Byctiscini）と違い、1揺籃にただ1個の卵を産むのが普通である。オトシブミ類では揺籃は常に1枚の葉で作られており、通常1頭の幼虫しか生育できない。しかし、オトシブミ類でも種類によつては、しばしば2個以上の卵を1つの揺籃の中に産む場合がみられる。岩田（1935）にしたがえば、そのような場合には、孵化した幼虫は闘争性が顕著で、彼等の間で共喰いが起り、結局、1頭の幼虫が生存することになるという。したがつて、このようなオトシブミ類の産卵習性は種族維持の観点からすれば一見無駄なようにも思われる。ところが、今ここに卵寄生蜂の存在を考えると、1揺籃中に寄主卵が2個以上ある時、蜂がその一部を見逃して寄生しないとすれば、少なくとも寄主卵のうち1個が寄生されずに残つていれば、蜂の寄生はその揺籃に関する限り寄主個体群の変動に影響しないことになり、オトシブミ類のこのような習性はむしろその種としての生存価を高めているとみられないこともない。

1 Contribution Ser. 2, No. 276, Entomological Laboratory, Kyushu University.

本論文の一部は日本昆虫学会第25回大会（盛岡，1965）において講演した。

2 現在は九州大学農学部生物的防除研究施設。

本論文ではオトシブミ類の卵寄生蜂、特にオトシブミタマゴバチ（新称）*Poropoea morimotoi* Hirose とその寄主について、野外で実際にこの間の事情がどうなっているかを述べ、関連した問題点についても触れたい。

本文に入るに先立ち、日頃御指導いただく、九州大学安松京三教授、平嶋義宏助教授に厚く御礼申し上げる。また、この論文の草稿を読んでいただき、有益な助言をいただいた九州大学鳥居酉蔵教授、小野勇一助教授、長崎県農林センター大串竜一博士、オトシブミ科の甲虫について適切な知見を教示され、その他研究上諸種の便宜を図っていただいた農林省林業試験場森本桂博士、揺籃の採集に協力いただいた農林省東北農業試験場前田泰生氏に深い感謝の意を表する。

オトシブミ類、特にオトシブミタマゴバチの寄主における

1 揺籃内の卵数の変異と幼虫間の共喰い

オトシブミタマゴバチは 1963 年に記載されたタマゴヤドリコバチ科の蜂で、日本産のオトシブミ科の卵寄生蜂としては、もつとも普通にみられるものである (Hirose, 1963)。現在、次に挙げる 10 種の寄主が知られ、なお今後も多くの寄主の追加が見込まれる多食寄生性の種であるが、これまでのところ寄主の範囲はオトシブミ亜科に限られている。

1. ヒメゴマダラオトシブミ *Paroplapoderus vanvolxemi* Roelofs
2. ヒメコブオトシブミ *Phymatopoderus pavens* Voss
3. ウスモンオトシブミ *Apoderus balteatus* Roelofs
4. ヒメクロオトシブミ *A. erythrogaster* Vollenhoven
5. ウスアカオトシブミ *A. rubens* Motschulsky
6. アカクビナガオトシブミ *Paracentrocorynus nigricollis* Roelofs
7. エゴツルクビオトシブミ *Cycnotrachelus nitens* Roelofs
8. ヒゲナガオトシブミ *Paratrachelophorus longicornis* Roelofs
9. リュイスアシナガオトシブミ *Henicolabus lewisii* Sharp (新記録)
10. アシナガオトシブミ *Phialodes rufipennis* Roelofs

私は 1959 年以来、この蜂の寄主に当る各種のオトシブミの揺籃を、主として福岡市付近で採集してきた。得られた資料は計画的なサンプリングに基づいていないし、調査個体数も少ないので、厳密な検討には耐えられないが、寄主オトシブミ類の 1 揺籃内の卵数とこの蜂の寄生状況の概略を知ることとはできたと思われる。

まず、第 1 表には本種の寄主である 7 種のオトシブミの 1 揺籃内に産まれた卵数の変異を示す。これで見ると、大部分の種では 1 揺籃に 1 個の卵を産む（以下、岩田 (1935) にしたがって 1 卵性と呼ぶ）傾向が強い。しかし、アカクビナガオトシブミでは 1 揺籃に 2 個の卵を産む頻度が最も高く、1 揺籃に最大 4 個までの卵が見出されている：したがって、この種では 1 揺籃に 2 卵以上を産む（以下、岩田 (1935) にしたがって多卵性と呼ぶ）傾向がむしろ正常であるといえる。

第1表. オトシブミタマゴバチの寄主オトシブミ類数種における1揺籃内の卵数の変異.

