

## マツカレハの卵寄生蜂主要種の比較生態、特に天敵としての有効性に関する諸要因について

広瀬, 義躬  
九州大学農学部昆虫学教室

<https://doi.org/10.15017/23029>

---

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 24 (2), pp.115-148, 1969-06. 九州大学農学部  
バージョン：  
権利関係：

マツカレハの卵寄生蜂主要種の比較生態、特に天敵としての有効性に関する諸要因について\*

広瀬 義 射

Comparative ecology of some hymenopterous egg parasites of the pine moth, *Dendrolimus spectabilis* Butler (Lepidoptera: Lasiocampidae), with special reference to the factors affecting their efficiency as natural enemies

Yoshimi Hirose

I. 緒 言

マツカレハ *Dendrolimus spectabilis* Butler は日本や韓国に広く分布し、これらの国ではマツ類の害虫の中でも最も重要なものの1つである。この害虫には多くの天敵が知られているが、中でも卵寄生蜂の2、3の種がしばしば高い寄生率を示して重要な生物的死亡要因の1つになっていることは、マツカレハの個体群動態についての最近の諸研究(Kokubo, 1955; Kim *et al.*, 1965) でも明らかにされている。

これまで日本で知られているマツカレハの卵寄生蜂の種類は第1表に示した通りであるが、一日にマツカレハの卵寄生蜂といつても、天敵としての有効性に関

与する要因はそれぞれの種類によつて異なつていと思われる。その結果として、ある種類の卵寄生蜂はある特定の時期や地域に有効に働くが、他の種類では別の時期や地域に有効に働くということが考えられる。

古く 1920年代からマツカレハの卵寄生蜂の生態については断片的ながら多数の報告があり(高木, 1925; 神谷, 1934; Kamiya, 1936), また近年、マツカレハの卵寄生蜂のいくつかの生態学的な面についてはかなり詳しい研究が行なわれ、多くの知見が明らかにされている(盛野・野淵, 1960; 小久保, 1963; 広瀬, 1964; Kim *et al.*, 1935; Hirose *et al.*, 1968 a, b). しかし、前述のような観点から広くマツカレハの卵寄生蜂の各種について、その天敵としての有効性に関する生態学的諸要因を比較検討する試みは未だ行なわれていない。そのような試みによつて、いろいろな要因のうちでより重要なものを決定することができれば、それぞれの種の蜂が天敵として有効に働く時期や場所についての条件をも明らかにすることができ、これらの卵寄生蜂によるマツカレハの生物的防除を進めて行く上で大きな手掛りが得られることになる。そこで、著者は 1960年から 1967年まで野外と室内の両方で、マツカレハの卵寄生蜂の数種について、その天敵としての有効性に関するいくつかの生態学的諸要因を明らかにするよう努めてきた。この研究で、野外の仕事は主として福岡市の北方に広がるクロマツ海岸林で行ない、また、室内実験の材料も大半はこの地域から得た。この地域ではキイロタマゴバチ *Trichogramma dendrolimi* Matsumura, マツケムシクロタマゴバチ *Telenomus dendrolimi* (Matsumura), フタスジタマゴバチ *Anastatus japonicus* Ashmead

Table 1. A list of known hymenopterous egg parasites of the pine moth in Japan.

Family	Species
Scelionidae	<i>Telenomus dendrolimi</i> (Matsumura)
Trichogrammatidae	<i>Trichogramma dendrolimi</i> Matsumura
Eupelmidae	<i>Anastatus japonicus</i> Ashmead
	<i>Anastatus gastropachae</i> Ashmead
	<i>Pseudanastatus albitarsis</i> (Ashmead)
Encyrtidae	<i>Ooencyrtus kuvanae</i> (Howard)
	<i>Tyndaricus navae</i> Howard†
Pteromalidae	<i>Pachyneuron</i> sp.†

† Secondary parasite

\* Contribution Ser. 2, No. 310, Entomological Laboratory, Kyushu University.

の3種が主要なマツカレハの卵寄生蜂であつた。一方、野外での若干の研究資料および材料を得た熊本市近郊の山地のマツ林では、これら3種に加えてマツケムシハネミジカヤドリバチ *Anastatus gastropachae* Ashmead とシロオビタマゴバチ *Pseudanastatus albitarsis* (Ashmead) の2種も普通に生息していた。以上5種の卵寄生蜂は広く日本の他の地域にも共通で、日本でのマツカレハの卵寄生蜂として代表的なものと思われるので、この論文ではこれら5種をマツカレハの主要な卵寄生蜂として取扱うことにする。

本論に入るに先立ち、この研究を終始、懇切に御指導下さった九州大学安松京三教授に心から御礼申し上げる。また、この論文をとりまとめるに際し、有益な助言をいただき、絶えず激励を与えられた九州大学鳥居酉蔵教授に厚く御礼申し上げる。さらに、この研究の遂行に当つて、多大の御支援をいただいた九州大学平嶋義宏助教授はじめ昆虫学教室の方々、特に現在は農林省園芸試験場と高知県農林技術研究所にそれぞれ所属される志賀正和、中筋房夫の両氏、および農林省林業試験場九州支場倉永善太郎氏に深い感謝の意を表す。

## II. クロマツ海岸林におけるマツカレハの卵寄生蜂主要種の活動

マツカレハ卵寄生蜂の主要種について、それらの天敵としての有効性に関与する要因を検討するに先立ち、野外でのこれらの卵寄生蜂各種の寄生活動の実態を詳しく知ることが後の論議の上でも必要である。ここでは、その1例として、1960~1963年に福岡市の近くのクロマツ海岸林で調べたマツカレハの卵寄生蜂主要種の活動の季節的、年次的傾向について述べる。以下に掲げる資料の一部は既に著者の報告したところであるが(広瀬, 1964), ここにはその後の調査結果をも加えてとりまとめた。

### 1. 調査方法

調査を行なつた地点は第1図に示すように、花見A, 花見B, 上府, 箱崎の4林分である。これらの林分の記載については既に詳しく述べたので(広瀬, 1964; Hirose *et al.*, 1968a), ここでは略記するにとどめる。

調査4林分のうち、花見A, 花見B, 上府の3カ所は樹高1.5~3.5mの幼令クロマツの純生林である。これらの林分は林床の植生も互いに類似しており、チガヤ, ピロウドテンツキ, コスズメガヤなどの禾本科

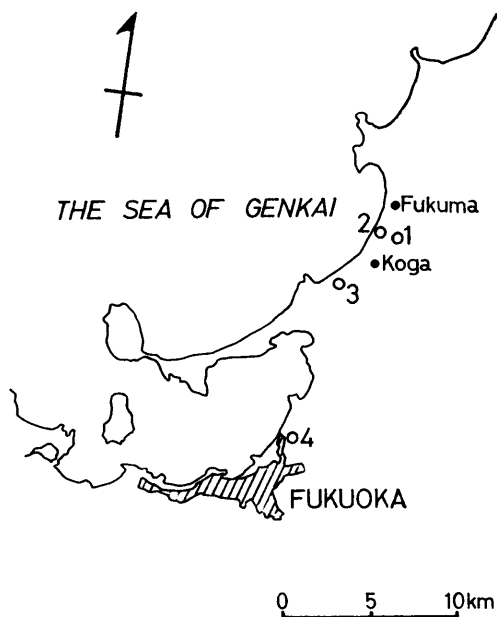


Fig. 1. Map showing the location of four study plots in the Japanese black pine forest on the coast of Fukuoka district. 1: Hanami A, 2: Hanami B, 3: Kaminofu, 4: Hakozaki.

の雑草が裸地にまばらに生えている。上記3林分と異なり、箱崎は墓地として利用されているクロマツと他の雑木との混交林で、クロマツの他にニセアカシヤ, センダン, キョウチクトウなど種々の木本が生えている。また、クロマツは樹高10m以上の壮令のものと1.5~3.5mの幼令の2群に大別され、前者の樹冠のために林分内は他の3林分よりも明らかに薄暗い。土は4林分ともに砂で水はけはきわめて良い。

各調査林分では次に記すような数のクロマツを無作為に(ただし1963年の花見Bでは他の目的の調査のため一定正方形区画内の全数を)選び、固定した調査木とした。調査本数: 花見Aは1960年に46本, 花見Bは1961年に46本, 1962年に67本, 1963年の第1世代には278本, 第2世代には374本, 上府は1961年に25本, 1962年の第2世代に30本, 箱崎は1960年に44本, 1961年に37本(ただし幼令木のみを対象)。これらの調査木について、マツカレハ卵のみられる6月から10月にかけて、約1週間の間隔で(ただし1963年の花見Bでは第1世代は10日間隔, 第2世代は世代の末期に1回だけ)木全体をくまなく探索した。発見した卵塊は1961年以前の調査ではすぐ室内に持ち帰り、その後寄生主幼虫が孵化し、寄生してい

る蜂も全部羽化し終るまで室内におき、次に卵粒毎に寄生の有無を調べ寄生の割合を算定した。しかし、卵塊を野外で発見後すぐ採取すれば、その後も蜂が寄生する可能性のある卵塊をも持ち帰るおそれがあり、寄生率を過小に評価することも考えられるので、1962年には発見した卵塊にはビニールテープでその付近のマツ葉に目印をし、その後さらに4日間野外に放置して蜂の産卵が完全に終わった後で持ち帰るようにした。さらに、1963年には目印をした後、10日間野外に放置して蜂の産卵にさらした。この場合には、寄生されない卵では寄主幼虫も孵化してしまい、また寄生した蜂も大部分が羽化してしまつた後で採集することになり、寄主と寄生蜂のどちらの個体群も採集によつて損わず、きわめて信頼性の高い値が求められたと思われる。この場合の卵塊では、既に報告したように(広瀬, 1964; Hirose *et al.*, 1968a), 寄主幼虫が孵化した卵の一部残された卵殻や、蜂が脱出した後の寄生卵の色と蜂の脱出孔などによつて容易に寄生の有無を確認でき、また寄生していた蜂の種も識別できた。なお、寄主幼虫も蜂も脱出しないう卵については解剖して寄生の有無を判別、死ごもつている蜂によつてその種を確認した。

## 2. 調査結果と考察

調査の結果得られた主要卵寄生蜂3種、キイロタマゴバチ、マツケムシクロタマゴバチ、フタスジタマゴバチの寄生活動の季節的な消長を第2図には寄主卵の木当り密度とともに卵粒寄生率および寄生卵の木当り密度で示した。

第2図A~Dにみられるように、花見A、花見B、上府の3林分では寄主マツカレハの産卵には年に2つの山が認められた。すなわち、1つは6月中旬から7月上旬までの約1カ月間と、後1つは8月下旬以降9月下旬までにそれぞれみられるものである。前者は第1世代に当り、後者は第2世代に当るが、第2世代の発生は第1世代のごく一部のものに由来するので、第1世代にくらべて産下される卵の密度は例年きわめて低い。

さて、卵寄生蜂の活動についてみると、第1世代の場合、1962年の花見Bを除いては、どの地域でもキイロタマゴバチの活動が最も著しかった。また、この寄主世代内でのこの蜂の活動経過はきわめて特徴的で、マツカレハの産卵末期に近づくにしたがつて、最初低い寄生率も急激に上昇する傾向が認められた。マツケムシクロタマゴバチはキイロタマゴバチについて寄主第1世代に活動の著しい蜂であり、またキイロタマゴ

バチほどではないが、やはりマツカレハの産卵末期にかけて寄生率の上昇傾向を示す場合がみられた。フタスジタマゴバチは3種のうちでは最も寄生活動は低調で、花見A、上府では年間を通じて全く寄生は認められないほどであつた。この種は寄主第1世代に寄生した場合にも、他2種の蜂で認められるようなマツカレハの産卵末期に活動が著しくなるような傾向は全くなかつた。

一方、秋季の寄主第2世代には、第1世代と相違して、キイロタマゴバチの活動はほとんどみられなかつた。このことと対照的に、マツケムシクロタマゴバチのこの時期の寄生率はきわめて高く、50%以上、しばしば90%を越える高率の寄生が認められた。

寄生卵の木当り密度からも推定されるように、寄主第1世代の卵が産み終えられた頃に形成された高い密度のキイロタマゴバチの個体群とこの蜂について密度の高いと思われるマツケムシクロタマゴバチの個体群のその後の推移を追跡するため、第1世代と第2世代の寄主卵が存在する時期の中間で全く林内に寄主卵のない期間である8月に、室内で別に飼育して得たマツカレハの卵を花見Bの林分に設置して蜂の寄生状況を調べた。この場合、マツ葉に産ませた寄主卵20~30個を単位卵塊として針金で調査木の各部にしばりつけた。2年に亘るその調査の結果を第2表に示した。この表から明らかなように、設置卵塊にはキイロタマゴバチの寄生は全く認められなかつたのに対し、マツケムシクロタマゴバチは設置の度毎に寄生が認められた。そして、寄生卵の木当り密度から推定されるように、前年よりも寄主第1世代での蜂の羽化密度が高かつたと思われる1962年には、マツケムシクロタマゴバチのきわめて高い卵粒寄生率が得られた。このことから、マツカレハ第1世代の産卵末期の寄生卵から羽化したキイロタマゴバチは8月上旬には既に林内には姿を消しているが、同じ時期の寄生卵から羽化したマツケムシクロタマゴバチは秋の寄主第2世代まで高い個体群密度を維持していることが推察される。また、この林分では寄主第2世代にフタスジタマゴバチの寄生がみられたことと符合するように、この寄主の空白時期に密度は低いながらも、フタスジタマゴバチはマツケムシクロタマゴバチとともに林内に生息していることがわかつた。

さて、箱崎の林内では、これまで述べた花見A、花見B、上府の3つの林分とは寄主卵の消長でも蜂の活動状況でも著しく相違していた(第2図, E, F)。この林分ではマツカレハの産卵には年間を通じて3つ

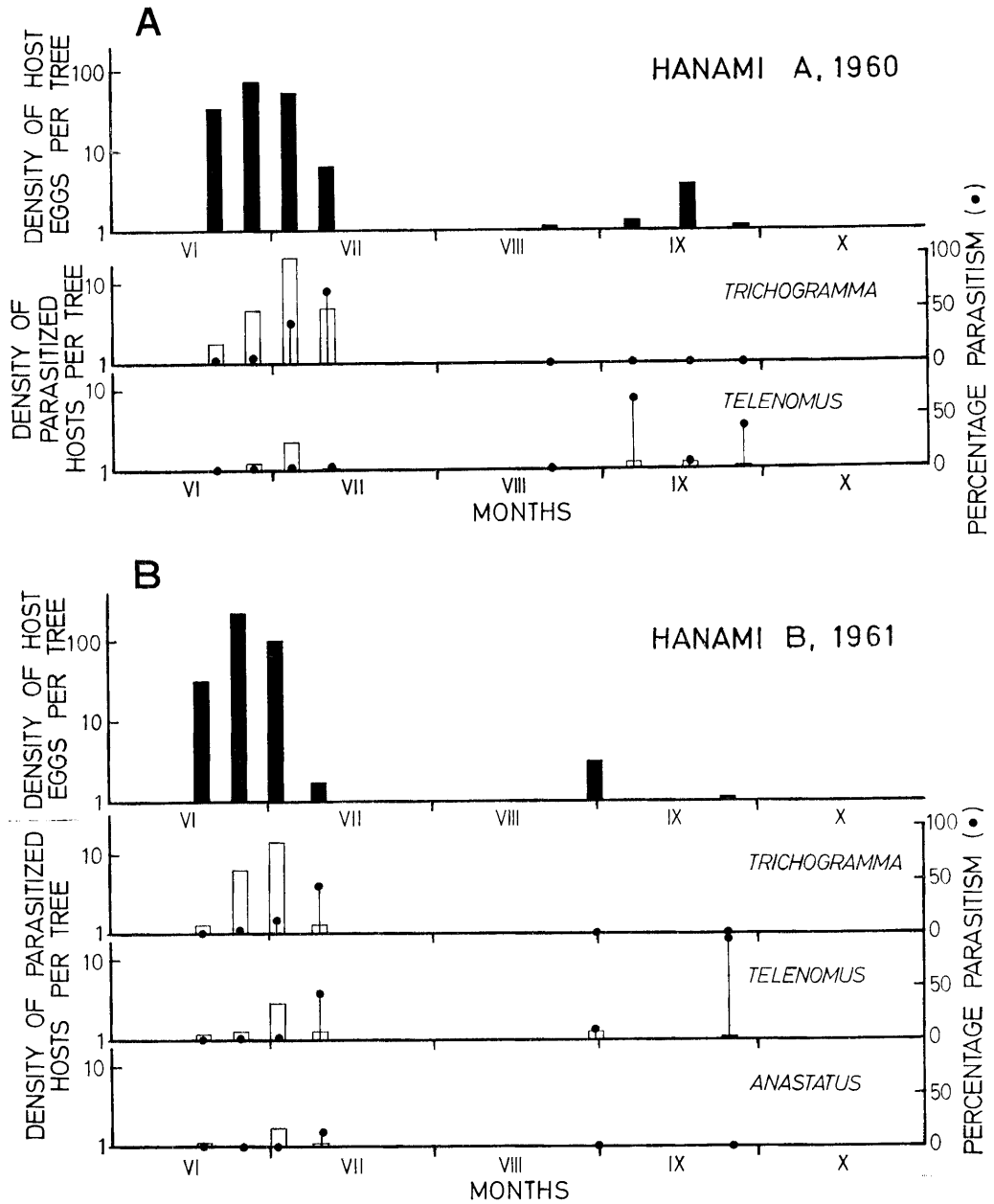


Fig. 2. Seasonal prevalence of eggs of the pine moth and the trend of parasitism by three principal egg parasites, *Tr. dendrolimi*, *Tel. dendrolimi*, and *A. japonicus*, at study plots in the Japanese black pine forest near Fukuoka. Ordinates on the left:  $(n+1)$  values of density of pine moth eggs per tree and those of density of parasitized pine moth eggs per tree on the logarithmic scale. A: Hanami A in 1960, B: Hanami B in 1961.

