

トドマツオオアブラの個体群

動態と多型の出現機構

山 口 博 昭⁽¹⁾

Hiroaki YAMAGUCHI: Biological Studies on the Todo-fir Aphid, *Cinara todocola* INOUE, with Special Reference to its Population Dynamics and Morph Determination

要 旨: トドマツ幼齢造林地の害虫トドマツオオアブラについて、一方では野外における自然個体群の密度変動、他方その特異的な生活様式をかたちづくる多型の出現機構ないしは個体群変動における多型の果す役割、といった両面から調査検討を加え、これらを通して個体群動態の解明を試みた。

本種の個体数は2山型の季節変動を経ながらも、造林地においては年々増大、植栽後6~7年前後をピークに10年目頃には低下する。本種は林木を寄主としながら実際に寄生摂食しうるのは植栽後10年ぐらまでの幼齢木に限られ、しかもその間、木の生長にともない寄生部が限定されてくるなど食物条件の制約が大きい。このことが個体数の変動に最も重要な影響を与えており、またある林地における寄生の消滅の決定的な原因にもなっている。本種にみられる多型のうち、移動型の機能をもった有翅胎生雌虫は第2世代目に集中的に発生する。その出現は日長や内的要因によって大きく規定されているほか、こみあい、栄養条件等の影響も受ける。これら有翅型には寄主上の密度の自己規制、その林地における個体群の密度調節、寄生の制約にもとづく個体群の絶滅回避という3つの重要な役割が課せられている。秋に出現する有性虫(産卵雌虫、雄虫)は、明らかに越冬のためのもので、光周反応すなわち日長の短縮によって生ずる。この場合二次的に温度によって反応を変化させながら、その出現時期だけでなく産卵時期をも調節している。結局、本種が食物条件の制約をあまりうけずに増殖していけるのは、造林地においては植栽後6~7年前後までである。したがってこのような若い造林地が相接続して次々に造成されていけば、本種は有翅虫の分散など種内関係にもとづいた密度調節により、高いレベルの安定した個体群を維持していける。本種がトドマツ幼齢造林地の大害虫になるに至った理由も、ここにある。

目 次

緒 言	2
I 生 活 史	4
1. 世代、繁殖経過	4
2. 多型現象と各型の発育、繁殖	5
2-1. 多 型 現 象	5
2-2. 胎生雌虫の発育、繁殖	5
2-3. 有性虫(産卵雌虫、雄虫)の発育、繁殖	8
2-4. 卵のふ化経過	9
3. 生活様式、生態上の特徴	12
3-1. 寄生条件、寄生部位	12
3-2. 移動分散と寄生の拡大	13
3-3. 産 卵 習 性	13
3-4. 個体数の季節的消長	15

3—5. アリとの共生関係	15
4. 天 敵	16
II 野外個体群の密度変動と変動要因	18
1. 個体数の推定, サンプリング法	18
2. 野外における密度変動の実態	19
2—1. トドマツ植栽後の寄生の推移, 個体数の変動	19
2—2. 林分条件の異なる林地における個体数の変動	28
2—3. 密度の地域変動と地域的発生型	42
3. 個体数変動の特徴と変動要因	48
3—1. 密度を規制している要因	48
3—2. 個体数の季節変動と年変動との関係	49
3—3. 個体数の変動要因	50
3—4. 要 約 と 結 論	53
III 多型の出現機構	56
1. 実験材料と方法	56
2. 有翅胎生雌虫の出現機構	57
2—1. 野外における有翅型の出現経過	57
2—2. 日 長 の 影 響	58
2—3. こみあい (crowding) の影響	60
2—4. 食 物 の 影 響	62
2—5. 内 的 要 因	63
2—6. 要 約 と 考 察	64
3. 有性虫 (産卵雌虫, 雄虫) の出現機構	66
3—1. 野外ならびに自然日長下における出現経過	66
3—2. 日 長 の 影 響	69
3—3. Interval timer と短日胎生型の出現	74
3—4. 日長と温度との関係	76
3—5. 産卵雌虫の卵の形成, 成熟経過と日長, 温度との関係	78
3—6. 要 約 と 考 察	80
IV 多型現象の生態学的意義, 特に個体群変動との関連——総合考察	82
摘 要	86
文 献	89
Summary	93
Plate	1~2

緒 言

トドマツオオアブラ (*Cinara todocola* INOUE) は, オオアブラムシ科 (Lachnidae) に属するアブラムシの 1 種で, 1936 年, 井上 (1936¹¹⁾) によって新種として記載され, それとともにトドマツ幼齡造林木の害虫として, 被害状況, 生態, 防除法等についても調査検討が加えられている (井上, 1938¹²⁾; 1941¹³⁾; 1944¹⁴⁾)。

以後しばらく本種に関する研究はなんら行われていないが, 戦後, 造林事業が活発となり, その被害が問題化しはじめたこともあって, 1954 年に, 生態, 防除法の再検討というかたちで, ふたたび取りあげら

れるに至った (井上・山口, 1955¹⁷⁾; 山口, 1956⁶⁹⁾)。しかしこの時の研究は、後に展開される一連の研究の端緒とはなかったが、予備調査、もしくは実態調査の仕事が2, 3行われただけで中断している。

その後、1954年の大風害跡の造林、あるいは1958年より始まる拡大造林政策にもとづくトドマツ造林地の急激な増大、それにともなう北海道のほぼ全域に及ぶ被害のまんえんという事態を背景に、この害虫の林業的防除ないし総合防除の確立を究極の目標とした、本種の個体群動態を中心とする多方面にわたる研究が1962年に開始され (山口, 1967⁶¹⁾; 1968⁶²⁾)、今なお続けられている。

このように、トドマツオオアブラはトドマツの造林と密接な関連をもって生活領域を広げ、個体数を増大してきた害虫であり、本種の被害も、森林の伐採、造林といういわば森林を主体とした生態系の変革、生物社会の変化にともなって生じてきた1つの現象としてとらえることができよう。したがって、被害の発生を抑制もしくは軽減しうる造林方法など育林的操作によるいわゆる林業的防除法、あるいはこの方法を中心として天敵の利用などその他の防除手段を組合せた総合防除法を確立するためには、このような自然の変化に応じたアブラムシのうごき、すなわちその個体数の変動と変動要因を明らかにする必要がある。それによってはじめて経験的にでなく、科学的に実証された普遍的な方法が提示しうるものと考えられる。今回の試験研究は、基本的にはこうした観点からなされたものである。

ところで、昆虫の個体数の変動と変動要因、すなわち個体群動態を解明するための研究のアプローチとして、近年、生命表 (life table) による調査、解析法がきわめて有効な手段とされ、多くの研究にとりいれられるようになってきている (MORRIS and MILLER, 1954⁴⁰⁾; 伊藤, 1971¹⁹⁾; 巖, 1971²¹⁾)。しかしながら、トドマツオオアブラのように年に数世代くりかえす上、世代の重なり合いがいちじるしく、しかも短期間に個体数がはげしく変動するような昆虫に対しては、経時的に发育段階がほぼそろっていることを前提条件としているこの方法は適用しがたい。したがって本種に関しては、次のような方法によって個体群動態の解明を試みた。

新植地へのアブラムシの侵入、寄生の広がり方を含め、まずいろいろな条件の森林における個体数の変動を調査し、変動に関与する外的要因を帰納的に抽象していく。他方、このアブラムシが適応、進化という種としての長い歴史を経て、現にどのような特性を備えているかを、特に本種における多型の出現機構に関する実験的解析を通して究明していく。そして野外における個体数の変動も、こうした特性をもつトドマツオオアブラの種としての生活の1つの反映と理解すれば、これら両面の研究を種の生存、発展 (個体維持、種族維持) のための条件とその要因という形で統一的にとらえ、それらから個体数の変動と変動要因を具体的に明らかにする。

このような観点からトドマツオオアブラの個体群動態の研究をすすめてきたが、現在なお検討すべき問題が残されており、まだ完成するまでには至っていない。しかし、少なくとも第1段階の研究は終了したと考えられるので、その結果を総括し、ここに報告する。

内容的には上記の研究過程にしたがい、野外における自然個体群の密度変動調査と、多型現象に関する実験生態学的ないし生理学的研究と大きく2つに分れ、最後に両者の結果を総括する意味で、個体群変動における多型の果す役割について考察してある。ただしこれらを論ずる上で必要な本種の生活史 (ここではやや広い意味に使っている)、生態上の特徴については、最初にとりまとめて記しておいた。

ここに述べた研究は、一部1958年より開始されているが、個体数の変動に関しては1962年から1973年の間に、また多型現象については1967年から1973年の間に行われている。試験調査方法などについて

はそれぞれの項でふれてあるが、試験実施時期については、特に明記する必要がないものは省いてある。

この研究を行うにあたっては、東京大学日塔正俊教授には終始ご指導をあおぎ、また多大の有益なご教示、ご助言をいただいた。特に本研究にみられる森林昆虫としての対象のとりえ方、研究の方法論については、同教授のご教示によるところきわめて大きい。ここに心から感謝の意を表する。

林業試験場北海道支場元保護部長井上元則博士には、この研究のいとぐちを与えられただけでなく、試験調査について直接ご指導をいただき、同じく余語昌資元支場長には長期にわたるほぼ全研究期間を通して、研究上多くのご援助とご助言をいただいた。さらに個体数のサンプリング法については、カナダの Maritimes Forest Research Center, Dr. R. F. MORRIS, アブラムシ類の光周反応については弘前大学教授 正木進三博士のご教示を得ている。これら諸氏にも厚くお礼申し上げる。

このほか多くの方々のご援助を得ているが、最後に折にふれて討議を重ねながら、多大の労力を要する野外調査をはじめ、資料の整理、とりまとめに直接、間接協力していただいた、林業試験場北海道支場昆虫研究室の元研究員 故平佐忠雄、古田公人(現関西支場昆虫研究室)、現研究員 高井正利、小泉 力、秋田米治の同僚諸氏に深く感謝の意を表する。

I 生 活 史

1. 世代、繁殖経過

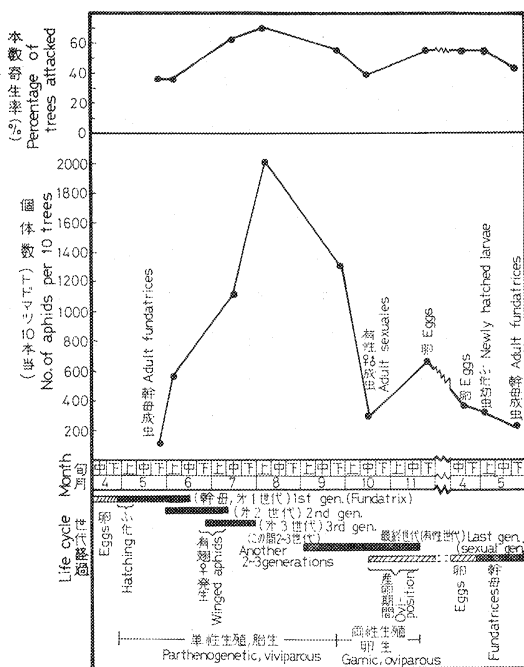


Fig. 1 トドマツオオアブラの世代経過と個体数、本数寄生率の季節的変動(野幌, 1963~1964年)

The life cycle of *Cinara todocola* and seasonal changes of the population density and percentage of trees attacked in a young plantation.

トドマツオオアブラは、トドマツ針葉上で卵態で越冬、札幌付近では4月末から5月上旬にかけてふ化する。第1世代虫は特に幹母とよばれ、すべて雌で翅がなく、単性生殖により子虫を胎生する。第2世代虫は6月下旬頃成虫となるが、同じく胎生の雌のみで有翅型と無翅型とに分れる。この有翅胎生型のものは第3世代以降にも出現するが、数が少なく、殊に第4世代以降の8、9月頃は、野外ではほとんど発見されない。このような雌のみの胎生で8月末まで5~6世代経過するが、9月からは両性生殖を営む有性世代となり、卵生の雌(無翅)と雄(有翅)を生じ、交尾後、早いものは10月中旬より産卵を開始、11月20日頃まで産卵が行われる(Fig. 1)。卵期をのぞいて、すべて幹枝部に寄生する(Plate 1, 2)。

2. 多型現象と各型の発育, 繁殖

2-1. 多型現象

上記のごとく, 本種は1年を通じての世代, 繁殖経過中, 形態的あるいは生理, 生態的に異なるいろいろの型を生ずる。すなわち, 雌虫には単性生殖により子虫を胎生する型 (virginopara) と, 両性生殖により産卵する型 (ovipara) とがあり, 前者はさらに有翅型 (alata) と無翅型 (aptera) とに分れる。また同じ無翅胎生型でも, 幹母 (fundatrix) はやや大型で産子数も多いなど, その後の世代のものにくらべかなりはっきりした相違点がある。

なお, 胎性雌虫のうち産卵雌虫を産むものを従来産性虫 (sexupara) と称してきているが, これらの間には外部形態上のちがいはみられず, ただ光, 温度など環境条件の影響によって, 同じ胎生雌虫を産むもの, 産卵雌虫と雄虫の両性を, もしくは産卵雌虫だけ産むもの, あるいは胎生雌虫と産卵雌虫の両方ないしはこれに雄虫を加えた3者を産むもの, さらに産卵雌虫と卵とを (半胎半卵生), そして実験的には胎生雌虫と雄虫だけを産むものまで生ずることが, 今回確かめられている。以上を一覧的にまとめてみると, Fig. 2 のとおりである。

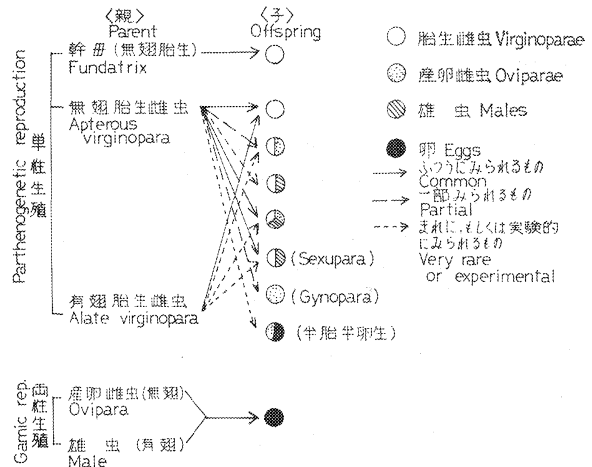


Fig. 2 トドマツオオアブラにおける多型と繁殖にみられる親子関係
Morphs and reproductive capacities observed in *C. todocola*.

これら多型の出現機構, その生態学的意義については後で詳述するが, 結局, 産卵雌虫や雄虫など有性虫は第一義的に光の影響, すなわち日長時間の短縮によって生じ, 胎生雌虫の有翅型の出現は長日を前提条件として, そのほかこみあい (crowding), 食物 (栄養) 条件などの影響をうけ, たとえば食物条件が悪化したような場合その出現率が高まる。

2-2. 胎生雌虫の発育, 繁殖

胎生雌虫のうち幹母も含めて無翅型のものは3回脱皮して, 有翅型のものは4回脱皮して成虫となる。ただし前者では, ごくまれに4回脱皮するものもみられる。

幼虫期間は, 温度15°Cの条件下で, 無翅型のもので約14日 (各齢期の長さはほぼ同じ), さらに産子を開始するまで6~7日かかり, 結局ふ化ないし出生後産子開始までの所要日数は21日前後である。有翅型は幼虫期が1齢長いだけこれらの期間が延び, 羽化するまで約20日, 産子開始まで26日ほど要する (Table 1)。一般にアブラムシ類の有翅型は, 羽化—飛翔—一定着—翅筋の退化—産子という行動パターンをもち (JOHNSON, 1969²⁴⁾; 志賀, 1970⁴⁸⁾), このため無翅型にくらべて成虫になってから産子開始までの所要日数が長いといわれる (Irô, 1960¹⁸⁾; 伊藤, 1973²⁰⁾)。しかし, トドマツオオアブラでは飛翔しなくても同じように産子しはじめる個体があり, また無翅型のもも産子前期間は有翅型と同じ日数を要している。

Table 1. 幹母，無翅胎生雌虫，有翅胎生雌虫の發育期間，産子数（温度 15°C）
Developmental periods and fecundity of the parthenogenetic virginoparae at 15°C

型 Form	調査 個体数 No. reared	幼虫期 間 (日) Larval period (days)	成虫化（羽 化）～産子 開始所要日 数 Prelarvi- position period (days)	ふ化（出 生）～産 子開始所 要日数 Total (days)	産子期 間 (日) Larvi- position period (days)	産子数 No. of larvae produ- ced Mean ± S. D.	日産子虫数 ³⁾ No. of larvae produced per day				
							I (1～ 7日)	II (8～ 14日)	III (15～ 21日)	IV (22～ 28日)	V (29日 ～)
幹母 Fundatrices	7	14.1	7.0	21.1	32.5 (28～37)	103.0 ± 8.1	4.3	3.6	4.0	2.3	0.9
無翅胎生雌 Apterae	8	14.3	6.4	20.7	29.0 (24～34)	46.3 ± 5.6	2.2	1.6	1.5	1.1	1.1
有翅胎生雌 Alatae	8	19.9	6.5	26.4	26.0 (23～28)	35.3 ± 4.3	1.7	1.3	1.3	1.1	—

1) 幹母，無翅胎生雌は3齢，有翅胎生雌は4齢，時間単位の調査を行っていないので平均値のみ示す。

There are 4 larval instars in alatae and 3 instars in others.

2) () は範囲。

() indicates a range.

3) 産子開始日より1週間ごとに区切って算定。産子期間がそれぞれ異なるので，IVないしV期日は，産子終了日までの日数とその間の産子数により日産子虫数を算定し，該当する個体について平均値を求めてある。

産子数は，同じ無翅型でも幹母では他の2倍以上とひじょうに多く，有翅型では少ない (Table 1)。産子期間にはそれほど大きなちがいがみられないので，これは主として1日当りの産子数の相違によるものである。日産子虫数は産子初期に高く，その後やや落ち，終期，特に末期に至ると産子が不規則となって最も低下する。産子が毎日ほぼ連続的に行われるのは，15°Cではいずれも産子開始後20日間前後であり，その後は個体によってかなり不連続となるため，産子期間のばらつきは大きい。なお，産子数は世代間では差がみられていないが，出生時期が産子期間の初期か終期かではちがいがみられ，産子期間の最後に出生してきたものは，10個体の平均 39.4 ± 5.1 とやや少なくなる。

このほか，産子数は飼育条件や餌となる食物条件の影響を大きくうけると考えられ，寄生密度を変えた実験，あるいは条件の悪いとみられる餌（苗木）を用いた飼育調査も試みた。しかし寄生密度を高めたり餌の条件を悪くすると，途中で死亡もしくは寄主から移動してしまう個体が多く，結局信頼しうる資料は得られなかった。ただ鉢植えの苗木12 cm 前後の苗木で一応集団（20～30頭内外）で飼育していたものから，ほぼ成虫に達したとみられるものを1頭ずつ別の鉢で飼育した結果では，産子数はやはり劣ってくる (Table 2)。また条件の悪い苗木で，寄主から移動するのを強制的に阻止しながら飼育してみると，産子数は多くて30頭程度で，それ以下で死亡する例が多かった。

Table 2. 集団飼育の無翅胎生雌虫の産子数（温度 15°C）
Fecundity of the apterous virginoparae reared in crowds (20～30 per
2-years old seedling) from birth at 15°C

調査個体数 ¹⁾ No. of parents	産子数 No. of larvae produced Mean ± S. D.	産子期間 Larviposition period (days) Mean (Min.～Max.)
8	36.9 ± 3.2	26.0 (24～32)

1) 成虫後，産子期間中は単独飼育。

From the teneral adults they were reared in isolation.

Table 3. 無翅胎生雌虫の发育期間, 産子数と温度との関係
 Relation of temperature to the developmental period and
 fecundity of apterous virginoparae

温度 Temperature (°C)	調査 個体数 No. reared	幼虫 期間 (日) Larval period (days)	成虫化(羽 化)～産子 開始所要日 数 Prelarvi- position period (days)	ふ化(出生) ～産子開始 所要日数 Total (days)	産子 期間 (日) Larvi- position period (days)	産子数 No. of larvae produced Mean± S. D.	日産子虫数 No. of larvae produced per day				
							I (1～ 7日)	II (8～ 14日)	III (15～ 21日)	IV (21～ 28日)	V (29日 ～)
10°	8	23.5	16.4	39.9	28.9 (26～32)	23.5±1.0	1.0	0.9	0.7	0.7	0.7
15°	8	14.3	6.4	20.7	29.0 (24～34)	46.3±5.6	2.2	1.6	1.5	1.1	1.1
20°	8	9.7	3.9	13.6	23.5 (21～28)	49.5±3.6	3.1	2.4	1.3	0.9	—
25°	8	9.4	4.0	13.4	21.9 (19～26)	32.0±4.9	2.0	1.4	1.0	1.0	—

<注> Table 1 の注参照。

ここで今回の実験調査に用いられた飼育方法についてふれておく。餌としては苗高 6 cm 前後の 1 年生苗木を管ビンに水さしたものと、苗高 12～13 cm 前後の 2 年生苗木を鉢植えたものを使用, 前者は幼虫の飼育にあて、成虫になってからは後者で飼育した。これらの材料を用いると、水さし苗では 4～5 頭まで飼育でき、それ以上になると途中で、特に 3 齢に達した頃、寄主から移動して死亡する個体がでてくる。また鉢植苗では、成虫 1～2 頭を寄生させ、産子された子虫を除去していけば、産子を完了するまで充分に飼育しうが、子虫をそのままにしておくと、せいぜい産子数 30 頭ぐらいまで、それ以上になると、親か子虫の移動ないし死亡がみられるようになる。なお发育、繁殖に関連した飼育実験では、上記のごとき飼育条件の影響や供試虫の問題もあるので、すべて初期出生の個体を用い、これらを新しい苗木で 1 頭ずつ分離飼育して行っている。

このような飼育実験方法により、次に发育期間、産子数と温度との関係を調査した結果を示すと、Table 3 のとおりである。15°C を基準にそれより低温の 10°C では、发育期間が大幅に長くなり、出生してから産子開始まで 2 倍の 40 日間を要し、産子数は約半分におちている。これに対し 20°C では、发育期間は短縮するが産子数は変わらず、25°C になると发育はそれ以上短縮しないで、産子数が減少する。さらに高温になると一種の興奮状態をひきおこし、寄主から離れて動き回ることが多くなって飼育困難となるが、1, 2 例成功した例をみると、少なくとも发育期間はそれ以上短縮しないようである。

发育期間については、時間単位で調査してい

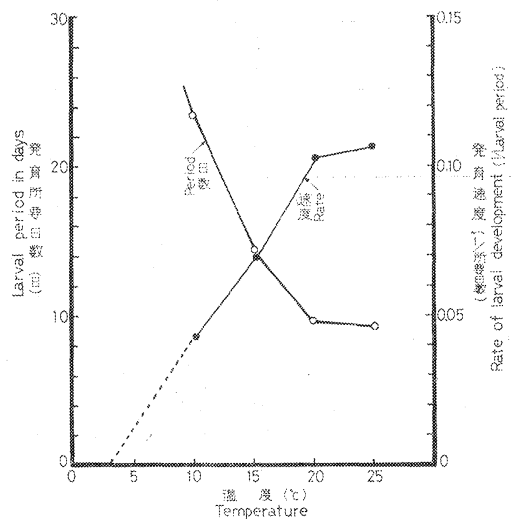


Fig. 3 トドマツオオアブラ無翅胎生雌虫の幼虫期間, 发育速度と温度との関係
 Relationship between temperature and the
 larval development of apterous virginoparae.

ないのでやや不正確といえるが、幼虫期間の逆数をとって発育速度をみてみると、20°C 以下ではほぼ直線的となる (Fig. 3)。この図ならびに有効積算温度の関係から計算してみると、発育零点は 3°C 付近と推定される。

以上の結果を要約してみると、胎生雌虫のうち幹母の産子数はいちじるしく多く、有翅型は無翅型にくらべ発育期間も長く産子数も少ない。しかし産子前期間は両者はほぼ同じである。産子数は同じ条件下では世代間に差がみられないが、親の日齢の影響をうけ、終期に出生した個体は初期出生の個体にくらべてやや少なくなる。また寄生密度が高く餌の条件の悪いようなときは、産子数は減少するが、繁殖にあまり不利にならないうちに、他の寄主を求めて移動する傾向がみられる。発育、繁殖からみた適温は 20°C 付近で、25°C 以上では産子数の減少、熱興奮による異常行動をひきおこし、15°C 以下では発育の大幅な遅延、産子数の減少をまねく。発育零点は約 3°C である。

2—3. 有性虫 (産卵雌虫、雄虫) の発育、繁殖

産卵雌虫、雄虫ともに 4 回脱皮して成虫となる。ただし産卵雌虫を 20°C の高温下で飼育すると、しばしば 5 回脱皮する個体がみられる。幼虫期間は無翅胎生雌虫より 1 齢多いだけ長く、15°C では雌雄で差がみられないが、20°C では雄がわずかに長い (Table 4)。

産卵雌虫が成虫になってから産卵を開始するまでの日数、すなわち産卵前期間は日長時間と密接な関係があり、日長時間が短縮するとともに短くなる。これは体内における卵の形成、成熟経過が日長の影響を受けるためであり、この点については有性虫の出現機構とともに後で詳しく述べる。いずれにしても自然

Table 4. 産卵雌虫、雄虫の幼虫期間と温度との関係
Relation between temperature and the larval period of sexuales

温 度 (°C) Temperature	雌 雄 Sex	調 査 個 体 数 No. reared	幼 虫 期 間 (日) Larval period (days)	備 考 Remarks
10°	♀	8	29.6 (28~30)	
15°	♀ ♂	8 8	19.0 (19~21) 19.4 (18~20)	
20°	♀ ♀ ♂	8 8 8	14.4 (13~15) 19.3 (19~20) 15.6 (15~16)	5 齢の場合 5 larval instars

Table 5. 産卵前期間、産卵数と温度との関係 (自然日長)
Relation of temperature to the preoviposition period and the number of eggs produced by oviparae (Under natural illumination)

温 度 (°C) Temperature	産 卵 前 期 ¹⁾ (日) Preoviposition period (days)	出生~産卵開始 所 要 日 数 Days taken from birth to oviposition	産 卵 数 ²⁾ No. of eggs produced Mean±S. D.	備 考 Remarks
10°	9~11	39~41	6.0±1.2	
15°	5~10	25~30	10.5±1.4	
20°	9~18	23~31	8.0±1.4	幼虫 4 齢の場合 In case of 4 larval instars

- 1) 日長時間の短縮とともに短くなる。
It becomes shorter with decreasing of day-length.
- 2) 産卵開始時の産卵数。10°, 15°は20個体、20°は16個体の平均。

Table 6. 産卵経過と温度との関係
Effect of temperature on the oviposition activities

温 度 (°C) Temperature	調 査 個体数 No. tested	産卵期間 (日) Oviposi- tion period (days)	産 卵 数 No. of eggs deposited	1 日 当 産 卵 数 No. of eggs deposited per day		備 考 Remarks
				開始後10日間 For the first 10 days	全産卵期間 For whole days	
15°	6	14.5 (12~18)	11.8±0.8	0.93±0.11	0.83±0.11	
10°	5	20.0 (12~25)	5.0±1.6	0.32±0.10	0.25±0.04	2 例, 28日生存, 産卵数 はともに3個, 他は15~ 20日目死亡
5°	5	—	—	0.10±0.06	—	
0°	7	—	—	0	—	4 例, 6, 7 日目に死亡 他は生存, 10日で打切る
{ 5°—20時間(h) 10°— 4時間(h)	4	20.0 (16~24)	4.8±2.7	0.38±0.13	0.26±0.21	
{ 0°—18時間(h) 10°— 6時間(h)	6	—	—	0.18±0.04	—	1 例, 30日生存, 産卵数 6個, 他は11~17日目死 亡
室 内 (変温) Control (in insectary)	6	21.5 (14~29)	10.5±1.7	0.73±0.09	0.55±0.20	産卵開始はX—22以降, 最終産卵はXI—19

<注> X—20日前後, 野外圃場で飼育中の個体を供試。

日長, 恒温条件下では, 産卵雌虫が出現しはじめる9月上旬に出生した個体で最も長く, 9月末から10月はじめと最もおそく出生した個体でいちばん短い (Table 5)。その差は温度が高いほど顕著で, 低温ではわずかである。また20°Cではこの期間がいちじるしく長いので, 成虫になるまでの発育が早いにもかかわらず, 出生してから産卵開始までの所要日数は15°Cと変わらない。産卵数は15°Cで最も多い。なお20°Cでは, 卵の形成がみられない不妊個体, ないし卵の成熟がきわめておそい異常個体も出現する。

次に産卵活動と温度との関係を見ると, 15°Cでは1日あたりほぼ1個, 産卵数も12個内外と多く, 10°Cになると3日ないし4日に1個となり, 産卵数も半減する。産卵しうる最低温度は5°C付近とみられ, それ以下では産卵できない。しかし5°Cないし0°Cのような低温でも, 1日に4~6時間10°Cに温度をあげると, その間に産卵を行うことができ, 5°—20時間, 10°—4時間の場合は, 産卵数など10°C継続と全く変らない結果が得られている (Table 6)。

野外の自然条件では, 日長時間によってまず有性虫の出現が規定され, さらに産卵可能な状態に達するまでの発育が日長と温度の両条件によって調節される関係で, 産卵を開始しうるのは早くても10月10日以降であり, 多くのものは20日前後となる。したがってそれ以降, かなりきびしい温度条件下で産卵が行われるわけで, 札幌地方においても11月になると産卵数は減少し, 11月20日前後で産卵は終了している。

2—4. 卵のふ化経過

越冬卵は, 札幌地方ではふつう4月下旬の後半からふ化しはじめ, 5月10日前に終了する。ふ化期間は10日前後で, 比較的短い期間にいっせいにふ化する。

秋に産下された卵は休眠しており, これをそのまま15°Cの恒温下においてもふ化しない。野外から定期的に卵を採集し, 温度15°Cの条件下でふ化試験を行った結果では, 12月上旬のものはまだほとんど休眠から離脱しておらず, ほぼ正常にふ化するのは1月上旬以降となっており, しかも2月, 3月と野外放置 (低温処理) 期間が長いほど, ふ化に要する日数が短くなる傾向がみられている (Table 7)。ただその

Table 7. 低温処理（野外放置）期間と卵のふ化との関係
The result of hatching test against the overwintering eggs collected
at various times of the hibernation period

供年 月 日 Date tested	供試数 No. of eggs tested	ふ化までの所要日数 Incubation period (days)			ふ化期間 (日) Hatching period (days)	ふ化率 (%) % hatch	備 考 Remarks
		開 始 First	50%	終 了 Last			
1968 XI—27	60					0	供試条件 { 温度 15°C 湿度 76% Incubated at 15°C and 76% relative humidity
1969 I—7	20	17	21	24	8	73.8	
II—6	60	16	18	22	7	60.0	
III—7	60	10	14	17	8	60.0	
IV—7	60	7	9	14	8	85.0	
1969 XI—19	80					0	
XII—8	60	(22)	—	—	—	1.7	
1970 I—6	60	20	24	28	9	26.7	
II—6	60	16	19	26	11	68.3	
III—6	60	11	15	20	10	65.0	
IV—6	60	11	13	16	6	75.0	

Table 8. 低温処理温度ならびに処理期間と卵のふ化との関係
Effect of the duration of cold storage on the incubation
period of overwintering eggs

処理温度 Tempera- ture exposed	供年 月 日 Date tested	処 理 日 数 ¹⁾ Days exposed	供試数 No. of eggs tested	ふ化までの所要日数 Incubation period (days)			ふ化期間 (日) Hatching period (days)	ふ化率 (%) % hatch	備 考 Remarks
				開 始 First	50%	終 了 Last			
0°C	1969 XII—8	19	60	(25)	—	—	—	3.3	低温処理開始 1969, XI—19 供試条件 { 温度 15°C 湿度 76% Incubated at 15°C and 76% relative humidity
	1970 I—6	48	60	17	20	23	7	40.0	
	II—6	79	60	13	16	19	7	71.7	
	III—6	107	60	10	12	15	6	76.7	
	IV—6	138	60	8	10	14	7	85.0	
	V—4	166	30	8	9	12	5	50.0	
	V—20	182	30	8	9	12	5	50.0	
-5°C	1969 XII—8	19	60					0	
	1970 II—6	79	60	21	24	27	7	17.5	
	IV—6	138	60	14	17	20	7	34.0	

1) 供試卵は野外から採集しているので、処理前にある程度低温にさらされている。

所要日数は年により少し異なっており、この場合 1970 年の方が 1969 年よりいずれの日もわずかながら長く、また前者の年は 1 月上旬においてもふ化率があまりよくない。

この点は、低温処理温度を変えて行った試験結果からみて (Table 8)、両者の野外放置期間中の温度のちがいはよるものとみられる。すなわち、低温処理温度を 0°C と -5°C とした場合、ともに処理期間が長いほどやはりふ化までの所要日数は短縮するが、-5°C の方が休眠が深く、同じ時点で見ると 0°C にくらべ 50% のふ化日が 7~8 日おくれており、ふ化率も悪い。このように処理温度によってもふ化経過は異なってくるが、0°C の条件下では、すべての卵が休眠から離脱するには 2 か月前後以上の処理期間が

Table 9. 温度と卵のふ化所要日数との関係
 Relation between temperature and the incubation period of
 overwintering eggs

供試年月日 Date tested	温 度 (°C) Temperature	供試数 No. of eggs tested	ふ化までの所要日数 Incubation period (days)			ふ化期間 (日) Hatching period (days)	ふ化率 (%) % hatch	備 考 Remarks
			開 始 First	50%	終 了 Last			
1970. III—6	5°	60					0 ¹⁾	1969, XI-19より0°C に貯蔵した卵を供試、 湿度76% } 急激な加温のためか ふ化率悪い
	10°	60	17	20	27	11	88.3	
	15°	60	10	12	15	6	76.7	
	20°	60	8	9	10	3	13.3	
	25°	60					0	
1970. IV—6	5°	60					0 ²⁾	Stored at 0°C and incubated at 76% R. H. } 同上
	10°	60	14	17	22	9	78.3	
	15°	60	8	10	14	7	85.0	
	20°	60	5	7	8	4	20.0	
	25°	60	7	7	8	2	10.0	

1) 75日目に15°Cに移したがふ化は0。

2) 50日目に15°Cに移したところ、2日目からふ化開始、3日目に50%、6日目にふ化終了、ふ化率は65%。

必要のようであり、またふ化までの所要日数が短縮されるのは、処理期間が5か月ぐらまでで、それ以上では変らなくなる。

次に0°Cの低温処理をした卵を用い、3月(処理期間107日)と4月(処理期間138日)に、加温温度とふ化所要日数との関係を調査した結果は、Table 9のとおりである。20°C、25°Cは急激な加温のためかふ化率が悪く、また5°Cの資料は得られていないが、いずれの温度でも低温処理期間の長い4月の方がふ化所要日数が2〜3日短い。これらふ化所要日数の逆数をとってみると、3月、4月の結果ともそれぞれ10〜20°C間に直線関係が得られ、发育零点は約3°Cと推定された(Fig. 4)。これから5°Cのふ化所要日数を求めると、約63日となる。4月はともかく、3月供試のものが5°Cで75日経過してもふ化せず、すべて死亡したのは、あるいは胚子発生は進んでもこの温度ではふ化できないためかもしれない。

結局、野外の自然条件下では、越冬卵がどのような低温にさらされてきたか、その温度と期間、および休眠からさめた後のふ化までの发育に要する温度(有効積算温度)等によって、その地におけるふ化日が決定されてくるといえる。

なお、卵のふ化は湿度の影響も受け、特に低湿度ではふ化率が悪いので、以上の試験はすべてNaClの飽和溶液を用いて、湿度を76%に調節して行っている。

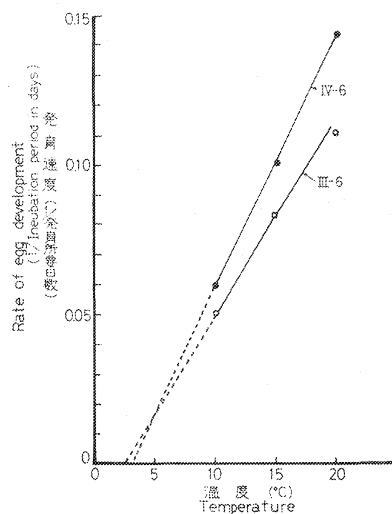


Fig. 4 卵の发育(ふ化)速度と温度との関係(数字は供試月日)
 Relationship between temperature and the rate of egg development. Numerals indicate date tested.

3. 生活様式、生態上の特徴

3-1. 寄生条件、寄生部位

トドマツオオアブラは北海道におけるトドマツ (*Abies sachalinensis*) をはじめとして、そのほか本州のモミ (*A. firma*)、ウラジロモミ (*A. homolepis*)、外国樹種のバラサムモミ (*A. balsamea*) など、モミ属 (*Abies*) の林木には広く寄生しうようである。しかし、これらの樹種でも、寄生が認められるのは天然生の稚幼樹か、もしくは苗木や造林初期の幼齡木等に限られ、大径の壮齡木に寄生している例はみられていない。したがって、本種はトドマツ造林地の大害虫にあげられているが、加害するのは植栽後10年ぐらいまでの樹高2m前後以下の若い木で、それ以後の大きな木にはほとんど寄生しなくなる。

では、なぜ木が大きいと寄生しないのか、あるいは寄生できないのか、その寄主選好ないし摂食選択の機構については深く究明されていない。しかし本種の食物の摂取のしかた、あるいは寄主への寄生状態などから、2, 3の原因が推察できる。

トドマツオオアブラは他のアブラムシ類と同様、寄主植物の組織内に口針をそう入、汁液を吸収する。その際、表皮からそう入された口針は皮層の細胞内を通り、その先端は常に形成層に隣合せた、新たに分化した篩部に達している(松崎, 1972⁸⁶⁾)。この部分から栄養摂取を行っているともみられるが、木が大きくなると表皮ないし皮層が厚く、かつ硬化して、物理的に口針のそう入が困難になるものと思われる。事実、植栽後5, 6年頃までは、寄生部は幹、枝を問わず木全体にわたるが、それ以後になると、次第に樹幹の上方部および枝部となり、樹高が2m前後に達すると枝部の、しかも下枝に限定されてくる。

しかしながら、このような物理的な障害によってのみ寄生が阻止されているとは考えられない問題がある。というのは木がどのように大きくなっても、新梢部など樹頂や枝先の部分の樹皮の状態は、稚幼樹の幹枝と変らないとみられるからである。それにもかかわらず、これらの部分に寄生がみられず、また強制的に接種しても定着、増殖しない。

植物体の組成は、その發育生長とともに変化し、また農作物に寄生するアブラムシ類では、若い葉、成熟した葉など葉齡により、摂食選択性や増殖率が異なる例が少なくない。これは葉齡がちがうと、アブラムシが吸収する篩部の汁液の栄養価が異なるためといわれている(DIXON, 1970⁴⁾; 平野, 1971¹⁰⁾)。トドマツオオアブラに関しては、この点については全く検討されていないが、上記の現象からみて、寄主の樹齡(実際の年齢より樹高などの生長経過によって表示される生理的年齡)による樹体の栄養成分の変化が、本種の寄生の可否を決定しているように思われる。

以上のごとき寄主の生育にともなう寄生条件の変化とともに、本種の行動や外囲環境の影響にもとづく寄生部位の季節的变化もみられる。卵は針葉に産下されているが、ふ化した幹母幼虫は新芽に近い部分に寄生し、ほとんどのものはそこで吸汁、發育する。寄生木が若く、幹枝全体が寄生可能な場合は、成虫になると枝の付け根ないし幹に移るものが多く、寄生部の主体は幹部となる。この頃から、共生しているアリの種類(後述)によってはアブラムシの寄生部に土莖(一種の巢状の覆い)をつくる関係で、樹幹の下部や根元部分への寄生が多くなるが、このような土莖がなくても夏季には、樹幹の地際部ないしそれ以下の少し土中に入った部分に寄生している例がしばしばみられ、特に高温多照が続くときはこの現象が顕著である。有性世代が出現する秋にはふたたび枝部に移りはじめ、産卵雌虫の成虫はほとんどすべて、枝先部分に寄生しながら葉に産卵する。

3—2. 移動分散と寄生の拡大

移動, 分散の密度調節に果たす役割, あるいは個体群変動との関連については後で論ずることにし, ここでは現象についてのみ述べておく。

本種にみられる多型のうち, 有翅胎生雌虫による移動分散が最も活発で, したがってこれらが多く出現する6月下旬〜7月上旬頃に最も寄生が拡大される (Fig. 1 参照)。有翅型は1年を通じた本種の生活の中で, もともと移動という機能を分担したかたちで出現してくるとみられるだけに, これは当然の現象といえるが, この型の出現が光周期に反応して個体数増加の最もいちじるしい第2世代目 (一部第3世代目) に集中し, しかも食物条件の悪化にともないその出現率が高まるのは, きわめて特徴的である。トドマツ新植地への侵入等生活領域の広範囲にわたる拡大は, 専らこれら有翅虫によって行われている。

これに対し無翅型のものは, 定着性が強く移動力も小さいが, そのなかでも特に幹母はその傾向が強い。したがって, この時期にはほとんど寄生の拡大がみられない。その後に出現する無翅胎生雌虫では, これにくらべて移動ははるかに活発に行われる。若齢幼虫時代はふつう親を中心に集まり, いわゆるコロニーを形成してほとんど移動しない。しかし, 老齢幼虫あるいは成虫に達すると, 多くの個体はそのコロニーを離れて別のコロニーを形成するようになる。この際の移動は内因的な行動によるものとみられ, したがって寄生密度や寄主の条件にも関係なくおこるが, 密度が高く, 寄主の餌としての条件が悪いときはひじょうに活発となる。寄生している木が大きい場合は, その移動は同じ樹体内にとどまることが多いが, 木が小さいと, しばしば他の木への分散というかたちをとる。さらに強い直射日光をうけたり高温の場合は, これを回避するような他動的な移動もみられ, その際寄主から逃避してしまうものも少なくない。

以上, 胎生雌虫で繁殖をくりかえしている間はコロニーをつくり, 各個体が集合する性質がみられるが, 有性虫による産卵時期には, 逆にたがいに離反する傾向が強くなり, このため産卵雌虫は他個体をさけ, それぞれ小枝に分散して産卵する。そしてこのような産卵行動にもとづく移動は, 時に他の木への分散となってあらわれ, 寄生の拡大につながることもある。

このほか, 共生しているアリによって他に運ばれる例もみられるが, これは機械的に大きくコロニーがかく乱されたようなきわめて特殊な場合に限られ, 寄生蜂や捕食虫などの攻撃によってひきおこされている例は観察されていない。

3—3. 産卵習性

産卵雌虫は交尾後コロニーを離れ, 枝先に分散して産卵する。産卵にあたってのこのような枝先への分散, あるいは他の木への移動は, 直接的には産卵場所を求めるアブラムシ自体の内因的な行動にもとづくものと思われる。しかしながらその行動は, 寄生密度に関連した個体間の相互作用ないし干渉の影響を強くうけているようである。

すなわち, 枝先への産卵状態をみると, 密度が低いときは, ほぼ90%の卵が先端部の当年伸長枝の針葉上に産下されているが, 密度が増大するとともにその割合が減少し, 前年伸長枝への産卵も多くなる (Fig. 5)。他方, これを樹高1〜2mの林木について樹冠層別にみると, 密度の増大に応じて, 地上50cm以下の下枝部から, 次いで50〜100cm間の中枝部, そして100cm以上の上枝部ないし樹頂部へと順次産卵数の割合が高まり, 結局高密度ではどの部分もほぼ同じ割合になっている (Table 10)。なお, この場合, 密度の高い木では, その周辺林木にも産卵が拡大されていることが多い。上記の現象におい

Table 10. 樹冠層（枝葉着生部の地上高）別にみた産卵数と産卵密度¹⁾
Number of eggs deposited and the egg density by tree crown story

調査木 Sample No.	樹高 Tree height (cm)	枝長の 総計 ²⁾ Total length of branches (cm)	産卵数 No. of eggs	卵密度 Egg density* (枝長 10cm 当)	地 上 高 Height from base of tree								
					0~50 cm			50~100 cm			100 cm~		
					枝長 Branch length	産卵数 No. eggs	卵密度 Den- sity	枝長 Branch length	産卵数 No. eggs	卵密度 Den- sity	枝長 Branch length	産卵数 No. eggs	卵密度 Den- sity
1	147	3,397	36	0.11	2,242	31	0.14	861	5	0.06	294	0	0
2	161	5,873	64	0.11	2,720	55	0.20	1,381	9	0.07	1,772	0	0
3	108	1,023	57	0.56	782	55	0.70	112	2	0.18	129	0	0
4	131	2,749	204	0.74	1,044	56	0.54	942	129	1.31	763	19	0.25
5	131	2,828	1,208	4.27	1,433	488	3.41	1,252	664	5.30	143	56	3.92
6	106	1,059	562	5.31	580	210	3.62	448	332	7.41	31	20	6.45
7	187	4,452	6,666	14.97	1,430	490	3.43	2,259	3,883	17.19	763	2,293	30.05
8	139	2,786	6,576	23.60	1,044	2,103	20.14	942	2,466	26.18	800	2,007	25.09

1) 厚真。1947春植栽地，1954年12月調査。

2) 針葉着生部分の枝の長さ。

* Number of eggs per 10 cm of branch length.

