マツバノタマバエの生態学的研究 第3報

加害特性と被害のマツ属の生長に及ぼす影響

· 曽 根 晃 一⁽¹⁾

Koichi Soné : Ecological Studies on the Pine Needle Gall Midge, Thecodiplosis japonensis UCHIDA et INOUYE (Diptera : Cecidomyiidae) III Characteristic features of the infestation and its impacts on the growth of pine trees

要旨:1975年から1983年にかけて京都大学の上賀茂試験地,徳山試験地,滋賀県田上山において、マツバノタマバエの加害特性を調査した。本種の虫えいは、Sylvestres 亜節または Lariciones 亜節に属する21種類のマツで観察された。被害針葉は7月末で伸長を停止し、針葉長は無被害葉の約1/2しかなかった。被害葉は11月頃から枯死し始め、翌年の4、5月に一斉に落下した。被害は、樹体内ではI枝階新梢主軸で最も高く、枝階が下がるにつれて被害率は低下した。上層の枝階では新梢主軸の被害率が新梢側軸より高かったが、このような傾向は下層の枝階ではみられなかった。また、同一枝階内での新梢の位置(新梢が樹冠の外側に近いかまたは樹幹に近いか)は、被害率に影響を与えなかった。林分内での被害の発生は突発的で、発生期間は短く、急激に終息した。被害の発生期間を通して、激害木は群状に発生した。激害木群のサイズは被害程度を決に変化したが、林分内での位置は、毎年大きく変化しなかった。マッ属の生長に対する加害の効果は小さく、樹高、直径、材積生長のいずれの場合も、単年だけの激しい被害では明らかな生長減退を引き起こさなかった。そして、当年生針葉の50%以上が2~3年連続的に加害されて、初めて10~20%以上の生長量の減少が認められた。また、I枝階新梢主軸への被害集中は、I枝階新梢主軸の枯死の発生率を高めた。以上の加害特性と個体群動態特性の関連について論議した。

緒 言

本論文は、1975 年から 1983 年にかけて、京都大学農学部付属演習林上賀茂試験地、同徳山試験地、 滋賀県田上山のクロマツ、クロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種林で行ったマツバノタマバエの生態学的 研究の一部で、加害特性について述べる。本種による被害は、わが国と韓国の多くの地域で発生し、リン デン (BHC)の使用が禁止されたのちは、ダイアジノンやフェニトロチオンなどの薬剤散布を主体とした 防除策が講じられてきた (村上、1969¹⁸⁾;中根、1969¹⁹⁾;伊藤、1970⁹⁾;佐藤、1970²¹⁾;城戸、1971¹⁰⁾;斉 藤ら、1971²⁰⁾; Choi、1985¹¹⁾)。しかし、近年の環境汚染を初めとする公害問題への関心の高まりは、薬 剤散布中心の防除法から生態系自身の自己制御機構と調和を保った総合防除への転換の必要性を増大させ ている。害虫の総合防除法の確立のための重要な要因の一つに、被害の経済的許容水準が挙げられる。こ の経済的許容水準には、多くの要因が含まれるが、基本的には、被害の樹木などの生長への影響により決 定される。そして、害虫の樹木などの生長への影響を明らかにするためには、加害様式、被害の分布、被 害の発生消長などの解明が必要である。

筆者は、1975年から1977年まで京都大学上賀茂試験地で本種の加害するマツ属の種類を、1978年に は滋賀県田上山のクロマツ若齢林で被害針葉の生長を調査した。また、京都大学徳山試験地では、被害の

保護—49 Forest Protection—49

樹体内分布,林分内での被害消長,被害のマツ属の生長におよぼす影響について調査し,本種の加害特性 について考察した。

なお、本論文の一部は、すでに古野・曽根 (1978)⁷, Soné and Furuno (1982)³³, 曽根 (1985)²⁸⁾, Soné (1986)²⁹⁾ により報告されている。

I 加 害 樹 種

1. 調 査 方 法

マッパノタマパエの加害調査は、京都大学上賀茂試験地(京都市北区)内のマッ属見本林と苗畑に植栽 されている 65 種(変種、雑種を含む)のマッ属について行われた。苗畑に植栽されているマッ属の被害 調査は、1976 年と 1977 年に行われ、おのおのの種の個体別の被害率が測定された。また、見本林内のマ ッ属については、1977 年に被害率を測定した。さらに、1975 年 9 月から 1977 年 8 月までの 2 年間にわ たり、落葉の季節変動調査のためのトラップ(50×50 cm)に落下した本種による 被害針葉の有無につい ても調査した。

また,京都大学白浜試験地(和歌山県白浜町)内に植栽されている外国産マツ属についても, 虫えい形 成が確認されたたびに種名を記録した。

2. 結果と考察

今回,加害の有無は、明らかに虫えいが形成されているか否かによって決定した。

Table 1 に虫えい形成が認められた種と虫えい形成針葉の割合を示す。調査した 65 種類のうち雑種, 変種を含め 21 種のマツ属に 虫えい形成が認められた。苗畑と見本林では, 苗畑の方が 被害は 激しかっ た。本種の加害樹種 21 種のうち, 苗畑のタイワンアカマツ (P. massoniana) とクロマツ×タイワンア カマツ F₁ 雑種個体で激しい被害が認められた。近年, クロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種にマツノザ イセンチュウに対する抵抗性が認められ, 積極的な植林が進められようとしている。しかし, この F₁ 雑 種のマツバノタマバエに非常に加害されやすい性質は, 今後の植林計画において十分に考慮されねばなら ないと思われる。これらの種以外では, アカマツ, クロマツ, P. tabulaeformis, P. nigra の各変種でや やめだった被害が認められたほかは,ほとんど被害は認められなかった。最近, 古野 (1987)⁶⁾ は, Table 1 に記載された種のほかに P. pinaster, P. hwangshanensis, P. yunnanensis, P. merkusii の 4 種類 のマツと, クロマツ (母系) と P. tabulaeformis, P. luchuensis, P. taiwanensis において虫 えい頻度が最も高かったことを報告している。また, 滝沢 (1964)³⁵⁾ は, 今回虫えいが認められた P. luchuensis, P. resinosa で虫えいを確認している。

今回の調査で被害が確認された 21 種のうち *P. radiata* を除く 20 種は, CRITCHFIELD and LITTLE (1966)³⁾ がマツ属を 15 の亜節に分けたうちの Sylvestres 亜節に, SHAW (1914)²²⁾ や石井 (1954)⁸⁾ の 分類による Lariciones 亜節に含まれている (Table 2)。また, これら 21 種中 *P. khasya* の3針葉, *P. radiata* の 2~3 針葉を除く 19 種は2針葉である。ところが、*P. radiata* では, 虫えいは2針葉の ものに形成され、*P. khasya* では3針葉のうちの2針葉間に虫えいが形成された。

一方, 44 種のマツ属については 虫えい形成は 認められなかった (Table 3)。 この内, 2 針葉の P. laricio v. taurica では虫えいが認められなかった。 しかし, P. laricio の他のすべての変種で被害が確

マツバノタマバエの生態学的研究(第3報)(曽根)

	被 Percer	害 it infestatior	虫えい形成葉の有無 Galled needles in traps		
樹 種 Pine species	苗 Nur	畑 sery	見本林 Field		
	1976	1977	1977	75.9~76.8	76.9~77.8
P. densiflora	1-30	1—30	1-5	0	0
P. khasya	_		0 5		
P. laricio	1— 5	0-1	—	—	
v. calabrica	1- 5	0— 1	0	0	0
v. corsicana	0-1	0-1	1 —0	×	×
v. pallasiana			0— 1	0	×
P. luchuensis	—		1-20		
P. massoniana	30—85	30—70	1-5	0	0
P. mugo	0— 3	0	0	×	×
P. nigra	1-20	0 1	0- 5	0	0
v. austriaca	5-10	1-25	0- 5	×	×
v. banatica	10—40	1-5	0-1		
——— v. caramarica	10-50	1-20			
P. radiata	5-15	1- 5	0	×	×
P. resinosa	1- 5	1 5	· —		
P. sylvestris	3— 5	0— 5	0-1	0	0
v. rigensis			0 1	×	×
P. tabulaeformis	1520	1 5	0 1	×	0
P. taiwanensis	515	1- 5	1-5	-	—
P. thunbergii	540	5-50	1-5	0	0
P. thunbergii 雑種	1090	10—85	10-40	0	0
$\stackrel{\wedge}{P.}$ massoniana F_1 hybrid.					

