

# マツヅアカシンムシとその天敵昆虫の 個体群動態に関する研究

Studies on the Population Dynamics of *Evetria cristata* WALSINGHAM  
(Lep. Olethreutidae) and Its Natural Enemies

文部教官 金 光 桂 二

Keiji KANAMITSU

## 目 次

1. まえがき	1	7. 天敵昆虫の生息数の変化	32
2. 調査地点の概況	3	7-1. 天敵昆虫の月別出現数	32
3. マツヅアカシンムシとその関連昆虫 の生活史	4	7-2. 天敵昆虫の生息密度の年変化	33
3-1. マツヅアカシンムシ	5	8. クロマツ 100 穂あたりの生息密度	35
3-2. そのほかの小蛾類	6	8-1. 生息密度の変換	36
3-3. 天敵昆虫	7	8-2. マツヅアカシンムシの生息密度 の変化	36
4. 生息数の測定	12	8-3. 天敵昆虫の生息密度の変化	37
4-1. 被害穂の採取	13	9. マツヅアカシンムシに対する天敵昆 虫の働き	39
4-2. 調査方法・サンプルの大きさ	15	9-1. 寄生率	39
4-3. 調査地点の統合	17	9-2. 天敵/寄主の生息比	41
5. マツヅアカシンムシの世代内の生存	18	9-3. 個々の天敵の評価	43
5-1. 生命表の作製	19	10. 考察および論議	46
5-2. 死亡要因	22	10-1. マツヅアカシンムシの個体群動 態	47
5-3. かんれいしゃハウス内の生存曲線	22	10-2. 天敵昆虫の役割	52
5-4. 生存率と生息密度	24	参考文献	58
6. マツヅアカシンムシ個体群の年変動	26	Summary	62
6-1. 各調査地点における生息密度の 年変化	26	Zusammenfassung	64
6-2. 環境諸要因の年変化	27		

## 1. ま え が き

森林内には、きわめて多くの種類の昆虫が生息している。その中には生育中の林木を直接の栄養源として生活している昆虫種も少なくない。そして、これらの昆虫の摂食活動は一般に、林木の生長を阻害するものと考えられている。個々の昆虫の摂食量と、それが林木の生長におよぼす影響の程度は、昆虫種によって大きく異なるが、どの種の昆虫についても共通している点は、その昆虫の生息数が増加すると、それに伴って摂食の合計量が多くなり、林木のこうむる損失量も

増加するという関係が一般に成立することである。ある地域内に生息する同じ種の昆虫個体の集まりは個体群 (Population) と呼ばれるが、この個体群の大きさあるいは生息密度は、時間の経過とともに大きく変化することがみとられている (伊藤 1959, 沼田・内田 1963)。ここにおいて、林木のこうむる被害量と直接むすびついている昆虫の生息数に注目し、その生息密度の変動過程を調べ、また、その変動の原因を探究することが、森林昆虫学の分野では重要な課題のひとつとなっている。自然界における昆虫の生息数の増減は、通常、これをとりまくさまざまな複合した環境要因の働きによって支配されると考えられている。この現象は一般に、自然制御 (Natural Control) と呼ばれている (THOMPSON 1939, SOLOMON 1949, HUFFAKER and MESSENGER 1964)。森林害虫の防除とは、森林内におけるこの自然の制御機構を利用して、これを多少人為的に修正し、ある新しい死亡要因をこの中へ導入するとか、すでに働いているある要因の効果をさらに助長させるなどの手段を講ずることによって、昆虫の生息密度を有害とされない低い密度におさえることにほかならない。そして、このためには、基礎となっている自然の制御機構を理解することが不可欠であり、それによってはじめて、森林害虫の恒久的な防除法を確立するための道がひらけるにちがいない (BALCH 1964)。

昆虫の生息数の増減をもたらす自然界のしくみを理解するためには、問題となる昆虫個体群についての長期的な野外調査がぜひ必要である。本研究が、東京大学愛知演習林において、1957年以降継続されてきたのはこの理由によるものである。この研究は、愛知県瀬戸市近郊において、マツの幼齢木を加害する小蛾類の中では、もっとも生息密度の高いマツツアカシムシ *Evetria cristata* WALSINGHAM (鱗翅目・ヒメハマキガ科) を対象としたものである。マツツアカシムシは、北海道を除く日本各地に広く分布し、マツ属幼齢木の新梢部を摂食加害し、各地で大害をおこしている種である。本種の個体および個体群の生態に関する研究は、これまでほとんど行なわれていなかったので、既往の知見が全くない状態でこの研究はスタートした。このため、はじめの数年間には本種の個生態の解明に重点がおかれ、1961年になってはじめて生息密度の問題を数量的にとり扱うことができるようになった。ちょうどそのころ、一色・六浦共著 (1961) の「針葉樹を加害する小蛾類」が刊行され、マツツアカシムシとその近縁種の、幼虫や蛹についての同定法が確立されたことは、本研究の遂行にとって非常に幸運であった。

マツツアカシムシの個体群動態に関する野外調査は、6つの若いクロマツ造林地において1962年に開始された。そして、1962, '63の両年は、この昆虫の、世代内の生存過程を追跡し、卵から成虫にいたるまでの間に、個体群にどのような死亡がおこっているかを主として調査した。そして、1964年以降は、生息密度の年変動を記録することに重点をおいた。なおこの研究では、マツツアカシムシと同時に、その天敵昆虫の生息密度の変動についても調査を行なった。それは、マツツアカシムシの個体群変動に関与すると考えられる諸要因の中で、天敵昆虫は生物的要因として、とくに重要な位置を占めていると考えられたからである。1957年にこの研究を開

始して以来、マツヅアカシムシ個体群は、ずっと比較的高い生息密度を保っていたが、10年を経過した1966年になって生息密度が急速に減少し、1967年には本種の発生がほぼ終了したと判断される程の低い密度に低下した。この論文は、クロマツ造林地内におけるマツヅアカシムシとその天敵昆虫の生活史をのべ、さらに、両者の個体群の変動過程を解析し、その期間中の天敵昆虫の働きを評価し、その役割を明らかにするために記されたものである。

この研究は、東京大学日塔正俊教授のご指導をいただいた。また、京都大学内田俊郎教授とOxford大学G.C. VARLEY教授からも折りにふれご指導をあおいだので、ここに厚くお礼を申し上げる。とくに、内田教授には最終的に原稿の校閲をお願いし、論文をとりまとめる上でたいへんなご尽力をいただいた。さらに、この研究を行なった期間中、小蛾類の生態一般について林業試験場小林富士雄技官、調査方法について九州大学鳥居西藏教授、個体群動態論について農業技術研究所伊藤嘉昭博士、また、原稿作製にあたっては、朋友である東京大学西口親雄氏から助言や激励をいただき、また、Commonwealth Institute of Biological ControlのDr. O. EICHHORNとDr. D. SCHRÖDER、アメリカ林業試験場Dr. W. E. MILLER、Minnesota大学Prof. H. KULMAN、Stanford大学Dr. P. R. EHRLICHからも有益な助言をいただいた。さらに、西ドイツ林業試験場のDr. W. THALENHORSTには、独文のZusammenfassungを校閲していただいたので、厚くお礼申しあげる。なお、昆虫の同定にあたっては、小蛾類は大阪府立大学六浦晃博士（現在カナダ農務省）をわずらわし、天敵昆虫では北海道大学渡辺千尚教授・九州大学安松京三教授・神戸大学桃井節也博士・植物防疫研究所南川仁博博士、イギリスのBritish Museum (Natural History)のDr. G. J. KERRICH、カナダ農務省Entomology Research InstituteのDrs. G. S. WALLEY, C. D. F. MILLER, W. R. M. MASONの各位のご尽力をいただいたので、ここに合わせて深甚なる謝意を表す。最後に、この研究の実施にあたって種々の便宜を計っていただいた東京大学愛知演習林長朝日正美教授と、前林長中島圭一氏、ならびに、野外調査を手伝って下さった同演習林の職員各位に、心からお礼を申し上げる。

この論文は、京都大学審査学位論文である。

## 2. 調査地点の概況

マツヅアカシムシ (*Evetria cristata*) とその天敵に関するすべての野外調査は、東京大学農学部附属愛知演習林旧水野地区\*内の約100ha内に点在する若いクロマツ (*Pinus thunbergii* PARL.) 造林地内で行なわれた。この地域は地質学上は第三紀新層に属し、地表は小石を含んだ堅い粘土質土壌でおおわれている。土壌表面の腐植層はきわめて薄く、林木の生育には適さないせき悪林地である。この地域の土壌について、中島・芝本(1962)は、「土壌は酸性がきわめて強

\* この水野地区は昭和39年3月末日をもって用途廃止となり、東京大学より大蔵省へ返還された。その後この地域は地元の瀬戸市の所有するところとなり現在に至っている。

く、有機質にとぼしい礫質砂壤土で、土壤粒子の堆積状況が緊密であるため雨水は滲透が困難で、その大部分が地表を流下するため侵蝕作用が甚だしく、土壤の発達はきわめて不良で、ほとんど基層の露出といえるほどである。……」と述べている。森林帯としては暖帯北部に属するが、林地が市街地に近いためと、800年の歴史をもつ窯業地として燃料を得るために昔から乱伐が行なわれ、一方では陶土の乱掘により地表が破壊されるなど、すっかり人為的に荒廃されている。このため大部分の林地は灌木状のアカマツとミズナラ・コナラ・クリ・リュウブ・イヌツゲ・ソヨゴなどの広葉樹がまざった針広混交林となっているが、地味が悪いためこれらの天然木の生育はきわめて不良で、上木となっている30年生のアカマツでも樹高は5mにみたない状態である。

このように荒廃した林地で、しかも雨水による地表面の侵蝕がはなはだしいので、この地域では各所に大小の崩壊地ができ、この荒廃地復旧のための砂防工事が各所で行なわれている。愛知演習林でもっとも普通に行なわれている砂防工種は、積苗工、筋工と呼ばれるものである。これは崩壊した山腹面を法切(のりきり)したあと、1~2mの間隔で水平階段を設け、階段の肩の部分に芝を張り、カヤ・ススキなどを植えこみ、また水平の部分にはクロマツ・ヤシャブシなどの苗を植栽するものである(中島・塚本・藤田 1962)。苗間距離は普通1mで、クロマツ苗の間にヤシャブシ苗2本を植えるが、ときにはクロマツとヤシャブシが交互に植栽されることもある。本研究の対象となったマツヅアカシムシの生息するクロマツ造林地の大部分のものは、この砂防工事として造成されたものである。

この地域の海拔高は90~120mで、林地の傾斜は比較的ゆるく勾配は大体20°以下で、全域がなだらかな丘陵地である(図4-1参照)。この研究を行なった1957~'66年間に、この地域で記録された気象観測資料を要約すると、午前9時に百葉箱内で記録された気温の平均値では、1月が3.0°Cで最低であり、8月が27.9°Cで最高となっている。そしてこの10年間の最低温度は-8.4°C、最高温度は35.9°Cであった。年降水量は1,600mm前後で、6・7・9月に雨が多く、月合計で200mm以上の降雨が記録されている。また1・2月および11・12月は雨が少なく、月合計雨量は50mm前後であった。冬期間の降雪は毎年数回あるが積雪量は少なく、降雪後数日のうちにとけて消えるのが普通である。主風は夏期は南から、また冬期は北からであるが、風速はあまり強くない。

### 3. マツヅアカシムシとその関連昆虫の生活史

瀬戸地方のクロマツ造林地において、新梢に食入するシンクイムシ類には、マツヅアカシムシ(*Evetria cristata* WALSINGHAM)・マツヅアカシムシ(*Rhyacionia duplana simulata* HEINRICH)・マツノシンマダラメイガ(*Dioryctria splendidella* H. S.)の3種がある(金光 1964)が、この中ではマツヅアカシムシが最も生息密度が高く、残りの2種の生息密度は、1957~'67

年の調査期間中において毎年春に羽化する成虫数でくらべてみると、マツヅアカシムシの生息密度の 1/10 以下であった。この 2 種の小蛾については、本研究の対象となっているマツヅアカシムシとの直接の競争関係がまだみとめられていないが、生息場所を共にしている種であり、またマツヅアカシムシに働く天敵生物の多くのものにとっては共通の寄主となっている関係にあるので、これらの生活史についてもその概略を附記することにした。

### 3-1. マツヅアカシムシ *Evetria cristata* WALSINGHAM

本種は、ヒメハマキガ科 (Olethreutidae) に属し、成虫は体長 7~8mm、翅の開張距離は 15 mm 前後の小蛾である。頭頂部の鱗毛が赤いのでヅアカと命名されたものと思われる。江崎ほか (1961) によれば、本種の所属する *Evetria* 属は日本では *Rhyacionia* 属と異なるとされているが、ヨーロッパでは *Evetria* と *Rhyacionia* は synonym とみなされていることが多い (ARTHUR ほか 1956, SCHINDLER 1960, NOGUEIRA 1965)。また HEINRICH (1923) は本種を *Petrova* 属に入れたため、本種が *Petrova cristata* (WALSINGHAM) とよばれることもある (OKU 1968)。また本種が所属する科名は、日本では Eucosmidae (ノコメハマキガ科) が使われることもあり (江崎ほか 1961)、またヨーロッパでは Tortricidae、北米では Olethreutidae が一般に使われるなど、分類上の位置がはっきりしていない。本種は日本各地に広く分布し、関東以西の地域では山間部を除いて、どこでも普通に見られる種である (一色・六浦 1961)。最近の報道 (RAO 1968 私信) によれば、本種は南支那においても記録され、またインド北部からも採集されている。

マツヅアカシムシは愛知演習林では通常年に 2 世代を経過する。第 1 世代の卵は春 4 月ごろマツの針葉上に産下される。5 月上旬になってふ化した新幼虫は、ちょうどその時期に伸長中のマツの芽の中へ食入する。幼虫は 6 月上旬になると老齢に達し、体長が 10mm 前後になる。6 月下旬になると老熟幼虫は芽の内部で蛹化し、7 月上・中旬に成虫となって羽化する。第 2 世代の卵は 7 月下旬~8 月上旬にふ化し、幼虫は 8~9 月の間マツの穂内で摂食し、9 月になると蛹化する。その後、蛹はマツの穂内で越冬し翌春 4 月に成虫となる。図 3-1 は本種のこの生活史を图示したものである。

マツヅアカシムシの卵は 0.7~1.2mm 位の楕円体で、ちょうどおわんを伏せたような格好で、1 粒ずつマツの針葉上に産みつけられる。その場所は針葉の基部に近い平面側であることが多い。卵期間は第 1 世代 (4 月) では 2~3 週間、第 2 世代 (7 月) では 1~2 週間である。幼虫の摂食期間は第 1・第 2 世代とも 1~2 ヶ月である。ふ化直後の幼虫は、マツの芽または穂の表面近くで摂食するが、その後段々と大きくなるにつれ

1月	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12月
◎◎	◎◎	◎◎	◎								
		+++	○○								
				---	---	◎					
						++					
						○○					
							---				
								◎◎	◎◎	◎◎	◎◎

図 3-1. 愛知演習林におけるマツヅアカシムシの生活史 (1961~'64)

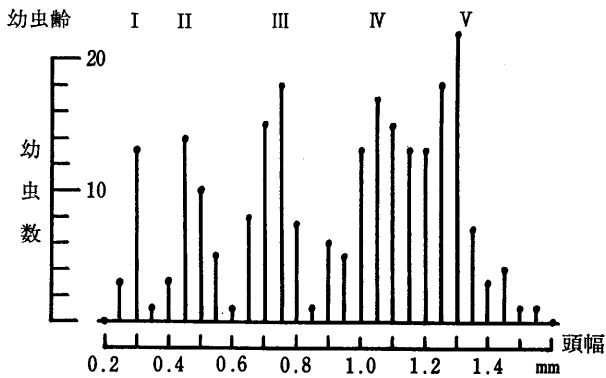


図 3-2. マツアカシムシ幼虫の頭幅測定値の頻度分布 (幼虫 237 頭・1961)

表 3-3. マツアカシムシ成虫の 性別羽化数

	1961		1962		1963		1964		合計
	春	夏	春	夏	春	夏	春	夏	
♂♂	46	37	26	43	347	—	94	—	593
♀♀	45	40	37	39	364	—	111	—	636

ることによって、幼虫は4齢で蛹化するものと、5齢になってから蛹化するものがあることが判明した(金光 1964)。蛹の期間は第1世代では1~2週間であるが、第2世代のものは越冬するので約5ヵ月である。成虫の性比はほぼ1:1とみてよい(表3-3)。成虫の生存期間は1~2週間で、大ていのは羽化すると間もなく交尾し、♀は産卵する。♀1頭あたりの平均産卵数は、室内で飼育した結果によると約80卵であった。

3-2. そのほかの小蛾類

a) マツマアカシムシ *Rhyacionia duplana simulata* HEINRICH

本種は愛知演習林においては年1世代を経過する。成虫はマツアカシムシとほぼ同大のよく似た小蛾である。成虫は3月下旬ごろに出現し、マツの針葉上に1卵ずつ産卵する。本種の卵はマツアカシムシの卵と非常によく似ており、外見上は全く区別できない。卵期間は約3週間で、新幼虫は4月下旬ごろ伸長中のマツの芽内に食入する。幼虫はマツアカシムシとよく

1月	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12月
◎◎	◎◎	◎◎	++								
			-	-	-	-	-	-	◎◎◎	◎◎◎	◎◎

図 3-4. 愛知演習林におけるマツマアカシムシの生活史 (— 幼虫, ◎ 蛹, + 成虫)

て内部に食入し、中齢になると穂のしん部まで達する。そして老齢幼虫になると摂食量も多くなり、マツの穂の外皮だけを残して内部をすっかり食いつくしてしまう。1961年の5~9月の間に採集した237頭の幼虫について頭幅を測定したところ、図3-2に見られるような頻度分布がえられた。このことから幼虫は少なくとも4齢まで経過すると考えられる。この図において終齢期では度数分布が重複しているが、この調査期間中において多くの幼虫では、4齢に相当する頭がいが割れて、その下に5齢の頭がいができていたこと、また蛹のそばに残された蛹化直前の幼虫の脱皮殻についてその頭幅を計

似ているが、第9腹節の硬皮板および刺毛の配列によって区別される(一色・六浦 1961)。京都地方における本種の生活史について小林(1962)が報告しているが、愛知演習林においても同じような生活をおくっている。すなわち幼虫は4齢

を経過し、6月下旬ごろには老熟幼虫は摂食を停止して、マツの穂内に樹脂をかためたような繭を作り、その中で静止し夏眠状態に入る。やがて9月中・下旬ごろこの繭内で蛹化し越冬する(図3-4)。

b) マツノシンマダラメイガ *Dioryctoria splendidella* HERRICH-SCHÄFFER

本種は愛知演習林では年2世代を経過している。成虫は5~6月と8~9月の2回に出現し、幼虫態で越冬する。幼虫は若齢のときは淡赤褐色であるが、成長するにつれて褐色が濃くなり、老熟すると青味をおびてくる。老齢幼虫の体長は20~25mmに達する。蛹の期間は第1・第2世代とも10~15日であった。本種の生活は、小林(1967)も指摘しているように、ひどく発育がふぞろいで、とくに冬期間では、ふ化後まもないと思われるほど小型のものから、終齢に

1月	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12月
---	---	---	---	⊙ +	⊙ +++	---	⊙ +	⊙ ++	---	---	---

図3-5. 愛知演習林におけるマツノシンマダラメイガの生活史(— 幼虫, ⊙ 蛹, + 成虫)

近い大型の幼虫まで採集されることがめずらしくない。本種の愛知演習林における生活史を図3-5に示した。

c) *Eurhodope* sp.

本種はメイガ科に属する小蛾である。年に2世代を経過し、成虫は春・秋の2回に出現する。越冬は幼虫態で行なわれる。本種の幼虫はマツの穂上に生息し、絹糸を針葉基部にはりめぐらしてその内部で生活する。幼虫は穂の中へ食入することはないが、前記3種の小蛾類幼虫が被害したあとの枯れた穂内に生息することもある。幼虫は通常針葉のつけねの部分や穂の表面をかじっているが、時として肉食をすることがある。すなわち、これまで述べた3種の小蛾類の前蛹や蛹を攻撃し捕食することがある。この点においては本種は天敵昆虫といえる。

3-3. 天敵昆虫

マツヅアカシムシの天敵昆虫としてこれまで記録されたものの大部分は寄生蜂であった(金光1964)。

a) *Lissonota evetriae* UCHIDA (Ichneumonidae)

本種は愛知演習林内では、もっとも生息密度の高い天敵昆虫である。本種は年に1世代を経過し、成虫は4月下旬~5月上旬に出現する。成虫の出現数をみると、早にくらべて♂の方が大分多いようにみられる(表3-6)。この *Lissonota evetriae* の成虫の生存期間は、室内で飼育したところでは20~30日であった。成虫は5月上・中旬に寄主であるマツヅアカシムシの若齢幼

表3-6. *Lissonota evetriae* の♂♀別成虫羽化数

	1961	1962	1963	1964	合計
♂♂	43	55	66	53	217
♀♀	12	35	56	46	149

虫を攻撃し、その体内に産卵する。5月中・下旬に野外で採集したマツヅアカシムシ幼虫を解剖してみると、体内に *L. evetriae* の卵およびふ化後まもない若齢幼虫が生息しているのがみられる。7~8月の間にとりだされた寄生蜂の幼虫は、5~6月の幼虫とくらべて体長や体幅は相当増大しているが、頭部の大きさは同じなので、この間に脱皮が行なわれたとは思われない。そして *L. evetriae* の幼虫は8月ごろまで若齢のまま寄主の体内で生活するが、9月になると急速に成長し、2~3週間のうちに幼虫の形態がいちじるしく変化する(金光 1963)。そしてこの間、寄

1月	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12月
		◎◎◎	◎	+							
					←-----→						

図 3-7. *Lissonota evetriae* の生活史(愛知演習林, 1961~1964, 一幼虫, ◎ 蛹, + 成虫, 矢印は寄生期間を示す)

主であるマツヅアカシムシ幼虫はずっとマツの穂内で摂食を続ける。やがて10月になると *L. evetriae* の幼虫は寄主の幼虫にほぼ近い大きさに達する。このようにして、おそくも10月末までには、寄主の体皮を破って外部に脱出し、寄主

が生活していた坑道内に繭を作る。繭は褐色紡錘形で長さは10~12mmである。この老熟幼虫は繭内で冬を越し、翌春3月ごろ蛹化する。蛹の期間は約3週間であった。図 3-7 はこの *L. evetriae* の生活史を図示したものである。

1961~'64年の間に約1,200頭のマツヅアカシムシ幼虫を解剖したが、1頭の寄主の体内に2頭の *L. evetriae* の若齢幼虫がみつめられたのはわずかに3例であったことからみて、本種の成虫は多寄生をさける能力をそなえていると考えられる。すなわち *L. evetriae* は単独で寄主の体内に内部寄生する種といえる。なお愛知演習林では *L. evetriae* の寄主としてみつめられたのはマツヅアカシムシだけであるが、ほかの地方では UCHIDA (1930), 倉永 (1960), MOMOI (1961), 桃井・上条 (1963), TOWNES and MOMOI (1965), 小林 (1967) などによって, *Evetria duplana*, *Evetria cristata* (マツヅアカシムシ), *Rhyacionia duplana simulata* (マツツマアカシムシ), *Dioryctria splendidella* (マツノシンマダラメイガ), *Dioryctria abietella* (マツマダラメイガ) が寄主として報告されている。

#### b) *Itopectis cristatae* MOMOI (Ichneumonidae)

本種も単独で内部寄生し、マツヅアカシムシ、マツツマアカシムシ、マツノシンマダラメイガの3種の蛹から出現する。1963年末から'64年はじめにかけて、本州・四国・九州の15県下からシンクイムシ類によるマツの被害穂約15,000本を採取し、これから出現する天敵昆虫数を調査したところ、*Itopectis cristatae* は青森から鹿児島に及ぶどの県下の被害穂からも出現し、天敵昆虫の中では地理的に最も広く分布していることがわかった(金光 1965)。本種の生活史は非常にふぞろいで、愛知演習林では成虫は第1回目が3~5月、第2回目が7~9月というようにだらだらと出現する。そして第3回目の成虫が11月になって出現する。最近 NOZATO (1969) は九州地方においてこの寄生蜂の生活史を調べ、この蜂が25°Cの室内において15~20



日間で1世代を完了すると報告している。なお本種は愛知演習林において、ときに *Lissonota evetriae* に寄生することがあるが、その2次寄生率はきわめて低い。

c) *Pediobius* sp. (Eulophidae)

British Museum (Natural History) の G. J. KERRICH (1963 私信) によれば、本種はアフリカ産の *Pediobius furvum* GAHAN に最も近い種と同定された。本種は体長 1~2mm の小型の蜂で、マツヅアカシムシ、マツツマアカシムシ、マツノシンマダラメイガの3種の蛹に寄生する。そして内部多寄生で、1頭のマツヅアカシムシ蛹から平均 20 頭の本種の成虫が出現する。この寄生蜂は、愛知演習林では5月下旬ごろから10月末までの間に毎月成虫が採集される。また室内で飼育してみると、7~8月の間では約4週間で1世代が完了するので、野外においても1年間に幾世代をもくり返すものと考えられる。越冬は寄主の蛹内で老熟幼虫態で行なわれる。この *Pediobius* 属のものは、1次寄生をするものや、さらに2次・3次寄生をするものがあるといわれている (LALL 1961) が、本種は愛知演習林において、1次寄生と同時に2次寄生もしている。すなわち3種の小蛾類の蛹に寄生すると同時に、3種の小蛾類の1次寄生虫である *Lissonota evetriae*, *Temelucha* sp., *Bracon* spp. などに2次寄生する。

d) *Temelucha* sp. (Ichneumonidae)

本種はマツヅアカシムシおよびマツツマアカシムシの幼虫に単独で内部寄生する。6月ごろ寄主の体内に老熟幼虫として生息し、まもなく寄主を殺して 5~6mm の灰色のまゆを作って蛹化する。成虫は7~8月に出現する。本種は前述の *Pediobius* sp. によって2次寄生をうける率が非常に高かった。

e) *Bracon* spp. (Braconidae)

