

松枯損木内でのマツノマダラカミキリの 個体数変動とその要因

越智鬼志夫⁽¹⁾・片桐一正⁽²⁾

Kishio OCHI and Kazumasa KATAGIRI: Mortality Factors in
Survival Curves of *Monochamus alternatus* HOPE
(Coleoptera: Cerambycidae) Population on the Pine Dead Trees

要 旨: 枯損木内でのマツノマダラカミキリの個体数の変動とその要因について、高知県下の主として幼齡激害林分から採取した枯損木によって調査した。

個体数変動は、主として若齡幼虫期、すなわち幼虫が孵化してから材に穿入するところまでの死亡率の変動に依っている。このうち卵期の死亡は、ヒメアリによる捕食、病気と思われるもの、および他の個体による破壊に基づくもの等があり、一般に卵または産卵かみ跡の密度に対する依存性は認められない。しかし、幼虫期以降の死亡は、競争、捕食、寄生および病気によると思われるもので、このうち、えさ場の破壊やかみ合い等競争による死亡は密度依存的である。また死亡の発生率は幼虫が穿入孔を作ることが最も高い。競争以外による死亡は、一般に密度に関係なく生じているが、病気によると思われる死亡は、場所、年、および木によって高い値を示すものがみられる。

まえがき

昆虫の個体群動態、すなわち、個体数の変動とその要因を解明するための研究のアプローチとして、近年、生命表による調査、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た(伊藤, 1971¹²⁾)。穿孔性甲虫類についての例は比較的少ないが、キクイムシ類を対象にした *Scolytus scolytus* についての BEAVER (1966¹³; 1967²³) の研究、*S. ventralis* についての BERRYMAN (1973⁴¹) の研究等、また、カミキリムシ類を対象にしたものとしては、GRIMBLE and KNIGHT (1970⁷¹) による *Populus tremuloides* を加害するトホシカミキリの1種 *Saperda inornate* についての研究のほか、マツノマダラカミキリの個体数変動に関する 今村・竹野 (1952¹⁰⁰)、片桐 (1964²¹¹; 1965²⁸³)、森本・岩崎 (1974³²²; 1975³⁴¹) の研究等があげられる。

著者らは、1963年以降本種の生命表に基づいて個体数変動に関する調査研究を行ってきた。一部については、その概要を発表した(片桐, 1964²¹¹; 1965²⁸³) が、枯損木内での個体数の変動とその要因について今までに明らかにされた事項を取りまとめたので報告する。

この研究を行うに当たってご指導ご助言をいただいた林業試験場小田久五保護部長、取りまとめに当たってご助言をいただいた同昆虫科長小林富士雄博士、東北大学農学部西口親雄博士、いろいろご援助をいただいた林業試験場四国支隊長森下義郎博士、調査材料の採取等にご協力ご便宜を図られた元高知県林業試験場宇賀正郎、同西村英昭、同県元安芸林業事務所岡林秀忠、同須崎林業事務所高橋重敏、同中平基幸の各氏ならびに土佐市土地開発公社に対し厚くお礼を申し上げる。

I 調査材料と方法

1. 調査した林分 (Fig. 1)

(1) 灰方調査地

高知県須崎市灰方の幼齡クロマツの激害林分 (樹齡 10~12 年) で、1963~1964 年に現地調査を行い、さらに枯損木を伐採して調査材料の採取を行った。

(2) 浦の内調査地

須崎市浦の内の幼齡クロマツの激害林分 2 か所 (No. 1, 樹齡 17~20 年; No. 2, 樹齡 18~22 年) を選んだ。No. 1 は外観上クロマツ林に見えるが林内に入ると常緑広葉樹がかなり混入しており、No. 2 は、広葉樹の混入が少なく地表はコシダが密生している。No. 1 からは 1972~1975 年に、また、No. 2 からは 1976 年にそれぞれ枯損木を伐採して調査材料を採取した。

(3) 竜調査地

土佐市竜の小面積の幼齡クロマツ林 (樹齡 15 年) で、1973 年ころから被害が発生していたが、1974 年 20 本足らずの枯損木が見られたのでこれを伐採し調査材料を採取した。

以上の (1)~(3) の調査地は、高知市の南西約 20 km、浦の内湾の周辺に位置するが、この地域は、マツ類の枯損が古くから発生し、現在まで被害が継続しているところである。

(4) 朝倉調査地

高知市朝倉、林業試験場四国支場の実験林内の、1964 年にアカマツ、クロマツがそれぞれ 3 回繰り返しで植付けられた林分で、1973 年ころから被害が点発している。1976 年には、10 本余りの枯損木が発生していたのでこれを伐採し調査材料を採取した。また、1977 年には、経時調査の材料の採取およびアリ類

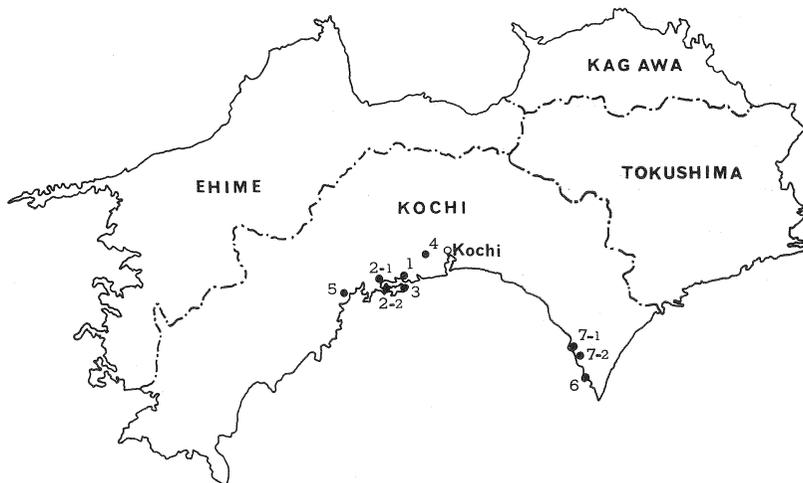


Fig. 1 枯損木を採取および調査をした所

Locality of the study plots where the material trees were collected or the bait-logs were established.

- 1: 灰方調査地, 2: 浦の内調査地, 3: 竜調査地, 4: 朝倉調査地,
 5: 久礼調査地, 6: 平尾・岩戸調査地, 7: 羽根調査地。
 1: Haikata, 2: Uranouchi, 3: Ryu, 4: Asakura, 5: Kure,
 6: Hirao-Iwato, 7: Hane study plot.

の分布状態の調査を行った。

(5) 久礼調査地

高岡郡中土佐町久礼の壮齡アカマツ、クロマツの混生する激害林分(樹齡 25~52年)で、1963~1964年えさ木による調査と枯損木を伐採して調査材料の採取を行った。

(6) 平尾、岩戸調査地

高知県東部、室戸市平尾と岩戸の被害発生が見られなかった老齡クロマツ海岸防風林で、1963年にえさ木を設置して調査した。

(7) 羽根調査地

この地域は、最近になって被害が発生し始めたところで、室戸市羽根の幼齡クロマツ激害林分(樹齡 15~16年)から、1974年には No. 1 と 2, 1975年には No. 2 で枯損木を伐採し調査材料を採取した。No. 2は、1973年に枯損が点発していたと思われるところで、1974年、1975年に被害が増大している。

2. 調査材料

産卵かみ跡と木くずを目印として、各調査林分から、いろいろの加害程度の枯損木を、成虫脱出後の調査用に原則として10本、外に経時調査用として1972, 1973, 1976年に各々10~30本伐倒し、枝を除いた幹の部分に1.0mに玉切りして支場に持ち帰り調査材料とした(Table 1)。なお、一部の枯損木については、現地で直ちに調査を行った。また、支場に持ち帰った調査材料は、産卵かみ跡数の調査と直径の測定を行った後野外の網室内で保管した。

Table 1. 調査木と調査材料
Material trees and logs used in the study

調査地 Study plot	枯損年 Year the trees died	調査木 Dimension of trees used				調査材料 (長さ1.0m丸太) No. investigated logs 1.0 m long	産卵かみ跡 (0.1 m ² 当たり) No. scars per 0.1 m ² of bark surface		備考 Note
		本数 No. trees	樹高 Average height m	胸高直径 Average D.B.H. cm	表面積 Average surface area of bark m ²		平均 Mean	s/√n Standard error	
浦の内1 Uranouchi 1	1972	12	8.26	11.4	2.0311	87 ¹⁾	13.2	1.94	経時調査 ²⁾
		8	8.87	11.0	2.1260	65	13.8	1.58	
	1973	13	9.05	11.6	2.2833	75	5.0	0.57	経時調査 ²⁾
		10	8.90	12.7	2.3028	66	5.1	0.99	
		10	8.62	12.3	2.2245	68	8.8	0.83	
1975	10	8.70	10.0	1.8769	71	7.1	0.63		
浦の内2 Uranouchi 2	1976	30	6.86	9.5	1.2695	173	12.7	0.80	経時調査 ²⁾
		12	6.32	8.1	1.1894	68	16.1	1.43	
竜 Ryu	1974	10	5.44	8.1	0.9051	48	12.9	1.60	
朝倉 Asakura	1976	11	7.73	10.2	1.5436	72	14.7	1.41	経時調査 ²⁾
羽根1 Hane 1	1974	6	6.57	10.2	1.3413	36	7.8	0.78	
羽根2 Hane 2	1975	10	7.60	10.0	1.5786	53	4.1	0.60	
		10	6.97	8.8	1.2986	63	13.5	1.65	
計 Total		152				945			

1) 産卵かみ跡の調査ができなかった37本は除く。

Scars on 37 logs of these materials were not counted.

2) Investigations took place successively with the lapse of the time.

Table 2. 卵期の調査木
Trees studied at egg stage in 1972

番号 No. tree	木が異常になった月日 Physiological abnormality was shown on	伐採月日 Fell on	樹高 Height (m)	胸高直径 D. B. H. (cm)	樹幹表面積 Surface area of trunk (m ²)	調査したときの虫のステージ Developmental stage of <i>M. alternatus</i> at the time of exam.
1	July 21	Aug. 8	9.25	9.0	1.8338	Egg
2	July 21	Aug. 8	8.80	9.2	1.7983	Egg
3	July 14	Aug. 8	7.60	11.5	1.8532	Egg
5	July 14	Aug. 29	8.20	11.4	1.9486	Hatched larva

3. 調査方法

(1) 経時調査

(i) 卵期

1963, 1964年に、灰方調査地および久礼調査地で枯損木を任意に伐倒し、また、久礼調査地と被害の発生していない平尾、岩戸調査地に設置したえさ木をていねいに剥皮し、それぞれ卵の密度、死亡率およびその要因について調査した (Table 5)。

さらに、1972年に、浦の内調査地 No. 1 で、打ち抜き法 (小田, 1967⁴²⁾) によって異常木の発生状況を調査するとともに、約3~4週間後の異常木を調査材料とし (Table 2)、産卵かみ跡の位置を調査した後、ていねいに剥皮し卵の有無と死亡要因を調査した。

(ii) 幼虫期以降

1963, 1964年に灰方調査地、1972, 1973, 1976年に浦の内調査地および1976, 1977年に朝倉調査地の枯損木について、それぞれ発育段階別に剥皮、割材し、虫態別の虫の密度、死亡率およびその要因について調査した。

(2) 成虫脱出後の調査

1963, 1964年の灰方調査地、1972~1976年の浦の内調査地、1974年の竜調査地および1974, 1975年の羽根調査地の各調査材料について、成虫脱出後に剥皮、割材を行い、虫態別の虫の密度、死亡率およびその要因について調査した。