寄主オトシブミ名	揺籃に用 いられた 植物名	採年 月日	採集場所	揺籃 総数	1揺籃内の卵数				1揺籃 内の平 均卵数
					1	2	3	4	
ヒメゴマダラ	エノキ	30. V. 1959	福岡県猪野	18	15	2	1	0	1.22
ヒメコブ	コアカソ	2. VI. 1959	福岡県若杉山	34	34	0	0	0	1.00
ヒメクロ	コナラ	30. IV. 1960	福岡県猪野	28	22	6	0	0	1.21
	同上	1. V. 1960	福岡県若杉山	52	46	6	0	0	1.11
	同上	3. V. 1960	福岡県立花山	50	47	3	0	0	1.06
	アラカシ	5. V. 1962	同上	14	13	1	0	0	1.07
アカクビナガ	ウシコロシ	7. VI. 1959	高知市秦泉寺	18	3	10	4	1	2.16
	同上	27. V. 1961	同上	31	5	12	9	5	2.45
	ズミ	28. V. 1962	長野県南箕輪村	106	48	51	6	1	1.62
	同上	20. V. 1963	同上	106	35	56	14	1	1.82
エゴツルクビ	エゴノキ	16. VI. 1959	福岡県三日月山	33	30	3	0	0	1.09
	同上	30. IV. 1960	福岡県猪野	42	27	14	1	0	1.40
	同上	29. IV. 1961	同上	55	54	1	0	0	1.01
	同上	29. IV. 1961	同上	65	65	0	0	0	1.00
リュイスアシナガ	ケヤキ	22. V. 1965	福岡県英彦山	132	132	0	0	0	1.00
	同上	23. V. 1965	同上	33	33	0	0	0	1.00
アシナガ	コナラ	30. IV. 1960	福岡県猪野	24	24	0	0	0	1.00
	同上	1. V. 1960	福岡県若杉山	68	65	3	0	0	1.04
	同上	7. V. 1962	福岡県立花山	37	35	2	0	0	1.05
	アラカシ	5. V. 1962	同上	75	74	1	0	0	1.01

アカクビナガオトシブミと同様、オトシブミ類で1揺籃の中に2個以上の卵を産むのがむしろ普通である種はこれまでしばしば報告されている。たとえば、Silvestri (1916) によれば、*Attelabus nitens* Scop. では2～4個の卵が産まれている揺籃がただ1個の卵が産まれている揺籃よりも高い割合で見出されたといい、Lengerken (1954) はこの種では最大7個の卵が1揺籃に産まれることを記録している。また Kôno (1930) はセアカヒメオトシブミ *Apoderus geminus* Sharp では1揺籃に1～3個の卵を産むが、3個の卵を産む場合が普通であると記している。

一方、第1表では1揺籃に1個の卵を産む大部分の種の中でもヒメゴマダラオトシブミ、エゴツルクビオトシブミ、ヒメクロオトシブミには2個の卵が産まれている揺籃もかなりの頻度で見出され、前2者の場合、1揺籃に3個の卵が産まれた場合もあつた。このような種はヒメコブオトシブミやリュイスアシナガオトシブミのような完全な1卵性の種とアカクビナガオトシブミのような多卵性の種の間間的な性質を示していると思われるのであるが、注目すべきことは、これらの種では採集の年次や場所によつて、そのような性質が著しく変化しているとみられることである。たとえば、第1表に示すように1960年4月30日、福岡市近郊の猪野で採集されたエゴツルクビオトシブミの揺籃には2個の卵が産まれている揺籃が全採集揺籃数の1/3に上り、3個の卵が産まれている揺籃も採集されたのに、翌

年4月29日、同所の同一の樹で採集した揺籃では全採集揺籃数 55 個のうち、2 個の卵が産まれていた揺籃はわずか 1 個にすぎなかつたし、別の樹で採集した 65 個の揺籃では 2 個の卵が産まれているものは全くなかつた。同じような事実ナミオトシブミ *Apoderus jekelli* Roelofs にもみられる。岩田 (1935) は本種の 1 揺籃中に 2 個以上の卵が入っていた揺籃が全採集揺籃数の約 40% におよんでいたと報告したが、Kôno (1930) は同種の 1 揺籃中の卵数は 1~2 個で、2 個の場合は稀であると記しており、両者の報告に著しい開きがあつて、この種でも 1 揺籃に 2 個以上の卵を産む性質が固定したものではないことを示しているようである。このような性質が遺伝的なものか、あるいは環境の影響を受ける単なる生理的なものか、現在のところ全くわからない。いずれにしても、オトシブミ類の 1 揺籃内の卵数は大なり小なり変異を伴うもので、多卵性の種または多卵性の傾向をもつ種がオトシブミ類の中に少なからずみられることは明らかである。