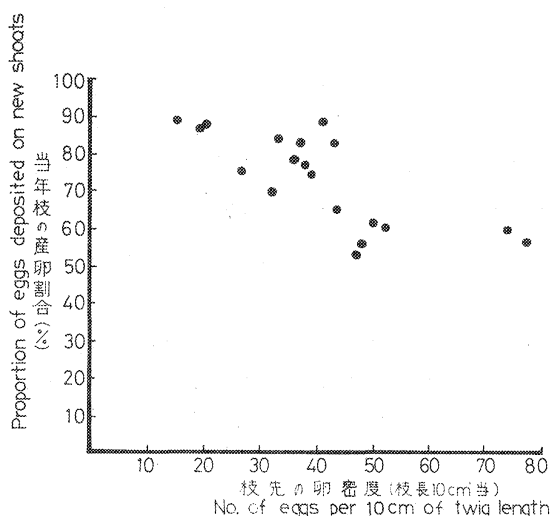


Fig. 5 枝先（当年および前年伸長枝）の卵密度と当年枝への産卵割合

Relationship between egg density on terminal twigs and the proportion of eggs deposited on new shoots.

て、産卵場所としての適、不適という面からいって、前者のケースがどのような意味をもつのかははっきりしない。ただ翌春、卵からふ化した幹母幼虫は、新芽の基部付近に寄生していることから判断すると、先端部分はふ化後の幼虫がほとんど移動することなく栄養摂取を行いうるという利点があるのかもしれない。これに対し後者の場合、特に高密度で上枝部の産卵割合が多くなることは、冬期の卵の死亡率を高める原因になり、明らかに産卵場所としての条件は悪くなる。これは卵が長期間にわたって積雪上におかれると、低温乾燥とみられる生理的障害をうけ、大部分死亡してしまうからである（後述）。

産卵は葉の表裏いずれにも行われるが、しかし、たいてい重なりあった針葉の影の部分の葉上に産下され、卵が直接、外囲に面している例はきわめて少ない。密度があまり高くない場合、主として樹冠の中、下層部の枝葉が産卵場所として選択されるのも、同様の産卵行動の反映とみられるが、このことが結果的には卵に対する冬期間のきびしい気象条件の影響を緩和しているように思われる。

3-4. 個体数の季節的消長

トドマツオオアブラの1年を通しての世代経過をみた場合、多くの昆虫類のごとく、卵→幼虫→成虫(幹母)とたどる時期と、それ以後、春から秋までの単性生殖により雌のみが胎生をくりかえしている時期と、大きく2つに分けられる。ところで、本種の個体数の季節的消長をみてみると、Fig. 1 (前掲)に示されているように、前者の時期はもちろん、後者の時期においても、幹母成虫を出発点として春から夏へと個体数が増大、秋には減少するという、同じ山型の変動をする。この間、実際には数世代くりかえされているのにもかかわらず、大きくみてちょうど1世代内にみられるであろうと同様の個体数の消長をたどることは、きわめて特徴的な現象である。いいかえると、個体数の変動という点からみれば、本種の単性生殖時代は他の昆虫類の1世代に相当しているわけで、春～夏が産卵期、夏～秋が幼虫～成虫期にあたるとみることできる。

このことは、トドマツオオアブラにおける多型出現の生態学的意義、特に個体群変動と関連してそれぞれがどのような役割を果しているのかをみていく上で、1つの注目すべき事象といえよう。それとともに、本種の個体数の変動機構の解明にあたって、いわば年2世代の昆虫と同様のみかたができるという点においても、重要な意味をもっている。

3-5. アリとの共生関係

アブラムシとアリとの関係はよく知られているが、トドマツオオアブラも多くの種類のアリと共生生活を営んでいる。これまで本種と共生関係の認められたアリの種類をあげると、Table 11 のとおりである。これらのうち北海道の各地に広く分布し、共生アリの優占種となっているのはトビイロケアリであり、このほかムネアカオオアリ、クシケアリ類、そして場所によってはクロクサアリなどもよくみられる。その他の種類はごく少ないか、あるいは特殊な場所に見いだされるにすぎない。

トビイロケアリは開放された裸地状の林地に多く生息し、行動も活発で、アブラムシの排泄する蜜への反応もきわめて敏感のようである。トドマツオオアブラの寄生部に集まる個体数も多く、またふつう寄生木の樹幹にそってかなり上部まで土莖(巣状の土の覆い、Plate 2 参照)を形成し、その中にアブラムシを保護しながら生活している。アブラムシが卵からふ化すると間もなくアリが共生しはじめるが、土莖をつくるのは幹母成虫が産子を開始してコロニーをつくる頃、すなわち札幌付近では5月末～6月はじめ頃からである。幹だけでなく枝、特に下枝にも土莖がつくられ、その大きさはアブラムシの寄生密度とも関

Table 11. トドマツオオアブラと共生しているアリの種類
Species of ants associated with *Cinara todocola*

1	トビイロケアリ	<i>Lasius niger</i> (LINNÉ)
2	エゾキイロケアリ	<i>Lasius flavus</i> (FABRICIUS)
3	クロクサアリ	<i>Lasius fuliginosus</i> (LATREILLE)
4	ムネアカオオアリ	<i>Camponotus obscuripes</i> MAYR
5	エゾアカヤマアリ	<i>Formica yessensis</i> FOREL
6	クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i> MOTSCHULSKY
7	アミメアリ	<i>Pristomyrmex pungens</i> MAYR
8	アメイロアリ	<i>Paratrechina flavipes</i> (F. SMITH)
9	エゾクシケアリ	<i>Myrmica lobicornis</i> FOREL
10	クシケアリ類	<i>Myrmica</i> spp.

連し、時には1 m前後の木の幹全体が土莖でおおわれることもある。

ムネアカオオアリも裸地性のアリであるが、アブラムシの寄生部に集まる個体数が少なく、土莖もほとんど形成しない。まれにつくるものがあったとしても、根元からせいぜい5~10 cm ぐらいまでである(Plate 2 参照)。これに対し、クシケアリ類、クロクサアリはどちらかというと上木のうっ閉下など被蔭地に多く、したがって天然林内の稚樹ではクシケアリ類が共生種の主体をなしている。これらのアリも、時折、枝のつけ根あたりに小さな土莖をつくる程度である。なお、同一林木上で2種以上のアリが共生していることはきわめてまれであり、またこれらのアリの種類間に一種のすみわけ的現象もみられている(井上・山口, 1955¹⁷⁾)。

トドマツオオアブラとアリとの共生関係の意義をアブラムシの面からいえば、天敵からの保護、生息環境の好適化、これらを通しての生存率の増大という点であろう。こうした面からみて、土莖という特殊なシェルターをアブラムシの寄生部に形成し、しかも活動も活発なトビイロケアリとの共生は、他のアリ類との場合に比べ、トドマツオオアブラの生活にはるかに大きな影響を与えているといえることができる。

4. 天 敵

トドマツオオアブラの天敵昆虫として、これまでに記録された種類を示すと、Table 12 のとおりである(山口・平佐・高井, 1966⁶⁹⁾; 山口, 1972⁶⁵⁾)。寄生蜂は3種知られており、このうちカラマツオオアブラバチは東京における採集記録のみで(井上・高井, 1962¹⁶⁾)、北海道ではトドマツオオアブラに寄生している例は、いまだに見いだされていない。

モミオオアブラバチも本州地方においては各地(長野、山梨、東京、宮城、京都、奈良)で採集され、ごくふつうにみられる種のようなのであるが(井上・高井, 1961¹⁵⁾; 1962¹⁶⁾; WATANABE and TAKADA, 1965⁵²⁾)、北海道では1961年にはじめて発見されている。それまで長年の調査観察、あるいは広範囲にわたるサーベイなども実施されながら、キバラオオアブラバチ以外はみつかっていなかった。両種は寄主への寄生によって生ずるマミイが、前者は茶褐色で、越冬期をのぞくと針葉上につくられるのに対し、後者は黒色で着生部も樹幹ないし枝上ときわだった相違点があり、識別も容易である。これらの点からみて、モミオオアブラバチはあるいは近年になって本州から北海道に侵入もしくは移入された種であるかもしれない。本種はトドマツオオアブラの世代経過にはほぼ同調しながら寄生をくりかえし、1961年野幌で発見されて以来、同地で急激にふえただけでなく、その後全道各地に広がっていることが確かめられている。

キバラオオアブラバチは古くから知られている寄生蜂で(WATANABE, 1941⁵¹⁾)、これまでのところ北海道以外の地では採集されていない。道内の広い地域からみつかったのはいるが、アブラムシの被害地においては、ごく一部の寄生木から発見されるだけである。しかもマミイが比較的多くつくられるのは6~7月頃までで、以後きわめて少なくなる。したがって、本種の天敵としての活動は、空間的にも時間的にもかなり制限されているようである。

次に捕食虫としてここに示された種類は、いずれもアブラムシの寄生木から採集されたもので、すべてアブラムシを捕食することが、野外観察および室内飼育によって確認されている。これらのうちテントウムシ、ヒラタアブ、カゲロウ類は、ほとんどアブラムシのみを餌としている少食性(oligophagous)の捕食虫であり、ハサミムシ、ハネカクシ、サンガメ類は多食性(polyphagous)の捕食虫である。

アブラムシの摂食量の面からみると、多いのはナミテントウ、ナナホシテントウ、ヘリヒラタアブ、ヤ

Table 12. トドマツオオアブラの天敵昆虫
Parasites and predators of *Cinara todocola*

	科名	種名		科名	種名
寄生蜂 Parasites	アブラバチ科 Aphidiidae	キバラオオアブラバチ <i>Pauesia inouyei</i> WATANABE	クサカゲロウ科 Chrysopidae	ヤマトクサカゲロウ <i>Chrysopa nipponensis</i> OKAMOTO	
		モミオオアブラバチ <i>P. momicola</i> WATANABE et TAKADA		ヨツボシクサカゲロウ <i>Chrysopa septempunctata</i> WESMAEL	
		カラマツオオアブラバチ <i>P. llaricis</i> HALIDAY		エゾクサカゲロウ <i>Chrysopa phyllochroma</i> WESMAEL	
捕食虫 Predators	テントウムシ科 Coccinellidae	ナミテントウ <i>Harmonia axyridis</i> PALLAS	ヒメカゲロウ科 Hemerobiidae	チャバネヒメカゲロウ <i>Micromus numerosus</i> NAVÁS	
		ナナホシテントウ <i>Coccinella septempunctata bruckii</i> MULSANT		ヒメカゲロウの一種 <i>Hemerobius micans</i> OLIVER	
		ヒメカメノコテントウ <i>Propylaea japonica</i> THUNBERG	クギヌキハサミ ムシ科 Forficulidae	クギヌキハサミムシ <i>Forficula scudderi</i> de BORMANS	
		ジュウサンホシテントウ <i>Hippodamia tredicimpunctata</i> LINNÉ		キバネハサミムシ <i>Forficula mikado</i> BURR	
	ショクガバエ科 Syrphidae	ヘリヒラタアブ <i>Didea alneti</i> FAUÉN		コブハサミムシ <i>Anechura japonica</i> de BORMANS	
		ヤマトヒラタアブ <i>Syrphus ribesii</i> LINNÉ	ハネカクシ科 Staphylinidae	エゾアリガタハネカクシ <i>Paederus parallelus</i> WEISE	
		ケヒラタアブ <i>Syrphus japonicus</i> LOEW		モンシロサンガメ <i>Rhynocoris leucospilus</i> sibiricus JAKOVLEV	
		ホソヒラタアブ <i>Epistrophe balteata</i> DEGEER	サシガメ科 Reduviidae	ハネナシサンガメ <i>Velinoides dilatatus</i> MATSUMURA	
	ヒメヒラタアブ <i>Sphaerophoria menthasstri</i> LINNÉ				

マトヒラタアブ、ホソヒラタアブ、ケヒラタアブ、クサカゲロウ類、ハサミムシ類であり、次いでヒメカメノコテントウ、ジュウサンホシテントウ、ヒメカゲロウ類、エゾアリガタハネカクシ、少ないのはヒメヒラタアブとサンガメ類となっている。第1のグループの老熟幼虫もしくは成虫は、条件がよければアブラムシの成虫を1日10~20頭以上、1~2齢虫のものならその約10倍を摂食しうる(山口・平佐・高井, 1966⁶⁹⁾)。

クモ類も多食性捕食者に属し、トドマツ稚幼樹の樹上から、これまでに16科42属82種という多数の種が採集されている(秋田, 1973⁷⁰⁾)。これらクモ類は、アブラムシを餌として与えた限りでは、量の多少は別として大部分のものが摂食しており、また野外でも現に捕食中のもの、あるいはクモの巣にかかった有翅虫なども時折観察されている(山口・平佐・高井, 1966⁶⁹⁾; 秋田, 1972⁷¹⁾)。これら捕食者の働きや役割をみる場合、少食性のものにおいては、摂食量や寄主密度との関係、すなわちその密度依存性が問題になるが、多食性のものにおいては、アブラムシの侵入定着あるいは移動分散に際しての捕食活動が大きな意味をもつ。その点、樹上で生活している個体が多く密度のひじょうに高いクモ類の働きは、無視しえないように思える。

以上のほか、飼育圃場で鳥による捕食が観察されたことがある。しかしその他の観察例がないので、こ

れは特殊なケースかもしれない。また病原微生物として、糸状菌の *Entomophthora aphidis* Hofm. が報告されているが (小山, 1959³⁰⁾), 飼育中のものにも, 野外調査においても, 本菌によって罹病したとみられる個体は発見されなかった。

II 野外個体群の密度変動と変動要因

1. 個体数の推定, サンプリング法

トドマツオオアブラは年世代数が多く, 世代の重なりあいもみられるほか, 比較的短期間に個体数が大きく変動する。しかも寄生部位が季節的に変り, また春から秋にかけての大半の期間, 共生しているアリの作る土莖内に生息しているものも少なくない。このような条件のもとで, 短かい期間にできるだけ多くの地点の調査を同時に実施する必要がある, そのためここでは, 寄生状態の目測による区分 (寄生度) をもとにしたダブルサンプリング法 (MORRIS, 1960³⁹⁾) を適用, 個体数の推定を試みた。

すなわち, Table 13 のごとき基準にしたがい, 寄生度を 0 を含めて 5 段階に分け, 寄生度別の個体数について, まず世代経過や寄生部位の変化に応じて年 8 回, 時期別に調査, これを分散分析により統計的

Table 13. トドマツオオアブラの寄生度の区分基準
Classification of the aphid infestation on a tree

寄生度 Infestation class	観察による寄生度の区分基準 Ocular classification
0	寄生なし。 No aphids seen.
1	ようやく寄生を認める。(コロニーの形成を認めず, あるいは 1~2 個の小さなコロニー) A few aphids or 1~2 small aphid colonies.
2	一見して寄生がわかるが個体数が少ない。(数個の小さなコロニー, あるいは 1~2 個の大きなコロニー) Several small or 1~2 large colonies.
3	個体数が多い。(多くの小さなコロニー, あるいは数個の大きなコロニー) Many small or several large colonies.
4	個体数がきわめて多い。(多くの大きなコロニー, あるいは数は少ないが, コロニーが相接続したきわめて大きなコロニーを形成) Many large colonies or a few huge aggregates which many colonies are linked each other.

Table 14. トドマツオオアブラの寄生度別平均個体数と個体数の比
The mean number of aphids per class of infested tree

寄生度 Class	標本数 No. of sample	平均個体数 Mean ($\bar{x}$)	標準偏差 (S)	標準誤差 ($S\bar{x}$)	精 度 (%) ($S\bar{x}/\bar{x}) \times 100$	個体数の比 (真の寄生度) Ratio of mean no.	必要サンプル数 ¹⁾ Required sample size	
							精 度 $\varepsilon=0.1$	$\varepsilon=0.2$
1	40	31	25	4	13	1	67	17
2	40	188	88	14	7	6	22	6
3	40	599	226	36	6	20	15	4
4	15	1,256	523	135	11	40	17	5

1) 必要サンプル数 $n \geq S^2/(\varepsilon\bar{x})^2$
Required sample size.

Table 15. トドマツオオアブラの寄生度別平均卵数と卵数の比

The mean number of eggs per class of infested trees

寄生度 Class	標本数 No. of sample	平均卵数 Mean ($\bar{x}$)	標準偏差 (S)	標準誤差 ($S\bar{x}$)	精度(%) ($S\bar{x}/\bar{x}) \times 100$	卵数の比 Ratio of mean no.	必要サンプル数 Required sample size	
							精 度 $\varepsilon=0.1$	$\varepsilon=0.2$
1	20	60	47	11	18	1	63	16
2	13	340	163	45	13	6	23	6
3	10	1,153	481	152	13	20	18	5

に検定した結果では、時期別に何ら有意な差は認められなかった。したがって時期別の調査をくりかえしと考え、寄生度別平均個体数、個体数の比、必要サンプル数を求めたのが Table 14 である。卵数についても同様の方法で両者の関係を求めたが (Table 15)、寄生度別の個体数の比は両者全く同じ値が得られている (山口・平佐・高井, 1964⁶⁷⁾, 1966⁶⁹⁾。

本法は精度はやや落ちるが、個体群密度、その変動のかたちをみる上では充分かつ有効な方法といえ、今回の調査においても、必要サンプル数を参考に最低 100 本以上の調査木を選定、それぞれについて寄生度のみを調査、これらの関係を用いてアブラムシ個体数の算定、密度推定を行った。ただし密度がいちじるしく低い場合、および標本調査により卵—幹母成虫間の死亡率の解析を行った際は、直接全個体数を算定している。

なお、この個体数の推定法が確立されたのは 1962 年であるが、それ以前に実施された一部の調査においても、寄生度だけは観察、記録されていたので、必要なものは本法を適用して密度を算定した。

2. 野外における密度変動の実態

トドマツオオアブラの個体数は、年間の世代経過を通して、春から秋まで胎生を継続している時期と、秋から翌春までの卵—幹母成虫期と、それぞれ山型の曲線を画いて変動する (前掲, Fig. 1)。この 2 山型の曲線が季節的変動の基本的な型であるとしても、これが気象、天敵あるいは林分条件でどう変り、それがまた年次変動としてどうあらわれてくるのか、その野外における個体群密度の変動に関して、いくつか異なった観点から調査が実施された。以下、1) トドマツ植栽後の寄生の推移、個体数の変動、2) 林分条件の異なる林地における個体数の変動、3) 密度の地域変動と地域的発生型、の 3 項目に分け、それぞれの調査結果について述べていく。これらはたがいに関連しあう問題も含まれているので、ここでは個々の現象に対する検討を行うにとどめ、個体数の変動要因など全体を通した考察は、あとで一括して詳細に論ずることにしたい。

2—1. トドマツ植栽後の寄生の推移、個体数の変動

(1) 調査地と調査方法

本調査は、トドマツ植栽後のアブラムシの侵入、寄生のひろがり方、個体数の変動経過を明らかにすることを目的に行われたものである。

調査地としては、年度を異にして 2 か所設定された。ともに苫小牧営林署 99 林班内にあり、両者相接してつくられた平坦なトドマツ造林地である。

試験地苫小牧 99(い) は、わずかにエゾマツをまじえた広葉樹天然林を約 70m 幅に交互に帯状皆伐し、

1955年秋にトドマツを植栽した造林地で、周辺にはエゾマツ、カラマツ造林地はあるがトドマツはなく、一応トドマツオオアブラの被害からは隔離されたような地となっている。この1つおきに残された広葉樹天然林は7年後に伐採され、1962年秋に同じくトドマツが植栽された。このうち上記に隣接する带状植栽区に設けられたのが、試験地苫小牧99(ろ)である。

試験地 99(い) (面積約 1.1 ha) においては、10m×10m の正方形の調査区を一定間隔で全面に均等に配置、このようにして設定された 29 の調査区内の 830 本の全林木について、毎年秋 (9 月下旬～10 月上旬) に、99(ろ) (面積約 1.5 ha) においては、1 列 10 本の 6 植栽列、計 60 本の調査区を 4 区 (1966 年に 2 区追加) 設け、原則として 6, 8, 10 月の年 3 回、アブラムシの寄生状態 (寄生度)、寄生木の位置、枯損木の発生状態、樹高生長等を、前者は 1970 年まで、後者は 1972 年まで継続的に調査した。

(2) 結果と考察

i) 本数寄生率、個体数の年次変動

両試験地における調査結果を比較するため、両者共通的に行われた秋の時点のトドマツオオアブラの個体数、本数寄生率 (寄生木の本数割合) をとって、その年次変動を図示すると、Fig. 6 のとおりである。

試験地 99(い) では、アブラムシの侵入定着をみたのはトドマツ植栽後 3 年目であり、その後急速に寄生を拡大、密度も増大するが、植栽後 10 年目にはともに減少、以後漸減しながら 15 年目にはアブラムシの寄生はほとんど消滅してしまっている。一方 99(ろ) では、植栽の翌年すでにアブラムシの侵入をうけ、それだけ寄生の拡大も密度の上昇も早まるが、やはり 10 年目にはともに低下している。すなわち、植栽地の条件、この場合周辺地のアブラムシの生息状態のいかんにより、新植地へのアブラムシの侵入、定着に遅速はみられるものの、いずれにしても植栽後 10 年ぐらゐの間、寄生率も個体数も大きな山型の曲線を画いて変動する。

ii) 個体数の季節変動と年変動との関係

試験地 99(ろ) においては、春、夏、秋と少なくとも年 3 回 (1963 年は 1 回、1970 年は年 2 回) 調査が行われている。卵期の調査を欠くが、これら季節的な推移も含めて、10 年間にわたる個体数の変動を示したものが Fig. 7 である。この図からもおおよそ推察できるように、アブラムシ侵入後の初期の段階では、

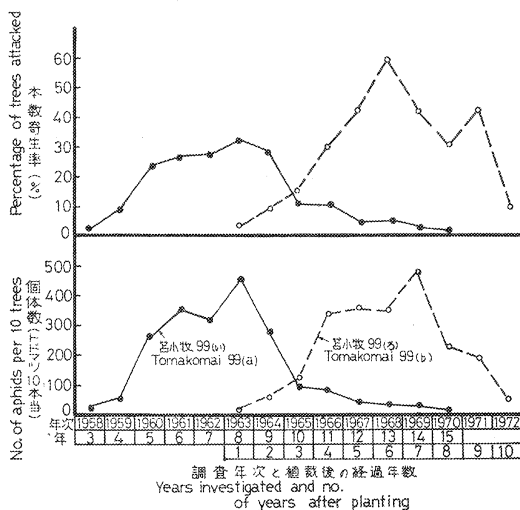


Fig. 6 トドマツ植栽後のトドマツオオアブラの個体数、本数寄生率の年次変動 (苫小牧 99(い), 99(ろ)。秋 9～10月)

Annual changes of the aphid population and percentage of trees attacked in young Todo-fir plantations (Tomakomai 99(a), 99(b), in autumn).

Fig. 7 トドマツ植栽後のトドマツオオアブラの個体数の変動, および本数寄生率, 枯損の発生率の推移 (苫小牧99(ろ))

Changes in aphid population and in percentage of trees attacked and dead trees caused by the aphid attack during 10 years after the establishment of Todo-fir plantation (Tomakomai 99(b)).

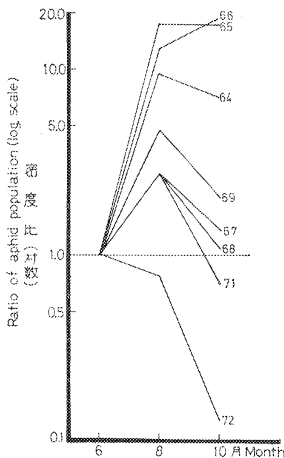
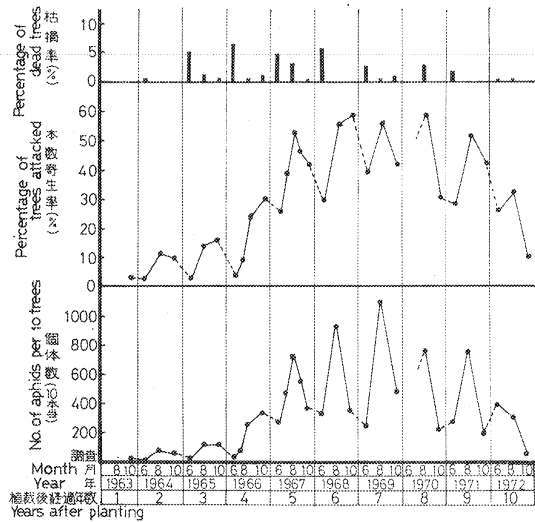


Fig. 8 6月の密度を1とした場合の8, 10月の密度比—密度の季節変動パターン (苫小牧99(ろ))

数字は調査年次

Ratios of the aphid populations in August and in October to those in June.—Pattern of seasonal population changes from June to October (Tomakomai 99(b)). Numerals indicate years investigated.

個体数の季節変動が密度を高める方向にうごいているのに対し、やがてこれが逆転して次第に密度が低下し、その結果、全体として年変動が大きな山型を画いているように思われる。

いま各年度ごとに春(6月)の密度を1とした場合の夏(8月), 秋(10月)の密度比を求めてみると, Fig. 8 が得られる。これらはそれぞれの年における密度の季節的(春から秋までの)変動のパターンを示したものとみることができよう。この変動パターンは、大きく3つのグループに分けられる。すなわち、アブラムシ侵入の翌年から3年ほどの間(1964~1966)は、春から夏への密度がきわめて大きく、しかも夏から秋まで、そのままほとんど減少しないか、もしくはやや増大する。そのため秋の密度は春にくらべいじり高く高まる。次にその後3年間(1967~1969)は、夏の密度上昇が鈍化する上、秋の減少が大きくなるが、なお秋は春より高い密度を維持する。そして最後の2年間(1971~1972)は、夏の密度上昇の鈍化ないしは低下に加えて、秋の減少がひじょうに大きくなり、その結果秋の密度は春より低くなる。なお、1972年における夏の密度の急減は、7~8月の異常高温にもとづくもので、正常ではおこり得ない現象とみてよい(後述)。

Table 16. トドマツオオアブラ個体数, 本数寄生率の6～8月間,
8～10月間の増減比の年変動 (苫小牧99(ろ))

Ratios of aphid populations and percentages of trees attacked in August to those in June, or in October to those in August respectively (Tomakomai 99(b))

調査年次 Year	植栽後 経過年数 Years after planting	個体数 (10本当) No. of aphids/10 trees			8月/6月 比 Aug./ Jun.	10月/8月 比 Oct./ Aug.	本数寄生率 (%) % trees attacked			8月/6月 比 Aug./ Jun.	10月/8月 比 Oct./ Aug.
		6月 Jun.	8月 Aug.	10月 Oct.			6月 Jun.	8月 Aug.	10月 Oct.		
1963	1	—	—	8.96	—	—	—	—	2.9	—	—
1964	2	7.78	72.1	54.2	9.3	0.75	2.5	10.5	8.9	4.2	0.85
1965	3	6.95	121	119	17.4	0.98	2.1	13.9	15.5	6.6	1.12
1966	4	18.5	236	339	12.8	1.44	3.7	24.0	30.3	6.5	1.26
1967	5	269	715	359	2.7	0.50	25.6	52.5	41.8	2.1	0.80
1968	6	326	917	346	2.8	0.38	28.2	55.2	59.0	2.0	1.07
1969	7	234	1100	481	4.7	0.44	39.3	56.2	41.2	1.4	0.73
1970	8	—	757	229	—	0.30	—	58.9	30.2	—	0.51
1971	9	276	775	197	2.8	0.25	28.4	51.8	42.2	1.8	0.81
1972	10	393	309	51.0	0.8	0.17	25.9	33.3	10.3	1.3	0.31

以上いいかえると、アブラムシの侵入後、密度の季節変動のパターンが、初期では秋>春、中期では秋>春、後期では秋<春というかたちをとり、これが結局10年間の年変動を山型にする大きな要素になっているとみられる。

iii) 春～秋間の密度の変動要因

次に、それではなぜアブラムシの侵入後、春から秋までの密度変動がこのようなパターンを示すのであろうか。これら一連の変化をみる限り気象要因の影響とは考えられず、春～夏、そして夏～秋の密度変動には、他の要因が大きく関与しているように思われる。

いま各季節間の密度と寄生率の増減比を求めてみると、次のようなかなりはっきりした傾向が認められる (Table 16)。

まず6～8月間の密度の増加率 (6月から8月への個体群の増殖率) は、6月の密度の低い1966年まではひじょうに大きく、6月の密度が急激に高まる1967年以降では小さくなり、両者の間には逆比例的関係、すなわち密度の上昇にともなう増殖率の低下という現象がみられる (Fig. 9)。さらに6～8月間の寄生の拡大率についても同様の関係が認められ、6月の寄生率が高まるとともに、寄生の拡大率は低下する (Fig. 10)。しかしながら、8～10月間ではこのような密度依存性ないしは逆比例的関係はみられず、むしろトドマツ植栽後の経過年数との関係が明りょうで、はじめは密度比、寄生率比ともにやや増加の傾向を示し、しかも一時10月の密度、寄生率が8月より高くなるが、植栽木が大きくなる5年目以降は年とともに漸減し、8～10月間の密度、寄生率の減少がいちじるしくなる (Fig. 11)。

このことから、春から夏までは密度に依存した制御機構が、また夏から秋までは寄主林木の生育に関連して、ある時点から次第に個体数の増加を抑圧し死亡を増大させるような作用が、それぞれの期間に存在していることが想定される。

第1の問題、すなわち春から夏までの増殖率が密度依存的に低下する原因としては、天敵の作用と種内の調節機構の2つが考えられる。

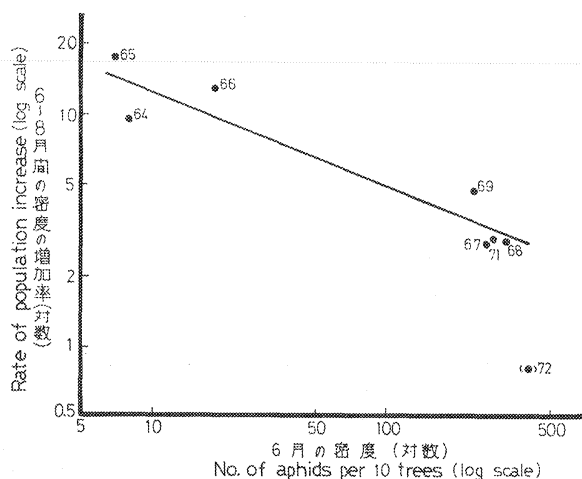


Fig. 9 6月の密度と6月から8月への増殖率との関係 (苫小牧99(ろ))
数字は調査年次。1972年については本文参照

Relationship between the population density in June and the rate of population increase from June to August (Tomakomai 99(b)). Numerals indicate years investigated. Year 1972 was characterized by unusual high temperatures from July to August.

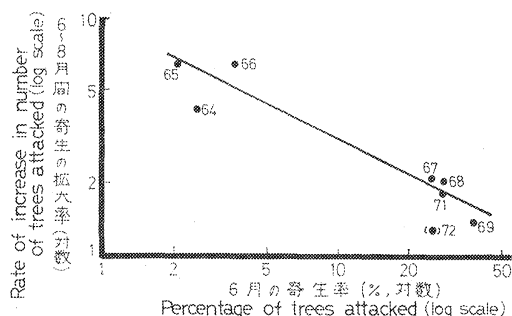


Fig. 10 6月の寄生率と6～8月間の寄生の拡大率との関係 (苫小牧99(ろ))

数字は調査年次。1972年については本文参照
Relationship between the percentage of trees attacked in June and the rate of increase in number of trees attacked from June to August (Tomakomai 99(b)).
Numerals indicate years investigated.

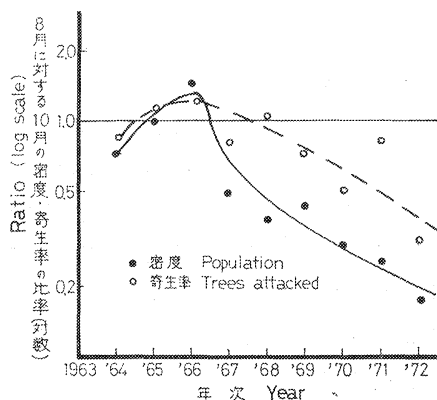


Fig. 11 8～10月間における密度、寄生率の増減率の年次変化 (苫小牧99(ろ))
Annual changes of ratios of aphid population and number of trees attacked in October to those in August respectively (Tomakomai 99(b)).

このうち天敵については、寄生蜂のマミイ数の調査があるだけで、他の資料がない。しかし、あとでややくわしく論ずるように、トドマツオオアブラではクモ類をのぞくと、一般に寄生蜂、捕食虫ともに密度はあまり高くなく、特に春から夏までの期間はアリの作る土莖によって保護されているものが多いという関係もあって、これら天敵類の活動はかなり制限されている。したがって、天敵のみによって増殖率の密度依存の変動がひきおこされているとは、とうてい考えられない。

次に種内の調節機構としては、密度上昇にともなう成虫の産子数の低下、こみあいすぎによる死亡率の増加、あるいは他への移動分散等がある。しかしながら、ここで問題になる密度は、この林地の生息密度(今回の調査ではトドマツ10本当りの個体数で表示)ではなく、寄生をうけている林木における寄生密度である。ところが Table 17 に示してあるように、寄生木1本当りの個体数はやや増大していくが、これは寄主林木が大きくなっていくためであり、したがって寄生木の大きさを考えれば、寄生密度は生息密度の

Table 17. 寄生木1本当りの個体数と寄生密度 (苦小牧99(ろ))
Changes in aphid densities on a tree attacked (Tomakomai 99(b))

調査年次 Year	植栽後 経過年数 Years after planting	平均樹高 Av. tree height (cm)	平均幹材積 Av. trunk volume (cm ³)	寄生木1本当個体数 No. of aphids per tree			寄生密度(幹材積1cm ³ 当) No. of aphids per 1 cm ³ of trunk volume		
				6月 Jun.	8月 Aug.	10月 Oct.	6月 Jun.	8月 Aug.	10月 Oct.
1964	2	37	10.4	31.0	68.7	60.9	2.98	6.61	5.86
1965	3	49	22.0	31.0	86.7	77.2	1.41	3.94	3.51
1966	4	66	48.0	50.6	98.3	111	1.05	2.05	2.31
1967	5	76	71.1	105	136	38.5	1.48	1.91	0.54
1968	6	87	102	116	166	58.6	1.14	1.63	0.57
1969	7	108	181	59.3	197	117	0.33	1.09	0.65
1970	8	130	298	—	129	76.0	—	0.43	0.26
1971	9	146	406	72.9	150	46.7	0.18	0.37	0.12
1972	10	167	582	152	92.7	49.5	0.26	0.16	0.09

低い初期の年代の方が高い。ただし木が大きくなると寄生部位が制約されてくるので、寄生可能な生息空間という点からみれば、あるいは次第に密度が高まっているのかもしれない、そのため好適な寄生部位を求めた個体間の干渉の存在は考えられる。

しかし、ここで一つ注目しなければならない現象は、この林地の個体群密度、すなわち生息密度が低いときは寄生の拡大率が大きく、ある程度寄生がひろがり密度も上昇すると、寄生の拡大率が小さくなるということである。しかも本種では、寄生木での寄生密度が高まらないうちに、移動分散によって密度が抑制されているとみられ、したがってアブラムシ侵入後の個体群密度の増大も、寄主への寄生密度を大きく高めるというかたちでなく、寄生の拡大によってもたらされており、この寄生の拡大が制約されると密度の増加率も低下していつている。

寄生の拡大は、無翅虫の移動による場合もみられるが、主体をなすのは有翅虫の分散によってである。これら有翅型は第2世代虫に最も多く出現し、6月下旬～7月上旬にかけて集中的に発生する。その出現率も、また無翅虫による移動も本質的には密度に無関係といえるが、ともに餌の条件の悪化によりその割合が高まることから、間接的には寄生密度の影響をうけるといえよう (I, 3—2の項参照)。しかしこの場合、前述のように、6月の寄生密度には大きな差がみられていないので、移動分散する個体の密度依存的増加ということも否定される。

そこで考えられるのは、移動分散する個体数の割合にはそれほど大きな差がなくても、死亡する割合が変化することである。いま寄生木の分布と寄生率との関係をみてみると、寄生率が約30%以下では小集団の集中分布(10%前後を境に集団内は機会分布から一様分布に変る)であるが、30%をこすと集団内は一様分布を示す大集団の集中分布となり、50%前後以上に達すると一様分布となる(山口・高井, 1967⁷¹⁾; 山口, 1973⁶⁶⁾)。こうした寄生木分布の均質化は、アブラムシの移動分散が寄生木相互間で行われる確率を高くし、寄生の拡大につながらないだけでなく、好適な寄生部位を求めた個体間の干渉などにより死亡率の増大をまねく。さらにトドマツオオアブラの寄生率は、本試験地でも最高が60%程度であるように、どのような被害地でもせいぜい70%前後どまりで、全林木が寄生をうけることがない。これは寄生経過の調査や接種実験などからみて、移動分散してもそこに定着、繁殖できない林木があるためとみられる。

このような抵抗性のある林木が何割か存在することも、密度が高まり寄生がひろがった段階では、移動分散に際しての死亡率を増大させる。

以上要約すれば、春から夏までの増殖過程では、一部無翅型の移動も含め、特に有翅型の発生、分散というかたちで寄生木における密度の自己規制が行われる。これはその時点での密度には一応無関係で、むしろそれ以降に予想される寄生密度のいちじるしい増大を緩和するための密度抑制とみることができる。このため個体群密度の上昇すなわち増殖率は、主としてこの移動分散による寄生の拡大率に左右され、両者はほぼ平行的に変動する。一方、寄生率の増大は寄主相互間の、および抵抗性のある林木への移動分散率を高め、死亡率を増大させる関係で、寄生の拡大率の低下、ひいては増殖率の低下をまねく。つまり寄生の拡大率が寄生率に依存して低下していることが、結果的に増殖率の密度依存的低下という現象をひきおこしているものと考えられる。

第2の問題である夏から秋までの密度変動要因であるが、この期間には胎生虫の世代と、最終の有性世代と異質の世代を含んでいる。前者の胎生虫による産子は10月はじめまで続くが、同じ胎生虫が出現するのは9月上旬(5日前後)までで、それ以降出生のものはすべて有性虫となる。したがって、9月中は産子にともなう個体数の増加という要素はあっても、胎生雌虫(成虫)数が次第に減っていく上、日長時間の制約をうけて産子数も少なくなる関係で(後述)、総産子数は減少傾向をたどり、さらに出生した有性虫の死亡も加わるので、個体数は減少するのがふつうである。10月にはいると出生するものはほとんどなくなり、死亡一方の経過をたどる。

しかるに、アブラムシ侵入の翌年から3年ほどの間は、8月~10月の密度がほとんど減っていないし、逆に増加している年さえみられる。これと似た現象は、天敵を除去した寒冷紗ケージ内の実験個体群において観察されており、この場合接種した胎生虫の定着率がよく、これらが産子をつける10月はじめまで個体数の増加がみられ、以後ゆるやかに減少していつている(古田、未発表)。このことから判断して、侵入初期の3年間は死亡要因、特に天敵の働きが小さく、そのため胎生雌虫の死亡が少なく総産子数が増大、また出生した有性虫の生存率も高く、密度の減少をまねかなかったものと考えられる。

死亡の主要因とみられる天敵のうち、捕食虫に関してはなんら調査が行われていない。寄生蜂も4年だけの資料しかないが(Fig. 12)、これをみる限り、密度が高まるのはアブラムシの侵入後かなり年数が経ってからであり、侵入初期はきわめて低密度で、捕食虫も同様であったと推察できる。

しかしこのような天敵類の密度とともに、その活動に大きな影響を与えるものとして、共生アリによるアブラムシの保護の問題がある。一般にアリ類の活動は秋になると鈍くなり、アブラムシの寄生木から順次姿を消していくが、Fig. 13にみられるように、初期の3年間は10月になっても共生率が高く、しかも土莖

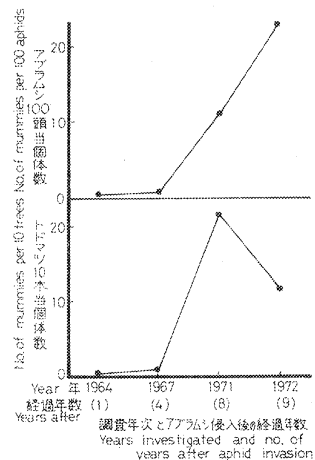


Fig. 12 寄生蜂のマミイ数の変動(苫小牧99(ろ), 各年10月の調査)
Changes in number of aphid mummies parasitized by *Pauesia* spp. (Tomakomai 99(b)), in October each year).

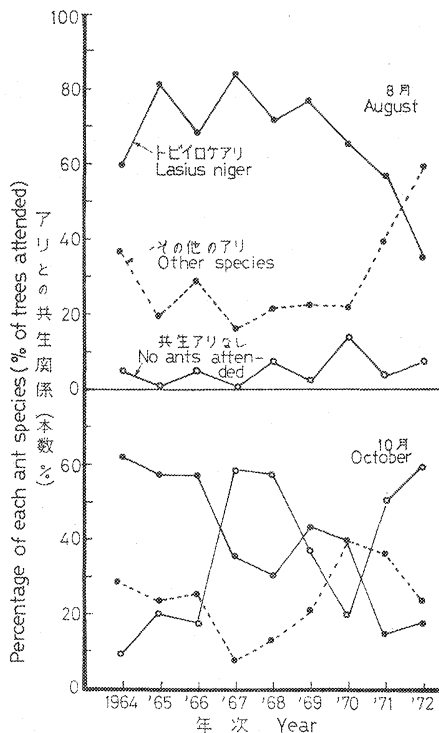


Fig. 13 共生しているアリの種類別にみたアブラムシ寄生木の本数割合 (苫小牧99(ろ))
その他のアリはムネアカオオアリ、クシケアリ類

Changes in proportions of attendant ant species on trees attacked by the aphids (Tomakomai 99 (b)).