Table 1. マツ属に対するマツバノタマバエの被害率 Percent infestation by *T. japonensis* on various pine species.

(古野・曽根, 1978 より)

認できていることから, *P. l. v. taurica* が加害される可能性は高いと考えられる。無被害であった2針 葉 12種のうち, *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. l. v. taurica* を除く9種は、Sylvestres 亜節とは別の亜 節に分類されている。さらに、 *P. pinaster* と *P. halepensis* は Lariciones 亜節には含まれていない。 さらに、 無被害であった3針葉 12種と調査個体すべてが 無被害であった5針葉 20種も、Sylvestres 亜節または Lariciones 亜節に含まれていない。

以上のことから、本種の加害は Sylvestres 亜節または Lariciones 亜節の種に限られるといえよう。 そして、今回被害が確認されなかった *P. l. v. taurica* を除く 43 種については、加害される可能性は低いと考えられる。

Ⅱ 被害針葉の生長パターン

1. 調 査 方 法

調査は、滋賀県田上山の尾根部に植栽された8年生クロマツ林で行われた。林分の詳細は、Soné and

Table 2. マ ツ 属 の 分 類

Classification of genus pinus.



*: 中えい形成が確認できなかった種

*: Pine species on which galled needles were not observed.

Table 3. 虫えい形成葉の観察されなかったマツ属 Pine species on which galled needles were not observed.

Needles in fasicles of 2	:
	P. banksiana, P. clausa, P. contorta, P. contorta v. latifolia,
	P. echinata, P. halepensis, P. laricio v. taurica, P. muricata,
	P. pinaster, P. pinea, P. pungens, P. virginiana.
3 葉 松:	
Needles in fasicles of 3	:
	P. bungeana, P. elliottii, P. engelmannii, P. greggii, P. jeffreyi,
	P. palustris, P. patula, P. ponderosa, P. ponderosa v. scopulorum,
	P. rigida, P. taeda, P. coulteri.
5 葉 松:	
Needles in fasicles of 5	:
	P. armandi, P. ayacahuite, P. ayacahuite v. brachyntera,
	P. duragensis, P. excelsa, P. flexilis, P. hartiwegii, P. koraiensis,
	P. leiophylla, P. michoacara, P. montezumae, P. monticola,
	P. morrisonicola, P. oocarpa, P. pentaphylla, P. peuce,
	P. pseudostrobus, P. radis, P. strobiformis, P. strobus
	(古野・曽根, 1978 より)

TAKEDA (1983)³⁴⁾ や曽根 (1986)³²⁾により, すでに与えられている。林分の中から 20本のクロマツをラ ンダムに選び出し, 各調査木の各枝階からランダムに1本づつ新梢を抽出し, 虫えいが形成された被害葉 と無被害葉の針葉長を測定した。針葉長の測定は, 1978 年 6 月 1 日, 7 日, 14 日, 30 日, 8 月 8 日, 9 月 14 日, 11 月 4 日に行った。

2. 結果と考察

Fig. 1 に各枝階における被害葉,無被害葉の平均針葉長の変化を示す。 6月1日の無被害葉長は,い ずれの枝階でも 1.0~1.5 cm で,緑色の部分が葉鞘より少し出ていた。 無被害葉は,その後も直線的に 生長を続け,9月中旬にはほぼ生長を完了していた。

虫えいは、6月7日に採取した針葉で初めて観察された。そのときの平均被害針葉長は 2.5 cm で、無 被害葉(2.0 cm)より長かったが、その差は有意ではなかった。被害葉の方が無被害葉より長かった原因 として、(a)この時期、20% 近くの針葉が産卵対象になるまで伸長していなかった。(b)産卵は針葉の 展開の進んだ針葉に集中していた(Soné and TAKEDA、1983³⁴⁾;曽根、1986³²⁾)ことがあげられよう。 被害針葉長は6月 30日までは無被害葉長と同じように増加し、両者の間には増加パターンの差は認めら れなかった。しかし、7月以降伸長量は減少し、8月初旬には伸長が停止した。そして、生長停止時の平 均針葉長は、無被害葉長の約 50% であった。三浦(1971)¹⁶⁾も、同様の結果を報告している。

被害葉の伸長が鈍化し始めた6月末から7月末までは、虫えい形成がほぼ完了する時期で、虫えいが形成された部位では、針葉の外皮は硬化していない。幼虫は針葉の外皮を食い破って内部に侵入しているが、組織の破壊は一部に留まっている。そのため、この時期の虫えい形成にともなう針葉の伸長の停止は、幼虫の組織破壊といった物理的刺激のほかに、化学的刺激により成長点が変調することにより生ずる可能性が考えられる。

虫えい内での幼虫による摂食は、幼虫が2齢になる9月中旬から急激に進み、幼虫が3齢になる 10 月



- Fig. 1. 被害葉, 無被害葉の伸長パターン Elongation of galled and uninfested needles.
 - Note) 〇:被害葉 Galled needles
 - ●: 全無被害葉 All uninfested needles
 - ▲: 産卵対象まで伸長した無被害葉 Uninfested needles which are available for oviposition

中旬には虫えい内の組織の大部分が消費されていた (曽根, 1986³⁰⁾)。そして,被害葉は,虫えいを形成 された部分から先端に向かって,褐色に変化し始め た。

Fig. 2 に, 京都大学上賀茂試験地のクロマツ幼 齢林における被害葉の落下の季節変動を示す。トラ ップに落下した被害葉には,前年に虫えいが形成さ れた新しい被害葉と,それ以前に虫えいが形成さ れ,前年までに新梢から脱落したものの,枝に引っ 掛かったりして地上に落下しなかった古い被害葉が 含まれる。これら2種類の被害葉の総落下数には, 明確な変動パターン(季節性)は認められなかった。 しかし,新しい被害葉の落下は,4,5月に集中し ていた。このことから,被害針葉は冬期を通して次 第に枯死し,翌春4,5月に集中的に落下すると推 察される。

Ⅲ 被害の樹体内分布

1. 調査地と調査方法

被害の樹体内分布は、マツ個体を伐倒して調査した。伐倒調査木は、1979年10月に山口県徳山市に 位置する京都大学徳山試験地内の、マツバノタマバ エによる被害の発生していた10年生のクロマツと 12年生のクロマツ×タイワンアカマッF1雑種の植 栽林で選定された。これら2林分の詳細な記載は、 Soné and FURUNO (1982)³³⁾と曽根 (1985)²⁸⁾に よりすでに与えられている。以下に、これら2林分 の概略を述べる。

クロマツ林分は南西方向の斜面の中部を幅 20 m, 斜距離 40 m にわたって 占めている。 この 林分で は、1972 年に 3 年生クロマツ稚樹が、約 2 m 間隔 で植栽された。 1979 年には、 クロマツ個体の樹高 は 3.5~4.0 m に達し、林冠はほぼ閉鎖していた。 林内の土壌は粘土質で、保水性に富む。 A。層の堆 積は少なく、ほとんどがし層であった。林床にはス スキ、ビロウドイチゴが多かった。この林分では、 1978 年からマツバノタマバエによる 加害が 認めら



れた。

クロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種林分は,東向きの斜面の下部から中部にかけて,幅 16 m,斜距離 50 m の面積を占めている。この林分では、1970年に3年生の F₁ 雑種実生苗が約 1.5 m 間隔でほぼ 均一に植栽された。1975 年の F₁ 雑種個体の平均樹高は 2.2 m で,林冠は閉鎖していなかった。それ以後 F₁ 雑種個体は枯死することなく成長し、1979 年には平均樹高は 5.5 m に達し、林冠は閉鎖した。林 床の植生や土壌条件は、クロマツ林ときわめて類似していた。

なお,徳山試験地における 1970 年から 1979 年までの 10 年間の年平均気温と年平均降水量は,それ ぞれ, 15.4°C と 2099.9 mm であった。