II 結果と考察

1. 調査に用いた材料の精度

浦の内、竜、羽根の各調査地から1972~1976年に採取した長さ1.0mの丸太を調査材料とし、産卵かみ跡の $m-\bar{m}^*$ (Iwao, 1968¹⁵⁾) の回帰を求めると $\bar{m}^* = 0.875 + 1.649m$, $r^2 = 0.856$ となった (Fig. 2)。

これから、Iwao and Kuno (1968¹⁵⁾) の提案した目標精度 (D) と必要標本数 (q) の関係式

$$q = \frac{1}{D^2} \left(\frac{\hat{\alpha} + 1}{\bar{x}} + \hat{\beta} - 1 \right)$$

より q を求めると、目標精度 $D = 0.1$ のときは $q = 85.4$, $D = 0.15$ のときは $q = 38.0$, $D = 0.2$ のときは $q = 21.4$ となった。

今回の長さ1.0mの丸太についての産卵かみ跡の精度は、0.15前後の標本数に相当することになる。

また、穿入孔、脱出成虫についても産卵かみ跡と同様に目標精度と必要標本数の関係から精度を求めた結果、これらの D は 0.1~0.15 になった。なお、樹当たりの産卵かみ跡、穿入孔および脱出成虫についても同様にして求めた D は、羽根調査地 No.1 の 1974 年の産卵かみ跡と脱出成虫を除き 0.15~0.2 となった。

巖・桐谷 (1973¹⁸⁾) によると、野外個体群の詳しい調査では D を 0.1~0.2 とおく必要があると述べているが、今回の調査材料を用いる場合、この範囲内の精度を期待して解析を行っても差し支えないものと思われる。

2. 解析に用いた調査材料の抽出単位

本種は、マツ類の穿孔虫 (松くい虫) の 1 種で、調査材料に用いた枯損木は夏~夏秋型の枯損木 (小田ほか, 1966⁴¹⁾) であった。これらの枯損木には、本種のほかに厚皮部にはシラホシゾウ属、ヒゲナガモモトカミキリ等が、また、薄皮部にはキイロコキクイムシ等が見られるが、本種の樹体内での生息範囲はシラホシゾウ属の一部からキイロコキクイムシの見られる範囲にわたっている。

小林 (1975²⁷⁾) も指摘しているように、マツ類の穿孔虫は複雑な混合個体群からなり、しかも、単木、高さ、林分による変異がきわめて大きい。このような個体群から調査のための標本を抽出する場合、個体群を種々の副次個体群にわけて抽出する必要がある (小林, 1975²⁷⁾)。したがって、種々の単純化した副次個体群を抽出し解析すべきであるが、その方法が明らかにされていないので、解析に当たっては層別化することなく 1 木の枯損木での本種の加害部、または、全体を単位とする方が、生物学的にみて良い方法であると思われるので、主としてこの方法を用いた。また、調査の目的によっては、調査地、枯損年および長さ 0.5 m, 1.0 m の丸太を単位とした場合もある。

3. 変動主要因の検出

VARLEY and GRADWELL (1960³²⁾) のキー・ファクター分析法によって変動主要因の解析を行った。すなわち、各発育ステージの個体数を N_1, N_2, \dots, N_n とすれば、最終ステージに対する初期個体数の比は

$$\frac{N_1}{N_n} = \frac{N_1}{N_2} \cdot \frac{N_2}{N_3} \cdot \dots \cdot \frac{N_{n-1}}{N_n}$$

両辺を対数 (常用対数) にとると

$$\begin{aligned} \log N_1 - \log N_n &= (\log N_1 - \log N_2) + (\log N_2 - \log N_3) \\ &+ \dots + (\log N_{n-1} - \log N_n) \end{aligned}$$

となる。ここで、 $\log N_1 - \log N_n = K$, $\log N_i - \log N_{i+1} = k_i$ (ただし、 $i=1, 2, \dots, n-1$) とおくと

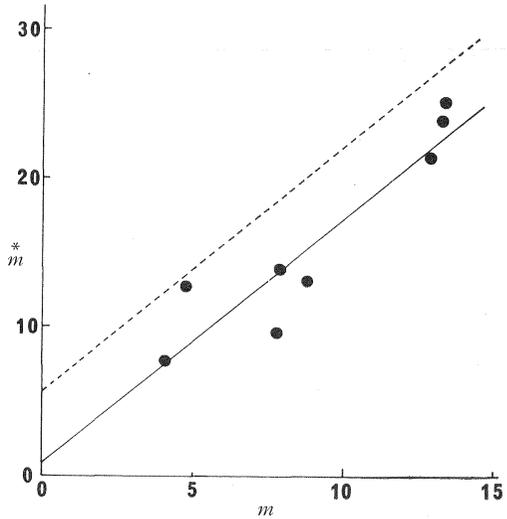


Fig. 2 産卵かみ跡の $m-m^*$ 関係
 $m-m^*$ relationship of scars by the sawyer.
 破線は $\delta=0.2$ の critical line (KUNO, 1972²⁹⁾)
 The broken line shows a critical line of $\delta=0.2$ (KUNO, 1972).

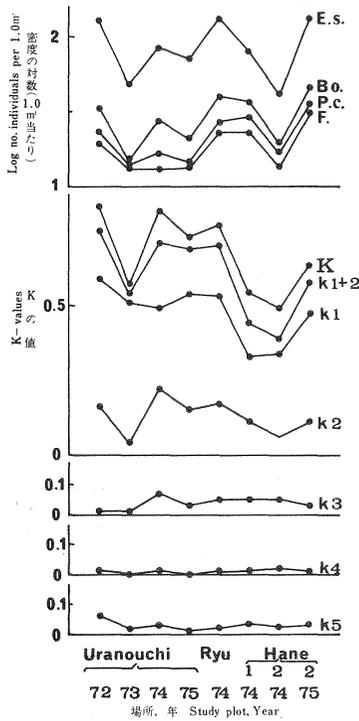


Fig. 3 VARLEY-GRADWELL のグラフ法による
変動主要因分析

Factor analysis by the VARLEY-GRADWELL graph method.

E. s. : 産卵かみ跡, Bo. : 穿入孔, P. c. : 蛹室幼虫, F. : 脱出成虫, k_1 : 産卵かみ跡から穿入までの死亡, k_2 : 穿入から蛹室幼虫までの死亡, k_3 : 蛹室幼虫から蛹までの死亡, k_4 : 蛹から羽化までの死亡, k_5 : 羽化から成虫脱出までの死亡, $K = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5$: 産卵かみ跡から成虫脱出までの総死亡. E. s., Bo., P. c., and F. denote scars, bored hole, larvae in pupal cell, and adults emerged, respectively. k_1, k_2, k_3, k_4, k_5 , and K denote mortality at the stage of egg and immature larvae, mature larvae, mature larvae in the pupal cell, pupae, adults in wood, and the whole stage, respectively.

$$K = k_1 + k_2 + \dots + k_{n-1}$$

と表すことができる。すなわち、 K は世代当たりの生存率の逆数の対数、 k_i は*i*から*i*+1のステージ間の生存率の逆数の対数である。

VARLEY-GRADWELL のグラフ法によって、浦の内、竜、羽根の各調査地から1972~1975年に採取した調査木について、調査地ごとの枯損年単位の $K, k_1 \sim k_5$ までの k の値を求めると Fig. 3 に示すとおりである。なお、各調査地における各枯損年の m^2 当たりの密度 (対数) も同時に図に示した。

この図をみると、 $k_3 \sim k_5$ の値、すなわち、蛹室を作ってから死亡は、世代 (場所、年) によりそれほど変動しないが、穿入までの死亡 k_1 、さらに蛹室を作るまでの k_{1+2} の成虫が産卵かみ跡をつけてから幼虫が蛹室を作るまでの死亡は総死亡 K とほぼ平行的に変化しており、変動主要因と推測される。なお、森本・岩崎も、九州地方で1974年にはえさ木を用い⁸²⁾、また、1975年には調査地別の材料⁸⁴⁾について同様の方法で解析し、同じような結果を得ているので、本種の変動主要因は、成虫が産卵かみ跡をつけてから幼虫が蛹室を作るまでの死亡とみて間違いないものと思われる。

さらに、VARLEY and GRADWELL (1968⁵³⁾) の方法により、各調査地の枯損年ごとの木単位の m^2 当たりの密度 (対数) に対する k_{1-5} までの値の関係を Fig. 4 に示した。ただし、 k_1 と k_{1+2} は産卵かみ跡、 k_2 は穿入孔、 k_3 は蛹室、 k_4 は蛹、 k_5 は成虫の各々の密度 (対数) に対してとってある。

これによると、産卵かみ跡の密度に対し k_1 と k_{1+2} 、すなわち、成虫が産卵かみ跡をつけてから幼虫が蛹室を作るまでの死亡は、密度に依存する過程の要因が働いていることを示していて、回帰係数 b の値からみて重要な死亡要因であると思われる。蛹室の密度に対する k_3 から成虫の密度に対する k_5 までの値、すなわち、幼虫が蛹室を作ってから成虫が脱出するまでの死亡については、場所によって密度に依存

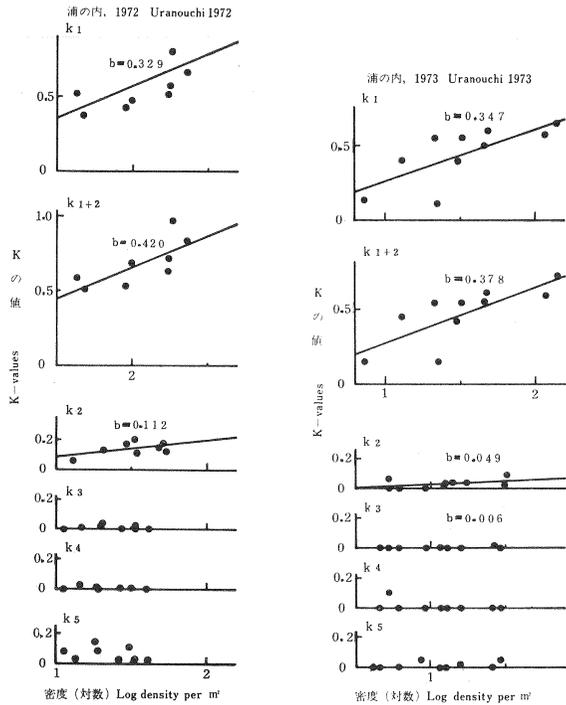
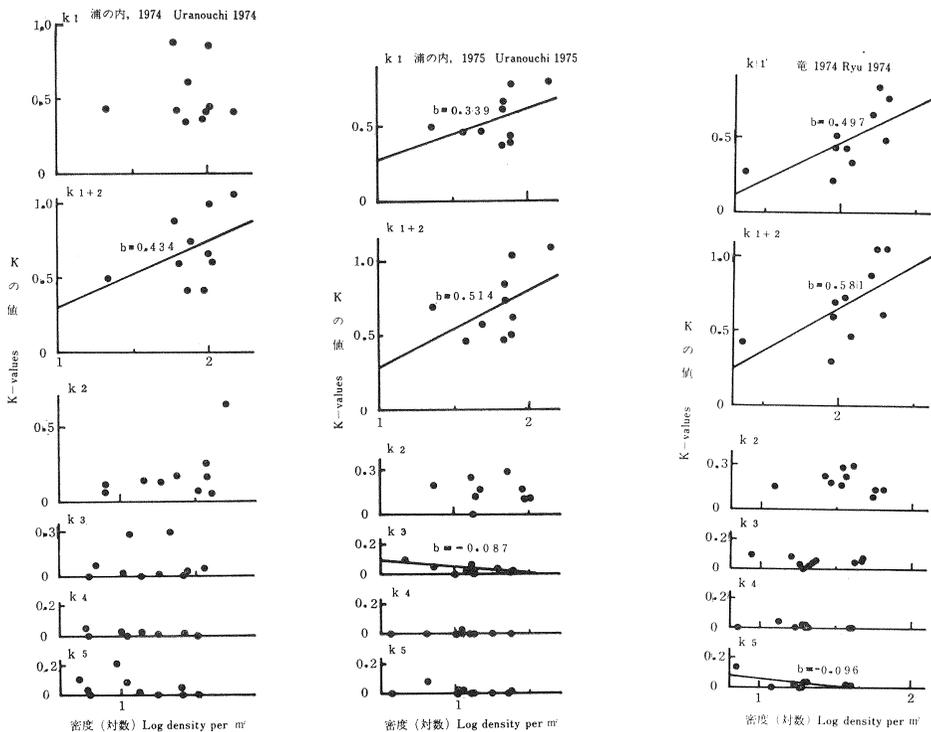


Fig. 4 k の値と密度の関係
Relationships between k -values and densities.