を作るトビイロケアリの割合が高い。植栽木が小さい間は、アブラムシの寄生部がほとんど土莢におおわれる関係で、たんに天敵だけでなく、降雨や風などの気象要因の影響も緩和され、アブラムシの生存率を高める原因となる。これらの年には、寄生木からアブラムシが消滅してしまう例もほとんどなく、また無翅虫の移動による寄生の拡大さえみられているのは、このためといえよう。

これに対し、植栽後の経過年数がたち、木が大きくなるとともに、トビイロケアリの共生率は落ちていく。この傾向は秋10月において顕著であり、かつ8月にくらべ早くあらわれる。

トビイロケアリはもともと裸地性のアリで、被蔭地を好まない。したがって、林木の生長により林分がうっ閉してくると、本種の生息地としては不適になってくるものとみられ、特に秋は日射が斜めになる関係で、被蔭の影響が早くあらわれるように思われる。いずれにしても、木が大きくなると、トビイロケアリとの共生率が低下する上、アブラムシ、特にその有性虫の寄生部が枝に移ってくるので、土莢による保護も局部に限定され、天敵の攻撃もうけやすくなる。

また寄生蜂の調査結果例にもみられるように、アブラムシの寄生の進展とともに天敵の密度、殊に寄主に対する相対密度(寄主密度との比)も高まっていくことが考えられる。

8~10月の密度の減少率が、植栽後の経過年数、林木の生長にともなって大きくなっていく過程は、おそらくこうしたアリとの共生関係、寄生部の変化とも関連して、天敵の作用が強まっていくことを中心に展開されているように思われる。それとともに林木がある程度大きくなると、アブラムシの寄生に対する抵抗性をましてくることも、なんらかの形でこれに関与しているものとみられるが、検証すべき資料は得ていない。

iv) 秋~春間の寄生の消失率と密度変動

秋10月から翌春6月の調査日までは、有性虫(産卵雌虫)による産卵期、卵の越冬期、幹母の生育期と3つの時期を経過する。これら各時期で個体数がどのように変動するかについては全く調査されていないが、秋~春間の密度を比較してみた場合、きわめて特異的な現象は、1964~65年、1965~66年の密度の減少がいちじるしいことである(Table 18)。この両期間は寄生率の減少も大きく、秋の寄生木の80%近くのものが翌春寄生がみられなくなっており(表中の寄生消失率)、そしてこれら寄生消失の主体をなしているのが、実は枯損によるものとなっている。

Table 18. 秋～春間の密度比および寄生の消失率と枯損による寄生の消失率 (苫小牧 (99(ろ))
Ratio of the aphid population in spring (June) to those in the preceeding
autumn (October) and percentage of trees which the aphid attacks disap-
peared between the two seasons (Tomakomai 99(b))

調査年次 Year	植栽後 経過年数 Years after planting	密度比 Ratio of population	本数寄生率(%) % trees attacked			枯損発生率 (%) % dead trees	寄生消失率 ¹⁾ (%) % disap- peared	枯損による 寄生消失率 ²⁾ (%) % disap- peared by tree mortality
			秋(10月) Oct.	春(6月) Jun.	差 Def- ference			
1963～64	1～2	0.87	2.9	2.5	0.4	0.4	14.3	14.3
64～65	2～3	0.13	8.9	2.1	6.8	5.1	76.2	57.1
65～66	3～4	0.16	15.5	3.7	11.8	6.4	76.5	41.2
66～67	4～5	0.79	30.3	25.6	4.7	4.7	16.3	16.3
67～68	5～6	0.91	41.8	28.2	13.6	5.7	32.8	13.6
68～69	6～7	0.68	59.0	39.3	19.7	2.8	33.3	4.6
69～70	7～8	—	41.2	—	—	—	—	—
70～71	8～9	1.2	30.2	28.4	1.8	1.8	5.9	5.9
71～72	9～10	2.0	42.2	25.9	16.3	0.6	38.6	1.4

1) 寄生消失率=(寄生消失本数/秋の寄生本数)×100

2) 枯損による寄生消失率=(枯損本数/秋の寄生本数)×100

本種の寄生によって林木が枯死する場合、大半のものが冬から春の間に枯死している (前掲 Fig. 7)。寄生木の枯死が春～秋間であれば、周辺林木への分散というかたちで、その林木に寄生しているアブラムシ個体群の死滅はまぬかれるが、枯死が冬～春間におこると、春先、越冬卵からふ化したばかりの幼虫は移動力も小さいため、結局食物が摂取できず死滅してしまう。したがって、秋～春間の寄生の消失が枯損にもとづく割合は一般に高いのであるが、寄生木の枯死する割合、すなわち枯損による寄生の消失率は、植栽後3年目頃までの木が小さい間ひじょうに高く、その後木が大きくなると急激に減少していく (Table 18)。なおこの表で、アブラムシの侵入をうけた最初の年の値が小さいのは、寄生木における寄生をうけた期間が短く、寄生密度も低く経過したためとみられる。このような枯損の発生にともなう寄生の消滅は、アブラムシ侵入後2～3年間にわたり、春の密度をほぼ前年度と同じレベルにひき下げる結果となり、密度上昇をおくらせる原因にもなっている。

(3) 要 約

1) トドマツ植栽後アブラムシの侵入、定着をみるのは、被害地に隣接して植栽 (秋植栽) されたところではその翌年、周辺が他樹種の森林でとりかこまれているところでは植栽後3年目となっており、植栽地の条件によって遅速がみられる。

2) いずれの場合も、その後寄生が拡大され密度も上昇するが、植栽後10年目にはともに低下し、この間寄生率も個体数も、大きな山型の曲線を画いて変動する。

3) 個体数の春から秋までの季節変動は、侵入初期では春から夏への密度上昇がきわめて大きく、夏から秋までほとんど減少しない。中期では夏の密度上昇が鈍化して秋の減少が大きくなり、後期では夏の密度上昇の鈍化に加えて秋の減少がさらにいちじるしくなる、という一連の変化がみられる。その結果、春～秋間の密度が、初期では秋>春、中期では秋≧春、後期では秋<春となり、これが10年間の年変動を山型にする大きな要素になっている。

4) 春から夏への密度の増加率, すなわち増殖率は密度依存的に低下するが, これは密度の上昇, 寄生率の増大にともなう, 寄生の拡大が制約され, 移動分散に際しての死亡率が増加するためとみられる。

5) 夏〜秋間の密度の減少率が, 植栽後の経過年数, 林木の生育にともなう大きくなっていく過程は, 土莖を作るトビイロケアリとの共生率の低下, 寄生部位が枝に移るといった問題と関連して, 天敵の作用が強まっていくことを中心に展開されているように思われる。

6) 植栽木がある程度大きくなるとアブラムシが寄生しにくくなる, ないしは寄生できなくなるということが, 春〜夏間の寄生の拡大の制約, 夏〜秋間の密度減少率の増大にも関係し, これがまた植栽後10年以上になると, 漸次寄生が消滅していく原因になっているものと考えられる。

7) 侵入初期の木が小さい間は, 寄生木の枯死する割合が高く, しかもその大半が秋〜翌春間に発生する関係で, 春の密度をいちじるしく低下させ, 密度上昇をおくらせる原因となる。

2-2. 林分条件の異なる林地における個体数の変動

(1) 調査地と調査方法

同一地域内にあるが, 植栽年度, 林床植生, 植栽のしかたなど林分条件を異にする造林地, ならびに天然生稚樹の更新地等において, アブラムシの個体数変動にどのような相違がみられるのかを比較検討するために, 野幌国有林内の次の地に試験地を設定, 調査を行った。

i) 野幌 38(2) : 1956 年春植栽地。調査地中, 最も樹高が大きく, 調査開始時 (1963 年, 以下同じ) すでに 2~2.5 m に達していた。2 条植栽の筋刈造林地で, 林床はササが密生し, 一部にストローブマツが集団状に混植されているが, 枯損のため残存木は少ない。周辺はトドマツ, 広葉樹の天然林となっており, 一部トドマツ二次林に接している。

ii) 野幌 38(1) : 同上の集団状の補植地 (おそらくストローブマツ枯損跡の補植)。1957 年秋の植栽で, 樹高は 1.5 m 内外。

iii) 野幌 39(1) : 1958 年秋植栽地。樹齢が最も若く, 樹高は 1~1.5 m。上記調査地よりトドマツ二次林をへだてた近接地にあり, 4 条植栽の筋刈造林地で, 林床植生は草本類が主体をなしている。筋刈間に広葉樹の保残木が多く, 一部の植栽木はそのうっ閉下にある。

iv) 野幌 39(2) : 同上に隣接した天然生稚樹の更新地。トドマツ, 広葉樹のやや疎開した林分下にある。樹高は 1 m 内外。

なお, 天然生稚樹に対するアブラムシの寄生は, 造林木とかなりちがった点が認められたので, その後地域は異なるが苫小牧の 463 林班にもう 1 か所試験地を設定して調査を行った。この地は 1954 年の風害跡地に, トドマツ, アカエゾマツの前生稚樹がいっせいに更新したところで, 皆伐人工造林地と類似した林況となっている。樹高は同じく 1 m 内外。

各調査地 100~200 本の調査木を, 造林地においてはできるだけ多くの植栽列にまたがるように, また天然生稚樹の更新地ではいくつかグループに分けて群状に選定し, アブラムシの寄生度, 天敵類の調査を行った。しかし, 天敵類のうち寄生蜂の個体数は, マミイ数を対象としたため算定も容易であったが, 捕食虫類やクモ類はこのような直接観察法では見落としも多いので, 調査木周辺の林木 10~25 本のたたき落し法を併用した。

調査は, 1962 年に野幌 38(1) において個体数のサンプリング法の検討をかねた予備調査の後, 1963~67 年の 5 年間, 可能な限り 6~10 月間, 毎月 1 回実施した。ただし, たたき落し法による天敵の調査, およ

び11月の卵数調査は一部行っただけである。なお幹母成虫が産子を開始した6月上旬の調査時に、幹母成虫数を同時に算定し、この値によって5月下旬の密度を推定している。

(2) 結果と考察

i) 造林地における個体数の変動, 本数寄生率の推移

3試験地における季節変動, 年変動を一括して示すと Fig. 14 のとおりである。アブラムシの密度, 本数寄生率ともに野幌38(1)で高く, 38(2)で最も低い。またいずれも年度がたつにつれ, 次第に減少していく傾向がみられる。このことは, 6~10月間の平均密度, 平均寄生率を求めて比較してみれば, さらにはっきりしよう (Fig. 15 の左)。しかし, これを植栽後の経過年数と対比してみると (Fig. 15 の右), 38(1)と38(2)のちがいは植栽年度, すなわち木の大きさの相違にもとづく現象とみられ, 38(1)と39(1)とのち

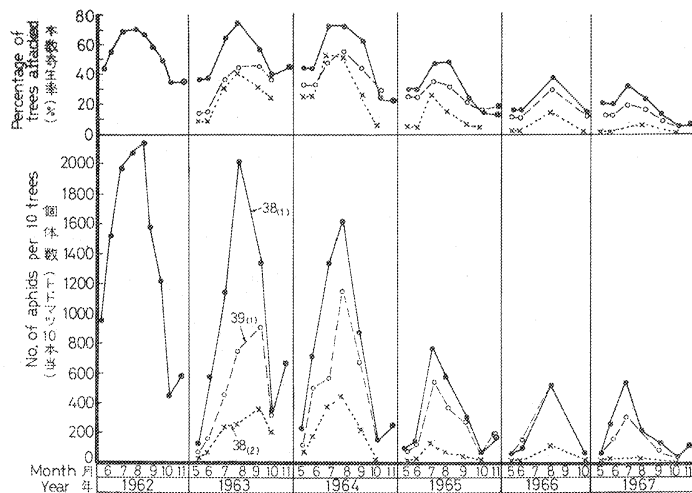


Fig. 14 トドマツオオアブラの個体数の変動, 本数寄生率の推移 (野幌38(1), 38(2), 39(1)). ●印は卵 Eggs
Changes in aphid populations and in percentages of trees attacked at the three experiment plots in Nopporo.

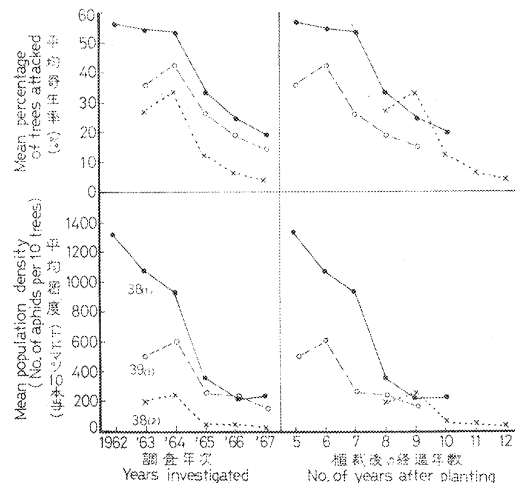


Fig. 15 トドマツオオアブラ個体数の平均密度, 平均寄生率の年変動, および植栽後の経過年数との関係 (野幌38(1), 38(2), 39(1))
Annual changes of the seasonal average of aphid population densities and percentages of trees attacked at the three experiment plots in Nopporo.

がいも、林齢の若い間だけで、植栽後の経過年数がたつとその差は縮まり、ほぼ同じ値となる。

すなわち、植栽初期の調査はないが、ここでもトドマツ植栽後、トドマツオオアブラの個体数、寄生率は大きな山型の曲線を描き、10年目頃には低下するという前項の結果を裏づける現象が認められる。この点からみれば、38(1)と38(2)の間には本質的な差はなく、38(1)と39(1)との間の相違も、その山にあたる部分の密度、寄生率のちがいということができよう。

38(1)、39(1)両試験地ともに、周辺の林況は似たような条件のところにある。しかし前者は38(2)の補植地となっている関係上、トドマツ植栽後ただちにアブラムシの侵入寄生をうけ、それだけ密度の上昇も寄生の拡大も早かったものと推測される。これに対し39(1)はアブラムシの侵入定着がおくれ、その結果あまり密度が高まらないまま終息したとみられるが、以下、両者の密度変動の内容について検討してみることにしたい。

ii) 個体数の季節変動と年変動との関係

Fig. 16は、野幌38(1)、39(1)両試験地における春(5月)から秋(10月)までの密度の季節変動パターンを示したものである。ともに年数がたつにつれ、春から夏への増殖率が低下する一方、夏から秋までの減少率が大きくなる傾向がみられる。個体数の年次変動が下降をたどる原因の一つもここにあるといえよう。

なお、密度の季節的推移のかたちとして、8月をピークとするもののほかに、9月および7月にピークとなるタイプがみられている。9月ピークのものは、10月の有性虫の密度をもかなり高いレベルに保つため、春にくらべて密度が高まる。これに対して7月ピークのものは、8月における密度の増大がないこともあって、秋の密度を大きく減少させる結果をまねいている。前項でも述べたように、苫小牧99(ろ)においては、前者のタイプと類似した季節変動はアブラムシの侵入初期にみられており、このことから野幌39(1)はアブラムシの侵入定着がかなり遅れていたことが推察できる。

iii) 春～秋間の密度の変動要因

はじめに春～夏間の増殖過程に関し、幹母成虫期(5月)から6月までと、それ以降8月までの2つの時期に分け、それぞれについて密度依存性の有無を検討した結果では、前者の時期は無関係、後者の時期

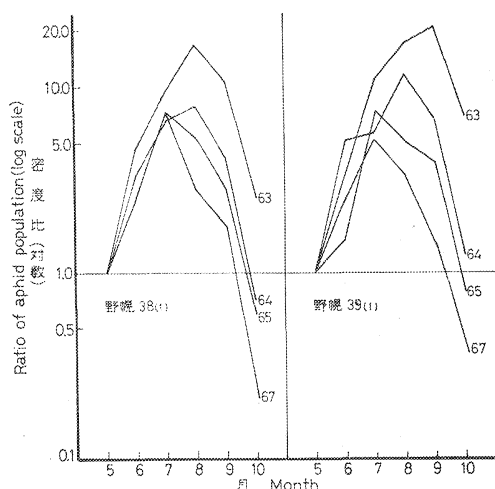


Fig. 16 春～秋間の密度の季節変動パターン(野幌38(1)、39(1))

数字は調査年次

Ratios of the aphid populations in each month to those in May (Nopporo 38(1), 39(1)).

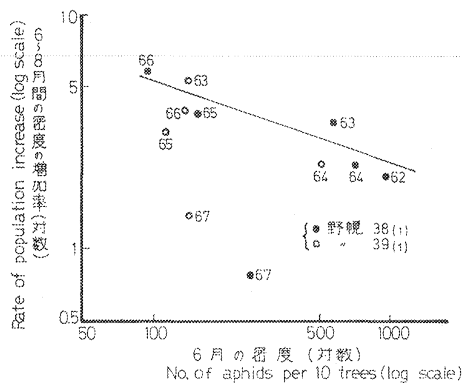


Fig. 17 6月の密度と6月から8月への増殖率との関係 (野幌38(1), 39(1))
数字は調査年次

Relationship between the population density in June and the rate of population increase from June to August (Nopporo 38(1), 39(1)). Numerals indicate years investigated. Year 1967 was characterized by unusual high temperatures from July to August.

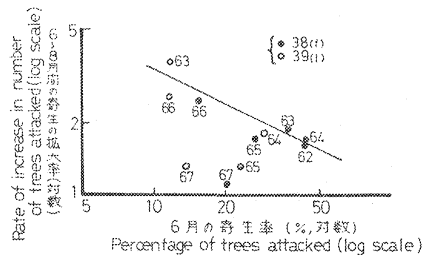


Fig. 18 6月の寄生率と6～8月間の寄生の拡大率との関係 (野幌38(1), 39(1))
数字は調査年次

Relationship between the percentage of trees attacked in June and the rate of increase in number of trees attacked from June to August (Nopporo 38(1), 39(1)). Numerals indicate years investigated.

は苦小牧99(ろ)の場合と同様、密度の増大とともに増殖率は低下する傾向が認められる (Fig. 17)。

ただしこの場合、7月ピークのタイプを示す1965年と1967年、特に1967年は、その他の年の間でみられる増殖率—密度の直線関係からは大きくずれ、増殖率の低下がいちじるしい。これら両年は、寄生率と寄生の拡大率との間の逆比例的関係からみはづれており (Fig. 68), その増殖過程に異質の要因が強く関与していることが想定される。

このうち1965年は、両試験地共通というより野幌39(1)においてやや異常な値を示した程度で、その原因ははっきりしない。しかしながら、1967年は両試験地ともに回帰直線からのずれが大きく、全く別の、しかも両地に共通的に作用した要因の影響によるものと推測できる。この年は7月から8月にかけて異常高温が続き、Table 19に示してあるように、両調査日の1か月の間に、25°C以上の日が22日間、25°C以上の積算温度も52.8°Cと他の年にくらべひじょうに高い。このような夏季の異常高温は1972年にもみられ、この年は先の苦小牧99(ろ)において、やはり増殖率の異常低下、8月の密度の急減をもたらして

Table 19. 7月、8月の両調査日間の気温 25°C 以上の積算温度¹⁾ (野幌)

Number of days with daily maximum temperature above 25°C and their accumulated temperatures during the sampling interval from July to August (Nopporo)

年 Year	次	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1972 ²⁾
25°C 以上の日数 No. of days above 25°C		10	13	7	5	7	22	23
25°C 以上の積算温度 Accumulated temp. above 25°C		9.5	37.0	11.7	7.3	6.6	52.8	62.7

1) 7月、8月ともに10日前後に調査、したがっていずれの年も約1か月間の値。

2) 札幌の気温。

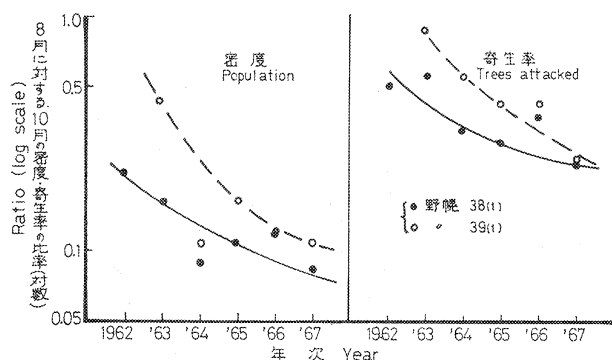


Fig. 19 8～10月間における密度、寄生率の減少率の年次変化(野幌38(1), 39(1))
Annual changes of ratios of aphid population and number of trees attacked in October to those in August respectively (Nopporo 38(1), 39(1)).

いる。

生活史の項で述べてあるように、トドマツオオアブラの発育、繁殖の適温は 20°C 付近で、 25°C をこすと産子数がいちじるしく減少する上、行動が異常となり、寄主上を動きまわったり、寄主から離れて移動してしまう。この場合、植栽後の年数が若く木が小さい間は、地際の根元部分あるいは共生しているトビイロケアリの作った土英内に移動して、高温の影響を緩和しうるのであるが、植栽後10年前後たつて木が大きくなると、寄生部位が樹幹の上部や枝に限定されてくる関係で、こうした高温を回避する行動がとれない。結局、1967年における増殖率—密度関係からの大きなずれは、こうした異常高温という気象要因の影響によってもたらされた現象であり、これが8月の密度を低下させる原因にもなっている。

次に、夏から秋までの密度の減少率は、植栽後の年数がたつにつれて大きくなる傾向が認められ (Fig. 19)、それとともにトビイロケアリとの共生率が低下、天敵類の密度が増大していくなど、いずれも前項で述べたと同様の現象がみられる。

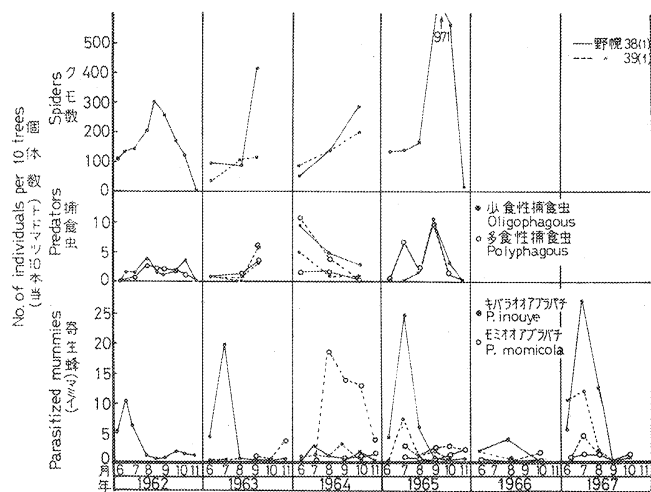


Fig. 20 トドマツオオアブラの天敵類の個体数変動
(野幌38(1), 39(1))

Changes in numbers of parasites and predators
(Nopporo 38(1), 39(1)).

天敵類の個体数は Fig. 20 にみられるように、季節的な変動も大きく、特に問題になる秋の時点の密度が、クモ類をのぞくと一般に低いので、この図だけでははっきりしない点もある。そこでアブラムシ100頭当りの個体数をとって月別の年次変化をみると、寄生蜂、捕食虫ともに相対密度が漸次高まっていく傾向がみられ、しかも10月の値がかなり高いことがわかる (Fig. 21)。さらに、10月の寄生蜂/寄主の密度比と8～10月間のアブラムシの密度の減少率との間には、Fig. 22 のご

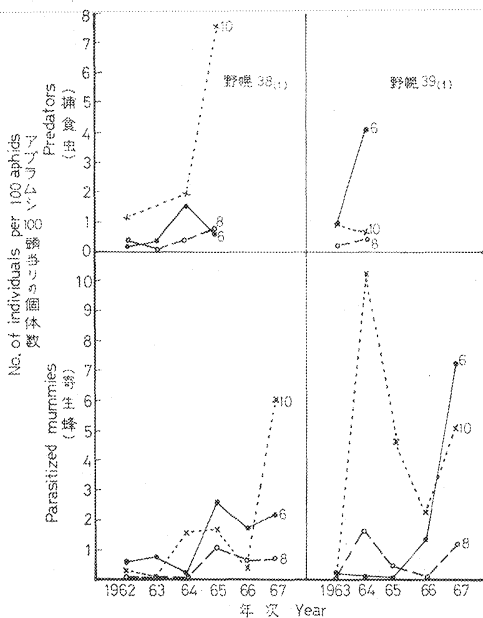


Fig. 21 トドマツオオアブラ100頭当りの天敵個体数の年次変動 (野幌38(1), 39(1))
数字は月

Relative abundance of parasites and predators to the aphids (Nopporo 38(1), 39(1)).
Numerals indicate months investigated.

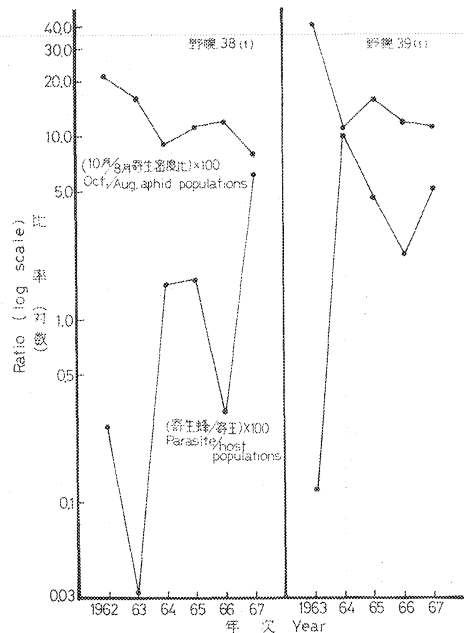


Fig. 22 10月における寄生蜂/寄主の個体数比と寄主の10月/8月の密度比の年次変動 (野幌38(1), 39(1))

Comparison of annual changes for the ratio of October/August aphid populations and the ratio of parasite/host populations in October (Nopporo 38(1), 39(1)).

とく、前者の値が高まれば、後者は大きくなるといった相対応する関係さえみられる。いくつかのくいちがいもあり、また密度も低いので、寄生蜂の作用のみで寄主の密度の減少率の変動が支配されているとは考えられないとしても、かなり重要な役割を演じていることは推察できよう。

この天敵/寄主の個体数比は、両者の相対的な密度関係を示すもので、天敵の働きをみる上での1つの指標となる。特に10月(下旬)の時点における天敵/寄主の比は、最終世代である有性虫の生存個体数(成虫数)とその時点での天敵数、寄生蜂においてはその寄生によって死亡した寄主の個体数(マミー数)との関係を示し、この場合の天敵の作用は、死亡一方の経過をたどってきた有性虫の最終段階で働く死亡要因でもある。したがってその値がたとえ小さくても、寄主の個体数の変動に与える影響は大きい。

なお1964年は、両試験地ともに秋における密度の減少率が急に大きくなっている。寄生蜂の密度が高まったからとしても、それだけとは考えられない。同年は9月下旬にすでにかなりの低温に見舞われ、旬別平均気温で11.9°C、最低気温は-0.8°Cの日も出現している (Fig. 23 参照)。この頃は有性虫もまだ多くは若齢幼虫であることを考えると、発育の大幅な遅延とともに、直接死亡する個体も多かったのではないと思われる。

以上、春~秋間の個体数の変動のしかたと変動要因に関する限り、野幌38(1)と39(1)との間に基本的な差はみられない。ただ39(1)においてはアブラムシの侵入定着がおくれ、まだ密度もあまり上昇しない

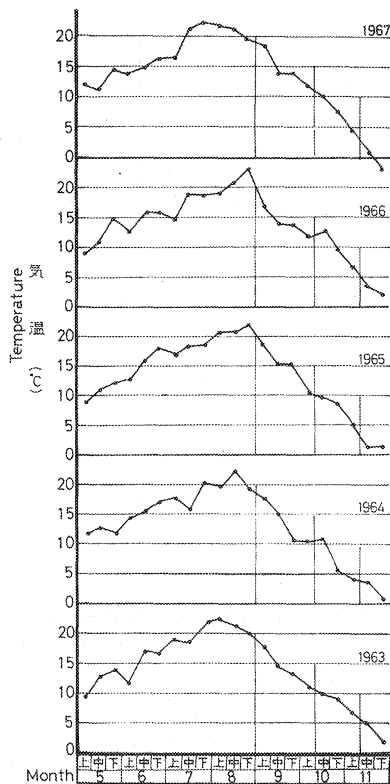


Fig. 23 野幌における旬別平均気温
(1963～1967年)
Mean temperatures for each 10 days
of month in Nopporo.

し、林木間が1～2mと離れている上、この時期は気温も低下しているなど、その際の死亡率はかなり高く、産卵にともなう寄生の拡大がほとんどみられていない。したがってこの場合は、密度増大にともなう産卵雌虫の移動分散による死亡率の増加が、密度依存的な増殖率の低下をもたらしているとみてよいであろう。

ただその中で、1964年だけは産卵による密度の増加率が小さく、増殖率—密度の直線関係からのずれが大きい。同年は産卵が開始された10月下旬、平均気温が 5.7°C とひじょうに低く、その上10月24日に24cmの降雪があり、以後最高でも 5°C 以下で、最低気温が 0°C 以下の日が4日(最低は -3.7°C)続いている。同じく11月上旬の平均気温も 4.2°C と、いずれも他の年にくらべかなり低い(Fig. 23参照)。産卵雌虫は 5°C 以下では産卵しなくなるので、産卵条件としてはきわめて悪く、また産卵できずに死亡する個体も多かったのではなかろうか。同年は秋の密度低下も大きく、さらに産卵期の悪条件と重なって、翌1965年の密度を大きく低下させる原因にもなっている(前掲, Fig. 14)。

次に卵～幹母成虫間の死亡率、個体数の減少の問題であるが、Table 20にみられるように、他の昆虫類にくらべ死亡率が小さい。産卵数が条件がよくても10個内外と少ないにもかかわらず、なお高密度を維持していけるのは、この高い生存率にあるように思われる。

この間の死亡経過、死亡率に関しては、野幌38(1)における4年間の調査資料がある(Table 21)。越

うちに、寄生の拡大の制約による春～夏間の増殖率の低下、主として天敵の作用とみられる秋の密度減少率の増大という現象をひきおこし、結局38(1)ほどの高密度に達しないまま、次第に密度が低下していったものとみられる。

iv) 秋～春間の密度の変動要因

10月(下旬)の有性虫の成虫期から翌春5月(下旬)の幹母成虫期に至る間、個体数はやはり山型の変動をする(Fig. 24)。

産卵による密度の増加率すなわち増殖率は、年度とともに大きくなる傾向がみられるが、有性虫の密度は逆に減少していることから(Table 20)、両者の関係を図示してみると、明らかに密度依存性が認められ、有性虫(わずかに雄虫がまじるがほとんど産卵雌虫とみてよい)の密度が高まると、増殖率は低下する(Fig. 25)。有性虫の密度(生息密度)の高い1962, 1963年は木も小さいので当然単木的にみた寄生密度も高く、以後密度も減少、木も大きくなる関係で寄生密度も小さくなる。産卵習性の項でも述べたように(I, 3—3)、産卵雌虫の密度が高いと、同一樹体内でも上枝や樹頂部などへ、さらには他の木へと移動分散する個体が多くなる。しか

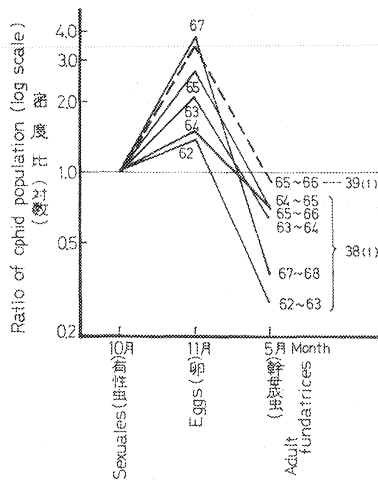


Fig. 24 秋～春(有性虫成虫～幹母成虫)間の密度の季節変動パターン (野幌38(1), 39(1))
数字は調査年次

Ratios of the aphid populations in November and in next May to those October (Nopporo 38(1), 39(1)).
Numerals indicate years investigated.

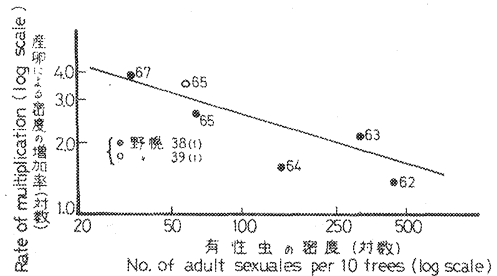


Fig. 25 有性虫の成虫密度と産卵による密度の増加率との関係 (野幌38(1), 39(1))
数字は調査年次

Relationship between the population density of adult sexuales and the rate of multiplication resulted from the oviposition (Nopporo 38(1), 39(1)).
Numerals indicate years investigated.

Table 20. 産卵による密度の増加率と卵～幹母成虫間の死亡率の年変動 (野幌38(1))

Rates of multiplication resulted from the oviposition and mortality rates from the eggs deposited to adult fundarices (Nopporo 38(1))

年 Year	個 体 数 (10本当) No. per 10 trees			産卵による密度の増加率 (11月/10月) Multiplication rate (Eggs/Sexuales)	卵～幹母成虫間 Egg~Adult	
	有性虫 (10月) Sexuales	卵 (11月) Eggs	幹母成虫 (5月) Adults		生存率(%) Survival rate	死亡率(%) Mortality rate
1962~63	437	599	124	1.4	20.7	79.3
1963~64	315	675	206	2.1	30.5	69.5
1964~65	144	224	104	1.5	46.4	53.6
1965~66	62.3	168	47.5	2.7	28.6	71.4
1966~67	74.7	—	74.5	—	—	—
1967~68	33.0	125	12.3	3.8	9.8	90.2

冬中の死亡のうち、消失は大部分脱落によるものであり、また生理的、機械的障害としたのは、卵粒が萎縮して卵殻だけ残っているものをさし、おそらく未受精、低温乾燥など生理的要因による死亡が主とみられる。春先の死亡は、未ふ化率は年により大きなちがいが無いと考えられるので、その値は幹母幼虫の死亡率によって変動しているとみてよい。

資料が少なく不完全であるが、これらの調査結果をもとに、卵～幹母成虫間の総死亡率とステージ別の死亡率の年次変動を対比してみると、Fig. 26のごとくで、総死亡率の変動は春先の死亡、すなわち幹母幼虫の死亡率の変動によって大きく規定されていることがわかる。

Table 21. 卵～幹母成虫間の死亡経過, 死亡率 (野幌38(1))
Mortalities in the first (fundatrix) generation (Nopporo 38(1))

調査年月日 Date	発育段階 Stage	生存個体数 No. surviving	死 亡 の 内 訳 ^D Items ^D	死亡個体数 No. dying	死亡率 ^D (%) % mortality
1962 XI—20	卵 Egg	599	越冬中の消失 Disappearance 生理的, 機械的障害 Physiological or mechanical damage		?
			計 (越冬中の死亡) Total (Overwintering loss)		26.2
1963 IV—20	卵 Egg	?	未 ふ 化 Failure to hatch		?
			幹母幼虫の死亡 Larval mortality		?
			計 (春先の死亡) Total (Spring mortality)		52.9
			総 死 亡 率 Generation mortality		<79.3>
1963 VI—4	幹母成虫 Adult	124			
1963 XI—22	卵 Egg	675	越冬中の消失 Disappearance 生理的, 機械的障害 Physiological or mechanical damage	171	25.4
				127	18.8
			計 Total (Overwintering loss)	298	44.2
			未 ふ 化 Failure to hatch	49.0	13.0
1964 IV—20	卵 Egg	(377)	幹母幼虫の死亡 Larval mortality	122	32.4
			計 Total (Spring mortality)	177	45.4
			総 死 亡 率 Generation mortality		<69.5>
1964 VI—3	幹母成虫 Adult	206			
1965 XI—24	卵 Egg	168	越冬中の消失 Disappearance 生理的, 機械的障害 Physiological or mechanical damage	65.2	38.8
				27.4	16.3
			計 Total (Overwintering loss)	92.6	55.1
			未 ふ 化 Failure to hatch		?
1966 IV—26	卵 Egg	(75.4)	幹母幼虫の死亡 Larval mortality		?
			計 Total (Spring mortality)	27.9	37.0
			総 死 亡 率 Generation mortality		<71.7>
1966 V—26	幹母成虫 Adult	47.5			
1967 XI—17	卵 Egg	125	越冬中の消失 Disappearance 生理的, 機械的障害 Physiological or mechanical damage	37.6	30.1
				30.2	24.1
			計 Total (Overwintering loss)	67.8	54.2
			未 ふ 化 Failure to hatch		?
1968 IV—19	卵 Egg	(57.2)	幹母幼虫の死亡 Larval mortality		?
			計 Total (Spring mortality)	44.9	78.5
			総 死 亡 率 Generation mortality		<90.2>
1968 VI—6	幹母成虫 Adult	12.3			

1) 標本調査木 (7~10本) より算定
Obtained from 7 to 10 sample trees.

Fig. 26 卵～幹母成虫間の総死亡率と
ステージ別死亡率の年次変動
(野幌38(1))

$k = -\log S$, S は生存率

Annual fluctuations of various k -
values ($k = -\log S$, S ; survival
rate) in the first generation
(Nopporo 38(1)).

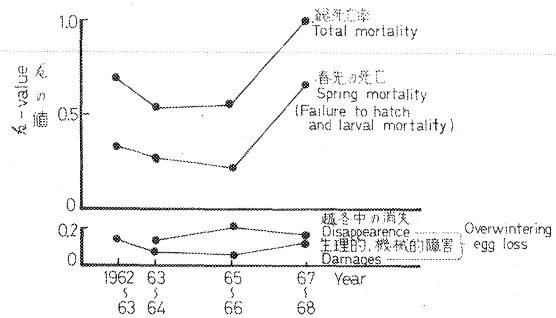


Table 22. 幹母幼虫の死亡に関与しているとみられる要因
Factors presumed to be responsible for the mortality during
the larval stage of fundatrix

年 Year	寄生木の 枯損率 Tree mortality by aphid attack (%)	トビイロケア リとの共生率 % attended with <i>Lesius niger</i> (%)	気 象 要 因 Climatic f.		木の大きさ (平均樹高) Tree height (cm)	春先の死亡率 Larval mortality (including failure to hatch) (%)
			最大風速 Max. wind velocity (m)	降 雨 量 Precipitation (mm)		
1963	11.8	98.2	20.0	62.7	112	52.9
1964	4.4	98.4	15.0	19.0	132	45.4
1966	0	91.3	18.7	19.6	192	37.0
1968	11.1	90.3	14.0	114.6	257	78.5

<注> 気象要因は5月中、下旬の観測値

幹母幼虫の死亡要因については、特に調査を行っていない。しかしこれに関与する要因としては、Table 22に示したごとく、大きく4つの要因が考えられる。まず産卵寄生木の枯損は、ふ化幼虫が死滅するので影響が大きく、枯損の割合が多い1963年、1968年で死亡率も高い。気象要因では、直接死亡率に関係するものとして風速と降雨量を取りあげたが、最大風速はきわだった差がなく、ここではむしろ降雨量の影響が顕著のようである。特に1968年は雨の日が続き、1日雨量43mmという日もあって、強雨による死亡率の増大が考えられる。残りの2要因のうち、トビイロケアリとの共生率は天敵からの保護の度合を、木の大きさ(樹高)は寄生部位の制約の影響をみるために示した。前者はあまり関係がなく、後者は木が大きくなると、特に2m前後以上になると寄生部位が下枝に限定されてくる上、寄主の抵抗性も大きくなるので、ふ化後の幼虫が寄主に吸着するまでの死亡は多くなるとみられる。

以上、枯損をのぞくといずれも推測の域をでない。しかし、いまTable 22において、枯損木もなく春先の死亡率の最も小さい1966年の死亡率を基準にすると、他の年は寄生木の枯損率の増加に比例して死亡率が増大している。したがって、死亡率の差をもたらした決定的要因は寄生木の枯損量にあり、ただ1968年のみ、さらに他の要因、おそらく降雨量と寄生の制約にもとづく死亡率が加わっているとみることができよう。

幹母幼虫の死亡率は予想外に小さい。これは移動力は小さいが寄主への定着性が強く、しかもこの時期でも20日間前後と短い期間に成虫になること、その間天敵も少なく、またふ化すると間もなくアリ(特にトビイロケアリ)が活動して保護していることなどが関係しているように思える。したがって、寄生木

Table 23. 積雪上と積雪下の越冬卵の死亡率 (札幌)
Mortalities of eggs kept under or above the snow during the winter

調査年次 Years	区 分 Conditions kept	死 亡 率 Mortality (%)	死 亡 の 内 訳 Items		消失: 障害 Disapp.: Damag.	備 考 Remarks
			消失(%) Disap- peared	障害(%) Damaged		
I (1967~68)	積雪下(地上0.5m) Under snow	24.0	20.8	3.2	87:13	産卵された小枝各10本を人為的に設置して調査
	積雪上(地上2.0m) Above snow	61.8	7.1	54.7	11:89	
II (1968~69)	積雪下(下枝) Under snow	40.0	21.0	19.0	53:47	下枝(地上0.5m以下), 上枝(地上1.2~1.5m)各6本
	積雪上(上枝) Above snow	84.7	14.0	70.7	17:83	

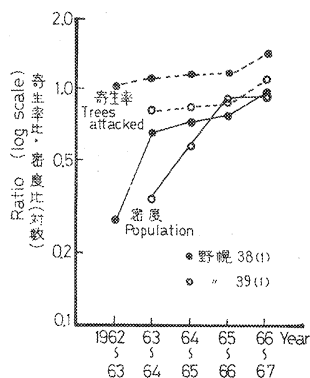


Fig. 27 有性虫成虫(10月)に対する幹母成虫(5月)の密度比, 本数寄生率比の年次変化 (野幌38(1), 39(1))
Annual changes of ratios of aphid population and number of trees attacked in May (fundatrix generation) to those in preceeding October (sexual generation) respectively (Nopporo 38(1), 39(1)).

