

マイマイガとトドマツオオアブラの

低密度個体群の動態に関する研究

——つけ加え実験による環境抵抗の解析——

古 田 公 人⁽¹⁾

Kimito FURUTA: Studies on the Dynamics of the Low Density
Populations of Gypsy Moth and Todo-fir Aphid
——Analysis of the environmental resistance factors
by artificial host increase method——

要 旨：森林には多くの種の昆虫が生息しており、それぞれの種の個体数は時間の経過とともに変動するのが常である。林木寄生性の昆虫ならば、個体数が増加すれば食害は著しくなり、森林に害を与えることになる。しかし、そのような種の昆虫であっても個体数が少ない場合にはほとんど被害はない。害虫防除の目標の一つは、昆虫の密度を長い期間にわたってこうした低い水準に抑えることにある。このためには、昆虫個体群が高い密度にならずに低く保たれている機構を解析することが必要である。このような観点から、マイマイガとトドマツオオアブラという個体数の時間的な変化の型の異なる2種の昆虫について低い密度での環境抵抗の解析を試みた。ところで、こうした低い密度の個体群は生命表による解析が困難な場合が多いので、それぞれの種の発育段階を通したつけ加え実験を行ない、これらの個体群に対する環境抵抗因子の解析を行なった。その結果、これらの実験個体群のうちマイマイガはスズメやコムクドリを主とする捕食性の鳥類により、またトドマツオオアブラはヘリヒラタアブとクモ類のような捕食性の天敵類によって低い密度に保たれていることが明らかになった。

目 次

I 序 論	2
II マイマイガ (<i>Lymantria dispar</i>) の環境抵抗	6
1. は じ め に	6
2. 大面積のカラマツ人工林における環境抵抗	7
3. 樹木園内、シラカンバ樹上における環境抵抗	13
4. 樹木園内、カラマツ樹上における環境抵抗	22
5. II の 考 察	32
III トドマツオオアブラ (<i>Cinara todocola</i>) の環境抵抗	36
1. は じ め に	36
2. 人工造林地における環境抵抗 (1)、空沼施業実験林内帯状皆伐人工造林地	38
3. 人工造林地における環境抵抗 (2)、樹木園内造林地	48
4. 天然林における環境抵抗、空沼施業実験林内天然林保残区	63
5. III の 考 察	67
IV 総 合 考 察	70
文 献	75
Summary	79

1975年6月9日受理

保 護—4 For. Prot.—4

(1) 関西支場

* これは、『昆虫の低密度個体群のつけ加え実験による環境抵抗の解析』という題名のもとに、京都大学へ提出した学位請求論文である。

I 序 論

野外のある地点に生息している昆虫類のなかには、高い個体群密度で発生していて害虫として問題となっているような種もあろうが、はるかに多くの種は害虫として全く問題とならないような密度、あるいはその生息の確認さえも困難なほど低い密度で発生しているのが常である。人目をひくものは高い密度で発生している少数の種の個体群であって、これらについては応用的に、あるいは生態学的に種々の観点からの調査・研究が進められてきている。これにひきかえ、低い密度で発生している種の個体群は、有用植物を食害はしても害虫として注意をひかれることも少なく、応用的には全く問題とされないことが多い。しかし、もしこれらの低い密度で発生している種が高密度になったならば、すぐに害虫の発生として問題となるものもあり、これらの種のいくつかが同時に高い密度で発生することがあれば、林業、あるいは農業は壊滅的な被害をこうむることもあろう。換言すれば、これらの多くの種が人目にもつかないような低い密度に保たれているからこそ、林業や農業が経済的に成立しているといっても過言ではない。したがって、どのような機構によって昆虫個体群の密度がそのように低く保たれているのか、あるいはこれらの種が害虫として問題となるような高密度な発生をする可能性は、どの程度にあるのかなどの問題は応用的にきわめて重要なものである。

ところで、同じような低い密度で発生している昆虫個体群であっても、その地点、あるいは餌および無機環境条件の類似したその他の地点における、個体数の時間的な変化の観点から見ればいくつかの型があるように思われる。もっとも代表的なものだけでもおよそ3つになるであろう。すなわち、第1はどの地点のどの世代も低い密度に保たれていて、害虫となるほどの高い密度の発生を見ない種についての低い密度の状態である。第2は時として高い密度で発生することもあるが、通常は低い密度に保たれている種についての低い密度の状態である。この状態が潜伏発生 (latency) と呼ばれるものである。第3は環境条件の類似した他の地点では、恒常的に高い密度での発生が観察されている例が多いにもかかわらず、その種が低い密度で存在している場合である。このように、同じような低い密度で発生しているものではあっても、個体数の時間的な変化のうえで、型の異なる種の個体群が存在しているものと思われる。いうまでもなく、これらのうち高密度な発生をすることのほとんどない第1の型のような種は、環境条件の激変がない限り潜在的な害虫として考える必要はほとんどないものである。しかし、第2、第3の型の種は、環境条件に著しい変化が無くても高密度な発生となることがあるもので、潜在的な害虫としてきわめて重要なものである。これらの種の個体群が低い密度に保たれている機構が明らかにできれば、1つの新しい防除法が開発される可能性はきわめて高いものとなるように思われる。その方法とは、個体群の密度を長い年月にわたって低く保つうえで、重要な環境抵抗が働くための諸条件を満たすように、環境の人為的な管理を行なうものである。すなわち、前に述べたような、個体数の時間的な変化のうえでの第2、あるいは第3の型から、第1の型への誘導・修正を意図している。こうした防除法は、人為によらない自然な個体群の密度制御機構を基本とするものであり、経済性、あるいは農業の使用による自然環境の汚染防止というような視点からも望ましいものであろう。

以上のように、昆虫の個体群の密度が低く保たれている機構の解明、すなわちそれは、個体群の密度がどのようにして決定され、またそれがどのような要因によって変化させられているかを明らかにすること

でもあるが、これは応用的にも重要なものであり、同時にまた個体群生態学の主要な目的の1つでもある。実験室で実験個体群を用いた研究において個体群の密度は無機環境条件の変化によらずとも変動すること、それが餌や空間をめぐる種内の競争によって調節されることが明らかになった (UTIDA, 1941; NICHOLSON, 1954b)。また寄主と寄生者というような種間の関係によっても、密度の変化が引き起こされることが明らかになっている (UTIDA, 1955)。しかし、環境条件の複雑な野外では、実験室でみられた個体群の密度調節機構がそのまま働いているとは限らない。このため、昆虫個体群の密度を決定、あるいは変化させる要因の解明をめざして、野外の種の個体群についてきわめて詳細な研究が行なわれてきている。

現在までのところ、そうした要因、あるいは機構の解析を意図した研究例は、大発生あるいは比較的高い密度で発生している種の個体群を対象にしているものが多い。それは、そのような種の個体群が害虫として重要なものであると考えられてきたためでもあり、またそうした高い密度の個体群の解析からでも密度の変動を支配する要因が明らかになるため、防除計画の基礎となるそれらの要因の解析に十分であると考えられていたためでもある。高い密度で発生している個体群が害虫として重要なものであることは疑いもない事実である。しかし、そうであるからといって、こうした高い密度で発生している個体群の解析だけから十分な情報が収集され、自然な制御機構を生かした防除計画が可能であるとは考えられない。VOÛTE (1958) や IRÔ (1961) は、個体群の密度を決定する機構が、発生している密度のレベルによって異なることを野外の観察から推論している。高橋 (1971) も指摘しているように、高い密度で発生している個体群の解析からでも、密度を低く抑える要因を知ることは可能であるが、潜伏発生のような低い密度で発生している個体群の密度を決定するうえで、そのような要因が重要なものとなっているとは限らない。つまり、高い密度で発生している個体群の解析からは、個体群の密度を長い期間にわたって、低く保っている要因の解析ができるとは限らない。すでに述べたように、自然な制御機構を生かした防除とは、個体群を長い期間にわたって、潜伏発生のような低い密度に保つ要因を生かしたものでなくてはならない。したがって、そのためには低い密度で発生している個体群の解析によって、個体群を長い期間にわたって低い密度に保っている要因を解析することが必要である。

新しい防除法の確立のうえで重要であり、また個体群生態学のうえからも意義の深い問題であるところの、昆虫個体群の密度を低く保っている機構の解析にあたっては、効率的で、しかも精度の高い解析方法を採用することが望ましい。現在までのところ、野外の昆虫個体群の密度を決定、あるいは変動させる要因を解析する代表的な方法は生命表の作製とその解析である。生命表は産みつけられた個体が、どのような経過で死亡していくかを要因別に明らかにするものである。その際、個体数の測定は全数調査や標本抽出法によるものであり、また各要因別の死亡数は直接観察や、状況からの推測などによっているが、基本的には野外の個体群を自然なままの状態を観察することに基づいている。したがって、潜伏発生のような低い密度で発生している個体群、極端にはその存在さえも確認することの困難なほど、低い密度で発生しているような個体群では、個体数の測定や要因別の死亡数の推定が困難であり、生命表の作製は容易ではない。このため生命表による解析法は、低い密度で発生している個体群の密度を決定するうえで、重要な要因の解析には有力なものとはなり得ない。それらの要因は、自然な個体群の観察に基づく生命表の作製によるのではなく、野外における実験によって解析することが必要である。

そのような解析方法の1つとして、人為的に昆虫を野外につけ加えてつくった、実験個体群に働く環境

抵抗を解析することにより、対象とする野外の昆虫個体群に働いている環境抵抗を推測する方法がある(古田, 1968; FLANDERS, 1971)。

天敵類による害虫防除のための放飼, あるいは有用昆虫の放飼を除外しても, 野外に昆虫をつけ加えた例は少なくない。人為的に放飼した個体群を使って種の生活様式を研究する試みは, 広範な種について見られている。とくに, アブラムシ類にはそうした研究例が多いが(伊藤, 1953; ATWAL and SETHI, 1963; DIXON, 1963; BANKS, 1968), アブラムシ類だけに限らず, つけ加えられた個体群を対象として研究することにより, 応用昆虫学は進歩をとげてきたものと思われる。環境抵抗の解析を意図したものには, 1940年に RICHARDS がモンシロチョウ *Pieris rapae* を低い密度で野外につけ加えて, 寄生蜂の活動を観察した先駆的な研究がある。その後, CLARK (1964) は *Cardiaspina albitextura* を低密度な発生地につけ加え, 鳥による捕食を観察した。また NEILSON and MORRIS (1964), TURNOK (1969), あるいは MORRIS (1972) らはそれぞれ *Diprion hercyniae*, *Bupalus piniarius*, *Hyphantria cunea* を低い密度の発生地につけ加え, 捕食される経過を観察している。つけ加えはそれぞれの種について, それぞれの目的に合った方法で行なわれてきた。しかしながら, そこでつけ加えられた昆虫は特定の发育段階, あるいは齢のものに限られている。つけ加えによるこれらの研究例は, 自然なままの個体群の観察による資料の不足を補うものとしての性格が強く, 潜伏発生期にあるような低い密度で発生している個体群の, 環境抵抗を幅広く解析し, 害虫防除の基礎となる基本原理を明らかにしようとしたものではなかった。发育段階を追ってつけ加えを行ない, 潜伏発生期の個体群に働く環境抵抗を1世代を通して実験的に解析する試みは, 古田(1968)によるマツカレハ *Dendrolimus spectabilis* を対象としたものが最初であった。

実験の方法は, 対象とする種の生活様式や, 野外の条件によって異なるものであろうが, 食葉性害虫を例にとれば, おおよそ次のようなものとなる。最初に卵あるいは1齢幼虫をつけ加えて1世代にわたる生命表を作製し, それを形成する死亡要因を観察する。伊藤(1967)は生命表のうでで发育初期に高い死亡率があれば気候的要因が, 幼虫末期の個体数の減少が著しければ寄生者や病気が, 産卵前成虫期の死亡率が高ければ捕食者が重点的に調査されるべきであろうと指摘している。ここにあげられた死亡要因には問題もあるが, 生命表の作製過程において, 重点的に調査すべき時期, 发育段階, あるいは死亡要因などはおのずから明らかになってくるであろう。卵や1齢幼虫をつけ加えて設置した個体群では, 发育とともに個体数が減少すると, 发育の後期に働く死亡要因には重要なものであっても見落とされるものがある。このような要因を見落とすことなく検出し, その働きを解析するためには, 发育段階を追ってつけ加えを継続する必要がある。こうして, 1枚の生命表だけでは見落とされがちな死亡要因も, 容易に解析されるであろう。

重点的に調査すべき死亡要因が推察されれば, その要因による死亡数と死亡の密度依存性を解析するため, その要因だけを働かせたり, それを除外することが望ましい。このために金網ケージなどを利用して, いくつかの死亡要因のくみ合せのなかから対象としている要因だけの作用をとり出すことがよい。また死亡要因の密度依存性の検出は, 密度を異にしてつけ加えられた小集団間の死亡率の比較・検討によって試みられるものである。

ところで, 潜伏発生期におけるような低い密度の状態の昆虫個体群は, 塊状の小集団として分布していると考えられる(高橋, 1971)。確認されている例は少ないが, 卵塊として産みつけられたり, 幼虫時に集合性を持っている昆虫ではそうした例は広く存在しているであろう。また, そのような集合性の強くな

い種でも、個体群の移動能力には限りがあるから、低い密度のときに機会的な分布をとることは少ないであろう。昆虫の大発生がどのような経過をとってひき起こされるかは不明な点が多いが、小面積の個体群の密度の高まりが中心となって、そこから周辺へと高密度な発生が広がることがあると推測される。大発生がこのような経過をとるものと仮定すれば、小面積の密度の高まりを抑えて、広い面積にわたる高い密度の発生を防止するように働く要因は、小集団の密度に依存的に働く要因、すなわち局所的に密度の高い小集団によりいっそう高率な死亡をひき起こす要因であろう。高橋 (1971) が指摘する、潜伏発生のような個体群に関して、小集団間の密度の差に焦点をあてた調査の必要性がここにある。密度を異にした小集団をつけ加えることにより、こうした点に関して有力な情報が得られるものと思われる。

つけ加え実験による低い密度の昆虫個体群の環境抵抗の解析法は、およそ以上のようなものであるが、まだその適用例は少なく、マツカレハ以外の昆虫について、種々な環境条件下でこの方法が適用できるかどうかについては十分な検討が行なわれていない。こうした点から、マイマイガ *Lymantria dispar* とトドマツオオアブラ *Cinara todocola* について、その適用を試みた。

北海道ではマイマイガは、時としてきわめて高密度な発生をとることもあるが、その他の年には低い密度に保たれていることが多い。被害面積の年変化のうえでもおおそそうした傾向は認められている (Fig. 1)。このことはもっと狭い地域における被害面積からも推測されることで、たとえば富良野市、空知郡上富良野町、中富良野町、南富良野町および上川郡美瑛町の隣接する5市町では、20年間におよそ4～5回のマイマイガの大発生があったと推測されるが (Fig. 2)、その他の年には発生量はきわめて少なく、生息の確認さえも困難なほどである (古田・東浦, 1974)。札幌付近でも、これほど頻繁ではないが

大発生はしばしば観察されており、札幌付近におけるマイマイガは、前述した第2の型の発生をとるものと考えられる。

一方、北海道のトドマツオオアブラは植栽後2～3年めまでのトドマツ造林地に侵入し、10年ぐらいの間、高い密度の発生を続けることが多い (山口, 1967; 1968; 1973a)。トドマツオオアブラの高密度な発生は、

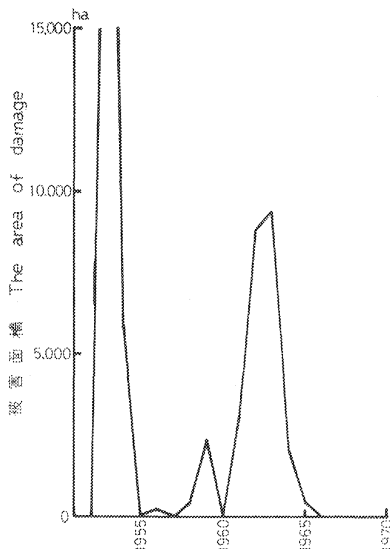


Fig. 1 北海道におけるマイマイガの発生による被害面積の年次変化 (1960年以前は森林防疫ニュース, 1961年以後は森林病虫害等被害報告より作製)
The annual changes of the area damaged by *Lymantria dispar* in Hokkaido.

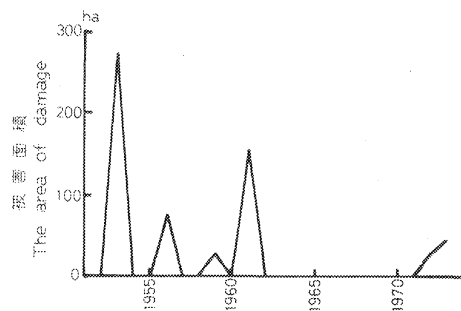


Fig. 2 富良野市周辺におけるマイマイガの発生による被害面積の年次変化
The annual changes of the area damaged by *Lymantria dispar* in Furano city and its surroundings.

若いトドマツ造林地では普通に見られ、1950年代以後の拡大造林につれて毎年 9,000~15,000 ha の防除を必要としている。トドマツオオアブラの防除なしには造林の成功がおぼつかないといわれるほど、高い密度での継続した発生は造林上の重大な障害となっている。しかし、そのようなトドマツオオアブラも天然林内の成木にはもちろん、稚幼樹にもまれにしか生息が見られず、稚幼樹が成林するうえでは全く障害とはなっていない。造林地におけるトドマツオオアブラの発生は、前述の第3の型をとると思われるのに反し、天然林では第1の型であると思われるなど、同一の種でありながら型の異なることが推測される。

このように、発生型の異なると推測されるトドマツオオアブラとマイマイガの2種の昆虫を対象に、低い密度に保たれている個体群の環境抵抗の解析を、つけ加えられた実験個体群について試みたところ比較的満足すべき結果が得られた。また、こうした調査法についても、一応の確信が与えられた。ここにその結果を報告する。

この研究は京都大学農学部、内田俊郎教授、高橋史樹助教授のご指導のもとに実施した。厚く感謝の意を表す。また、林業試験場北海道支場昆虫研究室長、山口博昭技官からは多大の助言と示唆を受けた。心より感謝の意を表す。

実験にあたって林業試験場北海道支場昆虫研究室 高井正利技官、小泉 力技官、秋田米治技官、福山研二技官より多大のご援助をいただいた。また、林業試験場保護部昆虫科長 小田久五技官、同北海道支場元保護部長 余語昌資氏、同前保護部長 上田明一技官、同関西支場保護部長 山田房男技官、同昆虫研究室長 小林一三技官からは多大の便宜と激励をいただいた。厚く感謝の意を表す。なお同北海道支場、関西支場ならびに本場保護部の諸氏からはたえず有形・無形のご援助をいただいた。また、試験地の設定に関して札幌営林局、定山溪営林署関係各位よりご厚情をいただいた。記して深謝の意を表す。

II マイマイガ (*Lymantria dispar*) の環境抵抗

1. はじめに

1-1. はじめに

マイマイガは、北海道におけるもっとも代表的な森林害虫の1つである。それは、マイマイガの大発生が頻繁に引き起こされてきたためであり、またその大発生が、きわめて大規模なものであったためでもある。マイマイガの大発生が、大規模なものとなりがちな理由の1つは、雌成虫の産卵数が400~700粒にもなるように、増殖能力が大きいことであろう。また、ニレ、イタヤ、エノキ、ハンノキ、カツラ、ヤナギ、カンパなどの広葉樹やカラマツなど広範な種の林木の葉を摂食するため、餌となる植物が山野に豊富に存在していることも理由の1つであろうと思われる。しかしながら、それらの大発生のほとんどは2~3年で終息しており、大発生以外の年には、その生息を確認することも困難なほどの低い密度に保たれているのが常である。ところで、そのような野外のカラマツあるいはシラカンパに、無機環境条件にほとんど影響を与えないと思われる大きさの目の金網ケージをかけ、その中にマイマイガの幼虫を放飼した。環境条件を異にする3地点において、それらの幼虫はすべて80%以上の生存率で発育を続け、着葉量の100%近くを摂食することが観察された。つまり、マイマイガが低い密度に保たれている場合でも、無機環境条件はマイマイガの発育と増殖に、必ずしも不適当ではない場合が多いものと思われる。

このように、餌条件ならびに無機環境条件の好適なところで、マイマイガの密度が生息の確認さえも困難なほど低く保たれている理由は、まだ十分には解明されていない。こうした理由を明らかにするため、大面積にわたるカラマツの人工林、あるいは樹木園内のシラカンバとカラマツというように環境条件や樹種の異なる地点に、マイマイガを人為的につけ加え、その死亡要因の解析を試みた。こうして、これらの各試験区における結果をもとに、マイマイガの密度が長い期間にわたって低く保たれている機構を考察した。

1-2. 生活史

マイマイガの発生は年1回であり、卵で越冬する。卵は樹幹下部や、ササなどの葉、あるいは岩のくぼみなどに産みつけられる。ふ化は札幌付近ではふつつ5月上～中旬であり、樹幹下部でふ化した幼虫はふ化後しばらくはその場に集合しているが、その後、幹を登り、糸を吐いて風に乗って分散するものも少なくない。多くの場合において、5月下旬ごろに2齢、6月10日すぎに3齢、20日すぎに4齢、下旬には5齢、7月上旬には6齢となる。雌は6齢、雄は5齢を経過するものが多く、老熟した幼虫は7月ごろから蛹化し、中旬には成虫となるものがある。羽化した成虫は交尾後すぐに産卵し、通常は卵塊を1個産下する。雌成虫の飛しょうは大発生時にはしばしば観察されているが、低密度な発生時にはまれなようで、羽化した場所の周囲で産卵するのではないかと推測されている。

マイマイガを攻撃する天敵類は多く、ZWÖLFER (1972) は北海道における寄生性昆虫17種、捕食性昆虫1種を挙げている。その他にもアリ類のような捕食性昆虫があり、昆虫以外の寄生者にはハリガネムシ類 (Gordioidea), 捕食者にはクモ類、あるいは鳥類が観察されている。もっとも、これらの天敵類のうち卵寄生性の天敵は北海道では少なく(余話, 1962), その他の天敵でも年により、地域によってほとんど観察されないものもあり、現実には死亡要因として重要なものはそれほど多くはないのではないと思われる。

2. 大面積のカラマツ人工林における環境抵抗

2-1. 試験地および実験の概要

試験地はおよそ100haに及ぶ大面積なカラマツ人工造林地の一部分、すなわち札幌市南区、定山溪宮林署1194林班に設定した。このカラマツ人工林は1958～64年に植栽されたもので、植栽木の生育は良好

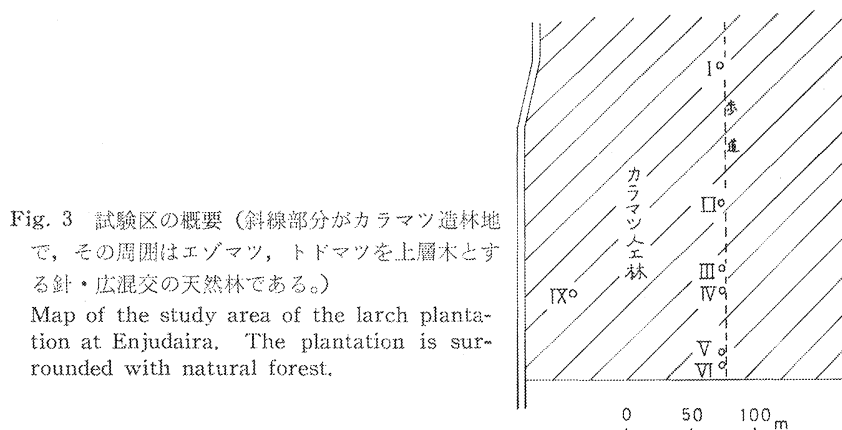


Fig. 3 試験区の概要(斜線部分がカラマツ造林地で、その周囲はエゾマツ、トドマツを上層木とする針・広混交の天然林である。)
Map of the study area of the larch plantation at Enjudaira. The plantation is surrounded with natural forest.

Table 1. カラマツ人工林におけるマイマイガ
Summary of the procedure of the experi-
Lymantria dispar in the larch plantation

実験区 Exp. No.	試験区 Plot No.	1本あたり つけ加え数 No. of larvae released on a tree	供試本数 No. of trees used	放飼総数 Total no. of larvae	放飼日 Date of release	放飼時の齢 Instar of larvae released	回収日 Date of withdrawing
101	I	100	5	500	1974. 6. 5	2	1974. 7. 8
102	III	"	"	"	"	"	"
103	V	"	"	"	"	"	"
104	II	10	"	50	"	"	"
105	IV	"	"	"	"	"	"
106	VI	"	"	"	"	"	"
107	II	100	1	100	"	"	1974. 6. 21
108	II	"	"	"	1974. 6. 21	4	1974. 7. 8
109	IX	"	5	500	"	"	"

である。この造林地は一大森林地帯の中央部付近に位置しており、周囲はエゾマツ・トドマツを上層木とする天然林、あるいはトドマツやカラマツなどの人工林である。

このカラマツ人工林から約 20 km 離れた恵庭市内において、1974 年に小面積ではあるが高密度なマイマイガの発生が認められた。しかし、この人工林、あるいは周辺の天然林や人工林では、そのような高密度な発生は見られなかった。また、1973 年 10 月に林内の約 100 本のカラマツ樹幹に産下されているマイマイガの卵塊を調査し、その後も折にふれて観察を続けたが、卵塊は全く発見されていない。マイマイガの発生は全く無かったか、あるいはきわめて低い密度であったものと推察される。

この試験地に、Fig. 3 のように 7 か所の試験区を設定した。試験区内の供試木はおよそ 2 m の樹高に切りそろえ、ネマガリ竹や下草類は完全に刈り払った。また、供試木と枝を接するカラマツの枝打ち、あるいはせん定を行ないマイマイガの幼虫が供試木以外のカラマツへ移動できないようにした。

実験の概要は Table 1 に示した。1974 年 6 月 5 日に、昆虫飼育室（札幌市豊平区、林業試験場北海道支場構内）で飼育していたマイマイガの 2 齢幼虫を、カラマツ樹上につけ加え、実験区 101～106 と 107 を設定した。101～103 は各 500 頭、すなわちカラマツ 1 本に 100 頭ずつを 5 本に放飼し、104～106 区は各 50 頭、すなわち 1 本に 10 頭ずつを 5 本に放飼した。6 月 21 日には 4 齢幼虫を試験区 II と IX につけ加え、それぞれ 108 区と 109 区とした。このうち 108 区には金網ケージ（亀甲網、目の大きさは長径 2.1 cm、短径 1.6 cm）をかけて、鳥類による捕食を防止した。これらの幼虫について、1 週間ごとに全数調査法により個体数の調査を行ない、死亡要因の明らかなものは記録した。こうして生命表の一応の作成を行なった。生命表を構成する死亡要因のうち、鳥類による捕食の時期と量の検討は、金網ケージをかけて鳥の侵入を防げた場合（ただし、捕食性昆虫、あるいは寄生性昆虫の活動は制限されない）と防げない場合との死亡経過の比較によった。その他の死亡要因のうち、寄生性の天敵類の種類と寄生率は、野外に一定期間放置しておいた 107 区の幼虫を 3 齢末期に、108 区の幼虫を終齢時に回収し、これらを飼育して調べた。

2-2. 結果と考察

2 齢時に 500 頭ずつつけ加えられた 101～103 区の幼虫の生存曲線は 6 月 28 日以後に急激な減少傾向をとっていて、この時期に高率な死亡があったことがわかる (Fig. 4)。しかし 50 頭ずつつけ加えられた 104

の実験の概要
ments on

回収時の齢 Instar of larvae withdrawn	実験内容, その他 Substance of experiment
終齢 full grown	高密度区 High density sub-population
" "	" "
" "	" "
" "	低密度区 Low density sub-population
" "	" "
" "	" "
3	2~3齢の被寄生 Parasitism during 2~3 instar
終齢 full grown	ケージによる鳥類除去 Predation by birds
" "	高密度区 High density sub-population

ほとんど類似したものである。このことから、6月28日の前後の時期の死亡要因が、このカラマツ林のマイマイガ密度を決定するうえで重要な、密度の自然制御要因であることが推測される。

Fig. 4 の生存曲線を形づくっていると思われるいくつかの死亡要因のうち、放飼後の1週間以内に死亡をひき起こした要因は、その後の時期の死亡要因とは異なったものであろうと推測される。すなわち、これらの実験区の幼虫が放飼された日に、この試験地からおよそ 6 km はなれた地点のカラマツにも2齢幼虫が放飼され、そのうち34%程度の個体が放飼後1週間以内に死亡した。これは、放飼時の悪条件（気象条件）によるものと推測されている（古田・小泉, 1975）。同様な気象条件下で放飼されたこの試験地の幼虫にも、同じような理由で死亡した個体が、同じ程度にあったものと思われる。

この試験地では寄生、病気などによって死亡した幼虫は、観察されていない。また、2齢から3齢末期までの時期を樹上で過ごした107区の幼虫を、6月21日に回収して持ち帰り、15頭を昆虫飼育室内の自然条件下で飼育したところ、寄生性昆虫などによって死亡した個体はなく、すべて蛹化し、その後、羽化した。2齢~3齢の幼虫に寄生して、3齢末期までに脱出するような寄生性の天敵類が存在しているとはとうてい考えられないので、3齢末期までの幼虫に寄生するような天敵類は、このカラマツ林内にはいないか、あるいはきわめて少数しかいないものと思われる。また108区と101~106区の幼虫とは、寄生を受ける可能性を同様に持っているものと思われるが、108区の幼虫には、寄生を受けて7月上旬までに死亡したような個体はない。とくに、101~106区の5~6齢幼虫が著しく死亡した6月28日~7月8日の間に死亡した個体はない (Table 2)。101~106区の死亡は、寄生性の天敵によるものではないと判断される。

~106区の幼虫には、そのような急激な減少は見られない。このため、これらの各実験区に生存している幼虫の個体数は、7月8日にはほとんど等しいものとなっている。隣接する試験区につけ加えられた各実験区の幼虫の生存曲線の減少傾向は相互に異なったものであるが、等しい個体数の幼虫がつけ加えられた実験区相互の生存曲線の形は、

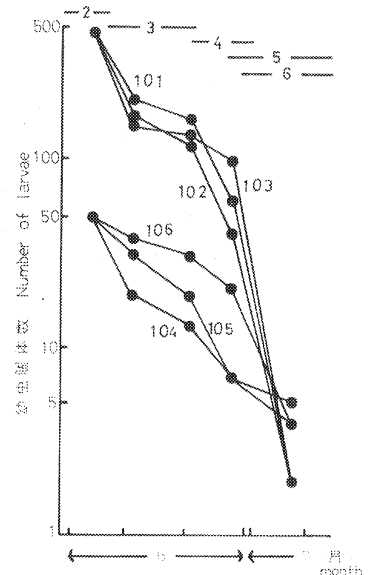


Fig. 4 各実験区につけ加えられたマイマイガ幼虫の生存曲線
The survivorship curve of each experimental sub-population of *Lymantria dispar* in the larch plantation.

Table 2. カラマツ人工林内の各実験区のマイマイガ幼虫の生命表
(2 齡～終齡期間)Life tables of the experimental sub-populations of
Lymantria dispar larvae in the larch plantation
(2nd instar~full grown larvae)

x (月 日)	日数 Period of days	101 ~ 103				104 ~ 106				109				108			
		l_x	d_x	q_x	q_x^*	l_x	d_x	q_x	q_x^*	l_x	d_x	q_x	q_x^*	l_x	d_x	q_x	q_x^*
6. 5~6. 11	7	500.0	319.7	63.9	9.1	50.0	20.3	40.6	5.8	—	—	—	—	—	—	—	—
6. 12~6. 22	9	180.3	37.6	20.9	2.3	29.7	8.7	29.3	3.3	—	—	—	—	—	—	—	—
6. 21~6. 28	7	142.7	72.0	50.5	7.2	21.0	9.0	42.9	6.1	500.0	191.0	38.2	5.5	100.0	10.0	10.0	1.4
6. 28~7. 8	10	70.7	68.7	97.2	9.7	12.0	7.7	64.2	6.4	309.0	301.0	97.4	9.7	90.0	0	0	0
7. 8	—	2.0	—	—	—	4.3	—	—	—	8.0	—	—	—	90.0	—	—	—

 q_x^* は 1 日あたり死亡率である。 q_x^* means the percentage of mortality per day.

直接には観察されていないが、明らかに存在したと推測される死亡要因は鳥類による捕食である。幼虫がつけ加えられた供試木上に、排泄後あまり時間の経過していない小鳥の糞がみつまっている例は多く、6月12日の調査では102, 105区、6月28日の調査では101, 102, 103, 104, 105区にあった。鳥類がこれらの供試木を頻繁に訪れていたことが推測される。また、103区(6月21日)と106区(7月8日)とに、明らかに鳥類によって殺されたと思われる幼虫体が見つまっている。このほかにも、102区を構成する5本のカラマツのうちの1本につけ加えられた100頭の幼虫全部、あるいはもう1本の100頭のうちの95頭が、放飼後の1週間以内になくなった例があった。鳥類による捕食以外に、短期間にこのような高率の死亡をひき起こし得るような要因は考えられない。このように、鳥類による捕食の存在を推測させる資料は少なくはないが、鳥類による捕食の持つ役割を明らかにするうえで、これだけでは十分なものではない。このため、6月21日に試験区Ⅱの一部分のカラマツ1本にケージをかけて、4齡幼虫を放飼し、鳥類による捕食を防止した場合の死亡の経過を観察した。この108区とその他の実験区の生命表をTable 2で比較した。表のなかで x は時間、 l_x は観察日の頭初における生存個体数、 d_x はその期間の死亡数、 q_x はその期間の死亡率を表わし、 q_x^* は1日あたりの死亡率をあらわしている(この論文では l_x , d_x は実験幼虫数で表示した。以下同様)。鳥類による捕食が防止された108区は、多くの幼虫が死亡した102区と同じⅡ区に位置しているにもかかわらず、実験が打ち切られた7月8日までの間に死亡した個体はわずか10頭(10%)にすぎない。しかし、108区と同時につけ加えられた109区の幼虫は、101~106区の幼虫と同様に死亡している。109区では6月28日に鳥類の糞が樹上に観察され、鳥類によって殺されたと思われる幼虫体が7月8日に供試木上に認められていて、鳥類による捕食があったことはまちがいない。

以上のような点から判断して、このカラマツ人工林におけるマイマイガ幼虫の死亡の大部分は、鳥類による捕食に基づくものと推測される。幼虫を捕食した鳥類の種名は確認されていないが、林内の試験区にはこの時期にウグイス *Cettia diphone*, エゾライチョウ *Tetrastes bonasia* の飛来が観察されている。そのほかにはカッコウ *Cuculus canorus*, ツツドリ *C. saturatus*, アオジ *Emberiza spodocephala*, ヒヨドリ *Hysipetes amaurotis*, ムクドリ *Sturnus cineraceus* などがこの時期にこの林で観察されている。

以上のように、今回の実験において、つけ加えられたマイマイガの密度を低く抑える死亡要因として、

鳥類による捕食が重要なものであることが明らかになった。しかしながら、こうした現象が、どの世代のマイマイガにとっても同じように期待できるものとは限らない。また、鳥類による死亡が、昆虫の密度制御要因として永続的に働くかどうかは必ずしも明らかにはなっていない。このため、昆虫の発生量の変化に対応して、捕食による死亡の量がどのように変化するかを明らかにする必要がある。ところで、鳥類による捕食を受けて死亡する幼虫個体数は、鳥類の個体数、1羽の鳥が単位時間に捕食する個体数、および捕食を受ける時間の長さによって決定される。こうした観点から、これらの実験区における捕食を考察した。

6月12日以後の死亡、すなわち鳥類による捕食を主因とする死亡について、

各観察日の初期幼虫密度と平均死亡個体数、あるいは死亡率との関係を図示した (Fig. 5)。図から明らかなように、6月12~21日の死亡個体数や死亡率と比較して、6月21~28日と6月28日~7月8日のそれは明らかに高い値である。同じような幼虫密度であっても、6月21日以前とそれ以後とでは死亡率、あるいは死亡数に顕著な差が認められる。したがって、6月12~21日にこれらの実験区の幼虫を捕食していた鳥類の個体数よりも、それ以後の時期に捕食したであろう鳥類の個体数の方が多いことが推測される。もちろん、このような鳥類の個体数の変化が、単に偶然にひき起こされたものとは考えられない。その理由の1つは、つけ加えられた幼虫の発育にともなって幼虫の体が大きくなり、鳥類の餌としての価値が高くなったためにひき起こされたものであると思われる。つまり、HASELL (1966) のいう *aggregative behavioural response* であって、餌密度の変化にともなう数の反応 (*numerical response*) の1種である。また、餌としての価値が不変な場合でも、つけ加えられることにより試験区における密度は周辺の密度よりも明らかに高くなっていて、この密度の高まりに応じた数の反応があったものと思われる。その際、すべての鳥類が同時に捕食するようになったのではなく、時間の経過とともに捕食する個体数が増加したため、このような個体数の時間的な変化があったはずである。いずれにしても、これらの試験区において、鳥類に数の反応があったものと考えられるが、そのような反応が、それまで試験区へはほとんど立ち寄らなかったような鳥類の個体が試験区に集まってきたためであるか、あるいはこの試験区を含む範囲の空間を餌の探索場所としていた個体について、餌の探索と摂食に費される時間のなかでマイマイガにふり向けられる時間が長くなっただけであるかは区別できなかった。いずれの場合においても、これらの試験区における鳥類1羽あたり、1日あたりの摂食量はその周辺よりも高いものと考えられる。とくに、6月21日以後の捕食については、実験区の幼虫密度の高いところほど死亡個体数、死亡率は高くな

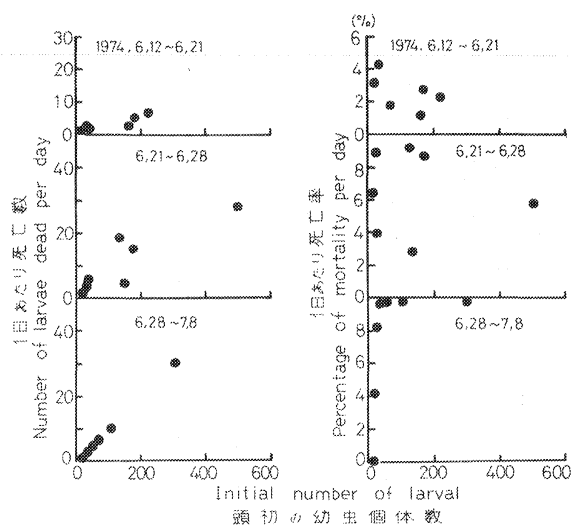


Fig. 5 鳥類による捕食を主因とする、マイマイガの1日あたりの死亡個体数、死亡率
The mortalities of larvae of artificially introduced *Lymantria dispar* sub-populations in the larch plantation. The mortalities were caused mainly predation by birds.

