

日本産トウヒ属 *Picea* 樹上に形成される
カサアブラムシ（半翅目）の虫えい形態

初宿成彦

Morphology of galls formed by adelgids (Heteroptera: Aphidoidea: Adelgidae)
on *Picea* species native to Japan

Shigehiko SHIYAKE

Abstract: Thirteen sorts of galls are formed by 8 adelgid species on the 6 species of *Picea* which are native to Japan. Gall morphology is varied, and multiple species of adelgids can form galls on one *Picea* tree species. Conversely, one species of adelgid can form galls on multiple *Picea* tree species. The identification of *Picea* is simplified when using the morphology of adelgid galls rather than using traditional methods such as the analysis of twigs, leaves, and cones. This technique may also help the identification of *Picea* species in fossil studies. Morphology of the opened and dried galls for each adelgid species is described, and the distributions of host and adelgid species are presented. A key to the galls is also provided.

抄録: 日本産トウヒ属6種の樹上には、9種のカサアブラムシにより、13種類の虫えいが形成される。トウヒ属の1樹種に対し、複数のカサアブラムシが虫えいを形成する場合でも、カサアブラムシの同一種が複数のトウヒ属樹種に虫えいを形成する場合でも、相互に虫えいに形態差が生じる。植物の種同定は従来から用いられてきた枝・葉・球果よりも、カサアブラムシ虫えい形態を用いたほうがより容易で、化石で産出した場合にトウヒ属の種同定が期待できる。第2世代成虫が羽化・脱出した後の乾燥した状態の虫えいについて、形態の記載を行い、分布地、宿主種、検索表を示した。

Key words: Adelgidae; *Picea*; galls; morphology; distribution

緒言

裸子植物マツ科トウヒ属 *Picea* は世界から約34種、東経100度以東の東アジア地域から21種が知られており (Farjon, 1990)、日本国内には6種が分布する (林, 1960)。最終氷期には日本列島に広く分布したことが知られ、化石も球果などが多く産出している (相馬・辻, 1987; Suzuki, 1991)。しかし、球果形態の種内の変異幅と種間のオーバーラップが広く、種の同定が困難、もしくは不可能と考えられる場合が少なくない (南木, 1987; 小西・鈴木, 1995; 野手ら, 1998)。

トウヒ属につく昆虫のひとつにカサアブラムシ科 (半翅目) がある。原則として2年5世代の間に、2種の針葉樹間で寄主転換を行うという複雑な生活環を持つ (尾崎, 1994ほか)。2次寄主はマツ属 *Pinus*、モミ属 *Abies*、ツガ属 *Tsuga*、カラマツ属 *Larix* などであるが、有性世代を伴う1次寄主はすべての種においてトウヒ属であり、葉芽に球状・楕円球状ないし丸みを帯びた円錐状、あるいは細長く湾曲した楕円球状の虫えい (gall) を形成する。これらは寄主植物と宿主昆虫の組み合わせごとに形態が異なっており、寄主植物であるトウヒ属各種の同定の際、現生・化石ともに有用であると考えられた。しかし、日本産カサアブラムシ虫えい形態は、これまで研究が十分ではなく、虫えい研究の集大成である湯川・榊田 (1996) にも4種の写真が掲載されるのみであった。

本稿では、国内産トウヒ属樹上において形成される虫えいについて形態記載を行い、寄主植物および虫えい形成者の分布を取りまとめた。また化石で産出することを念頭に、検索表を作成した。

なお、虫えいの数え方に関する取り扱い、湯川・榊田 (1996) に従った。すなわち、昆虫・寄主植物は英語の species に相当する「種」を、虫えいは英語の sort に相当する「種類」を、それぞれ用いた。これは本稿でも述べるように、同一種の虫えい形成者が2種以上の植物に形成する場合や、逆に同一種の植物において2種以上の虫えい形成者が見つかる場合、いずれも虫えいの形状が異なるためである。

方法

サンプリングは主に虫えいが開き、第2世代（ゴール内虫 *gallicola*）の羽化した後のものについて行った。羽化前の虫えいについては、挿木にして羽化をさせ、後に虫えいを乾燥させた。筆者自身が収集または本研究のために筆者に寄贈いただいた虫えい標本については、ステンレス製の昆虫針に刺し、昆虫標本形式のラベルを付した上で、大阪市立自然史博物館（昆虫標本収蔵庫 [OMNH]）のドイツ型標本箱に収蔵している。

また、Northern Research Station, USDA Forest Service の N. Havill 博士（アメリカ・コネチカット州ハムデン）による虫えい標本も閲覧した（[HAV] と記した）。トウヒ属のさく葉標本には虫えいがついてることがしばしばあるため、大阪市立自然史博物館 [OSA] および北海道大学総合博物館 [SAPS] の2ヶ所の植物標本収蔵機関でも調査を行った。

なお、虫えいの宿主であるカサアブラムシの種についてはすべて引用で、成虫・幼虫の形態による同定は行っていない。

結果

日本産トウヒ属6種には、延べ13種類の虫えいが見られた。以下に寄主植物ごとに、形態の記載文、宿主となったカサアブラムシの種名（すべて引用による）、国内分布を記し、必要に応じて付記を行った。分布は文献については引用元を、標本については採集日・採集者データ・植物標本庫名を示した（標本データの採集者名については筆者はSSと略した）。サイズは寄主植物からの発生基部から表面突起の先端までを計測した。

虫えいの「和名」についても、「寄主植物和名+形状部分+形状を示す言葉+フシ（虫えいであることを示す言葉）」という基準（湯川・柗田, 1996）に照らし合わせ、まだ付けられていない種類については新称を、また本研究の結果を踏まえ、改めたほうがよい種類については新しい和名案を、それぞれ示した。

A. エゾマツ・トウヒ *Picea jezoensis* Carr.

北東アジアに広く分布し、国内では北海道の平地から山地、および本州のおもに亜高山帯に広く分布する。本州産は和名においてもトウヒと区別して呼ばれ、北海道に産するエゾマツの変種（var. *hondoensis* Makino）とされている。カサアブラムシ虫えいは以下の5種類が形成される。

A-1. エゾマツシントメカサガタフシ

別名：トウヒノアナナス（松村, 1917; 進士, 1928; 松村, 1932; 松村, 1935）、トウヒミガタフシ（門前, 1929）

形態：18.1~32.4ミリ。強く丸みを帯びた円錐状。表面突起は頑強で先端まで厚みがあり、やや疎らにそなえ、その長さは虫えい幅の3分の1程度で、先方に向かって内方に強く湾曲する。開えい口は横に細長く勾玉型で縁取りはやや不明瞭。新梢に形成され（図1, A-1左・中）、中えい頭頂から新梢がさらに伸長することがある。なお、植栽される北米産のシトカトウヒ *Picea sitchensis* 樹上で、類似でやや小型の虫えいが見られる（図1, A-1右；井上, 1939; Inouye, 1953; 遠藤・小坂, 1984）。