さて、一般にオトシブミ亜科では 1 つの揺籃で 2 頭以上の幼虫が生育することは困難である。それにもかかわらず、種によつては多卵性の揺籃がかなり高い頻度で出現するわけであるが、岩田 (1935) は多卵性揺籃では孵化幼虫に著しい闘争性があり、共喰いの結果、結局 1 頭が生き残ることをナミオトシブミで実験的に確かめた。また、私も多卵性の顕著なアカクビナガオトシブミの幼虫がきわめて闘争性が強く、共喰いを行なうことを観察している。一方、平野 (1952) はヒメクロオトシブミで 2 頭の老熟幼虫の入っている揺籃や 3 頭の蛹の入っていた揺籃を採集したことを報告し、岩田 (1935) もエゴツルクビオトシブミでの実験では幼虫間の共喰いを確認するには至らなかつた。確かにオトシブミの種によつて、また幼虫の令によつて、幼虫の闘争性には多少の違いはあることも考えられる。しかし、アカクビナガオトシブミ、ヒメクロオトシブミ、エゴツルクビオトシブミなど多卵性揺籃がしばしばみられる種で、私は幼虫や蛹が 2 頭以上入っている揺籃は全く観察していないし、平野 (1952) も彼の報告した例は異常なものであるとしているので、一般に多卵性揺籃では幼虫間の共喰いが起つていると考えてよいようである。

寄主オトシブミ類の 1 揺籃内の卵数と関連した オトシブミタマゴバチの寄生の評価

先に述べたように、1 揺籃内の卵数に違いのある各種のオトシブミ個体群の増殖に対してオトシブミタマゴバチの寄生はどのように評価できるだろうか。

まず、第 2 表には、第 1 表に掲げた各種のオトシブミの採集揺籃について、揺籃および寄主卵に対するこの蜂の寄生状況を示した。寄生の有無の判定に当つては、*Trichogramma* 属の蜂などによる寄生の場合と同様、この蜂の寄生卵がいわゆる黒化現象を示すことを利用した。採集した揺籃を用いて、内部の寄主卵をとり出し、シャーレの底に敷いた湿つたる紙上に置いて観察していると、蜂の寄生を受けない卵では黄色で、この色のまま後に寄主幼虫が孵化するが、蜂に寄生された卵は日数を経るにしたがつて次第に褐色になり、蜂の羽化前には幾分赤味を帯びた黒色を呈するようになるので、両者の区別は容易である。

第2表. オトシブミ類数種に対するオトシブミタマゴバチの寄生. 揺籃に用いられた植物名, 採集年月日, 採集場所は第1表に対応しているので省略した.

寄主オトシブミ名	揺籃 総数	寄 生 揺籃数	1揺籃 内の全 寄生卵 数	寄主卵 総 数	被寄生 寄主卵 数	寄生率 I $\frac{E}{D} \times 100$	寄生率 II $\frac{C}{A} \times 100$	寄生率 III $\frac{C}{B} \times 100$	1揺籃内 の平均寄 主卵数 $\frac{D}{A}$
	A	B	C	D	E				
ヒメゴマダラ	18	—	—	22	12	54.5%	—	—	1.22
ヒメコブ	34	18	18	34	18	52.9	52.9%	100 %	1.00
ヒメクロ	28	21	18	31	23	74.1	64.2	85.7	1.21
	44*	7	7	48	7	14.5	15.9	100	1.09
	47*	15	12	50	15	30.0	25.5	80.0	1.06
	14	6	5	15	6	40.0	35.7	83.3	1.07
アカクビナガ	18	14	5	39	22	56.3	27.7	35.7	2.16
	30*	27	20	73	59	80.8	66.3	74.1	2.43
	105*	65**	37**	170	78**	45.8**	35.2**	56.9**	1.61
	105*	68**	41**	192	107**	55.7**	39.0**	60.3**	1.82
エゴツルクビ	33	30	27	36	30	83.3	81.8	90.0	1.09
	40*	32	27	54	39	72.2	67.5	84.7	1.35
	49*	39	38	50	39	78.0	77.5	97.4	1.02
	63*	27	27	63	27	42.8	42.8	100	1.00
リュイスアシナガ	132	31	31	132	31	23.5	23.5	100	1.00
	33	29	29	33	29	87.9	87.9	100	1.00
アシナガ	23*	16	16	23	16	69.5	69.5	100	1.00
	63*	23	23	64	23	35.9	36.5	100	1.01
	33*	11	10	35	11	31.4	30.3	90.9	1.06
	74*	52	52	75	53	70.6	70.2	100	1.01

* 第1表と一致しないのは, 寄生の有無が判定できなかった揺籃を除いたためである.