上記の2林分で,1979年10月に選定された個体の中から,異なった程度の被害を被った樹高373 cm から557 cm のクロマツ3個体とクロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種6個体の計9個体を,1980年1 月28,29日に伐倒した。伐倒したそれぞれの個体についてすべての新梢を枝階・分枝年によりグループ 分けし (Fig.3),おのおのの新梢の全針葉数と被害針葉数を調査した。

2. 結果と考察

(1) 被害の枝階間変動

Fig. 4 に,全針葉についての平均被害率(木全体の被害率)と各枝階の被害率の関係を示す。いずれ の枝階でも,両者は,正の傾きを持つ原点をとおる直線によくあてはまった。各直線について計算された 傾きは, I 枝階で 1.37 と最も高く, II 枝階 1.12, III 枝階 0.90, N 枝階 0.83 と,枝階が下がるにつれ て減少した。これらのことから,被害程度にかかわらず,木全体の被害に対する各枝階の被害の相対的 な強さ,または被害の枝階間変動のバターンは、クロマツとクロマツ×タイワンアカマツ F_1 雑種間で共 通していたと推察される。そして, I, II 枝階では木全体より被害が激しく, III, N 枝階では軽微となる 傾向がうかがわれる。



Fig. 3. 新梢の枝階と分枝年によるグループ分け
Division of shoots into groups by branch order and year of secondary branching.
Note) A, A': 新梢主軸 Leading shoots
B, B': 新梢側軸 Lateral shoots

Table 4 に, 各調査個体の枝階別の被害率とその差に関する分散分析の結果を示す。 調査した 9 個体 のうち 8 個体で,被害率に枝階間で有意差が認められた。有意差の認められた 8 個体のうち 6 個体では, I 枝階の被害率が最も高く,下層の枝階ほど被害率は低かった。また,枝階間で被害率に有意差が認めら れなかった個体 (F-6)でも, I 枝階の被害率が最も高かった。

以上の結果から、マッパノタマパエの被害は、樹冠の上層の新梢において激しく、下層の新梢において 軽徴である傾向を持っていることが示唆される。これらのことの一部は、三浦(1971)¹⁶⁾、倉永・吉田 (1973)¹³⁾、曽根(1980)²⁶⁾によっても報告されており、本種による被害の樹体内分布の特徴の一つと言え よう。

(2) 被害の枝階内での変動

被害の枝階内での変動は、おのおのの新梢束における主軸(Fig. 3 中の A, A')と側軸(Fig. 3 中の B, B')の被害率の関係と、被害率と新梢の枝階内での位置(樹冠の周辺部か樹幹に近い内側か)との関係から考察された。

Fig. 5 に、枝階と分枝年により分割された新梢グループにおける主軸と 側軸の被害率の関係を示す。 I 枝階では、9 個体中7 個体で被害率は主軸の方が高かった。 同様の結果を、古野・曽根(1978)ⁿ は京 都大学上賀茂試験地内のクロマツ×タイワンアカマツ F_1 雑種個体について報告している。それ対し、 II 枝階では、主軸の被害率が 50% 以上の場合、主軸の被害率が側軸より高い傾向が認められたが、被害率





Relationships between the infestation percentage on each branch order and that on an entire tree.

Table 4. 枝階別の被害率とその差に関する分散分析

Infestation on each branch order and the results of an analysis of variance for differences among branch orders.

個体番号 Tree No.	各枝階の被害率 Infestation of needles on each branch order (%)			木全体の被害率(%) Infestation of needles	F−値 F−value		
	I	Π	Ш	N	v	on an entrie tree (%)	
T -1	82.55	73.82	56.18	54.07		61.48	16.092**
T -2	75.60	54.28	37.66	38.72	57.51	47.64	11.544**
T -3	68.22	40.28	50.98	37.73	32.38	43.17	9.532**
\mathbf{F}^{-1}	19.96	12.91	9.34	8.31		10.41	4.734 **
F -2	9.15	5.56	14.00	13.85	_	9.43	5.120**
F – 3	34.33	21.72	9.81	6.28	4.75	8.46	21.309**
F –4	9.75	6.40	10.69	8.94		7.27	12.929**
F 5	10.89	6.19	5.52	5.53	4.86	6.22	2.928*
F -6	8.72	4.39	4.30	4.97	5.19	4.89	1.148

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

*:95% レベルで有意差 Significant at the 0.01 level

T:クロマツ Pinus thunbergii

F: クロマツ×タイワンアカマツ F1 雑種 P. thunbergii×P. massoniana F1 hybrid





Relationships between the infestation percentage of leading shoots and that of lateral shoots for each group of shoots (Fig. 3).

Note) 異なった記号は異なった調査木を示す Different symbols indicate different pine trees. 点線は両者の被害率が等しいことを示す Dotted line indicate that the infestation percentage of lateral shoots is equal to that of a leading shoot.

が 50% 以下の場合,そのような傾向は認められなかった。また, II, N枝階では,すべての新梢グルー プで,主軸の被害率にかかわらず,被害率が主軸において側軸より高い傾向は認められなかった。以上の 結果から,マッバノタマバエによる被害は,樹冠上層では主軸で側軸より激しいが,このような被害の主 軸への集中は,樹冠内での層位(枝階)が下がるにつれて,不鮮明になるといえよう。 Ⅲ枝階より下の枝階では、枝階内での新梢の位置は、分枝年により差を生ずる(Fig. 3)。そこで、同一枝階における新梢の位置と被害率の関係を、各枝階について行った分枝年による被害率の分散分折により考察した。その際、主軸−側軸間で、前述のように被害率に差が認められなかったので(Fig. 5)、両者の値を込みにして分散分折を行った。

Table 5 に, Ⅲ, Ⅳ, Ⅴ枝階における分枝年別の平均被害率とその差に関する分散分析の結果を示す。 Ⅲ枝階では, 9個体中4個体で樹冠外側の新梢で被害率は高く,そのうちの3個体では,被害率の差は有 意であった。一方,樹冠外側の新梢で被害率が低かった5個体では,1個体だけで被害率に有意差が認め られた。Ⅳ枝階では,分枝年による被害率の差が有意な個体はなかった。また,Ⅴ枝階では,4個体中2 個体について被害率の有意な差が認められたが,被害率の高低と新梢の位置(分枝年)の間に一定の関係 はなかった。以上の結果から,分枝年と被害率の間には,一定の関係が認められず,新梢の枝階内の位置

枝 階 Branch order	個体番号 Tree No.	分 枝 年 別 被 害 率 (%) Infestation of needles of each group of shoots (%)				F-値 F-value
		1	2	3	4	
Ⅲ 枝 階	T -1	62.67	52.49			6.352 *
∭rd branch order	T -2	36.12	38.77			1.150
oradi	T -3	45.43	53.57			4.644*
	\mathbf{F} -1	11.50	7.72			7.893 **
	F -2	13.59	14.65			0.022
	F -3	10.95	8.78			3.654
	F -4	10.14	10.86			0.037
	F -5	6.31	4.51			5.291*
	F -6	3.61	4.91			0.496
Ⅳ枝階	T-1	55.60	53.86	52.87		0.262
Nth branch order	T -2	37.22	31.54	45.06		2.456
	T- 3	41.36	36.54	36.52		1.363
	F-1	8.16	8.06	8.70		0.134
	F -2	12.57	17.64	3.45		0.662
	F –3	7.32	6.54	5.44		2.857
	F 4	9.18	8.52			0.026
	F -5	5.26	5.57	7.80		1.228
	F -6	5.53	5.46	4.13		0.772
V 枝 階 Vth branch order	T -2	37.91	55.61	86.39		11.942**
	T -3	17.82	38.89	34.52		9.206*
	F –5	4.00	5.58	3.19	7.36	0.586
	F 6	3.11	4.63	8.20	5.82	2.966*

Table 5. 各枝階における分析年別の被害率とその差に関する分散分析 Infestation of each group of shoots of each branch order and the results of an analysis of variance for differences among the groups.

