

ブナ林の衰退実態調査

ブナハバチの産卵特性と幼虫発育期間

谷脇 徹*1

1. はじめに

神奈川県丹沢地域のブナ林は、オゾン等の大気汚染、過密化したシカの食圧による林床植生退行とそれに伴う土壌乾燥化、ブナの葉を食べるブナハバチ等の複合要因によって衰退が進行していると推測されている。そのメカニズムとして、大気汚染やシカの食圧等のストレスによって衰弱したブナは、最終的に大発生したブナハバチによる過度の食圧によって枯死に至ると考えられている。したがって、衰退の進むブナ林の保全再生にはブナハバチ対策、特に大発生（個体群動態）要因解明が重要な焦点の一つとなる。これまでに、ブナの被害状況について研究が行われてきた（越地 2002、越地ら 2006、田村ら 2004）。また、ブナハバチ生態については新種記載時（Shinohara et al.2000）に以下のことが明らかになっている。

4月下旬～5月上旬に発生した雌成虫は十分展開していないブナ新芽の葉脈に沿って産卵する。孵化した1齢幼虫は葉脈間を円形に摂食するが、3齢幼虫になると葉をむしるように摂食する。十分に成長した終齢前幼虫は5月下旬～6月上旬に樹上から一旦地上に落下し、すぐに幹などに1m程度よじ登ってから最後の脱皮を行って終齢幼虫となり、土中のごく浅い部分に潜って繭を形成する。終齢

期は雄では5齢、雌では6齢と雌雄で異なる。繭形成後は翌春～数年後の春に蛹化・羽化して成虫となる。

このようにブナハバチ生態の概要については把握されているが、大発生要因について検討するには生態に関する知見があまりに不足しているのが現状である。

そこで本研究では、大発生要因解明研究の一環として、ブナハバチ成虫の産卵から繭形成までの期間の生態的特性について知見を得るため、まず野外でブナハバチ雌成虫を捕獲し、飼育して産卵特性について調べた。次に得られた卵を飼育して土中で繭を形成するまでの発育期間について調査したので報告する。

2. 材料と方法

(1) 雌成虫の産卵実験

神奈川県清川村の丹沢山において、マルバダケブキ等の林床植生の葉上にいた雌成虫を手で捕獲してサンプル瓶に入れて研究室に持ち帰り、捕獲当日から産卵調査に供試した。供試虫数は2006年5月15日捕獲が3頭（成虫A～C）、21日捕獲が4頭（D～G）である。同時に新芽のついたブナ枝（主軸1m程度）を切り取ってビニール袋に入れて研究室に持ち帰り、すぐに水切りして水さしを行った。

供試虫と産卵用のブナ小枝（15cm程度）を透明プラスチックカップ（内径9.5cm、高さ4.5cm）に入れ、15℃恒温、全明条件（24L0D）においた。供試した小枝は、持ち帰ったブナ枝の中から複数の新芽が付いた新鮮な部分を選び、



写真-1 ブナ新芽に産卵されたブナハバチ卵



写真-2 水を含ませた脱脂綿上に置いたブナ葉片上のブナハバチ卵（左）と孵化直後の幼虫（右）



写真-3 ブナハバチ幼虫飼育状況

*1: 神奈川県自然環境保全センター研究部

水切りして水を十分に含ませた脱脂綿を切口周辺に巻き付け、さらにアルミホイルで包み込んだものである。なお、成虫には餌として何も与えていない。その後、全個体について産卵数および死亡日を記録し、5月15日採集の成虫BおよびC、5月21日採集の成虫Fについては各卵について産卵日を個体ごとに記録した。

死亡した個体については、5月15日捕獲の3頭は標本に、21日捕獲の4頭では解剖して卵巣内の成熟卵数を、実体顕微鏡を用いて計測した。

(2) 幼虫の個体飼育実験

産卵実験由来の卵について、産卵実験同様の15℃恒温、全明条件(24L0D)で個体飼育実験を行った。産卵実験で卵を産み付けられたブナ新芽をプラスチックカップに入れ、卵が孵化するまで毎日観察した(写真-1)。卵は葉が萎れて水分不足になると孵化できずに死亡してしまうことが予備調査で判明したことから、ブナ新芽が萎れてきた場合は卵周辺の葉組織ごと切り取り、水を含ませた脱脂綿上に卵が上面にくるようにおいた(写真-2)。孵化後の幼虫は産卵実験同様に用意したブナ新芽を餌としてプラスチックカップ内で飼育し(写真-3、4)、餌交換は7～10日程度に1回とした。孵化幼虫の新芽への移動や餌交換は、原則として幼虫に触れないように周辺の葉組織ごと切り取り、葉組織をピンセットなどで取り扱うようにした。

