

功することが示された。しかし、枯死木の伐倒駆除だけを行っても、防除が短期間に成功しにくいことも示された。材線虫病抵抗性のマツ林の造成は、個々のマツの抵抗性が完全でなくても、これまでの防除技術の効果を非常に高めるので、今後最も有効な手段になることがわかった。

マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルを用いて、防除技術とその組合せの効果を評価する方法は、将来開発される新しい防除技術の評価とその適用法の検討に利用できる。しかし、ここで作成したモデルには、衰弱木に対する成虫の定位を生物学的なデータに基づいて組み込むことができなかった。このため、成虫に対する誘引器をどのような被害程度の林でどのように使用すれば効果的なのか、あるいは他の技術とどのように組み合わせれば効果的なのかということを予測できなかった。シミュレーション・モデルによって、成虫の行動を利用した防除技術を評価するためには、衰弱木に対する成虫の定位の仕方を解明する必要がある。

この研究によって、材線虫病の伝播様式はマツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウおよびマツの3種の相互関係に依存し、それは量的でしかも動的な関係であることが明らかにされた。しかし、3種の相互関係（第63図）に関してこれまでに解明された知見は少なく、今後、マツノマダラカミキリの個体群動態やこの病気の伝播に対して重要な相互関係が新たに発見される可能性は、十分に残されていると考えられる。特に、マツノザイセンチュウのマツノマダラカミキリ成虫への入り込みと成虫からの離脱に関わる相互関係のより詳細な研究が、新しい防除技術の開発に結びつくものと考えられる。

要 約

マツノマダラカミキリが媒介するマツノザイセンチュウによって、毎年多量のマツが枯れる。このため、種々の技術が開発され、防除が行われている。そのうち、殺虫剤の予防散布（特に空中散布）は効果が高いが、それに伴う様々な問題が指摘されている。そこで、予防散布回数を減らすために、防除技術を効果的に組み合わせた総合防除体系の確立を目ざす必要がある。この研究では、石川県の海岸クロマツ林における野外調査とマツノマダラカミキリの飼育によって、マツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウおよびマツの個体群動態の特徴と3種の相互関係を明らかにし、材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程を推論した。その結果に基づいて、マツ林における材線虫病の伝播を表現するシミュレーション・モデルを作成し、その防除に関する提言を行った。主要な結論を以下に要約する。

マツノマダラカミキリの生態

1. 本種の個体群には1年で羽化する個体と2年で羽化する個体が見られ、枯死木では前者が93%を占めた。1年で羽化する個体は3齢または4齢幼虫で越冬し、越冬後再摂食せずに蛹化する場合と越冬後再摂食してから蛹化する場合が見られた。2年で羽化する個体は1、2齢幼虫で第1年目の冬を越し、翌年3、4齢幼虫に発育してから再び越冬した。そのような個体の出現率は産卵時期に関係するため、6～8月衰弱の枯死木より9月衰弱の枯死木において高かった。
2. 天敵と競争種を排除した場合、卵から成虫脱出時までに卵密度に依存的な死亡が起こり、樹皮表面積あたりの脱出成虫密度は卵密度に対して飽和型の曲線を示した。