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

*:95% レベルで有意差 Significant at the 0.05 level

T: 7 Pary Pinus thunbergii

F: クロマツ×タイワンアカマツ F1 雑種 P. thunbergii×P. massoniana F1 hybrid

関係は、マツバノタマバエの加害に影響をおよぼさなかったと考えられる。

結論として、マツバノタマバエによる被害の樹体内分布は、(a) 枝階間では I 枝階での被害率が最も高 く、下層の枝階ほど被害率は低下する、(b) 枝階内では、上層の枝階で新梢主軸への被害集中が認められ るが、下層の枝階ではそのような傾向はみられない、(c) 同一枝階内における新梢の位置は、被害率に影 響をおよぼさない、といった特徴を持っていると考えられる。これらの特徴は、本種による被害は、通常 I 枝階新梢主軸で最も激しいことを示す。そしてこのことは、多くの場合、被害の目につきやすい I 枝階 新梢主軸のような樹冠最上層の新梢で激しい被害が認められても、木全体に被害率はそれほど高くないこ とを示す。それゆえ、樹冠上部の新梢からの被害率推定は、木全体の被害率や被害のマツ属の生長におよ ぼす影響について過大な推定値を与えると考えられる。

IV 林内における被害の発生消長

1. 調 査 方 法

被害調査は、1975 年から 1979 年までの期間,京都大学徳山試験地内のクロマツ×タイワンアカマツ F₁ 雑種林に設置した 16×16 m の調査プロットで,毎年1回づつ行われた。毎回の調査では,調査プロ ット内の 85 本のすべての個体について,被害程度の推定を行った。各個体の被害程度は,I枝階新梢主 軸における虫えい形成葉の割合から推定された。この推定法の妥当性を検討するため,1980 年1月に調 査林分内の9個体を伐倒し,すべての新梢について,無被害葉数と被害葉数を調査し,I枝階新梢主軸に おける被害率と木全体の被害率の関係を考察した。

被害程度や被害木の林内での分布の年変動を解析するため、 I 枝階新梢主軸における被害率をもとに、 各個体の被害程度を次のように3分した。 ランク L (微害): I 枝階新梢主軸の被害率が 33% 以下のも の、ランクM (中害):被害率が 34~66% のもの、ランクH (激害):被害率が 67% 以上のもの。

2. 結果と考察

(1) 【枝階新梢主軸と木全体の被害率

Fig. 6 に I 枝階新梢主軸と木全体の被害率の関係を示す。 両者は, 直線的な関係を示した。 したがっ て, I 枝階新梢主軸の被害率は, 個体全体の被害率を過大評価する傾向があるが, 各個体の被害程度を現 す相対的な値として用いることが可能であると考える。

(2) 被害程度の年変動

Fig. 7 に, 1975 年から 1979 年までの各被害ランクの頻度分布の年変動を示す。ランクLに属する個体の割合は調査期間をとおして 50% 以上で, 1979 年に急に増加した。ランクSの激害木の頻度は, 1977 年をピークとする一山型の変化を示した。 Fig. 8 に, 調査プロット内のすべての個体の I 枝階新梢主軸 における平均被害率の年変動を示す。 平均被害率は, 1977 年をピークとする一山型の年変動を示した。 そして 1977 年から 1978 年, 1978 年から 1979 年にかけての被害率の減少は, 統計的に有意であった (それぞれ, F=6.99, 37.38, ともに $p\ll0.01$)。野外では, ランク M, ランク H に属する被害木は, 被害針葉が 10 月中旬以降褐変し始めるので,容易に無被害木およびランクL (微害木) のものと区別できる。 1975 年以前には, 調査林分では被害は観察されていない。 したがって, 調査林分での被害は 1975 年に急に激しくなり, 1977 年に小さいピークを示し, 被害発生から5年目の 1979 年にはほぼ終息した とみなされる。





Relationship between the infestation percentage of a leading shoot of the first branch order and that of an entire tree.

Note) 点線は両者の被害率が等しいことを示す Dotted line shows that the infestation percentage of a leading shoots is equal to that of an entire tree.



被害率は、害虫の個体数と寄主植物数により決定される。一般に、マツ属では、種により単位新梢長当 たりの針葉数はほぼ一定である。したがって、寄主植物数すなわち I 枝階新梢主軸上の針葉数は、 I 枝階 新梢主軸の伸長量により決定されると考えてよい。 Fig. 9 に、 I 枝階新梢主軸の平均伸長量の年変動を 示す。 I 枝階新梢主軸の伸長量は、 1975 年から 1978 年にかけては連続的に増加し、その後はほぼ一定 の値を示した。そこで、 I 枝階新梢主軸の伸長量を平均被害率にかけあわせて、平均被害率の修正を行っ た。この「修正された被害率」の年変動は、被害針葉の絶対数の変動に対応していると考えられる。そし てこれは、平均被害率と非常によく似た変動バターンを示した(Fig. 8)。 虫えい当たりの 平均幼虫数は 通常 3~5 頭で、世代間や林分間で著しい差は認められない(曽根、1986³⁰⁾)。したがって、「修正された 被害」の年変動は、幼虫数の年変動と対応すると考えられる。以上のことから、被害率の年変動は、一般 にある程度マツバノタマバエの個体数変動により決定されているといえよう。

本調査林分内の被害程度の年変動は、突然被害程度が上昇すること、激害がみられる期間が短いことで 特徴づけられた。これに類似した被害の発生消長は、長崎県(滝沢,1970³⁶⁾)滋賀県田上山(曽根,未発 表)においても認められ、本研究で示された被害発生消長は、本種の一般的な被害発生消長の特徴を示し たと考えられる。また、ヨーロッパ産の近縁種 *T. brachyntera* についても、同様の被害発生消長が報告 されている (Skuhravý, 1972²¹⁾)。

(3) 被害木の分布

Fig. 10 に, 1975 年から 1979 年にかけての, 調査プロット内のおのおのの個体の被害ランクの年変 動を示す。激害木(ランクH)は,林内では群状に分布し,激害木群(以後,単に群)は様々なサイズを 示した。同様な被害木の分布は,山形県酒田市の海岸林に発生した本種による被害(村上, 1969¹⁸⁾)や,



Fig. 8. I枝階新梢主軸の平均被害率(●)と 修正された被害率指数(○)の年変動 Annual variations in the mean percentage of galled needles (●) and the corrected infestation (○) on a leading shoot of the first branch order.







Note) 95% の信頼限界付加 Vertical lines show the 95% reliance limits.



Fig. 10. 1975 年から 1979 年にかけての調査プロット内の各個体の被害程度

Annual changes in the location of infested pine trees on the study plot during the period from 1975 to 1979.

Note) 丸は調査木の位置を示す

Circles show positions of trees on the study plot.

ヨーロッパにおける *T. brachyntera* の被害 (SKUHRAVÝ, 1972²⁵⁾) でも報告されている。激害木の分布 集中度を LLOYD (1967)¹⁴⁾ の提案した平均こみ合度指数 (*m/m*)を用いて検討した。*X*_i を i 番目のコー ドラート内の個体数, *q* を総コードラート数としたとき,平均こみ合度指数は,

 $m = \sum X_i/q, \quad \tilde{m} = \sum X_i (X_i - 1) / \sum X_i$

で求められ, m/m の値が1の場合は激害木はランダムに分布し,1より小さい場合は均一分布,1より 大きい場合は集中分布することが期待される。今回は,激害木(ランクH),激害木+中害木)ランクH+ ランクM),およびすべての個体に関して平均こみ合度指数を8つのコードラートサイズについて計算し, それをコードラートサイズに対してプロットした (Fig. 11)。平均こみ合い度指数は,激害木について計 算されたものが最も高かった。このことは,激害木は中害木や微害木に比べ集中的に分布していたことを 示し,Fig. 10 示されている激害木の群状発生を支持する。

群の大きさ(1 個の群の占める面積)を、 Mortsita (1959)^{IT)}の提案した $I_{\delta}(s)/I_{\delta}(2s)$ -コードラー トサイズ曲線を用いて推定した。 I_{δ} 指数は平均こみ合度指数とほぼ等しく、曲線がピークを示したコー ドラートサイズが、おのおのの群の大きさと一致する。1975年は、曲線は 64 m² のところで明らかなピ ークを示したが、1977年はピークは不鮮明であった。また、1976年と 1978年には、ピークはみられな かった (Fig. 12)。これらのことから、群の大きさは 1975年は 32~64 m² であったが、1976年には被 害率の増加にともない (Fig. 8) 128 m² 以上に増加した。被害のピークの 1977年には、様々の大きさ の群が生じていた。1978年には、被害の減少にともない、1977年にみられた小さい群は消失し、大きい 群のみが残ったことが示唆される。そして、この解析により、群のサイズは被害の進行とともに変化する ことが示された。