の山がみられ、6月中旬～7月上旬の山は明らかに他の3林分での第1世代に、また8月下旬以降秋季の山

は第2世代にそれぞれ対応するものであるが、両者の中間で7月下旬以降8月中旬にみられる大きな山は、

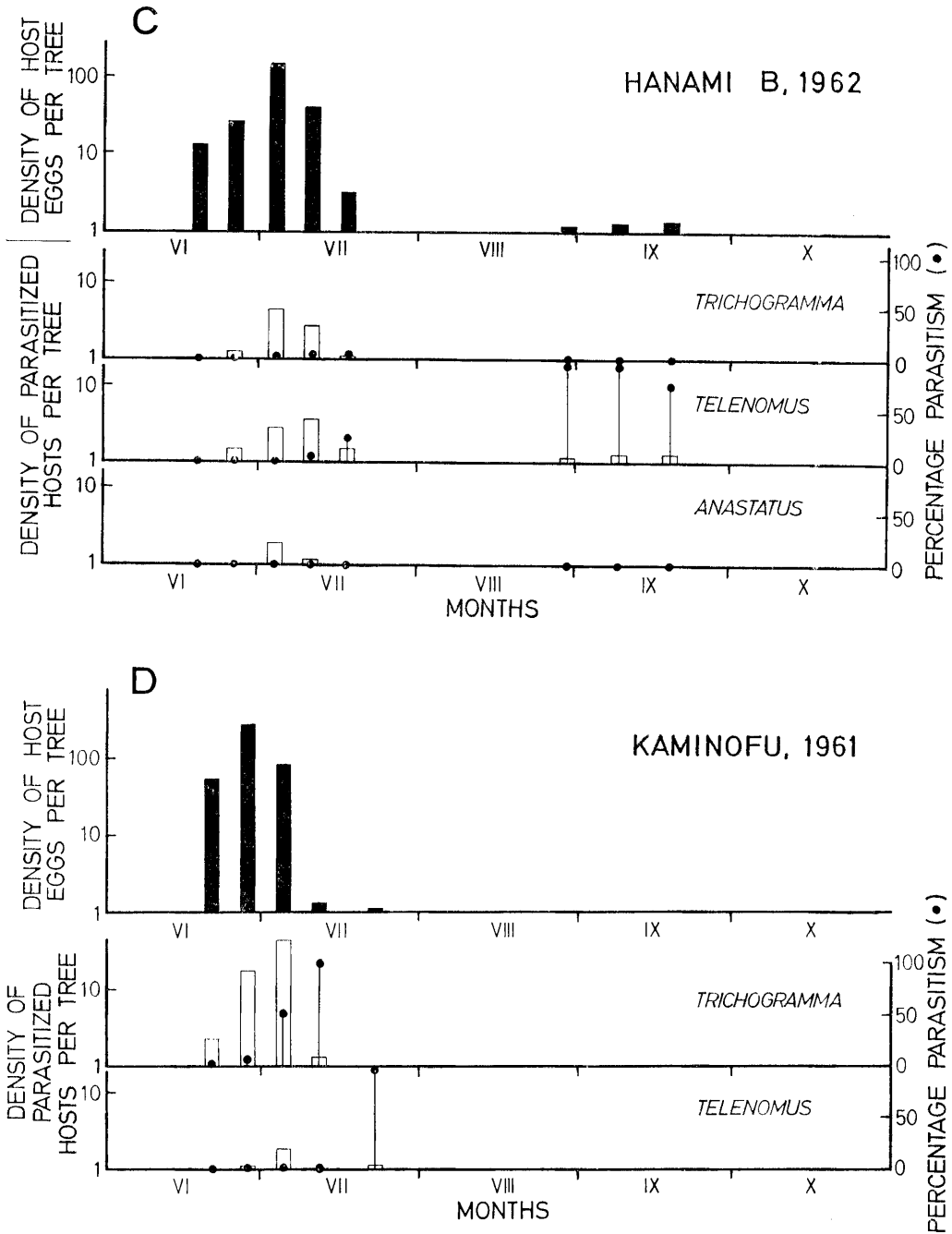


Fig. 2 (cont.). C: Hanami B in 1962, D: Kaminofu in 1961.

既に指摘したように（広瀬，1962），やはり第1世代に該当するものである．これら3つの山は互いに一部重複しているので，この林分には6月中旬から10月まで連続してマツカレハ卵が存在していることになる．このような寄主卵の消長に対応して，箱崎ではキ

イロタマゴバチ，マツケムシクロタマゴバチ，フタスジタマゴバチの3種がこの長い寄主卵の存在期間中ずつと生息を続けていた．ただ，キイロタマゴバチは寄主卵が豊富な8月中は活発に活動しているが，他の3つの林分と同じように，秋季になると林内に寄主卵があ

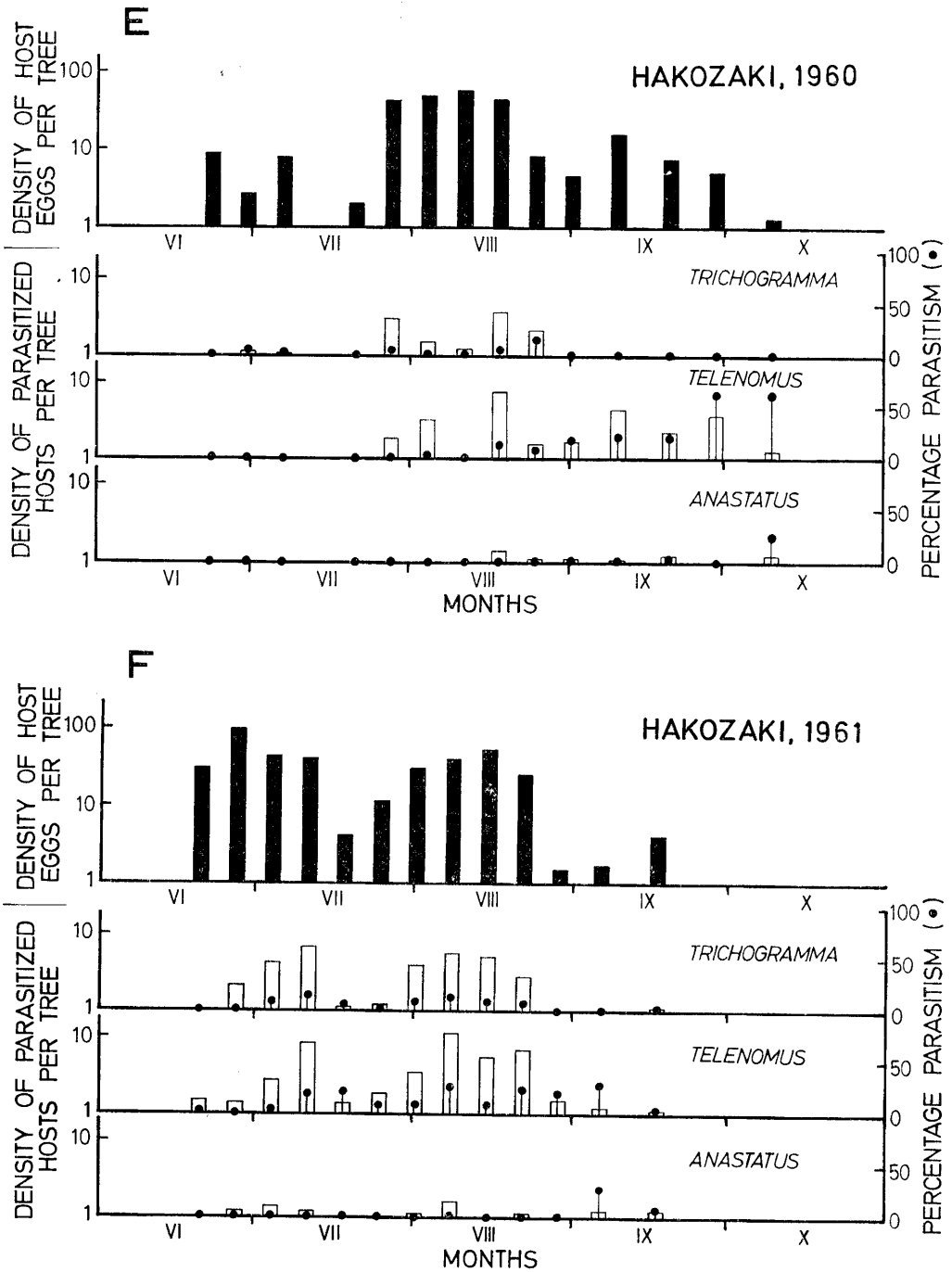


Fig. 2 (cont.). E: Hakozaiki in 1960, F: Hakozaiki in 1961.

る程度存在しても寄生がほとんどみられなかつた。

これまでに述べたクロマツ海岸林でのマツカレハの主要卵寄生蜂 3 種の 寄生活動を最終的に評価するため、第 3 表には寄生世代別に寄主卵密度と各種の寄生

蜂の寄生率を算出して示した。この表によれば、寄生第 1 世代では、年次、林分によつて違いはあるが、キイロタマゴバチが最高の寄生率を示すことが多く、また、マツケムシクロタマゴバチも時には前者を上回る

Table 2. Parasite attack on the pine moth eggs placed artificially at Hanami B in the Japanese black pine forest near Fukuoka during the period when the natural hosts are not available in the study plot.

Year	Period of egg masses exposed	No. of egg masses placed	Total no. of eggs	Percentage parasitism by			
				<i>Tr. dendrolimi</i>	<i>Tel. dendrolimi</i>	<i>A. japonicus</i>	
1961	Aug. 9—13	11	265	Egg masses Eggs	0 0	45.5 9.1	0 0
	Aug. 13—17	13	322	Egg masses Eggs	0 0	38.5 5.6	23.1 8.1
1962	Aug. 5—9	26	599	Egg masses Eggs	0 0	57.7 34.4	3.8 1.7
	Aug. 9—13	13	330	Egg masses Eggs	0 0	84.6 67.9	0 0
	Aug. 13—18	9	206	Egg masses	0	55.6	0
				Eggs	0	47.6	0

Table 3. Egg parasitism of the pine moth in the Japanese black pine forest near Fukuoka.

Study plot	Year	Pine moth generation	Density of the pine moth eggs per tree	Percentage parasitism by			Total
				<i>Tr. dendrolimi</i>	<i>Tel. dendrolimi</i>	<i>A. japonicus</i>	
Hanami A	1960	First	163.3	17.6	1.0	0	18.6
		Second	3.2	0	12.8	0	12.8
	1961	First	358.5	5.2	0.8	0.2	6.2
		Second	2.1	0	9.3	0	9.3
Hanami B	1962	First	227.9	2.6	2.5	0.5	5.6
		Second	0.9	0	86.4	0	86.4
	1963	First	228.4	7.9	13.0	0.7	21.6
		Second	21.4	0.3	65.5	8.8	74.6
Kaminofu	1961	First	409.1	14.4	0.2	0	14.6
		Second	0	—	*	—	—
	1962	Second	3.0	0	90.1	0	90.1
		1960	First	217.0	3.1	4.5	0.2
Second	29.6		0	28.4	1.8	30.2	
Hakozaki	1961	First	357.3	6.8	9.7	0.04	16.5
		Second	3.8	2.6	7.7	10.3	20.6

\* A high level of parasitization occurred in egg masses obtained from trees other than sample trees.

寄生率を示している。しかし、フタスジタマゴバチの寄生率は常にきわめて低い。この寄主世代では、世代内で一時的にキイロタマゴバチなどによって高い寄生率が記録されることがあつても、世代内で通算すれば卵寄生蜂全種の寄生率は高くても20%程度で、他の地方で記録された寄生率とくらべてかなり低い。特に、この調査を行なつた地域の寄主第1世代の密度は例年著しく高いから、この程度の寄生率では非常に多くの寄主卵が蜂の寄生を免れて生存することになり、卵寄生蜂の寄生だけではマツカレハの個体群を抑える

ほどの影響を及ぼさないように思われる。一方、寄主第2世代では70~90%にも及ぶ高い卵寄生蜂の寄生率が示されるが、それは主としてマツケムシクロタマゴバチの活動によつてゐる。この世代でのキイロタマゴバチの寄生率はきわめて低く、むしろフタスジタマゴバチが時として高い寄生率を示している。この寄主世代での卵寄生蜂の寄生率が非常に高いにもかかわらず、この世代は第1世代の幼虫のごく一部が發育を進めて生ずるもので、例年はマツカレハの個体数変動をほとんど左右しない程度の低密度の寄主卵しかみられない



ため、マツケムシクロタマゴバチの高率の寄生も寄主個体群にあまり有効に作用していないと思われる。

以上述べたような福岡付近のクロマツ海岸林におけるマツカレハ卵寄生蜂の寄生活動の状況は、これまで報告された他の地方の場合と必ずしも一致しない。Kokubo (1965) は茨城県鹿島地方で6年間に亘って卵寄生蜂の寄生率を調査した。彼の報告によれば、この地方では一般にキイロタマゴバチの寄生率は年間を通じて著しく低率である。これに対して、マツケムシクロタマゴバチの寄生率が寄主第1、第2両世代を通じて高く、毎年卵寄生蜂の寄生卵塊のおよそ80%以上はこの蜂の寄生によつて占められ、寄主第1世代でも福岡付近の場合と比較にならない高率の寄生が記録されている。ただ、寄主の第2世代では第1世代にくらべて一層この蜂の活動が著しく、寄主密度にかかわりなく高い寄生率を示すことを認めている点は著者の調査結果と一致しており、きわめて注目すべきことと思われる。マツケムシクロタマゴバチについては、キイロタマゴバチよりもフタスジタマゴバチの方が例年高率の寄生を示していることも福岡付近の場合と異なっている。小久保 (1968b) はまた千葉市においても数年に亘るマツカレハの卵寄生蜂の寄生率の調査結果を報告している。これは第1世代だけの調査であるが、キイロタマゴバチとフタスジタマゴバチがともに寄生率が低く、しかも、後者の寄生率が前者のそれに及ばない点は福岡付近の場合と似ている。しかし、マツケムシクロタマゴバチの寄生は全く見出されていない。一方、藍野・野瀬 (1960) は茨城、神奈川、埼玉の各県下でマツカレハ卵寄生蜂の寄生率を調べ、キイロタマゴバチが最優占種であることを結論しているが、また、マツケムシクロタマゴバチも地域的にはきわめて高い寄生率を示すことを認めている。小田・倉永 (1962) の調査した熊本市や佐賀県下の場合には、卵寄生蜂の寄主第1世代への寄生の大半はキイロタマゴバチによるもので、5年間における両地域のこの種の寄生率はそれぞれ32.4~58.6%、17.1~76.6%と福岡付近の場合にくらべてかなり高い値が得られている。また、韓国での調査ではキイロタマゴバチが最も寄生率の高い種で、他の寄生蜂の示す寄生率は著しく低い (Kim *et al.*, 1965)。

以上のように、著者の調査結果も含めて、日本各地および韓国でのマツカレハの卵寄生蜂各種の寄生活動を概観すると、地方によつてかなりの相違がみられ、各種の蜂の活動には次章で示すような多くの要因が複雑に関与していることを暗示している。

### III. マツカレハの卵寄生蜂主要種の天敵としての有効性に関する諸要因

一般に寄生蜂の天敵としての有効性には非常に多くの直接的、間接的な要因が関与していると思われる。それらの要因は相互に緊密に関連し合っており、切り離して考察することは困難であるが、著者は便宜上、寄生蜂の天敵としての有効性に関する要因を次のように3大別して考えたいと思う。

まず第1に寄生蜂の生態的特性——これには産卵能力、寄主探索能力、寿命など天敵としての寄生蜂の能力をも含めた寄生蜂の種に固有な生態的特性である。第2に寄主個体群の時間的、空間的分布特性——寄生蜂は寄主が存在してはじめてその種を存続できるわけで、寄生蜂の活動が寄主の影響を直接、間接に受けることはいうまでもない。そして寄生蜂の天敵としての有効性は寄主の個体群に対するものとして考察されなければならないことから、当然、寄主個体群のあり方、すなわち寄主個体群の季節的消長、空間的分布などの諸特性が寄生蜂の天敵としての有効性に大きな影響をおよぼすと考えられる。第3にその他の要因——上記2つの要因以外のもので、たとえば二次寄生蜂による寄生や同じ寄主を攻撃する他の寄生蜂種との競争、あるいは気候、天候、など特定の寄主——寄生蜂系外の生物的、非生物的な諸要因を意味している。

以下に著者は上記の3大区分の中でさらに細かないろいろの要因わけを試み、それぞれの要因についてマツカレハの卵寄生蜂各種を比較検討したいと思う。

#### 1. 寄生蜂の生態的特性

##### a. 産卵能力

寄生蜂の産卵能力はその増殖能力とも関係するので寄生蜂の天敵としての有効性をはかる重要な尺度である。高い産卵能力がしばしば低い寄主探索能力を伴うことも指摘されているが (Doutt & DeBach, 1964)、一般的にいって高い産卵能力が寄生蜂の天敵としての有利な特性の1つであることは疑いが無い。

そこで、マツカレハの主要卵寄生蜂5種のうちシロオビタマゴバチを除く4種の産卵能力を調べる実験を夏季7~8月の室温条件 (平均温度約30°C) 下で行なつた。まず、羽化した雌成虫をそれぞれの種の個体の大きさに応じて、キイロタマゴバチは長さ6cm、直径1cm、マツケムシクロタマゴバチは長さ10cm、直径1cm、フタスジタマゴバチとマツケムシシハネミシカヤドリバチは長さ15cm、直径1.5cmの試験管

にそれぞれ 1 頭づつ収容し、毎日 10 個の寄主卵をその個体が死亡するまで与えた。Anastatus 属の 2 種の蜂は後述するように羽化時にはまだ卵巣が成熟していないので、羽化後 3 日目から寄主卵を与えた。

この実験では健全で日数を経過していない寄主卵を大量に用意することが必要であつたが、これはきわめて労力のかかる困難な仕事であつた。寄主卵を得るには、野外からマツカレハの蛹を採集してきて、これから羽化した雌の蛾をマツ葉を入れた飼育瓶に収容して産卵させた。マツカレハの場合、たまたま交尾中のもを日撃する以外は蛾の交尾を確認することは全く不可能であつたので、十分な数の雄の蛾を長時間同居させた後、既交尾とみなして採卵に用いた雌の蛾のうち未交尾の個体が一部混入することは避けられなかつた。受精卵と不受精卵の外見上の区別は産卵後しばらくは全く不可能なので、実験に使用した寄主卵中に未交尾蛾から産下された不受精卵がしばしば混入していた。しかし、予備的な実験によると、産卵後 2、3 日以内の寄主卵ならば不受精卵でも蜂の産卵に悪い影響はないようであるので、この点に問題は無いと思われる。なお、蛾の産卵用に野外からマツ葉を採つてくる時、ちょうどその時期に野外でも活動しているキイロタマゴバチなどの卵寄生蜂がマツ葉に付着してきて、実験用の卵に寄生するおそれが多分にあるため、採取したマツ葉は水中に 10 分以上浸漬してそれらの蜂を取り除くようにした。

各試験管に収容したマツカレハの卵寄生蜂各種の雌成虫の食餌としては縦 1 cm、横 0.5 cm の短冊に切ったビニールの小片に 1、2 滴落した蜂蜜を与え、1 日おきに新しいものと取りかえた。蜂に産卵させた後の寄主卵は別の試験管に移して、マツカレハの幼虫も孵化し、また寄生蜂の成虫も羽化し終るまで放置し

た。そしてその後、必要な場合には寄主卵を解剖してその内部で死むもつている寄生蜂の成虫、蛹、終令幼虫の数を調べ、これらの数と寄生蜂の羽化成虫数を総計して寄生蜂の産卵数とした。したがつて、寄生蜂の産んだ卵を直接数えていないため、このようにして得た値は実際の産卵能力をいくらか過小に見積つているおそれはあるが、まず、近似の値は得られている筈である。また、Anastatus 属の 2 種については供給する寄主卵が不足したために実験を途中で打ち切らねばならなかつた。このため、これらの蜂は実際にはさらに多くの卵を産下する可能性は残つているので、得られた値はこれらの種の産卵能力の一部しか示していないことになる。

実験の結果は第 4 表に示した。この表から明らかのように、調べた 4 種の蜂のうちで、キイロタマゴバチは最も高い産卵能力を示した。ここに得られたキイロタマゴバチ 1 雌の産卵数の平均値、185.6 という値はこれまで報告された Trichogramma 属の他種の産卵数とくらべると最も高い値である。キイロタマゴバチについてはフタスジタマゴバチの産卵数が多かつた。実験を中止しなければ、あるいはもつと高い値を示していた可能性は残つているが、野淵 (1961) の報告した本種の産卵数は約 90 で著者の得た値よりかなり低い。Clausen (1940) が一般にホソハネコバチ科の蜂の産卵能力は明らかに低いと述べているように、本種がキイロタマゴバチを上回るほどの産卵能力を持つていようには思われぬ。この蜂はマイマイガの卵寄生蜂として古くから有名な種で、Kurir (1944) の報告したマイマイガ卵を寄主とする場合の本種の産卵数は 2~13 ということである。しかしながら、たとえ寄主が異なつていにしても、本実験の結果から判断する限り、本種の産卵能力がそのように極度に低いもの

Table 4. Fecundity of four principal egg parasites of the pine moth.

