

卵された個体は1、2齢幼虫で越冬する。これらの幼虫は低温感受期前であるので、越冬後早く発育しても4齢黄熟期で休眠する。実際は3齢または4齢の幼虫で越冬するので、低温による休眠の回避と打破が起こり、その結果それらは産卵の翌々年に羽化することになる。低温が休眠打破だけでなく、休眠の回避と関係して生活史を調節する機構はドウガネブイブイ *Anomala cuprea* やヒメコガネ *A. rufocuprea* で明らかにされている (FUJIYAMA, 1983)。もっとも、ここで提出された仮説には、休眠誘起の条件やその感受期、休眠回避のための低温の感受期、4齢黄熟期とその前の発育ステージの越冬後の発育速度や発育零点などの今後解明すべき多くの問題を含んでいる。そして、3年で羽化する個体の発育過程が明らかになれば、生活史の調節機構について新しい仮説が必要になるかもしれない。

第4章 マツ樹体内のマツノマダラカミキリの生命表と死亡要因

卵から成虫になるまでの生存率は、昆虫の増殖率の決定因子の一つである。そして、生存率は種々の死亡要因の作用様式に依存して変化する。

マツノマダラカミキリは、成虫として枯死木から脱出するまで樹体内で生活する。樹体内における本種の個体数変化の調査 (森本・岩崎、1974, 1975; 越智・片桐、1979) や生命表の作成 (竹常、1983; 在原、1984) によって、脱出までの生存率の変動を決定する key stage が、卵または1、2齢幼虫から材内蛹室形成前の3、4齢幼虫までの期間だと結論づけられた。そして、key stage での死亡原因として、幼虫同士の咬み合いや摂食空間の破壊という種内競争 (森本・岩崎、1974, 1975; 越智・片桐、1979) と天敵昆虫 (竹常、1983; 在原、1984) が挙げられた。また、本種の脱出成虫密度や生存率に及ぼす初期密度の影響や各発育ステージでの死亡の起こり方が、マツ林に置かれた丸太や枯死木を用いて調査された (e.g. 森本・岩崎、1974, 1975; 越智・片桐、1979)。その結果、産卵から穿入孔形成前または材内蛹室形成前までの期間に密度依存的な死亡のあることが示された。しかし、天敵や競争種を排除して脱出成虫密度や生存率に及ぼす初期密度の影響は調査されていない。

ここでは、枯死木内における本種の生存率の変動を理解するために、天敵や競争種を排除して、本種の初期密度、脱出成虫密度および生存率の間の基本的な関係をまず記載した。次に、アカマツ丸太とクロマツ枯死木を用いて本種の生命表を作成し、脱出までの生存率の変動を決定する key stage や各発育ステージでの死亡の密度依存性を検討した。最後に、樹体内における本種の生存率の変動について考察した。

1. アカマツ丸太における脱出成虫密度および生存率に及ぼす自種の産卵かみ跡密度と卵密度の効果

脱出成虫の密度と成虫脱出時までの生存率は卵密度（それ故、産卵かみ跡密度）や天敵および非生物的要因によって決定されるだろう。ここでは、脱出成虫密度と生存率に及ぼす自種の初期密度や非生物的要因の影響を明らかにした。

(1) 材料と方法

成虫を野外網室で飼育し、1週間ずつ丸太に産卵させた。各丸太の産卵かみ跡数を記録した後、野外網室 (16メッシュ) に入れ、天敵や競争種から本種個体群を隔離した。そして、産卵の翌年と

翌々年に脱出成虫数を調査した（第3章1の実験）。

石川県のマツノマダラカミキリは発育に1年を要する場合と2年を要する場合があったが、後者は稀であった（第3章）。このため、脱出成虫密度（樹皮表面の100cm²あたりの脱出成虫数、DAで表す）や生存率を計算するために、ここでは産卵の翌年に羽化した成虫だけを用いた。産卵後2年間、成虫が丸太から脱出しない場合があった。そのような丸太の産卵かみ跡数は少なかったので、成虫がそれらに産卵しなかったと判断し、それらのデータを解析に用いなかった。

産卵時期が早いと若齢幼虫で夏を過ごすが、遅くなると若齢幼虫で秋、時として冬を過ごす（第3章）。つまり、産卵時期に関連した死亡は気温など非生物的要因の作用を表すと考えられる。この実験では、本種個体群の産卵時期が丸太によって異なった。そこで、産卵時期と樹皮表面100cm²あたりの産卵かみ跡密度または卵密度を独立変数として、生存率の重回帰分析を行った。生存率はバリアンスを安定化するために角変換を行った（SOKAL and ROHLF、1981）。

(2) 結果と考察

(a) 成虫脱出時までの生存率に及ぼす産卵かみ跡密度の効果

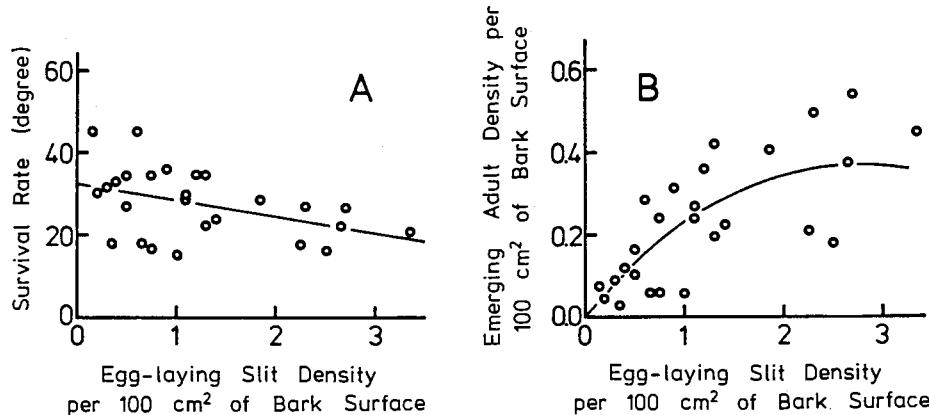
重回帰分析の結果、産卵かみ跡密度の回帰係数は有意であったが（ $P=0.034$ ）、産卵時期は有意でなかった（ $P=0.569$ ）。それ故、生存率の変動は産卵かみ跡密度だけで説明され得た。産卵かみ跡密度（DS）と生存率（DA/DS）の関係を第5図Aに示した。両者の間には有意な負の相関関係（ $r=-0.422$ 、 $P<0.05$ ）があり、その単回帰式は

$$\arcsin \sqrt{DA/DS} = 32.48 - 3.99 \times DS \quad \dots \dots \dots \quad (i)$$

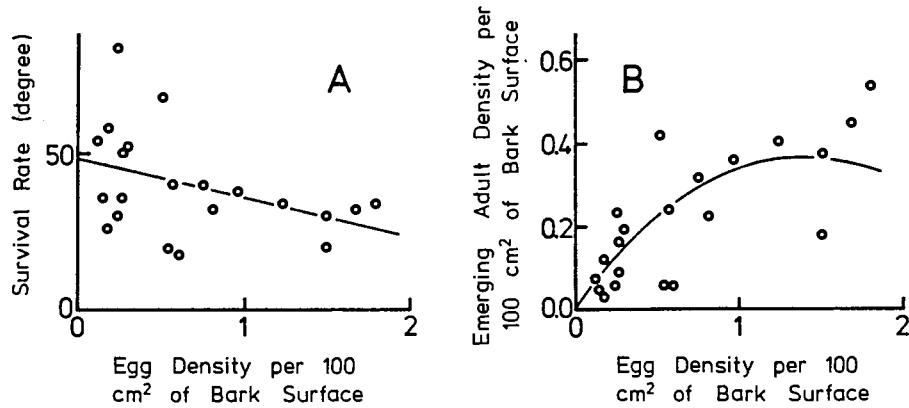
であった。回帰式の傾きは有意であった（ $P=0.032$ ）。即ち、成虫になって木から脱出するまでに、種内競争によって密度依存的な死亡の起こることが示された。また、上記の式から密度独立的な死亡要因による死亡率は71%（= $100 \times \sin^2(90 - 32.48)$ ）だと考えられた。

(b) 成虫脱出時までの生存率に及ぼす卵密度の効果

樹皮を分解せずに丸太内の卵数を直接数えることはできない。そこで、同じ期間、同じ成虫個体



第5図 アカマツ丸太におけるマツノマダラカミキリの産卵かみ跡密度と成虫脱出時までの生存率（A）および脱出成虫密度（B）との関係。A図の直線は産卵かみ跡密度に対する生存率の回帰直線を示す。B図の曲線はA図の回帰式から得られた。



第6図 アカマツ丸太におけるマツノマダラカミキリの卵密度と成虫脱出時までの生存率（A）および脱出成虫密度（B）との関係。説明は第5図参照。

群に与えた1～4本の丸太で産卵割合（産卵かみ跡あたりの平均卵数）を調査し、産卵数を（産卵かみ跡数）×（産卵割合）によって推定した。樹皮表面の100cm²あたりの卵密度（DE）と生存率（DA/DE）の関係を第6図Aに示した。もし、ある丸太の実際の産卵割合が推定値より大きく、実際の生存率が非常に高いならば、計算された生存率は1以上になる。生存率が1以上になった2個のデータをこの後の分析から除外した。

重回帰分析の結果、卵密度は生存率に有意な影響を及ぼしたが（P=0.019）、産卵時期は有意な影響を及ぼさなかった（P>0.10）。そして、得られた単回帰式（第6図A）は

$$\arcsin \sqrt{DA/DE} = 48.12 - 12.44 \times DE \quad \dots \dots \dots \quad (ii)$$