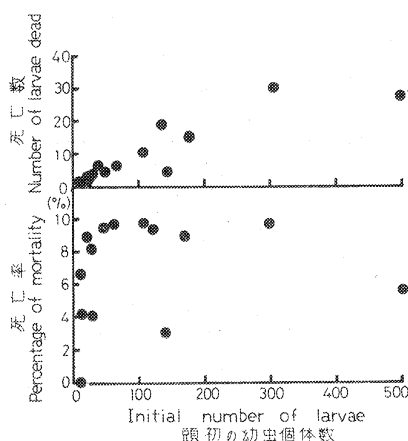


Fig. 6 鳥類による捕食を主因とする、マイマイガの1日あたり死亡個体数、死亡率（1974年6月21～28日、6月28日～7月8日の資料より作製）
The mortality of larvae of *Lymantria dispar* in the larch plantation. The mortalities were caused mainly predation by birds.

われる。このような場合には、鳥類による捕食は、マイマイガを低い密度に抑える環境抵抗として有力なものとなるとは考えられない。

捕食を受ける期間の長さは、捕食を受けた後に生き残る個体数を決定するうえで重要なものである。鳥類が捕食しやすい幼虫の大きさは、種によっておよそ一定しているようである。マイマイガの幼虫期間はおよそ2か月間であるが、捕食されやすい期間はもっと短いものと思われる。後述するように、スズメやコムドリは3齢以後の幼虫を捕食することが多いが、概して3齢以後の幼虫が捕食されやすいものと仮定すれば、その期間はおよそ1月間にすぎない。マイマイガの密度がきわめて低い場合、あるいは餌となる他種の昆虫の密度が高い場合などには、マイマイガの小集団への数の反応が弱く、捕食を受ける期間は短くなる。また、そういった場合には、密度依存的に捕食されることのないままに終わることもあろうと思われる。現実には、こういった現象がこの人工林の林縁に散生するシラカンバ、あるいは約6 km離れた天然林内に植え込まれたカラマツ、またその林縁に散生するダケカンバ樹上に、つけ加えられたマイマイガについて観察されている（古田・小泉、1975）。このうち4本ずつ2か所のカラマツ樹上に合計100頭、あるいは50頭づつつけ加えられた幼虫は、つけ加えられた総個体数が少ないために数の反応が全くなかったためか、鳥類にはほとんど捕食されなかったものと思われる。シラカンバ、あるいはダケカンバにつけ加えられた場合には、鳥類によって捕食された個体もあったものと推測されている。それはそれぞれに550頭（500頭1実験区と50頭1実験区）の幼虫がつけ加えられており、前記のカラマツの場合よりは個体数が多かったためではないかと思われる。しかしそれでも、今回実験を行なったカラマツ人工林へつけ加えられた場合よりはるかに少ないためか、捕食を受けた期間も短く、その死亡率も低く、密度の異なる実験区の死亡率に差のないものであった。鳥類による捕食は、環境抵抗として重要な役割を果たしているとは思われない。また鳥類による捕食に代わるような死亡要因も観察されず、つけ加えられた世代の個体数よりも、その次の世代の個体数の方が多くなるものと推測されている。これらの実験は、つけ加えら

っており、ある程度の密度の範囲では死亡率が密度依存的に高くなる傾向が認められる（Fig. 6）。もっとも、これが機構としては機能の反応（functional response）によるものであるか、あるいは鳥類が1日のうち長い時間を幼虫密度の高いところで過すというような形の数の反応であるかは明らかではない。しかしいずれにしても、鳥類による捕食は、このカラマツ林において密度を異にして発生しているマイマイガの小集団に、密度依存的に働き、それらの密度を低く、一定したものに抑えることのできる要因であり、環境抵抗として重要なものであることが推測される。実験区の個体数が300頭を越えた範囲では、死亡個体数はほぼ一定したものとなり、したがって死亡率は逆に低下している。マイマイガがこのような密度の範囲で発生していて、しかも捕食を受ける期間が短い場合には、密度の高い小集団ほど捕食を免れて、生き残る個体の割合が高くなることもあるものと思

Table 3. カラマツ人工林に一定期間放置されていたマイマイガ
幼虫の回収後（室内飼育）の生命表
Life tables of the experimental sub-populations of
Lymantria dispar in laboratory after withdrawal
from the larch plantation

放 置 期 間 Duration in the field	1974. 6. 5~6. 21	6. 5~7. 8	6. 21~7. 8	6. 21~7. 8
実 験 区 Exp. No.	107	101 ~ 106	108	109
x dF_x	l_x d_x q_x	l_x d_x q_x	l_x d_x q_x	l_x d_x q_x
終 齢 幼 虫 Full grown	15 0 0.0	19 0 0.0	38 18 47.4	7 5 71.4
病 気 Disease			18 47.4	5 71.4
蛹 Pupae	15 0 0.0	19 0 0.0	20 4 20.0	2 0 0.0
寄 生 Parasitism			4 20.0	
成 虫 Adults	10 — —	19 — —	16 — —	2 — —

れた幼虫個体数などに十分な吟味を欠くくらいはあるが、鳥類による捕食がきわめて弱度にしか働かない場合には、マイマイガの個体数は世代ごとに増加していくことが推測される。

カラマツ試験地に終齢まで放置され、終齢時に飼育室へ持ち帰って飼育された幼虫の生命表が Table 3 である。寄生性の双翅目昆虫の 1 種の寄生によって死亡した個体が、108 区の幼虫から観察された。しかし、101~106 区の幼虫には寄生性昆虫によって死亡した個体はない。このカラマツ林において、マイマイガの各齢幼虫に寄生する天敵類の種類と個体数は、きわめて少ないものと考えられる。鳥類が死亡要因として強力に働くことのない場合には、それにとって代わる要因となりうるものはないように思われる。

なお、回収後に飼育された 108 区の幼虫には、ウイルス病によって死亡した個体が多いが、これは野外につけ加えられる以前の 6 月 6~21 日の間に、飼育室内においてすでに感染していたことが確認されており、この人工林において感染したものではないことが判明している。

3. 樹木園内、シラカンバ樹上における環境抵抗

3-1. 試験地および実験の概要

試験地は札幌市豊平区美園、林業試験場北海道支場樹木園（以下、樹木園と略す）に設定した。樹木園は針・広葉樹とりまぜて 350 種以上の樹木を有し、隣接する支場圃場などとあわせて約 7 ha の樹木圃地となっている。ここでは数年来、マイマイガの発生は少なく、なんらかの機会に生息個体の存在が偶然的に確認されている程度で、密度はゼロに近いほど低いものと思われる。

この樹木園の一部分に、樹高 1.5~2.5 m のシラカンバの萌芽幼木が約 10~30 本ずつ 3 グループに分かれて生えている（Fig. 7, 試験区 B1, B2, B5）。この B1 区と B2 区との間にシラカンバが 2 m 間隔で 13 本ずつ 2 列（B3）と、8 本を 1 列（B4）に植栽されている（1971 年植栽）。これらの各試験区のシラカンバにマイマイガ幼虫を人為的に異なる密度でつけ加え、すでに大面積にわたるカラマツ人工林において重要な死亡要因として明らかになった、鳥類による捕食とマイマイガの幼虫密度との関係を解析することを試みた。これらの試験区 B1~B5 を、以下では一括してシラカンバ試験区と称する。なお、この試験区から約 250 m はなれた支場圃場の圃場に、萌芽している同様なシラカンバの幼木も若干の実験におい

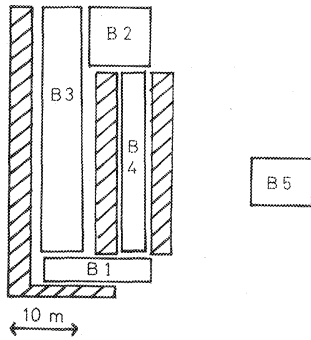


Fig. 7 シラカンバ試験区位置図〔斜線はトドマツの樹帯である（この樹帯は1973年秋に伐倒されたものである）〕
The map of the study area of the birch clumps in the tree garden (B1~B5). The part of ablique lines are clumps of todo-fir.

て供試木とした。

実験の概要を Table 4 に示した。まず、B3, B4, B5 区、あるいは支場構内圃場のシラカンバ樹上に卵をつけ加え、シラカンバ樹上におけるマイマイガの大まかな生命表の作製を試みた（実験区 201~204）。卵はサランの防虫網で作った袋に入れ、樹幹の地ぎわ近くの部分に画紙で留めてつけ加えとした。

シラカンバ試験区におけるマイマイガ幼虫の死亡要因として、コムクドリ (*Sturnus sturninus*) による捕食がもっとも重要なものであると推測されたので、とくにマイマイガ幼虫がいくつかの小集団を形成して存在している場合に、それらの幼虫がコムクドリによってどのような経過で捕食されるかを観察した。このため2つの実験を行なったが、1つはB1区とB2区のシラカンバにそれぞれ同数の5齢幼虫をつけ加え、密度の等しい2つの小集団の幼虫がどのように捕食されるかを観察したものである（206区）。もう1つは異なる個体数の幼虫をつけ加え、密度の異なる2つの小集団の幼虫がどのように捕食されるかをみたものである（210区）。

マイマイガを捕食することを経験したコムクドリは、捕食の場をどのような経過によって拡大していくかを推測するため、いくつかの実験を実施した。その第1は、捕食されている間に何らかの理由で局所的な密度に差が生じた場合に、その後の捕食はこの密度の差にどのように反応するかを見たものである。このため、B1区とB2区につけ加えられた、等しい密度の幼虫を捕食したであろうと思われるコムクドリによって、同じ場所に個体数を異にして、追加してつけ加えられた幼虫が捕食される経過を調べた（207区）。また、異なる個体数の幼虫がつけ加えられていた、B1区とB2区の幼虫を捕食したコムクドリであろうと思われるものによって、同じ要領で追加してつけ加えられた幼虫が捕食される経過を観察した（208, 209区）。

第2は、コムクドリが、それまで捕食したことのないところの、密度を異にするいくつかの小集団へと捕食の場を拡大していく場合に、それらの小集団の幼虫密度の差にどのように反応するかを見たものである。すなわち、B1区とB2区の等しい密度の幼虫を捕食したであろうと思われるコムクドリによって、B3区、B4区、あるいはB5区に密度を異にしてつけ加えられた幼虫が捕食される経過を観察した（211区）。

第3は、ある小集団のマイマイガ幼虫を捕食したコムクドリは、その後、低い密度で分布する幼虫をどのように捕食するかをみるものである。すなわち、B1~B5区の密度の異なる幼虫を捕食したコムクドリであろうと思われるものにより、各区の5本ずつのシラカンバに、1本1頭ずつつけ加えられた幼虫が捕食される経過を観察した（212区）。また、支場構内圃場の2地点のシラカンバ萌芽幼木各5本ずつに、それぞれ1本1頭ずつの幼虫をつけ加え、捕食による死亡を観察した（213区）。とくに212区と213区の比較から、どのような条件の幼虫が捕食を免れて、樹上に残りやすいかを推測することを試みた。

B1区の1本のシラカンバに長径4.5 cm、短径2.7 cmの大きさの目の金網ケージ（205-1区）、もう1本にそれぞれ2.1 cm、1.6 cmの大きさの目の金網ケージ（205-2区）をかけ、それぞれに11頭、10

Table 4. 樹木園内シラカンバ試験区における実験の概要

Summary of the procedure of the experiments on
Lymantria dispar in the birch clumps

実験区 Exp. No.	試験区 Plot No.	1本あたり つけ加 え数 No. of larvae placed on a tree	供試 本数 No. of trees used	放飼総数 Total no. of indi- viduals	放飼日 Date of release	放飼時の 発育段階 Stage of insect released	実験内容, その他 Substance of experiment
201-1	3	1,000	5	5,000	1974. 4. 25	卵	1世代にわたる生命表作製 Development of life table
201-2	"	200	7	1,400	"	"	"
202-1	4	1,000	5	5,000	"	"	"
202-2	"	200	7	1,400	"	"	"
203-1	5	1,000	5	5,000	"	"	"
203-2	"	200	7	1,400	"	"	"
204-1	構内圃場 Nursery	1,000	5	5,000	"	"	"
204-2	"	200	6	1,200	"	"	"
205-1	1	11	1	11	1972. 5. 29	2 齢幼虫 2nd instar	ケージによる天敵防除区 (4.5cm × 2.7cm) Exclusion of natural enemies using cage
205-2	"	10	1	10	"	"	" (2.1cm × 1.6cm)
206-1	"	50	5	250	1973. 6. 20	5 齢幼虫 5th instar	等しい密度の2つの実験区 Two sub-populations of equal density
206-2	2	"	"	"	"	"	"
207-1	1	50	"	250	1973. 6. 22	"	異なる密度の2つの実験区 Two sub-populations of different density
207-2	2	5	"	25	"	"	"
208-1	1	20	"	100	1971. 6. 29	"	"
208-2	2	5	"	25	"	"	"
209-1	1	20	"	100	1971. 7. 8	"	"
209-2	2	5	"	25	"	"	"
210-1	1	100	"	500	1972. 6. 23	"	"
210-2	2	2	"	10	"	"	"
211-1	5	50	"	250	1973. 6. 22	"	異なる密度の3つの実験区 Three sub-populations of differ- ent density
211-2	3	5	"	25	"	"	"
211-3	4	"	"	"	"	"	"
212-1	1	1	"	5	1973. 6. 26	"	きわめて低い密度の幼虫の死亡 Extremely low density sub- population
212-2	2	"	"	"	"	"	"
212-3	3	"	"	"	"	"	"
212-4	4	"	"	"	"	"	"
212-5	5	"	"	"	"	"	"
213-1	構内圃場 Nursery	"	"	"	"	"	"
213-2	"	"	"	"	"	"	"

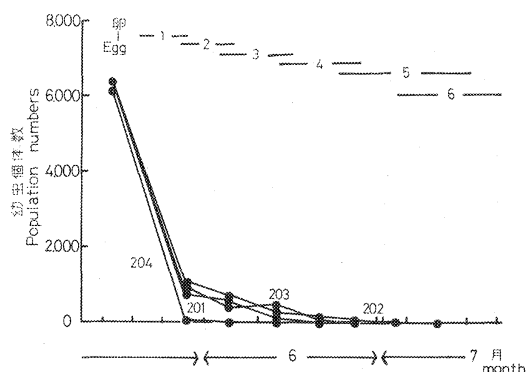


Fig. 8 シラカンバ樹上に卵期につけ加えられたマイマイガの1世代にわたる生存曲線
The survivorship curves of *Lymantria dispar* on birch clumps.

構内圃場のシラカンバにつけ加えられた 204 区の個体群の生存曲線は若干それとは異なっていて、若齢幼虫期の死亡がいっそう大きい特徴を持っている。シラカンバ試験区と支場構内圃場では、若齢幼虫の死亡要因に差異があることが推測される。

卵期の死亡を含め、何らかの理由によるふ化不能卵の割合はそれほど高くはない。これらの試験区につけ加えられた卵と同じ卵塊群に属する卵は、室内においておよそ 82.5% のふ化率であった。野外においても、特に目だった死亡要因は観察されていないので、同じ程度のふ化率であったと推測される。ふ化した幼虫のうち樹上にいる 2 齢幼虫の個体数、卵から 2 齢までの減少の割合などを Table 5 に示した。つけ加えられた樹上における卵から、2 齢初期までの減少率はおよそ 80% 以上であり、201, 202, 203 の各実験区の値にはほとんど差が認められない。これらの実験区では、クモ類による捕食に基づく 2～3 頭の死亡を除いて、特に目についた死亡はない。カラマツ樹上における実験の項で述べるように、1 齢幼虫期になくなった個体の大部分は、風によって分散したものと推測される。一方、支場構内圃場における 204 区の減少率は、99.4% にも達している。これらの実験区では、スズメ (*Passer montanus*) が 1 齢幼虫を捕食しているところが観察されている。スズメによる捕食が働いていないと思われる 201～203 区の

頭の 2 齢幼虫を放飼した。こうして、コムクドリによる捕食を防止した場合の死亡の経過を観察し、コムクドリによる捕食がない場合に幼虫がどのように死亡するかを推測した。

3-2. 結果と考察

3-2-1. 1 世代にわたる生命表

卵期につけ加えられたマイマイガの生存曲線が Fig. 8 である。樹木園内のシラカンバ試験区 B1, B2, B3 区につけ加えられた 3 本の生存曲線の形はよく類似している。すなわち、2 齢初期までに個体数は著しく減少し、5～6 齢ではほぼ絶滅した。しかし、支場

Table 5. シラカンバ樹上に卵期につけ加えられたマイマイガの、樹上に
おける 2 齢幼虫数、ならびに卵から 2 齢初期までの減少率
The number of the 2nd instar larvae of the *Lymantria dispar*
which were placed on birch trees in egg stage, and the
percentage of the number decreased from egg to 2nd instar

実験区 Exp. No.	1,000						200					
	2 齢幼虫個体数 No. of 2nd instar larvae on a tree			減少率 (%) % of decreasing			2 齢幼虫個体数 No. of 2nd instar larvae on a tree			減少率 (%) % of decreasing		
	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.
201	155	127 ± 22	98	90.2	87.3	84.5	43	25 ± 13	5	97.5	87.7	78.5
202	218	177 ± 41	107	89.3	82.3	78.2	86	60 ± 22	31	84.5	70.2	57.0
203	161	115 ± 35	73	92.7	88.5	83.9	89	47 ± 24	15	92.5	76.7	55.5
204	14	6 ± 3	3	99.7	99.4	98.6	12	7 ± 3	1	99.5	96.5	94.0

生存率から、204 区の生存率を引き、これを前者の生存率で割って、スズメによるおおよその死亡率を推定した。1,000 粒の卵がつけ加えられた樹上では最高 98.6%、最低 80.8%、平均 95.7%、200 粒の卵がつけ加えられた樹上では最高 98.9%、平均 84.1% の死亡がスズメによる捕食によってひき起こされたものと推測される。つまり、204 区における高率な減少は風による分散のほかに、スズメによる捕食が加わったためにひき起こされたものである。なお、1,000 粒の卵がつけ加えられた場合の減少率と、200 粒の卵がつけ加えられた場合の減少率には、差がある場合もない場合もあり、卵数と減少率との関係は明らかではない。

実験区 201~203 の、マイマイガの 2 齢以後の時期に観察された死亡要因には次のようなものがある。201 区では 5 月 29 日から 6 月 20 日にかけて 10 数羽のスズメが、6 月 5 日から 13 日には 2 羽のコムクドリが捕食していた。また 7 月 3 日以後、ブランコサムライコマユバチ *Apanteles liparidis* による死亡個体が 11 頭あった。202 区でも 5 月 29 日から 6 月 13 日にかけて、鳥類(種類など不明)による捕食があった。また、6 月 5 日から 13 日にかけて 10 数羽のスズメと 3 羽のコムクドリが、6 月 13 日から 20 日にかけてほぼ同数のスズメが、6 月 20 日から 26 日にかけてコムクドリが捕食していた。6 月 20 日以後に、ブランコサムライコマユバチによる死亡が 29 頭観察された。203 区では 6 月 13 日から 26 日にかけて 3 羽のコムクドリによる捕食があり、7 月 2 日以後ブランコサムライコマユバチによる死亡が 2 頭あった。後述するように、1971~73 年につけ加えられたマイマイガ幼虫の大部分も、鳥類によって捕食されているが、観察によれば、そのような捕食者はコムクドリだけであろうと推察されていて、スズメによる捕食はシラカンパ試験区では 1974 年に初めて観察されたものであると思われる。この理由はよくは解らないが、シラカンパ試験区をとりまくトドマツの樹帯が 1973 年秋に伐倒され、試験区の環境条件が変化したためではないかと思われる (Fig. 7 参照)。

ブランコサムライコマユバチによる死亡は、1974 年には多く観察された。マイマイガ幼虫からの本種の脱出、蛹化は 6 月中旬以後、すなわち鳥類による捕食がほとんどなくなっている時期に集中している。このため、鳥類による捕食を免れて樹上に残っていた幼虫の大部分は、この寄生によって死亡した。ところで、1972 年に金網ケージをかけてつけ加えたマイマイガ幼虫 (205-1, 205-2 区) は、7 月 12 日までは全く死亡しなかった。しかし、これら幼虫にも 7 月 12 日以後に寄生性の昆虫によって死亡するものがあった。すなわち、205-1 区の幼虫 1 頭は寄生性のハエにより、1 頭はブランコサムライコマユバチによって死亡した。アリに食われていたものが 3 頭あったが、その様子から判断して、アリは寄生者が脱出したマイマイガを食ったものと思われる。そのほかに行方不明が 3 頭あり、蛹化したものは 2 頭である。蛹の 1 頭はヤドリバエの 1 種の寄生によって死亡した。205-2 区の幼虫 4 頭は寄生性のハエにより、1 頭はブランコサムライコマユバチによって死亡した。行方不明のものは 4 頭で、蛹化したものは 2 頭である。このうち 1 頭はアリに食われていた。両区ともに、行方不明の個体は寄生者の脱出後に、アリに食われたものではないかと思われる。

B1 区、あるいは B2 区に 3 齢から 5 齢時まで (1971 年 6 月 9~29 日) 放置されていた 33 頭の幼虫を回収し、室内で室温下で飼育した。このうち 1 頭はブランコサムライコマユバチにより、1 頭は寄生性のハエによって死亡した。

以上のように、寄生性のハエ類による寄生率は 1972 年には高かったが、1971 年あるいは 1974 年にはそれほど高いものではなかった。ブランコサムライコマユバチによる寄生率は 1974 年にはきわめて高か

ったが、1971 年あるいは 1972 年には高いものではなかった。これらの寄生性昆虫による寄生は、年によってその強さに差があるように思われる。これは樹木園のマイマイガの自然な個体群の密度がきわめて低いため、これらの寄生性昆虫は主としてマイマイガ以外の寄主で世代をくり返していて、その密度がこれらの寄主の密度と深く関係しているためではないかと推測される。また、7 月上旬～中旬に脱出するこれらの寄生性昆虫も、3～4 齢時までの幼虫に寄生しているものが多く、これらの寄生性昆虫も寄主であるマイマイガ幼虫とともに、鳥類に捕食されるものと考えられる。したがって、マイマイガの密度を長い期間にわたって低く抑える要因として、寄生性の天敵類は重要なものではないと判断される。

ケージをかけた実験区 205 では、クモ類、あるいは捕食性昆虫類の活動は自由なままにしておいたが、捕食によって死亡した個体はない。また、観察によれば、その他の実験区でも鳥類以外の捕食性の天敵によって死亡した例は少ない。それらの捕食性の天敵類が重要な役割を果たしているとは思われない。

以上のような点から、この試験区においてもカラマツ人工林と同様に、鳥類による捕食がマイマイガの密度を低く抑える要因として重要な役割を果たしているものと推測される。したがって、以下にその機構の解析を行なった。

3-2-2. コムクドリによる捕食

1973 年 6 月 20 日に、B1 区と B2 区の各 5 本ずつのシラカンバに、1 本 50 頭ずつ合計 250 頭の 5 齢幼虫をつけ加えた (206 区)。放飼翌日には 206-1 区に 1 羽、206-2 区に 2 羽のコムクドリが飛来しているところが観察された。両区ともにコムクドリによって捕食されたことは明らかである。放飼した 2 日後に生存していた幼虫個体数は 206-1 区に 3 頭、206-2 区に 5 頭であり、この 2 日間で 500 頭の放飼幼虫のおおよそ 99% がコムクドリによって捕食されたものと思われる。これらの両実験区における累積死亡率、ならびに初期幼虫密度と 1 日あたり被捕食率との関係を Fig. 9 に示した。放飼後の時間の経過にともなう累

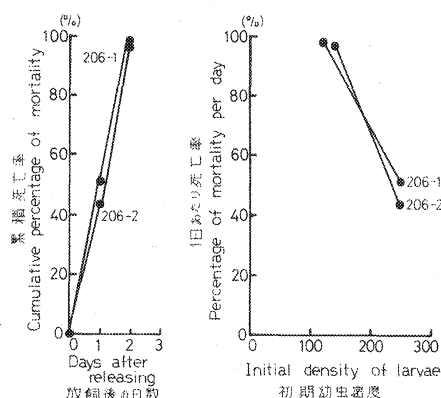


Fig. 9 B1 区と B2 区に各 50 頭ずつつけ加えられたマイマイガの 5 齢幼虫のコムクドリによる捕食に基づく死亡の経過
The mortalities of the larvae of artificially introduced sub-populations of *Lymantria dispar*. Same number of 5th instar larvae were placed on B1 and B2 birch clumps. The mortalities were caused by predation of *Sturnus sturninus*.

積死亡率は、これらの両区においてほとんど同一なものとなっている。大面積にわたるカラマツ人工林と同様、密度の等しい 2 つの小集団の幼虫は、ほぼ同じような経過で捕食されていることが推測される。両実験区における初期幼虫密度と、1 日あたりの被捕食率との関係もほぼ一致していて、これらの幼虫がおおよそ同数のコムクドリによって捕食されたことが推測される。1 日あたりの被捕食率は幼虫密度によって異なっているようであるが、これが放飼後 1 日以内に捕食した捕食者の数が少ないためであるか、あるいは幼虫密度の差によるものかはわからない。なお、放飼後の 1 日間に捕食されたと推測される個体数は、206-1 区が 129 頭、206-2 区が 111 頭、合計 240 頭であり、1～2 日にかけてはそれぞれ 118 頭と 134 頭の合計 252 頭である。1 日あたりの被捕食頭数はおおよそ等しいものと思われる。

B1 区と B2 区につけ加えられた等しい密度の幼虫

(206区)が、コムクドリによって捕食された直後に、B1区とB2区とに異なる個体数の幼虫をつけ加えた。幼虫を放飼した1時間後には、3羽のコムクドリが飛来して捕食していた。207区の死亡の大部分はコムクドリによる捕食によるものと思われる。207-1区と207-2区の累積死亡率はほぼ同じような経過で増加していて、放飼後の1日以内におよそ90%以上の捕食をみた (Fig. 10)。しかし、より短い時間間隔で観察すれば、その経過が全く同一とはいえない。すなわち、高密度につけ加えられた207-1区の幼虫は放飼後1時間以内に90%、2時間以内に100%捕食された。低密度につけ加えられた207-2区の幼虫も放飼後1時間以内に80%が捕食され、これまでの経過は207-1区と類似している。しかし、放飼後1~2時間、あるいは2~3時間には全く捕食されていない。3時間後から翌日までの間に5頭のうちの3頭が捕食された。初期幼虫密度と

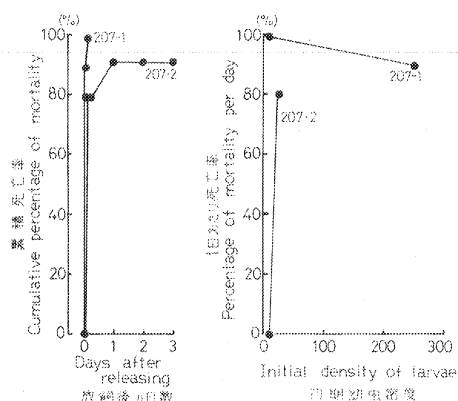


Fig. 10 B1区に250頭 (207-1), B2区に25頭 (207-2) つけ加えられたマイマイガの5齢幼虫のコムクドリによる捕食に基づく死亡の経過
The mortalities of the larvae of *Lymantria dispar* which were caused by *Sturnus sturninus*. The released number was 250 on B1 clumps (207-1), and 25 on B2 clumps (207-2).

1時間あたりの被捕食率との関係は、放飼時の密度の異なる両区の間で異なったものである可能性が高く、これらの両区を捕食したコムクドリの個体数が全く等しいものであるとは思われない。これらのことから、コムクドリによる捕食の経過を推測すれば、おおよそ次のようなものとなるように思われる。すなわち、B1区とB2区の密度の等しい幼虫 (206区) を全く同じ経過で捕食したと思われるコムクドリは、密度を異にしてつけ加えられた207-1区、207-2区の幼虫密度の差を区別せずに同じように捕食し始めたものと思われる。このため、放飼した1時間後までの死亡率は密度と無関係なものとなっている。こうして1時間以内に両区 (207-1, 207-2区) の幼虫の大部分が捕食されたが、そのころから207-1区の幼虫のみを捕食しつづけ、207-1区の幼虫を捕食しつくしたものと思われる。その後は、それらのコムクドリのうちの一部分の個体は5頭の幼虫が残っている207-2区の幼虫を捕食するためB2区へと移り、そのうち3頭を捕食した。捕食されずに残った2頭の幼虫は放飼後3日経過しても捕食されなかった。放飼された翌日以後には、コムクドリはこれらの試験区へきて幼虫を探していないと思われ、これらの幼虫が捕食を免れて樹上に残る可能性が高い。密度の等しい2つの小集団のマイマイガ幼虫が捕食されていく過程において、異なった密度となることがあっても、コムクドリはそのような変化に対応していくものと思われる。

1971年6月9日に、B1区とB2区に密度を異にしてつけ加えられた3齢幼虫が鳥類によって捕食されたあと、6月29日にB1区に100頭 (208-1区)、B2区に25頭 (208-2区) の5齢幼虫をつけ加えた。これらの幼虫は遅くとも9日めまでに100%近く捕食された (Fig. 11)。このあとに、207区と同じ要領で6齢幼虫をつけ加えた (209区)。このうち、高密度な209-1区の幼虫は放飼後1日以内に90%以上が捕食されたが、低密度な209-2区の幼虫は約20%が捕食されたにとどまった (Fig. 11)。捕食した鳥はコムクドリであろうと推測されている。また、その後の各年の観察からみて、数羽の個体によって形成さ

れたコムクドリの群れが 208 区、209 区の幼虫を継続して捕食したものであろうと思われる。特に 209-1 区と 209-2 区では初期幼虫密度に対する 1 日あたりの被捕食率が著しく異なっているものと思われ、両区の幼虫を捕食したコムクドリの個体数が異なることが推察される。コムクドリは B1 区の 208-1 区の幼虫を捕食してから B2 区へ移って、208-2 区の幼虫を捕食し、その後 209 区の幼虫がつけ加えられると B1 区で 209-1 区の幼虫を捕食し、これを捕食しつくしてから B2 区へ移って 209-2 区の幼虫を捕食したものではないかと思われる。この際、209-2 区の幼虫を捕食したコムクドリの個体数は、209-1 区よりも少なかったものと思われる。同様に密度を異にしてつけ加えられた 207 区と比較してみると、高密度につけ加えられた 209-1 区と 207-1 区の累積死亡率の変化のかたちは類似しているが、低密度につけ加えられた 209-2 区は 207-2 区よりもはるかに緩慢に増加している。208-2 区についても 209-2 区と同様である (Fig. 10 参照)。207 区の幼虫を捕食しはじめたころには、幼虫密度の差をほとんど識別しなかったコムクドリであるが、208 区あるいは 209 区の幼虫を捕食する場合には最初から識別していることが明らかである。マイマイガの幼虫密度の差を識別することを経験したコムクドリは、その後はきわめて容易に識別することができるものと考えられる。また、これらの一連の捕食の過程から、マイマイガの幼虫密度に関してコムクドリに数の反応があるものと推測される。

コムクドリによる捕食が始まった頭初から、マイマイガ幼虫が密度の異なるいくつかの小集団にわかれて分布している場合に、それらの幼虫がどのように捕食されるかを観察した。すなわち、B1 区と B2 区とに密度を異にしてつけ加えられたマイマイガの 5 齢幼虫は、6 日間は低率に死亡したが、その後の 3 日間には高率に捕食を受けて 100% 死亡した (Fig. 12)。コムクドリが飛来して捕食したことは放飼後の 3 日目に観察されており、おそくとも 3 日め以後の死亡の主因はコムクドリによる捕食であろうと思われる。累積死亡率のかたちからみれば、高密度な 210-1 区の幼虫がほとんど死亡してから 210-2 区の幼虫が死亡しているようである。幼虫密度と 1 日あたりの被捕食率の関係は、210-1 区と 210-2 区とで異なったものであると思われる。したがって、コムクドリは 210-1 区あるいは 210-2 区の幼虫を区別せずに捕食を開始したが、その後にコムクドリの多くは幼虫密度の高い 210-1 区の幼虫を重点的に捕食したものと判断される。その後、ふたたび 210-2 区に移って幼虫を捕食していると思われる。この一連の過程は時間的にはかなりゆるやかにひき起こされてはいるものの、本質的には 207 区と一致したものである。密度を異にして分布している小集団のマイマイガ幼虫を捕食する場合にも、捕食開始後に密度の差を識別することができるようになるものであろう。

マイマイガ幼虫を捕食し始めたコムクドリは、徐々に捕食の場を拡大しながら捕食を続けていくものと思われる。この、捕食の場を拡大していく場合に、幼虫密度の差にどのように反応するかを観察した。すなわち、B1 区と B2 区に等しい密度でつけ加えられた 5 齢幼虫を捕食したと思われるコムクドリが、B3 区、B4 区、あるいは B5 区に密度を異にしてつけ加えられた幼虫をどのように捕食するかを観察した。コムクドリは B5 区につけ加えられた 250 頭からなる 211-1 区の幼虫の 80% 以上を、1 日以内に捕食したが、25 頭の幼虫がつけ加えられた 211-3 区の幼虫の 40% を捕食したにとどまり、211-2 区の幼虫を全く捕食しなかった。累積死亡率から判断すれば、211-1 区の幼虫がほとんど死亡してから 211-2 区、あるいは 211-3 区の幼虫が死亡しているようである (Fig. 13)。幼虫密度に対する 1 日あたりの被捕食率は 211-1 区と 211-2 区、あるいは 211-3 区とで異なったものであるとは断定できない。B1 区と B2 区の等しい密度のマイマイガ幼虫を捕食したコムクドリは 211-1 区、211-2 区、あるいは 211-3 区の幼虫がつ

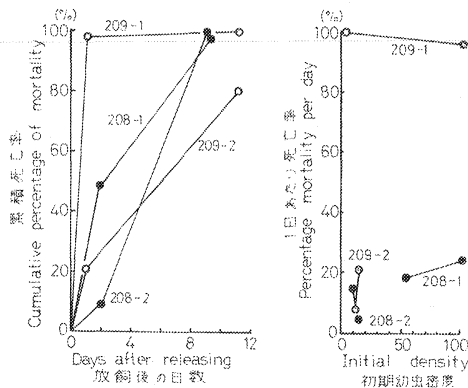


Fig. 11 B1区に100頭 (208-1, 209-1), B2区に25頭 (208-2, 209-2) つけ加えられたマイマイガのコムクドリによる捕食に基づく死亡の経過 (208区は6月29日に放飼された5齢幼虫, 209区は7月8日につけ加えられた6齢幼虫である) The mortalities of the larvae of *Lymantria dispar* which were caused by *Sturnus sturninus*. The released number was 100 on B1 clumps (208-1, 209-1) and 25 on B2 clumps (208-2, 209-2). After most of the 5th instar larvae of 208-1, 208-2 had been predated, 209-1, 209-2 were released.

