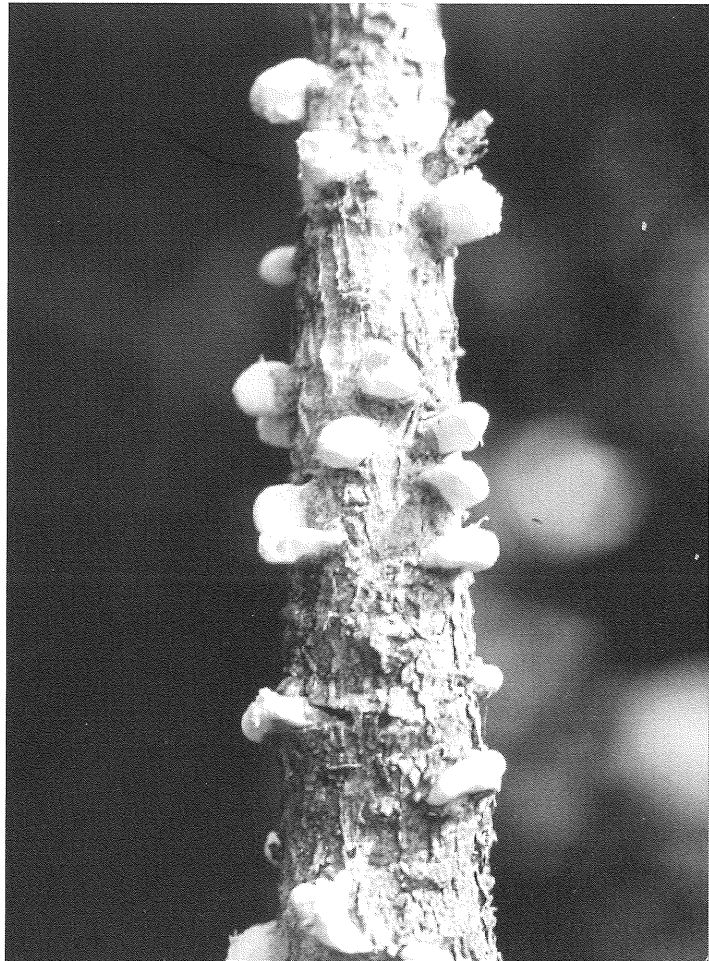


ISSN 0289-5285

林業と薬剤

No. 169 9.2004

社団法人 林業薬剤協会



マツ類の主な病害虫

1. 針葉の病害

(2) 葉ふるい病

陳野 好之*

目 次

マツ類の主な病害虫 1. 針葉の病害 (2)葉ふるい病.....	陳野 好之	1
ヒノキ漏脂病の発生機構 —最近の研究から—	山田 利博	5
鳥の歩き方いろいろ.....	藤田 祐樹	14

● 表紙の写真 ●

アカマツそうほう (瘡胞) 病

さび病菌の一種によってアカマツなどの枝幹に発生する。患部は紡錘状に肥大し春にう状の銹子のうが樹皮を破って形成され、この中からさび胞子が飛散して中間寄生のボタン、シャクヤクなどに感染する。

—陳野好之氏提供—

葉ふるい病はわが国の苗畑、庭園、林地などのアカマツ、クロマツその他のマツ類の針葉に発生する主要な病害として古くから知られている。また、本病は世界各地のマツ生育地帯に広く分布し、被害の程度はマツや病原菌の種類、発生地域などによって様々で、北部ヨーロッパ地方においてはオオシユウアカマツに激しく発生するといわれている(伊藤 1973)。さきに著者(千葉・陳野 1967)が都下八王子市の多摩森林科学園内に植えられた24種の外国産マツ類の発病調査を行なったところ、すべてのマツの落葉上に本病の病原菌の子のう盤(後述)が確認された。ただし、着生葉上に褐変症状が観察されたのは7種で、特にオオシユウアカマツ、リュウキュウマツ、バンクスマツなどではかなり激しい症状がみられた。

1972~1974年にかけて、岩手県各地の苗畑を中心として数百万本に及ぶアカマツ苗木の針葉が褐変、落葉する激しい症状が多発して大きな問題となった。これらの被害は時を移さず行なわれた作山(1974, 1978, 1994b)の綿密な研究によって未記載の病原菌による葉ふるい病であることが確かめられた。このような本病の激発を契機として本病がわが国の苗畑をはじめ、林地、庭園などのマツ類の重要な病害として注目されるようになった。

本稿を草するに当たりご指導と貴重な写真を快くお貸し頂いた元岩手県林業技術センター作山健博士に厚くお礼を申し上げます。

1. 病徴と標徴

本病に侵されたマツは秋から初冬にかけて、針葉上に黄色~淡褐色の変色斑が多数形成され、おむね、この状態で越冬する。翌年の早春、4~5月頃、急速に病状が進み、病葉は褐色~灰褐色となり、萎れ、下垂して激しく落葉する。岩手県下の激発苗畑では、全身的な症状に発展して惨状を呈した。新葉が伸びるとやや生気を取り戻す苗木もみられるが、多くは成長が著しく阻害されて苗木としての価値が失われ、激発苗では枯死するものも現れた(陳野ら 1984, 写真—1)。成木でも苗木とほぼ同様な症状、経過をたどる。すなわち、旧葉の多くが春~梅雨頃までに黄~褐変、落葉し、病落葉はやがて灰褐色化する。なお、患部が針葉の一部に留まって、落葉せず病葉が長い間枝上に留まる場合もある(写真—2)。成木が本病によって枯死することは少ないといわれている。

病落葉や枝上に留まる病葉上には楕円形、黒色



写真—1 葉ふるい病(病原菌 *L. iwatense*)に罹ったクロマツ苗を再床替えした状況

* (株)林業薬剤協会

ZINNO Yoshiyuki



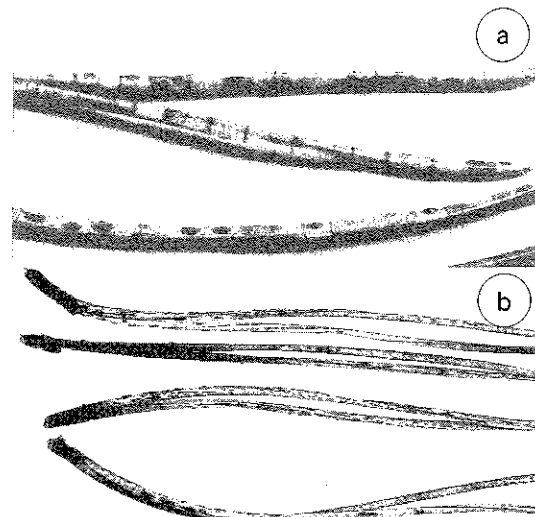
写真一 クロマツ枝上に残る罹病針葉 (作山氏原図)

の病原菌の子のう盤が認められる。また、濃褐色～黒色、帯状の横線(帯線と呼ぶ)が認められる場合と認められない場合がある(病原菌の種類によって異なる)。また、子のう盤のほかにも小型、淡褐色でやや隆起した本菌の精子器が混在、形成される(写真一三)。

2. 病原菌とその生活史

病原菌は糸状菌の仲間、子のう菌の *Lophodermium* 属菌に所属する。本属菌は世界的に広く分布し、マツ類に寄生するものとして十数種が挙げられている。わが国では *L. pinastri* が広く分布するといわれてきた(伊藤 1973, 千葉・陳野 1967)が、岩手県下の苗畑で激発した本病の病原菌は新種で、作山 健博士によって *L. iwatense* Sakuyama と命名記載された。なお、わが国では上記の2種を含めて5種類の分布が確認されている(作山 1993, 1994a)。

L. iwatense の子のう盤は黒色、楕円形、大きさ平均0.82×0.34mm、成熟すると縦に開口する(写真一三)。その内部には円筒形、細長い、子の

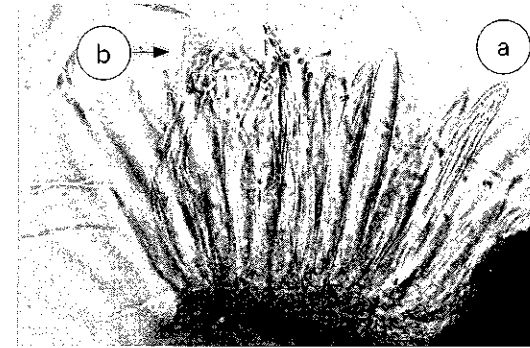


写真一三 葉ふるい病の子のう盤、帯線および精子器
a. *L. pinastri* 菌の子のう盤と黒色の帯線(作山氏原図)
b. *L. iwatense* 菌の子のう盤と小型の精子器、帯線は見られない



写真一四 *L. iwatense* の子のう盤の断面

う(大きさ平均131×17μm)と細長く先端が湾曲し、やや膨らむ単胞の側糸が多数並列形成される。子のう内には8個の子のう胞子(糸状、無色、単胞、多数の油滴を含み、大きさ平均85×4μm、ゼラチン様皮膜に包まれる)が含まれる(写真一四、五)。*L. pinastri* の形態は上記 *L. iwatense* に類似するが、子のう胞子がやや細目で長いようである(千葉・陳野 1967)。子のう胞子は空中に分散してマツの針葉に感染する。精子器は光沢のある灰褐色、超楕円形で病葉の表皮下に多数形成され、その内部に小型の精子(無色、長楕円形)が

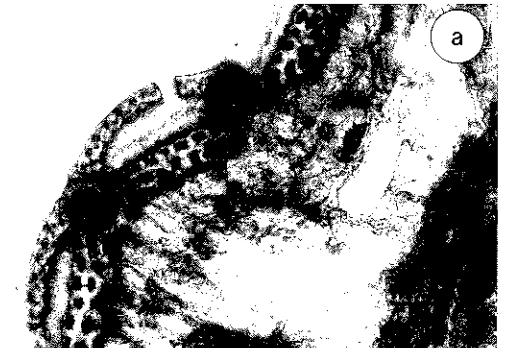


写真一五 *L. iwatense* の子のう(内部に子のう胞子を含む(a)と側糸(b))

みられる(写真一六)。この精子は発芽能を持たない(千葉・陳野, 1967)。

帯線の有無は病原菌の種類によって異なり、*L. iwatense* では形成されない(ごく稀に褐色の帯線がみられる)が、*L. pinastri* では黒褐色、明瞭な帯線が多数形成される(写真一三)。岩手県下で激発した *L. iwatense* 菌の子のう盤の形成～成熟、子のう胞子の放出は6月上旬頃から始まり、7～9月がピークで、10月には減退する。したがって、6～9月の時期が本病の感染期間となる(作山 1976)。一方、約30年生クロマツで7月頃、落葉した病葉上の *L. pinastri* 菌の観察によると、子のう盤は9月頃までに病葉上に多数形成されたが、多くが未熟状態で越冬し、翌春5月上旬頃から成熟し始め、梅雨明けの7月中旬まで続いた。子のう胞子もこの期間の多湿条件下で盛んに放出された(千葉・陳野 1967)。

このように、両菌の間には子のう盤の形成、成熟、子のう胞子の放出時期などに差がみられる。この現象は病原菌の生態の違いなのか、あるいは地域的な気象条件や、発病～落葉時期、苗木と成木との違いなどが関係しているかも知れない。現在のところその要因は不明である。したがって、現地で本病の防除を実行する場合には、あらかじめ病原菌の子のう盤の形成、成熟等を確認されることをお奨めしたい。



写真一六 *L. iwatense* の精子器の断面(a)と精子(b)(作山氏原図)

3. 病原性と発生要因

作山(1994a)は、*L. iwatense* の子のう胞子懸濁液の噴霧接種、成熟子のう盤が形成された針葉をマツ苗木に縛りつけるか、苗木上部に設置した網上に敷きつめて多湿状態に保持した接種方法等で、かなり激しい発病を観察した。また、苗畑では苗木下に罹病葉を敷く接種方法で激しく発病することを確認した。これらの結果から本菌がかなり強い病原性を有することが明らかにされた。一方、*L. pinastri* でも温室内で上記とほぼ同様な方法で10数種のマツ苗木に接種実験を行なったが、あらかじめ針葉に付傷するか、根の一部剥皮によって衰弱させた一部のマツ苗木で僅かに発病したに過ぎなかった。これらの実験から、本菌は弱病原性と推定している(千葉・陳野 1967)。

1972～1974年当時、岩手県などの苗畑で激発した *L. iwatense* による本病の被害は防除法の確立と徹底した防除の実行およびマツ苗木の生産量の低下もあって次第に減少した(作山 1994a)。し

かし、今後も林地や緑化木等で本菌による被害が発生した場合には十分な観察と適切な防除処理が必要であろう。

本病の発生に関与する要因解析についてはいくつかの報告がある。その一つとして岩手県内各地の被害地で行なった調査(作山 1978)によると、寒風を受けやすい風衝地形の苗畑。土壤凍結、霜柱ができやすく、苗木が露出するような場所。下層土の腐植が乏しい砂質土壌や堆肥施用の少ない苗畑などで多発傾向が認められる。また、移動による苗木の乾燥、衰弱や生育環境の変化、積雪量不足による冬期間の針葉の露出などの影響も挙げられている。激発地では上記の発生誘因が重複し、周辺にアカマツ林が存在する苗畑に多発する傾向があると述べている。

4. 防除法

岩手県各地の苗畑で本病(病原菌 *L. iwatense*)が激発した当時、作山らによって県内各地の苗畑で有効薬剤の検索、薬剤の散布時期と回数など、一連の薬剤防除試験が実施された。この結果、有機硫黄剤系のマンネブ剤(500倍液)を子のう胞子分散時期である7月上・中旬から9月上・中旬にかけて、約2週間おきに計4回の散布を行うことによって予防できることが明らかにされた(作山 1974, 1994a, b)。しかし、本剤はマツ葉ふるい病防除薬剤として農業登録されていない。