となり、その傾きはほとんど有意であった（P=0.059）。つまり、成虫脱出時までに密度依存的な死亡の起こることが示唆された。式（ii）から密度独立的な死亡要因による死亡率は45%（= 100 × sin²(90° - 48.12))と推定された。

(c) 産卵かみ跡密度または卵密度と脱出成虫密度の関係

初期密度を産卵かみ跡密度または卵密度で表した場合、それらと脱出成虫密度の関係は回帰式（i）、（ii）から得られた（第5図B、第6図B）。この時の2変数の関数関係は次のとおりである。

$$(\text{脱出成虫密度}) = (\text{初期密度}) \times [\sin \{a - b \times (\text{初期密度})\}]^2 \quad \dots \dots \dots \quad (iii)$$

ここで、aとbは回帰直線のy切片と傾きを表す。初期密度が増加するにつれて、式（iii）によって表わされる曲線ははじめ増加し、その後減少する。しかし、天敵から隔離された個体群の場合、産卵かみ跡または卵の実際の密度範囲で、曲線はほぼ飽和曲線になった。

2. アカマツ丸太における死亡要因と生命表、および密度と生存率の関係

アカマツ丸太を用いて本種の死亡要因と生命表、および密度と生存率の関係を調査した。

(1) 材料と方法

発育過程の調査では（第3章2）、生存個体とともに死亡個体も採集し、死亡の原因を調査した。

また、本種の天敵相を予備的に調査するため、1978年の7月1日から8月11日まで約20日おきに新しい丸太を押水町と辰口町の両調査地に運び、合掌立てにして置いた。さらに、野外網室で成虫を飼育し、1978年の6月30日から8月31日まで丸太に産卵させた。その間、10~11日ごとに丸太を取り替えた。網室での産卵後2日以内に丸太を上述の2調査地に置いた。これらの丸太も隨時回収して調査した。

本種は卵から成虫になるまで樹体内で生活する。このため、成虫の脱出後、樹体を分解すれば全死亡個体が得られるはずである。しかし、本種の摂食活動によって樹皮下が攪乱されると、若い発育ステージの死亡個体は発見しにくくなつた。例えば、樹皮下が本種によって食い荒されると、産卵かみ跡内の卵の有無や孵化は全く調査できなかつた。このため、調査時期ごとに死亡率を計算する発育ステージを決めた(第9表)。今、発育ステージを i ($i=1, 2, \dots, \omega$)、死亡要因を j ($j=1, 2, \dots, \gamma$)、死亡個体数を D 、生存個体数を L で表すと、ある調査時期の該当ステージ

第9表. マツノマダラカミキリの調査時期と死亡率を調査した発育ステージ

材料	調査時期	調査対象の発育ステージ
	産卵されていないアカマツ丸太を調査地に14、15日間設置してから2~10日目	卵 ^b
アカマツ丸太	網室内で産卵されたアカマツ丸太を調査地に設置してから _____ 約4週間後 _____ 越冬前(11月) _____ 越冬後(3~4月) ^a _____ 孵化期(6月) _____ 脱出後(8~9月)	1、2齢幼虫 ^c 樹皮下の3、4齢幼虫 材内蛹室の3、4齢幼虫、蛹、成虫
クロマツ枯死木	枯死木の葉の変色後(早く枯死したマツ) 伐倒後玉切った丸太 _____ 越冬前(11月) _____ 越冬後(3~4月) ^a _____ 孵化期(6月) _____ 脱出後(8~9月)	産卵割合 ^d 、卵 ^d 、1、2齢幼虫 ^d 樹皮下の3、4齢幼虫 ^d 材内蛹室の3、4齢幼虫、蛹、成虫

a:この調査によって冬季間の死亡率が推定されたが生命表には組み込まなかつた。

b:アカマツ丸太に産卵されていない時、網室で産卵され調査地に設置されたアカマツ丸太からのデータで代用した(辰口、1981~1982年の世代:押水および辰口、9月に産卵された個体群)。

c:押水および辰口の、9月に産卵された個体群では越冬前や越冬後のデータも用いた。

d:遅く枯れたマツで産卵かみ跡数が少ない場合、遅い調査時期でもこれらの発育ステージの死亡率が調査できた。

x の死亡総数は

$$D_x = \sum_{j=1}^r D_{xj},$$

該当ステージより発育が進んだ個体の総数は

$$\sum_{i=x+1}^{\omega} (L_i + D_i)$$

となるため、該当ステージの死亡率は

$$q_x = D_x / \{ D_x + \sum_{i=x+1}^{\omega} (L_i + D_i) \}$$

と表される。該当ステージとそれより若い発育ステージの生存個体がいる場合、それも q_x の確率で死亡すると仮定したが、そのような個体ができるだけ少なくなるように発育ステージを決定した。

本種の生命表は、卵の初期数を1,000とし、それに各発育ステージの生存率 ($1 - q_x$) を乗じて、その後の発育ステージの初期数を得た。各発育ステージの死亡要因別死亡個体数は、そのステージの初期数にそのステージの死亡要因ごとの死亡率 q_{xj} を乗じれば得られる。このようにして生命表を作成したため、各発育ステージの全死亡要因が生命表に記載されない場合も出て来た。また、発育に2年を要するグループは、その発育が遅いため、3齢幼虫以後の死亡率の計算に含まれなかつた。その結果、ここで作成された生命表は、発育に1年を要するグループのものとみなされる。

各発育ステージの初期密度と生存率の関係は丸太を単位にして解析した。生命表の作成では、調査時期ごとに死亡率を計算する発育ステージを決めた。ここでもそれを用い、調査時期までにその発育ステージ x に達した個体の単位樹皮表面積あたりの密度とその発育ステージの生存率 ($1 - q_x$) でもって上記の関係を検討した。

(2) 結果と考察

(a) 死亡要因とその特徴

死亡個体の発育ステージと死亡要因の関係を調査地別に第10表に示した。両調査地を合わせると、18の死亡要因を区別できた。しかし、原因が判明した死亡は全体の23%に過ぎなかった。

咬み合いは幼虫の頭部の一部、または頭胸部の一部、または腹部末端が食べられており、近くに同種の幼虫しかいなかった場合の死亡である。ここで共食いと言わなかったのは栄養摂取のための摂食でないからである。両調査地の19頭の幼虫のうち、16頭は材の表面で、3頭はタイプCの穿入孔の中で傷つくか、死んでいた。

蛹化失敗とは蛹化時に幼虫の皮膚、特に頭蓋が蛹の頭部から脱げなかったために死亡した場合である。

脱出失敗は、材内蛹室で羽化した成虫が節または枝の中へ脱出孔を掘り続けて死亡した場合である。

両調査地を合わせて39頭の死体から微生物が分離され、病原体として *Serratia* spp. (3例) と *Beauveria bassiana* (2例) が同定された。また、*Serratia* spp. 以外のバクテリア類 (19例)、酵母菌 (1例)、著名な病原微生物でない種不明の糸状菌 (1例) も分離されたが、微生物が分離されない場合 (13例) もあった。*Serratia* spp. に罹病した幼虫は赤色軟化する (福原、1979; 片桐・島津、1980)。このため、その症状を呈していた7頭の幼虫は *Serratia* spp. によって死亡したもの

第10表. アカマツ丸太で採集された死亡個体の発育ステージと死亡要因の関係（1978～1981年産卵）

死亡要因	押水調査地										辰口調査地										
	発育ステージ ^a 卵 L1 L2 L1,2 L3 L4 L3,4 L					蛹 成虫 計					発育ステージ ^a 卵 L1 L2 L1,2 L3 L4 L3,4 L					蛹 成虫 計					
咬み合い	0	0	0	1	2	3	1	0	0	7	0	0	0	1	2	0	1	8	0	0	
蛹化失敗	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
脱出失敗	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Serratia</i> spp.	0	0	0	0	1	5	0	0	0	6	0	2	0	2	0	0	0	0	0	4	
<i>Beauveria bassiana</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
<i>Dolichomitus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	
キタコマユバチ	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	1	0	0	3	
<i>Spathius</i> sp.	0	1	7	4	1	0	0	0	0	13	0	5	6	1	0	0	0	0	0	12	
<i>Cleonymus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
クロアリガタバチ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
寄生蜂(種不明)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Rhizophagus</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
オオツヤハダコメツキ	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	2	6	0	0	3	11	
ヒゲジロハサミムシ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
昆蟲捕食	0	0	0	0	5	1	0	3	1	10	0	0	0	0	0	4	3	1	3	13	
鳥捕食	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
樹脂	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
圧死	0	0	1	0	1	2	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	
不明	37	8	17	8	41	31	9	6	7	24	188	46	13	25	5	46	42	8	9	6	
合計	38	10	26	13	49	50	11	6	11	26	240	48	20	32	9	55	53	16	19	12	277

a : L1、L2、L3、L4はそれぞれ1齢、2齢、3齢、4齢幼虫を表す。L1,2、L3,4、Lはそれぞれ1、2齢幼虫、3、4齢幼虫および幼虫を表す。これは、幼虫の頭部を破壊したり採集できなかつたために、体サイズから齢を推定したからであった。

と判断し、第10表に追加した。第10表では *Serratia* spp. と *B. bassiana* 以外の死亡要因を不明とした。

調査地間で共通な寄生蜂はキタコマユバチ *Atanycolus initiator* (FABRICIUS)、コマユバチ科の1種 *Spathius* sp.、クロアリガタバチ *Sclerodermus nipponicus* YUASA であった。コガネコバチ科の *Cleonymus* sp. とヒメバチ科の1種 *Dolichomitus* sp. は辰口調査地だけで採集された。しかし、後述するように、押水調査地近くの枯死木から *Dolichomitus* sp. が採集されたので、両調査地にこの寄生蜂がいたことになる。