この *Bracon* 属のものには少なくとも2種類があるが、いずれもよく似た形態と生活史をもっているために、成虫以外では区別できなかった。この *Bracon* spp. は、3種の小蛾類の幼虫に2~3頭で外部寄生する。成虫は、5月と7~8月に出現し、老熟幼虫態で越冬する。

f) *Pteromalus* sp. (Pteromalidae)

表 3-8. マツヅアカシムシに作用する主要な6種の寄生昆虫

寄生昆虫種	マツヅアカシムシの殺されるステージ	外部寄生または内部寄生	単寄生または多寄生	1年間の世代数
<i>Lissonota evetriae</i>	幼虫	内	単	1
<i>Itopectis cristatae</i>	蛹	内	単	3
<i>Pediobius</i> sp.	蛹	内	多(20)	3以上
<i>Temelucha</i> sp.	幼虫	内	単	1
<i>Bracon</i> spp.	幼虫	外	多(2-3)	2
<i>Pteromalus</i> sp.	幼虫・蛹	外	単	2

( ) は1頭の寄主からの平均羽化数

表 3-9. 小蛾類とその天敵昆虫の種類

天敵昆虫	寄主			天敵成虫の出現期
	<i>Evetria cristata</i> マツヅアカシムシ	<i>Rhyacionia duplana simulata</i> マツツマアカシムシ	<i>Dioryctria splendidella</i> マツノシンマダラメイガ	
Hymenoptera				
Bethylidae				
<i>Goniozus</i> sp.	+			6~7月, 9月
Elasmidae				
<i>Elasmus issikii</i> YASUMATSU-KURANAGA	+			4~7月
Pteromalidae				
<i>Pteromalus</i> sp.	++	+		5月, 8~9月
<i>Pteromalidae</i> sp.		+		8月
Eulophidae				
<i>Pediobius</i> sp.	+++	++	+	5~9月
Chalcididae				
<i>Hockeria</i> sp.	+			5月
Ichneumonidae				
<i>Lissonota evetriae</i> UCHIDA	+++			4~5月
<i>Itoplectis cristatae</i> MOMOI	+++	+		3~4月, 7~8月, 11月
<i>Temelucha</i> sp.	++	+		7~8月
<i>Trathala</i> sp.	+	+		7~8月
<i>Coccygominus</i> sp.			+	6月
<i>Campoplex</i> sp.	+			6月
<i>Apistephialtes</i> sp.	+			4~5月
Braconidae				
<i>Bracon</i> spp.	++	+	++	5月, 7~8月
<i>Microgaster</i> sp.			++	5月, 8月
<i>Macrocentrus gibber</i> EADY-CLARK		++		4~5月, 10月
<i>Apanteles</i> sp.	+			5月
<i>Agathis</i> sp.	+			10月
Diptera				
Tachinidae				
<i>Actia</i> sp.			+	5月
Lepidoptera				
Pyralidae				
<i>Eurhodope</i> sp.	+	+	+	5~6月, 8~9月

2次寄生昆虫	寄主				2次寄生虫の成虫出現期
	<i>Lissonota evetriae</i>	<i>Itoplectis cristatae</i>	<i>Temelucha</i> sp.	<i>Bracon</i> spp.	
<i>Pediobius</i> sp.	+	+	+	+	5月~8月
<i>Eurytoma</i> sp.				+	5月
<i>Itoplectis cristatae</i>	+				3~4月

(+++ 多い, ++ やや多い, + 少ない)

本種は、マツヅアカシムシとマツツマアカシムシの幼虫および蛹に、単独で外部寄生する。年2世代を経過し、成虫は5、6月と8、9月に出現する。蛹態で越冬する。表3-8は、これまでにのべた主要な6種の寄生昆虫の概要を表示したものである。

g) その他の天敵昆虫

上記の6種以外の天敵昆虫は、生息密度が低く、ときたま採集されたものがほとんどであるが、その種類は非常に多かった。これらのものについては、生活史がほとんどわからなかった。

表3-9は、これまでに記録されたすべての天敵昆虫について、寄主-寄生者(捕食者)の関係をまとめたものである。これによると、マツヅアカシムシを直接の寄主とする天敵昆虫は、9科16種となる。2次寄生昆虫は3種が記録されたが、その中の2種は1次寄生と2次寄生を兼ねるもので、純然たる2次寄生虫は *Eurytoma* sp. (Hym. Eurytomidae) だけであった。天敵昆虫の中で *Elasmus issikii* は、九州地方のマツヅアカシムシの天敵として、安松・倉永(1961)が新種として発表したものである。またヤドリバエ科の *Actia* sp. は、カナダ農務省の昆虫研究所によって、*Actia nudibasis* STEIN? と同定されている(KELLEHER 1967 私信)。なお、この表にはのせていないが、1961年7月に、*Rhopalum latronum* KOHL (Hym. Crabronidae) が1頭だけ、シンクイムシによる被害穂の中から採集された。この科のものは、一般にカリウドバチとして知られている(素木 1954, CLAUSEN 1962)が、本種がクロマツ穂上において、どの昆虫種を捕食の対象としているかは、不明である。マツ属の新梢を食害する小蛾類の中では、マツヅアカシムシのほかにマツツマアカシムシとマツノシンマダラメイガが日本ではよく知られているが、前者については小林(1962)が6種、桃井・上条(1963)が4種の天敵を記録し、後者については MOMOI (1962), 古野・岡本・四手井(1963), 桃井・上条(1963), 小林(1967)によって10種の天敵が報告されている。これらの天敵昆虫は、ほとんど寄主の幼虫または蛹に寄生するものばかりで、捕食虫の記録としては、わずかに *Eurhodope* sp. (KANAMITSU 1966) と、アリ(倉永 1960)があるにすぎない。3種のシンクイムシ類を寄主とする病原微生物としては、*Bacillus* sp. (小山 1959, 小林 1962), *Isaria* sp. (倉永 1960) と不明のビールス種(小山 1959)が記録されている。

海外におけるマツノシンクイムシ類では *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) が最もよく調べられている種である。これの天敵については、アメリカにおいて HARMAN and KULMAN (1962) と KULMAN (1966) が9科17種を、またカナダにおいては WATSON and ARTHUR (1959) が7科23種を記録している。ヨーロッパにおける *R. buoliana* の天敵は最近 SCHRÖDER (1966) がとりまとめて、7科38種を報告している。またこれと近縁の *Rhyacionia frustrana* (COMST.) については、YATES (1960) が北米における記録をとりまとめて13科33種を天敵としてあげている。この SCHRÖDER と YATES の記録の中には卵寄生蜂として *Trichogramma* 属のものが入っている。日本ではまだマツノシンクイムシ類の卵寄生蜂の報告がないが、最近広瀬(未発表)は、

九州地方においてマツアカシムシの卵に寄生していた *Trichogramma* 属の1種を採集している。これらの報告をみると、マツノシンクイムシ類の天敵としては、国内国外をとわず、ほとんどのものが寄生昆虫である点は非常に興味深いことである。筆者の研究においても、大部分は寄生昆虫であった。しかし、このことからただちに、マツノシンクイムシ類に対しては捕食性昆虫がほとんどいないと速断はできない。それは野外において、捕食性の昆虫や小動物の捕食現場を見つけることが困難であることが原因となって見落としているかも知れないからである。

#### 4. 生息数の測定

マツアカシムシとその関連昆虫の生息数の測定は、愛知県瀬戸市にある東京大学愛知演習林において、旧水野地区内に点在する若いクロマツ造林地で、1961年以降継続して行なわれた。図4-1は、この野外調査を行なった約100haの区画と、その中に設定された調査地点を示す位置図である。これらの中で主として毎年継続調査を行なった6地点については、その概要を表4-2に示した。これらの地点は、大部分が雨水によって山腹面が侵蝕されることを防止する目的

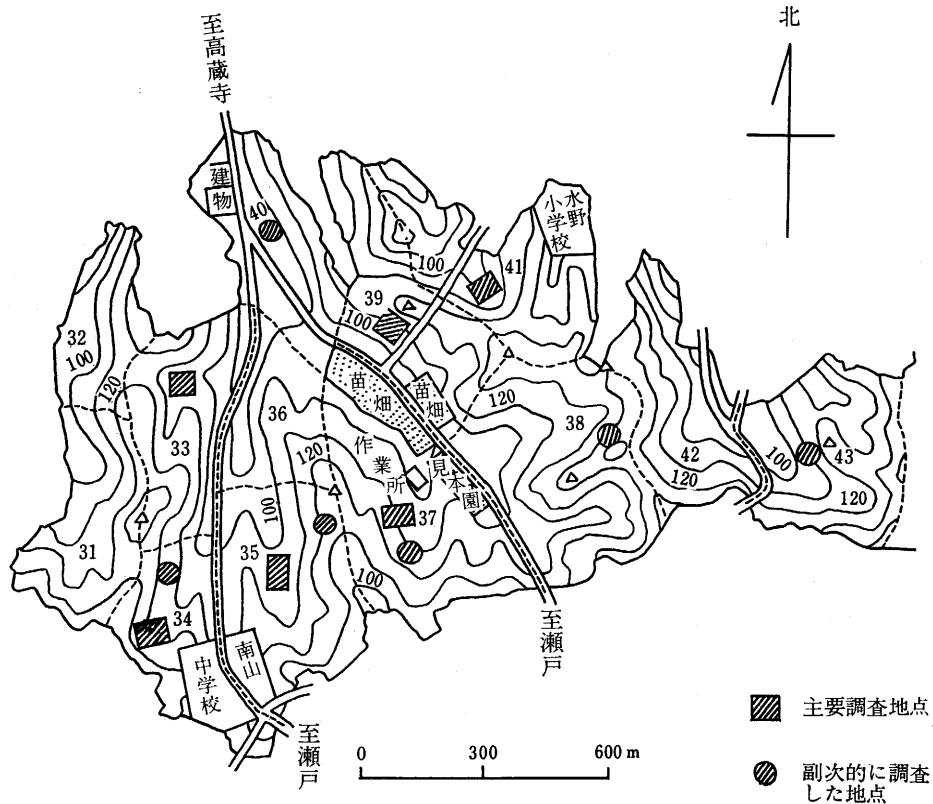


図 4-1. 調査地域と調査地点を示す位置図  
(愛知演習林旧水野地区: 31~43 林班)

で設定された砂防造林地であった。クロマツはいずれも 1954 年以後に植栽されたものであるが、崩壊地跡で地味が悪いため、クロマツの生長がおそく年平均樹高生長は 20 cm 前後であった。図 4-3 はこれらのうちの 3 地点において記録されたクロマツの生育状況と、シンクイムシ類の被害をうけて先端が枯死した被害穂の発生量を図示したものである。この地域全体としては、シンクイムシ類による被害量は 1963 年がピークとなり、その後は減少した。

表 4-2. 主要な調査を行なった 6 地点の概要

調査地点	面積 ha	斜面の方向	傾斜	樹種	本数	植栽年度	平均樹高 1967年3月 cm
33	0.3	E	10~20°	クロマツ	600	1959	250
34	0.5	E~W	10~20	〃	1000	1960	200
35	0.4	SE	10 以下	〃	500	1956	330
37	0.3	SE	10 以下	〃	300	1954	380
39	0.5	S	10 以下	〃	650	1958	310
41	0.3	NW	10~20	〃	600	1960	240

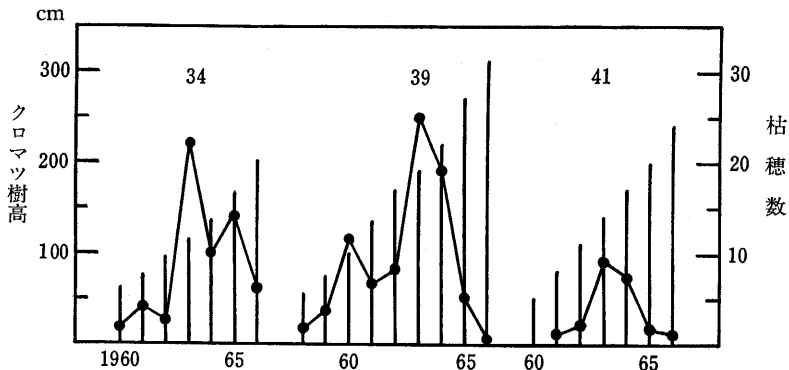


図 4-3. クロマツ樹高とシンクイムシ類の被害によって生じた枯穂数の推移

#### 4-1. 被害穂の採取

小蛾類の幼虫が穂内に食入するとまもなく、被害をうけたクロマツの穂はその上端から黄変し段々と枯死してゆく。したがって、この穂が枯れるという現象は、加害者である昆虫の摂食期と密接に関係している。図 4-4 は 3 種の小蛾類の幼虫の摂食期間と、それに起因して生ずるクロマツ枯穂の出現数を記録したものである (KANAMITSU 1968)。この調査を行なった期間中は、マツアカシムシとマツノシンマダラメイガの 2 種の生息密度はマツヅアカシムシのそれとくらべてずっと低かったので、大部分の枯穂はマツヅアカシムシ幼虫の被害によって生じたものとしてさしつかえない。この図では 1 年間に出現した全枯穂数を 100 として、新しく出現する枯穂数の割合を月別に示したが、これによると大部分のクロマツ枯穂は 6~9 月の間に生じていることがわかる。また同じ調査から、4~6 月の間では、クロマツの穂はシンクイムシ幼虫の食

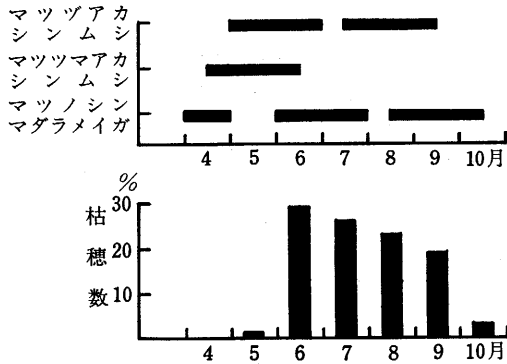


図 4-4. 3種の小蛾類の摂食期間と、クロマツ枯穂の出現数 (1年間の枯穂合計数を100とした)

シンクイムシ類の食害をうけて先端の枯死したクロマツ被害穂は、野外において発見がきわめて容易であり、またシンクイムシ幼虫がある程度の大きさに達するまで生息していた証拠となっているので、これらの被害穂を採取することは、その内部に生息中の、また過去に生息していたシンクイムシ類と、その関連昆虫の生息数を調べる上できわめて好都合であった。すなわち、これら被害穂を研究室に持ち帰って内部を調べることによって、坑道内に残されている虫ふん、脱皮殻、蛹のから、蛹室、繭、死亡個体などから過去に内部に生息したことのある昆虫種を同定することが可能であった。また被害穂に付着している針葉の伸び具合から、穂の枯損時期を推定できたことも大きな利点であった。このようにして被害穂内に生息するマツノシンクイムシ類の種類と生存数、および死亡個体については死亡の原因や死亡時期が推定でき、また天敵昆虫については、その繭や蛹の殻などが穂内に残されていたので、その種類と生息数を記録することができた。

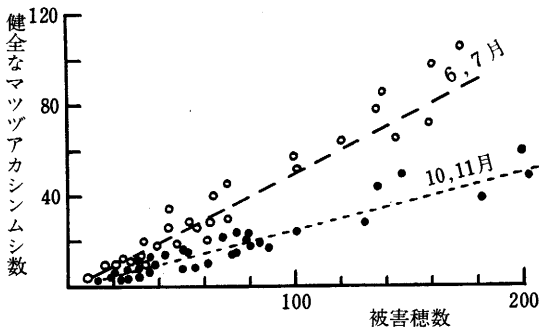


図 4-5. 被害穂数と内部に生息する健全なマツツアカシムシ数との関係 (1962~'63)

入をうけてからしばらく後に枯れるのに対して、8~9月の間では幼虫の食入をうけるとすぐ枯れることが観察された。その原因は、加害する幼虫の加害速度にも関係するが、また被害をうけるクロマツ新梢の生理条件にも関係するといえる。すなわち、春はクロマツの穂が新しく伸び出す時期であり、また秋は穂の活動の終わる時期であるために、同じ程度の食害をうけても、枯死に至る速さに差が生ずるものと考えられる。

図 4-5 は 1962~'63 年の 2 年間に、いろいろな場所から採取したクロマツ被害穂について、内部に生息する健全なマツツアカシムシの幼虫あるいは蛹の数をかぞえ、両者の関係を図示したものである。これによると、6~7月の時点では、被害穂の約半数のものには健全なマツツアカシムシが生存していたといえる。残りの半数の被害穂は、マツツアカシムシの死亡個体のみとめられたもの、全く昆虫のいなかったもの、そして若干数のマツツアカシムシとマツノシンマダラメイガの生死個体の生息していたものである。10~11月の時点では、5月以降に食害をうけた全被害穂が採集されるので、この中には、マツツアカシムシ

の死亡個体のみとめられたもの、全く昆虫のいなかったもの、そして若干数のマツツアカシムシとマツノシンマダラメイガの生死個体の生息していたものである。10~11月の時点では、5月以降に食害をうけた全被害穂が採集されるので、この中には、マツツアカシムシ

やマツノシンマダラメイガの第1世代の幼虫の食害によって枯れた穂が含まれている。このために大体4枯穂につきマツツアカシムシの健全な蛹が1頭くらい割合であった。しかしこの枯穂数とマツツアカシムシ健全数との関係は、年によって大きく異なると考えられる。図4-5では、1962~'63の2年間のものを全部一緒にしているが、この期間は、図4-3にみられるように、単木あたりの被害量が増加しピークに達した時期である。この被害量は1964年以後減少しているが、この間の 枯穂数/マツツアカシムシ健全数 の

比の推移をみると(表4-6)、この比が被害量の変化にほぼ一致して、1961~'63年の上昇期には小さく、1964~'66の下降期には大きな値になっていることがわかる。この原因のひとつとして、1964年以後はクロマツ枯穂を開いてみると、その内部にマツツアカシムシの幼虫や蛹の死亡個体のみつかる割合が高かったことがあげられる。

#### 4-2. 調査方法・サンプルの大きさ

各調査地点において毎回のサンプル量を決定するためには、かずかずの困難が伴った。その第一は本研究が、目標とする地点のある時期の生息数を知るだけではなく、その同一地点において、昆虫の生息数が時間の経過とともにどのように変化してゆくかを知ることが目的としているために、あまり多くの量のサンプルをある時点ととると、そのために、目標となっている昆虫集団を人為的に破壊するおそれが生ずることであった。これはマツツアカシムシの生死数を調べるためには、被害穂を採取して研究室へ持ち帰り内部を調べねばならぬので、そこに生育中の昆虫は必然的に自然個体群から取り去られることになるからである。このような場合、一般に昆虫では、全体の5%以下の抜き取りであれば、全体の集団に与える影響は、無視してもさしつかえないとされている(鳥居1960)。この点において、本研究で主要な調査を行なった6地点では、それぞれ500本前後のクロマツが植栽されていたので、その5%としてのクロマツ25本が、一応年間のサンプル量の限度とされねばならなかった。しかしたとえ5%でも、これを毎年くり返して自然集団から取り去ることは、全く影響がないとはいいたないので、なるべく少ない量が望ましいことは明らかである。

次に問題とされるのは、サンプリングによって達成される精度である。これは昆虫の林内における分布様式とも関連している。予備調査において、いろいろな地点におけるクロマツ1本あたりの被害穂数の頻度分布を調べたところ、これらの被害穂はどの地点においても、一様に、または機会的に分布しているのではなく、集中的な分布をしていることがわかった。そして分布型としては、負の二項分布がよく適合した(金光1967)。このことは、全体の推定に必要なサンプル量を相当多くとらないと精度が高くないことを指摘している。予備調査でえられたクロマツ

表 4-6. 年末において調査された枯穂数と、内部に生息する健全なマツツアカシムシ蛹数の比率

年	枯穂数/健全蛹数
1961	3.5
1962	3.7
1963	3.8
1964	4.8
1965	8.2
1966	6.1

1本あたりの被害穂数の平均値と分散の値から、全体の推定をするために必要なサンプル量を次の式(深谷・鳥居 1965)で計算してみると、

$$\text{必要なサンプル量 } N \geq t^2 C^2 / \delta^2$$

ここに、 $C$  は変動係数、 $\delta$  は抽出誤差の許容限界(平均値に対する比率)である。中程度の被害地では、平均枯穂数  $\bar{x}=5$  で、分散  $s^2=10\sim 15$  くらいの値であったので、これを上式に入れて、 $\delta=20\%$ 、 $t=1$  (信頼度 70%) としても、なおサンプル量としてはクロマツ 10本~15本が必要と計算された。 $t=2$  とおけば信頼度が 95% になるが、サンプル量としては 60本のクロマツが必要となる。これと同様の計算をほかの地点についても行なったところ、激害地ではこれより少ないサンプル量でよいことがわかった。冬期間におけるマツヅアカシムシの分布は、被害穂の分布と同様に、ほとんどの地点において集中分布をすることがその後判明したが、天敵昆虫の分布型についてはなんらの予備知識もえられなかった。このために被害穂について算出されたサンプル量を一応の目安として本調査を開始した。

次に本研究の目的は、マツヅアカシムシとその天敵昆虫の生息密度を知ることにあるので、6つのどの地点からも、あまり大きく異ならない数の被害穂をサンプルとして採取することが望まれた。それはとくに各調査地点の寄生率などを比較するために必要と思われたからでもある。これらの諸点を考慮に入れた結果、各地点より毎回抽出するクロマツ本数は 15本をこえない数とし、そして毎回 80本前後の被害穂を採取することに決めた。すなわち各調査地点において、毎回何本かのクロマツを抽出し、これに付着している被害穂を全部採取して、採取した被害穂数が 80本に達するかまたはこれを越えたならば、次のサンプル木をとることを中止し、また採取した被害穂数が 80本に達しなくても、15本のクロマツについて被害穂を採取したならばサンプリングを中止することに決めた。サンプル木は原則として、造林地内の任意に選んだ列について、林縁から中央に向かって3本目ごとに抽出していった。このようなサンプリングを実行したが、調査地点により、また年によって被害程度が異なっていたので、80本前後の被害穂を採取するためには5本~15本のクロマツを毎回各調査地点から抽出しなければならなかった。なお 1966年以後は、各地点において被害量がいちじるしく減少したので、15本の抽出木についてえられた被害穂数は 50本以下となった。

このような調査を年1回おこなう場合には、昆虫の活動期である4~10月の間よりも、1年間の活動を終えたと考えられる 11月か、それ以後の時点を選ぶ方が好ましいと思われた。それは昆虫の生息密度を測定し、その年次変動を記録する場合に越冬期を選んでおけば、年によって生ずる昆虫の発育ステージの違いに煩わされることが少ないことや、また調査時点が年によって多少異なっても、昆虫の生息密度にあまり大きな変化がないと考えられたからである。この理由で、年1回の調査は毎年2月に行なうことにして実行した。

1962~'63年の間は、マツヅアカシムシ個体群の各発育ステージごとの生存数を調査したが、



このためには越冬期間を除いて毎月サンプリングを行なう必要があったので、各地点からの毎回の抽出量はこれまで述べた量の約半分とした。すなわち、毎回各地点から抽出したクロマツ本数は2~5本で、採取した被害穂数は30~50本であった。しかしこのような少ない量でも、この兩年では5~10月の間は毎月サンプリングを行なったので、年間の総抽出量が全体の5%のわくを若干越えた地点が生じたが、マツヅアカシムシが年に2世代を経過するので、1世代あたりでは3%程度の抜き取りとなり、何とか許容されると判断した。したがってこのような危険な調査は2年間継続しただけで中止した。

#### 4-3. 調査地点の統合

以上のような方法で調査された各昆虫の生息密度は、クロマツ1本あたりの平均生息数で示されることになった。しかし、すでに述べたように、各調査地点において毎回抽出されたクロマツ本数が比較的少なかったために、その結果としてえられた平均値の精度がきわめて低いものとなった。これは精度を高めるためには毎回抽出するクロマツ本数を多くしなければならないが、そうすると昆虫の自然個体群に悪い影響を与えることになるのでやむをえないことであった。そこでこの欠点をおぎなうために、調査を行なった6地点の中のいくつかの地点をこみにして、多少とも精度を高めるくふうが必要と考えられる。

表4-7は、6地点において、1962~'67年の6年間の毎年2月に測定されたクロマツ1本あたりの被害穂数について、2元配置の分散分析をこころみ、地点間および年間変動の分散比を計算したものである。これによると、年によって被害量に大きな差があると同時に、地点間の被害

量にも有意な差がみとめられた。これは調査地点によって、いつも被害量の多いものとそうでないものがあることを示すものと考えられる。そこで6地点の林況、植栽木の大きさ、毎年の被害量などを考慮してみると、6地点のうちNo. 33, 34, 41の3地点は比較的植栽木が小さく、また残りのNo. 35, 37, 39の3地点は植栽木が大きく林況がよく似ていたので、6地点をこの2つのグループに分けて、それぞれについて同様の分散分析を行なったところ、どちらのグループについても地点間の分散には有意な差がみとめられなかった。このことから、6地点をこの2つのグループに分け、各グループ内においては調査結果を込みにして考えることが可能である。そしてこのような統合を行なったばあいにはえられる精度(=平均値に対する誤差範囲)は、両グループとも $t=1$ としたばあい約10%であると算定された。なお6地点全部を込みにして総平均することは、表4-7でみるかぎり無理であるが、しかしこの調査を行なった地域全体のマツヅアカシムシ個体群をひとつの母集団と考えることは不可能ではない。それは、マツヅアカシムシに

表4-7. クロマツ1本あたりの被害穂数にみられる地点間および年間変動

変動	平方和	自由度	不偏分散	分散比
地点	22,360	5	4,472	3.6
年	57,914	5	11,583	9.3
残り	31,077	25	1,243	—
総変動	111,351	35	—	—

$$F_{0.05} (5,25) = 2.60$$

とって、各調査地点がそれぞれ孤立した生息場所ではなく、成虫がある地点から別の地点へ移動することがあると考えられ、さらにまた、どの調査地点においても、マツヅアカシムシの生息密度が、1962～'67年の間に各地点で記録された生息密度の範囲内において変動する可能性が十分あると考えられるからである。そしてこれをひとつの等質の母集団と考えれば、6地点の平均値はそれなりの意義をもつことになる。