Parasite species	Mating	No. of females tested	No. of eggs laid per female (Mean $\pm$ 95 % C. L.)
<i>Tr. dendrolimi</i>	Not observed	15	185.6 $\pm$ 29.5
<i>Tel. dendrolimi</i>	Observed	14	69.9 $\pm$ 12.1
	Not observed	6	54.8 $\pm$ 34.8
<i>A. japonicus</i>	Observed	7	(153.0 $\pm$ 24.7) + ? *
<i>A. gastropachae</i>	Observed	8	(60.1 $\pm$ 11.0) + ? †

\* Experiment was discontinued 24 days after emergence.

† Experiment was discontinued 18 days after emergence.

とは到底思われず、彼の実験には何か欠陥があつたのではないかと推測される。マツケムシハネミジカヤドリバチもフタスジタマゴバチ以上に短い期間しか寄主卵が供給されていないので、他種と厳密には比較できないが、生存日数などの点から考えてフタスジタマゴバチよりは産卵能力は低そうである。マツケムシクロタマゴバチは未交尾、既交尾の個体別に産卵能力を比較できたが、両者の間には著しい差はみられなかつた。1雌平均産卵数 50~70 という値が示すように、マツカレハの卵寄生蜂のうちではこの蜂の産卵能力は低い。尤ら (1957) も中国でマツカレハと近縁の *Dendrolimus punctatus* の卵を与えて本種の産卵数を調べ、本実験の結果とほぼ似た値を得ている。

なお、本実験で調べた4種以外のマツカレハの卵寄生蜂で、シロオビタマゴバチの産卵能力については Clausen (1927) がクスサンの卵を与えて調べてお

り、1頭の雌が約15日間に亘り平均約60卵を産出して死亡したと報告している。マツカレハ卵で本種の産卵能力を調べた報告はないが、本種もその長い寿命と卵形成の型(後述)から判断して、フタスジタマゴバチやマツケムシハネミジカヤドリバチと大差のない産卵能力を持つているように思われる。

#### b. 性比

寄生蜂個体群中の雌の割合が高い場合には高い寄主探索の効率と高率の増殖を期待できるが、逆に雌の割合が低いとその寄生蜂個体群の存続にとつても不利な結果を招くことは明らかである。したがつて、性比は寄生蜂の天敵としての有効性に関与する重要な要因の1つであり、性比を常に雌の割合が高いように維持する能力はすぐれた天敵が具備する条件のうちに数えられる。

第5表には室内と野外の個体群で得られたマツカレ

Table 5. Sex ratio of five principal egg parasites of the pine moth.

Parasite species	Source of materials	No. of adults		Sex ratio ♀/(♀+♂)
		♀	♂	
<i>Tr. dendrolimi</i>	Reared from 7 host egg masses collected at Hakozaki on 4 July 1960	991	139	0.877
	Produced by 15 females reared in the laboratory	2307	354	0.867
<i>Tel. dendrolimi</i>	Reared from 8 host egg masses collected at Hakozaki on 4 July 1960	375	59	0.864
	Reared from 19 host egg masses collected at Hakozaki on 29 Sept. 1960	377	124	0.752
	Produced by 14 mated females reared in the laboratory	783	183	0.806
<i>A. japonicus</i>	Reared from 29 host egg masses collected at Hanami B in June-July 1966	92	17	0.844
	Reared from 3 host egg masses collected at Hanami B on 28 June 1967	93	18	0.838
	Produced by 7 mated females reared in the laboratory	653	406	0.617
<i>A. gastropachae</i>	Reared from 6 host egg masses collected at Gyokutō near Kumamoto on 26 July 1966	260	42	0.861
	Reared from 9 host egg masses collected at Ueki near Kumamoto on 25 July 1966	134	35	0.793
	Produced by 8 mated females reared in the laboratory	271	209	0.565
<i>P. albitarsis</i>	Reared from 6 host egg masses collected at Mashiki near Kumamoto on 26 July 1966	196	65	0.751
	Reared from 7 host egg masses collected at Ueki near Kumamoto on 25 July 1966	121	32	0.791

ハの主要卵寄生蜂5種の性比を示した。この表から、いずれの種も室内、野外を問わず、雌の割合が高いが、種によつては室内と野外で、あるいは同じ野外でも調べられた個体群により著しく性比が変動していることがわかる。一般に、寄生蜂の性比は種によつてある程度一定の値を示すものの、他方、さまざまな要因によつて影響を受け、著しく変動することが少なくないので、このような結果が得られるのは当然のことであろう。したがつて、それぞれの種の性比がどのような要因によつて影響を受けるかを明らかにする必要がある。以下に上記各種について、その性比の変動に影響する2、3の要因について検討してみたい。

寄生蜂が単為生殖を行なうことはよく知られている。その場合、大部分の交尾しない雌は雄のみを産出する産雄性 (arrhenotoky) であるが、種によつては、未交尾雌が雌のみを産出する産雌性 (thelytoky) や未交尾雌が正常には雌を産出するが、時には少数の雄を産出する産雌雄性 (deuterotoky) のものも知られ、後2者では単為生殖が正常な繁殖法である (Doutt, 1959)。したがつて、寄生蜂の性比の変動はその種が上記3つの単為生殖型のいずれに属するかによつて著しい違いを生ずることは明らかである。

そこで、マツカレハの主要卵寄生蜂5種についてその単為生殖型を調べたところ、キイロタマゴバチを除いた4種はすべて産雄性単為生殖を行なうことを確認した。キイロタマゴバチは野外でも室内でも常に雌の割合が高いことが観察されるので、産雌性単為生殖か産雌雄性単為生殖を行なう疑いがあった。既に野淵 (1961) は、未交尾のまま本種の雌が産卵すると雌の子孫を生ずると述べているのであるが、この点を再度確認するため、以下のような実験を行なつた。

寄主卵から羽化したばかりの未交尾のキイロタマゴバチの雌を1頭づつ試験管に収容し、それぞれ寄主卵10個と食餌として蜂蜜を与えて産卵させた。実験の都合で蜂蜜は最初1回与えただけなので、蜂は前項に記した産卵実験の場合ほど長く生存せず、また、多くの卵を産まなかつたが、実験の目的には支障はなかつた筈である。実験の結果、各母蜂が産出した蜂の性比を羽化した蜂だけでなく、寄主卵を解剖して死ごもつて蜂も含めて算出し、第6表に示した。この表で明らかのように、どの母蜂も多数の雌とともに常に少数の雄を産出した。したがつて、本種は産雌雄性単為生殖を行なうと結論してよいことになる。しかし、ここで多少懸念されることは、実験に用いた母蜂を産出したマツカレハ卵内には、きわめて少数ではあるが常に

Table 6. Sex ratio of the progeny produced by unmated females of *Tr. dendrolimi*.

Series of experiments*	Female parasite no.	No. of progeny		Sex ratio ♀/(♀+♂)
		♀	♂	
A	1	113	7	0.942
	2	36	1	0.973
	3	87	3	0.967
	4	165	19	0.897
	5	111	10	0.917
B	1	112	6	0.949
	2	109	11	0.908
	3	77	6	0.928
	4	86	3	0.966
C	1	44	2	0.957
	2	29	4	0.879
	3	80	6	0.930
	4	96	10	0.916
	5	73	6	0.924

\* Each series of experiments was carried out by using unmated females produced from the same host egg.

雄がいたという事実である。これらの母蜂が寄主卵外に脱出して以後に交尾していないことは確実であるが、脱出前に卵内で雄と交尾していないという確証は得られていない。野淵 (前出) は本種の雌は脱出した卵塊上をしばらく歩き回り、その卵塊付近で交尾するようだと述べている。したがつて、たとえ寄主卵内での交尾が可能だとしても、この実験に用いた母蜂がすべて既交尾であつたとは考えにくい。Quednau (1960) によると、*Trichogramma* 属では産雌性単為生殖を行なう種でも *Dendrolimus* 属の寄主に寄生した *T. embryophagum* のように、大型の卵に寄生して好適な栄養条件に恵まれると雌の産出の割合が80~90%に達するという。したがつて、上述のように先の実験に用いた母蜂の交尾の有無についても多少疑問が残るとすれば、本種が産雄性単為生殖を行なう可能性も完全には否定できない。しかしながら、本種の寄主卵から、時に雄ばかりが羽化するというような事実を、室内と野外を問わず、これまで全く観察していないので、その可能性はまず否定してよいと思われる。

野外で採集した寄主卵からの本種羽化成長の性比 [♀/(♀+♂)] として、藍野・野淵 (1960) は0.84を、また Kim *et al.*, (1965) は0.822~0.922、平均0.896 (韓国国内各地での広範な調査結果をまとめた彼らの報告中の表から著者算出) を報告している。これらの報告や著者が先に示した調査結果からみて、本種の性比はマツカレハの卵寄生蜂中最も安定であり、

常に著しく雌の割合が高いといえる。これはおそらく産雌雄性単為生殖によるものと思われる。このように、本種は雌を高率に産出する能力を持っており、この特性は発育期間の短かいこと（後述）と相まって、この蜂が寄主密度の急激な増加に対応して急速に増殖することを可能にしている。

次にマツケムシクロタゴバチであるが、第5表に示した野外の2例では性比は0.864と0.752で両者の間にかなりの開きがある。これは後者の例では調査19卵塊（ただし各卵塊は数粒からなる小卵塊）中、1卵塊から得られた蜂がすべて雄であったことによるものである。このことはこの卵塊に産卵した母蜂（おそらく1頭）が未交尾であったことを意味するものと思われる。したがって、野外でも未交尾のまま産卵する個体がいり、次代の個体群の性比を低下させていることを示唆している。しかしながら、室内で既交尾雌だけについて得た性比は第5表に示すように0.806で、前記野外の2つの値と著しい違いはない。また、これまで野外での本種の性比について報告された例でも、藍野・野淵（1960）の0.78、尤ら（1957）の0.613～0.882、平均0.760など上記既交尾雌の場合の性比と比較的近似する種が得られていることから、野外で未交尾雌が産卵するということは稀にしか起こらないといつてよいであろう。本種の場合、他には著しい雌の比率の低下を招くような要因はないようで、キイロタゴバチには及ばないにしても、かなり高率に雌を産

出する能力を野外でも示している点は注目される。

フクスジタゴバチとマツケムシハネミジカヤドリバチの2種では、第5表に示すように、室内の場合、既交尾雌の産出した例であるにもかかわらず、野外の例にくらべて雌の産出割合が著しく低かった。この理由は老令の母蜂は雄しか産出しないことにある。第3図には上記2種の蜂について、母蜂の羽化後の日令とともに産出される子孫の性比が変動する状況を示したが、特にフクスジタゴバチでは母蜂が老令になるほど産出する子孫の雌の割合が低下することがはっきりと認められる。このことは、交尾後受精嚢に貯えられた精子が産卵を重ねるにつれて使い果される結果、老令になると不受精卵が多く産まれるようになり、そのため雄の子孫を産む割合が高くなることを意味している。同様な現象は *Spalangia drosophilae* で Simmonds (1953) も観察しており、彼はこの種では羽化後ただ1回の交尾では雌がその生存期間中受精卵を産み続けるのに不十分であると述べている。さらに彼は、野外では交尾が1回以上行なわれることが多いので、実際に野外で上記のような現象が起こることはほとんどないと述べているが、フクスジタゴバチとマツケムシハネミジカヤドリバチの場合も野外ではきわめて高い雌の比率が示されていることから、まず同様に考えてよいであろう。また、これら両種の蜂は産雌性単為生殖を行なうので、マツケムシクロタゴバチと同様に未交尾雌の産卵によつて雄の割合が高く

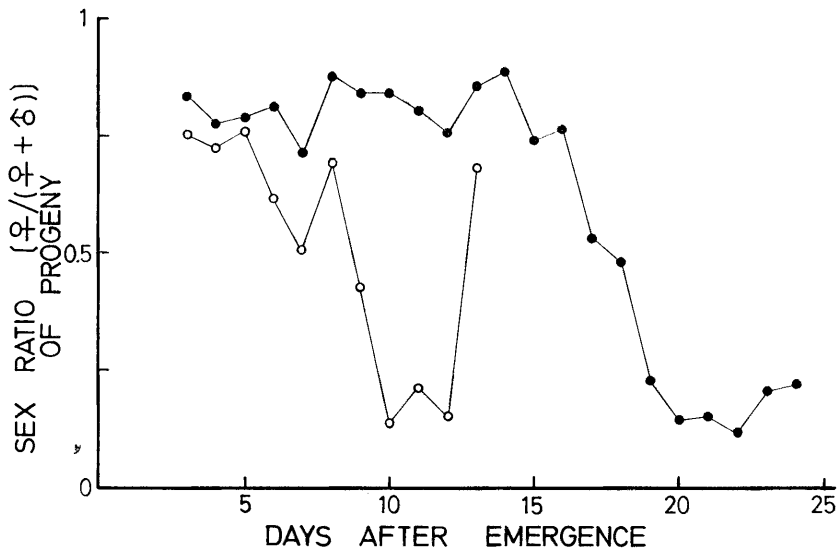


Fig. 3. Daily record of sex ratios of the progeny of *A. japonicus* (●) and *A. gastropachae* (○) observed 3 days after emergence.

なることが考えられる。しかし、上述のように野外では交尾が1回以上行なわれることが普通であるとすれば、その点を問題にする必要はないであろう。第5表の野外で得られた性比と第3図の羽化後の日令の若い母蜂の産出した子孫の性比とを比較してみてもこの点は明らかである。

ツクスジタマゴバチの性比の変動に影響する要因としては、上記2つの要因以外にマツケムシクロタマゴバチとの共寄生の場合を考える必要がある。本種がマツケムシクロタマゴバチと共寄生した場合には、競争には勝つて羽化できるが、その場合羽化するのはいずれも雄である。1963年の花見Bでは寄主第2世代に両種の寄生が高率であつたためか、両種の共寄生卵が高い頻度で見出され、したがって雌にくらべて多数の雄が羽化した。しかし、福岡付近のクロマツ林では両種の蜂の密度がともに高いことは稀であり、このような現象は異例に属する。

Kurir (1944) は野外で採集したマイマイガの卵から羽化するツクスジタマゴバチの性比を調べて報告しているが、それによると採取標本数の少ない例を除けば、性比は1:1に近い。また、著者は野外で採集したオビカレハの卵からしばしば本種の成虫を羽化させることができたが、それらはすべて雄であつた。Hokyo *et al.* (1966) もミナミアオカメムシの卵に寄生した本種の場合、雌しか得られないことを報告した。さらに彼らは、本種をミナミアオカメムシの卵より大型なクサギカメムシの卵に寄生させると雌の蜂もかなり得られることから、寄主卵の大きさがこの蜂の性を決定することを示唆している。このように、寄主の種類が異なると寄主卵の大きさも異なるためか、雌の割合が低い性比が得られた例もあるが、マツカレハ

卵に野外で寄生する本種の性比に関しては、第5表で明らかのように、きわめて高い雌の比率の示されるのが正常と思われる。

第5表で、シロオビタマゴバチの性比は野外の例しか調べられていないので深い論議はできないが、前記 *Anastatus* 属の2種の性比と大差はないようである。祝 (1937) もマツカレハときわめて近縁の *Dendrolimus punctatus* に本種が寄生した場合に、野外での性比〔♀/(♀+♂)〕として0.840~0.884という値を報告しており、本種の性比も雌の割合が著しく高いことが特徴であると思われる。ただ、クスサンの卵に本種が寄生した場合、Clausen (1927) は雄よりも雌は多いが、性比としては1:1に近いとしており、これが単に寄主による違いかどうかは今後検討される必要がある。本種と *Anastatus* 属の2種はおそらくその性比調節機構の点においても互いに類似しているものと思われる。

c. 発育期間の長さ

寄主の1世代に対して多くの世代を重ねる寄生蜂は寄主よりも急速にその個体群を成長させることができるので有効な天敵である。通常、各世代のマツカレハ卵の存在期間は約1カ月に亘るが、この間に発育期間の短かい寄生蜂の種ほど多くの世代を重ねることができるから、発育期間の長さはマツカレハの卵寄生蜂類の天敵としての有効性に関与する要因として検討すべき重要な種の特徴の1つである。

そこで、マツカレハの主要卵寄生蜂5種についてその発育期間の長さを調べる実験を行なつた。発育期間の長さは特に温度条件によつて著しく左右されるが、この実験ではマツカレハ各世代の卵の存在期間における平均気温をある程度代表する25°Cと28°Cの2つ

Table 7. Developmental period of five principal egg parasites of the pine moth.