キタコマユバチと *Dolichomitus* sp. は3齢幼虫を、*Spathius* sp. は主に1、2齢幼虫を殺して蛹化した。前2種は単寄生であったが、*Spathius* sp. は多寄生で1寄主あたりの繭数は1～5の幅があり、大きい寄主ほど寄生数は多かった。クロアリガタバチは体外寄生で、観察した2例では寄主（幼虫）の腹部に11頭と19頭の幼虫が寄生していた。

摂食中の捕食者は稀にしか観察できなかった。そのため、捕食の痕跡が残る材内蛹室で主に捕食が記録された。材内蛹室の中に死体の一部とともに捕食者がいたり、捕食者の脱皮殼がある場合、捕食者をある程度同定できた。しかし、捕食者もいなく、脱皮殼も残っていない場合でも、蛹室の入口の木屑がゆるんで何か通った跡があったり、木屑が蛹室全体に散乱している時、捕食が起こったと判断した。これらは捕食者を同定できないため、昆虫による捕食と表現した。

オオツヤハダコメッキ *Stenagostus umbratilis* (LEWIS) の幼虫（脱皮殼を含む）とヒゲジロハサミムシ *Gonolabis marginalis* (DOHRN) の仔虫が、死体の一部とともに材内蛹室にいた。辰口調査地では、オオツヤハダコメッキ幼虫が材内蛹室で蛹を摂食していた（1例）。また、ネスイムシの1種 *Rhizophagus* sp. の2頭の小さな幼虫がマツノマダラカミキリの卵内と、そのすぐ近くにいたので捕食者と判断した。

昆虫による捕食の発見数は、押水調査地より辰口調査地で多かったが、有意な差はなかった ($0.05 < P < 0.1$)。

辰口調査地では鳥による捕食が1例観察された。この場合、材内蛹室の将来脱出孔になる部分に穴があき、蛹室内の幼虫がいなかった。穴の周囲は木の纖維でけばだっていた。

樹脂が卵の周囲に滲出して、卵を殺すことがある。丸太では、樹脂による死亡は卵期で1例と、孵化途中の1齢幼虫で1例見つかった。

圧死は、樹皮下の幼虫が扁平になり、腹部から腸や食下物を出して死亡していた場合である。圧死は丸太の運搬中に起こったようである。

世代別に、死亡要因別の死亡の頻度分布を第11表に示した。それによると、辰口調査地で、1980年以後昆虫による捕食が減少する傾向がうかがわれた。その他の要因に世代間の違いはないようであった。

マツノマダラカミキリの発育は産卵時期に大きく影響される（第3章）。そのため、天敵の寄生または捕食可能な発育ステージと天敵の発生時期に特異性があるならば、本種の産卵時期ごとに天敵相が異なる可能性がある。そこで、異なる産卵時期の個体群（cohort）別に、死亡要因別の死亡の頻度分布を第11表に示した。7月と8月に産卵された個体群では観察数が多いので、それらを比較すると、*Spathius* sp. は8月に産卵された個体群に多く寄生することが示された。その他の天敵類と産卵時期はあまり関係がないようであった。

第11表. アカマツ丸太におけるマツノマダラカミキリ死亡要因の世代別、産卵時期別分布

死亡要因	辰口						押水						辰口						辰口					
	世代			産卵時期 ^a			世代			産卵時期 ^a			6月			7月			8月			9月		
	'78	'79	'80	'81	'78	'79	'80	'81	'82	'79	'80	'81	'82	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月	9月	6月	7月	8月
咬み合い	2	1	2	2	4	7	0	1	0	3	4	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0
蛹化失敗	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
脱出失敗	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Serratia</i> spp.	1	5	0	0	4	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Beauveria bassiana</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
キタコマユバチ	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	2	0	0
<i>Spathius</i> sp.	6	3	2	2	5	2	2	3	0	1	12	0	0	0	0	3	9	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichomitus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cleonymus</i> sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
クロアリガタバチ	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
寄生蜂類(種不明)	1	9	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizophagus</i> sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
オオツヤハダコメツキ	0	1	1	0	0	4	7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	6	0	0	0	0	0	0
ヒゲジロハサミムシ	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
昆虫捕食	-	5	4	1	-	11	2	0	0	0	5	5	0	0	0	2	5	6	0	0	0	0	0	0
鳥捕食	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
樹脂	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
圧死	0	2	2	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
不明	35	47	40	66	79	42	28	61	2	70	86	26	2	70	108	22								

a : 産卵時期は、網室でマツノマダラカミキリに産卵させた場合、その中央日の月を示す。但し、1978年の丸太では、設置後2箇月以上経過してから回収した場合もあつたので、それらのデータは省いた。

(b) 生命表

押水、辰口両調査地の世代別の生命表をそれぞれ第12、13表に示した。

押水調査地における成虫脱出時までの生存率は、1979—1980年の世代で最も高く(56.6%)、1980—1981年の世代で最も低く、その間には21.0%の死亡率の差があった。この差は、主に材内蛹室形成後の3、4齢幼虫の死亡率の違いによって生じた。調査した3世代の平均的な生存率は52.4%で、かなり高い値を示した。

辰口調査地では1980年から殺虫剤の空中散布が始まった。しかし、1979—1980年の世代は1980年の空中散布の実施前に調査地から運び出されたので、空中散布の影響を受けなかった。成虫脱出時までの生存率は1979—1980年の世代の場合54.7%であり、1980—1981年と1981—1982年の世代の場合それぞれ37.4%と53.8%であった。これらの値には最大でも17.3%の違いしかなかった。3世代の生存率の平均値は51.5%であった。3世代間の生存率の変動は押水調査地と辰口調査地で同じ傾向(1980—1981年の世代で生存率が低くなる)を示した。

マツノマダラカミキリの産卵期間は長いため、世代別の生命表から産卵時期の異なる個体群(cohort)に作用する死亡要因とその大きさの相違を知ることはできない。そこで、1979年から1982年までの3世代のデータを、産卵時期別に分けて改めて生命表を作成した。6月に産卵された個体数は極めて少なかったので、それらを7月に産卵された個体群と合わせて示した。

押水調査地では(第14表)、6、7月に産卵された個体群の生存率は63.0%で、8月に産卵された個体群のそれよりも高かった。この違いは、6、7月に産卵された個体群より、8月に産卵された個体群の死亡率が卵期を除くいずれの発育ステージでも高かったために起きた。特に、1、2齢幼虫期と材内蛹室形成前の3、4齢幼虫期の死亡率の相違が大きかった。9月に産卵された個体群は、卵期の死亡率(46.2%)が極めて高く、それ以前に産卵された個体群と著しい違いを示した。さらに1、2齢幼虫期の死亡率も高いため、材内蛹室形成前の3、4齢幼虫になるまでの生存率は40.4%とかなり低くなかった。それ以後の発育ステージの死亡率についてはデータが得られなかつたが、成虫になって脱出するまでの生存率は極めて低いことが予想された。

辰口調査地では、1980年から殺虫剤の空中散布が始まった。そこで、産卵時期別の個体群の生命表も、空中散布実施前と実施後およびそれらを合わせた場合に分けて、第15表に示した。まず、6、7月に産卵された個体群について、空中散布実施前の1979—1980年の世代と実施後の1980—1982年の世代を比較すると、成虫脱出時までの生存率は1980—1982年の2世代の方が30.2%も高かった。この差は材内蛹室形成前の3、4齢幼虫期から成虫期までの各発育ステージの死亡率の違いによって生じ、捕食性昆虫の作用の有無がこの違いの1因であった。8月に産卵された個体群では、1979—1980年の世代より、1980—1982年の2世代の平均生存率が21.4%も低かった。このことは、材内蛹室形成前と形成後の3、4齢幼虫期と材内蛹室内の成虫期の死亡率の相違によって起きた。これは捕食性昆虫による捕食の増加がその1因となっていた。9月に産卵された個体群では本種の採集数が少なかったため、空中散布の前後の世代の生存率の比較はできなかった。いずれの世代についても、6、7月に産卵された個体群の生存率は8月に産卵された個体群のそれより高かったので、3世代を合わせた場合の生存率にも同じ結果が見られた。さらに、9月に産卵された個体群の卵期と1、2齢幼虫期の死亡率はそれぞれ18.5%と57.1%であり、押水調査地と同じく初期死亡が大きかった。

