

マツバノタマバエの生態学的研究 第1報

生活史特性

曾根 晃 一⁽¹⁾

Koichi SONÉ⁽¹⁾: Ecological Studies on the Pine Needle Gall Midge,
Thecodiplosis japonensis UCHIDA et INOUE (Diptera: Cecidomyiidae) I
 Life history

要旨: アカマツ・クロマツの重要な害虫のマツバノタマバエ (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE) は、これまでにわが国や韓国で大発生を繰り返し、多大な被害を与えている。本種の有効な防除法確立のため個体群動態特性の解明が急がれている状況下で、これらの基礎となる本種の生活史・生態の調査を、1975年から1982年にかけて京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地内のクロマツ若齢林を中心に行った。本種は一生を通じて、土壤中—空中—寄主植物葉上・葉内—土壤中という一連の生息場所の変化を示した。3 齢幼虫は晩秋から冬にかけて虫えいから脱出し、地上に落下した。本種の虫えい脱出は、虫えい内の環境の悪化と関係があると考えられた。また、生活史において完全に自由生活 (free-living) を行うステージは、羽化から針葉に侵入するまでの1週間あまりと大変短かった。羽化の雌雄同調性は高く、成虫が羽化してくる頃には、ほとんどすべての当年生針葉は、産卵対象になるまで展開していた。産卵数は平均で150~170卵と多く、活力のあるメスは、卵巣内のほとんどすべての卵を産む能力を持っていた。これらのことから、本種の潜在的増殖力は高いと考えられた。しかし、成虫の飛翔・産卵活動は、天候・風・温度などの非生物的要因に影響を受けやすいと推察された。本種の移動・分散は、成虫期と3 齢幼虫の虫えいからの脱出後にみられた。しかし、本種の自力による分散能力は低く、林分間の移動のような長距離の移動・分散は、風などの要因による可能性が高いと考えられた。

緒言

マツバノタマバエ (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE) は、双翅目タマバエ科に属する昆虫で、マツ属の重要な害虫の一つである。わが国では、佐々木(1901)⁴⁴⁾が最初に愛知県下で本種の存在を確認し、ヨーロッパ産の類縁種 *Cecidomyia brachyntera* SCHWAB. 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いたが、UCHIDA and INOUE(1955)⁶⁶⁾は幼虫の形態比較を行い、本種がヨーロッパ産の種とは別種であることを明らかにし、*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE と命名した。

本種は、マツ属の当年生針葉の基部に虫えいを形成し、樹勢を弱め、著しい場合には枯死に至らしめる。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、激害の発生記録は残っていない。朝鮮半島では、1929年に本種の大発生の記録がある(高木, 1929)⁵⁴⁾。戦後は、1949年に本種が法定害虫に指定され、被害発生の報告が義務づけられたこともあって、全国各地で本種による被害が報告されてきた。そのなかでは、1950年前後の長崎県対馬、島根県隠岐島に発生した被害(滝沢, 1964)⁶²⁾、1970)⁶³⁾; 三浦, 1962²⁷⁾、1963年から7年間毎年40000 ha 以上のアカマツ・クロマツ林が加害された広島県中・西部の被害(中根, 1969)³¹⁾、さらに1960年代半ば以降の石川県(伊藤, 1970)⁶¹⁾、新潟県(佐藤, 1970)⁴⁵⁾、山形県(村上, 1969)²⁹⁾; 斎藤ら, 1971⁴³⁾、秋田県(池田, 1975)⁵⁾の若齢クロマツ海岸林に発生した被害

が特に激しいものであった。そして、近年被害発生地域は日本海沿岸を北上し、1976年には北海道でも被害発生が確認されるに至った。また韓国では、1972年以降毎年300000 ha以上のアカマツ林が、本種により加害され続けている (Office of Forestry of Korea, 1981)³⁵⁾。さらに、ヨーロッパでは、類縁種 *T. brachytera* が中部ヨーロッパの *Pinus mugo* や *P. sylvestris* 林に対し、100年間にわたり周期的に激しい被害を与えている (SKUHRAVÝ, 1972)⁴⁷⁾。現在は、本種による被害はあまり重要視されていないが、これまでのわが国や韓国における本種による被害発生は、本種がマツ属の重要な害虫であることに変わりないことを示している。

1950年代からの森林昆虫学者の研究により、本種の生活史の概要はほぼ明らかになった (小田・岩崎, 1953³⁴⁾; 高木, 1954⁴⁵⁾、1955⁵⁷⁻⁶⁰⁾; 三浦, 1962²⁷⁾)。また、4種類の天敵寄生蜂が記載され (Ko, 1966¹⁴⁾, 1980¹⁶⁾; YOSHIDA and HIRASHIMA, 1979⁶⁹⁾)、そのなかで特に重要な寄生蜂とみなされる *Platygaster matsutama* YOSHIDA と *Inostemma seoulis* Ko については、生活史や生態の一部が解明されている (三浦, 1962²⁷⁾; 山田, 1963⁶⁸⁾; Ko, 1963¹¹⁾, 1965¹²⁾、1966¹⁴⁾; 加藤, 1968⁸⁾; 倉永・森本, 1977²³⁾)。しかしながら、害虫の大発生に深くかかわっている個体群動態の研究や、被害防除を行ううえで重要な加害特性についての研究は、きわめて少ない。

これまでの被害防除は、BHC、ダイアジノン、フェニトロチオンなどの薬剤散布が主体で、それにかかわる試験研究が多数行われてきた (小島, 1971¹⁹⁾, 1972²⁰⁾; 原田, 1972⁴⁾; 斉藤, 1973⁴⁰⁾, 1975⁴¹⁾)。近年、環境汚染を初めとする公害問題への関心が高まり、薬剤散布中心の防除法から、天敵利用を組み入れた、生態系自身の自己制御機構と調和を保った総合防除法への転換が叫ばれている。天敵寄生蜂の放虫試験 (松枝, 1969²⁶⁾; Ko and LEE, 1971¹⁷⁾; 倉永・森本, 1976²²⁾; 倉永・石島, 1980²¹⁾)や抵抗性個体の選抜 (西沢, 1969³²⁾; 斉藤, 1977⁴²⁾; 武田, 1977⁶¹⁾) が各地で行われ、韓国では寄生蜂放虫の一部実用化がなされている。しかしながら、いずれの場合も、十分な成果を挙げるに至っていないのが現状である。この原因の一つとして、個体群動態に関する研究の立ち遅れが考えられる。

今後、森林害虫防除においては、完全な撲滅から生態系の攪乱を最小限に食い止めながら、害虫の個体数を経済的許容水準以下に引き下げる密度管理技術への転換の必要性が、ますます増大すると予想される。このような状況下では、種の加害特性を明らかにするとともに、大発生時のみならず、平常の低密度時における害虫の個体群動態の特性の解明は急務である。

以上の観点に立ち、筆者は、1975年から1983年にかけて、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地 (京都市北区、以後単に京都大学上賀茂試験地と称す)、同徳山試験地 (山口県徳山市)、滋賀県大津市田上山のクロマツ、アカマツ、クロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種の幼齢林に生息するマツバノタマバエ個体群について、生活史・生態、個体数変動、空間分布様式、加害様式の調査を行った。本論文では、従来の研究成果と本研究の調査結果をもとに、本種の生活史を総括し、個体群動態との関連で重要と思われる生息場所の利用パターン、繁殖、移動・分散といった側面から、生活史特性を論議する。将来、本種の個体群動態特性、加害特性についても報告する予定であるが、本論文はこれらの報告の基礎となるものである。

本稿のとりまとめに際し、林業試験場横田俊一保護部長、小林一三昆虫科長にご校閲とご批判をたまわった。また、試験調査について京都大学農学部堤利夫教授・久野英二教授・古野東洲助教授・武田博清博士にはご指導いただき、京都大学農学部渡辺弘之助教授、高知大学農学部吉川賢博士には有益な助言をた

まわった。農林水産省林業試験場北海道支場吉田成章氏，同九州支場倉永善太郎氏，鹿児島大学農学部湯川淳一博士には，研究を始めるに当たり資料を提供していただいた。京都大学農学部附属演習林の関係各位には，調査の便宜をはかっていただき，京都大学農学部林学科森林生態学研究室の方々から，多くのご援助をいただいた。これらの方々の有形・無形のご支援に対し，深く感謝いたします。

なお，本論文は京都大学に提出した学位論文の一部である。また，本論文の内容の一部は，曾根(1980)⁴⁹⁾，SUNÉ (1984⁵⁰⁾，1985⁵¹⁾，SUNÉ and TAKEDA (1983)⁵²⁾により，すでに報告されている。

I 調査地の概要

生活史特性の調査は主として，京都市北区に位置する京都大学上賀茂試験地内のクロマツ若齢林で行われた。

クロマツ林分の面積は75 m²で，1971年にクロマツ3年生稚樹176本が80 cm間隔で植栽された。調査を開始した1975年12月までに，林冠は閉鎖していた。その後，自己間引きにより，1981年11月までに約40%の個体が枯死した。林分内のクロマツの平均樹高および平均胸高直径は，1977年11月では，それぞれ4.9 m，4.1 cmであったが，1981年11月には，8.1 mと5.4 cmに増加していた。

調査開始直後の1975年から1976年にかけては林内は暗く，林床植生としては，トベラ，ニセアカシア，リュウブ，ヤマウルシ，チドメグサ，チヂミザサ，シダ類などが林縁部でみられるだけであった。しかし，下枝の枯れあがりとともに林床が次第に明るくなり，上記の植物は林分の中心部でもみられるようになった。

リターは林内ではほぼ均一に堆積し，その厚さは1976年は2～3 cm，1981年は5～6 cmであった。リター層のほとんどはL層で，F層とH層の発達が悪かった。土壌ではA層の発達は悪く，粘土質のB層上に薄く堆積しているに過ぎなかった。粘土質のB層は保水性に富み，土壌の著しい乾燥は，調査期間中みられなかった。

このクロマツ林分以外に，1976年と1977年には，クロマツとクロマツ×タイワンアカマツF₁雑種の混交した若齢林分で，成虫の羽化の周日経過と林内飛翔の調査を行った。この林分の面積は5×15 mで，7年生のクロマツとクロマツ×タイワンアカマツF₁雑種個体が，30 cm間隔ではほぼ均一に混植されていた。1977年の平均樹高は，約5 mであった。

調査地における1976年から1981年までの期間の年平均気温・年降水量の変化をTable 1に示す。

Table 1. 上賀茂の気候
Annual mean temperature and annual precipitation at Kamigamo.

