

Host-Parasitoid Interaction between the Egg
Parasitoid *Ooencyrtus nezarae* ISHII
(Hymenoptera : Encyrtidae) and Phytophagous
Bugs in Soybean Fields

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): <i>Ooencyrtus nezarae</i> , egg parasitoid, <i>Riptortus clavatus</i> , <i>Piezodorus hybneri</i> , host selection, interspecific competition, aggregation pheromone, soybean 作成者: 水谷, 信夫 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00001808

卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチとダイズカメムシ類の寄主・寄生者関係に関する研究

水谷信夫¹⁾

(2001年3月8日 受理)

要 旨

水谷信夫 (2001) 卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチとダイズカメムシ類の寄主・寄生者関係に関する研究. 九州沖縄農研報告 39: 15-78.

卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチの寄主選好性や種間競争など、寄主カメムシや他種卵寄生蜂との相互作用を解明し、本寄生蜂がダイズ圃場でホソヘリカメムシの有力な天敵となり得る理由を考察した。さらに、本寄生蜂を誘引する物質を発見し、ダイズカメムシ類の防除技術への応用を試みた。以下に主な結果を記載する。本寄生蜂は、茎や莢よりも葉で寄生率が高く、寄主として他種カメムシ卵よりもホソヘリカメムシ卵を選好した。これら本寄生蜂の寄主探索行動と寄主種に対する選好性が、野外で寄主種による寄生率の差をもたらす最も重要な要因と考えられた。また、ホソヘリカメムシ卵では、幼虫の生存率が高く、羽化した雌蜂の寿命が長く蔵卵数が多いことから、本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する選好性は適応的な行動であることが明らかとなった。本寄生蜂は、寄生率の高いホソヘリカメムシ卵よりも、寄生率の低いイチモンジカメムシ卵で他種卵寄生蜂との幼虫間の種間競争に強く、種間競争の結果が、野外で寄主種による寄生率の差をもたらす主要な要因ではなかった。本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンの1成分である (*E*)-2-hexenyl (*Z*)-3-hexenoate に誘引された。本物質をダイズ圃場に処理することにより、ホソヘリカメムシを誘引せず、雌蜂の密度を高めることができた。雌蜂の絶対的な密度が高くなる秋ダイズでは、本物質を処理することにより寄生率が高くなり、防除素材としての利用が考えられた。

キーワード：カメムシタマゴトビコバチ、卵寄生蜂、ホソヘリカメムシ、イチモンジカメムシ、寄主選好性、種間競争、集合フェロモン、ダイズ。

目 次

I 緒 言	16	化した卵寄生蜂の種類	
II ダイズ圃場におけるダイズカメムシ類とカメムシタマゴトビコバチを中心とした卵寄生蜂の寄主・寄生者関係	19	2) ダイズカメムシ類の総産卵数とカメムシタマゴトビコバチの寄主としての資源量	
1. 材料および方法	19	3) ダイズカメムシ類の卵における卵寄生蜂の寄生率と寄生消長	
1) ダイズ圃場に産卵の認められたカメムシの種類と産卵数およびそれらカメムシの卵に寄生の認められた卵寄生蜂の種類と寄生率		4) 寄主カメムシ卵の産卵部位と卵寄生蜂の産卵部位別寄生率	
2) ダイズ圃場における卵寄生蜂の発生消長		5) 吸引粘着トラップによる卵寄生蜂の捕獲数	
2. 結 果	20	6) ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの羽化消長と性比	
1) ダイズ圃場に産卵の認められたカメムシの種類とそれらの卵から羽化した卵寄生蜂の種類		3. 考 察	34
		III 寄主選択に関わる要因の解明	36
		1. 供試昆虫	36
		2. カメムシタマゴトビコバチの2種カ	

メムシ卵に対する選好性……………36	1) 材料および方法	1) ホソヘリカメムシ卵内におけるカ メムシタマゴトビコバチと <i>Gryon</i> 属卵寄生蜂の種間競争
2) 結 果	2) 結 果	2) イチモンジカメムシ卵内における カメムシタマゴトビコバチと <i>Telenomus triptus</i> の種間競争
3) 考 察	3) 考 察……………50	3. 考 察……………50
3. カメムシタマゴトビコバチの2種カ メムシ卵に対する反応……………39	1) 材料および方法	V ホソヘリカメムシ合成集合フェロモン によるカメムシタマゴトビコバチの誘 引およびダイズ圃場における寄生活動 に与える影響……………53
1) 材料および方法	2) 結 果	1. ホソヘリカメムシ雄成虫のカメムシ タマゴトビコバチに対する誘引効果……………53
2) 結 果	3) 考 察	1) 材料および方法
3) 考 察	3) 考 察……………55	2) 結 果
4. 寄主卵の認知に関わる化学的要因……………41	1) 材料および方法	2) 結 果
1) 材料および方法	2) 結 果……………55	3) 考 察
2) 結 果	3) 考 察……………58	3) 考 察……………58
3) 考 察	3) 考 察……………58	3) 考 察……………58
5. 2種カメムシ卵におけるカメムシタ マゴトビコバチの発育・繁殖特性と産 卵行動……………44	1) 材料および方法	3. ホソヘリカメムシ合成集合フェロモ ンおよびその成分がダイズ圃場におけ るカメムシタマゴトビコバチの寄生活 動に及ぼす影響……………58
1) 材料および方法	2) 結 果	1) 材料および方法
2) 結 果	3) 考 察……………47	2) 結 果
3) 考 察……………47	3) 考 察……………47	3) 考 察……………47
IV 寄主カメムシ卵をめぐるカメムシタ マゴトビコバチと他種卵寄生蜂の種間競 争……………47	1) 材料および方法……………47	VI 総合考察……………65
1. 材料および方法……………47	1) 供試昆虫	摘 要……………69
2) ホソヘリカメムシ卵内におけるカ メムシタマゴトビコバチと <i>Gryon</i> 属卵寄生蜂の種間競争	2) ホソヘリカメムシ卵内におけるカ メムシタマゴトビコバチと <i>Gryon</i> 属卵寄生蜂の種間競争	引用文献……………71
3) イチモンジカメムシ卵内における カメムシタマゴトビコバチと <i>Telenomus triptus</i> の種間競争	3) イチモンジカメムシ卵内における カメムシタマゴトビコバチと <i>Telenomus triptus</i> の種間競争	Summary ……………76
4) 卵寄生蜂の種間競争における優劣 関係の判定	4) 卵寄生蜂の種間競争における優劣 関係の判定	
2. 結 果……………48	2. 結 果……………48	

I. 緒 言

ダイズは、麦や飼料作物などと同様に自給率の低い作物のひとつであり、品質、価格の面で需要に応じた生産が十分図られていない状況にある。このため、ダイズは、新しい農業基本法を受けて閣議決定された食料・農業・農村基本計画において、多収化や生産コストの低減などにより生産の大幅な増大を

図ることが課題とされている。また、ダイズは近年の米の生産調整に伴い実施されている転作において野菜、飼料作物、麦類に次いで転作面積が多い作物である（農林水産省九州農業試験場，1998）。特に九州では、佐賀で転作作物の首位を占めるとともに、福岡や大分では転作面積の2割以上を占め、注目されている（農林水産省九州農業試験場，1998）。

九州のような暖地におけるダイズ栽培では、害虫

の被害が収量限定の主要因になっている場合が多く(中澤ら, 1985), ヨトウ類やコガネムシ類, ダイズサヤタマバエ, シロイチモジマダラメイガ, カメムシ類など合計60種が害虫として知られている(古谷・久木井, 1950; 末永ら, 1951; 九州農業試験場環境第一部, 1980)。これらの中で, 通常収量に重大な影響を及ぼすのは子実加害虫類であり, カメムシ類はその主要種のひとつである(原・大庭, 1979; 異儀田ら, 1981)。ダイズを加害するカメムシとしては, 6科31種が知られており(安永ら, 1993), 中でもホソヘリカメムシ *Riptortus clavatus* (THUNBERG) とイチモンジカメムシ *Piezodorus hybneri* (GMELIN) の2種が, 九州では特に問題とされている(大塚・西久保, 1963; 永野, 1980; 田原・永井, 1981; 大内・瀬戸口, 1982; 瀬戸口ら, 1986)。

ホソヘリカメムシやイチモンジカメムシなど, ダイズを加害するカメムシ類は, 様々な植物を餌植物としており(石倉ら, 1955; 川沢・川村, 1975), 通常, ダイズ以外の寄主植物で繁殖した成虫がダイズ圃場に飛来して加害する。カメムシ類は, 成虫の移動能力が高い(夏原, 1985; Higuchi, 1992) ことから防除が困難で, 被害を防止するためには定期的に薬剤散布を繰り返す必要がある。

ダイズを加害するカメムシ類の卵には, 各種の卵寄生蜂の寄生が認められ(高須・広瀬, 1985; Higuchi, 1993; 樋口, 1994; Hirose et al., 1996), 4科8属20種が知られている(広瀬, 私信)。ダイズカメムシ類の卵寄生蜂については, ダイズ圃場での寄生活動に関する報告(高須・広瀬, 1985; Higuchi, 1993; Hirose et al., 1996)がある他, 基礎的特性や寄生行動, 既寄生寄主の識別, 摂食行動(高須, 1989; 高須・広瀬, 1985, 1986; Takasu and Hirose, 1988, 1989, 1991a, b, 1993; 野田, 1993; Icumá, 1996; 樋口, 1997)などが明らかにされている。これら卵寄生蜂は, カメムシ類の個体群制御要因として重要な働きをしており(高須・広瀬, 1985; Higuchi, 1993; 樋口, 1994), 天敵としての利用が期待される。

天敵の利用方法として, 一般に, 伝統的生物的防除(classical biological control)と呼ばれる方法がよく知られている。この方法は, 従来ある地域に分布していなかった天敵を, 別の地域から導入して放

飼し, 定着させ, 永続的な効果を期待するものである。この方法とは別に, 導入天敵や土着天敵の働きを増強する方法がある(Huffaker et al., 1977; 高木, 1988; 村上, 1997)。一つは, 室内で飼育した天敵を定期的に放飼する方法である(Huffaker et al., 1977; 高木, 1988; 村上, 1997)。これには, 大量放飼(放飼した天敵そのものの効果を狙う)と接種的放飼(放飼したものの子孫の働きを狙う)の二つがあり, 前者は *Trichogramma* 属の卵寄生蜂を中心に中国や旧ソビエト連邦で精力的に進められており, 後者はオランダをはじめとするヨーロッパの施設園芸で盛んに行われている(高木, 1988; Li, 1994; 村上, 1997)。もう一つは, 天敵が存在する環境を天敵が働きやすいように操作する方法であり, ①代替寄主の提供, ②天敵の食物や隠れ場所の提供, ③耕種方法の改善, ④カイロモンなどの誘引物質の供与, ⑤寄主の提供などが挙げられる(Huffaker et al., 1977; 高木, 1988; 村上, 1997)。

環境の操作によって天敵の働きを増強する場合には, 与えたもの自体が作物に被害を与えるかなど, その効果について慎重な評価が必要である(高木, 1988)。また, その操作によって活動を高めようとする天敵の特性や, 活動を増強された天敵が他の天敵に与える影響についても, 事前に評価・検討しておく必要があると考えられる。特に, 寄生性の天敵では, 種間競争や高次寄生によって競争種が死亡してしまう場合があることから, ある特定の種の活動を高めることによって, 有効に作用している他の天敵の活動が阻害される可能性が高い。このように, 利用しようとする天敵の特性の評価や, その活動の場での害虫および他の天敵との相互作用の解明は, 天敵, 特に土着の天敵の効果的な利用において重要な意味を持つと考えられる。

ダイズを加害するカメムシ類の卵寄生蜂のうち, カメムシタマゴトビコバチ *Ooencyrtus nezarae* ISHII (写真1)は, 寄主範囲が広く, 九州では各種カメムシ卵に対する寄生率が高いことから, 天敵として有望視されている(高須・広瀬, 1985)。また, 本寄生蜂は, 雌蜂がホソヘリカメムシの集合フェロモンに誘引され, 寄主のフェロモンをカイロモンとして寄主探索に利用していることが明らかとなった(Leal et al., 1995)。カイロモンの利用は, 天敵の働きを増強する方法のひとつであり(Huffaker et al.,

1977;高木, 1988;村上, 1997), 土着の天敵である本寄生蜂の寄生活動を高める上で有効な手段となるかもしれない。



写真1 卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチ

寄主範囲の広いカメムシタマゴトビコバチの寄生活動をカイロモン等によって高め、ダイズカメムシ類の防除に効率良く利用するためには、本寄生蜂と他種卵寄生蜂の相互作用を含めた、本寄生蜂と寄主カメムシとの寄主・寄生者関係を明らかにする必要がある。本寄生蜂と寄主カメムシの寄主・寄生者関係については、寄生率や寄主範囲(高須・広瀬, 1985; Hirose et al., 1996)に関する報告があるが、雌蜂の行動や幼虫の発育を寄主種間で比較した研究はない。また、本寄生蜂と他種卵寄生蜂との相互作用については、ホソヘリカメムシ卵における *Gryon* 属卵寄生蜂との種間競争(野田, 1993; Takasu et al., 1998)についての報告があるが、競争相手となる種による寄主資源の分割(すみわけ)の程度の差など詳しく解明する必要がある。

以上のような背景を鑑み、本研究では、卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチと寄主カメムシ類のうち、ダイズ子実害虫として、また本種の寄主としても重要なホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの2種カメムシを用い、寄主種に対する選好性と他種卵寄生蜂との種間競争の観点から、寄主・寄生者関係の解明を試みることを第一の目的とした。また、研究の過程で、ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンが本寄生蜂を誘引することが明らかになり、この物質のダイズカメムシ類防除技術への応用の可能性についても検討した。

本研究を取りまとめるにあたり、終始暖かいご指導とご校閲を賜った東京農工大学農学部教授国見裕

久博士に厚くお礼を申し上げる。また、本研究を進めるにあたり多くの有益なご助言、ご指導をいただくとともに、本研究論文のご高閲を賜った九州沖縄農業研究センター害虫生態制御研究室長和田節博士に心からお礼申し上げます。さらに、同研究室樋口博也博士(現中央農業総合研究センター、北陸研究センター)には、研究を進める中で絶えず討議を行っていただくとともに、多くの有益なご助言をいただいた。心からお礼申し上げます。

本研究を進める過程で、前九州大学農学部教授広瀬義躬博士(現九州大学名誉教授)には、卵寄生蜂の同定方法をご教示いただくとともに、多くのご助言をいただいた。九州沖縄農業研究センター害虫生態制御研究室市瀬克也博士、同遊佐陽一博士には、研究を進める中で絶えず討議に加わっていただき、貴重な意見をいただいた。また、元九州農業試験場鈴木芳人博士(現中央農業総合研究センター)、田中幸一博士(現農業環境技術研究所)、渡邊朋也博士(現中央農業総合研究センター)には、研究を進める過程で絶えず討議に加わっていただき、貴重なご助言をいただいた。元蚕糸・昆虫農業技術研究所 Walter Soares Leal 博士(現アメリカ合衆国カリフォルニア大学)には、ホソヘリカメムシ集合フェロモンに関する研究を開始するにあたって貴重なご指導をいただいた。富士フレイバー株式会社小野幹夫博士には、ホソヘリカメムシ集合フェロモンに関する研究の推進にあたり、ご助言とフェロモン剤の供給等のご支援をいただいた。筑波大学戒能洋一博士には、寄主認知物質に関する試験方法についてご助言をいただいた。神戸大学農学部高野俊一郎氏には、ホソヘリカメムシ集合フェロモンに関する研究の調査にご協力いただいた。また、研究の遂行に際して、元九州農業試験場地域基盤研究部長栃原比呂志博士(現日本植物防疫協会)、法橋信彦博士、地域基盤研究部長河本征臣博士には、絶えず暖かいご支援とご指導をいただいた。さらに、労多い圃場管理や、調査、供試虫の飼育に快くご協力下さった本田義晴氏、豊民誠之氏、中島満雄氏、坂本邦昭氏、山田四雄氏、大力楨氏、村上順子氏、行徳さゆり氏をはじめ九州沖縄農業研究センターの多くの方々から、絶えず有形、無形のご援助をいただいた。これら多くの方々に深く感謝申し上げます。

なお、本論文は1990年から1999年にかけて、九州

農業試験場において実施した研究を取りまとめたものであるが、その一部はすでに各学会誌および各研究会誌に公表されている（水谷，1994；水谷ら，1996；Mizutani et al., 1997；水谷・国見，1999；水谷ら，1999）。

Ⅱ ダイズ圃場におけるダイズカメムシ類とカメムシタマゴトビコバチを中心とした卵寄生蜂の寄主・寄生者関係

卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチは、ダイズを加害する6科31種のカメムシのうち、5科11種のカメムシの卵に寄生する（高須・広瀬，1985；Hirose et al., 1996）。本寄生蜂のダイズ圃場における寄生活動については、高須・広瀬（1985）およびHirose et al.（1996）の報告以外にはなく、また、寄主カメムシの産卵消長や本寄生蜂の発消長についても、十分には明らかにされていない。

本章では、ダイズに産卵が認められたカメムシ類の産卵消長を明らかにするとともに、それらカメムシ類の卵に対する各種卵寄生蜂の寄生消長を明らかにし、ダイズ圃場における卵寄生蜂と寄主カメムシとの寄主・寄生者関係について考察する。

1. 材料および方法

1) ダイズ圃場に産卵の認められたカメムシの種類と産卵数およびそれらカメムシの卵に寄生の認められた卵寄生蜂の種類と寄生率

ダイズ圃場における食植性カメムシ類の産卵数とそれらの卵に寄生する卵寄生蜂の種類および寄生率を調べるため、熊本県菊池郡西合志町の九州農業試

験場内の夏ダイズ圃場（品種「コガネダイズ」：面積と播種日は第2.1表参照）と秋ダイズ圃場（品種「フクユタカ」：同上）に調査区を設定した。ダイズは株間20cm，畝間70cmで播種し、播種後の管理は当地の慣行に従ったが、農薬散布は全く行わなかった。調査圃場におけるダイズの開花日は第2.1表に示したとおりで、夏ダイズでは6月の中旬から下旬，秋ダイズでは8月の中旬から下旬であった。なお、本章で述べる調査は、すべて第2.1表に示したダイズ圃場で行った。また、調査期間中の月別の平均気温と降水量の経過を第2.2表に示した。

調査は1990年から1994年までの5年間行った。調査区内に系統抽出によって1990，1991，1993および1994年は合計100株，1992年は合計50株の固定調査株を設定した。これら調査株について第2.1表に

第2.2表 調査年における月別平均気温と降水量^{a)}の経過

年次	6月	7月	8月	9月	10月	11月
平均気温 (°C)						
1990	23.7	27.8	28.7	25.1	17.9	13.5
1991	23.6	27.2	27.2	24.7	17.3	10.8
1992	21.2	26.0	26.3	23.6	17.0	11.5
1993	22.7	25.5	25.9	22.6	16.4	13.7
1994	22.9	29.2	29.0	23.6	18.5	14.1
降水量 (mm)						
1990	315.5	269.0	72.0	184.5	125.5	21.0
1991	506.5	327.5	128.0	104.5	63.0	72.5
1992	241.0	118.0	315.6	58.1	14.0	50.0
1993	878.3	693.0	336.4	317.0	69.0	76.5
1994	215.1	97.5	71.5	19.5	33.5	7.0

a) 観測地点は九州農業試験場（熊本県菊池郡西合志町）。

第2.1表 試験を行ったダイズ圃場と調査期間

年次	作型 ^{a)}	播種	開花盛期	面積 (a)	カメムシ卵の回収		吸引粘着トラップ
					期間	間隔 (日)	期間
1990	夏	4 / 25	6 / 20	2	6/22~ 8/31	3~ 4	6/ 8~ 8/16
	秋	7 / 18	8 / 25	2	8/24~10/ 5	3~ 4	8/20~11/ 8
1991	夏	4 / 23	6 / 19	4	6/ 5~ 8/24	4	6/ 4~ 9/27
	秋	7 / 10	8 / 21	4	8/16~10/15	4	8/13~ 9/26 ^{b)}
1992	夏	4 / 21	6 / 17	4	6/ 3~ 9/11	4	6/ 2~ 9/21
	秋	7 / 9	8 / 22	4	8/22~10/13	4	8/23~11/26
1993	夏	4 / 21	6 / 19	9	6/10~ 8/24	5	6/ 8~ 9/ 3
	秋	7 / 14	8 / 28	10.5	8/24~10/ 8	5	8/22~11/ 1
1994	夏	4 / 26	6 / 22	5	6/ 5~ 9/ 3	5	6/ 3~ 9/16
	秋	7 / 13	8 / 25	5	8/19~10/28	5	8/15~11/ 4

a) 夏；夏ダイズ，秋；秋ダイズ。

b) 機械（トラップ）の故障により調査を中断。

示した期間および間隔で、株上に産卵された食植性カメムシ類の卵を探索した。発見した卵はその周辺に速乾性インキで印をつけ、次回の調査日に回収した。カメムシ類の卵の探索・回収は、調査株上で新たに産下された卵が発見されなくなった時点で終了した。なお、卵を回収する際に、各々の卵が産卵されていた部位（葉、茎および莢）を記録した。

回収した卵は1卵または1卵塊ずつ試験管に入れ、25℃、16L 8 Dの飼育室内に静置した。卵寄生蜂の羽化後、カメムシの種ごとに羽化した卵寄生蜂の種名を記録した。卵寄生蜂が羽化せず、カメムシも孵化しなかったカメムシ卵は解剖し、卵寄生蜂の寄生の有無とその種類を調べた。各々の卵寄生蜂について、寄生率を蜂の寄生が認められた寄主卵の回収卵数に対する百分率として算出した。

また、カメムシタマゴトビコバチのダイズ圃場における羽化消長と性比を推定するため1990年と1991年の2年間について、上記1の被寄生寄主卵から羽化したカメムシタマゴトビコバチ雌雄の数を調査日ごとに調べ、その値を調査株数で除して株あたり羽化数を求めた。ここで、本寄生蜂が寄主カメムシ卵に寄生したのは卵が発見された調査日であると仮定し、ホソヘリカメムシ卵を寄主として用いた場合の本寄生蜂の卵から成虫羽化までの有効積算温量(189日度)と発育零点(11.3℃)(Numata, 1993), および坂神・是永(1981)の三角法によって算出した野外の有効積算温量から本寄生蜂の羽化日を推定



写真2 吸引粘着トラップ

した。

2) ダイズ圃場における卵寄生蜂の発生消長

ダイズ圃場における卵寄生蜂成虫の個体数の消長を調べるため、調査区のほぼ中央に吸引粘着トラップ(東京エーエス社製、写真2)を設置し、第2.1表に示した期間に捕獲された卵寄生蜂の雌雄の数を毎日調査した。

2. 結果

1) ダイズ圃場に産卵の認められたカメムシの種類とそれらの卵から羽化した卵寄生蜂の種類

本調査でダイズ圃場に産卵の認められた食植性カメムシは、ホソヘリカメムシ科(Alydidae)のホソヘリカメムシ *Riptortus clavatus* (THUNBERG), カメムシ科(Pentatomidae)のイチモンジカメムシ *Piezodorus hybneri* (GMELIN), マルシラホシカメムシ *Eysarcoris guttiger* (THUNBERG), アオクサカメムシ *Nezara antennata* SCOTT, ミナミアオカメムシ *Nezara viridula* (LINNAEUS), チャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* SCOTT およびマルカメムシ科(Plataspidae)のマルカメムシ *Megacopta punctatissimum* (MONTANDON) の7種であった(第2.3表)。このうち、ホソヘリカメムシを除く6種のカメムシ卵は、第2.4表に示した卵粒数からなる卵塊で産卵された。ホソヘリカメムシ卵は、稀に2~5卵がまとめて産卵されるが、通常は1卵ずつ産卵された。

各カメムシの卵から羽化した卵寄生蜂の種類は第2.3表のとおりで、2科7種の卵寄生蜂の羽化が確認された。カメムシタマゴトビコバチはすべての種類のカメムシ卵に寄生が認められた。本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ卵からは1卵当たり通常4~7頭(平均5.2頭)の成虫が羽化し、チャバネアオカメムシ卵からは1卵当たり1~4頭(平均2.0頭)の成虫が羽化した。他の5種カメムシ卵からは、1卵当たり通常1頭、ごく稀に2頭の成虫が羽化した。各カメムシ卵からはカメムシタマゴトビコバチ以外に1~3種の卵寄生蜂の羽化が認められた(第2.3表)。また、カメムシタマゴトビコバチ以外に *Ooencyrtus acastus* TRIAPITZIN, *Telenomus triptus* NIXON, ミツクリクロタマゴバチ *Trissolcus mitsukurii* (ASHMEAD) が複数種のカメムシ卵に寄生した。

2) ダイズカメムシ類の総産卵数とカメムシタマゴトビコバチの寄主としての資源量

ダイズ圃場における各種カメムシの総産卵数は第2.4表のとおりであった。なお、アオクサカメムシとミナミアオカメムシは、近縁種であり卵での種の判別が難しかったので、2種をあわせて取り扱った（以下、アオクサカメムシ類）。ここで、ホソヘリカメムシとチャバネアオカメムシ卵からは複数のカメムシタマゴトビコバチが羽化するため、1卵当

りの寄主としての価値が他種カメムシよりも高い。本調査におけるホソヘリカメムシ卵またはチャバネアオカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの1卵当たりの平均寄生数は、それぞれ5.2頭と2.0頭であった。そこで、ホソヘリカメムシ卵とチャバネアオカメムシ卵について、産卵数をそれぞれ5倍および2倍したものをカメムシタマゴトビコバチが寄生可能な数、すなわち本寄生蜂の寄主としての資源量（以下、寄主資源量）と考えると、これらカメ

第2.3表 ダイズに産卵の認められた食植性カメムシとその卵から羽化が認められた卵寄生蜂

卵寄生蜂の科および種名	カメムシ種 ^{a)b)}						
	Rc	Ph	Eg	Na	Nv	Ps	Mp
トビコバチ科 [Encyrtidae]							
カメムシタマゴトビコバチ [<i>Ooencyrtus nezarae</i> ISHII]	+	+	+	+	+	+	+
トビコバチ科の一種 [<i>Ooencyrtus acastus</i> TRJAPITZIN]	+	+					+
クロタマゴバチ科 [Scelionidae]							
クロタマゴバチ科の一種 [<i>Telenomus triptus</i> NIXON]			+				+
ヘリカメクロタマゴバチ [<i>Gryon japonicum</i> (ASHMEAD)]	+						
ホソヘリクロタマゴバチ [<i>Gryon nigricorne</i> (DODD)]	+						
ミツクリクロタマゴバチ [<i>Trissolcus mitsukurii</i> (ASHMEAD)]				+	+	+	
マルカメクロタマゴバチ [<i>Paratelenomus minor</i> (WATANABE)]							+
a) Rc: ホソヘリカメムシ [<i>Riptortus clavatus</i> (THUNBERG)]	<ホソヘリカメムシ科: Alydidae>						
Ph: イチモンジカメムシ [<i>Piezodorus hybneri</i> (GMELIN)]	<カメムシ科: Pentatomidae>						
Eg: マルシラホシカメムシ [<i>Eysarcoris guttiger</i> (THUNBERG)]	< >						
Na: アオクサカメムシ [<i>Nezara antennata</i> SCOTT]	< >						
Nv: ミナミアオカメムシ [<i>Nezara viridula</i> (LINNAEUS)]	< >						
Ps: チャバネアオカメムシ [<i>Plautia crossota stali</i> SCOTT]	< >						
Mp: マルカメムシ [<i>Megacopta punctatissimum</i> (MONTANDON)]	<マルカメムシ科: Plataspidae>						
b) +; 寄生が確認できた種							

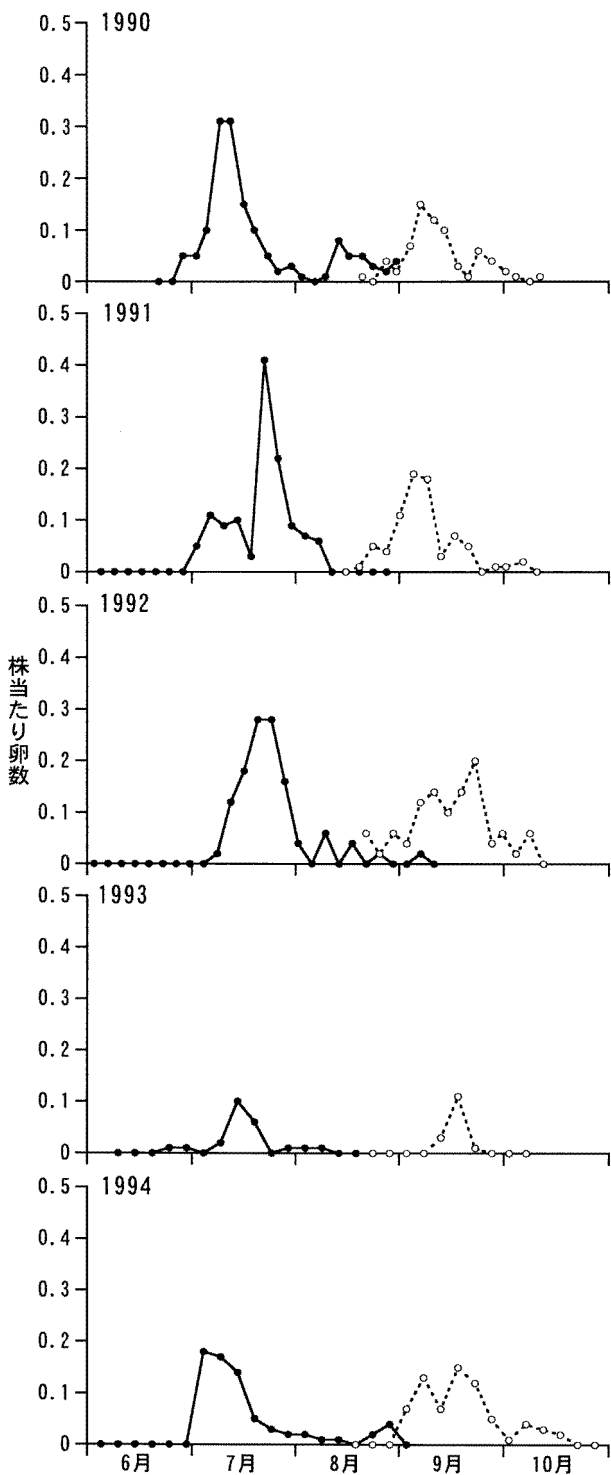
第2.4表 ダイズ圃場における食植性カメムシ類の総産卵数^{a)} および卵塊サイズ

年次	作型	カメムシ種 ^{b)}					
		Rc ^{c)}	Ph	Eg	Na&Nv	Ps ^{c)}	Mp
1990	夏	146 (730)	1093	220	223	0 (-)	0
	秋	69 (345)	154	44	300	0 (-)	0
1991	夏	123 (615)	623	50	0	0 (-)	0
	秋	77 (385)	432	9	311	0 (-)	135
1992	夏	61 (305)	356	6	0	0 (-)	535
	秋	53 (265)	358	31	0	0 (-)	493
1993	夏	23 (115)	1168	2	0	0 (-)	261
	秋	15 (75)	26	0	87	0 (-)	58
1994	夏	69 (345)	1805	47	0	70 (140)	0
	秋	69 (345)	339	0	98	0 (-)	0
卵塊サイズ ^{d)}		—	20.9 (4~44)	6.5 (2~12)	48.5 (11~82)	10.0 (3~14)	23.5 (4~46)

a) 1992年のみ50株の、他の年は100株の調査株から回収した卵粒数。
 b) Rc; ホソヘリカメムシ, Ph; イチモンジカメムシ, Eg; マルシラホシカメムシ, Na; アオクサカメムシ, Nv; ミナミアオカメムシ, Ps; チャバネアオカメムシ, Mp; マルカメムシ。
 c) () 内はカメムシタマゴトビコバチの寄生可能数を考慮した“寄主資源量”を示す(本文参照)。
 d) 1卵塊当りの平均卵粒数, () 内は範囲。

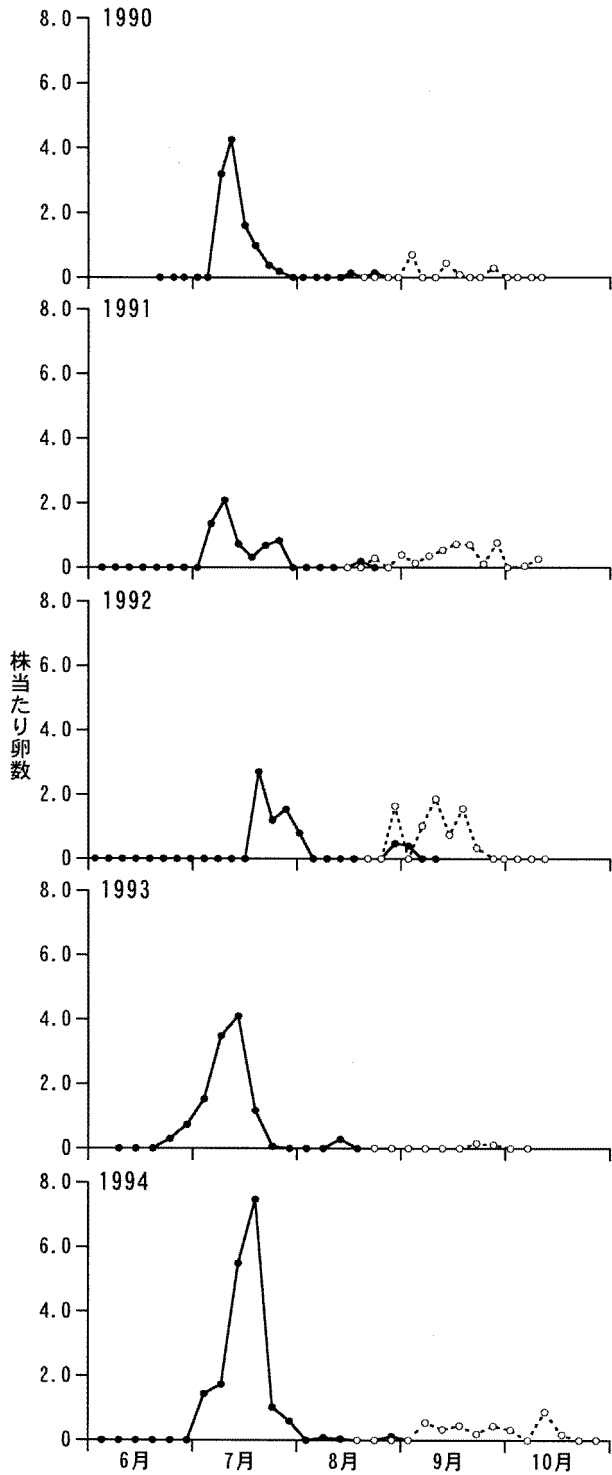
ムシの寄主資源量は第2.4表の括弧内に示したような値となる。他種カメムシでは、産卵数が寄主資源量と等しい。寄主カメムシの総産卵数を、この寄主資源量と比較すると、ホソヘリカメムシとイチモ

ンジカメムシの寄主資源量が、すべての年次・作型で安定的に多かった。マルシラホシカメムシは、1993年および1994年の秋ダイズを除く年次・作型で産卵が認められたが、寄主資源量は他種カメムシに



第2.1図 夏および秋ダイズ圃場におけるホソヘリカメムシの産卵消長 (1990～1994)

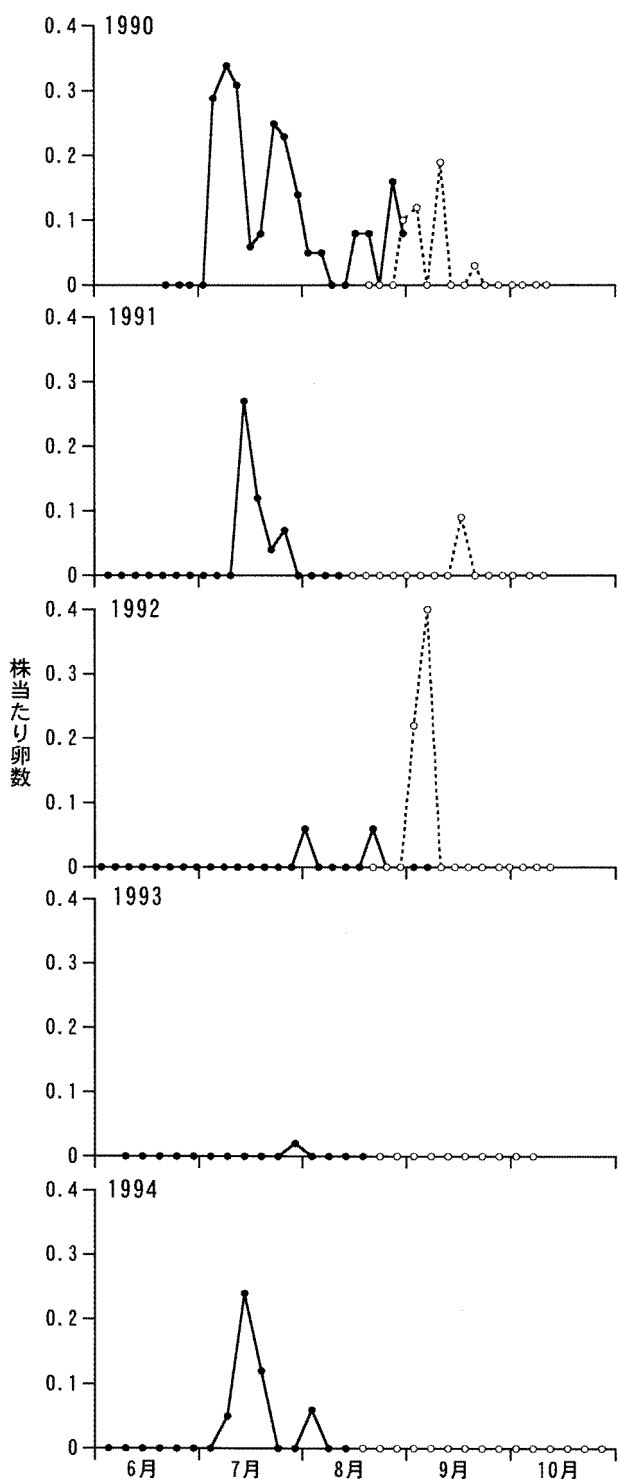
注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。



