

風害による餌資源量の増加がヤツバキクイムシの繁殖に及ぼす影響

井口和信

Effects of increased food resources due to a wind-disturbance on reproduction of a spruce bark beetle (*Ips typographus japonicus* NIIJIMA)

Kazunobu IGUCHI

要旨

ヤツバキクイムシの繁殖は、豊富な餌資源が供給される大規模な風害の前後で大きく異なると推測される。そこで本研究では、風害による餌条件の変化が繁殖に及ぼす影響を明らかにするために、フェロモントラップを用いた成虫の発生消長の調査と、エゾマツの伐採木・餌木丸太および風害木における発育と繁殖状況の調査をエゾマツ天然林で行った。風害翌年には餌資源の量が増えた結果、時間的に変化する好適な部位を選択的に利用した結果、母孔密度が減少し、平均母孔長と繁殖率が増加した。母孔あたり産卵数の増加と質の良い餌を利用することによる幼虫の死亡率の減少が、繁殖率の増加の原因と推測された。調査地において、通常、本種は年1化と考えられたが、風害後の1999年には一部年2化が出現した。先行研究の結果をあわせると、大規模な風害により大量の餌資源が発生すると、寄生密度が下がることと、質の良い餌を利用することによって年2化が生じる可能性が示唆された。

キーワード：ヤツバキクイムシ，餌資源量，母孔密度，繁殖率，年2化

Abstract

Reproductive manners of the spruce bark beetle *Ips typographus japonicus* may vary between before and after a large-scale wind-disturbance, which produce a large amount of food resources. To examine the effects of the changes in the abundance of breeding substrates on attack density and reproductive success of the species, I investigated the abundance and reproductive status of *I. typographus japonicus* on the experimentally installed downed logs in a hemiboreal natural forest pre-dominated by *Picea jezoensis* before and after a large-scale wind-disturbance. In the following year of wind disturbance, position utilized by *I. typographus japonicus* changed with season depending on speed of deterioration. The attack density (number of egg galleries per bark area) greatly decreased, whereas length of mother gallery and the reproductive rate (number of survived adults per gallery) increased. Increased number of eggs per gallery

and decreased larval mortality was a possible causes of the increase in reproductive rate. Although *I. typographus japonicus* basically spends one generation per year in the research site, results of this study and previous studies suggested that the 2nd generation appeared in the year following large-scale wind-disturbance. Decreased attack density and high-quality food resources probably induced the partial bivoltine of *I. typographus*

Keywords: Spruce bark beetle (*Ips typographus japonicus*), food resource quantity, egg gallery density, reproductive rate, bivoltine

1. はじめに

ヤツバキクイムシ (*Ips typographus japonicus* NIJIMA, 以下, 本種) は, 北海道・本州・サハリンに分布する。本種の基亜種となるタイリクヤツバキクイムシ (*Ips typographus* Linnaeus) は, ヨーロッパ・シベリア・朝鮮北部に広く分布する。両亜種とも, ヨーロッパとアジアの北方針葉樹林帯のトウヒ属においてしばしば大発生して, 多くの寄主木を枯死させる重要な森林害虫である。本種は, 北海道でエゾマツ (*Picea jezoensis*) が枯死する重要な原因の一つである。本種による枯損木の発生量は, 老齢天然林では林分成長量に匹敵し, 森林施業が行われる天然林ではエゾマツの伐採によって本種が誘引され虫害木が発生することで森林生産力が低下すると指摘されている^{3, 10, 11, 13, 27, 29)}。北海道の森林を代表する針葉樹であるエゾマツの資源量は減少を続けており, 本種の被害による資源量の減少を抑えることは重要な課題である¹²⁾。

本種による虫害木の発生量を予測するためには, 寄生するエゾマツの状態, 寄主への寄生部位と寄生密度, 繁殖率, 化性などの変動要因を明らかにすることが重要である。これまでも, 風害後については, 寄生密度の変化や, 寄生密度が繁殖率に与える影響が報告されている^{2, 30, 31)}。

北海道における本種の繁殖は, 年1世代(1化)と年2世代(2化)の場合がある。化性は個体群増殖率に大きく影響する要因であり, 本種による被害から森林を守る対策を考えるうえでは, 年2化の繁殖が起こる条件を明らかにすることは重要な課題である。

本種の化性については, これまでも多くの報告が見られる。第1世代幼虫の発育期間の気温が低い年や8月の気温が低い年には第1世代成虫は繁殖を行わないか, 行っても第2世代は発育を完了できない^{8, 14, 30, 32, 33)}。その一方, 気象条件に関わらず, 年2世代目の繁殖が少ない, あるいはまったく見られない年や地域もあり²⁶⁾, 気象条件の他に寄生密度による餌条件の違いが化性に影響する可能性が示唆されている⁵⁾。しかし, これらの繁殖調査は大規模な風害後に行われたものがほとんどであり, 風害前における知見は極めて乏しい。豊富な繁殖資源が供給される大規模な風害の後とその前では, 餌資源の量や質が大きく異なるにもかかわらず, 風害の前と後で本種の繁殖状況を比較した研究はわずかしかない。

本研究は, エゾマツ天然林(択伐施業地および非施業地)において, 伐採木・餌木丸太および風害木における本種の繁殖状況を風害前(風害の当年)および風害翌年に行い, 風害発生にともなう餌資源量の増加が, 寄生密度や繁殖率, 化性に与える影響を明らかにすることを目的とした。

ヤツバキクイムシの生態

本種成虫の体長は4mm~5mm, 体幅は約2mmで幼虫態・蛹態での越冬は難しく成虫態で越冬する^{8, 33)}。越冬明け成虫(越冬世代)は, 4月下旬~5月上旬の気温が20℃以上の日に越冬場

所から脱出する^{1,25)}。越冬世代による繁殖は、通常5月下旬～6月上旬に始まり、年に2世代の繁殖が行われる場合は、2世代目の繁殖は8月上旬頃から始まる^{8,33)}。また、本種の越冬世代は、寄生して約1ヶ月たつと穿入孔から脱出して、条件が良い場合には9割以上が再寄生する²⁴⁾。羽化脱出時の性比は1:1である。繁殖行動は最初に雄が食餌木に穿入(穿入孔)して内樹皮に交尾室を作る。通常は交尾室に雌が2個体入り、交尾をして交尾室から樹幹に沿った上下方向へそれぞれ母孔を掘り進めながら産卵する^{7,9,33)}。この結果、繁殖時の雌雄比はおよそ2:1となる。孵化した幼虫は母孔と直角方向に内樹皮と形成層を食い進める(幼虫孔)。やがて幼虫孔の端に蛹室を作りその中で蛹となる。羽化した成虫は蛹室の周囲を後食して成熟する。成熟した成虫は脱出孔を掘って外に出て新たに越冬孔を掘るか、あるいは繁殖した場所で越冬する。Ikemoto and Takai 法による本種第1世代の発育ゼロ点と有効積算温量は、産卵から羽化までが、5.1°C、412.1日度、羽化から脱出までが12.7°C、141.0日度、全発育期間(産卵から脱出まで)が9.8°C、481.9日度で、第1世代の発育には日長は影響しない²²⁾。

2. 方法

2.1) 調査地の概況

調査は北海道の中央部に位置する東京大学北海道演習林(以下、演習林)で行った(図-1)。繁殖状況の調査は択伐施業によって森林伐採を行った場所(以下、択伐跡地)と1940年以前にわずかな伐採が行われ、以降は人為による攪乱がない原生状態に近い前山保存林(面積:1,250ha)内にある大面積長期生態系プロット(面積:36.25ha、以下、保存林)内で行った。択伐跡地での調査は1998年と1999年に、保存林での調査は1999年にそれぞれ実施した(図-1・表-1)。択伐跡地は標高500m～620mの緩やかな北西向き斜面に位置し、エゾマツが優占する天然林である。択伐跡地とその周辺は、1981年の台風15号による激害地であり、風害木9,300m³を搬出処理し、風害木とは別に1983年～1987年の5年間に、本種の加害によるエゾマツ虫害木1,621m³を伐倒処理した³⁴⁾。1997年に149haについて伐採率15%の択伐施業を実施した。伐採前の調査地の林況は、1ha当たりの材積が265m³で、エゾマツが材積割合で30%を占めた。保存林は標高620m～680mに位置する。1ha当たりの材積は420m³で、エゾマツが材積割合で36%を占め、エゾマツ大径木が優占する林分である。風害木は1998年10月18日の暴風によって演習林の各所で局所的に発生した。この風害で大面積長期生態系プロット全体では、454本・559m³の風害木が発生し、そのうちエゾマツが113m³を占め風害前の蓄積に対して2%を占めた。択伐跡地での風害木の発生は保存林よりも小規模であった。なお、本調査では風害木のうち根返り木と元折れ木を調査対象とした。

2.2) フェロモントラップによる捕獲調査(図-1・表-1)

本種成虫の発生消長を明らかにするためのフェロモントラップによる捕獲調査を、1996年～1999年に毎年同じ地点で実施した。A-1～3は標高480m～570mの林道脇に1地点につき1基を設置した(以下、A地域)。周辺の植生は広葉樹ではシナノキが上層を優占し、エゾマツが材積割合で38%を占めた。B-4～6は標高540m～600mの尾根筋に位置する林道の脇に1地点につき1基を設置した(以下、B地域)。周辺の植生は広葉樹ではダケカンバが優占し、エゾマツが材積割合で31%を占めた。隣接するフェロモントラップの間隔は1,000m～1,500mであった。これらに加えて、繁殖調査を行った択伐跡地では1998年と1999年に森林施業の際に32ヶ所設

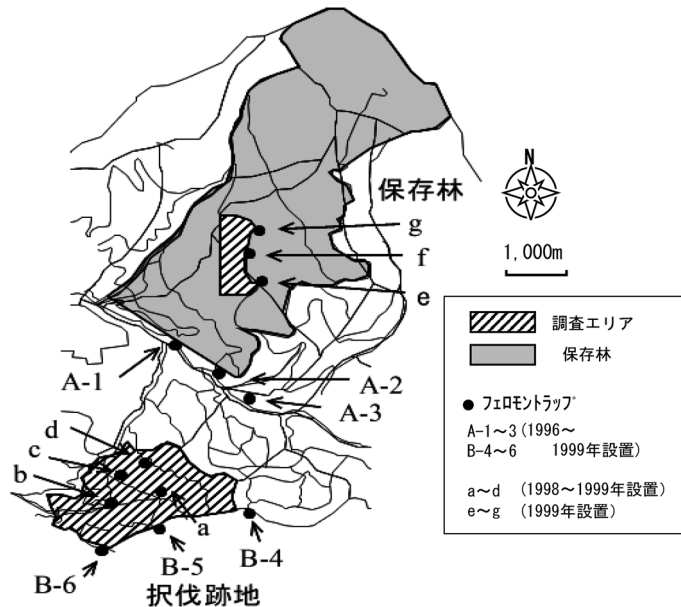


図-1 調査地位置図 (斜線エリアがそれぞれの調査エリア)
保存林では1940年以降伐採が行われていない

表-1 フェロモントラップの設置場所と調査地の概況

トラップ	調査地	調査年	標高 (m)
A1~A3	—	1996~1999	480~570
B1~B4	—	1996~1999	540~600
a~d	択伐跡地 ^{※1, 2}	1998, 1999	500~620
e~g	保存林 ^{※2}	1999	620~680

