

してマツノザイセンチュウを抽出した(小林・細田、1978)。25°Cで虫体を3日以上放置すると腐敗が進み、計数がしにくい。そこで、この研究では材片も成虫も遊出期間は2~3日、遊出時の気温は25°Cで行った。抽出には直径9cmのロートと、ティッシュペーパーを用いた。

遊出期間後、ロート底部から20mlの水を採取し、横尾(1962)に従って1,500rpmで2分間遠沈した。上澄液を捨て、実体顕微鏡下でマツノザイセンチュウの概数を把握した。個体数が少ない場合、残液をそのままシラキース計数皿に移し、遠沈管を2回洗った水も加えて計数した。個体数が多い場合、メスシリンダーを用いて10~200mlになるまで蒸留水を加え、よく攪拌してから一定量の液を計数皿に採って計数した。計数を3回繰り返し、その平均値から20ml中のマツノザイセンチュウ数を推定した。

全遊出個体が20mlの水の中にいる訳ではない。そこで、20mlの水の採取後、残りの水中のマツノザイセンチュウを計数し、それを20ml中のマツノザイセンチュウ数に加えることによって全遊出数を求めた。20ml中の個体数(x)の対数と全遊出数(y)の対数の間には高い正の相関関係があったので、直線回帰式をあてはめ、20ml中の個体数によって全遊出数を推定した。以下にサンプルごとの回帰式を示す。

刃の直径18mmのハンドドリルを用いて採った材の場合(樹皮を含まない)、

$$\log y = 0.0627 + 1.0114 \log x \quad (n=14, r= 0.998)$$

マツノマダラカミキリなどの材内蛹室の壁を剪定鋏で小片にした材の場合、

$$\log y = 0.3202 + 0.9470 \log x \quad (n=22, r= 0.980)$$

マツノマダラカミキリ成虫の生存個体の場合、

$$\log y = 0.1697 + 0.9883 \log x \quad (n=38, r= 0.999)$$

マツノマダラカミキリ成虫からマツへのマツノザイセンチュウの伝播(第8章3)を調査した時のマツの小枝、飼育容器内の水およびマツノマダラカミキリ成虫の死亡個体の場合はそれぞれ、

$$\log y = 0.0360 + 1.0364 \log x \quad (n=10, r= 0.988)$$

$$\log y = 0.0375 + 1.0354 \log x \quad (n=12, r= 0.989)$$

$$\log y = 0.2419 + 0.9703 \log x \quad (n=11, r= 0.991)$$

であった。なお、20ml中にマツノザイセンチュウがいない場合、残りの水にもそれを検出できなかった。ここでの回帰式はそのようなサンプルを除いて計算された。

第3章 マツノマダラカミキリの生活史と発育過程

生活史は個体群動態の解明に必要な基本的情報である。特に、発育に1年以上を要する昆虫では、生活史の変異が発育期間の違いを表し、個体数の年次的変動に影響する場合がある。

マツノマダラカミキリは普通1年で羽化するが、2年で羽化することも知られている(e.g. 奥田・柴田、1973; 越智・片桐、1974; 中根、1975; 岸、1977; 吉田・白猪、1978)。山形県では3年で羽化する個体もいたという(斎藤、1985)が、その発育過程は不明である。1年で羽化するか2年で羽化するかという生活史の相違は産卵時期の早晩に帰せられている(奥田・柴田、1973)。しかし、その発育の違いはまだ完全に明らかにされていない。また、本種は長い産卵期間に比較して成虫の脱出期間が短いため、生活史を調節していると考えられる。しかし、その機構について不

明な部分が多い。

石川県では、6月から9月までマツノマダラカミキリの産卵が観察される。このため、発育に2年を要する個体の存在は予想されながらも、確認されていなかった。そこで、いろいろな時期に産卵されたアカマツ丸太と衰弱時期の異なる枯死木を用いて、本種の生活史の変異と発育過程を調査し、生活史の調節機構に関する仮説を提出した。

1. 生活史の変異

産卵時期と発育期間の関係を明らかにするため、産卵時期の異なる個体群をアカマツ丸太で飼育した。

(1) 材料と方法

野外の網室で成虫を飼育し、1週間ごとに新しいアカマツ丸太を交換して与えた。網室から取り出した丸太はその日のうちに産卵かみ跡数を調査し、鶴来町の野外網室（7または16メッシュ）に入れ、引き続いて本種に産卵されないようにした。産卵の翌年及び翌々年の成虫の脱出期間中、脱出成虫を毎日網室から除去した。産卵の翌年の成虫脱出期以後に、全丸太について本種の脱出孔数を調査し、孔の周囲に白いラッカーを塗った。その翌年（つまり産卵された年の2年後）の成虫脱出期以後に新しい脱出孔を数えた。（1980年の丸太では1981年8月12日と1982年9月6日に、1981年の丸太では1982年10月30日と1983年8月31日に脱出孔の数を調査した。）