第2.2図 夏および秋ダイズ圃場におけるイチモンジカメムシの産卵消長 (1990～1994)

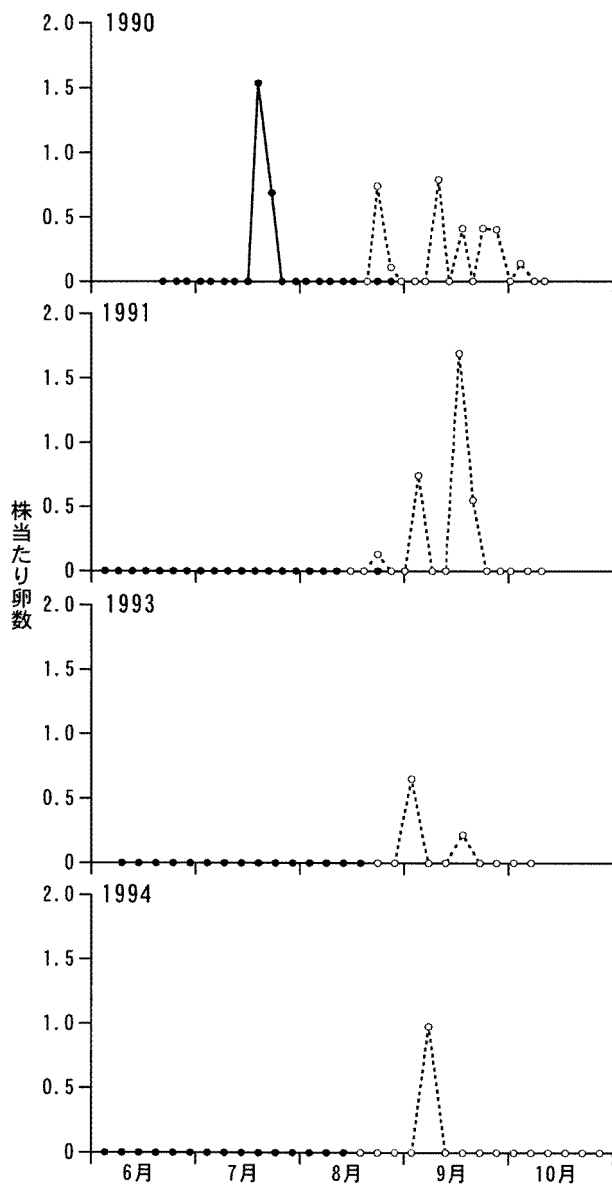
注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

比べ少ないことが多かった。アオクサカメムシ類は、産卵が認められた作期では寄主資源量が比較的多かったが、しばしば、特に夏ダイズで産卵が認めら



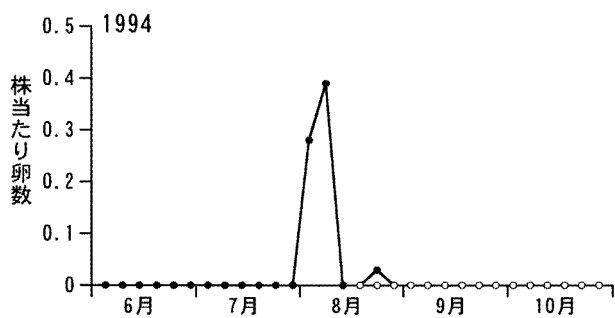
第2.3図 夏および秋ダイズ圃場におけるマルシラホシカメムシの産卵消長 (1990～1994)

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。



第2.4図 夏および秋ダイズ圃場におけるアオクサカメムシ類の産卵消長 (1990, 1991, 1993, 1994)

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。



第2.5図 夏および秋ダイズ圃場におけるチャバネアオカメムシの産卵消長 (1994)

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

れなかった。チャバネアオカメムシは1994年の夏ダイズのみで産卵が認められた。マルカメムシは、産卵が認められた作期では寄主資源量は比較的多かったが、しばしば産卵が認められない作期がみられた。

すべての年次・作型で産卵が認められたホソヘリカメムシとイチモンジカメムシについて、年次および作型で産卵数を比較すると、2種カメムシとも秋ダイズよりも夏ダイズで産卵数が多い傾向が認められた。また、ホソヘリカメムシでは1993年に、イチモンジカメムシでは1991年と1992年に産卵数が他の年に比べて少なかった。

また、ダイズ圃場における寄主カメムシ類の産卵開始時期は、ホソヘリカメムシやイチモンジカメムシ等ほとんどのカメムシが、ダイズの開花から莢伸長期にあたる頃であったが(第2.1~2.5図)、マルカメムシのみ産卵開始時期が他種カメムシに比べて遅く、特に夏ダイズでは7月下旬以降に産卵が認められた(第2.6図)。

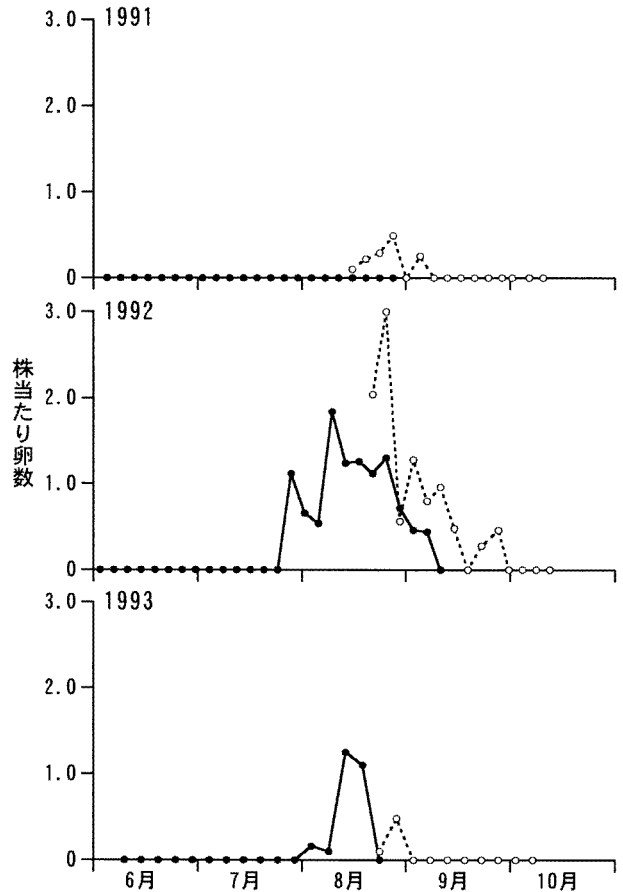
3) ダイズカメムシ類の卵における卵寄生蜂の寄生率と寄生消長

(1) ホソヘリカメムシ

ホソヘリカメムシの産卵消長は、夏ダイズが7月上旬~下旬、秋ダイズが9月上旬~下旬にピークを示す一峰型が多かったが、1990年の夏ダイズで8月中旬に小さなピークが認められた他、1991年の夏ダイズは、7月上旬と下旬にピークを持つ二峰型で、前者に比べ後者のピークが高かった(第2.1図)。

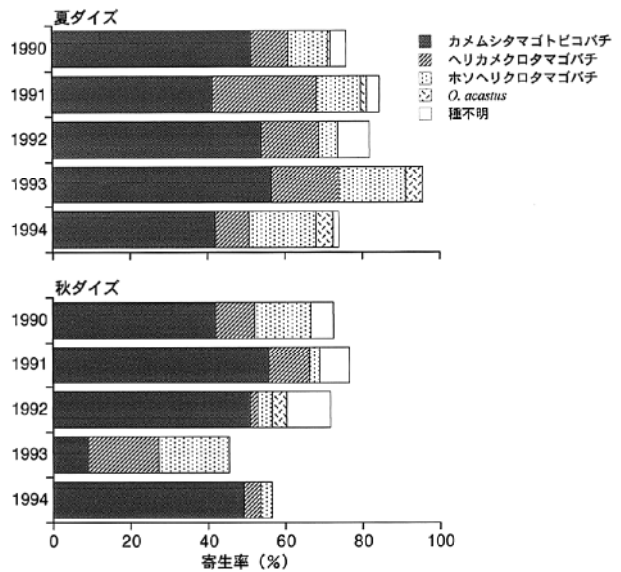
ホソヘリカメムシでは、カメムシタマゴトビコバチの寄生率が高く、寄生率でみた卵寄生蜂ギルドの優占種であった(第2.7図)。本寄生蜂以外にはヘリカメクロタマゴバチ *Gryon japonicum* (ASHMEAD) と近縁種のホソヘリクロタマゴバチ *Gryon nigricorne* (Dodd) の寄生が常に認められ、寄生率も比較的高く、これら3種が卵寄生蜂ギルドの主要な構成種であった。また、ホソヘリカメムシの産卵数が他の年に比べて少なかった1993年(第2.4表)には、秋ダイズでカメムシタマゴトビコバチの寄生率が例外的に低かった(第2.7図)。

卵寄生蜂の寄生は、寄主カメムシの産卵直後から認められた。このうち、カメムシタマゴトビコバチの寄生率は、概してホソヘリカメムシの卵密度がピークになる夏ダイズで7月に、秋ダイズでは9月に高くなった(第2.8図)。

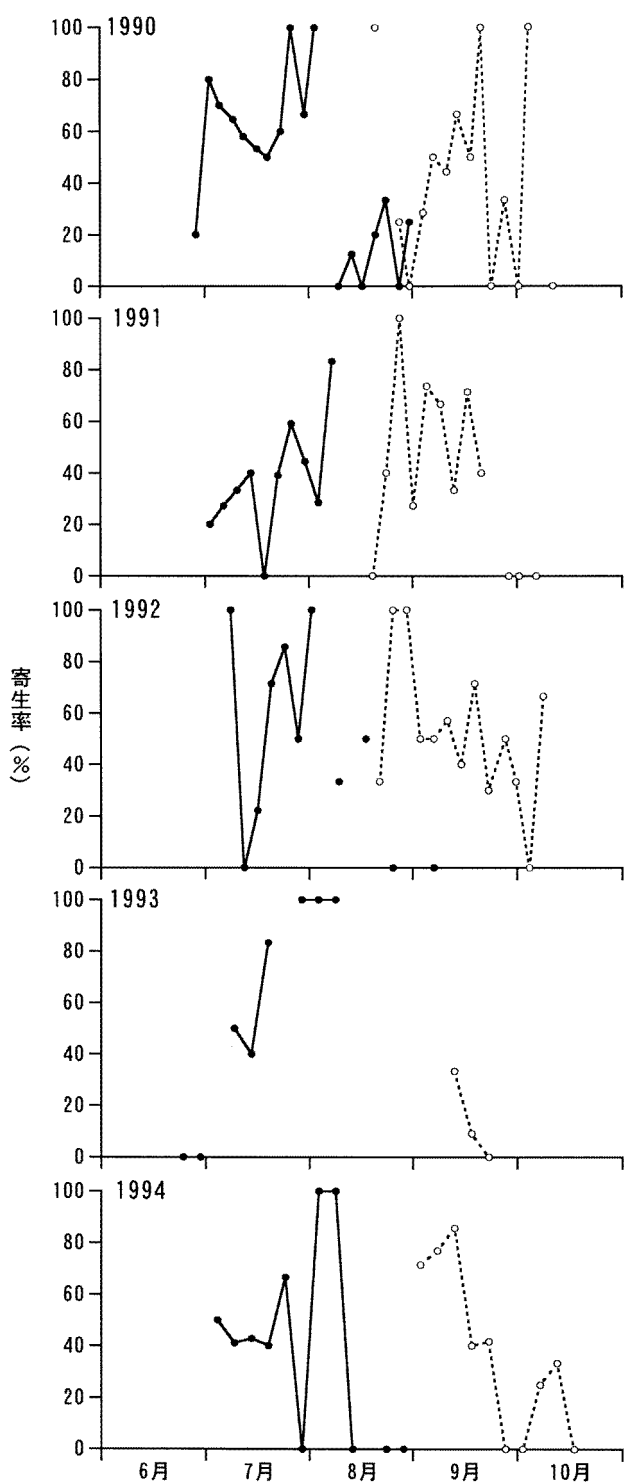


第2.6図 夏および秋ダイズ圃場におけるマルカメムシの産卵消長(1991~1993)

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。



第2.7図 ホソヘリカメムシ卵における卵寄生蜂の種類と寄生率

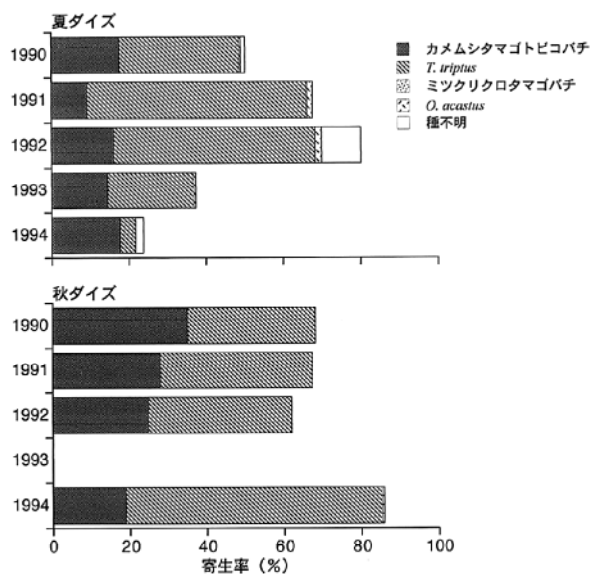


第2.8図 ホソヘリカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

(2) イチモンジカメムシ

イチモンジカメムシの産卵消長は、夏ダイズで7月上旬~下旬に産卵数がピークを示し、ホソヘリカメムシと同様の傾向が見られたが、秋ダイズでは、

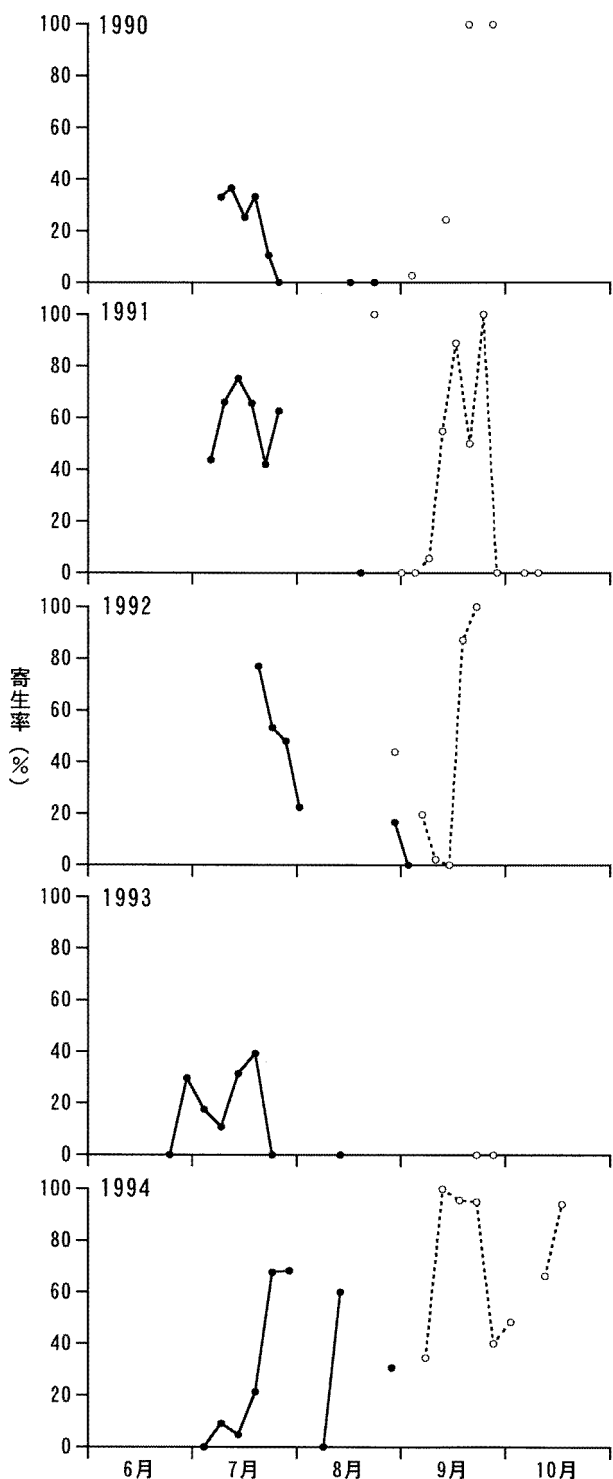


第2.9図 イチモンジカメムシ卵における卵寄生蜂の種類と寄生率

夏ダイズに比べて産卵数が少なく、明瞭なピークは認められなかった(第2.2図)。

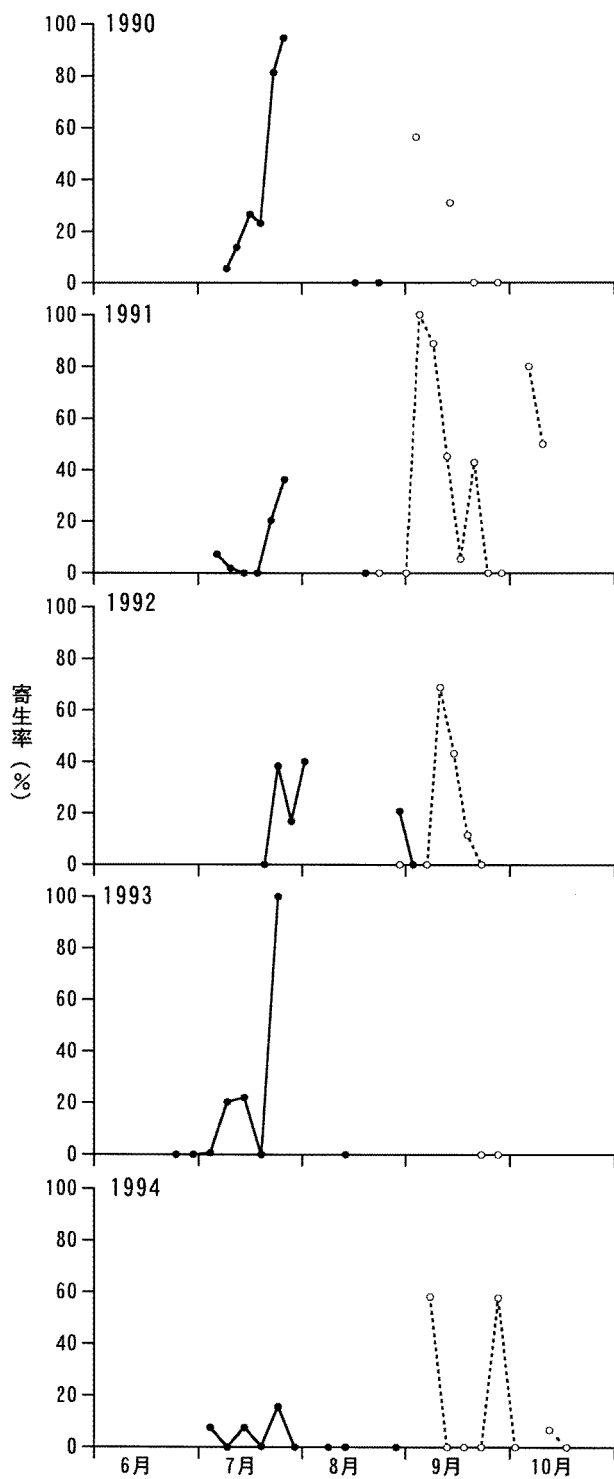
イチモンジカメムシでは、*T. triptus* の寄生率が高く、卵寄生蜂ギルドの優占種であった(第2.9図)。*T. triptus* 以外ではカメムシタマゴトビコバチの寄生率が比較的高く、これら2種が卵寄生蜂ギルドの主要な構成種であった。イチモンジカメムシの産卵数が夏ダイズに比べて低い秋ダイズでは、1994年を除き *T. triptus* の寄生率が低く、カメムシタマゴトビコバチの寄生率と大きな差がなかった。また、イチモンジカメムシの産卵数が他の年次に比べて著しく低かった1993年の秋ダイズ(第2.4表)では、卵寄生蜂の寄生が全く認められなかった(第2.9図)。

卵寄生蜂の寄生は、寄主カメムシの産卵直後から認められ、*T. triptus* の寄生率は、1994年を除きイチモンジカメムシの卵密度が高くなる7月に高くなった(第2.10-A図)。1994年では寄主卵の密度が減少した7月下旬に、*T. triptus* の寄生率が高くなった。カメムシタマゴトビコバチの寄生率は、1994年を除き、卵密度が減少する7月中旬から下旬に高くなる傾向が認められた(第2.10-B図)。1994年の7月上~中旬では、寄主卵の密度は高かったが、*T. triptus* とカメムシタマゴトビコバチの寄生率はともに低かった(第2.10-A, B図)。秋ダイズでは、2種卵寄生蜂とも寄生率の消長に明確な特徴は認められなかった(第2.10-A, B図)。



第2.10-A図 イチモンジカメムシ卵における *Telenomus triptus* の寄生率の推移

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。



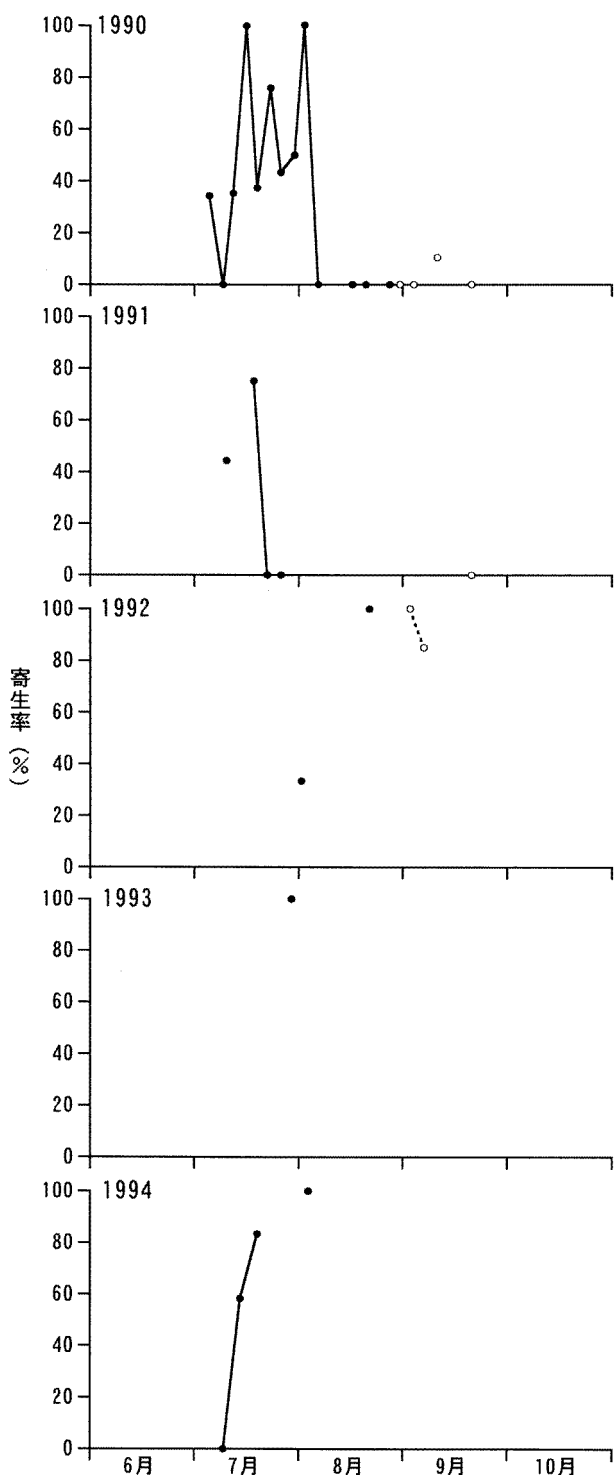
第2.10-B図 イチモンジカメムシ卵における カメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

(3) マルシラホシカメムシ

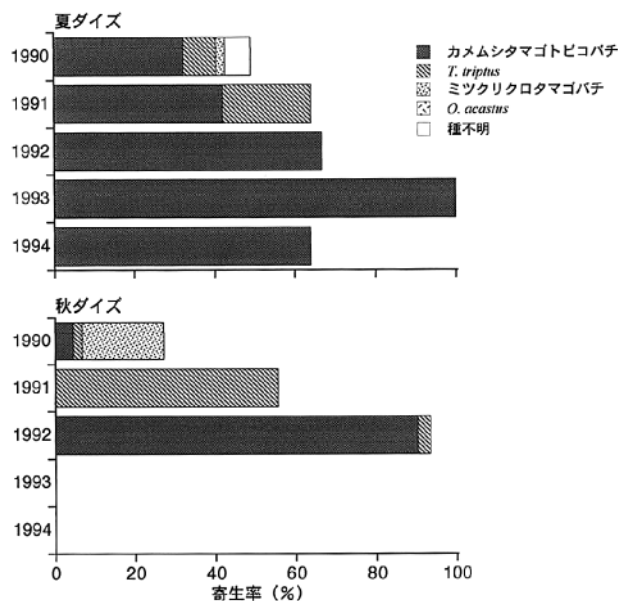
マルシラホシカメムシの産卵数のピークは、夏ダイズで7月上旬から中旬にかけて、秋ダイズで9月に認められることが多かった(第2.3図)。

マルシラホシカメムシでは、カメムシタマゴトビコバチ、*T. triptus* の寄生率が高く(第2.11図)、これら2種が卵寄生蜂ギルドの主要な構成種であった。ミツクリクロタマゴバチは、1990年のみ寄生が

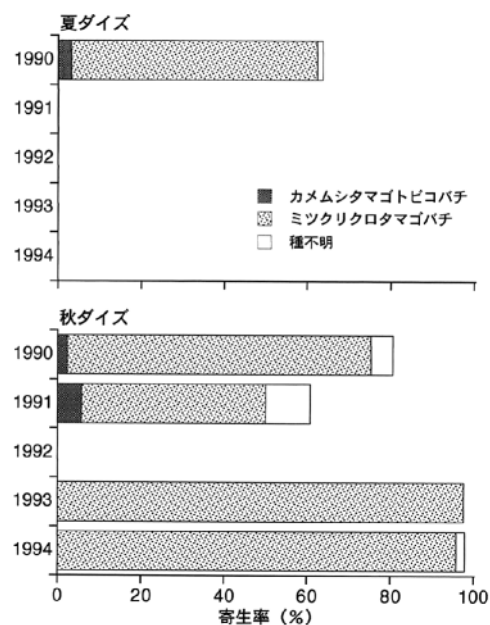


第2.12図 マルシラホシカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移
 注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

認められた。夏ダイズではカメムシタマゴトビコバチの寄生率が高く、卵寄生蜂ギルドの優占種であったが、秋ダイズでは、優占種は年次によって異なった。



第2.11図 マルシラホシカメムシ卵における卵寄生蜂の種類と寄生率

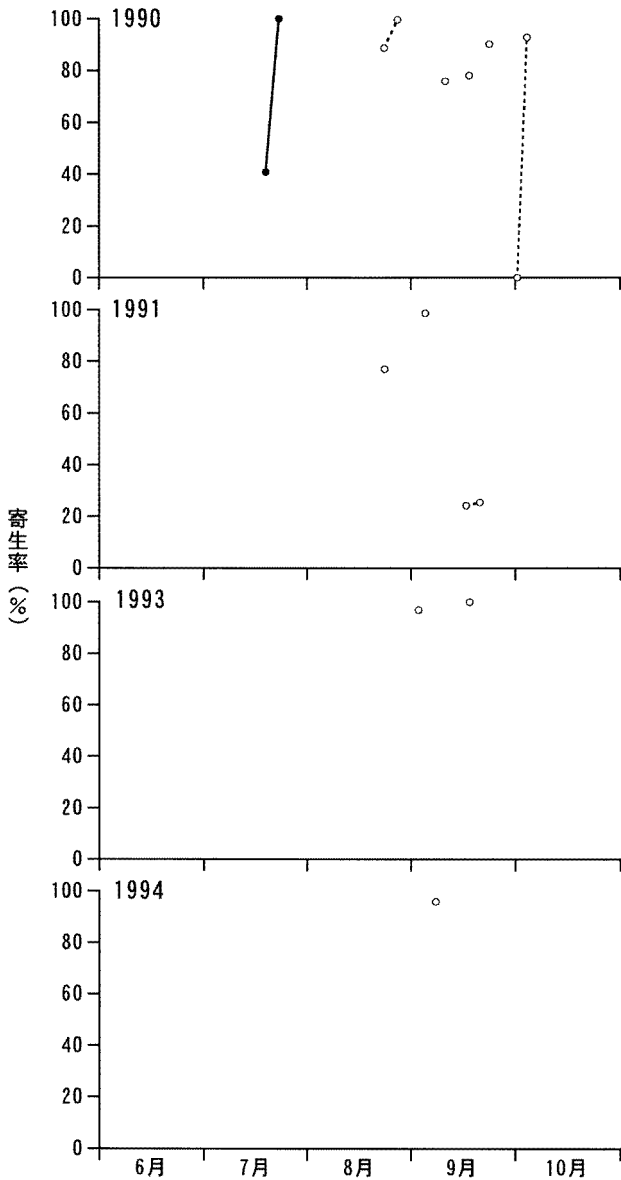


第2.13図 アオクサカメムシ類の卵における卵寄生蜂の種類と寄生率

卵寄生蜂の寄生は、産卵直後から認められた。カメムシタマゴトビコバチの寄生率は、卵密度に関わりなく時期によって大きく変動した(第2.12図)。

(4) アオクサカメムシ類

アオクサカメムシ類では、産卵数は時期によって変動し、秋ダイズでは9月に産卵数が多かった(第2.4図)。

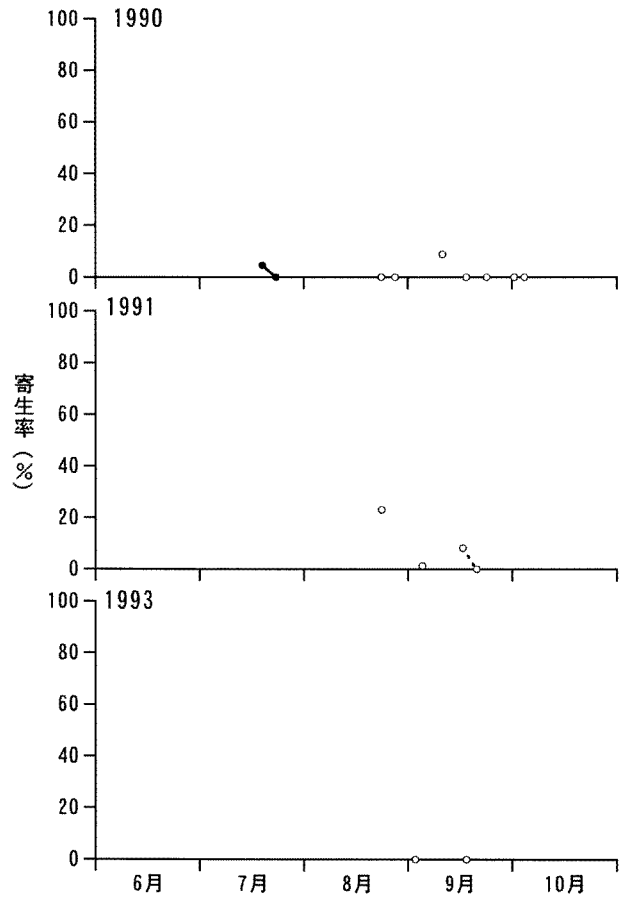


第2.14-A図 アオクサカメムシ類の卵におけるミツクリクロタマゴバチの寄生率の推移

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

アオクサカメムシ類では、ミツクリクロタマゴバチの寄生率が高く、卵寄生蜂ギルドの優占種であった(第2.13図)。本寄生蜂以外にはカメムシタマゴトビコバチの寄生が認められたが、寄生率は低かった。

卵寄生蜂の寄生は、寄主カメムシの産卵直後から認められた。ミツクリクロタマゴバチの寄生率は、寄主卵の密度に関わらず時期によって変動したが、1990年の10月初めと1991年の9月中旬を除き、高い値で推移した(第2.14-A図)。カメムシタマゴトビコバチの寄生率は、寄主の卵密度やミツクリクロ



第2.14-B図 アオクサカメムシ類の卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

タマゴバチの寄生率に関わりなく、低い値で推移した(第2.14-B図)。

(5) チャバネアオカメムシ

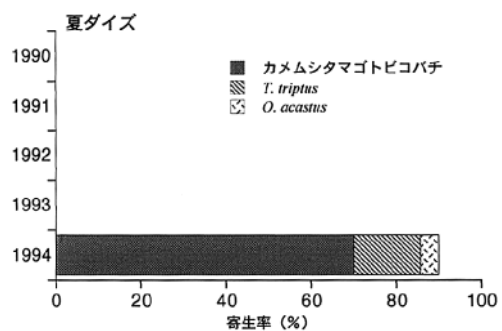
チャバネアオカメムシの産卵は、8月上旬から認められ、産卵開始直後に産卵数のピークが認められた(第2.5図)。

チャバネアオカメムシでは、カメムシタマゴトビコバチの寄生率が高く、卵寄生蜂ギルドの優占種であった(第2.15図)。本寄生蜂以外には *T. triptus* の寄生率が比較的高く、これら2種が卵寄生蜂ギルドの主要な構成種であった。

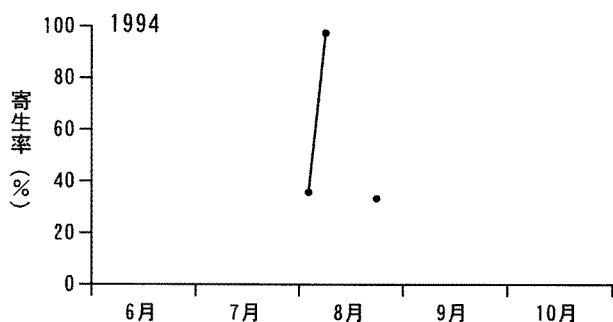
卵寄生蜂の寄生は、寄主カメムシの産卵直後から認められ、8月初めには2種卵寄生蜂の寄生が認められたが、その後はカメムシタマゴトビコバチの寄生のみ認められた(第2.16図)。

(6) マルカメムシ

マルカメムシの産卵数のピークは、1991年の秋ダ



第2.15図 チャバネアオカメムシ卵における卵寄生蜂の種類と寄生率



第2.16図 チャバネアオカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移

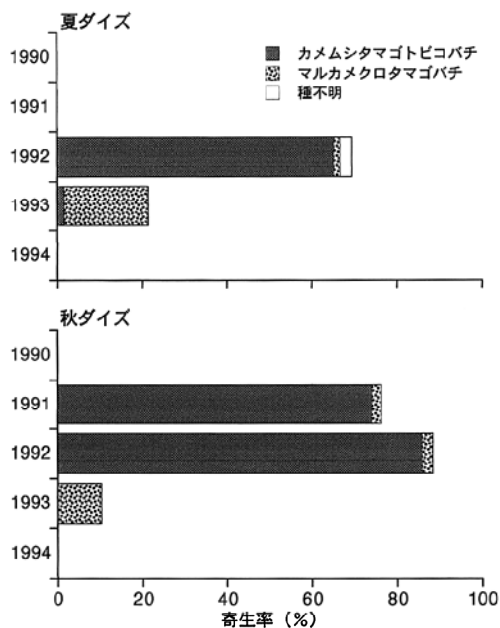
イズが8月下旬で、1992および1993年では、夏ダイズ、秋ダイズともに8月中旬ないし下旬であった(第2.6図)。

マルカメムシでは、カメムシタマゴトビコバチの寄生率が高く、卵寄生蜂ギルドの優占種であった(第2.17図)。本寄生蜂以外にはマルカメクロタマゴバチ *Paratelenomus minor* (WATANABE) の寄生が認められた。マルカメクロタマゴバチの寄生率は1991年と1992年では低かったが、1993年にはやや高く、秋ダイズではマルカメクロタマゴバチの寄生のみ認められた。