** オトシブミタマゴバチに近似する *Poropoea* sp. の寄生もかなり認められたが, 寄生卵で識別できないものもあつたので, 両者の寄生を一まとめにして示してある.

さて, 第2表では蜂の寄生を評価する寄生率として3種類の値を算出した. 今, 採集した寄主卵の総数をDとし, 寄生された寄主卵数をEとすれば, $E/D \times 100$ は普通の意味で用いられているいわゆる寄生率である. ところが, このような寄生率は必ずしも蜂の寄生が寄主個体群に与える影響を示すものではない. なぜなら, 既に述べたように, オトシブミ類では1揺籃内に2個以上の卵が産まれた場合, 孵化した幼虫間に共喰いが起つて, 結局1頭が生き残るにすぎないので, 多卵性揺籃では少なくとも1個の卵が寄生を免れれば, それは揺籃内のどの卵にも寄生を全く受けなかつた場合と結果において同じことになるからである. したがって, オトシブミ個体群の変動に影響を与える卵期の死亡率は寄生蜂による死亡も含めて, 卵単位でなく揺籃単位で考えられる必要がある. そこで, このような意味での寄生率は採集した揺籃の総数をA, 1揺籃内の全寄主卵が寄生された揺籃数をCとして $C/A \times 100$ で算出されるべきであろう. 以下, 前者を寄生率I, 後者を寄生率IIと

呼ぶことにする。

さて、第2表でわかるように、多卵性揺籃の出現頻度の高いアカクビナガオトシブミでは寄生率Ⅰと寄生率Ⅱの間に著しい開きを生じ、前者よりも後者の値はずつと小さくなっている。一方、1卵性の傾向の強い寄主ではこの開きは少ない。これはきわめて当然のことで、どの揺籃にも常に1個の卵しか見出されないヒメコブオトシブミやリュイスアシナガオトシブミなどでは寄生率Ⅰと寄生率Ⅱとは完全に一致する。多卵性揺籃の場合、寄生率Ⅰと寄生率Ⅱの値の違いには、寄主の1揺籃中の卵数の頻度分布の型とそのような卵数の頻度分布を示す寄主揺籃に対する蜂の寄生の仕方が関係していると思われるが、結局のところ、この2つの値の違いは1揺籃に2個以上の寄主卵がある場合に、その一部の卵にしか蜂が寄生しないことによつて主として生ずるものである。すなわち、蜂の寄生が揺籃を単位としてみれば内部の卵に対して all or none では起つていないということである。多卵性揺籃に対してこのような蜂の寄生の効果が実際にどの程度あがつているかをみるためには、1個の卵にでも寄生が認められた寄主揺籃数(B)と1揺籃内の全寄主卵が寄生された揺籃数(C)とから得られる、 $C/B \times 100$ をその指数とするのが適当であろう。この値は前述の寄生率Ⅰや寄生率Ⅱとは範ちゆうが異なり、寄生されたものの中での寄生の寄主の生存に対する実際の効果を見ている寄生率であり、ここでは仮に寄生率Ⅲと呼んでおこう。第2表でみると多卵性揺籃を作ることの多いアカクビナガオトシブミなどではこの値が非常に低い場合があり、多卵性揺籃のかんりのものが蜂に全卵寄生されることから免れていることを示している。

多卵性揺籃がしばしば出現する寄主について、いろいろな数の卵が産まれている揺籃に対してどのように蜂の寄生が起つているかの詳しい分析ができれば、この蜂の寄生を評価する上で一層有益であろう。一口に1揺籃に2個以上といつても、2卵、3卵、4卵の各場合に寄生の仕方は同じとは限らない。第3表には第2表に掲げた資料のうちから多卵性の最も著しいアカクビナガオトシブミ4例と若干多卵性の傾向を示すエゴツルクビオトシブミ1例、計5例について、いろいろな数の寄主卵の産まれた揺籃に対する蜂の寄生状況を示した。ただし、この表では長野県南箕輪村で採集したアカクビナガオトシブミの揺籃に未同定の *Poropoea* sp. もかなり高い割合で寄生していたが、蜂の羽化しない卵では両者は区別できなかつたので、両者の寄生を一まとめにして示してある。これで見ると、出現頻度の低い4個の卵が産まれている揺籃でも全卵寄生されている場合もあれば、またその1部の卵にしか寄生されていない場合もあつて、詳しい分析が必要である。この表で示されるような資料を用いて、Varley (1941) がヤグルマギクの頭状花の中にいるいろいろな数の *Urophora jaceana* の幼虫に対して *Eurytoma curta* の寄生を分析したように、あるいは Kulman (1965) が *Ryacionia buoliana* のいろいろな大きさの卵塊に対して *Trichogramma minutum* の寄生を分析したように、いろいろな数の卵が産まれているオトシブミの揺籃に対するオトシブミタマゴバチの寄生の仕方を分析することができよう。しかし、ここに示した資料はそのような分析をするには調査個体数が少なすぎるし、また個々の場合に寄主、寄生蜂の密度関係が明瞭でない上、別種の寄生蜂による寄生と区別していない場合

第3表. 多卵性寄主におけるオトシブミタマゴバチの寄生.

