

ルリボシカミキリの幼虫・成虫の生態と建築物内発生,  
およびそのカミキリムシとしての生理・生態学的特異性

日本大学大学院 生物資源科学研究科

桐山 哲

Satoshi Kiriyama

2019年

## 目次

1. 緒言	1
2. 幼虫の穿孔様式と栄養摂取生態	6
2.1. 緒言	6
2.2. 試料と方法	6
2.2.1. 成虫の採集と産下卵からの孵化幼虫の採取	6
2.2.2. 供試材と幼虫飼育および幼虫・成虫の供試	7
2.2.3. 幼虫食坑道位置の解析	8
2.2.4. 幼虫の穿孔に関連する物質収支の査定	8
2.2.5. 供試材と虫体の炭素・窒素含有量の定量	10
2.3. 結果	10
2.3.1. 幼虫の食坑道および穿孔活動の解析	10
2.3.2. 幼虫の穿孔に関連する物質収支の査定	11
2.3.3. 炭素(C)・窒素(N)含有量およびC/N比	12
2.4. 考察	13
3. 雄性フェロモンに基づく成虫の交尾行動	17
3.1. 緒言	17
3.2. 試料と方法	17
3.2.1. 供試昆虫	17
3.2.2. 成虫の出現の野外観察	18
3.2.3. 実験室における両性間相互誘因性と誘因後の交尾行動の観察	18
3.2.4. T字管オルファクトメーターを用いた実験室内バイオアッセイ	19
3.2.5. 異なる証明強度・気温条件下での雄成虫のコーリング行動の実験室内観察	20

3.2.6. 統計検定	21
3.3. 結果	21
3.3.1. 成虫の出現の野外観察	21
3.3.2. マウンティングと交接の持続時間と雌雄の体長の関係	21
3.3.3. 交尾行動のエソグラム	22
3.3.4. 雄の体躯押し上げ姿勢によるコーリング行動と雄の腹部末端の構造	23
3.3.5. T字管オルファクトメーターによる雌雄成虫の匂い選択実験	24
3.3.6. 雄成虫のコーリング行動に対する温度と照度の影響	24
3.4. 考察	25
4. 日本大学湘南キャンパス(神奈川県藤沢市)の建物内におけるルリボシカミキリの 2件の発生記録	30
4.1. 緒言	30
4.2. 群馬県産トチノキ材からの神奈川県における成虫発生事例	30
4.3. 群馬県産トチノキ材からの成虫発生事例	31
4.4. 埼玉県産コナラ材からの神奈川県における成虫発生事例	31
4.5. 考察	31
5. 総合考察	33
6. 引用文献	35
7. 摘要	45
表	47
図	57

## 1. 緒言

カミキリムシはその著しい種多様性、多くの樹木害虫、一部の乾材害虫、植物病原性線虫媒介性種の存在などにより、木材穿孔虫・食材性昆虫・木質依存性昆虫の代表格といえる(岩田, 2015)。木材は、細胞壁成分と柔組織内に残存するごく少量の細胞内容物から成っており、極度の貧窒素性バイオマスである。師部内部(内樹皮)は比較的有機窒素分や可溶性糖類などの栄養分が多いが、木部最内部(心材)では柔組織内容物も消失した状態となり、残るは難消化性のセルロース・ヘミセルロース・リグニンにより成る細胞壁のみである(Haack & Slansky, 1987; 岩田, 2015)。

食材性昆虫にとって、このような貧窒素性バイオマスである木材からタンパク質を摂取することは容易ではない。カミキリムシは細胞壁の3大成分のうちセルロースとヘミセルロースを利用できるとされている(Linsley, 1959; 岩田, 2015)が、木部に潜入する採餌戦略よりは、タンパク質などの必須栄養素やデンプン・可溶性糖類(スクロース・など)といった生化学的に利用しやすい糖類が豊富な形成層およびその外側の内樹皮の方が栄養摂取戦略上はるかに好ましいという事情があり、以上のことからカミキリムシなどの木材性昆虫の多くはこの形成層付近およびその外側の内樹皮を穿孔し、栄養を摂取している(Savely, 1939; Merrill & Cowling, 1966; Hamilton, 1978; Haack & Slansky, 1987; 岩田, 2015)。共生細菌による空気窒素固定で有機窒素を得ているシロアリのような昆虫も見られるが、甲虫ではこのような共生細菌による空気窒素固定とそれへの依存は、クワガタムシ科の1種(Kuranouchi *et al.*, 2006)、シバンムシ科の1種(Baker *et al.*, 1970)、ゾウムシ科キクイムシ亜科の *Dendroctonus* 属(Bridges, 1981; Ayres *et al.*, 2000; Morales-Jiménez *et al.*, 2009; Morales-Jiménez *et al.*, 2012; Morales-Jiménez *et al.*, 2013)で知られるのみで、カミキリムシ科ではフトカミキリ亜科のツヤハダゴマダラカミキリ *Anoplophora glabripennis* で示されている(Ayayee *et al.*, 2014)のみである。

カミキリムシ科の化学生態と繁殖行動については、重要害虫種を中心に 1980 年代以降研



究されてきている(岩淵, 1987a; Iwabuchi, 1987b; 岩淵, 1995; Fukaya, 2003; Fukaya, 2004; Allison et al., 2004; Lacey et al., 2007)。しかし非重要害虫種や枯木棲息性非害虫種については、一部のトラカミキリ属 *Xylotrechus* の種(Lacey et al., 2007)を除いてあまり研究されてはいない。

Hanks (1999)は、カミキリムシ科における揮発性性フェロモンの有無が、異性個体に遭遇するチャンスに関係していることを示唆した。即ち、生木に発生する種(一次性種)は、その発生対象たる生木が十分豊富に存在する関係で異性に遭遇するチャンスがかえって少なくなることにより揮発性性フェロモンを必要とする。これに対し、枯木に発生する種(二次性種)は、その枯木が森林内ではむしろ限定された資源であることにより、異性に遭遇するが高く揮発性性フェロモンは必要ない。しかしこの仮説は見直され、今日ではカミキリムシ科の種が性フェロモンを持つか否かは、発生資源の多寡ではなく科内の系統分類的位置に関係することとされている(Wickham et al., 2014)。ノコギリカミキリ亜科Prioninaeでは雌成虫が揮発性性フェロモンを出し(Cervantes et al., 2006)、カミキリ亜科Cerambycinae、クロカミキリ亜科Spondyliinae、フトカミキリ亜科Lamiinaeのヒゲナガカミキリ属諸種*Monochamus* spp., ツヤハダゴマダラカミキリ*Anoplophora glabripennis*では、雄成虫が脂肪族炭化水素系の揮発性性フェロモンを出す(Millar et al., 2009)とされている。これにより、カミキリ亜科に属する本種ルリボシカミキリは揮発性雄性フェロモンを有することが予想される。さらに最近の研究により、カミキリムシ科の属の内では諸種のフェロモンの構造と組合せが類似していることが、特にフトカミキリ亜科のヒゲナガカミキリ属*Monochamus*とカミキリ亜科のトラカミキリ属*Xylotrechus*で示されている(Iwabuchi, 1982; Kuwahara et al., 1987; Allison et al., 2004; Fierke et al., 2012; Iwabuchi et al., 2014)。

本研究の対象種を含むルリボシカミキリ属 *Rosalia* (カミキリムシ科 Cerambycidae-カミキリ亜科 Cerambycinae-ルリボシカミキリ族 Rosaliini)は、全北区および東洋区に分布するカミキリムシ科の広域分布属で、多くの種の成虫は大型で目立った外観を呈し、最も著名なカ

ミキリムシの属の一つである(高桑, 1998; Duelli & Wermelinger, 2005a; Skiles, 2008)。欧州産のオウシュウルリボシカミキリ *R. alpina* は、欧州各国で保護対象種となって研究が進んでいる種である(高桑, 1998; Duelli & Wermelinger, 2005a)。

本属の日本本土で唯一の固有種であるルリボシカミキリ *Rosalia batesi* Harold は、日本本土の山地の大部分に産し、各種広葉樹の立枯れや伐採木、丸太を穿孔する二次性穿孔性種で、日本の森林生態系で CWD(粗大木質残差)の重要な分解者といえる。また本種は国内では、その目立った外観と色彩から昆虫文化誌的によく知られた昆虫の一つで、切手や書籍・雑誌の表紙のデザインにしばしば使用されるに至っている(高桑, 1998)。Iwata et al. (1998)は本種成虫の行動を報告したが、交尾行動、雌雄間の相互誘引性などについては詳しくは論じなかった。カミキリムシ科の交尾行動は、種のライフサイクルや宿主植物の性格などに大きく左右されるとされる(Hanks, 1999; Hanks & Millar, 2013)。

本種はその顕著な外観と平行して、カミキリムシ科の中で特異な生理・生態を示す。その生活環は孵化から成虫になるまで2年以上を要し(清沢ら 1981)、配偶行動、成虫の日周行動および幼虫の穿孔様式の観察なども報告されている(Iwata et al., 1998)。幼虫は木材の中でも特に窒素含有量が少ないとされる心材に奥深く穿孔して、野外で丸太を穿孔する他、湿潤腐朽材にも産卵・発生する(桐山・岩田 未発表)する一方で、屋内製材品や乾燥丸太にも発生し(Iwata et al. 1998; 山口 1998)、乾材害虫としての側面があるが、発生事例の包括的解析はなされていない。

一方本種は、他種と比べて非常に貧弱な腸内細菌相しか持たず(上田・富田・安齋・岩田, 未発表)、空気窒素固定も検出されず(中澤・岩田, 未発表)、また幼虫の多糖類分解酵素活性も決して高くない(川合・安齋・岩田, 未発表)という特異的な生理学的特徴を見せる。

また本種は近年、関東地方と近畿地方で地球温暖化に伴う南方系種の北上や低標高域分布種の高標高域分布拡大とは逆行する形で、山地から丘陵などの低標高地へと分布を広げ、現在でも分布拡張は続いている(高桑, 2000; 平野・他, 2017)。関東地方では、南部フォッサマ

グナ地域における分布の拡大(1970~1980年代以降ブナ帯からシイ・カシ帯への進出, その後1990年代に平野部へ進出)が報告されたのを皮切りに, 新しい採集記録が数多く報告され, 関東地方のみならず近畿地方・四国地方の平地でも記録されるようになっていく(簡野・伊藤, 2000; 川田, 2001; 簡野, 2001; 齊藤, 2001; 鈴木, 2001; 檜木, 2001; 市橋, 2005; 宮内, 2007; 出島, 2009; 高橋, 2010)。本種ルリボシカミキリのこういった分布拡張により野外観察および室内実験に多数の個体を供試することが可能となっている。同様の分布拡張は, 同属の近縁種ヨーロッパルリボシカミキリ *R. alpina* Linnaeus でも見られ, ポーランド・チェコなど中部ヨーロッパの河川沿いにこれを下るように分布を拡大しているという(Cizek *et al.*, 2009; Drag *et al.*, 2011) (ただし Tihelka (2017)の異論あり)。

上述の Hanks (1999)による生態の類別では, 本属は典型的な枯木穿孔性の二次性種とされるが, 配偶行動と性フェロモンにも特異性が見られる。古く北米産種 *Rosalia funebris* の雌雄成虫は, 塗装ペンキに含まれる合成化合物に誘引されることが報告され(Essig, 1943), Ray *et al.* (2006)はこの成分がこの種の性フェロモンの活性を伴う類似成分であることによるものと推察している。現在このフェロモンは(*E*)-2-ヘキセン酸(*Z*)-3-デセニルと構造決定されている(Ray *et al.*, 2009)。しかしこの種において, このフェロモンの分泌箇所は特定されていない。カミキリムシ科では, 雄の前胸背板上の分泌腺孔から性フェロモンまたは集合・性フェロモン(同性をも副次的に誘引する性フェロモン; Cardé, 2014)が分泌されることが多いものの, *R. funebris* の雄ではこの構造は見られないとされる(Ray *et al.*, 2006)。欧州産種 *R. alpina* では雄成虫が特異な行動パターンを見せ, これは成虫での縄張り制の存在を示唆し(Herter, 2002), 同様のフェロモンの存在を示唆している。そうした中, *R. alpina* の集合・性フェロモンがアルキル化ピロンの一種 3,5-ジメチル-6-(1-メチルブチル)-ピラン-2-オンと同定され, 同時に宿主樹であるヨーロッパブナ *Fagus sylvatica* の揮発性成分単独あるいは本フェロモンとの合剤は誘因活性がほとんどないことも示されるに至っている(Kosi *et al.*, 2017)。

以上述べた特異な栄養生態, 特異にして未知の性フェロモン分泌様式, 不可解な分布拡

張といった諸点は、その進化の解明と相互関連性がなされていず、それらの解明はカミキリムシ科の生物学に新たなページを加える可能性がある。

そこで本研究では、本種に関するこれらの未解明点の解明を目指し、①幼虫の木材飼育に際する生産生態、バイオマス転換、未成熟期の生活史を、ヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quiquefasciatus* (Castelnau & Gory) (カミキリ亜科-トラカミキリ族 Clytini；年1化性、広食性、二次性、非心材穿孔性)との比較で明らかにし、②分布拡張に関連することが予想される成虫交尾行動と繁殖生態を化学生態学的・行動学的に解析し、③さらに分布拡張における人為的要因を想定して、乾燥への適応を示す事例を探索し、該当する発生例に接することができた。これらの成果をもとに、本種の生理・生態に関する総合的考察を試みた。

本研究は日本大学生物資源科学部森林資源科学科 岩田隆太郎教授の指導のもと、同研究員深谷 緑博士、山中康如博士、および同卒業生八神早季氏、星野遥太郎氏の協力を得て行った。また写真撮影は佐藤岳彦氏の協力を得た。これらの方々に御礼申し上げる次第である。

## 2. 幼虫の穿孔様式と栄養摂取生態

### 2.1. 緒言

ルリボシカミキリの木材穿孔による栄養摂取様式と幼虫期間における種独自の生理・生態の解明を目指し、枯木にて本種の幼虫を飼育・保管しながら定期的に材を解体し、幼虫の体重、フラス重量、穿孔道体積等の値から消費量、利用量、同化量、排出量、摂食物の転換効率などの値を算出、さらに各試料における炭素(C)および窒素(N)の含有量を測定した。また実験過程において観察される幼虫の生態についても記録した。同様の研究として、Ikeda (1979)による同亜科スギカミキリ族Callidiiniに属するブドウ類の枯蔓の樹皮下を穿孔するアカネカミキリ *Phymatodes maaki Kraatz* の幼虫の食物消費量と利用量についての報告があり、この手法を参考に研究を行った。

また本種独自の生理・生態の解明のため、本種と同じ木部穿孔性二次性にして本種とは異なり心材までは穿孔しない広食性種であるヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quiquefasciatus* (Castelnau & Gory) (カミキリ亜科トラカミキリ族Clytini, 年1化性)の幼虫を用いて同様の実験を行い、結果を比較した。

### 2.2. 試料と方法

#### 2.2.1. 成虫の採集と産下卵からの孵化幼虫の採取

ルリボシカミキリは①東京都町田市小野路町(2011年6月22日, 24日, 28~30日, 7月1~4日, 13日), ②群馬県利根郡みなかみ町藤原日本大学水上演習林(同年8月9日), ③群馬県利根郡片品村戸倉(同年8月10日), ④群馬県沼田市上発知町(同年8月10日)で採集した成虫, ヨツスジトラカミキリは⑤神奈川県藤沢市亀井野日本大学藤沢演習林内(2011年7月22~23日, 2012年7月28日)で採取した成虫, ⑥2011年に孵化幼虫を接種したマテバシイ材より2012年7月10日に発生した成虫を実験に供した。

採取した各種成虫個体を，プラスチック容器(径12cm，高さ8cm円柱型)に1個体ずつ収納し，餌として栄養飲料(ポカリスエット®，大塚製薬製)を脱脂綿(キュアレット®，川本産業製)に染み込ませたものを与えて維持した。これらを産卵のために，各種の採取地が同じ雌雄1頭ずつを同じプラスチック容器内に投入し，数時間～1日間放置して交尾させ，交接確認後に雌雄別に飼育用プラスチック容器に戻した。両種雌個体には，産卵場所として濾紙(Advantec No.1，径90mmおよび55mm，アドバンテック東洋製)を2枚重ねて四つ折りにし，その上にケヤキ *Zelkova serrata* (Thunb.) Makinoの樹皮を載せたものを与え，濾紙の隙間に産卵させた。得られた卵は産卵させた濾紙上のままプラスチック容器で管理し，孵化後12時間以内の1齢幼虫を以下の実験に供試した。

### 2.2.2. 供試材と幼虫飼育および幼虫・成虫の供試

両種の幼虫の飼育には，神奈川県藤沢市日大構内にて伐採後1年半が経過したマテバシイ *Pasania edulis* (Makino) Nakaiの枝を，長さ30～40cm，直径6～12cmに切断したもの(以下「供試材」)を用いた。(予備実験では，長野県富士見町産のルリボシカミキリ成虫を室内で約6cm径のケヤキ丸太に産卵させ，次世代成虫産出を確認，また東京都など各所で同程度の細い広葉樹枯木への産卵を観察している。)これら供試材に対し，ルゴール液(ヨウ素・ヨウ化カリウム溶液)で組織内のデンプン粒の存在を検査(Wilson 1933; 岩田 2015)したところ，木口面は一様に染色され，ほとんど心材を欠く若枝と判断された。幼虫の接種に先立ち，供試材内の他の昆虫を排除・殺虫する目的で，幼虫接種直前(7月)に2日間以上水中に放置するか，または2日間以上冷凍処理した。

両種孵化幼虫を，この供試材の木口面の木部中心部または形成層付近に彫刻刀で溝を作り，一本につき3～7頭接種した。供試材は幼虫の接種後，直径と長さを測定し，他の昆虫の侵入を防ぐためにプラスチック製コンテナボックス(40cm×90cm×45cm)に入れ上部を

ネットで覆い、実験室内にて飼育・保管した。供試材は極度の乾燥を防ぐために、1週間に1度の頻度で定期的に霧吹きを用いて表面全体を濡らし水分補給を行った。含水率は分析に供した時点ですべて20%以下の気乾状態であった。

孵化から成虫の羽化脱出までの期間に無作為に複数の供試材を選び、以下に記す幼虫食坑道位置の解析、幼虫の穿孔に関連する物質収支の査定、発生材と虫体の炭素・窒素含有量の定量に供した。

取り出した両種幼虫は、成長半ばの中齢幼虫(前胸幅3.0mm~4.9mm)と老熟幼虫(前胸幅5.0mm以上)に分け、さらに羽化脱出成虫も供試した。ルリボシカミキリについては中齢幼虫5頭、老熟幼虫1頭、成虫の野外採集個体3頭、ヨツスジトラカミキリについては中齢幼虫4頭、老熟幼虫6頭、成虫の羽化個体2頭、野外採集個体1頭である。

