

北海道の針葉樹を加害するタネバエ類について

上 條 一 昭*

Anthomyiid cone flies (*Strobilomyia* spp.) infesting
cones of larch, fir and spruce in Hokkaido, Japan

Kazuaki KAMIJO*

要 旨

1988年から4年間、カラマツ類、トドマツ、エゾマツ類の球果を加害するカラマツタネバエ、トドマツタネバエ、トウヒタネバエの生活史、習性、被害程度を調べた結果を述べ、種内・種間関係、タネバエの球果害虫としての特徴についてもふれた。タネバエ幼虫の発育時期は球果害虫のなかでもっとも早く、3種とも花粉の飛散時期あるいはその直後の球果に産卵、6月下旬から7月にかけて発育を終了する。球果被害率は凶作～並作年には数十%、時には90%近くに達することがある。タネバエが頑丈な口器を備えた2齢幼虫で孵化するのは、穿入を容易にし発育期間を短縮するための適応と考えられる。幼虫はヤニの中を自由に動くことができ、ヤニによる死亡は非常に少ないと思われる。2齢幼虫同士の共食いがかなりあるらしい。タネバエの食害した部分を食べる2次性昆虫が多く、1次性の蛾の中にも食害部に好んで産卵する種がみられた。

はじめに

ハナバエ科 (Anthomyiidae) に属するタネバエ類 (*Strobilomyia* 属) はカラマツ属、トウヒ属、モミ属の球果の大害虫であり、世界から18種が記録されている (MICHELSEN, 1988)。このうち日本から知られている種はカラマツタネバエ (*S. laricicola* (KARL)), トウヒタネバエ (*S. anthracina* (CZERNY)), トドマツタネバエ (*S. todocola* (SUWA)), *S. oriens* (SUWA), *S. suwai* MICHELSEN の5種である。

通常、タネバエ類の成虫は花粉の飛散時期あるいは球果の初期の段階に出現し、種鱗の隙間に産卵、1齢幼虫は卵の中で脱皮して2齢幼虫になってから孵化する。直ちに球果内に穿入して種子と種鱗の基部、時に軸を食する。球果の中で1回脱皮して3齢幼虫となり、老熟すると地面に落下して土中で蛹化する。以上がタネバエの一般的な生活史の概略である。

日本のタネバエについては、山田ら (1972) の行ったカラマツタネバエの詳細な研究がある。このほかの種の生活史、被害などについては日本ではほとんど調べられていなかったが、最近になってトドマツタネバエ、トウヒタネバエも大きな被害を与えていることが判明した (上條 1991)。ここではこの3種について北海道で調査した結果を報告する。

なお針葉樹では雌花 (雌球花) と球果の形態的な違い、また球果へ移行する時期もはっきりしないため、本文では両者を厳密に区別して扱っておらず、混乱を避ける意味もあって雌花を便宜的に球果とし

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-01

[北海道林業試験場研究報告 第30号 平成5年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 30, March, 1993]

て記述した箇所がある。例えば雌花当たりの産卵数と書くべきところを球果当たり産卵数としてある。

本文に先立ち、タネバエの同定をしていただいた北海道大学の諏訪正明博士に厚く御礼申し上げる。また蛾類の同定は大阪芸術大学の駒井古実博士と京都府立大学の吉安裕博士、ヒメバチの同定は農業環境技術研究所の小西和彦博士と神戸大学の桃井節也博士、キモグリバエの同定は久留米大学上宮健吉博士にいただいた。厚く御礼申し上げる。さらにこの論文をまとめるに当たり北海道立林業試験場の東浦康友博士、中田圭亮博士からは貴重な御助言をいただいた。深く感謝の意を表する。

調査地と調査方法

調査は1988～1991年の4年間行ったが、各樹種とも球果をほとんど、あるいは全くつけない年があって、大部分の調査地では継続した調査はできなかった。

以下、樹種別に調査地、調査年、種子の豊凶について述べるが、豊凶のおよその目途は、ほとんどの木が球果をつけた場合は豊作、5割前後の場合は並作、2割以下の場合は凶作とした。

カラマツ：美唄市にある北海道立林業試験場構内（以下当场と省略）のカラマツ採種園（1959年植栽，1.1 ha），1988年調査，凶作。江別市野幌にある道有林（1969年植栽）（以下野幌と省略），1989年調査，凶作。このほか当场のグイマツクローン集植所にはI-FLと呼ばれるカラマツの系統が10本ほどあり、毎年沢山の球果をつけるため4年継続して調査できた。

グイマツ：当场構内のクローン集植所（1973年植栽，0.3 ha），1988～1991年調査，1988年豊作，1991年やや並作，他は凶作。

グイマツ雑種 F₁：当场構内，1988，1990年調査，凶作。

トドマツ：場内のトドマツ集植所（1966年植栽），1988，1990，1991年調査，すべて凶作。芦別市にある滝川林務署管内36林班（1931年植栽），1989年調査，並作。

エゾマツ：旭川林務署管内96林班の天然林，1988～1991年調査，1989年と1990年が並作，他は凶作。支笏湖に近い恵庭営林署管内の天然林および1930年前後植栽の人工林，1991年調査，大豊作。

アカエゾマツ：旭川林務署管内82林班（1960年植栽），1989年調査，凶作。

調査は不定期に行い，1回につき3～5本調査した。カラマツ類では高枝鋏を用いて合計50個の球果を採取，トドマツ，エゾマツ類では木に登って1本当たり30～50個の球果を採取した。球果は切開してすべての幼虫を取り出し液浸標本にして種類，齢期を調べた。

カラマツタネバエ *Strobilomyia laricicola* (KARL)

カラマツ類の球果を加害するタネバエは世界から9種報告されている (MICHELSEN, 1988)。しかし日本からはまだカラマツタネバエが1種知られているだけである。このカラマツタネバエは日本からヨーロッパにかけて広く分布し，ヨーロッパカラマツ，シベリアカラマツ，その他のカラマツ類の球果を加害している。

山田ら (1972) は本州中部から北海道にかけての広範囲にわたってカラマツタネバエを調査し，生態と被害の実態を明らかにした。しかしこの後タネバエの分類の研究が進み，一つの林分では通常3～5種が混在して加害していることが明らかとなった (ROQUES *et al.*, 1983; PULKKINEN, 1989; YAO *et al.*, 1991)。MICHELSEN (1988: 304) も指摘しているように，山田ら (1972) の報告では生態の記述に複数種を混同している箇所がみられる。

今回の調査では，羽化した成虫は標本として残し，北大の諏訪博士に同定していただいたが，カラマツタネバエ1種が認められただけであった。北海道のカラマツ林には，まだこの1種しか侵入していな

い可能性が強い。

1 生活史と習性

羽化時期：羽化時期については調査しなかったが、産卵開始時期からみると4月中旬に羽化のピークがあると考えられる。

産卵時期と場所：産卵時期は当场構内のカラマツ（I-FL）で1989年と1990年に調査した（表-1）。1989年はカラマツタネバエの数が非常に多く、4月21日にはすでに8割、5月1日にはほぼ100%の球果が産卵されていた。1990年には4月19日に産卵されていた球果は77個中4個だけであったが、4月25日には約5割に達していた。

なお野幌で1989年に調査した結果では、4月27日には114球果のうち98球果（86%）、5月16日には62球果中58球果（93.6%）が産卵されていて、当场構内とほぼ同じ傾向にあった。

球果当たり卵数の増加傾向からみると両年も産卵の最盛期は4月下旬であり、また孵化日数と幼虫の発育経過から判断すると産卵は5月5日前後まで続いたと考えられる。

カラマツタネバエは花粉飛散時期に産卵（Roques, 1983）、あるいは花粉の飛散が終りに近づいたころ産卵を開始する（山田ら1972）。しかし当场と野幌における花粉飛散時期は通常4月終りから5月始めであるので（浅川ほか1981）、産卵は花粉の飛ぶ前から始まっていたと思われる。日本のカラマツタネバエは雌花に直接産卵するのではなく、雌花を生じた芽の芽鱗の間に卵を挿し込む。このため産卵時期は必ずしも雌花の開花時期と一致する必要はなく、開花以前でも産卵が可能なのであろう。雌花は短枝に接続している柄の部分で湾曲して上を向いているが（写真-1）、この湾曲した外側の部分にある芽鱗にだけ産卵し、内側には産卵しない。なお卵は乳白色で、長さ1.4~1.6mm、幅は0.45~0.55mmあるため肉眼でもよくわかる。

