

オオモミジの結実習性とアブラムシの寄生の影響

古田 公人*

Seeding Behaviour of *Acer amoenum* and the Effect of the Infestation of Aphids

Kimito FURUTA*

1. はじめに

森林生態系における動物の機能の解明には、動物の食性、生態と行動、密度変動機構など種々の観点からの研究が必要であるが、食植性の動物については摂食が樹木および森林に与える影響の解析が重要である。もちろんそうした研究はまず主要な害虫（あるいは害獣）種について行なわれる必要があることはいうまでもない。しかし、主要な害虫種は森林の経営目的や森林環境の変化にともなって時代とともに変化する。トドマツオオアブラムシ、モミコスジオビハマキ、あるいはヒノキカワモグリガのようにそれまで問題とされなかった種が重要な害虫となった例は多い。またそれぞれの動物種は森林のなかで単独で生活しているわけではなく、分布や密度は動物群集を構成する他種との関係のなかで決定されている。したがって、森林生態系における動物の機能の解明にあたっては、特定の害虫や害獣種に限らず、主要な分類群、また主要な生活様式ごとに研究が行われなければならない。

モミジニタイケアブラムシ (*Periphyllus californiensis* Shinji) はカエデ類に寄生するアブラムシで、寄生の生物季節にもとづく食物量の変化 (FURUTA *et al.*, 1984; FURUTA, 1986; FURUTA, 1987; 橋本・古田, 1988), また天敵 (古田・茅, 1986) とのかかわりにおいて、密度変動機構を中心に解析がすすめられてきている。しかしこれまでのところ、本種が寄主に及ぼす影響についてはまったく明らかにされていない。

アブラムシやカイガラムシのような吸収性昆虫には樹木に寄生するものが多く、寄生によって生長を抑えたり、はなはだしい場合には枯損をひきおこすなど、種々の影響を与えている。このうち、アブラムシが生長に及ぼす影響についてはエゾマツオオアブラムシについて (古田ほか, 1983), また枯損に関してはトドマツオオアブラムシについて (山口・高井, 1977) 研究がおこなわれ、方法的には一応の解決をみている。しかし、その他の影響についてはほとんど研究は行なわれていない。とくに結実に与える影響については、樹木の内的自然増加率あるいは繁殖成功度に直接関係する生態学的にもきわめて重要な項目であるにもかかわらず、これまでまったく手がつけられていない。樹木が永年性で、同一個体であっても結実数は年ごとに大きく変動する傾向があるためであるとされている (DIXON, 1985)。

本報告はオオモミジ (*Acer amoenum*) の園芸品種であるオオサカズキの結実状況を 1983 年か

* 東京大学農学部林学科

Department of Forestry, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.