### 2.2.3. 幼虫食坑道位置の解析

供試材を0.5~7cmの厚さに玉切りにし、複数の円板(以下、ブロック)に切り分けた。食坑道の分布などの解析では、ブロックの木口面で見られた食坑道において、材の中心(おおよそ髓の位置、以下「材の中心」)から樹皮方向に任意に引いた線(以後固定)に対する中心から食坑道中心までの線分の角度( $\phi$ )を測定し(図2-1)、 $\phi$ の最大値( $\phi_{\max}$ )と最小値( $\phi_{\min}$ )の差( $\Delta\phi$ )をそれぞれ穿孔した幼虫の活動域として記録した。同時に、樹皮を起点とした樹皮から食坑道中心までの距離( $a$ )につき、同一供試材内で最も樹皮から遠い食坑道(最内食坑道)を $a_{\max}$ 、最も樹皮に近い食坑道(最外食坑道)を $a_{\min}$ として記録し、それぞれの食坑道中心から材の中心の距離( $b$ )も記録して(図2-1)、食坑道の相対深度( $\{a / (a + b)\}$  (相対深度)を算出した。さらに、個体が排他的に特定できる食坑道の全長( $L$ )を、玉切り単位ごとに測定した各部分値を総計することで算出した。

### 2.2.4. 幼虫の穿孔に関連する物質収支の査定

すべてのブロックから幼虫およびフラスを針等を用いて取り出した後、各ブロックの重量を測定した。その後電子ノギス (Absolute Digimatic, ミットヨ製)を用いて食坑道の長径(x), 短径(y)およびブロック厚さ(z)を計測し, 食坑道の体積 $\{\pi \times (x/2) \times (y/2) \times z\}$ を算出した。

さらにIkeda (1979)の方法にならい, 各ブロックの食坑道に注射器を用いてシリコーン(シロプレックスRTV-2K 1406, モメンティブ・パフォーマンス・マテリアルズ製, およびRTV-2 M8017; 以上, 旭化成ワッカーシリコーン製)を流し込み, 乾燥・固化させた後, シリコーン塊をブロックから取り出し, シリコーン塊のみをメスシリンダーに水没させることによる水面上昇量を測定して, 食坑道の体積を算出し, シリコーンが流し込めない小さな食坑道は径のみを測定し, 径と長さから体積を求めた値を加算した。最後に食坑道の径と長さから求めた全体の体積とシリコーン重量から求めた体積の平均値を算出し, その数値を食坑道体積( $V$ )として用いた。

供試材のブロック, 幼虫または成虫の虫体, フラスを70°Cで48時間乾燥させて, 幼虫の栄養物質収支, 食物利用効率の算出のために, ブロック重量, フラス重量(乾燥重量)( $F$ ), 虫体体重(乾燥重量)( $G$ )を測定した。加えて, 測定した供試材の体積当たりの乾燥重量と算出した食坑道体積( $V$ )より摂食物の絶対乾燥重量である摂食重量( $C$ )を算出した。その他, Ikeda (1979), Banno & Yamagami (1989), Banno (1990)を参考に, 単位体重当たりのフラス重量の算出, 単位体積当たりのフラス重量, 食物転換効率を, 以下の式を用いて算出した。

単位体重当たりのフラス重量： $F/G$  (g)

単位体積当たりの食坑道体積： $V/G$  (g)

同化量： $C - F$  (g)

生命維持に必要な消費量： $C - (G + F)$  (g)

同化した摂食物の体物質への変換効率： $\{G / (C - F)\} \times 100\%$

摂食物の体物質への変換効率： $(G / C) \times 100\%$



摂食物の同化への転送効率： $\{(C-F)/C\} \times 100\%$

摂食重量に対する生命維持に必要な消費量： $\{[C-(G+F)]/C\} \times 100\%$

摂食重量に対するフラス重量： $(F/C) \times 100\%$

### 2.2.5. 供試材と虫体の炭素・窒素含有量の定量

試料を酸化触媒の存在下で酸素ガスを循環させながら分解・完全酸化させ、窒素成分を窒素ガスに、炭素成分を二酸化炭素に変換し、これをTCDガスクロマトグラフで検出・定量する炭素窒素定量装置(スミグラフNC-220F, 住化分析センター製)を用い、虫体(幼虫または成虫)、フラス、供試材の乾燥重量あたりの炭素(C)と窒素(N)の含有量を測定し、C/N比を算出した。測定に先立って、測定試料を70°Cで48時間乾燥させた前述の重量測定に用いた試料を、ミキサーまたは乳鉢ですり潰した。供試材は薄くブロックにしたものをノミを用いて木部と内樹皮に分けてからミキサーで木粉にした。両種の中齢幼虫は、1頭では計測機械の計測可能な最低重量に満たなかったため同一供試材の2～4頭をまとめて測定に供試した。

## 2.3. 結果

### 2.3.1. 幼虫の食坑道および穿孔活動の解析

表2-1に供試材内の極座標測定による幼虫穿孔域、表2-2に穿孔部定量結果をそれぞれ示した(各記号に対応する計測部位については図2-1参照)。ルリボシカミキリが老熟幼虫に至ってからの供試数は1のみであり、以下これの関連する比較は、統計処理ができなかった。玉切りしたブロックの断面を2cmおきに線画転写したものについて、ルリボシカミキリ中齢幼虫を図2-2、ルリボシカミキリ老熟幼虫を図2-3、ヨツスジトラカミキリ老熟幼虫を図2-4にそれぞれ示した。また、図2-5にシリコーンにより再現したこれら幼虫の食坑道の全形を示した。

ルリボシカミキリ老熟幼虫は活動域 $\Delta\phi$ が $311^\circ$ であり(表2-1), 繊維方向に単純な中齢幼虫の食坑道(図2-2)と比較しても食坑道に分岐点が多くあり, 供試材全体を行き来しながら深さや方向に関してランダムに穿孔し(図2-3), 立体的に交差する穿孔が観察され, シリコーンによる食坑道の再現でもこれが示されている(図2-5b)。全てのカミキリムシ幼虫は成虫として羽化脱出するまでに, 孵化, 幼虫期間(若齢→中齢→老熟), 蛹, 成虫の過程をたどっていく。すなわち, 老熟幼虫の食坑道には, 若齢, 中齢幼虫時代に穿孔したであろう径の小さい食坑道が残っているはずである。しかし, ルリボシカミキリ老熟幼虫の食坑道では, 枝分かれ後に別の食坑道と合流するなど, 一度穿孔した食坑道を引き返したと思われる痕跡が確認され, 若齢・中齢幼虫時に穿孔したと思われる径の小さい食坑道がほとんど確認できなかった(図2-5b)。

ルリボシカミキリは, 中齢幼虫では供試材(半径45mm, 外樹皮+内樹皮の厚さ1~1.5mm, 心材をほとんど欠如)の表面から1~3mm ( $a_{\min}$ )の深さの箇所(辺材外層)を穿孔し, 最も内部を穿孔している箇所でも樹皮から7mm ( $a_{\max}$ ), 中心から38mm程度(相対深度では15.6%)であった(表2-2)。一方で, 老熟幼虫になると最深穿孔箇所は樹皮から26mm, 中心から8mm(相対深度では76.5%)の中心に近い奥部を穿孔していた(表2-2)。

ヨツスジトラカミキリにおいては, 齢に関係なく穿孔深度に個体差が大きく, 老熟幼虫では一部内部に穿孔する個体もあったが(表2-2), 概ね辺材外部での穿孔が見られた(図2-4, 図2-5 c, 図2-5 d)。また, ルリボシカミキリ老熟幼虫のような一個体で内部を交差する穿孔(図2-4, 図2-5 d)は見られなかった。

ルリボシカミキリ中齢幼虫, ヨツスジトラカミキリ中齢幼虫, 同老熟幼虫の3者間で $\Delta\phi$ 値, 最内食坑道( $a_{\max}$ )の相対深度, 最外食坑道( $a_{\min}$ )の相対深度に関して有意な差は見られなかった(Kruskal-Wallis検定; いずれの値も $p > 0.05$ )。

### 2.3.2. 幼虫の穿孔に関連する物質収支の査定

表2-3にルリボシカミキリおよびヨツスジトラカミキリの中齢および老熟幼虫の材の摂食重量( $C$ )、フラス重量( $F$ )、虫体体重( $G$ )、食坑道体積( $V$ )、食坑道の全長( $L$ )の測定結果と、算出した単位体重当たりのフラス重量( $F/G$ )、単位体重当たりの食坑道体積( $V/G$ )を示した。中齢幼虫の2種間の単位体重当たりのフラス重量( $F/G$ )に有意な差は見られなかった(Mann-Whitney  $U$ 検定,  $p > 0.05$ )。食坑道の全長( $L$ )においても、ルリボシカミキリ中齢幼虫、ヨツスジトラカミキリ中齢幼虫、同老熟幼虫の3者間に有意な差は見られなかった(Kruskal-Wallis検定,  $p > 0.05$ )。老熟幼虫の単位体重当たりのフラス重量( $F/G$ )では、ルリボシカミキリはヨツスジトラカミキリの3.8倍の値を示した。また食坑道の全長( $L$ )においてもルリボシカミキリはヨツスジトラカミキリの約6倍の値を示した。

表2-4にルリボシカミキリおよびヨツスジトラカミキリ幼虫の食物転換効率に関連する諸因子、即ち同化量( $C-F$ )、生命維持に必要な消費量( $C-(G+F)$ )、同化した摂食物の体物質への変換効率( $G/(C-F)$ )、摂食物の体物質への変換効率( $G/C$ )、摂食物の同化への転送効率( $(C-F)/C$ )の算出結果を示した。ルリボシカミキリ老熟幼虫では、摂食物の体物質への変換効率が0.34%であり、中齢幼虫やヨツスジトラカミキリ幼虫よりも低く、同化した摂食物の体物質への変換効率、および摂食物の体物質への変換効率も低かった。

### 2.3.3. 炭素(C)・窒素(N)含有量およびC/N比

ルリボシカミキリおよびヨツスジトラカミキリの虫体(幼虫・成虫)、フラス、供試材(木部・内樹皮)のCおよびN含有量、並びにC/N比の値の比較を行った。両種において、虫体、供試材内樹皮、フラス、供試材木部(辺材)の順にC/N比の値が小さくなった。幼虫、成虫の結果をそれぞれ表2-5、表2-6に示した。

ルリボシカミキリ老熟幼虫は、髓に近い奥部を穿孔していたにもかかわらず、幼虫・成虫虫体のCおよびN含有量、並びにC/N比は両種で比較しても有意な差は見られなかった(表2-5、表2-6; Kruskal-Wallis 検定,  $p > 0.05$ )。幼虫が摂食していた供試材の木部よりもフラ

スの方で N 値の上昇, C/N 比の減少が見られ, 少なくとも穿孔が木部に限定される老熟幼虫においては, 木部組織の消化管通過で栄養価が上昇することが示された。

#### 2.4. 考察

Trägårdh (1930)はスウェーデンにおける観察で, ヒメシラフヒゲナガカミキリ *Monochamus sutor* (Linnaeus) (フトカミキリ亜科-ヒゲナガカミキリ族Lamiini)の幼虫は通常樹皮下を穿孔するにもかかわらず, 齢を経るにつれて蛹室を作るために木材の中心部に穿孔するとし, クワヤマトラカミキリ *Xylotrechus rusticus* (Linnaeus) (カミキリ亜科-トラカミキリ族Clytini)の幼虫はカバ類の材に穿孔する場合は樹皮下穿孔性, ポプラ類を穿孔する場合は木部穿孔性とした。1～3年1化性の広葉樹一次性穿孔性種クビアカツヤカミキリ *Aromia bungii* (Faldermann) (カミキリ亜科-アオカミキリ族Callichromatini)の幼虫も, 若齢期は樹皮下穿孔性ながら, 休眠や齢を経るに従い木部穿孔性に移行するとされている(岩田 2018)。このように, 一定以上のサイズのカミキリムシでは当初の樹皮下穿孔性が末期には木部穿孔性へと穿孔様式が変化し, さらにその変化が材の栄養状態により影響を受けて, 樹種間で様式が異なったりするようである。本研究におけるルリボシカミキリは, 雌成虫の産卵に樹皮を必要とせず, トチノキ *Aesculus turbinata* BLUMEの巨大丸太では蛹室の分布がランダムであったこと(Iwata *et al.* 1998)からもわかるように, 孵化幼虫期から終始木部穿孔性であり, 中齢幼虫から老熟幼虫に至る穿孔部位の変化は, 辺材外層から材の中心方向への移行であった。対してヨツスジトラカミキリの幼虫(蛹室形成時も含む)は概ね辺材外部に見られ, 発育に連れての材の中心方向への移動が確認できた老熟幼虫個体もいたが(表2-2), 蛹室を形成していた未脱出成虫2個体の相対深度が13.2%と20.0%と低く, 成虫に至るまでの穿孔過程に深部までの穿孔は少ないことが考えられた。

しかし, ルリボシカミキリ幼虫においては, 老熟するに従って材内部へ移行する方向性が見られるといえる。カミキリムシ幼虫の中でも最も栄養価の低い材の中心部を穿孔する

種は少なく(岩田 2015), ルリボシカミキリ老熟幼虫は, 柔細胞内容物への依存性を何らかの方法で軽減することにより, 競合種や捕食者の影響の少ない最奥部を好んで穿孔するようになるとも考えられる。一方, 川合・安齋・岩田(未発表)によるルリボシカミキリとヨツスジトラカミキリの中齢幼虫の消化管内多糖類消化酵素活性測定結果によると, 前者は後者に比べてセルラーゼは1/3以下, アミラーゼは1/10以下の値で, ルリボシカミキリ幼虫は中齢で分解能が低いことがわかる。しかし, ルリボシカミキリ老熟幼虫の消化酵素活性が中齢と同等で変化がなければ, 今回観察された様に栄養価の低い辺材奥部への穿孔は難しいと考えられる。このことから, ルリボシカミキリ幼虫は齢を重ねるにつれ消化管内の活性が上がる可能性がある。しかし, ルリボシカミキリ老熟幼虫の消化酵素活性が上がれば, それに伴い食物変換効率も上昇するはずであるが, 本研究の結果からルリボシカミキリ老熟幼虫の同化した食物の体物質への変換効率, および摂食物の体物質への変換効率は低いままであった。このことから, 齢を重ねることによる消化酵素活性の上昇よりも摂食物の栄養価の低下の割合が上回っているとも考えられる。

ルリボシカミキリ幼虫の食坑道では, 若齢・中齢時に穿孔したと考えられる断面の小さな食坑道が予想以上に少なく, さらに1本の食坑道から複数に枝分かれしている場合も頻繁に確認された。これらのことから, 幼虫は同じ食坑道内を何度も行き来している可能性が考えられた。それに伴い, 幼虫は一度自身が排出したフラスを再度摂食し, 栄養としている可能性もある。

両種の中齢幼虫間の単位体重当たりのフラス重量, およびルリボシカミキリ中齢幼虫, ヨツスジトラカミキリ中齢幼虫, ヨツスジトラカミキリ老熟幼虫の3者間食坑道全長(L)に有意な種間差がなく, 老熟幼虫ではルリボシカミキリ(ただし検体数は1のみ)で飛び抜けて大きな値が得られた(表2-3)ことから, ルリボシカミキリは中齢幼虫まではヨツスジトラカミキリと似通った摂食量および穿孔位置で穿孔活動し, 老熟幼虫に入ると大量の材を摂食し大量のフラスを排出するようになるものと思われる。ヨツスジトラカミキリにおいて,

新成虫が材外に脱出せずに蛹室にとどまっていたケースでは、その蛹室に直結する食坑道から採取された成虫の単位体重あたりのフラス重量( $F/G$ )の値が、中齢幼虫の値と比べて有意に大きかった。しかしヨツスジトラカミキリの成虫が後食や排糞をすることはない。このためこの変数値の増加は、蛹室作成と変態に伴う体重低下(脱皮等)が関連するものとも考えられる。ルリボシカミキリの中齢幼虫と老熟幼虫を比較すると、単位体重当たりのフラス重量( $F/G$ )は、中齢幼虫では34であるのに対し老熟幼虫では175となったが、これは体重の増加に伴って排出フラス重量が増加するのみならず、老熟幼虫が中齢幼虫と比べてより多くの材を摂取し、より多くのフラスを排出することを意味している。ヨツスジトラカミキリにおいても、老熟幼虫ではフラス重量が増加するものの、その増加量はルリボシカミキリよりも少なく、中齢幼虫と老熟幼虫では有意差はなかった。

また、Ikeda (1979)は、アカネカミキリでは供試材摂食重量に対するフラス重量の割合が極めて大きく、摂食物の同化への転送効率が3.23%、同化した摂食物の体物質への変換効率が35.07%と報告している。これは、本研究の木部穿孔性の2種とは正反対の傾向であり(表2-4)、これが比較的新鮮な枯死蔓植物の樹皮下穿孔性であるアカネカミキリとの大きな違いと考えられる。

表2-5、表2-6のデータにおいてルリボシカミキリの虫体のCおよびN含有量ならびにC/N比に幼虫・成虫間で有意な違いは見られなかったが、表2-4で示したように、ルリボシカミキリは中齢幼虫から老熟幼虫に成長すると同化した摂食物の体物質への変換効率と摂食物の体物質への変換効率が低下する。これは、中齢幼虫時には比較的栄養価の高い形成層や辺材外層を摂食し、効率よく自身の体を成長させる「量より質」式の穿孔戦略を見せる一方、老熟幼虫になると栄養価は低くても餌資源を奪い合う競合種や同種個体が少ない髓に近い奥部を好んで穿孔し、立体的に交差するような複雑な穿孔様式で低い栄養価を補うように大量の材を摂取する「質より量」式の穿孔戦略を選択しているというシナリオが考えられる。これに対してヨツスジトラカミキリは、成長すると同化した摂食物の体物質への変換効率

と摂食物の体物質への変換効率が上昇する。加えてその単純な繊維方向に伸びる穿孔様式を見ても中齢幼虫・老熟幼虫の間で、ルリボシカミキリに見られるようなこういった穿孔戦略転換はほとんどなく、孵化から羽化脱出までの期間で単純な穿孔様式は一貫しているといえる。両種間のこの違いから、ルリボシカミキリは広葉樹大径木の丸太に穿孔できる (Iwata *et al.* 1998) と考えられ、この能力はこれまでのところカミキリムシ科では他にあまり例を見ないものとされている(岩田 2015)。

C/N比の計測結果(表2-5)によると、供試材内樹皮、フラス、供試材木部の順に値が小さくなり、穿孔虫にとっての木部と内樹皮の栄養価の違い(岩田 2015)を反映していた。しかしヨツスジトラカミキリでは老熟幼虫のフラスが木部の値を上回り、これは空気窒素固定性細菌の作用によるものと考えられる(岩田 2015)が、さらなる検討が必要である。

上述のように、ルリボシカミキリ幼虫による貧栄養性の木部奥部の利用は、その部分が木材腐朽菌の影響で富栄養化されていない限りにおいて、カミキリムシ科の中にあって特異なものと考えられる。ヨツスジトラカミキリとの対比で得られた違いはその特異性を反映しているといえる。食材性昆虫の食料化などを目的とする大量飼育に際しては、これらの知見は重要な意味をもつといえる。