孵化時期：表-1に示すように1989年には5月1日にすでに孵化した幼虫がわずかに見られたが、美唄付近では5月上旬から孵化するとみてよさそうである。孵化の最盛期は1990年では5月10日過ぎ、1989年は孵化率が低くははっきりしないが、5月11日に採取した球果を室内に枝ごと水さししておいて翌12日に孵化率を調べたところ39.8%であった。15日になっても孵化率はあまり高まらず48.7%に留まったので、ピークはやはり同じ頃と考えられる。

卵期間は長野県では11日前後とされている（山田ら1972）。美唄付近では1990年のデータから判断すると、4月下旬に産卵された卵は2週間以上かかって孵化している。

幼虫期：芽鱗の間に挿入された卵から孵化した幼虫は、芽鱗上部にある針葉の間を通り抜けて球果の

表-1 カラマツタネバエの球果当たり産卵数と孵化率
道林試構内カラマツ（I-FL）で調査

調査年	調査日	調査球果数	被産卵球果数	総卵数	球果当たり卵数	幼虫孵化率(%)
1989	4月21日	42	34	81	1.9	0
	5月1日	39	39	252	6.5	2.0
	5月9日	35	34	250	7.1	13.2
	5月11日	15	15	126	8.4	17.5
1990	4月19日	77	4	4	0.05	0
	4月25日	50	24	24	0.48	0
	5月2日	34	18	18	0.53	0
	5月9日	34	26	30	0.88	23.3
	5月16日	30	27	29	0.97	96.6
	5月23日	30	27	28	0.93	100



写真-1 カラマツの雌花
1991年4月24日撮影

基部に到達すると、苞鱗の下にもぐって種鱗に孔をあけて穿入する。この移動距離は 10 mm 近くに達する。幼虫は種子から種子へと直線的に食べ進み、球果の基部を 1 回転半ぐらいすると脱皮して 3 齢幼虫となる。時期は 5 月終りから 6 月初めで、少なくとも 6 月 7 日にはすべて 3 齢になっている。

3 齢幼虫も軸に沿って螺旋形に進み、孔道の先端部で 6 月下旬から蛹化を始める個体が現れ、7 月 10 日前後にはすべてが蛹化を終了する。なお幼虫は球果の軸を外側から食べることはあるが、軸内部に入ることはない。

蛹化場所：カラマツタネバエは老熟すると地上に落下して土中で蛹化するが (Roques, 1988), 本州ではごく一部が球果内で蛹化することが知られていた (山田ら 1972)。しかし北海道では球果内で蛹化する率が非常に高かった。図-1 は蛹の入っている球果と、幼虫の食痕だけ残されている球果の比を示す。この図にある美唄 1988, 1990 年と野幌 1990 年では、球果の中で蛹化した率が 72% から 81% に達しているが、残りの食痕だけのものには球果が小さくて幼虫が老熟できなかったもの、ツマクロテンヒメハマキ (*Retinia monopunctata* (Oku)) に捕食されたもの、その他の原因で幼虫がいなくなったものなども含まれるので、地中で蛹化した個体はこれよりもかなり下回る率と考えられる。一方、美唄 1989 年と 1991 年の球果内蛹化率は低く、39% と 24% であった。

山田ら (1972) はカラマツタネバエの老熟幼虫は雨天や湿度の高い日に好んで球果から脱出落下を行うらしいので、その時期に晴天の日が続けば加害球果から脱出する機会を逃すことになるのだろうと推測している。また北米でトウヒ類を加害する *S. neanthracina* MICHELSEN も湿潤な状態になると球果から脱出するという (HEDLIN, 1973)。そこで、老熟幼虫が脱出する最盛期と思われる 6 月下旬の降雨日と降水量をみると (日本気象協会道本部 1988-1991), 球果内蛹化率がもっとも高かった野幌 1990 年と美唄 1988 年では、前者が 6 月 22 日、後者が 21 日に 1 mm ずつの降雨があっただけであり、次いで蛹化率が高かった美唄 1990 年では、降雨は 25 日の 11 mm だけであった。これに対し、球果内蛹化率の低かった美唄 1989 年には 22 日から 29 日の間に 6 日間断続的に 21 mm の降雨があり、1991 年には 28~29 日に 25 mm の降雨があった。なお 7 月 1 日から 3 日までは各年とも降水量は全く記録されていない。

この 6 月下旬の降水量と球果内蛹化率との間には、図-2 に示すように有意な負の相関がみられる。カラマツのように樹上に何年もの間残

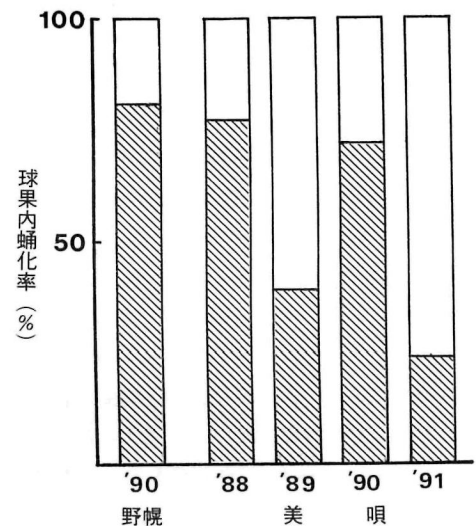


図-1 カラマツタネバエの球果内部での蛹化率

■ カラマツタネバエ蛹の含まれる球果
□ カラマツタネバエの食痕だけ残る球果

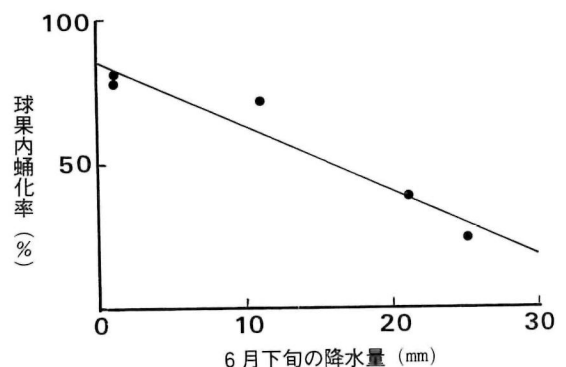


図-2 カラマツタネバエの球果内蛹化率と 6 月下旬の降水量との関係

$$y = 85.3 - 2.23x \quad (r = -0.963; p < 0.01)$$

態	1 ~ 3	4	5	6	7	8 ~ 12
蛹	PPPPPPPP	PPPPPP				
成虫		AAAAA A				
卵		EEEE EE				
2 齡幼虫			LLLLLLLLL L			
3 齡幼虫				L LLLLLLLLLL LL		
蛹					P PPPPPPPPP	PPPPPPPP

図-3 美幌市付近におけるカラマツタネバエの生活史の概略

っている球果の中に蛹があると、冬期間に鳥による捕食を受けやすく、また乾燥するため長期休眠する個体には不利であろう。それにもかかわらず、北海道で異常に沢山の個体が球果内で蛹化するの、カラマツタネバエはももとは本州で雨の多い梅雨期に球果から脱出していたのが、梅雨のない北海道に侵入してからはまだ100年にも満たないことから、乾燥した状態のもとで脱出、蛹化する性質がまだ得られていないためと考えられる。

以上述べたカラマツタネバエの生活史は成虫出現時期、長期休眠など不明であるが、その概略を示すと図-3のようになる。この北海道における生活史および習性を山田ら(1972)の報告しているものと比較すると、北海道のカラマツタネバエは産卵場所と時期、孵化時期、幼虫の発育、蛹化ともかなり斉一ではらつきが少ない。山田ら(1972)は、カラマツタネバエの産卵場所は球果発育の初期には芽鱗の間であるが、発育が進むと種鱗の内側に産卵するようになると報告している。長野県(標高700m)での調査によると、この移行する時期は5月中旬であったという。さらに卵期間も長く、長野県(標高1000~1200m)で6月15日前後にかなりの未孵化卵が観察されたと述べている。しかし今回の調査では、卵はすべて芽鱗の間に産みつけられていて、種鱗の間からは全く発見できなかった。また産卵は5月上旬には終了していた。Roques *et al.* (1984)によるとフランスでは4月下旬から5月上旬にかけて、まずこのカラマツタネバエが産卵し、このあと5月下旬から *Strobilomyia melania* (ACKLAND), つづいて *S. infrequens* (ACKLAND) が産卵するという。以上のことから、山田ら(1972)の観察した種鱗内側に産みつけられた卵は別種のタネバエのものであろう。

