

マツバノタマバエの生態学的研究 第2報

低密度個体群の個体数変動と分布様式

曾 根 晃 —⁽¹⁾

Koichi SONÉ : Ecological Studies on the Pine Needle Gall Midge,

Thecodiplosis japonensis UCHIDA et INOUE

(Diptera : Cecidomyiidae) (II)

Population changes and distribution patterns of the
populations at low density levels

要 旨 : 1975年から1982年にかけて、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地内のクロマツ若齢林で、マツバノタマバエ (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE) の個体数変動と死亡要因を調査し、6世代の生命表を得た。また、1978年から1979年にかけて滋賀県田上山系のクロマツ若齢林で、空間分布様式を調査し、あわせて1世代の生命表を作成した。

いずれの世代でも、個体数は虫えい形成前と虫えい脱出後羽化までの間に著しく減少し、虫えい内に生息している期間はほとんど減少しなかった。そして、生存曲線は階段状を呈した。調査期間を通して、個体数は低レベルに抑えられ安定していた。個体数の低レベルへの抑制は、著しく個体数が減少した成虫の羽化から虫えい形成までと3齢幼虫の虫えい脱出から羽化までの期間に作用する、気象要因の変動などの非生物的要因によったと考えられた。

生命表解析の結果、個体数変動は、野外での成虫の産卵の成否により決定されていたことが明らかになった。本種の野外個体群はよく制御されていた。しかし、有力な制御要因は検出されなかった。それゆえ、本種の個体群は、複数の要因の組み合わせにより制御されていたと考えられた。

林内での空間分布様式は、すべての発育ステージで集中傾向を示し、この集中的な個体の空間配置は、著しく変化することなく次世代に伝えられた。今回得られた本種の集中的な分布傾向は、林内での集中的な成虫の羽化とふ化幼虫死亡のクロマツ個体内、個体間の変動と関係し、生活史を通しての小分散は、集中的分布傾向の保持、伝達に重要な役割をはたしていたと考えられた。

目 次

緒 言	54
I 上賀茂個体群	54
1. 調査地の概要	54
2. 調査方法	54
3. 死亡要因	58
4. 個体数変動と生命表解析	66
II 田上山個体群	79
1. 調査地の概要	79
2. 調査方法	80
3. 個体数変動	80
4. 分布様式の変化	82
III 考 察	90
1. 個体数変動	90

2. 分布様式	92
引用文献	94
Summary	98
付 表	102

緒 言

本論文は、1975年から1982年にかけて、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地（以後単に京都大学上賀茂試験地）、同徳山試験地、滋賀県大津市の田上山系で行ったマツバノタマバエの生態学的研究の一部で、個体数変動と空間分布様式について述べる。個体数変動と空間分布様式は、個体群の研究における重要な要素で、被害の発消・樹木の成長に及ぼす影響といった種の加害特性の解明に多くの情報を提供する。ところが、本種は他の虫食い形成昆虫と同様、虫食い内で生息するステージの個体の移動分散がなく、死亡時期の決定や死亡要因の同定が容易であるといった個体群動態の研究に有利な性質を持っている（VARLEY, 1947⁸⁷；MIYASHITA et al., 1965³⁸；高藤, 1976⁸⁶；YUKAWA et al., 1976⁸⁵；REDFERN and CAMERON, 1978⁸⁹）にもかかわらず、個体群動態に関する研究は非常に少ない。これまでに、生活史のある一部分についての個体数変化は、Ko (1969)¹⁶、倉永・吉田 (1971)²²、PARK and HYUN (1977)³⁶、LEE et al. (1985)²⁴により研究されているが、生活史を通しての個体数変動に関しては、吉田ら (1973)⁶⁸が1世代の生存曲線を推定し、曾根 (1980)⁴⁴が2世代にわたる生存曲線を示したにすぎない。さらに、個体群の空間分布様式についての報告は、これまで成されていない。このように本種の個体群動態に関する研究が遅れている原因として、(i) 本種は生活史を通して生息場所を変え、虫食い外でかなりの期間生息するため、個体数推定が困難であること、(ii) 体のサイズが非常に小さいので、野外での直接観察が困難であること、などがあげられる。

著者は、1975年から1982年にかけて、京都大学上賀茂試験地内の若齢クロマツ林に生息する個体群（上賀茂個体群）について、全発育ステージの個体数を推定し、6世代の生命表を作成した。また、1978年から1979年にかけて滋賀県田上山系の若齢クロマツ林に生息する個体群（田上山個体群）について、各発育ステージの個体数と空間分布様式を推定した。これらの結果をもとに、本種の個体数変動と分布様式の特徴について論議する。

なお、本論文の一部は、曾根 (1980)⁴⁴、SONÉ (1984⁴⁵, 1985⁴⁶, 1986^{47, 48})、1987⁵⁰ SONÉ and TAKEDA (1983)⁵¹により、すでに報告されている。

I 上賀茂個体群

1. 調査地の概要

調査は、京都市北区に位置する京都大学上賀茂試験地内の若齢クロマツ林分で行った。この林分の詳細な説明は、曾根 (1980)⁴⁴、1986⁵⁰により、すでに与えられている。なお、この林分内のクロマツは、1981年12月の豪雪とマツ材線虫病により、1982年8月までにすべて枯死した（SONÉ, 1987⁵⁰）。

2. 調査方法

今回、羽化・産卵・産卵・ふ化・虫食い形成・虫食い脱出（地上への幼虫の落下）、土壌中での越冬の7ステージについて個体数推定を行った。以下に、それぞれの推定法の概略を述べる。

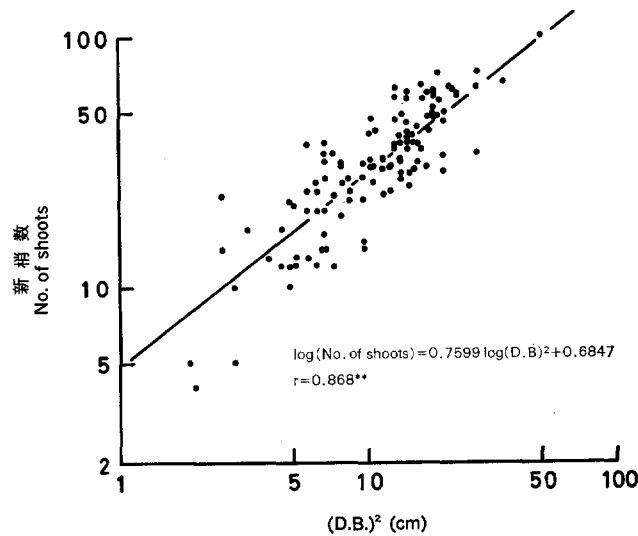


Fig. 1. 生枝下直径 (D. B.) と新梢数の関係
Relationship between the diameter at the crown
bottom (D. B.) and the number of shoots

** : 99% レベルで有意
Significant at the 0.01 level

2-1 羽化数

羽化数は、直径 10.5 cm、高さ 15 cm の不透明の塩ビ管の上に、粘着性の物質を塗布した透明の板をのせた羽化トラップを用いて推定した。林内にこの羽化トラップを、1976 年は 30 個、1977 年から 1982 年までは 32 個均一に設置し、1976 年は 4 月中旬から 8 月中旬までの期間中 3 日間隔で、1977 年以降は 5 月中旬から 8 月中旬までの期間中 3～7 日間隔で、羽化数を調査した。

2-2 蔵卵数

蔵卵数は、調査林分に設置した羽化トラップで捕獲したメス成虫を実体顕微鏡下で解剖し、卵巣内の卵数を数えて求めた。

2-3 産卵数・ふ化数・虫食い内幼虫数

(1) サンプル単位

サンプル単位は、労力とサンプリングのクロマツ個体への影響を考慮して、着葉部長 1 cm 以上の新梢とした。

林分内の全新梢数を求めるため、1977 年 11 月に調査林分の最外周を除くすべてのクロマツ個体について、生枝下直径 (D. B.) と着葉部長 1 cm 以上の新梢数を測定した。その結果、 $\log (D. B.)^2$ と $\log$ (新梢数) の間には、直線関係が認められた (Fig. 1)。この回帰式を用いて推定した新梢数と林分内で直接カウントにより求めた新梢数との誤差は、実測値の 1% で、この回帰式を用いて新梢数を正確に推定できると結論された。そこで、1976 年および 1978 年以降の新梢数の推定は、この $\log (D. B.)^2 - \log$ (新梢数) 回帰式を用いて行った。

また、新梢の直接カウントにより、新梢は林冠層内で、上層：中層：下層 = 1 : 3 : 3 の割合で分布していたことが明らかになった。

(2) サンプルリング

新梢のサンプルリングには、多段抽出法を用いた。

1976 年は、新梢を個別に、林冠内での高さ（3 層位）と伸長方向（4 方位）により 12 グループに分割し、各グループから一度に 3 本づつ、計 36 本の新梢をランダムに採取した。虫えい形成は、層位間では有意差がみられたが、方位間では有意差は認められなかった（Table 1）。そこで、1977 年以降は、林冠を垂直に 3 等分し、一度に 35 本の新梢を、各層内の新梢数に比例して（上：中：下＝1：3：3）、ランダムに採取した。

産卵数・ふ化数・虫えい内 1 齢幼虫数推定のためのサンプルリングは、羽化がほぼ終了した 7 月末から 8 月初旬に、2 齢幼虫についてのサンプルリングは 9 月中、下旬、3 齢幼虫のサンプルリングは 11 月初めに行った。採取した新梢は実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で卵塊数・卵塊ごとの卵数とふ化数、虫えい数、虫えいごとの幼虫数を数えた。

(3) 個体数密度への換算

個体数は次式により、単位林分面積あたりの密度に換算した。

（新梢あたりの平均個体数）×（単位面積あたりの新梢数）

また、新梢あたりの平均個体数は、

（卵塊あたりの平均卵数または虫えいあたりの平均幼虫数）×（新梢あたりの平均卵塊数または平均虫えい数）

で計算した。

産卵の確認は、卵殻の一部がふ化後も針葉の表面に残るので、容易に行いうる。しかし、虫えいが形成されていたにもかかわらず、卵殻が残っていなかった針葉がみられた。このことから、一部の卵殻は、新梢のサンプルリング以前に、すでに針葉から脱落していたと推察された。そこで、産卵塊数を推定するため、産卵から虫えい形成までの過程をもとに、産卵された針葉を Table 2 のように五つのグループに分割した。

各グループに属する針葉上の卵塊数をそれぞれ $n_1, n_2, \dots, n_5$ とするとき、全産卵塊数 N は、 $\sum_{n=1}^5 n_i$ で求まる。ただし n_5 は不明。ところが、卵殻の脱落はふ化幼虫による虫えい形成とは独立であるので、 $n_3 : (n_1 + n_2) = n_5 : n_4$ の関係が存在し、 n_5 は $n_5 = (n_3 \times n_4) / (n_1 + n_2)$ で求めることができる。卵塊あたりの平均卵数と平均ふ化数は、グループ II に属する卵塊で計算した。

2-4 落下幼虫数

落下幼虫数の推定は、林内にランダムに設置した 50×50 cm のリタートラップ 5 個を用いて行った。1976 年度、1977 年度は、同型の 25×25 cm のトラップ 20 個、1980 年度は直径 10.5 cm のトラップ 32 個を均一に設置し、落下幼虫数推定の補助とした。調査はいずれの世代も 11 月初旬から幼虫の落下が完了するまで行い、その期間中は 7～10 日間隔で、各トラップに落下した幼虫数を数えた。

2-5 土中幼虫数

幼虫は Ao 層および深さ 4 cm までの土壤中で越冬する（曾根、1986⁴⁹⁾）。そこで、底面積 25cm² の Ao 層と深さ 4 cm までの土壤をサンプル単位とし、一度に 15 個のサンプルを採取して、土中幼虫数の推定を行った。土壤サンプルは、林分を等分した 15 のサブエリアから、ランダムに 1 個づつ採取した。サンプルリングは、1976 年度は 1976 年 12 月 14 日、1977 年 1 月 20 日、2 月 24 日、3 月 24 日、4 月 20 日、5 月 24 日の 6 回行った。1977 年度以降は、幼虫の落下がほぼ終了した 3 月末と羽化開始直前の 5 月下旬の

Table 1. 新梢の方位・層位の虫えい形成に対する効果についての分散分析
Result of the analysis of variance for the effects of the level and orientation of shoots on the formation of galls of *T. japonensis*

要因 Source	偏差平方和 S. S.	自由度 d. f.	平均偏差平方和 M. S.	F-値 F-value
層位 (L) Level	2017.9	2	1009.0	20.20**
方位 (O) Orientation	79.7	3	26.6	0.53
L × O	91.6	6	15.3	0.31
誤差 Error	6607.2	132	50.1	

** : 99% レベルで有意差あり
Significant at the 0.01 level

Table 2. 産卵された卵塊の卵殻の残留・虫えい形成・虫えい内幼虫数とふ化数の関係によるグループ分け

Classification of deposited egg clusters by the remains of egg choria, gall formation, and numbers of hatched larvae and larvae in a gall

グループ Group	卵殻の残留 Remains of egg choria	虫えい形成 Gall formation	虫えい内幼虫数 No. of larvae in a gall	対 vs vs	ふ化数 No. of hatched larvae
I	○	○	虫えい内幼虫 Larvae in a gall	>	ふ化幼虫 Hatched larvae
II	○	○		≦	
III	○	×		—	
IV	×	○		—	
V	×	×		—	

2 回、土壌サンプルの採取を行った。

採取した土壌サンプルを実験室に持ち帰り、A₀ 層内の幼虫はハンドソーティング法、土壌中の幼虫は水洗法により抽出した。これらの方法により、ほとんどすべての幼虫の抽出が可能であった。

なお、蛹化は3月末以降長期間にわたり連続的に生ずるので（曽根，1986⁴⁹⁾），全蛹化数は推定できなかった。

2-6 推定精度の算出

Iwao and Kuno (1968)¹¹⁾によると、サンプル単位あたりの平均個体数 ($\bar{x}$) と平均こみ合い度 ($\bar{x}^*$) の間には、 $\bar{x}^* = \alpha + \beta \bar{x}$ で示される直線関係が存在する。そして、 $\bar{x}$, $\bar{x}^*$ はそれぞれ次式で求められる (Lloyd, 1967²⁶⁾)。

$$\bar{x} = \sum X_i / q, \quad \bar{x}^* = \sum X_i(X_i - 1) / \sum X_i$$

ここで、 X_i は i 番目のサンプル単位における個体数、 q はサンプル数である。もし、サンプル平均の変化に伴う分布型の変化がないならば、サンプル平均とサンプル数、そして平均に対する標本標準偏差 (s) の比で表現される精度 ($D = s/\bar{x}$) の間の、

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

という関係式を $\bar{x}-\bar{x}$ 回帰式から導くことが可能である。

今回、各发育ステージの個体数推定の精度は、各ステージで $\bar{x}-\bar{x}$ 関係を求め、得られた $\alpha, \beta, \bar{x}$ と q の値を (1) 式に代入して算出した。その結果、すべてのステージの個体数は $D \leq 0.3$ の精度で推定できたことが明らかになった。

3. 死 亡 要 因

生息場所の変化をもとに、生活史を羽化から虫えい形成まで、虫えい形成から虫えい脱出まで、虫えい脱出から羽化までの三つの期間に大別した。以下に各期間の死亡と死亡要因について述べる。

3-1 虫えい形成前の死亡

羽化成虫の総蔵卵数と虫えい内 1 齢幼虫数の差から推定した虫えい形成前の死亡率は高く、6 世代で 80～95% の間で推移した。この時期の死亡は、(i) 産み残しによる卵の死亡、(ii) 卵期死亡、(iii) ふ化から虫えい形成までの幼虫死亡の三つに大別できた。

(1) 産み残しの死亡

野外で産卵された卵の密度は、7600/m² から 14000/m² の間を推移した。これは全蔵卵数の 23～60% にあたり、卵の産み残しによる死亡は、40～77% に及んだと推定された。この死亡は、成虫の実現産卵率の生理的限界、交尾の失敗・捕食や林外への移出による成虫の消失などから成り立っていると考えられた。

SONE (1984)⁴⁵⁾によると、本種の産卵は、気象条件の成虫の行動（飛翔など）に対する直接的な影響のみならず、成虫の活力にも左右される。そして、彼は、活力のある成虫は、実験室下では、卵巣内のほとんどすべての卵を産みうることを報告している。また、成虫の活力は温度・湿度・天候などの影響を受けやすい。それゆえ、気象条件は成虫の実現産卵率に重要な効果を与えていると考えられる。

クモ類は成虫の重要な捕食者であると考えられた。調査林分では、多くのオス成虫が、地上 30～50 cm に張られたクモの網に捕まっていたのが観察された。しかし、メス成虫は捕まっていなかった。また、クモ類およびその他の捕食性節足動物は、林分内でサンプルした新梢上ではみられなかった。

今回、成虫の林外への移出率は推定できなかった。メスの飛翔力は大きくなく（首根，1986⁴⁹⁾），羽化地点の近くに産卵対象針葉が多数存在する場合、成虫は羽化地点のほぼ真上で産卵する（SONE and TAKE-DA, 1983⁵¹⁾）。このような状態は、林冠の閉鎖した本調査林分にもあてはまる。成虫の飛翔活動は風に影響される（Ko and LEE, 1975¹⁷⁾）。それゆえ、本調査林分ではメス成虫の林外への移出が高頻度に生じているとは考えにくい。そして、林外への移出は、アリマキで報告されている密度関係的なもの（LEES, 1967²⁵⁾；DIXON, 1969⁶⁾；WOLFENBARGER et al., 1974⁶⁰⁾）ではなく、上昇気流や風による可能性が高い。以上の結果から、本調査林分のように、すべての成虫に多数の産卵対象針葉が供給されている場合、卵の産み残しの原因としては、気象条件などの非生物的要因の方が、捕食などの生物的要因より重要であったと考えられる。

(2) 卵期死亡

6 世代を通じてふ化率は 92.5～99% と高く、卵期死亡は低かった。卵期死亡の主要因として、捕食・未受精などによる未ふ化・乾燥・物理的破壊があげられる。1976 年から 1981 年までの 6 世代中死亡率の

最も高かった 1978 年の世代では、捕食による死亡が卵期死亡の 53% を占め、次いで未ふ化が 34%、乾燥が 10%、物理的破壊が 3% を占めていた。捕食者としては、前气门類のダニが考えられた。

PARK and HYUN(1977)⁸⁶⁾ は、韓国での卵期死亡率は 23.1% と高く、死亡要因としては未ふ化が最も重要で、捕食は全く観察されなかったと報告している。今回の調査結果との差の原因は明らかではないが、生息環境の差を反映したものではないかと考えられる。

