

# キクイムシの生態

|       |                        |
|-------|------------------------|
| 誌名    | 日本森林学会誌                |
| ISSN  | 13498509               |
| 著者名   | 上田,明良<br>水野,孝彦<br>梶村,恒 |
| 発行元   | 日本森林学会                 |
| 巻/号   | 91巻6号                  |
| 掲載ページ | p. 469-478             |
| 発行年月  | 2009年12月               |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## ククイムシの生態：食性と繁殖様式に関する研究の現状と展望

上田明良<sup>\*1</sup>・水野孝彦<sup>2,3</sup>・梶村 恒<sup>3</sup>

ククイムシ類(ククイムシ亜科とナガククイムシ亜科)の生態的多様性を、食性、配偶システム、坑道型、社会性の多様性から論じた。食性は、植物のさまざまな部分に穿孔して基質そのものを食べるパークビートルと、木質部へ穿孔して坑道に共生微生物を栽培しこれを食べるアンブrosiアビートルに分けられる。配偶システムは、メス創設の一夫一妻、同系交配の一夫多妻、ハーレム型一夫多妻、オス創設の一夫一妻に分けられる。また、特異的な繁殖として、半倍数性の産雌単為生殖と精子が必要あるいは不要の産雌単為生殖もみられた。坑道型は、配偶システムと食性の両方の影響をうけて多様化していた。また、社会性の発達についても論じ、ナガククイムシ亜科の *Austroplatypus incomperus* のメス成虫が不妊カーストとなる真社会性の観察および、カシノナガククイムシ (*Platypus quercivorus*) 幼虫の利他行動の観察例を紹介した。最後に、直接的観察によるククイムシの坑道内での生態解明とそのために必要な人工飼育法開発の重要性について論じた。

キーワード：人工飼育法、食性、坑道型、配偶システム、社会性

Akira Ueda,<sup>\*1</sup> Takahiko Mizuno,<sup>2,3</sup> and Hisashi Kajimura<sup>3</sup> (2009) Ecological Traits of Bark and Ambrosia Beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae): Till Now and Future Studies about Their Diets and Reproduction. *J. Jpn. For. Soc.* 91: 469-478. We reviewed the ecological traits of bark and ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae), focusing on factors such as diets, mating systems, gallery systems, and sociality. Beetles were divided into two diet groups. One group consisted of bark beetles that bore into various plant parts to feed on the underlying tissues. The other group consisted of an ambrosia beetle that bores into wood to feed on symbiotic microorganisms cultivated on the gallery walls. Beetles used one of four possible mating systems: female-initiated monogyny, inbreeding polygyny, harem polygyny, and male-initiated monogyny. Reproductive characteristics observed also included haplodiploidy, pseudogamous parthenogenesis, and thelytoky. The gallery systems created by beetle groups generally reflected their respective diets and mating systems. Eusociality was observed in a beetle of Platypodinae, *Austroplatypus incomperus*, where the female adults formed the sterile caste. We also introduced the observation of altruism in the larvae of *Platypus quercivorus*. Finally, we discussed the importance of developing artificial rearing methods that allow researchers to directly observe the ecological traits of beetles as they feed in their gallery systems.

**Key words:** artificial rearing method, diet, gallery system, mating system, sociality

## I. はじめに

ククイムシ類は甲虫目ゾウムシ科 (Coleoptera: Curculionidae) のなかのククイムシ亜科 (Scolytinae) とナガククイムシ亜科 (Platypodinae) の総称で、全世界で約 7,200 種、日本で約 320 種が知られている。ククイムシ類は、体長 0.4~25 mm と小さく、色彩がうす茶色から黒色で目立たないうえに、分散期以外はさまざまな植物体に穴を開け、坑道内で暮らしている。そのため、種数や個体数の割には、一般にはみる機会の少ない昆虫である。

近縁関係から、ククイムシ亜科はククイゾウムシ亜科 (Cossoninae)、ナガククイムシ亜科はククイムシ亜科ゾウキカワノククイムシ族 (Scolytini) からそれぞれ進化した系統と考えられている (Marvaldi, 1997; Farrell *et al.*, 2001)。ククイムシ類の祖先は、メスが腐朽した枯死材 (倒木や立ち枯れ木) に穿孔して坑道の作成と管理を行い、オ

スが交尾相手と繁殖資源の防衛を行うという生活をしてきたと考えられている (Kirkendall, 1983)。この祖先型から、さまざまな食性、配偶システムと坑道型が進化し、これらが親子関係に影響を与え、亜社会性 (subsociality) や真社会性 (eusociality) といった社会性が進化した (上田, 1996; Kirkendall *et al.*, 1997)。

本総説では、最初に、ククイムシ類の食性、配偶システムと坑道型の多様性について、論じる。次に、ククイムシ類の社会性、特にナガククイムシ亜科における真社会性について論じる。最後に、今後の展望として、人工飼育法の開発が生態研究を進展させる重要な鍵であることを指摘する。

## II. ククイムシ類の多様な食性

ククイムシ類の食性は大きく二つに分けられる。一つ目は寄主の基質そのものを食べるもので、一般にパークビー

\* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: akira@ffpri.affrc.go.jp

<sup>1</sup> 森林総合研究所北海道支所 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7 (Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 7 Hitsujigaoka, Toyohira, Sapporo 062-8516, Japan)

<sup>2</sup> 農林水産省名古屋植物防疫所中部空港支所 〒479-0881 常滑市セントレア1-1 (Chubu Airport Sub-station, Nagoya Plant Protection, 1-1 Centrair, Tokoname 479-0881, Japan)

<sup>3</sup> 名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学分野 〒464-8601 名古屋市千種区不老町 (Laboratory of Forest Protection, Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Furo-cho, Chikusa-ku, Nagoya 464-8601, Japan)

(2009年3月25日受付; 2009年11月11日受理)

トルと呼ばれるものである。二つ目は、成虫がマイカンギア (mycangia) と呼ばれる微生物の貯蔵器官をもち、寄主に穿った坑道の壁に共生微生物 (糸状菌, 酵母とバクテリアで「アンプロシア菌」と総称される) を培養し, これらを食べるもので, 一般に養菌 (性) キクイムシあるいはアンプロシアビートルと呼ばれている (Beaver, 1989 など)。

### 1. バークビートル (Bark beetle)

Bark の和訳は「樹皮」であるが, バークビートルは樹皮以外にも植物のさまざまな部位を食べる。腐朽の始まった枯死材の辺材・心材を食べる材食性はキクイムシ類のもっとも原始的な食性と考えられている (表-1) (野淵, 1974 など)。材食性は熱帯地域で多く, 日本では完全な材食性の種は知られていないが, イズキクイムシ (*Phloeosinus izuensis*) の幼虫は, 老齢期に材食性となる (野淵, 1974)。

樹皮下でまだ生きている内樹皮 (師部) を食べる内樹皮食性がバークビートルのなかで最も多い (表-1)。新鮮な枯死材に寄生するものがほとんどであるが, なかには, エゾマツオオキクイムシ (*Dendroctonus micans*) のように生立木の中で世代を全うする種 (Grégoire, 1988 など) や,

ヤツバキクイムシ (*Ips typographus*) のように普段は新鮮な枯死材を利用しているが個体数密度が高くなると生立木を集中攻撃 (マスアタック) し, 共生病原菌の作用で木を枯らしてしまう種もいる (Horntvedt *et al.*, 1983 など)。マツ類に寄生する *Dendroctonus ponderosae* (英名 Mountain pine beetle) は, 現在北米東部で猛威をふるっている大害虫で, 2005 年の 1 年間で枯死被害を受けた針葉樹群落面積は 800 万 ha を超えた (Raffa *et al.*, 2008)。これは北海道の面積よりも広い。

バークビートルには, 材食性と内樹皮食性以外に, 生立木の細枝に穿孔してその髄を食べる髄食性と, 樹木の種子を食べる種子食性があり, これらは内樹皮食から進化したと考えられている (Nobuchi, 1969; 野淵, 1974) (表-1)。また, 種数は多くないが, 葉の葉柄, サボテン, 草本を食べるものもいる (表-1)。内樹皮食性や髄食性の種は, 単食性 (寄主が 1 種) あるいは狭食性 (寄主が数種) のものが多いが, 種子食性の種は, 広食性の種が多い。種子食性の 1 種, クリノミキクイムシ (*Coccotrypes cardamomi*) は, 各種樹木の種子のみならず, 内樹皮, イチゴのクラウン部 (株もと), シダ植物の茎を食べることが知られている (Grey, 1972; 野淵, 1981)。また, クリノミキクイムシは,