Parasite species	Sex	Mean developmental period in days	
		25°C	28°C
<i>Tr. dendrolimi</i>	♀	11.7±0.1 <sup>a</sup> (115) <sup>b</sup>	8.4±0.3 (35)
	♂	12.1±0.2 (22)	8.7±2.9 (3)
<i>Tel. dendrolimi</i>	♀	16.9±0.2 (122)	12.0±0 (43)
	♂	17.0±0.4 (22)	12.0±0 (8)
<i>A. japonicus</i>	♀	28.0±3.2 (4)	20.4±0.5 (7)
	♂	25.9±0.3 (23)	20.9±0.3 (27)
<i>A. gastropachae</i>	♀	—	19.7±1.5 (3)
	♂	—	19.9±0.4 (15)
<i>P. albitarsis</i>	♀	—	15.6±0.3 (18)
	♂	—	15.7±0.4 (11)

a : Mean±95% C. L.

b : Number of individuals tested.

の温度条件下で行なつた。なお、温度だけでなく、相対湿度約80%、1日15時間照明と他の環境条件もできるだけ一定になるようにした。

第7表にはその実験の結果を示した。まず、この表から、最も発育期間の短い種はキイロタマゴバチで、ついでマツケムシクロタマゴバチ、さらにシロオビタマゴバチの順に発育期間は長くなり、最も発育期間の長い種はフタスジタマゴバチないしマツケムシハネミジカヤドリバチであることがわかる。

さて、著者が調査した福岡付近のクロマツ海岸林の場合、マツカレハ第1世代の産卵初期である6月中旬の平均気温は21~22°Cにすぎないが、その後10日間に平均気温は25°Cと急激な上昇を示し、産卵末期の7月上旬には平均気温は28°Cにも達する。したがつて、第7表に示された発育期間の長さから判断して、上記約1カ月のマツカレハ卵の存在期間中に、最も発育期間の短いキイロタマゴバチでは3世代、また、この種より少し発育期間の長いマツケムシクロタマゴバチでも2世代をそれぞれ経過できると推定される。一方、最も発育期間の長いフタスジタマゴバチやマツケムシハネミジカヤドリバチは1世代しかこの間に経過できないと思われる。シロオビタマゴバチは *Anastatus* 属の2種にくらべて明らかに発育期間が短いのが、やはり1世代を経過するものとみてよいであろう。

福岡付近のクロマツ海岸林で花見A、花見B、土府の3林分では第1世代のマツカレハの産卵末期にはキイロタマゴバチやマツケムシクロタマゴバチの寄生率が高まる傾向があることを著者は前章で指摘した。このような現象は、上述のようにこれら2種の蜂がその短い発育期間のために寄主の1世代に対し世代を繰り返して増殖することに起因していることは明らかであろう。特に、キイロタマゴバチの場合に上記の傾向が一層明瞭であるのは、その繰り返す世代数の多いことも勿論であるが、既に述べたマツカレハの卵寄生蜂中随一の高い産卵能力や産雌雌性単為生殖による高率の雌の産出能力なども関係していると思われ、結局この種がきわめて高い増殖能力を有するためであることは疑いがない。この高い増殖能力によつて、この蜂はマツカレハの産卵初期から産卵中期にかけての密度の

急激な増加に対応してその個体群を増殖させ、マツカレハの産卵末期に向うにしたがつて寄生率を高めることが可能になる。勿論、マツカレハの産卵末期には産下される寄主卵が急激に減少して寄主卵の密度が低下するのに対し、増殖によつて高密度の蜂個体群が出現する結果、少ない寄主に集中的な蜂の寄生が起こつて寄生率の上昇に一層の拍車がかげられることも確かであろう。一方、フタスジタマゴバチが前記2種の蜂と異なり、第1世代のマツカレハの産卵末期になつても全く寄生率が高まらないのは、本種がその長い発育期間のために世代を繰り返すことができず、そのため急速に増殖しないためであることは明らかである。一般に、*Anastatus* 属の2種やシロオビタマゴバチは密度の高い寄主世代ではきわめて寄生率が低いのが、その最大の理由は発育期間の長いこれらの種がマツカレハの産卵期間中の寄主卵密度の急激な増加に対応して個体群を短期に増殖させることができない点にあると思われる。

福岡付近のクロマツ海岸林に関しては、寄主の第2世代についても温度条件は第1世代とほぼ同様であり、各寄生蜂種の発育期間の長さから推定されるこの寄主世代での蜂の世代数もまた同様と思われる。

なお、箱崎の林分では、既に述べたように、寄主の第1世代が非常に長く、この間に繰り返される蜂の世代数は他の林分よりもさらに多くなる筈である。分離した2山のうち、後の7月下旬から8月中旬にかけての山ではこの時期の平均気温は28~29°Cに終始する。したがつて、この1カ月間だけでも繰り返される蜂の世代数は前記3林分の場合を上回る筈で、急激な寄生率の上昇が7—8月のマツカレハの産卵末期に期待できるわけであるが、実際にはそのような傾向がほとんどみられない点は別にその理由が求められねばならない。

なお、フタスジタマゴバチ（おそらくマツケムシハネミジカヤドリバチやシロオビタマゴバチについても同様）では夏季マツカレハ卵に寄生した場合でも一部にはそのまま休眠に入り越冬する個体もある一方、秋季マツカレハ卵に寄生した場合でもその年内に羽化してしまう個体もあり、温度以外の環境条件により休眠が誘起されていることが考えられる。したがつて、野外での世代数が温度条件だけで一概には論じられない点もあることをつけ加えておく。

#### d. 成虫の寿命

寄生蜂雌成虫の寿命が長い場合には広面積を寄主探索域とすることができ、またその産卵能力を十分に発

1) この時期の気温下では、マツカレハ卵は産卵されてから7~9日という短時間で孵化し、またその胚子発育が著しく進むと蜂の寄生もみられないので、1世代の蜂の産卵期間と蜂の寄生可能なマツカレハ卵の存在期間とはほぼ同一とみてよい。

Table 8. Adult longevity of five principal egg parasites of the pine moth. The adult parasites were provided with either water or honey.

Parasite species	Sex	Mean longevity in days	
		Water	Honey
<i>Tr. dendrolimi</i>	♀	1.3±0.2 <sup>a</sup> (23) <sup>b</sup>	11.6±1.6 (25)
	♂	---	2.0±1.6 (10)
<i>Tel. dendrolimi</i>	♀	2.3±0.9 (6)	50.5±4.2 (22)
	♂	2.3±1.1 (6)	19.8±5.3 (4)
<i>A. japonicus</i>	♀	---	53.2±4.0 (16)
	♂	2.8±0.3 (28)	24.8±2.5 (21)
<i>A. gastropachae</i>	♀	2.7±0.6 (11)	27.5±1.9 (21)
	♂	1.6±0.7 (7)	7.8±2.4 (20)
<i>P. albitarsis</i>	♀	2.3±0.3 (20)	45.6±6.2 (25)
	♂	---	19.6±3.4 (19)

a : Mean±95 % C. L.      b : Number of individuals tested.

揮することが可能である。さらに、長命な寄生蜂の種は適当な寄主が一時的に発見できない場合にもある期間生きのびることによって寄主と寄生蜂の世代間の不一致を調節することもできる。このような意味で、マツカレハの卵寄生蜂の場合にも成虫特に雌成虫の寿命はその天敵としての有効性に関与する要因として検討される必要があると考えられる。

そこで、マツカレハの主要卵寄生蜂5種について実験室内で成虫の寿命を調べる実験を行なった。実験は28°C(マツカレハ第1世代の産卵末期の平均気温に相当)の室温条件、1日15時間照明の光条件下で行なった。湿度は食餌として蜂に与えられる蜂蜜や水のため変動するので調節しなかつた。羽化した蜂は先に産卵能力を調べた実験の場合と同様、各種の個体の大きさに応じた試験管に1頭づつ収容し、寄主は与えないで、食餌として蜂蜜と水をそれぞれ与えた場合について調べた。蜂蜜は毎日か1日おきに、水は毎日新しく取り換えた。

実験の結果は第8表に示した。この表で明らかなように、水を与えた場合にはどの種も著しく短命で雌雄ともせいぜい2、3日しか生存しなかつた。一方、蜂蜜を与えた場合には種によつてその生存日数にかなりの相違を生じ、またどの種でも雌は雌にくらべて著しく短命であつた。この場合、5種のうちでフクスジタマゴバチの雌が最も長命で、これについてはマツケムシクロタマゴバチ、シロオビタマゴバチの雌が長命で50日前後生存し、これら3種は雄でも20日前後生存するをわめて長命な種であることがわかつた。一方、キイロタマゴバチは5種のうちで最も短命であり、雌でフクスジタマゴバチの約1/5の日数しか生存できなかった。マツケムシハネミジカヤドリバチはフクスジ

タマゴバチの雌で半分、雄で1/3の日数しか生存せず、類縁に近い種同士でありながら両者の成虫の寿命には大きな違いが示された。しかしながら、先に産卵能力を調べた実験では、夏季の室温条件下ではあつたが、前者の雌成虫は平均45日余りも生存しているので、前者もやはり長命な種に属することはいうまでもない。

上述の結果は福岡付近のクロマツ海岸林で花見A、花見B、上府の3林分の場合、寄主の第1世代と第2世代の中間で林内に全くマツカレハ卵のない約1カ半月にもおよぶ期間を、どの卵寄生蜂の種の雌が生きのびられるかを明らかに示している。すなわち、マツカレハ第1世代の遅くとも産卵末期に寄生し、後に羽化した個体が上記の寄主の空白期に生存を続けることは、キイロタマゴバチのように短命な種では全く不可能であるが、マツケムシクロタマゴバチやフクスジタマゴバチのように長命な種では蜜源が確保されるならば可能であると思われる。事実、8月の寄主空白期に林内に人為的に設置した卵には、既にキイロタマゴバチの寄生は全く認められないが、マツケムシクロタマゴバチやフクスジタマゴバチはかなりの寄生が認められ、その生存が確認されている。キイロタマゴバチが寄主第2世代にほとんど寄生がみられないのは、その短命のために寄主の第1世代と第2世代の中間期を生きのびることができず、したがつて第1世代末期の高い個体群密度を維持できない点にあることは明らかである。これに対して、マツケムシクロタマゴバチやフクスジタマゴバチはその長命なためにマツカレハ第1世代の産卵末期に形成された個体群密度はキイロタマゴバチよりも低いにもかかわらず、それを効率よく寄主第2世代まで維持してこの世代に寄生することがで



きると考えられる。特にマツケムシクロタゴバチの寄主第2世代における高率の寄生には長命というこの種の特徴が十分に発揮されていることは確かである。

雌成虫の寿命と寄主の探索あるいは産卵の効率との関係については次項で述べる。

#### e. 卵形成の型

寄生蜂の卵巣内での卵の形成からみて、Flanders (1950) は寄生蜂の中に2つの型を認めた。すなわち、1つは卵巣内の卵は羽化時にほとんど成熟を完了している *pro-ovigenic* な型であり、もう1つは卵巣内の卵は羽化時に全くか、あるいはごく一部しか成熟していない *synovigenic* な型である。前の型に属する種は一般に短命であり、産卵期間も限られているところから、天敵として有効に働くためには比較的高密度の寄主個体群を必要とするのに対し、後の型に属する種は長命であり、低密度の寄主個体群においても天敵として有効に働くので、後者の方が前者よりも生物的防除にはより有効な天敵だと彼は主張している。しかし、寄生適期の寄主の出現が寄生蜂の出現とよく一致する場合には、前者は一時に大量の卵を産下できるのに対

し、後者は産卵前期間を持ち、しかも一時に産下できる卵の量は限定されているから、前者の方が後者よりも天敵としてはむしろ有効に働くことも考えられる。いずれにせよ、これら2つの型に属する各々の種は卵形成という点だけではなく、同時に互いに異なる他の生態的特徴をも併わせ持つており、互いに異なった環境条件の下でその天敵としての有効性を発揮するので、マツカレハの卵寄生蜂の場合にもまずどの種がいずれの型に属するかを決定することが必要となる。

さて、第4図は先の産卵能力を調べた実験で得た4種の蜂についての羽化後の産卵数の消長を示したものである。この図から、キイロタゴバチとマツケムシクロタゴバチは羽化時には既に卵巣内に成熟卵があり、羽化後直ちに大量の卵を集中的に産むことのできる *pro-ovigenic* な種であるのに対し、フタスジタゴバチとマツケムシハネミジカヤドリバチは羽化時に卵巣に成熟卵がなくてその後卵の成熟が連続的に起こり、その結果一定量の卵を長期に亘って連続して産む *synovigenic* な種であることは明瞭である。特に *Anastatus* 属の2種については羽化時に卵巣には成熟

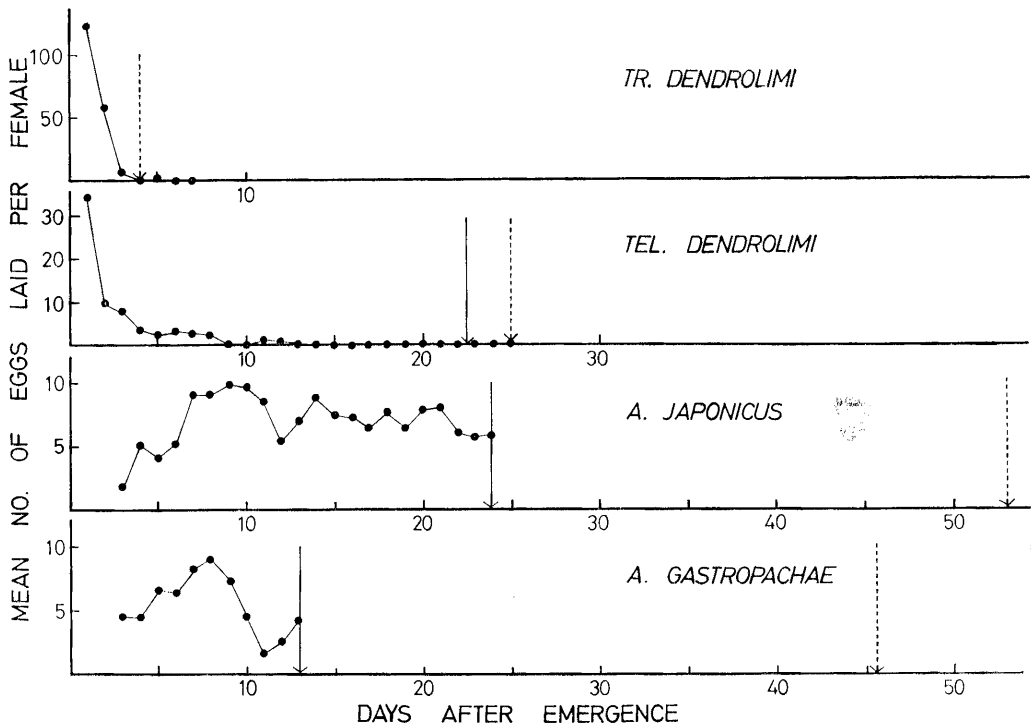


Fig. 4. Daily oviposition in four principal egg parasites of the pine moth. Solid arrows indicate the days when experiments were discontinued. Dotted arrows indicate the mean longevity of female parasites used for the experiments.

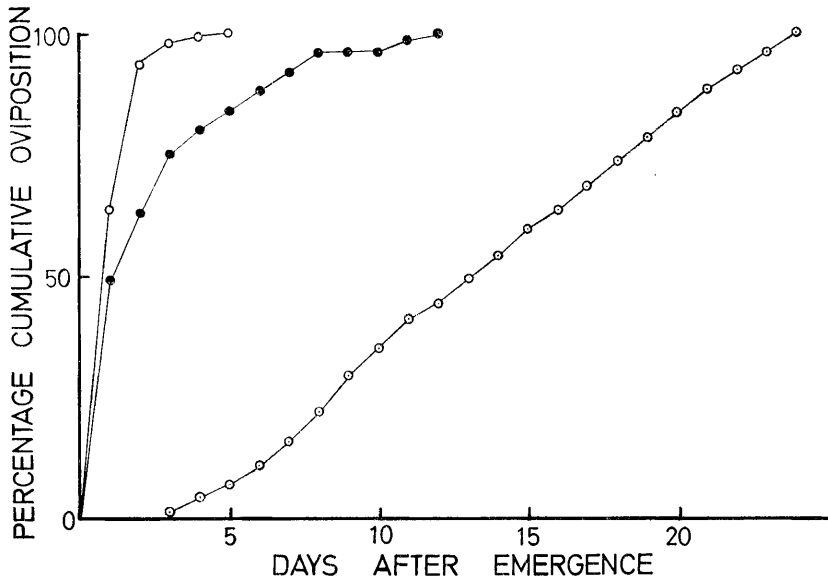


Fig. 5. Percentage cumulative oviposition curves of three principal egg parasites of the pine moth. ○—○: *Tr. dendrolimi*, ●—●: *Tel. dendrolimi*, ⊙—⊙: *A. japonicus*.