密度は木単位の m^2 当たりの対数値で示す。ただし、 k_1 と k_{1+2} は産卵かみ跡、 k_2 は穿入孔、 k_3 は蛹室、 k_4 は蛹、 k_5 は成虫の密度である。回帰係数の有意性の検定により有意なもののみ ($P < 0.001$) 回帰係数を記入した。

k_1 , k_{1+2} , k_2 , k_3 , k_4 , and k_5 show the number of scars, bored holes, pupal cells, pupae, and adults per m^2 of bark surface in log-scale, respectively. b shows a slope of regression line.



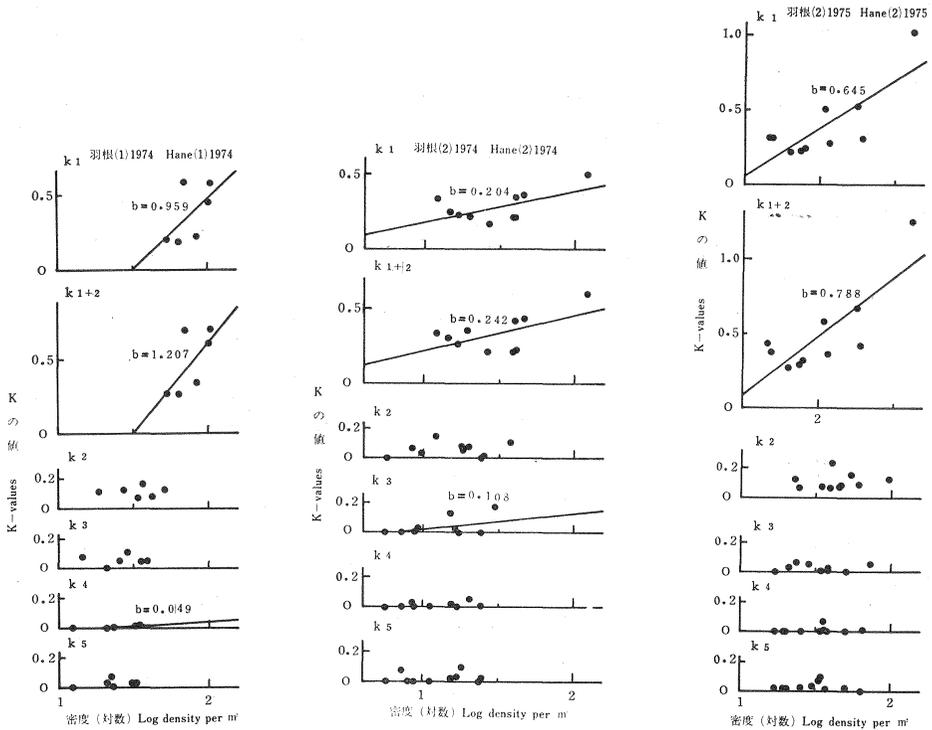


Fig. 4 (つづき) (Continued)

する過程の要因 (浦の内 1973 年の k_3 , 羽根 No. 1 1974 年の k_4 , 羽根 No. 2 1974 年の k_3), また, 密度に逆依存する過程の要因 (浦の内 1975 年の k_3 , 竜 1974 年の k_5) の働いている場合も認められるが, 回歸係数 b の値が 0 に近く主な死亡要因ではないと思われる。

以上, 変動要因について VARLEY and GRADWELL の方法によって調査地, 枯損年, 調査木について解析, 検討をしてきた。その結果, 成虫が産卵かみ跡をつけてから幼虫が材に穿入するころ, または, 幼虫が蛹室を作るころまでの死亡は, 密度に依存した過程の要因が働いていることが明らかにされた。この要因は, 変動主要因とみてよいのではないかとと思われる。

4. 各ステージの変動と要因

(1) 卵 期

卵期の死亡としては, 雌が産卵のために樹皮をかじった跡 (産卵かみ跡) の中には傷をつけただけ (または, 産卵管を内樹皮にそう入しただけ) で産卵を行っていない (無卵かみ跡) もがある。また, 卵の死亡要因としては, さきに著者らが報告した (片桐ほか, 1964²²⁾) ヒメアリによる捕食のほか, 死亡卵が軟化症状を呈するもの, 胚が液化するもの, 幼虫が卵かみを破る直前直後に虫体が軟黒化して死亡するもの, および他の個体 (同種, または異種) による破壊などが観察された。

灰方調査地での 1963, 1964 年の調査では, 卵期の死亡は, 卵が軟化症状を呈するものと胚の液化するものおよび無卵かみ跡がおもなものであった。浦の内調査地での 1972 年の調査では, 軟化症状を呈する個体が 1 例あっただけで, 他はすべて Table 3 に示すとおり無卵かみ跡とヒメアリによる卵の捕食であ

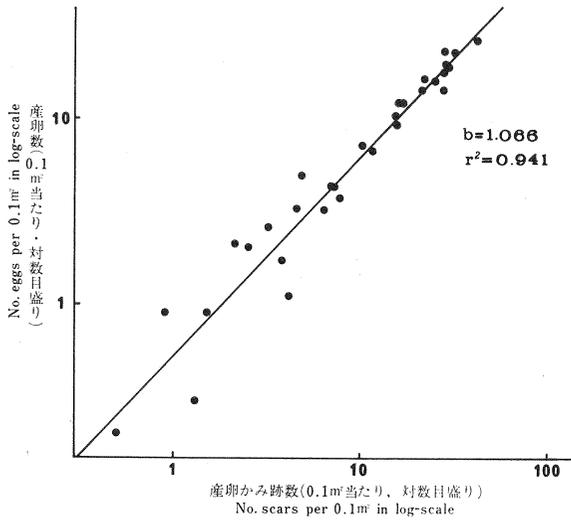


Fig. 6 産卵かみ跡数と産卵数
Relationship between number of scars per 0.1 m² of bark surface and that of eggs.

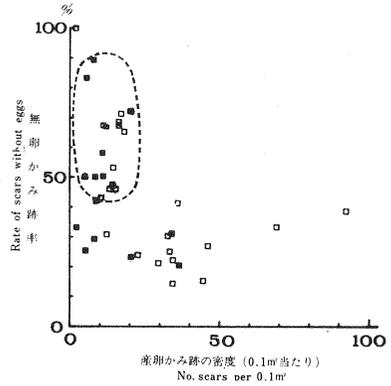


Fig. 7 樹皮の厚さ別、産卵かみ跡の密度と無卵かみ跡率
Relationship between number of scars per 0.1 m² of bark surface and the empty scars.
■ 厚皮部 (0.5~1.1 cm), □ 薄皮部 (0.4 cm 以下), 破線内は最初の産卵。
Thick (■, 0.5~1.1 cm in thickness) and thin (□, less than 0.4 cm) bark logs.

亡, すなわち, ここでは無卵かみ跡は回帰係数 b が 1 に近く, また, 決定係数 r^2 も高く, ほとんど密度に関係なく生じているといえる (伊藤・村井, 1978¹⁴⁾)。このことは, 単位面積をもっと小さく, 長さ 0.25 m の丸太で 0.01 m² にとって, 産卵かみ跡数 (X) と産卵数 (Y , 両対数) の関係を計算しても, $\log Y = 0.992 \log X - 0.181$, $r^2 = 0.806$ となり, 同じ傾向を示した。

雌の産卵に要する時間は, さきの著者らの調査 (片桐ほか, 1964²²⁾) によると, 樹皮の厚さによっても異なるが, 大体 7~8 分で比較的長い。この間の成虫間の干渉による産卵妨害が無卵かみ跡の割合に影響を与えているのではないかと考えられたが, 以上の結果からこのことを肯定することはできない。なお, 小林 (1975²⁷⁾) は, 本種の密度と分布に関する研究の中で, 産卵に避け合いがおおよそ範囲は 10 cm × 10 cm 程度であると述べているが, 今回の調査では, このことを確かめることはできなかった。

樹皮の厚さと無卵かみ跡率の関係を, 1977 年 6 月 20 日~8 月 25 日の間に, 野外の網室で井げた状に積んだ長さ 0.5 m のクロマツのえさ木を用いて調査した結果は Fig. 7 のとおりである。この図から, 無卵かみ跡は産卵初期のえさ木 (破線で囲む) では高くなっているが, 樹皮の厚さには特に関係なさそうである。ただし, この調査では, 樹皮の厚さが 1.1 cm を越すものについては確かめることができなかった。

(ii) 捕食

ヒメアリによる卵の捕食は, さきに報告 (片桐ほか, 1964²²⁾) したように, 本種の産卵管を差し込んだ傷跡から侵入して行われるが, 1972 年の調査では, Table 3 のとおり調査木によって 7.5% から 51.2% まで, また, 1977 年の朝倉調査地での結果では, 最高が 46.6% と大きなバラツキがみられた。

1972 年の卵の死亡要因は, ほとんどがヒメアリによるものであったが, いま, 卵の死亡率とヒメアリによる捕食率と仮定すれば, 卵の密度と捕食率の関係は Fig. 8 のとおりとなる。すなわち, ヒメアリによる捕食率は, 高い木 (No. 1 と 5) にやや密度に依存した傾向が認められるが, 全般的にみた場合, ヒ

メアリと枯損木の分布の状態とも関連があるようで、判然と密度に依存した傾向はみられない。

また、 0.1m^2 当たりの産卵数 (X) とふ化幼虫数 (Y , 両対数) の関係は、捕食の多い木 (No. 1 と 5) では $\log Y = 0.849 \log X - 0.113$, $r^2 = 0.944$, 捕食の少ない木 (No. 2 と 3) では $\log Y = 1.009 \log X - 0.048$, $r^2 = 0.988$, 全体では $\log Y = 0.915 \log X - 0.078$, $r^2 = 0.934$ となり (Fig. 9), この場合の卵からふ化する間のヒメアリの捕食による死亡は、卵の密度と捕食率の関係 (Fig. 8) と同様、捕食の多い木にやや密度に依存した死亡が認められるが、全体としての死亡は密度に関係なく起こっているといえる。

ヒメアリは石の下、朽木、倒木の下および竹の切株の中などで営巣をする (寺西, 1929⁴⁷⁾; 岡本, 1953⁴⁸⁾) といわれている。また、マツ類に寄生しているアブラムシ類などの吸みつのためか、他のアリ類とともに樹皮上を昇降している。朝倉調査地のクロマツ林で、1977年8月下旬、樹皮の上 (胸高部から目の高さ付近) を昇降していたアリ類の調査を行った結果を Table 4 に示した。この表にみられるように、ヒメアリの見られた木は場所によるバラツキが大きく、また、その分布の状態も集中している傾向がみられた (詳細については別途報告の予定)。ヒメアリによる卵の捕食は、ヒメアリの昇降している木が異常木となり、本種の産卵が行われた場合に限って卵の捕食が行われるのではないと思われる。

(iii) その他

1963, 1964年の調査 (Table 5) について、 m^2 当たりの産卵数と死亡数の関係をみると、両対数で直線関係にあり (Fig. 10), そのこう配から両者の間にはこの範囲でいく分逆依存的関係が認められる。すなわち、卵の密度が高くなると死亡数も増加するが、死亡率は密度が増大すると、顕著ではないがやや

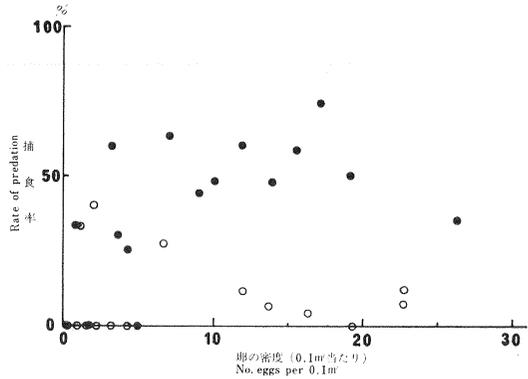


Fig. 8 卵の密度とヒメアリによる捕食率
Relationship between number of eggs per 0.1m^2 of bark surface and rates of predation by *Monomorium nipponense*.