(2) 結果と考察

いずれの年に産卵された個体群でも、その翌年に多数の成虫が脱出したが、翌々年にも成虫が脱出した（第2表）。2年続けて同一の丸太から成虫が脱出した場合もあった。発育に2年を要した成虫の割合は、1980年産卵の個体群で7.0%（4頭/57頭）、1981年産卵の個体群で1.1%（1頭/92頭）であった。発育に2年を要した個体は、本種の産卵期間の後半に生みつけられた卵に由来していた。産卵の2年後、成虫の脱出終了後に丸太を剥皮割材したが、生存幼虫はいなかった。それ故、石川県では3年かかって発育を完了する個体はいないと考えられた。

2. アカマツ丸太における発育過程

産卵時期と発育の関係を明らかにするため、アカマツ丸太に産卵された個体群の発育ステージを随時調査した。

(1) 材料と方法

実験1：野外網室で成虫を飼育し、丸太に1週間産卵させた。網室から取り出した日に、丸太上の産卵かみ跡数を調査した。その時、白色ラッカーペンで各産卵かみ跡に印をつけたので、その後の産卵かみ跡を容易に区別できた。産卵かみ跡数の調査から1～6日後に、押水町と辰口町の調査地へ丸太を運んだ。押水町では林縁から28m入り込んだ林内に、辰口町ではアカマツ林の尾根部に丸太を合掌立てにして置いた。林内に丸太を置いてから平均4週後にその一部を回収し、5～9日以内に新しい産卵かみ跡数を記録してから剥皮割材調査を行った。その後は、11月、3月、4月下旬～5月上旬に丸太を鶴来町へ運び、剥皮割材調査を行った。

実験2：伐倒後2～17日を経過した、まだ産卵されていない丸太を2調査地に持ち込んだ。これらの丸太は、産卵ずみの丸太と同じ場所に同じ様にして置いた。放置して9～22日後に丸太を回収し、産卵かみ跡数と産卵数を調査した。

実験3：2年で羽化する個体の発育を明らかにするため、成虫にできるだけ遅く産卵させた。

第2表. マツノマダラカミキリの産卵時期と発育期間の関係

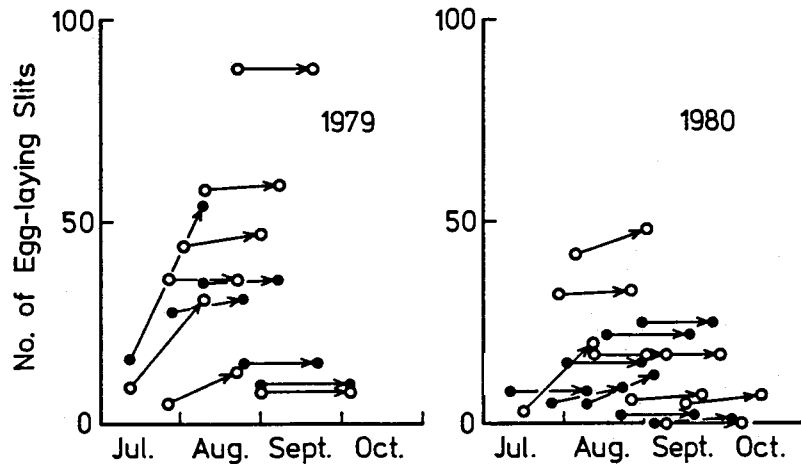
年	網室における 産卵期間	丸太数	産卵か み跡数	脱出孔数	
				翌年	翌々年
1980	7月 1日 - 7月 8日	2	7	0	0
	7月 8日 - 7月 15日	2	74	14	0
	7月 15日 - 7月 22日	4	35	2	0
	7月 22日 - 7月 29日	4	44	0	0
	7月 29日 - 8月 5日	4	103	16	0
	8月 5日 - 8月 12日	4	55	11	2
	8月 12日 - 8月 19日	4	113	10	1
	8月 19日 - 8月 26日	4	32	3	0
	8月 26日 - 9月 2日	2	18	1	1
	9月 2日 - 9月 9日	2	7	0	0
	9月 9日 - 9月 16日	1	4	0	0
	計	33	492	57	3
1981	7月 4日 - 7月 11日	1	18	4	0
	7月 11日 - 7月 18日	1	57	8	0
	7月 18日 - 7月 25日	4	148	37	0
	7月 25日 - 8月 1日	5	226	26	0
	8月 1日 - 8月 8日	2	27	8	0
	8月 8日 - 8月 15日	1	1	0	0
	8月 15日 - 8月 22日	4	19	5	1
	8月 22日 - 8月 29日	2	24	4	0
	8月 29日 - 9月 5日	2	54	0	0
	9月 5日 - 9月 12日	1	24	0	0
	計	23	598	92	1

1980年には室温で個体飼育していた成虫を6対選び、9月23日に野外の網室に放した。1981年には雌6頭と雄8頭を9月12日に網箱（90cm×90cm×150cmの大きさで16メッシュの金網が張ってある）に放し、その網箱を日当たりのよい室内に置いた。1980年には9月23日～30日と9月30日～10月13日の2回に分けて産卵させた。各丸太上の産卵かみ跡を数えた後、10月14日に押水町の調査地へ運んだ。1981年には9月12日～19日と19日～26日に丸太に産卵させ、産卵かみ跡数を記録してから、それぞれ9月24日および10月1日に押水町の調査地へ運んだ。丸太は11月と翌年の3月、7月、11月および翌々年の3月、4月下旬～5月上旬に回収して剥皮割材調査を行った。