### 3. 雄性フェロモンに基づく成虫の交尾行動

#### 3.1. 緒言

本属雄成虫の前胸背板に雄性フェロモンの分泌腺が見られないこと(Ray et al. 2006)について、これを本属成虫の交尾行動の特異性を示唆するものと考え、本種ルリボシカミキリの交尾行動のシステムを精査した。予備観察で、雌成虫が直接接触することなしに雄成虫にアプローチするのが認められるに至った。これは雄成虫が雌成虫を誘引する揮発性フェロモンを放出することを示すものと考えられた。本種ルリボシカミキリの雄成虫は、体長に幅広いバラツキを示す(Iwata et al., 1998)。カミキリムシ科には雄成虫の体長の大小で異なる交尾戦略を採る種が見られ、その場合小型雄は雌が発するサインに対して大型雄と比べてより鋭敏に反応する(Fukaya, 2004; Fukaya, et al., 2004)。これにより、今回の実験では雄成虫の体長をパラメーターの1つとして採用した。

ここでは、フェロモンを雌雄のどちらが発しどちらがこれに反応するのか、成虫の出現時間帯、性フェロモン放出に関連するコーリング姿勢と考えられるものの詳細、および交尾の行動シーケンスの詳細を明らかにし、性フェロモンを生産・放出する器官の位置を特定することを目的とした。雄性フェロモンの存在の証明と活性の確認のために、生きた雌雄成虫を誘因要因発生源とするT字管を用いたバイオアッセイを行った。さらに成虫体躯表面温度と周辺温度が、雄成虫の顕著なコーリング姿勢の発現に影響しその前提となる重要要因であることを明らかにした。

#### 3.2. 試料と方法

##### 3.2.1. 供試昆虫

ルリボシカミキリ成虫は、(1)東京都町田市小野路町(2009年6月27日～7月14日, 2010年6月25日～7月15日, 2012年7月29日), (2)埼玉県小鹿野町両神薄・長留(2010年7月7日), (3)神奈川県横浜市緑区長津田町(2010年6月23日, 同年7月7日); (4)群馬県みなかみ町鹿野



沢・大穴・藤原宝川(2010年8月6日～10日, 2012年8月21日), (5)群馬県片品村花咲・戸倉(2010年8月9日, 2012年8月21日)の5サイトにおいて, 朽木もしくは枯木から採取した。町田市のサイト(1)では成虫はニワウルシ *Ailanthus altissima* をはじめとする各種広葉樹の腐朽した大型丸太の堆積に集まっていた。2008年以降, 神奈川県藤沢市の野外網室にニワウルシ腐朽丸太を収容し, 2009年6月24日, 30日, 7月1日, 2日, 2010年7月14日に羽化脱出新成虫を回収して実験室に持ち込み, 約90×90×90mmのプラスチック容器に1頭ずつ収容した。容器内にはスクロース溶液を含浸させた脱脂綿小球を入れ, 3日おきにこれを交換し, バイオアッセイに供試するまで成虫に栄養補給した。フェロモンのバイオアッセイには, 成虫を匂い源としてと匂い反応者としての双方に供試した。

### 3.2.2. 成虫の出現の野外観察

東京都町田市のサイト(1)の廃材置き場において2008年7月3日, 16日, 19日に見いだされた全個体の出現時刻を逐一記録し(概ね9:00～14:00), 結果を日中の出現時間帯の性差を調べるために雌雄別に整理した。

### 3.2.3. 実験室における両性間相互誘因性と誘因後の交尾行動の観察

実験室内バイオアッセイで供試した全成虫および成虫乾燥標本につき, それらの体長を電子ノギス(ミットヨ製)を用いて測定した(雄:  $24.51 \pm 4.31$ mm,  $n = 195$ ; 雌:  $24.68 \pm 3.18$ mm,  $n = 110$ )。成虫は性別と体長(大型雄: 平均雄体長以上; 小型雄: 平均雄体長以下; 大型雌: 平均雌体長以上; 小型雌: 平均雌体長以下)で4群に分けて, 実験室内バイオアッセイに供試した。バイオアッセイ供試成虫は予め1回以上交尾が観察されたものとした。本種の雌雄成虫は異なる異性個体と複数回交尾することが知られ, 交尾バイオアッセイに同一個体を複数回供試することで結果にバイアスが生じることはないと考えられたので, 一部の供試個体は複数回供試した。予め供試個体をチェックする段階で異性個体に積極的に反応し

ない個体は排除した。個々の観察繰り返しで、雌および雄の供試個体を同時にプラスチック容器(290×190×170mm)に入れ、それらの行動を60分にわたって観察した。この間、次のパラメーターを記録した:(a)最初のマウントに至るまでの時間, (b)交接の持続時間の合計, (c)マウントの持続時間の合計, (d)個々の交接の持続時間。さらにつがいの行動と雄のコーリング行動を詳細に記録した。リッキング, タッピング, バイティングといったカミキリムシ交尾行動要素の呼称は, Michelsen (1963; 1966a; 1966b)の用語になった。ただし雌の触角に対する攻撃に関しては, 攻撃が急激で迅速なためこれら3要素は区別しなかった。

#### 3.2.4. 成T字管オルファクトメーターを用いた実験室内バイオアッセイ

匂いに対する成虫の定位反応を, 机上に置いたT字型のガラス製のオルファクトメーター(図3-1)を用いて, T字の左右の匂い源を選択させて探査した。オルファクトメーターの左右の腕の内壁には4個の突起が腕の末端から45mmの所にあり, これらの突起は匂い源としての供試虫を入れた有孔の円筒プラスチック容器を留める働きを持ち, その容器の直径はT字管の腕の内径よりもわずかに小さく, 容器をT字管の左右の腕に挿入してはめ込むことができる。T字管の縦軸を, これよりわずかに直径の大きなガラス管にはめ込み, これの末端にゴム管を付け, このゴム管をポンプに付けて吸気した。これによる空気流をアネモメーターによって0.45m/sに調節した。匂い源の供試虫を入れたプラスチック容器は半透明なものにし, 反応供試虫が視覚要因に影響されないように配慮した。匂い源の供試虫をT字管の右または左の腕に入れ, その反対側の腕にコントロール(空のプラスチック容器)を入れた。匂い源成虫(S)と反応成虫(T)の性別に関して, (1)S雄対T雄, (2)S雌対T雄, (3)S雌対T雌, (4)S雄対T雌の4つの組合せを作り, 各組合せで50回の繰り返しを行った。各繰り返し終了ごとにオルファクトメーター全体を75%エタノールに浸けて洗浄し, 完全に乾燥させた。匂い源成虫の左右の位置は繰り返しごとに逆転させ, 方位や光条件の影響を除去した。反応成虫が左右の腕のいずれかの末端に実験開始後10分以内に到達しなかった場合,

これを不活発個体とした。全実験の全繰り返しは室温条件下( $26.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ; 平均 $\pm$ S.D.), 照度2,000Luxの条件下で行った。

### 3.2.5. 異なる証明強度・気温条件下での雄成虫のコーリング行動の実験室内観察

実験室内での雄のコーリング行動の観察の状況を図3-2に示した。次のようにボール紙製の箱(約 $400 \times 400 \times 400\text{mm}$ )を作成した。内部での供試虫の行動が見えるように4側面の1つを除去。白熱電球(SB416B; 110V, 40W; パナソニック製)を箱の上部に取り付け, この白熱電球を照度を調整できるように交流変圧器(RSA-10; 理想科学工業製)に直結。さらにガラス製の箱( $150 \times 150 \times 150\text{mm}$ )の上面に取り外し可能なナイロンメッシュ(目のサイズ1.5mm)を取り付けたものを, ボール紙製箱の中, 白熱電球の真下に設置。ガラス製箱の中央にケヤキ *Zelkova serrata* の細丸太(高さ約80mm, 直径40mm, 樹皮付き)を垂直に設置。白熱電球の電圧を100V, 50V, 30Vの3段階にし, 箱内の照度と気温を対応する条件a, 条件b, 条件cとし, ケヤキ丸太の上端と下端における照度と温度をUSB接続データロガー(TR-74Ui; ティアンドデイ製)で測定。ここで上端と下端の照度はそれぞれ, 条件aで5040Luxおよび2500Lux, 条件bで310Luxおよび185Lux, 条件cで63Luxおよび45Luxであった。3条件の気温もこの順に低下が見られた(3.3.6.参照)。各条件で30分間の観察を20回繰り返した。

ここで次のようなバイオアッセイを行った。ルシボシカミキリ雄成虫1頭を丸太に放ち, その行動をビデオカメラ(HDC-TM45; パナソニック製)で記録。コーリング行動の開始時刻と終了時刻, ガラス箱内と雄成虫のスポットの気温を記録。さらに雄成虫のスポットを(1)丸太上端, (2)丸太の上半分, (3)丸太の下半分, (4)ガラス箱の下面, (5)ガラス箱の上面またはその他のスポット, の5つのうちのいずれかで記録した。ここで(1)(2)(3)(4)は(1)と(4)の実測値からこの順に照度が下がるものと想定した。また実験開始30分後の雄成虫の体表面温度を, 非接触ハンディ温度計(IT2-80; キーエンス製)と赤外線サーモグラフ(i7; FLIR (Wilsonville, Oregon)製)で測定した。

コーリング行動の持続時間は、気温と照度との関係で解析した。即ち3条件a, b, cにおける持続時間をKruskal-Wallis検定とSteel-Dwass多重検定を用いて条件間の差の有意性を調べた。さらに、コーリング行動持続時間とガラス箱の気温および成虫の体表面温度の間の相関関係を、Spearmanの順位相関検定を用いて調べた。

### 3.2.6. 統計検定

$\chi^2$ 検定を表計算ソフト"Excel"を用いて行った以外、全ての統計検定には"R"を用いた。

## 3.3. 結果

### 3.3.1. 成虫の出現の野外観察

東京都町田市小野路町の廃材置き場で2008年7月3日, 16日, 19日に行った成虫の出現の野外観察の結果を図3-3に示した。これら3日のいずれの日においても雄成虫は朝(9:00~11:00)に多く、雌成虫は9:00~14:00の日中に持続的に出現していたが、雌は11:00以前よりはそれ以降の方が多く、全体として雄が雌よりも有意に早い時間帯に出現していた( $\chi^2 = 4.5773 > \chi^2_{0.05} = 3.84$ , d.f. = 1,  $p < 0.05$ )。3つの日付のうちで観察数が最多であったのは7月16日(29個体)で、この日に限った雌雄の出現時刻の差の有意性を別個にMann-WhitneyのU検定で行ったところ、3つの日付の合算の $\chi^2$ 検定と同様の結果となった(|z| = 2.10,  $p < 0.05$ ) (図3-4)。

### 3.3.2. マウンティングと交接の持続時間と雌雄の体長の関係

実験室内での交尾行動の観察の結果を表3-1に示した。つがいの交尾持続時間(交接持続時間を含む) (図3-4)、および交接時間の合算(図3-5)を記録・計算し、つがいの雌雄の大小(それぞれの標準平均値以上か以下かで分割)との関連性を解析した。図3-4および図3-5によると、小型雄は大型雄と比べて、その交尾相手の大小に関わりなくマウンティングおよび交接の持続時間が長く、その傾向は有意であった(Mann-WhitneyのU検定; マウンティング |z| = 3.71,  $p < 0.05$ ; 交接 |z| = 3.66,  $p < 0.05$ )。また、雌を後脚で抱きかかえて雌の腹板へまわしてクロ

スさせ、雌をつかまえ逃さないようにする行動は、小型雄に限って見られた。

### 3.3.3. 交尾行動のエソグラム

雌雄の邂逅は通常雌が雄に接近することで開始した。図3-6に示すケースAは雌が雄にその側面または前面から接近する場合、ケースBは雌が雄にその背後から接近する場合を、それぞれまとめたものである。ケースAでは、雌雄が同時に互いに向かって接近、そこで両者の触角が接触するか、雄の触角が雌の体躯に接触、これが雄の雌に対する抱擁とマウントを促進。一方ケースBでは、雌が雄に接近し、雌の触角または脚または口器が雄の体躯または脚に接触、これが雄の「触角振り反応」(触角を前方から後方に向けて振る行動)を誘起、その結果雄触角が雌の体躯に接触し、雄が雌の存在を認知してマウントへと至る。雄が雌を捕捉すると、今度は雄の主導のもと行動シーケンスが進む。まずすべてのケースで、雄の雌に対する様々な「なだめ」の行動が見られるようになる。これらのなだめ行動の詳細と頻度を表3-2に示した。マウントしていて交接していない状態では、雄は雌の上唇、頭頂部、前胸背板、小盾板、鞘翅基部を緩慢にリッキングしていたが、マウントしながら交接もしている状態では、雄は雌へのリッキングに加えて腹部末端の前後方向の動きを見せ、これは雌の交尾器を引っばる動きと同期していた。またこのリズムカルな腹部の動きは、雄の口器が雌の頭頂部、前胸背板、鞘翅に対してタッピングするのと同期していた。さらに加えて、雄は雌の触角基部を大顎でつかみ、これを下方へ押しやったり固定したりして雌の自発的動きを封じるのがしばしば見られた(触角噛み行動)。この触角噛み行動は、交接状態よりは非交接状態の方が有意に高い頻度で生じており( $\chi^2 = 101.81 > \chi^2_{0.05} = 3.84$ , d.f. = 1,  $p < 0.05$ )、特に交接状態解除の直後、あるいは雌によるマウントの拒否(逃走、脚のばしによる材への腹面の押し当て、腹部の曲げ下げ、雄に対する脚蹴り)に際して多く見られた。雄によるこの触角噛み行動は、雌の恣意的な動きを沈静化することでマウンティングと交接に資するための行動と考えられた。これらの観察により、これら一連の雄の行動は「なだ

め」と呼べるものといえる。いわゆる触角振り回し行動(アンテナーション), すなわち, 雌雄が触角を剣のように振り回す戦いのような接触(Goldsmith et al., 1996; Fernandes & Santos, 2009)は本種では見られなかった。例外的に, 唯1頭体長33mmを越える非常に大型の雄(表3-1の「♂3」)において, 雌の前胸背板をスクラッチする行動(表3-2)が見られた。

以上のルリボシカミキリの観察結果に基づき, 雌雄の邂逅から抱擁まで(図3-6)と, 抱擁から交接を経て接触解消まで(図3-7)の交尾シーケンスをエソグラムにまとめた。

### 3.3.4. 雄の体軀押し上げ姿勢によるコーリング行動と雄の腹部末端の構造

実験室内における本種成虫の行動観察に際し, 雄成虫の体軀押し上げ姿勢(プッシュアップ・スタンス)が頻繁に観察された。この姿勢は, 雄成虫が踏ん張って前脚と中脚を少し伸ばし, 体軀を押し上げているもので, 動きを伴わないフェーズと, フェロモンを放出していると考えられるフェーズの2つより成る(図3-8)。後者の場合, 雄は特徴的な又状の腹部末端(図3-9)を露出し, これを3~4秒間隔でリズム的に開閉させていた。雄はやや周期的にフェーズを変えていた。この姿勢は, 同種雌雄個体を誘引する揮発性フェロモンの放出に関係するものと考えられ, それ故ここでは「コーリング行動」と仮称した。

この行動は*Neoclytus acuminatus*におけるもの(Lacey et al., 2009)に類似してはいるが, これとは異なりルリボシカミキリの場合雄成虫は体軀を下部基質とほぼ平行になるような姿勢になる, かつ腹部末端は強く下方へ曲げられていた(図3-11)。この種の雄成虫では, 腹部第8節背板および腹板(図3-10a; 西尾, 1959a; 西尾, 1959b)は通常体腔内に収容され, 背板最先端部のみが排出孔からのぞいている状態にある。これが体軀押し上げ姿勢になると, 又状の形態全体が曲げられた腹部の先端から露出するようになる(図3-10)。これらの行動と形態的特徴は, 雌(および雄)を誘引するフェロモンの放出と関係しているものであることが強く示唆される。同様の観察はノコギリカミキリ亜科の*Prionus californicus*の雌成虫で見られる(Cervantes et al., 2006; Barbour et al., 2006)。ルリボシカミキリ雄成虫に対し雌成虫では, 腹

部末端は特徴的な形態を示さず、キチン化もしていないので、フェロモン分泌には関与しないものと考えられる。

### 3.3.5. T字管オルファクトメーターによる雌雄成虫の匂い選択実験

T字管オルファクトメーターによる雌雄成虫の匂い選択実験の結果を表3-3に示した。匂い源成虫(S)と反応成虫(T)の4組合せ、即ち(1)S雄vs.T雄、(2)S雌vs.T雄、(3)S雌vs.T雌、(4)S雄vs.T雌において、(4)S雄vs.T雌のみが有意な偏りを示し、雌成虫は全50繰り返しのうち42繰り返しで雄の方を選び、この偏りは有意であった( $\chi^2 = 31.39 > \chi^2_{0.001} = 10.83$ , d.f. = 1,  $p < 0.001$ )。他の組合せでは匂い源への選択の有意な偏りは見られなかった( $p > 0.05$ )。これにより、雌は雄のみが生産・放出する揮発性の匂いに誘引されると結論づけられた。この匂い物質は集合フェロモンではなく性フェロモンと考えられる。さらに実験組合せ(4)において、供試した反応雌成虫はプラスチック容器中の匂い源雄成虫の所に到達すると動きを止めるのが見られた。対して実験組合せ(3)における反応雌成虫の多くや、実験組合せ(4)における雄の入っていない方の腕(コントロールまたは匂い源雌成虫)を選んでしまった反応雌成虫は落ち着きのない動きを続けていた。

### 3.3.6. 雄成虫のコーリング行動に対する温度と照度の影響

照度と気温に関する3条件下(a, b, c)での雄成虫のコーリング行動のバイオアッセイを、実験室内にて各条件につき20回の繰り返しで行った。ここに、3条件の成虫体躯表面温度と気温は、照明の強度に基づいており、両温度は時間経過とともに増加した。条件aは気温 $26.4^{\circ}\text{C} \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ で開始し $33.2^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ で終了、条件bは $26.0^{\circ}\text{C} \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ で開始し $27.4^{\circ}\text{C} \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ で終了、条件cは $26.0^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ で開始し $26.0^{\circ}\text{C} \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ で終了した。結果を表3-4に示した。

高温条件下aでは、多くの供試雄成虫はケヤキ丸太の側面の上半分および下半分およびガラス箱下面において体躯押し上げ姿勢を伴ったコーリング行動(図3-10)を見せていた。供試

雄成虫は、丸太の最上部のような照度の非常に高い箇所は避ける傾向にあり、そのような箇所での滞留は非常に短かった。ガラス箱内の気温が33°Cにまで上昇すると、成虫の多くは日陰の箇所に移動し静止状態となった。中庸温度条件下bでは、供試雄成虫の多くは明るい箇所に留まっていた。コーリング行動を見せた供試雄成虫の体表面温度は、条件aで30.3°C  $\pm$  0.9°C ( $n = 11$ ), 条件bで27.6°C  $\pm$  0.6°C ( $n = 13$ ), 条件cで25.7°C ( $n = 2$ )であった。