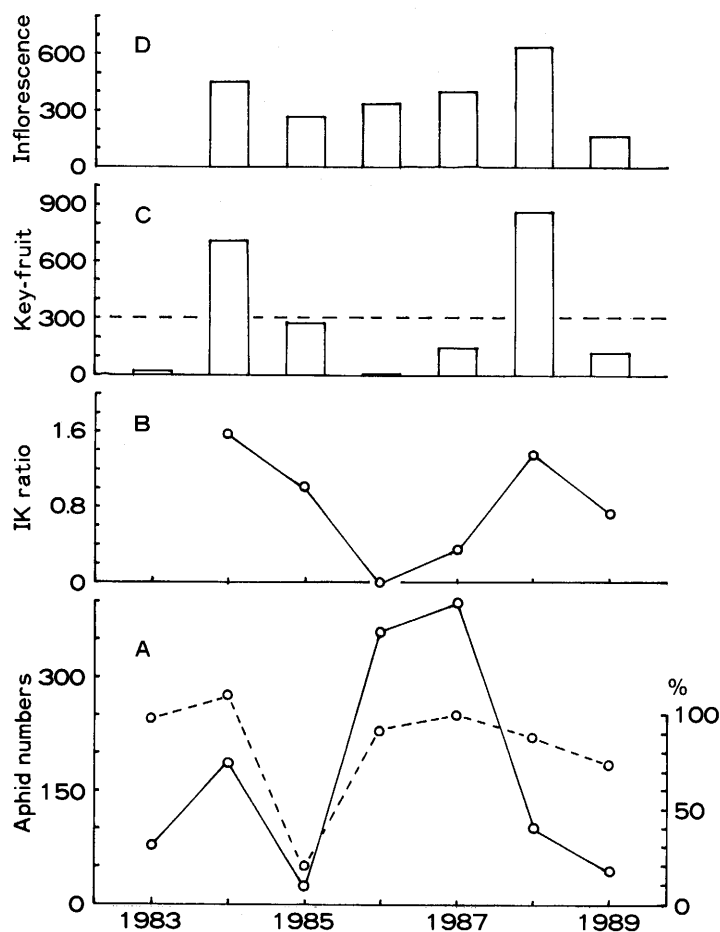


Fig. 1. Aphids density, inflorescence and key-fruit numbers during the 7 years from 1983 through 1989. A: maximum number of aphids per branch (40 cm) and the percentage of *Periphyllus californiensis*. B: inflorescence key-fruit ratio (IK ratio). C: key-fruit numbers per 20 branches, D: inflorescence numbers per 20 branches.

ら7年間にわたって調査し、結実習性を明らかにするとともに、これに寄生するアブラムシ類、すなわちモミジタイケアブラムシとトウキョウカマガタアブラムシ (*Yamatocallis tokyoensis*) が与える影響を解析したものである。研究目的からみて研究期間は必ずしも十分なものではないが、一応の成果を得たのでここに報告する。なお、研究に際して、調査地を設定した東京大学農学部附属演習林田無試験地主任、八木喜徳郎講師ほか職員各位には多大のご援助をいただいた。厚く感謝の意を表する。

2. 調査地、方法と生活史

調査は東京都田無市に位置する、東京大学農学部附属演習林田無試験地第1林班で行った。

4本のオオサカズキ (樹高、約6 m) のそれぞれから、地上2~3 mの部分の枝を5本選び、番号をつけ、それぞれの枝の先端から40 cmの部分に生息するアブラムシの個体数を春季と秋季

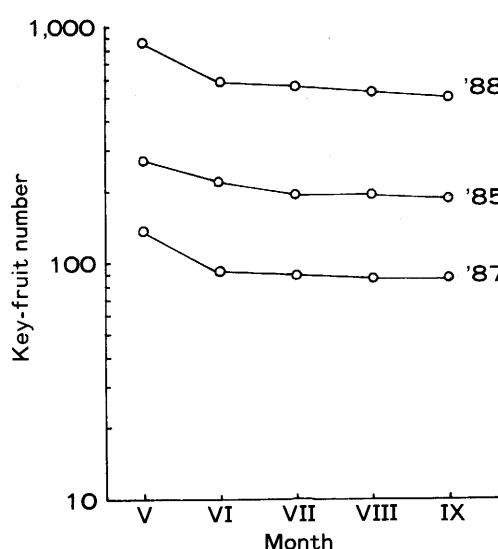


Fig. 2. Survivorship-curves for premature period of key-fruits on maple trees (per 20 branches).

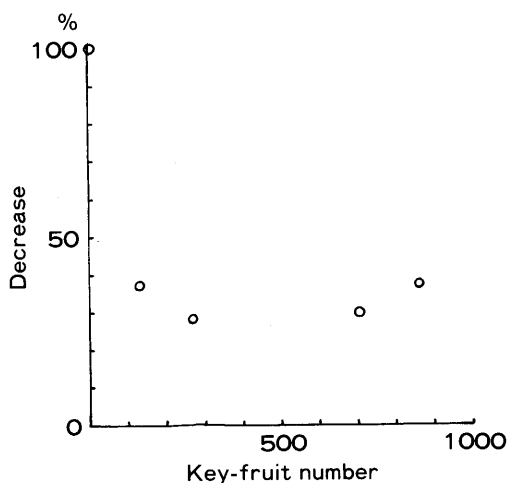


Fig. 3. Relationship between key-fruit numbers in mid-May and the percentage decrease of key-fruits during the period from May through July.