(2) 結果と考察

産卵された丸太を7月から8月上旬に林内に置いた場合、その後産卵かみ跡数が著しく増加することがあったが、8月中旬以降に林内に置いた丸太では産卵かみ跡数はほとんど増加しなかった（実験1、第4図）。同じ場所にまだ産卵されていない丸太を6月下旬から8月中旬の間に置いた場合、それらの丸太にはよく産卵された（実験2、第3表）。しかし、8月下旬以後に置いた丸太には稀にしか産卵されなかった。

網室で産卵された後林内に置かれた丸太は、その後野外成虫によって産卵される場合があった。このため、丸太内の個体群の最も遅い産卵時期を正確に知ることはできなかった。しかし、丸太の設置時期が8月下旬以後であれば、野外成虫はそれらにほとんど産卵しなかったので、ここでは便



第4図 マツノマダラカミキリに産卵されたアカマツ丸太をマツ林に置いた場合の産卵かみ跡数の増加。○：押水調査地、●：辰口調査地

宜上網室内での産卵期間を産卵時期とした。産卵時期と発育の関係を明らかにするために、本種の産卵期間を三分した。まず、本章1で示されたように、翌年羽化の個体だけが出現した産卵期間（6月下旬～7月下旬）を産卵期初期とした。翌々年羽化の個体が出現するようになった8月上旬から9月までの期間を8月末で二分し、前半を中期、後半を後期とした。

産卵時期別の本種の発育（実験1）を、発育ステージと生息場所によって第4表に示した。また、第5表には腸内に茶褐色～黒褐色の食下物を有せず、明らかに摂食を停止した幼虫の数と割合を示した。摂食停止は幼虫の老熟や越冬および脱皮の時に起こる。

初期に産卵された個体群は、普通越冬に入る11月までに3、4齢幼虫となり、材内蛹室（タイプD、Eの穿入孔）を形成し、摂食を停止していた。このうち4齢幼虫の体色は黄色のことが多かった。中期に産卵された個体群も、11月までに3、4齢幼虫になったが、初期に産卵された個体群に比べて4齢幼虫の割合が有意に小さく（押水： $\chi^2=10.5$ 、 $P<0.01$ 、辰口： $\chi^2=23.8$ 、 $P<0.01$ ）、材内蛹室を形成した3、4齢幼虫の割合も有意に小さかった（押水： $\chi^2=21.6$ 、 $P<0.01$ 、辰口： $\chi^2=10.6$ 、 $P<0.01$ ）。後期に産卵された個体群では、11月になっても4齢幼虫は現われず、1齢から3齢の幼虫が見られた。そして、67～93%の個体が材の表面にいた。これらの幼虫は乳白色をしていた。摂食を停止した幼虫の割合は初期に産卵された個体群で高く、後期に産卵された個体群で低い傾向があった。

3月下旬から4月上旬は越冬幼虫が活動を再開する時期である（富樫、1980 a）。この時期には、初期と中期に産卵された大部分の個体が材内蛹室にいた。これに対して、後期に産卵された多くの個体は材の表面にいた。そして、4月になると大部分の個体が摂食を再開していた。3月と4月の調査で異なった点は、4月にタイプCの穿入孔にいる幼虫の割合が増加したことであった。このことは特に押水調査地で顕著であった。

蛹化が起こる6月には初期に産卵された全個体が蛹室を完成しており、40%以上の個体は羽化していた。材表面の4齢幼虫は、いわゆる樹皮下蛹室を形成していた（第4表）。そして、全幼虫が摂食を停止していた。中期に産卵された個体群では、3齢幼虫から成虫までが見られ、その70%以