一方ヨーロッパのカラマツタネバエと比較すると習性においてかなり異なった点がみられる。Roques (1983), Roques *et al.* (1984) のフランスでの調査によると、カラマツタネバエは受粉の時期に雌花基部の苞鱗に産卵、孵化穿入した幼虫は球果の基部をほぼ1回転半してから上方へ螺旋状に進み、ここから軸の中にもぐって下降したあと地上部に落下して蛹化する。北海道のカラマツタネバエとは、産卵時期と穿入初期の食べ方は一致しているが、産卵場所、軸の食べ方に相違があり、さらにすべての個体が地中で蛹化する点も異なる。この違いは恐らく雌花と球果の形状、大きさ、木化の程度などに影響された結果であろう。

2 球果当たりの産卵数と幼虫数

球果当たり産卵数：1989年はカラマツタネバエの数が多く、4月21日にはすでに球果当たりの平均卵数が1.9個、5月11日には8.4個(最高27

表-2 カラマツタネバエの球果当たりの産卵数
道林試構内カラマツ(I-FL)+グイマツ
雑種F₁, 1990年調査

調査日	4.19	4.25	5.2	5.9	5.16	5.23	
調査球果数	74	85	106	94	91	90	
球果当たり 卵数	0 1 2	71 3 0	52 33 0	33 71 2	21 63 10	7 76 8	6 78 6
総卵数	3	33	75	83	92	90	
被産卵球果率(%)	4.1	38.8	68.9	77.7	92.3	93.3	

個)にも達した(表-1)。しかしその翌年の1990年は凶作ではあったが、カラマツタネバエの球果当たり産卵数は少なく、ほとんどの球果は1卵だけで、2卵ある球果は被産卵球果の約10%に留まり、これ以上産卵された球果は見出されなかった(表-2)。豊作の年には、1つの球果に複数の卵が産卵されることは非常に少ないと思われるが、調査期間中、豊作の年がなかったためその割合を調べることはできなかった。

球果当たり産卵数についての山田ら(1972)の調査では、球果数に対してカラマツタネバエの密度が低い年には、大部分の球果には1~2個の卵が見出されるだけで、3個以上のものはほとんどなく、このうち芽鱗への産卵数[*S. laricicola*だけの産卵数]はすべて1個ずつであり、逆にタネバエの密度の高い年には球果当たりの卵数が増え、各調査地における平均卵数は3~17個、もっとも多く産卵された球果では41個と記録している。これらの卵数は、芽鱗と種鱗の両方に産卵されたものの合計であるが、芽鱗への産卵数だけをみると平均で6.2個、最高17個に達した例が載せられている。

以上のように、球果当たりの産卵数はカラマツタネバエの成虫数に対し雌花数が十分にある場合は1卵だけであるが、雌花が少ないと卵数は急激に増加する。

球果当たり幼虫数：年により球果当たり卵数は非常に増加するが、この4年間の調査で、1つの球果の中に2匹の老熟幼虫または蛹が入っていたのは2例見つかっただけで、あとはすべて1匹だけであった。多数の幼虫が1つの球果に穿入して1匹だけが生き残る過程を、とくに卵数の多かった1989年を例にとってみる。前述したように、この年の孵化は5月1日にはすでに始まり2週間でほぼ終了、孵化率は50%弱であった。孵化が終了した段階で球果内に穿入することのできた幼虫の死亡数をみるとすでに生存幼虫を上回っている(表-3)。この後、脱皮時期の5月29日の調査では7割が3齢幼虫となっていて、2匹の幼虫が入っていた球果は1個だけで、他はすべて1匹であった。なおこの時期になると芽鱗から脱落する卵が増えてくるので、正確な卵の数を抑えることはできなくなる。

表-3の球果内で死んでいた幼虫の多くは、皮だけとなって孔道の壁に張り付いているか、またはヤニと糞の中に埋没して判定できなくなっている。この場合、微細なため見逃しやすいが、口器(頭咽骨格)だけはヤニの中で原型を保っているため、これによって死亡幼虫を確認しうる。このような状態になった幼虫のほか、時々1匹の幼虫がもう1匹の幼虫の体液を吸収している場面、あるいは生きていた幼虫のすぐ脇に皮だけとなった幼虫がいる場面など、明らかに共食いと認められる現象が観察された。

この幼虫同士の共食いは孔道と孔道がぶつかった場所で生じているので、食べ進んでいる幼虫がたまたま遭遇した時に起きると考えられる。この共食いがどの程度生じているかは調査できなかったが、幼虫が穿入する場所は球果基部の狭い場所に限られており、右または左回りで進むため、孔道がぶつかり合う確率はかなり高いと考えられ、2卵だけ産卵された球果でも、穿入直後に孔道がぶつかって共食いが起きている。なお幼虫2匹を切開した孔道の上で接触させたところ、互いにすぐに離れ、積極的な攻撃性はみられなかったが、1回だけ片方が完全に体液を吸収した例があった。

山田ら(1972)は1球果に2匹以上の幼虫が穿入した場合の死亡原因として、種子がすでに他の幼虫

表-3 カラマツタネバエの穿入幼虫数の減少
道林試構内カラマツ(I-FL)
1989年5月11日採取, 5月15日調査

球果 No.	球果当たり卵数	孵化卵数	穿入孔数	生存幼虫数	死亡幼虫数
1	7	4	4	3	1
2	25	12	8	4	2
3	25	8	3	1	1
4	15	7	3	1	2
5	27	10	7	3	3
6	11	6	4	1	3
7	9	6	6	3	3
8	9	2	2	1	1
9	9	6	3	1	2
10	8	7	7	3	4
合計	145	68	47	21	22

によって摂食されていたために食物にありつけずに死亡すること、幼虫同士が接触した際に傷つけられて死亡すること、双翅目幼虫による捕食の3つをあげている。穿入直後の孔道は非常に細いので幼虫数が多くても球果の基部が完全に被害されてしまうことは少ない。この状態で餌不足による死亡が起きるとすれば、幼虫の食物の中での種子依存度が高いためであろう。いずれにせよ餌不足による死亡は、卵数の多い球果で孵化が遅れ、あとから穿入した幼虫に多く生じるとされる。しかし穿入の早かった幼虫では共食いによる死亡がひんぱんに起きたと考えられ、また3匹の幼虫が重なって死んでいる例もあったので、互いに傷つけあって死亡することもあるのだろう。なお今回の調査では、双翅目幼虫による捕食はみられなかった。

以上、共食いの率を量的に調べることはできなかったが、複数の幼虫が球果の中に穿入した場合、その直後から共食い、傷つけ合い、餌不足などにより脱皮するまでには幼虫の数は1匹に減少する。

3 被害

被害球果の見分け方：タネバエの幼虫は蛾の幼虫のように糞を球果の外へ出さないで、被害球果を外見からすぐ見分けることは難しいが、カラマツタネバエの場合は、芽鱗の間に産卵された卵が5月一杯は残っていることが多いので、これによって見当をつけることができる。6月中旬になると、加害された種鱗が相対的に短くなって次第に変色し、この褐色になった種鱗が斜めに1列に並ぶので簡単に識別できる。なお被害された種鱗の伸びが止まるので、被害球果は小型となる。

幼虫の食害量：1988年にわずかに結実した球果で種子摂食量を調べた。球果は小型であり、非常に小さな種鱗を除いた種子の数は平均で76粒、このうち幼虫が食べた種子は53粒で、球果当たり種子被害率は70%であった。この値は山田ら(1972)の、幼虫は採取可能種子数の約2/3を食するという結果とほぼ同じである。なお山田ら(1972)は球果1個には幼虫1匹分が利用できる食物量しか含まれていないが、球果が大型の場合には2匹分の量があるとしている。しかし今回の調査では大型球果はほとんど見当たらなかった。

球果被害率：調査期間中はずっと凶作が続いたため、蛾類を含めた球果被害率は65%から100%に達した。図-4は3齢幼虫後半から蛹期にかけての被害率を示すが、いずれもカラマツタネバエが大半を占めている。このほかの害虫はほとんどがツマクロテンヒメハマキで、1991年にはマツノマダラメイガ(*Dioryctria abietella* (DENIS et SCHIFFERMÜLLER))がやや多かった。これら蛾類はカラマツタネバエがすでに加害している球果にも多く入り、内部を食べつくすと移動する。