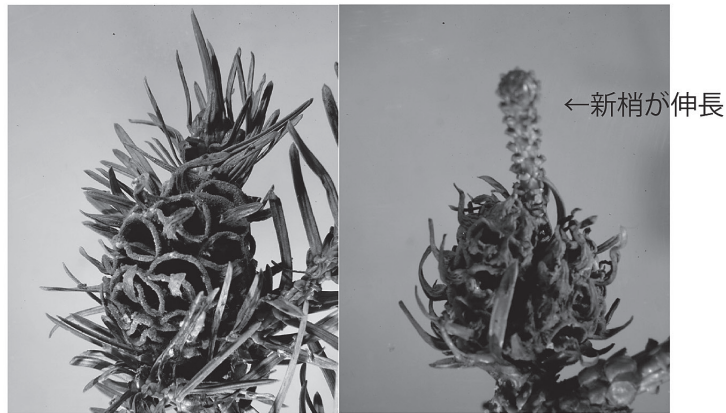
宿主昆虫：エゾマツカサアブラムシ *Adelges (Adelges) japonicus* (Monzen, 1929)。別名：トウヒノコブアブラムシ（新島, 1923）、トウヒノアナナス虫（佐々木, 1902）、トウヒタマムシ（進士, 1944）。二次寄主への移動は行わない。

分布（図3, A-1）：北海道、本州（栃木県、東京都、山梨県、長野県、岐阜県、奈良県）。サハリンにも分布し（Kôno & Inouye, 1938ほか）、北大総合博物館植物標本庫 [SAPS] でもサハリン産の虫えいの標本を検視できた。

検視標本および文献記録 <北海道> 千島色丹（Jun.1906, K. Miura [SAPS]）、野幌（井上, 1937; Kôno & Inouye, 1938; 井上, 1939）；札幌羊ヶ丘（Kamata, 1986; 尾崎ら, 1988; 尾崎 & 小泉, 1989; Ozaki, 1993）；江別（Ozaki & Sakamoto, 2006）；手稲山（Jun.1915, H. Yanagisawa [SAPS]）、弟子屈町高栄（x.2009, 松本堅一 leg. [OMNH]）；札幌市北方自然教育園（x.2009, SS leg. [OMNH]）；北大植物園（x.2009, SS leg. [OMNH]）；札幌（Kôno & Inouye, 1938）；北大苫小牧演習林（柳澤, 1942a; 柳澤, 1942b; x.2009, SS leg. [OMNH]）、苫小牧（河野・織田, 1982）、支笏湖-千歳市間（Jun.1982, H. Takahashi [SAPS]）、苫小牧市ユースラップ（Jun.1982, H. Takahashi [SAPS]）、野付半島（Aug.1961, K. Ito [SAPS]）、阿寒（Kôno & Inouye, 1938）；北大天塩演習林（Jun.1928, M. Tatewaki [SAPS]）、十勝当緑（Jun.1884, K. Miyake [SAPS]）；川湯（Inouye, 1953）、夕張岳 alt.700m（Aug.1978, K. Seto leg. [OSA]）、糠平-ウベベサンケ山 alt.500-600m（Jun.1967, K. Seto leg. [OSA]）、勇払郡・白老郡・千歳郡・札幌郡・河東郡・河西郡・上川郡・利尻郡・宗谷郡・枝幸郡（井上, 1937）、層雲峡（井上・山口, 1955）<本州> 栃木県：日光白根山（Oct.2009, SS leg. [OMNH]）、日光植物園（iii.2007, SS leg. [OMNH]）、日光湯元スキー場（xi.2010, SS. [OMNH]）、日光（佐々木, 1902; Monzen, 1929; Kôno & Inouye, 1938; 門前, 1929）東京都：多摩森林園



1. エゾマツシントメカサガタフシ



2. トウヒシントメマルガタフシ



3. エゾマツシントメヒメカサガタフシ



4. トウヒシントメヒメイガフシ

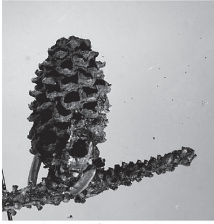


5. エゾマツシントメフデフシ

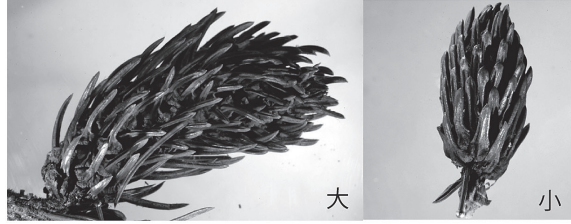
図1. エゾマツ・トウヒ樹上の虫えい形態.

Fig. 1. Adelgid gall morphology on *Picea jezoensis*.

B. *Picea glehnii*

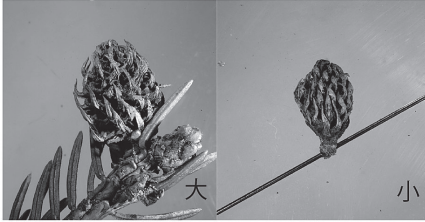


1. アカエゾマツシントメカサガタフシ



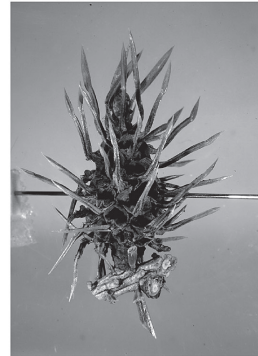
2. アカエゾマツシントメフデフシ

C. *Picea koyamai*



1. ヤツガタケトウヒシントメカサガタフシ

D. *Picea maximowiczii*



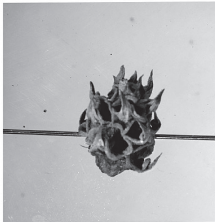
1. ヒメバラモミシントメカサガタフシ

E. *Picea alcoquiana*

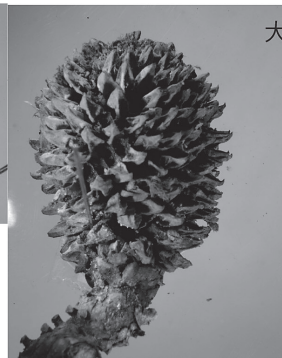
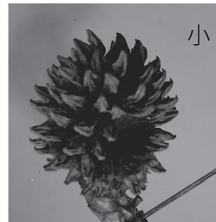


1. イラモミシントメカサガタフシ

F. *Picea torano*



1. ハリモミシントメツノカサガタフシ



2. ハリモミシントメカサガタフシ



3. ハリモミシントメフデフシ



図2. その他のトウヒ属樹上の虫えい形態.

Fig. 2. Adelgid gall morphology on *Picea* trees other than *P. jezoensis*.