第3表. アカマツ丸太に対するマツノマダラカミキリ野外個体群の産卵

年	押水調査地				辰口調査地			
	丸太の設置期間	丸太数	産卵かみ跡数	産卵数	丸太の設置期間	丸太数	産卵かみ跡数	産卵数
1979	6月26日 - 7月11日	2	61	15	6月26日 - 7月11日	2	19	4
	7月11日 - 7月26日	2	12	5	7月11日 - 7月26日	2	105	31
	7月26日 - 8月9日	2	29	16	7月26日 - 8月8日	2	83	44
	8月9日 - 8月21日	3	9	2	8月9日 - 8月23日	2	1	0
	8月21日 - 9月7日	2	0	0	8月23日 - 9月6日	2	0	0
	9月7日 - 9月19日	2	0	0	9月6日 - 9月21日	2	0	0
	9月19日 - 10月3日	2	0	0	9月21日 - 10月3日	2	6	0
	計	15	111	38	計	14	214	79
1980	6月30日 - 7月15日	2	0	0	7月2日 - 7月22日	2	0	0
	7月21日 - 8月4日	2	19	15	7月22日 - 8月1日	2	0	0
	8月4日 - 8月18日	2	5	0	8月1日 - 8月16日	2	33	8
	8月18日 - 9月1日	2	0	0	8月16日 - 8月29日	2	0	0
	9月1日 - 9月16日	2	1	0	8月29日 - 9月17日	2	0	0
	9月16日 - 9月29日	2	0	0	9月17日 - 9月26日	2	3	0
	9月29日 - 10月14日	2	0	0	9月26日 - 10月9日	2	0	0
	計	14	25	15	計	14	36	8
1981	7月3日 - 7月17日	2	43	5	7月16日 - 7月29日	2	0	0
	7月17日 - 7月31日	2	18	12	7月29日 - 8月20日	2	0	0
	7月31日 - 8月21日	2	0	0	8月20日 - 9月3日	2	0	0
	8月21日 - 9月4日	2	0	0	9月3日 - 9月17日	2	0	0
	9月4日 - 9月18日	2	6	5	9月17日 - 10月1日	2	0	0
	9月18日 - 10月1日	2	0	0				
	計	12	67	22	計	10	0	0

第4表. アカマツ丸太おけるマツノマダラカミキリの發育 (1979~1981年産卵)

調査時期	押水調査地										辰口調査地																															
	産卵期初期					産卵期中期					産卵期後期					産卵期初期					産卵期中期					産卵期後期																
	生息場所 ^b					生息場所 ^b					生息場所 ^b					生息場所 ^b					生息場所 ^b					生息場所 ^b																
发育ステージ	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E							
産卵の当年	L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
11月	L2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0						
	L3	3	0	0	4	3	10	10	0	9	2	5	26	9	0	1	0	0	10	6	0	0	2	3	11	10	0	4	1	10	25	4	0	0	1	2	7	4	0	0	1	2
	L4	0	0	0	12	11	23	0	0	5	2	3	10	0	0	0	0	0	0	2	0	4	19	40	65	3	0	2	2	10	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
産卵の翌年	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
3月	L3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	8	11	3	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	1	3	0	0	0	3	6	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	L4	4	0	0	4	22	30	0	0	0	12	7	19	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	39	43	1	0	0	5	15	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
産卵の翌年	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
4月	L3	0	0	0	1	8	9	4	1	4	1	10	20	9	0	5	0	0	14	0	0	0	0	3	3	2	0	1	2	6	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	L4	0	0	0	5	12	17	0	0	2	3	5	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	17	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
産卵の翌年	L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6月	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	L3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	2	0	0	2	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	3	4	0	1	0	2	7	0	0	0	0	0
	L4	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	5	6	1	0	0	0	1	2	3	0	2	0	0	5	0	0	0	0	0
	蛹	2	0	0	0	10	12	1	0	0	0	6	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	25	0	0	0	0	9	9	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
	成虫 ^c	0	0	0	1	9	10	0	0	0	0	8	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	21	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
産卵の翌年	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8~9月	L3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0
	L4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	4	4	0	0	0	2	11	13	0	0	0	0	0
	蛹	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	成虫 ^c	4	0	0	7	83	94	0	0	0	1	68	69	0	0	0	0	6	6	2	0	0	1	71	74	0	0	0	2	62	64	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0

a : L1、L2、L3、L4 はそれぞれ1齡、2齡、3齡、4齡幼虫を表す。

b : 生息場所については第4図参照。

c : 脱出成虫を含む。

第5表. アカマツ丸太における摂食停止幼虫数とその割合の季節的变化

調査地	調査時期	産卵期初期			産卵期中期			産卵期後期		
		腸内食下物		摂食停止幼虫の割合	腸内食下物		摂食停止幼虫の割合	腸内食下物		摂食停止幼虫の割合
		有	無		有	無		有	無	
押水	産卵の当年 11月	3	30	0.91	16	21	0.57	5	10	0.67
	産卵の翌年 3月	0	30	1.00	4	26	0.87	0	3	1.00
	" 4月	0	26	1.00	2	13	0.87	14	1	0.07
	" 6月	0	3	1.00	3	0	0.00	5	0	0.00
	" 8~9月	0	0	—	0	0	—	2	2	0.50
	産卵の翌々年 4月	0	0	—	0	0	—	0	3	1.00
辰口	産卵の当年 11月	7	70	0.91	2	41	0.95	2	7	0.78
	産卵の翌年 3月	0	44	1.00	0	27	1.00	0	4	1.00
	" 4月	0	27	1.00	4	7	0.64	1	1	0.50
	" 6月	0	6	1.00	4	2	0.33	11	3	0.21
	" 8~9月	0	1	1.00	3	4	0.57	2	13	0.87

上の個体が材内蛹室の中にいた。そして、わずかの幼虫が材の表面で摂食していた。後期に産卵された個体群では、2齢幼虫から蛹までの発育ステージが観察され、そのうちの20~40%の個体が材内蛹室を形成し、その他の個体は材の表面で摂食するか材内蛹室を形成する途中であった。