第12表. 押水町の海岸クロマツ林に設置したアカマツ丸太内におけるマツノマダラカミキリ個体群の世代別の生命表

発育ステージ (x)	死亡要因 (dxF)	1979~1980年の世代				1980~1981年の世代				1981~1982年の世代				1979~1982年の3世代			
		初期数 (lx)	死亡率 (100q_x)	(a/b)*	初期数 (lx)	死亡率 (100q_x)	(a/b)*	初期数 (lx)	死亡率 (100q_x)	(a/b)*	初期数 (lx)	死亡率 (100q_x)	(a/b)*	初期数 (lx)	死亡率 (100q_x)	(a/b)*	
卵	不明	1,000.0	0.0	(0/36)	1,000.0	0.0	(0/15)	1,000.0	0.0	(0/15)	1,000.0	5.3	(1/19)	1,000.0	1.4	(1/70)	
	計	0.0	0.0		0.0	0.0		0.0	0.0		0.0	5.3		0.0	1.4		
L 1, 2	樹脂	1,000.0	0.0	(0/74)	1,000.0	0.0	(1/52)	947.4	0.0	(0/83)	985.7	0.5	(1/209)				
	<i>Spathius</i> sp.	0.0	(0/74)		3.8	(2/52)		1.2	(1/83)		1.4	(3/209)					
	不明	1.4	(1/74)		7.7	(4/52)		8.4	(7/83)		5.7	(12/209)					
	計	1.4			13.5			9.6			9.6			7.7			
L 3, 4	<i>Beauveria bassiana</i>	986.5	0.0	(0/17)	865.4	12.5	(1/8)	856.1	0.0	(0/29)	910.3	1.9	(1/54)				
(形成前)	キタコマユバチ	0.0	(0/17)		0.0	(0/8)		3.4	(1/29)		1.9	(1/54)					
	不明	23.5	(4/17)		12.5	(1/8)		17.2	(5/29)		18.5	(10/54)					
	計	23.5			25.0			20.7			20.7			22.2			
L 3, 4	蛹化失敗	754.4	0.0	(0/104)	649.0	2.4	(1/42)	678.9	1.3	(1/77)	708.0	0.9	(2/223)				
(形成後)	昆蟲捕食	1.9	(2/104)		7.1	(3/42)		1.3	(1/77)		2.7	(6/223)					
	不明	3.8	(4/104)		23.8	(10/42)		2.6	(2/77)		7.2	(16/223)					
	計	5.8			33.3			5.2			5.2			10.8			
蛹	昆蟲捕食	710.9	3.1	(3/98)	432.7	0.0	(0/28)	643.7	0.0	(0/73)	631.8	1.5	(3/199)				
(蛹室)	不明	3.1	(3/98)		3.6	(1/28)		2.7	(2/73)		3.0	(6/199)					
	計	6.1			3.6			2.7			2.7			4.5			
成虫	脱出失敗	667.3	0.0	(0/92)	417.2	0.0	(0/27)	626.0	1.4	(1/71)	603.2	0.5	(1/190)				
(蛹室)	昆蟲捕食	1.1	(1/92)		0.0	(0/27)		0.0	(0/71)		0.5	(1/190)					
	不明	14.1	(13/92)		14.8	(4/27)		8.5	(6/71)		12.1	(23/190)					
	計	15.2			14.8			14.8			14.8			13.2			
成虫	(飛翔)	565.8			355.4			564.3	9.9		564.3			523.8			

発育ステージのL1,2とL3,4はそれぞれ1、2齢幼虫と3、4齢幼虫を表す。
死亡要因の昆蟲捕食にはオオツヤハダコメツキ、ヒゲジロハサミムシ等の捕食を含む。

* : aは該当の発育ステージで死亡した個体数、bは次の発育ステージに進んだ個体数をaに加えた数。

第13表 辰口町のアカマツ林に設置したアカマツ丸太内におけるマツノマダラカミキリ個体群の世代別の生命表

発育ステージ (x)	死亡要因 ($d_x F$)	1979～1980年の世代		1980～1981年の世代		1981～1982年の世代		1979～1982年の世代	
		初期数 (I_x)	死亡率 ($100q_x$) (a/b)*						
卵	不明	1,000.0	1.3 (1/77)	1,000.0	0.0 (0/8)	1,000.0	3.3** (2/60)**	1,000.0	1.2 (1/85)
	計	1.3		0.0		3.3		1.2	
L1,2	<i>Spathius</i> sp.	987.0	3.4 (2/59)	1,000.0	7.1 (2/28)	966.7	3.6 (2/56)	988.2	4.2 (6/143)
	寄生蜂 sp.	1.7 (1/59)		0.0 (0/28)		0.0 (0/56)		0.7 (1/143)	
	不明	1.7 (1/59)		17.9 (5/28)		8.9 (5/56)		7.7 (11/143)	
	計	6.8		25.0		12.5		12.6	
L3,4 (材内蛹室) (形成前)	キタコマユバチ	920.1	0.0 (0/40)	750.0	0.0 (0/27)	845.8	4.3 (2/46)	863.8	1.8 (2/113)
	不明	17.5 (7/40)		7.4 (2/27)		21.7 (10/46)		16.8 (19/113)	
	計	17.5		7.4		26.1		18.6	
L3,4 (材内蛹室) (形成後)	<i>Beauveria bassiana</i>	759.1	0.9 (1/111)	694.4	0.0 (0/26)	625.2	0.0 (0/50)	703.3	0.5 (1/187)
	昆虫捕食	6.3 (7/111)		19.2 (5/26)		0.0 (0/50)		6.4 (12/187)	
	不明	8.1 (9/111)		11.5 (3/26)		8.0 (4/50)		8.6 (16/187)	
	計	15.3		30.8		8.0		15.5	
蛹 (材内) (蛹室)	昆虫捕食	642.8	5.3 (5/94)	480.8	0.0 (0/18)	575.2	0.0 (0/46)	594.2	3.2 (5/158)
	不明	5.3 (5/94)		0.0 (0/18)		2.2 (1/46)		3.8 (6/158)	
	計	10.6		0.0		2.2		7.0	
成虫 (材内) (蛹室)	昆虫捕食	574.4	1.2 (1/84)	480.8	11.1 (2/18)	562.7	0.0 (0/45)	552.9	2.0 (3/147)
	不明	3.6 (3/84)		11.1 (2/18)		4.4 (2/45)		4.8 (7/147)	
	計	4.8		22.2		4.4		6.8	
成虫 (飛翔)		547.1		373.9		537.7		515.3	

発育ステージのL1,2とL3,4はそれぞれ1、2齢幼虫と3、4齢幼虫を表す。
死亡要因の昆虫捕食にはオオツヤハダコメツキ、ヒゲジロハサミムシ等の捕食を含む。

* : aは該当の発育ステージで死亡した個体数、bは次の発育ステージに進んだ個体数をaに加えた数。
** : マツノマダラカミキリに網室内で産卵させ、調査地に約4週間設置した丸太からのデータを用いた。

第14表. 押水町の海岸グロマツ林に設置したアカマツ丸太内における産卵時期別のマツノマダラカリ個体群の生命表

発育ステージ (x)	死亡要因 (d _x F)	6、7月に産卵された個体群			8月に産卵された個体群			9月に産卵された個体群		
		初期数 (L _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*	初期数 (L _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*	初期数 (L _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*
L 1,2	卵	1,000.0	0.0 (0/48)		1,000.0	0.0 (0/18)		1,000.0	46.2 (12/26)**	
	計	0.0			0.0					46.2
	樹脂	1,000.0	0.0 (0/109)		1,000.0	0.0 (0/92)		538.5	12.5 (1/8)	
	Spathius sp.	0.0 (0/109)			3.3 (3/92)			0.0 (0/8)		
L 3,4 (材内蛹室) (形成前)	不明	3.7 (4/109)			7.6 (7/92)			12.5 (1/8)		
	計	3.7			10.9				25.0	
	Beauveria bassiana	963.3	0.0 (0/35)		891.3	5.3 (1/19)		403.8	— (0/0)	
	キタコマユバチ	2.9 (1/35)			0.0 (0/19)			— (0/0)		
L 3,4 (材内蛹室) (形成後)	不明	11.4 (4/35)			31.6 (6/19)			— (0/0)		
	計	14.3			36.8				—	
	蛹化失敗	825.7	0.8 (1/118)		562.9	1.0 (1/99)			0.0 (0/6)	
	昆虫捕食	2.5 (3/118)			2.0 (2/99)			16.7 (1/6)		
蛹 (蛹室)	不明	5.9 (7/118)			9.1 (9/99)			0.0 (0/6)		
	計	9.3			12.1			16.7		
	昆虫捕食	748.7	0.9 (1/107)		494.7	2.3 (2/87)			0.0 (0/5)	
	不明	2.8 (3/107)			3.4 (3/87)			0.0 (0/5)		
成虫 (材内) (蛹室)	計	3.7			5.7			0.0		
	脱出失敗	720.7	0.0 (0/103)		466.3	1.2 (1/82)			0.0 (0/5)	
	昆虫捕食	1.0 (1/103)			0.0 (0/82)			0.0 (0/5)		
	不明	11.7 (12/103)			13.4 (11/82)			0.0 (0/5)		
成虫 (飛翔)	計	12.6			14.6			0.0		
	成虫	629.8			398.0					

発育ステージのL1,2とL3,4はそれぞれ1、2齢幼虫と3、4齢幼虫を表す。

死亡要因の昆虫捕食にはオオツヤハダコロハサミシ等の捕食を含む。

*: aは該当の発育ステージに進んだ個体数をaに加えた数。

**: 幼虫の発育が遲いため、樹皮下の状況は季節が進んでも観察可能でなかった。そこで、越冬前と越冬後の調査結果もここに含めた。

第15表 辰口町のアカマツ林に設置したアカマツ丸太内における産卵時期別のマツノマダラカミキリ個体群の生命表

		6、7月に産卵された個体群								
発育ステージ (x)	死亡要因 (d _x F)	1979～1980年の世代			1980～1982年の2世代			1977～1982年の3世代		
		初期数 (I _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*	初期数 (I _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*	初期数 (I _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*
卵	不明	1,000.0	0.0	(0/33)	1,000.0	3.1	(1/32)**	1,000.0	0.0	(0/33)
	計	1,000.0	0.0		968.8	3.1		1,000.0	0.0	
L1,2	<i>Spathius</i> sp.	0.0	(0/41)		0.0	0.0	(0/30)	0.0	0.0	(0/71)
	寄生蜂 sp.	0.0	(0/41)		0.0	0.0	(0/30)	0.0	0.0	(0/71)
	不明	0.0	(0/41)		3.3	3.3	(1/30)	1.4	1.4	(1/71)
	計	0.0			3.3			1.4		
L3,4	キタコマユバチ	1,000.0	0.0	(0/34)	936.5	0.0	(0/38)	985.9	0.0	(0/72)
(材内蛹室) (形成前)	不明	14.7	(5/34)		2.6	2.6	(1/38)	8.3	8.3	(6/72)
	計	14.7			2.6			8.3		
L3,4	<i>Beauveria bassiana</i>	852.9	0.0	(0/53)	911.8	0.0	(0/39)	903.8	0.0	(0/92)
(材内蛹室) (形成後)	昆虫捕食	7.5	(4/53)		0.0	0.0	(0/39)	4.3	4.3	(4/92)
	不明	11.3	(6/53)		5.1	5.1	(2/39)	8.7	8.7	(8/92)
	計	18.9			5.1			13.0		
蛹 (材内) (蛹室)	昆虫捕食	692.0	9.3	(4/43)	865.1	0.0	(0/37)	785.9	5.0	(4/80)
	不明	2.3	(1/43)		0.0	0.0	(0/37)	1.3	1.3	(1/80)
	計	11.6			0.0			6.3		
成虫 (材内) (蛹室)	昆虫捕食	611.5	2.6	(1/38)	865.1	0.0	(0/37)	736.8	1.3	(1/75)
	不明	5.3	(2/38)		0.0	0.0	(0/37)	2.7	2.7	(2/75)
	計	7.9			0.0	0.0	(0/37)	4.0		
成虫 (飛翔)		563.3	7.9		865.1			707.3		