寄主 オトシブミ	採集年月日	採集場所	1揺籃 内の寄 主卵数	寄主揺籃数					計	多卵性 揺籃で の寄生 率 III
				被寄生寄主卵数						
				0	1	2	3	4		
アカクビナガ	7. VI. 1959	高知市秦泉寺	1	1	2	—	—	—	3	25.0%
			2	3	6	1	—	—	10	
			3	0	1	2	1	—	4	
			4	0	0	0	0	1	1	
同 上	27. V. 1961	同 上	1	1	4	—	—	—	5	56.5
			2	0	3	8	—	—	11	
			3	1	0	3	5	—	9	
			4	1	0	1	3	0	5	
同 上	28. V. 1962	長野県南箕輪村	1	24	24	—	—	—	48	31.7
			2	13	24	13	—	—	50	
			3	3	3	0	0	—	6	
			4	0	1	0	0	0	1	
同 上	20. V. 1963	同 上	1	21	13	—	—	—	34	50.9
			2	15	19	22	—	—	56	
			3	1	3	4	6	—	14	
			4	0	0	1	0	0	1	
エゴツルクビ	30. IV. 1960	福岡県猪野	1	6	21	—	—	—	27	54.5
			2	2	5	5	—	—	12	
			3	0	0	0	1	—	1	

も含まれているので、ここでは表を掲げるだけにとどめたい。

なお、第3表の最後に2卵以上の卵が1揺籃に産まれていた、いわゆる多卵性揺籃について寄生率 III を算出して見たが、これで見ると 25~56% の値が得られている。このことはいいかえれば多卵性揺籃の実に 44~75% が蜂におそわれてもその内部の少なくとも1卵はなおその寄生を免れることを意味する。寄生を受けないオトシブミ類の卵の未孵化率はきわめて低いので、これらの揺籃ではほとんど確実に幼虫が生存することになる。

オトシブミタマゴバチの産卵行動

オトシブミ類の揺籃に対する蜂の寄生の仕方を分析する上にも、野外での蜂の産卵行動の観察が大いに参考となることはいうまでもない。2個以上の卵が産まれている揺籃に対する蜂の行動は、これまで問題としてきた多卵性揺籃への蜂の寄生を評価する1つの手掛りを与えられる。私は幸い野外で多卵性寄主に対するオトシブミタマゴバチの産卵行動を観察する機会に恵まれたので以下に記録しておきたい。

観察は1961年5月27日、高知市秦泉寺で行なわれ、寄主はウシコロシの葉を巻いていたアカクビナガオトシブミである。

〔観察例1〕 午前9時30分、3頭の蜂が揺籃の表面にいるのを発見する。3頭とも揺籃の側面部の主として中肋に近い部分に対し、産卵管を挿入しては抜くという動作を何回となく繰り返している。1回の産卵管を挿入している時間は30秒～1分間で1分置きぐらいに少しづつ場所を変えては産卵管を挿入する。3頭の蜂の間に個体間の干渉はほとんど認められなかつた。約20分間観察した後、なおも産卵管挿入行動を続ける蜂を追いかい、揺籃の内部を調べてみると2個の卵があつて、内1個が寄生されていることが後日判明した。

〔観察例2〕 午前10時、オトシブミが揺籃を巻き終つた直後に1頭の蜂を揺籃上に発見する。蜂はオトシブミが近ずくと揺籃の反対側に廻り、オトシブミを避ける。オトシブミが去つた後で、約1時間、蜂は前例と同様な揺籃上での産卵管挿入を続けた。なおも産卵管を挿入しようとする蜂を追いかい、揺籃の内部を調べてみると1個しか卵がなかつたが、それは寄生されていることが後日判明した。

〔観察例3〕 午前11時、オトシブミの揺籃の巻き上げが完了する直前、1頭の蜂が揺籃上にいるのを発見する。オトシブミが近づくと蜂は反対側に逃げる。オトシブミの去つた後で約30分間蜂は産卵管の挿入を繰り返した。なおも産卵管挿入行動を続ける蜂を除いて、揺籃の内部を調べてみると、1個の卵があり、それは寄生されていないことが後日判明した。

以上3つの観察例から、多卵性揺籃に対する蜂の寄生の評価に関連して、次のような点が指摘できる。

1) 全観察例に共通しているが、揺籃中の寄主卵に対する産卵管の挿入は少しづつ場所を変えて繰り返して行なわれることから、この動作は多分に試行錯誤的であることが示唆される。そのために、寄主の見逃しがしばしば起つて、1揺籃内の少なくとも1卵が寄生を免れることになることも推察される。しかし、この点は時間をかけることによつてかなり補われている可能性がある。