	1976	1977	1978	1979	1980	1981
年平均気温 (°C) Annual mean temperature (°C)	15.6	14.0	15.8	16.6	14.3	13.6
降水量 (mm) Precipitation (mm)	1843.0	1127.5	1169.6	1458.5	1886.0	1418.0

II 生活史特性

1. 成虫期

1-1 羽化

(1) 羽化消長

京都大学上賀茂試験地クロマツ若齢林に32個の直径10.5 cm, 高さ15 cmの羽化トラップ⁴⁹⁾⁵²⁾を均一に設置し, 成虫の羽化を調査した。Fig. 1に, 1976年から1981年にかけての成虫の累積羽化曲線を示す。1976, 1977, 1981年では, 最初の羽化個体は4月末から5月初旬に観察された。しかし, いずれの年次においても, 成虫の連続的な羽化がみられるようになったのは5月末から6月初めで, 羽化は6月中旬にピークに達し, 7月下旬から8月初めにかけて終息した。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, 同じパターンを示し, 羽化時期の雌雄の高い同調性が認められた。このことは, 成虫の寿命が約1日(三浦, 1962²⁷⁾)と大変短い本種にとって, 交尾・産卵上重要であると考えられる。

(2) 羽化とマツ針葉の展開

① 調査方法

調査は, 1976年5月と6月に京都大学上賀茂試験地内のクロマツ若齢林で行われた。

針葉の展開状態を測定するため, 林分内でランダムに32本の新梢を選出した。三浦(1970)²⁸⁾の報告に基づき, 葉鞘から緑の部分が5 mm以上伸びた針葉を産卵対象葉とし, その割合を, 1976年5月16日から6月22日までの期間, 7日間隔で測定した。針葉の展開調査と平行して, 林内に直径10.5 cmの羽化トラッ

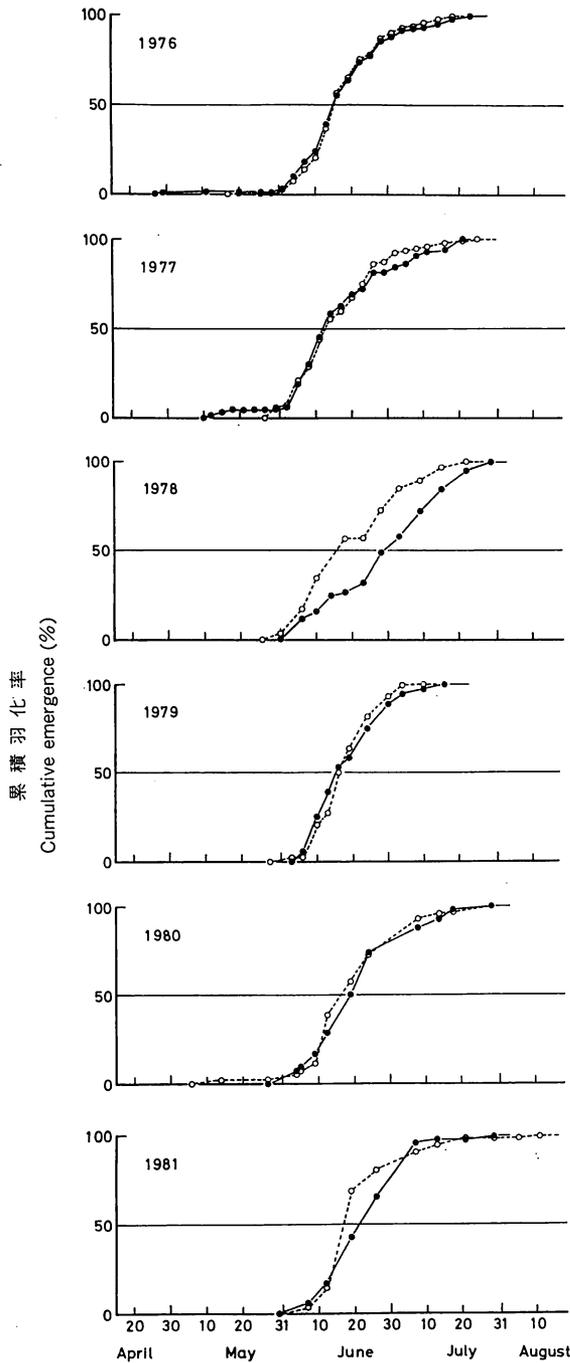


Fig. 1. マツパノタマバエの成虫の累積羽化曲線
Cumulative emergence curves
of *T. japonensis* at Kamigamo.

白丸: オス, 黒丸: メス
empty circle: male, solid circle: female

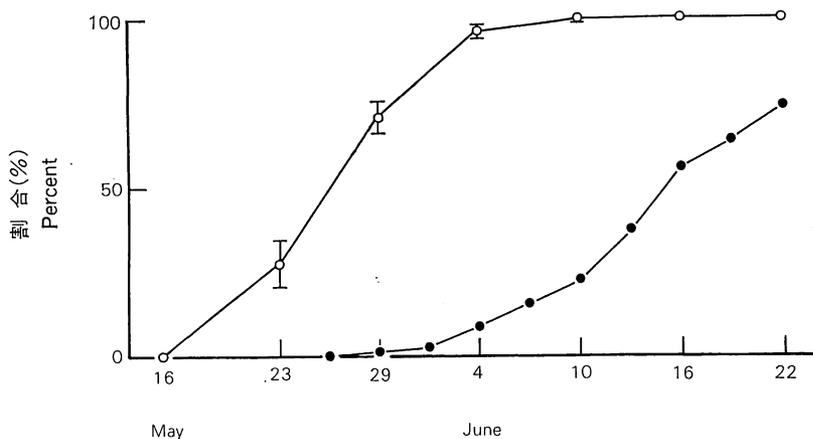


Fig. 2. 当年生針葉の展開率 (白丸) とマツバノタマバエメス成虫の累積羽化率 (黒丸) の関係

Relationship between the percentage of needles available for oviposition (empty circle) and cumulative emergence of females of *T. japonensis* (solid circle) in 1976 at Kamigamo.

展開率は95%の信頼限界を付加

Vertical lines show the 95% reliance limits.

プ⁴⁹⁾⁵²⁾ 60個を設置し、3日間隔で羽化数を調査した。

② 結果と考察

Fig. 2に、メス成虫の累積羽化率と産卵対象針葉の割合の経時変化を示す。クロマツ当年生針葉は、5月中旬以降、新梢の伸長に伴い新梢基部のものから展開を始め、6月初めには95%以上の針葉が産卵対象葉になっていた。一方、成虫の羽化は針葉の展開率が50%に達した5月末から始まり、成虫は100%近い針葉が産卵対象葉になった6月初めから、連続して羽化してきた。これらの結果は、すべてのメス成虫は十分な産卵対象針葉が存在している状況下で羽化したことを示している。

(3) 羽化の周日経過

① 調査方法

調査は、1976年と1977年に京都大学上賀茂試験地内のクロマツとクロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種の混交した若齢林分で行われた。

いずれの年も、林内の7か所に直径30cmの羽化トラップを設置し、1976年は6月22日9時から6月23日21時まで3時間間隔で、1977年は6月20日8時から6月21日20時まで2時間間隔で、羽化個体数を調査した。

調査日の天候は、1976年6月22日が終日雨が降ったり止んだり、6月23日が快晴、1977年6月20日が曇天、6月21日は晴天であった。

② 結果と考察

Fig. 3に羽化の周日経過を示す。調査日の天候により羽化数に差が認められたが、4日間の観察を通して、羽化は午後集中していた。羽化時刻には雌雄間で差がみられ、オスの方がメスに比べ早い時刻に羽化する傾向が認められた。同様の傾向は、小田・岩崎(1953)⁸⁴⁾、高木(1955)⁸⁹⁾、三浦(1962)²⁷⁾、白松(1966)⁴⁶⁾らによっても報告されている。羽化時刻の雌雄間の差は、後述するオスがメスの羽化を待つ

交尾する待ち伏せ型の交尾行動に関係があると考えられる。

1-2 性 比

Table 2 に、京都大学上賀茂試験地クロマツ若齢林で行った羽化消長調査の際捕獲された成虫の 1976 年から 1981 年までの 6 世代の性比を示す。1978 年を除くいずれの世代でも、性比はオスに片寄り、特に 1977 年と 1980 年の性比の片寄りは有意であった。これまでの報告では、一般に性比はオス：メス = 2 : 3 でメスの方が多い (小田・岩崎, 1953³⁴⁾; 三浦, 1962²⁷⁾; 斉藤ら, 1971⁴³⁾)。また、タマバエ類では多

くの場合、性比はメスに片寄っている (BARNES, 1934¹⁾; REDFERN, 1975³⁹⁾; 高藤, 1976⁵³⁾; YUKAWA et al., 1976⁷²⁾; 加藤, 1978⁹⁾)。今回の結果は、これら多くの報告と異なったが、その原因は明らかにできなかった。

1-3 蔵 卵 数

Table 3 に、京都大学上賀茂試験地クロマツ若齢林で捕獲された成虫の 1976 年から 1981 年までの 6 世代の平均蔵卵数を示す。平均蔵卵数は、149 卵から 172 卵までの間で、年変動を示した。これらの値は、三浦(1962)²⁷⁾の 107 卵、小田・岩崎(1953)³⁴⁾の 110 卵、Ko(1977)¹⁵⁾の 120 卵より大きかったが、倉永ら (1972)²⁵⁾の 137 卵、JEON and BAE (1984)⁷⁾の 140 卵とは差が認められなかった。羽化直後の成虫の卵巣内の卵は、すべて成熟していた。

1-4 交 尾

林内では、10 頭から 100 頭くらいのオスが、いたる所で林床から 30~50 cm の高さで群飛しているのが観察された。群飛は午後に限られ、15 時ごろが最も盛んであった。群飛中のオスの飛行には、一定の方向性は認められなかった。OKUBO and CHIANG (1974)³⁶⁾は、本種と同じ科に属する *Anarete*

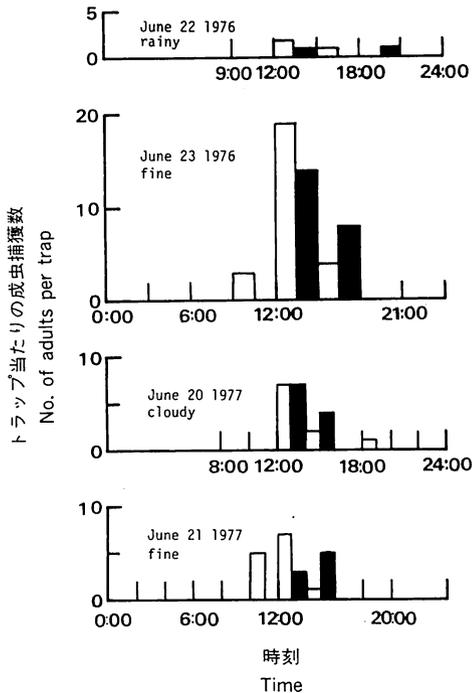


Fig. 3. 羽化の周日経過
Temporal sequences of adult emergence
in a day at Kamigamo.
白：オス，黒：メス
white : male, black : female

Table 2. 性 比
Sex ratio.