(3) ふ化幼虫死亡

幼虫は、ふ化後虫えいを形成するため、針葉基部まで移動する。その間、60~75% の幼虫が死亡したと推定された。主要な死亡要因のうち、生物的要因として、捕食、植物側の反応(樹脂)、幼虫間の相互干渉が考えられた。

ふ化幼虫死亡に対する捕食の効果を評価するため、1979 年 6 月、7 月に、調査林分内に、ふ化幼虫に対する捕食者の攻撃を防止するため、50 μ メッシュの袋をかけた新梢と袋かけを行わなかった新梢 19 対を 7~10 日間設置し、おのおの新梢でふ化幼虫の生存率を求めた。幼虫の平均生存率は、袋かけ新梢で 14.5 ± 3.8 (S. E.)%, 袋なし新梢で 20.8 ± 3.3 (S. E.)% であった。しかし、両者の差は有意ではなかった ($F=1.61$, $p>0.05$)。また、捕食者のいない場所(京都大学農学部校舎屋上)に 8 対の新梢を 7~10 日間放置し、生存率を調査したところ、生存率は袋かけ新梢で 28.7%, 袋なし新梢で 29.3% であった。これらの値は、1979 年度の調査林分におけるふ化幼虫の生存率(32.1%) とほぼ等しかった。以上の結果から、ふ化幼虫死亡に対する捕食の寄与率は低かったと考えられる。

幼虫は虫えい形成の際、表皮をくい破って針葉内へ侵入する。そのとき、マツ個体は樹脂を分泌し、幼虫の侵入は阻害される。このような寄主植物の反応は、穿孔虫類では幼虫期の重要な死亡要因であるが(YOSHIKAWA, 1977⁶⁴⁾)、本種の場合は、ふ化幼虫死亡の 1~7% を説明したにすぎなかった。

幼虫間の干渉は、複数の卵塊が産みつけられた針葉上で生ずる。複数の卵塊がほぼ同時に産みつけられた場合、それぞれの卵塊からふ化した幼虫は虫えい内で共存できた。しかし、各卵塊の産みつけられた時期に差があった場合は、あとから産みつけられた卵塊からふ化した幼虫は、虫えい内に侵入できず、虫えいの入口付近で死亡していた。重複産卵された針葉の割合は、虫えい密度の高かった新梢や卵塊密度、虫えい密度の高かった世代で高い傾向を示した(Fig. 2, Table 3)。しかし、いずれの世代も、重複産卵された針葉の割合は 11% 以下と低く(Table 3)、重複産卵が原因で生ずる幼虫間の干渉による死亡は少なかったと考えられる。

以上の結果から、この時期の死亡のうち生物的要因によるものは少なく、多くは非生物的要因に

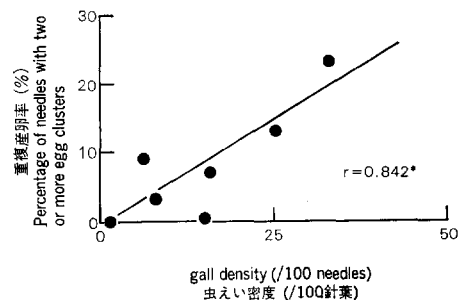


Fig. 2. 重複産卵率の密度関係
Relationship between gall density and the percentage of needles with eggs that had two or more egg clusters per shoot

*: 相関関係は 95% レベルで有意

The correlation is significant at the $p=0.95$ level.

Table 3. 産卵針葉率・虫えい密度・重複産卵率の年変化
Annual variations in the percentage of needles where eggs
were deposited, the gall density, and the ratio of needles
with two or more egg clusters to all needles with eggs.

世 代 Generation	産卵針葉率 % of needles with eggs	虫えい密度 Gall density (/100 針葉) (/100 needles)	重複産卵率 Ratio of needles with two or more egg clusters to all needles with eggs
1977	10.9	5.6	0.018
1978	13.4	6.4	0.020
1979	13.3	7.8	0.032
1980	13.9	6.5	0.022
1981	19.5	10.8	0.109

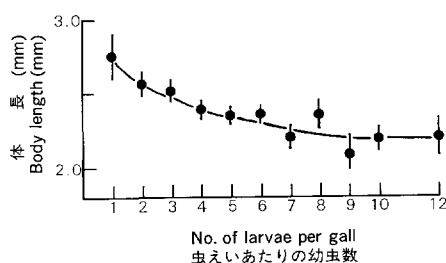


Fig. 3. 虫えいあたりの幼虫数と幼虫の平均体長との関係

Relationship between the number of larvae per gall and the mean body length of larvae.

95% 信頼限界を付加

Vertical lines show the 95% reliance limits.

より生じたと推察される。本研究では、個々の非生物的要因とその働きを明らかにすることはできなかった。しかし、わが国では、産卵から虫えい形成までの過程は梅雨時に生ずることから、雨滴による幼虫の針葉からの落下が重要な要因である可能性が高いと考えられる。

3-2 虫えい内の死亡

虫えい内生息期を通して幼虫数の減少は少なく、この期間の死亡率は6世代を通して1~20%と低かった。虫えい内での幼虫死亡は、虫えい形成直後が最も激しく、虫えい内の死亡の35~90%を占めた。同様の傾向は、Ko (1969)¹⁶⁾、倉永・吉田 (1971)²²⁾、PARK and HYUN (1977)³⁶⁾によっても報告されている。虫えい形成直後の死亡は、樹脂によるものがその大部分を占め、虫えい形成

時に、樹脂分泌という植物の反応が生じたといえよう。幼虫の定着後は、病気（衰弱を含む）と樹脂が主たる死亡要因で、脱皮の遅れによる他個体からの圧迫や3齢幼虫の乾燥による死亡がわずかに観察された。

虫えい内では、1~27個体の幼虫が生息していた（曾根, 1886⁴⁹⁾）。倉永ら (1977)²³⁾ は、針葉長・幅と虫えい内幼虫数の間に高い正相関がみられることを報告している。本研究においても、被害針葉長と虫えい内幼虫数の間に正相関が認められた。しかし、値のばらつきは著しく、針葉長が20 mm から70 mm まで変化する間の幼虫数の変化は4.5から6.0と、針葉長に比べ幼虫数の変化は小さかった。このことは、針葉のサイズは、虫えいあたりの幼虫数に著しい影響を及ぼさないことを示唆する。そして、空間や餌をめぐる虫えい内での幼虫の競争の強さは、針葉のサイズではなく、虫えいあたりの幼虫数と関係して

Table 4. 虫えい内幼虫数別幼虫死亡率
Mortality of larvae in galls with different larval populations.

虫えい内幼虫数 No. of larvae per gall	1979		1980		1981	
	死亡率(%) Mortality (%)	調査個体数 N	死亡率(%) Mortality (%)	調査個体数 N	死亡率(%) Mortality (%)	調査個体数 N
1	6.25	32	6.45	31	6.67	30
2	1.79	112	4.00	100	3.08	130
3	3.83	183	2.22	135	0.56	177
4	2.00	200	1.02	196	0.98	204
5	1.40	215	1.20	250	0.45	220
6	0.40	252	2.27	132	1.98	252
7	0.60	168	2.48	161	0.48	210
8	1.25	240	0.57	176	1.14	176
9	0.74	135	0.00	90	0.53	189
10	1.54	130	2.00	100	0.00	80
平均 Average	1.56	1667	1.69	1371	1.05	1668

いるといえよう。ところが虫えい内の幼虫死亡率は、幼虫1個体が生息する虫えいで最も高く、幼虫数の増加とともに漸減し、低レベルで振動した (Table 4)。

幼虫の平均体長は、虫えいあたりの幼虫数とともに減少したが、幼虫数が1から12まで増加する間、体長は約20%減少したにすぎなかった (Fig. 3)。以上の結果から、虫えい内での幼虫間の競争は、競争が幼虫の著しい死亡を引き起こした wheat bulb fly, *Delia coactata*, (KOWALSKI and BENSON, 1978¹⁸⁾), knapweed gall fly, *U. jaceana*, (VARLEY, 1947⁶⁷⁾), マサキタマバエ, *Masakimya pustulæ* YUKAWA et SUNOSE, (SUNOSE, 1983⁶⁴⁾) などの場合と異なり、幼虫の体長減少という形で現れ、幼虫を死亡させるほど強くなかったと考えられる。

SONÉ (1985)⁴⁶⁾ は、幼虫のサイズの減少の個体群動態に及ぼす影響を明らかにするため、1981年12月から1982年2月にかけて京都大学上賀茂試験地内のクロマツ林、アカマツ林、滋賀県田上山系のクロマツ林で採集した3齢幼虫を、体長別にグループL (体長2.6~3.0 mm), M (2.1~2.5 mm), S (1.6~2.0 mm) に3分し、室内飼育での幼虫の土壤中での生存率、成虫のサイズ、平均産卵数をグループ間で比較した。

Table 5 にそれらの幼虫の生存率を示す。上賀茂のクロマツ林で採集した幼虫の生存率は、黄色体 (成熟)、白色体 (未成熟) とともにグループLで最も高く、Sで最も低かった。そして、生存率のグループ間の差は、黄色体のグループS, M間を除いて有意であった。上賀茂アカマツ林で採集した幼虫の生存率も同様の傾向を示したが、グループ間の差は有意ではなかった。一方、田上山の幼虫では、グループMの生存率が最も高く、Sの生存率が最も低かった。しかし、グループ間で生存率に有意差は認められなかった。これらの結果から、グループSの幼虫の生存率は他のグループの個体に比べ低い傾向があったことがわかる。

Table 6, 7 にグループ別のメス成虫のサイズと産卵数の平均値を示す。成虫のサイズは、中胸背の長さと幅の積で示された。上賀茂クロマツ幼虫の場合、成虫のサイズと産卵数に黄色体・白色体間で有意差

Table 5. 体長別グループの幼虫生存率

Number of larvae transplanted, that of adults emerged, and the survival rate of each group of larvae collected in three pine stands.

場 所 Locality	林 分 Stand	幼虫サイズと体色* Larval size and color*	幼 虫 数 No. of larvae transplanted	羽 化 数 No. of adults emerged	生 存 率 (%) Survival rate (%)
上 賀 茂 Kamigamo	<i>P. thunbergii</i>	S・Y	86	13	15.12 ^a
		M・Y	462	103	22.29 ^a
		L・Y	446	132	29.60 ^b
	<i>P. thunbergii</i>	S・W	260	36	13.85 ^a
		M・W	294	73	24.83 ^b
		L・W	15	7	46.67 ^c
	<i>P. densiflora</i>	S・Y	191	27	14.14 ^a
		M・Y	461	70	15.18 ^a
		L・Y	227	37	16.30 ^a
田 上 Tanakami	<i>P. thunbergii</i>	S・Y	109	11	10.09 ^a
		M・Y	225	37	16.44 ^a
		L・Y	120	16	13.33 ^a

* S : 小型 Small size, M : 中型 Middle size, L : 大型 Large size, Y : 黄色 Yellow body color, W : 白色 White body color.

同じ添字の生存率間には 95% レベルで有意差なし

Survival rate followed by the same letter are not significantly different at the 0.05 level.

Table 6. 幼虫の体長グループ別成虫のサイズ

Mean body size index of females in relation to larvae size.

場 所 Locality	林 分 Stand	グループ S Group S			グループ M Group M			グループ L Group L		
		平 均 Mean	S. D.	N	平 均 Mean	S. D.	N	平 均 Mean	S. D.	N
上 賀 茂 Kamigamo	<i>P. thunbergii</i>	54.54 ^a	6.43	6	72.92 ^b	11.03	57	85.66 ^c	10.95	64
	<i>P. densiflora</i>	61.21 ^a	10.89	6	71.58 ^b	10.02	30	82.72 ^c	7.70	29
田 上 Tanakami	<i>P. thunbergii</i>	56.00 ^a	—	1	69.56 ^b	12.87	12	91.82 ^c	8.45	15

同じ添字の平均サイズ間に 95% レベルで有意差なし。

Means followed by the same letter are not significantly different at the 0.05 level.

が認められなかった。そこで、両者の値をこみにして解析を行った。いずれの場合も、成虫のサイズ・蔵卵数ともに、グループ間で有意差が認められた。このことは、大型の幼虫は、大型で蔵卵数の多い成虫になることを示している。

以上の結果から、多数の幼虫が生息する虫えい内で認められた幼虫のサイズの減少は、虫えい脱出後の死亡率の増加や蔵卵数の減少を通して、個体群動態に影響を与えている可能性があると考えられる。しかし、本研究では、虫えいあたりの平均幼虫数の年変動は非常に小さく (3.5~5.0 個体)、この変動幅では幼虫の平均体長はほとんど差がない (Fig. 3)。また、幼虫間の競争が激しいと思われる多数の幼虫が生

Table 7. 幼虫の体長グループ別産卵数
Mean fecundity per female in relation to larvae size

場 所 Locality	林 分 Stand	グループ S Group S			グループ M Group M			グループ L Group L		
		平 均 Mean	S. D.	N	平 均 Mean	S. D.	N	平 均 Mean	S. D.	N
上 賀 茂 Kamigamo	<i>P. thunbergii</i>	53.17 ^a	23.72	6	113.08 ^b	30.96	57	133.71 ^c	34.74	62
	<i>P. densiflora</i>	70.17 ^a	18.68	6	107.62 ^b	22.66	26	128.14 ^c	20.54	29
田 上 Tanakami	<i>P. thunbergii</i>	72.00 ^a	—	1	111.54 ^b	24.00	13	163.21 ^c	20.97	14

異なる添字の平均産卵数間に 99% レベルで有意差あり。

Means followed by different letters are significantly different at the 0.01 level.

息する虫えいの割合は、いずれの世代も低かった（例えば、10 個体以上の幼虫が生息する虫えいの割合は 5% 前後）。したがって、幼虫の虫えい内での競争は、本種の個体群動態に重要な役割をはたしていたとは考えにくい。

3 齢幼虫は、11 月から翌年 3 月にかけて虫えいから脱出する。1976 年世代の 90% 以上の幼虫が虫えいから脱出し終った 1977 年 2 月 24 日に、虫えい内で死亡している 3 齢幼虫数と死亡要因を調査したところ、すべての 3 齢幼虫の 3.3% が脱出に失敗し、病気・樹脂・乾燥により死亡しているのが確認された。

3-3 虫えい脱出後の死亡

虫えい脱出から羽化までの土壌中の 3 齢幼虫と蛹の死亡率は、別々に推定できなかった。この時期の死亡率は 84~86% といずれの世代でも高く、世代間変動は非常に小さかった。

Fig. 4 に 1976 年世代の累積落下幼虫数と土中幼虫数の変化を示す。土中幼虫数は、12 月以降累積落下幼虫数とともに増加し、全落下の 99.7% が完了した 3 月 20 日にピークに達し、その後急激に減少した。このことは、虫えい脱出後の死亡率は、12 月から 3 月下旬までの期間ほぼ一定であったが、その後上昇したことを示唆する。しかし、吉田ら (1973)⁶⁸⁾ は、3 齢幼虫を野外の植木鉢で飼育した場合、個体数は直線的に減少したことを報告している。

この期間の死亡は、落下幼虫の越冬場所への移動中の死亡、寄生蜂による死亡、捕食による死亡、越冬場所の環境悪化とそれに関係した病気・菌などによる死亡に分けられる。

全落下幼虫数と落下完了時の土中幼虫数の比から推定した移動中の幼虫の死亡率は、3~32% で、平均は 11% であった。この死亡率には、落下期間中の越冬場所での幼虫死亡が含まれている。しかし、落下期間中の累積落下数と土中幼虫数が類似した変化を示した (Fig. 4) ことから、この期間中の幼虫の越冬

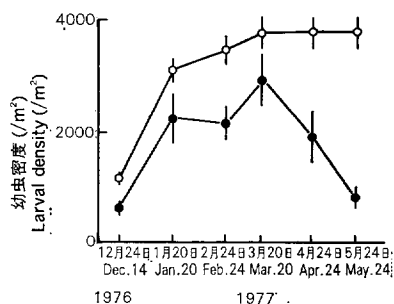


Fig. 4. 累積落下幼虫数 (○) と土中幼虫数 (●) の季節変化

Changes in the cumulative number of larvae dropped from galls (○) and the number of larvae (●) in the soil.

標準誤差を付加, Vertical lines show the standard errors.