2) 観察例1で明らかのように、同一揺籃上で同時に複数の蜂が干渉なく産卵できる。産卵中の蜂の同種個体間に干渉がないから、産卵は能率よく行なわれるので、1揺籃内の少なくとも1卵が寄生を免れる機会は一層少なくなることになる。

3) 観察例2で揺籃内の卵（この場合は1卵）に産卵したのに、さらに産卵管の挿入行動を続けようとしたことは、蜂はたとえ揺籃内のまず1個の寄主卵に産卵を終えたとしても、さらに同一揺籃上で他の卵を探索し続けることを意味しているようである。この場合揺籃内部に1卵しかなかったのに、蜂が探索を続行したことは、蜂が揺籃内部の卵数は認知出来ないことを示すのであろうか。ともかく、多卵性揺籃の場合にその内部の全卵が寄生されるような事態は(2)で述べた1揺籃への複数の蜂の攻撃だけでなく、1揺籃を1頭の蜂が攻撃した場合でも起きるのだとすれば、1揺籃内の少なくとも1卵が寄生を免れる機会は一層少ないことになる。

論 議

さて、幼虫間の共喰いを招くオトシブミ類の1揺籃に2個以上の卵を産むような一見不合理な習性はなぜみられるのだろうか。既に前世紀の中頃、Stollwerck (1857) は *Attelabus nitens* についてこのような疑問を抱き、その卵寄生蜂 *Poropoea stollwercki* Förster の存在と結びつけて次のような説明を試みた。すなわち、オトシブミは普通は1揺籃に1個の卵を産むのであるが、揺籃を巻く途中でオトシブミが卵寄生蜂の出現に気づくと、少なくとも1個の卵が蜂の寄生を免れるようにさらに余分の卵を産む。その結果、オトシブミは種を確実に繁殖させることができるというのである。この Stollwerck の説明は自然現象一般に対して安易に疑人的な合目的解釈を下していた当時の風潮を反映したもので、この点は後年 Wolff (1915) によつてきびしく批判されている。Wolff の批判は当然として、さらに Stollwerck の説の1つの誤りは、蜂の飛来が常にオトシブミの揺籃作成中にみられ、オトシブミ母虫と蜂の対面は不可避とする点にあると思われる。Stollwerck (1861) がたまたま野外で実際に観察した例がそうであつたし、最近では Daanje (1956) も *P. stollwercki* の産卵管が短いので *A. nitens* の卵がわずかの葉層で覆われている時だけしか産卵できず、それはオトシブミが産卵した直後から揺籃の巻き上げの終るまでのわずかの間だと述べて揺籃上での両者の遭遇は必然的なものとみているようである。しかし、Silvestri (1916) は同じ寄主と寄生蜂の間で寄主の揺籃完成後の蜂の産卵を確認しており、また先に述べた私の観察例も蜂の産卵は揺籃完成後にも可能なことを示している¹。したがつて、必ずしもオトシブミ母虫と蜂とが揺籃上で遭遇するとは限らないといえる。要するに、オトシブミが1揺籃に2個以上の卵を産むという行動は蜂の存在とは全く独立のものであることは明らかである。特定のオトシブミの種にみられる多卵性揺籃の出現はその種に特有な習性とみてよいようであり²、環境条件の影響も否定はできないとしても、卵寄生蜂の存在がその直接の契機となつているという Stollwerck の説が誤りであることはいうまでもない。しかし、オトシブミ類のいくつかの種にみられる多卵性揺籃の存在が、現実には1揺籃内の少なくとも1卵の寄生を免れる機会を増し、寄主の生存を保証してはいないかという疑問は今日なお検討する意義があると思う。既に示したようにアカクビナガオトシブミやエゴツルクビオトシブミの多卵性の揺籃では少なくとも1卵がオトシブミタマゴバチの寄生を免れる場合はしばしば起つている。前述の私が観察したアカクビナガオトシブミの

1 オトシブミ類の卵寄生蜂のうちでオトシブミタマゴバチや *P. stollwercki* などよりもさらに産卵管の短かい一群の種類、たとえば *P. reticulata* Hirose やアカクビナガオトシブミに寄生する *Poropoea* sp. などでは揺籃完成後に果して蜂の産卵が可能か若干疑問があり、今後に興味ある問題を残している。

2 大串竜一博士(私信)によれば、卵のできる生理的速度と揺籃を作る速度の不一致によるもの考え方、あるいは成虫の発生時期に揺籃に利用しうる適度の軟かさの葉の絶対量が不足していたとする考え方もできるという。したがつて習性というあいまいな語を用いることは適当でないかもしれないが、本論文では便宜的にも一応この語を用いて論をすすめている。いずれにしても、オトシブミ類各種の卵巣生理などの点を今後もつと研究してみる必要があろう。