	1976	1977	1978	1979	1980	1981
性比 (オス：メス) Sex ratio (male : female)	53 : 47	59 : 41	50 : 50	55 : 45	70 : 30	59 : 41
供 試 数 No. of individuals	303	156	115	80	141	128
F-値 F-value	3.01	4.70*	0.01	0.80	23.04**	3.78

** : 0.01 レベルで有意 significant at 0.01 level.
* : 0.05 レベルで有意 significant at 0.05 level.

pritchardi Kim のオスは、群飛中ではランダム飛行することを報告している。しかし、林内では、群飛しているオス群内の個体は群の周辺にいくと方向転換し、ふたたび中心部に戻るのが観察された。

オスより遅れて羽化したメスがリター表面上に現れると、群飛中のオスは一斉にメスに群り、リター上で交尾を試みた。交尾場所について、三浦(1962)²⁷⁾は飛行中または草の上、高木(1955)⁵⁹⁾は地上やリター上と報告している。1回の交尾時間は約10秒で、交尾後オスは群飛中に戻り、メスは10~20分交尾場所で静止した後飛び上がった。その際、オスの群飛中をメスが通過しても、オスはメスに全く反応を示さなかった。

オスの未交尾メスの存在の認知手段については、視覚・聴覚、そして化学的刺激が考えられる。Downes(1969)³⁾は双翅目昆虫の飛行中の同種異性個体の認知手段は、その種がどのような精巧かつ複雑な構造を備えた感覚器官を持っているかに依存すると述べている。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 and Inouye, 1955)⁶⁶⁾。このような複雑な構造を備えた触角は、それ自体優れた聴覚器官であることを示す。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飛来した。ところが、その時点でメスは全く翅を振動させていなかった。これらの観察から、聴覚は未交尾メスの認知に重要な役割をはたしていないと考えられる。そして、聴覚は群飛中のオス間の位置確認に用いられているのではないと思われる。

群飛中のオスの下に死亡した未交尾メスを載せた白い紙を置くと、オスは一斉にそのメスの死体に飛来した。また、未交尾メスをすりつぶし、そ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、体液の部分に多数のオスが飛来した。同じ紙を用いて同じ操作を繰り返したところ、飛来数は漸次減少した。これらの観察は、メスの体から発散する物質の化学的刺激により、オスは未交尾メスの存在を知る可能性が高いことを示唆する。

上下にくびれた発達した眼をもつ本種は、視覚も優れていると思われるが、群飛中を通過する交尾メスに対するオスの無反応は、視覚が未交尾メスの認知に使われている可能性は低いことを示している。

1-5 飛翔・分散

(1) 材料と方法

成虫の飛翔行動を野外で直接観察することはきわめて難しい。そこで、1980年6月、7月に、京都大学上賀茂試験地内のガラス室内に成虫を放し、飛翔行動の観察を行った。ガラス室は家形で、屋根の最高部は2.9m、最低部1.8m、床面積は6.2×5.3mである。内部には、5本の柱と1.8mの高さに4本の梁がある。ガラス室の内壁に透明のビニールシートをはりつけ密閉し、内部をできるだけ無風状態に近づけた。夕刻(16時から18時)、羽化直後の成虫を1頭ずつガラス室中央の床上に放し、飛翔の軌跡を記録した。成虫が天井や壁に達したあとの飛翔は、天井や壁の影響を受けると考えられるので、軌跡の記録は、成虫が天井または壁に到達するまでに限った。一部の成虫について、放虫地点上の梁にクロマツ新梢12本を固定し、新梢の存在が飛翔に及ぼす効果について調査した。

Table 3. 平均蔵卵数の年変化
Annual variations in the mean fecundity per female.

	個体当たりの蔵卵数 Fecundity per female		
	平均 Mean	標準誤差 S. E.	供試虫 N
1976	148.75	4.32	52
1977	151.72	5.32	36
1978	158.52	6.21	36
1979	160.00	5.05	26
1980	171.93	5.27	37
1981	168.21	4.22	48

(2) 結果と考察

Fig. 4 にメス成虫の飛翔の軌跡を示す。マツ新梢の有無にかかわらず、放虫地点から四方の壁に向けて飛翔した個体は少なく、大部分は放虫地点の周囲 2 m 以内の範囲の天井に達した。

オスはメスに比べジグザグ飛行が激しく、天井や壁にはなかなか達しなかった。そして、天井の下 30 cm や梁の上 50 cm くらいのところで、長時間ジグザグ飛行を行った (Fig. 5)。このジグザグ飛行は限られた場所でみられ、梁、天井、柱などが、ジグザグ飛行 (群飛) を行ううえで、一種の道標となっていたのではないかと考えられる。

メスは 2.5 m から 2.9 m の高さまで上昇するのに約 20 秒かかり、上昇はゆるやかであった。また、飛翔は力強くなかった。野外でもメスの飛翔は弱々しく、産卵のため地表から林冠層に達するまでに、何度も枯枝などに止ったことが観察された。以上の結果から、メスの飛翔力は大きくなく、無風に近い条件下では、羽化地点からほぼ真上に飛び上がる傾向があると推察される。飛翔に対する新梢の分布の効果は、今回の実験だけでは明らかにできなかった。

飛翔に対する風の影響について、Ko and LEE (1975)¹⁸⁾ が風洞実験により調査している。彼らによると、成虫は風の中では飛ばうとせず、2.8 m/秒以上の風では、風下に流される。したがって、成虫の長距離分散は、風を利用して行われる可能性が高いと考えられる。

1-6 産卵活動

野外での産卵活動を直接観察することはできなかった。しかし、1977年6月20日8時から6月21日20時まで、京都大学上賀茂試験地内のクロマツとクロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種の混交林内に、五つの異なる高さに、タンゲルフットを塗布した 5×40 cm の塩ビ板のトラップを設置し、2時間間隔で成虫の捕獲数を調査したところ、メスは12時から24時までの間に、林冠層内に設置したトラップ (設置高 2.5 m, 3.5 m, 4.5 m) で捕獲された (Table 4)。このことから、産卵は交尾直後から行われているものと推察される。産卵時刻について、小田・岩崎 (1953)³⁴⁾、高木 (1955)⁵⁹⁾ は16時から日没までであると報告し、城戸 (1971)¹⁰⁾ は、メスの飛翔が最も盛んな17時から18時が産卵のピークであると推定している。さらに Ko (1977)¹⁵⁾ は、野外で活動中のメスの産卵数の経時変化から、産卵は夕刻から深夜にわたり、18時から19時の間がピークになると報告している。

室内で行った産卵行動の観察では、メス是一对の針葉をまたぐようにして後肢で体を支え、針葉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、卵塊で針葉の両面にしっかり固定するように産みつけた。この観察から、産卵部位の決定には、針葉間の距離が重要であると推察された。1978年6月1日、7日、14日に滋賀県田上山で採集した産卵直後の卵塊の付着した針葉について、一对の針葉のなす角度(θ)、産卵部位の針葉間の距離(e)、産卵部位から針葉基部までの距離(a)を測定し、産卵部位の定量化を行った。結果を Fig. 6 に示す。 e は 0.06—0.10 mm をモードとする L 字型の頻度分布を示し、0.50 mm 以上の割合は、全体の 8% にすぎなかった。一方、 a と θ は正規型の分布を示し、平均値はそれぞれ 14.3 mm と 1.6° であった。 θ の平均値は、三浦 (1970)³⁸⁾ の産卵に好適な針葉の性質についての指摘とほぼ一致した。

1 回の産卵は約 5 分で終了した。成虫は歩行により針葉から針葉へ移動した。新しい針葉に移動したメスは、針葉を吟味した。針葉上に既に卵が産みつけられていたり、針葉が他の何かの原因で産卵に不都合であった場合は、次の針葉に移動した。野外では、重複産卵された針葉の割合は低かった (Table 5)。こ

