

総 説

マツバノタマバエの生活史・生態， 個体群動態および加害特性

曾 根 晃 一¹⁾

Characteristics of life history, bionomics, population dynamics, and infestation of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae), a serious insect pest of pine trees in Japan and Korea.

SONE Koichi¹⁾

¹⁾ 森林保護学研究室

Forest Protection Laboratory

Received Mar 4, 2020 / Accepted Dec 1, 2020

I. はじめに

マツバノタマバエ (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye) は、双翅目 (ハエ目) タマバエ科に属するマツ属の重要な害虫の一つで、マツの当年生針葉基部に虫えいを形成することでマツの樹勢を弱め、著しい場合には枯死に至らしめる。わが国では、佐々木 (1901) が最初に愛知県下で本種の存在を確認し、ヨーロッパに生息するマツバノタマバエ *Cecidomyia brachyntera* Schwaeg.? と同種として記載した。その後はこの名前が広く使用されてきたが、Uchida und Inouye (1955) は、終齢幼虫の胸部の形態を比較した結果、本種はヨーロッパに生息する種とは別種であることを明らかにし、*T. japonensis* と命名した。

本種による被害は、戦前は九州地方を中心に報告されているが、激害の発生はみられていない。一方、朝鮮半島では、1929年に本種の大発生が記録されている (高木 1929)。1949年に本種は法定害虫に指定され、被害発生の報告が義務付けられたため、それ以降は全国各地で被害報告がなされてきた。その中では、1950年前後の長崎県と島根県の被害 (三浦 1962; 滝沢 1964, 1970)、1963年から7年間にわたり毎年4万 ha 以上のアカマツ (*Pinus densiflora*)、クロマツ (*P. thunbergii*) 林が加害された広島県中・西部の被害 (中根 1969)、1960年代半ば以降の愛知、石川、富山、新潟、山形、秋田、茨城の各県の若齢のクロマツ海岸林に発生した被害等が特筆される (向本 1960; 竹腰 1965; 白松 1966; 村上 1969; 伊藤 1970; 千田 1970; 神永・

岸 1973; 池田 1975 ほか)。日本海沿岸を北上した被害は、1977年には北海道にまで拡大した。また、韓国では1970年代半ばから少なくとも10年間にわたり本種が大発生し、その間に国土のアカマツ、クロマツ林の2/3にあたる30万 ha 以上の林分が破壊された (Office of Forestry of Korea 1981; Lee 1989)。

本種についての本格的な研究は、1950年代初めの九州、山陰地方における被害発生に端を発している。本種の生活史や生態、天敵 (主として寄生蜂) の同定と生態 (小田・岩崎 1953; 高木 1954a, b; 1955a, b, c, d; 三浦 1962; Ko 1965a, 1966, 1980; Yoshida and Hirashima 1979)、さらには、薬剤散布や天敵寄生蜂の放飼による防除事業の結果について多くの報告がなされてきた (三浦 1962; 山田 1963; Ko, 1963, 1965b, 1966; 松枝 1966, 加藤 1968; 城戸 1968; 佐藤 1970; 千田 1970; 原田 1972; 堀川 1973; 齊藤 1973, 1975; 横溝 1973; 池田 1975; 倉永・森本 1977 ほか)。近年、散布薬剤による環境汚染が深刻な問題として認識されてきており、薬剤による被害の防除はその実施が制限されつつある。そのため、薬剤だけに頼らないで、様々な防除手段を組み合わせる実施することが求められてきている。そのためには、本種や天敵の生活史や生態、被害発生と被害のマツ属の成長や生存に影響する個体群動態や分布様式の特徴を明らかにしておく必要がある。

個体群動態に関しては、虫えい形成昆虫は、虫えい形成後はその中で発育するので、虫えい内での各発育ステージの死亡要因の特定とそれによる死亡率の推定が比較的

容易である (Varley 1947; Miyashita *et al.* 1965; Redfern and Cameron 1978; 高藤 1976; Yukawa *et al.* 1976)。本種もこのような個体群動態の研究に有利な側面を持っている。それにもかかわらず、本種の個体数動態に関する報告は少なく、生活史のある一部分についての個体数の変化について報告がなされているに過ぎない (Ko 1969; 倉永・吉田 1971; 倉永ら 1976, 1977; Park and Hyun 1977)。個体群動態の研究が遅れていた原因として、①本種は虫えい形成昆虫であるが、虫えい内に生息する期間は1齢幼虫から3齢幼虫の一時期に限られ、生活史を通して生息環境を変化させるため、虫えい内生息期以外の個体数推定や死亡要因の特定が困難であることや、②体サイズが小さいので、野外での個体の直接観察が困難であることなどが挙げられる。そのため、著者の一連の報告 (曾根 1980, 1982, 1984, 1987a, b, 1989; Sone 1984, 1985a, b, 1986a, c, 1987, 1995; Sone and Takeda 1983) を除けば、個体数の世代間変動に係る要因や空間分布様式についての報告は極めて少ない。また、被害の分布やマツ属の成長に及ぼす影響について、個体群動態との関連で考察した例は、曾根 (1985, 1987b), Sone (1986b), Sone and Furuno (1982) しかない。

現在わが国では、マツ材線虫病によるアカマツ、クロマツの大量枯損が続いており、本種による被害は重要視されていない。そのため、近年は本種についての研究報告は極めて少なく、以前になされた報告の存在自体が忘れ去られかねない状況になっている。しかし、これまでのわが国や韓国での被害発生は、本種がマツ属の重要な害虫に変わりを示している。マツ材線虫病によりマツ林が衰退し、マツの更新が進むなか、将来新たに更新した若齢マツ林で、本種による激しい被害が発生する可能性は否定できない。その時のために、著者の報告に加え、これまでになされた本種と本種の天敵寄生蜂を含めた生活史、生態、個体群動態、空間分布様式、被害の林分内での発生活消長、樹体内での被害の分布、林分内での被害の発生活分布、防除についての報告を総括しておくことは、大変有意義であると考えられる。

本稿では、内容をより理解しやすくするために、著者が既に学会誌や機関誌などに投稿した論文に掲載したものを含めて、図表をできるだけ多く掲載した。

II. 生活史・生態

1. 羽化

著者が1976年から1981年にかけて、京都大学農学部附属演習林 (現京都大学農学部フィールドサイエンスセンター) 上賀茂試験地 (京都市北区) (以下、上賀茂試験地)

のクロマツ若齢林分で成虫の羽化消長を調査したところ、1976年、1977年、1980年の3年は、4月末から5月初旬に最初の羽化個体が捕獲された。しかし、成虫の連続的な羽化が見られるようになったのは、いずれの年度でも5月末から6月初旬で、羽化は6月中旬にピークに達し、7月下旬から8月の初めにかけて終息した (図-1)。

近畿地方では、本種の産卵対象となるマツの当年生針葉の展開は、毎年5月から始まる。成虫は、葉鞘から5mm以上伸長した針葉に産卵できる (三浦 1970)。産卵可能な当年生針葉は5月中旬以降に見られるようになり、その割合は、6月初旬には95%以上に達していた。このことから、本種の成虫は多くの針葉が産卵対象になった状況下で羽化していることがわかる。針葉の展開と成虫の羽化が同調していることは、羽化時期は近畿より暖かい地方では今回の結果より早まり、寒冷な地方では遅れることを示している。

オスとメスの累積羽化曲線は、メスの50%羽化日が著しく遅れた1978年を除き、高い同調性を示した (図-1)。このことは、成虫の寿命が約1日 (メスの多くは羽化した日の夜間に死亡、オスは最大3日) と短く、メスは羽化した日の夕方から夜の間に産卵してしまわなければならない本種の繁殖にとって、極めて重要であるといえる。

1976年と1977年の羽化最盛期に調査した成虫の羽化開始時刻は、オスは午前10時以降、メスは12時以降で、ほとんどの個体の羽化は午後に見られた (図-2)。また、メスに比べオスの方が早い時刻に羽化してきたが、このことは、これまでの小田・岩崎 (1953)、高木 (1955c)、三浦 (1962)、白松 (1966) らによる報告と一致した。オスがメスより早い時刻に羽化してくる現象は、後述するオス地表近くを群飛しメスの羽化を待つという待ち伏せ型の交尾様式と関係していると考えられる。

タマバエ類では、多くの場合性比はメスに偏っている (Barnes 1934; Redfern 1975; 高藤 1976; Yukawa *et al.* 1976; 加藤 1978 など)。本種の場合でも、オス:メス=2:3でメスの方が多いと報告されている (小田・岩崎 1953; 三浦 1962; 齊藤ら 1971 など)。しかし、上賀茂試験地で1976年から1981年にかけて羽化した6世代の成虫について調査した結果は、いずれの世代でも性比はオスに偏り、1977年と1980年世代の性比の偏りは有意であった (表-1)。この差異についての原因は明らかではない。

メスの腹部には一対の卵巣があり、卵巣により腹部はほぼ占められている。メスの蔵卵数は、多くの場合70~170卵で、卵はすべて成熟している。これは、成虫の寿命が1日以内ときわめて短く、羽化した日のうちに産卵を終えてしまわなければいけないことと密接に関係している。した

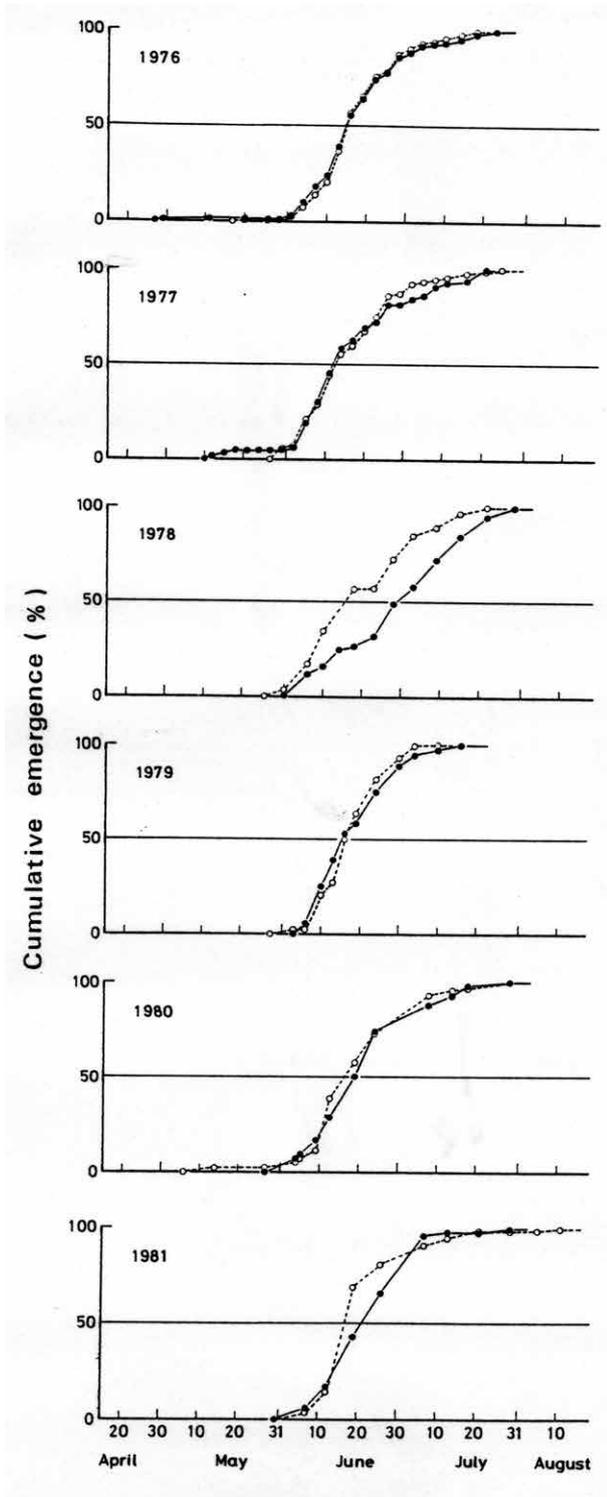


図-1 成虫の累積羽化曲線
白丸：オス，黒丸：メス

がって、オスを含め成虫の消化器官の発達は見られない。

2. 交尾，飛翔，産卵

本種が生息しているマツ林では、午後3時前後を中心に、

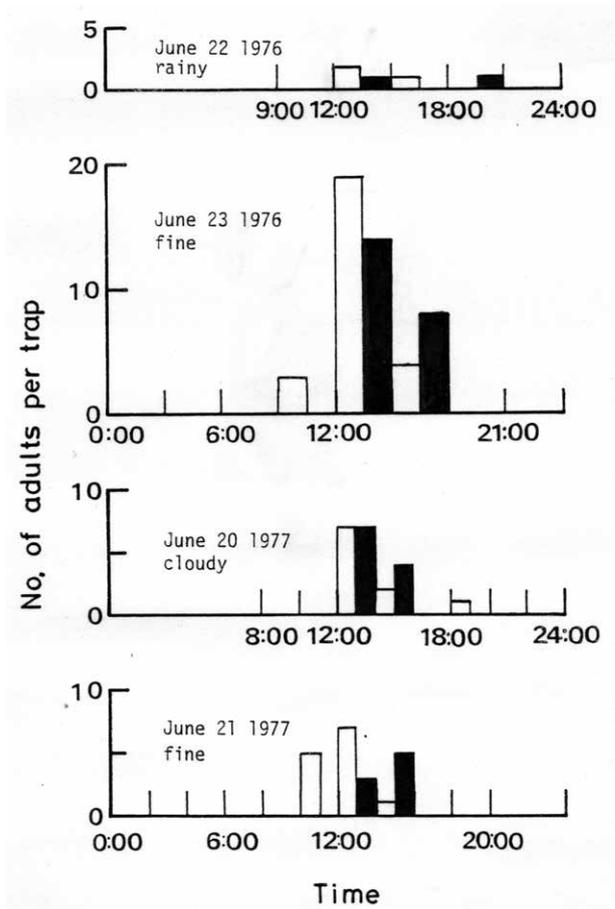


図-2 羽化の周日経過
白：オス，黒：メス

表-1 成虫の性比

	1976年	1977年	1978年	1979年	1980年	1981年
性比 (♂ : ♀)	53 : 47	59 : 41	50 : 50	55 : 45	70 : 30	59 : 41
供試数	303	156	115	80	141	128
F-値	3.01	4.70*	0.01	0.80	23.04**	3.78

* : P=0.05レベルで性比1:1と有意差あり

** : P=0.01レベルで性比1:1と有意差あり

至る所で10~100個体位のオスが林床から30~50cmの高さで群飛している。群飛中のオスの飛行は、Okubo and Chiang (1974) が *Anarete pritchardi* Kim で報告したように、方向性は見られず、ランダム飛行である。しかし、群れの周辺に行くと方向転換し、再び群れの中心部に戻る。

メスが羽化後地表に現れると、群飛中のオスは一斉にメスに群がり、交尾を試みる。そのうちの1個体のみが交尾に成功する。著者は地表のリター上での交尾を観察したが、飛行中または草の上での交尾(三浦 1962)も観察されている。著者の観察では、1回の交尾時間は約10秒で、交尾後オスは群飛しているオスの群れに戻り、メスは交尾場所で10~20分静止した後、産卵のために飛び上がった。

その際、群飛しているオスの群れの中を通過したが、オスはメスに全く反応を示さなかった。このことは、オスにはメスの存在、そしてそのメスが交尾済みの個体か、未交尾の個体かを見分ける機構が備わっていることを示している。

オスは、視覚、聴覚、嗅覚（化学的な刺激）を用いて未交尾のメスの存在を認知すると考えられる。Downes (1969) は、ハエ目昆虫が飛翔中の同種異性個体を認知する手段は、その種がどのような精巧かつ複雑な構造を具えた感覚器官を持っているかに依存していると述べている。本種の場合、オスの触角の鞭節は肥大し、多くの棘毛を持ち、羽状を呈する (Uchida und Inouye 1955)。このような複雑な構造を具えた触角は、それ自体優れた感覚器であることを示す。

野外ではオスは未交尾のメスが地表に現れるや否や、そのメスに殺到した。その際、メスは翅を全く振動させてはなかった。また、メスが交尾後群飛するオスの群れの中を飛翔しても、オスはそのメスに対し何ら反応を示さなかった。これらの観察事例は、聴覚は未交尾のメスの認知に何ら役割を果たしていないことを示している。聴覚は、群飛中のオスの個体間の位置確認に用いられている可能性が高い。

群飛中のオスの下に、未交尾のメスの死体を載せた白い紙を置いたところ、オスは一斉にメスの死体に殺到した。また、未交尾のメスの体液が付着した紙を群飛中のオスの下に置いたところ、死体を置いた場合と同様に、体液の部分にオスが殺到した。同じ紙を用いて同様の操作を繰り返したところ、オスの飛来数は次々少なくなった。これらの観察事例は、未交尾メスは確実に交尾するために、体から何らかの化学物質を出すことで、オスに自らの存在を知らしめていることを示している。さらに、交尾後はその物質の発散は行われなくなると考えられる。

上下にくびれた、発達した大きい複眼を持つ本種は、視覚も優れていると思われる。野外の観察では、群飛中のオスの群れの中を通過する交尾メスにオスは全く反応示さなかった。交尾メスと未交尾メスの視覚的な差をオスが視覚により認知している可能性は否定できないが、交尾の前後でメス成虫に目立った差が認められなかったことから、著者はこの可能性は低いと考えている。

著者がガラス室内に羽化直後の成虫を放し、飛翔の軌跡を追跡したところ、オスはジグザグ飛行が激しく、天井や放虫地点から3mほど離れたガラス製の壁面になかなか到達しなかった。その後、天井の下約30cmや梁の上50cmの場所で、ジグザグ飛行を長時間継続して行った (図-3)。一方、大部分のメス個体はほぼ真直ぐに上昇し、放虫地点

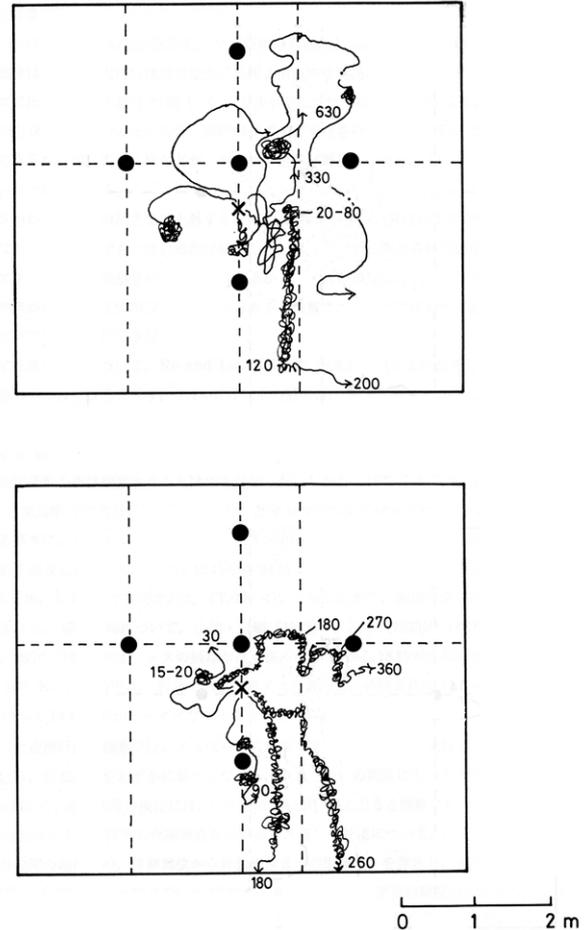


図-3 オス成虫の飛翔の軌跡

●：柱、点線：梁、×：放虫地点
図中の数字は放虫後の時間（秒）

の周囲2m以内の天井（高さ約3m）に達した。この傾向は、成虫の放飼地点の真上にマツの新梢を設置した場合に、より顕著であった (図-4)。飛翔は決して力強いものではなく、天井に達するまでの時間や約20秒かかった。野外でも成虫の飛翔は弱々しく、産卵のために地表から林冠層に達するまでに、何度も枯れ枝などに止まり飛翔を中断した。これらの結果は、メスの飛翔力は弱く、無風に近い条件下では、羽化地点からほぼ真上に飛翔する傾向があることを示している。Ko and Lee (1975) が風洞の中で本種の飛翔行動を調査したところ、成虫は風の中では飛翔しようとせず、秒速2.8mの風で飛翔中の成虫は風下に流された。したがって、メス成虫の産卵のための飛翔は風による影響を受けやすく、長距離（おそらく10m以上）の分散は、風を利用した、ないしは風に流されたものである可能性が高い。

上賀茂試験地のクロマツ若齢林分内で、地上高0.5mから4.5mまで1mおきに5つの異なる高さに粘着トラップを

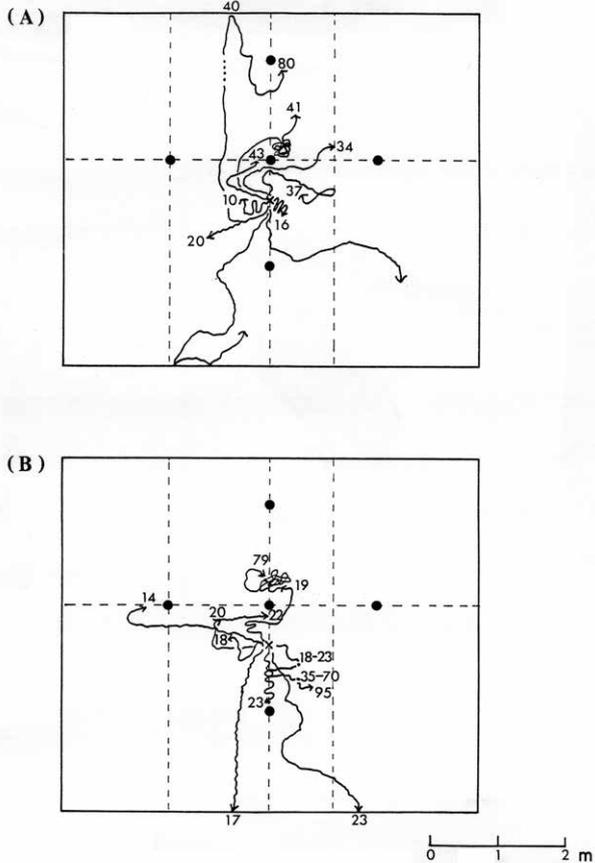


図-4 新梢の設置しなかった場合 (A) とした場合 (B) のメス成虫の飛翔の軌跡

●：柱，点線：梁，×：放虫地点，図中の数字は放虫後の時間（秒），軌跡中の点は着地を示す

設置し、午前8時から翌日の午後8時までの36時間、2時間おきに成虫の捕獲数を調査したところ、オスは大部分が12時から16時の間に地上0.5mに設置したトラップで捕獲された。一方、メスは12時から24時の間に、林冠層である地上2.5m、3.5m、4.5mに設置したトラップで捕獲された（表-2）。産卵時刻については、小田・岩崎（1953）と高木（1955c）は16時から日没まで、城戸（1971）は飛翔が最も盛んな17時から18時が産卵はピークになると報告している。また、Ko（1977）は、野外でのメスの蔵卵数の経時変化から、産卵は夕刻から深夜に及び、18時から19時の間がピークになると報告している。これらの結果から、メス成虫の多くは午後羽化する、そして羽化後直ちに交尾したメス成虫は、林冠の当年生針葉に産卵した後、その夜のうちに死亡してしまうと結論できる。

産卵は一对の針葉を跨ぐようにして後肢で体を支え、針葉の間に産卵管を差し込み、腹部末端をわずかに動かしながら、長さが約0.5mm、太さが0.05mm前後の円柱形の卵を平均で7~8卵からなる卵塊で、両針葉の向かい合った表

表-2 成虫の林内での飛翔状況

時刻	トラップ設置高				
	0.5m	1.5m	2.5m	3.5m	4.5m
0時~2時					
2時~4時					
4時~6時			♂1個体		
6時~8時					
8時~10時					
10時~12時					
12時~14時	♂6個体		♀1個体		
14時~16時	♂2個体		♀1個体		
16時~18時				♀1個体	♀1個体
18時~20時					
20時~22時					
22時~24時					♀1個体

面にしっかり固定するように産み付ける。Sone（1995）によると、成虫が8~10卵ずつ卵塊で産卵した場合、産卵から次の産卵までの間に死亡が働くか否かに関わらず、各卵塊から羽化してきた次世代のメス成虫の総産卵数が最も多くなると推測された。このことから、本種の産卵パターンは、子孫を多く残すための最適な戦略であると考えられる。

滋賀県大津市田上山で採取した産卵直後の卵塊が付着した針葉について、針葉のなす角度、産卵部位の針葉間の距離、針葉基部から産卵部位までの距離をそれぞれ測定したところ、針葉のなす角度と針葉基部から産卵部位までの距離は、いずれも正規分布に近い頻度分布を示し、平均値はそれぞれ1.6°と14.3mmであった。針葉のなす角度については、三浦（1970）の報告とほぼ一致した。それに対し、産卵部位における一对の針葉間の距離は、0.06~0.10mmをモードとするL字型の頻度分布を示し、0.50mm以上の頻度は全体の8%に過ぎなかった（図-5）。これらの結果は、成虫の産卵姿勢の確保や産み付けられた卵を一对の針葉の向かい合った両表面にしっかり固定するために、産卵部位の決定には、対になっている針葉の間の距離が重要であることを示唆している。通常は、一对の針葉に産み付けられる卵塊数は1つで、成虫は産卵前に針葉にすでに産卵されているかどうかを吟味している可能性が示唆される。ところが、虫えいの密度が高くなると、複数の卵塊が生みつけられた針葉の割合が増加した（図-6）。この原因として、①シーズン遅くに羽化した成虫が、産卵するには不適格な状態にまで伸長した針葉を避け、伸長がストップし、一对の針葉の間の距離が短く、産卵に適した既に虫えいが形成された針葉に産卵した、②高密度で羽化した成虫は、産卵のための針葉が不足しているので、産卵済みの針葉にまで次々産卵した、③針葉は伸長するにつれて針葉間の距

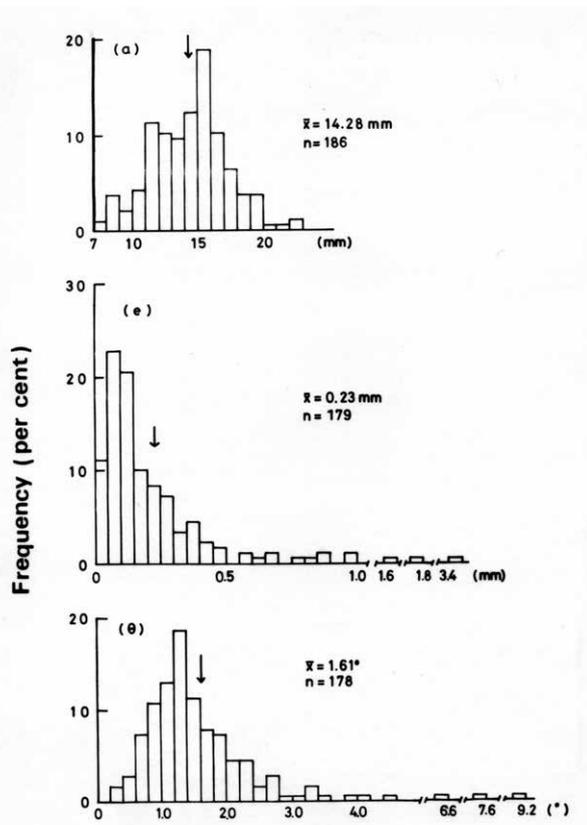


図-5 針葉上の産卵部位の形状

(a)：産卵部位と針葉基部間の距離，(e)：産卵部位での針葉間の距離，
(θ)：一対の針葉のなす角度

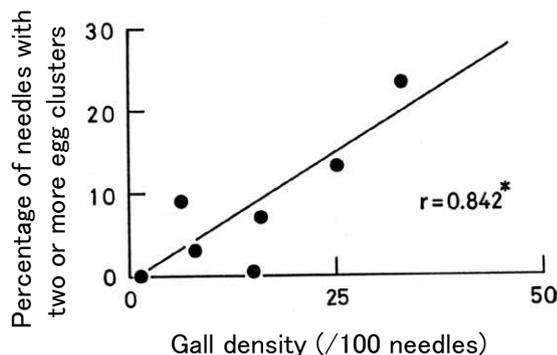


図-6 虫えい密度と重複産卵針葉の割合の関係

離は広がるが、産卵済みの針葉は卵殻により針葉が固定されているので開きにくく、成虫は産卵しやすいということが考えられる。

1回の産卵は約5分で終了し、成虫は歩行により同一新梢上の針葉から針葉へ移動した。新しい針葉に移動した成虫は、針葉を吟味し、卵塊が産みつけられていたり、何らかの理由で産卵に不都合だと判断した場合は、次の針葉に移動するのが観察された(曾根 1986)。

