

う（橋本・清原、1973）。その後、マツの樹脂滲出の異常があらわれてからしばらくして、個体数が爆発的に増加する（真宮、1975b）。マツノザイセンチュウの樹体内の分布は一様ではなく、極端な場合、分布する部位と分布しない部位が混在する（作山・佐藤、1980）。このため、本研究のように、立木のほぼ同じ位置で測定された個体群密度の変動は、立木全体での個体数変動と一致しないかもしれないが、それを反映すると考えられる。

18～25年生のマツ樹体内の個体群密度変動は真宮ら（1973）と清原・鈴木（1975）によって調べられた。その結果、真宮ら（1973）は、マツの樹脂滲出の停止し始める頃マツノザイセンチュウが部分的にごくわずかしか検出されないが、針葉が萎凋、黄変する頃には各部から検出され、その後密度は増加し、外観的な病徴の目立つ頃から枯死するまでにピークに達して、その後漸減すると述べた。清原・鈴木（1975）も同様の結果を得たが、密度がピークに達した後、急速に減少して100頭/g前後で安定すると述べた。

この研究では密度変動のピークは稀にしか観察されなかった。これは、調査間隔の長いことと1本のマツからのサンプル数の少ないことによって起こったのかもしれない。そして、マツの衰弱時期と無関係に、10月下旬以後または11月以後、樹体内の個体群密度はほぼ安定した（第35図）。つまり、マツノザイセンチュウの密度変動は11月にほとんど終わることが示された。そこで、11、12月の樹体内の密度を衰弱時期の異なるマツ間で比較した。その時の密度は0.0頭/gから13,496.3頭/gまでばらつくため、分散が等しくなるように密度に1を加えて対数変換し、その値を用いて分散分析した。その結果、1980年と1981年の両年とも、6月から9月までに衰弱し始めた枯死木内の密度に有意差はなく、平均100～200頭/gの場合が多かった。もっとも、その中では8月に衰弱し始めた枯死木内の平均密度が最高で、1980年の場合176.8頭/g、1981年の場合561.3頭/gであった。しかし、10月に衰弱し始めた枯死木内の密度は、6月から9月までに衰弱し始めた枯死木の場合に比較して有意に低く、0.3～2.1頭/gであった（ $P<0.01$ または0.001）。

マツノマダラカミキリは、9月までに発生した衰弱木に産卵するが、10月に発生した衰弱木にほとんど産卵しない（第5章2）。そして、枯死木の衰弱時期が6月から9月までならば、樹体内のマツノザイセンチュウ密度の違いは11、12月になくなる。このことから、異なった衰弱時期の枯死木から脱出した成虫の間では、マツノザイセンチュウ初期保持数の変異に大きな違いがないと考えられた。

## 第8章 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

マツノザイセンチュウはマツノマダラカミキリの羽化と同時にその体に移り、成虫の気管の中または翅鞘と胸腹部背面の間に入って運ばれ、成虫の摂食部位からマツの樹体内に侵入する（MAMIYA、1972、1976）。伝播されるマツノザイセンチュウは耐久型幼虫であり、成虫体内で増殖しないため、成虫の日齢とともに体内のマツノザイセンチュウ数は減っていく。樹体内に侵入するマツノザイセンチュウ数がマツの発病に関係する（橋本・讃井、1974）ため、脱出直後の成虫のマツノザイセンチュウ保持数やその伝播過程は、その年の衰弱木発生に大きく関係すると考えられる。

脱出直後の成虫のマツノザイセンチュウ保持数の変異は極めて大きい（e.g. 細田ら、1974；小

林ら、1975)。この変異に材内の含水率が影響する（森本・岩崎、1973;小林ら、1976）が、その他の要因は不明である。単位時間あたりのマツノザイセンチュウ伝播数は成虫の日齢に依存し、1山型（e.g. 遠田、1972;中根、1976）とL字型（岸、1978、1980）のパターンが認められている。しかし、この2型の関係はこれまでに考察されたことがない。成虫に対するマツノザイセンチュウの影響はTOGASHI and SEKIZUKA（1982）とTOGASHI（1985）によって始めて明らかにされた。すなわち、保持したマツノザイセンチュウは成虫の寿命、産卵数およびマツノザイセンチュウ伝播に影響し、その影響の程度は初期保持数によって異なる。しかし、成虫のその他の生理的生態的性質に対する影響や、マツノザイセンチュウに対する成虫の影響は不明のままである。

ここでは、野外成虫のマツノザイセンチュウ保持数の季節的变化をまず示した。次に、マツノザイセンチュウ初期保持数の変異を記載し、それに対する材の含水率と材内のマツノザイセンチュウ密度の影響を検討した。最後に、マツノザイセンチュウの樹体侵入の過程と成虫の寿命に及ぼすマツノザイセンチュウ初期保持数の影響を示し、成虫とマツノザイセンチュウの相互関係を考察した。

### 1. マツノザイセンチュウ保持数の季節的变化

野外における成虫のマツノザイセンチュウ保持数の季節的变化を明らかにするために、3種の個体群動態の調査林分とその周辺クロマツ林で立木をゆすり、成虫を採集した。採集日に成虫をすりつぶして、マツノザイセンチュウ保持数を測定した。その結果、季節が進むにつれて野外成虫のマツノザイセンチュウ保持数は減少することが示された（第35表）。

第35表. マツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ保持数の季節的变化（1980～1984年）

マツノザイ センチュウ 保持数	成虫数			
	6月	7月	8月	9月
0	0	8	4	3
1～9	1	2	1	0
10～99	2	6	2	1
100～999	3	3	1	0
1,000～9,999	3	4	1	0
計	9	23	9	4