※1 1997年に伐採率15%の択伐施業を実施。

※2 1998年10月18日に風害木が発生。

定された土場のうち4ヶ所 (a~d) に1基ずつ設置した。1999年には保存林内にある林道沿いに約500mの間隔で3基 (e~g) を増設した。使用した合成フェロモンのディスプレイは、IPSLURE (BORREGAARDIND, LTD社製, ノルウェー) である。トラップは暗渠用排水パイプ (外周径12.5cm, 長さ135cm) に、本種が通過できる小穴が約900個開いた筒型形状のものを使用した (図-2)²⁾。トラップは雪解け直後 (1996年5月9日, 1997年4月24日, 1998年4月24日, 1999年5月8日) に設置し、捕獲虫のみられなくなった9月中旬に撤去した。捕獲用のボトルには、水を300ccほど入れ界面活性剤として液体洗剤を数滴加えた。合成フェロモンのディスプレイは、捕獲期間の中間にあたる7月上旬に新しいものと交換した。捕獲虫の回収は基本的に約2週間おきに行い、回収したサンプルは水洗いした後に本種のみを選別して、乾燥機で乾燥後に無作為に選んだ100個体と全ての個体の重量を測定して捕獲個体数を推定 ((全重量/100個体重量) × 100) した。

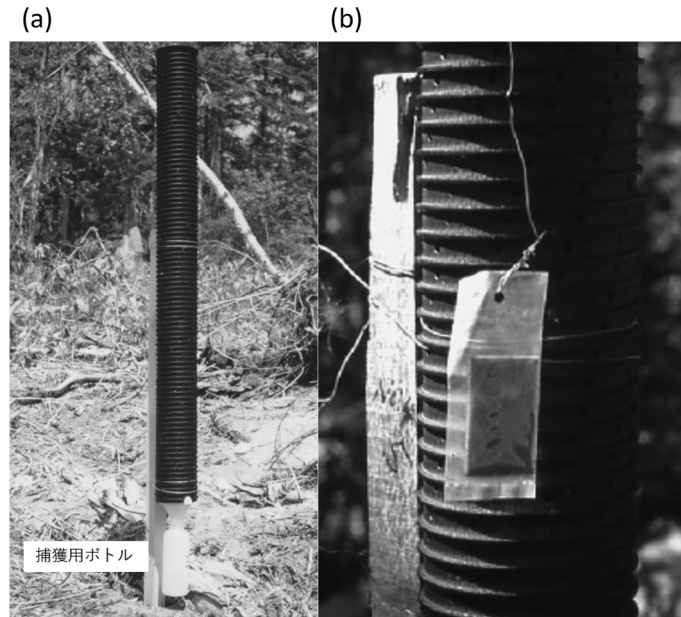


図-2 ヤツバキクイムシ捕獲用のフェロモントラップ
 (a) 暗渠用排水パイプを加工したトラップと捕獲用ボトル
 (b) 合成フェロモンのデイスペンサー

2.3) 発育および繁殖状況調査 (表-2)

1998年の発育および繁殖状況を調べるため、1998年5月22日、6月26日および7月25日に択伐跡地において、エゾマツ生立木を1本ずつ伐倒した(調査木1~3)。さらに、1998年4月下旬に調査地内に単木で発生したエゾマツ風害木を調査木4とした。次世代虫の発育状況調査は5月下旬~8月中旬まで、基本的に約1週間間隔で各調査木から25cm×20cmの樹皮を1~2ヶ所剥皮し、穿入孔、卵、幼虫、蛹、新成虫、脱出孔の数を記録して発育状況とした。繁殖状況の調査は、調査木1と調査木4において7月下旬~9月中旬にかけて25cm×20cmの樹皮を5枚ずつ剥皮し、穿入孔数、母孔数、母孔長(産卵が認められない部分は除外した)、蛹数、次世代成虫数および脱出孔数をそれぞれ記録した。なお、調査木2では8月上旬には幼虫のみが確認されたため、その後も観察を続け、次世代虫の9割以上が蛹や成虫となった9月中旬に繁殖状況の調査を行った。また、繁殖部位から脱出した第1世代成虫の行動を観察するために、7月25日時点で第1世代虫が成虫となり繁殖部位からの脱出がないことを確認した調査木1からと7月25日に新たに伐倒し本種の寄生がないことを確認した調査木3から長さ80cmの丸太をそれぞれ3本ずつ採材し、択伐跡地内に設置した網室に入れた。網室に入れた調査木1と調査木3の丸太は、10月6日に樹皮を剥皮して第1世代成虫の状況を観察した。

1999年の調査は、択伐跡地では1998年10月18日に発生したエゾマツ風害木から採材した3mの丸太3本(調査丸太I区)と1999年7月1日に調査地内に単木で発生したエゾマツ風害木を調査木5とした。保存林の調査では1998年10月18日に発生した風害木から任意に選定したエゾマツ3本(調査木6~8)と、エゾマツ風害木から採材した3mの丸太7本を調査丸太II区とした。それに加え、繁殖部位から脱出した次世代成虫の行動を観察する目的で、1999年8

表-2 発育および繁殖状況を調査した丸太と調査木の概要

調査年 調査地	調査木	DBH (cm)	風害発生ないし伐倒日	備考
1998年				
択伐跡地				
	調査木1	22	1998年5月22日	伐倒
	調査木2	18	1998年6月26日	伐倒
	調査木3	18	1998年7月25日	伐倒
	調査木4	56	1998年4月下旬	単木で発生, 根返り木
1999年				
択伐跡地				
	調査丸太Ⅰ区	64	1998年10月18日	丸太3本
	調査木5	56	1999年 7月 1日	単木で発生, 元折れ木
保存林				
	調査木6	52	1998年10月18日	元折れ木
	調査木7	80	1998年10月18日	元折れ木
	調査木8	52	1998年10月18日	根返り木
	調査丸太Ⅱ区	64・68 ^{※1}	1998年10月18日	丸太7本
	調査丸太Ⅲ区	20	1999年 8月 1日	伐採木から丸太4本を採材

※1 DBH64cm, およびDBH68cmの風害木からそれぞれ丸太3本と4本を採材

月1日に伐倒したエゾマツから採材した80cmの丸太4本(調査丸太Ⅲ区)を調査地に近い林道脇の開けた場所に設置した(表-2)。次世代虫の発育状況の調査は、択伐跡地では調査丸太Ⅰ区と調査木5において、保存林では調査丸太Ⅱ区において、5月下旬～10月上旬まで1998年と同様の方法で行った。ただし、調査丸太Ⅲ区については1週間おきの発育状況の記録は行わなかった。繁殖状況の調査は、7月中旬～10月下旬まで各調査木から25cm×20cmの樹皮を2枚～10枚を剥皮し1998年と同様の調査を行った。1998年には行わなかった調査として、本種成虫が穿孔した時期を明らかにするため、調査木6～8は1m間隔で調査丸太Ⅲ区では丸太1本に1ヶ所ずつ25cm×20cmの調査枠を設定し、基本的に約1週間間隔で、新たな穿孔孔にピンを立てて増加した数を記録した。

過去の報告^{2, 8, 10, 23, 28, 30～33)}にならい、本報告でも寄生密度は単位面積当たりの母孔密度とした。繁殖状況については、穿孔孔確認初日の時期によって、6月中旬以前(越冬世代成虫の1回目の繁殖:以後, 前期), 7月上旬(越冬世代成虫の再寄生による2回目の繁殖:同, 中期), 8月上旬(第1世代成虫による繁殖:同, 後期)に分けて検討した。7月上旬頃に卵と蛹や脱出前の新成虫が一つのサンプル内にあるなど、越冬世代の越冬明け直後の繁殖と再寄生による繁殖が混在していると推測された場合は、繁殖率などの集計から除外した。新成虫数は、前期と中期の繁殖については、新成虫数と脱出孔数に蛹数を加えたのに対し、後期の繁殖については蛹数を加えなかった。その理由は、前者では調査時に蛹だった個体もシーズン内に羽化するものと積算温量から推定されたのに対し、後者では越冬前までに羽化できないと推定され、その場合は越冬中に死亡するためである。孔道内の親世代成虫と新成虫は、目視により世代を判別した。脱出孔数は、一つの脱出孔を複数の個体が利用した可能性はあるが、それを確認することができないため

脱出孔一つを成虫1個体として扱った。繁殖率は過去の研究^{2, 8, 10, 23, 28, 30~33)}にならい, 「新成虫数/母孔数」で計算した。

1998年と1999年の寄生密度の指標である母孔密度と, 平均母孔長および繁殖率の関係を線形回帰分析によって解析した。その際, 後食が著しく母孔長の計測ができなかった試料のデータは除いた。

2.4) 気温データ

気温データは, 演習林の山部樹木園(標高230m)における1996年~1999年の気象観測データを利用した^{18~21)}。成虫の飛来数などの検討を行う目的で, 各月の平均気温と日平均気温の積算値を求めた。また, 第1世代の成虫の羽化時期と脱出時期を気温から予測するために, Ikemoto and Takai 法による発育ゼロ点5℃と10℃の有効積算温量を1996年~1999年の各年について計算した。第2世代虫の発育を予測する目的で, 有効積算温量が新成虫が脱出する481.9日度(発育ゼロ点10℃)を超えた日を起点として, 再度発育ゼロ点5℃の積算温量を計算した。なお, 気象観測地と調査地との標高差(約400m)を考慮して, 解析の際には気温遞減率を0.6℃/100mとして2.4℃を減じた値を用いた。