の枯損のごとく, その樹体上の個体群が死滅するというような決定的な死亡要因以外のものは, よほどきわだった影響を与えない限り, 死亡率の増大をもたらさないともいえよう。

越冬中の卵の死亡は50%前後で, 比較的高い。しかし, 越冬中の消失と生理的, 機械的障害による死亡との間に相補的な関係がみられ, そのため年変動は小さい。札幌の林試構内で行った調査結果によれば, 越冬中の消失は積雪上では少ないが, 障害による死亡率は逆で, 積雪上できわめて高い (Table 23)。このことから消失の主体は脱落, 障害は低温乾燥による死亡であることがわかる。それとともに, 積雪の少ない年, あるいは密度が高く上枝に産卵される割合が多いときは, 卵の死亡率が高まることが予想され, このことが越冬中の死亡率の変動に関係しているとみられる。

産卵数の調査は降雪期にはいるなどきわめて困難となるため, 野幌39(1)においては1年しか調査をしていない。したがって, 卵期をのぞいて有性虫(10月)と幹母成虫(5月)間の密度比, 寄生率比を求め, 38(1)との比較検討を試みた (Fig. 27)。

年がたつにつれ密度比が高くなっていくのは, 有性虫の密度の減少にともない, 産卵による密度の増加率が高まっていくからであり, この点39(1)においても同じである。しかしながら, 両者の最も顕著な相違は, 寄生率比のちがいが, すなわち39(1)においては, 常に春の寄生率の低下が大きく現れることである。1年だけの調査結果しかないが, 39(1)の秋~春間の寄生率の推移から推察して, これは卵~幹母成虫期に寄生の消失する木が多いためとみられる。枯損の発生も少なく, また卵期に寄生木からすべての卵

が消失することは考えられないので、幹母期、それもふ化後の若齢期に39(1)においては毎年、38(1)にくらべ常に高い死亡要因が働いているとしか考えられない。ただ寄生の消失する木が多いにもかかわらず、密度の低下はそれほど大きくない。このことから寄生密度の小さい木において作用のいちじるしい要因が想定される。幹母若齢期の調査がなされていないのではっきりしたことはいえないが、6月上旬のアリとの共生率 (Fig. 28), クモ類, 多食性捕食虫等の天敵類の生息状態 (前掲, Fig. 20) などから判断して、おそらく39(1)はトビイロケアリが少ないため、ふ化後アリとの共生がおくれ、その結果これら多食性捕食者によって捕食される率が高かったのではないかと考えられる。

いずれにしても、春先における寄生率の低下は、39(1)における寄生の拡大を停滞させ、これが結局38(1)ほど寄生もひろがらず密度も上昇せずに終わったもう1つの原因になっているといえよう。

v) 天然生稚幼樹における個体数の変動

調査地の1つ野幌39(2)は、39(1)に隣接しておりながら、ごく一部の稚幼樹に寄生が認められただけ

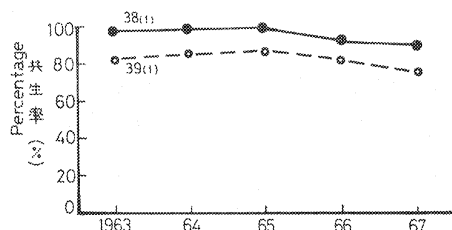


Fig. 28 6月におけるトビイロケアリとの共生率の年次変化 (野幌38(1), 39(1))

Annual changes of percentage of trees attacked by the aphids which were attended with *Lasius niger* in June (Nopporo 38(1), 39(1)).

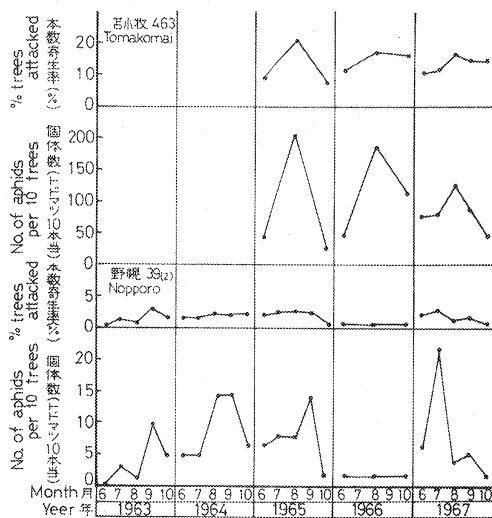


Fig. 29 天然更新地におけるトドマツオオアブラの個体数の変動, 本数寄生率の推移 (野幌39(2), 苫小牧463)

Changes in aphid populations and in percentages of trees attacked in the natural regenerated stands (Nopporo 39(2), Tomakomai 463).

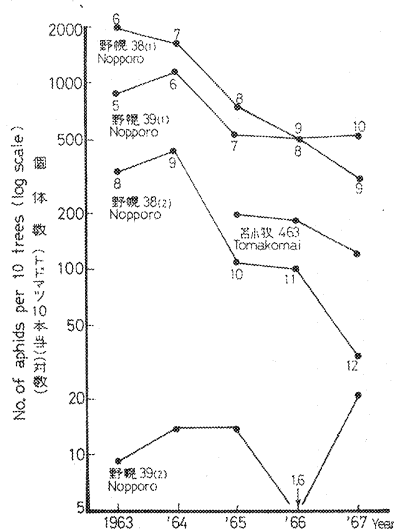


Fig. 30 各林分におけるトドマツオオアブラの最高密度の年次変動
数字は造林地におけるトドマツ植栽後の経過年数

Annual changes of the peak aphid population in each experiment plot (Tomakomai 463 and Nopporo 39(2): natural regenerated stands; Others: plantations).

Numerals indicate number of years after planting.

で、寄生もひろがらず、きわめて低い密度のまま経過した (Fig. 29の下)。本試験地はトドマツ、広葉樹のうっ閉下であり、その影響をうけているとも考えられ、同じ天然更新地でも上木の全くない苫小牧463では、これよりはるかに密度は高い (Fig. 29の上)。しかしながら、今回調査を行った各試験地の最高密度の推移を比較してみれば明かなように、苫小牧463においてさえ造林地にくらべると密度はかなり低く、最高でもトドマツ10本当りの個体数が200前後で、これは植栽後10年以上経過し、寄生も制約されてくる頃の造林地の密度に相当している (Fig. 30)。なおこの図には示していないが、同じく苫小牧にある造林地、99(ろ)においては、最高密度は約1,100となっており、これと比較しても、天然生稚樹の更新地では密度がひじょうに低く抑えられていることがわかる。

天然生稚幼樹でトドマツオオアブラの寄生が少ないことは、そのほか各地で広く観察されている。その機構については充分検討されていないが、これら両試験地も含め共通的にみられる現象は、アブラムシの寄生木が一部に限定され、寄生のひろがりあまりみられないことである。すなわち、野幌39(2)では、5年間を通して寄生率は5%にも達せず横ばい状態を続けており、また条件のよい苫小牧463でも、造林地にくらべると寄生の拡大率は小さい (Fig. 31)。

このような寄生の拡大を制約する要因としては、一方では寄主の餌としての条件があり、他方アブラムシ自体の分散、定着に関連した問題がある。天然生稚幼樹は樹高1m前後のものでも、樹齢は20~30年から時には50年ぐらい経過しているものさえあり、このためアブラムシの寄生部がふつつ枝条部に限定されていることは確かである。しかし、樹齢といわゆる生理的年齢とは異なり、造林木では樹齢20~30年にも達すれば、アブラムシの寄生は全くみられないが、天然生稚樹では、人為的に接種すれば容易に増殖を行うことからわかるように、寄生条件としては決して好条件といえないまでも、寄生できないというわけではない。とすれば、寄生の拡大が制約されている第一の原因は、アブラムシの分散、定着がいちじるしく阻害されているためとみるのが妥当のように思われる。

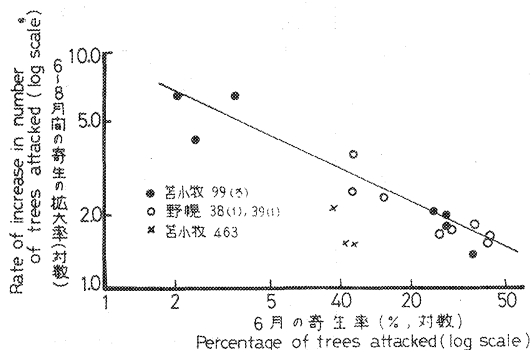


Fig. 31 6月の寄生率と6~8月間の寄生の拡大率との関係 —造林地(苫小牧99(ろ), 野幌38(1), 39(1))と天然生稚樹更新地(苫小牧463)との比較

Relationship between the percentage of trees attacked in June and the rate of increase in number of trees attacked from June to August. —Comparison of the rates of increase seen in the natural regenerated stand (Tomakomai 463) with those in plantations (Others).

天然更新地は、苫小牧463のようなところでもアカエゾマツと混生しており、一般には野幌39(2)のごとく、その度合はちがっても、他樹種のうっ閉下にある場合が多い。したがって有翅虫の分散に際して、寄主に定着できず死亡する割合は当然高く、また、たまたま寄主に定着できてもその個体数が少ないため、増殖に成功する前に、クモ類や捕食虫などに摂食されてしまうものも少なくないと思われる。このことは、有翅虫の分散寄生の認められた稚幼樹の大部分で、その後間もなく寄生が消失してしまっているという観察結果からも裏づけされている。

このように寄生の拡大が制約され、寄生木が一部に限定されていることとも関連し

て、寄主に対する天敵類の相対密度が造林地にくらべてきわめて高く、また共生しているアリのほとんどが、活動が鈍く土莢を作らないクシケアリ類であることも、密度上昇を抑制する原因になっているとみられる。Fig. 32は、野幌39(2)と39(1)における寄生蜂／寄主の個体数比をみたもので、捕食虫ではさらにその差が顕著であるが、断片的な資料しかないので、ここでは省略してある(たとえば、野幌39(2)では、1963年10月122.0、1964年8月57.1であるが、39(1)ではそれぞれ1.0、0.4で、最高の時でも3.1にすぎない)。

(3) 要 約

1) 前項の調査結果と同様、造林地においてはトドマツ植栽後、トドマツオオアブラの個体数、本数寄生率は大きな山型の曲線を画いて変動し、10年前後たつと林分条件に関係なくともに低下する。

2) したがって林分間の密度の相違は、植栽後5～6年目頃の個体数変動の山にあたる部分で顕著にあらわれ、その密度の高低は同一地域内にあっては、アブラムシの侵入定着の遅速に最も左右されているとみられる。

3) 春～夏間の増殖過程において、5～6月間の幹母の増殖期では密度に無関係であったが、有翅虫の分散期を含む6～8月間では、密度に依存して増殖率は低下する。ただしこの場合、夏季の異常高温などの影響で、個体数の季節変動が7月ピーク型を示す年では、この増殖率—密度関係からのずれが大きく、密度増加がいちじるしく抑制されている。

4) 夏～秋間の密度の減少率は、これまた前項の調査結果と同じく、植栽後の経過年数がたつにつれて大きくなる傾向が認められる。その主たる原因は、トビイロケアリとの共生率の低下、寄生部位の制約、天敵類の相対密度の増加等を通して、天敵の作用が年とともに強まっていくことにあると考えられる。この場合においても、異常低温という気象要因の影響が加わると、密度低下は一層大きくなる。

5) 秋の有性虫の成虫期から翌春の幹母成虫期に至る間、個体数はやはり山型の変動をする。その際、産卵にもとづく密度の増加率は有性虫の密度に依存して低下するが、これは密度の増大とともに、産卵雌虫の移動分散による死亡率が増加するためと思われる。産卵期に異常低温が続くと、産卵数が少なくなり、密度の増加率は落ちる。

6) 卵～幹母成虫間の死亡率は他の昆虫類にくらべると小さい。総死亡率の変動は主として春先の死亡、すなわち幹母幼虫の死亡率の変動によって規定されている。幹母幼虫の死亡には、寄生木の枯損あるいは木の生育にともなう寄生部位の制約など、寄主の餌としての条件が強く関与していると思われる。特に前者は、樹上の個体群が死滅してしまうので、死亡率を大きく変動させる原因になる。気象要因では降雨が続くなどきわだった影響を及ぼさない限り、死亡率の増大をもたらさないようである。なお、越冬中の卵の死亡は50%前後と比較的高いが、越冬中の消失と生理的、機械的障害による死亡との間に相補的な関係がみられ、そのため年変動は小さい。

7) 林分条件に大きなちがいがなかったこともあって、野幌38(1)と39(1)との間で個体数の季節的変

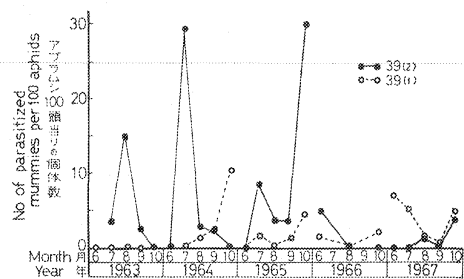


Fig. 32 トドマツオオアブラ 100 頭当りの寄生蜂密度(野幌39(1), 39(2))
Relative abundance of parasites to the aphids in the experiment plantation (Nopporo 39(1)) and natural regenerated stand (Nopporo 39(2)).

動、その変動要因に関して、顕著な相違は認められていない。ただ 39(1)においては、春先の寄生率の低下が常に大きく、これが寄生の拡大を停滞させ、ひいては密度上昇を抑制する原因にもなっている。本試験地は一部の植栽木が広葉樹のうっ閉下にある関係で、トビイロケアリとの共生率が低い。したがって、ふ化後アリとの共生がおくれ、ふ化幼虫が多食性捕食者の捕食などにより死亡する率が高く、その結果、特に寄生密度の小さい木では寄生が消滅してしまうのではないと思われる。

8) 天然生稚幼樹の更新地では、造林地にくらべると寄生もひろがらず、密度もきわめて低い。これらの林地においては、寄主林木がふつう上木のうっ閉下に、もしくは他樹種と混在して生育している上、寄生部位が枝条部に限定されるなど食物条件の制約が大きい。そのためアブラムシの分散定着がいちじるしく阻害されること、また天敵類の相対密度が高く、定着後の増殖も抑制されているとみられることなどが、その主たる原因にあげられる。

2—3. 密度の地域変動と地域的発生型

(1) 調査地と調査方法

前記の調査結果からも明らかなように、トドマツオオアブラの個体数はトドマツ植栽後の経過年数によっても大きく変わる。したがって密度の地域差をみる場合、寄生も広がり密度も高まる植栽後 5～7 年前後の状態について、2, 3 年間、同時に調査を実施して比較検討する必要がある。

こうした観点から、野幌に新たに 1 か所試験地を追加して、あらためて苫小牧、野幌両地の比較を行うとともに、トドマツオオアブラの分布の限界近くにあると思われる海拔約 700m の喜茂別に、2 か所試験地を設定して、1967～1969 年に調査を行った。

i) 苫小牧 99(ろ)：前述 2—1 の項と同じ試験地 (1962 年秋植栽地)。標高約 180m。

ii) 野幌 40：1963 年春植栽の皆伐造林地。苫小牧 99(ろ)とは植栽年度は 1 年ずれるが、秋、春植栽のちがいだけなので、植栽後の経過年数は同じとみてよい。平坦な地で、樹高、林床植生 (草本類が主体)、林相等も類似している。標高約 35m。

iii) 喜茂別 193(N)：定山溪の奥の標高約 700m にある皆伐造林地。1960 年秋植栽で、上記の 2 試験地より 2 年古い。北斜面の 15° 前後の傾斜地で、林床植生はササとなっている。本試験地のみ 1 年早く、1966 年より調査を行っている。

iv) 喜茂別 189(S)：同上地に近接する南斜面の傾斜地。植栽年度も同じく 1960 年秋である。

なお、喜茂別の試験地周辺は、海拔 600m から 800m にかけて、ほぼ連続的にトドマツの皆伐造林が行われており、海拔が高くなるほど植栽年度が若くなっている。しかし両地より標高の高い位置にある造林地では、トドマツオオアブラの寄生がほとんど見いだされていない。また両試験地ともに 1969 年になってトドマツ枝枯病 (*Scleroderris lagerbergii*) の発生による枯死木が続発した関係で、同年 6 月で調査をうちきっている。

以上の調査に対し、これを補足拡充するためと、これらの調査が札幌周辺の道央地帯に限られていることから、その他の地方におけるアブラムシの分布、発生状態を明らかにする意味も含めて、北海道全域にわたる広範なサーベイが実施されている。すなわち、道内の立地条件、主として気象条件にもとづく地域区分にしたがい、道東の根室地方、オホーツク沿岸の雄武、興部地方、道北の稚内、天塩、浜田別地方、道南黒松内以南の今金、八雲、檜山、函館地方、および道央でも海拔の高い層雲峡 (標高 700～1,300 m) と喜茂別 (標高 600～800 m) 地区の各地域で、主に植栽後 5～7 年の造林地を対象に、100～300 本の調

査木について、アブラムシの寄生度、寄生率の調査を行っている。このサーベイは、1964年から1968年にわたり、毎年秋9月から10月にかけて(稚内地方だけ7月)実施された。

(2) 結果と考察

i) 密度の地域変動

(a) 喜茂別における個体数変動と密度制御要因

苫小牧、野幌、喜茂別の3地区で行った調査結果は、一括して Fig. 33 に示してある。前2者の地に対し、喜茂別の両試験地はともに密度はきわめて低い。このうち 193(N) では、1966年にも調査が行われているが、密度はさらに低く、8月でわずかに1.6にすぎなかった。すなわち、この地区では最も密度が高まるとみられる植栽後6~8年目の時期においても、アブラムシはようやく生存を続けている状態であったといえる。

ところで、これら両試験地の個体数変動にみられるきわだった特徴は、夏にはやや個体数は増大するものの、秋10月には急減し、試験地 189(S) の1967年の結果をのぞくと、春6月の密度がほとんど0になってしまっていることである。

本地区におけるトドマツオオアブラの発育、世代経過をみてみると、春先の温度が低く積雪量も多いということもあって、越冬卵がふ化するのは5月下旬であり、野幌より約1か月おくられている。その後は気温も比較的高くなり、発育、繁殖も順調に行われるが、9月はじめの有性世代が出現するまで3~4世代くりかえす程度で、野幌、苫小牧などにくらべ世代数は2世代前後少ない。さらに有性虫の出現する9月以降の温度条件が特にきびしく (Fig. 34), いちじろしい低温のため発育が遅延して、産卵開始が10月下旬以降になる上、産卵活動も制約され、ほとんど産卵できない状態となっている。すなわち、産卵雌虫のうち9月下旬出生のものは、早くても産卵開始が11月上旬にはいり、この時はすでに最高気温が5°C 前

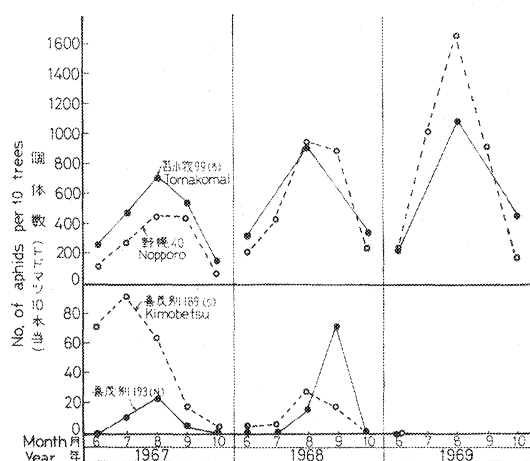


Fig. 33 苫小牧、野幌、喜茂別の3地域におけるトドマツオオアブラの個体数の変動

Comparison of the aphid population trend in three different districts. Kimobetsu (lower figure) is situated at about 700 m of altitude.

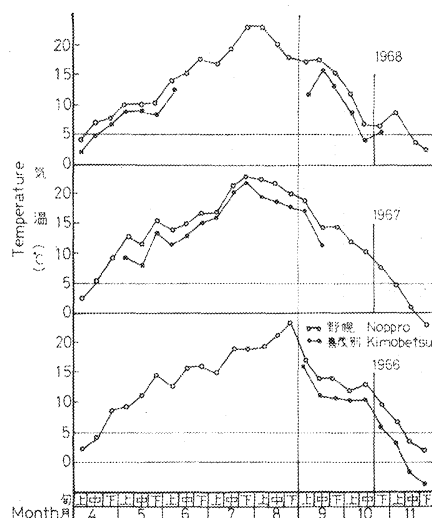


Fig. 34 野幌、喜茂別の旬別平均気温 (1966~1968年)

(喜茂別は長期自記計にて現地
で測定、欠測値多し)

Mean temperature for each 10 days of month in Nopporo and Kimobetsu.

Table 24. 喜茂別189(S)における卵～幹母成虫間の死亡経過, 死亡率
Mortalities in the first generation of the Todo-fir aphid in Kimobetsu

調査年月日 Date	発育段階 Stage	生存個体数 No. surviving	死亡の内訳 Items	死亡個体数 No. dying	死亡率(%) % mortality
1967 X—18	産卵♀成虫 Adult oviparae	2.75	産卵中の死亡および冬期間の消失 Mortality during oviposition and overwintering period	15.61	94.6
	XI下旬 卵 Eggs	16.50 ¹⁾	生理的, 機械的障害 Physiological or mechanical damage	0.54	3.3
1968 V—14	卵 Eggs	0.35	未ふ化, 幹母幼虫の死亡 Failure to hatch and larval mortality	0.20	57.1
	VI—17 幹母成虫 Adult fundatrices	0.15	卵～幹母成虫間の総死亡率 Generation mortality	<99.11%>	

1) 10°Cの平均産卵数(6.0)をもとに算定した期待産卵数($6.0 \times 2.75 = 16.50$)
Estimated from (No. of oviparae $\times$ Max. fecundity)

後で, 実質的に産卵不能である。したがって, この地区では9月上, 中旬出生の個体が, 10月下旬中のごく短い期間に産卵しうだけで, この場合も年によりかなりの低温となるため産卵は制限される。

Table 24 は, この点を明らかにすべく 1967～1968 年に, 卵～幹母成虫間の死亡率を調査した結果である。この地方は10月中旬から降雪がはじまり, 1967年も10月16日に初雪があり, 18日の調査日には積雪量5～10 cm で, 産卵はまだ行われていなかった。さらに11月14日にはすでに積雪は70 cm に達し, 植栽木の下半部が積雪下となって卵の調査が実施できず, そのため10月18日の産卵雌虫数から期待産卵数(最大産卵数)を算定している。しかし, 実際に産卵したのはごく一部と考えてよく, 表の中で産卵中の死亡および冬期間の消失としたもののうち, 後者の死亡率は20%程度とみられ(前掲, Table 23の積雪下の消

失率参照), したがって 期待産卵数と実際の産卵数のちがいが, すなわち 前者の死亡率は70%以上であったと推定される。春先の死亡率は野幌での調査結果とあまりちがっていない。

以上喜茂別地区では, 春から夏へと増殖率は低いながらも個体数は増大するが, 秋の有性虫の発育, 産卵期における温度条件が決定的要因となって, 密度をほとんど0近くまでに低下させているといえよう。そしてその際, 時に好条件に恵まれて産卵数が多く, 翌春の幹母密度がやや高まっても(189(S)の1967年はこの例ともみられる), こうした条件は2年と続かず, 結局きわめて低密度に抑えられたまま経過しているものと思われる。

(b) 苫小牧と野幌の密度変動

両地区における個体数の季節変動, 年変動のしかたには, こまかくみればいくつかのちがった点が見られる。たとえば, 地域変動の1つの重要な指標ともなるピーク

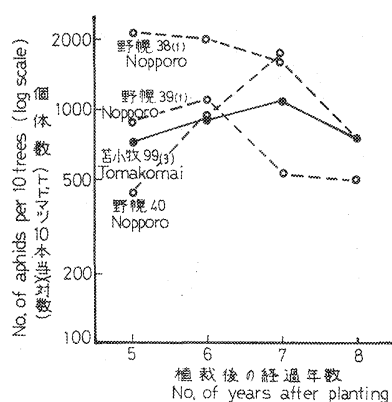
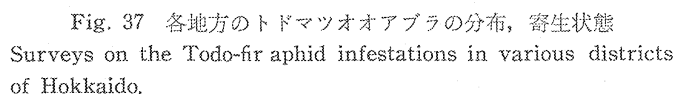
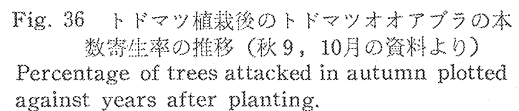


Fig. 35 苫小牧と野幌におけるトドマツオオアブラの最高密度の推移(植栽後5～8年目間)

Peak population trend of the aphids in each experiment plot in two districts, Tomakomai and Nopporo during the period from 5 to 8 years after planting.

野幌と苫小牧の間は、地理的には 50 km ほど離れており、春から夏までの気温は苫小牧でやや低い。しかし前項でも述べてあるように、個体数の変動や変動要因に関しては両地でかなり共通している。これらのことから両者の間には、密度の地域変動として指摘できるほどの顕著な差はないといつてよいであろう。

ところで、本種の個体数は本数寄生率と密接な関係があり、また密度の高い苦小牧、野幌など前記試験地について、秋9月ないし10月の時点における寄生率の年次推移をみると、植栽後4～9年間はそのほとんどが、特にサーベイの対象に選んだ5～7年の間は、すべてが20%以上に達していることがわか



る。これに対し5%以下は、アブラムシの侵入初期の段階か10年以上経過した時点にみられ、密度の低い喜茂別はこの範囲にはいる (Fig. 36)。なお、すでに報告してあるのでくわしいことは省略するが、本種の被害量 (枯損量, 生長量, 被害木の分布) は, その林地の総個体数ないし生息密度より, 寄生率, 寄生密度, 加害期間に特に関係があり, おおまかにみれば植栽後の寄生率の推移によって決定される。そしてその際, 本数寄生率20% は, 防除要否判定の1つの基準にもなっている (山口, 1968⁶²⁾; 1973⁶⁶⁾)。したがって, ここではトマツオオアブラの被害よりみた危険地帯の地域区分という意味も含めて, 本数寄生率をもとに地域的発生型の比較検討を試みた。

Fig. 37 は, このような観点から各地域の調査結果を整理したものである。これから次のようなことが指摘できる。

(1) 道央の札幌地方 (野幌, 苫小牧, 恵庭, 厚真, 調査造林地数26, 以下同じ) では, 調査地の85% が本数寄生率20% 以上となっており, 全く寄生のみられない地は1か所もみつかっていない。この地方は全般に密度が高く, 激害地といわれてきたことが, この結果にもよくあらわれている。

(2) これに対し, 根室地方(9)では寄生木が1本も発見されておらず, また稚内地方 (稚内, 天塩, 浜電別, 8) では, アブラムシの分布は認められたが, 調査地の75% が寄生率5% 以下で, 20% をこえる地はみられていない。

(3) オホーツク沿岸の雄武, 興部地方(9)になると, 約半数は5% 以下の寄生率であるが, 興部地区にやや寄生率の高い造林地が散在するようになり, 20% 以上の地が1か所みられている。

(4) 道南の黒松内以南地方 (今金, 八雲, 檜山, 函館, 10) では, 寄生をうけていない造林地はないが, 同じく半数が5% 以下で, 20% をこえる地がやはり1か所あり, 雄武, 興部地方と類似した結果が得られている。しかし後に述べるように, その発生経過, 原因は全く異なったものと考えられる。

(5) 激害地帯とみられる道央地方でも, 海拔の高い層雲峡地区(12)になると, 標高約800m 以上 (層雲峡(1)) には寄生が発見されず, 700~800m の地域 (層雲峡(2)) では約30% が寄生0, 同じく30% が5% 以下で, 寄生率20% 以上の地はない。喜茂別地区(8)も同様に, 標高600~800m の地では約60% が5% 以下で, 20% をこえる地はみられていない。

ではなぜ, このような発生様相のちがいがみられるのか, その原因として大きくみて温度など気象条件と, 植栽地など林分条件の2つの要因の影響が考えられる。

まず温度の影響として, 春から有性虫の出現する9月はじめまでの気温が低い場合は, 卵のふ化日がおくれる上, その後の胎生雌虫の発育も遅延し, 経過世代数が少なくなる。たとえば, 前記喜茂別と5~8月間の温度条件が同じ稚内地方などでは, 胎生虫の世代数はせいぜい3~4世代とみられ, 札幌周辺地にくらべ少なくとも2世代前後少なく, 個体数の増大はいちじるしく抑制される。さらに低温の根室地方では, 今回は分布が確認されていないが, たとえ生息しているとしても, ほとんど個体数の増加は期待できない。

このようなことから, 4月ないし5月から8月までの5°C 以上 (発育零点は3°C 前後) の月平均気温の積算度 (一種の温量指数) をとってみると, 今回の調査地中, 根室, 稚内, 天塩, 浜電別, 雄武, 興部, 層雲峡, 喜茂別の各地はすべて40°C 以下で (ただし興部の一部は40~45°C の間), 特に寄生の全くみだされなかった根室では30°C 以下であり, その他は45°C 以上となっている (Fig. 38)。このことから, この積算温度が40°C 以下の地域は温度の面からみて発育繁殖に不適な地帯, 45°C 以上は好条

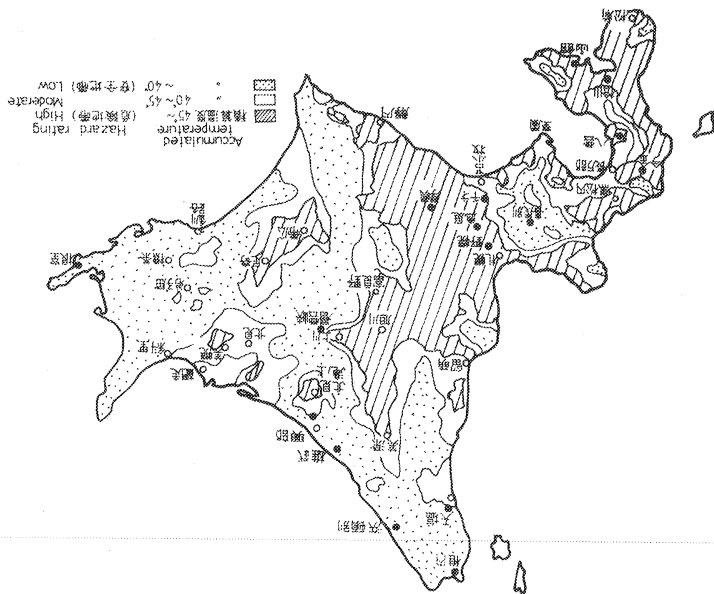


Fig. 38 4～8月の5°C以上の月平均気温の積算度の分布とトマツオオアツラの被害よりみた危険地帯の地域区分 (●: 調査地)

Distribution map of temperature zones obtained from accumulating the monthly mean temperatures above 5°C from April to August and classification of the hazard districts for the aphid infestation.

件の地帯と考えられ、また前者の地域は防除要否の判定基準である本数寄生率20%の線をええるおそれがないことから、被害よりみた安全地帯、後者は危険地帯と区分した(山口, 1970⁸²; 1973⁶⁶)。なお層雲峡などの高海拔地では、喜茂別同様、さらに秋の有性虫の發育、産卵期の低温が決定的要因となつて、

トマツオオの生存維持を困難にしているとみてよい。

次に、ではなぜ45°C以上ありながら、道南の黒松内以南地方では寄生率の小さい造林地が多かったのか。本地方はもととナナ地帯で、現在は天然生のトマツ林も少なく、また造林をはじめカラマツが主体に行われ、トマツの造林地としては1960年以降植栽の若い造林地が多い。しかも檜山あたりでは、ナナ、ヒノキの中に孤立状に造林地があり、トマツの被害から隔離されたような状態になっている。このような関係でトマツの侵入、分散が抑制され、まだ全地域に被害がひろがっていない。いいかえると、本地方はトマツの生活に不適であったのではなく、好条件でありながら、このような林分条件で寄生のひろがり抑制されていたわけで、事実この調査(1967年)以降、トマツ造林が広範面に連続的に行われるようになるとともに、被害地が増している。

(3) 要 約

1) 苫小牧、野幌地区に対し、海拔約700mの喜茂別地区では密度がきわめて低く、トマツはようやく生存を続けている状態であった。これは春から夏にかけて、特に春先の気温が低いため、卵のふ化日がおくれる上、その後の發育、繁殖が遅延し、胎生虫の世代数が前2者の地に比べ2世代前後少なくなる。さらに秋、有性虫の發育、産卵期の低温の影響が決定的要因となつてほとんど産卵できず、密度が0近くまで低下してしまうこと、が原因とみられる。

- 2) これに対し、苫小牧、野幌両地区では、最も密度が高まる植栽後5～7年の各年の最高密度の平均値は1,000内外（トドマツ10本当り個体数）に達し、また個体数の変動や変動要因に関してもかなり共通していて、両者の間に基本的な差はみられていない。
- 3) トドマツオオアブラの地域的発生型として、発育、繁殖、分散が好条件に行われ、大部分の造林地が植栽後5～6年前後には本数寄生率20%をこえ、密度が高まる地帯、これに反し、低温のため春から夏への個体群増殖がいちじるしく抑制され、あるいは有性虫の産卵がほとんど不可能であるなど、きわめて低密度の状態に保持されている地帯、およびその中間ないし移行地帯、の3つに区分できる。
- 4) これらは、4月ないし5月から8月までの5°C以上の月平均気温の積算度（一種の温量指数）によって、おおそ地帯区分を行うことができる。すなわち、この積算温度が45°C以上の地が第1の地帯、40°C以下が第2の地帯であり、また後者は防除要否の判定基準となる本数寄生率20%の線をこえるおそれがないことから、被害よりみた安全地帯、これに対し前者は危険地帯といえる。
- 5) 危険地帯に属する地域においても、孤立状の造林地など林分条件のいかんによっては、アブラムシの侵入定着がおくれ、寄生がひろがらないまま、低密度の状態で経過している地もみられる。

3. 個体数変動の特徴と変動要因

3-1. 密度を規制している要因

トドマツオオアブラは、トドマツの造林と密接な関連をもって生活領域を拡大、個体数を増大してきた害虫とみられ、しかも被害のまんえんした地帯では、ほぼ恒常的な発生を続けている。この点、時折異常発生をするような他の多くの森林昆虫とは、その発生のしかたが大きく異なっているといえる。

これらの造林地における本種の個体数の変動は、季節的には、春の幹母成虫期から秋の有性虫の成虫期までの間と、それ以降卵期を経て翌春の幹母成虫期に至る間と、それぞれ山型の曲線を描き、長期年変動も、植栽後6～7年前後をピークに10年目頃には低下するという、これまた山型の曲線を描く。このようなきわだった特徴をもつトドマツオオアブラの、ある林地における個体群密度を決定し、その変動を大きく規制しているものとして、次の3つの要因をあげることができる。

まず第1に、食物となる寄主林木の条件である。本種の寄生は、主として植栽後10年ぐらいいまで、樹高にして2m前後までのトドマツ幼齢木に限られ、それ以上の林木にはほとんど寄生しなくなる。これはすでに述べたように（I, 3-1の項）、物理的な吸汁摂食阻害と、木の生育にともなう樹体成分（栄養分）の変化にもとづくものとみられ、したがって木が大きくなると、寄生の制約によって密度が低下するとともに、植栽後14～15年ぐらいいで、その林地のアブラムシ個体群はほとんど消滅する。

第2に、地域的にみた気象条件の影響で、春から夏までの気温の低い地域、すなわち4月ないし5月から8月までの5°C以上の月平均気温の積算度が40°C以下のところでは、胎生虫の経過世代数が少なくなる関係で、個体数の増大がいちじるしく抑制される。さらに秋、有性虫の発育、産卵期が低温の地帯、たとえば標高700m前後以上の高海拔地などでは、ほとんど産卵を行うことができず、密度が0近くまで低下する。これらの地域ではきわめて低い密度のまま経過し、またこのような気象条件は、地域によっては発育、繁殖の継続を不可能として、分布を制限する要因ともなる。

第3は、植栽地の林分条件の影響である。密度が高く激害地帯といわれる地域においても、周辺が他樹種の森林にとりかこまれているような地では、アブラムシの侵入定着がおくれ、そのため寄生がひろがらず密度もあまり高まらないうちに、寄生の制約をうけて密度が低下する。

3-2. 個体数の季節変動と年変動との関係

このような密度規制をうけながらも、それではなぜアブラムシの侵入定着後、ある時期までは個体数が増加を続け、以後減少するようになるのであろうか。

苫小牧99(ろ), 野幌38(1), 39(1)の3試験地について、あらためて各季節別に密度の年変動をみてみると (Fig. 39, 40), いずれの時点の密度もはじめは急激に増大しているが (野幌はこの時期の調査を欠く), 春6月の密度はその後横ばい状態を示すか, 減少してもまた上昇するなど密度の下降が他の季節にくらべてゆるい。しかるに夏8月, 特に秋10月は密度がピークに達してからの減少が大きい。いいかえると, 年変動の山型のかたちが6月で最もゆるく, 8月, 10月と急になる。このことは, 春から夏への密度上昇が, アブラムシの侵入初期で大きく, その後小さくなり (Fig. 41), これに対し夏から秋までの密度減少は, 初期ではほとんどみられないか, きわめて小さく, 後期でいちじるしく大きくなるためである (Fig. 42)。その結果, 春～秋間の密度が, 初期では秋>春, 中期では秋≒春, 後期では秋<春となる。

一方, 秋から翌春までの個体数の変動は, Fig. 39, 40のそれぞれの値を1年ずらして比較してみればわかるように, 春/秋の密度比の値は次第に大きくなっていく傾向が認められる (Fig. 43)。このため秋の密度減少率の増大が補われるようなかたちとなり, 春の密度変動をゆるやかにしている。

結局, 個体数の季節変動が, アブラムシの侵入初期では, 春<夏, 夏≒秋, 秋>翌春というかたちをとりながらも, 春～夏間の密度増加が大きいいため年変動は上昇の傾向をたどり, 中期においては, 春<夏, 夏>秋, 秋≒春となって, 横ばいから減少に転じ, そして後期では, 春<夏, 夏>秋, 秋<春となるが, 秋の減少率がいちじるしく大きくなる関係で, 密度は年々下降をたどる。

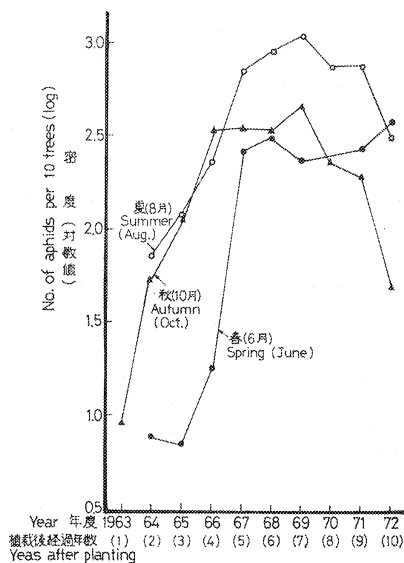


Fig. 39 各季節別にみた密度の年変動
(苫小牧99(ろ))

Annual changes of the aphid population densities in each season; spring, summer and autumn (Tomakomai 99(b)).

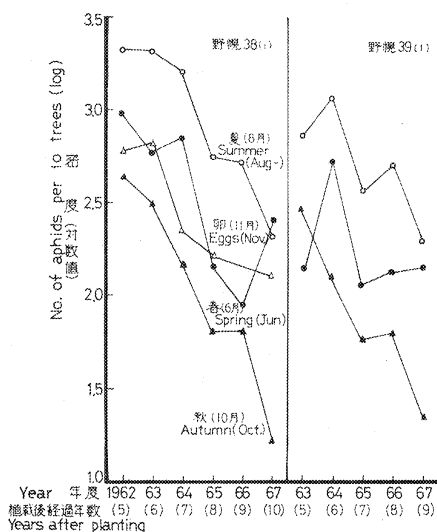


Fig. 40 各季節別にみた密度の年変動
(野幌38(1), 39(1))

Annual changes of the aphid population densities in each season (Nopporo 38(1), 39(1)).

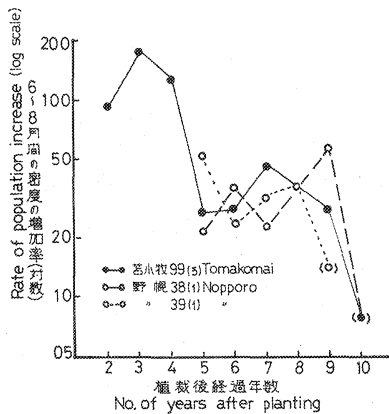


Fig. 41 春(6月)～夏(8月)間の増殖率の年次変化(苫小牧99(ろ), 野幌38(1), 39(1))

() は異常高温の年(1967, 1972年)
Rates of population increase of the aphid from June to August in relation to the number of years after planting.
() indicates year with unusual high temperatures in summer.

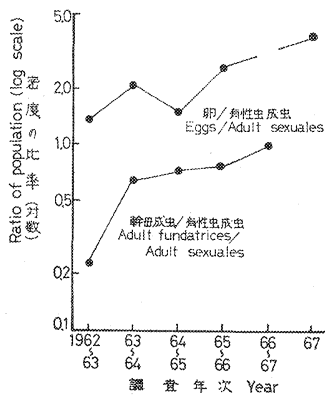


Fig. 43 産卵による密度の増加率と秋(有性成虫)～春(幹母成虫)間の密度比の年次変化(野幌38(1))

Annual changes in ratios of eggs/adult sexuales and adult fundatrices/adult sexuales populations (Nopporo 38(1)).

3-3. 個体数の変動要因

(1) 春～夏間の変動要因

春6月から夏8月にかけて個体数は増大するが、この間の個体群の増殖率は、6月の密度が高くなると小さくなり、両者の間には明らかに逆比例的関係、すなわち密度に依存した増殖率の低下という現象がみられている。興味のあることに、地域の異なる苫小牧、野幌においても、また林分の異なる野幌38(1),

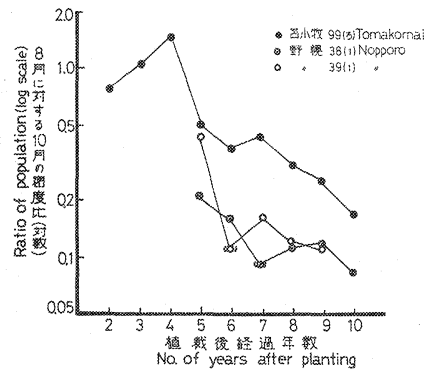


Fig. 42 夏(8月)～秋(10月)間の密度の増減率の年次変化(苫小牧99(ろ), 野幌38(1), 39(1))

() は異常低温の年(1964年)

Ratios of the aphid population in October to that in August in relation to the number of years after planting.

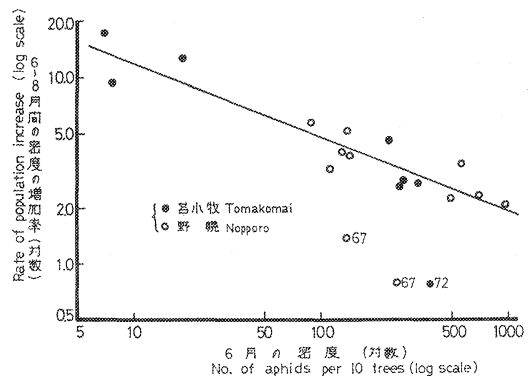


Fig. 44 6月の密度と6月から8月への増殖率との関係(苫小牧99(ろ), 野幌38(1), 39(1))

数字は異常高温の年

Relationship between the population density in June and the rate of population increase from June to August (Tomakomai 99(b), Nopporo 38(1), 39(1)).

Numerals indicate years with unusual high temperatures in summer.

39(1)においても、両者の間に同一の直線関係が得られており、この関係がこれらの地に共通したかなり普遍的現象であることがわかる (Fig. 44)。

春から夏までの増殖過程をみると、幹母成虫による産子数が他の世代の2倍以上と大きい関係もあって、6月から7月にかけて個体数が急激に増大し、もしそのまま夏まで胎生虫の繁殖が継続されれば、林木とはいえまだ樹高も小さい幼齡木では、すぐにその収容力 (carrying capacity) を超える密度に達してしまうことが予想される。しかるに本種では第2世代目に集中的に有翅型を出現させ、その分散によって寄生木における密度の自己規制が行われる。これはその時点での密度には一応無関係で、むしろそれ以降に予想される寄生密度のいちじるしい増大をあらかじめ緩和するための密度抑制とみることができる。

いま6～8月間の生息密度の増加率を Dr 、寄生密度の増加率を dr 、寄生木の拡大率を Pr とすると、

$$Dr = dr \times Pr$$

両辺の対数をとると、

$$\log Dr = \log dr + \log Pr$$

この場合、 $\log Dr$ と $\log Pr$ との間には直線関係が成り立ち、生息密度の増加率は寄生の拡大率に比例して増大していることがわかる (Fig. 45)。このことは $\log dr$ がほぼ一定ということでもあり、事実 dr は苦小牧、野幌ともに2前後の値、すなわち単木的にみた寄生密度の増加はせいぜい2倍前後で、いずれの年もほぼ同じ値となっている。

Fig. 45 6～8月間の寄生の拡大率と密度の増加率との関係

数字は異常高温の年

Relationship between the rate of population increase and the rate of increase in number of trees attacked from June to August. Numerals indicate years with unusual high temperatures in summer.