### 2. 成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の変異

マツノマダラカミキリの幼虫は衰弱時期の異なる枯死木の幹や枝で摂食し、そこから成虫として脱出する。材の含水率が成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数に影響し（森本・岩崎、1973;小林ら、1976）、枝は幹より乾燥しやすいと考えられるので、成虫の脱出部位とマツノザイセンチュウ初期保持数の間に密接な関係があるかもしれない。ここでは、成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の変異を示し、それと成虫の脱出部位や枯死木の衰弱時期との関係を明らかにした。

#### (1) 材料と方法

1980年から1983年まで、3種の個体群動態の調査林分の枯死木を切って1mの丸太にし、林内に合掌立てにして置いた。1980年には調査林分周辺のクロマツ林の枯死木も切って調査に用いた。11

月に各枯死木からランダムに1、2本の丸太を選び、直径18mmのハンドボーラーを用いて丸太の中央部から材を採取し、マツノザイセンチュウ密度を測定した。翌年の4月下旬～5月上旬に、丸太を鶴来町（石川県林業試験場）に運び、野外の小型網箱に1本ずつ入れた。小型網箱の内のりは24cmまたは30cm×27cm×120cmであった。1981年以後、マツノマダラカミキリ幼虫の加害している太い枝も1本ずつ小型網箱に入れた。5月上旬から8月下旬まで毎日観察を行い、脱出成虫を採集してマツノザイセンチュウ保持数を調査した。

## (2) 結果と考察

幹から脱出した成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の頻度分布を第36表に示した。それによると、初期保持数は0頭から10<sup>5</sup>頭のオーダーまで変化し、その72%が100～99,999頭の範囲に含まれた。4年間の調査で、成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の最大値は雌の場合137,000頭（1983年）、雄の場合150,000頭（1984年）であった。

太い枝から脱出した成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数は100～9,999頭の場合が多く、10,000頭以上の場合は少なかった（第36表）。この相違は、幹に比べて枝は細く、幼虫の摂食によっ

第36表. クロマツ枯死木の幹と枝から脱出したマツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の相違

マツノザイ センチュウ 初期保持数	幹から脱出した成虫数					枝から脱出した成虫数			
	1981	1982	1983	1984	計	1982	1983	1984	計
0	1	4	5	0	10	1	4	1	6
1～9	2	9	9	0	20	5	2	1	8
10～99	5	14	6	3	28	7	0	3	10
100～999	7	30	8	9	54	11	1	8	20
1,000～9,999	12	35	13	4	64	11	2	11	24
10,000～99,999	0	25	14	8	47	2	2	3	7
100,000～999,999	0	2	2	1	5	0	0	0	0
計	27	119	57	25	228	37	11	27	75

第37表. 異なった衰弱時期のクロマツ枯死木から脱出したマツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の相違

マツノザイ センチュウ 初期保持数	幹から脱出した成虫数					枝から脱出した成虫数			
	枯死木の衰弱時期				計	枯死木の衰弱時期			
	6月	7月	8月	9月		6月	7月	8月	計
0	3	3	2	1	9	0	3	3	6
1～9	3	8	7	0	18	0	6	2	8
10～99	4	9	11	1	25	0	7	3	10
100～999	4	15	23	6	48	0	10	10	20
1,000～9,999	5	21	25	10	61	2	10	12	24
10,000～99,999	2	26	12	6	46	1	3	3	7
100,000～999,999	0	4	1	0	5	0	0	0	0
計	21	86	81	24	212	3	39	33	75

て薄い樹皮が一層薄くなり、ところどころに裂け目ができるため、乾燥しやすくなることが原因となったのかも知れない。しかし、幹から脱出した成虫と枝から脱出した成虫の間でマツノザイセンチュウ初期保持数の頻度分布に有意な差はなかった ( $5 \times 2$  の分割表、 $\chi^2 = 7.85$ 、 $0.05 < P < 0.1$ )。

枯死木の衰弱時期別に、脱出成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の頻度分布を第37表に示した。期待頻度が5以上になるように、初期保持数を0～999、1,000～9,999および10,000～99,999の3クラスにまとめ、 $3 \times 4$  の分割表によって統計的検定を行った。その結果、枯死木の衰弱時期は、幹から脱出した成虫の初期保持数の頻度分布に影響することが示された ( $0.01 < P < 0.05$ )。しかし、枝から脱出した成虫を加えて統計的検定を行うと（この場合、0～99、100～999および1,000～99,999の3クラスに分割した）、それは初期保持数の頻度分布に有意な影響を与えないことが示された ( $0.1 < P < 0.2$ )。このことは前章での予測のとおりであった。

### 3. マツノザイセンチュウ初期保持数に関する要因

成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数に対するマツノザイセンチュウの材内密度と材の乾燥の影響を実験的に調査した。

#### (1) 材料と方法

押水町で発生したクロマツ枯死木を1980年8月下旬から10月上旬までに伐倒し、幹を切って丸太にした。伐倒日に丸太を鶴来町へ運び、野外で井桁積みにした。1980年11月29日～12月15日に中央径の異なる52本の丸太を選び、その中央部からハンドボーラーで材を採取し、マツノザイセンチュウ密度を調査した。その後、丸太を合掌立てにして野外に放置した。これらの丸太の平均長は94.1 cm（範囲81.0～126.0 cm）、平均中央径は8.4 cm（範囲5.2～14.5 cm）であった。

1981年4月25日に丸太を小型網箱に1本ずつ入れた。網箱に搬入後、丸太の含水率を変えるために、休日を除く毎日1回散水する区（高含水区）と含水率に手を加えない放任区と、網箱をコンクリートブロックの上に置き、上方を半透明の塩化ビニール板で被って材の乾燥をはかる低含水区の3区を設定した。そして、含水率と材内マツノザイセンチュウ密度によって、丸太を12のグループに分けた（第38表）。各グループには細い丸太から太い丸太までを含むようにした。

脱出成虫を毎日採集し、そのマツノザイセンチュウ保持数を調査した。脱出成虫は25頭だったので、同じ年に調査林分内の枯死木の丸太から脱出した16頭の成虫（本章2）も分析に用いた。これらの丸太も放任区の丸太と同じ場所に同じようにして置いた。