1997年から3年間にわたって有機銅剤の一種である有機銅水和剤(ドウグリン水和剤、有効成分8-ヒドロキシキノリン銅80%)が本協会の委託試験として実施された。試験は岩手県下の苗畑で、病原菌 *L. iwatense* の病葉を供試苗木下に敷いて感染源とし、散布時期、回数などは上記作山らの処方に従って、本剤の1,000倍液(所定の展着剤加用)を7月上・中旬~9月上・中旬に計4回散布(散布量は約300ml/m²)した。また、本剤は500倍の高濃度散布の薬害試験でもマツの針葉に薬斑は認められず、成長に対する影響も現

れなかった。これらの結果、本剤の有効性が認められ、マツ葉ふるい病防除薬剤として農業登録がなされている(登録年月日 平成14年5月17日)。

庭木などに本剤を使用する場合には、発地域や病原菌の種類、樹種(アカマツ、クロマツなど)などによって病原菌の子のう胞子の成熟飛散時期が異なるので、針葉の褐変、落葉状況を観察し、成熟した子のう盤が見られたら早めに本剤1,000倍液の散布を開始すること。病葉は取り除いてから本剤を散布することなどが奨められている(八重樫 2003)。

また、有機銅水和剤(キノンドー水和剤40, 有効成分8-ヒドロキシキノリン銅40%)も、本協会が1999年から試験が実施され、本剤の500倍液で上記委託試験同様の効果が認められ、農業登録がなされている(登録年月日 平成15年12月3日)。

なお、本文でも述べたように、本病の発生には病原菌の種類や、各種の発生誘因が関与するので、防除に当たってはこれらの諸点を十分に考慮する必要がある。

引用文献

- 千葉修・陳野好之(1967). マツ類の葉ふるい病に関する研究. 林試研報, 201, 175-197.
 伊藤一雄(1973). 樹病学体系Ⅱ, pp. 119-124, 農林出版, 東京.
 作山健(1974). マツ葉ふるい病薬剤防除試験(I)—数種薬剤の防除効果—. 日林東北支誌, 26, 131-132.
 作山健(1976). マツ葉ふるい病菌の子のう盤と子のう胞子の形成時期. 87回日林論, 283-284.
 作山健(1978). 苗畑におけるマツ葉ふるい病の発生生態と防除. 森林防疫, 27, 95-99.
 作山健(1993). 日本産マツ葉ふるい病の病原菌の形態. 日菌報, 34, 433-447.
 作山健(1994a). マツ葉ふるい病菌(*Lophodermium iwatense* Sakuyama sp. nov.)の発生生態と防除に関する研究. pp. 1-140, 岩手県林業技術センター.
 作山健(1994b). まつ類の葉ふるい病の生態と防除. 林業と薬剤, 128, 1-9.
 八重樫義平(2003). マツ葉ふるい病の予防剤ドウグリン水和剤. 林業と薬剤, 164, 20-24.
 陳野好之・柴田忠松・庄司次男(1984). 葉ふるい病の罹病程度とクロマツ苗木の生育との関係. 日林東北支誌, 36, 232-234.

ヒノキ漏脂病の発生機構

—最近の研究から—

山田 利博*

I. はじめに

漏脂病はヒノキおよびヒノキアスナロに発生し、日本の林業にとって最重要病害の一つで、著しい漏脂症状と永年性がんしゅが特徴である。枝の基部や樹幹部から多量の樹脂を流出し、激害の場合は形成層の壊死により樹幹の扁平化ないし変形に至るが、枯死することはほとんどない。原因としては昆虫説、病菌説、雪圧説、凍害説あるいはこれらの複合害など、様々な見解が出されたが、近年は本病の病原菌、すなわち主因は *Cistella japonica* とされている(周藤 2000)。しかし、本菌がいつ、どのように侵入して、どのような害を為すことで発病に至るのかは分かっていない。さらに、病原菌以外の原因、すなわち発生誘因についてもまだ十分な結論はでていない(鈴木ら 1988, 小林ら 1990, 周藤 2002)。本病全般については最近、周藤(2002)が取りまとめているので、ここでは内部病徴についての筆者の最近の研究を中心に本病の発生機構を整理して、今後の発病機構や防除対策研究の参考としたい。

2. 漏脂病の発病と菌の関与

漏脂病患部からは *Cryptosporiopsis abietina*, *Sarea resinae*, *Cistella japonica* の3種類の菌類が高い頻度で検出されるが、周藤らはこの中で *C. japonica* が漏脂病の病徴のさまざまな特徴を再現することを一連の接種試験で示した(周藤 2000)。以後数多くの追試が行われ、本菌が漏脂

病に関与していることは間違いないと思われる。しかしながら、本菌の感染と発病初期段階については依然として謎に包まれたままである。

これまでから罹病木の内樹皮表層にごく小さい壊死斑がしばしば観察され、漏脂病との関連が疑われてきた。伊藤ら(2000)はこの小壊死斑から菌の分離を試みたが *C. japonica* は検出されなかったことから、本病の初期症状には *C. japonica* などの菌類は関与せず、それ以外の何か別の刺激によって発現し、*C. japonica* は漏脂症状の進展過程に関わっていると考えた。また、*C. japonica* の接種試験では本菌の培地上での成長速度から考えられないほど患部の拡大は早い。*C. japonica* 接種木でも接種後1年までは患部からの再分離率は低く、その後高率で分離されるようになることから、本菌は当初は患部の一部にのみ定着していることが推測される(扇ら 1999)。*C. japonica* が接種後どのように樹体内を伸展して病気を引き起こすのかを明らかにしなければならない。

伊藤ら(2000)は、透明の樹脂を流出中の患部では *C. japonica* の分離率が高く、樹脂流出が停止した患部では *Cr. abietina* や *S. resinae* の分離率が高いことから、漏脂病の進展には *C. japonica* が強く関与しているとした。接種試験でも患部内に定着している菌類が *C. japonica* から *Cr. abietina* や *S. resinae* へ遷移することがある(Suto 1997, Suto and Ougi 1999, 扇ら 1999)。*Cr. abietina* は他の菌に対する拮抗作用をもつことから(Kaneko and Sakamoto 1993, Kaneko et al. 1996), 漏脂病の進展に関与しないだけでなく、逆に病気の進展を抑制している可能性がある。

* 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林田無試験地
 Yamada Toshihiro

本病の分布に関しては、*C. japonica* が未被害地にも広く分布しているのか、つまり *C. japonica* の分布が本病の分布を規定しているのかも検討しなければならない。また、小岩ら (1996) はスギ林との関連を示唆しており、本菌がスギにも生息してヒノキへと感染し得るのかも気になることである。

3. 立地環境や施業との関係

漏脂病に関わる立地環境や施業については数多くの調査が行われ、おおまかな傾向は分かってきた (鈴木ら 1988, 小林ら 1990, 周藤 2002)。なお、ここでは原則としてこの3篇に未記載の文献のみ引用文献として示す。

被害は東北、北陸地方など多雪地の壮齢林に多く積雪との関係が疑われているが、関東や九州地方などの寡雪地帯でもしばしば高い被害率を示すことから、ただ雪だけでなく寒さや湿度など付随する因子の関わりも考えられる。寒さについては、温量指数や冬期の最低気温が低いほど被害が大きいというものであるが、地域によっては傾向は見いだせないという報告もある。患部は積雪ラインかややそれより高い位置に多いことから積雪や寒さが原因と考えられた。積雪のほとんどみられない地域においても患部の分布は1~2mの高さに多いという同じ傾向を示すが (久林 1991)、これも低温が誘因という考え方とは矛盾しない。斜面中・下部や樹幹上の高さ1~3mでは低温履歴時間が長く、漏脂病患部の分布と一致する (玉井ら 2000) ことから、局所的な要因として関わっていると考えられる。

土壌条件では、斜面下部、凹地形や湿性の土壌など肥沃なところに被害が多い傾向があり (三嶋 1979, 久林 1990)、また広域的にみても地位指数の大きい所で被害が多い (田戸ら 1995)。このことから成長のよい個体は感受性が高くなるのではないかと推測されている。

施業との関係では、枝打ちの実施で被害率が低

くなるという報告がある (三嶋 1979, 柳田・須田 1994) が、傾向がみられない例もある (小倉ら 1994)。逆に枝打ち跡から発病した例も数多く報告されている。この場合は、夏期の枝打ちや深く切除するなど不適切な施業が行われていたという。在原・齋藤 (2003) は、夏期の枝打ちでは窪み、陥没が冬期枝打ちよりむしろ少なくなること、ごく小さい残枝でも癒合を遅らせ、枯枝も長期間巻き込みができず誘因となりうることを示した。こうした結果から在原 (2001)、在原・齋藤 (2003) は、枝打ちと被害発生との関係についてこれまで一定の傾向が認められなかったのは、枝打ちの季節、樹齢、残枝の有無などについて整理、検討されていなかったのが原因であるとした。地域による違いを含めて、漏脂病発生地での枝打ちの時期、方法といった技術についてさらに検討が必要である。

下層植生との関係では被覆率が低いほど被害率が高い傾向がみられる。下層植生が少ない、言い換えれば林内が暗いといっても、成長がいい場合と、除間伐が遅れて成長が悪くなっている場合とが考えられる。この点も考慮した調査結果の整理が求められる。除間伐についても被害木が除去されることによって見かけの被害率が低下した可能性があるが、久林 (1999) はこの影響を除いても間伐によって病患部の進展が抑制されたと報告している。また、窪野ら (2003) は天然林を含めて立木密度の高いヒバ林分で被害率が高い傾向を認めている。

このように被害発生に関係の深い立地環境や施業はかなり整理されてきたものの、発病あるいは病徴進展の機構との関連についてはほとんど分かっていない。今後は発病機構を考慮した実証的な調査研究が必要である。

4. 昆虫の食害との関係

漏脂病の誘因として、ヒノキカワモグリガ (楠木ら 1987, 小岩ら 1996, 小河・後藤 1999) あ

るいはスギカミキリ (周藤・金森 1990, 周藤ら 1994) による食害が関わっている可能性が野外での観察に基づいて指摘されている。

隣接したスギあるいはスギ林のヒノキカワモグリガ被害の多少と漏脂病被害との間に関連があるとの報告では、同時に関連がみられない例もみられる (灰塚・宮崎 1991, 久林・灰塚 1995, 小河・後藤 1999)。また、個々の樹脂流出部でヒノキカワモグリガの加害との関連が示唆されているが、樹脂流出程度との関係は明確でない。その他、小岩ら (1996) は漏脂病被害とスギ林やヒノキカワモグリガとの関連を示唆しているが、ヒノキ林でのヒノキカワモグリガ被害と漏脂病被害との間には関連がないという報告もある (佐野 1993, 周藤ら 1994)。このように一致した傾向がみられないのは漏脂病患部とその他の樹脂流出部との区別が十分でないことが一因と考えられる。両者の関連を明確にするためには個々の病患部に食害が関わっているかを調査する必要があるが、これまで漏脂病患部と食害に伴う樹脂流出部位や食痕との解剖観察による比較は行われていなかった。

漏脂病患部の師部には多層の傷害樹脂道や樹脂のうあるいは多層の傷害周皮が認められ (Kuroda and Suzuki 1985, 亀山ら 1991, 1992, Suto 1998)、発病初期段階を除く漏脂病の判定指標となる。また、ヒノキでは傷害樹脂道の形成位置と季節との関係が決まっており、また樹脂道形成は形成層から2年輪の範囲で起こりそれより外側にはできない (Kuroda 1998)。このことから、多層の樹脂道が認められる場合には、何年にもわたって繰り返し何らかの刺激が作用していることになる。こうした知見を基に、筆者らは漏脂病被害林や未発生林での樹脂流出部や昆虫食害部の解剖観察を行い、食害と漏脂病との関係を検討した (山田ら 2000)。

1) 食害のみられない樹脂流出部

スギカミキリやヒノキカワモグリガの食害がみられない樹脂流出部では流出量が多く、樹脂のう

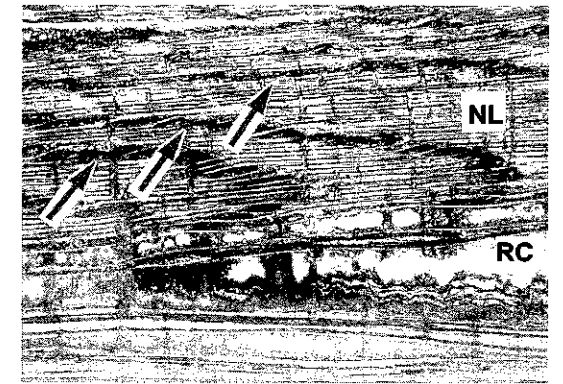


写真-1 漏脂病による内樹皮の壊死病斑 (NL)、樹脂のう (RC) と多層の傷害周皮 (矢印) 下端が形成層

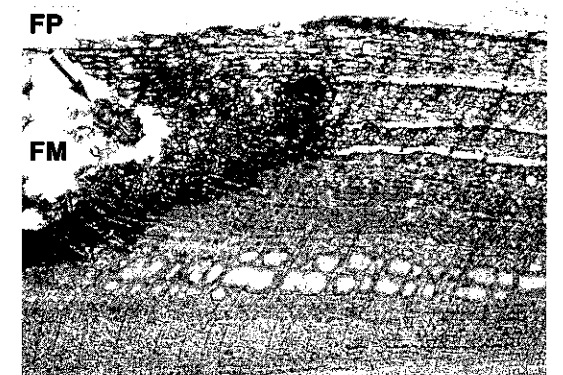


写真-2 内樹皮に認められるヒノキカワモグリガの食痕 (FM) と虫糞 (FP)

