

森林総合研究所

交付金プロジェクト研究 成果集 44

天然広葉樹林の大量被害をもたらす  
昆虫の拡大予測と早期防除法の開発

独立行政法人 森林総合研究所

2011. 12

---

「交付金プロジェクト」は、平成13年度に森林総合研究所が独立行政法人となるにあたり、これまで推進してきた農林水産技術会議によるプロジェクト研究（特別研究など）の一部、および森林総合研究所の経費による特別研究調査費（特定研究）を統合し、研究所の運営費交付金により運営する新たな行政ニーズへの対応、中期計画の推進、所の研究基盤高揚のためのプロジェクト研究として設立・運営するものである。

この成果集は、交付金プロジェクト研究の終了課題について、研究の成果を研究開発や、行政等の関係者に総合的且つ体系的に報告することにより、今後の研究と行政の連携協力に基づいた効率的施策推進等に資することを目的に、「森林総合研究所交付金プロジェクト研究成果集」として公表するものである。

---

ISSN1349-0605

森林総合研究所交付金プロジェクト研究成果集 4 4

「天然広葉樹林の大量被害をもたらす

昆虫の拡大予測と早期防除法の開発」

発行日 平成23年12月31日

発行 独立行政法人森林総合研究所

〒305-8687茨城県つくば市松の里1番地

電話 029-873-3211（代表）

# 目 次

研究の要約	-----	1
第1章 カツラマルカイガラムシの生態および被害推移の解明		
1 カツラマルカイガラムシの生態解明	-----	5
2 カツラマルカイガラムシによる被害地推移の解明	-----	10
第2章 カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因および枯死メカニズムの解明		
1 カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因の解明		
(1) カツラマルカイガラムシ被害の様態および被害木の衰弱枯死に関わる環境要因	---	15
(2) カツラマルカイガラムシ被害木に関する病原体の探索	-----	17
(3) カツラマルカイガラムシ被害木に関する病原菌の病原力調査	-----	22
2 カツラマルカイガラムシ被害木の枯死メカニズムの解明	-----	25
第3章 樹幹注入を用いたカツラマルカイガラムシ防除法の開発	-----	35

# 研究の要約

## I 研究年次及び予算区分

平成 20～22 年（3 年）

運営交付金（交付金プロジェクト II）

## II 主任研究者

主査 浦野忠久

副主査

取りまとめ責任者 浦野忠久

## III 研究場所

森林総合研究所、山梨県、長野県、福島県、山形県

## IV 研究目的

2000年以降、吸汁性昆虫カツラマルカイガラムシによるナラ類等の広葉樹集団被害が東日本において顕在化している。被害木は枝枯れや枯死を生じ、またナラ類では正常な種子形成が阻害される。被害実損面積は山梨県で1800ha（H18までの累積）、山形県で378ha（同）など甚大である。本種はクリの害虫として以前から知られていたが、近年になって天然林で顕在化した要因や、クリ以外の樹木における生態には未知な点が多い。また、吸汁性昆虫による成木の枯死被害は珍しく、そのメカニズムにも不明な点が多い。現在、天然広葉樹林では「ナラ枯れ」が大きな問題となっているが、カツラマルカイガラムシも放置するといっそうの拡大を招くことが懸念され、効果的な防除法の策定が望まれる。このため、本種の繁殖生態や被害発生要因について詳細な調査を行う必要がある。

そこで本研究では、カツラマルカイガラムシの生態と被害地の推移を明らかにし、広葉樹枯死の原因とメカニズムを解明するとともに、効果的な防除法開発のための調査・試験を行った。

## V 研究方法

### 1. カツラマルカイガラムシの生態および被害推移の解明

カツラマルカイガラムシの生活史、天敵相、個体群動態を明らかにするため、山形・福島・山梨・長野各県において野外調査を行った。また、上記各県において被害地の分布調査を行い、各年の被害メッシュ図を作成することにより、被害地の拡大、終息状況を調査した。

### 2. カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因および枯死メカニズムの解明

山形県の被害地において、林内の衰弱、枯死木の発生状況を調査した。また被害木の立地環境を明らかにするための地形と土壌条件に関する調査を行った。被害木の枯死に関わる微生物の影響を明らかにするため、被害木上の病原菌の存在とその病原力を明らかにするための探索および接種試験を行った。被害木が衰弱枯死に至るメカニズムを明らかにするため、接種苗木における生理特性の変化、水分通過度、木部内の水分状態および寄生と乾燥状態との交互作用を調査した。

### 3. 樹幹注入を用いたカツラマルカイガラムシ防除法の開発

山形県森林研究研修センターにおいて、吸汁性昆虫であるカツラマルカイガラムシに対し、より効果を

発揮できる殺虫剤の自然圧による樹幹注入法を開発し、適用拡大による農薬登録のための試験を行った。

## VI 研究結果

課題名	担当	期間
1. カツラマルカイガラムシの生態および被害推移の解明	森林昆虫研究領域	20～22
2. カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因および枯死メカニズムの解明	森林昆虫研究領域・森林微生物研究領域・植物生態研究領域	20～22
3. カツラマルカイガラムシ防除法の開発	森林昆虫研究領域	21～22

### 1. カツラマルカイガラムシの生態および被害推移の解明

カツラマルカイガラムシは1年2化であった。本種の主要な天敵種が明らかになった。最も有力な天敵としてツヤコバチ科の *Pteroptrix* sp. と猩紅病菌が存在した。*Pteroptrix* sp. は山梨、長野県には分布するが福島、山形県では発見されなかった。猩紅病菌による寄生率は湿度などの影響を受けるため、時期や場所によって大きく異なることが明らかになった。被害地分布調査の結果、被害発生の最も古い山梨県では2008年をもって被害が終息し、長野県も県北部の一部地域に限定された。これら2県では寄生バチの働きが大きいことと考えられる。一方東北地方は被害拡大が著しく、幼虫の自力分散、風や他生物の運搬による分散のほかに、苗木など人為的な運搬による長距離運搬の可能性も示唆された。

### 2. カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因および枯死メカニズムの解明

山形県の被害林では、被害3年目までカツラマルカイガラムシが生存し、広葉樹が林分全体の30%枯死した。しかし、その後被害5～6年後には被害当初の状況まで回復する事がわかった。また、被害林は、標高が400m以下のコナラ帯で発生し、A層の厚さが10cm以下で石礫の多い、林内の生立木がストレスを受けやすい林分で被害が顕著になる傾向があった。カイガラムシ被害に糸状菌等の微生物が関与する可能性は低く、カイガラムシによる樹木の被害は、樹木の耐乾性低下が一因となっており、それには幹や枝の水分通道阻害が起因している可能性が示唆された。また、従来1種と考えられていたカツラマルカイガラムシ寄生菌（猩紅病菌）は3種あることが明らかとなった。

