

森林防疫

FOREST PESTS

— 森の生物と被害 —



目次

平成29年年頭所感 林野庁長官 今井 敏 3

速報

群馬県におけるクビアカツヤカミキリ(クロジャコウカミキリ)の分布拡大
[須田 亨・村田元彦] 5

解説

トベラ生立木に穿孔するピロウジマコキクイムシの随伴菌*Fusarium solani*
の病原性
[梶村 恒・山岡裕一・升屋勇人] 10

間伐後のヒノキ人工林においてニホンジカの採食が下層植生を利用する
節足動物群集に及ぼす影響
[片桐奈々] 19

マツノザイセンチュウとマツノマダラカミキリ幼虫の片利共生関係
[富樫一巳] 28

森林病虫獣害発生情報：平成28年11月・12月受理分 39



A



B

[表紙写真] イセリアカイガラムシ (*Icerya purchasi* Maskell 別名：ワタフキカイガラムシ)

オーストラリア原産、各種の樹木に寄生するカイガラムシで、19世紀に各国に侵入し害虫化した。アメリカではカリフォルニアの柑橘に大きな被害をもたらしたが、オーストラリアからこの虫の捕食者であるベダリアアテントウ (*Rodolia cardinalis*) を導入した結果、ほとんど被害はなくなった。このことは、伝統的生物的防除法(侵入害虫に対する天敵導入)の好例としてしばしば引用されている。日本でもアメリカからの柑橘苗木を介して侵入し被害をもたらしたが、ベダリアアテントウを静岡県で増殖して各地に配布したところ、定着して被害は沈静化し、その後は大きな被害をもたらすこともなく、細々と発生が続いている(写真A)。雌成虫の体の後半部は卵とそれを覆うワックスで、引き剥がすと中に孵化した幼虫が見える(写真B)。2015年12月、森林総合研究所多摩森林科学園にて撮影
(研)森林総合研究所多摩森林科学園 島津光明)

平成29年年頭所感

林野庁長官 今井 敏¹



新年を迎え、謹んで年頭の御挨拶を申し上げます。

昨年は、4月の熊本地震災害、8月以降の一連の台風による大雨災害など、多くの自然被害が発生しました。被災された皆様には、心よりお見舞い申し上げます。林野庁といたしましては、現場の声を聞きながら一日も早い復旧、復興に全力をあげて取り組むとともに、山地災害を事前に防止・軽減するための予防治山対策にも力を注ぎ、国民の安全・安心の確保に努めます。

さて、戦後造成した人工林の多くが本格的な利用期を迎える中で、この豊富な森林資源を循環利用しながら、木材需要の創出・拡大と国産材の安定供給体制の整備を車の両輪にして、林業の成長産業化を実現させることが急務となっています。

これに向け、昨年は、森林・林業基本法に基づく新たな「森林・林業基本計画」を、今後の森林・林業政策の指針として策定したほか、通常国会で森林法等の一部を改正し、木材の安定供給や施業集約化の円滑化のための新たな法的枠組をつくりました。平成27年の木材自給率が33%まで上昇するなど、数字的には国産材の利用が勢いを増してきておりますが、林業の成長産業化の流れがより力強いものとなるよう、現場の実情をしっかりと把握しながら、各般の条件整備を着実に進めて参ります。

まず、国産材の安定供給に向けては、施業の集約化の促進、ICTの活用による森林資源情報の整備・提供、路網整備の加速、高性能林業機械の導入・活用等により、低コストで効率的な木材の生産を目指します。また、森林・林業を支える人材の育成・確保に取り組みます。

特に施業集約化については、昨年の森林法改正により、市町村が林地台帳を作成する仕組みが創設されました。台帳情報は順次精度を上げていくこととなりますが、これにより、所有者や境界等に関する情報を効率的に入手することができるようになるなど、施業集約化の促進に向けて大きな効果が期待されます。林野庁としては、平成31年4月からの本格的な運用に向けて、林地台帳に係る整備・運用マニュアルを作成するとともに、台帳に整理した情報を現場で効果的に管理・活用してもらうため、29年度予算により森林GISの導入等について支援していきます。

また、木材需要の創出・拡大に向けては、昨年の建築基準法に基づく告示の制定・改正を受けて、CLTの建築部材としての普及・促進等を進め、中高層建築や商業施設など、これまであまり木材が使われてこなかった建築物への木材利用の促進を進めます。関係各省と連携して公共建築物での木材利用を進めており、本年6月には、農林水産省の別館南別棟にCLTをはじめとする木材を積極的に利用した保育所も設置されます。

そのほか木質バイオマスのエネルギー利用や付加価値の高い木材製品の輸出拡大、セルロースナノ

¹ IMAI, Satoshi, Director-General, Forestry Agency

ファイバー等の先端技術の開発・実用化などにも、引き続き積極的に取り組みます。また、「合法伐採木材等の流通及び利用の促進に関する法律」(クリーンウッド法)の本年5月からの施行に向けて、消費者、関係事業者等の意見を踏まえた準備を進めます。

このような供給面、需要面での取組を、地域の関係者が連携しながら、「林業の成長産業化」を目に見える形で実現する地域の取組を促したいと考え、29年度予算として「林業成長産業化地域創出モデル事業」を新規の事業として措置しました。ICT技術を活用した川上と川下の伐採情報の共有、生産者と需要者が連携した地域材のブランド化・製品化など、地域の創意工夫をこらした先駆的な取組や関係者が連携した資源の循環利用の中から所得と雇用を生み出す取組を、重点的かつ柔軟に支援してまいります。

国有林野事業は、一般会計への移行から5年目を迎えます。公益重視の管理経営、林業の成長産業化への貢献が求められる中で、一貫作業システムの実証等による低コスト化の取組をはじめ、民国連携、地元の地方公共団体との連携などを進めます。そうした中で、29年度予算においては「農泊」の取組と連携し、国有林としても、優れた自然景観を有し、森林浴や自然観察等国民の保健休養の場を提供してきた「レクリエーションの森」について、外国人を含む旅行者に向けたPRを積極展開することとし、情報発信や施設の改修、修景伐採等を実施し、山村地域における観光資源としての活用を進めます。地方自治体や地域の観光協会と連携を図りながら、地元の関係者の観光に向けた熱心な取組に対し、集中的な支援を行うことも国有林の重要な仕事です。

森林吸収源対策については、間伐や主伐後の再生林をはじめとする森林整備等を積極的に進めます。また、長年の懸案となっている森林環境税(仮称)の創設要望については、昨年末の平成29年度与党税制改正大綱において、「具体的な仕組み等について総合的に検討し、平成30年度税制改正において結論を得る」と明記されました。森林環境税の創設に向けて、地方公共団体の意見も踏まえながら、今後具体的な仕組みの検討を行ってまいります。

本年は、酉年。十干十二支でいうと「丁酉」(ひのととり)です。「酉」は、万物が成熟の極限に達した有様を指し、転じて物事の発展・繁盛を意味するとされており、特に「丁酉」は、これまでの結果や成果を勝ち取り果実が得られる年とされています。今年が、林業の成長産業化を進めていく際の更なる発展の年となり、長年の林野行政の努力が成熟した果実として実を結ぶ年となることを祈念いたします。全国の森林・林業・木材産業の関係者と行政とが手を携え、森林の循環利用を通じた林業の成長産業化を前進させようではありませんか。皆様の引き続きの御理解と御協力をお願いいたします。

結びに、全国各地の森林・林業・木材産業の発展と、皆様のますますの御健勝と御発展を祈念申し上げます。年頭の御挨拶とさせていただきます。

速報

群馬県におけるクビアカツヤカミキリ（クロジャコウカミキリ）の分布拡大

須田 亨¹・村田元彦²

クビアカツヤカミキリ（クロジャコウカミキリ）*Aromia bungii* (Faldermann) は、原産地中国においてモモ、アンズ、スモモに、侵入先のドイツ・イタリアにおいてスモモ、アンズ、サクラに穿孔被害を与えるカミキリムシで、重要害虫として警戒されている（桐山ら 2015）。

日本では2012年に愛知県海部地域（愛知県 2013）、2013年に埼玉県草加市（中村 2013；加納ら 2014）で成虫が確認された。これらに加え2015年6月以降、群馬県館林市、東京都福生市、大阪府大阪狭山市、徳島県板野町での本種の発生情報が報じられている

（桐山ら 2015）。

筆者らは2016年4月から館林市を中心に本種の加害によるフラス（木屑等）の状況などの調査を群馬県内で実施したところ、太田市や伊勢崎市、前橋市など各所の‘染井吉野’等のサクラ類（以下サクラ）で本種の発生が新規に確認できたので、被害木の分布範囲や成虫の生態等について報告する。

1. 調査方法

調査は、群馬県内の表-1及び図-1に示す地点で行った。調査地点は平野部とその周辺で、公園や

表-1 調査地の概要

市町村名	調査地	調査地数	調査木数	各地点当たり調査木数	調査期間
前橋市	国領町2丁目(市有グラウンド), 若宮町3丁目(公民館緑地), 若宮町4丁目(若宮小学校), 若宮町4丁目(桃木川右岸), 日吉町1丁目(県立図書館), 日吉町3丁目(緑地), 日吉町3丁目(みよし公園), 日吉町4丁目(桃木川右岸), 日吉町4丁目(山形公園), 日吉町4丁目(ひよん公園), 城東町3丁目(なかよし公園), 千代田町1丁目(神明宮), 大手町3丁目(前橋公園), 大手町3丁目(東照宮), 南町4丁目(市之坪公園), 敷島町(敷島公園), 岩神町4丁目(緑地), 下小出町2丁目(中央公園), 幸塚町(公民館), 荒口町(総合運動公園), 西大室町(大室公園), 富士見町(畜産試験場), 滝窪町(グリーンフラワー牧場), 苗ヶ島町(千本桜)	24	794	33.1	4/18 ~ 8/12
高崎市	八千代町2丁目(護国神社), 片岡町3丁目(街路樹)	2	12	6.0	5/13 ~ 7/23
桐生市	梅田町2丁目(二渡神社), 相生町3丁目(市民広場)	2	21	10.5	7/18
伊勢崎市	華蔵寺町(華蔵寺公園), 波志江町(波志江町環境ふれあい公園), 下触町(赤堀花しょうぶ園), 国定町(群馬県精神医療センター)	4	396	99.0	4/24 ~ 7/26
太田市	八幡町・本町(八瀬川), 鳥山上町(菅原神社), 世良田町(東照宮), 菅塩町(菅塩沼)	4	190	47.5	4/12 ~ 7/24
館林市	堀工町(茂林寺), 上赤生田町(蛇沼), 大谷町-富士原町(館林高校入口), 下三林町(谷田川沿い), 下三林町(近藤沼), 尾曳町(尾曳稲荷神社), 楠町(楠神社)	7	274	39.1	4/12 ~ 8/12
渋川市	赤城町(赤城総合運動公園), 北橋町真壁(北橋総合グラウンド), 北橋町真壁(愛宕山ふるさと公園)	3	96	32.0	5/3 ~ 7/25
藤岡市	藤岡(庚申山総合公園)	1	41	41.0	4/29 ~ 7/23
昭和村	糸井(総合運動公園)	1	62	62.0	7/30
板倉町	西岡(西丘神社)	1	3	3.0	7/12 ~ 8/8
大泉町	城之内(城之内公園)	1	100	100.0	7/14
邑楽町	鶉新田(多々良沼公園)	1	100	100.0	7/8 ~ 8/11
	合計	51	2089	41.0	

Spread of *Aromia bungii* (Coleoptera: Cerambycidae) in Gunma Prefecture

¹SUDA, Toru, 群馬県伊勢崎市; ²MURATA, Motohiko, 群馬県前橋市

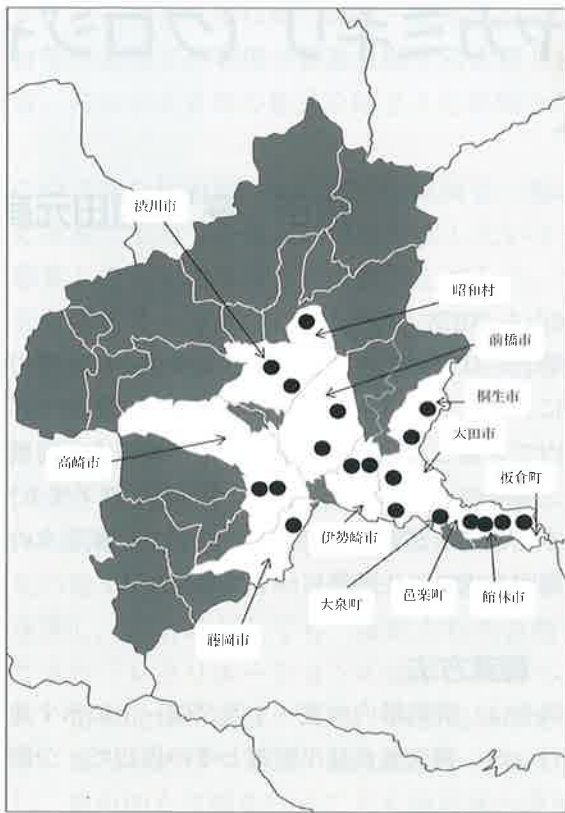


図-1 群馬県のクビアカツヤカミキリ調査地点

神社等サクラ（‘染井吉野’）が多く見られる場所を選定した。2016年4月12日から8月12日の期間に、1か所あたり1～17日（1日40分程度）、調査地点のサクラ（ほぼすべて‘染井吉野’）の被害と成虫の有無を目視により観測した。1地点当たり原則100本を限度（平均41本）として調査地点のすべてのサクラを調査した。

被害は、フラスの排出を指標とした。フラスが確認された木を被害木とし、調査木数に対する被害木数の率を被害率（%）とした。排出されたフラスの量は、1（樹皮の数mmの穴から粉状のフラスが出始めた状態）、2（樹皮の穴、フラスの粒がやや大きくなり、量も増えて周囲の樹皮の一部を覆う状態）、3（2の状態の箇所が複数にわたって存在し、フラスの粒はより大きく、量もより多くなって地表や樹幹の水平部分に積もるような状態）、の3段階に分類して記録した。

サクラの被害とともに、成虫の発生の有無を目視

にて調査し、確認された成虫は原則としてすべて捕獲した。また、調査現場にて成虫の行動を観察し、飛翔や産卵活動などが活発に行われる時間を調べた。

2. 結果と考察

(1) 被害木の分布範囲と成虫の捕獲状況

すでに記録のある館林市から離れた前橋市や高崎市、藤岡市などにおいても、本種の加害によるフラスの出た木が高い頻度で確認され、標高570mの昭和村糸井、標高400mを超える前橋市苗ヶ島町と渋川市赤城町のような山間部でもその発生が確認された（表-2）。

2015年に成虫が確認された館林市堀工町の茂林寺（写真-1）と同市大谷町と富士原町にまたがる館林高校入口の被害は、他の調査地に比較して大きく、成虫の脱出孔と見られる穴が樹幹の複数の箇所を確認された。成虫は主に地上3m以下の樹幹に見られる個体が多かったが、枝先にいる個体や飛翔している個体も認められた。

さらに、7月8日以降は邑楽町鶉新田の多々良沼公園でも成虫が確認された。多々良沼公園では4月12日に15本ほどのサクラでフラスが確認されており、夏季に成虫が見られたのはいずれも4月12日に確認された被害木のみであった。しかし、これらの木に成虫の脱出孔は見られず、茂林寺や館林高校入口に比べてフラスの量も少なかった。そこで今年確認された成虫は、他の発生地から多々良沼公園の被害木に飛来したものと推測される（表-3）。

加害されたサクラは一般に目通り直径およそ70cm以上の木が多く、フラスは地上2m以下の表面の凹凸が顕著な部分に見られ、根際にも多かった。幼虫の成長に伴ってフラスの粒が大きく連なり、量も多くなって地面や樹幹部に積もるようになる。被害木は、6月以降特に若い木でヤニが滲出し、フラスを覆うものが目立った（写真-2）。

前橋公園、畜産試験場、多々良沼公園など並木状に植栽されているサクラは被害率が高い傾向があった。並木から離れた場所の個体だけが被害がなかった事例も観察された（館林高校入口、千本桜など）

表-2 群馬県内の現地調査結果

市町村名	調査地数	調査期間	被害率 ¹		フラスの量 ²	成虫確認 ³
			平均	範囲		
前橋市	24	4/18 ~ 8/12	72.4	25.0~100.0	1~1	0/24
高崎市	2	5/13 ~ 7/23	90.0	80.0~100.0	1~1	0/2
桐生市	2	7/18	57.3	54.5~60.0	1~1	0/2
伊勢崎市	4	4/24 ~ 7/26	19.6	1.0~42.5	1~2	0/4
太田市	4	4/12 ~ 7/24	10.0	0.0~30.0	1~3	0/4
館林市	7	4/12 ~ 8/12	24.8	0.0~83.3	1~3	4/7
渋川市	3	5/3 ~ 7/25	51.2	27.0~70.0	1~1	0/3
藤岡市	1	4/29 ~ 7/23	85.4		1	0/1
昭和村	1	7/30	22.6		1	0/1
板倉町	1	7/12 ~ 8/8	33.3		1	0/1
大泉町	1	7/14	8.0		1~3	0/1
邑楽町	1	7/8 ~ 8/11	15.0		1~2	1/1