卵が全くないことを解剖によつて確認した。両種についての実験が羽化後3日目から開始されているのは、これは両種とも羽化後1~2日の産卵前期があり、この間寄生卵に全く関心を示さないことによる。

シロオピタマゴバチについては産卵数の消長は調べなかつたが、羽化直後の成虫の卵巣を解剖した結果はやはり *Anastatus* 属の2種と同様、成熟卵を全く認めることができなかつたことや、Clausen (1927) がクスサンの卵を与えて調べた1日当りの産卵数の消長からみて、本種が *synovigenic* な種であることは疑いが無い。

第4図では実験に用いた蜂の平均寿命も示した。この実験は夏季の変温条件下で行なわれ、また寄主を連続的に与えて産卵させた場合なので、前項で掲げた第8表の結果と直接の比較は困難であるが、*synovigenic* な種である *Anastatus* 属の2種はやはり寿命も長く、*pro-ovigenic* な種であるキイロタマゴバチが寿命の短かいことがここにもはつきりと裏付けられている。マツケムシクロタマゴバチは第8表の結果よりも著しく寿命が短かく示されてはいるが、やはり長命な種といえる。この蜂が *pro-ovigenic* な種でありながら長命であるという事実は Flanders (前出) の所説と異なることになり、きわめて注目すべきことと思われる。

第5図は第4図にみられる羽化後の産卵数の消長傾向をさらにはつきりと示すために、キイロタマゴバチ、マツケムシクロタマゴバチ、フタスジタマゴバチの3種の累積産卵率曲線を描いたもので、この図から、羽化後1日のうちにキイロタマゴバチは全産卵数の約65%、マツケムシクロタマゴバチは50%の卵を産下し、全産卵数が産下されるのに要する日数は前者で5日、後者でも12日の短期間であるのに対し、フタスジタマゴバチは実験が中止されるまでの実に羽化後24日の長期に亘つて連日一定割合の少数の卵しか産下できないことがわかる。キイロタマゴバチやマツケムシクロタマゴバチのように、羽化後寄主に遭遇すると直ちに全産卵数の大半を産下できる種類は福岡付近のクロマツ海岸林の寄主第1世代のように寄主卵の密度が初期に急激に上昇し、しかも寄主の卵期が短かくて寄生適期が限られている場合には、フタスジタマゴバチのように長期に亘つて産卵しなければその産卵能力を発揮できない種類よりもむしろ効率よく寄生することができる。キイロタマゴバチの場合、短命であるので寄主発見の効率は低いとしても、寄主第1世代では寄主卵の密度が常に著しく高いから、この点もさして障害にはならないであろう。しかし、寄主第2世代のように、毎年その寄主密度がきわめて低い場合には、キイロタマゴバチの短命でかつ *pro-ovigenic* な特性は

きわめて不利に作用することは明らかである。マツケムシクロタマゴバチの場合には、長命であるためキイロタマゴバチよりも寄主探索においてはるかに有利である。Pro-ovigenic な種は卵巣内に長期間成熟卵を保持できないと考えられがちであるが、著者は羽化後3週間以上も経過したマツケムシクロタマゴバチでも産卵能力のあることを確認した。羽化後何日まで、そしてどの程度産卵能力を保持できるかは定量的にはまだ判明していないが、本種が pro-ovigenic な種でありながら、ある程度産卵能力を長期に亘って保持する能力を有していることは事実である。したがって、本種が pro-ovigenic であると同時に長命であるという2つの特性を併わせ持つことは、寄主の密度にかかわらずなく、この蜂が天敵として有効に作用することを意味しており、キイロタマゴバチと違って、例年密度の低い寄主第2世代でも高い寄生率を示すことを裏付けるものである。

Synovigenic な種の中には、もし適当な寄主が見つからない時や必要な蛋白源を摂取できない時は、卵巣内の卵を体内に再吸収するものが知られている (Flanders, 1942)。この卵吸収の現象によつて、寄生蜂は寄主に遭遇するまでに長期間を要する場合も一定の産卵能力を保持できると考えられる。したがって、マツカレハの卵寄生蜂の中で synovigenic な種であるフタスジタマゴバチ、マツケムシハネミジカヤドリバチ、シロオビタマゴバチの3種については、こ

の現象の有無を確認する必要があるが、これまでこの点についての知見は全くなかった。そこで、上記3種のうち特にマツケムシハネミジカヤドリバチについては卵吸収の発現過程を卵形成と関連させて詳しく調べることができたので、次にその結果を述べる。

この実験は8月の室温(平均温度約30°C)の下で行なつた。まず、多数のマツケムシハネミジカヤドリバチの雌を羽化後直ちに試験管に収容し、寄主は与えず、食餌として蜂蜜を与えて飼育した。これらの蜂を羽化後1日、2日、4日、6日、9日、14日、19日、24日、29日の各時点でそれぞれ10頭選んで解剖し卵巣の状態を調べた。

第6図には以上のようにして調べたこの蜂の羽化後の卵巣での成熟卵数(10頭の平均値)の消長を示した。既に述べたように、この蜂は羽化時には全く成熟卵を持っていないが、第6図に示すように、羽化の翌日から成熟卵ができて始める。そして、以後急速にその数を増し、羽化後数日で大体最高値に達してからは10数日間この値を保ち、その後もきわめて徐々に減少している。1頭当たり平均8個という値が寄主を与えないでおいた場合に卵巣が保有する最大成熟卵数を示すわけであるが、第4図から知られる羽化後5日目の累計の産卵数はこの値をはるかに越えていることから、寄主に連続的に遭遇して卵を産下すると卵巣内の卵は次々と急速に成熟するものと思われる。寄主卵に遭遇して後の急速な卵形成には、Edwards (1954) がキョ

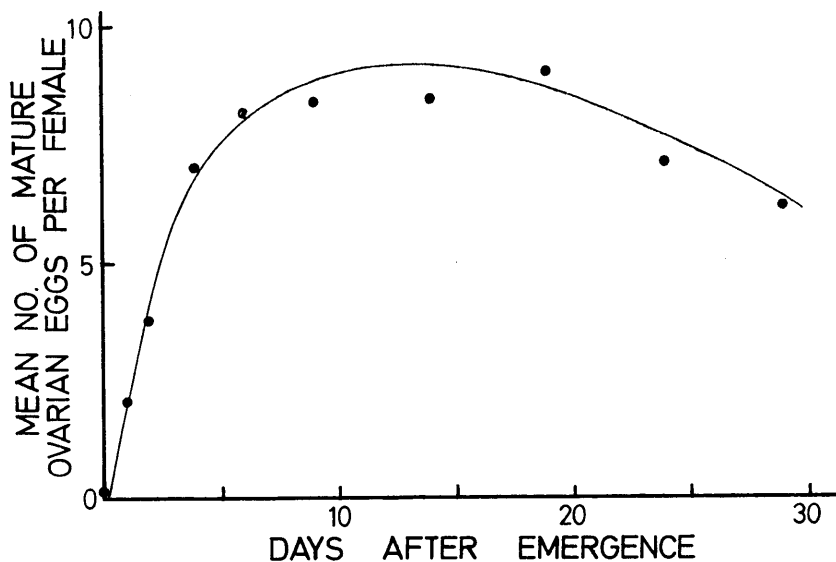


Fig. 6. Daily change in the number of mature ovarian eggs in *A. gastropachae* after emergence.

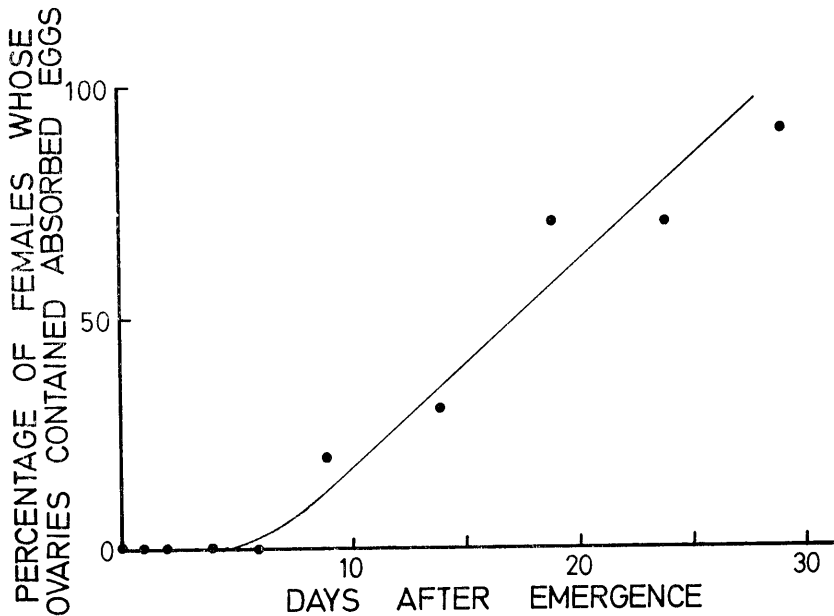


Fig. 7. Daily ovisorption trend in *A. gastropachae* after emergence.

ウソヤドリコバチ *Nasonia vitripennis* で確認したように、host-feeding によって供給される蛋白質が関与しているとみられ、この行動は蜂の産卵中頻繁に観察される。なお、host-feeding は synovigenic な他の2種のマツカレハの卵寄生蜂にも共通してみられるものである。

さて、寄主を与えないで蜂蜜だけで長期間飼育していると、卵巣内に卵吸収過程にある輪郭の判然としない小型化した卵が出現し始める。ところが、本種の場合、Flanders (1942) の観察した *Encyrtus fuliginosus* と異なり、吸収の起こった卵は完全に吸収された後全く痕跡を残さないで、卵巣を解剖した時点までにその個体の体内に既に吸収されてしまった卵の総数を知ることが全く不可能である。したがって、卵吸収の発現状態を卵を単位として正確につかむことはできない。しかしながら、卵巣を解剖して1卵でも吸収の起こった卵をみかけた個体は卵吸収個体とみなし、全解剖個体数に対するこの卵吸収個体の割合をみることによって、羽化後日数が経つとともに卵吸収の発現が進行している状態をある程度知ることが可能である。第7図の結果は先の卵巣解剖によって成熟卵の消長を調べた際に吸収卵を持つていた個体を観察して得られたものである。この図でみると、羽化後9日目に始めて吸収卵を持つて個体が現われ、その後急速にその出現頻度を増し、羽化後約1カ月経てばほとんどの

個体に常に卵吸収が起こっていることがわかる。羽化後10日以降には卵吸収はかなり普遍的に起こっていると推定されるのであるが、第6図に示すように、卵巣内の成熟卵数は羽化後数日して最高に達して以後、羽化後20日頃までの約10数日間は減少しない。このことは Edwards (前出) がキョウソヤドリコバチで示した結果と非常に類似しており、卵巣内の成熟卵数がある一定値に達すると、その後かなり長期間は卵巣卵の成熟と吸収の2つの過程が同一の速度で起こっていることを意味する。またいいかえれば、このことは野外でも花蜜や甘露などの成虫の栄養源が確保されている限りこの種の寄生蜂は産卵前期間を経ればいつ寄主に遭遇しても常に一定量の健全な成熟卵を産むことが可能なことを示している。Synovigenic なマツカレハの卵寄生蜂の3種がこのように卵吸収によって、適当な寄主が発見できない時にもその産卵能力を一定に保持できることは、その寿命の長い特性と相まって、寄主密度が低い場合には天敵として有効に働くことを示唆している。しかしながら、寄主第1世代のように寄主卵の密度が短期に急激に増加して高密度の寄主個体群が形成されるがその寄生適期が限られている場合には、synovigenic なマツカレハの卵寄生蜂3種はその卵形成の様式のため、産卵前期間を持ち、しかも短期にその産卵能力を発揮できない点できわめて不利である。このことも、先に述べた寄主の1世代に対し

Table 9. Number of host eggs parasitized by a female of four principal egg parasites of the pine moth during her life.

Parasite species	No. of females tested	No. of host eggs parasitized by a female (Mean±95% C. L.)	No. of parasites produced in each host egg
<i>Tr. dendrolimi</i>	15	9.1±1.4	15.2—28.8*
<i>Tel. dendrolimi</i>	14	12.1±3.1	4.8—6.7*
<i>A. japonicus</i>	7	(153.0±24.7)† ?	1
<i>A. gastropachae</i>	8	(60.1±11.0)† ?	1

\* The range of the mean value was calculated for each female tested.

蜂が1世代しか送れないこととともに、寄主の第1世代でこれらの蜂が高率の寄生を示すことができない理由の1つであると考えられる。

#### f. 寄生相

寄生蜂が単寄生か多寄生かいずれの寄生相を示すかはその寄生効率を直接に左右する。より有効に働く天敵としてはできるだけ少数の卵で多くの寄主をたわすものが望ましいのは当然である。この観点からすれば、単寄生をする種類と多寄生をする種類では後者の寄生効率が低いことは明らかである。しかし、単寄生をする種類でも過寄生を起すような無駄な卵の産み方がしばしばみられるとすれば、多寄生をする種類よりも寄生効率は低い場合もあり得る。また、多寄生や過寄生の程度は同一種類でも寄主と寄生蜂の密度関係などで変化する。以上のようなわけで、寄生相の違いから生ずる寄生効率を幾種類かの蜂について一律に比較することは困難である。さらに、もしそれが可能だとしても、各種の産卵能力との関連で考察されることが実際の意味があると思われる。以上述べた寄生相—寄生効率—産卵能力の関連をある程度明らかにする値として、ここでは1頭の寄生蜂雌に対してその一生の間に寄主を十分に与えた場合の被寄生寄主数を算出し比較を試みたいと思う。

第9表は先に著者が行なつたマツカレハの卵寄生蜂4種の産卵能力を調べた実験の結果に基づいて、1頭の雌がその一生に何個の寄主卵をおそうことができるかを示したものである。この表にみる通り、キイロタマゴバチは多寄生が正常で、平均して1個の寄主卵に15.2—28.8頭という多くの個体が寄生する結果、同様にも多寄生が正常であるが寄主卵1個に平均4.8—6.7頭しか寄生しないマツケムシクロタマゴバチより寄生の効率が悪く、被寄生寄主数はむしろ低い値をとつて

いる。両者の産卵能力には大きな違いがあるにもかかわらず、多寄生の程度が異なるために、両者の寄主をおそう能力にはほとんど差がないことは注目し得る。一方、フタスジタマゴバチやマツケムシシハネミジカヤドリバチは単寄生をするので寄生効率は高く、キイロタマゴバチやマツケムシクロタマゴバチよりもはるかに多くの寄主をおそうことができるのである。

ただし、この実験は各種1頭づつの雌蜂に十分な量の寄主を与えて行なわれたもので、さまざまな寄主と寄生蜂の密度関係が予想される野外では、この値は最大限可能なものとしてしか意味がないであろう。たとえば、多寄生をする種では1寄主当りの寄生蜂数もさらに増加して、寄生蜂1頭当りの被寄生寄主数はさらに低い値をとることが考えられる。Kim *et al.* (1965) は室内実験ではあるが、キイロタマゴバチの寄主1卵当りの発育頭数として20—53頭、平均37.1頭を報告しており、この値は著者の実験の場合よりもはるかに高い。また、マツケムシクロタマゴバチでも藍野・野淵 (1960) は野外で寄主1卵当り5—16頭、平均8.92頭という寄生蜂数を記録し、著者も寄主1卵当りの平均寄生蜂数が先の実験で得たよりもはるかに高い値を示す本種の寄生卵塊を野外でしばしば採集している。このような事実はいずれの蜂が既に寄生された寄主と健全な寄主とをうまく識別する能力を持っているか否かにも関係していると思われる。また、単寄生をするフタスジタマゴバチの場合にも、室内での観察によると過寄生がしばしば起つているようであるから、この点を考慮しないで寄生の効率を論ずることはできない。多寄生、単寄生のいずれの寄生相を示す蜂においても、今後野外での分析が必要である。

#### g. その他

Flanders (1947) によれば、寄生蜂の寄主発見能力

は7つの寄生蜂の特性から構成されるものであるが、その1つとして彼は寄主生息域を占める能力を挙げている。この能力について、著者らはキイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチとの間に著しい違いがあることを既に報告した(Hirose *et al.*, 1968b)。すなわち、キイロタマゴバチはクロマツの樹冠上方部の寄主卵塊に寄生する傾向があるのに対し、マツケムシクロタマゴバチはクロマツの樹冠下方部の寄主卵塊に寄生する傾向があることを明らかにした。キイロタマゴバチについては藍野・野瀬(1960)や小久保(1968b)も類似の事実を報告している。上記2種の蜂がそれぞれ単独では寄主生息全域を占めることができないということは、それぞれの種が単独に天敵として働く場合にその限界を示すものとして注目に値する。

なお、マツカレハ卵寄生蜂の天敵としての有効性に関与すると思われる生態的な種的特性としては、これまで述べた諸特性以外にも、過寄生を避ける能力や寄生卵の胚子発育の程度と関連した寄生適期の長さなど重要なものもあるが、資料が不十分なので、ここでは触れない。

## 2. 寄主卵個体群の時間的、空間的分布特性

### a. 寄主卵個体群の季節的消長

寄生蜂の活動が寄主個体群の季節的消長によつて影響を受けることはいうまでもない。ここでは主として福岡付近のクロマツ海岸林で観察されたマツカレハ卵個体群の季節的消長についてその1, 2の特徴を指摘し、卵寄生蜂の有効性と関連について論じたい。

#### (1) 局地的にみられる第1世代の2山性

普通、マツカレハの各世代の産卵期は1山型であるが、既に前章でも述べたように、福岡付近のクロマツ海岸林の箱崎の林分では第1世代の産卵期が2山に分離していた。箱崎とわずか10数kmしか離れていない花見A、花見B、上府の3林分では第1世代の産卵は1山で、それは箱崎での産卵の2山のうち前のものと対応していた。したがつて、箱崎では普通の発育経過を示す個体群に著しく発育の遅れた個体群が混在しているわけである。事実、箱崎では管齋時期を異にする明らかな2群の越冬幼虫がいることが確認されている(広瀬, 1962)。このような2群の存在に外的な環境要因が関与しているという明確な証拠も現在のところなく、一方、遺伝的に異なるものであるか否かについても検討は今後に残されている。箱崎の林分のような例はまだ他の地方では知られていないようで、第1世代の消長の一般的な型としては、他の3林分のように産卵は1山性で1カ月程度の短期に終了するのが普通

である。

さて、以上述べたように同一寄主個体群中に発育経過の異なる2群が混在してマツカレハ卵個体群が特異な消長を示す場合には、卵寄生蜂の活動には普通の消長を示す場合と異なつた影響を与えることが考えられる。花見A、花見B、上府の3林分と箱崎の林分の間で各種の蜂の寄生率を比較した場合、後者で特に寄生の高率な種は認められなかつたけれども、後者のような林分では結局寄主卵の存在期間が長くなつて蜂が代替寄主を必要としなくなるから、卵寄生蜂の種によつてはこの点が有利に働く可能性がある。たとえば、フタスジタマゴバチの場合がそれで、前者では1963年の花見Bを除いて第2世代には全く寄生を認めていないのに、後者では例年第2世代にも寄生が認められるのである。

#### (2) 第2世代における密度の年次変動性

関東以南の地方ではマツカレハは年に2世代を経過できるようであるが、第2世代の発生量は年により著しく変動することが知られている(Kokubo, 1965)。小久保(1968a)によれば、この世代の出現は直接には夏季の長日条件による第1世代幼虫の休眠回避によるもので、年々の気候条件の違いによつて越冬幼虫の発育に遅速を生ずる結果、休眠回避の可能な一定時期に到達する第1世代幼虫の割合が年によつて異なることにその変動の理由がある。Kokubo(前出)が茨城県鹿島灘沿岸の地域でマツカレハの個体数変動を10数年に亘つて調べた結果では、第2世代の発生がほとんどみられなかつた年とともに第1世代を上回る発生をみた年もあつた。著者の調べた福岡付近のクロマツ海岸林の場合でも、発育経過の特異な箱崎の林分はさておき、花見A、花見B、上府などの林分を含む一帯の林では、第2世代の発生量は例年きわめて低いにもかかわらず、1963年の花見Bでは異常に高かつた(前章の第3表参照)。このようにマツカレハ個体群の動向を左右するほど第2世代の密度が高い年には、この世代に対し寄主密度にかかわらず高率の寄生を示すマツケムシクロタマゴバチの天敵としての有効性は必然的に増進されることになる。また、その場合のこの蜂の高率の寄生は蜂の越冬個体群の密度を高めることになり、翌年の蜂の活動がより活発化することも考えられる。

### b. 寄主卵塊の時間的、空間的分布

マツカレハは卵を塊状にまとめて産むので、その卵塊はマツカレハ卵個体群の1つの構成単位といえる。したがつて、マツカレハの卵塊の時間的、空間的分布

Table 10. Relations between the position of two host egg mass types above the ground and height of the tree harboring egg masses. Figures in parentheses denote the number of egg masses observed.