成虫の脱出終了後(8~9月)にも、丸太内に生きた幼虫がいた(第4表)。このような幼虫は発育に2年を要すると考えられる。成虫の脱出孔と生存幼虫の合計数に対する生存幼虫の割合は2年で羽化する個体の割合を示唆する。それによると、押水調査地では6月から8月まで(産卵期の初期、中期)に産卵された個体はその翌年に羽化するが、9月(産卵期後期)に産卵されると40%の個体は2年かかって羽化することが示された。これに対して、辰口調査地では6月から8月までに産卵されても、ごく低い割合で発育に2年かかる個体が出現した。もっともこれらの個体が9月に産卵された可能性は残っている。そして、9月に産卵されると、94%の個体が2年かかって成虫になることが示された。3年間の結果をまとめると、生存幼虫の割合は押水調査地(2.3%)より辰口調査地(14.2%)で有意に高かった($\chi^2=14.38$, $P<0.001$)。

9月中旬から10月中旬に産卵された丸太を押水調査地に置いた実験3では、産卵の翌年に成虫の脱出は見られなかったが、翌々年には脱出が見られた。脱出成虫数は1980年の4本の丸太(33産卵かみ跡)から1頭、1981年の5本の丸太(91産卵かみ跡)から3頭であり、産卵かみ跡に対する脱出成虫の割合は3%であった。成虫の脱出後、生存幼虫は丸太にいなかった。つまり、すべての個体が発育に2年を要したと考えられた。このような個体は1、2齢幼虫で越冬し、その翌年に3、4齢幼虫まで発育し、再び越冬してその翌年羽化することが示された(第6表)。

3. クロマツ枯死木における発育過程

マツノマダラカミキリの発育と枯死木の衰弱時期との関係を明らかにするため、枯死木を随時剥皮割材して本種の発育ステージと生息場所を調査した。

第6表. マツノマダラカミキリにアカマツ丸太に産卵されたマツノマダラカミキリの發育 (1980、1981年産卵)

調査時期	マツノマダラカミキリ個体数								
	發育 ス テ ー ジ ^a	生息場所 ^b					計	腸内食下物	
		A	B	C	D	E		有	無
産卵の当年 11月	L1	2	0	0	0	0	2	1	1
	L2	5	0	0	0	0	5	1	4
産卵の翌年 3~4月	L1	2	0	0	0	0	2	1	1
	L2	1	0	0	0	0	1	1	0
産卵の翌々年 4月	L3	0	0	0	1	1	2	0	2
	L4	0	0	0	0	1	1	0	1
産卵の翌々年 9月	成虫 ^c	0	0	0	0	4	4	0	0

a : L1、L2、L3、L4 はそれぞれ1齡、2齡、3齡、4齡幼虫を表す。

b : 生息場所については第4図参照。

c : 脱出成虫を含む。

(1) 材料と方法

3種の個体群動態を調査したクロマツ林分で、5月から10月までの毎月、全立木の樹皮を傷つけ樹脂の滲出を調査した。樹脂滲出の停止した月をマツの衰弱時期とみなした(詳細は第9章に記した)。そして、9月末から枯死木を伐倒した。伐倒後、樹幹を元口から1m間隔で切り、丸太にした。その後、調査林分内の木陰に丸太を合掌立てにして置いた。11月と3月に丸太の一部を鶴来町に運び、それぞれ11月または12月および3月または4月上旬に剥皮割材調査を行った。4月下旬から5月上旬に、林内に残された全丸太を鶴来町へ運び、すぐに野外網室に入れた。蛹化時と成虫脱出後の剥皮割材調査をそれぞれ6月および8月下旬以降に行った。多くの丸太が得られた枯死木では各調査時期に丸太を1本以上ランダムに選んで調査したが、丸太数の少ない枯死木では調査できない時期があった。

(2) 結果と考察

マツノマダラカミキリは衰弱したマツに産卵する。このため、早く衰弱したマツ樹体内の個体群ほど平均的に發育が進んでいると考えられる。

第7表にはマツの衰弱し始めた月別に、樹体内の本種の發育ステージと生息場所の経時的变化を示した。また、第8表には摂食を停止した幼虫の割合を示した。

11月は幼虫が越冬を開始する時期である(富樫、1980)。この時期、6月衰弱の枯死木では4齡幼虫(84%)が多く、83%の幼虫は材内蛹室の中にいた。7月衰弱の枯死木では3、4齡幼虫が多く、そのうちの56%の個体が材内に蛹室を形成し、21%の個体がタイプCの穿入孔の中にいた。8月衰弱の枯死木では71%の個体が4齡幼虫であった。材内に蛹室を形成した個体(45%)とともにタイプCの穿入孔にいる個体の割合(38%)も大きかった。6月から8月までに衰弱し始めた枯死

第7表. 枯死木におけるマツノマダラカミキリの発育 (1980~1983年の枯死木)