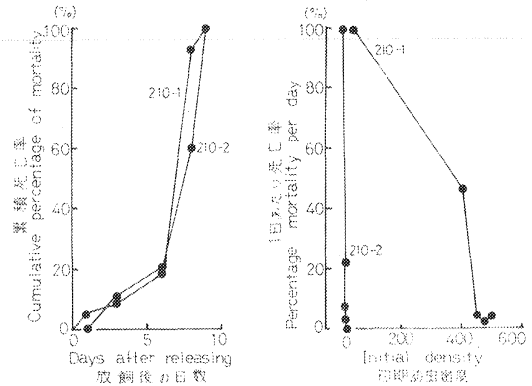


Fig. 12 B1区に500頭 (201-1), B2区に10頭 (210-2) つけ加えられたマイマイガの5齢幼虫のコムクドリの捕食に基づく死亡の経過 The mortalities of the larvae of *Lymantria dispar* which were caused by *Sturnus sturninus*. The released number was 500 on B1 clumps (210-1), and 10 on B2 clumps (210-2).

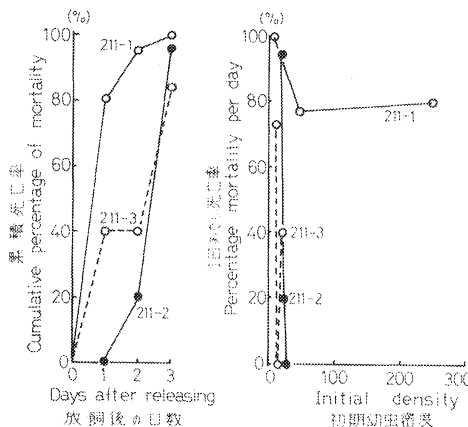


Fig. 13 B5区に250頭 (211-1), B3区 (211-2), B4区 (211-3) に各25頭ずつつけ加えられたマイマイガの5齢幼虫のコムクドリの捕食に基づく死亡の経過 The mortalities of the larvae of *Lymantria dispar* which were caused by *Sturnus sturninus*. The released number was 250 on B1 clumps (211-1), and 25 on each of B3 (211-2) and B4 (211-3) clumps.

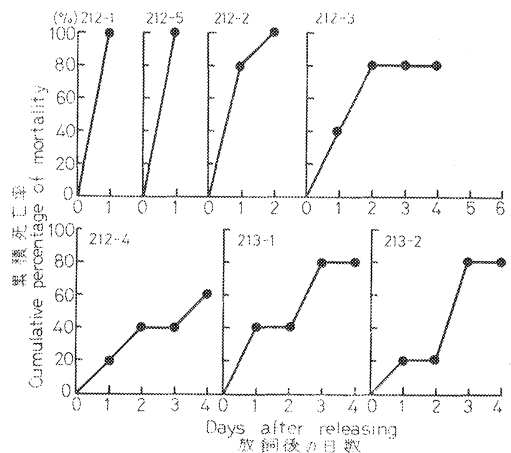


Fig. 14 異なる密度のマイマイガ幼虫がコムクドリによって捕食されたあとに, あるいは初めてつけ加えられたきわめて低い密度の5齢幼虫の死亡の経過 The mortalities of extremely low density sub-populations of *Lymantria dispar*. 212-1, 212-5 were released on the clumps after 250 larvae were predated by *Sturnus sturninus*. 212-2 were released after 50 larvae were predated (the 50 larvae were released after 250 larvae had been predated). 213-1, 212-4 were released after 50 larvae were predated. 213-1, 213-2 were released on the trees of another part of the garden for the first time.

け加えられた B5, B3, あるいは B4 区へと捕食の場を拡大していったが、その際、以下のような過程で捕食したものであらうと思われる。すなわち、捕食を始めた直後の比較的短い時間は、211-1 区と 211-3 区の幼虫の密度を識別せずに同じように捕食した。しかし、捕食開始後に幼虫密度の差を識別することのできるようになったコムクドリは、B5 区につけ加えられている密度の高い 211-1 区の幼虫を捕食するようになり、これをほとんど捕食しつくした。その後は、幼虫のほとんどいなくなった B5 区を去り、211-2 区、あるいは 211-3 区の幼虫のいる B3 区、B4 区へ移って捕食をつづけたものであらう。ある小集団の幼虫を捕食したコムクドリが捕食の場を拡大する際には、異なる密度で分布するマイマイガの小集団の密度の差を識別し、密度の高い小集団から順に捕食するものと思われる。

以上の各実験において、コムクドリによる捕食をうけた場合にも、捕食を免れた個体が少なからず観察された。それらは 207-2 区、209-2 区、211-2 区、あるいは 211-3 区のように、少数の幼虫がつけ加えられた低密度な実験区の幼虫であった。この点に関して若干の実験を行ない、どのような条件下の幼虫が捕食を免れて残りやすいかを明らかにすることを試みた。多数の幼虫がつけ加えられた高密度な実験区、あるいは少数の幼虫がつけ加えられた低密度な実験区の幼虫が捕食されたあとに、各試験区に 5 頭ずつの 5 齢幼虫をつけ加え（シラカンバ 1 本に 1 頭ずつ放飼）、これらがコムクドリによって捕食される経過を観察した（212 区）。また、支場構内圃場にも同数の 5 齢幼虫をつけ加えた（213 区）。シラカンバ試験区にこのようにしてつけ加えられた幼虫の大半は、放飼後 2 日以内に捕食された（Fig. 14）。つけ加えられた幼虫がもっとも早く絶滅したのは、212-1 区あるいは 212-5 区のように 250 頭の幼虫が捕食された後につけ加えられた幼虫である。ついで、比較的早期に捕食されたものは、250 頭の幼虫が捕食され、その後に追加してつけ加えられた 25 頭の幼虫も捕食された後につけ加えられた 212-2 区の幼虫である。25 頭の幼虫が捕食された後につけ加えられた 212-3 区、212-4 区、あるいはこの時初めてつけ加えられた 213-1 区、213-2 区の幼虫は遅れて死亡している。すべての幼虫がすみやかに捕食されたのは、多数の幼虫が捕食されたことのあるシラカンバ試験区であり、ここではコムクドリは積極的に幼虫を探索したことが推測される。しかしながら、少数の幼虫が捕食されただけの試験区につけ加えられた幼虫には、それほど積極的な探索は行なわれていないのではないかとと思われる。同じように低い密度で存在している幼虫であっても、以前にその場所で捕食された幼虫の密度に応じて、異なって捕食されているものと思われる。初めて幼虫がつけ加えられた支場構内圃場の 213-1 区、213-2 区では 2 日めから 3 日めにかけて高率な死亡があったが、これはスズメによる捕食に基づくもので、ここではコムクドリによる捕食は全くみられなかった。同じような大きさのシラカンバ樹上であっても、コムクドリが低い密度の幼虫を捕食するのは、以前に幼虫を捕食したことのある場とその近辺に限られているものと思われる。

4. 樹木園内、カラマツ樹上における環境抵抗

4-1. 試験地および実験の概要

樹木園内の一部分にカラマツ（樹高 2～3 m、地際直径 5～7 cm）が 1 列に 1～5 本ずつ 12 列、合計 50 本が 1 m 間隔で植栽されている。このカラマツに試験区を設定した。供試木は樹高約 2 m に切りそろえ、枝張り、枝数、あるいは着葉量などがおおよそ等しくなるように整枝した。以下、これをカラマツ試験区と称する。樹木園の中で、カラマツ試験区以外の区域にもそれぞれ 10 本ほどずつのカラマツが、おおよそ 4 か所にわたって植栽されている。樹高などがカラマツ試験区のカラマツとおおよそ等しいものを

Table 6. 樹木園内カラマツ試験区における実験の概要
Summary of the procedure of experiments on *Lymantria dispar*
on the larch clump

実験区 Exp. No.	試験区 Study plot	1本あたりつけ加え数 No. of larvae released on a tree	供試本数 No. of trees used	放飼総数 Total no. of individuals	放飼日 Date of release	放飼時の発育段階 Stage of insect released	実験内容, その他 Substance of experiment
301-1	カラマツ試験区 larch clump	1,000	5	5,000	1971. 4. 15	卵 egg	1世代にわたる生命表作製 Development of life table
301-2	"	200	"	1,000	"	"	"
302-1	"	2,400	1	2,400	1972. 4. 27	"	"
302-2	"	1,000	3	3,000	"	"	"
302-3	"	200	"	600	"	"	"
303-1	"	1,000	5	5,000	1974. 4. 25	"	"
303-2	"	200	7	1,400	"	"	"
304-1	"	1,000	5	5,000	1973. 8. 6	"	1齢幼虫の分散 Dispersal of 1st instar larvae
304-2	"	200	7	1,400	"	"	"
305-1	"	1,000	5	5,000	1973. 8. 20	"	"
305-2	"	200	7	1,400	"	"	"
306-1	"	120	1	120	1972. 5. 26	2齢幼虫 2nd instar	ケージによる天敵除去 (4.5cm × 2.7cm) Exclusion of natural enemies using cage
306-2	"	"	"	"	"	"	" (2.1cm × 1.6cm)
307-1	"	100	6	600	1973. 6. 14	3齢幼虫 3rd instar	幼虫の大きさとスズメによる捕食 Predation by <i>Passer montanus</i>
307-2	"	10	"	60	"	"	"
307-3	"	100	"	600	"	4齢幼虫 4th instar	"
307-4	"	10	"	60	"	"	"
307-5	"	100	2	200	"	5齢幼虫 5th instar	"
307-6	"	10	"	20	"	"	"
308-1	"	100	5	500	1974. 6. 10	3齢幼虫 3rd instar	"
308-2	"	10	"	50	"	"	"
308-3	"	100	"	500	1974. 6. 10	4齢幼虫 4th instar	"
308-4	"	10	"	50	"	"	"
308-5	"	100	"	500	"	5齢幼虫 5th instar	"
308-6	"	10	"	50	"	"	"
309-1	樹木園内 larch trees	1	10	10	1973. 6. 14	3齢幼虫 3rd instar	低密度な幼虫の死亡 Extremely low density sub-population
309-2	"	"	"	"	1973. 6. 28	5齢幼虫 5th instar	"
309-3	"	"	"	"	1973. 7. 6	"	"
310-1	カラマツ試験区 larch clump	3	"	30	1971. 6. 29	"	"
310-2	"	1	"	10	"	"	"
310-3	"	"	"	"	"	"	"
311	"	—	—	(79)	(1971.4.15)	(卵) (egg)	3齢までの被寄生 Parasitism until 3rd instar
312	"	1,000	1	1,000	1974. 4. 25	卵 egg	ケージによる天敵除去区 (2.1cm × 1.6cm) Exclusion of natural enemies using cage

選び、これらのカラマツも適宜供試木とした。

実験の概要は Table 6 に示した。

予備的な生命表の作製のため卵をつけ加えた。このうち 301 区、302 区は樹上のクモ類を自然なままに放置したが、303 区は樹上のクモ類を発見しだいに除去し、クモ類による捕食を可能な限り防止するように努めた。

卵期につけ加えられたマイマイガの個体数調査は、次のようにして行なった。すなわち、301 区は 1,000 粒ずつつけ加えたうちの 4 本、200 粒ずつのうちの 4 本、つけ加えていないカラマツ（以下、これを非つけ加え木と称する）6 本を任意に選び、この 14 本について継続的に全数調査を行なった。302 区はカラマツ試験区の全植栽木で全数調査を、303 区はつけ加えの対象とした供試木のみを全数調査した。卵 100 mg はおよそ卵 100 粒に相当するので、以下の考察はすべて重さを個数におきかえて進める。

予備的に作成された生命表で、個体数の量的に大きい減少が 1 齢と 3 齢幼虫時に見られた。1 齢幼虫期の個体数の減少と発育の速さ、あるいは着葉量との大まかな関係を見るため、気温が高く枝葉が繁茂している夏に卵をつけ加え、春にふ化した幼虫の減少と比較した。すなわち、枝葉の繁茂しているカラマツに、前年秋から 0°C で貯蔵していた卵をサランの袋に入れて 1973 年 8 月 6 日につけ加え（304 区）、つづいて 8 月 20 日に、剪定して着葉量を減少させたカラマツに同じ要領でつけ加えた（305 区）。

若齢幼虫の死亡要因の解析の一つとして、鳥類による捕食の時期と量を明らかにするため、303 区と同時に、1 本のカラマツに 1,000 mg の卵をつけ加え、亀甲網（目の大きさは長径 2.1 cm、短径 1.6 cm）を張ったケージをかけて鳥類による捕食を防止した実験区をつくった（312 区）。また、樹上のクモ類を見つけしだいに除去し、クモ類による捕食もほとんど防止した。

3 齢幼虫の個体数の減少に関与する死亡要因としてスズメとムクドリによる捕食があった。これらの鳥類による捕食の時期と量を確認するため、カラマツ試験区の西端の 2 本のカラマツに各 120 頭の 2 齢幼虫を放飼し、ケージをかけた。1 本には長径 4.5 cm、短径 2.7 cm の大きさの目の、スズメは通過できるがムクドリやコムクドリの通過できない亀甲網のケージを（306-1 区）、もう 1 本には長径 2.1 cm、短径 1.6 cm のスズメもムクドリも通過できない亀甲網のケージをかけた（306-2 区）。

マイマイガ幼虫がスズメに捕食される過程の解析の 1 つとして、幼虫の体の大きさの違いによって、捕食され方が異なるかどうかを観察した（307 区、308 区）。すなわち、恒温器で飼育していた 3～5 齢幼虫を同時につけ加えたが、この際、カラマツ試験区の西半分は 1 本 10 頭ずつ（低密度域）、東半分は 1 本 100 頭ずつ（高密度域）つけ加えた。

幼虫が捕食から免れて樹上に残る経過を見るため、つけ加えられた幼虫が捕食されたあとに追加してつけ加えられた場合（310 区）と、樹木園内のカラマツ試験区以外のカラマツにつけ加えられた場合（309 区）の死亡経過を観察した。

鳥による捕食以外の死亡要因で、3 齢以後の幼虫の死亡に関与する寄生昆虫の役割を明らかにするため、卵期につけ加えられていて全数調査のされていない 4 本のカラマツから 3 齢幼虫 79 頭を回収し、自然日長、室温下で飼育した（311 区）。また、ケージをかけて鳥による捕食を防止していた 306-2 区の蛹を回収して室内で飼育し、寄生による死亡をみた。

4-2. 結果と考察

4-2-1. 1 世代にわたる生命表

卵期につけ加えられた 301~302 区の マイマイガ の生存曲線が Fig. 15 である。3 本の生存曲線は異なる 3 か年に作成されたものであるが、その傾向はよく一致している。すなわち、卵から 2 齢の初期までに個体数は著しく減少し、3~4 齢で絶滅した。カラマツ試験区、あるいはその周辺のマイマイガには、この 3 年間はほぼ同じような死亡要因が働いていることが推察される。

つけ加えられた卵と同じ卵塊から得られた卵を、室内でふ化させた場合のふ化率は、各年ともに 80~85% であった。つけ加えられた卵は、紙袋あるいはサランの防虫網で被覆されていたために捕食者によって捕食されるようなこともなく、ほぼ室内と同様にふ化したものと思われる。したがって、2 齢初期までの減少は主として 1 齢期間の減少であると考えられる。

卵期につけ加えられた各実験区のマイマイガについて、カラマツ樹上にいる 2 齢初期の幼虫個体数、ならびに卵から 2 齢幼虫時までの減少率を Table 7 に一括した。春につけ加えられた実験区では、各年ともに平均 95% 以上の減少がこの期間に観察されている。すでに述べたように、シラカンバ試験区でもこの期間に 80~90% の減少が観察されており、この著しい減少はマイマイガに特徴的なものであるといえよう。

1 齢幼虫の個体数を減少させる要因には捕食者、風による分散、あるいは低温による餓死(余語, 1963)、ウイルス病による死亡などが考えられる。しかしながら、ふ化した幼虫が葉まで移動できずに餓死するような低温は、この 3 年間にはなかった。また、同じ卵塊群から得た幼虫を室内で飼育したが、これらの幼虫にはウイルス病による死亡個体はなかった。観察された死亡要因の 1 つは鳥類による捕食であった。すなわち、カラマツ樹上のカラマツオオアブラムシ *Cinara laricicola* を捕食するために飛来したスズメが、マイマイガ幼虫を捕食しているのが 303-1 区、303-2 区で観察されている。スズメによる捕食を防止した 303-3 区の卵期から 2 齢幼虫時までの減少率が 94% であり、鳥類による捕食を防止してはいないが、クモ類による捕食を可能な限り防止した 303-1 区での減少率は 95.1~100.0% (平均 98.1%) である。この値は支場構内譚場のシラカンバ樹上につけ加えられ、スズメに捕食された実験区の減少率とおおよそ一致する。303-1 区と 303-3 区の生存率から求めた、スズメによる捕食に基づくと推定される死亡率は、およそ 31.7~100% (平均 68.3%) となる。スズメによる捕食の場面は 303-1 区、303-2 区では頻繁に観察され、死亡率も低くはないものと思われるが、301 区、302 区では若齢幼虫期間には全く観察されていない。スズメは 301 区、302 区の 1~2 齢幼虫をほとんど捕食しなかったものと思われる。スズメが 1 齢幼虫を捕食するかどうかは、カラマツオオアブラムシのような餌となりうる他種の昆虫の発生と密接な関係があるのではないかと考えられ、必ずしも毎年同じような強さで捕食するものとは考えられない。

クモ類が 1 齢幼虫を捕食しているところは、1972 年に 3 例観察された。1 齢幼虫の少ないカラマツか

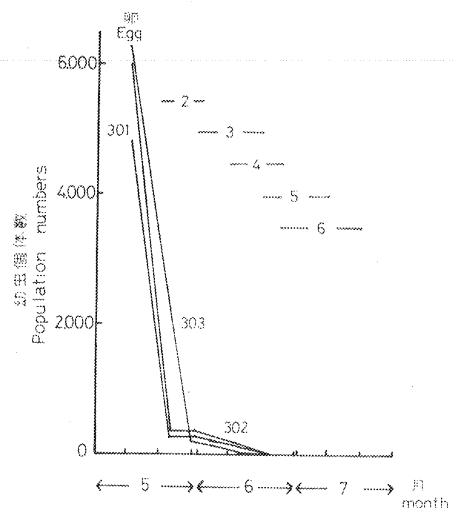


Fig. 15 卵期にカラマツ試験区につけ加えられたマイマイガの 1 世代にわたる生存曲線
The survivorship curves of artificially released *Lymantria dispar* in egg stage on larch clumps.

Table 7. マイマイガの卵がつけ加えられたカラマツ, あるいは
非つけ加え木にいる2齢幼虫の個体数と, つけ加え
られた樹上での卵から2齢初期までの減少率

The number of the 2nd instar larvae of *Lymantria dispar* on a larch tree, and the percentage of number decreased from egg stage to 2nd instar larvae on the tree on which the eggs were placed

つけ加え 数 No. of eggs placed on a tree	供 試 木 (つけ加えたカラマツ) Trees on which the eggs were placed									
	1,000				200				2,400	
	2 齢 幼 虫 個 体 数 No. of 2nd instar larvae on a tree			減少率 (%) % of de- creasing (Mean)	2 齢 幼 虫 個 体 数 No. of 2nd instar larvae on a tree			減少率 (%) % of de- creasing (Mean)	2 齢 幼 虫 個 体 数 No. of 2nd instar larvae on a tree	減少率 (%) % of de- creasing
実験区 Exp. No.	Max.	Min.	Mean		Max.	Min.	Mean			
301	62	22	38±16	96.2	11	4	8±3	95.9	—	—
302	89	0	22±40	97.8	36	0	14±16	92.9	92	96.2
303	41	0	19±25	98.1	16	0	3±4	98.5	—	—
312	60		—	94.0	—	—	—	—	—	—
304	446	328	312±41	62.8	55	12	34±13	83.0	—	—
305	172	64	121±64	87.9	20	4	12±6	93.8	—	—

Table 8. マイマイガをつけ加えられたカラマツおよびその他のカラマツ
樹上にいるクモ類の個体数とマイマイガの2齢初期の幼虫1頭
あたりの平均クモ類個体数

The number of spiders on a larch tree, and the number of
spiders per 2nd instar larva of *Lymantria dispar* on the tree

つけ加え卵数 No. of eggs placed on a tree	1,000				200			
実 験 区 Exp. No.	クモ類個体数 No. of spiders on a tree			幼虫1頭あ たりクモ数 No. of spiders per a larva	クモ類個体数 No. of spiders on a tree			幼虫1頭あ たりクモ数 No. of spiders per a larva
	Max.	Mean	Min.		Max.	Mean	Min.	
304	11	7.4±2.9	4	0.02	47	26.9±12.3	11	0.79
305	11	4.8±3.4	2	0.04	8	4.7±2.3	1	0.38

ら, 多いカラマツへとクモ類が集まってくるかどうかを推測するため, つけ加えられた卵数と樹上のクモ類の個体数との関係を304区, 305区についてみた (Table 8)。子グモが多数採集された304区の200頭つけ加え例を除いて, 樹上のクモ類の個体数はほぼ一定したものであるように思われる。クモ類の捕食能力などには不明な点が多いが, 301区, あるいは303区の観察でもクモ類による捕食例は多いものではなく, それほど頻繁に捕食されたものとは思われない。また, 鳥類とあわせてクモ類による捕食を可能な限り防止した303-3区の減少率は, 301区, 302区 (これらの実験区でも鳥類による捕食例はほとんどなかったものと思われるが, クモ類は捕食したものと推測される) の場合と異なる。したがって, クモ類による捕食は1齢幼虫期に観察されたような大量の減少を説明できるものとはなりえないように思われ

る。

マイマイガ幼虫には風に乗って分散するものが多く、このため 70~80% の個体数の減少があるといわれる (CAMPBELL, 1961; LEONARD, 1971)。カラマツ試験区でも、卵がつけ加えられていない樹上 (非つけ加え木) に、幼虫が観察されている (Table 7)。カラマツ間で幼虫の移動があったことは明らかである。また、鳥類やクモ類による捕食が防止され、アリ類などの捕食者による捕食例も観察されていない 303-3 区でも、この期間におよそ 94% にのぼる個体数の減少があった。この減少は、幼虫の移動以外の理由では説明され得ないように思われる。特に、歩行によって移動しているところも観察されていないので、風によって分散したものと推測される。このように、1 齢幼虫期間の減少の大部分は風による分散であろうが、分散を主とするこの期間の減少率はおおよそ 90% 以上であり、つけ加えられた卵数とは無関係なようである。夏に 1,000 粒の卵がつけ加えられた場合の減少率はその他の実験区よりも低く、春につけ加えられた実験区よりも多数の 2 齢幼虫が樹上に観察されている (Table 7)。観察によれば、マイマイガ幼虫の分散は、1 齢幼虫がふ化場所から樹上へ登った後に限られるようである。通常の温度範囲では気温が高いほど発育が早く、したがって分散の適期、すなわち 1 齢幼虫期間も短くなる。このため、結果的に多数の幼虫が分散せずに残るのではないと思われる。枝葉の繁茂している 304 区の減少率が剪定後の 305 区よりも低く、またカラマツの各実験区の減少率は前述したシラカンバの各実験区の減少率よりも高い (Table 5 参照)。樹種や繁茂の状態などにより分散の強さが異なるものと思われる。

試験区内の非つけ加え木にいる幼虫は、すべて移動してきたものである。そのような樹上にいる 2 齢幼虫の個体数は、

非つけ加え木
Trees no egg was placed

2 齢幼虫個体数 No. of 2nd instar larvae on a tree		
Max.	Min.	Mean
13	0	4±4
25	0	4±6
—	—	—
—	—	—
21	0	6±8
25	0	10±8

クモ類個体数 No. of spiders on a tree			幼虫1頭あたりクモ数 No. of spiders per a larva
Max.	Mean	Min.	
13	7.5±2.9	3	1.21
8	4.1±2.0	2	0.40

3~10 頭であることが多く、最大でも 30 頭に満たない。したがって、カラマツ試験区にいるこれらの幼虫の個体数は、およそ 120~400 頭と推測される。ふ化した樹上から分散していった 1 齢幼虫の個体数が、数千頭であると思われるのに比較して、この数は非常に少ない。分散していった幼虫の大部分は、カラマツ試験区以外へ飛散したものである。しかし、おりにふれて観察したところでは、樹木園の中にはマイマイガ幼虫は見つかっていない。これらの大部分は樹木園の外へ分散していったか、あるいは餌となる植物上にうまく到達することができずに死亡したものであると思われる。したがって、ここではこれらのものを便宜上一括して死亡として取り扱うこととする。

卵期につけ加えられた実験区のうち、クモ類を除去することによって捕食を防止した 303-1 区の幼虫

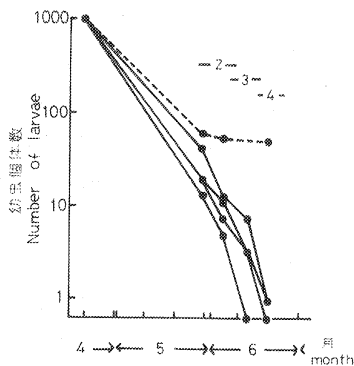
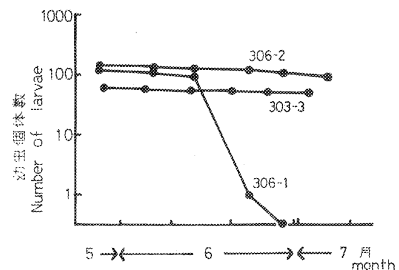


Fig. 16 卵期につけ加えられ、鳥類あるいはクモ類による捕食が防止されたマイマイガ幼虫（点線）とクモ類による捕食は大部分防止されたが、鳥類による捕食は全く制限されていない実験区の各樹上の幼虫（実線）の生存曲線
The survivorship curves of artificially released *Lymantria dispar* in egg stage on larch trees. The larvae of dotted line were protected from predation by birds and spiders, and others were protected from predation by spiders.

Fig. 17 目の大きさの異なる 2 種の ケージ 中でのマイマイガの幼虫の生存曲線
The survivorship curves of artificially released larvae of *Lymantria dispar* on larch trees. 303-3, 306-2 were protected from predation by all kinds of birds, 306-1 were protected from predation by large birds as *Sturnus sturninus*.



個体数は、2 齢時以後も時間の経過とともに減少していく。しかし、鳥類とクモ類による捕食を防止した 303-3 区（ただし、その他の捕食性昆虫、あるいは寄生性昆虫の活動は自由なままにまかせている）の個体数は、ほとんど減少していない（Fig. 16）。2 齢以後の幼虫の死亡要因として、鳥類による捕食は重要な役割を果たしていることが推測される。この試験区においては、スズメとムクドリがこの時期の幼虫を捕食するところが観察されている。スズメは 1971～74 年の間は毎年捕食をしていたが、ムクドリによる捕食は 1972 年にのみ観察された。すなわち、卵期につけ加えられた 302 区の幼虫は、6 月上旬にムクドリによって捕食されているところが認められているが、ムクドリはケージをかけたカラマツ樹上に放飼された幼虫を捕食することができないため、これらの樹上の幼虫はこの期間にはほとんど死亡していない（Fig. 17, 306-1 区, 306-2 区）。また、6 月上旬には、スズメの通過できる 306-1 区でも死亡した個体は少なく、この時期の死亡がムクドリによる捕食に基づいていることが推測される。

スズメは 1971 年、1972 年には 6 月中旬から、1974 年には 5 月下旬からこのカラマツ試験区へ飛来して、幼虫を捕食するところが観察されている。302 区では、1972 年 6 月 14 日に生息していた幼虫の 93.9% が 23 日までの 9 日間になくなったが、同じ時期に、スズメの通れる大きさの目のケージの中の幼虫（306-1 区）の 99% が死亡した。しかし、スズメの入れないケージの中にある 306-2 区の幼虫は 2.5% しか死亡していない。6 月 14 日以後の 302 区における個体数の減少はスズメによる捕食によるものと思われる。1 齢時からスズメに捕食された 303 区、ムクドリとスズメの 2 種の鳥類による捕食を受けた 302 区では、幼虫個体数は 6 月上旬から高率な減少を示している。しかし、3 齢時以後にスズメによる捕食を受けた 301 区では、6 月中旬からの減少が大きい。このように、鳥類による捕食を受け始めた時期と、マイマイガの個体数に高率な減少が引き起こされた時期とはおおよそ一致する傾向が認められた。

鳥類による捕食を完全に防止した 306-2 区では、2 齢時につけ加えられた幼虫の 70.8%、すなわち 85 頭（雌 46 頭、雄 39 頭）、303-3 区では 2 齢時の 73.3%、すなわち 44 頭（雌 20 頭、雄 24 頭）のマイマイ

ガが羽化した。鳥類による捕食以外の死亡要因では、分散後の幼虫に高率な死亡をひき起こすことはないものと思われる。

3 齢時に室内へ持ち帰って飼育された 79 頭の幼虫 (312 区) は 6 月下旬～7 月上旬にブランコサムライコムバチにより 13 頭、寄生性のハエ類により 1 頭死亡した。野外の幼虫がブランコサムライコムバチによって死亡した時期も、室内における観察時期と一致した。スズメによる捕食がない場合にも、この実験区ではブランコサムライコムバチによる高率な死亡がひき起こされる可能性はあった。現実にはその死亡時期よりもスズメによる捕食を受けた時期の方が早く、幼虫の体内に寄生していたブランコサムライコムバチの多くも、寄主についたままスズメに捕食されたものと推測される。また、すでに述べたように、ケージをかけたトドマツにつけ加えられた各実験区では、ブランコサムライコムバチは重要な死亡要因ではなかった。このように、ブランコサムライコムバチによる死亡率は年によって著しく異なり、マイマイガの密度を長い期間にわたって、低く保つような要因としての働きは期待されない。その他の試験地の場合と同様、このカラマツ試験地においても、鳥類による捕食がそのような死亡要因として重要なものであらうと推測される。

4-2-2. スズメによる捕食

マイマイガの幼虫が、スズメによってどのように捕食されるかを解明する試みの 1 つとして、3 齢、4 齢、あるいは 5 齢の各齢幼虫をカラマツ試験区に同時につけ加え、体の大きさと捕食の関係を見た。カラマツ試験区の東半分には、1 本に 100 頭ずつの各齢幼虫がつけ加えられた供試木があり (高密度域)、西半分には 10 頭ずつつけ加えられた供試木がある (低密度域)。307 区の幼虫のうち、東半分の高密度域の各齢幼虫はほとんど同様な経過で死亡していて、4 齢幼虫 (307-3 区) と 5 齢幼虫 (307-5 区) の全部、3 齢幼虫の大部分 (307-1 区) は放飼後 2 日以内に捕食された (Fig. 18)。西半分の低密度域の幼虫の大部分

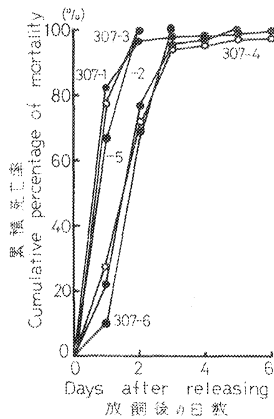


Fig. 18 マイマイガの齢の異なる幼虫のスズメによる捕食に基づく死亡の経過

The mortalities of different instar larvae of *Lymantria dispar* on larch trees. The mortalities were caused mainly by *Passer montanus*.

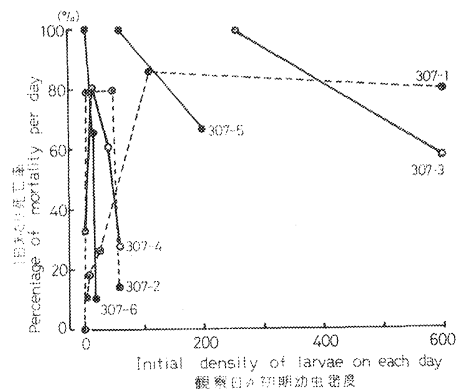


Fig. 19 齢の異なるマイマイガ幼虫の初期幼虫密度とスズメによる 1 日あたり死亡率との関係

The daily percentages of mortality of different instar larvae of *Lymantria dispar*. The mortalities were caused mainly predation by *Passer montanus*.

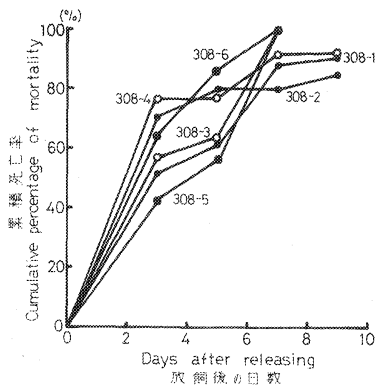


Fig. 20 齢の異なるマイマイガ幼虫の、スズメによる捕食に基づく死亡の経過
The mortalities of different instar larvae of *Lymantria dispar* on larch trees. The mortalities were caused mainly predation by *Passer montanus*.

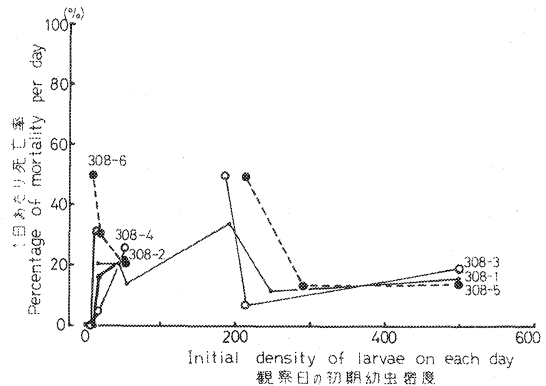


Fig. 21 齢の異なるマイマイガ幼虫の初期幼虫密度とスズメによる1日あたり死亡率との関係
The daily percentages of mortality of different instar larvae of *Lymantria dispar*. The mortalities were caused mainly predation by *Passer montanus*.