(iii.2007, SS leg.) 岐阜県：西穂高 (xi.2009, SS leg. [OMNH]), 野麦峠 alt.1670m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 乗鞍スカイライン (vi.2004, N. Havill *et al.* [HAV]), 安房平 (安房峠下) alt.ca1600m (Aug.1961, K. Seto leg. [OSA]), 万波・旧小学校跡付近 (Jun.1956, N. Satomi leg. [OSA]) 長野県：八ヶ岳坪庭 alt.2250m (vi.2006, SS. [OMNH]), 入笠山 (vi.2008, SS leg. [OMNH]), 乗鞍岳 alt.2115m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾御岳 alt.2050m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾駒ヶ岳・清水平上 alt.2300m (ix.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾駒ヶ岳・蛇腹～清水平 (Jul.1954, M. Hutoh leg. [OSA]), 豊口山 (Oct.2009, SS leg. [OMNH]), 北沢峠～戸台 alt.1795～1900m (x.2011, SS. [OMNH]), 小諸 (遠藤・小坂, 1984) 山梨県：富士山三合目 (vi.2011, SS leg. [OMNH]), 柳平 (湯川・榊田, 1996), 鳳凰小屋 (viii.2008, 細田倅市 leg.) 静岡県：富士山 alt.1855m (xi.2010, SS. [OMNH]) 奈良県：大台ヶ原 (v.2008, 日比伸子 leg. [OMNH]; Jul.1954, M. Hori leg. [OSA]).

既出虫えい図：佐々木 (1902), 松村 (1917), 松村 (1935), 松村 (1932).

既出虫えい写真：新島 (1923), 井上 (1937), Monzen (1929), 河野 (1942), 松下 (1943), 井上・山口 (1955), 平佐 (1967), 鎌田 (1988), Ozaki (1993), 尾崎 (1992), 尾崎 (1994), 湯川・榊田 (1996).

A-2. トウヒシントメマルガタフシ (新称)

形態：10.8～17.3ミリ。丸みの強い楕円球状。表面突起はやや疎らで、華奢で扁平、長さは虫えい幅の3分の1程度、先方に強く湾曲する。開えい口は基方に広い楕円形で、明瞭な縁取りは開えい口ごとに個々に閉じられる。新梢に形成され、虫えい頭頂から新梢がさらに伸長する場合が多い (図1, A-2)。

宿主昆虫：イセダキカサアブラムシ (新称) *Adelges (Adelges) isedakii* Eichhorn, 1978. Eichhorn & Carter (1978) による。分布 (図3, A-2)：本州 (栃木県, 山梨県, 長野県, 岐阜県, 静岡県)

検視標本および文献記録 <本州> 栃木県：日光湯元スキー場 (xi.2010, SS leg. [OMNH]) 長野県：乗鞍岳 alt.2115m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾御岳 alt.2050m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾駒ヶ岳 (Eichhorn & Carter, 1978), 木曾駒ヶ岳・清水平上 alt.2300m (ix.2009, SS leg. [OMNH]), 北沢峠 alt.1965m (x.2011, SS leg. [OMNH]) 山梨県：富士山三合目 (vi.2011, SS leg. [OMNH]) 岐阜県：中津川市恵那山 alt.1600m (Jun.1986, 平野弘二 [OSA]) 静岡県：富士山 alt.1855m (xi.2010 SS leg. [OMNH])

既出虫えい写真：Eichhorn & Carter (1978) (開えい前)。開えい後の形態については、本研究が初出となる。

A-3. エゾマツシントメヒメカサガタフシ

虫えい和名：湯川・榊田 (1996) を引用。

形態：13.4～18.0ミリ。長楕円球状で長さは幅の2倍以上。表面突起は短く扁平で、やや疎ら、長さは虫えい幅の5分の1程度、先方に強く湾曲する。開えい口は横長で幅が狭い。新梢に形成される。先端に新梢は伸長しない (図1, A-3)。

宿主昆虫：ヒメカサアブラムシ *Adelges (Aphrastasia) pectinatae* (Cholodovsky, 1888) (Inouye, 1953) による。本種はアカエゾマツ樹上でも虫えいを形成する (後述) ほか、国内でも植栽される北米産のシトカトウヒ *Picea sitchensis* およびカナダトウヒ *P. canadensis* の樹上で虫えいが見られるという (Inouye, 1936; Inouye, 1953; 井上, 1937)。また、中国・小興安嶺ではチョウセンハリモミ *P. koraiensis* に (Fang, 1981), 北ヨーロッパではドイツトウヒ *P. abies* とシベリアトウヒ *P. obovata* に (Blackman & Eastop, 1994), それぞれつくことが知られる。二次寄主はモミ属 *Abies* のトドマツ (Inouye, 1953), シラビソ (Havill *et al.*, 2007)。

分布 (図3, A-3)：北海道, 本州 (長野県, 山梨県)

検視標本および文献記録 <北海道> 野幌 (Kôno & Inouye, 1938; Inouye, 1953), 札幌羊ヶ丘 (湯川・榊田, 1996; x.2009, M. Sano *et al.* leg. [OMNH]), 富良野東大演習林 (松井ら, 2008), 層雲峡 (井上・山口1955) <本州> 長野県：北沢峠～戸台 alt.1795～1910m (x.2011, SS leg. [OMNH]) 山梨県：富士山三合目 (vi.2011, SS leg. [OMNH])

既出虫えい写真：鎌田 (1988), 尾崎 (1994), 湯川・榊田 (1996)。

A-4. トウヒシントメイガフシ (新称)

形態：7.6～14.3ミリ。概形は長さより幅広い。表面突起は頑強で疎らで、その長さは虫えい幅の2分の1程度。開えい口は大きく開いて縁が分断され、内部が露わ (図1, A-4)。

宿主昆虫：トリカサアブラムシ (新称) *Adelges (Sacciphantes) torii* Eichhorn, 1978. 二次寄主はカラマツ (実験による：Eichhorn & Carter, 1978)。

分布 (図3, A-4)：本州 (栃木県, 長野県)

検視標本および文献記録 <本州> 栃木県：日光湯元スキー場 (xi.2010, SS leg. [OMNH]) 長野県：乗鞍岳 alt.2115m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾御岳 alt.2050m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾駒ヶ岳・清水平上 alt.2100m (ix.2009, SS

leg. [OMNH]), 木曾駒ヶ岳 (Eichhorn & Carter, 1978).

既出虫えい写真: Eichhorn & Carter, 1978 (開えい前). 開えい後については, 本研究が初出となる.

付記: カラフトカサアブラムシ *Adelges karafutonis* によるエゾマツ樹上の虫えい (Kôno & Inouye, 1938) が類似するが, Eichhorn & Carter (1978) は両種の第2世代 (ゴール内虫) の第3世代の形態が明確に異なり, また虫えい形態も同一ではないとし, 別種であることを述べている. なお, Kôno & Inouye (1938) はカラフトカサアブラムシをサハリンと北海道から記録しているが, 後年の Inouye (1953) では北海道の分布記録は扱われていない.

A-5. エゾマツシントメフデフシ (改称)

別名: エゾマツシントメキタカサガタフシ (湯川・榊田, 1996). 葉芽の形状を強く残した虫えいで, 「カサガタ (傘型)」とは呼び難いと思われたので, 「フデ (筆) フシ」としての改称を提案する. 他の *Pineus* 属の虫えい (B-2; F-3) についても, 同様とした.