タマバエ科やタマバチ科の昆虫の産卵活動は、風、雨などの気象の一時的な変動(Ko and Lee 1975; Yukawa *et al.* 1976)や、羽化時のエネルギー消費量に関係した活力の個体差(徳久, 1981)に左右される。室内で産卵に適した針葉のついた新梢にゴウス製の袋をかけ、その中に羽化したての成虫1~3個体を放し、強制的に産卵させたところ、実現産卵率(産卵数/産卵数)は、繰り返し間ではばらつきが大きく(3~93%)、死亡個体の卵巣内に残っていた卵数も個体間で大きく変動した(6~206卵)(Sone 1984)。この調査の最小残留卵数(6卵)は、実験に用いた成虫の平均産卵数の4%にあたる。このことから、成虫の実現産卵率は個体間で著しく変動し、活動性が高い個体は、条件がよければ卵巣内のほぼ全ての卵を産卵することができる。Ko(1977)は野外で経時的に採集した成虫の卵巣内の卵数を調査し、23時以降に採集された成虫の平均産卵数は、18時に採集したものの約20%であったことから、野外での個体の実現産卵率は最大80%としている。

3. 虫えい形成から虫えい脱出、そして蛹化

卵は約1週間でふ化する。卵とふ化直後の虫えい形成前の幼虫に対し寄生蜂が産卵する(Ko 1963, 1965b, 1966, 1980; Yoshida and Hirashima 1979)。寄生蜂に関する詳細は第三章で述べる。

ふ化した幼虫は、針葉の基部にまで移動し、針葉を食い破って針葉内部に侵入し、そこに虫えいを形成する。その際、虫えいが形成された針葉基部に近い部分では、一対の針葉は癒合する(写真-1)。基本的には、虫えいは針葉基部に形成されるが、針葉の途中に形成されるものも見られる。そのような現象は、国産のクロマツやアカマツよりもタイワンアカマツ(*Pinus massoniana*) (以下、マツ)などの外国産のマツで多く見られる。また、本種が虫えいを形成するマツは、アカマツやクロマツなど2葉マツが多いが、*P. khasia* などでは3葉の針葉にも虫えい形成が見られる。しかし、3葉マツに虫えいが形成された場合、3本の針葉のうち2本のみ基部が癒合して虫えいが形成され、残りの1本の針葉は正常に伸長する。

虫えいは、虫えい形成昆虫による摂食時の化学的刺激により形成されると考えられている(鈴木 2014)。現在でも、虫えい形成機構については未解明の部分が多い。しかし近年、いくつかの虫えい形成昆虫で、産卵時や幼虫の摂食時に分泌される化学物質が虫えい形成の刺激として働き、それを受けた植物側の反応として虫えいが形成されることが報告されている(鈴木 2013)。例えば、ヤナギの葉の裏に球状の虫えいを形成するハバチの1種(*Pontania* sp.)のメス成虫は、腹部にウリジン、尿酸、グルタミン酸などを主

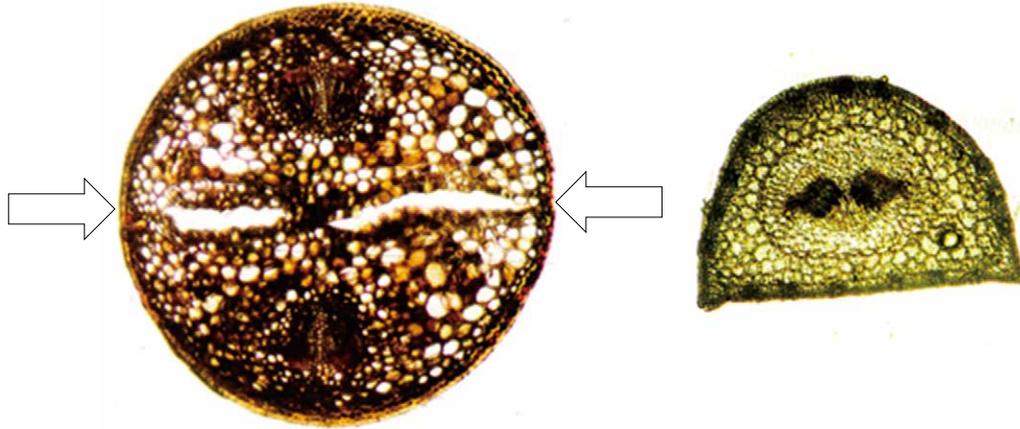


写真-1 クロマツの針葉に形成された虫えい（左）と健全針葉（右）の断面図

虫えいでは、矢印の部分で2本の針葉が癒合している

成分とする透明の液体、卵台液の入った袋を持ち、産卵時に卵と一緒に卵台液を植物体内に分泌する。そして、卵台液が初期の虫えい形成を誘導する (Hori 1992; 鈴木 2013, 2014 など)。また、幼虫の唾液腺中のオーキシシンやサイトカイニンといった植物ホルモンなどの生理活性物質が虫えい形成に深く関わっており、一部の虫えい形成昆虫は、これらの植物ホルモンを構成する能力を持っていると考えられている (神代・徳田 2013; 鈴木 2014; 徳田 2014)。本種の場合、卵は針葉表面に産み付けられるので、虫えい形成に卵台液が関与している可能性は低いと考えられる。しかし、幼虫の唾液腺中の植物ホルモンの存在とその働きは否定できず、今後の解明が待たれる。

本種の虫えい形成は6月中旬に始まり、7月中には完成する。虫えいが形成された針葉の伸長は、6月末から鈍り始め、虫えい形成が完成する7月中旬にほぼ終了する。そして、虫えい形成完了時には、虫えい上部の入り口はしっかりと閉じられている。虫えい形成針葉は、長さは健全針葉の約1/2と短い、健全針葉より葉の色は濃く、太い。

虫えい内では複数の幼虫が生息している。上賀茂試験地で調査した結果は、虫えいあたりの幼虫数は1個体から27個体までばらつきが見られたが、66%以上の虫えいで幼虫数は6個体以下であった。虫えいあたりの平均幼虫数は、3.5~5.0個体の間で年次変動を示した。卵塊あたりの平均卵数は7~8卵であったことから、虫えい内に多数の幼虫 (例えば、10個体以上) が生息している場合、これらの幼虫は針葉にほぼ同時に産卵された複数の卵塊からふ化したものである可能性が高い。複数の卵塊が時間をおいて産卵された場合、虫えいの入り口では、一対の針葉の表面は密着しているため、虫えい形成後に産卵された卵からふ化した幼虫は、虫えいに侵入することはできない。

幼虫は虫えい内の組織を食べて成長し、虫えい内で9月と10月に脱皮し、11月のはじめにはほぼ全ての個体が終齢 (3齢) 幼虫になる。2齢に比べ1齢の期間が長く、1齢の間は針葉内の空隙量の増加が見られず、虫えい内の組織の摂食が進んでいない。これらのことから、スギタマバエで指摘されているように (高藤 1976)、本種でも1齢幼虫の夏眠の可能性が十分に考えられる。虫えい内の組織の摂食は、2齢幼虫になると盛んになり、3齢幼虫時にはほぼ組織は食い尽くされる。そのため、虫えいが形成された針葉は、10月になると基部から明るい薄茶色に変色し始め、11月以降枯死してしまう。

終齢幼虫は乾燥に極めて弱く、スライドガラス上に水なしで放置すると、数分から数十分で死んでしまう。虫えい形成針葉が枯死した後は虫えい内部の乾燥が進むので、幼虫は虫えいから脱出する必要がある。幼虫は11月初旬から3月末にかけて、虫えいの入り口 (針葉の先端に近い部分) から脱出し、地上に落下する。幼虫の脱出は1月にピークに達する。幼虫の脱出を引き起こすのは降水 (降雪も含む) で (高木 1955c; 三浦 1962; 佐藤 1970)、短時間に5mm以上の降水量があった場合、脱出は顕著になる。虫えいは、針葉基部と一対の針葉の接する両端部が癒合しているが、入り口は癒合しているのではなく、針葉の両面は密着している。枯死した虫えい形成針葉が雨や雪により湿ると、針葉がふやけて、密着した針葉の内側が湾曲し、入り口が開く。幼虫の虫えいからの脱出が降水と関係しているのは、このような降水による虫えい形成針葉の形状の変化と関係している。

終齢幼虫の活動性は、乾燥時には著しく低下するが、水分を与えると活発になり、匍匐やジャンプを繰り返す。幼虫は地上に落下後、ジャンプを繰り返し、越冬場所に移動

する。ジャンプする際、幼虫は体を折り曲げてアーチを作る。その後急に体を伸ばし、その反動でジャンプする。そのとき、幼虫の腹部腹面の上部にある褐色でY字型の胸骨が重要な役割を果たしている(高木 1955c)。予断ながら、ヨーロッパ産のマツバナタマバエ (*T. brachyntera*) の終齢幼虫には、このY字型の胸骨はない。1回のジャンプで移動する距離は短く、ほとんどの場合30cm以下であった。また、ジャンプする方向はランダムなので、落下地点からの分散距離は短くなる(白松 1966; 三浦 1962)。

幼虫は、連続したジャンプで移動後、リターの下にもぐりこみ、A0層のF層、またはH層、そして深さ2cmまでの土壤中で繭を作り、その中で蛹化する。越冬場所は土壤の物理性に影響され(三浦 1962)、粗い土壌ではより深いところで越冬する可能性もある。近畿中部では、蛹は3月末から見られ、この時期から蛹化が始まると推察される。

以上のことから、本種の生活史は以下のように要約できる。

本種は年1化で、成虫は近畿中部では5月末から7月末まで羽化し、そのピークは6月中旬である。各地の羽化時期は、その場所の気温により早くなったり、遅くなったりする。羽化時期は、産卵対象となるアカマツやクロマツの新梢の伸長や針葉の展開とよくリンクしている。成虫の寿命は短く、メスは羽化後すぐに交尾・産卵し、大半はその日のうちに死亡する。卵は約1週間でふ化し、ふ化幼虫は当年生針葉の基部に虫えいを形成する。幼虫は、1齢幼虫時に夏眠の後、2回脱皮し、遅くとも11月の初めまでには終齢に達する。そして、11月から3月にかけて虫えいから脱出し、地上に落下する。落下幼虫はリター中または土壤表層で繭を作り、その中で越冬する。そして、蛹化は3月末から始まる。

本種は、生活史を通して次のように生息場所を変える。リター層や土壤表層で羽化した成虫は、当年生針葉の表面に産卵する。ふ化幼虫は針葉基部に虫えいを形成し、その中で発育する。そして、冬期に虫えいから脱出し、リター層や土壤表層で越冬・蛹化する。このような土壤-空中-寄主植物-土壤という生活空間の利用様式は、スギタマバエやミカンツボミタマバエなどでも報告されている(吉田・倉永 1974; 高藤 1976; 加藤 1978)。それに対し、虫えい形成昆虫の中には、卵から蛹までの全てのステージを虫えい内ですごし、虫えいから直接羽化する種も存在する(Varley 1947; Nakamura *et al.* 1964; 田村 1965; Redfern 1975, Yukawa and Sunose 1976)。卵から蛹までの全てのステージを虫えいですごす種は、芽や常緑広葉樹の葉に虫えいを形成するものが多い。これらの場合、虫えいが形成された芽や葉は枯死せず、虫えい内の環境も比較的安定している。

一方、終齢幼虫が虫えいから脱出する種では、加害部の枯死、腐敗、さらには虫えい形成葉の枯死・落葉といった変化が認められ、虫えい内の環境は著しく悪化する(Barnes 1951; 加藤 1978)ので、それ以前に幼虫が脱出できない場合、幼虫は虫えい内で死亡する(大迫ら 1980)。このように、幼虫が虫えいから脱出するか否かは、虫えい内の環境または虫えい形成部位の変化と関係が深い。本種の場合は、幼虫の摂食が終了した後虫えい形成針葉は枯死し、虫えい内の乾燥が進む。したがって、乾燥に弱い本種の終齢幼虫の虫えいからの脱出は、虫えい内の乾燥という環境悪化の回避とみなすことができる。

移動・分散は、生息場所の利用様式、繁殖とともに、生活史、生態の重要な側面の一つである。本種の移動・分散は、成虫の産卵時と終齢幼虫が虫えい脱出後越冬場所で繭を作成するまでの二つのステージで見られる。メス成虫の寿命は約1日と短く、無風または風の弱い条件下では、地上に出現した場所からほぼ真上に飛翔しながら産卵を繰り返すと考えられた。地上に落下した幼虫は、ジャンプを繰り返しつつ移動・分散するが、1回のジャンプの距離は短く、ジャンプの方向はランダムなので、移動・分散距離は短い。したがって、本種の移動・分散は、そのほとんどが成虫期に起こるが、自力による移動・分散は小さいと考えられる。そして、成虫の飛翔は、風による影響を受けやすいことから、林分間の移動といった長距離の分散は、日塔・立花(1956)がクリタマバチで報告されているように、風を利用したものである可能性が高い。

Ⅲ. 寄生蜂

1. 本種の寄生蜂の生態

天敵として外部寄生蜂1種(*Tetrastichus* sp.)と内部寄生蜂4種(*Inostemma seoulis* Ko, *I. matsutama* Yoshida, *I. hockpari* Ko, *Platygaster matsutama* Yoshida)が報告され(Ko 1963, 1965a, 1966, 1980; Yoshida and Hirashima 1979)。形態や寄主内での寄生蜂の群集構造について報告がなされている(Sone 1986c; Choi *et al.* 2017)。これら5種のうち、韓国では*I. seoulis*, *I. matsutama*, そして*P. matsutama*の3種による寄生率が高いが(Choi *et al.* 2017)、わが国においては*I. seoulis*と*P. matsutama*による寄生がほぼ100%を占める。両国で重要な寄生蜂である*I. seoulis*と*P. matsutama*の形態、生活史、性比や成虫の寿命などの生態の一部が解明されている(三浦 1962; 山田 1963; Ko 1963, 1965a, 1966; 加藤 1968; 倉永・森本 1977; Jeon *et al.* 1985)。

卵とふ化直後の幼虫に産卵する*I. seoulis*のメス成虫の体長は1.28~1.72mmで、性比はメスに偏る。蜂蜜の原液

を与えた場合の成虫の平均寿命は25.1日(10~42日)で、オスの平均寿命は19.4日、メスの平均寿命は34.8日である(山田 1963)。一方、Ko (1966) が報告した成虫の野外での平均寿命は、オスは2日、メスは4日と短い。蔵卵数は多く、462卵(Ko 1966) や293~772卵(Choi *et al.* 2017) などが報告されている。*I. seoulis* 幼虫の特徴の一つとして、終齢幼虫が大きな上あごを持っていることがあげられる(Ko 1965a)。これまでに報告されている発育零点は、11.9℃(倉永・森本 1977) や8.4℃(Choi *et al.* 2017) で、羽化までの有効積算温量は946.1日度(Choi *et al.* 2017) である。メス成虫は、野外では当年生針葉を一對ずつ丁寧に精査して産卵し、針葉から針葉へは歩いて移動する。著者の観察では、成虫の動作は非常に機敏で、着葉部の長さが20cm くらいの新梢を、15~20分でチェックし終わった。

卵に産卵する *P. matsutama* のメス成虫の体長は1.20~1.75mm で、性比は *I. seoulis* と異なりオスに偏る。蜂蜜の原液を与えた場合の成虫の平均寿命は12.5日(2~44日) で、オスの平均寿命は10.5日、メスの平均寿命は19.4日である(山田 1963)。三浦(1962)によると、成虫は何も与えなければ3日以内に死んでしまうが、10%のショ糖液を与えると10日ほど生きる。成虫の多くは午前中に羽化し、日中活発に活動する。1回の産卵時間は4~17秒で、寄主あたり1~4卵産卵する(三浦 1962)。Platygaster 属のハチでは、1つの卵から複数の胚が形成される多胚生殖が報告されており、*P. matsutama* でも、その可能性が高い(三浦 1962)。蔵卵数は、*I. seoulis* よりも多く、1569卵(Jeon *et al.* 1985) や1078~2374卵(Choi *et al.* 2017) などが報告されている。これまでに報告されている発育零点は5.6℃(倉永・森本 1977) や4.2℃(Choi *et al.* 2017) で、羽化までの有効積算温量は741.2日度(Choi *et al.* 2017) である。

著者の京都での調査では、*P. matsutama* の成虫は、寄主であるマツバナタマバエとほぼ同時に、5月末から6月はじめにかけて羽化し始めた。羽化は、すぐにピークを迎え、6月中旬に終了した。オスの羽化がメスの羽化より早く進行する傾向がみられたが、著しい差は認められず、羽化の雌雄の同調性は高かった。*I. seoulis* の羽化は、*P. matsutama* の羽化がほぼ終了した6月中旬に始まり、6月下旬~7月初めにピークに達し、7月中旬から下旬に終了した。*P. matsutama* の場合と同様、雌雄間で羽化の同調性は高かった(図-7)。

このような *P. matsutama* と *I. seoulis* の羽化時期のずれは、三浦(1962)、山田(1963)、竹腰(1965)、伊藤(1970)、Ko and Lee(1971)、倉永・石島(1980)らによっても報告されている。マツバナタマバエの成虫は、5月末から7月下旬にかけて産卵する。そのため、本種の卵とふ化直後の

幼虫は、*P. matsutama* と *I. seoulis* の順に連続的に攻撃されることになる。*P. matsutama* は卵寄生蜂で、成虫はふ化する前の卵に産卵する。一方、*I. seoulis* は卵・幼虫寄生蜂で、成虫は卵のみならず、ふ化直後の虫えい形成前の幼虫に産卵する。両寄生蜂間の産卵対象の差が羽化時期の差を生じさせる、または羽化時期の差が産卵対象の差を生じさせているのかもしれない。いずれにしても、産卵対象の差と羽化時期の差は密接に関係していると考えられる。*P. matsutama* と *I. seoulis* の羽化時期の差を生じさせる原因の一つとして、発育零点や発育に必要な有効積算温量の差が指摘されている。倉永・森本(1977)は、*P. matsutama* と *I. seoulis* の発育零点と50%羽化日までの有効積算温量を、それぞれ5.6℃と11.9℃、約500日度と約700日度と推定している。これらの値をもとに推定した京都での *P. matsutama* と *I. seoulis* の50%羽化日は、それぞれ6月上旬と6月末と推定され、野外での調査結果とよく一致した。

P. matsutama は卵で、*I. seoulis* は1齢幼虫で越冬する(Ko 1966; Yoshida and Hirashima 1979; Jeon *et al.* 1985)。そのため、寄主が1齢幼虫や2齢幼虫の時には、低倍率の実体顕微鏡下では、その存在はほとんど確認できない。ところが、寄主が3齢幼虫になると急激に成長し、その存在は肉眼でも確認できるようになる(写真-2)。Askew(1975)は、虫えい形成者に寄生する寄生蜂の戦略は、虫えいが形成される前に虫えい形成者の卵や若齢幼虫に寄生する早期攻撃型と、虫えいが完成した後外部から産卵管を差し込み虫えい内の老齢幼虫に寄生する晩期攻撃型の二つに大別している。前者は寄主が十分に成長するまで生かしたまま寄生する飼い殺し寄生型の内部寄生者が多く、後者は寄主を麻酔あるいは殺傷した上で産卵する殺傷寄生型の外部寄生者である。こうしてみると、*P. matsutama* と *I. seoulis* は、典型的な早期攻撃型の寄生捕食者で、発育は寄主が成長し、十分な餌を確保できるようになるまで、発育を停止させていることがわかる。

2. 寄主に対する攻撃

P. matsutama の寄主あたりの幼虫数は1~7個体(図-8)、*I. seoulis* は寄主あたり1~5個体の幼虫が寄生していた(図-9)。いずれの種でも、寄主あたりの寄生蜂幼虫の個体数は1個体が最も多く、全体の60~75%を占めていた。次いで多かったのは2個体で、全体の15~25%を占めていた。両者をあわせた割合は80~90%に達した(表-3,4)。同様のことは、Ko(1965a)も報告している。*P. matsutama* は1回に1~4卵を産卵する(三浦 1962)。また、Platygaster 属の寄生蜂では、多胚形成が知られている(Hill and Emery 1937; Clausen 1962)。これらのことから、*P. matsutama* に

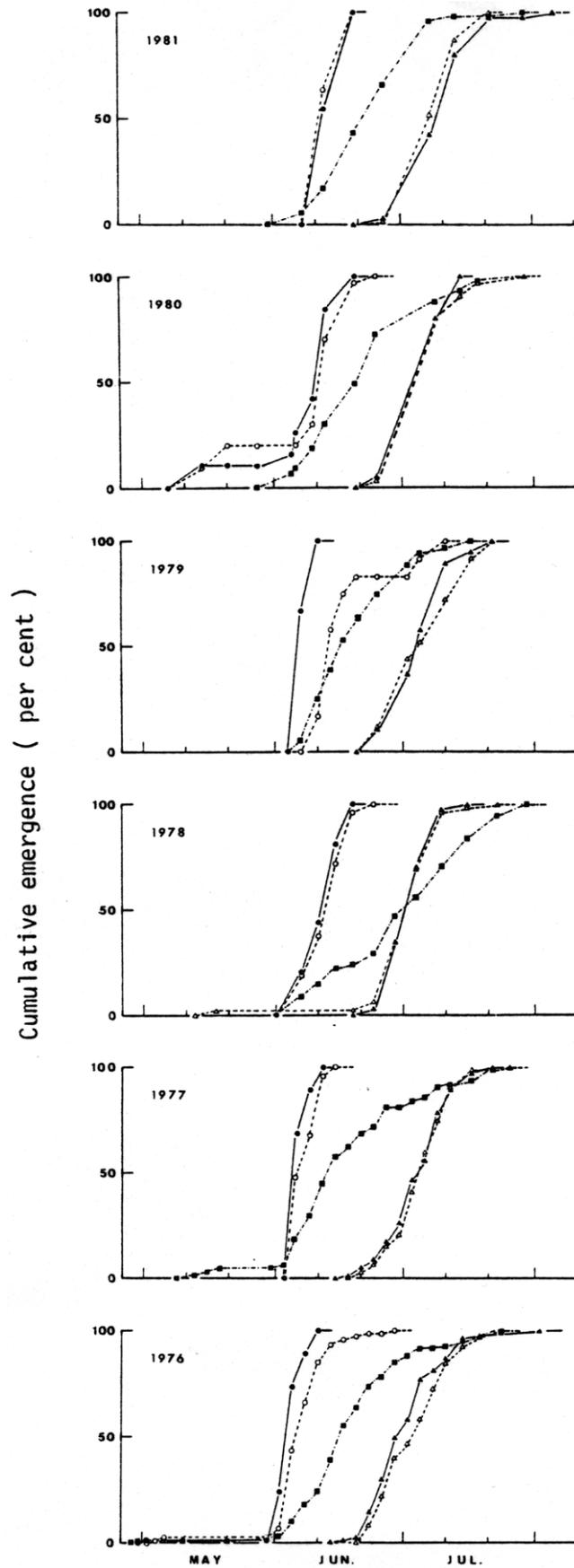


図-7 マツバナタマバエメス成虫 (■), *Platygaster matsutama* オス成虫 (●) とメス成虫 (○), *Inostemma seoulis* オス成虫 (▲) とメス成虫 (△) の累積羽化曲線

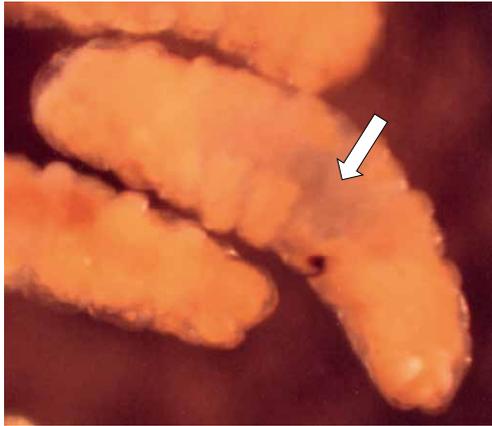


写真-2 寄生された3齢幼虫
透明な部分(矢印)が寄生蜂の幼虫

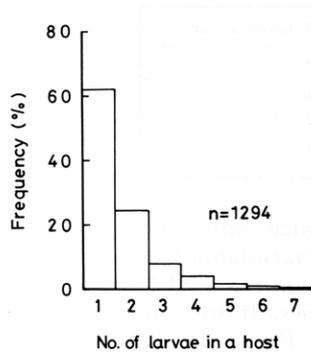


図-8 寄主あたりの *Platygaster matsutama* 幼虫数の頻度分布

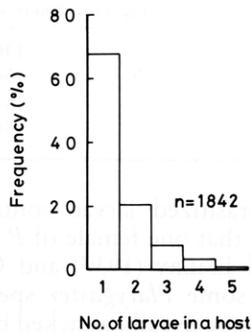


図-9 寄主あたりの *Inostemma seoulis* 幼虫数の頻度分布

よる寄生(産卵)は1回で、複数の幼虫が共存している寄主では、多胚形成が生じた可能性がある。一方、*Inostemma* 属の寄生蜂では、多胚形成は報告されていない。*I. seoulis* が多数共存している寄主は、複数回産卵された可能性が高い。

マツバナタマバエの卵塊あたりの産卵数とふ化数、*P. matsutama* と *I. seoulis* による虫えいあたりの寄生幼虫数の分布様式を Morisita (1959) の I_s -指数を用いて検討した

表-3 寄主あたりの *Platygaster matsutama* 幼虫数の頻度分布

幼虫数	世 代					
	1976	1977	1978	1979	1980	1981
1	72.9	60.4	62.8	60.1	63.4	62.1
2	15.7	24.5	25.5	25.0	22.2	25.3
3	5.7	5.7	7.5	8.9	7.2	6.3
4	0.0	5.7	3.2	4.5	4.6	3.2
5	4.3	3.8	1.1	0.9	2.0	0.0
6	1.4	0.0	0.0	0.6	0.7	2.1
7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1
N	70	53	279	644	153	95

表-4 寄主あたりの *Inostemma seoulis* 幼虫数の頻度分布

幼虫数	世 代					
	1976	1977	1978	1979	1980	1981
1	62.2	61.3	60.1	75.0	72.3	71.0
2	23.0	28.0	23.7	17.4	15.7	19.0
3	8.0	8.6	10.8	5.6	6.6	8.0
4	5.9	2.7	4.4	1.8	2.4	1.0
5	0.9	0.0	1.0	0.3	3.0	1.0
N	339	75	499	663	166	100

ところ、マツバナタマバエの産卵数の分布はランダム、ふ化数はランダムかやや集中的、両種の寄生蜂による寄生は明らかに集中的であることが明らかになった(表-5)。このことから、両種の寄生蜂は、all-or-non型に近い形で卵塊やふ化幼虫群に対し産卵している、すなわち寄生蜂はある卵塊やふ化幼虫群ごとに産卵するかしないかを決定していることが示唆される。

3. 寄生蜂の種内競争

P. matsutama では、複数の終齢幼虫や蛹が存在していた寄主も見られたが(写真-3,4)、ほとんどの場合寄主あたりの寄生蜂の蛹数は3以下であった。それに対し、寄主あたりの *I. seoulis* の蛹数は全て1であった(写真-5)。*P. matsutama* と *I. seoulis* の幼虫の蛹化率は、幼虫数が増加するとともに減少した。寄主あたりの寄生蜂の羽化数は、*P. matsutama* が1~3個体で、2個体以下が全体の3/4を占めた。蛹の生存率(蛹の羽化率)は、蛹数が1と2の時では80%以上と高かったが、3以上では低下した(表-6,7)。蛹数が1であった *I. seoulis* では、ほぼ全てのマユから成虫が羽化した(表-8)。これらの結果から、*I. seoulis* では幼虫期に強いコンテスト型の種内競争が働き、*I. seoulis* の資源利用戦略はK-的であるのに対し、*P. matsutama* では幼虫期のコンテスト型の競争は *I. seoulis* ほど強くなく、*P. matsutama* の資源利用戦略は、*I. seoulis* よりもr-的であると言えよう(曾根1984)。