### 5. マツヅアカシムシの世代内の生存

マツヅアカシムシの各発育ステージの出現する時期は、一せいではなく、相当長期間にわたって早い個体やおそい個体が出現してくる。そして一般にその出現数は、出現期間のはじめと終りは少なく中間が最盛期となり、時間の経過を横軸にして出現数を記録してゆくと、つりがね型の正規分布曲線になることが多い。この場合、その発育ステージに到達した総個体は、累積正規分布曲線の最大値であり、その出現期間の最終時点できめられる。しかし、この最終時点で総個体数を調べようとする場合、早く出現した個体の中のあるものが死亡し、その死体がみつからないときには不都合である。マツヅアカシムシでは、老齢幼虫と蛹の死亡個体はほとんど確実にあとまで残っていたが、卵からふ化した直後の幼虫初期では、途中で行方不明になるものがきわめて多かった。この研究では、幼虫期を2つに分けて、1～2 齢のものを若齢幼虫とし、3～5 齢のものを老齢幼虫として数えたが、若齢幼虫の死亡個体は実際の野外調査ではほとんど見つからなかった。卵の場合には、幼虫がふ化したのちも、卵の殻がクロマツの針葉あるいは穂上に残っているが、実際には時間の経過とともに消失して、段々と見つけにくくなった。このような点を考慮して、卵および若齢幼虫の生息数を測定する時点として、おのおの出現期間の後半をとることにした。また老齢幼虫と蛹については、その出現期間の終わるころを調査時点とした。

マツヅアカシムシの卵および若齢幼虫の生息密度は、次のような方法で測定した。すなわち各調査地点において、5～10本のクロマツを任意に選び、その中央部の高さに位置する前年度の古い枝を2～5本切り取った。この古い枝1本には2～7本の新年度の穂がついていた。これを研究室に持ち帰ってその新穂数と昆虫の生息数を調べた。一方ではそのおのおの調査地点内の10～30本のクロマツについて、平均樹高や平均総穂数を調べ、それによって卵と若齢幼虫の単木あたりの生息密度を算出した。老齢幼虫と蛹の生息密度については、前章で述べた調査方法で行なった。すなわち各調査地点より2～5本のクロマツを抽出し、これに付着していた被害穂を全部採取した。このようにして集められたクロマツの枝や被害穂は、室内に持ち帰ってくわしく検査し、発見された昆虫については、生存中のものはただちに顕微鏡下で解剖し、内部寄生虫の有無を調べた。死亡していたものについては、その死亡原因と死亡時期などを記録した。

このようにして、マツヅアカシムシの生死個体の生息密度を、クロマツ1本あたりの平均生息数であらわし、この昆虫が卵→幼虫→蛹→成虫と発育ステージをかえてゆくとき、その生存率

がどのように変化するかを追跡した。この野外調査は、1961年に1ヵ所、1962年度に10ヵ所、そして1963年度には6ヵ所の合計17ヵ所において行なった。そして、年2世代を経過するマツアカシムシの各ステージの生息密度について、各世代ごとに調査した。

### 5-1. 生命表の作製

ある生物の年齢別の死亡・生存数を数量的に継続してあらわしたものは、一般に生命表とよばれ、いろいろな動物についてこの生命表が作製されている (DEEVEY 1947)。昆虫の生命表は外国ではすでにいくつかの種について報告されている (MORRIS and MILLER 1954, STARK 1956, RICHARDS and WALOFF 1961, HARCOURT 1969)。わが国では、ミナミアオカメムシについて KIRITANI and HOKYO (1962) が、またマツアカシムシについて筆者 (金光 1965, KANAMITSU 1966) が、またマツカレハについて KOKUBO (1965) が、そして最近では、アメリカシロヒトリについて ITO and MIYASHITA (1968) が生命表を作っている。

マツアカシムシの各発育ステージの生息密度を数え、その死亡・生存数を決定して生命表に記入するにあたって、次のような手続きが必要であった。

卵：卵は4月下旬と7月下旬に調査されたが、幼虫のふ化したあとの卵の殻で数えられたものがかなりあった。受精卵は野外では全く見あたらなかった。1963年春の調査のさい、黒ずんで死亡していたものが2卵だけ見つかったが、死亡の原因は不明であった。全体としてみると卵の生存率はきわめて高く、ほとんどの卵から幼虫がふ化している。春の第1世代では、マツアカシムシと近縁種であるマツマアカシムシの卵が同じ時期に一しょに数えられることになり、両者の卵がどうしても識別できなかった。両種とも成虫はほぼ1:1の性比で出現し、1♀あたりの産卵数は、室内飼育の結果では40~80卵であり大きく変わらないので、この時期では羽化した両種の成虫数に比例して卵数を分割計算した。

若齢幼虫：第1世代では5月中旬、第2世代では7月末から8月はじめを調査時点とした。この時期では多くの若齢幼虫は第2齢に達し、クロマツの穂の表皮に近い部位に生息していた。若干数の発育の早い個体は3齢になって穂の内部深くまで食入していたが、それらの生死虫の合計を若齢幼虫数として表に記入した。第1世代の若齢幼虫期には、まつやにの流出によって死亡したと思われる死体が若干数かぞえられた。

老齢幼虫：6月下旬と8月下旬に数えられたが、これらの時点においては老齢幼虫のほか、一部の発育の早い個体は蛹になっていたもので、それらの生死体のすべてを加えたものを老齢幼虫数とした。この時期の死亡では、寄生昆虫による死亡が多かった。寄生昆虫による死亡は、寄主となっているマツアカシムシ幼虫の死体とともに、寄生者の繭や蛹がその傍にあるために、もっとも原因のわかりやすい死亡であった。この時期に働く寄生蜂の1種である *Lissonota evetriae* は4~5月に成虫となって羽化し、マツアカシムシの若齢幼虫を攻撃し産卵する。この寄生蜂の幼虫は、その後寄主幼虫の体内で9月まで経過したのち、10月になってはじめて寄主幼虫

を殺し、寄主の体外に出て繭を作り越冬するという特異な生活をもっている。この蜂の寄生をうけないマツヅアカシムシの幼虫は6月末には蛹化するので、*L. evetriae*によるマツヅアカシムシの死亡は第1世代の老齢幼虫期におこるとみてさしつかえない。そこで6月に採集されたマツヅアカシムシの老齢幼虫を解剖し、*L. evetriae*の内部寄生をうけていたものはこの時点で死亡したとみなされた。そして8月に数えられたマツヅアカシムシ老齢幼虫の中には、*L. evetriae*の寄生をうけて生き残った第1世代の老齢幼虫が第2世代のものと混じていたので、解剖の結果から、その数を減じたものを第2世代の老齢幼虫数とした。

蛹：7月および3~4月に成虫数と一しょに数えられた。第2世代の蛹数は10月にも調査され、10月までの死亡数と11月から翌年3月までの冬期間の死亡数とが分けて記録されたが、生命表では10月の調査結果は省略した。

成虫：各時点の健全な蛹数と成虫羽化後の蛹のから、または蛹室数を加えたものを成虫数とした。

表5-1は、このようにして作られたマツヅアカシムシの生命表である。ここでは、1962~'63年の2年間に調査された結果について、6地点の平均値としてかかげた。なおこの表における $x$ ,  $lx$ ,  $dx$ などの表示法は、MORRIS and MILLERが1954年に *Choristoneura fumiferana* (CLEM.) について作ったものが森林昆虫の代表的な生命表と考えられるので、その様式にしたがった。

表5-1. マツヅアカシムシの生命表

	发育ステージ $x$	はじめの生息数 $lx$	死亡要因 $dxF$	死亡数 $dx$	死亡率 $100qx$
第一世代 (一九六二年四月~七月)	卵	90.4	なし		
	ふ化幼虫	90.4	行方不明	61.29	68.5
	若齢幼虫 (2齢)	28.48	まつやに	2.54	8.9
			行方不明	16.58	58.2
			小計	19.12	67.1
	老齢幼虫 (4~5齢)	9.36	病気	0.54	5.8
			<i>Lissonota evetriae</i>	1.76	18.8
			<i>Temelucha</i> sp.	1.20	12.8
			<i>Bracon</i> spp.	0.17	1.8
			<i>Pteromalus</i> sp.	0.03	0.3
			そのほかの天敵昆虫	0.64	6.8
行方不明			0.77	8.2	
小計			5.11	54.6	
蛹	4.25	病気	0.37	8.7	
		<i>Itopectis cristatae</i>	0.20	4.7	
		<i>Pediobius</i> sp.	1.64	38.6	
		小計	2.21	52.0	
成虫	2.04				

第二世代 (一九六二年七月～一九六三年四月)	卵	81.6	なし		
	ふ化幼虫	81.6	行方不明	56.3	69.0
	若齢幼虫 (2齢)	25.30	行方不明	17.59	69.5
	老齢幼虫 (4～5齢)	7.71	病気 <i>Bracon</i> spp. <i>Pteromalus</i> sp. そのほかの天敵昆虫	1.05 0.77 0.67 0.55	13.6 10.0 8.7 7.1
蛹	3.75	行方不明 小計	0.92 3.96	11.9 51.4	
成虫	2.08	病気 <i>Itoplectis cristatae</i> <i>Pediobius</i> sp. <i>Pteromalus</i> sp. そのほかの天敵昆虫 小計	0.15 0.46 0.21 0.18 0.67 1.67	4.0 12.3 5.6 4.8 17.9 44.5	
第一世代 (一九六三年四月～七月)	卵	101.2	原因不明	1.3	1.3
	ふ化幼虫	99.9	行方不明	55.7	55.8
	若齢幼虫 (2齢)	44.20	まつやに 行方不明	2.33 24.54	5.3 55.5
	老齢幼虫 (4～5齢)	17.33	病気 <i>Lissonota evetriae</i> <i>Temelucha</i> sp. <i>Bracon</i> spp. <i>Pteromalus</i> sp. そのほかの天敵昆虫	0.45 9.40 1.48 0.04 0.10 0.47	2.6 54.2 8.5 0.2 0.6 2.7
蛹	3.69	行方不明 小計	1.70 13.64	9.8 78.7	
成虫	2.83	病気 <i>Itoplectis cristatae</i> <i>Pediobius</i> sp. そのほかの天敵昆虫 小計	0.21 0.04 0.51 0.10 0.86	5.7 1.1 13.8 2.7 23.3	
第二世代 (一九六三年七月～一九六四年四月)	卵	70.9	なし		
	ふ化幼虫	70.9	行方不明	28.8	40.6
	若齢幼虫 (2齢)	42.10	行方不明	31.13	73.9
	老齢幼虫 (4～5齢)	10.97	病気 <i>Bracon</i> spp. <i>Pteromalus</i> sp. そのほかの天敵昆虫	0.92 0.19 0.39 0.31	8.4 1.7 3.6 2.8
蛹	9.16	小計	1.81	16.5	
成虫	6.22	病気 <i>Itoplectis cristatae</i> <i>Pediobius</i> sp. そのほかの天敵昆虫 小計	1.24 1.26 0.42 0.02 2.94	13.5 13.8 4.6 0.2 32.1	

## 5-2. 死亡要因

マツヅアカシムシの各発育ステージにおいて観察記録された死亡要因は次のようである。

卵：卵の死亡は、野外ではほとんどみとめられなかった。大部分の卵は正常に発育し、それから幼虫がふ化した。不受精卵や、また卵寄生蜂によって殺された卵は全くみられなかった。

1963 年春の調査のさい、原因不明の死亡卵がごく少数みつかった。

若齢幼虫 (1 齢～2 齢)：この時代には死亡数は非常に多いが、それらの死体はほとんどみつからなかった。そして見つかった若干数の死亡個体は、まつやにの流出によってその中に巻きこまれたものがほとんどであった。行方不明となった死亡個体の中には、温湿度などの急激な変化とか、風や降雨などの気象要因によって直接死亡したものが相当数あると考えられる。そして、それらの中には生来虚弱体質であったものが含まれているに違いないと思われる。このほか観察記録は皆無であるが、マツヅアカシムシの若齢幼虫体を体ごと持ち去り、マツの穂上には何の痕跡も残さないような捕食虫がいることも十分考えられる。また室内飼育の結果から推測して、成虫の産卵がある穂に集中したばあい、局所的には若齢幼虫のあいだに食物に対する競争がおこり、そのための死亡が野外においてもおこりうると考えられる。このように若齢幼虫期の死亡は、死亡個体が見つからなかったこと、また死体が見つかって、その直接の死亡原因を認定することが非常にむづかしかったことがあげられる。

老齢幼虫 (3～5 齢)：マツヅアカシムシ幼虫は成長するにつれてマツの穂の内部深く食入し、3 齢後期には穂の髓部に達する。このころになると、幼虫はまつやにの流出による危険から遠ざかり、また外界の気象の変化による影響をほとんどうけないで、安定した生活に入ると考えられる。そしてこの老齢幼虫時代に死亡をもたらすものはほとんど天敵生物であった。すなわち、*Goniozus* sp., *Elasmus issikii*, *Pteromalus* sp., *Lissonota evetriae*, *Temelucha* sp., *Trathala* sp., *Campoplex* sp., *Apistephialtes* sp., *Bracon* spp., *Apanteles* sp., *Agathis* sp. などの寄生昆虫と病原体がそれである。なお寄生昆虫の中には、マツヅアカシムシがまだ若齢幼虫でいるときすでに寄生し、寄主幼虫が老齢になってからこれを殺すものもあった。*Eurhodope* sp. の幼虫は、マツヅアカシムシが老齢幼虫の後期から繭を作って蛹化する直前までの前蛹期に、これを攻撃し食い殺した。

蛹：被害穂の中で繭に包まれた蛹は、外界からは最もよく保護された状態にあるといえる。この時代の死亡もほとんど天敵生物によるものである。すなわち、*Pteromalus* sp., *Pediobius* sp., *Itoplectis cristatae* などの寄生昆虫と病原体であった。またマツヅアカシムシの蛹が *Eurhodope* sp. の幼虫によって捕食されたことが記録されている。

## 5-3. かんれいしゃハウス内の生存曲線

これまでの野外調査を行なった地域から約 10km 東方に位置する愛知演習林白坂苗畑の一隅に、かんれいしゃ張りの鉄骨ハウスを 1964 年に建設した。このハウスは、間口 5m、奥行き

5 m, 高さ 2 m の大きさで, これを 3mm 目かんれいしゃでおおったものである。そして, この内部に 80cm 間隔にクロマツ 3 年生苗木を 25 本植栽した。そして 1965 年 4 月に, この中にマツツアカシムシ成虫を放逐し産卵させて, その生存過程を 1 週間ごとに調査した。この場所は 30 年生アカマツ, ヒノキの混交林であったものを, 1962 年に切り開いて新設された苗畑である。ここは野外調査をした水野地区からは相当離れており, それまでシンクイムシ類はほとんど生息していなかった場所である。また 1966 年には伍位塚町にある庁舎構内において, 2 年生クロマツ苗木を植木鉢にとり, これを直径 20 cm のガラス筒で囲み, 上面をガーゼでおおったものの中にマツツアカシムシ成虫 1 ♀ 1 を放逐し, 卵から成虫にいたる生存過程を同様に調査した。この 2 通りの実験に供試したクロマツは従来水野地区で植栽していたものと同じもので, 水野地区で育苗したものである。また放逐したマツツアカシムシ成虫は, やはり水野地区で採集したものである。この実験は, 天敵昆虫から隔離された条件のもとで, マツツアカシムシの生存がどのような経過をたどるかを観察する目的で行なわれたものである。

かんれいしゃハウス内では, マツツアカシムシの産卵数が少なかったこと, また植栽木が相当大きくなっていたので, その生存過程においてこみすぎの影響は全くなかったといえるが, 植木鉢内に放逐した成虫からは比較的多数の卵が産みつけられ, しかもクロマツが 2 年生という小さな苗木であったため, 卵からふ化した幼虫は成長するにつれて食物不足となり, 多数のものが死亡した。したがってこの植木鉢内の飼育実験では, 最初の卵が 20 卵以下で, しかもマツツアカシムシ幼虫が蛹化するまでの間に, クロマツ苗木に付着する芽が全部食われて枯れてしまうような結果にならなかったものだけをとりだして, その生存曲線を描いた。この結果では, かんれいしゃハウス内と植木鉢内では非常によく似た生存曲線がえられた (図 5-2)。

この図において, 野外での生存曲線と, かんれいしゃハウス-植木鉢内の生存曲線を比べてみると, 後者の生存率が, 全体としてずっと高いことがよくわかる。さらにこまかく比較してみると, 植木鉢内では不受精卵がみられたために卵の生存率が低かったが, 野外ではこの時期の生存率ももっとも高かった。また, かんれいしゃハウス-植木鉢内では, 1~2 齢幼虫の生存率が, 野外のそれと比べて高かった。これは, かんれいしゃ布あるいはガーゼで囲まれていたために, ふ化直後の幼虫が芽内に食入する期間に, 外界の急激な気象の変化の影響を受けなかったことが大きな原因の

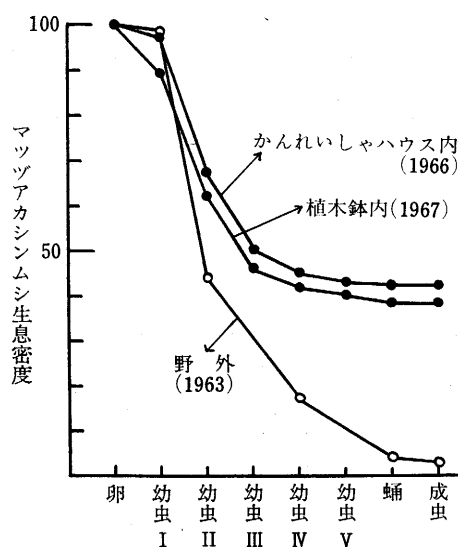


図 5-2. マツツアカシムシの第 1 世代の生存曲線

ひとつと推察される。これまでの野外調査では、老齡幼虫期以後の死亡はほとんど天敵生物によってひきおこされていると観察したが、天敵昆虫から隔離されたかんれいしゃハウスや植木鉢の中では、このマツアカシムシの老齡幼虫期以後の死亡が非常に少なかった。このことは、野外と、かんれいしゃハウス-植木鉢内の老齡幼虫期以後の生存率の差は、大部分が天敵生物に起因すると考えて差しつかえないといえる。いずれにしても、自然状態においては天敵生物が、マツアカシムシの幼虫期後半と蛹の生存率を左右する主因となっていることは明らかである。

#### 5-4. 生存率と生息密度

1962~'63 の 2 年間に野外調査を行なった 16 地点においてえられたマツアカシムシの各

表 5-3. マツアカシムシの各發育ステージにおける生存率

世代	發育ステージ	1962		1963	
		平均	標準偏差	平均	標準偏差
第 一 世 代	卵→若齡幼虫	40%	10%	52%	6%
	若齡幼虫→老齡幼虫	34	9	57	17
	老齡幼虫→蛹	43	13	20	8
	蛹→成虫	61	12	74	10
	卵→成虫	3.6	2.2	4.0	1.2
第 二 世 代	卵→若齡幼虫	37	13	52	15
	若齡幼虫→老齡幼虫	20	13	37	14
	老齡幼虫→蛹	61	12	80	6
	蛹→成虫	47	14	62	8
	卵→成虫	1.9	1.1	8.8	2.3

發育ステージの生存率を表 5-3

にまとめた。この表をみると、各發育ステージの生存率は、世代によりまた年により、相当異なった値を示しているが、全体としては、若齡幼虫の生存率がいちばん低いように思われる。

第1世代では、老齡幼虫の生存率が、第2世代のそれとくらべて非常に低かった。そしてまた、1963年の第2世代の全体の生存率が、ほかのものとは比べ

て非常に高かったことなどが指摘される。この表から、各發育ステージにおける生存率の変動係数（標準偏差/平均値）を計算してみると、1962~'63の両年とも、第1世代では老齡幼虫→蛹、第2世代では若齡幼虫→老齡幼虫に至る生存率において、それぞれ最も大きい値がえられた。これは、この間の生存がほかの時期と比べて不安定であり、ここに最も大きな変動要因があると考えられる。

これまでは、マツアカシムシの生息密度に関係なく各ステージの生存率をもとめたが、ここでは、昆虫の生息密度の高低によって死亡要因の働きの度合いが変化し、したがって生存率が変化する関係があるかどうかを検討してみたい。一般に、ある昆虫の生息密度が変わると、その変化に応じて生存率が変化するよう働く死亡要因があることが古くからみとめられている。この現象は密度依存 (density-dependent) とよばれ、いろいろな要因について密度依存的な作用が論ぜられている (ANDREWARTHA and BIRCH 1954, MacFADYEN 1963)。

図 5-4 は、このような密度依存的な働きがマツアカシムシのどの發育ステージにおこっているかをみるために、1962~'63の両年にいろいろな調査地点で記録された發育ステージごと



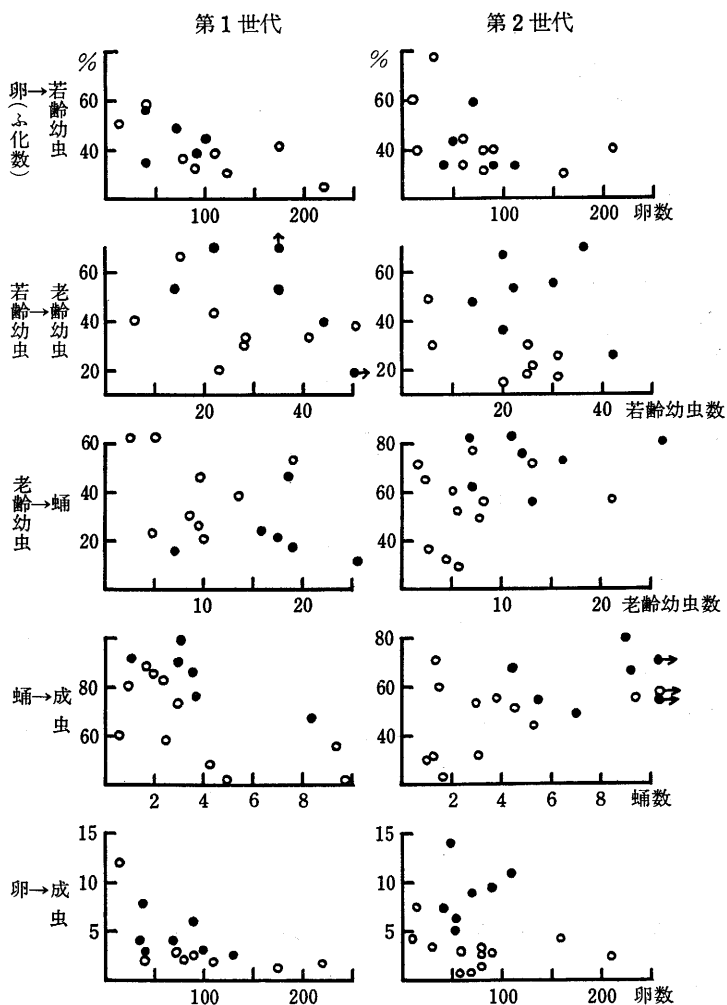


図 5-4. マツアカシンムシの各發育ステージの当初の生息密度とその生存率  
(○ 1962 年, ● 1963 年)

の生存率を描いたものである。この図をみると、第1・第2世代とも、卵から若齢幼虫にいたる生存率には密度依存的な傾向がみられる。前節でのべたように卵の死亡は野外ではほとんどなかったので、この生存率は、卵からふ化した新幼虫が第2齢に達するまでの間の生存率である。そしてこの期間は、ふ化直後の幼虫がマツの穂上をあちらこちらと移動し、樹皮下のごく浅い部分に食入するまでの時期である。卵から成虫にいたる全体の生存率をみると、第1世代では、はじめの卵の密度が高くなるにつれて生存率が低下する傾向がみとめられるが、第2世代では、この傾向がはっきりしない。第2世代の老齢幼虫→蛹と蛹→成虫にいたる生存率には、当初の生息密度の高いときの方が、より高い生存率があるようにさえ見うけられる。この時期は8月半から翌春3月までの長い期間であるにもかかわらず、第1世代のものに比べると、比較的天敵生物の影響をうける度合いが少なかった。

ある昆虫個体群のある時点の生息密度を横軸にとり、次の時点の生息密度を縦軸にとって相対する点をグラフ上にプロットするとき、もし両者の変化の間に一定の割合があるならば、おのおのの生息密度の値を対数にかえて同じグラフを書き直してみると、その回帰直線の傾斜は1となるはずである。もしもこの傾斜が1より小さくなれば、それは、昆虫の生息密度が高くなればなるほどその次の時点の密度の高くなり方が少なく、また、生息密度が低くなればなるほど次の時点の密度は低くなりにくいという関係があり、すなわち、密度依存的な作用が働いていることを示すものである。これが、MORRIS (1959・'63) の Key Factor Analysis の基本となっている考え

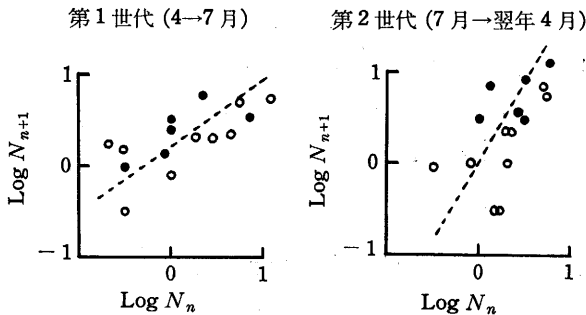


図 5-5. マツアカシムシの、ある世代の成虫数 ( $N_n$ ) と次の世代の成虫数 ( $N_{n+1}$ ) の関係 (○ 1962 年, ● 1963 年)

方である。図 5-4 にみられるマツアカシムシの各発育ステージについて、この解析方法が適用できるが、ここでは、1962~'63 年の結果から、マツアカシムシの成虫の生息密度について MORRIS の方法をこころみた結果を図 5-5 に示した。この図においても、4 月から 7 月までの第 1 世代では回帰直線の傾斜は 1 より小さく、マツ

アカシムシの生息密度の高いときには、生存率を低くさせるような密度依存的な作用が働いていると考えられる。これに対して、7 月から始まって翌年 4 月に終る第 2 世代では、傾斜が急で、このような働きがあるとはいえない。