形態: 16.6~31.8ミリ. 細長い楕円球をやや湾曲させたような形状で, 基部に開えい口をそなえる. 表面は寄主植物の原型を留めた扁平な針葉に密に覆われる (図1, A-5).

宿主昆虫: キタマツカサアブラムシ *Pineus (Pineus) cembrae* (Cholodkovsky, 1888) (Inouye, 1953による). アカエゾマツにつく (アカエゾマツシントメフデフシ: B-2) ほか, ヨーロッパではドイツトウヒ *P. abies* やシベリアトウヒ *P. ovobata* に形成することが知られる (Blackman & Eastop, 1994). 二次寄主はマツ属 *Pinus* の単維管束亜属に属するチョウセンマツ, ハイマツ, ゴヨウマツ (Inouye, 1953).

分布 (図3, A-5): 北海道, 本州 (長野県)

検視標本および文献記録 <北海道>札幌羊ヶ丘 (湯川・榊田, 1996) <本州>長野県: 乗鞍岳 alt.2115m (x.2009, SS leg. [OMNH]), 木曾御嶽 (x.2010, SS leg. [OMNH]), 西穂高口 alt.2155m (xi.2009, SS leg. [OMNH]), 乗鞍スカイライン (vi.2004, N. Havill & SS leg. [HAV]).

既出虫えい写真: 鎌田 (1988), 湯川・榊田 (1996), 尾崎 (1994).

B. アカエゾマツ *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.

北海道, 本州 (早池峰山), サハリン南部に分布する. カサアブラムシ虫えいは以下の2種類が形成される. エゾマツカサアブラムシがまれに虫えいを形成することがあるという (平佐, 1967) が本稿では扱わなかった.

B-1. アカエゾマツシントメカサガタフシ (新称)

形態: 7.8~15.3ミリ. わずかに先端に細い楕円球形で, 幅は長さの2分の1. 表面突起はきわめて微細で, 先端は鈍角で丸く, ほとんど湾曲しない. 開えい口は円形ないし, わずかに横に細長い楕円形 (図2, B-1).

宿主昆虫: ヒメカサアブラムシ *Adelges (Aphrastasia) pectinatae* (Cholodovsky, 1888) (Inouye, 1953による). 本種が虫えいを形成する樹種および二次寄主については, エゾマツシントメヒメカサガタフシ (A-3) の項を参照.

分布 (図3, B-1): 北海道

検視標本および文献記録 <北海道>野幌 (井上, 1937), 北雄営林署管内 (平佐, 1967), 東川町勇駒別 (iii.2012, SS leg. [OMNH]), 糸柳別 [標津町?] (Inouye, 1953), Muiene=無意根山 (?) (Kôno & Inouye, 1938; Inouye, 1953), 国後島・古釜布 (Jul.1923, M. Tatewaki leg. [SAPS])

既出虫えい写真: 井上 (1937), Inouye (1953), 平佐 (1967)

B-2. アカエゾマツシントメフデフシ (新称)

形態: 13.6~41.0ミリ. 細長い楕円球をやや湾曲させたような形状で, 基部に開えい口をそなえる. 表面は寄主植物の原型を留めた厚みのある針葉に密に覆われる (図2, B-2).

寄主昆虫: キタマツカサアブラムシ *Pineus (Pineus) cembrae* (Cholodkovsky, 1888) (Inouye, 1953による). 本種が虫えいを作る他の樹種および二次寄主は, エゾマツシントメフデフシ (A-5) の項を参照.

分布 (図3, B-2): 北海道

検視標本および文献記録 <北海道>札幌市北1条西9丁目・街路樹 (v.2009, M. Sano), 札幌市北5条西7丁目・街路樹 (x.2009, SS leg.), 札幌市羊ヶ丘 (v.2009, M. Sano & K. Ozaki leg.), 帯広市緑ヶ丘公園 (vii.2011, SS leg.), 釧路支庁川湯 (May, 1924, K. Miyake [SAPS]; Inouye, 1953)

既出虫えい写真: 本稿が初出となると思われる.

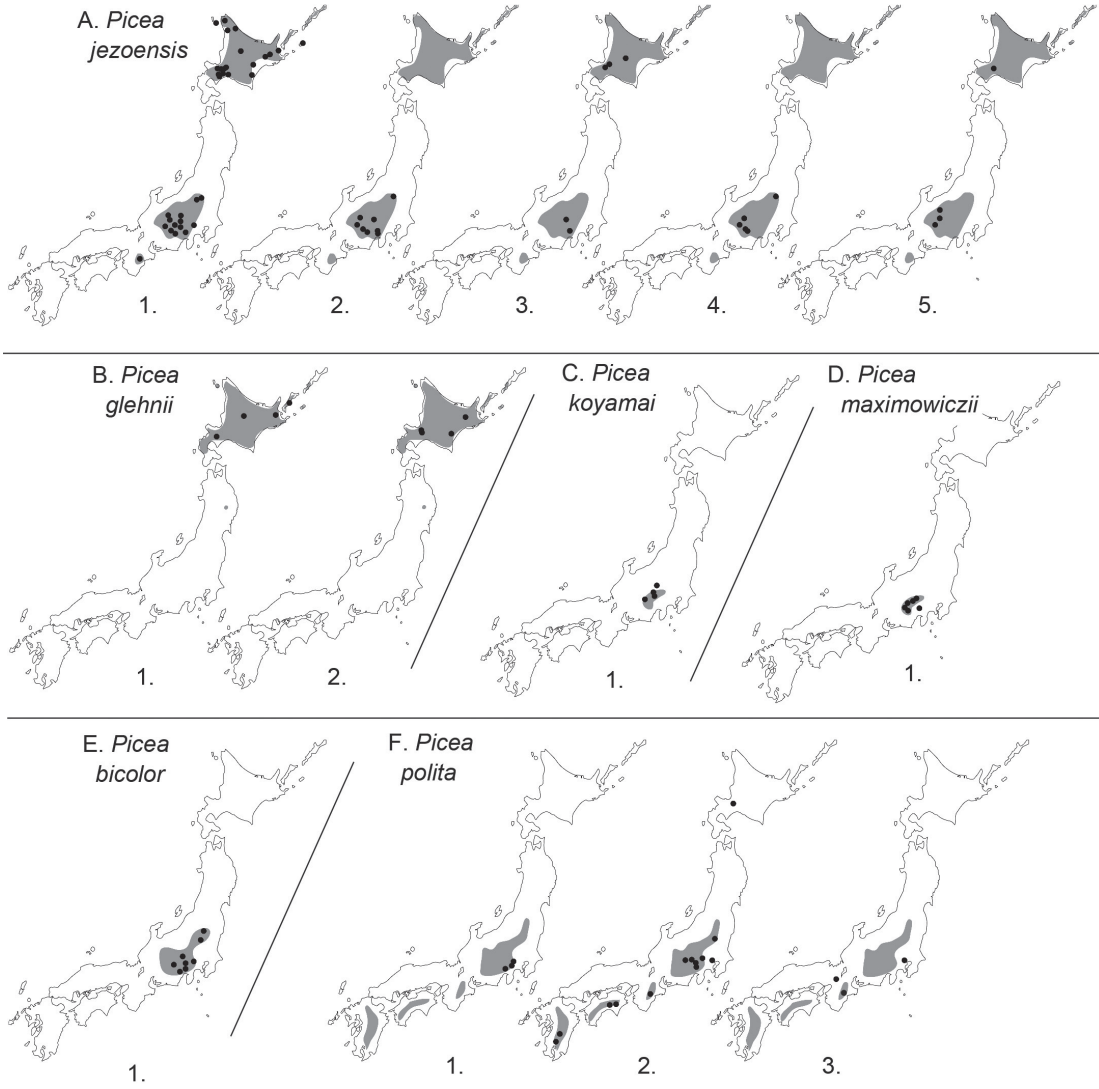


図3. 虫えい各種類の分布. 数字は図1・2に対応. グレーの地域は寄主植物の自然分布で, Horikawa (1972および1976) を参考にした.