は原則として1週間間隔で調査した。また、その部分の花序数を開花期に、翅果数を5月中旬に調べた。翅果数はその後1~2か月間隔で秋まで調査した。

モミジニタイケアブラムシは卵越冬し、2~3月に孵化、開芽の遅いオオサカズキでは4月下旬に越冬世代である幹母が産仔しはじめる。この時期はイロハモミジなど開芽の早い樹上では第2世代虫が成虫となって羽化する時期にあたっており、そこから多数の有翅虫が飛来してきて産仔するため、オオサカズキ上のアブラムシの密度は4月下旬~5月上旬にきわめて高くなる(FURUTA, 1987)。寄生部位は芽の伸びとともに変化し、幹母や有翅虫に産下された仔虫は開ききらない新葉と花序に寄生する。遅くとも5月中旬には個体群のほぼ全部が越夏型1齢幼虫となり、そのまま秋まで发育を停止して過ごす。この間の越夏型1齢幼虫の死亡率は100% ちかくなる(FURUTA, 1985)。秋季の发育開始後の寄生も数週間であるが、密度は低い(FURUTA, 1986)。

卵越冬したトウキョウカマガタアブラムシは4月下旬に有翅虫となり、仔虫は5月中旬に成虫になる。その後、樹上には成虫、幼虫ともに秋まで見いだされるが年間を通じて密度は低い。

3. 結 果

1) オオサカズキの結実習性

調査をおこなった7年間について、全調査木をこみにした枝先40 cmあたりのアブラムシ密度の春季の最高値とその時点でのモミジニタイケアブラムシの割合、全花序数(1983年を除く)、5月中旬の全翅果数、花序数に対する翅果数の比を Fig. 1 に示した。

アブラムシの密度は1986年と87年には300頭を超えたのに対し、1983, 85, 88, 89年には100頭以下であるなど、年により大きく変動した。この間、モミジニタイケアブラムシの割合は1985年を除いては80~100%を占めた。1985年は密度が低く、トウキョウカマガタアブラム

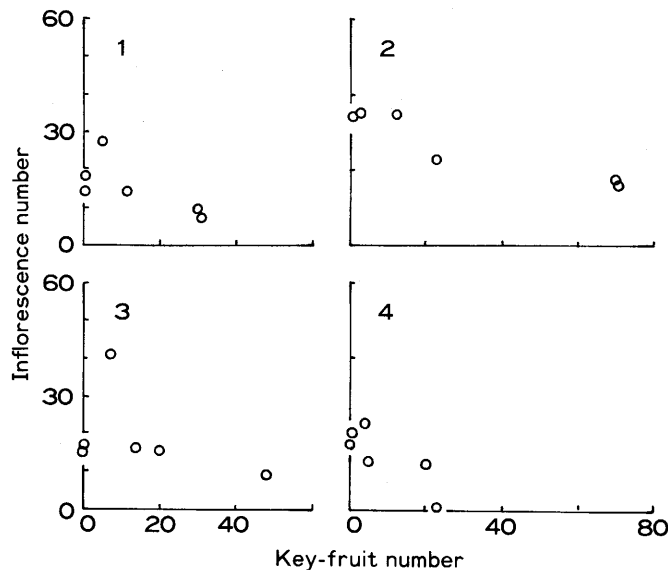


Fig. 4. Relationship between the number of key-fruits in a year and the number of inflorescences the next year (per branch) on the four trees.

シの割合が高かった。この調査地でのアブラムシの主体はモミジニタイケアブラムシであるといえる。

花序数には年による差があり、最も多かった年と少なかった年の花序数には4倍近い開きがあったが、1989年を除いておよそ3倍以内であり、花序数の年変化は比較的小さい。これに対して、翅果数にはきわめて大きな年較差があり、ほとんど結実のない年と、きわめて多数結実した年があった。7年間の平均翅果数を大幅に超過した豊作は2回、かなり下回った不作は4回、ほぼ平均数であった平年作は1回であった。花序数に対する翅果数の比（以下、IK比と称する）も年によって大きく異なったが、およそ0から1.6の範囲にあった。花序数に比較して翅果数が少ないが、多くの花序は結実せずに落下するためである。1花序に数個の翅果がまとまって結実することは珍しいことではない。

翅果は5月上旬から形成されはじめ、10月に成熟する。毎月調査を行った3か年について、樹上の翅果数の変化をみると、5月から6月までは主として落下によって減少するが、その後9月まではほとんど変化しない（Fig. 2）。6月の調査例は少ないので、資料の多い5月から7月までの翅果数の減少率をみると、ほとんど結実のなかった1986年を除いて毎年30%であり、翅果密度とは無関係である（Fig. 3）。また、5月から9月の間にはトウキョウカマガタアブラムシが少数寄生するだけであり、以下のとりまとめにあたっては最も資料が揃っている5月の翅果数について行った。