Height of tree in cm.	Mean height (cm. above the ground) of the position of egg masses	
	Large-type	Small-type
100>	72.5 (4)	41.8 (17)
110~150	84.4 (18)	69.8 (121)
160~200	113.5 (79)	79.7 (226)
210~250	146.0 (80)	93.5 (160)
260~300	173.1 (35)	121.0 (63)
310~350	225.0 (20)	145.5 (33)
360<	232.1 (14)	128.6 (7)
Average	145.1 (250)	88.4 (627)

はマツカレハ卵個体群の重要な時間的、空間的分布特性を示すものであり、それが卵寄生蜂の有効性に影響することは十分考えられる。

福岡付近のクロマツ海岸林ではマツカレハの卵塊は

その大きさによつて大卵塊と小卵塊の2つに分けられるが(広瀬, 1967), これら2型の卵塊は時間的、空間的な分布の点でも互いに異なっている。以下この点を明らかにしつつ蜂の寄生との関係を述べる。

#### (1) クロマツ林における寄主卵塊の空間的分布

1963年花見Bのクロマツ林分で行なつた広範な調査の結果、寄主第1世代についてクロマツ林内での卵塊の空間的分布と卵寄生蜂2種、キイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチの寄生との関係を明らかにすることができた。調査方法の詳細については既に述べたから(Hirose *et al.*, 1968a), ここでは省略する。以下の資料は寄主第1世代の第2回目7月2日の調査に基づいている。

まず、クロマツに産みつけられた寄主の卵塊2型、すなわち、大卵塊と小卵塊の位置の地上からの平均の高さを調査した結果は第10表の通りである。この表から明らかなように、樹高にかかわらず、大卵塊は小卵塊より高く位置していた。両方の卵塊とも樹高が

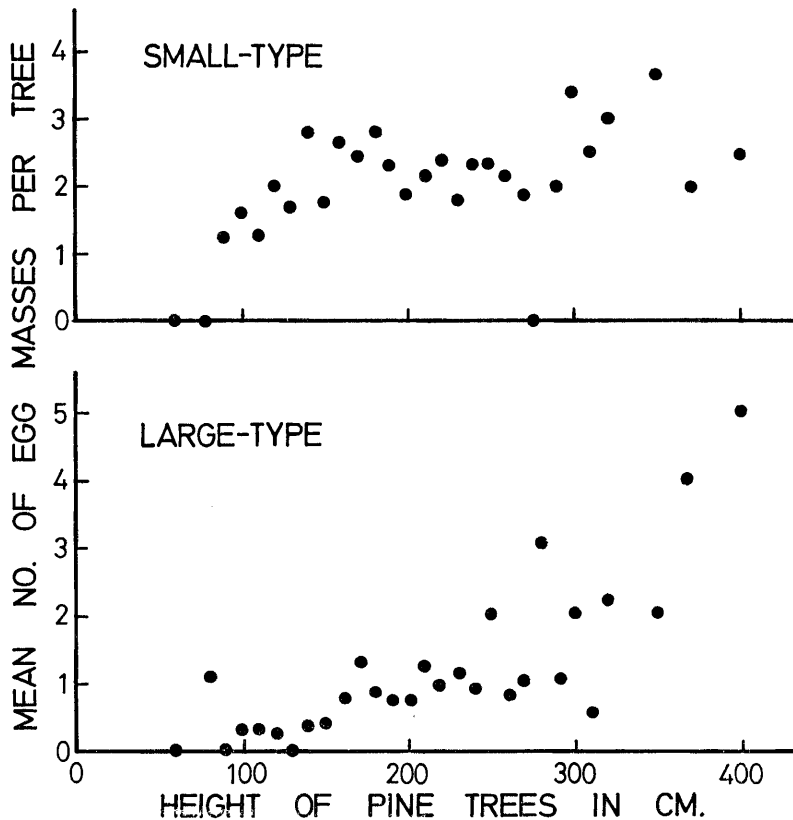


Fig. 8. Relations between the number of two types of host egg masses per tree and height of the trees harboring egg masses.

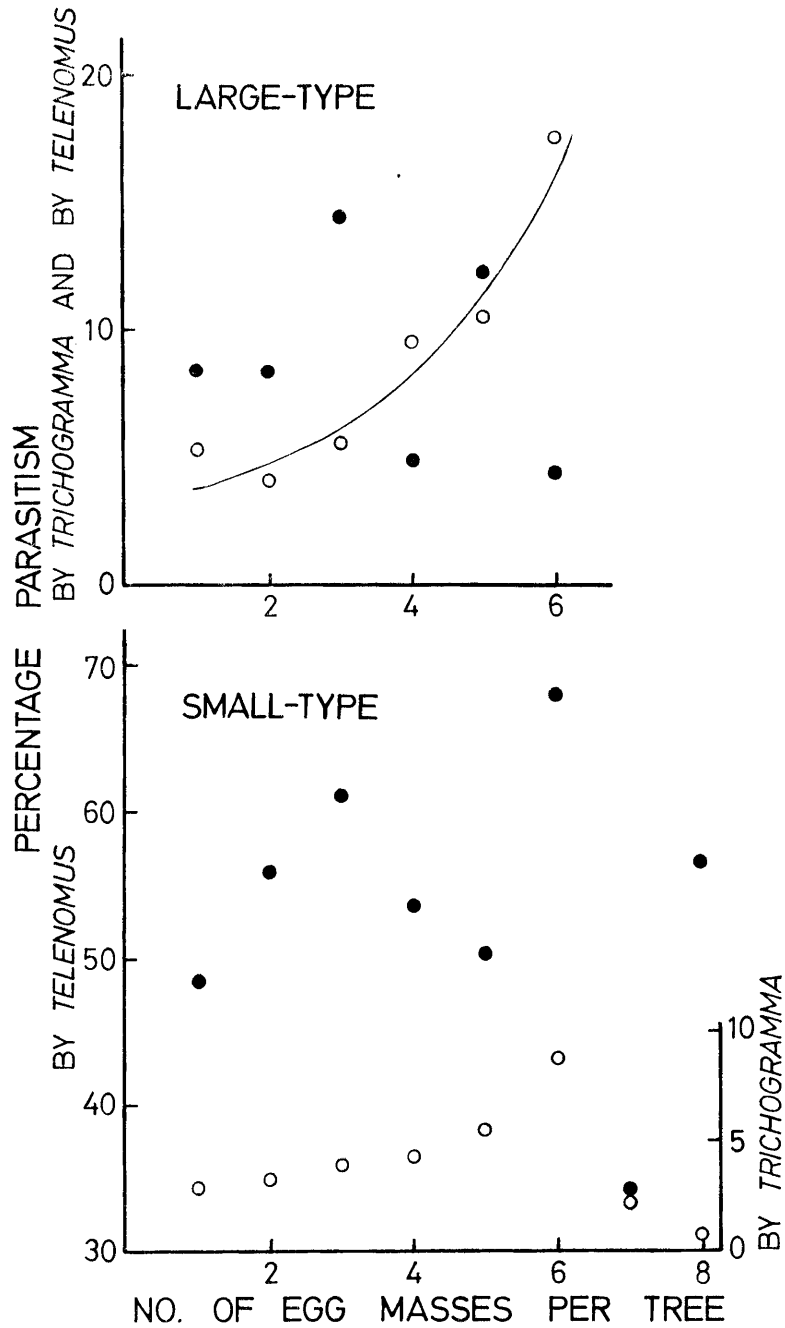


Fig. 9. Relations between the percentage parasitism of two host egg mass types by *Tr. dendrolimi* (○) and *Tel. dendrolimi* (●) and the number of host egg masses per tree.

増すとその平均位置も当然のことながら高まる傾向がうかがわれるが、この場合、大卵塊ではその増加の割合は小卵塊にくらべて著しかった。一方、樹高と単本当

りの卵塊数との関係を調べてみると、大卵塊では高い木ほど多くの卵塊が産みつけられる傾向があつたが、小卵塊では樹高にかかわりなく、一定数の卵塊しか産



まれな傾向が認められた(第8図)。以上の事実から、大卵塊は高い木により多く、そしてそのより高い位置に多く産みつけられるが、小卵塊には全くそのような傾向がみられないことが示唆される。

以上述べたような寄主卵塊の空間的分布を生ずる理由については、未発表の資料をも併わせて検討すると、現在のところ、次のように考えられる。

マツカレハの成虫は羽化当初の体が重くて飛翔できない時期に羽化地点付近に大卵塊を産み、その結果、体が軽くなり自由に飛翔できるようになつてから、小卵塊をあちこちのマツの木に産みまわらる(広瀬, 1967)。このような大卵塊の産卵状況から推測されるように、大卵塊の分布が、葉量の多い、高くて大きなマツの木ほど数多く分布するというマツカレハの蛹の分布特性をある程度反映する結果、高い木ほど多くの大卵塊が分布する。一方、小卵塊の場合には、その分布は蛹の分布とは直接の関係を持たないし、また飛翔できるようになつてから産卵するマツカレハの成虫はマツの木の大小にかかわらず卵塊を産む習性があるため、高い木ほど多くの小卵塊が分布する現象はみられない。同じ高さの木の場合でも、大卵塊が小卵塊よりも上方に位置するのは、マツカレハの蛹化が樹上でも高所ではしばしば行なわれる上に、羽化直後の蛾は羽化部位より多少とも登攀して産卵することが推測されるのに対し、飛翔が可能となつた蛾は樹冠中の特定部位を選ばず、マツ葉であればどの部位のマツ葉にでも卵塊を産み付けるため、この結果、平均すれば小卵塊の産付位置は大卵塊のそれよりも低くなる。

さて、クロマツ単木当りの卵塊の密度と卵寄生蜂2種の寄生率(いわゆる卵粒寄生率)との関係を調べてみると第9図の通りであるが、この図から認められるように、大卵塊では単木当りの密度が増加するにつれて、キイロタマゴバチの寄生率は上昇するのに対し、マツケムシクロタマゴバチの寄生率はほぼ一定である。一方、小卵塊ではキイロタマゴバチ、マツケムシクロタマゴバチとも多少の変動はあるが、単木当りの寄主卵塊の密度が増加しても寄生率は一定の傾向を示している。寄主卵塊の密度が高い木に蜂が好んで集まるという傾向が特に見られないならば、単木当りの寄主卵塊の密度が増加しても蜂の寄生率は一定か、あるいはむしろ減少する傾向を示すのが普通である。したがって、大卵塊においてキイロタマゴバチの寄生率が密度依存的に上昇する事実はさきわめて注目されるわけである。

すでに述べたように、クロマツの幼令林では樹高にかかわらず、キイロタマゴバチはクロマツの樹冠上方部の卵塊に好んで寄生する習性がみられるのに対し、マツケムシクロタマゴバチは樹冠下方部の卵塊に好んで寄生する習性がある。このように、2種の蜂にみられる寄主生息域の選択の微細な違いが、実は前述の大卵塊のクロマツ単木上での密度と寄生率の関係におけるキイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチの違いにも反映していると思われる。すなわち、前述したように、大卵塊はクロマツの高い木により多く、そしてより高い位置に産みつけられる結果、クロマツ単木上での大卵塊の密度の増加はとりまおさずキイロタマ

Table 11. Parasitization of two host egg mass types by *Tr. dendrolimi* and *Tel. dendrolimi*.

Host generation	Collection date	Type of egg masses	No. of egg masses collected	Percentage of egg masses parasitized by	
				<i>Tr. dendrolimi</i>	<i>Tel. dendrolimi</i>
First	June 23	Large	25	24.0	44.0
		Small	43	2.3	34.9
	July 2	Large	250	65.2	75.2
		Small	635	8.7	71.7
July 12	Large	36	75.0	88.9	
	Small	287	21.3	80.6	
Total	Large	311	63.0	74.3	
	Small	936	11.9	72.4	
Second	Sept. 29	Large	64	3.1	89.1
		Small	176	0	90.3

\*  $0.01 < P < 0.05$  in  $\chi^2$ -test.

†  $P < 0.01$  in  $\chi^2$ -test.

ゴバチの寄主生息域内の選好部位である樹冠上方部での大卵塊の増加となる。これら大卵塊はキイロタマゴバチの攻撃にさらされて高率の寄生を受けるから、必然的にこの蜂の寄生率が一見卵塊の密度に依存的に増加する傾向を示すことになると思われる。同じ大卵塊でもマツケムシクロタマゴバチの場合に寄生率が卵塊の密度に依存的に上昇する事実が全く認められないのは、この蜂がクロマツの樹冠下方部を選好域としているからであろう。また、小卵塊でキイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチがともにクロマツ単木当りの卵塊の密度と無関係な寄生の仕方を示しているのは、小卵塊の分布の状態と蜂の選好域の点から考えて当然である。以上述べたところから、大卵塊の場合に限ってみられるキイロタマゴバチの寄生率が卵塊の密度に依存的に上昇する現象は、クロマツ林における大卵塊の分布の状態とこの蜂の選好域との関係によつて主として生じたものと考えられる。先にも触れたように、この現象の説明として寄生蜂が卵塊の密度の高い木に好んで集まるということも考えられるが、それでは小卵塊の場合の説明が困難になる。いずれにせよ、この現象がキイロタマゴバチは大卵塊に対して効率よくクロマツ林内で寄生活動を行なっていることを意味していることは明らかである。

第11表は1963年の花見Bでの4回に亘る調査で得たキイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチの大卵塊と小卵塊についての、いわゆる卵塊寄生率（卵塊の卵粒中1卵でも寄生していれば寄生卵塊とみなす）を比較したものである。これでわかるように、マツケムシクロタマゴバチは大卵塊と小卵塊に同じ割合で寄生するのに対し、キイロタマゴバチは小卵塊よりも大卵塊に有意に高い寄生率を示す。このように2つの寄主卵塊の型に対して2種の蜂の寄生行動には明らかな違いがみられるのであるが、このような相違を生ずる原因を直ちに卵塊の大きさに対する両種の蜂の発見能力の差に求めるのは危険である。この事実には、先にも述べたようなクロマツ林における卵塊2型の空間的分布の状態と2種の蜂の選好域とが関連していることは当然考えられることで、さらに検討が必要である。

(2) 世代内における卵塊2型の出現比率の時期的変動

著者(1967)はマツカレハの卵塊2型、すなわち、大卵塊と小卵塊の出現比率が1世代の産卵期間中にも一定の変動を示すことを報告した。すなわち、各世代の産卵期間中ではその前半ほど大卵塊は高い割合で出現する傾向のあることを指摘した。前項で述べたよう

Table 12. Hyperparasitism by *Pachyneuron* sp. of *Tr. dendrolimi* in the first generation of the pine moth in the Japanese black pine forest near Fukuoka.

Study plot	Year	Density of the pine moth eggs parasitized by <i>Tr. dendrolimi</i> per tree	Percentage parasitism by <i>Pachyneuron</i> sp.*
Hanami A	1960	28.8	0.8
	1961	18.8	0.5
Hanami B	1962	58.4	1.3
	1963	18.0	0.9
Kaminofu	1961	59.1	1.2
Iikozaki	1960	6.7	0
	1961	24.3	0

\* This figure was calculated for the number of the pine moth eggs parasitized by *Tr. dendrolimi*.

に、キイロタマゴバチはクロマツ林における寄主卵塊の空間的な分布と蜂の選好域との関連で大卵塊により効率的に寄生し、また、大卵塊には事実上小卵塊よりもよく寄生する。したがって、上に述べたようにマツカレハの産卵期前半に大卵塊の出現する頻度が偏ることは、寄主第1世代の場合、マツカレハの産卵期当初著しく密度が低くて寄生活動が低調なこの蜂にとってその有効性のある程度低下させる要因となるであろう。

3. その他の要因

a. 二次寄生

二次寄生蜂の存在が一次寄生蜂の天敵としての有効性に著しく影響する例はこれまでしばしば報告されている。ところが、マツカレハの卵にはこれまで二次寄生蜂の存在することさえほとんど知られていない実状であつた。著者は福岡付近のクロマツ海岸林でコガネコバチ科の *Pachyneuron* sp. がマツカレハ卵の二次寄生蜂としてキイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチの2種に寄生していることを確認した。この蜂は2種の寄主のうちでマツケムシクロタマゴバチに寄生することは比較的稀であり、キイロタマゴバチの方が普通の寄主と思われる。この二次寄生蜂はマツカレハ卵1個から1頭が羽化し、マツカレハ卵1個に数十個体も生育するキイロタマゴバチに寄生した場合には、食い残された一部のキイロタマゴバチは羽化できる場合がある。

第12表には福岡付近のクロマツ海岸林で数年に亘つて調べたマツカレハ第1世代における *Pachyneuron* sp. のキイロタマゴバチに対する寄生の割合を示

した。この表でみると、主要な寄主であるキイロタマゴバチに対する寄生にしても、キイロタマゴバチの寄生したマツカレハ卵に対する寄生率はせいぜい1%前後で、全く問題にならぬほどその割合は低いといえる。マツカレハの第2世代にはこれまで全くその寄生を観察していない。

この二次寄生蜂は室内でキイロタマゴバチに寄生させた結果、8月の室温下では1世代に17日を要することがわかった。同じ条件下でキイロタマゴバチは1世代に7日前後しか要しないから、この二次寄生蜂がたとえマツカレハの産卵初期にマツカレハ卵に寄生したキイロタマゴバチに寄生できたとしても、寄主キイロタマゴバチの急速な増殖にはついていけないわけで、この点は *Pachyneuron* sp. の寄生が低い理由の1つに挙げられるであろう。

*Pachyneuron* sp. 以外に *Tyndaricus navae* Howard もマツカレハの卵寄生蜂の二次寄生蜂であることが知られているが(野淵, 1961), 著者はこれまで福岡, 熊本のいずれにおいてもまだこの種を発見していない。

#### b. 寄生蜂成虫のアリによる捕食

一般に寄生蜂の成虫は寄主をうまく発見して寄主に産卵する以前にアリやクモなどの捕食者の攻撃を受けて死滅していることが考えられる。実際に野外でそのような観察を行なう機会は稀であるが、著者(1963)はマツカレハの孵化幼虫の捕食者でもあるトビイロシリアゲアリ *Crematogaster laboriosa* Smith がマツカレハの卵塊に巣襲して次々と羽化脱出途中のキイロタマゴバチを捕食するのを観察して報告した。捕食の割合がどの程度であるかはまだわからないが、このよ

Table 13. Host range of five principal egg parasites of the pine moth in Japan.