は、高密度域の幼虫よりも遅れて捕食されたものと思われる。ここでは5齢幼虫(307-6区)だけが放飼後3日以内に100%捕食されている。高密度域では、それよりも体の小さい4齢幼虫も5齢幼虫と同じように捕食されており、同じ大きさの幼虫でも密度によって、若干異なって捕食されることがあると思われる。ところで、幼虫密度に対する各齢幼虫の被捕食率は、高密度域と低密度域とで異なった傾向があるようである(Fig. 19)。これらの両域のマイマイガ幼虫は、異なる個体数のスズメによって捕食されたものと思われる。つまり、高密度域の3齢幼虫(307-1区)、低密度域の3齢幼虫(307-2区)と4齢幼虫(307-3区)は、密度が低下すると急激に被捕食率が低下しており、密度が低下するとスズメの個体数が少なくなっているものと推測される。スズメははじめに高密度域の幼虫を捕食し、それらの大部分が捕食されてしまった後、スズメの一部分の個体が低密度域に移って捕食したものと思われる。

同様の実験を1974年にも実施した(308区)。低密度域では5齢幼虫がその他の齢の幼虫よりも早期に100%の捕食を受けたが、高密度域では4齢幼虫も同じころに100%の捕食を受けている。この傾向は、307区における実験結果と一致する。高密度域、低密度域における死亡の経過を累積死亡率の変化によってみた(Fig. 20)。放飼後5日間の累積死亡率の増加のし方は、高密度域と低密度域とでおよそ等しいものである。放飼後5日目ごろからは高密度域での上昇があるが、低密度域ではそれほどの上昇がなく、7日目以後には累積死亡率の上昇はほとんどないようである。高密度域の4齢幼虫、5齢幼虫は7日目までに100%死亡した。放飼後の5日間は、高密度域の幼虫も低密度域の幼虫もほぼ同じように捕食されているが、その後は高密度域の幼虫が多く捕食されたものと思われる。1日あたりの被捕食率も5日目以後に高くなっているため、初期幼虫密度との明りょうな関係は認められない。しかし、高密度域に属する308-3区、308-5区では、比較的多数の幼虫がいる時点で100%の捕食を受けている(Fig. 21)。高密度域と低密度域の幼虫を捕食したスズメの個体数が異なる可能性が高い。

以上のような点から、308区における捕食の経過は次のようなものであろうと推測される。すなわち、捕食開始後の数日間は、幼虫の大きさや密度を全く識別せずに捕食したものと思われる。こうして低密度

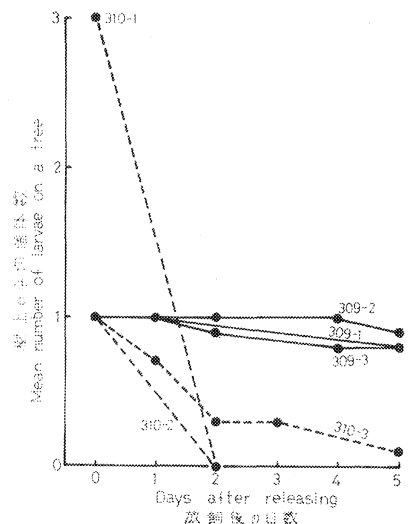
域の幼虫が少なくなるにつれて、大部分のスズメは高密度域へ移って捕食したと思われる。307 区では、高密度域の幼虫の大部分が捕食されてから低密度域の幼虫が捕食されたが、308 区では、高密度域の幼虫が捕食されてしまったところには、低密度域の幼虫もすでに大部分が捕食されており、スズメはふたたび低密度域へ戻って捕食することをしなかったものと思われる。このような、幼虫密度に対する反応のずれが両区の間が存在した理由を以下に考察した。

捕食に基づく累積死亡率は、307 区では放飼後 2 日間でおおよそ 90% 以上であるが、308 区では 5 日間でもおおよそ 70% にすぎない。両区ともに幼虫は同様な分布のしかたであり、307 区よりも 308 区の、幼虫を捕食する能率が低下したものと考えられるような要因はない。したがって、スズメ 1 羽あたりの餌量、すなわちマイマイガの幼虫個体数が 307 区よりも 308 区の方が多かったか、あるいは捕食したスズメの個体数が、307 区よりも 308 区の方が少なかったものと思われる。ところで、放飼時の幼虫の体重は 3 齢幼虫が約 27 mg, 4 齢幼虫が約 229 mg, 5 齢幼虫が 706 mg であった。したがって、放飼された幼虫の総重量は 307 区がおおよそ 320,000 mg, 308 区が 530,000 mg である。両区の幼虫重量にはかなりの差があった。放飼した 5 日後には 308 区の幼虫の重量は 206,000 mg であった。308 区における 1 日あたりの被捕食重量は約 82,000 mg (放飼後 3 日間の平均) であると推測されるので、放飼後 4 日めの 308 区の幼虫重量が、放飼直後の 307 区の重量とおおよそ等しいものであろう。1 日あたりの被捕食重量は 307 区が 108,000 mg, 308 区が 82,000 mg (放飼後約 3 日間) あるいは 99,000 mg (放飼後 5 日目以後) であり、この値は両区の間に着しい差はない。したがって、これらの両区の幼虫はほとんど、同数のスズメによって捕食されたものと思われる。つまり、捕食開始後の数日間は、308 区におけるスズメ 1 羽あたりの餌量が豊富なため、スズメは必要なだけの幼虫を容易に捕食することが可能であったものと思われる。このため、スズメは幼虫密度とは無関係な捕食であっても十分に捕食できたものであろう。しかし、幼虫個体数が少なくなった 4 日めごろからは、とりわけ低密度域の幼虫個体数が少なくなり、多くのスズメは高密度域だけで捕食することになったものと思われる。

カラマツ試験区につけ加えられたマイマイガ幼虫が、スズメに捕食された後に追加してつけ加えられた幼虫と、カラマツ試験区以外のカラマツに初めてつけ加えられた幼虫の死亡を比較した (Fig. 22)。点線

Fig. 22 スズメによってマイマイガ幼虫が捕食されたカラマツ上に追加してつけ加えられた幼虫 (点線) と試験区以外に初めてつけ加えられた低い密度のマイマイガ幼虫の死亡の経過

The survivorship curves of low density subpopulations of *Lymantria dispar*. Dotted lines are the larvae which were placed on the trees after the larvae of *Lymantria dispar* were predated, and others are the larvae which were placed on the trees in other part of the tree garden for the first time.



は追加してつけ加えられた幼虫、実線は初めてつけ加えられた幼虫の生存曲線である。追加してつけ加えられた幼虫は、比較的短期間に高率の捕食を受けて死亡した。しかし、カラマツ試験区以外のカラマツにつけ加えられた幼虫は、ほとんど死亡していない。スズメの飛来が観察されている場所に、同じように低い密度でつけ加えられた幼虫であっても、スズメがマイマイガ幼虫を捕食したところのある場所とない場所とでは、捕食され方が異なるものと思われる。シラカンバ試験区における実験と同様、若齢のころからきわめて低い密度で生息している幼虫は、捕食を免れて樹上に残りやすいことが考えられる。

5. II の 考 察

餌条件、あるいは無機環境条件がマイマイガの生育に好適な林地において、その生息さえもほとんど確認できないほどの低い密度でしか発生していないことがある。このような林地に人為的につけ加えられた数千頭のマイマイガのほとんど全部は、幼虫期、あるいは蛹期に死亡してしまい、成虫まで発育を続けて産卵した個体はきわめて少ない。このため、多くの場合においては、次世代の発生は全く見られないか、あるいはつけ加えられた個体数よりも、はるかに少ない個体数でしか発生しえないものと推測された。その理由の1つは、1齢幼虫期に風による分散があり、このために、ふ化した幼虫の大部分(90%以上)が、ふ化した樹上からいなくなってしまうことである。こうして分散した個体の大部分は、適当な寄主植物へ定着できないか、定着できたとしても何らかの理由で死亡するものが多いと思われる。もっとも、マイマイガの産卵数は400~700粒にもなるので、分散後に残った幼虫の死亡率が低い場合には、個体数は急激に増加するものと考えられる。現実には、そのような林地においても、金網ケージをかけて天敵類の活動を妨げた条件下につけ加えられたマイマイガの各齢幼虫は80%以上の生存率で発育を続け、大発生時と同じ程度の被害をひき起こし、羽化個体数も多かった。羽化した成虫は正常に産卵しているので、次世代の個体数はつけ加えられた個体数よりもはるかに多くなるものと推測された。このような点から、これらの林地では、マイマイガはいつでも大発生のような密度にまで増殖できる能力を持っているにもかかわらず、通常は環境抵抗が大きいためきわめて低い密度でしか発生しえないものと考えられる。

マイマイガの環境抵抗は病気、寄生性の天敵類、あるいは捕食性の天敵類の3つに大別できるであろう。大発生時の個体群では病気はしばしば死亡率のうで大きな割合を占めているが、低密度な発生状態において採集された卵からふ化した幼虫、あるいはそれらを羽化後交尾させて得た卵からふ化した幼虫には、罹病個体はほとんど観察されない。低い密度で発生しているマイマイガ個体群の環境抵抗として、病気が重要な役割を果たしているとは考えられない。

捕食性の天敵には昆虫類、クモ類、鳥類、あるいは小型の哺乳動物などがあるが、アリ類による少数の例を除いて、昆虫類や哺乳動物による捕食はほとんど観察されていない。捕食者による死亡のなかで量的に最も多いものは、鳥類による捕食であった。鳥類による一定期間の捕食の後には、捕食を受ける前には異なる密度であった2つの小集団はほぼ等しく低い密度に決定された。もっとも、樹木園はわずか数haの狭い空間ではあったが、カラマツ試験区とシラカンバ試験区の幼虫を捕食した鳥の種類は一致していず、カラマツ試験区の幼虫はスズメに、シラカンバ試験区の幼虫はコムクドリによって捕食されることが多かった。これは、カラマツ試験区が民家に近く、コムクドリが警戒してさけたためではないかと推測される。しかしながら、いずれにしても鳥類による捕食を防止した場合、あるいは捕食を受けないような場合(古田・小泉, 1975)において、マイマイガの密度は著しく増加するのではないかと推測された。鳥類に

よる捕食はカラマツ人工林,あるいは樹木園のように異なる環境条件下において,密度を低く抑える自然制御要因として重要な役割を果たしていることが共通して判明した。

鳥類は,ある種の昆虫を餌とする場合には,特定の大きさのものを好んで捕食する傾向があるという。つまり,鳥によって捕食される最小の大きさが昆虫各種ごとにきまっているという(TINBERGEN, 1960)。このため,トウヒノシントメハマキ *Choristoneura fumiferana* は4齢までは鳥による捕食を受けず(MORRIS *et al.*, 1958),アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* は5齢になって急激に鳥による捕食を受けている(Itō and MIYASHITA, 1968)。樹木園,あるいは隣接する支場構内に,人為的につけ加えられたマイマイガの1齢幼虫には,スズメによって60~100%にのぼると推定される捕食を受けた例も観察され,スズメは1~6齢の各齢幼虫を捕食することが明らかになった。しかし,観察によれば,このうち1~2齢の幼虫を捕食したスズメは,同じ樹上にいるカラマツオオアブラ,あるいは隣接して植栽されているトドマツ樹上のトドマツオオアブラを捕食していた。行動から推測すれば,スズメはこれらの昆虫類を捕食するために,これらの樹上へ飛来して,マイマイガ幼虫もあわせて捕食しているようである。マイマイガ幼虫だけを捕食していて,捕食量が急激に多くなるのは,ほぼ3齢以後の幼虫を捕食する場合であると思われる。一方,コムクドリはおおよそ3齢以後の幼虫だけを捕食するようであった。3齢以後の各齢の幼虫は,おおよそ同じような経過で捕食されているが,全く同一な経過ではない。たとえば,齢の異なる幼虫がいる場合には,齢の比較的若い小さい幼虫よりも,齢の進んだ大きい幼虫の方が見つけれやすいためか,捕食を免れて樹上に残る個体は齢の進んだ幼虫よりも若い幼虫に多い。また,同じ大きさの幼虫であっても,密度が高いと100%捕食されるものが,密度が低いと捕食を免れて樹上に残る個体があるなど,密度が高いほど小さい幼虫も高率に捕食されるものと思われる。もちろん,これはこの実験区の場合のように,低い密度で発生している場合に限られるべきものであって,大発生のように広い面積にわたって高い密度で発生している場合に,あてはまるものではないことはいうまでもない。

GIBB (1958) は,鳥による捕食が,林分のなかでの局所的な昆虫密度に依存的に引き起こされ,その結果,林分における密度が低くて一定したものになることを観察している。実験を行なったカラマツ人工林,あるいは樹木園においてもこのような傾向が認められるようである。すなわち,鳥類が幼虫密度の異なるマイマイガの小集団を,一定期間にわたって捕食した後は,両集団の密度はほぼ等しく,ともにきわめて低いものとなっていた。ところで,SOLOMON (1949) は,捕食の反応が機能の反応と数の反応の2つの側面を持つことを指摘した。HOLLING (1959) は,餌密度の変化につれて捕食者の数が変化することを数の反応,1頭あたりの捕食者によって捕食される数が,餌密度の変化にもなって変化することを機能の反応と定義した。害虫個体群の密度の上昇に際して,鳥類にも数の反応,機能の反応が認められることがあると思われる。とくに,害虫密度の上昇した区域に鳥が集まることによる数の反応,すなわちHASSELL (1966) のいう behavioral numerical response の例は多いようである(TURCK, 1950; GIBB, 1958, 1966; TINBERGEN, 1960; MORRIS, 1963)。カラマツ人工林,あるいは樹木園内シラカンパ実験区において,鳥に数の反応があったものと思われる。そしてまた,樹木園内のカラマツ実験区以外のカラマツに,きわめて低い密度でつけ加えられた幼虫に捕食された個体がほとんど無かったことから推測されるように,カラマツ実験区の幼虫を捕食したスズメにも数の反応があったものと思われる。しかしながら,そのような数の反応を示した鳥類は,マイマイガがつけ加えられる以前から,その実験を行なった試験区を含む空間で餌をとっていた数羽~10数羽の鳥である。つけ加えによらない自然な昆虫個体群であれば,昆

虫が鳥類の餌としての条件を満足する以前の発育段階、あるいは齢に達する以前からいた鳥類である。数の反応は、これらの鳥類がマイマイガの密度の高い試験区に集まって捕食したこと、あるいは餌の探索に向ける時間のうちの多くの部分をマイマイガに向けたことによるものであって、鳥類の空間分布の変化をとまなうと推測されるような数の反応とは、異なるものであろう。鳥類の空間分布の変化、あるいは単位面積あたりの鳥類の個体数に変化がなくても、換言すればそのような変化をひき起こせないほど昆虫の密度が低い場合であっても、昆虫密度の局所的な違いに応じて数の反応があるものと推測される。一方、鳥類の捕食には、sigmoid 型の機能の反応をとるものがあるという（桐谷・中筋, 1973）。TINBERGEN (1960) は、昆虫の発生密度の低いところでは、鳥の摂取した餌の中に占めるその種の昆虫の割合は低く、少し密度が高くなるとその割合は急激に上昇するが、より高密度になるとかえって低下することを観察している。これは、そうした機能の反応によるものではないかと思われる。Mook *et al.* (1960) はこれを説明して、低密度な発生の場合には鳥が餌としての昆虫に十分な経験を持つことがなく、逆に高密度では餌のメニューに変化を持たせようとしているためであるという。しかし、この説明、とりわけ低密度な場合の説明は、正しくないように思われる。その理由を説明するためには、鳥がどのように捕食するかということを考える必要がある。

いうまでもなく、鳥がある種の昆虫を捕食するということは、餌となる昆虫を偶然に発見し、それを捕食することから開始される。昆虫が餌としての条件を十分に満たしているならば、鳥はこの種の昆虫がもう少しみつかるかどうか周辺をさがすものと思われる。しかし、これが餌としての条件に欠けるところがあったり、他種の昆虫の方がより満足度の高いものならば、あるいは少しさがしただけでは続けて発見することが困難な状態であるならば、鳥の捕食行動の対象は主として他種の昆虫に向かわざるを得ないであろう。1, 2 齢幼虫、あるいはカラマツ実験区以外の、カラマツ 1 本に 1 頭ずつというような少ない個体数でつけ加えられた幼虫が、捕食されにくかったのはそのような理由によるものであると思われる。しかし、条件を満たし、少しの探索でもつづけて捕食ができるようであれば、鳥はこの昆虫をつづけて捕食するものと思われる。この際、昆虫が密度の高い小集団を形成しているならば捕食は容易であり、探索するために動きまわらなくてもよい。しかし、それが密度の低い小集団であるならすぐに幼虫は捕食されてしまい、鳥は別の集団をさがしにいかなばならなくなる。こうして幼虫の残っている高密度な小集団に、鳥が集まって捕食するものであろう。これが、密度を異にして加えられたマイマイガが、コムクドリに初めて捕食された場合の反応の内容である。高密度な小集団の幼虫が多数のコムクドリによって 100% 捕食されつくすと、コムクドリはふたたびマイマイガをさがし始め、一部分のものは以前に捕食し残っていた個体のいる低密度な小集団へと戻ってくる。また、別のものは、他の小集団の幼虫を探索していくものと思われる。マイマイガ幼虫の捕食に十分経験を積んだ鳥は、幼虫密度の差を識別することができるようになり、シラカンバ実験区、あるいはカラマツ実験区で明らかになったように、高密度な小集団をえらんでいくものと思われる。追加してつけ加えられた幼虫では、高密度につけ加えられた幼虫が捕食されてから、低密度につけ加えられた幼虫が捕食されているのは、このためである。同数の幼虫がいくつかの小集団に分かれて存在している場合には、それらのうちでもっとも多くの幼虫のいそうなところから、捕食されるようである。すなわち、以前に捕食したことのある場所であるかどうかがこの場合の行動を決定する要因である。同じように、低い密度であって、鳥がかなり入念にさがさなくては捕食できないような低い密度の場合には、以前に多くの幼虫が捕食された場所の幼虫から、順に捕食されているのはそのためであろうと

思われる。捕食の経験のない場所につけ加えられた幼虫は、ほとんど捕食されていない。しかし、捕食の経験のない場所であっても、それが高密度な小集団としてつけ加えられたものであれば、捕食されていることから推論すれば、マイマイガ幼虫を捕食した経験のあるスズメやコムクドリであっても、そのような低い密度の幼虫を捕食するための探索行動がほとんどとられていないものと思われる。以上のような捕食行動を要約すれば、鳥類は最少の労力で、最多の餌をとりうるように捕食しているものであろうと結論される。

観察された2種の鳥類であるスズメとコムクドリは、巣立ちした幼鳥と成鳥とからなる群れの状態で、マイマイガを捕食していることがある。このような場合には、単位時間あたりの捕食能力が大きい。鳥が群れとなって昆虫を捕食していて、それが低い密度の昆虫個体群の密度の決定に重要な役割を果たしている例はキジラミの1種 *Cardiaspina albilexura* にもみられる (CLARK, 1964)。このように、群れ状態で鳥が捕食する行動は、昆虫の環境抵抗として重要なものである場合があるにもかかわらず、育すうのための捕食ではないため比較的軽視されてきたようなきらいがある。しかし、人為的につけ加えられた実験個体群、ビデオカメラなどによる観察装置、あるいは金網ケージなどを使った環境要因の制御などが組み合わせられて、より広範な研究が行なわれたならば、このようなかたちの捕食の果たしている役割はいっそう明らかになるものと思われる。

各実験区につけ加えられた幼虫は、ほとんど100%近く捕食されることが多かった。しかし、マイマイガが絶滅することなく生息を続けていくためには、いくらかの個体は捕食を免れて生き残ることが必要である。カラマツ試験区やシラカンバ試験区に密度を異にしてつけ加えられたマイマイガ幼虫のうち、少数の個体がつけ加えられた低密度な実験区の幼虫に、捕食を免れたものがあつた。また、カラマツに低密度につけ加えられた幼虫には、捕食を受けたものはほとんどなかった。このような、きわめて低い密度で生息している個体によって、マイマイガ個体群が存続しているものと思われる。雌成虫のもつ強力な性誘引力は、こうしたかたちでの存続を可能にするものの一つであらうと思われる。

寄生性の天敵類はその種類も多く、それらの中には高い寄生率をみるものも少なくない。これらの実験区のマイマイガにも、ブランコサムライコマユバチや寄生性のハエ類などのようにそれだけで100%近い死亡をひき起こすものがある。しかもこのような寄生性昆虫による死亡は、終齢幼虫とか蛹の段階であらわれることが多く、羽化成虫の個体数を決定するうえで重要な要因となることがあらうと思われる。しかしながら、鳥類による捕食活動が盛んな場合には、鳥だけでも昆虫の密度制御要因として十分な捕食をするうえ、それらの寄生性昆虫も寄主であるマイマイガが幼虫とともに鳥に食われてしまうことが多く、重要な役割を果たしていることは少ないであらう。また、これらの寄生性の天敵類の多くは、マイマイガ以外の昆虫類にも寄生するものと思われ、マイマイガの密度が低い場合には、それらの天敵類の密度はそのような他種の昆虫の密度と密接な関係があるものと推測される。このためか、同一の場所であっても寄生率は年により著しく異なっていて、ある世代には有力な天敵として観察されたものであっても、その他の世代ではそれほど有力なものではないことが多い。長い年月にわたって、密度を低く抑える要因としては、あまり重要な役割を果たしていないものと思われる。

Ⅲ トドマツオオアブラ (*Cinara todocola*) の環境抵抗

1. はじめに

1-1. はじめに

トドマツ造林地において、トドマツオオアブラによる高密度な寄生を受けたトドマツは、衰弱・枯死するものが多い。とりわけ植栽後3年ほどの間は、寄生を受けた造林木の大半が翌年には枯死するなど（山口, 1973a）、トドマツオオアブラは、北海道におけるトドマツ造林地の害虫のなかでもっとも重要なものである。

トドマツオオアブラの1世代の期間は短く、また1年に経過する世代数も6~7世代と多い。そのうえ春から夏には胎生の単為生殖によって増殖するが、産仔数が1雌あたり30~100にのぼるほど増殖率が高い。このため、短期間で個体数は急激に増加する。このようにして、植栽直後の造林地に侵入したトドマツオオアブラは、数年のうちに30~70%の造林木上に広がり、およそ10年ほどにわたって高密度な発生を続けることが多い。しかし、その後は密度が低下し、また寄生を受けても枯死しないトドマツの割合が多くなる。このためトドマツオオアブラによる被害地は、植栽後10年以内の造林地に限定されており、トドマツオオアブラはこのような若い造林地の害虫であるといわれている。

加害年数がこのように限定されているため、植栽後何年めにトドマツオオアブラが造林地に侵入して増殖を開始するかにより、寄生を受けるトドマツの割合や枯死する本数、あるいは枯死木の空間的な分布が異なるものと考えられる。一般に、造林の際の植栽本数は収穫時の期待本数の2倍以上であり、その間、何回かの除、間伐によって本数の調整を行なうものである。このため、害虫の寄生による少数の造林木の枯死自体は、それほど問題にされていない。しかし、植栽後数年以内に、10%以上にのぼる枯死木がでたり、上長成長の低下した被害木が小集団、あるいは大集団状にでる場合には、その部分に穴があくことになり、また樹冠の閉鎖が遅れて林分の成立、成長量に大きな影響を与えることになる（山口, 1973a）。山口（1973a）はトドマツオオアブラによる被害の解析から、植栽直後から2年めまでにトドマツオオアブラが侵入して増殖を開始する場合には、その後の林分の成立に疑問があるが、3年め以後の侵入の場合には被害は大幅に軽減されるものとみている。したがって、造林地に侵入した直後、あるいはそれらが増殖を開始した直後に受ける環境抵抗が強く、トドマツオオアブラの増殖とその後の分布の拡大が制限される場合には被害は軽減あるいは回避されることになる。こうした環境抵抗の解析は生態学的にみて興味深いだけでなく、林業経営上からもきわめて重要な問題であると思われる。人為的につけ加えられた実験個体群によってその解析を試みた。

ところで、このように造林地において問題となるトドマツオオアブラも、天然林の稚幼樹上にはほとんど発生が見られず、天然林では害虫として全く問題とならない。天然林においてトドマツオオアブラの発生を抑制している要因がどのようなものであるかを解析し、それらの要因のうち、どれが造林地に欠けているものであるかを推測することは容易なことではないが、一応、トドマツ樹上に侵入した直後のトドマツオオアブラの環境抵抗、とりわけ生物的要因に限定して造林地との比較、検討を行なった。

1-2. 生活史

トドマツオオアブラの生活史は次のとおりである。越冬卵のふ化は4月下旬から5月上旬にみられる

(札幌地方)。ふ化した幼虫はすべて無翅の胎生雌虫である。この幼虫は3齢を経過したのち5月下旬に成虫となる。その後およそ5～6世代を経過するが、第2世代には有翅型の成虫が現われることがあり、有翅型の大部分はこの第2世代に集中する。第3世代以降は無翅の胎生であることが多く、9月ごろから有性世代に入る。造林地への侵入は有翅雌成虫によるものと思われるが、造林地内の造林木相互の移動は有翅、無翅双方の雌成虫によって可能であり、また有性世代の無翅成虫によっても引き起こされているものと思われる。幹母と称する第1世代と、有性世代である最終世代のものは、トドマツの枝条部で生活することが多いが、その他の世代のものは幹、枝、あるいは落葉層中の根元の部分にコロニーを形成して生活する。1頭の雌成虫から胎生される仔虫は好適な条件下の第1世代で約100頭、第2世代以後で30～40頭である。有性雌成虫は11月下旬ごろまで産卵をつづけるが、5℃以下の低温では産卵できないため(山口, 1973b), 産下される卵数は10個以下のことも多い。

他のアブラムシ類と同様、トドマツオオアブラにも各種のアリが集まっている。アカヤマアリ *Formica sanguinea*, クロヤマアリ *F. fusca*, ムネアカオオアリ *Camponotus herculeanus*, トビイロケアリ *Lasius niger*, クロクサアリ *L. fuliginosus*, クシケアリ類 *Myrmica* sp. などが集まっている。これらのアリのうち、トビイロケアリはほとんど例外なく土莢を作り、その中にトドマツオオアブラを閉じ込めている。その土莢の中に天敵類を見ることはまれである。土莢はトビイロケアリ自身の生活上の要求から作られるものであろうが、トドマツオオアブラを天敵類、あるいは無機環境条件の悪化から保護する効果も持っているものと思われる。なお、トビイロケアリもトドマツオオアブラの有性世代の時期には、ほとんど土莢を作らない。その他のアリではまれに土莢を作ることもあるが、トドマツオオアブラをどの程度に保護しているかは不明である。

トドマツオオアブラの寄生性天敵、捕食性天敵類は少なくない。寄生性天敵にはキバラオオアブラバチ *Pauesia inouyei*, モミオオアブラバチ *P. momicola* などがある。また捕食性の天敵にはスズメ *Passer montanus* のような鳥類、クモ類、あるいは昆虫類などがある。捕食性昆虫にはヘリヒラタアブ *Didea alneti* やヒメカメノコテントウ *Propylaea japonica* など21種が挙げられているが(山口, 1972), 今回の実験でもそのうちかなりのものが観察された。

以下において寄生率、密度、あるいは数度という言葉を使用した。これらはここでは次のように定義される。すなわち、寄生率とは実験区の供試木のうち、トドマツオオアブラの生息の認められる本数の割合、密度とは供試木1本あたりの平均個体数、数度とは供試木のうち生息の認められているトドマツ1本あたりの平均個体数である。トドマツ樹上に到達して増殖を始めたトドマツオオアブラの個体数は、急激

Table 9. トドマツオオアブラの寄生度別平均個体数 (山口, 1968)
The mean number of *Cinara todocola* in each degree
of abundance (YAMAGUCHI, 1968)

寄生度 Degree of abundance	平均個体数 Mean No. of <i>Cinara todocola</i> \bar{x}	S	$S\bar{x}$	精度 (%) ($S\bar{x}/\bar{x} \times 100$)	必要サンプル数 No. of samples required $\epsilon=0.1$
1	31	25	4	13	67
2	188	88	14	7	22
3	599	226	36	6	15
4	1,256	523	135	11	17

に増加する。このため若い造林地では寄生を受けたトドマツには枯損するものが多く、応用的には寄生率が被害の程度の指標となるほど重要なものである。

樹上の生息個体数の測定にあたっては、目測による直接観察に基づく全数調査と寄生度による調査を実施した。このうち、寄生度による調査法は山口、平佐、高井（1964）によって開発されたもので、樹上にあるトドマツオオアブラのコロニー数と、そのおよその大きさをもとにして個体数を測定するものである。なお、この方法による精度と必要標本数は Table 9 のとおりである（山口、1968）。

2. 人工造林地における環境抵抗 (1)

空沼施業実験林内帯状皆伐人工造林地

2-1. 試験地および実験の概要

空沼施業実験林は札幌市南区に位置し、定山溪営林署管内に属する。エゾマツ、トドマツを上層木とする天然林で面積約 120 ha であるが、周辺の人工造林地、天然林などを含めて一大森林地帯の中に位置している。この実験林のほぼ中央部の標高 500 m の地点に、天然林を幅 50 m、長さ 600 m の帯状に皆伐してトドマツを植栽した約 3 ha の造林地がある（1969年秋植栽）。この造林地に試験地を設定した。1971～1973年の3か年にわたって、この造林地におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の密度を寄生度によって調査したところ、各年ともに発生はきわめて軽微なものであった。すなわち、トドマツオオアブラの

Table 10. 空沼施業実験林内、帯状皆伐人工造林地における
Summary of the procedure of the experiments on
todocola in the todo-fir plantation at Soranuma

実験区 Exp. No.	主要な実験目的 Substance of experiment	実験内容 Outline of method
101	自然な個体群の密度変動 Fluctuation of density of natural population	寄生度 Degree of abundance
102	増殖開始時の死亡要因 Mortalities at the beginning of reproduction	無ケージ、天敵活動 Natural condition
103	"	1月間、ケージによる天敵除去 Exclusion of natural enemies by cage for 1 month
104	"	ケージ使用、天敵活動 Inclusion of natural enemies within cage
105	有性世代の死亡要因 Mortalities of oviparae females	無ケージ、天敵活動 Natural condition
106	"	1月間、ケージによる天敵除去 Exclusion of natural enemies by cage for 1 month
107	増殖開始時の死亡要因 Mortalities at the beginning of reproduction	ケージ使用、天敵活動 Inclusion of natural enemies within cage
108	有性世代の死亡要因 Mortalities of oviparae females	ケージ使用、天敵除去 Exclusion of natural enemies by cage
110	"	1月間、ケージによる天敵除去 Exclusion of natural enemies by cage for 1 month
120	高密度な個体群の死亡 Mortalities of high density population	寄生度 Degree of abundance

寄生しているトドマツの本数は、夏にはいく分多くなるが、それでも寄生率が8%を越えることはなく、密度も最大約2頭にすぎない。この帯状皆伐人工造林地から天然林をはさんで、約300m離れたところにある大面積皆伐人工造林地(1966年植栽、面積約100ha)では、トドマツオオアブラの高密度な発生が認められていた。1971年8月に、この大面積人工造林地の200本のトドマツについて、トドマツオオアブラの生息状況を寄生度をもとに調査したところ、70.5%のトドマツに寄生が認められ、密度は100.2頭に達していた。この造林地は植栽後5年を経過しており、密度は徐々に低下する傾向にあるが、それでも1973年7月には57%のトドマツに寄生があり、密度も52.2頭であった。試験地を設定した帯状皆伐人工造林地と、この大面積人工造林地は距離的に近く、標高もほぼ等しく、しかも同様に西斜面であるなど立地条件は類似している。したがって、実験地の気象条件はトドマツオオアブラの生息に好適なものと思われる。

実験の概要は Table 10 に示した。

この試験地におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の密度を推定し、その個体数の変動のおおよその型を明らかにするため、1971~1973年までの3年間の5~10月にわたって、月に1度ずつ(およそ各月の中旬)、200本のトドマツ樹上のトドマツオオアブラの個体数を調査した(101区)。個体数は寄生度によって推定した。この調査から、試験地では幹母の時期、あるいは有翅雌成虫の分散期、ならびに秋の有性世代の個体数が極端に少なく、これらの時期の死亡に関する要因が、個体群の増殖を妨げるうえで重要な役割を果たしていると推測された。したがって、ここではこのような時期に働いていると思われる

死亡要因の解析に重点をおいて、以下の実験を実施した。

実験の概要 *Cinara*

つけ加え時の 発育段階 Stage of insect released	1本あたり つけ加え数 No. of insects placed on a tree	供試本数 No. of trees used	放飼開始日 Date of release	ケージ使用 期間 Period of cage used
—	—	(200)	—	—
成虫 Adult	1	20	1974. 7. 16	—
”	”	”	”	7. 16~8. 29
”	”	”	”	”
”	5	”	1973. 8. 7	—
”	”	10	”	8. 7~9. 14
”	”	20	1974. 7. 16	7. 16~8. 29
”	”	10	1973. 8. 7	8. 7~
2~3 齢虫 2~3 instar	10	5	1972. 7. 12	7. 12~8. 15
(前年度各区) —	—	(40)	—	—

飛来によってトドマツ樹上へと移入してきた有翅雌成虫、あるいは歩行によって移動してきた無翅の雌成虫に働く死亡要因を解析するため、有翅雌成虫の移動、分散期にあたる7月上旬にトドマツオオアブラを人為的につけ加えて、増殖の経過を観察した。この際、トドマツ樹上へ移入してきたと思われる有翅雌成虫と、無翅雌成虫に働く死亡要因の種類と作用とは著しい差異がないものと思われるので、量的に確保することの容易な無翅雌成虫を用いて実験を行なった。移入してきたトドマツオオアブラが、産仔を開始してコロニーを形成する以前、あるいは開始直後の小さいコロニーの時期に働く捕食性天敵の役割を明らかにするため、トドマツオオアブラをつけ加えてそ

のまま放置した場合(102区)と、天敵類を除去したあとにつけ加えて、それにケージをかけて天敵類の活動を防止した場合(103区)の比較を行なった。また、ケージをかけた場合の天敵類の制御による影響と、無機環境条件の変化などによる影響を区別して考えるため、天敵類を除去しないトドマツにつけ加えてケージをかけた実験区を設定した(104区)。移入してきたトドマツオオアブラの個体数とその後の増殖の関係を見るため、放飼頭数などの条件を異にした同様の実験を実施した(105区、106区、および107区)。

秋期の、有性世代の個体数の減少に関与する要因の働きは、105区、109区、あるいはケージの中で高密度に増殖していた106区、110区のケージを除去した後の個体数の変化と、ケージをかけたままにしている108区を比較、検討して考察した。

2-2. 結果と考察

2-2-1. 自然な個体群の概況

帯状皆伐人工造林地におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の密度と、寄生率の季節的な変化の型は、各年ともおおそ類似していた(Fig. 23)。幹母の時期にあたる6月には、トドマツオオアブラは樹上に全く観察されず、このころには密度はゼロに近いものと思われる。6月下旬～7月上旬の有翅雌成虫による分散期を経て、7月中旬の寄生率はそれ以前よりも若干高くなり、数度もいく分増加している。この時期に、有翅雌成虫による移入と、そのうちのいくらかの個体が増殖を開始していることは観察されている。寄生率の上昇が、これらの有翅雌成虫の移入によるところが大きいことはいうまでもない。7月から8月中旬にかけて寄生率の上昇が認められているが、これはこのころに無翅雌成虫による分散があり、そのうちのいくらかの個体が増殖を開始したためと思われる。寄生率は各年ともに8月がもっとも高く、有性世代になる9～10月に急激に低下している。しかし、密度や数度はこの時期よりも若干遅れて、10月以後に大きく低下している。したがって、9月ごろからはコロニーを単位とするような死亡があり、このため樹上のアブラムシが絶滅するようなことが多くなったものと思われる。10月になると産卵が停止し、胎生雌成虫の生理的な死亡もあるため、数度は必然的に低下するものであるが、そのほかにも上記のようなコロニーを単位とするような死亡によって寄生本数が減少し、このため密度の低下がいっそう著しくなるものと思われる。有性世代の個体数が少ない場合には産卵される個体数も少なくなり、したがって、幹

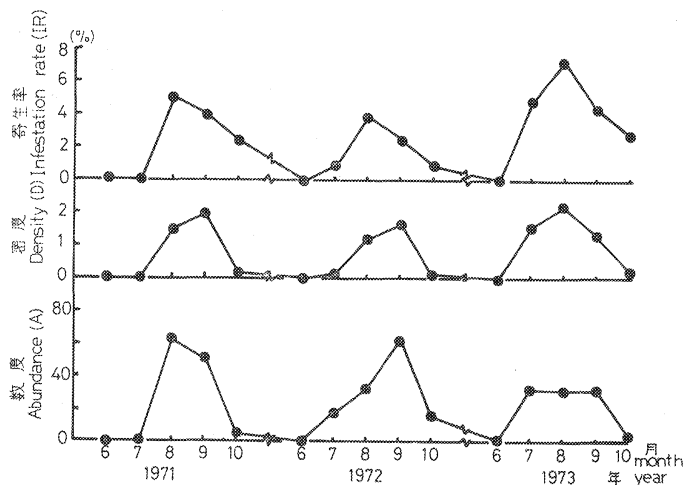
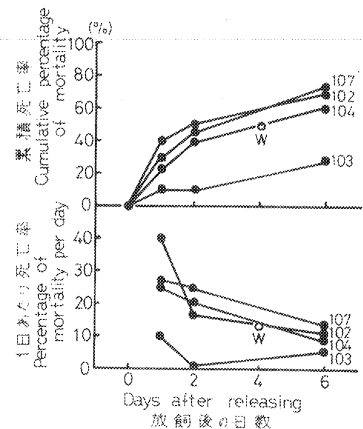


Fig. 23 空沼施業実験林内、帯状皆伐人工造林地におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の寄生率、密度、あるいは数度(1971年10月、1972年7月、1973年10月には全数調査法を併用した。) Fluctuations of the population density of *Cinara todocola* in the plantation of todo-fir at Soranuma.