表-1. キクイムシの各族の食性および配偶システム (荒谷ら, 1996 を改変)

| 亜科                 | 族                              | 属数                | 食性                           | 配偶システム                |
|--------------------|--------------------------------|-------------------|------------------------------|-----------------------|
| キクイムシ              | Hilastini ヒラストイ族               | 3                 | 内樹皮                          | メス創設                  |
|                    | Hylesinini ヒレジニ族               | 11                | 材, 内樹皮, 草本                   | メス創設, ハーレム            |
|                    | Tomicini マツノキクイムシ族             | 14                | 材, 内樹皮                       | メス創設, 同系              |
|                    | Phrixosomini                   | 1                 | 内樹皮                          | メス創設                  |
|                    | Hyorrhynchini オオキクイムシ族         | 3                 | 養菌                           | メス創設, 同系              |
|                    | Diamerini                      | 7                 | 内樹皮                          | メス創設                  |
|                    | Bothrosternini                 | 5                 | 髄, 種子, 養菌                    | オス創設, 同系              |
|                    | Phloeotribini クシヒゲキクイムシ族       | 2                 | 内樹皮                          | メス創設                  |
|                    | Phloeosinini ヒバノキクイムシ族         | 12                | 材, 内樹皮, 髄, 養菌                | メス創設, ハーレム, オス創設      |
|                    | Hypoborini                     | 8                 | 内樹皮                          | オス創設                  |
|                    | Polygraphini ヨツメキクイムシ族         | 8                 | 内樹皮                          | ハーレム, オス? 創設          |
|                    | Scolytini ゾウキカワノキクイムシ族         | 4                 | 内樹皮, 養菌                      | メス創設, ハーレム, 産雌単為生殖    |
|                    | Ctenophorini                   | 4                 | 材, 内樹皮, 髄, 葉柄                | ハーレム, オス創設            |
|                    | Scolytoplatypodini キザハシノキクイムシ族 | 1                 | 養菌                           | メス創設                  |
|                    | Micracini                      | 13                | 材, 内樹皮, 髄                    | ハーレム, オス創設            |
|                    | Cactopinini                    | 1                 | 内樹皮, サボテン                    | オス? 創設                |
|                    | Carphodictini                  | 3                 | 内樹皮                          | メス? 創設                |
|                    | Ipini イピニ族                     | 6                 | 材, 内樹皮                       | ハーレム, 産雌単為生殖 (交尾必要)   |
|                    | Crypturgini ホソキクイムシ族           | 6                 | 内樹皮, 草本                      | メス? 創設                |
|                    | Dryocoetini アトマルキクイムシ族         | 18                | 内樹皮, 髄, 種子, 葉柄, 草本           | メス創設, 同系 (半倍数性), ハーレム |
|                    | Xyleborini ザイノキクイムシ族           | 24                | 養菌                           | 同系 (半倍数性)             |
|                    | Xyloterini カレザイノキクイムシ族         | 3                 | 養菌                           | メス創設, 同系              |
|                    | Xyloctonini                    | 5                 | 内樹皮                          | メス創設                  |
| Cryphalini コキクイムシ族 | 24                             | 材, 内樹皮, 髄, 種子, 葉柄 | メス創設, 同系, ハーレム               |                       |
| Corthylini コルシリニ族  | 29                             | 材, 内樹皮, 髄, 種子, 養菌 | メス創設, 同系, ハーレム, オス創設, 産雌単為生殖 |                       |
| ナガキクイムシ            | Coptonotini                    | 3                 | 未知                           | 未知                    |
|                    | Mecopelmini                    | 2                 | 内樹皮                          | ハーレム, オス? 創設          |
|                    | Schedlarini                    | 1                 | 材                            | オス? 創設                |
|                    | Platypodini ナガキクイムシ族           | 24                | 養菌                           | オス創設, メス創設 (真社会性)     |
|                    | Diapodini トゲナガキクイムシ族           | 2                 | 養菌                           | オス創設                  |
|                    | Tesserocerini                  | 9                 | 養菌                           | オス創設                  |

族設定および属数は Wood (1986, 1993) による。日本に分布する族には和名を記した。和名には Nobuchi (1985a, b) に使われている族名および該族がない場合は族名と同じ綴りの属名に使われている和名を用いた。食性および配偶システムにおける太字は多数の, 細字は少数の種がもつ生態を示す。養菌, アンプロシアビートル; メス創設, メス創設の一夫一妻; オス創設, オス創設の一夫一妻; 同系, 同系交配の一夫多妻; ハーレム, ハーレム型一夫多妻。? は創設の性が未確定のもの。

アンブrosia菌も利用可能で(梶村, 未発表), バークビートルからアンブrosiaビートルへの進化の解明上, 重要な種となる可能性がある。

## 2. アンブrosiaビートル (Ambrosia beetle)

アンブrosiaビートルは数種のアンブrosia菌しか食べない狭食性であるが, 菌自体の寄主範囲が広いため, アンブrosiaビートルが寄生する植物の寄主範囲は広い。たとえば, クスノオオキクイムシ (*Xylosandrus mutilatus*) は, 分散期の成虫がマイカンギア内に1種の糸状菌しか保持していない (Kajimura and Hiji, 1992) が, 少なくとも11科16種の広葉樹とスギが日本での加害樹種として記録されている (野淵, 1992)。

アンブrosiaビートルの多くは枯死材や衰弱木で繁殖するが, 穿孔する樹木部位の太さや枯死の進展度が種によって異なり, 同一寄主上で複数種のアンブrosiaビートルの生息が可能となる (梶村, 2002)。アンブrosiaビートルの中にも少数派であるが, バークビートルの一部の種と同じように, 生立木で世代を全うするもの (*Trachyostus ghanaensis* など) がみられるが, 枯死材利用種よりも寄主範囲が狭い (Roberts, 1968)。また, カシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus*), *Platypus koryoensis* やハギ (ヤマモノ) キクイムシ (*Xyleborus glabratus*) のようにマスタックをして共生菌の作用で樹木を枯らすものもみられる (Kinuura and Kobayashi, 2006; Hong et al., 2006; Fraedrich et al., 2008)。カシノナガキクイムシは, 本州以南でブナ属以外の12種のブナ科樹木を枯死させた記録がある大害虫である (小林・上田, 2005; 小林, 2006)。1934年に九州南部のマテバシイとカシ類で最初の被害が記録された (熊本営林局, 1941)。本州では1980年代以降急速に被害が拡大し, はじめはミズナラが混在するナラ林がおもな被害地であったが, 2000年代以降は暖温帯のナラ・シイ・カシ林での被害も増加している (上田・小林, 2008)。

バークビートルからアンブrosiaビートルへの進化は, Farrell et al. (2001) では少なくとも7回 (うちキクイムシ亜科6回), Kirkendall (1983) では9回 (うちキクイムシ亜科8回) あったと考えられていて, 同一族内での進化も4族でみられる (表-1)。進化の過程をみると, 材食性や内樹皮食性から直接アンブrosiaビートルへ進化した系統と, 内樹皮食性から種子食性あるいは髄食性を経て進化した系統がある (野淵, 1974 など) (表-1)。

## III. キクイムシ類の多様な配偶システム

キクイムシ類は, ほとんどの種が寄主に穿った坑道内で交尾する。キクイムシ類のオスとメスの関係, すなわち配偶システムは, オスとメスのどちらが先に寄主に穴を掘り始めるか, 1頭のオスが何頭のメスと交尾するかによって, 四つのタイプに分けられる (Kirkendall, 1983)。

### 1. メス創設の一夫一妻 (female-initiated monogyny)

キクイムシ類の配偶システムの原型と考えられているの

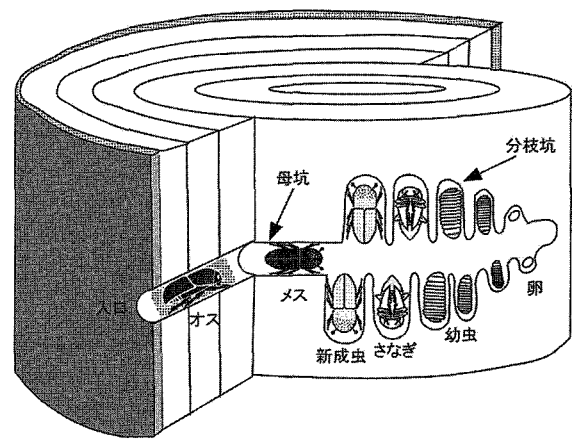


図-1. 一夫一妻制アンブrosiaビートル (キクイムシ亜科) の坑道内のようす (上田, 1996 を改変)