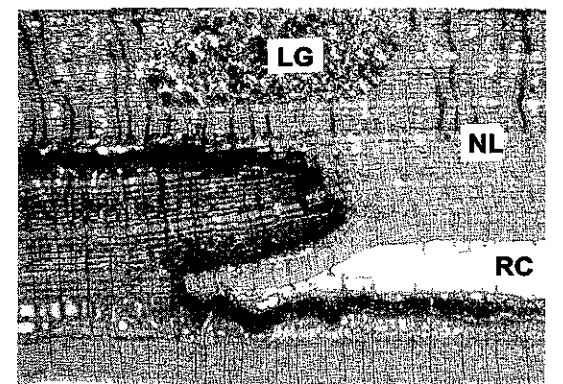


写真-3 スギカミキリの食害 (LG) に起因する内樹皮の壊死斑 (NL) と樹脂のう (RC)

あるいは発達した多層の傷害樹脂道のいずれか、大多数では両者を伴っていた (写真-1)。また、壊死斑が何回も拡大したことを示す多層の傷害周

皮が認められる場合が多かったことから、漏脂病の患部と考えられる。

2) ヒノキカワモグリガ被害部

ヒノキカワモグリガの被害部(写真-2)は傷害樹脂道が1層で樹脂流出量が少なく、内樹皮の壊死部は食痕の周囲の狭い範囲に限られるが、被害に起因する傷害組織がシミとして材内に残されている場合が多く、漏脂病の患部とは容易に区別できる。樹脂のうとヒノキカワモグリガの食痕が共に認められた部位はごく少数であり、しかもそのほとんどが時期的にずれていることから、ヒノキカワモグリガの被害によって樹脂のうが形成されることはまずない。現時点では、ヒノキカワモグリガの被害は漏脂病の発生にほとんど関与していないと結論される。

3) スギカミキリ被害部

スギカミキリの被害に起因する内樹皮の壊死斑(写真-3)は範囲が広く、漏脂病被害林ではその多くに樹脂のうや複数層の傷害樹脂道が認められた。漏脂病罹病木では樹脂道や樹脂のうが形成されやすい状態になっているためと思われる。漏脂病未被害ヒノキ林で漏脂病から見つかったスギカミキリの孔道についても一部には樹脂のうが見い出された。このように漏脂病と無関係のスギカミキリ被害部からも活発な樹脂の分泌、流出がみられることがあり(小林 1980, 伊藤・小林 1988, 周藤ら 1996), 樹脂のう形成と著しい樹脂流出だけで漏脂病と判定するのは危険である。外観、壊死斑、傷害周皮、樹脂道、樹脂のうの形態のどれをとってもスギカミキリ被害部と初期の漏脂病患部とを明確に区別するのは困難であったが、時間の経過した発達した患部については明らかにスギカミキリ被害との関連は見い出されなかった。

漏脂病とスギカミキリとの関連を指摘する報告(周藤・金森 1990, 周藤ら 1994)でも、スギカミキリが関わりとされた患部数は少数である。筆者らの調査でも樹脂流出部にスギカミキリの孔道が認められた例は少数であり、まったく認められ

ない調査地もあった。たとえスギカミキリの被害が漏脂病に関わっていたとしても主要な誘因ではない。

5. 罹病木における症状進展の季節

罹病木における新たな樹脂流出部の発生は5~10月に認められ、樹脂流出は6~7月頃に多い(矢田 1989, Yamada et al. 2002)。ヒノキでは師部にだけ樹脂道、しかも傷害樹脂道だけが形成される。したがって、樹脂流出には師部における傷害樹脂道の形成が必須である。また、罹病木の内樹皮には壊死病斑が形成され、年々拡大する。壊死病斑は最初は内樹皮内にとどまっているが、やがて形成層に達し樹幹の変形を招く。しかし、漏脂病罹病木において傷害樹脂道形成や壊死病斑の拡大が起こる季節については知られていなかった。そこで筆者らは漏脂病患部やその隣接部から解剖試料を取り内部病徴の季節的な変化を追跡した(Yamada et al. 2002)。

1) 傷害樹脂道形成

罹病木で当年の新たな樹脂道の形成が認められたのはいずれの試験地でも1996年は8月、1997年は7月であった(図-1, 写真-4)。6月以前に観察された樹脂道は前年以前に形成された樹脂道と判断された(写真-5)。こうした漏脂病による樹脂道を人為的な傷害による樹脂道形成と比較することで、6~7月に新たな傷害樹脂道の形成が開始されたと判断された。新たな樹脂道は主に前年形成の年輪内に認められるが、形成層壊死部の間近や樹脂道形成程度が極めて高い場合には、当年に分化した年輪に樹脂道が形成されることがある。

試験地では新たな樹脂流出は5月に認められ、6月に盛んになったが、この時期には前年以前の傷害樹脂道はみられたものの、当年の新たな樹脂道はまだできていなかった。この時期の樹脂は前年以前に形成された樹脂道から流出したことになる。

師部の年輪	調査地	1995	1996						1997					
		12月	2月	4月	5月	6月	8月	10月	5月	6月	7月	8月	9月	
2年前	F 1	●●●	○●●	●●●	●●●	●●●	●●●	▲●○	●●○	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●
	F 2	●●	○●	●●	●●	○●	●●	○●	-○	●●	●●	●●	●●	●●
	S 1	●●●	●●○	○●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	-●●	○●●	●●●	●●●	●●●
	S 2	●●●	●●●	●●●	●●●	○●●	▲●●	○●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●
1年前	F 1	○●○	○●●	○●○	○●○	○●○	■◆◆	■◆◆	○●○	○●○	○●○	■◆◆	●-■▲	
	F 2	○●	○●	○▲	○●	○●▲	■-	■◆	-○	○●	■-	○●	■--	
	S 1	○●○	○●○	○●○	○●○	○●○	■◆◆	■◆◆	○●○	-○●○	■◆◆	○●○	■◆◆	
	S 2	○●○	●▲●	●○●	○●○	○●○	■◆◆	■◆◆	○●○	○●○	■◆◆	■◆◆	○●○	
当年	F 1						○●○	○●○				○●○	○●○	
	F 2						■○	○●				○●	○●	
	S 1						○●○	○●○				○●○	○●○	
	S 2						○●○	○●○				○●○	○●○	

↓ 形成層側

図-1 漏脂病罹病ヒノキにおける傷害樹脂道形成時期

調査地のFは福島県、Sは埼玉県。同一年輪中の一つのシンボルが一つの患部を示す ○:樹脂道なし、●:前年以前に形成された樹脂道(12月は当年以前)、■:当年形成の樹脂道、▲:形成年不明確な樹脂道、-:スギカミキリ被害等のためデータなし

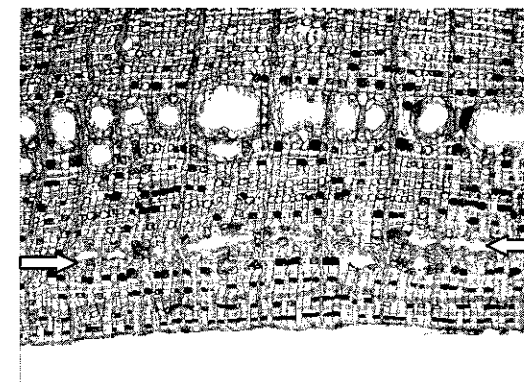


写真-4 新たな傷害樹脂道(矢印)の形成(7月)。下端が形成層

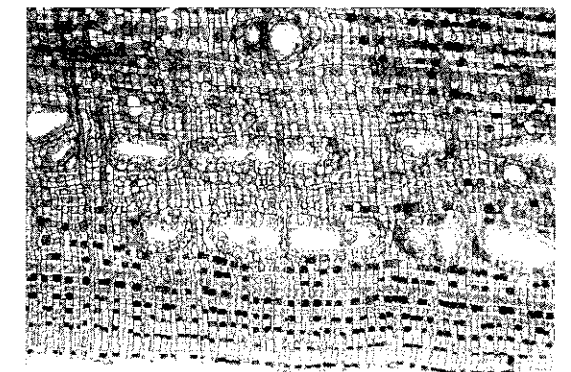


写真-5 前年までの2層の傷害樹脂道(6月)。下端が形成層

2) 壊死病斑の拡大

周皮形成は最初、それまでの外樹皮や病斑などの死んだ組織から少し離れた生きた樹皮組織中の柔細胞が2分裂して始まる。これは健全木にもみられる外樹皮形成の場合も傷や菌の感染に伴う傷害周皮の場合も同じである。壊死病斑の拡大状況はこの傷害周皮の形成状態から判断できる。つまり、周囲に傷害周皮が形成されたあるいはされつつある壊死斑は拡大が停止(写真-6)、傷害周皮がみられない場合は壊死が拡大中となる(写真-7)。傷害周皮に囲まれていないごく小さな壊死

斑は年中みられたが、壊死病斑の拡大は主に6月から10月に認められ、特に8月に顕著であった(図-2)。

樹脂は樹脂のうから亀裂や樹脂の浸透した組織を通して流出するとされることから(亀山ら 1991), 壊死斑の拡大が、既存の樹脂道での樹脂の生産、蓄積を促進し、また樹脂流出の通路となることによって、樹脂流出を促すことは十分考えられる。逆に樹脂生産の活発化が壊死斑拡大を招くことも考えられる。

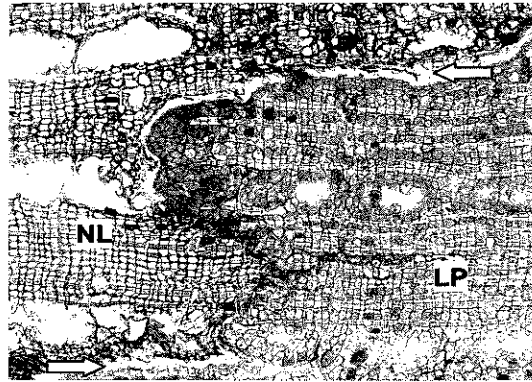


写真-6 傷害周皮(矢印)によって隔離された病斑(5月)。NL:壊死病斑, LP:生きている師部

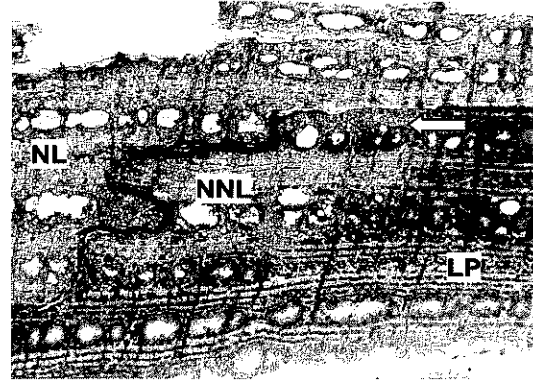


写真-7 傷害周皮(矢印)を超えて拡大中の壊死病斑(8月)。NL:壊死病斑, LP:生きている師部, NNL:拡大中の壊死病斑

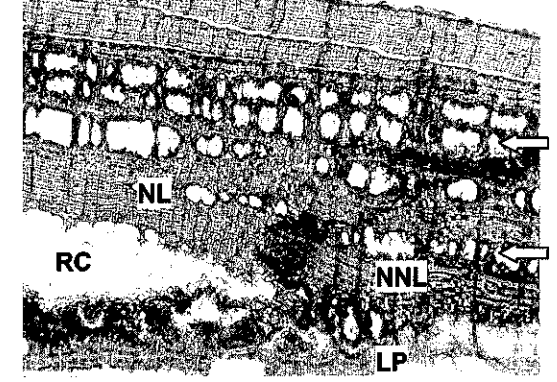


写真-8 *Cistella japonica* 接種による傷害樹脂道(矢印)や樹脂のう(RC)の形成(8月)。NL:壊死病斑, LP:生きている師部, NNL:拡大中の壊死病斑

調査地	1995		1996					1997				
	12月	2月	4月	5月	6月	8月	10月	5月	6月	7月	8月	9月
F 1	○○○	・○・	○・○	○○・	・○●	○●●	●○○	・・○	●●・	●●○	●●・	●●・○
F 2	○○	-・	○○	・○	○○○	○●	○○	-・	-・	-・	○・	●--
S 1	○・○	・--	○○・	-○○	○・○	●○●	○○○	●--	-・○○	○○○	---	●-●-
S 2	○○○	・○	○○○	-○○	○・○	●●●	○●●	○-○	-●○	・・○	-●●	●●-

図-2 漏脂病罹病ヒノキにおける壊死病斑拡大の時期

調査地のFは福島県, Sは埼玉県。一つのシンボルが一つの患部を示す。・:拡大なし, ○:局所的なわずかな拡大, ●:顕著な拡大, -:スギカミキリ食害等のためデータなし

3) 樹脂のうの形成位置および形成時期

傷害樹脂道と樹脂のうの形成位置の関係を季節を変えて観察すると、樹脂のうは通常は傷害樹脂道と同じ年輪に、まれに前後に1年輪ずれて形成されていた。楠本ら(1997)のエスレル処理でも同様に、処理の2か月後に傷害樹脂道と同じ年輪に樹脂のうが形成された。また、樹脂のうは傷害樹脂道とは異なり同一部位ではほとんどが1層のみであった。漏脂病による傷害樹脂道は当該年の前年の年輪に形成される場合が多く、また夏期に形成される場合が多いが、樹脂のうは8~10月採取の試料においても採取前年形成の年輪に認められたことから、やはり夏期に形成されたことになる。樹脂のうは傷害樹脂道と同時あるいはほぼ同時に形成されると言える。