Fig. 24 種々な条件でつけ加えられたトドマツオオアブラの、放飼後増殖を開始するまで、あるいは開始直後までの累積死亡率、1日あたり死亡率(Wは102区の樹上に観察された有翅雌成虫についての値である。)

The mortality of artificially released *Cinara todocola* in todo-fir plantation. W means the mortality of natural population of alatae females which were observed on the trees of experiment No. 102.



母の数も少なくなる。翌年の世代の密度を決定するうえで、有性世代の死亡率が重要なものとなることが明らかである。

寄生の認められている樹上の個体数、すなわち数度は、夏期には他の造林地に比較してもけっして少ないものではないようであり、これらの造林木が、トドマツオオアブラの増殖に不適当なものであるとは思われない。したがって、移動、分散してきた有翅、あるいは無翅雌成虫が増殖を開始するまで、あるいは増殖開始後の、少数の個体でコロニーを形成しているような場合の死亡要因と、有性世代の死亡要因とが、トドマツオオアブラの増殖と分布の拡大を妨げるうえで、もっとも重要なものであろうと思われる。

2-2-2. 移動・分散期の環境抵抗

有翅、あるいは無翅の雌成虫がトドマツ造林木へ移入してくる場合には、個々の造林木に同時に到達する個体数は、そんなに多いものではない。たとえば、102区には6頭の有翅雌成虫が飛来していたのが観察されているが、それらはトドマツ1本に1頭ずつであった。このため、1本に1頭ずつのトドマツオオアブラをつけ加え、移入してきたアブラムシがトドマツ樹上で増殖を開始するまで、あるいは増殖を開始した直後に、どのような死亡要因の働きを受けて死亡するかを明らかにすることを試みた。つけ加えられたトドマツオオアブラの累積死亡率、1日あたりの死亡率を Fig. 24 に示した。すなわち、自然なままのトドマツにつけ加えられた102区と、天敵類を除去したトドマツにトドマツオオアブラをつけ加え、その直後にケージをかけて天敵類の活動を防止した103区の累積死亡率曲線は、明らかに異なったものである。しかし、天敵類を除去していないトドマツにつけ加え、天敵類を中に入れたままでケージをかけた104区のそれらの曲線は、ケージのない102区と類似したものである。したがって、102区と103区の死亡の経過の差は、ケージをかけることによる無機環境条件の変化によるよりも、天敵類の除去によるものであると推測される。放飼後1日以内の死亡率は、天敵類を除去してケージをかけた103区が最も低く、ケージのない102区がもっとも高い。103区における放飼直後の死亡は、主として放飼時の技術的な欠陥(アブラムシの損傷、トドマツの損傷によるヤニ流出にともなうアブラムシの死亡など)によるものであるが、104区における死亡はそのうえに天敵類による死亡が加わったものでありとと思われる。こうした短い期間に死亡をひき起こしうる天敵は、捕食性の天敵類であろうと思われるが、トドマツ樹上にはクモ類以外には天敵類は少ない。たとえば、102区ではテントウムシ類、ハサミムシ類、あるいはサシ

ガメ類の幼虫各 1 頭が 4 回の調査で観察されたにすぎない。したがって、このような死亡はクモ類を主とする天敵類によって引き起こされたものであらうと思われる。同じように天敵類によって捕食を受ける実験区であっても、ケージのない 102 区の死亡率はケージのある 104 区よりも高い。したがって、この実験区のアブラムシには、つけ加えられたトドマツ樹上から離散した個体があったものと考えられる。以上のような各実験における死亡率をもとに、各死亡要因による放飼後 1 日間のおおよその死亡率を推定した。技術的な欠陥のような理由によるものは 10% (103 区の死亡率)、捕食性の天敵によるものは 17% (103 区と 104 区の生存率より推定)、離散によるものは 20% (104 と 107 区より推定) である。

放飼後 2 日目からの死亡要因は、2 日目までとは若干異なるものと思われる。すなわち、観察によれば、トドマツ樹上で吸汁を開始したトドマツオオアブラには離散していくものは少ないようである。2 日目以後には離散による死亡は少なく、主として生理的な死亡、あるいは捕食性、寄生性の天敵類による死亡が多くなるであらう。生理的な死亡は各実験区ともに同様な割合で現われるものと推測され、寄生性の天敵による死亡は放飼後すぐには現われないので、103 区とその他の実験区の間で放飼後 2 日目から 6 日めにかけて認められる 1 日あたりの死亡率の差は、捕食性の天敵によるものと考えられる。この死亡率は 6 日目まででおおよそ 43~27% である。1 日あたりおおよそ 4~7% となり、上記の放飼後 1 日間の死亡率よりも低い、これ以外にも仔虫が捕食されているものと思われるため、現実にはほぼ同じ程度、あるいはそれよりも若干低い程度に捕食されているのではないかと推測される。

ところで、102 区のトドマツには 7 月 18 日に 4 頭の有翅雌成虫が飛来しているのを見ているが、4 日めにあたる 22 日には 2 頭がいなくなっていた。参考のためこの値を Fig. 24 に挿入しているが、実験区と大きな差はない。

放飼後 6 日目には 102 区、103 区、104 区には生息しているトドマツオオアブラのうち、それぞれ 66.7%、50%、あるいは 62.5% の個体が産卵を開始していて、それら 1 頭あたり 2.5 頭、3.4 頭、あるいは 2.6 頭の仔虫がいた。仔虫は親虫のそばから離れず、親虫とともにコロニーを形成していく。つけ加え

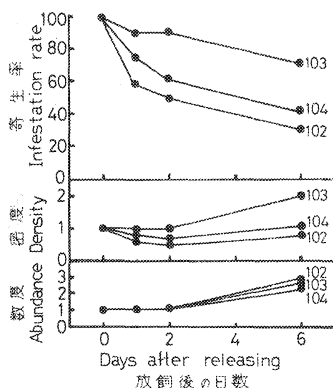


Fig. 25 種々の条件でつけ加えられたトドマツオオアブラの寄生率、密度、あるいは数度の時間的变化
The change in artificially introduced population of *Cinara todocola* in process of time.

られたアブラムシは放飼後の 2 日間ほどは死亡する個体が多く、樹上の個体数は低下するが、その後は産卵を開始するために死亡よりも出生個体の方が多くなり、樹上の数度、密度は上昇する (Fig. 25)。102、103、あるいは 104 区における数度にはほとんど差がない。捕食を免れた成虫が産卵を開始すれば、その後に受ける捕食性天敵の作用はそれほど大きいものとは思われない。捕食性の天敵による死亡がなかった 103 区は、その他の実験区よりも寄生率が高く、このため密度は高いものとなっている。なお、アブラムシが増殖を開始した以後にも寄生率の低下があるが、これについては後で考察する。

つけ加えられた 1 月後に増殖の認められるトドマツの本数、寄生率、あるいは数度を Table 11 に示した。1 本に 1 頭、あるいは 5 頭の成虫を放飼した場合も、ケージによって天敵類を除去した実験区の寄生率が高い。また、天敵類を除去しないでケージをかけている実験区の寄生率は、ケージをかけていない実験区とは

Table 11. 帯状皆伐人工造林地へ種々な条件でつけ加えられたトドマツオオアブラの放飼1月後に増殖の認められている本数、寄生率、あるいは数度

The number of the trees or the percentage of the trees on which *Cinara todocola* were observed after 1 month of release, and the abundance of *C. todocola*

実験区 Exp. No.	1本あたり つけ加え数 No. of insects placed on a tree	供試本数 No. of trees used	ケージの有無 Cage	天敵類の有無 Natural enemies	1月後のトドマツオオアブラ Abundance or number of trees on which <i>Cinara todocola</i> was observed after 1 month of release		
					寄生本数 No. of trees on which <i>C.</i> <i>todocola</i> was observed	寄生率(%) % of trees on which <i>C.</i> <i>todocola</i> was observed	数度 Abundance
102	1	20	無 Absent	有 Present	3	15.0	31 ± 35
103	"	"	有 Present	無 Exclosed	8	40.0	25 ± 26
104	"	"	有 Present	有 Inclosed	4	20.0	24 ± 11
105	5	"	無 Absent	有 Present	7	35.0	25 ± 18
106 } 108 }	"	"	有 Present	無 Exclosed	18	90.0	63 ± 26
107	"	"	有 Present	有 Inclosed	7	35.0	44 ± 30

ば等しい。捕食性天敵類を主因とする放飼後1月間の寄生率の低下は、1頭放飼の各実験区でおよそ50%、5頭放飼の実験区で61%であろうと推測される。天敵類の働きを防止することによって、トドマツオオアブラの寄生率が高くなったことは明らかである。この帯状皆伐人工造林地においては、トドマツオオアブラの分布の拡大が抑えられている理由の1つが、クモ類を主とする天敵類にあると思われる。

クモ類の個体数と増殖、寄生の関係は支場構内における実験の項において述べる。ところで、1月後の103区の寄生率は40%、106区、108区がそれぞれ90%であり、天敵を防止していても100%とはなっていない。つけ加え時の技術的な欠陥によっても、5頭の成虫がすべて死亡するようなことはほとんど考えられない。また、増殖を開始していたにもかかわらず1月後にはいなくなっていたトドマツもあるが、このようなものはつけ加え時の欠陥によるとは考えられない。したがって、つけ加えられた成虫、あるいは産みつけられた仔虫の生育に、不適当なトドマツもあるのではないかと思われる。

1973年につけ加えられた各実験において、産みつけられた卵を1974年には120区と称し、これについてふ化後の発育経過を観察した。すなわち、5月11日には40本のトドマツのうち17本に合計519個、平均

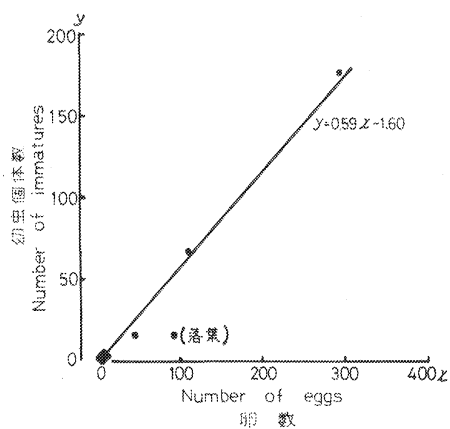


Fig. 26 トドマツ樹上のトドマツオオアブラの卵数と、その樹上における2齢幼虫個体数
The relationship between the number of eggs of *Cinara todocola* on a tree and the number of 2nd instar immatures on the tree in the todo-fir plantation at Soranuma.

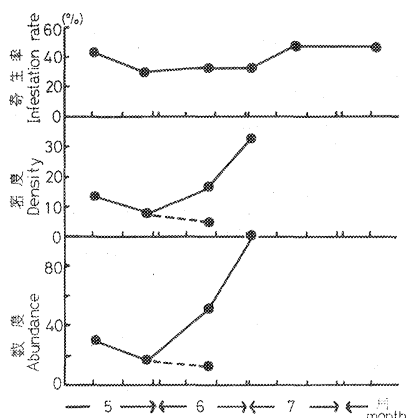


Fig. 27 1973年に設置された各実験区に産みつけられたトドマツオオアブラの卵をもととする1974年の個体群(120区)の寄生率, 密度, あるいは数度(点線は幹母のみの値である。)

The change in high density population of *Cinara todocola* (No. 120). The population was based on the eggs which were deposited by females of artificially introduced population in the previous year. Dotted line shows the numbers of the 1st generation and not includes the immatures of 2nd generation.

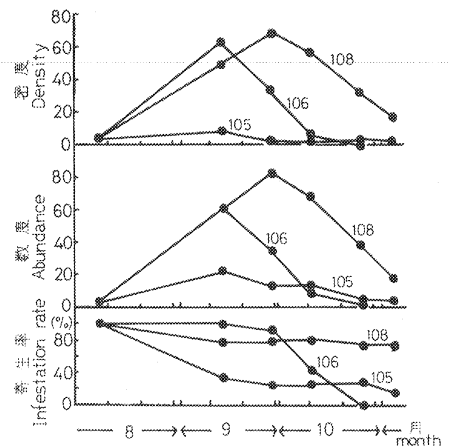
30.5±74.1個(異常落葉の1本を除く)の卵があった。5月28日には、このうち12本に合計278頭の2齢幼虫、6月18日には150頭の成虫がいた。成虫個体数は卵数の28.9%である。この値は北海道喜茂別町において観察されている、1968年5月14日の卵数と6月17日の成虫数の割合42.9%(山口, 1973b)と著しく異なるものではない。卵数と2齢幼虫数(5月28日)の関係を図示したところ、異常落葉のあった1本を除外すれば、直線回帰があてはめられる(Fig. 26)。卵数が2.7以下で2齢幼虫数はゼロとなることになる。観察によれば、成熟卵が5個以上存在する場合には、すべてのトドマツ樹上に2齢幼虫が認められたが、4個以下の場合には8本のうち3本にしか幼虫は見られていない。平均2.2±1.1個の卵しか産みつけられていないような少数の個体の場合には、絶滅した例が多い。卵から幹母成虫にかけての寄生率の低下は、このようなものであろう(Fig. 27)。7月2日に1頭、17日に10頭の有翅の雌成虫、あるいは6頭の無翅雌成虫が新しくトドマツ上にいて産卵を開始しているところが観察されている。このような有翅、あるいは無翅の雌成虫によるトドマツ間の移動によって7月上旬には寄生率が上昇した。また、幹母の産卵開始とともに密度や数度も上昇した(Fig. 27)。120区のように卵密度が高くなった場合には、トドマツオオアブラは春から夏にかけて高密度な発生を続けるものと思われる。この試験地における自然な個体群では、前年の有性世代の成虫がいても幹母の生息がほとんど認められない理由の一つは、それらの有性世代の個体数が少ないため(Fig. 23)、産みつけられる卵数が少なく、したがって幹母が成虫となる以前に死亡することであろう。

2-2-3. 有性世代の環境抵抗

自然な個体群の観察において、トドマツオオアブラの寄生率、密度、あるいは数度の減少は特に、秋の有性世代に著しい傾向があった。このような減少をひき起こす要因を解析するため、種々な条件でつけ加えられていたトドマツオオアブラの、秋期における死亡の経過を観察した(Fig. 28)。自然なままのトドマツにつけ加えられた105区のトドマツオオアブラの11月の寄生率は9月時の58%、数度は24%に低下して、およそFig. 23の自然な個体群の場合と同様な経過で減少した。ところで、天敵類を除去したケージの中につけ加えられている108区の、トドマツオオアブラの寄生率は9月時の85%、数度は32%である。ケージの中では寄生率、個体数ともに低下は少ない。有性世代を主体とする10月下旬の個体数は、上記の105区では平均6±4頭にすぎないが、108区では39±36頭であり、ケージの有無によって明らかに異なる。

Fig. 28 自然なまま,あるいはケージをかけて天敵類を除去したトドマツにつけ加えられたトドマツオオアブラの増殖経過 (106区は9月14日にケージを取り除いたものである。)

The changes in artificially introduced populations of *Cinara todocola* in the todo-fir plantation at Soranuma. No. 106 population was excluded from natural enemies till 14th of Sep. using cages, and since then the population was exposed to natural enemies.



9月中旬まで108区と同様な条件下にあった106区,あるいは103区からケージを除去したところ寄生率は急速に低下した。10月下旬には全く絶滅している。しかし,クモ類を主とする天敵類を中に入れたままケージをかけていた104区,あるいは107区からケージを除去した場合には,寄生本数は減少していない。ケージを除去することによって,トドマツオオアブラをとりまく微気象などの条件が著しく変化し,このためトドマツオオアブラが脱出,移動して106区の寄生率が低下したものであれば,104区や107区にも同様な寄生率の減少がなければならない。しかし,そのような現象は観察されなかった。したがって106区における寄生率の低下の主因は,ケージを除去することにより天敵類の攻撃を受けるように

Table 12. 空沼施業実験林内, 帯状皆伐人工造林地におけるトドマツ造林木樹上のトドマツオオアブラの天敵類の個体数。20本のトドマツからたたき落とした天敵類のトドマツ1本あたりの個体数 (林試北海道支場昆虫研究室, 1972; 1973; 1974より作製)

The mean number of natural enemies of *Cinara todocola* on a tree in todo-fir plantation at Soranuma (Entomological Laboratory, Hokkaido Branch, Gov. For. Exp. Sta., 1972; 1973; 1974)

調査日 Date	捕食性天敵類個体数 No. of predators on a tree					
	クモ類 Spiders	テントウムシ類 Coccinellidae	ヒラタアブ類 Syrphidae	カゲロウ類 Hemerobiidae Chrysopidae	ハサミムシ類 Dermoptera	サシガメ類 Reduviidae
1971. 6. 1	1.7					
7. 8	1.0					
8. 11	1.0			0.05		
9. 7	1.8			0.30		
10. 15	1.9		0.05			
1972. 5. 24	3.1	0.10				0.05
6. 15	1.2	0.05				
7. 12	1.7	0.05				
8. 11	4.5			0.25		
9. 7	4.7		0.05	0.20		
10. 11	8.3		0.30	0.05	0.05	
1973. 6. 26	1.4	0.05				
7. 18	3.1			0.05	0.05	0.10
8. 14	6.4		0.05	0.10		0.05
9. 18	5.5	0.15	0.05	0.15		0.10
10. 12	3.8	0.05		0.10	0.15	

なったことであろうと思われる。ところで、この造林地の20本のトドマツ造林木の樹上に生息する捕食性の天敵類の個体数を、3年間にわたって調査しているが、Table 12 に示したようにクモ類以外には個体数の多い天敵はない（林試北海道支場昆虫研、1972, 1973, 1974）。しかしクモ類が寄生率の低下を起こしたものであったならば、104区や107区でも低下がなくてはならない。そのような低下が観察されていないので、その他の捕食者のうち、とりわけ106区において観察されるものが重要な役割を果たしているものと思われる。106区のトドマツ樹上の天敵類を各観察日にみたところでは、9月29日に11頭のヘリヒラタアブの幼虫、10月11日に3頭のヘリヒラタアブの幼虫と1頭のサシガメ類がいた。とくに、ヘリヒラタアブの個体数は、この造林地のなかでも106区に特に多いように推測されている。また、同様な条件の実験である110区でも、10月13日に1頭のヘリヒラタアブの幼虫を見ている。ヘリヒラタアブは、サシガメ類やハサミムシ類のような天敵類とは異なり、トドマツオオアブラのコロニーの中、あるいは周縁にいてアブラムシを捕食している。アブラムシのコロニーが小さい場合にはそのコロニーを形成している全個体を捕食しつくしてしまうことが多く、その後は別のコロニーへと移って捕食をつづけるよう

Table 13. トドマツオオアブラの生息しているトドマツ樹上にヘリヒラタアブの幼虫のいる場合といない場合との寄生本数、数度の変化の比較（105, 106区）
The change of the abundance and the number of the trees, on which *Cinara todocola* were observed, within a period of time with or without *Didea alneti*

期 間 Period of the days	ヘリヒラタアブの有無 Trees on which <i>Didea alneti</i> was present or absent	トドマツオオアブラの生息状況 No. of trees on which <i>C. todocola</i> were observed and the abundance					
		頭初の本数 No. of trees at the beginning	期末の本数 No. of trees at the end	本減少率 % of trees decreased	頭初の数 Abundance of <i>C. todocola</i> at the beginning	期末の数 Abundance of <i>C. todocola</i> at the end	数減少率 % of abundance decreased
1973. 9. 14 } 9. 29	頭初に在る Present at the beginning	0	—	—	—	—	—
	頭初にいない Absent at the beginning	17	14	17.6	47 ± 31	29 ± 32	39.2
	期末に在る Present at the end	6	5	16.7	77 ± 24	29 ± 40	61.8
	期末にもいない Absent at the end	11	9	18.2	32 ± 21	29 ± 29	9.2
	天敵除去区 Exclusion of enemies	7	7	0.0	60 ± 43	84 ± 79	-39.6
9. 29 } 10. 11	頭初に在る Present at the beginning	5	0	100.0	29 ± 40	0	100.0
	頭初にいない Absent at the beginning	9	9	0.0	29 ± 26	13 ± 12	53.5
	期末に在る Present at the end	2	2	0.0	72 ± 1	24 ± 3	66.7
	期末にもいない Absent at the end	7	7	0.0	16 ± 9	10 ± 10	36.0
	天敵除去区 Exclusion of enemies	7	7	0.0	84 ± 79	70 ± 73	16.6
10. 11 } 10. 27	頭初に在る Present at the beginning	2	0	100.0	24 ± 3	0	100.0
	頭初にいない Absent at the beginning	7	5	28.6	10 ± 12	6 ± 4	39.8
	期末に在る Present at the end	0	—	—	—	—	—
	期末にもいない Absent at the end	7	5	28.6	10 ± 12	6 ± 4	39.8
	天敵除去区 Exclusion of enemies	7	6	7.4	70 ± 73	45 ± 39	35.6

である。この試験地では、ヘリヒラタアブが観察された樹上のアブラムシは、次回の観察日には絶滅していた。ヘリヒラタアブは、トドマツオオアブラを捕食して絶滅させることがあるものと思われる。いうまでもなく、ヘリヒラタアブの見られないトドマツには、調査した以外の日にもヘリヒラタアブがいなかったとはいいい切れない。特に、コロニーが小さく、全個体が捕食されつくした場合にはいなくなっているものと思われる。しかし、トドマツオオアブラが残っている場合には蛹化時を除いて、ヘリヒラタアブがトドマツを離れていくことは少ないものと思われる。したがって、ヘリヒラタアブの見られないトドマツには、ヘリヒラタアブはいなかったか、あるいはいたとしても一時的なものであったと一応仮定して、これらの樹上でのトドマツオオアブラの寄生率、数度の時間的な変化と、ヘリヒラタアブのいる場合との変化を比較した (Table 13)。

有性世代に入って、雌成虫が産卵を開始する10月下旬までをおよそ3期にわけた。第1期は9月14～29日の胎生雌虫により有性虫が胎生されている時期であり、樹上の個体数は増加傾向にあるものと思われる。第2期は9月29日～10月11日の、胎生雌虫が死亡していく一方、新しく胎生される個体数も少なくなる時期で、個体数は減少傾向に転向する時期である。第3期は10月11～27日の、胎生雌成虫が急激に死亡していき、ほとんど有性虫のみからなる時期である。個体数は著しく減少するが、実際に産卵にあずかる個体数はこの期末の個体数に近いものと思われる。第1期の頭初には、トドマツオオアブラのいるトドマツでヘリヒラタアブのいるものはなかったが、期末には6本にヘリヒラタアブがいた。この6本の頭初のアブラムシの平均個体数は、 76.5 ± 23.7 頭であったが、その他のトドマツでは 31.5 ± 20.6 頭にすぎなかった。しかし、期末には両者の個体数はほぼ等しくなっていた。また、ケージの中の108区では、この期間に個体数が増加している。この第1期の期末、すなわち第2期の頭初にヘリヒラタアブのいたトドマツ樹上のアブラムシは、期末までに絶滅した。第2期の頭初には、ヘリヒラタアブのいなかったトドマツのうち、アブラムシの個体数が 72.0 ± 1.4 頭の2本には期末にヘリヒラタアブがいたが、 16.1 ± 8.9 頭の7本にはいなかった。ヘリヒラタアブとアブラムシの関係は第1期と類似している。なお、ケージをかけている108区の頭初の個体数は、ヘリヒラタアブがみられた樹上と近似したものであったが、個体数は16%の減少にすぎない。第2期の期末、すなわち第3期の頭初に、ヘリヒラタアブのいた樹上のアブラム

Table 14. 105区, 106区のトドマツ樹上のトドマツオオアブラの個体数と、
そのうちヘリヒラタアブ幼虫のいる本数の割合
The number of *Cinara todocola* on a tree and the percentage
of the trees on which *Didea alneti* was observed

調査日 Date	9月29日, Sep. 29			10月11日, Oct. 11		
トドマツオオ アブラの個体 数 No. of <i>Cinara</i> <i>todocola</i> on a tree	ヘリヒラタアブ のいるトドマツ の本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブ のいないトドマ ツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was absent	ヘリヒラタア ブのいるトド マツの割合 % of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブ のいるトドマツ の本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブ のいないトドマ ツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was absent	ヘリヒラタア ブのいるトド マツの割合 % of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed
1～20	0	4	0.0	0	4	0.0
21～40	0	3	0.0	0	3	0.0
41～60	1	2	33.3	0	0	—
61～80	3	2	60.0	2	0	100.0
81～100	1	0	100.0	0	0	—
101～	1	0	100.0	0	0	—

シは絶滅した。この第 3 期にはヘリヒラタアブの個体数は少なくなっているが、胎生個体の死亡が多くなってアブラムシも大きく減少し、ケージの内外の死亡率はおおよそ等しい。以上のようにヘリヒラタアブによる捕食によって寄生率が低下した現象は Fig. 23 に認められたような自然な個体群の秋期における寄生率、あるいは密度の低下をよく説明するものと思われる。

ところで、樹上のトドマツオオアブラの個体数別にヘリヒラタアブのいる本数の割合を見ると、Table 13 から推測されるようにヘリヒラタアブはアブラムシの個体数の多い樹上に認められる傾向がある (Table 14)。天敵類を除去している 108 区の 9 月中旬から 10 月下旬までの個体数の変化率は 0.75 であるが、ヘリヒラタアブのいる各実験区では 0.05 に達している (変化率 = 期末の個体数 / 頭初の個体数)。これは、ヘリヒラタアブが樹上にいる個体数の多いトドマツオオアブラを 100% 近く捕食して絶滅させるためであろうと思われる。

有性世代の成虫は 10 月下旬ごろから産卵を開始する。1973 年 11 月 5 日の調査では 105 区には 19 頭の雌成虫と 17 個の卵、ケージをかけていた 108 区には 105 頭の雌成虫と 632 個の卵があった。1974 年 5 月 11 日に調査したところ、105 区には 35 個の成熟卵が、108 区には 551 個の成熟卵があった。この試験地において、平均 2 個以上の卵が産みつけられている。有性雌成虫の産卵を抑制するような要因が存在しているとは思われない。

この試験地においてはヘリヒラタアブによって個体数が減少しないならば有性世代の個体数の顕著な減少はない。したがって、その場合には卵は十分に産みつけられるものと思われ、クモ類などによる幹母の死亡も少なく、トドマツオオアブラは高い密度で世代をくりかえすものと推測される。すなわち、ヘリヒラタアブを主とする捕食性の天敵類によってトドマツオオアブラの寄生率、あるいは密度が Fig. 23 のように低く保たれているものと思われる。

3. 人工造林地における環境抵抗 (2)

樹木園内造林地

3-1. 試験地および実験の概要

林業試験場北海道支場樹木園には、あわせて 0.5 ha ほどのトドマツの若い造林地がある。このうちの一部分におよそ 3 a の造林地 (1971 年春植栽) がある。頭初には、トドマツがおおよそ 1 m 間隔に 300 本植栽されていたが、1971 年、1972 年には全く手入れがなく放置されていて、とりわけ夏期には草丈 2 m のキクイモが一面に繁茂し、この被陰を受けて枯死するものが多かった。このため 1973 年にはおよそ 131 本となっていた。1973 年にこの造林地のトドマツに生息するトドマツオオアブラの自然な個体群の調査を行なったところ、およそ 4.6% にあたる 6 本に弱度な寄生を受けていた。この造林地におけるトドマツオオアブラはきわめて低い密度に保たれているものと思われる。この造林地に試験区を設定した。試験区は 1973 年以後はほぼ 3 週間ごとに草刈りを実施した。

樹木園の中にはトドマツの造林地が数か所に分かれて存在している。このうち、試験区から約 20 m 離れた造林地 (造林地 I) は面積およそ 0.2 ha の、10 数年生のシラカンバとカラマツの粗な列状植栽地に樹下植栽されたものであり、ここにはトドマツオオアブラの高密度な発生が認められているため、適宜対照区として使用した。このほかにももう 1 か所 (造林地 II) で、トドマツオオアブラの自然な個体群の生息状況の簡単な調査を行なった。これらの結果は Table 15 に一括した。この樹木園においては、トド

Table 15. 林業試験場北海道支場構内6地点におけるトドマツオオアブラの寄生率, 密度, あるいは数度 (1973年9月27日調査)
Density, abundance, or the percentage of trees infested by *Cinara todocola* at 6 places in Hokkaido Branch of Gov. For. Exp. Sta. (Survey on Sep. 24, 1973)

地 点 Place	樹 齢 Age of tree	樹 高 Height of tree cm	調査本数 No. of trees observed	寄生本数 No. of trees on which <i>C. todocola</i> were observed	密 度 Density	数 度 Abundance	寄 生 率 % of trees on which aphids were observed
試 験 区 Exp. field	3	30	131	6	1.4*	31.0*	4.6
造 林 地 I Plantation I	10	100	100	47	55.8*	118.6*	47.0
造 林 地 II Plantation II	6	70	"	8	8.8	109.5	8.0
圃 場 I Nursery I	3	20	"	0	—	—	0.0
圃 場 II Nursery II	10	100	"	"	—	—	0.0
圃 場 III Nursery III	6	50	108	6	5.6	101.5	5.6

*: 寄生度をもとに推定

マツオオアブラは部分的には高密度な発生をしているが、試験区においてはきわめて低密度な発生状態であるといえる。

この試験区における実験のほか、それらの実験を補足する諸実験を樹木園に隣接する支場構内圃場で実施した。支場構内圃場にはあわせて約 0.5 ha ほどの面積にわたってトドマツの苗木、あるいは約 7 年以下の若いトドマツが植栽されている。圃場にはトドマツオオアブラの自然な個体群はほとんど認められないようであるが、その一部分 (圃場Ⅲ) には低い密度での発生がみられている (Table 15)。ここは約 1 a の小面積な昆虫飼料林であり、1966~1969 年に 20 cm 間隔で植栽されたトドマツが、10 年生以上のシラカンパやトドマツの間に存在している。補足実験の大部分は圃場Ⅲで実施したが、一部分は圃場Ⅰにおいて実施した。

実験の概要は Table 16 のとおりである。空沼施業実験林内、帯状皆伐人工造林地における実験結果、あるいはトドマツオオアブラの生活史から推測して、この試験区においても、新しくトドマツ樹上に移ってきたトドマツオオアブラが増殖を開始すると、秋の有性世代の死亡に関与する要因が、個体群の分布の拡大と密度の上昇を妨げるうえで、重要な役割を果たしていると思われる。したがって、ここでも、これらの時期に働く死亡要因の解明に、重点を置いた実験を実施した。とくに、試験区に近い造林地Ⅰに高密度に発生していることから、大量の有翅雌成虫が移動、分散している可能性が高いものと思われる。このため、各トドマツ樹上につけ加えられた幼虫個体数は、原則として 1 本に 5 頭とした。

トドマツオオアブラが増殖を開始するところに、どのような要因が重要な役割を果たしているかを調べた。とくに、クモ類を主とする天敵類による捕食を重点的に調査した。すなわち、樹上の天敵類を 1 時的に取り除いたトドマツにつけ加えられたトドマツオオアブラ (207 区)、そのようなトドマツにケージをかけて天敵類を長期にわたって除去した場合 (212 区)、あるいは天敵類を除去しない場合 (203 区) などの死亡の経過を比較・検討した。とくに、ケージによる無機環境条件の変化による影響と、天敵類による影響とを区別して考えるため、天敵類を中に入れたままで、ケージをかけた実験区 (206 区) における増

Table 16. 林業試験場北海道支場構内におけるトドマツオオアブラの実験の概要
 Summary of the procedure of the experiments on *Cinara todocola*
 in the field of Hokkaido Branch, Gov. For. Exp. Sta.

実験区 Exp. No.	実験内容 Substance of experiment	実験地点 Place	つけ加え時の 发育段階 Stage of insect released	1本あたり つけ加え 頭数 No. of insect placed on a tree	供試本数 No. of trees used	放飼開始日 Date of release	ケージ使用 期 間 Period of cage used
201	無ケージ, 天敵活動 Natural condition	圃場 Nursery	成虫 Adult	10	10	1971. 8. 14	—
202	"	"	"	5	21	1973. 8. 8 ~8. 21	—
203	"	試験区 Exp. field	"	"	10	1973. 8. 15	—
204	"	圃場 Nursery	"	"	20	1974. 8. 19	—
205	ケージ使用, 天敵活動 Inclusion of natural enemies within cage	"	1~2 齢虫 1~2 instar	"	10	1973. 8. 8	8. 8~
206	"	試験区 Exp. field	成虫 Adult	"	"	1973. 8. 15	8. 15~
207	つけ加え時のみ天敵除去 Exclusion of natural enemies just at the time of releasing	"	"	"	"	1973. 8. 16	—
208	"	圃場 Nursery	"	"	"	1974. 8. 19	—
209	"	"	1 齢虫 1st instar	10	2	1971. 8. 14	—
210	"	"	"	3	3	"	—
211	ケージ使用, 天敵除去 Exclusion of natural enemies by cage	"	1~2 齢虫 1~2 instar	5	10	1973. 8. 8	8. 8~
212	"	試験区 Exp. field	成虫 Adult	"	"	1973. 8. 15	8. 15~
213	"	圃場 Nursery	1 齢虫 1st instar	10	4	1971. 8. 14	8. 14~9. 14**
214	"	"	"	3	3	"	"
220	寄生度 Degree of abundance	試験区 Exp. field	—	—	(131)	—	—
221	"	造林地 I Plantation I	—	—	(36)*	—	—
222	"	圃場 Nursery	—	—	(108)	—	—

*: 1974 年には 20 本について実施。In 1974, 20 trees were observed.