1981年8月下旬に（成虫の脱出期間の終了後）、直径18 mmのハンドボーラーを用いて丸太中央

第38表. マツノザイセンチュウ初期保持数に及ぼす  
要因の解析に用いたクロマツ丸太数

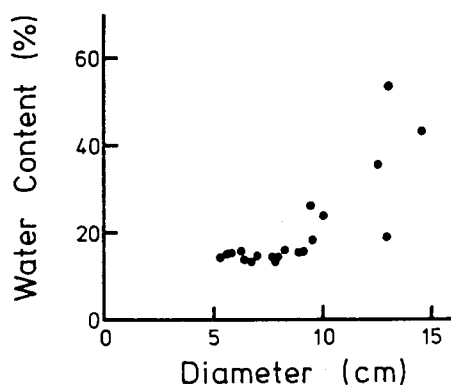
材の 含水率	材内のマツノザイセンチュウ密度 ( / g 材絶乾重 )			
	0.0～9.9	9.9～99.9	99.9～500.0	500.0以上
低	7	4	6	3
中	6	3	4	3
高	6	3	5	2
全 体	19	10	15	8

部の10cm下から材をとった。これは丸太の表面から反対側の表面までの材で、髓を含んでいた。採取直後に材の湿重を計り、その後100°Cで3日間乾燥して乾重を測定した。

## (2) 結果と考察

材内のマツノザイセンチュウ密度は、材の乾重1gあたり0.2頭から3,570頭までばらついた。一方、41頭の成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数には0頭から12,460頭までの違いがあった。

丸太の含水率を $\{(\text{湿重}-\text{乾重})/\text{湿重}\} \times 100$ によって表すと、低含水区は平均20.6% (S.D. = 11.0%)、放任区は40.4% (S.D. = 10.3%)、高含水区は45.7% (S.D. = 8.3%) であり、放任区と高含水区はあまり差がなかった。低含水区では太い丸太ほど含水率が高く、乾燥しにくいことが示された(第37図)。



第37図 屋根付きの網箱内に置かれたクロマツ丸太の中央径と含水率の関係。黒丸は丸太を表す。丸太を4月下旬から網箱に入れて置き、8月下旬にその含水率を測定した。

成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数に1を加え、対数変換して分散分析を行った。その結果、材の含水率(W)と材内のマツノザイセンチュウ密度(B)が共に初期保持数の変動に大きく影響し、その交互作用(W×B)はあまり影響しないことが示された(第39表)。具体的には材の含水率が低い場合または材内のマツノザイセンチュウ密度が低い場合、成虫の初期保持数が一様に少なかった(第40表)。

第39表. マツノザイセンチュウ初期保持数の分散分析

変動因	自由度	平方和	分散	F
材の含水率(W)	2	23.44	11.72	17.90**
材内のマツノザイセンチュウ密度(B)	3	17.20	5.73	8.76**
交互作用(W×B)	6	6.51	1.09	1.66 <sup>***</sup>
誤差	29	18.98	0.65	
全体	40	66.13		

\*\* : 1%水準で有意、\*\*\* : 5%水準で有意差なし。  
マツノザイセンチュウ初期保持数+1を対数変換して分散分析を行った。

第40表. 材の含水率と材内のマツノザイセンチュウ密度の異なる丸太から脱出したマツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の平均値<sup>a</sup>

材内のマツノ ザイセンチュ ウ密度 ( / g 材絶乾重)	材の含水率			平均値
	低	中	高	
0.0 ~ 9.9	0.0	5.8	7.1	5.1
10.0 ~ 99.9	31.9	108.6	116.6	94.2
100.0 ~ 499.9	0.0	587.8	6.6	214.4
500.0 以上	0.0	1,201.3	12,460.4	321.4
平均値	1.0	288.1	23.3	

<sup>a</sup> : マツノザイセンチュウ初期保持数 + 1 を対数変換して平均値を求めた後、それを逆変換して平均値として示した。

材内のマツノザイセンチュウ密度が成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数に関係することが示された。そこで、この実験の放任区の脱出成虫と、1981~1984年に調査林分内の枯死木から脱出した成虫(本章2)について、材内のマツノザイセンチュウ密度と成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の関係を第38図に示した。材内のマツノザイセンチュウ密度が10頭/g以下の場合、成虫の初期保持数は30頭未満で少なかったが、100頭/gになると初期保持数が100,000頭の成虫も出現した。材内のマツノザイセンチュウ密度が100頭/g以上の場合、初期保持数が100,000頭以上の成虫が現われ、変異の幅が大きくなった。