注：¹被害率(%)=被害木数/調査木数×100, ²フラスの量を1~3に分け, その範囲(本文参照), ³成虫の確認された調査地数/調査地数



写真-1 大量のフラスが出た‘染井吉野’
(茂林寺, 2016年7月12日)

ことから並木状の植栽が被害の拡大と関係がある可能性も考えられる。

2015年9月に撮影された館林高校入口のサクラの画像(Googleマップストリートビュー 2016)を見ると, 既にフラスは確認できるものの2016年6月以降の状態とは比較にならない程度の少ない量である。このことから, 現在のところ数本程度の被害が確認



写真-2 ‘染井吉野’の樹幹にとまる成虫(大谷町, 2016年7月12日), フラスと脱出孔, ヤニの滲出が確認できる

された場所でも, 1~2年後には大発生という状況になりうるということが指摘できる。

館林高校入口(写真-3)ではネット巻きや薬剤施用も行われているが, ネット上やその付近で交尾・産卵する成虫も多く見られた。

(2) 成虫の生態

成虫は正午頃から目撃されるようになり, 午後3時頃からは交尾する個体や産卵のため根際に向かって降りてくる雌個体など, 活発に行動するものが増加した。最高気温が32°Cを超えた6月26日, 7月

表-3 成虫確認地点における調査日と確認個体数*

調査日	調査地						合計		
	館林市堀工町 (茂林寺)		館林市 大谷町-富士原町 (館林高校入口)		邑楽町鶉新田 (多々良沼公園)				
	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄雌計
4月12日	0	0	-	-	0	0	0	0	0
5月12日	0	0	-	-	-	-	0	0	0
6月21日	1	0	-	-	-	-	1	0	1
6月22日	0	0	-	-	-	-	0	0	0
6月24日	5	0	1	2	-	-	6	2	8
6月25日	4	3	3	0	-	-	7	3	10
6月26日	3	3	8	7	-	-	11	10	21
7月4日	8	9	17	4	-	-	25	13	38
7月8日	1	1	5	4	3	3	9	8	17
7月11日	4	2	4	3	10	6	18	11	29
7月12日	1	1	6	1	2	4	9	6	15
7月14日	1	1	0	1	0	1	1	3	4
7月24日	-	-	0	0	4	5	4	5	9
8月4日	0	0	4	1	1	4	5	5	10
8月7日	0	0	2	0	3	4	5	4	9
8月8日	0	0	2	2	0	0	2	2	4
8月9日	0	0	0	0	0	1	0	1	1
8月11日	-	-	0	0	1	0	1	0	1
8月12日	0	0	-	-	-	-	0	0	0
総数							104	73	177

*注：-は調査なし。6月22日のみ調査時に雨天。



写真-3 ネットが巻かれた‘染井吉野’（館林高校入口、2016年7月12日）



写真-4 クヌギの樹液に来た成虫（茂林寺、2016年7月8日）

4日, 7月11日は活動が敏捷で, 飛翔する個体も多く見られた。また雨や風の強い日は見られないことが多い。

7月18日にはサクラの名所として知られる渋川市の佐久発電所付近を飛翔する本種らしき個体が目撃されている(堀口 徹 私信)。成虫は発生後期に広い範囲に拡散し分布を広げているものと思われる。

本種成虫の発生時期は埼玉県草加市では6月下旬～7月中旬で, 発生ピークは7月上旬(加納ら2014), 大阪狭山市でも同様の時期(杉本2015)と推定されている。今回の調査でもこの時期にもっとも多く目撃されたが, 館林高校入口と多々良沼公園では8月になっても成虫が見られた(表-3)。

成虫を捕えると強いジャコウ臭を放つがこれは本種が含まれるアオカミキリ族Callichrominiの特徴の一つである。本種は日本産の他種に比べて臭いが強く感じられ, 揮発性の白い液を出すことが確認された。この液は皮膚には刺激性は少ないが, 目には刺激性がある。

また, アオカミキリ族には, アカアシオオアオカミキリ*Chloridolum (Parachloridolum) japonicum* (Harold) のように樹液を後食する種が知られているが, 本種でも大阪狭山市でコナラの樹液を吸汁している雄成虫が確認されている(杉本2015)。今回の調査では, 7月4日に茂林寺の広葉樹林内でクヌギの樹液にきた雄成虫1個体が確認され(写真-4), 7月21日に館林市楠町で雄成虫1個体がクヌ

ギの樹液で確認された(内山裕司 私信)。これらの確認地点は被害木とはやや離れていたため樹液を求めて飛来したと考えられ, 樹液が成虫の食物の一つとなっている事例となるものである。

終わりに, 発表を勧められ本稿作成にご教示を賜った新里達也博士, 本種に関する文献と情報をいただいた岩田隆太郎博士, 調査にご協力いただいた内山裕司氏と堀口 徹氏に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 愛知県 (2013) 平成25年度病害虫発生予察特殊報2: 1～2
- Googleマップ (2016) <https://www.google.co.jp/maps> 2016.8.1参照
- 加納正行・野中俊文・桐山 哲・岩田隆太郎 (2014) 埼玉県草加市の‘染井吉野’におけるカミキリムシ外来種クビアカツヤカミキリ*Aromia bungii*の発生と被害. 森林防疫63: 101～105
- 桐山 哲・岩田隆太郎・加賀谷悦子 (2015) 群馬県館林市・東京都福生市で発生が確認されたサクラ・ウメ等を加害する外来種クビアカツヤカミキリ. 植物防疫69(2): 31～33
- 中村裕之 (2013) 埼玉県で発生したアオカミキリ的一种*Aromia bungii*. 月刊むし(513): 14～15
- 杉本周作 (2015) 大阪狭山市にてクビアカツヤカミキリを採集. 月刊むし(535): 50～51
(2016.8.18受付, 2016.11.21掲載決定)

解説

トベラ生立木に穿孔するビロウジマコキクイムシの随伴菌 *Fusarium solani* の病原性

梶村 恒¹・山岡裕一²・升屋勇人³

1. はじめに

トベラ (*Pittosporum tobira* (Thunb. ex Murray) Aiton) は、日本 (東北地方南部以南の本州, 四国, 九州, 沖縄), 中国, 韓国に分布する常緑広葉樹の低木で, 海岸林の主要構成種の一つである (宮脇 1977; 北村・村田 1979)。また, 海風や乾燥に耐性があることから (倉内 1956; 林 1969), 庭園木, 街路樹, 造林木として植栽され, 経済的にも重要な樹種である (Stamps 1987)。

2001年, 筆者らは愛知県知多市でトベラ植栽木の立ち枯れを確認した。樹木全体が一度に枯死するこ

とはないが, 枝ごとに衰退が進んでいた (表-1)。同様のトベラの枯損を2004年に福岡県福岡市の公園, その後も日本各地 (自生地を含む) で発見し, 最終的に壊滅状態になった林分も目にした。枝枯れした部分には, 例外なく, ビロウジマコキクイムシ (*Scolytogenes birosimensis* Nijjima) (以下 ビロウジマ) が穿孔していた (写真-1)。激害部の穿入孔数は, 100cmあたり70~90個に及んだ。ビロウジマは, 内樹皮を摂食する, 樹皮下穿孔性キクイムシ (bark beetle) の一種で, トベラのみが寄生樹種として記録されている (Murayama 1958)。しかし,

表-1 ビロウジマコキクイムシが穿孔したトベラ生立木の枯損状況

調査年度	調査木数				計
	樹体全体に占める枯死部の割合*				
	0%	<50%	50%<	100%	
2001年	28(5.0%)	250(44.9%)	115(20.6%)	164(29.4%)	557
2002年	20(3.6%)	222(39.9%)	108(19.4%)	207(37.2%)	557
増減	-8	-28	-7	43	

*12月の観察による。



写真-1 トベラ生立木に穿孔するビロウジマコキクイムシ

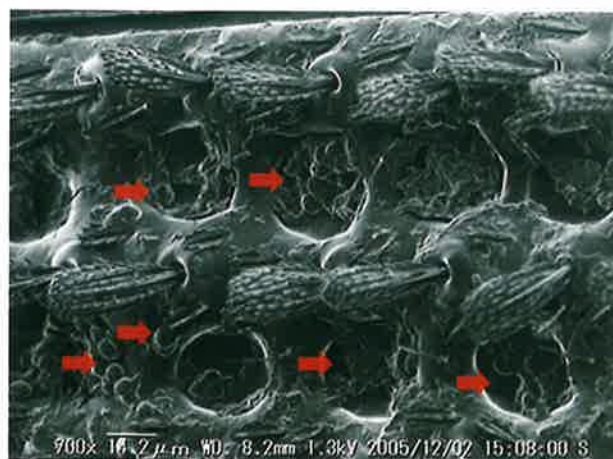


写真-2 ビロウジマコキクイムシの翅鞘に見られる菌類

Pathogenicity of *Fusarium solani* associated with a bark beetle, *Scolytogenes birosimensis*, attacking *Pittosporum tobira*

¹KAJIMURA, Hisashi, 名古屋大学大学院生命農学研究所; ²YAMAOKA, Yuichi, 筑波大学生命環境系;

³MASUYA, Hayato, 森林総合研究所東北支所

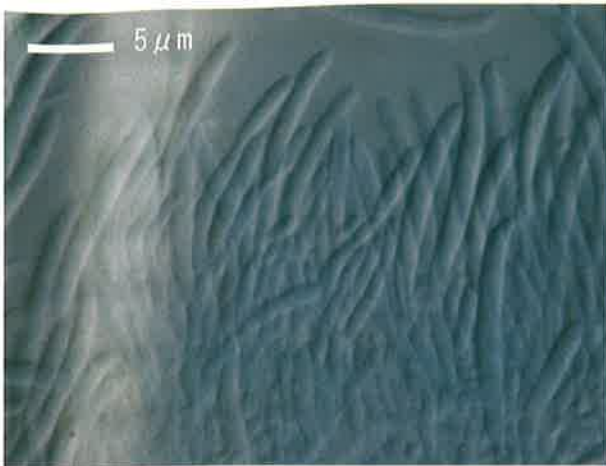


写真-3 ビロウジマコキクイムシの随伴菌*Fusarium solani*

これまでに生立木を枯死させるという報告はなかった。

この枯死機構を解明する一環として、筆者らは関東以西の9地点（茨城県日立市、神奈川県小田原市、石川県加賀市、愛知県知多市、鳥取県岩美郡、徳島県鳴門市、和歌山県白浜町、福岡県福岡市、沖縄県八重山郡（西表島））のトベラに加害したビロウジマの成虫体表（写真-2）や坑道（あるいは孔道）から菌類の分離を行ったところ、*Fusarium solani* (Mart.) Sacc.（写真-3）が高頻度に分離された（Masuya *et al.* 2012）。

Bark beetle随伴菌（*Ceratocystis*属、*Grosmannia*属、*Ophiostoma*属）の中には、穿孔木に病原性（pathogenicity）を示す種があるが（例えば、Horntvedt *et al.* 1983; Solheim 1988, 1995; Yamaoka *et al.* 1998）、*Fusarium*属については情報が乏しい。*F. solani*は、普遍的な土壌生息菌で、多くの草本植物に病害をもたらす（Burgess 1981; Domsch *et al.* 2007）。また、樹木にも胴枯れ（canker）や枝枯れを起こす（桜井・松尾 1957; Matuo and Sakurai 1965; Skelly and Wood 1966; 木村 1979; Pilotti *et al.* 2002）。*F. solani*と関係するキクイムシとしては、養菌性キクイムシ（ambrosia beetle）の*Xyleborus ferrugineus* (Fabr.) (Baker and Norris 1968) および*Corthylus* sp. (Gil *et al.* 2004)、bark beetleの*Hypothenemus hampei* (Ferrari) (coffee berry borer) (Morales-Ramos *et al.*

2000) および*Dendroctonus frontalis* Zimmermann (southern pine beetle) (Moore 1971) などが知られている。とくに、クワ芽枯病を引き起こす*F. solani* f. sp. *mori* Sakurai et Matuoは、bark beetleの*Cryphalus exiguus* Blandfordが形成した坑道から枝に侵入すると考えられている（木村 1979）。さらに、ambrosia beetleの*Euwallacea fornicatus* Eichhoff (tea shot hole borer) は、共生菌として*Fusarium* sp.を運搬しており（Mendel *et al.* 2012）、この菌は*F. solani*種群（species complex）に属している（O'Donnell *et al.* 2008）。両者の共生関係は、アボカドなどを枯死させている（Mendel *et al.* 2012; Eskalen *et al.* 2013）。

ビロウジマの主要な随伴菌であることが判明した*F. solani*は、トベラを枯死させる病原力（virulence）を持つ可能性がある。筆者ら（Yamaoka *et al.* 2015）は、この可能性を検証するために、トベラ苗木に*F. solani*分離菌を接種し、内樹皮の壊死病斑（necrotic lesion）サイズを調べた。さらに、光条件が病徴（symptom）の進展に与える影響についても吟味した。そして、*F. solani*を採集した地点（菌株）の間で病原力を比較した。

本稿は、Yamaoka *et al.* (2015) の紹介依頼を受け、その内容に関連する情報を追加して新たに執筆したものである。

2. 材料と方法

(1) 一点接種

供試菌として、*F. solani*の2菌株（N87A1, DK7801）を用いた。N87A1は愛知県産（ビロウジマ成虫から分離）、DK7801は茨城県産（ビロウジマ坑道から分離）である。2%麦芽エキス・エビオス寒天平板培地（MEBA）（麦芽エキス20 g、エビオス（ビール酵母エキス）1 g、寒天15 g、蒸留水1000ml）上で、17℃で培養したものを接種源とした。コントロール（対照）区は、2% MEBAのみである。

被接種木として、5年生のトベラ苗木（樹高約30 cm、地際から10cmの直径約7 mm）を用いた。ポットに植栽し、25℃、明期（4000 lx）16時間・暗期 8



写真-4 トベラ苗木の病徴進展度 (a: スコア0, b: スコア1, c: スコア2, d: スコア3)
Yamaoka et al. (2015) を改変。

時間に設定した機器内に2週間静置した。各菌接種区、コントロール(培地接種)区で4本ずつ用いた。

2005年10月6日に、コルクボーラーを用いて地際部から10cmの位置で樹皮片(直径4mm)を抜き取り、同じサイズの接種源を埋め込んだ後、樹皮片を戻してパラフィルムで覆った。接種したトベラ苗木は、引き続き機器内に静置した。

接種から2週間経過した時点で、すべての苗木を地際で切り取った。各区の1本は、断面を0.1%酸性フクシン水溶液に24時間浸し、通水域を確認した。すなわち、通水機能がある部分は酸性フクシンで染色される(例えば、Kuroda 2005)。残りの3本は、壊死病斑のサイズ測定と菌の再分離に用いた。まず、接種点の周辺を剥皮して内樹皮を露出させ、壊死病斑の長径(軸方向)と短径(接線方向)を記録した。次に、接種点を横断するように切開し、深さ(放射方向)を測定した。

(2) 多点接種

DK7801を供試菌とした。接種源は「一点接種」

の方法に従って準備した。8年生のトベラ苗木(樹高80~100cm, 地際から15cmの直径10~14mm)を、菌接種区とコントロール区で5本ずつ用いた。接種前の育成条件も同様である。

接種方法は「一点接種」の通りであるが、4点(2列)とした。地際から15cmの位置(上列)で、2点向かいあうように樹皮片を抜き取った。その4mm下方(下列)に90°ずらして2点、同様に抜き取った。2006年8月3日に接種し、その後30日まで病徴を確認し、外観による進展程度(スコア0-3)(写真-4)を3日間隔で判定・記録した。

(3) 光条件の影響評価

「多点接種」と同じトベラ苗木を、接種前10日間、2つの光条件で10本ずつ育成した。自然光型人工気象室に静置したもの(正午で最大45,000lx; 遮光なし)と、それを寒冷紗で覆ったもの(同5,000lx; 遮光有り)である。各光条件において、菌接種区(DK7801)とコントロール区で5本ずつ用いた。「多点接種」の方法で接種し(2008年5月19日)、同じ光条件で静置した。病徴の進展についても同様にデ