Fig. 3. Distribution of the adelgid galls. Numbers correspond with those of galls in Figs 1 and 2. Gray areas show the natural distribution of the host plant in Horikawa (1972 and 1976).

C. ヤツガタケトウヒ *Picea koyamai Shirasawa*

八ヶ岳および南アルプスの一部などに分布する（勝木・清藤, 1999, 勝木ら, 2005）。ヒメマツハダは近年の分類学的な見解に従い、本種に含めた（Katsuki *et al.*, 2004）。カサアブラムシによる虫えいは次の1種類のみ見られた。

C-1. ヤツガタケトウヒシントメカサガタフシ（新称）

形態：6.4～12.2ミリ。わずかに先端に細い楕円球形で、幅は長さの2分の1程度。表面突起は密で、虫えい幅の5分の1程度、厚みがあり、先方に湾曲する。開えい口は表面突起に覆われ、表からはあまり見えない（図2, C-1）。

分布（図3, C-1）：本州（栃木県〔植栽〕, 山梨県, 長野県）

宿主昆虫：キタミカサアブラムシ（和名：Inouye, 1963）*Adelges (Sacchiphantes) kitamiensis* (Inouye, 1963) (Sano *et al.*, 2011による)

検視標本および文献記録 <本州>栃木県：東大日光植物園 ex. ヒメマツハダ（植栽）(xi.2015, SS leg. [OMNH]) 長野県：八ヶ岳西岳 alt.1600m (vi.2006, SS leg. [OMNH]) ; 小諸（遠藤・小坂, 1984）山梨県：北杜市清里 alt. 1400m (iv.2011, SS leg. [OMNH]) , 白州町大平 alt.1590m (v.2013, SS leg. [OMNH])

既出虫えい写真と付記：遠藤・小坂（1984）はヒメマツハダ樹上の開えい後の写真を掲載し、虫えい形態の類似性から宿主昆虫をヒメカサアブラムシと思われると述べている。他方、Sano *et al.* (2011) は宿主昆虫がキタミカサアブラムシであることを明らかにしている。

D. ヒメバラモミ *Picea maximowiczii Regel ex Mast.*

八ヶ岳および南アルプスの一部に分布する。虫えいは次の1種類のみが高頻度で見られた。

D-1. ヒメバラモミシントメカサガタフシ（新称）

形態：7.9～33.1ミリ。楕円球状で、長さは幅の2倍程度。表面突起は多少とも密で長く、ほぼ直線状、長さは虫えい幅と同長かやや長い。開えい口は横長（図2, D-1）。

宿主昆虫：キタミカサアブラムシ *Adelges (Sacchiphantes) kitamiensis* (Inouye, 1963) (Sano *et al.*, 2011による)。二次寄主はカラマツ (Inouye, 1963)。

分布（図3, D-1）：本州（山梨県, 長野県）

検視標本 <本州>山梨県：清里 (iii.2011, SS leg. [OMNH]) , 白州町大平 alt.1595m (v.2013, SS leg. [OMNH]) 長野県：戸台 alt.1200m (May, 1977, K. Seto leg. [OSA]) , 戸台・白岩付近 (x.2011, SS leg. [OMNH]) , 伊那市三峰川 (Sano *et al.*, 2011) , 同 alt.1390～1400m (vi.2006, SS leg. [OMNH]) , 富士吉田市・森林総合研究所 (vi.2008, SS leg. [OMNH]) , Sano *et al.*, 2011) , 大鹿村豊口山 alt.1800m (x.2010 SS leg. [OMNH]) ; 小諸（遠藤・小坂, 1984）

既出虫えい写真：Sano *et al.* (2011：開えい前) , 遠藤・小坂（1984）（アズサバラモミ樹上の開えい後：宿主昆虫は不明としている）。

E. イラモミ *Picea alcoquiana (Veitch et Lindl.) Carrière*

栃木県から静岡県までの山地に比較的広く分布する。虫えいは次の1種類のみが高頻度で見られた。

E-1. イラモミシントメカサガタフシ（新称）

形態：12.9～19.7ミリ。強く丸みを帯びた円錐状で、長さは幅の2倍以上。表面突起はやや疎らで、長さは虫えい最大幅の2分の1程度、根元から中央にかけて急に細まり、先端は強く湾曲する。開えい口は横長で角に丸みのある菱形（図2, E-1）。

宿主昆虫：キタミカサアブラムシ *Adelges (Sacchiphantes) kitamiensis* (Inouye, 1963) (Sano *et al.*, 2011による)。二次寄主はカラマツ (Inouye, 1953)。

分布（図3, E-1）：本州（栃木県, 山梨県, 長野県, 静岡県）

検視標本および文献記録 <本州>栃木県：塩原 (iii.2007, SS leg. [OMNH]) , 東大日光植物園 (iii.2007, SS leg. [OMNH]) ; vi.2008, N. Havill, A. Lamb & SS leg.) 山梨県：清里 (Sano *et al.*, 2011 [OMNH]) , 同 alt.1450m (iii.2011 SS leg. [OMNH]) , 御正体山 (vii.2007, SS leg. [OMNH]) 長野県：伊那市長谷・三峰川 alt.1600m (vi.2006, SS leg. [OMNH]) 静岡県：静岡市富士見峠 (xi.2010, SS leg. [OMNH]) , 富士山 alt.2150m (xi.2010, SS leg. [OMNH]) , 富士山3-4合目 (vi.2004, N. Havil

& SS leg.) [HAV]

既出写真：高山・勝山 (2010) (富士山産，開えい後)。

F. ハリモミ *Picea torano* (Siebold ex K. Koch) Koehne

本州の福島県から奈良県までの主に太平洋側と，四国，九州の高標高地に分布する．虫えいは3種類が見られた。

F-1. ハリモミシントメツノカサガタフシ (新称)

形態：11.5～17.5ミリ．強く丸みを帯びた円錐状で，長さは幅の2倍以下．表面突起は虫えい最大幅よりやや短く，根元から中央までは太く，そこから先端にかけて急に細まり，湾曲する．開えい口は横長で角に丸みのある菱形 (図2, F-1)．宿主昆虫：キタミカサアブラムシ (新称) *Adelges (Sacchiphantes) kitamiensis* (Inouye, 1963) (Sano *et al.* 2011)．二次寄主はカラマツ (Inouye, 1953)．