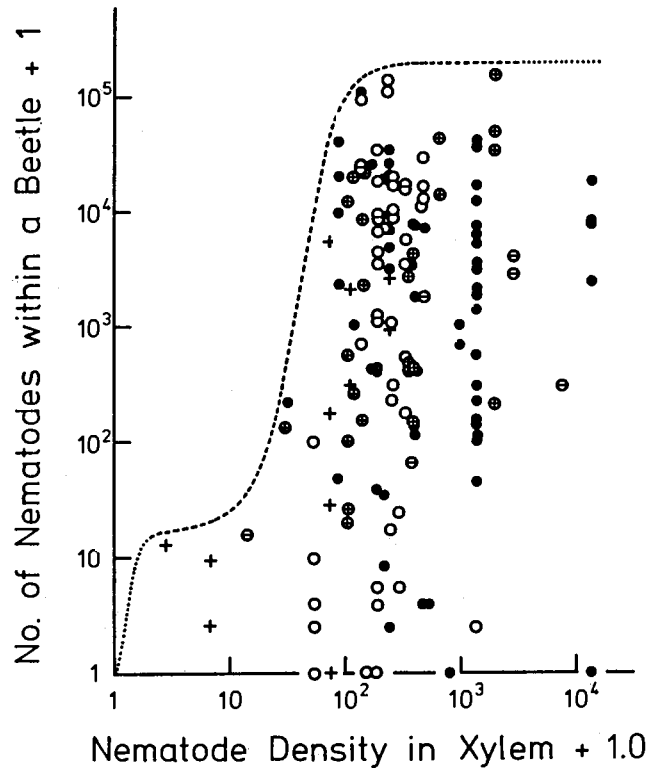
枯死木の丸太を雨や露から防ぎ、地面からも水が浸透しないようにすれば、材がかなり乾燥した。しかし、太い丸太の場合、どうしても材はあまり乾燥しなかった。これに対して雨のかかる丸太の場合、毎日散水しても材の含水率はあまり増加しなかった。また、成虫にマツノザイセンチュウを保持させないために(第6章1)、丸太を剥皮して屋根つきの網室の中に置くと、比較的早くから材が割れて乾燥しやすかった。これらのことから、野外の枯死木や丸太は雨や露によって木口などから水分が補給される一方、樹皮が水分の蒸散を妨げるために、材の含水率が常に高く維持されると考えられた。このように野外では枯死木の材が乾燥しにくいと考えられるので、成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数は、材内のマツノザイセンチュウ密度によってまず大きくその範囲が規定されると考えられる。このことは、枯死木内のマツノザイセンチュウの密度変動を明らかにすることが、マツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数を予測する上で重要なことを示している。

#### 4. 成虫のマツノザイセンチュウ伝播過程と寿命に及ぼすマツノザイセンチュウの影響

マツノマダラカミキリ成虫を個体飼育し、齢別摂食量、齢別のマツノザイセンチュウ伝播数および寿命に及ぼすマツノザイセンチュウ初期保持数の影響を調査した。

##### (1) 材料と方法

1979年に押水町で発生したクロマツ枯死木から脱出した41頭の成虫をこの調査に用いた。翅鞘長の平均値は雌の場合1.57cm (S. D. = 0.18cm)、雄の場合は1.44cm (S. D. = 0.13cm)であった。脱出後1日以内の成虫を、岸(1978)の考案した飼育容器に入れ、直射日光のささない北向きの窓



第38図 材内のマツノザイセンチュウ密度とマツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の関係。供試丸太は調査林分で1980年(○)、1981年(●)、1982年(○)および1983年(⊕)に枯れたクロマツから得られた。各丸太の材内のマツノザイセンチュウ密度は11月に測定した。成虫の初期保持数に及ぼす材の含水率と材内のマツノザイセンチュウ密度の影響を調査した丸太のうち(第8章3)、放任区で得られた結果(+)も図に示した。図中の曲線はマツノザイセンチュウ初期保持数の上限を示し、そのうちの点線部分は推定であることを示す。

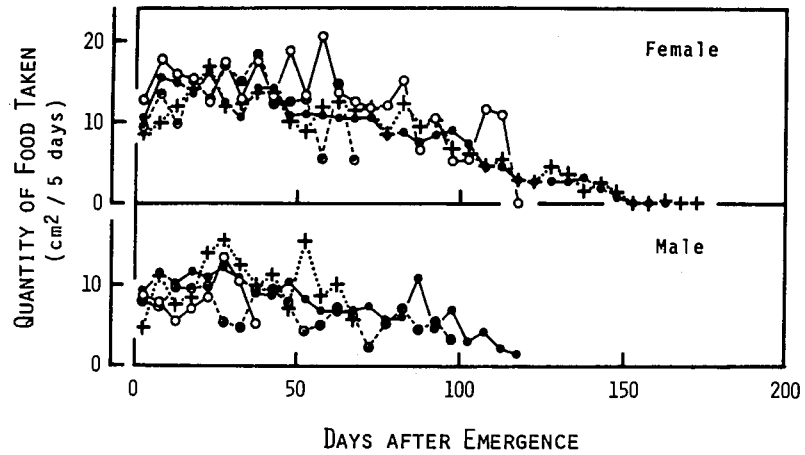
辺に置いた。飼育は室温で行い、餌としてアカマツの2、3年生の枝(長さ12cm)を与えた。枝は5日ごとに取り替えた。枝を交換する時、それまでの枝を蒸留水で洗ってから取り出し、更に容器の内壁も蒸留水で洗った。枝や飼育容器の内壁は3回繰り返し洗った。そして、飼育容器の底にたまった水からマツノザイセンチュウを抽出した。次に、枝に残された食痕の形をトレーシングペーパーに写してから、枝を1~2mmの厚さに輪切りにし、マツノザイセンチュウを抽出した。後に、プラニメーターを用いて食痕の面積を測定した。

毎日観察して成虫の死亡日を記録し、すぐに、死体からマツノザイセンチュウを分離した。

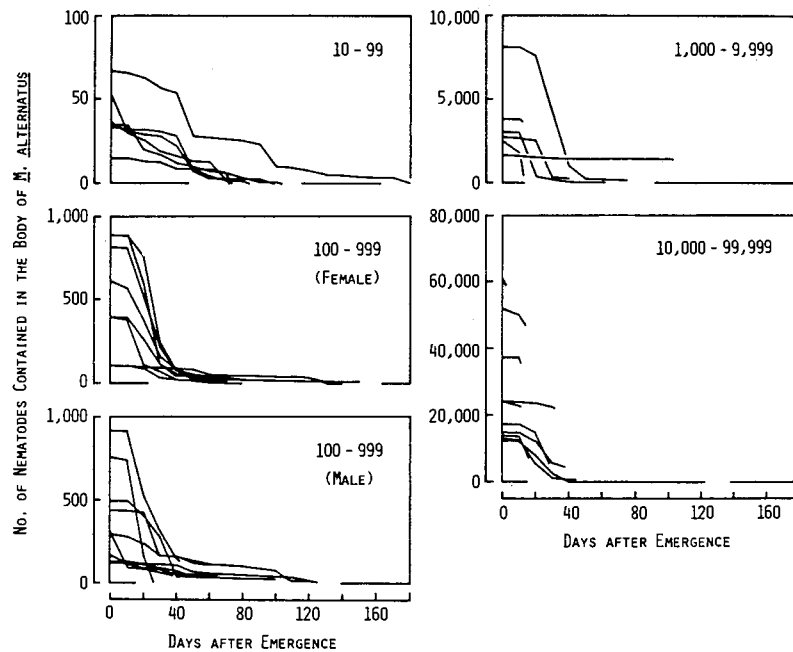
成虫から離れたマツノザイセンチュウ数を、マツの枝に侵入した個体数と侵入できなかった個体数の和として推定した。そして、脱出直後の成虫のマツノザイセンチュウ保持数(初期保持数)を、成虫の体から離脱した個体数と死体に残っている個体数の総和として推定した。この推定法は、マツノザイセンチュウの耐久型幼虫だけがマツノマダラカミキリ成虫によって伝播され、それがマツノマダラカミキリの体内で増殖しないために可能である。