**： 1 部分のみ除去。Partly removed on Sep. 14.

殖本数の比較を行なった。同様の実験は圃場Ⅲあるいは圃場Ⅰでも実施した。なお、1973 年につけ加えられた 212 区に、産みつけられた卵数は 3,500 粒以上にのぼった。1974 年にはこれらの卵からふ化したトドマツオオアブラの観察を行ない、天敵類の果たしている役割を推測した (220 区)。また、無機環境条件、とりわけ降雨による影響を 202 区、203 区、あるいは 207 区において観察した。

有性世代の、個体数の減少に関する要因の観察を上記の各実験区において実施した。とくに、ヘリヒラタアブがどのようなトドマツに多く観察されるか、あるいはまたヘリヒラタアブがいる場合といない場合とで、樹上のアブラムシの個体数の変化のし方がどのように異なるかを推測した。

トドマツオオアブラに集まるアリの種類と、トドマツオオアブラの増殖との間に関連が認められるので

はないかと思われる例が多い。このため、トドマツオオアブラに集まってくるアリの種類と、野外に分布する種類を対比した。すなわち、1973年9月16、25日(圃場Ⅲ)、9月26日(試験区、圃場Ⅰ、Ⅲ、造林地Ⅰ、Ⅱ)に、各地点に15~20枚のシャーレを1mの等間隔に配置し、約5gずつの白砂糖をその上に置いて、集まってくるアリの種類を観察した。

1971年につけ加えられたアブラムシは、支場構内で採集した個体を苗木で増殖させたものであり、1973年、1974年は造林地Ⅰで採集したものを用いた。

3-2. 結果と考察

3-2-1. 移動・分散時の環境抵抗

試験区において、天敵類を除去したトドマツと除去しないトドマツにトドマツオオアブラをつけ加え、その後の増殖の経過を観察した(Table 17)。クモ類などの天敵類を自然なままに放置している203区の、10本のトドマツにつけ加えられたトドマツオオアブラは、放飼した1月後に30%、すなわち3本の樹上で

Table 17. トドマツオオアブラをつけ加えた樹上での、放飼した1月後の生息状況

The percentage of the trees on which *Cinara todocola* were observed after 1 month of releasing, and the abundance of *Cinara todocola*

地 点 Place	実験区 Exp. No.	実 験 内 容 Substance of experiment	供試本数 No. of trees used	寄生して いる本数 No. of trees on which <i>C. todocola</i> were observed	寄 生 率 % of trees on which <i>C. todocola</i> were observed	数 度 Abundance
試 験 区 Exp. field	203	ケージ無, 天敵活動 Natural enemies present, without cage	10	3	30.0	25 ± 16
"	207	ケージ無, つけ加え時のみ天敵除去 Natural enemies are exclosed just at the time of releasing, without cage	"	"	"	30 ± 16
"	212	ケージ有, 天敵除去 Natural enemies are exclosed by cage	"	8	80.0	39 ± 17
"	206	ケージ有, 天敵活動 Natural enemies are inclosed within cage	"	4	40.0	23 ± 16
圃 場 Nursery	201	ケージ無, 天敵活動 Natural enemies present, without cage	"	7	70.0	—
"	202	"	21	3	14.3	37 ± 4
"	204	"	20	2	10.0	22 ± 1
"	205	ケージ有, 天敵活動 Natural enemies are inclosed within cage	10	0	0.0	—
"	208	ケージ無, つけ加え時のみ天敵除去 Natural enemies are exclosed just at the time of releasing, without cage	30	10	33.3	27 ± 22
"	209	"	2	1	50.0	—
"	210	"	3	0	0.0	—
"	211	ケージ有, 天敵活動 Natural enemies are inclosed within cage	10	8	80.0	—
"	213	"	4	4	100.0	—
"	214	"	3	3	"	—

増殖していた。一方、トドマツオオアブラをつけ加えた後、クモ類を落下させないように注意して寒冷紗のケージをかけた、206 区の 10 本のトドマツのうち 40%，すなわち 4 本で増殖が認められた。それらの 2 区の数度はほとんど等しく、クモ類などの天敵類の活動を自由なままにしておく場合には、ケージをかけてもかけなくても寄生率、あるいは数度はおおよそ同じような値となっている。ところで、アブラムシを放飼する際には、クモ類などの天敵類を樹上からたたき落としてとり除いたが、その後は自由なままにしておいた 207 区の 10 本のトドマツのうち 3 本で増殖が認められている。その割合、あるいは樹上の個体数などは原則的にクモ類の活動を全く自由なままにしておいた 203 区、あるいは 206 区とほとんど異ならない。これらに反して、樹上のクモ類をとり除いてつけ加え、その後も天敵類が侵入しないようにケージでおおった 10 本のうち、8 本で増殖が認められた (212 区)。

試験区における上記のような実験結果から、侵入してきたトドマツオオアブラの増殖を妨げる役割をクモなどの天敵類が果たしていることが推測される。この点を確認するため、圃場Ⅲ、あるいは圃場Ⅰのトドマツを供試木として同様の実験を実施した。その結果は Table 17 に一括した。クモ類などの天敵類を自由なままに放置した圃場Ⅲのトドマツは 31 本であり (201 区, 202 区)、このうち約 32% にのぼる 10 本で増殖が認められていた。試験区と同様に、5 頭の成虫をつけ加えた 202 区だけに限定すれば 21 本のうち 3 本、すなわち 14.3% である。また、圃場Ⅰには 20 本の実験区 204 を設定したが、これには 2 本、すなわち 10% の樹上で増殖が認められた。つけ加えられた供試虫の発育段階以外の点では、試験区における 206 区と同様な処理をした 205 区の 10 本のトドマツには、1 月後に増殖している例はなかった。また、試験区における 207 区と同様な処理をした 208 区の、30 本のトドマツにはおおよそ 33%，すなわち 10 本に増殖が認められた。これらと類似した処理区ではあるが、供試虫の発育段階あるいは放飼頭数などの条件が異なる 209 区、210 区の 5 本のうち 1 本、すなわち 20% で増殖が認められた。一方、1～2 齢幼虫について 212 区と同様な処理を行なった 211, 213, 214 の各区の、17 本のうち 15 本、すなわち 88% に増殖が観察されている。試験区と圃場における実験条件は必ずしも同一とは限らないが、実験内容の共通な実験区ごとにおおよそ類似した寄生率となっている。

これらの実験から、クモ類などの天敵類は、移入してきたトドマツオオアブラが増殖を開始するのを防止するうえで、重要な役割を果たしていて、クモ類の活動が期待されない場合には、移入してきたトドマツオオアブラのほとんどが増殖を開始するものと推測された。また、一時的にクモ類をたたき落としによって除去しても、それらの樹上には 1 日以内にふたたびクモ類が見つかる例が多い。この傾向は、放飼後の時間の経過にともなう死亡率の、変化のうえでも観察される。すなわち、放飼した直後の 1 日間の死亡率は 204 区が 89% であり、クモ類を除去した 208 区が 63.3% である。この死亡率には有意な差がある ($P > 0.01$)。クモ類がいる場合といない場合の死亡率は、明らかに異なるものといえる。しかし、2～3 日め、あるいは放飼後 5 日間の累積死亡率では有意な差がなくなっている。一時的にクモ類を除去しても、クモ類が樹上に移ってくるにつれて死亡が生じ、結果的には同じようになってしまう。移入してきたトドマツ樹上におけるクモ類の個体数よりも、造林地全体にわたるクモ類の密度がアブラムシの寄生率を決定するうえで、重要な要因となるものと思われる。

天敵類を自然なままに放置している実験区に生息しているクモ類の個体数を調べたところ、201 区は 1.0 ± 1.8 頭 (1971 年 8 月 17 日調査、目測)、試験区と圃場Ⅲ (1973 年 8 月 31 日調査、目測) の各 10 本のトドマツにはそれぞれ 2.9 ± 0.9 頭、 6.4 ± 2.8 頭であった。また、204 区に隣接する 208 区の 10 本

のトドマツ樹上のクモ類を、樹冠下に敷いた白布の上
にたたき落として調査したところ、 6.3 ± 3.1 頭のク
モ類が観察された（1974 年 8 月 19 日）。それぞれの
実験区に、つけ加えられたトドマツオオアブラ 1 頭あ
たりのクモ類の個体数は、201 区が 0.1 頭、203 区が
0.6 頭、204 区が 0.7 頭、202 区が 1.3 頭と推測され
た。放飼の 1 月後のアブラムシの寄生率は 201 区が 70
％、203 区が 30％、204 区が 10％、202 区は 14.3％で
ある。また、トドマツオオアブラを放飼した後、クモ
類を落下させないようにしてケージをかけた、205 区
のトドマツには、おおよそ 6.4 ± 2.8 頭（目測）、206
区には 2.9 ± 0.9 頭のクモ類がいた。これらの実験区
におけるトドマツオオアブラ 1 頭あたりのクモ類の個
体数は、206 区がおおよそ 0.6 頭、205 区がおおよそ 1.3

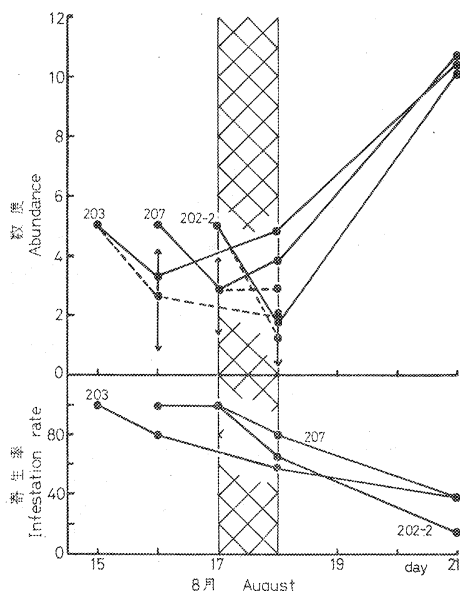


Fig. 30 ケージをかけずにつけ加えられたトドマツオオアブラの、放飼後数日間の数度と寄生率の変化（斜線部分、すなわち8月17日には99mmの降雨を見た。なお、点線は密度である。）
The changes in artificially introduced populations which were released at the rainy day (the amount of rainfall was 99 mm) (No. 202-2), the previous day (No. 207) or two days before (No. 203). Dotted line shows density.

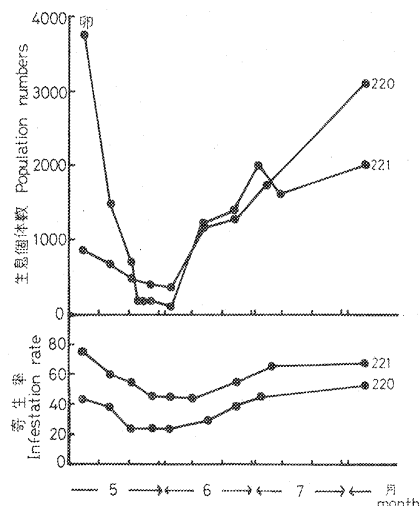


Fig. 31 試験区 (220 区), あるいは造林地 I (221 区) に産みつけられたトドマツオオアブラの、春から夏への増殖経過
The changes in the populations in the experimental field (No. 220) or in the plantation I (No. 221). No. 221 was natural population, and No. 220 population was based on the eggs which were deposited by females of artificially introduced population in the previous year.

1973 年につけ加えられた、各実験区のトドマツオオアブラの最終世代によって、試験区に産下された卵を220区と称し、これについてその後の増殖経過を観察した (Fig. 31)。1973年にケージをかけていた、212区を主とする試験区のトドマツオオアブラによって産下された卵のうち、1974年4月15日に外見上ほぼ健全であろうと推測された卵数に対して、幹母である第1世代の成虫個体数はきわめて少ないものとなっている。とくに、ふ化時期から成虫になるまでの期間における個体数の減少には、著しいものがある。このような個体数の減少は、自然な個体群である造林地 I (221 区) のトドマツオオアブラよりもはるかに大きい。これは、試験区の幹母がスズメによって大量に捕食されたことも、その一因となっている。すなわち、5月21日の調査に際して、試験区には10数羽のスズメが飛来して、トドマツオオアブラを捕食しているところが観察されていた。スズメがしばしば飛来して捕食しているように思われた1本のトドマツについていえば、5月21日に生息していた193頭のうち、64.3%に相当する124頭が1日で捕食され、5月22日にいた69頭のうち、31.9%に相当する22頭が同様に1日間で捕食されている。5月21日から25日までの連続した4日間の観察によれば、トドマツオオアブラの個体数の減少は、スズメの飛来した樹上に多い (Fig. 32)。観察時間にスズメの飛来しなかったトドマツでも、それ以外の時間に飛来している可能性もあり、そのような樹上におけるスズメによる捕食は、必ずしも否定はされない。しかし、死亡率がゼロのものは、スズメの飛来の見られていないトドマツに限られており、スズメが捕食しな

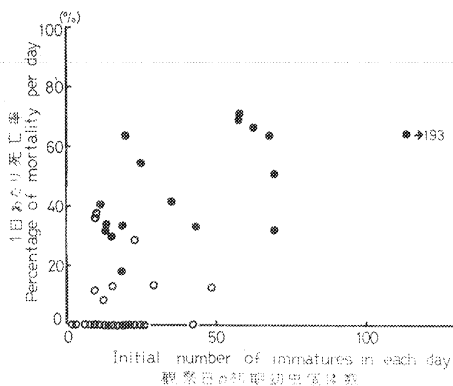


Fig. 32 5月21日から24日までの各1日間のトドマツオオアブラの死亡率(220区)(黒丸は、各日25分間の観察期間中にスズメの飛来を観察されたトドマツ樹上の、白丸は観察されなかった樹上のトドマツオオアブラである。)

The daily mortality of *Cinara todocola* on a tree in experimental field from 21th to 24th of May. Black is the mortality on the tree on which the predation of immatures by *Passer montanus* was observed during 25 minutes observation in each day.

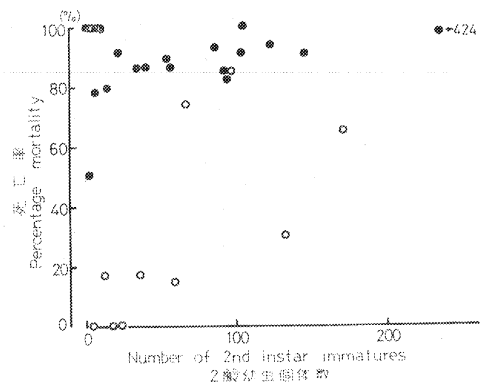


Fig. 33 幹母の2齢幼虫時の樹上の個体数と、成虫(産仔開始直前)までの死亡率(黒丸は試験区(220区)、白丸は造林地I(221区)である。)

The relationship between the number of 2nd instar immatures of *Cinara todocola* on a tree and the mortality in the period from 2nd instar immature to adult on the tree. Black shows No. 220 population in the experimental field and white shows No. 221 population in the plantation I.

ければそれほど死亡しないものと思われる。そのような例は、アブラムシの個体数の少ない樹上に多いようである。ところで、トドマツオオアブラは5月7日ごろまでにふ化を完了していたが、(5月14日の)樹上の2齢幼虫個体数と、産仔開始直前の成虫までの死亡率との関係を Fig. 33 に示した。どのような幼虫数の樹上でもその間の死亡率は高いが、100%の死亡は2齢時の個体数の比較的少ないものに多く、特に5頭以下の場合には6本のうち5本が100%の死亡であった。こうした死亡をひき起こした要因の、要因別死亡率は不明であるが、Fig. 32からも推測されるように、スズメによる捕食を受けたものは個体数の多いトドマツオオアブラではないかと思われる。しかし、そのようなものでは100%の死亡例は少ない。したがって、スズメによる捕食は高率の死亡をひき起こしてはいるが、寄生率を低下させるようなことは少ないものと推測される。造林地Iの221区では幹母の死亡率が低いものが多いが、ここでもスズメは飛来してはいたけれども頭数は220区の場合よりも少なかったため、集中的に捕食されたものと全く捕食されなかったものがあってのではないかと思われる。以上のような死亡の結果

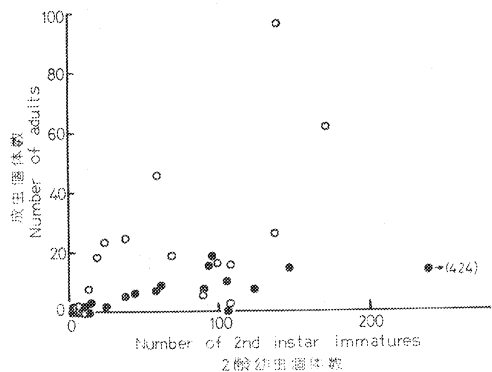


Fig. 34 トドマツ樹上のトドマツオオアブラの幹母の2齢幼虫時の個体数と成虫数(黒丸は220区、白丸は221区である。)

The relationship between the number of 2nd instar immatures of the first generation of *Cinara todocola* on a tree and the number of adults of the generation on the tree. Black shows No. 220 population, white shows No. 221 population.

Table 18. 放飼直後のトドマツオオアブラに集まっているアリの種類別の本数と、それらについて
1月後に集まっているアリの種類

The species of ants which were observed on a tree with *Cinara todocola*

実験区 Exp. No.	放飼直後にアリの集まっているトドマツ Species of ants with <i>Cinara todocola</i> after release of the aphid		放飼1月後にトドマツオオアブラの寄生しているトドマツ Trees on which <i>Cinara todocola</i> were observed after 1 month of release							1月後にトドマツオオアブラのいないトドマツ Trees on which <i>C. todocola</i> were absent after 1 month of release	
	アリの種類 Species of ants	本数 No. of trees on which the ants observed	本数 No. of trees	割合 % of trees on which <i>C. todocola</i> observed	集まっているアリの種類別本数 No. of trees on which ants were observed					本数 No. of trees	割合 % of trees
					<i>L. niger</i>	<i>Myrmica</i> sp.	<i>Paratrechina</i> sp.	<i>F. fusca</i>	アリなし Without ants		
203 207}	<i>Lasius niger</i>	4*	4	100.0	4					0	0.0
	<i>Paratrechina</i> sp.	10*	2	20.0			2			8	80.0
	アリなし	4*	0	0.0						4	100.0
	Without ants										
201	<i>L. niger</i>	1***	1	100.0	1					0	0.0
	<i>Myrmica</i> sp.	6***	5	83.3		5				1	16.7
	<i>Paratrechina</i> sp.	2***	0	0.0						2	100.0
	アリなし	1***	1	100.0					1	0	0.0
202	Without ants										
	<i>Myrmica</i> sp.	6**	3	50.0		3				3	50.0
	<i>Paratrechina</i> sp.	2**	0	0.0						2	100.0
204 208}	<i>L. niger</i>	1*	0	0.0						1	100.0
	<i>Myrmica</i> sp.	1*	1	100.0	1					0	0.0
	<i>Paratrechina</i> sp.	1*	0	0.0						1	100.0
	<i>F. fusca</i>	7*	5	71.4	1			4		2	28.6
	アリなし	19*	6	31.6	3			2	1	13	68.4
	Without ants										

*: 放飼1日後。 After 1 day of releasing.

** : 放飼1～2日後。 After 1～2 days of releasing.

***: 放飼3日後。 After 3 days of releasing.

Table 19. 白砂糖をおいたシャーレの上に集まっているアリと、トドマツオオアブラの自然な
個体群に集まっているアリの種類構成

The species of ants which were seen on the trees with natural population of
Cinara todocola, or on the dishes of sugar

集まっている アリの種類* The species of ants with aphids	試験区, Exp. field				造林地 I, Plantation I				造林地 II, Plantation II				圃 場 III, Nursery III							
	アブラムシ With aphids		砂 糖 On suger		アブラムシ With aphids		砂 糖 On suger		アブラムシ With aphids		砂 糖 On suger		アブラムシ With aphids		砂糖(9月16日) On suger		砂糖(9月25日) On suger		砂糖(9月26日) On suger	
	本数 No. of trees	%	皿数 No. of dishes	%	本数 No. of trees	%	皿数 No. of dishes	%	本数 No. of trees	%	皿数 No. of dishes	%	本数 No. of trees	%	皿数 No. of dishes (16/IX)	%	皿数 No. of dishes (25/IX)	%	皿数 No. of dishes (26/IX)	%
1	5	83.3	2	10.5	20	87.0	5	26.3	6	75.0	1	5.3	5	83.3						
1, 2							3	15.8							1	9.1				
1, 4							3	15.8												
2			14	73.7	2	8.7	2	10.5					1	16.7	5	45.4	6	46.2	5	38.5
2, 3											1	5.3								
2, 4			2	10.5			5	26.3			2	10.5								
2, 5											3	15.8			2	18.2	1	7.7	1	7.7
3	1	16.7							2	25.0	3	15.8								
3, 4											1	5.3								
4			1	5.3	1	4.3	1	5.3			4	20.9							1	7.7
4, 5											1	5.3								
5											3	15.8			3	27.3	6	46.1	6	46.1
アリの集ま っていないもの Without ant	0	0.0	1	5.0	2	8.0	1	5.0	0	0.0	1	5.0	0	0.0	4	26.7	2	13.3	2	13.3
計 Total	6	100.0	20	100.0	25	100.0	20	100.0	8	100.0	20	100.0	6	100.0	15	100.0	15	100.0	15	100.0

*: 1. *Lasius niger*, 2. *Paratrechina* sp., 3. *Formica sanguinea*, 4. *F. fusca*, 5. *Myrmica* sp.

の、各実験区にいる幹母の成虫数を Fig. 34 に示した。スズメによる捕食を強く受けたと思われる220区では、2齢幼虫数の著しく違っていたトドマツ樹上でも、幹母成虫の個体数はほぼ等しくなっている。

試験区において、高密度に産卵されたこの220区の第2世代以後の増殖の経過は、造林地Ⅰと全く同様な経過である (Fig. 31)。すでに推測されていたように、トドマツオオアブラの密度がひとたび高くなれば、スズメやクモ類のような捕食者では寄生率、あるいは密度を低下させる要因とはなり得ないようである。

つけ加えられたアブラムシには、アリが集まってくる (Table 18)。放飼直後の試験区のアブラムシ (203, 207区) にはアメイロアリ属が多く、ついでトビイロケアリが多い。トビイロケアリの集まっていた4本には1月後にもトドマツオオアブラがいたが、アメイロアリの集まっていたトドマツでは20%にあたる2本にしかアブラムシがいなかった。また、アリの集まっていなかった4本には、アブラムシはいなくなっていた。圃場のアブラムシに集まってきたアリにはクシケアリ属、アメイロアリ属、あるいはクロヤマアリが多い。このうちアメイロアリの集まっているものは試験区と同様、1月後まで残っているアブラムシは少ない。クシケアリ属やクロヤマアリの集まったアブラムシでは、1月後にそれらのアリに代わってトビイロケアリが集まっているものがあり、これを除外すればおよそ40%のトドマツからアブラムシがいなくなっている。一方、トビイロケアリの集まっていたアブラムシの大部分は、1月後にも生息している。そのうえ、頭初にはトビイロケアリのいなかったトドマツにも1月後にはトビイロケアリが集まっているものもあり、トビイロケアリが集まっているトドマツオオアブラは絶滅しにくいように思われる。トドマツオオアブラに集まってくるアリの種類は、そのアブラムシが増殖をつづけていくかどうかと密接な関係があるようである。自然な個体群の観察では、1本のトドマツ樹上に2個以上のアブラムシのコロニーがあっても、集まっているアリは1種類であることが多い。支場構内では、集まっているアリはトビイロケアリが圧倒的に多い (Table 19)。しかし、砂糖をまいてアリを集めたところ、砂糖に集まってきたアリは、トドマツオオアブラの密度の高い造林地Ⅰではトビイロケアリが多く、1枚のシャーレ上に他種のアリといる場合を含めて、その35.5%はトビイロケアリであった。しかし、試験区や圃場Ⅲではアメイロアリ属が多く、トビイロケアリは10%以下にすぎない。この傾向は、つけ加えられたトドマツオオアブラに集まってきたアリの種類と一致した。野外のトドマツオオアブラには、最初は多くの種のアリが集まるが、トビイロケアリのいるアブラムシがそのまま増殖をつづけるのに反し、その他のアリが集まっている場合には、絶滅していくものが多いものと思われる。こうして、一定期間の後には、結果的にトビイロケアリの集まっているトドマツオオアブラの割合が高くなるものと推測される。

3-2-2. 有性世代の環境抵抗

クモ類などの天敵類をとり除いた後に、ケージをかけてつけ加えられたトドマツオオアブラ (212区) の個体数は、9月下旬から10月上旬にかけて最大となっている (Fig. 35)。ケージをかけてはいるが、クモ類などを除去していない206区、あるいはケージをかけていない203区や207区のトドマツ樹上の個体数は、212区のトドマツ樹上よりも少ないものが多い。しかしこれらの各区分、とりわけ212区と206区あるいは206区と203, 207区の数度の間には有意な差は認められない。220区の観察によれば、8月7日から9月5日の間に7本、9月5日から17日の間に2本のトドマツ樹上で増殖が始まっており、この時期にも成虫の移動、分散があったものと考えられる。また、203区、207区にはトドマツ1本あたりおよそ 8.3 ± 5.0 頭のクモ類 (10月24日調査)、206区にも平均 4.3 ± 3.5 頭のクモ類 (11月6日調査)

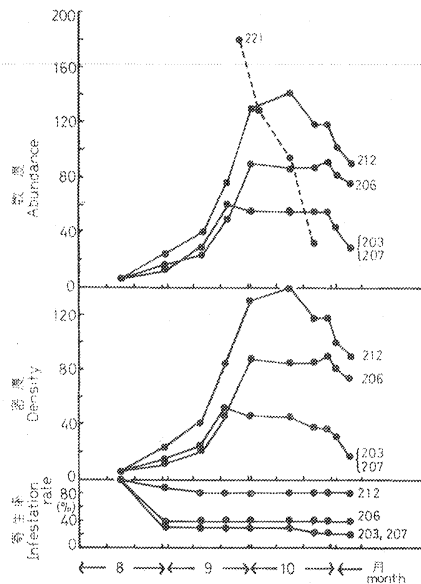


Fig. 35 試験区につけ加えられたトドマツオオアブラの、8月下旬に増殖のみられたトドマツについての数度、密度、あるいは供試本数に対する寄生率 The changes in artificially introduced populations in the experimental field. Dotted line shows natural population in the plantation I.

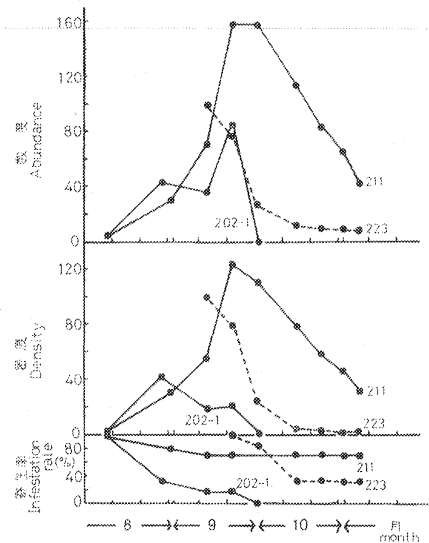


Fig. 36 圃場Ⅲにつけ加えられたトドマツオオアブラの、8月下旬に増殖のみられたトドマツについての数度、密度、あるいは供試本数に対する寄生率 The changes in artificially introduced populations in the nursery III. Dotted line shows natural population in the place.

がいた。212区と203, 207区の間の数度の有意な差は、これらの要因によるものであろうが、移動・分散とクモ類とは、ともに単独ではそれほど有力な死亡要因とはなり得ないものと思われる。

試験区に隣接した造林地Ⅰの自然な個体群(221区)では、数度は9月下旬ごろから急速に減少している。その数度の変化のかたちは試験区のどの実験区とも異なったものである(Fig. 35)。造林地Ⅰにはクモ類による捕食や成虫の移動、あるいは分散といった以外の要因が働いていることが推測される。ところで、圃場Ⅲにケージをかけて、つけ加えられた211区の個体数の時間的な変化のかたちは、試験区において同様な処理を行なった212区と類似していて、試験区と圃場Ⅲでは、トドマツオオアブラは同じように増殖するものと思われる(Fig. 36)。しかし、ケージをかけずにつけ加えられた202-1区、あるいは自然な個体群である223区は211区とは異なり、個体数は9月下旬から急激に減少している。この減少の時期は、試験区よりも約1月ほど早い。造林地Ⅰの自然な個体群の場合とは一致している。秋の有性世代の死亡要因は試験区と圃場Ⅲでは異なったもの、すなわち試験区には欠けている要因が造林地Ⅰや圃場Ⅲには働いていて、それらが有性世代の個体数の減少に重要な役割を果たしているものと思われる。

観察によれば、造林地Ⅰや圃場Ⅲには存在するが試験区においてはほとんどみつからないものは、ヘリヒラタアブの幼虫による捕食であった。たとえば、圃場Ⅲの202-1区では、8月29日に3本のトドマツ樹上にアブラムシが生息していたが、これらの3本のトドマツには8月29日、あるいは9月22日に各1頭ずつのヘリヒラタアブの幼虫がいて、アブラムシを捕食していた。これらの樹上のアブラムシは9月13日、あるいは10月1日までに絶滅していた。圃場Ⅲにおける自然な個体群である223区を構成する108

本のトドマツのうち、6本にトドマツオオアブラが生息していた（1973年9月13日）。9月22日にはこのうち2本に各1頭のヘリヒラタアブ幼虫がいたが、これらの樹上のトドマツオオアブラは10月1日、あるいは15日までに絶滅していた。また、1971年につけ加えられた各実験区（201, 209, 210区）では、13本にトドマツオオアブラが生息しており（10月6日）、10月6日にはこのうち5本に合計8頭、10月27日には3本に3頭のヘリヒラタアブ幼虫を見た。ヘリヒラタアブ幼虫のいたトドマツには、共通した1つの特徴がある。すなわち、1973年9月13日に201-1区、あるいは223区のトドマツ樹上のアブラムシの個体数と、それらのうち、9月22日にヘリヒラタアブのいる割合を示した Table 20 から明らかなように、ヘリヒラタアブはアブラムシの個体数の多いトドマツ樹上にいる傾向がある。この傾向は1971年の場合も同様である。1973年には産卵数の調査を行なったが、圃場Ⅲではケージをかけている211区を除いて、産卵を開始した成虫数は少なくして19頭にすぎない。1974年4月17日の調査では、26個の卵が産みつけられていた。圃場Ⅲのトドマツオオアブラはヘリヒラタアブの捕食によって、ほぼ実験開始以前、すなわちつけ加えられる以前の寄生率、あるいは密度に低下しているものと思われる。

Table 20. 202-1, 223区に1973年9月13日に観察されたトドマツオオアブラの個体数と、そのうちヘリヒラタアブ幼虫のいるトドマツの本数の割合。201, 209, 213区は1971年10月6日について同様である
The number of *Cinara todocola* on a tree and the percentage of the trees on which *Didea alneti* was observed

実験区 Exp. No.	202-1, 223			201, 209, 213		
調査日 Date	1973. 9. 13			1971. 10. 6		
トドマツ樹上のトドマツオオアブラの個体数 No. of <i>Cinara todocola</i> on a tree	ヘリヒラタアブのいるトドマツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブのいないトドマツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was absent	ヘリヒラタアブのいるトドマツの割合 % of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブのいるトドマツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブのいないトドマツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was absent	ヘリヒラタアブのいるトドマツの割合 % of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed
1～20	0	1	0.0	3	7	30.0
21～40	1	3	25.0	1	0	100.0
41～60	1	0	100.0	0	1	0.0
61～80	0	0	—	1	0	100.0
81～100	0	0	—	0	0	—
101～	2	0	100.0	0	0	—

Table 21. ヘリヒラタアブのいるトドマツ樹上と、いないトドマツオオアブラの個体数の一定期間の変化
The change of the number of *Cinara todocola* on a

期 間 Periods of the days	ヘリヒラタアブ幼虫のいるトドマツ Trees on which <i>Didea alneti</i> was observed			
	本 数 No. of trees	ヘリヒラタアブ 個体数 No. of <i>Didea alneti</i> on a tree	トドマツオオアブラ個体数 No. of <i>Cinara todocola</i> on a tree	
			頭 初 At the beginning of the period	期 末 At the end of the period
1973. 9. 27～10. 4	12	0.88	204.2	70.3
10. 4～10. 15	11	0.43	177.1	99.5
10. 15～10. 24	11	0.24	102.4	31.7

造林地Ⅰにおけるトドマツオオアブラについて、ヘリヒラタアブによる捕食を受けて個体数がどのように減少するかを検討した (Table 21)。9月27日から10月4日までの期間は、ヘリヒラタアブのいない樹上のアブラムシの個体数は増加しているが、ヘリヒラタアブがいる樹上ではおよそ1/3に減少している。10月4日から15日までの期間は、ヘリヒラタアブのいない樹上ではほとんど個体数に増減がないが、ヘリヒラタアブがいる樹上ではおよそ1/2に減少している。9～10月の数度の著しい減少 (Fig. 35) はヘリヒラタアブによる捕食によるものと判断される。10月15日以後は、ヘリヒラタアブがいてもいなくても、ドドマツオオアブラは同じように減少している。10月上旬には平均12.3°Cあった気温が中旬には10°C、下旬には9.4°Cに低下したため、ヘリヒラタアブの捕食行動が緩慢になったことがその一因であり、仔虫が胎生されなくなる一方、胎生雌成虫が死亡していくのが主因であろうと思われる。圃場Ⅲの場合と同様造林地Ⅰにおいても、ヘリヒラタアブはアブラムシの個体数の多いトドマツ樹上に認められる傾向がある。造林地Ⅰの9月下旬の寄生率は69.4%に達しており、また密度も125.6頭ときわめて高い。このためヘリヒラタアブがトドマツ1本あたり0.88頭もいて (9月27日現在)、高率な捕食をしたにもかかわらず、また寄生率が9月27日の69%から10月24日の47%にまで低下したにもかかわらず、10月24日にはなお532頭の成虫があり、密度は14.8頭に達していた。1974年4月16日に調査したところ、この36本のうち26本には1,583個の卵がうみつけれられていた。このように、トドマツオオアブラの密度が高い場合には、樹上のアブラムシを100%捕食しつくすようなことは少ないものと思われる。また、有性虫がトドマツ間を移動して産卵することもあり、捕食の結果として翌年の各世代の寄生率、あるいは密度が害虫として問題とならないほど低い水準まで、低下することはないように思われる。

すでに述べたように試験区にはヘリヒラタアブ幼虫をほとんど見ない。とりわけ203区、207区にはヘリヒラタアブは全く認められていない。自然な個体群には10月29日、11月1日、6日に各1頭ずつのヘリヒラタアブ幼虫がいた。しかし、このころには造林地Ⅰにおいて観察されたように、ヘリヒラタアブ幼虫による捕食は死亡要因としては重要なものとはみなされない。試験区ではトドマツオオアブラの寄生率は、有性世代になっても低下していない (Fig. 35) が、これはヘリヒラタアブがほとんどいなかったためであろう。202区、205区だけでも11月6日に137頭の成虫があり、4月15日には215個の卵が観察されている。ヘリヒラタアブによる捕食がない場合には、トドマツオオアブラの密度は著しく高くなることが考えられる。この試験区において、実験開始以前にトドマツオオアブラの密度が低く抑えられていた理由は、明らかではないが、草丈2mに近いキクイモが実験開始以前には密生していたため、トドマツオオアブラの移入がほとんどなかったためではないかと思われる。侵入してきたトドマツオオアブラの増殖を

樹上にわけて比較した222区のトドマツ樹上のトドマツ

tree with or without *Didea alneti* (Exp. No. 222)

ヘリヒラタアブ幼虫のいないトドマツ Trees on which <i>D. alneti</i> was absent				
変 化 率 Rate of the number changed of <i>C. todocola</i>	本 数 No. of trees	トドマツオオアブラ個体数 No. of <i>Cinara todocola</i> on a tree		変 化 率 Rate of the number changed of <i>C. todocola</i>
		頭 初 At the beginning of the period	期 末 At the end of the period	
0.34	11	168.3	225.9	1.34
0.56	11	88.5	88.1	1.00
0.31	10	93.8	36.9	0.39

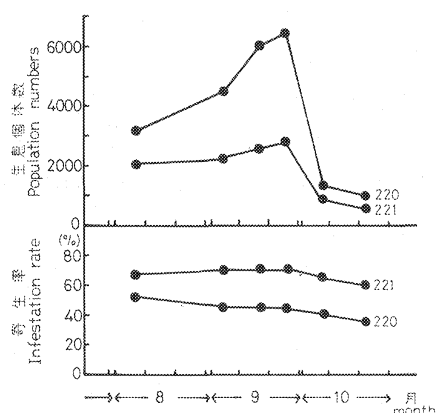


Fig. 37 試験区 (220 区), あるいは造林地 I (221 区) に産みつけられたトドマツオオアブラの夏から秋への個体数, あるいは寄生率の変化

The changes in the No. 220 population and No. 221 population of *Cinara todocola* in process of time from August to October.