オスは入口をガードし, メスは母坑と分枝坑を掘って, 各分枝坑に産卵する。幼虫は, 分枝坑を広げながら坑道壁に繁殖するアンブrosia菌を食べ成長する (注: 実際の生育段階はもっと揃っている)。

がメス創設の一夫一妻である (Kirkendall, 1983)。メスが先に寄主に穿孔し, あとからやってきたオスと交尾するので, オスは入口で侵入者に対する防衛とフラス (糞と木くずが混ざったもの) の排出を, メスは坑道の拡張・清掃や産卵・子育てなどを行う (図-1)。オスは寄木の匂い (カイロモン) をもとにメスを探るか, メスから放出されるフェロモンに定位する。このフェロモンがオスのみを誘引するときは性フェロモンであるが, 両性を誘引する場合は集合フェロモンと呼ばれ, 集合フェロモンはしばしばマスタックを導く。

親が坑道内にとどまって世話をする期間は, 種およびオスとメスの間で異なり, 交尾や産卵後まもなく新しい寄主や交尾相手を求めて飛び立つものから, 最初の坑道内で死ぬまで子供の世話をするものまである。親の生理的な要求および利用する寄木の質と分布が, 親が坑道内にとどまって世話をする期間に影響すると考えられている (Kirkendall, 1983)。オス親が短時間で坑道から脱出する要因として, 1) 脱出後に交尾可能なメスに出会う可能性が高い, 2) 脱出してもメスが他のオスと交尾しない, あるいは交尾しても先に交尾したオスの精子を繁殖に用いる, 3) オスがいなくてもメスだけで他のオスや天敵に対する坑道の防衛と産卵・子育てが十分に行える, が考えられる (Kirkendall, 1983; Kirkendall et al., 1997)。メス親の場合, 1) 脱出して栄養補給しないと次の卵を産めない, 2) 利用可能な寄主が生息域にたくさんあり, かつ寄主が早く劣化する, 3) 寄主が混み合っていて, 残りの卵を産んでも子供の生存が望めない, が考えられる (Kirkendall, 1983; Kirkendall et al., 1997)。

### 2. 同系交配の一夫多妻 (inbreeding polygyny)

同系交配の一夫多妻ではメスだけが分散し, その後の坑道の創設, 繁殖, 入口のガード等の全てをメスが行う。オ

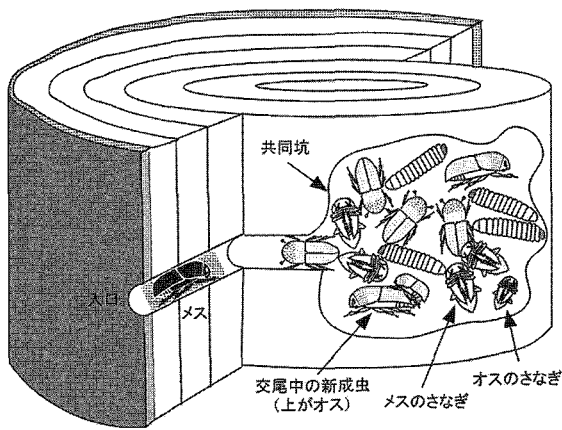


図-2. 同系交配の一夫多妻制アンブロシアビートルの坑道内の様子 (上田, 1996 を改変)

メスが入口のガード、共同坑の作成、産卵と坑道の管理のすべてを行う。オスは、数が少なく、小型かつ短命で、ふつう坑道から出ない。兄妹間交配後の既交尾メスだけが坑道から出る。

メスはメスよりも体が小さく、短命で、洞窟性昆虫のように体色・複眼・後翅が退化しているものが多く、雌雄の形態差が大きい。なかでも、東南アジアに生息する *Ozopemon* 属のオスは幼型成熟 (ネオテニー) し、大きなあごをもつことから (Browne, 1959; Hamilton, 1979; Jordal *et al.*, 2002), 一時エンマムシ科というまったく別の甲虫のなかまとして誤って扱われたことがある (Crowson, 1974)。例外として、エゾマツオオキクイムシは雌雄同形で、オスは飛翔可能であり、分散している可能性がある (Grégoire, 1988)。また、雌雄異形であるがクスノオオキクイムシ (*Xylosandrus mutilatus*) と *Hypothenemus seriatus* では、一部のオスで坑道からの脱出が観察されている (梶村, 未発表; 上田, 未発表)。子世代の性比は、メスに偏っていて、兄妹間交配 (sib-mating) する (図-2)。子世代が脱出しないうで生まれた坑道内で繁殖し、1坑道内に親、子世代、孫世代が同居する場合もある (Herfs, 1959 など)。長い進化の過程で近交弱勢が淘汰されてきたと考えられ、兄妹間交配による繁殖上の欠点は報告されていない。

メスへの偏りの程度、すなわち性比を示したデータは、オスが短命なため、しばしば実際の性比よりもメスに偏ることに注意する必要がある (Kirkendall, 1993)。全個体が成虫のブルード (Brood, ひと産みの子: キクイムシ類では、新しい寄主の探索、栄養補給、子育て等のため、産卵を一時中断する種について、各中断間の産卵から育つ集団に使う) の性比データは、オスがすでに死亡している可能性が高いので、不正確である。交尾が必要な個体が含まれているブルード、すなわちさなぎ以前の生育段階の個体が存在するブルードの性比データでないと信頼できない (Kirkendall, 1993)。正確な性比の報告として、ドングリキクイムシ (*Coccotrypes graniceps*) のオス1頭に対する平均メス数が、野外のシラカシ種子内で7.2頭、飼育下のマテバシイ種子内で15.4頭、クリノミキクイムシで同

2.9頭と7.8頭というものがある (Ueda, 1995, 1997; 上田, 2003)。種子食性以外では、アンブロシアキクイムシのファイルキクイムシ (*Xyleborus pfeili*) で、オス1頭あたりの平均メス数は26.4頭であった (水野・梶村, 未発表)。

同系交配の一夫多妻は8族にみられ (表-1)、少なくとも8回進化したと考えられている (Kirkendall, 1993; Farrell *et al.*, 2001)。アトマルキクイムシ族内の進化は、半倍数性 (haplodiploidy: オスが半数体となる遺伝様式) を伴うもので、アトマルキクイムシ族から分岐したザイノキクイムシ族は全種が半倍数性である (表-1) (Kirkendall, 1993; Farrell *et al.*, 2001)。半倍数性の種は産雄単為生殖が可能で、メスは未交尾であっても半数体のオスを生産して交尾し、その後メスを生産できる (Herfs, 1959; Norris, 1992; Ueda, 1997; 水野ら, 1999)。しかし、実際には未交尾メスによる坑道の創設は少ないことが観察されている。ドングリキクイムシの坑道がみられるマテバシイ種子を野外で採集し、子世代がオスのみか、それともメスが含まれているかで、創設メスが未交尾であったか既交尾であったかをみたところ、345坑道中3坑道 (0.9%) だけが、未交尾メスによる創設であった (上田, 未発表)。飼育下では、オスが生育途中で死亡し、交尾が不可能な子世代が74ブルード中5ブルード (6.8%) で観察されたが (Ueda, 1997), オス不在ブルード内のメスはすぐには分散しないで孫世代のオスと交尾したのち分散するものと考えられる。

ザイノキクイムシ族のファイルキクイムシでは、オス卵をいつ、何個、どれくらいの時間間隔で産下するかというタイミングについて推察されている。メス創設の一夫多妻では、オス卵産下のタイミングを調節することは、オスの生産数を最小にしながらも、短命なオスの生存期間中に最大数のメスと交尾させるという最適戦略を考えるうえで重要である。オス卵産下のタイミングは、生育速度と交尾時期の影響を受ける (Kirkendall, 1993)。すなわち、オスの生育が遅く、かつ (あるいは) メスが羽化後すぐ交尾する種では、オス卵の産下は早くなる。逆に、オスの生育が早く、かつ (あるいは) 交尾するまでメスが分散しない (= オスが最後に羽化しても、全メスと交尾できる) 種ではオス卵の産下は遅くなる。ファイルキクイムシは、母坑から分枝母坑を形成して、分枝母坑内に数日間産卵し、その間も新たな分枝母坑を掘って数日間産卵するという行動をくりかえす (Mizuno and Kajimura, 2002) (図-3)。それぞれの分枝母坑はエッグバッチ (egg batch, 卵塊: ここでは、ブルードよりも細かな単位として、産卵場所等で分けることができる集団に使う) とみなされ、各エッグバッチにオス卵を少なくとも一つ混合することが子世代のさなぎと成虫の観察から示唆されている (Mizuno and Kajimura, 2002) (図-3)。さらに、オスの生育速度はメスと同じであるにもかかわらず (水野・梶村, 2000), 羽化の開始はオスの方がメスよりも3日間遅かった (Mizuno and Kajimura, 2002)。これらの結果は、ファイルキクイムシのメスは、各エッグ