ある年の翅果数とその翌年の花序数との関係を木ごとに示したものがFig. 4である。明らかに負の相関が認められ、どの木についても結実の多い翌年は花序数が減少している。1号木と3号木には花序数の多い年がそれぞれ1例ずつあるが、それらはともに1988年の例であり、この年はその他の2本の木でも花序数が多い傾向がある。ただ、この年は前年のみならず、前々年も結実が不良であったことが注目されるが、それ以上の資料はない。

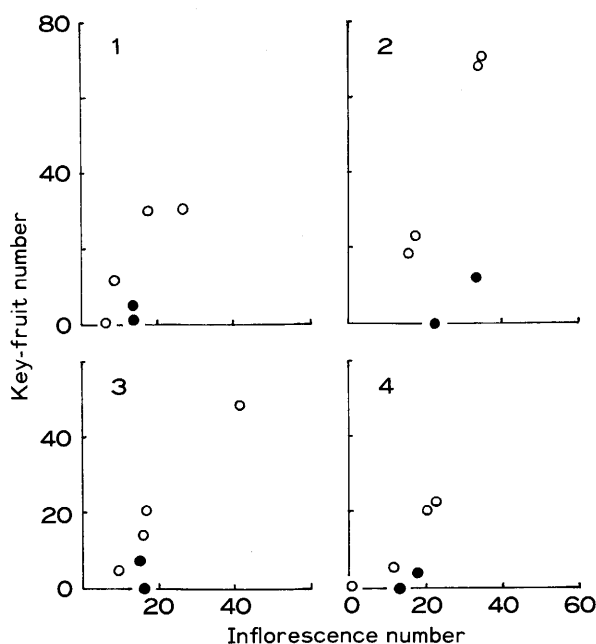


Fig. 5. Relationship between the numbers of inflorescences and key-fruits (per branch) of the same year on the four trees. ○: 1984, 85, 88, 89. ●: 1986, 87.

Table 1. Relationships between the number of key-fruits (x) in year $n-1$ and the inflorescences (y) in year n and between y and key-fruit numbers (z) in year n (per branch)

Tree	Regression line		Estimated
	$x:y$	$y:z$	$x:z$
1	$y = -0.368x + 19.62$ ($r = -0.726$)	$z = 1.482y - 4.51$ ($r = 0.909$)	$z = -0.545x + 24.02$
2	$y = -0.266x + 34.54$ ($r = -0.943$)	$z = 2.651y - 22.75$ ($r = 1.000$)	$z = -0.705x + 68.11$
3	$y = -0.267x + 22.81$ ($r = -0.429$)	$z = 1.329y - 5.75$ ($r = 0.993$)	$z = -0.355x + 24.20$
4	$y = -0.659x + 19.93$ ($r = -0.826$)	$z = 1.039y - 2.28$ ($r = 0.951$)	$z = -0.685x + 17.74$

花序数と同年の翅果数の間には、Fig. 5 に示したように正の相関が認められる。とくに、1986, 87 年を除くときわめて高い正の相関がみられる。1986, 87 年はともにアブラムシ密度がきわめて高かった年であり、寄生の影響が現れているものと推測される。

ある年の 1 枝あたり翅果数 (x) と翌年の花序数 (y) の関係、アブラムシ密度の高い 2 年を除いて花序数と同年の翅果数 (z) の関係はそれぞれ 1 次式で表される (Table 1)。したがって、ある年とその翌年のオオサカズキの翅果数の関係も 1 次式で表されることになる。オオサカズキは隔年結実型の植物であり、その理由はある年の翅果数と翌年の花序数の間に負の相関があることであると結論される。

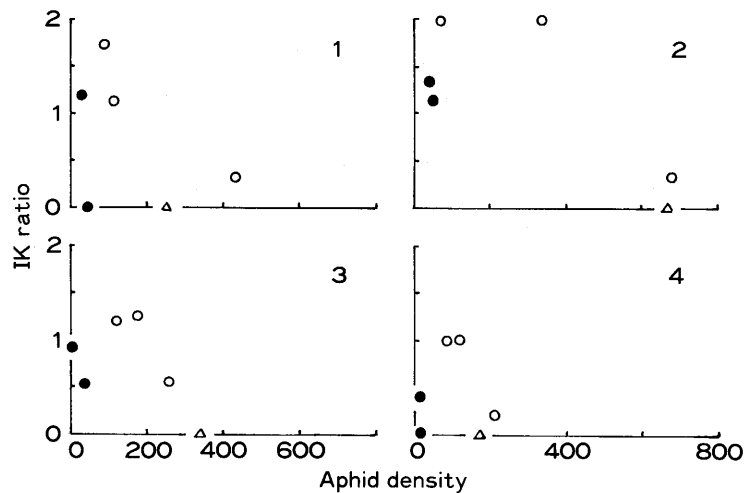


Fig. 6. Relationship between the maximum number of aphids per branch and the inflorescence key-fruit ratio (IK ratio) of the four trees. r was calculated for the years 1984, 86, 87, and 88. ○: 1984, 87, 88. ●: 1985, 89. △: 1986.

