

森林昆虫の密度および分布の調査法

に関する研究 (第1報)

マツの穿孔虫類の樹体内分布

小林 富士雄⁽¹⁾

Fujio KOBAYASHI : Studies on the Methods for
Estimating Density and Distribution of Forest
Insect Populations (I)
Distribution of coleopterous borers in pine

要 旨：本報告は、密度推定に必要な基礎資料を得る目的で、マツの樹皮上・樹皮下・材内における穿孔虫類の密度と分布に関する解明を試みたものである。

分布に関与する要因は多いが、なかでも樹皮厚が支配的である。分布の微細構造は種に固有なパターンを示すことが明らかとなり、一部の種については分布の機構を実験的に追究した。

目 次

緒 言	86
I. 樹間・樹内分布	87
1. 材 料 と 方 法	87
2. データの変換	87
3. 結 果 と 考 察	88
II. 小空間における分布と密度	91
1. 材 料 と 方 法	91
2. データの解析	92
3. 種ごとの分布型と密度	94
(1) ゾウムシ科	94
(2) カミキリムシ科	97
(3) キクイムシ科	100
(4) 天 敵 昆 虫	103
4. 2種間の重なり合い	103
(1) 方 法	103
(2) 結 果 と 考 察	103
III. 分布の機構に関する実験	104
1. クロキボシゾウムシの産卵	104
(1) 材 料 と 方 法	104
(2) 結 果 と 考 察	104

2. マツノマダラカミキリの産卵	106
(1) 材料と方法	106
(2) 結果と考察	106
3. キイロコキクイムシの穿孔	108
(1) 材料と方法	108
(2) 結果と考察	108
総合的考察	109
摘 要	113
文 献	115
Summary	119

結 言

野外の昆虫個体群の実態は、密度と分布の両者によって正確に把握できる。また、野外個体群は経時的に変動するものであるから、その両者の変化を把握することは、個体群の動的変動を明確に理解するのに役立つ。

このうち森林昆虫の調査法は、森林のもつ立体性・長期性・多様性などの特性に基盤をおかなければならないことは当然であるが、さらに日本の場合は、主として天然更新林を対象として発展してきた欧米の森林昆虫学とも異なる創意が要求される。筆者はこのような視点から 1965 年前後に研究を開始し、第 1 報としてマツの穿孔虫類の樹体内分布について取りまとめた。

一般にマツ樹体内の穿孔虫個体群の態様はきわめて複雑である。その複雑さは、たとえば、(1) 1 種類が 1 つの場所を占有することはまれで、2～3 種から 5～6 種までが混在すること、(2) 単木内でも高さ、樹皮厚など、環境のかたよりが顕著であることに起因する。一方、生態学的にみると、樹皮下というすみ場所に限定されているため激しい種内競争が起こりうる点など、室内の実験個体群に類似した面があり、特異な野外個体群といえよう。

穿孔虫の樹皮下分布に関する研究は、北米においては、次のような針葉樹のキクイムシ類を対象として行なわれてきた。

Dendroctonus brevicomis (MILLER & KEEN 1960⁸⁷⁾, DUDLEY 1971¹³⁾)

D. engelmanni (KNIGHT 1958²⁶⁾, 1960²⁷⁾)

D. monticolae (REID 1963⁵³⁾)

D. ponderosae (SHEPHERD 1965⁶¹⁾, SAFRANYIK 1971⁵⁹⁾)

D. pseudotsugae (McMULLEN & ATKINS 1961⁸⁴⁾, FURNISS 1962¹⁴⁾)

Scolytus ventralis (BERRYMAN 1968a⁴⁾)

一方わが国では、キイロコキクイムシの穿入孔・脱出孔の分布(浅野ほか 1968a・b¹⁾²⁾, 長沢ほか 1968a⁴³⁾・1969⁴⁵⁾), トドマツノコキクイムシ(水野 1966³⁶⁾) の分布に関する研究がある。

これらの多くは分布の大まかな数量的記述にとどまり、その分布を形成する生物学的機構にまで及んでいない。しかし、SAFRANYIK (1971)⁵⁹⁾ の研究は注目すべきもので、*Dendroctonus* の穿入孔の分布を生ずる機構を、野外個体群での調査と室内実験とによって巧妙に解明している。

1964年、筆者が本研究に着手した目的は、マツの穿孔虫類個体群を、数量的に把握するためのサンプリング計画に必要な基礎データを得ることにあった。研究の内容が、単木単位での分布の概要から、さらにサンプルわくの検討のための小空間内における微細構造の調査に進むにつれ、これに関連した各種穿孔虫の生態学的知見が得られたので、最後にこれらを裏づけるため2、3の実験を行なった。本論文は、穿孔虫の樹皮上の産卵こん・穿入孔、樹皮下の母孔・幼虫、材内の穿入孔・脱出孔、および樹皮下の天敵昆虫を含めた混合個体群を対象とし、それらの密度と分布の態様、およびその分布を生ずる生物学的機構について取りまとめたものである*。

本研究は、筆者が林業試験場関西支場在勤中に行なわれたものであり、材料の収集について同支場昆虫研究室のご協力をいただいた。また、本稿は東京大学農学部日塔正俊教授、立花観二助教授にご校閲いただいた。記して厚くお礼申し上げる。

I 樹間・樹内分布

1. 材料と方法

主たる収集地は、近畿中国地方の代表的激害地である紀伊半島南部に設定された日置川試験地(和歌山県日置川町田野井, 0.2 ha)と、代表的微害地である瀬戸内地区内陸部に設定された三木試験地(兵庫県三木市別所, 0.9 ha)とである。

日置川試験地は1968年の設定当時、10年生のクロマツ435本からなる成長良好な植栽林で、三木試験地は1964年設定当時40~60年生のアカマツ75%、クロマツ25%、合計1,635本からなる植栽および天然林である。

調査は次の方法で行なった。三木試験地では毎年5~6月と11~12月の2回枯損木を伐倒し、根元から梢端までほぼ等間隔に5か所から、表面積が1,000 cm²になるように円柱を採取した。アカマツではI(根元)は厚皮部、IIは中間部、III~Vは薄皮部に当たる。円柱はもちかえり剥皮し、産卵こん、虫の種類・ステージ・数、食害率、樹皮下の状態、樹皮厚などを記録した。日置川試験地は枯損の時期が集中しているので、10~11月の1回にまとめて伐倒した。樹高が低いので(6~7 m)3か所から円柱を採取し、上述の方法によって調査を行なった。

2. データの変換

統計的検定、たとえば分散分析を行なうのに先だって、かたよりをもったデータについては、平均値と分散が互いに独立となる適当な変換が必要である。KNIGHT (1960)²⁷⁾は、*Dendroctonus engelmanni* 幼虫の6×4インチ樹皮下の分布型が負の2項分布に適合することを報じた。また、10 cm 長の枝におけるキイロコキクイムシの穿入孔(長沢ほか 1969)⁴⁵⁾、母孔(長沢ほか 1968a)⁴³⁾、脱出孔(浅野ほか 1968a・b)⁴³⁾⁴⁴⁾はいずれも負の2項分布に適合することが報告されている。負の2項分布をするデータの変換としては、対数変換が最も普通に用いられている(MORRIS 1955)⁴²⁾。

表面積1,000 cm²あたりのシラホシゾウ属の幼虫数を単木ごとにまとめて、その平均値と分散との関係をプロットすると(Fig. 1 左)、両者は互いに独立ではなく右上りになっている。これを $\log(x+1)$ 変換したデータによって計算した平均値、分散関係は互いにはほぼ独立となり(Fig. 1 右)、この変換はほぼ

* 内容の要旨は、日本林学会大会(1968, 1969)、日本応用動物昆虫学会大会(1973)において発表した²⁸⁾³⁰⁾³¹⁾。

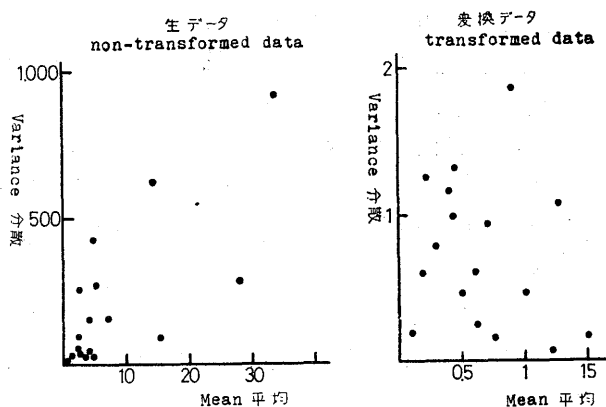


Fig. 1 シラホシゾウ属幼虫の平均値——分散関係

Relationships between the variance and the mean of raw data (left) and transformed data (right) in *Shirahoshizo* spp. larvae.

適切であったことが認められたので、以下に行なう分析にはこの変換をしたデータを用いた。なお、以下の分析に用いる単木の選定は、樹高の斉一な日置川試験地では 10 m 以上の木の中からランダムに行なった。

3. 結果と考察

方位、高さ、単木の 3 要因の分散分析をキイロコキイムシの穿入孔について行なった (Table 1 上)。これに用いたデータは後述する II. の材料から任意に 6 本のアカマツを選び、4 方位、3 層について分析

Table 1. 方位、高さ、単木の 3 要因による分散分析表
Examples of analysis of variance on quadrant, level and tree
variability of beetle populations.

キイロコキイムシ穿入孔 (三木, 1965~'67, アカマツ)
Attack hole of *Taenioglyptes fulvus* (Miki, 1965~'67, *P. densiflora*)

変 動 因 Variance source	Sum of squares	Degree of freedom	Mean square	F
方 位 Quadrant	0.07	3	0.02	0.16
高 さ Level	12.84	2	6.42	44.05**
単 木 Tree	7.28	5	1.46	9.99**
誤 差 Error	8.88	61	0.15	
計 Total	29.07	71		

シラホシゾウ属幼虫 (清水, 1962, クロマツ)
Larva of *Shirahoshizo* spp. (Shimizu, 1962, *P. thunbergii*)

方 位 Quadrant	1.24	3	0.42	2.63
高 さ Level	8.17	2	4.08	25.88**
単 木 Tree	14.19	9	1.80	11.38**
誤 差 Error	16.59	105	0.16	
計 Total	42.19	119		

** Significant at one per cent level.

* Significant at five per cent level.

したものである。つぎに、林試四国支場(1962)⁶⁶⁾のシラホシゾウ属幼虫に関する資料を用いて、10本、4方位、3層について分析した(Table 1下)。その結果、いずれも高さ、単木には高い有意差が認められる一方、方位には全く認められなかった。

樹幹の方位によって密度の差がある例として、*Dendroctonus ponderosae*の穿入孔が北側に多いという報告がある(Reid 1963)⁵³⁾。これについてShepherd (1965)⁶¹⁾は、南側の高温を避けるためであろうと述べている。Safranyik (1971)⁵⁹⁾は樹幹に直射日光が当たらないクローネ内では北側への集中がなくなることとを報じ、これはShepherdの推定を裏づけるとした。一方Berryman (1968a)⁴⁾は、*Scolytus ventralis*の穿入孔・脱出孔・寄生蜂がいずれも方位とは無関係であることを報じている。

マツの穿孔虫の場合では方位による差のないことがほぼ明らかとなったので、以後は高さ、単木の2要因のみによる分散分析を行ない、その結果をTable 2にまとめた。これによると、単木間の差よりも高さによる差が顕著である。

キクイムシの穿入孔が、高さによって顕著な差があるという報告は多い。*Dendroctonus engelmanni* (Knight 1960)²⁷⁾、*D. monticolae* (Reid 1963)⁵³⁾、*D. ponderosae* (Shepherd 1965)⁶¹⁾は、いずれも下部に多く上部にむかって減少する。一方、*D. pseudotsugae*は中央部に多く上下にむかって減少する(Furniss 1962)¹⁴⁾ほか、山口(1963)⁷⁸⁾はヤツバキクイが中央ないしやや上部に多いことを報じている。また、*Scolytus ventralis*については、一定の傾向が認められないという報告がある(Berryman 1968a)⁴⁾。Stark (1966)⁶³⁾は*D. brevicomis*の樹皮下幼虫の垂直分布の中心が、日時の経過とともに中央部から下部に移っていくパターンを示している。

密度が高さによって異なる原因は、真の高さによるもののほか、(1)木の弱り方によるもの、(2)樹皮厚によるもの、(3)穿孔虫の種間競合によるものが考えられる。

木の弱り方はその原因によって異なる。橋本ほか(1972)¹⁷⁾はマツノザイセンチュウの接種木の異常は、木の上下で非常に短時間に現われることを報じている。このような場合は、穿孔虫の垂直分布が各木で共通になる可能性がある。しかし、三木試験地のような微害地では、既述したように衰弱の進行が緩慢であるため、木の部分によって衰弱(したがって加害)が時間的にずれてくることが推察され、これを裏づける観察も多い。野淵(1972)⁴⁷⁾は潮害によるマツの衰弱が梢端から始まり、それにともなう穿孔虫の加害が上部から下部に移っていくことを述べている。

樹皮厚が高さそのものより穿入、産卵の支配的因子であることを、Reid (1963)⁵³⁾、水野(1962)³⁵⁾、Safranyik (1971)⁵⁹⁾らが報告している。樹皮の厚薄による加害の有無は、木を伐倒玉切りし、これを同一の高さに設置して調べることによって判定できる。

アカマツの厚皮部と薄皮部は地上2~4mで急激に変化する。地上に設置したえさ木調査によると、シラホシゾウ属は厚皮部にのみ繁殖し、クロキボシゾウムシはこの逆であるので、Table 2のアカマツにおける両種の高さによる有意差は当然であり、これは主として樹皮厚による差とみられる。樹皮厚ではなく高さのみによる違いを検討するため、樹皮厚が一定しているアカマツ薄皮部に多いクロキボシゾウムシ幼虫、キイロコキクイムシ母孔、マツノマダラカミキリ穿入孔の3者について、薄皮部内のみで分散分析を行なった。その結果はTable 3に示すように、高さによる有意差がほとんどなくなる。したがって、アカマツの薄皮部(皮厚1~2mm以下)と厚皮部とは別々に調査することが望ましい。

高さ別の密度の移行を詳細に検討した結果によると、シラホシゾウ属はアカマツでは2~4mの高さ、

Table 2. 高さ, 単木の 2 要因による分散分析結果
Analysis of variance on level and tree variability of
beetle populations.

三木試験地, 1965~'67年, 冬期調査分 (Miki plot, 1965~'67, winter)

樹 種 Tree species	穿 孔 虫 の 種 類 Beetle species	変 動 因 Variance source	
		高 さ Level	単 木 Tree
ア カ マ ツ <i>P. densiflora</i>	シラホシゾウ属幼虫 Larva of <i>Shirahoshizo</i> spp.	**	
"	クロキボシゾウムシ幼虫 Larva of <i>Pissodes obscurus</i>	**	**
"	キイロコキクイムシ穿入孔 Attack hole of <i>Taenioglyptes fulvus</i>	**	**
"	マツノマダラカミキリ幼虫 Larva of <i>Monochamus alternatus</i>	**	**
"	ムナクボサビカミキリ穿入孔 Bore into xylem of <i>Arhopalus rusticus</i>	**	
ク ロ マ ツ <i>P. thunbergii</i>	シラホシゾウ属幼虫 Larva of <i>Shirahoshizo</i> spp.	**	**
"	キイロコキクイムシ穿入孔 Attack hole of <i>Taenioglyptes fulvus</i>	**	**

三木試験地, 1965~'67年, 夏期調査分 (Miki plot, 1965~'67, summer)

ア カ マ ツ <i>P. densiflora</i>	シラホシゾウ属幼虫 Larva of <i>Shirahoshizo</i> spp.	**	
"	クロキボシゾウムシ幼虫 Larva of <i>Pissodes obscurus</i>	**	
"	マツノキクイムシ穿入孔 Attack hole of <i>Tomicus piniperda</i>		*

日置川試験地, 1970年, 秋期調査分 (Hikigawa plot, 1970, autumn)

ク ロ マ ツ <i>P. thunbergii</i>	シラホシゾウ属幼虫 Larva of <i>Shirahoshizo</i> spp.	**	
"	マツノマダラカミキリ幼虫 Larva of <i>Monochamus alternatus</i>	**	*

** Significant at one per cent level.

* Significant at five per cent level.