ところが、Fig. 10 中の林分内における被害木の分布から、被害木の空間配置は、被害発生期間を通し てあまり変化しなかったことが示唆される。そこで、 F_1 個体ごとの毎年の被害ランクの関係を、KENDALL の concordance coefficient (W) (SIEGEL, 1956²³⁾)を用いて検討した。係数 W は次の式で求まる。

$$W = \frac{s}{\frac{1}{12}\kappa \left(N^3 - N\right)}$$

このとき、s は各 F₁ 個体のランク R_j の総計の平均からの偏差平方和で、 $s = \sum (R_j - \sum R_j / N)$ で求ま る。 κ はランクづけのセットの数,そしてNは、ランクづけされた個体の数(今回は 85)である。 I 枝 階新梢主軸での被害に基づいて、プロット内の各個体の被害に 1~85 までの順位をつけ、その順位を年 ごとに比較した。その結果、個体の被害程度の順位は、被害発生期間を通して、毎年よく似ていたことが 示された (W = 0.663, p < 0.01)。このことから被害発生期間を通して、激しい被害を受け続けた個体と そうでない個体が存在し、激害木の群状発生は、毎年ほぼ同じ場所でみられたといえよう。

以上の結果から,林分内の被害発生消長は,時間的には発生期間が 4~5 年と短く,発生は突発的であ る。そして,空間的には,被害は集中的で,激害木は群状に発生する。群のサイズは,被害の程度に応じ て変化するが,被害の発生期間をとおして,激害木は毎年同じ場所にみられるという特徴を持つと結論さ れる。



Fig. 11. 激害木 (ランク H) (●), 激害木+中害木 (ランクH+ランク M) (△), および 全個体 (○) についての平均とみ合い度-コードラートサイズ曲線
Patchness index-quardrat size curves for all trees on the study plot (○), for Rank H+Rank M trees (△), and for Rank H trees (●)



Fig. 12. 激害木 (ランクH) についての $I_{\delta}(s)/I_{\delta}(2s)$ -コードラートサイズ曲線 $I_{\delta}(s)/I_{\delta}(2s)$ -quardrat size curves for severely infested (Rank H) trees.

V. マツ属の生長におよぼす加害の影響

1. 材料と方法

マツ属の生長におよぼすマツバノタマバエの影響 は、京都大学徳山試験地内の若齢クロマツ林で調査 された。この林分は、南向きの斜面の下部を、幅 20 m、斜距離 40 m にわたって占めている。この 林分では、1976 年に 4 年生クロマツ稚樹が、2 m 間隔で植栽された。1982 年のクロマツの 平均樹高 は 4.8 m、平均胸高直径は 6.0 cm であった。林内 の土壌は粘土質で、保水性に富む。 A。層の堆積は 少なく、その大部分は L 層であった。林床には、 ススキ・ビロウドイチゴが繁茂していた。林冠は、 1980 年にほぼ閉鎖した。この林分では、1979 年に 初めて激しい被害が確認され、その後 1982 年まで 被害は続いた。

マッパノタマバエの被害は I 枝階新梢主軸で特に 激しい。そこで、 I 枝階新梢主軸での激しい被害の マッ属の生長に対する効果を合わせて調査するため に,林分内のクロマツを, I枝階新梢主軸と木全体の被害率に基づいて, H, M, L の3グループに分割 した (Table 6)。最も被害の激しかった林分の最下部で,グループ H, M に属するクロマツ 15 個体づ つ,グループ L に属するもの 14 個体の計 44 個体を選び出し, 1978 年度から 1982 年度までの毎年の I枝階新梢主軸での被害率,伸長生長量を測定し,木全体の被害率を推定した。

木全体の被害率を 野外ですべての新梢について 被害葉の直接カウントから 求めることは 不可能であった。そこで,調査を開始するにあたり,林分内の9個体のクロマツを伐倒し,すべての新梢について被害 率を求め,各枝階での被害率と木全体の被害率の関係を調査した。

44 本の調査木のうち,調査期間中被害グループを移動したものはみられなかった。そこで,1982 年度 のクロマツの生長終了後(1983 年 3 月 2 日),調査木の中からグループHに属するもの6個体,グループ Mに属するもの1個体,グループLに属するもの4個体の計 11 個体を伐倒し,樹幹解析を行って,直径 と材積の連年生長量を推定した。

2. 結果と考察

(1) 各枝階の被害率と木全体の被害率との関係

調査期間をとおして,林分内のすべての個体で 被害針葉が確認された。今回調査した9 個体で は、いずれの枝階の被害率も木全体の被害率との 間に原点を通る直線関係を示すことが確められ た。Table 7 に各直線の傾きを示す。 II 枝階, II 枝階で得られた直線の傾きは、1 から有意に外 れておらず、これらの枝階の被害率は木全体の被 害率とよく一致したことが分かる。II 枝階の新梢 数は II 枝階の数倍におよぶ。それゆえ、毎年の調 査では、44 個体のクロマツの II 枝階のすべての 新梢について被害葉と無被害葉を数え、被害率を 求めた。そして II 枝階の被害率で、木全体の被害 率を代表した。

(2) 樹高生長

古野(1964^{4,5)})は、アカマツ稚樹の 摘葉試験 を行い、夏期の 30% 以下の摘葉は、稚樹の生長 にほとんど影響しないことを明らかにした。この 30% 以下の夏期の 摘葉は、今回の調査のグルー プしにおける被害程度に相当する。したがって、 グループLの生長量とグループH, Mの生長量を 比較することにより、木全体または I 枝階新主梢 軸の激しい被害の樹高, 直径, 材積の角生長に対 する影響を明らかにすることができる。

Fig. 13 にグループ H, M, L, の 1978 年か

Table 6. 被害木のグループ分け Three caterogies of the infestation by *T. japonensis*.

グループ Group	木全体の被 害率(%) Infestation on an entire tree (% galls formed)	I 枝階新梢主軸の 被害率(%) Infestation on the leading shoot of the first branch order (% galls formed
Н	>50	>67
М	<35	>67
L	<35	<35
Note)	H:激害 Heavy	

Table	7.	各枝階の被害率と木全体の被害率間
		の回帰係数とその 95% レベルの信
		賴区間

M:中害 Medium L:微害 Light

Regression coefficients and their 95% reliance limits between the percent infestation of each branch order and that of an entire tree.

枝 階 Branch order	回帰係数 Regression coefficient	95% レベルの信頼区間 95% reliance limits of coefficients
Ι	1.3675	1.7416~0.9934
Π	1.1175	1.3540~0.8810
Ш	0.8994	1.1066~0.6922
\mathbf{N}	0.8330	0.9394~0.7266



○:グループH H group
 95%の信頼限界を付加

Vertical lines show the 95% reliance limits.