揺籃上でのオトシブミタマゴバチの産卵行動から判断すると、蜂は揺籃中の寄主卵に対して試行錯誤的に産卵管を挿入して、うまく行き当った寄主卵に産卵するらしく、蜂が揺籃を発見できたとしてもすぐ簡単には寄主卵に産卵できないことも考えられる。しかしそれにしても、一度揺籃を訪ずれた蜂は長時間かけて徹底的に内部の卵を探索し続けるものようであり、また同一揺籃上で複数の蜂が互いに干渉なく産卵を行なっている。また一方、蜂はたとえ揺籃内のまず1個の寄主卵に産卵を終えたとしても、さらに同一揺籃上で他の卵を探索し続ける可能性もある。それにもかかわらず既にみたように多卵性揺籃内の一部の卵は蜂の寄生をしばしば免れるわけで、その結果、多卵性揺籃の生存価は高いことになる。

既に第2表で示したように、オトシブミタマゴバチの寄生率は種によつて、また同一種でも場所や時期によつて違いはあるが、寄生率 II をとつてみても最大約 90%，平均 30～60%の値を示している。卵～蛹の期間を揺籃の保護の下で過すオトシブミ類にとつて、このような高い卵期の死亡は種個体群の大きな抑制要因になつていることは容易に推察される。一方、オトシブミ類は幼虫が多少とも母虫の保護を受ける昆虫の常として、1頭の雌の産卵数はきわめて少ないと思われる。これまでオトシブミ類の1雌産卵数の信頼できる記録はほとんどないが¹、母虫労働の複雑化と産下卵の巨大性（岩田，1966）はこの類の寡産傾向を示すものとみてよいであろう。低い産卵能力をもつオトシブミ類にとつて、1揺籃に2個以上の卵を産みこむ習性は、種個体群の大きな抑制要因とみられる卵寄生蜂の高い寄生率を緩和し、生存価を高める点を考えると、幼虫間の共喰いによる多少の個体数の損失を見こんでも、なおかつ寄主の生存に有利に働いているように見える。多卵性揺籃がたまたま卵寄生蜂の寄生を受けない場合でも、孵化後の幼虫が共倒れに終ることなく、共喰いによつて確実に1頭が生き残ることに注目しなければならない。卵寄生蜂に限らず、揺籃を単位として内部の卵に all or none として働かない卵期の死亡要因がオトシブミ個体群変動の key factor となつているとすれば、より確実に1頭の幼虫の生存を保証する前述のオトシブミ類の産卵習性には適応的意義があるといわねばならない。しかし、この点についての明確な結論を得るには、これまで全く研究されていないオトシブミ類の個体群動態についての知見が必要である。卵期の天敵にしてもオトシブミタマゴバチなどの卵寄生蜂以外に Diptera の1種²や Thysanoptera の1種（岩田，1935）などがいて、その働き方も関係してくるであろう。さらに、多卵性揺籃の出現の頻度が、既に述べたように、同一種でも時と場所でかなり変化することも考慮する必要がある。ここではオトシブミ類の若干

- 1 平野（1953）はヒメクロオトシブミの1頭の雌成虫が大体 10～20 個の揺籃を作ると述べている（この種は第1表に示したように1揺籃に1～2個の卵を産む）。オトシブミ類ではないが、チョツキリゾウムシ亜科の *Rhynchites betulae* では捕えて産卵させた雌成虫が1頭当たり 49～62 卵を産んだ記録がある（Lengerken, 1954）。
- 2 ゴマダラオトシブミで岩田（1944）の記録した種ではオトシブミには害を与えないと述べられている。岩田の報告した種と同一か否かは不明であるが、Diptera の1種の幼虫がエゴツルクビオトシブミの1つの揺籃に1～2頭いて卵を喰害することを私は確認している。

の種にみられる1揺籃に2個以上の卵を産む習性は卵寄生蜂、少なくともオトシブミタマゴバチの攻撃に対してより高率の幼虫の生存を保証する可能性があることを指摘するとどめたい。1揺籃に2個以上の卵といつても、当然その数には上限があり、寄主の生存からみた1揺籃内の卵数の適値があるはずであるが、この点も今後に残された問題である。

要 約

オトシブミタマゴバチは広くオトシブミ類の卵に寄生するが、その寄主であるオトシブミ類は通常1揺籃に1個の卵を産む。しかし、アカクビナガオトシブミやエゴツルクビオトシブミなど若干の寄主では1揺籃に2個以上の卵がしばしば産まれる。そのような揺籃では孵化幼虫の間で著しい共喰いが起り、結局1頭の幼虫が生き残るので、もしその揺籃で少なくとも1卵が蜂の寄生を免れるならば、蜂の寄生は最終的には幼虫の生存に影響しないとみることができる。