Table 3. アカマツ薄皮部に限定した場合の 2 要因分散分析結果
Analysis of variance on level and tree variability limited within
the bolts covered by thin bark in *P. densiflora*

三木試験地, 1965~'67年, 冬調査 (Miki plot, 1965~'67, winter)

穿 孔 虫 Beetle	変 動 因 Variance source	
	高 さ Level	単 木 Tree
クロキボシゾウムシ幼虫 Larva of <i>Pissodes obscurus</i>		**
キイロコキクイムシ穿入孔 Attack hole of <i>Taenioglyptes fulvus</i>		**
マツノマダラカミキリ幼虫 Larva of <i>Monochamus alternatus</i>	*	**

クロマツでは約 10 m の高さまで分布し、この高さの樹皮厚は 3～5 mm に相当する。したがって、この分布は高さによるよりも樹皮厚に支配されることが明らかである。クロキボシゾウムシは樹皮厚 3 mm 以下に限定され、薄皮部内での高さによる有意差はない (Table 3)。キイロコキイムシとマツノマダラカミキリは、厚皮部でも生存できるが薄皮部に多い。Table 3 の分析結果によると、薄皮部での高さによる有意差は認められるが、それほど顕著ではなく、上方にむかって多い。

最後に、種間関係に起因して、分布が決定される場合がある（これについては総合的考察の章で再論する）。1964 年、六甲山のクロマツ壮齡激害林において、殺虫剤の航空散布後に、従来まで樹間下部に見出されていたムナクボサビカミキリの分布が、樹幹中央部まで及んできた（中原ほか、未発表）。これは、競合種であるマツノマダラカミキリの密度が殺虫剤によって急減したため、サビカミキリが入れ替わったことによると考えられる。靱皮部は多種類の穿孔虫によって競合的に利用されているので、なんらかの理由で 1 種が先に優占すれば他種は少なくなる。

以上述べた単木内の垂直分布に影響する諸要因は、実際には相互に関連し合っていてきわめて複雑である。害虫相が単純で、しかもマツの衰弱が木全体に急激におこる一部の激害林においては、林分全体について垂直分布の共通的なパターンがあるが、一般的にはマツの穿孔虫類の垂直分布を、数少ないパターンに類型化することは困難であると思われる。

II 小空間における分布と密度

1. 材料と方法

供試した虫害木は Table 4 の各地で採取した。虫害木は伐倒し、地上より枝下までの間で原則として 3 か所、樹冠内で 1 か所、計 4 か所から 60 cm 長の丸太をとった。その合計本数は、アカマツ 85 本、ク

Table 4. 供 試 丸 太
Logs collected for examination

所 在 地 Locality	分 類 Stand		供試本数 Number of logs	
	林 齢 Age	枯 損 Tree mortality	アカマツ <i>P. densiflora</i>	クロマツ <i>P. thunbergii</i>
京都府京都市右京区長刀坂 Ukyô, Kyôto	壮 Middle	中 Middle	12	
“ “ 伏見区大亀谷 Fushimi, Kyôto	老 Old	微 Light	3	
奈良県北葛城郡当麻町当麻 Taima, Nara	老 Old	中 Middle	3	
和歌山県西牟婁郡日置川町田野井 Hikigawa, Wakayama	幼 Young	激 Heavy		26
“ “ すさみ町見老津 Mirozu, Wakayama	幼 Young	激 Heavy		31
兵庫県三木市別所（三木山国有林） Miki, Hyôgo	壮 Middle	中 Middle	63	22
“ 神戸市生田区（六甲七三峠） Kôbe, Hyôgo	老 Old	中 Middle		3
“ “ 兵庫区（植物園） Kôbe, Hyôgo	老 Old	中 Middle	3	
岡山県岡山市一の宮 Okayama, Okayama	壮 Middle	激 Heavy	1	

ロマツ 82 本となった。丸太には方位、上下を記入して持ち帰り、次のような調査を行なった。

まず樹皮上に、北側の縦線から 10 cm 間隔の垂直基線を引き、同様に 10 cm 間隔の水平基線を引く。これを 1/5 または 2/5 の縮尺で平面上に展開し、これらの基線から樹皮上の産卵こん・穿入孔・脱出孔までの長さを測定し、方眼紙上に転記する。ついで基線に鋸目を入れ丹念に剥皮する。このように一部分を細かく切るためには、「あぜひきのこ」が便利であった。鋸のみで剥皮できないものは小刀またはナタでいねいに剥皮した。

樹皮下の穿孔虫・捕食虫・寄生虫はステージごとに、幼虫は大中小にわけ、このほかキクイムシの母孔、カミキリムシなどの材内穿入孔・脱出孔を記録した。これらの位置を樹皮下に残された 10 cm 間隔の鋸目あとから測定し、方眼紙上に転記した。このほか、適当な間隔をおいて樹皮厚、樹皮下の状態などを記録した。

資料の収集期間は 1965 年 12 月～'71 年 12 月までで、このうち 1966～'69 年の 4 年間に集中している。開始当時は 10×10 cm (ついで 5×5 cm に変更) の方形区ごとに虫を数える方法によっていたが、1966 年半ば以後、方眼紙上に虫の位置を転記する方法に変更した。後述する資料の中で、標本数が不ぞろいであるのはこのためである。

以上のように外見上明りょうな虫害枯損木のみを対象としていると、加害の初期状態の資料が得られない欠陥がある。カミキリの産卵こん、キクイムシの穿入孔などこん跡の残るものはよいが、シラホゾウ属の産卵のようにこん跡の残らないものについては、枯損木から資料をうることができない。このため、立木を根から伐り離しこれを竹ざおをもって周辺の立木で支え、そのまま林内に立ておく方法をとった。この状態で 1～2 週間放置したあと倒し、加害初期の材料をえた。

2. データの解析

穿孔虫類の分布には種々の要因が関与し、複雑であるため、データの解析にはかなりの工夫が必要である。

ここで用いた方法は、(1)展開した樹皮の縦・横 2 要因による分散分析、(2)森下 (1959a)³⁹⁾ が空間分布の集中度を表すために提案した I_0 指数、この 2 つを併用したうえで粗データを整理し、おおよその傾向を把握し、第 2 段階として樹皮厚、樹皮下の状態などとの関係を検討した。

以上のような個々の丸太ごとに行なわれた分析を総合的に概観するために、巖 (1968)²⁰⁾ の提案した m - m 回帰分析法を適用した。また、分布の細部構造を解析する補助手段として、「隣接個体法」(nearest neighbour method) の適用も試みた。

分布データとその分散分析の一例を Table 5 に示す。

I_0 は次のような指数で、平均値、サンプル数に影響されない特長があるとされる (MORISITA 1959a)³⁹⁾。

$$I_0 = q \times \frac{\sum n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} = q \times \frac{\sum n_i^2 - \sum n_i}{N(N - 1)}$$

ここで q : 方形区数, n : 方形区内個体数

N : 総個体数 ($\sum n_i$)

$I_0 > 1$ のとき集中分布, $= 1$ のときランダム分布*, < 1 のとき一様分布である。Table 6 の I_0 は $(48 \times 1808) / (269 \times 268) = 1.204$ となる。

* 本論文にいうランダム分布とは、各個体が互いに独立に、かつ各方形区に等確率で定着するという条件を満たす場合の分布を意味する。この理論分布は、よく知られているようにポアソン分布である。

Table 5. シラホシゾウ属幼虫の60cm 長丸太内における個体数分布
およびその分散分析の一例²⁸⁾Example of distributional map of *Shirahoshizo* larval population
in a 60 cm log and its analysis of variance

N		W		S		E		N
2	12	2	4	1	3	6	1	
9	7	13	5	3	1	3	10	
7	17	3	9	5	7	4	6	
6	9	8	4	3	5	5	8	
3	3	9	7	0	6	8	5	
5	12	3	7	2	4	4	3	

$$\sum x = 269$$

$$\sum x^2 = 2077$$

変 動 因 Variance source	Sum of square	Degree of freedom	Mean square	F
縦 方 向 (方 位) Vertical (Quadrant)	196.65	7	28.09	3.11**
横 方 向 (高 さ) Horizontal (Level)	53.36	5	11.27	1.25
誤 差 Error	316.47	35	9.04	
計 Total	569.48	47		

平均こみ合い度 $\bar{m}^*$ は、ある個体が同じわく（方形区）内で平均何頭の他個体と存在するかを示す指数であり、次のように表現される。

$$\bar{m}^* = \frac{\sum x_j^2}{\sum x_j} - 1 \quad (\text{LLOYD 1967})^{32)}$$

x_j は j 番めわくの個体数

Table 5 の $\bar{m}^*$ は $(1808/269) - 1 = 6.721$ となる。Iwao (1968)²²⁾ は、直角座標上で $\bar{m}$ （平均値）を横軸に、 $\bar{m}^*$ （平均こみ合い度）を縦軸にとった場合、種々の確率分布モデルや個体群の分布に $\bar{m} - \bar{m}^*$ 間の直線回帰関係があらはれることを経験的に見出し、次のように表わした。

$$\bar{m}^* = \alpha + \beta \bar{m}$$

ここで α は縦軸との切片で、基本集合度指数とよばれ分布の基本単位を示すものである。 β は回帰係数で、密度—集合度指数とよばれ、基本単位の一一定空間での分布パターンを示すものである。

THOMPSON (1956)⁶⁷⁾ の近似解によると、ランダム分布の場合、ある個体から最も近い個体までの長さ (r_1)、2 番めに近い個体までの長さ (r_2)... r_n の期待値は $0.5/\sqrt{m}$, $0.75/\sqrt{m}$, $0.9375/\sqrt{m}$, $1.0937/\sqrt{m}$, $1.0937/\sqrt{m}$, $1.2304/\sqrt{m}$...となる（ただし m は密度）。また THOMPSON は同時に、 $2\pi m r_n^2$ が $2n$ の自由度をもつ χ^2 分布をすることを利用して、ランダム性の検定法を考案している。WALOFF & BLACKITH (1962)⁶⁸⁾ はこれをアリ塚の分布に適用し、 r_n の期待値と実測値との比較からアリ塚の分布が排列型であると結論した。

しかし、 r_n の値はその個体群の平均密度 (m) に支配されるので、異なる密度の個体群を同時に比較す

るためには、共通のスケールとして r_n ではなく $r_n \times \sqrt{m}$ を用いるのがよいと思われるので、これを適用した。SOUTHWOOD (1966)⁶²⁾ は $r^2 \times m$ を proportionality constant (略して P) と名づけている。

3. 種ごとの分布型と密度

(1) ゾウムシ科

(i) シラホシゾウ属 *Shirahoshizo* spp.

本属はニセマツノシラホシゾウ *S. rufescens*, マツノシラホシゾウ *S. insidiosus*, コマツノシラホシゾウ *S. pini* の 3 種から成るが、幼虫での区別は不可能なので 3 種を一緒に扱った。なお、1 ないし 2 齢の小型幼虫は数えるのが困難で、不正確になりやすいので計算からは除外した。

60 cm 丸太の樹皮下における中齢以上の幼虫、蛹、樹皮下成虫（または脱出孔）の平均密度の範囲は 100 cm² あたり 0.15~5.60 で、1 方形区あたりの最高は 2.5×2.5 cm で 3, 5×5 cm で 8, 10×10 cm で 17 であった。それら集中度を I_d によってみると、平均密度によって強く影響され、高密度では 1 また

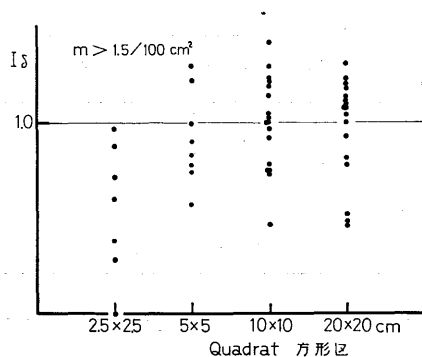


Fig. 2 シラホシゾウ属幼虫の I_d — 方形区関係

100 cm² あたり平均密度が 1.5 以上に限定
 I_d and quadrat-size relation in larvae of *Shirahoshizo* spp.

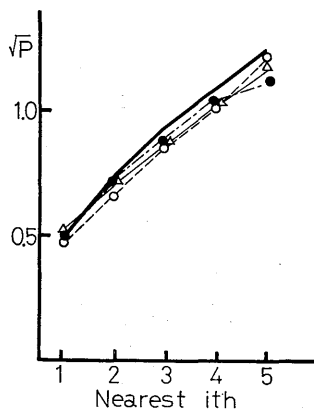


Fig. 3 シラホシゾウ属幼虫の隣接個体法適用例

Applications of the distance method to the distribution of *Shirahoshizo* spp.

The solid line shows random arrangement.

は 1 以下の過小分散となるものが多く、低密度では 1 以上または以下で不定であった。

これをさらに明確にするため、方形区の大きさによる I_d の変化 (Fig. 2) をみた。便宜上、100 cm² あたり平均密度 1.5 匹を境にして、それ以上の丸太の I_d をプロットすると、2.5 cm の小方形区では過小分散を示したが、それ以上の方形区では近似的にランダム分布を示す例が多い (Fig. 2)。しかし、平均密度 1.5 以下についてみると、どの方形区もばらつきがきわめて大きく、一定の傾向を認め難かった。

分布型がランダムまたは一様でも、局所的な偏りがある場合を想定して、一部について展開した樹皮の縦・横

の 2 要因による分散分析を行なったところ、縦方向の有意差の出現する例が比較的多い。この出現率は、高密度になるほど高くなる傾向が認められた。

つぎに、 $m-m^*$ 回帰分析法を適用した。10×10 cm 方形区 (10 cm 方形区と略称。以下同じ) 以上ではランダムな分布であるが、2.5 cm 方形区では大半の点が 45 度のランダム直線より下にあり、過小分散を示した。5 cm 方形区は両者の中間で、いずれとも決め難い。

シラホシゾウ属の場合は、クロキボンゾウムシなどと異なり回帰直線上からのばらつきが比較的大きい。直線への寄与率 (r^2) は 2.5 cm 方形区 0.85, 5 cm 方形区 0.86, 10 cm 方形区 0.91, 20 cm 方形区 0.98 で、小方形区での適合度が劣る。これを検討するため $m-m^*$ の座標上の点を個々に検討してみると、材料の性質 (産地、年次、季節、樹種、単木内の高さなど) に

よる一定のかたよりは全く認められなかった。このばらつきの原因は、シラホシゾウ属の3種を、すべてこみにしていることによるのかもしれない。

I_s , $m-m^*$ ともに小方形区において過小分散を示す機構が、個体間の避け合いによるものか、またはランダムではあっても区画の上限が限られたための「正の2項分布型」になっているか、いずれによるかは以上の資料からは断定できない。しかし、方形区の大きさは、虫の大きさを無視できるほど十分に大きくなければならないのかかわらず、2.5 cm 方形区はシラホシゾウ属幼虫の大きさ（体長の最高が1 cm）に対して比較的小さいことから、特別に避け合いをする性質があるというより、正の2項分布型のランダム分布とするほうが自然であろう。これをさらに裏づけるため、方形区の大きさに影響されない「隣接個体法」の適用を3例試みた (Fig. 3)。もし、避け合いがあれば $r \times \sqrt{m} (= \sqrt{P})$ の値はランダム折線より上にあるはずであるが、いずれの例もほとんどランダムないし軽度の集中を示し、シラホシゾウ属に避け合いの性質があることは否定された。

小型幼虫についても数例調査し、 I_s , $m-m^*$ 回帰などによる分析を行なった結果、ランダムないし軽度の集中分布を示した。また、産卵分布に代わるものとして、加害初期の微小幼虫の分布を1例のみ調査した。平均密度2.2/100 cm²に対し、 I_s は2.5 cm 方形区で1.67, 5 cm 方形区で1.18, 10 cm 方形区で0.92, 20 cm 方形区で1.04となり、軽度の集中産卵をするものと思われた。また、隣接個体法によっても集中分布であることを示す結果がえられた。

以上から、シラホシゾウ属は初期の軽度集中分布から、しだいにランダム分布に移行するものと推定された。

(ii) クロキボシゾウムシ *Pissodes obscurus*

ROELOFS

中齢以上の幼虫、蛹、樹皮下成虫、脱出孔
合計の平均密度の範囲は100 cm²あたり0.11
~11.08であり、一方形区あたりの最高は2.5
cm 方形区で5, 5 cm 方形区で8, 10 cm 方

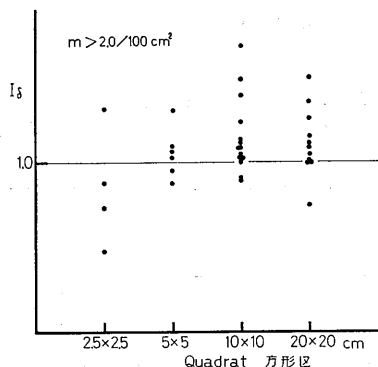


Fig. 4 クロキボシゾウムシ幼虫の I_s -
方形区関係
100 cm² あたり平均密度が2.0以上に限定
 I_s and quadrat-size relation in
larvae of *Pissodes obscurus*.