分布 (図3, F-1)：本州 (山梨県)

検視標本および文献記録 <本州>山梨県：御正体山 alt.1140m (vii.2007 SS [OMNH])，山中湖畔 (vi.2004, SS leg. [OMNH])，Sano *et al.*, 2011)，富士吉田市・森林総合研究所 (Sano *et al.*, 2011)，富士山・1合目 (vi.2004, N. Havill *et al.* [HAV])

既出虫えい写真：本稿が初出となると思われる。

F-2 ハリモミシントメカサガタフシ

形態：14.3～37.2ミリ．球ないし楕円球状で，長さは幅の2～3倍．表面突起は密で，きわめて太短く，先端部は四角錐状．開えい口は密にそなえる表面突起のため，表からはほとんど見えない (図2, F-2)．

分布 (図3, F-2)：北海道 (植栽)，本州 (栃木県，東京都，山梨県，奈良県)，四国 (徳島県，高知県)，九州 (熊本県，宮崎県，鹿児島県)

寄主昆虫：ハリモミヒメカサアブラムシ *Adelges (Aphrastasia) tsugae* Annand, 1924．二次寄主は *Tsuga* 属のツガ (Inouye, 1953) およびコマツガ (Havill *et al.* 2006)．

検視標本および文献記録 <北海道>北大植物園 (植栽) (x.2009, SS [目視]) <本州>栃木県：日光植物園 (iii.2007, SS leg. [OMNH])；vii.2007, S. Ayabe leg. [HAV]；vi.2008 SS leg. [OMNH]) 東京都：小石川 (Inouye, 1953)，奥多摩町天祖山 (Aug.1958, M. Mizushima leg. [OSA]) 山梨県：清里・清泉寮前 (vi.2008, K. Ozaki *et al.* [HAV])；iii.2010, SS leg. [OMNH])，三ツ峠山 (湯川・榎田, 1996)，御正体山 (vii.2007, SS leg. [OMNH])；vi.2008, N. Havill, A. Lamb & SS leg.)，白州町釜無川 alt.1240m (v.2013, SS leg. [OMNH]) 奈良県：大台ヶ原・牛石ヶ原 alt.1590m (vii.2006, 宮武頼夫 leg. [HAV])；vi.2007, SS leg. [OMNH])，大台ヶ原・大蛇嵩道 ca.1500m (Jul.1959, T. Nakazima leg. [OSA]) <四国>徳島県：剣山 (佐藤, 1999) 高知県：土佐矢筈山 alt.1600m (ii.2010, SS leg. [OMNH]) <九州>熊本県：椎矢峠 (iv.2010, SS leg. [OMNH]) 鹿児島県：韓国岳 (Kokawa, 1961)，

既出虫えい写真：Kokawa (1961)，湯川・榎田 (1996)，佐藤 (1999)

付記：過去に虫えいの記録がある以下の産地において近年 (括弧内)，再調査を行ったが，ハリモミ樹上で虫えいは確認できなかった：小石川植物園 (2007年3月)，韓国岳 (2007年3月および2008年6月)．また，下記のハリモミでは2次寄主のツガが近傍に存在するにも関わらず，虫えいが確認できなかった：京都府立植物園 (2005年4月)，神戸市立森林植物園 (2004年3月)，愛媛県篠山 (2007年)，宮崎県霧島山系大幡山 (2010年)．

F-3. ハリモミシントメフデフシ (新称)

形態：24～50mm．細長い楕円球をやや湾曲させたような形状で，基部に開えい口をそなえる．表面は寄主植物の原型を留めた長く頑強な針葉に密に覆われる (図2, F-3)．

分布 (図3, F-3)：本州 (東京都，京都府，奈良県)

寄主昆虫：ホンシユウマツカサアブラムシ *Pineus orientalis* (Dreyfus)．二次寄主は *Pinus* 属複雑維管束属のアカマツ・クロマツ (Inouye, 1953)．

検視標本および文献記録：東京都：東京 (Inouye, 1953) 京都府：京都 (Inouye, 1953)，奈良県：大台ヶ原 (ix.2014, Y. Miyatake leg. [OMNH])

既出虫えい写真：Inouye (1953)

虫えい形態（乾燥）に基づく検索表

1. 虫えい全体の形状はやや湾曲した細長い楕円球形で、表面は寄主植物の針葉で密に覆われる…… *Pineus*属……………2
- 表面突起を除いた虫えい全体の形状は太短く、丸みを帯びた円錐ないし球形・楕円球形…………… *Adelges*属……………4
2. 表面突起を構成する針葉は扁平……………エゾマツシントメフデフシ (A-5)
- 表面突起を構成する針葉は厚みがある……………3.
3. 針葉は太く頑強……………ハリモミシントメフデフシ (F-3)
- 針葉は細かい……………アカエゾマツシントメフデフシ (B-2)
4. 虫えいの先端に新梢がさらに伸長する……………5
- 虫えいの先端に新梢は伸長しない……………6
5. 開えい口は個々に縁取られ、明瞭。表面突起は全体的に扁平……………トウヒシントメマルガタフシ (A-2)
- 開えい部の縁取りはやや不明瞭。表面突起の基半は厚みがある……………エゾマツシントメカサガタフシ (A-1)
6. 表面突起はきわめて微細で、先端は鈍角。虫えいの表面には
開えい部のみが目立つ……………アカエゾマツシントメカサガタフシ (B-1)
- 表面突起が明瞭に見られる……………7
7. 概形は球形ないし楕円球形。表面突起は虫えい全体に比して短い……………8
- 概形はウニ、金平糖、あるいはパイナップルのような形状。表面突起が長く顕著……………10
8. 虫えいの表面は四角錐状の短い表面突起に密に覆われ、開えい部は見えない。概形は球形ないし短い楕円球形
……………ハリモミシントメカサガタフシ (F-2)
- 開えい部は認められる……………9
9. 表面突起は太短く、長さとはほぼ同長で、扁平……………エゾマツシントメカサガタフシ (A-3)
- 表面突起は細長く、長さは幅の4倍以上、先端まで厚みがある……………ヤツガタケトウヒシントメカサガタフシ (C-1)
10. 開えい口は大きく開いて縁が分断され、虫えいの内部が露わ……………トウヒシントメイガフシ (A-4)
- 虫えいは開えい口から内部までは見えない……………11
11. 開えい口は個々に縁取られ、顕著。表面突起は扁平……………トウヒシントメマルガタフシ (A-2)
- 開えい口の縁取りは隣り合う相互と繋がり、明瞭でない、表面突起は厚みがある……………12
12. 表面突起は細長く、虫えい幅と同長程度で、直線状……………ヒメバラモミシントメカサガタフシ (D-1)
- 表面突起は太短く、湾曲する……………13
13. 虫えいは小さく、最大でも12mm。概形は楕円球形で表面突起は密
……………ヤツガタケトウヒシントメカサガタフシ (C-1)
- 虫えいは通常、12mm以上。概形は強く丸みを帯びた円錐形で、表面突起はやや疎ら……………14
14. 表面突起は根元から中央にかけて急に細まり、先端は湾曲する。概形はやや細長く、長さは幅の2倍以上
……………イラモミシントメカサガタフシ (E-1)
- 表面突起は根元から中央にかけて太く、そこから先端にかけて急に細まり、湾曲する。概形はやや太短く、
長さは幅の2倍以下……………ハリモミシントメツノカサガタフシ (F-1)