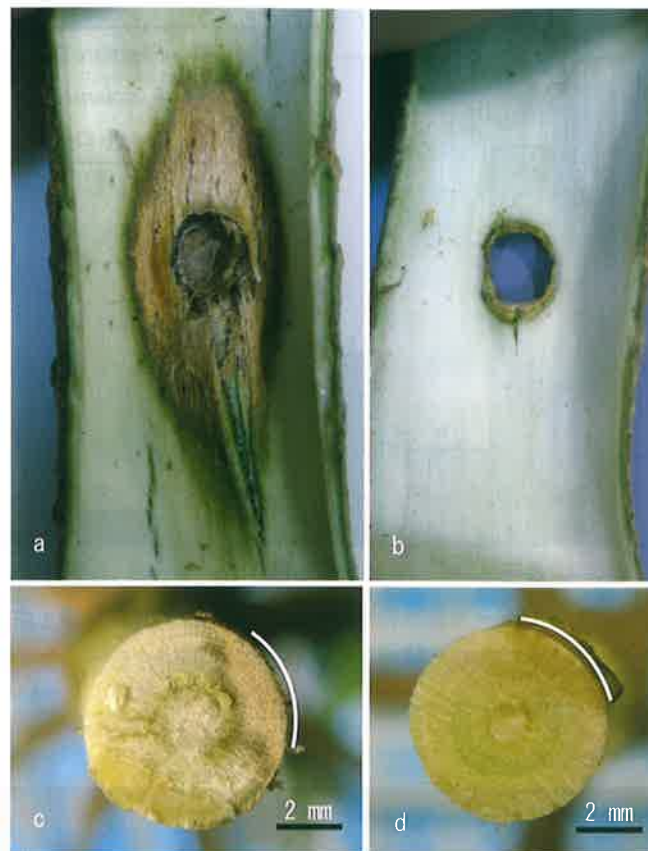


写真-5 接種実験におけるトベラ苗木の反応 (a: 菌接種区の壊死病斑, b: コントロール区, c: 菌接種区の変色, d: コントロール区)
 白色の曲線は、コルクボーラーを用いて樹皮片を抜き取った面を示す。
 Yamaoka et al. (2015) を改変。

ータを収集し、接種後40日まで毎日続けた。

(4) 菌株間における病原力の比較

ビロウジマ成虫から分離した、*F. solani*の5菌株 (N87A1, N62-1, TB2-2, TB38-1, T0501) を用いた。N87A1とN62-1は愛知県、TB2-2は福岡県、TB38-1とT0501は茨城県から得られた。実験の方法と手順は「多点接種」とすべて同じである。

3. 結果

(1) 一点接種

内樹皮の壊死病斑は、すべての接種点で見られた (写真-5 a)。そのサイズを図-1に示す。N87A1, DK7801ともに、長径 (17-30mm) の方が短径 (9-15mm) よりも大きかった。また、N87A1菌接種区とDK7801菌接種区は、コントロール区に比べて有意

に大きかったが (Tukey-Kramer test, $p < 0.05$)、菌株間では差がなかった。

菌接種区の辺材は薄茶色を呈し、横断面を見ると中心部まで達していた (写真-5 c)。変色した部分は酸性フクシンで染まらなかった (写真-6)。変色材から*F. solani*は再分離された (DK7801; 3本, N87A1; 1本)。コントロール区では、接種点周辺だけが変色した (写真-5 d)。その深さも、コントロール区と比べると、N87A1菌接種区とDK7801菌接種区で有意に大きく (Tukey-Kramer test, $p < 0.05$)、菌株間では差がなかった (図-1)。

(2) 多点接種

病徴進展度の推移を図-2に示す。*F. solani* (DK7801) を接種して3~6日目に、全5本のトベラ苗木に病徴 (スコア1) が現れ始めた。その後、

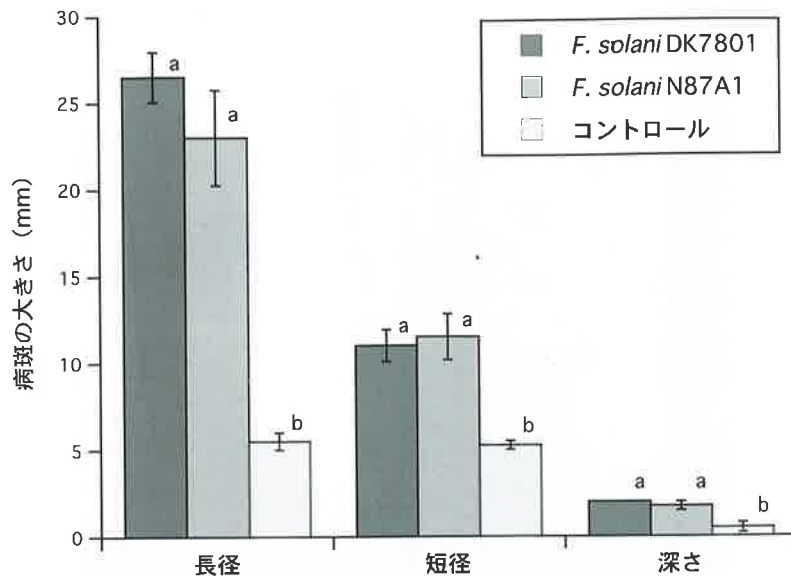


図-1 接種実験によってトベラ苗木に生じた病斑の大きさ (平均値±SE) (一点接種)
異なる英字を付した各測定部位の平均値には, 接種源の間で有意差があることを示す (Tukey-Kramer test, $P < 0.05$).
Yamaoka et al. (2015) データより作成.

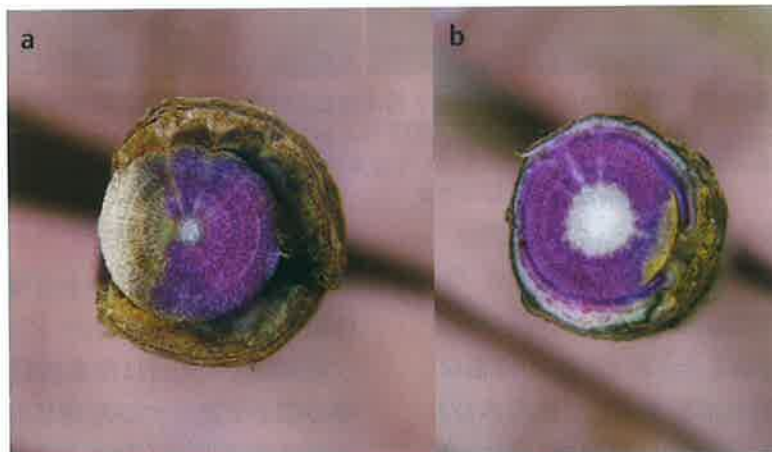


写真-6 接種実験に供試したトベラ苗木の通水域 (一点接種) (a: 菌接種区, b: コントロール区)
通水域は, 酸性フクシン水溶液によって染色されている.

急速に衰弱が進み, 12日目に4本, 30日目に最後の1本が枯死 (スコア3) した。コントロール区は, すべて健全 (スコア0) のままであった。

(3) 光条件の影響評価

各処理区の病徴進展度の推移を図-3に示す。遮光した菌接種区 (DK7801) において, 最初の病徴 (スコア1) が, 1本のトベラ苗木で接種後10日目, 残

る4本も17日目までに確認された。枯死 (スコア3) は, 20日目に1本, 31日目までに3本で起こった。最後の1本は, 16日目に萎凋し始めた (スコア1) が, その後は病徴が進展しなかった。遮光しなかった菌接種区では, 2本が28日目と29日目に萎凋開始 (スコア1), 39日目と40日目に枯死 (スコア3) した。残る3本とコントロール区の全5本は無病徴 (スコ

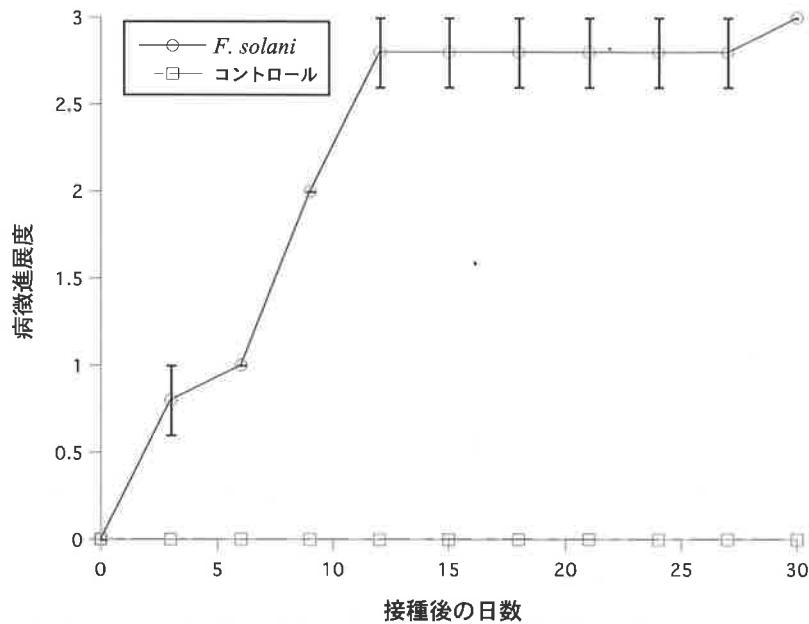


図-2 接種実験におけるトベラ苗木の病徴進展度 (平均値±SE) の推移 (多点接種)
Yamaoka et al. (2015) を改変.

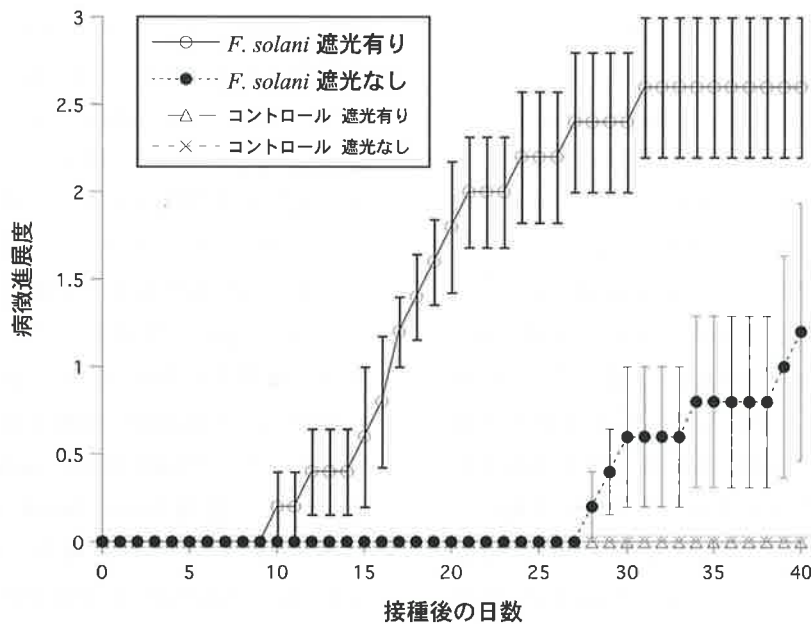


図-3 遮光の有無によるトベラ苗木の病徴進展度 (平均値±SE) の推移の比較 (多点接種)
Yamaoka et al. (2015) を改変.

ア0)であった。

(4) 菌株間における病原力の比較

接種後10日目から、N62-1以外の菌株を接種したトベラ苗木に病徴が見られ、大部分が30日目までに

枯死した。28日目と35日目におけるスコアの平均値を菌株間で比較すると、両日ともに、N87A1 (2.8と3.0)、TB2-2 (2.2と2.6)、TB38-1 (2.4と3.0)、T0501 (2.6と3.0) が、N62-1 (0.2と0.2) よりも有意

に大きく (Tukey-Kramer test, $p < 0.05$), 病原力が強かった。

4. 考察

菌類が内樹皮を壊死させ、辺材に侵入して通水を阻害する能力は、病原力を評価する上で重要である (Mathre 1964; Horntvedt *et al.* 1983; Solheim 1988, 1992)。本研究によって、その能力が、トベラに穿孔するビロウジマから分離された *F. solani* に備わっていることが実証された。同じ特性は、他の bark beetle 随伴菌でも確認されている。例えば、*Ips typographus* L. の *Ceratocystis polonica* (Siemaszko) C. Moreau (Solheim 1988), *I. typographus japonicus* Nijima の *C. polonica* (Yamaoka *et al.* 2000), *I. cembrae* (Heer) の *C. laricicola* Redfern & Minter (Redfern *et al.* 1987), *I. subelongatus* Motschulsky の *C. fujiensis* M.J. Wingf., Yamaoka & Marin. (Yamaoka *et al.* 1998), *Dendroctonus ponderosae* Hopk. の *Grosmannia clavigera* (Rob.-Jeffr. & R.W. Davidson) Zipfel, Z.W. de Beer & M.J. Wingf. (Solheim 1995; Yamaoka *et al.* 1995) である。

しかし、*F. solani* は自力で樹体内に定着しているわけではない。すなわち、ビロウジマが、トベラの内樹皮と木部の間に穿孔し、*F. solani* を伝播していると考えられる。実際に、産卵している坑道 (egg gallery) の内壁から *F. solani* が分離されている (Masuya *et al.* 2012)。そして、菌糸が坑道から周辺の植物組織に侵入する際、内樹皮で壊死病斑を形成、材部で樹液流動を停止させ、枯死を引き起こしているものと推察される。この萎凋パターンは *C. polonica* を接種したエゾマツ (*Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr.) と同様で、通水機能が失われた乾燥帯 (dry zone) が直接の枯死原因であることが示唆されている (Kuroda 2005)。

今回の実験では、4点の接種で *F. solani* によるトベラ苗木の枯死が再現できたが、太い枝や幹の場合は、より多くの接種点が必要だろう。つまり、野外におけるビロウジマの集中穿孔を考慮すべきである。

また、他に留意する点としては、多くのトベラを枯死させているビロウジマ個体群が、特別な *F. solani* (強病原性系統) を随伴しているかもしれない。しかし、愛知県と福岡県は激害 (epidemic) 林分、茨城県は微害 (endemic) 林分であったが、菌株間で病原力に有意差はなかった (愛知県の1株だけが弱病原性と思われる)。逆に考えると、どの地域でも、ビロウジマはトベラにとって危険な *F. solani* を運搬している可能性がある。

さらに、本研究によって、光条件がトベラの *F. solani* に対する抵抗性に影響することが明示された。この知見を踏まえると、野外におけるビロウジマの生態が説明できるかもしれない。すなわち、ビロウジマは日陰になっているトベラの枝に穿孔し、結果的に加害に成功しているものと推察される。一般的にも、混み合った林分は bark beetle の加害に脆弱であり、適度な林分密度が抵抗力を向上させることが知られている (Waring and Pitman 1985; Lorio 1980, 1993)。また、bark beetle とその随伴菌の攻撃に樹木が耐える能力は、防御反応に利用される、炭水化物の含有量に関係することが示唆されている (Christiansen *et al.* 1987)。したがって、樹冠の発達や光合成を制限するような環境要因が、病原菌に対する抵抗力を低下させている可能性がある。つまり、愛知県や福岡県などの激害林分も、トベラの活力 (tree vigor) を減衰させるような、何らかの不適な生育環境にあるのかもしれない。

最後に、本病虫害の究極要因にも言及しておきたい。ビロウジマ随伴菌の *F. solani* は、分子系統解析によって、他種の bark beetle (*Cryphalus exiguus*) と関係するクワ芽枯病菌 (*F. solani* f. sp. *mori* Sakurai et Matuo) と近縁であることが示唆されている (Masuya *et al.* 2012)。*F. solani* 種群の特定のグループが bark beetle と関係を結んでいるのか、両者の共進化的な視点からも、さらなる研究が望まれる。

5. 引用文献

Baker JM, Norris DM (1968) A complex of fungi mutualistically involved in the nutrition of the