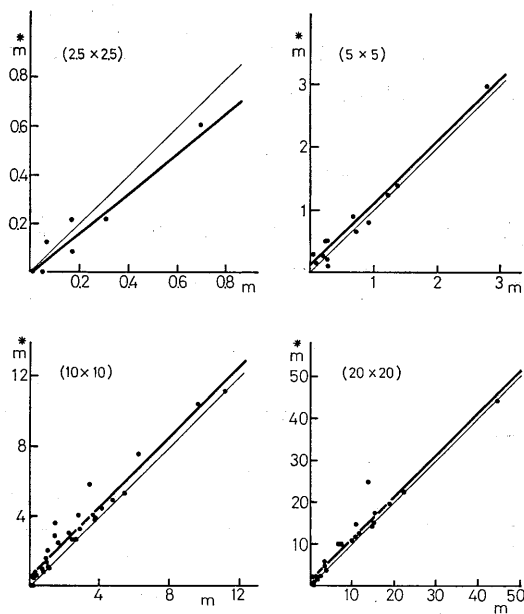


Fig. 5 クロキボシゾウムシ幼虫の $m-m^*$ 関係
The $m-m^*$ regressions of *Pissodes obscurus*
larvae in different quadrats.

細線はランダム分布を示す。
The fine line shows random arrangement.

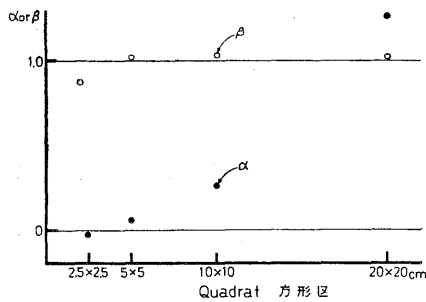


Fig. 6 クロキボシゾウムシ幼虫の m - m^* 回帰直線の α , β

The relation between quadrat-size and α , β in the m - m^* regression analysis in *Pissodes obscurus* larvae.

形区で 21 となり、平均密度、最高密度ともにシラホシゾウ属よりも高い。

その集中度を I_d -方形区関係によってみると、密度が低い場合には、シラホシゾウ属と同じく非常に広範囲にばらつくが、シラホシゾウ属と異なるのは方形区の大さにかかわらず、ほとんど $I_d > 1$ が多く、集中型分布にかたよっていることである。

密度が高くなると I_d のばらつきは比較的少なくなり (Fig. 4), 5 cm 方形区以上では軽度の集中型分布となる。全体の傾向は、10 cm 方形区あたりで最高となる凸型曲線であるといえよう。MORISITA (1959a)³⁹⁾ によると、これは「内部構造が一様分布である集団からなる集

中分布」に相当する。

m - m^* 回帰を方形区ごとに描くと、Fig. 5 のように直線によく適合する。直線への寄与率 (r^2) は 2.5 cm 方形区 0.93, 5 cm 方形区 0.97, 10 cm 方形区 0.95, 20 cm 方形区 0.95 となり、適合度は非常に高い。回帰直線のパラメーターを Fig. 6 に示すと、2.5 cm 方形区を除き、 α はすべてプラスの値をとり、 β は方形区の大さにかかわらず一定値 1.0 であった。これは一定平均値の集団をもつランダム分布を示す。2.5 cm 方形区はこれとやや異なり、ほぼ原点を通り $\beta = 0.86$ の緩勾配の直線となる。これは、区画の上限が限定された場合のランダム分布、すなわち正の 2 項分布に相当する。

次に、集団の大きさを ρ 指数 (Iwao 1972)²¹⁾ によって調べた。 ρ は m に対する m^* の変化率を示すもので次のように表現される。

$$\rho_i = \frac{m_i^* - m_{i-1}^*}{m_i - m_{i-1}}$$

(i はわくを小→大の順にならべた時の番号) ρ を縦軸に、方形区を横軸にとると (Fig. 13) 両者の関係は山型となり、5 cm 方形区で ρ は最大となった。これは、5~10 cm 程度の集団をもち、集団間がラン

Table 6. クロキボシゾウムシ幼虫の縦・横による分散分析結果
Results of variance analysis for the vertical and horizontal distribution of *Pissodes obscurus* larvae

Mean density per 100 cm ²	変動因 Variance source	方形区 Quadrat	2.5 cm	5	10	20
$m < 2$	縦 方 向 Vertical		4/4	6/8	6/14	5/11
	横 方 向 Horizontal		2/4	3/8	3/14	2/11
$m > 2$	縦 方 向 Vertical		1/4	2/4	4/15	2/12
	横 方 向 Horizontal		1/4	1/4	2/15	1/12

分母は調査例数、分子はこのうち 5% レベルで有意差のあった例数。

The numerator is the times showing to be significant at five per cent level among the examinations of the denominator.

ダムである分布を示している。

上述のような集団は、どのような機構で成立したものであろうか。第一に、場所の条件によるものであるかどうかを知るため、縦・横2要因による分析を行なった (Table 6)。これによると、縦に有意差を示す例が比較的多く、とくにこれが集団の大きさである5 cm 方形区に多いことは、縦方向に現われる樹皮下条件のかたよりに対し、本種が敏感に反応することによるものと考えられる。

集中分布の第2原因として、本種の産卵習性がどのように影響しているかを知るため、産卵こんの集中度を I_0 によってみると軽度の集中が認められた。また、本種は1つの産卵こんに2~5個のかため産みをする習性がある。しかし、この程度の産卵集中度が老熟幼虫期まで継続して影響することは、幼虫の行動半径の大きさからみて考えられない。したがって、幼虫の集中度は、上述した樹皮下環境の不均質性などに由来するものと推定される。

(iii) その他

マツアナアキゾウムシ *Hylobius abietis haroldi* FAUST の脱出孔については、3調査例があるにすぎない。平均密度は最高のもので $0.69/100\text{ cm}^2$ 、10 cm 方形区内の最高は3で、低密度の材料しか得られなかった。 I_0 -方形区の間には一定の傾向がみられず、また $m-m^*$ も直線上にのらなかったが、全般的にみると過大分散の傾向があった。

オオゾウムシ *Hyposipalus gigas* FABRICIUS については、中齢幼虫の穿入孔の材料が1例得られた。平均密度は $0.50/100\text{ cm}^2$ であり、5 cm 方形区、10 cm 方形区の I_0 はそれぞれ3.45、3.53であった。FURUTA (1972)¹⁵⁾ は、切り株での本種の幼虫、脱出孔の分布が集中分布であることを述べているが、これは1地域を約10本の切り株ごとにみた集中度であるので、ここにいう微細分布とは異なる。

マツキボシゾウムシ *Pissodes nitidus* ROELOFS は三木試験地に散見されたが、剥皮調査の時期が5~6月であるため、この時期に成長状態と形態が酷似しているクロキボシゾウムシ幼虫との区別が困難であった。えさ木を用いた調査によると、クロキボシゾウより密度は低く、分布の様相はクロキボシゾウと大差ないように推定された。

(2) カミキリムシ科

(i) マツノマダラカミキリ *Monochamus alternatus* HOPE

本種の成虫は口器で樹皮に傷をつけ、その中に産卵管をさしこんで粗皮下に産卵するので、この傷 (産卵こん) の分布を調査した。本種と近縁のカラフトヒゲナガカミキリの産卵こんは、本種のそれと識別できないが (越智 1969)⁴⁸⁾、いずれの調査地にもカラフトヒゲナガカミキリはみられなかった。

産卵こん数の平均密度の範囲は 100 cm^2 あたり $0.4\sim 2.4$ 、10 cm 方形区の最高は5であり、高密度の野外データはえられなかった。 100 cm^2 あたり平均密度 (m) 1.5 を境に I_0 方形区関係を見ると、 $m > 1.5$ では典型的な一様分布となった (Fig. 7)。また、低密度では I_0 がきわめて広範囲にばらつくのが一般的であるが、本種の産卵は $m < 1.5$ でもデータのばらつきは比較的小さく、しかも $I_0 < 1.0$ となるものが多いことからみて一様分布は明りょうである。

産卵の $m-m^*$ 関係を Fig. 8 に示した。後述する III. における実験データが、野外データと同様の直線回帰を示したので、Fig. 8 では両者をこみにして示した。図から2.5 cm、5 cm 方形区では明りょうな一様分布が読みとれるのに対し、10 cm を境に20 cm 方形区になるとほとんどランダムな分布となる。このことは、もし本種の産卵に避け合いが働いているとすれば、その範囲が10 cm 四方以下であること

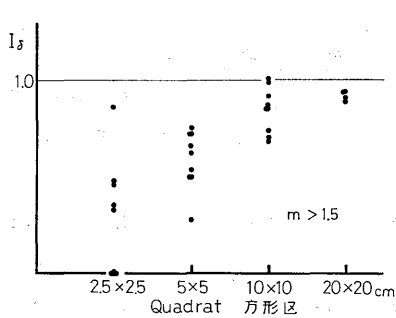


Fig. 7 マツノマダラカミキリ産卵こんの I_s 方形区関係
100cm² あたり平均密度が1.5以上に限定
 I_s and quadrat-size relation in oviposition scars of *Monochamus alternatus*.

を示していると考えられる。

若齢幼虫の資料は、少ないので省略する。幼虫はふ化後、ほとんど1～2か月以内に材に穿孔し、摂食時にのみ樹皮下に現われる。

したがって、幼虫と穿孔孔の両者を数えることは二重に数えることになるので、以下では穿孔孔のみを対象とした。平均密度の範囲は100 cm あたり0.07～1.5、10 cm 方形区の2であった。

穿孔孔の I_s は $m > 0.5$ の場合には、すべての方形区で1.0以下で、方形区の大きさとともに1.0に近づくので、典型的な一様分布であることがわかる。 $m < 0.5$ では $I_s < 1.0$ が多いが、 I_s —方形区関係からは一様分布を積極的に支持する材料が得られなかった。つぎに I_s を密度との関係からみると、低密度ではばらつきがやや大きい、高密度になるにつれ $I_s < 1.0$ となり、過小分散の傾向が強まってくる。

このような過小分散が、個体間の避け合いによるものか、正の2項分布型のランダム分布であるかを検討するため、各方形区について m^*-m 関係をみた。5 cm 方形区では $m^*=0$ のものが多いため、直線の当てはめはできなかったが、10 cm、20 cm 方形区ではそれぞれ $\alpha = -0.05$, $\beta = 0.39$, $\alpha = 0.03$, $\beta = 0.73$ となり、両者ともほぼ原点を通り緩傾斜の直線である。これは、個体間の避け合いによる一様分布である。産卵こんの分布の一様性が、10 cm 方形区以上になると不明りょうになったのに対し、穿孔孔の分布の一様性が20 cm 方形区でも認められることは、他個体へ影響の及ぶ範囲が、幼虫ではかなり広いものであることを示していると考えられる。このような強い一様分布が、産卵に由来するものとは考えられないので、幼虫が他個体と避け合う性質の強いことによるものであろう。本種の幼虫間に同種間の共食い (cannibalism) がしばしば観察されることは、この推定を裏づけるものである。

成虫の脱出孔はさらに低密度で、平均密度の範囲は0.04～1.0/100 cm²、10 cm 方形区の最高は2にすぎなかった。 I_s は非常にばらつきが大きい、1.0以下のものがわずかに多い。脱出孔の m^*-m 回帰直線は $m_{10}^* = -0.19 + 1.08 m_{10}$, $m_{20}^* = -0.35 + 0.99 m_{20}$ となり、穿孔孔の回帰直線とは明らかに異なる。すなわち、この直線は45度の直線に平行で縦軸に0以下で交わることから、capacity に上限があるための正

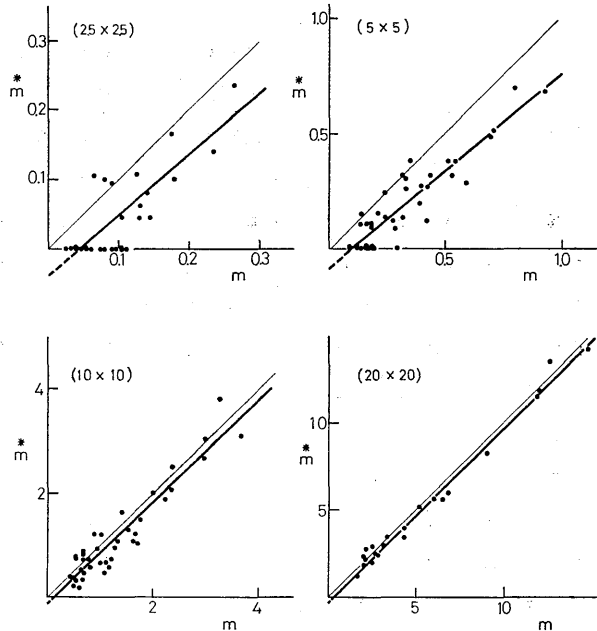


Fig. 8 マツノマダラカミキリ産卵こんの m^*-m 関係
The m^*-m regressions of oviposition scars of *Monochamus alternatus* in different quadrats.

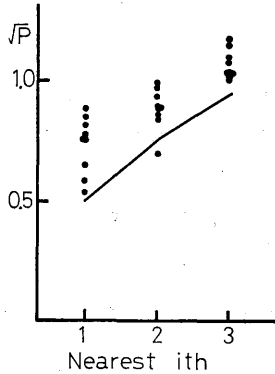


Fig. 9 マツノマダラカミキリの穿入孔の隣接個体法による解析
Applications of the distance method to the distribution of *Monochamus alternatus* bores into xylem.

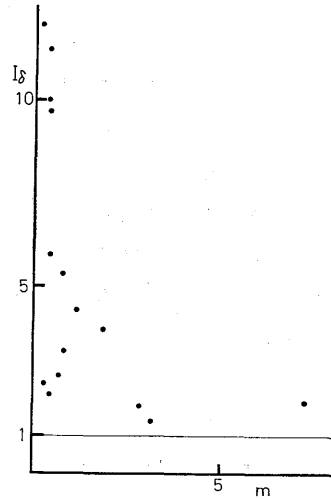


Fig. 10 ムナクボサビカミキリ幼虫の穿入孔の10cm 方形区における I_b —密度(m)関係
 I_b and mean density relations in larval bores of *Arhopalus rusticus* in 10 cm quadrat.

の2項分布型となる。しかし、10 cm 方形区が脱出孔の大きさにとって capacity の上限とは考え難い。うえに、直線寄与率が非常に低い ($r_{10}^2=0.52$, $r_{20}^2=0.50$) ので、 $m-\bar{m}^*$ 直線から正の2項分布型を推定することは危険である。

もし材内孔道の方角と長さが一定であれば、脱出孔も穿入孔と同じ分布になるはずであるが、実際はきわめて不定である。このため、穿入孔の分布の一様性が脱出に至るまでの間に薄められたために、脱出孔の分布がランダム型に近づいたと考えるのが自然であろう。

つぎに孔道の長さや深さ(深さは樹皮下から最深部までの長さ)との間には、明りょうな関係は認められない。長さはかなり変異がある一方、深さは比較的一定である。孔道が深くなると、細い材では穿入孔の裏側に脱出孔をつくることがある。これも、脱出孔の分布をランダム型に近づける一因となる。

最後に、隣接個体法によって両者の分布関係を検討した。比較的高密度の枯損木が得られた日置川は幼齢林であるため、材料の直径は10 cm 前後に限られ、したがってシラホシゾウ属幼虫の解析で行なったような第5隣接個体までの測定は不可能で、多くて第3隣接個体までの測定にとどめた。穿入孔の $\sqrt{P}$ はランダム折線よりかなり上方によっており (Fig. 9), 穿入孔の分布は強い一様性を示した。

(ii) ムナクボサビカミキリ *Arhopalus rusticus* L.