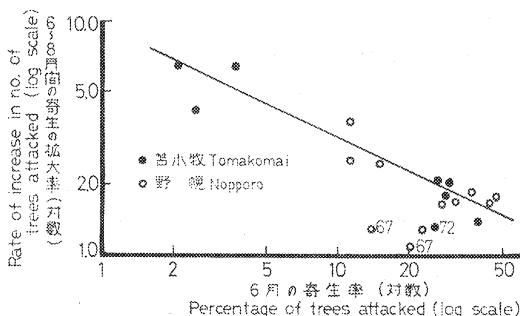
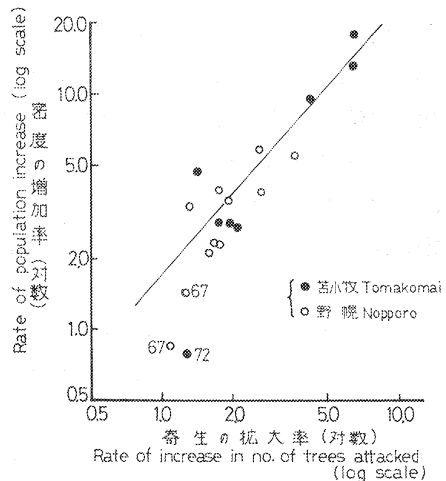


Fig. 46 6月の寄生率と6～8月間の寄生の拡大率との関係 (苦小牧99(ろ), 野幌38(1), 39(1))

数字は異常高温の年

Relationship between the percentage of trees attacked in June and the rate of increase in number of trees attacked from June to August (Tomakomai 99(b), Nopporo 38(1), 39(1)).

Numerals indicate years with unusual high temperatures in summer.

このように春から夏への個体群密度の増大は、寄生密度を高めるというかたちでなく、一部無翅型の移動も含め、主としてこれら有翅型の分散による寄生の拡大によって行われているといえよう。

一方、寄生率の増大は寄生木相互間の、および何割が存在しているとみられる抵抗性のある林木への移動、分散率を高め、死亡率を増加させる関係で、寄生の拡大率の低下、ひいては増殖率の低下をまねく。つまり Fig. 46 に示されているように、寄生の拡大率が寄生率に依存して低下していることが、結果的に増殖率の密度依存性の低下という現象をひきおこしているものと考えられる。

ただここで見逃してはならないもう 1 つ重要な現象は、夏季の異常高温の影響で、個体数の季節変動が 7 月ピーク型を示す年では、これら増殖率—密度、寄生の拡大率—寄生率関係からのずれが大きく、密度の増加がいちじるしく抑制されていることである（苫小牧の 1972 年、野幌の 1967 年の例）。この場合、植栽後の年数が若く木が小さい間は、地際の根元部分あるいは共生しているトビイロケアリの作った土莖内に移動して高温の影響を緩和しうるのであるが、木が大きくなると、寄生部位が樹幹の上部や枝に限定されてくるので、こうした高温を回避する行動がとれない。

異常高温の年は何年かおきにあらわれるのがふつうであり、このため上記の例のごとく、寄生が拡大され、増殖率が低下しはじめる後半期の段階で、一度はこうした高温の影響による増殖率の抑制をうける可能性があり、これが密度の減少を一層促進させる原因にもなる。

なお、先に述べた増殖率の密度依存性という点からみて、アブラムシの侵入初期では密度が低いので増殖率は大きく、密度が高まった中期では増殖率が低下するとしても、その後密度が低くなれば増殖率はふたたび増大するはずである。実際に Fig. 41（前掲）にみられるように、後期で増殖率は上昇の傾向を示すが、ここで異常高温の影響をうけて大幅に低下してしまっている。したがって、もしこのような気象要因の関与がなければ、寄主林木が食物条件として不適当になるという決定的な制約をうけるまでは、増殖率は波形の変動をし、密度の低下を回復するような動きがみられるものと思われる。

（2） 夏～秋間の変動要因

夏 8 月から秋 10 月までの間には、胎生虫の世代と最終の有性虫の世代が含まれ、このうち後者の世代は出生がなく死亡一方の経過をたどるため、個体数は減少するのがふつうである。しかるに、アブラムシの侵入初期ではその減少がほとんどみられず、以後次第に減少の割合が大きくなっていっている。このことから、初期には小さく、寄生の進展あるいは林木の生長とともに作用の強まる要因が、この間の密度変動に強く関与していることがわかる。

その死亡要因の主体をなすとみられるのは天敵であるが、寄生蜂、捕食虫ともに秋における密度はそれほど大きくない。しかし寄主に対する相対密度（天敵／寄主の密度比）を求めると、他の季節にくらべて高く、しかも年とともに漸次高まっていく傾向が認められる（苫小牧 Fig. 12、野幌 Fig. 21 参照）。さらに野幌の例では、寄生蜂／寄主の密度比と夏～秋間の個体数の減少率との間には、前者の値が高まれば後者は大きくなるといった相対応する関係さえみられている（前掲、Fig. 22）。

このように、天敵がかなり重要な役割を演じているとみてよいが、その作用もしくは活動を助長促進しているものとして、林木の生長にともなうアリとの共生関係の変化、おいび寄生部位の制約の問題がある。すなわち、木が大きくなると土莖を作るトビイロケアリとの共生率が低下する上、アブラムシの寄生部が枝に移ってくるので、土莖による保護も局限され、天敵の攻撃もうけやすくなる。この点、侵入初期の木が小さい間は、アブラムシの寄生部がほとんど土莖におおわれる関係で、たんに天敵の攻撃だけでは

く、降雨や風などの気象要因の影響も緩和され、その生存率を高める原因になっているように思われる。

(3) 秋～春間の変動要因

この間は年1世代の昆虫と同様、産卵によって密度は増加し、その後卵の越冬、ふ化、幼虫～成虫へと経過するにしたがい、死亡が累積され、密度は減少していく。このうち産卵にもとづく密度の増加率は、有性虫の密度に依存して変動し、密度が高まると増加率は低下する (前掲, Fig. 25)。産卵雌虫は本来他個体をさけ、枝先に離散して産卵する習性があり、個体間の干渉が大きい。したがって、密度が高いと他の木へ移動分散する個体の割合が多くなるが、林地ではその際の死亡率はかなり高いとみられ、これが密度依存的増殖率の低下をもたらしているものと考えられる。

このような産卵習性にもとづく産卵雌虫の枝先への離散は、KENNEDY and CLAWLEY (1967)²⁸⁾、DIXON (1970)⁴⁾ などのいう間おき集合 (spaced-out aggregation) と類似した現象といえ、密度の自己調節の1つのあらわれとみることができよう。しかし、有翅型の分散と同様、このことによって寄主林木上での個体群の存続は保証されるが、地域個体群としてみた場合、個体数の増大は大きく抑制され、密度の減少をまねく原因にもなっている。

なお、この時期に異常低温の影響が加わると増殖率はいちじるしく低下し、密度依存性からのずれを大きくするという現象がみられている。その際、有性虫の発育期における異常低温と重なると、密度低下は一層大きくなる。

次に、卵～幹母成虫間の密度の減少率、すなわち死亡率は、幹母幼虫の死亡率に応じて変動しており、これに最も強く関与している要因として、寄生木の枯損があげられる。これは樹上の個体群が死滅してしまうからでもあるが、この寄生木の枯損する割合は、アブラムシの侵入初期の木が小さいときに多く、中期から後期にかけて次第に少なくなる。

結局、産卵による密度の増加率は、侵入初期は調査を欠くが、密度が低いので多分高く、密度が高まる中期で低下し、後期でふたたび高くなる。これに対し、卵～幹母成虫間の死亡率は、初期で大きく、中期から後期にかけて漸次小さくなる。しかしながら、初期においては特に寄生木の枯損率が高いので、前者にくらべ後者の値ははるかに大きく、その結果、春/秋の密度比が年とともに増大していつているものと思われる。

3-4. 要約と結論

以上、造林地におけるトドマツオオアブラの個体数変動と変動要因を総括してみると、Table 25のごとく要約できる。それぞれの季節、あるいは寄生の年次推移の各段階で、直接変動を支配する要因にちがいがあっても、これらを通して一貫して個体群の存続、発展を規制しているのは食物条件とみられ、これに対する種としての対応のしかたいかんが、現実の個体数の変動に大きく反映されているように思われる。

本種は永年作物である林木に寄生しながら、寄主林木の組織構造的、生理的条件によって、食物が量的に質的に強く制限されている。すなわち、造林地において寄生、摂食できるのは植栽後10年ぐらまでの林木であり、その間においても木の生長にともなう寄生部位の限定、寄生できない抵抗性個体の存在、寄生木の枯損と、たえず食物条件の影響をうける。春から夏への有翅型、あるいは産卵期における産卵雌虫などによる移動分散も、こうした食物条件と関連した密度の自己規制もしくは自己調節といえるが、ただこのようなかたちで寄主林木上での個体群の存続を保証しながらも、一方寄生の拡大にともなう寄生木の制約、移動分散虫の死亡率の増大と、これまた食物条件の影響で、個体群の密度増大をいちじるしく低下

Table 25. トドマツオオアブラの個体数の変動経過と変動要因の作用機構
Population changes of the Todo-fir aphid and factors responsible for them in young Todo-fir plantations

		変動主要因 Main factors primarily responsible for	個 体 数 の 増 減 ¹⁾ Population trend ¹⁾			主要因の作用を助長、 もしくは阻害する要因 Factors associated with actions of main factors	特殊要因 Special factors
			初 期 ²⁾ Early period ²⁾	中 期 Middle p.	後 期 Late p.		
季 節 変 動 Seasonal change	春～夏 Spring～ summer	種内関係 Dispersal by alatae	(卅)春<夏 Sp. Su.	(+)春<夏 Sp. Su.	(+)春<夏 Sp. Su.	食物(寄生木)の制約 Restriction of food supply <中～後期(-)>	異常高温 High temperature in summer <後期(--)>
	夏～秋 Summer～ autumn	天 敵 Natural enemies	(±)夏<秋 Su. Au.	(-)夏>秋 Su. Au.	(---)夏>秋 Su. Au.	アリとの共生関係、食物 (寄生部位)の制約 Effect of attendant ants, restriction of feeding part on a tree <初期(+), 中～後期(-)>	異常低温 Low temperature in autumn <(-)>
	秋～春 ³⁾ Autumn～ next spring ³⁾	(1)種内関係 Dispersal by oviparae (2)食物条件 (枯損) Food condition (Death of trees)	(++) (-)秋>春 Au. Sp.	(+)秋<春 Au. Sp.	(+)秋<春 Au. Sp.	食物(寄生木)の制約 Restriction of food supply <(-)> 食物(寄生部位)の制約 Restriction of feeding part on a tree <後期(-)>	異常低温 Low temperature in late autumn <(--)> 降 雨 Heavy rainfall <(-)>
年 変 動 Annual change			++	±	-		

1) 要因の作用による個体数の増(+), 減(-), その数は程度を表わす。

2) アブラムシ侵入後の寄生推移の区分(トドマツ植栽後約10年目まで)。

3) (1)は有性成虫～卵(産卵期)。

(2)は卵～幹母成虫期。

1) Increase (+) or decrease (-) of population and comparison of population densities between the two successive seasons.

2) Aphid population trend during about 10 years after planting can be divided into three phases.

Early period: the first 2~3 years after aphid invasion; Middle period: the next 3~4 years; Late period: the last 3~4 years.

3) (1) Oviposition period (2) Period from eggs deposited to adult fundatrices

させる結果をまねている。したがって、林木の生長にともなうやがては訪れる決定的な食物の制約も考えると、本種は増殖可能な新しい生息地を求めて移住しない限り、種の生存、発展は望めない。本種の有翅型が密度には無関係に、しかも産子数の最も多い幹母の子世代(第2世代目)に集中的に発生するのも、たんに寄主林木上の密度規制というよりも、こうした種の存続という内在的な要求にもとづいた現象とみるべきであろう。

Way や Dixon らは、その一連の研究から個体間の干渉や競争など種内関係が、アブラムシ個体群の密度調節に基本的な役割を果していると主張(Way, 1968⁵⁴⁾; Way and Banks, 1967⁵⁵⁾; 1968⁵⁵⁾; Way and Cammell, 1970⁵⁷⁾; 1971⁵⁸⁾; Dixon, 1970⁴⁾; Dixon and Mackey, 1970⁵⁾; Dixon and Logan, 1972⁷⁾), 久野(1972)³¹⁾, 伊藤(1973)²⁰⁾らも、この説を支持している。

しかし、Way ら（特に Way and Cammell, 1971⁵⁸⁾）のいう密度の変動にともなう産子数、有翅型の出現率、個体の大きさ、分布様式等の変化といった種内の調節機構は、寄主植物体上の個体群密度の調節には重要な意味をもっているが、これを含む地域個体群の密度変動には、また別の要因が関与してちがった変動機構をたどる場合があり、この点区別して論ずる必要がある。トドマツオオアブラにおいても、上述のごとく増殖率の密度依存性が認められ、その過程の発端が寄主林木における密度増大の自己規制にあったとしても、実際は移動分散虫の寄主への寄生の制約によってもたらされた現象である。しかもこのような自己規制ないし自己調節が個体群の安定化につながるのは、好適な食物の供給が保証されている間だけであって、結局は食物の制限で地域個体群の絶滅までに至る。その意味でも、本種の個体群変動を基本的に規定している要因は食物条件である、とみてよいであろう。

天然生稚幼樹の更新地では、天然更新が続く限り、新たな食物が永続的に供給されており、造林地のごとく個体群の絶滅をまねくようなことはない。しかし、寄主林木の生理的、組織構造的異質性や他樹種の混交による移動分散の阻害など、やはり食物獲得をめぐる死亡率が大きい。したがって、これら天然更新地では、さらに天敵の作用も加わって、きわめて低い密度のまま経過し、いわばようやく生存を続けている状態となっている。

その他の変動要因のうち気象条件、特に温度条件は、密度の地域変動という観点からみれば、その地の密度レベルを決定し、また分布を制限する要因ともなって重要な意味をもっている。しかしながら、一応発育、繁殖に適した温度条件の地域においては、その影響は予想されるほど大きくない。それは、世代が短く繁殖力も大きくて、多少の悪影響は回復しやすいというアブラムシ類の一般的な特性のほかに、本種ではトビイロケアリの共生率がひじょうに高く、これらが作る土莖によって保護されながら生活しているためと考えられる。したがって夏季の異常高温の影響さえも、木が大きく寄生部が樹頂部や枝に限定され、土莖の保護をあまりうけなくなったときのみ強くあらわれ、木が小さい間はその影響を回避している。これに対し、有性虫の発育、産卵期における気象条件の影響は、寄生部が枝先に移行している関係で、木の大きさやアリの保護との関連はうすい。しかも光周反応により有性虫の出現期、産卵期が規定されていることもあって、この時期の異常低温は、直接密度を低下させる原因になる。気象条件として個体数の変動上特に問題になるのは、この2点だけといえる。

次に天敵の作用は、春から夏にかけての個体群の増殖期においてはほとんど問題とならないが、秋の減少期には、寄主に対する相対密度も高まり、重要な働きをしているとみられる。この場合においても、寄生部位の制約と共生しているトビイロケアリの保護の問題が関連し、木が大きくなると、これらにもとづく活動阻害が少なくなるので、その作用は一層強まる。

いずれにしても、気象、天敵といった一見アブラムシの食物条件とは無関係に作用しているとみられる要因が、寄生部の限定、それにともなう行動の制約あるいは共生しているアリの保護効果の減殺という問題を通して、食物条件と密接に結びついて作用しており、この点きわめて特異的な現象といえる。本種の個体数が植栽後6～7年前後をピークに下降をたどるのも、実はこうした食物条件の直接的、間接的影響にもとづいているとみることができよう。

結局、トドマツオオアブラが食物条件の制約をあまりうけずに、密度の自己規制ないし自己調節を通して個体群密度の安定化を図れるのは、植栽後6～7年前後までである。したがって、このような若い造林地が相接続して次々に造成されていけば、本種は気象、天敵といった外的要因の密度制御の作用を回避

もしくは軽減しながら、種内関係にもとづいた密度調節により安定した個体群を永続的に保持していける。

トドマツオオアブラは、かつては天然林内に散在した稚幼樹のみを餌とし、きわめて制限された食物条件下でかろうじて生存を維持してきたものと思われる。そしてたまたま定住できた数少ない好適な地（たとえば造林地）においても、一時の繁栄をうるだけで絶滅するという歴史をくりかえし、そこでは、ただ毎年定期的に新たな移住地を求めて飛びたつ有翅虫によって、種としての存続が保証されていたともいえる。

しかし近年の造林地の増大は、その歴史を一転させた。毎年数万 ha におよぶトドマツの新植造林により、本種はたやすく好適な移住地が得られ、つぎつぎに個体数を増大させていくことができた。北海道において、本種がトドマツ幼齡造林地の最大の害虫になるに至った理由も、ここにあるといえるであろう。

III 多型の出現機構

トドマツオオアブラを含め、一般にアブラムシ類にみられる多型のうち、個体群動態と関連して特に重要な意味をもっているのは、有翅型の胎生雌虫と有性虫（産卵雌虫と雄虫）の出現の問題である。これらの型の出現機構は生理、生態的に、あるいは種の適応、進化といった面からも多大の関心がもたれ、これまでに多くの種について実験検討が加えられてきた（LEES, 1966⁸⁸⁾；HILLE RIS LAMBERS, 1966⁸⁹⁾ ほか）。これらの実験は、ほとんどすべて農作物など草本に寄生するアブラムシを対象としたものであるが、その結果をみると、それぞれの型の出現に関与する要因は必ずしも一定なものではなく、また共通した要因があってもその反応のしかたが異なるなど、種によってかなりのちがいがみられている。

この点トドマツオオアブラは、林木の、しかも幹枝に寄生するという特異的な生活様式をもったアブラムシであり、したがって多型の出現に関しても、当然これまでの実験例とは異なった機構の存在が予想された。そのため野外観察と予備実験をもとに、まず要因の整理を行う一方、実験過程で認められた次のような問題点、すなわち供試材料や飼育条件によって反応に相違が生ずることがあること、いくつかの要因が複雑に関連し合っている場合があること、などの点を考慮にいれ、これらの条件、要因をひとつひとつ規定しながら実験をすすめるよう努めた。

このようにして1967年から1973年にわたって行われた一連の研究の実験条件に関しては、それぞれの項で述べるとして、はじめに各実験に共通した飼育、実験方法、供試材料の問題だけについてふれておく。

1. 実験材料と方法

供試虫の餌としては、苗高6 cm 前後のトドマツ1年生苗木を管ビンに水さししたものと、苗高12~13 cm 前後の2年生苗木を鉢植えしたものを使用した。これらの苗木はすべて事業的に育成されたものをそのまま用い、また鉢植えの際は堆肥を混入しただけで化学肥料は使っていない。このうち前者は幼虫の飼育のみで、成虫になってからは後者で飼育した。

水さし苗では、幼虫は4~5頭まで飼育でき、それ以上になると、3齢に達した頃寄主から移動する個体がでてくる。これらの苗木で少なくとももう1世代飼育できることから、これは必ずしも餌不足にもとづくものでなく、生息空間が小さい関係で、密度が高いと個体間の干渉をうけ、別なコロニーをつくるための老齡幼虫の内的な移動が助長されるためではないかと考えられた。いずれにしても有翅型の判定が可能になる3齢までであれば、10頭前後まで飼育できたが、しかし密度を問題にする実験をのぞいては、す

べて1本の苗木に4頭前後とし、特に産子数、産卵数の調査が必要な場合は、1頭ずつの分離飼育を行っている。鉢植え苗では、かなり長期間にわたる飼育が可能であったが、容積が大きいため成虫の処理、あるいは世代間にわたる要因の累積効果などを検討する場合にのみ使用した。供試中の水さし苗、鉢植え苗ともに、実験個体の移動をさけるため、すべてガーゼのおおいをしたプラスチックの円筒で隔離した。

実験にあたっては、供試虫の前歴条件を一定にする意味もあって、原則として幹母より温度15°C、15時間日長で継続飼育した個体を用い、必要に応じ自然日長、その他の日長時間で飼育した個体も加えて比較検討を行っている。その際、供試虫は必ずちがった飼育系統の個体を組み合わせ、同一系統の個体のみを使用することはされた。

実験の大部分は、約10m²の恒温ガラス室で実施した。日長処理は7Wの白色蛍光灯の補光装置をつけた45×45×55 cm³の暗箱を用いて行い、この場合苗木の衰弱をふせぐため、日中はとびらを開放している。このほか、暗幕のおおいをつけたガラスの恒温槽も一部併用した。

出現個体の型の判定は、有翅型については、3齢になると肉眼で翅芽が識別でき容易であったが、産卵雌虫は幼虫時はもちろん、成虫になっても、外部形態では胎生雌虫と完全に区別しえないことが多く、そのためすべて体内を解剖して行った。この方法によれば、ふつう3齢ないし成虫になると両者がはっきり区別しうる。しかし、たとえば日長処理の実験で、同一親から産子された子虫の一部は胎生虫、一部は産卵虫となるような場合、その境目の個体はしばしば異常な発育をし、成虫になってからかなり長い日数飼育しないと、両者の判定ができないことがあった。さらに半胎半卵生の個体は、産子期間の末期にならないと胎生虫と区別しえないなど、時には成虫になってから1か月以上飼育して判定したものもある。したがって、このような例のみられた実験は、たいてい2回、3回と何回かくりかえし実験を行って、はじめに信頼しうる資料が得られている。

2. 有翅胎生雌虫の出現機構

2-1. 野外における有翅型の出現経過

本種の有翅胎生雌虫(成虫)は、札幌付近では6月下旬から7月中旬にかけて集中的に発生、それ以降はほとんどみられなくなる。Table 26は、野幌においてほぼ20日おきに寄生木から任意に採集したアブラムシについて、その有翅型率を調査した結果である。この調査においては、その時点ではまだ有翅型になるかどうか判定できない多数の1、2齢虫が省かれており、また成虫になった有翅虫は寄生木にとどまっているものが少ないなど、その出現率を正確に表わしたものではない。しかしいずれにしても、胎生虫

Table 26. 野外における有翅胎生型の出現経過と出現率(野幌, 1962年)

Appearance of alate virginoparae in the field

調 査 月 日 Date	調査個体数 ¹⁾ No. of aphids	無 翅 Apterae	有 翅 Alatae	有 翅(%) % alatae	備 考 Remarks
VI—20	140	110	30	21.4	第2世代虫 2nd generation 第3世代虫が主 Mainly 3rd gen.
VII—13	76	73	3	3.9	
VIII—7	115	115	0	0	
VIII—30	96	96	0	0	

1) 3齢以上について。

Excluding 1st and 2nd instars and adult alatae which had already departed.

の有翅型は、その大部分が第 2 世代目に、そして一部第 3 世代目に発生するだけで、その後の世代ではみられていない。ただしこれまでの野外観察では、8 月にもまれに有翅虫が発生していることが確かめられている。

このような野外における発生経過をみる限り、本種の有翅胎生雌虫の出現は世代によってきまっている、すなわち内因的な要因にもとづくものと考えられる。しかしながら、他方たとえば室内飼育では第 3 世代以降でも有翅型がかなり出現するなど、その他必ずしもそうとはいきれない事例も多々観察されている。以下、この点を明らかにすべく行われた一連の実験結果について、順次述べていくことにしたい。

2-2. 日長の影響

後で述べるように、有性虫の出現は日長時間と密接な関係があり、胎生雌虫を短日処理すると、次世代

Table 27. 日長時間と有翅胎生雌虫の出現率の推移 (幹母 1 齢虫より日長処理, 15°C)
Proportion of alatae among the offspring produced by the 1st, 2nd and 3rd generations exposed continuously to various day-lengths at 15°C
(Investigated by rearing mothers in isolation and their offspring in groups of 3 to 5 from birth)

日 時 間 Day-length	供試 No. Parent No.	第 2 世 代 2nd generation			第 3 世 代 3rd gen.			第 4 世 代 4th gen.			備 考 Remarks
		無翅 Ap- terae	有翅 Alatae	有翅% alatae	無翅 Ap- terae	有翅 Alatae	有翅% alatae	無翅 Ap- terae	有翅 Alatae	有翅% alatae	
11 h	1	59	0	0	38	0	0	28	0	0	第 3, 第 4 世代に一部出現した産卵雌虫は省く Excluding some oviparae produced partially in 3rd and 4th generations
	2	60	0	0	26	0	0	21	0	0	
	3	—	—	—	20	0	0	—	—	—	
	平均 Av.			0			0			0	
13 $\frac{1}{4}$ h	1	77	7	8.3	39	0	0	12	0	0	同上 ditto
	2	55	2	3.5	34	0	0	31	1	3.1	
	3	—	—	—	—	—	—	15	0	0	
	4	—	—	—	—	—	—	12	0	0	
	平均 Av.			5.9			0			0.8	
15 h	1	32	4	11.1	6	26	81.3	4	21	84.0	
	2	22	52	70.3	19	4	17.4	4	19	82.6	
	3	19	6	24.0	7	12	63.2	36	5	12.2	
	4	16	24	60.0	5	19	79.2	16	1	5.9	
	平均 Av.			41.3			60.2			46.2	
18 h	1	18	23	56.1	5	34	87.2	12	12	50.0	
	2	24	42	63.6	6	10	62.5	7	29	80.6	
	平均 Av.			59.9			74.8			65.3	
自然日長 Natural illumination	1	17	26	60.5	10	10	47.6	25	15	37.5	産子された時期 第 2 (5月下旬～6月下旬) 第 3 (6月中旬～7月中) 第 4 (7月中旬～8月中)
	2	19	22	53.7	11	11	34.4	26	8	23.5	
	3	25	14	35.9	17	17	50.0	18	1	5.3	
	4	22	17	43.6	9	18	66.7	24	1	4.0	
	平均 Av.			48.4			49.7			17.6	

虫は有性虫となる。しかし幹母はいかに短日処理を行っても、次世代虫(第2世代目)は胎生雌虫となるが、これらに全く、ないしほとんど有翅型が出現しない。さらに自然条件下では、日長時間の最も長い夏至前後に有翅型が多く出現する。これらの現象から、有翅型の出現にも日長時間が関与しているのではないかと想定され、次の実験を行った。

すなわち、日長 11 時間、13 $\frac{1}{4}$ 時間、15 時間、18 時間の 4 処理に、対照として自然日長を加え、温度 15°C で幹母 1 齢虫より 4 世代にわたって継続飼育、各世代の有翅型の出現率を調査した。

その結果は Table 27 に示してあるように、11 時間、13 $\frac{1}{4}$ 時間の短日条件下では、後者でなく有翅型の出現がみられただけであるのに対し、15 時間、18 時間の長日条件下では、第 2、第 3 世代だけでなく、第 4 世代目にもほぼ同じように高い率で有翅型が出現している。また対照の自然日長の条件下においても、第 2、第 3 世代で有翅型率はほとんど変わらず、第 4 世代になっても、かなりの有翅型の出現がみられている。

ところでいま、自然日長下における累代飼育の結果(第 5 世代目も加える)について、それぞれの個体が産子された(出生した)月日をもとにして、有翅型出現率の季節的推移をみると、Fig. 47 のごとく、自然の日長時間(日出から日入までの時間)が 15 時間以下になる 7 月中旬頃より有翅型率は急減し、8 月中、下旬にはほとんど出現しなくなっていることがわかる。

次に、この実験をもとにして行われたもう 1 つの実験結果が、Fig. 48 に示してある。これは供試条件等はまったく同じで、ただ幹母 1 齢からでなく、第 2 世代および第 4 世代の 1 齢虫から日長時間を変え(それまでは自然日長)、次世代虫の有翅型率を調査したものである。供試数は各処理とも 4 個体で、その平均値で示した。

この図から明らかなように、自然の日長時間が最も長く、有翅型の出現率の高い 6 月に、第 2 世代虫を 1 齢虫より 14 時間、13 $\frac{1}{4}$ 時間の短日処理をすると、長日処理あるいは自然日長下とくらべて次世代虫の有

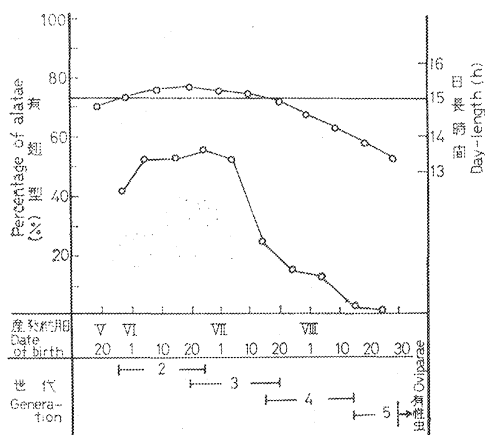


Fig. 47 自然日長下の累代飼育における有翅型の出現経過と出現率 (15°C, 日長時間は日出から日入までの時間)

Relationship between day-length and the appearance of alatae under natural illumination at 15°C. The day-length denotes from sunrise to sunset.

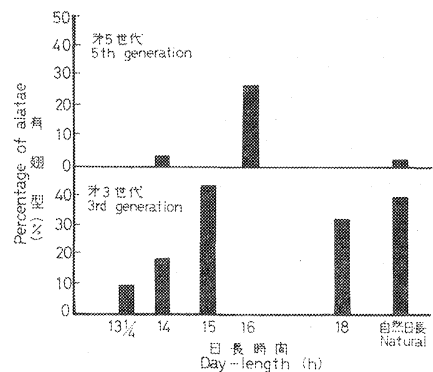


Fig. 48 第 2 世代、第 4 世代の 1 齢虫より日長処理したときの次世代虫(第 3、5 世代虫)の有翅型率
供試開始月日は第 2 世代は VI-4~6。第 4 世代虫は VII-22~24, 温度 15°C。

Proportion of alatae among the offspring produced by the 2nd and 4th generations exposed to various day-lengths at 15°C.

翅型率ははるかに減少し、また逆に、自然日長が短くなり、有翅型の出現率が低くなる7月下旬から8月にかけて、第4世代虫を同じく1齢虫より16時間の長日処理を行うと、次世代虫の有翅型率はかなり高くなっている。なお、前者の第2世代虫を13 $\frac{1}{4}$ 時間の短日処理した場合、一部（約20%）産卵雌虫も出現したが、これははぶいてある。

以上の結果から、有翅型の出現は世代によって決っているわけではなく、少なくとも日長の影響をうけている、ないしは短日下ではその発生が抑制されるとみてよいであろう。ただし、この場合の生翅の抑制作用は、親子間にわたる累積効果とみられ、単一世代内では発現しない。

これらの実験で、そのほか見逃してならない現象が2つある。その1つは、同じ自然日長下の条件でも、室内飼育の実験個体群では野外の自然個体群にくらべ有翅型の出現率がかなり高く、野外では発生の少なくなる第3世代、あるいはほとんどみられない第4世代目においても、多くの有翅型が出現していることである。これらの実験では、餌として苗高6cm前後の小さな1年生苗木を水さしして用い、これに4頭前後のアブラムシを1齢虫より寄生させている。したがって、このような餌の条件あるいは寄生密度も、有翅型の出現に関係があるように思える。

もう1つは、Table 27の日長15時間の実験結果に顕著な例が示されているが、個体によってその子虫の有翅型の出現率に、時に大きなちがいがみられることである。これは供試条件に気がつかない相違があったというより、ある要因に対する反応に個体差があるためと考えられる。このような生理的もしくは遺伝的に異質な個体の存在は、個体群変動にも重要な意味をもっていると思われるが、それとともにこうした実験に際して、この点に特に注意深い配慮が必要であることを示している。

2-3. こみあい (crowding) の影響

アブラムシの密度が高くなると有翅型が出現、増加するという報告が多い。Lees (1966)⁸⁹⁾ はこのような現象を、有翅型出現に関する crowding response (こみあい反応) と称しているが、先に提起された寄生密度の問題も含め、この点を検討するため以下の実験を行った。

実験Ⅰ：1齢虫より産子直前まで単独分離飼育した個体と、4頭の群飼育した個体の、次世代虫の有翅型の出現率〔親のこみあいの影響〕。

実験Ⅱ：親は単独分離飼育した個体を用い、子虫を1齢より単独分離、群飼育（4頭前後の集合飼育）したときの有翅型になる率〔子のこみあいの影響〕。

実験Ⅲ：実験Ⅱにおいて、子虫の飼育密度を苗木1本当たり1，2，4，8頭とした場合の有翅型になる率〔寄生密度との関係〕。

実験Ⅳ：1齢虫を出生後2日，3日，4日，5日（1齢全期間）の間、単独飼育した後、群（4頭）飼育へ、これとは逆に、先に群飼育した後、単独飼育に移行させたときの有翅型になる率〔齢期との関係〕。

以上、すべて日長15時間、温度15°Cで飼育中の個体（第6～第8世代）を供試し、同条件下で実験した。また反応の個体差をのぞくため、実験Ⅰをのぞくと、たとえば同一親の子虫を一部は単独へ、一部は群へと分けたように（実験Ⅱ）、それぞれ4個体の親の子虫を各処理に配分している。

実験Ⅰ～Ⅲの結果は、一括して Table 28 に示してある。前記の日長の影響に関する実験結果（親は単独分離飼育）からも推察できたように、親世代が単独か、群れないし集合して育ったかによって、子世代の有翅型率に差がなく、前者の個体からも同じように多数の有翅型が出現している（実験Ⅰ）。

これに対し、子虫を1齢虫から単独分離飼育すると、有翅型になる率はいちじるしく低下する（実験

Table 28. 有翅型の出現に対するこみあい (crowding) の影響 (日長 15 h, 15°C)
Effect of rearing either the mothers or offspring in crowds on the proportion
of alatae developing among the offspring (at 15°C and 15 h day)

実験 Experiment No.	飼育密度 No. of aphids reared/seedling		供試 Mother No.	供試区数 No. of replicates	無翅 Apterae	有翅 Alatae	有翅型率 % alatae (%)
	親世代 Mothers	子世代 Offspring					
I	単独——群 (1) (3~5)		1	11	19	18	48.6
			2	10	12	23	65.7
			3	12	20	20	50.0
			平均 Av.				54.8
	群——群 (4) (3~5)		1	10	17	18	51.4
			2	12	15	25	62.5
			3	10	22	14	38.9
			平均 Av.				50.9
II	単独——単独 (1) (1)		1	23	20	0	0
			2	20	14	3	17.7
			3	22	19	2	9.5
			4	21	15	4	21.1
			平均 Av.				12.1
	単独——群 (1) (3~5)		1	6	9	15	62.5
			2	6	6	14	70.0
			3	7	12	10	45.5
			4	8	3	24	88.9
			平均 Av.				66.7
III	1——1			22	22	0	0
	1——2			24	20	28	58.3
	1——4			13	20	28	58.3
	1——8			8	24	36	60.0

〈注〉 供試虫の個体差を考慮して、供試個体 (親) 別に子虫の有翅型率を算定した。
飼育中に一部死亡した個体がある。

II)。さらに飼育 (寄生) 密度をかえた実験では (実験III), この場合 1 頭ずつ単独分離飼育したものは全く有翅型とならなかったが, 2, 4, 8 頭の密度間では差がみられず, いずれも多く有翅型が出現している。

これらの実験結果から, 本種の有翅型の出現は親の, ないしは成虫期のこみあい反応にもとづくものではなく, 産子された子虫の, しかも若齢期における反応とみられ, その際寄生密度の相違というより, 単独か群れをなしているか, いいかえると他の個体が存在するか否かという個体間の相互関係 (接触反応) が, 有翅型の出現に関与しているように思われる。

有翅型は 3 齢になると, 形成された翅芽が肉眼でも識別できる。したがって翅芽の決定は, それ以前の 1, 2 齢期に行われるわけであるが, 実験IVの結果から, その時期が 1 齢期の後半にあることがわかる (Fig. 49)。すなわち, 出生後 2 日間群飼育しただけでは有翅型はほとんど出現せず, 3 日, 特に 4 日以上にな

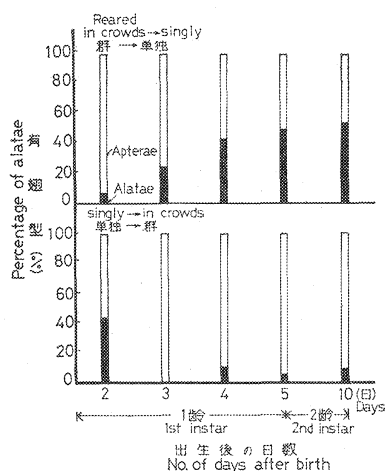


Fig. 49 出生後の単独および群（4頭）飼育日数と有翅型の出現率との関係（各区供試数4例の平均値、日長15h, 15°C）

Relationship between percentage of alatae developing and the number of days reared in crowds (in groups of four) or singly after the birth (at 15°C and 15 h day).

ると多数の有翅型が生ずる（Fig. 49, 上図）。これとは逆に、最初2日間だけ単独分離飼育しても有翅型は多く出現するが、3日続けると3齢まで単独飼育を継続したものと同様、ほとんど有翅型は出現しなくなる（Fig. 49, 下図）。つまり生翅の臨界期は、15°Cにおいては出生後3日目頃にあるとみられ、この時点で他の個体が存在すれば、おそらくその接触刺激により翅の形成が促進されるが、単独であれば生翅が抑制されるものと思われる。

2-4. 食物の影響

食物（栄養）条件の影響をみるための実験としては、寄生密度を増大させる、意識的に絶食させる、人口飼料を用いる、などいくつかの方法がある。しかしここでは、水さし苗に約1か月間にわたりアブラムシを寄生させた古い衰弱苗と、苗畑から掘りとったばかりの新鮮な健全苗とを餌とした飼育実験により、両者の比較検討を行った（Table 29）。

実験Ⅰは予備的に実施したものであるが、自然日長の条件下ではほとんど有翅型の出現しなくなる8月上～中旬に出生した1齢虫を、衰弱苗を用いて群飼育したところ、有翅型の出現率がきわめて高かった。この場合、対照として健全苗での飼育は特に行っていない。しかし Fig. 47（前掲）より、8月生れの有翅型率は多くて10%程度とみれることから、この値が異常に高いことがわかう。

Table 29. 有翅型の出現に対する食物条件の影響（15°C）
Effect of deterioration in the quality of aphids' food on the proportion of alatae developing (at 15°C)

実験 Experiment No.	食物条件 (使用苗木) Food condition	飼育密度 No. of aphids reared/seedling	供試区数 No. of replicates	無翅 Apteræ	有翅 Alatae	有翅型率(%) % alatae
I	衰弱苗 Deteriorating seedlings	群 (4~6)	12	17	48	73.8
II	衰弱苗 Deteriorating seedlings	単独 (1)	38	20	11	35.5
		群 (3~4)	18	10	41	80.4
	健全苗 Fresh seedlings	単独 (1)	15	11	1	8.3
		群 (3~4)	7	9	15	62.5

〈注〉 実験Ⅰは自然日長（8月上～中旬生れの1齢虫を供試）、Ⅱは日長15h。

Experiment No. I was conducted under natural illumination in August when quite a few alatae developed on fresh seedlings (See Fig. 55). In experiment No. II aphids were reared under a long day (15 h) condition.

実験Ⅱはこの点をよりくわしく検討するため、両者の苗木で、単独分離飼育と群飼育とを行っている (日長 15 時間, 温度 15°C)。その結果, 衰弱苗を餌とした場合は, 単独飼育をしても 36% のものが有翅型となり, さらに群飼育では 80% と大部分が有翅型となっている。このことから, 本種では餌の条件が悪化すると有翅型の出現が促進されるといってよいであろう。

2-5. 内的要因

同じ胎生雌虫であっても, 越冬卵からふ化した幹母は, 衰弱した苗木でいかに群飼育を行っても有翅型とならない。これに対し第 2 世代虫は, 健全苗を用いた単独分離飼育においても有翅型の出現率が高く, 群飼育とあまり変わらないという結果が得られている (Table 30)。すなわち, 第 2 世代虫における有翅虫の出現は, こみあいの影響ないしは密度とは無関係とみられ, この点第 3 世代以降の胎生虫とは質的にかなり異なっているといえよう。

先に有翅型出現に関する個体差の問題にふれたが, これも内的要因に関連した 1 つの現象とみられる。ただしこの場合, 同一の親から有翅型を多く産出する個体と, ほとんど産出しない個体とが生じていることから, 有翅型の出やすい, 出にくいといった系統の存在はないように思える。また多くのアブラムシで, 有翅型の親からは有翅型が出現しにくいといわれているが (NODA, 1960⁴⁴; LEES, 1966³²), 本種においてはそのような現象は認められず, 無翅型の親と同様に多数の有翅型が出現している (Table 31)。

Table 30. 第 2, 第 3 世代虫を単独, 群 (3~5 頭) 飼育したときの有翅型の出現率 (自然日長, 15°C)

Effect of isolation and crowding on the proportion of alatae developing in the 2nd and 3rd generations (at 15°C)

供試世代 Generation tested	飼育密度 No. of aphids reared/seedling	供試母 Mother No.	供試区数 No. of replicate	無翅 Apterae	有翅 Alatae	有翅率(%) % alatae
第 2 世代 2nd	単 独 (1)	1	16	6	6	50.0
		2	15	12	3	20.0
		3	19	5	12	70.6
		平均 Av.				46.9
	群 (3~5)	1	8	18	10	35.7
		2	8	10	14	58.3
		3	8	4	26	86.7
		平均 Av.				60.2
第 3 世代 3rd	単 独 (1)	1	13	11	2	15.4
		2	12	9	0	0
		3	8	8	0	0
		4	10	10	0	0
		平均 Av.				3.8
	群 (3~5)	1	7	7	13	65.0
		2	9	24	4	14.3
		3	8	21	5	19.2
		4	7	10	16	61.5
		平均 Av.				40.0

Table 31. 親が有翅型、無翅型のときの子虫の有翅型の出現率

Relation of form of the parent to the proportion of alatae developing among the offspring

親の翅型 Form of parent		無翅型 Apterae			有翅型 Alatae		
供試世代 Generation tested	供試 No. Parent No.	無翅 Apterae	有翅 Alatae	有翅 % % alatae	無翅 Apterae	有翅 Alatae	有翅 % % alatae
第 2 (親) 2nd (Parent)	1	11	10	47.6	8	6	42.9
	2	21	11	34.4	21	9	30.0
	3	17	17	50.0	6	12	66.7
	4	9	18	66.7	—	—	—
一第 3 (子) 3rd (Offspring)	平均 Av.			49.7			46.5
第 3 (親) 3rd (Parent)	1	25	15	37.5	22	3	12.0
	2	26	8	23.5	24	3	11.1
	3	18	1	5.3	24	10	29.4
	4	24	1	4.0	21	3	12.5
一第 4 (子) 4th (Offspring)	平均 Av.			17.6			16.3

(注) 自然日長、15°C。子虫は4頭前後の群飼育。

Reared in groups of 3 to 4 under natural illumination at 15°C.