黒丸は密度の高い木 (No. 1, 5), 白丸は密度の低い木 (No. 2, 3).

Black circles show the date obtained from the trees on which the ant populated in high density, and white ones from the trees the ant scarcely populated.

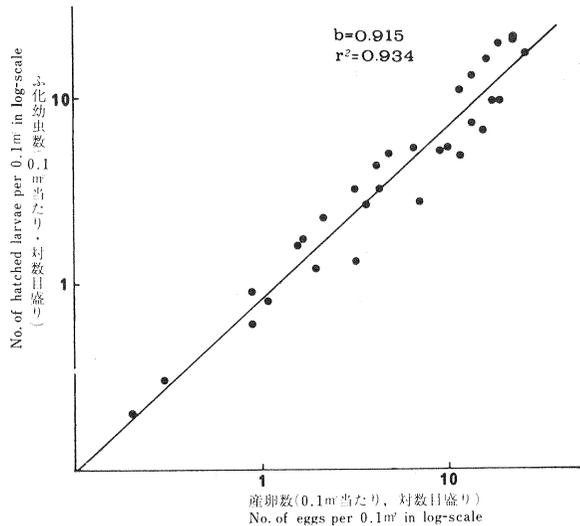


Fig. 9 産卵数とふ化幼虫数
Relationship between number of eggs and that of hatched larvae.

Table 4. アリ類の見られた樹
Trees on which ants were found

区 Block	調査した樹 No. tested	ヒメアリ <i>Monomorium nipponense</i>		他のアリ Other formicidae
		本数 No. trees observed	割合 %	本数 No. trees observed
1	94	4 ¹⁾	4.3	10
2	124 ²⁾	23 ³⁾	18.5	12
3	176	8	4.5	2
計 Total	394	35	8.9	24

- 1) 枯損木 2 本を含む。 Two out of these were dead.
 2) 枯損木 4 本を含む。 Four out of these were dead.
 3) 枯損木 3 本を含む。 Three out of these were dead.

Table 5. 卵期の密度と死亡率 (1963~1964)
Density of egg and the mortality (1963~1964)

調査場所と番号 Place where the materials were sampled				産卵数 Number of eggs		死亡した卵数 Number of dead eggs		死亡率 Mortality
				Total	per m ²	Total	per m ²	
灰方枯損木 1	Haikata No. 1	143	41.4	58	16.7	40.6		
" 2	" 2	322	—	33	—	10.2		
" 3	" 3	153	—	64	—	41.8		
" 4	" 4	63	74.9	22	26.2	34.9		
" 5	" 5	51	184.9	17	62.9	33.3		
" 6	" 6	5	4.3	3	2.6	60.0		
" 7	" 7	86	35.4	12	4.9	14.0		
" 8	" 8	17	9.0	8	4.2	47.1		
" 9	" 9	31	16.2	10	5.2	32.3		
" 10	" 10	38	22.0	17	9.8	44.7		
平均	Average					26.8		
久礼枯損木	Kure No. 1 tree	218	29.6	72	9.8	33.0		
久礼えさ木	Kure bait log	73	—	21	—	28.8		
平尾えさ木	Hirao bait log	57	—	27	—	47.4		
岩戸えさ木	Iwato bait log	14	—	5	—	35.7		

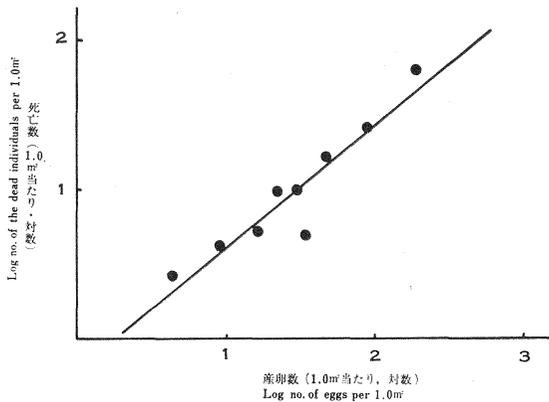


Fig. 10 産卵数と死亡数
Relationship between number of
eggs and that of the dead indi-
viduals.

減少し、その結果ふ化率はやや増大する傾向がみられる。

以上、卵期の密度と死亡率について考察してきたが、卵（または産卵かみ跡）の密度と卵期の死亡率の関係をみると、一般的には密度に依存した過程の死亡は、はっきりとはしない。ただし、密度が高い場合は、発育の先行している幼虫による破壊等に基づく死亡も考慮されなければならない。これらについては、次項で述べることにする。

(2) 幼虫期以降

幼虫期以降の変動について、野外調査の場合、産卵かみ跡に対して行わざるを得ない。卵期の死亡は前項で述べたとおり、一部病気による死亡率の高いところでやや密度に逆依存の傾向が、また、ヒメアリの捕食率の高い木でやや密度に依存した傾向が認められるが、一般的にみて、成虫が産卵かみ跡をつけてからふ化するまでの死亡は、密度に関係なく起こっていることが明らかにされたので、幼虫期以降の変動についての解析は、産卵かみ跡に対して行ってもさして問題ないものと思われる。

一般に樹皮下等で発育する穿孔虫（キクイムシ類）は、健全木への寄生はできず、同種個体間の密度の影響だけでも個体数の急激な減少が起こる（玉貫, 1942⁴⁶；山口・小泉, 1959⁵⁴；内田・中島, 1961⁵¹；BEAVER, 1974³；伊藤, 1975¹³等）。本種の場合も、キクイムシ類と同様に健全木への寄生はできず、産卵対象木は異常木に限られる（日塔ほか, 1966³⁷；1967³⁸；岩崎・森本, 1970¹⁹）ので、産卵に適したところには非常に多くの産卵かみ跡がつけられている（木単位で m^2 当たり 412.2、長さ 1.0 m の丸太で $0.1 m^2$ 当たり 67.9）が、摂食空間が限られているため成虫になって脱出する数は限られてくる（木単位で $1 m^2$ 当たり 62.4、長さ 1.0 m の丸太で $0.1 m^2$ 当たり 10.1）。

産卵かみ跡と脱出成虫の密度の関係（木単位）はロジスチック曲線に似た型をとっている（Fig. 11）ので、成虫が産卵かみ跡をつけてから脱出するまでの間に、摂食空間をめぐる競争として種内競争が当然起こっているものと思われる。なお、今回の経時調査等において、おもに厚皮部などで、一部産卵時期の遅れた本種の個体とシラホシゾウ属等との間で、摂食空間をめぐる種間競争が認められたが、1本の木の中でみた場合、本種の個体数変動にさして影響を与えることはないようであった。以下、幼虫期以降の

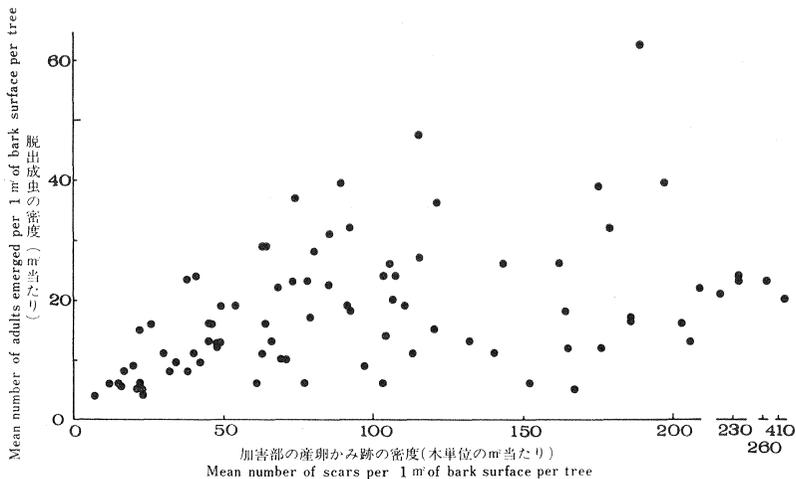


Fig. 11 産卵かみ跡の密度と次世代（脱出成虫）の密度（木単位）
Relationship between density of scars and that of adult emerged.

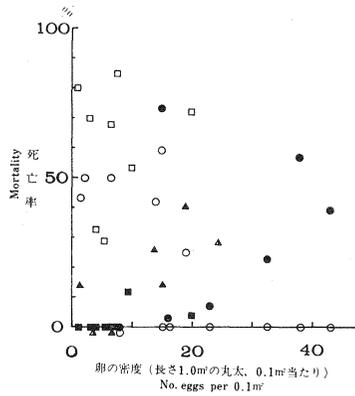


Fig. 12 卵の密度と競争, 捕食等による死亡率

Relationship between density of eggs and mortality by competition, predation and diseases.

● No. 1, ■ No. 2, ▲ No. 3, 黒は競争, 白は捕食, 病気。Round, square and triangle dots denote No. 1, No. 2 and No. 3 tree, respectively. Black ones of these dots show the mortalities by competition, and white ones by predation and diseases.

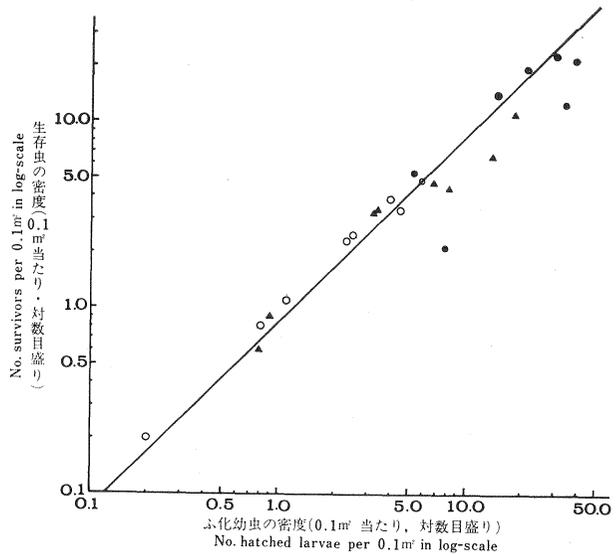


Fig. 13 ふ化幼虫の密度と種内競争

Relationship between density of hatched larvae and that of survivors.