## 6. マツアカシムシ個体群の年変動

1962~'63 年の間は、マツアカシムシの卵から成虫にいたる各発育ステージについて生存数や死亡数などの調査を主として行なったが、それ以後の年では年 1 回の調査を毎年 2 月前後に行ない、この昆虫の生息密度の年次変動を追跡することに重点をおいた。愛知演習林水野地区におけるマツアカシムシ個体群の生息密度は、1961 年に本格的な密度測定を始めた時点においてすでに相当高いものであった。1960 年以前の記録は断片的なものしか残っていないが、この昆虫についての一般的研究を開始した 1957 年においても、本種によるクロマツ幼齢木の被害が各所で相当目立っていたので、このマツアカシムシはその数年前からすでにこの地域に定着し、ある程度の密度を維持して生息していたことは明らかである。

### 6-1. 各調査地点における生息密度の年変化

マツアカシムシの生息密度は、1962 年以降 6 つの異なるクロマツ造林地 (図 4-1) において、毎年継続して調査された。図 6-1 は、これらの地点におけるクロマツ 1 本あたりの生息密度の変化を図示したものである。この図をみると、マツアカシムシの生息密度は、地点によっ

て相当大きく異なるといわねばならない。またこの図から、No. 33 の地点では 1965 年の生息密度の方が 1964 年のそれよりやや高かったが、そのほかの地点では 1964 年において本種の生息密度が最大となっていることがわかる。このことからこの 6 地点

を含む全域を考えると、マツヅアカシムシの生息密度は 1962~'64 年の間は上昇し、1964 年にピークに達し、そして 1964 年以後は下降に転じたと解釈して差しつかえなからう。1967 年には本種の生息密度は非常に低くなった。なお 1968 年には、この地域全域にわたってマツヅアカシムシがほとんどいなくなり、ここにかかげた 6 つの調査地点の生息密度はいずれも零となってしまう。

各調査地点における 1962~'67 年間のマツヅアカシムシの生息密度の年変化をたどってみると、はじめの 1962 年の生息密度はその前年からひきつがれたものであり、1962 年以前の数年間にどのような生息数の変化があったか不明である。しかし、この調査を行なった 6 地点の中で、No. 33 の地点は 1959 年度、No. 34 と No. 41 の地点は 1960 年度の植栽であるため、この 3 つの造林地ではクロマツが新植されたのちに昆虫が侵入したはずであるから、その初期である 1960 年あるいは '61 年のマツヅアカシムシの生息密度は、1962 年の生息密度よりも低いものであったと思われる。したがってこれらの 3 地点では、マツヅアカシムシの発生のひとつの山をほぼはじめから終りまで記録できたとみて差しつかえなからう。残りの 3 地点の植栽年度はもう少し古く、もっとも古い No. 37 の地点は 1954 年の植栽である。これらの地点では、1957~'61 年の間にも被害穂が相当たくさんあったので、その間にさらに別の発生の山があったかもしれない。したがって、これら 3 地点では、図 6-1 における 1962~'67 年の間が、ひとつの発生の山であるか、またはもっと長期間にわたる大きな山の後半であるか明らかでない。

## 6-2. 環境諸要因の年変化

マツヅアカシムシの生息密度は、1962~'64 の間上昇し、1964~'67 年間は下降し、その間に 1964 年には顕著なピークが観察された。このような個体群密度の変化が、どのような外界の働きによってひきおこされたかを解明する手段として、マツヅアカシムシの生息密度の変化に関連があると思われる環境諸要因の変化の過程を検討しなければならない。ここでのべる環境とは、マツヅアカシムシの個体または個体群をとりまくすべての外界の生物的また非生物的な作用をなすものの集合体をさすものとする。この研究では、これら環境要因のすべてについて細部

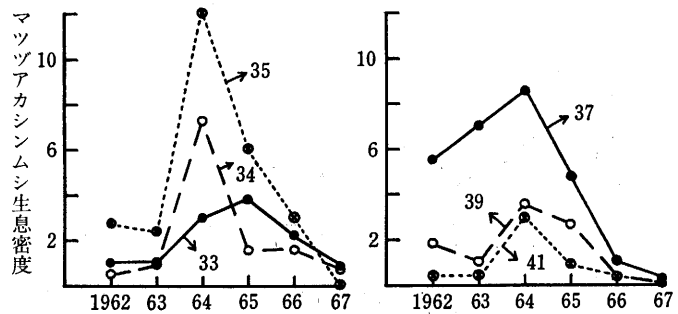


図 6-1. 各調査地点におけるクロマツ 1 本あたりのマツヅアカシムシの生息密度の年変化

にわたる調査ができなかったが、それらの中の主要なものについてある程度の資料がえられたの

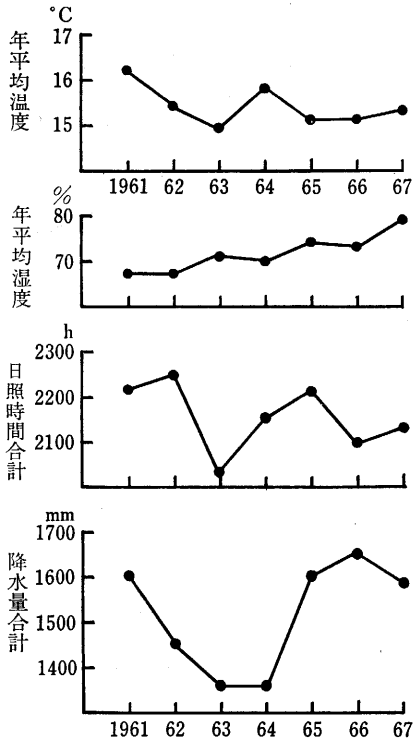


図 6-2. 1961~67 年間の気象変化の概況 (愛知演習林・穴の宮観測所)

で、これらについてのべることにする。なお環境要因のひとつである天敵生物はマツヅアカシムシを食餌として生活するもので、両者は食うものと食われるものという密接な関係にあり、この研究ではもっとも重点をおいて調査されたので、これについては次章以降にのべることにして、ここでは省略した。

a) 気象要因

大気中の温度・湿度・光などの気象環境は、すべての生物体の生活と存続を左右する基礎条件となっている。したがってマツヅアカシムシ個体群にとっては、これらの気象条件が不適当な地域では種を維持することができないはずである。これを逆に考えると、愛知県瀬戸地方においてマツヅアカシムシが相当の高密度でこれまで生息しているという事実から、この地域での一般的な気象条件は、この昆虫の存続増殖にとって好適であると解釈できる。マツヅアカシムシの生息密度の変化と、この気象条件の変化がどのような関係にあるかをみるために、

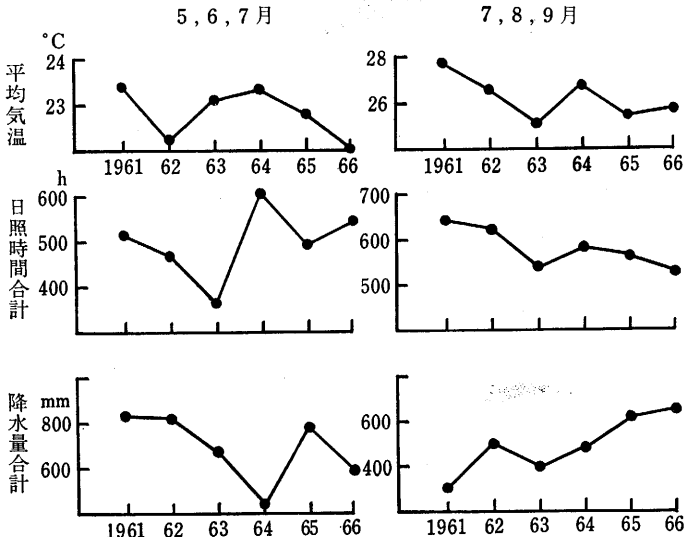


図 6-3. 5, 6, 7月および 7, 8, 9月の各3ヵ月間の気象の年変化 (愛知演習林 穴の宮観測所)

調査地域に隣接する当演習林穴の宮気象観測所で記録された資料から、平均気温・平均湿度・日照時間・降水量の年変化を図 6-2 に描いた。これによると、1年間の平均気温と平均湿度の年ごとの変化は、マツヅアカシムシの生息密度の年変化と直接結びついているとは思えないが、日照時間合計と降水量合計は、マツヅアカシムシ個体群がピークに達したその前年の

1963 年においていずれも非常に低い値となっており、何らかの関係があるのかも知れないと想像される。

つぎに、図 6-3 は、マツアカシムシの第 1 世代の活動期である 5, 6, 7 月と、第 2 世代の活動期である 7, 8, 9 月について、それぞれ 3 ヶ月間の気象諸要因の変化を図示したものである。この図についてもなお、5, 6, 7 月の日照時間合計を除いては、マツアカシムシ個体群の年変化にとくに関連があるとは思えない。また 1 年間で、11~3 月の不活動期と 4~10 月の活動期に分けてそれぞれの気象要因の変化をたどってみたが、日照時間合計を除いてとくに関連があるとはみとめられなかった。さらに、4~10 月の間は、毎月の気象要因をとりだしてその年変化を検討してみたところ、マツアカシムシ個体群が 1964 年にピークに達し、その前後で上昇→下降したことに関係のありそうな変化がみとめられたものは、5 月と 6 月の日照時間、6 月の最低温度、8 月の最高温度であった。これらの年変化を図 6-4 にかかげた。

このようにして気象資料を検討してみると、その中にはマツアカシムシの個体群密度の変化に関連のありそうなくつかの要因がうかび上がってくる。しかし、ある時期の気象因子、たとえば日照時間・降水量・最高最低温度などの要因がどのような形で昆虫の生息密度と結びついているかは明らかでない。マツアカシムシが卵および若齢幼虫でいる間は、老齢幼虫や蛹でいる間と比べると、外界の気象の影響を受けやすく、また成虫になってからは高温・低温や雨・風の作用を直接受けることは十分考えられるが、極端な場合を除くと、一般には、これら気象因子は直接の死亡要因とならないで、マツアカシムシとともに天敵昆虫を含むほかの昆虫類の行動や生育を抑制したり助長させたり、また植栽されているクロマツの穂の生育に影響を与えたりすることなどによって、間接的にマツアカシムシの生存に関与していることが多いと考えられる。そして、このような間接的な気象因子の影響を量的に評価することはきわめてむづかしいといわねばならない。さらに今回の調査では、クロマツ穂上の微気象について直接測定をしたのではなく、一般気象について百葉箱や気象観測用露場の内で測定したので、このような測定値では、なおさらマツアカシムシの個体群動態におよぼす影響が不明確なものとなる。

#### b) 植栽木の大きさ

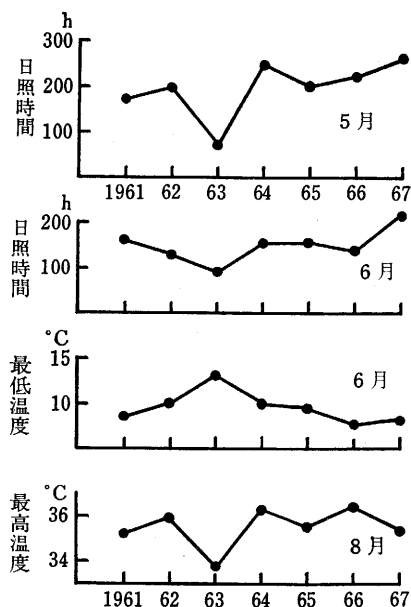


図 6-4. マツアカシムシ個体群の年変動に関連があると思われる気象量の変化 (愛知演習林 穴の宮観測所)

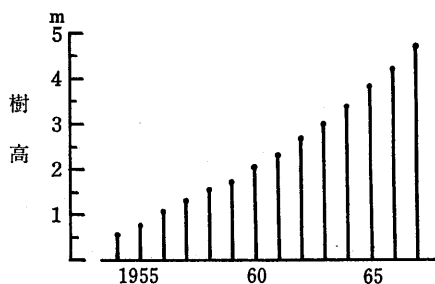


図 6-5. No. 37 地点におけるクロマツの平均樹高 (1954 年植栽)

1962~'67 年の間のマツヅアカシムシの生活環境の中で最も顕著な変化をしたものは、食餌となっているクロマツの大きさであろう。図 6-5 は、6つの主要な調査地点の中でもっとも植栽年度の古い No. 37 地点におけるクロマツの平均樹高の推移を、一例として図示したものである。マツヅアカシムシの生息地として調査された砂防造林地では、一般にクロマツの生長が悪く、1年

間の樹高生長は平均して 20~30 cm であった。場所によって、クロマツの生長に多少の相違はあるが、6地点とも植栽後の樹高生長はこの No. 37 地とほぼ同じ経過をたどっているといつてよい。一般に、マツヅアカシムシなどの pine shoot moth とよばれる小蛾類はマツの幼齡林だけに生息し、マツがある程度大きくなって林地のうっぺいがみられるようになると、いなくなることが認められている (HEIKKENEN and MILLER 1960)。たしかに、愛知演習林のクロマツ造林地においても、樹高が 5 m を越し樹冠による林地のうっぺいが完成したのちは、マツヅアカシムシによる被害が全くみられなくなる。植栽木がまだ小さくて、マツヅアカシムシが多数生息している若い造林地に隣接してこのような樹高が 5 m を越えてすでにうっぺいした造林地がある場合には、その境界線上の林縁木が被害をうけ、また樹高が 5 m を越えても隣接木がなく孤立したクロマツの場合は、やはり被害をうけていた。そしてこのような場合には、比較的低い位置にある枝に被害が集中していることがしばしばみうけられた。このような事実から推察すると、マツヅアカシムシの生息と、木の大きさあるいは林地のうっぺいが、相当密接な関係にあるとみて差しつかえない。そしてこの理由としては、加害する側の昆虫の習性と、被害をうける側のクロマツの質的な変化が考えられる。すなわち、植栽木が大きくなって林地がうっぺいすると空間が少なくなり、また気温・湿度・光などの物理量が変化して、これがマツヅアカシムシ成虫の行動を制限するとか、あるいは、マツヅアカシムシ成虫が地上からずっと高い位置を飛ぶことを好まないとかの理由で、ともかくこのような場所では産卵しないことが考えられる。そしてもうひとつは、このように木が大きくなると、クロマツの穂が質的に異なったものとなり、マツヅアカシムシの産卵は行なわれるが、ふ化した幼虫にとってはもはや良質の食餌でなくなることも考えられる。

さて、6つの調査地点において、1962~'67 年の間に記録されたマツヅアカシムシの生息密度の変化と、植栽木であるクロマツの大きさの変化を比べてみると No. 35 と No. 37 の2地点では、1966~'67 年においてすでに植栽木が相当大きく、うっぺいが完成中とみられたので、これに関連してマツヅアカシムシがいなくなったことについては前述の説明が成り立つ。しかし、No. 34 や No. 41 地点などの若い造林地においても 1966 年以後急速にマツヅアカシム

シがいなくなったことは、これでは説明できない。というのは、これらの地点の 1966~'67 年の植栽木の大きさは、No. 35 と No. 37 の地点の 1960~'62 年と同じで、まだ林地がうっぺいする段階には達していなかったからである。したがって、1962~'67 年の間に植栽木が大きくなり、それに伴って林内の微気象などが各地点において相当変化したと思われるが、これだけでは、6 地点に共通したマツヅアカシムシ個体群の年変動と説明することができないと結論される。

### c) ほかの 3 種の小蛾類の生息密度の変化

クロマツの穂上に生息する小蛾類としては、マツヅアカシムシのほかにマツマアカシムシ・マツノシンマダラメイガと種名未定の *Eurhodope* sp. の 3 種がある。これらの中で、マツマアカシムシとマツノシンマダラメイガの 2 種は、マツヅアカシムシと同様にクロマツ穂内に食入し、マツヅアカシムシと生活場所を共にしている関係にある。クロマツの穂が十分大きいときには、これら 3 種の幼虫が同時にせん孔していることもめずらしくない。しかし穂内では、3 種の幼虫はそれぞれ別の坑道を作って生息している。残りの *Eurhodope* sp. は、ときとしてマツヅアカシムシやほかの小蛾類の前蛹や蛹を捕食することが記録されているが、平常は、クロマツの穂上で針葉の基部を食べて生活している種と考えられている。

マツヅアカシムシの生息密度と比べると、マツマアカシムシ、マツノシンマダラメイガと *Eurhodope* sp. の 3 種の生息密度は、1962~'67 年のあいだずっと低かった。図 6-6 はこれら 3 種の小蛾類の生息密度の年変化を图示した

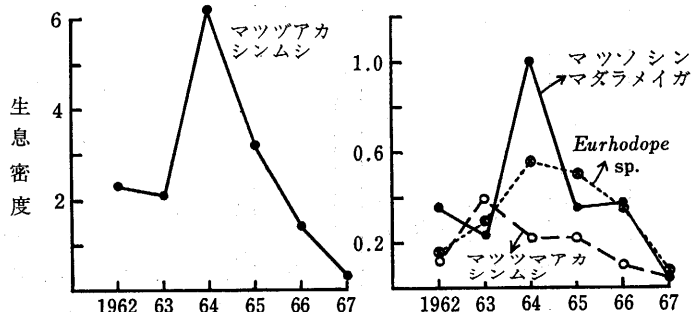


図 6-6. マツヅアカシムシとほかの 3 種の小蛾類の生息密度 (クロマツ 1 本あたり) の年変化

ものである。ここでは、生息密度を 6 地点の平均値で示し、またマツヅアカシムシの年変化を参考のためつけ加えた。なお、前にものべたように、昆虫数を測定したのは毎年 2 月前後なので、この時点では、マツヅアカシムシとマツマアカシムシは蛹、そしてマツノシンマダラメイガと *Eurhodope* sp. は幼虫であった。この図をみると、マツノシンマダラメイガと *Eurhodope* sp. の生息密度は、マツヅアカシムシと同じ 1964 年にピークに達し、その後ずっと減少していることがわかる。またマツノシンマダラメイガの変化は、マツヅアカシムシのそれと非常によく似ているといえる。ここで注目したいことは、マツヅアカシムシを含めて全部の小蛾類の生息密度が 1964 年以降ずっと減少していることである。とくに 1966 年から '67 年へかけての生息密度の低下は、4 種の小蛾類全部について、しかも 6 つの調査地点においても、共通してあてはまる現象であった。このことは、マツヅアカシムシだけでなく、ほかの 3 種の小蛾類も一

緒にして、それぞれの生息密度を低下させる共通の原因があったと考えねばならない。この要因が何であるかはわからないが、4種に共通という点において、おのおの種個体群だけに作用する個有のものではないといえる。

## 7. 天敵昆虫の生息数の変化

マツアカシムシを直接の寄主とする天敵昆虫の種類は非常に多く、これまでの調査で確認されたものだけでも16種となっている。しかしこれらの中の多くの種は生息数がきわめて少なく、ほんの少数しか採集されなかった。比較的的生息数の多いと思われたものは6種で、その中でもとくに沢山採集されたものは3種の寄生蜂であった。それらは、マツアカシムシの幼虫に寄生する *Lissonota evetriae* UCHIDA (ヒメバチ科) と、蛹に寄生する *Itopectis cristatae* MOMOI (ヒメバチ科) と *Pediobius* sp. (ヒメコバチ科) であった。これらの天敵の生息密度については、寄主であるマツアカシムシと一緒に調査されている。本研究では、これらの天敵昆虫を主要な調査目標のひとつとしたが、それは天敵昆虫が、マツアカシムシ個体群の変動に少なから

ぬ影響を与え、その生息密度の上昇をおさえる最も有力な要因であるかもしれないと思われたからである。

### 7-1. 天敵昆虫の月別出現数

天敵昆虫は種によってそれぞれ異なった生活史をおくっているが、月ごとに成虫となって羽化する天敵昆虫数がどのくらいあるかをみるために、1962~'63の両年の調査結果から、クロマツ1本あたりの平均出現数をとりだして、図7-1にまとめた。この図では、多寄生をする寄生蜂については、単寄生をするものと同等にとり扱うために、寄生をうけて死亡した寄主数をもってその出現数とした。そうしないと、*Pediobius* sp. のように1頭の寄主蛹から平均20頭もの成虫が出現する種では、寄主数が少ないにもかかわらず天敵成虫数が非常に多くなり、ほかの単寄生をするものと比較するとき混乱が生ずると思われたからである。また、天敵昆虫の中には、成虫が羽化する期間が相当長いものもあったが、その場合は、成虫の総数がそ

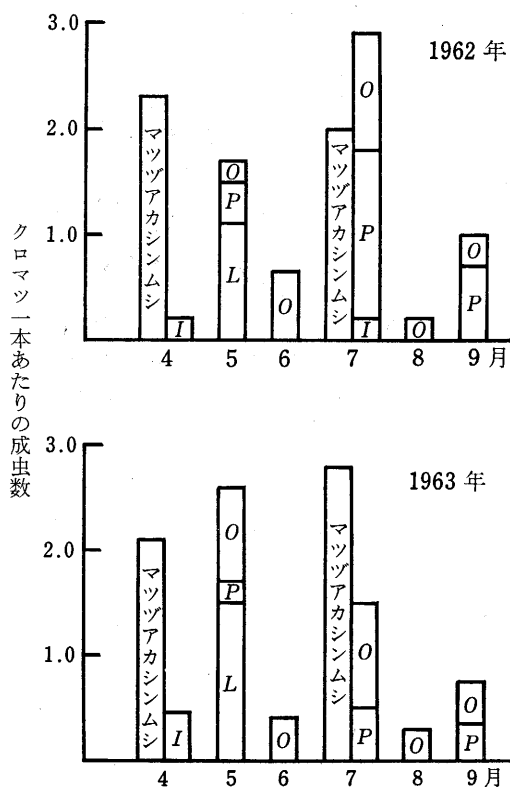


図 7-1. マツアカシムシとその天敵昆虫の成虫の月別出現数 (L: *Lissonota evetriae*, I: *Itopectis cristatae*, P: *Pediobius* sp., O: そのほかの天敵昆虫)



の世代の羽化最盛期にあたる月に出現したのものとしてとり扱った。

この図をみると、4月から10月までの間は、毎月1種ないし数種の天敵昆虫が相次いで出現していることがわかる。そして、1962~'63の両年に共通した現象としては、5月と7月に出現する天敵が多かったことである。しかし、個々の天敵昆虫種を比べてみると、その出現数は年によって相当大きな差があるといわねばならない。1962年と'63年を比べると、*Lissonota evetriae*は1963年には相当増え、また、*Pediobius* sp.は1963年には非常に少なくなった。この図には記入されていないが、1964年春にはマツアカシムシの羽化数が1963年春の約3倍に急増した。その直接の原因は不明であるが、しかし、この図において、1963年には前半の4~6月の間に出現した天敵数が1962年同期よりも多かったにもかかわらず、1963年7月のマツアカシムシ羽化数が若干増えたこと、また1963年7月以後に出現しその年の第2世代のマツアカシムシを攻撃する天敵昆虫が少なかったこと、などが関連しているのではないと思われる。

## 7-2. 天敵昆虫の生息密度の年変化

1962~'67年の間、毎年2月ごろに調査された結果から、天敵昆虫のクロマツ1本あたりの生息密度についてその年変動を6つの地点について描いてみた。図7-2は、この代表として6地点の平均値の変化を图示したものである。ここでも前節と同じように、多寄生する天敵昆虫については、死亡した寄主数でその生息密度をあらわした。またこの調査では、いろいろな病気によって死亡したマツアカシムシ数も一緒に数えられたので、図にはこれらの病死した幼虫と蛹の合計を病死体数としてつけ加えた。そして、天敵合計の中にはこれらの病死体数も含まれている。図7-2をみると、どの天敵も全部1964年に生息密度がピークに達していることがみとめられる。寄主となっているマツアカシムシ個体群の年変動は、全体としては1962~'64年の間上昇し、1964~'67年の間は下降し、やはり1964年がピークとなっていた。そこでこの両者の変動曲線が非常によく似ていることから、マツアカシムシの多い年には天敵が多く、またマツアカシムシの少ない年には天敵も少ないという関係があると考えられる。寄主とその天敵の関係は相互作用といわれており (HUFFAKER 1956)、寄主であるマ

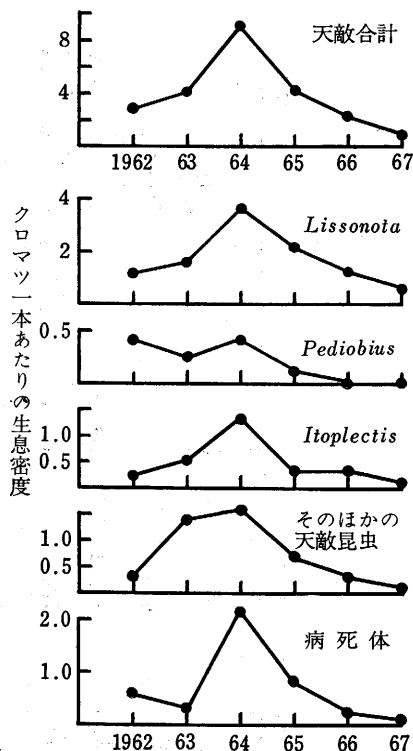


図 7-2. 天敵昆虫のクロマツ1本あたりの生息密度の年変化 (6地点の平均値)

ツツアカシムシの生息密度は、天敵の生息密度の影響を受けるが、それと同時に、天敵の生息密度もまた寄主の生息密度の影響を受けるはずである。しかしこの場合、寄主が増えたことが原因で天敵が増える結果になることはありうるが、天敵が増えたことが原因で寄主が増える結果になることは考えられない。したがって、マツヅアカシムシとその天敵の個体群変動において、両者の生息密度の増減がほぼ平行して同時におこっていることは、寄主であるマツヅアカシムシが何らかの原因で増えたために、その結果として天敵が増えたものと解釈される。すなわち、天敵の増減の原因は寄主の側にあるといえる。ここまでは、図7-2における6地点の平均値の変化について天敵とマツヅアカシムシの一般的関係を論じたが、個々の地点においてまた個々の天敵についてその年変動を細かく検討してみると、両者の関係が一層明らかになるにちがいない。

図7-3は、前と同じようにして、それぞれの天敵種について、地点別にその生息密度の変化を描いたものである。ここで、*Lissonota evetriae* 以外の天敵については、年変動曲線がなるべく重複しないような3地点を選んで図に記入し、残りの3地点の結果は省略した。この図でも、天敵の多くのものはやはり1964年にピークに達していることがみとめられる。また、天敵昆虫の中では、*Lissonota evetriae* が6年間を通じて最も生息密度が高く、天敵全体の変動曲線にもっとも近い変化をしている。この関係は、前述の図7-2をみると一層はっきりしている。そこでは、