6. *Cistella japonica* 接種による病気の進展の季節

接種試験でも漏脂病様の樹脂が流出したというだけで漏脂病の発病と判断するのは危険である。コッホの原則にある「病徴の再現」は、特に内部の病徴が外に現れないことが多い樹木では慎重でなくてはならない。そのため、人工接種で本当に自然の病徴を再現しているかをいろいろな面から見ていく必要がある。この点、漏脂病では周藤が *C. japonica* 接種試験で詳しく病徴を調査しており、これまで樹脂流出や樹脂のう(Suto 1997)や患部の扁平化や陥没(Suto 1997, 周藤 2001)だけでなく、多層の傷害樹脂道や傷害周皮の形成(Suto 1998)を再現したことを報告した。

さらに、自然の罹病木では樹脂道形成や壊死斑の拡大は主に夏期に起こることが分かったので、

筆者らは次に内部病徴の季節的推移について、1月30日に *C. japonica* を接種した人工接種木と自然の罹病木との間で比較した(Yamada et al. 2003)。本試験を行った茨城県南部では漏脂病の発生はほとんどみられない(小倉ら 1995)。形成層や材まで傷を与えて接種したため、接種当年は接種時の傷害による傷害樹脂道形成が予想されることから、解剖試料の採取は接種2年目に行った。すなわち、接種翌年の5月20日、7月9日、8月6日に試料を採取して解剖観察を行った。

1) 樹脂流出状況

接種木では、新しい樹脂が観察された部位の数は、接種2年目には接種当年より増加したが、3年目には減少した。樹脂流出量も2年目は1年目と同様に多かったが、3年目は減少した。本病のほとんどない地域においても多量の菌を接種することによって接種当初は発病するが、発病が長期間は継続しない可能性が考えられる。周藤らの一連の接種試験では樹脂流出が継続して何年も続く患部が多かった(周藤 2001)。これは本病被害が生じる地域での接種試験であったためであろう。

2) 傷害樹脂道形成の季節

対照木および菌を接種したが発病しなかった部位では、傷の影響で接種当年にわずかに傷害樹脂道が形成されたが、2年目には形成されなかった。2年目にはじめて顕著な樹脂流出が認められた部位でも、接種当年に発達した傷害樹脂道が形成された。つまり、接種当年に内部では発病し、しかも接種孔が開いていて樹脂流出の道筋があったにもかかわらず樹脂流出が生じなかったことになる。自然の罹病木でも発病部位からまだ樹脂流出が生じていない例は多いと思われる。

顕著な樹脂流出が生じた部位では、5月には2年目の新たな樹脂の流出が認められた。しかし、新たな傷害樹脂道の形成は5月および7月採取の試料ではまだ認められず、8月の試料でようやく認められた(写真-8)。したがって、樹脂道形成につながる刺激は7月中旬以降に生じ、樹脂道

形成が始まると考えられた。それに対し、周藤らの接種試験では、接種1年目(3月接種)の場合には6月に既に成熟した傷害樹脂道が完成しているが、これは大量の接種源を接種するために病徴発現が早まったためと考えられる(周藤ら 1999)。

3) 壊死病斑拡大の季節

漏脂症状を呈した部位の内樹皮の壊死や樹脂のう形成の様子は肉眼でも解剖観察でも自然の被害と同じであった。付傷処理である対照や発病に至らなかった部位では壊死範囲はごく狭く、また2年目以降は拡大しないが、発病部位では壊死斑は大きく広がる。壊死病斑の拡大は2年目の5月に既に認められる場合があったが、盛んになるのは夏期であり、7月および8月の試料でも壊死病斑の拡大は継続していた(写真-8)。なお、この年(1997年)の自然の病患部では1996年と比較して早い時期に壊死斑の拡大が起り、それは本接種試験の場合の時期と一致していた。

接種木における傷害樹脂道形成や壊死斑拡大の季節が自然の罹病木の場合と同じであったことから、接種試験は漏脂病の季節的推移を再現したことになる。さらに、漏脂病の発生がほとんどない地域における接種試験での再現であることから、環境条件ではなく *C. japonica* の樹体内での活動が漏脂病の季節的な症状の推移に大きく影響して

いることが示唆された。病気の進展そのものは *C. japonica* の活動に伴って春期～夏期に起こると考えられる。

7. おわりに

ヒノキ漏脂病罹病木の壊死病斑の拡大は6～10月頃に、傷害樹脂道の形成は6～8月頃に起こる。樹脂流出は5～6月には既に始まっているが、これは前年以前に形成された樹脂道に由来する。病斑内の菌の活動あるいは宿主の反応が活発化して、壊死病斑の拡大や以前に形成された樹脂道からの樹脂流出を促し、さらに新たな樹脂道の形成を引き起こしたと考えられる。

ただし、本病の進展が夏期に起こるとしても、最初の発病の誘因が低温であることは十分考えられる。特に初期の患部には病原菌 *C. japonica* が関与していない可能性があるとなるとなさらである。鈴木ら (1988) は、寒さの刺激によって内樹皮に小規模な壊死斑が生じることがあると述べている。罹病木の内樹皮外層にしばしば認められる小壊死斑の形成が漏脂病の初期病徴の一つであれば、冬期に発病の契機があり、その後成長期に病斑の拡大、外観的な発病につながる事が考えられる。低温等により傷害あるいは局所的な内樹皮の壊死が生じ、そこに外樹皮や内樹皮に定着していた *C. japonica* (周藤 1995) が侵入・感染することはあり得る。もっとも、内樹皮において壊死病斑が拡大することは、傷害周皮が突破されていることであり、本菌は外樹皮に傷がなくても侵入し得る可能性がある。*C. japonica* の接種試験 (有傷) では冬期の接種で発病率が高く患部も大きくなる (Suto 1997) ことから、寒さは単に傷だけではなくヒノキの感受性に影響するかも知れない。小河・後藤 (1999) は、ヒノキ内樹皮の比較膨潤率が1～2月に低下することから、この時期に感受性が高まり菌が侵入・定着するのではないかと考えている。また、*C. japonica* が好低温性であることも関わっているかも知れない。

こうして考えると、冬期に傷ができやすい、あるいは感受性が高まることで *C. japonica* が侵入・定着し、その後は成長期に本菌の活動によって傷害樹脂道の形成や壊死斑の拡大が起こり病気が進展するというのが最もありそうである。こうして一旦発病すると、環境条件が本病に好適なところでは毎年 *C. japonica* の働きで患部の拡大、樹脂流出を繰り返すと考えられる。もちろんこれだけでは単純に解釈できない現象、例えば健全そうに見える内樹皮に認められる樹脂のうなどがあるが、まずは基本的な発病機構を押さえる必要がある。

漏脂病は一旦発病してしまうと治癒させることは困難と考えられるので、被害防止は発病の防止につぎ。発病機構が十分解明されていない現段階では被害防止技術についても確かなことは言えないが、雪や寒さによる傷害は菌の侵入門戸となる可能性、成長のよさは寒さや病原菌に対する感受性を高める可能性があるため、こうした条件を避けることが重要であろう。

引用文献

在原登志男 (2001) ヒノキ漏脂病の発生誘因としての枯れ枝の巻き込み. 森林防疫 50: 114-120.
 在原登志男・齋藤直彦 (2003) ヒノキの枝打ち仕様と漏脂病等の発生状況. 森林防疫 52: 264-270.
 灰塚敏郎・宮崎潤二 (1991) ヒノキ漏脂病について (I). 日林九支研論集 44: 121-122.
 伊藤賢介・小林一三 (1988) ヒノキ生立木・断幹木、スギ生立木におけるスギカミキリの生存率の比較. 99回日林論: 491-492.
 伊藤進一郎・窪野高德・小岩俊行 (2000) 漏脂病初期症状における菌の関与. 中森研 48: 153-154.
 亀山統一・福田健二・鈴木和夫 (1991) ヒノキ漏脂病の病徴進展—解剖学的観察—. 102回日林論: 321-322.
 亀山統一・福田健二・鈴木和夫 (1992) ヒノキ漏脂病の組織解剖学的観察. 森林防疫 41: 151-154.
 Kaneko, S. and Sakamoto, Y. (1993) Biology of *Cryptosporiopsis abietina* on Japanese cypress. Abstracts, 6th ICPP, Montreal, 122.
 Kaneko, S., Sakamoto, Y. and Kiyohara, T. (1996) Biological characteristics of *Cryptosporiopsis abietina* on Hinoki cypress and its antagonistic effect to other microorganisms. Mycoscience 37: 391-399.
 小林一三 (1980) スギ・ヒノキ優良材生産を阻害する害虫—スギカミキリを主体として—. 山林 1157: 23-30.

小林享夫・林 弘子・窪野高德・田端雅進・伊藤進一郎 (1990) ヒノキ漏脂病に関する病原学的ならびに病理学的研究 I 病原菌の探索・分類と病原性. 森林総研研報 357: 51-93.
 小岩俊行・楠木 学・宮下俊一郎・長谷川絵里・小倉健夫 (1996) 隣接するスギ林がヒノキ漏脂病発生に及ぼす影響—特にヒノキカワモグリガの食害傷の影響について—. 日林誌 78: 280-284.
 久林高市 (1990) 対馬に発生したヒノキ漏脂病. 日林九支研論集 43: 129-130.
 久林高市 (1991) 長崎県におけるヒノキ漏脂病 (I)—長崎県北部での発生事例—. 日林九支研論集 44: 123-124.
 久林高市 (1999) 間伐後のヒノキ漏脂病患部数の推移. 日林九支研論集 52: 95-96.
 久林高市・灰塚敏郎 (1995) 九州地方におけるヒノキ漏脂病被害の発生とその要因. 森林防疫 44: 23-29.
 窪野高德・市原 優・兼平文憲・田中功二 (2003) 東北地方のヒバ天然林及び人工林における漏脂病被害実態と被害形態の把握. 東北森林科学会誌 8: 88-93.
 Kuroda, K. (1998) Seasonal variation in traumatic resin canal formation in *Chamaecyparis obtusa* phloem. IAWA J. 19: 181-189.
 Kuroda, K. and Suzuki, K. (1985) Anatomical studies on "rooshi" resinous canker of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). J. Jpn. For. Soc. 67: 63-66.
 楠本 大・福田健二・鈴木和夫 (1997) エスレル処理によるヒノキの傷害樹脂道形成. 108回日林論: 359-360.
 楠木 学・河辺祐嗣・清原友也・堂園安生・橋本平一・倉永善太郎 (1987) ヒノキに漏脂性病害を起こす1要因について. 98回日林論: 523-524.
 三嶋久志 (1979) 宮城県におけるヒノキ造林上の問題点. 日林東北支誌 30: 172-175.
 小河誠司・後藤 晋 (1999) 福岡県におけるヒノキ漏脂病の被害実態と発生要因. 福岡森林林業技七研報 2: 1-13.
 小倉健夫・村松 晋・岸 洋一 (1994) ヒノキ漏脂病の激害林分とその周辺林分の被害状況. 日林関東支論 45: 83-84.
 小倉健夫・寺崎正孝・海老根翔六 (1995) 茨城県におけるヒノキ漏脂病の被害分布. 日林関東支論 47: 91-92.
 扇 大輔・周藤靖雄・河井美紀子 (1999) *Cistella japonica* のヒノキへの接種による漏脂病の発病推移. 鳥根林技研報 50: 17-26.
 佐野信幸 (1993) 静岡県におけるヒノキ漏脂病の被害. 41回日林中部支論: 203-204.
 周藤靖雄 (1995) ヒノキ漏脂病の患部と健全部からの菌類分離試験. 鳥根県林技七研報 46: 1-9.
 Suto, Y. (1997) Etiology of the resinous stem canker of *Chamaecyparis obtusa*: *Cistella japonica* as the causal agent. J. For. Res. 2: 59-65.
 Suto, Y. (1998) Traumatic resin-canal formation

caused by inoculation with *Cistella japonica* in secondary phloem of *Chamaecyparis obtusa*. J. For. Res. 3: 99-102.
 周藤靖雄 (2000) ヒノキ漏脂病の病原学的研究—患部形成に關与する糸状菌についての研究の経緯—. 日林誌 82: 397-406.
 周藤靖雄 (2001) ヒノキ漏脂病菌 *Cistella japonica* 接種罹病木のその後. 森林防疫 50: 237-241.
 周藤靖雄 (2002) ヒノキ漏脂病. 森林をまもる—森林防疫50年の成果と今後の展望, 493pp., 全国森林病虫獣害防除協会, 東京, p.125-136.
 周藤靖雄・井ノ上二郎・扇 大輔 (1996) スギカミキリのヒノキへの植え付け試験. 日林関西支論 5: 139-142.
 周藤靖雄・金森弘樹 (1990) 鳥根県におけるヒノキ漏脂病の被害解析と病因究明. 鳥根林技七研報 41: 31-50.
 周藤靖雄・金森弘樹・井ノ上二郎 (1994) 鳥根県におけるヒノキ漏脂病の被害実態. 鳥根林技七研報 45: 17-25.
 Suto, Y. and Ougi, D. (1999) Symptom development of the resinous stem canker caused by inoculation with *Cistella japonica* onto *Chamaecyparis obtusa*. J. For. Res. 4: 177-182.
 周藤靖雄・扇 大輔・河井美紀子 (1999) *Cistella japonica* を接種したヒノキ樹幹の二次師部における傷害樹脂道形成の経過. 日林誌 81: 258-261.
 鈴木和夫・福田健二・梶 幹男・紙谷智彦 (1988) ヒノキ・ヒノキアスナロ漏脂病の発生機序. 東大演報 80: 1-23.
 田戸裕之・黒田慶子・伊藤進一郎 (1995) 山口県におけるヒノキ漏脂病. 106回日林論: 441-442.
 玉井幸治・矢田 豊・深山貴文・池田武文 (2000) 漏脂病被害林分におけるヒノキ樹体の低温履歴時間の空間変動特性. 日林誌 82: 200-203.
 矢田 豊 (1989) ヒノキ・アテ漏脂病の被害実態に關する研究 (I)—樹脂流出状況の季節変化—. 石川林試研報 19: 13-18.
 山田利博・長谷川絵里・宮下俊一郎・青木 寿 (2000) ヒノキ、ヒノキアスナロ漏脂病罹病木における漏脂病患部と昆虫の食害との関係. 日林誌 82: 141-147.
 Yamada, T., Nagashima, M., Kawaguchi, C., Otsuki, K. and Yanagita, N. (2002) Seasonal resin canal formation and necroses expansion in resinous stem canker-affected *Chamaecyparis obtusa*. For. Path. 32: 213-224.
 Yamada, T., Hasegawa, E. and Miyashita, S.-I. (2003) Resinous stem canker development during the growing season of *Chamaecyparis obtusa* (Hinoki cypress) inoculated with pathogenic fungus *Cistella japonica*. For. Path. 33: 181-189.
 柳田範久・須田俊雄 (1994) ヒノキ漏脂病の被害実態と防除技術に關する調査. 福島県林試研報 26: 99-119.