Table 2. Relationship among key-fruit number per 5 branches (x) in year $n-1$, maximum aphid number per branch (d) in year n and the realized percentage of key-fruit number (p) in year n

Tree	Regression line	R	Standardized partial regression coefficient	
			$x.d$	$d.x$
1	$p = 116.5 - 0.476x - 0.257d$	0.803	-0.827	-0.959
2	$p = 138.1 - 0.199x - 0.167d$	0.957	-0.776	-1.230
3	$p = 143.4 - 0.384x - 0.336d$	0.951	-0.865	-1.074
4	$p = 234.6 - 1.825x - 1.035d$	0.988	-2.043	-1.822

2) アブラムシの影響

アブラムシの高密度の寄生は花序形成後の結実を阻害するらしいことが図-5 からうかがわれた。これがどのようなものであるかを明らかにするため、1 枝あたりのアブラムシの最高密度と IK 比との関係を各調査木ごとにみた (Fig. 6)。それによればアブラムシの密度が 50 頭以下の場合を除いて、密度が高まると IK 比は低下し、高い負の相関が認められる。アブラムシの密度が低い場合を除いて、基本的にはアブラムシの密度が高くなるにつれて花序形成後の結実の抑制があることは明らかである。

アブラムシ密度が低い場合の IK 比については、アブラムシの寄生以外の理由で値が低くなっているはずであるが、該当する 1985, 89 年はともに豊作の翌年である。また、平年作の翌年ではあるが前々年が豊作であった 1986 年の比の値も、同じような密度の他の年と比べてかなり低い。こうしたことから、アブラムシ密度の低い 2 年については前年の結実の影響で、密度の高い 1986 年についてはアブラムシの寄生と前年の結実の両方によって結実が抑制されたものと考えられる。

IK 比の最高値 (max IK) は木ごとに異なっている。また、同じ密度でも IK 比は木によって異

なる。したがって、それぞれの木ごとに、IK 比の最高値が実現される場合の翅果数をアブラムシや生理的な負の影響がない場合の実現可能最大翅果数と仮定すれば、それに対する現実の翅果数の割合は翅果実現率となる。この翅果実現率が前年の結実程度とアブラムシ密度によってどのように変化するかを重回帰によってみた。すなわち、前年の翅果数（5 枝あたり）を x 、当年のアブラムシ密度（1 枝あたり）を d 、翅果実現率を p とした場合の重回帰式は Table 2 に示したとおりである ($p = z/y \cdot \max IK$)。どの木の場合も重相関係数は高く、翅果実現率は前年の結実と当年のアブラムシ密度でほぼ説明されることがわかる。なお、標準偏回帰係数は、4 号木を除いて、前年の結実よりも当年のアブラムシの密度が実現率に強く作用していることを示している。

ところで、Table 2 の関係式は

$$z = y \cdot \max IK (A - Bx - Cd)$$

と表されるが、アブラムシの寄生がない場合には、Table 1 に示した

$$y = A_2 - B_2 x$$

を代入すると

$$z = \max IK (A_3 - B_3 x + C_3 x^2)$$

と書き直すことができる。開花後の果実形成にも前年の結実数が影響することを考慮にいれると、 x が実現される範囲については、アブラムシの寄生がなければカエデは一層明瞭な隔年結実習性をもつといえる。

考 察

今回の調査地のアブラムシの大多数はモミジニタイケアブラムシであるので、以下の考察はモミジニタイケアブラムシについて行う。

開芽の早いカエデで育った有翅虫はオオサカズキに飛来する。このとき寄生場所は開ききっていない新葉や花序である。オオサカズキの花序は大形であるうえ、花序数は 1 枝あたり 10-20 にもなるので、樹上につく花序数はアブラムシにとって好適な食物資源量を決める重要な要因である (FURUTA, 1987)。