4 ギイマツ球果の被害

球果被害率：ギイマツの球果は小型でしかも木化が早いので、カラマツタネバエにとっては餌として不適であると考えられ(上條 1991)、カラマツに比べるとギイマツの被害は一般に小さい。当該内のギイマツ集植所における被害調査では、1988年(豊作)の球果被害率は10%、1989年(凶作)は19%、1990年(大凶作)は1%であった。しかし、どの年でも発育を完了できた幼虫は少なく、球果内で蛹化

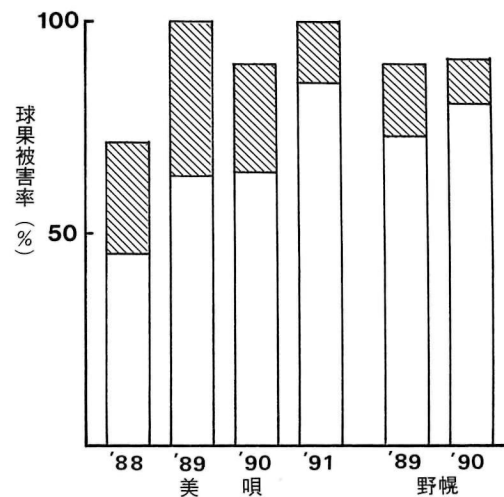


図-4 カラマツの球果被害率

□ カラマツタネバエ
 ▨ ツマクロテンヒメハマキその他の蛾類

した個体は1988年にわずかに見つかっただけであった。孵化穿入した幼虫は3齢の前半に死亡する個体が多い。その主な原因としては、球果の木化が早く食べ進むことができなくなること、球果の発育が加害によって妨げられやすく、このため餌不足となること、*Scambus* sp. (ヒメバチ科)の寄生率が高いことの3つが挙げられる。

FANG *et al.* (1988, 1989) と YAO *et al.* (1991) によると、中国東北地方のダフリカカラマツ (*L. gmelinii*) [グイマツはこの変種] では5種のタネバエが加害し、その球果被害率は42~95%に達した。

その優占種は *S. melaniola* Fan または *S. infrequens* ACKLAND であって、カラマツタネバエの被害は北海道と同様に少なく、10%未満の被害率であったという。

系統による被害の相違：当場内グイマツ集植所には由来は明らかではないが千島系と樺太系のグイマツが植栽されている。両系統では木化の早さに違いがみられ、樺太系の方が一般に木化が早い。したがって幼虫死亡率が異なるはずであり、1991年に比較的多くの雌花をつけた樺太系と千島系を1クローンずつ(クローン名：鹿追9および豊岡111)選び、これに対照として同集植所内に植えられているカラマツ(I-FL)を加えて、カラマツタネバエの幼虫死亡率を調べたが、この年は *Scambus* sp. の寄生率が非常に高く、それぞれの球果の特徴による死亡率の比較はできなかった。しかし産卵率には大きな差がみられた(図-5)。なお、卵数はそれぞれ50球果を採取して調べたが、カラマツ(I-FL)の4球果に2卵が産卵されていた以外はすべて1卵であった。

このような相違を生じる原因として開葉の時期と球果の形態が考えられる。すなわち樺太系の鹿追9では産卵最盛期の4月下旬にはすでに短枝葉がかなり伸長していて、球果は柄の部分から上方に直角に曲っているため、普通の短枝葉とよく似た形を示している(写真-2, 左)。これに対し、千島系の豊岡111とカラマツでは球果の湾曲は少なく、短枝葉は豊岡111でわずかに伸長、カラマツでは全く伸長していない(写真-2の右, 写真-1)。恐らく鹿追9ではカラマツタネバエが球果を発見して産卵しようとしても、直立した長い葉に妨げられ産卵行動が中断されてしまうのだろう。また産卵に移っても、疎で長い葉に仰向けに掴まる形となるので姿勢が不安定となり、うまく産卵できないことも考えられる。さらに鹿追9は芽鱗が短く(1.8mm前後)、枚数も9~12枚程度で互いにほとんど重なっていない。このため産卵された卵は部分的に露出し、芽鱗の間でしっかりと固定されないため、孵化前に脱落しやすい。豊岡111の芽鱗は長さ3.5mm前後、数は17~19枚、カラマツ(I-FL)の芽鱗はもっと長く40~50mm、数は20枚前後であり、両者とも芽鱗はよく重なり合っている。したがって芽鱗の間に挿入された卵は孵化後もかなりの期間残っていることが多い。

以上のように、たまたま結実した2クローンの比較では樺太系で明らかに産卵率が低かった。しかし

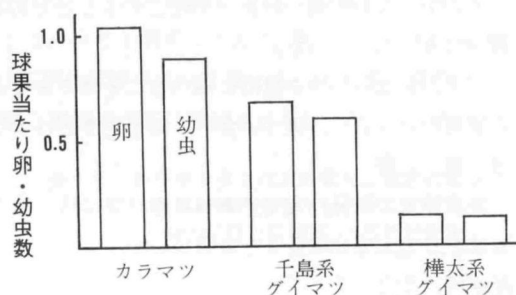


図-5 カラマツ(I-FL)と千島系・樺太系グイマツの球果当たり卵数(5月9日調査)と穿入幼虫数(5月27日調査) 道林試構内, 1991年

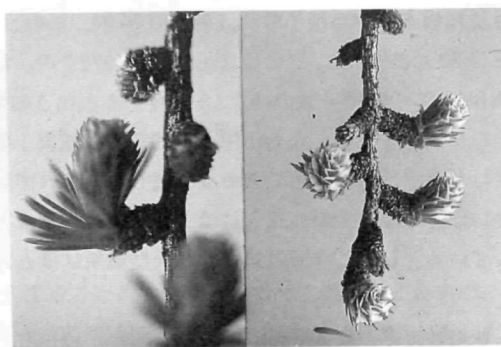


写真-2 グイマツの雌花 左-樺太系, 右-千島系 1991年4月24日撮影

同じ樺太系でも産地により開葉時期が異なり、また調査はしていないが球果の形にも変異があると思われるので、樺太系グイマツで常に産卵率が低いかどうかは今後確かめる必要がある。

5 他種との関係

寄生蜂：カラマツ球果を加害するタネバエ類からは現在までに6種の寄生蜂が知られている（ROQUES, 1988）。山田ら（1972）は卵寄生蜂1種を含む6種（すべて未同定）を記録し、蛹から羽化するコマユバチの1種がもっとも高い寄生率を示したとしている（この6種の中にはタネバエ以外の寄生蜂が含まれていると思われる）。

今回の調査ではヒメバチ科の *Scambus* sp. が得られたただけだった。成虫は5月下旬から現れ、3齢初期の幼虫に産卵する。卵は長さ1.3 mm、幅0.26 mm 内外、麻痺させられた幼虫の近くに置かれている。孵化したヒメバチ幼虫は外部から寄主幼虫を食べ、6月下旬に体長の3倍近くあるトンネル状の白い繭を孔道内に作る。この時期、幼虫はまだ活発で刺激すると繭内を素早く移動する。幼虫態で越冬する。このヒメバチはカラマツよりもグイマツで寄生率が高く、当场グイマツ集植所での寄生率は1989年ではグイマツ53.3%、カラマツ15.0%、1991年ではグイマツ73.6%、カラマツ26.8%であった。なお野幌のカラマツでは1990年に15.7%であった。この *Scambus* sp. は生活環がタネバエに同調していること、針葉樹の他の寄主からは発見されていないことなどから、タネバエに特有の寄生蜂と思われる。

捕食者：調査中もっともよく観察された捕食はツマクロテンヒメハマキによる捕食である。このヒメハマキは針葉樹の球果、新梢を加害するが、カラマツ球果に産卵する場合はカラマツタネバエと同じく芽鱗の間に産みつける。5月下旬から6月中旬に孵化した幼虫は若齢期には種子内で胚乳を食べているが、老齢になると球果内部を軸まで含めて食害する。この時期に球果内にあるカラマツタネバエの蛹をしばしば捕食する。当场のカラマツ（I-FL）で1988年から4年間、球果内の蛹に対する捕食率を調べた結果では、それぞれ5%、21%、12%、23%であった。