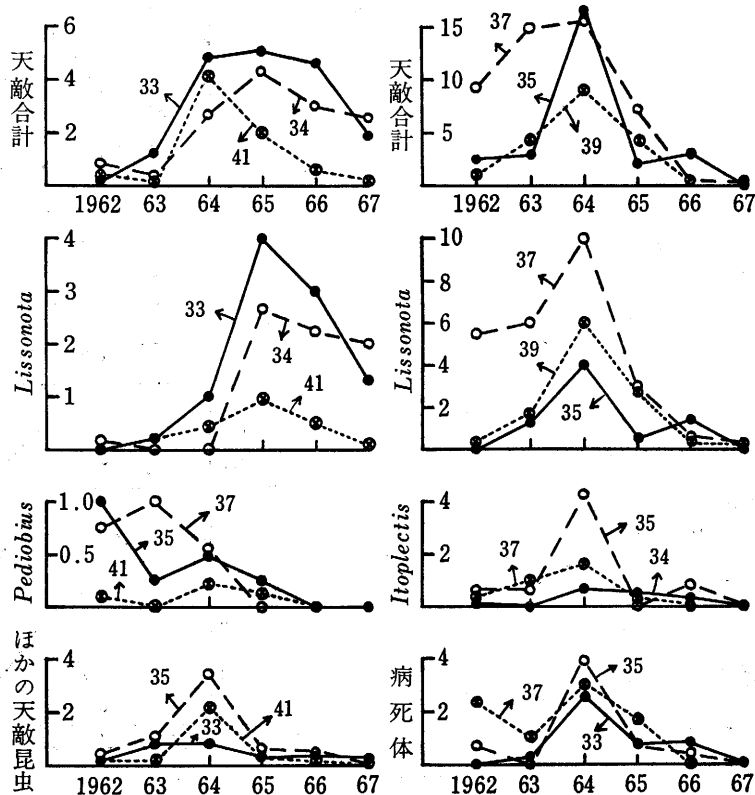


図7-3. 各調査地点における天敵昆虫の生息密度（クロマツ1本あたり）の年変化

*L. evetriae* の変化は、天敵全体の変化とほとんど同じ経過をたどっている。*Pediobius* sp. では、あまりはっきりしたピークがみとめられないで、むしろ多くの地点において、1962年以降段々と生息密度が減少しているとみられる。

No. 33, 34, 41 の地点では、*Lissonota evetriae* の生息密度のピークが1965年になっていることは注目しなければならない。寄主であるマツアカシムシ個体群のピークはNo. 33の地点だけ1965年で、残りの5つの地点では1964年に記録された(図6-1)。したがって、マツアカシムシのピークより1年おくれて*L. evetriae* がピークに達した地点は、No. 34とNo. 41の2地点だけとなる。しかし、No. 33地点におけるマツアカシムシの生息密度は、1964年と'65年ではあまり大きくちがわなかったため、この地点でも1964年にマツアカシムシの個体群密度が上昇し、それから1年おくれて*L. evetriae* の密度が急増したといえる。No. 33, 34, 41の3地点では、いずれも植栽木であるクロマツが比較的小さく、反対に、残りのNo. 35, 37, 39の3地点ではクロマツがすでに相当大きくなっていて、そして、これらのクロマツが大きくなった林では、いずれも*L. evetriae* のピークが1964年に記録され、比較的小さいクロマツ林であるNo. 33, 34, 41の地点では、*L. evetriae* のピークが1965年になっていることは興味深いことである。1年間に1世代しか経過しない*L. evetriae* では、成虫が寄主を攻撃し、寄主の生息密度が高いとき高率で寄生することに成功したとして、その結果、*L. evetriae* の成虫数が増えるのは次の世代になるから、寄主より1年おくれて生息密度が上昇することは十分考えられることである。これまでの昆虫個体群の動態論においても、寄主と寄生昆虫の間では、寄生虫の生息密度のピークが、寄主のそれよりおくれて生ずることが指摘されている(VARLEY 1953)。そして、これはその後、BURNETT (1965)・内田 (1965) などの研究によって実験的にもたしかめられている。本研究において、マツアカシムシと*Lissonota evetriae* の間にこのような関係がみとめられたことは、数少ない野外における観察例のひとつと考えられる。しかしほかの地点においては、*L. evetriae* についてこのようなピークのずれがなぜ生じなかったか、その理由は明らかでない。

これまでの解析の結果から、どの地点においても天敵昆虫の生息密度は、1965年以後は減少したことが明らかになった。前章においてすでにのべたように、寄主となっているマツアカシムシ個体群も同じように下降し、またそのほかの3種の小蛾類の生息密度も減少している。これらのことを考え合わせると、マツアカシムシとその関連昆虫のすべての生息密度が、1965年以後は低下したことになる。

#### 8. クロマツ100穂あたりの生息密度

これまで、すべての昆虫について、クロマツ1本あたりの生息密度を論じてきた。しかし、マツアカシムシは、クロマツの穂を食餌として生活する昆虫であるため、植栽木の大きさが

ちがうとそれに着生する種の総数が異なるので、クロマツの穂を単位とした生息密度を考える必要がある。HARRIS (1960) はマツノシンクイムシの1種である *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) について調査を行ない、このような単位穂数あたりの密度表示が好ましいとのべている。しかし、生息密度の表示のための基準をどこにとっても、それぞれ一長一短があるといわねばならない (MORRIS 1955, HENSON and STARK 1959)。マツアカシムシでは、生息密度を表示するために空間・植栽木・枝・穂などの一定単位を基準としてとることができる。ここでは、クロマツの穂を単位として、マツアカシムシとその関連昆虫の生息密度を表示することにした。

### 8-1. 生息密度の変換

この調査を行なった愛知演習林水野地区内のクロマツ造林地において、1962年にいろいろな

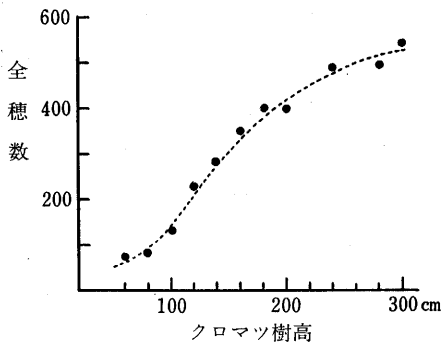


図 8-1. 愛知演習林水野地区におけるクロマツ樹高と穂数との関係

大きさの約 200 本のクロマツを各地から抽出し、そのおのおのについて樹高と全穂数を測定した。このときは穂の大小は問題とせず、大きい穂も小さい穂も同じようにひとつとして数えた。この樹高と穂数の関係は、図 8-1 に要約されている。一般に、マツアカシムシの調査地となった砂防造林地では、植栽後しばらくして樹高が 1 m 前後に達したところから 2 m 位の大きさになるまでの間が、穂数の増加がいちじ

るしい。クロマツの樹高が 3 m ちかくになるとうっぺいがはじまり、隣接木の枝が交錯して下枝から順に枯れてゆくので、1本あたりの全穂数はあまり増えなくなる。マツアカシムシの生息数を連年調査した 6 つの地点では、毎年 10 本内外の植栽木について平均樹高を測定してあるので、上記の関係を利用して各調査地点の単木あたりの平均穂数を年ごとに算出し、これによって、クロマツ 1 本あたりの昆虫の生息密度をクロマツ 100 穂あたりの生息密度に変換した。

### 8-2. マツアカシムシの生息密度の変化

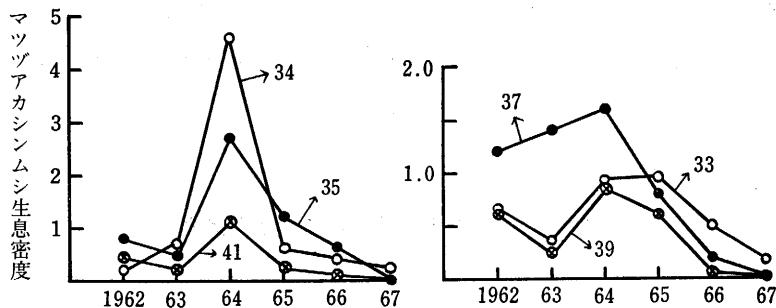


図 8-2. 6 つの地点におけるクロマツ 100 穂あたりのマツアカシムシの生息密度の年変化

図 8-2 は、6つの調査地点におけるクロマツ 100 穂あたりのマツヅアカシムシの生息密度の変化を描いたものである。この野外調査は毎年 2 月に行なったが、このときマツヅアカシムシは蛹で越冬中であつた。クロマツ 1 本あたりの生息密度では (図 6-1), No. 35 と No. 37 の 2 地点において生息密度が高かつたが、これは、植栽木であるクロマツが大きかつたためマツヅアカシムシが多かつたといえる。クロマツ 100 穂あたりの地点別の生息密度を比べると、No. 34 と No. 35 の地点が高密度となつた。このように、生息密度を表示する基準単位を単木から穂にかえると、各地点の生息密度の高低の順位は大きく変わるが、しかし、生息密度の変化の過程は、各地点においてほとんどかわらなかつたといえる。すなわち、No. 33 の地点を除く 5 つの地点では、いずれも 1964 年に生息密度の顕著なピークがみられ、その後はずっと減少している。そしてこの現象は、クロマツ 1 本あたりの生息密度の変化にみられたときと同じであつた。No. 33 の地点におけるマツヅアカシムシの生息密度は、1964 年と '65 年ではほとんど同じとなつた。

### 8-3. 天敵昆虫の生息密度の変化

クロマツ 100 穂あたりの生息密度で示された天敵昆虫の生息数を、地点ごとに、年度別に描いてみると、植栽木の大きさが関与しなくなるので、単木あたりの生息密度が高くてクロマツが大きい場合は相対的に生息密度が低くなり、反対にクロマツが小さいときには 100 穂あたりの生息密度は高くなつた。しかし、6 つの地点に共通してみられる生息密度の変動経過は、100 穂あたりで表示された場合も、クロマツ 1 本あたりで表示された場合とほとんど変わらなかつたといえる。そして、クロマツ 100 穂あたりの生息密度の変化においても、多くの天敵は 1964 年を境として前半は上昇し後半は下降し、やはり、マツヅアカシムシが多い年には一般に天敵も多く、またマツヅアカシムシが少ない年には天敵も少なかつたことが指摘される。また、No. 33, 34, 41 の 3 地点では、クロマツ 1 本あたりの生息密度の変化でみられたときと同じように、*Lissonota evetriae* の生息密度は 1965 年にピークに達し、マツヅアカシムシのピークからの 1 年のずれがみとめられた。

前章でものべたように、No. 33, 34, 41 の 3 地点では、ほかの 3 地点と比較すると植栽木であるクロマツが小さかつた。しかし、これらの地点ではただ単にクロマツが小さいだけでなく、それに付随して林内の物理的・生物的環境が異なり、そのためにマツヅアカシムシとその天敵の生息密度の変化が、ほかの 3 地点と比べてちがっていたのではないかと考えられる。そこで、6 つの調査地点を、クロマツの比較的小さい No. 33, 34, 41 の 3 地点と、クロマツの比較的大きい No. 35, 37, 39 の 3 地点の 2 つのグループにわけ、そのおのおののグループについて各昆虫の平均生息密度を算出して、その結果を、図 8-3 に示した。

この図をみると、寄主であるマツヅアカシムシの生息密度の高さは、両グループともほぼ同じであり、また 1964 年を境とした個体群密度の上昇・下降の経過もよく似ているといえる。したがって、マツヅアカシムシの穂あたりの生息密度の増減に関しては、クロマツが小さい林と

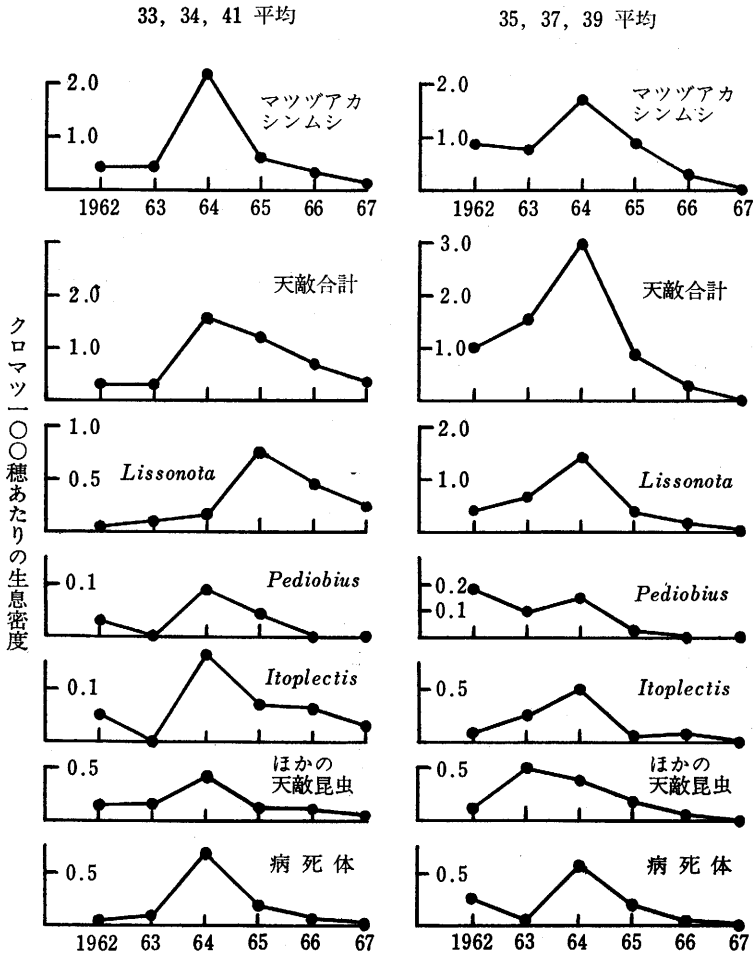


図 8-3. No. 33, 34, 41 地点と No. 35, 37, 39 地点の2つのグループにおけるマツツアカシムムシと天敵昆虫の生息密度 (100 穂あたり) の変化

大きい林の間では大きな差はないと考えられる。つぎに、天敵の生息密度を比べてみると、1962～'64 年の間は、No. 35, 37, 39 のグループの方が、*Lissonota evetriae* を主とする各種天敵の個体群密度が、No. 33, 34, 41 のグループよりずっと高く、天敵合計においては2倍程度も高かった。しかし、1965年には No. 35, 37, 39 のグループの天敵の生息密度が急低下し、1966～'67年になると No. 33, 34, 41 のグループの天敵の生息密度の方が高くなった。この1965年以降の経過を両グループについて比べてみると、No. 33, 34, 41 のグループでは *L. evetriae* の個体群密度が1965年に急増し、その後あまり低下しなかったことが、天敵合計の変化の主因とみられるので、これらの比較的小さい地点では、*L. evetriae* の生存が有利になるようななんらかの原因があったと思われる。あるいは、この1965年以後においては、クロマツがすでに相当大きくなった地点からまだ比較的小さい地点へ向かって、*L. evetriae* などの天

敵の成虫が移動したのではあるまいかとも考えられる。

### 9. マツアカシムシに対する天敵昆虫の働き

天敵昆虫の生息密度は、クロマツ1本あたり、あるいはクロマツ100種あたりで示されると同時に、寄主となっているマツアカシムシを基準単位とした生息数で表現されることができ。これは、天敵がマツアカシムシを直接の食物として生活しているの、単位食物量あたりの天敵の生息密度となり、このような表示をすると、食うものと食われるものの相対的な数量関係が一層はっきりしたものになる。そして、マツアカシムシに対する天敵昆虫の働きを解析するためには、このように寄主を基準とした天敵の生息数を取り扱う必要がある。

#### 9-1. 寄生率

一般に寄生率は、天敵昆虫の寄主に対する働きを評価するとき最もよく使われる指標である。寄生率は、寄生行為が行なわれている期間中のある時点において、寄生をうけた寄主数/全寄主数として計算される値である。一般に寄生昆虫の場合には、寄生の初期、すなわち寄生昆虫が寄主に対して寄生行為を開始した時点から最終的に寄生虫が寄主を殺す時点までに、ある時間の経過がある。したがって、この期間中のどの時点をとるかによって、厳密には寄生率の値が異なってくる。これについて、応用昆虫学の分野では、寄生昆虫が寄主を殺す時点で寄生率をとらえることが多いが、これは寄生昆虫の殺虫率といえる。

この研究では、マツアカシムシが蛹のステージで越冬中の期間に調査を行なったので、蛹に対して作用する寄生昆虫については、この寄生率を求めることができた。それは、マツアカシムシの蛹が死亡したのちも、クロマツの枯穂内にその死体が残っているために、寄生昆虫が寄主の蛹を殺した時点における寄主総数を2月においてとらえることが容易であったからである。しかし、*Lissonota evetriae* のように、幼虫に寄生する天敵昆虫については、分母となる幼虫総数が不明であったため、寄生率が算出できなかった。図9-1は、毎年2月に調査された結果から、マツアカシムシの蛹に寄生する天敵生物の寄生率の年変化を描いたものである。ここでは、6つの調査地点の平均値で寄生率が示されているが、この図をみると、*Pediobius* sp. の

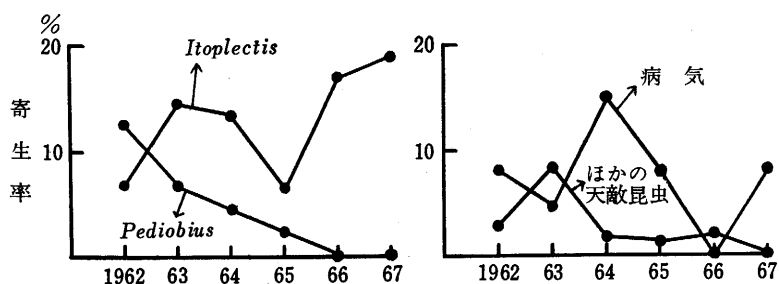


図 9-1. マツアカシムシの蛹に寄生する各種天敵の寄生率の年変化

寄生率が次第に減少していることがわかる。この期間には、寄主であるマツヅアカシムシの生息密度は、1964年をピークとして増加→減少の経過をたどっているが、この間に、病気による死亡率はやはり1964年にピークに達し、マツヅアカシムシの生息密度の変動に関連した変化がみとめられる。これに反して、*Pediobius* sp. の寄生率が減少したことは、寄主の生息密度の変化と直接結びついた働きがなかったと考えられる。

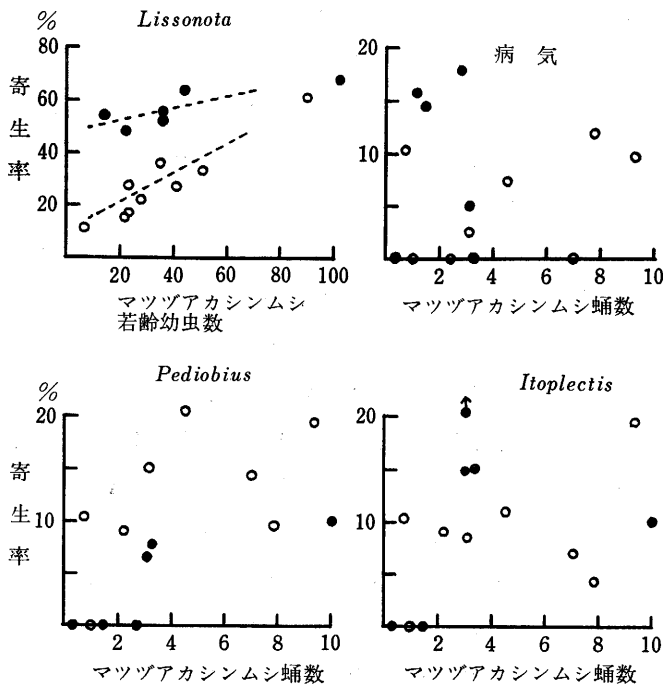


図 9-2. *Lissonota evetriae*, *Pediobius* sp., *Itopectis cristatae* の3種の寄生蜂と病気のそれぞれの寄生率と、寄主となっているマツヅアカシムシの生息密度との関係 (○ 1962年, ● 1963年)

のマツヅアカシムシの越冬世代の蛹に対する寄生率を算定したものである。これによると、兩年とも、*L. evetriae* においては、明らかに寄主の生息密度の高い地点では寄生率が高くなっているといえる。しかし、その回帰直線の傾斜は1962年の方が大きかった。1962年と'63年春のマツヅアカシムシと *L. evetriae* の両者の生息密度を比べると、全体としてはマツヅアカシムシの生息密度は1962年の方が高く、また *L. evetriae* の生息密度は1962年の方が低かった。*Pediobius* sp. と *I. cristatae* や病気による死亡率では、*L. evetriae* にみられるようなはっきりした傾向がどの年においてもみとめられなかった。この図9-2では、横軸にとった寄主数はクロマツ1本あたりのマツヅアカシムシの生息密度である。そこで、クロマツ100穂あたりの寄主の生息密度をこの横軸にとって同じような関係図を描いてみたが、*L. evetriae* については、100穂あたりの生息密度を横軸にとるとむしろ点が少し散らばる傾向がみとめられた。残りの2種の寄生蜂と病気については、クロマツ1本あたりの場合と同じように、寄主の生息密度に関連した

図9-2は、ある時点における天敵の寄生率と、寄主の生息密度の関係を3種の寄生蜂と病気について調べた結果である。ここでは、*Lissonota evetriae* については、1962年および'63年の5月の寄生初期の時点において寄主であるマツヅアカシムシの若齢幼虫を解剖し、これによって算出された寄生率をプロットしている。また、*Pediobius* sp. と *Itopectis cristatae* の2種と病気については、1962年と'63年の2月の調査結果から、それぞれその前年



寄生率の変化がはっきりとはみとめられなかった。

この寄生率は、天敵と寄主の相対的な密度を示すものとして大きな意義をもっている。しかし、生活史の異なる数種の天敵が寄主の異なった発育ステージに対して作用する場合の比較の尺度になりにくい。また、寄生時期のはっきりしないものや、寄生期間中の寄主数のわからないものについては適用できないなどの欠点があって、実用性にとぼしいので、この論文では、つぎのべる天敵/寄主の生息比を用いて、寄生率で評価できない部分の天敵の働きについて解析をこころみた。

## 9-2. 天敵/寄主の生息比 ( $P/H$ 比と略称する)

この生息比は、ある時点における天敵数と寄主数の比である。したがって、寄生昆虫が寄主の体内に寄生している期間では、もし分母となる寄主数の中に天敵の寄生をうけているものを含ませるならば、これは寄生率に等しい。しかし、この  $P/H$  比は、寄生期間以外の時点においても両者の相対的な密度関係を表現することができる点で便利と考える。1945年に Bess が提案した Mortality/Survival Ratio は、ある時点においてある要因で死亡した昆虫数と生き残った昆虫数との比である。したがって、天敵昆虫が寄主を殺した直後における天敵/寄主の生息比はこの  $M/S$  比に等しいことになる。McGUGAN and BLAIS (1959) は、カナダにおける spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* CLEM.) の天敵の働きを、この  $M/S$  比を用いて解析している。また、BURNETT (1960) は、実験昆虫個体群における寄主、寄生蜂の関係を両者の成虫比で説明している。この研究では、その基礎となっている生息密度の調査が毎年2月前後に行なわれたが、この時点においては、ほとんどの天敵昆虫はすでに寄主であるマツアカシムシを殺して独立した生活をいとなんでいた。したがって、この時点の  $P/H$  比は、これら天敵昆虫の老熟幼虫ないし蛹の生息数と、生き残った健全なマツアカシムシ蛹の生息数との比となる。この時点は越冬の終期であり、この後4~6月にかけて、マツアカシムシははじめ主要な天敵昆虫が全部成虫となって出現した。そこで、この4~6月の、成虫が羽化する時点で  $P/H$  比をとれば、これは成虫比とよぶことができる。本研究においては、*Lissonota evetriae* が

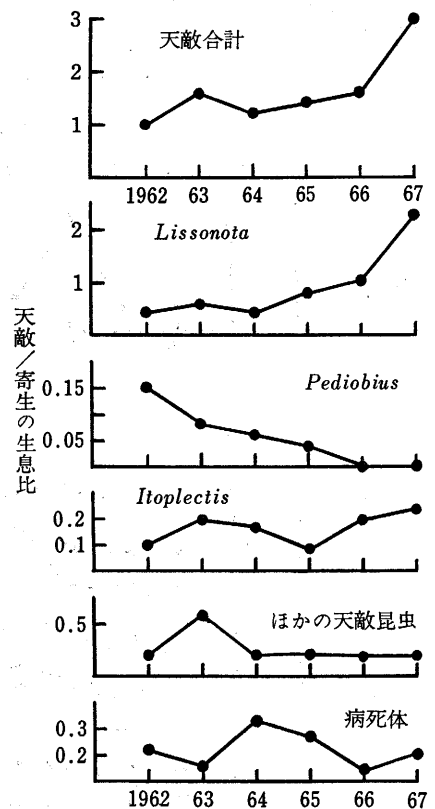


図 9-3. 2月の時点における天敵と寄主の生息比の年変化 (6地点の平均値)

寄主であるマツアカシムシの第1世代の幼虫にだけ寄生し、マツアカシムシの第2世代にはなんらの作用もしないで、年に1世代を経過するという特異な生活史をもっているために、その働きをほかの天敵の働きと比較するためには、この  $P/H$  比を用いることがとくに有効であると考えられる。なお、この  $P/H$  比の分子となる天敵数は、前章において、クロマツ1本あるいは100穂あたりの天敵昆虫の生息密度を論じたときと同じように、多寄生する天敵昆虫や病原体を、その働きにおいて、単寄生をするものと同等にとり扱うことができるように、殺された寄主数で表示されたものを使用した。

図9-3は、このようにして計算された  $P/H$  比の年変化を図示したものである。ここでは、全体の傾向をみるために、まず6地点の平均値を示した。この図をみると、天敵合計の  $P/H$  比がしだいに上昇していることがわかる。これは、寄主であるマツアカシムシの生息密度に対して、天敵の生息密度が相対的に増加していることを示すものである。個々の天敵についてこの  $P/H$  比曲線を比べてみると、天敵生物の中で主役を演じているのは *Lissonota evetriae* であるといえる。また、*Pediobius* sp. の  $P/H$  比曲線は全体的に下降している。寄主の生息密度がこの間に増加→減少の経過をたどっていることを考えると、このことは、本種が寄主の個体群変動にほとんど関与していないことを指示しているとみられる。図9-4は6つの調査地点を、植栽木が比較的小さいグループ (No. 33, 34, 41 の3地点) とそうでないグループ (No. 35, 37, 39 の3地点)

