

## 第11章 総 括

マツノマダラカミキリ成虫は、後食の過程を通じてマツノザイセンチュウをマツの枯死木から健全木に伝播し、マツノザイセンチュウによって衰弱したマツに産卵する(清原・徳重、1971; 森本・岩崎、1972; MAMIYA and ENDA、1972)。日本のマツは、こうして伝播される材線虫病によって、1978年度から1981年度まで材積にして毎年200万 $\text{m}^3$ 以上が枯れ、現在もその被害は激しい。このため、枯死木の伐倒駆除とヘリコプターによる殺虫剤の予防散布が大規模に行われている。また、新しい防除技術として誘引器による成虫の捕殺法やマツノザイセンチュウ駆除薬剤の樹幹注入法が開発され、材線虫病抵抗性のマツが選抜育種されている。しかし、その防除は難しく、効果の高い予防散布では様々な副作用が問題になっている。そこで、各種の防除技術を効果的に組み合わせて、殺虫剤の予防散布回数の減少をめざす研究が重要になる。その場合、マツ林を長期間維持できるかどうかによって各防除技術とその組合せの効果を評価すべきであり、防除技術の多数の組合せについて、それぞれの効果を実際の林で長期間調査することが困難である以上、それをシミュレーションによって行うことは合理的であろう。幸いなことに、これまでの研究によって、マツ林の枯損動態はマツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウ、マツの3種の相互関係によって支配されていることが、上述のように定性的に明らかにされていた。それ故、3種それぞれの個体群生態学的な研究と種間の相互関係についての定量的な研究を行うことによって、材線虫病罹病木の時間的空間的な分布形成過程を推論できれば、マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルは作成でき、防除に対する科学的な提言が可能になると考えられる。本研究はこのような観点から行ったものであり、主要な成果は以下に述べるとおりである。

第3章から第5章において、伝播者としてのマツノマダラカミキリの特性が、ほぼ明らかになった。すなわち、本種の大部分の個体は1年で発育を完了し、成虫は6、7月に枯死木から脱出する。そして、雌成虫は6月から9月まで産卵を続ける。雌成虫の平均産卵数は7、8月の気象条件に影響され、野外網室での調査では41から86まで変化した。樹体内での本種の死亡には密度依存性が観察されたが、卵から成虫脱出時までの生存率は極めて高く、枯死木における4世代の平均値は0.25であった。その結果、純繁殖率( $R_0$ )は5.1~10.7と推定された。本種のこのような高い繁殖力が、材線虫病の蔓延を支えていると考えられた。

マツノマダラカミキリの発育、木あたりの産卵数および卵から成虫脱出時までの生存率は、枯死木の衰弱時期によって異なった。そのため、木あたりの脱出成虫数は7月衰弱の枯死木で最も多く、次いで6月衰弱の枯死木、8月衰弱の枯死木、9月衰弱の枯死木の順に減少した。マツノザイセンチュウによる衰弱木は6月から10月まで発生し、9月と10月衰弱の枯死木が全体の43%を占めた。このように、石川県では衰弱木の発生時期と成虫個体の産卵時期が大きく重ならず、発生した全衰弱木を繁殖に利用できないため、太平洋岸や瀬戸内海沿岸地方のような材線虫病の爆発的増加が起こりにくいと考えられた。

第6章では、林内におけるマツノマダラカミキリ成虫の時間的空間的分布パターンと行動を明らかにした。本種成虫の個体群密度は6月上、中旬から増加し始め、7月上旬にピークに達した後、約1箇月間安定し、8月中、下旬から減少した。

成虫の行動は日齢によって異なった。枯死木から脱出直後の成虫はランダムに分散した。脱出直

後の成虫の分散には林分密度、脱出成虫数、気温および降水量が影響することがわかった。分散と林分密度の関係では、うっ閉した林の場合、単位時間あたり木あたりの成虫の停留率は高かった。また、成虫は歩行と飛翔によって分散したが、単位時間あたりの平均移動距離は短いと推定された。うっ閉していない林では、成虫の停留率は低く、成虫は飛翔によって遠くまで分散した。このことは、マツ林の被害が進行するにつれて枯死木の落葉あるいは伐倒によって林が疎開するので、被害林周辺のマツ林に材線虫病が広がりやすくなることを示している。

分散後性成熟するまで、成虫は衰弱木と独立に分布した。しかし、性成熟後の成虫は衰弱木に反応して、衰弱木とその周囲の健全木に集中的に分布することが示された。衰弱木に対する反応だけでなく、成虫の活動性も性成熟前後で異なった。すなわち、成虫の定着性は脱出直後から性成熟前までだんだんと低下するが、性成熟すると高まることが示された。