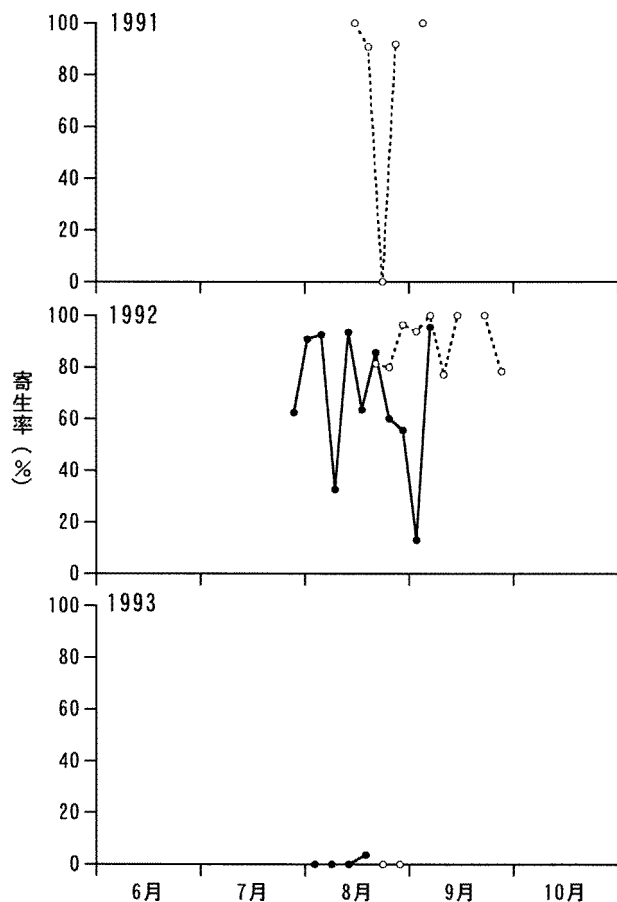
卵寄生蜂の寄生は、寄主カメムシの産卵直後から認められた。カメムシタマゴトビコバチの寄生率は寄主卵の密度に関わりなく大きく変動したが、1992年の秋ダイズでは高い値で推移した(第2.18図)。マルカメクロタマゴバチの寄生率は、1991年と1992年では低い値で推移したが、1993年は8月中ないし下旬にやや高かった。

4) 寄主カメムシ卵の産卵部位と卵寄生蜂の産卵部位別寄生率

寄主カメムシ卵のダイズの部位別産卵数と各部位



第2.17図 マルカメムシ卵における卵寄生蜂の種類と寄生率



第2.18図 マルカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

第2.5表 寄主カメムシ類の産卵部位と部位別にみた卵寄生蜂の寄生率 (夏ダイズ)

寄主 カメムシ種 ^{a)}	産卵 部位	産卵 割合 (%) ^{b)}	卵寄生蜂寄生率 (%) ^{c,d)}						
			On	Tt	Gj	Gn	Pm	Tm	
ホソヘリ	葉	71.9±4.9	59.4±4.0	—	11.7±2.8	8.7±3.1	—	—	
	莖	9.9±2.8	28.3±10.7	—	10.0±10.0	10.6±4.8	—	—	
	莢	18.2±3.2	13.2±8.1	—	36.3±8.1	25.3±9.6	—	—	
イチモンジ	葉	28.6±5.0	30.1±5.2	25.5±10.3	—	—	—	—	
	莖	10.7±2.6	10.2±5.6	39.7±13.4	—	—	—	—	
	莢	60.7±6.8	3.8±0.9	44.3±9.0	—	—	—	—	
マルシラ	葉	85.2±9.0	59.6±12.8	4.2±3.0	—	—	—	0.5±0.5	
	莖	10.0±10.0	100	0	—	—	—	0	
	莢	4.8±2.1	0	50.0±28.9	—	—	—	0	
アオクサ類	葉	100	3.1	—	—	—	—	59.2	
	莖	0	—	—	—	—	—	—	
	莢	0	—	—	—	—	—	—	
チャバネ	葉	84.3	83.1	0	—	—	—	—	
	莖	0	—	—	—	—	—	—	
	莢	15.7	0	100	—	—	—	—	
マルカメ	葉	54.2±17.0	38.7±36.6	—	—	—	1.1±1.1	—	
	莖	6.3±6.3	0	—	—	—	0	—	
	莢	39.5±10.7	20.9±19.4	—	—	—	19.9±19.9	—	

a) ホソヘリ；ホソヘリカメムシ，イチモンジ；イチモンジカメムシ，マルシラ；マルシラホシカメムシ，

アオクサ類；アオクサカメムシ類，チャバネ；チャバネアオカメムシ，マルカメ；マルカメムシ。

b) 各産卵部位における産卵数の総産卵数に占める割合 (1990～1994年の平均値±標準誤差)。

c) 1990～1994年の平均値±標準誤差。

d) On；カメムシタマゴトビコバチ，Tt；*Telenomus triptus*，Gj；ヘリカメクロタマゴバチ，Gn；ホソヘリクロタマゴバチ，Pm；マルカメクロタマゴバチ，Tm；ミツクリクロタマゴバチ。

における主要な卵寄生蜂の寄生率を第2.5表および第2.6表に示した。

寄主カメムシの産卵部位には，種による特徴が認められた。ホソヘリカメムシ，マルシラホシカメムシ，チャバネアオカメムシおよびマルカメムシでは，莖や莢よりも葉に多く産卵する傾向が認められる一方，イチモンジカメムシでは莢に多く産卵する傾向が認められた (第2.5，2.6表)。アオクサカメムシ類では葉のみで産卵が認められた (第2.5，2.6表)。

卵寄生蜂の寄生は，寄主カメムシ種と産卵部位の組み合わせで特徴が認められた。全てのカメムシ卵に寄生したカメムシタマゴトビコバチでは，葉に多く産卵されたホソヘリカメムシ，マルシラホシカメムシ，チャバネアオカメムシと，莢に多く産卵されたイチモンジカメムシにおいて，莖や莢よりも葉で寄生率が高い傾向がみられ (第2.5，2.6表)，ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシでは，葉と莖・莢で寄生率に有意な差が認められた (データを逆正弦関数に変換後分散分析， $p < 0.05$)。また，葉

にのみ産卵が認められたアオクサカメムシ類では，寄生率が低かった。

これに対し，ホソヘリカメムシにおけるヘリカメクロタマゴバチ，ホソヘリクロタマゴバチとマルシラホシカメムシ，チャバネアオカメムシおよびイチモンジカメムシにおける *T. triptus* は，葉よりも莖や莢で寄生率が高い傾向が認められた (第2.5，2.6表)。また，マルカメムシにおけるマルカメクロタマゴバチは，1993年の夏ダイズで莢での寄生率が高かったが，他の年次および作型では産卵部位による寄生率の差は認められなかった。

5) 吸引粘着トラップによる卵寄生蜂の捕獲数

吸引粘着トラップには，カメムシ類の卵に寄生が認められた7種卵寄生蜂のうち，*O. acastus* を除く6種が捕獲された (第2.7表)。このうち，安定して多数捕獲されたのは，カメムシタマゴトビコバチと *T. triptus* であった。また，マルカメクロタマゴバチがマルカメムシの産卵数の多かった1992年や1993年に，ミツクリクロタマゴバチがアオクサカメムシ類の産卵数が多かった1990年に多数捕獲された。

第2.6表 寄主カメムシ類の産卵部位と部位別にみた卵寄生蜂の寄生率（秋ダイズ）

寄主 カメムシ種 ^{a)}	産卵 部位	産卵 割合 (%) ^{b)}	卵寄生蜂寄生率 (%) ^{c,d)}					
			On	Tt	Gj	Gn	Pm	Tm
ホソヘリ	葉	64.0±10.1	49.5± 7.5	—	10.1±4.1	4.6±2.9	—	—
	莖	9.4± 2.6	44.8± 9.0	—	8.7±5.4	7.3±4.3	—	—
	莢	26.6±12.0	18.6± 6.7	—	9.5±4.0	7.7±3.6	—	—
イチモンジ	葉	52.2± 7.8	38.6± 9.8	16.9± 7.5	—	—	—	—
	莖	6.0± 2.8	4.1± 4.1	89.8±10.2	—	—	—	—
	莢	41.8± 6.1	3.2± 3.2	59.3±17.5	—	—	—	—
マルシラ	葉	86.6±10.2	31.7±29.3	13.0±10.2	—	—	—	7.3± 7.3
	莖	2.3± 2.3	0	0	—	—	—	0
	莢	11.1±11.1	0	100	—	—	—	0
アオクサ類	葉	100±0	2.0±1.4	—	—	—	—	77.8±12.5
	莖	0±0	—	—	—	—	—	—
	莢	0±0	—	—	—	—	—	—
チャバネ	葉	—	—	—	—	—	—	—
	莖	—	—	—	—	—	—	—
	莢	—	—	—	—	—	—	—
マルカメ	葉	87.8± 6.3	52.5±26.6	—	—	—	3.8±3.3	—
	莖	12.2± 6.3	83.9± 1.8	—	—	—	11.1±0.4	—
	莢	—	—	—	—	—	—	—

a) ホソヘリ；ホソヘリカメムシ，イチモンジ；イチモンジカメムシ，マルシラ；マルシラホシカメムシ，アオクサ類；アオクサカメムシ類，チャバネ；チャバネアオカメムシ，マルカメ；マルカメムシ。

b) 各産卵部位における産卵数の総産卵数に占める割合（1990～1994年の平均値±標準誤差）。

c) 1990～1994年の平均値±標準誤差。

d) On；カメムシタマゴトビコバチ，Tt；*Telenomus triptus*，Gj；ヘリカメクロタマゴバチ，Gn；ホソヘリクロタマゴバチ，Pm；マルカメクロタマゴバチ，Tm；ミツクリクロタマゴバチ。

第2.7表 ダイズ圃場に設置した吸引粘着トラップによる卵寄生蜂の捕獲数

年次	作型	卵寄生蜂捕獲数（頭）											
		On		Tt		Gj		Gn		Pm		Tm	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1990	夏	118	93	24	10	7	1	0	0	3	1	30	5
	秋	43	157	54	22	13	2	23	7	4	1	46	14
1991	夏	126	193	144	89	16	3	65	79	9	1	3	2
	秋	57	110	141	9	2	0	6	0	18	2	6	2
1992	夏	219	550	155	58	7	1	10	3	282	54	0	0
	秋	156	1000	109	22	1	1	3	0	240	77	0	0
1993	夏	51	33	47	33	3	0	1	1	32	4	0	0
	秋	30	23	19	4	0	2	0	0	76	20	2	1
1994	夏	102	98	76	17	8	1	13	3	0	0	1	4
	秋	22	33	204	27	2	0	0	0	0	0	24	11

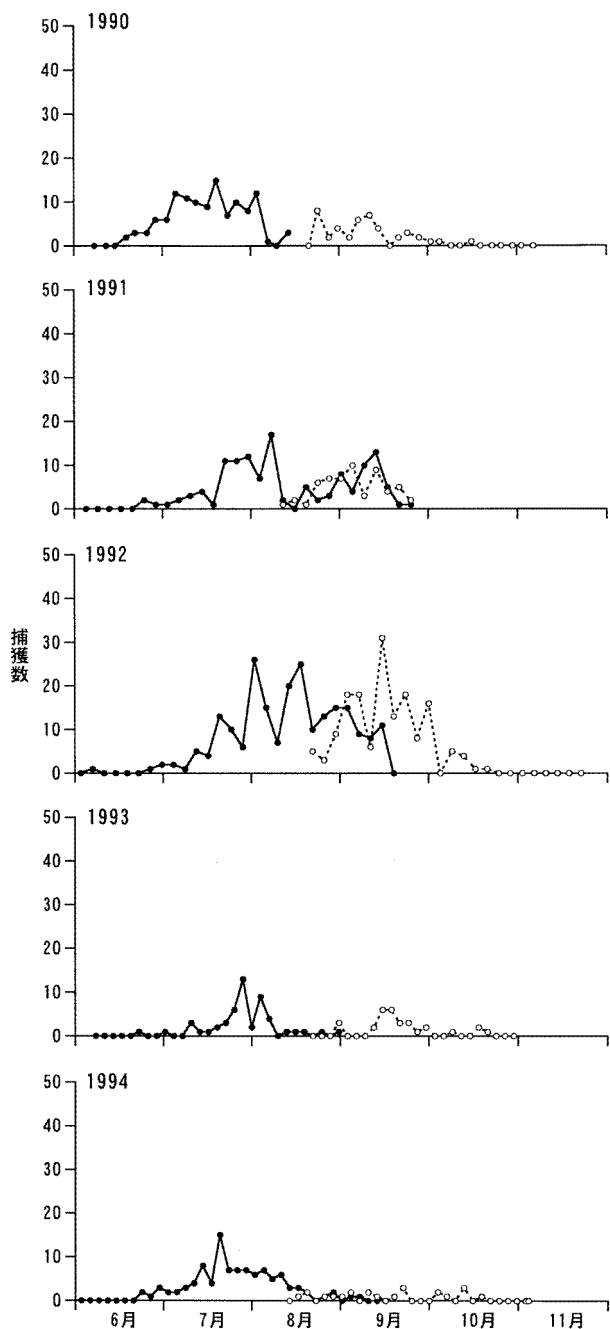
a) On；カメムシタマゴトビコバチ，Tt；*Telenomus triptus*，Gj；ヘリカメクロタマゴバチ，Gn；ホソヘリクロタマゴバチ，Pm；マルカメクロタマゴバチ，Tm；ミツクリクロタマゴバチ。

Gryon 属の2種卵寄生蜂は，捕獲数が少なかったが，ホソヘリクロタマゴバチが1991年の夏ダイズで例外的に多数捕獲された。

(1) カメムシタマゴトビコバチ

調査を行った5年間のうち，ホソヘリカメムシの

産卵数が少なかった1993年は雌雄成虫ともに捕獲数が少なかった（第2.7表）。雌蜂は秋ダイズよりも夏ダイズで多数捕獲される傾向が認められ，1993年を除き，毎年100頭以上が捕獲された。雄成虫は，秋ダイズで多い傾向が認められ，特に1992年は1000

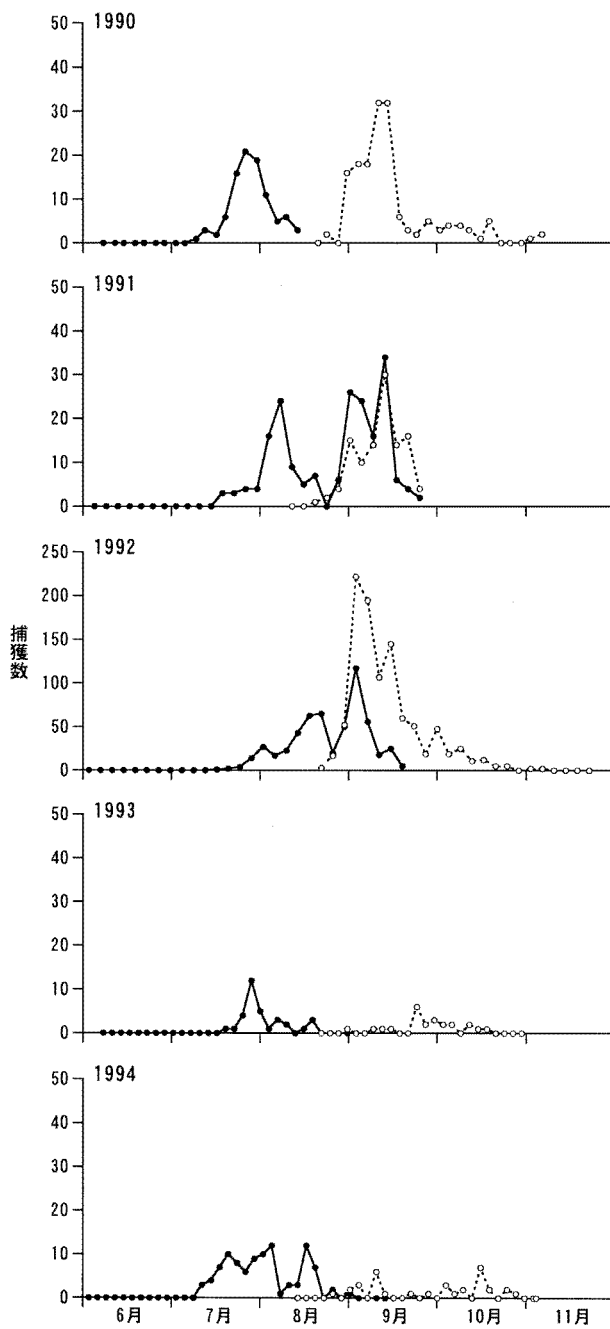


第2.19図 吸引粘着トラップによる卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチ雌成虫の捕獲消長

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

頭の雄蜂が捕獲された。

雌蜂は、圃場でカメムシ類の産卵が始まる少し前の、夏ダイズでは6月中～下旬から、秋ダイズでは8月中～下旬から捕獲が認められた(第2.19図)。その後、7月中～下旬までは雌成虫のみが捕獲された。夏ダイズでは7月下旬～8月中旬に捕獲数がピークに達したが、秋ダイズでは1992年の9月中旬

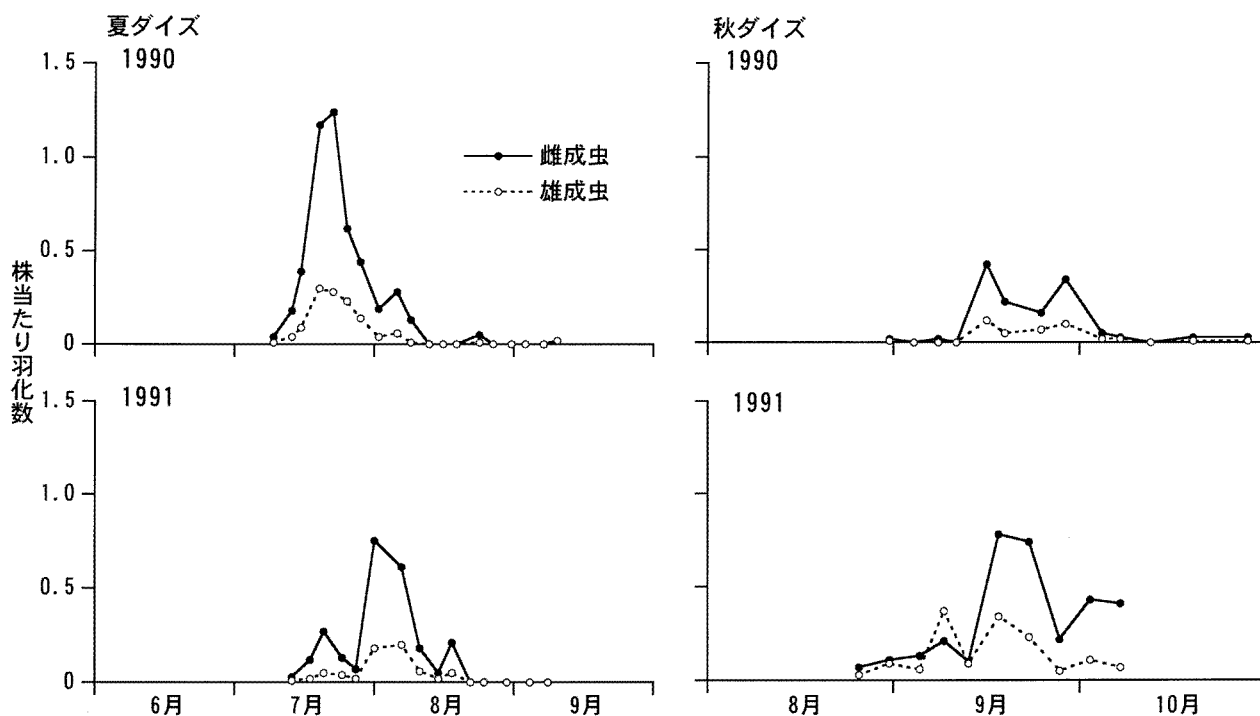


第2.20図 吸引粘着トラップによる卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチ雄成虫の捕獲消長

注) 黒丸および白丸は、それぞれ夏ダイズおよび秋ダイズでの結果を示す。

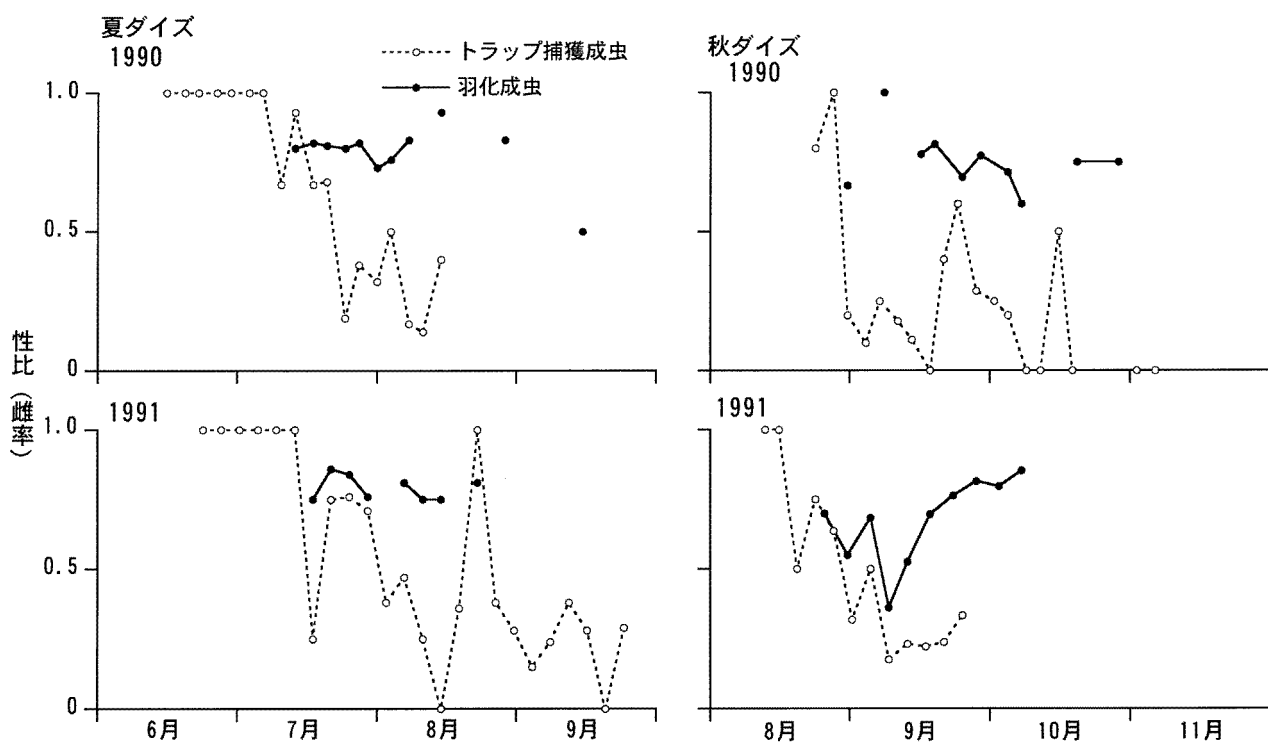
にピークが認められた以外は明瞭なピークは認められなかった。雌蜂の捕獲は、調査を8月中旬で終了した1990年を除き、8月下旬～9月下旬まで認められた。

雄蜂は、夏ダイズで7月中～下旬から、秋ダイズでは8月下旬から捕獲され始めた(第2.20図)。その後捕獲数は増加し、夏ダイズでは7月下旬～8



第2.21図 ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの羽化消長（1990および1991年）

注) 羽化数はダイズ圃場から回収した被寄生寄主卵から羽化した蜂の数を基に推定した。



第2.22図 ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチのトラップ捕獲成虫および羽化成虫（採取卵から羽化した蜂）の性比の推移（1990および1991年）

月中旬に、秋ダイズでは9月上～中旬に捕獲数のピークが認められた。夏ダイズでの調査を9月下旬まで行った1991年と1992年には、夏ダイズでも9月上～中旬に捕獲数のピークが認められた。1993年と1994年の秋ダイズでは、捕獲数が少なく、明瞭なピークは認められなかった。

(2) その他の卵寄生蜂

カメムシタマゴトビコバチ以外の卵寄生蜂のうち、*T. triptus* がカメムシタマゴトビコバチと同様に、圃場でカメムシ類の産卵が始まる少し前の、夏ダイズでは6月中旬～7月上旬から、秋ダイズでは8月中～下旬から雌蜂の捕獲が認められ、イチモンジカメムシの産卵が始まる頃から連続して捕獲されるようになった。夏ダイズで7月中旬～8月上旬まで捕獲された成虫は雌のみであった。雌蜂は、7月中旬～8月初めに捕獲数がピークに達した。

マルカメクロタマゴバチは、捕獲数の多かった1992年に夏ダイズで7月下旬から雌蜂が連続して捕獲され始めた。その後、8月初めまでに捕獲されたのは、雌蜂のみであった。雌蜂の捕獲数は、夏ダイズでは8月から9月にかけて、秋ダイズでは8月末から9月上旬にかけてピークに達した。

ミツクリクロタマゴバチは、捕獲数の多かった1990年に、夏ダイズで寄主カメムシの産卵が始まる前の6月上旬から捕獲が認められ、秋ダイズで寄主カメムシの産卵が認められた9月に雌蜂が多数捕獲された。

ヘリカメクロタマゴバチとホソヘリクロタマゴバチはともに、捕獲数の明瞭なピークは認められなかったが、ホソヘリクロタマゴバチは、捕獲数の多かった1991年には、雌雄成虫ともに夏ダイズで7月下旬から連続して捕獲され始め、雌蜂では9月上旬、雄蜂では9月中旬に捕獲数がピークに達した。

6) ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの羽化消長と性比

1990および1991年のダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの推定羽化数の消長を第2. 21図に示した。本寄生蜂の羽化は、夏ダイズでは1990年は7月上旬、1991年は7月中旬から認められ、1990年は7月下旬、1991年は8月上旬に羽化数がピークに達した。その後羽化数は減少し、1990年、1991年ともに8月下旬以降はほとんど羽化は認められなかった。この推定羽化数の消長は、吸引粘着トラッ

プによる雄蜂の7～8月にかけての捕獲消長(第2. 20図)とほぼ一致した。一方、秋ダイズでは、本寄生蜂の羽化は1990年8月末、1991年8月下旬から認められ、1990年は9月中旬、1991年は9月中～下旬に羽化数がピークに達した。その後羽化数は減少し、1990年、1991年ともに10月中旬以降はほとんど羽化は認められなかった。この推定羽化数の消長は、吸引粘着トラップによる雄蜂の捕獲消長(第2. 20図)よりやや遅れる傾向がみられたが、その増減はよく似ていた。

1990および1991年の夏ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの被寄生卵からの羽化個体および吸引粘着トラップによる捕獲個体を、寄主カメムシ卵の調査を行った3ないし4日ごとに合計し、その性比(雌率)の継時的変化を第2. 22図に示した。羽化個体の性比は夏ダイズでは1990年、1991年の両年とも、調査期間を通してほぼ0.7～0.85で雌に偏った安定した値を示した。秋ダイズでは、1991年の9月上～中旬に0.5以下の雄に偏った値を示したが、9月下旬以降は0.75～0.85の雌に偏った安定した値を示した。これに対し、トラップ捕獲個体の性比は、夏ダイズでは、捕獲開始直後には雌蜂のみが捕獲され、著しく雌に偏った値を示したが、調査圃場で被寄生卵からの羽化が始まる7月中旬頃からその値が徐々に低下し、羽化がピークに達する7月下旬ないし8月上旬以降は1991年の8月末を除き、0～0.5と羽化個体の性比に比べ著しく雄に偏った値を示すようになった。一方、秋ダイズでは捕獲開始直後からトラップ捕獲個体の性比は低下し、著しく雄に偏った値を示した。この雄に偏った性比は、夏ダイズ、秋ダイズともに調査終了時まで続いた。

3. 考察

ダイズ圃場で産卵数が安定的に多かったホソヘリカメムシとイチモンジカメムシでは、秋ダイズよりも夏ダイズで産卵数が多かった。野外の様々な植物が結実する時期に莢伸長・子実肥大期を迎える秋ダイズに比べ、夏ダイズでは、野外にカメムシの餌となるような子実を有する植物がほとんどないと考えられる。このため、餌植物として好適な夏ダイズにカメムシ類が集中し、結果として、秋ダイズに比べて産卵数が多くなると考えられる。

ダイズ圃場に産卵の認められた7種の食植性カメ

ムシ類の卵からは、それぞれ2種以上の卵寄生蜂が羽化した。また、卵寄生蜂はカメムシタマゴトビコバチ等4種が2種以上のカメムシ卵に寄生した。寄生率でみた卵寄生蜂ギルドの優占種は寄主カメムシ種によって異なり、ダイズ圃場におけるカメムシ類と卵寄生蜂の寄主・寄生者関係は複雑であった。

カメムシタマゴトビコバチは全てのカメムシ卵で寄生が認められたが、本寄生蜂の寄生率は寄主カメムシの種によって異なり、ホソヘリカメムシやチャバネアオカメムシ、マルカメムシでは高かったが、イチモンジカメムシやアオクサカメムシ類では低かった。また、マルシラホシカメムシでは年次や作型によって寄生率が異なった。本寄生蜂の寄生率が寄主種によって異なる原因のひとつとして、寄主カメムシ卵の時間的・空間的分布の差が考えられた。本寄生蜂の寄主資源としてダイズ圃場に安定的に存在するのは、ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの2種であった。これら2種カメムシ卵はほぼ同時期にダイズ圃場に存在するが、空間的分布は異なり、ホソヘリカメムシは葉に、イチモンジカメムシは莢に多く産卵する傾向が認められた。一方、カメムシタマゴトビコバチの寄生率は、茎や莢よりも葉に産まれた卵で高いことが、ホソヘリカメムシにおいて明らかにされており(高須, 1989; Takasu et al., 1998; 野田, 1993), 本寄生蜂と *Gryon* 属2種卵寄生蜂の部位別選好性の違いが、ダイズの部位によるこれら卵寄生蜂の寄生率の差をもたらししていると考えられている(Takasu et al., 1998)。本試験の結果、ホソヘリカメムシだけでなく、イチモンジカメムシやチャバネアオカメムシでも、葉に産まれた卵塊でカメムシタマゴトビコバチの寄生率が高かったことから、こうした高須らの論理が、カメムシ類一般に当てはまるものと考えられる。

葉のみに産卵されたアオクサカメムシ類の卵では、本寄生蜂の寄生率は低かった。これは、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差に、寄主卵の空間的分布の差以外の要因が働いていることを示唆している。本寄生蜂の寄生率の寄主種による差をもたらし他の要因として、①本寄生蜂の寄主種に対する選好性、②寄主カメムシ卵における本寄生蜂と他種卵寄生蜂の種間競争、の2つの可能性が考えられる。これら2つの要因については、ⅢおよびⅣで検討する。

カメムシタマゴトビコバチ雌成虫の発消長と寄

生消長は、ホソヘリカメムシの産卵消長と同調する傾向が認められた。Hirose et al. (1996) は、本寄生蜂が寄主であるカメムシ卵の産卵数すべてを合計した“total host resources (THR)”と同調してダイズ圃場に定着するとしている。本試験では、ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシが、ダイズ圃場において本寄生蜂の安定して多量に存在する寄主資源であると考えられた。この2種カメムシの産卵消長を比較したところ、1991年の夏ダイズにおいて、イチモンジカメムシよりもホソヘリカメムシの産卵のピークが遅く、この時、本寄生蜂の寄生率の増加傾向は、ホソヘリカメムシの産卵消長と同調する傾向がみられた(第2.8図)。また、ホソヘリカメムシの産卵数が少なかった1993年の夏ダイズでは、イチモンジカメムシの産卵数が多かったにもかかわらず、本寄生蜂の寄生率は上昇しなかった。さらに、イチモンジカメムシでは、産卵数が減少する産卵後期に、本寄生蜂の寄生率が高くなる傾向がみられた。これらの事実は、本寄生蜂の活動が、寄主カメムシ卵の中でも、特にホソヘリカメムシの産卵消長と同調していることを示唆するものである。

吸引粘着トラップによるカメムシタマゴトビコバチの捕獲個体の性比は、夏ダイズで本寄生蜂の羽化が始まる頃から雄に偏り、その後さらに雄に大きく偏った値を示した。また、秋ダイズでも、トラップ捕獲個体の性比は雄に偏っていた。この原因として雌成虫の圃場からの分散が考えられる。Hirose et al. (1996) も、ダイズ圃場においてカメムシタマゴトビコバチの羽化数が増加するにも関わらず寄生率の上昇がみられない原因として、本寄生蜂雌成虫のダイズ圃場からの分散が寄主の存在下でも起こっている可能性を示唆している。本寄生蜂は産雄性単性生殖を行い(高須, 1989), その交尾は寄主卵あるいは寄主卵塊上において兄妹間で行われる(水谷, 未発表)。このような交尾様式を持つ種では、雄のPATCH間の移動は少ないとされている(Hamilton, 1967)。同様に多寄生性の寄生蜂や集合性の寄主を利用する寄生蜂では、交尾は羽化場所付近に限定され、雄成虫は羽化場所付近にとどまることが多い(Godfray, 1994)。本寄生蜂雄成虫の移動・分散も、羽化場所付近に限定されている可能性が高く、トラップで捕獲された蜂の性比が雄に大きく偏っていたことや、夏ダイズ圃場への飛来・侵入時および秋

ダイズ圃場での飛来・侵入開始時には雌蜂のみが捕獲されたことから、本寄生蜂では繁殖場所間の移動は基本的に雌蜂によって行われ、雌蜂のみがダイズ圃場から分散すると推察される。

しかし、夏ダイズでカメムシタマゴトビコバチの羽化がほとんど認められない9月にトラップで多数の本寄生蜂雌雄成虫が捕獲された。また、秋ダイズでもカメムシタマゴトビコバチの羽化が認められる以前の8月中～下旬に、トラップで雌雄成虫が捕獲された。これらの成虫が何に由来するものか断定できないが、夏ダイズ圃場と秋ダイズ圃場が隣接していたことから、これら近距離にある圃場間で雌雄成虫の移動があったことが考えられる。また、本寄生蜂はクズ群落でマルカメムシやホシハラビロヘリカメムシ *Homococcus unipunctatus* THUNBERG を寄主として繁殖する (高須・広瀬, 1986) ことから、圃場周辺に存在するクズ等から雌蜂が飛来した可能性も考えられた。なお、夏ダイズ圃場で捕獲された雌蜂については、この時期に夏ダイズ圃場にはほとんど寄主卵が存在していないことから、雌蜂が繁殖のために夏ダイズ圃場に侵入したとは考えにくく、移動・分散途中の個体が捕獲されたものと考えられた。また、これらの個体の性が著しく雄に偏っていたのは、雌蜂のみが夏および秋ダイズ圃場外へ分散し、雄蜂の分散が羽化場所付近に限定されたためと推察される。

Ⅲ 寄主選択に関わる要因の解明

カメムシタマゴトビコバチは産卵の認められたカメムシ卵すべてに寄生したが、寄生率は寄主種によって異なった。このような寄生率の差をもたらす要因として、カメムシ種による植物体上での産卵部位の違い (Takasu et al., 1998) や本寄生蜂の圃場からの分散によるカメムシ加害期後半の寄生率の低下 (Hirose et al., 1996) が考えられている。本文Ⅱで述べた調査においても、植物体上での産卵部位のカメムシ種による差が寄生率の差に反映されていることが示唆された。しかし、これらの要因以外に本寄生蜂の寄主種に対する選好性が寄生率の差をもたらす要因の一つとして関与している可能性が考えられる。

本章では、カメムシタマゴトビコバチの寄主種に対する選好性を明らかにするため、ダイズ圃場で寄

主としての資源量が豊富でほぼ同時期に存在し、被寄生率の異なるホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの2種カメムシを用い、本寄生蜂の産卵率と産卵行動を比較する。また、2種カメムシ卵の認知に関わる化学的要因についても明らかにする。さらに、2種カメムシ卵における発育と羽化した蜂の体サイズおよび繁殖に関わる諸形質、そして産卵行動を比較し、選好性との関連について考察する。

1. 供試昆虫

本章の各試験において、寄主として用いたホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵塊 (以下イチモンジカメムシ卵) は、熊本県菊池郡西合志町の九州農業試験場内のダイズ圃場で採集した成虫を室内で継代飼育して得た。試験には産卵後2日以内の卵を用いた。

また、各試験で供試したカメムシタマゴトビコバチは、九州農業試験場内のダイズ圃場で採集した上記2種カメムシの卵、あるいは圃場に人為的に設置・回収したホソヘリカメムシ卵から羽化した個体を、室内で上記2種カメムシの卵を寄主として継代飼育して得た。供試した雌蜂は交尾を確実にするため羽化後2日以上雄とともに飼育した。試験にはとくに断わらない限り羽化後2～4日齢の雌蜂を用い、餌として蜂蜜を与えた。

2. カメムシタマゴトビコバチの2種カメムシ卵に対する選好性

1) 材料および方法

(1) ホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵に対する産卵率

雌蜂の寄主卵に対する産卵率には、供試した雌蜂の起源、すなわち雌蜂が発育した寄主種が産卵に影響する可能性が考えられる。そこで、ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシ両種の卵から羽化した雌蜂について調べた。

直径15mm、長さ75mmの試験管に雌蜂を1頭ずつ入れ、下記 i) および ii) の2通りの方法で寄主卵あるいは寄主卵塊を一定期間攻撃にさらした。その後、蜂を除去し、寄主卵を25℃、16L 8 Dの飼育室内に静置した。一定時間後、寄主卵を観察し、寄主卵表面から突出する卵柄 (egg stalk) の有無によって寄生の有無を判定した。蜂の羽化も寄主カメムシの

第3.1表 ホソヘリカメムシまたはイチモンジカメムシで継代した卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチ^{a)}の2種カメムシ卵に対する産卵率