### 3. カツラマルカイガラムシ防除法の開発

カツラマル被害を軽減するため、吸汁性害虫に効果のあるアセタミプリド製剤（マツグリーン液剤2）の樹幹注入試験を実施した。上記液剤の50倍液の樹幹注入は、自然圧で完全注入ができ、薬害が発生せず、多様な樹種に施用効果があることが明らかになったため、この樹幹注入法を農薬登録した。

本課題は過去に研究例の少ないカツラマルカイガラムシについて、その生態解明から防除まで幅広く扱うことを目的に掲げたが、各県研究機関における被害発生当初からのデータの蓄積と、既存のナラ枯損防止技術を応用することにより、短期間でほぼ目的を達成することができた。

## Ⅶ 成果の利活用（プロジェクト全体としての成果の利活用を記載する）

殺虫剤の樹幹注入によるカイガラムシの完全殺虫に成功し、この樹幹注入法を農薬登録した。この技術はクリ園等でも利用できる可能性がある。また本研究によって明らかになったカイガラムシの生態や天敵に関する情報は、各県の行政および研究機関によってネット上で一般向けに配信されている。

## Ⅷ 今後の問題（プロジェクト全体としての今後の問題点を記載する）

本課題で作成した各県の被害メッシュ図を元に、GISを用いた被害拡大の将来予測に発展させる必要があるため、次期課題（地球温暖化が森林及び林業分野に与える影響評価と適応技術の開発：技会委託プロ）で検討する。

## Ⅸ 研究発表

- 1) 浦野忠久、北島博、牧野俊一、在原登志男、大澤正嗣、齊藤正一、岡田充弘 カツラマルカイガラムシの天敵昆虫の採集と寄生バチによる寄生状況の調査 第120回日本林学会大会講演要旨集(CD-ROM)、2009年3月
- 2) 浦野忠久、齊藤正一、蛭田利秀、布川耕市、大澤正嗣、岡田充弘 カツラマルカイガラムシによる被害状況と寄生バチの発育及び羽化消長 第121回日本林学会大会講演要旨集(CD-ROM)、2010年4月
- 3) 浦野忠久、岡田充弘、蛭田利秀 カツラマルカイガラムシ生息密度変化の個体群間比較 第122回日本林学会大会講演要旨集(CD-ROM) 2011年3月
- 4) 北島博 新たな敵・カツラマルカイガラムシ 山林、149、42-45 2009年11月
- 5) 矢崎健一、原山尚徳、岡田充弘、掛川弘一、石田厚 カツラノマルカイガラムシの吸汁によるコナラ衰弱メカニズムの解明：被害木の組織構造、水分状態および栄養状態 第60回日本木材学会大会発表講演要旨、10 2010年3月
- 6) 原山尚徳、矢崎健一、岡田充弘、石田厚 カツラマルカイガラムシが寄生したブナ苗木の水分通道 関東森林研究 62 (印刷中)
- 7) 岡田充弘、近藤道治、山内仁人、武田芳夫、松尾一穂、芳沢雅行、河野恵里、中宿恵司、毛受誠 カツラマルカイガラムシによる広葉樹被害対策の検討 中部森林研究、57、297-298 2009年3月
- 8) 岡田充弘、齊藤正一、小山泰弘、佐藤淳司 樹幹注入処理によるカツラマルカイガラムシの防除法の検討 樹木医学研究、14(3)、110-112 2010年7月
- 9) 齊藤正一、上野満、小澤道弘、世儀一清 カツラマルカイガラムシによる広葉樹林の集団枯れに対するネオニコチノイド系殺虫剤の樹幹注入による防除の試み(3) 林業と薬剤、187、1-13 2009年3月
- 10) 齊藤正一、上野満、小澤道弘、西川博明 カツラマルカイガラムシによる広葉樹林の集団枯れに対するネオニコチノイド系殺虫剤の樹幹注入による防除の試み(4) 林業と薬剤、191、1-7 2010年3月
- 11) 蛭田利秀、在原登志男 カツラマルカイガラムシ被害林におけるキクイムシ相 東北森林科学会第15回大会講演要旨集、34、2010年8月
- 12) 在原登志男、蛭田利秀、島津光明 カツラマルカイガラムシに対する猩紅病菌分生子の野外散布一散布時期と罹病状況一、東北森林科学会第15回大会講演要旨集、35、2010年8月

## **X 研究担当者**

第1章 浦野忠久

第2章 浦野忠久・升屋勇人・矢崎健一

第3章 浦野忠久

# 第1章 カツラマルカイガラムシの生態および被害推移の解明

## 1. カツラマルカイガラムシの生態解明

### ア 研究目的

従来カツラマルカイガラムシ（以下カツラマル）は主として西日本におけるクリの害虫として知られており（平山ら 1973）、広葉樹林における被害例は少なかった（石井 1976）。したがって広葉樹林におけるカツラマルの生活史、個体群動態などは全くと言っていいほど調べられていない。したがって最も基本的な要素である生態解明のための試験・調査を行った。

### イ 研究方法

天敵昆虫の野外採集は、2008年10月に長野県飯山市、中野市、須坂市および福島県郡山市で行った。被害林内において29×41cmの樹脂製白色バットの上で被害枝を揺らし、落下昆虫を採集して70%エタノールに入れて保存し、同定した。

寄生バチによる寄生状況調査は2008年7月から11月に上記4県の被害地（山形市、福島県会津美里町、長野県中野市、山梨県都留市および富士吉田市）で採集した被害枝を実体顕微鏡下で観察し、介殻の下にマミー（寄主カイガラムシの体内で寄生バチ幼虫が生育し、寄主がミイラ化した状態）の形成されたものを被寄生個体とし、カツラマルの生存成虫あるいは寄生の痕跡のない死骸を無寄生の個体と見なして寄生率を調査した。