- ambrosia beetle *Xyleborus ferrugineus*. J Invertebr Pathol 11: 246 ~ 250
- Burgess LW (1981) General ecology of the Fusaria. In: Nelson PE, Toussoun TA, Cook RJ (eds) *Fusarium: diseases, biology, and taxonomy*. The Pennsylvania State University Press, University Park, pp225 ~ 235
- Christiansen E, Waring RH, Berryman AA (1987) Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. For Ecol Manag 22: 89 ~ 106
- Domsch KH, Gams W, Anderson T-H (2007) Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching
- Eskalen A, Stouthamer R, Lynch SC, Rugman-Jones PF, Twizeyimana M, Gonzalez A, Thibault T (2013) Host range of *Fusarium* dieback and its ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytinae) vector in southern California. Plant Dis 97: 938 ~ 951
- Gil PZN, Bustillo PAE, Gómez DE, Marín MP (2004) *Corthylus* n. sp. (Coleoptera: Scolytidae), plaga del aliso en la cuenca de rio Blanco en Colombia (*Corthylus* n. sp. (Coleoptera: Scolytidae), pest of alder in Rio Blanco basin of Colombia). Rev Colomb Entomol 30: 171 ~ 178
- 林 弥栄 (1969) 有用樹木図説 (材木編). 誠文堂新光社, 東京
- Hornqvist R, Christiansen E, Soheim H, Wang S (1983) Artificial inoculation with *Ips typographus*-associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. Medd Nor Inst Skogforsk 38: 1 ~ 20
- 木村勝太郎 (1979) 原色日本桑樹病害図説. 建帛社, 東京
- 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑 (木本編2). 保育社, 大阪
- 倉内一二 (1956) 塩風害と海岸林. 日本生態学会誌 5: 123 ~ 127
- Kuroda K (2005) Xylem dysfunction in Yezo spruce (*Picea jezoensis*) after inoculation with the blue-stain fungus *Ceratocystis polonica*. For Pathol 35: 346 ~ 358
- Lorio PL Jr (1980) Loblolly pine stocking levels affect potential for southern pine beetle infestation. South J Appl For 4: 162 ~ 165
- Lorio PL Jr (1993) Environmental stress and whole-tree physiology. In: Schowalter TD, Filip GM (eds) Beetle-pathogen interactions in conifer forests. Academic, London, pp81 ~ 101
- Masuya H, Kajimura H, Tomisawa N, Yamaoka Y (2012) Fungi associated with *Scolytogenes birosiensis* (Coleoptera: Curculionidae) infesting *Pittosporum tobira*. Environ Entomol 41: 255~264
- Mathre DE (1964) Pathogenicity of *Ceratocystis ips* and *Ceratocystis minor* to *Pinus ponderosa*. Contrib Boyce Thompson Inst 22: 363 ~ 388
- Matuo T, Sakurai Y (1965) *Fusarium solani* f. *robiniae* n. f., one of the causal fusaria of the twig blight of *Robinia pseudoacacia*. Ann Phytopath Soc Jpn 30: 31 ~ 36
- Mendel Z, Protasov A, Sharon M, Zveibil A, Yehuda SB, O'Donnell K, Rabaglia R, Wysoki M, Freeman S (2012) An Asian ambrosia beetle *Euwallacea fornicatus* and its novel symbiotic fungus *Fusarium* sp. pose a serious threat to the Israeli avocado industry. Phytoparasitica 40: 235 ~ 238
- 宮脇 昭 (1977) 日本の植生. 学研, 東京
- Moore GE (1971) Mortality factors caused by pathogenic bacteria and fungi of the southern pine beetle in North Carolina. J Invertebr Pathol 17: 28 ~ 37
- Morales-Ramos JA, Rojas MG, Sittertz-Bhatkar H, Saldaña G (2000) Symbiotic relationship between *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) and *Fusarium solani* (Moniliales: Tuberculariaceae). Ann Entomol Soc Am 93: 541 ~ 547
- Murayama J (1958) Studies in the scolytid-fauna of the northern half of the Far East: (Coleoptera: Ipsidae & Platypodidae) IV new genera and new

- species. Bull Fac Agric Yamaguchi Univ 9: 927 ~ 936
- O'Donnell K, Sutton DA, Fothergill A, McCarthy D, Rinaldi MG, Brandt ME, Zhang N, Geiser DM (2008) Molecular phylogenetic diversity, multilocus haplotype nomenclature, and in vitro antifungal resistance within the *Fusarium solani* species complex. J Clin Microbiol 46: 2477~2490
- Pilotti M, Ponzio V, Motta E (2002) Disorders of *Platanus* × *acerifolia* in Italy associated with *Fusarium solani*. For Pathol 32: 249 ~ 264
- Redfern DB, Stoakley JT, Steele H, Minter DW (1987) Dieback and death of larch caused by *Ceratocystis laricicola* sp. nov. following attack by *Ips cembrae*. Plant Pathol 36: 467 ~ 480
- 桜井善雄・松尾卓見 (1957) *Hypomyces solani* (Rke. et Berth.) Snyder et Hansによる桑の枝枯性疾病について. 信州大学繊維学部研究報告 7 : 18 ~ 24
- Skelly JM, Wood FA (1966) The occurrence and etiology of an annual canker of sugar maple in Pennsylvania. Can J Bot 44: 1401 ~ 1411
- Solheim H (1988) Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce. Medd Nor Inst Skogforsk 40: 1 ~ 11
- Solheim H (1992) The early stages of fungal invasion in Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. Can J Bot 70: 1 ~ 5
- Solheim H (1995) Early stages of blue-stain fungus invasion of lodgepole pine sapwood following mountain pine beetle attack. Can J Bot 73: 70 ~ 74
- Stamps RH (1987) Major Florida cut foliage crops classified according to floral design and landscape use. Proc Fla State Hort Soc 100: 179 ~ 180
- Waring RH, Pitman GB (1985) Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. Ecology 66: 889 ~ 897
- Yamaoka Y, Hiratsuka Y, Maruyama PJ (1995) The ability of *Ophiostoma clavigerum* to kill mature lodgepole pine trees. Eur J For Pathol 25: 401 ~ 404
- Yamaoka Y, Kuroki D, Matsutani K, Aoyama T, Masuya H, Kajimura H (2015) Pathogenicity of *Fusarium solani* associated with a bark beetle, *Scolytogenes birsimensis*, to *Pittosporum tobira*. J. For. Res. 20: 514 ~ 521
- Yamaoka Y, Takahashi I, Iguchi K (2000) Virulence of ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. *japonicus* in Yezo spruce. J For Res 5: 87 ~ 94
- Yamaoka Y, Wingfield MJ, Ohsawa M, Kuroda Y (1998) Ophiostomatoid fungi associated with *Ips cembrae* in Japan and their pathogenicity to Japanese larch. Mycoscience 39: 367 ~ 378
- (2016.3.31受付, 2016.8.30掲載決定)

解説

間伐後のヒノキ人工林においてニホンジカの採食が 下層植生を利用する節足動物群集に及ぼす影響

片桐奈々¹

1. はじめに

日本において、森林の公益的機能を持続的に発揮させるような森林管理を行うには、スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) やヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc.) などの単一樹種からなる人工林の生態系保全が問題となる。現在、日本では、森林面積の約4割がこのような人工林で占められている (林野庁 2014)。単一樹種で構成される人工林は、一般に、多数の樹種で構成される広葉樹林や混交林と比べて生物相が乏しい (Sayer *et al.* 2004など)。このため、日本においては近年、針葉樹人工林から多様な生物を擁する森林への転換や、多様性を向上させる森林施業が推進されている (林野庁 2014)。これを実現するために試みられている施業のひとつに、間伐により林床の光環境を改善して、下層植生の発達を促す手法がある。間伐を行って下層植生が発達すると、それを利用する甲虫類やハチ類といった昆虫の数や種類が増えることが知られていることから (Maleque *et al.* 2007a, b)、間伐を行うことで人工林内の生物多様性は豊かになると考えられる。しかし、ニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカ) が多い地域では、間伐を行っても、下層植生の発達は期待できない。なぜなら、皆伐や間伐によって下層植生が急速に増加すると、それを採食するシカ類のような大型の草食獣が引き寄せられ、その林分を集中的に利用するようになるためである (Sullivan *et al.* 2007; 島田・野々田 2009; Speed *et al.* 2013)。

近年、シカが日本各地で急激に個体数を増やし、生息域を拡大している (Takatsuki 2009など)。シカが多い地域の森林の林床では、シカの嗜好性の植物が衰退し、トゲや毒をもつシカの嗜好性植物が増えるといった問題が起こっている (Takatsuki

2009など)。したがって、シカが多い地域では、人工林を間伐しても下層植生は発達できないと考えられる。むしろシカが少ない地域と比較して、シカの嗜好性植物ばかりが増加するような、下層植生の発達過程の変化を引き起こす可能性がある。つまり、間伐を行っても、シカによる下層植生の変化や衰退は、下層植生を利用する鳥類や小型哺乳類、昆虫類へ直接的、間接的に、おもに個体数や種数の減少といった負の影響を生じさせ (Miyashita *et al.* 2004; Takada *et al.* 2008; Seki and Koganezawa 2013; Seki *et al.* 2014)、生物多様性が豊かにならない可能性がある。しかし、これまで人工林間伐後の生物多様性とシカの関係性を調べた研究はほとんどない。

一方、下層植生に生息する節足動物は、下層植生を餌や繁殖・休憩の場として利用すると同時に、食物網の中間に位置し、より高次の消費者である鳥類等の餌資源にもなっていて、森林生態系において重要な位置を占める。また、先に述べたように、下層植生の節足動物群集は間伐の影響を大きく受けることが知られている (Maleque *et al.* 2007a, b)。そこで、間伐後のヒノキ人工林においてシカ処理が異なる条件下で節足動物群集を調査することで、シカが下層植生上の節足動物群集へ及ぼす影響を明らかにした。なお、本稿の詳細はKatagiri and Hiji (2015)を参照していただきたい。

2. 本研究における定義と仮説

本研究を行うにあたり、筆者は先行研究を踏まえ、シカによる下層植生の変化は下層植生上の節足動物群集にとってどのような意味をもつのかを、以下のように整理した。シカは下層植生を採食することで、下層植生の量や種、形態を変化させる。これにより、

Effects of sika deer browsing on the arthropod communities on understory vegetation in a thinned Japanese cypress plantation

¹KATAGIRI, Nana, 岐阜県森林研究所

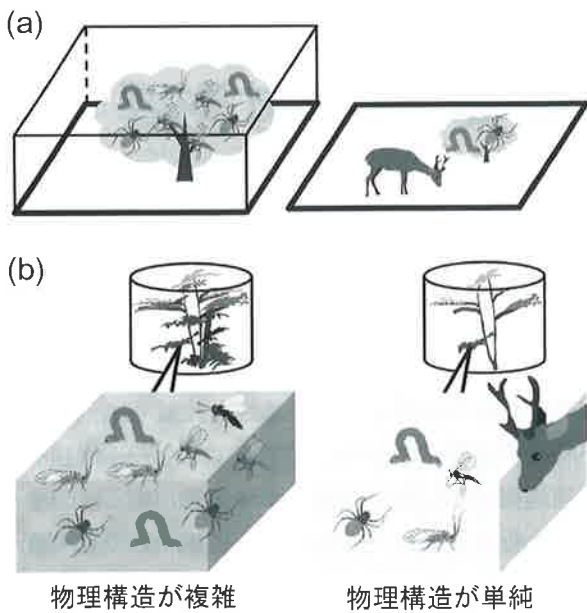


図-1 予想されるハビタットの(a)量と(b)質の変化とその節足動物群集に対する効果

下層植生上の節足動物群集のハビタット、すなわち餌資源や生息環境が量的および質的に変化していると考えられる。

まず、シカ類が下層植生の量を減少させることはよく知られている (Waller and Alverson 1997; Rooney and Waller 2003; Suzuki *et al.* 2008)。これは、下層植生上の節足動物群集にとって、ハビタットの量が減ると考えることができる。また、シカ類は、嗜好性植物種を減少させ、数種の不嗜好性植物を増加させることにより下層植生の種多様性を低下させる (Martin *et al.* 2010)。種多様性とは、多様な種が均等に存在すると高くなり、特定の種が偏って存在していると低くなるという、種の豊富さと種組成の均等さの両方を含んだ概念である (宮下・野田 2003)。下層植生上の節足動物群集のなかでも、植物を餌とする植食性昆虫は、その多くが特定の植物種を餌とする狭食性である (Bernays and Chapman 1994)。つまり、下層植生の種多様性が低いということは、とくに植食性昆虫たちにとってハビタットの量が少ないことを示していると考えられる。最後に、シカの採食は下層植生の枝葉を減少させ、その物理的な構造を単純化させる (Miyashita

et al. 2004)。節足動物群集にとって、植物の物理的な構造とは、ハビタットの構造である。ハビタット構造が単純になると、節足動物群集の種数や個体数が減少することが知られていて、これは、捕食者などからの逃げ場が少なくなるため生じると考えられている (Halaj *et al.* 1998, 2000)。もしハビタットの量が同じでも、ハビタット構造が単純か、複雑かによって、節足動物群集の種や個体の数は増減する。すなわち、下層植生の物理的構造の複雑さは、節足動物群集にとってハビタットの質を表している。

以上の仮定のもとに、本研究では次の2つの仮説を立て、それぞれを異なるスケールで検証することとした。少し分かりにくいので、仮説の模式図を図-1に示す。まず、過去の研究と同様、シカの採食は下層植生上の節足動物群集のハビタットの量、つまり下層植生の量と種多様度を減少させていると予測した。シカによって、ハビタットの量が減少しているかどうかを検証するためには、「土地面積スケール」で考えなくてはならない。すなわち、図-1 aのように、一定の土地面積に存在するハビタット量を、シカを排除したシカ柵内の調査区 (以下、シカ無区とする) とシカが自由に採食できるシカ柵外の調査区 (以下、シカ有区) との間で比較する必要がある。そして、「シカによって土地面積あたりのハビタット量が減少すれば、土地面積あたりに生息する節足動物群集の個体数も減少する」と予測される (図-1 a)。これを第一の仮説とした。

次に、シカの採食は、節足動物群集のハビタットの質、つまり下層植生の物理的構造を単純化していると予測した。植物の物理的構造の複雑さとは、図-1 bのように一定の現存量の植物に存在する枝葉の数と考えることができる。つまり、一定の現存量あたりの枝葉の数が少ないほど、その植物の物理的構造は単純であるとみなせる。そこで、ハビタットの質がシカによって低下しているかどうか、またそのことが節足動物群集にどのような影響を及ぼしているかを、「植生量スケール」で検証することとした。第二の仮説は、「シカによる植物の現存量あたりの枝葉の数の減少にともない、節足動物群集の植物現

存量あたりの個体数も減少する」というものである (図-1 b)。

3. 調査地概要と調査方法

(1) 調査地概要

調査は、三重県津市白山町にある三重県林業研究所の実習林内の、2007年12月に本数間伐率60%で切り捨ての定性間伐が行われた42年生ヒノキ人工林 (2012年時点) において行った。標高は240m, 2012年の年降水量は1714mm, 月平均気温は5~28℃である。実習林におけるシカの生息密度は、区画法では 1.7km^{-2} (2012年10月), 糞塊法では 13.7km^{-2} (2012年12月) と推定されている。一方で、ニホンカモシカは生息が確認されておらず、調査地における採食痕は、すべてシカのものと考えてよい。また、間伐時にすべての下層植生を除去している。2008年9月、この林分に15m×15mの防鹿柵を設置し、図-2に示したような0.04haの調査区を設定した。すなわち、防鹿柵内に3m×3mの区画を12プロット設置し、これらをシカ無区とした (図-2)。また、防鹿柵外に同サイズの区画を36プロット設置し、シカ有区とした (図-2)。なお、調査区内の現在の立木本数は36本である。

調査は2012年の春 (6月), 夏 (8月), 秋 (11月), 2013年の冬 (1月) の、曇天もしくは晴天の日に行い、調査プロットは季節ごとにシカ無区から3プロット, シカ有区から9プロットを、プロットが隣り合わず、かつ偏らないように選出した。さらに、地表から1mの高さの気温・相対湿度および、地表から1.5mの高さの相対光量子束密度 (春シカ無区: $8.98 \pm 1.38\%$, 春シカ有区: $5.87 \pm 2.66\%$, 夏シカ無区: $6.26 \pm 0.86\%$, 夏シカ有区: $7.26 \pm 2.28\%$, 秋シカ無区: $6.11 \pm 0.48\%$, 秋シカ有区: $4.87 \pm 1.42\%$) が防鹿柵内外で違いがなかった (Mann-Whitney U -test: $p > 0.05$) ことから、微気候は、下層植生および節足動物群集には影響を与えていないものと考えられる。

(2) 下層植生の調査方法

本研究では、シカの生息密度が高い地域において下層の植物の以降の成長が可能な限界の高さである

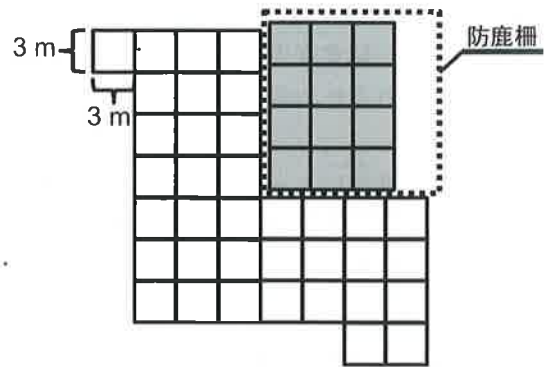


図-2 調査地の概要

灰色がシカ無区, 白色がシカ有区, プロットの大きさは3×3 mである。Katagiri and Hijii (2015)を改変。

と考えられる20cm (Kumar *et al.* 2006) から、調査地に存在するヒノキ以外の最大植物の高さ210cmまでを、下層植生と定義した。下層植生の量として、各植物を円柱近似し、それぞれの体積を測定して、プロット内の植物の体積をすべて合計した値を用いた。以降、これをプロットあたりの‘植生量’とする。さらに、種ごとの植生量を用いてShannon-Wiener指数 (H') を算出し、これをプロットあたりの下層植生の‘種多様度’とした。下層植生の物理的構造の複雑さは、植生量あたりの枝葉の数とした。また、物理的構造の複雑さは、シカに採食される植物のみ変化すると考えられるため、シカに1回以上採食された植物種 (嗜好性植物種) のみを対象として調査を行った。ただし、シカ無区はすべての下層植生を調査対象とした。シカ無区では、過去にシカに採食されていない不嗜好性植物種が非常に少なかったため、このように定義しても大きな影響はないと考えられる。地表から30cmと60cmの高さにあるプロット内のすべての下層植生の幹, 枝, 葉を数え、その合計値から、植生量あたりの枝葉の数を算出した。