羽化 寄主種	継代数	産卵率 (%) ^{b)}		
		ホソヘリ カメムシ卵	イチモンジ カメムシ卵	Fisherの正確 確率検定 ^{c)}
ホソヘリカメムシ	1	100 (15)	14.8 (122)	*
イチモンジカメムシ	1	100 (35)	38.7 (75)	*
	2	100 (38)	45.9 (74)	*
	7	85.7 (14)	52.9 (17)	*
	8	83.3 (12)	34.5 (55)	*
	9	—	50.0 (38)	—
野外雌 ^{e)}		100 (30)	51.5 (33)	*

a) 飼育室内でホソヘリカメムシを寄主として約90世代継代した雌蜂の子を使用。

b) 括弧内は供試した卵または卵塊数。

c) *; ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵の間で、産卵率に5%レベルで有意差あり。

d) ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵から羽化した雌蜂間で、産卵率に5%レベルで有意差あり (Fisherの正確確率検定), n.s.; 有意差なし。

e) ダイズ圃場から採集したイチモンジカメムシ卵塊から羽化した雌蜂。

孵化も認められなかった寄主卵は解剖し、寄生の有無を確認した。なお、試験はすべて25℃、16L 8 Dの条件下で行った。

i) 寄主カメムシ卵を1卵ずつ与えた場合の産卵率

麻ひもに産卵させたホソヘリカメムシ1卵またはイチモンジカメムシ1卵塊(7~38卵/卵塊)のいずれかを試験管内の雌蜂に約24時間与え、雌蜂の産卵の有無を調べた。本試験では、ホソヘリカメムシ卵で90世代以上継代した蜂をホソヘリカメムシ卵から羽化した蜂として、ホソヘリカメムシ卵で約90世代継代後、イチモンジカメムシ卵で1~9世代継代した蜂をイチモンジカメムシ卵から羽化した蜂として使用した。また、ダイズ圃場で採取したイチモンジカメムシ卵から羽化した蜂も供試した。

ii) 2種カメムシ卵を同時に与えた場合の産卵率

ホソヘリカメムシ1卵とイチモンジカメムシ1卵塊(8~26卵/卵塊)を5×15mmのろ紙片に7~8mmの間隔で、接着剤(酢酸ビニル樹脂エマルジョン系、以下同じ)によって貼り付け、試験管内の雌蜂に72時間与えた。24, 48, 72時間後に寄主卵を観察し、卵柄の有無によって寄生の有無を確認した。本試験では、ダイズ圃場に人為的に設置・回収したホソヘリカメムシ卵から羽化した蜂をホソヘリカメムシ卵から羽化した蜂として用いた。また、人為的に設置・回収したホソヘリカメムシ卵から羽化後、イ

チモンジカメムシ卵で1世代継代した蜂をイチモンジカメムシ卵から羽化した蜂として使用した。

2) 結果

(1) 寄主カメムシ卵を1卵ずつ与えた場合の産卵率

寄主としてホソヘリカメムシ卵を与えた場合、ホソヘリカメムシおよびイチモンジカメムシのいずれの寄主から羽化した雌蜂も80%以上が産卵し(第3.1表)、ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂とイチモンジカメムシから羽化した各世代の雌蜂との間には産卵率に有意な差は認められなかった(Fisherの正確確率検定, $p > 0.05$)。これに対し、寄主としてイチモンジカメムシ卵を与えた場合、ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂の約15%、イチモンジカメムシから羽化した雌蜂の35~53%が産卵し、ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂とイチモンジカメムシから羽化した各世代の雌蜂との間には産卵率に有意な差が認められた(Fisherの正確確率検定, $p < 0.05$)。また、本寄生蜂のイチモンジカメムシ卵に対する産卵率は、羽化した寄主種に関係なく、ホソヘリカメムシ卵に対する産卵率に比べて有意に低かった(第3.1表, Fisherの正確確率検定, $p < 0.05$)。

イチモンジカメムシで継代した雌蜂のイチモンジカメムシ卵に対する産卵率に世代間で有意な差は認められず(χ^2 検定, $p > 0.05$)、同カメムシ卵での継

第3.2表 ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵を同時に与えた場合のカメムシタマゴトビコバチの寄主種の選択

羽化寄主種	供試数	産卵した雌蜂の数 ^{a)b)}			
		Rc	Rc-Ph	Ph-Rc	Ph
ホソヘリカメムシ	43	29 (67.5)	9 (20.9)	5 (11.6)	0 (0)
イチモンジカメムシ	92	70 (76.1)	20 (21.7)	2 (2.2)	0 (0)

a) 括弧内は供試数に占める割合を示す。

b) Rc : ホソヘリカメムシ卵のみに産卵した蜂。

Rc-Ph: ホソヘリカメムシ卵に産卵後, イチモンジカメムシ卵に産卵した蜂。

Ph-Rc: イチモンジカメムシ卵に産卵後, ホソヘリカメムシ卵に産卵した蜂。

Ph : イチモンジカメムシ卵のみに産卵した蜂。

代による産卵率の向上は認められなかった (第3.1表)。また, ダイズ圃場で採集したイチモンジカメムシから羽化した雌蜂 (野外雌) の産卵率は, ホソヘリカメムシ卵で100%, イチモンジカメムシ卵で51.5%であり, 室内においてイチモンジカメムシで1~9世代継代した雌蜂の産卵率と有意な差は認められなかった (第3.1表, Fisherの正確確率検定, $p>0.05$)。

(2) 2種カメムシ卵を同時に与えた場合の産卵率

ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵を同時に与えた場合, ホソヘリカメムシ卵に先に産卵した雌蜂の割合は, ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂で88.4%, イチモンジカメムシから羽化した雌蜂で97.8%であった (第3.2表, RcとRc-Phの合計)。このうち, ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂の67.5%, イチモンジカメムシから羽化した雌蜂の76.1%がホソヘリカメムシ卵にしか産卵しなかった (第3.2表, Rc)。

イチモンジカメムシ卵に先に産卵した雌蜂は, ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂で2.2%であり, これらはすべてホソヘリカメムシ卵にも産卵した (第3.2表, Ph-Rc)。イチモンジカメムシ卵のみに産卵した雌蜂は全く認められなかった (第3.2表, Ph)。ホソヘリカメムシ卵のみに産卵した雌蜂 (第3.2表, Rc) とホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵の両方に産卵した雌蜂 (第3.2表, Rc-PhとPh-Rcの合計) の比率は, ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂とイチモンジカメムシから羽化した雌蜂の間で有意な差は認められなかった (χ^2 検定, $p>0.05$)。

3) 考察

カメムシタマゴトビコバチのホソヘリカメムシ卵

とイチモンジカメムシ卵に対する産卵率, すなわち寄主種に対する受容率には有意な差が認められた。また, 2種カメムシ卵を同時に与えた場合, 先にホソヘリカメムシ卵に産卵する雌蜂が多かったことから, 本寄生蜂は寄主としてイチモンジカメムシ卵よりもホソヘリカメムシ卵を好むと推察された。この寄主種による選好性の差は, 本寄生蜂のダイズ圃場での寄生率の差をもたらす要因の一つであると考えられる。

カメムシタマゴトビコバチと同様に寄主範囲の広い *Trichogramma* 属の卵寄生蜂でも寄主種に対する選好性があることが幾つかの種で報告されている (Bergeijk et al., 1989; Kaiser et al., 1989; Pak et al., 1990; Huis et al., 1991)。*Trichogramma maidis* は, 供試した2種寄主卵のうち *Ostrinia nubilalis* をより強く先天的に好み, 好まない寄主 *Anagasta kuehniella* で100世代以上継代してもその選好性が保たれる。(Kaiser et al., 1989)。また, *Trichogramma* 属の別の卵寄生蜂 (Pak and Lenteren, 1984) やショウジョウバエの幼虫寄生蜂 (van Alphen and Janssen, 1982) 等でも, 寄主種に対する選好性が, 特定の寄主による継代で変化しない。これらは, 寄生蜂の寄主種に対する選好性が遺伝的なものであることを示唆している。

これに対し, 卵寄生蜂 *Trichogramma semifumatum* (Taylor and Stern, 1971) や, ハエの蛹寄生蜂 *Nasonia vitripennis* (Cornell and Pimentel, 1978) では, 長期間特定の寄主で飼育することにより雌蜂の寄主種に対する選好性が変化する。先の *T. maidis* でも, 人為的な寄主での継代が *T. maidis* の本来の寄主の受容率を低下させる (Bergeijk et al., 1989)。これらは, 雌蜂の寄主種に対する選好

性が後天的なものであることを示唆している。

カメムシタマゴトビコバチのホソヘリカメムシ卵に対する選好性は、本寄生蜂をイチモンジカメムシで数世代継代しても約80~100%と高かった。しかし、イチモンジカメムシでの継代が進むにつれ、本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する産卵率が低下する傾向がみられた。これらの結果から、本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する選好性は、先天的である場合と後天的である場合の2つの可能性が考えられる。先の *T. maidis* で、雌蜂の選好性が、人為的な寄主による継代で変化する (Bergeijk et al., 1989), および変化しない (Kaiser et al., 1989) という異なる結果が得られたのは、本来の寄主での *T. maidis* の継代数が異なるため (Bergeijk et al., 1989) と考えられている。本試験では、カメムシタマゴトビコバチのイチモンジカメムシによる継代数が10世代未満と少ないことから、本試験の結果のみでは、本寄生蜂の選好性が遺伝的であるか否か明確な結論を得ることは難しい。今後、イチモンジカメムシでの継代数を増やし、イチモンジカメムシによる継代が、雌蜂の選好性に与える影響を明らかにする必要がある。

カメムシタマゴトビコバチのイチモンジカメムシ卵に対する産卵率は、ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂よりもイチモンジカメムシから羽化した雌蜂で有意に高かった。*T. maidis* では、好まない寄主 *A. kuehniella* に対する選好性が、*A. kuehniella* で飼育したことにより高まる (Kaiser et al., 1989)。カメムシタマゴトビコバチにおいても、イチモンジカメムシでの継代がイチモンジカメムシ卵に対する産卵率を高めると考えられる。しかし、本試験についても、イチモンジカメムシでの継代数が少ないことから、イチモンジカメムシによる継代数を増やして、再度検討する必要がある。

ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵を同時に与えた選択実験で、イチモンジカメムシから羽化した雌蜂のイチモンジカメムシ卵に対する産卵率は、ホソヘリカメムシから羽化した雌蜂のそれと有意な差がなかった。*T. maidis* では、先天的に好む *O. nubilalis* への産卵経験が *A. kuehniella* に対する選好性を減少させた (Kaiser et al., 1989)。本試験では、先にホソヘリカメムシ卵に産卵した雌蜂の割合が高かったことから、ホソヘリカメムシ卵への

産卵経験が、雌蜂の選好性に影響を及ぼし、イチモンジカメムシ卵に対する産卵率を低下させた可能性が高い。

3. カメムシタマゴトビコバチの2種カメムシ卵に対する反応

1) 材料および方法

(1) 2種カメムシ卵に対するドラミング開始までの接触回数および時間

ホソヘリカメムシ1卵またはイチモンジカメムシ1卵塊(8~26卵/卵塊)のいずれかを、ろ紙片(8×15mm)に接着剤で貼り付け、試験管内の雌蜂1頭に与えた。寄主卵の導入後20分間雌蜂の行動を観察し、ドラミング(寄主卵表面を歩行しながら触角で連続してたたく行動)を開始するまでの時間とそれまでに寄主卵または寄主卵塊と接触した回数を調べた。また、12ないし19時間後に卵柄の有無を調査し、産卵の有無を確認した。本試験では野外から採取したホソヘリカメムシ卵から羽化後、イチモンジカメムシで7世代継代した3および5日齢の雌蜂を用いた。

(2) 2種カメムシ卵における産卵行動開始時間

ホソヘリカメムシ1卵またはイチモンジカメムシ1卵塊(8~26卵/卵塊)のいずれかを、ろ紙片(8×15mm)に接着剤で貼り付け、試験管内の雌蜂1頭に与えた。寄主卵の導入後5, 10, 20, 30分および1, 2, 4, 6, 12時間後に雌蜂の行動を観察し、ドラミングまたは産卵した雌蜂の数を調べた。また、24および48時間後に卵柄の有無を調査し、産卵の有無を確認した。本試験ではすべてイチモンジカメムシから羽化した雌蜂を用いた。このうちの一部はダイズ圃場から採取したイチモンジカメムシ卵塊から羽化した蜂であり、残りはホソヘリカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで1世代継代した蜂であった。

2) 結果

(1) 2種カメムシ卵に対するドラミング開始までの接触回数および時間

供試したカメムシタマゴトビコバチ雌成虫のうち、ホソヘリカメムシ卵を与えた場合の1例を除いたすべての雌蜂が、寄主卵に接触した(第3, 3表)。寄主卵に接触した雌蜂数(C)に対するドラミングを開始した雌蜂数(D)の比率(D/C)は、ホソヘリ

第3.3表 カメムシタマゴトビコバチ^{a)}によるホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵の受容

寄主	雌蜂数		D/C ^{b)c)}	A/D ^{b)c)}	A/C ^{b)c)}
	供試数	接触数			
ホソヘリカメムシ卵	102	101	1.00	0.96	0.96
イチモンジカメムシ卵	101	101	0.53*	0.88n.s.	0.48*

a) 野外に人為的に設置したホソヘリカメムシ卵から羽化後、イチモンジカメムシで7世代継代した雌蜂。

b) C: 接触行動を示した蜂数, D: ドラミング行動を示した蜂数, A: 産卵行動を示した蜂数。

c) *: ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵の間に5%レベルで有意差あり (Fisherの正確確率検定), n.s.; 有意差なし。

第3.4表 カメムシタマゴトビコバチ^{a)}のホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵塊に対するドラミング開始までの接触回数および時間 (平均値±標準偏差)

寄主	ドラミングした雌蜂数	ドラミングを開始するまでの接触回数	開始までに要した時間 (秒) ^{b)}	
			接触	ドラミング
ホソヘリカメムシ卵	101	1.0±0.0	143.7±159.2	143.7±159.2
イチモンジカメムシ卵	54	2.5±2.1	120.5±127.3n.s.	307.9±271.4*

a) 野外に人為的に設置したホソヘリカメムシ卵から羽化後、イチモンジカメムシで7世代継代した雌蜂。

b) *: ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの間に5%レベルで有意差あり (t検定), n.s.; 有意差なし。

カメムシ卵を与えた場合には1.00, イチモンジカメムシ卵を与えた場合には0.53と両区間で有意な差が認められた(第3.3表; Fisherの正確確率検定, $p < 0.05$)。Dに対する寄主卵に産卵した雌蜂数(A)の比率(A/D)は, ホソヘリカメムシ卵を与えた場合には0.96, イチモンジカメムシ卵を与えた場合には0.88と両区間で有意な差は認められなかった(第3.3表; Fisherの正確確率検定, $p > 0.05$)。その結果, A/C(寄主卵に産卵した雌蜂数/寄主卵に接触した雌蜂数)は, ホソヘリカメムシ卵を与えた場合には0.96, イチモンジカメムシ卵を与えた場合には0.48と両区間で有意な差が認められた(第3.3表; Fisherの正確確率検定, $p < 0.05$)。

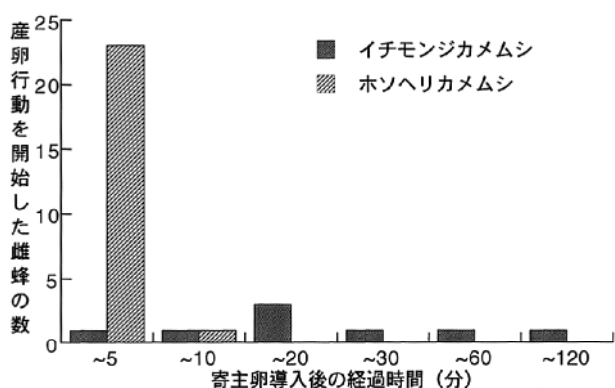
寄主卵に接触後, ドラミングを開始するまでの寄主卵との接触回数は, ホソヘリカメムシ卵を与えた場合には, すべての雌蜂が1回目, すなわち最初の接触でドラミングを開始した(第3.4表)。これに対し, イチモンジカメムシ卵を与えた場合には, 平均で2.5回接触した後, ドラミングを開始した。これらの雌蜂が寄主卵と接触するまでの時間にホソヘリカメムシ卵を与えた場合とイチモンジカメムシ卵を与えた場合で有意な差は認められなかった(第3.4表; t検定, $p > 0.05$)が, ドラミングを開始するまでの時間には有意な差が認められた(第3.4表; t検定, $p < 0.05$)

(2) 2種カメムシ卵における産卵行動開始時間
カメムシタマゴトビコバチの寄主卵に対する反応は, ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシで異なった。ホソヘリカメムシ卵を与えた場合, 24頭中23頭の雌蜂が寄主導入後5分以内に産卵行動を開始し, 残り1頭の雌蜂も10分以内に産卵行動を開始した(第3.1図)。これらの雌蜂はすべて寄主卵導入後24時間以内に産卵した。

イチモンジカメムシ卵を与えた場合, 10分以内に産卵行動を開始した雌蜂は39個体中2個体(5.1%)であった(第3.1図)。さらに, これらを含めて2時間以内に8頭(20.5%)の雌蜂で産卵行動を確認した。これらの雌蜂はすべて寄主卵導入後24時間以内に産卵した。残りの31頭の雌蜂は, 寄主卵導入12時間後までには産卵行動が観察されなかったが, 寄主卵導入24時間後に5頭(12.8%), 48時間後に1頭(2.6%)の雌蜂で産卵を確認した。

3) 考察

一般に, 寄生蜂では寄主を認知する際に寄主に由来する化学物質を手がかりにしているものが多く(Vinson, 1977), この場合, 寄主表面に存在する不揮発性の化学物質が産卵の最終的な刺激として作用していることが多い(Godfray, 1994)。卵寄生蜂では卵表面の物質が寄主認知の手がかりとなっていることが報告されており(Strand and Vinson, 1982; Nordlund et al., 1987; Bin et al., 1993),



第3.1図 カメムシタマゴトビコバチ雌成虫がホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵塊に対して産卵行動を開始した時間

注) ホソヘリカメムシ卵に対しては24頭の、イチモンジカメムシ卵塊に対しては39頭の雌蜂を供試した。

例えば、ヘリカメクロタマゴバチでは、ホソヘリカメムシ卵表面の化学物質を寄主認知の手がかりとして利用している (野田, 1993)。カメムシタマゴトビコバチでは、ホソヘリカメムシ卵を与えた場合、ほぼすべての雌蜂が寄主卵との最初の接触で産卵行動 (ドラミング) を開始したが、イチモンジカメムシ卵を与えた場合、接触してもドラミングしない個体が認められ、A/Cの値はホソヘリカメムシよりもイチモンジカメムシで低かった。また、産卵行動を開始するまでの時間がホソヘリカメムシに比べてイチモンジカメムシで長く、ドラミングを開始するまでの寄主卵との接触回数がホソヘリカメムシよりイチモンジカメムシで多かった。これらの2種カメムシ卵における本寄生蜂の行動の差は、本寄生蜂の寄主認知に卵表面の化学物質が関与していることを示唆しており、その物質の組成あるいは量が2種カメムシで異なる可能性が高い。

4. 寄主卵の認知に関わる化学的要因

1) 材料および方法

(1) 表面を各種溶媒によって洗浄した寄主卵に対する雌蜂の反応

ホソヘリカメムシ10卵またはイチモンジカメムシ3ないし4卵塊 (10~24卵/卵塊) をヘキサン、アセトン、蒸留水各1mlに浸せきした。1~3時間後に寄主卵または寄主卵塊を取り出し、3~4時間風乾した。風乾したホソヘリカメムシ1卵またはイ

チモンジカメムシ1卵塊のいずれかをろ紙片 (8×15mm) に接着剤で貼り付け、試験管内の雌蜂1頭に与えた。寄主卵の導入後30分間雌蜂の行動を観察し、ドラミングを開始した雌蜂の数を調べた。また、12および24時間後に卵柄の有無を調査し、産卵の有無を確認した。本試験では野外から採取したホソヘリカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで5~6世代継代した3~12日齢の雌蜂を用いた。

(2) 寄主卵を洗浄した溶媒中に含まれる寄主認知物質に対する雌蜂の反応

ホソヘリカメムシ10卵またはイチモンジカメムシ5卵塊 (10~32卵/卵塊) をヘキサン、アセトン、蒸留水各0.5mlに浸せきした。1~2分後に寄主卵または寄主卵塊を取り出し、浸せきした各溶媒に直径約1mmのガラスビーズを入れた。ホットプレート上で溶媒を蒸発させた後、ガラスビーズをろ紙片 (8×15mm) に接着剤で貼り付け、試験管内の雌蜂1頭に与えた。寄主卵の導入後5、10および30分後に雌蜂の行動を観察し、ドラミングを開始した雌蜂の数を調べた。本試験では野外から採取したイチモンジカメムシ卵塊から羽化後イチモンジカメムシで26~28世代継代した5~7日齢の雌蜂を用いた。

上記と同様にしてホソヘリカメムシ卵またはイチモンジカメムシ卵を洗浄した蒸留水を10および100倍に希釈した。抽出液および希釈液に対する雌蜂の行動を上記と同様にガラスビーズに塗布して観察した。本試験では野外から採取したイチモンジカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで29~30世代継代した5ないし7日齢の雌蜂を用いた。

ホソヘリカメムシ卵10卵とほぼ表面積が等しいイチモンジカメムシ卵4卵塊 (8卵/卵塊) を上記と同様にして蒸留水によって洗浄し、10および100倍に希釈した。抽出液および希釈液に対する雌蜂の行動を上記と同様にガラスビーズに塗布して観察した。本試験では野外から採取したイチモンジカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで30~31世代継代した5ないし7日齢の雌蜂を用いた。

各試験は、いずれも1処理区当たり10頭の雌蜂を供試し、3回反復した。

2) 結果

(1) 表面を各種溶媒によって洗浄した寄主卵に対する雌蜂の反応

表面をアセトンで洗浄したホソヘリカメムシ卵を

第3.5表 各種溶媒で表面を洗浄したホソヘリカメムシ卵またはイチモンジカメムシ卵塊に対するカメムシタマゴトビコバチ^{a)}の反応

溶媒	ホソヘリカメムシ卵		イチモンジカメムシ卵	
	供試数	ドラミング行動を示した雌蜂の割合 (%) ^{b)}	供試数	ドラミング行動を示した雌蜂の割合 (%) ^{b)}
ヘキサン	80	96.3a	79	34.2a
アセトン	79	67.1b	80	6.3b
蒸留水	80	92.5a	80	50.0a
未洗浄	78	89.7a	80	46.3a

a) 野外に人為的に設置したホソヘリカメムシ卵から羽化後、イチモンジカメムシで7世代継代した雌蜂。

b) 同じ添字は5%レベルで有意差がないことを示す (χ^2 検定)。

与えた場合、ドラミング行動を示した雌蜂の割合は67.1%で、未洗浄(対照)の卵を与えた場合(89.7%)に比べ有意に低かった(第3.5表; χ^2 検定, $p < 0.05$)。これに対し、ヘキサンまたは蒸留水で洗浄したホソヘリカメムシ卵に対してはそれぞれ96.3%, 92.5%の雌蜂がドラミング行動を示し、未洗浄の卵を与えた場合と有意な差は認められなかった(χ^2 検定, $p > 0.05$)。

イチモンジカメムシ卵では、ドラミング行動を示した雌蜂の割合は、アセトンで洗浄した寄主卵を与えた場合(6.3%)が、未洗浄の寄主卵を与えた場合(46.3%)、ヘキサン(34.2%)および蒸留水(50.0%)で洗浄した寄主卵を与えた場合に比べ有意に低かった(第3.5表; χ^2 検定, $p < 0.05$)。

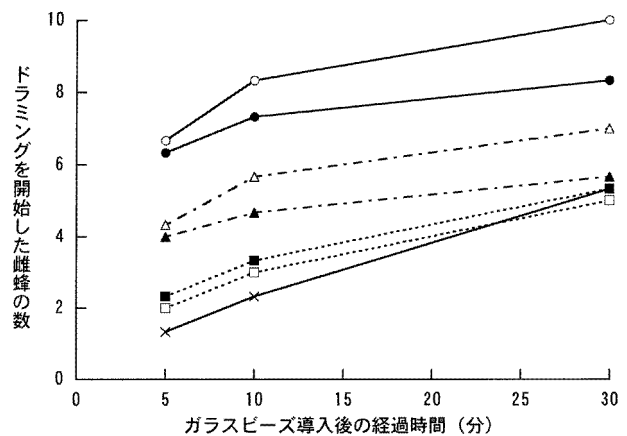
2種カメムシともに、アセトンで洗浄した寄主卵は、内容物が溶出し、卵が変形していた。これらの卵では、雌蜂の産卵は全く認められなかった。一方、ヘキサンまたは蒸留水で洗浄した寄主卵は、内容物の溶出はなく卵の変形も認められなかった。これらの寄主卵では、ドラミング行動の認められた卵すべてで雌蜂の産卵が認められた。

(2) 寄主卵を洗浄した溶媒中に含まれる寄主認知物質

カメムシタマゴトビコバチは、溶媒の種類あるいは蒸留水で洗浄した液の希釈倍率に関わらず、時間の経過とともに有意に多数の雌蜂がガラスビーズに対してドラミング行動を開始した(第3.2, 3.3, 3.4図, 逆正弦関数に変換後に分散分析, Tukey法, $p < 0.05$)。

本寄生蜂は何も塗布しなかったガラスビーズに対しても導入30分後には約半数の雌蜂がドラミングを開始した。各種溶媒による洗浄液を塗布したガラスビーズに対しては、ドラミング行動を示す頻度が高

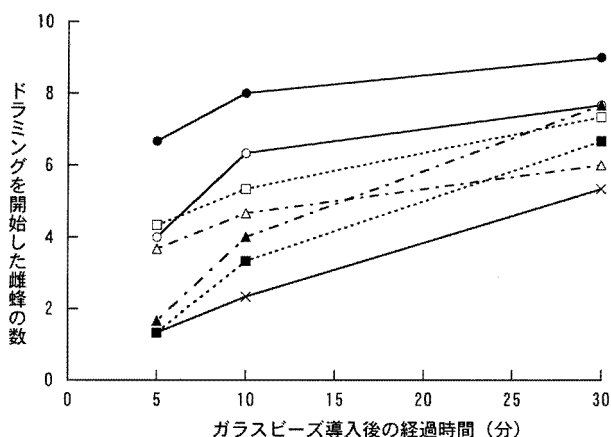
まった。特に、蒸留水で洗浄した液を塗布した場合(ホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵)、ドラミング行動を示した雌蜂の数が、対照区や他の溶媒に比べて有意に多かった(第3.2図, 逆正弦関数に変換後に分散分析, Tukey法, $p < 0.05$)。アセトンにおいても、ホソヘリカメムシおよびイチモンジカメムシともにドラミング行動を示した雌蜂の数が対照区より有意に多かったが、ヘキサンと有意な差はなかった。ヘキサンでは反応した雌蜂の数は対照区と有意な差はなかった。いずれの溶媒においても、洗浄した寄主卵の種類(ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシ)の間には、反応した雌蜂の数



第3.2図 卵表面の洗浄液を塗布したガラスビーズに対してドラミング行動を開始したカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数(供試雌蜂数は各10頭, 3反復の平均値)

—○— Rc-W *
 ---□--- Rc-H *
 ---△--- Rc-A *
 —●— Ph-W *
 ---■--- Ph-H *
 ---▲--- Ph-A *
 —×— 無塗布 (対照)

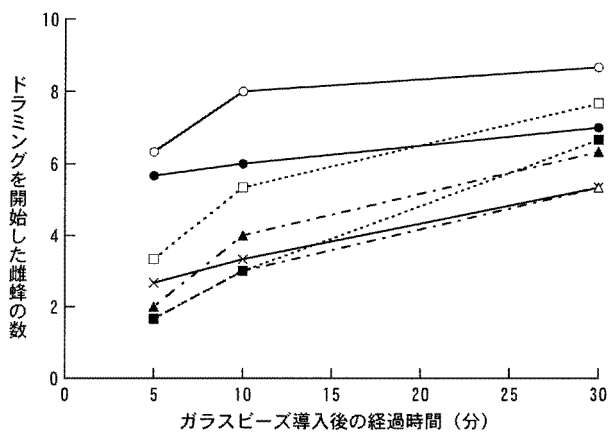
*寄主卵-洗浄溶媒
 Rc: ホソヘリカメムシ
 Ph: イチモンジカメムシ
 W: 蒸留水
 H: ヘキサン
 A: アセトン



第3.3図 卵表面を洗浄した蒸留水およびその希釈液を塗布したガラスビーズに対してドラミング行動を開始したカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数 (供試雌蜂数は各10頭, 3反復の平均値)

○— Rc-1*
 □--- Rc-10*
 △--- Rc-100*
 ●— Ph-1*
 ■--- Ph-10*
 ▲--- Ph-100*
 ×— 無塗布 (対照)

*寄主卵-希釈倍率
 Rc; ホソヘリカメムシ
 Ph; イチモンジカメムシ
 1; 原液
 10; 10倍
 100; 100倍



第3.4図 卵表面を洗浄した蒸留水およびその希釈液を塗布したガラスビーズに対してドラミング行動を開始したカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数 (卵の表面積を等しくした場合, 供試雌蜂数は各10頭, 3反復の平均値)

○— Rc-1*
 □--- Rc-10*
 △--- Rc-100*
 ●— Ph-1*
 ■--- Ph-10*
 ▲--- Ph-100*
 ×— 無塗布 (対照)

*寄主卵-希釈倍率
 Rc; ホソヘリカメムシ
 Ph; イチモンジカメムシ
 1; 原液
 10; 10倍
 100; 100倍

に有意な差は認められなかった。

蒸留水による洗浄液およびその希釈液を塗布したガラスビーズに対する雌蜂の反応は, 洗浄した寄主卵の種類により異なった。ホソヘリカメムシでは, 洗浄した液と10および100倍に希釈した溶液の間で反応した雌蜂の数に有意な差は認められず (第3.3図, 逆正弦関数に変換後に分散分析, $p>0.05$), 対照区に比べ有意に多かった (Tukey法, $p<0.05$)。これに対し, イチモンジカメムシでは, 洗浄液を塗布したガラスビーズに対して反応した雌蜂の数は, ホソヘリカメムシのそれよりも多く, 対照区と有意な差が認められた (第3.3図, Tukey法, $p<0.05$)。しかし, 10および100倍に希釈した溶液では, 反応した雌蜂の数が洗浄液のそれに比べ有意に少なく, 対照区と有意な差が認められなかった。

表面積を等しくした2種カメムシ卵を蒸留水で洗浄した液およびその希釈液を塗布したガラスビーズに対する雌蜂の反応は, ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシで異なった。いずれの溶液においても, 統計的に有意な差は認められなかった (第3.4図, 逆正弦関数に変換後に分散分析, $p>0.05$) が, 反応した雌蜂の数がイチモンジカメムシよりもホソヘリカメムシで多い傾向が認められた。ホソヘリカメムシでは, 洗浄液の希釈率が高くなるにつれ雌蜂の反応数が段階的に減少し, 100倍希釈液では反応した雌蜂の数は対照区と差がなかった。イチモンジカメムシでは, 希釈率の増加につれて雌蜂の反応数が段階的に減少する傾向は認められず, 10および100倍に希釈した液で反応した雌蜂の数にほとんど差は認められなかった。

3) 考察

カメムシタマゴトビコバチは, ホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵を洗浄した蒸留水またはアセトン塗布したガラスビーズにドラミングした雌蜂の割合が無処理のガラスビーズに比べ高く, 卵表面の化学物質が寄主の認知に関与していると考えられた。

各種溶媒で表面を洗浄した2種カメムシ卵に対する雌蜂の反応は, アセトンで低下し他の溶媒では低下しなかった。雌蜂は, 寄主卵を洗浄した蒸留水を塗布したガラスビーズと, 蒸留水で洗浄した寄主卵のいずれにも反応した。卵表面の化学物質は蒸留水中に溶け出してくるため, それを塗布したガラス

ビーズに雌蜂は反応したと考えられる。また、本試験での洗浄では卵表面の化学物質をすべて洗い流すことができなかつた可能性と、長時間の洗浄によって寄主卵の内容物が溶出した可能性が考えられた。そのため、雌蜂は、卵表面に残っていた寄主認知物質、または、寄主卵の内容物に反応したと考えられる。アセトンで雌蜂の反応が低下したのは、洗浄によって卵表面の寄主認知物質が洗い流されたことよりも、むしろ内容物の溶出により卵が変形したことによる可能性が高い。

本寄生蜂の寄主卵由来の物質に対する反応率は2種カメムシで異なつた。カイガラムシに寄生するルビーアカヤドリコバチでは、寄主の体表ワックス中に含まれる産卵刺激物質の活性の違いによって本来の寄主と他種カイガラムシを区別している (Takabayashi and Takahashi, 1985)。また、卵寄生蜂 *Telenomus remus* と *Trichogramma pretiosum* はともに、寄主卵表面に存在するそれぞれの寄主 *Spodoptera frugiperda* と *Heliothis zea* 雌蛾の付属腺由来の物質を利用しているが、*T. remus* と *T. pretiosum* が認知できる物質は、それぞれの寄主がもつ物質のみで、他方の付属腺由来の物質には反応せず、寄主表面の物質が寄主種によって異なる (Nordlund et al., 1987)。一方、ゴキブリの卵に寄生する *Tetrastichus hagenowii* は多くのゴキブリの卵鞘に存在するシュウ酸カルシウムを寄主認知物質として利用している (Vinson and Piper, 1986)。本物質はゴキブリの卵鞘の普遍的な成分であり (Guthrie and Tindall, 1968)、寄主範囲の広い本寄生蜂の general recognition kairomone として作用している (Vinson and Piper, 1986)。カメムシタマゴトビコバチも寄主範囲が広く、寄主認知に利用する化学物質がすべての寄主卵に共通する成分であるかもしれない。しかし、寄主卵の洗浄液を希釈した場合に雌蜂の反応の減少程度が2種カメムシで異なることから、カメムシタマゴトビコバチの寄主認知に関わる寄主卵由来の物質が2種カメムシで異なる可能性が高い。

カメムシタマゴトビコバチは表面に何も塗布していない無処理のガラスビーズに対してもドラミング行動を示した。寄生蜂、特に卵寄生蜂では、寄主卵の大きさや形、手ざわりなどが寄主を認知する際の重要な要因となっている場合が多い (Arthur,

1981; Vinson, 1985)。また、*Trichogramma* 属の卵寄生蜂では、砂粒や樹脂の液滴、ガラスビーズ、水銀の小滴のような無生物の物体にドリリング行動を持続的に試みる (Salt, 1935)。本寄生蜂も無処理のガラスビーズの他、ホソヘリカメムシと形や大きさが似ている植物の種子などに産卵行動を示す (高須, 私信) ことから、寄主の大きさや形状などの物理性も本種の寄主認知における重要な要因であると考えられる。

5. 2種カメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの発育・繁殖特性と産卵行動

1) 材料および方法

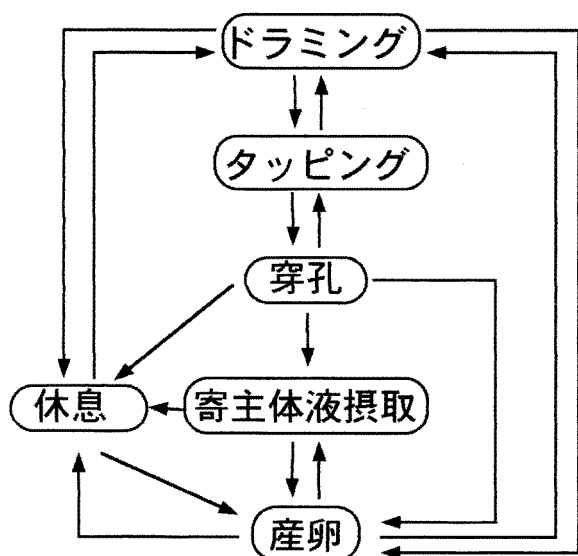
(1) 2種カメムシ卵における蜂の発育と羽化雌の体サイズおよび繁殖特性

本章2の雌蜂の選好性を調べた試験 ((1) の i)) において、ホソヘリカメムシまたはイチモンジカメムシで継代した雌蜂およびホソヘリカメムシで継代後イチモンジカメムシで1~2世代継代した雌蜂が産卵したホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵塊を25℃, 16L 8 Dの飼育室内に静置し、蜂の発育日数を調べた。

また、本章2の (1) の i) と同様の方法で、1頭の雌蜂にホソヘリカメムシ3卵、またはイチモンジカメムシ1卵塊 (10~38卵/卵塊) を24時間与えた。蜂の除去後、被寄生卵を飼育室内に静置し、羽化数を調べた。羽化した子蜂のうち、ホソヘリカメムシで継代した雌蜂から22頭の雌の子蜂を、ホソヘリカメムシで継代後イチモンジカメムシで4世代継代した雌蜂から16頭の雌の子蜂をそれぞれ任意に選抜し、羽化後1日目から個体飼育し寿命を調べた。飼育期間中寄主卵は与えなかつた。また、ホソヘリカメムシで継代した雌蜂が産卵したホソヘリカメムシ卵またはイチモンジカメムシ卵塊から羽化した雌の子蜂について、それぞれホソヘリカメムシ卵から羽化した個体として83頭の雌蜂を、イチモンジカメムシ卵塊から羽化した個体として131頭の雌蜂を任意に選抜し、羽化後3日間寄主を与えず蜂蜜のみを与えて飼育した。冷凍によって雌蜂を殺した後、前翅長と卵巣内の成熟卵数を調べた。