成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数（脱出直後の成虫のマツノザイセンチュウ保持数）には、極めて大きい変異がある（e.g. 細田、1974；小林ら、1975）。第8章では、成虫の初期保持数が、材の含水率（森本・岩崎、1973；小林ら、1976）だけでなく、11、12月の材内のマツノザイセンチュウ密度によっても影響を受けることが示された。樹体内におけるマツノザイセンチュウ密度変動は、枯死木の衰弱時期によって異なった（第7章）。しかし、11、12月の材内のマツノザイセンチュウ密度は、6月から9月までに衰弱した枯死木間で有意な差がなかった。これに対して、10月衰弱の枯死木内の密度は有意に低かった。成虫は10月衰弱の枯死木にはほとんど産卵せず、それからの脱出成虫も少ないので、野外において枯死木の衰弱時期が成虫の初期保持数に影響するとは考えにくかった。

マツノマダラカミキリ成虫はマツノザイセンチュウを伝播するが（森本・岩崎、1972；MAMIYA and ENDA、1972）、両者の相互関係はそれだけではなかった。第8章で示したように、成虫に保持されたマツノザイセンチュウは、成虫の寿命とマツノザイセンチュウ伝播率（単位時間あたりのマツノザイセンチュウ伝播数）とに影響を与える。すなわち、成虫の寿命は、マツノザイセンチュウ初期保持数が多くなるにつれて短くなった。また、成虫のマツノザイセンチュウ伝播率は、成虫の日齢によって変化するが、そのピーク時の伝播率は、マツノザイセンチュウ初期保持数が多いほど高かった。

これらのことに加えて、材線虫病の発病には、数百頭以上のマツノザイセンチュウの接種が必要であること（橋本・讃井、1974）、マツ上における成虫の平均滞在日数が数日であること（森本ら、1975；第6章）および衰弱木に対する成虫の反応（第6章）を考え合わせると、マツノマダラカミキリの繁殖に及ぼすマツノザイセンチュウの影響が推論された。すなわち、初期保持数の多い成虫は、単独でシーズン始めの材線虫病罹病木を発生させるが、短命であるために繁殖に参加できない。初期保持数が中程度である成虫は、単独ではマツを発病させることができないが、産卵や交尾のために、罹病木とその周囲の健全木に集まることによって二次的に罹病木を発生させ、また自種の繁殖に寄与する。初期保持数の少ない成虫は、集合しても健全木を発病させることは難しく、自種の繁殖のみに寄与する。このように成虫個体群はマツノザイセンチュウの存在によって機能の異なる3つのグループ——子孫の食物生産のみに寄与しうるもの、子孫の食物生産と自種の繁殖の両方に寄与しうるもの、および自種の繁殖のみに寄与しうるもの——に分割されると考えられた。

第9章では、材線虫病罹病木の時間的空間的分布の特徴が示された。罹病木は林内で集团的に発

生することが多く、集団はランダムに分布していた。集団は平均3本の罹病木から成り、その占める面積が、マツノマダラカミキリ成虫と罹病木の分布重なり度の高まる枠サイズの面積にほぼ一致することから、罹病木の発生に成虫個体群の行動が大きく関係することが示唆された。

罹病木の空間分布の季節的变化は、マツ林の被害歴に依存して異なった。被害初期の数年間、罹病木は常に集中分布を示したが、その分布集中度は6、7月に高く、8～10月に低かった。被害が出てから4、5年後の6、7月には、罹病木は一様に分布し、8月以後集中分布に変わった。罹病木の分布集中度のこのような季節的变化は、6、7月に発生した罹病木の周辺で、8月以後に新しい罹病木が発生するために生じた。

罹病木の発生には前年の影響が見られ、たとえ前年の枯死木を除去しても、つまり、枯死木から分散する成虫を排除しても、前年に罹病木が集団発生した場所で、当年の6、7月に罹病木が発生しやすかった。このことが本病の防除を困難にしている原因の1つと考えられた。

林内における材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程を理解することは、この病気の動態を表現するシミュレーション・モデルを作成するうえで必要である。そのためには、伝播者であるマツノマダラカミキリ成虫個体群と罹病木の時間的空間的な分布の解析だけでなく、マツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウおよびマツの3種の相互関係を定量的に明らかにするような、総合的な研究が必要であった。しかし、これまでにそのような研究は行われず、従って、罹病木の時間的空間的分布の形成過程に関する仮説は提出されることがなかった。