場所へ定着後の死亡率は非常に低かったと推察される。本研究では、移動中の幼虫に作用する死亡要因を明らかにすることはできなかった。

本種の土壌中の 3 齢幼虫の有力な捕食者として、Kim et al. (1968)¹³⁾ や Kim and Kim (1975)¹⁴⁾ はコモリグモの 1 種 *Lycosa lugbris* を、Park and Hyun (1977)⁸⁶⁾ は鳥をあげている。また、多くの昆虫で、土壌中のステージに対する小型哺乳類や節足動物による捕食の重要性が報告されている (Hughes and Mitchell, 1960⁹⁾; Long, 1960²⁷⁾; Wright et al., 1960⁶¹⁾; Coaker, 1965⁸⁾; Raw, 1967⁸⁸⁾; Dempster, 1971⁵⁾; Monteith, 1971³⁴⁾; Mukerji, 1971³⁵⁾; Ryan, 1973⁴⁰⁾)。本研究では、調査林分内で食虫性小型哺乳類の生息は確認できず、鳥による林地のかき起こしも観察されなかった。地上徘徊性のクモ・ゴミムシ・オサムシなどの捕食性節足動物による土壌中の 3 齢幼虫と蛹の捕食を調査するため、1979 年 2 月に調査林分内に 10 対の調査プロットを設置し、プロット内と同密度の 3 齢幼虫を放虫した。そして各対の一方のプロットは捕食者の出入りを自由にし、他方は捕食者のいない状態にして、幼虫の生存率を比較した。生存率は、捕食者のいないプロットで 32.9 ± 4.7 (S. E.)%, 出入りを自由にしたプロットで 22.8 ± 5.4 (S. E.)% と、捕食者のいないプロットの方が約 10% 高かった。しかし、両者の差は有意ではなく ($F = 1.41$, $p > 0.05$)、節足動物による捕食のこの時期の幼虫・蛹の死亡に占める割合は低かったと考えられる。

本研究では、本種の寄生蜂として、*Platygaster matsutama* Yoshida, *Inostemma seoulis* Ko, *I. matsutama* Yoshida の 3 種類が確認できた。*P. matsutama* は卵に、*Inostemma* 属の 2 種はふ化直前の卵とふ化幼虫に産卵し、いずれの寄生蜂も寄生が蛹化する直前に寄主を破壊する (Ko, 1966¹⁶⁾; Yoshida and Hirashima, 1979⁶²⁾; Jeon et al., 1985¹²⁾)。

Table 8 に 6 世代の落下幼虫の *I. seoulis* と *P. matsutama* による寄生率を示す。今回確認できた 2 種の *Inostemma* 属、*I. seoulis* と *I. matsutama* の幼虫の区別は非常に困難であった。成虫密度は、*I. matsutama* の方が *I. seoulis* に比べ著しく低かった。そこで、*Inostemma* 属による寄生は、すべて *I. seoulis* によるものとした。落下幼虫の両種による寄生率は、24~33% の間で変動した。*P. matsutama* による寄生率は、寄主との羽化同調性にある程度左右された (Soné, 1986⁴⁸⁾)。 *P. matsutama* の羽化は毎世代同じパターンを示した (Fig. 5)。しかし、6 月中旬の異常な低温でマツバノタマバエの羽化が遅れ、両者の羽化の同調性が悪かった 1978 年 (Fig. 5) の寄生率は、6 世代中最低の 8.7% を示した。ところが、両者の羽化の同調性が良かった 1979 年 (Fig. 5)、*P. matsutama* の成虫密度は 1978 年の 1/2 以下であったにもかかわらず、寄生率は 12.9% に上昇した。このような寄主-寄生蜂間の発生の同調性と寄生率の関係は、Sunose (1985)⁵⁹⁾ がマサキタマバエ、*M. pustulae* で、McClure (1978)³⁰⁾ がカイガラムシで報告している。しかし、*P. matsutama* より 2 週間ほどあとから羽化する *I. seoulis* による寄生率は、寄主との羽化同調性に影響されることはなかった。

全寄生に占める *P. matsutama* と *I. seoulis* の割合は、京都大学上賀茂試験地内の異なった林分で、類似した変動を示した。すなわち、クロマツ林、タイワンアカマツ林、そしてクロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種林で、1979 年に *P. matsutama* の割合の増加がみられた (Table 9)。これは、*P. matsutama* の寄生率の上昇が原因していた。このような異なった林分で共通した寄生蜂の相対的な寄与率の変動は、寄生率の変動は、地域単位で温度などの環境要因の変動により決定されていることを示唆すると考えられる。

その他の越冬場所の環境の悪化・病気・菌などによる死亡は、この期間の死亡の 30~57% を占めた。

Table 8. 落下幼虫の寄生蜂による寄生率の年変動
Annual variations in the percent parasitization of dropped larvae of *T. japonensis*

世 代 Generation	寄 生 率 (%) Percent parasitization by			総寄生率 (%) Total percent parasitization
	<i>P. matsutama</i> 単独 <i>P. matsutama</i> alone	<i>I. seoulis</i> 単独 <i>I. seoulis</i> alone	両 種 both species	
1976	9.9	23.2	0.3	33.4
1977	10.3	15.0	1.0	26.3
1978	8.1	15.5	0.6	24.2
1979	12.3	12.7	0.6	25.6
1980	12.4	15.0	1.1	28.5
1981	12.1	12.8	2.4	25.3

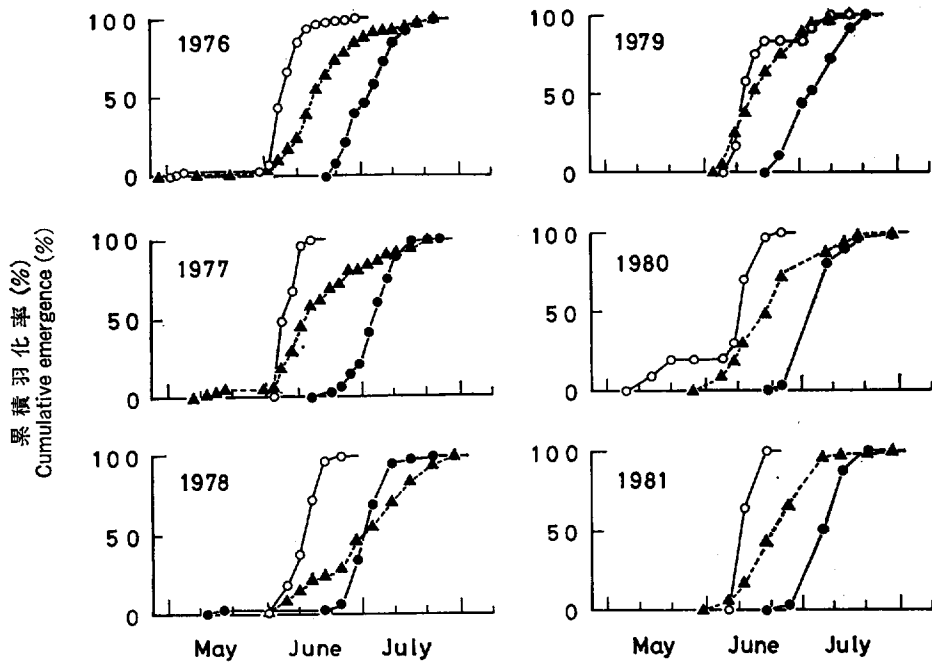


Fig. 5. マツパノタマバエ (▲) とその寄生蜂 *P. matsutama* (○),
I. seoulis (●) のメス成虫の累積羽化曲線
Cumulative emergence curves of adult females of *T. japonensis* (▲),
P. matsutama (○), and *I. seoulis* (●).

Table 9. 上賀茂の 4 林分における落下幼虫の寄生率の年変動
Annual variations in the percent parasitization of dropped larvae
of *T. japonensis* in four stands at Kamigamo

林 分 Stand	世 代 Generation	総寄生率(%) Total percent parasitization	内 訳 け (%) Item (%) parasitized by		
			<i>P. matsutama</i> 単独 <i>P. matsutama</i> alone	<i>I. seoulis</i> 単独 <i>I. seoulis</i> alone	両 種 both species
<i>P. thunbergii</i>	1976	33.4	29.6	69.5	0.8
	1977	26.3	39.1	57.0	3.9
	1978	24.2	34.3	63.3	2.4
	1978	25.6	48.2	49.0	2.8
	1980	28.5	43.7	52.6	3.7
	1981	25.3	47.9	50.5	1.6
<i>P. densiflora</i>	1979	36.7	69.4	28.6	2.0
	1980	38.0	80.0	16.7	3.3
	1981	27.0	59.3	39.5	1.2
<i>P. massoniana</i>	1978	13.7	32.2	64.4	3.4
	1979	9.7	50.0	50.0	0.0
	1980	27.1	12.5	87.5	0.0
<i>P. thunbergii</i> × <i>P. massoniana</i> F ₁ 雑種	1978	20.5	33.6	64.0	2.4
<i>P. thunbergii</i> × <i>P. massoniana</i> F ₁ hybrid	1979	23.8	53.2	44.1	2.7
	1980	33.6	38.5	56.4	5.1

地上に落下した 3 齢幼虫を水飽和に達したリターと土壌で飼育したところ、99% 以上の個体が死亡した。一方、PARK and HYUN (1977)⁸⁶⁾ は、4、5 月の乾燥が著しい韓国では、乾燥が虫えい脱出後の幼虫・蛹の重要な死亡要因であると報告している。したがって、過度の乾燥や過湿状態にさらされた場合、幼虫の死亡率は高くなると考えられる。しかし、これらの要因による調査林分内での死亡率を個別に推定することはできなかった。

また、1981 年 12 月の雪により調査林分内のすべてのクロマツが弯曲し、林冠の 2/3 が林外に出てしまった。その結果、1981 年世代の虫えい内の 3 齢幼虫の 62.4% が林外へ落下した。

4. 個体数変動と生命表解析

4-1 生存曲線

Fig. 6 に 6 世代の生存曲線を示す。生存曲線は、すべての世代で類似したパターンを示した。すなわち、個体数は虫えい形成前から虫えい脱出から羽化までの二つの時期に著しく減少し、虫えい内生息期では安定していた。そして、生存曲線は DEBEVEY (1947)⁴⁾ の提唱した三つのタイプのいずれにも該当せず、階段状を呈した。これは、SOUTHWOOD (1966)⁸⁸⁾ が指摘したように、死亡のピークが断続的に生じたことによると考えられた。

成虫が羽化し始めたときまでに、すべての針葉が産卵対象になっていた(曾根, 1986⁴⁹⁾) にもかかわらず

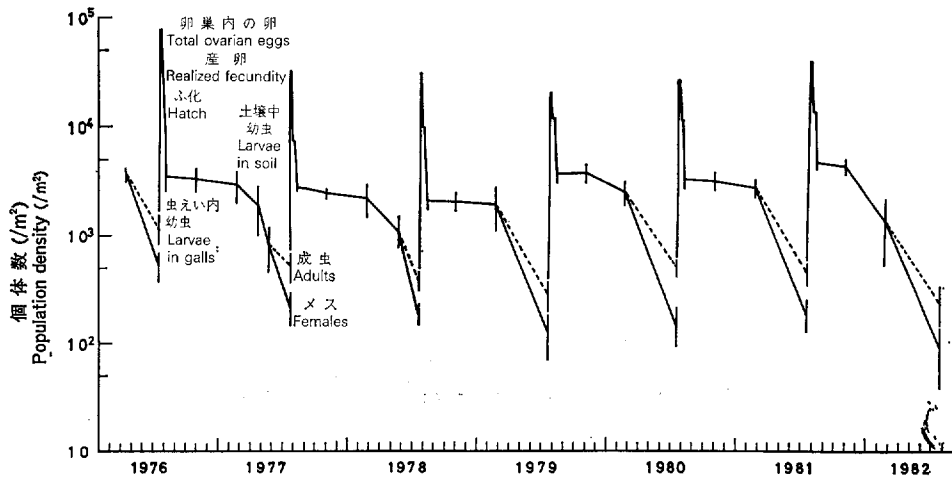


Fig. 6 マツバノタマバエの生存曲線（上賀茂）
Survivorship curves of *T. japonensis* for six generations at Kamigamo.
95% の信頼限界を付加
Vertical lines show the 95% reliance limits.

ず、成虫が産卵した針葉の割合は10～20%，虫えいが形成された針葉は全体の6～10%にすぎず，個体群は林分内の産卵可能な針葉の一部しか利用していなかったことがわかる。そして，成虫や虫えい内幼虫の密度は，大発生時に報告されている値（PARK and HYUN, 1977⁸⁶⁾；LEE et al., 1985²⁶⁾）の1/5～1/20であった。このような条件下での個体数の変動幅は1.5～4.1倍と小さく，すべてのステージで個体数は安定していた。

4-2 生命表解析

Table 10～15 に6世代の生命表を示す。

生命表解析を行うにあたり，世代間死亡〔 $K = \log(\text{全蔵卵数}) - \log(\text{メス成虫数})$ 〕を四つの時期別死亡に分割した。

k_1 ：虫えい形成前の死亡

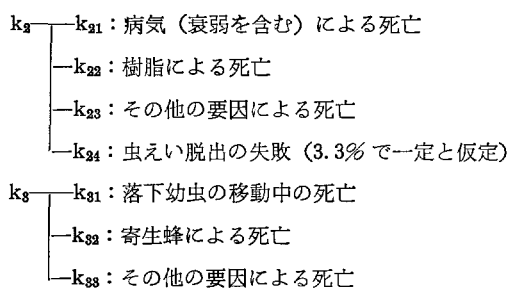
k_2 ：虫えい内の死亡

k_3 ：虫えい脱出後の死亡

k_4 ：性による死亡（オス）

そして， k_1 ， k_2 ， k_3 を次のように細分した。

- k_1 — k_{10} ：卵の産み残しによる死亡
- k_{11} ：卵期死亡
- k_{12} ：ふ化幼虫の針葉上を移動中の死亡
- k_{13} ：針葉内へ侵入時の樹脂による死亡



ここで, $K = k_1 + k_2 + k_3 + k_4$,

$$k_1 = k_{10} + k_{11} + k_{12} + k_{13},$$

Table 10. 上賀茂における 1976-1977 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1976-1977 at Kamigamo

ス テ ー ジ Stage x	生 存 数 No. of survivors lx	死 亡 要 因 Mortality factor dxF	死 亡 数 No. of death dx	死 亡 率 Mortality 100 qx
卵 (卵巣内) Ovarian eggs	78917	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	49728*	63.0*
産 卵 Eggs	29189*	捕食・未授精・乾燥など Predation, infertility, desiccation, etc	10537*	36.1*
ふ 化 Hatch	18652*	捕食・雨滴・レジンなど Predation, rain drops, resinosis, etc	15066*	80.8*
虫えい内 1 齢幼虫 1st-stage larvae in galls	3586	病 気 Disease	224	6.2
虫えい内 3 齢幼虫 3rd-stage larvae in galls	3362	虫えい脱出失敗 Failure to leave galls	111	3.3
		越冬場所へ移動中の不明要因 Unknown causes prior to settling in overwintering sites	284	8.4
		寄 生 Parasitism	980	29.2
		そ の 他 Others	1459	43.4
		合 計 Total	2834	84.3
成 虫 Adults	528	オ ス Male	310	58.2
メス成虫 Adult females	218			

室内実験により推定

*: Estimated from laboratory experiments.

Table 11. 上賀茂における 1977-1978 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1977-1978 at Kamigamo

ステージ Stage x	生存数 No. of survivors lx	死亡要因 Mortality factor dxF	死亡数 No. of death dx	死亡率 Mortality 100 qx
卵 (卵巣内) Ovarian eggs	33092	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	25456	76.9
産 卵 Eggs	7636	捕食・未授精・乾燥など Predation, infertility, desiccation, etc	233	3.0
ふ 化 Hatch	7403	捕食・雨滴など Predation, rain drops, etc	4291	57.9
		レジン Resinosis	102	1.4
		合 計 Total	4393	59.3
虫えい内 1 齢幼虫 1 st-stage larvae in galls	3010	病 気 Disease	307	10.2
		レジン Resinosis	206	6.9
		競 争 Competition	32	1.1
		不 明 Unknown	7	0.2
		合 計 Total	552	18.4
虫えい内 3 齢幼虫 3rd-stage larvae in galls	2458	虫えい脱出失散 Failure to leave galls	81	3.3
		越冬場所へ移動中の不明要因 Unknown causes prior to settling in overwintering sites	93	3.8
		寄 生 Parasitism	587	23.9
		その他 Others	1308	53.2
		合 計 Total	2069	84.2
成 虫 Adults	389	オ ス Male	196	50.9
メス成虫 Adult females	193			

Table 12. 上賀茂における 1978-1979 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1978-1979 at Kamigamo

ス テ ー ジ Stage x	生 存 数 No. of survivors lx	死 亡 要 因 Mortality factor dxF	死 亡 数 No. of death dx	死 亡 率 Mortality 100 qx
卵 (卵巣内) Ovarian eggs	30673	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	20141	65.7
産 卵 Eggs	10532	未受精 Infertility	266	2.6
		乾 燥 Desiccation	21	0.2
		物理的破壊 Physical destruction	77	0.7
		捕 食 Predation	420	4.0
		合 計 Total	784	7.5
ふ 化 Hatch	9748	捕食・雨滴など Predation, rain drops, etc	7142	73.3
		レジン Resinosis	249	2.5
		合 計 Total	7391	75.8
虫えい内 1 齢幼虫 1st-stage larvae in galls	2357	病 気 Disease	155	6.5
		レジン Resinosis	57	2.4
		乾 燥 Desiccation	17	0.7
		不 明 Unknown	48	2.1
		合 計 Total	277	11.7
虫えい内 3 齢幼虫 3rd-stage larvae in galls	2080	虫えい脱出失敗 Failure to leave galls	69	3.3
		越冬場所へ移動中の不明要因 Unknown causes prior to settling in overwintering sites	63	3.0
		寄 生 Parasitism	433	20.8
		その他 Others	1277	59.1
		合 計 Total	1792	86.2
成 虫 Adults	288	オ ス Male	160	55.3
メス成虫 Adult females	128			

Table 13. 上賀茂における 1979-1980 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1979-1980 at Kamigamo

ステージ Stage x	生存数 No. of survivors lx	死亡要因 Mortality factor dxF	死亡数 No. of death dx	死亡率 Mortality 100 qx
卵（卵巣内） Ovarian eggs	20467	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	8180	40.0
産卵 Eggs	12287	捕食・未受精・乾燥など Predation, infertility, desiccation, etc	155	1.3
ふ化 Hatch	12132	捕食・雨滴など Predation, rain drops, etc	8138	67.1
		レジン Resinosis	93	0.8
		合計 Total	8231	67.9
虫えい内 1 齢幼虫 1 st-stage larvae in galls	3901	病 気 Disease	13	0.3
		レジン Resinosis	21	0.5
		乾 燥 Desiccation	<1	<0.1
		菌 Fungi	<1	<0.1
		合計 Total	34	0.9
虫えい内 3 齢幼虫 3 rd-stage larvae in galls	3867	虫えい脱出失敗 Failure to leave galls	128	3.3
		越冬場所へ移動中の不明要因 Unknown causes prior to settling in overwintering sites	1232	31.9
		寄 生 Parasitism	621	16.1
		その他 Others	1371	35.4
		合計 Total	3352	86.7
成 虫 Adults	515	オ ス Male	362	70.2
メス成虫 Adult females	153			

Table 14. 上賀茂における 1980-1981 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1980-1981 at Kamigamo

ステージ Stage x	生存数 No. of survivors lx	死亡要因 Mortality factor dxF	死亡数 No. of death dx	死亡率 Mortality 100 qx
卵 (卵巣内) Ovarian eggs	26360	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	14638	55.5
産卵 Eggs	11722	捕食・未受精・乾燥など Predation, infertility, desiccation, etc	201	1.7
ふ化 Hatch	11521	捕食・雨滴など Predation, rain drops, etc	8096	70.3
		レジン Resinosis	62	0.5
		合計 Total	8158	70.8
虫えい内 1 齢幼虫 1 st-stage larvae in galls	3363	病 気 Disease	104	3.1
		レジン Resinosis	80	2.4
		不 明 Unknown	10	0.3
		合計 Total	194	5.8
虫えい内 3 齢幼虫 3 rd-stage larvae in galls	3169	虫えい脱出失散 Failure to leave galls	105	3.3
		越冬場所へ移動中の不明要因 Unknown causes prior to settling in overwintering sites	300	9.5
		寄 生 Parasitism	762	24.0
		その他 Others	1549	48.9
		合計 Total	2716	85.7
成 虫 Adults	453	オ ス Male	263	58.1
メス成虫 Adult females	190			