終齢幼虫は繭形成のため、若干湿らせた土壌を入れた小型シャーレ(内径3cm、高さ2cm)内に移した(写真-5)。潜土用土壌としてはブナハバチ生息地の現場土(滅菌済み)および赤玉土を供試した。幼虫の潜土後は2週間程度静置した後、シャーレ内土壌をトレイに出して繭形成の有無を調べた。なお、滅菌していない現場土を供試した予備実験では正常な潜土・繭形成がみられている。

3. 結果

(1) 産卵実験結果

雌成虫の産卵実験結果を表-1に示す。捕獲後の成虫生存期間の平均値±標準偏差は4.9±2.5日であった。産卵数は合計57個、平均値±標準偏差8.1±8.5個(成虫D～G:9.3±10.9個)で、個体によって1～24個とばらつきが大きかった。成虫死亡後に成熟卵数を調べたところ、死亡時に保持していた成熟卵数の平均±標準偏差は9.3±7.8個であり、採集時に保持していた成熟卵数の平均±標準偏差は18.5±6.0個となった。産卵割合(産卵数/採集時保持成熟卵数×100)は5～100%(平均±標準偏差42.5±44.4%)とほとんど産卵せずに死亡した個体もあればすべて産卵してから死亡した個体もいた。

(2) 幼虫飼育実験結果

飼育時の死亡要因および個体数を表-2に示す。産卵実験で得られた卵57個体について繭形成まで個体飼育実験を試みたところ、26個体は正常に繭を形成した。31個体が繭形成前に死亡したが、その内の27個体は飼育時の人為的な操作ミスによる死亡であった。その他に、1個体が脱皮直後に死亡し、死亡原因の不明なものが3個体いた。初期個体数の57個体から飼育操作ミスによる死亡個



写真-4 ブナ葉を摂食中のブナハバチ幼虫



写真-5 潜土中のブナハバチ終齢幼虫

体(27個体)を除いた30個体についての繭形成個体割合は86.7%であった。潜土用土壌については、滅菌後すぐに供試すると正常に潜土できなかったが(4個体)、十分に期間を置いとくところ正常な潜土・繭形成がみられた(4個体)。赤玉土ではいずれも問題なく潜土・繭形成がみられた(22個体)。

産卵日を記録した成虫B、CおよびF由来の卵についての卵期間および幼虫の孵化から潜土までの期間を表-3に示す。すべての幼虫の合計では、平均値±標準偏差は卵期間が6.9±0.8日、孵化～潜土期間が19.7±3.0日、産卵～潜土期間が26.4±2.5日であった。成虫C由来の幼虫では、卵期間がすべて6日と他の成虫由来の幼虫よりも若干短かったが、孵化～潜土期間では平均値±標準偏差が22.5±2.5日と他の成虫由来の幼虫よりも4～6日程度(平均値)長かった。産卵～潜土期間の平均値±標準偏差は成虫C由来の幼虫で28.5±2.5日と他成虫由来の幼虫より3～4日程度(平均値)長く、最小値～最大値は25～33日とばらつきが大きかった。各親成虫由来の幼虫群の、卵期間、孵化～潜土期間および産卵～潜土期間の平均値について多重比較法であるボンフェローニ検定によって差の有意性を検定したところ、成虫C由来の幼虫群では他の幼虫群よりも有意に卵期間が短く(P<0.01)、孵化～潜土期間(P<0.01)および産卵～潜土期間(P<0.01)が長かった。いずれの期間でも成虫B由来の幼虫群と成

虫 F 由来の幼虫群では平均値に 1%水準で有意な差は認められなかった。

4. 考察

(1) 産卵特性

山上ら (2005) が 1999 年 5 月 7 日に野外で採集した雌成虫を室内において蜂蜜水溶液を餌として飼育・採卵したところ、生存期間は 7～10 日、産卵数は平均値±標準偏差が 35 ± 11 個、最小値～最大値が 14～49 個と、本研究よりも長期間生存し、産卵数も多かった (表 -1)。この要因として、餌を与えなかったために活動エネルギーが不足し、かつ新たな卵の生産ができなかったこと、15℃恒温、全明条件 (24L0D) という飼育条件が影響したこと、採集時期が 5 月 15～21 日と遅かったために羽化後の日数が経過していたことなどが可能性として考えられた。

山上ら (2005) はまた、持っていた成熟卵をすべて産み終えずに死亡する個体がいることを示唆しているが、このことは本研究において死亡個体を解剖することにより確認された (表 -1)。また、産卵割合についてはばらつき (5～100%) が生じることが判明し (表 -1)、羽化後の日数や新芽の状態、あるいは飼育容器内の環境条件の関与が考えられた。

野外におけるブナハバチの産卵場所はある特定の新芽や枝等に集中的ではなく、ランダムに行われているようである (山上ら 2005)。このことは、雌成虫が 1 卵産卵すると飛翔して他の場所で次の産卵を行うという産卵生態に起因すると