(3) 節足動物群集の調査方法

シカ無区においてはすべての植物種から、シカ有区においては嗜好性植物種, 不嗜好性植物種それぞれから、節足動物をビーティング法により採集した。回収した節足動物は、食性レベルで、①植食者 (植物を餌とする分類群), ②一時滞在者 (植物を休憩,

繁殖場所として利用する分類群), ③捕食者 (他の生物を捕食する, 捕食寄生者を含めた分類群) の3つに分類し, それぞれの個体数を数えた。

(4) データ解析

まず, シカの採食によって何が変化したのかを調べるため, ハビタットの量, 質の各指標と, 食性ギルド別節足動物群集の2つのスケール (プロットスケール・植生量スケール) の密度を, シカ無区とシカ有区との間で一般化線形混合モデル (GLMM) により比較した。ただし, GLMMの最尤推定計算が収束しなかった場合は一般化線形モデル (GLM) により比較した。この解析で, シカ無区とシカ有区の間で節足動物の個体数に差があった場合, それが, シカが引き起こしたハビタットの変化によるものなのかどうかを明らかにするため, 節足動物の個体数の制限要因とその間の関係を, モデル選択によって判別した。プロットスケールでのこの解析で用いた制限要因の候補は, ①「プロットあたりの植生量」, ②「プロットあたりの植物の種多様度」とした。さらに, 捕食者の制限要因を探る際には, 餌資源として考えられる植食者と一時滞在者を合わせた③「プロットあたりの被食者の個体数」も制限要因として加えた。また, 植生量スケールの解析における制限要因の候補は, ①「植生量あたりの枝葉の数」とし, 捕食者の制限要因の候補にはさらに, ②「植生量あたりの被食者の個体数」も加えた。これらをもとに, GLMMによってモデルを構築し, モデル選択規準 Akaike Information Criterion (AIC) により, 最もあてはまりの良いベストモデルを選んだ。AIC値が最も小さいベストモデルに含まれる説明変数を目的変数の制限要因とみなし, 説明変数の係数が正の値であれば目的変数との間に正の相関があるとした。これらの解析には統計解析ソフトウェアR. 3.1.1を用いた (R Development Core Team 2014)。

4. 出現した下層植生とそれを利用する節足動物群集の構成

シカ無区において出現した下層植生の主な種は, すべての季節でヒサカキ (*Eurya japonica*), アラ

カシ (*Quercus glauca*), ツブラジイ (*Castanopsis sieboldii*), およびスダジイ (*C. cuspidata*) であった。一方, シカ有区では, すべての季節でヒサカキ, サカキ (*Cleyera japonica*), アセビ (*Pieris japonica*) などが多かった。アセビは本調査地における不嗜好性植物種で, シカ有区では, アセビに代表されるシカの不嗜好性植物種が繁茂する傾向がみられた。

調査地において, 下層植生から採集された節足動物群集の, 季節を通しての主要な分類群は次のとおりである。植食者は, シカ無区でヨコバイ亜目, チョウ目幼虫などが多く, シカ有区ではヨコバイ亜目やカメムシ目のカスミカメムシ科, チョウ目幼虫が多かった。一時滞在者は, シカ無区, シカ有区ともにトビムシ目, ハチ目アリ科がおもに出現した。捕食者は, シカ無区とシカ有区いずれにおいても, その大部分をクモ目が占めていた。

5. ハビタットの量の変化と節足動物群集への影響

まず, シカの採食は, 節足動物群集のハビタットの量をどのように変え, それが節足動物群集へどのように影響していたのかを述べることにしたい。ハビタット量の指標のひとつ, プロットあたりの植生量は, シカ無区よりもシカ有区で少なかった (図-3 a)。一方でもうひとつの指標, プロットあたりの植物の種多様度は, シカ無区とシカ有区との間で差はみられなかった (図-3 b)。つまり, プロットあたりの植生量はシカの採食によって減少したが, プロットあたりの植物の種多様度は, シカの採食の影響を受けていないと考えられる。次に, 節足動物群集におけるすべての食性ギルド, 植食者, 一時滞在者, 捕食者のプロットあたりの個体数はシカ無区よりもシカ有区で少なく (図-4 a-c), 植食者, 一時滞在者, 捕食者いずれにおいても, シカがいたために, 個体数が減少したものと考えられた。

では, 以上のような節足動物群集のプロットあたりの個体数の変化に, シカによるハビタットの量の変化が本当に関わっているのだろうか。筆者は, 各食性ギルドのプロットあたり個体数を決める制限要

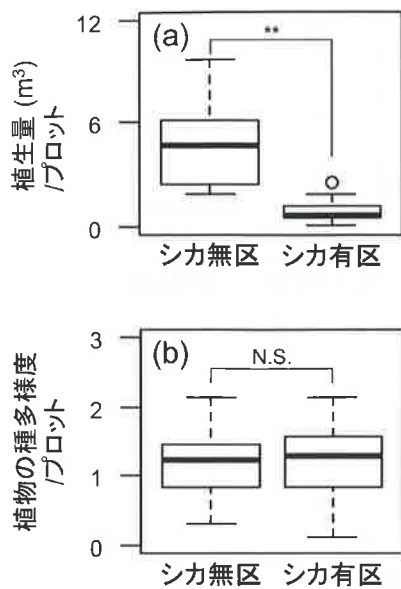


図-3 シカ無区とシカ有区の (a) 植生量/プロット、および (b) 植物の種多様度/プロットの値

全調査季節（春、夏、秋、冬）のデータを図に用いた。アスタリスクは一般化線形混合モデル (GLMM) による比較で有意な差があった ($p < 0.01$) ことを、N.S. は有意な差がなかった ($p > 0.05$) ことを示す (シカ無区: $n = 12$, シカ有区: $n = 36$)。太線が中央値、箱が四分位範囲、ひげの両端が最大値と最小値、丸印が外れ値 (箱端から四分位範囲の1.5倍をこえるデータ) を示す。Katagiri and Hijii (2015) を改変。

因をモデル選択によって明らかにしたが、ここではその結果と考察の要点を示す (詳細は、Katagiri and Hijii (2015))。まず、植食者のプロットあたりの個体数を制限する要因はプロットあたりの植生量と判定され、実際に、これらの間には正の相関があった。つまり、植食者のプロットあたりの個体数がシカ有区で減少したのは、シカの採食によってプロットあたりの植生量が減少したためと考えられる。次に、一時滞在者の場合、その制限要因はプロットあたりの植生量と植物の種多様度となり、両者ともに、プロットあたりの一時滞在者の個体数との間には正の相関が認められた。ただし、プロットあたりの植物の種多様度はシカ無区とシカ有区の間で差がなかったため、シカ有区で一時滞在者の個体数が減少したのは、植生量の減少がおもな要因であると推察された。最後に、捕食者のプロットあたり個体数を決定するおもな要因は、プロットあたりの被食者 (植食者+一時滞在者) の個体数であり、被食者が増えれば捕食者も増えることが明瞭に示された。す

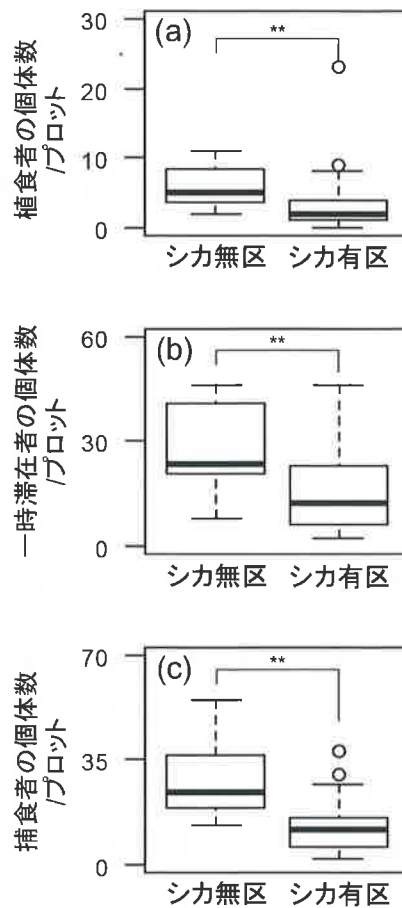


図-4 シカ無区とシカ有区における (a) 植食者の個体数/プロット、(b) 一時滞在者の個体数/プロットおよび (c) 捕食者の個体数/プロットの値

脚注は図-3と同じ。解析は一般化線形モデル (GLM) によって行った。Katagiri and Hijii (2015) を改変。

なわち、プロットあたりの捕食者の個体数がシカ有区で減少したのは、シカ有区で植食者と一時滞在者のプロットあたり個体数が減少したためであると考えられる。

以上のことから、本調査地におけるシカによる下層植生の採食の影響は、下層植生上の節足動物群集へ次のように波及していると推測できる。シカは、採食によってプロットあたりの植生量を減少させ、これにより、餌資源や休憩、繁殖の場を失った植食者と一時滞在者は、プロットあたり個体数が減少する。さらに、これら被食者の数が減少することで餌資源が減少するため、捕食者もプロットあたり個体数が減少してしまう。このように、シカによる下層

植生の採食に端を発する負の影響は、階段状に流れ落ちる滝（カスケード）のように、次々と上位の栄養段階の生物へと波及していくものと考えられる。

6. ハビタットの質の変化と節足動物群集への影響

では、シカによるハビタットの質の変化は、節足動物群集をどのように変えたのだろうか。まず、本研究の結果では、ハビタットの質の指標として仮定した植物の物理的構造の複雑さ、つまり植生量あたりの枝葉の密度は、仮説とは異なり、シカ無区よりもシカ有区で高かった（図-5）。植物の多くは、採食などによって枝葉を失うと、それを補うために新たな枝葉を伸ばす補償作用をもつ（Strauss and Agrawal 1999など）。シカ有区ではシカに採食されたあと、下層植生が補償作用を発揮して、植物の構造がシカに採食されていない植物よりも複雑化したのではないかと推測される。盆栽のような形態となった下層植生を想像するとわかりやすいだろう。草食獣や植食性昆虫による食害を受けた植物は、しばしば盆栽状に姿を変える（Whitham and Mopper 1985など）。節足動物群集の植生量あたりの個体数は、すべての食性ギルドでシカ無区よりもシカ有区で多くなっていた（図-6 a-c）。つまり、シカがいたことで、植食者、一時滞在者、捕食者の植生量あたり個体数は増加したと考えられる。

これらの節足動物群集の変化が、シカが引き起こしたハビタットの質の変化によるものなのかを検討するため、ここで各ギルドの植生量あたり個体数の制限要因について触れておきたい。まず、植生量あたりの植食者の個体数を決定する要因は、植物の物理的構造の複雑さではなかった。植食者の植生量あたり個体数がシカによって増加した要因は今回の調査では明らかにできなかったが、シカ有区の植物は、補償作用によって新しい枝葉が春季以外にも伸びていたことが推察される。このような補償作用により伸びた枝葉は、一般に栄養豊富であるため、植食性昆虫によって好んで利用されるといわれており（Danell and Huss-Danell 1985; Lind *et al.* 2012),

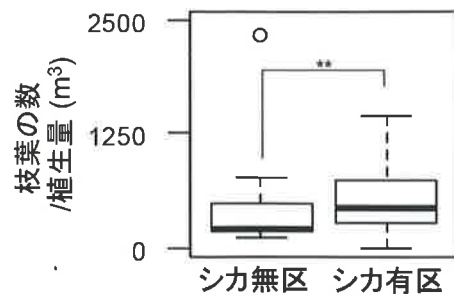


図-5 シカ無区とシカ有区における枝葉の数/植生量 (m^3) の値

脚注は図-3と同じ。解析はGLMによって行った。Katagiri and Hijii (2015)を改変。

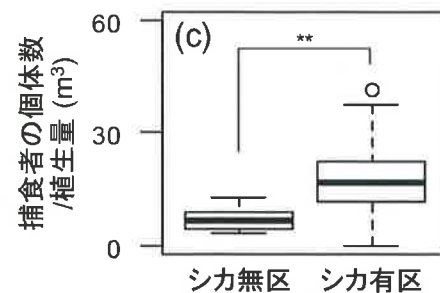
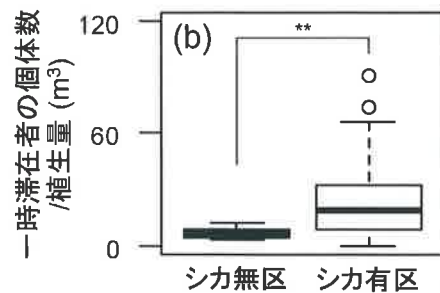
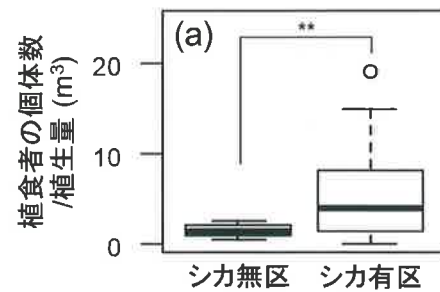


図-6 シカ無区とシカ有区における (a) 植食者の個体数/植生量 (m^3), (b) 一時滞在者の個体数/植生量 (m^3), (c) 捕食者の個体数/植生量 (m^3) の値

脚注は図-3と同じ。解析はGLMによって行った。Katagiri and Hijii (2015)を改変。

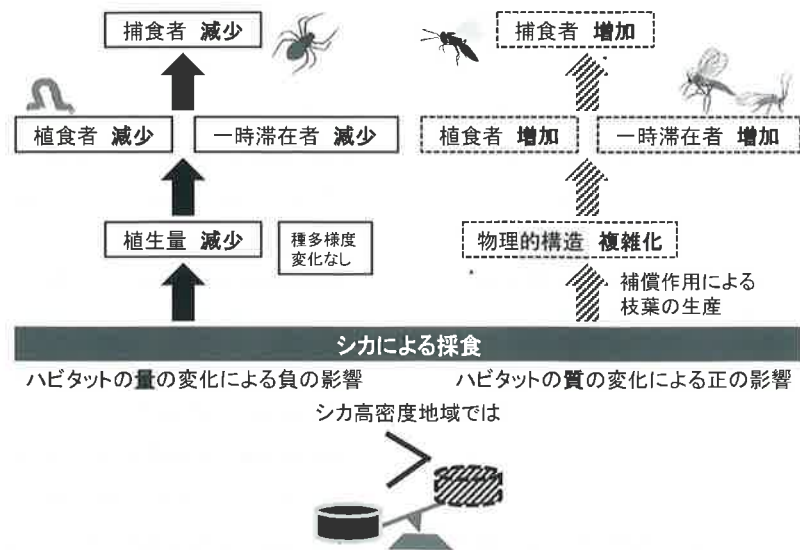


図-7 本研究で明らかとなったシカの採食が下層植生上の節足動物群集に及ぼすカスケード的影響の概要

植生量あたりの植食者の個体数が増加した要因となったのかもしれない。また、一時滞在者の植生量あたりの個体数を制限する要因は植物の物理的構造の複雑さであり、実際に、これらの間には正の相関が認められた。このことから、シカがいるところで植生量あたりの一時滞在者の個体数が増加したのは、シカの採食により植物の物理的構造が複雑になったためと考えられる。さらに、捕食者の植生量あたり個体数の制限要因は、主として植生量あたりの被食者の個体数であり、これらの間にはやはり正の相関がみられた。つまり、シカがいるところで植生量あたりの植食者および一時滞在者の個体数が増加したため、植生量あたりの捕食者の個体数が増加したものと推測された。

植生量というスケールでは、次のようなメカニズムでシカの影響が波及しているようである。シカの採食を受けた下層植生は補償作用によって新たな枝葉を伸ばし、物理的な構造が複雑化する。この効果によって、植食者と一時滞在者の植生量あたりの個体数は増加する。これにより餌が増え、捕食者も植生量あたり個体数を増加させる。このように、シカの採食は、ハビタットの質の向上をとおして、正の効果も上位の栄養段階へカスケード的に波及させていることが推察された。

7. シカの高密度化が人工林の生物多様性へ及ぼす影響

これまでの結果は、図-7のように要約できるだろう。シカの採食は、植生量スケールにおいて、ボトムアップ（下位から上位へ）の方向へ正の影響を及ぼしていた。しかし、この下層植生の約70%を占めるシカの嗜好性植物に対しての正の影響を打ち消すほど、シカによる下層植生の採食は劇的とも言えるものであった。そのため、プロットスケールでの下層植生上の節足動物群集の数、つまり、その土地に生息する実際の節足動物群集の数は、シカの採食によって著しく減少してしまっており、シカからボトムアップ的に負の影響が働いていた。

このようなシカによる負の影響は、下層植生を利用する節足動物群集を餌とする森林性鳥類といった、さらに上位の栄養段階の生物へも波及していく恐れがある。森林生態系において、節足動物群集内のクモ類、寄生蜂のような捕食者や昆虫食性の鳥類は、捕食によって生物の個体数を調節し、生態系の群集を安定させる機能を担っている。シカが引き起こす負の影響によって、これらの数や多様性が失われれば、生物の密度調節機能はうまく働かなくなり、特定の生物の大発生といった事態が森林内で起こりかねないだろう。現在、日本各地でシカの数が急速に