コーリング行動の平均持続時間は、条件aと条件bで長く(それぞれ70秒, 133.25秒), 低温の条件cでは活動は休止状態となりコーリング行動もほとんど見せなかった(13.9秒)。3条件間のコーリング行動持続時間の偏りは有意で(Kruskal-Wallis検定;  $H = 12.236, p = 0.0022$ ), 条件aと条件bの間以外で互いに有意に異なっていた( $p < 0.05$ ) (Steel-Dwass検定)。コーリング行動持続時間と気温の間の相関関係は、高温条件aの最初で有意で( $r_s = 0.818; p < 0.05$ ), 終了時には有意ではなく( $r_s = 0.216; p > 0.05$ ), 中庸温度条件bの最初で有意で( $r_s = 0.716; p < 0.05$ ), 終了時でも有意( $r_s = 0.463; p < 0.05$ ), 低温条件下cではコーリング行動を見せる個体の数が少なすぎて( $n = 2$ )検定不能であった。

以上の結果より、高温条件aと中庸温度条件bにおいてコーリング行動はより高い気温のもとで有意により長く行われる傾向があると結論づけられた。またこの持続時間は、成虫体表面温度がより高いほど長くなると考えられたが、その傾向は中庸温度条件bでのみ検出された。従って、ルシボシカミキリの雄成虫がコーリング行動を起こすには、一定範囲の温度条件(26~33°C)と一定範囲の体表面温度条件(26~28°C)が必要と考えられる。

### 3.4. 考察

本研究においては、ルシボシカミキリ雄成虫のコーリング行動を観察して論じ、腹部末端の特異な形態とこの行動の関係性についても論じた。これは筆者の知る限り、カミキリムシ科-カミキリ亜科Cerambycinaeにおけるフェロモン分泌の可能性のある箇所としての腹部末端についての最初のものである。従来この亜科においては、



成虫フェロモンの分泌箇所はトラカミキリ族Clytiniの各種(岩淵, 1999; Ray et al., 2006; Millar et al., 2009)やスギカミキリ族Callidiiniのオウシュウイエカミキリ *Hylotrupes bajulus* (Fettköther et al., 1995; Noldt et al., 1995)で知られるように、通常前胸背である。

本研究で示された本種ルリボシカミキリ雄成虫の行動と並んで、その腹部末端における特異な形態はカミキリムシ科の他種には例を見ないものである。即ち、第8腹節背板はキチン化が低く、特異な又状形態を示し、背板表面上は無数の感覚孔を備え、さらに第8腹節腹板はキチン化が顕著で又状形態を示している(西尾, 1959a; 西尾, 1959b)。今回、この特異な形態の腹部末端がコーリング行動に際して動きを見せることがわかり、この形態がこの行動に重要な役割を持つことを考察することができた。さらにT字管オルファクトメーターによる実験に際し、供試雄成虫を扱う際に特異的な香りが筆者によって感知され、フェロモンの放出を仮定するに至った。

北米産の同属種 *R. funebris* の雄成虫は、カミキリ亜科全般で通常見られる雄前胸背板の腺と腺孔(岩淵, 1999; Ray et al., 2006)を欠いている。腹部第8節の形態と動き、および体躯押し上げ行動といったこれらの事実を考慮すると、雄成虫が出す揮発性フェロモンの分泌源は腹部第8節でその背板上に見られる孔群が分泌点と考えられる。北米産の *R. funebris* と欧州産の *R. alpina* の雄は本種ルリボシカミキリ *R. batesi* の雄と同様の形態と行動を示すことが予想される。

上述のように、これまで研究されてきたカミキリ亜科のトラカミキリ族Clytiniとスギカミキリ族Callidiiniの種において、性フェロモンの分泌箇所は前胸背板上の腺孔のみである。しかしこの亜科以外では、ノコギリカミキリ亜科Prioninae-ノコギリカミキリ族Prioniniの *Prionus californicus* で雌成虫がしばしば腹部を持ち上げて産卵管から膜質の円筒形の囊を露出することが知られ、これもフェロモン関連のコーリング行動とされている(Benham & Farrar, 1976; Barbour et al., 2006)。またクロカミキ

リ亜科Spondylidinae-マルクビカミキリ族Aseminiの*Tetropium fuscum*の雄成虫もまた腹部を10°持ち上げるコーリング行動を見せ、腹部末端がフェロモン源と示唆されている(Lemay et al., 2010)。ノギリカミキリ属*Prionus*とトドマツカミキリ属*Tetropium*におけるこれらの腹部末端持ち上げ突き出し行動は、*Prionus*では雌が行う点を除いて、本種ルリボシカミキリと軌を一にするものである。ところが、本研究で明らかとなった腹部末端の構造の開閉運動は、カミキリ亜科のみならずカミキリムシ科全体でも他に例を見ないものである。

T字管オルファクトメーターによる実験に際し、供試した反応雌成虫は匂い源(雄側)に到達した後、その場で不動となった。これに対し、反応雌成虫がコントロール側あるいは同性雌側の匂い源に到達してしまった場合、動きを止めることはなかった。この事実は雄の存在が雄自身と接触することなしに雌を沈静化させることを如実に示している。これはルリボシカミキリにおいて、雌のみに働く揮発性雄性フェロモン(または雌に対する活性の強い揮発性雄集合・性フェロモン)の存在の傍証となるものである。

同属の北米産種*R. funebris*と欧州産種*R. alpina*の2種は全く異なるフェロモンを有する。前者は(*E*)-2-ヘキセン酸(*Z*)-3-デセニル(Ray et al., 2009)、後者は3,5-ジメチル-6-(1-メチルブチル)-ピラン-2-オンである(Kosi et al., 2017)。化合物の系統が全く異なることで、両フェロモンの機能も異なる可能性がある。一方、トラカミキリ族Clytini-トラカミキリ属*Xylotrechus*の複数種では同じ化合物が片や集合フェロモン、片や性フェロモンという場合があり、にもかかわらず化合物の構造が同一であるのみならず、前胸のフェロモン腺も類似という(Lacey et al., 2009)。*R. funebris*では揮発性雄フェロモンは雌雄両性を誘引するとされ、集合フェロモンとされた(Ray et al., 2009)。しかしこのフェロモンは雌が多いものの雌雄両性を誘引し(雄：雌 = 1:11)、集合フェロモンではなくむしろ性フェロモンともいえる。そこでCardé (2014)はこう

いった二重の働きのものに「集合・性フェロモン」なる用語を提唱した。同属の欧州産の *R. alpina* のフェロモンも、野外誘引試験結果(雄：雌 = 45:38)に基づき性フェロモンではなく集合フェロモンと分類されている(Kosi et al., 2017)。同属の一見近縁な種間でフェロモンの機能が異なるとされることに関連して、もう一つ、実験室内と野外でのバイオアッセイ間の条件の違いがある。この条件差は供試成虫の日齢の違い、フェロモンの濃度の違いなどを含み、実験結果やフェロモンの性格付けに影響してくる。今後これらの点についての考慮と検討が望まれる。そして目下、本州ルリボシカミキリの揮発性雄フェロモンの構造決定とその野外での誘因効力について、研究を進めているところである。

ルリボシカミキリ成虫の野外観察の結果は、既報(Iwata et al., 1998)のデータと呼応するものであり、Iwata et al. (1998)の報告は本種の生態に関する報告としては唯一のものである。これによると本種は典型的な昼行性種であり、これは本研究の結果と呼応するが、野外観察データは雌雄を分別していない。従って本研究は本種の雌雄成虫の昼間活動については最初のものである。本研究の野外観察ではまた、ルリボシカミキリ成虫は雄が大体において朝のうちに活動し、しばしば丸太の日当たりの良い頂上部のような容易に発見できる箇所が目立つ形で見いだされた。これは雄成虫の「日光浴」とも言えるものである。そしてこの行動は、雄成虫が概ね日中の気温の上がる時間帯に、同時に活動している雌成虫を誘引するためにフェロモン放出するのに必要な日光による体躯の暖めに相当すると考えられる。本研究の実験室内観察で、コーリング行動に必要な気温は26~33°C、体表面温度は26~28°Cとなったが、これは上述の野外観察結果と考察と呼応するものである。

以上により、時間帯に加えて気温が、本種雄成虫のフェロモン放出に重要な要因であり、これは概ね正午前後に行われるものと考えられる。トラカミキリ族 *Clytini* のブドウトラカミキリ *Xylotrechus pyrrhoderus* も本種に似て、フェロモン放出のピー

クは実験室内で14:00頃と報告されている(Iwabuchi, 1985)。

本種ルリボシカミキリ雄成虫の「なだめ」行動の一つとして、雄が雌の触角を噛む行動(触角噛み行動)、それに続く触角を降ろして雌触角をなぎ倒して基質に着け雌の自発的な行動を抑制する行動が見られたが、これらはカミキリムシ科で知られる交尾関連行動としては未知のものである。ハナカミキリ亜科Lepturinaeでは、雄成虫が雌成虫の触角を噛むが、ルリボシカミキリで見られた雌触角のなぎ倒しではなく、これを上方に打ち上げる(Michelsen, 1963)。雄成長が雌成虫よりも大きい場合の多いルリボシカミキリにおけるこの行動は、この雌雄間体長差に関連したものかも知れない。これに対し他のカミキリムシ種の多くでは、逆に雌の方が雄より大きい。

## 4. 日本大学湘南キャンパス(神奈川県藤沢市)の建物内におけるルリボシカミキリの2件の発生記録

### 4.1. 緒言

高桑(2000)により、本種ルリボシカミキリの関東地方南部フォッサマグナ地域における分布の拡大(1970～1980年代以降ブナ帯からシイ・カシ帯への進出、その後1990年代に平野部へ進出)が報告されたのを皮切りに、本種の新しい採集記録が数多く報告され、関東地方のみならず近畿地方・四国地方の平地でも記録されるようになってきている(簡野・伊藤, 2000; 川田, 2001; 簡野, 2001; 斉藤, 2001; 鈴木, 2001; 檜木, 2001; 市橋, 2005; 宮内, 2007; 出島, 2009; 須田, 2009; 楨原・中村, 2009; 高橋, 2010)。また上述のように、本種ルリボシカミキリは木造家屋のハンノキ材とムクノキ材を加害(山口, 1998)、公共建築物内の装飾材にも発生する(Iwata et al., 1998)などの記録が見られ、乾材害虫としての側面がある。

今回、ルリボシカミキリが神奈川県藤沢市亀井野、日本大学生物資源科学部湘南キャンパスの建築物内にて、トチノキ材のベンチ(事例1)と博物館展示物のコナラ丸太(事例3)を別々に加害し、それらから成虫が発生した事例に接した。さらに、群馬県みなかみ町大穴、日本大学生物資源水上実習所に設置された事例1と同じ出所のトチノキ材ベンチ(両者は同一樹木由来)から羽化脱出したルリボシカミキリ等の成虫の記録(事例2)も見られた。これらを合わせて報告する

### 4.2. 群馬県産トチノキ材からの神奈川県における成虫発生事例 (事例1)

2005年4月8日に藤沢市日本大学生物資源科学部本館ガレリア階(B1)に設置されたトチノキ材のベンチ(図4-1)から羽化脱出したルリボシカミキリが複数頭確認された。

発生材であるベンチの出処および設置されるまでの経緯をまとめると、原木トチノキは群馬県みなかみ町(当時は水上町)大穴にて2003年8月28日の集中豪雨による土石流災害で

倒木となったもので、翌月に復旧工事に伴い伐採し現地から搬出された。搬出された材はみなかみ町大穴の清滝建設(株)の野外資材置き場にて自然乾燥し、ブルーシートで覆って管理された。その後翌年2004年5月に製材、加工、塗装され、完成したベンチは同年11月に神奈川県藤沢市日本大学生物資源科学部に移送後設置された。

#### 4.3. 群馬県産トチノキ材からの成虫発生事例 (事例2)

群馬県みなかみ町大穴、日本大学生物資源科学部水上実習所3階に設置されたトチノキ製ベンチも事例1と同様の経緯で2004年11月に設置された(図4-2)。その後、ルリボシカミキリ(1♀, 2006年9月24日羽化脱出), およびホソカミキリ *Distenia gracilis* (1頭, 2005年9月9日羽化脱出), シロトラカミキリ *Paraclytus excultus* (1♀, 2006年5月4日羽化脱出)の発生が確認された。

#### 4.4. 埼玉県産コナラ材からの神奈川県における成虫発生事例 (事例3)

2009年1月19日に日本大学生物資源科学部博物館に展示後保管されていた展示物の丸太(図4-3)からルリボシカミキリ成虫1♂(矮小個体)が発生した。

発生木となったこの展示物は、2007年6～7月に埼玉県(詳しい場所は不明)で伐採しその場に数日放置した後、2007年に神奈川県相模原市田名、同市立相模ふれあい科学園の夏の大型特別展「カブトムシ・クワガタ・ザリガニ大集合！」(開催期間、2007年7月14日～9月2日)にて外国産甲虫標本の生態展示用に使用されていた。丸太は伐採直後に乾燥処理なしに展示に供されたものであった。相模原ふれあい科学園の企画展が終了後、日本大学生物資源科学部博物館に移送されて室内保管されていたものである。

#### 4.5. 考察

事例1の丸太の産卵時期、幼虫期間から羽化脱出までの道筋を推定すると、2003年9月

上旬にみなかみ町の野外資材置き場にて自然乾燥中に産卵され、2005年4月に成虫羽化脱出が見られたので、約1年7ヶ月で成虫が羽化脱出したと考えられる。本種の同地における晩夏～初秋の成虫発生については、2012年9月8日に同町宝川溪谷において別途確認している(♀成虫)。またこの事例の材が神奈川県藤沢市で産卵を受けた可能性については、本種のこの時点～現在の分布域に当地が含まれないことから排除される。

事例3は2007年7月上旬に埼玉県で伐採後放置された時期に産卵されたものと考えられる。その後2009年1月19日に室内で成虫が確認され、約1年6ヶ月で成虫羽化脱出に至ったこととなる。通常ルリボシカミキリは成虫になるまでに2年以上を要し(清沢ら, 1981)、暖房の効いた室内で成育したことにより野外よりも著しく早い羽化脱出となったものと考えられる。神奈川県相模原市中央区はその北東部で本種の分布が確認されている(市橋, 2005)が、相模原市立相模ふれあい科学園は広大な市街地をはさんで同区南西部に位置して恐らくは現時点では分布域には含まれないものと考えられ、相模原市での産卵の可能性は非常に低いと思われる。この事例では成虫が確認された2009年1月の前月2008年12月中旬に同博物館倉庫の配置替えに伴い、発生材である展示物が暖房の効いていない廊下で冷気に数日間暴露された後に、暖房の効いた室内に戻されたという経緯がある。以上のことを総合すると、本種は休眠性を有し、低温暴露要求性である可能性が示唆される。しかし同様の事例1で著しい低温暴露があったか否かは不明であり、この点は詳しい検討を要する。

事例1の発生材は自然乾燥後に加工されベンチとなり、室内に設置されたことにより、穿孔虫一般が成育するのが難しい気乾状態にあったものと思われるが、結果的にはルリボシカミキリ幼虫の強い乾燥耐性により羽化脱出を見たわけで、本種ルリボシカミキリが乾材害虫・家屋害虫としての性格を有することを示している。

今後本種の分布がさらに拡大して、木造家屋や木製家具などからの本種の発生が増加する可能性も考えられ、今後の動向に注意すべきであろう。

## 5. 総合考察

本種ルリボシカミキリ *Rosalia batesi* は上に見てきたように、①幼虫の材内穿孔様式がカミキリムシ科の他種にはほとんど見られない心材奥部穿孔性であり、その傾向は老熟幼虫期になって発現し、その間幼虫は他種には見られない穿孔量をこなし、穿孔材の貧栄養性をものとしめないこと、②成虫の繁殖行動において、所属するカミキリムシ科-カミキリ亜科の他属・他種にない特異な雄性フェロモン分泌部位を有し、これに伴う雄のやや特異なコーリング姿勢を見せ、これが温度依存的であること、③雌成虫の産卵対象と幼虫発育基質は、枯木、丸太、乾材(屋内木製品など)、腐朽材と、木質の自然界における推移(岩田, 2015)の中で極めて幅広いスペクトルを見せ、さらに産卵対象材が樹皮を伴う必要がないこと、④穿孔基質が極めて貧栄養性であるにもかかわらず、それに積極的に対応する微生物との共生が認めにくいこと、⑤地球温暖化に際する南方系種・低地分布種の北上・川沿い遡行とは真逆の、山地から低地、河上から河下への分布拡張をみせること、といった特異点を数多くかかえている。

これらの特異点の因果関係・相互関連性は現時点では不明な点が多く、以下、推測の域を出ない考察を加えるのみであるが、カミキリムシ科の生物学、ひいては食材性昆虫類の生物学に対する潜在的寄与の可能性を想起するに十分である。ここで、共通する要因として、最も可能性の高いのは地球温暖化と乾燥耐性であろう。すなわち、本種の地球温暖化に逆行する分布拡張における要因として、単なる物流や偶発的による人為的な移動だけではなく、この乾燥耐性が新たな分布での定着に関連していることが考えられた。温暖化に伴い餌資源の乾燥化(含水率の低下)や腐朽速度の上昇があると考えられるが、含水率等の生態要因が形成層付近より変動の少ない木部、特にその奥部の心材に侵入する穿孔様式は、その所属亜科が乾燥耐性を有することが人為移動を容易にし分布拡張の大きな要因の一つになっていると考えられる。



老熟幼虫期の「質より量」の摂食形式は、カミキリムシ亜科の他種(今回対比に用いたヨツスジトラカミキリなど)と比べて穿孔基質の状態の変化に影響されにくい要因となっていると考えられる。

雄成虫が生産放出する揮発性性フェロモンを用いた雌雄邂逅は、元来の移動能力による分布拡張時、人為的な移動を伴った分布拡張時の両方で異性に会える確率を底上げしている。雄成虫の雌を呼ぶコーリング行動は、それが放出する性フェロモンの物理的挙動を考慮すると、よりオープンな環境に適応した行動であり、これは乾燥耐性と相互関連しているとも考えられる。

ルリボシカミキリは薪の木口面の隙間などにも産卵することは知られおり、他のほとんどのカミキリムシ科の種とは異なり、産卵時に樹皮の存在は必ずしも必要ではない。木口面の木部の隙間に産卵された卵から孵化した初齢幼虫のその後の発育は、本研究における初齢幼虫接種実験結果を見ても、十分に可能であると考えられた。産卵と幼虫発育に樹皮の存在が必須でないことは、本種の材奥部へ偏った穿孔様式と密接に関連するものであろう。またこの穿孔様式は、屋内製材品などでの発生に関連する乾燥耐性とも密接に関連するものであろう。

本種が属するルリボシカミキリ属 *Rosalia* は、欧州で絶滅危惧種・保護対象種のトップランクに位置づけられるオウシュウルリボシカミキリ *R. alpina* を含んでおり、両種は旧北区という生物地理区もシェアしている。今回のルリボシカミキリ幼虫・成虫の生態知見が、オウシュウルリボシカミキリの保全生態学に寄与することが予想され、さらに東南アジア産の同属の稀種も将来的には絶滅危惧種・保護対象種となる可能性に鑑み、これらの保全生態学への本研究の寄与も同様に期待されるものである。また今回の研究成果は、種多様性の高いカミキリムシ乾材害虫の発生防止技術、カミキリムシの繁殖生態の多様性への理解など、様々な応用面での意義も認められるといえる。

## 6. 引用文献

- Allison, J.D., Borden, J.H. & Seybold, S.J. (2004): A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*, **14**(3/4): 123-150.
- Ayayee, P., Rosa, C., Ferry, J.G., Felton, G., Saunders, M. & Hoover, K. (2014): Gut microbes contribute to nitrogen provisioning in a wood-feeding cerambycid. *Environmental Entomology*, **43**: 903–912.
- Ayres, M.P., Wilkens, R.T., Ruel, J.J., Lombardero, M.J. & Vallery, E. (2000): Nitrogen budgets of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi. *Ecology*, **81**: 2198-2210.
- Baker, J.M., Laidlaw, R.A. & Smith, G.A. (1970): Wood breakdown and nitrogen utilization by *Anobium punctatum* Deg. feeding on Scots pine sapwood. *Holzforschung*, **24**: 45-54.
- Banno, H. (1990): Dry matter budget and food utilization efficiency of the larvae of aphidophagous butterfly, *Taraka hamada* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Tyo to Ga*, **41**: 243-249.
- Banno, H. & Yamagami, A. (1989): Food consumption and conversion efficiency of the larvae of *Eupromus ruber* (Dalman) (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology*, **24**: 174-179.
- Barbour, J.D., Cervantes, D.E., Lacey, E.S. & Hanks, L.M. (2006): Calling behavior in the primitive longhorned beetle *Prionus californicus* Mots. *Journal of Insect Behavior*, **19**(5): 623-629.
- Benham, G.S., Jr. & Farrar, R.J. (1976): Notes on the biology of *Prionus laticollis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Canadian Entomologist*, **108**(6): 569-576.