推察されている (山上ら 2005)。本研究でも 1 卵産卵後に移動・飛翔する行動がみられた一方で、結果的に同一葉に産卵が集中する現象も多くみられた。雌成虫の産卵場所には新芽の展開状態など葉 1 枚単位での何らかの選択性があるようである。つまり、羽化後の日数や新芽の状態などが産卵に適した状態であれば産卵の機会が増えるため多く産卵することができるが、産卵に適した状態になれば産卵できずにそのまま死亡してしまう可能性が高い。このことを明らかにすることは、ブナハバチの発生時期とブナ展葉時期が一致することでブナハバチ被害が激害化するという仮説 (田村ら 2004、越地ら 2006) を支持するものであることから、産卵場所の選択性については、混み合いの回避を積極的に行うかなども含めて今後検討すべき課題である。

(2) 幼虫の生存率と死亡要因

産卵実験で得られた卵を個体飼育したところ、86.7%という高率で卵から潜土・繭形成まで到達させることができた (飼育操作ミスを除く) (表 -2)。このことは、用いた飼育方法の有効性が実証されただけでなく、卵から潜土・繭形成までの個体ごとの成長過程を追跡可能にすることを意味する。なお、山上ら (2005) が野外で採集した 139 個体の 3 齢幼虫を室内飼育したところ、死亡した個体はなくすべて終齢幼虫まで生存しており、本研究での飼育操作ミスによる死亡はほとんどが發育ステージ初期のものであったことから、特に卵や若齢幼虫期に丁寧な操作を実施することで回避可能であろう。

孵化幼虫へ展開した陽葉を給餌しても摂食できずに死亡

表-1 野外で捕獲したブナハバチ成虫の生存期間および産卵特性

採集日	個体	死亡日	生存期間	産卵数 (a)	死亡時保持成熟卵数 (b)	採集時保持成熟卵数 (a+b)	産卵割合 (%) (a/(a+b)*100)
5/15	A	5/19	4	1	-	-	-
	B	5/18	3	7	-	-	-
	C	5/17	2	12	-	-	-
5/21	D	5/24	3	1	19	20	5
	E	5/27	6	11	9	20	55
	F	5/29	8	24	0	24	100
	G	5/29	8	1	9	10	10
平均値±標準偏差			4.9±2.5	8.1±8.5 (D~G:9.3±10.9)	9.3±7.8	18.5±6.0	42.5±44.4
最小値～最大値			2～8	1～24 (D~G:1～24)	0～19	10～24	5～100

表-2 ブナハバチ卵57個体の個体飼育実験における死亡数

項目	发育段階	死亡要因	個体数
飼育操作ミスによる死亡	卵	卵の損傷	3
	孵化～終齢前幼虫	葉の萎れ	15
		孵化幼虫への展開葉の給餌	3
		餌交換時の幼虫損傷	2
	終齢幼虫	潜土用土壌の滅菌直後供試	4
合計			27
その他の死亡	孵化～終齢前幼虫	脱皮不全	1
		原因不明	3
	合計		4
合計			31

表-3 ブナハバチ幼虫の産卵から潜土までの期間

由来の親成虫	産卵～孵化期間 (a)	孵化～潜土期間 (b)	産卵～潜土期間 (a+b)	
B	平均値±標準偏差	7.4±0.8 ^b	16.5±0.5 ^a	24.2±0.4 ^a
	最小値～最大値	6～8	16～17	24～25
C	平均値±標準偏差	6 ^a	22.5±2.5 ^b	28.5±2.5 ^b
	最小値～最大値	6	19～27	25～33
F	平均値±標準偏差	7.3±0.5 ^b	18.5±1.4 ^a	25.5±1.4 ^a
	最小値～最大値	7～8	16～21	23～27
合計	平均値±標準偏差	6.9±0.8	19.7±3.0	26.4±2.5
	最小値～最大値	6～8	16～27	23～33

異なるアルファベットは1%水準で有意差があることを表す (ボンフェローニ検定)。

したが（表 -2）、この葉はクチクラ層が発達しているために厚くて硬くなっていた。孵化直後の幼虫は体組織が非常に柔らかく、餌交換時に他の葉等に軽くひっかけただけで死亡してしまうほどであり、体力的に硬い陽葉を摂食できないと考えられる。このことはまた、発生の遅れた成虫が産卵することはできたとしても、孵化した幼虫が正常に成長できない可能性があることを示唆するものであった。ブナハバチ発生時期—ブナフェノロジー関係の観点から、成虫の産卵場所選択性とともにより詳細な調査研究が必要となる。