考察

トウヒ属の1樹種に対し、複数種のカサアブラムシが虫えいを形成する可能性があるが、いずれの場合もカサアブラムシが異なれば、虫えいの形態差は明瞭である。これはカサアブラムシの種間で、ゴールの形成過程に差異があるためであると考えられる。

また逆に、カサアブラムシの同一種が複数のトウヒ属樹種に虫えいを形成することもあるが、この場合も、相互に虫えいの形態差がある。虫えいの形成は春季の新梢の伸長時に、カサアブラムシの第1世代である幹母 (*fundatrix*) が作用して行われるが、寄主植物の枝や葉の形態的特徴の種間差異を反映させたまま、虫えい形成が行われるためと考えられる。たとえばキタミカサアブラムシは、針葉が疎らで太長く頑強なハリモミ樹上には、それを反映させたような太い棘のような表面突起をそなえた虫えいを形成する一方、針葉が密で比較的柔らかいヤツガタケトウヒ樹上には、細かい表面突起を密にさせた虫えいを形成している。

トウヒ属の梢や針葉は、若い枝と古い枝の間で形態的に相違しているため、現生であっても樹種の同定が困難な場合があるが、虫えいの場合には必然的に新しく生じる葉芽を利用して形成されるので、同一種内での虫えいの形態は、サイズの違いを除き、構造的な違いは出ないようである。それゆえ、寄主植物の種の同定は、虫えいの形態によるほうが、

枝や針葉，球果よりも安定して行うことができる。ただし，ヒメバラモミ，イラモミのように，虫えい付着率の高い種においては有効であっても，アカエゾマツ，ハリモミのように付着率が低い種では可能性が低くなる。

球果化石による同定がしばしば困難であることは前述したが，これらのカサアブラムシ虫えいの中には，数年前に形成されたものが樹上に残存していることがしばしば観察されるほど頑強な種類もあり，化石としての産出も十分に期待できる。実際，Kokawa (1961) はハリモミシントメカサガタフシと極めて類似した化石を，兵庫県西宮市の大阪層群（後期更新世）から報告している。また粉川（1975a）ではヒメバラモミの，粉川（1975b）でも化石種オオバラモミ *Picea koribai* の，それぞれ虫えい化石がみられると述べており，化石として産出した事例があったことが伺われる。さらに粉川は「Chaney and Axelrod (1959) のアメリカ・オレゴン州の中新統の *Abies* 属 (?) についていた球果も，カサアブラムシの虫えいと似ている」と述べており，筆者もカサアブラムシの虫えいである可能性が高いという印象を持っている。今後はカサアブラムシの虫えいに注目した化石調査を行うことにより，産出当時の植生史が，さらにくわしく解明されることが期待できる。

謝辞

本研究の遂行にあたり，野外調査案内，入林許可，標本文献閲覧，標本提供，情報提供，英文校閲などで，以下の方々や機関にご協力いただいた。記して御礼申し上げる（順不同，敬称略）。尾崎研一・勝木俊雄（森林総研），佐野正和（北大農），岡本素治（きしわだ自然資料館），塚腰 実・佐久間大輔（大阪市自然史博），志賀 隆（新潟大教育），M. E. Montgomery・N. P. Havill（USDA Forest Service），A. B. Lamb（Univ. Tennessee, USA），C. Jubb（Virginia Tech, USA），高橋英樹（北大総合博物館），宮武頼夫・日比伸子（奈良県橿原市），日浦 勉（北大苫小牧演習林），福本市好（神戸市立森林植物園），松谷茂（京都府立植物園），細田倅市（山梨県韮崎市），松本堅一（北海道弟子屈町），大澤正嗣（山梨県森林総合研究所），林野庁・南信森林管理署，環境省・吉野自然保護官事務所，長野県大鹿村役場，東京大学小石川植物園，東京大学日光植物園。

本研究の遂行にあたり，科研費・基盤研究C（カサアブラムシの虫こぶを用いたトウヒ属の古植物学的分類システムの構築：課題番号21570107，平成21～23年度，代表者：初宿成彦）から研究助成をいただいたほか，野外調査にあたっては米国農務省（USDA）による研究助成金も一部使用した。

引用文献

- Blackman, R. L. and Eastop, V. F. 1994. *Aphids on the World's Trees*. Cab International, Wallingford. 1024pp.
- Chaney, R. W and Axelrod, D. I. 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Carnegie Institute of Washington, Publication 617: 1-229.
- Eichhorn, O and Carter, C. I. 1978. Investigation into conifer woolly aphids (Hemiptera: Adelgidae) in Japan, with the description of two new species. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 86: 273-289.
- 遠藤昭太・小坂堅一 1984. 採種園，樹木園におけるカサアブラの被害. *北海道の材木育種* 27 (1): 16-21.
- Fang, S. Y. 1981. A study on the fir and spruce aphid (*Aphrastasia pectinatae* Chol.) in Lesser Xingan Mountains. *J. N.-E. For. Inst., China* 3: 1-4.
- Farjon, A. 1990. *Pinaceae. Drawings and Descriptions of the Genera*. Koeltz Scientific Books, Königstein. 330pp.
- 林 弥栄 1960. *日本産針葉樹の分類と分布*. 農林出版，東京. 246pp.
- Havill, N. P., Montgomery, M. E., Yu, G., Shiyake, S. and Caccione, A. 2006. Mitochondrial DNA from hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) suggests cryptic speciation and pinpoints the source of the introduction to Eastern North America. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 195-203.
- Havill, N. P., Footitt, R. G. and von Dohlen, C. D. 2007. Evolution of host specialization in the Adelgidae (Insecta: Hemiptera) inferred from molecular phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44 (1): 357-70.
- 平佐忠雄 1967. ヒメカサアブラの生活史. *林業試験場北海道支部年報*, 1967: 74-81.
- Horikawa, Y. 1972. *Atlas of the Japanese Flora (I)*. Gakken, Tokyo. 500 pp.
- Horikawa, Y. 1976. *Atlas of the Japanese Flora (II)*. Gakken, Tokyo. 862 pp.
- Inouye, M. 1936. Eine neue Chermes-Art (Adelgiden) auf Hokkaido. *Insecta Matsumurana* 9 (1-2): 75-80.
- Inouye, M. 1953. Monographische Studie über die Japanischen Koniferen-Gallenläuse (Adelgidae). *Bulletin of the Sapporo Branch of the Government Forest Experiment Station No. 15*. 91pp. Inouye, M., 1963. Eine neue Sacchiphantes-Art von Adelgen, Schädlinge an Japanlärchen in Japan. *Journal of the Japanese Forestry Society* 45: 340-344.