本種は夏〜秋に産卵し、ふ化幼虫は短期間のうちに材内に穿入するので、調査の便宜上幼虫ではなく幼虫の穿入孔について調査した。穿入孔の平均密度の範囲は100 cm² あたり0.17〜7.26にわたり、一方形区の最高は2.5, 5, 10, 20 cm 方形区あたりそれぞれ6, 10, 27, 77に達した。この数字からも集中性の強いことは推測されるが、穿入孔密度と I_b の関係を見ると (Fig. 10), 非常に強い集中分布であることが明りょうである。また、この集中度は密度の増加にともなって急激に低下する。

$m-\bar{m}^*$ 関係は、今まで述べた他種に比較し直線回帰への適合度が低く、とくに小方形区では全く直線にのらなかった。この原因は、本種のデータに異質なものが混じっていることによるのかもしれない。

異質なものの混同を避けるため、データをコミにしないで各丸太ごとに方形区— I_b 、方形区— ρ の関係を見ると小集団をもつ分布であることは明りょうであった。方形区が大きくなっても $\rho > 1$ であることが

ら、集団間の分布は集中的であるが、 I_0 , ρ とも著しく変化しないことからみて、集団間にはあまり明りょうな境界はない。集団の大きさは 2.5~5 cm であり、集団の内部分布はランダムかやや一様である。

おのおの丸太について、隣接個体法による分析を試みた結果、集中分布であることは明りょうであるが、集団の構造などについては知見が得られなかった。とくに集団間の分布についての知見は、第10、第20隣接個体など、もっと広範囲にわたる測定によって得られると思われる。

以上示した集団は明らかに卵塊から生じたものであり、しかも推定された穿入孔集団の大きさが 2.5~5 cm であることは、粗皮下でふ化した卵塊性集団がほとんど分散しないで材内に穿入することを示している。集団自体の分布がやや集中的であることの原因は、成虫の産卵習性が contagious (伝播的) であるかどうかは不明である。

(iii) そ の 他

スジマダラモモブトカミキリ *Acanthocinus griseus* FABRICIUS は、和歌山の材料から比較的高い頻度で羽化した。本種の幼虫は形態、食こともマツノマダラカミキリに類似しているが、本種は材に穿入することが少ないので区別できる。密度は低く、100 cm² あたり平均密度の最高が 0.3 にすぎなかった。集中度に関しては、ランダムな例が多かった。

(3) キクイムシ科

(i) キイロコキクイムシ *Taenioglyptes fulvus* NIIJIMA

本種は主として穿入孔と脱出孔について調査した。このほか、樹皮下の卵、幼虫、蛹、成虫についても一部調査したが、虫体が小さいための調査誤差が大きいので、これらの資料は参考程度にとどめた。穿入孔と脱出孔の識別は、前者の孔口が後者に比べ不定形にくずれていることによって行ない、なお不明りょうのときには剥皮して確認した。穿入孔の樹皮下の状態は、孔だけのもの、交尾室でとまっているもの、母孔が完全に発達しているものなど種々の段階のものがあつたが、それらを区別せず穿入孔として取り扱った。

穿入孔の平均密度の範囲は 100 cm² あたり 0.17~15.4 であつて、一方形区あたりの最高密度は、1.25, 2.5, 5, 10 cm 方形区で 3, 6, 17, 27 であつた。

I_0 -一方形区の関係をも 100 cm² あたり平均密度 5.0 以上の 4 例についてみると (Fig. 11), 1.25 cm 方形区では 1.0 以下であつたものが、5 cm では 1.0 となり、典型的な一様分布である。ただし、低密度の場合は不安定となり、分布型が判定し難いことは他種と同様である。

$m-m^*$ の関係によると (Fig. 12), 2.5 cm 方形区以下ではランダム直線の下にあつて明りょうな過小分散を示していたものが、5 cm を境に、10 cm 方形区以上ではランダム分布になる。小方形区で示された過小分散は、個体間に避け合いがあることによる一様分布であると考えられる。また、5 cm 方形区を境に集中度が変わることは、穿入の避け合いの及ぶ範囲が 5 cm 四方程度までであると考えられる。

穿入孔の分布が避け合いによる一様分布であるとする理由は、(1)区画の大きさの制限による正の 2 項分布であるとするためには、2.5 cm 方形区は穿入孔の大きさ (直径 1 mm 以下) に比べ大きすぎる、(2)正の 2 項分布であるならば小方形区での回帰直線がもっと緩傾斜にならなければならない、(3)個体間の避け合いは後述する隣接個体法による分析および III. の実験からも裏づけられる。

縦横 2 要因の分散分析結果 (Table 7) によると、穿入孔の密度差が横方向より縦方向に現われる率が高い。もしこれが SHEPHERD (1965)⁶¹⁾ などが述べるように、高温を避けて北側に集中するのであれば、方

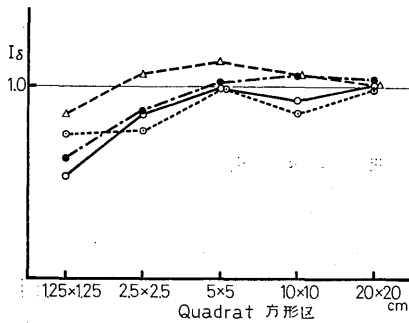


Fig. 11 キイロコキイムシ穿入孔の I_d -方形区関係
 I_d and quadrat-size relations in attack holes of *Taenioglyptes fulvus*.

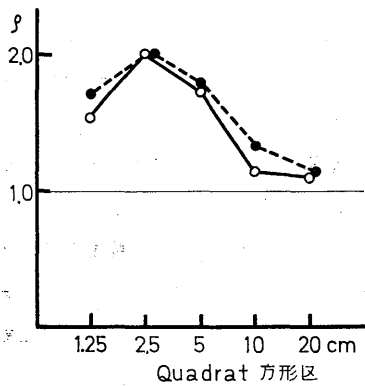


Fig. 13 キイロコキイムシ脱出孔の ρ -方形区関係
 The ρ -quadrat relation in emergence holes of *Taenioglyptes fulvus*.

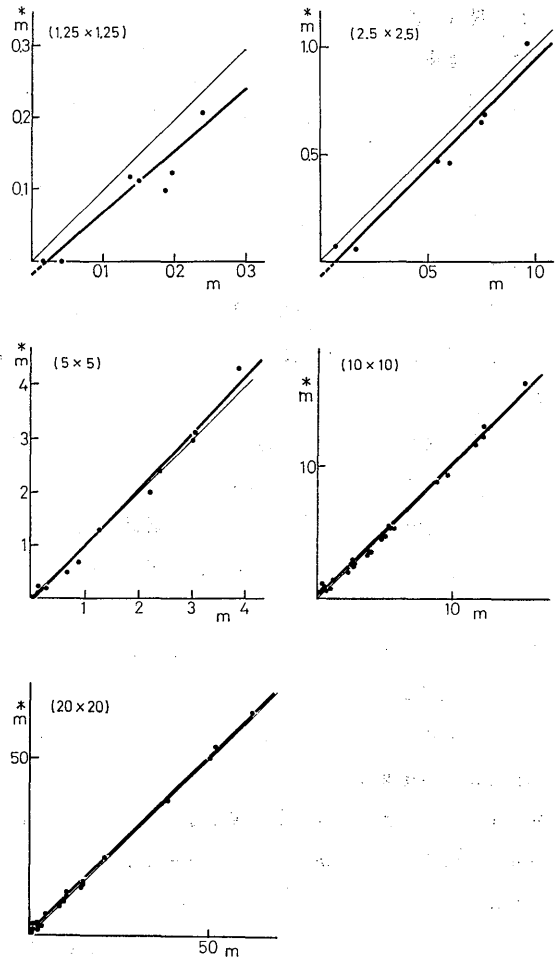


Fig. 12 キイロコキイムシ穿入孔の m - m^* 関係
 The m - m^* regressions of attack holes of *Taenioglyptes fulvus* in different quadrats.

Table 7. キイロコキイムシ穿入孔の縦・横 2 要因による分散分析結果
 Results of variance analysis for the vertical and horizontal distribution of attack holes of *Taenioglyptes fulvus*.

変動因 Variance source	方形区 Quadrat	1, 25 cm	2, 5	5	10	20
縦 方 向 Vertical		3/5	4/7	6/13	10/28	2/19
横 方 向 Horizontal		0/5	2/7	4/13	4/28	3/19

分母は調査例数, 分子はこのうち 5% レベルで有意差のあった例数。

The numerator is the times showing to be significant at five per cent level among the examinations of the denominator.

位によって特定の傾向がみられるはずであるが、単に縦方向に有意差が現われるのであって、特定の方位とは無関係であった。これは穿入を支配する樹皮下の衰弱が、縦方向に現われることによるものか、穿入しやすい樹皮の裂け目が縦方向に現われることによるものであろう。なお、穿入孔密度が低いほど縦方向の差は著しい傾向がある。これは、穿入の初期には好条件の場所に穿入が集中するためであろう。

脱出孔の $m-\bar{m}^*$ 関係は、方形区の大きさにかかわらずすべて過大分散を示している。 ρ の値をデータのそろっている 2 例について示すと (Fig. 13), 2.5 cm か 5 cm 程度の loose な集団からなる集中分布であることがわかる。

脱出孔は、穿入孔を中心にほぼ放射状に分布する幼虫孔の先端にできるのであるから、ある程度のゆるい集団をつくることは容易に想像される。穿入孔の分布が一様的であるのかにかかわらず、脱出孔の集団間の分布が集中的である原因は、樹皮下の局所的条件 (乾燥など) によって幼虫の生存率が強く影響されるためであろう。

穿入孔と脱出孔との関係を検討することは興味ある課題であるが、調査上の困難が多い。穿入孔は、材料が多少古くなっても母孔から推定するなど、これをおぎなうことができるのに反し、脱出孔は、他種穿入虫によって樹皮下が食害されると位置の確認が困難となる。同一丸太上で、両者のデータがそろって得られた数少ない調査例によると、穿入孔の密度と脱出孔の密度との間には一定の傾向が認められなかった。その原因として、(1)キクイムシは穿入後、母孔を形成せず脱出することが多い (山口 1958⁷²⁾, 野淵 1969⁴⁶⁾) ので、穿入孔と母孔とは一致しない、(2)新成虫は必ずしもおのおのの脱出孔から脱出するとは限らないので、脱出孔の数は脱出成虫の数と一致しないことのほか、(3)たとえ産卵が成功しても種内競争が強く働き、次代成虫が一定密度以下に抑えられる (McMULLEN & ATKINS 1961)³⁴⁾ が根本的な原因であろう。

最後に、隣接個体法を適用してみると、穿入孔の分布は最隣接および第 2 隣接個体までは軽度な排列分布であったが、第 3 隣接個体以遠ではランダムないし軽度の集中を示した。このことは Fig. 12 で、一様分布が 5 cm 方形区を境にランダム分布に変わったことと一致する。脱出孔の分布はランダムないし強度の集中分布を示した。

(ii) マツノツノキクイムシ *Ips angulatus* EICHHOFF

本種の出現頻度は比較的高かったが、密度は低く、穿入孔の 100 cm² あたり平均密度の最高は 1.2 にすぎなかった。キイロコキクイムシの場合と同様の理由で、穿入孔と脱出孔のみを調査した。

穿入孔の 5 cm 方形区における $m-\bar{m}^*$ 関係は、 $\bar{m}_5^* = 0.08 + 1.01 m_5$ ($r^2 = 0.781$) で一様分布となり、10 cm 方形区以上では、たとえば $\bar{m}_{20}^* = 1.25 + 1.14 m_{20}$ ($r^2 = 0.815$) のように、ランダムないし集中分布となった。このように、小方形区での一様性はキイロコキクイムシより弱く、大方形区での集中性はキイロコキクイムシより強い。

脱出孔の 100 cm² あたり平均密度の最高は 3.8 で、これも高密度とはいえない。この範囲では、方形区の大きさと関係なく常に集中分布を示した。

(iii) マツノキクイムシ *Tomicus piniperda* L.

本種の出現頻度は低く、高密度の材料も得られなかった。10 cm 方形区での最高穿入孔の最高は 3 で、平均密度の最高は 100 cm² あたり 1.3 であった。

穿入孔の集中度はばらついて $m-\bar{m}^*$ は直線回帰を示さないが、5 cm 以下の小方形区では $I_0 < 1$ が多く避け合いの機構が働いていることが推定される。しかし、10 cm 以上の方形区ではすべて過大分散となっ

た。たとえば、10 cm 方形区の I_0 は 1.70~3.43, 20 cm 方形区の I_0 は 1.09~2.42 であった。このような大方形区での集中分布はマツノツノキイにおいてみられたが、その原因は環境の不均質性に起因するものか、最近、本種についてもその存在が明らかにされたフェロモン (SCHÖNHERR 1972)⁶⁰⁾ によるものかは不明である。

本種の成虫は厚皮部の粗皮に穴をうがち、越冬する。この越冬孔の分布は、産卵のための穿入と異なり、小方形区でも $I_0 < 1$ のものはなく一様分布とはいえないようである。

(4) 天敵昆虫

樹皮下での主要な捕食虫は、オオコクヌスト *Temnochila japonica* REITTER およびアリモドキカッコムシ *Thanasimus lewsi* JACOBSON である。これらの発見頻度は高いが、密度は低く 100 cm² あたり平均密度は最高でも 0.31 にすぎなかった。 I_0 は 5 cm 方形区ではすべて 0 であるが、10 cm・20 cm 方形区では 1.0 の周辺にあって、ランダムな分布を示した。REID (1963)⁵⁸⁾ は *Dendroctonus* の捕食虫 *Enoclerus* spp. が樹幹の北側に集中することを報告しているが、このような傾向は認められなかった。なお、樹皮下の双翅目幼虫についても調査してきたが、これらは最近 KISHI (1969, 1972)²⁴⁾²⁵⁾ によって、死幼虫を捕食することが明らかにされたので省略した。

寄生蜂はクロキボシゾウムシに寄生するコマユバチが 3 例みられたにすぎない。そのうち、平均密度の最高は 100 cm² あたり 2.0 で、この I_0 は 0.94 でほぼランダム分布であった。しかし、1 本の丸太から広い範囲の単木内分布に目を転ずると、寄生蜂の分布は捕食虫にくらべ非常に集中的であるように観察された。しかし、RYAN & RUDINSKY (1962)⁵⁵⁾ がキクイムシのコマユバチについて述べているような、樹皮厚と関係する集中分布であるか否かは、資料不足のため断定できない。

4. 2 種間の重なり合い

(1) 方法

2 種の間関係を示す方法として、COLE, DICE, BRAY などの指数が提唱され、植物生態学ではこれらを用いて群落構造の比較が行なわれてきた (GREIG-SMITH 1964)¹⁶⁾。

ここでは I_0 と同系列の指数 C_0 (index of interspecific overlapping) (MORISITA 1959b)⁴⁰⁾ を用いた。

$$C_0 = \frac{2\sum n_x n_y}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y}$$

ここで n_x, n_y は X 種, Y 種の同サンプル内の個体数

$$N_x = \sum n_x \quad N_y = \sum n_y$$

$$\delta_x = \frac{\sum n_x (n_x - 1)}{N_x (N_x - 1)} \quad \delta_y = \frac{\sum n_y (n_y - 1)}{N_y (N_y - 1)}$$

これは他の指数と異なり N (総個体数), q (サンプル数) に影響されない点が特長とされている。 C_0 は同一サンプル内で X, Y 2 種の出現確率が同じであるとき 1, 全く重ならないときには 0 となる。 N, δ が 2 種間で非常に異なるときには、 C_0 の代わりにその修正指数である C_0' を用いることが提案されているが (MORISITA 1971)⁴¹⁾、これを一部のデータについて試算した結果ほとんど同じ値が得られたので、以下 C_0 によって計算した。

(2) 結果と考察

樹皮下の一部をある種が先に占有すれば、同じ樹皮下の韌皮部をえさとする他種が少なくなることは当然である。たとえば、アカマツの薄皮部を主たるすみ場所とするマツノマダラカミキリ幼虫とキイロコキクイムシ幼虫、クロキボシゾウムシ幼虫とキイロコキクイムシ幼虫の間では $C_s < 1$ であることが多い。しかし、シラホシゾウ属幼虫とクロキボシゾウムシ幼虫のように、樹皮厚によってすみ場所が異なる種同志についてみると、厚皮部にはシラホシゾウのみが、薄皮部にはクロキボシゾウのみがいるから $C_s = 0$ となるが、これは種間の相互干渉が関与した結果でないことは明らかである。両種がともにみられる皮厚の変わり場所において、 C_s をみると約 0.5 となり、重なり合いの程度は低い。

つぎに、キイロコキクイムシ成虫とマツノマダラカミキリ成虫が、互いに他種を識別し避け合うならば、穿入孔と産卵こんの間の C_s は有意に 1 より小さくなるはずであるが、 $C_s \approx 1$ であり両種の間に避け合いがあるとはいえない。

幼虫とその捕食虫との間では重なり合いが強いこと ($C_s > 1$) が期待されたが、そのような値は得られなかった。これは、捕食虫の分布が、寄主のみによって決定されるとは限らず、それ自身の産卵習性、種内競争などが関与する複雑な関係によって支配されるためであろう。

III 分布の機構に関する実験

今まで述べてきた分布は時間的な一断面にすぎないので、その生物学的解釈を行なうためには、分布の経時変化を実験的に確かめなければならない。その一段階として、産卵、穿孔の分布の微細構造を経時的に調査した。

調査対象としたのは、主として調査が容易であるという理由から、クロキボシゾウムシ・マツノマダラカミキリの産卵とキイロコキクイムシの穿入孔である。クロキボシゾウは点状の、マダラカミキリは大型の産卵こんを、キイロコキクイは明りょうな穿入孔を樹皮上に残し、剥皮することなしに調査できる利点がある。

産卵こんには必ず産卵するとは限らず、また穿入孔下には必ずしも定着するとは限らないが、産卵、定着をそのつど剥皮して確認することは多大の労力を要するばかりでなく、ひき続き行なわれる産卵、穿入に決定的な影響を与え本実験の目的が果たせなくなるので、そのつど確認を行なわなかった。なお、丸太を用いる場合には、その断面が及ぼす周縁効果を考慮し、上下若干の部分を除いて検討した。

1. クロキボシゾウムシの産卵

(1) 材料と方法

供試成虫は、京都府立大学大枝演習林（京都市右京区）のアカマツ枯損木より、1971年6月上～下旬に羽化したものである。これを林試関西支場構内の屋外飼育網（3×3 m、高さ1.7 m）内に放ち、鉢植アカマツ苗を十分後食させた。8月25日、直径5～10 cm、樹皮厚0.5～1.0 mm、長さ1 mのアカマツ丸太3本を網内に立て産卵させ、約10日間隔で産卵位置を方眼紙上に転記した。3本のほかに2本にも産卵させたが、これは最終日にのみ産卵の調査を行なった。