Parasite species	Host range*
<i>Tr. dendrolimi</i>	<i>Hyphantria cunea</i> Drury (Arctiidae), <i>Spilarctia lutea japonica</i> Rothschild (do.), <i>S. subcarnea</i> Walker (do.), <i>Hemerophila atrilineata</i> Butler (Geometridae), <i>Parnara guttata</i> Bremer et Grey (Hesperiidae), <i>Microleon longipalpis</i> Butler (Heterogeneidae), <i>Phrixolepia sericea</i> Butler (do.), <i>Dendrolimus spectabilis</i> Butler (Lasiocampidae), <i>D. superans</i> Butler (do.), <i>Euproctis pseudoconspersa</i> Strand (Lymantriidae), <i>E. similis</i> Fuessly (do.), <i>Lymantria dispar</i> Linné (do.), <i>Aedia leucomelas</i> Linné (Noctuidae), <i>Apatele major</i> Bremer (do.), <i>Arcte coerulea</i> Guénéé (do.), <i>Plusiodonta coelonota</i> Koller (do.), <i>Phalera flavescens</i> Bremer et Grey (Notodontidae), <i>Cydia splendana</i> Hübner (Olethreutidae), <i>Grapholitha molesta</i> Busck (do.), <i>Papilio xuthus</i> Linné (Papilionidae), <sup>a</sup> <i>Glyphodes pyralis</i> Walker (Pyralidae), <i>Hymenia recurvalis</i> Fabricius (do.), <i>Ostrinia nubilalis</i> Hübner (do.), <i>Syllepte derogata</i> Fabricius (do.), <i>Marumba gaschkewitschii echephron</i> Boisduval (Sphingidae), <sup>a</sup> <i>Philosamia cynthia pryeri</i> Butler (Saturniidae), <sup>a</sup> <i>Adoxophyes orana</i> Fischer von Röslerstamm (Tortricidae), <i>Archips breviplicanus</i> Walsingham (do.), <sup>a</sup> <i>Eana argentana</i> Clerck (do.), <i>Homona coffearia</i> Nietner (do.)
<i>Tel. dendrolimi</i>	<i>Dendrolimus spectabilis</i> Butler (Lasiocampidae), <i>Hyloicus caliginus</i> Butler (Sphingidae) <sup>b</sup>
<i>A. japonicus</i>	<i>Dendrolimus spectabilis</i> Butler (Lasiocampidae), <i>Malacosoma neustria testacea</i> Motschulsky (do.), <sup>c</sup> <i>Philudoria albomaculata</i> Bremer (do.), <sup>a</sup> <i>Lymantria dispar</i> Linné (Lymantriidae), <i>Sasakia charonda</i> Hewitson (Nymphalidae), <i>Philosamia cynthia pryeri</i> Butler (Saturniidae), <sup>a</sup> <i>Nezara viridula</i> Linné (Pentatomidae), <sup>c</sup> <i>N. antennata</i> Scott (do.) <sup>c</sup>
<i>A. gastropachae</i>	<i>Dendrolimus spectabilis</i> Butler (Lasiocampidae), <i>Riptortus clavatus</i> Thunberg (Coreidae) <sup>a</sup>
<i>P. albatarsis</i>	<i>Dendrolimus spectabilis</i> Butler (Lasiocampidae), <i>Lymantria dispar</i> Linné (Lymantriidae), <i>Dictyoploca japonica</i> Moore (Saturniidae)

\* Source of the records is the catalogue compiled by Yasumatsu and Watanabe (1964) except for hosts marked with the following alphabetical letters. a: Original, b: Hirose (1964), c: Hokyō et al. (1966), d: Hirose et al. (1968a). Hosts recorded in the laboratory were omitted.

うな形でのキイロタマゴバチ成虫に対するアリの捕食はかなりの頻度で野外で起っている可能性がある。というのは、この蜂は多寄生をして1つのマツカレハ卵から一時期連続的に羽化し、また1世代の所要日数が短かいので、卵塊単位にみても羽化はかなり定期的に集中して起こるのに対し、アリの側もその群集性のために集中的な攻撃をかけるとみられるからである。

### c. 代替寄主

本来の寄主が適当な发育段階にない期間を寄生蜂が代替寄主に一時的に寄生することによって切り抜けることができれば、寄主と寄生蜂との時間的な関係をうまく調節することが可能になる。したがって、寄生蜂の生息域内での代替寄主の有無はしばしばその天敵としての有効性を左右する場合が知られている。

第13表にはマツカレハの主要卵寄生蜂5種について、著者がここに新しく報告する寄主も含め、現在までにわかるところで判明しているマツカレハ以外の寄主を整理した。この表でみると、マツカレハの卵寄生蜂のうちではキイロタマゴバチに最も多くの寄主が知られ、実に14科29種におよんでいるが、これらの寄主はいずれもマツ林（以下特に断わらない限り純生林を指す）には生息していない種類である。福岡付近のクロマツ海岸林の場合、マツカレハの第2世代にこの蜂の寄生がほとんどみられないのは、既に述べたように、この世代の寄主密度の低いことが蜂の活動に不利に働いていることもあるが、一つにはマツカレハの第1世代と第2世代の中間期に代替寄主が林内にないことも理由になつていることは確かである。先にも述べたように、この蜂の寿命はきわめて短かいので、第1世代のマツカレハ卵から羽化した蜂はこの寄主の空白期に死滅してしまうと考えられる。もつとも、藍野・野淵(1960)はマツ林内にマツカレハ卵がなくなると、この蜂は周辺の雑木林に分散すると述べている。この蜂の越冬は寄主の鱗翅目の卵内で行なわれるが、マツカレハ卵では越冬しないようで、越冬寄主はマツ林の外にあると思われる。マツカレハ第1世代当初の寄生はおそらく林外からたまたま飛来する少数の蜂によつていと推定される。したがって、マツカレハの両世代を通じて、マツ林でのこの蜂の代替寄主の欠如がその有効性を著しく限定しているといえる。

マツケムシクロタマゴバチの唯一のマツカレハ以外の寄主として知られるクロスズメ *Hyloicus caliginus* Butler は幼虫がマツを食べてマツ林に常時生息する種であることは注目される。しかしながら、既に著者ら (Hirose *et al.*, 1968a) も指摘したように、福

岡付近のクロマツ海岸林ではこの種の密度はきわめて低く、この蜂の個体数の変動に大きく影響することはないと思われる。ただし、越冬後の蜂が第1世代のマツカレハの産卵期までの一時期を本種の卵に寄生してその個体群の維持を図っていることは考えられる。春季にはこの蜂の卵の密度は特に低いらしく、この時期にはまだ本種の卵を観察する機会がない。本種の卵にはマツの針葉に1個宛産みつけられるが、1個の卵にはマツカレハ卵よりやや多い数の蜂が寄生できるので、その卵密度が低くても蜂はかなり効率よくその存続を図ることができるであろう。この蜂は寿命が長いので、マツカレハの第1世代と第2世代の中間の時期でも代替寄主に頼ることなく個体群を維持できると考えられる。

フクスジタマゴバチもマツケムシクロタマゴバチと同様、成虫の寿命が長く、マツカレハの第1世代と第2世代の寄主空白期を生きのびて第2世代に寄生することは既に述べた。しかしながら、福岡付近のクロマツ海岸林の花見A、花見B、上府の3林分の場合、上記の時期にその生存は確認されてはいるものの、1963年の花見Bを除いてはマツカレハ第2世代に寄生が全く認められていない。これにはいろいろな理由が考えられるが、やはりマツカレハの第1世代と第2世代の間に代替寄主がないことを一つの理由として挙げることができるであろう。マツカレハの第1世代が2山に分離して第2世代まで比較的連続してマツカレハ卵がある箱崎の林分では、例年この蜂の寄生が第2世代にも認められるのであるから、本種のようにマツ林で第1世代には密度が高くない種は、密度を高めてその個体群を成長させるためにも、第1世代と第2世代の間に代替寄主が必要であると思われる。それにもかかわらず、第13表に挙げた広範囲に亘る寄主の中で、福岡付近のクロマツ海岸林に生息していたのは、幼虫が林床の禾本科を食べているタケカレハ *Philudoria albomaculata* Bremer だけであつた。しかも、タケカレハ卵の出現時期は第1世代のマツカレハ卵のそれと一致しているので、クロマツ林でこの種が代替寄主としての望ましい役割は全く果たしていないことになる。マツカレハの第2世代に寄生したフクスジタマゴバチは大部分はそのままマツカレハ卵内で越冬し、翌年第1世代のマツカレハ卵が林内に出現する前後に羽化してきて、マツカレハの産卵期と蜂の羽化期はかなり一致しているようなので (広瀬, 1964)、マツカレハ第1世代前の代替寄主の必要性はほとんどないと考えられる。

マツケムシハネミジカヤドリバチ、シロオビタマゴバチとも第13表に挙げた寄主はいずれもマツ林の生息者ではない。これらの蜂の寄主としては今後なお多くの種類が明らかにされるであろうが、フタスジタマゴバチと同様、マツ林に生息する昆虫が代替寄主として知られる可能性は少ない。これら2種の蜂がマツカレハ卵内で越冬することは未確認であるが、フタスジタマゴバチと似た周年経過を持つものと推定され、福岡付近のクロマツ海岸林のようにマツカレハが年2世代を送る地域ではマツ林内でマツカレハ卵だけを寄主として低密度の個体群を存続させてゆくことはできるであろう。しかし、いずれも増殖能力の低い種であるから、その密度を高めるためにもマツカレハの第1世代と第2世代の間にマツ林内に代替寄主のあることが必要である。また、年に1世代しかマツカレハが発生しない地域では、その産卵時期の前後に代替寄主がないと、フタスジタマゴバチも含めた上記3種の蜂はマツ林内だけで周年を過ごすことはきわめて困難であると考えられる。

一般的にいつて、マツの純生林は鱗翅目相が単純で、マツカレハの卵寄生蜂のどの種にとつても有力な代替寄主となるような鱗翅目を欠いている。マツの純生林よりも混交林でマツカレハの卵寄生蜂の寄生率が高いという報告は少なくないが(藍野・野淵, 1960; Kim *et al.*, 1965), 混交林では代替寄主が多いと考えられるから当然の事実であろう。

#### d. 寄生蜂種間の競争

同一種類の寄主を攻撃する寄生蜂の間ではしばしば競争が起こり、これが特定の寄生蜂種の天敵としての有効性を限定する場合が知られている。

福岡付近のクロマツ海岸林の場合、寄主第1世代ではキイロタマゴバチとマツケムシクロタマゴバチがともに密度が高く、両者の間に競争の可能性が考えられる。しかしながら、この点については既に著者ら(Hirose *et al.*, 1968b)は両種の蜂がそれぞれマツの樹冠の上方部と下方部にある卵塊を別々に選択して寄生する傾向があるので、両者がともに寄生する卵塊は少なからずみられるにもかかわらず、共寄生は避けられることを指摘した。次に、寄主第2世代ではキイロタマゴバチはほとんど寄生はみられないが、時としてフタスジタマゴバチがマツケムシクロタマゴバチとともにかなり高率の寄生を示すことがある。この際にはマツケムシクロタマゴバチとフタスジタマゴバチの共寄生が高い頻度で起こり、共寄生卵では後者が前者に勝つが、羽化してくるのは雄に限られることは既に

述べた。したがって、この場合マツケムシクロタマゴバチは越冬に入る成虫の密度が低められることになるが、フタスジタマゴバチも遅しか羽化しないことにより、個体群の増殖はやはり阻害されると思われる。しかし、福岡付近のクロマツ海岸林では両種の蜂の密度がともに高いことは稀であるから、両種の間での競争はあまり問題にする必要はない。

#### e. 寄生蜂成虫の食物源

ある種の顕花植物の花蜜やアブラムシ、カイガラムシが分泌する甘露が寄生蜂成虫の重要な食物源であり、寄主の生息域内にこれら食物源が豊富にある場合、寄生蜂の天敵としての有効性を高めることはよく知られている。

一般にクロマツ海岸林では上記のような寄生蜂成虫の食物源はきわめて少ない。福岡付近のクロマツ海岸林のうち、花見A、花見B、土府の3林分は純生林であり、植生はきわめて貧弱で、花蜜源となるような顕花植物もほとんどなかった。また、甘露を出す昆虫としてはマツの針葉に寄生するアブラムシ類の中でマツオオアブラムシ *Cinara piniformis* Takahashi, マツノホソアブラムシ *Protolachnus thunbergii* Wilson, マツノハアブラムシ *Schizolachnus orientalis* Takahashi などが生息していたが、マツカレハの卵寄生蜂の活動時期である夏季にはその発生量はきわめて低かった。箱崎の林分は混交林ではあつたが、混交樹種も多くはなく、花蜜源、甘露源ともにきわめて乏しいという事情は他の林分と変わらなかつた。既に示したように、これらの林分ではフタスジタマゴバチの活動はきわめて低調であり、熊本付近の山地林には普通に生息しているシロオビタマゴバチなどもほとんどみられなかつた。この理由としては、これまで挙げた多くの要因以外に上述のようなマツ林内における寄生蜂成虫の食物源の不足が考えられる。Synovigenicな種であるフタスジタマゴバチ、マツケムシハネミジカヤドリバチ、シロオビタマゴバチにとつて、マツ林内での成虫の食物源の不足は成虫の寿命だけでなく産卵数にも大きな影響を与え、したがってこれらの種の天敵としての有効性を著しく限定していると思われる。この点について、実際に野外で明確な証拠を得ることはできなかつたが、野淵(1961)の報告した野外観察はその点きわめて貴重なもので、非常に示唆に富んでいる。彼はシロオビタマゴバチがしばしばマツ林の林縁部の花上に飛来して吸蜜していることを観察した。彼はこの種は1度マツ林に入つても花蜜を求めて再びマツ林の外に脱出するのではないかと述べており、マツ林の

中で寄生率が高くなくても隣接した雑木林で常時高い寄生率が得られるところから、マツ林より雑木林の方がこの蜂のより適した生息環境であるとしている。純生林よりも混交林でマツカレハの卵寄生蜂の寄生率が高い理由として、後者が代替寄主に恵まれていることは既に述べたが、さらに蜂成虫の食物源にも恵まれていることが指摘される。特に *synovigenic* な種については成虫の食物源の点で混交林は好適な生息環境となるであろう。

#### f. その他

寄生蜂の活動時期の気象条件は蜂の活動に大きな影響を与えるので、その天敵としての有効性を左右することが考えられる。福岡付近のクロマツ海岸林の花見 B では 1961 年から 1963 年まで 3 年間に亘って卵寄生蜂の寄生活動を調べたが、調査年のうちで 1962 年の寄主第 1 世代には特にキイロタマゴバチの活動が低調に終始した。既に述べたように、例年この蜂の寄生率はマツカレハの産卵初期には著しく低いが、その後世代を繰り返すために、マツカレハの産卵末期には急激に個体数が増加して高い寄生率を示すが普通である。しかし、この年にはそのような寄生率の上昇傾向が全く認められなかった。これは、寄主第 1 世代におけるこの蜂の増殖と活動に大きく影響するとみられる 6 月下旬の気象条件が、この年は平年と著しく相違していたためと考えられる。この年の 6 月下旬には、平均気温が平年よりも 3°C も低かつた上、特にその下半旬には連日降雨があつた。例年 6 月下旬～7 月上旬には気温が急激に上昇するが、このような気温の上昇は 1 世代の所要日数の短いこの蜂の世代の重なり合いを招いて急激な個体群密度の上昇に寄与していると思われ、この年ちようどこの時期が低温に終始したことが蜂の個体群の増殖を抑制したのであろう。また、連日の降雨も蜂の寄主探索活動を著しく抑制したものと考えられる。

越冬時の気候要因はどのマツカレハの卵寄生蜂の場合にも越冬中の死亡と関連するので、寄主第 1 世代の蜂の活動に影響することが考えられるが、特に成虫で越冬するマツケムシタマゴバチの冬季の低温による死亡率はかなり高いと報告されている（朧ら、1957；王、1961）、この点については今後さらに検討される必要がある。

## IV 総括

マツカレハの卵寄生蜂の主要種であるキイロタマゴ

バチ、マツケムシタマゴバチ、フタスジタマゴバチ、マツケムシハネミジカヤドリバチおよびシロオビタマゴバチの 5 種について、これらの天敵としての有効性に関与する生態学的諸要因を決定するため、1960 年から 1967 年まで福岡付近のクロマツ海岸林で野外調査を実施するとともに室内実験を重ねた。これら卵寄生蜂の天敵としての有効性に関与する要因として、まず、各寄生蜂種の生態的特性、寄主マツカレハ個体群の時間的、空間的分布特性、およびこれら以外の要因に大別し、さらに各細かな要因に分析して比較検討した。その結果は次の通りである。

### 1. キイロタマゴバチ

この種の産卵能力はマツカレハの卵寄生蜂中最も高い。その性比は変動が少なく、雌の割合が常に高いが、これは産雌雄性単為生殖を行なうためと考えられる。1 世代の所要日数は他種にくらべて最も短かく、寄生の 1 世代に対して 3 世代を繰り返すことができる。以上述べた 2, 3 の特性は本種がきわめて高い増殖能力を持つていることを示唆しており、このためマツカレハの産卵期間中の著しい寄主密度の増加に対応することが可能である。第 1 世代のマツカレハの産卵末期にしばしばみられる高率の寄生はこの蜂の個体群密度の急速な増加によるものである。

この種は *pro-ovigenic* な卵形成を示し、同時に成虫の寿命も非常に短い。このような特性は寄主第 2 世代のように寄主密度が著しく低い場合にはきわめて不利に作用する。また、寿命が短かいので寄主の第 1 世代と第 2 世代の間の時期をこの蜂の雌成虫は生きのびることができない。これらの理由で、例年寄主第 2 世代はほとんどこの蜂の寄生を受けない。

多数の鱗翅目昆虫がこの蜂の寄主としてこれまで知られているが、それらはすべてマツ林外に生息しているもので、マツ林内には代替寄主を欠いている。寄主の第 1 世代と第 2 世代の間の時期にマツ林内に代替寄主がないことも、第 2 世代でこの蜂の寄生が低い理由の 1 つに数えられる。この蜂の越冬寄主もマツ林内ではなく、寄主第 1 世代当初の寄生は林外からたまたま飛来する蜂によるものと思われる。したがって、マツ林内にこの蜂の代替寄主が欠如していることが、寄主の両世代を通じてこの種の有効性を限定する重要な要因であるといえる。