長野県飯山市、須坂市および福島県磐梯町の被害林からカツラマル被害枝を採集し、枝表面のカツラマル生息密度と寄生バチによる寄生率を調査した。調査は2010年に行い、採集回数は長野が4月下旬から12月上旬まで約2週間おきに14回、福島は4月下旬から12月下旬まで約2週間おきに17回であった。被害地においてカツラマルの寄生を受けたコナラ、ホオノキ、オオバクロモジの枝を採集し、各樹種の枝から長さ10～20cmの部分を10本程度切り取り、枝表面のカツラマル生存個体数と発育ステージ、寄生バチの個体数と発育ステージを調査し、寄生率を算出した。寄生バチのマミーが認められた枝は発泡スチロール製の羽化箱に入れ、寄生バチの羽化個体を採集し、羽化時期と個体数を記録した。

### ウ 結果

被害枝調査の結果明らかになったカツラマルの発育段階と生活史を図1-1-1および1-1-2に示す。本種は雄のみが完全変態で蛹期を有する。雌は卵胎生であり、体内で孵化した次世代幼虫は母親の体外に出て殻内に留まった後、外へ出てくる。よって産卵および孵化の時期は肉眼では確認できず、1齢歩行幼虫の出現をもって世代交代とした。また移動分散できるのは1齢幼虫と翅を持つ雄成虫のみで、それ以外のステージは固着生活を送る。

野外採集で捕獲された天敵昆虫を表1-1-1に示した。カツラマルカイガラムシの捕食者と考えられる昆虫は幅広い分類群において見られた。これらの中で文献にも掲載され特に重要な天敵と考えられるのは、キムネタマクスイとクロテントウである（児玉 1985）。その後の被害枝上生息密度調査において、*Batrachedra* sp.（鱗翅目：ホソキバガ科 *Batrachedridae*）とハレヤヒメテントウ *Pseudoscymnus hareja* (Weise)の2種が捕食者として認められた。

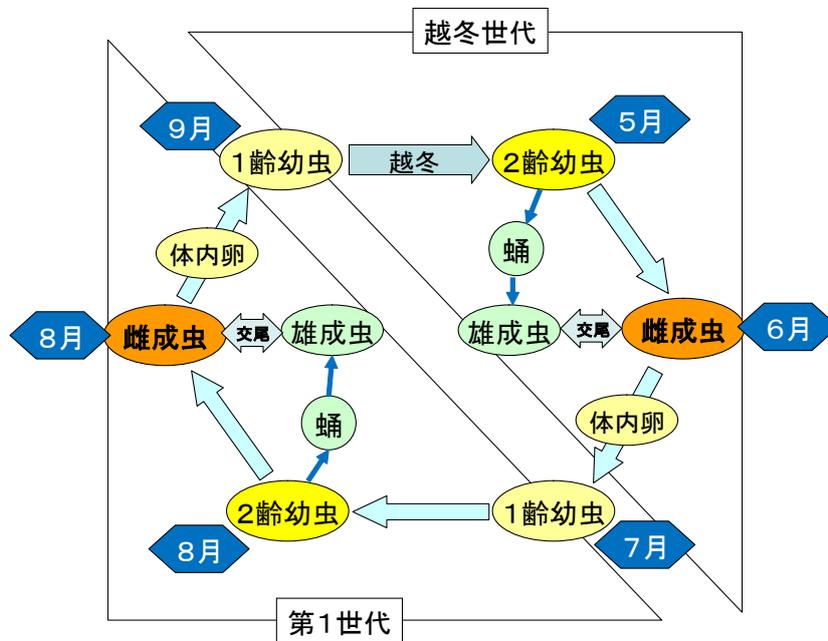
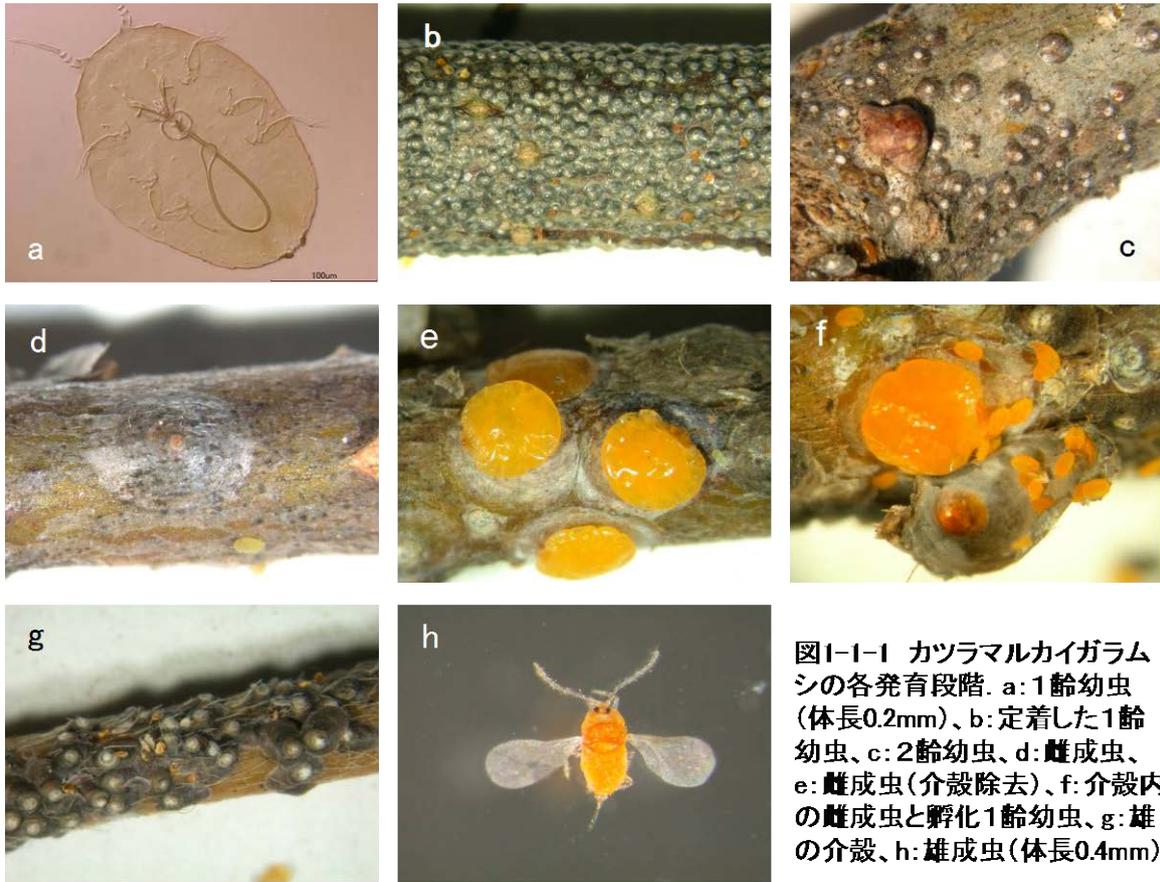