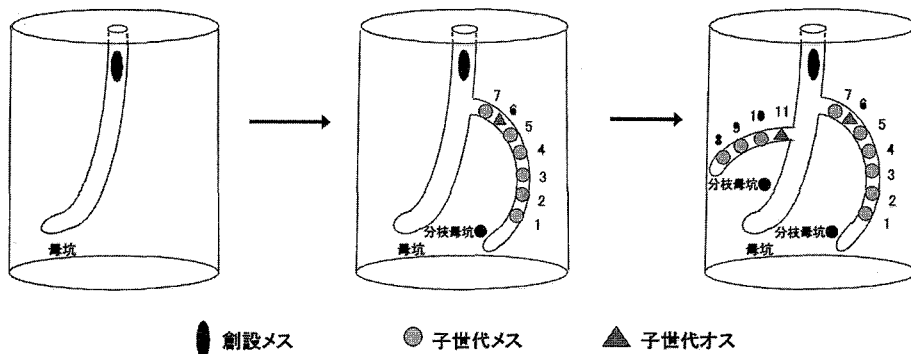


図-3. ファイルキクイムシ (*Xyleborus pfeili*: 同系交配の一夫多妻制アンブロシアビートル) の産卵順位の模式図 (Mizuno and Kajimura, 2002 を改変)

ファイルキクイムシのメスは分枝母坑を掘り進みながら、各分枝母坑に数卵ずつ産下する (注: 実際の産卵は卵塊状に行われる。オスの順位は、オスの生育速度と羽化時期から推定されたもので、直接観察されたものではない)。

バッチ内への産卵の最後の方にオス卵を産下することを示唆する (図-3)。ファイルキクイムシのメスは、交尾するまで分散しないで、同じエッグバッチ内で遅くに産下された卵から生育したオスと交尾すると考えられ、先に述べた Kirkendall (1993) の「交尾するまでメスが分散しない種ではオス卵の産下は遅くなる」という仮説と一致する。

同系交配の一夫多妻は、オスとメスの遭遇機会が低い状況下で、分散前に坑道内で交尾する方が有利となり進化したと考えられていて、そのような状況は熱帯雨林のような寄主の供給が時空的に不安定で、繁殖期の連続性が高い場所で生じる (Kirkendall, 1983, 1993)。熱帯雨林は樹種が豊富なので、各樹種の面積あたりの出現頻度は他の森林と比べて低い。また、季節性が弱いので、倒木や種子といった寄主がいつ生じるかが予測困難で、かつキクイムシ類の繁殖期は連続しているため、寄主範囲が広く、かつ同系交配の一夫多妻のものが有利となる (Kirkendall, 1993)。一般的に外来の侵入種は、攪乱地や林縁ではみられるが、原生林の奥深くに侵入することはないと考えられている (Brothers and Spingarn, 1992 など)。しかし、中央アメリカの原生林では、枯死した枝や小径材に穿入する昆虫が少ないため空きニッチがあり、アジア産のザイノキクイムシ族 3 種が、侵入・定着し、優占種となっている (Kirkendall and Ødegaard, 2007)。海洋島に侵入・定着する場合も、寄主範囲が広く、かつ同系交配の一夫多妻のものは、利用できる寄主が島にある確率が高く、メスだけで子孫を残すことができ、近交弱勢が弱いので有利である (Kirkendall, 1993; Jordal *et al.*, 2001; Kirkendall and Jordal, 2006)。植物界では島への定着成功と同系交配 (自家受粉) との関係がこれまで示されてきたが (McMullen, 1987 など)、動物界ではキクイムシ類が同系交配との関係から地理的分布について議論された唯一のグループである (Kirkendall and Jordal, 2006)。

### 3. ハーレム型一夫多妻 (harem polygyny)

ハーレム型一夫多妻ではまずオスが坑道を掘り始め、フェロモンを放出する。1頭のオスに対し1頭以上 (多く

は1~4頭。16頭以上の例もある (Kirkendall, 1990)) のメスが交尾する。その後の行動はメス創設の一夫一妻と同じで、メスは坑道の拡張・産卵その他を行い、オスは入口に留まる (図-4)。メスは穿入孔からそれぞれ分かれて坑道を掘るので、子世代の生育状況は、交尾した順番によって、それぞれのメスの坑道ごとに異なる (図-4)。ハーレム型一夫多妻はメス創設の一夫一妻から進化したと考えられている (Kirkendall, 1983) が、ハーレム型一夫多妻に至るには、一妻から多妻への進化と創設性のメスからオスへの進化といった二つの障害がある。一妻から多妻への進化については、メス創設の一夫一妻の種においてオスが他のメスを坑道に受け入れることがしばしば観察されていることから、容易に生じる背景がある (Kirkendall, 1983)。複数メスを坑道に受け入れることでオスの繁殖成功率 (子をより多く残すことへの適応) が増すという状況は、しばしば生じると考えられる。メスにとっても、すでに高密度に攻撃が生じている寄主上では、新たな坑道を創設して狭い空間で繁殖するよりも、既存の坑道に入る方が、時間的・空間的に有利となる (Kirkendall, 1983)。創設性のメスからオスへの進化については、多妻が高頻度で生じている状況下では、オスにとって坑道の創設にかかるコストよりも、多妻によって得る繁殖の利益の方が高くなることで生じたと考えられている (Kirkendall, 1983)。ハーレム型一夫多妻への進化は、質は高いがまれな寄主へ進出する際に生じると考えられていて、少なくとも12回生じた (Kirkendall, 1983) (表-1)。ハーレム型一夫多妻はほぼパークビートルに限られていて、アンブロシアビートルではコルシリニ族の一部のみみられるだけである (表-1)。

イピニ族ハキクイムシ属 (*Ips*) はハーレム型一夫多妻であるが、北米・北欧に分布する5種において、一部のメスは、交尾が必要な産雌単為生殖 (pseudogamous parthenogenesis, sperm-dependent parthenogenesis) をすることが知られている (表-1) (Bakke, 1968; Beukeboom and Vrijenhoek, 1998 など)。交尾が必要な産雌単為生殖メスは、三ないし四倍体であることが知られていて (Lanier

and Kirkendall, 1986; Beukeboom and Vrijenhoek, 1998), オスとの交尾でメスが貯精嚢に精子をため、産卵時に精子が卵に入るところまでは両性生殖と同じだが、精子は卵核と接合しないで、メスだけが産生される (Beukeboom and Vrijenhoek, 1998)。交尾が必要な産雌単為生殖メスは、未交尾では産卵しないことが多く、産卵しても孵化しない (Kirkendall, 1990)。交尾が必要な産雌単為生殖メスが混在する個体群では、メスが単独で創設し子世代がメスのみの坑道と、オスが創設し子世代に両性がみられる通常のハーレム型一夫多妻の坑道が混在してみられる。個体群全体の性比はメスに偏っていて、分布の低温限界に近い地域ほどその偏りが強い (Bakke, 1968; Meirmans *et al.*, 2006)。

交尾が必要でない一般的な産雌単為生殖 (thelytoky) も知られている。コルシリニ族の *Pityophthorus puberulus* はオス創設の一夫多妻と考えられているが、北米の一部の地域では全個体がメスで、メスが単独で創設する坑道しかみられない (Deyrup and Kirkendall, 1983) (表-1)。オス創設の一夫多妻ではないが、ゾウキカワノキクイムシ族の *Scolytus rugulosus* は、イスラエルにおいてメス創設一夫一妻の坑道と産雌単為生殖の坑道が混在してみられる (Gurevitz, 1975) (表-1)。