本研究では、マツノマダラカミキリ成虫個体群と罹病木の時間的空間的分布の特徴（第6章と第9章）、マツノマダラカミキリ成虫の行動（第6章）およびマツノマダラカミキリ成虫とマツノザイセンチュウの相互関係（第8章）から、材線虫病罹病木の時間的空間的分布は4つの過程を通して形成されると考えられた。

その第一は、脱出直後のマツノマダラカミキリ成虫によるものである。枯死木から脱出後、成虫はランダムに分散する。このため、1年を通してみると、枯死木に隣接した健全木に多数の成虫がいたことになる。脱出直後の成虫は少数しかマツノザイセンチュウを伝播しないが、それらが多数いたことによって、枯死木周囲の健全木は多数のマツノザイセンチュウを伝播され発病することになる。それ故、これによる罹病木の発生は、脱出成虫の数と分散速度に依存していると考えられる。

第二は、分散後性成熟するまでのマツノマダラカミキリ成虫によるものである。枯死木から分散後性成熟するまで、成虫は衰弱木と無関係に行動して後食を行い、集合しない。この時、マツノザイセンチュウ初期保持数の多い成虫によって罹病木が発生する。それ故、このような成虫は、無被害林での罹病木の発生に関し、本病発生の地域的な拡大に大きな役割を果たしていると考えられる。

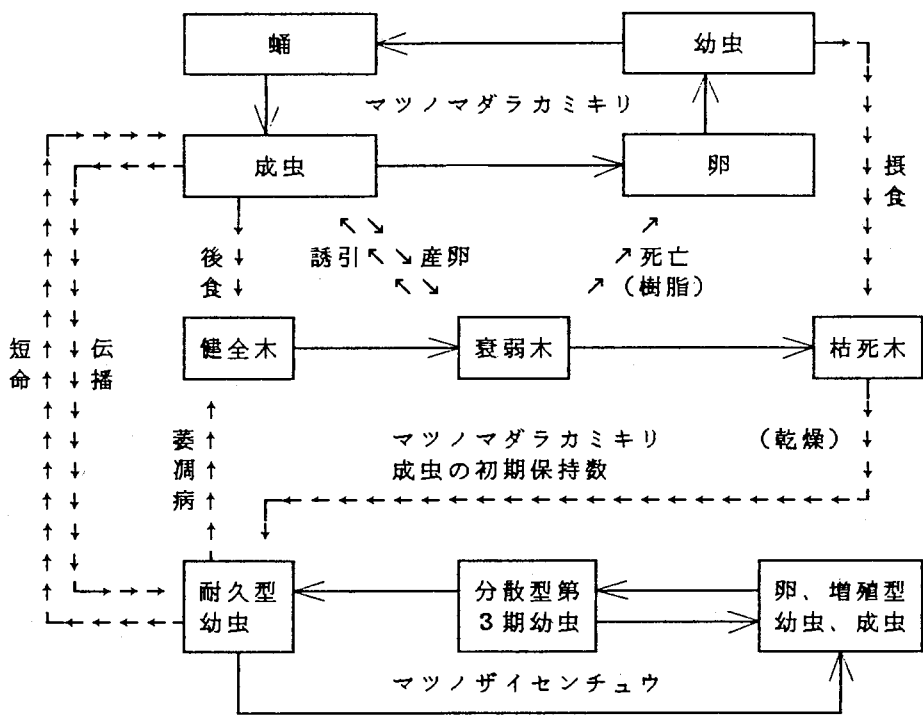
第三は、性成熟後のマツノマダラカミキリ成虫によるものである。性成熟した成虫は罹病木とその周囲の健全木に集まる。これは、罹病木の樹脂滲出機能が停止し（MAMIYA、1983）、衰弱木になるためである。マツノザイセンチュウ初期保持数の多い成虫は短命なので、集合した多くの成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数は多くなかったと思われる。これらの成虫のうち、初期保持数が中程度である成虫は、脱出の30～35日後に伝播のピークがある。このため、そのような成虫の集中分布によって、罹病木周囲の健全木が新たに罹病することになる。

第四は、材線虫病の履歴効果によるものである。すなわち、前年に罹病木が集団的に発生した場所で、当年の6、7月に罹病木が発生しやすいという履歴効果によって罹病木が発生する。枯死木が除去されない場合、この過程による罹病木の発生は第一の過程によるものと複合して起こるであろう。