Table 15. 上賀茂における 1981-1982 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1981-1982 at Kamigamo

ステージ Stage x	生存数 No. of survivors lx	死亡要因 Mortality factor dx ^F	死亡数 No. of death dx	死亡率 Mortality 100 qx
卵（卵巣内） Ovarian eggs	31931	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	17855	55.9
産卵 Eggs	14076	捕食・未授精・乾燥など Predation, infertility, desiccation, etc	319	2.3
ふ化 Hatch	13757	捕食・雨滴など Predation, raindrops, etc	8704	63.3
		レジン Resinosis	329	2.4
		合計 Total	9033	65.7
虫えい内1齢幼虫 1st-stage larvae in galls	4724	病気 Disease	236	5.0
		レジン Resinosis	128	2.7
		菌 Fungi	3	0.1
		その他 Others	34	0.7
		合計 Total	401	8.5
虫えい内3齢幼虫 3rd-stage larvae in galls	4323	虫えい脱出失敗 Failure to leave galls	143	3.3
		林外への落下 Dropping outside the stand	2695	62.4
		寄生 Parasitism	376	8.7
		その他 Others	874	20.2
		合計 Total	4088	94.6
成虫 Adults	235	オス Male	144	61.3
メス成虫 Adult females	91			

$$k_2 = k_{21} + k_{22} + k_{23} + k_{24},$$

$$k_3 = k_{31} + k_{32} + k_{33} \text{ である。}$$

なお、1981 年世代の 3 齢幼虫の林外への落下による死亡は、生命表解析からは除外した。

個体数の年次変動の主要因 (key factor) を明らかにする生命表解析には、VARLEY and GRADWELL (1960)⁵⁸⁾の提案した図式法がよく用いられる。しかし、彼らの方法では、いくつかの死亡要因が類似した変動パターンを示した場合、変動の主要因の同定が困難になる。PODOLER and ROGERS (1975)³⁷⁾は、主要因を明らかにする別の方法を提示した。彼らによると、全死亡を x 軸・部分死亡を y 軸にとり、部分死亡を全死亡に対しプロットして得られた一次回帰直線の傾きが最大の部分死亡が、変動の主要因とみなされる。

Fig. 7, 8 に図式による主要因解析の結果を示す。世代間死亡 K と類似した変動を示したのは、虫えい形成前死亡 k_1 であった。しかし、 k_1 の四つの部分死亡は、すべて k_1 と似た変動パターンを示し (Fig. 8), 図式法では k_1 の変動の主要因を明らかにできなかった。しかし、産み残しによる死亡 k_{10} が k_1 との

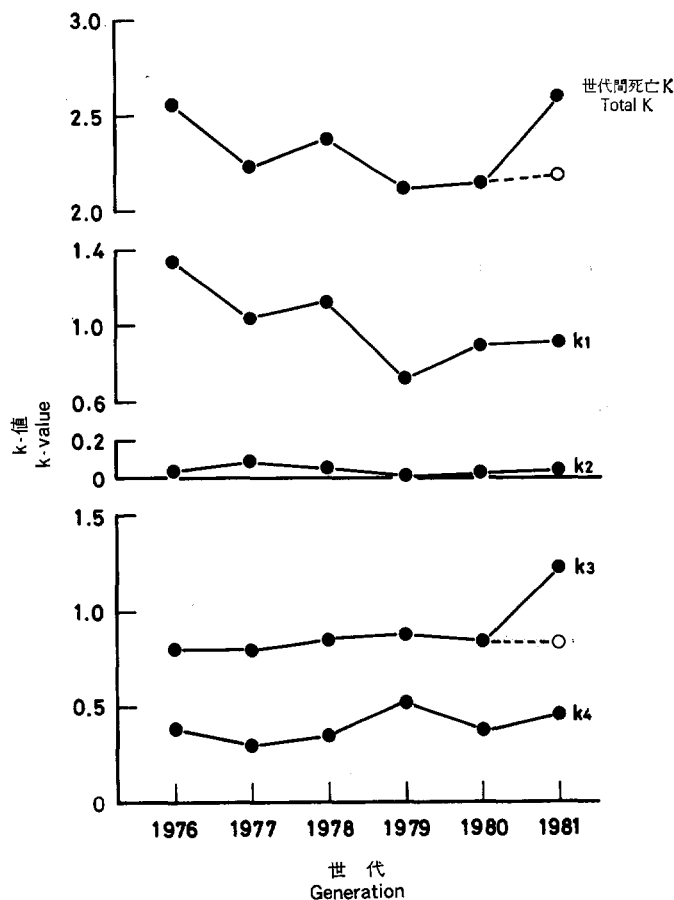


Fig. 7. 変動主要因解析

Key factor analysis for six generations' population data

○: 幼虫の林外への落下を除く。

Empty circles do not include an unexpected mortality, dropping of larvae on the ground outside the stand.

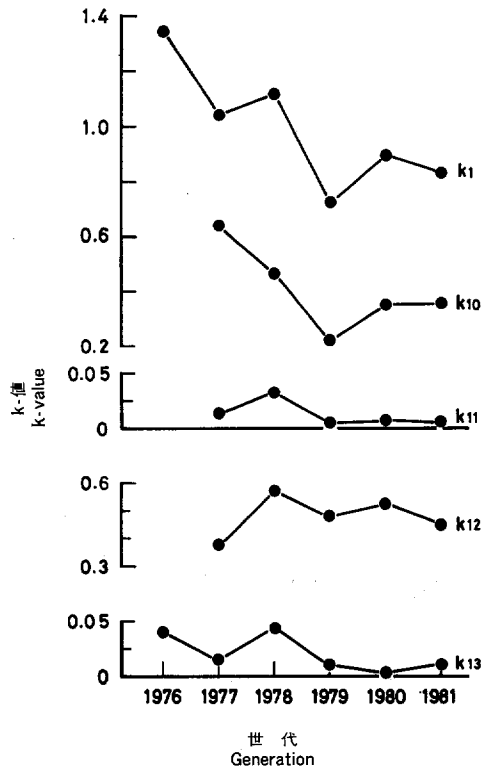


Fig. 8. 変動主要因解析
Key factor analysis for six generations' population data

回帰で最大の回帰係数を示し (Table 16), k_0 が k_1 の変動の主要因であったと考えられる。 k_{10} は K との回帰でも最大の回帰係数を示し (Table 17), K の変動に最も寄与していたと考えられる。以上の結果は、産卵活動の成否 (実現産卵率) が、本種の個体数変動に大変重要であったことを示唆する。

個体群に制御機構が作用する発育ステージを、各発育ステージの個体数 (N_x) の対数値の分散, $\text{Var}(\log N_x)$ の変化から推察した。久野 (1968)²⁰⁾ は、制御機構は $\text{Var}(\log N_x)$ の値が著しく減少するステージに作用することを指摘している。Fig. 9 に、1976 年から 1982 年にかけての各発育ステージにおける個体数密度の対数値の平均 $\overline{\log N_x}$ と分散, $\text{Var}(\log N_x)$ を示す。 $\text{Var}(\log N_x)$ の値は、 $\overline{\log N_x}$ とともに、虫えい形成前、特に羽化から産卵までの期間に著しく減少した。 $\overline{\log N_x}$ は虫えい脱出後も著しく減少したが、 $\text{Var}(\log N_x)$ はほとんど減少しなかった。これらの結果は、本種の個体群は主として虫えい形成前の死亡により制御されていたことを示唆する。

4-3 死亡要因の個体数密度との関係

各死亡要因の個体数密度との関係を、 k -値をそれぞれの死亡の作用する直前の個体数密度にプロットして (VARLEY and GRADWELL, 1963⁵⁹⁾) 検討した。結果を Fig. 10, 11 に示す。 k_1 と密度との間に正相関がみられ、回帰係数は有意にゼロより大きかった。このことは、 k_1 は密度依存的であったことを示唆す

Table 16. k_{10} - k_{18} の k_1 に対する回帰係数
Regression coefficients for various k -values on k_1

k-値 k-value	回 帰 係 数 Regression coefficient
k_{10}	0.801
k_{11}	0.059
k_{12}	0.068
k_{13}	0.062

Table 17. k_{10} - k_4 の世代間死亡 K に対する回帰係数
Regression coefficients for various k -values on total K

k-値 k-value	回 帰 係 数 Regression coefficient
k_{10}	0.864
k_{11}	0.109
k_{12}	0.234
k_{13}	0.088
k_{21}	0.039
k_{22}	-0.022
k_{23}	0.003
k_{31}	-0.180
k_{32}	0.066
k_{33}	0.019
k_4	-0.157

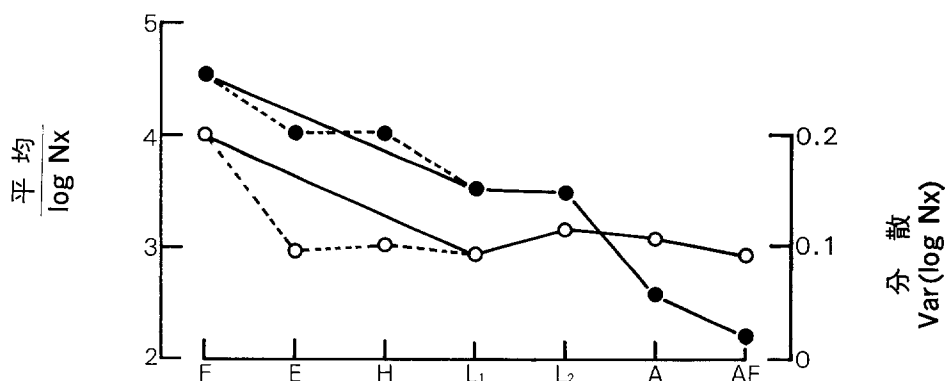
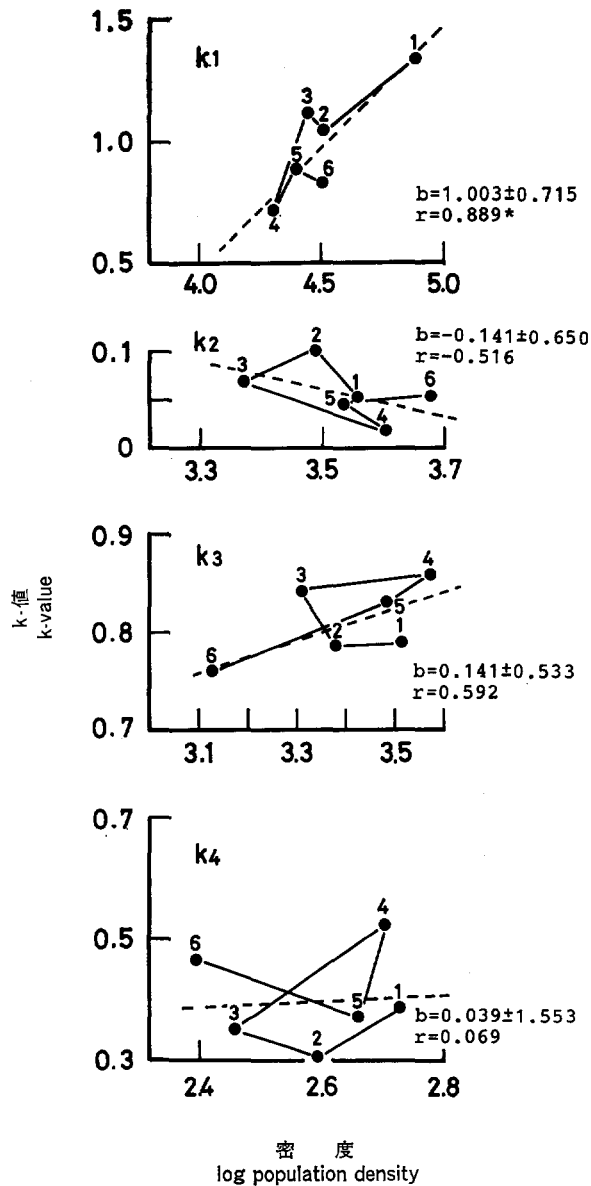


Fig. 9. 各发育ステージの個体数の対数値の平均 ($\log \bar{N}_x$: ●) と分散 ($\text{Var}(\log N_x)$: ○)
Mean (●) and variance (○) of logarithm of the number of individuals in each developmental stage.

実線は 6 世代, 点線は 5 世代のデータから推定した変動
Solid lines are estimated from 6 generations' data, and dotted ones 5 generations' data.

F: 卵巣内の卵, E: 産みつけられた卵, H: ふ化, L_1 : 虫えい内 1 齢幼虫,
 L_2 : 虫えい内 3 齢幼虫. A: 成虫, AF: メス成虫
F: Fecundity (Total ovarian eggs), E: Deposited eggs, H: Hatch, L_1 : 1st-stage larvae in galls, L_2 : 3rd-stage larvae in galls, A: Adults, AF: Adult females.

Fig. 10. k_1 - k_4 の密度関係Density relationships of k_1 - k_4

点線は回帰直線、傾き (b) には 95% の信頼区間を付加

Dotted lines are regression lines. Slopes (b) are added by the 95% reliance intervals.

図中の番号は世代番号

Numbers in a figure are generation numbers.

* 95% レベルで有意

Significant at the 0.05 level.

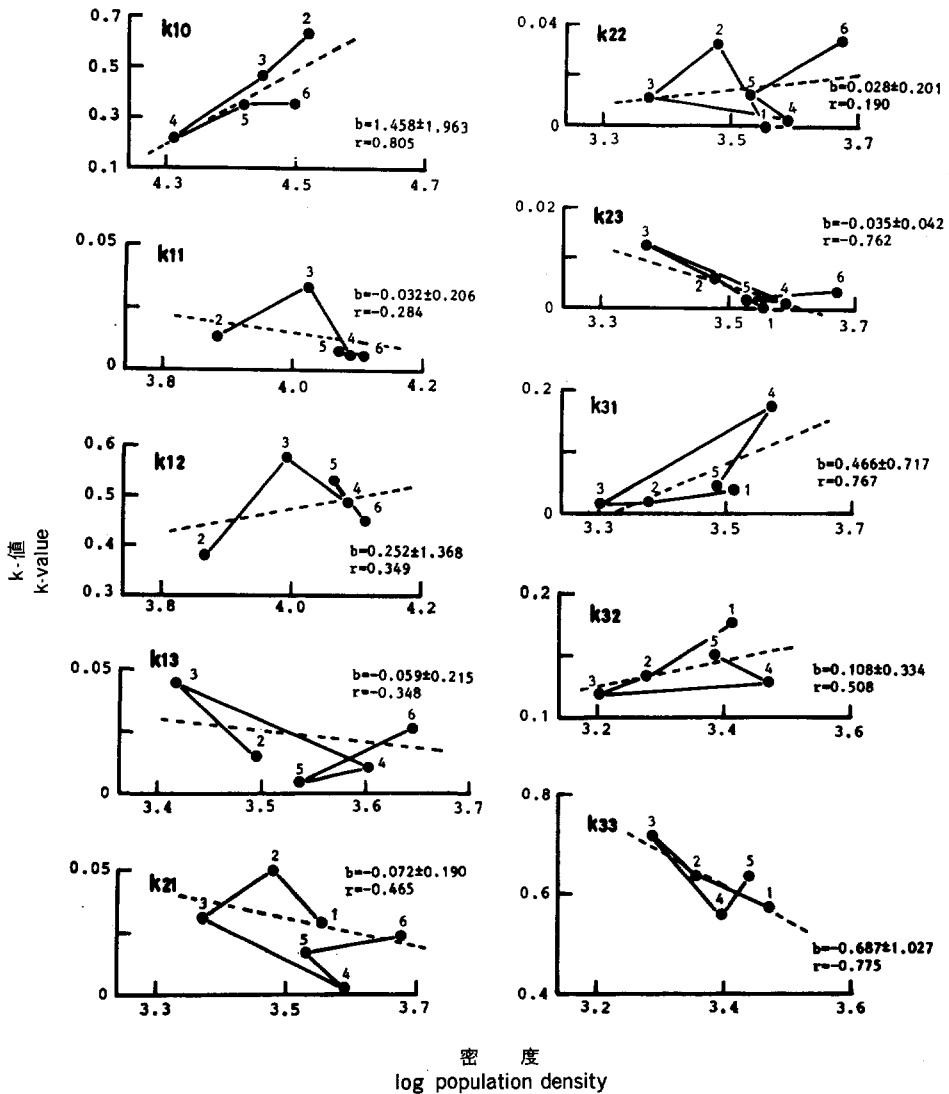


Fig. 11. k_{10} - k_{33} の密度関係

Density relationships of k_{10} - k_{33}

点線は回帰直線、傾き (b) には 95% 信頼区間を付加
Dotted lines are regression lines. Slopes (b) are added by the 95% reliance intervals.

図中の番号は世代番号
Numbers in a figure are generation numbers.

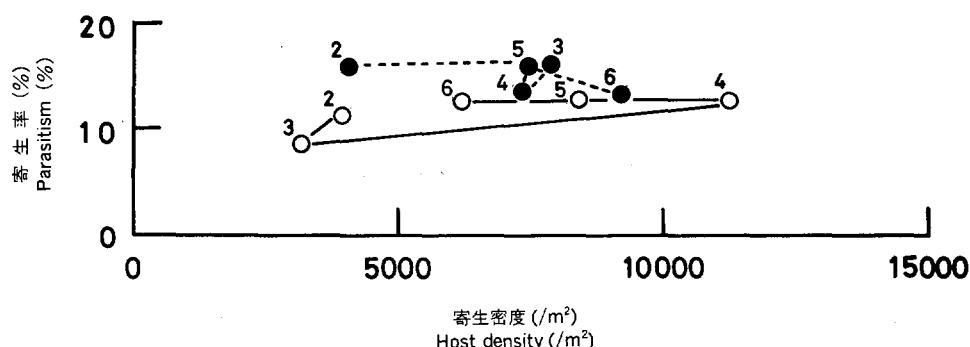


Fig. 12. *P. matsutama* (○) と *I. seoulis* (●) による寄生率の密度関係

Density relationships of percent parasitisms by *P. matsutama* (○) and *I. seoulis* (●).

図中の番号は世代番号

Numbers in a figure are generation numbers.