(2) 結果と考察

5本の丸太の最終産卵密度は100 cm²あたり3.1～7.8の広範囲にわたっている。集中度の経時変化を5 cm 方形区の I_s をもって示すと (Fig. 14)、全体的にランダムないし軽度の集中産卵が継続している。No. 2が第1回（9月5日）に高い集中度を示しているのは、非常に低い密度のためである。本種の産卵

状況の観察によると、1か所に産卵するとひき続いて、すぐ近くに2〜3回産卵することが比較的まれにある。このかたまりを1か所として数え、 I_b を計算するとほとんどすべて1.0となるので、集中分布は主としてこの継続産卵に起因するものであって、産卵の基本的機構はランダム型であると考えられる。

このように、本種は既産卵個所を識別し、それを避けるような能力はないと考えられる。この点、次に述べるマツノマダラカミキリ・キイロコキクイムシと異なる。一方、シラホシゾウ属がどのような条件のマツにも産卵することができる(小林、未発表)のに反し、本種は他の大部分の穿孔虫類と同様に、特定の条件のマツに集中的な産卵をする点において、シラホシゾウ属とは異なる。

継続産卵が比較的多く認められる No. 2 と少ない No. 3 について、 I_b —方形区関係の経時変化を図示すると (Fig. 15), No. 2 では第2回調査から最終回まで、小集団をもつ典型的な集中分布を示し、No. 3 では最初から最後までランダム分布であった。経時産卵は必ずしも常にみられるとは限らず、これがどのような条件に支配されて起こるかは不明である。

No. 2 について隣接個体法を適用して分析すると (Fig. 16), 第1回のみ極端な集中分布であるが、以降は異なってくる。すなわち、第1・2隣接個体までは軽度の集中性を示すが、第3隣接個体まで離れると集中性が薄れてくる。これは上記した継続産卵の範囲が、1〜3隣接個体間程度の小規模のものであることを示している。

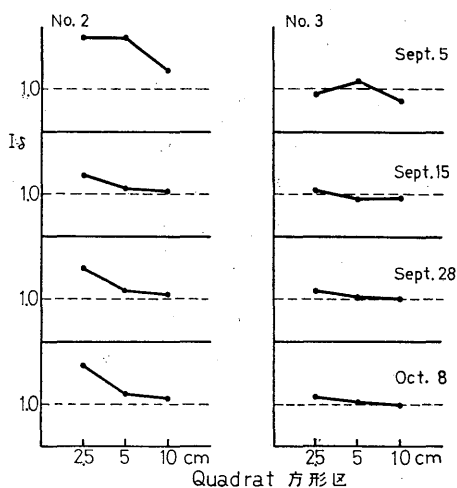


Fig. 15 クロキボシゾウムシ産卵こんの I_b —方形区関係の経時変化

Successive change of the I_b —quadrat relations in the distribution of oviposition scars of *Pissodes obscurus*.

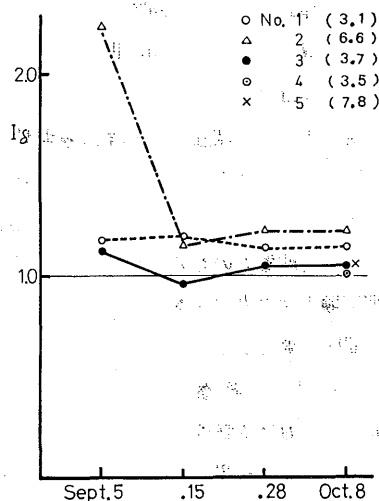


Fig. 14 クロキボシゾウムシ産卵こんの 5 cm 方形区における I_b の経時変化

Successive changes of I_b of oviposition scars of *Pissodes obscurus* in 5 cm quadrats.

カッコ内は 100cm² あたり最終密度
The parenthesized number means final density per 100 cm².

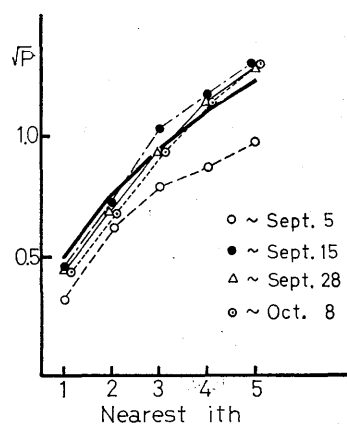


Fig. 16 クロキボシゾウムシ産卵こんの隣接個体法による解析 (No. 2 の材料)
Distance measurements on the successive changes of the distribution of oviposition scars of *Pissodes obscurus* in No. 2 log.

2. マツノマダラカミキリの産卵

(1) 材 料 と 方 法

この調査は自然状態での観察と、飼育網内の実験とからなる。

自然状態での観察は、1970 年和歌山県日置川町の激害クロマツ幼齢林において行なった。ここで、7 月中旬より樹脂調査（小田 1967⁴⁹⁾、小林ほか 1968²⁹⁾）を毎日行ない、樹脂異常を呈した木の地上高 0.4～1 m の間に縦横ともに 10 cm 間隔の線をひき、産卵こんの位置を方眼紙上に転記する作業をほぼ隔日に行なった。調査木は 5 本を選んだ。

飼育網を用いての調査は、林業試験場関西支場構内で 1971 年 7 月 10 日～8 月 24 日の間に行なった。和歌山県日置川の枯損木から羽化し十分後食したマツノマダラカミキリを、3 回にわけて大型金網（2×2×2 m）内に放ち、おのおの 0.5 m 以上離して立てたアカマツの新鮮な丸太 4 本に産卵させた。放飼頭数は各回とも雌雄おのおの 10 頭とした。網内にはこのほか、後食用のえさとして鉢植えマツ数本と、他の産卵実験用マツ丸太 5 本を入れ、これらは適宜とりかえた。調査用の丸太には方位を記し縦横ともに 10 cm 間隔の線をひき、新しい産卵がなくなるまで 1 週間ごとに産卵こんの位置を方眼紙上に記録した。

(2) 結 果 と 考 察

日置川町における野外調査は 5 本の立木について行なったが、全体にきわめて産卵密度が低く（100cm²あたり平均 0.29～0.87）、この値は野外での平均値より低い（Fig. 8 参照）。予想されたように、 I_0 値は不定であった。

I_0 の経時変化をみると、高密度の材料ではとくに、密度の増加とともに I_0 が急激に 1.0 以下となり、新しい産卵が過去の産卵密度に強く影響される避け合い過程を推定することができた。しかし、この野外調査からは明りょうな結論が得られなかったため、網室内での実験を行なうことにした。なお分散分析の結果、方位に 1 回、高さに 1 回、産卵密度に関して有意差があった。

つぎに、飼育金網での実験結果を述べる。産卵の調査は設定後 6 週間めまで行なったが、6 週間めには新しい産卵は認められなかった。供試丸太はすべてアカマツで、No. 1、No. 4 は厚皮部（皮厚は上部が 2～4 mm、下部が 5～15 mm）、No. 2、No. 3 は比較的薄皮部（皮厚は上下とも 1～2 mm）である。

産卵密度の経時変化によると（Fig. 17）、途中の密度は丸太によってかなりの幅があっても、約 4 週間めで上限に達し、最終的には 3～3.5/100 cm² でほぼ一定になった。これは、当初は特定の木に産卵が集中しても、本実験のように産卵対象木の量が限られている場合には、産卵の多い木を避けて低密度の木に移るため、最終的にはほぼ同じ密度になるような機構が働いていることによるものと想像される。このような高密度は自然状態では比較的まれで、成虫密度が高くなると産卵の対象木を求めて分散が行なわれることになるであろう。

集中度の経時変化を 5 cm 方形区の I_0 をもって示すと、Fig. 18 のようになる。最初の 2 週間までは I_0 は 0 から 5 以上の広範囲にわたり、密度が 2.0/100 cm² を越える 3 週間から $I_0 < 1$ となり明りょうな一様分布を示す。このように、最終の分布は一様型になるとしてもその経過は一定ではなく、経時的な密度の変化を考慮しなければならないことがわかる。もし、避け合いの機構が最初から（すなわち低密度の時から）広範囲に働いているとすれば、 I_0 は当初から 1.0 以下の値をとるはずである。しかし、当初は極度に大きな値をとり、しだいに 1.0 以下に近づいていくことは、好条件の個所に産卵が集中していたものが、しだいに産卵個所を拡大していくことを示していると考えられる。

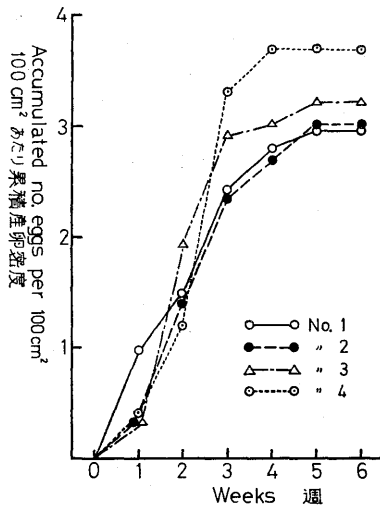


Fig. 17 マツノマダラカミキリの累積産卵密度の変化
Successive changes of egg densities of *Monochamus alternatus* in each log.

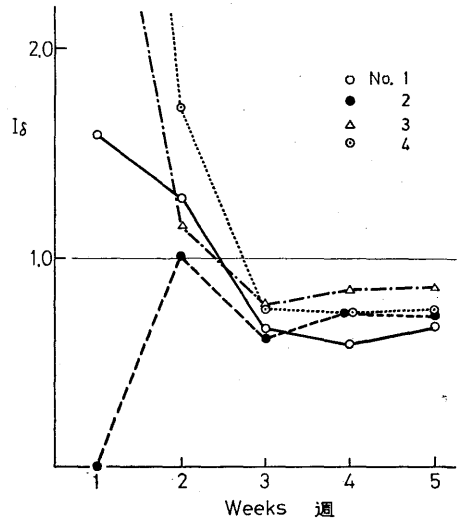


Fig. 18 マツノマダラカミキリ産卵の5 cm 方形区 I_{δ} の経時変化
Successive changes of I_{δ} of *Monochamus alternatus* eggs in 5 cm quadrats.

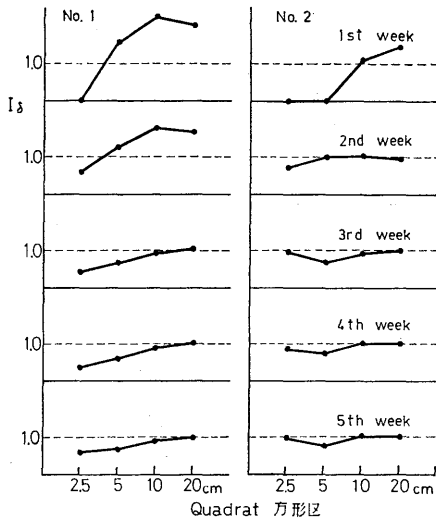


Fig. 19 マツノマダラカミキリ産卵の I_{δ} - 方形区の経時変化
Successive change of the I_{δ} -quadrat relations in the distribution of *Monochamus alternatus* eggs.

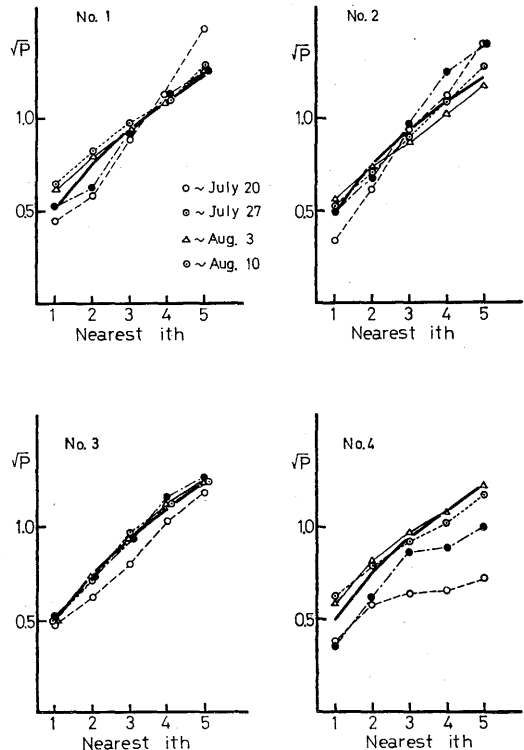


Fig. 20 マツノマダラカミキリ産卵の経時変化の隣接個体法による解析
Distance measurements on the successive changes of the distribution of *Monochamus alternatus* eggs in each log.

4 例のうち皮厚の変化が著しい No. 1 の I_0 —方形区関係をみると (Fig. 19 左), 2 週めまでは集中型であったものが, 3 週めから典型的な一様型となることが明りょうである。これを丸太上でみると, 最初上方 (薄皮) に集中していた産卵が, 3 週めになって下方 (厚皮) に多く産卵し, 4・5 週めにはふたたび今まであいていた空間に割りこむように産卵している。皮厚が比較的一様な No. 2 についてみると (Fig. 19 右), 1 週めに多少の集中はあるが, この集中は上下いずれかにかたよらず斑状に分布したもので, 2 週め以降は既産卵の間に割りこむ形で軽度の一様分布となっている。

4 例いずれにも, 2, 3 ないし 4, 5 個の産卵個所が連続していることによる斑状の分布がみられる。これは産卵にきた雌がある距離を動いて 2~3 回ひき続いて産卵する習性による。しかし, この習性は常時みられるのではなく, 低密度の時に多くみられる。高密度となって既産卵の間に割りこむ場合は, この連続産卵は少なくなる。このようなことから, 本種の産卵は避け合いによる一様分布であることが裏づけられる。なお, 当初の産卵が丸太の上部に多い傾向が, 皮厚の上下差の著しい No. 1, 4 についてとくに認められることから, 樹皮厚が産卵を支配する重要な因子であろうと推察される。

隣接個体法による解析によると (Fig. 20), いずれも, 最初の集中性が急激に薄れていく経過は共通に読みとることができる。しかし, 皮厚差の顕著な No. 1, 4 と顕著でない No. 2, 3 との間には微細構造に違いがある。No. 2, 3 の一様性は不明りょうで, むしろランダム分布に近く, 一方, 最終回調査における No. 1, 4 の一様性が明らかなのは第 1~3 隣接個体までで, それ以遠に及んでいない。これは, すでに Fig. 8 から避け合いの及ぶ範囲が 5~10 cm 程度までであろうと推察したことを裏づけるものである。

3. キイロコキクイムシの穿孔

(1) 材料と方法

1969 年 5 月野外のえさ木で集めた成虫を材料として, 次のような実験を行なった。小型飼育網 (30×30, 高さ 50 cm) に長さ 35 cm, 直径約 4 cm の新鮮なアカマツの枝を入れ, これに成虫を放ち, 3~4 日間隔で穿孔孔の位置を記録した。実験は 2 回繰り返した。No. 1 は 5 月 9 日 30 頭放虫し, No. 2 は 5 月 15 日 50 頭放虫した。

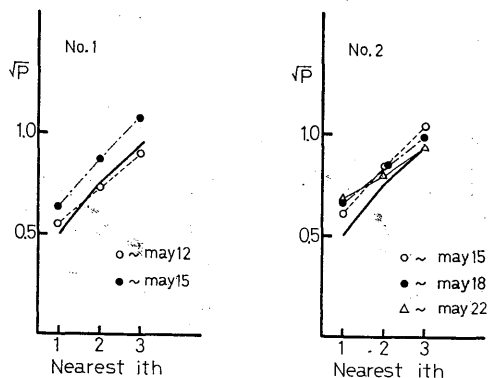


Fig. 21 キイロコキクイムシ穿孔孔の隣接個体法による解析

Distance measurements on the successive changes of the distribution of *Taenioglyphus fulvus* attacks in each log.