ら 1982 年にかけての樹高生長量の年変動を示す。 グループ L の生長量は, 1980 年を除きあまり変化 しなかった。それに対し, グループH, Mの生長量 は, それぞれ 1979 年と 1980 年にピークを持つ一 山型の変動を示した。そして, 1981 年のグループ HとLの伸長量の差は, F 検定を用いて検定統計的 に有意であった (F=220.20, $p \ll 0.01$)。

Fig. 14 に、グループLの伸長量に対するグルー プ H, M の伸長量の比の年変動を示す。林分で被 書が激しくなりはじめた 1979 年は、グループ H, M の生長量はグループ L に比べ 10% ほど高かっ た。そして、グループ H と M の比は、1978 年か ら 1979 年にかけて、それぞれ 0.94 から 1.12、 1.00 から 1.10 に上昇した。その後、グループ H では、比は 1981 年の 0.75 まで減少し続けた後、 1982 年には 0.80 に上昇した。また、グループ M では、1982 年の 0.87 まで毎年減少し続けた。

これらのことから、樹高生長に対する被害の影響は、被害が発生した初年度にはほとんどみられず、2 年目から現れてくると推察される。これは、I枝階新梢主軸の伸長生長は6月いっぱいでほぼ完了してし まうのに対し、虫えい形成による加害が6、7月以降始まるためであろうと考えられる。加害時期と生長 減少の発生時期の1年のずれは、古野(1964^{4,5)})も、アカマツ稚樹の摘葉試験で観察している。また、 I枝階新梢主軸だけの激しい加害は、樹高生長にほとんど影響せず、はっきりと認識できる生長減退は、 すべての当年生針葉の 50% 以上の加害が少なくとも 2~3 年続かねば生じないといえよう。

(3) 直径生長

Fig. 15 に, グループ H, M の地際半径 (R_0) の連年生長量の年変化を示す。グループHの生長量 は, 1979 年をピークとした一山型の変化を示した。 そして, 1980, 1981, 1982 年の生長量の 減少は, 統計的に有意であった (それぞれ, F=17.63, p <0.01; F=5.71, p < 0.05; F=8.61, p < 0.05)。直 径生長量の減少バターンは、グループHの個体間で 異なった。すなわち, No. 14 と 25 では,激しく 加害され始めてか 2年目に著しい生長減退がみられ た。また, No. 4 では 3年目, No. 7 と 22 では 4 年目に, 生長量は激減した。一方, No. 1 では生長 量は漸減した。

ところが、グループLの生長量もグループHと同 じ変動バターンを示し、1980年の生長量の減少は、 統計的に有意であった (F=35.16, p<0.01)。調査 林分の林冠は、被害発生の翌年の 1980年に閉鎖し た。したがって、1980年以降のグループLの生長 減退とグループHの生長減退の一部は、この林冠層 の閉鎖により説明されると考えられる。



Fig. 15. グループ H (○) とグループ L (■) の地際の半径 (R₀) の生長量の年変動 Annual variations in the increment of the radii at root collars (R₀) of the H (○) and L (■) groups

Note) 95% の信頼限界を付加 Vertical lines show the 95% reliance limits.

1978 年から 1981 年までは,生長量はグループHとグループLの間に差がみられなかった。ところが, 1982 年は,グループHの生長量はグループLの 60% に過ぎず,生長量の差は有意であった (F=11.13, p<0.05)。以上の結果から,本種による激しい被害の直径生長に対する影響は,クロマツ個体間で異な り,4年間の激しい被害で約 40% の生長減退が生ずると言えよう。

(4) 材積生長

Fig. 16 に、11 本のクロマツの材積生長量の 年変動を示す。 生長量の変動パターンはクロマツ個体間 で差がみられたが、グループHとグループLの変動パターンに、それぞれ一般的な傾向があった。すなわ ち、グループHでは、生長量は、1979 年までは増加していたが、1980 年以降はほぼ一定の値を示した。 それに対し、グループLの生長量は、1979 年ほどではないまでも、1980 年以降も増加し続けた。

激しい被害の材積生長への影響を検討するため、材積生長率をグループ間で比較した。Fig. 17 に、グ ループLの平均材積生長率に対するグループH, Mの各個体の材積生長率の比の年変動を示す。被害が発 生する前年(1978年)の材積生長率の比は、グループHのすべての個体で1より高かった(1.03~1.25)。 このことは、グループHの材積生長は、林分で被害が発生する前は、グループLより良かったことを示唆 する。1979年は、No. 1 個体を除くすべての個体でめだった生長減退は生じなかった。 ところが、1980 年には、1979年と1980年に全当年生針葉の 67%以上が加害された No. 1、4、25 の3個体で、値は 0.75に減少した。さらに、1981年と1982年では、値はグループHのすべての個体で、それぞれ、1~ 50%、20~65% グループLより低かった。グループMの個体(No. 6)の値は激しく変動し、一定の傾向 は認められなかった。









Fig. 17. グループLの平均材積生長率に対する グループ**H**, **M**の個体の材積生長率の 比の年変動

> Annual variations in the ratios of the growth rates of stem volume of pine trees of the H and M groups to mean rate of the L group.

Note) 図中の番号は個体番号 The numbers on the right side of the figure are tree numbers. + の添字は 67% 以上の針葉が加書された ことを示す Pine trees with+on their right are in-

fine trees with + on their right are infested very severely (more than 67% of all needles were galled).

以上の結果から、1年間だけの激しい被害は、伸長生長や直径生長の場合と同様、材積生長の減少をほ とんど引き起こさない。そして、樹木は 67% 以上の当年生針葉が少なくとも 2~3年加害されて初めて、 10~20% 以上の生長減退を生じる。また、I 枝階新梢主軸だけの激しい被害は 材積生長に影響をおよぼ さないと結論されよう。

(5) I枝階新梢主軸の枯死

植食性昆虫による摘葉が植物のある部分に集中すると、その部分の病気に対する抵抗性が減少したり、 時には枯死する(CHURCHILL et al., 1964²⁰)。今回、林分内では、 I 枝階新梢主軸の枯死がいくつかの個 体でみられた(Photo 1)。 I 枝階新梢主軸の枯死の発生率は、グループ H および M において L より著 しく高かった(Table 8)。 このことは I 枝階新梢主軸への被害の集中は、 I 枝階新梢主軸の 枯死率を高 めたことを示唆する。 以上の結果から,伸長生長,直径生長,材積生 長のいずれの場合も,単年の木全体の激しい被害 では生長減退はほとんど起こらず,2~3年連続 して50%以上の当年生針葉が加害されて初めて, 10~20%以上の生長減少が生じると結論される。 そして, I枝階新梢主軸の高い被害率は,それの みでは直径,材積生長の著しい減少を引き起こさ ないが, I枝階新梢主軸の枯死や変調の発生率を 高める。したがって,本種による加害のマツ属の Table 8. I枝階新梢主軸の枯死の発生率 Terminal mortality in three groups of pine trees.

グループ Groups	枯死の発生率(%) Terminal mortality(%)
Н	40.0
М	35.7
L	13.3

Note) H. M. L: 表 6 を参照 See Table 6.

生長に対する影響はこれまで言われているほど大きくはなく、本種の被害は、樹木の生長量よりむしろ樹 形への影響の方が重要ではないかと考えられる。

VI. 総 括

マツバノタマバエは、幼虫が当年生針葉の基部に虫えいを形成することでマツ属を加害する。今回調査 した変種、 雑種を含む 65 種中 21 種類のマツ属 でマツバノタマバエによる加害が 確認されたが、 この 21 種のうち 20 種は、Sylvestres 亜節 (CRITCHFIELD and LITTLE, 1966³⁾)、または Lariciones 亜節 SHAW, 1914²²⁾;石井、1954⁸⁾)に属している。このように、本種の加害が限られた分類群のマツ属に限ら れていたことは、まだ明らかにされていない本種の幼虫の虫えい形成の機構の解明のための一つの手がか りになると考えられる。

虫えいが形成された針葉は、7月末から伸長が停止し、針葉長は無被害葉の約1/2にしかならない。ア カマツ、クロマツの無被害葉の寿命は2~3年であるが、被害葉は展開した年の11月頃から枯死し始め、 翌年の4、5月には落下してしまう。このことは、虫えい形成により同化器官の量は減少するものの、1 年目の生長期間は被害葉も光合成を行っている可能性が高く、植食性昆虫による被害が即同化部分の消失 を引き起こすのとは大いに異なっていることを意味する。

本種の被害の樹体内分布の特徴として、(a) I 枝階新梢主軸の被害が最も激しく,下層の枝階ほど被害 率は低下する,(b)新梢主軸への被害集中は上層の枝階のみでみられた。(c)同一枝階の新梢の位置は, 被害率に影響をおよぼさない,ということがあげられた。