る。k₁₀ も正の密度関係を示したが、回帰係数のゼロとの間の差は有意ではなかった。寄生 (k₃₂) を除く他の死亡は、明確な密度関係を示さなかった。寄生は反時計回りの変化を示した。しかし、Fig. 11 中の密度関係は落下幼虫密度に対するもので、卵やふ化幼虫に産卵する *I. seoulis* や *P. matsutama* による寄生の密度関係としては現実的なものではない。Fig. 12 に *P. matsutama* と *I. seoulis* による寄生率の産卵密度・ふ化幼虫密度との関係を示す。*P. matsutama* による寄生率は反時計回りの変化を示したが、*I. seoulis* による寄生率は明確な密度関係を示さなかった。これらのことから、*P. matsutama* は遅れの密度依存的に、*I. seoulis* は密度独立に寄主に作用したと推察される。

II 田上山個体群

1. 調査地の概要

調査は、1978年4月から1979年8月にかけて、滋賀県下琵琶湖の南岸に位置する田上山系 (36°56'N, 135°59'E, 標高 380 m) の尾根筋にあるクロマツ若齢林で行った。この林分は砂防林として1972年に造成されたもので、クロマツが肥料木のヤシバシとともに等間隔で植栽された。林分内の平坦な部分に、7.5×7.5 m の調査プロットを設置した。調査プロット内には20本のクロマツが植栽されていた。1978年11月に測定した20本のクロマツの平均樹高と平均胸高直径は、それぞれ4.1 m と 6.3 cm であった。調査を開始した1978年4月には、林冠はほぼ閉鎖していた。

調査地の土壌は花崗岩の風化土壌で、小さい礫に富み、排水性に優れている。しかし、調査プロットのすぐ横に地下水流があり、調査期間中土壌が極度に乾燥することはなかった。土壌の発達が悪く、有機物層 (A₀ 層) と鉾質土層の境界は明確であった。A₀ 層の厚さは0.1~2.0 cm で、そのほとんどがL層から成り、F層やH層の発達は悪かった。鉾質土層中の有機物含有は非常に乏しかった。

調査地における1977年から1979年までの年平均気温と年平均降水量は、12.5°C と 1670 mm であった。

2. 調査方法

個体数および分布様式は、羽化、産卵、ふ化、虫えい形成、幼虫の落下、幼虫・蛹の土壤中での越冬について調査した。以下に各調査方法の詳細を述べる。

2-1 羽化数

羽化は、上賀茂個体群の調査に用いたのと同じ羽化トラップ（直径 10.5 cm、高さ 15 cm）を用いて調査した。1978 年は、調査プロット内に 75 cm 間隔で 64 個のトラップを一樣に設置し、5 月 15 日から 8 月 12 日まで 1 週間間隔で羽化数を調査した。1979 年はトラップ数を 81 個に増し、5 月 7 日から 8 月 15 日まで 1 週間間隔で羽化数を調査した。

2-2 産卵数・ふ化数・虫えい内幼虫数

当年生針葉表面に産みつけられた卵は、そこでふ化し、幼虫はその基部に虫えいを形成する。そこで、これらのステージの分布様式と個体数は、新梢をサンプル単位として調査した。サンプリングは、1978 年 6 月 1 日から 11 月 4 日までの期間中、7 回行った。林冠中の垂直分布を調査するために、林冠を次のように 5 層に等分した。Ⅰ層：3.7 m 以上、Ⅱ層：2.8～3.7 m、Ⅲ層：1.9～2.8 m、Ⅳ層：1.0～1.9 m、Ⅴ層：0～1.0 m。各層は、それぞれ枝階の高さとよく一致した。そこで、1 回のサンプリングでは、調査プロット内の 20 本のクロマツについて、各枝階からランダムに 1 本ずつ新梢をサンプルした。1 回にサンプルした新梢数は、80～91 本に達した。新梢を注意深く実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で、卵塊、卵塊あたりの卵・虫えい・虫えいあたりの幼虫を数えた。また、葉鞘から緑色の部分が 0.5 cm 以上伸びたものを産卵対象葉とし（三浦, 1962²²⁾）、新梢あたりの全針葉数・産卵対象針葉数もあわせて調査した。

2-3 落下幼虫数

幼虫の落下は、直径 10.5 cm のリターフォールトラップを用いて調査した。プロット内に 81 個のトラップを 75 cm 間隔で一樣に設置し、1978 年 11 月 4 日から 1979 年 3 月 22 日にかけて、各トラップ内の落下幼虫数を 1 週間間隔で調査した。

2-4 土中幼虫数

土壤中での越冬中の幼虫の分布・密度を調査するため、直径 10.5 cm のリターと厚さ 4 cm の土壌サンプルを、調査プロット内で 1.5 m 間隔で 25 個採取した。土壌サンプルの採取は、幼虫の落下が完了した 1979 年 3 月 22 日に行った。採取したサンプルを実験室に持ち帰り、リターについてはハンドソーティング法、土壌については水洗法により幼虫を抽出した。この方法により、すべての幼虫の抽出が可能であった。

2-5 新梢数

調査プロット内の新梢数は、1978 年 5 月 4 日に、プロット内の 20 本のクロマツについて実測して求めた。その結果、1978 年度のプロット内の新梢数は 3912 本であった。

2-6 密度換算

産卵数・ふ化幼虫数・虫えい内幼虫数は新梢単位で、一方、羽化成虫数・落下幼虫数・土中幼虫数は単位林床面積あたりで推定された。そこで、すべての発育ステージの個体数は、林床 1 m²あたりの密度に換算した。密度換算は、上賀茂個体群で用いた方法によった。

3. 個体数変動

本種の生活史を、生息場所の変化から、羽化から虫えい形成まで、虫えい形成から虫えい脱出まで、虫

えい脱出から羽化までの三つに大別した。以下に、これらの期間の死亡について詳細を述べる。

3-1 虫えい形成前

羽化成虫の総蔵卵数と虫えい内 1 齢幼虫数の差から推定した虫えい形成前の死亡率は、91.6% と高かった。この期間の死亡は世代間死亡の 92.1% を占め、(i) 産み残しによる卵の死亡、(ii) 産みつけられた卵の死亡、(iii) ふ化幼虫の虫えい形成前の死亡に大別できた。

1978 年の羽化は 5 月末から 7 月末までみられ、羽化成虫密度は 476 ± 90 (S. E.)/ m^2 、メスの割合は 44.8% であった。林内で捕獲したメスを解剖した結果、平均蔵卵数は 160 ± 5 (S. E.) ($n=59$) で、卵はすべて成熟していた。これらの値から、羽化成虫の総蔵卵数は 34108 ± 639 (S. E.) 卵/ m^2 と推定された。一方、林内で産みつけられた卵の密度は $11,214 \pm 109$ (S. E.) 卵/ m^2 で、実現産卵率は約 33% であった。このことから、産み残しによる卵死亡率は約 67% と推定された。死亡要因として、交尾の失敗・捕食・移出などが考えられるが、個々の要因による死亡率は調査できなかった。

林内のふ化幼虫密度は 10027 ± 104 (S. E.)/ m^2 で、卵期死亡は 11% と推定された。死亡要因は捕食・未受精・物理的破壊で、それぞれ卵期死亡の 47%, 28%, 25% を占めた。卵期死亡は、クロマツ個体あたりの卵密度と正相関を示したが (Fig. 13), 樹冠層間では有意な差は示さなかった ($F=1.81$, $p>0.05$)。

ふ化した幼虫の 29% にあたる $2,871 \pm 100$ (S. E.) 個体/ m^2 が虫えいを形成し、ふ化幼虫の虫えい形成前の死亡率は 71% と推定された。虫えい形成率 (ふ化卵塊数に対する虫えい数の割合) は多くの卵塊が産みつけられたクロマツほど高く (Fig. 13), 新梢あたりの卵塊密度が高かった樹冠上層で下層より高かった (II 層: 35.6%, III 層: 31.6%, IV 層: 27.5%, V 層: 22.3%)。これらの結果は、ふ化幼虫の死亡はクロマツ個体間、個体内のいずれの場合も密度依存的であったことを示唆する。この時期の主要な死亡

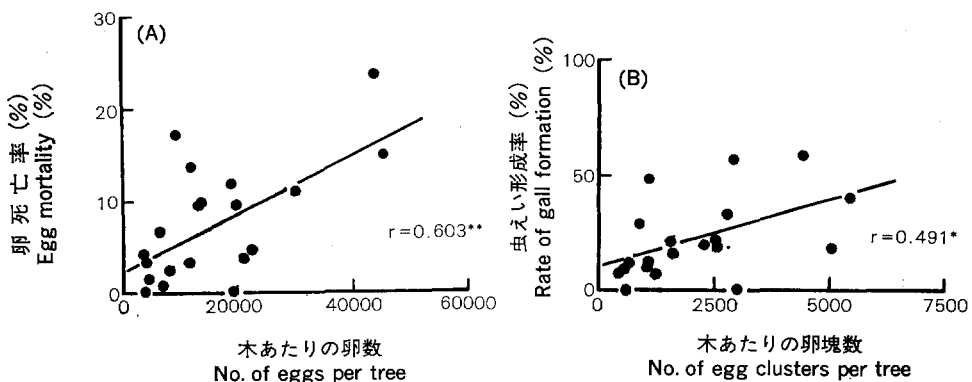


Fig. 13. 卵死亡率 (A) と虫えい形成率 (ふ化卵塊数に対する虫えい数の割合) (B) の密度関係

Density relationships of egg mortality (A) and the rate of gall formation (B), which is expressed by the percentage of the number of galls to that of egg clusters hatched.

** 相関関係は 99% レベルで有意

The correlation is significant at the $p=0.99$ level.

* 相関関係は 95% レベルで有意

The correlation is significant at the $p=0.95$ level.

要因の一つとして、雨滴によるふ化幼虫の針葉からの落下が考えられる。

3-2 虫えい内生息期

虫えい内では、1～15 個体（平均 3.5 個体）の幼虫が生息していた。この期間の死亡率は約 10% と低かった。主な死亡要因は病気と樹脂で、幼虫間の餌や空間をめぐる競争による死亡は認められなかった。

3-3 虫えい脱出後

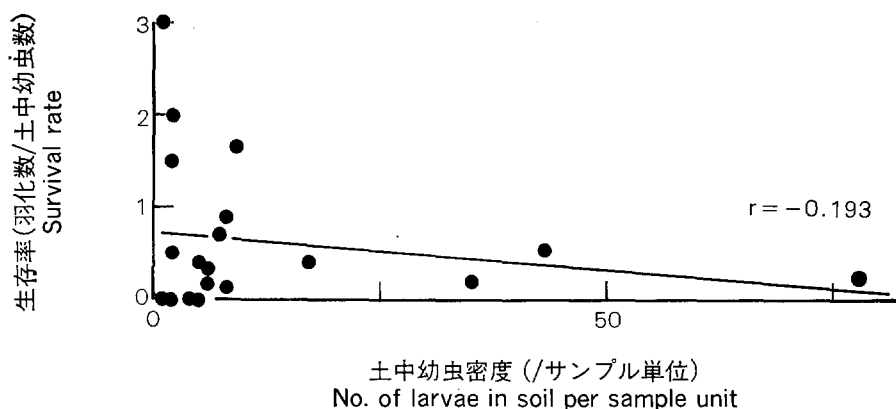
虫えい内で 3 齢に達した幼虫のほとんどすべての個体が、11 月から 3 月末にかけて虫えいから脱出し、地上に落下した。蛹化が長期間にわたって生ずるので、幼虫と蛹の死亡率を別々に推定できなかった。そこで、落下幼虫数と羽化成虫数の比較から、両者の死亡率を一括して推定した。死亡率は 81% であった。虫えい脱出後の死亡は密度独立的に作用していた (Fig. 14)。この期間の重要な死亡要因の一つに寄生蜂があげられる。今回、*P. matsutama*, *I. seoulis*, *I. matsutama* の 3 種類が確認できた。落下幼虫のこれらの寄生蜂による寄生率は、28.4% と推定された。これらの寄生蜂のうち、*I. matsutama* の個体数は他の 2 種に比べ極端に少なく、*I. seoulis* と *P. matsutama* で全寄生の 63% と 37% を占めていた。

3-4 生存曲線

以上のように、田上山個体群の個体数は生活史を通して、虫えい形成前と虫えい脱出後の二つの期間に著しく減少し、虫えい内に生息する期間中は安定していた。その結果、本個体群の生存曲線も、上賀茂個体群と同様、階段状を呈した (Fig. 15)。なお、田上山個体群の生命表を Appendix-Table に示した。

4. 分布様式の変化

本種の分布様式の解明にあたり、生活史を産卵から虫えい形成にいたる針葉で生息するステージ（樹上期）と落下から羽化にいたる土壤中で生息するステージ（土中期）の二つに分けた。樹上期の分布様式は新梢を単位として、土中期の分布様式はトラップまたは土壤サンプル（これらはすべて面積が等しい）を単位として推定した。



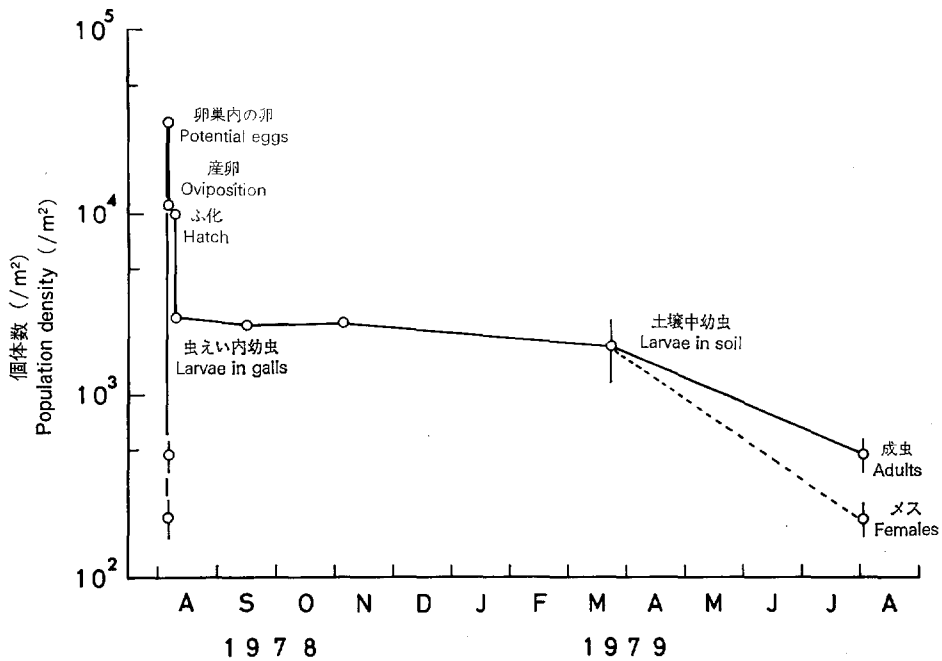


Fig. 15. マツバノタマバエの生存曲線 (田上山)
 The survivorship curve of *T. japonensis* on Mt. Tanakami.
 標準誤差を付加
 Vertical lines show the standard errors.

4-1 樹上期の分布様式

(1) クロマツ個体内での分布

卵・卵塊・虫えい内幼虫・虫えいのクロマツ個体内での分布は, Iwao (1968)¹⁰⁾の提案した $\hat{m}-m$ 回帰法を用いて解析した。平均(m)と平均こみ合い度($\hat{m}$)の間には, 一般に, 次のような直線関係が存在する。

$$\hat{m} = \alpha + \beta m,$$

このとき, 切片 α は分布の基本単位が単独個体であるか複数個体であるかを示し, 傾き β は分布の基本単位が空間にどのように分布しているかを示す。今回は, 各調査木でサンプルした新梢を単位とした平均($\bar{x}$)と平均こみ合い度($\hat{m}$)を調査木ごとに求め, 全調査期間を通して $\hat{m}$ を $\bar{x}$ に対してプロットした。結果をFig. 16に示す。いずれの場合も, 両者の間には正の傾きを持った直線関係が得られた。このことは, これらのステージでの新梢を単位としたクロマツ個体内での分布様式は, 調査した20本のクロマツでほぼ一致していたことを示す。

切片 α の値は卵塊については2.37, 卵については23.23で, 卵期の分布の基本単位は卵塊群であったと推察される。これは, 成虫は新梢上を歩き回りながら産卵針葉を決定する産卵行動と関係があると考えられる。一方, 虫えいと虫えい内幼虫の場合, α の値は0に近く, 幼虫期の分布単位は, 単一の虫えいであ

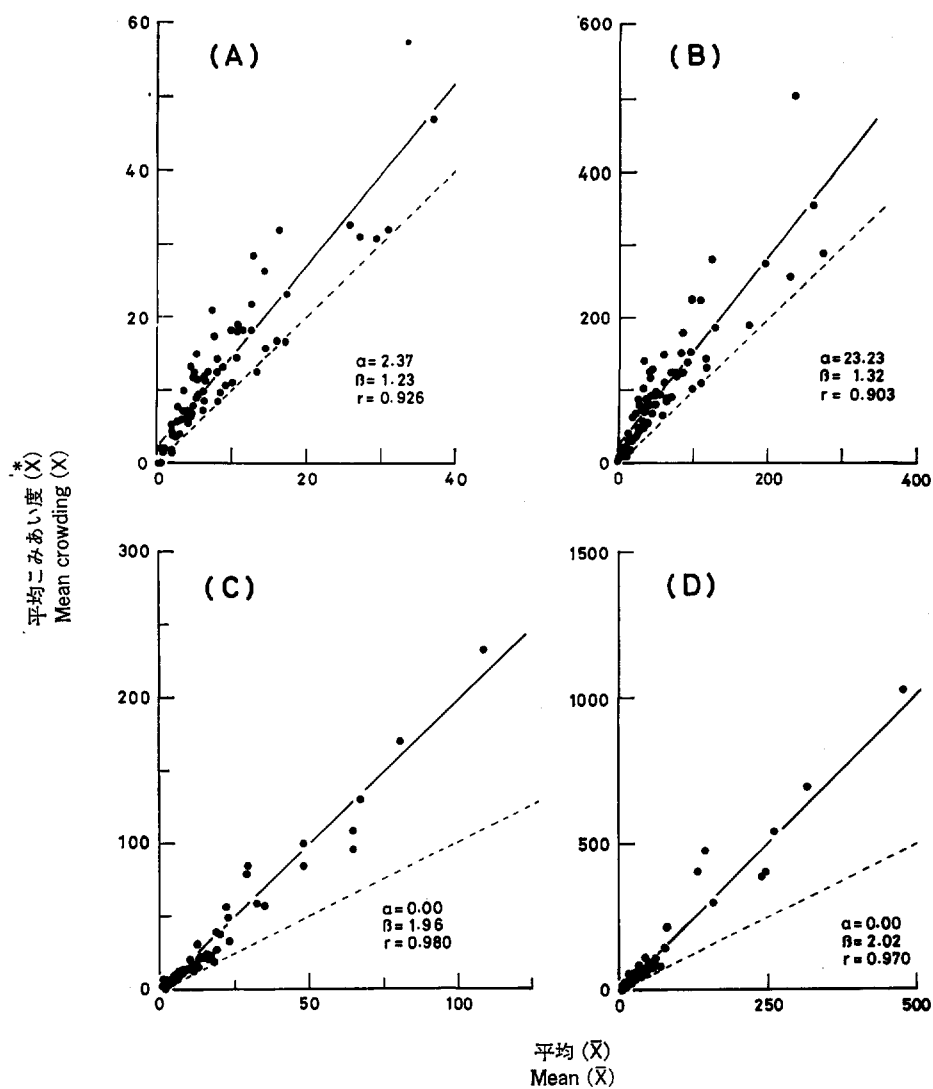


Fig. 16. 卵塊 (A), 卵 (B), 虫えい (C), 虫えい内幼虫 (D) の $\bar{X}^*$ - $\bar{X}$ 関係

The $\bar{X}^*$ - $\bar{X}$ relations for the distributions of egg clusters (A), eggs (B), galls (C), and larvae in galls (D).