3. 結果

3.1) 気温と有効積算温量

表-3に, 1996年~1999年の各調査年の気温の集計値として, 月平均気温, 日平均気温の各月の積算値を示した。また, 参考資料として, 附図-1に各年の4月~10月の平均気温の推移を示す。4月と5月の気温は, 1996年が最も低く1999年がそれに続いた。逆に, 1998年は最も高かった。6月の気温は, 1997年と1998年の上旬が低めであった。1999年は高めに推移して積算値は432℃と4年間で最高であった。7月の気温は, 1997年が積算値596℃と他の年より高かった。8月の気温は, 1997年の中旬に日平均気温が10℃近くまで下がる日があった。1999年は積算値629℃と他の年より高かった。9月の気温は1997年が積算値348℃と他の年より低かった。

発育ゼロ点が5℃と10℃のときの有効積算温量を図-3に示した。産卵から羽化までに必要な有効積算温量を超えたのは, 1996年から1999年の各年で, それぞれ7月7日, 7月3日, 6月28日, 7月4日であった(図-3(a))。成虫脱出までに必要な有効積算温量を超えたのは, それぞれ8月18日, 8月6日, 8月19日, 8月6日であった(図-3(b))。この日を起点として計算した, 第2世代の発育のために必要な有効積算温量を超えたのは, 10月13日, 9月22日, 9月27日, 9月4日であった(図-3(a))。

表-3 4月から10月の各月の平均気温と日平均気温の積算(日度)値(1996年~1999年)

	1996			1997			1998			1999		
	月平均 気温(℃)	積算温量(日度) 月積算	累計	月平均 気温(℃)	積算温量(日度) 月積算	累計	月平均 気温(℃)	積算温量(日度) 月積算	累計	月平均 気温(℃)	積算温量(日度) 月積算	累計
4月	1.0	29	29	2.6	77	77	5.5	164	164	2.2	65	65
5月	7.0	216	245	8.0	247	324	10.2	316	480	7.6	235	299
6月	12.8	385	630	13.4	402	726	12.2	365	845	14.4	432	731
7月	17.3	537	1,167	19.2	596	1,322	16.9	525	1,370	18.4	569	1,300
8月	16.9	525	1,691	15.8	489	1,811	16.8	521	1,892	20.3	629	1,929
9月	12.7	382	2,073	11.6	348	2,159	14.4	431	2,323	14.1	422	2,351
10月	6.3	195	2,268	5.1	158	2,317	7.4	230	2,552	6.3	195	2,546

東京大学北海道演習林山部樹木園(標高230m)における観測データから-2.4℃(標高差400m分)の補正を行った

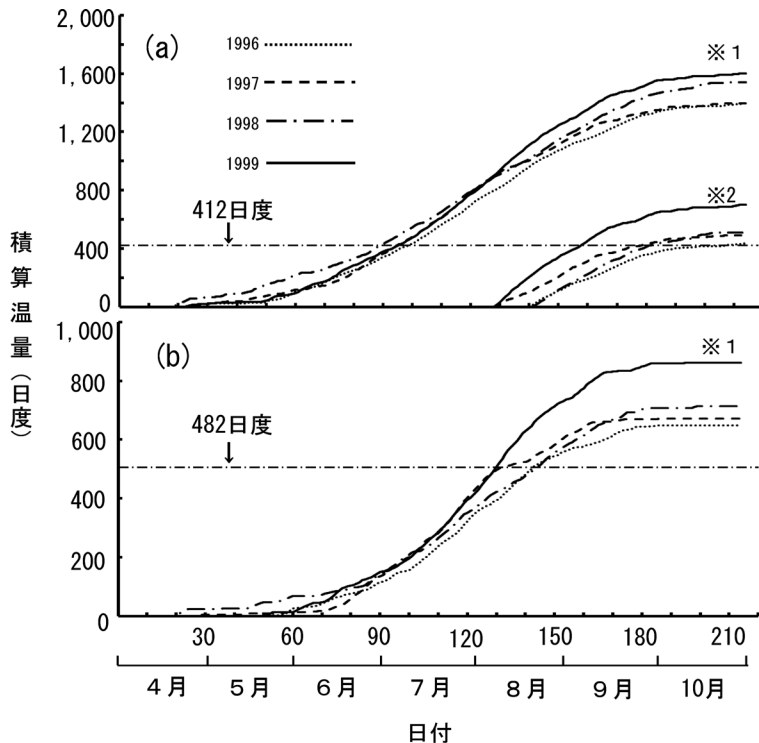


図-3 1996年～1999年4月～10月の有効積算温度の推移

(a) 発育ゼロ点 5°C (b) 発育ゼロ点 10°C

※1 起点日：4月1日 ※2 起点日：発育ゼロ点 10°C の有効積算温度が 482 日度を越えた日

3.2) フェロモントラップによる捕獲成虫 (附表-1)

各年におけるフェロモントラップ (A-1～3, B-4～6) の捕獲数の季節消長を図-4に示す。1996年は1回目の回収 (5月23日) でいずれのトラップでも捕獲が認められなかった。A地域では6月中旬をピークとする一山型の変化がみられた。8月以降は8月14日に合計2個体の捕獲があった。B地域もA地域とほぼ同様の捕獲消長を示したが、A地域に比べるとピークが不明瞭であった。8月以降は、9月10日に2個体の捕獲があった。トラップあたりの平均総捕獲数はA地域が4,206個体、B地域が1,227個体と、A地域がB地域の3.4倍であった。1997年は、5月16日から捕獲が認められたが、ピークは1996年よりもむしろ遅かった。特にB地域では7月上旬まで多くの個体が捕獲された。その一方で、8月以降はまったく捕獲がなかった。トラップあたりの平均総捕獲数はA地域が10,520個体、B地域が7,428個体で、A地域がB地域の1.4倍であった。両地域とも4年間で最も多かった。1998年は、1回目回収の5月8日から多くの捕獲数が認められ、捕獲数のピークも4年間で最も早かった。両地域ともに6月にいったん捕獲数が減少したあと、ふたたび増えたために、二山型の捕獲消長を示した。8月以降の捕獲は、最終回収日の9月4日に、B地域で1個体の捕獲がみられたのみであった。トラップあたりの平均総捕獲数は、A地域が6,607個体、B地域が2,343個体で、A地域がB地域の2.8倍であった。1999年は最初の回収日である5月22日の捕獲数が少なかったが (A地域:4個体, B地域:1個体),

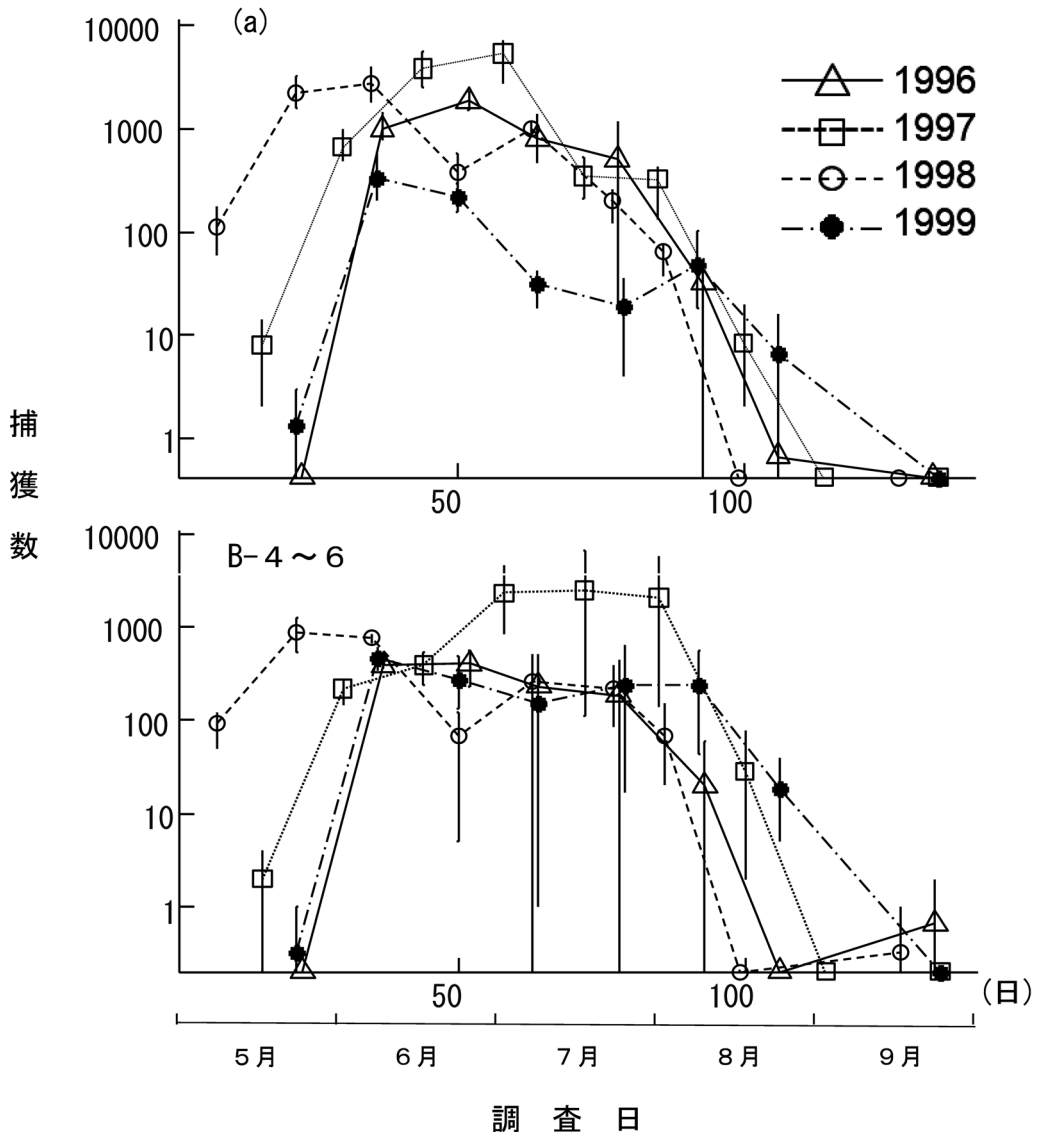


図-4 フェロモントラップによるヤツバキタイムシ捕獲数の季節消長（1996年～1999年）（マークは平均値，エラーバーは最大値と最小値を示す）
 横軸の数字は5月1日を1とした日数
 (a) A-1～3 (b) B-4～6

2回目の回収日である6月5日に捕獲のピークがみられた。A地域では7月31日に二つ目の低いピーク（49個体）がみられた。B地域も、二つのピークがみられたが、A地域に比べると最初のピークの後の減少が緩やかで、二つ目のピークの個体数が241個体と多かった。二つ目のピークは7月17日だったが、次の回収日（7月31日）にも、それに近い捕獲数（239個体）を示した。これは、B-5とB-6ではA地域と同様の捕獲消長を示したのに対し、B-4では7月17日に一つ