表-5 *Platygaster matsutama* と *Inostemma seoulis* の寄主群に対する寄生の集中性

種名		1978年	1979年	1980年	1981年
マツバノタマバエ	卵数 / 卵塊	7.70	7.96	6.98	7/45
	I_o 指数	0.972	0.974	0.994	0.994
	ふ化数 / 卵塊	7.16	7.86	6.86	7.28
	I_o 指数	1.020*	0.974	1.023*	0.994
<i>Platygaster matsutama</i>	寄生数 / 虫えい	0.565	0.663	0.849	0.486
	I_o 指数	2.096**	2.011**	1.980**	2.580**
<i>Inostemma seoulis</i>	寄生数 / 虫えい	0.547	0.852	0.568	0.748
	I_o 指数	2.490**	1.880**	2.505**	3.088**

* : 分布の集中傾向が $P=0.05$ レベルで有意** : 分布の集中傾向が $P=0.01$ レベルで有意写真-3 多寄生した *Platygaster matsutama* の終齢幼虫写真-4 多寄生した *Platygaster matsutama* の蛹写真-5 *Inostemma seoulis* の蛹表-6 *Platygaster matsutama* の多寄生された寄主あたりの幼虫数と蛹数の関係

	幼虫数				
	2	3	4	5	6
蛹数	1	28	3	1	
	2	48	18	5	1
	3		16	10	4
	4				1
N	76	37	16	10	2
蛹化率	0.82	0.78	0.64	0.52	0.42

表-7 *Platygaster matsutama* の多寄生された寄主あたりの蛹数と羽化数の関係

	蛹数			
	1	2	3	4
羽化数	0	6	7	3
	1	26	14	6
	2		56	7
	3			15
N	32	77	31	1
羽化率	0.81	0.82	0.70	0.50

4. 寄生の樹体内分布

上賀茂試験地で調査した寄生された幼虫が生息していた虫えいの割合（虫えい寄生率）は50～65%で、寄生された幼虫が生息していた虫えいのうちの10～30%（全虫えいの6.3～19.7%）で、*P. matsutama* と *I. seoulis* の両方に寄生された幼虫が見られた（表-9）。虫えい寄生率は、樹冠上部の方が樹冠下部より高く、これは *P. matsutama* と *I. seoulis* のいずれにおいても認められた（表-10）。後述するように、虫えいが形成された針葉の割合は樹冠上部の新梢ほど高く、両種の寄生率は寄主密度が高いほど高くなる密度依存性であったことが示唆される。しかし、倉永ら（1977）

表-8 *Inostemma seoulis* の多寄生された寄主あたりの幼虫数、蛹数と羽化数の関係

	幼虫数			N	
	1	2	3		
蛹数	1	39	16	1	56
羽化数	0	2	1	0	3
	1	37	15	1	53
羽化率	0.95	0.94	1.00	0.95	

表-9 2種の寄生蜂に寄生された幼虫のいた虫えいの割合 (虫えい寄生率)

年度	寄生率 (%)		
	P.m.	I.s.	両種
1978	19.0	16.7	16.0
1979	19.9	25.3	19.7
1980	29.7	17.0	15.8
1981	22.5	26.2	6.3

P.m.: *Platygaster matsutama*

I.s.: *Inostemma seoulis*

表-10 虫えい寄生率の樹冠内垂直分布

年度	樹冠層	寄生率 (%)			N
		全体	P.m. 単独	I.s. 単独	
1978	上層	59.5	41.4	38.7	111
	中層	48.6	30.8	30.8	107
	下層	41.2	29.4	23.5	51
1979	上層	72.9	49.7	49.0	155
	中層	63.9	33.1	46.4	166
	下層	44.0	30.0	28.0	50
1980	上層	70.0	54.2	38.7	155
	中層	60.2	42.9	28.6	133
	下層	31.0	10.3	20.7	29
1981	上層	55.0	27.0	36.0	100
	中層	58.2	33.8	31.6	225
	下層	44.4	15.3	30.6	72

P.m.: *Platygaster matsutama*

I.s.: *Inostemma seoulis*

はこれとは反対に、*P. matsutama* の寄生率は樹冠下層ほど高かったことを報告している。

5. 寄生蜂の種間関係

虫えい内幼虫を単位とした両寄生蜂の寄生の重複度を Iwao (1977) の ω -index を用いて解析したところ、両種の寄生は卵塊密度が低いときは若干重複傾向が見られた。両者の寄生は、卵塊の密度の増加とともにランダム、そして排他的になることが示された (表-11)。また、寄主の個体単位で見た場合、寄生のほとんどは *P. matsutama* と *I. seoulis* のいずれかの種によるもので、2種の寄生蜂が共寄生していた割合は、全寄生のうち0.9~3.9%と極めて低

表-11 寄主の卵塊密度と2種の寄生蜂の寄生の重複度 (ω -指数)

年度	ω -指数	寄主の卵塊密度 (/m ²)
1978	0.14	1367
1979	0.05	1543
1980	0.02	1679
1981	-0.43	1889

かった (表-12)。これらの結果は、*P. matsutama* の後から産卵する *I. seoulis* は、寄主の密度が高くなると *P. matsutama* が産卵した寄主群を避けて産卵し、寄主の密度に関わらず *P. matsutama* により産卵された寄主個体を避けて産卵することを示している。そして、後から羽化してくる *I. seoulis* は、*P. matsutama* より広範に未寄生の寄主を探索する必要があることも示唆される。Nicholson and Bailey (1935) が提唱した種の発見エリア (area of discovery: a) を比較したところ、発見エリアの値は、*I. seoulis* の方が *P. matsutama* より大きく、*I. seoulis* は *P. matsutama* よりも高い探索効率を持つことが明らかになった (図-10)。

2種の寄生蜂が共寄生しているほとんどの寄主から羽化してきたのは *P. matsutama* で、共寄生した場合の種間競争の勝者は *P. matsutama* であることがわかる (表-13)。*I. seoulis* の幼虫はキチン化した強靱な大あごを持つので (Ko 1965a)、大あごを持たない *P. matsutama* の幼虫より強いと考えられたが、結果は逆であった。寄主内の *I. seoulis* と *P. matsutama* の幼虫数の組み合わせが1:1のケースでは、*P. matsutama* が勝者となった場合が7例、*I. seoulis* が勝者の場合が2例であった。*P. matsutama* が勝利した場合、成虫の羽化は早い時期に見られた。それに対し、*I. seoulis* が勝利した場合の *I. seoulis* の羽化は、多寄生している *P. matsutama* より遅かったが、*I. seoulis* が多寄生している場合より早かった。*P. matsutama* の方が *I. seoulis* より発育零点は低く、有効積算温量も少ない (倉永・森本 1977; Choi et al. 2017)。したがって、2種の寄生蜂が共寄生した寄主内では、*P. matsutama* は *I. seoulis* より早く寄主を摂食し、発育することで、*I. seoulis* との競争に勝利し、*P. matsutama* が迅速な発育で *I. seoulis* を圧倒できなかった場合のみ、結果が逆転すると考えられる。Ko and Lee (1971) も、同様の種間競争の結果を報告している。

今回の *P. matsutama* と *I. seoulis* の寄生率には、著しい年次変動は見られず、これら2種の寄生蜂の系は安定的であると考えられた。Hassell (1979) は、1寄主-2寄生者の系の安定性について数理モデルによる解析を行い、2種の寄生者の共存の可能性は、後から寄生する種が競争的には弱者であるが、高い探索効率を持つ時著しく高まると予想し

表-12 上賀茂試験地のマツ林分における寄生率の年次変動

林分 (樹種)	年度	調査 個体数	総寄生率 (%)	内訳 (%)		
				P.m. 単独	I.s. 単独	両種
クロマツ	1976	1452	33.4	29.6	69.5	0.8
	1977	487	26.3	39.1	57.0	3.9
	1978	3207	24.2	34.3	63.3	2.4
	1979	4990	25.6	48.2	49.0	2.8
	1980	1689	28.5	43.7	52.6	3.7
	1981	758	23.3	42.9	50.5	1.6
アカマツ	1979	802	36.7	69.4	28.6	2.0
	1980	79	38.0	80.0	17.7	3.3
	1981	300	27.0	59.3	39.5	1.2
タイワンアカマツ (マツ)	1978	431	13.7	32.2	64.4	3.4
	1979	226	9.7	50.0	50.0	0.0
	1980	59	27.1	12.5	87.5	0.0
クロマツ×マツ F1雑種	1978	1233	20.5	33.6	64.0	2.4
	1979	2641	23.8	53.2	44.1	2.7
	1980	116	33.6	38.5	56.4	5.1

P.m.: *Platygaster matsutama*
I.s.: *Inostemma seoulis*

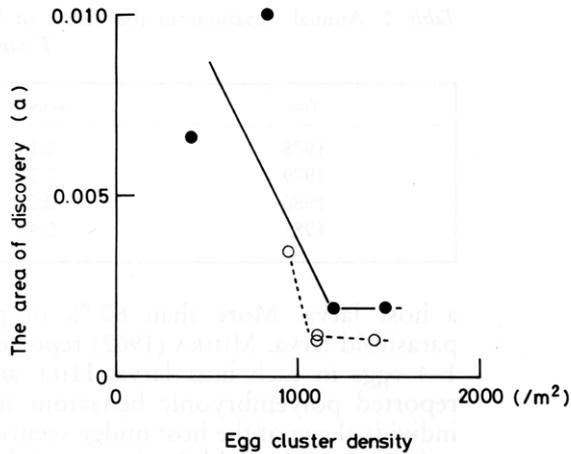


図-10 *Platygaster matsutama*(○) と *Inostemma seoulis*(●) の発見面積 (a) と寄主密度との関係

表-13 2種の寄生蜂が共寄生した寄主での種間競争の結果

寄生蜂の構成 (I : P)	寄生蜂の マユ数	羽化した 寄生蜂	N
(1 : 1)	1	I	2
	1	P	7
	1	不明	2
(1 : 2)	1	P	1
	2	P	4
(1 : 3)	2	P	2
(1 : 4)	2	P	1
(1 : 5)	5	P	1

I: *Inostemma seoulis*
P: *Platygaster matsutama*

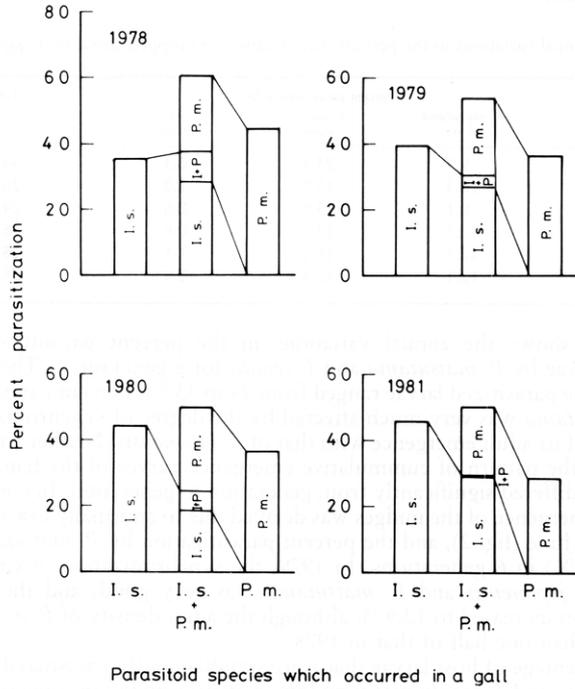
ている。また、Zwölfer (1971) は優れた探索者である寄生者の幼虫は競争において劣り、探索能力において劣る寄生者の幼虫は競争において勝るという例を示した。Hassell (1979) や Zwölfer (1971) の報告にあるように、後から寄生する *I. seoulis* の方が競争的弱者であるが、より高い探索効率を持っていることで、本種の2種の寄生蜂の安定的な共存が可能になっていると考えられる。

単独種のみ寄生された虫えいと両種により寄生された虫えいでの幼虫の寄生率は、*P. matsutama* と *I. seoulis* が単独で寄生された虫えいより、両種により寄生された虫えいの方が高かった (図-11)。これは、Ehler (1979) の一次寄生者間での種間競争は、①個々の種の寄生率は低下するが、②総寄生率は増加する、という説と一致する。

IV. 個体群動態

突然被害が顕在化した京都大学農学部附属演習林 (現京都大学農学部フィールドサイエンスセンター) 徳山試験地 (山口県周南市) (以下、徳山試験地) のクロマツとマツのF1雑種の若齢林で、被害指標から個体数の変化を推定したところ (図-12)、①本種の個体数は通常は低レベルで推移しているが、②あるとき急激に個体数が増加する、③そして、数年間はその個体数レベルを維持した後、④個体数は急激に減少する、という特徴を持っていると考えられた (Sone and Furuno 1982; 曾根 1987a, 1989)。

これまでに、前述のごとく本種の大発生 (激害の発生) については、それなりの数の報告があるが、個体数変動に



Parasitoid species which occurred in a gall

図-11 寄生蜂の組成と寄生率

P.m.: *Platyaster matsutama*, I.s.: *Inostemma seoulis*

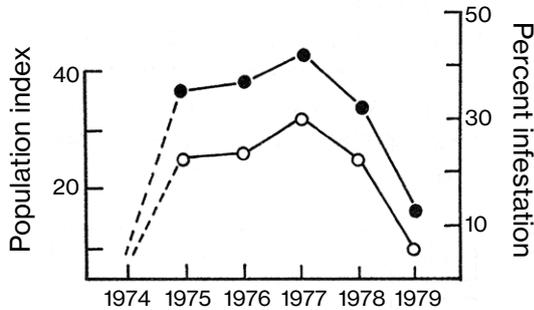


図-12 林内の被害率 (●) と個体数指数 (○) の年変動

関しては、Park and Hyun (1977) と Sone (1987) の報告に限られている。そのうち、前者は4年間の個体数変化について報告しているが、生命表に基づく解析は行っていない。したがって、本種の個体群動態を詳細に解析したものは、Sone (1987) の6世代にわたる個体群動態解析に関するものだけである。著者が奈良県で試みた低密度個体群での個体数変動の調査では、個体数推定や死亡要因の特定及び評価が難しく、著者の知る限りでは、残念ながら大発生した高密度個体群での個体群動態に関する調査は実施されていない。したがって、低密度で推移していた本種の個体数があるとき急激に増加するメカニズムや、高密度レベルを数世代維持した後個体数が急激に減少するメカニズムについて、明確な答えを与えることはできない。ここでは、

著者が上賀茂試験地の激害ではないが、虫えい形成は容易に目目で確認できる程度のクロマツ若齢林と、この林分と同様の個体数レベルであった滋賀県田上山のクロマツ若齢林で調査した事例を紹介し、これらの結果を中心に本種の個体群動態のメカニズムについて推測する。

1. 生存曲線

個体数は、毎世代虫えい形成前と虫えい脱出後に著しく減少し、虫えい内生息期 (1齢~3齢幼虫) での減少は極めて少なかった (図-13, 14)。虫えい形成前の高い死亡率と虫えい内での死亡率の低さは、多くの虫えい形成昆虫で報告されており (Varley 1947; Miyashita *et al.* 1965; 吉田ら 1973; 吉田 1975; 高藤 1976; Redfern and Cammeron 1978 ほか)、虫えい形成昆虫の共通の特徴であるといえよう。しかし、虫えい脱出後の高い死亡率は、虫えい内に比べ土壌という生息環境の安定性が著しく低いと考えられることと関係していると思われる。その結果、生存曲線は階段状になり、Deevey (1947) の A, B, C 型には当てはまらず、死亡率の高い時期と低い時期が交互に現れる D 型であると考えられた (Southwood 1966)。同様の形状の生存曲線は、本種と同じような生息環境の利用様式を持つスギタマバエでも報告されており (高藤 1976)、生存曲線の形状は、生息環境の利用パターンを反映していると言えよう。

2. 生命表解析

表-14に上賀茂試験地 (上賀茂個体群) の1976年~1981年世代と滋賀県田上山 (田上山個体群) の1978年世代の生命表を示す。両個体群とも同じような密度レベルで、生命表は互いによく似ていた。そして、表-15に上賀茂個体群の各発育ステージの死亡要因とそれによる死亡率をまとめたものを示す。

1) 各発育ステージにおける死亡要因

(1) 虫えい形成前の死亡

羽化成虫の総蔵卵数と虫えい内の1齢幼虫数の差から推定したこの時期の死亡率は、80~95%と非常に高かった。虫えい形成前の死亡は、①メス成虫の産卵失敗 (卵巣内の卵の産み残し)、②卵期の死亡、そして③ふ化から虫えい形成までの死亡の3つに大別できた。

総蔵卵数と産卵数から推定した①のメス成虫の産卵失敗による死亡率は、40~77%であった。産卵の失敗 (産み残し) の原因として、交尾の失敗、捕食、林外への移出、天候や気温など物理環境の変動による成虫の産卵活動の低下や阻害が考えられる。

本種では、オスが先に羽化し、地上で群飛しながらメスの出現を待つ。そして、オスはメスが地上に出現するや否

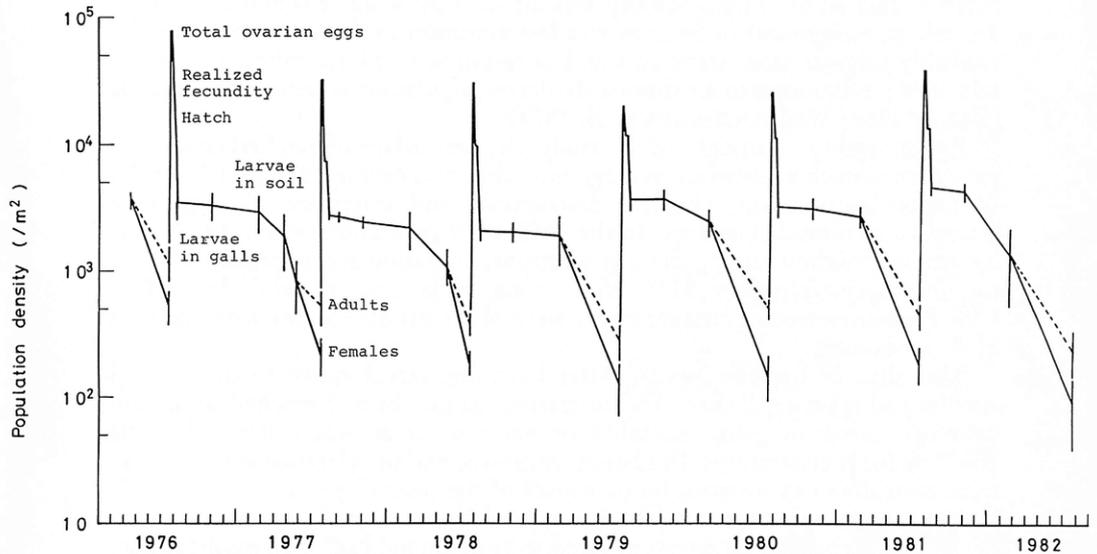


図-13 マツバノタマバエの生存曲線 (上賀茂個体群)

95%の信頼区間を付加

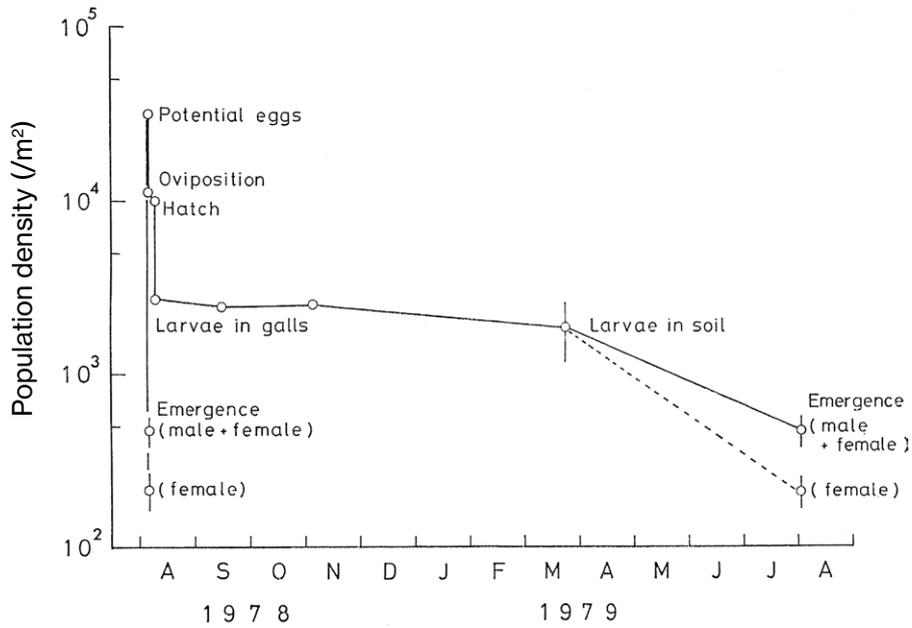


図-14 田上山個体群の生存曲線

95%の信頼区間を付加

や一斉にメスに群がり、メスと交尾する。また、オスとメスの羽化曲線はよく同調していた。したがって、羽化してきた時点でオスが全くいない場合を除き、交尾に失敗したメスは少ないであろう。捕食者としては、樹上性や地上徘徊性のクモやアリが考えられる。調査林分内では、樹冠層や林床近くの枝に造網性のクモが網を張り、それに成虫が多数止まっている(一部は捕獲されていた)のが見られた。しかし、網にかかっていたのはほぼ全てがオスで、メス

は極めて少なかった。したがって、これらの要因による死亡は、非常に低かったと考えてよいであろう。

本種成虫の飛翔力は決して強いものではなく、分散は風の影響を受けやすい。また、成虫の寿命は短く、メスは羽化したその日のうちに産卵しなければならない。降雨は成虫の飛翔や産卵活動に支障をきたすが、本種の羽化時期は梅雨の時期にあたり、雨が降りやすい。これらのことから、全ての成虫に十分な産卵対象針葉が存在している場合、メ

表-14 上賀茂個体群6世代と田上山個体群1世代の生命表

ステージ	死亡要因	上賀茂個体群						田上山個体群			
		1976-1977年世代	1977-1978年世代	1978-1979年世代	1979-1980年世代	1980-1981年世代	1981-1982年世代	1977-1978年世代	1978年世代		
		生存数 (m ²)	死亡率 (%)	生存数 (m ²)	死亡率 (%)	生存数 (m ²)	死亡率 (%)	生存数 (m ²)	死亡率 (%)	生存数 (m ²)	死亡率 (%)
産卵		78917	63.0*	33092	76.9	30673	40.0	26360	55.5	31931	55.9
	捕食, 移出, 未交尾など	49728*		25456		20141		8180		17855	
産卵		29189*		7636	3.0	10532	7.5	11722	1.7	14076	2.3
	未ふ化, 捕食, 乾燥など	18652*	36.1*	7403		9748		11521		13757	
ふ化				4291	57.9	7142	73.3	8096	70.3	8704	63.3
	雨滴, 捕食など	15066*	80.8*	102	1.4	249	2.5	62	0.5	329	2.4
	種物の抵抗			4393	59.3	7391	75.8	8231	67.9	9033	65.7
合 計		3586	80.8	3010		2357		3363		4724	
虫えい内1齢幼虫				307	10.2	155	6.5	13	0.3	104	3.1
	病気	224	6.2	206	6.9	57	2.4	21	0.5	128	2.7
	樹脂			22	1.1	7	0.2	<1	<0.1	3	0.1
	競争など			7	0.2	48	2.1	<1	<0.1	34	0.7
	乾燥			552	18.4	224	11.7	34	0.9	194	5.8
	不明			2458		2080		3169		401	8.5
合 計		3362		389		283		453		235	
虫えい内3齢幼虫				111	3.3	69	3.3	128	3.3	143	3.3
	脱出失敗	284	8.4	93	3.8	63	3.0	1232	31.9	300	9.5
	移動中の乾燥, 捕食など	980	29.2	587	23.9	433	20.8	621	16.1	376	8.7
	寄生			1308	53.2					2695	62.4
	土壌中の乾燥, 捕食など									874	20.2
	林外への落下									4088	94.6
	その他	1459	43.4	2069	84.2	1792	86.2	1371	35.4	1549	48.9
合 計		2834	84.3	389		283		515		2716	85.7
成虫				196	50.9	160	55.3	362	70.2	263	58.1
	オス	310	58.2	193		128		153		144	61.3
	メス成虫	218		218		128		190		91	
	オス										
	メス										

1976-1977年世代の*のついた値は、室内実験からの推定値
 1981-1982年世代の3齢幼虫に作用した死亡要因「林外への落下」は、調査地のクロマツが雪により調査地外へ倒れたことによる死亡

表-15 マツバノタマバエのステージ別死亡(まとめ)

ステージ別死亡	生物的要因	非生物的要因
虫えい形成前死亡 (80-95%)	生理的産卵能力・未交尾・捕食・林外への移出・未交尾	気象条件の悪化による活力低下・産卵阻害
虫えい内死亡 (1-20%)	卵期死亡 (1-8%) ふ化幼虫死亡 (60-76%) 虫えい内生息時の死亡 (1-18%) 虫えい脱出時の死亡 (3%)	乾燥・物理的破壊 雨滴による針葉からの落下 乾燥
虫えい脱出後の死亡 (81-83%)	捕食・樹脂・幼虫間の干渉 病気・樹脂・競争 病気・樹脂	乾燥
成虫期の死亡 (51-70%)	越冬場所への移動中の死亡 (3-32%) 越冬場所での死亡 (52-80%) 寄生蜂・捕食・菌 オス	越冬場所の環境悪化 (乾燥・加湿)

ス成虫の産卵失敗による死亡を引き起こす重要な要因は、強い風による林外への移出、天候や気温など物理環境の変動による成虫の産卵活動の低下や阻害である可能性が高いと推察される。しかし、これらの個々の要因による死亡率は、明らかにされていない。

②の卵期の死亡に関しては、韓国では死亡率が23.1%と報告されているが (Park and Hyun 1977)、上賀茂個体群ではふ化率は92.5~99.0%と高く、卵期の死亡率は非常に低かった。死亡要因として、乾燥、捕食、針葉が擦れあうことによる物理的破壊、未受精があげられる。死亡率が最も高かった1978年世代では、捕食が卵期死亡の53%、未受精が34%、乾燥が10%、そして物理的破壊が3%を占めた。田上山個体群では卵期死亡率は10.3%であったが、捕食が47%、未受精が28%、物理的破壊が25%を占めていた。また、韓国では未受精が最も重要な死亡要因で、捕食による死亡は観察されていない (Park and Hyun 1977)。

③のふ化から虫えい形成までの死亡率は60%~75%であった。実験室内で当年生針葉に産卵させた場合のふ化幼虫の最も高い生存率は93%であった。ふ化幼虫の生存率は、産卵された針葉の長さに関係があり、針葉長とともに生存率は直線的に低下した。主な死亡要因として、捕食、寄主植物の反応 (樹脂滲出)、幼虫間の干渉といった生物学的要因と、乾燥や雨滴による針葉からの脱落などの物理的要因があげられる。上賀茂試験地の調査林分で捕食者の攻撃を防止するために細かいメッシュ製の袋で覆った新梢とそうでない新梢間で、ふ化幼虫の死亡率を比較したところ、両者の間に有意差は認められなかった。また、捕食者のいない状態 (京都大学農学部校舎屋上:京都市左京区)で同様の実験を行ったところ、幼虫の生存率は、上賀茂試験地の調査林分での生存率と差が無かった。これらのことから、ふ化幼虫に対する捕食の効果は少なかったことがわかる。Park and Hyun (1977)も、ふ化幼虫の捕食による死亡は無かったことを報告している。

幼虫が虫えいを形成する際、針葉の表皮を食い破って侵入するので、寄主植物は樹脂を滲出する。しかし、樹脂による死亡はふ化幼虫の死亡の1%~7%を説明したに過ぎなかった。幼虫間の干渉は、複数の卵塊が同一針葉上に産卵された (以下、重複産卵) ときに生じる可能性がある。複数の卵塊がほぼ同時に産みつけられた時、それぞれの卵塊からふ化した幼虫は、同じ虫えい内に生息することができる。しかし、卵塊ごとの産卵時期に差がある場合は、先に産卵された卵塊からふ化した幼虫が虫えいを形成し、虫えいの入り口をしっかりと閉じてしまうので、後から生みつけられた卵塊からふ化した幼虫は、虫えい内に侵入することができず、虫えいの入り口付近で死亡する。しかし、複数