この種は極度な多寄生が正常なので、この習性はこの蜂の寄生の効率を著しく低いものにしてている。

マツ林における寄主卵塊の空間的分布はこの蜂の有効性に影響する。すなわち、大型の寄主卵塊が多く産

まれたマツの単木ほどそれらの卵塊は高率の寄生を受けるが、これは大型の寄主卵塊がこの蜂の雌の選好域である高い木の特にその樹冠上方部によく産まれるためと考えられるからである。

二次寄生蜂である *Pachyneuron* sp. の寄生率はきわめて低く、その影響は無視できる。

## 2. マツケムシクロタゴバチ

この種の産卵能力は比較的低いけれども、その増殖能力はかなり高い。なぜなら、寄主の1世代に対して2世代を繰り返せるほどその発育期間が短かいからである。このために、この蜂は第1世代のマツカレハの産卵末期には高い密度に到達することができる。

この蜂は産雌性単為生殖を行なうから、未交尾雌による雄の子孫の産出が蜂の個体群中の雌の比率を低下させることも考えられるが、野外ではそのようなことは稀で、本種の性比は雌の割合がきわめて高いのが普通である。

この種は pro-ovigenic な卵形成を示すにもかかわらず、成虫の寿命はきわめて長い。これら2つの天敵としての望ましい特性が組み合わさるため、この蜂は寄主探索の能率も高く、また一度寄主を発見するとその産卵能力を短期に効率よく発揮できると思われる。また、成虫の寿命も長いので、寄主の第1世代と第2世代の間の時期を雌成虫は生きのびることができる。したがって、既に第1世代のマツカレハの産卵末期に達していた高密度を代替寄主なしに寄主第2世代まで維持でき、さらに寄主密度の低いこの世代においても高率の寄生を示すことができる。

寄主第2世代は第1世代のごく一部の発育の進んだ個体に由来するもので、その密度は例年著しく低いが、年によつては高密度の個体群が出現することがある。この蜂は寄主第2世代には寄主密度の高低にかかわらず高率の寄生を示すから、そのようにこの世代の寄主密度が高い年には必然的にこの蜂の有効性は増進されることになる。

キイロタゴバチとは逆に、この蜂はクロマツの樹冠下方部の寄主卵塊に好んで寄生する傾向がある。このように、寄主の生息域の一部にしか蜂が寄生しないことは、キイロタゴバチの場合と同様、その有効性が限定されることにもなるが、一方、キイロタゴバチとの共寄生を避けることによつて両種間での競争から生ずる有効性の低下を防止していることにもなっている。

この種の多寄生の程度はキイロタゴバチにくらべてずつと低いため、より効率の高い寄生が可能で、そ

の産卵能力が低いにもかかわらず、キイロタゴバチを上回る数の寄主に寄生できる。

クロスズメはこの種の唯一の代替寄主としてマツ林に生息しているが、その卵密度は年間を通じて非常に低いので、越冬後の蜂が春季の一時期、マツカレハの林内にない時期に寄主として利用する場合を除けば、それほど重要ではないと思われる。

## 3. フタスジタゴバチ, マツケムシシハネミジカヤドリバチ, シロオビタゴバチ

これら3種の近縁な寄生蜂はその有効性に関する要因が共通している点が多いので、一括して述べる。

これらの種はすべて synovigenic な卵形成を示し、成虫の寿命は長い。このことから、その比較的高いと思われる産卵数も、また著しく長い寿命も、花蜜を出す植物や甘露を分泌する昆虫など成虫の食物源となるものがマツ林内部に確保されているか否かによつて大いに左右される。したがって、実際にはマツ林の中にこれらの食物源がきわめて少ないことがこれらの蜂の有効性を制限する重要な要因になつている。

これらの種の雌成虫にはその卵巣が成熟するとともに卵吸収という現象がみられる。この現象によつて一定の産卵能力を常に保持できるので、寄主の密度が低い場合はこれらの種に有利であると考えられる。しかしながら、寄主第1世代のように、産卵期が短かく、しかも高密度に達するような場合には、これら synovigenic な種は産卵前期間を持ち、また短期にはその産卵能力が十分発揮できないため不利である。

これらの種の発育期間はいずれも長いので、蜂は寄主の1世代に対し1世代しか送れない。そこで、マツカレハの産卵期間内の寄主密度の著しい変化に対応することもできない。このことが寄主の第1世代では通常大量の寄主卵がこれらの蜂の寄生を免がれるということの主要な理由である。

これらの種はいずれも産雌性単為生殖をするから、未交尾雌による雄の産出が蜂の個体群中の雌の比率を低下させる可能性がある。また、室内ではフタスジタゴバチやマツケムシシハネミジカヤドリバチで雌がその生存期間の後半になるにしたがって雄の子孫を多く産出することがわかつている。しかしながら、野外ではこれらの現象はほとんどみられず、これらの種の性比は普通雌の割合がきわめて高い。

これらの種はすべて単寄生をする。このことは多寄生をするキイロタゴバチやマツケムシクロタゴバチにくらべて寄生の効率からみればはるかに勝っており、これらの種の天敵としての有利な特性の1つと

みられる。

これらの種は調査地域に関する限り、代替寄主がなくとも、マツカレハ卵だけで年間を通じ世代を続けているようである。しかし、やはりマツ林内に代替寄主がないことが、これらの蜂の有効性を制限していることも疑いのない事実と思われる。

## 文 献

- 藍野祐久・野淵 輝 (1960) マツカレハの卵寄生蜂について。第70回日本林学会大会講演集：318-320。
- 祝 汝 佐 (1937) 中国松毛虫寄生蜂誌。昆虫与植病 **5** : 56-103。
- Clausen, C. P. (1927) The bionomics of *Anastatus albitarsis* Ashm., parasitic in the eggs of *Dictyoploca japonica* Moore (Hymen.). Ann. Ent. Soc. Amer. **20** : 461-472, 1 pl.
- Clausen, C. P. (1940) Entomophagous insects. McGraw-Hill Co., 688 pp.
- Doutt, R. L. (1959) The biology of parasitic Hymenoptera. Ann. Rev. Ent. **4** : 161-182.
- Doutt, R. L. & P. DeBach (1964) Some biological control concepts and questions, 118-142. In Biological Control of Insect Pests & Weeds, P. DeBach, editor, Chapman and Hall Ltd., 844 pp.
- Edwards, R. L. (1954) The effect of diet on egg maturation and resorption in *Mormoniella vitripennis* (Hymenoptera, Pteromalidae). Quart. Jour. Micr. Sci. **95** : 459-468.
- Flanders, S. E. (1942) Oösrption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **35** : 251-266.
- Flanders, S. E. (1947) Elements of host discovery exemplified by parasitic Hymenoptera. Ecology **28** : 299-309.
- Flanders, S. E. (1950) Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. Can. Ent. **82** : 134-140.
- 広瀬義躬 (1962) 福岡市付近に見られるマツカレハの発生消長の局地性。九州病虫研究会報 **8** : 14-16。
- 広瀬義躬 (1963) マツカレハ孵化幼虫の捕食虫としてのアリ類。九州病虫研究会報 **9** : 86-89。
- 広瀬義躬 (1964) クロマツ海岸林におけるマツカレハの卵寄生蜂の活動。九州大学農学部学芸雑誌 **21** : 13-24。
- 広瀬義躬 (1967) マツカレハの卵塊の大きさの2型とその由来。九州大学農学部学芸雑誌 **23** : 15-21。
- Hirose, Y., Shiga, M. & F. Nakasuji (1968a) Interspecific relations among three hymenopterous egg parasites of the pine moth, *Dendrolimus spectabilis* Butler (Lepidoptera: Lasiocampidae) in the Japanese black pine forest. I. Methods of the study and general sketches of the biology of the host and parasites. Jour. Fac. Agr., Kyushu Univ. **14** : 449-458, 1 pl.
- Hirose, Y., Shiga, M. & F. Nakasuji (1968b) Interspecific relations among three hymenopterous egg parasites of the pine moth, *Dendrolimus spectabilis* Butler (Lepidoptera: Lasiocampidae) in the Japanese black pine forest. II. Spatial interspersions of the two egg parasites, *Trichogramma dendrolimi* and *Telenomus dendrolimi* in the pine crown. Jour. Fac. Agr., Kyushu Univ. **14** : 459-472.
- Hokyo, N., Kiritani, K., Nakasuji, F. & M. Shiga (1966) Comparative biology of the two scelionid egg parasites of *Nezara viridula* L. (Hemiptera: Pentatomidae). Appl. Ent. Zool. **1** : 94-102.
- 神谷 一男 (1934) 松枯蠹の形態・生理及び寄生蜂に関する研究。朝鮮總督府林業試験場報告 no. **18** : 1-110 | 5, 11 pls.
- Kamiya, K. (1939) Studies on the parasitic Hymenoptera of the pine-caterpillar, *Dendrolimus spectabilis* Butler. I. Taxonomy and biology. Jour. Tokyo Nogyo Daigaku **6** : 1-41, 7 pls.
- Kim, C. W. et al. (1965) Studies on the control of pine moth, *Dendrolimus spectabilis* Butler. Ent. Res. Bull. (Korea) **1** : 1-109.
- 小久保 醇 (1963) 茨城県鹿嶋地方におけるマツカレハの卵寄生蜂について。日本林学会誌 **45** : 234-237。
- Kokubo, A. (1965) Population fluctuations and natural mortalities of the pine-moth, *Dendrolimus spectabilis*. Res. Popul. Ecol. **7** : 23-34。
- 小久保 醇 (1968a) 1年に2世代を経過するマツカレハについて。森林防疫ニュース **17** : 95-97。
- 小久保 醇 (1968b) 千葉県六方町におけるマツカレハの寄生昆虫について。日本林学会誌 **50** : 150-153。
- Kurir, A. (1944) *Anastatus disparis* Ruschka, Eiparasit des *Lymantria dispar* L. Z. angew. Ent. **30** : 551-586。
- 尤 承 徳, その他 (1957) 两种松毛虫黒卵蜂の初步研究。昆虫学報 **7** : 261-284。
- 野淵 輝 (1961) マツカレハの天敵昆虫について——卵寄生蜂——。森林防疫ニュース **10** : 179-182。
- 小田久五・倉永善太郎 (1962) マツカレハの発生予察に関する研究 (第3報) ——世代間に於ける孵化率の変動——。日本林学会九州支部大会講演集 no. **16** : 52-54。
- Quednau, W. (1960) Über die Identität der *Trichogramma*-Arten und einiger ihrer Ökotypen (Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae). Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem. **100** : 11-50。
- Simmonds, F. J. (1953) Observations on the biology and mass-breeding of *Spalangia droso-phila* Ashm. (Hymenoptera: Spalangidae), a



parasite of the frit-fly, *Oscinella frit* (L.).  
Bull. Ent. Res. **44** : 773-778.

高木五六 (1925) 松枯蠅の駆除法に関する試験(一).  
朝鮮總督府林業試験場報告 no. **2** : 1-72.

王 平 远 (1961) 松毛虫黑卵蜂大量繁殖及散放的研究.

究. 昆虫学報 **10** : 381-394.

安松京三・渡辺千尚 (編) (1964) 日本産害虫の天敵  
目録, 第 1 篇, 天敵・害虫目録. 166 pp. 九州大学  
農学部昆虫学教室.

### Summary

Investigations were conducted both in the field and the laboratory to determine some of the more important ecological factors affecting the efficiency of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura, *Telenomus dendrolimi* (Matsumura), *Anastatus japonicus* Ashmead, *A. gastropachae* Ashmead and *Pseudanastatus albicans* (Ashmead), hymenopterous egg parasites of the pine moth, *Dendrolimus spectabilis* Butler. Field studies were made in the Japanese black pine forest on the coast of Fukuoka district between 1960 and 1967, and the majority of materials for laboratory studies were also collected from this area.

Some biological characteristics of the five egg parasites, e. g., fecundity, sex ratio, length of developmental period, adult longevity, pattern of ovigenesis etc. were studied. Characteristics of host population in time and space, e. g., seasonal prevalence of host population and spatial distribution of host egg masses in the pine forest were also studied in connection with parasitism by the egg parasites. In addition, hyperparasitism, predation of adult parasites by ants, alternative hosts, interspecific competition between parasites and source of foods for adult parasites were investigated. Conclusions to be derived from the comparative study of these ecological factors affecting the efficiency of the five principal egg parasites of the pine moth as natural enemies can be expressed as follows.

#### *Trichogramma dendrolimi*

This species is the most prolific of the egg parasites of the pine moth (the mean fecundity, 186). There is little variation in the sex ratio, and an extremely high proportion of females (86-88% females) is always recorded. This is probably due to its uniparental reproduction (deuterotokous parthenogenesis). The developmental period of this species is the shortest of the egg parasites of the pine moth (the mean developmental period in 28°C, 8 days). This makes it possible for the parasite to complete three generations per one generation of the host. The above-mentioned characteristics of the parasite indicate that its potential rate of increase is exceedingly high. Consequently, the parasite can respond rapidly to a greater increase in the host population during a host oviposition period. A high level of parasitization at the end of the host oviposition period in the first generation is primarily caused by a rapid increase in parasite populations.

This species is pro-ovigenic, and the adult is short-lived (the mean longevity of females fed on honey in 28°C, 11 days). These characteristics are disadvantageous to the parasite in the case of the second host generation in which the host population density is usually very low. The short longevity of the adult females indicates that they can not survive in the period between the first and second host generations. These are the reasons why host eggs in the second generation are rarely attacked by the parasite every year.

Although many lepidopterous insects are known to be hosts of the parasite, they are all the inhabitants of other types of forests than pine forests. The absence of alternative hosts in the period between the first and second host generations is another reason for a low level of parasitization in the second host generation. Since there are no overwintering host eggs in the pine forest, the initial parasitization in the first host generation is probably due to the parasites which happen to enter the pine forest from outside areas. It is, therefore, apparent that the absence of alternative hosts in the pine forest is an important factor limiting the efficiency of the parasite in both of the two host generations.

A high degree of gregarious parasitism inherent in this species (mean number of parasites produced in each host egg, 15-29) decreases the efficiency of the parasitism, so that each female parasite can parasitize only nine host eggs on an average during its life span.

Spatial distribution of host egg masses in the pine forest influences the efficiency of this

parasite; the more the large-sized egg masses are deposited in a pine tree, the heavier the parasitization of the egg masses occurs, because large-sized egg masses are more frequently deposited in taller pine trees especially in their higher crowns which correspond to the preferential range of the female parasite.

Hyperparasitism by *Pachyneuron* sp. is very rare and is not an important factor limiting the efficiency of the parasite.

#### *Telenomus dendrolimi*

In spite of the relatively low fecundity of this species (the mean fecundity, about 70), its potential rate of increase is considerably high, because the developmental period is so short (the mean developmental period in 28°C, 12 days) that two generations of the parasite can be produced per one generation of the host. Consequently, the parasite is able to increase in number rapidly and to attain to its high population density at the end of the host oviposition period.

This species exhibits arrhenotokous parthenogenesis. Male progeny produced by unmated females may reduce the proportion of females in the parasite population. However, such a phenomenon rarely occurs in the field, and a great preponderance of females (75-86% females) is usually recorded there.

This species is pro-ovigenic, but the adult females fed on honey can live long (the mean longevity in 28°C, about 50 days). The combination of these two desirable characteristics as control agents suggests a high power of host discovery of the parasite followed by a high efficiency of egg deposition. Furthermore, the great longevity of the female parasite suggests that she can survive in the period between the first and second generations of the host during which no host is available. For these reasons, the high adult parasite population, which has already grown at the end of the host oviposition period of the first generation, can attack host eggs in the second generation period, and a high level of parasitization often occurs in the host generation regardless of the host population density.

High host populations are occasionally observed in the second host generation, while this host generation is usually produced partially in the study area. Such a great abundance of hosts would favour the efficiency of the parasite, because the parasite can cause a severe mortality of the pine moth eggs in the second generation irrespective of the host population density.

In contrast to *Tr. dendrolimi*, this parasite tends to attack the host egg masses in the lower crown of a pine tree. Such a failure to fully occupy a host-inhabited area may reduce the efficiency of the parasite as in the case of *Tr. dendrolimi*, but it prevents the former from decreasing its efficiency by avoiding the multiparasitic competition with the latter.

Because this species is characterized by a lower degree of gregarious parasitism than *Tr. dendrolimi* (mean number of the parasites produced in each host egg, 5-7) in spite of its low fecundity, each female of the former can parasitize a few more host eggs than that of the latter during her life.

*Hyloicus caligineus* Butler, only one alternative host of this parasite in the pine forest, is always very scarce and seems of little importance except for a brief period of spring when no pine moth eggs are available in the forest.

#### *Anastatus japonicus*, *A. gastropachae* and *Pseudanastatus albitarsis*

Some factors common to these three related species influence their efficiency.

These species are all synovigenic, and the adults are long-lived (the mean longevity of females fed on honey in 28°C, 53 days in *A. japonicus*, 46 days in *P. albitarsis* and 28 days in *A. gastropachae* respectively). It follows from this that the relatively high fecundity (the mean fecundity, e. g., 153 or more in *A. japonicus*) and the great longevity of these species are largely dependent on the availability of the source of foods for adult parasites such as nectar-bearing plants and honeydew-producing insects in the pine forest. Therefore, the great scarcity of these kinds of food sources in the pine forest is an important factor limiting the efficiency of these parasites.

The synovigenic gravid females of these species are characterized by a phenomenon of ovisorption. Low host densities would be advantageous to these species because of conservation of reproductive material based on ovisorption. However, high host densities attained in a short time during the host oviposition period as in the first host generation are disadvantageous to

these synovigenic species because of their preoviposition period and of limited egg deposition in a brief period.

The long developmental period of these species (the mean developmental period in 28°C, about 20 days in *A. japonicus* and *A. gastropachae* and 16 days in *P. albitarsis* respectively) indicates that they are unable to have more than one generation during one generation of the host and can not respond rapidly to a remarkable change in the host density during the host oviposition period. This is the main reason why a large number of host eggs in the first generation are usually able to escape from the parasitization by these species.

These species exhibit arrhenotokous parthenogenesis. Male progeny produced by unmated females may reduce the proportion of females in the parasite population. Furthermore, in the laboratory the proportion of male progeny of *A. japonicus* and *A. gastropachae* increases toward the end of the life of females. However, such phenomena rarely occur in the field, and a great preponderance of females (84% females in *A. japonicus*, 79-86% females in *A. gastropachae* and 75-79% females in *P. albitarsis*) is usually recorded there.

These species are all solitary in the pine moth egg. Undoubtedly, this parasitic habit gives the parasitism a greater efficiency as compared with gregarious parasites, *Tr. dendrolimi* and *Tel. dendrolimi*.

These species may live the whole year on only pine moth egg without alternative hosts as far as the study area is concerned. Nevertheless, there is very little doubt that the absence of alternative hosts in the pine forest is reducing the efficiency of these species.