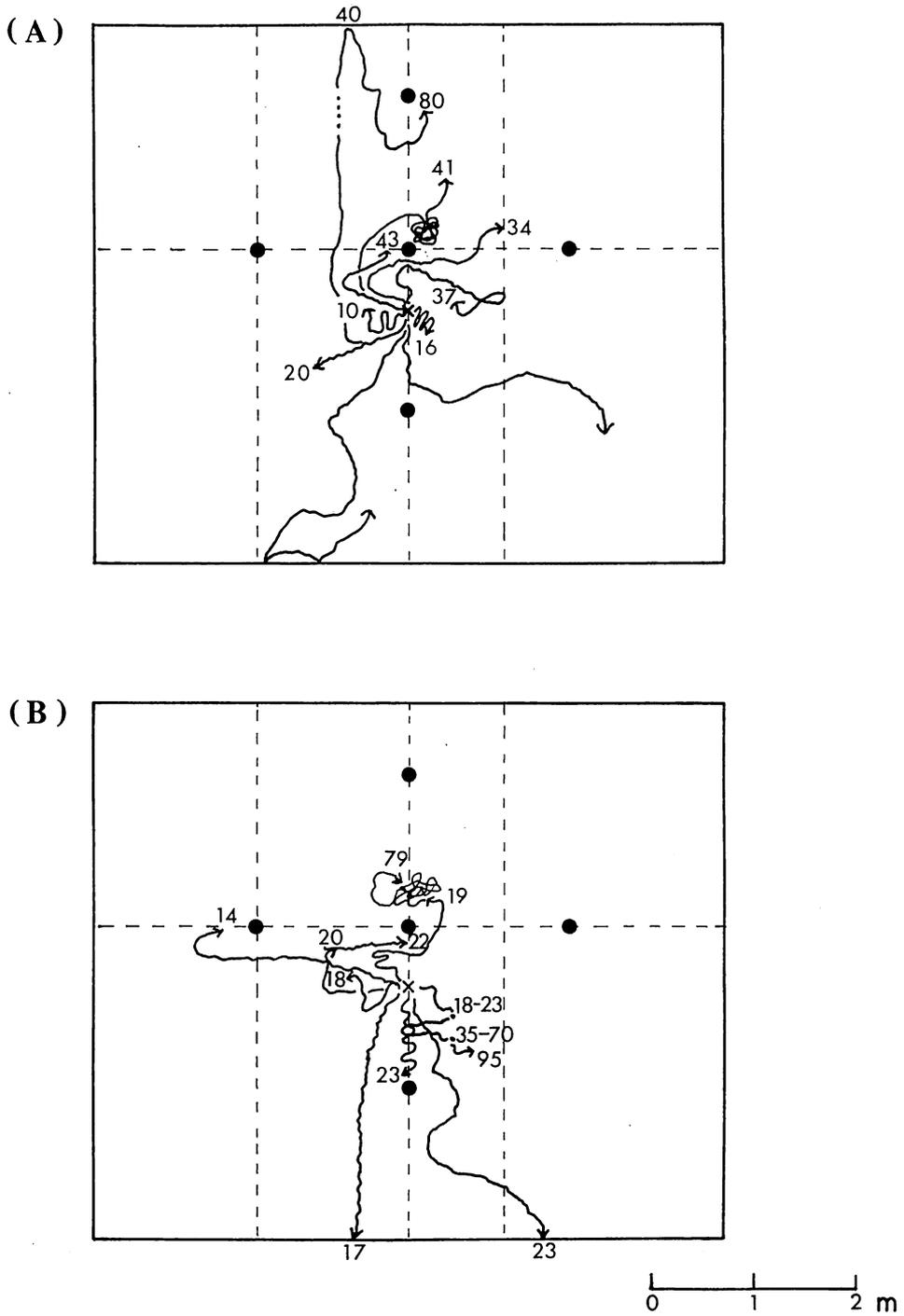


Fig. 4. 新梢を設置した場合(A)とそうでない場合(B)のメス成虫の飛行軌跡
Flight trajectories of females of *T. japonensis* with shoots (A) and without shoots (B).

● : 柱 --- : 梁 × : 放虫地点 -●- : 着地
● : poles --- : beams × : release point -●- : landing
図中の数字は放虫後の秒数を示す。
Numbers in figures are the time (second) after release.

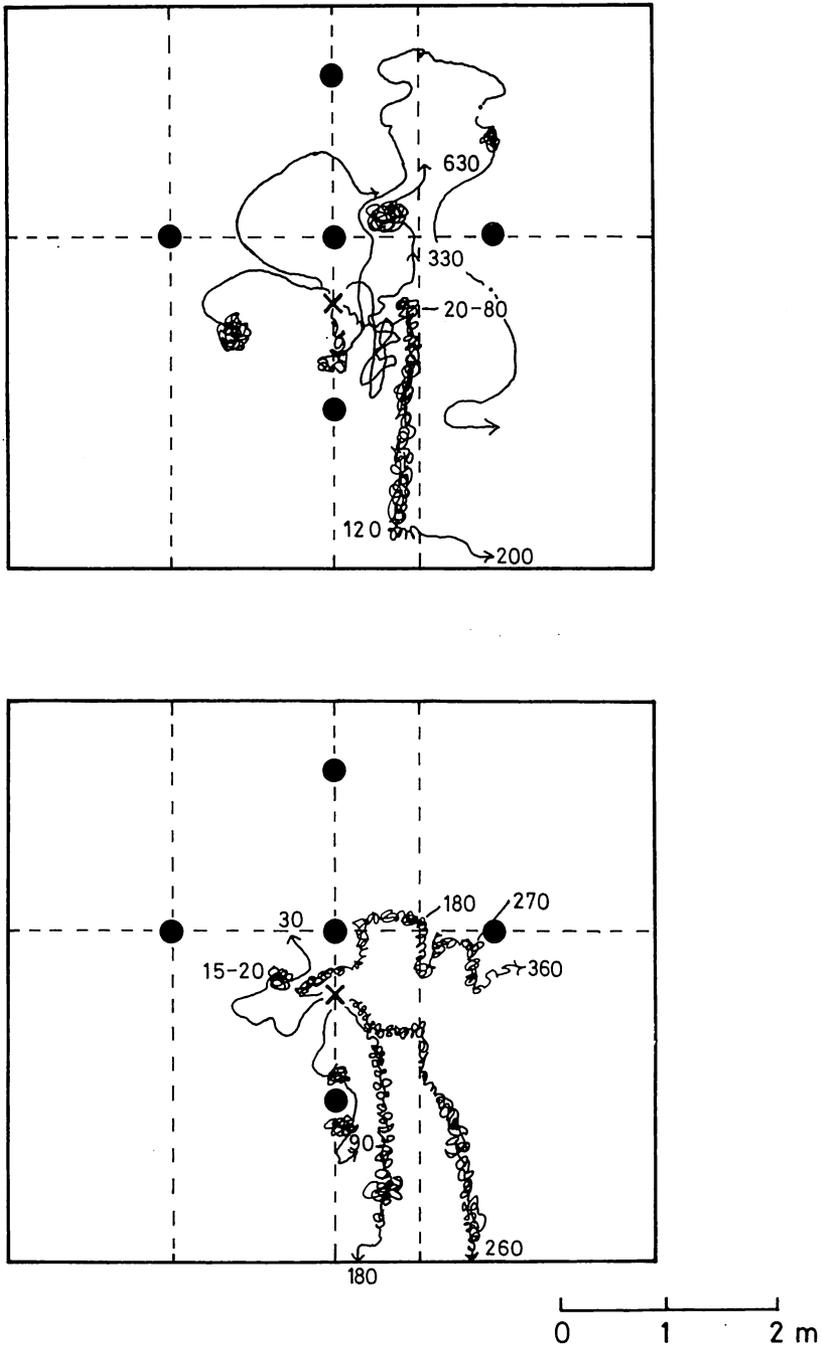


Fig. 5. オス成虫の飛翔軌跡

Flight trajectories of males of *T. japonensis*.

- : 柱 --- : 梁 × : 放虫地点 -●- : 着地  : ジグザグ飛行
 ● : poles, --- : beams, × : release point, -●- : landing,  : zigzag flight

図中の数字は放虫後の秒数を示す。

Numbers in figures are the time (second) after release.

Table 4. 林内での成虫の飛翔状況
Temporal changes in the number of adults captured at traps
of five different heights in a day.

時刻 Time	トラップ高 (m) Trap heights (m)				
	0.5	1.5	2.5	3.5	4.5
0:00—2:00					
2:00—4:00					
4:00—6:00			M-1		
6:00—8:00					
8:00—10:00					
10:00—12:00					
12:00—14:00	M-6		F-1		
14:00—16:00	M-2		F-1		
16:00—18:00				F-1	F-1
18:00—20:00					
20:00—22:00					
22:00—24:00					F-1

M: オス male, F: メス female.

表内の数字は捕獲成虫数を示す。

Numbers in the table are the number of adults entrapped.

Table 5. 産卵針葉率, 虫えい密度, 重複産卵率の年変化
Annual variations in the percentage of needles on which eggs
were deposited, the gall density, and the ratio of needles with
two or more egg clusters to all needles with eggs.

世代 Generations	産卵針葉率 (%) % of needles with eggs	虫えい密度 (/100 針葉) Gall density (/100 needles)	重複産卵率 Ratio of needles with two or more egg clusters to all needles with eggs
1977	10.9	5.6	0.018
1978	13.4	6.4	0.020
1979	13.3	7.8	0.032
1980	13.9	6.5	0.022
1981	19.5	10.8	0.109

これは, 成虫による産卵前の針葉の吟味が原因していると考えられる。しかし, 虫えい形成葉の割合が高い新梢や年度では, 重複産卵を受けた針葉の割合は高かった(Fig. 7, Table 5)。また, 前年度の針葉には, 全く産卵されなかった。

1-7 成虫の産卵能力

(1) 材料と方法

成虫の産卵能力を推定するために, 1977年に室内で成虫に強制産卵させた。1976年12月から1977年2月にかけて京都大学上賀茂試験地内のクロマツ若齢林で, 3齢の落下幼虫を採集した。これらの幼虫を室内で飼育し, 成虫を羽化させた。産卵に好適とみなされる長さ2~3cmの当年生針葉46~130本を残

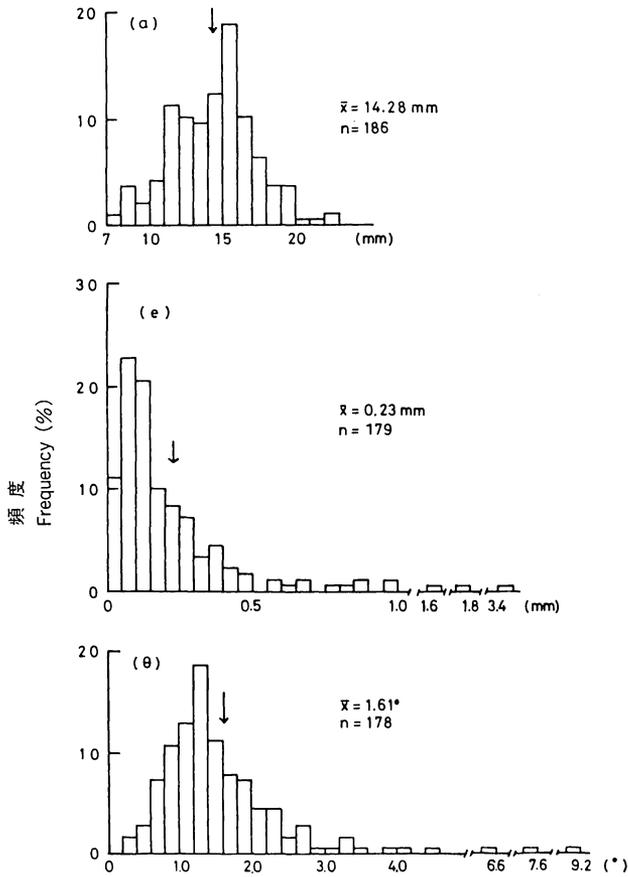


Fig. 6. 産卵部位と針葉基部の距離 (a), 産卵部位における針葉間の距離 (e), 一对の針葉のなす角度 (θ) の頻度分布

Frequency distributions of the distance between the base of needles and deposited eggs(a). that between a pair of needles where eggs were deposited(e), and the angle between a pair of needles(θ). 矢印は各平均を示す。 Arrows indicate the mean values.