Soné and TAKEDA (1983)³⁴⁾ は、若齢クロマツ植栽林におけるマツバノタマバエの生活史をとおして の分布様式の変化を調査した。それによると、マツバノタマバエ成虫は、産卵時に新梢に対する選択性を 示さなかった。そのため、針葉あたりの卵塊密度に枝階間で有意差はみとめられなかった。ところが、ふ 化幼虫の虫えい形成前の死亡率は、樹冠上層の新梢で下層の新梢より低く、その結果、針葉あたりの虫え い密度は樹冠上層の新梢で下層の新梢より高く、枝階間の差は有意となった。針葉あたりの虫えい密度は 被害率に等しい。それゆえ、本研究で認められた本種による被害率の枝階間変動は、Soné and TAKEDA (1983)³⁴⁾ が報告した本種個体群の分布機構により説明可能であろうと考えられる。そして、ふ化幼虫死 亡の主要な原因である新梢をとりまく物理的環境要因の枝階間の差が、被害率の枝階間の差に重要な役割 をはたしているのではないかと考えられる。

通常、新梢は枝階が下がるにつれて短くなる。そして、それにともなって側軸に対する頂芽優勢が弱ま

り,両者の相対的位置関係は類似してくる。そのため,主軸と側軸をとりまく微環境は,樹冠の下層部ほ ど等しくなることが予想される。そして,この主軸と側軸の微環境の枝階間の変動が,被害の主軸への集 中程度の枝階間の差の一部を説明していると考えられる。そして,同一枝階内での新梢の位置は被害率に 影響をおよぼさないことから,新梢をとりまく物理環境のふ化幼虫に対する影響は,枝階内では比較的均 一であったと考えられる。

一方、本種により激しく加害された個体は、林内では群状に発生し、被害木群のサイズは被害の程度に 応じて変化したが、激害木の発生は毎年同じ場所にみられた。Soné and TAKEDA (1983)³⁴⁾によると、マ ッパノタマパエの林内での空間分布様式はすべてのステージで集中傾向を示し、この集中的な分布傾向 は、著しく変化することなく次世代に伝えられた。そして、集中的な分布傾向は、主として林内の環境の 異質性によってもたらされ、生活史をとおしての分散の小ささが、連続世代の空間分布の類似性に重要な 役割をはたしていた。今回明らかになった林分内での被害木の分布特性は、Soné and TAKEDA (1983)³⁴⁾ により報告された本種個体群の分布特性とよく一致しており、この被害木の分布の変化は、本種個体群の 分布特性により説明可能であると考えられる。

林内での被害発生は、突発的で、短期間で終息した。そして、被害程度の年変動は、ある程度個体数変 化に依存していると考えられた。Soné (1987)³¹⁾ は、6 世代にわたる個体数変動の調査を行い、マツバ ノタマバエ個体群は、通常、毎世代安定的に産卵対象針葉を供給され(曽根、1986³⁰⁾)、潜在的に高い再 生産能力を持っている (Soné, 1984²¹⁾) にもかかわらず、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の働きで、低密度に抑えられ、安定 していることを明らかにした。そして彼は、個体群に作用する非生物的要因の働きが緩和されたとき、本 種個体群は、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 急激に増加すると 予想してい る。それゆえ、本種の突発的な被害発生は、Soné (1987)³¹⁾ が考えた 個体群の密度レベルの 急激な上昇 の機構により、説明が可能であろう。しかし、林内での被害の発生が短期間しか続かず、しかも急激に終 息する原因の解明は、個体数が減少期にある個体群の動態の研究を待たねばならない。このように、被害 の樹体内や林内での分布、発生消長は、地域個体群の分布様式や動態と深くかかわっていると言えよう。

本種の被害によるマッ属の生長減退は、伸長生長、直径生長、材積生長のいずれの場合も、被害の初年 度には生じなかった。また、I枝階新梢主軸だけの激しい被害でも直径と材積の生長減退は現れず、木全 体の 50% 以上の当年生針葉が加害されるような激しい被害が 2~3 年続いて、初めて 10~20% 以上の 減少が認められた。そして、本種による激害のマッ属の生長に対する影響は、摘葉率 20~40% 以下の弱 度の摘葉のそれに匹敵した(古野、1964^{4,5)};Kulmann、1971¹¹³)。 このような本種の被害の樹木の生長 に対する影響の小ささは、本種の加害が当年生針葉に限られるため、1年目に虫えいが形成されなかった 針葉は、2年目、3年目も生きて光合成を行い被害針葉の消失分を補足する、さらに被害針葉樹も1年目 は光合成を行っていることが原因していると考えられる。

本種による激害が発生している林分でのクロマツ枯死は、三浦(1962)¹⁵⁾などにより報告されている。 筆者は、山形県酒田市の海岸林や韓国慶州市で本種の加害で枯死したアカマツ、クロマツを調査した際、 枯死木にはマツキボシゾウムシやシラホシゾウ属の脱出孔が認められた(Photo 2)。本種の被害は上層 の新梢に集中しているので、一見激しく加害された 個体でも、実際の被害率は高くないことが多い。ま た、林分における被害発生は、短期間しか続かない。したがって、被害のめだった林分でも、本種の被害 だけでマツ属が枯死することはきわめて稀であろう。そして,本種による加害と穿孔虫などの二次害虫, 塩害,風害が結びついたとき,マツ属は枯死すると考えられる。

ところが、 I 枝階新梢主軸への被害集中は、 I 枝階新梢主軸の枯死, 変調の発生率を高めた。したがっ て、年種のマツ属の害虫としての重要性は、従来から言われている樹木の生長阻害のみならず、樹形の変 化を生じさせることがあげられる。そして、樹木の生長阻害は、それが直接樹木の枯死をもたらすのでは なく、二次害虫や病気、さらに塩、風などの害を受けやすくする点で重要性が高いと考える。

倉永 (1974)¹²) は, 古野 (1964)^{4,5}) らの摘葉試験の結果をもとに, 材積生長に影響を与える被害率の 許容限界を 50% としている。しかし,本研究では,単年の被害率 50% の被害は,マツ属の生長の著し い減少は生じさせなかった。したがって,材積生長への影響だけを考慮した場合,被害の許容水準はもっ と高いレベルに設定してもかまわないであろう。しかし, [枝階新梢主軸集中型の本種の被害は,樹形の 悪化を生じやすくするので,被害の許容水準の設定にあたっては,木全体の被害率のみならず被害の樹体 内分布も考慮する必要があろう。

引用文献

- Сног, S. Y.: Chemical control of the pine gall midge in Korea. Proc. IUFRO Working Parties S2. 07-08 & S2. 06-10, Seoul, Korea. 101~114, (1985)
- 2) CHURCHILL, G. B., H. H. JOHN, D. P. DUNCAN, and A. C. H. HODSON: Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. Ecology, 45, 630~633, (1964)
- CRITCHFIELD, W. B. and E. L. LITTLE, Jr.: Geographic destribution of the pine of the world. U.S. For. Serv., 97pp., (1966)
- 4) 古野東洲:林木の生育におよぼす食葉性害虫の影響. 京大演報, 35, 177~206, (1964)
- 5) -----: 摘葉によるマツカレハ被害の模型試験. 日林誌, 46, 52~59, (1964)
- 7) -----・曽根晃一:外国産マツ属の虫害に関する研究(5). マツバノタマバエの加害について. 京大演報, 50, 12~23, (1978)
- 8) 石井盛次:マツ属分類の再検討.アカマツに関する研究論文集,111~142,(1954)
- 9) 伊東外治:石川県におけるマツバノタマバエ防除事業について.森林防疫, 19, 308~311, (1970)
- 10) 城戸一誠: 熊本県におけるマツバノタマバエの生態と防除事業について. 森林防疫, 20, 45~47, (1971)
- KULMAN, H. M.: Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Ann. Rev. Ent., 16, 289~324, (1971)
- 12) 倉永善太郎:マツバノタマバエの被害の許容水準.48年 林試九支年報,41,(1974)
- 13) -----・吉田成章・森本 桂:マツバノタマバエの生態に関する研究(Ⅱ),樹内及び樹間の被 害解析,日林九支研論,26,229~230,(1973)
- 14) LLOYD, M.: Mean crowding. J. Anim. Ecol., 36, 1~30, (1967)
- 15) 三浦 正:マツバノタマバエとその天敵の研究. 186pp. 島根林試,島根, (1962)
- 16) ------: :マツバノタマパエに寄生されたマツの被害解析.森林防疫, 20, 104~112, (1971)
- 17) MORISITA, M.: Measuring of the dispersal of individuals and analysis of the distribution patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser., E (Biol.) 2, 215~235, (1959)
- 18) 村上源太郎:山形県下のマツバノタマバエについて. 森林防疫, 18, 158~160, (1969)