の卵塊が同一針葉上に産卵される割合 (以下、重複産卵率) は、各世代で10%以下と低かった。したがって、生息密度が高くない場合、ふ化幼虫間の干渉による死亡は低いといえよう。重複産卵率は、虫えい密度が高くなるにつれ上昇するので、高密度個体群においては、その重要度は増すと推察される。

本種の幼虫は、6月から7月にかけて虫えいを形成する。この時期は梅雨で、多くの日に降雨が見られる。降った雨は、一対の針葉の間に留まり、水滴となって地上に落下する。もし、ふ化幼虫が降雨時に葉鞘に包まれた針葉基部まで移動していなければ、水滴に含まれた状態で針葉から地上に落下する。このことが、ふ化幼虫の虫えい形成前の重要な死亡要因となっている可能性が高い。

(2) 虫えい内の死亡

虫えい内に生息している幼虫の死亡率は、上賀茂個体群では1~20%、田上山個体群では10%であった。また、Park and Hyun (1977)は、韓国では14%と両個体群と似た値を報告している。上賀茂個体群では、虫えい内での幼虫の死亡は、虫えい形成直後が最も激しく、この期間の全死亡の35%~90%を占めていた。同様の傾向は、Ko (1969)、倉永・吉田 (1971)、Park and Hyun (1977)によっても報告されている。虫えい形成直後の死亡は、樹脂によるものがその大部分を占め、幼虫が定着直後に寄主植物の抵抗反応を受けることが示唆される。幼虫の定着後は、衰弱を含む病気と樹脂による死亡が働き、頻度は低かったが、脱皮の遅れにより他個体から圧迫されたことによる死亡や、乾燥による3齢幼虫の死亡が観察された。

虫えい内では複数の幼虫が共存する (著者の調査では最大27個体)。したがって、本種でも、wheat bulb fly (*Delia coactata*) (Kowalsky and Benson 1978) や knapweed gall fly (*Urophora jaceana*) (Varley 1947) で報告されているように、幼虫数の増加とともに著しい死亡率の増加があると予想された。しかし、虫えい内の幼虫数の増加とともに幼虫のサイズは減少したが (図-15、表-16)、死亡率には差が認められなかった (表-17)。虫えい内での幼虫間の種内競争は、幼虫の死亡を引き起こすほど激しいものではなく、幼虫のサイズの減少に留まる。このサイズの減少が、個体群動態に及ぼす影響については、本節の(4)で詳しく述べる。

(3) 虫えい脱出後の死亡

3齢幼虫は、11月から翌年3月にかけて、虫えいから脱出する。上賀茂個体群の1976年世代の90%以上が虫えいから脱出し終わった1977年2月24日時点で、虫えい内に生息していた3齢幼虫の3.3%が、病気、樹脂、乾燥により死亡し、脱出に失敗していた。虫えい脱出から羽化までの死亡率

表-16 虫えい内幼虫数とサイズ別幼虫の頻度および平均体長

幼虫数	頻度			体長 (mm)		
	小サイズ (~2.0mm)	中サイズ (~2.5mm)	大サイズ (2.5mm ~)	平均	SD	N
1	0.10	0.76	0.14	2.25	0.22	51
2	0.17	0.64	0.19	2.22	0.23	120
3	0.16	0.74	0.10	2.21	0.21	115
4	0.16	0.76	0.08	2.19	0.21	181
5		0.64	0.36	2.17	0.20	176
6	0.23	0.68	0.09	2.15	0.23	177
7	0.33	0.65	0.02	2.09	0.22	147
8	0.19	0.77	0.04	2.14	0.23	94
9	0.32	0.67	0.01	2.09	0.19	97
10	0.49	0.50	0.01	1.94	0.21	82
11	0.63	0.37		1.95	0.23	65
12	0.71	0.28	0.01	1.89	0.20	81
13	0.77	0.23		1.82	0.25	52
14	0.63	0.37		1.91	0.16	68
15	0.46	0.54		1.97	0.15	13
16	0.75	0.25		1.79	0.20	15
17	0.65	0.35		1.91	0.27	17
18	0.87	0.13		1.81	0.15	15

表-17 虫えい内幼虫数と虫えい内幼虫死亡率の関係

幼虫数	1979年世代		1980年世代		1981年世代	
	死亡率 (%)	N	死亡率 (%)	N	死亡率 (%)	N
1	6.25	32	6.25	31	6.67	30
2	1.79	112	4.00	100	3.08	130
3	3.83	183	2.22	135	0.56	177
4	2.00	200	1.02	196	0.98	204
5	1.40	215	1.20	250	0.45	220
6	0.40	252	2.27	132	1.98	252
7	0.60	168	2.48	161	0.48	210
8	1.25	240	0.57	176	1.14	176
9	0.74	135	0.00	90	0.53	189
10	1.54	130	2.00	100	0.00	80

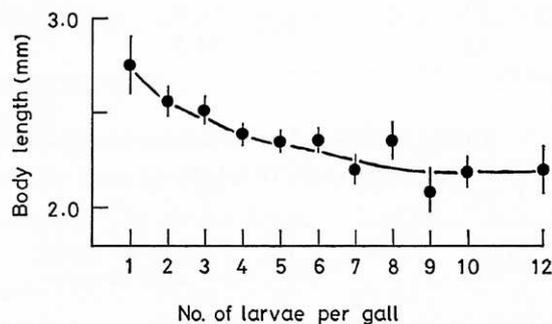


図-15 虫えい内幼虫数と幼虫の体長の関係

は、上賀茂個体群、田上山個体群のいずれも82%~86%と高かった。上賀茂個体群の1981年世代のこの時期の死亡率は95%と他の世代より10%近く高かったが、これは調査林

分内の約2/3のクロマツが樹冠に付着した雪の重みで傾斜し、幼虫の62%が調査地外へ落下したことが原因であった。この時期の高い死亡率は、Park and Hyun(1977)によっても報告されている。

上賀茂個体群の1976年世代の累積落下幼虫数と土中幼虫数は、1976年12月以降時間とともに増加した。土中幼虫数は、全体の99.7%の幼虫が落下した1978年3月20日にピークに達した後、急激に減少した(図-16)。このことから、虫えい脱出後の死亡率は、3月下旬まではほぼ一定であったが、それ以降上昇したことがわかる。しかし、吉田ら(1973)は、3齢幼虫を植木鉢で飼育した場合、個体数は直線的に減少したと報告している。また、Park and Hyun(1977)は、土壌中に生息する期間の死亡率は、幼虫期が25%、前蛹期が52.9%、蛹期が33%と報告している。

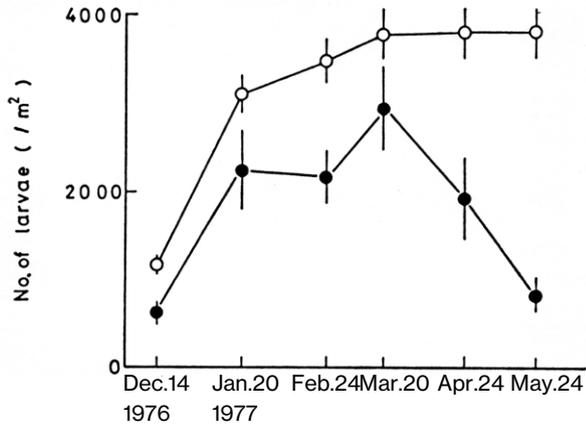


図-16 累積落下幼虫数 (○) と土中幼虫数 (●) の経時変化

標準誤差を付加

上賀茂個体群では、幼虫の全落下数と落下完了時の土中幼虫数の比較から、越冬場所までの移動中の死亡率は3%~32% (平均11%) であると推定された。ジャンプを繰り返しながら移動している幼虫に対して、地上徘徊性のクモ類やゴミムシ類、アリなどによる捕食 (Kim *et al.* 1968; Kim and Kim 1975) のほかに、わずかではあるが、乾燥や水溜りへの落下による死亡などが働くと考えられる。調査地では、冬期にコモリグモ類が地表で活動していたが、クモ類による死亡率は推定できなかった。また、ほかの要因による死亡率も明らかにできなかった。1979年2月に調査地内に10対の地上徘徊性のクモ類やゴミムシ・オサムシなどの捕食性節足動物の侵入を防ぐ区画を設定し、その中に幼虫を放し、越冬場所に定着させた。その後、一方の区画は捕食者の侵入を可能にし、他方は侵入を防いだままにしておいた。幼虫の生存率を比較したところ、捕食者の侵入を防いだ区画の方が10%ほど高かった (捕食者排除区 $34.9 \pm 4.7\%$ 、捕食者侵入区 $22.8 \pm 5.4\%$) が、両者の差は有意ではなかった。このことから、土中生息期の節足動物による捕食率は低かったという結論が導かれる。この結果は、多くの昆虫類で、土壌中のステージに対する小ほ乳類や節足動物による捕食の重要性が報告されている (Hughes and Mitchell 1960; Long 1960; Wright *et al.* 1960; Coaker 1965; Raw 1967; Dempster 1971; Monteith 1971; Mukerji 1971; Ryan 1973 など) のとは異なる。

前述のごとく、本種の有力な2種類の寄生蜂 *Platygaster matsutama* と *Inostemma seoulis* は、それぞれ卵と卵またはふ化直後の幼虫に産卵するが、いずれも寄主が3齢幼虫になると急速に発育し、蛹化前に寄主を食べつくしてしまう。したがって、土壌生息期に寄主は死亡する。両種による寄生率は、上賀茂個体群では24%~33%、田上山個体群

では28%であった。*P. matsutama* の寄生率は寄主との羽化同調性にある程度左右されたが、*I. seoulis* の寄生率は寄主との羽化同調性に左右されることは無かった。寄主の羽化時期の前半に羽化する *P. matsutama* 成虫の羽化は、毎世代同じパターンを示したが、寄主の羽化の立ち上がりは、気温の影響を受けるので、年により変動する。そのため、寄生率は羽化の同調性が低い年には低くなる。一方、*I. seoulis* は寄主の羽化時期の後半に羽化してくるので、羽化した時には十分な産卵可能な寄主が存在している。そのため、寄生率は *P. matsutama* ほど寄主との羽化同調性に左右されることは無く、各世代で比較的安定している。上賀茂個体群では、*P. matsutama* の寄生率は *I. seoulis* による寄生率とほぼ等しいかやや低かったが、田上山個体群では *P. matsutama* の全寄生に占める割合は36.6%と、上賀茂個体群に比べかなり低かった。

本種の幼虫は、乾燥に弱いだけでなく、過湿条件下に置くと死亡してしまう。したがって、越冬場所の物理的環境は、越冬中の幼虫の生存に少なからず影響を与える。春の乾燥が著しい韓国では、土壌含水率の変動が土壌中の幼虫の死亡に影響を与え、羽化密度は前蛹の生存率と高い相関があることが報告されている (Park and Hyun 1977)。春先の土壌の乾燥が韓国ほど激しくないわが国では、本種の土中生息期に土壌の含水率の極端な低下が起こることは極めて稀で、どちらかと言えば、土壌乾燥より過湿の影響が大きいであろう。それに加え、病気や菌などによる死亡がこの時期の死亡要因としてあげられる。これらの要因による死亡は、土壌生息期の死亡の30%~57%を占めていたが、個々の要因による死亡率は推定できなかった。

(4) 幼虫の虫えい内での種内競争の影響

本種は卵塊で卵を産みつけ、複数の幼虫が虫えい内で共存する。針葉に複数の卵塊がほぼ時期を同じくして産卵された場合に、多数の幼虫が虫えい内に共存している。そのような針葉では、産みつけられた複数の卵塊が寄生蜂を誘引することが考えられる。そこで、虫えいあたりの幼虫数と虫えい内での幼虫死亡率、寄生率の関係を調べたところ、虫えいあたりの幼虫数と死亡率や寄生率の間に、明確な関係は認められなかった。このことは、重複産卵による寄主の集中は、寄生蜂を誘引していないことを示している。

虫えい内の幼虫数が増加するとともに、サイズの小さい3齢幼虫の割合が増加し、幼虫の平均体長は減少する (表-16)。100℃で72時間送風乾燥することで捕食者を除去した土壌とリターの入った植木鉢に3齢幼虫を移植し、羽化までの生存率と羽化してきたメス成虫のサイズ (中胸背の幅と長さの積で指数化) や蔵卵数を測定したところ、土中

表-18 幼虫のサイズと土中期の生存率との関係

場所・樹種・体色	体長グループ	幼虫数	羽化数	生存率 (%)
上賀茂・クロマツ・黄	小 (~2.0mm)	86	13	15.12 ^a
	中 (~2.5mm)	462	103	22.29 ^a
	大 (2.6mm ~)	446	132	29.60 ^b
上賀茂・クロマツ・白	小 (~2.0mm)	260	36	13.50 ^a
	中 (~2.5mm)	294	73	24.83 ^b
	大 (2.5mm ~)	15	7	46.67 ^c
上賀茂・アカマツ・黄	小 (~2.0mm)	191	27	14.14 ^a
	中 (~2.5mm)	461	70	15.18 ^a
	大 (2.5mm ~)	227	37	16.30 ^a
田上山・クロマツ・黄	小 (~2.0mm)	109	11	10.09 ^a
	中 (~2.5mm)	225	37	16.44 ^a
	大 (2.5mm ~)	120	16	13.33 ^a

添字の異なる生存率は $P=0.05$ レベルで有意差が見られたことを示す

表-19 幼虫のサイズと成虫のサイズ、蔵卵数、卵サイズ、および成虫にかかる卵の負荷

	幼虫サイズ小			幼虫サイズ中			幼虫サイズ大		
	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N
中胸背サイズ (mm ²)	0.57 ^a	0.11	7	0.70 ^b	0.10	47	0.85 ^c	0.09	50
蔵卵数	75.4 ^a	20.9	7	116.5 ^b	27.6	47	157.0 ^c	25.5	47
卵サイズ (mm ³ /8000)	116.6	5.5	7	121.0	6.5	46	121.0	4.8	44
卵の負荷 (指数)	4.44 ^a	1.05	7	5.62 ^b	1.25	46	6.81 ^c	1.16	46

添字の異なる中胸背サイズ、蔵卵数、卵の負荷の値は $P=0.05$ レベルで有意差が見られたことを示す

表-20 幼虫のサイズと産卵状況

	幼虫サイズ		
	サイズ小	サイズ中	サイズ大
蔵卵数	76.6	107.5	133.5
産卵数	5.9	28.9	16.3
産卵率 (%)	7.7	26.9	12.2
産卵率 $\approx 100\%$ の個体の割合	5	15	6
産卵率0または $\approx 0\%$ の個体の割合	85	45	59

期の死亡率は小さい幼虫の方が大きい幼虫より高く (表-18)、大きい幼虫からは蔵卵数の多い大きい成虫が羽化してきた (表-19)。サイズの異なる幼虫から羽化してきた成虫が持っている卵のサイズに差は無かった。当年生新梢を寒冷紗製のネットで覆い、その中に羽化直後のメス成虫とオス成虫を放し産卵させたところ、本種の成虫の産卵能力は、中サイズのメスが最も高く、大サイズのメス、小サイズのメスの順であった。すなわち、産卵数と実現産卵率の値が最も高かったのは中サイズのメスで、次に大サイズのメスが高く、小サイズのメスが最も低かった。卵巣内のほとんどの卵を産卵した個体の割合は、中サイズのメスでは15%で最も高く、小サイズと大サイズのメスでは、それぞれ5%と6%と低かった。また、卵巣内の卵をほとんど産卵しなかった個体の割合は、小サイズのメスで85%と非常に高く、大サイズのメスは59%、中サイズのメスは45%であった。飛翔時の体内の卵の負荷は小サイズのメスが最小

で、中サイズのメス、大サイズのメスの順に大きくなった (表-19, 20)。

以上のことから、虫えい内の虫えい内幼虫数の増加による種内競争の激化は、幼虫の虫えい内での死亡率を増加させることは無かったが、幼虫のサイズの減少を引き起こし、それが成虫の蔵卵数や産卵数の低下や虫えい脱出から羽化までの土壌中での生育期間の死亡率を増加させることが明らかになった。産卵数に関しては、成虫のサイズに単純に関係しているのではなく、中サイズの幼虫から羽化してきた成虫が最も多くの卵を産卵し、サイズが小さくても大きくても、産卵数は少なくなることも明らかになった。中サイズのメスに比べ、小サイズのメスの低い産卵能力は活力の低さ、大サイズのメスは大きい卵の負荷による飛翔阻害が原因ではないかと考えられる。

これらの結果をもとに、虫えいあたりの幼虫数とそれらの幼虫から羽化する次世代のメス成虫数、メス成虫あたり

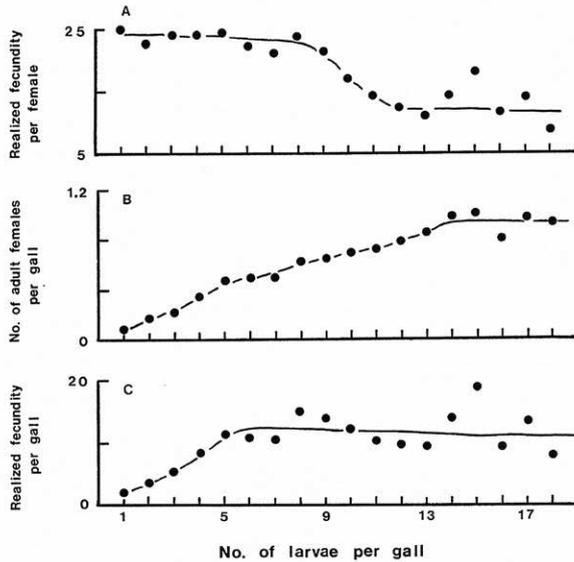


図-17 虫えい内幼虫数とメス成虫あたりの産卵数 (A), 虫えいあたりの次世代メス成虫数 (B), 虫えいあたりの次世代メス成虫の産卵数の関係 (C)

の産卵数, そしてメス成虫の総産卵数の関係を推定したところ, メス成虫あたりの産卵数は, 幼虫数が9個体以下ではほとんど減少しないが, 10個体以上になると少なくなった。メス成虫数は幼虫数の増加とともに増加し, 14個体以上の虫えいではほとんど差が無かった。メス成虫の総産卵数は, 幼虫数が5個体までは幼虫数とともに直線的に増加したが, 幼虫数が6個体以上では増加が見られなかった (図-17)。このことは, 虫えい内で共存する幼虫数が5個体までは, より多くの幼虫が生息することで繁殖成功が増し, 本種に利益をもたらすが, それ以上虫えい内の幼虫数が増えても繁殖成功は増加しないことを示している。そして, 虫えい内の幼虫間の種内競争は, 1または2世代後の個体数の変化に影響する, すなわち遅れの密度依存的に働くことを示している。通常, 一つの卵塊に起因する虫えい内幼虫数は平均4~5個体で, 虫えい内にそれより多くの幼虫が生育するのは, 複数の卵塊が一つの針葉に生みつけられた場合であることが多い。このような重複産卵は, 個体群密度が高くなるにつれて高頻度でみられる。本種の密度が高くなったとき, 虫えい内での幼虫間の種内競争が激しくなると推測される。

(5) 生命表解析

個体数変動の主要因解析を, Varley and Gradwell (1960) の Graphical key factor analysis と Podoler and Rogers (1975) の総死亡に対し部分死亡を回帰する方法を用いて検討した。解析に先立ち, 世代総死亡を, 虫えい形成前の死亡, 虫えい内の死亡, 虫えい脱出後の死亡, そして性による死

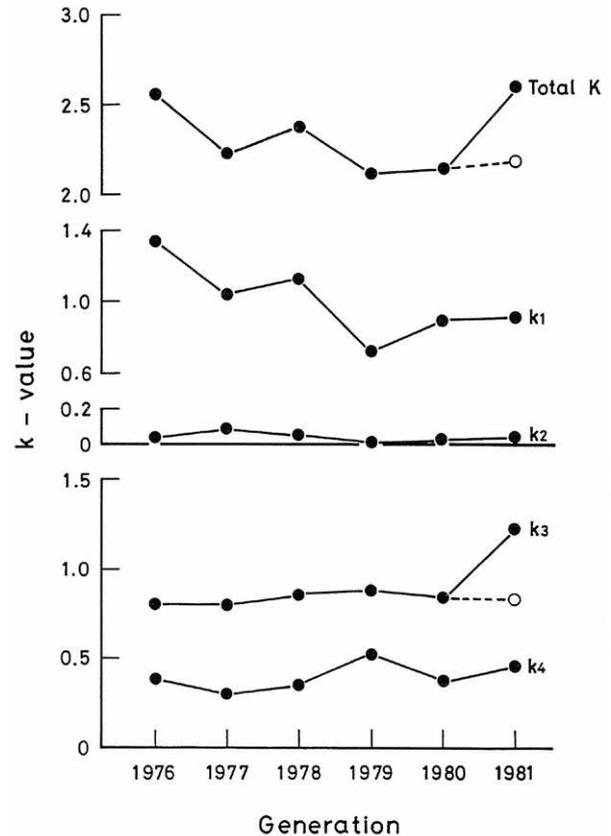


図-18 Graphical key factor analysis の結果

Total K: 世代総死亡, k1: 虫えい形成前の死亡, k2: 虫えい内での死亡, k3: 虫えい脱出後の死亡, k4: オス
 ○: 幼虫の林外への落下を除く

亡(オス)の4つに大別した。さらに, 虫えい形成前の死亡を, 卵の産み残しによる死亡, 卵期死亡, ふ化幼虫の針葉表面上を移動中の死亡, 針葉へ侵入時の樹脂による死亡に, 虫えい内の死亡は, 病気・衰弱による死亡, 樹脂による死亡, その他の要因による死亡, 虫えいからの脱出の失敗 (3.3%) に, そして虫えい脱出後の死亡は, 落下後の越冬場所への移動中の死亡, 寄生蜂による死亡, その他の要因による死亡に細分した。

世代総死亡の世代間変動と最も類似した部分死亡は虫えい形成前の死亡で, 虫えい形成前の死亡率の変動が, 本種の個体数の世代間の変動パターンを規定していることが明らかになった。虫えい形成前の死亡とともに死亡率の高かった虫えい脱出後の死亡は, 世代間でほとんど変動せず, 個体数レベルの抑制には貢献しているが, 個体数の世代間変動にはほとんど寄与していなかったことも明らかになった (図-18)。世代間総死亡に対し各部分死亡を一次回帰したところ, 虫えい形成前の死亡とその中の産み残しによる死亡の回帰係数が最も大きく, 世代間総死亡の変動は, 産み残しによる死亡, すなわちメス成虫が卵巣内の卵

表-21 世代総死亡と部分死亡の一次回帰における回帰係数

部分死亡	回帰係数
虫えい形成前の死亡	0.801
産み残しによる死亡	0.864
卵期の死亡	0.109
ふ化幼虫の針葉上を移動中の死亡	0.234
針葉へ侵入時の樹脂による死亡	0.088
虫えい内の死亡	0.059
病気・衰弱による死亡	0.039
樹脂による死亡	-0.022
その他の要因による死亡	0.003
虫えい脱出後の死亡	0.068
越冬場所への移動中の死亡	-0.180
寄生蜂による死亡	0.066
その他の要因による死亡	0.019
性による死亡(オス)	0.062

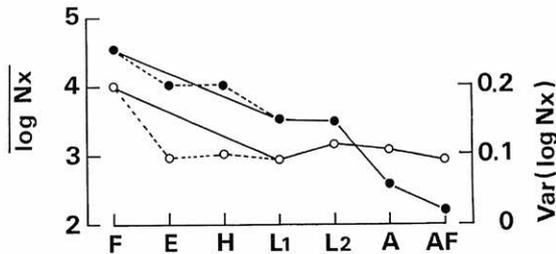


図-19 各発育ステージの個体数の平均(●)と分散(○)
 実線は6世代、点線は5世代のデータから計算
 F: 卵巣内の卵, E: 産卵, H: ふ化, L1: 虫えい内1齢幼虫, L2: 虫えい内3齢幼虫, A: 成虫, AF: メス成虫

を何割産卵できるかにより決定されていたことが明らかになった(表-21)。

発育ステージごとに調査した6世代の個体数の平均値とその標準偏差を計算したところ、平均値は、虫えい形成前と虫えい脱出後に著しく減少していた。しかし、標準偏差は虫えい形成前、特に産卵までの時期に著しく減少し、虫えい内生息期と虫えい脱出後には著しい減少は見られなかった(図-19)。このことは、個体数制御機構が虫えい形成前、特に産卵前にはたらいっていたことを意味する。そして、虫えい脱出後には強い死亡が働くが、この時期の死亡要因は、個体数の安定(制御機構)にはほとんど寄与していなかったことも示している。それぞれの死亡要因の密度関係を検討した結果、密度と正の相関が見られた、すなわち密度依存的な死亡要因であったのは、虫えい形成前の死亡とその部分死亡である生み残しによる死亡のみで(Sone 1987)、他の死亡要因は密度独立であった。ただ、*P. matsutama*による死亡は遅れの密度依存的であると判断された(Sone 1987)。虫えい形成前の死亡を構成する死亡要因のうちでは、捕食や交尾の失敗、樹脂などの生物的要

因より、気象の変化、風、降雨などの非生物的要因の方が重要であると考えられた。これらの非生物的要因は密度依存的に働くとは考えにくい。したがって、この時期の死亡、特に産み残しによる死亡(成虫の産卵失敗)による個体数制御は、複数の死亡要因が相乗的に働くことにより達成されているのではないかと推察できる。

以上のことから、本種の個体数変動は以下のように特徴付けることができるであろう。

- ①本種は、通常十分な資源(当年生針葉)が供給されているにもかかわらず、個体数は虫えい形成前と虫えい脱出後に働きかける非生物的要因により低レベルに抑えられ、成虫の産卵成功に依存した小さい密度変動を繰り返しながら、産卵行動に関わる複数の要因により制御されている。
- ②ところが、本種の潜在的繁殖力は高いので、虫えい形成前と虫えい脱出後の主として非生物的死亡要因の働きが緩和されたとき、個体数が急激に増加する。これまで、大発生(激しい被害)の報告は、その3/4が15年生以下の若齢林でなされている。本種のメス成虫の飛翔は、風に影響を受けやすく、飛翔距離が短いほど、産卵成功は高くなると考えられる。したがって、非生物的要因の緩和には、林齢と関係した林分の状態が深く関わっていると思われる。
- ③高密度に達した個体群では、重複産卵が原因の虫えい形成時の異なる卵塊由来の幼虫間での干渉や、多数の幼虫が成育している虫えい内での種内競争が強く働くようになる。種内競争による繁殖成功へのマイナスの効果は、遅れの密度依存的で、数世代後の個体群に働くので、密度はすぐに低下することではなく、数世代は密度が高レベルで維持される。多くの場合高密度に達するのは若齢林分で、若齢林分ではマツの伸長成長が著しく、数年のうちに林分の状態は激変する。その結果、特に虫えい形成前に働く非生物的死亡要因の働きが大きくなり、遅れの密度依存的な種内競争の効果も加わって、個体数は急激に低下する。

V. 空間分布様式

林分内における個体の空間分布様式は、加害の分布を決定し、寄主植物に対する加害の効果に重大な影響を持つ。被害の分布については、いくつか報告があるが(三浦・近木 1955; 千田 1970; 倉永ら 1977 ほか)、被害の分布を個体の空間分布との関連で議論した論文は、滋賀県田上山で1978年から1979年にかけて、1972年に造成されたクロマツ若齢林で行われたものしかない(Sone and Takeda 1983)。

ここでは、彼らの論文に記載された本種の空間分布の特徴について述べる。

1. 樹上期の分布様式

卵と虫えい内幼虫の樹上期の空間分布様式は、クロマツ個体内とクロマツ個体間の二つのレベルで解析されている。

クロマツ個体内での分布様式は、クロマツ個体ごとの新梢あたりの卵塊、卵、虫えい、虫えい内幼虫の個体数の平均 (m) に対し平均こみ合い度 (m*) を回帰する方法 (Iwao 1968) で推定された。その結果、①いずれの場合も両者の関係は一次回帰式で表され、調査したクロマツ個体間で樹体内の分布はほぼ一致していたこと、②個体の分布単位とその空間分布様式を表す回帰直線の切片と傾きの値から、卵期は卵塊群 (複数の卵塊) を分布単位として、幼虫期は虫えいを単位として、いずれも集中的に分布していたことが明らかになった (表-22)。