点線はランダム分布を示す

Dotted lines indicate expectation from Poisson series.

ったと考えられる。

傾き β の値はすべての場合で 1 より大きく、卵期、幼虫期を通じて、クロマツ個体内の分布は集中的であったと推察される。クロマツ個体内での卵の集中的な分布は、卵の樹冠での垂直分布により説明できる。Fig. 17 に産卵対象針葉の全針葉に対する割合、メスの累積羽化率、そして新梢あたりの産卵対象針葉・卵塊・虫えいの垂直分布の季節変動を示す。成虫の羽化開始直後は、新梢あたりの卵塊数に樹冠層間で著しい差は認められなかった。しかし、羽化が進むにつれて、上層の新梢で多くの卵塊がみられるようになった。新梢あたりの針葉数は新梢の着葉部長に左右され、上層の新梢ほど多くの針葉を着けていた。そこで、針葉あたりの卵塊密度を樹冠層間で比較したところ、有意差は認められなかった ($F=0.13$, $p>0.05$)。これらの結果から、成虫はクロマツ個体内では、産卵のための新梢の選択性を持たなかったと推察される。したがって、新梢を単位とした卵期の集中的なクロマツ個体内の分布は、新梢あたりの産卵対象針葉数の樹冠層間の著しい差とそれに応じた産卵活動が原因していたといえよう。

β の値は、幼虫期において卵期より高かった。このことは、産卵から虫えい形成までの間に分布集中度が増大したことを示唆する。この分布集中度の増大は、虫えい密度が樹冠層間で有意差を示すようになり ($F=5.82$, $p<0.01$)、新梢あたりの虫えい数の層間の差が卵塊より顕著になった (Fig. 17) ことと関係があると考えられる。

(2) クロマツ個体間の分布

卵期・幼虫期のクロマツ個体間の分布は、新梢を単位としたクロマツ個体内での分布と全体分布 (overall distribution: Kuno (1976)²⁰⁾) の比較より推定した。全体分布を推定するため、調査プロット内の 20 本のクロマツから一度にサンプルしたすべての新梢をこみにして平均 ($\bar{x}$) と平均こみ合い度 ($\bar{x}^*$) を計算し、サンプリングごとに得られた $\bar{x}^*$ を $\bar{x}$ に対してプロットした。解析を行ったすべての場合で、 $\bar{x}^* - \bar{x}$ 間に直線関係が認められた。Kuno (1976)²¹⁾ によると、全体分布とクロマツ個体内の分布についての $\bar{x}^* - \bar{x}$ 回帰直線は共通の切片 α を持ち、一般に傾き β の値は全体分布の方が高い。今回、全体分布はクロマツ個体内の分布と異なった切片を示した。そこで、 $\bar{x}^* - \bar{x}$ 回帰式の計算に用いたデータ数が多く、相関係数のきわめて高かったクロマツ個体内の分布の α の値を全体分布の α に置きかえ、全体分布の傾き β_1 は次式を用いて計算しなおした。

$$\beta_1 = \sum \bar{x}(\bar{x}^* - \alpha) / \sum \bar{x}^2$$

全体分布の集中度は、新梢あたりのクロマツ個体内分散と個体間分散を反映する (Kuno, 1976²¹⁾)。したがって、全体分布における傾き β_1 とクロマツ個体内の分布における傾き β_2 の比 (β_1/β_2) が 1 よりも大きければ、クロマツ個体間の分布は集中傾向を持ち、1 よりも小さければ、一様な分布傾向を示すことが期待できる。

Table 18 に各ステージにおける β_1 , β_2 , β_1/β_2 の値を示す。いずれの場合も傾きは全体分布の方が高い値を示し、卵期・幼虫期を通して、クロマツ個体間の分布は集中的であったことが示唆される。

卵の集中的な分布の原因として、メスの羽化の分布、産卵対象針葉のクロマツ個体間の変動、クロマツ個体の形状 (新梢数や樹高) が考えられる。これらの要因とクロマツ個体あたりの卵塊数の関係を、Spearman の順位相関係数 (r_s) (Siegel, 1956⁴²⁾) を用いて検討した。結果を Table 19 示す。

調査プロット内では、クロマツはほぼ等間隔に植栽され、林冠はほとんど閉鎖していた。また、林分内でクロマツが生産する当年生針葉数は、すべてのメスが卵巢中の卵をすべて産みつけるのに必要な針葉数

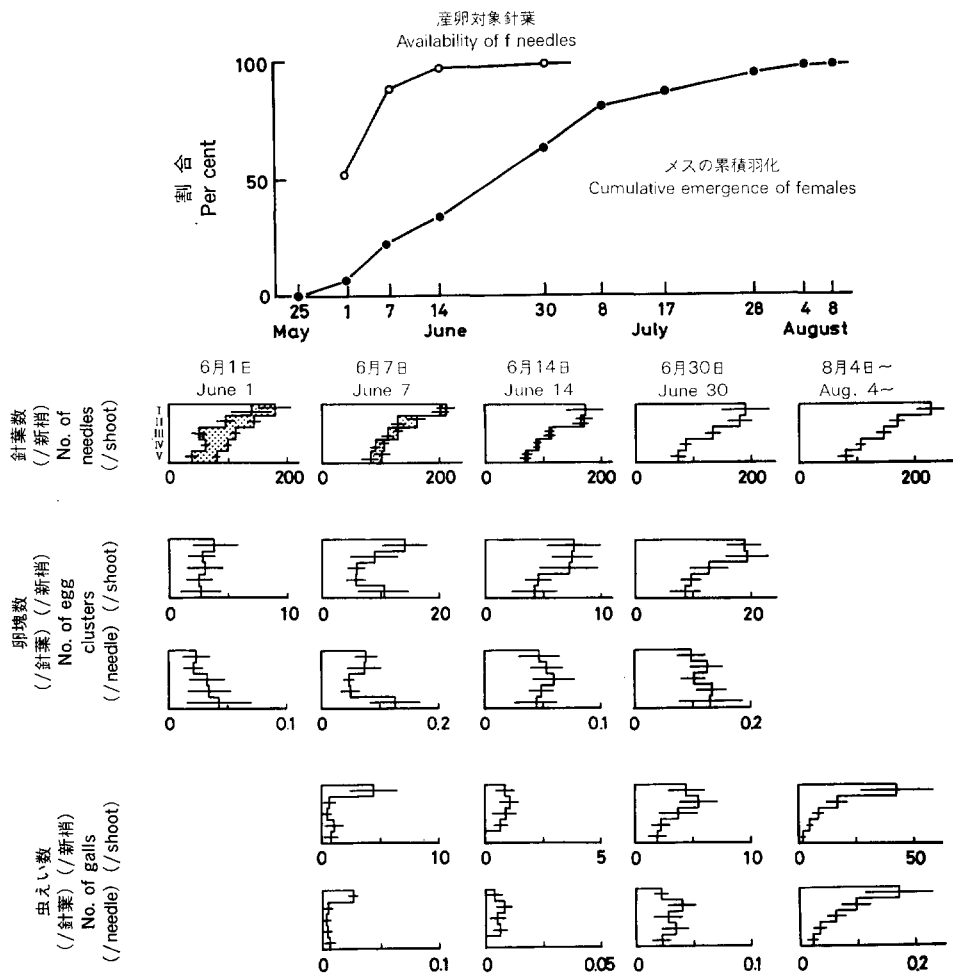


Fig. 17. 産卵対象針葉率，メスの累積羽化，産卵対象針葉，卵塊，および虫えいの樹体内の垂直分布の季節変動

Seasonal changes in the availability of needles, cumulative emergence of adult females, and vertical distributions of available needles, egg clusters, and galls within trees.

点の部分は産卵非対象部分

Dotted parts indicate needles not available for oviposition.

垂直分布における水平の線は標準誤差を示す

Horizontal bars show standard errors.

Table 18. 卵期・幼虫期のクロマツ個体内での分布と全体分布における
新梢あたりの卵塊・虫えいの平均 ($\bar{x}$)—平均こみ合い度 ($\bar{x}^*$)
の回帰係数

Values of the slope β in the $\bar{x}-\bar{x}^*$ relations for the overall and
within-tree distributions of egg clusters and galls.

要 因 Factor	クロマツ個体内分布 Within-tree distribution (β_2)	全 体 分 布 Overall distribution (β_1)	比 Ratio (β_1/β_2)
卵 塊 Egg clusters	1.23	1.99	1.62
虫 え い Galls	1.96	5.71	2.92

Table 19. 産卵対象針葉率, メス成虫羽化数, クロマツ個体あたりの新梢数・樹
高とクロマツ個体あたりの卵塊数・卵塊密度についての SPEARMAN の
順位相関係数 (r_s)

The SPEARMAN rank correlation coefficient (r_s)

		6月1日 June 1	6月7日 June 7	6月14日 June 14	6月30日 June 30
産卵対象針葉率 Availability of needles for oviposition	—卵塊数 No. of egg clusters	0.818**	0.576*	—	—
産卵対象針葉率 Availability of needles for oviposition	—卵塊密度 Egg cluster density	0.773**	0.600*	—	—
メス成虫羽化数 No. of adult females emerged under a tree	—卵塊数 No. of egg clusters	0.118	0.303	0.747*	0.664*
メス成虫羽化数 No. of adult females emerged under a tree	—卵塊密度 Egg cluster density	0.152	0.146	0.509	0.476
卵塊数 No. of egg clusters	—卵塊密度 Egg cluster density	0.976**	0.867**	0.855**	0.806**
新梢数 No. of shoots	—卵塊数 No. of egg clusters	0.249	0.576*	0.212	0.358
新梢数 No. of shoots	—卵塊密度 Egg cluster density	0.164	0.309	0.006	0.006
樹 高 Tree height	—卵塊数 No. of egg clusters	0.142	—0.033	0.046	0.361
樹 高 Tree height	—卵塊密度 Egg cluster density	—0.021	—0.124	—0.209	0.058

* 95% レベルで有意 ** 99% レベルで有意

* Significant at the 0.05 level ** Significant at the 0.01 level.

よりはるかに大きく, クロマツ個体間の分散も小さかった (Table 20)。それゆえ, すべての針葉が産卵
対象になった場合 (Table 20 中の6月14日と30日), プロット内では産卵対象針葉はどこでもまんべ

Table 20. 産卵対象針葉数のクロマツ個体間の変動と産卵対象針葉率の季節変化
Between-tree variations in the number of available needles
for oviposition and seasonal changes in the availability of
needles for oviposition

月 日 Date	クロマツ個体あたりの産卵対象針葉数 No. of available needles per tree		産卵対象針葉率(%) Percentage of available needles
	平 均 Mean	変 動 係 数 C. V. (%)	
6 月 1 日 June 1	12725.9	120.6	52.5
6 月 7 日 June 7	23219.8	41.6	85.6
6 月 14 日 June 14	27473.9	53.2	98.0
6 月 30 日 June 30	27510.0	41.2	100.0

もなく存在していたと推察された。ところが、羽化開始直後の6月1日には、全針葉に対する産卵対象針葉の割合は50%で、産卵対象針葉数のクロマツ個体間の変動は激しかった(Table 20)。このような条件下では、クロマツ個体あたりの卵塊数は産卵対象針葉数と有意な相関を持ち、卵塊数のクロマツ個体間の分散は、産卵対象針葉数のクロマツ個体間の分散を反映していたと考えられる。そして、針葉の展開の初期に羽化したメスは、針葉の展開の進んだクロマツに集中的に産卵したと考えられる。

しかし、ほとんどすべての針葉が産卵対象になり、産卵対象針葉数のクロマツ個体間の変動が小さくなった6月14日以降では、クロマツ個体あたりの卵塊数は、そのクロマツの下から羽化したメス成虫数と有意な相関を示した。このことから、卵塊数のクロマツ個体間の分散は、最終的には林内でのメスの集中的な羽化の分布を反映したものと考えられる。

クロマツ個体の新梢数や樹高は、6月7日の1例を除いて卵塊数との間の有意な相関を示さなかった。したがって、これらのクロマツ個体の性質は、成虫の産卵場所の選択に大きな影響を持っていなかったと推察される。

全体分布とクロマツ個体間の分布の回帰係数の比(β_1/β_2)は、卵期から幼虫期にかけて増大した。このことから、個体数のクロマツ個体間の分散はこの期間増加し、幼虫の分布は、卵の分布に比べ、より集中的になったと推察される。

虫えい形成後は、虫えいの破壊や虫えい内での幼虫の死亡がほとんど認められず、分布の集中度は変化しなかった。

4-2 土中期の分布様式

幼虫の落下から羽化までのステージの分布様式は、LLOYD (1967)²⁶⁾の提案した平均こみ合い度指数($\bar{x}/\bar{y}$)を用いて推定した。落下幼虫・土中幼虫・羽化成虫について計算された $\bar{x}/\bar{y}$ の値は、いずれも1より大きく、ほとんど同じ値を示した(Fig. 18)。このことから、本種は落下から羽化までの期間中、一貫して集中的な分布様式を示し、分布集中度の著しい変化はみられなかったと推察される。

土中期の連続したステージ間での各トラップの捕獲数の回帰解析を行い、この期間の個体の空間配置の

類似性の検討を行った。結果を Table 21 に示す。クロマツ個体あたりの虫えい数と落下幼虫数の間には有意な正相関がみられた。これは、幼虫は虫えいから脱出後、まっすぐ地表に落下するためであると思われる。そして、虫えい数—落下幼虫数間の正相関から、落下幼虫の集中的な分布様式は、虫えい内幼虫のクロマツ個体間の集中的な分布を反映していたと推察される。トラップの捕獲数の有意な正相関は、落下幼虫—土中幼虫間や土中幼虫—羽化成虫間にも認められた。したがって、幼虫の落下から羽化までの連続したステージ間でトラップごとの捕獲数に類似性がみられ、土中期を通して個体の空間配置は変化していなかったといえよう。

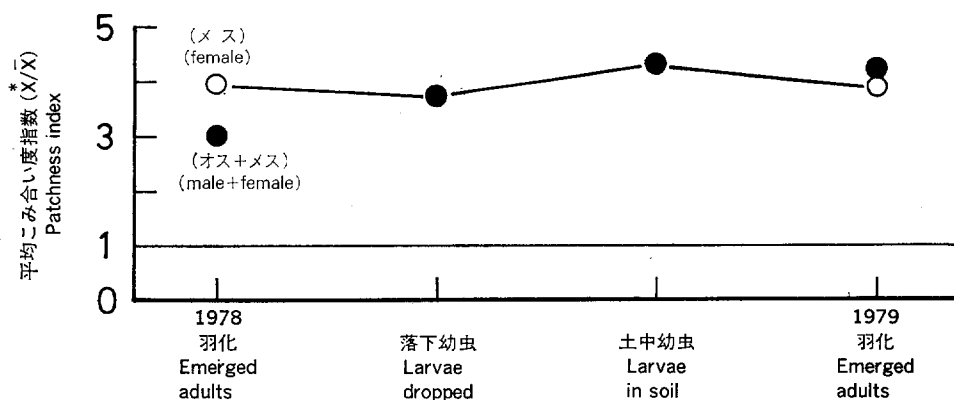


Fig. 18. 土中期の分布集中度（平均こみ合い度指数）の変化
Changes in the degree of aggregation during the soil habitat stages.

Table 21. 土中期の連続したステージでのサンプル単位あたりの個体数の回帰解析の結果

Results of the regression analysis for the correlations of individual trap catches between successive stages in soil habitat

		相 関 係 数 (r) Regression coefficient	調査数 N
クロマツ個体あたりの虫えい数 — 落下幼虫数 No. of galls per tree — No. of larvae dropped		0.778**	18
落下幼虫数 — 土中幼虫数 No. of larvae dropped — No. of larvae in soil		0.866**	25
土中幼虫数 — 1979 年羽化数 No. of larvae in soil — No. of adults emerged in 1979		0.818**	25
1978 年羽化数 — 1979 年羽化数 No. of adults emerged in 1978 — No. of adults emerged in 1979		0.671**	64

** 99% レベルで有意
Significant at the 0.01 level.

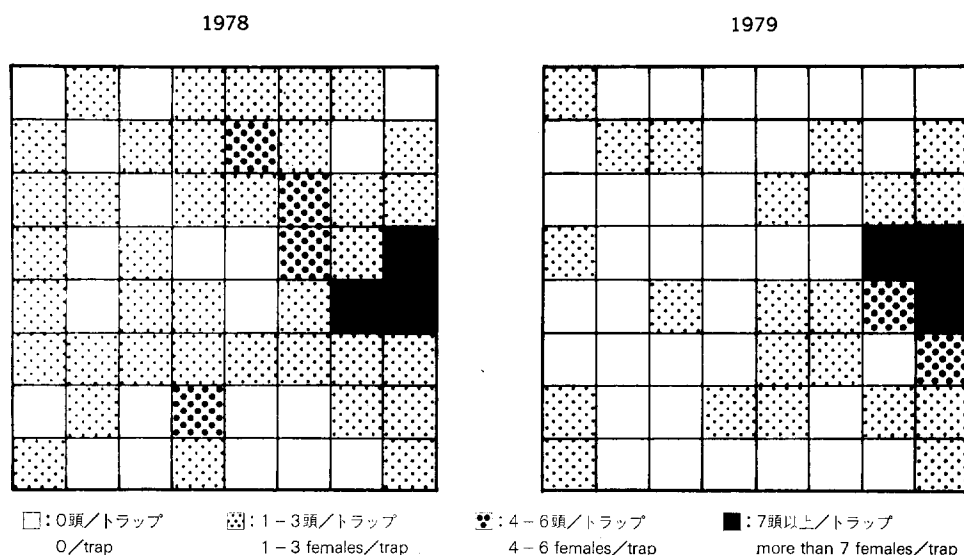


Fig. 19. 林分内のメス成虫の羽化
Local variations in the emergence of adult females in the study plot.