ツマクロテンヒメハマキに食べられているタネバエ幼虫もたまに見られるが、困蛹殻の一部が残る蛹の捕食と違い、幼虫の場合は残骸がほとんど残らないので捕食の判定は難しい。しかしタネバエの幼虫とツマクロテンヒメハマキの幼虫が1つの球果を加害している場合、タネバエは食痕だけとなり幼虫の見当たらないことが多いので、タネバエの幼虫期にも捕食はかなりあると思われる。

さらに7月上旬以降には、マツノマダラメイガによる捕食が加わる。このメイガは大型のため数個の球果を次々に移動して食害するため、個体数が多いと7月後半にカラマツタネバエ蛹の捕食率が高まる。その典型的な例として、1990年7月27日に1本のカラマツで調べた結果では、蛹14匹中、6匹（43%）がこの2種の蛾に捕食されていた。

2次性昆虫：通常、タネバエ類の加害部には2次的に入る蛾類、ハエ類その他の昆虫が多い（上條1992）。カラマツタネバエの場合には、蛾類ではマエジクロマダラメイガ (*Assara funerella* (RAGONOT)), ムラサキシマメイガ (*Scenedra umbrosalis* (WILEMAN)), モトキマイコガ (*Stathmopoda moriutiella* KASY) が見出されたが、他樹種に比べると少なかった。キモグリバエ科の3種 (*Hapleginella laevifrons* (LOEW) と *Conioscinella* spp.) の幼虫は6月下旬からやや多かった。球果が小さくて乾燥しやすいことが蛾類の少ない原因であろう。

トドマツタネバエ *Strobilomyia todocola* (SUWA)

モミ属の球果を加害するタネバエはヨーロッパと北米から2種、日本から2種 (*S. todocola* と *S. oriens* (SUWA)), 合計4種が知られている (MICHELSEN, 1988)。日本の2種は北海道のトドマツから

記載され、*S. oriens* は韓国にも産する (Suwa, 1971, 1983a, b)。しかし両種とも本州のモミ類球果からはまだ記録されていない。

トドマツ球果に対するタネバエの加害を初めて記録したのは松浦・余語 (1967) で、球果の先端近くに大きな丸いやニの塊りを排出するのはハナバエ科の幼虫であると述べている。この後、山田ら (1971) は2種のタネバエ、*Lasiomma abietis* と *Lasiomma* sp. を記録している。前者は *S. oriens* であり、後者はトドマツタネバエである。このトドマツタネバエはトドマツ球果害虫のなかで、もっとも大きな被害を与える種類である (上條 1991)。

なお *S. oriens* (Suwa) はトドマツタネバエより、早く羽化、産卵するようであるが、今回の調査では個体数が少なく、卵、幼虫ともトドマツタネバエと区別することができなかった。したがって以下に述べる生活史と習性にはこの2種を混同した部分が多少含まれている恐れがある。

1 生活史と習性

羽化時期：産卵時期から判断すると、トドマツの花粉が飛ぶ時期、美唄市付近では5月中旬に羽化するとと思われる。

産卵時期と産卵場所：産卵は受粉の終る頃から始まるようで、卵は当场では5月20日前後から6月上旬までみられた。卵期間は10日余りと思われる。卵は乳白色、カラマツタネバエよりも大きく、長さ1.9 mm、幅0.7 mm 内外、幼虫の頭部になる部分を上にして種鱗と苞鱗の間に挿入される。ほとんどの卵は球果の先端に近い部分に産みつけられるが、球果が小さいと卵の半分近くが露出するため、内眼で容易に判別できる。球果当たりの卵数は1卵の場合がもっとも多いが、4~5卵見出されることもある。

幼虫期~蛹期：カラマツタネバエと同じく、卵内で1齢幼虫となり、2齢幼虫で孵化する。6月初めには幼虫がみられる。ほぼ2週間で脱皮して3齢幼虫となり、7月上旬に地上に落下して蛹化する。

孵化した幼虫は卵のある場所から直ちに中心に向かって穿入し、軸に沿って種子と種鱗を食べる (写真-3)。孔道は不規則で、螺旋形に進んだり、上下にV字型、あるいは横に進んだりする。軸の中には入らないが、外側からかじる。

1つの球果に2~3匹の幼虫が穿入していることはよく見られる。しかしトドマツは球果が大きく、幼虫は不規則に進むため、幼虫同士の接触は少なく、したがって共食いも少なく、わずかに観察されただけであった。

幼虫は穿入初期の段階から、孔道内に出てくるヤニを外へ排出する。排出口は常に1つだけで、この排出口に通ずる孔道の壁は滑らかで自由に移動できる。しかし、この孔道から逸れている孔道は糞、ヤニなどで塞がれている。排出されたヤニは濁った褐色で、幼虫の老熟期には直径が1 cm 近い球状の塊りとなる (写真-4)。この塊りの中にも通路ができていて外部に開口している。

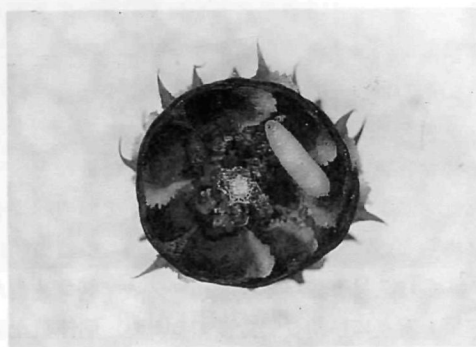


写真-3 トドマツタネバエの幼虫と食痕



写真-4 トドマツタネバエによる被害球果

蛹化はすべて土中で行われ、球果内で蛹化した例はなかった。

2 被害

被害球果の見分け方：被害球果は幼虫の排出するヤニの塊りをつけているので簡単に見分けられる。トドマツ球果の表面にはヤニが多いが、これらは白色で形は不規則であり、タネバエの出すヤニは褐色で球形である。また球果の先端部から穿入した幼虫は初め軸も含めて片側を加害するので、球果はやや湾曲する。

球果当たり被害量：幼虫1匹の加害により通常、球果の先端1/3～1/2にかけての種鱗の発育は止まるが(写真-4)、これより下にある種子は成熟できる。しかし球果がまだ小さいうちに全体が食害されてしまうことも多い。

球果被害率：芦別市にある1931年植栽の人工林で、並作であった1989年6月下旬～7月中旬に8本の木から634個の球果を採取して調べた結果、トドマツタネバエに加害された球果は362個で、球果被害率は57%であった。しかし単木当たりの被害率には大きな違いがあり、4%～93%の幅があった。1991年は凶作でわずかの本数が調査できただけだったが、野幌にある林木育種センター北海道育種場で2本調べたところ、2本ともほぼ同じ被害率で平均すると54%、また当场でも1本調べたところ52%であった。このように調査地では5割以上の球果被害率を示したが、このほかの林分での補足的な観察から判断すると、並作では3割以内の被害率に収まることが多いと思われる。

3 他種との関係

寄生者と捕食者は不明である。トドマツタネバエの加害部には多くの2次性昆虫がみられる。すなわち、トドマツタネバエが3齢幼虫に脱皮する前後、6月中旬からキモグリバエ類やクロツヤバエ(*Earomyia* spp.)が被害部の種鱗の間に産卵する。孵化した幼虫は孔道内でトドマツタネバエが加害した部分を食べ、7月中～下旬に地上に落下する。さらにトドマツタネバエが蛹化のため脱出する頃からモトキマイコガ、マエジロクロマダラメイガ、シロスジマダラメイガ(*Assara terebrella* (ZINCKMAN)), ムラサキシマメイガなどが産卵し、とくに初めの2種が多い。これら2次性の幼虫は秋まで摂食し、ムラサキシマメイガは地上に下りるが、他の3種は樹上の球果内で幼虫態で越冬する(タネバエ、蛾類による被害球果はヤニで固められるため、翌年秋まで原型を保ったまま樹上に残ることが多い)。

なおSKRZYPCZYNSKA(1982)はポーランドでヨーロッパトウヒの球果害虫を調べ、シロスジマダラメイガを球果の1次性害虫としているが、今回の調査ではすべて2次性であった。

トウヒタネバエ *Strobilomyia anthracina* (CZERNY)