新梢あたりの卵の分布単位が複数の卵塊であったことは、成虫の産卵行動で説明できる。成虫は新梢上を歩き回りながら、産卵に適したいくつかの針葉に産卵し、次の新梢に移動する。したがって、各個体は一つの新梢上の複数の針葉に産卵する可能性が高い。卵の集中分布傾向は、樹冠層間での新梢あたりの卵塊数や卵数の差によって説明可

表-22 卵期と虫えい内幼虫期の新梢あたりの個体数の平均と平均こみ合い度との一次回帰の結果

項目	切片 (α)	傾き (β)	相関係数 (r)
卵塊	2.37	1.23	0.926**
卵	23.23	1.32	0.903**
虫えい	0.00	1.96	0.980**
虫えい内幼虫	0.00	2.02	0.970**

** : P=0.01レベルで有意

能であった。羽化開始直後は、新梢あたりの卵塊数に樹冠層間で差が見られなかったが、羽化が進行するにつれて、卵塊数は樹冠上部の新梢で多くなった。しかしながら、卵塊の密度 (針葉あたりの卵塊数) には、樹冠層間 (枝階間) で差がなかった。それに対し、新梢あたりの針葉数は、上層の新梢のほど多い (図-20)。したがって、卵のクロマツ個体内の集中的な分布は、針葉の樹冠内での不均一な分布 (樹冠上層の新梢ほど針葉が多い) とそれに対応したメス成虫の産卵活動により生じていたことがわかる。さらに、成虫は産卵の際に特定の針葉を選択していなかったことも明らかになった。

卵に比べ、虫えい内幼虫の方が分布の集中度が高くなっ

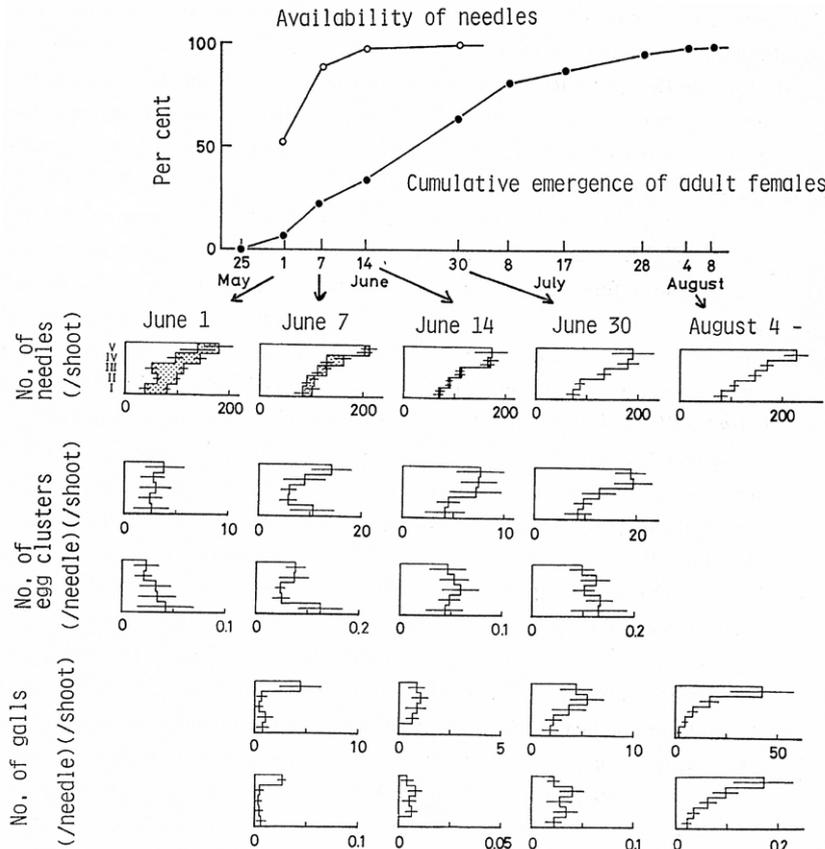


図-20 産卵対象針葉率、メス成虫の累積羽化、産卵対象針葉、卵塊、および虫えいの樹体内の垂直分布の経時変化
 点刻の部分は産卵非対象の部分。垂直分布における水平の線は標準偏差を示す。

表-23 卵塊と虫えいのクロマツ樹体内分布と全体分布における新梢あたりの個体数の平均と平均こみ合い度との回帰係数

回帰係数 (β)	卵塊	虫えい
樹体内分布 (β2)	1.23	1.96
全体分布 (β1)	1.99	5.71
比 (β1/β2)	1.62	2.92

表-24 産卵対象針葉数のクロマツ個体間変動の経時変化

日付	平均	標準偏差	変動係数 (%)
1978年6月1日	12726	15347	120.6
6月7日	23220	9663	41.6
6月14日	27474	14619	53.2
6月30日	27510	11339	41.2

表-25 産卵対象針葉率、メス成虫羽化数、クロマツ個体あたりの新梢数、樹高とクロマツ個体あたりの卵塊数、卵塊密度についての Spearman の順位相関係数

	6月1日	6月7日	6月14日	6月30日
産卵可能針葉率 対 卵塊数	0.818*	0.576*	—	—
産卵可能針葉率 対 卵塊密度	0.773*	0.6	—	—
メス成虫羽化数 対 卵塊数	0.118	0.303	0.747*	0.664*
メス成虫羽化数 対 卵塊密度	0.152	0.146	0.509	0.476
卵塊数 対 卵塊密度	0.976**	0.867**	0.855*	0.806**
新梢数 対 卵塊数	0.249	0.576	0.212	0.358
新梢数 対 卵塊密度	0.164	0.309	0.006	0.006
樹高 対 卵塊数	0.142	-0.033	0.046	0.361
樹高 対 卵塊密度	-0.021	-0.124	-0.209	0.058

** : P=0.01レベルで有意, * : P=0.05レベルで有意

た(表-22)。卵期の死亡は少なく、さらに樹冠層間で差はなかったが、孵化幼虫の虫えい形成までの死亡率は、卵期の死亡率より高く、上層の新梢ほど低かった(表-14, 図-20)。このふ化幼虫の死亡の樹冠層間での差により、虫えい密度に樹冠層間で有意差が生じ、新梢あたりの虫えい数の樹冠層間での差が卵塊数より顕著になったことが、虫えい内幼虫の分布集中度の増加の原因であったと結論づけることができる。

調査地内での新梢を単位とした全体分布は、クロマツ個体内の分散と個体間の分散を反映しているので、クロマツ個体間の分布様式は、個体内分布と全体分布を比較することで推定することができる(Kuno 1976)。サンプルした全ての新梢について、新梢あたりの卵塊数と虫えい数の平均(m)に対する平均こみ合い度(m*)の一次回帰係数を算出した。個体内分布での回帰係数(β2)と全体分布での回帰係数(β1)の比(β1/β2)は、卵塊と虫えいのいずれの場合も1より大きく(表-23)、卵と虫えい内幼虫期のクロマツ個体間の分布は集中的であったと推察された。

産卵可能な状態まで伸長した当年生針葉が全体の半数しか存在しなかった羽化開始直後は、産卵対象針葉数のクロマツ個体間の差は大きく(表-24)、これを反映した形で、卵塊数も個体間の差が大きかった。各個体の産卵対象針葉率(数)と卵塊数や卵塊密度の間に、正の相関が見られたが、羽化数と卵塊数の間には相関は見られなかった(表-25)。このことから、羽化開始時からしばらくは、成虫は、針葉の展開が進んだ個体に集中的に産卵したと考えられ

る。

ほとんどの針葉が産卵対象になった以降は、産卵対象針葉数のクロマツ個体間での分散は小さく、調査地内ではどこでも十分な産卵対象針葉が存在していた。そのような状態では、クロマツ個体あたりの卵塊数は、その個体の樹冠下で羽化してきたメス成虫数と有意な正相関を示した(表-25)。メス成虫は羽化後地表に現れるや否や交尾し、産卵のために地表に現れた地点からはほぼ真上に飛翔する。したがって、十分な産卵対象針葉が均一に分布しているような場所では、メス成虫は、羽化地点近くのマツに産卵し、卵塊数のクロマツ個体間の分散は、メス成虫の羽化の林内での空間的なばらつきを反映していると推察された。そして、樹高や新梢数といった樹木の形状は、成虫の産卵場所の選択に大きい影響を持っていないと考えられた。

個体間分布でも、卵期に比べ、幼虫期に分布集中度が増大した。これは、密度依存的な卵期の死亡に比べ、密度逆依存的に働くふ化幼虫の虫えい形成前の死亡の方が著しかったことが原因であると推察された。

2. 土中期の空間分布様式

1978年の羽化成虫、落下幼虫、土壌中の越冬幼虫(以下、土中幼虫)、1979年の羽化成虫について計算した平均こみ合い度指数(patchness index)(Lloyd 1967)の値は、いずれも4前後と1より大きく、全ての場合集中傾向を示した(Sone and Takeda 1983)。また、これら4つのステージで、平均こみ合い度指数の値に差は無く(Sone and Takeda

表-26 樹木あたりの虫えい数, 落下幼虫数, 土壌中の幼虫数, 1978年と1979年の羽化数についての回帰解析の結果

	傾き	回帰係数	N
樹木あたりの虫えい数 対 落下幼虫数	0.01	0.778**	18
落下幼虫数 対 土壌中の幼虫数	1.24	0.866**	25
土壌中の幼虫数 対 羽化数	0.21	0.818**	25
1978年の羽化数 対 1979年の羽化数	0.54	0.671**	64

** : $P=0.01$ レベルで有意

1983), 分布集中度に著しい変化は無かったことが示された。そして, クロマツ個体あたりの虫えい数と落下幼虫数, 落下幼虫数と土中幼虫数, 土中幼虫数と羽化数, 1978年と1979年のメス成虫の羽化数のいずれにも, 有意な正相関が認められた(表-26)。

これらの結果と本種の生態, 土中期の死亡の特性を考え合わせると, クロマツ個体間の虫えい数の分散(集中的な分布傾向)は, 終齢幼虫の地上への垂直な落下により土中期に伝達され, 幼虫の落下後の分散の小ささと密度独立的な土中期の死亡により維持され続ける。そして, ある年のメス成虫の羽化の集中的な空間分布様式は, 次の世代に伝達されることがわかる。その結果, 林分内でのマツ個体内と個体間の集中的な本種の分布傾向は, ある程度の期間(少なくとも数世代)は維持されていくものと推察される。

久野(1968)は, 野外での個体の集中分布の原因を, ①生息環境の異質性, ②不十分な分散を伴った再生産(繁殖活動), ③個体間の誘引の3つに大別している。①の生息環境の異質性については, 新梢あたりの当年生針葉数の樹冠層間での差が, 樹上期のクロマツ個体内分布の集中的な分布傾向の主要な原因であった。そして, ②の不十分な分散を伴った繁殖では, 樹上期のクロマツ個体間の集中的な分布傾向が, メス成虫の集中的な羽化の空間分布がメス成虫の産卵のための飛翔分散が小さいことによってもたらされ, さらに虫えいから脱出した幼虫の分散の小ささにより, 次世代のメス成虫の羽化の空間分布が集中的になることも示された。しかし, ③の個体間の誘引に関しては, メス成虫の集合フェロモンは報告されておらず, メス成虫のあるマツの形状に対する産卵嗜好は見られなかったことから, 本種の集中的な分布傾向の原因としては考えにくい。

この調査開始時には, 本種の空間分布は既に集中的な傾向を示していた。では, なぜ本種が集中的な分布傾向を示すようになったのか? それに関して, 二つのことが考えられる。一つ目は, 林分に最初から成虫が集中的に移入(飛来)し, そして定着したということ。二つ目は, 林分内への初期の移入はランダムもしくは均一であったが, 何らかの要因でその後集中的な分布になったということ。本種が林分間で移動し, 新たに林内に侵入するのは, 成虫期

のみである。メス成虫は樹高や新梢数といった形状とは無関係に産卵するので, メス成虫が新たに林分に飛来したとき, 特定の特徴を持つ個体に集中的に産卵するとは考えにくい。本種の個体数レベルは, 産卵, 虫えい形成, 越冬時における物理的要因により, 通常は低く抑えられている。これらの要因の作用が緩和されたとき, 個体数は著しく増加する。したがって, 林内の微環境の異質性を反映した物理的要因の働きの差が, 個体数の局地的な羽化数の増加を引き起こす可能性は高い。もしそうであれば, 本種が林分内で集中的な分布を示す機構としては, 林分への集中的な移入によると考えるより, ランダムまたは均一な移入後, 何らかの要因で集中化が生じたというほうが有力であろう。ただし, マツ個体内の集中的な分布傾向は, 新梢あたりの産卵対象針葉数の樹冠層間の差に影響された産卵数の差によるもので, この差はメス成虫の新たな林分への侵入時から生じていたと考えられる。

田上山の調査結果から, ①本種は林分内ではマツ個体内, 個体間のいずれの場合も, 集中的な分布傾向を示し, ②集中的な空間分布は, 生活史を通しての小さい分散や, 環境の異質性を反映した産卵活動や死亡を通して, 次世代に伝えられ, ③このようなプロセスの繰り返しにより, 集中的な空間分布は少なくとも数世代は維持されていくものと推察される。

VI. 本種の虫えい形成樹種と寄主植物の反応, 雑種への形質の伝播と遺伝子移入

1. 虫えい形成樹種

一般に虫えいは, 葉, 芽, 茎, 枝, 蕾など様々な部位に形成されるが, 虫えい形成は細胞の分裂や成長が盛んな比較的短い期間に限られる。また, 虫えい形成に伴い寄主植物は様々な抵抗反応を示す(Fernandes *et al.* 2000)。これらのことが原因で, 各々の虫えい形成昆虫が虫えいを形成できる寄主植物は限定的で, 寄主特異性がみられる。本種の加害樹種については, 滝沢(1964), 和田・山下(1974), 古野・曾根(1978), 古野(1987)の報告がある。古野・曾根(1978), 古野(1987), そして筆者は, 外

表-27 これまでにマツバノタマバエによる虫えい形成が確認されたマツ

Subgenus	Section	Subsection	Species
Pinus	Pinus	Sylvestres	<i>resinosa, nigra, mugo, pinaster, sylvestris, densiflora, thunbergii, massoniana, taiwanensis, lichuensis, hwangshanensis, tabulaeformis, luchuensis, yunnanensis, khasya, merkusii</i>
		Ponderosae	<i>ponderosa*</i>
		Sabinianae	<i>coulteri</i>
		Oocarpae	<i>radiata</i>

(古野・曾根 (1978) と古野 (1987) をもとに加筆・修正)

*: 滝沢 (1964) では虫えい形成が報告されているが、古野・曾根 (1978) では確認されなかった

表-28 マツバノタマバエによる虫えい形成が確認された雑種

母親となる種	父親となる種
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. taiwanensis</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. luchuensis</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. tabulaeformis</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. khasya</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. yunnanensis</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. hwangshanensis</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. massoniana (P. masso)</i>
<i>P. thunbergii</i>	× <i>P. thunb. × P. masso. F1 hybrid</i>
<i>P. thunb. × P. masso. F1 hybrid</i>	× <i>P. massoniana</i>

国の研究機関との種子交換で入手した外国産マツが多く植栽されている上賀茂試験地で、在来種のクロマツやアカマツを含む18種のマツとクロマツと7種のマツのF1雑種（以下、単にF1）、さらにクロマツとクロマツ×マツのF1とのF2雑種（以下、単にF2）、クロマツ×マツのF1とマツとのF2で、虫えいが形成されたことを確認している（表-27, 28）。また、滝沢 (1964) は、*P. ponderosa* でも虫えい形成を確認しているが、上賀茂試験地では確認できなかった。アカマツやクロマツに比べ、*P. ponderosa* の虫えい形成数は極めて少ないと考えられる。これら虫えい形成が確認された種は、そのほとんどが Critchfield and Little (1966) の分類ではマツ属の *Sylvestres* 亜節に属するものであった。このように、本種の虫えい形成はある分類群に属する種に限られ、虫えい形成における寄主特異的な傾向がみとれる。

2. 寄主の反応や本種幼虫の成長の樹種間での差

虫えいが形成される過程で、植物の栄養や代謝物が虫えい内の組織に蓄積され、虫えい形成に伴って虫えい内の組織の窒素含有率が増加する、フェノール化合物の含有率が低下するといった、虫えい形成昆虫にとっての栄養条件は改善される (Price *et al.* 1987; 大園 2001; Stone and Schönrogge 2003; Ikai and Hijii 2007; Triyago and Yasuda 2013)。その一方、抵抗性物質のタンニンなどのフェノール化合物が虫えい付近への蓄積される事例も、マメ科植物に虫えいを形成するタマバエ (Fernandes *et al.* 2000) やク

リタマバチ (Taper and Case 1987) で報告されている。フェノール化合物には、タンパク質変成作用や栄養価低下作用があり (今野 1996)、誘導防御反応により窒素含有率が低下し、タンニン含有率が増加したブナの葉を摂食したブナアオシャチホコ (チョウ目) は、幼虫の生存率が低下し、体重が減少する (鎌田 2006)。

本種の場合、虫えいのサイズにはマツの種間で差がみられ、在来種のマツより外国産のマツに形成された方が大きい傾向が認められている (古野 1987)。このことは、本種の虫えい形成に対する寄主植物の反応は近縁の種間で異なり、本種との関係が浅い外国産のマツのほうが、在来種より過敏に反応していることを示唆している。しかし、化学的な特性の変化については、古野 (1987) は調べていない。もし、本種の幼虫の虫えい形成活動に反応して、より大きい虫えいが形成され、その内部の栄養状態が改善されるならば、そこに生息する幼虫はより大きく成長することが予想される。

虫えい内で幼虫が終齢に達した1996年10月下旬に、上賀茂試験地に植栽されていたクロマツ、アカマツ、リュウキュウマツ (*P. luchuensis*) (以下、リュウキュウ)、マツ、ニイタカアカマツ (*P. taiwanensis*) (以下、タイワン)、ウンナンマツ (*P. yunnanensis*) (以下、ユンナン)、マンシュウクロマツ (*P. tabulaeformis*) (以下、タブラエ)、ヨーロッパクロマツ (*P. nigra*) (以下、ニグラ) の8種のマツで虫えいを採取し、虫えいの中央部の縦、横、高さを測定し、虫えいのサイズを種間で比較した。その際、虫えいのサイ

表-29 マツの樹種間での虫えいサイズの比較

幼虫数	虫えい サイズ	樹 種								P- 値
		アカマツ	クロマツ	リュウキユウ	タイワン	マツソ	タブラエ	ユンナン	ニグラ	
1	平均	6.6	5.7	12.8	4.8	5.0				0.053
	標準偏差	0.7	2.1	-	-	0.3				
	N	2	6	1	1	2				
2	平均	13.7	7.7	13.9	13.9a	16.2a	7.4		21.7a	0.010
	標準偏差		1.9	4.5	1.1	3.8	-		2.1	
	N	1	2	5	2	9	1		2	
3	平均	8.4	10.9	17.5 ab	16.2ab	19.0ab	16.3b		22.9a	0.035
	標準偏差	1.3	3.2	4.1	4.1	4.8	7.9		5.0	
	N	2	5	4	4	10	8		4.0	
4	平均	13.8	10.4	20.4 ab	15.7a	22.6ab	26.7a	49.9	21.2a	<0.0001
	標準偏差	5.1	2.6	3.4	4.2	5.5	12.1	-	5.3	
	N	2	8	15	10	13	3	1	4	
5	平均	14.9	12.8	24.6 ab	21.2a	26.3ab	36.5a	38.9	25.1a	<0.0001
	標準偏差	6.4	3.1	4.9	3.6	6.0	15.0	-	1.0	
	N	2	11	15	5	7	3	1	2	
6	平均	10.7	12.8	29.4 ab	22.4a	29.0a	32.0ab	46.3		<0.0001
	標準偏差	-	3.3	7.8	4.7	5.4	7.9	-		
	N	1	7	9	6	4	4	1		
7	平均		13.2	32.2	27.2	32.7	32.9	56.1	28.7	0.043
	標準偏差		-	7.9	2.9	-	4.6	-	-	
	N		1	6	3	1	2	1	1	
8	平均		15.6	31.6 a	21.9a	39.3a				0.003
	標準偏差		2.1	8.6	5.1	6.8				
	N		4	6	4	2				
9	平均		13.8	27.8	28.0a		72.2			0.000
	標準偏差		1.6	-	4.2		-			
	N		4	1	2		1			
10	平均		18.1	39.7						0.049
	標準偏差		1.4	-						
	N		2	1						

a: クロマツとの間に有意差あり, b: アカマツとの間に有意差あり

ズは、虫えい内に生息している幼虫数が多くなると大きくなる傾向があるので（古野 1987；Sone 1985a, 1995）、虫えい内幼虫数ごとに比較した。この8種のマツの中で、本種の分布域に生育し、被害報告があるのは、クロマツとアカマツの2種類だけで、沖縄県と奄美群島に生育しているリュウキユウでの本種による被害報告は無い。クロマツとアカマツに形成された虫えいのサイズは、他のマツに形成された虫えいのサイズと差がないか小さい場合が多く、多くの場合で有意差が認められた（表-29）。

虫えい形成能には維管束誘導能が含まれることが多く、虫えい形成に伴い、虫えい内に新たな細胞分裂により新しい組織が作られる（鈴木 2014）だけでなく、個々の細胞の膨脹も見られる。そこで、虫えい形成直後1998年8月にクロマツ、アカマツ、リュウキユウ、マツソ、タイワン、タブラエの健全針葉と虫えい形成針葉をサンプルし、虫えいの中心部と、それに対応する健全針葉の部位の、外皮厚、

維管束のサイズ、柔細胞のサイズを測定した。外皮厚は、6種のうちアカマツ、タイワン、マツソ、タブラエの4種で、虫えい形成に伴い有意に厚くなった（表-30）。維管束のサイズは、リュウキユウでは虫えいの方が大きい傾向を示したが、他の5種では虫えいの方が小さかった（表-31）。柔細胞のサイズは、全ての種で虫えいの方が大きく、クロマツ、アカマツ、リュウキユウマツ、タイワン、タブラエ、マツソの順で柔細胞の膨脹率は大きくなった（表-32）。

虫えい形成に伴う寄主植物の組織の反応として、細胞膜の薄化、クチクラ合成の抑制、細胞内容物の変化が最初に現れ、幼虫の栄養組織の摂食に反応して、栄養組織が発達する（Price *et al.* 1987）。今回の調査では、虫えいサイズの種間変動によく対応していたのは柔細胞のサイズの種間変動で、柔細胞の肥大の程度が、虫えいサイズの決定要因であったことがわかる。

炭素と窒素の含有率を測定した結果、炭素の含有率は、

表-30 健全針葉と虫えい形成針葉の外皮厚（指数表示）の比較

種	健全針葉		虫えい形成針葉		P-値 (<i>t</i> -検定)
	平均	SD	平均	SD	
クロマツ	3.56	0.63	3.30	0.71	0.416
アカマツ	2.42	0.41	3.95	1.23	0.005
リュウキュウ	3.11	0.38	2.89	0.72	0.422
タイワン	2.21	0.29	3.99	0.98	0.000
マツソ	2.36	0.41	4.48	1.21	0.000
タブラエ	2.34	0.48	4.07	0.84	<0.0001

表-31 健全針葉と虫えい形成針葉の維管束のサイズ（指数表示）の比較

種	健全針葉		虫えい形成針葉		P-値 (<i>t</i> -検定)
	平均	SD	平均	SD	
クロマツ	1742.0	231.9	943.5	736.0	0.010
アカマツ	1016.4	523.8	656.7	338.6	0.103
リュウキュウ	961.0	107.3	1211.6	378.9	0.072
タイワン	812.4	205.5	559.4	122.5	0.007
マツソ	871.8	231.9	803.3	514.6	0.720
タブラエ	1236.2	528.7	896.8	199.4	0.105

表-32 健全針葉と虫えい形成針葉の柔細胞のサイズ（指数表示）の比較

種	健全針葉(A)		虫えい形成針葉(B)		P-値 (<i>t</i> -検定)	(B)/(A)比
	平均	SD	平均	SD		
クロマツ	13.7	2.1	24.3	6.9	0.001	1.77
アカマツ	12.2	2.1	38.2	8.8	<0.001	3.14
リュウキュウ	11.4	2.3	55.6	14.2	<0.001	4.88
タイワン	9.2	1.9	65.9	19.7	<0.001	7.15
マツソ	10.3	1.7	110.4	24.7	<0.001	10.73
タブラエ	11.6	1.5	117.6	38.3	<0.001	10.13

表-33 健全針葉と虫えい形成針葉の炭素と窒素の含有率とC/N比の比較

樹種	健全針葉(A)			虫えい形成針葉(B)			(B)/(A)比		
	C%	N%	C/N	C%	N%	C/N	C%	N%	C/N
クロマツ	47.89	2.16	22.17	48.2	2.15	22.42	1.006	0.995	1.011
アカマツ	48.79	2.12	23.01	47.68	2.11	22.59	0.977	0.995	0.982
リュウキュウ	49.51	2.24	22.10	48.93	2.17	22.55	0.988	0.969	1.020
タイワン	48.83	1.56	31.30	48.56	2.10	23.12	0.994	1.346	0.739
マツソ	48.86	2.38	20.53	46.83	2.81	16.67	0.958	1.181	0.812
タブラエ	50.27	2.24	22.44	49.15	2.45	20.06	0.978	1.094	0.894

虫えい形成の有無、樹種に関わらずほぼ50%であった。虫えい形成針葉の窒素含有率は、在来種のクロマツ、アカマツ、リュウキュウでは、健全針葉と同じか、健全針葉よりやや低かった。一方、外国産マツのタイワン、マツソ、タブラエでは、虫えい形成針葉の窒素含有率は、健全針葉の1.1~1.3倍高い値を示した。その結果、C/N比は、クロマツ、アカマツ、リュウキュウでは虫えい形成針葉と健全針葉間で差は無く、虫えい形成による栄養条件の変化は見られなかった。一方、タイワン、マツソ、タブラエでは、虫えい形成に伴いC/N比は10~25%低くなり、栄養的に改善が見られた（表-33）。

このように、外国産マツの方が、在来種より大きい虫えいを形成し、さらに窒素含有量やC/N比で示された虫えい内の栄養組織である柔組織の栄養条件の改善の程度も著しかった。このことから、虫えい形成に対する寄主植物の反応は、在来種より本種との接触期間が短い外国産マツのほうが激しかったことがわかる。そして、外国産マツに形成された虫えいの方が、在来種に形成された虫えいより、資源的価値は高く、幼虫の発育は、外国産マツに形成された虫えい内に生育する方が、在来種に形成された虫えい内に生育するより良好であると予想される。しかしながら、虫えい内幼虫数ごとに終齢幼虫の体長をクロマツとアカマ