モミジニタイケアブラムシの大発生時には新葉上よりも花序上の個体数のほうが多くなる。このような高密度な寄生は結実数を低下させ、結実数の低下は翌年の花序数を増加させる。換言すれば、高密度な寄生によって翌年の好適な食物資源が増えることになる。これはアブラムシによる資源管理の一種であるといえよう。本種が 5 月から 10 月までの期間を发育を停止した状態で過ごすこと、秋の密度が低いことはこうしたかたちの資源管理を可能にする必要条件であるといえよう。

結実数を表す関係式の IK 比の最大値 ($\max IK$) や各定数がオオサカズキの個体によって異なることは個体の遺伝的、あるいは生理的特性によるものと思われるが、それ以上のことはわからない。ただ $\max IK$ の大きい木は全期間をとうしてのアブラムシの最高密度も高いのに対し、小さい木は低い ($r = 0.962$)。このことはアブラムシの最高密度が樹木の生理状態に依存していることを意味するが、アブラムシが摂取する栄養分が寄主にとってどのような役割を果たしているものであるかをも示唆する。 $\max IK$ を明らかにすることはアブラムシの密度変動機構を解析するためのみならず、カエデの各個体の生理状態や栄養配分を知るうえでも有効であろう。

アブラムシの高密度な寄生は結実数を低下させ、隔年結実である寄主の結実習性を不確定なも

のに変化させる。DIXON (1985) がいうようにオオサカズキの結実数も年ごとに不規則な変動をするものであるが、本来の結実習性は隔年結実であるにもかかわらず、アブラムシの寄生によって不規則な変動となっていることは重要である。このような変動は子実を食物とする動物にとって食物量が不規則に変動することを示しており、そのような動物の側からの食物量の予測を困難なものとする。その影響はとくに単食性捕食者に強くあらわれるだろう。現実には翅果数は5~6月の落下の後にはわずかしこ減少しないが、このことは翅果の単食性捕食者が少ないことを示している。アブラムシの寄生はカエデをめぐる動物群集やカエデの繁殖成功とも密接にかかわっていることがわかる。

要 旨

オオモミジの園芸品種であるオオサカズキの花序数、子実数ならびにそこに寄生するアブラムシの個体数を調査し、オオサカズキの結実習性とそれに及ぼすアブラムシの寄生の影響を明らかにした。

ある年の翅果数と翌年の花序数、アブラムシの寄生が少ない場合の花序数と同年の翅果数の間には直線回帰があてはまる。したがってアブラムシの寄生がなければ、ある年の子実数と翌年の子実数の関係は一次式で表されることになる。この直線の傾きは負であるので、オオサカズキは隔年結実習性を持つと推定された。

アブラムシの密度の上昇によって花序数に対する同年の翅果数の比 (IK 比) は低下した。各個体の IK 比の最大値と各年の花序数から期待される翅果数を実現可能最大翅果数と仮定し、現実の翅果数の割合を翅果実現率とすれば、翅果実現率は前年の翅果数とアブラムシ密度で表すことが可能である。アブラムシの寄生はカエデの結実習性を攪乱し、結実数の不規則な変動を引き起こすことが明らかになった。

キーワード: アブラムシ, カエデ, 結実習性, 花序翅果比, アブラムシの資源管理

引用文献

- DIXON A. F. G. (1985): Aphid Ecology. 157pp. Blackie & Son. Glasgow.
- FURUTA K. (1985): Spatial distribution and mortality of aestivating dimorphs of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* Shinji (Homoptera, Aphididae). Z. ang. Ent. **100**: 256-264.
- FURUTA K. (1986): Host preference and population dynamics in an autumnal population of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* Shinji (Homoptera, Aphididae). J. Appl. Ent. **102**: 93-100.
- FURUTA K. (1987): Amounts of favourable feeding materials in spring for the maple aphid, *Periphyllus californiensis* Shinji, estimated from the phenological relations between the aphid and host trees. J. Appl. Ent. **104**: 144-157.
- FURUTA K., H. HASHIMOTO and N. IWAMOTO (1984): The effect of budding and flowering of maple trees on the development of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* Shinji (Homoptera, Aphididae) population. Z. ang. Ent. **98**: 437-444.
- 古田公人・茅 洪新 (1986): モミジニタイケアブラムシと寄生蜂 *Aphidius areolatus* Ashmead の春期における個体群動態. 応動昆 **30**: 123-128.
- 古田公人・高井正利・舟津忠雄 (1983): エゾマツオオアブラの寄生によるアカエゾマツの成長低下. 日林誌 **65**: 166-171.
- 橋本ほしみ・古田公人 (1988): カエデの生物季節とモミジニタイケアブラムシの春の産子. 応動昆 **32**: 169-175.