これら4つの過程はすべて野外で起こっていると考えられる。マツノマダラカミキリ成虫は6、7月に枯死木から出現し、9月末にはいなくなるので、4つの過程のうち、第一、第二および第四の過程によってシーズン初期の罹病木が発生すると考えられる。そして、シーズン始めの罹病木発生に対する3つの過程の相対的な重要性は、林の被害歴によって変化すると思われる。これに対して、シーズン後半の罹病木は主に第三の過程によって発生すると考えられる。この結果、マツ林の被害歴にかかわらず、罹病木が8月以後集団的に発生するのであろう。

第10章では、材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程に関する仮説に基づいて、マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルを作成した。模擬計算によって、無防除の場合、成虫の初期発生数や林分サイズは80%以上のマツが枯れるまでの期間にほとんど影響しないことがわかった。

マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルに、殺虫剤の予防散布、枯死木の伐倒駆除、材線虫病抵抗性マツの選抜育種という防除技術を組み込み、それらの効果を評価した。その結果、マツが材線虫病に感受性である場合、殺虫剤の予防散布を適期に2回行うか、あるいは殺虫剤の1回予防散布（最適時期）と死亡率が70%以上の伐倒駆除を併用することによって、防除は4年以内に成



第63図 マツノマダラカミキリとマツノサイセンチュウの生活環、マツの枯死過程および3種の相互作用。実線の矢印は、マツノマダラカミキリとマツノサイセンチュウの发育ステージの変化またはマツの枯死過程を表す。破線の矢印は種間の相互作用を示す。

功することが示された。しかし、枯死木の伐倒駆除だけを行っても、防除が短期間に成功しにくいことも示された。材線虫病抵抗性のマツ林の造成は、個々のマツの抵抗性が完全でなくても、これまでの防除技術の効果を非常に高めるので、今後最も有効な手段になることがわかった。

マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルを用いて、防除技術とその組合せの効果を評価する方法は、将来開発される新しい防除技術の評価とその適用法の検討に利用できる。しかし、ここで作成したモデルには、衰弱木に対する成虫の定位を生物学的なデータに基づいて組み込むことができなかった。このため、成虫に対する誘引器をどのような被害程度の林でどのように使用すれば効果的なのか、あるいは他の技術とどのように組み合わせれば効果的なのかということを予測できなかった。シミュレーション・モデルによって、成虫の行動を利用した防除技術を評価するためには、衰弱木に対する成虫の定位の仕方を解明する必要がある。

この研究によって、材線虫病の伝播様式はマツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウおよびマツの3種の相互関係に依存し、それは量的でしかも動的な関係であることが明らかにされた。しかし、3種の相互関係（第63図）に関してこれまでに解明された知見は少なく、今後、マツノマダラカミキリの個体群動態やこの病気の伝播に対して重要な相互関係が新たに発見される可能性は、十分に残されていると考えられる。特に、マツノザイセンチュウのマツノマダラカミキリ成虫への入り込みと成虫からの離脱に関わる相互関係のより詳細な研究が、新しい防除技術の開発に結びつくものと考えられる。

## 要 約

マツノマダラカミキリが媒介するマツノザイセンチュウによって、毎年多量のマツが枯れる。このため、種々の技術が開発され、防除が行われている。そのうち、殺虫剤の予防散布（特に空中散布）は効果が高いが、それに伴う様々な問題が指摘されている。そこで、予防散布回数を減らすために、防除技術を効果的に組み合わせた総合防除体系の確立を旨とする必要がある。この研究では、石川県の海岸クロマツ林における野外調査とマツノマダラカミキリの飼育によって、マツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウおよびマツの個体群動態の特徴と3種の相互関係を明らかにし、材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程を推論した。その結果に基づいて、マツ林における材線虫病の伝播を表現するシミュレーション・モデルを作成し、その防除に関する提言を行った。主要な結論を以下に要約する。

### マツノマダラカミキリの生態

1. 本種の個体群には1年で羽化する個体と2年で羽化する個体が見られ、枯死木では前者が93%を占めた。1年で羽化する個体は3齢または4齢幼虫で越冬し、越冬後再摂食せずに蛹化する場合と越冬後再摂食してから蛹化する場合が見られた。2年で羽化する個体は1、2齢幼虫で第1年目の冬を越し、翌年3、4齢幼虫に発育してから再び越冬した。そのような個体の出現率は産卵時期に関係するため、6～8月衰弱の枯死木より9月衰弱の枯死木において高かった。
2. 天敵と競争種を排除した場合、卵から成虫脱出時までに卵密度に依存的な死亡が起こり、樹皮表面積あたりの脱出成虫密度は卵密度に対して飽和型の曲線を示した。