● No. 1, $b=0.936, r^2=0.663$; ○ No. 2, $b=0.950, r^2=0.993$; ▲ No. 3, $b=0.824, r^2=0.954$; Total $b=0.860, r^2=0.935$ 。回帰線は Total で描く。Regression line was obtained from all point.

Table 6. 経時調査
Mortalities of *M. alternatus* at the stages before

調査地・年 Study plot & Year	調査時期 Period of investig.	調査本数 No. trees investig.	産卵かみ跡 No. scars		穿入までの死亡 Death before larval boring	
			数 Total	m ² 当たり No. per m ²	数 No. dead	% Rate
浦の内 1 Uranouchi 1 (1972)	越冬前 Before hibernation	6	1,117	98.1	819	73.32
	越冬後 After hib.	5	—	—	—	—
" "	越冬前 Before hib.	5	276	37.8	110	39.86
	越冬中 In hib.	5	369	46.3	170	46.07
浦の内 2 Uranouchi 2 (1976)	越冬前 Before hib.	10	1,602	135.2	1,076	67.17
	越冬後 After hib.	10	1,536	123.1	1,007	65.56
	蛹～脱出 Pupa~Adult	10	1,495	108.6	959	64.15
朝倉 Asakura (1976)	越冬前 Before hib.	5	1,277	151.0	1,055	82.62
	越冬後 After hib.	3	642	158.1	565	88.01
	蛹～脱出 Pupa~Adult	3	636	142.5	525	82.55
計 Total		62	8,950	109.5	6,286	70.23

変動とその要因について述べる。

(i) 幼虫が材に穿入するまでの死亡

朝倉調査地で、1977年木が異常になってから約1か月 (No. 1 と 2) と約2か月足らず (No. 3, 幼虫の大きさ等から推定) 経過後の調査で、調査材料は少なかったが、卵の密度と競争 (摂食空間の破壊, 共食い), 卵の捕食等による死亡率の関係は Fig. 12, また、ふ化幼虫の密度と調査時点での生存虫の密度 (両対数) の関係, すなわち、この間の死亡 (摂食空間の破壊, 共食い) は Fig. 13 のとおりである。なお、No. 1 は8月上旬調査、幼虫密度 m^2 当たり 183.9, No. 2 は8月下旬調査、幼虫密度 m^2 当たり 21.2, No. 3 は9月上旬調査、幼虫密度 m^2 当たり 77.0 であった。この両図から、早い時期では死亡率も低く

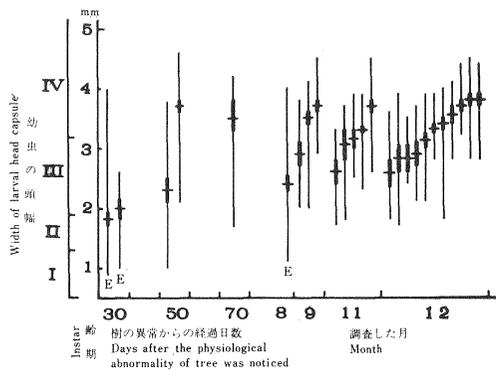


Fig. 14 幼虫の頭幅の経時変化
Change in width of headcapsule of *M. alternatus* larvae with the lapse of time.
縦の線は範囲, 横線は平均値, 横線の上下の太線は95%信頼区間, Eは卵の見られた木。
Horizontal bars show the mean width. Vertical thin and thick bars show ranges and 95% confidence limits, respectively.

の 結 果

and after the beginning of larval boring

穿入孔 No. bores		穿入中死亡 Death after larval boring		調査した死亡 Mortality factors				
数 Total	m^2 当たり No. per m^2	数 No. death	% Rate	寄生 No. para- sitised	捕食 No. preyed	病気 Diseased	計 Total	% Rate
298	26.2	33	11.07			6	6	2.01
406	43.0	72	17.73			24	24	5.91
166	22.7	11	6.63	1		6	7	4.22
199	25.0	23	11.56		3	3	6	3.02
526	44.4	95	18.06		4	18	22	4.18
529	42.4	104	19.66	2	2	17	21	3.97
536	38.9	185	34.51		9	43	52	9.70
222	26.3	43	19.37	1		8	9	4.05
77	19.0	4	5.19	1		12	13	16.88
111	24.9	46	41.44	1		15	16	14.41
3,070	33.7	616	20.07	6	18	152	176	5.73

Table 7. ステージ別の死亡率
Mortalities by the stage of *M. alternatus*

調査地 (年) Study plot (Year)	調査本数 No. trees investig.	産卵かみ跡 No. scars		穿入までの 死亡率 Mortalities by the beginning of larval boring	穿入孔 No. bores		穿入孔に 対する生存率 Rates of survivals to total no. bores	脱出までの死亡率 Mortalities by the time of emergence from wood					
		数 Total	m ² 当たり per m ²		数 Total	m ² 当たり per m ²		穿入中 Boring larvae	蛹室幼虫 Larvae in pupal cell	蛹 Pupae	成虫 Adult	計 Total	
浦の内1	Uranouchi 1 (1972)	8	2,118	129.4	74.22	546	33.4	57.51	30.40	2.20	1.10	8.79	42.49
	(1973)	10	793	47.2	68.98	246	14.6	86.59	8.94	0.41	0.81	3.25	13.41
	(1974)	10	1,438	85.7	67.73	464	27.6	47.20	39.66	8.62	1.29	3.23	52.80
	(1975)	10	1,130	70.3	71.24	325	20.2	64.92	28.92	4.62	0.31	1.23	35.08
浦の内2	Uranouchi 2 (1976)	12	2,282	169.3	78.83	483	35.8	42.44	42.86	1.86	1.66	11.18	57.56
竜	Ryu (1974)	10	1,171	133.6	70.28	348	39.7	57.18	32.76	6.61	1.15	2.30	42.82
羽根1	Hane 1 (1974)	6	591	78.7	53.47	275	36.6	62.18	22.18	8.73	1.82	5.09	37.82
羽根2	Hane 2 (1974)	10	499	41.1	54.11	229	18.9	71.18	12.23	10.04	2.62	3.93	28.82
	(1975)	10	1,709	136.0	66.35	575	45.7	66.65	21.57	4.52	1.39	4.87	32.35
計	Total	86	11,731	97.4	70.24	3,491	29.0	(17.76)* 59.70	28.64	4.95	1.32	5.39	40.30

* () は産卵かみ跡に対する率。 Rate to total no. scars.

回帰係数 b の値も 1 に近いが、時間の経過とともに死亡率が高くなり回帰係数 b の値も 1 より小さくなり、摂食空間の破壊、共食い等主として種内競争が密度に依存する過程によって起こっているといえる。

本種の穿入孔の避け合いのおよぶ範囲は、約 20 cm 四方である (小林, 1975²⁷⁾) といわれているので、低い密度の場合、初期の段階では図でも明らかなように競争による死亡率は低い。なお、この競争による死亡は、幼虫の密度、頭幅の分布 (Fig. 14) 等からみて、なお続くものと思われる。また、浦の内調査地の 1972, 1973 年 (越智・片桐, 1974⁴⁰⁾)、1976 年および朝倉調査地の 1976, 1977 年の枯損木での経時調査で得られた幼虫の頭幅の経時変化は Fig. 14 のとおりである。この図からも、初期の段階において競争が行われたことがうかがわれる。

Monochamus 属の共食いについては FICKS (1958⁶⁾)、SOPER and OLSON (1963⁴⁴⁾) が、本種についても森本・岩崎 (1974³²⁾)、小林 (1975²⁷⁾) が報告しており、今回の経時調査の中でも、摂食場所および卵の破壊とともに共食いがしばしば観察された。

ふ化後幼虫が材に穿入するところまでの死亡は、経時調査 (Table 6) および成虫脱出後の調査 (Table 7) に示すように、約 70% 余りで、産卵かみ跡に対する死亡としては一番高い死亡率であるといえる。しかし、この約 70% の死亡率の中には卵期の死亡が含まれている。なお、この時期における死亡要因としては、競争による死亡のほかに、病気によると思われる死亡、オオコクヌスト、アリモドキカッコウムシ、コメツキムシ類による捕食およびコマユバチ類、双し類による寄生等による死亡も認められたが、主たる死亡要因は競争による死亡と思われる。なお、一部内陸林 (高知県幡多郡十和村、川崎営林署管内古屋山国有林) で、老齡アカマツ枯損木を加害していた本種が多数キツキ類によって捕食されていたのを、1962 年著者の一人片桐が調査をしている (未発表)。しかし、海岸地帯の常時枯損が発生している激害林分では、枯損木でキボシゾウ属のキツキ類による捕食例は観察されたが、本種に対する捕食は観察することができなかった。

幼虫期における主たる捕食者オオコクヌストについては、岸 (1970²⁴⁾) の捕食実験があり、経時調査の中でも捕食が認められた (Table 6)。オオコクヌストの枯損木内での分布の状態を浦の内調査地の 1976 年の枯損木で調査した結果を Fig. 15 に示した。この頻度分布の I_a 示数 (MORISITA, 1959⁸⁶⁾) は、9.59 となり集中分布に適合することが認められた。

(ii) 蛹室幼虫までの死亡

幼虫が材に穿入孔を作った後、蛹室を作るころ (一部、樹皮下に蛹室を作るものが認められる、越智・片桐, 1974⁴⁰⁾) までの死亡は、前に述べた幼虫が材に穿入するところまでの死亡の続きとみなしてよいようである。すなわち、この間幼虫は材の中だけでなく、樹皮下と材の中を出たり入ったりして生活しているので、摂食空間をめぐる密度に依存する過程による競争が、幼虫が材に穿入するところまでと同様に起こっているものと思われる。その外、病気によると思われる死亡、オオコクヌストによる捕食等による死亡も認められた。

この間の死亡は、Table 6, 7 に示すように、穿入孔に対す

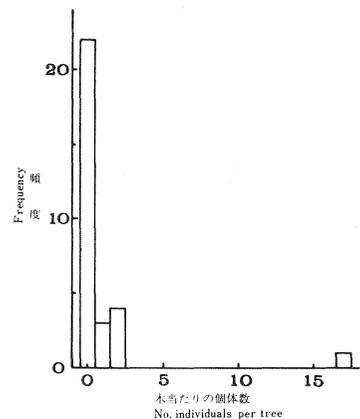


Fig. 15 オオコクヌストの頻度分布図
Frequency distribution of *Temnochila japonica*.