(続く)

発育ステージのL1,2とL3,4はそれぞれ1、2齢幼虫と3、4齢幼虫を表す。
死亡要因の昆虫捕食にはオオツヤハダコメツキ、ヒゲジロハサミムシ等の捕食を含む。

* : aは該当の発育ステージで死亡した個体数、bは次の発育ステージに進んだ個体数をaに加えた数。

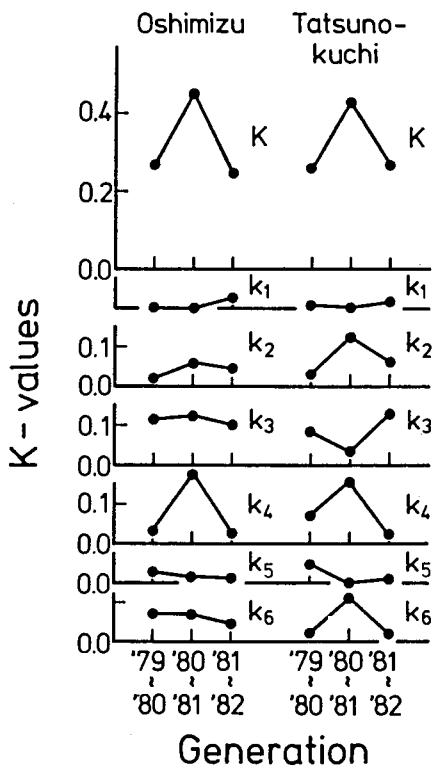
** : マツノマダラカミキリに網室内で産卵させ、調査地に約4週間設置した丸太からのデータを用いた。

第15表 辰口町のアカマツ林に設置したアカマツ丸太内における産卵時期別のマツノマダラカミキリ個体群の生命表 (続き)

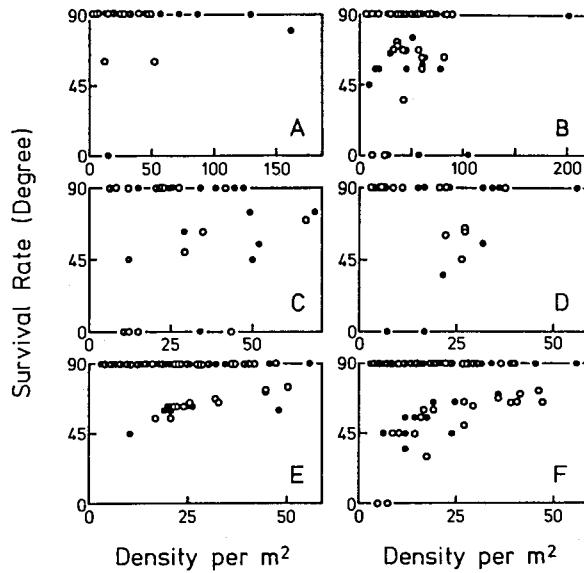
発育ステージ (x)	死亡要因 (d _{xR})	8月に産卵された個体群					
		1979～1980年の世代			1980～1982年の2世代		
		初期数 (l _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*	初期数 (l _x)	死亡率 (100q _x)	(a/b)*
卵	不明	1,000.0	2.3	(1/44)	1,000.0	0.0	(0/8)
	計	0.0			0.0		
L1,2	<i>Spathius</i> sp.	977.3	11.1 (2/18)		1,000.0	7.4 (4/54)	
	寄生蜂 sp.		5.6 (1/18)			0.0 (0/54)	
	不明		5.6 (1/18)			16.7 (9/54)	
	計	22.2			24.1		
L3,4 (材内蛹室) (形成前)	キタコマユバチ	760.1	0.0 (0/5)		759.3	5.7 (2/35)	
	不明	20.0	(1/ 5)			31.4 (11/35)	
	計	20.0			37.1		
L3,4 (材内蛹室) (形成後)	<i>Beauveria bassiana</i>	608.1	1.7 (1/58)		477.2	0.0 (0/37)	
	昆虫捕食		5.2 (3/58)			13.5 (5/37)	
	不明		5.2 (3/58)			13.5 (5/37)	
	計	12.1			27.0		
蛹 (材内 (蛹室))	昆虫捕食	534.7	2.0 (1/51)		348.3	0.0 (0/27)	
	不明	7.8 (4/51)				3.7 (1/27)	
	計	9.8			3.7		
成虫 (材内 (蛹室))	昆虫捕食	482.3	0.0 (0/46)		335.4	7.7 (2/26)	
	不明	2.2 (1/46)				15.4 (4/26)	
	計	2.2			23.1		
成虫 (飛翔)		471.8			258.0		
					333.2		9.7

発育ステージのL1,2とL3,4はそれぞれ1、2齢幼虫と3、4齢幼虫を表す。
死亡要因の昆虫捕食にはオオツヤハダコメツキ、ヒデジロハサミムシ等の捕食を含む。

* : aは該当の発育ステージで死亡した個体数、bは次の発育ステージに進んだ個体数をaに加えた数。



第7図 押水と辰口のマツ林に置いたアカマツ丸太内のマツノマダラカミキリ個体群の死亡。K：総死亡、 k_1 ：卵期、 k_2 ：1、2齢幼虫期、 k_3 ：材内蛹室形成前の3、4齢幼虫期、 k_4 ：材内蛹室内の3、4齢幼虫期、 k_5 ：材内蛹室内の蛹期、 k_6 ：材内蛹室内の成虫期。



第8図 アカマツ丸太内のマツノマダラカミキリの各発育ステージの初期密度と生存率の関係。A：卵期、B：1、2齢幼虫期、C：材内蛹室形成前の3、4齢幼虫期、D：材内蛹室形成後の3、4齢幼虫期、E：蛹期、F：材内の成虫期。白丸、黒丸はそれぞれ押水、辰口調査地に置いたアカマツ丸太を示す。

VARLEY and GRADWELL (1960) の key factor analysis の結果を第7図に示した。それによると、押水、辰口両調査地の総死亡Kの変動は主に材内蛹室内の3、4齢幼虫期の死亡によって決定され、部分的には1、2齢幼虫期にも決定されることが示された。

(c) 発育ステージごとの初期密度と生存率の関係

各発育ステージの初期密度とその間の生存率の関係を第8図に示した。どの発育ステージでも、低密度の個体群ほど低い生存率を示す場合が多くなった。これは、低密度の場合1頭の死亡でも、生存率の低下に大きく影響したためであった。また、すべての発育ステージで初期密度と生存率の間の回帰係数は0に近く、死亡の密度依存性は認められなかった。

天敵や競争種を排除してもしなくとも、成虫脱出時までの生存率と産卵かみ跡密度または卵密度の間に密度依存的な死亡が観察された（本章1、TOGASHI、1986）。そして、この密度依存的な死亡は産卵かみ跡の形成時期から幼虫が材内に穿入するまでの間に起こり、幼虫の種内競争（咬み合い、摂食空間の破壊）が原因だと考えられている（森本・岩崎、1974、1975；越智・片桐、1979）。

ここでの結果がこれまでの知見と異なった理由は不明である。

3. クロマツ枯死木における死亡要因と生命表、および密度と生存率の関係

クロマツ枯死木における本種の死亡要因と生命表、および密度と生存率の関係を調査した。

(1) 材料と方法

産卵割合（産卵かみ跡あたりの卵数）と孵化率は樹皮下が食い荒される前に行わねばならない。研究期間中、3種の個体群動態の調査林分で170本の枯死木が発生した。そのうち、伐倒前の36本の枯死木の地上1m（稀に1.3～1.8m）にロープを巻き、そこから地際までの全産卵かみ跡内の卵数を剥皮調査し、卵と幼虫を採集した。この調査は枯死木への産卵終了後で大部分の葉が変色した頃に行った。

9月末から枯死木を伐倒した。幹を地際から1m間隔で切って丸太にし、その正確な長さと中央径を測定した。伐倒前に剥皮調査をしなかった枯死木では、伐倒直後に産卵かみ跡の少ない丸太を数本選び、産卵割合や孵化率を調査した。この場合、すべての産卵かみ跡で卵の有無や孵化を確認できなければ、その丸太での調査をとりやめた。残りの丸太を調査林内の木陰に立てて置いた。その後、幼虫の越冬開始と終了時、蛹化時と成虫脱出後に丸太の剥皮割材調査を行った。

枯死木内における本種個体群の生命表の作成方法、および各発育ステージの初期密度と生存率の関係の解析は、アカマツ丸太の場合と同様に行った（本章2）。調査時期ごとの死亡率の調査対象発育ステージは第9表に示した。