図1-1-2 カツラマルカイガラムシの生活環

表1-1-1 野外採集されたカツラマルカイガラムシの天敵昆虫リスト

目・科・種名	採集地
半翅目 Hemiptera	
サシガメ科 Reduviidae	
ヤニサシガメ <i>Velinus nodipes</i> Uhler	須坂市
イトカメムシ科 Berytidae	
イトカメムシ <i>Yemma exilis</i> Horváth	中野市
脈翅目 Neuroptera	
クサカゲロウ科 Chrysopidae	
種不明幼虫	中野市・須坂市・郡山市
ヒメカゲロウ科 Hemerobiidae	
未同定3種	中野市・郡山市
鞘翅目 Coleoptera	
タマキスイ科 Cybocephalidae	
キムネタマキスイ <i>Cybocephalus gibbulus</i> Erichson	中野市
テントウムシ科 Coccinellidae	
クロテントウ <i>Telsimia nigra</i> Weise	中野市
ナミテントウ <i>Harmonia axyridis</i> (Pallas)	中野市
膜翅目 Hymenoptera	
ツヤコバチ科 Aphelinidae	
<i>Pteroptrix</i> sp.	飯山市・中野市・須坂市
双翅目 Diptera	
タマバエ科 Cecidomyiidae	
種不明幼虫	中野市

カツラマルの天敵昆虫の中で最も有力と考えられるのがツヤコバチ科の *Pteroptrix* sp. である (図 1-1-3)。野外採集および被害枝上生息密度調査において、長野県の3箇所および山梨県富士吉田市において、カツラマルに対する高率の寄生が確認された。とくに富士吉田市においては、被害枝上の寄生率が90%を超えるケースも確認された。山形県および福島県の被害地では本種による寄生は確認されなかった。

カツラマルの天敵微生物として最も有力な種として猩紅病菌 (*Fusarium coccophilum*) がある (図 1-1-4)。本種はクワシロカイガラムシに対する室内接種試験により、カイガラムシに対する殺虫能力を持つことが確認されている (佐藤 1986)。

長野県のカツラマル被害枝上生息密度および *Pteroptrix* sp. 寄生率の推移を図 1-1-5 に、福島県の被害枝上生息密度推移を図 1-1-6 に示す。長野県において、被害歴の古い飯山市の林分 (2003 年発生) では、上層木 (コナラなど) におけるカツラマル生存個体はほぼ消滅し、下層のオオバクロモジのみでごく低密度の生存が確認された。前年越冬世代に対する *Pteroptrix* sp. の寄生率は70%に達し、次の第1世代以降の生息個体数はほぼ0となった。一方被害歴の新しい須坂市の林分 (2006 年発生) では、コナラ上で引き続きカツラマルによる高密度の寄生が確認された。成虫期の生息密度は前年越冬世代と第1世代の間で大差はなかったが、当年越冬世代の1齢歩幼虫が高密度に発生しているのが観察された。これらに対して

*Pteroptrix* sp. は、40～50%の寄生が確認された。*Pteroptrix* sp. の羽化はカツラマル1 齢幼虫の出現する7月と9～10月の2回確認された。

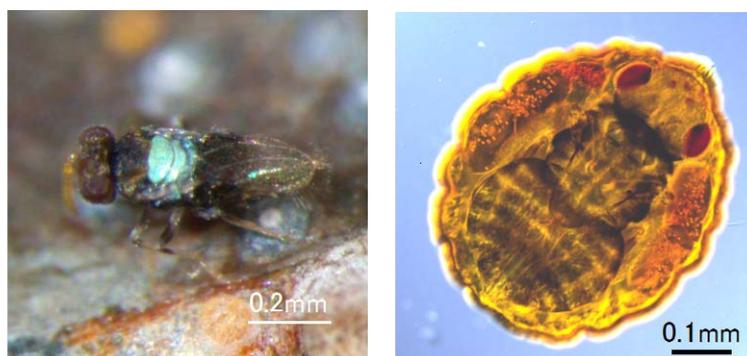


図1-1-3 *Pteroptrix* sp. 雌成虫 (左) とカツラマルカイガラムシ内部の蛹 (右)

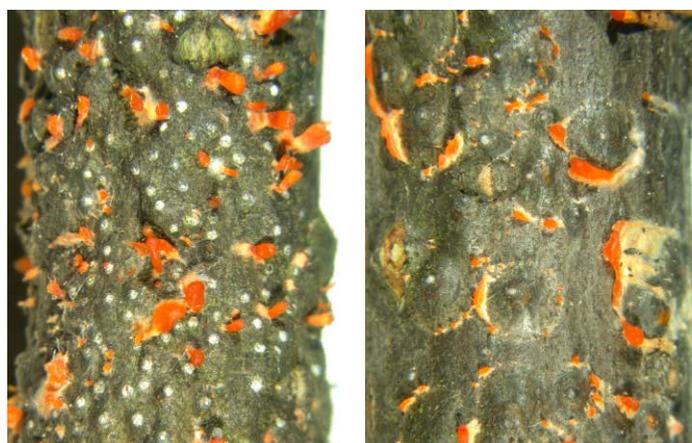


図1-1-4 カツラマルカイガラムシ介殻周囲に形成された猩紅病菌のスポロドキア (分生子座)

福島県の被害地では、同一林分内でコナラとホオノキの2樹種について調査を行った。コナラ上のカツラマル密度は調査開始時（前年越冬世代）には比較的高かったが、梅雨期（成虫期）に猩紅病菌（*Fusarium coccophilum*）の寄生により90%以上が死亡し、その影響で次世代（第1世代）の発生密度は低くなった、この第1世代はやはり成虫期の9月上旬に再び猩紅病菌による高率の寄生を受け、密度が低下したが、次世代（当年越冬世代）は低密度ながら発生し、個体群は維持されていた。一方ホオノキでは猩紅病菌の寄生率は低かったため全体にカツラマルの生息密度が高く、第1世代の1 齢幼虫密度は280 個体/cm<sup>2</sup>に達した。