調査 時期	6月衰弱の枯死木					7月衰弱の枯死木					8月衰弱の枯死木					9月衰弱の枯死木								
	発育 ^a					生息場所 ^b					生息場所 ^b					生息場所 ^b								
	ステ	A	B	C	E	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E	計	A	B	C	D	E	計	
産卵の当年 11月	L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5	
	L2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	12	0	0	0	0	12	
	L3	3	0	1	2	3	9	11	1	11	7	39	6	3	15	4	31	12	1	9	0	0	1	23
	L4	2	0	4	11	36	53	7	0	7	12	20	46	7	0	31	17	30	85	2	1	2	0	3
産卵の当年 12月	L2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	
	L3	0	0	0	0	1	1	8	0	0	3	4	15	4	1	1	2	1	9	0	0	0	2	
	L4	0	0	0	0	0	0	3	0	0	5	25	33	1	0	1	1	5	8	0	0	0	1	
	L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
産卵の翌年 3月	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
	L3	6	0	0	0	2	8	0	0	0	1	1	2	0	1	3	2	8	2	0	0	3	5	
	L4	0	0	0	1	4	5	0	0	0	5	9	14	1	0	0	9	19	0	0	0	0	0	
	L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
産卵の翌年 4月	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	
	L3	0	0	1	1	3	5	5	0	9	0	15	9	1	6	6	3	25	13	0	2	1	16	
	L4	1	0	0	5	1	7	1	0	2	15	23	41	5	0	16	12	21	54	3	0	5	10	
	L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
産卵の翌年 6月	L2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	
	L3	1	0	0	0	2	3	3	0	0	0	4	7	0	0	0	2	9	11	0	0	0	13	
	L4	1	0	0	0	3	4	4	0	0	3	7	14	5	2	0	1	16	24	3	0	1	5	
	蛹	0	0	0	1	21	22	5	0	0	2	61	68	1	0	0	3	55	59	1	0	0	7	
成虫 ^c	0	0	0	0	6	6	0	0	0	1	18	19	0	0	0	5	5	1	0	0	0	3		
産卵の翌年 8~9月	L3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	2	6	
	L4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	2	5	2	0	0	0	2	
	成虫 ^c	3	0	0	1	18	22	3	0	0	5	87	95	7	0	0	7	74	88	1	0	0	24	

a : L1、L2、L3、L4はそれぞれ1齢、2齢、3齢、4齢幼虫を表す。 b : 生息場所については第4図参照。 c : 脱出成虫を含む。

第8表. 枯死木における摂食停止幼虫数とその割合の季節的变化 (1980~1983年の枯死木)

調査時期	6月衰弱の枯死木			7月衰弱の枯死木			8月衰弱の枯死木			9月衰弱の枯死木		
	腸内食下物 有	腸内食下物 無	摂食停止幼虫 の割合	腸内食下物 有	腸内食下物 無	摂食停止幼虫 の割合	腸内食下物 有	腸内食下物 無	摂食停止幼虫 の割合	腸内食下物 有	腸内食下物 無	摂食停止幼虫 の割合
産卵の当年	5	58	0.92	27	58	0.68	66	71	0.52	35	12	0.26
"	0	1	1.00	1	48	0.98	5	15	0.75	0	3	1.00
産卵の翌年	1	12	0.92	0	15	1.00	1	28	0.97	3	4	0.57
"	0	12	1.00	13	43	0.77	28	52	0.65	26	8	0.24
"	1	6	0.86	9	9	0.50	12	22	0.65	19	4	0.17
"	0	0	—	0	2	1.00	1	6	0.86	1	7	0.88

木では4齢幼虫の割合が高かったのに対して、9月衰弱の枯死木では3齢幼虫の割合(48%)が高く、1齢幼虫(10%)も見られた。このため、多くの成虫は材の表面にいたり、材内で蛹室を形成する途中であった。そして、74%の幼虫が摂食を継続していた。

タイプBまたはCの穿入孔にいる幼虫の割合は11月には27.2%であったが、12月には4.1%に減少した。翌年の3月にもその割合は小さく、1.6%であった。冬期に、穿入孔内の幼虫の高い死亡率は観察されなかったので、越冬前に3、4齢幼虫が材内蛹室を完成することが示唆された。

4月上旬には、タイプCの穿入孔にいる幼虫が再び見られるようになり、摂食を再開した幼虫の割合も、6月衰弱の枯死木を除いて、3月より大きくなった。そして、衰弱時期が遅いマツ樹体内の個体群ほど、この割合が大きくなっていった。

蛹化が起こる6月には、衰弱時期にかかわらず、どの枯死木グループにも蛹や時として成虫が見られた。しかし、全個体に対する蛹と成虫の割合は、衰弱時期の遅い枯死木内の個体群ほど小さくなっていった。そして、9月衰弱の枯死木ではかなりの幼虫が摂食を続けていた(第8表)。