Table 8. 穿入後のステージ別の死亡率 (灰方調査地, 1964年枯損木)
Mortalities at each stage of late larva, pupa, and adult in wood
(Haikata study plot, in 1964)

飼育箱 Cage No.	A	B	C	D	E	F	G	H	平均 Average	
幼虫 Larva	皮下 Not bored	4.24	3.89	3.93	4.46	5.70	5.45	5.03	1.80	4.47
	穿入 Bored	62.71	51.11	52.25	44.65	46.84	45.45	58.39	64.86	53.33
蛹 Pupa	17.80	23.33	32.02	27.68	17.72	28.48	23.83	15.32	23.79	
成虫 Adult	15.25	21.67	11.80	23.21	29.75	20.61	12.75	18.02	18.41	

Table 9. 穿入後のステージ別の死亡 (灰方調査地の 1963, 1964年の枯損木)
Mortalities at each stage of late larva, pupa, and adult in wood by factors
(Haikata study plot in 1963 and 1964)

飼育箱 Cage No.	A	B	C	D	E	F	G	H	Total	率 Rate		
										1964	1963	
生存数 No. survivors	139	117	138	137	151	131	283	122	1,218	47.99	32.05	
幼虫死亡 Larval death	病気 Disease	16	18	24	12	28	16	46	23	183	7.22	6.09
	捕食その他 Predation and others	63	81	76	43	55	68	143	51	580	22.85	26.28
	計 Total	79	99	100	55	83	84	189	74	763	30.07	32.37
蛹死亡 Pupal death	病気 Disease	19	33	54	31	26	35	64	17	279	10.99	10.26
	捕食その他 Predation and others	2	9	3	0	2	12	7	0	35	1.38	1.60
	計 Total	21	42	57	31	28	47	71	17	314	12.37	11.86
成虫死亡 Adult death	病気 Disease	18	38	21	26	47	34	38	20	242	9.54	23.72
	捕食その他 Predation and others	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0.03	0
	計 Total	18	39	21	26	47	34	38	20	243	9.57	23.72
全死亡 Total death	病気 Disease	53	89	99	69	101	85	148	60	704	27.74	40.07
	捕食その他 Predation and others	65	91	79	43	57	80	150	51	616	24.27	27.88
	計 Total	118	180	178	112	158	165	298	111	1,320	52.01	67.95
合計 Sum Total	257	297	316	249	309	296	581	233	2,538			

Table 10. 微生物が原因となる病気による死亡率 (灰方調査地, 1964年枯損木)
Mortalities from diseases caused by microbial pathogens
(Haikata study plot, in 1964)

ステージ Stage	全死亡に対する比率 Rate to total death	ステージ別の割合 Mortality at each stage	各々ステージの死亡の計に対する比率 Rate to total death in each stage
幼虫 Larva	13.9	26.0	24.0
蛹 Pupa	21.1	39.6	34.4
成虫 Adult	18.3	34.4	99.6
計 Total	53.3	100.0	

る死亡率としては高い。

(iii) 成虫脱出までの死亡

幼虫が蛹室を作ってから成虫脱出までの死亡は、浦の内、竜、羽根の各調査地から1972~1976年に採取した枯損木の成虫脱出後の調査では、蛹室幼虫に対して約16%、また、穿入孔に対して約12%と比較的に安定をしている (Table 7, Fig. 16)。しかし、木ごとの枯損木内での生存曲線 (Fig. 16) にみられるごとく、場所、年によっては蛹室幼虫に対して50%を越す高い死亡率のみられる木もある。また、灰方調査地の1963, 1964年の枯損木の調査でも同様に高い死亡率を示している (Table 8, 9)。

これらの要因は、蛹、成虫期等に見られる病気と思われるもので (Table 6, 9, 10)、この死亡は変動主要因の検出のところで述べたとおり、一般的には密度に関係なく生じているようである。しかし、この時期における死亡は、脱出成虫の平均密度の低下に関与しているといえる。森本・岩崎(1975³⁴); 1976³⁵)も九州各地の枯損木の調査で、同様に蛹室を作ってから死亡率が、場所、年によって高い例を報告している。

病気によると思われる卵、幼虫、蛹および成虫期における死亡については、種名の確認されているものもあるが、現在各地の死亡虫について病原菌の検索、病原性等についての調査が進められているので、ここでは考察しないことにする。

5. 枯損木内での生存曲線

1972~1976年に各地で採取した枯損木のうち、成虫脱出後に調査した枯損木 (Table 1) 内での生存曲線を図示すると Fig. 16 のとおりである。

生存曲線について、DEEVEY (1947³⁰) は、野外動物の死亡率のデータに基づいてA, B, C型に類型を行った。Ito (1959¹¹) は、完全変態昆虫の生存曲線の比較検討を行い、この類型が生ずる原因について初めて考察をし、親による仔の保護が進んだ種ほど双曲線型から中凸型 (DEEVEYのA型) になることを示した。

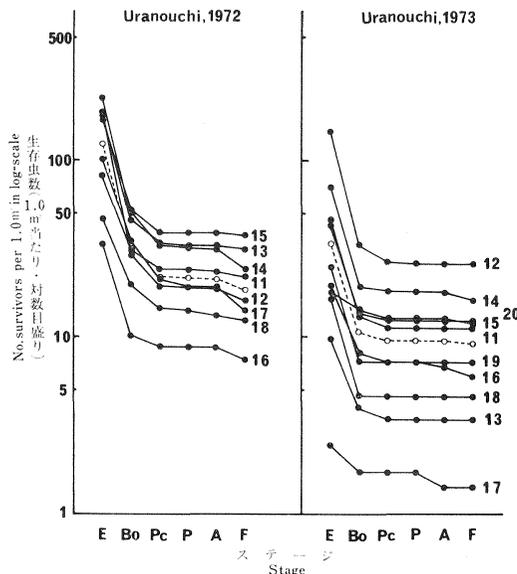


Fig. 16 枯損木内での生存曲線
Survival curves of *M. alternatus* on the dead trees.

E: 産卵かみ跡, Bo: 穿入孔, Pc: 蛹室, P: 蛹, A: 成虫, F: 脱出, 数字は枯損木の番号, ○.....○ 平均。
E, Bo, Pc, P, A, and F denote egg, bore, pupal cell, pupa, adult, and hole for emergence, respectively. Numerals in the figure show the number of dead tree. ○.....○ Average.

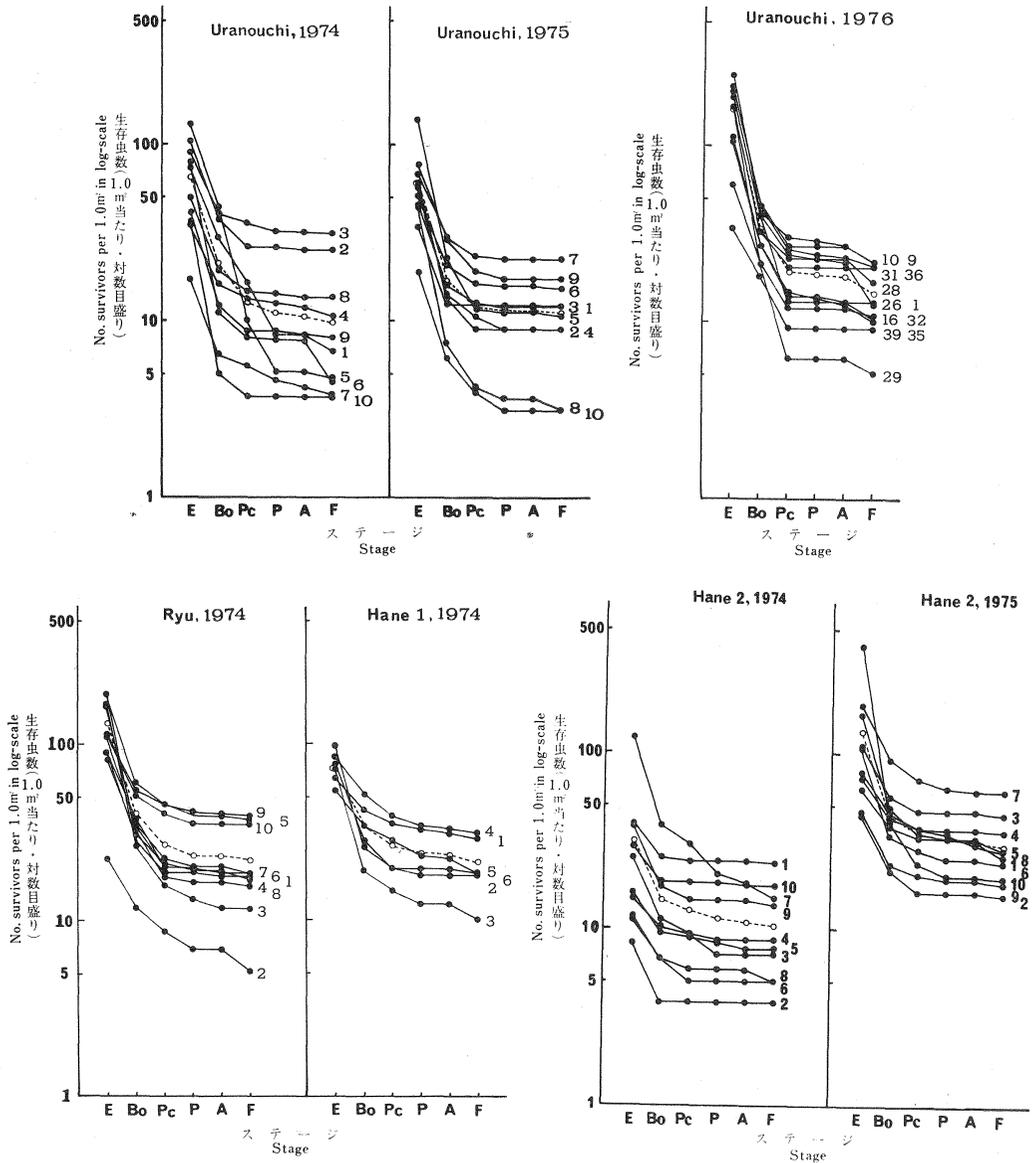


Fig. 16 (つづき) (Continued)

本種の場合(平均の生存曲線)は、Fig. 16 に示すとおり、一般の昆虫にみられるような、すなわち、卵から若齢幼虫にかけて、老熟幼虫から蛹にかけて、および成虫の末期の3山型の減少がみられるものではなく、1山型の DEEVEY の A 型に属しているといえよう。小島(1960²⁸⁾)は、日本産カミキリムシ類の成虫の産卵と幼虫の食性から、習性の進化について考察し、本種の属するフトカミキリ亜科を一番進化の進んだものとしている。この小島の類型も本質的には Ito (1959¹¹⁾) の考察に通じるものがあると思われる。すなわち、本種は産卵にあたって、かみ傷をつけて、内樹皮内に産卵行動を行い、適したところに産卵を行っていると思われ(無卵かみ跡が意外に多い)、親による仔の保護がかなり進んでいるといえる。

このような生存曲線は、HEERING (1956⁹⁾) の調査したナガタマムシの1種 *Agrilus viridis* L. のものとよく似ている。この種の場合、いちじるしく総死亡率が低く、死亡要因の大部分が樹木の生理的抵抗による幼虫の死亡であるが、本種の場合、産卵対象木は異常木にかぎられる（日塔ほか、1966³⁷⁾; 1967³⁸⁾; 岩崎・森本、1970¹⁹⁾) ので、*Agrilus viridis* と異なり、樹木の生理的抵抗による幼虫の死亡はほとんどみられない。図にも示されたように、本種の減少の山は、一般の昆虫と同様に生存の初期、成虫が産卵かみ跡をつけて産卵を行い、幼虫がふ化して材の中に穿入するまでの産卵後約1か月ぐらいの間、または、10~11月ころ材の中に蛹室を作るまでの時期にみられる。すでに述べたように、この間の死亡は、枯損木内での個体数変動の主要因となっているが、その死亡要因はおもに種内競争によるもので、一般に密度に依存した過程によっている。蛹室を作ってからのもは、比較的安定した密度を保っている。

ただし、個々の枯損木についてみると (Fig. 16)、大部分のものは1山型であるが、中には一般の昆虫と同様に三段型の生存曲線 (Ito, 1959¹¹⁾) がみられる。この場合、穿入孔作製後病気によると思われる死亡虫の見付かる割合が多く、これらが三段型の生存曲線を作っているものと思われる。

総 合 考 察

今回の調査は枯損木内のものに限られているので、個体群の自然制御に関与する要因のうち、食物の量と脱出成虫の数の2項目について考察する。

1. 食物（えさ）の量

食物、枯損木の量は、本種の数を決定している大きな要因の一つとしてあげることができる。本種を含めてマツ類の穿孔虫は、7月以降に現われる異常木に対してのみ産卵活動を行う（日塔ほか、1966³⁷⁾; 1967³⁸⁾; 岩崎・森本、1971¹⁹⁾) ので、本種の場合7~8月、ときによっては9月ごろの夏~夏秋型枯損木（小田ほか、1966⁴¹⁾) が産卵対象木になってくる。