- 19) 中根 勲:広島県下におけるマツバノタマバエの被害と防除について. 森林防疫, 18, 160~162, (1969)
- 20) 斉藤 諦・原田彰彦・矢野光夫:山形県下におけるマツバノタマバエの防除.森林防疫,20,38~43,(1971)
- 21) 佐藤定利:新潟県におけるマツバノタマバエの被害と生態および防除事業について.森林防疫,19, 306~308,(1970)
- 22) SHAW, G. R.: The genus Pinus. 96pp. Riverside Press, (1914)
- SIEGEL, S.: Nonparametric statistics for the behavioral science. 312pp. McGraw-Hill, Kogakusha, Tokyo, (1956)
- 24) SKUHRAVÝ, V.: Distribution and outbreaks of the gall midge, *Thecodiplosis brachyntera* (Schwägr.) in Europe (Diptera: Cecidomyiidae Acta Entomol. Bohemoslov, 69, 217~228, (1972)
- 26) 曽根晃一: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)
- SONÉ, K.: Realized fecundity of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUYE (Diptera : Cecidomyiidae). Appl. Ent. Zool., 19, 534~536, (1984)
- 28) 曽根晃一:マツバノタマバエによる被害の樹体内分布.日林誌,67,495~500,(1985)
- 29) SONÉ, K.: Mortality factors before gall formation by the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUYE (Diptera : Cecidomyiidae). J. Jpn. For. Soc. 68, 32~34, (1986)
- 30) 曽根晃一: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)
- 31) SONÉ, K.: Population dynamics of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUYE (Diptera: Cecidomyiidae). Z. angew. Entomol. 103, 386~402, (1987)
- 32) 曽根晃一:マツバノタマバエの生態学的研究(第2報)個体群動態特性. 林試研報, 344, 53~102, (1987)
- 33) SONÉ, K. and T. FURUNO: Annual changes in the infestation by the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUYE (Diptera: Cecidomyiidae), in a pine stand. J. Jpn. For. Soc., 64, 301~306, (1982)
- 34) and H. TAKEDA: Studies on the distribution pattern of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUYE (Diptera: Cecidomyiidae), in a pine forest. Res. Popul. Ecol. 25, 336~352, (1983)
- 35) 滝沢幸男:長崎県下におけるマツバノタマバエー被害分布と松類の抵抗性について.森林防疫,13, 201~204, (1964)
- 36) ------: 長崎県下におけるマツバノタマバエについて.森林防疫,19,280~283, (1970)

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

Characteristic features of the infestation and its impacts on the growth of pine trees

Koichi Soné⁽¹⁾

Summary

The characteristics of infestation by the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* UCHIDA et INOUYE were studied at three Experimental Stations of Kyoto University Forest (Kamigamo in Kyoto, Shirahama in Wakayama Prefecture, and Tokuyama in Yamaguchi Prefecture) and on Mt. Tanakami in Shiga Prefecture during the period from 1975 to 1983 and discussed with the distribution patterns and population dynamics of this species.

Attacks of *T. japonensis* on pine species were studied at the Kamigamo Experimental Forest Station and the Shirahama Experimental Forest Station of Kyoto University during the period from 1975 to 1977. Gall formation was examined for a total of 65 species of pine trees, including varieties and F_1 hybrids. Galls were formed on 21 species of pine trees, of which 20 species belong to subsection Sylvestres (CRITCHFIELD and LITTLE, 1966) or Lariciones (SHAW, 1914; ISHII, 1954).

The development of galled needles was studied in a young stand of *Pinus thunbergii* PARL. on Mt. Tanakami in 1978. A total of 20 pine trees was selected randomly in the stand, and one shoot was sampled randomly from each branch order of each pine tree. The length of galled and uninfested needles were measured on June 1, 7, 14, 30, August 8, September 14, and November 4. Galled needles stopped elongation at the beginning of August, while uninfested ones stopped in mid-September. The mean length of galled needles was only about 50% of that of uninfested ones. Galled needles began to wither from November in their first year and dislodged from shoots in the following spring.

Within-tree distribution of the infestation of needles by T. japonensis was studied on three P. thunbergii and six P. thunbergii $\times P.$ massoniana LAMB. F_1 hybrid. These pine trees were ten years old and felled in January 1980 at the Tokuyama Experimental Forest Station of Kyoto University. The galled needles and uninfested needles were counted on all current shoots of each tree. The percentages of galled needles (infestation percentage) were higher on the upper crowns than they were lower down. On the upper crowns, galls were concentrated more on leading shoots than on lateral shoots. At the same time the concentration of galls on leading shoots was not apparent on the lower crowns. Definite trends of variations in the infestation percentage of the trees were not observed on the third, fourth, and fifth branch orders. These characteristics of the within-tree distribution of the infestation by T. japonensis within tree and by the within-tree variations in the mortality of eggs and hatched larvae reported by Soné and TAKEDA (1983).

Annual changes in the incidence and the spatial pattern of pine trees infested by T.

Received September 8, 1986

⁽¹⁾ Forest Protection Division

japonensis were studied in a *P. thunbergii* \times *P. massoniana* F, hybrid plantation at the Tokuyama Experimental Forest Station of Kyoto University from 1975 to 1979. A census of infested pine trees was conducted at yearly intervals on the study plot. During each census, the degree of infestation of each pine tree was estimated by the percentage of galled needles on a leading shoot of the first branch order. The annual variation in the incidence of the infestation by T. japonensis was similar to that of the allied European species, T. brachyntera Schwägr., and was characterized by a sudden occurrence and a short duration of infestation. The annual changes in the incidence of infestation were correlated to a degree with those of the population. Soné (1986) thought that the population density of T. japonensis could drastically increase to epidemic level when abiotic mortality factors did not operate severely during the period from hatching to gall formation and that from dropping of larvae to the ground to hatching. The severely infested pine trees were distributed in clumps on the study plot, and the degree of clumping of the severely infested pine trees was examined by the m/m method. The values of m/m calculated for the severely infested pine trees were higher than those for severely infested and moderately infested trees and the total trees. Centers of infestation were restricted to some pine trees throughout the study period with the increase or decrease in the clump area of infested pine trees. The local variations in population abundance and their consistency between successive years due to the local heterogeneity of environments and small dispersal of T. japonensis throughout the life history (Soné and TAKEDA, 1983) may explain the aggregative distribution of severely infested pine trees and lock of movement of the center of infestation.

The impacts of the infestation by T. japonensis on the height, radial, and volmetric increments were studied for young pine trees, P. thunbergii, which had been infested for four years at the Tokuyama Experimental Forest Station of Kyoto University. No significant reduction in the height, radial, and volmetric increments due to the severe infestation (the percentage of galled needles was over 50%) was detected in the first year of the infestation. At least two to three years of the severe infestation was necessary to cause appreciable losses in the growth of pine trees. The extremly high percentage of galled needles on the leading shoot of the first branch order greatly increased the mortality rate, but it did not have any impact on the growth of radius and stem volume. So, it was concluded that the infestation by T. japonensis had only a small impacts on the tree growth because needles of one or two years old might compensate for the loss of growth caused by one year of severe infestation over an entire tree and galled needles continued to assimilate during the summer and fall of their first year. The results of this study suggested that although KURANAGA (1974) proposed 50% galled needles as the economic injury level of infestation by T. japonensis, the economic injury level could be set higher than 50% if it is determined only by the impact on volmetric growth, and that the economic injury level of infestation by this species should be determined not only by the degree of infestation but also by its distribution over an entire tree.



Photo 1. 激害木の I 枝階新梢主軸の異常(徳山) Top-killing of severely infested *P. thunbergii* by *T. japonensis* at Tokuyama.



Photo 2. マツバノタマバエにより激しく加害されたクロマツ新梢上のマツキボシゾウムシの脱出孔 (酒田)

Emergence holes of *Pissodes nitidus* ROBLOFS on the shoot of *P. thunbergii* severely infested by *T. japonensis* at Sakata.