(2) 2種カメムシ卵における産卵行動の差異

ホソヘリカメムシ1卵またはイチモンジカメムシ1卵塊 (8卵/卵塊) のいずれかを、ろ紙片 (8×



第3.5図 寄主卵または寄主卵塊上のカメムシタマゴトビコバチの産卵行動パターン

15mm) に接着剤で貼り付け、試験管 (直径15mm, 長さ75mm) 内の雌蜂 1 頭に与えた。雌蜂が寄主卵 (塊) に遭遇後、寄主卵 (塊) を離脱するまで、雌蜂の行動をビデオ撮影装置 (ウイルソン社製 カラーマイクロビデオスコープ) で記録した。記録後、ビデオテープの再生により雌蜂の産卵行動パターンを観察した。雌蜂の行動は、高須 (1989) に基づき、ドラミング、タッピング、穿孔、寄主体液摂取、産卵、休息の 6 つに分類し (第3.5 図)、産卵行動の

パターンと各行動に要した時間を調べた。本試験では、ホソヘリカメムシ卵には、野外に人為的に設置・回収したホソヘリカメムシ卵から羽化後ホソヘリカメムシで14~15世代継代した2~4日齢の雌蜂、または、上記ホソヘリカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで12~13世代継代した雌蜂、および野外から採取したイチモンジカメムシ卵塊から羽化後イチモンジカメムシで11~12世代継代した3日齢の雌蜂を用いた。イチモンジカメムシ卵塊には、野外に人為的に設置・回収したホソヘリカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで11~13世代継代した2~5日齢の雌蜂または、野外から採取したイチモンジカメムシ卵から羽化後イチモンジカメムシで11ないし25~28世代継代した4~9日齢の雌蜂を用いた。

2) 結果

(1) 2種カメムシ卵における蜂の発育と羽化雌蜂の体サイズおよび繁殖特性

ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵における本寄生蜂の発育日数と羽化した蜂の性比 (雌率) には、寄主種間で統計的に有意な差が認められたが、その差は小さかった (第3.6 表)。また、寄主卵内での幼虫の死亡率はホソヘリカメムシ卵に比べてイチモンジカメムシ卵で有意に高かった (第3.6 表)。

羽化した雌蜂の前翅長には寄主種間で有意な差は

第3.6表 ホソヘリカメムシおよびイチモンジカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチ^{a)}の発育

寄主	発育日数 ^{b)}	死亡率 (%) ^{c)}	性比 (♀ / (♀ + ♂)) ^{c)}
ホソヘリカメムシ卵	13.4 ± 0.5 (n=920)	2.86 (n=1224)	0.85 (n=1189)
イチモンジカメムシ卵	13.3 ± 0.6* (n=1210)	9.70* (n=1340)	0.89* (n=1210)

a) ホソヘリカメムシまたはイチモンジカメムシ卵から羽化した雌蜂を供試。

b) 平均値 ± 標準偏差。

c) *: ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの間に 5% レベルで有意差あり。

(死亡率および性比; χ^2 検定, 発育日数; t 検定)。

第3.7表 ホソヘリカメムシまたはイチモンジカメムシ卵から羽化したカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の前翅長、蔵卵数および寿命 (平均値 ± 標準誤差)

寄主	前翅長 ^{a)} (μ m)	蔵卵数 ^{a)b)}	寿命 ^{b)c)} (日)
ホソヘリカメムシ	850.9 ± 6.6 (n=83)	31.2 ± 0.5 (n=83)	57.0 ± 1.1 (n=22)
イチモンジカメムシ	831.2 ± 6.4n.s. (n=131)	25.8 ± 0.7* (n=131)	49.6 ± 2.2* (n=16)

a) 3日齢の雌蜂を使用。

b) 餌として蜂蜜を供与し、寄主卵は与えなかった。

c) *: ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの間に 5% レベルで有意差あり (MANN-WHITNEY の U 検定), n.s.; 有意差なし。

第3.8表 ホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵塊においてカメムシタマゴトビコバチが産卵行動に要した時間^{a)} (平均値±標準偏差)

寄主 カメムシ	供試 数	カメムシタマゴ 産卵行動に要した時間 (秒) ^{d)}							総産卵時間 (秒) ^{d)}
		トビコバチ 産卵数 ^{b)}	ドラミング	タッピング	穿孔	寄主体液摂取	産卵	休息	
ホソヘリ	11	6.1±1.1	54.8±8.5	23.6±13.4	596.3±143.2	166.1±82.4	97.8±12.3	94.6±133.9	1033.1±192.6
イチモンジ	9	8.1±1.7	254.4±83.0*	33.5±6.9*	288.1±147.6*	468.0±147.6*	83.4±14.5*	607.3± 733.2*	1734.6±923.5*
			(18.9±7.0n.s.)	(202.2±86.4*)	(444.3±137.3*)	(75.8±16.3*)			(1602.4±936.8*)

a) 雌蜂が自身の卵を1卵産卵するのに必要な時間として算出した。

*; ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの間に5%レベルで有意差あり (t検定), n.s.; 有意差なし。

データを対数値 (log (x+1)) に変換後検定を行った。

b) ホソヘリカメムシ1卵またはイチモンジカメムシ1卵塊 (8卵/卵塊) 当たりのカメムシタマゴトビコバチの産卵数。

c) 括弧内は過寄生時の産卵行動に要した時間を除いた場合。

認められなかった (第3.7表)。一方、雌蜂の寿命および産卵数には有意な差が認められ、ホソヘリカメムシ卵から羽化した雌蜂はイチモンジカメムシ卵から羽化した雌蜂よりも平均で寿命が7日程度長く、産卵数が5卵程度多かった。

(2) 2種カメムシ卵における産卵行動の差異

寄主卵に遭遇した雌蜂の産卵行動の基本的なパターンは、2種カメムシ卵で差がなかった。ホソヘリカメムシ卵を与えた場合には、雌蜂は寄主1卵当たり1ないし2か所に穿孔し、4~8卵を産卵した後、寄主卵から離脱した。これに対し、イチモンジカメムシ卵を与えた場合には、供試した9個体すべてで既寄生卵へのタッピングや穿孔、寄主体液摂取が観察された。既寄生卵へのタッピング、穿孔および寄主体液摂取は、1雌当たりそれぞれ平均で9.3回、6.9回および3.7回観察され、しばしば同じ既寄生卵に上記の行動が繰り返された。既寄生卵に穿孔した場合、途中で産卵管を引き抜くことが多かったが、過寄生が4個体で観察され、平均で1.7卵が産卵された。既寄生卵に対するこのような行動は、主に一連の産卵行動の途中で認められたが、すべて既寄生卵となった寄主卵塊にドラミングや穿孔を繰り返す雌蜂も観察された。

雌蜂が各々の産卵行動に要する時間を、雌蜂が1卵を産卵するのに必要な時間で比較したところ、2種カメムシ間で差が認められた (第3.8表)。イチモンジカメムシ卵では、ドラミングやタッピング、寄主体液摂取、休息に要する時間がホソヘリカメムシ卵のそれよりも有意に長かった。これに対し、ホソヘリカメムシ卵では穿孔と産卵に要する時間がイチモンジカメムシ卵のそれよりも有意に長かった。

総産卵時間はホソヘリカメムシ卵よりもイチモンジカメムシ卵で有意に長かった。また、イチモンジカメムシ卵で、既寄生卵に対して行った行動に費やした時間を除いた場合、タッピングでは両寄主卵で有意な差が認められなかったが、穿孔、寄主体液摂取および産卵では上記と同様の傾向が認められた。

3) 考察

ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの発育時の死亡率および羽化した雌蜂の寿命と産卵数には有意な差が認められた。寄生蜂では子の生存率や増殖能力が寄主のサイズや種に依存しており、寄主としての質の差が選好性と関連することが多くの寄生蜂で報告されている (Lewis and Redlinger, 1969; Marston and Ertle, 1969; 稗圃ら, 1976; Juliano, 1982; Strand, 1986)。カメムシタマゴトビコバチでも、子の生存率や雌蜂の寿命および産卵数がイチモンジカメムシ卵よりもホソヘリカメムシ卵で高く、本寄生蜂のホソヘリカメムシに対する選好性は、子の生存率および繁殖成功度と関連した適応的な行動であると考えられる。

カメムシタマゴトビコバチが産卵に費やす時間は、本寄生蜂が1卵を産卵するのに必要な時間として比較したところ、ホソヘリカメムシ卵よりもイチモンジカメムシ卵で長かった。よって、本寄生蜂が1卵を産卵するのに必要なコストは、イチモンジカメムシよりもホソヘリカメムシで低いと考えられる。また、卵粒で産卵され、1卵から4~7頭が羽化するホソヘリカメムシ卵と卵塊 (2~47卵/卵塊, II 第2.4表) で産卵され、1卵から1頭が羽化するイチモンジカメムシ卵では、1卵あるいは1卵塊当たりの寄主としての資源量が異なる。そこで、イチモ

ンジカメムシの平均卵塊サイズを考慮すると、本寄生蜂が野外でこれら2種カメムシ卵に寄生（産卵）する際のコストは、イチモンジカメムシよりもホソヘリカメムシで低いと推定される。よって、本寄生蜂が1卵または1卵塊に産卵するのに必要な時間、すなわち handling time はイチモンジカメムシよりもホソヘリカメムシで短く、ホソヘリカメムシでは寄主の探索のための時間を増加することができると考えられる。また、産卵時は寄生蜂にとって死亡の危険性が高く (Godfray, 1994), 産卵行動に必要な時間が短いことはそのリスクを低下させると推察される。これらの事実から、本寄生蜂のホソヘリカメムシに対する選好性が適応的な行動であることが示唆される。

カメムシタマゴトビコバチの産卵行動のうち、ドラミング、寄主体液摂取および休息の時間がホソヘリカメムシよりもイチモンジカメムシで長かった。このうち、寄主体液摂取は卵寄生蜂ではしばしば観察され、産卵に利用されている (Jervis and Kidd, 1986)。本寄生蜂においても寄主体液摂取は卵の生産に重要な役割を果たしており (高須, 未発表), 休息時に摂取した寄主体液を消化していると考えられている (Takasu and Hirose, 1993)。これらの行動の増加は、本寄生蜂の繁殖にとって有益であり、必ずしも時間やエネルギーを浪費することにはならないと考えられる。一方、供試したイチモンジカメムシ卵塊 (8卵/卵塊) の表面積はホソヘリカメムシ卵1卵よりも広く、2種カメムシでのドラミングの時間の差は、寄主卵の認知 (容認) に要する時間の差によると考えられる。イチモンジカメムシの野外での平均的な卵塊サイズ (20卵/卵塊, 樋口, 1994) を考慮すると、寄主卵の認知に要する時間はさらに多くなることが予想され、イチモンジカメムシ卵はホソヘリカメムシ卵よりも認知 (容認) により多くのエネルギーと時間を必要とする寄主であると推察される。

本寄生蜂はイチモンジカメムシ卵において、自身が産卵した既寄生卵に対してしばしば穿孔やドリリングを行った。本寄生蜂は同種間での既寄生卵の識別に、寄主卵表面から突出する卵柄 (egg stalk) を用いている (Takasu and Hirose, 1988)。ホソヘリカメムシでは卵表面が平滑で卵柄を見つけやすい構造であるのに対し、イチモンジカメムシでは卵表

面に複雑な彫刻模様や突起物があり、本寄生蜂が卵柄を見つけだすのを妨げていると予想される。イチモンジカメムシでの既寄生寄主卵への産卵行動は多くの場合産卵を伴わない。また、既寄生卵に産卵した場合には、小型の蜂が羽化する。よって、イチモンジカメムシでの既寄生卵への産卵行動は、本寄生蜂にとって時間とエネルギーを浪費する行動と考えられる。イチモンジカメムシでは、卵柄による既寄生卵の識別が効率良く行われなかったために本寄生蜂の産卵時間が増加していると考えられる。

IV 寄主カメムシ卵をめぐるカメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の種間競争

カメムシタマゴトビコバチの寄主種による寄生率の差をもたらす要因として、IIで述べたカメムシ種の植物体上での産卵部位の違いやIIIで述べた本寄生蜂の寄主種に対する選好性が関与していることが明らかとなった。これらの要因の他に、本寄生蜂の種間競争における競争能力が、寄主種すなわち、競争相手となる卵寄生蜂の種類によって異なる可能性が考えられた。

本章では、カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂との種間競争について、ホソヘリカメムシとイチモンジカメムシの2種カメムシ卵内での卵寄生蜂幼虫間の種間競争における優劣関係を比較し、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差との関連について検討する。

1. 材料および方法

1) 供試昆虫

本章で述べる各試験では、室内で継代飼育して得た産卵後2日以内のホソヘリカメムシ卵またはイチモンジカメムシ卵塊 (以下イチモンジカメムシ卵) を用いた。

各試験で供試した卵寄生蜂のうち、カメムシタマゴトビコバチは、室内で上記2種カメムシの卵を寄主として継代飼育して得た。ヘリカメクロタマゴバチとホソヘリクロタマゴバチは、九州農業試験場内のダイズ圃場内またはマメ科雑草地に人為的に設置・回収したホソヘリカメムシ卵から羽化した個体をもとに、同カメムシの卵を寄主として室内で継代飼育して得た。*Telenomus triptus* は、同試験場内のダイズ圃場から採集したイチモンジカメムシ卵から

羽化した個体をもとに、同カメムシの卵を用いて室内で継代飼育して得た。本試験では、羽化後2～10日齢の産卵未経験の雌蜂を用いた。

2) ホソヘリカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチと *Gryon* 属卵寄生蜂の種間競争

室内で麻ひもに産卵させたホソヘリカメムシ卵1卵を、直径15mm、長さ75mmの試験管内で1頭の雌蜂に与え、約4時間後に回収した。この被寄生卵を一定期間後に別種の1頭の雌蜂に与え（共寄生させる）、約4時間後に卵を再び回収し室内に静置した。卵寄生蜂の産卵の有無は、カメムシタマゴトビコバチについては卵柄（egg stalk）の有無によって、ヘリカメクロタマゴバチおよびホソヘリクロタマゴバチについては、マーキング行動（産卵後寄主卵の表面を8の字を描くようにしてなぞる）の有無によって判定した。これらの操作をカメムシタマゴトビコバチと、ヘリカメクロタマゴバチまたはホソヘリクロタマゴバチの組み合わせについて、2種卵寄生蜂の産卵間隔が0（2時間後に2番目の雌蜂を導入）、1, 3, 7, 12日間隔になるように設定した。各々の寄生間隔について寄主卵を20～50卵供試した。なお、本章で述べる試験はすべて25℃、16L 8 Dの条件下で行った。

3) イチモンジカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチと *T. triptus* の種間競争

室内で麻ひもに産卵させたイチモンジカメムシ卵を麻ひもから取り外し、1卵塊あたり10卵となるように調整した。この卵塊を7×20mmのろ紙片に接着剤（酢酸ビニル樹脂エマルジョン系）によって貼りつけ、直径15mm、長さ75mmの試験管内で1頭の雌蜂に与えた。この際、カメムシタマゴトビコバチの場合は約6時間後に、*T. triptus* の場合はすべての卵へのマーキング行動を確認後に被寄生卵を回収した。この被寄生卵を一定期間後に別種の1頭の雌蜂に与え、同様に産卵させた後に卵を再び回収し、室内に静置した。2種卵寄生蜂の産卵間隔は、0（2時間後）、1, 3, 7, 10日に設定した。各々の寄生間隔について寄主卵塊を10～30卵塊供試した。なお、カメムシタマゴトビコバチについては、ホソヘリカメムシ卵の場合と同様に卵柄（egg stalk）によって産卵の有無を確認した。

4) 卵寄生蜂の種間競争における優劣関係の判定 2種卵寄生蜂を共寄生させたホソヘリカメムシ卵、

またはイチモンジカメムシ卵について、これら寄主卵から羽化した卵寄生蜂の羽化数を種別に記録した。卵寄生蜂の羽化後、すべての寄主卵を解剖し、卵寄生蜂の死亡の有無を調べた。死亡が認められた場合には、種と死亡数を記録した。死亡が確認された卵寄生蜂は、種間競争には勝利し発育したが、羽化できなかった個体と考えられる（未羽化個体）。死亡した卵寄生蜂の種が確認できないものは、種不明個体とした。これらの値をもとに以下の式で羽化率および未羽化個体率を求め、寄生間隔別に卵寄生蜂間の優劣を比較した。

卵寄生蜂 A の羽化率 (%) = (卵寄生蜂 A が羽化した寄主卵数) / (供試寄主卵数) × 100

卵寄生蜂 A の未羽化個体率 (%) = (卵寄生蜂 A が羽化しなかった寄主卵数) / (供試寄主卵数) × 100

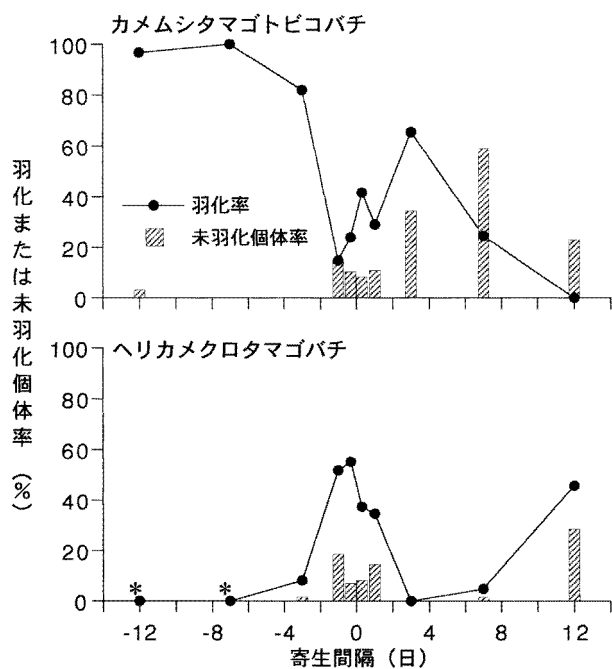
2. 結果

1) ホソヘリカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチと *Gryon* 属卵寄生蜂の種間競争

ホソヘリカメムシ卵からはそれぞれ試験に供した3種の卵寄生蜂が羽化した。1つの寄主卵から同時に2種の卵寄生蜂が羽化することはなかった。ヘリカメクロタマゴバチとホソヘリクロタマゴバチは1卵当たり1頭が羽化し、カメムシタマゴトビコバチではほとんどの場合1卵から2頭以上の蜂が羽化した。1頭のみ羽化した寄主卵も認められた。

(1) カメムシタマゴトビコバチ対ヘリカメクロタマゴバチ (第4.1図)

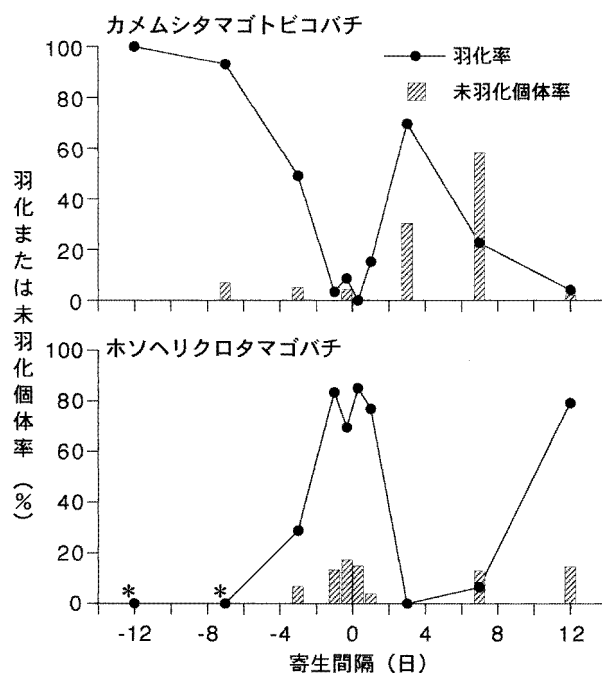
カメムシタマゴトビコバチが先に産卵した場合（図の横軸、マイナス値）、寄生後12および7日目（同図横軸の-12および-7）の既寄生寄主卵に対しヘリカメクロタマゴバチは、ドラミングおよびドリリング行動を示したが、産卵管を引き抜いた後マーキング行動を示さず産卵しなかった。これらの寄生間隔では、カメムシタマゴトビコバチが100%近い羽化率を示した。カメムシタマゴトビコバチの寄生後3, 1, 0日目（同図横軸の-3, -1および0）の既寄生寄主卵に対しては、ヘリカメクロタマゴバチは産卵した。これらの寄生間隔ではヘリカメクロタマゴバチの羽化が認められ、間隔が1および0日ではヘリカメクロタマゴバチの羽化率は50～60%にまで上昇し、カメムシタマゴトビコバチの羽化率を上回った。



第4.1図 ホソヘリカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチとヘリカメクロタマゴバチの幼虫間の種間競争

横軸の負の値は、先にカメムシタマゴトビコバチが寄生し、後からヘリカメクロタマゴバチが寄生したことを示し、正の値は、先にヘリカメクロタマゴバチが寄生し、後からカメムシタマゴトビコバチが寄生したことを示す。*；ヘリカメクロタマゴバチの雌蜂はドラミングおよびドリリングするものの産卵しなかった。

ヘリカメクロタマゴバチが先に産卵した場合（同図の横軸，プラス値）には，寄生後0および1日目の既寄生寄主卵に対しカメムシタマゴトビコバチは産卵した。これらの寄生間隔では，カメムシタマゴトビコバチおよびヘリカメクロタマゴバチの羽化率は30～40%でほぼ互角であった。ヘリカメクロタマゴバチの寄生後3日および7日目の既寄生寄主卵に対してもカメムシタマゴトビコバチは産卵した。これらの寄生間隔では，ヘリカメクロタマゴバチの羽化はほとんど認められず，カメムシタマゴトビコバチが羽化したが，羽化率は寄生間隔の増加とともに低下した。また，カメムシタマゴトビコバチの未羽化個体率が，寄生間隔の増加とともに上昇した。ヘリカメクロタマゴバチの寄生後12日目の既寄生寄主卵に対してもカメムシタマゴトビコバチは産卵したが，ほとんど羽化できなかった。この時ヘリカメクロタマゴバチは50%近い羽化率を示したが，羽化できない個体も多く，カメムシタマゴトビコバチ成虫を体内に保有して死亡した蛹も認められた。



第4.2図 ホソヘリカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチとホソヘリクロタマゴバチの幼虫間の種間競争

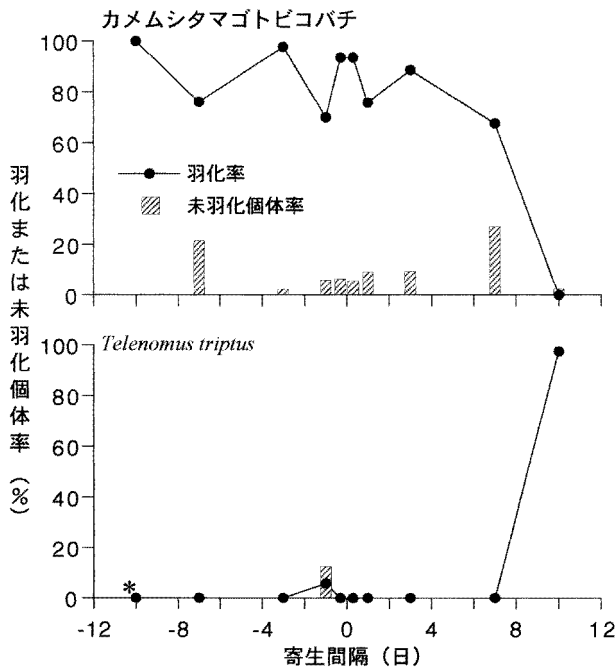
横軸の負の値は，先にカメムシタマゴトビコバチが寄生し，後からホソヘリクロタマゴバチが寄生したことを示し，正の値は，先にホソヘリクロタマゴバチが寄生し，後からカメムシタマゴトビコバチが寄生したことを示す。*；ホソヘリクロタマゴバチの雌蜂はドラミングおよびドリリングするものの産卵しなかった。

(2) カメムシタマゴトビコバチ対ホソヘリクロタマゴバチ（第4.2図）

カメムシタマゴトビコバチとホソヘリクロタマゴバチの種間競争における優劣関係は，上記（1）のカメムシタマゴトビコバチとヘリカメクロタマゴバチの場合とほぼ同様の傾向を示したが，ホソヘリクロタマゴバチの羽化率は，ヘリカメクロタマゴバチのそれに比べて高かった。なお，ホソヘリクロタマゴバチの寄生後12日目にカメムシタマゴトビコバチが産卵した寄主卵では，カメムシタマゴトビコバチがホソヘリクロタマゴバチの蛹に寄生し羽化したケースが1例認められた。

2) イチモンジカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチと *T. triptus* の種間競争（第4.3図）

イチモンジカメムシ卵においても，1つの寄主卵から同時に2種の卵寄生蜂が羽化することはなかった。本カメムシ卵から *T. triptus* は1卵当たり1頭が羽化し，カメムシタマゴトビコバチはほとんどの



第4.3図 イチモンジカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチと *Telenomus triptus* の幼虫間の種間競争

横軸の負の値は、先にカメムシタマゴトビコバチが寄生し、後から *T. triptus* が寄生したことを示し、正の値は、先に *T. triptus* が寄生し、後からカメムシタマゴトビコバチが寄生したことを示す。* : *T. triptus* の雌蜂はドラミングおよびドリリングするものの産卵しなかった。

場合1卵から1頭の蜂が羽化した。

カメムシタマゴトビコバチが先に産卵した場合、*T. triptus* は、寄生後10日目の既寄生寄主卵に対してはドラミングおよびドリリング行動を示したが、マーキング行動を示さず産卵しなかった。この寄生間隔では、カメムシタマゴトビコバチが100%羽化した。カメムシタマゴトビコバチの寄生後7日目の既寄生寄主卵に対して、*T. triptus* は、ドラミングおよびドリリング行動を示したが、最初に接触した寄主卵にはほとんどの雌蜂が産卵しなかった。その後、別の寄主卵に対してドラミングおよびドリリング行動を示した後産卵したが、数卵に産卵を試みた後寄主卵から離れる雌蜂が多かった。この寄生間隔では、カメムシタマゴトビコバチの羽化率が76%、未羽化個体率が21%で、*T. triptus* は羽化および未羽化個体ともに認められなかった。カメムシタマゴトビコバチの寄生後3, 1, 0日目の既寄生寄主卵に対して、*T. triptus* は産卵した。これらの寄生間隔では、カメムシタマゴトビコバチが70~100%羽化し、未羽化個体が0~20%程度認められた。一方、*T. triptus*

は、寄生間隔が1日の場合にごくわずかな羽化が認められるとともに、未羽化個体が12.5%認められたが、他の寄生間隔では、羽化および未羽化個体ともに確認されなかった。

T. triptus が先に産卵した場合、寄生後0, 1, 3, 7日目の既寄生寄主卵に対してカメムシタマゴトビコバチは産卵した。これらの寄生間隔では、カメムシタマゴトビコバチが65~90%羽化した。また、未羽化個体が5~30%程度確認され、未羽化個体率が寄生間隔の増加とともに上昇した。*T. triptus* は全く羽化せず、未羽化個体が1~10%程度認められた。このうち、寄生間隔が1日では、1つの寄主卵内に *T. triptus* とカメムシタマゴトビコバチが死亡しているものが4例(約6%)認められた。寄生後10日目の既寄生寄主卵に対して、カメムシタマゴトビコバチはドラミングおよびドリリング行動を示したが、産卵した雌蜂は供試した8頭中2頭であった。これらの雌蜂は、それぞれ供試した1卵塊(10卵)のうち1卵のみに産卵した。このうち、カメムシタマゴトビコバチの発育がみられたのは1例のみで、死亡した *T. triptus* 成虫の体内でカメムシタマゴトビコバチ成虫が死亡していた。これ以外の卵では *T. triptus* が羽化し、羽化率は97.5%であった。

3. 考察

カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の寄主卵内における種間競争の優劣関係は、競争相手となる卵寄生蜂の種によって異なり、*Gryon* 属の2種卵寄生蜂では、寄生の順序と間隔が競争の結果に関与していたのに対し、*T. triptus* では、*T. triptus* が10日前に寄生した場合を除き、寄生の順序や間隔に関係なくカメムシタマゴトビコバチが羽化した。ダイズ圃場における本寄生蜂の寄生率が高いホソヘリカメムシ卵よりも、寄生率が低いイチモンジカメムシ卵で本寄生蜂が他種卵寄生蜂との競争に強いことは、本種と他種卵寄生蜂の幼虫間における種間競争の結果が、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差をもたらす主要な要因ではないことを示唆している。

寄生蜂の種間での既寄生寄主の識別は、同種他個体による既寄生寄主の識別に比べ一般的でない(van Alphen and Visser, 1990)。本試験においても、供試した卵寄生蜂は、いずれも他種による寄生後7日目までの既寄生寄主卵に対し産卵した。よっ

て、これら卵寄生蜂は、寄主卵外部のマーク（卵柄やマーキング物質）によって他種による既寄生卵を識別できないと考えられる。しかし、*Gryon* 属の2種卵寄生蜂は、カメムシタマゴトビコバチの寄生後12日目の寄主卵に対しては、産卵管を挿入するものの産卵しなかった。イチモンジカメムシ卵においても、同様に、*T. triptus* はカメムシタマゴトビコバチの寄生後10日目の寄主卵には産卵せず、寄生後7日目の寄主卵には、数卵に産卵した後寄主卵塊を離れる雌蜂が多かった。また、カメムシタマゴトビコバチは、*T. triptus* の寄生後10日経過したイチモンジカメムシ卵にはほとんど産卵しなかった。

寄生蜂の中には、別種による既寄生寄主を識別し、産卵を回避するものがある（Mackauer, 1990）。本試験では、カメムシタマゴトビコバチと *T. triptus* が寄生後10日目のイチモンジカメムシ卵に、*Gryon* 属の2種卵寄生蜂が寄生後10日目のホソヘリカメムシ卵に、産卵管を挿入した後に産卵を回避しており、寄主内部の何らかの手がかりによって他種卵寄生蜂による既寄生寄主を識別していると考えられた。ここで、野田（1993）は、ヘリカメクロタマゴバチが、先に寄生した蜂の蛹化と産卵刺激要因である寄主卵黄の消失によって、同種による既寄生寄主を識別するとしている。本試験においても、カメムシタマゴトビコバチの寄生後12日目のホソヘリカメムシ卵内では、寄主卵黄がかなり消費されており、ヘリカメクロタマゴバチは、卵黄の欠乏により産卵しなかったと考えられる。ホソヘリクロタマゴバチや、イチモンジカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチおよび *T. triptus* も、同様な理由により産卵を回避した可能性が高い。

カメムシタマゴトビコバチとヘリカメクロタマゴバチによる種間競争の結果は、野田（1993）の報告とほぼ一致した。また、*Gryon* 属の2種卵寄生蜂による3および7日目の既寄生寄主卵では、カメムシタマゴトビコバチが寄主卵いっぱいに発育した *Gryon* 属の2種卵寄生蜂の任意二次寄生蜂となることが明らかにされている（野田, 1993; 広瀬, 私信）。このような卵寄生蜂の二次寄生の例はほとんど知られていない（Strand and Vinson, 1984）が、*Heliothis virescens* (F.) の多寄生性の卵寄生蜂である *Trichogramma pretiosum* RILEY では、*T. pretiosum* が寄主卵いっぱいに成長した単寄生性の

Telenomus heliothidis ASHMEAD に二次寄生することが報告されている（Strand and Vinson, 1984）。*T. pretiosum* が任意二次寄生できる期間は、*T. heliothidis* の寄生後80~96時間に限られている。これは、80時間以下では、*T. heliothidis* 幼虫の体サイズが小さく *T. pretiosum* の産卵管が届かず、また、96時間以上では、*T. pretiosum* が *T. heliothidis* の幼虫や蛹に穴を開けられないためである。カメムシタマゴトビコバチの二次寄生が、寄生後0および1日目の寄主卵で観察されないのは、上記と同様に本寄生蜂が *Gryon* 属の2種卵寄生蜂の体内に産卵できないためと考えられる。また、カメムシタマゴトビコバチが二次寄生したと思われる寄生後3および7日目の既寄生寄主卵では、本寄生蜂の未羽化個体率が高かった。野田（1993）の報告では、同じ寄生間隔でのカメムシタマゴトビコバチの羽化率は100%近い値を示しており、本試験とは異なる結果が得られている。野田（1993）が産卵を経験した雌蜂を使用したのに対し、本実験では、産卵未経験の雌蜂を使用しており、産卵経験の有無が任意二次寄生における本種の生存率に何らかの影響を及ぼしている可能性が考えられた。

イチモンジカメムシ卵では、*T. triptus* による既寄生寄主卵を7日後に本寄生蜂に与えた場合、*T. triptus* が通常寄生・脱出した際にイチモンジカメムシ卵で観察される黒褐色の膜状物質が、カメムシタマゴトビコバチが羽化した寄主卵でも観察された。この物質は、カメムシタマゴトビコバチが通常寄生・脱出したイチモンジカメムシ卵では観察されない。同様の物質は、*T. triptus* による既寄生寄主卵を3日後に本寄生蜂に与えた場合にも一部の卵で確認され、*T. triptus* が発育した痕跡と考えられる。これらの寄生間隔では、*T. triptus* が寄主卵いっぱいに発育していると予想され、本寄生蜂が、イチモンジカメムシ卵で *T. triptus* の任意二次寄生蜂となっている可能性が高い。

本実験におけるカメムシタマゴトビコバチと *Gryon* 属の2種卵寄生蜂では、*T. pretiosum* と *T. heliothidis* の種間競争（Strand and Vinson, 1984; Strand, 1986）と同様に、寄生間隔が競争の結果に大きく関与していた。寄生蜂の過剰個体の除去機構には様々なものがあり、単寄生性の寄生蜂では、初齢幼虫の大腮による他個体の攻撃がよく知られてい

る (Salt, 1961; 志賀, 1973; Godfray, 1994)。Gryon 属の2種卵寄生蜂は、1齢幼虫時に攻撃用の大腮を持つ (野田, 1993; 水谷, 未発表)。これに対し、カメムシタマゴトビコバチは幼虫の5つの齢期すべてに大腮が認められ、齢期が進むほど大きく堅くなることから、その攻撃能力が増すと予想される (Takasu and Hirose, 1989)。また、本寄生蜂と同じトビコバチ科で幼虫の形態が似ている *Metaphycus luteolus* (TIMBERLAKE) と *Microterys flavus* HOWARD では、幼虫は孵化後3~5日目に偶然遭遇した他個体を顎で傷つけ死亡させることが知られている (Bartlett and Ball, 1964)。カメムシタマゴトビコバチにおいても、孵化後1日目までは1齢幼虫で大腮が小さい (Takasu and Hirose, 1989) ために、Gryon 属の2種卵寄生蜂の初齢幼虫との競争で負けてしまうと予想される。しかし、孵化後3日目以上では本寄生蜂は2~4齢幼虫に成長し (Takasu and Hirose, 1989)、大きくなり硬化した大腮によって Gryon 属の2種卵寄生蜂の初齢幼虫との種間競争に勝つと推察される。このような本寄生蜂幼虫の大腮による攻撃能力の齢期による差が、カメムシタマゴトビコバチと Gryon 属2種卵寄生蜂との種間競争が寄生間隔で異なる一因になっていると考えられる。

また、カメムシタマゴトビコバチは、同種による過寄生が生じた場合、先に大きく発育した幼虫による若齢幼虫の押し潰し、あるいは寄主体液の消失による極度の乾燥や飢餓によって過剰個体を排除していると考えられている (高須, 1989)。多寄生性の寄生蜂では、一般に、過寄生や共寄生に対する防御機構として、上記のような寄主資源の先取りや、窒息、生理的抑圧などが知られている (Godfray, 1994)。本寄生蜂も他種卵寄生蜂より先に寄主卵に寄生した場合には、上記の方法によって、後から寄生してきた他種卵寄生蜂幼虫を排除していると考えられ、本寄生蜂が寄生間隔の長い場合で種間競争に強い原因の一つと考えられる。

これに対し、共寄生では、一方の種が他種に対し一貫して競争に強い場合も少なくなく (Godfray, 1994)、例えば、エンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) の寄生蜂 *Praon pequodorum* VIERECK と *Aphidius ervi* HALIDAY は、常に *Aphidius smithi* SHARMA & SUBBA RAO との種間