鳥の歩き方いろいろ

藤田祐樹*

はじめに

本稿では、普段見ているはずだが意外と意識されることの少ない、鳥の歩き方について解説をする。例えば、樹林で作業をしている方々は、鳥類を目にするのは多いことと思うが、そうした機会に鳥類を見て何を考えるだろうか。同じ鳥を見ても、個々人の持っている興味や知識によって、見方、考え方はさまざまである。こうした事実を認識することは、近年はやりの環境教育などの場で動植物を観察する場合にも重要である。動植物を単に眺めるだけでは観察とはいえない。見たものが、バックグラウンドとなる知識と照らしあわせられ、何らかの思考、思索をもたらしたとき、はじめて観察という行為が成立するのである。そのため、どのような知識を持っているかによって、見方、考え方が異なってくるのであろう。本稿では、鳥類の歩き方を具体例として、普段意識せずに多くの人が眺めている鳥の歩き方に、驚くほど複雑多様な世界があることを紹介しよう。そして、ほんの少しの知識があるだけで複雑多様な世界を認識でき、いろいろな発見がありうることを示したい。

さて、鳥類の運動というと、飛翔をまず連想することだろう。確かに、飛翔は鳥類を特徴づける重要な運動である。しかしここでは、「歩く」という運動、すなわち地表面（一部樹上も含める）における運動に注目していく。例えば、ハトの仲間や一部のスズメ目の鳥、シギ、チドリ類など、

採食のために多くの時間、地上を歩いて過ごしている種もたくさんいる。これらの鳥では、それぞれの種の採食方法によって、どうやら特徴的な歩き方が選択されているらしいことが、近年わかってきている。本稿では、こうした鳥の歩き方は、どれほど複雑多様であるか、そして、それらが鳥の生活とどう関わっているかについて、最新の研究成果を踏まえ、解説していく。なお、本稿では「歩き方」を、英語の gait に対応する言葉として用いるが、これは、例えば「走る (run)」のようにいわゆる「歩く (walk)」以外の移動方法も含める言葉であると考えていただきたい。

みんなが知っているホッピングとウォーキング

「鳥類の歩き方には2種類ある」と考えている人は、少なくない。2種類とは、ウォーキングとホッピングと呼ばれる運動である。筆者が行った聞き取り調査では、自然に多少の興味を持っているひとのほとんどが、鳥類のこの2種類の歩き方を、何らかの形で区別していた。この2種類の歩き方には明瞭な違いがあり、ウォーキングでは左右の脚を交互に出して移動する。身近な例をあげれば、ハトやニワトリが行っている。もちろんヒトも、ウォーキングを行っている。一方、ホッピングでは両足をそろえてジャンプする。身近な鳥では、スズメやカラ類などの小型の鳥がホッピングをよく行っている。ハシブトガラスが両方行うということを知っている人も、少なくないだろう。このような2種類の運動を、鳥たちはどうして使っているのだろうか？

この質問にはいろいろな答えかたができるが、明らかな答えのひとつは、ホッピングは速度が比較的速いときに選択される運動であり、ウォーキングは速度が遅いときに選択される運動なのである。ちょうど、私たち人間が、歩いていて（ウォーキングを行って）速度が速くなってくると走り出す（ランニングに切り換える）ことと似ている。実際、ハシブトガラスが両方行うのをよく観察していると、ヒトが近づいたりして逃げるときに、ホッピングをよく行い、ゆっくり歩きながら採食している場合などは、ウォーキングを行っている。一方、スズメなどの小鳥類にホッピングを行う種が多いのは、体が小さいぶんだけ、ある程度の距離を移動するため、いつも体のわりに速く移動しているからだと考えられる。実際、ゼブラフィンチはホッピングをよく行う種だが、ランニングマシンの上で歩かせてみると、相対的に速い速度でしか移動しなかったという (Hayes & Alexander, 1987)。

では、速度の違いだけでホッピングとウォーキングの選択理由が説明できるかという、話はそう簡単ではない。というのも、速度の大きい場合

に行う運動には、ほかにランニングがあるからである。先にも述べたとおり、ヒトは速度が大きくなるとランニングを行うが、ランニングは、ウォーキングのように左右の脚を交互に出す移動方法で、両足が地面から離れる時間がある点が特徴である (図1)。この他にも、運動のエネルギー効率や脚の各関節の動かし方などにもウォーキングとランニングでは多くの違いがあるが (例えば Alexander, 1992)、詳しくは説明しない。ともかく、ウォーキングは相対速度の遅い場合に採用される運動であり、ホッピングとランニングは相対速度が速い場合に採用される運動なのである。

これを踏まえると、先の問題は、「なぜ鳥類には、相対速度が大きいときにホッピングを行う鳥とランニングを行う鳥がいるのだろうか？」と質問するのが正しいのかもしれない。しかし残念なことに、この疑問に関する明確な答えは、今のところ用意されていない。一般的には、鳥類は樹上で枝から枝へ両足をそろえてジャンプして飛び移るので、地上でもそうした運動が行いやすいのだろうと考えられている。その可能性ももちろんあるが、鳥類には脚の各節のプロポジションや体の大

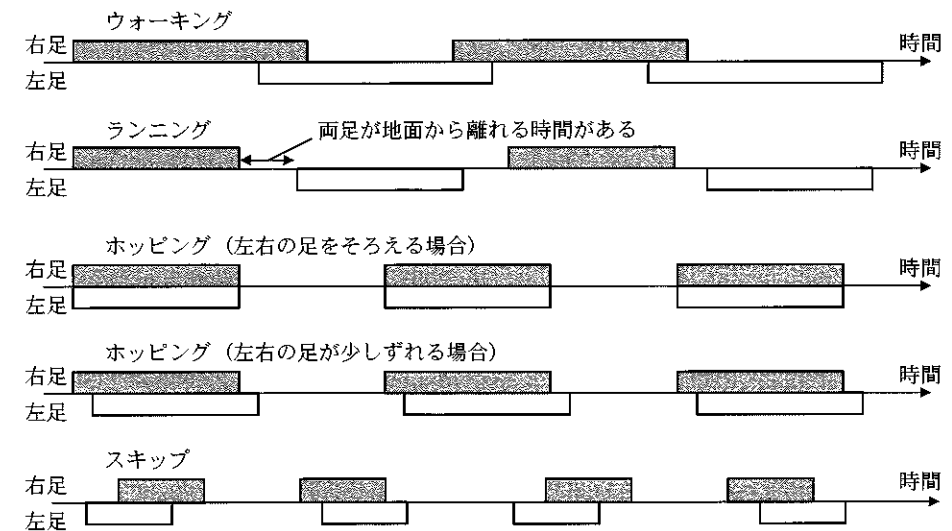


図1 歩き方の説明図。グレーあるいは白の長方形は、それぞれ右、左の足が地面についている時間を示す。藤田 (2004) にスキップの例を加えて転載。

* 東京大学大学院農学生命科学研究科生物多様性科学研究室
FUJITA Masaki

きさ、筋のつきかたなど、まだ明らかにされていない様々な違いがあることだろう。そういった相違点を明確にしたうえで、もういちど先の疑問をきちんと検討していく必要がある。

鳥の歩き方にはどんなものがあるのか？

さて、上記のホッピングに関わる議論でも少し触れたが、鳥類の歩き方は、実は多くの人の考える以上に複雑多様である。既に述べたランニングについては、キジ類や走鳥類などの鳥類は行うことが知られているし (Gatesy & Biewener, 1991; Gatesy, 1999; Reilly, 1999), カササギ (Verstappen, 2000; Verstappen et al., 2000) やカラスの仲間 (Hayes & Alexander, 1987) も行うことが知られている。ただし、鳥類におけるウォーキングとランニングの区別については、実は、先に述べたほど簡単ではない (Gatesy & Biewener, 1991; Gatesy, 1999)。先述のウォーキングとランニングの定義は、ヒトの運動を対象にして定められたものなので、形態の大きく異なる鳥類にうまく適用できないようなのである。具体的には、ヒトの場合にはウォーキングとランニングの区別が明確なのに対し、鳥の場合には、どちらともつかない移行状態とでもいえるような運動をする場合がある。しかし、鳥にもウォーキングとランニングがあることは明らかなので、ここでは深入りせずに他の歩き方を紹介していこう。

参考までに、ヒトも鳥類も2本足であるが、2本足で行う運動には、ウォーキング、ランニング、ホッピングの他に、スキップがある (Minetti, 1998)。スキップは、ヒトの場合でも成人はあまり行わない。動物は一般に、速度に応じて効率の良い運動が選択しているが (Hoyt & Taylor, 1981; Alexander, 1992, 1999), スキップは同じ速度で比較するとランニングに効率で負けるため、選択されないであろう。鳥類もスキップを行うという話もあるが (Minetti, 1998), 一般的な運動とは考えられない。

他には、やや特殊な運動として、キツツキなどの行う木登りがあげられる。この運動については、運動学的な研究がまだ十分でないため、現在、私たちが詳細な研究を進めているところである。しかしながら、既存のいくつかの研究で議論されているように、木登りは脚を曲げる筋肉を主に使う運動である (Stolpe, 1932; Spring, 1965; Norberg, 1986)。他の運動は、脚を伸ばすことで体を前上方に蹴り出して移動することになるが、木登りではジャンプの前に、爪を樹幹にひっかけて脚を曲げることで体を樹幹に近づける動作が必要になる (Spring, 1965; Norberg, 1986)。そのため、キツツキ類やキバシリ、オニキバシリといった樹幹利用者では、爪が大きく湾曲してひっかかりやすい形態をしており (Norberg, 1986; Bock, 1999), 脚を曲げるための筋肉が発達しているなどといった形態的特徴が共通して認められている (Moreno, 1991; Raikow, 1993, 1994)。こういった点を考慮すると、木登りは、両脚を同時に前に出すという点ではホッピングに似ているものの、運動としては異なった特徴を持っていると考える必要がありそうである。

さらには、ゴジュウカラなども垂直面を移動することはよく知られているが、そのさいにウォーキングのように脚を交互に出すという報告もある (Daanje, 1951)。ただし、私たちが飼育下でゴジュウカラの運動を観察した限りでは、キツツキ類などと同じように脚を同時に出してジャンプする運動のみを行っていたため (未発表), 先述の報告については、議論の余地があると考えている。一方で、例えば南米にいるイワシャコの仲間は、オーバーハングした斜面をはばきながら脚を交互に出して登っていく (Dial, 2003) ことを考えると、ゴジュウカラもそのような運動を行うのかもしれない。

以上に述べたように、鳥類の歩き方には、ホッピング、ウォーキング以外にもいろいろな歩き方があることがお分かり頂けたことだろう。ところ

が、鳥類の歩行は、ここまで述べた以上に複雑である。というのも、ウォーキングやホッピングを、さらに細かくわけることができるからである。例えば、ウォーキングの場合には、ハトやニワトリなどに見られるように、首を振りながら歩く様式がある。一方、カモ類などは首を振らずに体を左右にゆらしてヨチヨチと歩いている。後で詳しく説明するが、こうした二種のウォーキングは、運動としてはかなり異なることがわかってきている。ホッピングにも、スズメのように両足を同時につく様式と、カラスなどが行うように左右の足をずらしてつく様式がある (図1; Hayes & Alexander, 1987)。こうした分類は、研究が進むともっと細かく厳密なものになっていくかも知れないが、とりあえずここでは、一般的にも興味のもたれている歩行と首振りの関係を中心に、ウォーキングの多様性を見ていくことにしよう。話をわかりやすくするため、まず首振りの理由に関する研究を紹介し、その後、首振りと歩行の関係について解説していくことにする。

ハトが首を振って歩くわけ

先述のとおり、鳥類のウォーキングには、ハトやニワトリなどが行うような首を振って歩く歩行 (以下、首振り歩行) と、カモやカモメなどに見られる首振りを伴わない歩行 (非首振り歩行) がある (Daanje, 1951)。ちなみに、セキレイは歩くときに尾を振るといふ報告もあるが (Daanje, 1951), 筆者の観察した限りでは、セキレイは立

ち止まっているときに尾を振り、歩くときにはハトと同じように首を振っている。歩くときに尾をびよびよこと動かすのは、むしろパンなどクイナの仲間によく観察される。

話を首振りに戻すが、「ハトなどが歩くときになぜ首を振るのだろうか?」といった疑問を、多くの人々が持っているようで、筆者も何度か取材をうけたことがある。首振りに関する最初の科学的な研究は、Danlup & Mowrer (1931) によるものである。彼らは、当時最新式の連続写真撮影器を用いて、一秒間に30コマという速度で、ハトが歩行する様子を側面から撮影し、その動きを詳細に観察した。余談になるが、最近の一般的なビデオカメラでは、一秒間に60コマを撮影するのが一般的である。それには満たないものの、首振りを観察するには、30コマ/秒という撮影頻度は十分な精度であり、当時としては最高水準であったことだろう。