1978年と1979年の羽化の空間分布はともに不均質で、分布パターンには類似性が高かった (Fig. 19, Table 15)。このことから、ある世代の成虫の羽化の林内における空間的なばらつきは、世代を通して保たれ、次世代に伝えられたことがわかる。

III 考 察

1. 個体数変動

本研究で得られた上賀茂個体群の6世代についての生存曲線と田上山個体群の1世代の生存曲線は、いずれも、虫えい形成前と虫えい脱出後の高い死亡率と、虫えい内生息期の低死亡率が原因で、階段状を呈した。今回得られた階段状の生存曲線は、本種の生存曲線の一般的形状とみなしてよからう。SUNOSE (1983)⁵⁰ もマサキタマバエ, *M. pustulae* で同様の階段状の生存曲線を得ている。彼は, *M. pustulae* の生存曲線は寄生者・捕食者の種の増加により、なめらかになると予想している。本種の場合、これまでに報告されている寄生蜂はすべて寄主特異性をもつ内部寄生蜂で、卵期とふ化幼虫が虫えいを形成するまでのごく短期間しか寄主を攻撃しない (SONÉ, 1986⁴⁹)。また、虫えい内幼虫を攻撃する多食性の寄生者や捕食者は、これまで発見されていないし、今後発見される可能性は低い。したがって、本種の生存曲線がなめらかになる可能性は非常に低いと考えられる。

上賀茂個体群の6世代にわたる個体数変動の調査を通して、個体群動態の中心的課題である個体数の平均レベルの決定機構、変動機構、安定化機構の特性について、解明を試みた。

本種の成虫は、ほとんどすべてのマツ属当年生針葉が産卵対象になるまで展開したあと羽化し、産卵す

る。林分内で生産される当年生針葉数は、年変動が小さい。これらのことは、本種の野外個体群は、毎世代安定的な資源(産卵対象針葉)を供給されていることを意味する。本種の産卵および虫えい形成は、当年生針葉に限られる。そして、1対の針葉上には、通常、虫えいは1個しか形成されない。したがって、本種の個体群の密度レベルの上限は、生息環境内の資源量、すなわち産卵対象針葉数により決定されているといえよう。ところが、今回調査した上賀茂・田上山の二つの個体群は、資源量により決定される密度の上限よりかなり低いレベルに抑えられ、個体数は安定していた。いずれの世代でも個体数は、羽化から産卵まで、ふ化から虫えい形成まで、そして虫えい脱出から羽化までの期間に著しく減少した。これらの期間の死亡に対する捕食・寄生・樹脂などの生物的要因の寄与は少なかった。したがって、本種の個体群は、主として、産卵期間、ふ化幼虫の針葉上の移動中、そして幼虫・蛹の土壤中での越冬中に作用する気象要因の変動などの非生物的要因により、低レベルに抑えられていたと結論される。このような非生物的要因による密度レベルの抑制は、BARNES (1935)¹⁾の数種類のタマバエの潜在的な大発生は産卵期間の気象条件の変動により抑えられているという指摘と一致する。しかし、*U. jaceana*, *M. pustulae*, *Dasyneura apoecuri* (REUTER) といったタマバエで報告されている寄生蜂による密度レベルの決定(BARNES, 1935¹⁾; VARLEY, 1947⁵⁷⁾; SUNOSE, 1985⁵⁸⁾)や多くの鱗翅目で知られている多食性捕食者による密度レベルの決定機構(志賀, 1979⁴¹⁾)とは異なっていた。

6世代の生命表解析の結果、個体数変動の主要因は産み残し死亡であることが判明した。このことは、個体数の年変動は、野外での成虫の実現産卵率により決定されていたことを意味する。同様の結果は、イチイの芽に虫えいを形成するタマバエ、*Taxomyia, taxi*, (REDFERN and CAMERON, 1978⁸⁹⁾)や多くの小型双翅目昆虫(BENSON, 1973³⁾; SOUTHWOOD and READER, 1976⁵⁸⁾; KOWALSKI, and BENSON, 1978¹⁸⁾)でも報告されており、本種のような小型双翅目昆虫では、産卵活動の成否が個体数変動にとって重要であると考えられる。

成虫は羽化後24時間以内に交尾・産卵し、死亡する(曾根, 1980⁴⁴⁾, 1986⁴⁹⁾)。そして、個々の成虫の産卵活動は、一時的な気象条件の変動に影響される(SONÉ, 1984⁴⁵⁾)。したがって、成虫の羽化期間中の気象条件の一時的な変動が、本種の個体数変動に重要な役割をはたしていたと考えられる。ところが、羽化期間は2か月に及び、その期間中の気象条件の著しい年変動は、調査期間中認められなかった。このことは、個々の成虫は気象条件の変動により異なった影響を受けるが、個体群全体の産卵に対する影響は世代間で差が小さかったことを示唆する。したがって、羽化期間中の気象条件の小さい年変動が、個体数の年変動の小ささの一部を説明しているかもしれない。

本種の個体群は、主として虫えい形成前の死亡により制御されていたと考えられた。しかし、虫えい形成前の死亡を構成する k_{10} から k_{18} の四つの部分死亡のうち、明確な密度依存性を示したものはなかった。ただし、幼虫の移動中の死亡 k_{12} に含まれる複数の卵塊が産みつけられた針葉上での虫えい形成時の幼虫の干渉は密度依存的で、個体数制御に関与していたと考えられる。ところが、幼虫間の干渉が生ずる複数の卵塊が産みつけられた針葉の割合は、毎世代低かった。個体群の密度レベルが資源量により決定される上限近く、またはそれ以上に上昇したとき、重複産卵を受けた針葉の割合も増加し、幼虫間の干渉は有力な制御機構となることが予想されるが、今回のように低密度レベルで生息する個体群の制御が、幼虫間の干渉だけによったとは考えにくい。

虫えい内に複数の幼虫が生息する本種では、1虫えい1幼虫の*M. pustulae* (SUNOSE, 1983⁵⁴⁾)や1鱗

茎1幼虫の wheat-bulb fly, *Delia coactata*. (RYAN, 1973⁴⁰⁾; KOWALSKI and BENSON, 1978¹⁸⁾)で報告されている寄主内での競争による幼虫の著しい死亡は認められなかった。これは、虫えい形成により餌の質が高められる (McNEILL and SOUTHWOOD, 1978³¹⁾) ことと関係があると考えられる。また、虫えいあたりの幼虫数とともに幼虫のサイズが減少し、その結果、幼虫の越冬死亡が増加し、成虫のサイズや産卵数が減少することが実験的に確められた。しかし、幼虫密度の変動は、幼虫のサイズに影響する虫えいあたりの幼虫数の変動を引き起こさなかった。したがって、虫えい内の幼虫の競争が、個体の死亡やサイズの減少による再生産の低下・移出の増加 (志賀, 1979⁴¹⁾) を通して、個体数制御に強くかかわっていた可能性は低かったと考える。

寄生は、*U. jaceana* や *M. pustulae* などのタマバエの主要な個体数制御要因であった (VARLEY, 1947⁵⁷⁾; SUNOSE, 1983⁵⁴⁾, 1985⁵⁶⁾)。本種の寄生蜂のうち、*P. matsutama* は遅れの密度依存的に、*I. seoulis* は密度独立に作用した。そして、いずれの種による寄生率も、SUNOSE (1985)⁵⁶⁾ が *M. pustulae* で報告しているような激しい世代間変動を示さなかった。また、韓国で大発生した本種の個体群でさえ、両種による寄生率は32~33%と低く、本調査で得られた値と差がなかった (LEE et al., 1985⁵⁴⁾)。それゆえ、*P. matsutama* と *I. seoulis* はともに、有効な天敵となりうるいくつかの性質を持っている (SONÉ, 1986⁴⁸⁾) にもかかわらず、本種の個体数制御に重要な役割をはたしていなかったといえよう。さらに、寄生蜂の産卵後の寄生以外の要因による寄生の著しい死亡が、寄生の個体群動態に及ぼす影響を弱めた (HASSELL, 1969⁷⁾) のではないかと考えられる。以上のことから、本種個体群は、単一の要因ではなく、複数の小さい要因の組み合わせにより制御されていたと推察される。

このように、本種の個体群は、主として虫えい形成前と虫えい脱出後に作用する非生物的要因により、競争・干渉などによる生存率や繁殖力の減少などの強い安定機構が働くと予想されるレベルよりも、かなり低く抑えられていた。そして、個体数は安定し、複数の要因の複合効果により個体群は制御されていたと結論されよう。さらに、天候・温度などの非生物的要因は、SOLOMON (1949)⁴⁸⁾ が指摘したように餌量の変化などを通して複合的に作用するのではなく、直接個体の行動や死亡に作用する可能性が大きい。マツバノタマバエは、わが国のアカマツ・クロマツ林ではいたるところで生存が確認され、その密度は大発生した林分を除いて、今回の結果と同様に低い。したがって、今回得られた個体群動態の特性は、本種の一般的なものといえよう。本研究でみられた個体群動態に対する生物的要因の寄与の低さは、(i) 交尾・飛翔行動が気象条件の変動に影響されやすい、(ii) 天敵にさらされる期間が短い、(iii) 虫えい内で複数の幼虫が共存できる、といった生態的特徴を反映していると考えられる。本種個体群には毎世代多量の産卵対象針葉が供給され、種の潜在的再生産力は高い (曾根, 1986⁴⁹⁾)。それゆえ、本種の個体数レベルは、非生物的要因の働きが緩和されたとき、産卵対象針葉数により決定される密度レベルの上限近くまで、急激に上昇することが期待される。

2. 分布様式

これまで行われてきた多数の昆虫の野外個体群の研究で、個体の集中的な分布が報告され、それに対し多種多様な説明が与えられてきた。久野 (1968)³⁰⁾ は、それらを、(i) 生息環境の異質性、(ii) 不十分な分散を伴った再生産、(iii) 個体間の誘引、の三つに大別している。

田上山個体群で、生活史を通しての分布様式を推定したところ、すべての发育ステージで集中的な分布が認められた。そして分布型は、生活史を通して著しく変化することなく、次世代に伝えられた。土中期

と樹上期を繰り返す本種では、羽化で認められた集中分布は、産卵活動を通じて樹上期の卵の木間の集中分布に持ち込まれた。これは、成虫は羽化地点から真上に飛翔する傾向を持ち（曽根, 1986⁴⁹⁾）、産卵対象針葉が豊富にかつ一様に分布している場合、成虫は羽化地点の近くのクロマツに産卵したことが原因していると考えられた。クロマツ個体間と同様、クロマツ個体内でも卵の分布は集中的であった。これは、成虫が産卵時に新梢に対し選択性を示さなかったこと、木内では新梢あたりの産卵対象針葉数に樹冠層間で著しい差が認められたことが原因していたと推察された。

樹上期では、クロマツ個体内・個体間のいずれの分布も、卵期から幼虫期にかけて集中度が増加した。産卵から虫えい形成までの期間、ふ化幼虫の移動・分散は、産卵された針葉上に限られる。したがって、この時期の分布集中度の増大は、卵期死亡、ふ化幼虫死亡により、もたらされたと考えられる。卵期死亡は11%と低く、樹冠層位間で有意差はなかった。また、クロマツ個体間では、密度依存的に作用した。一方、ふ化幼虫死亡は71%で、クロマツ個体間、個体内ともに密度逆依存的に作用した。以上のことから、卵期から虫えい形成までの分布集中度の上昇は、主にふ化幼虫死亡によって考えてよからう。特に、クロマツ個体間の分布では、卵期死亡の分布をより一様化する効果は、ふ化幼虫死亡により完全に打ち消されたと考えられる。

ふ化幼虫死亡では、捕食・幼虫の干渉、樹脂などの生物的要因による死亡率は低く、雨滴などの非生物的要因の重要性が示唆された（SONÉ, 1987⁵⁰⁾；I章）。それゆえ、この期間の分布集中度の増加は、ふ化幼虫に作用した非生物的要因による死亡のクロマツ個体間・個体内の差を反映したものであったといえよう。そして、非生物的要因の差は、クロマツ個体内（樹冠層位間）、個体間での環境の異質性に關係していたと考えられる。

虫えい内幼虫数のクロマツ個体間のばらつきは、幼虫の地上への落下とともに土中期のステージに伝えられ、羽化まで保持された。これは、幼虫は虫えいから真下に落下すること、幼虫のジャンプによる移動分散がわずかであること（曽根, 1986⁴⁹⁾）、そしてこの期間の死亡が密度独立であったためであると考えられる。土中期の死亡では、寄生・捕食などの生物的要因によるものの割合は高くなく、土壌水分などの環境条件の変動に起因するものの重要性が指摘された。以上の結果から、一度あるステージで集中的な分布様式が認められた場合、集中的な分布傾向は、小分散や環境の異質性を反映した死亡・産卵により、少なくとも数世代は維持されることが期待される。

田上山個体群は、調査を開始した1978年の羽化の時点で、すでに集中的な分布を示していた。そして、この個体群が集中分布するようになった経緯については、調査できなかった。

個体群が集中分布を示すようになった機構として、(i) 林分内への移入が集中的に生じ、そのまま定着した。(ii) 林内でなんらかの集中行動が生じた。(iii) 林内での密度レベルの不均一性がなんらかの原因で生じた、ことが考えられる。本種の林分間の移動は成虫期に限られる。成虫の産卵は、樹高や新梢数といったマツ個体の形状と関係がなかった（Table 19）。本種は、卵塊で卵を産みつけることとオスの群飛以外には集合行動をとらない。それゆえ、成虫が林分内のある限られたマツ個体に集中的に産卵するように移入したり、ある場所に集合するとは考えにくい。本種の野外個体群は、通常低レベルに抑えられているが、潜在的に高い再生産力を持った本種の個体数レベルは、非生物的要因が主体となった個体数抑制作用が緩和されたとき、急激に上昇すると予想された。そして、林分内の環境の異質性を反映した密度レベルの極地的な上昇が、林分内の密度レベルの不均一性を引き起こす可能性は高いと考えられる。また、卵

期から虫えい内幼虫期にみられた分布の集中化は、主に非生物的要因によるふ化幼虫死亡のクロマツ個体内・個体間の変動により、もたらされたと考えられた。それゆえ、田上山個体群で認められた集中的な分布は、(iii)の林内で密度レベルの局地的不均一さにより生じたと考えるのが、最も妥当であろう。そして、この場合、林内の環境の異質性のはたす役割は大きいと考えられる。

結論として、本種の野外での空間分布は集中的で、それは著しく変化することなく、次世代に伝えられるという特徴を持つ。この分布の集中傾向には、多くの森林昆虫で報告されている生息環境の異質性が最も重要な役割を演じ (Howse and Dimond, 1965⁸⁾; Kulman, 1967¹⁹⁾; Luck and Dahlsten, 1967²⁸⁾, 1980²⁹⁾) 生活史を通しての小分散と本種の産卵活動は、土中期から樹上期、樹上期から土中期への集中的な分布傾向の伝達に深くかかわっていたといえよう。

引用文献

- 1) BARNES, H. F. : Studies of fluctuations in insect populations. VI. Discussion of results of studies I-V. J. Anim. Ecol. **4**, 254-263 (1935)
- 2) BENSON, J. F. : Population dynamics of cabbage root fly in Canada and England. J. appl. Ecol. **10**, 437-466 (1973)
- 3) COAKER, T. H. : Further experiments on the effects of beetle predators on the numbers of the cabbage root fly, *Erioschia brassicae*, attacking brassica crops. Ann. appl. Biol. **56**, 7-20 (1965)
- 4) DEEVEY, Jr. E. S. : Life table for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol. **22**, 283-314 (1947)
- 5) DEMPSTER, J. P. : The population ecology of the cinnabar moth, *Tryia jacobaeae* L. (Lep : Arc.). Oecologia **7**, 26-67 (1971)
- 6) DIXON, A. F. G. : Population dynamics of the sycamore aphid *Drepanosiphum platanoides* (SCHR.) (Hemiptera : Aphididae). Migratory and trivial flight activity. J. Anim. Ecol. **38**, 585-606 (1969)
- 7) HASSELL, M. P. : A study of the mortality factors acting upon *Cyzenis albicans* (FALL.), a tachinid parasite of the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)). J. Anim. Ecol. **38**, 329-339 (1969)
- 8) HOWSE, G. M. and J. B. DIMOND : Sampling populations of pine leaf adelignid *Pineus pinifoliae* (FITCH). I. The gall and associated insects. Can. Entomol. **97**, 952-961 (1965)
- 9) HUGHES, R. D. and B. MITCHELL : The natural mortality of *Erioschia brassicae* (Diptera : Anthomyiidae). Life tables and their interpretation. J. Anim. Ecol. **29**, 359-373 (1960)
- 10) IWAQ, S. : A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. **10**, 1-20 (1968)
- 11) ——— and E. KUNO : Use of mean crowding on mean density for estimating sample size and transformation of data for the analysis of variance. Res. Popul. Ecol. **10**, 210-214 (1968)
- 12) JEON, M. J., B. Y. LEE, J. H. KO, T. MIURA, and Y. HIRASHIMA : Ecology of *Platygastrer matsutama* and *Inostemma seoulis* (Hymenoptera : Platygastridae), egg-larval parasites of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera, Cecidomyiidae), Esakia **23**, 131-143 (1985)