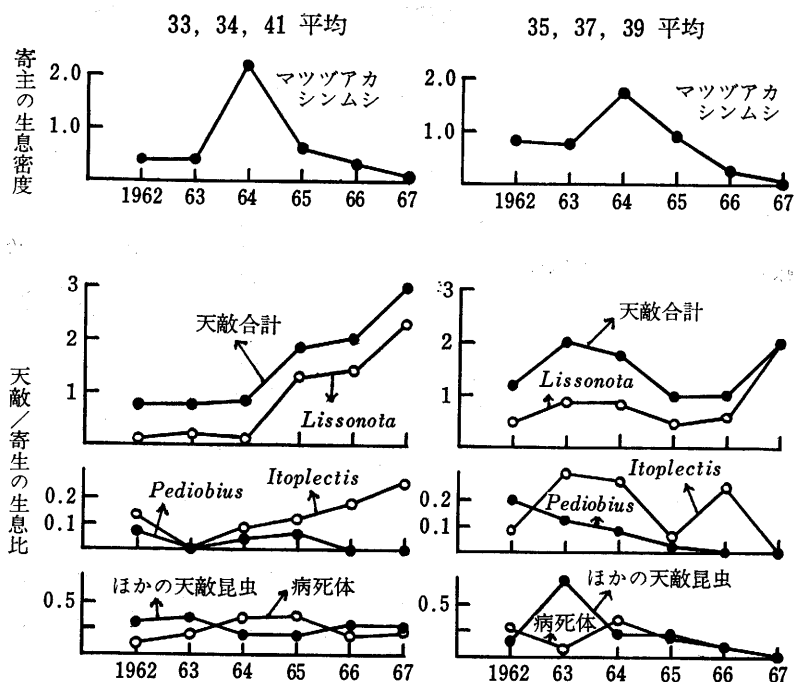


図9-4. No. 33, 34, 41 地点と No. 35, 37, 39 地点の2つのグループにおける天敵・寄主の生息比の年変化

の2つに分けて、それぞれの  $P/H$  比の年変化を描いたものである。ここでは参考のために、クロマツ 100 穂あたりのマツヅアカシムシ蛹の生息密度の変化図をつけ加えた。これによると、*L. evetriae* ではとくに若い造林地 (No. 33, 34, 41) において、天敵合計の変化とほとんど平行した変化を示した。*Pediobius* sp. の  $P/H$  比は、古い造林地において、はじめ高く、次第に下降し、*Itopectis cristatae* のそれは、若い造林地においてしだいに上昇した。そのほかの天敵昆虫と病死体の  $P/H$  比は、若い造林地ではほとんど変化がなく、古い造林地では、1963 年の値を除くとしだいに下降している。

こうしてみると、寄主となっているマツヅアカシムシ個体群が 1962~'64 年には増加し、1964~'67 年には減少している間に、*Lissonota evetriae* の  $P/H$  比曲線がもっとも顕著に上昇していること、そして、それが天敵合計の  $P/H$  比曲線の主要部分を占めていることから、*L. evetriae* は天敵生物の中では最も有力な種であり、また寄主個体群の変動に対しても最も強力に作用していると結論される。*Itopectis cristatae* は *L. evetriae* に次ぐ働きがあると思われるが、*Pediobius* sp. には、このように寄主の生息密度の変化に対応する働きがほとんどみとめられない (KANAMITSU 1969)。

### 9-3. 個々の天敵の評価

#### a) *Lissonota evetriae* UCHIDA

本種は、毎年春の成虫羽化期において、ほかのどの天敵昆虫よりも生息密度が高く、またその生息密度の年変動は、寄主であるマツヅアカシムシの生息密度の変化によく対応している点できわめて有力な天敵といえる。とくに、マツヅアカシムシの生息密度が 1964 年以後下降しているにもかかわらず、本種が比較的高い生息密度を保持し、寄主に対する相対的な勢力を徐々に高めたことは、もっとも高く評価されてよい。図 9-5 はこの関係を描いたものである。この図をみると、本種の働きが寄主の密度の下降期にはきわめて顕著であることがよくわかるが、寄主の密度の上昇期には、その働きが、まだ不十分であると思われる。

本種の成虫が寄主を攻撃するのは 5 月であるが、このとき、寄主であるマツヅアカシムシは大部分のものが若齢幼虫で、寄生をうけやすい発育ステージにある。この点で、本種はほかの天敵昆虫と比べると、寄主との出現のタイミングが非常によく一致していると

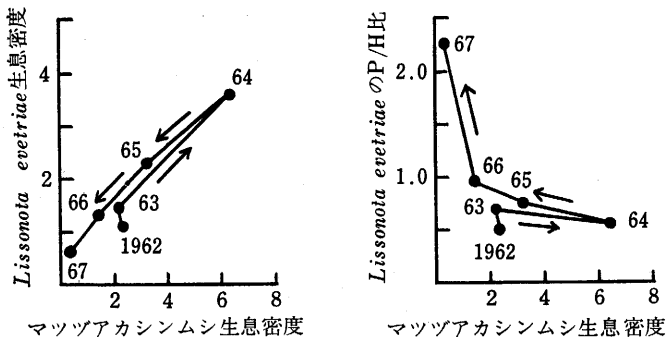


図 9-5. マツヅアカシムシと *Lissonota evetriae* の生息密度とその  $P/H$  比との推移

いえる。本種の成虫は、寄主が1齢または2齢の若齢幼虫であるとき、もっともよく攻撃することができる。寄主幼虫が3齢の後期に達し体が相当大きくなると、本種の攻撃がみとめられなかった。マツツアカシムシと一緒に、クロマツの穂上に生息するマツツマアカシムシの幼虫に本種の寄生がみとめられなかったのは、この5月の時点において、マツツマアカシムシがすでに老齢幼虫期に達していたためと思われる。本種はまた、寄主幼虫に対して多寄生をさける能力をもっていると考えられるが、この点も本種の長所といえる。本種のもっている大きな欠点は、本種が年に1世代しか経過しないので、寄主であるマツツアカシムシの第1世代の幼虫には寄生することができるが、寄主の第2世代の幼虫に対しては寄生することができない点である。

#### b) *Itopectis cristatae* MOMOI

本種のマツツアカシムシに対する働きは、前述の *Lissonota evetriae* と比べると、大分劣っているが、本種は、いつもマツツアカシムシの蛹の何%かを殺している点で貴重な存在である。また本種が、マツツアカシムシの生息密度の低いとき、時おり非常に高率の寄生をすることがあるのは長所のひとつと考えられる。本種の発育は、瀬戸地方ではひどくふぞろいで、成虫の出現期間が長く、はっきりしたピーク時点をとらないでだらだらと羽化してくる。すなわち、毎年最初の成虫は、早いものは2月ごろに羽化し、おそいものは6月になってやっと羽化する。そして、7月にはもう次の世代の成虫がみられる。この世代のものは、7月から9月までの間に羽化してくる。また、毎年11月ごろに羽化する成虫が若干あるが、これがどの世代に属するものかまだ不明である。このために本種は、寄主であるマツツアカシムシがもっとも寄生をうけやすいステージに達したとき、これに対して集中的な攻撃ができないものと思われる。本種は、寄主の範囲が比較的ひろく、マツツアカシムシのほかマツツマアカシムシやマツノシンマダラメイガに対しても寄生することができる利点をもっている。なお、本種が、時おり *Lissonota evetriae* に対して2次寄生することがある点は大きな欠点である。

#### c) *Pediobius* sp.

本種は多寄生で、年に数世代をくり返し、繁殖力が大きく、しかも非常に多くの種類の寄主をもっている点で、特異なすぐれた天敵と考えられる。また本種は、野外において簡単に採集することができ、室内飼育もやさしく、人工的に増殖させることが容易であり、生物防除に利用できる可能性が高い。本種は、このような多くの利点をもっているにもかかわらず、現実の野外において、マツツアカシムシの生息密度の変動に関与する度合いは、ほかの天敵昆虫と比べてひどく劣っているといわねばならない。その理由は、年変動において、寄主であるマツツアカシムシが増えるときそれより低い倍率で増え、またマツツアカシムシが減少するときにはそれ以上の高い倍率で減少し、1962~'67年の間に、徐々に勢力を弱めて消滅してしまったからである。このように、本種の生息密度の変動が寄主のそれと直接関係があるとみとめられない点において、本種の働きを高く評価することはできない。本種の働きがこのように悪い理由として、本種

の成虫の出現期と寄主のそれとのタイミングがよく合致しない点が、まず指摘できる。本種は、クロマツ穂上に生息する3種の小蛾類のどれにも寄生するが、成虫は、寄主の蛹が比較的若くないと攻撃に成功することができない欠点がある。室内で飼育観察したところでは、マツヅアカシムシが蛹化して数日を経過すると、蛹の殻は色が濃くなり、また堅くなってくるが、このような蛹に対しては本種の成虫の産卵管が通らないように見うけられた。この *Pediobius* sp. の第1回目の成虫出現期は5月下旬~6月であるが、5月下旬から6月上旬にかけて出現する本種の成虫は、マツヅアカシムシがまだ幼虫であるためにこれを攻撃することができない。そして、この時期に寄主となるのはマツノシンマダラメイガの蛹であるが、このマツノシンマダラメイガはマツヅアカシムシと比べると生息密度が低かったので、多くの *Pediobius* sp. の成虫は、この時期には寄主が発見できないで死滅したと考えられる。なお、このころ、ちょうど繭を作って前蛹期に達している *Temelucha* sp. (マツヅアカシムシ幼虫の寄生蜂) が、この *Pediobius* sp. によって高率の寄主をうけることが多い。こうして、6月中旬以後になって羽化する本種の成虫だけが、マツヅアカシムシの蛹を攻撃することができる。しかし、この次の世代の *Pediobius* sp. の成虫は、野外で適当な寄主が少ないため十分繁殖することができず、その次の世代の成虫になってやっと8月下旬ころからマツヅアカシムシの第2世代の蛹が出現してくるので、これに対して攻撃可能となり、その後9月にかけて、マツヅアカシムシとマツツマアカシムシの蛹の出現期と合致し、高率で寄生できるようになる。このように、*Pediobius* sp. は、主要な寄主となっているマツヅアカシムシの若い蛹が利用できない時期にその繁殖が大きく制限されるために、マツヅアカシムシの生息密度の年変動に直接追従してゆけないものと考えられる。

*Pediobius* sp. がマツヅアカシムシやそのほかの小蛾類に直接寄生すると同時に、それらの1次寄生昆虫の多くのものに2次寄生することは、本種にとってはそれだけ生き残るチャンスが多くなる利点があるが、マツヅアカシムシの生息密度を低下させる働きを考えると、大きな欠点といわねばならない。本種の特徴を考慮に入れるならば、本種の寄生できるマツノシンクイムシ類の生活がなるべくふぞろいで、常に本種の寄主となりうる新鮮な蛹が出現するような地域では、大いに活躍できる天敵昆虫であると思われる。

#### d) そのほかの天敵昆虫

*Temelucha* sp.・*Bracon* spp. と *Pteromalus* sp. の3つが、瀬戸地方では比較的多い種である。この中では、*Temelucha* sp. による死亡が調査期間中もっとも多かった。しかし、この *Temelucha* sp. の蛹は、前述の *Pediobius* sp. の2次寄生をうけるものが多く、その割合が40%という高率に達したこともある。また、*Temelucha* sp. には、成虫羽化期に繭の中から出現する途中で死亡する個体が多く、その原因は不明であるが、このために *Temelucha* sp. のマツヅアカシムシに対する寄生率が比較的高いにもかかわらず、成虫羽化数がずっと少なかった。*Bracon* spp. は、瀬戸地方ではあまり顕著な働きがみられなかったが、近くの愛知県渥美半島の海岸ク

ロマツ林において、1963～'64年の間に70%をこえる高い寄生率が記録されている。この *Bracon* spp. は、3種のシンクイムシ類の幼虫に外部寄生し、マツヅアカシムシの第1世代と第2世代の両方の幼虫に作用し、その生活史がマツヅアカシムシのそれとよく似た利点をもっている。*Pteromalus* sp. は、マツヅアカシムシの幼虫と蛹のいずれにも寄生できる特徴をもっている。また、理由はよくわからないが、マツヅアカシムシの第2世代の幼虫と蛹ととくによく寄生していた。そして、この *Pteromalus* sp. は、マツヅアカシムシ個体群の下降が始まった1964年以後に、ほんの少しずつではあるがその生息比が毎年上昇したことは、注目に値すると思われる。

以上の3種のほかの天敵昆虫は生息数が少なく、ほんの時おり採集される程度なので、その個々の種がマツヅアカシムシの個体群変動におよぼす影響は、きわめて小さいと思われる。これらの大部分の種は、寄主であるマツヅアカシムシの生息密度が高かった1964年前後の年に採集記録されたもので、その後マツヅアカシムシがあまりいなくなった1966年以後は全くみつからなくなったことからみて、これらのものは、寄主の生息密度が高いときだけ出現してくるものと思われる。

マツヅアカシムシ個体群に作用する病原微生物については、詳しく調査することができなかったので、ここではあまり論ぜられない。野外調査においては、マツヅアカシムシの病死体なるべく硬化病・軟化病に分けて記録しようと試みたが、実際にはそのいずれとも判定できない病死個体があって、この研究では、それらを全部一括して病死体とし、その数の変化だけを追跡した。マツノシンクイムシ類の病原微生物としては、これまでに、小山(1959)が、*Bacillus* sp. と不明のピールス1種を、倉永(1960)が *Isaria* sp. を、また小林(1962)が *Bacillus* sp. を報告している。1962～'67年間のマツヅアカシムシ病死体の出現数は、寄主であるマツヅアカシムシの多い年には多く、また、寄主が少ない年には少ない傾向がみられた(図7-2, 図8-3)。しかし、冬期間にみられるマツヅアカシムシ蛹の病死率では、寄主の生息密度が高まると、それに従って病死率も高まる傾向がみられた(図9-1)ことから、相当重要な働きをしていると考えられる。

## 10. 考察および論議

この研究は1957年に開始されたが、はじめの数年間、マツヅアカシムシとその関連昆虫の生活史やクロマツ造林地の被害状況などの調査に重点がおかれ、1962年になってから本格的な生息密度の測定が行なわれた。1957年から1961年までの間においても、マツヅアカシムシは調査地域内のクロマツ造林地に沢山生息し、相当の被害がみとめられたので、この密度調査を始めた1962年において、マツヅアカシムシはすでにこの地域全体にわたって相当の高密度で生息していたことは明らかである。1962年以後は、6つのクロマツ造林地においてマツヅアカ

シムシとその天敵昆虫の生息密度の年変動を追跡することを中心課題として、1967年まで調査を継続した。この間に、マツヅアカシムシの生息密度は1964年をピークとしてその後は次第に下降し、1967年にはきわめて低い密度となった。そして、1968年には、この調査の対象とした水野地区全域にわたってマツヅアカシムシがほとんどいなくなり、6つの調査地点の生息密度はいずれも零となった。ここでは、この間のマツヅアカシムシ個体群の変動過程と天敵昆虫の役割について考察と論議をこころみ、この論文のしめくりとしたい。

#### 10-1. マツヅアカシムシの個体群動態

マツヅアカシムシ個体群の生息密度は6つの調査地点において、1962年から1967年までの6年間に相当大きく変動した。その変動幅は、越冬終期の蛹について数えられたクロマツ1本あたりの平均生息密度において、最高12.0頭、最低0.13頭(生息密度が零となった地点を除く)という約100倍の範囲であった。また、クロマツ100穂あたりで示される生息密度では、最高4.58頭、最低0.024頭となり約200倍の変動幅であった。このマツヅアカシムシは、1962年においてすでにある程度の密度を保持して調査地域内に生息していたので、6つの地点の平均として考えられるこの地域全体の1962年の生息密度は、おわりの1967年のそれと比べてずっと高かった。これは、この地域全体を考えたとき、1962~'67年の間に、1964年をピークとして増加→減少したマツヅアカシムシの個体群変動において、その生息密度が増加したときの増加幅よりも減少したときの減少幅の方が大きかったことになる。また、もしも1957年あるいはそれ以前から続いているこの地域全体のマツヅアカシムシの発生を、ひとつの大きな山と考えるならば、この1962~'67年の間の研究では、その山の前半の上昇期より、むしろ後半の下降期の方に調査の重点がおかれたことになるかもしれない。しかし、個々の調査地点におけるマツヅアカシムシの発生を考えると、新らしくマツの造林地ができてからのちに、その地点にマツヅアカシムシが侵入し増殖することは明らかである。この調査を行なった6つの地点の中でNo. 33, 34, 41の3地点では、クロマツが1959~'60年に植栽されその後まもなく密度調査を始めたので、これらの3地点では、マツヅアカシムシの生息密度の変動を、ほぼはじめからおわりまで記録することができたといえる。残りの3地点では、植栽年度が古いので、マツヅアカシムシはすでに数年前から定着していたと考えられるので、これらの地点ではクロマツ植栽後から始まったマツヅアカシムシ個体群の変動の後半を記録したことになる。

マツヅアカシムシ個体群の1962~'67年間の変動過程をながめてみると、1964年のピークを境として前半は上昇し、後半は下降したことが大きな特徴である。そして、この間の大きな変動として注目されるのは、1963年から'64年までの急激な増加と、1964年から'65年までの急激な減少、そして1966年にははじめの1962年とほぼ同じくらいの生息密度にまで低下したものが、1966年から'67年までにさらに減少し、マツヅアカシムシ個体群としては致命的とも考えられる密度の低下がおこったことである。この3つの時期は、本種の個体群変動における大

きな転換期であったと考えられる。したがって、この3つの時期における変化の原因を説明することができれば、1962~'67年間のこの昆虫の個体群動態がおのずから明らかになるであろう。

#### a) 1963→'64年の生息密度の上昇

マツヅアカシムシの生息密度が、1963年2月から'64年2月にかけて急激に上昇した直接の原因は、この1年間にあるはずである。幸いにして、1963年には6つの調査地点において相当ひんぱんに調査が行なわれた。そして、マツヅアカシムシの各発育ステージについてその生息密度が記録され、この昆虫が卵から成虫にいたる間の生息数の変化が明らかにされている(表5-1)。それによると、1963年の第1世代の生存率は前年同期とほぼ同じで、7月に出現した成虫の生息密度は、前世代のものと比べてとくに高いものではなかった。しかし、7月以後の第2世代においては、幼虫の生存率が、前年の第2世代のものと比べて相当高かった。とくに、ふ化直後の若齢幼虫の生存率が高く、また、老齢幼虫や蛹の生存率も高かった。そして、このことが、1964年2月の蛹の生存数が増えたことに対する直接の原因であったと考えられる。そこで、1963年7月以後において、マツヅアカシムシの幼虫や蛹に対して働く外界の作用を検討してみると、それらの中でとくに関連が深いものとして次の2つのものがあげられる。①1963年の7~9月の間の平均気温が、ほかの年と比べて低かった(図6-3)。そしてまた、8月の月平均最高温度が1963年には非常に低かった(図6-4)。これは、同年8月が比較的雨量が多く、また日照時間が短かったことが関係している。②1963年7月以後に出現する天敵昆虫数を前年と比べてみると、*Pediobius* sp. は非常に少なくなり、また、そのほかの天敵昆虫の羽化数も全く増えていない(図7-1)。さらに、この7~9月の間には、寄主の生息密度がふえたにもかかわらず天敵昆虫の働きが悪かった(表5-1)。この2つのものは、一応直接的な原因と考えられる。すなわち、マツヅアカシムシが卵からふ化したのちクロマツの穂上を移動し、しばらくたってクロマツの穂の表皮のごく浅い部分に食入するまでの期間は、外界の気象の影響をうけやすいことは明らかで、1年中でもっとも暑い8月が例年よりも涼しかったことが、これらの幼虫の生存に良い結果をもたらしたことは十分考えられることである。また、マツヅアカシムシの老齢幼虫と蛹では、天敵生物によって殺される以外にあまり大きな死亡の原因がないことから、この時期に天敵が少ないことは、これらの老齢幼虫や蛹の生存率を高める有力な原因となるはずである。1963年7~9月の間において、クロマツあたりの天敵昆虫の生息密度を1962年の同期間と比べてみると、天敵種によっては多かったものや少なかったものがあるが、いずれの種も、1963年においては、1962年とほぼ同率か、それ以下の寄生率しか達成していない。そして、寄生率が前年と同率であれば、寄主の生息密度の高い1963年の方が生き残る寄主数が多くなることは当然であり、寄主の生息密度が高くなったにもかかわらず寄生率が低下すれば、生き残る寄主数がさらに多くなることは明らかである。

この1963年の第2世代において、1962年の同世代より幼虫の生存率が高く、また蛹の生存率



が低くならなかったことは、6つの調査地点のいずれにも共通してみられる現象であった。こうしてみると、この世代の全体の生存率が高く1964年春まで生き残った蛹数が急増した理由は、次のようにまとめられる。すなわち、この年の7月と8月が涼しかったため、若齢幼虫の生存率が高くなり、その結果、老齢幼虫の生息密度が上昇した。そして、つぎの段階において、この老齢幼虫に対する天敵昆虫の働きが悪く例年よりも寄生率が低かったので、さらに多くの蛹が出現した。そして、この高密度になった寄主の蛹に対しても、天敵昆虫はせいぜい前年同期と同じ程度の寄生率しか達成することができなかったため、この結果、最後まで生き残った蛹数は、前年同期と比べると約3倍に急増した。すなわち、初期の若齢幼虫が少し高率で生き残ったため老齢幼虫になるものが増えたが、その後働く天敵昆虫がその増えた分をとりもどすほどの高率で寄主を殺すことができなかった。つまり、このマツアカシムシの第2世代の老齢幼虫と蛹に対して作用する天敵昆虫には、寄主の生息密度の変化に対応して寄主の密度が増えたとき、より高率の死亡を寄主個体群にあたえるような密度依存的な作用が、この年にはなかったことになる。

#### b) 1964→'65年の生息密度の下降

マツアカシムシ個体群が、1964年春から'65年春までの間に急低下した直接の原因は1964年にあると考えられる。この1964年4月以後翌年2月までの1年間のマツアカシムシの各発育ステージごとの生息密度の変化については、1963年度のような詳しい記録がないので、いつどのような原因で、生息密度の低下がもたらされたかを適格に判断することができないのは残念である。

1964年の気象環境の特徴は、年間を通じて日照時間が長く、また、年平均温度や8月の最高温度が高かった。また、5～7月の間の雨量が少なく日照時間が長かったことなどもあげられる(図6-2・図6-3)。前年の1963年後半に、マツアカシムシ個体群の上昇をもたらす原因となったと考えられる7～9月間の気象条件は、1964年には平常年のレベルにもどっている。これらの気象環境が直接的あるいは間接的に、1964年度のマツアカシムシ個体群に対してどのような影響をあたえたか明らかでないが、1963年の逆を考えると、1964年7～8月間の若齢幼虫の生存率は、1963年のように高くはなかったと想像される。

つぎに、天敵昆虫について考えてみると、クロマツ1本あたりの天敵の生息密度は、1964年春において全般に高かった(図7-2)ので、1964年4月以後においてこれらのものが相当働いたとは思いますが、しかし同時に、寄主となっているマツアカシムシの生息密度も高かったため、はたして寄主の生息密度を低下させる程寄生率が向上したかどうかは疑問である。1962～'63年の調査結果によれば、有力な天敵昆虫種の中で、*Lissonota evetriae*を除いて残りのものでは、寄主の生息密度が上昇したとき、これに対応してより高率の寄生率を示す傾向があまりみとめられなかった(図9-1・図9-2)。また、1年間の総括と考えられる1965年春の天敵/寄主の生息比において、6地点の平均値ではその比が1964年春と比べてあまり増加していない(図9-3)こ

とからみて、1964→'65年のマツヅアカシムシ個体群の全面的下降が、天敵昆虫の働きによって達せられたと断定できない。しかし局所的にみると、6つの調査地点の中でクロマツが比較的小さいNo. 33, 34, 41の3地点では、1964年から'65年にかけて *Lissonota evetriae* が急激に増えたことが記録されている。その寄生率は不明であるが、生き残った天敵/寄主の生息比においては、1965年春の値が1964年よりもはるかに大きくなっている(図9-4)。したがって、これらの地点では、1965年のマツヅアカシムシ個体群の低下をもたらした有力な原因のひとつとして、*L. evetriae* を主とする天敵昆虫の働きがあったといえるかもしれない。しかし、残りの3地点ではこのような天敵の増加がみとめられず、天敵/寄主の生息比はむしろ低下したので、これらの地点では寄主の生息密度の低下が天敵の働きによるものであったとは考えられない。

一方において、マツヅアカシムシの生息密度の変化と一緒に、マツヅアカシムシと同じように、クロマツ穂上に生活するほかの小蛾類の生息密度の変化も記録されている。それによるとマツヅアカシムシと同様に年2世代を経過するマツノシンマダラメイガと *Eurhodope* sp. の2種の生息密度が、やはり1964年をピークとして1963→'64年に増加し、1964→'65年に減少している。とくに、マツノシンマダラメイガの変化はマツヅアカシムシの変化と非常によく似ている(図6-6)。これら2種の小蛾類は、マツヅアカシムシと比べると生息密度が低く、また天敵も非常に少なかったので、1963年から'65年までの2年間の増加・減少がとくに天敵の作用でもたらされたとは考えにくい。したがって、マツヅアカシムシとこれら2種の小蛾類の2年間の生息密度の変化が、ある共通の要因によってひきおこされたと考えるならば、それは天敵ではないように思われる。また、年に1世代しか経過しないマツヅアカシムシ個体群の年変化は、全く別なカーブをえがいていることを考えあわせると、1965年春においてマツヅアカシムシの生息密度が全域的に低下したことに対する主たる原因は、1964年の後半にあり、また天敵昆虫以外の別な環境の働きにあるように思われる。7月から9月にかけての気象環境が、1964年には通常年の状態にもどったことが、相当有力な原因になっているのではないかと想像される。