トウヒ属の球果を加害するタネバエは日本からヨーロッパにかけて分布するトウヒタネバエと北米の*S. neanthracina* MICHELSENの2種が知られているに過ぎない。トウヒタネバエはヨーロッパトウヒの球果害虫として著名であり、このほかのトウヒ類も加害する。日本ではSUWA(1971)が北海道で採集された標本により初めて報告し、その後、上條(1991)はエゾマツとアカエゾマツが寄主であることを明らかにした。しかしまだ本州からの記録はない。

1 生活史と習性

初めにエゾマツ球果で調査した生活史と習性について述べる。

羽化・産卵：羽化時期は5月下旬、場所あるいは年によっては5月中旬、花粉の飛ぶ時期と思われ、6月初めにはすでに孵化幼虫がみられることから、ヨーロッパと同じく(ROQUES, 1983)、開花中の雌花に産卵を始めるのであろう。卵は種鱗の間隙の奥深く、種鱗と苞鱗の間の凹部に、幼虫の頭部となる部分を上に向けて挿入される。卵は乳白色で、長さ1.55 mm、幅0.43 mm内外であった。球果上での産

卵部位は先端部、中央部、基部のどの部分にも卵がみられるが、中央部にやや多い傾向がある。球果当たりの卵数は並み作の年（旭川、1990年）で1～3卵の場合が多かったが、7～10卵も産みつけられたものもあった。

幼虫：1齢幼虫は卵内で過し、2齢幼虫で孵化してくる。孵化の時期は旭川（1990）では6月1日における孵化率が13%、支笏湖周辺（1991）では6月5日にすべてが幼虫で、孔道が10～20mmに達していた。したがって、5月終りから孵化が始まるとみてよい。孵化した幼虫は軸のまわりを螺旋形に進むが、進み方は不規則である。加害部では2箇所以上からヤニと糞の混ざったものが出ているが、種鱗の間に溜る程度の量で、他の原因で出てくるヤニとの区別は難しい。エゾマツ球果の種鱗は互いに離れているため、孔道が外部に露出し、ここからヤニが出てくると思われる。3齢幼虫はしばしば球果の軸の中に入って髓を食べるが、1匹の加害ではここから先全体が褐変することは少ない。

アカエゾマツは調査期間中ほとんど結実せず、1989年に旭川にある人工林（凶作）で調査できただけであった。ここでは6月20日に調査した時点ではほぼすべてが卵で、孵化した幼虫は54卵のうち1匹だけであった。蛹化のため脱出した時期は、7月11日における脱出率が13%であったので、7月中旬であったと思われる。アカエゾマツはエゾマツに比べると花粉の飛散時期が遅いため（浅川ほか1981）、タネバエの産卵時期も遅れたのであろう。

卵は胚珠のすぐ近くまで挿入されている。大きさはエゾマツ球果に産卵された卵よりやや大きく、1.63mm×0.49mm内外だった（写真-5）。産卵の部位は球果の中央部から先端部にかけて多かった。球果当たりの卵数は1～3卵産みつけられた球果が8割近くを占めたが、なかには9卵も産みつけられたものもあった。しかし老熟幼虫期に4匹以上の入った球果は見出されなかった。

アカエゾマツの球果は種鱗が互いに密着しているため、種鱗の間からヤニが出ることはない。しかしヨーロッパのトウヒタネバエはヨーロッパトウヒ（アカエゾマツとは分類上同じ節に属し、球果の形態はよく似る）を加害する時、球果表面に直径1cm前後に達するヤニの塊りを出すという（Roques, 1983）。アカエゾマツ球果では3齢幼虫が摂食の最中に球果の表面に達する孔道を作るが、表面に開口しているものは少ない。この孔道は地上に脱出するときに使われる。なお幼虫のほとんどは軸の中に穿入し、エゾマツとは異なってここから先が褐変して生長が止まることが多い。

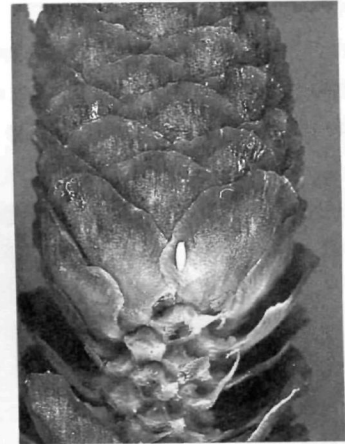


写真-5 トウヒタネバエの卵
（アカエゾマツ）

2. 被害

被害球果の見分け方：トウヒタネバエは外部にヤニの塊りを作らないため、加害初期に外見から被害球果を見分けることは難しい。老熟幼虫期になると食害された種鱗は生長が止まって褐変してくること、糞塊がないこと、やや湾曲することが多いことなどから識別できる。

球果当たり被害量：エゾマツでは球果1個当たりの種子は平均すると300粒であった。幼虫1匹が食べる種子はこの2割程度であるが、3齢幼虫が軸に孔をあけて内部に穿入すると、ここから先にある種子の完熟度が落ちる可能性がある。また豊作年以外では、1つの球果に2～3匹の幼虫が入ることが多いので、健全な種子は球果の基部に限られる。アカエゾマツでは1匹の加害でも、加害部から先が褐変することが多いので、収量は半減あるいはそれに近くなる。

球果被害率：旭川のエゾマツ天然林の調査では、1988年（凶作）の球果被害率は全体で57%を示したが、このなかでトウヒタネバエの占める割合は調査できなかった。1989年（並作）には67%の球果被害率となったが、その大半はエゾマツカサガ（*Cydia strobirella* (L.))で、トウヒタネバエは21%を占めただけであった。しかし1990年（並作）には被害率がさらに増加して83%、うちトウヒタネバエは55%であった。1991年は旭川は凶作で調査できなかったが、支笏湖周辺のエゾマツが大豊作となった。ここでのタネバエと蛾類による球果被害率は18%であったが、このうちトウヒタネバエによる被害率は10%であった。

旭川のアカエゾマツ人工林では、トウヒタネバエによる球果被害率が24%、全害虫による被害率が35%で、凶作年にしては低かったが、これは過去2年以上にわたって結実がなかったためと考えられる。アカエゾマツでの調査例はこれだけしかないが、トウヒタネバエの比率が高かったこと、アカエゾマツ球果はエゾマツに比べて水分が多く木化が遅いことなどから、エゾマツよりも好適な寄主であろう。

3 他種との関係

寄生者：これまでトウヒタネバエからは2種の寄生蜂、すなわちヒメバチ科の *Atracloides scutellata* (HELL.) とタマバチの1種（*Cynipidae*）がヨーロッパから記録されている。本調査ではヒメバチ科の *Mesoleptus* sp. が越冬した蛹から羽化した。生活史など不明である。

蛾類幼虫との関係：エゾマツ類の球果を加害する蛾類は7種知られているが（上條 1989）、このうちオオクロテンカバナミシヤク（*Eupithecia abietaria* (GOEZE)）はトウヒタネバエと密接な関係にある。このシヤクガはエゾマツ類の球果だけを加害し、年1世代で6月中旬に産卵、8月下旬に球果から脱出して土中で蛹化する。1991年7月16日に支笏湖近くのエゾマツから採取した球果のうち、蛾類幼虫の糞が外部に排出されている球果25個をランダムに選んで調べたところ、蛾類の幼虫はすべてオオクロテンカバナミシヤクであった。しかしこのシヤクガが単独で加害していたのは1つの球果だけで、他の24個の球果ではトウヒタネバエがすでに食害した孔道の中にシヤクガの幼虫がいた。球果当たりの幼虫数は1～2匹の球果が7割を占め、最高は6匹であった。複数の幼虫のいる球果では幼虫の大きさに幅があり、繰り返し産卵されたことを示していた。オオクロテンカバナミシヤク幼虫は若齢のうちはタネバエの孔道内で褐変した種鱗を食べ、また老齢幼虫はしばしば、トウヒタネバエが穿入した軸の中に入り、タネバエの食べ残した髓を食べている。

このシヤクガはタネバエの加害部に選択的に産卵し、孵化した幼虫がタネバエの孔道に沿って移動することにより、穿入時のヤニによる死亡を減らしていると思われる。オオクロテンカバナミシヤクはエゾマツ類に特有な種であるため、タネバエに依存する2次的な習性が発達してきたと思われるが、単独で加害していることもあるので、その割合を他の地域でも調べる必要がある。

トウヒタネバエ加害部を食べる2次性の蛾類は、エゾマツではマエジロクロマダラメイガ、シロスジマダラメイガ、モトキマイコガがみられたが、トドマツに比べると少なかった。アカエゾマツではマエジロクロマダラメイガが多く、ムラサキシマメイガもみられた。またキモグリバエ類の幼虫も多かった。