表-34 マツの樹種間での終齢幼虫の体長の比較

幼虫数	体 長 (mm)	樹 種								P- 値
		アカマツ	クロマツ	リュウキュウ	タイワン	マツ	タブラエ	ユンナン	ニグラ	
1	平均	2.10	2.17	1.85	1.80	1.98				0.267
	標準偏差	0.04	0.21	-	-	0.04				
	N	2	6	1	1	2				
2	平均	1.96	1.81	2.08a	2.09	2.05 a	2.04		2.26 a	0.060
	標準偏差	-	0.05	0.15	0.12	0.15	-		0.02	
	N	1	3	5	2	9	1		2	
3	平均	2.11	1.84	2.01	1.89	1.96	2.02		1.61	0.053
	標準偏差	0.06	0.17	0.17	0.17	0.13	0.20		0.02	
	N	2	5	4	4	10	8		3	
4	平均	2.17	1.95	2.01b	1.78 ab	2.03 b	1.73ab	2.04	1.88	0.013
	標準偏差	0.06	0.16	0.13	0.23	0.21	0.03	-	0.28	
	N	2	8	15	9	13	3	1	3	
5	平均	2.13	1.97	1.98b	1.70 ab	1.97	1.85	1.63	1.79	0.007
	標準偏差	0.05	0.13	0.17	0.18	0.23	0.13	-	0.23	
	N	2	11	16	5	7	3	1	2	
6	平均	1.88	1.94	1.99	1.83 a	1.83	1.67a	2.06		0.029
	標準偏差	-	0.13	0.13	0.09	0.19	0.18	-		
	N	1	7	9	6	4	4	1		
7	平均		1.79	1.78	1.93	2.00	1.72	2.10	1.72	0.186
	標準偏差		-	0.12	0.17	-	0.04	-	-	
	N		1	6	3	1	2	1	1	
8	平均		1.81	1.78	1.71 a	1.96				0.221
	標準偏差		0.05	0.13	0.09	0.28				
	N		4	6	4	2				
9	平均		1.77	1.74	1.79		1.62			0.209
	SD		0.06	-	0.06		-			
	N		4	1	2		1			
10	平均		1.74	1.87						0.067
	標準偏差		0.01	-						
	N		2	1						

a: クロマツとの間に有意差あり, b: アカマツとの間に有意差あり

ツの虫えい内の幼虫と比較したところ、予想に反して、外国産マツに形成された虫えい内の幼虫の体長はクロマツとアカマツの虫えい内に生息する幼虫と差がないか、小さくなる傾向がみられ、幼虫数が多い場合、差が有意になる場合が多かった（表-34）。

このことは、外国産マツでは、虫えい形成に伴う虫えい内の栄養状態の改善が、幼虫の発育に結びつかなかったことを示している。そして、外国産マツの方が虫えい形成に伴うタンニンなどのフェノール化合物の蓄積などによるマイナスの効果が大きく、虫えい形成により生じた窒素の含有率の増加や虫えいサイズの増大といった、幼虫の成長にとってプラスの効果が打ち消された可能性がある。虫えい形成に伴って寄主植物に生じる、マイナスの効果を持つ化学物質の分析とその効果についての検証が、今後の課題として挙げられる。

3. 寄主の拡大の機構・雑種への遺伝子移入（雑種の役割）

虫えい形成昆虫が寄生できる寄主植物は、1種ないしは近縁の数種に限られる。虫えい形成昆虫にとって、寄主の種類を増すことにメリットがあるが、自身の生活史と植物のフェノロジーとの同調性や寄主植物の抵抗の克服、回避が問題となるため、寄主植物の種類を増やすことは、かなり困難である。我が国に生息していた虫えい形成昆虫が、1850年代以降我が国に帰化した植物に新たに虫えいを形成した事例が極めて少ない（Yukawa and Uechi 1999）ことも、このことを裏付けている。

植物は近縁種間でしばしば雑種を作る。雑種は、両親の中間的な性質を持つので、虫えい形成昆虫のような植物の体内に潜入し、そこで組織を摂食する昆虫（endophagous insects）が、雑種を通して、本来は攻撃対象ではないもう一方の親の種への攻撃、寄生が可能になる（hybrid bridge 仮説）（Floate and Whitham 1993）。実際、Quercus 属では、

表-35 クロマツと外国産マツ、その雑種間での虫えいのサイズ（指数表示）の比較

樹種	幼虫数2			幼虫数3			幼虫数4			幼虫数5			幼虫数6		
	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N
クロマツ	7.20	1.6	4	10.9a	2.8	5	10.4a	2.5	8	12.8a	3.0	11	12.8a	3.0	7
F1	13.3	9.0	2	10.7ab	0.5	3	17.1ab	4.3	5	15.2ab	3.7	8	15.9a	4.1	12
タイワン	12.0	2.0	4	16.2b	3.6	9	17.6b	6.3	14	18.8b	4.9	8	21.4b	4.6	7
P-値	0.338			0.017			0.018			0.015			0.003		
クロマツ				10.9	2.8	5	10.4a	2.5	8	12.8a	3.0	11	12.8a	3.0	7
F1				13.9	4.4	8	20.5a	6.4	11	20.8a	5.6	6	28.3b	5.7	7
タブラエ				16.2	7.9	8	36.0b	19.3	4	36.4b	15.0	3	32.0b	7.8	4
P-値				0.336			0.002			0.001			0.000		
クロマツ				10.9a	2.8	5	10.4a	2.5	8	12.8a	3.0	11	12.8a	3.0	7
F1				23.0ab	6.2	9	32.7b	2.8	6	35.1b	7.3	6	44.9b	9.0	8
ユンナン				38.9b	18.2	4	36.6b	6.9	6	42.2b	5.2	5	58.2b	10.2	3
P-値				0.005			<0.0001			<0.0001			<0.0001		
クロマツ				10.9a	2.8	5	10.4a	2.5	8	12.8a	3.0	11	12.8a	3.0	7
クロマツ*F1				7.7a	0.7	3	8.6a	1.3	7	9.4a	1.1	5	10.0ab	0.8	3
F1				9.8a	1.7	10	12.0a	1.5	12	12.9a	2.7	11	13.9a	1.8	5
F1*マツ				14.1ab	3.1	4	15.1ab	4.1	2	21.6b	5.8	7	20.6ac	2.6	2
マツ				17.7b	4.8	13	21.9b	5.2	15	24.8b	5.8	9	30.4d	5.1	5
P-値				<0.0001			<0.0001			<0.0001			<0.0001		

それぞれの親と雑種の組み合わせで、異なるアルファベットのついた虫えいサイズは $P=0.05$ レベルで有意に異なる

雑種が寄主のシフトにおいて重要な役割を果たしている (Moorehead *et al.* 1993; Tovar-Sánchez and Oyama 2006)。

寄主とそうでない近縁種との雑種は、もともとの寄主に比べ、昆虫にとって好ましくない性質をもつ可能性があるため、その場合は寄主である親より植物食者の密度は低くなるが (Boecklen and Spellenberg 1990)、その反対に、交雑により寄主の防御が妨害され、その結果多くの昆虫が寄生できるようになる場合もある (hybrids-as-sinks 仮説) (Whitham 1989)。そして、交雑に伴う雑種への遺伝子移入の方向性 (片親からの移入か?、両親からの移入か?) が、寄主のシフトに大きな影響を与えている (Floate and Whitham 1993)。交雑とそれによる遺伝子移入には、①交雑そのものが存在しない、②交雑により両親から50%ずつ性質を受け継ぐが、F1に稔性はない、③交雑により稔性のF1が作られるが、F1への遺伝子移入は一方通行である、④両方向の遺伝子移入による稔性のF1が作られるという4通りがあり、④の場合のみ寄主のシフトが生じる (Floate and Whitham, 1993)。

前述のように、本種のマツ属への寄生は、単独種ではなかったが、多くは *Sylvestres* 亜節に分類されている種に限られるといった寄主特異的傾向が認められている。わが国において本種の寄主であるクロマツは、様々な近縁のマツとの間で雑種を作ることが知られている。そして、上賀茂試験地に植栽されたクロマツとマツ、タイワン、ユンナン、タブラエ、*P. hwangshanensis*、そして *P. khasya* とのF1 (雑種の場合、最初の種が母親で、後の種が父親)、ク

ロマツとクロマツ×マツのF1とのF2、クロマツ×マツのF1とマツのF2雑種で虫えい形成が確認されている (表-28; 古野・曾根 1978; 古野 1987)。これらの雑種の親となる種では、いずれも虫えい形成が報告されているので、両親と雑種間で虫えいサイズや化学的特性、そして幼虫のサイズの比較を行っても、寄主拡大に対する雑種の役割を明らかにすることはできない。しかし、これらの比較により、両親と雑種間での形質の伝播や遺伝子の流動を推測することは可能であろう。

上賀茂試験地に植栽されていたクロマツと4種類の外国産マツ (マツ、タイワン、ユンナン、タブラエ) とクロマツとそれぞれの外国産マツのF1、クロマツとマツの雑種に関しては、クロマツとF1、F1とマツのF2に形成された虫えいと終齢幼虫のサイズを測定した。外国産マツに形成された虫えいはクロマツに形成された虫えいより大きく、サイズは外国産のマツの間でも異なった。すなわち、ユンナンの虫えいが最も大きく、次いでタブラエ、マツの順で、タイワンが最も小さかった (表-29, 35)。

F1と両親の虫えいサイズの関係は、父親である外国産マツの種により異なった。クロマツとタイワンの組み合わせでは、F1の虫えいサイズは、幼虫数が4~6の虫えいでは両親の中間の値を示した。解析した全てのケースでクロマツとの間で有意差はなく、タイワンとの間の差は幼虫数が6の場合のみ有意であった。クロマツとタブラエの組み合わせでは、F1の虫えいサイズは、全ての場合で両親の中間の値を示した。幼虫数が3~5の虫えいでは、サイズは

表-36 クロマツと外国産マツ，その雑種間での終齢幼虫のサイズ（体長：単位は mm）の比較

樹 種	幼虫数2			幼虫数3			幼虫数4			幼虫数5			幼虫数6		
	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N	平均	SD	N
クロマツ	1.80	0.05	3	1.87	0.18	5	1.95	0.15	8	1.97a	0.12	11	1.95	0.12	7
F1	2.01	0.04	2	1.75	0.04	3	1.90	0.14	5	1.77b	0.08	8	1.86	0.11	12
タイワン	2.05	0.28	4	1.87	0.19	10	1.82	0.21	15	1.80b	0.19	10	1.80	0.11	7
P- 値	0.469			0.643			0.314			0.014			0.101		
クロマツ				1.87	0.18	5	1.95	0.15	8	1.97	0.12	11	1.95	0.12	7
F1				1.98	0.24	8	1.88	0.18	13	1.88	0.31	6	1.88	0.10	7
タブラエ				2.02	0.20	8	1.85	0.13	4	1.85	0.13	3	1.67	0.18	4
P- 値				0.530			0.633			0.539			0.054		
クロマツ				1.87a	0.18	5	1.95a	0.15	8	1.97a	0.12	11	1.95a	0.12	7
F1				2.16b	0.15	9	2.29b	0.16	6	2.23b	0.12	6	2.10b	0.10	8
ユンナン				1.88a	0.04	3	1.92a	0.14	7	1.85a	0.2	4	1.99ab	0.15	3
P- 値				0.010			0.001			0.038			0.002		
クロマツ				1.87a	0.18	5	1.95	0.15	8	1.97	0.12	11	1.95	0.12	7
クロマツ * F1				2.02ab	0.07	3	1.98	0.07	7	2.04	0.06	5	2.00	0.00	3
F1				2.13b	0.14	10	2.08	0.18	12	2.06	0.14	11	2.14	0.26	5
F1 * マツ				2.01ab	0.11	4	1.97	0.09	2	2.02	0.14	7	1.96	0.07	2
マツ				1.92ab	0.14	13	2.00	0.21	15	1.94	0.20	9	1.88	0.18	5
P- 値				0.017			0.525			0.390			0.346		

それぞれの親と雑種の組み合わせで，異なるアルファベットのついた値は P=0.05 レベルで有意に異なる

クロマツと有意差はなく，タブラエとの間で有意差が見られたが，幼虫数が6の虫えいサイズはクロマツより有意に大きく，タブラエとは有意差がなかった。クロマツとユンナンの組み合わせでも，F1の虫えいサイズは全ての場合で両親の中間の値で，幼虫数が3~6の虫えいでは，F1とユンナンの間で有意差はなかった。一方，クロマツとの間には，幼虫数が2の場合を除いて有意差が見られた。クロマツとマツの組み合わせでは，虫えいサイズは，クロマツとF1，そしてクロマツとF1のF2の間には有意差がなかったが，F1とマツのF2の虫えいサイズは，F1とマツの中間で，幼虫数が5の場合はF1より有意に大きかった（表-35）。

終齢幼虫の体長は，クロマツとタイワンの組み合わせでは，種間での変動が有意であった幼虫数が5の場合は，クロマツの方がF1やタイワンより大きかった。この傾向は，種間の変動が有意でなかった幼虫数が3，4，6の場合でも見られた。クロマツとユンナンの組み合わせでは，幼虫数が3~5の場合，幼虫はF1でクロマツやユンナンより有意に大きかった。幼虫数が6の場合は，幼虫はクロマツよりF1で有意に大きく，ユンナンとの間に有意差はなかった。また，クロマツとユンナンの間にも有意差は見られなかった。有意差が見られたクロマツとマツの幼虫数が3の場合，幼虫はF1の方がクロマツより有意に大きかった。種間の変動が有意ではなかった場合でも，F1の方がクロマツやマツより体長は大きかった。F2での幼虫の体長は，それぞれクロマツとF1，F1とマツの中間であった（表

-36）。

クロマツ，タイワン，タブラエ，ユンナンの4種のマツとクロと外国産マツのF1の炭素含有率はいずれの種でも約50%で，健全針葉と虫えい形成針葉間で大きな差はなかった（虫えい形成針葉 / 健全針葉の値 = 0.968~1.006）。窒素含有率は，クロマツでは虫えい形成針葉と健全針葉との間に差はなかった（同：0.995）。それに対し，タイワン，タブラエ，ユンナンでは，虫えい形成針葉の方が健全針葉に比べ，それぞれ1.346倍，1.094倍，1.368倍高かった。クロマツとタイワン，クロマツとユンナンの組み合わせでは，F1の虫えい形成針葉と健全針葉との比は，いずれも両親の値の中間であった（それぞれ1.270倍と1.239倍）。クロマツとタブラエのF1での比は両親の値より大きかった（1.203倍）。その結果，C/N比の種間比較でも，窒素含有率と同様の傾向がみられた。すなわち，クロマツでは虫えい形成による変化はほとんどみられなかった（1.011倍）が，タイワンでは0.739倍，ユンナンでは0.707倍，タブラエでは0.894倍に低下した。クロマツとタイワン，ユンナン，タブラエのF1では，それぞれ0.771倍，0.806倍，0.819倍に低下した（表-37）。

このように，F1の形態的な反応は父親の種により異なり，クロマツとユンナンとのF1は父親であるユンナンの影響を強く受け，クロマツとタイワンとのF1では，両親の影響はほぼ同じ強さであったことがわかる。また，クロマツとマツの組み合わせでは，交雑を通しての形態的特性の継承は，マツよりクロマツからの方が大きかったと

表-37 クロマツと外国産マツ，その雑種の健全針葉と虫えい形成針葉の炭素と窒素の含有率と C/N 比

項目		樹種								
		クロマツ	F1	タイワン	クロマツ	F1	タブラエ	クロマツ	F1	ユンナン
C%	健全針葉(A)	47.89	49.12	48.83	47.89	48.55	50.27	47.89	48.53	48.38
	虫えい形成針葉(B)	48.20	48.07	48.56	48.20	47.83	49.15	48.20	45.45	46.83
	(B)/(A)比	1.006	0.979	0.994	1.006	0.985	0.978	1.006	0.998	0.968
N%	健全針葉(A)	2.16	2.04	1.56	2.16	2.56	2.24	2.16	2.05	2.28
	虫えい形成針葉(B)	2.15	2.59	2.10	2.15	3.08	2.45	2.15	2.54	3.12
	(B)/(A)比	0.995	1.270	1.346	0.995	1.203	1.094	0.995	1.239	1.368
C/N	健全針葉(A)	22.17	24.08	31.30	22.17	18.96	22.44	22.17	23.67	21.28
	虫えい形成針葉(B)	22.42	18.56	23.12	22.42	15.53	20.06	22.42	19.07	15.01
	(B)/(A)比	1.011	0.771	0.739	1.011	0.819	0.894	1.011	0.806	0.707

推察される。クロマツとタブラエの F1 では、幼虫数が増すことでマツへの刺激が大きくなり、刺激が強くなると父親の種のほうの形態的特性をより多く継承するようになったと考えられる。クロマツとタブラエの交雑においては、刺激の強さが、両親からの形態的特性の継承程度に影響していた可能性があるかも知れない。また、C/N 比で評価した化学的反応は、クロマツとタイワン、クロマツとユンナンの組み合わせでは両親の間、クロマツとタブラエの組み合わせでは、母親より父親の種の影響の方が大きかったと推察される。

F1 に形成された虫えい内の終齢幼虫の体長は、クロマツとタイワン、クロマツとタブラエの組み合わせでは、母親のクロマツの幼虫より小さく、父親のタイワンやタブラエと差がない場合が多かった。これらの組み合わせで生じた F1 では、父親の抵抗反応を強く受け継いだ可能性が高い。それに対し、クロマツとユンナンの F1 では、F1 の虫えいサイズは父親とほぼ変わらず、C/N 比の低下は両親の間で、幼虫サイズも両親の間であると予想されたが、幼虫のサイズは両親より大きかった。また、クロマツとマツの F1 や F2 では、雑種の方が両親より有意に大きい、または有意差は認められなかったが、大きい傾向が見られた。クロマツとマツの F1 では、クロマツやマツより被害率が高いことが知られている（古野 1987；古野・曾根 1978）。以上の結果は、クロマツとユンナンやクロマツとマツの組み合わせでは、交雑により生じた遺伝的かき混ぜの効果により、寄主植物の抵抗性が減少した可能性を示唆しており、hybrids-as-sinks 仮説（Whitham 1989）を支持する。

今回調査したマツの場合は、両親と雑種のいずれにも本種の虫えいが形成され、両親とその雑種での虫えい形成に対する様々な反応を比較した結果から判断すると、両親の交雑とそれに伴い F1 や F2 への遺伝子移入は、クリタマバチで報告されている（Tovar-Sánchez and Oyama 2006）ような、双方向的なものであったと考えられる。しかし、本種

の虫えい形成に対する F1 の反応は、父親の種により異なり、父親の反応が大きいほど、父親の反応と似ていた。これらのことから、雑種の両親からの性質の継承度合いは、虫えい形成に対する反応の異なる父親の種の影響をより大きく受けていると推察される。

VII. 被害の特性とマツへの影響

1. 被害の樹体内分布

これまで、各地で発生した被害報告において、加害程度が樹冠内で異なることが報告され、ほとんどの場合、被害率は最上部の枝階で最も高く、枝階が下がるにつれて低下する（三浦・近木 1955；三浦 1962；千田 1970；倉永・吉田 1973 など）。曾根（1985）は、これらの報告で扱った枝階による被害の差に加え、樹体内分布を主軸と側軸や同一枝階での分枝年（樹冠内の幹から遠い外側か幹に近い内側か）の観点からも解析する目的で、1980年に徳山試験地に植栽されていた10年生のクロマツ3本とクロマツ×マツ F1 雑種6本について、全ての当年生針葉を対象に虫えい形成状況を調査した。

樹木全体の被害率と各枝階での被害率の関係は、原点を通る正の傾きを持った一次回帰で表された。回帰係数は、I 枝階が1.368（95%信頼区間：0.993～1.742）で最も高く、II 枝階が1.118（同：0.881～1.354）、III 枝階が0.899（同：0.692～1.107）、IV 枝階が0.833（同：0.727～0.939）と、枝階が下がるにつれて減少した。この結果は、I 枝階と II 枝階の被害率は樹木全体の被害率より高く、III、IV 枝階の被害率は樹木全体の被害率より低かったことを意味している。被害率を枝階間で比較すると、樹木全体の被害率の如何に関わらず、I 枝階での被害率が最も高い場合が多く、枝階間での被害率の差は、被害の激しい樹木で著しい傾向が認められた（表-38）。

被害率が上層の枝階ほど高くなる事象は、Sone and Takeda（1983）が明らかにした本種の樹体内での分布様式

表-38 被害率(%)の枝階間での比較

個体	全体	I枝階	II枝階	III枝階	IV枝階	V枝階	F-値
クロマツ -1	61.5	82.6	73.8	56.2	54.1	—	16.092**
クロマツ -2	47.6	75.6	54.3	37.7	38.7	57.5	11.544**
クロマツ -3	43.2	68.2	40.3	51.0	37.7	32.4	9.532**
F1-1	10.4	20.0	12.9	9.3	8.3	—	4.734**
F1-2	9.3	9.2	5.6	14.0	13.9	—	5.120**
F1-3	8.5	34.3	21.7	9.8	6.3	4.8	21.309**
F1-4	7.3	9.8	6.4	10.7	8.9	—	12.929**
F1-5	6.2	10.9	6.2	5.5	5.5	4.9	2.982*
F1-6	4.9	8.7	4.4	4.3	5.0	5.2	1.148

*: 枝階による被害率の変動が $P=0.05$ レベルで有意

** : 枝階による被害率の変動が $P=0.01$ レベルで有意

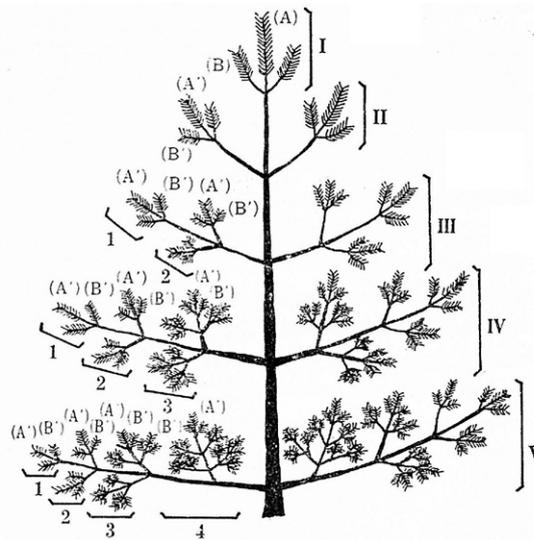


図-21 新梢の枝階（ローマ数字）と分枝年（アラビア数字）によるグループ分け

(A), (A') : 新梢主軸, (B), (B') : 新梢側軸

により説明が可能である。すなわち、本種のメス成虫は、産卵時に特定の部位にある当年生針葉に対する嗜好が無いので、いずれの枝階の当年生針葉にも等しく産卵する。しかし、新梢を取り巻く雨滴のサイズや衝撃の強度などの物理的環境要因の枝階間での差が原因で、ふ化幼虫の虫食い形成までの死亡率は下の枝階ほど高く、その結果、虫食い形成針葉の割合（被害率）は、上の枝階ほど高くなる。

マツの新梢は、通常前年度の新梢の先に数本以上まとまって伸びてくるが、その中で中心にあるのが主軸で、軸に対して真直ぐに伸長するが、他の新梢（側軸）は主軸の周りに叢生する（図-21）。それぞれの枝階で主軸と側軸の被害率を比較したところ、I枝階では古野・曾根（1978）の報告と同様、9本中7本で主軸の方が側軸より被害率が高かった。II枝階では、主軸の被害率が50%以上の場合は、被害率は主軸の方が側軸より高い傾向があったが、被害率が50%未満の場合は、主軸と側軸の間で被害率に差が見ら

れなかった。III枝階とIV枝階では、分枝年に関わらず、主軸での被害が側軸での被害より激しいとはいえなかった（図-22）。主軸と側軸の長さや伸長の仕方、そして軸との角度などの形態的特徴は、枝階が下がるにつれて似てくる。このことが、枝階が下がるにつれて、被害率が主軸のほうが側軸より高い傾向はみられなくなることに深く関わっていると考えられている。

III枝階以下の枝では、樹冠内の新梢の位置（樹冠の外側か、内側（樹幹に近い方）か）は、新梢が何年前に出現した枝から派生してきたかにより異なる（図-21）。III枝階の新梢では、9個体中4個体で被害率は分枝年により異なり、有意差がみられた4個体中3個体は、被害率は樹冠の外側の新梢（分枝年：1）の方が高かった。IV枝階では、全ての個体で分枝年による被害率の差は無く、V枝階では4個体中2個体で分枝年による差が見られたが、分枝年と被害率との間に共通した関係は認められなかった（表-39）。

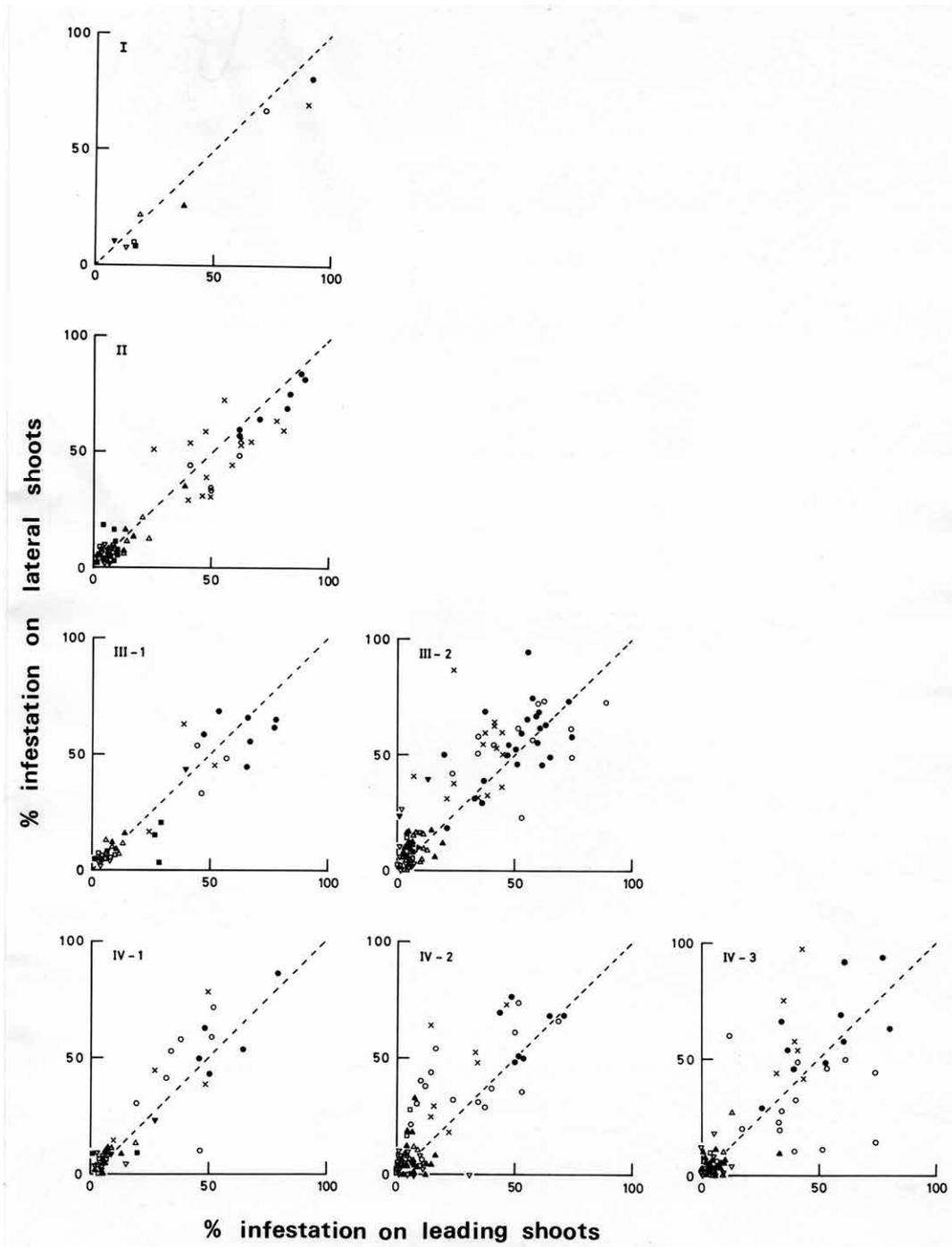


図-22 新梢主軸と側軸の被害率の関係

下の枝階ほど、新梢の樹幹内での相対的な位置は、被害に影響しておらず、このことは、樹幹下部の枝階内では、ふ化幼虫をめぐる物理的環境要因は、ほぼ均一であることを示唆しているとしている。

2. 林内における被害の発生消長と被害の分布

これまでに被害が報告されているマツ林分は、多くの場合IV齢級以下の若齢、または幼齢林で（白松 1966；中根

1969；千田 1970；神永・岸 1973；Lee 1989 など）、被害は一度発生すると5～8年間継続して発生する（Lee 1989）。

Sone and Furuno（1982）は、徳山試験地の7年生クロマツ×マツ F1 雑種林で、被害発生経過を追跡した。この林分では1974年には被害がほとんど確認できなかったが、I 枝階新梢主軸の被害率から算定した個々の樹木の被害率の平均値は、1975年に急激に増加し、4年間高レベルが持続した後、1979年に著しく低下した（図-12）。Lloyd