8、9月にはどの衰弱時期の枯死木にも脱出孔が観察された。そして、一部の枯死木には生存幼虫が見られ、その数は枯死木の衰弱時期と関係していた。すなわち、6月衰弱の枯死木に生存幼虫はいなかった。それに対して、7、8月に衰弱した枯死木には生存幼虫がいた。しかし、その割合(幼虫数/(幼虫数+脱出成虫数))は8%以下と少なかった。9月衰弱の枯死木では、幼虫の割合が24%もあった。これらの幼虫が調査した翌年に羽化するかどうかを確かめるために、一部の幼虫を室温で飼育した。飼育は10mlのガラス容器に蒸留水で湿らせたアカマツ樹皮の粉末を入れ、その中に1頭ずつ幼虫を埋めた。1981年の8月衰弱の枯死木(No. 15のマツ)から得られた3頭の4齢幼虫と9月衰弱の枯死木(No. 137のマツ)からの1頭の4齢幼虫を飼育した。その結果、1頭は幼虫で死亡したが、3頭は翌年雌成虫になり、2年で成虫になることが証明された。

4. 生活史に関する考察

マツノマダラカミキリは、1年または2年で発育を完了する(e.g. 奥田・柴田、1973; 越智・片桐、1974; 中根、1975; 岸、1977; 吉田・白猪、1978)。また、発育に3年かかる個体も近年報告されたが、産卵時期や発育過程は不明である(斎藤、1985)。石川県における本種の発育期間は1年または2年であり、3年の場合は見つからなかった。そして、大部分の個体が1年で発育を完了した。

本種の発育期間は産卵時期と密接に関係する(e.g. 奥田・柴田、1973)。五十嵐(1977)と滝沢ら(1979)は、遅く産卵されるほど越冬時の幼虫の体重が軽いことを示したが、産卵時期と越冬後の発育生長の関係を調査しなかった。しかし、本研究によって、産卵時期と成虫脱出時までの発育との関係はほぼ明らかになった。すなわち、産卵期初期(6、7月)に産卵された個体群では、冬になるまでに3齢(16~30%)または4齢幼虫(70~84%)となり、材内蛹室を形成してその中にいた。この時の4齢幼虫は黄色のことが多かった。これらの個体は産卵の翌年摂食せずに蛹化羽化した。中期(8月)に産卵された個体群は、越冬直前に3、4齢幼虫になっていたが、そのうち3齢幼虫の割合が大きかった。これらの幼虫は材内に蛹室をつくり、産卵の翌年再摂食せずに蛹化すると考えられた。しかし、少数の個体は韌皮部で越冬し、翌春再び摂食をしてから蛹化した。実際、冬期間(12月から2月)に3、4齢幼虫が韌皮部にもいることが観察されている(富樫、1980)。後期(9月)に産卵された個体群は、越冬直前まで樹皮下で摂食を続けるため、主に韌皮部で越冬

することが多かった。越冬後、これらの個体は再摂食した。そして、地域によって異なったが、一部の個体は産卵の翌年に蛹化羽化し、残りの個体はもう一度幼虫態で越冬した。このように、遅く産卵された幼虫が翌春も摂食を続け、その年に羽化することは、発育期間の延長を避け、単位時間あたりの増殖率の低下を防ぐことを意味する。

4月にタイプCの穿入孔内の幼虫の割合が増加したが、その原因は不明であった。材の表面で越冬した幼虫が越冬後老熟してから材内蛹室を形成するならば、上記の発育パターンに変更はない。しかし、材内蛹室で越冬した幼虫が春に材の表面に出て摂食を再開するならば、幼虫は十分生長していなくても越冬前に材内蛹室を形成することになる。今後、これを明らかにする必要があるだろう。

休眠は生活史の調節機構の一部である。遠田(1975a)と森本(1977)は、野外の越冬幼虫が休眠しており、2月上旬または下旬までに休眠が打破されることを示した。彼らは休眠時の発育ステージと体色を記載しなかったが、遠田(1975)の場合産卵時期(7月)を考慮すると、4齢幼虫(終齢)で材内蛹室の中にいたと判断される。20~30°Cの一定温度条件下で丸太を用いて飼育すると、本種は幼虫で発育を停止する(奥田、1969)。発育の停止は終齢幼虫(4齢)で起こり(遠田、1975)、この時の幼虫は材内蛹室の中にいて(木村、1974; 遠田、1975)摂食を終了しており、その体色は黄色である(木村、1974)。それ故、この発育段階を黄熟期と呼ぶことにすれば、幼虫は4齢黄熟期で休眠するといえる。しかし、25°C、16L8Dの条件下で人工飼料を用いて飼育すると、本種は幼虫で発育を停止せずに羽化する(伊藤、1982)。また、25°C、12L12Dの条件下で樹皮を餌として飼育された、摂食中の乳白色の幼虫を10~15°Cの気温に2箇月間さらすと、加温後幼虫は休眠せずに蛹化することが示唆されている(木村、1974)。これらのことから本種の幼虫休眠の誘起に日長または餌条件あるいはその両者が関係し、低温は休眠前の発育ステージに作用して休眠を誘起させないと考えられる。しかし、日長および餌条件と休眠の誘起の関係やその感受期はまだ明らかにされておらず、休眠を誘起させなくする低温の感受期も不明である。また、樹体内で幼虫が日長を知覚できるかどうか不明である。幼虫の休眠が誘起された場合、休眠は5~15°Cの低温で打破される(木村、1974)。