(2) 結果と考察

供試した全成虫がマツノザイセンチュウを保持していた。成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数には、16頭から60,938頭までの違いがあった。初期保持数の違いがマツノマダラカミキリ成虫の生態学的性質や、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に影響するかどうか



第39図 マツノマダラカミキリ成虫の摂食量に及ぼすマツノザイセンチュウ初期保持数の影響。マツノザイセンチュウ初期保持数によって成虫を4つのクラスに分けた。それらのクラスの初期保持数は10~99頭 (+)、100 ~ 999頭 (●)、1,000 ~ 9,999頭 (◎) および10,000~99,999頭 (○) であった。



第40図 マツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ保持数の時間的变化。図中の数字はマツノザイセンチュウ初期保持数のクラスを示す。また、雌雄はマツノマダラカミキリの性を表す。



かを明らかにするために、マツノマダラカミキリ成虫を初期保持数によって4つのクラスに分けた。各クラスの初期保持数は10～99頭、100～999頭、1,000～9,999頭および10,000～99,999頭であった。

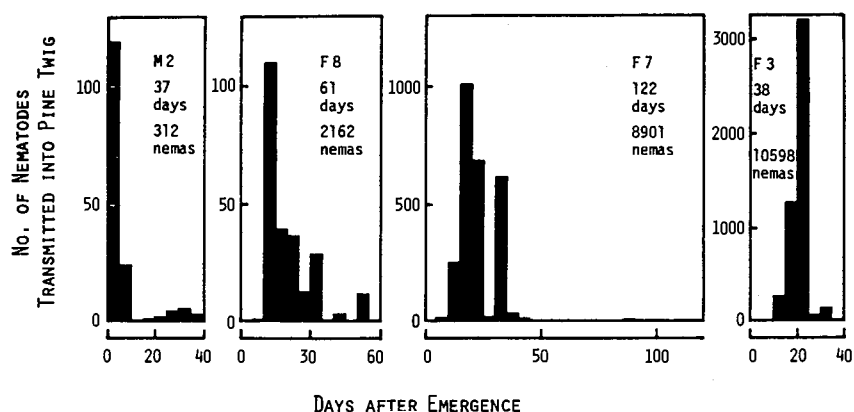
連続する餌換え日の間（5日間）に生存していた同齢のカミキリ成虫の平均摂食量によって齢別摂食量を表し、その変化を初期保持数のクラス別に第39図に示した。5日あたりの摂食量は脱出直後若干少ないが、それから日齢50まではほぼ同じ程度で、その後日齢とともに減少した。雌雄を比較すると、雌の摂食量は各齢とも雄より平均的に多かった。初期保持数が10,000頭以上の雌成虫の摂食量は、初期保持数が10,000頭未満の雌成虫の摂食量より多い傾向にあったが、雄成虫の場合逆の傾向であった。このように成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数と摂食量の関係は雌雄で異なり、一定の関係は見られなかった。このことは、成虫の摂食量がマツノザイセンチュウ初期保持数によってあまり影響されないことを示唆すると考えられた。

成虫のマツノザイセンチュウ保持数は日齢とともに減少する（第40図）。保持数の急激な減少は、丸太から脱出して10日後から40日後の間に観察された。この急激な減少は、マツノザイセンチュウ初期保持数にかかわらず同じ頃に起こった。従って、日齢40の成虫のマツノザイセンチュウ保持数は少なかった。その後、成虫からマツノザイセンチュウは徐々に離脱していった。

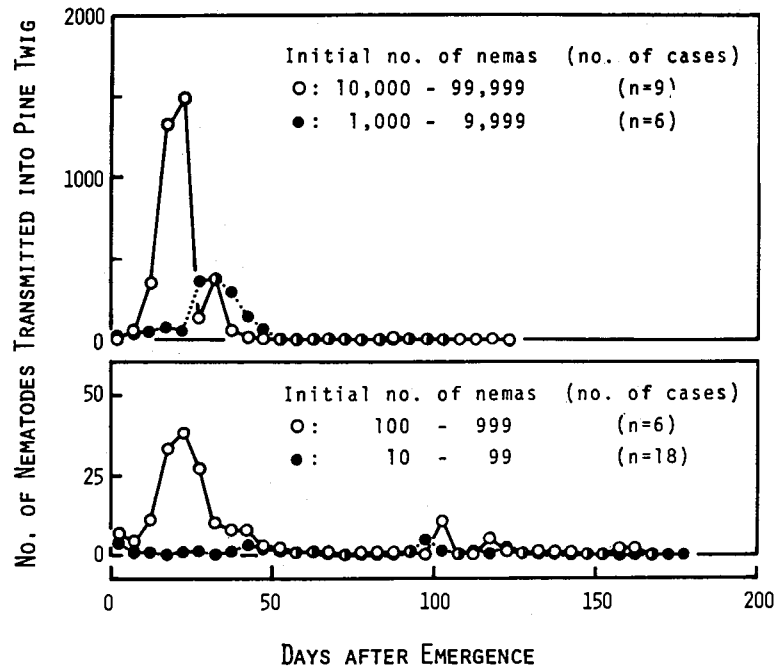
成虫の体から離脱したマツノザイセンチュウの一部は樹体内に侵入する。成虫の齢別のマツノザイセンチュウ伝播数を日齢に対してプロットした曲線（マツノザイセンチュウ伝播曲線）は普通日齢15～25にピークをもつ1山型になる（e.g. 遠田、1972；中根、1976）が、L字型になることもある（岸、1978、1980）。この調査では、1頭の成虫でL字型の伝播曲線が観察され、多数の成虫で1山型の伝播曲線が観察された（第41図）。