それはさておき、連続撮影をした結果、首振りは、ハトが歩行時に頭部を停止させることで生じていることがわかった (図2; Dunlap & Mowrer, 1930)。結論から言えば、この理由は、ヒトや他の哺乳類の眼球運動に対応する動作を、首を動かすことで行っているのである (Wallman & Leterrier, 1993)。眼球運動というのは、文字通り眼球の動きのことであるが、動いている景色や物を目で追っているときの眼球運動を観察してみると、実に特徴的な動きかたをする。物や景色の動きに合わせて、眼球を比較的ゆっくり動かし、ある程

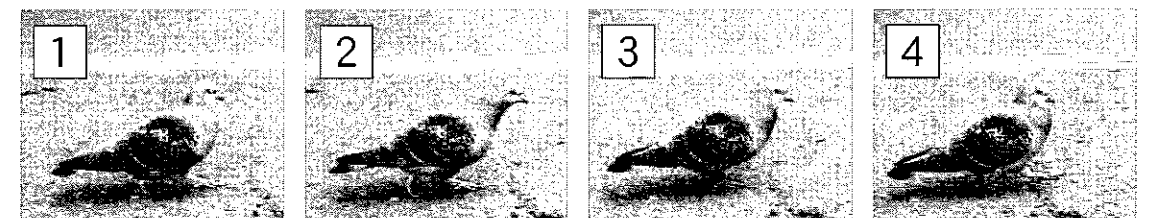


図2 ハトの歩行写真。1から2は首を伸ばして頭部を前方に移動させている。2から4では、頭部を固定して、体が前に移動するのにしたがって、首を縮めている。背景にあるタイルの線と比較すると頭部の固定されている様子がわかる。藤田 (2004) から転載。

度動かすと、突然、見る方向をすばやくかえ、再び新たな目標物をゆっくりとした眼球の動きで追うのである。このような眼球運動は、ヒトや哺乳類では一般的であるが、鳥類ではあまり行われないうのである (Wallman & Leterier, 1993)。

首振りが、眼球運動の代替動作だとすると、眼球運動にはどのような意味があるのだろうか。それは、目標物を追うことで、網膜に映る映像のぶれをなくす(あるいは問題ない程度に小さくすること)である。眼球内には、網膜という視細胞でできた膜がある。これが瞳孔からレンズを通して入ってきた光(映像)を感知して興奮することで、脳に視覚刺激が伝わる。ところが、この入射光がある程度定まっていなくて、ちょうどピンぼけ写真のように網膜に結ぶ映像がぶれてしまうことになり、すると我々は、うまく物を見ることができないようなのである。そこで、景色や目標物を目で追って、入射光を定め、視線を変える場合には短時間に一気に方向を変え、その間は物を認知しないようになっているのである。

以上の視覚的機能を踏まえたうえで、首振りを考え直してみよう。多くの鳥類は、目が横向きについている。すると、移動にともない、視軸に対してほぼ直角の方向に、景色が移動することになる。そのため、景色をきちんと見るためには、頭部を外界に対して固定して景色を追い、見る場所を変更する際には、一気に首を前に出すことになる。頭部を固定して景色を追っている間も、体のほうはほぼ一定速度で移動していくために、体と頭部の位置関係が変わり、それに応じて、首を縮めていく必要がある。首をある程度まで縮めると、今度は前に伸ばさなくてはならず、このときに見る場所を変更することになる。こうして、移動に伴い、頭部を固定して景色を見るフェーズと首を前に出すフェーズとを交互に繰り返す事が、鳥の歩行時の首振りなのである。

このような事実を最初に明らかにしたのは、先に述べた Dunlap & Mowrer (1930) である。彼

らは、ハトの歩行において頭部が固定するフェーズがあることだけでなく、ニワトリを手に持って移動させると、頭部をなるべく固定しておこうとするをも観察し、これらの動作が視覚と関連している可能性を指摘している。この首振りとは視覚の関連を決定的に示したのが、Freedman (1975) である。彼は、首振りを引き起こす原因として、視覚刺激、内耳の平行感覚器への刺激、歩行動作による刺激、の三つを考えた。そして、ジュズカケバトを箱の中にいれ、箱の壁を移動させる(視覚刺激のみが与えられる)場合、ハトを箱ごと移動させる(内耳への刺激のみが与えられる)場合、ハトが歩くと箱の床の足下部分のみが動く(歩行動作のみが与えられる)場合など、複数の条件下において、ハトが首振りを行うかどうかを観察した。その結果、ハトが首振りを行うためには、視覚刺激が与えられれば必要十分であることがわかったのである (Freedman, 1975)。Frost (1978) も、ランニングマシンの上でハトを歩かせ、歩行速度とランニングマシンの速度が一致しているとき、すなわち鳥が歩いているが、景色は鳥に対して動いていないときには、首振りが認められなかったことを報告している。これらの研究以後、鳥類の首振りは視覚と関連した運動であるということが、広く認識されるようになったのである (Wallman & Leterier, 1993)。

首振りとは歩行の関係

これらの結果は、首振りとは歩行とが関係しているという一般的な予想に反するものと捉えられたせいか、以後、首振りは視覚と関連した動作であり、歩行とは関係がないと考えられるようになった。しかし、事態はそう単純ではない。図3は、ドバトの歩行における体の各部の動きを座標化したものであるが、一步につき一回、目(頭部)を停止させていることがわかる。このような首振りとは歩行動作の一致は、両者に何らかの関連があることを示すものである。Dagg (1987) は、この

事実を指摘した数少ない研究者の1人である。彼女は、ギンカモメの歩行を調べた論文の中で、首振りについても多くの字数を割いており、そのなかで、首振りが重心を前方に移動させ、歩行を安定させる働きがある可能性を指摘した (Dagg, 1987)。

このような可能性は、歩行の力学的観点からは十分ありうるものの、その後の研究で注目されることはなかった。そこで私は、ドバトにおいて歩行時の重心移動を調べ、この仮説を検証した (Fujita, 2002)。ドバトの遺体から歩行姿勢と重心位置の関係を計測し、ビデオ映像から解析した運動データと合成することにより、歩行姿勢と重心移動の関係を解析した。その結果、Dagg (1987) の言うような首振りによる重心移動の影響はきわめて小さいものの、首振りのタイミングは姿勢および重心位置と関連した特定のパターンを持っていることがわかった。具体的には、片脚

立ちの期間で、かつ重心が足の指示面上に乗っているときに、頭部を停止させていたのである (図4)。このようなタイミングで頭部を停止させると、片脚立ちの期間に視覚や内耳平衡感覚器からの刺激が安定するため、歩行の安定性が増すと考えられる (Fujita, 2002)。

念のため、首や脚の長さといった身体プロポーションがドバトとは大きく異なるコサギにおいても同様の研究を行ったところ、ドバトと同様に首振りとは重心移動の関係があることを確認した (図5)。さらに、首の伸展速度と重心移動速度の変化周期をも調べてみると、重心移動速度が大きく変化するとき、すなわち、脚で蹴り出し力を大きく加えているときに、首を大きく前方に伸ばし、頭部を前に移動させていた。このようなタイミングで首を伸ばすと、蹴り出しによる体のぶれを打ち消す働きがあり、歩行の効率がよくなる可能性も考えられる (Fujita, 2003)。

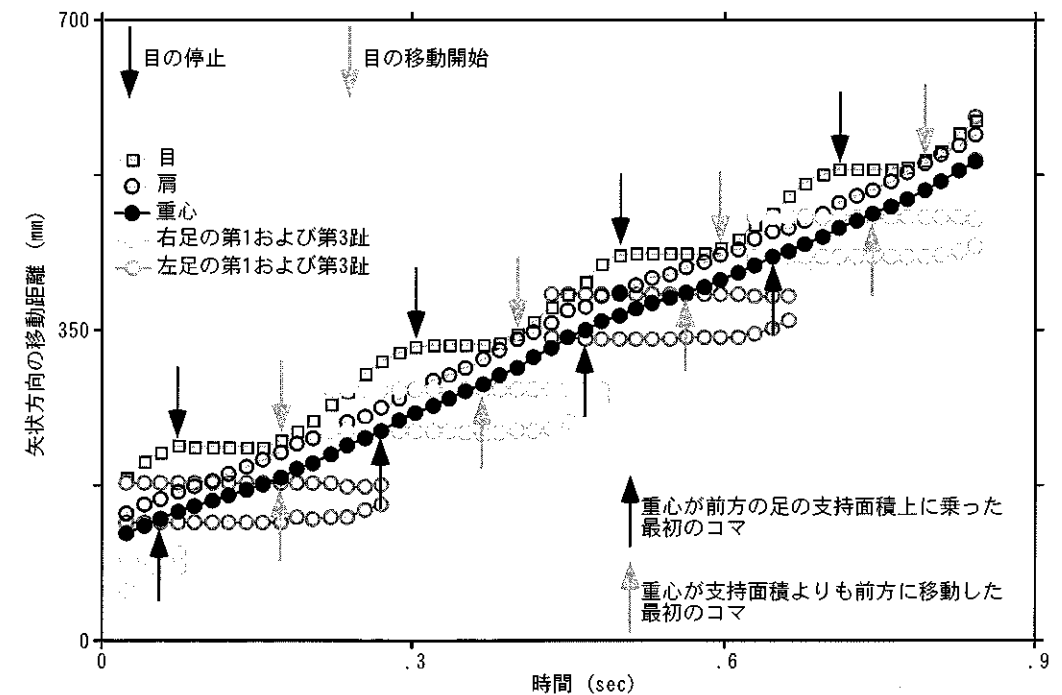


図3 ドバトにおける歩行時の体各部と重心の移動の一例。グレーに塗った部分は両足が地面に接触している両脚支持期を示している。Fujita (2002) より改変して転載。

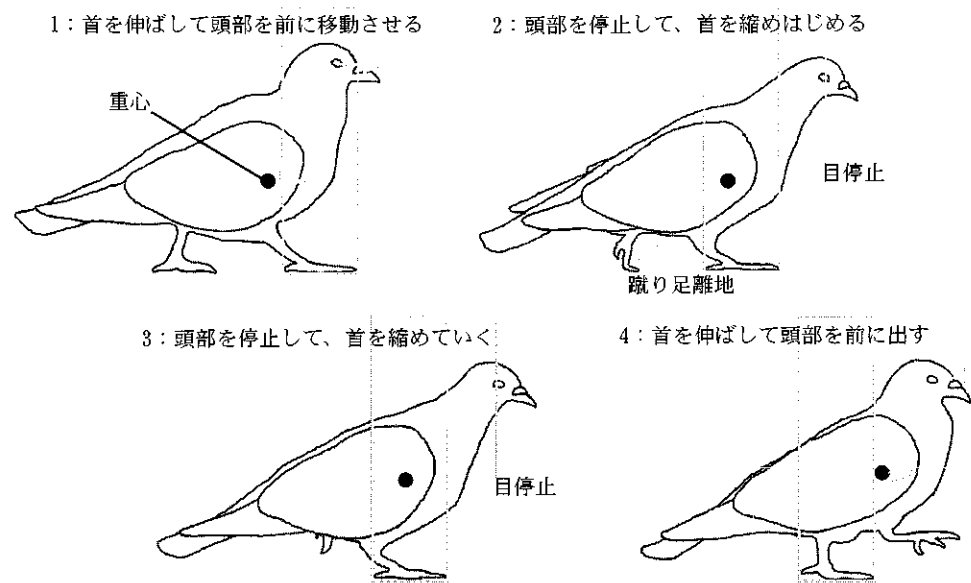


図4 ハト歩行時の体と重心の移動の模式図。矢印は、目(頭部)や重心、足が移動していることを示し、グレーの長方形の中に重心がある場合、片足の支持面上に重心が乗っていることを意味する。Fujita (2002) より改変して転載。

上記の研究結果から言えることは、首振りが見覚と関連した動作であっても、それを歩行時に行う場合には、歩行とも関連のあるタイミングで行われるということである。これは、もっともらしいことであり、例えばヒトが手を振るタイミングに特定の振りやすい振り方があることと似ている。場合によっては、ヒトは手を振らずに、あるいは、まったく違う振り方で手を振って歩くこともできる。しかし、無意識に行う場合には、特定の振り方が振りやすい。こういった現象は、歩行自体の力学的安定性、効率性、運動としての神経生理学的な安定性などから決まってくるというのが、近年の一般的な考えである。

首振り歩行と採食行動の関係

さて、いくらか不明瞭な点はまだあるものの、首振りは視覚と関連しており、歩行時には歩行の安定性と関連している可能性があることを紹介してきた。非首振り歩行を行う種がなぜいるのかという問題を、次に考えてみよう。例えば、カモ類

やカモメ類、チドリ類などが非首振り歩行を行うという報告がある(Daanje, 1951; Dagg, 1987)。いずれも一般的な鳥類であり、カルガモの行進などはニュースになったこともあり、その歩く様子を目にしたことのある人は決して少なくないはずである。にもかかわらず、非首振り歩行を行う鳥についての知識があまりないのは、単にそれが私たちの注意をひかないからであろう。概して、特徴的な行動や運動は認知されやすいが、そうでないものは意識に上らないものである。一般的にはそれがかまわない。しかし、学問的観点から首振りの原因を考察するとなれば、話は別である。首振りを行わない鳥がいるのなら、それらの鳥は、どうして首を振らないのかを考える必要がある。もし、現在までの仮説でそれが説明できないとしたら、それだけでは不十分ということであり、新たな仮説を提示する必要がある。Dagg (1987) は、こうした考えに基づいて、48種の鳥類を、首振り歩行をするグループとしないグループに分類し、首振りグループには種子などを食物とした鳥