#### 4. オス創設の一夫一妻 (male-initiated monogyny)

オス創設の一夫一妻は、ハーレム型一夫多妻のうちの一つのタイプと考えられる配偶システムで、オスが最初に掘った坑道に必ず1頭のメスのみが入る (Kirkendall, 1983)。質が均一で、1頭のメスが広い繁殖空間を占めることができる寄主を利用する場合、一夫一妻が有利となる (Kirkendall, 1983)。ハーレム型一夫多妻のうち、新たな食性や寄主への進出によって、一夫一妻が有利な状況となり、一夫一妻に固定されたものがオス創設の一夫一妻と考えられている (Kirkendall, 1983)。キクイムシ亜科のオス創設の一夫一妻の生態は、坑道開設の性が異なること以外はメス創設の一夫一妻と同じである。キクイムシ亜科のオス創設の一夫一妻は、パークビートルで多くみられるが、アンブロシアビートルではコルシリニ族の一部のみみられるだけである (表-1)。

キクイムシ亜科に対し、ナガキクイムシ亜科では、ほとんどの種がオス創設の一夫一妻制アンブロシアビートルである (表-1)。これらの一部では、鞘翅と腹部をこすり合わせて摩擦音を出し (Ytsma, 1988; 衣浦, 1994)、音響を交えた複雑な交尾行動をもつことが知られていて (Jover, 1952; Ohya and Kinuura, 2001)、この間に雌雄とも配偶者選択を行うと考えられている (Kobayashi and Ueda, 2002)。ナガキクイムシ亜科の多くは、子世代が羽化するまで雌雄が長期間協力して世話をし、新たな坑道の創設はしないことが知られている (Roberts, 1968 など)。また、ナガキクイムシ亜科の多くは後述するように長大な坑道を構築することが知られていて、カシノナガキクイムシでは一つの坑道から最大 558 頭の子世代の羽化が記録されている (小林, 2006)。雌雄の長いきずなど高い繁殖力が、念

入りな配偶行動を進化させたのかもしれない。

#### IV. キクイムシ類の坑道型の多様性

キクイムシ類の坑道型は、食性と配偶システムの多様性の影響を受けて、さらに多様化している。

内樹皮食のオスおよびメス創設の一夫一妻の場合は、メスは自らが掘った母坑という坑道で産卵し、孵化した幼虫は自力で内樹皮を掘り進みながら成長する。やがて幼虫が掘った穴 (幼虫坑) の先端でさなぎになる。成虫になるとそのままあるいはさらに掘り進んだあとそれぞれ穴をあけて脱出する。母坑の形が直線状のものでは、メスが左右に等間隔で産卵するため、坑道型は梯子状となる (図-4 に示した3本の母坑のうちの1本を取り出した形状)。母坑より前に掘られる交尾室 (交尾を行う空間で、母坑の一部が太くなり入口とつながっている部分) は、母坑の片方の端にある。母坑には直線状以外にみだくじのように分岐したものがある (加辺, 1955)。母坑の形だけでなく、幼虫坑が掘られる方向によって坑道型はさらにさまざまなタイプに分かれる (加辺, 1955)。内樹皮食のハーレム型一夫多妻の場合は、交尾室を中心に複数の母坑が掘られる (図-4)。母坑数が多い種では、放射状に母坑が掘られるが、

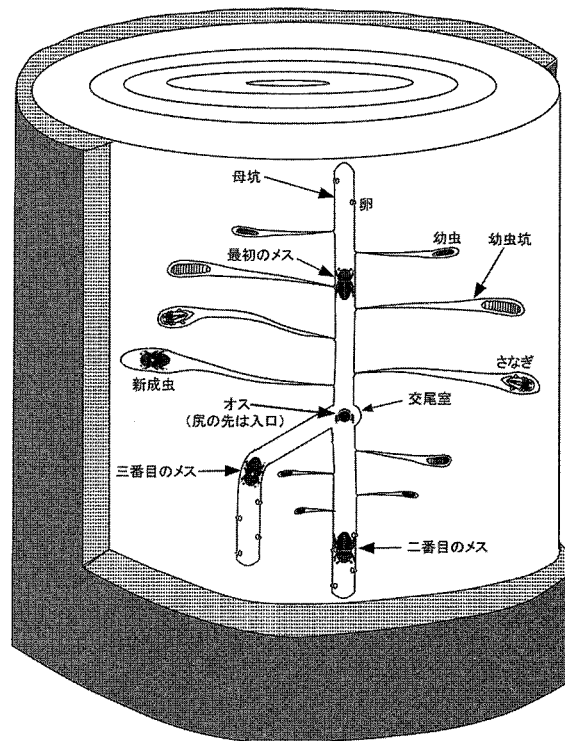


図-4. ハーレム型一夫多妻制パークビートル (内樹皮食) の坑道内のようす (上田, 2006 を改変)

オスが先に穿孔して交尾室を掘り、メスを受け入れる。オスは入口のガードを、メスは母坑を掘って、左右に産卵する。幼虫は自ら幼虫坑を掘り進みながら内樹皮を食べて成長し、幼虫坑の末端でさなぎになる。羽化した成虫は自ら脱出孔を掘って脱出する。各坑道内の生育状況の早さは、呼び込まれたメスの順になる (注: 実際の生育段階はもっと揃っている)。

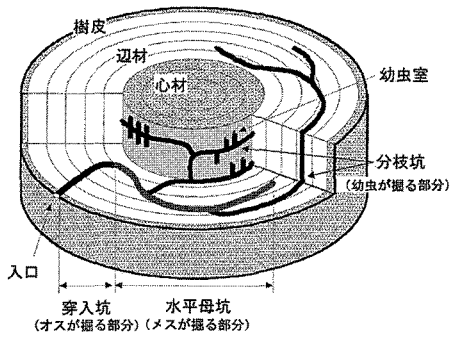


図-5. カシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus*: ナガキクイムシ亜科のオス創設の一夫一妻制アンプロシアビートル) の坑道の模式図 (小林・上田, 2005 を改変)

オスが穿孔坑を掘ったのち、メスを受け入れる。オスは入口のガードと坑道の管理、メスは水平母坑を掘って、産卵と坑道の管理を行う。幼虫は分枝坑を掘るとともに、卵を分枝坑内深くに移動させる。幼虫はさらに幼虫室を掘って、その中でさなぎになる。

ヤツバキクイムシのように一夫二妻が原則の種では、見かけ上1本の母坑の中央に交尾室がある形となる (加邇, 1955)。

アンプロシアビートルのオスおよびメス創設の一夫一妻では、メスが母坑からさらに分枝坑とよばれるくぼみを梯子状に掘る (図-1)。各分枝坑にアンプロシア菌を栽培し、一卵産み付ける。菌が繁茂した分枝坑を英語では cradle (「ゆりかご」の意) とよぶ。孵化した幼虫は、成長に合わせて分枝坑を拡張し、そのなかでさなぎになる。羽化したのちは、自ら脱出用の穴を掘ることなく、親が穿孔した入口から出て行く。ナガキクイムシ亜科では cradle 状の分枝坑ではなく、複雑に分岐した分枝坑が掘られ (図-5)、カシノナガキクイムシでは全長4mに達することもある (Soné *et al.*, 1998)。複数の卵と幼虫が各分枝坑内でみられる。生育した幼虫は、分枝坑からさらに掘り進んだくぼみ (幼虫室) の中でさなぎになり、成虫になると入口から出て行く。

同系交配の一夫多妻の場合は、食性にかかわらず共同坑とよばれる坑道内でさまざまな生育段階の兄弟姉妹が暮らす。共同坑は、一室 (図-2) あるいは複数の部屋 (図-3) の母坑と分枝母坑は共同坑の一部) がつながった空間である。ほとんどの場合、入口から出ていくのはメス成虫のみで、オス成虫は坑道内に留まる。

### V. キクイムシ類の社会性の発達

昆虫の社会性は大きく亜社会性と真社会性に分けられる。亜社会性は、親子と一緒に生活し、親が子供の世話をする社会で、親とともに不妊の子供 (不妊カースト) も子供の世話をする真社会性の前段階の社会と考えられている (Wilson, 1971 など)。キクイムシ類には亜社会性の種が多い。アンプロシアビートルはすべての種が幼虫に餌を用意し、世話をするので亜社会性をもつといえる (上田, 1996) (図-1)。アンプロシアビートル以外のキクイムシ類

でも、同系交配の一夫多妻のように親子が同居して、親が坑道の管理をする場合、親が幼虫の居住空間の世話をしていることから、亜社会性といえることができる (図-2)。逆に、内樹皮食の一夫一妻やハーレム型一夫多妻のように、親子が出会うのは卵の段階だけで、幼虫がそれぞれの坑道を掘るものは、亜社会性とはいえない (図-4)。