## エ 考察

被害枝上寄生状況調査の結果、カツラマルは長野県と福島県でほぼ同じ生活史を持ち、九州地方の個体群（平山ら 1973）と比較しても、新世代の出現時期がやや異なるのみで、年2世代であることは変わらなかった。本種の発育と温度の関係については、今後発育ゼロ点および有効積算温量の調査を通じて明らかにしていく必要がある。カツラマルの天敵に関しては、長野県の2被害地における主要天敵が *Pteroptrix* sp. であるのに対し、福島県の被害地には *Pteroptrix* sp. は存在しなかった。本寄生バチのカツラマルに

対する寄生は、1980年代から山口県のクリ園において知られていた（稗圃 1992）ことから、西日本から中部地方にかけては分布している可能性が高い。福島県では猩紅病菌がカツラマルの密度を抑制する役割を持つことが明らかになった。しかし猩紅病菌の働きは、同一林内でも単木毎に大きく変わるものと考えられた。佐藤（1986）が指摘したように、本種の寄生には多湿な環境が重要であると考えられ、福島県における寄生時期も梅雨期や9月の雨の多い時期に集中していた。

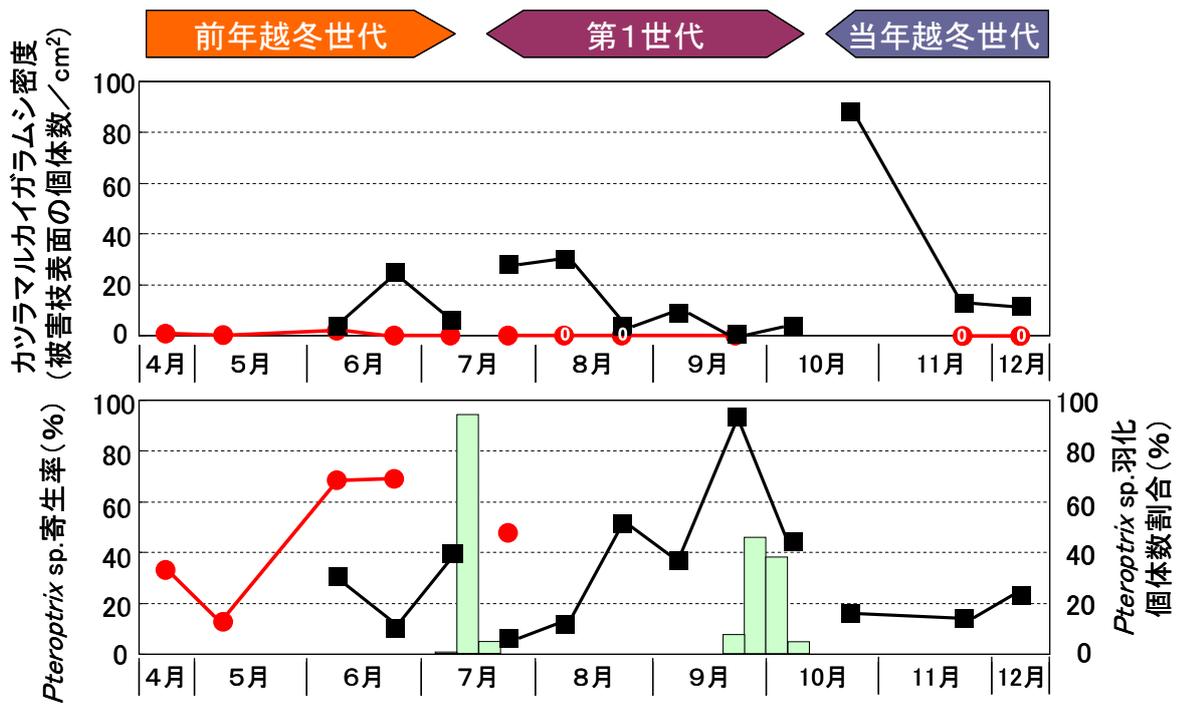


図1-1-5 カツラマルカイガラムシの生息密度と*Pteroptrix* sp.寄生率(折れ線)および羽化個体数(棒)の推移(●長野県飯山市、■長野県須坂市、2010年)

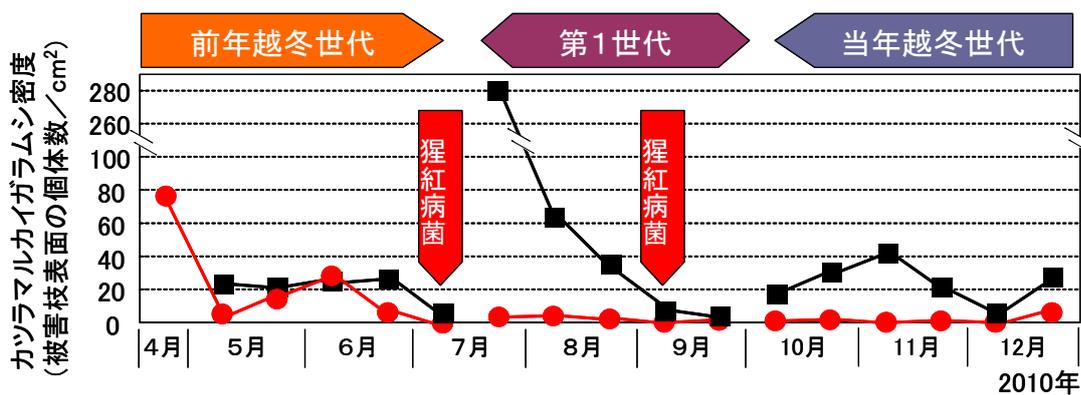


図1-1-6 福島県磐梯町におけるカツラマルカイガラムシの生息密度の推移(●コナラ、■ホオノキ)

#### オ 今後の問題点

*Pteroptrix* sp. は現在同定依頼中であり、*P. dimidiata*に非常に近いことが判明しているが、確定には

至っていない。本種が今後東北地方へ分布を拡大するかどうかはカツラマル被害の動向にも影響を与えるものと考えられる。

## カ 要約

長野県および福島県から採集したカツラマル被害枝の調査から、本種の生活史および個体群動態に関する調査を行った。本種は1年2化であり、発育経過は両県ともほぼ同じであった。本種の主要な天敵種が明らかになった。最も有力な天敵としてツヤコバチ科の *Pteroptrix* sp. と猩紅病菌が存在した。*Pteroptrix* sp. は福島県には存在せず、猩紅病菌による寄生率は湿度などの影響を受けるため、時期や場所によって大きく異なることが明らかになった。

## キ 引用文献

稗圃克己 (1992) クリのカツラマルカイガラムシに対する天敵利用、萩柑きつ試験場研究報告、38-39.