本種の生活史の調節機構について、岸(1977)は、樹皮下にいる2、3齢幼虫と蛹室未完成の幼虫が越冬後老熟しても休眠離脱に必要な低温に接触できないため、発育に2年を要すると考えた。本研究でも、1、2齢幼虫で越冬する個体は、産卵の翌々年に羽化することが実験的に示された(第7表)。しかし、8月に産卵され、押水や辰口調査地に置かれた個体群には、樹皮下で越冬する3齢幼虫が見られた。それらは越冬後摂食し、たいていその年に羽化した(第4、5表)。このことは岸(1977)の仮説と一致しない。

本種が1、2齢幼虫で越冬すると越冬後幼虫はその年に羽化しないので、その発育に休眠が関係すると考えられるが、3齢幼虫や休眠前の4齢幼虫で越冬すると、越冬後休眠せずに蛹化羽化する。これらのことと上記した休眠の誘起と打破に関する知見から、生活史の調節機構に関して岸(1977)とは異なる仮説を提出できる。すなわち、早く産卵された個体は好適な温度条件下で越冬前に4齢黄熟期に達して休眠に入る。これらは冬期の低温によって休眠が打破される。その後に産卵された個体は休眠前の3、4齢幼虫(黄熟期前)で越冬に入る。これらの幼虫は低温によって休眠を誘起しなくなるため、越冬後に蛹化する。越冬後蛹化するまでに一部の個体は再び摂食を行う。遅く産

卵された個体は1、2 齢幼虫で越冬する。これらの幼虫は低温感受期前であるので、越冬後早く発育しても4 齢黄熟期で休眠する。実際は3 齢または4 齢の幼虫で越冬するので、低温による休眠の回避と打破が起こり、その結果それらは産卵の翌々年に羽化することになる。低温が休眠打破だけでなく、休眠の回避と関係して生活史を調節する機構はドウガネブイブイ *Anomala cuprea* やヒメコガネ *A. rufocuprea* で明らかにされている (FUJIYAMA, 1983)。もっとも、ここで提出された仮説には、休眠誘起の条件やその感受期、休眠回避のための低温の感受期、4 齢黄熟期とその前の発育ステージの越冬後の発育速度や発育零点などの今後解明すべき多くの問題を含んでいる。そして、3 年で羽化する個体の発育過程が明らかになれば、生活史の調節機構について新しい仮説が必要になるかもしれない。

第4章 マツ樹体内のマツノマダラカミキリの生命表と死亡要因

卵から成虫になるまでの生存率は、昆虫の増殖率の決定因子の一つである。そして、生存率は種々の死亡要因の作用様式に依存して変化する。

マツノマダラカミキリは、成虫として枯死木から脱出するまで樹体内で生活する。樹体内における本種の個体数変化の調査 (森本・岩崎、1974、1975；越智・片桐、1979) や生命表の作成 (竹常、1983；在原、1984) によって、脱出までの生存率の変動を決定する key stage が、卵または1、2 齢幼虫から材内蛹室形成前の3、4 齢幼虫までの期間だと結論づけられた。そして、key stage での死亡原因として、幼虫同士の咬み合いや摂食空間の破壊という種内競争 (森本・岩崎、1974、1975；越智・片桐、1979) と天敵昆虫 (竹常、1983；在原、1984) が挙げられた。また、本種の脱出成虫密度や生存率に及ぼす初期密度の影響や各発育ステージでの死亡の起こり方が、マツ林に置かれた丸太や枯死木を用いて調査された (e.g. 森本・岩崎、1974、1975；越智・片桐、1979)。その結果、産卵から穿入孔形成前または材内蛹室形成前までの期間に密度依存的な死亡のあることが示された。しかし、天敵や競争種を排除して脱出成虫密度や生存率に及ぼす初期密度の影響は調査されていない。

ここでは、枯死木内における本種の生存率の変動を理解するために、天敵や競争種を排除して、本種の初期密度、脱出成虫密度および生存率の間の基本的な関係をまず記載した。次に、アカマツ丸太とクロマツ枯死木を用いて本種の生命表を作成し、脱出までの生存率の変動を決定する key stage や各発育ステージでの死亡の密度依存性を検討した。最後に、樹体内における本種の生存率の変動について考察した。

1. アカマツ丸太における脱出成虫密度および生存率に及ぼす自種の産卵かみ跡密度と卵密度の効果

脱出成虫の密度と成虫脱出時までの生存率は卵密度 (それ故、産卵かみ跡密度) や天敵および非生物的要因によって決定されるだろう。ここでは、脱出成虫密度と生存率に及ぼす自種の初期密度や非生物的要因の影響を明らかにした。

(1) 材料と方法

成虫を野外網室で飼育し、1 週間ずつ丸太に産卵させた。各丸太の産卵かみ跡数を記録した後、野外網室 (16メッシュ) に入れ、天敵や競争種から本種個体群を隔離した。そして、産卵の翌年と