考 察

針葉樹の球果はタネバエをはじめとして多くの害虫によって加害され、しばしば大きな被害を被る。この害虫の攻撃に対し、針葉樹は一般に次の3つの防御方法をとっているように思われる。すなわち豊凶の差を大きくすること、ヤニを大量に分泌すること、木化を強めることの3つである。これらはどの樹種でも同じ程度に発達しているわけではなく、毎年多少とも球果をつけるマツ類（*Pinus* 属）では木化を著しく強めるか、あるいはヤニを多くする方向をとっている。またカラマツでは凶作年を長引かせ、

トドマツではヤニを多くしている。このような球果に対してタネバエはどのように適応しているかについてみる。

まず豊凶の差であるが、針葉樹球果は通常2～5年にわたる凶作のあと豊作となる。これにより凶作の間は個体数が大幅に減少するため豊作年での被害率は低く抑えられる (MATTSON, 1971; ROQUES, 1988)。球果害虫は一般にこの凶作年に備えて長期休眠を発達させており、カラマツを加害するタネバエではフランスで *S. melania* (ACKLAND) の長期休眠とカラマツ球果の着生量との関係を10年間追跡した報告がある (ROQUES, 1988)。これによると、もっとも長い休眠は4年間つづき、休眠する率はその年から翌年への球果着生量の変化率に負の相関関係を示すという。今回の調査では休眠については全く調べていないが、上記のフランスにおけるヨーロッパカラマツに比べると日本のカラマツは凶作年が長く続くため、*S. melania* 以上に長期休眠をする率が高いと予想される。

次に球果の出すヤニに対する反応をみると、蛾の幼虫はこのヤニに接触すると身動きができなくなり、抜け出れないと死んでしまう。蛾の幼虫がヤニを防ぐためにとっている方法は、頭を左右に振りながら口から糸を出して流出してくるヤニの表面を完全に覆う方法である。幼虫は孔道を穿って食べ進む時、孔道壁面に糸を厚く張りめぐらしてヤニが出てくるのを止める (写真-6)。しかし体の小さな1齢幼虫ではヤニに対処しきれないことが多く、トドマツのようにヤニを多量に出す球果の表面には、孵化した幼虫が穿入を始めて間もなくヤニのために失敗した孔がよくみられる。トドマツ球果におけるマツトビマダラシムシ (*Graitarmata margarotana* (HEINEMANN)) の1齢幼虫の穿入成功率は6割に満たなかった。これに対し、タネバエ幼虫はヤニには非常に強く、

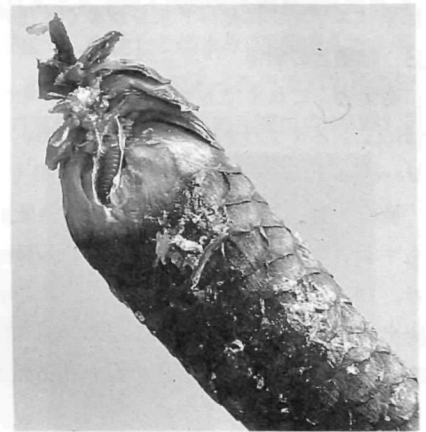


写真-6 マツトビマダラシムシの孔道

幼虫を水飴状のヤニの中に閉じ込めてやっても自由に動きまわっている。ヤニから抜け出てきた幼虫に付着しているヤニは、孔道の中を通ると壁面との摩擦によってすぐにとれるので、幼虫は体の表面にヤニをはじく物質を分泌しているらしい。タネバエの孵化幼虫が球果内に穿入する際、蛾類に比べ死亡率が非常に低いのは、ヤニにまかれて死ぬことが少ないためと考えられる。またトドマツタネバエが穿入初期から粘着性の強いヤニを容易に外部へ排出できるのも、このヤニに強い性質によっている。

蛾の幼虫のような発達した大顎をもっていないタネバエは、球果の木化が進むと硬くなった組織を食べ進むことが困難になると思われる (上條 1991)。これを避けるためタネバエは球果がまだ柔らかいうちに摂食を完了させる。すなわち、球果害虫の中ではタネバエはもっとも早く成虫が出現するグループで、花粉飛散時期あるいはその直後に産卵する。幼虫の発育も早く、卵内で1回脱皮して2齢で孵化した幼虫は3齢を経て、6月下旬から7月に蛹化する。山田ら (1972) の報告から伺えるように、カラマツにはやや遅く出現して5月中旬に産卵する種類があるが、卵～幼虫期間は短く、カラマツタネバエと同じ時期に脱出、蛹化する。

タネバエに比べると蛾類の発育期間は長い。蛾類では一番早く出現し、トドマツの受粉時期から産卵するマツトビマダラシムシでも蛹化するのは7月中旬以降である。遅く出現するマツノマダラメイガやフトオビヒメナミシヤク (*Eupithecia gigantea* STAUDINGER) は9月まで加害し (上條 1989)、大型の種類ほど木化の進んだ球果を摂食する傾向がある。

タネバエの中で、これまでに生活史が調査された種類はすべて2齢幼虫で孵化してくる。1齢幼虫が

卵の中で脱皮して2齢になると、体は小さくなるが口鈎を含む頭咽頭骨格は著しく強大となる(山田ら, 1972, Plate 3 : A, B ; TRIPP, 1954, Figs. 9, 17 参照)。孵化した2齢幼虫は胸から先を前後に動かしながら口鈎で組織を削って穿入して行く。1齢幼虫の口器は未発達であり、これで球果を穿って中に入ることは不可能と思われることから、頑丈な口器を備えた2齢幼虫で穿入するようになったのだろう。さらに球果内で脱皮する回数を1つ減らして発育期間を短縮することにより、木化の強まる前に発育が完了できるよう適応していると見ることができる。また発育を早めることによって、あとから出現する蛾の幼虫との餌をめぐる競争をも回避している。

以上、蛾の幼虫と比較しながら、球果害虫としてのタネバエの特色を述べてきたが、このほか球果という閉鎖的な空間に棲んでいるため、種内関係、種間関係が強く現れる。

蛾類の幼虫では球果の内部を食べつくすと隣りの球果に移動する種があるが、タネバエの幼虫は球果から球果へ移動することはできない。したがって樹種により1つの球果で成育できるタネバエの数は限定される。球果が小型のカラマツ類では1匹だけ、やや大型のトドマツとエゾマツ類では数匹は成育可能である(実際には4匹以上入っている球果はなかった)。このためタネバエには球果当たりの卵・幼虫数を調節する機構があって、成虫は1球果に1卵ずつ産卵する。しかし球果の数が少ないと、すでに産卵されている球果に産卵するため球果当たり卵数は増加する。この場合、球果の中で2齢幼虫同士の共食いが生じ、とくに球果の小さいカラマツでは共食いが幼虫の数の調節にかなりの役割を果たしていると考えられる。HEDLIN (1967) はヒメハマキの1種 *Laspeyresia piperana* KEARFOTT の若齢幼虫が *Pinus ponderosa* の種子に複数穿入した場合、共食いがおきて1匹だけ生き残ると報告している。球果害虫では共食いによる数の調節は珍しいことではないのかもしれない。

他の種類との関係をみると、カラマツ球果ではツマクロテンヒメハマキ、マツノマダラメイガ幼虫によるカラマツタネバエ蛹の捕食が目立ち、タネバエ被害部に2次的に入る蛾類とハエ類は少なかった。球果の大きいトドマツ、エゾマツ類では逆に2次性の種と数が増え、とくにエゾマツではオオクロテンカバナムシヤク若齢幼虫がタネバエの孔道内で生活するという依存的な関係がみられた。このようにタネバエは最初に球果に入って短期間で発育を終了するので、多くの昆虫がその被害部を利用している。タネバエに比べると蛾の幼虫の被害部には2次性昆虫が少なく、たとえばトドマツ球果に多いマツトビマダラシムシは、花粉の飛散時期から産卵を始め、トドマツタネバエよりやや遅れて脱出する。しかしマツトビマダラシムシ単独の被害部には2次性昆虫は少なく、この原因としては、マツトビマダラシムシは孔道の壁を糸で厚く覆うため乾燥しやすく、餌として不適であると考えられる。タネバエ被害部は適度に湿っており、また種子から種子へと最短距離を移動していくため食べ残しが多く、より好適な餌となっているのだろう。

以上、球果の小さなカラマツでは餌をめぐる種内、種間の競争が目立ち、この競争は北海道以外の地域ではタネバエの種類数が増えるためさらに激化しているだろう。逆に球果の大きいトドマツ、エゾマツ類では競争はあまり見られず、タネバエに依存する種が増える傾向にある。さらにタネバエが加害している球果では、ヤニの分泌量が少なくなると、あとから穿入する蛾の幼虫の死亡率を下げているということも十分考えられる。

文 献

- 浅川澄彦・勝田 柁・横山敏孝編 1981 日本の樹木種子. 針葉樹編 林木育種協会 150頁
 FANG, S.-Y., ROQUES, A., & SUN, J.-H., 1988 [Report on the survey of cone and seed insects in conifer forest in Northeast China.] (In Chinese with English summary.)