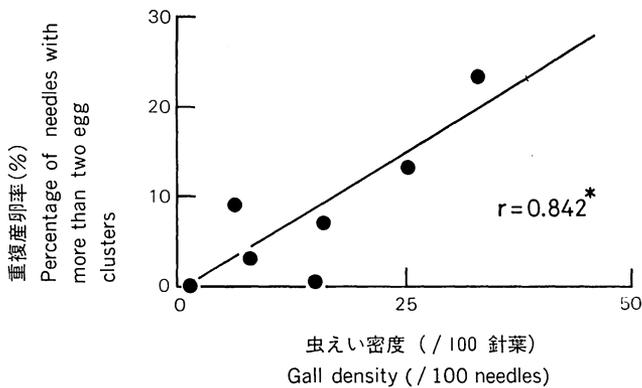


Fig. 7. 虫えい密度と重複産卵率の関係

Relationship between gall density and the percentage of needles with eggs that had more than two egg clusters per shoot.

し、他のすべての針葉を除去した3年生クロマツ新梢に、ゴウス製の袋をかけ、そのなかに羽化直後の成虫3~16頭を放し、産卵させた。供試成虫の死亡後すべての成虫を回収し、メスについては実体顕微鏡下で解剖し、卵巣内の残留卵数を数えた。また、全針葉について、卵塊の有無と卵数を調査した。強制産卵は1977年6月8日から6月21日までの期間中に18回行い、全部でオス76頭、メス51頭を使用した。実験に用いたメスの平均産卵数は146卵であった。

(2) 結果と考察

Table 6 に、各実験における針葉樹、産卵された針葉の割合、実現産卵率（卵巣内の卵のうち実際に産卵されたものの割合）、供試成虫数を示す。通常メスは一对の針葉上には1卵塊しか産みつけず、重複産卵率は、虫えい密度の高い年度、新梢で高くなる (Fig. 7, Table 5)。これらのことは、強制産卵では、メスは新梢上のすべての針葉上に産卵したあと、初めて重複産卵を行うことを示唆する。今回、18回の実験のうち16回で、産卵された針葉の割合は40%以下であった。実験15と17では、産卵された針葉の割合は76%と高かったが、それぞれ卵巣内の97%と73%の卵が産卵されていた。すべての実験において、重複産卵は観察されなかった。以上のことから、今回の強制産卵実験では、すべての繰り返しで成虫は十分な産卵対象針葉を供給されていたと考えられる。

Table 6, 強制産卵における新梢当たりの針葉数、産卵針葉率、実現産卵率および供試成虫数

The number of needles on a shoot, the percentage of needles on which eggs were deposited, the realized fecundity, and the number of adults used in each replicate of the laboratory experiments.

繰り返し Replicate	新梢当たりの 針葉数 No. of needles on a shoot	産卵針葉率(%) % of needles with eggs	実現産卵率(%) Realized fecundity (%)	供試成虫数 No. of adults released in the cage	
				♂	♀
1 ^a	96	4.17	2.97	10	6
2 ^a	90	18.89	23.87	5	4
3 ^a	98	11.22	32.60	4	3
4 ^b	57	40.35	50.00	4	2
5 ^b	62	22.58	52.77	7	2
6 ^b	130	1.54	4.00	0	3
7 ^c	53	35.85	68.35	7	1
8 ^c	54	12.96	56.12	8	1
9 ^c	58	24.14	75.00	5	2
10 ^d	75	16.00	28.78	2	3
11 ^d	84	13.10	13.46	4	4
12 ^d	82	19.51	24.48	5	2
13 ^e	46	30.43	17.80	2	4
14 ^e	57	40.35	70.73	2	3
15 ^f	81	76.54	93.02	4	4
16 ^f	53	28.30	27.23	1	2
17 ^f	63	76.19	73.32	5	3
18 ^g	78	12.82	24.16	1	2

同じ添字の繰り返しは、同じ日に行われた実験であることを示す。

Relicates indicated with the same alphabet letter were performed on the same day.

今回は、18回の強制産卵中16回で複数個体のメスを同一新梢に産卵させたので、個体別に蔵卵数と実現産卵率を求めることはできなかった。全体の平均実現産卵率は38%で、1977年の京都大学上賀茂試験地クロマツ若齢林に生息する個体群の実現産卵率に比べ15%高かった。しかし、各実験の平均実現産卵率はバラツキが大きく(最高93%、最低3%)、残留卵数でも個体間で著しいバラツキが認められた(例えば、実験2では最大206卵、最小14卵、同4では146卵と6卵、同10では151卵と8卵、など)(Table 7)。これらの結果は、実現産卵率は個体間で、激しく変動したことを示唆する。

成虫の活動は、風をはじめとする気象条件の一時的な変動に左右される(Ko and Lee, 1975¹⁸⁾; 曾根, 1980⁴⁹⁾)。同様の傾向は、他のタマバエでも観察されている(YUKAWA et al., 1976⁷²⁾)。ところが、同じ日に同一条件下で実施された実験の繰り返し間や繰り返し内で、実現産卵数や残留卵数に著しい差が認められた。それゆえ、今回みられた実現産卵数の個体差は、環境要因の変動によるとは考えにくい。今回の実験では、成虫の交尾後の活動性に著しい差が認められた。すなわち、ある個体は盛んに飛翔を繰り返し、ある個体は全く飛翔しなかった。したがって、実現産卵率の個体変動の一部は、成虫の活動性の差により説明が可能であると考えられる。徳久(1981)⁶⁵⁾は、クリタマバチの実現産卵率の個体差は活力の個体差に原因がある、そして個体の活力は、羽化時のエネルギー消費量に関係していると述べている。

Ko(1977)¹⁵⁾は野外で経時的に採集した成虫の卵巣内の卵数の変化を調べ、野外での産卵率を推定している。彼は23時以降に採集された成虫の平均保有卵数は、18時に採集されたものの20%であったことから、野外での最大産卵率を約80%としている。しかし、成虫は交尾直後から林冠層で捕獲されているので(Table 4)、18時以前に産卵活動を行っている可能性は高い。今回、繰り返し単位での最大産卵率は

Table 7. 個体別卵巣内残留卵数
The number of eggs that remained in the ovaries of each female after it died.

繰り返し Replicate	残留卵数 No. of eggs remained in ovaries
1	172, 170, 162, 143, 142, 125
2	206, 120, 46, 14
3	132, 60, 54
4	146, 6
5	126, 16
6	145, 126, 104
7	75
8	54
9	29, 16
10	151, 32, 8
11	179, 118, 95, 71
12	154, 60
13	177, 158, 104, 69
14	66, 20, 6
15	14, 12, 10, 6
16	158, 136
17	76, 72, 50
18	176, 72

93%であった。また、個体別最小残留卵数は6で、これは平均蔵卵数の4%に当たる。以上のことから、成虫の実現産卵率は個体間で激しく変動する。実現産卵率の個体差は、環境変動のみならず、個体の活動性の差を反映している。そして、活動性が高い場合、成虫は卵巣内のほとんどすべての卵を産みつけることができるかと結論される。

2. 卵 期

卵は、通常、一对の当年性針葉の間に平均7~8卵からなる卵塊で産みつけられていた。卵塊当たりの平均卵数について、三浦(1962)²⁷⁾は8.25卵、倉永・吉田(1971)²⁴⁾は7.3卵、PARK and HYUN(1977)⁸⁸⁾は6.3~7.7卵と報告している。

卵は約1週間でふ化した。卵期には *Platygaster matsutama* YOSHIDA,, ふ化直後には *Inostemma seoulis* Ko の寄生を受ける (Ko, 1966³⁴⁾; YOSHIDA and HIRASHIMA, 1979⁶⁹⁾)。

3. 幼 虫 期

3-1 幼虫の 齢

Fig. 8 に示した1976年の虫えい内幼虫の体長の頻度分布の季節変動から、幼虫の齢数は3齢で、9月と10月に虫えい内で脱皮し、10月末までにはすべての幼虫が3齢に達していたことがわかる。1977年は、9月5日にはほとんどの幼虫が2齢に、10月5日には3齢に達していた。1976年の例でわかるように、2齢に比べ1齢の期間が長く、7月7日から8月31日までの期間に著しい体長の頻度分布の変化が認められなかった。また、この期間を通して、虫えい内空隙量の著しい増加がみられなかった。これらのことから、本種でも高藤(1976)⁶³⁾がスギタマバエで指摘した1齢幼虫の夏眠の可能性が考えられる。

3-2 虫えい内生息状況

虫えい内では複数の幼虫が共存し(Fig. 9)、1虫えい1幼虫のスギタマバエ、ヤグルマギクにつくタマバエ(*Urophora jaceana*)、セイヨウイチイにつくタマバエ(*Taxomyia taxi*)などとは異なっている。虫えい当たりの幼虫数は1頭から27頭まで変動したが、全体の66%以上の虫えいで幼虫数は6頭以下であった。また、虫えい当たりの平均幼虫数は3.5頭から5.0頭までの間を変動したにすぎなかった。虫えい当たりの平均幼虫数については、小田・岩崎(1953)⁸⁴⁾が4.5頭、倉永・吉田(1971)²⁴⁾が3.0頭、PARK and HYUN(1977)⁸⁸⁾が4.5~6.0頭と報告している。今回、卵塊当たりの卵数は7~8卵であった。したがって、多数の幼虫(例えば10頭以上)が一つの虫えい内に共存する場合、これらの幼虫は、複数の卵塊からふ化したものである可能性が高い。

幼虫が1齢のときは、虫えい内での幼虫の摂食は進まず、空隙量はわずかであったが、2齢になると空隙量は急激に増大した。幼虫が3齢に達したときには、ほとんどすべての内部組織は摂食され、虫えい内の乾燥が著しく進んでいた。