真社会性は、成体 (シロアリとアブラムシでは成体に至らない幼体も含む) が、1) 2世代以上コロニー内に重複して暮らし、2) 共同して幼体を飼育し、3) 繁殖個体と非繁殖 (あるいは少数繁殖) 個体 (=不妊カースト) に分かれている社会をいう (Wilson and Hölldobler, 2005)。真社会性は、ミツバチ、アリ、シロアリ等では有名だが、甲虫目では現在のところオーストラリアに生息する *Austroplatypus incomperus* でのみ知られている (Kent and Simpson, 1992; Kent, 2002)。Kent and Simpson (1992) と Kent (2002) によると、「*A. incomperus* はユーカリの生立木心材に坑道を掘る。交尾済みのメスが坑道を創設し、オスは坑道には入らない。卵から成虫になるまでに2年以上かかる。坑道が4年以上になると、二つのタイプのメスが出現する。一つはふ節 (脚の先端部分) がない未交尾メス (resident) で、もう一つはふ節があって坑道から出ていくメス (non-resident) である。resident は、脱出しても新たな坑道は創設できず、不妊カーストとして他の兄弟姉妹を世話をしていると考えられる。坑道内のメス数はオスよりも多いが、脱出虫の性比は1:1で、脱出時のメスは未交尾である。坑道の入口に形成される樹脂の発達程度から、37年間存続していると考えられる坑道がある」。 *A. incomperus* は、生立木の心材という長期間安定している寄主を利用しているが、その反面、外に出て新しい坑道を創設する場合、生立木が出す樹脂に打ち勝つ必要があるため、掘られた坑道のうち繁殖に成功するのは約12%である (Kent and Simpson, 1992)。子世代メスにとって、成功する確率は低いながらも自ら坑道を創設して繁殖するよりも、不妊カーストとなって安定した坑道内に残る方が繁殖戦略上有利となり、真社会性が進化したと考えられている (Kirkendall *et al.*, 1997)。

半倍数性動物の遺伝様式が利他行動を進化させる大きな要因であるという、真社会性進化における Hamilton (1964) の「3/4 仮説」は、Kasuya (1982) によって理論的に否定されている。しかし、半倍数性と真社会性の両方をもつハチ、アリ、アザミウマでは、真社会性種のすべてが半倍数性であるため、真社会性の進化に半倍数性が必要かどうかを検証できない。最近の研究で、キクイムシ類で真社会性をもつ *A. incomperus* は一般的な倍数性動物の遺伝様式をもつことが明らかにされている (Smith *et al.*, 2009)。キクイムシ類において、半倍数性のアトマルキクイムシ族とザイノキクイムシ族で真社会性が生じず、倍数性動物の *A. incomperus* で真社会性が生じたことは、Kasuya (1982) の理論を支持するものである。

*A. incomperus* は子世代メスが利他行動をすると考えら



れているが、実際の利他行動は観察されていない (Kent and Simpson, 1992; Kent, 2002)。これに対し、他のナガキクイムシ亜科では、幼虫による利他行動が観察されている。ナガキクイムシ亜科では成虫だけでなく5齢(終齢)幼虫も坑道を拡張することと、分枝坑の先端付近に5齢幼虫が卵を運搬することが予測されていた (Roberts, 1968)。近年ヨシブエナガキクイムシ (*Platypus calamus*) とカシノナガキクイムシを人工飼料で飼育し、坑道内を直接観察することで、5齢幼虫があごでかじり取った試料を腹部下面にためこんで分枝坑外に搬出する行動や、5齢幼虫の体表面に卵が付着して移動することが確認された (野崎ら, 2003; 梶村ら, 2004; 小林, 2006)。また、カシノナガキクイムシの5齢幼虫が腹部末端から透明な液体を出して坑道壁面を濡らす行動や、乳白色の液体を出してこれを別の幼虫が吸い取る行動が観察されている (野崎ら, 2003; 小林, 2006)。これらの行動は、5齢幼虫による坑道の管理や兄妹の世話と推測されている (野崎ら, 2003; 小林, 2006)。シロアリやアブラムシは幼虫(幼生)が不妊カーストになるが、さなぎの時期がない不完全変態の昆虫で、幼虫は翅がないだけで、体型は成虫と似ている。これに対し、キクイムシ類を含む甲虫目は完全変態の昆虫で、さなぎの時期があって、幼虫と成虫の体型は異なる。ヨシブエナガキクイムシやカシノナガキクイムシの幼虫で不妊カーストが確認されれば、完全変態昆虫において幼虫が不妊カーストとなる真社会性の初めての記録となる。

#### VI. キクイムシ類の生態解明のための人工飼育: 結びにかえて

穿孔したキクイムシ類の生態に関する知見の多くは、その部位を切開することによって得られてきた。しかし、破壊的な調査は、異なる個体、坑道の結果を寄せ集め、類推したもの過ぎない。とくに、偶然見つけた野外サンプルの場合、穿孔時期さえ不明である。また、穿孔後の日数が確認できても、一度切開すれば、元に戻すことはできない。もちろん、精度の高いサンプリングにより、生態が詳細に調べられた例もある。それでも、坑道内部を直接、継続して観察できないのは、キクイムシ類の坑道内生態についての仮説を検証する上で致命的な障害となっている。この障害を克服するために、これまでに、キクイムシ類のさまざまな人工飼育法が開発されてきた。なお、カシノナガキクイムシの坑道の様子をCTスキャン(X線断層撮影)する試みもあった(曾根ら, 1995)が、実用的な展開には至らなかった。

アンブロシアビートルでは、人工飼料をガラス容器に詰めて成型する技術の開発が試みられてきた。まず、木材の鋸屑、乾燥酵母、デンプン、糖および水を主成分として混合する人工飼料が開発された (Saunders and Knoke, 1967)。その後、雑菌の侵入を抑制するため、人工飼料に抗生物質を加えるようになった (Norris and Chu, 1970; Batra, 1985)。そして、近年、抗生物質を使わないが、樹

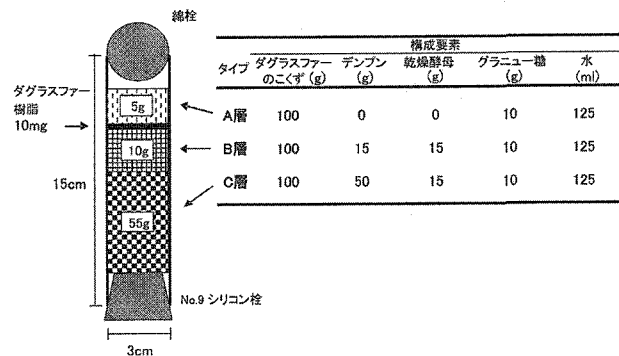


図-6. アンブロシアビートル用に開発された二層構造の人工飼料 (Mizuno and Kajimura, 2009 を改変)

上層を貧栄養にすることで、抗生物質を用いなくても雑菌を防ぐことが可能となった。また、キクイムシの穿孔する樹種に関係なく使える。

脂を添加し、上層を貧栄養にした三層構造の人工飼料 (水野ら, 1997) を経て、樹脂も使わない二層構造の人工飼料が開発された (Mizuno and Kajimura, 2009) (図-6)。この実用的な二層構造の人工飼料は、今後、世界標準の飼育ツールになるものと思われる。V章で述べたヨシブエナガキクイムシとカシノナガキクイムシ幼虫の利他行動の観察 (野崎ら, 2003; 梶村ら, 2004; 小林, 2006) にも、二層構造の人工飼料を用いている。

坑道内生態を直接観察する方法として、寄主を透明な容器で囲って坑道内のように観察するというアイデアは古くからあった。パークビートルでは、食物となる内樹皮を外樹皮ごと平らにして透明プラスチック板で挟む、という方法がある (Hopping, 1961)。このサンドイッチ法は、カラマツヤツバキクイムシ (*Ips subelongatus*) に応用され、坑道形成様式や産卵・発育速度などの解明に寄与した (今田・鈴木, 1988; 鈴木・今田, 1993)。種子食性のパークビートルでは、種子を主成分とした人工飼料を用いたサンドイッチ法で、坑道内生態の観察を行っている (上田, 未発表)。アンブロシアビートルでも、サンドイッチ法は、カシノナガキクイムシで丸太の木口面を挟む方法で使われていて (小林, 2006)、今後、人工飼料とサンドイッチ法を併用する方法の開発が期待される。