- Bridges, J.R. (1981): Nitrogen-fixing bacteria associated with bark beetles. *Microbial Ecology*, **7**: 131-137.
- Cardé, R.T. (2014): Defining attraction and aggregation pheromones: Teleological versus functional perspective. *Journal of Chemical Ecology*, **40**(6): 519-520.
- Cervantes, D.E., Hanks, L.M., Lacey, E.S. & Barbour, J.D. (2006): First documentation of a volatile sex pheromone in a longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) of the primitive subfamily Prioninae. *Annals of the Entomological Society of America*, **99**(4): 718-722.
- Cizek, L., Schlaghamerský, J., Bořucký, J., Hauck, D. & Helešic, J. (2009): Range expansion of an endangered beetle: Alpine longhorn *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) spreads to the lowlands of central Europe. *Entomologica Fennica*, **20**: 200-206.
- 出島利明(2009): 香川県におけるルリボシカミキリの記録. 月刊むし, (455): 46.
- Douglas, A.E. (1989): Mycetocyte symbiosis in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **64**: 409-434.
- Drag, L., Hauck, D., Pokluda, P., Zimmermann, K. & Cizek, L. (2011): Demography and dispersal ability of a threatened saproxylic beetle: A mark-recapture study of the *Rosalia longicorn* (*Rosalia alpina*). *PLoS One*, **6**(6-e21345): 1-8.
- Duelli, P. & Wermelinger, B. (2005a): *Rosalia alpina* L.: Un cerambicide raro ed emblematico. *Sherwood Foreste Alberi Oggi*, (114): 19-25.
- Duelli, P. & Wermelinger, B. (2005b): Der Alpenbock (*Rosalia alpina*): Ein seltener Bochkäfer als Flaggsschiff-Art. *Merkblatt für die Praxis*, (39): 1-8.

Essig, E.O. (1943): The California-laurel borer *Rosalia funebris* Mots. (Coleoptera: Cerambycidae).

*Pan-Pacific Entomologist*, **19**(3): 91-92.

Fernandes, G.W. & Santos, J.C. (2009): Feeding and mating behavior of *Dorcacerus barbatus*

(Olivier, 1790) (Coleoptera: Cerambycidae) on *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Lundiana*,

**9**(2): 155-158.

Fettköther, R., Dettner, K., Schröder, F., Meyer, H., Francke, W. & Noldt, U. (1995): The male

pheromone of the old house borer *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae):

Identification and female response. *Experientia*, **51**(3): 270-277.

Fierke, M.K., Skabeikis, D.D., Millar, J.G., Teale, S.A., McElfresh, J.S. & Hanks, L.M. (2012):

Identification of a male-produced aggregation pheromone for *Monochamus scutellatus*

*scutellatus* and an attractant for the congener *Monochamus notatus* (Coleoptera: Cerambycidae).

*Journal of Economic Entomology*, **105**(6): 2029-2034.

Fukaya, M. (2003): Recent advances in sex pheromone studies on the white-spotted longicorn beetle.

*Anoplophora malasiaca*. *JARQ*, **37**(2): 83-88.

Fukaya, M. (2004): Effects of male body size on mating activity and female mate refusal in the

yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotheta hilaris* (Pascoe) (Coleoptera: Cerambycidae): Are

small males inferior in mating? *Applied Entomology and Zoology*, **39**(4): 603-609.

Fukaya, M., Yasuda, T., Akino, T., Yasui, H., Wakamura, S., Fukada, T. & Ogawa, Y. (2004):

Effects of male body size on mating behavior and female mate refusal in the white-spotted

longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca* (Thomson) (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied*

*Entomology and Zoology*, **39**(4): 731-737.

- Goldsmith, S.K., Stewart, Z., Adams, S. & Trimble, A. (1996): Body size, male aggression, and male mating success in the cottonwood borer, *Plectrodera scalator* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Insect Behavior*, **9**(5): 719-727.
- Haack, R.A. & Slansky, F.Jr. (1987): Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates* (Slansky, F., Jr. & Rodriguez, J.G., eds.). *John Wiley & Sons*: 449-486.
- Hamilton, W.D. (1978): Evolution and diversity under bark. *Symposia of the Royal Entomological Society of London*, **9**: 154-175.
- Hanks, L.M. (1999): Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Annual Review of Entomology*, **44**: 483-505.
- Hanks, L.M. & Millar, J.G. (2013): Field bioassays of cerambycid pheromones reveal widespread parsimony of pheromone structures, enhancement by host plant volatiles, and antagonism by components from heterospecifics. *Chemoecology*, **23**(1): 21-44.
- Herter, W. (2002): Der Alpenbock, *Rosalia alpina* (Coleoptera, Cerambycidae). *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel*, **52**(4): 157-161.
- 檜木忠志(2001): 東京都多摩市でルリボシカミキリを採取. 月刊むし, (370): 40.
- 平野雅親・東島憲三・古閑良彦・越智輝雄(2017): 近畿地方中部におけるルリボシカミキリの分布拡大. 月刊むし, (556): 44-47.
- 市橋弘昭(2005): 神奈川県相模原市周辺におけるルリボシカミキリの分布状況. 月刊むし, (408): 38-40.

- Ikeda, K. (1979): Consumption and food utilization by individual larvae and the population of a wood borer *Phymatodes maaki* Kraatz (Coleoptera: Cerambycidae), *Oecologia*, **40**: 287-298.
- Iwabuchi, K. (1982): Mating behavior of *Xylotrechus pyrrhoderus* Bates (Coleoptera: Cerambycidae). I. Behavioral sequences and existence of the male sex pheromone. *Applied Entomology and Zoology*, **17**(4): 494-500.
- Iwabuchi, K. (1985): Mating behavior of *Xylotrechus pyrrhoderus* Bates (Coleoptera: Cerambycidae) II. Female recognition by male and the existence of a female sex pheromone. *Applied Entomology and Zoology*, **20**(4): 416-423.
- 岩淵喜久男(1987a): カミキリムシ類の配偶行動. 植物防疫, **41**(2): 44-49.
- Iwabuchi, K. (1987b): Mating behavior of *Xylotrechus pyrrhoderus* Bates (Coleoptera: Cerambycidae) V: Female mounting behavior. *Journal of Ethology*, **5**(2): 131-136.
- 岩淵喜久男(1995): カミキリムシの配偶行動. 昆虫と自然, **30**(2): 2-6.
- 岩淵喜久男(1999): カミキリムシの性フェロモン. 環境昆虫学: 行動・生理・化学生態(日高敏隆・松本義明, 編). 東京大学出版会, 東京: 436-451.
- Iwabuchi, K., Arakawa, M., Kiyota, R., Hoshino, K. & Ando, T. (2014): Carbonyl reduction in the biosynthesis of a male sex pheromone secreted by the grape borer *Xylotrechus pyrrhoderus*. *Journal of Chemical Ecology*, **40**(10): 1146-1151.
- 岩田隆太郎(2015): 木質昆虫学序説. 九州大学出版会, 福岡. 14+498 pp.

岩田隆太郎(2018): クビアカツヤカミキリ *Aromia bungii* の現状: その分類・分布・生理・生態・根絶法。森林防疫, **67**: 189-216.

Iwata, R., Aoki, M., Nozaki, T. & Yamaguchi, M. (1998): Some notes on the biology of a hardwood-log-boring beetle, *Rosalia batesi* Harold (Coleoptera: Cerambycidae), with special reference to its occurrences in a building and a suburban lumberyard. *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology*, **9**: 83-97.

簡野嘉彦(2001): 横浜市におけるルシボシカミキリの追加記録. 月刊むし, (361): 46-47.

簡野嘉彦・伊藤弥寿彦(2000): 横浜市におけるルシボシカミキリの記録. 月刊むし, (356): 46.

川田一之(2001): ルシボシカミキリを神奈川県川崎市で採取. 月刊むし, (361): 46.

清沢晴親・早川広文・降旗剛寛・堀 勝彦・小林靖彦 (編)(1981): 図説 長野県のカミキリムシ。日本民俗資料館, 松本。4+231 pp.

Kosi, A.Ž., Zou, Y., Hoskovec, M., Vrezec, A., Stritih, N. & Millar, J.G. (2017): Novel, male-produced aggregation pheromone of the cerambycid beetle *Rosalia alpina*, a priority species of European conservation concern. *PLoS ONE*, **12(8-e0183279)**: 1-19.

Kuranouchi, T., Nakamura, T., Shimamura, S., Kojima, H., Goka, K., Okabe, K. & Mochizuki, A. (2006): Nitrogen fixation in the stag beetle, *Dorcus (Macrodercus) rectus* (Motschulsky) (Col., Lucanidae). *Journal of Applied Entomology*, **130**: 471-472.

Kuwahara, Y., Matsuyama, S. & Suzuki, T. (1987): Identification of 2,3-octanediol, 2-hydroxy-3-octanone and 3-hydroxy-2-octanone from male *Xylotrechus chinensis* Chevrolat as

- possible sex pheromone (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology*, **22**(1): 25-28.
- Lacey, E.S., Millar, J.G., Moreira, J.A. & Hanks, L.M. (2009): Male-produced aggregation pheromones of the cerambycid beetles *Xylotrechus colonus* and *Sarosesthes fulminans*. *Journal of Chemical Ecology*, **35**(6): 733-740.
- Lacey, E.S., Ray, A.M. & Hanks, L.M. (2007): Calling behavior of the cerambycid beetle *Neochlytus acuminatus acuminatus* (F). *Journal of Insect Behavior*, **20**(1): 117-128.
- Lemay, M.A., Silk, P.J. & Sweeney, J. (2010): Calling behavior of *Tetropium fuscum* (Coleoptera: Cerambycidae: Spondylidinae). *Canadian Entomologist*, **142**(3): 256-260.
- Linsley, E.G. (1959): Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology*, **4**: 99-138.
- 槇原寛・中村和(2009): ルリボシカミキリを茨城県の旧・下館市で採集. 月刊むし, (466): 35.
- Merrill, W. & Cowling, E.B. (1966): Role of nitrogen in wood deterioration: Amounts and distribution of nitrogen in tree stems. *Canadian Journal of Botany*, **44**: 1555-1580.
- Michelsen, A. (1963): Observations on the sexual behavior of some longicorn beetles, subfamily Lepturinae (Coleoptera, Cerambycidae). *Behaviour*, **22**(1/2): 152-166, pls. 11-14.
- Michelsen, A. (1966a): On the evolution of tactile stimulatory actions in longhorned beetles (Coleoptera, Cerambycidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **23**(3): 257-266.
- Michelsen, A. (1966b): The sexual behaviour of some longhorned beetles (Col., Cerambycidae). *Entomologiske Meddelelser*, **34**: 329-355.



Millar, J.G., Hanks, L.M., Moreira, J.A., Barbour, J.D. & Lacey, E.S. (2009): Pheromone chemistry of cerambycid beetles. *Chemical Ecology of Wood-Boring Insects* (K. Nakamuta & J.G. Millar, eds.). Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba: 52-79.

宮内博至(2007): 千葉県袖ヶ浦市でルシボシカミキリを採取. 月刊むし, (431): 42.

Morales-Jiménez, J., Vera-Ponce de León, A., García-Domínguez, A., Martínez-Romero, E., Zúñiga, G. & Hernández-Rodríguez, C. (2013): Nitrogen-fixing and uricolytic bacteria associated with the gut of *Dendroctonus rhizophagus* and *Dendroctonus valens* (Curculionidae: Scolytinae). *Microbial Ecology*, **66**: 200-210.

Morales-Jiménez, J., Zúñiga, G., Ramírez-Saad, H.C. & Hernández-Rodríguez, C. (2012): Gut-associated bacteria throughout the life cycle of the bark beetle *Dendroctonus rhizophagus* Thomas and Bright (Curculionidae: Scolytinae) and their cellulolytic activities. *Microbial Ecology*, **64**: 268-278.

Morales-Jiménez, J., Zúñiga, G., Villa-Tanaca, L. & Hernández-Rodríguez, C. (2009): Bacterial community and nitrogen fixation in the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Microbial Ecology*, **58**: 879-891.

西尾美明(1959a): カミキリムシ科雄第8腹節腹面の扇状キチン板について。 *Akitu*, **8**: 67-71.

西尾美明(1959b): カミキリムシ雄の第8腹節背板について。 *昆蟲*, **27**(4): 276-283.

Noldt, U., Fettköther, R. & Dettner, K. (1995): Structure of the sex pheromone-producing prothoracic glands of the male old house borer, *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, **24**(2): 223-234.

- Ray, A.M., Lacey, E.S. & Hanks, L.M. (2006): Predicted taxonomic patterns in pheromone production by longhorned beetles. *Naturwissenschaften*, **93**(11): 543-550.
- Ray, A.M., Millar, J.G., McElfresh, J.S., Swift, I.P., Barbour, J.D. & Hanks, L.M. (2009): Male-produced aggregation pheromone of the cerambycid beetle *Rosalia funebris*. *Journal of Chemical Ecology*, **35**(1): 96-103.
- 斉藤健志(2001): 分泌拡大域におけるルリボシカミキリとウスバシロチョウの追加記録. 月刊むし, (366): 48.
- Savely, H.E., Jr. (1939): Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. *Ecological Monographs*, **9**: 321-385.
- Schanderl, H. (1942): Über die Assimilation des elementaren Stickstoffs der Luft durch die Hefesymbionten von *Rhagium inquisitor* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **38**: 526-533.
- Skiles, D.D. (2008): Is the banded alder beetle *Rosalia funebris* Motschulsky (Coleoptera: Cerambycidae) the model for an ancient Hopi clown? *Coleopterists Bulletin*, **62**: 165-167.
- 須田浩之(2009): ルリボシカミキリを埼玉県川越で採取. 月刊むし, (466): 34-35.
- 鈴木成美(2001): 神奈川県南足柄市のルリボシカミキリ 1991年の記録. 月刊むし, (366): 47-48.
- 高橋和弘(2010): 平塚市でルリボシカミキリの採取. 神奈川虫報, (171): 70-71.
- 高桑正敏(1998): 世界の *Rosalia*. ベニボシカミキリの世界(月刊むし・ブックス, 2)(高桑正敏, 編)。むし社, 東京: 35-100.

高桑正敏(2000): 南部フォッサマグナ地域におけるルリボシカミキリの分布拡大とその周辺.

月刊むし, (353): 2-17.

Tihelka, E. (2017): The alpine longhorn (*Rosalia alpina*) is not expanding into lowlands in Central

Europe (Coleoptera: Cerambycidae). *Entomofauna*, **38**(2): 17-25.

Trägårdh, I. (1930): Some aspects in the biology of longicorn beetles. *Bulletin of Entomological*

*Research*, **21**: 1-8.

Wickham, J.D., Harrison, R.D., Lu, W., Guo, Z., Millar, J.G., Hanks, L.M. & Chen, Y. (2014):

Generic lures attract cerambycid beetles in a tropical montane rain forest in southern China.

*Journal of Economic Entomology*, **107**(1): 259-267.

Wilson, S.E. (1933): Changes in the cell contents of wood (xylem parenchyma) and their

relationships to the respiration of wood and its resistance to *Lyctus* attack and to fungal invasion.

*Annals of Applied Biology*, **20**: 661-690.

山口健三(1998): 木造家屋を加害したルリボシカミキリ. 家屋害虫, 20(2): 79-81.