3. 野外における本種の死亡要因として、同種間の咬み合い、蛹化失敗、脱出失敗、樹脂の他、天敵として寄生蜂5種、寄生バエ1種、捕食性昆虫4種、糸状菌1種、細菌1種が同定された。
4. 卵から成虫脱出時までの生存率の年次的変動は、海岸クロマツ林に置いたアカマツ丸太の場合0.355~0.566、山地アカマツ林に置いたアカマツ丸太の場合0.374~0.547であった。これに対して、海岸クロマツ林の枯死木では0.129~0.298であった。丸太と枯死木での生存率の違いは、主として卵期、材内蛹室内の3、4齢幼虫期と成虫期の死亡率の差によって生じた。本種の生存率は枯死木の衰弱時期と関係し、6月衰弱の枯死木で最も低く(0.15)、7月衰弱の枯死木で最も高かった(0.35)。成虫脱出時までの総死亡 K の変動は主に材内蛹室形成後の3、4齢幼虫期の死亡によって決定されることがわかった。
5. 殺虫剤の予防散布前の1年間と散布後の2年間、アカマツ丸太を用いて本種の生命表を作製した。その結果、殺虫剤の予防散布前には6、7月に産卵された個体群にも、8月に産卵された個体群にも捕食性昆虫による死亡が見られた。しかし、散布後の6、7月に産卵された個体群には、捕食性昆虫による死亡が見られなかった。このため、その個体群の生存率(0.87)は8月に産卵された個体群の生存率(0.26)よりかなり高くなった。しかし、世代あたりの生存率で比較した場合、予防散布の影響は認められなかった。
6. 成虫は6月から7月に枯死木から脱出する。平年の気象条件下では早く脱出した雌成虫ほど産卵能力は大きかった。この原因の一つは不妊雌の存在であった。3年間の産卵スケジュール(m_x 曲線)の調査によって、1雌あたりの平均産卵数は平年の気象条件下で76~86、低温多雨の夏の場合41であることがわかった。この結果、純繁殖率(R_0)は平年で9.1~10.3、低温多雨の夏では4.9と推定された。
7. 木あたりの産卵かみ跡数は、6、7月衰弱の枯死木で最大であり(260~280/木)、枯死木の衰弱時期が遅れるにつれて減少した。産卵割合(産卵かみ跡あたりの平均卵数)は、枯死木の衰弱時期によってあまり変化しなかった。木あたりの脱出成虫数の推定値は7月衰弱の枯死木で最も多く(40頭)、次いで6月衰弱の枯死木(16頭)、8月衰弱の枯死木(10頭)、9月衰弱の枯死木(4頭)の順に減少した。
8. マツ林における成虫個体群の密度は6月上、中旬から増加し始め、7月上旬にピークに達した後、約1箇月間安定し、8月中、下旬から減少した。
9. 成虫は林内で集中分布をしていた。成虫と衰弱木(枯死木を含む)の空間分布の解析結果から、成虫の脱出期の始め(主に6月)に成虫は衰弱木と独立に分布したが、7月以後衰弱木に反応して集中分布をすることが示された。両者の分布の重なりは、枿サイズ16~36 m^2 の場合に大きくなった。成虫と衰弱木の空間分布の関係は、性成熟前後の成虫の行動の違いによって説明された。
10. 脱出直後(日齢1~5)の成虫を林に放してその分散を調べ、INOUE(1978)の方法によって解析した。その結果、うっ閉した林の場合、単位時間あたり木あたりの成虫の停留率は高かった。また、成虫は歩行と飛翔によってランダムに分散したが、単位時間あたりの平均移動距離は短いことがわかった。うっ閉していない林では、成虫の停留率は低く、成虫は飛翔によってランダムに分散した。成虫の週あたりの平均移動距離は7.1~37.8mと推定された。脱出直後の成虫の分散には林分密度、脱出成虫数、気温および降水量が影響した。放逐地点から50mの範囲内における成虫の平均移動距離を放逐後3週間測定し、その増分から、週あたりの平均移動距離は10~20

mと推定された。

11. 脱出直後にマツ林で放された成虫の調査によって、日齢17までの成虫は日齢とともに定着性が減少し、活動性が高まるが、日齢17~24以後定着性は増すことが示された。また、一定面積(約9.2a)内における野外成虫の再捕率は6、7月(約10%)より8、9月(約20%)の方が高かった。

樹体内におけるマツノザイセンチュウ個体群の密度変動

1. 樹体内におけるマツノザイセンチュウの個体群密度変動は、枯死木の衰弱時期によって異なった。11、12月のマツノザイセンチュウ密度は、6月から9月までに衰弱した枯死木間で有意な差がなく、平均100~200頭/g材絶乾重であった。これに対して、10月衰弱の枯死木内の密度は有意に低かった(0.3~2.1頭/g材絶乾重)。