- 13) KIM, C. W. and B. K. KIM : Evaluation of the predations on the larvae of the pine-needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE, by precipitin test. Korean J. Entomol. 5, 1-5 (1975)
- 14) ———, Y. T. NOH and J. S. PARK : Natural enemies of the pine gall-midge, *Thecodiplosis japonensis* INOUE, in Korea. Ent. Res. Bull., Ent. Korea Univ., Korea 4, 1-16 (1968)*
- 15) Ko, J. H. : Studies on the *Isostasius seoulis* Ko, the larval parasite of the pine gall-midge (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE). III. The life history. Res. Rep. Office Rural Devel., Suwon. 9, 59-67 (1966)*
- 16) ——— : Seasonal trends in the population of the larvae of pine gall midge (*Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE) in the spring. J. Korean For. Soc. 9, 45-48 (1969)*
- 17) ——— and B. Y. LEE : Influence of the wind on the dispersion of the pine gall-midge (*Thecodiplosis japonensis*). Tested in the wind tunnel. Korean J. Entomol. 5, 13-16 (1975)*
- 18) KOWLSKI, R. and J. F. BENSON : A population dynamics approach to the wheat bulb fly, *Delia coactata*, problem. J. appl. Ecol. 15, 89-104 (1978)
- 19) KULMAN, H. M. : Within-tree distribution and winter mortality of eggs of the wooly pine needle aphid, *Shizolachus piniradiatae*. Ann. Ent. Soc. Am. 60, 384-387 (1967)
- 20) 久野英二 : 水田における稲ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九農彙報 14, 131-246 (1968)
- 21) KUNO, E. : Multi-stage sampling for population estimation. Res. Popul. Ecol. 18, 39-56, (1976)
- 22) 倉永善太郎・吉田成章 : マツバノタマバエの生態に関する研究, I. 若齢幼虫期の死亡率. 日林九支研論 25, 129-193, (1971)
- 23) ———・———・森本 桂 : ———. VI. 樹内での幼虫密度と天敵寄生率分布. 日林九支研論 30, 261-262, (1977)
- 24) LEE, B. Y., T. MIURA and Y. HIRASHIMA : Survivorship and other factors relating to population fluctuations of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera : Cecido myiidae). Esakia 23, 119-130, (1985)
- 25) LEES, A. D. : The production of apterous and alate forms in the aphid, *Megoura viciae* BUCKTON, with special reference to the role of crowding. J. Insect Physiol. 13, 289-318, (1967)
- 26) LLOYD, M. : Mean crowding. J. Anim. Ecol. 36, 1-30, (1967)
- 27) LONG, D. B. : The wheat bulb fly, *Leptophyllum coactata* FALL. Rep. Rothamst. Exp. St. for 1959, 216-229, (1960)
- 28) LUCK, R. F. and D. L. DAHLSTEN : Douglas-fir tussock moth (*Hymerocampa pseudotsugata*) egg-mass distribution on the white fir in northwestern California. Can. Entomol. 99, 1193-1203, (1967)
- 29) ——— and ——— : within and between tree variation of live and parasitized Douglas-fir tussock moth, *Orygia pseudotsugata* (Lep. : Lymantriidae), cocoons on white fir in central California and its implication for sampling. Can. Entomol. 112, 231-238, (1980)
- 30) McCLURE, M. S. : Seasonal development of *Fiorinia externa*, *Tsugaspidiotus tsugae* (Homoptera : Diaspididae), and their parasites, *Aspidiotiphagus citrinus* (Hymenoptera : Aphelinidae) : Importance of parasite-host synchronism to the population dynamics of two scale pests of hemlock. Environ. Entomol. 7, 863-870, (1978)
- 31) McNEILL, S. and T. R. E. SOUTHWOOD : The role of nitrogen in the development of insect/

- plant relationships. J. B. HARBORNE ed., Biochemical aspects of plant and animal coevolution, Academic Press, London, 77-98 (1978)
- 32) 三浦 正 : マツバノタマバエとその天敵の研究. 島根林試, 186 pp., (1962)
- 33) MIYASHITA, K., Y. ITO and K. NAKAMURA : Population dynamics of the chestnut gall-wasp, *Dryocosmus kuriphilus* YASUMATSU (Hymenoptera : Cynipidae), III. Five year observation on population fluctuation. Jap. J. appl. Ent. Zool. **9**, 42-52, (1965)
- 34) MONTEITH, L. G. : Crickets as predators of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* (Diptera : Tephritidae). Can. Entomol. **103**, 52-58, (1971)
- 35) MUKERJI, M. K. : Major factors in survival of the immature stages of *Hylemya brassicae* (Dip. : Anthomyiidae) on cabbage. Can. Entomol. **103**, 713-728, (1971)
- 36) PARK, K. N. and J. S. HYUN : Studies on the population dynamics of pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE. Res. Rep. For. Res. Inst. Korea. **24**, 91-104, (1977)*
- 37) PODOLER, H. and D. ROGERS : A new method for the identification of key factors from life-table data. J. Anim. Ecol. **44**, 85-114, (1975)
- 38) RAW, F. : Some aspects of the wheat bulb fly problem. Ann. appl. Biol. **59**, 155-173, (1967)
- 39) REDFERN, M. and R. A. D. CAMERON : Population dynamics of the yew gall midge, *Taxomyia taxi* (INCHBALD) (Diptera : Cecidomyiidae). Ecol. Entomol. **3**, 253-263, (1973)
- 40) RYAN, M. F. : The natural mortality of the wheat-bulb fly larvae. J. appl. Ecol. **10**, 875-879, (1973)
- 41) 志賀正和 : オビカレハ個体群の動態に関する研究. 果樹試報 **A 6**, 59-168, (1979)
- 42) SIEGEL, S. : Nonparametric statistics for the behavioral science. McGraw-Hill, Kogakusha, Tokyo, 312 pp, (1956)
- 43) SOLOMON, M. E. : The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. **18**, 1-35, (1949)
- 44) 曾根晃一 : マツバノタマバエの個体数の季節変化について. 日林誌 **62**, 168-175, (1980)
- 45) SONÉ, K. : Realized fecundity of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae). Appl. Ent. Zool. **19**, 534-536, (1984)
- 46) ——— : Gregariousness and development of larvae of the pine needle gall midge *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae), in a gall. Appl. Ent. Zool. **20**, 431-438, (1985)
- 47) ——— : Mortality factors before gall formation by the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae). J. Jpn. For. Soc. **68**, 32-34, (1986)
- 48) ——— : Ecology of host-parasitoid community in the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae). J. Appl. Ent. **102**, 516~527, (1986)
- 49) 曾根晃一 : マツバノタマバエの生態学的研究 (第1報) 生活史特性. 林試研報 341, 1-25, (1986)
- 50) ——— : Population dynamics of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae). J. Appl. Ent. (1987) (In press).
- 51) SONÉ, K. and H. TAKEDA : Studies on the distribution pattern of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae), in a pine forest. Res. Popul. Ecol. **25**, 336-352, (1983)
- 52) SOUTHWOOD, T. R. E. : Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall, London, 391 pp., (1966)

- 53) ——— and P. M. READER : Population census data and key factor analysis for the vibrinum whitefly, *Aleurotrachelus jelinekii* (FRAUENF.), on three bushes. J. Anim. Ecol. **45**, 313-325, (1976)
- 54) SUNOSE, T. : Studies on the population dynamics of the euonymus gall midge *Masakimyia pustulae* YUKAWA et SUNOSE (Diptera : Cecidomyiidae) under different environmental conditions. Kontyū **51**, 29-40 (1983)
- 55) ——— : Population regulation of the euonymus gall midge *Masakimyia pustulae* YUKAWA and SUNOSE (Diptera : Cecidomyiidae) by hymenopterous parasitoids. Res. Popul. Ecol. **27**, 287-300, (1985)
- 56) 高藤晃雄 : スギタマバエ, *Contarinia inouyei* MANI (Diptera : Cecidomyiidae), の生態に関する研究. 昆虫 **44**, 554-569, (1976)
- 57) VARLEY, G. C. : The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). J. Anim. Ecol. **16**, 139-187, (1947)
- 58) ——— and G. R. GRADWELL : Key factors in population studies. J. Anim. Ecol. **29**, 399-401, (1960)
- 59) ——— and ——— : Interpretation of insect population changes. Proc. Ceylon Ass. Adv. Sci. **18**(D), 142-156, (1963)
- 60) WOLFENBARGER, D. O., J. A. CORNELL and D. A. WOLFENBARGER : Dispersal distances attained by insect populations of different densities. Res. Popul. Ecol. **16**, 43-51, (1974)
- 61) WRIGHT, D. W., R. D. HUGHES and J. WORRALL : The effect of certain predators on the number of cabbage root fly (*Erioschia brassicae*) and on the subsequent damage caused by the pest. Ann. appl. Biol. **48**, 756-763, (1960)
- 62) YOSHIDA, N. and Y. HIRASHIMA : Systematic studies on Proctotrupoid and Chalcidoid parasites of gall midge injurious to *Pinus* and *Cryptomeria* in Japan and Korea. Esakia **14**, 113-133, (1979)
- 63) 吉田成章・倉永善太郎・森本 桂 : スギタマバエとマツバノタマバエの生命表. 84 回日林講, 344-345, (1973)
- 64) YOSHIKAWA, K. : Population study of pine bark weeviles (Coleoptera ; Curculionidae) in bait logs. Appl. Ent. Zool. **12**, 9-17, (1977)
- 65) YUKAWA, J., K. TAKAHASHI and N. OHSAKI : Population behaviour of the neolitsea leaf gall midge, *Pseudoasphondylia neolitseae* YUKAWA (Dip. : Cecidomyiidae). Kontyū **44**, 358-365, (1976)

* : 韓国語, 英語の摘要付加。

Ecological Studies on the Pine Needle Gall Midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE (Diptera : Cecidomyiidae) (II)

Population changes and distribution patterns of the populations at low density levels

Koichi SONÉ⁽¹⁾

Summary

The population dynamics of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUE, was studied during the period from 1975 to 1982 in a young stand of *Pinus thunbergii* PARL. at Kamigamo Experimental Forest Station of Kyoto University, Kyoto. Distribution patterns were studied during the period from 1978 to 1979 in a young plantation of *P. thunbergii* on Mt. Tanakami in Shiga Prefecture. Population census was carried out for seven stages, i. e., emerging adults, ovarian eggs, deposited eggs, hatched larvae, larvae in galls, dropped larvae, and larvae in the soil.

Population changes

The life tables were obtained for a total of seven generations (six at Kamigamo and one at Tanakami). Survivorship curves for the six generations at Kamigamo and the one generation at Tanakami were characterized by a low mortality of larvae in galls and two high mortalities before gall formation and during the overwintering period in the soil.

Mortality factors in each developmental stage were identified. Mortality before gall formation was 80~95%, and was caused by three major factors; mortality due to the failure of females to realize their maximum fecundity, egg mortality, and mortality of hatched larvae.

Mortality due to the failure to achieve maximum fecundity was estimated to be 40~77 %, and might be explained by ovarian egg mortality, which was the difference between the maximum reproductive potential and the realized fecundity of each female and also by the loss of females due to predation and emigration from the stand. Vigorous females could deposit almost all ovarian eggs under laboratory conditions. Realized fecundity of individual females was affected by temporal weather conditions. The loss of females due to predation and emigration was probably uncommon in the study site.

Egg mortality was very low (1.0~7.5%) in each generation. In the 1978~1979 generation, when the mortality rate was highest among the six generations, predation accounted for 53% of egg mortality, infertility 34%, desiccation 10%, and physical destruction 3%.

Mortality of hatched larvae was calculated to be 60~75% for the six generations. Predation, resinosis, and interference among larvae during gall formation were considered to be the main biotic causes. But predation had little effect on the survival of hatched larvae. Resinosis killed only 1~7% of hatched larvae. The interference among larvae was observed on needles with two or more egg clusters where there were time lags between successive

Received September 8, 1986

(1) Forest Protection Division

ovipositions. The mortality due to the interference among larvae was density-dependent, but was considered to be low in every generation. Therefore, the mortality due to abiotic factors, such as dislodgement of hatched larvae from needles by rain drops, should be more important than that due to biotic ones.

Mortality of larvae in galls was 1~20% for the six generations. Thirty-five to 90% of the larval mortality was recorded at the early larval stage just after gall formation. The most important mortality factor during this stage was resinosis. Other factors were disease and desiccation. Competition among larvae for food and space in a gall did not cause the death of larvae in the gall. The reduced size of larvae led to increased mortality of overwintering larvae and pupae in the soil and decreased fecundity of females. However, although the larval density varied, neither the frequency distribution in larval number in a gall nor the mean number of larvae per gall differed significantly from generation to generation. Thus, the competition was unlikely to be important in regulating the population. In the 1976~1977 generation, 3.3% of the third-stage larvae failed to leave the galls due to resinosis, desiccation, and disease.

Mortality of larvae and pupae in the soil could not be assessed separately. The overall mortality in the soil stage ranges from 84~86%. Three to 32%, averaging 11%, of dropped larvae died from unknown causes before they settled in their overwintering sites. The major mortality factor accounting for 30~40% mortality in this stage was parasitism by hymenopterous insects. Percent parasitization ranged from 24~33% for the six generations. *Platygaster matsutama* YOSHIDA and *Inostemma seoulis* Ko were important endoparasitoids. The removal of predatory carabids and spiders increased by only 10% the survival rate in the soil stage. Other factors, such as failure to emerge, disease, and unfavourable conditions in their overwintering sites, accounted for 30~57% of the mortality in this stage.

In the 1981~1982 generation, 62.4% of the third-stage larvae in galls dropped outside the stand because all trees in the stand were bent by a heavy snow and about 2/3 of the canopy covered the ground outside the stand.

In summary, the population density decreased sharply in three periods, i. e., the period from emergence of adults to oviposition, that from hatch to gall formation, and that from dropping of larvae to adult emergence. The declines in the number of individuals in these three periods were probably caused by abiotic factors rather than biotic ones, such as predation and competition. Thus, abiotic factors operating in these three periods were more responsible for a low level of the population density of this species.

Key factor analysis showed that the mortality factor which was most responsible for the annual population fluctuations was the failure to achieve maximum fecundity. This means that the population trend was determined by the percentage of ovarian eggs actually deposited in the field; realized fecundity.

Density-dependence of the mortalities was examined by plotting the individual k -values against the logarithm of the population densities on which they acted. The regression coefficient of the mortality before gall formation, k_1 , was positive and significantly different from zero; k_1 was considered to be density-dependent. The other mortalities, except for parasitism by *P. matsutama*, did not show any significant density relationships. Percent parasitization by *P. matsutama* showed anti-clock wise changes. Hence, parasitism by *P. matsutama* was considered to be delayed density-dependent. These results suggested that the natural population of *T. japonensis* was regulated mainly by the mortality before gall

formation, and that the regulatory process of this species might consist of many small factors but not of a single one.

In conclusion, the population of *T. japonensis* was usually maintained at a low level mainly by abiotic factors which operated directly on the midge but not through changes in host plant quality, and was well regulated by the combination of small factors. The limited contribution of biotic factors to the population dynamics of this species may be due to (1) mating, flight, and oviposition activities are easily affected by temporal weather conditions, (2) the period vulnerable to the attack of natural enemies is very short, and (3) larvae are gregarious in galls. Since this species inherently has a high reproductive potential, a drastic increase in population density will be expected when abiotic factors do not operate severely.

Distribution patterns

The within-tree distributions of eggs and larvae in galls per shoot were analyzed by $m-m$ regression method proposed by Iwao(1968). The value of the slope was higher than unity, and the distribution pattern of eggs per shoot was aggregative within trees. The within-tree variations in the number of eggs per shoot were well correlated with those in the number of available needles per shoot. So, the variations in the number of eggs per shoot simply reflected the availability of needles for oviposition per shoot in different canopy layers.

The value of β was higher in the larval than in the egg stage. This result indicated the increase in the degree of aggregation from the egg to larval stage. This increase in the aggregation could be attributed to the different mortality of hatched larvae among the canopy layers, i. e., the lower the crown layer was, the higher the mortality was. However, egg mortality did not have any impacts on the changes in the aggregation properties.

The between-tree distribution of eggs and larvae in galls were examined by comparing the within-tree distribution with the overall distribution in the study plot. In both cases, the values of β were higher in the overall distribution (β_1) than in the within-tree distribution (β_2). These results suggested the aggregative distribution of eggs and larvae in galls between trees.

In the early period of needle extension, the availability of needles was variable among trees, and females concentrated their oviposition to trees on which needle extension was more progressed. But at the peak of adult emergence when all needles were available for oviposition, the number of egg clusters per tree was correlated with the number of adult females which emerged just under the trees, and the between-tree variations reflected the local emergence patterns of adult females in the study plot.

The degree of aggregation increased from egg to larval stage in galls between trees, too. Egg mortality was density-dependent among trees, while mortality of hatched larvae was inversely density-dependent. Egg mortality was much lower than larval mortality. Therefore, the effects of egg mortality on the changes in distribution pattern were over-compensated by those of larval mortality. And the between-tree variations in the mortality of hatched larvae accounted mainly for the increase in the degree of aggregation from egg to larval stage.

The distribution patterns in the soil habitat stages were examined by the patchness index ($\chi^2/\bar{x}$). The values of the patchness index were higher than unity and not so different between successive stages in the soil habitat. There were significant positive correlations

of individual trap catches between successive stages. These results indicated that this species showed an aggregative distribution in the soil and that the distribution pattern did not change during this stage because of their low mobility and density-independent mortality. Adult females showed a heterogeneous emergence in the study plot. There was a correlation of the local variations in emergence of adult females between 1978 and 1979.

In conclusion, the aggregative distribution stemming from the local variations in adult emergence was maintained throughout the life cycle because of low dispersal of adults and larvae in the soil as well as the mortality patterns before gall formation. This resulted in the consistency in spatial patterns of adult emergence between successive generations.

Apendeix-Table 田上山における 1978-1979 年世代の生命表
Life table for *T. japonensis* 1978-1979 on Mt. Tanakami

ス テ ー ジ Stage x	生 存 数 No. of survivors lx	死 亡 要 因 Mortality factor dxF	死 亡 数 No. of death dx	死 亡 率 Mortality 100 qx
卵 (卵巣内) Ovarian eggs	34108	捕食・移出・産み残し Loss of females due to predation and emigration, and failure to realize maximum reproductive potential	22894	67.1
産 卵 Eggs	11214	未受精 Infertility	336	3.0
		乾 燥 Desiccation	2	<0.1
		物理的破壊 Physical destruction	288	2.6
		捕 食 Predation	559	5.0
		その他 Others	2	<0.1
		合 計 Total	1187	10.6
ふ 化 Hatch	10027	捕食・雨滴など Predation, rain drops, etc	6852	68.4
		レジン Resinosis	305	3.0
		合 計 Total	7157	71.4
虫えい内齡幼虫 1st-stage larvae in galls	2870	病 気 Disease	113	3.9
		レジン Resinosis	161	5.6
		乾 燥 Desiccation	12	0.4
		不 明 Unknown	10	0.4
		合 計 Total	296	10.3
虫えい内 3 齡幼虫 3rd-stage larvae in galls	2574	虫えい脱出失敗 Failure to leave galls	85	3.3
		越冬場所へ移動中の不明要因 Unknown causes prior to settling in overwintering sites	587	22.8
		寄 生 Parasitism	428	16.6
		その他 Others	1003	39.0
		合 計 Total	2103	81.7
成 虫 Adults	471	オ ス Male	262	55.6
メス成虫 Adult females	209			