表-39 各枝階の分枝年別の被害率 (%) の比較

個体	枝階	分枝年				F- 値
		当年	1年前	2年前	3年前	
クロマツ -1	Ⅲ	62.7	52.5			6.352*
	Ⅳ	55.6	53.9	52.9		0.262
クロマツ -2	Ⅲ	36.1	38.8			1.150
	Ⅳ	37.2	31.5	45.1		2.456
	Ⅴ	37.9	55.6	86.4	—	11.942**
クロマツ -3	Ⅲ	45.4	53.6			4.644*
	Ⅳ	41.4	36.5	36.5		1.363
	Ⅴ	17.8	38.9	34.5	—	9.206**
F1-1	Ⅲ	11.5	7.7			7.893**
	Ⅳ	8.2	8.1	8.7		0.134
F1-2	Ⅲ	13.6	14.7			0.022
	Ⅳ	12.6	17.6	3.5		0.662
F1-3	Ⅲ	11.0	8.8			3.654
	Ⅳ	7.3	6.5	5.4	—	2.857
F1-4	Ⅲ	10.1	10.9			0.037
	Ⅳ	9.2	8.5			0.026
F1-5	Ⅲ	6.3	4.5			5.291*
	Ⅳ	5.3	5.6	7.8		1.228
	Ⅴ	4.0	5.6	3.2	7.4	0.586
F1-6	Ⅲ	3.6	4.9			0.496
	Ⅳ	5.5	5.5	4.1		0.772
	Ⅴ	3.1	4.6	8.2	5.8	2.966*

*: 分枝年による被害率の変動が $P=0.05$ レベルで有意

** : 分枝年による被害率の変動が $P=0.01$ レベルで有意

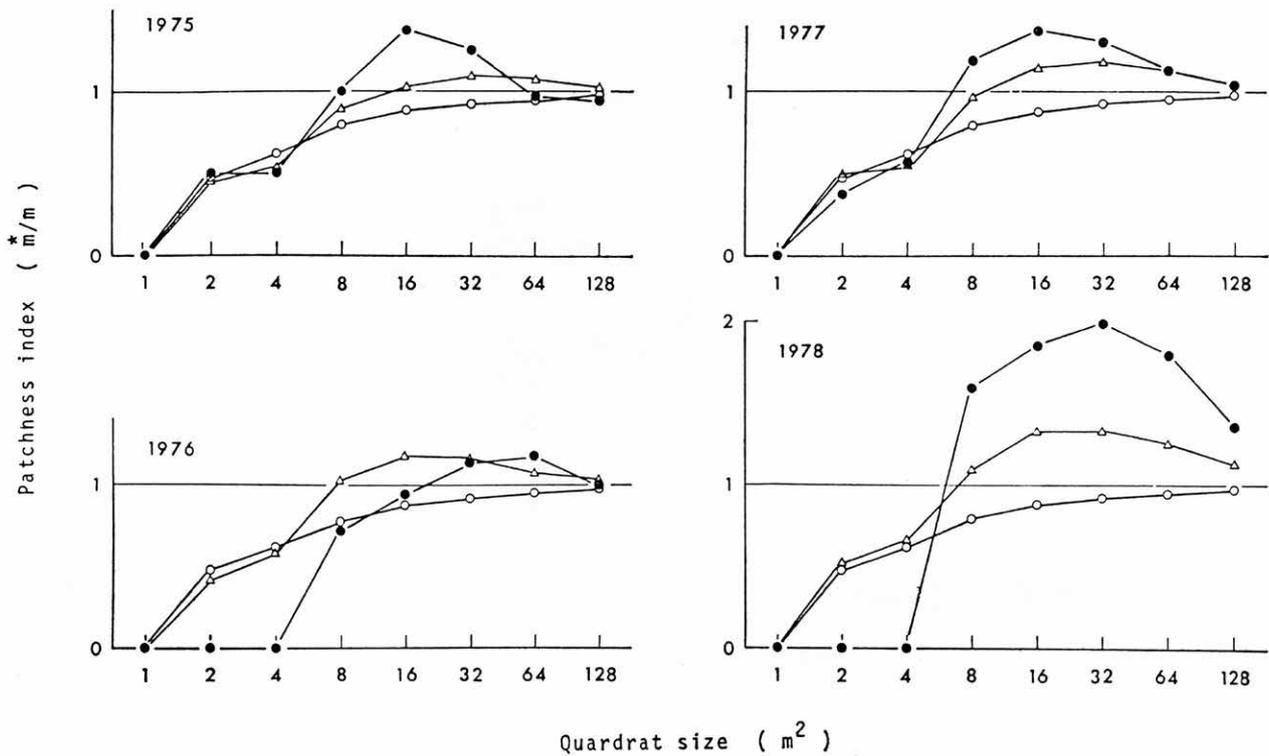


図-23 コードラートサイズと平均こみ合い度指数の関係

○ : 全個体, ● : 激害木, △ : 中害木 + 激害木

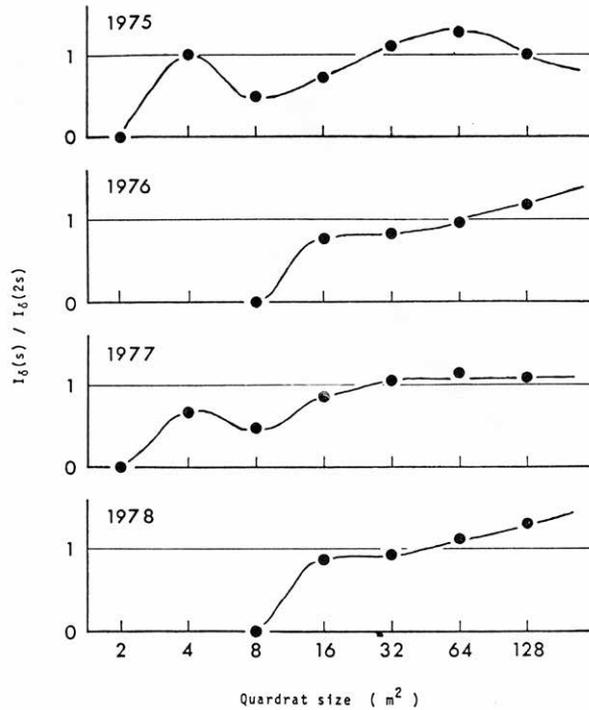


図-24 激害木についての $I_{\delta}(s)/I_{\delta}(2s)$ - コードラートサイズ曲線

(1967) の平均こみ合い度指数や $I_{\delta}(s)/I_{\delta}(2s)$ - コードラート曲線 (Morisita 1959), そして毎年の個々の樹木の相対的被害程度を Kendall の一致係数 (W) (Siegel 1956) を用いて解析したところ, 激害木は, 村上 (1969) の山形県での報告や, チェコでの *T. brachyntera* の例 (Skuhravý 1972) と同様に, 林内では集中的に分布していた (図-23)。激害木の集団のサイズは毎年変動したが (図-24), 激害木群は被害発生期間を通してほぼ同じ場所で見られた (図-25)。

以上のことから, ①本種のマツ林分での被害は, 突発的に発生し, 激しい被害が数年ほど継続した後, 急激に終息する, ②被害発生期間中は, 激害木は集中的に発生し, 激害木の発生場所は年度間であまり変化しないという特徴を持つことが明らかになった。本種の個体群は, 以下のような個体数変動の特性を持つ。すなわち, 通常は虫えい形成前と虫えい脱出後に働く物理的環境要因により低密度レベルに抑えられているが, 潜在的な増殖力は高いので, 特に虫えい形成前に作用する物理的環境要因の働きが緩和されると, 個体数は急激に増加し, しばらくは高密度レベルを維持する。高密度に達する林分の多くは若齢林で, この時期のマツの成長は著しいので, 数年のうちには林内環境は一変してしまい, 再び物理的環境要因の働きが強まる。さらに, 高密度時に生じる虫えい形成時と虫えい内での幼虫間の種内競争が, 遅れの密度依存的に個体群に作用するの

で, 大発生は短期間に終息する。これは, これまで報告されている林分内の本種の被害発生消長とよく一致し, このような本種の個体数変動の特性が, 被害程度の経年変化に密接に関係していると考えられる。

林内における本種の成虫の羽化の空間分布は集中的で, 成虫による産卵のための飛翔・分散は決して大きくない。また幼虫の虫えい脱出後の分散も小さく, 成虫の羽化の空間分布は, 連続年で類似していた。このことが, 集中的な激害木の発生や, 被害発生期間を通して発生場所の移動が少ないことをよく説明している。

3. マツの成長に及ぼす影響

これまでにマツの成長に及ぼす本種の加害の影響を扱った報告は, Sone (1986b) と曾根 (1987b) のみである。それらの報告では, 徳山試験地で1978年から被害の終息した1982年度までの激しく加害されたクロマツとそうでないクロマツの樹高成長や材積成長を比較している。まず, 被害をI枝階新梢主軸の被害率が67%以上で, かつ全体の被害率が50%以上のものを激害, I枝階新梢主軸の被害率は67%以上であるが, 全体の被害率は35%未満のものを中害, I枝階新梢主軸の被害率が35%未満で, かつ全体の被害率が35%未満のものを微害とした。また, 1975年から1978年にかけて被害が発生した上賀茂試験地のクロマツとマツ F1若齢林では, 激害木 (I枝階新梢主軸での被害

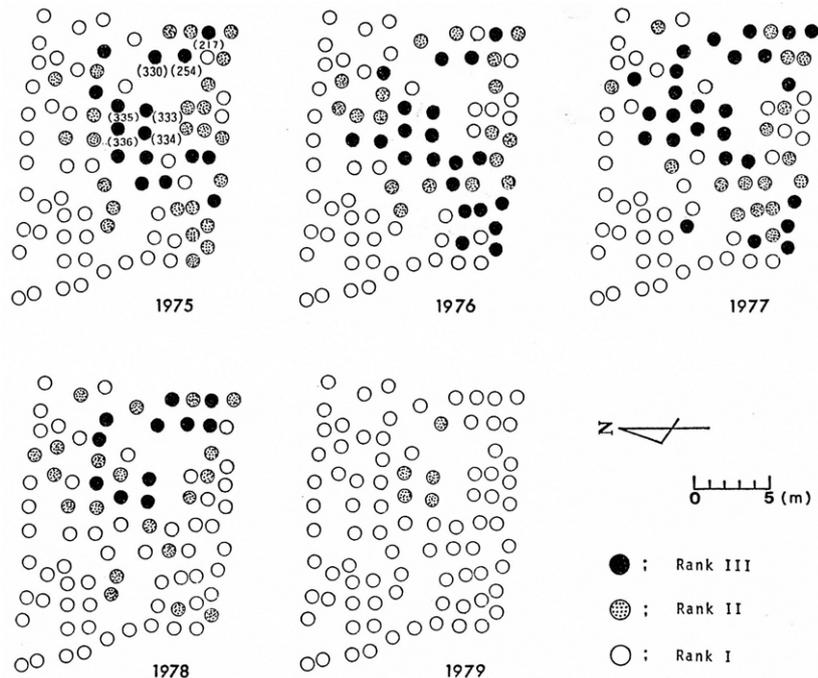


図-25 林分内の各個体の被害ランクの年次変動

丸は個体の位置、数字は個体番号を示す

Rank I：微害木、Rank II：中害木、Rank III：激害木

率が67%以上)と微害木(同33%以下)の樹高成長と材積成長を調査している。

(1) 樹高成長

クロマツの樹高成長量は、微害木では成長量の大きかった1980年を除き、年変動は小さかった。一方、中害木と激害木では、1978年から1980年までは毎年増加したが、1981年、1982年と毎年減少した(図-26)。そして、1981年の微害木と激害木の間で成長量に有意差が認められたが、それ以外では有意差は認められなかった。微害木の成長量に対する中害木と激害木の成長量の比は、被害が目立ちだした1979年は、ともに1.1と微害木より良い成長を示した。しかし、1980年以降は比の値は1以下で、中害木に比べ激害木の方が値は低く、最大25%ほど微害木より低かった(図-27)。

また、クロマツとマツのF1でも、同様の結果が見られた。すなわち、激害木と微害木の成長量は、被害発生当初は激害木の方が微害木より良好だが、その後成長量は減少し、被害発生4年目には激害木の成長量は、微害木より有意に少なくなった(図-28)。

このように、軽度の被害では樹高成長にはほとんど影響をおよぼさないこと、また激しい被害を受けても、被害発生初年度は全く影響を受けず、少なくとも数年継続してI枝階新梢主軸や樹木全体が激しい被害を受けて初めて、目に見える成長減退が生じるが明らかになった。マツのある年

の樹高成長量は、前年度の光合成量により決定される。したがって、激害発生初年度は、被害の樹高成長への影響は認められないのは当然である。

(2) 材積成長

クロマツの場合、激害木も微害木も目立った被害発生初年度(1979年)の成長量は、1978年より著しく増加した。その後、微害木の成長量は毎年増加し続けたが、中害木と激害木の成長量はほぼ一定の値を示した(図-29)。微害木の材積成長率($\Delta V/V$)に対する激害木の材積成長率の比は、目立った被害の発生が無かった1978年は、全ての個体で1より大きく、微害木より成長が良かったことが示唆される。比の値が1より小さい、すなわち微害木より成長が悪い激害木の割合は、被害発生初年度の1979年は1/6、1980年と1981年は4/6、1982年は6/6と増加した。2年以上激しく加害された場合、成長率は微害木に比べ50~65%ほど低くなった(図-30)。

クロマツとマツのF1では、I枝階新梢主軸の被害が軽微または中程度の場合は、成長量は毎年直線的に増加した。激しく加害された場合は、被害発生3年目までは被害が軽微な場合と同様に直線的に増加したが、4年目の1978年は増加が見られなかった(図-31)。

樹高成長と異なり、ある年の材積成長量は、その年の光合成量により決定される。しかし、1年だけの激しい加害では、材積成長は減少することは無かった。全ての針葉の

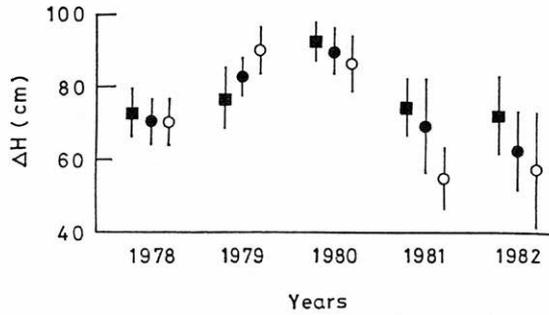


図-26 クロマツの伸長成長量の年次変化
 ■：微害木、●：中害木、○：激害木

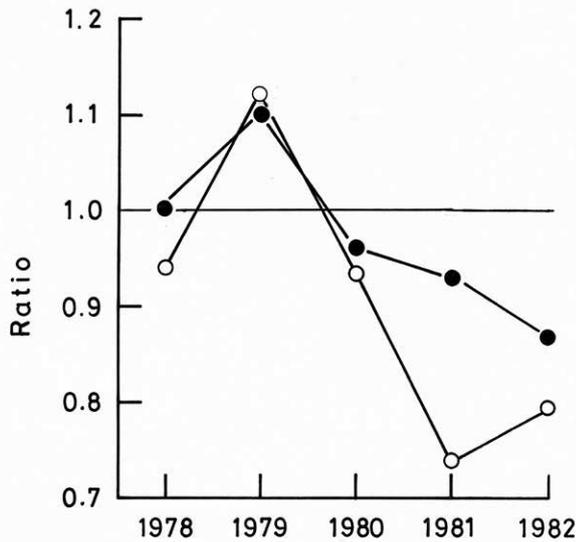


図-27 微害木の伸長成長量に対する中害木(●)と激害木(○)の成長量の比の年次変化

67%以上が加害される状況が、2から3年以上続いて初めて10~20%またはそれ以上の成長減退が生じていた。古野(1964a, b)やKulman(1971)の食葉性昆虫の被害を模した摘葉試験の結果と比較すると、激害木での成長減退は、摘葉率20~40%以下の弱度の摘葉に匹敵する。

食葉性昆虫の加害に比べ本種の虫えい形成の影響が小さかった原因として、以下のことが考えられる。マツの針葉の展開は、近畿地方では5月初めから中旬にかけてに始まる。本種の成虫は、葉鞘からある程度伸びた当年生針葉に産卵するので、針葉長は虫えい形成針葉の方が正常葉よりやや長い。虫えい形成針葉はその後7月末から8月初めまで伸長を続けるが、針葉長は正常葉(健全葉)の1/2か、それ以下に留まる(図-32)。虫えい内では、幼虫は夏眠して9月の初旬までは1齢のままなので、虫えい内の組織はほとんど摂食されていない。虫えい形成葉は、幼虫が2齢から3齢になる10月以降、基部から変色し始める。そのため、虫えい形成葉は展開した年の成長期には光合成を行

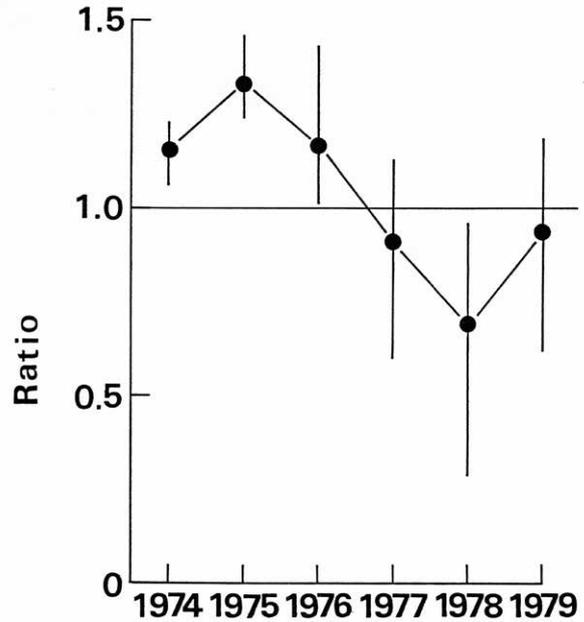


図-28 クロマツ×台湾アカマツF1の微害木の伸長成長量に対する1975年から1978年まで激しく加害された激害木の成長量の比の年次変動
 値の変動幅を付加

い、光合成産物は、樹体内に蓄積されうる。これは、食葉性昆虫が葉を採食すると、回復葉を展開しない限り、光合成器官を失ってしまうことと異なる。展開年に虫えいを形成されなかった針葉は、その後も虫えいを形成されることは無く、被害針葉の消失分をカバーすることができる。通常、クロマツの針葉の寿命は3年、アカマツの寿命は2年なので、クロマツの場合は3年、アカマツの場合は2年連続で激しく加害されて初めて、樹木全体の針葉が激しく加害されたことになる。これらのことが、1年だけの激害では材積成長に影響を及ぼさず、材積成長の目立った減少は、少なくとも数年間の連続した加害が必要であることや、食葉性昆虫に比べ被害の影響が少ないことを説明している。

(3) その他の影響

本種の被害は、I枝階新梢主軸で最も激しい。I枝階新梢主軸が激しく加害された個体では、I枝階新梢主軸の枯死(写真-6)や伸長成長量の著しい減少などの異常の発生が、Sone(1986b)や曾根(1987c)により報告されている。同様の現象はKulman(1971)によっても報告されている。それによると、前述のように中害木と微害木はI枝階新梢主軸の被害率の差(67%以上か35%未満か)で、激害木と中害木は全体の被害率の差(50%以上か35%未満)で区分した場合の激害木と中害木、そして微害木のI枝階新梢主軸の枯死率は、それぞれ40.0%、35.7%、13.3%で、

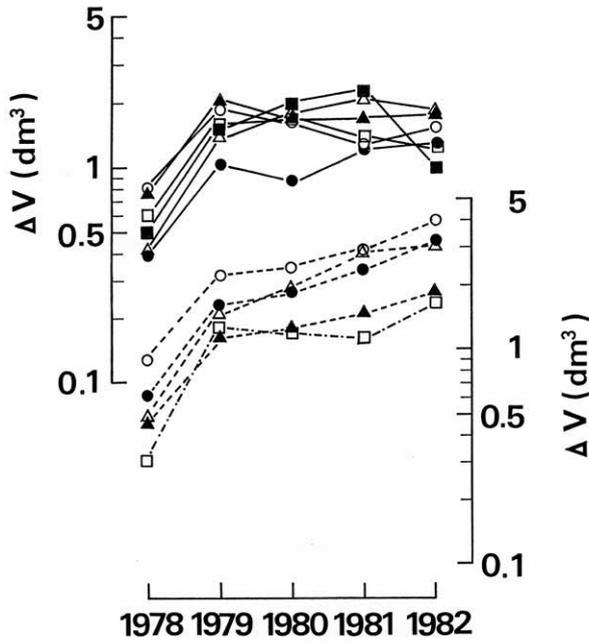


図-29 クロマツ個体の材積成長量の年次変動
 実線：激害木，一点鎖線：中害木，破線：微害木

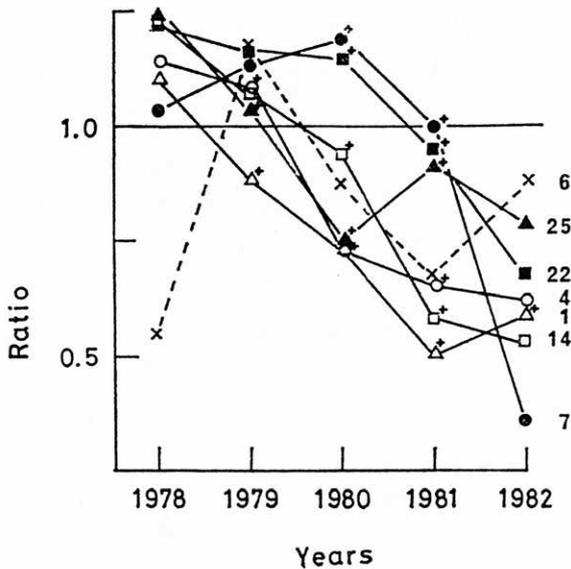


図-30 クロマツの微害木の材積成長量に対する激害木
 (実線)と中害木(破線)の成長量の比の年次変動
 数字は個体番号

微害木と中害木の間では著しい差が見られたが、中害木と激害木の間ではほとんど差が見られなかった。このことから、全体の被害率よりI枝階新梢主軸の被害率のほうが、I枝階新梢主軸の枯死率により影響していたことがわかる。著者が1977年に山形県酒田の海岸林で見た、激しく加害されたクロマツ若齢木のI枝階新梢主軸の枯死は、本種

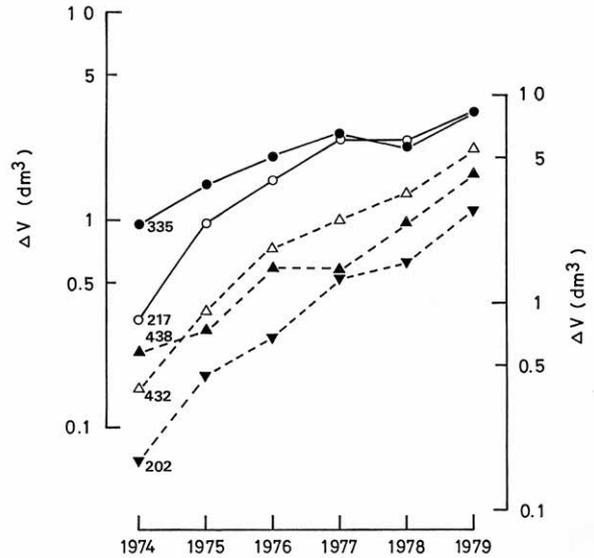


図-31 クロマツ×台湾アカマツF1の激害木(実線：左目盛)と微害木(破線：右目盛)の材積成長量の年次変化

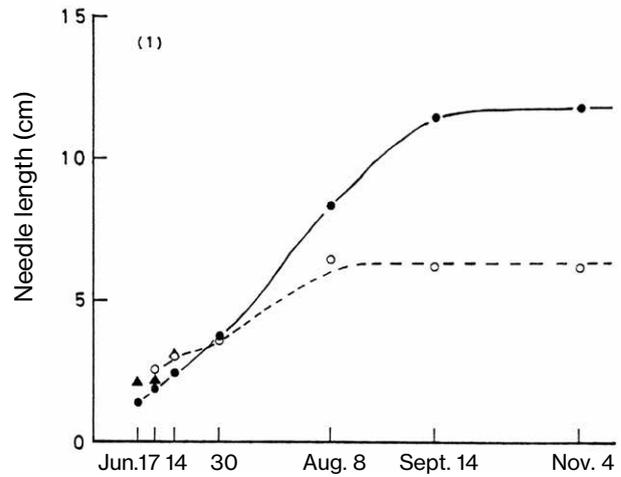


図-32 クロマツ針葉の伸長パターン
 ●：健全針葉，▲：産卵可能な健全針葉，○：虫えい形成針葉

の加害だけでなく、塩害の影響も考えられ、I枝階新梢主軸への集中的な加害が、塩害の効果を高めている可能性も十分に考えられる。

また、数年間I枝階新梢主軸が激しく加害された個体では、分枝が極めて悪くなり、側枝が極端に少なく、枝長も非常に短いので、いわゆる fox tail 状になった個体が発生していた(写真-7)。本種によるI枝階新梢主軸への集中的な加害は、樹形に影響を与え、I枝階新梢主軸が枯死するなどの異常が生じた場合、その部位から穿孔性昆虫や病原体が侵入する可能性が高くなる。



写真-6 I 枝階新梢主軸の異常



写真-7 分枝と側軸の成長が阻害された激害木

VIII. 被害防除

1950年代から1970年代にかけて、各地で発生した本種の被害に対し、残留毒性が強い γ -BHCやその使用が禁止された後はダイアジノンやスミバークなどの殺虫剤による防除が実施され、薬剤の散布時期や散布濃度、散布量などについての報告が多数なされている(向本 1960, 1965; 伊藤 1970; 中村 1970; 佐藤 1970; 千田 1970; 城戸 1971; 小島 1971, 1972; 原田 1972; 堀川 1973; 斉藤 1973, 1975; 横溝 1973; 池田 1975 など)。また、わが国以上に被害が深刻であった韓国でも、地表や樹冠への薬剤散布が実施されてきた(Lee 1989)。これらの報告によると、林内や地上への薬剤散布の効果は、薬剤の種類や散布時期、散布濃度、散布量により異なり、一部の報告では効果があったことが報告されている(千田 1970; 小島 1971, 1972; 堀川 1973; 横溝 1973; 斉藤 1975)。しかし、防除効果の見られた殺虫剤の中には、 γ -BHCなど現在は使用が禁止されているものも含まれている。現在は、薬剤による環境汚染を問題視する見地から、薬剤の散布をできるだけ控える傾向にある。実際、マツタケを生産するアカマツ林では、マツタケの薬剤による汚染が問題になるので、薬剤散布は実施できない。そこで、韓国では薬剤の林内散布から樹幹注入に切り替え、高い防除成果を上げている(Lee 1989)。しかし、樹幹注入は経費がかさみ、林分内の全ての樹木を対象に実施する、または国土全体のマツ林を対象に実施することは不可能であるといえる(Lee 1989)。

そこで、薬剤散布による防除と平行して、マツ材線虫病対策として実施されているように、抵抗性品種の探索や選定が試みられてきた(西沢 1969; 斉藤 1977; 武田 1977)。しかし、これまでに本種の加害に対する抵抗性品種選抜の成果についての報告は無い。

本種では5種類の寄生蜂が報告され(Ko 1965a, 1966, 1980; Yoshida and Hirashima 1979)、わが国では *Inostemma seoulis* と *Platygaster matsutama* の2種が優占している。Ko (1965b) は、韓国で優占種である *I. seoulis* の寄生率が高かった林分では、被害が少なかったことを報告している。このことは、天敵寄生蜂による被害防除の可能性を示しており、寄生率が低い被害林分の天敵寄生蜂の放飼は、防除手段の選択肢の一つとして考慮する価値があることを示している。天敵放飼を行う場合、天敵同士の相互作用によりそれぞれの天敵の効果にマイナスの影響が及ぶ場合は、1種類の天敵の放飼が望ましく(Turnbull and Chant 1961; Zwölfer 1963; Watt 1965)、それぞれの天敵の効果が独立もしくは天敵同士がプラスの効果を与える場合は、多種類の天敵の放飼が推奨される(Van den Bosch 1968; Hassell and Varley 1969; Huffaker *et al.* 1971)。わが国での2種が優占する本種の寄生蜂群集は安定しており、2種の寄生蜂による寄生率も、個々の寄生蜂による寄生率より高かった(図-11)。このことから、本種の天敵寄生蜂の放飼では、単独種の放飼より優占する2種の寄生蜂の放飼の方がより有効であると結論できる。

これまでに、それぞれの場所での寄生蜂群集に応じて、優占種の放飼による被害軽減の試みがなされている。松枝(1966)は、*P. matsutama* を放飼した林分と放飼しなかった林分(対照林分)で本種による被害を比較した。2年にわたり1,000個体と300個体を放飼した林分林分では、放飼1年目は対照林分との間に目立った被害状況の差はなく、放飼2年目とその翌年に激害木の割合が低く、無被害木の割合が高くなった。しかし、放飼を終了した2年後には、放飼林分と対照林分間で再び被害状況に差が見られなくなった。1年だけ1,000個体を放飼した林分では、寄生蜂の放飼による被害の軽減効果は認められなかった。このよう

に、寄生蜂の放飼による被害の一時的な軽減が認められた場合もあるが、放飼された寄生蜂の定着や増殖、明らかな被害の減少、さらには長期間にわたる防除効果の継続の報告は、これまでのところ報告されていない (Ko and Lee 1971; 倉永・森本 1976; Lee 1989; Furuta *et al.* 1998)。これまでに各地で報告された寄生率は決して高くはなく、寄生による死亡が世代総死亡に占める割合も決して高くない (表-14, 15)。*I. seoulis* と *P. matsutama* の寄生による死亡は、それぞれ密度独立的と遅れの密度依存的なので、寄主個体群の制御要因にはなりえない。寄主からは、*I. seoulis* は1個体のみ、*P. matsutama* は多くの場合1ないしは2個体の成虫が羽化してくる (表-7, 8)。そして、これらの寄生蜂の生活史は、完全に寄主である本種の生活史に依存している。虫えい形成昆虫の生態的特性上本種の卵やふ化幼虫を常時大量に確保できないので、これら2種の寄生蜂の大量増殖はまず不可能である。したがって、天敵寄生蜂の大量放飼は有効な被害防除手段となる可能性は低いと考えられる。

本種の加害がマツの成長に及ぼす影響は、食葉性昆虫に比べて小さく、2/3以上の当年生針葉が数年間継続して加害されて、初めて目に見える成長減退が生じていた。倉永 (1974) は、被害の許容水準を被害率50%としたが、本種の加害の影響を考慮すると、被害の許容水準はもっと高く設定してもかまわない。本種の被害は数年間継続した後急激に終息するので、本種以外の死亡要因が働かない状況下では、特に防除手段を講じる必要は無いであろう。ところが、I枝階新梢主軸の大部分の針葉が加害される状況が数年間続いた場合は、この個体に何らかの異常が生じる可能性が高い。したがって、本種の場合、樹木全体の被害率より、I枝階新梢主軸の被害を重要視すべきである。

これまでの研究で、薬剤の林内や地上への散布、そして樹幹注入により被害が軽減されることもあることが明らかになった。しかし、マツ林の周囲の環境や機能、そして防除にかかる費用などにより、防除の実施が制約を受けることもある。そこで、マツ林を機能によりタイプ分けし、それぞれの環境に最も適した防除手段の実施 (防除しないという選択肢も含めて) が大切であろう (Furuta *et al.* 1998)。

引用文献

Askew, R. R. (1975) The organization of chalcid dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts. pp. 130-153, In Price, P. W. ed., Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York

Barnes, H. F. (1934) Studies of fluctuations in insect populations.