競争に強い (Chow and Mackauer, 1984; McBrien and Mackauer, 1990)。カメムシタマゴトビコバチは、*T. triptus* との種間競争や、マルカメムシ卵におけるマルカメクロタマゴバチとの種間競争 (高須・水野, 1997) において圧倒的に優位である。これらカメムシ卵でカメムシタマゴトビコバチの競争相手となる *T. triptus* とマルカメクロタマゴバチは、ともに単寄生性の寄生蜂であり、初齢幼虫時には大腮を持つと考えられる。したがって、これら卵寄生蜂は、Gryon 属の2種卵寄生蜂と同様に、カメムシタマゴトビコバチの若齢幼虫との種間競争において優位であると予想され、幼虫間の闘争能力の差が種間競争における優劣を決定する主要な要因ではないと考えられる。ここで、カメムシタマゴトビコバチは、産卵時に寄主カメムシの発育を停止する物質を寄主卵内に注入する (水谷, 未発表)。先の *T. pretiosum* が産卵時に寄主卵黄の消化を助けるために注入する細胞融解性の毒液 (Strand and Vinson, 1984) は、競争相手である *T. heliothidis* の幼虫を動けなくする働きを持ち、産卵場所付近から寄主卵内に拡散して作用する (Strand and Vinson, 1984)。カメムシタマゴトビコバチが産卵時に注入する物質も、同様に他種卵寄生蜂幼虫の活動を抑制する可能性が高く、産卵部位から拡散する時間が、卵サイズの小さなイチモンジカメムシ卵やマルカメムシ卵と、卵サイズの大きいホソヘリカメムシ卵で異なることが、これらカメムシ卵での幼虫間の種間競争の結果に影響しているのかもしれない。

カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の種間競争として、幼虫間の種間競争の他に、寄主卵上での成虫間の干渉が考えられる。クロタマゴバチ科の卵寄生蜂の雌蜂には、他個体に対する攻撃性を持つものが多い (Hokyo and Kiritani, 1966; 大野, 1983など)。*T. triptus* 雌成虫も、イチモンジカメムシ卵塊上で、接近してきた同種他個体を攻撃する (水谷, 未発表) が、1つの寄主卵塊に2個体以上の雌蜂が同時に寄生する (水谷, 未発表) ほか、雌蜂の産卵後の寄主卵塊付近での静止行動が、寄主卵塊の防衛行動と関連がないと考えられている (Higuchi, 1995)。これは、*T. triptus* の他個体に対する攻撃性が、他のクロタマゴバチ科の他種卵寄生蜂に比べ弱いことを示唆している。また、Gryon 属の雌蜂は、ホソヘリカメムシ卵上で、カメムシタマ

ゴトビコバチへの攻撃性が認められず（高須，未発表），カメムシタマゴトビコバチの産卵に影響を及ぼさない（Takasu et al., 1998）。一方，カメムシタマゴトビコバチは，ホソヘリカメムシ卵上で *Gryon* 属の雌蜂の産卵に影響を及ぼさない（Takasu et al., 1998）。また，イチモンジカメムシ（水谷，未発表）やマルカメムシ（高須，1989）の卵塊上で遭遇した同種他個体に対して攻撃性を示さず，他個体に対する攻撃性を持たないと考えられる。以上の事実から，ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵では，カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の雌蜂が，ともに，寄主卵（塊）上で他種雌蜂を排除する可能性は低く，ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵における卵寄生蜂成虫間の干渉作用の違いが，2種カメムシ卵でのカメムシタマゴトビコバチの寄生率の差に及ぼす影響は少ないと考えられる。これは，本文Ⅱで述べたカメムシタマゴトビコバチのイチモンジカメムシ卵に対する寄生率が，*T. triptus* の密度および寄生率が低かった1993年と1994年の夏ダイズで高くならなかったことから推察される。

V ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンによるカメムシタマゴトビコバチの誘引およびダイズ圃場における寄生活動に与える影響

カメムシタマゴトビコバチが選好性を示すホソヘリカメムシでは，雄成虫がフェロモンを放出し，同種の雌雄成虫や幼虫を誘引する（廉澤，1986；Numata et al., 1990）。このフェロモンは雌成虫だけでなく雄成虫や幼虫も誘引することから，集合フェロモンと呼ばれ，Leal et al. (1995) により (*E*)-2-hexenyl (*Z*)-3-hexenoate (以下 E2HZ3H)，(*E*)-2-hexenyl (*E*)-2-hexenoate (以下 E2HE2H)，myristyl isobutyrate (以下 MI) の3物質の混合物 (E2HZ3H:E2HE2H:MI=1:5:1) からなることが明らかにされた。

本合成集合フェロモンには，ホソヘリカメムシだけでなくカメムシタマゴトビコバチも誘引され (Leal et al., 1995)，本寄生蜂が本フェロモンを，寄主であるホソヘリカメムシ卵を探す際の手がかりとして利用していると考えられている (Leal et al., 1995)。

カメムシタマゴトビコバチは寄主範囲が広く，11

種のカメムシが寄主として知られている (Hirose et al., 1996)。このように寄主範囲の広いカメムシタマゴトビコバチが，寄主であるカメムシ卵を探す際に利用している物質が，ホソヘリカメムシの集合フェロモンと全く同一の組成・比率の混合物でなければならないのか，あるいは特定の成分のみを誘引源として利用しているのかを明らかにすることは，ホソヘリカメムシ卵に選好性を示す本寄生蜂と寄主カメムシとの寄主・寄生者関係の成立要因を考察する上で興味深い。

本章では，ホソヘリカメムシ雄成虫のカメムシタマゴトビコバチに対する誘引効果を明らかにするとともに，本合成集合フェロモンの各成分に対するカメムシタマゴトビコバチの反応を調べ，本寄生蜂に誘引活性を持つ成分を明らかにする。そして，その成分がダイズ圃場での本寄生蜂の密度および寄生率に与える影響を調査し，本物質と在来の天敵であるカメムシタマゴトビコバチを組み合わせたカメムシ類の防除の可能性について検討する。

1. ホソヘリカメムシ雄成虫のカメムシタマゴトビコバチに対する誘引効果

1) 材料および方法

ホソヘリカメムシ雄成虫が，合成集合フェロモンと同様にカメムシタマゴトビコバチ雌成虫を誘引するが明らかにするために，九州農業試験場内の夏ダイズ圃場（面積6 a: 品種「コガネダイズ」）とダイズ圃場から約120m離れた雑草地（主にバヒアグラス *Paspalum notatum* FLUEGGE）で雄成虫を誘引源とした誘引試験を行った。ダイズ圃場の周辺には，



写真3 卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチ捕獲用粘着トラップ

トウモロコシ、ソバ、水稻などが栽培されており、雑草地とともに雑木林に囲まれていた。

本調査では、円筒形の粘着トラップ（高さ18cm、直径13cm；写真3）を使用した。トラップの側面は、粘着剤（金竜スプレー、エス・ディー・エス・バイオテック社製）を塗布したプラスチック・フィルムで覆った。

誘引源としてホソヘリカメムシ雄成虫と合成集合フェロモン（以下、合成フェロモン；富士フレーバー社より供与）を用いた。室内で乾燥ダイズ種子とアカクローバ種子により継代し、羽化後1週間以上経過したホソヘリカメムシ雄成虫10頭を、餌（乾燥ダイズ種子とアカクローバ種子）および水とともに虫かご（縦8×横12.5×高さ9.5cm）に入れトラップの上部に設置した（写真4）。虫かごは毎日観察し、雄成虫が死亡した場合は新しい成虫を補充



写真4 誘引源としてのホソヘリカメムシ雄成虫の粘着トラップへの設置



写真5 誘引源として合成フェロモンあるいはその成分単体を含浸させたプラスチック・ペレットを入れたプラスチック・ボトルの粘着トラップへの設置

した。合成フェロモンは、5mgを直径4～5 mmのプラスチック・ペレット（ポリエチレンと酢酸エチルの共重合体）に含浸させたものを用いた。なお、本章で誘引源として使用した合成フェロモンおよびその各成分は、いずれも上記と同様にプラスチック・ペレットに含浸させたものを用いた。本ペレット10個（50mg）をプラスチック・ボトル（直径3.3cm、高さ4 cm、富士フレーバー社製）に入れ、トラップの上部に設置した（写真5）。対照用のトラップには、餌および水のみを入れた虫かごを取り付けた。

雄成虫または合成フェロモンを誘引源としたトラップを対照用のトラップとともに、雑草地に30m間隔で直線上に配置した。調査は1995年の8月2日から20日まで行い、捕獲された雌蜂の数を3日毎に数えた。トラップは、捕獲される雌蜂の数がトラップを設置した場所の影響を受けないように、調査日毎に場所を一つずつ時計回りに移動させた。粘着剤は調査日毎に塗布し直し、合成フェロモンは8月11日に一度だけ新しいものと交換した。

捕獲された雌蜂の数は、対数値 ($\log(x+1)$) に変換後、2元配置の分散分析によって誘引源間での捕獲数の平均値を比較した。処理間で有意な差（5%レベル）が認められた時は、Tukeyの方法で多重比較を行った。

2) 結果

夏ダイズ圃場では、合成フェロモンを誘引源としたトラップ（以下、合成フェロモントラップ）で対照用のトラップ（以下、対照トラップ）や雄成虫を誘引源としたトラップ（以下、雄トラップ）よりも多数のカメムシタマゴトビコバチ雌成虫が捕獲されたが、トラップ間で統計的に有意な差は認められなかった（第5.1表）。雄蜂の捕獲数は、雄トラップで他のトラップよりも多数捕獲されたが、トラップ間で有意な差は認められなかった。

雑草地では、合成フェロモントラップで対照トラップよりも有意に多数の雌蜂が捕獲された。雄トラップの雌蜂の捕獲数は、フェロモントラップの捕獲数および対照トラップの捕獲数と有意な差が認められなかった。対照トラップには雌蜂は全く捕獲されなかった。また、雄蜂はいずれのトラップにも全く捕獲されなかった。

3) 考察

本試験の結果から、ホソヘリカメムシ雄成虫がカ

第5.1表 ホソヘリカメムシ雄成虫を誘引源とした粘着トラップに捕獲された卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチの数（3日当たりの捕獲数；平均値±標準偏差）

誘引源	夏ダイズ圃場		雑草地	
	♀ ^{c)}	♂ ^{c)}	♀ ^{c)}	♂
雄10頭	1.00±1.55a	2.00±2.53a	1.50±2.35ab	0±0
合成フェロモン ^{a)}	6.67±7.58a	0.50±0.55a	9.17±12.47a	0±0
対照 ^{b)}	0.83±0.75a	1.00±1.55a	0±0 b	0±0

- a) 3物質の混合物（E2HZ3H：E2HE2H：MI=1：5：1）。
 b) 誘引源なし。
 c) 同じ添え字は5%レベルで有意差がないことを示す（Tukey法）。
 データを対数値（ $\log(x+1)$ ）に変換後検定を行った。

メムシタマゴトビコバチ雌成虫を誘引することを証明することはできなかった。ホソヘリカメムシと同様に雄成虫が集合フェロモンを放出するミナミアオカメムシ（Mitchell and Mau, 1971；Brennan et al., 1977；Harris and Todd, 1980）やチャバネアオカメムシ（Moriya and Shiga, 1984），アシビロヘリカメムシ *Leptoglossus australis*（FABRICIUS）（安田・鶴町, 1994）では、フェロモンに卵寄生蜂や寄生バエが誘引されることが明らかになっている（Mitchell and Mau, 1971；Harris and Todd, 1980；Moriya and Shiga, 1984；Yasuda and Tsurumachi, 1995）。本試験においても、雑草地では雄トラップに雄蜂は全く捕獲されないにもかかわらず雌蜂は捕獲されている。したがって、ホソヘリカメムシ雄成虫が放つ集合フェロモンも、カメムシタマゴトビコバチに対する誘引効果を持つと思われる。本試験で誘引性を証明できなかったのは、トラップの構造や設置方法に問題があったためと考えられ、ホソヘリカメムシ雄成虫のカメムシタマゴトビコバチに対する誘引効果については再度検討する必要がある。

2. ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンとその構成成分によるカメムシタマゴトビコバチの誘引

1) 材料および方法

(1) 試験1

本試験では、合成フェロモンおよびその構成成分のカメムシタマゴトビコバチに対する誘引効果を調べた。

調査は上記1と同様に、九州農業試験場内の夏ダイズ圃場および雑草地で行い、円筒形の粘着トラップを用いた。誘引源として、合成フェロモンまたはその成分（E2HZ3H, E2HE2H および MI）を含浸さ

せたプラスチック・ペレット10個（50mg）を、それぞれプラスチック・ボトルに入れトラップの上部に取り付けた（上記1参照）。対照用のトラップには、空のボトルを取り付けた。

合成フェロモンおよび各成分を誘引源としたトラップ（対照用のトラップを含め計5個）を、夏ダイズ圃場（品種「コガネダイズ」：1995年4月26日播種）では12m間隔（写真6A）で、雑草地では15m間隔（写真6B）で直線上に配置した。誘引試験は1995年の7月13日から28日まで行い、捕獲された雌蜂の数を3日毎に数えた。トラップのローテーションおよび粘着剤の交換は、上記1と同様に行った。誘引源であるプラスチック・ペレットは7月19日に一度だけ新しいものと交換した。

(2) 試験2

本試験では、合成フェロモンおよびその構成成分のカメムシタマゴトビコバチとホソヘリカメムシに対する誘引効果を調べた。

調査は、試験1を行った雑草地で行った。本試験では、粘着板トラップ（20cm×20cm、富士フレーバー社製、写真7）を使用した。このトラップの粘着力は円筒形の粘着トラップより強力で、粘着板両面にカメムシタマゴトビコバチだけでなくホソヘリカメムシ成虫も捕獲できる。このトラップを地上から約60cmの高さになるように支柱に取り付けた。

誘引源として、合成フェロモンまたはその構成成分を含浸させたプラスチック・ペレット10個（50mg）を、それぞれトラップ各面の中央部に5個ずつ（トラップ当たり計10個、50mg）直接取り付けた。対照用のトラップには、何も取り付けなかった。

上記トラップ（計5個）を、雑草地に15m間隔で直線上に配置した。誘引試験は1995年の9月7日か



写真6 粘着トラップのダイズ圃場 (A) および雑草地 (B) での設置



写真7 カメムシタマゴトビコバチおよびホソヘリカメムシ捕獲用粘着板トラップ

ら22日まで行い、捕獲された雌蜂およびカメムシ成虫の数を3日毎に数えた。粘着板および誘引源であるプラスチック・ペレットは調査日毎に新しいものと交換した。トラップのローテーションは、上記1

と同様に行った。

(3) 統計検定

試験1および2ともに、上記1と同様にして、誘引源間での雌蜂の捕獲数の平均値を比較した。

2) 結果

試験1では、夏ダイズ圃場および雑草地ともに、合成フェロモンまたはE2HZ3Hを誘引源としたトラップで多数のカメムシタマゴトビコバチ雌成虫が捕獲された(第5.2表)。夏ダイズ圃場ではE2HZ3Hを誘引源としたトラップで、雑草地では合成フェロモンまたはE2HZ3Hを誘引源としたトラップで、誘引源のない対照トラップとの間に有意な差が認められた。雌蜂の捕獲数は、合成フェロモンを誘引源としたトラップよりもE2HZ3Hを誘引源としたトラップで多かったが、有意な差は認められなかった。また、合成フェロモンおよびE2HZ3Hを誘引源としたトラップのいずれにおいても、捕獲された雌蜂の数は、ダイズ圃場よりも雑草地で有意に多かった(約3~5倍)(Wilcoxonの符号化順位検定, $p < 0.05$)。MIまたはE2HE2Hを誘引源としたトラップでは、ごくわずかの雌蜂が捕獲されたが、調査期間中1頭の雌蜂が捕獲された対照トラップと有意な差は認められなかった。

粘着板トラップを用いた試験2においても、E2HZ3Hを誘引源としたトラップに多数のカメムシタマゴトビコバチが捕獲され、対照トラップとの間に有意な差が認められた(第5.3表)。E2HZ3Hを誘引源としたトラップに捕獲された雌蜂の数は、合成フェロモンを誘引源としたトラップのそれよりも少なかったが、有意な差は認められなかった。E2HE2Hを誘引源としたトラップには雌蜂がわずかに捕獲され、MIを誘引源としたトラップには雌蜂は全く捕獲されなかった。これら2つのトラップに捕獲された雌蜂の数は、対照トラップのそれと有意な差は認められなかった。

ホソヘリカメムシ成虫は、雌雄ともに合成フェロモンまたはMIを誘引源としたトラップで捕獲され、対照トラップとの間に有意な差が認められた(第5.3表)。合成フェロモンを誘引源としたトラップの捕獲数とMIのそれとの間に有意な差は認められなかった。E2HZ3Hを誘引源としたトラップおよび対照のトラップには1頭の成虫が捕獲された。E2HE2Hを誘引源としたトラップには雌雄成虫とも

第5.2表 ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンおよびその成分単体を誘引源とした粘着トラップに捕獲された卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数（3日当たりの捕獲数）

誘引源	夏サイズ圃場		雑草地	
	平均値 ^{d)}	標準偏差	平均値 ^{d)}	標準偏差
合成フェロモン ^{a)}	1.6ab	1.34	8.4a	3.51
E2HZ3H ^{b)}	4.2a	1.10	13.4a	4.10
E2HE2H ^{c)}	0.2b	0.45	0.2b	0.45
MI ^{d)}	0.6b	0.89	0.2b	0.45
対照 ^{e)}	0.2b	0.45	0 b	0

a) 3物質の混合物 (E2HZ3H : E2HE2H : MI = 1 : 5 : 1)。 b) (E)-2-hexenyl (Z)-3-hexenoate。

c) (E)-2-hexenyl (E)-2-hexenoate。

d) Myristyl isobutyrate。

e) 誘引源なし。

f) 同じ添字は5%レベルで有意差がないことを示す (Tukey法による多重比較)。

データを対数値 (log (x+1)) に変換後検定を行った。

第5.3表 ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンおよびその成分単体を誘引源とした粘着板トラップに捕獲されたカメムシタマゴトビコバチ雌成虫とホソヘリカメムシ成虫の数（3日当たりの捕獲数）

誘引源 ^{a)}	カメムシタマゴトビコバチ		ホソヘリカメムシ			
	雌成虫		雌成虫		雄成虫	
	平均値 ^{b)}	標準偏差	平均値 ^{b)}	標準偏差	平均値 ^{b)}	標準偏差
合成フェロモン	51.6a	56.99	5.0a	1.22	6.6a	3.21
E2HZ3H	37.8a	28.47	0 b	0	0.2b	0.45
E2HE2H	5.0b	4.00	0 b	0	0 b	0
MI	0 b	0	3.4a	2.19	6.4a	3.05
対照	1.2b	1.64	0.2b	0.45	0 b	0

a) 第5.2表参照。

b) 同じ添字は5%レベルで有意差がないことを示す (Tukey法による多重比較)。

データは対数値 (log (x+1)) に変換後検定を行った。

全く捕獲されなかった。

3) 考察

合成フェロモンの各成分に対する反応は、カメムシタマゴトビコバチ雌成虫とホソヘリカメムシ成虫で異なった。雌蜂は合成フェロモンと同様にE2HZ3Hに誘引され、MI, E2HE2Hには誘引されなかった。これに対し、ホソヘリカメムシ成虫は、MIに誘引され、E2HZ3H, E2HE2Hには誘引されなかった。これらの結果から、カメムシタマゴトビコバチ雌成虫は集合フェロモン各成分に対し、ホソヘリカメムシとは異なった反応を示すことが明らかとなった。

カメムシタマゴトビコバチの寄主カメムシでは、ホソヘリカメムシ以外に、ミナミアオカメムシ (Mitchell and Mau, 1971; Brennan et al., 1977; Harris and Todd, 1980) とチャバネアオカメムシ (Moriya and Shiga, 1984) で、集合フェロモンの

存在が知られている。これらカメムシの集合フェロモンは同定されており (Aldrich et al., 1987; Sugie et al., 1996), ホソヘリカメムシの集合フェロモンとは成分が全く異なる。これらカメムシの集合フェロモンに対するカメムシタマゴトビコバチの反応を明らかにすることによって、寄主種に対する選好性などの本寄生蜂と寄主カメムシとの寄主・寄生者関係がより明確になるものと思われる。

合成フェロモンあるいはE2HZ3Hを誘引源としたトラップに捕獲されたカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数は、サイズ圃場よりも雑草地で多かった。寄主であるカメムシ類の卵は雑草地にはほとんど存在しないと考えられることから、サイズ圃場で数種のカメムシ類の卵が認められるサイズの莢伸長期から子実肥大期にかけて (本文II), カメムシタマゴトビコバチの密度は、サイズ圃場よりも雑草地で低いと予想される。別に行った試験においても、ダイ

ズ圃場よりも雑草地で、合成フェロモンを誘引源としたトラップに多数の雌蜂が捕獲された（水谷ら、未発表）。これらの事実は、カメムシタマゴトビコバチが活発に圃場間を移動していることを示唆するものと考えられる。

E2HZ3Hはホソヘリカメムシを誘引することなく、天敵であるカメムシタマゴトビコバチだけを誘引できることから、カメムシ類の防除素材としての利用が考えられる。本物質をダイズ圃場へ処理することにより、カメムシタマゴトビコバチの密度を高め、カメムシ類の卵に対する寄生率を向上させることが可能かもしれない。

3. ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンおよびその成分がダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生活動に及ぼす影響

1) 材料および方法

(1) 試験 1

i) 調査圃場

本試験では、E2HZ3H および合成フェロモンが、ダイズ圃場のカメムシタマゴトビコバチの寄生活動に及ぼす影響について調査した。

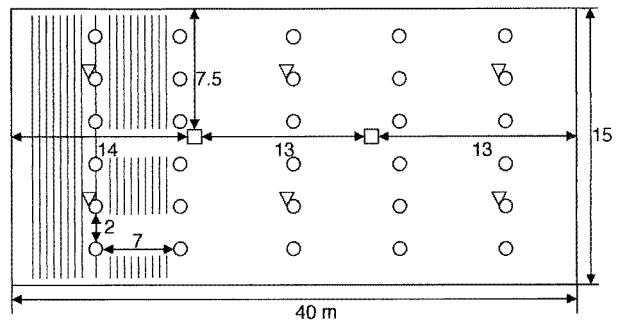
調査は、上記 1 で述べたダイズ圃場で行った。1996年と1997年の2年間、夏ダイズ圃場（品種「コガネダイズ」：1996年は4月23日播種，1997年は4月24日播種）および秋ダイズ圃場（品種「フクユタカ」：1997年7月16日播種）に、① E2HZ3H 処理圃場，②合成フェロモン処理圃場，③無処理圃場の3つの試験圃場を設定した。各処理圃場は、1996年は30m，1997年は50m以上離して配置した。このうち、1997年のE2HZ3H処理圃場と無処理圃場は、それぞれ夏ダイズ圃場と秋ダイズ圃場が隣接（約5m間隔）していた。

カメムシタマゴトビコバチの誘引源としてE2HZ3Hまたは合成フェロモンを含浸させたプラスチック・ペレット10個（50mg）を、プラスチック・ボトルに入れ、ボトルをダイズ株から10cm程度上部に位置するように支柱に針金で固定し（写真8）、試験圃場内6か所に設置した（第5.1図）。無処理圃場には空のボトルを設置した。誘引源であるE2HZ3Hおよび合成フェロモンは、1996年の夏ダイズで6月4日から8月1日まで、1997年の夏ダイズで6月6日から8月7日まで、秋ダイズでは8月20



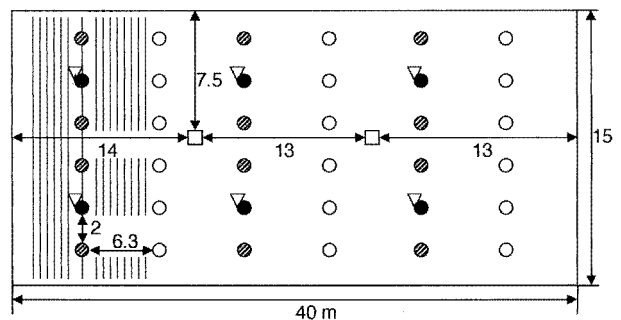
写真8 プラスチック・ペレットを入れたプラスチック・ボトルのダイズ圃場への設置

A (1996)



○ 系統抽出により選抜した調査株 (30 株)
□ 吸引粘着トラップ
▽ 誘引源 (E2HZ3H または合成フェロモン)

B (1997, 1998)



各圃場で系統抽出により選抜した調査株 (36 株) は、E2HZ3H (または合成フェロモン) 源からの距離によって以下の3つのカテゴリーに分類した (1997年)

● 誘引源直下: 6 株
◎ 誘引源付近: 12 株
○ その他: 18 株
□ 吸引粘着トラップ
▽ 誘引源 (E2HZ3H または合成フェロモン)

第5.1図 調査圃場の概略図（誘引源，吸引粘着トラップ，調査株）

注) 1996年 (A) および1997, 1998年 (B)。

日から10月21日まで設置し、毎週新しいものと交換した。なお、播種後の管理は当地の慣行に従ったが、農薬散布は全く行わなかった。

ii) カメムシタマゴトビコバチおよびホソヘリカメムシの密度の調査

カメムシタマゴトビコバチの密度を調べるため、各圃場内に吸引粘着トラップ（以下トラップ）を2基設置し（第5.1図）、2日間に捕獲されたカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数を1週間間隔で調べた。

また、ホソヘリカメムシの密度を調べるため、各圃場内に固定調査株（1996年は30株、1997年は36株）を設定し（第5.1図）、これら調査株上に生息するホソヘリカメムシ成虫数を見取り法により1週間間隔で数えた。

iii) カメムシタマゴトビコバチの寄生率の調査

(i) 人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対する寄生率の調査

カメムシタマゴトビコバチの寄生率を調べるため、上記ii)のホソヘリカメムシの密度を調べたダイズ株について、室内で麻ひもに産卵させた産下後24時間以内のホソヘリカメムシ卵を、株当たり1卵ずつ葉裏にクリップで固定した。カメムシ卵は、1996年は2日後、1997年は5日後に回収した。カメムシ卵の設置は1週間間隔で行った。回収したホソヘリカメムシ卵は1卵ずつ試験管に入れ、25℃、16L 8 Dの飼育室内に静置した。カメムシタマゴトビコバチの寄生の有無は、本文IIと同様に、蜂の羽化または寄主卵の解剖によって確認した。

(ii) 圃場内に産卵された各種カメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の調査

各圃場から任意に選んだダイズ株に産卵されたホソヘリカメムシ、イチモンジカメムシ、マルカメムシの卵を採取し、カメムシタマゴトビコバチの寄生率を調査した。カメムシ卵の採取は、1996年の夏ダイズで7月17日、1997年の夏ダイズで7月29日、秋ダイズで9月30日に行った。採取したカメムシ卵は1卵または1卵塊ずつ試験管に入れ、25℃、16L 8 Dの飼育室内に静置し、カメムシタマゴトビコバチの寄生の有無を、上記(i)と同様に、蜂の羽化または寄主卵の解剖によって確認した。

(2) 試験2

i) 調査圃場

本試験では、E2HZ3Hがカメムシタマゴトビコバチの密度および寄生率に与える影響が、場所（圃場）の違いによるものではなく、E2HZ3Hの処理によるものであることを確認するために、処理圃場と無処理圃場を交互に入れ替えて、本寄生蜂の密度および寄生率を調査した。

調査は、上記1で述べたダイズ圃場で1998年に行った。約60m離れた2か所の秋ダイズ圃場（品種「フクユタカ」：7月17日播種）を用意し、E2HZ3H処理圃場および無処理圃場とした。2つの圃場は11日おきに処理（E2HZ3H処理および無処理）を入れ替えた。

誘引源として、試験1と同様にE2HZ3Hを含浸させたプラスチック・ペレット10個（50mg）を、プラスチック・ボトルに入れ、試験圃場内6か所に設置した（第5.1図）。無処理圃場には空のボトルを設置した。誘引源であるE2HZ3Hは、9月11日から10月22日まで設置し、11日おきに新しいものと交換した。

ii) カメムシタマゴトビコバチの密度の調査

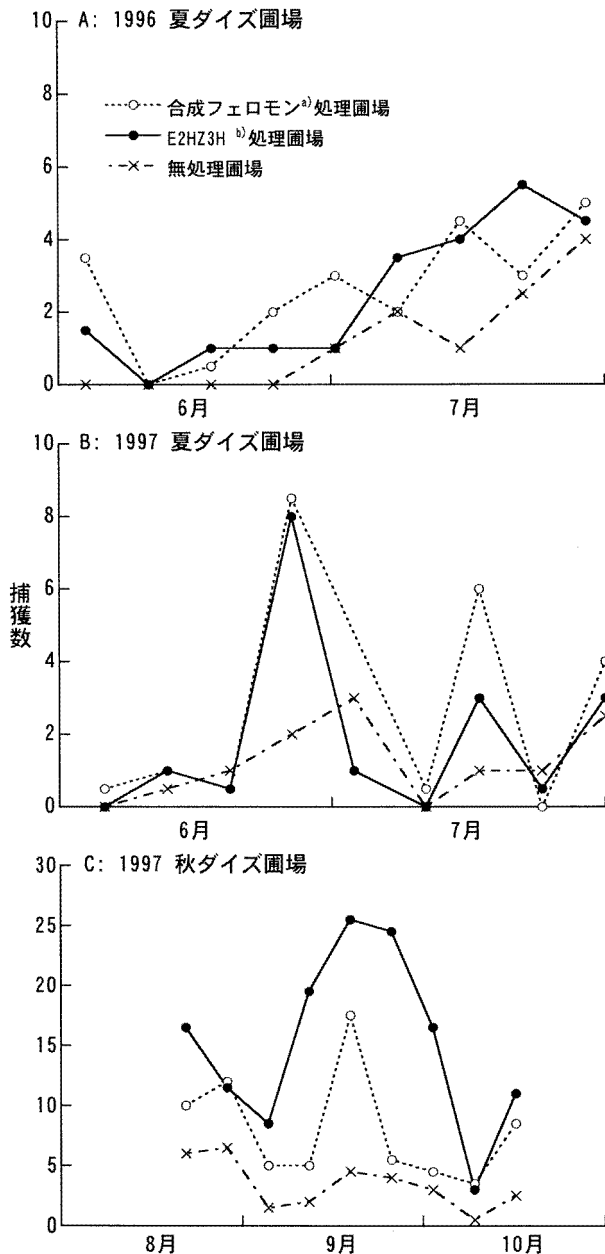
カメムシタマゴトビコバチの密度を調べるため、試験1と同様に、各圃場内に吸引粘着トラップ（以下トラップ）を2基設置し（第5.1図）、2日間に捕獲されたカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の数を5ないし6日おきに調べた。

iii) カメムシタマゴトビコバチの寄生率の調査

カメムシタマゴトビコバチの寄生率を調べるため、試験1と同様に圃場内に設定した36株の固定調査株（第5.1図）について、室内で麻ひもに産卵させたホソヘリカメムシ卵を設置し、5日後に回収し、カメムシタマゴトビコバチの寄生の有無を調べた。この一連の調査は、11日おきに4回行った。

(3) 統計検定

カメムシタマゴトビコバチとホソヘリカメムシの個体数は、対数値（ $\log(x+1)$ ）に変換後、分散分析によって処理圃場間での平均値の比較を行った。処理間で有意な差（5%レベル）が認められた時は、Tukey法で多重比較を行った。人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対する寄生率および圃場から採取したカメムシの卵に対する寄生率は、各調査日毎に χ^2 検定によって処理圃場間での値を比較し、有意な差が認められたときは、処理圃場間の全ての組み合わせについて χ^2 検定による比較を行った。



第5.2図 合成フェロモンおよびその成分を処理したダイズ圃場に設置した吸引粘着トラップによるカメムシタマゴトビコバチ雌成虫の平均捕獲数の推移

- a) 3物質の混合物 (E2HZ3H:E2HE2H:MI = 1:5:1; 第5.2表参照)。
 b) (E)-2-hexenyl (Z)-3-hexenoate。

2) 結果

(1) 試験1

i) カメムシタマゴトビコバチの密度 (トラップ捕獲数)

1996年の夏ダイズでは、E2HZ3H または合成フェロモンを処理した圃場で、誘引源を設置した6月初めからカメムシタマゴトビコバチが捕獲されたのに

対し、無処理圃場 (対照) では7月初めから捕獲された (第5.2A図)。1997年の夏ダイズでは、カメムシタマゴトビコバチが捕獲され始めた時期に処理圃場間でほとんど差は認められなかった (第5.2B図)。秋ダイズでは、調査開始時から、いずれの圃場でもカメムシタマゴトビコバチが捕獲された (第5.2C図)。

カメムシタマゴトビコバチの捕獲数は、1996年の夏ダイズと1997年の秋ダイズで、E2HZ3H 処理圃場および合成フェロモン処理圃場で無処理圃場より有意に多く (第5.2A, C図)、E2HZ3H 処理圃場と合成フェロモン処理圃場では有意な差は認められなかった。1997年の夏ダイズでは、捕獲数はE2HZ3H 処理圃場および合成フェロモン処理圃場で無処理圃場に比べやや多かったが、有意な差は認められなかった (第5.2B図)。秋ダイズ圃場では夏ダイズ圃場に比べ、特にE2HZ3H 処理圃場において、雌蜂の捕獲数が多かった (第5.2A, B, C図)。

ii) ホソヘリカメムシの密度 (ダイズ株上生息数)

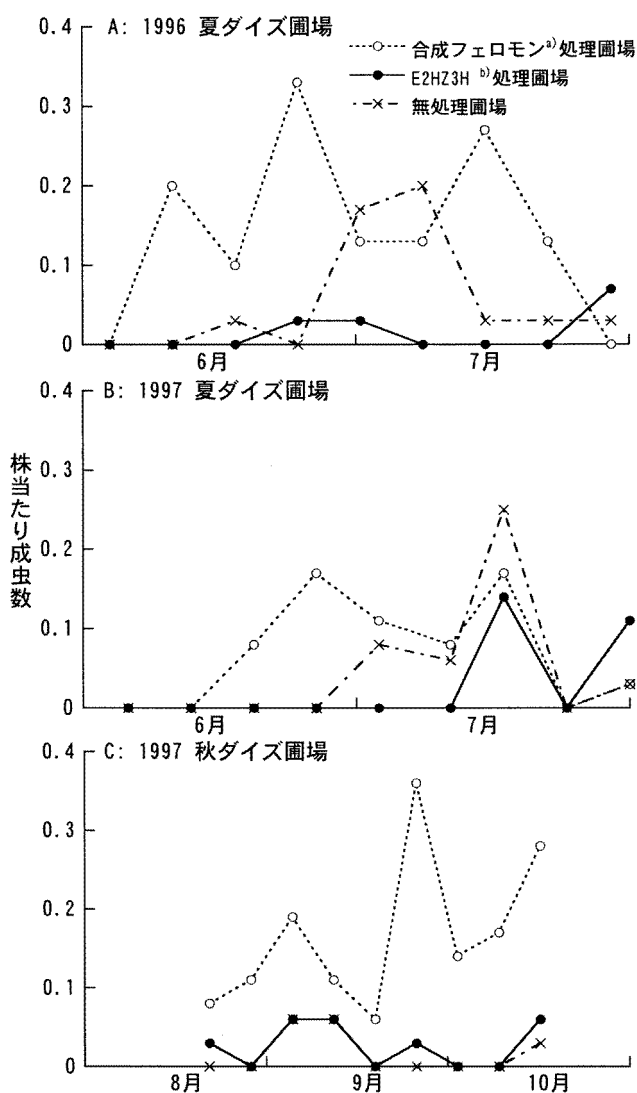
1996年の夏ダイズ、1997年の夏および秋ダイズのいずれにおいても合成フェロモン処理圃場で無処理圃場に比べ早い時期からホソヘリカメムシの飛来が認められた (第5.3A, B, C図)。これに対し、E2HZ3H 処理圃場では、飛来開始時期に無処理圃場と差はみられなかった (第5.3A, B, C図)。

ホソヘリカメムシの密度は1996年の夏ダイズ、1997年の夏および秋ダイズのいずれにおいても合成フェロモン処理圃場で無処理圃場より高く、1997年の秋ダイズでは有意な差が認められた (第5.3A, B, C図)。一方、E2HZ3H 処理圃場での密度は、無処理圃場と同等かあるいは低く、両処理圃場間で有意な差は認められなかった (分散分析, $P>0.05$)。また、1996年の夏ダイズと1997年の秋ダイズでは、合成フェロモン処理圃場との間に有意な差が認められた (第5.3A, B, C図)。

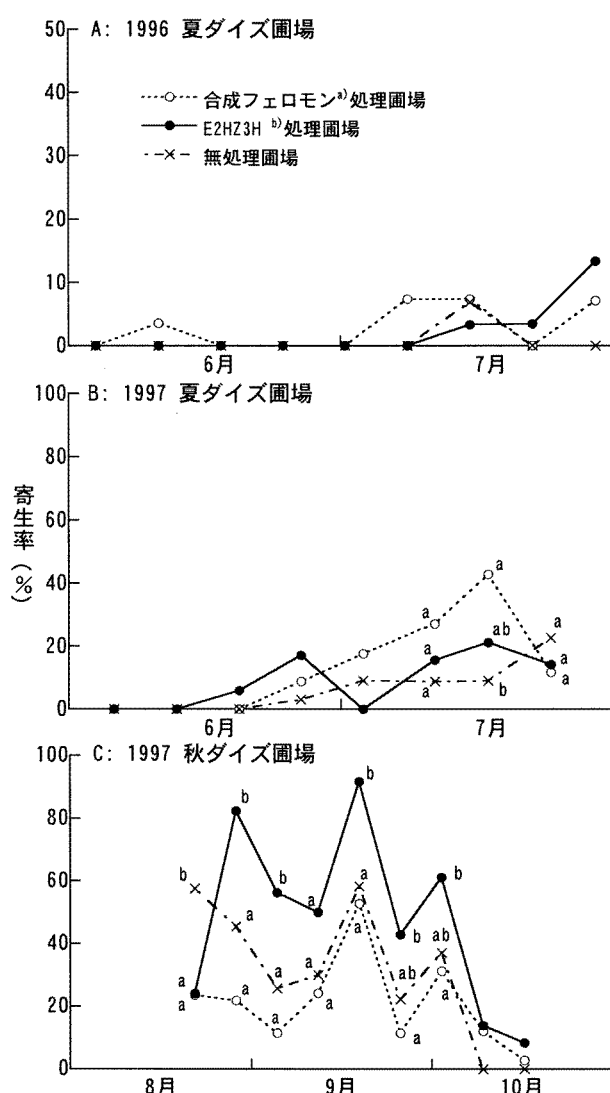
iii) カメムシタマゴトビコバチの寄生率

(i) 人為的に設置したホソヘリカメムシ卵における寄生率

ダイズ圃場内に人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対するカメムシタマゴトビコバチの寄生率は、卵の設置期間を2日間とした1996年の夏ダイズでは、いずれの圃場においても著しく低かった (第