2-6. 要約と考察

以上の結果を総括してみると、幹母すなわち第1世代虫は、いかなる条件でも必ず無翅型で、有翅型とはならないが、第2世代虫以降は、親世代から長日処理をうけていることが有翅型の発生を促す前提条件となる。しかし次に、これらの子虫が1齢虫時代、群れもしくは集合しているかどうか、また食物、栄養条件がよいか悪いかによって、有翅型になる率は大きく変り、条件のよい餌で単独、孤立的に生活しているときはほとんど有翅型とならず、逆に条件の悪い餌で集合して寄生しているときは大部分が有翅型となる。ただし第2世代虫だけは、幹母より短日下におかれぬ限り、こうした条件に無関係に多数の有翅型が出現する。したがって、幹母ならびに第2世代虫は、その後の世代の胎生虫とは生理的に異質な特性を有していると考えられ、またこれら有翅型の出現に関与するいずれの要因も絶対的条件、すなわちただ1つの要因によってその出現の有無は決定されず、たがいに関連しあっているといえよう。

ところで、野外の自然条件下では、本種の有翅胎生雌虫は、大部分が第2世代、一部が第3世代に発生するだけで、その後の世代ではほとんど出現していない。自然日長下での室内飼育においては、日長時間が15時間より次第に短くなるにつれ有翅型の出現率は確かに低下してはいくが、しかしこのような日長の影響も、有翅型の発生を完全に抑制するまでには至っていない。また本種は、ふつつ親を中心に子虫、特に若齢幼虫は比較的密に集合して、いわゆるコロニーを形成しており、孤立的に単独で生活していることはまれである。それにもかかわらず、野外では室内飼育の場合と異なり、第4世代以降に有翅型の出現がほとんどみられなくなるのは、両者の間の食物条件の相違にもとづいているように思える。

すなわち、室内飼育用の水かし苗は、たとえ新鮮な健全苗を使用しても、食物条件としては必ずしも好適とはいえず、そのため有翅型の出現が促進されやすい。これに対し野外の林木は、アブラムシ自体の生息空間も大きく、その寄生によってかんたんに栄養条件が悪化しないとみられ、こうした好適な食物条件

下にあつては、日長の短縮という条件づけとあいまって、有翅型出現に関するこみあい反応の発現が抑制されるのではないかと考えられる。

アブラムシ類の有翅型の出現に関与する要因としては、こみあい (crowding)、食物 (寄主植物の栄養成分、水分含量)、共生アリとの関係、温度、日長、および内的要因 (種特異性、系統、親の型) などが知られている (LEES, 1966³⁹⁾; 小川, 1972⁴⁵⁾)。このうち、多くの種で認められ、最も基本的な要因とみられているのが、こみあいの影響である (NODA, 1958⁴²⁾; JOHNSON, 1965²²⁾; 1966²³⁾; LEES, 1966³⁹⁾; CLARK et al., 1967³⁾; TOBA et al., 1967⁵⁰⁾; WAY, 1968⁸⁴⁾; WAY and CAMMELL, 1970⁶⁷⁾; 河田, 1969²⁶⁾; SHAW, 1970⁴⁶⁾; 47); DIXON and GLEN, 1971⁶⁾ ほか)。この場合における有翅型の出現機構は、こみあいを通じた個体相互間の接触刺激に起因しているとみられ、したがって個体間の接触があれば、最小限度 2 個体の存在で充分有翅型は出現するといわれる (LEES, 1966³⁹⁾)。しかし、一般には密度が高まると個体間の接触頻度が増加するためか、有翅型の出現率が高まる例が多く、しかもその際、種によっては、高密度の親からうまれた子虫ではさらに有翅型率が高まるという、世代間になわたる累積効果さえみられている (SHAW, 1970⁴⁶⁾; 松崎・桐谷, 1971³⁸⁾; DIXON and GLEN, 1971⁶⁾)。

しかしながら、LEES (1966)³⁹⁾ も指摘しているように、こうしたこみあい反応は、種の生活様式によって、特に比較的密に集合しているものと、やや疎開して生活しているものとは当然異なってくるものと思われる。この点トドマツオオアブラは、1 本の木全体としてみれば必ずしもこみあいの程度は高くなく、全樹体をおおいつくすような寄生はみられないが、幹枝に散在しながら、部分、部分ではかなり密に集合したコロニーを作って生活している。したがって、本種は本来、有翅型出現に関するこみあい反応は弱く、第 2 次的な要因にすぎないように思える。寄生密度が増大しても有翅型率が変らず、また単独飼育を行っても第 2 世代虫では、またそれ以降の世代でも餌の条件が悪ければかなりの有翅型の出現をみるのは、このためといえよう。

これに対し食物条件は、たとえば絶食させると、あるいは寄主の水分含量が低下すると、有翅型の出現率が高まるなどの例もあるが (NODA, 1956⁴¹⁾; 野田, 1959⁴³⁾ ほか)、このような場合は歩行による接触頻度の増加の可能性もあり、また否定的な例もあって、直接的な影響とするのは疑問視されている (LEES, 1966³⁹⁾; 小川, 1972⁴⁶⁾)。しかしトドマツオオアブラにおいては、単独飼育をしても、条件の悪い餌を用いると有翅型率がいちじるしく高まることから、その影響は直接的ないし第 1 次的なものと考えてよい。これと似た例はいくつか報告されている (JOHNSON, 1966²³⁾; SUTHERLAND, 1969⁴⁹⁾)。

次に日長時間は、有性虫の出現にとっては最も重要な要因とみられているが、有翅型出現にはほとんど影響がないとされている。これは短日処理を行うと有性虫が出現してしまうため、短日条件下の実験結果が得られないことも関係しているようである。本種の場合、幹母 1 齢虫から短日処理を行うと、短日下でも胎生を続ける系統が得られ、これからは有翅型がほとんど出現しないこと、また自然日長下では、7 月、8 月と日長時間が短くなるにつれ有翅型の出現率が低下し、その際ふたたび長日下にもどすと次世代虫の有翅型率が高まることなどから判断して、日長もかなり重要な役割を果たしているといえる。ただしこの場合の日長の影響は当該世代から次世代へ、つまり親子を通した一種の累積効果とみられ、親世代からの日長時間の短縮が、子世代の有翅型の発現を抑制しているものと考えられる。この日長時間の短縮がさらにすすむと、有性虫が出現するようになるが、こうして出現する産卵雌虫がすべて無翅であることからみても、本種の翅型の分化が、基本的に日長時間ないし光周性によって大きく規定されているといつてよ

いであろう。

最後に内的要因としては、有翅型の出現しやすい系統の存在 (MacGILLIVRAY and ANDERSON, 1958³⁴⁾)、有翅型からは有翅型が出にくい (Noda, 1960⁴⁴⁾)、あるいは若、中齢の親の産子した子虫で有翅型率が高くなる (松崎, 桐谷, 1970⁸⁷⁾)、といった問題が提起されている。先に述べたこみあいの影響の累積効果も、この1つにあげられよう。しかしながら、本種の第2世代虫にみられるような有翅型の出現に関する異質性、すなわち他の世代虫との反応の相違は、他にほとんど例がなく、種特異的な現象といえる。

Lees (1966)⁸³⁾ は、幹母からうまれた胎生雌虫が有性虫を産子しうようになるのには、その後の経過世代数とは無関係に一定期間 (日数) の経過が必要であり、これを interval timer と称した (後述のごとく、トドマツオオアブラでも全く同じ現象がみられている)。そして有翅型の出現にも似たような現象のみられる種があり、こみあいに対する感受性が時間の経過によって変り、経過日数の経ったものの有翅型の出現率が高まることを報告している。トドマツオオアブラでは、幹母を基点にその後の日数の経過とともに有翅型の出現率が低下していくことから、一見この逆の現象の存在があるようにもとれる。しかし長日下におけば高い出現率を維持し続けるので、これが interval timer によるとは考えられず、やはり日長の影響とみた方が妥当であろう。Lees の実験では日長に関しては全くふれてないので、この点問題がある。

いずれにしても、本種が第2世代虫において、こみあい、ないしは密度に無関係に多くの有翅型を出現させることは、個体群変動上きわめて重要な意義を有しており、このことについては最後でふれることにしたい。

なお、このほかの要因として、共生アリの影響は本種ではあまり関係がないようであり、また温度の影響も、少なくとも15時間日長、20°Cの長日高温下で多数の有翅型の出現をみることから、高温が有翅型の出現を抑制するという傾向 (Lees, 1966⁸³⁾) は認められていない。

アブラムシ類の翅型の分化に関して、Johnson and Birks (1960)²⁵⁾ は、本来アブラムシは有翅型として発生の道すじをたどるが、これが有翅型の形成を抑えるような要因の影響をうけると、無翅型へときりかえられると考えた。これに対し、Lees (1966)⁸³⁾ は、アブラムシにはいくつかに分岐していく発生の道すじがあり、それが種々なる要因の影響によるスイッチのきりかえによって二者選一的な一連の選択をたどり、「型」(morph) が決定されるとした。その基本的な考え方の相違は別としても、少なくとも翅型の分化が、ある要因の影響で同時的に決定されているのではないという点では共通である。トドマツオオアブラにおいても、日長、食物条件、こみあいといった一連の要因に対する反応を経ながら、有翅型の分化、形成が進んでいるものと思われる。ただしこの場合、生理的な異質性にもとづく個体差があるだけでなく、幹母からうまれた第2世代虫とそれ以降の世代との間で、個体群としてもこうした反応に大きなちがいがみられることが、きわめて特徴的な現象ともいえるであろう。

3. 有性虫 (産卵雌虫, 雄虫) の出現機構

3-1. 野外ならびに自然日長下における出現経過

札幌においては、産卵雌虫がはじめて出現 (出生) するのは9月5~6日頃、雄虫は9月10~11日頃で、これらの出現時期は毎年ほぼ一定している。その1例として、有性虫の出現経過を、野外の自然条件下で飼育により調査した結果を、Table 32 に示しておいた。この調査例にみられるように、8月上~中旬生れの個体は胎生雌虫と有性虫の両者を産子し、子虫がすべて有性虫となるのは、8月20日前後以降に

Table 32. 野外の自然条件下における有性虫の出現経過 (札幌, 1973年)
Appearance of oviparae and males in the field

飼育 No. Individual No.	出生 月日 Date of birth	産 子 Larviposition			産子数 No. of larvae pro- duced	子 虫 の 型 ¹⁾ Form of offspring			♀Oの出 現 開 始 First ovip- arae	♂の 出 現 開 始 First males	♀O~♂ の 期 間 (日) Periods between (days)
		開 始 Begin- ning	終 了 End	期間(日) Periods (days)		♀V	♀O	♂			
1	VIII-5	VIII-21	IX-9	20	32	28	4	0	IX-6		
2	5	20	9	21	35	32	3	0	6		
3	15	29	19	22	51	21	26	4	7	IX-11	4
4	15	31	22	23	43	13	24	6	7	12	5
5	15	IX-1	21	21	46	11	32	3	7	13	6
6	26	13	X-1	19	40	0	36	4		21	8
7	26	14	1	18	34	0	30	4		21	7
8	30	17	1	15	36	0	35	1		24	7
9	IX-1	19	5	17	25	0	23	2		25	6
10	1	19	1	13	23	0	22	1		26	7

1) ♀V: 胎生雌虫, ♀O: 産卵雌虫
Virginoparae Oviparae

出生した個体からである。雄虫は産卵雌虫より数日おくれて出現し、その個体数は産子数の10%内外あるいはそれ以下と少なく、特に8月末~9月はじめに出生した個体(産子開始が9月20日頃になるもの)からはほとんど産出されなくなる。なお雄虫は、産子期間の中~後期、すなわち中、高齢の親から出生してくる。産子数は8月上旬よりも中旬生れの個体で多く、以後ふたたび減少するが、8月上旬のものは高温のためとしても(20°Cをこすと産子数は減少する—Table 3参照)、下旬以降のものは必ずしも低温による産子数の減少とはいきれない点がある。というのは、低温になると産子期間が長くなるはずであるが、逆に次第に短くなっていくからである。

温度を一定にした恒温条件下においても、有性虫は野外とほぼ同じ頃に出現してくる。その出現経過は、温度によってやや異なった点は認められるとしても、基本的には野外と大きなちがいが無い(Table 33)。すなわち、温度20°, 15°, 10°Cの恒温、自然日長下で飼育した場合、産卵雌虫ははじめて出現する日は、20°Cで9月6日と野外と全く変りがなく、それより温度が5°C下がるごとに約5日ほど早まる。ただし、出現開始日は親の出生月日によって少しずつずれており、またこの時期は2~3日間、胎生雌虫といりまじって出現することがある。雄虫の出現日は前者の温度下ではほとんど同じであるが、10°Cでは雄虫は1頭も出現しない。産子された子虫がすべて有性虫となるのは、おおよそ20°Cで8月20日、15°Cで8月15日、10°Cで7月20日頃に出生した個体からで、温度が低くなるほど早くなる。またいずれの温度においても、野外の場合と同様、産子開始が9月20日前後になるものは、産子期間が短くなって産子数が極端に減少、9月上旬ないしそれ以前のものにくらべ半分もしくはそれ以下に低下しており、雄虫もほとんど産出されなくなる。最もおそくまで産子がみられたのは、これまた野外と同じく各温度とも10月上旬の前半までで、その後は産子が行われていない。

以上の現象からみて、本種の有性虫の出現は第1義的に光、すなわち日長時間の影響によるものではないかと容易に想定できる。この場合、日長はたんに産卵雌虫、雄虫の出現を決定しているだけでなく、親の産子数にも何らかの影響を与えているとみられる。温度も関連はあるが、これは有性虫の出現を直接規

Table 33. 恒温, 自然日長下における有性虫の出現経過 (札幌)
 Appearance of oviparae and males under natural illumination
 at 10°C, 15°C and 20°C

温 度 Tem- perature	飼 育 No. Indi- vidual No.	出 生 月 日 Date of birth	子 産 Larviposition			産子数 No. of larvae pro- duced	子 虫 の 型 Form of offspring			♀Oの出 現 開 始 First ovip- arae	♂Oの出 現 開 始 First males	♀O~♂ の 期 間 (日) Periods between (days)
			開 始 Begin- ning	終 了 End	期間(日) Periods (days)		♀V	♀O	♂			
20°C	1	VIII-7	VIII-21	IX-10	21	49	43	3	3	IX-7	IX-9	2
	2	13	27	16	21	48	25	17	6	7	9	2
	3	14	31	26	27	43	8	30	5	6	9	3
	4	14	31	24	25	40	8	26	6	6	9	3
	5	22	IX-8	28	21	46	2	38	6	9	15	6
	6	22	8	28	21	41	0	35	6		14	6
	7	22	8	28	21	41	0	36	5		15	7
	8	31	16	X-1	16	38	0	36	2		23	7
	9	31	16	1	16	33	0	33	0			
	10	IX-3	19	2	14	17	0	17	0			
15°C	1	VII-18	VIII-10	IX -5	27	48	44	4	0	IX-2		
	2	21	13	13	32	39	26	12	1	IX-1	IX-8	7
	3	28	20	22	34	42	20	17	5	3	8	5
	4	VIII-1	21	22	33	45	14	26	5	2	8	6
	5	11	IX-3	29	27	36	3	27	6	4	13	9
	6	12	4	29	26	35	3	27	5	5	11	6
	7	14	5	26	22	43	1	38	4	5	14	9
	8	15	7	27	21	30	0	26	4		15	8
	9	15	7	22	16	31	0	25	6		15	8
	10	23	13	30	18	33	0	29	4		24	11
	11	24	15	X-6	22	35	0	30	5		23	8
	12	24	15	IX-29	15	26	0	24	2		22	7
	13	30	20	X-1	12	15	0	14	1		29	9
	14	31	21	2	12	19	0	17	2		29	8
	15	IX-2	24	4	11	21	0	21	0			
10°C	1	VII-11	VIII-20	IX-17	29	23	5	18	0	VIII-26		
	2	11	20	18	30	24	7	17	0	26		
	3	20	28	17	21	18	4	14	0	31		
	4	20	28	19	23	19	4	15	0	31		
	5	20	29	21	24	21	2	19	0	31		
	6	28	IX-5	27	23	19	0	19	0			
	7	28	7	30	24	18	0	18	0			
	8	VIII-11	19	X-3	15	11	0	11	0			
	9	11	19	2	14	9	0	9	0			
	10	11	19	IX-28	10	9	0	9	0			

定しているのではなく、日長と結びついてその出現時期や出現内容を修正している2次的な要因と考えられる。

3-2. 日長の影響

日長時間と有性虫の出現に関する実験に際して、最も問題となった点は供試虫の前歴条件である。すなわち子虫がすべて有性虫となる臨界日長時間、あるいは胎生虫と有性虫の両者を産子する日長条件下におけるこれらの出現率などが、親世代だけでなくさらにもう1世代前の日長時間、時にはその条件下で経過した世代数によってもちがいがみられたことである。この点については後で述べるが、とにかく日長の影響に関しては、供試虫の条件を一定にせず比較検討する必要が認められた。

(1) 15°Cの恒温下における光周反応

上記のごとく供試虫による反応の相違をのぞくため、ここでは幹母あるいは第2世代虫より15°C、日長15時間で、4~6世代累代飼育を行った個体を供試した。供試数は4~6個体で、産子された子虫は原則として1日おきに、必要に応じて毎日これをとりわけ、それぞれ分離飼育して子虫の型の判定を行っている。日長処理はすべて出生直後の1齢虫より実施しているが、処理をはじめてから有性虫出現までの所要日数を明らかにするため、3齢ないし成虫より、あるいは出生前の親の体内にある間から処理した実験も、あわせて実施したものもある。

設定した日長時間ならびに1齢虫より日長処理した場合の実験結果は、Fig. 50に一括要約して示してある。この図にみられるように、日長13 $\frac{1}{4}$ 時間以下では次世代虫はすべて有性虫となる。しかし、12時間、9時間の短日下では雄虫は出現せず、0時間(全暗)でふたたびわずかながら生ずる。日長が13 $\frac{1}{2}$ ~14時間の間では有性虫と胎生雌虫の両方が出現し、しかも長日になるほど後者の比率が高まる。ただし14時間では雄虫のみで産卵雌虫の出現はみられていない。日長が14 $\frac{1}{2}$ 時間以上の長日になると有性虫は1頭も出現せず、子虫はすべて胎生雄虫となるが、24時間(全明)では、ごく一部産卵雌虫、雄虫両者が出現している。

この実験で得られたもう1つ注目すべき現象は、日長が13時間以下の短日になると、産子数が減少する

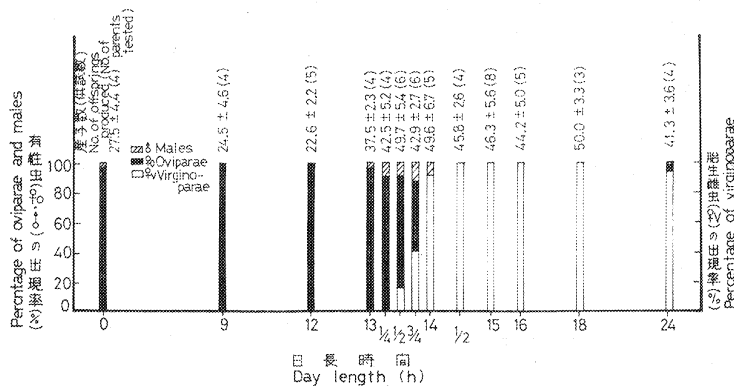


Fig. 50 日長時間と有性虫の出現率、産子数との関係 (15°C)

Effect of day-length on the percentage of virginoparae, oviparae and males produced and the number of offspring produced (at 15°C). In all cases the grandparents were taken from cultures maintained in long 15 h days.

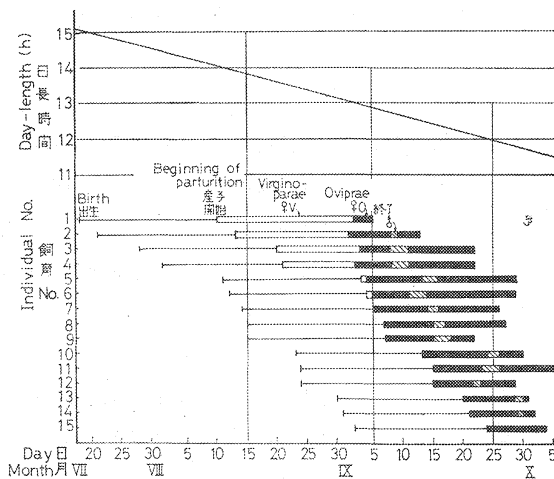


Fig. 51 自然日長下における有性虫の出現経過 (日長時間は日出より日入までの時間)
Relationship between day-length and the appearance of oviparae and males under natural illumination at 15°C. The day-length denotes hours from sunrise to sunset.

日長14時間から漸減したものは8月15日前後、13時間からのものは9月5日頃に出生した個体の経過日長にはほぼ相当しているといえるが、前者の場合は、わずかに胎生雌虫が出現したものの大部分が有性虫で、産子数も多く、後者では雄虫が出現せず、産子数も少ないなど、自然日長の結果とよく一致していた。

以上、本種の有性虫は明らかに日長時間の短縮によって生じ、その際温度 15°C においては、日長13 $\frac{1}{4}$ 時間以下で子虫はすべて有性虫となる。しかし13 $\frac{1}{4}$ ~13 $\frac{3}{4}$ 時間では、はじめに胎生雌虫が出現し、途中でか

傾向がみられたことで、特に12時間、9時間の短日下ではこれが約半分に低下しており、産子期間も短くなっている。

このような日長時間の変化に応じた有性虫の出現経過、出現率、産子数等の変化は、先に述べたように自然日長下でも認められ、両者相対応する結果が得られているといえよう (Table 32, Fig. 51)。なお自然日長の条件下では、発育、産子期間を通して日長時間は毎日少しずつ短くなっていくわけであるが、こうした日長漸減の影響に関しては、日長14時間および13時間から、5日ごとに15分ずつ短縮していくという実験が行われている (Fig. 52)。

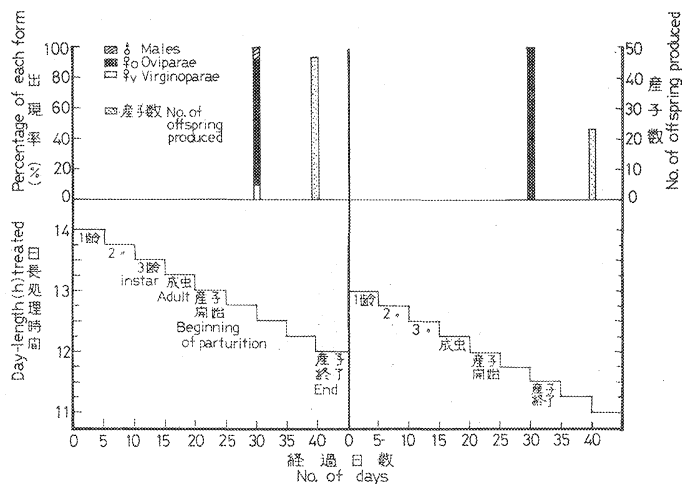


Fig. 52 日長漸減 (5日ごとに15分短縮) と有性虫の出現率、産子数との関係 (15°C)

Percentage of the sexual forms produced and the number of offspring produced when the day-length was reduced by 15 minutes every 5 days at 15°C.

Table 34. 短日処理を開始してから産卵雌虫を産子するまでの所要日数 (15°C)

Number of days required for the first appearance of oviparae in the progeny sequence after short day treatments started at 15°C

日長処理時間 Day-length (h)	9	12	13	13 $\frac{1}{4}$	13 $\frac{1}{2}$	13 $\frac{3}{4}$
供試個体数 No. of parents tested	4	3	6	6	6	6
所要日数 No. of days required	17.0 (17~17)	14.3 (14~15)	16.0 (16~16)	16.8 (16~17)	22.7 (21~24)	30.2 (28~32)

() は範囲。

() indicates a range. The parents were exposed to 13 $\frac{1}{4}$ and 13 $\frac{3}{4}$ h days from birth on wards, but exposed to 9 to 13 $\frac{1}{4}$ h days from the 3rd instar or adult.

Table 35. 短日処理ならびに産子開始してから雄虫を産子するまでの所要日数 (15°C)

Number of days required for the first appearance of males in the progeny sequence after short day treatments started at 15°C

日長処理時間 Day-length(h)	13	13 $\frac{1}{4}$	13 $\frac{1}{2}$	13 $\frac{3}{4}$	14
処理開始 ~ 所要日数 No. of days after treatment					
1 齢より処理 Treated from 1st instar	35.0 (35~35) ²⁾	33.4 (31~35)	33.3 (31~34)	34.8 (34~35)	44.0 (42~46)
3 齢より処理 From 3rd instar	22.0 (20~24)	27.2 (26~29)	26.8 (26~28)	未出現せず Not appeared	—
産子開始 ~ 所要日数 No. of days after parturition					
出生 5~20 日前より 処理 ¹⁾ 5~20days before birth	—	11.3 (10~12)	11.4 (10~13)	—	12.3 (10~14)
1 齢より処理 From 1st instar	12.7 (12~14)	11.6 (11~13)	12.5 (11~14)	13.3 (12~14)	22.4 (20~25)
3 齢より処理 From 3rd instar	11.0 (8~13)	15.6 (15~16)	15.5 (14~17)	—	—

1) 13 $\frac{1}{4}$ 時間は出生10日前, 13 $\frac{3}{4}$ 時間は5日前, 14時間は20日前より処理。

2) () は範囲。

ら産卵雌虫が産出されるようになる。ところで日長処理を開始してから産卵雌虫がはじめて産子されるまでの所要日数は, Table 34 に示されているように, 13 $\frac{1}{4}$ 時間以下では16日前後とあまり変化がないが, 13 $\frac{1}{2}$ 時間, 13 $\frac{3}{4}$ 時間では23日, 30日と約7日ずつ長くなっており, このことが逆にみれば, 後者の日長時間で胎生雌虫と産卵雌虫の両者が産子される理由ともいえよう。この場合, 15°C 下では出生から産子開始まで21日前後かかるので, 13 $\frac{1}{4}$ 時間以下のものは3 齢ないし成虫から処理を開始して, 産子された子虫が産卵雌虫にきりかわる時点の調査を行っている。いずれもはじめ2~3日は, 胎生雌虫と混在して出現する例が多く, 殊に13 $\frac{3}{4}$ 時間ではその傾向が強かった。

雄虫が出現するまでの所要日数は, 1 齢虫より処理した場合は, 臨界日長とみられる14時間をのぞくとすべし34日内外ではほぼ一定している (Table 35)。しかし3 齢より処理すると, この期間が短縮される。これは雄の出現には日長のほかに, 親の日齢も関係しているためとみられ, したがって産子を開始してからの所要日数をみると, 処理開始がおそいほど出現が多少おくれる傾向はあっても, いずれも似た値を示し, あまり差がない。これに対し産卵雌虫は, Fig. 53 からわかるように, いかなる発育段階から短日

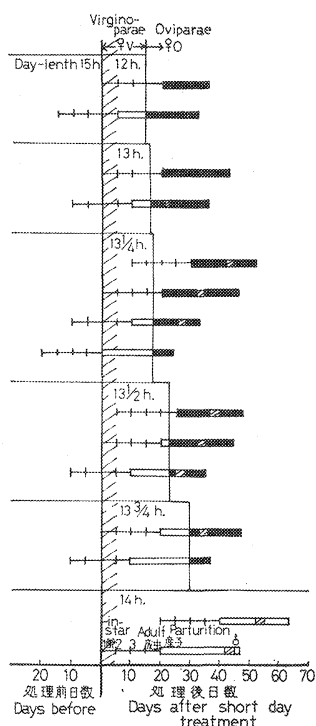


Fig. 53 短日処理時間、処理時期と有性虫の出現経過との関係。

Relation of short day-lengths and the developmental stages treated to the time of the switch to ovipara and male production in the progeny sequence at 15°C.

行くと、出現する子虫の型はかなりちがってくる (Table 36 の (2))。たとえば、24 時間、 $13\frac{1}{2}$ 時間処理を 2 世代継続すると、子虫はすべて有性虫となる。しかし $13\frac{3}{4}$ 時間では、なお一部胎生雌虫が出現し、14 時間では、初期出生の個体は親世代と同じく胎生雌虫と雄虫のみであるが、中～後期出生のものは産卵雌虫も産出し、なかには半胎半卵生の個体も生じている。

前述したように、処理日長によって長短はあっても、処理後一定日数を経過したものはすべて産卵雌虫となるという現象からみれば、 $13\frac{1}{2}$ 時間 (処理開始～産卵雌虫出現までの所要日数、約 23 日)、24 時間 (同じく約 39 日) の場合は、産子開始まですでにこの日数を経過しているので、全子虫が産卵雌虫となるのは容易にうなづける。しかし $13\frac{3}{4}$ 時間 (同じく約 30 日) でなお胎生雌虫が、また 14 時間 (産卵雌虫は出現しない) で産卵雌虫が出現するようになるのは、こうした有性虫出現の臨界日長に近い条件下では、日長に対する反応がかなり不安定であることを示しているように思える。このことは $15\frac{1}{2}$ 時間→14 時間では雄虫も出現せず、胎生雌虫のみを産子するという例にもあらわれている。これに対して、 $13\frac{1}{4}$ 時間のような短日になると、反応が安定しており、前世代がいかなる条件、たとえば 16 時間のような長日を与えても、子虫はすべて有性虫となる (Table 36 の (3))。

次に Table 37 は、日長 15 時間下で長期継続飼育した個体を用いると、同じ日長処理を行っても、有性

処理をうけても、それぞれの日長時間によって一定している日数を経過した後に出ており、この点両者に大きなちがいはないといえよう。これらの現象は、体内子虫のある発生段階以前の個体は、すべて短日処理の影響を受けて産卵雌虫となるが、そのうちの特定の発生段階にあるわずかな個体だけが雄虫となることを意味している。これが、雄虫の出現には日長のみでなく、親の日齢も関係してくる理由と思われる。

(2) 供試虫の前歴条件の影響

Fig. 53 の日長 $13\frac{1}{2}$ 時間の実験例において、出生直後の 1 齢虫より日長処理をうけたときは、子虫に一部胎生雌虫も出現するが、出生 5 日前、すなわち親の体内にあった時点から処理されると、すべて有性虫を産子し、胎生雌虫は 1 頭も出現しない。この例からも推察できるように、日長処理をうける供試虫の少なくとももう 1 世代前の日長時間も有性虫の出現の有無、その出現率に関係してくる。

この点に関する実験観察結果を示すと、Table 36 のごとく要約できる。前記の実験においては、すべて日長 15 時間の長日下で継続飼育の個体を供試しているが、この場合処理日長のいかんによって、胎生雌虫と有性虫の両者が出現する (Table 36 の (1))。このようにして生じた胎生雌虫をもう 1 世代同じ日長処理を

Table 36. 日長処理と有性虫の出現との関係における供試虫の
前歴条件 (前世代の日長条件) の影響 (15°C)Effect of day-lengths given during the prenatal period on
the production of sexual forms (at 15°C)

(1) 対 照			(2) 2 世 代 継 続			(3) そ の 他		
日 長 時 間 Day-lengths		子 虫 の 型 Forms of offspring	日 長 時 間 Day-lengths		子 虫 の 型 Forms of offspring	日 長 時 間 Day-lengths		子 虫 の 型 Forms of offspring
前世代 Grand- parents	供試虫 Parents		前世代 Grand- parents	供試虫 Parents		前世代 Grand- parents	供試虫 Parents	
15 h	24 h	♀V+(♀O) + (♂)	24 h	24 h	♀O+♂			
15 h	14 h	♀V+♂	14 h	14 h	1) ♀V+♂ 2) ♀V+♀O+♂ ♀V+E 3) ♀V+♀O	15 ¹ / ₂ h	14 h	O♀
15 h	13 ³ / ₄ h	♀V+♀O+♂	13 ³ / ₄ h	13 ³ / ₄ h	♀V+♀O+♂			
15 h	13 ¹ / ₂ h	♀V+♀O+♂	13 ¹ / ₂ h	13 ¹ / ₂ h	♀O+♂	13 ³ / ₄ h	13 ¹ / ₂ h	♀O+♂
15 h	13 ¹ / ₄ h	♀O+♂				16 h	13 ¹ / ₄ h	♀O+♂

Table 37. 日長15時間下における累代飼育虫の光周反応の変化 (15°C)

Effect of the number of generations reared under a long day (15h)
condition before the short day (13¹/₂ and 13³/₄ h) treatments on the
percentage of sexual forms produced (at 15°C)

日長処理時間 Day-length treated	15 hでの継続 世 代 数 No. of genera- tions reared in 15 h days	処理開始 Treated from	供試個体数 No. of parents	子 虫 の 型 (%) Form of offspring			処理開始～♀O 出現の所要日数 No. of days required for appearance of oviparae
				♀V	♀O	♂	
13 ¹ / ₂ h	5	1 齢より	6	16.8	74.7	8.5	22.7 (21~24)
	9	1 齢より	4	0	86.2	13.8	20.5 ¹⁾ (20~21)
13 ³ / ₄ h	5	1 齢より	6	40.8	47.1	12.2	30.2 (28~32)
	9	1 齢より	4	1.4	85.5	13.1	21.8 ¹⁾ (21~22)

1) 3 齢より処理して調査した結果。

虫の出現率, 出現経過が変わってくることを示したものである。13¹/₂時間ではそれほどでもないが, 13³/₄時間ではいちじるしいちがいがみられる。これは, 15時間日長に対する一種の条件づけが行われたためとも考えられるが, この場合においても 13³/₄時間の短日条件下では, 処理開始から産卵雌虫出現までの所要日数も同じで, 全く変化がみられていない。

いずれにしても, 胎生雌虫と有性虫の両者を産子する日長条件下の反応は, 後でふれる温度の影響も含めて, いろいろな条件に左右されやすく, また光周反応の実験にあたって供試虫の条件を一定にする必要

があったのもこのような理由によるといえる。

3—3. Interval timer と短日胎生型の出現

短日処理により有性虫が出現するには、卵からふ化してから一定期間の日数の経過が必要である。こうした有性虫の出現を抑制する作用は、世代数とは無関係に、ただその間の経過時間（日数）のみに支配されているとみられることから、LEES (1960³²⁾, 1966³³⁾ はこれを interval timer と称した。

ところでトドマツオオアブラにおいては、温度 15°C では 1 齢虫より 13 $\frac{1}{4}$ 時間の短日処理を行うと、次世代虫はすべて有性虫となる。したがって、この時間を短日処理の基準日長として、卵からふ化した幹母 1 齢虫よりこの処理を続けるもの、および同じく幹母 1 齢虫より 15 時間日長、自然日長下で継続飼育し、各世代その最初にうまれてくる個体 (first born 系)、終期にうまれてくる個体 (last born 系) をとって、順次 13 $\frac{1}{4}$ 時間の短日下にうつすもの、これら 3 つの処理を行いながら、次世代虫の有性虫の出現経過、出現率を調査した。

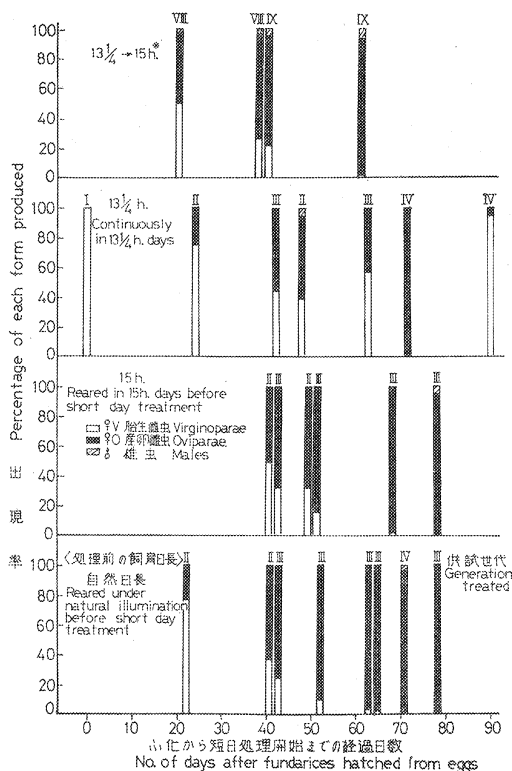
その結果は、Fig. 54 (下の 3 図) に示されている。幹母は卵からふ化してただちに短日処理しても、次世代虫には有性虫は 1 頭も出現せず、すべてが胎生雌虫である。第 2 世代虫においても、その最初に出生してきたものは大部分胎生雌虫を産子し、有性虫は一部出現するにすぎないが、その後卵のふ化日を基点に、それから処理開始までの日数が長くなるにつれ、有性虫の出現率が次第に高まり、約 70 日を経過したものではじめて、産子された子虫のすべてが有性虫となる。この傾向は処理開始までの飼育条件には無関係で、15 時間日長、自然日長、あるいははじめから短日下のいずれの場合においても認められ、また世代数にも関係がない。ただ幹母 1 齢虫から短日処理を続けた実験では、その中に逆に有性虫の出現率が

Fig. 54 短日 (13 $\frac{1}{4}$ h) 処理による有性虫の出現率とふ化から処理開始までの経過日数との関係 (15°C)

※ 13 $\frac{1}{4}$ h の短日下で胎生を続ける系統を 15 h の長日に移して飼育。経過日数はその時点からの日数。

Effect of 'interval timer' on the production of sexual forms.—Relationship between number of days from egg hatch to short day (13 $\frac{1}{4}$ h) treatment and the percentage of sexual forms produced at 15°C.

※ The 1st instar larvae of the 7th generation obtained from a clone which had continued to propagate parthenogenetically under short 13 $\frac{1}{4}$ h day conditions (see Fig. 55) were transferred to long 15 h days, and thereafter the succeeding generations exposed again to 13 $\frac{1}{4}$ h days. An abscissa indicates number of days after the aphids were transferred to long 15 h days.



減り、胎生雌虫の出現が多くなる個体がみられ、この系統のものはやがてほとんどすべて胎生雌虫を産子するようになる。こうして得られたいわば短日胎生系の個体を15時間の長日下に移し、その後同様な方法でふたたび短日処理を続けていくと、上記と全く同様の現象がみられ、長日に移した時点からの経過日数に応じて有性虫の出現率が変り、やはり70日前後たないといふすべてが有性虫とならない (Fig. 54 の最上図)。

このように時間の経過とともに、はじめ胎生雌虫のみ、次いで胎生雌虫と有性虫の両者、そしてついには有性虫のみを産子するようになる過程は、日長処理において、日長時間を長日条件から順次短くしていった場合にみられた現象と全く同じであり、また処理開始から産卵雌虫、雄虫を産子するまでの所要日数が次第に短くなっていく点もよく一致している。これらの点からみて、有性虫出現に関する interval timer, 日長処理それぞれの影響は、刺激となる要因は異なっても、同じ生理反応をひきおこしているといつてよいように思える。なお、前項の日長時間の影響に関する試験で、第4～6世代のものを供試したのも、こうした interval timer の作用を考慮したためである。

次に、短日胎生系の出現はきわめて特異的な興味のある現象で、その系統の得られた過程をたどってみ

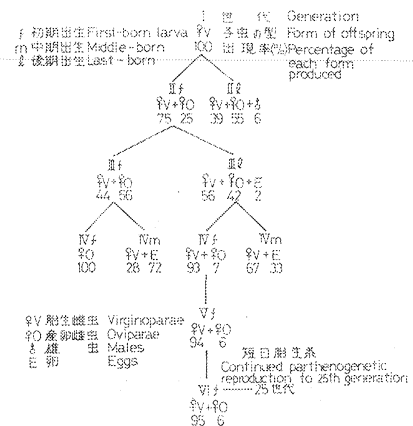


Fig. 55 幹母1齢虫より短日(13 $\frac{1}{4}$ 時間)処理を継続した場合の各世代の子虫の型とその出現率(短日胎生系統の出現過程)

Forms of offspring produced by each of the six successive generations when exposed continuously to short 13 $\frac{1}{4}$ h days from the time of egg hatch.—A pathway observed in relation to appearance of the clone which continues to propagate parthenogenetically under short day conditions.

Table 38. 短日胎生系無翅雌虫の産子数 (温度15°C)
Fecundity of apterous virginoparae in the clone which continued parthenogenetic reproduction under short day conditions at 15°C

日 長 時 間 Day-length	世 代 Generations	調査個体数 No. of parents	産 子 数 No. of larvae produced Mean $\pm$ S. D.	産 子 期 間 Larviposition period (days) Mean (Min.~Max.)
13 $\frac{1}{4}$ h 継 続	5~8	10	54.6 $\pm$ 5.3	29.8 (26~33)
	10~12	9	54.8 $\pm$ 4.0	29.4 (27~33)
	13~17	10	64.0 $\pm$ 3.8	26.7 (24~32)
	20~25	6	58.0 $\pm$ 5.0	32.5 (26~35)
	平 均	(35)	57.9 $\pm$ 6.1	29.3 (24~35)
9h 継 続 ¹⁾	7~8	7	47.3 $\pm$ 6.2	27.6 (26~30)
自然日長 ²⁾ Natural illumination	7~8	7	43.3 $\pm$ 7.2	29.7 (25~34)
	9~10	8	57.4 $\pm$ 7.2	30.7 (30~33)
	11~14	8	60.1 $\pm$ 4.4	31.0 (25~33)

- 1) 第7世代1齢より13 $\frac{1}{4}$ h $\rightarrow$ 9hへ。
Transferred to 9 h days from 13 $\frac{1}{4}$ h days.
- 2) 第7世代1齢より(10月6日)13 $\frac{1}{4}$ h $\rightarrow$ 自然日長へ。
Transferred to natural illumination from 13 $\frac{1}{4}$ h days on October 6.

ると、Fig. 55 のごとくである。おそらく他の過程もあると思われるが、この系統の特徴は、1) 雄虫が出現しない、2) 産子期間の最後にごくわずかに産卵雌虫が生じる（時に 1、2 個卵をもっているものがある）、3) 産子数が通常の胎生雌虫にくらべかなり多い（Table 38）、4) 有翅型がほとんど出現しない、ということであろう。これらの胎生雌虫は、より短日の日長 9 時間下につつしても同じように胎生を続け、したがって冬期間も、温度 15°C、自然日長下で継続飼育を行うことができた。

3—4. 日長と温度との関係

温度の影響として、一般に高温は有性虫の出現を抑制するといわれている（LEES, 1966³⁹⁾）。本種においても、25°C では短日（日長 13 $\frac{1}{4}$ 時間）効果が相殺され、有性虫は全く出現しなかった。しかし 2 世代、3 世代と継続すると、産卵雌虫は生じないが、わずかに雄虫が出現する例がみられている。

20°C、10°C では、日長の短縮によって有性虫が出現するという点では 15°C と同じであるが、臨界日長時間やその出現率はやや異なってくる（Fig. 56）。すなわち 20°C においては、日長時間に対する反応が 15°C にくらべ 15 分ほど短縮される傾向がみられ、日長 13 $\frac{3}{4}$ 時間より有性虫が出現しはじめ、13 時間でほとんどのものが有性虫となる。この場合、13 $\frac{3}{4}$ 時間では雄虫のみで（1～数頭、胎生雌虫と産卵雌虫

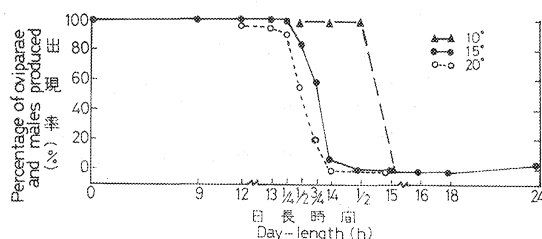


Fig. 56 日長処理による有性虫（産卵雌虫、雄虫）の出現率と温度との関係

Relationship between the percentage of oviparae and males produced and day-length at 10°C, 15°C and 20°C.