マツノマダラカミキリ成虫とマツノザイセンチュウの相互関係

1. 野外の成虫のマツノザイセンチュウ保持数は、季節が進むにつれて減少した。
2. 成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数(脱出直後の成虫の保持数)には、0頭から150,000頭までの変異があった。成虫の初期保持数は、11、12月の材内のマツノザイセンチュウ密度と材の含水率によって有意に影響された。
3. 枯死木から脱出後10日から40日の間に、マツノザイセンチュウは成虫から急速に離脱した。この時期は、マツノザイセンチュウ初期保持数の影響を受けなかった。
4. 大部分の成虫のマツノザイセンチュウ伝播曲線(成虫の齢別のマツノザイセンチュウ伝播数)は1山型であった。伝播曲線は、成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数のクラスによって異なった。すなわち、初期保持数が10,000頭以上の成虫の場合、5日あたりの伝播数は成虫脱出の10日後から多くなり、15~25日後にピークに達し、その後急減した。これに対して、初期保持数が1,000~9,999頭の成虫の場合、5日あたりの伝播数は脱出後25日まで少ないが、25~40日後に多くなり、その後減少した。初期保持数が100~999頭の成虫の場合、脱出後15~25日にピークを持つ1山型の伝播曲線になり、初期保持数が10~99頭の成虫の場合、伝播数は極めて少なかった。
5. マツノザイセンチュウ初期保持数が多いほど、成虫の寿命は短くなった。このため、成虫が死亡した時に体内に残っているマツノザイセンチュウの割合は、初期保持数の多い成虫ほど大きかった。
6. マツノマダラカミキリ成虫の寿命、マツノザイセンチュウ初期保持数およびマツノザイセンチュウ伝播曲線の量的な関係から、マツノマダラカミキリの繁殖に及ぼすマツノザイセンチュウの影響について、次のように考えられた。初期保持数が10,000頭以上の成虫は、単独でシーズン始めの罹病木を発生させるが、短命であるために繁殖に参加できない。初期保持数が1,000~9,999頭の成虫は、単独ではマツを罹病させることができないが、罹病木とその周辺の健全木に産卵や交尾のために集まることによって二次的に罹病木を発生させ、また自種の繁殖に寄与する。初期保持数が1,000頭未満の成虫は、集合しても健全木を罹病させることは難しく、自種の繁殖のみに寄与する。このように、成虫個体群はマツノザイセンチュウの存在によって機能の異なる3つのグループ——子孫の食物生産のみに寄与しうるもの、子孫の食物生産と自種の繁殖の両方に寄

与しうるもの、および自種の繁殖のみに寄与しうるもの — に分割されると考えられた。

材線虫病罹病木の時間的空間的分布と枯死過程

1. 新しく樹脂滲出機能の停止したマツ（衰弱木）の月あたりの発生数は、6月から8月まで増加し、その後10月までほぼ一定であった。この期間に衰弱したマツの84%が翌年5月までに枯れ、16%の衰弱木は翌年のシーズン始めに樹脂滲出機能を回復した。しかし、後者の64%は翌年再び衰弱して枯死した。マツが6月から10月までに衰弱し、翌年5月までに枯死した場合、その死亡原因の大部分はマツノザイセンチュウであった。11月から翌年の5月にマツが衰弱、枯死した場合、その死亡原因の多くは種内競争（被圧）であった。
2. マツの枯死は、衰弱した年に起こる場合と衰弱した翌年に起こる場合があった。そして、マツの衰弱時期が遅れるほど、衰弱した翌年に枯れる割合が高くなった。また、すべての葉が茶色～赤茶色になる時期は、マツの衰弱時期に関わらず、8月下旬から10月下旬までと3月から5月までの期間に集中した。
3. 6月から10月までに衰弱し始めたマツは、林内で集団的に発生することが多く、それらの集団はランダムに分布していた。集団は平均3本の衰弱木から成り、16～49㎡（平均的には25㎡）の面積を占めた。被害初期の数年間、衰弱木の分布集中度は6、7月に高く、8～10月に低かった。被害が出てから4、5年後の6、7月には、衰弱木は一様に分布し、8月以後集中分布に変わった。空間分布のこのような季節的变化は、6、7月に発生した衰弱木の周辺で、8月以後に新しい衰弱木が発生するために起こった。
4. 前年の枯死木を除去しても、衰弱木の発生には前年の影響が見られた。すなわち、前年の衰弱木が集団的に発生した場所で、当年の6、7月に衰弱木が発生しやすかった。このような関係で発生する衰弱木は、前年の衰弱木の発生位置を含む25㎡の面積内で発生することが多かった。これは、履歴効果とも呼ぶべきものである。
5. 本研究の結果に基づいて、材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程に関する仮説を提出した。この仮説では、罹病木の分布は4つの過程を通して形成されると考えられた。その第一は、脱出直後のマツノマダラカミキリ成虫によるものである。枯死木から脱出後、成虫はランダムに分散する。このため、1年を通してみると、枯死木に隣接した健全木に多数の成虫がいたことになる。脱出直後の成虫は少数しかマツノザイセンチュウを伝播しないが、それらが多数いたことによって、枯死木周囲の健全木は多数のマツノザイセンチュウを伝播され発病する。第二は、分散後性成熟するまでのマツノマダラカミキリ成虫によるものである。枯死木から分散後性成熟するまで、成虫は衰弱木と無関係に行動して後食を行い、集合しない。この時、初期保持数が10,000頭以上の成虫によって罹病木が発生する。第三は、性成熟後のマツノマダラカミキリ成虫によるものである。性成熟した成虫は罹病木とその周囲の健全木に集まる。マツノザイセンチュウ初期保持数の多い成虫は短命なので、集合した多くの成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数は10,000頭未満である。これらの成虫のうち、初期保持数が1,000頭以上の成虫は、脱出の30～35日後に伝播のピークがあり、その時平均370頭/5日のマツノザイセンチュウを伝播する。このため、そのような成虫の集中分布によって罹病木周囲の健全木が新たに罹病する。第四は、材線虫病の履歴効果によるものである。すなわち、前年に罹病木が集団的に発生した場所で、6、