#### c) 1966→'67年の生息密度の低下

1966年春になると、マツヅアカシムシの生息密度は、はじめの1962年・'63年のレベルまで低下した。そして1963年においては、多くの地点においてこのレベルから生息密度の急上昇がおこった。しかし1966→'67年では、すべての地点においてさらに下降し、6地点のうちの3地点では、すでに1967年春に生息密度が零となった。そして、残りの3地点でも、その翌年の1968年には生息数が皆無となった。このことは、マツヅアカシムシ個体群にとっては全く異常な事態だといわねばならない。それは、昆虫の個体群が、低い密度からきわめて低い密度になり、さらに零になることはむしろ稀な現象であって、よほど特別な原因がないかぎりこの現象は生じないと一般に考えられるからである(MILNE 1957)。しかし、1968年春以後は、この調査を行なった愛知演習林水野地区において、マツヅアカシムシが全くいなくなったことは、この

稀な現象がおこったと考えられる。

1966年春から'67年春までの密度低下の原因と考えられるものについて、まず1966年の1年間の気象条件を、ほかの年と比べてみると、5~7月間の平均温度が低かったこと、7~9月間の日照時間が短くまた降水量が多かったこと、8月の月平均最高温度が高かったこと、などいろいろあげられるが、それらはあまり極端な値ではなく、ほかの年にもそれに近い観測値がありながらマツヅアカシムシが相当数生息していたことを考えると、気象環境だけではこの1966→'67年の下降が説明できない。これに反して、天敵昆虫の生息密度をみると、1966年から'67年へかけてクロマツ1本あたりの生息密度は減少しているが、天敵/寄主の生息比では、6つの地点のいずれでも急激な上昇をみせている。そして、その主役をなしているのは *Lissonota evetriae* であることは明らかである(図9-4)。そして、これに次ぐものは *Itopectis cristatae* だと考えられる。この1966→'67年の寄主・天敵の関係をみると、1963年から'64年にかけて寄主の密度が上昇したときと比べて、全く逆な現象がみうけられる。すなわち、寄主であるマツヅアカシムシの生息密度が低くなったにもかかわらず天敵/寄主の生息比が上昇したことは、寄生効果が上昇した結果であると考えられるので、生き残る寄主数は加速的に減少したにちがいない。1967年春の時点では、*L. evetriae* と *I. cristatae* の2種の天敵昆虫の生息密度だけで、寄主であるマツヅアカシムシの生息密度の2倍ないし3倍に到達した。そして、1967年4月以後10月までの間のクロマツ造林地内で、ほんの若干数のマツヅアカシムシによる被害穂がみつかったが、その中を調べてみると、穂内の幼虫ないし蛹は全部これらの寄生蜂に食われて死亡していた。こうしてみると、1966年以後の2年間にマツヅアカシムシ個体群がきわめて低い密度に下がり、ほとんど絶滅したとみられるほどになった主因は、これらの天敵昆虫の働きによるものであるといわねばならない。

#### d) 論 議

一般に、自然界において、昆虫の個体群変動に関与していると考えられる要因はきわめて多く、その働きも多様である。しかし、これら諸要因の中で、とくに重要と考えられるものについて RICHARDS and SOUTHWOOD (1968) は、これまでの多くの生態学者の意見を統合して、気象・食物量・種内競争・種間競争・寄生生物・捕食動物の6つの外部要因と、昆虫自身のもつ遺伝的性質という内部要因をあげている。愛知演習林において1962~'67年の間に行なったマツヅアカシムシの個体群変動に関する調査をふりかえてみると、まず食物となっているクロマツの穂の量は、餌としての質的な問題を考慮に入れてもなお十分すぎるくらいであったと考えられる。これまでの調査によれば、もっとも激しく被害をうけたクロマツ造林地においてさえ、全体の穂数の約20%が食害されたにすぎない。したがって、マツヅアカシムシが、食物あるいは生活場所を求めて、個体間で競争をおこすほどの高密度になったとは思われない。また、近縁のほかの小蛾類との間の競争も問題とはならなかった。ごく局所的にみると時として、1本のクロマツ穂に産

卵が集中されることがある。このようなばあい、ふ化した若齢幼虫間に、餌に対するある程度の競争がおこったことは十分考えられる。また、1本のクロマツ穂内に2種あるいは3種の幼虫が同時に食入することも記録されているので、このようなときには、幼虫間になんらかの干渉がおこったかもしれないが、全体からみれば、これらの効果はいずれも微弱で、種内競争や種間競争が大きな変動要因になったとは考えられない。そして、昆虫自身のもつ遺伝的性質については、この研究では、何も調べなかったのでここでは論ぜられない。とすると、6つの外部要因の中で残るものは、気象と天敵生物になる。そして、結論としては1962年から'67年までの間のマツヅアカシムシ個体群の変動は、主として、この気象条件と天敵生物の作用でもたらされたと考えられる。

日本では、マツノシンクイムシ類の個体群の変動を論じた報告がないが、外国では、主としてヨーロッパと北アメリカにおいて、*Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) がマツの幼齡木の害虫としてよく調べられている。この昆虫は年1世代で、北米では6月ごろ成虫がマツの新梢に産卵し、幼虫は8月ごろまで摂食し、その後は幼虫態で越冬し、翌春蛹化する種である (POINTING 1963)。HARRIS (1960) は、イギリスにおいて1956年から3年間にわたってこの昆虫の個体群動態を調べ、夏の間の気候が暖かいか寒いかによって、3齡幼虫がマツの芽の中へ食入することができるかどうか左右され、それによって、個体群変動がおこっているとのべている。また、MILLER (1967) は北米において、1958年から6年間この昆虫種を調べて、冬期間の気候を主因にあげている。両者とも、気象条件を一番大きな原因としているが、HARRIS は夏期の暖かさを問題にし、MILLER は冬の寒さを問題としている点は、イギリスとアメリカという風土のちがいによるかもしれないが、大きなちがいである。日本におけるマツヅアカシムシは年に2世代を経過し、生活史が全く異なるが、第2世代のふ化幼虫が穂内に食入する時期の気象条件が大きな変動要因と考えられる点で、HARRIS の結論に近いといえる。一般に、昆虫個体群の年変動において、気象条件が主因とされているケースが非常に多いが、これには、気象条件が直接に昆虫個体群に作用する場合と、間接的に作用して、たとえば食餌植物の生育に生理的変化をあたえるとか、天敵生物の活動を制限したり、助長させたりするために昆虫個体群が影響をうける場合の2つが考えられる。さきほどのHARRIS (1960) の研究では、夏期の気温が直接には Scots Pine の芽の中のまつやにの形成に影響を与え、その結果まつやにの流出の盛んな木では、シンクイムシ幼虫が食入できなくなるとのべている。このように考えると、すべての直接的原因の背景にはいつも気象条件があり、原因のまたその原因をたどってゆくと、多くの場合に気象条件が最終的要因となるのではないかと思われる。マツヅアカシムシの個体群動態が、気象条件と天敵生物の働きによってひきおこされているとのべたが、その天敵生物の働きも、やはり気象環境によって大きな影響をうけていることは否定できない。

#### 10-2. 天敵昆虫の役割

この研究において記録された16種の天敵昆虫の中で、その大部分の種は非常に生息密度が低

く、時おり採集されたにすぎなかった。しかも、それらは大抵寄主であるマツヅアカシムシの生息密度の高いときだけ採集されたものであった。そして、マツヅアカシムシの生息密度の増減に伴って、連年ある程度の生息密度を保っている有力な天敵昆虫種は、16種の中のほんの少数のものであったが、その生息密度が高いために寄主に対する影響が大きかったといわねばならない。今回の調査において、有力とみられる *Lissonota evetriae*, *Itopectis cristatae*, *Pediobius* sp., *Temelucha* sp., *Bracon* spp., と *Pteromalus* sp. の6種の天敵昆虫の働きを、殺された寄主数で比べてみると、実に全天敵の8割以上を占めていた。しかも、上記6種の中でとくに有力とみられる *L. evetriae*, *I. cristatae* と *Pediobius* sp. の3種は、全天敵による死亡数の7割近くを占めていたといえる。これは、寄主であるマツヅアカシムシに対して、どの天敵も同じ程度の働きをしているのではなく、天敵種によって、寄主にあたえる影響がいちじるしく異なることを示すものである。そして、有力な6種以外の多くの天敵昆虫の働きは、ほとんど無視してもよいとさえ考えられる。

本研究においては、大多数の生息密度の低い天敵昆虫種の生活史は全く不明であり、比較的生息密度の高かった種についても、生活史を十分調べるができなかった。しかし、成虫の出現期だけは、すべての天敵昆虫種について記録されている。それによると、一般にどの天敵昆虫も、寄主であるマツヅアカシムシの生活史と非常によく一致した生活史をもっているように思えない。FLANDERS (1947) や DOUTT and DEBACH (1964) などが、有用な天敵昆虫種のそなうべき能力についていろいろな項目をのべているが、いずれもその前提条件として、天敵と寄主の出現期がよく合致することをあげている。すなわち、寄主がもっとも攻撃を受けやすい発育ステージに達したとき、天敵がもっとも攻撃しやすい状態になければならない。この両者の出現のタイミングが一致することは、天敵の働きを考えるさいにもっとも重要な要素のひとつである。この研究において、もっとも有力な天敵昆虫種とみられる *Lissonota evetriae* は、年に1世代しか経過しないので、寄主であるマツヅアカシムシの第1世代ではその出現の時期がよく一致するが、寄主の第2世代に対しては全く作用しない欠点がある。また、*Pediobius* sp. は年に数世代をくり返すので、寄主の出現と全く合致しない世代のものが出現する。*Itopectis cristatae* は大体合致しているようであるが、成虫の出現期が長期にわたるため、時期的に早すぎるものや遅すぎるものが多数生じて、ちょうどよいタイミングのときに活躍できる成虫数が少なく、寄主に対して集中攻撃ができていく欠点がある。これも、両者の出現のタイミングがよく合致しているとはいえない例である。寄生性の天敵昆虫の場合には、寄主昆虫の発育途上のある短い時期においてのみ寄生可能なものが少なくない。*L. evetriae* は、寄主昆虫が1齢または2齢の幼虫期のときだけ寄生し、また、*Pediobius* sp. は、蛹化後まもない若い寄主の蛹にしか寄生することができない。このような場合には、両者の出現のタイミングの合致がさらにむつかしいといわねばならない。そして、このタイミングがよく合致しないことが、天敵昆虫の寄主に対する働きの大きな障

害となっていると考えられる (THALENHORST 1950)。しかし、別な見方をすれば、このような障害があって天敵が十分その能力を発揮できないからこそ多数の寄主が生き残り、そのために、寄主と天敵が長期間にわたって共存することができる原因のひとつになっていると考えられる。

天敵昆虫種の1世代内の卵から成虫にいたる生存過程については、*Lissonota evetriae* において、比較的詳しく調査したが、そのほかの種については断片的な記録しかえられなかった。*L. evetriae* は数ヵ月間を寄主の体内で生活する種であるが、その生存過程をみると寄生初期の若齢幼虫期においては、寄主であるマツアカシムシの幼虫が寄生をうけたのち、なんらかの原因で死亡したために、その体内にいた *L. evetriae* 幼虫も共倒れとなって死亡したものが非常に多かった (金光 1963)。また、寄生生活を終えて寄主を殺したのち越冬している期間に若干の死亡がみとめられた。*Temelucha* sp. では寄生初期の死亡は不明であるが、寄主を殺したのちの老齢幼虫が前蛹期に達したころ2次寄生虫の攻撃をうけて死亡したり、また蛹の期間には、原因不明の死亡個体が多数出現した。*Pediobius* sp. は多寄生をする種であるが、1頭の寄主の体内に、あまり多くの寄生虫が生息するときには寄生虫間にはげしい競争がおこり、そのために、寄主の体内で寄生虫が全滅するようなケースがみとめられた。このように天敵は、寄主と共同生活をしている期間のほかに、寄主を殺したのち天敵独自の生活を送っている期間中にも、さまざまな外界要因の影響をうけている。そして、これらの全期間の生存率が良いか悪いかによって次の世代の天敵数がきめられる。すなわち、寄主の生存率に関与する要因と天敵の生存率に関与する要因は同一とみられるものもあるが、異なる場合もきわめて多い。したがって、天敵が単にある時点において高い寄生率をとげたからといって、次の時点において生き残る天敵の成虫数が増えるとはかぎらない。

天敵昆虫は元来寄主の生息密度の変化に対応して、その作用が変化すると考えられている。この寄主の生息密度に依存する関係は、天敵のもっている大きな特徴で、そのために、寄主の生息密度が高くなればなるほど天敵の働きはより強力になり、その結果、寄主の生息密度を低下させることになると考えられ、自然界において昆虫の個体群密度を調節する有力な要因として天敵は古くから注目されてきた (NICHOLSON 1933, THOMPSON 1939)。しかし、天敵の働きがこのように寄主の生息密度の増加とともにより強力になるためには、天敵のもっている能力を十分発揮できるような外界の条件が必要である。そしてその条件は、単に寄主の生息数が多いということと関係のないことがしばしばある。そのような条件が満たされないかぎり、寄主が増えても天敵はそれに対応して増えることができないと考えられる。本研究においても、天敵昆虫の中には、寄主とはあまり関係のない環境条件に左右され、寄主の増減とほとんど無関係に増減しているものがあったとみられる。一方において天敵昆虫の中には、明らかに寄主の生息数の増減に対応して、その生息数が増減したとみられるものもある。しかし、寄主の増加に対応する天敵の反応が微弱であれば、天敵の生息数が増えるにもかかわらず寄主の方も増加するという現象が生ずる。マツ

アカシムシの生息密度の変化とそれに対する天敵全体の総合作用を比べてみると、寄主の生息密度が高まったとき、これを積極的に低下させる程強力に天敵が働かなかったことがしばしばある。MILNE (1957・'58) は、昆虫個体群の自然制御 (Natural Control) における天敵の働きは、**imperfectly density-dependent** (不完全密度依存) であるとのべているが、それは天敵の働きがこのように不十分で、寄主の生息密度に依存する度合いが弱く、寄主の生息密度が高まったとき、常にこれを低下させるほど強力に作用するとはかぎらないことを指摘していると考えられる。したがって、天敵はもともと密度依存的な働きをする能力があるとしても、その能力は潜在力というべきもので、実際には、その能力を全く発揮できないもの、またほんの少し発揮するもの、そして比較的強力に発揮するものなど、寄主の生息密度に依存して反応する度合いにいろいろな程度があると結論される。しかし、同一天敵種がある寄主に対しては密度依存的働きを全くみせないが、別な寄主に対してはきわめて強力に働くとか、また、その働きの程度は、時と場所によって大きく異なることはもちろんである。本研究のマツアカシムシとその天敵の関係において、大多数の天敵種では寄主の生息密度に依存して反応する度合いは微弱であったといわねばならない。比較的生息数の多かった天敵昆虫種においても、たとえば *Itopectis cristatae* や *Pediobius* sp. において、その働きがいつも寄主の生息密度の増減によく反応したとはいえない。*Lissonota evetriae* では、寄主の生息密度に依存して変化する程度は年によって、また場所によって相当の差があったが、全体としては、寄主の生息密度の変化にもっともよく対応して寄主の増加をおさえ、またその減少に拍車をかけるように働いたといえる。

寄主であるマツアカシムシ個体群の変動において、密度依存的要因の働きがあるかどうかを検出する方法として、MORRIS (1963) の解析法がある。それは、ある年の生息密度と次の年の生息密度をそれぞれ対数でとって縦横軸にプロットするとき、両者の間の回帰直線の傾斜が1より小さければ密度依存的な作用が働いていると考えられるからである。図 10-1 は、毎年2月に調査されたマツアカシムシの蛹の生息密度の変化について、この解析法をこころみたものである。この図では、マツアカシムシの個体群変動を1962~'64年の上昇期と1964~'67年の下降期に分けて示したが、それは、上昇期と下降期を一緒にすると片方の期間だけに作用する密度依存的関係があった場合に、見落とされる危険があると考えられたからである (SOLOMON 1964)。この図をみると、マツアカシムシ個体群の年変動で、1962~'64年の上昇期と、1964~'67年の下降期のいずれにおいても回帰直線の傾斜はほぼ1で、密度依存的な作用が働いたようにはみうけられない。しかし、この方法では、昆虫の生息密度を1年間隔でとっているため

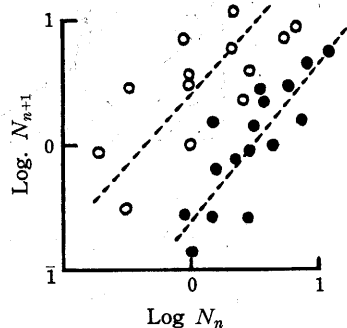


図 10-1: マツアカシムシ蛹のある年の生息密度 ( $N_n$ ) と次の年の生息密度 ( $N_{n+1}$ ) との関係 (● 1962~1964年 上昇期, ○ 1964~1967年 下降期)

に、ある働きによって1ヵ年以内に生息密度の変化が生ずる場合には、それを検出することができるが、1ヵ年以上経過したのちに効果が生ずるような働きに対しては適用できないと考えられる (VARLEY and GRADWELL 1968)。天敵昆虫の作用は、ある時間のずれを伴ってあらわれることが指摘されている (VARLEY 1953) が、このような遅滞作用 (delayed effect) を伴った密度依存的関係は、図 10-1 では検出できない。それは、遅れを伴った密度依存的作用が働くと、昆虫の生息密度が上昇し、また下降するときその働きが強くなり、また弱くなるときとその反対に、生息密度が上昇するとき働きが弱まり、また下降するとき働きが強まることが交互におこるからであ

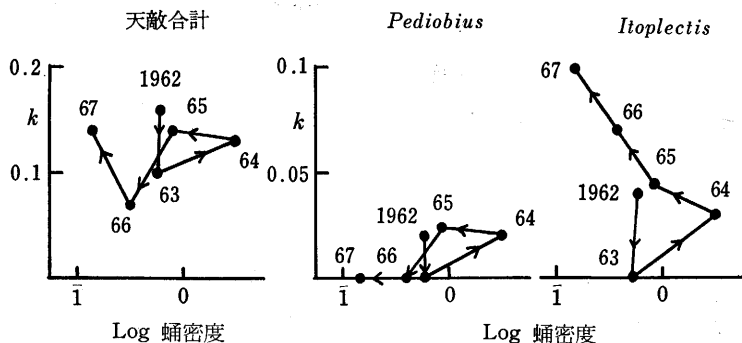


図 10-2. マツアカシムシの蛹に作用する天敵の働きについて、VARLEY and GRADWELL (1968) の Key Factor 分析の応用 (No. 33, 34, 41 地点)。縦軸の  $k$  は、マツアカシムシに対して、ある死亡要因が働いた前とあとにおいて、 $\log$  (はじめの蛹数) -  $\log$  (生き残った蛹数) で計算される値である。

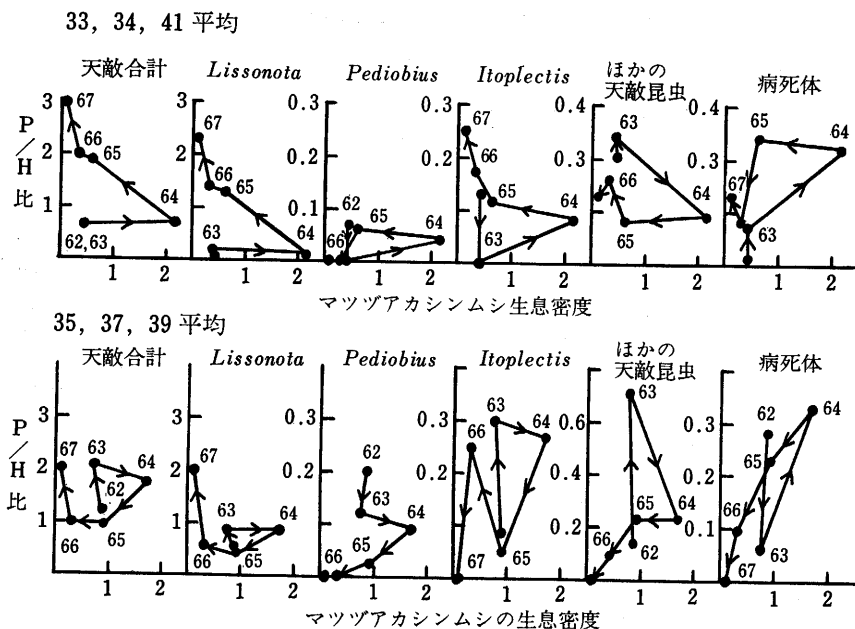


図 10-3. No. 33, 34, 41 地点と No. 35, 37, 39 地点におけるマツアカシムシ蛹の生息密度と各種天敵の  $P/H$  比との関係



る。VARLEY and GRADWELL (1968) は、ある要因が働いた前と後の生息密度の対数の差をとって、はじめの生息密度に対応するこの値の変化を、時間の経過とともにグラフに描くことを提案している。彼等によれば、こうして描かれた折線が時計方向の逆に回転すれば、遅れを伴う密度依存的な作用が働いている証拠であるという。マツヅアカシムシの蛹に作用する天敵の働きについてこの解析をこころみたと、クロマツが比較的小さい No. 33, 34, 41 の3地点の平均値では、このような反時計方向の回転がみられ (図 10-2)、これらの地点では、天敵が遅れを伴った密度依存的な作用をしていることがうかがえる。しかし、クロマツが比較的大きい No. 35, 37, 39 の3地点では、このような関係がみとめられなかった。

図 10-3 は、毎年2月の時点におけるマツヅアカシムシ蛹の生息密度とその時の天敵/寄主の生息比 ( $P/H$  比) の変化を、年を追ってたどったものである。この図においても、多くの天敵について、回転を伴う折線がみられる。そして、寄主と天敵のあいだには、寄主の生息密度が低いレベルから上昇するとき、高いレベルから下降するときでは、明らかに天敵の働きの度合いが異なっていることを示している。すなわち、天敵の作用は、寄主の密度が一定のとき一定という関係でないことは明らかである。図 10-3 において、寄主の生息密度が上昇するとき天敵の働きも増え、その後、寄主の生息密度が下降しても天敵の働きがなおも増加してゆく傾向が No. 33, 34, 41 の3地点でみとめられることから、ここでもやはり、時間の遅れを伴った密度依存的な作用が天敵の働きの中にあることがわかる。

このように、天敵昆虫の働きが、時間のおくれを伴って発現されることを考慮に入れると、マツヅアカシムシ個体群が 1963 年から '64 年にかけて上昇したのは、1963 年度において天敵昆虫の働きが不十分であったことが原因であり、また、1964 年から '65 年以後にかけての下降は、これらの天敵の作用が遅れて発現したためにもたらされたという解釈が成り立つかも知れない。しかし、このような関係は6地点のうち3地点だけにみとめられたことで、残りの3地点ではこのような天敵の働きがなかったことから考えて、天敵の働きの強弱だけによって、この地域全体のマツヅアカシムシの個体群の変動を説明することができないと考えられる。

さいごに、マツヅアカシムシ個体群に対して、1966~'67 年の生息密度の異常な低下をもたらした天敵昆虫の働きについてのべなければならぬ。1965 年以後は、6つの調査地点のいずれにおいてもマツヅアカシムシの生息密度が低下し、1966 年春には相当の低密度になったが、この間に、天敵全体の寄主に対する相対的な勢力がむしろ若干上昇していることからみて、下降に向かったこのマツヅアカシムシ個体群の密度を、天敵昆虫がさらに下降させるように拍車をかける働きをしたことは十分考えられることである。そして、この天敵の働きは、1966 年から '67 年にかけてさらに加速度的に増大した (図 9-3)。この現象は、いろいろな天敵昆虫種の協力によって達成されたというよりは、むしろ、*Lissonota evetriae* を主とするほんの 2~3 種の天敵によってもたらされたと解釈される。この結果、マツヅアカシムシ個体群は、1967 年春に

はきわめて低い密度となり、そして、その翌年には全滅した。この 1967 年から '68 年までの 2 年間の天敵の働きをみると、寄主の生息密度が低くなったとき、これをさらに低くするように働いたと解釈せねばならない。密度依存的作用は一般には、昆虫の生息密度が低下するとその作用が弱まり、その結果、昆虫の生息密度を高めることになると考えられており (SOLOMON 1949)、また、このように働くからこそ、密度依存的要因が昆虫の生息密度を調節するといわれている (NICHOLSON 1958)。しかしながら、1966 年以後の、*L. evetriae* を主力とする天敵昆虫の作用は弱まるどころか、その前年よりもさらに強力となり、ついにマツツアカシムシ個体群を全滅させたと考えられる。したがって、この期間の天敵の働きは調節ではなく、むしろ破壊であったといわねばならない。

#### 引用文献

- 1) ANDREWARTHA, H. G. and BIRCH, L. C. (1954) The distribution and abundance of animals. 782 pp. University of Chicago Press, Chicago
- 2) ARTHUR, A. P., JUILLET J. and HARRIS, P. (1956) Biological control of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.). Annual Tech. Rep. Ent. Lab. Belleville, C.D.A. 1956, 1-45
- 3) BALCH, R. E. (1964) The future in forest entomology. Jour. Forestry 62, 11-18
- 4) BESS, H. A. (1945) A measure of the influence of natural mortality factors on insect survival. Ann. Ent. Soc. America 38, 472-481
- 5) BURNETT, T. (1956 (1958)) A model of host-parasite interaction. Proc. 10th Int. Cong. Ent. 2, 679-686
- 6) BURNETT, T. (1960) Effects of initial densities and periods of infestation on the growth form of a host-parasite population. Can. J. Zool. 38, 1063-1077
- 7) CLAUSEN, C. P. (1962) Entomophagous insects. 688 pp., Hafner Pub. Co., New York
- 8) DEEVEY, E. S. (1947): Life tables for natural populations of animals. Quarterly Review of Biology 22, 283-314
- 9) DOUTT, R. L. and DEBACH, P. (1964) Some biological control concepts and questions. In 'Biological Control of Insect Pests and Weeds' ed. P. DeBach, Reinhold Pub. Cor., New York, 118-142
- 10) 江崎悌三・ほか (1961) 原色日本蛾類図鑑上, 318 頁 保育社・東京
- 11) FLANDERS, S. E. (1947) Elements of host discovery exemplified by parasitic Hymenoptera. Ecology 28, 299-309
- 12) 深谷昌次・鳥居西蔵 (1965) 発生予察実験法, 深谷昌次・石井象二郎・山崎輝男編「昆虫実験法」日本植物防疫協会・東京, 545-602
- 13) 古野東洲・岡本憲和・四手井綱英 (1963) 外国産マツ属の虫害に関する研究 第 1 報 マツノシンマダラメイガについて, 京大演報 34, 107-125
- 14) HARCOURT, D. G. (1969) The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Ann. Rev. Ent. 14, 175-196
- 15) HARMAN, D. M. and KULMAN, H. M. (1962) Parasites of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana*. Jour. Econ. Ent. 55, 1007-1008
- 16) HARRIS, P. (1960) Number of *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) per pine shoot as a population