の中間型、すなわち半胎半卵生が生ずる）、15°C、14 時間日長の例と同じであるが、13 $\frac{1}{2}$ 時間では産子期間を通して両者混在して出現し、また 12 時間の短日下でもごくわずかに胎生雌虫を生ずる個体があって、100% 有性虫となっていない。これに対し 10°C においては、すでに 14 $\frac{1}{2}$ 時間ですべて有性虫となる。しかし、いかなる日長処理を行っても雄虫は全く出現しない。

このように有性虫の出現経過は異なって

Table 39. 日長処理を開始してから産卵雌虫、雄虫を産子するまでの所要日数と温度との関係

Number of days required for the first appearance of oviparae and males in the progeny sequence after short day treatments started at 10°C, 15°C and 20°C

日 長 時 間 Day-length (h)		9	12	13	13 $\frac{1}{4}$	13 $\frac{1}{2}$	13 $\frac{3}{4}$	14
♀O	10°(C)	—	—	—	17.3	—	18.0	—
	15°	17.0	14.0	16.0	16.8	22.7	30.2	—
	20°	—	14.5	14.0	16.3	?	(37.3) ¹⁾	—
♂	15°	出現せず Not appeared	出現せず Not appeared	35.0	33.4	33.3	34.8	44.0
	20°	—	25.5	25.0	24.5	25.5	34.5	—

1) 胎生雌と産卵雌の中間型出現までの日数。

No. of days required for appearance of intermediate form producing both larvae and eggs.

も、処理を開始してから産卵雌虫が産子されるまでの所要日数は、日長 $13\frac{1}{4}$ 時間以下では、温度に関係なくほぼ一定している (Table 39)。それにもかかわらず有性虫の出現率にちがいがみられ、 20°C で100%とならないのは、実は Fig. 57 に示してあるように、温度による発育速度の相違が関係してくるからと思われる。すなわち、 20°C では出生してから産子を開始するまでの日数が15日前後と早く、そのため初期に産子されたものは、まだ短日の影響に支配されず胎生雌虫として出現してくるからであろう。これらの現象から考えて、産卵雌虫の出現に対する短日処理の効果は、その処理を一定期間以上うけた体内子虫にのみ発現し、しかもその効果は、 $10^{\circ}\text{C}\sim 20^{\circ}\text{C}$ の範囲内では温度に左右されないといつてよいであろう。

すでに述べたように、 $13\frac{1}{4}$ 時間以上の日長の影響は不安定で、 20°C の高温になるとさらにその傾向が強まり、産卵雌虫の出現のしかたが異常となる。しかし 10°C の低温下では、発育期間がひじょうに長く産子開始まで約40日もかかること、したがって日長処理をうける期間が長いということも関連して産卵雌虫が出やすくなるのではないと思われる。

短日処理を開始してから雄虫が出現するまでの日数も、それぞれの温度における臨界日長 (15°C で14時間、 20°C で $13\frac{1}{4}$ 時間) をのぞくと一定しており、また 20°C では 15°C よりいづれも8~10日ほど早い (Table 39)。これも 20°C では発育が早く、日産子虫数が多いことが、出現時期を早めているにすぎないようである。なお 15°C の12時間以下の短日下で雄虫が出現しなくなるのと同様、 10°C では全く雄虫が出現しない。両者の場合、ともに産子数が他の約半分に減少するという共通点がみられる (Table 40)。雄虫の出現が日長のほかに親の日齢が関係し、子虫の約半数を産子した後の中齢以降に産子されるという

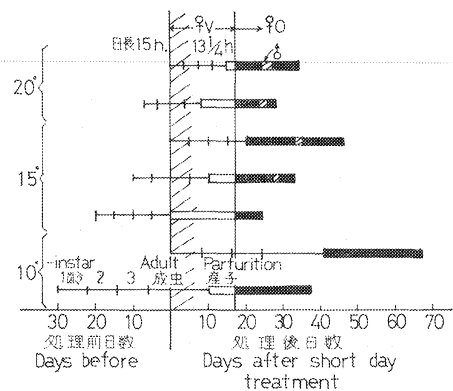


Fig. 57 短日 ($13\frac{1}{4}$ 時間) 処理による有性虫の出現経過と温度との関係

Relationship between temperature and the time of the switch to oviparae production in the progeny sequence when exposed to a short day-length ($13\frac{1}{4}$ h).

Table 40. 1頭当りの産子数、産子雄虫数と日長時間、温度との関係
Number of offspring produced at 10°C , 15°C and 20°C under various day-length conditions

日 長 時 間 Day-length (h)	10°C	15°C	20°C
12		$22.6 \pm 2.2^{(5)}$	$41.3 \pm 3.6 (3.5 \pm 1.1)^{(4)}$
13		$37.5 \pm 2.3 (1.3 \pm 0.8)^{(4)}$	$45.3 \pm 5.0 (5.2 \pm 1.6)^{(6)}$
$13\frac{1}{4}$		$42.5 \pm 5.2 (3.8 \pm 0.4)^{(4)}$	$42.3 \pm 4.5 (4.2 \pm 0.9)^{(6)}$
$13\frac{1}{2}$	$22.3 \pm 1.3^{(4)}$	$49.7 \pm 5.4 (4.2 \pm 0.4)^{(6)}$	$43.5 \pm 5.6 (6.0 \pm 0.4)^{(4)}$
$13\frac{3}{4}$		$42.9 \pm 2.7 (5.2 \pm 0.7)^{(6)}$	$48.3 \pm 1.5 (6.0 \pm 0.4)^{(4)}$
14	$23.6 \pm 1.4^{(5)}$	$49.6 \pm 6.7 (3.8 \pm 1.3)^{(5)}$	
$14\frac{1}{2}$	$22.2 \pm 3.0^{(5)}$	$45.8 \pm 2.6^{(4)}$	
15	$23.5 \pm 1.0^{(8)}$	$46.3 \pm 5.6^{(8)}$	$49.5 \pm 3.6^{(8)}$

(注) 右肩の数字は調査個体数。() は雄虫数。

() indicates number of males produced and numerals with) denotes number of parents tested.

ことが、産子数が減少した場合雄虫の出現がみられなくなる現象と、密接な関連があるように思える。

以上の結果からみて、低温(10°C)、短日(日長 12 時間以下)下で雄虫の出現は抑制され高温、中日下で出やすく、これに対し、産卵雌虫は高温(25°C)、長日(14~14½時間以上)下で出現が抑制され、低温、短日下で産出されやすいといえる。

3—5. 産卵雌虫の卵の形成、成熟経過と日長、温度との関係

札幌においては、産卵雌虫は 9 月 6 日前後に出現(出生)しはじめ、10 月 10~13 日頃から産卵が開始される。両者の時期は毎年ほぼ一定しており、また出生してから産卵開始までの所要日数は、出現時期のおそいものほど短くなる傾向が認められている。

Fig. 58 は、野外の自然条件において、出生月日別に産卵雌虫の分離飼育を行い、体内における卵の形成、成熟経過を解剖によって追跡しながら、あわせて産卵開始までの所要日数を調査した結果である。この際、卵の形成過程は肉眼により便宜的に次のように分けた。すなわち、透明ないし白色乳状の卵細胞は、成長とともに細胞体がいちじるしく増大、黄色化し、その数が容易に算定できるようになる(黄色乳状の段階)。これが 5~6 個ないし 7~8 個形成されると、そのうちの 1~2 個に卵殻ができ、長楕円形の卵粒状となる(卵粒状の段階)。これらは体外に産出される卵と同じ形をしており、順次その数がふえていって、産卵開始直前には一応すべてが卵粒状となる。この状態に達したものを、ここでは完熟状態とした。

この調査から明らかなように、産卵雌虫の出現しはじめる 9 月上旬の後半から中旬前半までの出現時期の早いものでは、体内における卵の形成がおそく、産卵を開始するまで長いものは 38 日、短いものでも 31 日と 1 か月以上かかる。しかるにその後は、気温が低下していくにもかかわらず卵の形成が漸次早まっていき、9 月終り頃に出生したものでは 26 日ほどで産卵が開始されている。これが 10 月上旬出生のものになると、ふたたびややおくれる傾向を示す。

このように産卵雌虫の出現時期がおくれるほど卵の形成、成熟が早まり、産卵開始も早くなる現象は、温度を一定にしても認められる(Fig. 59)。すなわち、20°C、15°C、10°C のいずれの温度においても、産卵雌虫の出現初期(9 月前半)と終期(9 月末~10 月はじめ)との間には画然たる相違があり、終期のものが初期のものにくらべ卵の形成、成熟が早く、産卵開始までの所要日数もかなり短くなっている。その差は温度が高いほどいちじるしく、10°C の低温では小さい。この場合、産卵雌虫自体の発育は出生時期に関係なく各温度で一定しており、20°C で最も早く、出生してから 14~15 日で成虫になるが、卵の形成、成熟はおくれ、このため産卵前期間が長く、産卵開始まで

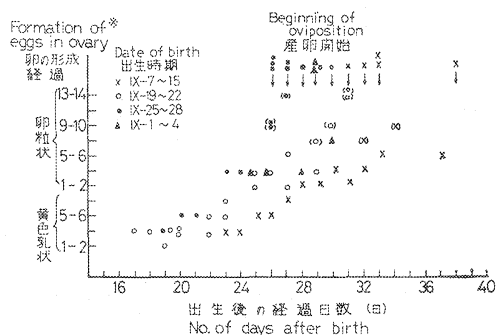


Fig. 58 産卵雌虫の出現時期(出生月日)のちがいによる体内における卵の形成経過、産卵開始までの所要日数の変化(野外、自然条件下)

(○) は卵が完熟状態に達したもの

Changes in the number of days taken from birth to beginning of oviposition and in the progress of egg formation observed among ovipara with different birth date under natural conditions.

※ The formation of eggs in ovary was examined by dissection and divided into several stages.

(○) indicates that they reached maturity.

Fig. 59 産卵雌虫の出現時期(出生月)のちがいによる体内における卵の形成経過, 産卵開始までの所要日数の変化(自然日長, 恒温条件下)

Differences in the number of days taken from birth to beginning of oviposition and in the progress of egg formation between the early-born and late-born oviparae under natural illumination at 10°C, 15°C and 20°C.

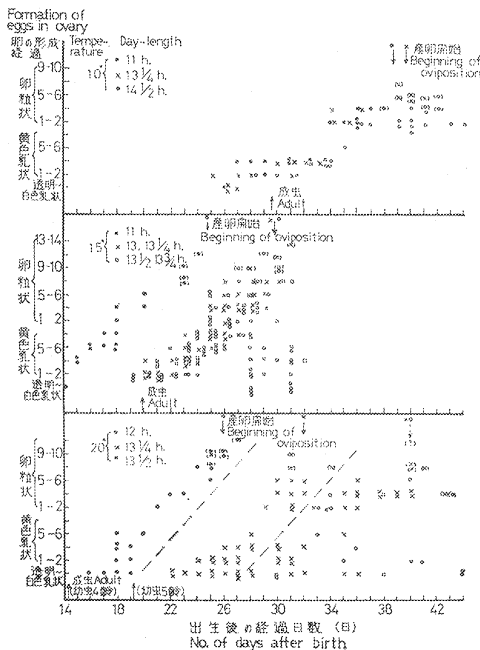
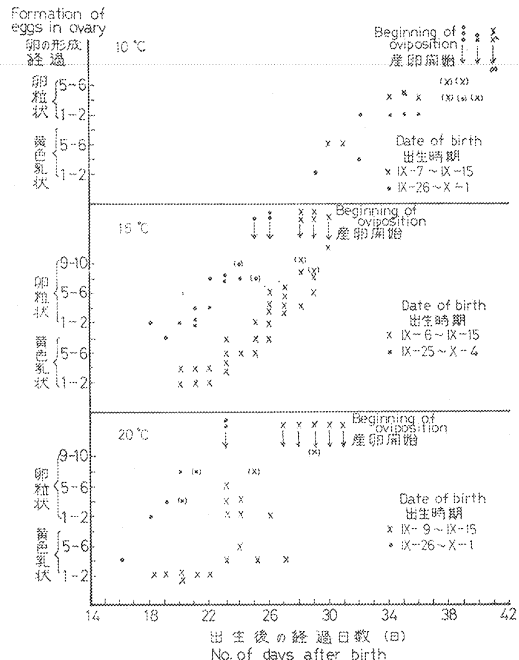


Fig. 60 産卵雌虫の体内における卵の形成経過と温度, 日長時間との関係
Effect of day-length and temperature on the formation of eggs in the ovary of ovipara.

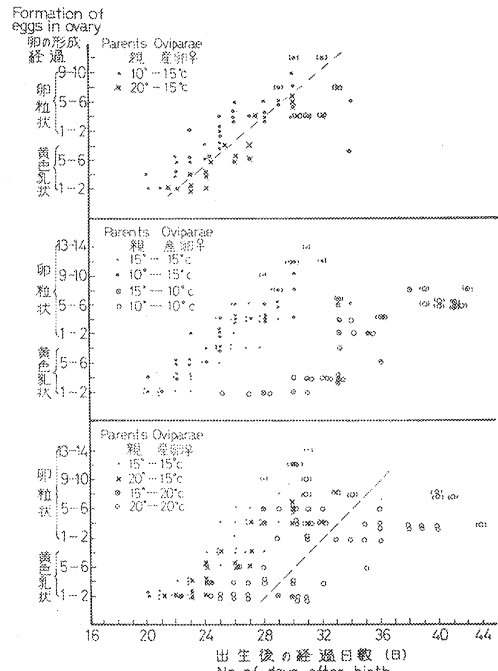


Fig. 61 出生後に温度を変えた場合の産卵雌虫の体内における卵の形成経過
(日長時間 13 $\frac{1}{4}$ h.)

Effect of temperature given during the prenatal period on the formation of eggs in the ovary of ovipara in 13 $\frac{1}{4}$ h days.

の所要日数は 15°C とほとんど変らなくなっている。

これらの結果から、卵の形成、成熟経過は、温度のほか日長の影響を大きくうけているとみられ、この点について日長時間を変えた飼育実験により調査検討を行った。結果は Fig. 60 のとおりで、各温度とも短日になるほど卵の形成、産卵開始は早く、こうした日長の影響はやはり 20°C の高温下で最も強くあらわれ、 10°C では弱まっていることがわかる。またいずれの温度においても、12時間ないし11時間の短日下では卵の形成が比較的せいいつにすすんでいるのに対し、それぞれの温度における産卵雌虫出現の臨界日長 (20°C は $13\frac{1}{2}\text{h}$, 15°C は $13\frac{3}{4}\text{h}$, 10°C は $14\frac{1}{2}\text{h}$)、あるいはそれに近い日長時間 (胎生雌虫と産卵雌虫の両者を産子する日長時間) ではきわめて不せいいつで、異常におくれる個体、もしくは結局卵が形成されない不妊個体も出現する。特に 20°C においてそれが顕著であり、また 15°C にくらべ高温であるにもかかわらず、明らかに卵の形成はおくれる。この際、産卵雌虫自体の発育も遅延し、5 齢経過する個体がみられている。

ところで、このような卵の形成、成熟に対する温度の影響はかなり複雑で、たとえば同じ 20°C でも、産卵雌虫が出生する前、すなわち親の飼育温度が 15°C であった場合は、卵の形成は早く、むしろ 15°C に近い経過をたどり、異常個体もほとんど出現しない。これに対し、親 20°C 、産卵雌虫 15°C にすると、 $15^{\circ}\text{—}15^{\circ}\text{C}$ にくらべおくれる傾向を示す (Fig. 61 の下)。これほどではないが、 $10^{\circ}\text{—}15^{\circ}\text{C}$ 、 $15^{\circ}\text{—}10^{\circ}\text{C}$ においても、一部両温度の中間をたどる個体が生じ (Fig. 61 の中)、 $10^{\circ}\text{—}15^{\circ}\text{C}$ 、 $20^{\circ}\text{—}15^{\circ}\text{C}$ の両者間では、その経過にはっきりとしたちがいが認められる (Fig. 61 の上)、つまり卵の形成経過には、産卵雌虫が出生する前の、親の体内にあった時の温度も関係してくるわけで、特に高温 (20°C) による卵の形成阻害ないし異常なおくれは、親の世代から高温が持続されると顕著となる。

以上要するに、産卵雌虫自体の発育は温度が高いほど早い、体内における卵の形成は必ずしもそれに比例せず、 20°C 前後の高温に達すると逆に遅延し、ことに親の代から高温が続くと、そのおくれがはなはだしくなる。しかしいずれの温度においても、短日になると卵の形成が促進され、産卵開始が早まる。したがって、日長によりその出現時期がほぼ規定されている産卵雌虫においては、早く出現した個体は高温と長日の影響によって卵の形成がおくれ、おそく出現した個体は低温、短日の影響でこれが促進される。野外の自然条件下において、9 月上旬に出生したものが下旬出生のものにくらべ、産卵開始までの所要日数が逆に長く、また産卵開始日が毎年ほぼそろっているのも、このためといえよう。ただし10月はじめと最もおくれ出て出現してきたものでは、発育期がかなり低温になる関係で、ふたたび産卵開始がややおくれるものと思われる。

3—6. 要約と考察

本種の有性虫 (産卵雌虫、雄虫) は、第一義的に光の影響、すなわち日長時間の短縮によって生ずる。この場合、有性虫が出現しはじめる臨界日長時間は、 10°C で $14\frac{1}{2}$ 時間、 15°C で14時間、 20°C で $13\frac{3}{4}$ 時間と温度が高くなるにつれて短くなり、 25°C の高温下では $13\frac{1}{4}$ 時間の短日処理を行っても有性虫は全く出現しない。またこれらの条件の範囲内でみれば、産卵雌虫は低温、短日下で、雄虫は高温、中日 (臨界日長に近い条件) 下で出現しやすく、後者はさらに親の日齢も関係し、中齢以上のものから産出される。

しかしながら、このような短日処理により有性虫が出現するには、卵からふ化してから一定期間の日数 (時間) の経過が必要であり、本種の場合 15°C では、卵のふ化日を基点に、世代数には関係なく約 70 日経過したもので、はじめて短日処理により次世代虫はすべて有性虫となる。

さらに、日長時間は、たんに有性虫の出現の有無に関係があるだけでなく、処理を行った胎生雌虫の産子数、ならびに産卵雌虫の卵の形成、成熟にも影響を与える。前者の場合、 15°C では12時間以下の短日になると産子数は半減しており、後者の場合は、短日になるほど卵の形成、成熟が早く、産卵開始も早まるという現象がみられる。

一般にアブラムシ類の有性虫は、特殊な生活を営む種類をのぞくと、基本的には日長の影響(光周反応)にもとづいて出現するとみてよいであろう(LEES, 1966⁸³⁾)。トドマツオオアブラもその例に属するが、ただこれに温度と時間の要因が加わり、しかもこれらがたんに有性虫の出現時期を決定しているだけでなく、産卵雌虫の卵の形成、成熟に対する影響を通して産卵時期をも規定している点、きわめて特徴的であるといえる。

本種は、札幌付近においては、ふつう4月下旬から5月上旬にかけて卵からふ化し、5月下旬には成虫となる。この間の自然日長は14時間前後、平均気温は 15°C 以下であり、したがって有性虫の出現と日長、温度との関係からみて、場合によっては次世代虫の一部が有性虫となるおそれがある。しかしその後の春から夏への季節変化を考えると、この時期に有性虫が出現することは無意味であり、これが卵からふ化後一定期間、有性虫の出現を抑制するという interval timer の作用となってあらわれているように思える。こうした抑制作用の働らく期間は、 15°C でおおよそ70日とかなり長期間にわたり、札幌付近では7月中旬頃、積雪量が多く春先の気温が低くて卵のふ化日が5月末に延びる地方では、8月中旬ようやくその作用が停止する。もっともこの日数は低温で長く、高温で短くなるといわれるので(LEES, 1960⁸²⁾)、実際にはこれより時期が多少早まっているとみられるが、この点については検討を行っていない。なお interval timer の現象は、これまでいくつかの種で認められているが、生理的にどのような機構にもとづいているのかは、いぜん不明である(LEES, 1966⁸³⁾; DIXON, 1971⁴⁾)。

自然日長は夏至を境に漸次短縮していき、その日長時間が有性虫出現の臨界日長時間に達するのは、温度が 10°C であればいたい7月末(14 $\frac{1}{2}$ 時間)、 15°C では8月15日前後(14時間)、 20°C では8月20日頃(13 $\frac{3}{4}$ 時間)である。野外ではこのような恒温状態が持続されるわけでないが、各温度における出生から産子開始までの所要日数が、それぞれ約40日、20日、15日と、温度によって大きな相違があることを考えると、低温になるほど日長のまだ長い、かなり早い時期からその光周期に反応していないと、有性虫の出現時期がはるかにおくれる結果をまねく。臨界日長時間が低温で長くなっているのはこれをさけるためであり、また温度のいかにかわらず有性虫の出現開始時期がほぼ一定している理由もここにある。

このようにして産卵雌虫は9月上旬に出現しはじめるが、その直前の個体は胎生雌虫として发育し、9月下旬~10月上旬に産子する。これら秋分(日長12時間)以降に有性虫を産子する個体は、短日の影響によって産子数が半減しており、これによりまず有性虫の出現が秋おそくまでに及ばないように制限されるとともに、おくて出生してきた産卵雌虫は、これまた短日に反応して卵の形成、成熟を促進し、産卵開始期を早めている。両性生殖を営む有性虫は、本来卵態というかたちできびしい冬を越すために出現してくるのであって、この機能を十分に発現するには産卵が順調に行われる必要がある。こうした観点からみると、本種の有性虫が外囲条件の季節変化に応じて、実にかくみにその出現期、産卵期を調節していることがわかる。ただし、このような調節にも限界があり、温度が 10°C 前後の低温になると、出生した産卵雌虫自体の发育が大幅に遅延するだけでなく、短日による卵の形成促進効果もほとんど相殺され、産卵開始まで約40日と長期の日数を要する。したがってこの場合は、たとえば9月下旬出生のものは産卵開

始が11月上旬となって、気温的にかなり不利な条件下で産卵が行われることになる。

これらの実験を通して得られたもう1つの興味ある事実は、本種の適応性の問題である。先にもふれた interval timer の実験において、幹母1齢虫から短日処理を継続していった場合、卵のふ化日を基点に約70日経過すると、その子虫がすべて有性虫になるという現象がみられる一方、逆に大部分胎生雌虫を産子する個体を生じ、これらの子孫は短日下で永続的に（25世代まで飼育）胎生を続けるようになる。すなわち、短日下でも胎生を継続しうる条件（温度と食物）が保証されれば、いいかえると越冬を必要としないとなれば、わずか第4世代目と比較的短期間に短日胎生の系統が出現している。このことは新しい条件に対する本種の適応の早さを示しているともいえよう。しかもこの系統の個体は、一たん長日にもどし、ふたたび短日処理をしてもすぐには有性虫が出現せず、すべてが有性虫となるにはやはり約70日の経過を必要としたこと（これは interval timer と同じ作用を保持していることを示す）、また25世代まで飼育を継続しても、繁殖形態に何らの変化もみられなかったことなどからみて、かなり安定したものであるといってよい。くわしい実験は行っていないが、このような短日胎生系は必ずしも幹母より短日処理を行わなくても、その後の世代において短日処理によりすべてが有性虫とならないとき、一部出現する胎生雌虫を継続飼育していても得られる可能性がある。

有性虫出現に関する光周反応はもちろんのこと、interval timer も、卵からふ化した後一定期間は有性虫の出現を必要としないことにもとづいた、種としての1つの適応現象とみれる。こうした適応が外圍条件に応じて比較的速やかに行われやすいことが、本種だけに限らずアブラムシの大きな特徴といえるかもしれない（KENNEDY and STROYAN, 1959²⁰⁾）。

IV 多型現象の生態学的意義、特に個体群変動との関連——総合考察

トドマツオオアブラにみられる多型には、単性生殖を営む胎生雌虫と、両性生殖を行う有性虫（産卵雌虫、雄虫）とがあり、前者はさらに無翅型と有翅型とに分けられる。また同じ無翅胎生雌虫でも、卵からふ化した幹母は、その後の世代のものと質的にかなりちがった点がみられる。これらは形態のみならず生理、生態的特性をも異にし、1年を通じた世代経過を通して、それぞれたがいに機能を分担しあったかたちで生活している。

幹母は、いかなる条件でも必ず無翅型となり、定着性が強く、産子数が100前後と他の2倍以上ある上、産子速度も早いなど、無翅胎生雌虫のなかでも特に繁殖型としての性質が顕著である。したがって、ここで大きく個体数を増大するとともに、産子された多くの子虫（第2世代虫）のうち、一部は移動に適した型、すなわち有翅虫を出現させ、生活領域を拡大する一方、外圍環境から危険の分散、軽減をはかる。他方、有翅虫の移動は分散範囲は広いが、寄主に再定着できるのはごくわずかであり、死亡率のいちじるしい増大をまねきやすい。このため、その後の産子数のあまり多くない世代においては、むしろ移動による死亡率の増大をさけ、寄主に定着して、その場で個体数の増大をはかる。というのは林木自体生息空間が大で、食物としてそうかんたんに不適当にならないからと思われる。

このように本種の有翅虫は、主として第2世代目に集中的に発生する。その出現は長日条件を前提条件としているが、こみあい（crowding）ないし密度とは直接的には無関係であり、この点他の多くのアブラムシとはかなりちがっている。その後の世代においては、日長の短縮による翅型分化の抑制作用をうけ、ただ食物条件が悪いときのみ有翅虫を出現させる。しかし実際の野外においては、こうした例はほと

んどみられていない。このことは、野外では寄生木の食物としての条件がたやすく悪化しないことを示しているが、それとともにこれが、寄主上の密度が高まる前に、第2世代虫における有翅虫の発生、分散によって密度の増大が抑制されているなど、寄生者側の密度の自己規制によってもたらされているとみられることは、きわめて特徴的かつ注目すべき現象といえよう。

有翅虫は無翅虫にくらべ、幼虫期間が1齢長いだけ発育がおそく、産子数も少ない。この点でも前者は移動型、後者は繁殖型としての性質が強い。しかしながら、本種では有翅虫における飛翔一定着一翅筋の退化一産子という行動パターンが必ずしも明瞭でなく、飛翔しなくても産子を開始し、また羽化(成虫化)してから産子を開始するまでの期間も無翅型と変りがない。他方、無翅虫は、若齢幼虫期には定着性が強く、親のまわりに密に集合していわゆるコロニーを形成しているが、老熟すると、特に成虫になるとコロニーから離れて別のコロニーをつくる傾向があり、その移動はかなり活発である。これらの点からみると、有翅型、無翅型の分業化は本種においてはそれほど発達しておらず、両者がたがいに他の機能を補足しあって生活しているように思える。

一般にアブラムシ類の有翅型の出現は密度と密接な関係があり、密度が高まると出現率が高まるという報告が多い(前掲)。こうした有翅型出現の密度依存性をトビバツタと同様な“相変異”としてとらえたKENNEDY (1961)²⁹⁷の論を引用しながら、伊藤(1973)²⁰⁰は、トビバツタもアブラムシ類も不安定な環境に生息しているとの共通点をあげ、これらの種では栄養繁殖型(無翅型、短翅型)と移動型(有翅型、長翅型)という2つの相対立する生活様式を共存させることが、生存価を高める道であった、と述べている。しかしながら、ここであげられている不安定な生息環境は、アブラムシ類においては新芽とか寄生しうる葉齢の制約など食物条件の不安定を指しており、このことは1年生の草本類あるいは落葉性の植物の葉に寄生するアブラムシに対していえる問題である。ところがトドマツオオアブラは常緑針葉樹の、しかも幹枝に寄生するアブラムシである。天然生の稚幼樹、もしくは植栽後10年前後までの幼齢木にしか寄生しえない、あるいはその間にあっても幹から枝へと寄生部位が限定されるという食物の量的、質的な制約はあっても、いったん定着、寄生すれば、枯損しない限り、比較的長い年月にわたって、一応食物が保証されている。この点、他のアブラムシとは大きく異なっており、またその意味では生息環境は安定しているともいえよう。本種の有翅型の出現が直接的には密度と無関係である理由も、ここにあると思われる。

それではいったい、本種における有翅型出現の本質的な意義はなにであり、なぜ第2世代目に集中的に発生させる必要性があったのであろうか。その第1番目の問題は、先にもあげた寄生木における密度の自己規制である。幹母の繁殖力はきわめて大きく、またその後の世代では産子数は半減するが、春から夏への気温上昇にもとづく発育速度の促進も加わって、もしそのまま寄主上で繁殖が続けられれば、まちがいなく過密状態がおとずれる。これは、いかに林木とはいえ寄生木の衰弱を早め、栄養条件の悪化あるいは枯死をもたらして、ともだおれになる危険性を生ずる。したがって、そのような過密が訪れる前に、有翅型の出現、その分散によって予め密度増大の抑制を行っているものと思われる。このことが結果的には、移動分散による寄生の拡大率、それにともなう増殖率の密度依存的低下をもたらし、またそのことによって個体群の安定化が得られるが故に、一種の自己調節作用ともみられるが、有翅型の出現、分散自体は密度と無関係に行われているので、一般にいわれている self-regulation (たとえば WAY and CAMELL, 1971⁵⁸³; 久野, 1972⁸¹¹ など) とは内容を異にし、むしろ pre-regulation とも称すべき現象であろう。

正木 (1974)⁸⁵⁾ は、コオロギ類の翅型の変異、長翅型の出現がやはり日長の影響をうけ、それが密度が高まる季節と密接な関連があるとみられることから、昆虫の相変異について密度依存性の面だけが強調されすぎている点を批判して、次のように述べている。「昆虫の大発生は、生物界の法則に支配されているはずだが、そのおこりかたは、規則的というよりは、むしろ不確実である。数世代のうちに、1 回おこることもあるが、おこらないこともあるだろう。そのような場合に、過密によって相変異をおこすような遺伝子型がつくりあげられていく可能性があるのだろうか。季節とともに環境抵抗の圧力が変化し、それによって生息密度が変動する。その結果、過密が季節的におこる危険がある。こうして規則正しく季節的に変化する環境にたいする適応として、翅型の 2 相が実現した、とみるほうがなっとくがいく。つまり、これも広い意味での季節への適応である」と。トドマツオオアブラの翅型に関する適応、進化も、まさにこのような過程を経て、実現したのではなからうか。

ところで、本種の有翅型の出現最盛期は 6 月下旬から 7 月上旬の初夏の頃で、日長時間が最も長く、北海道ではいちばん温暖な季節でもある。これが密度の最も高まる 8 月になると、気温が高過ぎ飛翔にとっては有利かもしれないが、繁殖の適温が 20°C 前後であることからみて、定着後の繁殖には不利である。その上、9 月にはいとすべて有性虫となってしまうので、移住地であり個体数の増大をみないうちに、きびしい冬を迎えることになる。有翅型の出現を光周反応として、6 月の最も日長時間の長くなる時期、すなわち第 2 世代目に一致させているもう 1 つの理由は、ここにあるように思える。

次に第 2 の問題として、有翅型の出現は、たんに寄主林木上での密度の自己規制という消極的な意義だけでなく、その移動分散によりたえず新しい移住地をさがし求めなければ、種族維持をはかっていけないという積極的な面をもっていることである。そしてこの点に、むしろ本来の意義があるものと思われる。

本種は、もともと天然生の稚幼樹のみを餌とし、きわめて制限された食物条件下で生活してきたものと考えられる。すなわち、トドマツの天然更新が特殊な条件のところをのぞくと必ずしも良好でないということもあって、これら稚幼樹は天然林内に単木的に、あるいは斑状に散在しているのがふつうであり、またこれらの地においては、つぎつぎに継続的に更新が行われることもまれである。たまたま風倒などにより、かなり広い地域にわたっていっせいに更新することはあるが、エゾマツ、アカエゾマツなどと混交している上、いったん成林すると、ふたたびトドマツの更新はみられなくなる。このような条件下にあっては、本種の食物は空間的にも、時間的にも大きく制約され、このため、たえず有翅型の分散によって新しい生息地を求めて移住しなければ、種の生存、発展が望めない。その際、自らの飛翔力の弱さもあって、他の昆虫類のごとくある時期にすべて羽化して飛びたつことは、場合によっては 1 頭も適当な寄主に定着できず、個体群の死滅をまねくおそれがある。したがって、最も多くの子虫が産子された第 2 世代目に、一部は無翅型としてその場に定住させ、一部を有翅型として移住させるというかたちをとったと考えられる。

本種は、3 年、5 年という期間に限ってみれば、一応食物は充分であり、生活は安定している。しかし、10 年、20 年という長期になると、決して食物は保証されておらず、その地から脱出、移住しない限り絶滅の危険性がある。このような相反する食物条件への適応として、定住繁殖型の無翅虫と、移住移動型の有翅虫が分化し、しかもその有翅虫の出現を季節への適応として、個体群の増殖という点からも最もよい時期とみられる第 2 世代目に一致させた、とみてよいのではなからうか。つまり、本種はある地への定住、繁栄、絶滅という歴史をくりかえしながらも、毎年定期的に新たな移住地を求めて飛びたつ有翅虫によって、種としての存続が保証されてきたといえる。

有翅虫の出現が、食物—季節という二重の要因に対する適応の結果であるのに対して、有性虫の出現は、明らかに外界条件の季節変化、すなわち冬の到来に対する直接的な適応とみることができる。この場合、不安定な温度条件よりも、季節変化を確実に伝える日長への反応とし、しかもその反応のしかたを二次的に温度によって変化させながら、有性虫の出現時期だけでなく産卵時期をも調節している点、実にたくみな適応を行っている。

しかしながら、季節変化が急激で、夏から秋へと気温が急激に低下する場合への対応が最も弱い。たとえば高海拔地のごとく、夏の気温が比較的高温であるにもかかわらず、秋になってから気温がいちじるしく低下するような場合は、有性虫の出現開始時期はあまり変わらず、しかし出現した産卵雌虫の発育は大幅に遅延するので、産卵開始がおくれ、冬の早い到来とあいまって、時に産卵不能という事態をまねく。このような条件の地域では、種としての生存維持も困難であり、またこのことが分布を制限する原因ともなる。

同様のことは、北の高緯度地方にもいえよう。緯度が高くなると、一般に夏の低温という影響も加わる。すでに述べたように、札幌付近の日長では温度が 10°C であれば7月末、 15°C では8月半ば、 20°C では8月下旬と、低温ほど有性虫出現への反応開始が早い。しかしこうした調節を行ってさえ、産卵雌虫の出現開始は、温度が 5°C 下がるごとに約5日ほど早まるにすぎない。ところが一方、緯度の高い北に行くにしたがって夏の日長時間は長くなるので、反応開始時期はそれほど変化しないとみてよい。したがって、産卵雌虫の出現開始はいくらか早まっても、限界がある。こうした条件を考えあわせると、秋の低温は、北への分布を制限する決定的な要因にもなっているものと思われる。

本種の地理的分布は、北海道では800m前後以上の高海拔地をのぞけば、一応全域にわたるが、道北地方ではようやく生存を続けている状態で、密度がきわめて低い。井上(1941¹⁸⁾)は、採集された標本の同定によってサハリン南部(旧南樺太)も分布地としてあげており、このあたりが北限とみられる。これに対し、南は本州の東京、長野、山梨までは確認されているが(井上・高井, 1961¹⁹⁾)、WATANABE and TAKADA (1965)⁶²⁾が本種の寄生蜂であるモミオオアブラバチを京都、奈良で採集記録しているので、これらの地方まで分布している可能性がある。有性虫は秋 20°C の高温でも出現し、産卵が行われる。しかし卵の形成、成熟の異常におくれる個体や不妊個体の出現、あるいは有性虫をうむ胎生雌虫の産子数が、秋分以降は日長短縮の影響で半減するなど、秋の高温は必ずしも好条件とはいえない。この問題のほか、夏の高温が南への分布の制限要因として関係してこよう。

WAY や DIXON ら(前掲)は、その一連の研究から、密度に依存した有翅型の出現率、産子数の減少など種内関係が、アブラムシ個体群の密度調節に基本的な役割を果たすと主張している。しかし、これは寄主植物体上における問題であって、これを含む地域個体群の密度変動との関連は必ずしも明瞭でない。種にとって基本的に重要な意味をもつのは、このような局限された場における問題より、その生息空間全域において、種としての生存発展が保証されているかどうかという問題であろう。

すなわち、食物となる寄主植物の空間的、時間的变化を含めて環境の異質性に対してどのように適応し、どのような生活をおくっているのかが実は根本的な問題といえる。寄主への適応を発展させ、そこでどのような密度調節を行い個体群の存続をはかっても、そこから脱出移動した個体の生存が保証されていなければ、個体群は減退の道をたどるであろうし、またそのような寄主が1年限りで消滅すれば、個体群は絶滅するであろう。種がもしこのような狭い範囲の適応、進化を深めていけば、いずれは種の滅亡に至

る。KENNEDY and STROYAN (1959)²⁰⁾ は、多食性 (polyphagous) のアブラムシでは、胎生雌虫は産卵雌虫より 寄主範囲が広く、かつ有翅虫は無翅虫より 寄主への結びつきが弱く、これが寄主植物の拡大につながってきていると述べるとともに、他方農作物の栽培により、特定の植物への結びつきが強まり、寄主範囲をせばめてきていることも指摘している。これらのことから、寄主植物体上における密度調節が種の生存発展にとって有効であるのは、食物の供給が十分に保証されている場合に限られ、もしこの条件がなんらかの原因でみだされるときは、その生存を危うくする。適応していくこと自体が逆に適応性をせばめ、異質な環境での生存力を低下させる原因にもなる。

トドマツオオアブラでは、有翅型の出現が寄主上の密度には無関係であるなど、他のアブラムシ類より適応性がなく、おくれた生活様式をとっているようにもみえる。しかし、その一見無方向とも思われる有翅型の出現の中にも、寄主上における密度の自己規制、地域個体群の密度調節、そしてやがてはおとずれの個体群の絶滅回避という、3つの役割が課せられているのである。これは、食物条件が空間的、時間的に不連続であったことへの対応であり、種の適応、進化の長い歴史の所産でもあろう。

本種は、このような個体群の先駆者としての機能をもった有翅虫と、定住繁殖型の無翅虫と、冬をのりきるため季節変化にたくみに適応した有性虫と、それぞれ特異的な機能を分化させながら、環境の変化、特に食物、気象条件の変化に対応して、種独自の生活様式をつくりあげてきた。本種の野外個体群が、移住一定着、増殖一繁栄、減退一滅亡という変動パターンをくりかえすのも、こうした生活様式の1つの反映であるとともに、これらを通して、一貫してその変動を支配している要因は、基本的には食物条件であるということができよう。

摘 要

トドマツオオアブラは、トドマツ稚幼樹の幹枝部に寄生するアブラムシで、近年、造林地の増大とともに北海道のほぼ全域に被害がまんえんし、トドマツ幼齡造林地の最大の害虫として各地で大きな被害をひきおこすに至っている。このように、本種はトドマツ造林と密接な関連をもって生活領域を広げ、個体数を増大してきた害虫である。したがって被害の発生しにくい、抵抗性のある森林の造成など根本的な防除方法を確立するためには、森林の伐採、造林といった自然の変化に応じたアブラムシ個体群の動態、すなわちその個体数の変動と変動要因を明らかにする必要がある。本研究は、基本的にはこうした観点からなされたものである。

本種は年に6～7世代前後経過し、その間、単性生殖を営む胎生雌虫と両性生殖を行う有性虫（産卵雌虫、雄虫）とが出現、しかも前者はさらに無翅型と有翅型とに分れる。これらは形態のみならず、生理生態的特性も異にし、それぞれ機能を分担しあったかたちで生活している。このため、まずその特異的な生活様式、生態上の特徴を明らかにするとともに、一方では野外における自然個体群の密度変動、他方多型の出現機構ないしは個体群変動における多型の果す役割、といった両面から調査検討を加え、これらを通して本種の個体群動態の解明を試みた。

1) 造林地における本種の個体数は、季節的には、春の幹母（第1世代虫）成虫期から秋の有性虫の成虫期までの間と、それ以降卵期を経て翌春の幹母成虫期に至る間と、それぞれ山型の曲線を画いて変動する。一方、長期年変動も、植栽後6～7年前後をピークとする大きな山型の曲線を画き、10年目頃には個体数は減少する。

2) 個体数の春から秋までの季節変動をみると、アブラムシの侵入初期では春(6月)から夏(8月)への密度上昇がきわめて大きく、夏から秋(10月)まではほとんど減少していない。中期では夏の密度上昇が鈍化して秋の減少が大きくなり、後期には夏の密度上昇の鈍化に加えて秋の減少がさらにいちじるしくなる。その結果、春～秋間の密度が、侵入初期では秋 $\gg$ 春、中期では秋 $\approx$ 春、後期では秋 $<$ 春となり、これがアブラムシ侵入後10年間の個体数の年変動を山型にする大きな要素になっている。

3) 春から夏への密度の増大は、一部無翅虫の移動も含め、主として第2世代目に集中的に出現する有翅虫の分散による寄生の拡大によってもたらされる。しかるに、密度の上昇、寄生率の増大にともなう寄生の拡大が制約され、移動分散に際しての死亡率が増加するために、増殖率は密度依存的に低下する。ただし、夏季異常高温のときは、木が小さい間は、地際の根元部分、あるいは共生しているトビイロケアリの作った土莖(果状の土の覆い)内に移動して高温の影響を緩和しうが、木が大きくなると、寄生部位が樹頂部や枝に限定されてくるので、高温を回避する行動がとれず、密度増加がいちじるしく抑制される。

4) 夏～秋間の密度の減少率は、植栽後の経過年数、林木の生育にともなう大きくなる傾向が認められる。その主たる原因は、林木の生長にともなう寄生部位の制限が、アブラムシ自体の行動の制約、共生しているアリ類の保護効果の減殺を招き、これらを通して天敵の作用が年とともに強まっていくことにあると考えられる。

5) 秋から翌春までは、産卵によって密度が増加し、卵の越冬、ふ化、幹母成虫へと経過するにしたがい減少していく。このうち、産卵にもとづく密度の増加率は有性虫の密度に依存して低下するが、これは密度の増大とともに、産卵雌虫の移動分散による死亡率が増加するためと思われる。卵～幹母成虫間の死亡率は幹母幼虫の死亡率に応じて変動しており、これに最も強く関与している要因として寄生木の枯損がある。侵入初期の木が小さい間は、冬から春にかけて寄生木の枯死する割合が高く、このため春の密度を大きく低下させ、密度上昇をおくらせる原因となる。

6) 植栽木の生育にともなうアブラムシの寄生部位が限定されてくる上、しだいに寄生できなくなるということが、春～夏間の寄生の拡大の制約、夏～秋間の密度の減少率の増大にも関係し、これがまた植栽後10年以上になると、寄生が消滅していく決定的な要因になっている。

7) 天然生稚樹の更新地では、造林地にくらべると寄生もひろがらず、密度もきわめて低く保たれている。これらの林地においては、寄生可能な林木や寄生部位の制限のほかに、寄主自体が点状に散在し、また他樹種と混在しているなど食物条件の制約がさらに大きい。したがって、アブラムシの分散定着がいちじるしく阻害されること、また天敵類の相対密度が高く、定着後の増殖も抑制されているとみられることなどが、このような低密度に保持されている原因と考えられる。

8) それぞれの季節、あるいは寄生の年次推移の各段階で、直接個体数の変動を支配する要因にはちがいがみられるが、これらを通してその変動を大きく規制している要因は食物条件とみられる。このほかの要因としては、気象条件、天敵がある。前者は、密度の地域変動という点からみれば、その地の密度レベルを決定し、また分布を制限する原因ともなう重要な意味をもっている。しかしいずれの要因も、寄生部位の限定、それにともなう行動の制約あるいはアリの保護効果の減殺という問題と関連して、食物条件と密接に結びついて作用している点、きわめて特徴的な現象といえる。