同様に, 1974 年の 220 区, あるいは 221 区のトドマツオオアブラの寄生率や密度は高いものとなっており, ヘリヒラタアブによる捕食も, 寄生率や密度を著しく低下させる (220 区については 1973 年以前の, 実験開始前の水準までの低下) ことはできなかった。

防止するうえで有力な要因を持たないこの試験地では, トドマツオオアブラが侵入して増殖を開始すれば, ヘリヒラタアブがいなかったためにトドマツオオアブラの個体数は急激に増加するものと思われる。事実, 1973 年にケージをかけてつけ加えられていた 206 区, 212 区などに産みつけられた卵数は多いものであって, 1974 年には高密度な発生となった。ケージを除去したにもかかわらず密度が高くなったこの年の寄生率, 個体数の変化のかたちは, 造林地 I における自然な個体群である 221 区と同様なものとなっている (Fig. 37)。1974 年 9 月 27 日, 10 月 8 日, あるいは 22 日の調査に際して 5 頭, 10 頭, あるいは 6 頭のヘリヒラタアブの幼虫がいたが, 221 区にはそのときに 6 頭, 6 頭, 6 頭のヘリヒラタアブの幼虫が観察された。試験区においても, 1974 年には造林地 I と同じようにヘリヒラタアブによる捕食を受けたものと推測される。しかし, 造林地 I における 1973 年の例と

Table 22. 空沼施業実験林内, 天然林における実験
Summary of the procedure of the experiments on *todocola* in the natural forest at Soranuma

実験区 Exp. No.	主 要 な 実 験 目 的 Substance of experiment	実 験 内 容 Outline of method
301	自然な個体群の密度変動 Fluctuation of the density of natural population	寄 生 度 Degree of abundance
302	増殖開始時の死亡要因 Mortalities at the beginning of reproduction	無ケージ, 天敵活動 Natural condition
303	"	ケージ使用, 天敵除去 Exclusion of natural enemies using cage
304	"	ケージ使用, 天敵活動 Inclusion of natural enemies within cage
306	有性世代の死亡要因 Mortalities of oviparae females	ケージ使用, 天敵除去 Exclusion of natural enemies using cage
307	"	"
308	"	無ケージ, 天敵活動 Natural condition

4. 天然林における環境抵抗

空沼施業実験林内天然林保残区

4-1. 試験地および実験の概要

空沼施業実験林内天然林保残区にはトドマツの稚幼樹が散生しており、この稚幼樹を供試木として標高 500m の地点に試験区を設定した。この天然林におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の密度を、1971～1973 年の 3 か年にわたり、寄生度をもとに調査したところきわめて低い密度の発生であった。すなわち、トドマツオオアブラの寄生率は夏にはいく分高くなるが、それでも 5 多を越えることはなく、また密度は最高 2 頭にみえない。天然林内の稚幼樹上にはトドマツオオアブラは生息するが、その密度は低いという、北海道の天然林における発生状態におおよそ合致するものであろう。帯状皆伐人工造林地の項 (2) において述べたように、ここから約 200m 離れたところには、高密度な発生の認められる大面積な皆伐人工造林地があり、標高は全く等しい。

実験の概要を Table 22 に一括して示した。この試験地におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の密度を推定し、その個体数変動のおおよその型を明らかにするためトドマツ稚樹 200 本について、1971～1973 年の 3 年間、5～10 月にわたって月に 1 回ずつ（おおよそ各月の中旬）調査を実施した（301 区）。この調査から、この試験地でも幹母の時期、有翅雌成虫の移動、分散期、あるいは秋の有性世代の個体数が極端に少なく、これらの時期の死亡に関与する要因が、個体群の増殖を妨げるうえで重要な役割を果たしていると推測された。したがって、この試験地においてもこれらの時期に働く死亡要因の解析に重点を置いて、実験を実施した。

トドマツ樹上へと移入してきた有翅、あるいは無翅の雌成虫に働く死亡要因を解析するため、人工造林地と同様な実験を実施した（302～305 区）。秋の有性世代の個体数の減少に関与する要因の働きは、ケージをかけて高密度に増殖させていた 306 区と、比較的低い密度で増殖していた 308 区の死亡経過の比較に

の概要
Cinara

つけ加え時の 発育段階 Stage of insect released	1 本あたり つけ加え数 No. of insect placed on a tree	供試本数 No. of tree used	放飼開始日 Date of release	ケージ使用 期 間 Period of cage used
—	—	(200)	—	—
成 虫 Adult	1	40	1974. 7. 16 ～7. 17	—
”	”	20	”	7. 17～8. 29
”	”	”	”	7. 16～8. 29
”	5	10	1973. 8. 7	8. 7～9. 4
”	”	12	”	8. 7～
”	”	20	”	—

よった。また、ケージをかけたままにしている 307 区とあわせて比較・検討した。

供試虫の条件は他の試験地における場合と同一である。

4-2. 結果と考察

4-2-1. 自然な個体群の概況

天然林内におけるトドマツオオアブラの、自然な個体群の密度と寄生率の季節的な変化の型は、各年ともおおよそ類似している (Fig. 38)。6 月の幹母の数は例年低く、6 月下旬から 7 月の有翅雌成虫による移動、分散期を経て寄生率にはいく分かの上昇がある。有翅雌成虫の移入

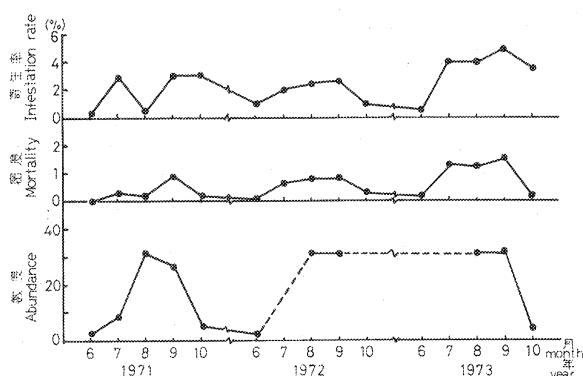


Fig. 38 空沼施業実験林内、天然林保残区におけるトドマツオオアブラの自然な個体群の寄生率、密度、あるいは数度（1971年6月、7月、9～10月、1972年6月、1973年10月の調査では一部分全数調査法を併用した。）
The fluctuations of natural population of *Cinara todocola* on young trees in the natural forest at Soranuma.

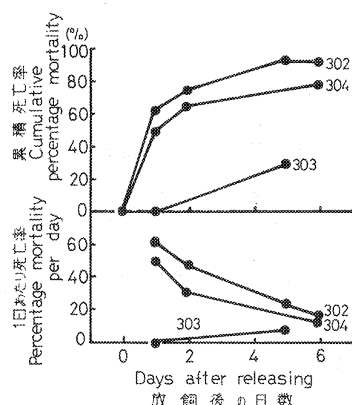


Fig. 39 種々な条件でつけ加えられたトドマツオオアブラの放飼後増殖を開始するまで、あるいは開始直後までの累積死亡率、1日あたり死亡率
The mortality of artificially introduced population of *Cinara todocola* in the natural forest at Soranuma.

があり、そのうちのいくらかの個体が、このトドマツ樹上で増殖を開始したものと思われる。寄生率、あるいは密度は10月には低下している。10月の数度は5頭以下にまで低下するものと思われる。

4-2-2. 移動・分散期の環境抵抗

有翅雌成虫、あるいは無翅雌成虫が移入して増殖を開始するまで、あるいは開始した直後に働く環境抵抗を明らかにするため、無翅雌成虫をつけ加えた。つけ加えられたトドマツオオアブラの累積死亡率、1日あたりの死亡率などを Fig. 39 に示した。自然なままのトドマツに1本1頭ずつつけ加えられた302区と、天敵類を除去した後にアブラムシをつけ加え、ケージをかけて天敵類の活動を防止した303区の累積死亡率曲線は、明らかに異なったものである。天敵類には手をつけずに、ケージをかけたトドマツにつけ加えられた304区は、302区と類似している。したがって、アブラムシはクモ類などの天敵類によって、1日におよそ50%の個体が死亡したものと思われる。

1頭ずつつけ加えられた実験区では、増殖を開始する以前の死亡はそのまま寄生率の低下となる。このため、捕食を受けた302区、304区の寄生率は303区よりも著しく低い。しかし、密度や数度にはそれほどの低下は見られない (Fig. 40)。捕食を免れた成虫が産卵を開始した場合には、その後に受ける捕食性天敵の作用はそれほど大きくないことが予想される。観察によれば、天然林内の稚幼樹上に移入してきた有翅成虫を見ることは少ない。たとえば、302区の40本のトドマツには、7月16、17、18、22日の各調査日には1頭も見つかっていない。天然林は移入個体が少なく、そのうえそれらがクモ類などによる捕食を受けるために、分布の拡大、あるいは寄生率の上昇が制限されているものと思われる。

4-2-3. 有性世代の環境抵抗

有性世代の個体数の減少をひき起こす要因を解析するため、種々な条件でつけ加えられていたアブラムシの秋期における死亡の経過を観察した (Fig. 41)。ケージをかけて天敵類の活動を除去した場合には、トドマツオオアブラは高密度に増殖する。しかし、そのようなトドマツからケージをとり除いたところ、

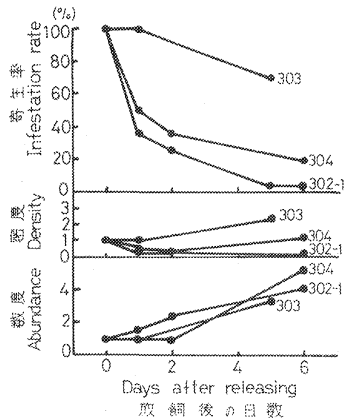


Fig. 40 種々な条件でつけ加えられたトドマツオオアブラの寄生率、密度、あるいは数度の放飼後の時間の経過にともなう変化
The change in artificially introduced population of *Cinara todocola* in process of time in the natural forest at Soranuma.

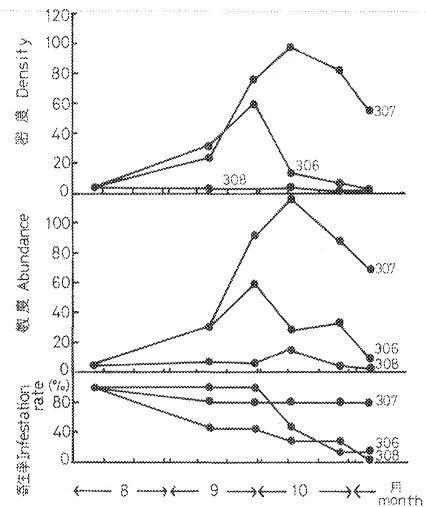


Fig. 41 天然林内につけ加えられたトドマツオオアブラの数度、寄生率、あるいは9月14日に増殖の認められるトドマツについての密度 (306区は9月14日にケージを除去した。307区は全期間ケージを使用した。)

The changes in artificially introduced population of *Cinara todocola* in the natural forest at Soranuma. No. 306 was excluded from natural enemies by cage till 14th of Sep. Since that day No. 306 exposed to natural enemies. No. 307 was excluded from natural enemies during the whole period.

Table 23. ヘリヒタアップ幼虫の見つからないトドマツ樹上のトドマツオオアブラの平均個体数の一定期間の変化率

The change of the number of *Cinara todocola* without *Didea alneti*

実験区 Exp. No.	306				308			
	本数 No. of trees	頭初の数 No. of <i>Cinara todocola</i> at the beginning of the period	期末の数 No. of <i>C. todocola</i> at the end of the period	変化率 Rate of number changed	本数 No. of trees	頭初の数 No. of <i>Cinara todocola</i> at the beginning of the period	期末の数 No. of <i>C. todocola</i> at the end of the period	変化率 Rate of number changed
1973. 9.14 ~ 9.29	7	19.0	47.3	2.49	8	9.1	8.3	0.96
9.29 ~ 10.11	4	33.3	34.3	1.03	8	8.8	10.6	1.20
10.11 ~ 10.27	2	37.0	33.5	0.91	6	14.2	5.0	0.35

その後の1月間で密度は著しく低下した。しかしながら、この期間の数度にはそれほどの著しい変化はない。密度の低下は主として寄生率の低下によるところが大きいものである。ケージを除去した308区の特ドマツ樹上には9月29日に10頭、10月11日に4頭、27日に2頭のヘリヒラタアブ幼虫を見た。9月29日、あるいは10月11日にヘリヒラタアブ幼虫のいた8本の樹上のアブラムシは、10月11日あるいは27日までに絶滅していた。これに反して、ヘリヒラタアブの見つからなかった樹上のアブラムシの個体数は、単木的には減少したものもあるが、全体としては10月11日まで減少する傾向にはない (Table 23)。秋期における特ドマツオオアブラの数度、密度、寄生率の低下の大部分はヘリヒラタアブによる捕食に基づくものである。9月14日、29日、10月11日に各樹上に生息していた特ドマツオオアブラの個体数と、そのうち9月29日、10月11日、27日にヘリヒラタアブのいた特ドマツの割合を見ると、ヘリヒラタアブはアブラムシの個体数の多い木を選んで、その樹上のアブラムシを捕食していくものと思われる (Table 24)。

ケージをかけて天敵類を除去していた310区では177頭、ケージのない308区では8頭の有性雌成虫が観察された (1973年11月5日)。11月5日には両区の特ドマツに各1個、1974年5月11日には310区に51個の卵が見つかっている。成虫数に比較して産みつけられている卵数がきわめて少なく、この天然林では有性雌成虫で産卵しない個体があるように思われる。特ドマツオオアブラは、5°C以下では産卵しない (山口, 1973b)。直射日光をほとんど受けない天然林内は秋の気温が低く、産卵できずに死亡する成虫があるのではないかとと思われる。

つけ加えられた約1月後に、特ドマツオオアブラが増殖していた各実験区の53本の特ドマツのうち、48本にアリ類が集まっていた。ムネアカオオアリが2本で、その他はクシケアリ属であった。トビイロケアリは全くなかった。北海道土壌動物研究グループ (1970) によれば、1968年にこの天然林では500 m²あたり19個のシワクシケアリの巣と、1個ずつのメクラナガアリ (*Slenamma nipponense*) とムネアカオオアリの巣がみつつかっている。天然林の特ドマツオオアブラの自然な個体群に集まっているアリも、クシケアリの1種が多く、トビイロケアリは見られない。

Table 24. 306, 308区の特ドマツ樹上の特ドマツオオアブラの
The number of *Cinara todocola* on a tree and the percentage of

調 査 日 Date	1973. 9. 14			
特ドマツオオアブラの個体数 No. of <i>Cinara todocola</i> on a tree	ヘリヒラタアブのいる 特ドマツの本数 No. of trees on which <i>Didea alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブのいない 特ドマツの本数 No. of trees on which <i>D. alneti</i> was absent	ヘリヒラタアブのいる 特ドマツの割合 % of trees on which <i>D. alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブのいる 特ドマツの本数 No. of trees on which <i>D. alneti</i> was observed
1~ 20	1	11	8.3	0
21~ 40	1	4	20.0	1
41~ 60	0	1	0.0	0
61~ 80	2	0	100.0	0
81~100	0	0	—	2
100~	0	0	—	1

5. III の 考 察

無機環境条件がトドマツオオアブラの増殖にとって、きわめて好適であろうと思われる北海道中央地方の若いトドマツ造林地、あるいは天然林において、トドマツオオアブラの死亡要因となる天敵類の種類は少なくはないが、分布の拡大と密度の上昇を妨げるうえで重要な要因は、それほど多いものではない。

各試験地につけ加えられたトドマツオオアブラには、増殖を開始するまで、あるいは増殖開始直後に絶滅するものが多かった。しかし、クモ類を主とする天敵類を除去し、その後も天敵類による捕食を受けないように、ケージで被覆したトドマツにつけ加えられたトドマツオオアブラには、増殖しているものの割合が高かった。つまり、移入してきたアブラムシの大部分が天敵類によって捕食され、死亡するために、分布の拡大が抑えられていることが明らかになった。同じような現象は *Aphis fabae* にも観察されており、移入の初期には捕食者の役割が大きいものと思われる (BANKS and MACAULAY, 1967)。トドマツ樹上に観察される捕食者のなかでは、クモ類の個体数が圧倒的に多く、その他ははるかに少ない (林試北海道支場昆虫研究室, 1972; 1973; 1974)。これらの試験地では、平均1~3頭のクモ類が各樹上に観察されている。樹木園内で明らかになったように、トドマツオオアブラ1頭あたりのクモ類の個体数と、移入してきたアブラムシが増殖に成功する割合 (寄生率) には強い逆相関があり、クモ類の個体数が少ないほど寄生率は高くなっている。観察によれば、1本のトドマツ樹上に、ほぼ時期を同じくして移入してくる有翅成虫の個体数は、それほど多いものではない。山口 (未発表) が、トドマツオオアブラの高密度な発生の認められる造林地 (0.5 ha) のおよそ半分の区域に、エカチンなどの殺虫剤を散布して100%の死亡を確認したところ、翌年に移入してきた有翅雌成虫は、1本に5頭以下であった。アブラムシが3頭移入したような例について、樹上に1頭のクモがいると仮定すれば、アブラムシ1頭あたり0.3頭のクモとなり、クモ類によって60~80%の移入個体が捕食されることになる。造林地に移入してくるアブラムシの個体数が少ないほど、あるいは天敵の個体数が多いほど、捕食を免れて増殖するアブラムシのいるトドマツの割合は低くなる。有翅雌成虫の移動、分散期は1年のうちでも7月上旬ごろの2週間ほどにすぎない (山口, 1964)。密度の低い発生地では有翅の雌成虫による分散個体の数も少ないはずであり、この期間に分布の拡大がなければ、トドマツオオアブラの分布の拡大はおおよそ1年の遅延となるであろう。

個体数と、そのうちヘリヒラタアブ幼虫のいる本数の割合

the trees on which *Didea alneti* was observed (Exp. No. 306, 308)

1973. 9. 29		1973. 10. 11		
ヘリヒラタアブのいないトドマツの本数 No. of trees on which <i>D. alneti</i> was absent	ヘリヒラタアブのいるトドマツの割合 % of trees on which <i>D. alneti</i> was observed	ヘリヒラタアブのいないトドマツの本数 No. of trees on which <i>D. alneti</i> was absent	ヘリヒラタアブのいるトドマツの本数 No. of trees on which <i>D. alneti</i> was absent	ヘリヒラタアブのいるトドマツの割合 % of trees on which <i>D. alneti</i> was observed
8	0.0	0	6	0.0
1	50.0	0	2	0.0
2	0.0	2	0	100.0
0	—	0	0	—
0	100.0	0	0	—
0	100.0	0	0	—

天然林では移入してくる有翅雌成虫の個体数は、造林地の場合よりもはるかに少なく、まれにしか観察されない。その理由の一つは、造林地で大量に発生する有翅雌成虫が風に乗って分散するため、天然林へ入ってくる個体はきわめて少ないのではないかと考えられるためである。また、侵入してくる個体があっても、林内には稚樹が散生していることが多く、しかもそれらは上層木による被覆下にあるため、うまく定着できないこともその一因であろう。さらに、天然林内では自然な個体群の密度が低く、林内で発生する有翅雌成虫の個体数が少ないために、林内の稚樹間を移動する有翅、あるいは無翅の雌成虫の個体数はきわめて少ないものとなっている。移入してくるアブラムシの個体数が少ないため、大部分の個体はクモ類に捕食されているものと思われ、天然林内において、トドマツオオアブラの密度が恒常的に低く保たれている理由の1つは、ここにあると思われる。

クモ類による捕食はどの試験地においても、トドマツオオアブラの分布の拡大を制限する要因ではあるが、1本に1頭のトドマツオオアブラがつけ加えられた場合でも、捕食を免れる個体があることがまれではない。このため、これらの個体がどのような経過で死亡、あるいは分布の拡大を行なうかはその後の発生のうえで重要な問題である。

トドマツオオアブラは増殖率が高く、世代間隔が短く、1年間に経過する世代数が多いため、増殖を開始すれば樹上の個体数は急激に増加する。このため樹上のアブラムシ1頭あたりのクモ類の個体数は、ゼロに近いものとなり、このような状態になれば死亡要因として重要な働きは期待されない。こうして数十頭、あるいは数百頭からなるコロニーを形成するようになったアブラムシには、ヘリヒラタアブの幼虫による捕食以外には重要な死亡要因は存在しないようであった。個体数が増加傾向にあるような時期でも、ヘリヒラタアブの捕食を受けたトドマツオオアブラは、100%近い死亡となり、絶滅してしまうことが多かった。こうして寄生率が低下し、密度も低下した。産仔される個体がほとんどなくなる9月から10月にかけて、ヘリヒラタアブによる捕食は盛んに認められた。捕食を受けた後に、トドマツオオアブラが増殖することは期待されず、捕食を受ける以前の個体数の水準を、その年のうちに回復することはできない。捕食を受ければ、産みつけられる卵数が減少することが大きな特徴となっている。天然林、人工林にかかわらず、つけ加えによって夏には局所的に高い密度で発生していたトドマツオオアブラも、ヘリヒラタアブによる捕食によって、つけ加えられる以前の密度、寄生率を回復した。クモ類による捕食を免れて増殖する個体があっても、天然林や帯状皆伐人工造林地の自然な個体群では、寄生率は10%にもみたく、ヘリヒラタアブによって壊滅的な捕食を受けた。夏には局所的に高密度な発生をとっても、翌年の春にはふたたび低い密度に低下するものと思われる。これが、これらの試験地において密度が低く保たれている機構の1つである。

以上のような試験地において、死亡要因としてきわめて重要なヘリヒラタアブでも、ほとんどその働きが期待されないことがある。その第1は、ヘリヒラタアブがいない場合である。たとえば、樹木園内の試験区ではヘリヒラタアブはほとんど観察されておらず、その他の試験地で観察されたような、有性世代の時期における寄生率の低下は見られなかった。夏に増殖の認められていたトドマツの大部分には、秋になって卵が生みつけられており、翌年の寄生率、密度はつけ加えられる以前よりもはるかに高くなることが予想された。現実には、ここでは翌年の寄生率、密度はほとんど通常の被害地と同じようなものとなった。つまり、この試験区のように草丈2mのキクイモが密生していたために、トドマツオオアブラの侵入が物理的に容易でないように思われる場合には、キクイモの除去によって移入する個体が増加し、クモ類によ

る捕食を免れた個体が増殖を開始するとともに、密度が上昇するものと推測される。ここでは、夏から秋にかけて無翅雌成虫による移動、分散にあっても、トドマツが等間隔に植栽されていて天然林内よりも容易であり、夏にも寄生率は高くなるであろう。しかも、ヘリヒラタアブがいらないために捕食を受けず、有性世代の時期の著しい寄生率の低下はない。これらの樹上には、多くの卵が産みつけられていた。樹上のふ化幼虫数が5頭以下のように少数の場合には、ふ化した幼虫が成虫になるまでに絶滅した例が多かったが、大部分のトドマツにはそれ以上の卵が産みつけられており、それらの樹上では幹母が産卵を開始することになる。クモ類や、スズメによる高率な捕食があっても寄生率の低下した例は少なく、したがって、幹母が増殖を開始すれば密度は急激に高くなるものと思われる。

ヘリヒラタアブによる働きがあまり期待されない第2の例は、樹木園内の試験区の220区、あるいは造林地Ⅰの222区である。このように密度、あるいは寄生率の高いところでもヘリヒラタアブによる捕食があったことは確実で、捕食による寄生率、密度の低下も著しいものがあつた。しかし、捕食の後に試験区に残っているトドマツオオアブラの寄生木数、個体数はなお多く、それらによって産みつけられた卵数も多いために、翌年の密度は全く低下するきざしはなかった。ヘリヒラタアブやテントウムシ類のような捕食者の大発生、あるいは気象条件などに著しい変化がない限り、これらの実験区の密度が実験開始前の水準にまで低下することは考えられない。

空沼施業実験林内、天然林保残区では有性雌成虫の個体数に比較して産みつけられていた卵数はきわめて少ない。トドマツオオアブラの有性世代の出現は、短日条件下で誘起されるため(山口, 1972)、気温にかかわらず9月ごろから有性世代となる。北海道の9月はすでに秋であつて、このころから気温は急激に低下し、発育速度も遅延する傾向がある。一般に林内の気温は、森林外よりも低い(CHAUVIN, 1967)。9月末のトドマツ林の内外では最高7°Cも差があるという(塩崎・永福, 1974)。また、トドマツの樹皮温度は、直射日光を受ける場合には気温よりも6~8°Cも高くなることがあるが、直射日光を受けない場合にはほとんど気温とは差がない(工藤・鈴木, 1970)。

以上のような点から、樹皮に接触しているトドマツオオアブラは、造林地では直射日光を受けて気温から推測されるよりも早く発育し、産卵を開始するのではないかと思われる。一方、直射日光を受けにくい天然林内では発育は遅延して、有性雌成虫の成熟までの日数が長くなるものと思われる。秋遅く、ほとんど冬になってから成熟するため、成虫の多くは産卵できずに死亡するものと思われる。こういうことが、すべての天然林にあてはまるかどうかは疑問が多いが、うっべいの状態、平均気温、斜面の方位など今後の調査が必要であろう。もしもこのようなことが、天然林一般についてあてはまるものであるなら、天然林ではトドマツオオアブラの発生がほとんど恒常的に、きわめて低い密度の水準に保たれていることが説明されるであろう。

死亡要因であるかどうかは全く不明であるが、トドマツオオアブラの増殖、あるいは死亡と関係の深いものにアリ類の共生がある。アリ類の共生がアブラムシを天敵から保護する効果は広く認められているが(FLANDERS, 1971)、その程度は共生するアリの種類やその個体数によって異なるという(WAY, 1963)。トドマツオオアブラに共生が認められたアリは支場構内で5種、天然林と帯状皆伐人工造林地がそれぞれ2種であった。支場構内、空沼施業実験林とも、トビイロケアリの共生しているトドマツオオアブラはよく増殖し、ヘリヒラタアブ以外の死亡要因では、こうしたアブラムシに高率の死亡をひき起こすことは困難であるように思われる。しかし、アメイロアリ属やグシケアリ属が集まっているアブラムシには、ヘリヒ

ラタブ以外の理由で絶滅するものが多く、こうして、一定期間が経過した後に集まっているアリは、ほとんどトビロケアリだけになってしまうように思われた。このことは、トビロケアリが土莢をつくって、トドマツオオアブラのコロニーを被覆することに由来するものと思われる。土莢は単に天敵などからアブラムシを保護するだけでなく、アブラムシの繁殖条件を好適なものにするのではないかと考えられており（山口，1968），トドマツオオアブラにとってきわめて重要なものである可能性が高い。

空沼施業実験林内、天然林保残区にはシワクシケアリの生息が多く、天然林の伐採によってトビロケアリが増加する傾向にあるといわれている（北海道土壤動物研究グループ，1970）。皆伐後5年めにあたる1973年に、帯状皆伐人工造林地につけ加えられたアブラムシに共生したアリは、シワクシケアリよりもトビロケアリがはるかに多い。天然林の皆伐にともなってトビロケアリが増加することは、天然林よりも人工林の方がトドマツオオアブラの発生しやすい環境をつくることになっているものと思われる。もっとも、トビロケアリは比較的多様な空間に生息するといわれ（森下，1945；HAYASHIDA, 1960；HAYASHIDA and MAEDA, 1960），森林の中には比較的少ないという観察例（HAYASHIDA and MAEDA, 1960）と、それほどでもない例もある（HAYASHIDA, 1960）。トビロケアリの生息環境は十分に解析されていないが、経験的に見て、天然林内のトドマツオオアブラにトビロケアリが集まっている例は少なく、造林地に多いことから、森林の伐採がトビロケアリの生息環境の変化になんらかの役割を果たしていることは確実であろうと思われる。

IV 総合考察

昆虫個体群が、長い年月にわたってほぼ一定した密度を維持することができるのは、個体群の密度が自動的に調節されていることによっている（NICHOLSON, 1933, 1954a）。その機構が餌および空間をめぐる種内の競争にあることが実験室の実験個体群から明らかになっている（UTIDA, 1941；NICHOLSON, 1954b）。ところが、空間的な広がりを持ち、群集構造の複雑な野外の個体群においては、多くの種の密度はそうした餌および空間のもつ許容量よりも、はるかに低い水準に保たれているようである。このため、実験的に解明されてきたような種の基本的な原則が、そのままあてはまるものではないことが経験的に予測されてきた。

移入害虫の突発的な大発生、あるいは殺虫剤の使用による捕食者の減少と、その結果と推測されるハダニ類の発生例などがあるように、昆虫の個体数が低い水準に抑えられているうえで、天敵類の果たしている役割が大きいことが認識されている（CRAMER, 1962；DEBACH, 1947；桐谷・中筋, 1973）。つまり、VOÛTE (1958) や Itō (1961) によって野外の個体群の観察から推測されているように、発生している密度のレベルによって、個体群の密度を決定する機構は異なるものと思われる。TAKAHASHI (1964) は広食性の捕食者のいくつかにみられるS字形の機能の反応曲線から、昆虫の個体群に2個の平衡点を持つ再生産曲線が期待されることを示した。すなわち、低い密度の平衡点では、捕食者の作用によって昆虫の密度が調節され、高い密度の平衡点では、食物など量の限られた必須要素によって調節される可能性があると考えられている。高橋 (1971) は、このような2個の平衡点を持つ再生産曲線を形成する昆虫の例として、トウヒノシントメハマキを挙げている。また、そのようなS字形の機能の反応が期待される捕食者としてクモ類、鳥類、ネズミ類、テントウムシ類、シヨクガバエ類などを考えている。この仮説によれば、

NICHOLSON (1954a) の自己調節説が現実にもっともあいにくい部分、すなわち非常に低い密度にまで低下した個体群が予想されているようには、すぐには増加に転じない機構が明りょうに説明されるであろう。高い密度の個体群に働いている調節機構は、低い密度で発生している個体群には働かず、個体群の密度を低く保つうえて重要なものとはなっていない。低い密度の個体群は、低い密度の状態のもとで働いている要因によって、調節されていることになる。CLARK (1964a, b) はキジラミの1種 (*Cardiaspina albiterura*) について、ほぼそうした仮説を証明するような結果を得ている。

人為的に野外につけ加えられたマイマイガ、トドマツオオアブラ、あるいはマツカレハ(古田, 1968) には、餌や空間が規定すると思われる許容量よりもはるかに低いと思われる密度に決定されるものが多かった。これらのうちマイマイガ、マツカレハは時として高い密度の発生をすることもあるが、通常はきわめて、低い密度に保たれているように思われる地点における個体群である。トドマツオオアブラは、しばしば問題となるほど、発生量の多いはずであろうと思われる造林地であるにもかかわらず、ほとんど発生の見られない地域のもので、高密度な発生が全く予想もされない、天然林内の稚樹上における個体群を対象としたものであった。実験を実施した各試験地において、想定される型の違いにもかかわらず、これらの各種の昆虫は、すべて広食性の捕食者による捕食を主因とする要因によって、そのような低い密度に決定されていることが明らかになった。すなわち、大面積なカラマツ人工林や樹木園につけ加えられたマイマイガの実験個体群は、鳥類による捕食を受けて、自然な個体群の密度とほぼ等しい水準、すなわち生息の確認も困難なほど低い密度に決定された。また、古田(1968)によれば、マツ林に連続した地点に散生するアカマツにつけ加えられたマツカレハ、あるいは郊外のマツ植栽地につけ加えられたマツカレハは、セグロアシナガバチなどによって、それぞれの地点における自然な個体群の密度と同じような密度に決定された。トドマツオオアブラに関しては、低い密度で発生している造林地ではクモ類やヘリヒラタアブによって、自然な個体群と同様な密度に決定されたが、物理的な理由で侵入が妨げられていたと思われる造林地では、ヘリヒラタアブによる捕食を受けないため、つけ加えをきっかけとして高密度な発生へと移行した。

一方、恒常的に低密度な発生しか予測されない天然林でも、クモ類やヘリヒラタアブによって、同様に低い密度に決定された。天然林や造林地におけるトドマツオオアブラの発生型の違いは、森林と造林地という空間的な構造の違いによる侵入個体数の差、散生する稚樹と等間隔に植栽されている造林木というアブラムシの移動条件の差、日照などの違いに基づく気温の差による、有性雌成虫の産卵条件の違い、あるいは皆伐にともなうアリ相の変化などによる生息環境の変化、などによるものと推測されるが、造林地ではあっても、ヘリヒラタアブによる捕食によって、恒常的に低い密度を維持することが可能であることは注目される。一方、マイマイガやマツカレハ、トドマツオオアブラの発生型の違いは、マイマイガやマツカレハが1年に1世代しかとらないのに対し、トドマツオオアブラは世代間隔が短く、世代数が多く、しかも増殖率が高いために捕食を免れた個体が急速に増殖することにあるように思われる。また、トドマツオオアブラには、マイマイガやマツカレハの高密度な発生に際して観察されるような、諸種の流行性の病気がないこともその一因であろうと思われる。これらの各種の昆虫の発生型の違いは、生物的な環境抵抗と昆虫の生活様式の組み合わせたものとして決定され、現われているものであろうと思われる。昆虫個体群を低い密度に決定する要因にはカマキリ類、アシナガバチ類、ヘリヒラタアブ類などの捕食性昆虫、スズメやコムドリのような鳥類などの捕食者が観察された。これらの捕食者は複数の種の昆虫を餌とす

る広食性の捕食者であり、その捕食にはS字形の機能の反応が期待されるものとして考えられているものである(高橋, 1971)。つけ加えによる実験区においては、密度を異にしてつけ加えられたいくつかの小集団のうち、密度の高い小集団には多くの捕食者がいて、100% 近い高率な死亡がひき起こされた。密度の高い小集団の昆虫が捕食されてからは、密度の低い小集団の昆虫が捕食される例が多かった。しかし、密度の低い小集団では捕食者の全くいないものや、あるいは短期間だけ捕食を受けたものなどがあり、密度の高い小集団よりも死亡率の低いものが多かった。捕食を受けた後では頭初に密度の異なっていた小集団もほとんど同じような低い密度になっていた。これらの捕食者は、小集団状に分布する昆虫個体群の密度の差に依存的な死亡をひき起こし、なんらかの理由で局所的に高い密度で発生した昆虫の密度を低く下げることにより、広い面積にわたって密度を低く保つうえて重要な要因となっているようであった。これらの捕食者による捕食がない場合、たとえば樹木園内の試験区のトドマツオオアブラ、ケージをかけて天敵類を除去したマイマイガやトドマツオオアブラ、あるいはマツカレハ(古田, 1968)の各実験区の死亡率は低く、その後の各年の世代の個体数が著しく増加するものと推測された。高橋が予想したように、S字形の機能の反応を示すかどうかについては、検討を加えることはできなかったが、これらの捕食者によって昆虫の密度は低く決定されているものと推測された。

このような、広食性の捕食者の増殖にあたり、特定の種の昆虫の発生量というものは、あまり影響力を持たないものと思われる。いいかえるならば、捕食者の密度はそのような特定の種の餌密度とは無関係に、決定されているものと推測される。このことは、これらの捕食者が、毎年ほぼ同じような密度で発生することを、意味しているものではないことはいうまでもないが、きわめて低い密度で発生している昆虫にとっては、その年の発生密度にかかわらずに捕食者が存在していて、これらによって高率な死亡を受けるために密度の上昇が抑えられ、長い期間にわたって密度が低く保たれるという機構を、成立させている重要な条件となっているものと思われる。しかし反面、特定の種の昆虫だけを餌としているものではないため、その種の昆虫と捕食者の密度とに全く変化がない場合であっても、餌となる他種の昆虫密度が著しく高くなっているような場合には、問題とされている種が捕食される量や率に変化が生じることも考えられる。

実験的に証明された例は少ないのではないかと考えられるが、気象条件によっては昆虫と捕食者の発育にずれが生じ、密度が変化しなくても捕食量が変化する過程が想定される。このようにして捕食を受ける個体数が少なく、死亡率が低くとどまったような場合には、次世代の個体群の密度は捕食者の捕食能力の限界を越えて、高くなることもあろうと推測される。

産業としての林業ではある程度の自然環境の改変は避けられない。森林害虫の防除にあたっても、昆虫個体群の自然な密度制御機構を生かすような、環境条件の人為的な管理を行ないながら、個体群の密度を経済的に被害を与えないような低い水準に、安定的に保つことを理念とすることが望ましい。こうした立場に立った防除法の検討にあたっては、昆虫個体群の密度を低く決定し、維持する機構を解析することが必要である。

個体群の密度を決定する機構を、解析する方法のうちもっとも代表的なものは生命表の作製とその解析であろう。生命表は野外に産みつけられた昆虫が発育していく経過を、個体数の時間的な変化とそれに関する要因ごとに、目に見えるかたちで表わすものである。この生命表をもとにして、世代ごとの個体数の変動要因の検出が試みられ(Varley and Gradwell, 1970; Morris, 1963)、またそれから発生量の予察

が考えられている (MORRIS, 1963)。MORRIS and MILLER (1954) によって、野外の昆虫個体群の生命表が報告されて以来、生命表は個体群動態を明らかにするための手段として広く認められ、採用されてきたものである。低い密度で発生している昆虫、極端にはその存在を確認することさえも困難なほど、低い密度で生息しているような個体群については、個体数の測定が困難なことが多いので、生命表の作製は容易ではない。このため、生命表による解析の多くは、害虫として問題となっているような高い密度で発生している個体群を対象として、試みられてきている。しかし、高い密度で発生しているような個体群について、解析されたなかから明らかになったような、個体数の変動に大きい影響を与えると考えられる要因は、実際に個体数をそのような高い密度の水準に決定しているものなのである。すでに述べたように、害虫として高い密度で発生しているような個体群の、密度の変動を決めているような要因は、低い密度で発生している個体群にも同じように働いているものとは限らない。密度を低く決定、あるいは維持するうえで重要な要因の解析にあたっては、個体群が低い密度に保たれている状態で解析を行なう必要があり、生命表を有力な手段として用いることはなかなかむずかしい。