- index, with a rapid determination method of this index at low population levels. *Can. J. Zool.* 38, 475-478
- 17) HARRIS, P. (1960) Natural mortality of the pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) (Lep. Olethreutidae) in England. *Can. J. Zool.* 38, 755-768
  - 18) HEIKKENEN, H. J. and MILLER, W. E. (1960) European pine shoot moth damage as related to red pine growth. *Lake States For. Exp. Sta. U.S.D.A. Station Paper* 83, 1-12
  - 19) HEINRICH, C. (1923) Revision of the north American moths of the subfamily Eucosminae of the family Olethreutidae. *U.S. Nat. Mus. Bull.* 123, 1-21
  - 20) HENSON, W. R. and STARK, R. W. (1959) The description of insect numbers. *Jour. Econ. Ent.* 52, 847-850
  - 21) HUFFAKER, C.B. (1956 (1958)) The concepts of balance in nature. *Proc. 10th Int. Cong. Ent.* 2, 625-636
  - 22) HUFFAKER, C. B. and MESSENGER, P. S. (1964) The concept and significance of natural control. In 'Biological Control of Insect Pests and Weeds' ed. P. DEBACH, Reinhold Pub. Cor., New York, 74-117
  - 23) 一色周知・六浦 晃 (1961) 針葉樹を加害する小蛾類, 47 頁 日本林業技術協会・東京
  - 24) 伊藤嘉昭 (1959) 比較生態学, 366 頁, 岩波書店・東京
  - 25) ITO, Y. and MIYASHITA, K. (1968) Biology of *Hyphantria cunea* DRURY in Japan V. Preliminary life tables and mortality data in urban area. *Res. Popul. Ecol.* 10, 177-209
  - 26) 金光桂二 (1963) マツツアカシンムシに寄生する *Lissonota evetriae* Uchida (Hym. Ichneumonidae) について, 応動昆 7, 307-310
  - 27) 金光桂二 (1964) マツノシンクイムシ類に寄生する天敵蜂の種類, 75 回日林大会講, 420-422
  - 28) 金光桂二 (1964) 愛知演習林において松の新条を食害する小蛾類の種類と生活史 東大演習林 15, 70-77
  - 29) 金光桂二 (1965) マツツアカシンムシの生命表作製の試み 日林誌 47, 396-401
  - 30) KANAMITSU, K. (1966) A life table study of a Japanese pine shoot moth, *Evetria cristata* (WALSINGHAM). *Z. ang. Ent.* 57, 190-201
  - 31) 金光桂二 (1967) シンクイムシ類に食害されたクロマツ穂数の分布型 78 回日林大会講 186-187
  - 32) KANAMITSU, K. (1968) Damage to a young pine caused by the shoot moth. *Misc. Information Tokyo Univ. Forests* 17, 143-150
  - 33) KANAMITSU, K. (1969) Annual fluctuations of *Evetria cristata*, a pine shoot moth, and its natural enemies. *Jap. J. Ecol.* 19, 131-137
  - 34) KIRITANI, K. and HOKYO, N. (1962) Studies on the life table of the southern green stink bug, *Nezara viridula*. *Jap. J. appl. Ent. Zool.* 6, 124-140
  - 35) 小林富士雄 (1962) マツツアカシンクイについて, 日林誌 44, 111-114
  - 36) 小林富士雄 (1967) 近畿地方におけるマツノシンマダラメイガの生態 林誌研報 206, 137-150
  - 37) KOKUBO, A. (1965) Population fluctuations and natural mortalities of the pine moth, *Dendrolimus spectabilis*. *Res. Popul. Ecol.* 7, 23-34
  - 38) 小山良之助 (1959) 日本における森林害虫の流行病に関する研究 第1報 病原体のリスト 林誌研報 112, 23-31
  - 39) KULMAN, H. M. (1966) Distribution of the European pine shoot moth, its parasites, and associated insects in red pine trees and stands. *Ann. Ent. Soc. America* 59, 34-39
  - 40) 倉永善太郎 (1960) 九州地方のマツシンクイムシ類と天敵について 森林防疫ニュース 9, 235-239
  - 41) LALL, B. S. (1961) On the biology of *Pediobius foveolatus* (CRAWFORD) (Eulophidae, Hymenoptera).

- Indian J. Ent. 23, 268-273
- 42) MACFADYEN, A. (1953) Animal ecology, aims and methods. 345 pp., Pitmans & Sons Ltd., London
  - 43) MCGUGAN, B. M. and BLAIS, J. R. (1959) Spruce budworm parasite studies in northern Ontario. Can. Ent. 91, 758-783
  - 44) MILLER, W. E. (1967) The European pine shoot moth, ecology and control in the Lake States. For. Sci. Monograph 14, 1-72
  - 45) MILNE, A. (1957) Theories of natural control of insect population. Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biology 22, 253-267
  - 46) MILNE, A. (1958) Perfect and imperfect density-dependence in population dynamics. Nature 182, 1251
  - 47) MOMOI, S. (1961) On some host-known ichneumon flies from Japan, with description of a new species. Kontyu 29, 271-272
  - 48) MOMOI, S. (1962) Descriptions of four ichneumon flies parasitic on insect pests of coniferous trees. Science Report Hyogo Univ. Agriculture 5, 49-52
  - 49) 桃井節也・上条一昭 (1963) 針葉樹を加害する小蛾類の天敵, 光珠内林木育種場報告 2, 54-67
  - 50) MORRIS, R. F. (1955) The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with particular reference to the spruce budworm. Can. J. Zool. 33, 225-294
  - 51) MORRIS, R. F. (1959) Single factor analysis in population dynamics. Ecology 40, 580-588
  - 52) MORRIS, R. F. (1963) Predictive population equations based on key factors. Mem. Ent. Soc. Canada 32, 16-21
  - 53) MORRIS, R. F. and MILLER, C. A. (1954) The development of life tables for the spruce budworm. Can. J. Zool. 32, 283-301
  - 54) 中島主一・芝本武夫 (1962) 愛知県瀬戸地方の 荒廃林地土壌改善に関する研究 (第2報), 東大演報 56, 267-276
  - 55) 中島主一・塚本良則・藤田寿雄 (1962) 各種山腹工の効果に関する研究, 東大演習林 14, 37-51
  - 56) NICHOLSON, A. J. (1933) The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132-178
  - 57) NICHOLSON, A. J. (1958) Dynamics of insect populations. Ann. Rev. Ent. 3, 107-136
  - 58) NOGUEIRA SERRAO (1965) Notas sobre a entomofauna florestal Portuguesa. Arquivos do Museu Bocale 1, 57-66
  - 59) NOZATO, K. (1969) Biology of *Itopectis cristatae* MOMOI (Hym., Ichneumonidae), a pupal parasite of the pine shoot moths in Japan. Kontyu 37, 75-82
  - 60) 沼田 真・内田俊郎 (1963) 生態学大系第6巻下, 応用生態学 382 頁, 古今書院・東京
  - 61) OKU, T. (1968) New or little known species of the subfamily Olethreutinae injurious to coniferous trees from Japan (Lep. Tortricidae). Kontyu 36, 227-236
  - 62) POINTING, P. J. (1963) The biology and behavior of the European pine shoot moth *Rhyacionia buoliana* (SCHIFF.) in southern Ontario. Can. Ent. 95, 844-863
  - 63) RICHARDS, O. W. and SOUTHWOOD, T. R. E. (1968) The abundance of insects: Introduction. Insect Abundance, Symp. Roy. Ent. Soc. London 4, 1-7
  - 64) RICHARDS, O. W. and WALOFF, N. (1961) A study of a natural population of *Phytodecta olivacea* (FORSTER) (Coleoptera, Chrysomeloidea). Phil. Trans. Roy. Soc. London, Series B Biological Sciences 244, 205-257
  - 65) SCHINDLER, U. (1960 (1962)) Zur Parasitierung von *Evetria buoliana* SCHIFF. in Westdeutscherlands Küstenregion und dem montanen Gebiet Serbiens. Verh. XI Int. Kong. Ent. 2, 174-

- 66) 素木得一 (1954) 昆虫の分類, 961 頁, 北隆館・東京
- 67) SCHRÖDER, D. (1966) Zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der *Evetria*-Arten (Lep. Tortricidae), I Teil. Z. ang. Ent. 57, 333-429
- 68) SOLOMON, M. E. (1949) The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18, 1-35
- 69) SOLOMON, M. E. (1964) Analysis of processes involved in the natural control of insects. Adv. Ecol. Res. 2, 1-58
- 70) STARK, R. W. (1956 (1958)) Life tables for the lodgepole needle miner, *Recurvaria starki* FREE (Lep. Gelechiidae). Proc. 10th Int. Cong. Ent. 4, 151-162
- 71) THALENHORST, W. (1950) Die Koinzidenz als gradologisches Problem, Eine synkologische Studie. Z. ang. Ent. 32, 1-48
- 72) THOMPSON, W. R. (1939) Biological control and the theories of the interactions of populations. Parasitology 31, 299-388
- 73) 鳥居酉蔵 (1960) 昆虫集団の Pattern とその見分け方, 細川隆英ほか, 生態学汎論・養賢堂・東京 375-435
- 74) TOWNES, H., MOMOI, S. and TOWNES, M. (1965) A catalogue and reclassification of the eastern palearctic Ichneumonidae. Mem. Amer. Entom. Inst. 5, 1-661
- 75) UCHIDA, T. (1930) Beschreibungen der neuen echten Schlupfwespen aus Japan, Korea und Formosa. Ins. Mats. 4, 121-132
- 76) 内田俊郎 (1956) 寄主と寄生蜂の相互作用系における個体数の長期変動, 個体群生態学の研究 3, 52-59
- 77) VARLEY, G. C. (1953) Ecological aspect of population regulation. Trans. 9th Int. Cong. Ent. 2, 210-214
- 78) VARLEY, G. C. and GRADWELL, G. R. (1968) Population models for the winter moth. Insect Abundance, Symp. Roy. Ent. Soc. London 4, 132-142
- 79) WATSON, W. Y. and ARTHUR, A. P. (1959) Parasites of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) in Ontario. Can. Ent. 91, 476-484
- 80) YASUMATSU, K. and KURANAGA, Z. (1961) *Elasmus issikii* n. sp., a parasite of the larva of *Evetria cristata* in Japan (Hym. Elasmidae). Pub. Ent. Lab., Univ. Osaka Pref. 6, 201-202
- 81) YATES, H. O. (1960) The Nantucket pine moth, a literature review. Southeastern For. Exp. Sta. U.S.D.A. Station Paper 115, 1-19

### Summary

The investigation was done for 10 years from 1957 to 1967 at various plantations of young *Pinus thunbergii* PARL. in the Tokyo University Forest in Aichi Prefecture. Life histories of *Evetria cristata* and its natural enemies were mainly studied in the years up to 1961, and in and after 1962 the population changes of these insects were studied. *E. cristata* has two generations in one year in this region. The adult emerged in April and July. The insect overwintered at the pupal stage. The natural enemies of *E. cristata* were 16 species of 9 families of insects. One of them was an undetermined lepidopterous larva of the genus *Eurhodope*, Pyralidae, which was recorded as a predator on the larvae and pupae of *E. cristata*. However, the majority of natural enemies were hymenopterous parasites. Life cycles were made clear for six common species of parasites. Three species of hymenopterous parasites were found especially abundant in the study area. *Lissonota evetriae* (Ichneumonidae), a larval parasite of *E. cristata*, had only one generation per year, and the adult emerged in May. *Itoplectis cristatae* (Ichneumonidae) and *Pediobius* sp. (Eulophidae) were pupal parasites of *E. cristata*, and completed three or more generations in one year.

The population densities of *Evetria cristata* and all related insects were recorded in six plantations, each of them comprised of 300~1,000 young pines. In 1962 and 1963, the survivorship from egg to adult in each generation of *E. cristata* was the main subject for study, and life tables were tentatively prepared for these two years. There was almost no mortality of *E. cristata* at the egg stage. The greatest numerical decrease took place when the insect was at the young larval stage. The death of old larvae and pupae was mainly caused by the various natural enemies including some pathogens. The variation of survival rate was greatest at the old larval stage of the first generation, and at the young larval stage of the second generation. It was also recognised that the total rate of survival was more stable in the first than in the second generation, and that some density-dependent stabilizing process had been involved in the survivorship of insects in the first generation.

In 1965, an outdoor cage of 5 m×5 m×2 m high was built in one corner of the nursery ground, and young pines were planted inside. The cage was covered with fine mosquito-nets, and the shoot moths were liberated inside. In 1966, two-year-old seedlings of *Pinus thunbergii* were planted in flower pots, one per pot, which were then enclosed by glass tubes of 20 cm. diameter, topped with sheets of gauze. A pair of *Evetria cristata* were released inside. After the oviposition in these two types of enclosures, the average number of insects per tree was recorded at intervals of one week. The survival of *E. cristata* indicated that, in the cages and flower pots where the enemy insects were all excluded, the insect did not die after it had grown to the old larval stage. In comparison with the survivorship under natural condition, it was confirmed that the natural enemies were mainly responsible for the survival of old larvae and pupae of *E. cristata* in the field.

The populations of *Evetria cristata* and its natural enemies were measured by sampling about 80 injured shoots from each plot in February each year, and the densities were expressed as the average numbers both per tree and per shoot. In treating the densities of natural enemies, the gregarious species such as *Pediobius* sp., were shown by the numbers of hosts killed by them, and the diseases were expressed as the number of infected hosts. The annual changes of the population of *E. cristata* in six study plots showed an increase in 1963~1964 and then a decrease in 1964~1967, and there was a marked peak in its population density in 1964. The changes in the population densities of natural enemies were found to be almost parallel to the changes of their hosts in many plots. It was generally concluded that the natural enemies were abundant in the years when *E. cristata* was abundant, and scarce when *E. cristata* was scarce. It was also made clear that *Lissonota evetriae* was the most dominant species among natural enemies. In two out of the six study plots, the peak density of *L. evetriae* was recorded one year after the peak density of its host.

When the field census was made in winter, all the parasites had already killed their hosts, and the unaffected hosts at the pupal stage were living independently of their parasites. The proportion of parasites to these surviving hosts at this particular time of the year could not therefore be called the percentage of parasitism. Nevertheless, the ratio of the two could be used as a measure for the relative abundance of the parasites to the host. The ratio of the parasites to the hosts was thus applied to the present study, as the annual changes of this ratio were considered to reflect the numerical relationship between the host and its parasites. The parasite/host ratio for the total enemies, which was the sum of the hosts killed by the all enemies, did not show a marked decrease in and around 1964, but increased rapidly after 1966, while the population of *Evetria cristata* reached its maximum density in 1964 and declined in later years. It was also shown that the ratio for *Lissonota evetriae* increased remarkably in some plots after 1964, while the ratio for *Pediobius* sp. gradually decreased in most plots during the whole period. The increase in the ratio for total enemies indicated that the natural enemies came to have a greater influence upon the host population. It was concluded in the interpretation of the annual changes of the shoot moth population and of the relative abundance of its natural enemies that *Lissonota evetriae*, a solitary monophagous parasite with only one generation in one year, was the most effective agent among the natural enemies. On the contrary, *Pediobius* sp., a gregarious polyphagous parasite that had many generations a year, was considered to be ineffective on the annual changes of the shoot moth population. The effect of *Itopectis cristatae* was next to *L. evetriae*, especially after 1965. Most of the other natural enemies did not seem to have had a noticeable response on the population changes of *Evetria cristata*.

The annual fluctuations of the shoot moth population in 1962~1967 were finally discussed, and it was generally concluded that the changes in its population densities were mainly caused by weather and natural enemies. The rapid increase of the pupal population in February in 1964 was brought about by a fairly high rate of survival of

the young larvae in the second generation in 1963. It was inferred that the weather in August, 1963, not being so hot as in average years, would probably be a main cause for the young larvae to attain good survival. The effect of natural enemies was not enough to lower the increased density of old larvae and pupae of this generation to the normal level. The shoot moth population decreased in and after 1965, and the relative abundance of natural enemies increased rapidly in three study plots where the trees were relatively small. It seemed doubtless that the natural enemies in general had gained greater influence upon the host population after 1965, and had accelerated its decline. The shoot moth population came to a very low density level in 1967, and in 1968, it disappeared from the whole study area. The decrease in the population density of *Evetria cristata* during this period of extinction was mainly due to the effect of only a few species of natural enemies including *Lissonota evetriae*.

#### Zusammenfassung

#### Untersuchungen über die Populationsdynamik von *Evetria cristata* WALSINGHAM (Lep. Olethreutidae) und ihre natürlichen Feinde

Die Untersuchungen liefen 10 Jahre lang, von 1957 bis 1967, auf verschiedenen Jungkulturen von *Pinus thunbergii* PARL. im Forst der Universität Tokio in der Präfektur Aichi. In den Jahren bis 1961 wurden hauptsächlich die Bionomien der *Evetria cristata* und ihrer natürlichen Feinde, 1962 und später die Änderungen der Populationsdichte dieser Insekten untersucht. *E. cristata* durchlief in diesem Gebiet jährlich zwei Generationen. Die Imagines schlüpften im April und im Juli. Überwinterungsstadium war die Puppe. Die natürlichen Feinde, die *E. cristata* töteten, gehörten zu 16 Arten aus 9 Insektenfamilien. Einer von ihnen war eine noch undeterminierte Raupe der Lepidoptere ngattung *Eurhodope*, Pyralidae, die als räuberischer Feind von *E. cristata*-Raupen und -Puppen beobachtet wurde. Die meisten der natürlichen Feinde waren jedoch hymenoptere Parasiten. Von 6 häufig vorkommenden Arten konnte die Bionomie geklärt werden. Drei von ihnen wurden im Untersuchungsgebiet besonders häufig gefunden. *Lissonota evetriae* (Ichneumonidae), ein Larvenparasit von *E. cristata*, durchlief nur eine Generation im Jahr, und die Imagines schlüpften im Mai. *Itopectis cristatae* (Ichneumonidae) und *Pediobius* sp. (Eulophidae) waren Puppenparasiten von *E. cristata* und vollendeten drei oder mehr Generationen in einem Jahr.

Die Populationsdichten von *Evetria cristata* und allen mit ihr in Beziehung stehenden Insekten wurden in 6 Kulturen registriert, deren jede aus 300~1,000 jungen Kiefern bestand. 1962 und 1963 war das Haupt-Untersuchungsobjekt in jeder Generation von *E. cristata* die Überlebensrate vom Ei bis zur Imago, und versuchsweise wurden Sterbetafeln



für diese beiden Jahre entworfen. Im Eistadium von *E. cristata* trat fast gar keine Sterblichkeit auf. Die stärksten Rückgänge in den Individuenzahlen traten ein, wenn der Wickler sich im Jungrauenstadium befand. Der Tod von Altraupen und Puppen wurde hauptsächlich durch die verschiedenen natürlichen Feinde einschließlich einiger Krankheitserreger verursacht. Die stärksten Schwankungen der Überlebensrate betrafen das Altraupenstadium der ersten und das Jungrauenstadium der zweiten Generation. Es wurde auch festgestellt, daß die Gesamt-Überlebensrate in der ersten Generation stabiler war als in der zweiten, und daß dabei in der ersten Generation einige dichteabhängige Prozesse mit im Spiele waren.

Im Jahre 1965 wurde in einer Ecke eines Kamps ein Freilandkäfig (5×5 qm, 2 m hoch) errichtet und mit jungen Kiefernpflanzen besetzt. Die Wände bestanden aus feinen Moskitonetzen, und Triebwicklerfalter wurden im Käfig fliegen gelassen. 1966 wurden zwei Jahre alte Sämlinge von *Pinus thunbergii* in Blumentöpfe gepflanzt und durch oben mit Gaze abgeschlossene Glaszylinder von 20cm Durchmesser überdeckt. In diese Zuchtbehälter wurde je ein Pärchen von *E. cristata* gesetzt. Nachdem in beiden Zwingertypen die Eiablage abgeschlossen war, wurde allwöchentlich die durchschnittliche Zahl der Insekten je Pflanze registriert. Es stellte sich heraus, daß im Käfig und an den eingetopften Pflanzen, von denen alle feindlichen Insekten ausgeschlossen waren, die Wickler erst dann eingingen, nachdem sie das Altraupenstadium erreicht hatten. Im Vergleich mit den Überlebensverhältnissen unter natürlichen Bedingungen bestätigte sich, daß die Überlebensrate von Altraupen und Puppen im Freiland vor allem durch die natürlichen Feinde bestimmt wird.

Die Population der *E. cristata* und ihrer natürlichen Feinde wurden im Februar jedes Jahres je Parzelle an ungefähr 80 befallenen Probetrieben bestimmt, und die Dichten wurden durch die mittleren Zahlen sowohl je Baum als auch je Trieb ausgedrückt. Bei der Beurteilung der Dichte der natürlichen Feinde wurden die gesellig lebenden Parasiten wie *Pediobius* sp. und gleichermaßen die Krankheitserreger durch die Zahlen der von ihnen getöteten bzw. befallenen Wirte repräsentiert. Die jährlichen Dichte-Schwankungen von *E. cristata* auf den 6 Beobachtungsparzellen zeigten einen Anstieg von 1963 bis 1964 und einen Rückgang von 1964~1967 mit einem ausgeprägten Maximum 1964. Auf mehreren Parzellen veränderten sich die Populationsdichten der natürlichen Feinde nahezu parallel zur Dichte des Wirts. Im großen und ganzen kann jedenfalls geschlossen werden, daß die Feinde häufig waren, wenn *E. cristata* häufig war, und daß die Feinde selten waren, wenn *E. cristata* selten war. Es erwies sich ferner, daß *Lissonota evetriae* unter den natürlichen Feinden dominierte. Auf zweien der 6 Beobachtungsparzellen stellte sich die maximale Dichte von *L. evetriae* erst ein Jahr nach dem Dichte-Maximum des Wirts ein.

Wenn das Freiland-Probesammeln im Winter durchgeführt wurde, hatten die Parasiten schon alle von ihnen besetzten Wirte getötet, und die unparasitierten Puppen standen zu den Schmarotzern in keiner Beziehung mehr. Das Verhältnis zwischen den Parasiten und diesen überlebenden Wirten konnte zu dieser bestimmten Jahreszeit also nicht mehr

“Parasitierungsprozent” genannt werden. Immerhin konnte das Verhältnis zwischen den beiden als Maß für die relative Abundanz der Parasiten im Vergleich zum Wirt verwendet werden. Das “Parasit/Wirt-Verhältnis” wurde als auf die vorliegende Untersuchung insofern angewandt, als seine Änderungen von Jahr zu Jahr jedenfalls als Spiegelbild der numerischen Beziehung zwischen dem Wirt und seinen Parasiten angesehen werden konnte. Das Gesamt-“Parasit/Wirt-Verhältnis” (=Summe der von allen Feinden getöteten Wirte) nahm um das Jahr 1964 nicht merklich ab, stieg aber nach 1966 scharf an, während die Populationsdichte von *E. cristata* 1964 ihr Maximum hatte und später wieder sank. Es zeigte sich ferner, daß das besagte Verhältnis bei *L. evetriae* auf einigen Parzellen nach 1964 stark anstieg, während es bei *Pediobius* sp. der ganzen Periode langsam abnahm. Die Zunahme des Gesamt-Feind/Wirt-Verhältnisses zeigte an, daß die natürlichen Feinde einen großen Einfluß auf die Wirtspopulation gewinnen. In der Deutung der jährlichen Schwankungen der Wicklerpopulation und der relativen Abundanz seiner natürlichen Feinde wurde darauf geschlossen, daß *Lissonota evetriae*, ein solitärer monophager Parasit mit nur einer Generation im Jahr, unter den natürlichen Feinden der wirksamste war. Im Gegensatz dazu wurde *Pediobius* sp., ein gregärer polyphager Parasit mit vielen Generationen im Jahr, als wirkungslos gegenüber den jährlichen Schwankungen der Wicklerpopulation angesehen. *Itopectis cristatae* stand in ihrer Wirksamkeit der *L. evetriae* am nächsten, vor allem nach 1965. Die meisten anderen natürlichen Feinde schienen nicht nennenswert auf die Populationsdichte-Schwankungen von *E. cristata* zu reagieren.

Schließlich wurden die jährlichen Fluktuationen der Triebwicklerpopulation von 1962~1967 diskutiert, und es wurde allgemein darauf geschlossen, daß die Populationsdichte-Schwankungen im wesentlichen durch Wetter und natürliche Feinde verursacht werden. Die hohe Populationsdichte der Puppen im Februar 1964 wurde durch eine ziemlich hohe Überlebensrate der Jungraupen der zweiten Generation 1963 bestimmt. Es wurde gefolgert, daß das Wetter im August 1963—nicht so heiß wie in normalen Jahren—wahrscheinlich die Haupt-Ursache dafür war. Die natürlichen Feinde waren nicht wirksam genug, um die erhöhte Populationsdichte der Altraupen und Puppen dieser Generation wieder auf das normale Niveau herabzudrücken. Der Rückgang der Wicklerpopulation setzte erst um und nach 1965 ein, und die relative Abundanz der natürlichen Feinde stieg auf drei Beobachtungspartellen, auf denen die Bäume relativ klein waren, rasch an. Es hatte zweifellos den Anschein, daß die natürlichen Feinde allgemein nach 1965 einen größeren Einfluß auf die Wicklerpopulation gewannen und deren Rückgang dann beschleunigten. Die Wicklerpopulation sank 1967 auf ein sehr geringes Niveau ab und verschwand 1968 sogar aus dem ganzen Beobachtungsgebiet. Der Rückgang der Populationsdichte von *E. cristata* in dieser Periode des Ausgelöscht-werdens war hauptsächlich der Wirkung nur weniger Arten ihrer natürlichen Feinde, unter ihnen der *Lissonota evetriae*, zuzuschreiben.