各成虫のマツノザイセンチュウ伝播曲線をその初期保持数のクラスごとにまとめ、その平均値によって初期保持数のクラス別の伝播曲線として第42図に示した。この場合の平均値は調査間隔中（5日間）に生存していた同日齢の成虫から樹体内へ侵入したマツノザイセンチュウ数の平均値であった。

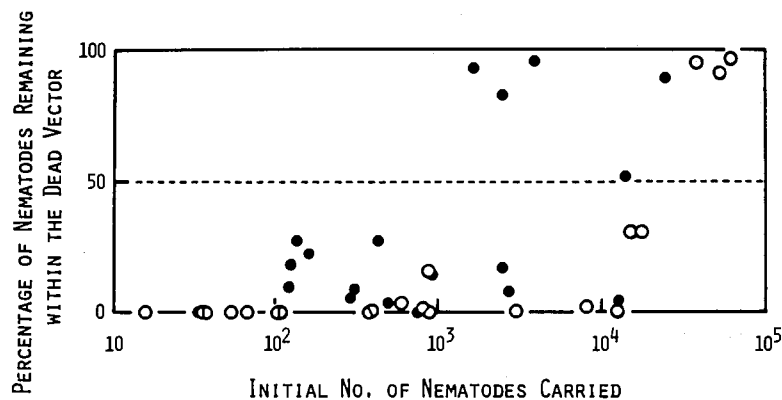
第42図によると、初期保持数が10,000頭以上の成虫の場合、単位時間あたりの伝播数は成虫脱出



第41図 マツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ伝播曲線の例。マツノザイセンチュウの伝播曲線には1山型（F3、F7、F8）とL字型（M2）が観察された。図中のアルファベットと数字は成虫のコード、生存日数およびマツノザイセンチュウ初期保持数を示す。



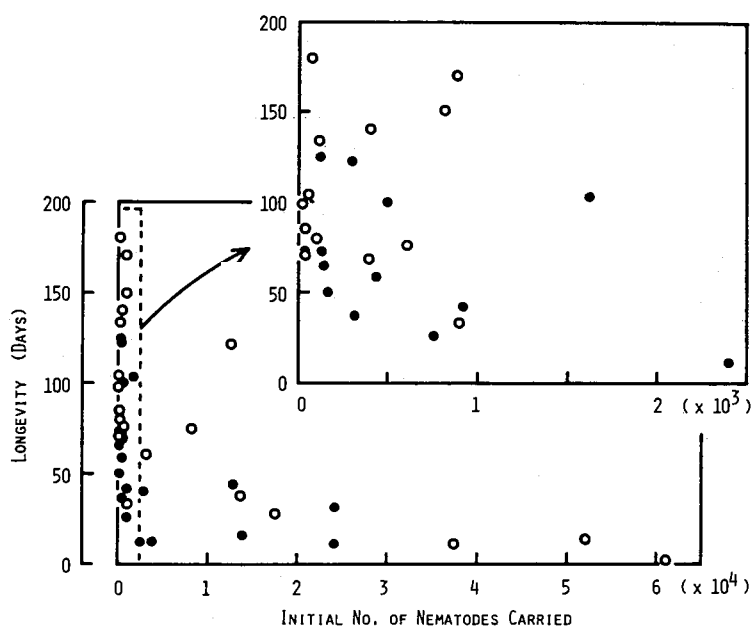
第42図 マツノマダラカミキリ成虫のマツノザイセンチュウ伝播曲線に及ぼす初期保持数の影響。



第43図 マツノマダラカミキリ成虫の死体に残ったマツノザイセンチュウの割合とマツノザイセンチュウ初期保持数の関係。白丸と黒丸はそれぞれ雌と雄を表す。

の約10日後から多くなり、15～25日後にピークに達し、その後急減した。これに対して初期保持数が1,000～9,999頭の成虫の場合、単位時間あたりの伝播数は脱出後25日まで少ないが、脱出後25～40日の間に多くなり、その後減少した。初期保持数が100～999頭の成虫の場合、脱出後15～25日にピークを持つ1山型の伝播曲線になり、初期保持数が10～99頭の成虫の場合、伝播数は極めて少なかった。

成虫が死ぬまでにすべてのマツノザイセンチュウが成虫から離脱する訳ではない。成虫の死体内に残っていたマツノザイセンチュウの割合を初期保持数に対してプロットすると(第43図)、高い残留割合は初期保持数が1,000頭以上の成虫で観察された。特に、初期保持数が20,000頭以上の成虫で残留割合が高かった。このことは、次に述べるように、マツノザイセンチュウ初期保持数の多



第44図 マツノマダラカミキリ成虫の寿命とマツノザイセンチュウ初期保持数の関係。白丸と黒丸はそれぞれ雌と雄を表す。

第41表. マツノマダラカミキリ成虫の寿命の分散分析

変動因	自由度	平方和	分散	F
マツノザイセンチュウ初期保持数(N)	3	27,727.0	9,242.3	5.861**
性(S)	1	7,884.9	7,884.9	5.000*
交互作用(N×S)	3	241.3	80.4	0.051 <sup>***</sup>
誤差	32	50,458.7	1,576.8	
全体	39	86,311.9		