マツノザイセンチュウは、本種が羽化脱出後マツ枝条部を後食するときに、虫体を離れて樹体内に侵入し、マツを衰弱、枯死に導く（清原・徳重、1971²⁵⁾; 真宮、1972³⁰⁾)。したがって、枯損木から脱出する本種の成虫数や脱出後の生存曲線の型は、成虫が樹体内から持ち出す線虫数とともに異常木発生に関係が深いものであるが、ここでは成虫生存曲線は調べてない。

樹木の異常現象の発現のためには、線虫の増殖に関連して温度が重要な要因になっている（清原、1973²⁰⁾)。そのほか、虫の面からみても、本種の成虫の行動が温度の影響を受けている（森本、1974³¹⁾; 森本ほか、1975³³⁾)。以上のように、樹木の異常現象の発現、成虫の行動に温度が関係しているため、マツ類の分布域の中で異常木、枯損木の発生する地域は限られてくる（橋本ほか、1974⁹⁾; 岩崎ほか、1975⁴⁰⁾; 竹谷ほか、1975⁴⁰⁾)。竹谷ほか (1975⁴⁵⁾) は、温量指数 (MB 指数) から被害の現われる可能性のある地域を推定している。また、気温や降水量などの環境条件は、異常木の発生率だけでなく、異常になる時期をずらすことによって産卵対象木の量、産卵数に当然影響をおよぼしているものと推察される。

以上述べてきたように、食物の量、すなわち、夏~秋の異常木の数は、本種の脱出成虫数、枯損木から成虫が持ち出す線虫の数、脱出後の成虫の生存率と行動、マツ類の量と分布の状態および環境条件等によって支配されているといえる。

2. 脱出成虫の数

前項において、食物（えさ）の量に影響する要因の一つとして枯損木から脱出する本種の成虫の数をあ

げたが、この項では、この脱出成虫の数におよぼす要因について考察する。

一般に動物は、生息環境が著しく変わらない限り、それぞれの種に特有のパターンで個体数が時間的にも空間的にも絶えず変動をしているが、ある平均レベルを維持してゆこうとする傾向がある。これは、生息密度が増えるにつれ、個体数を抑制するように動く要因が存在するに違いない(巖, 1971¹⁷⁾)。

マツノマダラカミキリの場合、他の穿孔虫と同様に、異常木に対してのみ産卵行動を行い、また、生活場所も樹体内という閉鎖空間である特性を持っているので、木によっては非常に多くの産卵かみ跡がつけられているが、成虫となって脱出する数は限られている (Fig. 11)。このことは、アズキゾウムシ、コクヌストモドキなどの実験個体群と共通的な現象 (内田, 1950⁶⁰⁾)、すなわち、産卵かみ跡から成虫が脱出するまでの増殖過程で密度効果、密度に依存する過程の死亡が起こっている可能性を示しているといえる。

また、産卵かみ跡の密度に対する増殖率 (脱出成虫数/産卵かみ跡数) の関係は双曲線型、ALLEE 型の密度効果 (内田, 1950⁶⁰⁾) に近い関係が認められる (Fig. 17)。しかし、増殖率のピークは場所、年により異なっているようである。これは、場所、年によって産卵かみ跡の密度、幼虫穿入後の死亡率 (Table 6, 7) が異なっていることも影響していると思われる。

以上述べてきたように、枯損木内での死亡が密度に依存した過程によって起きているとみられるが、卵から脱出成虫のステージの中で、どのような死亡がどの時期に働いているかについて述べれば次のとおりである。

(1) 卵 期

マツノマダラカミキリの成虫は、産卵に当たって樹皮に傷をつけて産卵をする習性を持っている (越智, 1969⁸⁹⁾)。すなわち、本種はカミキリムシ類の中でも、産卵に際して親による仔の保護が進んだ種に

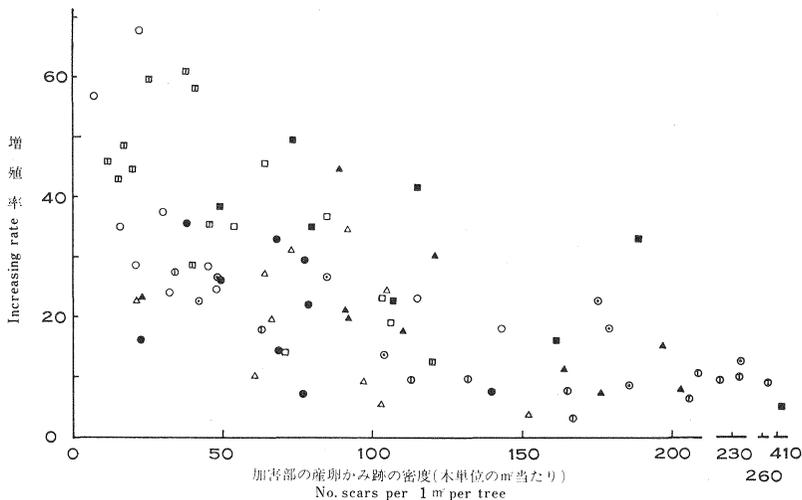


Fig. 17 産卵かみ跡の密度と増殖率 (脱出成虫数/産卵かみ跡数)

Relationship between increasing rate (no. adults emerged/no. scars) and density of scars (no. scars/m² of bark surface).

- Uranouchi 1972, ○ Uranouchi 1973, △ Uranouchi 1974,
- Uranouchi 1975, ⊙ Uranouchi 1976, ▲ Ryu 1974, □
- Hane (1) 1974, ▣ Hane (2) 1974, ■ Hane (2) 1975.

属している（小島，1960²⁸⁾）。また，無卵かみ跡がかなりの数みられる。これは親の選択によるものでも，親による仔の保護が進んでいる結果かもしれない。

卵の死亡要因としては，ヒメアリによる捕食（片桐ほか，1964²²⁾），病気によると思われる死亡等があげられる。その死亡は，一部ヒメアリの捕食率の高い木でやや密度に依存した過程の死亡が，また，病気によると思われる死亡の高かった場所でやや密度に逆依存の傾向が認められたが，全体としてみた場合，卵期の死亡は密度に関係なく起こっている。

（2）材に穿入するところまでの幼虫期

本種は，ふ化後約1か月ぐらいは樹皮下で生活をし，その後材に穿入孔を作り材の中と樹皮下の両方で生活をするが（一部材の中に穿入をせず樹皮下だけで生活をするものが認められる，越智・片桐，1974⁴⁰⁾），この間において摂食空間をめぐっての競争が密度に依存した過程で起こっている。この死亡は，アズキゾウムシ等の実験個体群での死亡（URIDA, 1941⁴⁸⁾⁴⁹⁾）とよく似ているといえる。そのほか，キクイムシ類でもアズキゾウムシ等と同様の死亡が認められている（山口・小泉，1959⁵⁴⁾；BEAVER, 1974³⁾；伊藤，1975¹³⁾等）。

なお，このごろには，競争による死亡のほか，病気によると思われる死亡，捕食および寄生等による死亡も認められたが主たる死亡要因は競争による死亡である。

（3）蛹室幼虫期以降

9月下旬以降になると幼虫は蛹室を材の中（一部は樹皮下）に作る（越智・片桐，1974⁴⁰⁾）。この，蛹室幼虫期以降成虫脱出までの死亡は，全体的にみた場合低く，比較的安定しており，死亡の起こり方は，一般的にみて密度に関係なく生じている（Fig. 3, 4, 16）。しかし，場所，年および木によっては高い死亡率のみられる場合もある（Fig. 16；Table 6～9；森本・岩崎，1975⁵⁴⁾；1976⁵⁵⁾）。この要因のおもなものは，病気によると思われる死亡である。この死亡は，脱出後も引き続いて認められる。なお，これらの死亡は，脱出成虫の平均密度の低下に関与をしている。また，蛹室幼虫期には，上記の死亡のほか捕食等による死亡も認められる。

以上述べてきたように，脱出成虫の数は，ふ化後幼虫が材に穿入するころ，または，蛹室を作るころまでの幼虫期の摂食空間をめぐっての密度に依存する過程の死亡による変動によって大きく規定されているといえる。また，蛹室幼虫期以降の，特に病気によると思われる死亡は，脱出成虫の平均密度の低下に寄与しているといえる。

摘 要

枯損木内でのマツノマダラカミキリの個体数の変動とその要因について究明するため，1963年以降，高知県下の主として幼齡激害林分から採取した枯損木を材料とした経時調査と成虫脱出後の調査，ならびに，野外の網室と現地の林分内で産卵させたえさ木についての調査を剥皮割材等の方法を用いて行ったが，その結果の概要は次のとおりである。

1. 調査に用いた材料の精度は， $m-m^*$ の関係から求めたところ，0.1～0.2の範囲内にあり，統計的処理に十分耐え得る標本数である。

2. 個体数の変動主要因は，調査地，枯損年およびステージ別の密度と VARLEY-GRADWELL の k 値の関係から解析したところ，成虫が産卵かみ跡をつけてから幼虫が材に穿入するころ，または，蛹室を作るこ

ろまでの密度に依存した過程による死亡である (Fig. 3, 4)。

3. 卵期の死亡としては、産卵かみ跡をつけただけで産卵を行っていない無卵かみ跡、ヒメアリによる卵の捕食、病気によると思われる卵の死亡および発育の進んだ幼虫による卵の破壊などが観察された。

無卵かみ跡は、産卵かみ跡の密度に関係なく、ほぼ一定の値であり (Fig. 5, 6)、樹皮の厚さなどともあまり関係がないと思われる (Fig. 7)。ヒメアリによる捕食は、捕食の多い木にやや卵の密度に依存する傾向の死亡が認められたが、これは、ヒメアリと枯損木の分布の状態に関係しているものと思われる。また、病気によると思われる死亡が多かった場所では、やや卵の密度に逆依存の死亡の傾向が認められた。しかし、全体としてみた場合には、卵期の死亡は、卵 (産卵かみ跡) の密度に関係なく起こっている。

4. 材に穿入するところまでの幼虫期の死亡としては、競争による死亡、病気によると思われる死亡、オオコクヌスト、アリモドキカッコウムシ、コメツキムシ類等による捕食およびコマユバチ類、双し類による寄生等による死亡が認められた。この死亡は、産卵かみ跡に対するものとして一番高い死亡率を示していた (Table 6~9)。

競争による死亡は、摂食空間の破壊、共食いによるもので、この死亡は時間の経過とともに死亡率が高くなり、密度に依存した過程によって起こっている (Fig. 12, 13)。オオコクヌストは、幼虫期におけるおもな捕食者で、枯損木内での分布は集中的傾向を示している (Fig. 15)。

5. 蛹室幼虫までの死亡は、変動主要因のところでも述べたように、材に幼虫が穿入するところまでの死亡の続きとみてよいようである。この間の死亡は、穿入孔に対する死亡率としては高い (Table 6, 7)。

6. 幼虫が蛹室を作ってから成虫が脱出するまでの死亡は、一般に比較的安定している (Table 7, Fig. 16)。しかし、場所、年および木によっては高い死亡率がみられ (Table 7, 8, Fig. 16)、その要因として病気によると思われる死亡があるが、一般的にみて密度に関係なく起こっている (Fig. 4)。