3-3 虫えい脱出

3齢幼虫は、秋から冬にかけて虫えいを脱出し、地上に落下する。Fig. 10 に1976年から1977年にかけての3齢幼虫の地上への落下数を、降水量、日平均気温の変動とともに示す。幼虫の脱出は11月初旬に始まり、12月から1月にピークに達し、3月末から4月初旬に終了した。幼虫の落下は、降雨後に多いことが認められた。幼虫の落下を引き起こす降水量を、調査間隔別の落下幼虫数と降水量についての順位検定(MANN-WHITNEYのU検定)(スネディガー・コクラン, 1972⁴⁸⁾)を用いて推定した。結果をTable 8 に示す。期間降水量5mmで仕切った場合95%レベルで、10mmで仕切った場合99%レベルで

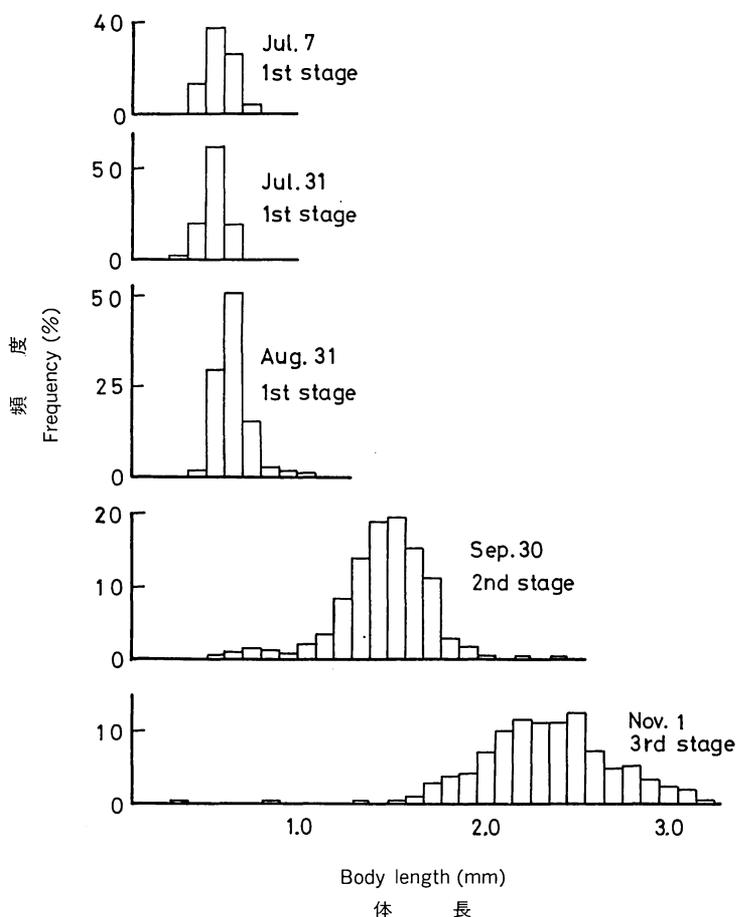


Fig. 8. マツバノタマバエ幼虫の体長分布の季節変化
 Seasonal changes in the body length of larvae of *T. japonensis* collected at Kamigamo in 1976.

幼虫落下数に有意差がみられた。これらの結果から、短期間に5～10 mmの降水があることが、幼虫の虫えい脱出を引き起こす必要条件であると考えられる。

3 齢幼虫を虫えいから取り出し、そのまま乾燥した状態で放置すると、幼虫の活動性は著しく低下する。しかし、水分を与えるとまた活動的になり、ジャンプ行動やほふく行動を繰り返すことが観察された。したがって、降雨後多数の幼虫が虫えいを脱出し、地上に落下する傾向は、雨により幼虫の活動性が喚起されることによると考えられる。幼虫の落下が降雨後盛んであることは、今までに多くの研究者たちによっても報告されている（高木, 1955⁵⁹⁾; 三浦, 1962²⁷⁾; 佐藤, 1970⁴⁶⁾）。しかし、温度と落下幼虫数の間には、城戸 (1971)¹⁰⁾が述べている幼虫の落下は最低気温が低いほど活発であるという傾向は認められなかった。

3-4 移 動

幼虫は、地上へ落下後連続したジャンプ行動により、越冬場所へ移動する。ジャンプの際は、幼虫は体を二つに折り曲げてアーチを作り、その後急に体を伸ばし、その反動でジャンプした。このとき3 齢幼虫

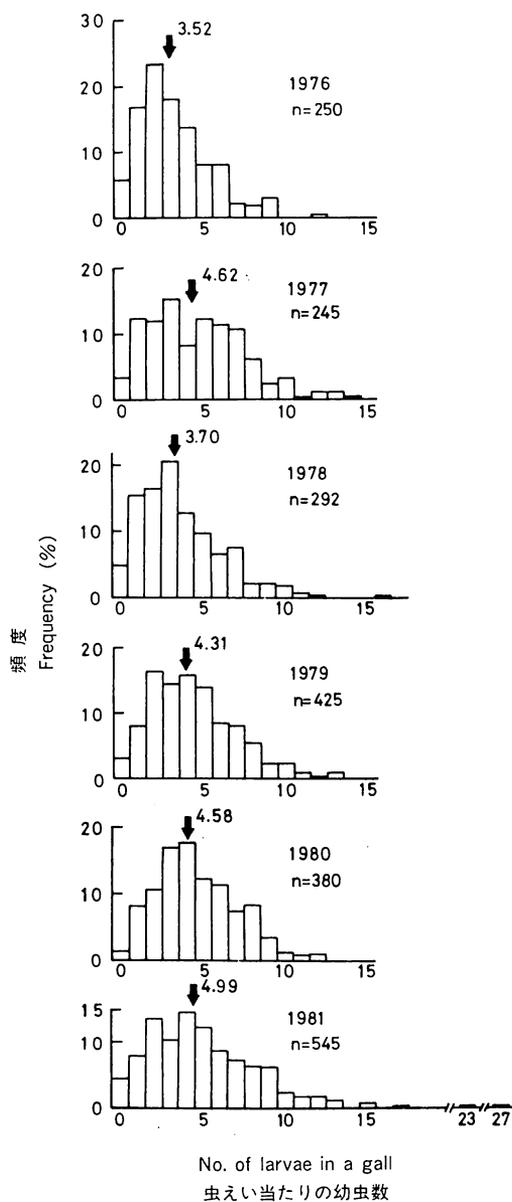


Fig. 9. 虫えい当たりの3 齡幼虫数の頻度分布

Frequency distributions of the number of the third-stage larvae of *T. japonensis* in a gall at Kamigamo. 矢印は平均値, n は全調査数を示す。Arrows show the mean values, n is the total number of galls examined.

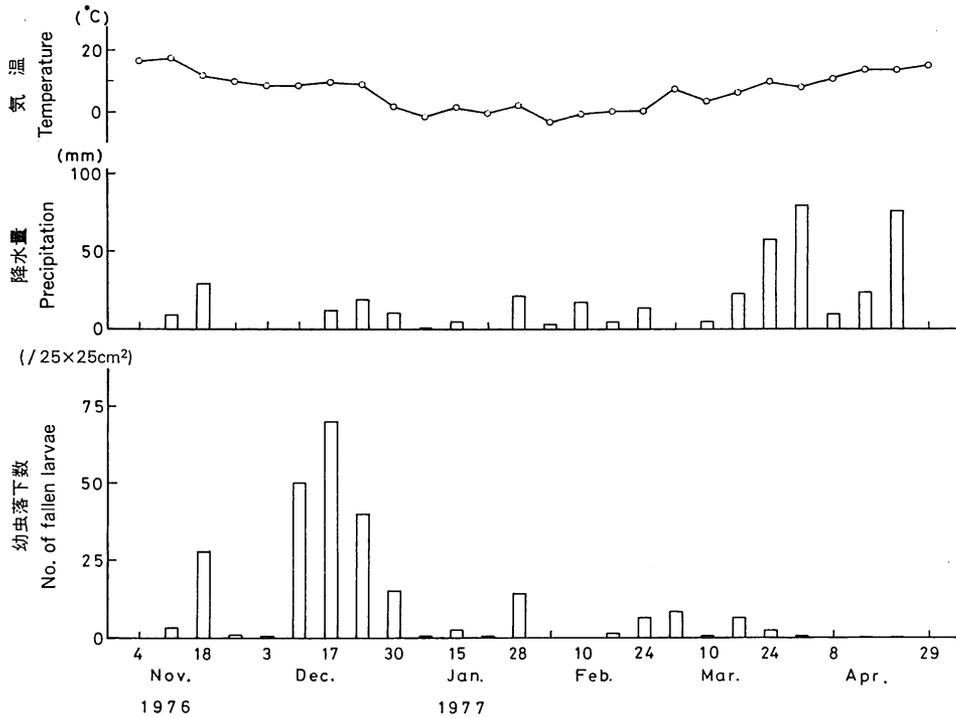


Fig. 10. 幼虫落下数, 気温・降水量の季節変化
 Seasonal changes in the number of dropped larvae, temperature, and precipitation at Kamigamo.

Table 8. 幼虫落下数と降水量に関する MANN-WHITNEY のU-検定の結果
 Results of MANN-WHITNEY U-test for the relationship between the number of larvae dropped and precipitation.