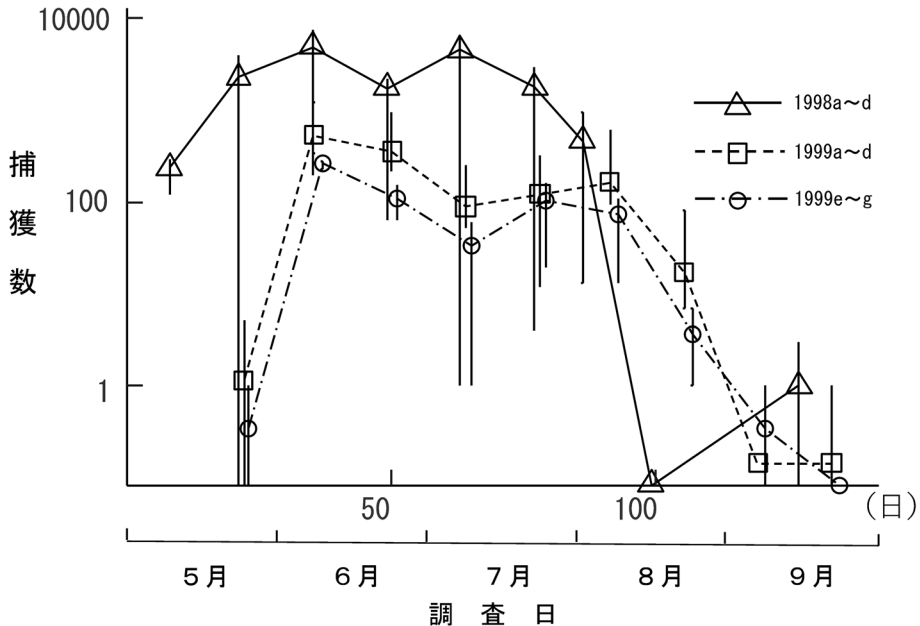


図-5 フェロモントラップ (a~d, e~g) によるヤツバキイムシの捕獲数の季節消長 (1998年, 1999年) (マークは平均値, エラーバーは最大値と最小値を示す)
横軸の数字は5月1日を1とした日数

目のピークを上回る捕獲数があり、二つのピークの間で最も少なかった7月3日でも384個体の捕獲がみられたことによる。また、他の年とは異なり、8月14日の回収でもA地域で20個体、B地域では56個体の捕獲をみた。トラップあたりの平均総捕獲数はA地域が660個体、B地域が1,394個体と両地域とも4年間で最も少なかったが、とくにA地域での減少が顕著で、この年にのみB地域の捕獲数がA地域よりも多かった。

択伐跡地 (a~d:1998年, 1999年) と保存林 (e~g:1999年) に設置したフェロモントラップによる捕獲数の季節消長を図-5に示す。1998年の択伐跡地では、A, B地域と同様の捕獲消長を示した。すなわち、1回目回収の5月8日から多くの捕獲数が認められ、6月上旬と7月上旬にピークがある二山型であった。8月以降の捕獲は、最後の回収日である9月4日に4個体捕獲されたのみであった。トラップあたりの平均総捕獲数は16,003個体であった。この捕獲数は、他のトラップ (A-1~3, B-4~6) の3.5倍であった。1999年は、択伐跡地・保存林ともに、前述のB地域と同様の捕獲消長を示した。すなわち、6月上旬と7月中下旬に二つ目のピークが認められたが、捕獲数は最初のピークの方が多かった。8月以降については、8月14日の回収において、択伐跡地で108個体、保存林で11個体の捕獲があり、最後の回収日である9月11日は択伐跡地でのみ1個体の捕獲があった。トラップあたりの平均総捕獲数は、択伐跡地で1,800個体、保存林で581個体と、択伐跡地の捕獲数は保存林の3.1倍であった。択伐跡地における比較では、1998年の捕獲数が1999年の8.9倍であった。

3.3) 寄生部位の季節変動

表-4に根際からの距離で表した穿入部位の季節変動を示す。新しい穿入数は6月上旬に鋭い

表-4 穿孔部位の地際からの距離の季節変動 (1999年) (調査木6~8)

根際からの 距離 (m)	日付															合計	
	5/29	6/5	6/12	6/17	6/26	7/3	7/10	7/19	7/24	8/1	8/8	8/14	8/21	8/28	9/4		9/11
調査木6																	
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	3
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	3
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	2
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	3
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	4
16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	4
17	-	1	3	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	6
調査木7																	
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
15	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-	3
16	-	-	-	2	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
17	-	-	2	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
19	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
20	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2
21	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
22	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
23	-	6	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
24	-	9	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
25	-	8	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
調査木8																	
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	3
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	4
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	3
6	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3	-	-	-	7
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2	-	-	-	4
8	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	3	-	-	-	-	-	4
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	-	-	-	-	4
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	-	-	-	-	5
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	2
12	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	1	1	-	-	-	5
13	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	4
14	-	-	1	-	-	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	5
15	-	5	1	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	9

ピークと8月上旬~中旬にかけて緩いピークがある二山型となった。穿孔部位も時期によって変化した。6月~7月上旬には幹の中間部より上部に集中していたが、季節の進行とともに幹の下部が穿孔を受けるようになった。

表-5 穿入孔および樹皮下における次世代虫の各発育段階と脱出孔の初見日

調査木No.	伐採・風害発生日	穿入孔	母孔	卵	幼虫	蛹	成虫	脱出孔
1998年								
調査木1	1998年5月22日	5月25日	6月4日	6月4日	6月19日	7月10日	7月24日	9月4日
調査木2	1998年6月26日	7月15日	7月24日	7月24日	8月7日	8月14日	9月4日	9月11日
調査木3	1998年7月25日	※1						
調査木3の丸太 (網室)	1998年7月25日	10月6日	※2					
調査木4 (風害木)	1998年4月下旬	5月22日	5月29日	6月4日	6月12日	7月10日	7月15日	8月14日
1999年								
調査丸太Ⅰ区 (2本)	1998年10月18日	6月5日	6月12日	6月12日	6月12日	7月3日	7月19日	8月1日
調査丸太Ⅰ区 (1本)	1998年10月18日	8月8日	8月8日	8月8日	8月13日	9月11日	9月11日	-
調査木5	1999年7月1日	7月3日	7月3日	7月3日	7月10日	8月13日	8月13日	8月21日
調査丸太Ⅱ区	1998年10月18日	6月5日	6月5日	6月12日	6月17日	7月24日	7月24日	8月1日
調査丸太Ⅲ区 (3本)	1999年8月1日	8月7日	8月7日	8月7日	※3			
調査丸太Ⅲ区 (1本)	1999年8月1日	※1						

※1 調査期間中に穿入孔は認められなかった。

※2 穿孔後に繁殖行動は認められなかった。

※3 産卵を確認した以降、生育状況の調査は行わなかった。

3.4) 樹皮下での発育経過 (附表-2)

剥皮サンプル調査によって調べた穿入孔および次世代虫の各発育段階と脱出孔の初見日を表-5に示す。

1998年に最初に穿孔が認められたのは、調査木1と調査木4は5月下旬(それぞれ5月25日と5月22日)、調査木2は7月15日であった。調査木3では調査期間中に穿入孔は確認できなかった。穿孔が認められたすべての調査木で、産卵は母孔の確認と同時か1週間後に、幼虫は産卵の1~2週間後に、蛹は産卵の3~5週間後に、羽化は産卵の6~7週間後に確認された。脱出孔の初見日は、調査木によって8月14日から9月11日までばらつきがあった。調査木1からとった丸太と同じ網室へ7月25日に入れた調査木3の丸太では、10月6日に新たな穿入孔5個に本種成虫がそれぞれ1個体ずつ確認された。5個体のうち、3個体は約10mmの孔を掘って内樹皮に、残り2個体は外樹皮と内樹皮にまたがって掘った穴に潜り込んだ状態であった。どの個体も繁殖を行った形跡はなかった。また、調査木1と調査木4で調べた結果、10月6日の時点で、82%の第1世代成虫が樹皮下に残っていた。

1999年は、択伐跡地の調査丸太Ⅰ区(1998年10月風害木)の2本と保存林の調査丸太Ⅱ区(1998年10月風害木)のすべての丸太で6月5日に、択伐跡地の調査木5(1999年7月1日風害木)は7月3日に穿入孔が確認された。択伐跡地の調査丸太Ⅰ区の残り1本および保存林の調査丸太Ⅲ区(1999年8月1日伐採)3本については、8月8日に穿入孔が確認された。調査丸太Ⅲ区の残り1本については調査期間中に穿入孔は確認されなかった。産卵が穿入孔の1週間後に確認された調査丸太Ⅱ区を除くと、ほかでは産卵と穿入孔は初見日が同じだった。幼虫は産卵と同時か次の調査で確認された。蛹は産卵の4~6週間後に確認された。羽化は産卵の5~6週間後に確認された。脱出孔の初見日は、調査木丸太Ⅰ区(2本)と調査木丸太Ⅱ区では8月1日、調査木5では8月21日であった。

図-6に1998年と1999年の次世代虫の発育段階別割合を示す。1998年については、5月下旬に穿入孔を確認し6月5日に産卵を確認した調査木1(1998年5月22日伐倒)と調査木4(1998年4月風害木)の平均値を示した(図-6(a))。1998年は6月4日に産卵が確認され、1週間