増加している。このような状況下では、生物相を豊かにするつもりで人工林の間伐を行ったとしても、下層植生の回復は小さく、生物多様性の向上はあまり期待できない。とはいえ、シカは‘悪さ’ばかりするというわけではなく、生態系エンジニアとして森林生態系に対して正の効果ももたらしている可能性がある（中規模攪乱説）。今後、シカの影響が負から正へ切り替わる、それぞれの森林生態系にとってシカの‘適正な密度’を明らかにしていくことが求められる。

謝辞

本研究を行うにあたり、三重県林業研究所の野々田稔郎氏には調査地の使用に便宜を図っていただいた。また、名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究室の肘井直樹教授をはじめ皆様には、本研究についての議論や野外調査の手伝い等で協力していただいた。ここに記して、厚く御礼申し上げる。

引用文献

- Bernays EA, Chapman RF (1994) Host-plant selection by phytophagous insects. 328 pp, Chapman & Hall, New York
- Danell K, Huss-Danell K (1985) Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44: 75 ~ 81
- Halaj J, Ross DW, Moldenke AR (1998) Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. *J Arachnol* 26: 203 ~ 220
- Halaj J, Ross DW, Moldenke AR (2000) Importance of habitat structure to the arthropod food - web in Douglas - fir canopies. *Oikos* 90: 139 ~ 152
- Katagiri N, Hijii N (2015) Effects of sika deer browsing on the arthropod communities on understory vegetation in a thinned Japanese cypress plantation. *J For Res* 20: 347 ~ 356
- Kumar S, Takeda A, Shibata E (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J For Res* 11: 337 ~ 342
- Lind EM, Myron EP, Giaccari J, Parker JD (2012) White-tailed deer alter specialist and generalist insect herbivory through plant traits. *Environ Entomol* 41: 1409 ~ 1416
- Maleque MA, Ishii HT, Maeto K, Taniguchi S (2007a) Line thinning fosters the abundance and diversity of understory Hymenoptera (Insecta) in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantations. *J For Res* 12: 14 ~ 23
- Maleque MA, Ishii HT, Maeto K, Taniguchi S (2007b) Line thinning enhances diversity of Coleoptera in overstocked *Cryptomeria japonica* plantations in central Japan. *Arthropod Plant Interact* 1: 175 ~ 185
- Martin J-L, Stockton SA, Allombert S, Gaston AJ (2010) Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biol Invasions* 12: 353 ~ 371
- 宮下 直・野田隆史 (2003) 群集生態学. 187pp, 東京大学出版会, 東京
- Miyashita T, Takada M, Shimazaki A (2004) Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. *Ecoscience* 11: 74 ~ 79
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org>, 2014.7.1アクセス
- 林野庁 (2014) 平成25年度版森林・林業白書. 300pp, 全国林業改良普及協会, 東京
- Rooney TP, Waller DM (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For Ecol Manage* 181: 165 ~ 176
- Sayer J, Chokkalingam U, Poulsen J (2004) The restoration of forest biodiversity and ecological values.

- For Ecol Manage 201: 3 ~ 11
- Seki S-I, Fujiki D, Sato S (2014) Assessing changes in bird communities along gradients of undergrowth deterioration in deer-browsed hardwood forests of western Japan. For Ecol Manage 320: 6 ~ 12
- Seki Y, Koganezawa M (2013) Does sika deer overabundance exert cascading effects on the raccoon dog population? J For Res 18: 121 ~ 127
- 島田博匡・野々田稔郎 (2009) 針葉樹人工林における強度間伐後の広葉樹侵入に及ぼすシカ採食の影響. 日林誌 91 : 46 ~ 50
- Speed JDM, Austrheim G, Hester AJ, Solberg EJ, Tremblay J-P (2013) Regional-scale alteration of clear-cut forest regeneration caused by moose browsing. For Ecol Manage 289: 289 ~ 299
- Strauss SY, Agrawal AA (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. Trends Ecol Evol 14: 179 ~ 185
- Sullivan TP, Sullivan DS, Lindgren PMF, Ransome DB (2007) Long-term responses of ecosystem components to stand thinning in young lodgepole pine forest IV. Relative habitat use by mammalian herbivores. For Ecol Manage 240: 32 ~ 41
- Suzuki M, Miyashita T, Kabaya H, Ochiai K, Asada M, Tange T (2008) Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the Boso Peninsula, Japan. Ecol Res 23: 151 ~ 158
- Takada M, Baba YG, Yanagi Y, Terada S, Miyashita T (2008) Contrasting responses of web-building spiders to deer browsing among habitats and feeding guilds. Environ Entomol 37: 938 ~ 946
- Takatsuki S (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review. Biol Conserv 142: 1922 ~ 1929
- Waller DM, Alverson WS (1997) The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildl Soc Bull 25: 217 ~ 226
- Whitham TG, Mopper S (1985) Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. Science 228: 1089 ~ 1091
- (2016.3.30受付, 2016.6.6掲載決定)

解説

マツノザイセンチュウとマツノマダラカミキリ幼虫の片利共生関係

富樫一巳¹

マツノザイセンチュウ *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner) Nickle (以後ザイセンと略記) は日本のアカマツやクロマツに感染してマツ材線虫病を引き起こす (Mamiya 1983)。この線虫は1900年代初頭に北アメリカから日本に侵入したと考えられ (Mamiya 1983), *Monochamus* 属のカミキリムシ成虫によって寄主のマツ間を伝播される。日本の主要な媒介者はマツノマダラカミキリ *M. alternatus* Hope (以後マダラと略記) である。

マダラ成虫はマツ枯死木から脱出する。脱出直後の成虫は性成熟していない。脱出後、マダラ成虫は健全な寄主の新梢や小枝の樹皮を食べる (後食)。25℃では、雌は脱出してから約3週後に産卵を開始するが、そのような産卵前期間は5日から30日までの大きな変異がある (Togashi 1997)。産卵前期間は餌の質に依存し、アカマツの当年枝、一年枝、二年枝だけを与えた場合、若い枝ほど卵巣の発育が早くなる (勝山ら 1989)。雄の場合、脱出してから5日から10日すると、授精可能になる (野淵 1976)。性成熟したマダラ成虫の雌雄は交尾や産卵のために枯れたばかりのマツや新しい丸太に誘引される。

ザイセンはマダラ成虫の気管内から出て、成虫が作った摂食の傷口 (後食痕) を通して健全な樹体内に侵入する (Mamiya and Enda 1972)。人為的にザイセンを健全木に接種すると、その一部の個体は樹体内を日当たり1 m以上の速さで分散し (黒田・伊藤 1992), 苗木や成木の切り取られた主軸や枝の中を日当たり5 cm以上の速さで分散する (Matsunaga and Togashi 2009; Oku *et al.* 1989; Togashi and Matsunaga 2003; Son *et al.* 2010)。ザイセンの感染によって枯れた木の中で、ザイセンは爆発的に個体数が増加する (Mamiya 1983)。

マダラ雌成虫は、ザイセンの感染によって衰弱したマツまたは枯れたばかりのマツの樹皮下に産卵する (Mamiya 1983)。ザイセンがない場合、産卵対象となるマツは、時間的空間的に予測不可能な資源であり、年によってその発生量はきわめて少ない。このため、日本では2種が単独で存在している場合より共存している場合に、2種とも高い増殖率を示す。このような2種の関係を相利共生 (mutualism) という (Begon *et al.* 1990)。この相利共生関係は、マダラ成虫が枯死木から脱出して林内で発生している期間 (飛翔期) すなわちザイセンの樹間分散期の2種の相互作用に基づいて確立されている。

日本と異なり、北アメリカでは、自然分布のマツ林でマツ材線虫病の流行は起こったことがない (Rutherford and Webster 1987)。なぜなら、本病の発病に好適な夏高温の気候の地域には材線虫病抵抗性のマツの種が分布し、その他の地域では冷涼な夏の気候が発病を阻害するためである。北アメリカの主要な媒介昆虫は *Monochamus carolinensis* (Olivier) であり、ザイセン以外の何らかの要因で枯れ始めたマツや切ったばかりのマツに、性成熟した雌雄が誘引される。雌がそのようなマツに産卵する場合、口器で樹皮を傷つけ、その傷を通して産卵管を挿入して樹皮下に産卵する。*M. carolinensis* 成虫は産卵痕を通して、枯れ始めたマツや切ったばかりのマツにザイセンを伝播する。*M. carolinensis* 成虫は後食痕を通して健全木にもザイセンを伝播するが、マツは枯れないので、ザイセンは樹体内で増殖できない。つまり、ザイセンの感染によってマツが枯れない環境下では、産卵でできた樹皮上の傷口 (産卵痕) を通して、*M. carolinensis* 雌成虫から、枯れたばかりのマツや新しく切られたマツの幹や枝にザイセンが

伝播される場合だけ、ザイセンは増殖することができる (Wingfield and Blanchette 1983; Wingfield *et al.* 1984; Edwards and Linit 1992)。日本でも、性成熟した日本産マダラ成虫を用いて、産卵痕や他の原因によって生じた傷口を通して、ザイセンがマダラの雌雄から枯れたばかりのマツに伝播されることが実験的に証明されている (Arakawa and Togashi 2002)。これらのことから、北アメリカでは媒介昆虫の飛翔期に、ザイセンは伝播昆虫の成虫から利益を得るのに対して、昆虫の成虫は繁殖に関してザイセンから利益も損失も受けない。つまり、この時期の2者の関係は片利共生 (commensalism) であると判断される。

成虫の飛翔期の間に、ザイセンは枯れたばかりのマツの中で主に青変菌などの糸状菌の菌糸を食べて増殖する。12月になると、分散型3期幼虫は *Monochamus* 属の幼虫が材内に形成する蛹室の周りに集まり始める (Mamiya 1983)。昆虫の蛹が羽化するとき、分散型3期幼虫は分散型4期幼虫に脱皮し、材内の羽化直後の成虫の気管に入り込む。

ここでは、樹体内におけるザイセンと媒介昆虫の種間関係を明らかにするために行った実験を紹介する。実験では、樹体内における媒介昆虫の幼虫がザイセン個体群に及ぼす影響とザイセン個体群が媒介昆虫の幼虫の成長に及ぼす効果を明らかにするために、新鮮なマツの小丸太に、ザイセン、マダラ孵化幼虫、青変菌 *Ophiostoma minus* (Hedgc.) Syd. & P. Syd. をいろいろな組み合わせで接種した。その後、内樹皮、材、昆虫のフラス内のザイセン密度の測定、マダラ成虫の体重と翅鞘長の測定、糸状菌のバイオマスと比較するために、エルゴステロール (ergosterol) 含量の測定 (Seitz *et al.* 1977) をおこなった。フラスは幼虫の糞と細断された材の混合物である。これらの結果に基づいて2者の関係を論議した。この研究成果を Togashi *et al.* (2016) として発表している。ここでは、その一部を使って解説を行う。

1. 材料と方法

青変菌 *O. minus* を培養するために、PDA培地 (3.75% w/v, Difco potato dextrose agar) を121℃

で20分間高压滅菌をして、クリーンベンチ内で直径9cmのシャーレに分注した。この平板培地に青変菌 *O. minus* を接種し、25℃で1週間培養してから実験に使った。培養後、使用するまで5℃で保存した。菌を接種しないPDA培地を対照として用いた。

ザイセンを飼育するために、灰色かび病菌 *Botrytis cinerea* Pers. を用いた。10mlの乾燥大麦と11mlの蒸留水を50mlの三角フラスコに入れて高压滅菌し、この大麦を用いて灰色かび病菌を25℃で培養した。

三角フラスコ内で培養した灰色かび病菌を用いて、ザイセンの強毒性アイソレイト T-4 を25℃で5日間飼育した。その後分離するまで5℃で保存した。ティッシュペーパー (JKワイパー 150-S, 日本製紙クレシア社) を篩にしたベールマン法によって、25℃でザイセンを培地から2日間分離し、すぐに幼虫と成虫を含む懸濁液の濃度を50,000/mlに調整した。ザイセンの懸濁液は使うまで5℃で保存した。

農林水産大臣の許可のもと、台湾産マダラの実験室個体群を確立し、25℃で16時間明期8時間暗期 (16L8D) の光周期条件下で10世代維持していた。台湾産マダラ *M. alternatus alternatus* は日本産のマダラ *M. alternatus endai* とは異なった亜種であり (Makihara 2004)、人工飼料を用いて26℃または29℃で飼育すると、一部の個体が休眠せずに発育することが知られている (遠田・北島 1999)。木を用いて日本産マダラを飼育すると、すべての個体が終齢幼虫で休眠に入る (木村 1974; 富樫 1991)。そこで、この研究ではマダラの成長発育に及ぼす休眠の影響を除去するために、台湾産マダラの実験室個体群の第7世代から第10世代までの成虫にアカマツの切り枝を与えて産卵させた。そして、枝から卵を取り出し、湿ったティッシュペーパーの上に置いた。孵化後24時間以内の幼虫を実験に供試した。なお、マツ小丸太で飼育した場合でも、第7-10世代の仔世代の休眠率はほぼ0%であった。

12年生の6本のアカマツ (dbh: 3.9cm-8.4cm) と2本のクロマツ (dbh: 8.1cm, 9.0cm) を適時に伐倒した。その幹を15cmの長さに切って、木口にパラフ

表-1 実験で使われたアカマツとクロマツの小丸太の大きさ

実験の番号と小丸太に接種された種*	供試された小丸太†			
	数	長さ(cm)	直径(cm)	樹皮表面積 (cm ²)
実験1 (アカマツ小丸太)				
ザイセン	11	14.8 ± 0.1a (14.3 - 16.0)	4.4 ± 0.3a (3.2 - 6.6)	206.4 ± 16.1a (145.9 - 329.6)
ザイセン, マダラ	12	14.8 ± 0.1a (14.1 - 15.5)	4.2 ± 0.3a (2.7 - 6.2)	195.7 ± 13.7a (123.5 - 273.5)
ザイセン, <i>O. minus</i>	12	14.8 ± 0.1a (14.4 - 15.2)	4.3 ± 0.3a (2.7 - 6.1)	197.9 ± 12.9a (126.7 - 275.0)
ザイセン, マダラ, <i>O. minus</i>	12	14.8 ± 0.0a (14.6 - 14.9)	4.3 ± 0.3a (3.0 - 5.5)	197.2 ± 11.8a (138.6 - 255.8)
実験2 (クロマツ小丸太)				
マダラ	19	14.8 ± 0.1a (14.3 - 15.5)	6.6 ± 0.4a (4.0 - 9.1)	306.4 ± 16.7a (192.6 - 426.1)
マダラ, ザイセン	19	14.8 ± 0.1a (14.3 - 15.6)	6.6 ± 0.3a (4.1 - 8.8)	307.4 ± 15.6a (192.2 - 407.0)
マダラ, <i>O. minus</i>	19	14.8 ± 0.1a (14.2 - 15.5)	6.5 ± 0.3a (3.9 - 8.7)	303.0 ± 16.2a (177.3 - 401.5)
マダラ, ザイセン, <i>O. minus</i>	20	14.8 ± 0.1a (13.5 - 15.6)	6.5 ± 0.4a (3.8 - 9.2)	301.9 ± 15.9a (177.0 - 417.6)
実験3 (アカマツ小丸太)				
マダラ, <i>O. minus</i>	6	14.8 ± 0.1 (14.5 - 15.1)	5.9 ± 0.1 (5.7 - 6.3)	276.6 ± 6.2 (261.0 - 300.5)

*ザイセンはマツノザイセンチュウの, マダラはマツノマダラカミキリの, *O. minus*は*Ophiostoma minus*の略である。
†平均値 ± SE. 各実験の列の平均値に同じ文字が付いている場合, 互いに異なることを示す(一元分散分析, Bonferroniの多重比較). カッコ内の数値は範囲を示す.