仕切りの降水量 Critical value of precipitation for classification	MANN-WHITNEY のU-値 MANN-WHITNEY U-value
0 mm	40.5
1	43
2	43
3	43
4	47
5	60*
10	52**

** : 0.01 レベルで有意 significant at 0.01 level.
 * : 0.05 レベルで有意 significant at 0.05 level.

が備えている Y 字型の胸骨が、重要な役割をはたしている (高木, 1955⁵⁹⁾)。1 回のジャンプで移動する距離は短く、ほとんどの場合 30 cm 以下であった。高木 (1955)⁵⁹⁾ や白松 (1966)⁴⁶⁾ は 1 回のジャンプ距離は約 30 cm と報告し、三浦 (1962)²⁷⁾ は幼虫の分散は小さいことを報告している。

3-5 越冬・蛹化

落下後幼虫はリターの下に潜入り、そこでマユを形成し越冬する。Fig. 11 に越冬幼虫の土壤中の垂直分布の季節変化を示す。すべてのマユは Ao 層と深さ 2 cm までの土壤中で見られた。しかし、鈹質土層で見られることはきわめて稀で、ほとんどのマユは、F 層と土壤表層の境界近くでの分解しかかったクロマツ針葉中や腐植中に分布していた。三浦 (1962)²⁷⁾ は、幼虫の土壤中の垂直分布は、土壤の物理性に依存すると述べている。本調査での幼虫の Ao 層と 2 cm までの土壤に限られた土壤中の垂直分布は、調査林分の土壤が幼虫の侵入しにくい粘土質であったことを反映していたと考えられる。白松 (1966)⁴⁶⁾ は、幼虫は蛹化のため土壤中から土壤表面へ移動することを指摘している。しかし、幼虫の垂直分布の変化からは、そのような移動が生じたとは考えられなかった。

蛹は 3 月末から発見され、この時期から蛹化が開始すると推察される。

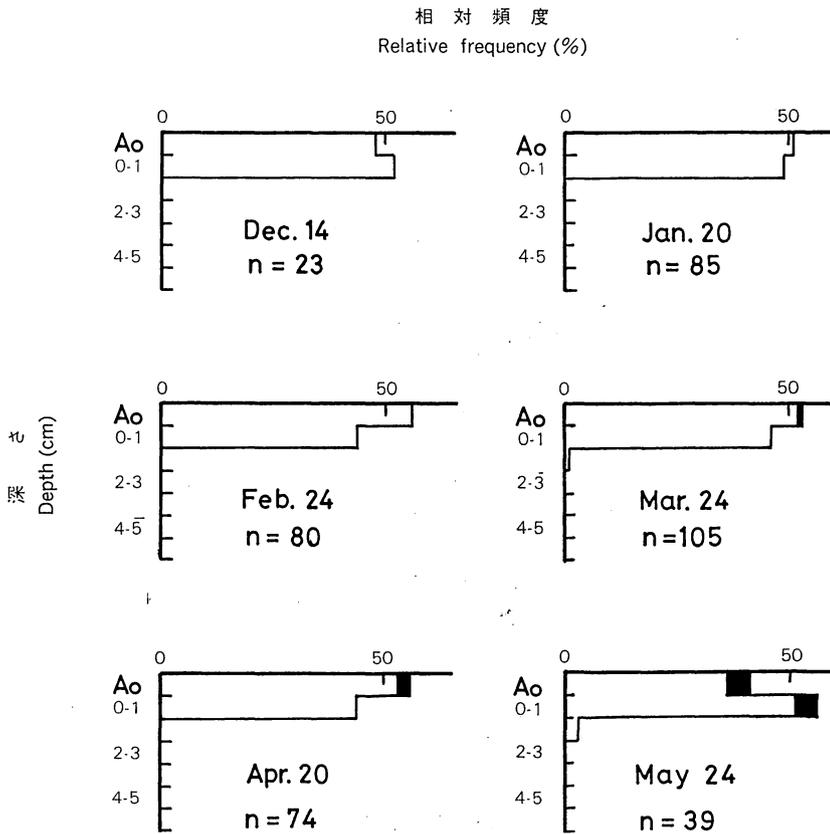


Fig. 11. 幼虫 (白) と蛹 (黒) の土壤中の垂直分布の季節変化
Seasonal changes in the vertical distributions of larvae
(empty) and pupae (solid) in the soil at Kamigamo.

III 考 察

マツバナタマバエの京都地方における生活史を要約すると、Fig. 12 のようになる。すなわち、成虫は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。成虫の寿命は1日と短く、メスは羽化後すぐに交尾・産卵する。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。幼虫は虫えい内で2度脱皮し、遅くとも11月初めまでには3齢に達する。11月から翌年の3月にかけて3齢幼虫は虫えいから脱出し、地上に落下する。落下幼虫はリター下または土壤表層でマユを作り、そのなかで越冬する。蛹化は3月末から始まる。

このように、本種は生活史を通して生息場所を変える。本種でみられた土壤—空中—寄主植物—土壤といった生息場所の利用様式は、スギタマバエ、ミカンツボミタマバエなどでも知られている(吉田・倉永, 1974⁷⁰⁾; 高藤, 1976⁵⁸⁾; 加藤, 1978⁹⁾)。一方、ヤグルマギクの花柱に虫えいを形成する *U. jaceana*, クリの芽に虫えいを形成するクリタマバチ, セイヨウイチイの芽に虫えいを形成する *T. taxi*, マサキの葉に虫えいを形成するマサキタマバエなどは、幼虫期・蛹期を虫えい内で過ごし、成虫は虫えいから直接発生する (VARLEY, 1947⁶⁷⁾; NAKAMURA et al., 1964³⁰⁾; 田村, 1965⁸⁴⁾; REDFERN, 1975³⁹⁾; YUKAWA and SUNOSE, 1976⁷¹⁾)。したがって、これらの虫えい形成昆虫の生息場所は、寄主植物—空中—寄主植物と変化する。

クリタマバチのように虫えいから直接羽化する種は、芽や常緑広葉樹の葉などに虫えいを形成するもの

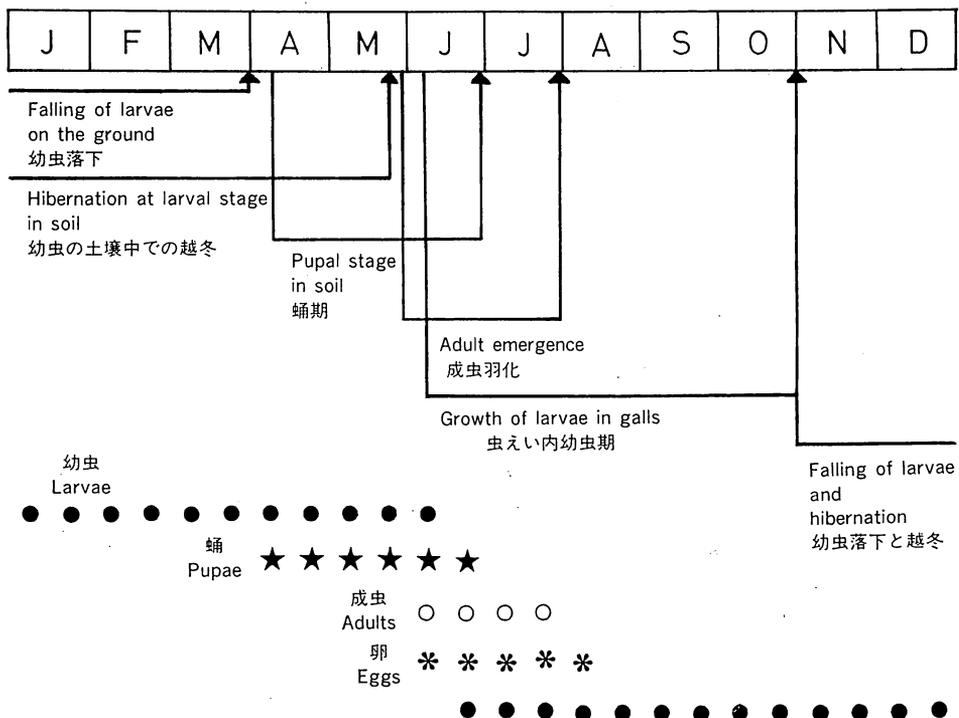


Fig. 12. 京都におけるマツバナタマバエの生活史
Life cycle of *T. japonensis* in Kyoto.

が多い。これらの場合、幼虫の虫えい内での活動にもかかわらず、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。ところが、本種などの3齢幼虫が虫えいから脱出する種では、加害部の枯死や腐敗、虫えいが形成された葉全体の枯死・落下などの寄主植物の変化が認められ(BARNES, 1951²⁾; 加藤, 1978⁹⁾), 虫えい内の環境は著しく悪化する。幼虫が虫えい内の環境が悪化するまでに虫えいから脱出できない場合、幼虫は虫えい内で死亡する(大迫ら, 1980³⁷⁾)。したがって、幼虫の虫えい脱出は、寄主植物が常緑樹か落葉樹かといった性質、虫えい形成場所、虫えいをめぐる環境の変化などに関係が深いと考えられる。本種の場合、幼虫の虫えい内での摂食が進むにつれて空隙量が増大し、幼虫が3齢に達したときには、虫えい内の組織はほぼ完全に摂食され、乾燥が進んでいた。そして、虫えい形成針葉は枯死し始めた。それゆえ、本種の3齢幼虫は虫えいから脱出することにより、虫えい内の乾燥、虫えい形成針葉の枯死といった環境の悪化を回避しようと考えられる。また、一生を通して虫えい内やリター下の腐植中でマユを作ってそのなかで生息する期間が長く、全くの自由生活(free-living)をするステージは、羽化からふ化後虫えい形成までの1週間あまりできわめて短いことも、本種の生息場所の変化のパターンの特徴といえよう。このことは、本種が寄生蜂や捕食者の攻撃にさらされる期間が短いことを示している。

本種の成虫は、京都地方では当年生針葉のほとんどすべてが産卵対象になったあと、羽化してくることが明らかになった。そして、地域個体群は、毎世代安定的な産卵対象針葉の供給を受けていると推察された。本種では、羽化時期の雌雄同調性が高く、オスは群飛しつつ羽化してくるメスを待ち伏せて交尾する。メス成虫の蔵卵数は多く、卵巢内の卵は羽化時にすべて成熟していた。さらに、条件が良ければ、メス成虫は卵巢内のほぼ100%の卵を産むことができた。ところが、成虫の寿命は1日と短く、成虫は羽化後直ちに交尾・産卵しなければならなかった。しかも、成虫の活動は時々刻々変化する天候・温度・風などの影響を受けやすいことが明らかになった。また、成虫の飛翔力は優れていなかった。これらのことから、本種は本来高い増殖力を持っているが、個体群がその高い増殖力を十分に発揮するか否かは、羽化期間中の林内の物理環境の変動に左右されると考えられる。

生息場所の利用様式、繁殖とともに、移動・分散は、生活史特性の重要な要素の一つである。本種は二つの移動・分散のステージを持つ。一つは成虫期で、今一つは虫えい脱出後の3齢幼虫期である。成虫は寿命が短く、飛翔力は大きくなかった。虫えい脱出後、幼虫はジャンプによる分散行動を示した。しかし、1回のジャンプ距離は短く、方向はランダムであるため、落下地点からの分散は狭い範囲に限られた。また、越冬場所に定着後の移動は観察されなかった。それゆえ、本種の移動・分散はそのほとんどが成虫期のもので占められるが、自力による移動・分散は小さいと考えられる。成虫の飛翔は風に影響される(Ko and Lee, 1975¹⁸⁾)。したがって、林間での移動といった長距離の分散は、日塔・立花(1956)³⁸⁾がクリタマバチで報告しているように、風によるものである可能性が高いと思われる。