山口博昭・高井正利(1977): トドマツオオアブラの総合防除. 林試研報 295: 61-96

(1989年6月21日受理)

Summary

The effects of aphid infestation on seeding of *Acer amoenum* were studied in Tanashi Wood, the University Forest Experimental Station at Tanashi, for the years from 1983 through 1989.

Methods: Five branches at points about 2-3 m above the ground were chosen on each of four late budding *A. amoenum* (6 m in height) and numbered. Aphid, inflorescence and key-fruit numbers on the terminal portion (40 cm long) of the branches were counted. Aphids were counted once a week in the spring and autumn. Inflorescences were counted at the end of April and key-fruits were counted once a month or every two months from May through September. Key-fruits stay on the trees during the period from May through October. As there was no density relationship in the decrease in immature key-fruit numbers, the mid-May numbers were used in the following analysis.

Two aphid species, *Periphyllus californiensis* and *Yamatocallis tokyoensis* were found on the trees. Eighty-100% of them were the maple aphid, *P. californiensis*, except in 1985 when density as a whole was extremely low (Fig. 1). The following discussion, therefore, focuses on this aphid.

Biology of the maple aphid: Winged aphids which have emerged on early budding trees fly to late budding trees. Very large populations often occur on unfurling leaves and inflorescences of the late budding trees at the end of April or early May (FURUTA *et al.*, 1984). Heavy infestation continues only for about 2-3 weeks and whole maple aphids become aestivating dimorphs in mid-May. In this form they spend 5-6 months on a tree, suffering very high mortality during this period (FURUTA, 1985). Populations in the autumn are much smaller than those in the spring (FURUTA, 1986).

Results: There is a negative correlation between key-fruit numbers in one year and inflorescence numbers the next year (Fig. 4), and is a positive correlation between the two numbers in the same year (Fig. 5). Linear regression lines fit the relationship between key-fruit numbers (x) per branch in a year and the inflorescence numbers (y) the next year, and between inflorescence numbers and key-fruit numbers (z) in the same year, with the exception of two years (1986, 87) when aphid density was high (Table 1).

The relationship between x and z is therefore also expressed by a linear equation. Negative correlation between inflorescence and key-fruit numbers the previous year thus means that these trees have an annually alternating seeding behaviour unless aphids bring about an adverse effect.

Aphid infestation was thought to have an unfavourable effect on key-fruit formation after flowering (Fig. 5), so the ratio of key-fruit to inflorescence numbers (IK ratio) was compared between different aphid densities. The relationship between the maximum aphid numbers in the spring and IK ratio shows that the ratio decreases with increasing aphid density except when density is low (Fig. 6). It is clear that aphids caused heavy adverse effects on seed formation. At low aphid density levels, IK ratios were low; this was found the year following a heavy or average crop. Not only aphid infestation but also the physiological condition of the tree must therefore have a negative impact on seed formation after flowering.

The maximum IK ratio and its value at a fixed aphid density differed among trees. The potential key-fruit numbers expected from inflorescence numbers and the maximum IK ratio of the tree was estimated and the percentage of realized to potential (p) key-fruits was

calculated ($p = z/y \cdot \max IK$). As shown in Table 2, the percentage was then expressed by the maximum aphid density (d) per branch and key-fruit numbers of the previous year (x). The number of key-fruits is thus determined not only by aphid density but also by key-fruit number the previous year as well as by individual conditions expressed as $\max IK$ of each tree. The standardized partial regression coefficients mean that, except for tree No. 4, aphid density has a much stronger adverse effect on seeding than key-fruit number the previous year.

Conclusions: (1) Though maple trees have an annual alternating behaviour, aphids cause it to be irregular. This makes it impossible for seed-eaters to estimate in advance the quantity of food that will be available. The mortality of key-fruits in the immature period is small and stable. (2) Heavy aphid infestation reduces the number of key-fruits, which leads to an increase in the number of inflorescences, i. e. favourable feeding material the next year. Maple aphids can therefore be said to do a kind of resource management for themselves.

Key words: aphid, maple, seeding behaviour, inflorescence key-fruit ratio, resource management by aphids