が多い、非首振りグループには水鳥が多い、などといったいくつかの報告を行っている。

こうした観察報告は、鳥類に首振り歩行を行う種と非首振り歩行を行う種がいる理由を明らかにするうえで、きわめて重要である。しかし残念なことに、Dagg (1987) の観察は、観察例が少なく、観察対象となった鳥類の行動がどうであったかなどの付加的情報が欠落しているため、いくつかの種では、報告が正しいかどうか疑問が持たれ

る。例えば、彼女の観察では、クロサギやセイタカシギが非首振りグループに分類されていたが、私の個人的な観察では、これらの種はむしろ首振り歩行をするのが一般的であると思われた。そこで、より詳細な情報を集めるため、私たちはサギ類およびセイタカシギにおける歩行と首振りについて、路面状況、採食行動、歩行速度などがどう影響するかを調べた(Fujita & Kawakami, 2003)。その結果わかったことは、まず、サギ類の少な

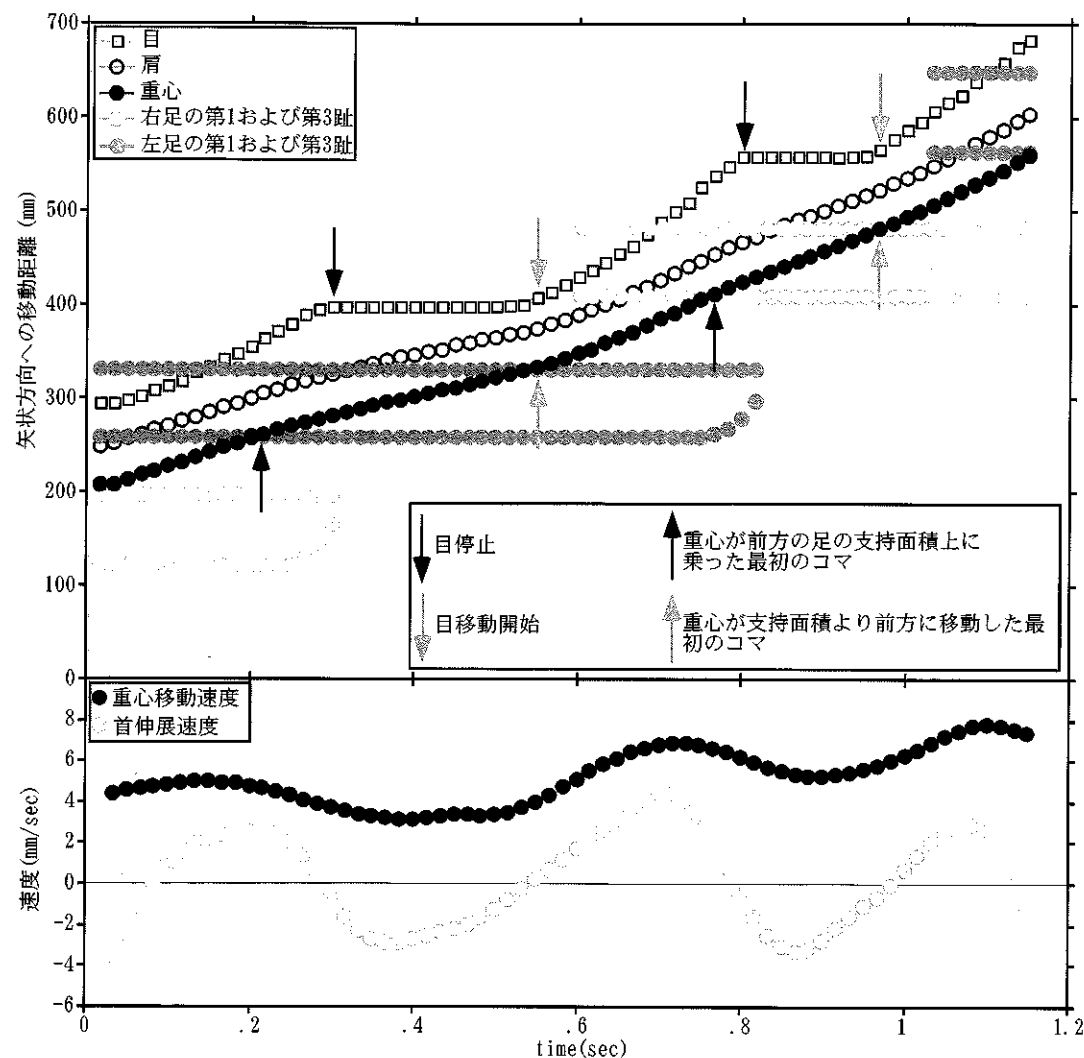


図5 コサギにおける歩行時の体各部と重心の移動の一例。上段：歩行時の体の移動と重心位置との関係。下段：重心の移動速度と首の伸展速度。上下のグラフは時間的に対応している。いずれにおいてもグレーに塗った部分は両脚支持期であることを示す。Fujita (2003) より改変して転載。

くとも一部の種では、首振り歩行と非首振り歩行をどちらも行うということであった。これは、先行研究 (Daanje, 1951) とも一致する。セイタカシギについても、やはり首振り歩行をすることが一般的であった。Dagg (1987) の報告も考慮すると、セイタカシギでも首振り、非首振りの両方を行うことがあるのかもしれない。十分な観察をしないと首振り、非首振りのどちら (あるいは両方) を採用するかは、きちんと分類できないということが、この結果から言える。

また、こういった両方を行う種で、どういう状況の時に首振りを行い、どういう状況のときに行わないのかという情報を整理することが、首振りの行動学的ないし適応的意義を考察するうえで、必要なプロセスであろう。私たちの結果では、どうやら採食行動を行っていない場合には、歩行速度にかかわらず非首振り歩行を行うことがあるようだった。歩行速度の速い場合にも、非首振り歩行になることがわかった。例えばハトでも、高速度になると首振りを行えなくなることが知られている (Green et al., 1998)。同じように首振りを行える限界の歩行速度というものが、サギ類や他の鳥にもあることは十分考えられる。

ともかく、採食行動の有無が首振りを行うかどうかと関連している可能性があることは、首振りの行動学的意義を考えるうえで、重要な所見である。Dagg (1987) は「首振りを行う鳥には、種子食の種が多い」と、食物そのものが関連している可能性を指摘している。このような指摘も、実は食物が共通していると、必然的に採食方法も類似してくるからではないか考えられる。では、どのような採食方法かといえば、首振り歩行をする鳥を見るとわかるように、歩きながら足下の比較的近いところにある食物を探して、採食するという方法である。首振りがそもそも視覚と関連した動作であるということを考えても、この説明に矛盾はない。ここから先はまったくの想像になるが、例えば視力が違う場合や、見ている場所が違う場

合には、採食方法が異なり、それと関連して首振りを行ったり行わなかったりすることも考えられる。今後は、採食方法と首振りの関連をひとつの仮説として、検証していく必要があるであろう。

首を振らない鳥の歩行はどんなか？

ところで、先に首振りが歩行時に行われる場合には、安定性を高める働きがあるという仮説を提示したわけだが、すると、首振りを行わない鳥類では、歩行が不安定なのだろうか。この点は、少々難しい質問であるが、おそらく別の安定化戦略をとっているのではないだろうか。例えば、首振りを行う鳥類と行わない鳥類で歩行を比較した結果、歩き方がかなり違うことがわかってきている (Dagg, 1987; Abourachid, 2000, 2001)。歩き方が違うというのはどういうことだろうか。

歩き方の特徴を調べる場合には、もっとも簡単でよく行われている方法は、歩行速度を大きくする場合に、一步の長さを大きくするか、脚の回転数を大きくするかを調べる方法である。歩行速度を大きくするためには、歩幅 (運動学では歩長という) を大きくしてもよいし、脚の回転数を大きくして (運動学では歩調を大きくするという) もよいことは簡単に理解できると思うが、実際には、私たちは速度を高める場合には、この両方を大きくする。しかし、よくよく調べてみると、どちらをより大きくするかは、個人差がある。個人差がなぜ決まるのかについては、脚の長さや筋力や性格といった、いろいろな原因が影響していると思われるが、ここでは詳しく考えないでおこう。こうした歩長と歩調のどちらをより大きくするかという戦略の違いが、実は種間にも見られるようなのである。

例えば鳥類の例を紹介すると、キジ目のいろいろな大きさの種と走鳥類でこの戦略を比較すると、小型の種ほど脚の回転数を高めて速度を大きくする (Gatesy & Biewener, 1991)。また、おおよそ同じサイズの鳥でも、カモの仲間は、キジ類に

比べて短い歩幅で、回転数を大きくして速度を高める傾向がある (Abourachid, 2000, 2001)。これらの理由は、実はあまりよくわかっていない。例えば、サイズによって違う原因としては、相対的な脚の各節のプロポーションが違うことが考えられる (Gatesy & Biewener, 1991)。カモ類に関しては、泳ぐことへの適応が、歩行へも影響を与えている可能性もある (Abourachid, 2000, 2001)。しかしながら、これらの仮説を十分検証するような研究は、今のところ行われていない。

個人的には、首振りを行うか否かが歩行の安定性に影響し、その結果歩き方に変化が現れている可能性があるのではないかと考えている。例えば、首振りによって歩行の安定性が高まれば、ウォーキングのさいに地面をしっかり蹴ることができ、一步の長さが長くなるかもしれない。例えば、ニワトリのヒヨコでは首振りの大きさと一步の長さに相関があるという報告もあり (Muir & Chu, 2002)、こうした可能性も十分考えられる。いずれにせよ、先述の仮説も含めて、どれが正しいのか検証するような研究を計画していく必要がある。

終わりに

以上、鳥の歩き方について長々と解説をしてきたように、たかが鳥の歩き方とはいえ調べてみると予想外に複雑多様な運動がある。それは、長い年月をかけて鳥の仲間が多様な環境に適応してきた証でもある。おそらく複雑に変化しながら決定されてきた多様な運動様式が、具体的にどのような歴史を持っていたのか。こうした問いに答えるには、まずどのような運動があるのかを正確に理解し、それらの違いを明確にした上で、ひとつひとつの意味や役割を丁寧に考えていく必要がある。ここでは鳥の歩き方に限って、そのプロセスを解説してきたが、このような作業は、博物学からずっと続く生物学の長い歴史の中で、さまざまな対象に対して続けられてきたのである。

このような研究は、経済的観点からみるとなん

の役にも立たない研究である。しかしそこには、金銭的価値では決してはかりきれない、知的好奇心の脈がある。ひとつのトピックとして解説してきた首振りの問題に限っても、決して少なくない人々が日常的な観察を通して興味を持っている問題である。そうした日常的な疑問に、きちんと丁寧に答えを用意することは、科学の重大な役割のひとつである。近年、こうした「趣味的な」研究は、お金の無駄遣いと捨て置かれる傾向が、日本では強い。しかしながら、こうした研究の蓄積は、知的好奇心の充足と育成に結実するものであり、流れをたつことなく、継続、発展させていくべきである。

引用文献

- Abourachid, A. 2000. Bipedal locomotion in birds: the importance of functional parameters in terrestrial adaptation in Anatidae. *Can. J. Zool.* 78: 1994-1998.
- Abourachid, A. 2001. Kinematic parameters of terrestrial locomotion in cursorial (ratites), swimming (ducks), and striding birds (quail and guinea fowl). *Comp. Biochem. Physiol. A* 131: 113-119.
- Alexander R. McN. (1992) *The Human Machine*. Natural History Musium Publication, London.
- Bock, W. J. 1999. Functional and evolutionary morphology of woodpeckers. *Ostrich* 70(1): 23-31.
- Daanje A. 1951. On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour* 3: 48-98.
- Dagg A. I. 1977. The walk of the Silver gull (*Larus novaehollandiae*) and of other birds. *J. Zool. Lond.* 182: 529-540.
- Davies M. N. O. and Green P. R. 1988. Head-bobbing during walking, running and flying: relative motion perception in the pigeon. *J. Exp. Biol.* 138: 71-91.
- Dial K. P. 2003. Wing-assisted incline unning and the evolution of flight. *Science* 299: 402-404.
- Dunlap K. and Mowrer O. H. 1930. Head movements and eye functions of birds. *J. Comp. Psychol.* 11: 99-113.
- Friedman M. B. 1975. Visual control of head movements during avian locomotion. *Nature* 225: 67-69.
- Frost B. J. 1978. The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon. *J. Exp. Biol.* 74: 187-195.