\* : 5%水準で有意。\*\* : 1%水準で有意。\*\*\* : 5%水準で有意差なし。

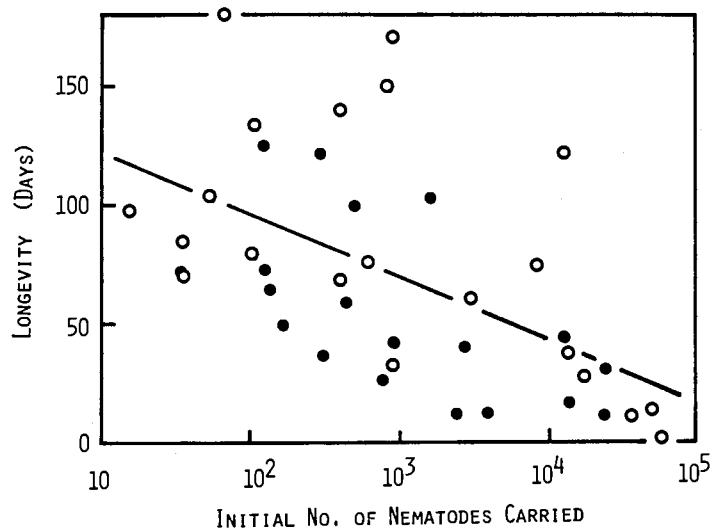
い成虫ほど寿命が短いことに関係していた。

成虫の寿命は2日から180日までの相違があった。成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数と寿命の関係を第44図に示した。第44図から初期保持数の多い成虫は短命であったのに、初期保持数の少ない成虫の寿命は、ばらつきが大きいものの平均的には長命であった。分散分析を行うと、初期保持数が増加するほど成虫の寿命が短くなることと、雌は雄より長命であることが示された(第41、42表)。成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の対数( $\log x$ )と寿命( $y$ )の間に、雌と雄それぞれの場合0.05の水準で、両性を合わせた場合0.01の水準で有意な相関があった(第45図)。回帰直線は次のとおりであった。

$$\begin{aligned} \text{雌: } & y = 161.2 - 26.3 \log x & (r = -0.578) \\ \text{雄: } & y = 132.4 - 26.0 \log x & (r = -0.605) \\ \text{全体: } & y = 147.8 - 26.2 \log x & (r = -0.561) \end{aligned}$$

第42表. マツノザイセンチュウ初期保持数のクラス別の  
マツノダマラカミキリ成虫の寿命と推定産卵数

マツノザイ センチュウ 初期保持数	寿命 (日)									推定 産卵数
	雌			雄			全体			
	標本 数	平均 値	標準 偏差	標本 数	平均 値	標準 偏差	標本 数	平均 値	標準 偏差	
10~99	5	107.6	42.4	1	73	—	6	101.8	40.5	181.3
100~999	8	106.5	48.2	10	69.9	34.9	18	86.2	44.2	162.7
1,000~9,999	2	68.0	9.9	4	41.8	42.9	6	50.5	36.2	142.7
10,000~99,999	6	35.8	44.0	4	25.5	15.0	10	31.7	34.4	49.9



第45図 マツノダマラカミキリ成虫の寿命とマツノザイセンチュウ初期保持数の関係。白丸と黒丸はそれぞれ雌と雄を表す。

遠田 (1975 b) は、成虫の体表が *Ceratocystis* 属のような糸状菌でひどく被われた場合、枯死木から脱出後比較的早く死ぬ傾向があると述べた。本実験では、ただ1頭の雌だけが体表全体をほぼ完全に糸状菌で被われていた。この雌は52,021頭のマツノザイセンチュウを保持し、14日間生存した。他の成虫は糸状菌で体表面を被われていなかった。従って、この実験における成虫の短命を糸状菌の被覆に帰することはできない。

この節では、マツノザイセンチュウ初期保持数が成虫の寿命とマツノザイセンチュウ伝播曲線に影響することを示した。しかし、成虫の他の生理的生態的性質、例えば産卵前期間、平均産卵数、孵化率等に及ぼすマツノザイセンチュウの影響は、今のところわかっていない。また、マツノザイセンチュウに及ぼす成虫の影響もまだ不明のままである。伝播時の成虫とマツノザイセンチュウの相互関係を更に明らかにすることが、材線虫病の伝染病学的な理解に必要である。

## 5. 成虫とマツノザイセンチュウの相互関係についての考察

### (1) 繁殖における成虫個体群内の機能の分化

1頭の成虫から1本のマツに伝播されるマツノザイセンチュウ数は、単位時間あたりの成虫のマツノザイセンチュウ伝播数とそのマツでの滞在時間によって決定される。単位時間あたりのマツノザイセンチュウ伝播数は成虫の日齢とマツノザイセンチュウ初期保持数によって異なる(第42図)。マツでの成虫の平均滞在時間はうっ閉した林で11.5日(1980年)、疎開した林で3.0日(1.4~5.4日)(1981~1983年)であった(第6章5)。また、森本ら(1975)のデータを使って計算すると、成虫の平均滞在時間は、2.2~2.5日と推定された。つまり、第42図の伝播曲線の伝播数の約半数が、その日齢の成虫から1本のマツに伝播される平均マツノザイセンチュウ数と考えられる。従って、初期保持数が10,000頭以上の場合、成虫は最大750頭のマツノザイセンチュウを伝播し、初期保持数が1,000~9,999頭の場合、成虫は最大180頭のマツノザイセンチュウを伝播すると推定される。

接種実験によると、300頭以上のマツノザイセンチュウ耐久型幼虫の接種によってマツは枯死する(橋本・讃井、1974)。それ故、初期保持数が10,000頭以上の成虫は1頭でもマツを枯らす能力があると考えられる。一方、初期保持数が1,000~9,999頭の成虫は単独でマツを枯らすことができないが、複数になるとマツを枯らすことができると考えられる。つまり、初期保持数の多い成虫ほどマツを枯らす能力が高いと考えられる。