- 井上元則 1937. 毬蚜蟲の生態と防除に就て. 日本林學會誌, 19 (12), 702-719
- 井上元則 1939. エゾマツカサアブラムシの防除に就いて. 北海道林業試験場時報 24: 1-68. 井上元則・山口博昭, 1955. II-1 虫害. 石狩川源流原生林総合調査報告: 207-237. 旭川営林局.
- Kamata, N. 1986. The role of non-dispersers in the population dynamics of *Adelges japonicus* Monzen (Hemiptera: Adelgidae) in an Ezo-Spruce plantation. *Applied Entomology and Zoology* 21 (2): 353-355.
- 鎌田直人 1988. エゾマツ・トドマツのアブラムシ類 (II) -カサアブラムシ類-. 林業と薬剤 (103): 1-9.
- Katsuki, T., Sugaya, T., Kitamura, K., Takeuchi, T., Katsuta, M. and Yoshimaru, H. 2004. Geographic distribution and genetic variation of a vulnerable conifer species, *Picea koyamae* (Pinaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 55 (1):, 19-28.
- 勝木俊雄・清藤城宏 1999. 山梨県白州町におけるヤツガタケトウヒとヒメバラモミの集団の実態. 日本林学会関東支部大会発表論文集 50: 69-70.
- 勝木俊雄・逢沢峰昭・明石浩司・島田健一・島田和則 2005. 長野県大鹿村におけるヤツガタケトウヒとヒメバラモミの現状-南限地の絶滅危惧植物-. 伊那谷自然史論集 6: 71-76.
- Kokawa, S. 1961. Distribution and phytostriatigraphy of *Menyanthes* remains in Japan. *Jour. Biol. Osaka City Univ.* 11: 79-90.
- 粉川昭平 1975a. 後期新生代の古果実学の材料1 (イチョウ科・マツ科). 日本の化石集 第30集.
- 粉川昭平 1975b. 後期新生代の古果実学の材料3 (ブナ科・ヒツジグサ科). 日本の化石集 第30集.
- 小西彰一・鈴木三男 1995. アカエゾマツの球果形態の変異. 植生史研究5 (2) : 67-76.
- Kôno, H. and Inouye, M. 1938. Die Adelgiden schädlich an Ezofichten und Akaezofichten in Japan. *Insecta Matsumurana* 12 (4) : 169-173.
- 河野廣道 1942. エゾマツ類に寄生するカサアブラムシに就て. 帝室林野局北海道林業試験場彙報 2: 53-63.
- 河野耕蔵・織田春紀 1982. エゾマツの産地および母樹間におけるエゾマツカサアブラに対する感受性. 日本林学会北海道支部講演集31: 133-135.
- 松井理生・岡村行治・岡平卓巳・後藤 晋 2008. 低標高域におけるエゾマツ植栽と天然更新による針広混交林造成の可能性. 森林立地 50 (1), 35-40.
- 松下眞幸 1943. エゾマツカサアブラ. 森林害蟲學: 234-239. 富山房, 東京.
- 松村松年 1917. 毬蚜科. 應用昆蟲學: 363-364, pl.6.
- 松村松年 1932. 毬蚜科. 大日本害蟲圖説: 206-209, pl.5-6.
- 松村松年 1935. 毬蚜科. 日本昆蟲大圖鑑: 1299-1300. 刀江書院, 東京.
- 南木陸彦 1987. 最終氷期の植物化石とその進化上の意義. 遺伝41 (12): 30-35.
- Monzen, K. 1929. Studies on some gall producing aphides and their galls. Saito Ho-On Kai (the Saito Gratitude Foundation) monographs, no. 1. General Department of Scientific Research, Saito Ho-on Kai. 80pp.
- 門前弘多 1929. 蟲癭の研究. 齋藤報恩會事業年報 5: 295-368.
- 新島善直 1923. たうひのこぶあぶらむし. 新編森林保護學: 244-246. 三浦書店, 東京.
- 野手啓行・沖津 進・百原 新 1998. 日本産トウヒ属バラモミ節樹木の現在の分布と最終氷期以後の分布変遷. 植生史研究6 (1): 3-13.
- 尾崎研一・小泉 力 1989. エゾマツカサアブラムシのゴールがエゾマツの生長に与える影響. 日本林学会北海道支部大会論文集, 37: 107-108.
- 尾崎研一 1992. エゾマツカサアブラムシと虫こぶ (森の虫6). 林業新知識 (463): 22-23.
- 尾崎研一 1994. カサアブラムシ類. 小林富士雄・竹谷昭彦 (編著), 森林昆虫-総論・各論 -: 473-477. 養賢堂, 東京.
- 尾崎研一・鎌田直人・吉田成章 1988. エゾマツカサアブラムシのゴールの密度変動と分布様式. 日本応用動物昆虫学会誌32 (4): 272-276.
- Ozaki, K. 1993. Effects of gall volume on survival and fecundity of gall-making aphids *Adelges japonicus* (Homoptera: Adelgidae). *Researches on Population Ecology* 35: 273-284.
- Ozaki, K and Sakamoto, Y. 2006. Generic variation in the timing of larval mortality and plant tissue responses associated with tree resistance against galling adelgids. In: Ozaki K *et al.* (eds.), *Galling Arthropods and Their Associates*: 177-187. Springer, Tokyo.
- Sano, M., N. Havill and Ozaki, K. 2011. Taxonomic identity of a galling adelgid (Hemiptera: Adelgidae) from three spruce species in Central Japan. *Entomological Science* 14: 94-99.
- 佐藤重徳 1999. ハリモミシントメカサガタフシを剣山で確認. げんせい (73): 26. 高知昆虫研究会.
- 佐々木忠次郎 1902. 「トウヒ」ノアナナス蟲. 日本樹木害蟲篇: 163-167. 敬業者, 東京.
- 進士織平 1928. 球蟲類. 昆虫学講義下巻各論: 102. 養賢堂, 東京.

- 進士織平 1944. 毬蟲科. 蟲えいと蟲えい昆蟲: 459-460. 春陽堂, 東京,
- 相馬寛吉・辻誠一郎 1987. 植生. 日本第四紀学会(編), 日本第四紀地図解説: 80-86.
- Suzuki, K. 1991. *Picea* cone-fossils from Pleistocene strata of Northeast Japan. *Saito Ho-on Kai Museum of Natural History Research Bulletin* (59): 1-41.
- 高山秀雄・勝山輝男(監修) 2010. 樹に咲く花. 山と溪谷社. 719pp.
- 柳澤聰雄 1942a. エゾマツカサアブラの被害状況に就て. 帝室林野局北海道林業試験場彙報 2: 27-42.
- 柳澤聰雄 1942b. エゾマツカサアブラの機械的防除試験に就て. 帝室林野局北海道林業試験場彙報 2: 43-52.
- 湯川淳一・榎田 長 1996. 日本原色虫えい図鑑. 全国農村教育協会, 東京. 826pp.