- Fujita M. 2002. Head bobbing and the movement of the center of gravity in walking pigeons (*Columba livia*). *J. Zool. Lond.* 23 : 373-379.
- Fujita M. 2003. Head bobbing and the body movement of little egrets (*Egretta garzetta*) during walking. *J. Comp. Physiol. A* 189 : 53-58.
- Fujita M. and Kawakami K. 2003. Head-bobbing patterns, while walking, of Black-winged Stilts *Himantopus himantopus* and various herons. *Ornithol. Sci.* 2 : 59-63.
- 藤田祐樹 2004a. ハトが歩くときに首を振るわけ。森の鳥を楽しむ101のヒント。日本林業技術協会編。東京書籍。
- 藤田祐樹 2004b. ホッピングとウォーキングは何が違う？。森の鳥を楽しむ101のヒント。日本林業技術協会編。東京書籍。
- Gatesy S. M. 1999. Guineafowl hind limb function I: Cineradiographic analysis and speed effects. *J. Morphol.* 240 : 115-125.
- Gatesy S. M. and Biewener, A. A. 1991. Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J. Zool. Lond.* 224 : 127-147.
- Green P. R., Davies M. N. O. and Thorpe P. H. 1998. Head-bobbing and orientation during landing flights of pigeons. *J. Comp. Physiol. A.* 174 : 249-256.
- Hayes G. and Alexander R. McN. 1983. The hopping of crows (*Corvidae*) and other bipeds. *J. Zool. Lond.* 200 : 205-213.
- Hoyt D. F. and Taylor C. R. 1981. Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292 : 239-240.
- Minetti A. E. 1998. The biomechanics of skipping gaits: a third locomotion paradigm? *Proc. R. Soc. Lond. B* 265 : 1227-1235.
- Muir G. D. and Chu, T. K. 2002. Posthatching locomotor experience alters locomotor development in chicks. *J. Neurophysiol.* 88 : 117-123.
- Moreno E. 1991. Musculature of the pelvic appendages of the treecreepers (Passeriformes: Certhiidae): myological adaptations for tailsupported climbing. *Can. J. Zool.* 69 : 2456-2460.
- Norberg R. A. 1986. Treecreeper climbing; mechanics, energetics, and structural adaptations. *Ornis Scandinavica* 17 : 191-209.
- Raikow R. J. 1994. Climbing adaptations in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Dendrocolaptinae). *Condor* 96 : 1103-1106.
- Raikow R. J. 1993. Structure and variation in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptinae). *Zool. J. Linn. Soc.* 107 : 353-399.
- Reilly S. M. 2000. Locomotion in the Quail (*Coturnix japonica*): The kinematics of walking and increasing speed. *J. Morphol.* 243 : 173-185.
- Spring L. W. 1965. Climbing and pecking adaptations in some north American woodpeckers. *Condor* 67 : 457-488.
- Stolpe M. 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vogel. *Journ. f. Ornith.* 80 : 161-247.
- Verstappen M. and Aerts P. 2000. Terrestrial locomotion in the Black-billed Magpie. I. Spatio-temporal gait characteristics. *Motor Control* 4 : 150-164.
- Verstappen M., Aerts P. and Damme R. V. 2000. Terrestrial locomotion in the Black-billed Magpie: Kinematic analysis of walking, running and out-of-phase hopping. *J. Exp. Biol.* 203 : 2159-2170.
- Wallman J. and Letelier J. C. 1993. Eye movements, head movements, and gaze stabilization in birds. In Zeigler HP & Bischof HJ (eds) *Vision, Brain, and Behavior in Birds.*, pp245-263. The MIT Press, Cambridge, MA.

禁 転 載

林業と薬剤 Forestry Chemicals (Ringyou to Yakuzai)

平成16年9月20日 発行

編集・発行/社団法人 林業薬剤協会

〒101-0032 東京都千代田区岩本町2-18-14 藤井第一ビル8階

電話 03(3851)5331 FAX 03(3851)5332 振替番号 東京00140-5-41930

印刷/株式会社 スキルブリネット

定価 525円

松枯れ防止に関するホームページ
www.greenguard.jp

樹幹注入剤で唯一 原体・製品ともに 「普通物」「魚毒性A類」

..だから安心

松枯れ防止・樹幹注入剤
グリーンガード®・エイト
Greenguard® Eight

ファイザー株式会社
 〒151-8589 東京都渋谷区代々木3-22-7
 農産事業部 TEL (03) 5309-7900

安全、そして人と自然の調和を目指して。

幅広い適用害獣

ノウサギ、カモシカ、そしてシカに忌避効果が認められた初めての散布タイプ忌避剤です。

散布が簡単

これまでに無いゾル剤で、シカ、ノウサギの樹幹部分の皮剥ぎ被害に予防散布が行えます。

長い効果

薬液は素早く乾燥し、降雨による流亡がなく、食害を長期にわたって防止します。

安全性

有効成分のジラムは、殺菌剤として長年使用されてきた低毒性薬剤で普通物です。



野生草食獣食害忌避剤

農林水産省登録第17911号

ユニファース水和剤

造林木を野生動物の食害から守る

販売

DDS 大同商事株式会社

本社/〒105-0013 東京都港区浜松町1-10-8 野田ビル
☎03-5470-8491

製造

株式会社日本クリーンアンドガーデン

カタログのご請求は、上記住所へどうぞ。

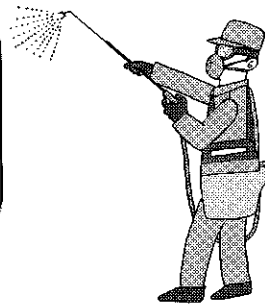
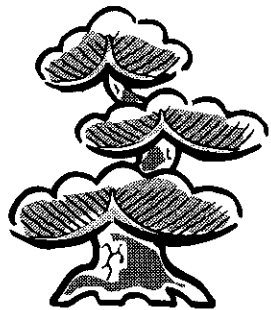
松の葉ふるい病の防除に!!!

ドウグリン 水和剤

効果が高く、調合の手間もいらず、しかも最も薬害の少ない銅剤です。

使用方法

1,000倍
新葉生育期と9月頃
10~15日おきに3回ずつ散布



アグロ カネショウ株式会社
東京都港区赤坂4-2-19

新発売

新しいマツノマダラカミキリの後食防止剤

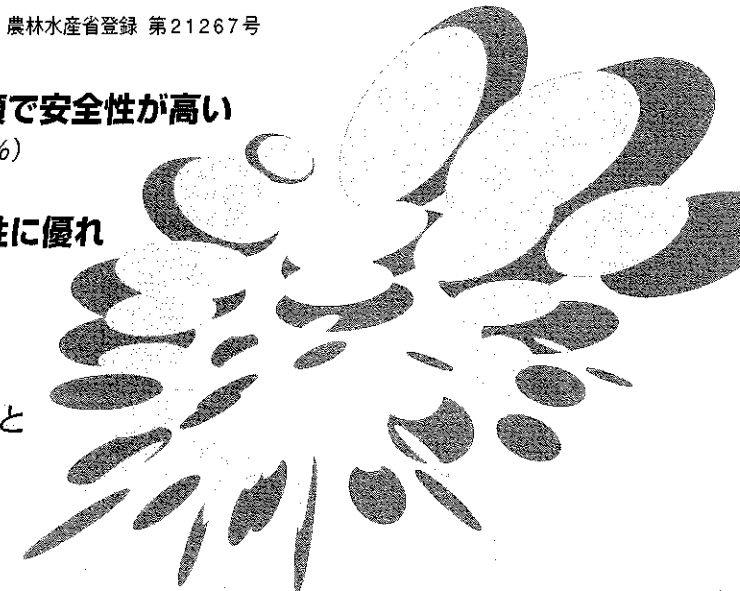
殺虫剤 **モリエート[®]sc**

農林水産省登録 第21267号

有効成分は普通物・A類で安全性が高い
(クロチアニジン水和剤 30.0%)

1,000倍使用で希釈性に優れ
使いやすい
(水ベースの液剤タイプ)

低薬量で優れた殺虫効果と
後食防止効果を示し、
松枯れを防止します。



製造：住友化学工業株式会社 販売：サンケイ化学株式会社 ヤシマ産業株式会社

林野庁補助対象薬剤

新しいマツノマダラカミキリの後食防止剤

マツグリーン[®]液剤

農林水産省登録第20330号

新発売

林野庁補助対象薬剤

普通物で使いやすい

マツグリーン[®]液剤2

農林水産省登録第20838号

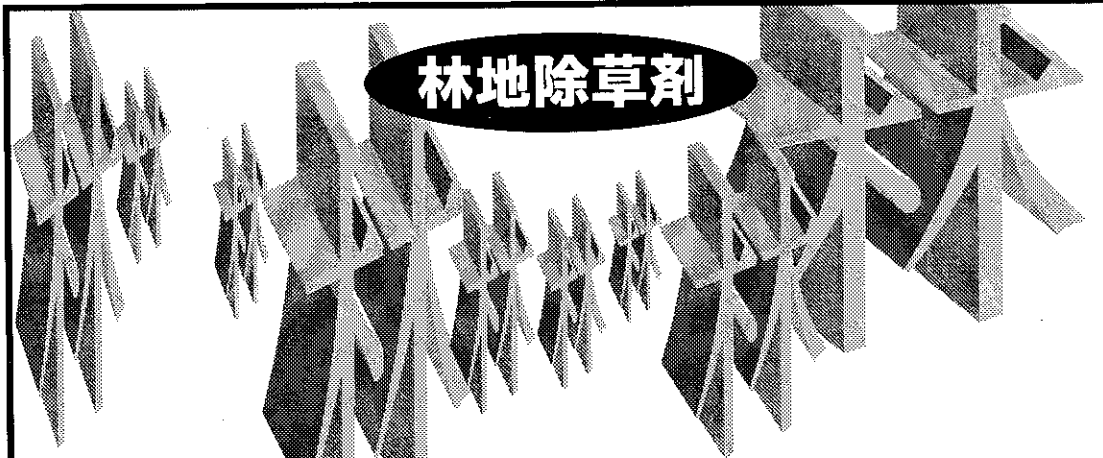
- マツノマダラカミキリ成虫に低薬量で長期間優れた効果があります。
- 使いやすい液剤タイプで、薬液調製が容易です。
- 散布後、いやな臭いや汚れがほとんどなく、薬液飛散による車の塗装や墓石の変色・汚染がほとんどありません。



株式会社 ニッソーグリーン

〒110-0005 東京都台東区上野3丁目1番2号 TEL. (03) 5816-4351
●ホームページ <http://www.ns-green.com/>

林地除草剤



すぎ、ひのきの下刈りに。

シタガリン[®] T 粒剤

製造 株式会社 **イスデー・イスバイオテック** 販売 丸善薬品産業株式会社 大同商事株式会社

多目的使用(空中散布・地上散布)が出来る

スミパイン[®] 乳剤

樹幹注入剤 **グリーンガード[®]・エイト**
メガトップ^{*} 液剤

伐倒木用くん蒸処理剤

キルパー[®]

マツノマダラカミキリ誘引剤

マダラコール[®]

林地用除草剤

ザイト[®] 微粒剤

スギノアカネトラカミキリ誘引剤

アカネコール[®]



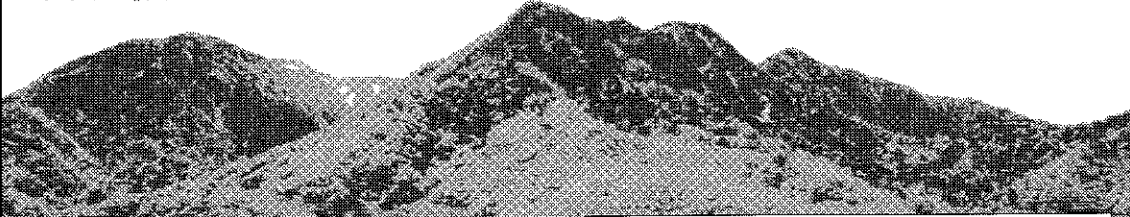
サンケイ化学株式会社

〈説明書進呈〉

本社 〒891-0122 鹿児島市南榮2丁目9 TEL (099)268-7588
東京本社 〒110-0015 東京都台東区東上野6丁目2-1 信興上野ビル TEL (03)3845-7951(代)
大阪営業所 〒532-0011 大阪市淀川区西中島4丁目5-1 新栄ビル TEL (06)6305-5871
九州北部営業所 〒841-0025 佐賀県鳥栖市首根崎町1154-3 TEL (0942)81-3808

緑豊かな未来のために

人や環境にやさしく、大切な松をしっかりと守ります。



マツノマダラカミキリに高い効果

新発売 〔普通物〕

エコワン3 100~200倍希釈
フロアブル
(チアクロプリド水和剤3%)

農林水産省登録 第20897号



エコワンフロアブル 1500~3000倍希釈
(チアクロプリド水和剤40.0%)

農林水産省登録 第20896号

バイエルクロップサイエンス株式会社

エンバイロサイエンス事業本部 緑化製品部
〒106-8572 東京都港区高輪4-10-8 ☎ 03-3280-9379

Bayer Environmental Science

井筒屋化学産業株式会社

本社/熊本市花園1丁目11番30号
〒860-0072 TEL.096-352-6121(代) FAX.096-353-5083

野生獣類から大切な
植栽木を守る

ツリーセーブ
ヤシマレント
ヤシマアンレス

蜂さされ防止

ハチノックL(巣退治)
ハチノックS(携帯用)

大切な日本の松を守る
ヤシマの林業薬剤

ヤシマスミパイン乳剤
グリーンガードエイト
パークサイドF
ヤシマNCS

くん蒸用生分解性シート

ミクスト

Yashima
豊かな緑を次代へ

自然との調和



私達は、地球的視野に立ち、
つねに進取の精神をもって、
時代に挑戦します。

皆様のご要望にお応えする、
環境との調和を図る製品や
タイムリーな情報を提供し、
全国から厚い信頼をいただいております。

ヤシマ産業株式会社

本社 〒203-0002 神奈川県川崎市高津区二子6-14-10 YTTビル4階 TEL.044-833-2211 FAX.044-833-1152
工場 〒308-0007 茨城県下館市大字折本字板堂540 TEL.0296-22-5101 FAX.0296-25-5159 (受注専用)

低薬量と高い効果で松をガード!

施工作业が
いっそう楽に
なります。

マツガード®
180ml 加圧注入器用

加圧注入器に移しかえてご使用ください。



松枯れ防止/樹幹注入剤

マツガード®

マツガードは、三共(株)が開発したミルベメクテンを有効成分とする松枯れ防止樹幹注入剤です。ミルベメクテンは、開発当初から生物活性や殺センチュウ活性の高いことが知られており、その作用性、化学構造の新規性、環境での分解の早さ、そして天然化合物であることなどの理由から多方面で注目を集めています。

普通物で環境にやさしい天然物(有効成分)。
少量の注入で効果抜群。
効果が長期間持続(4年)。



60ml



販売元
株式会社 三共緑化

東京都千代田区神田佐久間町4丁目20番地
TEL 03(5835)1481 / FAX 03(5835)1483

®:登録商標