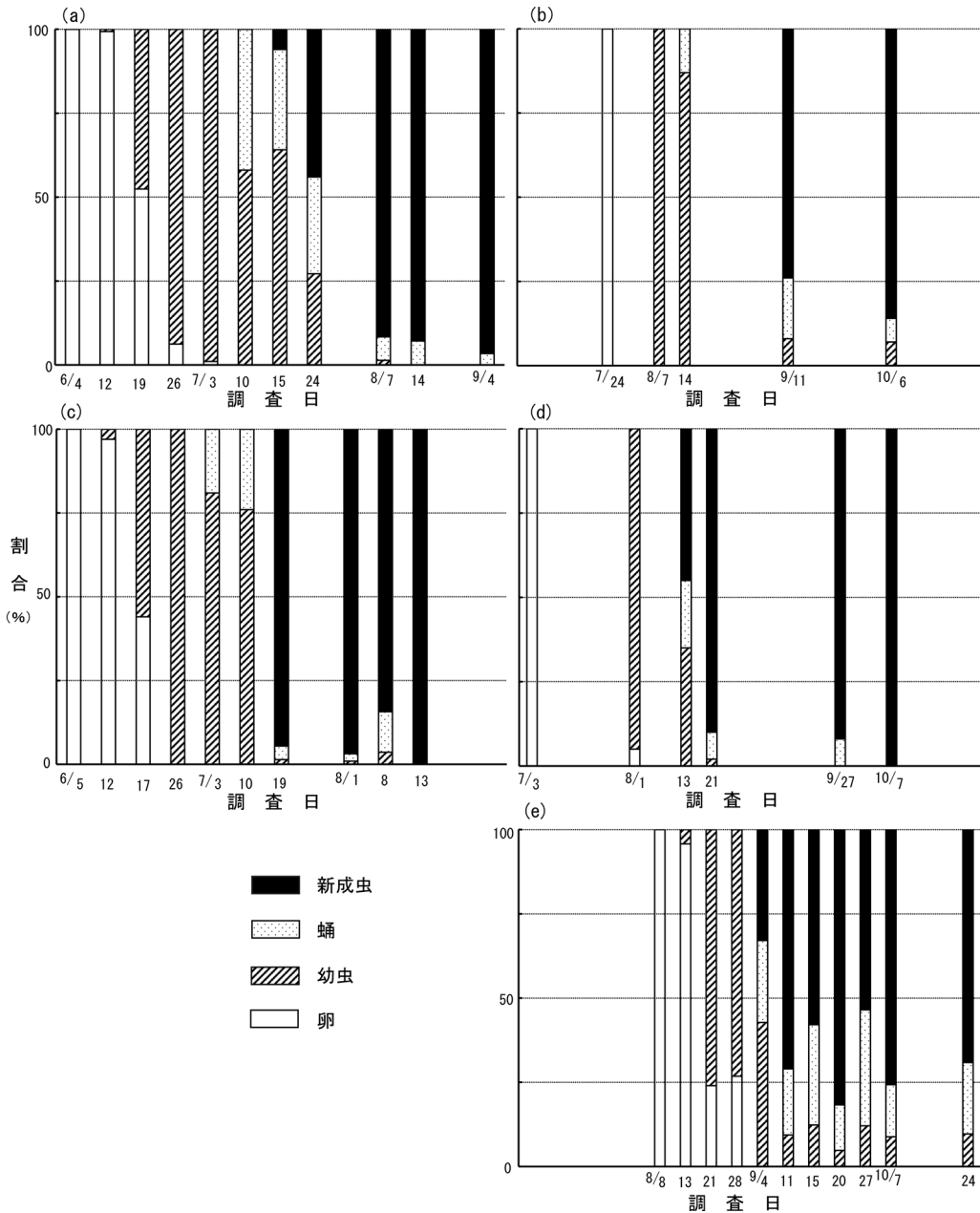


図-6 樹皮下でのヤツバキタイムシ次世代虫の発育段階別割合 (1998年, 1999年)
 (a) 1998年前期繁殖 (調査木1と調査木4の平均値)
 (b) 1998年中期繁殖 (調査木2)
 (c) 1999年前期繁殖 (調査丸太I区と調査丸太II区の平均値)
 (d) 1999年中期繁殖 (調査木5)
 (e) 1999年後期繁殖 (調査丸太I区)

表-6 ヤツバキタイムシの寄生時期別の繁殖パラメーター (1998年～1999年)

調査年	寄生 調査地	調査木	穿入孔密度 (個/m ²)	母孔密度 (本/m ²)	母孔長 (mm/m ²)	新成虫 ^{※1} (頭/m ²)	繁殖率 ^{※2}
1998年							
択伐跡地							
	前期	調査木1	380	740	29,024	284	0.39
	前期	調査木4	236	432	16,564	652	1.70
	中期	調査木2	40	100	4,180	1,180	11.80
1999年							
択伐跡地							
	前期	調査丸太Ⅰ区	188	372	17,596	4,548	12.46
	中期	調査木5	71	169	6,993	2,374	14.78
	後期	調査丸太Ⅰ区	53	120	5,980	2,820	22.89
保存林							
	前期	調査木7	83	150	6,552	2,070	13.90
	前期	調査木8	93	167	7,910	2,933	17.70
	前期	調査丸太Ⅱ区	88	156	8,648	4,004	25.64
	中期	調査丸太Ⅱ区	40	30	2,110	680	20.00
	後期	調査木6	52	98	4,427	1,887	21.82
	後期	調査木7	40	80	4,360	2,010	24.30
	後期	調査木8	71	140	7,337	3,143	23.03
	後期	調査丸太Ⅲ区	73	153	6,693	3,190	20.15

※1 前期と中期は蛹・次世代成虫と脱出孔の合計。後期は、次世代成虫と脱出孔の合計。

※2 新成虫数/母孔数

後の6月12日には1%が孵化していた。7月3日には99%が幼虫で確認され残りの1%は卵であった。7月10日には58%が幼虫、42%が蛹であった。7月15日に新成虫が最初に確認され、その時点の発育段階別の割合は幼虫64%、蛹30%、新成虫6%であった。中期の繁殖では、8月7日に幼虫1%、蛹7%、新成虫92%であった。9月4日には、蛹3%、新成虫97%であった。中期に繁殖した調査木2では9月11日に74%が羽化していたが、10月6日の段階でも幼虫や蛹が14%みられた(図-6(b))。

1999年については、前期の繁殖では、6月5日に産卵を確認し、6月12日には3%が幼虫で残りは卵であった(図-6(c))。6月26日にはすべてが幼虫だったが、7月3日には19%が蛹になり、7月10日には蛹が24%に増えたが、両日とも残りは幼虫だった。7月19日には新成虫が最初に確認され、幼虫1%、蛹4%、新成虫95%であった。8月14日にはすべて新成虫であった。脱出孔は調査丸太Ⅱ区では7月31日、調査丸太Ⅰ区(1本)では8月7日に確認された。脱出孔1個を成虫1個体として計算すると、10月26日の段階で75%の新成虫が繁殖部の樹皮下に残っていた。中期の繁殖では、7月3日に産卵が確認され、7月31日には95%が孵化していた(図-6(d))。8月14日には幼虫35%、蛹20%、新成虫45%であった。8月21日には幼虫2%、蛹8%、新成虫90%であった。9月27日には蛹8%、新成虫92%であった。10月6日にはすべて新成虫であった。10月23日の段階で62%の新成虫が繁殖部の樹皮下に残っていた。後期の繁殖では、産卵の1週間後の8月13日には9%が幼虫であった(図-6(e))。8月28日には27%

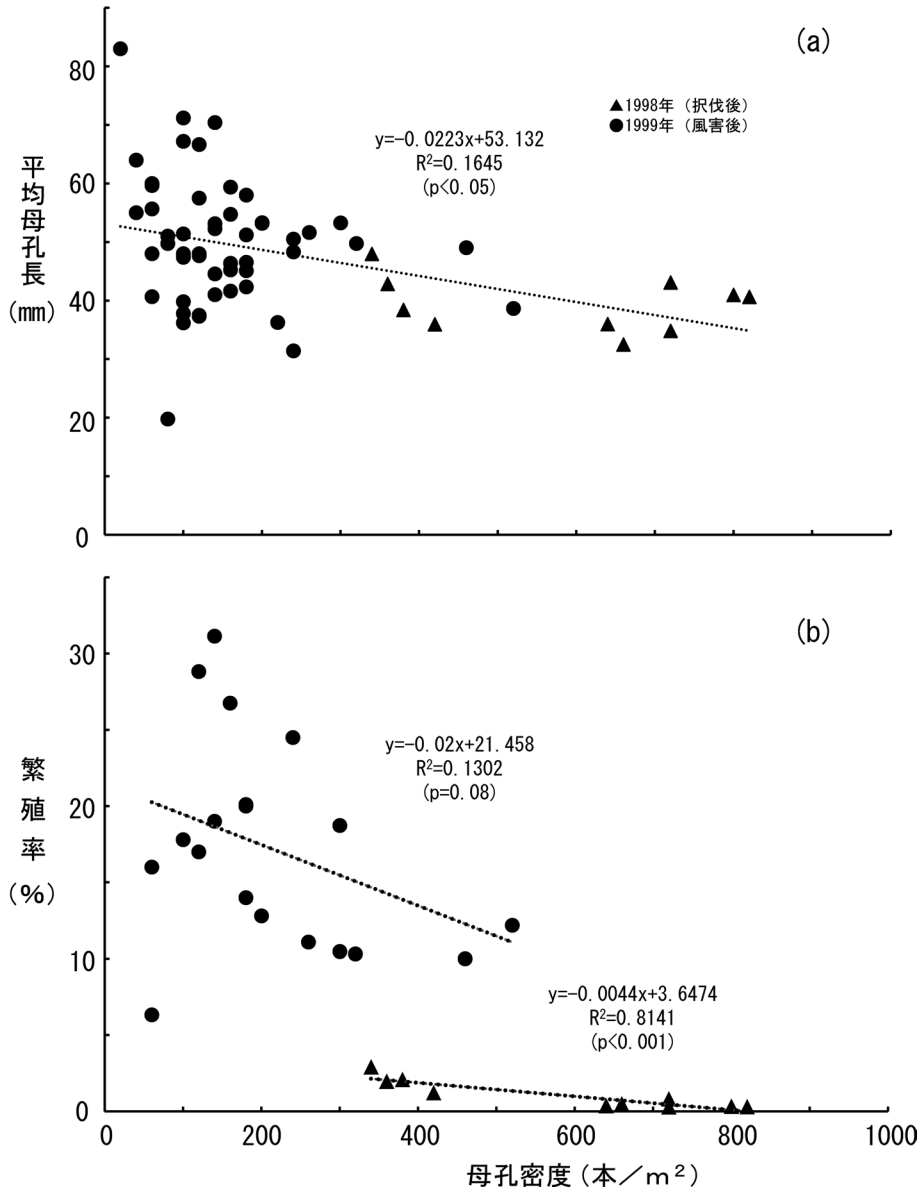


図-7 前期 (6月中旬以前) の繁殖による母孔密度と繁殖パラメーターの関係
(a) 平均母孔長 (b) 母孔密度

が卵で73%が幼虫であった。9月4日には43%が幼虫、24%が蛹、33%が新成虫であった。その後は、新成虫の割合が増え、脱出孔も9月11日に最初に確認されたが、10月24日でも幼虫10%、蛹21%、新成虫69%であった。なお、保存林の調査丸太Ⅲ区の3本については発育経過を調査しなかったが、10月6日時点で幼虫12%、蛹33%、新成虫55%で脱出孔は確認されなかった。

3.5) 繁殖パラメーター (附表-3)