(2) 結果と考察

穿孔は両例とも放虫後 1 週間程度で終了した。供試材が小さいので, 大方形区については資料がとれないが, 2.5 cm と 5 cm 方形区について I_0 をみると, 最初から両方形区とも $I_0 < 1.0$ となり一様分布が認められる。穿孔密度は放虫後急激に増加し, 最初の 3 日間で最終密度の 1/2 に達した。

隣接個体法の解析結果 (Fig. 21) によると, 一様性は明りょうである。供試材が小さいので第 3 隣接個体までの測定にとどめたが, その間隔が離れるにつれ一様性が緩和される傾向が No. 1 の 5 月 12 日, No. 2 の 5 月 22 日に認められる。これ

は Fig. 12 で、5 cm 方形区を境に一樣性が緩和され、避け合いが働く範囲はそれ以下であると推察したことと一致する。

SAFRANYIK (1971)⁵⁹⁾ は *Dendroctonus ponderosae* の穿入に関する巧妙な実験を行ない、穿入孔の分布にみられる規則性は個体同志の避け合いによるものではなく、穿入に適する場所 (niche) が樹皮上に規則的に分布していることによるものであると述べている。

しかし、本実験で用いた供試材は、きわめて平滑で一樣な表面をもつアカマツの枝であるため、このような解釈は当てはまらず、むしろ個体間の避け合いによるものとするほうが妥当である。水野 (1966)³⁶⁾ は、トドマツノコキイムシ (*Cryphalus piceae*) の穿入孔が一樣分布をする理由は、個体間の働き合いによるものとした。最近の研究によると、キイムシが木にある密度まで穿入したあと、ある種の忌避的フェロモンによって過密穿入を防ぐ機構の存在が発見されている (RUDINSKY 1969⁵⁷⁾, RENWICK & VITÉ 1969⁵⁴⁾)。このようなフェロモンが一樣分布の生成にも役だっているかもしれない。

総 合 的 考 察

1. 空間分布 (spatial distribution) の解析を行なう方法は、密度推定法にならって、わく法 (quadrat method), 間隔法 (distance method), 標識再捕法 (marking and recapture method) などが考えられ、これについては後で論ずる。これらの方法を適用する結果得られる知識は、従来次のようなものとされてきた。

- (1) サンプリング法の改善、殺虫剤検定など、密度推定に関連する応用 (MORRIS 1955⁴²⁾, 長沢ほか 1968^{b44)})
- (2) 個体群内のコロニーの大きさ、密度依存性の検定など、個体群の時間的空間的構造の解析 (IWAO & KUNO 1971²²⁾)
- (3) 異種個体群間の相互作用など、群集構造の解析 (GREIG-SMITH 1964¹⁶⁾)

このほか、

- (4) 他個体の識別およびその範囲など、生物種としての特性の推定
をあげることができよう。これについてはすでに繰り返し論じてきた。

以上の方法の適用およびえられた情報の解釈にあたっては、次に述べるような個体群およびその habitat の特性を理解し、危険な拡大解釈を避けなければならない。

2. 樹皮下の穿孔虫個体群のきわだった特性は、樹皮下という閉鎖的環境下にあることであろう。したがって、アズキゾウムシ、コクヌストモドキなど実験個体群と共通的な現象、すなわち限定された空間に在るための過小分散を示す場合が多く、これは、個体間の避け合い的機構が働いたためと見誤られるおそれがある。

つぎに樹皮下穿孔虫の分布は、すでに述べたように単木によるばらつきが大きく、それにもまして、樹内での高さによる差が極度に大きいことが特徴的である。一般に森林昆虫の密度が樹間で大きな差があるのは、森林が農作物と異なり人為的淘汰を受けていないために、樹間の変異幅が大きいことに起因するのであろう。高さによるばらつきは農作物、果樹でも広く指摘されている (HUDON & LeROUX 1961¹⁹⁾, PARADIS & LeROUX 1962⁵⁰⁾) が、森林昆虫では枚挙にいとまがない (HENSON 1954¹⁸⁾, MORRIS 1955⁴²⁾, LYONS 1964³³⁾)。

このようにばらつきの大きな母集団からランダムにサンプルを抽出すれば、過大分散を示すことは当然予想されるところである。マツの細枝 10 cm をサンプルとしたキイロコキクイの穿入孔または母孔（長沢ほか 1968a⁴⁸⁾, 1969⁴⁹⁾）、成虫または脱出孔（浅野ほか 1968a¹⁾, 1968b²⁾）の分布に関する一連の調査によると、ほとんどすべてが過大分散の統計的モデルの一つである負の 2 項分布に適合した。また KNIGHT (1960)³⁷⁾ は、6 × 6 インチの樹皮のランダムサンプルをとれば、*Dendroctonus engelmanni* の樹皮下成虫の分布型が負の 2 項分布に適合することを報じた。これらの分布型の当てはめは、前者が殺虫剤の生物検定を目的とし、後者は sequential sampling を目的としているので、その範囲では正しい方法によっているといえる。しかし、これに生物学的意味を付与することは危険である。

このように異質なものが混じり合った対象については、目的に応じた副次分割が必要である。分割された副次母集団 (sub-population) として最も自然なものは単木であろう。BERRYMAN (1968b)⁵⁾ は、単木を一次抽出単位として within-tree population を *Scolytus ventralis* の生命表分析の基本的な単位とした。一方 BEAVER (1966)⁸⁾ は、*S. scolytus* の “population table” 分析に際し、120 cm の丸太内での population を基本単位として扱った。

筆者は空間分布の調査に際して 60 cm の丸太を基本単位として選んだが、その理由は次のようである。(1) 樹皮下で行動する各種穿孔虫はいずれもこの範囲を越えて行動することはない。(2) 環境条件の均質性を考慮すると、分布に大きな影響を与える樹皮厚、樹皮下の状態などが、この範囲では著しく変化しない。(3) 60 cm 丸太を平面上に展開したとき、縦（丸太長）と横（丸太円周）の長さが極端に異なる材料を用いて、縦横 2 要因の比較分析を行なうことは不合理である。供試丸太の平均直径は約 20 cm であり、この円周は約 60 cm に相当するので、展開図はほぼ正方形になる利点がある。

このような丸太を単位とした分布、単木を単位とした分布、さらには林分を単位とした分布は、実際には独立のものではなく一つの有機的な系をなしているのであるから、これらを総合的にとらえることが必要である。WATERS & HENSON (1959)⁷⁰⁾ は、森林昆虫の生態学的研究にはサンプルわくを 2 つ以上とることを勧め、また、そのわくとしてはできる限り自然なものが望ましいと強調している。まさにこれと同じように、2, 3 の異なるオーダーを比較してみることが必要であろう。

3. 分布パターンの解析法の一つとしてここに採用した隣接個体法 (nearest neighbour method)——一般的には間隔法 (distance method)——は、理論上すぐれた方法である。CLARK & EVANS (1954)¹⁰⁾, MORISITA (1954)⁸⁸⁾, THOMPSON (1956)⁶⁷⁾ が行なった理論的研究以後、植物生態学の研究には PIELOU (1960)⁵¹⁾ ほかによる適用例は多いが、動物ではわずかに WALOFF & BLACKITH (1962)⁶⁸⁾ のアリ塚の分布、BLACKITH (1958)⁶⁾ のトビバッタの密度推定の例がある程度で、適用例は少ない。その理由の 1 つは、動物は一平面上に分布することが少なくかつ動きまわるため、互いの間隔を測定することは容易でないこと、第 2 の理由は、動物の生息環境が 1 本の植物、1 本の枝、1 枚の葉などのように不連続なものを単位にして分布することが多いため、そのような単位内の頻度分布のほうを受け入れられやすかったことになるものであろう。

しかしながら、一般的にわく法がサンプル数、わくの大きさの影響を受けるのに対し、間隔法は標識再捕法と同様にそれらの影響を免れている点ですぐれている。たとえば、わく法を用いると、わくが小さいときの過小分散が正の 2 項分布か一様分布かの判定が困難な場合、隣接個体法によって容易に判定できることは、本論文においてしばしば示してきたところである。RICHARDS & WALOFF (1954)⁵⁵⁾、高井ほか

(1965)⁶⁸⁾ の例のように、個体数推定において2種以上の方法を併用することは“order of magnitude check”(SOUTHWOOD 1966⁶²⁾) にとって有用である。このような意味においても、隣接個体法(一般的には間隔法)はもっと適用されてよい解析法であると思われる。

樹皮上の分布を調査する場合、自然のわく単位は存在しないし、また細い枝を調査する場合、大きなわく単位をとると不自然な形になるので、測定の労を考慮しなければ、間隔法がわく法よりむしろ適当な方法である。また、頻度分布によって分布型を判定するためには非常に多くの個体数を必要とするが、間隔法は樹皮下のような限られた空間内の少数個体についても、一応の判定はできるという利点がある。

このように、少数個体でもランダム性の検定などには威力を発揮する一方、集中分布をする場合のコロニーの構造解析などには適さないことは、すでに実例をもって示してきた。また、WALOFF & BLACKITH (1962)⁶⁸⁾ が指摘したように、個体間の小規模の競合は第1隣接個体の測定によってかなり明りょうな結果がえられるが、第2、第3隣接個体を用いた広範囲の競合関係については、生息環境の不均質性に影響されて不明りょうになる欠陥がある。

4. わくあたり個体数の頻度分布を用いる方法は、従来確率分布モデルのあてはめによっていた(CASSIE 1962⁹⁾ など)。しかし、これらの確率分布モデルはいずれも単純な仮定に基づいており、現実の分布を正しく表現しないため、實際上種々の欠点が指摘されている(PIELOU 1957⁵²⁾ など)。一方、確率分布モデルのような仮定を設けない指数(たとえば V/m) が種々考案されているが、これらは平均密度に影響される欠点が共通して指摘されている(MORISITA 1959a³⁹⁾)。

本報告で用いた I_0 は、以上の欠陥を免れているとされている(MORISITA 1959a³⁹⁾)。しかし、わくが十分小さいという仮定のうえに成り立っていること、また、有意性の厳密な検定法のないことなどは I_0 法の欠点であり、本報告でも統計的検定を経ないため、ほかの方法の併用によって信頼度をチェックするように試みた。

$\bar{m}^*$ はとくに動物を対象に考案された指数で、生物学的背景が明りょうである点ですぐれている。MORISITA (1971)⁴¹⁾ は $\bar{m}^*/m = \bar{I}_0$ (母集団全散布度) を証明し、 I_0 と $\bar{m}^*$ は本質的に同様の指数であるとした。 $m-\bar{m}^*$ 回帰法はこれをさらに発展させたもので、単一の指数で示す従来の方法に比べ、密度と関連づけた点に特長がある。 m はわく数に支配されるのに対し、 $\bar{m}^*$ については、個体数0のわくはなんの情報も与えないという理由で無視されている。したがって、0のわくがいくら増えても $\bar{m}^*$ に影響しない。しかし、このような性質の指数だけで分布の実態を表現することは無理であって、 $\bar{m}^*$ は m と関連づけて初めて実用的なものになったといえよう。

樹皮下の虫の分布に対して皮厚、皮下の状態は大きな影響を与えると推察されるのにかかわらず、 $m-\bar{m}^*$ 関係がかなりよい直線回帰を示したことは、このような微細な生息環境(micro-habitat)の不均質性は、密度にとっては支配的な要因であっても、分布型を支配する本質的なものではないことを示しているように考えられる。なお、回帰直線の決定に際しては、座標上の各点は本報告の場合異なるサンプル数から成っているの、サンプル数に比例した重みづけをすることが妥当であろう。しかし、2, 3の試算結果によると、重みづけはほとんど影響がなかった。

$m-\bar{m}^*$ 法の特長は、直線回帰から得られる分布の基本単位(α)と、その基本単位の分布パターン(β)の2つのパラメーターから、種々の生物学的知識を得ることにあると強調されているが、MORISITA (1971)⁴¹⁾、IWA0 (1972)²¹⁾ が指摘するように、コロニーをつくる場合とくに、必ずしも直線にのらない。また、 α , β

が種としての特性値であるか、またはどのような適用範囲をもつ値かについて不明な点が少なくないので、この過大な適用には慎重でなければならない。

5. わく法によって分布型を論ずる場合、わくの大きさについては従来統一的方法がなかった。わくの大きさについては、個体数推定のための技術的な必要性から論じられてきた。その解決法としては、分散関数 (variance function) または費用関数 (cost function) による方法が一般的に推奨され¹¹⁾、植物にも⁷⁾⁷¹⁾、動物にも⁸⁾²²⁾³⁸⁾ 用いられてきた。しかし、わく (quadrat) はすでに触れたように分布型に大きく影響するきわめて基本的なものであるから、できる限り生物学的意味のはっきりしたものが望ましい。

LLOYD (1967)⁹²⁾ は、集団を形成しない動物の場合、こみ合い度の検定のための適正なわくは、その動物の "ambit" (ある個体が他個体の影響を感受する範囲) 付近であって、それをこすと分布の真の姿は把握できないと述べている。一方わくは、その動物の占める面積を無視してよいほど十分大きくなければならないので、当然下限があることになる。この下限をもち ambit の付近に適正なわくがあることになる。しかしこの方法は、すでに触れたように、目的と動物の分布特性によって異なるので、一般化することは困難である。

ambit を測定することは野外ではかなり困難であり、マーキング法による追跡などの実験的な観察が必要であろう。樹皮下の穿孔虫の場合はその食こんによって追跡できる利点がある。これに反し、樹皮上の産卵こん・穿入孔などはわく一集中度の関係から推察するほかはない。すなわち、すでに例示したように I_0 —わく、 m^* — m —わくの関係からランダム分布になるわくが ambit であるとするのである。しかし、この方法によると、他個体の存在すなわち密度によって強く影響されるため、ambit は実際より過小になる傾向がある。したがって、真の ambit を知るためには、すでに述べたような実験的研究が必要であろう。

山口 (1963)⁷⁸⁾ は、キクイムシの寄生数と次世代成虫との関係をみる際に、あまり小さなわくをとるとわく内の寄生数は 0 であっても、周囲から侵入した母孔などによってかなりの次世代成虫が生ずるような矛盾がおこると述べている。COLE (1967)¹²⁾ はこのような点を考慮して、キクイムシの調査単位として、わくよりも母孔などの "biological unit" を用いることを提唱している。わくの選定には、このような目的に応じた視点も必要である。

以上で、わくの適正な大きさを決定する方法として、統計学的 (技術的) 方法と生物学的方法とがあることを述べたが、この両者は実際には楕円の両面のような関係にあるので、常に統一的に考えていくことが望ましい。WATERS (1959)⁶⁹⁾ は森林昆虫の調査について次のように述べている。「考うる最低限の自然単位 (たとえば 1 枚の葉) をとり、これを補うためにさらに 1 つ以上の単位をとること、すなわち、大きな単位がその中に小さな単位を含み、両者が互いに関連し合うように調査が行なわれることが望ましい」と。自然単位 (natural unit) の解釈は一定ではないのであろうが、目的、対象物によって当然つかい分けなければならない。2 つ以上の単位について統計学的、生物学的吟味を行なうことによってわくの適正な選択が可能となるであろう。

6. 野外個体群は 1 種が孤立して存在することはなく、多かれ少なかれ多種個体群同志がかかわり合っている。とくに樹皮下昆虫の場合は、混合個体群が限定された生息環境の中に共存するので、その空間分布を論ずる際、高さ、樹皮厚など、木の条件のみならず、種間の相互関係を無視することはできない。このような競合者としての他種穿孔虫のほか、分布に影響を与える主要な生物因子は、鳥類、寄生蜂、捕

食性甲虫である。

従来キクイムシの生態学的研究は、種内競争に比較して種間競争がやや軽視される傾向がみられる。たとえば THALENHORST (1958)⁶⁶⁾ は、種間競争の働くのはきわめて低密度の場合に限定されると述べている。種間競争が重視されなかった理由は、種間競争の程度を測る方法がむずかしいことのほか、実際に比較的単純な種構成をもつ個体群を対象としていたことなどによるのであろう。

しかし、少なくとも本邦の松くい虫に関する限り、種間競争を軽視しては分布の実態は理解できない。このことは随所で触れたとおりである。少数例ではあるが、BERRYMAN (1968a)⁴⁾ は、*Scolytus ventralis* の樹内の垂直分布を天敵を含めた混合個体群との関係で調査し、本種の穿孔孔の分布は高さによって大きなかたよりのないのかかわらず、脱出孔が樹幹上部にいくにつれ極度に減少する原因は、他種穿孔虫との競合によるものであると結論した。同種について STARK & BORDEN (1963)⁶⁴⁾ は、他のキクイムシとの競合が主要な死亡要因となる場合もあると述べている。

キツツキによる捕食こんも各所で観察された。この捕食こんの分布は木による集中が多く、これが穿孔虫密度の単木差を大きくする一因となっている。KNIGHT (1958)²⁶⁾ は、*Dendroctonus engelmanni* の幼虫が地上5フィート以下でとくに多くなっている原因の一つとして、キツツキによる捕食が地上5フィート以上で多いことをあげている。寄生蜂、捕食虫の分布はそれ自身の特性に支配されることはもちろん、寄主である穿孔虫の分布に影響される。その影響の仕方については、寄主の分布が集中的であるほど寄生能率が高まることが実験的に証明されている (BURNETT 1958⁸⁾)。既述した寄生蜂の分布の集中性は、このような機構に起因するのかもしれない。

以上述べてきたように、複雑な混合個体群が対象であり、しかも生息する環境が不均質であることを考慮すると、野外データから安易に結論を下すことは厳に戒めなければならない。今後この研究がすすむべき方向は、環境の均質化、対象の単一化など単純化の方向と、広範な野外データの収集など複雑化の方向とに便宜上分けて考えることができる。前者は、野外調査の際の母集団の分割に代表されるような技術的改良のほか、最終的には実験が中心となるであろう。実験についてはほとんど未開拓のまま残されている現状である。後者は野外の実態に手を加えず拾いあげる方法であるが、これは膨大なデータの収集と同時に、組織的なデータ処理が不可欠である。このようなデータ処理は、システム分析などの手法とコンピューターの利用によって初めて可能である (STARK 1966⁶³⁾) (研究の目的によっては単純化の方向においてもシステム化が必要である)。以上述べた2つの方向は便宜上の分類であって、両者が常に分離することなく進んでいくことが、野外個体群の実態に迫る最善のアプローチであると考えられる。