## 7. 摘要

林業・林産業において重要な害虫であると同時に、木質バイオマス分解の点で森林生態系維持にとって重要な存在であるカミキリムシ類の中にあつて、広葉樹二次性穿孔性種ルリボシカミキリ *Rosalia batesi* (カミキリ亜科-ルリボシカミキリ族)は、(1)幼虫が他種とは異なる心材穿孔性を見せ、(2)各種広葉樹材につき乾材から腐朽した朽木まで幅広い食材性を示すなど、特異な生理・生態を有することで知られる。

ここではまず、幼虫が若齢～中齢期と老熟期で異なる穿孔パターンを見せ、前者が樹皮下～辺材辺縁部穿孔性、後者が辺材奥部～心材穿孔性であることを、通常生態の同亜科ヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quiquefasciatus*との比較によるマテバシイ枯木内食坑道の精密な解析で明らかにした。ここではルリボシカミキリ中齢幼虫、同老熟幼虫、ヨツスジトラカミキリ中齢幼虫、同老熟幼虫の4者間の比較を行い、中齢幼虫の材内穿孔位置や食坑道長などで2種間で違いがないこと、ルリボシカミキリ老熟幼虫のみで食坑道長、フラス排出量、穿孔位置などで特異性が見られ、ルリボシカミキリは若齢期には比較的栄養価の高い(即ち有機窒素分の多い)樹皮下および辺材外部を穿孔して、「量より質」的な普通の栄養摂取戦略を見せるが、老熟すると栄養価の低い辺材内部～心材をより多くの量で穿孔・消費し、特異な「質より量」的な栄養摂取戦略を見せることが示され、この行動変化は穿孔材のC/N比分析でも木材化学的に裏付けられた。この老熟幼虫の行動戦略を、同種や異種の穿孔者との競争および天敵攻撃からの回避の点で論じた。

さらに成虫の交尾行動についても解析し、雄成虫が特異的なコーリング姿勢をとりながら雌成虫を誘引する性フェロモンを分泌することを、野外観察と室内行動実験を行うことで示した。まず、雄成虫は日中の活動期の中で午前中に偏って出現し、遅れて出現する雌成虫がこれに接近して交尾が行われることを示し、邂逅・交尾・交接の詳しいエソグラムが得られた。ここで雄成虫は雌との邂逅に先立ち、腹部末端を持ち上げて突出させるコーリング姿勢を取り、二股状の形態の腹部末端を露出させて開閉運動を見せることが示された。

またT字型オルファクトメーターを用いた室内行動観察実験で、雄が雌を揮発性物質で誘引することを明らかにし、これは雄性フェロモンといえるものであった。さらにこのコーリング姿勢とフェロモン放出は、気温と体表面温度が26°C以上でのみ行われることを室内観察実験で示した。

さらに、本種が典型的な森林性の二次性(枯木発生性)穿孔虫であるにもかかわらず、発生材の腐朽や乾燥に耐性を持つことに関連し、建築物内で使用される乾燥した広葉樹材からも発生することを、神奈川県藤沢市亀井野日本大学生物資源科学部湘南キャンパス、および群馬県みなかみ町大穴日本大学生物資源水上実習所の建物内のトチノキ材ベンチと室内展示用コナラ丸太での発生事例をもって示した。

老熟幼虫期における貧栄養性辺材内部～心材の利用、雄成虫のコーリング姿勢と性フェロモン放出、発生材の乾燥・腐朽の双方に対する耐性といった、カミキリムシ科の中での顕著な特異性を総合的に考察し、種多様性の高いカミキリムシ乾材害虫の発生防止技術、カミキリムシの繁殖生態の多様性への理解、絶滅危惧状態にある欧州産の同属種の保全生態など、様々な面に寄与する成果を得た。

表2-1. マテバシイ材内のルリボシカミキリ *Rosalia batesi* および  
ヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quinquefasciatus* の幼虫穿孔  
域.

中心から任意に引いた線に対する中心から食坑道中心までの  
線分の角度  $\phi$  (°) による数値.

		個体 No.	最大値 $\phi_{\max}$	最小値 $\phi_{\min}$	活動域 ( $\Delta\phi$ ) <sup>a)</sup>
ルリボシ カミキリ	中齢	1	142	106	36
		2	158	154	4
		3	104	31	73
		4	251	218	33
老熟		1	275	-36	311
ヨツスジトラ カミキリ	中齢	1	93	43	50
		2	290	235	55
		3	185	119	66
		4	197	178	36
老熟		1	77	20	57
		2	86	70	16
		3	67	15	52
		4	24	15	9
		5	88	36	52
		6	118	94	24
未脱出		1	144	36	108
成虫 <sup>b)</sup>		2	130	96	34

<sup>a)</sup> 各値の最大値と最小値の差(本文参照).

<sup>b)</sup> 供試材外に脱出せずに蛹室内にとどまっていた成虫.

表2-2. マテバシイ材内のルリボシカミキリ *Rosalia batesi* およびヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quinquefasciatus* の幼虫食坑道の最内・最外位置.

	個体No.	最内食孔道 <sup>a)</sup>			最外食孔道 <sup>b)</sup>		
		$a_{\max}$ (mm)	$b$ (mm)	相対深度(%) <sup>c)</sup>	$a_{\min}$ (mm)	$b$ (mm)	相対深度(%) <sup>c)</sup>
ルリボシ カミキリ	1	5	38	11.6	1	43	2.3
	2	4	50	7.4	2	45	4.3
	3	6	32	15.8	2	49	3.9
	4	7	38	15.6	3	46	6.1
老熟	1	26	8	76.5	3	34	8.1
ヨツスジトラ カミキリ	1	15	21	41.7	2	42	4.5
	2	14	22	38.9	2	41	4.7
	3	4	30	11.8	2	43	4.4
	4	10	22	31.3	2	35	5.4
老熟	1	26	12	68.4	4	30	11.8
2	7	53	11.7	5	54	8.5	
3	8	50	13.8	3	55	5.2	
4	21	22	48.8	2	55	3.5	
5	10	50	16.7	3	54	5.3	
6	9	48	15.8	2	49	3.9	
未脱出 成虫 <sup>d)</sup>	1	5	33	13.2	1	32	3.0
2	7	28	20.0	4	33	10.8	

a) 同一供試材において, 最も樹皮から遠い食孔道の位置を示す(図1参照).  $a$  および  $b$  についても図1参照.

a) 同一供試材において, 最も樹皮から近い食孔道の位置を示す(図1参照).  $a$  および  $b$  についても図1参照.

c)  $\{a / (a + b)\} \times 100$ .

d) 供試材外に脱出せずに蛹室内にとどまっていた成虫.

表2-3. マテバシイ材を穿孔するルリボシカミキリ *Rosalia batesi* およびヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quinquefasciatus* の幼虫の材摂取量, フラス重量, フラス重量, 体重, 食孔道体積, 食孔道全長.

個体No.	摂食重量(g)		F	F/G <sup>a)</sup>	虫体重重(g)	G <sup>a)</sup>	食孔道体積 (cm <sup>3</sup> )	V	食孔道全長 (cm)	L	単位体重当 たりのフラス 重量	F/G <sup>a)</sup>	単位体重当 たりの食孔 道体積	V/G <sup>a)</sup>
	C	F												
ルリボシ カミキリ	1	3.39	1.05	0.023	0.023	0.023	5.65	17.46	46.08	247.6				
	2	2.34	0.92	0.022	0.022	0.022	3.91	19.50	42.36	179.2				
	3	2.54	0.56	0.020	0.020	0.020	4.24	19.94	28.03	212.9				
	4	2.54	0.56	0.022	0.022	0.022	4.24	19.94	25.24	191.7				
	5	3.87	0.86	0.028	0.028	0.028	6.45	21.24	31.08	232.7				
平均	2.94	0.79	0.023	0.023	0.023	4.89	19.61	34.56	212.8					
老熟	1	28.79	17.30	0.099	0.099	0.099	47.98	109.84	175.09	485.6				
ヨツスジトラ カミキリ	1	1.57	0.74	0.007	0.007	0.007	2.62	17.33	103.03	364.2				
	2	1.33	0.80	0.013	0.013	0.013	2.22	19.19	59.93	167.1				
	3	3.13	0.82	0.022	0.022	0.022	5.22	35.41	36.80	234.0				
	4	0.44	0.24	0.004	0.004	0.004	0.74	14.45	62.03	189.7				
	平均	1.62	0.65	0.012	0.012	0.012	2.70	21.60	65.45	238.7				
老熟	1	8.67	7.88	-	-	-	14.46	25.77	-	-				
	2	2.64	2.11	0.046	0.046	0.046	4.41	11.39	46.05	96.2				
	3	5.98	3.97	-	-	-	9.96	27.04	-	-				
	4	6.49	4.42	-	-	-	10.82	4.72	-	-				
	5	3.63	3.32	-	-	-	6.06	24.21	-	-				
	6	1.99	1.91	-	-	-	3.31	18.48	-	-				
平均	4.90	3.93	0.046	0.046	0.046	8.17	18.60	46.05	96.2					
未脱出 成虫 <sup>b)</sup>	1	9.58	8.23	0.071	0.071	0.071	15.97	31.18	116.24	225.5				
	2	10.19	8.53	0.062	0.062	0.062	16.98	29.56	138.69	276.1				
	平均	9.88	8.38	0.066	0.066	0.066	16.47	30.37	127.47	250.8				

a) -: 供試材玉切り時に死亡したため計測不能.

b) 羽化後材外に脱出せずに蛹室内にとどまっていた成虫.



表2-4. マテバシイ材を穿孔するルリボシカミキリ *Rosalia batesi* およびヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quinquefasciatus* の同化量, 栄養転換効率, 等<sup>a), b)</sup>.

ルリボシ カミキリ	個体No.	同化量(g)	生命維持に必 要な消費量(g)	同化した摂食物の体 物質への変換効率 (%)	摂食物の体物質 への変換効率 (%)	摂食物の同化への 転送効率(%)
		$C - F$	$C - (G + F)^a)$	$G / (C - F) \times 100^a)$	$G / C \times 100^a)$	$(C - F) / C \times 100$
中齢	1	2.34	2.31	0.98	0.67	68.99
	2	1.42	1.40	1.54	0.93	60.59
	3	1.98	1.96	1.00	0.78	78.06
	4	1.98	1.96	1.11	0.87	78.06
	5	3.01	2.98	0.92	0.72	77.75
平均	2.15	2.12	1.11	0.79	72.69	
老熟	1	11.49	11.39	0.86	0.34	39.91
	1	0.83	0.82	0.87	0.46	52.85
	2	0.54	0.52	2.48	1.00	40.21
	3	2.31	2.29	0.97	0.71	73.79
	4	0.20	0.20	1.93	0.88	45.52
平均	0.97	0.96	1.56	0.76	53.09	
ヨツスジ トラ カミキリ	1	0.80	-	-	-	9.18
	2	0.53	0.49	8.58	1.73	20.21
	3	2.01	-	-	-	33.55
	4	2.07	-	-	-	31.91
	5	0.32	-	-	-	8.75
	6	0.08	-	-	-	3.86
平均	0.97	0.49	8.58	1.73	17.91	
未脱出 成虫 <sup>c)</sup>	1	1.35	1.28	5.24	0.74	14.10
	2	1.66	1.60	3.71	0.60	16.28
平均	1.50	1.44	4.48	0.67	15.19	

<sup>a)</sup> -: 供試材玉切り時に死亡したため計測不能.

<sup>b)</sup> 変数C, F, Gについては表3参照.

<sup>c)</sup> 供試材外に脱出せずに蛹室内にとどまっていた成虫.

表2-5. マテバシイ材を穿孔するルリボシカミキリ *Rosalia batesi* およびヨツスジトラカミキリ *Chlorophorus quinquefasciatus* の穿孔材・フラス・幼虫の炭素(C)および窒素(N)含有量(%)並びにC/N比.

	虫体			フラス			供試材(木部)			供試材(内樹皮)		
	C (%)	N (%)	C/N	C (%)	N (%)	C/N	C (%)	N (%)	C/N	C (%)	N (%)	C/N
ルリボシカミキリ	53.66	7.23	7.51	46.08	0.30	157.03	46.08	0.15	311.94	43.05	0.46	95.52
中齢	50.25	7.96	6.32	47.37	0.19	251.90	46.31	0.15	302.64	43.80	0.46	95.73
老熟	49.81	9.21	5.41	48.19	0.20	241.19	48.08	0.16	304.31	51.42	0.63	81.74
ヨツスジトラ	52.95	6.90	7.68	49.27	0.18	280.08	45.87	0.17	271.19	47.24	0.38	126.45
中齢												
老熟												

表2-6. ルリボシカミキリ *Rosalia batesi* およびヨツ:  
*Chlorophorus quinquefasciatus* 成虫の炭素(C)お  
 有量(%)並びにC/N比. (N)

個体		C	N
	野外採取個体	52.05	8.89
ルリボシ	野外採取個体	46.48	10.53
カミキリ	野外採取個体	42.99	10.25
平均		47.17	9.89
	未脱出成虫1 <sup>a)</sup>	49.08	11.21
ヨツスジトラ	未脱出成虫2 <sup>a)</sup>	49.21	11.58
カミキリ	野外採取個体	48.56	10.72
平均		48.95	11.17

a) 供試材(マテバシイ材)外に脱出せずに蛹室内にとどまっていた成虫.

表3-1. 実験室内でのルリボシカミキリの交尾観察の結果. 実験供試に先立ち供試成虫を別途計測のデータをもとに大型雄(雄平均体長以上), 小型雄(雄平均体長以下), 大型雌(雌平均体長以上), 小型雌(雌平均体長以下)に分別した.

雌雄の体長 に関する組 合せ <sup>a)</sup>	個体番号		体長(mm)		体長差 (雄-雌) (mm)		触角長(mm)		最初のマウン ディングが起 きたまでに要 した時間(秒)		交接持続時間(秒) <sup>b)</sup>						交接時間 の合計 (秒)		最初のマ ウンティ ングの持 続時間(秒) <sup>c)</sup>		マウンティ ング持続 時間の合 計(秒) <sup>c)</sup>	
	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	第1交接	第2交接	第3交接	第4交接	第5交接	第6交接 以降		有	有	有	有	有
大型雄vs. 小型雌	♂1	♀1	29.5	22.1	7.4		51.4	29.7	1129	155	2	189	208	174			728	243	2474			
	♂2	♀2	29.3	22.8	6.4		52.2	30.0	3600	96	195	-					291	1917	2770			
	♂3	♀3	33.0	23.3	9.7		56.9	30.2	15	-							0	589	589			
	♂4	♀4	30.2	23.9	6.3		50.7	31.0	3019	180	-						180	795	795			
	♂4	♀5	30.2	22.0	8.1		50.7	25.9	274	156	162	152	-				470	410	2116			
小型雄vs. 小型雌	♂5	♀6	19.0	23.3	-4.2		30.9	29.2	1287	249	155	-					404	3600	3600			
	♂6	♀7	18.0	20.9	-3.0		28.6	26.6	578	214	91	285	33	97		有	1198	3600	3600			
	♂7	♀8	21.8	22.8	-1.1		34.3	30.0	2112	110	242	174	290	220		有	1243	3600	3600			
	♂8	♀9	20.9	22.0	-1.2		33.4	25.9	733	96	23	172	114	-			2494	3600	3600			
	♂9	♀10	21.1	22.0	-0.9		35.4	25.9	134	221	74	46	98	148		有	1155	2821	2949			
	♂7	♀11	21.8	24.8	-3.0		30.9	32.1	671	212	15	91	140	55		有	687	3600	3600			
	♂10	♀12	21.3	27.1	-5.8		39.8	33.6	425	47	119	111	107	112		有	673	2075	3600			
	♂11	♀13	21.1	26.3	-5.2		35.5	35.5	1002	91	183	42	114	25		有	842	1920	3600			
	♂8	♀13	20.9	26.3	-5.5		33.4	35.5	45	211	37	147	125	208			728	1537	3282			
	♂10	♀13	21.3	26.3	-5.0		39.8	35.5	1449	121	136	132	-				389	931	3351			
大方雄vs. 大型雌	♂4	♀13	30.2	26.3	3.8		50.7	35.5	1015	57	26	117	213	147			560	422	2191			
	♂12	♀14	29.6	26.8	2.8		51.0	32.8	3242	166	26	170	-				362	1469	1469			
	♂13	♀12	26.6	27.1	-0.5		44.5	33.6	840	174	-						174	208	391			
	♂14	♀15	30.2	27.5	2.7		54.8	66.6	2867	122	100	18	105	-			345	2652	2652			
	♂15	♀13	28.0	26.3	1.6		51.5	35.5	1460	277	112	160	94	91		有	985	2035	3318			

<sup>a)</sup> 大型および小型雌はそれぞれ平均体長(24.5mm)以上または以下, 大型および小型雄はそれぞれ平均体長(24.7mm)以上または以下の個体.

<sup>b)</sup> "0"はその後交接しなかったことを示す.

<sup>c)</sup> 観察は1時間(3600秒). 終了時に依然マウンディングしているペアは"3600 <"で示した.

表3-2. ルリボシカミキリ雄成虫の雌成虫に対するなだめ行動における各行動類型と対象箇所別の頻度.

	マウンティングして交接していない場合			マウンティングしかつ交接している場合		
	リッキング	タップピング	噛みつき	リッキング	タップピング	噛みつき
口器	14	0	0	1	0	0
頭部	41	0	1	17	10	0
前胸部	63	0	1	20	18	0
鞘翅	19	0	0	27	20	0
小循環板	3	0	0	8	5	0
触角 <sup>a)</sup>	0	0	155	0	0	22

<sup>a)</sup> これのみ接触の頻度.

表3-3. T字管オルファクトメーターによるルリボシカミキリ雌雄反応成虫の同種雌雄匂い源成虫に対する反応のバイオアッセイの結果.

匂い源成虫	反応成虫		全試行数 (N)		$\chi^2$ 検定結果		反応率(%)	
	匂い源成虫側	コントロール側	反応せず	反応	$\chi^2$ (df = 1)	匂い源成虫側	コントロール側	
雄	19	26	5	50	$1.0889 < \chi^2_{0.05} = 3.841$	38	52	
雌	13	20	17	50	$1.485 < \chi^2_{0.05} = 3.841$	26	40	
雌	23	16	11	50	$0.3141 < \chi^2_{0.05} = 3.841$	46	32	
雄	42	4	4	50	$31.3913 > \chi^2_{0.001} = 10.828$	84	8	

表3-4. ケヤキの細丸太(長さ80mm, 直径40mm)を底面上に垂直に立て、3温度条件(高, 中庸, 低)を設定した実験室内のガラス製の箱(150x150x150mm)におけるルリボシカミキリ雄成虫のコーリング行動の観察結果. 同持続時間, および同行動を行った位置.

温度条件	雄成虫の個体番号 <sup>a)</sup>	コーリング行動の持続時間の合計(秒)	観察中のガラス箱内の平均気温(°C)	観察終了時の雄成虫の体表面温度(°C)	雄成虫がコーリング行動を行った位置
(a)高温条件 <sup>b)</sup>	1	138	30.5	30.8	丸太上半部/丸太下半部/ガラス箱の底面
	3	454	28.3	31.3	丸太最上部/丸太上半部
	4	71	28.1	31.2	ガラス箱の底面
	9	58	31.1	31.5	丸太上半部
	5	73	29.9	30.6	丸太上半部/丸太下半部
	1	136	30.4	28.7	ガラス箱の底面
	2	0	—	29.6	—
	3	147	29.4	30.9	丸太最上部/丸太上半部/丸太下半部
	4	28	30.1	29.4	ガラス箱の底面/丸太上半部
	5	0	—	29.6	—
	7	0	—	31.2	—
	8	0	—	30.8	—
	9	32	29.5	30.3	丸太上半部
	11	0	—	30.2	—
12	0	—	30.1	—	
13	0	—	30.3	—	
11	204	31.9	29.3	丸太上半部/丸太下半部	
12	0	0	28.8	—	
13	62	29.3	28.9	丸太下半部/ガラス箱の底面	
14	0	0	29.3	—	
(b)中庸温度条件 <sup>c)</sup>	16	24	27.2	28.1	丸太最上部
	17	395	26.4	28.1	丸太最上部
	18	0	—	27.6	—
	11	80	26.8	27.8	丸太最上部
	3	12	26.1	26.6	丸太最上部
	9	0	—	26.3	—
	11	1078	27	26.7	丸太最上部
	16	0	—	26.6	—
	17	158	26.9	27.9	丸太最上部/丸太上半部
	16	0	—	26.7	—
	22	46	26.8	27.8	丸太最上部
	23	56	26.9	27.3	丸太最上部
	11	0	—	27.1	—
	24	79	27.2	27.3	丸太上半部
25	0	—	27.5	—	
26	105	27.6	27.8	ガラス箱の底面	
27	198	27.3	28.1	ガラス箱の底面/丸太最上部/丸太上半部	
28	319	26.7	27.2	丸太下半部	
29	115	27.4	28.6	丸太下半部	
30	0	—	27.3	—	
(c)低温条件 <sup>d)</sup>	30	0	—	26.2	—
	31	58	25.8	25.7	丸太上半部
	32	0	—	25.2	—
	33	220	25.9	25.7	丸太下半部
	30	0	—	25.7	—
	28	0	—	25.3	—
	32	0	—	24.6	—
	23	0	—	24.9	—
	34	0	—	25.4	—
	29	0	—	25.2	—
	33	0	—	24.2	—
	24	0	—	24.9	—
	26	0	—	24.3	—
	28	0	—	24.9	—
29	0	—	25.2	—	
18	0	—	25.8	—	
40	0	—	25.6	—	
41	0	—	25.7	—	
42	0	—	25.4	—	
18	0	—	25.6	—	

<sup>a)</sup> 一部の供試成虫はこの実験に複数回使用した(個体番号が同じもの).