- Jour. Northeast For. Univ., 16 : 91-98
- FANG, S.-Y., ROQUES, A., & SUN, J.-H., 1989 Results of a survey of cone and seed insects in some conifer forests of Northeast China. In MILLER, G. E (ed.), Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference, S2.07-01, IUFRO, 1988, Victoria, B. C., Canada, pp. 2-11
- HEDLIN, A. F., 1967 The pine seedworm, *Laspeyresia piperana* (Lepidoptera : Olethreutidae), in cones of ponderosa pine. Can. Ent., 99 : 264-267
- HEDLIN, A. F., 1973 Spruce cone insects in British Columbia and their control. Can. Ent., 105 : 113-122
- 上條一昭 1989 球果を加害する蛾類幼虫の見分けかた. 光珠内季報 76 : 15-19
- 上條一昭 1991 主要針葉樹の球果害虫. 光珠内季報 85 : 4-8
- 上條一昭 1992 北海道における針葉樹球果昆虫の種類. 森林保護 230 : 26-28
- 松浦 堯・余語昌資 1967 トドマツ球果の被害(予報). 日林北支講 16 : 101-104
- MATTSON, W. J., 1971 Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red pine seed-production areas. Can. Ent., 103 : 617-621
- MICHELSSEN, V., 1988 A world revision of *Strobilomyia* gen. n.: the anthomyiid seed pests of conifers (Diptera : Anthomyiidae). Syst. Entom., 13 : 271-314
- 日本気象協会北海道本部 1988-1991 北海道の気象. 札幌
- PULKKINEN, M., 1989 The distribution and ecology of the *Strobilomyia* flies (Diptera, Anthomyiidae) infesting larch seed and cones in Finland. Ann. Entomol. Fennici, 55 : 41-47
- ROQUES, A., 1983 Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères en France. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, 135pp.
- ROQUES, A., 1988 The larch cone fly in the French Alps. In BERRYMAN, A. A. (ed.), Dynamics of forest insect populations : patterns, causes, implications. pp. 1-28, Plenum Press. New York.
- ROQUES, A., MARTINEZ, M., & DELPLANQUE, A., 1983 Les diptères Anthomyiidae du genre *Lasiomma* STEIN ravageurs des cônes et graines de Mélèze d'Europe (*Larix decidua* MILL.) en France. I. Taxonomie et répartition. Z. ang. Ent., 95 : 429-439
- ROQUES, A., RAIMBAULT, J. P., & DELPLANQUE, A., 1984 Les diptères Anthomyiidae du genre *Lasiomma* STEIN ravageurs des cônes et graines de Mélèze d'Europe (*Larix decidua* MILL.) en France. II. Cycles biologiques et dégâts. Z. ang. Ent., 98 : 350-367
- SKRZYPCZYNSKA, M., 1982 The entomofauna of the cones of spruce, *Picea abies* (L.) KARST. in Poland. Z. ang. Ent. 94 : 21-32
- SUWA, M., 1971 Notes on the genus *Lasiomma* STEIN in Japan, with descriptions of two new species (Diptera : Anthomyiidae). Kontyu, 39 : 28-36
- SUWA, M., 1983a Supplementary notes on the family Anthomyiidae of Japan (Diptera), II. Akitu(n.s.), 52, 20 pp
- SUWA, M., 1983b Notes on Korean Anthomyiidae, with descriptions of two new species and one new subspecies (Diptera). Nature & Life, 13 : 23-44

- TRIPP, H. A., 1954 The instars of a maggot (*Pegohylemyia*) inhabiting white spruce cones. *Can. Ent.*, 86 : 185-189
- 山田房男ほか 1971 国有林における採種園の害虫防除. 昭和45年度国有林野事業特別会計林業試験成績報告書
- 山田房男・小林一三・山崎三郎・小沢孝弘 1972 カラマツ球果の害虫カラマツタネバエ *Hylemya laricicola* KARL (Diptera : Muscidae) に関する研究. 林試研報 247 : 15-68
- YAO, W.-S., FANG, S.-Y., & ROQUES, A., 1991 Specific composition, bio-ecological characteristics and population dynamics of the larch cone fly (*Strobilomyia* spp. ; Dip. Anthomyiidae) complex in the Da Khinggan and Xiao Khinggan mountains in China. *J. Appl. Ent.*, 112 : 454-463

Summary

Investigations on the life-histories and habits of, as well as damage by, anthomyiid cone flies (*Strobilomyia* spp.) infesting cones of larch, fir and spruce were made from 1988 to 1991 in central Hokkaido, Japan. The cone crops at the study sites were poor or moderate during the four years except for *Picea jezoensis* which had a heavy crop in 1991.

Larch is not native to Hokkaido, but *Larix leptolepis* was introduced from central Honshu and *L. gmelinii* var. *japonica* from Saghalien and the Kurile Islands. Only *S. laricicola* (Karl) has been found from cones of both larches, though some additional species seem to occur in central Honshu. The seasonal occurrence of the stages of *S. laricicola* in Hokkaido is shown in Fig. 3.

Adults emerged late April and deposited their eggs among the bud scales of the female flower during the pollination period. No eggs were found on the bracts. The hatched second instar larvae crawl among needles towards the base of cone to tunnel down the scale. The gallery pattern made by the second instar larva was almost the same as that figured by Roques *et al.* (1984). The third instar larvae never entered the cone axis but tunneled spirally upward around the axis to the middle part of the cone, where they often pupated. The percentage pupating in the cone ranged from 24% to 81% (Fig. 1), which was significantly inversely correlated with the precipitation in late June, a period during which larvae left cones to pupate (Fig. 2). Cannibalism often occurred when second instar larvae encountered in the base of the cone, and only one survived by the end of the second instar.

It destroyed 45-86% of *L. leptolepis* cones in poor crop years. Cone damage to *L. gmelinii* var. *japonica* was always low, ranging from 1% to 19%.

S. todocola (Suwa) is known to occur only in Hokkaido. It attacks cones of todo-fir, *Abies sachalinensis*. Adults lay their eggs between scales near the top of the cone during or after the pollination period. The larvae hatched as the second instar. Soon after tunneled into the cone, they discharged resin at the exit of the gallery, which became a globular mass about 10 mm in diameter. Fully developed larvae left the cone to pupate in the ground in early July. A few cases of cannibalism were also observed.

This cone fly is the most important pest of todo-fir cones, destroying up to 50% of the cones in light to moderate crop years.

In Hokkaido, *S. anthracina* has been reared from cones of *Picea jezoensis* and *P. glehnii*, both native to Hokkaido. Its life-history and habits in Hokkaido were similar to those described by Roques (1983) but the mass of resin on the cone surface was not observed in both host trees. Cone damage was 21–55% in light crop years and 10% in the heavy crop year.

The first instar larva of the cone flies in the egg has small, undeveloped mouth parts, whereas the second instar larva has well-developed ones with large, stout mandibles. Moulting to the second instar in the egg shell enables the newly hatched larva to penetrate easily into the scale and to complete its development before the cone tissue becomes too hard to bore.

Unlike lepidopterous larvae, cone fly larvae are free from resin, so that mortality due to resin is usually very low even for the larvae initiating boring into the cone, and in extremely resinous cones such as todo-fir the larvae are able to discharge resin from the gallery.

Many secondary insects were found to be associated with infested areas by the cone flies. Although it is a primary pest of spruce cones, *Epithecia abietaria* (Goeze) very often deposited its eggs in the infested area by *S. anthracina* and the young moth larvae fed on dead scales.