平山好見・野上隆史・秋田忠夫・芝茂・宮崎政善 (1973) 大分県におけるカツラマルカイガラムシの発生生態および防除について、大分県農業技術センター研究報告 5、1-36.

石井卓爾 (1976) クリのカツラマルカイガラムシの防除法、果実日本 31、78-83.

児玉行 (1985) カツラマルカイガラムシの天敵利用に関する研究 I. 天敵類の種類について、応動昆虫国支部会報 27、27-29.

佐藤敏夫 (1986) クワシロカイガラムシに発生するカイガラムシ猩紅病菌分生胞子の病原性、蚕糸研究 136、17-28.

(浦野忠久)

## 2. カツラマルカイガラムシによる被害地推移の解明

### ア 研究目的

2000 年前後に山梨県で発生したカツラマルによる広葉樹被害は、2008 年までに長野、新潟、福島、山形の各県へと拡大した。今後も被害はとくに東北地方において広がる可能性がある。これまでの被害地推移を明らかにすることにより、今後の被害予測などに役立つ資料を得ることを目的として、各県において被害地の分布調査を行った。

### イ 研究方法

被害分布調査は各県で6月から10月にかけて行った。調査方法は、毎年1回各県内全域を調査、目測で判定した場所を地形図に落とし、その後地形図のデータを1km四方の基準地域メッシュ(3次メッシュ)の分布図に加工した(山梨県のみ5kmメッシュ)。

### ウ 結果

山梨県における被害発生地の推移(5kmメッシュ図)を図1-2-1に示す。東日本における一連の被害の

中では山梨県が最も発生が早く、1992年のクリ園での被害が発端となっている。広葉樹林でまとまった被害が出始めたのは2000年前後からで、県北西部で始まった被害が徐々に東へ推移していった。2008年には被害地は県東部の限られた地域のみであったが、この時の被害木から高いところで約90%に上る*Pteroptrix* sp.の寄生が認められた。翌2009年には被害が全く認められず、寄生バチが山梨県の被害終息における最大要因の一つであったと考えられる。

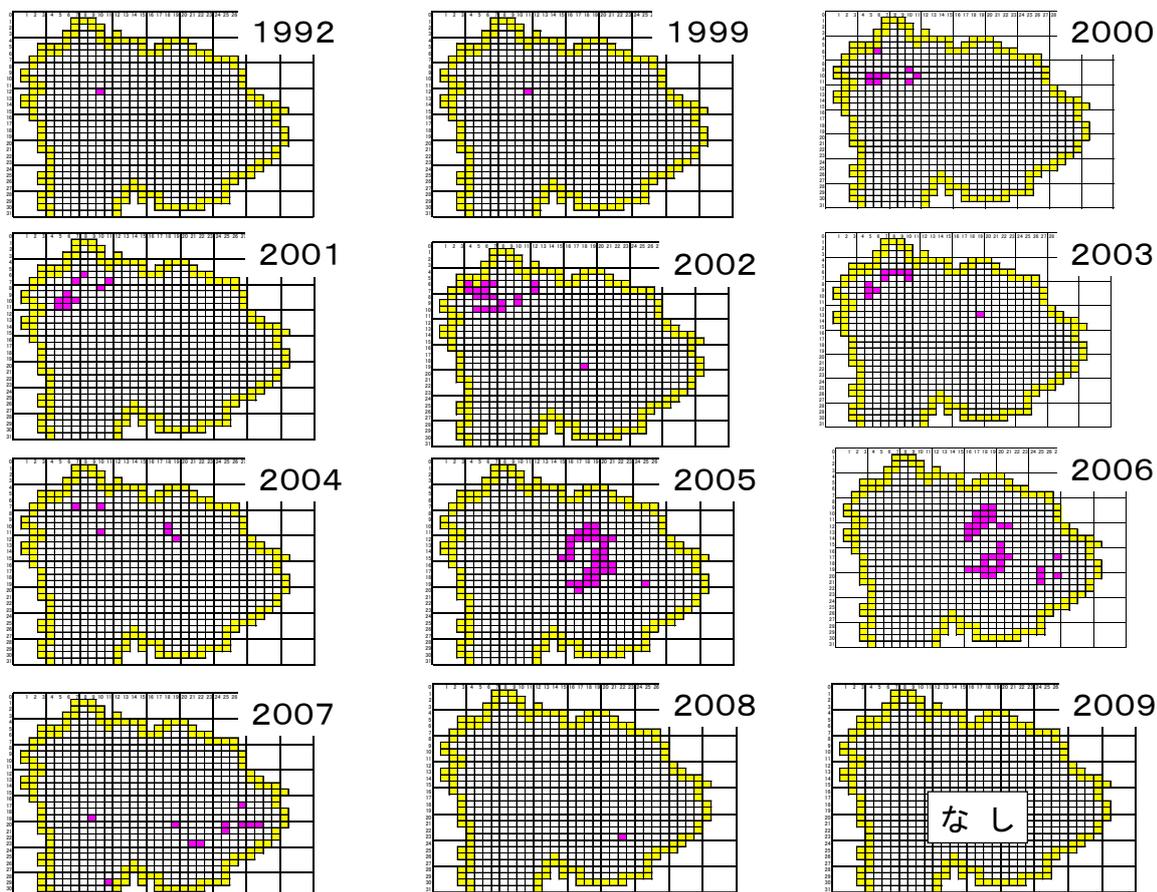


図1-2-1 山梨県における被害発生地の推移(5kmメッシュ)

長野県の被害発生地推移(1kmメッシュ図)を図1-2-2に示す。被害は2002年に北部の飯山市において初確認された。その後周辺部に被害が広がったが、主な被害は飯山市から長野市にかけての長野盆地周辺にほぼ限られており、2007年頃をピークに激害地は徐々に減ってきている。それ以外の地域では広葉樹林のまとまった被害はほとんど起きていない。

山形県における被害発生地推移(1kmメッシュ図)を図1-2-3に示す。被害は2003年に山形市で始まり、その後山形盆地を取り巻くように徐々に拡散し、2008年には県北部および南部への飛び火的な広がりが生じた。その後も山形盆地周辺部への被害地の拡散は続いている。山形県内の調査の結果、被害木の1年間における広がりとは同一地域内で300~400mで、それと同時に隣接する地域へ平均1.7km拡大したほか、最大32km離れた地域への飛び火的な拡大が見られることもあった。