9) 本種が食物条件の制約をあまりうけずに、有翅虫や産卵雌虫の移動分散など密度の自己規制ないし

自己調節を通して 個体群密度の安定化をはかれるのは、造林地においては 植栽後 6～7 年前後までである。したがって、このような若い造林地が相接続して次々に造成されていけば、本種は気象、天敵といった外的要因の密度制御の作用を回避もしくは軽減しながら、種内関係にもとづいた密度調節により安定した個体群を維持していける。近年、トドマツ造林地の増大とともに急激に個体数を増大、幼齢造林地の最大の害虫になるに至った理由もここにある。

10) 本種にみられる多型のうち、有翅胎生雌虫は主として第 2 世代目に集中的に発生する。この有翅型の出現は親の代から長日条件にあることを前提とし、さらに出生後 1 齢虫時代にこみあい (crowding) を通じた個体相互間の接触刺激の存在が必要である。その際食物条件の良否が出現率に関係し、また食物 (栄養) の悪化自体だけでも翅型の分化を促進する。ただし、第 2 世代虫だけは有翅型の出現にこみあい反応を必要とせず、密度とも無関係である。

11) 実際の野外においては、有翅虫は第 2 世代以外ほとんど発生しない。これはその後の世代では、日長の短縮による翅型分化の抑制作用をうけるほか、寄主上の密度が高まる前に、第 2 世代虫における有翅虫の発生分散によって、寄生木のおもな食物としての条件が悪化しないよう予め密度の自己規制が行われていることも、大きく影響しているとみられる。

12) 本種の寄生は、天然生の稚幼樹か植栽後 10 年前後までの幼齢木に限られ、時間的にも空間的にも食物が大きく制約されている。したがって、有翅虫の分散によりたえず新しい生息地を求めて移住しなければ、種としての存続は保証されない。その際、自らの飛翔力の弱さもあって、場合によっては 1 頭も適当な寄主に定着できず、個体群の死滅を招くおそれがある。このため最も多くの子虫が産子された第 2 世代目に、一部は無翅型としてその場に定住させ、一部を有翅型として移住させるというかたちをとったと考えられる。

13) 以上のごとく有翅型の出現には、寄主上の密度の自己規制、その林地における個体群の密度調節、そして寄生の制約によりやがてはおとずれる 個体群の絶滅回避という 3 つの重要な役割が課せられている。

14) 有性虫は第一義的に光の影響、すなわち日長時間の短縮によって生ずる。その臨界日長時間は、温度 $10^{\circ}\sim 20^{\circ}\text{C}$ の範囲内では温度が高くなるほど短くなり、 25°C の高温下では短日処理を行っても出現しなくなる。また日長時間は有性虫をうむ胎生雌虫の産子数、ならびに産卵雌虫の卵の形成、成熟にも影響を与え、前者の場合、12 時間以下の短日、すなわち秋分以降の日長下では産子数は半減し、後者の場合は、短日になるほど卵の形成、成熟が早く、産卵開始も早まるという現象がみられる。なお短日処理により次世代虫がすべて有性虫となるには、卵からふ化してから一定期間の日数 (15°C で約 70 日) の経過が必要である。

15) 有性虫の出現は、明らかに外界条件の季節変化、すなわち冬の到来に対する適応とみることができる。この場合、不安定な温度条件よりも、季節変化を確実に伝える日長への反応とし、しかもその反応のしかたを二次的に温度によって変化させながら、有性虫の出現時期だけでなく産卵時期も調節していることが、大きな特徴点といえる。

16) 本種は、個体群の先駆者としての機能をもった有翅虫と、定住繁殖型の無翅虫と、冬をのりきるため季節変化にたくみに適応した有性虫と、それぞれ特異的な機能を分化させながら、環境の変化、特に食物、気象条件の変化に対応して、種独自の生活様式をつくりあげてきた。本種の野外個体群が、移住一定

着、増殖—繁栄、減退—減亡という変動パターンをくりかえすのも、こうした生活様式の1つの反映であるとともに、これらを通して一貫してその変動を支配している要因は、基本的には食物条件であるということができる。

文 献

- 1) 秋田米治：トドマツ稚幼樹の樹上にいるクモ類の季節的消長，83回日林講，304～307，(1972)
- 2) 秋田米治：トドマツ稚幼樹の樹上にいるクモ類の季節的消長およびアブラムシ類に対する捕食について，84回日林講，315～317，(1973)
- 3) CLARK, L. R., P. W. GEIER, R. D. HUGHES and R. F. MORRIS: The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen, London, 232 pp., (1967)
- 4) DIXON, A. F. G.: Quality and availability of food for a sycamore aphid population. A. WATSON ed., Animal population in relation to their food resources, Proc. Brit. Ecol. Soc. Symp. 10, Oxford, 271～287, (1970)
- 5) DIXON, A. F. G.: The 'interval timer' and photoperiod in the determination of parthenogenetic and sexual morphs in the aphids, *Drepanosiphum platanoides*. J. Insect Physiol. 17, 251～260, (1971)
- 6) DIXON, A. F. G. and D. M. GLEN: Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L.. Ann. appl. Biol. 68, 11～21, (1971)
- 7) DIXON, A. F. G. and M. LOGAN: Population density and spacing in the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (SCHR.), and its relevance to the regulation of population growth. J. Anim. Ecol. 41, 751～759, (1972)
- 8) DIXON, A. F. G. and S. MCKAY: Aggregation in the sycamore aphid *Drepanosiphum platanoides* (SCHR.) (Hemiptera: Aphididae) and its relevance to the regulation of population growth. J. Anim. Ecol. 39, 439～454, (1970)
- 9) HILLE RIS LAMBERS, D.: Polymorphism in Aphididae. Ann. Rev. Ent. 11, 47～78, (1966)
- 10) 平野千里：昆虫と寄主植物，共立出版，202 pp., (1971)
- 11) INOUE, M.: Two new species of Aphididae from Hokkaido. Ins. Mats. 10, 128～134, (1936)
- 12) 井上元則：針葉樹を害する蚜虫類に就て，北海道林試時報，14, 1～33, (1938)
- 13) 井上元則：北海道，樺太及東北地方に於ける針葉樹に寄生する蚜虫類，北海道林試時報，33, 1～36, (1941)
- 14) 井上元則：トドマツオオアブラの被害防除に関する試験成績，北海道林試時報，53, 1～36, (1944)
- 15) 井上元則・高井正利：針葉樹寄生オオアブラの被害とその生態的防除，林試北海道支場年報(1960)，216～227, (1961)
- 16) 井上元則・高井正利：針葉樹寄生オオアブラの被害とその生物的防除 (II)，林試北海道支場年報 (1961)，111～127, (1962)
- 17) 井上元則・山口博昭：トドマツ造林地におけるアブラムシ類 (第1報)，苫小牧地方の被害及びアリとの関係，林試北海道支場業務報告，特別報告，3, 28～41, (1955)
- 18) IRÔ, Y.: Time required for settling of alate parthenogenetic viviparae of *Rhopalosiphum maidis* FITCH on the barley plant. Jap. J. appl. Ent. Zool. 4, 258～259, (1960)
- 19) 伊藤嘉昭：生命表 (1, 2)，植物防疫，25, 249～252, 287～290, (1971)
- 20) 伊藤嘉昭：密度効果とこみあい効果，生物科学，25, 134～143, (1973)
- 21) 巖 俊一：生命表 (3, 4)，植物防疫，25, 379～385, 497～501, (1971)
- 22) JOHNSON, B.: Wing polymorphism in aphids, II. Interaction between aphids. Entomologia exp. appl. 8, 49～64, (1965)

- 23) JOHNSON, B.: Wing polymorphism in aphids, III. The influence of the host plant. Entomologia exp. appl. 9, 213~222, (1966)
- 24) JOHNSON, C.G.: Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London, 763 pp., (1969)
- 25) JOHNSON, B. and P.R. BIRKS: Studies on wing polymorphism in aphids, I. The developmental process involved in the production of the different forms. Entomologia exp. appl., 3, 327~339, (1960)
- 26) 河田和雄: ダイコンアブラムシの有翅型出現におよぼす密度効果, 農学研究, 53(1, 2), 15~19, (1969)
- 27) KENNEDY, J.S.: Continuous polymorphism in locusts. J.S. KENNEDY ed., Insect polymorphism, Sym. Roy. Ent. Soc. London 1, 80~90, (1961)
- 28) KENNEDY, J.S. and L. GRAWLEY: Spaced-out gregariousness in sycamore aphids, *Drepanosiphum platanoide* (SCHRANK) (Homoptera, Callaphididae). J. Anim. Ecol. 36, 147~170, (1967)
- 29) KENNEDY, J.S. and H.L.G. STROYAN: Biology of aphids. Ann. Rev. Ent. 4, 139~160, (1959)
- 30) 小山良之助: 日本における森林害虫の流行病に関する研究 (第1報), 病原体のリスト, 林試研究報告, 112, 23~31, (1959)
- 31) 久野英二: ツマグロヨコバイの個体群における密度の自然調節, 生物科学, 23, 195~202, (1972)
- 32) LEES, A.D.: The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* BUCKTON, II. The operation of the 'interval timer' in young clones. J. Insect Physiol. 4, 154~175, (1960)
- 33) LEES, A.D.: The control of polymorphism in aphids. Adv. Insect Physiol. 3, 207~277, (1966)
- 34) MACGILLIVRAY, M.E. and G.B. ANDERSON: Production of apterous and alate progeny by apterous and alate viviparae of *Macrosiphum solanifolii* (ASHM.) (Homoptera: Aphididae). Can. Ent. 90, 241~245, (1958)
- 35) 正木進三: 昆虫の生活史と進化, 中央公論社, 208 pp., (1974)
- 36) 松崎清一: 環境諸害に対する林木組織の反応——トドマツ樹皮組織の反応を中心にして——, 日林誌, 54, 287~294, (1972)
- 37) 松崎征美・桐谷圭治: イネアカアブラムシの多型現象に及ぼす親の日齢効果の意義, 14回応動昆虫大会講演, 岡山, (1970)
- 38) 松崎征美・桐谷圭治: イネアカアブラムシの翅型決定機構, 15回応動昆虫大会講演, 東京, (1971)
- 39) MORRIS, R.F.: Sampling insect populations. Ann. Rev. Ent. 5, 243~264, (1960)
- 40) MORRIS, R.F. and C.A. MILLER: The development of life table for the spruce budworm. Can. J. Zool. 32, 283~301, (1954)
- 41) NODA, I.: The emergence of winged viviparous female in aphid. II. The influence of starvation in *Rhopalosiphum prunifoliae*. Mem. Ehime Univ. Sect. 2, ser. B, 2, 309~316, (1956)
- 42) NODA, I.: The emergence of winged viviparous female in aphid. III. Critical period of wing development in *Rhopalosiphum prunifoliae*. Jap. J. appl. Ent. Zool. 2, 53~58, (1958)
- 43) 野田一郎: アブラムシの無翅型と有翅型, 植物防疫, 13, 439~443, (1959)
- 44) NODA, I.: The emergence of winged viviparous female in aphid. VIII. Ecological significance of the emergence of winged forms in the life cycle of aphid. Jap. J. appl. Ent. Zool. 4, 57~63, (1960)

- 45) 小川 宏: アブラムシの「はね型」分化, I, II, ミチューリン生物学研究, 8, 38~41, 121~129, (1972)
- 46) SHAW, M. J. P.: Effect of population density on alienicolae of *Aphis fabae* Scop. I. The effect of crowding on the production of alatae in the laboratory. *Ann. appl. Biol.* **65**, 191~196, (1970)
- 47) SHAW, M. J. P.: Effect of population density on alienicolae of *Aphis fabae* Scop. II. The effect of crowding on the expression of migratory urge among alatae in the laboratory. *Ann. appl. Biol.* **65**, 197~203, (1970)
- 48) 志賀正和: アブラムシ類の個体群動態, 植物防疫, **24**, 87~94, (1970)
- 49) SUTHERLAND, O. R. W.: The role of the host plant in the production of winged forms by two strains of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J. Insect Physiol.* **15**, 2179~2201, (1969)
- 50) TOBA, H. H., J. D. PASCHKE and S. FRIEDMAN: Crowding as the primary factor in the production of the agamic alate form of *Therioaphus maculata*. *J. Insect Physiol.* **13**, 381~396, (1967)
- 51) WATANABE, C.: Description of three new species of *Aphidius* parasitic on some aphids of coniferous trees. *Ins. Mats.* **15**, 106~111, (1941)
- 52) WATANABE, C. and H. TAKADA: A revision of the Genus *Pauesia* Quils in Japan, with description of three new species (Hymenoptera: Aphidiidae). *Ins. Mats.* **28**, 1~18, (1965)
- 53) WAY, M. J.: Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann. Rev. Ent.* **8**, 307~344, (1963)
- 54) WAY, M. J.: Intra-specific mechanisms with special reference to aphid populations. T. R. E. Southwood ed., *Insect abundance*, Sym. Roy. Ent. Soc. London **4**, 18~36, (1968)
- 55) WAY, M. J. and C. J. BANKS: Intra-specific mechanisms in relation to the natural regulation of numbers of *Aphis fabae* Scop.. *Ann. appl. Biol.* **59**, 189~205, (1967)
- 56) WAY, M. J. and C. J. BANKS: Population studies on the active stages of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. on its winter host *Euonymus europaeus* L.. *Ann. appl. Biol.* **62**, 177~197, (1968)
- 57) WAY, M. J. and M. CAMMELL: Aggregation behaviour in relation to food utilization by aphids. A. WATSON ed., *Animal population in relation to their food resources*, Proc. Brit. Ecol. Soc. Symp. **10**, Oxford, 229~247, (1970)
- 58) WAY, M. J. and M. E. CAMMELL: Self regulation in aphid populations. P. J. den Boer and G. R. Gradwell ed., *Dynamics of populations*, Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul., Oosterbeek, 232~242, (1971)
- 59) 山口博昭: トドマツ造林地におけるアブラムシ類——造林地の虫害問題と関連して——, 森林防疫ニュース, **5**, 105~109, (1956)
- 60) 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, 75回日林講, 403~404, (1964)
- 61) 山口博昭: トドマツオオアブラムシの個体群動態, 被害解析, 防除 (その1), 森林防疫ニュース, **16**, 250~252, (1967)
- 62) 山口博昭: トドマツオオアブラムシの個体群動態, 被害解析, 防除 (その2), 森林防疫ニュース, **17**, 5~9, (1968)
- 63) 山口博昭: トドマツオオアブラの発生環境と被害よりみた危険地帯の地域区分, 林試北海道支場年報 (1969), 166~167, (1970)
- 64) 山口博昭: トドマツオオアブラの多型現象とその生態学的意義, 日本育種学会, 日本作物学会北海道支部会報, **11**, 50~60, (1971)

- 65) 山口博昭：森林害虫の被害診断とその対策（5），IV 害虫の手引（2），北方林業，**24**，56～59，（1972）
- 66) 山口博昭：森林害虫の総合防除，深谷昌次，桐谷圭治編，総合防除，講談社，359～402，（1973）
- 67) 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）
- 68) 山口博昭・平佐忠雄・高井正利：トドマツオオアブラの個体数変動にみられる二，三の特徴，76回日林講，355～357，（1965）
- 69) 山口博昭・平佐忠雄・高井正利：トドマツ，カラマツに寄生するオオアブラ類の天敵とその利用（永年作物害虫の生物的防除に関する研究），農林水産技術会議研究成果，**28**，93～106，（1966）
- 70) 山口博昭・高井正利：トドマツオオアブラの寄生のひろがりと薬剤撒布の影響，林試北海道支場年報（1959），163～167，（1960）
- 71) 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，（1967）

**Biological Studies on the Todo-fir Aphid,
Cinara todocola INOUE, with Special Reference to
its Population Dynamics and Morph Determination**

Hiroaki YAMAGUCHI⁽¹⁾

Summary

The Todo-fir aphid, *Cinara todocola* INOUE, infests the branches and stems of young Todo-fir, *Abies sachalinensis* Fr. SCHMIDT. Damage caused by this aphid was not considered particularly serious until a large scale planting program started in 1958. Since then, the aphid population has increased rapidly with increasing areas of plantations, and now this insect is one of the most destructive pests in young Todo-fir plantations in Hokkaido.

Studies described in the present paper were started in 1958; however, most of the work was done from 1962 to 1973. Natural population changes were studied prior to 1972. Polymorphism and its role in the population changes were studied from 1967 to 1973. Through these studies the writer has tried to clarify the population dynamics of the Todo-fir aphid. The ultimate aim of this continuing project is to establish a silvicultural control or integrated control system for this aphid.

Biology of the aphid

Life history

The Todo-fir aphid is holocyclic and a monoecious species. Eggs hatch in late April or early May to give apterous parthenogenetically reproducing fundatrices (1st generation). Part of the offspring produced develop into alate virginoparae which emerge and disperse from late June to mid-July. Consequently, the number of trees attacked is increased remarkably during this period. Winged females also appear in the 3rd generation but the proportion is quite small. In subsequent parthenogenetic generations almost no alatae emerge in the field. In September apterous oviparae and alate males are produced, which mate and the oviparae lay overwintering eggs on needles from mid-October to mid-November (Figs. 1 and 2, and Plates 1 and 2).

Development and reproduction

There are 3 larval instars in apterae, including fundatrices, and 4 in alatae. Larval development of the alatae takes 1 instar, or about 5 days at 15°C longer than that of the apterae. The fecundity of fundatrices is very large. The average number of offspring produced is approximately 103 compared with 46 in the other apterae and 35 in alatae at 15°C (Table 1). Although the number of larvae produced by apterae is reasonably constant over the successive generations, it is recognized to be different according to clones or rearing conditions. The last-born individuals or those reared under high densities are less fecund (Table 2). Temperatures also influence fecundity as well as the rate of development (Table 3). The number of offspring produced is nearly equal at 15°C and 20°C, and much less at 10°C and 25°C. The larval period is inversely related to temperature within the range 10°C~20°C, but at 25°C it does not shorten further. Above 25°C the larvae would not settle on the host, thus rearing

Received August 8, 1975

(1) Hokkaido Branch Station

through the larval stage was impossible. The threshold temperature below which no development occurs is approximately 3°C.

Both apterous oviparae and alate males have a total of 4 larval instars but some of the oviparae moult 5 times at a high temperature of 20°C. As in virginoparae, the rate of larval development in oviparae is proportional to temperature (Table 4). The preoviposition period, however, is somewhat complicated because it is greatly influenced by photoperiod (Table 5). It becomes shorter with decreasing day-lengths at any given temperature, indicating the longest duration in the earliest-born oviparae (born in early September) and the shortest in the latest-born ones (born in early October). The differences between them are larger at higher temperatures (Detailed results will be shown later). Preoviposition lasts longer at 20°C than at 15°C, so that the number of days required from birth to beginning of oviposition is the same at both temperatures.

Eggs are produced most abundantly by oviparae reared at 15°C and no eggs are deposited below 5°C (Tables 5 and 6). The overwintering eggs require a period of chilling before the rising temperature of spring causes resumption of their embryonic development (Tables 7 and 8). The threshold temperature of the development is about 3°C (Table 9 and Fig. 4).

Attack and dispersal

The Todo-fir aphid attacks only saplings below about 2 m in height. Infestations, therefore, occur mainly on plantation trees less than 10 years old. For some 3 or 4 years after planting, the aphids feed on almost all parts of stem and branches of a tree. Thereafter, their feeding places are gradually restricted to the upper part of the stem or a part of the branches as a tree grows. Thus the restriction of the aphids' food will be a fatal factor terminating their attacks.

The fundatrices are relatively sessile while the apterous virginoparae of the later generations are more agile. Although the larvae of immature stage usually gather around their mothers and do not move, the 3rd instar larvae and teneral adults often leave the aggregate which they have formed. This movement of apterae seems to be based on an innate locomotive behavior but appears accelerated by extrinsic factors such as deterioration of host trees or high densities. When an infested tree is large, apterae remain within a tree. However, when a tree is small, some of them walk away from the host where they developed. This movement results in emigration to the surrounding trees probably with considerable losses in the field.

Dispersal into uninfested trees takes place mostly by alatae, most of which emerge in the 2nd generation. The alatae in this generation are produced density-independently, whereas in the subsequent generations crowding as well as nutrition has a significant effect on the development of alatae.

The apterous oviparae in the matured larval and adult stages tend to keep away from each other and to disperse to terminal twigs of a tree where they deposit their eggs (Fig. 5). This dispersion sometimes extends to the surrounding trees, especially under high population densities.

Ants associated with the aphid

As in many aphid species, the Todo-fir aphid is attended by various species of ants (Table 11). *Lasius niger* L., a dominant species throughout the aphid infested plantations, encloses the colonies of aphids within shelters constructed of nest material. The shelters are built from the base of stem upward and sometimes surround the entire stem when the infested

trees are small. *Camponotus obscuripes* MAYR and *Myrmica* spp. are also common, the latter being the most prevalent species in shaded stands. From their influence on the ant aphid population, however, they are not so important as *L. niger* since the numbers of attendants are relatively few and they build quite small or no shelters (See Plate 2).

Natural enemies

Insect natural enemies, numbering 24 species of 8 families, have been recorded (Table 12). Three of these are hymenopterous parasites, of which *Pauesia momicola* WATANABE et TAKADA is considered to have been incidentally imported to Hokkaido from Honshu, the main island of Japan. This species was first found in Hokkaido in 1961 and thereafter it has become the most common parasite.

The other 21 species are predators. From the amount of aphids consumed in insectary rearing, they are divided into three groups. The important group of predators that show a high food consumption are the first 2 species of coccinellids, the first 4 species of syrphids, chrysopids and forficulids. (See Table 12).

Many predacious spiders were collected on the aphid infested trees. As their population densities are generally kept at a high level through the seasons, predation by spiders seems to play an important role especially on checking establishment of the aphids emigrated on host trees.

A fungus disease, *Entomophthora aphidis* HOFFM. is reported to affect the Todo-fir aphid, but no diseased aphids were recorded in this study.

Natural population changes in the field

Population estimation

A double sampling method was adopted to estimate the aphid population in the field. The aphid infestations on a tree were classified into 5 classes (Table 13). Five sample trees of each class were taken and the number of aphids were counted at about 20 days intervals from June to October. The results indicated no significant differences among the dates sampled, so the mean number of aphids per class of infested tree was obtained (Table 14). In each study plot comprising from 100 to about 800 trees according to the conditions, only the infestation classes were examined and population density was estimated by applying the relation mentioned above.

The population of natural enemies was measured by counting directly or by beating an extra 10 to 25 trees.

Population changes in plantations

Seasonal population change of the Todo-fir aphid through a year was characterized by a mountain-shaped curve with two peaks (Fig. 1). The population density, which began to increase in early June with initiating larviposition by the adult fundatrices, reached a peak in August and then declined to low levels in October when the adult sexuals appeared. Thereafter, a slight increase of the density was induced by oviposition but it decreased again as the overwintering eggs developed into adults.

After invasion of the aphids into a newly established plantation, the annual population changes indicated a large mountain-shaped curve and the aphids' infestations almost subsided around 10 years after planting (Figs. 6 and 7). The population, as mentioned above, fluctuated within a year. The pattern of seasonal population changes from June to October, however, was recognized to vary in a certain definite manner in successive years (Fig. 8). As the aphid infestations progressed and the planted trees grew larger, the rate of population increase from

June to August tended to become smaller and at the same time, the rate of population decrease from August to October became larger. As a result, the population densities in autumn were much larger than those in spring in the early years, slightly larger or nearly equal in the middle years, and less in the later years. This seemed to be a main cause that the annual population changes indicated a mountain type during about 10 years of the aphid infestations.

The population increase from spring to summer is closely related to increasing the number of trees attacked which mostly results from dispersal by alatae in the 2nd generation (Table 16 and see Fig. 45). As the number of trees attacked or the population density increases, however, the incidence of aphid attacks is held down probably by decreasing the suitable host trees, and consequently the rate of population increase declines density-dependently (Figs. 9 and 10). Unusually high temperatures during summer halted the population growth only when the trees attacked grew large. When the trees were small, the aphids would be able to avoid the temperature's influence either by moving to the base of trees or by concealing themselves inside the shelters constructed by attendant ants.

The rates of population decrease from summer to autumn have a tendency to become larger year after year except for the first 2 or 3 years after the aphid invasion (Fig. 11). These increasing mortalities during this period may be attributed to the effects of natural enemies whose action was encouraged by the restriction of aphid feeding places and by the subsequent reduction in the protective action of attendant *L. niger* constructing shelters (Figs. 12 and 13).

The rates of population increase induced by oviposition decrease with increasing the population densities of adult sexuals, and this seems to be caused by an increase in dispersal loss of oviparae searching for a suitable oviposition site (Fig. 25). From eggs deposited in autumn to adult fundatrices in the following spring, the survival rates of aphids were remarkably high so that the population declines during this period were not inordinately sharp (Tables 20 and 21). The total generation mortalities are closely correlated with the spring mortalities including failure to hatch (Fig. 26). These spring mortalities are strongly influenced by death of host trees attacked which mostly occurred in early spring (Tables 18 and 22). Mortality rates of the infested trees were so high in early stages of forest development that the population increase of aphids was slowed down for the first 2 or 3 years after the aphid invasion (Table 18 and see Fig. 7).

Similar results as described here were also obtained in some other plantation in different districts (Figs. 14~19, 22, 24, 33; See especially Figs. 41, 42, 44~46).

Population changes in natural regenerated stands

In natural forests the aphid population densities were kept at quite low levels (Figs. 29 and 30). Young naturally regenerated Todo-fir trees were usually scattered or distributed in patches and intermixed with other tree species even in open stands which were established after clear cutting or wind damage. Under these conditions, the rates of increase in the number of trees attacked was kept low by the high dispersal loss of aphids (Fig. 31). This and the high relative densities of natural enemies to the hosts are considered to be the main causes of the aphid populations remaining at low densities.

Changes in population densities among different districts

The aphid infestations or the population densities in plantations were related to number of years after planting, so their changes in different districts should be compared in the same aged plantations. Of three districts investigated, one district with a high elevation of about

700 m showed quite low population levels during 3 years when they were supposed to attain the peak (Fig. 33). The reason for this are probably that cool spring temperatures delayed the population increase and also that extremely low temperatures in autumn affected the oviposition activities by oviparae and often made it impossible for them to deposit their eggs (Table 24).

From the results of general surveys throughout Hokkaido, the heavily infested areas were found to be associated with cumulative temperatures which were obtained by accumulating the monthly mean temperature above 5°C from April to August (Fig. 38). Usually, aphids threaten to cause heavy infestations in districts with the accumulated temperature above 45°C and light or no infestations occurred in districts below 40°C.

Conclusion

In each season or each stage of forest development of the plantations, the main factors responsible for the aphid population dynamics change as the plantations mature (Table 25). However, the most important factor is concluded to be that of food condition, because the effects or actions of other factors are closely associated with the quality and quantity of the food supply. For example, high temperature in summer causes a great reduction in the aphid number only when the host trees grow large and the aphid feeding is limited to the upper part of stem or branches. Also natural enemies play an important role under the same situation. Restriction of food supply becomes a fatal factor terminating the aphid infestation in a given plantation.

The Todo-fir aphids can increase their populations and keep them to a high level until 6 or 7 years after the establishment of plantations. During these periods the aphids not only keep away from the direct effects of climatic factors and natural enemies by their behavioral attributes and by the protective action of attendant ants, but also stabilize their population on a tree through self-limiting or self-regulating mechanisms resulting from the dispersal of alatae or oviparae. If, therefore, successive planting operations of Todo-fir were carried out extensively in the same region, the aphids would be able to maintain the high population level permanently. An increasing abundance of young Todo-fir in plantations is the reason why the aphid infestations have developed into one of Hokkaido's most destructive pests.

Morph determination and ecological significance of polymorphism

The development of alate virginoparae

<Appearance of alatae under natural conditions>

In the field the alate virginoparae appear most abundantly in the 2nd generation and very few in the 3rd generation. Almost no alatae emerge in the subsequent parthenogenetic generations (Table 26).

<Photoperiodic influence>

When the aphids were reared continuously under long day (15 h and 18 h) conditions at 15°C from egg hatch, a high percentage of alatae developed in the 3rd and even in the 4th generation. In contrast, none or only a few alatae developed through the generations tested when reared under short day (11 h and 13 $\frac{1}{4}$ h) conditions (Table 27). Under natural illumination in a plant growth room, alatae appeared in the 3rd generation in a proportion similar to that observed in the 2nd generation, but the percentages of alatae developed every ten days showed a sharp decline as the day-length shortened below about 15 h (Table 27 and Fig. 47).

Another interesting result indicating the effect of day-length on the appearance of alatae

among the offspring produced decreased with short day ($13\frac{1}{4}$ h and 14 h) photoperiod treatment. This occurred in the 2nd generation in June when the natural day-length was longer than 15 h. The proportion increased under long day (16 h) treatment in the 4th generation from late July to August when the natural day-length was around 14 h (Fig. 48).

From these results, at least the induction of alatae is influenced by photoperiod, i. e. suppressed by short day-length. This inhibitory effect does not occur in a given single generation but it does so through the exposure of both mothers and offspring to short day-lengths. In all the experiments described here, the aphids were reared in groups of 3 to 5 on a 1-year old seedling.

<Crowding response>

When the aphids were reared in isolation from birth, none or few alatae developed, whereas when reared in crowds, high percentages of aphids became alatae even in an aphid density of 2 per 1-year old seedling (Experiments No. II and III in Table 28).

On the other hand no differences were observed in the proportion of alatae developing among the offspring whose mother had been reared in crowds and singly (Experiment No. I in Table 28). Therefore, responsiveness to crowding was postnatal. The development of alatae was determined by whether the 1st instar larvae were crowded together in the time of 3 days after birth at 15°C and the intensity of the response increased as the duration of crowding was extended from 3 to 5 days, late in the 1st instar (Fig. 49).

As will be mentioned later, however, crowding seemed to be a secondary factor in inducing the appearance of alatae, because a high percentage of alatae would develop in the 2nd generation or under the deteriorating nutritional conditions even though the aphids were reared in isolation.

<Effect of nutrition>

The host plant effects on the production of alatae were tested by rearing aphids on fresh seedlings, or on deteriorating ones which had been subjected to aphid infestations for about 1 month before the test started. Many more of the aphids feeding on deteriorating seedlings become alatae than of those kept on fresh seedlings. A high percentage of isolated aphids reared on deteriorating seedlings also developed into alatae (Table 29). Thus nutritional quality of the aphids' food supply has a marked and direct effect on the development of alatae.

<Intrinsic factors>

The fundatrices would never become alatae even if they were reared in crowds on deteriorating seedlings. On the contrary, many alatae were produced in the 2nd generation even when reared in isolation on fresh seedlings (Table 30). The aphids of this generation, therefore, were much less responsive to crowding and were physiologically quite different from those of the subsequent generations.

Although alate aphids of other species produce fewer alate daughters than do parent apterae, no differences were observed in the proportion of alatae developing among the offspring produced by each parental form (Table 31).

<Conclusion>

The control of wing dimorphism in the Todo-fir aphid is clearly postnatal. The induction of alatae, however, is influenced by day-length experienced in the mother generation. It is apparently suppressed when both mothers and offspring are exposed to short day-lengths. Tactile stimulation given through crowding in the 1st instar larvae is necessary for the aphids to become alatae except for the 2nd generations, in which the aphids develop into alatae

in high proportions without the crowding response. Poor nutrition also effects the production of alatae and can cause isolated aphids to become alatae.

In the field the adult alatae appear only from late June to early July; that is, mostly in the 2nd and partially in the 3rd generation. Thereafter almost no alatae emerge. This may be attributed to the fact that the development of alatae is suppressed by decreasing day-length in the subsequent generations, and also that the nutritional conditions of host trees are prevented from deteriorating by self-restriction of the aphid population on a tree from the production and departure of alatae in the 2nd generation.

The production of oviparae and males

<Appearance of oviparae and males under natural conditions or at constant temperatures>

Under field conditions the date of the first appearance of sexual forms was nearly constant every year, around September 6 for oviparae and September 11 for males. By the time the first oviparae appeared only virginoparae were produced in the progeny sequence, so the aphids extending their parturition over this period gave birth to both parthenogenetic and gametic offspring (Table 32). The proportion of males was less than about 10 per cent of the offspring. They were produced only during 2 or 3 days in the middle or latter part of the mothers' reproductive life (See Fig. 51). The number of offspring (oviparae and males) produced decreased in the aphids which began to larviposit late in September.

The similar results were obtained under natural illumination at a constant temperature of 10°C, 15°C and 20°C, although the first appearance of oviparae became early by about 5 days for each 5°C decrease of temperature and no males were produced at 10°C (Table 33). From these observations, day-length was considered to be a main factor in inducing the production of sexual forms, the effect of which was somewhat modified by temperature, and photoperiod influenced the number of oviparae and males produced by parents.

<Photoperiodic influence>

The aphids which were taken from cultures maintained in long 15 h days were exposed to different day-lengths from birth at 15°C. The results indicated that all the offspring produced developed into sexual forms, oviparae or males in day-lengths shorter than 13 $\frac{1}{4}$ h, and only virginoparae were produced in day-lengths longer than 14 $\frac{1}{2}$ h excluding 24 h days. With day-lengths ranging 13 $\frac{1}{2}$ h to 14 h, mixed families were obtained, but at 14 h days no oviparae appeared (Fig. 50). Another notable result recognized in this experiment was that the number of offspring produced decreased as day-length shortened less than 13 h. Under short 9 h and 12 h day conditions, offspring production reduced to one-half and no males were produced.

In day-lengths shorter than 13 $\frac{1}{4}$ h at 15°C the switch from virginopara to ovipara production occurred on some 16 days after short day treatments started. However, the number of days required became longer by about 7 to 14 days in 13 $\frac{1}{2}$ h and 13 $\frac{3}{4}$ h days respectively, and this seemed to be why virginoparae were produced first in the progeny sequence when the parents were exposed to such critical day-lengths from birth (Table 34 and Fig. 53). The first males were produced approximately 34 days after the treatment when exposed to short day-lengths from birth and in fewer days when exposed from the 3rd instar. The difference was because the onset of male production was related to the age of the mother, so the number of days taken from the beginning of parturition were nearly equal except for those in 14 h days (Table 35 and Fig. 53).

Photoperiodic response is recognized to be slightly different depending on day-lengths given during the prenatal period (Table 36). For example, in 13 $\frac{1}{2}$ h days parthenogenetic and gametic

offspring were produced by the aphids whose mothers were kept in long 15 h days but these virginoparae, still under the same conditions, produced oviparae and males only.

<Interval timer and appearance of the clone which continues parthenogenetic reproduction under short day conditions>

All fundatrices developed as virginopara-producer even if they were exposed to any short day-lengths from birth. The first viviparous offspring, which were born about 20 days after the fundatrices hatched, gave birth to some oviparae when exposed to a short day-length ($13\frac{1}{4}$ h). The percentage of sexual forms produced increased with the age of the lineage of aphids. Thus, under short $13\frac{1}{4}$ h conditions at 15°C it took some 70 days, starting from the time of egg hatch, before all the female offspring produced were oviparae (Fig. 54).

This timing mechanism (interval timer) which inhibits the production of sexual forms for a certain period after egg hatch operated not only when the aphids were reared continuously under short day conditions, but also when they were kept in long 15 h days or under natural illumination. In the former case, however, some individuals still produced many virginoparae even in 3rd generation after about 60 days from egg hatch. Their descendants continued to give birth to both virginoparae and oviparae, more than 95 per cent of which were virginoparae (Fig. 55 and Table 38). The operation of the same interval timer was observed when the virginoparae in this clone were transferred to long 15 h days. All of the female offspring produced did not become oviparae by short day treatment until some 70 days elapsed from the transference (See uppermost figure in Fig. 54).

<Interaction of photoperiod with temperature>

A high temperature of 25°C canceled the effect of a short day-length so that neither oviparae nor males were formed. In temperatures below 20°C the sexual forms were differentiated and the effect of day-length was found to be modified by temperature (Fig. 56). At 20°C the critical day-length for the appearance of sexual forms shortened by about 15 min compared with that at 15°C . Males began to appear in $13\frac{3}{4}$ h days and both oviparae and males in $13\frac{1}{2}$ h days. Even in short 12 h days, however, the aphids still produced some virginoparae. At 10°C all the offspring produced became oviparae already in $14\frac{1}{2}$ h days but no males were produced in any cases.

Although the critical day-length was different among temperatures tested, the time of the switch from virginopara to ovipara production was nearly constant independently of temperature in day-length shorter than $13\frac{1}{4}$ h (Table 39). However, as mentioned before, the rate of aphid development is proportional to the temperature (See Table 3). At 20°C it takes only 14 days from birth to parturition, and this rapid development is considered to be an important reason why all of the female offspring did not develop into oviparae even when their parents were exposed to short 12 h days from birth, and appearance of oviparae were preceded by a very short sequence of virginopara production (Fig. 57). These results also suggest that the embryos need a certain period of short day treatment to differentiate as oviparae, and the photoperiodic response is not influenced by temperature within the range $10\sim 20^{\circ}\text{C}$.

As in very short day-lengths (9 h and 12 h) at 15°C , the production of males was entirely inhibited at 10°C . This may be associated with the phenomena that the numbers of offspring produced were reduced to one-half under these conditions and the males were produced only in the latter half of the mothers' reproductive life (Table 40).

<Effects of photoperiod and temperature on formation of eggs in oviparae>

In the field, oviparae began to appear around September 6 and started ovipositing on

October 10~13. Both dates were relatively constant every year and the number of days from birth to beginning of oviposition was observed to be shorter in later-born oviparae in spite of decreasing temperatures (See Table 5 and Fig. 58). This was apparently based on the fact that the formation of eggs in the ovary progressed more slowly in early-born oviparae (born in early September) than in late-born ones (born in late September or early October) (Fig. 58). The differences between them were larger at higher temperatures within the range 10° ~ 20°C (Fig. 59).

The interaction of day-length with temperature was ascertained by the experiment which indicated that the formation of eggs progressed much faster as day-length shortened at any temperature and more slowly at 20°C than at 15°C especially under longer day conditions (Fig. 60). This effect of temperature was somewhat complicated with rearing conditions given during the prenatal period (Fig. 61). For example, when the oviparae had been kept at a high temperature of 20°C before their birth, the formation of eggs was further delayed.

<Conclusion>

The production of sexual forms, oviparae and males, is induced by short day-length. The critical day-length shortens with increasing temperatures within the range 10° ~ 20°C and at a high temperature of 25°C neither oviparae nor males are produced.

Day-lengths influence not only the number of oviparae and males produced but also the formation of eggs in oviparae. In day-lengths shorter than 12 h, namely under natural day-length conditions after the autumnal equinox, the numbers of offspring produced are reduced to one-half. On the other hand the formation of eggs in oviparae progresses more rapidly as day-length shortens and this enables the later-born oviparae to reduce their preoviposition periods. Thus the oviparae regulate their oviposition periods as well.

Even under short day conditions, however, the production of sexual forms is inhibited for a certain period from egg hatch. At 15°C it takes some 70 days before all offspring become oviparae or males. This timing mechanism (interval timer) serves to prevent the appearance of sexual forms in spring.

Ecological significance of polymorphism

The Todo-fir aphid can feed only on young trees. Food and space are therefore severely restricted in natural forests and in maturing plantations. Under such conditions dispersal by alatae is essential for the emigration and survival of the Todo-fir aphid. Based on characteristics of their flight, however, the probability that they will settle on suitable host trees is so low that almost all of the individuals will die. For this reason it is considered that in this aphid species part of the offspring produced by fundatrices with the highest fecundity develop as apterae which remain on the host trees, and part of the offspring develop into alatae which disperse. Besides, the production and departure of alatae in the 2nd generation serves not only to limit the population size on a tree at an early stage of population growth, but also to regulate the local population densities in a given area. It can be said, therefore, that the appearance of alatae has three important roles; (1) self-restriction of the population on a tree, (2) self-regulation of the local population, and (3) to perpetuate the species through dispersal.

The appearance of sexual forms is apparently an adaptation to seasonal changes in the external environment. Short day-lengths in the autumn induce the production of oviparae and males and, at the same time, regulate the oviposition periods by hastening the egg formation in later-born oviparae. This enables the aphids very efficiently to deposit their eggs before any adverse climatic conditions prevail. This is another important function of polymorphism in the Todo-fir aphid.

図 版 説 明

Explanation of plates

Plate 1

- Photo. 1 トドマツオオアブラの幹母（第 1 世代虫）とその子虫（寄主トドマツ）
Adult fundatrices of *Cinara todocola* and their offspring on a young Todo-fir tree.
- Photo. 2 無翅胎生雌虫と有翅胎生雌虫のニンフ（第 2 世代虫）
Apterous and alate virginoparae (nymphs) in the 2nd generation.
- Photo. 3 有翅胎生雌虫の成虫（産子直前）——館山一郎氏撮影
Adult alate virginoparae.
- Photo. 4 産卵雌虫（無翅）
Adult ovipara.
- Photo. 5 雄虫（有翅）
Adult male.

Plate 2

- Photo. 6 針葉上に産下された卵
Eggs on needles.
- Photo. 7 トドマツオオアブラと共生しているムネアカオオアリ（土莖を形成しない）
The aphids attended by *Camponotus obscuripes* which constructs no shelters.
- Photo. 8 トドマツオオアブラと共生しているトビイロケアリの土莖（樹幹全表面に形成）
A shelter constructed by attendant *Lasius niger*. It surrounded the entire stem and enclosed the colonies of aphids within it.
- Photo. 9 アブラムシの寄生部のみに部分的に作られたトビイロケアリの土莖
A shelter of *Lasius niger* constructed partially on the aphids' feeding places.

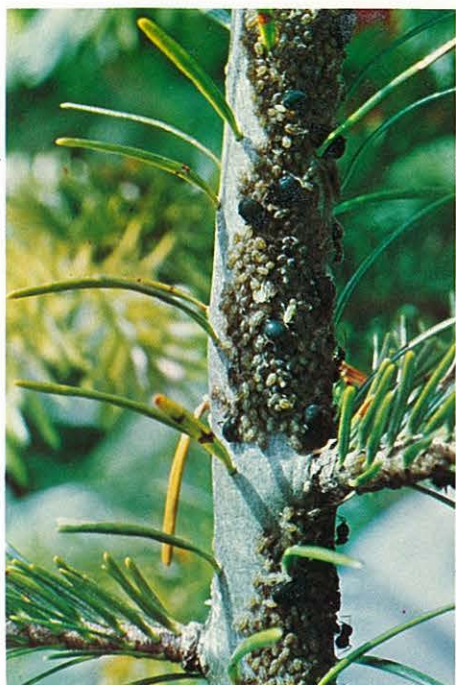


Photo. 1



Photo. 2



Photo. 3



Photo. 4



Photo. 5

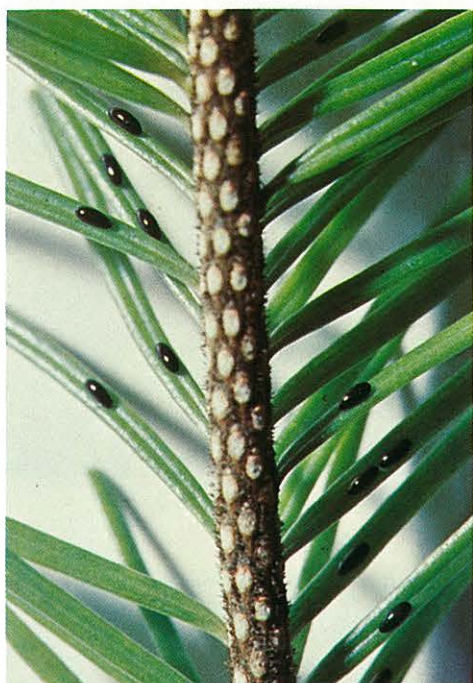


Photo. 6



Photo. 7



Photo. 8



Photo. 9