摘 要

マツの穿孔虫類およびその天敵類の混合個体群を対象として、樹皮上の産卵こん・穿孔孔、樹皮下の母孔・幼虫・蛹・成虫、材内の穿孔孔・脱出孔の密度と分布を研究した。

本研究に着手した目的は、防除の実施および個体群動態研究のためのサンプリング計画に必要な基礎資料を提供することにあった。しかし、本論文においては、上記混合個体群の野外における密度と分布の実態を明らかにすることに焦点を絞る、さらに、一部の穿孔虫については実験的手法を併用して分布の機構の解明を試みた。本論文の内容は、I. 樹間・樹内分布の概観、II. 小空間内の密度と分布、III. 分布の機構に関する実験、IV. 総合的考察の4部から成り、おのおのの結果を要約すると次のようである。

I. 虫の個体数の平均値と分散とは互いに独立ではなかったもので、これを対数変換して樹間・樹内（方位、高さ）の分散分析を行なった。このうち、樹内の方位による有意差が認められなかったもので、以後は単木、高さの 2 要因による分析を各穿孔虫について時期別に行なった。

その結果、2 要因とも有意に異なるが、なかでも高さによる差が顕著であった。密度が高さによって異なる原因は、真の高さによるもののほか、木の弱り方、樹皮厚、穿孔虫の種間競合などがあり、このうち樹皮厚が支配的な因子である。しかし、以上の諸要因は相互に関連し合って複雑であり、一部の林分を除き、垂直分布を数少ないパターンに類型化することはむずかしい。

II. 樹幹上の高さごとに各地から採取した 60 cm 長の枯損丸太を平面上に展開し、各種穿孔虫などの位置を記録した。この展開図をもとにして小空間内の密度と分布の実態を解析した。解析方法として、分散分析・わく (quadrat) 法・隣接個体 (nearest neighbour) 法を適用し、このうちわく法に属する $I_a \cdot m \cdot m^*$ からは、わくの大きさを変えることによって種々の知見がえられた。解析の対象としてはゾウムシ科、カミキリムシ科、キクイムシ科、天敵昆虫のうち十分な資料の得られた種類に限定した。シラホシゾウ属 3 種の分布は、初期における軽度の集中型からランダム型に移行した。クロキボシゾウムシは、ゆるいコロニー（5～10 cm 程度の大きさ）をもつランダムないし軽度の集中分布を示す。これは樹皮下の環境が均質ではないことによるものであると推論された。

マツノマダラカミキリの産卵は一様分布を示し、避け合いの及ぶ範囲は 10×10 cm 程度である。穿入孔の分布は、個体間の避け合いによる強度の一様型で、しかもその避け合いは約 20 cm 四方にまで及ぶかなり広範囲のものである。脱出孔の分布は、材内における死亡の影響などのため一様性が弱められ、ほぼランダムとなることが種々の方法によって確かめられた。これに反し、ムナクボサビカミキリの幼虫ないし材内穿入孔は、きわめて強度の集中分布を示した。これは 2.5～5 cm の、卵塊に由来するコロニーによる集中分布である。

キイロコキクイムシの成虫の穿入孔は、小方形区では避け合いによる明りょうな一様分布を示し、その範囲は 5 cm 以下である。また縦方向によって密度がかたよる傾向が強い。脱出孔はこれに反し、2.5～5 cm のゆるいコロニーをもつ軽度の集中分布である。マツノツノキクイムシ・マツノキクイムシの穿入孔は、5 cm 以下のわくでは一様分布となり、10 cm 以上のわくでは軽度の集中分布となる。

捕食虫オオコクヌスト・アリモドキカッウムシともに、低密度ではあるが出現頻度は高く、その分布はランダムな場合が多い。

以上触れた種類の種間関係を重なり合い指数によって解析を試みた結果、異種穿孔虫の幼虫間では重なり合いが低く、異種穿孔虫の産卵こん（または産卵のための穿入孔）間、穿孔虫と捕食虫間には明りょうな関係が認められなかった。

III. 産卵こん（または産卵のための穿入孔）の分布の微細構造を経時的に追究することによって、一部の穿孔虫について分布の機構の解明を試みた。

クロキボシゾウムシを野外ケージ内の生丸太に産卵させた結果、丸太によって産卵密度は異なるが、おのおの丸太の中では終始ほぼランダムないし軽度の集中分布を示した。この集中性の原因は、ときに 2～3 回かためて産卵する習性によるものであって、産卵の基本型はランダムである。

マツノマダラカミキリの産卵調査は、野外の立木と野外ケージ内の生丸太を材料として行なった。前者では比較的低い密度ではあったが、その経時変化から避け合いによる一様性が推定できた。ケージ内実験

によると、平均密度は初期には丸太による相違が著しいが、最終的にはほぼ一定値に近づく。その分布は、初期には好条件の所(薄皮部)に産卵することによる集中分布であったものが、しだいに産卵場所を拡大し、終期にはあいている空間に割りこむように産卵し、避け合いによる一様分布であることが明らかとなった。

キイロコキクイムシの穿入孔調査は、室内の小型網内の生枝を用いて行なった。分布は最初から個体間の避け合いによる一様分布を示し、その程度は時間とともに強くなった。

IV. 分布パターンの解析には、2種以上の方法の併用によって相互に信頼性をチェックし合うことが必要であり、隣接個体法はこのチェックの目的にかなっている。 $m-\bar{m}^*$ 関係がかなり直線回帰を示したことは、樹皮下の micro-habitat の不均質性は密度にとって支配的要因であっても、分布型を支配する本質的なものではないことを示している。

分布パターンの検定を目的として方形区法を適用する場合、方形区の大きさの決定は、従来のように単に cost function によるより、できる限り生物学的意味づけの明りょうなものをを用いることが望ましい。ambit (ある個体が他個体の影響を感受する範囲) を中心とし、1個体の占める面積を下限とし、この範囲内に2つ以上の natural unit をとり、このおのおの unit について統計学的生物学的吟味を行なうことによって、適正な大きさのわくの選択が可能となる。

マツの穿孔虫類の特徴は、複雑な混合個体群から成り、しかも高さ、単木、林分による変異がきわめて大きいことである。これらの密度と分布の実態を把握することは、普通の手法によっては不可能である。そのためには、個体群を種々の副次個体群にわけ相互に比較することなどの技術的改良のほか、1ないし2種から成る個体群を人為的につくっての実験的手法と、このような複雑な野外個体群を全体的に把握する手法とが、両々あいまって進むことが必要である。

文 献

- 1) 浅野昌司ほか：枯れたマツの樹枝から羽化脱出するキイロコキクイムシの成虫の分布，防虫科学，**33**，54～61，(1968a)
- 2) 浅野昌司ほか：餌木のマツから羽化脱出するキイロコキクイムシの成虫の分布，防虫科学，**33**，86～90，(1968b)
- 3) BEAVER, R. A. : The development and expression of population tables for the bark beetle, *Scolytus scolytus*. Jour. Anim. Ecol., **35**, 27～41, (1966)
- 4) BERRYMAN, A. A. : Distribution of *Scolytus ventralis* attacks, emergence, and parasites in grand fir. Canad. Ent., **100**, 57～69, (1968a)
- 5) BERRYMAN, A. A. : Development of sampling techniques and life tables for the fir engraver *Scolytus ventralis* (Coleoptera : Scolytidae). Canad. Ent., **100**, 1138～1147, (1968b)
- 6) BLACKITH, R. E. : Nearest-neighbor distance measurements for the estimation of animal populations. Ecology, **39**, 147～150, (1958)
- 7) BORMANN, F. H. : The statistical efficiency of sample plot size and shape in forest ecology. Ecology, **34**, 474～487, (1953)
- 8) BURNETT, T. : Effect of distribution on the reproduction of *Encarsia formosa* GAHAN (Hymenoptera : Chalcidoidea). Canad. Ent., **90**, 179～191, (1958)
- 9) CASSIE, R. M. : Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. Jour. Anim. Ecol., **31**, 65～92, (1962)

- 10) CLARK, P. J. & F. C. EVANS : Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, **35**, 445~453, (1954)
- 11) COCHRAN, W. G. : Sampling techniques. (Modern Asia Ed.) Tokyo, 330 pp. (1959)
- 12) COLE, W. E. : Sampling biologically in forest insect populations. *Ann. Ent. Soc. America*, **60**, 860~861, (1967)
- 13) DUDLEY, C. D. : A sampling design for the egg and first larval populations of the western pine beetle, *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera : Scolytidae). *Canad. Ent.*, **103**, 1291~1313, (1971)
- 14) FURNESS, M. M. : Infestation patterns of Douglas-fir beetle in standing and windthrown trees in southern Idaho. *Jour. econ. Ent.*, **55**, 486~491, (1962)
- 15) FURUTA, K. : The change of the distribution pattern of the large weevil, *Hyposipalus gigas* FABRICIUS (Coleoptera, Rhynchophoridae) within a single generation—A preliminary note. *Rec. Popl. Ecol.*, **13**, 216~221, (1972)
- 16) GREIG-SMITH, P. : Quantitative plant ecology. London, 256 pp. (1964)
- 17) 橋本平一・清原友也 : マツノザイセンチュウの樹体内生息と移動について, 83回日林講, 329~331, (1972)
- 18) HENSON, W. R. : A sampling system of poplar insects. *Canad. Jour. Zool.*, **32**, 421~433, (1954)
- 19) HUDON, M. & E. J. LEROUX : Variation between samples of immature stages, and of mortality from some factors, of the European corn borer, *Ostrinia nubilis* (HÜBNER) (Lepidoptera : Pyralidae), on sweet corn in Quebec. *Canad. Ent.*, **93**, 867~888, (1961)
- 20) IWAQ, S. : A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popl. Ecol.*, **10**, 1~20, (1968)
- 21) IWAQ, S. : Application of the $m-m^*$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res. Popl. Ecol.*, **14**, 97~128, (1972)
- 22) IWAQ, S. & E. KUNO : Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of data for the analysis of variance. *Res. Popl. Ecol.*, **10**, 210~214, (1968)
- 23) IWAQ, S. & E. KUNO : An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. *Statistical Ecology 1, Spatial patterns and statistical distributions* (ed. by G. P. PATIL et al.), 461~513, (1971)
- 24) KISHI, Y. : A study on the ability of *Medetera* sp. (Diptera : Dolichopodidae) to prey upon the bark and wood boring Coleoptera. *Appl. Ent. Zool.*, **4**, 177~184, (1969)
- 25) KISHI, Y. : Ability of *Lonchaea scutellaris* RONDANI (Diptera : Lonchaeidae) to prey upon bark weevils and bark beetles. *Kontyu*, **40**, 1~6, (1972)
- 26) KNIGHT, F. B. : The effects of woodpeckers on populations of the Engelmann spruce beetle. *Jour. econ. Ent.*, **51**, 603~607, (1958)
- 27) KNIGHT, F. B. : Measurement of Engelmann spruce beetle populations. *Ecology*, **41**, 249~252, (1960)
- 28) 小林富士雄 : マツの穿孔虫類の樹体内分布—シラホシゾウ属とクロキボシゾウムシ—, 79 回日林講, 207~208, (1968)
- 29) 小林富士雄ほか : 松の穿孔虫類による加害と樹脂流出 (1), 19回日林関西支講, 172~174, (1968)
- 30) 小林富士雄 : マツの穿孔虫類の樹体内分布—キクイムシ類とカミキリムシ類—, 80 回日林講, 271~272, (1969)
- 31) 小林富士雄 : マツノマダラカミキリの産卵の分布とその時間的变化, 17 回応動昆大会講演要旨, p. 29, (1973)

- 32) LLOYD, M. : "Mean crowding" Jour. Anim. Ecol., **36**, 1~30, (1967)
- 33) LYONS, L. A. : The spatial distribution of two pine sawflies and methods of sampling for the study of population dynamics. Canad. Ent., **96**, 1373~1407, (1964)
- 34) McMULLEN, L. H. & M. D. ATKINS : Intraspecific competition as a factor in the natural control of the Douglas-fir beetle. Forest Science, **7**, 197~203, (1961)
- 35) 水野 好 : モミを加害するキクイムシ類の生態 (1) 成虫の穿孔・産卵活動, 日生態誌, **12**, 40~41, (1962)
- 36) 水野 好 : モミを加害するキクイムシ類の生態 (2) 成虫の穿孔孔の分布型について, 日生態誌, **16**, 93~97, (1966)
- 37) MILLER, J. M. & F. P. KEEN : Biology and control of the western pine beetle. USDA Mis. Pub., 800, 381 pp., (1960)
- 38) MORISITA, M. : Estimation of population density by spacing method. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., **E 1**, 187~197, (1954)
- 39) MORISITA, M. : Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., **E 2**, 215~235, (1959a)
- 40) MORISITA, M. : Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., **E 3**, 65~80, (1959b)
- 41) MORISITA, M. : Composition of the I_b -index. Res. Popl. Ecol., **13**, 1~27, (1971)
- 42) MORRIS, R. F. : The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with particular reference to the spruce budworm. Canad. Jour. Zool., **33**, 225~294, (1955)
- 43) 長沢純夫ほか : 枯れたマツの樹皮にのこされたキイロコキクイムシと, トサキクイムシの母孔の分布, 防虫科学, **33**, 46~54, (1968a)
- 44) 長沢純夫ほか : マツの樹皮下に穿入したキイロコキクイムシに対する BHC 乳剤の有効度, 防虫科学, **33**, 80~85, (1968b)
- 45) 長沢純夫ほか : 餌木のマツにあげられたキイロコキクイムシの穿孔孔の分布, 防虫科学, **34**, 22~26, (1969)
- 46) 野淵 輝 : キイロコキクイムシ成虫の行動についての一考察, 80回日林講, 267~271, (1969)
- 47) 野淵 輝 : 潮害マツ林におけるキイロコキクイムシ, 83回日林講, 235~336, (1972)
- 48) 越智鬼志夫 : マツ類を加害するカミキリムシ類の生態 (II) *Monochamus* 属 2 種成虫の羽化と産卵習性などについて, 日林誌, **51**, 188~192, (1969)
- 49) 小田久五 : 松くい虫の加害対象木とその判定法について, 森林防疫ニュース, **16**, 263~266, (1967)
- 50) PARADIS, R. O. & E. J. LeROUX : A sampling technique for population and mortality factors of the fruit-tree leaf roller, *Archips argyrospilus* (Wlk.) (Lepidoptera : Tortricidae), on apple in Quebec. Canad. Ent., **94**, 561~573, (1962)
- 51) PIELOU, E. C. : A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. Jour. Ecol., **48**, 575~584, (1960)
- 52) PIELOU, E. D. : The effect of quadrat size on the estimation of the parameters of NEYMAN's and THOMAS's distributions. Jour. Ecol., **45**, 31~47, (1957)
- 53) REID, R. W. : Biology of the mountain pine beetle, *Dendroctonus monticolae* HOPKINS, in the East Kootenay Region of British Columbia (3), Interaction between the beetle and its host, with emphasis on brood mortality and survival. Canad. Ent., **95**, 225~238, (1963)
- 54) RENWICK, J. A. A. & J. A. VITÉ : Bark beetle attractants : Mechanism of colonization by *Dendroctonus frontalis*. Nature, **224**, 1222~1223, (1969)
- 55) RICHARDS, O. W. & N. WALOFF : Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-locust Bull., **17**, 1~182, (1954)

- 56) 林業試験場四国支場保護研究室：四国の松くい虫 (3), 高知林友, 431, 2~17, (1962)
- 57) RUDINSKY, J. A. : Masking of the aggregation pheromone in *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. Science, 166, 884~885, (1969)
- 58) RYAN, R. B. & J. R. RUDINSKY : Biology and habits of the Douglas-fir beetle parasite, *Coeioides brunneri* VIERECK (Hymenoptera : Braconidae), in western Oregon. Canad. Ent., 94, 748~763, (1962)
- 59) SAFRANYIK, L. : Some characteristics of the spatial arrangement of attacks by the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera : Scolytidae), on lodgepole pine. Canad. Ent., 103, 1607~1623, (1971)
- 60) SCHÖNHERR, J. : Pheromon beim Kiefern-Borkenkäfer "Wald-gartner", *Myelophilus piniperda* L. (Coleoptera : Scolytidae). Z. ang. Ent., 71, 410~413, (1972)
- 61) SHEPHERD, R. F. : Distribution of attacks by *Dendroctonus ponderosae* Hopk. on *Pinus contorta* DOUGLAS var. *latifolia* ENGELMANN. Canad. Ent., 97, 207~215, (1965)
- 62) SOUTHWOOD, T. R. E. : Ecological method. London, 391 pp., (1966)
- 63) STARK, R. W. : The organization and analytical procedures required by a large ecological systems study. Systems analysis in ecology (ed. by K. E. F. WATT, New York). 37~68, (1966)
- 64) STARK, R. W. & J. H. BORDEN : Observations on mortality factors of the fir engraver beetle. *Scolytus ventralis* (Coleoptera : Scolytidae). Jour. econ. Ent., 58, 1162~1163, (1965)
- 65) 高井 昭ほか：マーキング法とすくい取り法によるツマグロヨコバイ個体数の推定, 応動昆, 9, 5~12, (1965)
- 66) THALENHORST, W. : Grundzüge der Populationsdynamik des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Schrift. forst. Fakult. Univ. Göttingen & Mitt. niedersächs. forst. Versuchsanst. 21, 1~126, (1958)
- 67) THOMPSON, H. R. : Distribution of distance to nth neighbor in a population of randomly distributed individuals. Ecology, 37, 391~394, (1956)
- 68) WALOFF, N. & R. E. BLACKITH : The growth and distribution of the mounds of *Lasius flavus* (FABRICIUS) (Hym. : Formicidae) in Silkwood Park, Berkshire. J. Anim. Ecol., 31, 421~437, (1962)
- 69) WATERS, W. E. : A quantitative measure of aggregation in insects. Jour. econ. Ent., 52, 1180~1184, (1959)
- 70) WATERS, W. E. & W. R. HENSON : Some sampling attributes of the negative binomial distribution with special reference to forest insects. Forest Science, 5, 397~412, (1959)
- 71) WIEGERT, R. G. : The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. Ecology, 43, 125~129, (1962)
- 72) 山口博昭：ヤツバキクイ (*Ips typographus* L. f. *japonicus* NIIJIMA) の繁殖, 行動, 分散に関する研究 II—再寄生について—, 1958林試北海道支場年報, 147~153, (1958)
- 73) 山口博昭：北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第 2 報) 風害翌年 (1955年) における風倒挫折木での穿孔虫の増殖, 林試研報, 151, 53~73, (1963)

**Studies on the Methods for Estimating Density and
Distribution of Forest Insect Populations (I)
Distribution of coleopterous borers in pine**

Fujio KOBAYASHI⁽¹⁾

Summary

Introduction

The object of this paper is to give a sketch on the distribution of inner-bark and wood boring beetles in pine trees, with the intention of obtaining useful information on the population estimation and biological interpretation.