しかし、初期保持数の多い成虫は短命のために繁殖期間は短い。このことは雄より雌において明白である。マツノザイセンチュウが成虫の寿命だけに影響を及ぼすと仮定すると、平均産卵数は齢別産卵数(TOGASHI and MAGIRA、1981)と齢別生存率から計算できる(第42表)。その結果、平均産卵数の推定値は、成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数が増加するにつれて減少した。特に初期保持数が10,000頭以上の雌成虫はごく少数の卵しか産めないようであった。

このように、個々の成虫のマツを枯らす能力(子孫の餌(衰弱木)の生産力)と繁殖力の間負の相関は、マツノザイセンチュウ初期保持数によって成虫個体群が機能的に異なった3つのグループ、即ち、子孫のために餌を生産する成虫、繁殖だけに参加する成虫、両者の間で程度は低いが、子孫のための餌も生産し、繁殖にも参加する成虫とに分割されることを示唆する。この3つのグループが材線虫病罹病木の空間分布の動態に果たす役割は、次のように考えられる。まず、初期保持数の多い成虫はシーズン初期に罹病木を発生させるが、それを繁殖に利用しないで死ぬ。この罹病木に産卵や交尾のために飛来した成虫は多数のマツノザイセンチュウを保持しないが、罹病木とその周囲の健全木に集中的に分布をする結果(第6章2)、そこに新たな罹病木を発生させる。

### (2) マツノザイセンチュウ伝播曲線の2型の関係

マツノザイセンチュウ伝播曲線には1山型とL字型がある。また、マツノザイセンチュウの病原性に変異が認められている(清原、1977; 清原ら、1977)。病原性の強いマツノザイセンチュウほどL字型の伝播曲線をとって早くからマツの樹体内に入り、それを衰弱させて増殖することが有利だと考えられる。一方、病原性の弱いマツノザイセンチュウは、自らがマツを衰弱させてその中で増殖することが難しいため、マツノマダラカミキリ成虫が衰弱木を訪れる頃に、樹体内に侵入してその個体群を維持するのが有利であろう。このように、マツノザイセンチュウの病原性と伝播曲線は密接に関係すると考えられるが、この関係はまだ調べられていない。

1976年と1977年にL字型の伝播曲線が観察された茨城県では、その後伝播曲線が1山型に近づ

き、1978年には成虫の脱出後6～10日目に、1979年には11～15日目に伝播のピークが観察された(岸、1980)。この間に茨城県では枯死木の量が激増した(1977年には26,500m<sup>3</sup>、1978年には742,000m<sup>3</sup>)。これに対して、中国および近畿地方のようなかつての激害地では、マツノザイセンチュウの伝播曲線が1山型になっている。もし、マツノザイセンチュウの伝播曲線と病原性の間にここで考えたような関係があるならば、伝播曲線の形と材線虫病の被害歴の関係は、マツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウの大発生の過程で、両種とマツ林が共存できるような共進化が3種の間で起こっていることを示唆しているのかもしれない。

## 第9章 材線虫病罹病木の時間的空間的分布と枯死過程

材線虫病の罹病木の時間的空間的分布の特徴を明らかにすることは、この病気の林内での伝播様式を理解する上で重要である。これまでに、マツノザイセンチュウによる衰弱木の発生活消長(e.g. MAMIYA、1976)や枯死木の発生活消長(e.g. 岸、1980; 佐藤・作山、1982)は野外において調査された。しかし、マツの衰弱時期と枯死過程の関係から衰弱木と枯死木の発生活消長を結びつけて理解しようとした研究はない。また、林内での衰弱木や枯死木の空間分布は個体群生態学的にまだ解析されていない。このため、材線虫病罹病木の時間的空間的分布がマツノマダラカミキリ-マツノザイセンチュウ-マツの相互関係を通してどのように形成されるかということはこれまで理解されていなかった。

ここでは、調査林分で発生した衰弱木の時間的発生パターンと枯死木の死亡原因、枯死木の衰弱時期と枯死過程の関係、および衰弱木の空間分布の季節的変化を明らかにし、これまでの知見に基づいて罹病木の時間的空間的分布の形成過程に関する仮説を提出した。

### 1. 衰弱木の時間的発生パターンと枯死木の死亡原因

材線虫病に罹病したクロマツの発生活消長と罹病木その後の経過を明らかにするために、調査林分の全立木の樹脂滲出機能を調査し、機能の異常なマツを定期的に観察した。また、枯死木の死亡原因を調査した。

#### (1) 材料と方法

樹脂滲出機能の停止は材線虫病の最初の病徴である(MAMIYA、1983)。そこで、小林ら(1971)の方法を改変して、調査林分の全立木の樹脂滲出機能を研究期間中の5月から10月まで毎月調査した。方法は次のとおりであった。毎月上旬にピストル型ホッチキスで長さ13mmの針を全立木の樹幹に打ち込み、樹脂が流れ出した場合健全と判定した。樹脂が流れ出さなかった場合、そのマツに長さ38mmの釘を約1cm打ち込んだ。釘による傷からも樹脂が流れ出さなかった時、直径7mmのポンチを用いて樹皮と形成層を除去し、材を露出した。そして、小田(1967)に従って樹脂滲出の異常を判定した。マツを傷つけた位置は地上0.8～1.5mの樹幹であり、傷をつけてから5～7時間後に観察を行った。釘による調査とポンチによる調査はそれぞれ毎月中旬と下旬に行った。

ポンチによってある月に樹脂滲出が異常だと判定されても、翌月に正常に戻るがあった。このため、異常な状態が継続して観察された最初の月をマツの衰弱時期と判断し、そのようなマツをここでは衰弱木と呼ぶことにする。衰弱木の外観を6月から10月までは毎週1回、11月から5月までは毎月1～3回調査した(本章2の方法参照)。そして、ほとんどすべての葉が変色した後のマ