1998年と1999年の繁殖状況について調査木・調査丸太ごとに平均した結果を表-6に示す。1998年は、前期繁殖では、母孔密度は432～740本/m²、繁殖率は0.39～1.70であった。それに対し、中期繁殖では、母孔密度は100本/m²、繁殖率11.80と、母孔密度が低く繁殖率が高かった。1999年は、前期繁殖では、母孔密度は150～372本/m²、繁殖率は12.5～25.6であった。中期繁殖では、母孔密度は30～169本/m²、繁殖率は14.8～20.0であった。後期繁殖では、母孔密度は80～153本/m²、繁殖率は20.2～24.3であった。樹皮サンプル単位での平均値は、母孔密度は、前期は213本/m²、中期は138本/m²、後期は119本/m²だった。一方で、繁殖率は、前期は17.2、中期は15.9、後期は22.3だった。ただし、保存林と比べると択伐跡地の前期繁殖では、母孔密度が2.4倍高く繁殖率が35%低かった。

前期繁殖における母孔密度と平均母孔長および繁殖率との関係を図-7に示す。1999年に比べると1998年は母孔密度が高く平均母孔長は短かった(図-7(a))。母孔密度と平均母孔長の相関関係は、各年別々に解析すると有意ではなかったが、2年分のデータで解析すると有意な負の相関が認められた($p<0.05$)。また、両年の母孔密度が重なっているあたりにも両年の平均母孔長に大きなギャップは認められなかった。一方で、母孔密度と繁殖率の関係は、同程度の母孔密度(約400本/m²)で比較すると1998年よりも1999年の方が繁殖率が高く、両年の間で大きなギャップが認められた(図-7(b))。1998年には両者の間に有意な負の相関が認められたのに対し($p<0.05$)、1999年は母孔密度が高くなると繁殖率が低くなる傾向はみられたが、回帰係数の傾きは有意ではなかった($p=0.08$)。

4. 考察

春先のフェロモントラップによる捕獲数は気温の影響を強く受けていた(表-3, 図-4)。1996年のみ5月にフェロモントラップの捕獲が認められなかったが、1996年は4月と5月の気温が4年間で最も低かった。1999年も5月の捕獲数が少なかったが、同様に4月と5月の気温が低かった。逆に、4月と5月の気温が高かった1998年は、5月上旬から多くの個体が捕獲された。

風害や択伐施業などの大きな攪乱がない場合、フェロモントラップによる本種の捕獲数はあまり変化しない¹⁷⁾。しかし、エゾマツ風害木が発生するとこれに本種が誘引されるため、フェロモントラップの誘引力が相対的に低下して捕獲数が減少する^{2,7)}。したがって、本研究で、1996年～1998年に比べ、風害翌年の1999年にフェロモントラップの捕獲数が大きく減少した(図-4, 5)のは、多くの新規風害木が発生したことによりフェロモントラップの誘引力が相対的に低下したことが原因と考えられた。

一方で、択伐施業後には、本種の個体数が増えエゾマツの立木枯損が発生することが報告されている^{13,17,25,27)}。択伐施業による攪乱直後の土場跡(択伐跡地)に設置したトラップ(a～d)が、他のトラップ(A-1～3, B-4～6, 保存林(e～g))よりも、捕獲数で3倍以上多かったのは、択伐施業にともなうエゾマツの残材などを利用して本種の個体数が増加したことが原因と考えられた。また、択伐跡地における1999年の越冬世代成虫の繁殖は、保存林に比べ母孔密度が2倍以上高く、繁殖率はやや低かったが(表-6)、これも1997年の択伐施業の影響によって、択伐跡地の方が保存林よりも本種の個体群密度が高かったことが原因と考えられた。このように、択伐施業が本種の翌年の繁殖率や2年後の寄生密度に影響していた。

1998年に比べて、風害翌年の1999年は母孔密度が大きく減少したが(図-7)、これも大量に発生したエゾマツ風害木によって餌資源量が相対的に豊富にあったことが原因と考えられた。母孔密度と繁殖率の間には負の相関があるため(図-7)、母孔密度の低下が、1999年に繁殖率が高くなった原因の一つであると考えられた。

大規模な風害の翌年には、樹幹の中間部から梢端部に近い部分から寄生が開始され、年2化の繁殖が観察されたという報告があるが³⁰⁾、本研究でも、1999年に、6月~7月には樹幹の上部に穿孔がみられたのに対し、8月の穿孔は6月~7月に利用されていなかった下部にみられた(表-4)。樹幹の下部に比べ上部は直径が小さく樹皮も薄いことに加え、地面(根)からの距離が遠いため、乾燥の進行や防御反応が弱くなるのが早いことが、樹幹の上部から穿孔をうけた原因と考えられた。餌資源が豊富にある大規模な風害の翌年には、穿入部位を選び好みして利用するため穿入孔は集中分布を示すという報告があるが^{2,6,26)}、大発生翌年の穿孔部位の季節変化は、餌資源が豊富にある条件の良い部分のみを選び好みして利用した結果であると考えられた。実際、1998年に比べると、越冬世代虫の産卵による第1世代虫の繁殖率が、1999年の方が16.4倍(17.2/1.05)高かったことや、同程度の母孔密度(約400本/m²)でも1999年の繁殖率が高かったこと(図-7)は、1999年には繁殖に適した部分を選択的に利用していた仮説を支持している。また、1998年は母孔密度が高くなると有意に繁殖率が低くなったのに対し、1999年は負の相関は有意ではなかった結果も(図-7)、資源量が相対的に豊富だった1999年には過密による種内競争が働かないように親成虫が穿孔部位を選択していた仮説を支持している。逆に、餌資源量が少なかった年(1998年)には、本種の繁殖にとって条件の悪い部分も利用せざるを得ず、かつ、比較的條件の良い部分では寄生密度が高くなって種内競争によって繁殖率が低くなったものと考えられる。

次に、年2化について考察する。

1998年に前期繁殖で産卵された第1世代虫は、7月15日の時点で一部は羽化して成虫となっていたが、脱出が最初に確認されたのは8月14日であった(表-5)。7月上中旬にはフェロモントラップで多くの個体が捕獲され(図-4,5)、6月26日に新たに伐採した調査木2への穿入が7月15日に確認されたが(表-5)、上記の結果からこれらは1回目の繁殖を終えて脱出した越冬世代成虫による再寄生と考えられた。また、7月25日に伐採した調査木3は8月には穿孔に適した状態になっていたものと推測されるが、本種の穿孔は確認されず、調査木1と調査木3の一部を同一の網室内に入れた実験でも越冬準備行動による穿入が調査木3に観察されたのみで繁殖は確認されなかった。また、8月以降はフェロモントラップに捕獲された個体は無かった。これらの結果から、1998年には年1化のみで第2世代は生じなかった可能性が高い。

1999年には、7月1日に発生した風害木(調査木5)に7月3日に産卵が確認された。しかし、この時点では調査丸太I区(2本)と調査丸太II区ともに、第1世代成虫の脱出孔が確認されていなかったことから(表-5)、この繁殖行動も越冬世代成虫による再寄生と考えられた。一方、1999年のみ8月中旬にフェロモントラップによる捕獲が認められた。先述したように、4月・5月の低温によって1999年は捕獲消長の始まりが1998年より2週間遅れた(図-4,5)。しかし、6月の気温は4年間で1999年がもっと高く6月下旬で積算温量は4年間で2番目まで高くなっていたことから(表-3)、春先の低温の影響により発生消長全体がそのまま後ろにずれた可能性は低いものと考えられた。1999年には8月1日の調査では、調査丸太I区(2本)調査丸太II区で第1世代成虫の脱出孔が確認されたことから(表-5)、8月14日にトラップに捕獲された

成虫の多くは第1世代成虫であったものと考えられ、1999年のみ8月にフェロモントラップによる捕獲が多かった原因も、この年のみ第1世代成虫の夏の脱出が認められたことが関係しているものと考えられた。また、調査丸太I区(1本)と調査丸太III区において、8月上中旬に確認された新たな穿入孔と繁殖も(表-5)、第1世代成虫による繁殖が含まれているものと考えられた。10月24日時点で、第2世代の個体のうち幼虫と蛹の割合が31%あったことから(図-6)、2化を完了できた第2世代虫は約7割と推定された。それでも、第2世代と推測される1999年後期の繁殖率は20倍以上であったことから(表-6)、2化を経過することによる個体群増加への寄与は大きい。

これまで、本種の化性の年変動に影響する要因としては気象条件、特に気温が重要と考えられてきた^{8,33)}。1999年の8月の気温が1998年に比べると高温であったこと(表-3)は、至近要因として、第1世代成虫の繁殖のための脱出を促進して、2化を生じる要因として働いた可能性がある。新成虫脱出までの有効積算温量(482日度、発育ゼロ点10℃)を超えたのも1998年には8月19日だったのに対して、1999年は8月6日であった(図-3(b))。以前より指摘されているとおり、風害後などに林冠が開いた林分では、直射日光により日最高気温が高くなるため¹⁵⁾、風害が日射量の増加を通して間接的に気温条件に影響し2化繁殖を引き起こした³⁰⁾可能性もある。

1999年には2化の繁殖が一部で生じ、7月下旬に90%以上、8月中旬にはすべての第1世代虫が羽化していた。加えて、8月と9月の気温も高く推移し、8月6日(脱出までの有効積算温量を超えた日)を起点として計算された発育ゼロ点5℃の積算温量は、9月4日には羽化までに必要な有効積算温量(412日度²²⁾)を超えていた(図-3)。それにも関わらず、越冬前となる秋の調査では第1世代成虫の75%が繁殖部の樹皮下に残り越冬を迎えていた(図-6)。この結果は、気温以外の要因が2化繁殖に影響していたことを示唆している。

演習林の位置する富良野周辺における著者の観察では、本種は通常年1化である。しかし、風害翌年には年2化が報告されている²⁾。1981年の台風15号の翌年の調査では、8月上旬から第2世代の繁殖が観察され、6月上旬~7月下旬までに作られた穿入孔と比較して、8月以降に作られた穿入孔数は4倍以上であったとする報告もある¹⁶⁾。1959年には、ヨーロッパトウヒの風害木で低密度ではあるが2化繁殖が確認されている¹⁴⁾。また、1954年洞爺丸台風後の上川・十勝地域における調査でも、風害翌年の1955年は極端な冷夏だったのにもかかわらず、2化の繁殖が一部完了したが、それ以降の3年間は1955年よりも夏季の気温が高かったのにもかかわらず2化の繁殖は確認できなかった^{6,30)}。これらの先行研究と本研究の結果を比較すると、夏の気温に関係なく風害の翌年に年2化が発生するという共通点が認められる。