The spectacular mortality of pine trees attributed to inner-bark and wood boring insects attracts social attention because of the destruction of traditional landscapes in the coastal south-west regions of Japan. Estimated annual loss of *Pinus densiflora* and *P. thunbergii* averages up to 0.5 million cubic meters.

The beetles problem in Japan is characterized by neither limitation to Scolytidae nor to dominant species. They occur usually associated with one or more other species of beetles even in a small portion of a tree. Important species are as follows:

Curculionidae—*Shirahoshizo insidiosus* ROELOFS, *S. rufescens* ROELOFS, *S. pini* MORIMOTO, *Pisodes obscurus* ROELOFS, *P. nitidus* ROELOFS, *Hylobius abietis haroldi* FAUST, *Hyposipalus gigas* FABRICIUS.

Cerambycidae—*Monochamus alternatus* HOPE, *Arhopalus rusticus* L., *Acanthocinus griceus* FABRICIUS.

Scolytidae—*Taenioglyptes fulvus* NIJIMA, *Tomicus piniperda* L., *Ips angulatus* EICHHOFF.

Among them, *Monochamus alternatus* plays an important role as a transmitter of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus* MAMIYA et KIYOHARA, causing the wilt disease, which precede infestation by beetles in pine forests. The wilt disease is now epidemic from central to south-west Japan. This paper deals with the relatively dominant species among them.

Between-, and within-tree distribution

Five study plots were selected from different types of pine forests to determine faunal composition and abundance of coleopterous insects below bark. Among them Hikigawa and Miki plots were intensively investigated. Hikigawa plot was set in a young plantation of *Pinus thunbergii*, where heavy infestation had started. Miki plot was set in a middle-aged plantation consisted of *Pinus densiflora* and *P. thunbergii*, where light attacks had continued for the past several years.

Several times in a year dead trees were felled, bolts were divided into three or five segments, and 1,000 square cm surface of bolt was cut from each segment for the examina-

Received December 24, 1974

(1) Forest Protection Division

tions. Some additional materials were also taken to examine the density difference between quadrants.

Before statistical analysis on each item of beetles per 1,000 square cm the mean, variance, and standard error were computed for each tree.

The relation between mean and variance of *Shirahoshizo* spp. larvae, for example, is shown in Fig. 1, indicating that variance is not independent of the mean but increases as the mean increases. To normalize data various transformations were tested and $\log(x+1)$ proved to be the best at reducing the dependency (Fig. 1). The subsequent analyses of variance will be performed by the transformed data.

Preliminary analysis of variance was done on *Taenioglyptes fulvus* to examine densities of attack and emergence holes between trees, quadrants, and levels. The larval density of *Shirahoshizo* spp. was analyzed in the same way. Both revealed no significant difference between quadrants (Table 1). Accordingly, the sum of squares responsible to quadrants were pooled into error term for ensuring stronger tests.

Table 2 is a part of the results of two-factor analysis between trees and levels. The largest variance was due to the difference between levels.

The bark thickness of *Pinus densiflora* changes sharply around two meters high above the ground, the lower thick, the upper very thin. *Shirahoshizo* larvae are not inhabitants under the thin smooth bark; *Pissodes* larvae are inhabitants there. The horizontal difference of these species in *P. densiflora* is reasonably explained by bark thickness. Another test limited within the bolts covered by thin bark revealed that significant difference between levels detected in most beetle species decreased to negligible order except in *Monochamus alternatus* (Table 3). Referring to *P. densiflora*, therefore, it is preferable to separate those two parts.

Distribution within a small area

The study logs, 60 cm long, were collected from naturally infested trees. The bark was then peeled and the plots of various items were mapped on a section paper. The map gives a stock of information containing oviposition scar, larva, pupa, adult, parasite, predator, and furthermore, direction, bark thickness, appearance of sapwood, etc.

To analyze the state of their distribution and abundance, analysis of variance, quadrat analysis and distance method were applied to them. The I_b -index analysis and the m^*m regression method were applied to quadrat data (MORISITA 1959 a, IWA0 1968), and proved to be more efficient when several quadrat sizes were used.

Application of distance method provides information on the structure of distribution as well as a useful "order of magnitude check" on other methods. When randomly distributed, approximate mean distances, r_n , to the first nearest, second nearest, third nearest are expected to be $0.5/\sqrt{m}$, $0.75/\sqrt{m}$, $0.94/\sqrt{m}$, $1.09/\sqrt{m}$..., where m is the mean density (THOMPSON 1956). The r_n value is thus dependent on the mean density. Accordingly, to compare the populations with different densities from each other on the same scale, $r_n \times \sqrt{m}$ ($=\sqrt{P}$) should be used instead of r_n , where P is the proportionality constant.

Curculionidae

Three species that belong to the genus *Shirahoshizo* were treated together because the

larvae could not be distinguished one from the other.

The larval distribution was examined by the analytical methods already mentioned. The series of I_0 for different quadrat sizes suggest that the distribution pattern is approximately random (Fig. 2), though the values scatter especially at low densities. The $m-m^*$ regression analysis agrees with it. To explain the big variation found, all data were checked for supposed factors, but no definite factor was revealed. The mixture of three species might be responsible for it.

Both of the above analyses showed underdispersion in the smallest 2.5×2.5 cm quadrat (abbreviate to 2.5 cm quadrat hereafter). Underdispersed distributions are caused by either a repulsive interaction or the random activity in a limited capacity. The distance method was applied for the examination. When the insects are regularly arranged, the plots will fall above the random line. Each of three examples denied regular arrangement as illustrated in Fig. 3.

Eggs are observed to be laid with some tendency of aggregation by a few examples. It follows that the distribution pattern of *Shirahoshizo* weevils under bark changes from aggregation to randomness as the stage goes on.

On the contrary, it appeared by means of the ρ -index analysis (Iwao 1972) that the larvae of *Pissodes obscurus* formed loose colonies, the size of them about 5 cm. The underdispersion that appeared in 2.5 cm quadrats (Fig. 5) is probably attributable to random arrangement within a limited capacity. Since eggs are laid nearly at random (see Fig. 15), the oviposition behavior is not responsible for the colonial nature suggested for larger quadrat sizes.

The analysis of variance was carried out for the vertical and horizontal distributions of the larval colonies. There was detected a difference between vertical sections especially in 5 cm quadrats (Table 6). It originates from a difference between micro-habitats under bark that is apt to appear vertically.

Cerambycidae

The distribution of *Monochamus alternatus* oviposition scars, actually used as the substitute of eggs laid, is underdispersed in 5 cm or smaller quadrats, suggesting an existence of the females' behavior to avoid oviposited site. It will be explained later that the underdispersion in smaller quadrats is not due to random arrangement in a limited capacity but due to regular arrangement. When the quadrat exceeds 10 cm random dispersion appears. It might be accepted that the avoidance of oviposition does not go far beyond the radius of 10 cm (Fig. 7, 8).

The bores into xylem by the sawyers are distributed much more regularly than the eggs; this regularity extends to 20 cm (Fig. 9). The exit holes, on the other hand, are distributed almost randomly, probably because the regularity of bores into xylem is decreased by the inconstant length of larval tunnels in xylem.

The larva of *Arhopalus rusticus*, another species of the longicorn beetles, bores into xylem within a short time after hatching. Therefore, the bores into xylem instead of larvae, were examined for the distribution. All indices of dispersion suggested an aggregation pattern with colonies between 2.5 and 5 cm large. The colony certainly originates in an egg-mass laid in a crevice of bark.

Scolytidae

The examination of *Taenioglyptes fulvus* was restricted to the attack and exit holes be-

cause the count of the tiny larvae is too tedious to obtain trustworthy data. Instead, both attack and exit holes are efficient to understand the characteristics of this insect. It is rather easy to distinguish an attack hole from an exit hole; an opening of the latter is more or less broken comparing to the former. The better distinction was ensured by bark peeling.

The distribution patterns of attacks were regular in quadrats smaller than 5 cm, while in the quadrats over 10 cm they showed a random type of distribution (Fig. 11, 12). According to the analyses of variance for two sources of verticals and horizontals, many examples showed highly significant horizontal variances (Table 7). SHEPHERD (1965) reported the heaviest attack of *Dendroctonus ponderosae* occurred on the north, the least attack on the south. Such a definite inclination was not observed in *T. fulvus* attacks. This might be caused by the fact that either a slight gradient of sapwood condition or a gradient of bark thickness which largely determine the attack initiation appears horizontally.

All tests on the distribution of emergence holes exhibited the aggregative pattern caused by loose clumps of about 5 cm (Fig. 13). The clump apparently originates in a gallery or parent.

Attacks of other bark beetle, *Ips angulatus* and *Tomicus piniperda*, are distributed regularly in a small quadrat and randomly in a quadrat of 10 cm or more.

Predator and parasite

Two main predators, *Temnochila japonica* and *Thanasimus lewisi*, were met frequently, but the mean densities were low. Their distribution pattern was random in many cases.

Braconid parasites, on the contrary, more or less overdispersed. Parasitism seems to be inversely related to bark thickness.

Interspecific relation

To analyze the interspecific relation between two species, C_s proposed by MORISITA (1959) was calculated. C_s takes the value about 1 when the ratios of the density of one species to that of another species are not different for different subareas, and the value zero when no overlapping is found between two species.

When one species occupies an area in advance, the density of other species having the same habitat would be restricted there. The upper part of *Pinus densiflora* characterized by thin bark are favored by many beetle species, such as *Monochamus alternatus*, *Taenioglyptes fulvus* and *Pissodes obscurus*. The C_s values of these larvae decrease to zero at higher densities.

Of more interest would be whether attack or oviposition occurs exclusively among and between different species. Between *Monochamus* oviposition and *Taenioglyptes* attack the C_s was not significantly smaller than 1 but about 1. It indicates no repellancy between these two. While the relation between larvae of beetle and predator was expected to be proportional ($C_s \geq 1$), actually it was not so.

Successive observations on the distribution

To facilitate the biological interpretation on the distributions, experiments were done on the successive processes of attack or oviposition. Oviposition of *Pissodes* and *Monochamus*, and attack of *Taenioglyptes* were chosen for this purpose because they could be investigated successively without peeling outer bark.

Oviposition of *Pissodes obscurus*

Emerged adults from dead trees were released for oviposition in a big cage with pine seedlings and fresh logs inside. Mapping of oviposition scars were done every ten days.

The means of the ultimate egg densities on each log widely ranged from 3.1 to 7.8 per 100 square cm, in spite of similar appearance of logs. The insects seems to be preferential to logs at the time of oviposition.

It was found through I_s -quadrat relations that their distribution was either overdispersed (Fig. 15, No. 2) or nearly random (Fig. 15, No. 3). According to an observation on the ovipositing behavior, the adult sometimes repeats oviposition very closely for two or three times. When we take this clump as one, I_s becomes 1.

Applications of the distance analysis showed overdispersion both in the nearest and second nearest but not beyond the third nearest neighbors (Fig. 16). This agrees with the above account on ovipositing behavior.

Oviposition of *Monochamus alternatus*

The investigation was done both in an open field and in a cage. Weakened, but not attacked trees were chosen through the oleoresin exudation method. Oviposition scars by the longicorn beetle on the trees were then mapped every two days and dispersion indices were computed for the successive distributions. The oviposition seemed to occur rather regularly throughout the period of investigation.

Secondly, emerged adults were released in a big cage in the same way as *Pissodes*. Mapping of oviposition scars was done every week. The accumulated egg densities in different logs, as shown in Fig. 17, reached an approximately constant value ultimately, though taking different values during the first three weeks.

The I_s values, as shown in Fig. 18, are greatly diversified during the first two weeks, keeping down to a range of regular or underdispersed pattern thereafter. In other words, the ultimate distribution being regular, the midway distributions exhibit an unfixed nature depending on the densities, bark conditions and other factors.

According to more detailed analyses (Fig. 19, 20), it could be generally said that oviposition is first centered on the best place, extending the habitat, and finally being wedged among deposited eggs. Therefore, their oviposition would be done repulsively.

Attack of *Taenioglyptes fulvus*

Collected adults were released in a laboratory cage with fresh pine branches. Mapping of attacks was done every three days.

The branch was saturated by attacks in one week, while on the third day of the experiment the attack density reached the half. The distribution formed a regular pattern on the third day, and the regularity continued to the last. The regular arrangement of attacks by bark beetles are described by many authors. The regularity might be associated with pheromones.

Discussion

To summarize the distribution of beetles in pine trees, there is a big variation between vertical levels within individual trees as well as trees themselves. The between levels variations have been observed in various forest insects.

Non-stratified sampling from such a heterogeneous population is often a main cause of the overdispersed distribution. There are many reports on fitting of such random counts to the negative binominal distribution, but we cannot expect to obtain much biological information from it.

Thus, universe limitation of various order according to the purpose would be essential in the research work on bark beetles. In life-table works BERRYMAN (1968) chose an individual tree as a universe, and BEAVER (1966) a log of 120 cm. I chose a 60 cm log as a sampling universe; the reasons of choice are: (1) larval activities are done within the sphere, (2) homogeneities are secured, (3) the bark surface, when unfolded, makes an approximately right square that is convenient to statistical analyses. The initial purpose of this research will be attained by comparing the population phenomena in each universe. This small universe has also proved to be convenient to analyze the detailed distributional structure.

Determination of optimum quadrat size has been also an embarrassing problem in forest insect studies. The most popular answer to it in the case of population sampling is based on variance function or cost function. The quadrat size should, however, have some biological meaning.

LLOYD (1967) stated that for detection of possible effect of crowding the natural choice for quadrat size was the average ambit of an individual in non-gregarious animals. This gives a suggestion to research works on attacks or oviposition, where the ambit could be estimated from the relationships between quadrats and dispersion-indices. WATERS & HENSON (1959) properly stressed that in ecological studies of forest insects the raw data should be taken on the basis of two or more sampling units.

The ambits of the insects concerned range from 2.5 cm up to 20 cm according to the species of beetles. Therefore, when concerning the mixed population under bark, it is desired to take two or more sampling units.

This study on the distributions started in order to develop the research methods for analyzing the population dynamics of beetles relating to the destruction of pine forests. Difficulties arose from the fact that the object concerned was a complex population inhabiting heterogeneous habitats.

We have a choice between two prospects. One is to simplify the complex, mixed-species population to single species population, the heterogeneous habitat to homogeneous habitat, with the aids of universe limitation and experimental observation as referred to already. The other is an extensive approach which needs a strategy to build a systems research program. This program contains the population measurement to obtain enormous field data and analyses of them, which are attainable by using more improved devices and computers. I think that the above two approaches should be connected with each other ultimately.