7. 成虫脱出後に調査した枯損木内での平均の生存曲線は、1山型の DEEVEY の A 型に属しているが、個々の枯損木についてみると、一般の昆虫と同様に三段型の生存曲線のみられるものがある (Fig. 16)。この場合には、穿入孔作製後の病気によると思われる死亡虫の割合が多い。

文 献

- 1) BEAVER, R. A. : The development and expression of population tables for the bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). J. Anim. Ecol., **35**, 27~41, (1966)
- 2) ————— : The regulation of population density in the bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). J. Anim. Ecol., **36**, 435~451, (1967)
- 3) ————— : Intraspecific competition among bark beetle larvae (Coleoptera : Scolytidae). J. Anim. Ecol., **43**, 455~467, (1974)
- 4) BERRYMAN, A. A. : Population dynamic of the fir engraver, *Scolytus ventralis* (Coleoptera : Scolytidae). I. Analysis of population behavior and survival from 1964~1971. Can. Ent., **105**, 1465~1488, (1973)
- 5) DEEVEY, E. S. Jr. : Life table for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol., **22**, 283~314, (1947)
- 6) FICKUS, T. P. : A contribution to the biology of the white-spotted sawyer beetle. (Unpublished Master's Thesis) Division of Graduate Study. Univ. of Me., Orono, Me., (by SOPER

- and OLSON, 1963)
- 7) GRIMBLE, D. G. and F. B. KNIGHT : Life table and mortality factors for *Saperda inornata* (Coleoptera : Cerambycidae). Ann. ent. Soc. Am., **63**, 1309~1319, (1970)
 - 8) 橋本平一・清原友也・堂園安生・滝沢幸雄・宮崎 徹・川畑克己・勝 善鋼・谷口 明 : マツノザイセンチュウおよびマツノマダラカミキリの標高別分布と被害発生との関係, 85回日林講, 253~256, (1974)
 - 9) HEERING, H. : Zur Biologie, Ökologie und zum Massenwechsel des Buchenpracht-Käfers (*Agrilus viridis* L.). Z. ang. Ent., **39**, 76~114, (1956)
 - 10) 今村正治・竹野忠生 : マツノトビイロカミキリ被害の一調査, 7回日林九州支研抄報, 82~88, (1952) (謄写刷)
 - 11) Ito, Y. : A comparative study on survivorship curves for natural insect populations. Jap. J. Ecol., **9**, 107~115, (1959)
 - 12) 伊藤嘉昭 : 生命表 (1, 2), 植物防疫, **25**, 249~252, 287~290, (1971)
 - 13) ——— : 動物生態学 (上), 古今書院, 226 pp., (1975)
 - 14) ———・村井 実 : 動物生態学研究法 (上), 古今書院, 268 pp., (1977)
 - 15) IWA0, S. : A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol., **10**, 1~20, (1968)
 - 16) ——— and E. KUNO : Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of date for analysis of variance. Res. Popul. Ecol., **10**, 210~214, (1968)
 - 17) 巖 俊一 : こみあいの生態学, 昆虫における過密と過疎の影響, 自然, 309, 44~51, (1971)
 - 18) ———・桐谷圭治 : 総合防除の理論, 深谷昌次・桐谷圭治編, 総合防除, 講談社, 39~96, (1973)
 - 19) 岩崎 厚・森本 桂 : マツノマダラカミキリの産卵対象木, 日林九州支研論, 24, 187~188, (1970)
 - 20) ———・———・田呂丸一太・滝本国利 : マツノマダラカミキリに関する研究 (XVII), 熊本県下での海拔高と被害分析の関係についての調査例, 86回日林講, 321~322, (1975)
 - 21) 片桐一正 : マツクイムシ被害防除に対する一考察, 林業技術, 265, 3~4, (1964)
 - 22) ———・越智鬼志夫・宇賀正郎・小島圭三 : マツノマダラカミキリの成虫の行動, げんせい, 14, 3~4, (1964)
 - 23) ——— : 松類穿孔性害虫に関する調査 (I), マツノマダラカミキリ個体群の生活環と死亡率, 昭和39年度林試四国支場年報, 74~75, (1965)
 - 24) 岸 洋一 : 松くい虫の捕食者, オオコクヌスト (*Temnochila japonica* BEITTER) (鞘翅目: オオコクヌスト科) について, 日林誌, **52**, 215~217, (1970)
 - 25) 清原友也・徳重陽山 : マツ生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接種試験, 日林誌, **53**, 210~218, (1971)
 - 26) ——— : マツノザイセンチュウを接種したクロマツ苗の発病に及ぼす温度の影響, 84回日林講, 334~335, (1973)
 - 27) 小林富士雄 : 森林昆虫の密度および分布の調査法に関する研究 (第1報), マツの穿孔虫類の樹体内分布, 林試研報, 274, 85~124, (1975)
 - 28) 小島圭三 : 日本産カミキリムシ類の生態学的研究, 成虫の産卵と幼虫の食性, げんせい, 10, 21~46, (1960)
 - 29) KUNO, E. : Some notes on population estimation by sequential sampling. Res. Popul. Ecol., **14**, 58~73, (1972)
 - 30) 真宮靖治 : マツノザイセンチュウの接種によるクロマツおよびアカマツ幼齡木の萎凋症状進行と枯死, 日線虫研誌, **2**, 40~44, (1972)

- 31) 森本 桂：マツノマダラカミキリに関する研究 (IX), 後食量に及ぼす温度の影響, 日林九州支研論, 27, 183, (1974)
- 32) ———・岩崎 厚：マツノマダラカミキリに関する研究 (XI), 羽化率に対する密度効果, 85 回日林講, 229~230, (1974)
- 33) ———・———・谷口 明：マツノマダラカミキリに関する研究 (XIV), 停留率と温度の関係, 日林九州支研論, 28, 199~200, (1975)
- 34) ———・———：マツノマダラカミキリに関する研究 (XVI), 個体数変動要因の解析 (1), 86 回日林講, 319~320, (1975)
- 35) ———・———：マツノマダラカミキリに関する研究 (XX), 九州各地産成虫の死亡率, 日林九州支研論, 29, 197~198, (1976)
- 36) MORISITA, M. : Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., E (Biol.) 2, 215~235, (1959)
- 37) 日塔正俊・小田久五・加藤幸雄・山根明臣・遠田暢男：マツ類の穿孔虫に関する研究, 穿孔虫の産卵加害の対象木についての一考察, 77 回日林講, 376~379, (1966)
- 38) ———・———・———：マツ類の穿孔虫に関する研究, 穿孔虫の産卵加害の対象木についての一考察 (続), 78 回日林講, 193~195, (1967)
- 39) 越智鬼志夫：マツ類を加害するカミキリムシ類の生態 (II), *Monochamus* 属 2 種成虫の羽化と産卵習性などについて, 日林誌, 51, 188~192, (1969)
- 40) ———・片桐一正：マツノマダラカミキリの生態学的研究 (I), 幼虫の齡構成の動き, 日林誌, 56, 7~11, (1974)
- 41) 小田久五・加藤幸雄・野淵 輝：穿孔虫による森林の被害, 植物防疫, 20, 343~348, (1966)
- 42) ———：松くい虫の加害対象木とその判定法について, 森林防疫ニュース, 16, 263~266, (1967)
- 43) 岡本 啓：四国の蟻 (2), げんせい, 2, 39~43, (1953)
- 44) SOPER, R. S. Jr. and R. E. OLSON : Survey of biota associated with *Monochamus* (Coleoptera : Cerambycidae) in Maine. Can. Ent., 95, 83~95, (1963)
- 45) 竹谷昭彦・奥田素男・細田隆治：マツの激害型枯損木の発生環境, 温量からの解析, 日林誌, 57, 169~175, (1975)
- 46) 玉貫光一：南禅太の風害跡地におけるキクイムシ類, 特にヤツバキクイの発生消長について, 昭和 17 年度日林論, 327~332, (1942)
- 47) 寺西 暢：日本産蟻類の習性と分布 (2), 動物誌, 41, 312~332, (1929)
- 48) UEDA, S. : Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) I. The effect of population density on the progeny populations. Mem. Col. Agr. Kyoto Imp. Univ., 48, 1~30, (1941)
- 49) ——— : Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) II. The effect of population density on progeny populations under different conditions of atmospheric moisture. Mem. Col. Agr. Kyoto Imp. Univ., 49, 1~20, (1941)
- 50) 内田俊郎：昆虫の実験個体群, 民科理論生物学研究会編, 生物の集団と環境, 岩波書店, 10~23, (1950)
- 51) 内田登一・中島敏夫：北海道の風倒木地帯におけるヤツバキクイ *Ips typographus* LINNÉ の異常発生に関する 2, 3 の考察, 北大演報, 21, 149~168, (1961)
- 52) VARLEY, G. C. and G. R. GRADWELL : Key factors in populations studies. J. Anim. Ecol., 29, 399~401, (1960)
- 53) ——— and ——— : Population models for the winter moth. Insect abun-

dance. (ed. T. R. E. Southwood), Blackwell, Oxford and Edinburgh, 132~142, (1968)

- 54) 山口博昭・小泉 力: ヤツバキクイ (*Ips typographus* L. f. *japonicus* NIIJIMA) の繁殖, 行動, 分散に関する研究 (I), 寄生密度と繁殖との関係, 林試北海道支場年報 (1956), 39~47, (1959)

**Mortality Factors in Survival Curves of *Monochamus alternatus* HOPE
(Coleoptera : Cerambycidae) Population on the Pine Dead Trees**

Kishio OCHI⁽¹⁾ and Kazumasa KATAGIRI⁽²⁾

Summary

Mortality factors and their role in survival curves of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*, were studied since 1963 by using the dead trees collected from the heavily infested forests in Kochi Pref., and the bait-logs which had been left in the infested forests for a few weeks to be oviposited by the sawyer. Number of living and dead individuals and their mortality factors were investigated several times in the course of the study by dissecting the logs. Results were as follows :

1. According to $m\text{-}m^*$ analysis, relative precision expressed by the ratio of standard error to mean was between 0.1~0.2, indicating the sample sizes used in this study be sufficient to treat the date statistically.

2. From the relationship between k -value of VARLEY-GRADWELL formula and actual density by stages, it was supposed that the factors for diminishing survival rates are those which depend on the density of the immature larvae.

3. Mortality factors at the egg stage were predation by *Monomorium nipponense*, diseases, and destruction of egg by the larvae hatched beforehand. The rate of scars without egg (empty scars) was nearly constant in all trees, irrespective of density of scars, or thickness of the bark.

Predation by *M. nipponense* weakly depended on the density of eggs in the forests where the ant exists. Incidence of diseases seemed to be inversely dependent on the egg density. However, on the whole, no particular relationship could not be observed between the whole egg mortality and the density of scars.

4. Mortality factors at the immature larval stage were competition among larvae, diseases, predation by *Temnochila japonica*, *Thanasimus lewisi*, and Elateridae-beetles, parasitism by hymenopterous (Braconidae) and dipterous parasites, etc. Of these factors, parasitism caused the highest mortality. The more the larvae grew, the stronger was the competition, that is, the destruction of living place and cannibalism. This mortality was dependent on the density of larvae. *T. japonica* which was the dominant predator in these study plots showed an aggregated distribution on dead trees.

Received October 24, 1978

(1) Shikoku Branch Station

(2) Forest Protection Division

5. Mortality at the boring larval stage, which included actually a part of mortality at the immature stage, was high.

6. Mortalities at the stage of matured larvae and pupae in the cell were constant in general and occurred density independently.

7. Survival curves up to the emergence of adult showed DEEVEY's A type (Convex type), but some of them showed a staircase type with three descending steps as those of most insects. In the latter cases, a high mortality from diseases observed after the larvae bored.