そこで、風害による餌資源の量と質の改善が2化繁殖に関係している可能性について考察する。産卵数は母孔長に比例するため²⁾、平均母孔長が長かった1999年の方が(図-7(a))、母孔あたりの産卵数が多かったものと推定され、繁殖率が高くなった原因の一つと考えられた。しかし、両年の間母孔密度に重なりがみられた周辺(約400本/m²)を比較すると、平均母孔長にはギャップがみられなかったのに対し、繁殖率には大きなギャップがみられ、同程度の母孔密度で比較しても1999年の方が繁殖率が高かった(図-7(b))。これらの結果は、1998年に比べ1999年の方が幼虫期の死亡率が低かったことを示している。前述したとおり、風害の翌年には、時間的に変化する好適な部位のみを利用していることから、1999年には利用した部位の餌の質が良かったことが死亡率が低くなった原因の一つと考えられた。また、1998年には、第1世代成虫の一

部が繁殖木から脱出して越冬準備のためにほかの寄主個体に穿入したが、そもそも第1世代虫が發育した木の栄養状態が、羽化後の性成熟には不十分であったために、性成熟が完了する前に脱出した可能性も考えられた。したがって、好適な質の餌を摂食していたことが、1999年に2化が生じた要因としてはたらいだ可能性が示唆された。また、後期の繁殖率は前・中期よりも高く、2化の出現は個体群増加に対する寄与がきわめて高いのにもかかわらず、半分以上の第1世代成虫が繁殖木にとどまっていた事実は、第2世代虫が發育を完了することができる温量が必ずしも保証されていないことに関係した bet-hedging 的な生活史戦略と考えられた。

本研究では、風害による急激な餌資源の増加によって、本種の寄生密度が下がり、あわせて時間的に変化する餌としての質が良い部分を利用することによって、繁殖率が大きく増加したことが示された。さらに、通常は年1化の北海道中央部の本種的生活史が、風害の翌年には部分的に年2化となる現象が再確認されたが、その原因として、餌資源の量と質の改善が関係している可能性が示唆された。

謝 辞

本研究に取り組むにあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科の古田公人博士から多くのご助言とご指導を頂き、とりまとめでは東京大学大学院農学生命科学研究科の富樫一巳博士、鎌田直人博士、鈴木智之博士、東京都立大学都市環境学部の高木悦郎博士からご指導を頂きました。心より感謝いたします。

引用文献

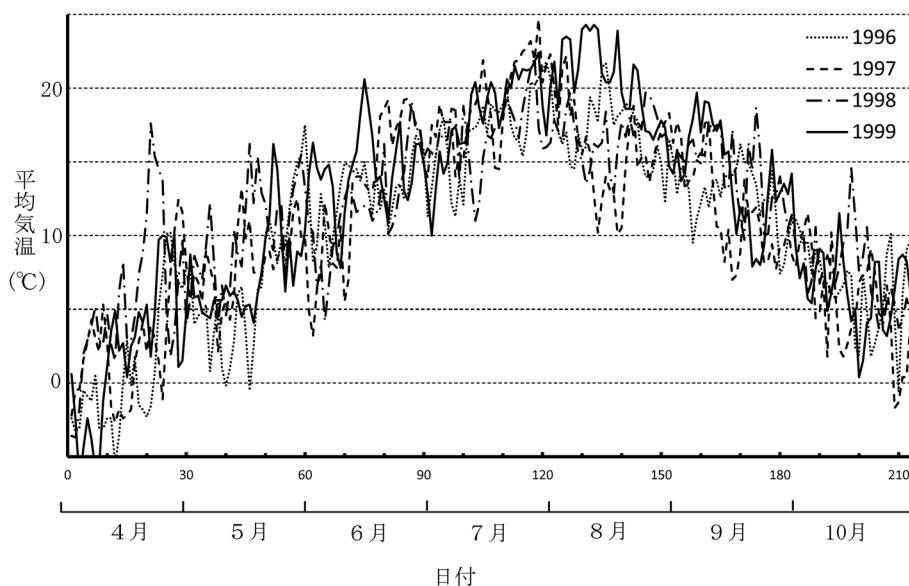
- 1) 福山研二・吉田成章 (1982) ヤツバキクイムシの飛しょうと温度の関係. 日林北支論 31 : 146-148.
- 2) 古田公人・高橋郁雄・安藤祥一・井上真 (1985) ヤツバキクイムシの風害後の繁殖と大量捕獲による枯損防止. 東大演報 74 : 39-65.
- 3) 井口和信・山本博一・古田公人 (1993) エゾマツ天然林の択伐にともなう虫害枯損木の発生経過. 東大演報 90 : 1-15.
- 4) 井口和信・山本博一・古田公人 (1999) エゾマツ天然林の択伐にともなう虫害枯損木の樹齢と枯損前の成長. 東大演報 101 : 1-9.
- 5) 井口和信 (1999) 北海道中央部におけるヤツバキクイムシ繁殖状況. 日林北支論 47 : 64-66.
- 6) 井上元則・山口博昭 (1955) 北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第1報) - 1954年5月の風倒と穿孔虫のうごき -. 林業試験場北海道支場報告 特別報告 第4号 : 72~94.
- 7) 伊藤賢介 (1994) フェロモントラップによるヤツバキクイムシのモニタリングの可能性と問題点. 北方林業 vol.46:285~288
- 8) 小林富士雄・竹谷昭彦 (1994) 森林昆虫. (養賢堂, 東京) 171-178.
- 9) 小泉力・山口博昭 (1967) ヤツバキクイムシ (*Ips typographus* L. f. japonicus NIIJIMA) の繁殖, 行動, 分散に関する研究IV - 成虫の雌雄の識別・性比ならびに寄主への飛来穿入形式 -. 林業試験場北海道支場年報 (204) : 113-127.
- 10) 小泉力 (1969) エゾマツ・トドマツ天然林の伐採にともなう穿孔虫被害. 林試北海道支年報 (1968) : 110-116.
- 11) 小泉力 (1977) 北海道における針葉樹天然林の伐採にともなう穿孔虫の被害. 林試研報 (297) : 1-34.
- 12) 小鹿勝利 (1995) 北海道のエゾマツ資源に関する研究 (I) - エゾマツ資源の利用と資源量の推移 -. 森林計画誌 24 : 33-46.
- 13) 中山基・古田公人・高橋郁雄・佐藤義弘・井口和信 (1991) エゾマツ天然林の伐採後の虫害枯損とヤツバキクイムシ成虫の動態. 東大演報 84 : 39-52.
- 14) 西口親雄 (1960) ヤツバキクイの生態に関する2, 3の観察. 日林誌 42 (7) : 279-284.
- 15) 仁多見俊夫・木村徳志・倉橋昭夫・山本博一 (1994) 天然林の林況と林内気象. 日林北支論 42 : 267-

268.

- 16) 松崎健・高橋郁雄・芝野博文・宮森吉次 (1982) 風害翌年の東京大学北海道演習林におけるエゾマツのヤツバキクイムシの加害状況. 日林北支講 31 : 130 ~ 132.
- 17) 竹田繁義・尾崎研一・福山研二 (1995) 森林施業はヤツバキクイムシの個体数にどんな影響を与えるのか. 日輪論 106 : 397 ~ 400.
- 18) 東京大学農学部附属演習林 (1997) 東京大学演習林気象報告 (自 1996 年 1 月至 1996 年 12 月). 演習林 37 : 83-210.
- 19) 東京大学農学部附属演習林 (1999) 東京大学演習林気象報告 (自 1997 年 1 月至 1997 年 12 月). 演習林 38 : 147-274.
- 20) 東京大学農学部附属演習林 (2000) 東京大学演習林気象報告 (自 1998 年 1 月至 1998 年 12 月). 演習林 39 : 59-156.
- 21) 東京大学農学部附属演習林 (2001) 東京大学演習林気象報告 (自 1999 年 1 月至 1999 年 12 月). 演習林 40 : 29-156.
- 22) 上田明良・尾崎研一 (2012) ヤツバキクイムシの発育への温度と日長の影響. 森林総合研究所研究報告 Vol.11 No.2 (No.423) : 43-50
- 23) 山口博昭・小泉力 (1956) ヤツバキクイムシ (*Ips typographus* L. f. *japonicus* NIJIMA) の繁殖, 行動, 分散に関する研究 I - 寄生密度と繁殖との関係 -. 林業試験場北海道支場年報 (1956) : 39-47.
- 24) 山口博昭 (1959) ヤツバキクイムシ (*Ips typographus* L. f. *japonicus* NIJIMA) の繁殖, 行動, 分散に関する研究 II - 再寄生について -. 林業試験場北海道支場年報 (1958) : 147-153.
- 25) 山口博昭・小泉力 (1967) ヤツバキクイムシ (*Ips typographus* L. f. *japonicus* NIJIMA) の繁殖, 行動, 分散に関する研究 III - 寄主への飛来と 2, 3 の環境要因との関係 -. 林業試験場北海道支場年報 (204) : 113-127.
- 26) 山口博昭 (1959) 風害後のクイムシ類による被害の推移. 北方林業 11 (3) 120 号 : 27-31.
- 27) 山口博昭 (1960) 穿孔中の被害 - 特に今後の課題と防除対策について -. 北方林業 12 (4) : 23-26.
- 28) 山口博昭・小泉力 (1961) 風倒後に於けるヤツバキクイムシの棲息数の変動. 日林講 71 : 308 ~ 310
- 29) 山口博昭 (1961) 天然林における虫菌害の実態 虫害 - 針葉樹枯損量と穿孔虫の被害 -. 北方林業 13 (4) : 26-28.
- 30) 山口博昭 (1963) 北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第 2 報) - 風害翌年 (1955 年) における風倒挫折木での穿孔虫の増殖 -. 林業試験場報告 151 : 53-73.
- 31) 山口博昭・平佐忠雄・小泉力・高井正利・井上元則・小杉孝蔵・野淵輝 (1963) 北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第 3 報) - 立木被害の発生推移 (1956 ~ 1958 年) -. 林業試験場報告 151 : 75-135.
- 32) 吉田成章・小泉力 (1982) 風倒後の虫害発生とその対策 - 天然林を中心として -. 北方林業 Vol.134 No.4 : 12-15.
- 33) 吉田成章 (1986) ヤツバキクイムシ. 林業と薬剤 No.94 : 1-9.
- 34) 渡邊定元・柴田前・河原漠・芝野伸策・倉橋昭夫・佐藤義弘・穴沢力・高田功一・高橋康夫 (1990). 1981 年台風 15 号による東京大学北海道演習林の森林被害. 東大演習林 27 : 79-221.