アンブロシア菌を人工的に培地に培養して飼育する方法も開発されている。この方法を用いると透明なシャーレ内で飼育できるので、行動観察およびさまざまな処理や操作が容易に行える。たとえば、クスノオオキクイムシの場合、孵化幼虫の密度を変えて飼育してみると、幼虫密度が高いほど羽化率と羽化成虫の体サイズが減少した (Kajimura and Hiji, 1994)。この結果は、繁殖末期における羽化虫数の急減と個体サイズの小型化がアンブロシア菌の不足に起因するという切開調査からの予測を実証した。また、フィリピンザイノキクイムシ (*Xyleborus perforans*) では、単独飼育した個体の成長を追跡することによって、発育零点と有効積算温度が算出されている (水野・梶村, 未発表)。

以上のように、現在のところ、可視的な人工飼育として

は、1) 外部から観察できるように繁殖木を加工する方法、2) 人工飼料を容器に詰めて成型する方法、3) シャーレ内の培地で培養したアンブロシア菌を与える方法、がある。これらの方法を組み合わせ、目的に応じて使い分けていけば、キクイムシ類の坑道内生態を総合的に解明することができると思われる。そして、ビデオ機器等の記録媒体や映像解析に関する技術の進展・革新によって、記録されるデータの精度や質は高いものになっていくであろう。

本報告を作成するにあたり、貴重な助言をいただいた京都府農林水産技術センターの小林正秀博士と森林総合研究所北海道支所の佐山勝彦博士、ならびに英文の校閲をいただいた同所の Dr. Robert Johns に深謝する。なお、本総説に引用した研究例の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金 (No.20405025)、財団法人発酵研究所平成 19 年度研究助成金、財団法人昭和報公会 (伊藤忠兵衛基金) 2008 年度学術研究助成金の補助を受けている。

### 引用文献

- 荒谷邦雄・近 雅博・上田明良 (1996) 食材性甲虫における亜社会性。(親子関係の進化生態学。斉藤 裕編, 北海道大学図書刊行会), 96-108.
- Bakke, A. (1968) Field and laboratory studies on sex ratio in *Ips acuminatus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway. *Can. Entomol.* 100 : 640-648.
- Batra, L.R. (1985) Ambrosia beetles and their associated fungi: research trends and techniques. *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)* 94 : 137-148.
- Beaver, R.A. (1989) Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles. *In* Insect-fungus interactions. Wilding, N., Collins, N.M., Hammond, P.M., and Webber, J.F. (eds.), Academic Press, 121-143.
- Beukeboom, L.W. and Vrijenhoek, R.C. (1998) Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis. *J. Evol. Biol.* 11 : 755-782.
- Brothers, T.S. and Spingarn, A. (1992) Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conserv. Biol.* 6 : 91-100.
- Browne, F.G. (1959) Notes on two Malayan scolytid bark-beetles. *Malayan For.* 22 : 292-300.
- Crowson, R.A. (1974) Observations on Histeroidea, with descriptions of an apterous male, and of the internal anatomy of a male *Sphaerites*. *J. Entomol. (B)* 42 : 133-140.
- Deyrup, M. and Kirkendall, L.R. (1983) Apparent parthenogenesis in *Pityophthorus puberulus* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76 : 56-60.
- Farrell, B.D., Sequeira, A.S., O'Meara, B.C., Normark, B.B., Chung, J.H., and Jordal, B.H. (2001) The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Evolution* 55 : 2011-2027.
- Fraedrich, S.W., Harrington, T.C., Rabaglia, R.J., Ulyshen, M.D., Mayfield, A.E. III, Hanura, J.L., Eickwort, J.M., and Miller, D.R. (2008) A fungal symbiont of the redbay ambrosia beetle causes a lethal wilt in redbay and other Lauraceae in the Southeastern United States. *Plant Dis.* 92 : 215-224.
- Gray, B. (1972) Observations on *Poecilips cardamomi* (Schaufuss), the second species of Scolytidae to be found in bracken fern (Col.). *Entomol. Ts. Arg.* 93 : 229-237.
- Grégoire, J.-C. (1988) The greater European spruce beetle. *In* Dynamics of forest insect populations. Berryman, A.A. (ed.), Plenum, 455-478.
- Gurevitz, E. (1975) Contribution a l'étude des Scolytidae I. Comportement de différents stades du scolyte méditerranéen, *Scolytus (Rugoscolytus) mediterraneus* Eggers en Israël. *Ann. Zool.-Écol. Anim.* 7 : 477-489.
- Hamilton, W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour, I, II. *J. Theor. Biol.* 7 : 1-52.
- Hamilton, W.D. (1979) Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. *In* Sexual selection and reproductive competition in insects. Blum, M.S. and Blum, N.A. (eds.), Academic Press, 167-220.
- Herfs, A. (1959) Über den Steinnußborkenkäfer, *Coccotrypes dactyliperda* F. Anz. Schädlingsskde 32 : 1-4.
- Hong, K.J., Kwon, Y.D., Park, S.W., and Lyu, D.P. (2006) *Platypus koryoensis* (Murayama) (Platypodidae; Coleoptera), the vector of oak wilt disease. *Korean J. Appl. Entomol.* 45 : 113-117.
- Hopping, G.R. (1961) Techniques for rearing *Ips* DeGeer (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 93 : 1050-1053.
- Horntvedt, R., Christiansen, E., Solheim, H., and Wang, S. (1983) Artificial inoculation with *Ips typographus*-associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. *Medd. Nor. Inst. Skogforsk.* 38 : 1-20.
- 今田秀樹・鈴木重孝 (1988) カラマツヤツバキクイムシの成虫と幼虫の行動. 北方林業 40 : 113-115.
- Jordal, B.H., Beaver, R.A., and Kirkendall, L.R. (2001) Breaking taboos in the tropics: incest promotes colonization by wood-boring beetles. *Global Ecol. Biogeog.* 10 : 345-357.
- Jordal, B.H., Beaver, R.A., Normark, B.B., and Farrel, B.D. (2002) Extraordinary sex ratios and the evolution of male neoteny in sibmating *Ozopemon* beetles. *Biol. J. Linn. Soc.* 75 : 353-360.
- Jover, H. (1952) Note préliminaire sur la biologie des Platypodidae de Basse-côte d'Ivoire. *Rev. Pathol. Veg. Entomol. Agric. Fr.* 31 : 73-81.
- 加辺正明 (1955) 日本産キクイムシ類の喰痕の研究. 134 pp.+5 figs, 前橋管林局.
- 梶村 恒 (2002) キクイムシ類の穿孔様式と繁殖特性：養菌性グループを中心に. 日生態誌 52 : 81-88.
- Kajimura, H. and Hijii, N. (1992) Dynamics of the fungal symbionts in the gallery system and the mycangia of the ambrosia beetle, *Xylosandrus mutilatus* (Blandford) (Coleoptera: Scolytidae) in relation to its life history. *Ecol. Res.* 7 : 107-117.
- Kajimura, H. and Hijii, N. (1994) Reproduction and resource utilization of the ambrosia beetle, *Xylosandrus mutilatus*, in field and experimental populations. *Entomol. Exp. Appl.* 71 : 121-132.
- 梶村 恒・水野孝彦・野崎 愛・小林正秀 (2004) 人工飼料を利用したヨシブエナガキクイムシの飼育の試み. 中森研 52 : 109-112.
- Kasuya, E. (1982) Factors governing the evolution of eusociality through kin selection. *Res. Popul. Ecol.* 24 : 174-192.
- Kent, D.S. (2002) Biology of the ambrosia beetle *Austroplatypus incompertus* (Schedl). *Aust. J. Entomol.* 41 : 378.
- Kent, D.S. and Simpson, J.A. (1992) Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften* 79 : 86-87.
- 衣浦晴生 (1994) カシノナガキクイムシの発音器官. 日林東北支誌 46 : 49-50.
- Kinuura, H. and Kobayashi, M. (2006) Death of *Quercus crispula* by inoculation with adult *Platypus quercivorus* (Coleoptera: Platypodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 41 : 123-128.
- Kirkendall, L.R. (1983) The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 77 : 293-352.
- Kirkendall, L.R. (1990) Sperm is a limiting resource in the pseudogamous bark beetle *Ips acuminatus* (Scolytidae). *OIKOS* 57 : 80-87.
- Kirkendall, L.R. (1993) Ecology and evolution of biased sex ratios in bark and ambrosia beetles. *In* Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. Wrensch, D.L. and Ebbert, M.A. (eds.), Chapman and Hall, 235-345.
- Kirkendall, L.R. and Jordal, B.H. (2006) The bark and ambrosia beetles (Curculionidae, Scolytinae) of Cocos Island, Costa Rica and the