(2) 結果と考察

(a) 死亡要因とその特徴

クロマツの枯死木から801頭の死亡個体が採集された。そのうちの126頭の死亡要因が明らかになった（第16表）。

クロマツ枯死木とアカマツ丸太での死亡要因を比較すると（第10、16表）、アカマツ丸太と異なり、枯死木では樹脂による卵の死亡が高い頻度で観察され、*Spathius sp.*による死亡と圧死が観察されなかった。咬み合いによる死亡は材の表面だけでなく、交叉した蛹室内でも観察された。

枯死木内の52頭の死体から微生物の分離が行われた。その結果、1頭の死体から*Serratia sp.*が検出された。また、*Verticillium sp.*（1例）とバクテリア類（28例）も検出されたが、残りの22頭の死体から微生物は検出されなかった。

クロマツ枯死木では*Spathius sp.*の寄生がなく、キタニマユバチが2～4齢幼虫を殺して蛹化した。特に、3齢幼虫と同じ位の頻度で2齢幼虫も殺した。アカマツ丸太では*Spathius sp.*が1、2齢幼虫を殺し、キタコマユバチが3齢幼虫を殺していたことを考えると、キタコマユバチの寄生する発育ステージは*Spathius sp.*との種間関係によって決定されるようであった。

枯死木における死亡要因の世代別、産卵時期別分布も第16表に示した。世代別の死亡要因をみると、オオコクヌスト *Trogossita japonica* REITTERによる死亡が1980～1981年、1981～1982年、1983～1984年の3世代で少なかった。しかし、これは同定されたものの数であり、捕食性昆虫の種類を同定できなかった死亡が3世代でそれぞれ7例、19例、4例あったことを考えると、世代間で大きな違いがあるとは言えなかった。他の死亡要因の観察頻度に世代間で大きな違いはなかった。

マツノマダラカミキリの産卵時期とマツの衰弱時期は密接に関係する（第5章）ので、マツの衰弱時期によって産卵時期の違いを表現できよう。第16表によれば、キタコマユバチの寄生活動は、

第16表. 海岸クロマツ林における枯死木内のマツノマダラカミキリ死亡個体の発育ステージと死亡要因の関係
および死亡要因の世代別、産卵時期別分布（1980～1983年の枯死木）

死亡要因	発育ステージ ^a							マツの衰弱し始めた年							マツの衰弱し始めた月					
	卵	L1	L2	L1,2	L3	L4	L3,4	L	蛹	成虫	計	1980	1981	1982	1983	6月	7月	8月	9月	10月
咬み合い	0	0	0	0	6	3	7	0	0	0	16	5	5	2	4	7	2	6	1	0
蛹化失敗	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	6	1	4	1	0	2	2	2	0	0
脱出失敗	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	3	1	0	0	0	1	1	2
<i>Serratia</i> spp.	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
キタコマユバチ	0	0	5	0	8	1	0	0	0	0	14	4	7	3	0	5	6	3	0	0
<i>Dolichomitus</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
オオコクヌスト	0	1	0	0	4	8	10	0	0	0	22	0	1	17	4	2	16	4	0	0
オオツヤハダコメツキ	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	4	2	1	0	1	2	0	1	1	0
ヒゲジロハサミムシ	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
昆蟲捕食	0	0	0	0	16	13	0	2	0	31	7	19	1	4	4	8	16	3	0	0
鳥捕食	0	0	2	0	4	1	0	0	0	7	0	2	1	4	1	1	4	0	1	0
樹脂	19	0	0	0	0	0	0	0	0	19	6	6	7	0	2	7	5	5	0	0
不明	154	24	21	2	137	171	9	6	33	118	675	133	326	141	75	171	197	211	95	1
合計	173	24	28	2	162	206	42	6	35	123	801	159	376	174	92	197	241	253	108	2

^a : L1、L2、L3、L4はそれぞれ1歳、2歳、3歳、4歳幼虫を表す。L1,2、L3,4、1.はそれぞれ1、2歳幼虫、3、4歳幼虫および幼虫を表す。これは幼虫の頭部が破壊されたり採集できなかつたために、体サイズから齢を推定したためであった。

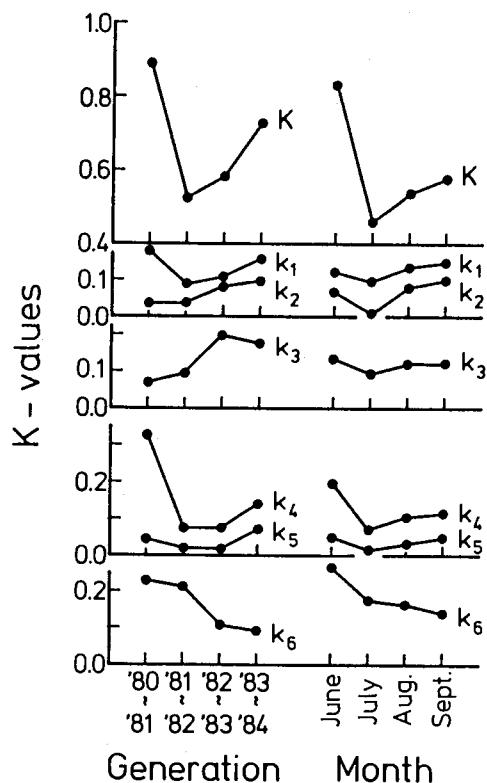
6月から8月に衰弱し始めた枯死木内の個体群に集中していた。また、捕食性昆虫の活動は7、8月衰弱の枯死木で高かった。しかし、その他の死亡要因はマツの衰弱時期と大きな関係はないようであった。

(b) 生命表

1980年から1984年までの4世代の生命表を第17表に示した。それによると、成虫脱出時までの生存率は12.9%から29.8%まで変動した。4世代の成虫脱出時までの平均生存率(24.9%)は、アカマツ丸太の場合に比べて低く、その約 $\frac{1}{2}$ であった(第17表)。この違いは、主として卵期および材内蛹室内の3、4齢幼虫期と成虫期の死亡率の差によって生じた。

産卵時期別の個体群(cohort)の死亡過程を比較するために、枯死木の衰弱時期ごとに資料を整理して改めて生命表を作成した(第18表)。それによると、7月衰弱の枯死木内の個体群の生存率が34.8%で最も高く、8月と9月衰弱の枯死木内の個体群がそれぞれ23.1%と21.1%でほとんど同じであった。最も低い生存率は6月衰弱の枯死木内の個体群で観察された。10月衰弱の枯死木では生存個体を採集できず、1頭の死亡個体しか採集できなかつたので、生命表は作成できなかつた。

VARLEY and GRADWELL(1960)のkey factor analysisによって、世代ごとの総死亡Kと産卵時期別個体群の総死亡Kの変動が材内蛹室内の3、4齢幼虫期の死亡によって決定されることが示された(第9図)。



第9図 クロマツ枯死木内のマツノマダラカミキリ個体群の総死亡Kと各発育ステージのkの世代間変動と衰弱時期別の枯死木内の個体群間の変動。Kおよび $k_1 \sim k_6$ の説明は第7図参照。

第17表. 枯死木内における4世代のマツノマダラカミキリの生命表

発育ステージ (x)	死亡要因 (d _x F)	1980~1981年の世代				1981~1982年の世代				1982~1983年の世代				1983~1984年の世代				1980~1984年の4世代											
		初期数 (I _x)		死亡率 (100q _x)		生存数 A B		初期数 (I _x)		死亡率 (100q _x)		生存数 A B		初期数 (I _x)		死亡率 (100q _x)		生存数 A B		初期数 (I _x)		死亡率 (100q _x)							
		数	(100q _x)	数	(100q _x)	数	(100q _x)	数	(100q _x)	数	数	(100q _x)	数	数	(100q _x)	数	(100q _x)	数	数	(100q _x)	数	(100q _x)	数						
卵	樹脂	1,000.0	5.2	6	0.5	1	1,000.0	0.5	1	3.1	3	1,000.0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	1,000.0	0	2.2	10	22.4	103					
	不明	28.7	33.9	39	76	6	17.9	34	35	18.4	21.9	21	75	0	18	31.0	18	40	0	753.8	0	24.6	113	346	6				
L1,2	合計	660.9	0.0	0	0.0	0	815.8	0.0	0	781.2	0.0	0	689.7	2.5	1	17.5	7	32	0	664.4	0.3	1	11.5	34	35				
	鳥捕食	7.8	7.8	4	47	18	7.9	10	117	28	649.4	16.9	13	64	7	13	20.0	8	32	0	664.4	0.3	1	11.9	35	260			
	不明	合計	609.0	4.2	3	0.0	0	751.6	0.8	1	649.4	1.3	1	551.7	5.6	1	2.6	2	0.0	0	664.4	2.0	6	1.4	4	4			
L3,4 (材内蛹室) (形成前)	咬み合い キタコマユバチ	0.0	0	0	0	0	1.6	2	0.0	0	1.3	1	0.0	0	0.0	0	11.1	2	11.1	2	11.1	2	11.1	2	18.4	54			
	昆虫捕食	0.0	0	0	0	0	0.0	0	1.6	2	0.0	0	0.0	0	0.0	0	5.6	1	5.6	1	5.6	1	5.6	1	1.0	3			
	鳥捕食	0.0	0	0	0	0	15.9	20	15.9	24	31.2	24	31.2	24	31.2	24	11.1	2	11.1	2	11.1	2	11.1	2	18.4	54			
	不明	合計	15.3	11	61	17	19.8	25	101	68	36.4	28	49	11	36.4	28	49	11	33.3	6	12	4	33.3	6	23.9	70			
—	—	516.0	1.2	1	0.3	1	602.4	1.0	4	413.2	0.8	1	367.8	0.0	0	0.0	0	0.0	0	505.7	0.9	6	0.1	1	1				
L3,4 (材内蛹室) (形成後)	蛹化失敗 咬み合い	0.0	0	0	0.3	1	0.0	0	3.8	15	7.5	10	7.5	10	7.5	10	3.7	3	3.7	3	3.7	3	3.7	3	5.2	36			
	昆虫捕食	9.4	8	0	10.6	42	10.6	42	62	334	27	15.8	21	112	6	15.8	21	23.7	19	23.7	19	23.7	19	23.7	19	15.4	107		
	不明	合計	52.9	45	40	5	15.7	62	348.0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	266.7	21	112	6	266.7	21	27.5	22	58	9	396.4	21.6
蛹 (材内蛹室)	昆虫捕食	0.0	0	0.5	1	0.5	1	485.0	4.0	8	4.2	3	4.2	3	4.2	3	69	0	15.4	6	33	0	372.0	0	0.6	2	0.6	2	
	不明	合計	9.4	3	29	0	4.5	9	189	0	333.5	1.4	1	225.6	12.6	5	12.6	5	12.6	5	225.6	12.6	15.4	6	33.1	19			
成虫 (材内蛹室)	脱出失敗	0.0	0	1.6	3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	1.2	4			
	昆虫捕食	3.4	1	0.0	0.0	0	37.0	70	20.3	14	20.3	14	20.3	14	20.3	14	18.2	6	18.2	6	18.2	6	18.2	6	0.3	1			
	不明	合計	37.9	11	41.4	12	17	0	38.6	73	116	0	21.7	15	54	0	21.7	15	54	0	184.6	27	0	248.7	0	31.6	101		
成虫 (飛翔)	合計	129.0	—	—	—	—	297.7	—	—	—	—	—	261.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33.1	106			