第5.3図 合成フェロモンおよびその成分を処理したダイズ圃場におけるホソヘリカメムシ成虫の株当たり個体数の推移 (a), b); 第5.2図に同じ。



第5.4図 合成フェロモンおよびその成分を処理したダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率の推移 (ホソヘリカメムシ卵を人為的に設置) (a), b); 第5.2図に同じ。同一調査日の同じ添字は5%レベルで処理圃場間に有意差がないことを示す (χ^2 検定)。

5.4A 図)。

卵の設置期間を5日間とした1997年も、夏ダイズではいずれの圃場においてもカメムシタマゴトビコバチの寄生率は低く、7月中旬に合成フェロモン処理圃場と無処理圃場で有意な差が認められた以外は、有意な差は認められなかった(第5.4B図)。秋ダイズでは、調査を開始した8月中旬にE2HZ3H処理圃場よりも無処理圃場で寄生率が有意に高かった(第5.4C図)。その後E2HZ3H処理圃場では雌蜂の密度が高くなり、8月下旬から9月中旬までの3回の調査で無処理圃場よりも寄生率が有意に高かった。雌蜂の密度が減少し始めた9月下旬以降、E2HZ3H処理圃場の寄生率は無処理圃場より高

かったが、有意な差は認められなかった (χ^2 検定, $p>0.05$)。合成フェロモン処理圃場と無処理圃場では、調査を開始した8月中旬以外は、寄生率に有意な差は認められなかった(第5.4C図)。

(ii) 圃場から採取した各種カメムシ卵における寄生率

本調査で得られた寄生率は、1調査日の値である。よって、被寄生卵が蜂の羽化まで圃場に存在するのに対し、未寄生寄主卵は寄主カメムシの孵化後消失してしまう。一方、採取卵の中には産卵直後の卵も含まれる。したがって、得られた寄生率は過大ある

第5.4表 合成フェロモン^{a)}処理圃場, E2HZ3H^{b)}処理圃場および無処理圃場から採取したホソヘリカメムシ, イチモンジカメムシおよびマルカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチの寄生率

処理圃場	寄生率 (%) ^{b)}		
	ホソヘリカメムシ	イチモンジカメムシ	マルカメムシ
1996年夏ダイズ圃場			
合成フェロモン	69.2a (13)	34.9a (324)	42.9a (21)
E2HZ3H	66.7a (6)	18.0b (621)	27.3a (22)
無処理	77.8a (9)	20.2b (506)	20.8a (24)
1997年夏ダイズ圃場			
合成フェロモン	65.5a (29)	44.5a (371)	69.1a (588)
E2HZ3H	87.5a (40)	41.6a (515)	53.7b (1858)
無処理	89.7a (29)	11.9b (243)	83.5c (230)
1997年秋ダイズ圃場			
合成フェロモン	76.5a (34)	95.2a (21)	— (0)
E2HZ3H	75.0a (20)	77.3a (88)	56.7a (150)
無処理	81.8a (22)	89.3a (28)	86.1b (72)

a) 第5.2表参照.

b) 括弧内は採取した卵数。

c) 同一列の同じ添字は5%レベルで有意差がないことを示す (χ^2 検定)。

いは過小評価の可能性があり, 真の寄生率とは異なると考えられるが, 処理圃場間での寄生率の比較は可能である。1996年の夏ダイズと1997年の夏および秋ダイズのいずれにおいても, 圃場から採取したホソヘリカメムシ卵に対するカメムシタマゴトビコバチの寄生率は, 合成フェロモン処理圃場, E2HZ3H処理圃場および無処理圃場の間で有意な差は認められなかった(第5.4表, χ^2 検定, $p>0.05$)。イチモンジカメムシ卵とマルカメムシ卵では, 合成フェロモン処理圃場やE2HZ3H処理圃場で無処理圃場より寄生率が高くなる場合が認められたが, 有意な差がなかったり無処理圃場の方が高い場合があり, 一定の傾向は認められなかった。

iv) 誘引源からの距離とホソヘリカメムシの生息数およびカメムシタマゴトビコバチの寄生率との関係

1997年の夏および秋ダイズ圃場で, 調査した36株の固定調査株を, 誘引源からの距離によって①誘引源直下(6株), ②誘引源付近(12株), ③その他(18株)の3つのグループに分け(第5.1図), ホソヘリカメムシの生息数と人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対するカメムシタマゴトビコバチの寄生率を各グループ間で比較した。

ホソヘリカメムシは, 合成フェロモン処理圃場で, 合成フェロモンを設置した株(誘引源直下)に集中

する傾向が認められ, 秋ダイズでは誘引源直下とその他のグループとの間に有意な差が認められた(Tukey法, $p<0.05$) (第5.5表)。E2HZ3H処理圃場および無処理圃場では, 上記3つのグループ間で差は認められなかった。

これに対し, カメムシタマゴトビコバチの寄生率は, いずれの処理圃場においても, 誘引源直下や誘引源付近の株で寄生率が高くなる傾向は認められなかった(第5.6表)。

(2) 試験2

i) カメムシタマゴトビコバチの密度(トラップ捕獲数)

カメムシタマゴトビコバチの捕獲数は, E2HZ3H処理圃場で無処理圃場より有意に多かった(Tukey法, $p<0.05$) (第5.5図)。捕獲数は, E2HZ3Hを設置した直後に高くなり, 処理期間の後半には減少する傾向がみられた。圃場の場所による捕獲数の差は認められなかった(分散分析, $p>0.05$)。捕獲数の調査日による差は認められた(Tukey法, $p<0.05$)が, 調査前半(9月)に比べ後半(10月)で捕獲数が少ないという一定の傾向は認められなかった。

ii) カメムシタマゴトビコバチの寄生率

合計で4回行った調査のうち, 9月に行った2回の調査では, E2HZ3H処理圃場で無処理圃場よりも

第5.5表 合成フェロモン^{a)}処理圃場、E2HZ3H^{a)}処理圃場および無処理圃場における誘引源からの距離とホソヘリカメムシの株当たり成虫数との関係

処理圃場	株当たり成虫数 (平均値±標準偏差) ^{b)}		
	誘引源直下 ^{o)}	誘引源付近 ^{o)}	その他 ^{o)}
1997年夏ダイズ圃場			
合成フェロモン	0.22±0.29a	0.06±0.12a	0.02±0.04a
E2HZ3H	0.02±0.06a	0.03±0.06a	0.03±0.06a
無処理	0.04±0.11a	0.03±0.06a	0.06±0.13a
1997年秋ダイズ圃場			
合成フェロモン	0.70±0.53a	0.07±0.09b	0.05±0.06b
E2HZ3H	0 ± 0 a	0.02±0.04a	0.04±0.05a
無処理	0 ± 0 a	0 ± 0 a	0.03±0.05a

a) 第5.2表参照。

b) 同一行の同じ添字は5%レベルで有意差がないことを示す (Tukey法による多重比較)。

データは対数値 (log(x+1)) に変換後検定を行った。

c) 第5.1図参照。

第5.6表 合成フェロモン^{a)}処理圃場、E2HZ3H^{a)}処理圃場および無処理圃場における誘引源からの距離と人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対するカメムシタマゴトビコバチの寄生率との関係

処理圃場	寄生率 (%) (平均値±標準偏差) ^{b)}		
	誘引源直下 ^{o)}	誘引源付近 ^{o)}	その他 ^{o)}
1997年夏ダイズ圃場			
合成フェロモン	25.4±30.8a	10.5±15.3a	11.8±12.2a
E2HZ3H	12.5±19.4a	6.7±6.1a	9.8±9.6a
無処理	3.1±8.8a	7.0±8.2ab	7.5±8.2b
1997年秋ダイズ圃場			
合成フェロモン	26.9±22.0a	25.9±12.0a	21.1±15.3a
E2HZ3H	48.8±33.5a	62.6±28.2a	47.8±25.6a
無処理	34.2±23.4a	34.8±20.8a	34.8±21.8a

a) 第5.2表参照。

b) 同一行の同じ添字は5%レベルで有意差がないことを示す (Tukey法による多重比較)。

データは逆正弦関数に変換後検定を行った。

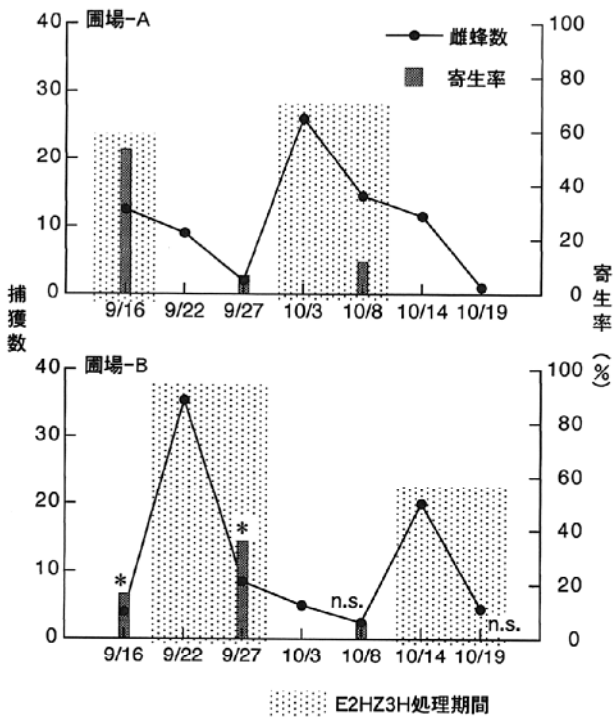
c) 第5.1図参照。

寄生率が有意に高かった (第5.5図)。これに対し、10月に行った2回の調査のうち、10月8日の調査では、雌蜂の密度がE2HZ3H処理圃場で無処理圃場よりも高いにも関わらず、寄生率は両圃場とも低く、処理圃場間で有意な差は認められなかった。また、10月19日の調査では、雌蜂の密度はE2HZ3H処理圃場で無処理圃場よりも高かったがその差は小さく、両圃場とも設置したホソヘリカメムシ卵に対し全く寄生が認められなかった。

3) 考察

トラップによるカメムシタマゴトビコバチの捕獲数は、無処理圃場に比べE2HZ3H処理圃場で多く

なる傾向を示した。処理圃場を入れ替えた試験においても同様の結果が得られたことから、本寄生蜂の密度の上昇が場所の影響によるのではなく、E2HZ3Hの処理によることが確認された。しかもE2HZ3H処理圃場ではホソヘリカメムシの密度は高まらなかったことから、本物質によってホソヘリカメムシの密度を高めることなく、カメムシタマゴトビコバチの密度のみを高めることが可能と考えられる。さらに、1996年の夏ダイズでは、E2HZ3Hの処理直後からトラップでカメムシタマゴトビコバチの捕獲が認められたことから、本物質によって、カメムシタマゴトビコバチをホソヘリカメムシなどカメ



第5.5図 E2HZ3H[®]を処理したダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチの吸引粘着トラップによる捕獲数および人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対する寄生率の推移 (E2HZ3H 処理圃場と無処理圃場を入れ替えた場合)

a) (E)- 2-hexenyl (Z)- 3-hexenoate

*; 5%レベルで圃場-Aの寄生率との間に有意差があることを示す (χ^2 検定)。n.s.; 有意差なし。

ムシ類が飛来する前にダイズ圃場に誘引できる可能性が示唆された。

1996年と1997年に、E2HZ3H 処理圃場と無処理圃場に人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対するカメムシタマゴトビコバチの寄生率は、秋ダイズにおいては有意な差が認められたが、夏ダイズでは有意な差がなかった。また、圃場から採取したカメムシ類の卵に対する寄生率も、イチモンジカメムシやマルカメムシで一部有意な差が認められたものの、無処理圃場より E2HZ3H 処理圃場で高くなるという一定の傾向は認められなかった。雌蜂を誘引できるにもかかわらず、E2HZ3H 処理圃場でカメムシタマゴトビコバチの寄生率が必ずしも高まらない原因として、誘引した雌蜂の数が寄生率を高めるには十分でなかったことが考えられる。これは、雌蜂の密度が低い夏ダイズで E2HZ3H 処理圃場の寄生率が高まらなかったことから示唆される。一方、1997年の秋ダイズで E2HZ3H 処理圃場の雌蜂の密度が無

処理圃場や合成フェロモン処理圃場より高くなる9月には、人為的に設置したホソヘリカメムシ卵に対する寄生率が高くなった。また、1998年の圃場を入れ替えた試験においても、9月に E2HZ3H 処理圃場で雌蜂の密度が、対照圃場に比べ高く、寄生率も対照圃場に比べ高かった。秋ダイズのように雌蜂の密度が高くなる条件下では E2HZ3H によって寄生率が高まる傾向がみられることから、E2HZ3H によって十分な数の雌蜂を誘引できれば、本寄生蜂のカメムシ卵に対する寄生率を高めることができると思われる。

天敵昆虫が寄主探索の際に利用している信号物質、すなわちカイロモンを害虫防除に応用しようとする試みは *Trichogramma* 属 (Lewis et al., 1972) や コマユバチ科 (Chiri and Legner, 1983) の寄生蜂などで行われている。これらの試験では、カイロモンを圃場に散布した場合、寄生率に対する効果が認められない例 (Chiri and Legner, 1983) や、小面積で寄主密度が高い場合のみ防除効果が認められる例 (Lewis et al., 1972) 等の報告がある。その後、Lewis et al. (1979) は、カイロモンを寄主の産卵場所の近くに限定散布すると、寄生蜂の探索活動が強化されることを明らかにした。また、Lewis et al. (1982) と Nordlund et al. (1983) は、ガラスハウス内の試験で、卵塊の近くに寄主の性フェロモンを置くと寄生率が高くなると報告している。カメムシタマゴトビコバチにおいても、E2HZ3H の濃度や処理方法を検討することによって、本寄生蜂の寄生率が安定して高まる可能性がある。

卵寄生蜂のように、未成熟な発育段階の寄主を利用する捕食寄生者の中には、寄主種の成虫が発する刺激を寄主探索の間接的な手がかりとして利用しているものがある (Godfray, 1994)。例えば、ヤガの1種 *Heliothis virescens* に寄生する *Trichogramma* 属の卵寄生蜂は、寄主の性フェロモンに反応する (Lewis et al., 1982; Noldus and van Lenteren, 1985; Noldus, 1989)。この性フェロモンは、植物の葉に吸着され、過去に性的に成熟した成虫がその場所にいたことを示す情報となる (Noldus et al., 1991)。ホソヘリカメムシの集合フェロモンは雌成虫も誘引することから、フェロモンが存在する場所には寄主である卵が存在する可能性が高いと考えられる。本試験では、ホソヘリカメ

ムシ成虫が合成フェロモンを設置した株に集まる傾向を示したのに対し、カメムシタマゴトビコバチの寄生率は、合成フェロモンまたはE2HZ3Hを設置した株で高くなる傾向はみられなかった。これは、本フェロモンがカメムシタマゴトビコバチに対して誘引物質として作用しているが、卵と直接結びつく情報ではなく、卵の存在する可能性の高い場所を示す手がかりとして利用していることを示唆している。すなわち、フェロモンに誘引されダイズ圃場に飛来した雌蜂は、ダイズ株に到達すると寄主である卵そのものの探索行動を開始すると考えられる。その際、雌蜂は集合フェロモンではなく寄主と直接結びつく手がかりを利用して可能性が高い。したがって、ダイズ株に到達後の本寄生蜂の寄主探索行動を解明することによって、E2HZ3Hによって誘引したカメムシタマゴトビコバチの探索活動を高め、カメムシ卵に対する寄生率を高くすることができるかもしれない。

VI 総合考察

1. ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチとカメムシ類の寄主・寄生者関係

カメムシタマゴトビコバチは、ダイズ植物体の部位(本文Ⅱ)とホソヘリカメムシ卵に対する選好性(本文Ⅲ)を有し、これらがホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵での寄生率の差をもたらす主要な要因であることが明らかとなった。本寄生蜂がダイズの葉を中心に寄主卵を探索するのは、ダイズ植物体の表面構造の違い、すなわち毛茸の有無が雌蜂の寄主探索行動に影響するためと考えられている(高須, 1989; Takasu et al., 1998)。このような雌蜂の行動に影響を及ぼす要因とともに、本寄生蜂が先天的に選好性を示すホソヘリカメムシ卵が葉に多く産卵されていることが、本寄生蜂が葉を中心に寄主卵を探索する理由であると考えられる。

本寄生蜂の寄生率が葉で高い傾向は、ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵以外にマルシラホシカメムシ卵とチャバナアオカメムシ卵で認められた(本文Ⅱ)。一般に、寄生蜂は、好適な寄主が生息する場所では、選好性を示す寄主だけでなく利用しやすい寄主も攻撃する(van Alphen and Vet, 1986)。葉を中心に寄主卵を探索する本寄生蜂にとって、葉に産卵された寄主卵は、茎や莢に産まれ

た寄主卵よりも発見、すなわち利用しやすい寄主と考えられる。マルシラホシカメムシ卵とチャバナアオカメムシ卵に対する本寄生蜂の寄生率がダイズ圃場で高いのは、これら2種カメムシ卵が、葉に多く産卵されるためと考えられる。

これに対し、マルカメムシ卵では、葉だけでなく茎や莢に産卵された卵でも本寄生蜂の寄生率が高く、産卵部位による寄生率の差はみられなかった(本文Ⅱ)。マルカメムシ卵の産卵時期はホソヘリカメムシやイチモンジカメムシと異なり、その時期には本カメムシ卵に代わる寄主資源がダイズ圃場に少ない。また、この時期には、夏ダイズ圃場で本寄生蜂が多数羽化する。圃場内における本寄生蜂の密度の上昇に加え、ホソヘリカメムシ卵などの他種カメムシ卵の密度が低いことが、本寄生蜂のマルカメムシ卵への依存度を高め、葉以外の部分に産卵されたマルカメムシ卵でも本寄生蜂の寄生率が高くなるのかもしれない。

本寄生蜂の種間競争における優劣関係の差は、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差をもたらす主要な要因でないことが明らかとなった(本文Ⅳ)。一方、本寄生蜂が、選好性を示すホソヘリカメムシ卵よりも選好性の低いイチモンジカメムシ卵で他種卵寄生蜂との種間競争に強いことは、本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する選好性が、他種卵寄生蜂との種間競争における優劣関係の差によるものではないことを示唆している。

本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵で、ほぼ一貫してクロタマゴバチ科の他種卵寄生蜂との幼虫間の種間競争に強いことが明らかとなった(本文Ⅳ)。ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵以外の寄主カメムシ卵のうち、マルシラホシカメムシ卵とチャバナアオカメムシ卵では、*T. triptus*が本寄生蜂の競争相手であり、イチモンジカメムシ卵の場合と同様に本寄生蜂が種間競争に強いと予想される。また、マルシラホシカメムシ卵とアオクサカメムシ類の卵では、本寄生蜂は、ミツクリクロタマゴバチと競争関係にある。これらカメムシ類の卵では、本寄生蜂とミツクリクロタマゴバチはともに単寄生性を示すことから、イチモンジカメムシ卵の場合と同様に、本寄生蜂が種間競争に強い可能性が高い。このように、本寄生蜂は、ダイズカメムシ類のほとんどにおいて寄主卵内でのクロタ

マゴバチ科の卵寄生蜂との幼虫間の種間競争に強く、他種卵寄生蜂との幼虫間の種間競争の結果が、本寄生蜂の寄生率の寄主種による差にほとんど影響していないものと考えられる。

これに対し、本寄生蜂雌成虫は他個体に対する攻撃性を持たず (本文Ⅳ)、雌蜂の寄生活動が他種卵寄生蜂雌蜂の攻撃性の影響を受けることが予想される。クロタマゴバチ科の卵寄生蜂では、雌蜂の他個体に対する攻撃性の発達が広く認められ (Waage, 1982)、ダイズカメムシ類の卵寄生蜂では、ミツクリクロタマゴバチ (Hokyo and Kiritani, 1966) とマルカメクロタマゴバチ (高須, 未発表) が攻撃性を持つ。このうち、マルカメクロタマゴバチは、クズで本寄生蜂の産卵行動を抑制することが知られている (高須・広瀬, 1986)。しかし、ダイズ圃場では、原因は明らかではないが、マルカメクロタマゴバチの活動が抑制され、本寄生蜂の産卵行動が妨げられない (広瀬, 私信)。よって、ダイズ圃場ではミツクリクロタマゴバチのみが本寄生蜂の産卵行動を抑制すると考えられる。

ミツクリクロタマゴバチは、アオクサカメムシ類とマルシラホシカメムシの卵に寄生し、前者では寄生率が高く、後者では寄生率は低かった (本文Ⅱ)。アオクサカメムシ類の卵では、ミツクリクロタマゴバチ雌成虫の攻撃性によって本寄生蜂の寄生活動が妨げられ、葉にのみ産卵されるアオクサカメムシ類の卵で本寄生蜂の寄生率が低い一因になっていると考えられる。一方、マルシラホシカメムシ卵では、カメムシタマゴトビコバチの寄生率が高く、本寄生蜂の寄生活動が抑制されないと考えられる。マルシラホシカメムシ卵はアオクサカメムシ類の卵に比べて卵サイズが小さく、小型のミツクリクロタマゴバチが羽化する (水谷, 未発表)。寄生蜂の適応度は雌雄ともに体サイズと関連し、体サイズの大きな蜂ほど適応度が高い (Boldt, 1974; Iwata, 1966; Grant et al., 1980; Charnov et al., 1981; W. T. Jones, 1982; Hurlbutt, 1987; King, 1987; Rosenheim and Rosen, 1991など)。よって、マルシラホシカメムシ卵から羽化するミツクリクロタマゴバチは、アオクサカメムシ卵から羽化する蜂に比べて適応度が低いと考えられる。さらに、マルシラホシカメムシ卵は、卵塊サイズもアオクサカメムシ類の卵に比べて小さい (本文Ⅱ)。卵サイズおよび卵塊サ

イズともに小さいマルシラホシカメムシ卵は、ミツクリクロタマゴバチにとって好適な寄主ではなく、雌蜂の攻撃性がアオクサカメムシ類の卵でのそれに比べて弱いために本寄生蜂の寄生活動が抑制されないと考えられる。

このように、本寄生蜂の寄主カメムシ種による寄生率の差は、ホソヘリカメムシ卵およびイチモンジカメムシ卵以外のカメムシ卵でも、本寄生蜂の葉に対する選好性と各カメムシ卵の産卵部位の差が主要な要因として作用していると考えられる。本寄生蜂は、幼虫間の種間競争に強く、アオクサカメムシ類の卵以外のカメムシ卵では、他種卵寄生蜂雌成虫の干渉作用を受けない。これは、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差が、各カメムシ卵での他種卵寄生蜂の寄生率に影響を及ぼすことを示唆しており、本寄生蜂はダイズカメムシ類の卵寄生蜂ギルドの種構成を決定する上で中心的な役割を果たしていると考えられる。

2. ホソヘリカメムシ卵の寄主資源としての価値

本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する選好性は、子の生存率および羽化する雌蜂の繁殖成功度と関連した適応的な行動と考えられた (本文Ⅲ)。一般に、寄主範囲の広い寄生蜂では、サイズの大きい寄主ほど多くの卵が産卵され (Godfray, 1994)、*Trichogramma* 属の卵寄生蜂などで詳細な報告がある (Salt, 1934, 1936; Klomp and Teerink, 1962, 1967)。そのような寄生蜂では、大きな寄主に産卵されることによって子の生存率が高くなる (Hardy et al., 1992など)。本寄生蜂も、卵サイズの大きいホソヘリカメムシ卵では、多寄生、すなわち産卵数が多くなることによって、単寄生性を示すイチモンジカメムシ卵よりも子の生存率が高くなると考えられる。一方、寄生蜂では、成虫の適応度は体サイズが大きいほど高く、幼虫時に消費する食物の質および量が影響する (Godfray, 1994)。多寄生性を示すホソヘリカメムシ卵から羽化した雌蜂の繁殖成功度が、単寄生性を示すイチモンジカメムシ卵から羽化した雌蜂のそれよりも高かったことは、ホソヘリカメムシ卵の寄主としての質および量がイチモンジカメムシ卵より優れており、本寄生蜂が卵サイズの大きいホソヘリカメムシ卵へ多寄生することが適応的な行動であることを示唆している。

本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する選好性は、寄主認知に要する時間が短く、既寄生寄主を効率良く識別できる点から適応的であると考えられた(本文Ⅲ)。寄生蜂では、一般に、同じhabitat内で同じ寄主種を利用することから、種間競争よりも種内競争が強いことが多く(Godfray, 1994)、種内競争が強い状況下では、同種他個体による既寄生寄主への産卵、すなわち過寄生が起りやすい。過寄生は、一般に、子の生存率の低下や羽化する蜂の小型化や性比の低下をもたらす(Salt, 1961; Fisher, 1971)ため、寄生蜂の多くの種で同種他個体による既寄生寄主の識別機構が知られている(van Lenteren, 1981; Vinson, 1985)。本寄生蜂でも、雌蜂が同種他個体による既寄生寄主を識別し、産卵を回避することが知られている(高須, 1989)。寄主認知に要する時間が短く、既寄生寄主を効率良く識別できるホソヘリカメムシ卵は、本寄生蜂にとって、自身による過寄生を効率良く回避するだけでなく、同種他個体による過寄生も効率良く回避できる寄主であると考えられる。

3. カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の寄主資源の分割

本寄生蜂は、葉に産卵されたカメムシ卵で寄生率が高く、一方、クロタマゴバチ科の卵寄生蜂は、茎や莢で寄生率が高かった(本文Ⅱ)。一般に、競争関係にある2種の動物は、一定の環境下で同一の資源を利用して共存することはできず(Volterra, 1931; Gause, 1934)、寄主のほとんどが複数の捕食寄生者の攻撃を受ける捕食寄生者では、ニッチの重なりを部分的にすることによって共存を可能にしている(Godfray, 1994)。例えば、様々な寄主種に寄生するgeneralistと特定の種に寄生するspecialistの寄生蜂は、異なるmicrohabitatや時期に寄主を探索することによって、ニッチが部分的に重なりあうようにしている(Godfray, 1994)。寄主範囲が広くgeneralistである本寄生蜂と比較的寄主範囲が狭くspecialistに近いクロタマゴバチ科の他種卵寄生蜂は、ダイズ植物体の部位という異なるmicrohabitatを探索することによって寄主資源を分割し、ダイズ圃場で共存していると考えられる。特に、本寄生蜂と*T. triptus*はダイズ圃場での密度が高く(本文Ⅱ)、ダイズ圃場が主要な繁殖場所のひ

とつと考えられる。これら2種卵寄生蜂は、寄主探索部位を異ならせることによって、ダイズ圃場という共通のhabitatで同時期に発生するホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵という寄主種をすみわけていると考えられる。

ヘリカメクロタマゴバチとホソヘリクロタマゴバチのダイズ圃場における密度は、本寄生蜂や*T. triptus*に比べ低かった(本文Ⅱ)。*Gryon*属の2種卵寄生蜂のダイズ圃場での寄主はホソヘリカメムシ卵に限られ、本寄生蜂とダイズ植物体の部位をすみわけている(本文Ⅱ)。しかし、ホソヘリカメムシの茎や莢での産卵数は、葉に比べて少なく、ダイズ圃場は*Gryon*属の2種卵寄生蜂にとって必ずしも好適なhabitatとは言えない。*Gryon*属の2種卵寄生蜂のうち、ヘリカメクロタマゴバチは、ホソヘリカメムシ以外にクモヘリカメムシ*Leptocoris chinesis* (DALLAS)、ホソヘリカメムシ*Cletus punctiger* (DALLAS) およびヘリカメムシ*C. rusticus* STALが寄主として知られている(野田, 1990)。ホソヘリクロタマゴバチは、ホソヘリカメムシ以外の寄主が知られていないが、ヘリカメクロタマゴバチと近縁であり、ヘリカメクロタマゴバチと同じカメムシ卵を寄主としている可能性が高い。これらの寄主カメムシは、イネ科植物を好む(川沢・川村, 1975; 安永ら, 1993)ことから、*Gryon*属の2種卵寄生蜂は、イネ科植物を寄主探索場所の一つとし、本寄生蜂と異なるhabitatを持つと考えられる。

4. ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンに対する定位と寄主卵の探索

本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ集合フェロモンの1成分であるE2HZ3Hを、寄主であるホソヘリカメムシ卵が存在する可能性の高い場所を示す手がかりとして利用していることが明らかとなった(本文Ⅴ)。寄生蜂にとって寄主選択は寄主の生息場所を選択することでもあり、雌蜂は好適な寄主が存在する特定の生息場所を選択する(van Alphen and Vet, 1986)。本寄生蜂が先天的に好むホソヘリカメムシにとって、ダイズは好適な食餌の一つであり(廉沢・三田, 1981)、ダイズ圃場はホソヘリカメムシの好適な繁殖場所の一つである。よって、本寄生蜂は、ホソヘリカメムシが多数生息するダイズ圃場を寄主探索場所として好んで選択していると考えられ

る。

本寄生蜂が寄主として利用するカメムシ類は、植物の子実という変動しやすい餌資源を利用している(夏原, 1985)。カメムシ類は、ホソヘリカメムシ(夏原, 1985)やイチモンジカメムシ(Higuchi, 1992)のように成虫の移動能力の高いものが多く、一般に広食性で(石倉ら, 1955; 川沢・川村, 1975)、様々な植物を餌植物としている。よって、本寄生蜂の寄主であるカメムシ類の卵は、様々な場所に点在する時間的・空間的に限られた資源であると考えられる。そのような寄主を探索する際に本寄生蜂が利用する化学物質は、時間的・空間的に大きく変動する探索場所に共通するものであると考えられる。本寄生蜂が寄主探索に利用しているE2HZ3Hは、ホソヘリカメムシの集合フェロモンの1成分であり、本物質に誘引された本寄生蜂雌成虫は、ホソヘリカメムシが生息する可能性の高い場所へ到達すると考えられる(本文V)。広食性のカメムシ類(石倉ら, 1955; 川沢・川村, 1975)は、その生息場所が重なり合い、その卵の分布も重なり合うことが予想され、例えば、ダイズ圃場のように、ホソヘリカメムシが生息する場所にはイチモンジカメムシなどの本寄生蜂が利用可能なカメムシ卵も存在する可能性が高い。すなわち、本寄生蜂は、ホソヘリカメムシの集合フェロモンを利用することによって、ホソヘリカメムシ卵を含む、寄主カメムシ類の卵が存在する可能性の高い場所へ到達することができる。これは、生息場所が共通し、変動しやすいカメムシ類という寄主に対する本寄生蜂の適応戦略であり、ホソヘリカメムシが多数生息する好適な habitat を効率良く発見する上で合理的な手段と考えられる。

5. ダイズカメムシ類の防除素材としてのカメムシタマゴトビコバチ

本寄生蜂は、E2HZ3Hによってダイズ圃場での密度を高めることが可能であり(本文V)、九州など本寄生蜂の寄生活動が活発な西南暖地(広瀬, 私信)では、ダイズカメムシ類の防除素材としての利用が考えられる。

天敵を利用した害虫防除における成功例は、これまで、そのほとんどが侵入害虫と導入天敵の組み合わせか、両者が侵入的な性格を持っている場合に

限られてきた(伊藤, 1972; 広瀬, 1973)。これに対し、土着天敵では期待されるような効果が示されてこなかった。その理由の一つとして、土着の害虫と天敵のように共進化した寄主と寄生者の関係では、生態的ホメオスタシス(ecological homeostasis)が存在し、寄生者がその寄主上で大発生のレベルまで増加することがほとんどないことが挙げられている(Pimentel, 1963)。このような生態的ホメオスタシスを打破する方法として天敵の働きを増強することが考えられ、E2HZ3Hのようなカイロモン処理はその一つである(Huffaker et al., 1977; 高木, 1988; 村上, 1997)。ダイズカメムシ類と卵寄生蜂の関係でも、新しい生息場所で侵入初期に産卵された卵は、天敵である卵寄生蜂の侵入との時間差により、その寄生を免れることがイチモンジカメムシで知られている(Higuchi, 1993)。E2HZ3Hをダイズ圃場に処理することにより、カメムシ類が飛来侵入する以前に、本寄生蜂のみを誘引しその密度を高めることができる。よって、通常は卵寄生蜂の寄生を免れるカメムシ類の卵に対して本寄生蜂の攻撃力を高めることが期待できる。これは、ダイズカメムシ類と卵寄生蜂の生態的ホメオスタシスを打破する手段の一つであり、土着天敵を効果的に利用する方法の一つになりうるかもしれない。

E2HZ3Hは、ダイズ圃場における本寄生蜂の密度を高めることができるが、寄生率は必ずしも十分には高まらない。その理由として夏ダイズなどで雌蜂の絶対的な密度が低いことが考えられる(本文V)。E2HZ3Hのようなカイロモン以外に天敵の働きを増強する方法として、天敵の定期的放飼や繁殖場所およびかくれ場所の提供のような環境の操作が挙げられる(Huffaker et al., 1977; 高木, 1988; 村上, 1997)。E2HZ3Hの本寄生蜂に対する定着要因としての働きは明らかではないが、上記の環境の操作と併用することによって、ダイズ圃場における雌蜂の密度を恒常的に高め、本寄生蜂の寄生率を向上させることができるかもしれない。

本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ卵に対する選好性を有し(本文III)、その寄主探索活動は葉を中心に行われる(本文II)。本寄生蜂と他種卵寄生蜂は、ダイズ植物体の部位、すなわち microhabitat を分割することで、ダイズ圃場において共存していると考えられる。各カメムシ卵の卵寄生蜂ギルドの種構成

が安定している（本文Ⅱ）ことは、ニッチの分割が進み、安定化していることを示唆している。よって、E2HZ3Hによってダイズ圃場における雌蜂の密度を高めても、莖や莢に産卵されたイチモンジカメムシなどのカメムシ卵では、本寄生蜂の寄生率が葉に産卵されたホソヘリカメムシ卵などと同程度に高まるかどうか分からない。土着天敵の利用では、自然条件下での天敵の防除力を最大限に利用することが重要であると考えられる（広瀬，1973）。よって、本寄生蜂を中心とした天敵卵寄生蜂によるダイズカメムシ類の防除においては、E2HZ3Hによる誘引効果を利用して本寄生蜂の寄生活動を高めるとともに、イチモンジカメムシ卵に高い寄生率を示す *T. triptus* などのクロタマゴバチ科の卵寄生蜂を相補的に働かせることが、より高い防除効果をもたらすと考えられる。

摘 要

卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチは、寄主範囲が広く、ダイズ加害性カメムシ類の卵に高い寄生率を示すことから、九州のダイズ圃場でこれらカメムシ類の有力な天敵とされている。また、本寄生蜂は、寄主の一つでダイズの重要な子実害虫であるホソヘリカメムシの集合フェロモンに誘引され、寄主のフェロモンをカイロモンとして寄主探索に利用している。本寄生蜂の寄生活動をカイロモンによって高め、ダイズカメムシ類の防除に効率良く利用するためには、本寄生蜂と他種卵寄生蜂の相互作用を含めた、本寄生蜂と寄主カメムシの寄主・寄生者関係を明らかにする必要がある。本研究は、ダイズ圃場におけるカメムシタマゴトビコバチと寄主カメムシの寄主・寄生者関係を明らかにし、カイロモンを用いた本寄生蜂のダイズカメムシ類の防除技術への応用の可能性について検討した。得られた結果の概要は以下のとおりである。

1. ダイズ圃場におけるダイズカメムシ類とカメムシタマゴトビコバチを中心とした卵寄生蜂の寄主・寄生者関係（本文Ⅱ）

熊本県菊池郡のダイズ圃場で、ダイズ加害性カメムシ類の産卵数と卵寄生蜂の寄生率、およびカメムシタマゴトビコバチの羽化消長と発消長を調査した。

1) ダイズ圃場に産卵が認められた食植性カメムシは、ホソヘリカメムシ、イチモンジカメムシ、マルシラホシカメムシ、アオクサカメムシ、ミナミアオカメムシ、チャバネアオカメムシ、マルカメムシの7種であった。

2) カメムシタマゴトビコバチは7種のカメムシ卵すべてに寄生したが、寄生率は寄主種によって異なり、ホソヘリカメムシ、チャバネアオカメムシおよびマルカメムシで高かった。

3) 本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ卵とチャバネアオカメムシ卵に多寄生性を示した。本寄生蜂の1卵当たりの羽化可能数を考慮すると、ホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵がダイズ圃場に安定して多量に存在する寄主資源であった。