大発生時と潜伏発生のような低い密度での発生時とに個体群から標本を収集し、それらの個体群の天敵相、寄生率、あるいは増殖能力などに関する広範囲な情報を集めて、個体群の密度を低く決定している機構を解析しようとした試みがある (Betz und SCHWERDTFEGER, 1971; 上条, 1971; MOELLER und LOTZ, 1968; OHNESORGE und THALENHORST, 1966; 鈴木, 1971; など)。これらの研究例は、とりわけ寄生性の天敵類に関して、有力な情報を収集することに成功している。しかし、高橋 (1971) によって予測され、今回の実験でも明らかになったような、低い密度の昆虫個体群に、とりわけ重要な役割を果たしていると推測される捕食性の天敵の解析には、必ずしも成功していない。また寄生性の天敵についても、寄生率の比較など現象的にはともかく、その意味するところの解析はなかなか困難であって、期待どおりの成果があがっているとは思われない。

生息の確認さえも困難なほど、低い密度に保たれている、昆虫個体群の密度を決定している機構の解析にあたっては、自然な個体群の観察による解析方法では、効率よい調査・研究は困難である。ここで検討したような、昆虫を人為的につけ加え、あるいは死亡要因を制御することによる実験個体群について、解析を行なうことが望ましい。

野外の昆虫個体群は、数多くの小集団として存在していると考えられ (STERN *et al.* 1959)、潜伏発生のような低密度な発生状態もそのようなかたちで理解されるであろう。そうした個体群の空間的なひろがりのなかでの、調査の重要性が指摘されているが (内田, 1963)、昆虫の密度を低い状態に保つ要因は、このような小集団の密度に依存した死亡をひき起こし、局所的な密度の高まりを抑えて、全体として低い密度に抑えるような要因であろうと思われる。つけ加えによる調査法によれば、どのように低い密度で発生している個体群であっても、密度を異にしてつけ加えられた2つ以上の小集団の間の比較をもとに、密度依存性の検出が可能であろう。

CHENG and LeROUX (1970) は、カンバのハムグリの1種 *Fenusa pusilla* の生存率と基本要因が、林齢によって異なることを明らかにした。日本でも、マツノシンマダラメイガ *Dioryctria splendidella* (小林, 1967)、トドマツのハマキガ類 (鈴木・上条, 1967)、あるいはトドマツオオアブラ (山口・高井, 1966) など、発生が林齢と密接な関係を持つような種は少なくないものと思われる。このような種の個体群動態の解析にあたっては、短い期間で行なうことが必要である。つけ加えによる実験個体群を使った解

析は、こういった種に適しているだけではなく、数年にして林相が大きく変化しがちな造林地における解析方法として、好適なものである。

つけ加えによる実験個体群を使った解析方法は、個体群を構成する個体の変異に基づく変動に対応できないという指摘がある（山口，1973a）。しかし、多くの場合において相変異は、個体群の密度効果の1つとして出現するものである（Iwao, 1962）。相変異そのものが個体群の増加をひき起こす直接的な要因であるとは考えられない。ただ、アワヨトウ *Lencania separata* のような種については、大発生が集合相の成虫の群飛によるものではないかと考えられているなど（巖，1956）、つけ加えの材料と方法には吟味を必要とするものもあろう。また、ウメケムシの近似種、*Malacosoma pluviale* の幼虫などに見られる型（WELLINGTON, 1957）も、大発生崩壊要因の1つとして興味ある問題ではあるが、個体群に占める型の異なる個体の変化によって、大発生がひき起こされたものとは考えにくい。たとえ集団構成員の性質の変化が、大発生の誘引となるような場合であっても、その性質の変化がどのような過程で、大発生するかを考えればよいものと思われる。その過程を検出しようとする点において、特に異なるものではない。これが、つけ加えによる解析法の本質的な欠陥となっているとは思われない。

日本のように空間的な環境の異質性の大きいところでは、わずかな距離をへだてるだけでも個体群が独立した生活をしている場合がある（KIRITANI and SASABA, 1969）。このようなことが予測される種を対象として、実験を行なう場合には、地理的に近いところから材料を得てつけ加えるなど、実験の場と材料の選択には配慮が必要であろう。1つの植物でも樹冠の部位によって発育が著しく異なるという観察（VAN DER LINDE, 1968）がある。対象とする種の生活を観察しながら、実験計画を組み立てる必要があることはいうまでもない。

昆虫個体群と時間的なずれを持ちながら変動するような単食性の寄生者が、個体群の密度の変動をひき起こし、その変動型を決定するうえで重要な役割を果たしていることが考えられる。低い密度で発生している個体群へのつけ加え実験による解析においては、広食性の捕食者は検出されるけれども、単食性の寄生者については、ほとんど情報を得ることができないこともあろうと推測される。しかしながら単食性の寄生者は時間的なずれを持って寄主の密度に依存的に増減し、寄生率が変化することによって変動型を決定しているものと思われる。つまり、寄主の密度の高まりにつれて、徐々に作用が増していき、ついには寄主の密度を低下させることによって寄主の変動型を決定するものである。この要因は潜伏発生をひき起こすものであっても、個体群を潜伏発生に維持するものではない。マイマイガやトドマツオオアブラのように、多くの種の昆虫は一生の間に1度はかなりの距離にわたる移動、分散をすることが考えられる。分散していった個体がきわめて低い密度で生息している場合には、こうした単食性の捕食者による死亡はきわめて少ないことが予測される。仮にそうではなくても、今回の実験において明らかになったような広食性の捕食者が、強力に働いている場合には寄主とともに捕食されてしまうことが考えられる。捕食者の注意を全くひかないほど低い密度ならばともかく、局所的にでも密度の高まりを見ることがあれば、広食性の捕食者による作用を受けるものであろうと思われる。つけ加え実験によって、こうした広食性の捕食者による作用がそれほどでもないと判断される場合、あるいは作用は強くても単食性の捕食者に重要なものがあるかと推測される場合には、それらについて捕食者を除外したようなケージの中につけ加えることにより、寄主と寄生者の関係に重点を置いた実験を行なえば、そうした要因の役割も明らかになることと思われる。

個体群を潜伏発生に保つうえで重要なものと解析された要因ではあっても、なんらかの理由で量的に不足することもあり、そのために害虫の発生を見ることもあろうと思われる。そうした要因が広食性の捕食者であって、しかも対象としている種、あるいは他種の昆虫のような捕食の対象となる餌が不足するために捕食者が量的に制限されているものであるならば、餌となる種の個体群を人為的につけ加えることによって、捕食者を維持することが考えられねばならない。こうすることによって、害虫の発生が未然に妨げられることが可能ではないかと思われる。天敵類を放飼することによって、害虫の防除をはかることを内容とする生物的防除法の成功は、土着の害虫には期待されにくいという(伊藤, 1972)。土着の昆虫のみが害虫として問題となっているのではないかと思われる森林において、天敵類の放飼による防除は困難であっても、害虫となる種を少数ずつつけ加えることによって、害虫の防除をはかることは必ずしも不可能ではないであろう。野外への昆虫のつけ加えは、こうしてそれ自体が一つの防除法として活用されることも可能であろうと推測される。

文 献

- 1) ATWAL, A. S. and S. L. SETHI : Predation by *Coccinella septempunctata* L. on the cabbage aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.) in India. J. Anim. Ecol., 32, 481~488, (1963)
- 2) BANKS, C. J. and E. D. M. MACAULAY : Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia faba* L.). Ann. appl. Biol., 60, 445~454, (1967)
- 3) BANKS, C. J. : Effects of insect predators on small populations of *Aphis fabae* in the fields. Ent. exp. & appl., 11, 169~176, (1968)
- 4) BETS E. und F. SCHWERTFEGGER : Vergleichende Untersuchungen an der Kronenfauna der Eichen in Latenz- und Gradationsgebieten des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.) 2. Die Parasiten der Lepidopteren. Z. ang. Ent., 67, 149~170, (1971)
- 5) CAMPBELL, R. W. : Population dynamics of the gypsy moth. Unpubl. p. h. D. thesis, Univ. of Michigan, 172 pp., (1961)
- 6) CHAUVIN, R. : The world of an Insect. (1967) 日高敏隆・平井剛夫訳：昆虫の世界，平凡社，東京，310 pp., (1971)
- 7) CHENG, H. H. and E. J. LeROUX : Major factors in survival of the immature stages of *Fenusa pusilla* in southwestern Quebec. Can. Ent., 102, 995~1002, (1970)
- 8) CLARK, L. R. : The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). Aust. J. Zool., 12, 362~380, (1964a)
- 9) CLARK, L. R. : Predation by birds in relation to the population density of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). Aust. J. Zool., 12, 349~361, (1964b)
- 10) CRAMER, H. H. : Über die Ursachen der Latenz von Insekten—population. Allg. For. und Jagd., 133, 236~240, (1962)
- 11) DeBACH, P. : Predators, DDT, and citrus red mite populations. J. Eco. Ent., 40, 598~599, (1947)
- 12) DIXON, A. F. G. : Reproductive activity of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (Schr.) (Hemiptera, Aphididae). J. Anim. Ecol., 32, 33~48, (1963)
- 13) FLANDERS, S. E. : Single factor mortality, the essence of biological control, and its validation, in the field. Can. Ent., 103, 1351~1362, (1971)
- 14) 古田公人 : マツカレハ個体群の潜伏発生期における環境抵抗の実験的解析, 応動昆, 12, 129~136, (1968)

- 15) 古田公人・東浦康友：北海道富良野市周辺におけるマイマイガの発生 (1), 森林防疫, 23, 168~170, (1974)
- 16) 古田公人・小泉 力：天然林と人工林に人為的に導入されたマイマイガ *Lymantria dispar* L. の死亡要因, 日林誌, 57, 12, 432~435, (1975)
- 17) GIBB, J. A. : Predation by tits and squirrels on the eucosmid *Ernarmonia conicolana*. J. Anim. Ecol., 27, 375~396, (1958)
- 18) ————— : Tit predation and the abundance of *Ernarmonia conicolana* (HEYL.) on Weeting Heath, Norfolk, 1962~1963. J. Anim. Ecol., 35; 43~53, (1966)
- 19) HASSELL, M. P. : Evaluation of parasite or predator responses. J. Anim. Ecol., 35, 65~75, (1966)
- 20) HAYASHIDA, K. : Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity (1 et 2). Insectes Sociaux, 7, 125~162, (1960)
- 21) HAYASHIDA, K. and S. MAEDA : Studies on the ecological distribution of ants in Akkeshi. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, 14, 305~319, (1960)
- 22) 北海道土壌動物研究グループ：土の動物をさぐる一森林土壌動物に関する調査報告書, 札幌営林局, 101 pp., (1970)
- 23) HOLLING, C. S. : The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Can. Ent., 91, 293~320, (1959)
- 24) 伊藤嘉昭：ダイズアブラムシの増殖と移動に関する研究, 応用昆虫, 8, 141~148, (1953)
- 25) Itō, Y. : Factors that affect the fluctuations of animal numbers, with special reference to insect outbreaks. Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. C, 13, 57~89, (1961)
- 26) 伊藤嘉昭：個体群生態学における生命表, とくに昆虫について (I), 生物科学, 18, 127~134, (1967)
- 27) Itō, Y. and K. MIYASHITA : Biology of *Hyphantria cunea* DRURY (Lepidoptera : Arctiidae) in Japan V. Preliminary life tables and mortality data in urban areas. Res. Popul. Ecol., 10, 177~209, (1968)
- 28) 巖 俊一：アヲヨトウの相変異第1報, 個体群生態学の研究, 3, 60~78, (1956)
- 29) IWAQ, S. : Studies on the phase variation and related phenomena in some lepidopterous insects. Mem. Coll. Agri. Kyoto, 84, 1~80, (1962)
- 30) 上条一昭：ハマキガ類と寄生性昆虫との相互関係の比較—第5回森林動物シンポジウム, 日林誌, 53, 372~376, (1971)
- 31) 桐谷圭治・中筋房夫：生物的防除—寄生捕食—深谷・桐谷編, 総合防除, 123~162, 講談社, (1973)
- 32) KIRITANI, K. and T. SASABA : The difference in bio- and ecological characteristics between neighbouring populations in the southern green stink bug. *Nezara viridula* L. Jap. J. Ecol., 19, 177~184, (1969)
- 33) 工藤哲也・鈴木孝雄：トドマツの樹皮温の気象要素について, 日林北海道支部講, 19, 131~133, (1970)
- 34) 小林富士雄：近畿地方におけるマツノシンマダラメイガの生態, 林試研報, 206, 137~150, (1967)
- 35) LEONARD, D. E. : Air-borne dispersal of larvae of the gypsy moth and its influence on concepts of control. J. Eco. Ent., 64, 638~641, (1971)
- 36) MOELLER, J. und G. LOTZ : Vergleichende Untersuchungen an der Kronenfauna der Eichen in Latenz- und Gradationsgebieten des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.) 1. Die Lepidopteren. Z. ang Ent., 61, 282~297, (1968)
- 37) MOOK, J. H., L. J. MOOK and H. S. HEIKENS : Further evidence for the role of "searching images" in the hunting behaviour of titmice. Arch. Neerl. Zool., 13, 448~465, (1960)

- 38) 森下正明：蛾類，古川編，昆虫（下），1～56，研究社，(1945)
- 39) MORRIS, R. F. and C. A. MILLER : The development of life tables for the spruce budworm. Can. J. Zool., 32, 283～301, (1954)
- 40) MORRIS, R. F., W. F. CHESHIRE, C. A. MILLER and D. G. MOTT : The numerical response of avian and mammalian predators during a gradation of the spruce budworm. Ecology, 39, 487～494, (1958)
- 41) MORRIS, R. F. ed. : The dynamics of epidemic spruce budworm populations. Mem. Ent. Soc. Can., 31, 332 pp, (1963)
- 42) MORRIS, R. F. : Predation by wasps, birds, and mammals on *Hyphantria cunea*. Can. Ent., 104, 1581～1591, (1972)
- 43) NELSON, M. M. and R. F. MORRIS : The regulation of European spruce sawfly numbers in the Maritime Province of Canada from 1937 to 1963. Can. Ent., 96, 773～784, (1964)
- 44) NICHOLSON, A. J. : The balance of animal populations. J. Anim. Ecol., 2, 132～178, (1933)
- 45) ————— : Compensatory reactions of populations to stress, and their evolutionary significance. Aust. J. Zool., 2, 1～8, (1954a)
- 46) ————— : An outline of the dynamics of animal populations. Aust. J. Zool., 2, 9～65, (1954b)
- 47) RICHARDS, O. W. : The biology of the small white butterfly (*Pieris rapae*) with special reference to the factors controlling its abundance. J. Anim. Ecol., 9, 243～288, (1940)
- 48) 林試北海道支場昆虫研究室：トドマツオオアブラの総合防除に関する研究，昭和46年度害虫の総合的防除法に関する特別研究推進会議資料，12～44，林業試験場，(1972)
- 49) —————：トドマツオオアブラの総合防除に関する研究，昭和47年度害虫の総合的防除法に関する特別研究推進会議資料，23～44，林業試験場，(1973)
- 50) —————：トドマツオオアブラの総合防除に関する研究，昭和48年度害虫の総合的防除法に関する特別研究推進会議資料，11～40，林業試験場，(1974)
- 51) 塩崎正雄・永桶留蔵：堆積腐植の分解促進試験，1973年度研究情勢報告，9～11，林試北海道支場土壤研，(1974)
- 52) SOLOMON, M. E. : The natural control of animal population. J. Anim. Ecol., 18, 1～35, (1949)
- 53) STERN, V. M., R. F. SMITH, R. VAN DEN BOSCH and K. S. HAGEN : The integrated control concept. Hilgardia, 29, 81～101, (1959)
- 54) 鈴木重孝・上条一昭：トドマツを加害するハマキガ類，北海道林試報告，5, 17～24, (1967)
- 55) 鈴木重孝：ハマキガ相の比較，第5回森林動物シンポジウム，日林誌，53, 372～376, (1971)
- 56) TAKAHASHI, F. : Reproduction curve with two equilibrium points; a consideration on the fluctuations of insect population. Res. Popul. Ecol., 6, 28～36, (1964)
- 57) 高橋史樹：害虫の総合防除についての諸問題，植物防疫，25, 259～266, (1971)
- 58) TINBERGEN, L. : The natural control of insects in pine-woods I, Factors influencing the intensity of predation by songbirds. ext. Arch. Néerl. Zool., 13, 256～343, (1960)
- 59) TURCEK, F. : The bird population in some deciduous factors during a gypsy moth outbreak. Bull. Inst. Forest Res., Czeck. Repub., 3, 108～131, (1950)
- 60) TURNOCK, W. J. : Predation by larval elateridae on pupae of the pine looper, *Bupalus piniarius* (L.). Nether. J. Zool., 19, 393～414, (1969)
- 61) UTIDA, S. : Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) II. Mem. Coll. Agric. Kyoto, 49, 1～20, (1941)
- 62) ————— : Population fluctuation in the system of host-parasite interaction. Mem. Coll. Agric. Kyoto, 71, 1～34, (1955)

- 63) 内田俊郎：有害動物の大発生とその防除，沼田・内田編，応用生態学 (2)，1～39，古今書院，(1963)
- 64) VAN DER LINDE, R. J. : Der Einfluß der Nahrung auf die Populationsdichte des Goldafters, Z. ang. Entom., 62, 195～201, (1968)
- 65) VARLEY, G. C. and G. R. GRADWELL : Recent advances in insect population dynamics. Ann. Rev. Ent., 15, 1～24, (1970)
- 66) VOÛTE, A. D. : On the regulation of insect population. Proc. 10th. international Cong. of Entom., Vol. 4, 109～114, (1958)
- 67) WAY, M. J. : Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. Ann. Rev. Ent. 8, 307～344, (1963)
- 68) WELLINGTON, W. G. : Individual differences as a factor in population dynamics : The development of a problem. Canad. J. Zool., 35, 293～323, (1957)
- 69) 山口博昭・平佐忠雄・高井正利：トドマツオオアブラ類の被害の推移と防除，北方林業，16，195～201，(1964)
- 70) 山口博昭・高井正利：トドマツ植栽後のトドマツオオアブラの侵入，寄生のひろがり，林試北海道支場年報 (1966)，169～175，(1966)
- 71) 山口博昭：トドマツオオアブラの生活史と個体数の季節的消長，第 75 回日林講，403～404，(1964)
- 72) ————：トドマツオオアブラの個体群動態，被害解析，防除 (その 1)，森林防疫，16，250～252，(1967)
- 73) ————：トドマツオオアブラの個体群動態，被害解析，防除 (その 2)，森林防疫，17，5～9，(1968)
- 74) ————：森林害虫の被害診断とその対策 (5)，北方林業，24，54～60，(1972)
- 75) ————：森林害虫の総合防除，深谷・桐谷編，総合防除，359～402，講談社，(1973a)
- 76) ————：トドマツオオアブラの個体群動態，第 7 回森林動物シンポジウム資料，36 pp., (1973b)
- 77) 余語昌資：マイマイガの発生状況と被害予察の手順，林試北海道支場年報 (1962)，1～11，(1962)
- 78) ZWÖLFER, H. : Report on a survey of two forest insects in Japan. Commonwealth Institute of Biological Control, European Station, Delemont, 21 pp., (1972)

Studies on the Dynamics of the Low Density**Populations of Gypsy Moth and Todo-fir Aphid****—Analysis of the environmental resistance****factors by artificial host increase method—**Kimito FURUTA⁽¹⁾

Summary

A large number of insect species are observed in a forest. Most of the species are usually at so low a density that they remain unnoticed. However, some of them may cause severe damage to the forest when they are at high level. Low density populations of insects in a forest are divided into three kinds of types. The first is the populations of the species which are always controlled at low density levels in the forest and in other forests with similar environments. The second is the populations of the species which are controlled at low density levels over a period of years; however, outbreaks are occasionally observed in the forest. This type of the low density population is said to be in a condition of latency. The third is the populations of the species which are controlled at low density levels in the forest, though the species populations are usually at high density levels in other forests with similar environments. Usually, the species population of the first type is not considered as a potential pest. From the standpoint of applied entomology, it would be very interesting and enlightening to know why the density of a population is kept at a low level in a forest, and how it has a probability of increasing to a high level.

Low density population of the second type is considered to be at a level much below its potentiality. Therefore, the population does not seem to be controlled by the levels of needed resources, but seems to be controlled by resistance factors of the environment. In a condition of low density, individuals are supposed to be distributed in patches more or less, and the population of the species may be divided into several sub-populations according to the distribution. In such a condition, the intensities of some of the mortality factors may vary with the difference of the densities of those sub-populations. If an increase in the density in one of the sub-populations leads to an outbreak of the species population in a much wider range, such factors may be able to control the species population density at low levels over a period of years. Though there is no clear evidence, it is regarded that the resistance factor is not always required to vary its intensity with change of population density from generation to generation.

From the viewpoints of economy or contamination of environments by chemicals, it is of great convenience to control forest pests by managements of environments so that the resistance factors keep the pest species at low density levels. For the development of the method of environment management, it is necessary to analyze the mortality factors of the pest species population, and to ascertain how such factors influence the abundance of the pest species. A

(1) Received June 9, 1975
Kansai Branch Station

typical method to analyze mortality factors of a population is the life table method. Basically, this method is the recording of causes of mortality by age classes. The object is not only to reveal the factors for specific portions of total mortality at given times and places and thus affecting changes in density, but as well, to learn if the intensity of specific mortality factors varies with population density, and how it varies. By using this method, a single environmental factor that dominates changes in density (key factor) can be demonstrated. Many studies on life table analysis of pest populations have been carried out since MORRIS and MILLER (1954) proposed the life table method on spruce budworm. However, the occurrence of the pest population at high density level should be originated by the key factor. It must be noted that the key factor of a pest population is not always the factor that control the number of insect population at low levels over a period of years. To reveal the factor that control a population at low density level, mortality factors of the population have to be analyzed at low level of prevalence. However, the development of a life table is very difficult in the case of species which remain at low levels. Some other method to analyze mortality factors at low levels of abundance should be adopted. One such method is the artificial host increase method. This method aims to analyze the mortality factors on the artificial population which is experimentally introduced in a region where the species population is at low density. The outline of the method on phytophagous insect species is as follows: In the first place, eggs or larvae are released artificially on trees. Mortality factors in each developmental stage are sequentially examined on this population. In some cases, exclusion of parasites or predators from the experimental population is convenient for the purpose. One of them is a check method by use of a cage. If two or more groups of different numbers were released on trees in a region simultaneously, it would be easy to reveal whether a factor varies its intensity with difference of the numbers or not.

Although methods of controlled field experimentation using an artificially introduced population have been developed in recent years by entomologists, few experiments on the analysis on the environmental resistance factors that control the number of insect population at low level over a period of years have been made. FURUTA (1968) carried out the analysis on *Dendrolimus spectabilis* using artificially introduced populations. The author has continued testing to establish the technical systems of this analysis method. In this report, environmental resistance factors on the three kinds of populations each of which belongs to one of the three kinds of types of low density were investigated, utilizing the analysis by artificial host increase method. In the experiments, one of the main purposes was to confirm whether the factor which varied its intensity with difference of the densities of sub-populations in a region could be able to control a population at low level over a period of years or not. The experiments were tried on the gypsy moth (*Lymantria dispar*) and todo-fir aphid (*Cinara todocola*).

In Hokkaido, several outbreaks of gypsy moth have been recorded. However, in ordinary circumstances, the density of the species population prevails at a low level, and it is not rare that even the existence of the population can hardly be ascertained in forests. The experiments on the gypsy moth were carried out in respect to the low density population of the 2nd type. In the majority of young plantations of todo-fir (*Abies sachalinensis*) the occurrence of high density population of todo-fir aphid is observed. The occurrence in a plantation usually continues for about ten years. The experiments on todo-fir aphid in young todo-fir plantations were carried out in respect to the low density population of the 3rd type. On the other hand, the occurrence of high density population of todo-fir aphid is never observed in natural forests.

The density of todo-fir aphid seems to be controlled at a low level. The experiments on todo-fir aphid in a natural forest were carried out in respect to the low density population of the 1st type.

1. *L. dispar* in a larch (*Larix leptolepis*) plantation at Enju-daira

The plantation extended over 100 ha. Trees aged 10~16 years.

500 larvae were released in each of the three experimental plots (No. 101, 102, 103) and 50 larvae were also released in each of another three plots (No. 104, 105, 106). More than 99% of the former and 90~92% of the latter were destroyed during larval stage (Fig. 4). However, 90% of the 100 larvae which were enclosed in a cage and thus shielded against predation by birds (but open to attack by insect parasites or predators) reached to the end of the last instar (Table 2). The results suggested that the mortalities of the uncaged population was due to predation by birds. About 10% of the larvae enclosed within the cage were parasitized by a species of dipteran parasitoids. The percentage of parasitism was not so high as to cause severe damage to the population. Even if the parasites existed more intensely in the plantation, in the case when predation by birds caused a drastic decrease of the number of *L. dispar*, the parasite could not play an important role to control the density of the population. Because, in such condition, birds devour most of the parasites with the host before they leave the host to pupate. In this plantation, predation by birds seemed to be the factor which keeps the density of *L. dispar* under low level.

Intense predation by birds was observed from mid-June. Especially at the end of June, the mortality per day increased largely both in number and percentage (Fig. 5). Therefore, it was considered that the number of birds which devoured the larvae in the plantation increased gradually through the period. If the increase in the number of birds was caused according to the advances in instar of larvae of *L. dispar*, the increase might be considered as an aggregative behavioural response of birds. From the end of June onward, the number or percentage of the mortality per day showed a tendency to increase with increase in the number of larvae in the sub-population (Fig. 6). The birds seemed to have an aggregative behavioural response (HASSELL, 1966) to high density sub-population of *L. dispar*. Owing to the aggregative behavioural response, the intensity of predation by birds seems to vary according to the densities of the sub-populations. Therefore, after an appropriate period of predation by birds, the densities of the sub-populations were decreased to the same low level.

2. *L. dispar* on birch (*Betula platyphylla*) trees in the tree garden of Hokkaido Branch of Gov. For. Exp. Sta.

In a part of the tree garden, birch trees were planted in 5 groups (Fig. 7). Larvae of *L. dispar* were released on the groups of trees. In this case, almost all of the larvae were devoured by birds, especially by *Sturnus sturninus*. The main purpose of the experiments in this place was to observe the response of *S. sturninus* to the densities of the larvae on those groups of trees.

In 1973, 5th instar larvae of same numbers were placed on the 2 groups of birch trees. They were predated simultaneously by *S. sturninus* (Fig. 9). Subsequently to the experiment, 5th instar larvae of different numbers were placed on the 2 groups of birch trees. 90% of the larvae of high density sub-population (No. 207-1) were devoured within one hour after the transplantation, and the rest of the larvae within the next 2 hours. 80% of the larvae of the low density sub-population (No. 207-2) were devoured within an hour. This value was little different from that of the high density sub-population. However, none of the larvae was

predated within the next 2 hours. After that time, 3 out of the 5 larvae were predated within one day (Fig. 10). In this case, immediately after the larvae of No. 207 were released, *S. sturninus*, which had predated the larvae in No. 206, seems to have attacked the newly released larvae. At first, birds predated the larvae on both groups of trees similarly and within an hour more than 80% of the larvae on both groups of trees were devoured. Following that, the birds attacked only the larvae in No. 207-1, and when all of them were predated, some of the birds attacked the larvae in No. 207-2 again.

In 1972, 5th instar larvae of different numbers were released on 2 groups of birch trees for the first time. For 6 days after the transplantation, less than 20% of the larvae were destroyed. However, all of the rest were attacked within the next three days (Fig. 12). At first, birds seem to have predated the larvae of the two groups simultaneously. After a while, most of the birds attacked only the larvae in No. 210-1. After almost all of the larvae had been devoured, the birds attacked the remainder of the low density sub-population (No. 210-2). This process of predation is coincident with the process that was observed in case of No. 207.

In 1971, after 3rd instar larvae of the different numbers on 2 groups of trees had been predated by *S. sturninus*, 5th instar larvae (No. 208-1, 208-2) were placed on the trees. All of the larvae were predated within 9 days (Fig. 11). Following this, 6th instar larvae were placed on the trees in the same manner, and although more than 90% of the high density larvae (No. 209-1) were predated within a day, only 20% of the low density larvae (No. 209-2) were predated at the same time. The percentages of mortality per day were different between No. 209-1 and 209-2. *S. sturninus*, which had attacked the larvae in No. 208-1 first and then No. 208-2, predated the larvae in No. 209-1 immediately after they were released. After most of the larvae in No. 209-1 had been destroyed, the larvae in No. 209-2 were predated. These processes suggest the existence of an aggregative behavioural response of birds to *L. dispar*.

Different number of larvae were released on the trees of B3, B4 and B5 for the first time. *S. sturninus*, which had predated the larvae of the same numbers on 2 groups of trees (No. 206), seem to have attacked more than 80% of the larvae of high density sub-population (No. 211-1) within a day. However, only 40% or none of the larvae of low density sub-populations (No. 211-2, 211-3) were predated at the same time. After most of the larvae in No. 211-1 had been devoured, the larvae in No. 211-2 or 211-3 were predated by birds (Fig. 13). After acquiring experience periods of predation, *S. sturninus* seems to be able to distinguish the difference in densities of *L. dispar* larvae.

A small number of larvae were released on 7 groups of birch trees. All of the larvae, which were released on the trees after 250 larvae had been predated, were devoured within a day (No. 212-2, 212-5). All of the larvae which were placed on the trees after 50 larvae had been predated (those 50 larvae were released after 250 larvae had been predated) were devoured within 2 days (No. 212-3). Some of the larvae of No. 212-3 or 212-4, which were released after 25 larvae had been destroyed, were not attacked by birds. The larvae which were released on birch trees at about 200 m distance were not predated by *S. sturninus* (Fig. 14). When a small number of larvae were released, *S. sturninus* seemed to have searched for the larvae intensely only in the place where they had predated a large number of larvae.

S. sturninus can distinguish the difference in the densities between two sub-populations of *L. dispar*, and shows an aggregative behavioural response to them. In this tree garden, predation by birds leads to severe and density-dependent mortalities to the sub-populations of different numbers. After appropriate experience periods of predation, the number of larvae in the sub-

populations were decreased to an equally low level. Predation by birds is considered to be the factor which controls the density of *L. dispar* at low levels over a period of years.

3. *L. dispar* on larch trees in the tree garden

The three survivorship curves of *L. dispar* which were released in the egg stage resemble each other (Fig. 15). On the larch trees, *L. dispar* died similarly in those three years. In this plot, more than 90% of the hatched larvae were dispersed on air. The rest of the larvae were predated by birds, especially by tree sparrows (*Passer montanus*). The decreases in the number of larvae in this plot were mainly due to dispersion. However, the percentages of dispersion of the larvae which hatched in summer were smaller than those in spring (Table 7). The dispersion from birch trees were smaller than from larch trees (Table 5). Thus, the loss due to dispersion and the number of larvae which remain on the trees until the 2nd instar may seem to be changed according to the conditions of environments. As the number of eggs deposited by a female reaches 400~700, if there is no appropriate mortality factors on *L. dispar* except due to dispersion, the density of the species may increase rapidly and severe damage to the trees will be caused.

P. montanus devoured almost all of the larvae, and responded to the densities of the subpopulations of *L. dispar* (Fig. 18, 19). More than 70% of the larvae which were protected from predation by *P. montanus* pupated and emerged (Fig. 17). Like other experimental sites, predation by birds seems to be the factor which controls the density of *L. dispar* at low level over a period of years.

4. *Cinara todocola* in a todo-fir plantation at Soranuma

The plantation is about 3 ha and surrounded by natural forest. Although a dense occurrence of *C. todocola* was observed in the plantation which was about 100 ha and located about 300 m off, the density of *C. todocola* was controlled at low level in this plantation (Fig. 23). In this paper, the density, abundance or infestation rate of todo-fir aphids were defined as follows: $D = X/N_1$. D is the density, X is the total number of individuals of *C. todocola* in the experimental plot, and N_1 is the number of trees in the plot. $A = X/N_2$. A is the abundance, N_2 is the number of trees in the plot on which infestations of todo-fir aphids are observed. $IR = N_2/N_1$. IR is the infestation rate.

The mortality of aphids which were released on the todo-fir trees and protected from predation by means of cages was smaller than those which were exposed to predators (Fig. 24). Many of the released aphids seemed to have been devoured. At the time of dispersal periods of apterae or alatae females, the main predator is considered to be spiders (Table 12). Some of the females, which were released, escaped predation and began to reproduce (Table 11). As the reproductive capacity of todo-fir aphids was large, a dense colony was constructed on the tree soon after an adult began to reproduce. Especially, aphids became a dense colony in a cage which prevented their dispersal and attack by enemies. The trees in this plantation seem to be suitable host plants for the aphids. However, when the cages were removed in autumn, the density, abundance or infestation rate decreased rapidly to low level (Fig. 28). The mortalities were caused mainly by predation by *Didea alneti*. They are on the trees on which a dense population of *C. todocola* is observed, and *C. todocola* are destroyed by *D. alneti* in order of the number on a tree. The population of *C. todocola* which were artificially introduced into the plantation and escaped from predation in summer were almost completely destroyed by *D. alneti* in autumn. The density of *C. todocola* recovered the low level as was observed before the experiments.

In this plantation, the density of *C. todocola* is controlled at low level mainly by predators. Most of the alatae females which fly into the plantation will be destroyed and only a small part of them will reproduce on todo-fir tree. As the trees are suitable for the aphids, they will become a dense population on the trees; however, they will be predated by *D. alneti* in autumn, and the density of the population will be reduced to low level again.

5. *C. todocola* in a todo-fir plantation in the tree garden of Hokkaido Branch of Gov. For. Exp. Sta.

In a part of the tree garden, the occurrence of dense population of *C. todocola* was observed (Table 15). Experiments were carried out in one of the plantations (the experimental field) and one of the nurseries (nursery III). The densities of *C. todocola* were at low levels in both places. Before experiments were carried out, tall grasses covered the todo-fir trees in the experimental field.

Mortalities of alatae females seem to be similar to the mortalities at Soranuma (Table 17). Spiders were the main predators on the trees at that time. With increase in the number of spiders on a tree per *C. todocola*, the infestation rate decreased (Fig. 29). This means that the larger the number of alatae females which fly into a plantation, the larger the number of todo-fir trees on which colonies of the aphids are observed in the summer. When adults begin to reproduce, the reproduction capacity of females is so high that a dense colony will soon be organized on the tree. Then, the number of spiders on a tree per female of *C. todocola* will decrease to nearly zero. Therefore, spiders can not destroy the aphids population on the tree.

In autumn, aphids stop bearing immatures. Oviparae females die off, and the number of individuals on a tree decreases. In nursery III, predation by *D. alneti* caused a drastic destruction of the aphid population (Fig. 36). *D. alneti* are on the trees on which a dense population of *C. todocola* exists (Table 20). However, in the experimental field, *D. alneti* was so scarce that it caused little mortality to *C. todocola* population. In the absence of *D. alneti*, *C. todocola* deposited a lot of eggs on the trees of the experimental field. In the next year, the density of the population increased to the level that was observed in most plantations in Hokkaido.

The high density population of *C. todocola* in the next year in the experimental field or in the plantation I survived destruction by spiders or *D. alneti*. Thus, when the density of the aphids increases to such high levels as are observed in most todo-fir plantations, *D. alneti* is unable to depress the population density to low level.

6. *C. todocola* on young todo-fir trees in the natural forest at Soranuma

From the observation of natural population in this forest, it is also expected that the mortality factors of *C. todocola* in their dispersal periods of alatae females or in autumn are important to control the density at low level (Fig. 38). In this forest, predation by spiders (Fig. 39) or predation by *D. alneti* seems to play an important roll in controlling the density of the artificial population at low level as was observed in other forests (Fig. 41, Table 23).

In the natural forest, young trees are covered by tall trees and immigration of alatae females is not easy. Even if females arrive on young todo-fir trees, most of them will be attacked by those predators.

Thus, all of the factors which play an important roll in controlling density of insect population at low level were polyphagous predators. The intensities of those factors vary with density of the sub-populations in a region and as a result, the densities of all sub-populations are de-

terminated to a low level by the factors. In the region where those factors which change their intensities with the density of sub-populations have an overwhelming effect, population is able to be kept at low density level over a period of years. The kind of factors of which intensity varies with the change of density from generation to generation are not always necessary to control the density at low level.

Although no special experiments on the low density population which seems to have cyclic fluctuations of density have been carried out, the relationship between the population and natural enemies that cause the cyclic fluctuation will be destroyed by the polyphagous predators. In the region where the factors of this kind have a dominant effect on the population, the cyclic fluctuation will be changed to the 2nd type of low density population.