イン(融点56-58℃)を塗布した。小丸太はポリ袋に入れ, 使用するまで10℃または25℃に置いた。小丸太の平均長さや中央径に違いがないように, 実験に合わせて複数のグループに分けた(表-1)。

マダラ幼虫などを接種するために, 小丸太の木口から約14mm離れた樹皮をコの字型(平均22mm×17mm)に切って材から剥いだ(図-1)。露出した材の中央部に直径6~7mmの窪みを彫刻刀で作し, マダラ孵化幼虫を1頭ずつ窪みに置いた。次に青変菌を培養したPDA培地または無菌のPDA培地を, 露出した材表面で木口から離れた部分に置いた。さらに, 内樹皮にカッターを斜めに挿入して三角形の隙間を

作り, その内樹皮の隙間に1,000頭のザイセン(線虫懸濁液20μl)または滅菌水を接種した。樹皮の二つの傷の最短距離は平均13.7mmであった。二つの傷を元の樹皮で覆い, その樹皮をパラフィルムで覆い, 粘着性の布テープで固定した。小丸太にマダラ幼虫を接種しない場合でも, 材表面の窪みを作った。実験3では, ザイセンまたは水を接種しないため内樹皮の傷を作らなかった。

3種類の実験を行った。そのため, 個々の実験で用いた方法はその都度記載した。

実験1: マダラ孵化幼虫と青変菌の接種がザイセンの個体群成長に及ぼす影響を明らかにするために,

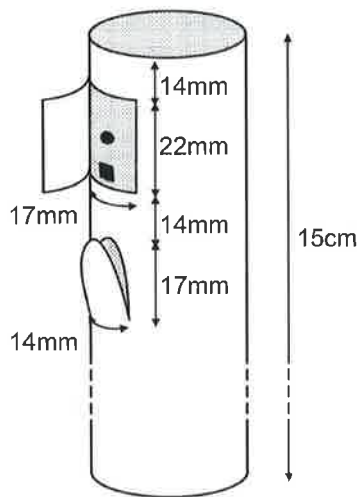


図-1 マツノマダラカミキリ（黒丸）、*Ophiostoma minus*を培養したまたは培養しないPDA片（黒四角）、マツノザイセンチュウを接種するために作られるマツ小丸太上の傷

樹皮を切って、四角形の樹皮の一边を切らずに材から取り外した。樹皮に三角形の切れ込みを作り、その中に線虫懸濁液を滴下した。数字は平均長を示す。

1群のアカマツ小丸太にザイセン、マダラ孵化幼虫1頭、青変菌を接種し、残りの3群の小丸太には第二の組み合わせ（ザイセン、マダラ孵化幼虫1頭、PDA培地）と第三の組み合わせ（ザイセン、青変菌）、第四の組み合わせ（ザイセン、PDA培地）をそれぞれ接種した。接種後、線虫がスチロール製透明容器（縦39cm×横28cm×高さ24cm）の底から最も離れるように小丸太を垂直に立て、25℃、16L8D、相対湿度100%の一定条件下においた。相対湿度を保つために、時々純水を容器内に噴霧した。接種時期は2014年7月15日から17日であった。

接種の18日後に小丸太から樹皮をはぎ、幼虫とフラスを小丸太から取り出した。それから、青変菌の定着を確認するために、内樹皮と材に青変があるかどうかを記録した。幼虫の全食痕を含むように、全樹皮の1/4から1/2を軸方向に材から剥がし、厚い外樹皮を除去して内樹皮のサンプルを得た。薄い外樹皮を含む内樹皮を1～2mmの幅に裁断した。さらに直径15mmの刃をもつハンドドリルを用いて、マダラ幼虫とザイセンを接種した二カ所から、髄を含む材を採取した。採取された材が青変しているかどうか

を記録した。採取されたフラスと材および切断された内樹皮を別々にペールマン・ロートに入れ、25℃で48～72時間おいてザイセンを抽出した。抽出されたザイセンを計数したあと、分離源を60℃で5～12日間乾燥し、その重量を測定した。ザイセン密度は、乾燥した分離源1g当たりのザイセン数によって示した。

マダラ幼虫の体重は電子天秤によって、頭蓋の幅はノギスを用いて、それぞれ0.1mgと0.05mmまで測定した。越智（1975）に従って頭蓋の幅から、1齢：0.585～1.170mm、2齢：1.260～1.935mm、3齢：1.980～3.150mm、4齢：3.150～4.365mmを推定した。

マダラ幼虫がザイセン個体群に及ぼす影響を確認するために、2015年2月26日～3月21日に、新鮮なアカマツ小丸太10本にそれぞれザイセン、マダラ孵化幼虫1頭、青変菌を接種して、23日後にザイセン密度を調査した。

実験2：ザイセン個体群と青変菌の接種がマダラ幼虫の成長と発育に及ぼす効果を明らかにするために、マダラ孵化幼虫、ザイセン、青変菌の3種を組み合わせ、4群のクロマツ小丸太に接種した。接種は、2014年7月3～14日に実験1と同じ方法で行った。それらは実験1と同じ方法で飼育した。

小丸太を毎日観察して、マダラ成虫の脱出日を記録した。成虫の性を記録し、体重と翅鞘長を測定した。小丸太からマダラ成虫が脱出しなかった場合、接種の153～164日後に割材した。幼虫が生きていた場合、その体重と頭幅を測り、腸内食下物の有無を記録した。また、幼虫がいた部位を記録した。幼虫の齢は頭幅に基づいて記録した。

実験3：マダラ幼虫が青変菌の増殖に及ぼす影響を明らかにするために、2014年11月6、7日にマダラ孵化幼虫と青変菌をアカマツ小丸太6本に接種した。接種の22日後に樹皮を剥ぎ、幼虫とフラスを取り出し、幼虫の体重と頭幅を測定した。幼虫の全食痕を含むように、全樹皮の1/4から1/2を軸方法に沿って切り取った。この時、パラフィンで覆われた樹皮を含まないように注意した。厚い外樹皮を除去した後、内樹皮サンプルを幅1～2mmに切った。直径15mmの

刃を付けたハンドボーラーを用いて、幼虫と青変菌を接種した場所から、髄を含む材を採取した。フラス、内樹皮、材をジッパー付きのポリエチレン袋に別々に入れ、 -20°C の全暗条件下で保存した。2日後、1日間に渡ってそれらを真空凍結乾燥した。

5個のステンレス製ボール（直径12mm）を含む50mlの容器（MixerMill MM 400）の中で各乾燥サンプルを粉碎し、均一にした。内樹皮と材のサンプルは90秒間、フラスは60秒間処理した。粉末にされた材料を約100mg取り、その正確な重量を0.1mgまで測定してから、1mlのヘキサン中に入れ、 3°C に24時間置いてエルゴステロールを抽出した。この抽出液を19,000gで10分間遠心分離をした後、上澄み液0.5mlを採取し、真空乾燥機でヘキサンを除去した。残渣を99.5%の冷却エタノール0.5mlに溶解し、 $0.45\mu\text{m}$ の篩の付いた注射器でろ過して、液体クロマトグラフ（HPLC）のサンプルにした。

HPLCを用いてエルゴステロールの含量を測定した。LiChrosorb RP-18 column ($10\mu\text{m}$, $250\text{mm}\times 4\text{mm}$, Merck, NJ, USA)のカラムを用いて、 40°C で毎分1mlの速度でエルゴステロールを分離し、溶出液を280nmでモニターした。溶出条件は、15分メタノール95%水溶液、5分間95～100%の勾配、10分間100%メタノールであった。エルゴステロールの標品（和光純薬、東京）を用いて1, 4, 7, $10\mu\text{g}/\text{ml}$ のエタノール溶液を調整し、検量線を作成した。

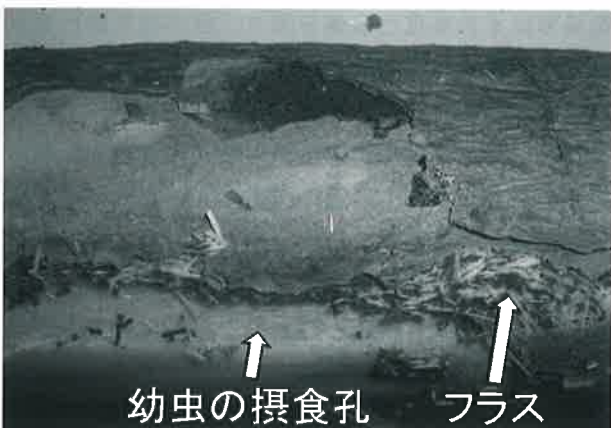


写真-1 アカマツ小丸太の樹皮下のマツノマダラカミキリ幼虫の摂食孔とフラス

統計解析：線虫密度を比較するために、対数変換をした後に分散分析を行い、その後Bonferroni法を用いて2組の平均値の差を検定した。エルゴステロール含量の比較にも分散分析を用いた。また、共分散分析を用いて、マダラの成長と発育に及ぼすザイセン接種、青変菌接種、性、小丸太の樹皮表面積（共変量）の影響を評価した。

2. 結果

マダラ幼虫と青変菌がザイセンの個体数増加に及ぼす影響（実験1）

接種の18日後に小丸太を割材した時、幼虫を接種した小丸太の下にフラスが見られた（写真-1）。割材の結果、20頭の生存幼虫と4頭の死亡幼虫が発見された。生存幼虫の平均体重は99.2mg（標準誤差以下 $\text{SE}=8.3\text{mg}$ ）、平均頭幅は2.23mm（ $\text{SE}=0.06\text{mm}$ ）であり、1齢が1頭、2齢が2頭、3齢が17頭であると判定された。幼虫の腸には褐色の食下物が見られた。4頭の死亡幼虫のうち3頭は排糞をしており、摂食後に、1齢と2齢で死亡していた。これに対して、残りの1頭は排糞をしておらず、摂食前に死んだと判断された。排糞をしていなかった個体のデータを除いて統計的解析を行った。

小丸太の割材によって、ザイセンだけを接種した小丸太11本のうち6本で、ザイセンとマダラ幼虫を接種した小丸太12本のうち9本で、糸状菌による青黒い変色が内樹皮と材で観察された。それに対して、*O. minus*を接種した場合、すべての小丸太で青黒い変色が内樹皮と材で観察された。

マダラを接種しなかった場合、ザイセンを分離するために採取した内樹皮と材の平均乾燥重量はそれぞれ2.2gと2.9gであった。マダラを接種した小丸太の場合、採取した内樹皮、材、フラスの平均乾燥重量はそれぞれ3.6g、3.2g、0.29gであった。

ザイセン、マダラ幼虫、無菌のPDA培地を接種した場合、生存幼虫と死亡幼虫のいた小丸太の間で、内樹皮、材、フラスのザイセン密度に違いがなかった（一元分散分析、全ての $F_{1,11} < 0.96$, $p > 0.349$ ）。このことは、ザイセン、マダラ幼虫、青変菌を接種し

表-2 マツノマダラカミキリ幼虫と青変菌*Ophiostoma minus*がアカマツ小丸太の乾燥した樹皮、材、フラスのg当たりのマツノザイセンチュウ密度に及ぼす影響（実験1）

小丸太に接種された種*	小丸太数	マツノザイセンチュウ密度†		
		内樹皮(師部)	材(木部)	フラス
ザイセン	11	409.8 ± 97.5 (83.9 - 1274.5)	239.4 ± 102.2 (22.5 - 1180.1)	
ザイセン, マダラ	12	256.4 ± 38.8 (84.9 - 558.3)	74.7 ± 29.1 (1.3 - 382.3)	3723.3 ± 832.6 (266.1 - 8626.0)
ザイセン, <i>O. minus</i>	12	968.8 ± 200.7 (153.3 - 2299.4)	581.2 ± 105.8 (100.5 - 1367.0)	
ザイセン, マダラ, <i>O. minus</i>	11	261.5 ± 57.1 (59.8 - 583.7)	195.8 ± 38.6 (6.1 - 362.3)	9254.9 ± 3856.6 (772.7 - 36484.2)

*ザイセンはマツノザイセンチュウの, マダラはマツノマダラカミキリの, *O. minus*は青変菌*Ophiostoma minus*の略である。

†平均値 ± SE. かっこ内の数値は範囲を示す。

た場合でも同じであった（一元分散分析, 全ての $F_{1,10} < 0.24$, $p > 0.635$ ）。このため, 生存幼虫のいた小丸太と死亡幼虫のいた小丸太から得られたデータを合わせて統計解析を行った。

ザイセンの平均密度は小丸太内の部位およびマダラ幼虫と青変菌を接種したかどうかによって異なる（表-2）。マダラ非接種の小丸太には幼虫のフラスはない。そのため, フラス内のザイセン密度は, マダラ接種と非接種の小丸太の間でザイセン密度を比較するとき, 解析から除外した。三元分散分析によって, ザイセン密度は小丸太内の部位（つまり内樹皮と材）（ $F_{1,84} = 19.4$, $p < 0.001$ ）, マダラの接種（ $F_{1,84} = 25.9$, $p < 0.001$ ）, 青変菌の接種（ $F_{1,84} = 16.7$, $p < 0.001$ ）, および小丸太内の部位と青変菌接種の交互作用（ $F_{1,84} = 5.30$, $p < 0.001$ ）の影響を受けたが, 他の三つの交互作用の影響を受けなかった（ $F_{1,84} < 2.07$, $p > 0.15$ ）。すなわち, 青変菌非接種の小丸太の材内のザイセン平均密度は153.5頭/gで, 青変菌接種の小丸太の内樹皮内（630.5頭/g）や材内（396.9頭/g）, 青変菌非接種の内樹皮内（329.8頭/g）より少なかった。また, ザイセン平均密度は, マダラ接種の小丸太（195.7頭/g）よりマダラ非接種の小丸太（559.6頭/g）で高かった。

内樹皮, 材, フラスの間でザイセン密度を比較するために, マダラ非接種の小丸太を統計的解析から

除いて, 二元分散分析を行った。その結果, マダラ接種の小丸太内のザイセン密度は小丸太内の部位（ $F_{2,63} = 87.3$, $p < 0.001$ ）と青変菌の接種（ $F_{1,63} = 4.85$, $p = 0.031$ ）の影響を受けたが, それらの交互作用によって影響を受けなかった（ $F_{2,63} = 2.24$, $p = 0.115$ ）。すなわち, ザイセンの平均密度は, フラス内（6368.9頭）で最も高く, 内樹皮内（258.8頭）と材内（132.6頭）のザイセン密度が続いた。また, ザイセンの平均密度は, 青変菌非接種の小丸太（1351.5頭）より青変菌接種の小丸太（3237.4頭）で高かった。

繰り返しの実験でも同じ結果（ザイセンの平均密度: フラス内988.0頭, 内樹皮内44.8頭, 材内14.6頭）が得られた。

ザイセンと青変菌接種がマダラ幼虫の成長と発育に及ぼす影響（実験2）

マダラ孵化幼虫の接種から71～167日後に, 小丸太から23頭の雌と30頭の雄の成虫が脱出した。幼虫接種の153～167日後に小丸太を割材したところ, 材内蛹室の中で生存幼虫11頭, 樹皮下で1齢から3齢の死亡幼虫9頭, 幼虫の接種失敗（幼虫が内樹皮を摂食しなかった場合）4例が見つかった。生存幼虫の平均体重は982.3mg, 平均頭幅は3.89mmであった。それらは黄白色～黄色を呈し, 腸内食下物がなかったため, 4齢の休眠幼虫であると判断した。

成虫の体重は, 青変菌接種, ザイセン接種, 性,

表-3 クロマツ小丸太へのマツノザイセンチュウと青変菌*Ophiostoma minus*の接種がマツノマダラカミキリの成長と発育期間に及ぼす影響 (実験2)

小丸太に接種された種*	小丸太から脱出したマツノマダラカミキリ成虫†				
	性	成虫数	体重(mg)	翅鞘長(mm)	発育期間(日)‡
マダラ	雌	5	443.8 ± 34.9 (350.2 - 563.6)	16.6 ± 0.6 (15.3 - 18.8)	103.4 ± 9.5 (86 - 136)
	雄	8	458.9 ± 45.2 (260.8 - 596.3)	15.8 ± 0.5 (13.5 - 17.4)	101.1 ± 6.1 (82 - 131)
マダラ, ザイセン	雌	4	511.1 ± 35.2 (426.2 - 593.5)	17.5 ± 0.4 (16.6 - 18.5)	109.3 ± 19.7 (78 - 167)
	雄	10	426.6 ± 19.0 (332.1 - 519.6)	15.4 ± 0.2 (14.2 - 16.4)	91.8 ± 2.8 (82 - 108)
マダラ, <i>O. minus</i>	雌	5	395.5 ± 31.5 (305.0 - 476.7)	16.2 ± 0.5 (14.9 - 17.4)	97.6 ± 2.0 (93 - 104)
	雄	6	536.7 ± 34.8 (395.8 - 605.3)	16.6 ± 0.4 (14.7 - 17.6)	113.5 ± 8.5 (87 - 149)
マダラ, ザイセン, <i>O. minus</i>	雌	9	506.3 ± 43.0 (338.6 - 754.5)	17.1 ± 0.5 (14.2 - 19.3)	105.3 ± 8.8 (71 - 155)
	雄	6	481.7 ± 36.4 (389.9 - 642.1)	16.2 ± 0.4 (15.4 - 17.6)	102.7 ± 9.0 (81 - 130)

*ザイセンはマツノザイセンチュウの, マダラはマツノマダラカミキリの, *O. minus*は青変菌*Ophiostoma minus*の略である。

†平均値 ± SE. カッコ内の数値は範囲を示す。

‡発育期間は幼虫の接種から成虫の脱出までの期間を示す。

樹皮表面積 (利用可能な餌量, 共変量), それらの変動因と共変量の全11交互作用によって影響を受けなかった (共分散分析, 全ての $F_{1,37} < 3.69, p > 0.063$) (表-3)。そこで, 樹皮表面積を含む7交互作用を除いて, 共分散分析を行った。その結果, 成虫体重は青変菌接種, ザイセン接種, 性, 樹皮表面積, および変動因の4交互作用によって影響されなかった (共分散分析, 全ての $F_{1,44} < 2.58, p > 0.115$)。

翅鞘長は, 性 ($F_{1,43} = 10.2, p = 0.003$) と樹皮表面積 ($F_{1,43} = 6.68, p = 0.013$) の影響を受けた。雌の翅鞘長 (平均値 ± SE = 16.9 ± 0.3mm) は雄 (15.9 ± 0.2mm) より長かった。