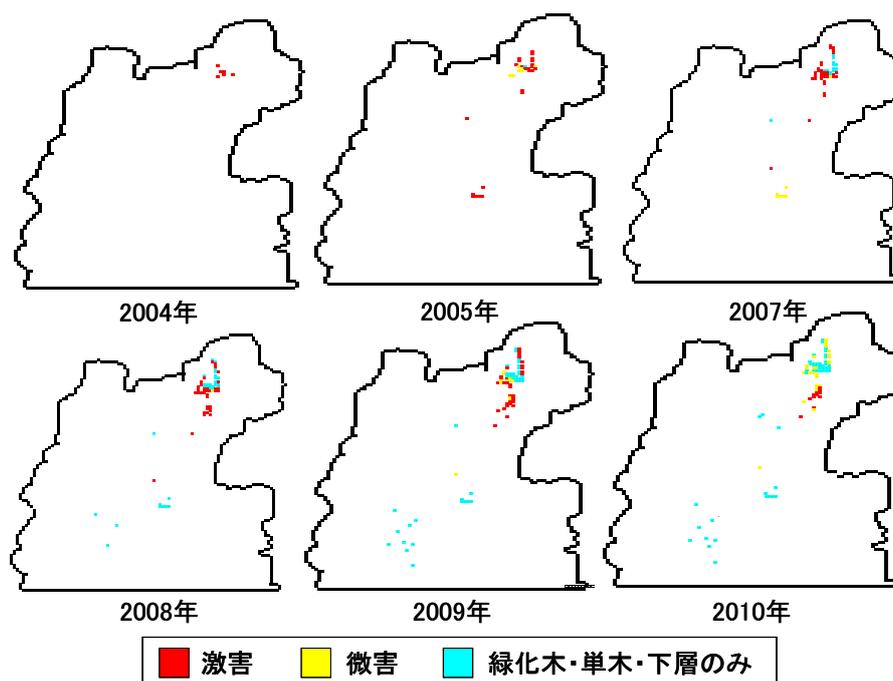


図1-2-2 長野県北部における被害分布の推移(1kmメッシュ図)

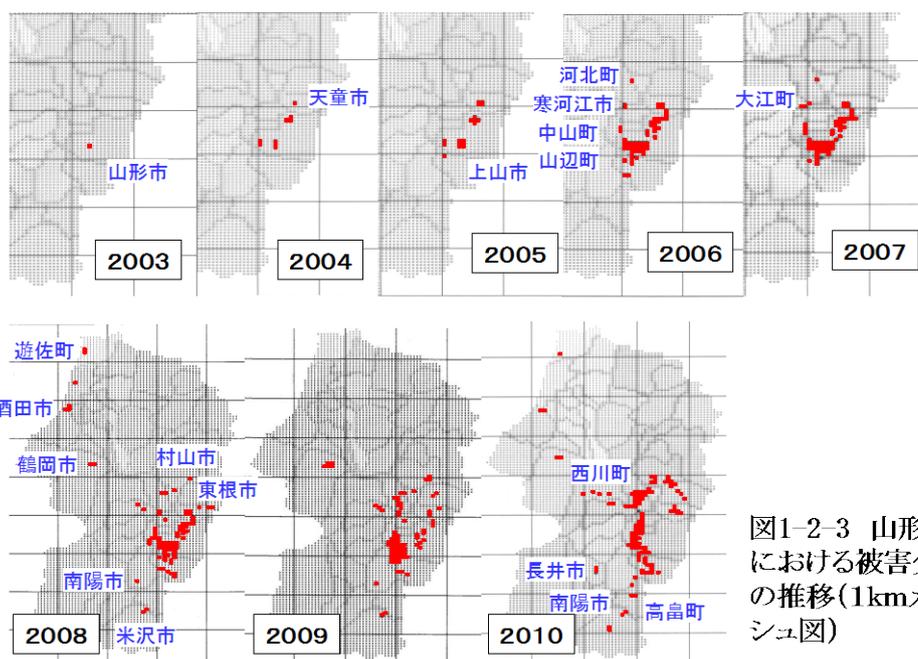


図1-2-3 山形県における被害分布の推移(1kmメッシュ図)

福島県における被害発生地推移(1kmメッシュ図)を図1-2-4に示す。初期被害は2006年に会津若松市近辺と福島市、郡山市付近で確認された。以後会津、福島、郡山の3つの盆地周辺で被害が拡大し、2009年から2010年にかけての拡大傾向がとくに激しく、激害地のメッシュ数は前年比で2009年が3倍、2010年は2倍になっている。海に近い浜通り地方はまだ被害が少ない。

その他、新潟県では最初の被害は2003年に南魚沼市で発生したと推定されており、その後この地点から周辺地域へと被害が拡大したものと考えられる(布川 私信)。現在も西方向および南方向への拡大傾向が

あるので、長野県から新潟県を経て福島県まではほぼ被害地が連続しつつあるものと考えられる。東北地方では2006年以降、宮城、岩手両県での被害が報告されている。

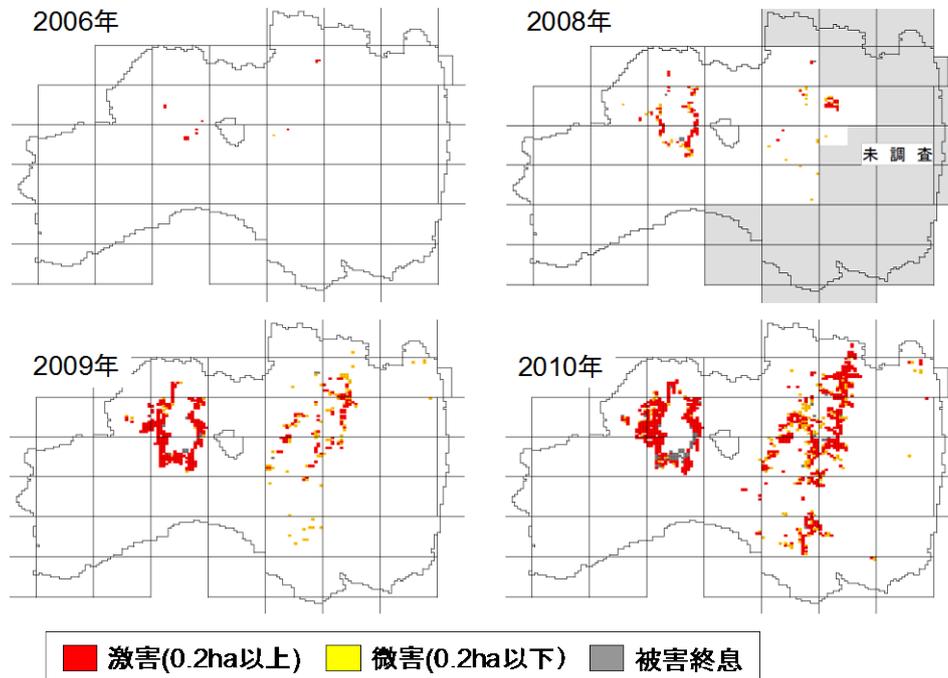


図1-2-4 福島県における被害分布の推移(1kmメッシュ図)