(3) 幼虫の発育期間

15℃恒温、全明条件（24L0D）では、全幼虫の平均でみると卵期間は約1週間、孵化～潜土期間は3週間弱、産卵～潜土期間は4週間弱であった（表 -3）。このことは、野外での卵期間（1週間）や成虫の産卵期（4月下旬～5月上旬）から終齢幼虫の潜土期（5月下旬～6月上旬）までの期間（Shinohara et al., 2000）とよく一致する。また、山上ら（2005）は室温下で孵化幼虫を終齢期まで約3週間かけて飼育しており、本研究結果と同様であった。

卵期間のばらつきは6～8日と小さいものであったが、各成虫由来の卵群で卵期間に有意な差がみられた。この要因として、産卵対象ブナ新芽の水分条件等の飼育条件が異なった可能性がある。孵化～潜土期間のうち脱皮して終齢幼虫になってから潜土するまでの期間は摂食しないが（Shinohara et al., 2000）、本研究では終齢幼虫となったことを確認後に潜土用小型シャーレに移すと大部分の個体で直後に潜土を開始するのが観察されており、地上での終齢幼虫期間は1日程度と推察される。このことから、孵化～潜土期間はほぼ樹上での摂食期間とみなすことができる。このような孵化～潜土期間は、成虫C由来の幼虫群では他成虫由来幼虫よりも有意に長かった（表 -3）。山上ら（2005）は、雌成虫が未交尾の場合は雄卵のみ、既交尾の場合は雄卵と雌卵の両方を産むことを明らかにしている。本研究でも飼育中の観察の結果、脱皮回数から成虫BおよびF由来の幼虫では雄（終齢5齢）のみであったと推測されるのに対し、成虫C由来の幼虫では雄だけでなく雌（終齢6齢）も含まれていると思われた。雌幼虫では雄幼虫よりも齢期を1齢多く（Shinohara et al., 2000）、また摂食量を多く（葉の枚数:雄2枚、雌5枚）必要とする（山上ら2005）が、このために孵化～潜土期間も長くなると考えられた。孵化～潜土期間の雌雄差は平均で5日程度のようにであった。

産卵～潜土期間は地上滞在期間にあたり、各成虫由来の幼虫で有意な差がみられたのは孵化～潜土期間の違い（表 -3）に起因し、雌雄差は孵化～潜土期間同様に5日程度のものである。これまでに寄生者として2種の寄生蜂（*Cteniscus* sp., *Glyphicnemis* sp.）と1種の寄生蠅（未同定）が記録され（Shinohara et al., 2000）、捕食者として鳥類や捕食性昆虫（主にジョウカイ科甲虫）が確認されている（山上ら2006）。地上滞在期間中にはこれらの寄生者・捕食者による攻撃を受ける訳であるが、雌幼虫のほうが地上滞在期間は長いようであり、寄生・捕食を受ける頻度が高くなると予測される。このことがどのように発生成虫の性比へと反映されるのか、個体群動態の観点から検討を要する。

5. おわりに

以上のように、本研究においてブナハバチ成虫の産卵特性や幼虫の発育期間についての知見を得ることができた。これらのことは大発生要因解明へと繋がる基礎的知見であり、今後ブナ葉の諸条件や雌雄差、温度・光周期等の環境条件の影響等について詳細に検討していく必要がある。また、ブナハバチが1世代の中で最も長期間過ごすのは土中繭の状態であり、繭で過ごす年数のばらつき（Shinohara et al., 2000）や死亡要因など、土中における生態的特性については未だ不明な点が多く、個体群動態を把握するうえで今後重点的に取り組むべき課題であろう。

引用文献

- 越地 正（2002）丹沢山地におけるブナハバチ大発生の経過とブナの被害実態、神奈川県自然環境保全センター研究報告 29：27-32.
- 越地 正・田村 淳・山根正伸（2006）丹沢山地におけるブナハバチの加害と影響に関するブナ年輪変動の解析、神奈川県自然環境保全センター報告 3：11-24.
- Shinohara, A., V. Vikberg, A. Zinovjev and A. Yamagami（2000）*Fagineura crenativora*, a New Genus and Species of Sawfly (Hymenoptera, Tenthredinidae, Nematinae) Injurious to Beech Trees in Japan. Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A, 26（3）：113-124.
- 田村 淳・越地 正・山根正伸・藤澤示弘・斎藤央嗣・内山佳美・笹川裕史（2004）丹沢山地におけるブナの展葉時期の違いが葉食昆虫（ブナハバチ）の摂食に及ぼす影響、日本森林学会関東支部大会発表論文集 56：127-130.
- 山上 明（2006）Vブナハバチ調査、平成17年度生きもの再生調査報告書、p35-41、神奈川県環境農政部・丹沢自然保護協会.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄（2005）ブナハバチの性比と産卵数（予報）東海大学総合教育センター紀要 25：47-54.