4) 本寄生蜂のトラップによる雌成虫の捕獲消長と寄生率の消長は、ホソヘリカメムシの産卵数の消長と同調する傾向がみられた。

5) 本寄生蜂は、ホソヘリカメムシやイチモンジカメムシなどでは葉に産卵された卵で高い寄生率を示した。これは、本寄生蜂が葉を中心に寄主卵を探索していることを示唆しており、寄主カメムシの産卵部位の差と本寄生蜂の寄主探索部位に対する選好性の差が、本種のカメムシ種による寄生率の差をもたらす一因であると考えられた。

6) 本寄生蜂は、寄主カメムシ類の産卵開始頃から圃場で捕獲され始め、夏ダイズ圃場への飛来・侵入時には雌蜂のみが捕獲された。また、ダイズ圃場で本寄生蜂が羽化する時期のトラップによる捕獲個体の性比は、圃場での羽化個体のそれに比べて雄に大きく偏っており、雌成虫の分散性が雄成虫より高いことが示唆された。

2. カメムシタマゴトビコバチの寄主種に対する選好性（本文Ⅲ）

室内でカメムシタマゴトビコバチにホソヘリカメムシ卵とイチモンジカメムシ卵を与え、雌蜂の産卵率と産卵行動を比較した。さらに、2種カメムシ卵での本寄生蜂の発育と羽化した雌蜂の繁殖に関わる諸形質を比較し、本寄生蜂の選好性をもたらす要因について検討した。

1) カメムシタマゴトビコバチは寄主種に対する選好性を有し、寄主としてイチモンジカメムシ卵よりもホソヘリカメムシ卵を好んだ。このホソヘリカ

メムシ卵に対する選好性が、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差をもたらす要因のひとつであると考えられた。また、この選好性は、継代した寄主種の影響を受けないことから、先天的なものであり、その一部が遺伝的に決まっている可能性が高いと考えられた。

2) カメムシタマゴトビコバチの寄主卵に対する反応は、2種カメムシ卵で異なり、寄主として好むホソヘリカメムシ卵では、最初の接触で産卵行動を開始するが、イチモンジカメムシ卵では、数回接触した後に産卵行動を開始する。その結果、ホソヘリカメムシ卵よりもイチモンジカメムシ卵で産卵を開始するまでの時間が長かった。

3) 本寄生蜂の寄主卵に対する反応の差には、寄主卵表面の化学物質が関与しており、2種カメムシ卵で化学物質の種類が異なる可能性が高いことが示唆された。また、本寄生蜂の寄主の認知には、物理性、すなわち卵の大きさおよび形も影響することが示唆された。

4) 本寄生蜂は、ホソヘリカメムシ卵ではイチモンジカメムシ卵に比べて子の生存率が高く、ホソヘリカメムシ卵から羽化した雌蜂は、イチモンジカメムシ卵から羽化した雌蜂に比べ、寿命が長く、産卵数が多かった。また、ホソヘリカメムシ卵では、産卵、特に寄主の認知にかかるコストがイチモンジカメムシ卵より低かった。これらの事実から、本寄生蜂のホソヘリカメムシ卵に対する選好性が適応的であることが明らかとなった。

3. 寄主カメムシ卵をめぐるカメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の種間競争 (本文Ⅳ)

卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂の幼虫間の種間競争について、ホソヘリカメムシまたはイチモンジカメムシ卵における優劣関係を調べた。

1) ホソヘリカメムシ卵におけるカメムシタマゴトビコバチと *Gryon* 属の2種卵寄生蜂の種間競争では、寄生の間隔が競争の結果に影響しており、1日以内の短い寄生間隔では *Gryon* 属の2種卵寄生蜂の羽化率が高く、3日以上長い寄生間隔ではカメムシタマゴトビコバチの羽化率が高かった。

2) イチモンジカメムシ卵内におけるカメムシタマゴトビコバチと *T. triptus* の種間競争では、寄生

の順序や間隔に関係なくカメムシタマゴトビコバチの羽化率が高く、*T. triptus* はほとんど羽化しなかった。

3) 以上の結果から、カメムシタマゴトビコバチは、ホソヘリカメムシ卵よりもイチモンジカメムシ卵で他種卵寄生蜂との種間競争に強いことが明らかとなり、種間競争における競争能力の寄主種による差は、本寄生蜂の寄主種による寄生率の差をもたらす主要な要因ではないと考えられた。

4. ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンによるカメムシタマゴトビコバチの誘引およびダイズ圃場における寄生活動に与える影響 (本文Ⅴ)

卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチのホソヘリカメムシ雄成虫による誘引効果を調べるとともに、ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンの各成分に対する反応を調べ、本寄生蜂に誘引活性を持つ成分を特定した。さらに、その物質をダイズ圃場に処理し、本寄生蜂の密度と寄生率に及ぼす影響を調べた。

1) カメムシタマゴトビコバチは、ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンの1成分である E2HZ3H に合成フェロモン (3物質の混合物) と同程度に誘引されることが明らかとなった。一方、ホソヘリカメムシは合成フェロモンと MI に誘引された。E2HZ3H はホソヘリカメムシを誘引せずカメムシタマゴトビコバチのみを誘引できることから、カメムシ類の防除素材としての利用が期待できる。

2) ダイズ圃場に E2HZ3H を処理することによって、カメムシ類の飛来前にカメムシタマゴトビコバチをダイズ圃場に誘引し、無処理圃場に比べその密度を高めることが可能となった。

3) E2HZ3H 処理圃場では、雌蜂の絶対的な密度が高くなる時には寄生率が上昇したが、絶対的な密度が低い時には寄生率の上昇がみられなかった。

5. 総合考察 (本文Ⅵ)

カメムシタマゴトビコバチと他種卵寄生蜂は、寄主資源を分割し、ダイズという共通の habitat で共存している。種間競争に強いカメムシタマゴトビコバチは、各カメムシ卵での他種卵寄生蜂の寄生率に影響を及ぼし、本寄生蜂がダイズカメムシ類の卵寄生蜂ギルドにおいて中心的な役割を果たしていることを議論した。また、カメムシタマゴトビコバチが

ホソヘリカメムシ集合フェロモンの1成分(E2HZ3H)を寄主探索の手がかりとしていることの適応的意義を論じた。E2HZ3Hをダイズ圃場に処理することによってカメムシタマゴトビコバチの寄生活動を強化し、*T. triptus*など他種卵寄生蜂を相補的に利用することによって、より高い防除効果が期待できることなどを議論した。

引用文献

- Aldrich, J. R., J. E. Oliver, W. R. Lusby, J. P. Kochansky and J. A. Lockwood (1987) Pheromone strains of the cosmopolitan pest, *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae). *J. Exp. Zool.* **244** : 171-175.
- van Alphen, J. J. M. and A. R. M. Janssen (1982) Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae: Alysiinae), a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. II. Host species selection. *Neth. J. Zool.* **32** : 194-214.
- van Alphen, J. J. M. and L. E. M. Vet (1986) An evolutionary approach to host finding and selection. In *Insect parasitoids* (J. K. Waage and D. Greathead eds.), Academic Press, London, pp. 23-61.
- van Alphen, J. J. M. and M. E. Visser (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* **35** : 59-79.
- Arthur, A. P. (1981) Host acceptance. In *Semiochemicals, Their Role in Pest Control* (D. A. Nordlund, R. L. Jones and W. J. Lewis eds.), John Wiley, New York, pp. 97-120.
- Bartlett, B. R. and J. C. Ball (1964) The developmental biologies of two encyrtid parasites of *Coccus hesperidum* and their intrinsic competition. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **57** : 496-503.
- van Bergeijk, K. E., F. Bigler, N. K. Kaashoek and G. A. Pak (1989) Changes in host acceptance and host suitability as an effect of rearing *Trichogramma maidis* on a factitious host. *Entomol. Exp. Appl.* **52** : 229-238.
- Bin, F. B., S. B. Vinson, M. R. Strand, S. Colazza and W. A. Jones, Jr. (1993) Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalus*, a parasitoid of *Nezara viridula*. *Physiol. Entomol.* **18** : 7-15.
- Boldt, P. E. (1974) Temperature, humidity and host: Effect on rate of search of *Trichogramma evanescens* and *T. minutum* auctt. (not Riley 1871). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **67** : 706-708.
- Brennan, B. M., F. Chang and W. C. Mitchell (1977) Physiological effects on sex pheromone communication in the southern green stink bug, *Nezara viridula*. *Environ. Entomol.* **6** : 169-173.
- Charnov, E. L., R. L. Los-den Hartogh, W. T. Jones and J. van den Assem (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* **289** : 27-33.
- Chiri, A. A. and E. F. Legner (1983) Field applications of host-searching kairomones to enhance parasitization of the pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae). *J. Econ. Entomol.* **76** : 254-255.
- Chow, F. J. and M. Mackauer (1984) Inter- and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum* (Hymenoptera: Aphididae). *Can. Entomol.* **116** : 1097-1107.
- Cornell, H. and D. Pimentel (1978) Switching in the parasitoid *Nasonia vitripennis* and its effects on host competition. *Ecology* **59** : 297-308.
- Fisher, R. C. (1971) Aspects of the physiology of endoparasitic Hymenoptera. *Biol. Rev.* **46** : 243-278.
- 古谷義人・久木井基二 (1950) 九州に於ける大豆害虫の発生消長. 九州農業研究 **7** : 63-64.
- Gause, G. F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. [Hafner, New York から再発行 (1963) 163p.] (吉田敏治訳「生存競争」思索社)
- Godfray, H. C. J. (1994) *Parasitoid: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton. 473p.
- Grant, B., S. Burton, C. Contoreggi and M. Rothstein (1980) Outbreeding via frequency-dependent mate selection in the parasitoid wasp, *Nasonia (=Mormoniella) vitripennis*. *Evolution* **34** : 983-992.
- Guthrie, D. M. and A. R. Tindall (1968) *The Biology of the Cockroach*. St Martin's Press, New York. 408p.
- Hamilton, W. D. (1967) Extraordinary sex ratio. *Science* **156** : 477-488.
- Hardy, I. C. W., N. T. Griffiths and H. C. J. Godfray (1992) Clutch size in a parasitoid wasp: A manipulation experiment. *J. Anim. Ecol.* **61** : 121-129.
- 原 正紀・大庭寅雄 (1979) 大豆畑におけるカメムシ類の飛来状況と被害の実態. 九州農業研究 **41** : 44.
- Harris, V. E. and J. W. Todd (1980) Male-mediated aggregation of male, female and 5th-instar southern green stink bugs and concomitant attraction of a tachinid parasite, *Trichopoda*

- pennipes*. *Entomol. Exp. Appl.* **27**: 117-126.
- 稗圃克己・広瀬義躬・木本浩之 (1976) アゲハの卵寄生蜂 *Trichogramma* 属 3 種の寄生に及ぼす寄主卵齢の影響. 応動昆 **20**: 31-36.
- Higuchi, H. (1992) Population prevalence of occurrence and spatial distribution pattern of *Piezodorus hybneri* adults (Heteroptera: Pentatomidae) on soybeans. *Appl. Entomol. Zool.* **27**: 363-369.
- Higuchi, H. (1993) Seasonal prevalence of the egg parasitoids attacking *Piezodorus hybneri* (Heteroptera: Pentatomidae) on soybeans. *Appl. Entomol. Zool.* **28**: 347-352.
- 樋口博也 (1994) ダイズ畑におけるイチモンジカメムシの産卵特性と卵期の死亡要因. 応動昆 **38**: 17-21.
- Higuchi, H. (1995) Host handling behavior of the egg parasitoid, *Telenomus triptus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae), of egg masses of the stink bug, *Piezodorus hybneri* Gmelin (Heteroptera: Pentatomidae), in a soybean field. *Appl. Entomol. Zool.* **30**: 584-587.
- 樋口博也 (1997) イチモンジカメムシの卵寄生蜂 *Telenomus triptus* の増殖. 植物防疫 **51**: 510-512.
- 広瀬義躬 (1973) 害虫防除への天敵の利用とその限界. 植物防疫 **27**: 87-92.
- Hirose, Y., K. Takasu and M. Takagi (1996) Egg parasitoids of phytophagous bugs in soybean: Mobile natural enemies as naturally occurring biological control agents of mobile pests. *Biol. Control* **7**: 84-94.
- Hokyo, N. and K. Kiritani (1966) Oviposition behaviour of two egg parasites, *Asolcus mitsukurii* Ashmead and *Telenomus nakagawai* Watanabe (Hym., Proctotrupoidea, Scelionidae). *Entomophaga* **11**: 27-37.
- Huffaker, C. B., R. L. Rabb and J. A. Logan (1977) Some Aspects of Population Dynamics Relative to Augmentation of Natural Enemy Action. In *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies* (R. L. Ridgway and S. B. Vinson eds.), Plenum Press, New York and London, pp. 3-38.
- Hurlbutt, B. L. (1987) Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. *Biol. J. Linnean Soc.* **30**: 63-89.
- van Huis, A., M. G. Wijkamp, P. M. Lammers, C. G. M. Klein Goldewijk, J. H. van Seeters and N. K. Kaashoek (1991) *Uscana lariophaga* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of bruchid beetle (Coleoptera: Bruchidae) storage pests in West Africa: Host-age and host-species selection. *Bull. Entomol. Res.* **81**: 65-75.
- Icuma, I. M. (1996) Host age selection by the egg parasitoid, *Telenomus triptus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae). 九州大学学位論文, 95p.
- 異義田和典・大庭寅雄・原 正紀・大賀康之・百島敏男・亀川 昭・乙部逸夫・村社久米夫・竹崎 力 (1981) 九州におけるダイズ虫害の地域性に関する調査. 日作九支報 **48**: 61-64.
- 石倉秀次・永岡 昇・小林 尚・田村市太郎 (1955) 大豆害蟲に関する研究 (第3報) カメムシ類によるダイズの被害, カメムシ類の生態及び防除法について. 四国農試報 **2**: 147-195.
- 伊藤嘉昭 (1972) 生物的防除—生態学からの考察—植物防疫 **26**: 224-230.
- Iwata, K. (1966) The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera. Supplement on Ichneumonidae, *Coccygomimus luctuosa* Smith, *C. parmarae* Viereck and *C. pluto* Ashmead. *Acta Hymenopterologica* **2**: 133-135.
- Jervis, M. A. and N. A. C. Kidd (1986) Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews* **61**: 395-434.
- Jones, W. T. (1982) Sex ratio and host size in a parasitic wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **10**: 207-210.
- Juliano, S. A. (1982) Influence of host age on host acceptability and suitability for a species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) attacking aquatic Diptera. *Can. Entomol.* **114**: 713-740.
- 廉沢敏弘 (1986) ホソヘリカメムシ成虫の集合性を利用した移動個体数の推定. 第30回応動昆大会・昆虫学会第46回大会. p. 84. [講要]
- 廉沢敏弘・三田久男 (1981) ダイズ莢を加害するカメムシ類のマメ科植物種子による飼育. 中国農試報 **E19**: 75-97.
- Kaiser, L., M. H. Pham-Delegue and C. Masson (1989) Behavioural study of plasticity in host preference of *Trichogramma maidis* (Hym.: Trichogrammatidae). *Physiol. Entomol.* **14**: 53-60.
- 川沢哲夫・川村 満 (1975) 原色図鑑 カメムシ百種. 全国農村教育協会, 東京, 301p.
- King, B. H. (1987) Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *Q. Rev. Biol.* **62**: 367-396.
- Klomp, H. and B. J. Teerink (1962) Host selection and number of eggs per oviposition in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* Htg. *Nature* **195**: 1020-1021.
- Klomp, H. and B. J. Teerink (1967) The significance of

- oviposition rate in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* Htg. *Archives Neerlandaises de Zoologie* **17**: 350-375.
- 九州農業試験場環境第一部 (1980) 大豆の被害様相からみた主要害虫の識別. 九州農業試験場・水田利用再編対策資料, 14p.
- Leal, W. S., H. Higuchi, N. Mizutani, H. Nakamori, T. Kadosawa and M. Ono (1995) Multifunctional communication in *Riptortus clavatus* (Heteroptera: Alydidae): Conspecific nymphs and egg parasitoid *Ooencyrtus nezarae* use the same adult attractant pheromone as chemical cue. *J. Chem. Ecol.* **21**: 973-985.
- van Lenteren, J. C. (1981) Host discrimination by parasitoids. In *Semiochemicals, Their Role in Pest Control* (D. A. Nordlund, R. L. Jones and W. J. Lewis eds.), John Wiley, New York, pp. 153-180.
- Lewis, W. J. and L. J. Redlinger (1969) Suitability of eggs of the almond moth *Cadra cautella* of various ages for parasitism by *Trichogramma evanescens*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **62**: 1482-1484.
- Lewis, W. J., M. Beevers, D. A. Nordlund, H. R. Gross, Jr. and K. S. Hagen (1979) Kairomone and their use for management of entomophagous insects IX. Investigations of various kairomone-treatment patterns for *Trichogramma* spp. *J. Chem. Ecol.* **5**: 673-680.
- Lewis, W. J., R. L. Jones and A. N. Sparks (1972) A host-seeking stimulant for the egg parasite *Trichogramma evanescens*: Its source and a demonstration of its laboratory and field activity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **65**: 1087-1089.
- Lewis, W. J., D. A. Nordlund, R. C. Gueldner, P. E. A. Teal and J. H. Tumlinson (1982) Kairomone and their use for management of entomophagous insects XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, excretion, and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. *J. Chem. Ecol.* **8**: 1323-1331.
- Li, L. Y. (1994) Worldwide use of *Trichogramma* for biological control on different crops: A survey. In *Biological control with egg parasitoids* (E. Wajnberg and S. A. Hassan eds.) CAB International, Wallingford, U. K., pp.37-53.
- Mackauer, M. (1990) Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. In *Critical issues in biological control* (M. Mackauer, L. E. Ehler, and J. Roland eds.) Intercept, Andover, U. K., pp. 41-62.
- Marston, N. and L. R. Ertle (1969) Host age and parasitism by *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **62**: 1476-1482.
- McBrien, H. and M. Mackauer (1990) Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomol. Exp. Appl.* **56**: 145-153.
- Mitchell, W. C. and R. F. L. Mau (1971) Response of the female southern green stink bug and its parasite, *Trichopoda pennipes*, to male stink bug pheromone. *J. Econ. Entomol.* **64**: 856-859.
- 水谷信夫 (1994) ホソヘリカメムシの3種卵寄生蜂幼虫の寄主卵内における種間競争. 九州病虫研究会報 **40**: 106-110.
- 水谷信夫・広瀬義躬・樋口博也・和田 節 (1996) 卵寄生蜂カメムシタマガトビコバチの夏ダイズ圃場における発消長. 応動昆 **40**: 199-204.
- 水谷信夫・国見裕久 (1999) 卵寄生蜂カメムシタマガトビコバチの2種寄主卵に対する反応の差異. 応動昆 **43**: 87-92.
- Mizutani, N., T. Wada, H. Higuchi, M. Ono and W. S. Leal (1997) A component of a synthetic aggregation pheromone of *Riptortus clavatus* (Thunberg) (Heteroptera: Alydidae), that attracts an egg parasitoid, *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae). *Appl. Entomol. Zool.* **32**: 504-507.
- 水谷信夫・和田 節・樋口博也・小野幹夫・W. S. Leal (1999) ホソヘリカメムシ合成集合フェロモンがダイズ圃場における天敵卵寄生蜂カメムシタマガトビコバチの密度および寄生率におよぼす影響. 応動昆 **43**: 195-202.
- Moriya, S. and M. Shiga (1984) Attraction of the male brown-winged green bug, *Plautia stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) for males and females of the same species. *Appl. Entomol. Zool.* **19**: 317-322.
- 村上陽三 (1997) クリタマバチの天敵—生物的防除へのアプローチ. 九州大学出版会, 福岡市, 308p.
- 中澤芳則・大庭寅雄・中村茂樹 (1985) 大豆品種の害虫抵抗性早期検定法 第2報 ハスモンヨトウに対する抗生作用試験. 日作九支報 **52**: 52-54.
- 夏原由博 (1985) ホソヘリカメムシの移動と産卵. 植物防疫 **39**: 153-156.
- 永野道昭 (1980) 転換畑での大豆害虫の生態と防除. 第1報 1979年の発生実態と防除例. 九病虫研究会報 **26**: 133-135.

- 野田隆志 (1990) ヘリカメクロタマゴバチ *Gryon japonicum* (Ashmead) の寄主範囲の推定. 応動昆 34 : 249-252.
- 野田隆志 (1993) ヘリカメクロタマゴバチの寄生行動に関する生態学的研究. 農環研報 9 : 1-51.
- Noldus, L. P. J. J. (1989) Semiochemicals, foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control. *J. Appl. Entomol.* 108 : 425-451.
- Noldus, L. P. J. J. and J. C. van Lenteren (1985) Kairomones for the egg parasite *Trichogramma evanescens* Westwood. Effect of volatile substances released by two of its hosts *Pieris brassicae* L and *Mamestra brassicae* L. *J. Chem. Ecol.* 11 : 781-791.
- Noldus, L. P. J. J., R. P. J. Potting and H. E. Barendregt (1991) Moth sex pheromone adsorption to a leaf surface: Bridge in time for chemical spies. *Physiol. Entomol.* 3 : 329-344.
- Nordlund, D. A., W. J. Lewis and R. C. Gueldner (1983) Kairomone and their use for management of entomophagous insects XIV. Response of *Telenomus remus* to abdominal tips, of *Spodoptera frugiperda*, (*Z*)-9-tetradecene-1-ol acetate and (*Z*)-9-dodecene-1-ol acetate. *J. Chem. Ecol.* 9 : 695-701.
- Nordlund, D. A., M. R. Strand, W. J. Lewis, and S. B. Vinson (1987) Role of kairomones from host accessory gland secretion in host recognition by *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum*, with partial characterization. *Entomol. Exp. Appl.* 44 : 37-43.
- 農林水産省九州農業試験場 (1998) 図説 九州・沖縄農業の概況 3訂版. 119p.
- Numata, H. (1993) Induction of adult diapause and of low and high reproductive states in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae*, by photoperiod and temperature. *Entomol. Exp. Appl.* 66 : 127-134.
- Numata, H., M. Kon and T. Hidaka (1990) Male adults attract conspecific adults in the bean bug, *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Alydidae). *Appl. Entomol. Zool.* 25 : 144-145.
- 大野和朗 (1983) カメムシ類の卵寄生蜂の繁殖行動. 植物防疫 37 : 45-49.
- 大塚幹雄・西久保稲男 (1963) カメムシ類による大豆の被害に関する研究. 第2報 カメムシの種類による被害の比較並びにアオクサカメムシによる莢の肥大期阻害. 九病虫研会報 9 : 61-62.
- 大内義久・瀬戸口 脩 (1982) 夏大豆及び秋大豆ほ場での害虫の発生相. 鹿児島農試研報 10 : 67-73.
- Pak, G. A., J. W. M. Kaskens and E. J. de Jong (1990) Behavioural variation among strains of *Trichogramma* spp.: Host-species selection. *Entomol. Exp. Appl.* 56 : 91-102.
- Pak, G. A. and J. C. van Lenteren (1984) Selection of a candidate *Trichogramma* sp. strain for inundative releases against lepidopterous pest of cabbage in the Netherlands. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwweten Shappen Rijksuniversiteit Gent* 49 : 827-837.
- Pimentel, D. (1963) Introducing parasites and predators to control native pests. *Can. Entomol.* 95 : 785-792.
- Rosenheim, J. A. and D. Rosen (1991) Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: Distinguishing the influences of egg load and experience. *J. Anim. Ecol.* 60 : 873-894.
- 坂本泰輔・是永龍二 (1981) 有効積算温度の簡易な新算出法“三角法”について. 応動昆 25 : 52-54.
- Salt, G. (1934) Experimental studies in insect parasitism. II. Superparasitism. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 114 : 455-476.
- Salt, G. (1935) Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 117 : 413-435.
- Salt, G. (1936) Experimental studies in insect parasitism. IV. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. *J. Exp. Biol.* 13 : 363-375.
- Salt, G. (1961) Competition among insect parasitoids. Mechanism in biological competition. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15 : 96-119.
- 瀬戸口 脩・仲川政市・吉田典夫 (1986) 鹿児島県における秋大豆のカメムシ類による被害と防除対策. 九病虫研会報 32 : 130-133.
- 志賀正和 (1973) 寄生昆虫の種内競争. 植物防疫 27 : 97-101.
- Strand, M. R. (1986) The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. In *Insect Parasitoids* (J. K. Waage and D. Greathead eds.). Academic Press, London, pp. 97-136.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson (1982) Source and characterization of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis*, a parasitoid of *Heliothis virescens*. *Physiol. Entomol.* 7 : 83-90.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson (1984) Facultative hyperparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77 : 679-686.

- 末永 一・松尾寛一・酒井久夫・山元四郎 (1951) 九州地方における大豆害虫の種類. 九州農試彙報 1 (1) : 78-79.
- Sugie, H., M. Yoshida, K. Kawasaki, H. Noguchi, S. Moriya, K. Takagi, H. Fukuda, M. Yamana, Y. Ohira, T. Tsutsumi, K. Fukumoto, M. Yamashita and H. Suzuki (1996) Identification of the aggregation pheromone of the brown-winged green bug, *Plautia stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae). *Appl. Entomol. Zool.* 31: 427-431.
- Takabayashi, J. and S. Takahashi (1985) Host selection behavior of *Anicetus beneficus* Ishii et Yasumatsu (Hymenoptera: Encyrtidae). III. Presence of ovipositional stimulants in the scale wax of the genus *Ceroplastes*. *Appl. Entomol. Zool.* 20 : 173-178.
- 高木正見 (1988) 害虫管理への天敵昆虫の利用. 植物防疫 42 : 521-525.
- 高須啓志 (1989) カメムシタマゴトビコバチにおける既寄生寄主の識別—その機構と適応的意義. 九州大学学位論文, 105p.
- 高須啓志・広瀬義躬 (1985) 福岡市におけるダイズ加害性カメムシ類の卵寄生蜂の季節的寄生消長. 九病虫研会報 31 : 127-131.
- 高須啓志・広瀬義躬 (1986) ダイズ加害性カメムシ類の卵寄生蜂カメムシタマゴトビコバチの繁殖場所としてのクズ群落. 応動昆 30 : 302-304.
- Takasu, K. and Y. Hirose (1988) Host discrimination in the parasitoid *Ooencyrtus nezarae*: the role of the egg stalk as an external marker. *Entomol. Exp. Appl.* 47 : 45-48.
- Takasu, K. and Y. Hirose (1989) The number of larval instars in *Ooencyrtus* species (Hymenoptera: Encyrtidae). *Jap. J. Entomol.* 57 : 398-401.
- Takasu, K. and Y. Hirose (1991a) The parasitoid *Ooencyrtus nezarae* (Hymenoptera: Encyrtidae) prefer hosts parasitized by conspecifics over unparasitized hosts *Oecologia* 87 : 319-323.
- Takasu, K. and Y. Hirose (1991b) Host searching behavior in the parasitoid *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae) as influenced by non-host food deprivation. *Appl. Entomol. Zool.* 26 : 415-417.
- Takasu, K. and Y. Hirose (1993) Host acceptance behavior by the host-feeding egg parasitoid, *Ooencyrtus* species (Hymenoptera: Encyrtidae): Host age effects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86 : 117-121.
- 高須啓志・水野早織 (1997) 野外におけるマルカメムシの卵寄生蜂 2 種の種間競争. 第41回応動昆大会. p. 21. [講要]
- Takasu, K., Y. Hirose and M. Takagi (1998) Occasional interspecific competition and within-plant microhabitat preference in egg parasitoids of bean bug, *Riptortus clavatus* (Hemiptera: Alydidae) in soybean. *Appl. Entomol. Zool.* 33 : 391-399.
- 田原 誠・永井清文 (1981) 宮崎県の転換畑ダイズにおける主要害虫. 九病虫研会報 27 : 111-113.
- Taylor, T. A. and V. M. Stern (1971) Host-preference studies with the egg parasite *Trichogramma semifumatum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 64 : 1381-1390.
- Vinson, S. B. (1977) Behavioral chemicals in the augmentation of natural enemies. In *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies* (R. L. Ridgeway and S. B. Vinson eds.). Plenum Press, New York, pp. 237-279.
- Vinson, S. B. (1985) The behaviour of parasitoids. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (G. A. Kerkut and L. I. Gilbert, eds.). Pergamon Press, New York, pp. 417-469.
- Vinson, S. B. and G. L. Piper (1986) Source and characterization of host recognition kairomones of *Tetrastichus hagenowii*, a parasitoid of cockroach eggs. *Physiol. Entomol.* 11 : 459-468.
- Volterra, V. (1931) Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. In *Animal Ecology* (R. N. Chapman eds.). McGraw-Hill, New York, pp. 412-433.
- Waage, J. K. (1982) Sib-mating and sex ratio strategies in scelionid wasps. *Ecol. Entomol.* 7 : 103-112.
- 安田耕司・鶴町昌市 (1994) アシビロヘリカメムシのウリ科野菜圃場への飛来と雄成虫フェロモンの役割. 応動昆 38 : 161-167.
- Yasuda, K. and M. Tsurumachi (1995) Influence of male adults of the leaf-footed plant bug, *Leptoglossus australis* (Fabricius) (Heteroptera: Coreidae), on host-searching of the egg parasitoid, *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae). *Appl. Entomol. Zool.* 30 : 139-144.
- 安永智秀・高井幹夫・山下泉・川村満・川澤哲夫 (1993) 日本原色カメムシ図鑑 (友国雅章 監修). 全国農村教育協会, 東京, 380p.

Host-Parasitoid Interaction between the Egg Parasitoid *Ooencyrtus nezarae* ISHII (Hymenoptera: Encyrtidae) and Phytophagous Bugs in Soybean Fields

Nobuo MIZUTANI

Summary

The egg parasitoid *Ooencyrtus nezarae* parasitizes eggs of phytophagous bugs in soybean fields. Since this parasitoid has a comparatively wide host range and attains high parasitism in soybean fields of Kyushu, it is considered to be an important natural enemy of phytophagous bugs. I studied the host-parasitoid interaction between *O. nezarae* and the host bug species. In particular, I attempted to clarify the host species preference of this parasitoid and the interspecific competitions between this parasitoid and other dominant parasitoid species competitively attacking the eggs of the same bug species. In the course of the study, I found that the female *O. nezarae* was attracted by a synthetic aggregation pheromone of the bean bug *Riptortus clavatus*, which is one of the major hosts of this parasitoid. This parasitoid female utilized the host pheromone as an attractant kairomone in the host searching process. Thus, I investigated the possibility of the attractant kairomone as a control agent to increase parasitism by *O. nezarae* in soybean fields. Finally, I discuss the host-parasitoid relationship from the standpoints of competition, adaptation, and the future prospects of augmenting the activity of natural enemy parasitoids. The results obtained in each chapter are summarized as follows.

1. Interaction between the egg parasitoids, in particular *O. nezarae*, and the phytophagous bugs in soybean fields

Seasonal fluctuations in the egg densities of phytophagous bugs, parasitism to the eggs by the parasitoids, and the abundance of parasitoid wasps were investigated in soybean fields in Kumamoto, Japan, from 1990 to 1994.

1) The eggs of the following seven species of phytophagous bugs were found on the soybean plants: *Riptortus clavatus* (THUNBERG), *Piezodorus hybneri* (GMELIN), *Eysarcoris guttiger* (THUNBERG), *Nezara antennata* SCOTT, *N. viridula* (LINNAEUS), *Plautia crossota stali* SCOTT, and *Megacopta punctatissimum* (MONTANDON).

2) *O. nezarae* females attacked all seven bug species. Although the parasitism rates varied among the bug species, high parasitism was usually attained in the eggs of *R. clavatus*, *P. crossota stali*, and *M. punctatissimum*.

3) *O. nezarae* was a gregarious parasitoid in the eggs of *R. clavatus* and *P. crossota stali*, while it was a solitary parasitoid in the other host species. Thus, an egg of the former species was more valuable as a host resource than an egg of the latter species. Considering the abundance of the eggs in fields and the value of

Department of Plant Protection, Kyushu National Agricultural Experiment Station, Nishigoshi, Kumamoto 861-1192, Japan.

Present address:

National Agricultural Research Center

an egg in terms of the number of parasitoids completing their development in a single host egg, the eggs of *R. clavatus* and *P. hybneri* are major stable resources as hosts of the parasitoid in soybean fields.

4) The number of *O. nezarae* females caught in sticky-suction traps and the parasitism by *O. nezarae* increased with increases in the egg density of *R. clavatus*, suggesting synchronization and a close interaction between this parasitoid and *R. clavatus* in soybean fields.

5) Higher parasitism by *O. nezarae* was found in the eggs laid on soybean leaves than in the eggs laid on stems or pods by *R. clavatus* and *P. hybneri*. This result suggests that the female wasps tend to search for host eggs on the leaves of soybean plants. This host-searching behavior of the parasitoids was one cause of the difference in parasitism performance among the bug species with specific oviposition sites.

6) Only females of *O. nezarae* were caught by the traps during the season when the parasitoids immigrated into the soybean fields. When new wasps began to emerge in the soybean fields, the trapped wasps became male-biased. These results suggest that female wasps are colonizers and disperse more rapidly from emergence sites than males.

2. Preference of *O. nezarae* for two host species

The oviposition behavior of *O. nezarae* females toward the eggs of the two host bugs, *R. clavatus* and *P. hybneri*, was investigated in the laboratory. The development of the immature parasitoid in these two host eggs and the reproductive traits of the females that emerged from these two hosts were compared. The results obtained are discussed in view of host preference and adaptation.

1) When *O. nezarae* females encountered *R. clavatus* eggs, they immediately began drumming on the eggs. However, the female wasps carried out the drumming after several contacts with *P. hybneri* eggs. Consequently, *O. nezarae* females took more time to complete their oviposition on the *P. hybneri* eggs, sometimes leaving the eggs without ovipositing.

2) *O. nezarae* females preferred *R. clavatus* eggs to *P. hybneri* eggs, according to their acceptance rates and a choice test in the laboratory. This preference was not affected after some generations were reared in *P. hybneri* eggs, suggesting that the female wasps have an innate preference for *R. clavatus* eggs and that this preference is partially determined genetically. This preference is considered to be one of the major causes of the difference in parasitism rates among host species in fields.

3) The different behavior (drumming and oviposition) of the parasitoid females on the two host bug species was attributed to the difference in the chemical properties of the egg surface. In addition, physical characteristics, including the size and shape of the eggs, may be involved in the host's recognition of the parasitoid females.

4) Survivorship of the immature parasitoids in *R. clavatus* eggs was significantly higher than that in *P. hybneri* eggs. The female wasps that emerged from *R. clavatus* eggs had more eggs than the females from *P. hybneri*. In addition, the cost (time) required for host acceptance was low for *R. clavatus* eggs compared with *P. hybneri* eggs. Therefore, this host preference of *O. nezarae* females is highly adaptive.

3. Interspecific competitions between *O. nezarae* and other parasitoid species

Interspecific larval competitions between *O. nezarae* and other parasitoid species in the multiparasitized eggs of *R. clavatus* or *P. hybneri* were examined in laboratory experiments.

1) The winner of the larval competition between *O. nezarae* and either of the two *Gryon* species in the eggs of *R. clavatus* depended on the interval of their ovipositions. *Gryon* spp. emerged from the host egg when both parasitoids attacked the hosts within a short interval (one day or less). In contrast, *O. nezarae*

was the successful competitor in a long interval, i.e., it laid eggs at least three days earlier or later than its competitor.

2) The competition between *O. nezarae* and *Telenomos triptus* in the eggs of *P. hybneri* was asymmetric, and *O. nezarae* had a consistent advantage over *T. triptus*.

3) These results indicate that *O. nezarae* is a more successful competitor in *P. hybneri* eggs than in *R. clavatus* eggs. However, this success of *O. nezarae* in *P. hybneri* eggs did not reflect the parasitism in the fields, since the percentage of parasitism of *P. hybneri* eggs by *O. nezarae* was usually low in soybean fields.

4. Synthetic aggregation pheromone of *R. clavatus*: attractiveness to *O. nezarae* and the effect of application on the parasitism activity of *O. nezarae* in soybean fields

The attractiveness of the synthetic male aggregation pheromone of *R. clavatus* to *O. nezarae* was examined to clarify the active components of the pheromone. The effect of field application of one of the active pheromone components on the density of *O. nezarae* and its parasitism in soybean fields was then studied.

1) *O. nezarae* females were attracted by one of the components of the synthetic pheromone, (*E*)-2-hexenyl (*Z*)-3-hexenoate (E2HZ3H), as well as a synthetic aggregation pheromone (a mixture of three substances). E2HZ3H did not attract the pest bug *R. clavatus*. Therefore, E2HZ3H application was expected to increase the density of *O. nezarae*, which is a common natural enemy of various phytophagous bugs.

2) When fields were treated with E2HZ3H, *O. nezarae* females migrated into the treated fields earlier, before *R. clavatus* invasion, than they did into the untreated fields. Thereafter, the parasitoid females reached higher densities in the treated fields. Thus, the E2HZ3H field application was successful in increasing the parasitoid density without attracting pest bugs.

3) The parasitism of *R. clavatus* eggs by *O. nezarae* was often significantly greater in the E2HZ3H-treated fields than in the untreated fields in autumn, when the field densities of *O. nezarae* were high. However, the percentage of parasitism did not go up with the E2HZ3H application in summer, when the *O. nezarae* density was usually low in the fields.

Key words : *Ooencyrtus nezarae*, egg parasitoid, *Riptortus clavatus*, *Piezodorus hybneri*, host selection, interspecific competition, aggregation pheromone, soybean.