野外で蜂の産卵行動を観察すると、蜂は揺籃上で長時間、間断なく産卵管の挿入を繰り返し、また複数の蜂が1揺籃上で互いに干渉することなく産卵できることもわかった。このような蜂の徹底的な寄主の探索にもかかわらず、アカクビナガオトシブミの場合には、1揺籃に2個以上の卵が産まれていた揺籃のうちで、44~75%のものは揺籃内の少なくとも1卵が蜂の寄生を免れて幼虫が生存することを示した。このことから、1揺籃に2個以上の卵を産むというオトシブミ類の習性は卵寄生蜂、特にオトシブミタマゴバチの攻撃を避けて、より高率の幼虫の生存を保証しているといえる。このようなオトシブミ類の一部に発達した習性はこの類では高率の死亡がしばしば卵寄生蜂によつて齎らされていることや、母虫が多少とも幼虫を保護する習性から由来するとみられるこの類の寡産性と結びつけて考えると一つの適応的意義を持つているようである。

文 献

- Daanje, A. (1957) Die Blattrolltechnik von *Apoderus coryli* L. und *Attelabus nitens* Scop. (Coleoptera, Attelabinae). Behaviour **11**: 85-155.
- 平野千里 (1952) ヒメクロオトシブミの生態. 生態昆虫 **4**: 94-101.
- (1953) バラを害する象鼻虫類. 新昆虫 **6**(5): 9-11, 14.
- Hirose, Y. (1963) Discovery of the genus *Poropoea* parasitic on the eggs of attelabid beetles in Japan (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Acta Hym. **2**: 29-35.
- 岩田久二雄 (1935) 潤葉を捲く象虫の習性に就いて. 昆虫 **9**: 261-278.
- (1944) 自然観察者の手記. 270 pp. 研究社, 東京.
- (1966) ゾウムシ上科の大型卵. 兵庫農科大学研究報告 **7**: 43-47.
- Kôno, H. (1930) Die Apoderinen aus dem japanischen Reich. Jour. Fac. Agr., Hokkaido Imp. Univ. **29**: 37-83, 2 Tafeln.
- Kulman, H. M. (1965) Oviposition habits of *Trichogramma minutum* on artificial concentrations of eggs of the European pine shoot moth. Ann. Ent. Soc. Amer. **58**: 241-243.

- Lengerken, H. von (1954) Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. 383pp. Akademische Verlag., Leipzig.
- Silvestri, F. (1916) Contribuzione alla conoscenza del genere *Poropoea* Förster (Hymenoptera, Chalcididae). Boll. Lab. Zool. Gen. e Agr., Portici **11**: 120-135.
- *Stollwerck, F. (1857, 1861) Die Gattung *Poropoea* Först. Nachrichten über die Lebensweise dieses Parasiten, mit Beziehung auf den Büchsenwickler *Attelabus curculionoides* L. Verh. Nat. Ver. Preuss. Rheinl. **14**: 113-125, **18**: 191-198.
- Varley, G. C. (1941) On the search for hosts and the egg distribution of some chalcid parasites of the knapweed gall-fly. Parasitology **33**: 47-66.
- Wolff, M. (1915) Die europäischen Trichogrammatinen unter Berücksichtigung ihrer praktischen Bedeutung als Schmarotzerinsekten. Z. Forst- u. Jagdwesen **47**: 474-497.
- (* 直接見なかつたもの)

Summary

Poropoea morimotoi Hirose attacks the eggs of various species of Japanese Attelabinae. The host weevils usually lay their eggs singly within each leaf roll. In some host species, e. g., *Paracentrocorynus nigricollis* and *Cycnotrachelus nitens*, however, a leaf roll often contains two or more eggs. In such a leaf roll cannibalism commonly occurs among the newly hatched larvae, and this habit results in the survival of only one larva. For this reason, if at least one egg escapes parasitization by *P. morimotoi*, then, such egg parasitism does not ultimately affect the survival of a single host larva in the leaf roll.

Field observations revealed that the parasite female continues to insert repeatedly her ovipositor into a leaf roll for a fairly long time. Another observation also indicated that two or more parasite females can oviposit simultaneously on the same leaf roll without any interference among them. In spite of such a thorough search for host eggs on the part of the parasites, egg parasitism of *Paracentrocorynus nigricollis* by *P. morimotoi* permitted the survival of at least one host larva in 44-75% of leaf rolls containing two or more host eggs each. It may be concluded, therefore, that some protection against the attack by egg parasites is afforded by the habit of the host weevils of laying two or more eggs within a leaf roll. This habit might have an adaptive significance for the survival of weevils, because these kinds of leaf-rolling weevils are generally characterized by the frequently high mortality due to their egg parasites and by the low fecundity in close connection with the maternal care.