7月に罹病木が発生しやすいという履歴効果によって罹病木が発生する。

マツ林の枯損動態と防除のシミュレーション・モデル

1. 材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程に関する仮説に基づいて、マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルを作成した。模擬計算によって、成虫の分散能力が低い場合、成虫の発生数が少なくても罹病木が発生し、それらは集中分布をすることがわかった。しかし、分散能力が高い場合、罹病木は、成虫の発生数が少ないと発生しないが、多いと発生し、それらはランダム分布の様相を呈した。成虫の初期発生数や林分サイズは、80%以上のマツが枯れるまでの期間にほとんど影響しないことが示された。
2. マツ林の枯損動態のシミュレーション・モデルに殺虫剤の予防散布、枯死木の伐倒駆除、材線虫病抵抗性マツの選抜育種という防除技術を組み込み、それらの有効性を評価した。その結果、マツが材線虫病に感受性である場合、殺虫剤の予防散布を適期に2回行うか、あるいは1回の予防散布（最適時期）と死亡率が70%以上の伐倒駆除を併用することによって、防除が4年以内に成功することが示された。しかし、枯死木の伐倒駆除だけで防除が短期間に成功しにくいことも示された。材線虫病抵抗性のマツ林造成は、たとえ個々のマツの抵抗性が完全でなくても、たとえば、殺虫剤の1回予防散布だけで短期間の防除を可能にするなど、これまでの防除技術の効果を非常に高めることが明らかで、今後最も有望な手段になりうるものと考えられる。

引用文献

- 在原登志男（1984）松の枯損防止新技術に関する総合研究—マツノマダラカミキリの天敵利用技術に関する研究—。福島林試研報 16：1—22。
- 遠田暢男（1972）マツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱経過。24回日林関東支講：32。
- 遠田暢男（1975 a）マツノマダラカミキリの発育と温度との関係。森林防疫 24：208—211。
- 遠田暢男（1975 b）マツノマダラカミキリ体表面の糸状菌と線虫保持数および死亡率。86回日林講：325—326。
- 遠田暢男・野淵 輝（1970）マツ類の穿孔虫に関する研究—卵巢の成熟と寄生性線虫（予報）—。81回日林講：274—276。
- 福原敏彦（1979）昆虫病理学。東京：学会出版センター、218 p。
- FUJIYAMA, S. (1983) The larval diapause of three scarabaeid beetles and its function in their life cycles. *In: Diapause and Life Cycle Strategies in Insects.* (V. K. BROWN and I. HODEK eds.), Hague, Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, pp. 55—66.
- 二井一禎・古野東洲（1979）マツノザイセンチュウに対するマツ属の抵抗性。京大演報 51：23—36。
- 橋本平一・清原友也（1973）マツノザイセンチュウの樹体内移動（Ⅲ）。84回日林講：330—332。
- 橋本平一・清原友也（1975）マツノザイセンチュウ接種木におけるいわゆる「持ち越し」について。日林九支研論 28：169—170。