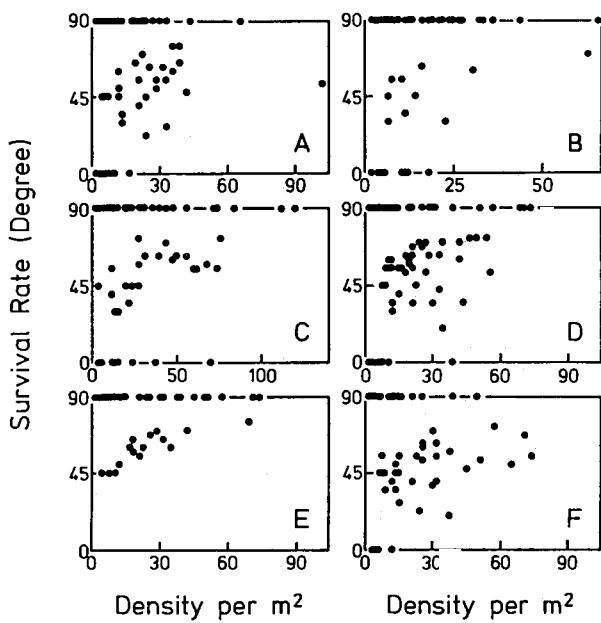
生存数A：調査時に、対象となる発育ステージより発育の進んでいた個体の数。ここには生存個体と死亡個体を含める。

生存数B：調査時に対象となる発育ステージでいた生存個体の数。死亡率(100q_x)を(死亡数/(死亡数+A))×100として計算した。

第18表. 衰弱時期の異なる枯死木内のマツノマダラカミキリの生命表

発育ステージ (x)	死亡因 (d_x F)	6月衰弱の枯死木						7月衰弱の枯死木						8月衰弱の枯死木						9月衰弱の枯死木									
		初期数 (l_x)		死亡率 (100q_x)		生存数 A B		初期数 (100q_x)		死亡率 (100q_x)		生存数 A B		初期数 (100q_x)		死亡率 (100q_x)		生存数 A B		初期数 (100q_x)		死亡率 (100q_x)		生存数 A B					
卵	樹脂	1,000.0	1.4	2		1,000.0	2.8	3		16.8	18		23.1	28		26.4	32	89	0	711.1	0	1,000.0	3.3	4	1.1	1			
L1,2	鳥捕食	755.4	23.0	32		24.5	34	105	6	803.7	0.0	0	735.5	1.3	1	15.8	12	17.1	13	63	13	565.2	27.8	25	28.9	26			
L3,4 (形成前)	咬み合い	647.5	0.0	0		14.3	12	72	15	786.8	2.1	2	93	1		609.7	2.5	2	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0		
L3,4 (形成後)	キタコマユバチ	2.0	2			14.3	12			2.0	2		0.0	0		0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
蛹	昆蟲捕食	1.0	1			1.0	1			0.0	0		1.0	1		1.0	1		1.2	1		0.0	0	0	0	0	0		
成虫	鳥捕食	1.0	1			19.8	20			15.7	16		19.6	20		18.5	15		15.0	37		15.0	37		15.0	37		15.0	37
成虫	不明					26.7	27	74	14	632.5	0.7	2	82.44	24.7	20	61	41		423.9			25.0			25.0			25.0	
L3,4 (形成後)	蛹化失敗	1.8	2			0.0	0			0.0	0		0.0	0		0.4	1		0.8	2		0.0	0		0.0	0		0.0	0
蛹	咬み合い	5.3	6			29.2	33			5.5	15		9.1	25		5.3	13		15.0	37		15.0	37		20.0	12		20.0	12
成虫	昆蟲捕食	29.2	33			36.3	41	72	5	535.9	0.0	0	15.3	42	233	13	360.2	0.8	8	325.0			23.3	14		46	7		
成虫	不明	10.3	4			10.3	4	35	0	520.6	2.9	4	136	0		6.4	1		7.2	9	116	0		8.1	3		8.1	3	
成虫	脱出失敗	271.3	0.0	0		42.9	15			0.7	1		334.3	0.9	1	0.0	0		0.0	0		0.0	0		6.1	2		6.1	2
成虫	昆蟲捕食	2.9	1			42.9	15			0.0	0		32.4	44		30.2	35		30.2	35		30.2	35		21.2	7		21.2	7
成虫	不明	45.7	16	19	0	45.7	16			348.4	33.1	45	91	0		31.0	36	80	0	230.6	230.6		27.3	9		27.3	9		
成虫	飛翔	147.3																											

生存数A：調査時に、対象となる発育ステージより発育の進んでいた個体の数。ここには生存個体と死亡個体を含める。
 生存数B：調査時に対象となる発育ステージでいた生存個体の数。死亡率(100q_x)を(死亡数/A) × 100として計算した。



第10図 クロマツ枯死木内のマツノマダラカミキリの各発育ステージの初期密度と生存率の関係。A～Fの説明は第8図参照。黒丸は枯死木から玉切った1mの丸太を表す。

(c) 発育ステージごとの初期密度と生存率の関係

各発育ステージの初期密度とその間の生存率の関係を第10図に示した。どの発育ステージでも、低密度の個体群ほど低い生存率を示す場合が多くなった。これは、低密度の場合1頭の死亡でも、生存率の低下に大きく影響したためであった。また、すべての発育ステージで初期密度と生存率の間の回帰係数は0に近く、死亡の密度依存性は認められなかった。

4. 石川県におけるマツノマダラカミキリの天敵昆虫

石川県下の2箇所の調査で8種類の天敵昆虫が確認された。さらに、石川郡鶴来町の山地アカマツ林にも1980年にアカマツ丸太を置いて天敵の調査をした。その結果、ヤドリバエ科の1種*Billaea* sp. も天敵であることが確認された。*Billaea* sp. は体内寄生で、材内蛹室で越冬中のマツノマダラカミキリ4齢幼虫を25°Cに加温した時、幼虫として体内から現われ、すぐに蛹化した。

これまでに31種類の天敵昆虫が報告されたが、本報で新たに *Rhizophagus* sp.、オオツヤハダコメツキ、*Cleonymus* sp. および *Billaea* sp. の4種の天敵を追加した(第19表)。

5. 卵から成虫脱出時までの生存率に関する考察

卵から成虫脱出時までのマツノマダラカミキリの生存率は高く、石川県のクロマツ枯死木で平均25%、アカマツ丸太で平均52%であった。この値はこれまでの調査結果、例えば福島県の平均57%(在原、1984)、岡山県の36~56%(井上、1985)、広島県の29~52%(竹常、1983)、高知県の29%(越智・片桐、1979)に比較して顕著な違いはなかった。このような高い生存率は本種の高い繁殖力を導き、材線虫病の大発生を維持する要因になっていると考えられる。

樹体内におけるマツノマダラカミキリの卵から成虫脱出時までの生存率の変動が、森本・岩崎(1974、1975)、越智・片桐(1979)、竹常(1983)および在原(1984)によって調査され、VARLEY