<sup>b)</sup> 丸太最上部とガラス箱底面の照度はそれぞれ5040および2500Lux, 実験開始時の気温は26.4±0.6°C, 終了時の気温は33.2±0.5°C(平均±S.D.).

<sup>c)</sup> 丸太最上部とガラス箱底面の照度はそれぞれ310および185Lux, 実験開始時の気温は26.0±0.3°C, 終了時の気温は27.2±0.5°C(平均±S.D.).

<sup>d)</sup> 丸太最上部とガラス箱底面の照度はそれぞれ63および45Lux, 実験開始時の気温は26.0±0.5°C, 終了時の気温は26.0±0.3°C(平均±S.D.).

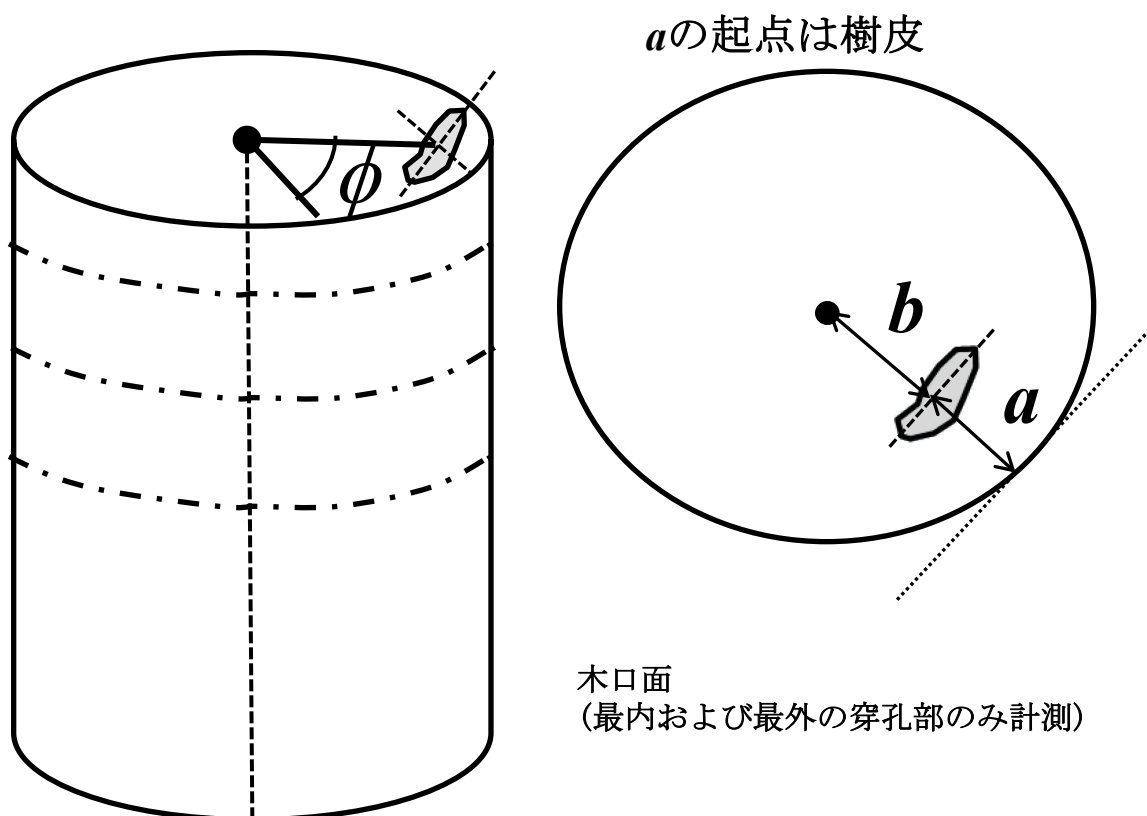


図2-1. マテバシイ丸太の木口面におけるカミキリムシ幼虫食坑道の位置の測定. 供試材の中心から任意に引いた線に対する中心から食坑道中心までの線分の角度( $\phi$ )を測定. また, 同一丸太内で樹皮を起点とし, 最も樹皮から遠い食坑道および, 最も樹皮に近い食坑道の樹皮からの距離( $a$ )と中心からの距離( $b$ )を計測. データは表2-1, 表2-2参照.



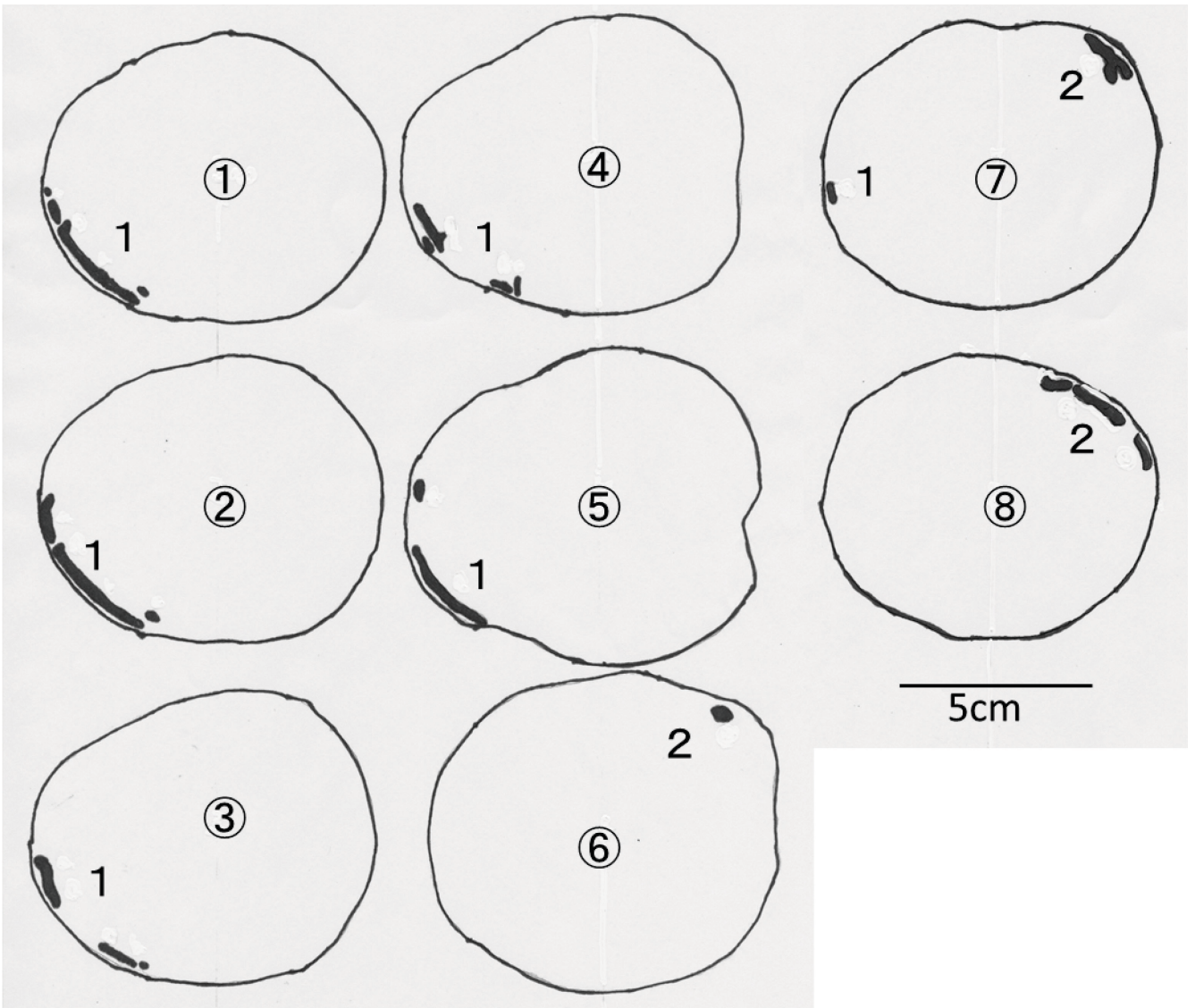


図2-2. ルリボシカミキリ中齢幼虫の食坑道を含むマテバシイ丸太の連続木口面. 玉切りによって得られたブロックの断面を模写した. Nos. 1~8の順に末口から元口へ約2cm間隔で切断.

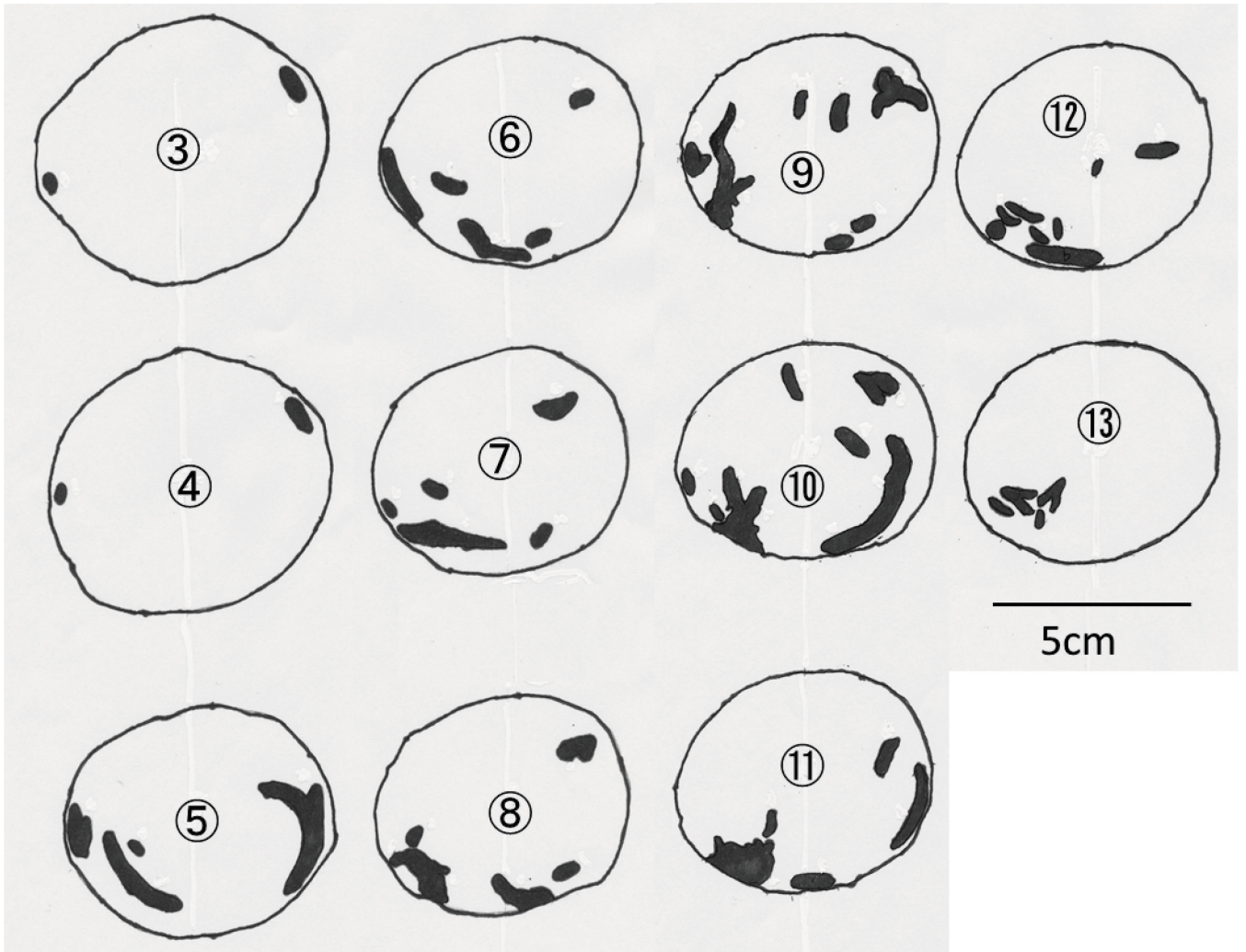


図2-3. ルリボシカミキリ老齡幼虫の食坑道を含むマテバシイ丸太の連続木口面. 玉切りによって得られたブロックの断面を模写した. Nos. 3~13の順に末口から元口へ約2cm間隔で切断.



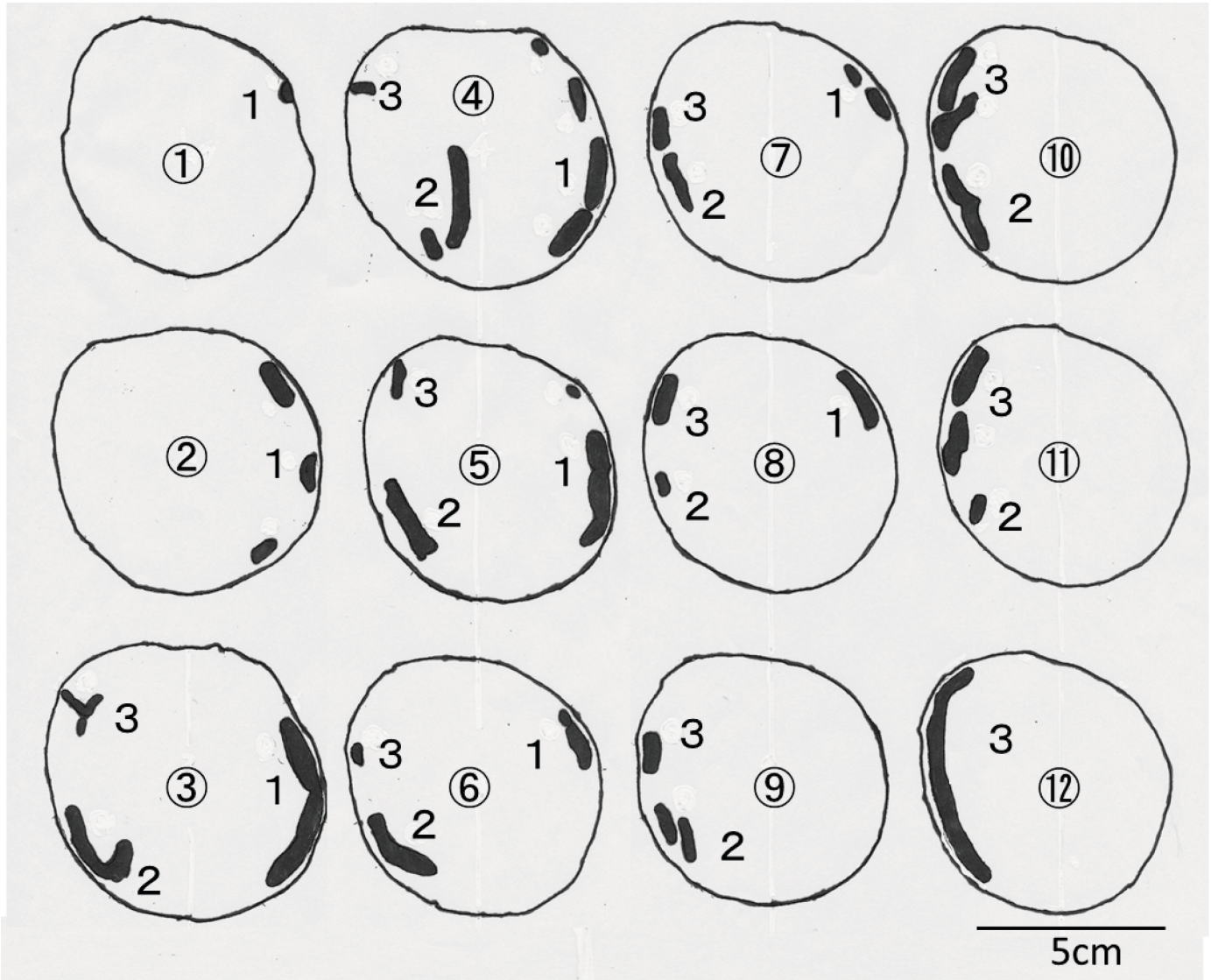


図2-4. ヨツスジトラカミキリ老齡幼虫の食坑道を含むマテバシイ丸太の連続木口面. 玉切りによって得られたブロックの断面を模写した. Nos. 1~12の順に末口から元口へ約2cm間隔で切断.