(2022 年 5 月 31 日受付)

(2023 年 5 月 17 日受理)



附図-1 調査地付近における4月～10月の日平均気温の推移（1996年～1999年）
 数字（日）は4月1日を起点（1）とした日数
 東京大学北海道演習林山部樹木園（標高230 m）における観測データから -2.4°C （標高差400 m分）の補正を行った

附表-1 フェロモントラップによる捕獲数の消長

設置日	5月9日	5月23日	6月6日	6月21日	7月3日	7月17日	8月1日	8月14日	9月10日		
1996	1	0	758	1534	524	19	0	0	—	0	
A	2	0	1468	2278	1394	1167	55	1	—	0	
	3	0	761	1811	471	335	41	1	—	0	
	4	0	378	414	1	0	0	0	—	0	
B	5	0	353	224	170	450	59	0	—	2	
	6	0	438	563	521	107	1	0	—	0	
設置日	4月24日	5月16日	5月30日	6月13日	6月27日	7月11日	7月24日	8月8日	8月22日	9月11日	
1997	1	2	494	3448	7239	304	432	20	0	—	0
A	2	8	490	2500	2717	207	132	3	0	—	0
	3	14	1013	5552	6054	525	404	2	0	—	0
	4	0	148	242	4681	6612	5635	76	0	—	0
B	5	1	234	409	821	673	324	6	0	—	0
	6	4	268	524	1375	109	140	2	0	—	0
設置日	4月24日	5月8日	5月22日	6月4日	6月19日	7月3日	7月17日	7月25日	8月7日	9月4日	
1998	1	58	1745	1806	254	874	256	76	0	—	0
A	2	98	1588	2239	318	928	121	38	0	—	0
	3	179	3175	3994	579	1186	237	76	0	—	0
	4	122	819	813	5	0	393	150	0	—	1
B	5	109	1231	840	72	283	85	20	0	—	0
	6	50	541	669	124	511	161	32	0	—	0
択伐跡地	a	121	813	2121	2063	6429	2883	948	0	—	1
	b	291	2024	5383	1130	1900	1053	262	0	—	0
	c	261	2133	4534	2168	6177	1790	331	0	—	3
	d	271	4039	7558	1617	3923	1483	300	0	—	0
設置日	5月8日	5月22日	6月5日	6月19日	7月3日	7月17日	7月31日	8月14日	8月28日	9月11日	
1999	1	0	219	193	18	16	25	1	—	0	
A	2	1	200	156	42	36	18	3	—	0	
	3	3	594	297	36	4	103	16	—	0	
	4	0	609	481	384	636	559	39	—	0	
B	5	1	345	200	50	70	117	12	—	0	
	6	0	448	134	30	17	43	5	—	0	
択伐跡地	a	5	1209	955	253	317	613	81	0	0	
	b	0	906	663	77	12	121	12	0	0	
	c	1	494	307	137	107	100	7	0	0	
	d	1	338	221	51	113	92	8	0	1	
保存林	e	1	232	62	1	19	13	1	0	0	
	f	0	274	109	36	121	94	7	1	0	
	g	0	279	155	61	164	110	3	0	0	

注：—は欠測，次回の回収分に含まれる

附表-2 次世代幼虫の發育状況

調査年	調査地	調査日	5/25	5/29	6/4	6/12	6/19	6/26	7/3	7/10	7/15	7/24	7/31	8/7	8/14	8/21	8/28	9/4	9/11	・・・	10/6		
1998	5月22日伐倒木	穿入孔																					
		調査母孔		○																			
		調査卵			○					×													
		調査幼虫						○					×										
		調査蛹									○										×		
		次世代成虫											○										※
	6月26日伐倒木	穿入孔																					
		調査母孔										○											
		調査卵										○											
		調査幼虫													○								※
		調査蛹														○							※
		次世代成虫																		○			※
1998年4月風害木	穿入孔		○																				
	調査母孔			○																			
	調査卵				○				×														
	調査幼虫					○															×		
	調査蛹									○													
	次世代成虫										○											※	
1999	I区 (2本)	穿入孔			○																		
		調査母孔			○																		
		調査卵			○					×													
		調査幼虫				○							×										
		調査蛹								○													※
		次世代成虫										○											※
	I区 (1本)	穿入孔																					
		調査母孔																					
		調査卵																					
		調査幼虫																					※
		調査蛹														○							※
		次世代成虫																		○			※
1999年7月1日風害木	穿入孔																						
	調査母孔									○													
	調査卵									○													
	調査幼虫									○													
	調査蛹													○								※	
	次世代成虫														○							※	
調査丸太II区	穿入孔			○																			
	調査母孔			○																			
	調査卵				○							×											
	調査幼虫					○									×								
	調査蛹												○									※	
	次世代成虫											○										※	
保存林	8月1日伐倒木																						
	穿入孔																						
	調査母孔																						
	調査卵																						
	調査幼虫																						
	調査蛹																						

○：初見日 ×：最終確認日 ※：残存を確認 -：欠測
 1998年調査木C (7月25日伐倒) の林内に設置した幹には調査期間中に穿入孔は確認されなかった。

附表-3 繁殖状況調査

調査年	調査地	調査木	採集日	穿孔孔密度 (個/m ²)	母孔密度 (本/m ²)	母孔長*1 (mm/m ²)	新成虫*2 (頭/m ²)	繁殖率*3	穿孔孔 確認初日		
1998	択伐跡地	調査木1 (伐倒:5月22日)	7月24日	360	720	25,060	560	0.78			
			8月7日	400	800	32,760	240	0.30			
			8月14日	360	640	23,000	220	0.34			
			9月4日	440	820	33,300	220	0.27			
			9月11日	340	720	31,000	180	0.25			
			平均	380	740	29,024	284	0.39			
		調査木2 (伐倒:6月26日)	9月11日	40	100	4,180	1,180	11.80			
	8月7日		220	360	15,420	700	1.94				
	8月14日		260	420	15,080	500	1.19				
	8月21日		220	380	14,580	780	2.05				
	9月4日		160	340	16,300	980	2.88				
	9月11日		320	660	21,400	300	0.45				
		調査木4 (1998年4月風害木)	平均	236	432	16,564	652	1.70			
	1999		択伐跡地	調査丸太I区 (1998年10月風害木)	7月19日	180	300	15,980	5,620	18.73	6月5日
					7月19日	200	460	22,560	4,600	10.00	6月5日
7月19日					320	520	20,100	6,340	12.19	6月5日	
10月7日					120	260	13,420	2,880	11.08	6月5日	
10月24日					120	320	15,920	3,300	10.31	6月5日	
平均		188			372	17,596	4,548	12.46			
9月11日		60			120	6,900	2,600	21.67	8月8日		
9月11日		60			140	6,240	4,060	29.00	8月13日		
10月24日		40			100	4,800	1,800	18.00	8月21日		
平均		53			120	5,980	2,820	22.89			
8月13日		120			240	7,540	1,960	8.17	7月3日		
8月21日		100			240	11,600	3,200	13.33	7月3日		
9月11日		60			160	7,240	2,440	15.25	7月3日		
9月27日		40			80	3,980	1,100	13.75	7月3日		
10月7日		60			140	—	1,880	13.43	7月3日		
8月28日	100	220	7,980	3,820	17.36	7月10日					
10月27日	20	100	3,620	2,220	22.20	7月10日					
平均	71	169	6,993	2,374	14.78						
9月15日	60	120	4,480	2,840	23.67	8月8日					
9月15日	60	120	5,720	2,400	20.00	8月13日					
9月15日	60	100	4,780	3,060	30.60	8月13日					
10月7日	0	60	3,600	1,260	21.00	8月13日					
10月7日	60	100	4,740	1,720	17.20	8月13日					
10月7日	80	100	3,780	1,740	17.40	8月13日					
10月7日	40	60	2,880	100	1.67	8月13日					
10月7日	40	80	4,080	2,100	26.25	8月13日					
10月26日	20	40	2,200	1,760	44.00	8月21日					
平均	47	87	4,029	1,887	22.42						
8月1日	160	300	—	3,140	10.47	6月5日					
8月1日	120	180	9,220	3,600	20.00	6月5日					
8月8日	100	200	10,640	2,560	12.80	6月5日					
10月7日	60	100	7,120	1,780	17.80	6月5日					
10月26日	20	60	3,340	960	16.00	6月5日					
8月8日	40	60	2,440	380	6.33	6月12日					
平均	83	150	6,552	2,070	13.90						
9月15日	40	100	5,140	2,760	27.60	8月13日					
10月7日	40	60	3,580	1,260	21.00	8月13日					
平均	40	80	4,360	2,010	24.30						
保存林	調査木8 (1998年10月風害木)	8月1日	100	140	7,440	2,660	19.00	6月5日			
		8月1日	80	180	—	3,620	20.11	6月5日			
		8月8日	100	180	8,380	2,520	14.00	6月5日			
		平均	93	167	7,910	2,933	17.70				
		9月11日	60	100	3,980	2,600	26.00	8月8日			
		9月15日	100	160	7,420	2,860	17.88	8月8日			
		9月15日	80	160	9,500	2,960	18.50	8月8日			
		9月27日	80	200	10,660	4,540	22.70	8月8日			
		10月26日	60	100	6,720	2,780	27.80	8月8日			
		10月26日	60	140	7,320	3,220	23.00	8月8日			
		10月7日	60	120	5,760	3,040	25.33	8月13日			
		平均	71	140	7,337	3,143	23.03				

附表-3 繁殖状況調査(続き)

調査丸太Ⅱ区 (1998年10月風害木)	8月1日	120	160	8,760	4,280	26.75	6月5日
	8月1日	100	240	12,120	5,880	24.50	6月5日
	8月8日	60	120	4,500	3,460	28.83	6月5日
	8月8日	100	140	9,860	4,360	31.14	6月12日
	9月4日	60	120	8,000	2,040	17.00	6月12日
	平均	88	156	8,648	4,004	25.64	
	10月26日	40	20	1,660	240	12.00	7月3日
	10月26日	40	40	2,560	1,120	28.00	7月10日
	平均	40	30	2,110	680	20.00	
	調査丸太Ⅲ区 (1999年8月1日伐倒木)	9月15日	80	180	8,120	4,240	23.56
9月15日		80	180	10,440	4,200	23.33	8月8日
9月20日		80	180	7,620	4,320	24.00	8月8日
9月20日		80	160	6,660	2,580	16.13	8月8日
9月27日		60	80	1,580	1,260	15.75	8月13日
9月27日		60	140	5,740	2,540	18.14	8月13日
平均		73	153	6,693	3,190	20.15	

※1 産卵が認められなくなった部分は除外した、－は後食が著しく計測出来なかった

※2 (蛹+次世代成虫+脱出孔)数

※3 新成虫数/母孔数