III. The gall midge, *Rhabdophaga heterobia* H.L.W., on black maul variety of *Salix triandra* at Syston, Leicestershire 1927-1933. J. Anim. Ecol. 3: 165-180

Barnes, H. F. (1951) Gall midges of economic importance. V. Gall midges of trees. Crosby 270pp., Lockwood & Son, London

Boecklin, W. J. and Spellenberg, R. (1990) Structure of herbivore community in two oak (*Quercus* spp.) hybrid zones. *Oecologia* 85: 92-100

Choi, W. I, Jeon, M. J., and Park, Y. S. (2017) Structural dynamics in the host-parasitoid system of the pine needle gall midge (*Thecodiplosis japonensis*) during invasion. Peer J. DOI 10.7717/PeerJ.3610 (2019.9.17 access)

Clausen, C. P. (1962) Entomophagous insects. 688pp., Hafner, New York

Coaker, T. H. (1965) Further experiments on the effects of beetle predators on the number of the cabbage root fly, *Erioschia brassicae*, attacking brassica crops. *Ann. Appl. Biol.* 56: 7-20

Critchfield, W. B. and Little, E. L. (1966) Geographic distribution of the pine of the world. 97pp., U.S. For. Serv., USA

Deevey, Jr. E. S. (1947) Life table for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.* 22: 283-314

Dempster, J. P. (1971) The population ecology of the cinnabar moth, *Tryia jacobaeae* L. (Lep.: Arc.). *Oecologia* 7: 26-67

Downes, J. A. (1969) The swarming and mating flight on Diptera. *Ann. Rev. Ent.* 14: 271-298

Ehler, L. E. (1979) Assessing competitive interactions in parasite guilds prior to introduction. *Environ. Entomol.* 8: 558-560

Fernandes, G. W., Cornelissen, T. G., Isaias, R. M. S., and Lara, T. A. F. (2000) Plant fight gall formation: Hypersensitivity. *Ciência e Cultura J. Brazil. Assoc. Adv. Sci.* 52: 49-54

Floate, K. D. and Whitham, T. G. (1993) The "hybrid bridge" hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *Am. Nat.* 141: 651-662

古野東洲 (1964a) 林木の生育におよぼす食葉性害虫の影響. 京大演報 35: 177-206

古野東洲 (1964b) 摘葉によるマツカレハ被害の模型試験. 日林誌 46: 52-59

古野東洲 (1987) 外国産マツ属の虫害に関する研究. 第8報マツバノタマバエの加害について一統一. 京大農演報 59: 16-30

古野東洲・曾根晃一 (1978) 外国産マツ属の虫害に関する研究. 第5報マツバノタマバエの加害について. 京大農演報 50: 12-23

Furuta, K., Lee, C. Y., Kim, J. K., and Kubota, K. (1998) Reflec-

- tions on the management of the pine needle gall midge (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye) in Korea. Proc. Intern. Symp. "Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline". Tokyo, pp. 170–173
- 原田武夫 (1972) マツバノタマバエ薬剤効果比較試験の結果について. 森林防疫 21 : 53–54
- Hassell, M. P. (1979) The dynamics of predator-prey interactions: Polyphagous predators, competing predators, and hyperparasitoids. pp. 283–306, In Anderson, R. M., Turner, B. D., and Talor, L. R. eds., 20th Symp. British Ecol. Soc. Population Dynamics. Blackwell, Oxford
- Hassell, M. P. and Varley, G. C. (1969) New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. Nature 223: 1133–1137
- Hill, C. C. and Emery, W. T. (1937) The biology of *Platygaster herrickii*, a parasite of the Hessian fly. J. agri. Res. 51: 199–213
- Hori, K. (1992) Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. pp. 157–170, In Shorthouse, J. D. and Rohfritsch, O. eds. Biology of insect induced galls. Oxford Univ. Press, New York
- 堀川弥太郎 (1973) マツバノタマバエ葉面散布による防除試験. 森林防疫 22 : 158–160
- Huffaker, C. B., Messenger, P. S., and De Bach, P. (1971) The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. In Huffaker, C. B. ed. Biological control. pp.16–67, Plenum press, New York and London
- Hughes, R. D. and Mitchell, B. (1960) The natural mortality of *Erioschia brassicae* (Diptera: Antomyiidae): Life tables and their interpretations. J. Anim. Ecol. 29: 359–373
- Ikai, N. and Hijii, N. (2007) Manipulations of tannins in oaks by galling cynipids. J. For. Res. 12: 316–319
- 池田昭二 (1975) 酒田海岸保安林のマツバノタマバエの防除について. 森林防疫 24 : 31–33
- 伊藤外治 (1970) 石川県におけるマツバノタマバエ防除事業について. 森林防疫 19 : 308–311
- Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. 10: 1–20
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. Res. Popul. Ecol. 18: 243–260
- Jeon, M. J., Lee, B. Y., Ko, J. H., and Hirashima, Y. (1985) Ecology of *Platygaster matsutama* and *Inostemma seoulis* (Hymenoptera: Platygasteridae), egg-larval parasites of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae). ESAKIA 23: 131–143
- 鎌田直人 (2006) ブナの葉食性昆虫ブナアオシヤチホコの密度変動. 日生誌 56 : 106–119
- 神永翔六・岸洋一 (1973) 水戸市周辺のマツのマツバノタマバエとマツザイセンチュウによる集団枯死. 森林防疫 22 : 61–63
- 加藤銈治 (1968) マツバノタマバエ幼虫の天敵寄生蜂の1種の幼虫. 森林防疫ニュース 17 : 297
- 加藤勉 (1978) ミカンツボミタマバエの生態・被害・及び防除方法. 植物防疫 32 : 153–156
- 城戸一誠 (1971) 熊本県におけるマツバノタマバエの生態と防除事業について. 森林防疫 20 : 45–47
- Kim, C. W. and Kim, B. K. (1975) Evaluation of the predations on the larvae of the pine-needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye, by precipitin test. Korean J. Entomol. 5: 1–5
- Kim, C. W., Noh, Y. T., and Park, J. S. (1968) Natural enemies of the pine-needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Inoue, in Korea. Ent. Bull., Ent. Inst. Korea Univ., Korea 4: 1–16 (In Korean)
- Ko, J. H. (1963) Studies on the ecology of *Isostasius* sp., the larval parasites of pine-needle gall midge (*Thecodiplosis pinicola* Takagi). Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon. 6: 91–95 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. (1965a) Studies on the *Isostasius seoulis* (sp. Nov.), the larval parasites of pine-needle gall midge (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye), Taxonomical and morphological studies. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon. 8: 91–96 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. (1965b) Studies on the *Isostasius seoulis* Ko, the larval parasites of pine-needle gall midge (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye) II. Research on parasitism. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon. 8: 97–101 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. (1966) Studies on the *Isostasius seoulis* Ko, the larval parasites of pine-needle gall midge (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye). III. The life history. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon. 9: 59–67 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. (1969) Seasonal trends in the populations of the larvae of pine gall midge (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye). J. Korean For. Soc. 9: 45–48 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. (1977) On the number of eggs remained in the ovary of

- pine gall midge (*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye). Korean J. Entomol. 7: 25–28 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. (1980) A new species of *Inostemma* (Hymenoptera: Platygasteridae), a larval parasite of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis* sp. (Diptera: Cecidomyiidae). Korean J. Pl. Prot. 19: 35–38
- Ko, J. H. and Lee, B. Y. (1971) Studies on the utilization of the hymenopterous parasites (*Isostasius seoulis* Ko and *Platygaster* sp.) of pine gall midge. Res. Rep. For. Re. Inst. Korea. 18: 85–94 (In Korean with an English summary)
- Ko, J. H. and Lee, B. Y. (1975) Influence of the wind on the dispersion of the pine gall-midge (*Thecodiplosis japonensis*). Tested in the wind tunnel. Korean J. Entomol. 5: 13–16 (In Korean with an English summary)
- 小島耕一郎 (1971) マツバノタマバエの浸透性薬剤の効果. 森林防疫 20 : 10–15
- 小島耕一郎 (1972) マツバノタマバエに対する薬剤効果の判定基準と薬剤間の防除効果. 森林防疫 21 : 9–14
- 向本歎覚 (1960) マツバノタマバエの異常発生と防除効果. 森林防疫ニュース 9 : 93–97
- 向本歎覚 (1965) マツバノタマバエの発生消長と防除経過. 森林防疫 14 : 239–245
- 今野浩太郎 (1996) 食べられまいとする植物と食べようとする昆虫の攻防. 化学と生物 34 : 580–585
- Kowalski, R. and Benson, J. F. (1978) A population dynamics approach to the wheat bulb fly, *Delia coactata*, problem. J. appl. Ecol. 15: 89–104
- Kulman, H. M. (1971) Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Ann. Rev. Ent. 16: 289–324
- 神代瞬・徳田誠 (2013) ゴール形成機構の解明のモデル実験系としてのイネ科作物とフタテンヨコバイ. 昆虫と自然 48 (13) : 16–19
- 久野英二 (1968) 水田における稲ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九農彙報 14 : 131–246
- Kuno, E. (1976) Multi-stage sampling for population estimation. Res. Popul. Ecol. 18: 39–56
- 倉永善太郎 (1974) マツバノタマバエの被害の許容水準. 48年林試九支年報 : 41
- 倉永善太郎・石島哲夫 (1980) マツバノタマバエの被害と天敵寄生蜂の役割 (I). 日林誌 62 : 361–364
- 倉永善太郎・森本桂 (1976) 山形県でのマツバノタマバエ天敵放飼試験. 50年林試九支年報 : 37彙
- 倉永善太郎・森本桂 (1977) マツバノタマバエの生態に関する研究 (V). タマバエおよび寄生蜂の発育零点. 日林九支研論 30 : 259–260
- 倉永善太郎・吉田成章 (1971) マツバノタマバエの生態に関する研究 (I). 若齢幼虫期の死亡. 日林九支研論 25 : 192–193
- 倉永善太郎・吉田成章 (1973) マツバノタマバエの生態に関する研究 (II). 樹内および樹間の被害解析. 日林九支研論 26 : 229–230
- 倉永善太郎・吉田成章・森本桂 (1976) マツバノタマバエの生態に関する研究 (IV). 低密度林におけるマツバノタマバエ寄生蜂の役割. 日林九支研論 25 : 192–193
- 倉永善太郎・吉田成章・森本桂 (1977) マツバノタマバエの生態に関する研究 (I). 樹内での幼虫密度と天敵寄生率分布. 日林九支研論 30 : 261–262
- Lee, B. Y. (1989) Present status for forest insect pests in Korea. Proc. 1st IUFRO Region. Workshop “Forest insect pest and diseases in Northeast Asia”. pp. 165–174
- Lloyd, M. (1967) Mean crowding. J. Anim. Ecol. 36: 1–30
- Long, D. B. (1960) The wheat bulb fly, *Leptophylemyia coactata* Fall. Rep. Rothamst. Exp. St. for 1959.: 216–229
- 松枝章 (1966) マツバノタマバエの天敵による防除試験. 石川林試研報 4 : 163–172
- 三浦正 (1962) マツバノタマバエとその天敵の研究. 186pp. 鳥根県林試, 鳥根
- 三浦正 (1970) マツバノタマバエの生態について. 森林防疫 19 : 2–7
- 三浦正・近木英哉 (1955) マツバノタマバエによるアカマツ針葉の損傷について. 鳥根農大研報 3 : 63–72
- Miyashita, K., Ito, Y., and Nakamura, K. (1965) Population dynamics of the chestnut gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae). III. Five year observation on population fluctuation. Jap. J. Appl. Ent. Zool. 69: 42–52
- Monteith, L. G. (1971) Crickets as predators of the apple maggot, *Rhagoletis pomannella* (Diptera: Tephritidae). Can. Entomol. 103: 52–58
- Moorehead, J. R., Taper, M. L., and Case, T. J. (1993) Utilization of hybrid oak hosts by a monophagous gall wasps: How little host character is sufficient? Oecologia 95: 385–392
- Morisita, M. (1959) Measuring of the dispersal of individuals and analysis of the distribution patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E(Biol.). 2: 215–235
- Mukerji, M. K. (1971) Major factors in the survival of the immature stages of *Hylemya brassicae* (Dip., Anthomyiidae) on cabbage. Can. Entomol. 103: 713–728
- 村上源太郎 (1969) 山形県下のマツバノタマバエについて.

- 森林防疫 18 : 158-160
- 中村実 (1970) マツバノタマバエの防除について. 森林防疫 19 : 311-312
- Nakamura, M., Kondo, M., Ito, Y., Miyashita, K., and Nakamura, K. (1964) Population dynamics of the chestnut gall-wasp *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae). I. Description of the survey station and life histories of the gall-wasp and its parasites. Jap. J. appl. Ent. Zool. 8: 149-158
- 中根勲 (1969) 広島県におけるマツバノタマバエの被害と防除について. 森林防疫 18 : 160-162
- Nicholson, A. J., and Bailey, V. A. (1935) The balance of animal populations. part 1. Proc. Zoo. Soc. London. 190-195
- 西沢松太郎 (1969) マツバノタマバエに対するアカマツ抵抗性の調査. 森林防疫 18 : 85-86
- 日塔正俊・立花観二 (1956) クリタマバチに及ぼす風の影響. 林試研報 83 : 89-98
- 小田久五・岩崎厚 (1953) マツバノタマバエ (マツノゴイシバエ) に関する研究 (I). 熊本地方における生活史. 林試研報 59 : 67-84
- Office of Forestry of Korea (1981) Biology and control of pine needle gall midge. 28pp., Korea (in Korean)
- Okubo, A. and Chiang, H. C. (1974) An analysis of the kinematics of swarming of *Anarete pritchardi* Kim (Dip.: Cecidomyiidae). Res. Popul. Ecol. 16: 1-42
- 大迫壮一・湯川淳一・堀切正俊 (1980) 晩冬期におけるダイズサヤタマバエ (双翅目: タマバエ科) の齢構成と生存率. 九病虫研会報 26 : 131-133
- 大園享司 (2001) ブナ生葉・落葉状のゴールの科学性と菌類相. 日林誌 83: 153-156
- Park, K. N. and Hyun, J. S. (1977) Studies on the population dynamics of pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye. Res. Rep. For. Res. Inst. Korea 24: 91-104 (In Korean with an English summary)
- Podoler, H. and Rogers, D. (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. J. Anim. Ecol. 44: 85-114
- Price, P. W., Fernandes, G. W., and Waring, G. L. (1987) Adaptive nature on insect galls. Environ. Entomol. 16: 15-24
- Raw, F. (1967) Some aspects of the wheat bulb fly problem. Ann. Appl. Biol. 59: 155-173
- Redfern, M. (1975) The life history and morphology of the early stages of the yew gall midge, *Taxomyia taxi* (Inchbald) (Diptera: Cecidomyiidae). J. Nat. Hist. 9: 513-533
- Redfern, M. and Cameron, R. A. D. (1978) Population dynamics of the yew gall midge, *Taxomyia taxi* (Inchbald) (Diptera: Cecidomyiidae). Ecol. Entomol. 3: 253-263
- Ryan, M. F. (1973) The natural mortality of the wheat-bulb fly larvae. J. appl. Ecol. 10: 875-879
- 斉藤諦 (1973) マツバノタマバエの殺虫剤葉面散布の方法とその効果について. 森林防疫 22 : 154-160
- 斉藤諦 (1975) 日平均気温の累積値からみたマツバノタマバエの葉面散布防除期間について. 森林防疫 24 : 75-79
- 斉藤諦 (1977) マツバノタマバエに対するクロマツ抵抗性候補木について—針葉の成長状態からみた被害解析—. 28回日林東北支講 : 130-131
- 斉藤諦・原田彰彦・矢野光夫 (1971) 山形県におけるマツバノタマバエの防除. 森林防疫 20 : 38-43
- 佐々木忠三郎 (1901) 日本樹木害虫編. 190pp., 成文堂, 東京
- 佐藤定利 (1970) 新潟県におけるマツバノタマバエの被害と生態および防除事業について. 森林防疫 19 : 306-308
- 千田正男 (1970) 秋田県に発生したマツバノタマバエの被害と防除状況について. 森林防疫 19 : 126-130
- Siegel, S. (1956) Nonparametric statistics for behavioral Science. 312pp. McGraw-Hill, Kogakusha, Tokyo
- 白松一正 (1966) 山口県 (防府市) におけるマツバノタマバエについて (I). 森林防疫 15 : 13-16
- Skuhravý, V. (1972) Influence of infestation on mountain pine (*Pinus mugo* Turra) by the needle-shortening gall midge, *Thecodiplosis brachyntera* (Schwäger.) (Diptera: Cecidomyiidae). Zeit. Angew. Entomol. 72: 267-272
- 曾根晃一 (1980) マツバノタマバエの個体数の季節変化について. 日林誌 62 : 168-175
- 曾根晃一 (1982) マツバノタマバエの個体数変動について—世代間変動について—. 93回日林論 : 385-386
- Sone, K. (1984) Realized fecundity of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae). Appl. Ent. Zool. 19: 534-536
- 曾根晃一 (1984) マツバノタマバエの寄生蜂の競争について. 95回日林論 : 509-510
- 曾根晃一 (1985) マツバノタマバエによる被害の樹体内分布. 日林誌 67 : 495-500
- Sone, K. (1985a) Gregariousness and development of larvae of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae), in a gall. Appl. Ent. Zool. 20: 431-438
- Sone, K. (1985b) Population dynamics of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae). Proc. Joint Conf. IUFRO Working Parties on Forest Gall Midges and Rusts of Pines. 71-85

- Sone, K. (1986a) Mortality factors before gall formation by the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae). J. Jpn. For. Soc. 68: 32–34
- Sone, K. (1986b) Impact of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae), on the growth of pine trees. J. Jpn. For. Soc. 68, 278–283
- Sone, K. (1986c) Ecology of host-parasitoid community in the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera, Cecidomyiidae). Z. angew. Entomol. 102: 516–527
- 曾根晃一 (1986) マツバノタマバエの生態学的研究 (I) 生活史特性. 林試研報341: 1–25
- Sone, K. (1987) Population dynamics of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera, Cecidomyiidae). Z. angew. Entomol. 103: 386–402
- 曾根晃一 (1987a) マツバノタマバエの生態学的研究 (II) 低密度個体群の個体数変動と分布様式. 林試研報 344: 53–102
- 曾根晃一 (1987b) マツバノタマバエの生態学的研究 (III) 加害特性と被害のマツ属の生長に及ぼす影響. 林試研報 349: 71–96
- 曾根晃一 (1989) マツバノタマバエの生態学的研究. 100 回日林論: 9–12
- Sone, K. (1995) Effects of the gregariousness of larvae in galls on the reproductive success of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae). J. Appl. Ent. 119: 267–272
- Sone, K. and Furuno, T. (1982) Annual changes in the infestation by the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae), in a pine stand. J. Jap. For. Soc. 64: 301–306
- Sone, K. and Takeda, H. (1983) Studies on the distribution pattern of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae), in a pine forest. Res. Popul. Ecol. 25: 336–352
- 曾根晃一・内門貴浩・畠中友浩 (2017) 国産マツと外国産マツに形成されたマツバノタマバエの虫えいの形態的, 化学的特性と幼虫の発育. 森林防疫 66: 157–164
- Stone, G. N. and Schönrogge, K. (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. Trend. Ecol. Evol. 18: 512–522
- Southwood, T. R. E. (1966) Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. 391pp., Chapman and Hall, London
- 鈴木義人 (2013) ヤナギのゴール形成ハバチにおける植物ホルモンの合成. 昆虫と自然 48 (13): 8–11
- 鈴木義人 (2014) 昆虫による植物ホルモン生産とゴール形成. 化学と植物 52: 153–158
- 高藤晃雄 (1976) スギタマバエ, *Contarinia inouyei* Mani (Diptera: Cecidomyiidae), の生態に関する研究. 昆虫 44: 554–569
- 高木五六 (1929) 恐るべき赤松の新害虫発生する. 朝鮮山林会報 53: 43–44
- 高木五六 (1954a) マツバノタマバエの研究 (I). 農業 855: 2–6
- 高木五六 (1954b) マツバノタマバエの研究 (II). 農業 856: 10–18
- 高木五六 (1955a) マツバノタマバエの研究 (III). 農業 857: 18–24
- 高木五六 (1955b) マツバノタマバエの研究 (IV). 農業 858: 26–29
- 高木五六 (1955c) マツバノタマバエの研究 (V). 農業 859: 17–29
- 高木五六 (1955d) マツバノタマバエの研究 (VI). 農業 863: 5–14
- 武田英文 (1977) マツバノタマバエに対するクロマツ抵抗性個体について. 森林防疫 26: 75–79
- 竹腰昭夫 (1965) 愛知県におけるマツバノタマバエの被害発生経過. 森林防疫ニュース 14: 238
- 滝沢幸雄 (1964) 長崎県におけるマツバノタマバエ—被害分布と松類の抵抗性について—. 森林防疫 13: 201–204
- 滝沢幸雄 (1970) 長崎県におけるマツバノタマバエについて. 森林防疫 19: 280–283
- 田村正人 (1965) クリタマバチの生態. 森林防疫ニュース 14: 80–84
- Taper, M. L. and Case, T. J. (1987) Interactions between oak tannins and parasitic community structure: Unexpected benefits of tannins to cynipid gall-wasps. Oecologia 71: 254–261
- 徳田誠 (2014) 虫えいと虫えい形成者をめぐる生物間相互作用—タマバエ科ハリオタマバエ族の事例を中心に—. 佐賀自然誌研究 19: 1–12
- 徳久英二 (1981) クリタマバチの実現産卵数について. 九州病虫研会報 27: 154–156
- Tovar-Sánchez, E. and Oyama, K. (2006) Effect of hybridization of the *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects. Oecologia 147: 702–713.
- Triyago, A. and Yasuda, H. (2013) Effects of host-plant manipulation by a gall-inducing insect on abundance of

- herbivores on chestnut trees. *Appl. Entomol. Zool.* 48: 345–353
- Turnbull, A. L. and Chant, D. A. (1961) the practice and theory of biological control of insects in Canada. *Can. J. Zool.* 39: 697–753
- Uchida, T. und Inouye, M. (1955) Eine neue *Thecodiplosis*-Art (Dip., Itonodidae). *Insecta Matsumurana* 19: 44–50
- Van den Bosch, R. (1968) Comments on population dynamics of exotic insects. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 14: 112–115
- Varley, G. C. (1947) The natural control of population balance in the knapweed gall-fly. *J. Anim. Ecol.* 16: 139–187
- Varley, G. C. and Gradwell, G. P. (1960) Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 29: 399–401
- 和田威・山下巖 (1973) テーダ・スラッシュのマツバノタマバエに対する抵抗性について. *日林九支研論* 26: 58–61
- Watt, K. E. F. (1965) Community stability and the strategy of biological control. *Can. Ent.* 97: 887–985
- Whitham, T. G. (1989) Plant hybrid zones as sinks for pests. *Science* 244: 1490–1493.
- Wright, D. W., Hughes, R. D., and Worrall, J. (1960) The effect of certain predators on the number of cabbage root fly (*Erioschia brassicae*) and the subsequent damage caused by the pest. *Ann. Appl. Biol.* 48: 756–763
- 山田栄一 (1963) 針葉樹のタマバエ類 (特にマツバノタマバエ) の天敵調査. 691–710. 鳥根県林試25周年記念出版, 鳥根
- 横溝康志 (1973) マツバノタマバエに対する葉面散布試験. *森林防疫* 22: 157–158
- 吉田成章 (1975) スギタマバエの卵期から落下直前までの死亡. 86回日林講: 344–345
- Yoshida, N. and Hirashima, Y. (1979) Systematic studies on Proctotrupoid and Chalcidoid parasites of gall midge injurious to *Pinus* and *Cryptomeria* in Japan and Korea. *Esakia* 14: 113–133
- 吉田成章・倉永善太郎 (1974) スギタマバエ個対数調査法の研究 (III). スギタマバエの落下幼虫サンプリング. *日林九支講* 27: 138
- 吉田成章・倉永善太郎・森本桂 (1973) スギタマバエとマツバノタマバエの生命表. 84回日林講: 344–345
- Yukawa, J. and Sunose, T. (1976) Description of a new gall midge, (Diptera: Cecidomyiidae) on *Euonymus*, with notes on its bionomics. *Kontyu* 44: 159–168
- Yukawa, J. and Uechi, N. (1999) Can gallers expand the host range to alien plant within a short period of time? *ESAKIA* 39: 1–7
- Yukawa, J., Takahashi, K., and Ohsaki, N. (1976) Population behavior of the neolitsea leaf gall midge, *Pseudasphondylia neolitsea* Yukawa (Dip.: Cecidomyiidae). *Kontyu* 44: 358–365
- Zwölfer, H. (1963) The structure of the parasite complex of some Lepidoptera. *Z. angew. Entomol.* 51: 346–357
- Zwölfer, H. (1971) The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insect. pp. 405–418, *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Population Center for Agricultural Publication and Documentation*. Wageningen