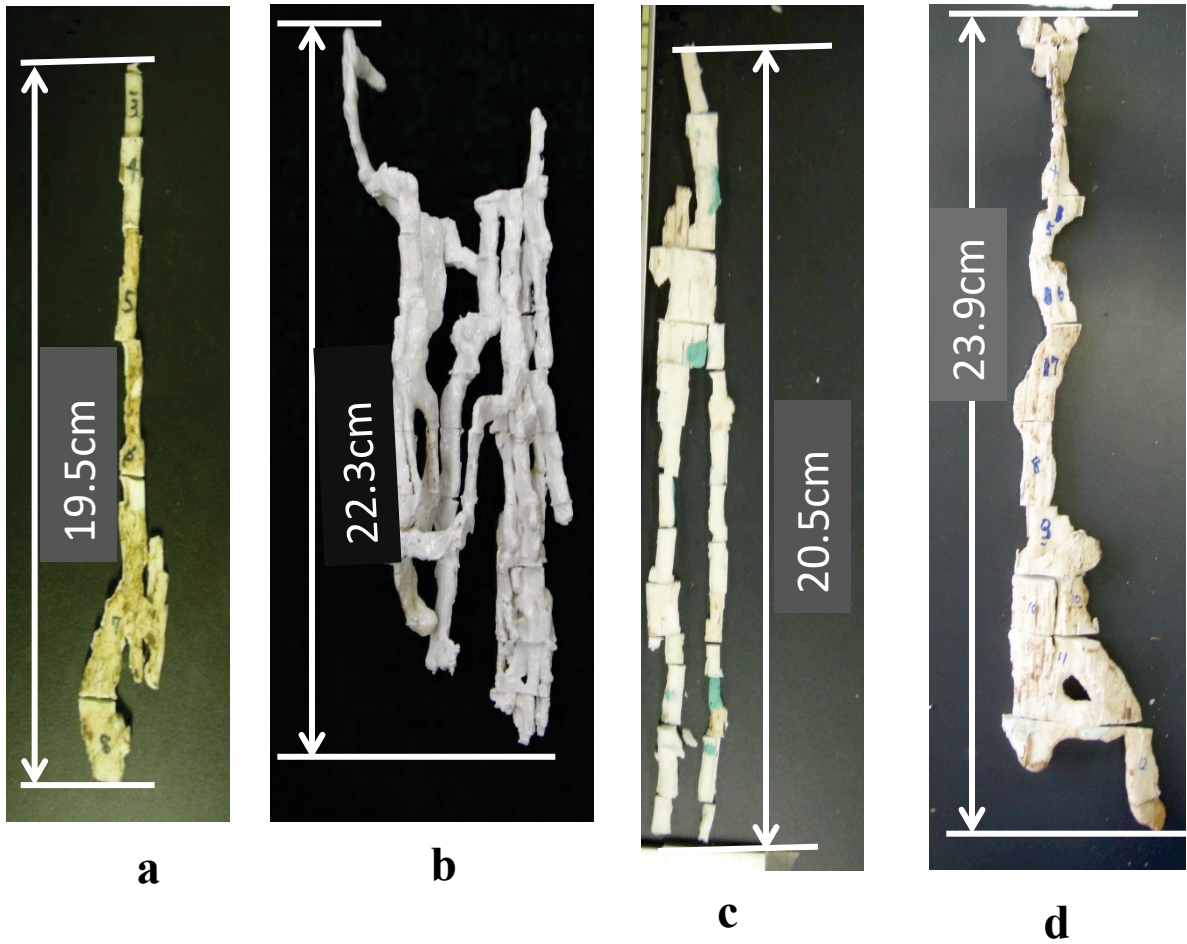


図2-5. マテバシイ丸太内のルリボシカミキリ中齢幼虫(a), 同老熟幼虫(b), ヨツスジトラカミキリ中齢幼虫(c), 同老熟幼虫(d)の食坑道のシリコンによるレプリカ。

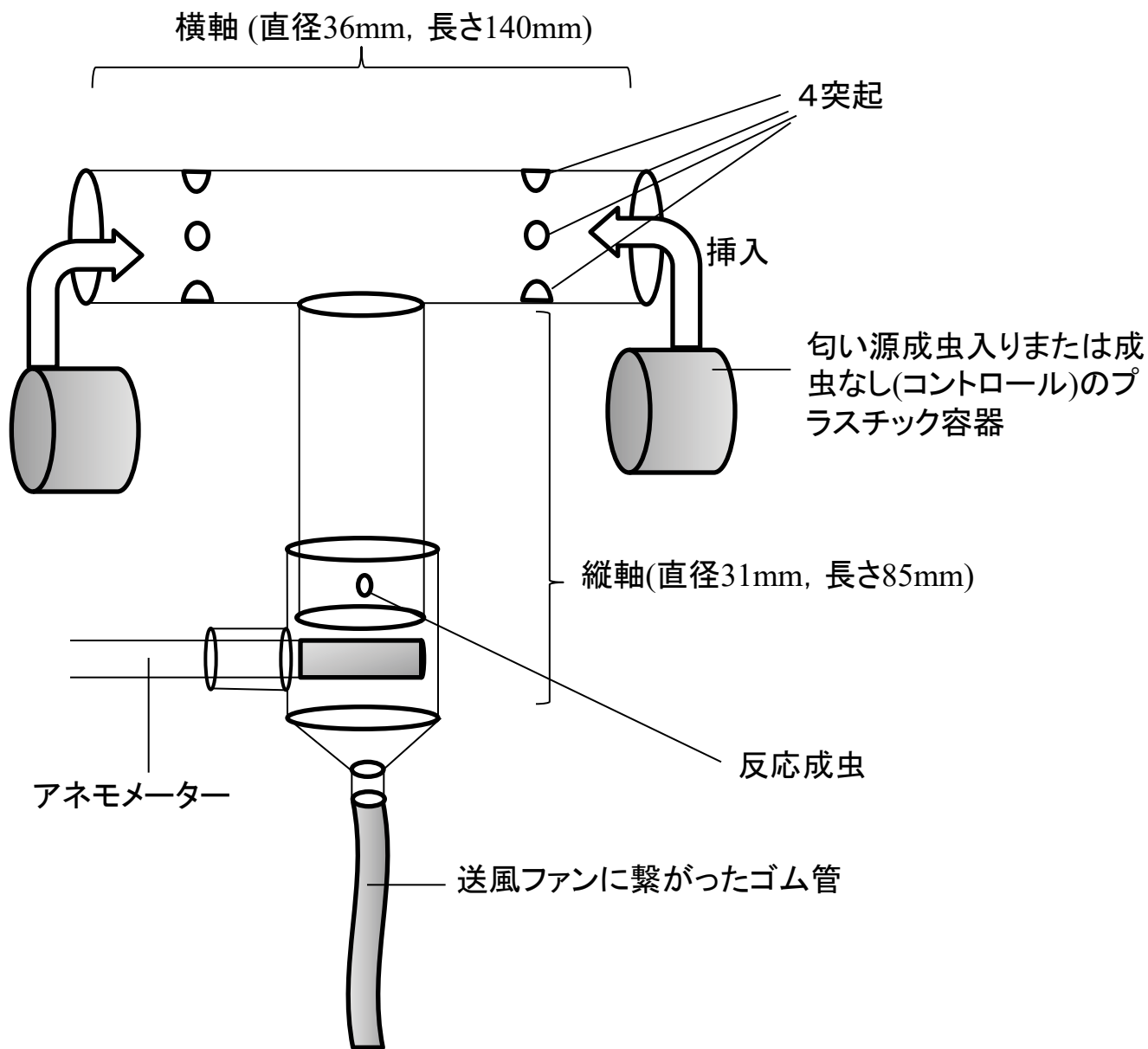


図3-1. 成虫の相互誘引実験に使用したガラス製T字管オスファクトメーター. 反応成虫が左右いずれの腕を選択するかを見る器具.

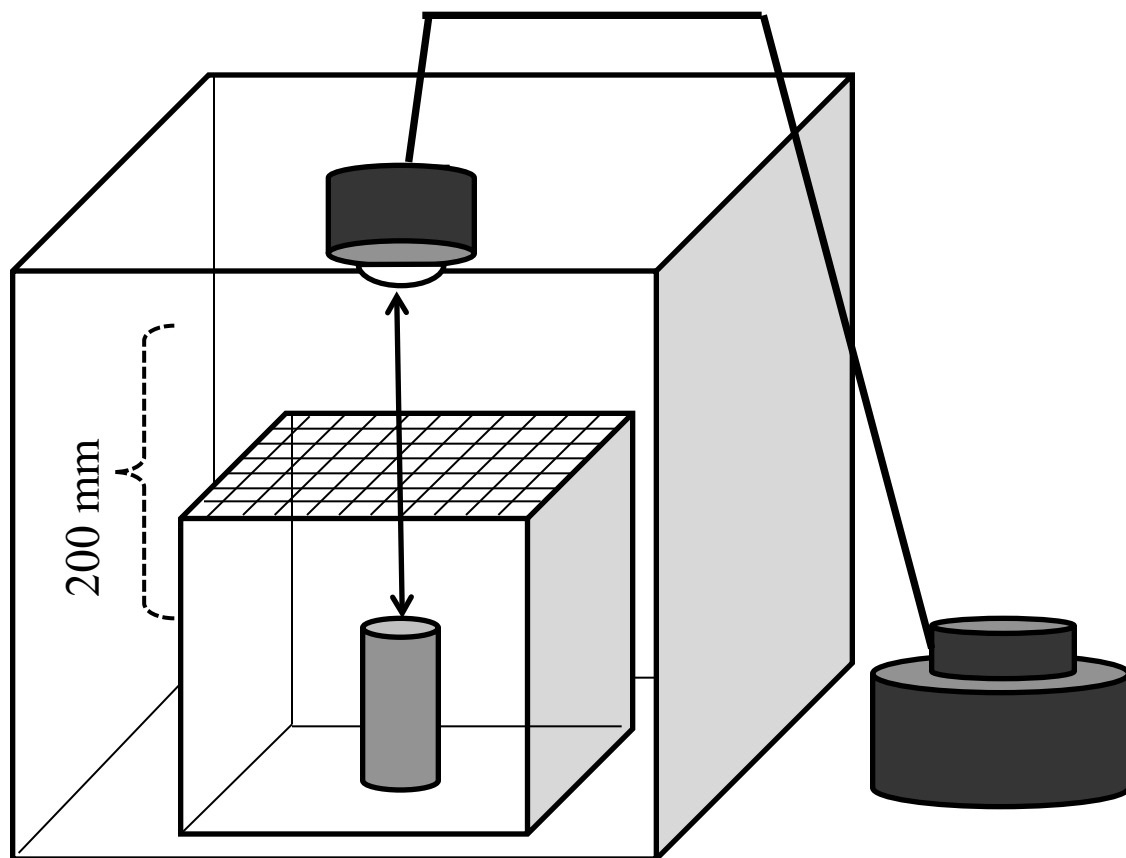
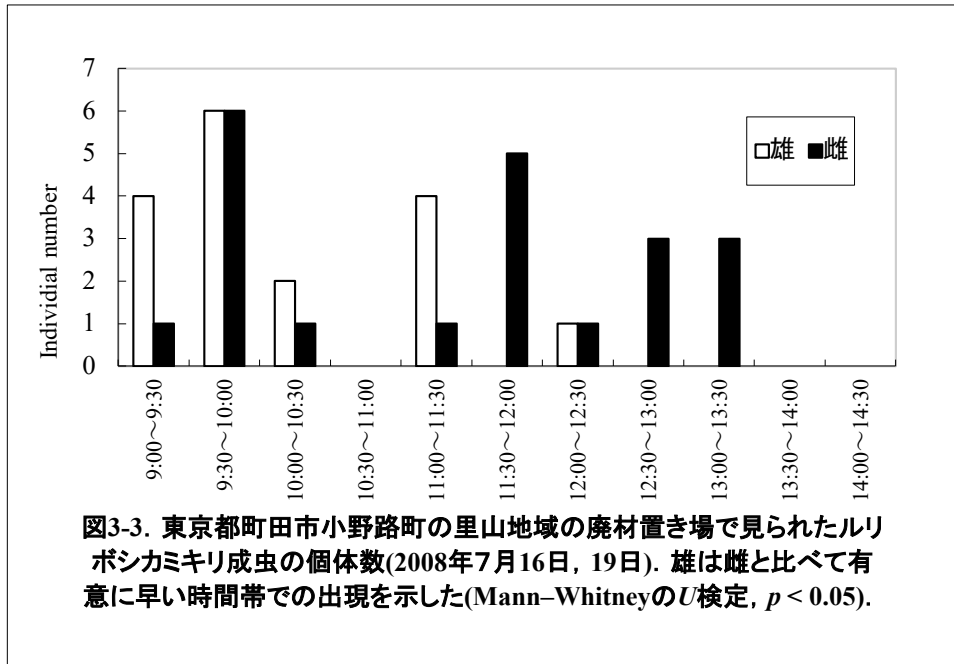
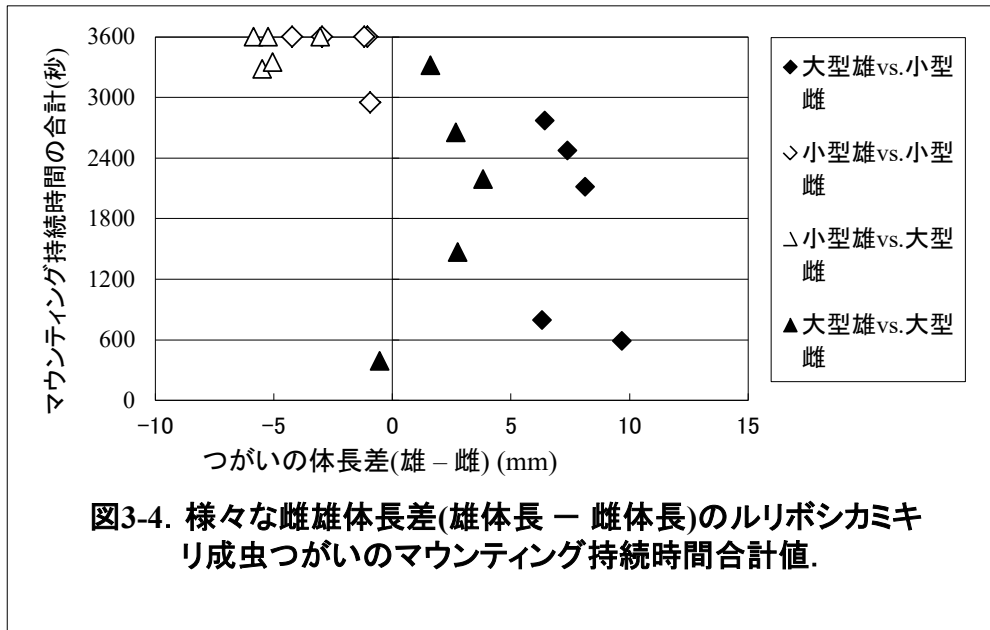
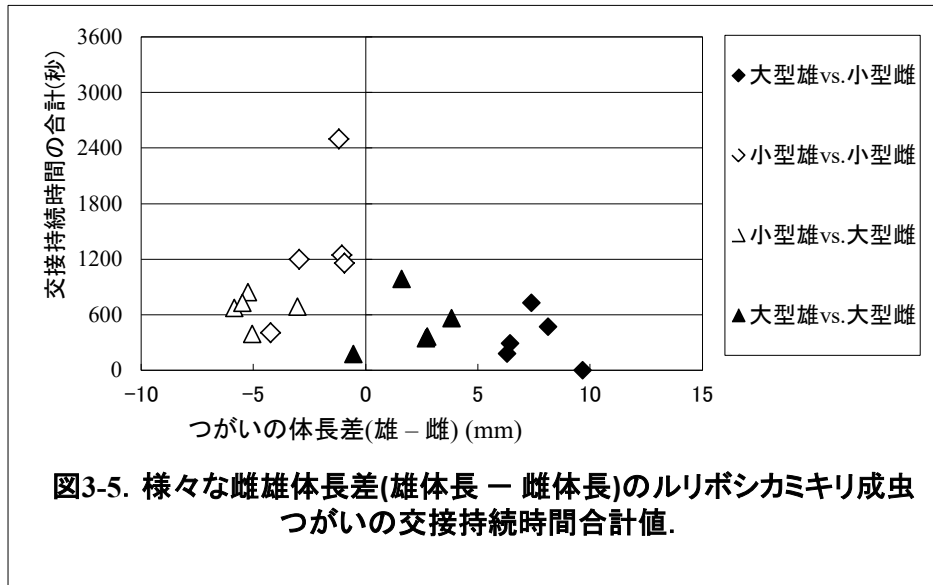


図3-2. 雄成虫のコーリング行動に対する温度と照度の影響を見るための実験装置．ボール紙製の箱(400×400×400mm)の中にガラス製の箱(150×150×150mm，上部は金網)を入れ，その中の底面にケヤキの細丸太(長さ80mm，直径40mm)を立てて据え付け，外箱の上，丸太の真上200mmの箇所に白熱電球を設置した．白熱電球は3段階の電圧(100，50，30V)をかけ，温度および照度が3段階の条件(それぞれ高，中庸，低)となるようにし，丸太の近くに雄成虫を放った．











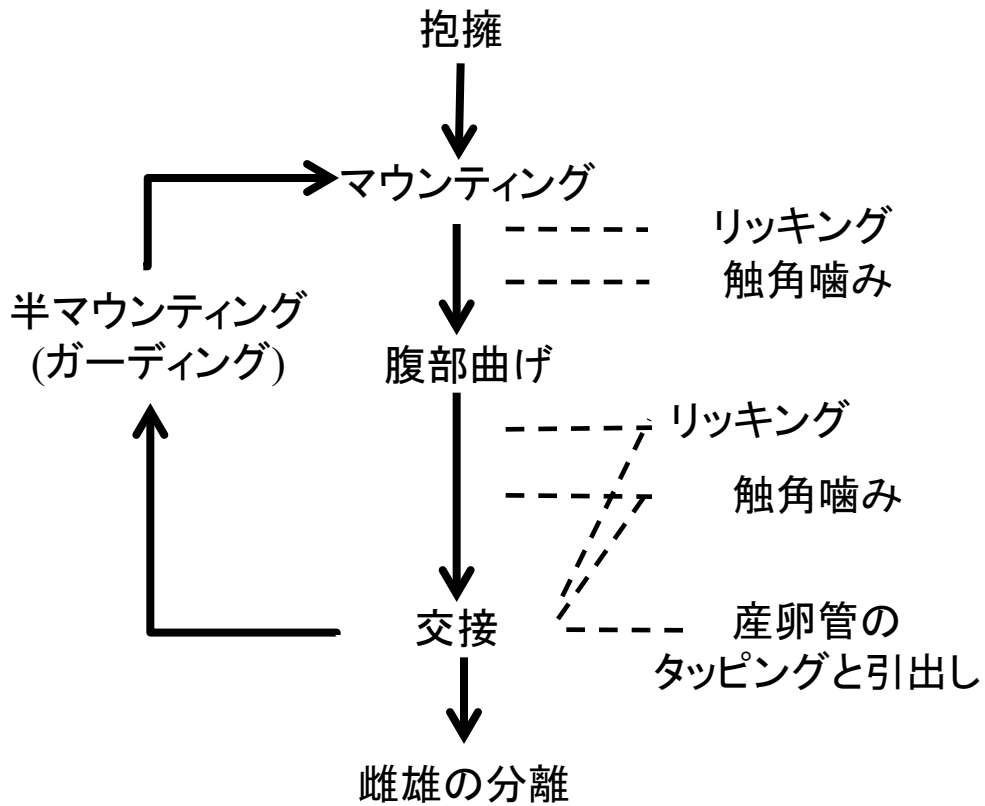


図3-7. ルリボシカミキリ雌雄成虫の交尾行動における抱擁後のエソグラム.



図3-8. 雄の「体躯押し上げ姿勢」の2フェーズ. (a)不動フェーズ(腹部第8節背板の先端のみが見える状態); (b)フェロモン放出中と考えられるフェーズ(腹部先端の特徴的又状構造(図3-10参照)を露出させ, 3~4秒間隔でやや周期的にリズムカルにこれの開閉を繰り返す). (佐藤岳彦・桐山 哲撮影)



図3-9. 雄成虫の腹部第8節先端部の背板(T)と腹板(S)における特徴的な又状構造. 背板も腹板もキチン化せず, 背板上全体に無数の感覚孔を備える.



図3-10. 雄成虫における腹部先端を押し上げる「体軀押し上げ姿勢」.





図4-1. 日本大学生物資源科学部水上実習所3階に設置されたトチノキ材のベンチ.



図4-2. 日本大学生物資源科学部本館ギャラリー階に設置されたトチノキ材のベンチ.





図4-3. 日本大学生物資源科学部博物館に保管されていた外国産甲虫の生態展示用の展示物。