発育期間 - 幼虫接種から成虫脱出までの期間 - は青変菌接種, ザイセン接種, 性, 樹皮表面積 (共変量), それらの変動因と共変量の全11交互作用によって影響を受けなかった (共分散分析, 全ての $F_{1,37} < 3.50, p > 0.069$) (表-3)。そこで樹皮表面積を

含む7交互作用を除いて分析すると, 発育期間は青変菌接種, ザイセン接種, 性, 樹皮表面積, および変動因の4交互作用によって影響されないことが示された (共分散分析, 全ての $F_{1,44} < 1.90, p > 0.175$)。マダラ幼虫が青変菌の増殖に及ぼす影響 (実験3)

接種の22日後に6幼虫はすべて生きていた。それらの平均体重は171.2mgで, 平均頭幅は2.4mmであり, 3齢であった。エルゴステロール含量は, 内樹皮 (25.29μg/g内樹皮乾重) や材 (0.54μg/g材乾重) よりフラス (57.17μg/gフラス乾重) で有意に高かった (一元分散分析, $F_{2,15} = 174.9, p < 0.001$)。

3. 論議

この研究によって, マダラ幼虫のフラス内のザイセン個体群密度がアカマツの内樹皮内より22~25倍, 材内より68~133倍高く, ザイセンの感染初期にその個体群密度がフラス内で高まることが示され

た。ザイセンはマツの生きた柔細胞や樹脂道のエピセリウム細胞, *O. minus*のような青変菌の菌糸を食べる (Ichihara *et al.* 2000; 小林ら 1974; Maehara and Futai 2000; Mamiya 1983; Zhao *et al.* 2014)。実際この研究では, *O. minus*の接種によってザイセンの個体群密度は高まった。フラス内にはマツの生細胞はないので, ザイセンはフラス内の菌糸を食べねばならない。エルゴステロールは糸状菌の細胞膜に特有の物質である (Carlile *et al.* 2001)。エルゴステロール含量の違いから, フラスが内樹皮より菌糸を2倍含むことが示された。それ故, 菌糸含量の違いはフラスと内樹皮間のザイセン密度の違いの一部しか説明できない。

内樹皮では, 師管, 柔細胞, 繊維, 時として樹脂道などが密に詰まり, 細胞には細胞壁があるため, ザイセンが内樹皮内を自由に動いて菌糸を食べることは難しいかもしれない。他方, フラスは昆虫の糞と細片化された材の混合物であり, それは樹皮下で隙間なくあるいはかなり隙間を持って詰め込まれている。内樹皮や材の組織の破壊や糞によって間隙が増えると, ザイセンは菌糸に容易に近づいて食べることが可能になり, ザイセンが実際に利用可能な餌量は内樹皮よりフラスの中でずっと多くなるであろう。つまり, フラスでは菌体の量が増えるだけでなく, ザイセンが入り込むことができる空間が多くなって, 菌体の利用度が高まる。このため, 枯れたばかりの木の中で, マダラ幼虫は線虫個体群の成長を促進すると考えられた。もっともマダラ幼虫は樹皮に隙間を作り, そこからフラスの一部を排出する。

この研究によって, ザイセンがマダラ成虫の体重(幼虫の成長の反映)や発育期間に影響を与えないことが初めて示された。マダラ雌成虫の体サイズが大きいほど, 単位時間当たりの産卵数は増加する (Togashi 1997)。このため, 樹体内のザイセン個体群は, 樹体内で共存してもマダラの適応度を高めることはない。これらのことから, 樹体内のザイセンとマダラの個体群の間に片利共生関係が認められた。

一般にカミキリムシやキクイムシの成虫によって運搬される線虫(昆虫便乗線虫, phoretic nematode

species)は, 樹体外だけでなく樹体内でも媒介昆虫と片利共生関係を持つかもしれない。菌食性線虫であるクワノザイセンチュウ *Bursaphelenchus conicaudatus* はキボシカミキリ *Psacotha hilaris* (Pascoe) 成虫によって伝播される。その幼虫はクワ *Morus bombycis* Koidz.の内樹皮や材を食べる。幼虫の摂食孔(galleries)を含む辺材や心材の中よりも摂食孔の壁上や壁内の線虫個体群密度は高い (Kanzaki and Futai 2001)。一方, キボシカミキリ幼虫の摂食孔のない部分の辺材や心材に線虫はいない (Kanzaki and Futai 2001)。このような関係は細菌食性の線虫 *Rhabdontolaimus psacothae* とそれを伝播するキボシカミキリの間でもみられる (Kanzaki and Futai 2002)。樹皮下キクイムシ (scolytid beetle) 成虫に運搬される線虫数種は枯れたばかりの樹体内で糸状菌や細菌を食べる。それらの線虫の分布は昆虫のフラスや摂食孔に集中する (Kaya 1984; Massey 1974; Rühm 1956)。

この研究では青変菌 *O. minus*の接種によってマダラ幼虫の成長や成虫になるまでの発育速度が高まることはなかった。これに対して, Zhao *et al.* (2013) は, タイワンアカマツ *Pinus massoniana* Lamb.の材粉末, 寒天, 水からなる人工飼料を用いて, 平均体重310mgのマダラ幼虫を7日間飼育することによって, 中国産の青変菌 *Sporothrix* species と *Ophiostoma ips* (Rumbold) Nannf. が幼虫の成長を早めることを示した。栄養価は材より内樹皮で高いので (Haack and Slansky 1987), 青変菌を接種した餌を食べた幼虫の正の成長反応と青変菌を接種しなかった餌を食べた幼虫の負の成長反応から, 幼虫は青変菌の菌糸または菌によって分解された材の組織を消化できることを示唆するのかもしれない。

Zhao *et al.* (2013)の研究と異なって, 本研究は人工飼料でなく, マツ小丸太を使った。マツ小丸太は内樹皮と材という異なる生息場所をマダラ幼虫に与える。飼育期間は2.5月以上であり, Zhao *et al.* (2013)の7日より十分に長かった。青変菌の自然感染, 生息場所の複雑な構造, 餌(内樹皮)の質の時間的変化によって, *O. minus*がマダラの成長

発育に及ぼす正の効果が不明瞭になったのかもしれない。

黒青の変色が *O. minus* 非接種の小丸太の内樹皮や材で観察された。この研究では青変菌の種を同定しなかった。青変菌は、胞子が風に運ばれて移動する菌群 (例えば *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link や *Sclerophoma pithyophila* (Corda) Höhn.) と粘着性胞子を持つ菌群 (例えば *Ceratocystis* species とその類縁のアナモルフ菌類) の2群に大別される (Dowding 1970)。前者のグループは、木口などの露出した材表面に定着する。一方、後者のグループは、媒介昆虫によって伝播され、胞子は雨滴の衝突や霧の細かい雨滴によって空中に飛び出す。*Ceratocystis* の胞子は乾燥に耐性がなく、近紫外線によって速やかに死ぬが、Dowding (1970) は *Ceratocystis* の胞子が無傷の *Pinus sylvestris* L. の分厚い樹皮表面に存在すると予想した。なぜなら火災滅菌した鋸で切断された円盤の両側に、青変菌のコロニーが発生するからである。本研究では実験的にマツ小丸太を高湿度に維持した。そのことによって、青変菌胞子が実験開始まで生存することができたのかもしれない。

東アジアではマツ材線虫病の流行が見られる。ここでは、マダラ成虫が感受性マツの健全木にザイセンを運ぶ。ザイセンは木を枯らし、その中で増殖する。マダラ成虫は材線虫病で枯れたばかりのマツの樹皮下に産卵する。その結果、ザイセンとその媒介昆虫種の関係は個体群レベルで相利共生である。もっとも大量のザイセンを保持すると、マダラ成虫の寿命は短くなる (Togashi and Sekizuka 1982)。相利共生はザイセンの樹間分散期すなわちマダラ成虫の飛翔期の2種の相互作用によって決定される。ザイセンの樹間分散期に対して、この研究は、ザイセンの増殖期すなわち樹体内のマダラの発育期に、2種は片利共生の関係にあることを示した。それ故、材線虫病の流行地域では、相利共生と片利共生の交代は、ザイセンとその媒介昆虫の生活環における異なった生息場所、すなわち樹体外と樹体内、における相互作用と関連して起こる。

それに対して、北アメリカでは、ザイセンは媒介

昆虫の産卵の傷口を通して、枯れたばかりのマツや新しく切られたマツの幹や枝に移動したときにのみ、増殖できる (Wingfield *et al.* 1984)。このことから、ザイセンの樹間分散期でさえ、ザイセンは媒介昆虫から利益を得るが、媒介昆虫はザイセンから利益を得ることはない (片利共生)。もっとも、大量のザイセンを保持すると、*M. carolinensis* の飛翔力が低下する (Akbulut and Linit 1999)。これらのことから、北アメリカでは2種の生活環の全段階で、2種は片利共生の関係を持つと考えられる。

謝辞

この研究は、東京大学の宮内治氏、楠本大博士、松下範久博士とともに行った。台湾産マダラは名古屋大学の土岐和多瑠博士から譲り受けた。材料のマツの運搬には東京大学田無演習林の職員の援助を受けた。筑波大学の山岡裕一教授には青変菌の文献のご教示を受けた。これらの方々に感謝する。この研究の一部に科研費を使った (JP22380081: 抵抗性の急激な増加がマツ材線虫病の流行に及ぼす影響の解析, JP26292080: 侵略的外来線虫の分布拡大速度に及ぼす土着線虫と媒介昆虫密度の影響)。また、農林水産大臣の許可 (21Y1218) の下で、台湾産マダラの飼育と実験を行った。

引用文献

- Akbulut S, Linit MJ (1999) Flight performance of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) with respect to nematode phoresis and beetle characteristics. *Environ Entomol* 28: 1014 ~ 1020
- Arakawa Y, Togashi K (2002) Newly discovered transmission pathway of *Bursaphelenchus xylophilus* from males of the beetle *Monochamus alternatus* to *Pinus densiflora* trees via oviposition wounds. *J Nematol* 34: 396 ~ 404
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1990) *Ecology - individuals, populations and communities*. 2nd ed. Blackwell, UK (堀道雄 監訳「生態学 (原書

- 第3版) 京都大学出版会, 京都)
- Carlile MJ, Watkinson SC, Gooday GW (2001) The fungi 2nd ed. Academic Press.
- Dowding P (1970) Colonization of freshly bared pine sapwood surfaces by staining fungi. *Trans Br Mycol Soc* 55: 399 ~ 412
- Edwards OR, Linit MJ (1992) Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* through oviposition wounds of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae). *J Nematol* 24: 133~139
- 遠田暢男・北島 博 (1999) 人工飼料による台湾産マツノマダラカミキリの飼育. 101回日林論: 503 ~ 504
- Haack RA, Slansky F (1987) Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. In Slansky F, Rodriguez JG (eds): Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. 449 ~ 486 John Wiley & Sons, New York
- Ichihara Y, Fukuda K, Suzuki K (2000) Early symptom development and histological changes associated with migration of *Bursaphelenchus xylophilus* in seedling tissues of *Pinus thunbergii*. *Plant Dis* 84: 675 ~ 680
- Kanzaki N, Futai K (2001) Life history of *Bursaphelenchus conicaudatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) in relation to the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacothaea hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematology* 3: 473 ~ 479
- Kanzaki N, Futai K (2002) Life history of *Rhabdon-tolaimus psacothaeae* (Diplogasterida: Diplogasteroididae) and its habitat segregation from *Bursaphelenchus conicaudatus* (Aphelenchida: Aphelenchoididae). *Jpn J Nematol* 32: 60 ~ 68
- 勝山直樹・桜井宏紀・田畑勝洋・武田 亨 (1989) マツノマダラカミキリの卵巣発育に及ぼす後食枝の年生の影響. 岐阜大学農学部研究報告54: 81 ~ 89
- Kaya HK (1984) Nematode parasites of bark beetles. In: Nickle WR (ed) *Plant and insect nematodes*. pp727 ~ 754 Marcel Dekker New York
- 木村重義 (1974) マツノマダラカミキリの発育と温度(I) - 幼虫期の低温遭遇と蛹化 -. 日本林学会東北支部会誌 26: 141 ~ 143
- 小林享夫・佐々木克彦・真宮靖治 (1974) マツノザイセンチュウの生活環に関する糸状菌(I). 日林誌 56: 136 ~ 145
- 黒田慶子・伊藤進一郎 (1992) クロマツに侵入後のマツノザイセンチュウの動きとその他の微生物相の変遷. 日林誌 74: 383 ~ 389
- Maehara N, Futai K (2000) Population changes of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), on fungi growing in pine-branch segments. *Appl Entomol-Zool* 35: 413 ~ 417
- Makihara H (2004) Two new species and a new subspecies of Japanese Cerambycidae (Coleoptera). 森林総研研報 3: 15 ~ 24
- Mamiya Y (1983) Pathology of the pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annu Rev Phytopathol* 21: 201 ~ 220
- Mamiya Y, Enda N (1972) Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematologica* 18: 159 ~ 162
- Massey CL (1974) Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. *Agriculture Handbook* 446. USDA Forestry Service, Washington DC
- Matsunaga K, Togashi K (2009) Seasonal change in susceptibility of *Pinus densiflora* to *Bursaphelenchus xylophilus* infection, determined from the number of nematodes passing through branch sections. *Nematology* 11: 409 ~ 418
- 野淵 輝 (1976) マツノマダラカミキリの受精と産卵. 87回日林論: 247~248
- 越智鬼志夫 (1975) マツノマダラカミキリの生態学的研究(Ⅲ) - 1 齢幼虫の大きさ -. 86回日林論: 323 ~ 324

- Oku H, Shiraishi T, Chikamatsu K (1989). Active defense as a mechanism of resistance in pine against pine wilt disease. *Ann Phytopathol Soc Jpn* 55: 603 ~ 608
- Rühm W (1956) Die Nematoden der Ipiden. *Parasitologische Schriften Reihe* 6: 1 ~ 435
- Rutherford TA, Webster JM (1987) Distribution of pine wilt disease with respect to temperature in North America, Japan, and Europe. *Can J For Res* 17: 1050 ~ 1059
- Seitz LM, Mohr HE, Burroughs R, Sauer DB (1977) Ergosterol as an indicator of fungal invasion in grains. *Cereal Chem* 54: 1207 ~ 1217
- Son JA, Komatsu M, Matsushita N, Hogetsu T (2010) Migration of pine wood nematodes in the tissues of *Pinus thunbergii*. *J For Res* 15: 186 ~ 193
- 富樫一巳 (1991) 実験室におけるマツノマダラカミキリ幼虫の休眠打破の試み. *石川林試研報* 22 : 20 ~ 26
- Togashi K (1997) Lifetime fecundity and body size of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) at a constant temperature. *Jpn J Entomol* 65: 458 ~ 470
- Togashi K, Matsunaga K (2003). Between-isolate difference in dispersal ability of *Bursaphelenchus xylophilus* and the vulnerability to inhibition by *Pinus densiflora*. *Nematology* 5: 559 ~ 564
- Togashi K, Sekizuka H (1982) Influence of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae), on longevity of its vector, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl Entomol Zool* 17: 160 ~ 165
- Togashi K, Miyauchi O, Kusumoto D, Matsushita N (2016) Commensal relation between *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) and *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within pine trees. *Appl Entomol Zool* 51: 53 ~ 62
- Wingfield MJ, Blanchette RA (1983) The pine-wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* in Minnesota and Wisconsin: insect associates and transmission studies. *Can J For Res* 13: 1068 ~ 1076
- Wingfield MJ, Blanchette RA, Nicholls TH (1984) Is the pine wood nematode an important pathogen in the United States? *J Forestry* 82: 232 ~ 235
- Zhao LL, Lu M, Niu HT, Fang GF, Zhang SA, Sun JH (2013) A native fungal symbiont facilitates the prevalence and development of an invasive pathogen-native vector symbiosis. *Ecology* 94: 2817 ~ 2826
- Zhao LL, Mota M, Vieira P, Butcher RA, Sun JH (2014) Interspecific communication between pine-wood nematode, its insect vector, and associated microbes. *Trends Parasitol* 30: 299 ~ 308
(2016.10.4受付, 2016.12.12掲載決定)

森林病虫獣害発生情報：平成28年11～12月受理分

病 害

なし

獣 害

なし

(森林総合研究所 佐橋憲生/尾崎研一/堀野真一)

虫 害

なし

森林防疫 第66巻第1号(通巻第718号)
平成29年1月25日 発行(奇数月25日発行)

編集・発行人 佐藤重芳
印刷所 松尾印刷株式会社
東京都港区虎ノ門 5-8-12
☎ (03) 3432-1321

定価 1,339円(送料込, 消費税込)
年間購読料 6,696円(送料込, 消費税込)

発行所 全国森林病虫獣害防除協会
National Federation of Forest Pests Management
Association, Japan

〒101-0047 東京都千代田区
内神田 1-1-12(コープビル)

☎ (03) 3294-9719 FAX (03) 3293-4726

振替 00180-9-89156

<http://bojyokyokai.main.jp/>