- role of mating systems in island zoogeography. *Biol. J. Linn. Soc.* 89: 729-743.
- Kirkendall, L.R. and Ødegaard, F. (2007) Ongoing invasions of old-growth tropical forests: establishment of three incestuous beetle species in southern Central America (Curculionidae: Scolytidae). *Zootaxa* 1588: 53-62.
- Kirkendall, L.R., Kent, D.S., and Raffa, K.F. (1997) Interactions among males, females and offspring in bark and ambrosia beetles: the significance of living in tunnels for the evolution of social behavior. *In* The evolution of social behavior in insects and arachnids. Choe, J.C. and Crespi, B.J. (eds.), Cambridge University Press, 181-215.
- 小林正秀 (2006) ブナ科樹木萎凋病を媒介するカシノナガキクイムシ。(樹の中の虫の不思議な生活。柴田毅次・富樫一巳編, 東海大学出版会)。189-210.
- Kobayashi, M. and Ueda, A. (2002) Preliminary study of mate choice in *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 37: 451-457.
- 小林正秀・上田明良 (2005) カシノナガキクイムシとその共生菌が関与するブナ科樹木の萎凋枯死—被害発生要因の解明を目指して—。日林誌 87: 435-450.
- 熊本営林局 (1941) カシ類のシロスジカミキリ及カシノナガキクイムシの豫防駆除試験の概要。51 pp, 熊本営林局。
- Lanier, G.N. and Kirkendall, L.R. (1986) Karyology of pseudogamous *Ips* bark beetles. *Hereditas* 105: 87-96.
- Marvaldi, A.E. (1997) Higher level phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionidae) based mainly on larval characters, with special reference to broad-nosed weevils. *Cladistics* 13: 285-312.
- McMullen, C.K. (1987) Breeding systems of selected Galápagos Islands angiosperms. *Am. J. Bot.* 74: 1694-1705.
- Meirmans, S., Skorpung, A., Løynning, M.K., and Kirkendall, L.R. (2006) On the track of the Red queen: bark beetles, their nematodes, local climate and geographic parthenogenesis. *Eur. Soc. Evol. Biol.* 19: 1939-1947.
- 水野孝彦・梶村 恒 (2000) 養菌性キクイムシの生育期間推定のための簡便法。日林九支論 53: 111-113.
- Mizuno, T. and Kajimura, H. (2002) Reproduction of the ambrosia beetle, *Xyleborus pfeili* (Ratzeburg) (Col., Scolytidae), on semi-artificial diet. *J. Appl. Entomol.* 126: 455-462.
- Mizuno, T. and Kajimura, H. (2009) Effects of ingredients and structure of semi-artificial diet on the reproduction of an ambrosia beetle, *Xyleborus pfeili* (Ratzeburg) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Appl. Entomol. Zool.* 44: 363-370.
- 水野孝彦・藤原史郎・松田 勝 (1997) 人工飼料による養菌性キクイムシ *Xyleborus pfeili* (Ratzeburg) の飼育。植防調研報 33: 81-85.
- 水野孝彦・高橋俊史・白岩信二・磯村嘉宏・松田 勝・田中健治 (1999) 養菌性キクイムシ *Xyleborus pfeili* (Ratzeburg) 未交尾雌の次世代繁殖能力について。植防調研報 35: 57-59.
- Nobuchi, A. (1969) A comparative morphological study of the proventriculus in the adult of the superfamily Scolytoidea (Coleoptera). *林試研報* 224: 1-110 (+17 plates).
- 野淵 輝 (1974) キクイムシ類の生活型の進化。植物防疫 28: 75-81.
- 野淵 輝 (1981) イチゴのクラウンとクリの実を加害するクリノミキクイムシ。応動昆 25: 294-296.
- Nobuchi, A. (1985a) Check-list of Coleoptera of Japan No. 29. 3 pp, The Coleopterists' Association Japan.
- Nobuchi, A. (1985b) Check-list of Coleoptera of Japan No. 30. 32 pp, The Coleopterists' Association Japan.
- 野淵 輝 (1992) スギ・ヒノキ葉枯らし材と風倒木に穿孔するキクイムシ類 (IV)。林業と薬剤 122: 1-12.
- Norris, D.M. (1992) *Xyleborus* ambrosia beetles, a symbiotic ideal extreme biofacies with evolved polyphagous privileges at monophagous prices. *Symbiosis* 14: 229-236.
- Norris, D.M. and Chu, H.M. (1970) Nutrition of *Xyleborus ferrugineus* II. A holidic diet for the aposymbiotic insect. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1142-1145.
- 野崎 愛・小林正秀・梶村 恒・上田明良・北島 博, 後藤秀章 (2003) カシノナガキクイムシの人工飼育。日林学術講 141: 59.
- Ohya, E. and Kinuura, H. (2001) Close range sound communication of the oak platypodid beetle *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 36: 317-321.
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carrol, A.L. Hicke, J.A., Turner, M.G., and Romme, W.H. (2008) Cross-scale drives of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience* 58: 501-517.
- Roberts, H. (1968) Notes on the biology of ambrosia beetles of the genus *Trachyostus* Schedl (Coleoptera: Platypodidae) in west Africa. *Bull. Entomol. Res.* 58: 325-352.
- Saunders, J.L. and Knoke, J.K. (1967) Diet for the ambrosia beetles *Xyleborus ferrugineus* (Fabricius) *in vitro*. *Science* 157: 460-463.
- Smith, S.M., Beattie, A.J., Kent, D.S., and Stow, A.J. (2009) Ploidy of the eusocial beetle *Austroplatypus incompertus* (Schedl) (Coleoptera, Curculionidae) and implications for the evolution of eusociality. *Insect. Soc.* 56: 285-288.
- Soné, K., Mori, T., and Ide, M. (1998) Life history of the oak borer, *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae). *Appl. Entomol. Zool.* 33: 67-75.
- 曾根晃一・森 健・井手正道・瀬戸口正和・山之内清竜 (1995) X線断層撮影法 (CTスキャン) のカシノナガキクイムシの坑道調査への応用。応動昆 39: 341-344.
- 鈴木重孝・今田秀樹 (1993) カラマツヤツバキクイムシの発育期間に及ぼす温度の影響。日林誌 75: 538-540.
- Ueda, A. (1995) Field study of two spermatophagous scolytid beetles, *Coccotrypes graniceps* Eichhoff and *C. cardamomi* (Shaufuss), in acorns of *Quercus myrsinaefolia* Blume. *In* Behavior, population dynamics and control of forest insects. Hain, F.P., Salom, S.M., Ravlin, W.F., Payne, T., and Raffa, N. (eds.), The Ohio State University, 610-626.
- 上田明良 (1996) キクイムシの家族生活。昆虫と自然 31(11): 17-21.
- Ueda, A. (1997) Brood development of an inbreeding spermatophagous scolytid beetle, *Coccotrypes graniceps* (Eichhoff) (Coleoptera: Scolytidae). *Jpn. J. Entomol.* 65: 677-687.
- 上田明良 (2003) 種子食性キクイムシの生態。日林学術講 114: 324.
- 上田明良 (2006) 大規模風倒後のヤツバキクイムシ類による生立木被害とその予防法—2004年18号台風とこれまでの台風の比較—。日林北支論 54: 156-159.
- 上田明良・小林正秀 (2008) カシノナガキクイムシによるブナ科樹木集団枯死被害の拡大。昆虫と自然 43(12): 17-20.
- Wilson, E.O. (1971) *Insect societies*. 548 pp, Harvard Univ. Press.
- Wilson, E.O. and Hölldobler, B. (2005) Eusociality: Origin and consequences. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 102: 13367-13371.
- Wood, S.L. (1986) A reclassification of the genera Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Nat. Mem.* 10: 1-126.
- Wood, S.L. (1993) Revision of the genera Platypodidae (Coleoptera). *Great Basin Nat. Mem.* 53: 259-281.
- Ytsma, G. (1988) Stridulation in *Platypus apicalis*, *P. caviceps*, and *P. gracilis* (Col., Platypodidae). *J. Appl. Entomol.* 105: 256-261.