第19表. マツノマダラカミキリの天敵昆虫リスト

Order 目	Family 科	Species 種	野淵 ^a (1980)	竹常 ^b (1983)	井上ら ^c (1983)	在原 ^d (1984)	井上 ^e (1985)	本報
Dermoptera 革翅目	Anisolabididae マルムネ ハサミムシ科	<i>Anisolabis maritima</i> GENÉ ハサミムン <i>Anisolabis</i> sp. <i>Carcinophora marginalis</i> (DOHRN) ヒゲジロハサミムシ	+				+	
Neuroptera 脈翅目	Inocelliidae ラクダムシ科	<i>Inocellia japonica</i> OKAMOTO ラクダムシ	+		+		+	
Coleoptera 鞘翅目	Cleridae カッコウムシ科	<i>Thanassimus lewisi</i> JACOBSON アリモドキカッコウムシ	+	+			+	
	Trogossitidae コクヌスト科	<i>Trogossita japonica</i> REITTER オオコクヌスト	+	+	+		+	+
	Rhizophagidae ネスイムシ科	<i>Rhizophagus</i> sp.						+
	Elateridae コメツキムシ科	<i>Paracalais berus</i> CANDÈZE ウバタマコメツキ <i>Alaus putridus</i> CANDÈZE フタモンウバタマコメツキ <i>Stenagostus umbratilis</i> (LEWIS) オオツヤハダコメツキ <i>Ampedus</i> sp.	+		+		+	
	Colydiidae ホソカタムシ科	<i>Dastarcus longulus</i> SHARP サビマダラオオホソカタムシ		+			+	
Hymenoptera 膜翅目	Ichneumonidae ヒメバチ科	<i>Dolichomitus</i> sp. <i>Megarhyssa</i> sp.	+ ^c	+ ^c		+	+	+
	+ ^d	+ ^d				+ ^e		
	Braconidae コマユバチ科	<i>Spathius radzayianus</i> RATZEBURG クロエナガコマユバチ <i>Spathius</i> spp. <i>Atanycolus initiator</i> (FABRICIUS) キタコマユバチ				+	+	+
		<i>Doryctes</i> sp. <i>Iphiaulax impostor</i> SCOPOLI ハネグロアカコマユバチ <i>Iphiaulax</i> sp.	+ ^f	+ ^g	+			
		<i>Ecpylus hattori</i> KONO et WATANABE ハットリキクイコマユバチ <i>Cleonymus</i> sp.	+					+
	Pteromalidae コガネコバチ科	<i>Sclerodermus nipponicus</i> YUASA クロアリガタバチ	+					+
	Mutillidae アリガタバチ科	<i>Monomorium nippone</i> WHEELER ヒメアリ	+	+				
	Formicidae アリ科	<i>Formica fusca</i> japonica MOTSCHULSKY クロヤマアリ <i>Iridomyrmex itoi</i> FOREL ルリアリ	+					
Diptera 双翅目	Lonchaeidae クロツヤバエ科	<i>Lonchaea scutellaris</i> RONDANI				+		
	Tachinidae ヤドリバエ科	<i>Billaea</i> sp.					+	

a : 野淵 (1980) はそれまでに発表されたマツノマダラカミキリの天敵昆虫をまとめた。

b : 在原 (1984) が飼育によってマツノマダラカミキリの天敵になりうることを示した種をここでは省いた。

c : *Dolichomitus* sp. と記載しているが、*Dolichomitus* sp. の誤りである。d, e : *Megarysa* sp. (d) または *Megerhssa* sp. (e) と記載しているが、*Megarhyssa* sp. の誤りである。f, g : *Dryctes* sp. (f) または *Doryctes* sp. (g) と記載しているが、*Doryctes* sp. の誤りである。

and GRADWELL (1960) の key factor analysis によって解析された。その結果、卵期または 1、2 歳幼虫期から材内蛹室形成前（穿入孔形成時）の 3、4 歳幼虫期までの期間が生存率変動の key stage と推定された。key stage の死亡要因として咬み合いや摂食空間の破壊という種内競争（森本・岩崎、1974、1975；越智・片桐、1979）やそれに加えて捕食性昆虫（竹常、1983）または寄生性と捕食性昆虫（在原、1984）が考えられた。これに対して、本報では材内蛹室内の 3、4 歳幼虫期が生存率変動の key stage として検出され、その時の死亡要因として昆虫による捕食が挙げられた。

このような結論の違いは、各発育ステージの個体数推定法の違いが原因かもしれない。森本・岩崎（1974、1975）と越智・片桐（1979）は成虫脱出後に同一丸太から産卵かみ跡、穿入孔、材内蛹室、脱出孔を数えた。竹常（1983）と在原（1984）は、本報と同じ様に各発育ステージの生存率から計算によって個体数を推定した。どちらの場合でも、彼らは死体のない穿入孔を死亡個体とみなして数えた。一方、本報では穿入孔の中を精査し、幼虫の頭蓋や大腮を探した。また、樹皮下の死体もていねいに集めた。このため、もし穿入孔を掘った幼虫が孔外で死体で発見された場合、竹常（1983）や在原（1984）の方法では同じ個体を二度数えることになる。それで、本報では空の穿入孔を死亡個体として扱わなかった。もし、1 頭の幼虫が複数の穿入孔を掘れば、森本・岩崎（1974、1975）、越智・片桐（1979）、竹常（1983）、在原（1984）の方法では、その分総死亡 K が大きくなつて材内蛹室形成前までの期間が key stage として検出されやすくなる。そして、上記のように死体を 2 回数えることが起これば、竹常（1983）や在原（1984）の方法では、材内蛹室形成前までの期間が key stage としてますます検出されやすくなる。一方、穿入孔を死亡個体とみなさない時、死体の見落しによって材内蛹室形成前までの期間が key stage として検出されにくくなる。在原（1984）は、死体のないタイプ C の穿入孔（第3図）が幼虫間の咬み合いで生じ、タイプ B の穿入孔が幼虫の放棄によって生じた例を示した。しかし、空の穿入孔の取り扱いについて結論はまだ得られていない。

マツノマダラカミキリの死亡の密度依存性について、森本・岩崎（1974、1975）と越智・片桐（1979）は産卵から穿入孔形成前または材内蛹室形成前までの期間に密度依存的な死亡があることを示した。本報でも、卵期から成虫脱出時までに密度依存的な死亡があることを示したが（本章1；TOGASHI、1986）、発育ステージを特定できなかった（本章2および3のそれぞれの結果と考察の(c)）。

辰口調査地では調査期間中に N A C 剤の空中散布が実施された。そのため、空中散布が天敵相を通してマツノマダラカミキリの増殖率に影響を与えるかどうかを考察する資料が得られた。空中散布実施後、昆虫による捕食は減少する傾向があった（第11表）、各世代の生存率は空中散布の実施前後で大きな違いがなかった（第13表）。つまり、N A C 剤の空中散布が天敵類に悪影響を及ぼし、本種の生存率が高まることは示されなかった。しかし、空中散布実施前の 6、7 月に産卵された個体群と 8 月に産卵された個体群の成虫脱出時までの生存率の差は 9.5% であったのに対して、空中散布実施後にその差は 62.3% に増加した（第15表）。この違いをひきおこす要因として捕食性昆虫の作用が考えられた。なぜなら、空中散布前は 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が作用していたのに対して、空中散布実施後には 6、7 月に産卵された個体群に全く作用しなかったからである。もっとも、空中散布実施後の 8 月に産卵された個体群

には、捕食性昆虫による死亡を含めて空中散布実施前の個体群より大きな死亡が生じた。つまり、空中散布は6月中旬と6月下旬に行われたことから、産卵時期の異なる個体群に対して異なった作用をしたと考えられた。空中散布の開始後2年間、NAC剤は各世代の生存率に見かけ上影響を与えたかったが、このようなことが長期間の空中散布の行われた地域でも見られるかどうかは今後明らかにする必要がある。

第5章 マツノマダラカミキリ成虫の生態

産卵能力はその個体群の内的増殖力の指標として重要な意味を持つが、マツノマダラカミキリの産卵に関する研究は少ない。例えば、小さな容器で成虫を室内飼育して、受精と産卵の関係（野淵、1976）、平均産卵前期間とその変異（井戸・武田、1975）、産卵総数（越智、1969；永井・遠田、1974；井戸・武田、1975）、発育に1年を要した成虫と2年を要した成虫の産卵生態（鎌田、1986）などが調べられた。しかし、平均的な産卵曲線は1981年まで調査されなかった（TOGASHI and MAGIRA、1981）。一方、野外では産卵かみ跡の垂直分布（e.g. 竹常、1983）やマツの樹脂滲出停止時期と産卵開始時期の関係（小林ら、1971）が調査された。また、MAMIYA（1972）はマツの衰弱時期と産卵量の関係を述べた。しかし、個々の枯死木の衰弱時期とその木に対する雌成虫個体群の産卵期間の関係は不明であった。このため、雌成虫個体群が林内で次々に発生する枯死木を時間的にどのように利用しているかも不明であった。

ここでは、5年間の成虫の脱出消長をまず記載した。次に、野外条件下における産卵能力を明らかにするため、野外網室で成虫を飼育して生存曲線と産卵曲線を調査した。この時、脱出時期の異なる雌成虫の産卵能力の違いを明らかにし、その原因を考察した。そして、同じ調査を3年間継続して行い、産卵能力の年次変化とその原因および純繁殖率を示した。また、野外における雌成虫個体群の枯死木利用様式を明らかにするため、個々の枯死木への時間的産卵経過、樹幹上の産卵かみ跡の垂直分布などを調査した。最後に、枯死木あたりの産卵かみ跡数、孵化幼虫数、脱出成虫数と枯死木の衰弱時期との関係を示した。

1. 成虫の脱出消長

石川県羽咋郡押水町で発生したクロマツ枯死木や成虫に産卵されたアカマツ丸太を5月上旬までに野外網室に入れ、その後8月下旬まで毎日観察して脱出成虫を採集した。5年間の成虫の脱出消長を第11図に示した。それによると、6月上、中旬から成虫の脱出が始まり、6月下旬から7月上旬にピークに達した。その後7月下旬まで脱出が続いた。そして、8月上、中旬にもごく少数の脱出が見られた。脱出消長に関する雌雄差は、雄の脱出が早いことと、雌だけが8月に脱出したことであった。

2. 網室における成虫の生存と産卵

成虫の齢別生存率と齢別産卵数を調査して雌成虫の産卵能力の変異とその原因を明らかにし、純繁殖率を示した。

(1) 材料と方法

1979年に脱出消長の初期、中期、後期の成虫を、1980年に初期と後期の成虫を、1981年に初期と中期の成虫をいずれも10対ずつランダムに選び（第11図）、野外網室で飼育した。供試した成虫の