以上のことから、本種は、(1)寄生部位の枯死に対応して、生活史を通して生息場所を変える、(2)本来高い再生産力を備えているが、その実現は、気象条件などの非生物的要因の影響を受ける、(3)移動・分散力は乏しく、個体の長距離分散には風が重要な役割をはたしている可能性が高い、といった生活史特性を持っていることが明らかになった。

引用文献

- 1) BARNES, H. F. : 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, (1934)
- 2) ——— : Gall midges of economic importance. V. Gall midges of trees. Crosby Lockwood & Son, 270 pp, (1951)
- 3) DOWNES, J. A. : The swarming and mating flight on Diptera. Ann. Rev. Ent. 14, 271—298, (1969)
- 4) 原田武夫 : 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, (1972)
- 5) 池田昭二 : 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, (1975)
- 6) 伊藤外治 : 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, (1970)
- 7) JEON, M. J. and W. I. BAE : Studies on the biology of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera ; Cecidomyiidae). —The ability to deposit of *Thecodiplosis japonensis*—. 暁巖 孫元夏教授追慕論文集, 113~115, (1984)*
- 8) 加藤銈治 : 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, (1968)
- 9) 加藤勉 : ミカンツボミタマバエの生態・被害及び防除法. 植物防疫, 32, 153~156, (1978)
- 10) 城戸一誠 : 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, (1971)
- 11) Ko, J. H. : Studies on the ecology of *Isostasius* sp., the larval parasite of pine gall-midge (*Thecodiplosis pinicola* TAKAGI). Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon, 6, 91—95, (1963)*
- 12) ——— : Studies on the *Isostasius seoulis* (sp. nov.), the larval parasite of pine gall midge (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE), Taxonomical and morphological studies. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon, 8, 91—96, (1965)*
- 13) ——— : ———. II. Research on the parasitism. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon, 8, 97—101, (1965)*
- 14) ——— : ———. III. The life history. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon, 9, 59—67, (1966)*
- 15) ——— : On the number of eggs remained in the ovary of pine gall midge (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE). Korean J. Ent. 7, 25—28, (1977)*
- 16) ——— : 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, (1980)*
- 17) ——— : and B. Y. LEE : Studies on the utilization of the hymenopterous parasites (*Isostasius seoulis* Ko and *Platygaster* sp.) of pine gall-midge. Res. Rep. For. Res. Inst. Korea. 18, 85—94, (1971)*
- 18) ——— and ——— : Influence of the wind on the dispersion of the pine gall-midge (*Thecodiplosis japonensis*). Tested in the wind tunnel. Korean J. Ent. 5, 13—16, (1975)*
- 19) 小島耕一郎 : マツバノタマバエの浸透性薬剤の効果. 森林防疫, 20, 202~205, (1971)
- 20) ——— : 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, (1972)
- 21) 倉永善太郎・石島哲夫 : 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, (1980)
- 22) ———・森本桂 : 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, (1976)
- 23) ———・——— : 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, (1977)
- 24) ———・吉田成章: ———(I), 若齡幼虫期の死亡率. 日林九支研論, 25, 192~193, (1971)
 - 25) ———・———・森本桂: タマバエ類の総合防除法に関する研究. 林試九支年報, 90~91, (1972)
 - 26) 松枝章: 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, (1966)
 - 27) 三浦正: マツバノタマバエとその天敵の研究. 島根林試, 186 pp., (1962)
 - 28) ———: マツバノタマバエの生態について. 森林防疫, 19, 2~7, (1970)
 - 29) 村上源太郎: 山形県下のマツバノタマバエについて. 森林防疫, 18, 158~160, (1969)
 - 30) NAKAMURA, M., M. KONDO, Y. ITO, K. MIYASHITA and K. NAKAMURA: Population dynamics of the chestnut gall-wasp *Dryocosmus kuriphilus* YASUMATSU (Hymenoptera: Cynipidae). I. Description of the survey stations and life histories of gall-wasp and its parasites. Jap. J. appl. Ent. Zool. 8, 149—158, (1964)
 - 31) 中根勲: 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, (1969)
 - 32) 西沢松太郎: 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, (1969)
 - 33) 日塔正俊・立花観二: クリタマバチに及ぼす風の影響. 林試研報, 83, 89~98, (1956)
 - 34) 小田久五・岩崎厚: マツバノタマバエ(マツノゴバイシバエ)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, (1953)
 - 35) Office of Forestry of Korea: Biology and control of pine gall midge. Seoul, 28 pp., (1981)
 - 36) OKUBO, A. and H. C. CHIANG: An analysis of the kinetics of swarming of *Anarete pritchardi* KIM (Dip.: Cecidomyiidae). Res. Popul. Ecol. 16, 1—42, (1974)
 - 37) 大迫壮一・湯川淳一・堀切正俊: 晩冬期におけるダイズサヤタマバエ(双翅目: タマバエ科)の齡構成と生存率. 九病虫研会報, 26, 131~133, (1980)
 - 38) PARK, K. N. and J. S. HYUN: Studies on the population dynamics of pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE. Res. Rep. For. Res. Inst. Korea. 24, 91—104, (1977)*
 - 39) REDFERN, M.: 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, (1975)
 - 40) 斎藤諭: 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, (1973)
 - 41) ———: 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, (1975)
 - 42) ———: 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——. 29回日林東北支講, 130~131, (1977)
 - 43) ———・原田彰彦・矢野光夫: 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, (1971)
 - 44) 佐々木忠三郎: 日本樹木害虫編. 成文堂, 190 pp., (1901)
 - 45) 佐藤定利: 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, (1970)
 - 46) 白松一正: 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, (1966)
 - 47) SKUHRAVÝ, V.: Distribution and outbreaks of the gall midge, *Thecodiplosis brachyntera* (SCHWÄGR.) in Europe (Diptera: Cecidomyiidae). Acta. Ent. Bohemoslov 69, 217—228, (1972)
 - 48) スネディガー, J. W.・W. G. コ克蘭: 統計的方法. 原書第6版(畑村・奥野・津村訳), 岩波, 546 pp., (1972)
 - 49) 曾根晃一: 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, (1980)
 - 50) SONÉ, K.: Realized fecundity of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis*

- UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae). Appl. Ent. Zool. **19**, 534—536, (1984)
- 51) ——— : Gregariousness and development of larvae of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae), in a gall. Appl. Ent. Zool. **20**, 431—438, (1985)
- 52) ——— and H. TAKADA : Studies on the distribution pattern of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae), in a pine stand. Res. Popul. Ecol. **25**, 336—352, (1983)
- 53) 高藤晃雄 : スギタマバエ, *Contarinia inouei* MANI (Diptera : Cecidomyiidae), の生態に関する研究. 昆虫, **44**, 554—569, (1976)
- 54) 高木五六 : 恐るべき赤松の新害虫発生する. 朝鮮山林会報, **53**, 43—44, (1929)
- 55) ——— : マツバノタマバエの研究(I). 農業, **855**, 2—6, (1954)
- 56) ——— : ———(II), 農業, **856**, 10—18, (1954)
- 57) ——— : ———(III), 農業, **857**, 18—24, (1955)
- 58) ——— : ———(IV), 農業, **858**, 26—29, (1955)
- 59) ——— : ———(V), 農業, **859**, 17—29, (1955)
- 60) ——— : ———(VI), 農業, **863**, 5—14, (1955)
- 61) 武田英文 : 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, (1977)
- 62) 滝沢幸雄 : 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, (1964)
- 63) ——— : 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, (1970)
- 64) 田村正人 : クリタマバチの生態. 森林防疫ニュース, **14**, 80—84, (1965)
- 65) 徳久英二 : クリタマバチの実現産卵数について. 九病虫研会報, **27**, 154—156, (1981)
- 66) UCHIDA T. and M. INOUE : Eine neue *Thecodiplosis*-Art (Dip., Itonodidae). Insecta Matsu-murana **19**, 44—50, (1955)
- 67) VARLEY, G. C. : The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). J. Anim. Ecol. **16**, 139—187, (1947)
- 68) 山田栄一 : 針葉樹のタマバエ類 (特にマツバノタマバエ) の天敵調査. 島根林試 25 周年記念出版, 691—670, (1963)
- 69) YOSHIDA, N. and Y. HIRASHIMA : Systematic studies on Proctorupoid and Chalcidoid parasites of gall midge injurious to *Pinus* and *Cryptomeria* in Japan and Korea. Esakia **14**, 113—133, (1979)
- 70) 吉田成章・倉永善太郎 : スギタマバエ個体数調査法の研究(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, (1974)
- 71) YUKAWA, J. and T. SUNOSE : Description of a new gall midge (Diptera, Cecidomyiidae) on *Euonymus*, with notes on its bionomics. Kontyū, **44**, 159—168, (1976)
- 72) ———, K. TAKAHASHI, and N. OHSAKI : Population behaviour of the neolitsea leaf gall midge, *Pseudasphondylia neolitseae* YUKAWA (Dip. : Cecidomyiidae). Kontyū, **44**, 358—365, (1976)

* : 韓国語, 英語の摘要付加

Ecological Studies on the Pine Needle Gall Midge *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae) I
Life history

Koichi SONÉ⁽¹⁾

Summary

The life history and and bionomics of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae) were studied in a young stand of *Pinus thunbergii* PARL. and a young mixed stand of *P. thunbergii* and *P. thunbergii* × *P. massoniana* F₁ hybrid at the Kamigamo Experimental Forest Station of Kyoto University, Kyoto, during the period from 1975 to 1982.

An outline of the life history of this species in Kyoto is as follows.

This species is univoltine. Adults emerge from the end of May to late July with a peak in mid-June. Life span of adults is about one day. Females copulate soon after emergence and deposit egg batches on the surfaces of the cavity between a pair of developing needles in a fascicle. Egg period is about one week and newly hatched larvae move to the base of the needles where they form galls. This species spends three larval stages in the galls, and mature third-stage larvae drop from galls on the ground during the period from November to March in the following year. The dropped larvae crawl into the litter layer and the surface of the soil, where most of them spin cocoons and overwinter. Pupation takes place from April and adults emerge from the ground from the end of May.

The bionomics of this species is characterized as follows :

- (1) Throughout its life cycle, this species changes habitats responding to the changes in the condition of host plants.
- (2) The period when this species is vulnerable to the attack of natural enemies is very short.
- (3) This species has inherently a high reproductive ability, but the reproductive success is influenced by temporal weather and climatic conditions.
- (4) This species has a low ability to disperse throughout its life cycle, and it seems probable that wind is important in a long-distance movement of adults of this species.