## エ 考察

調査の結果、これまで明らかになったカツラマル被害地は、甲信地方および東北地方南部の主要な盆地において、ほぼ集中的に発生していることが判明した。これには内陸部特有の環境がカツラマルの生育に適しているか、あるいは重要な寄主木であるクリ園の分布に一致しているなどの要因が考えられる。

カツラマルの場合飛翔能力を持つのは雄成虫のみで、実際の移動分散に関わることができるのは微小な1齢幼虫の期間だけであるため、自力での分散距離はごく限られているものと推定される。マルカイガラムシ科1齢幼虫の自力以外による分散方法としては、風によるもの (McClure 1977) および、飛翔昆虫の体毛を把握するなどして運搬される例 (Magsig-Castillo 2010) が知られている。また、ブナやコナラなど苗木の集積地や実際に他地域から運搬された苗木にカツラマルが寄生している例が多く見られている (岡田・大澤・布川 私信)。これらは上述の山形県における移動距離の3パターンと合致するよう思われる。すなわち①自力移動および風による数百メートルの分散、②他の生物による運搬による1～2kmの分散、③寄生苗木の人為的移動等による数十km以上の飛び火的分散、である。

寄生バチ *Pteroptrix* sp. の寄生が山梨県における被害終息要因の1つとして考えられるが、長野県における被害の拡大が小さいのも *Pteroptrix* sp. の寄生による可能性がある。

## オ 今後の問題点

今後東北地方における北への被害拡大が予想されるため、東北各県における被害分布調査を引き続き行

う必要がある。また被害林に近接したクリ園がある場合、クリ園から広葉樹林にカツラマルが移動した場合と、その逆の場合が考えられる。したがって被害広葉樹林と地域のクリ園との関連を明らかにする必要がある。

## カ 要約

各県において被害地の分布調査を行い、各年の被害メッシュ図を作成した。被害発生の最も古い山梨県では2008年をもって被害が終息し、長野県も県北部の一部地域に限定された、これら2県では寄生バチの働きが大きいものと考えられる。一方東北地方は被害拡大が著しく、幼虫の自力分散、風や他生物の運搬による分散のほかに、苗木など人為的な運搬による長距離運搬の可能性も示唆された。

## キ 引用文献

- Magsig-Castillo J, Morse JG, Walker GP, Bi JL, Rugman-Jones PF, Stouthamer R (2010) Phoretic Dispersal of Armored Scale Crawlers (Hemiptera: Diaspididae), J ECON ENTOMOL 103 (4), 1172-1179.
- McClure MS (1977) Dispersal of the scale *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaspididae) and effects of edaphic factors on its establishment on hemlock, Environ Entomol 6, 539-544.

(浦野忠久)

## 第2章 カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因および枯死メカニズムの 解明

### 1. カツラマルカイガラムシ被害木の枯死原因の解明

#### (1) カツラマルカイガラムシ被害の様態および被害木の衰弱枯死に関わる環境要因

##### ア 研究目的

カツラマル被害の発生原因を解明するために、まず被害の全体像を把握し、被害林分の特徴的な環境要因を明らかにする必要がある。そこで山形県においてカツラマル被害の様態と被害林の立地環境に関する調査を行った。

##### イ 研究方法

2003年からの被害林を対象に、被害経過年数ごとに被害当年から被害5年経過までの林分を対象として計21林分を、2009年と2010年に山形市(14林分)・天童市(3林分)・寒河江市(3林分)・上市市(1林分)で調査した。経過年ごとの調査林分数は被害当年2林分、1年後2林分、2年後3林分、3年後5林分、4年後5林分、5年後4林分であった。調査項目は、被害経過にともなう変化を見る指標としてカツラマルの有無、枯死木の本数、高木層の植被率を調査し、被害林の立地環境を明らかにするために標高、斜面方位、傾斜、地形、微地形、A層の厚さ、石礫の量を調査した。

##### ウ 結果

カツラマルの生存率(図2-1-1)については、被害当年から2年後までの3年間は、すべての調査林分において生存が確認されたが、3年後・4年後の各1林分ではオオバクロモジなどの低木類1~2本でごくわずかの生存が確認された程度であった。

被害林内でのコナラ等高木性広葉樹の枯死本数率(図2-1-2)は、被害当年4%、1年後10%、2年後24%、3年後30%となったのち、変化がなくなった。また、この高木性広葉樹の林冠を被覆する植被率(図2-1-3)は被害当年62%、1年後45%、2年後43%と林冠の約半分が失われた状態になったのち、生き残ったコナラ等の高木性広葉樹の枝や後生枝の着葉量が増加して、徐々に植被率が回復して5年後には69%と被害当年同様の植被率まで回復した。

被害林の立地環境要因(表2-1-1)については、山形県の場合は標高400m以上での発生が無いこと、A層が10cm以下で石礫が多い林分が被害林になる事がわかった。山形県山形市周辺の市町村で発生した被害林の最高標高の年次経過を見ると当初標高100m程度の被害地が徐々に標高を上げていくが、標高400m程度で止まる傾向があった(図-2-1-4)。

##### エ 考察

カツラマルは被害地では爆発的に増加して3年程度生存するが、その後は生存率が著しく低下するものと考えられる。被害林の様態はカツラマルの生死によりその状況が時間的に変化し、カツラマル生存率の

高い発生後3年間は被害が大きくなり、林内の約30%のコナラ等の高木性広葉樹は枯死するが、その後は着葉量が増して疎開した林冠は回復する事が明らかになった。山形県におけるカツラマルによる広葉樹林の被害は、低標高に分布するコナラ帯での発生にとどまるようである。

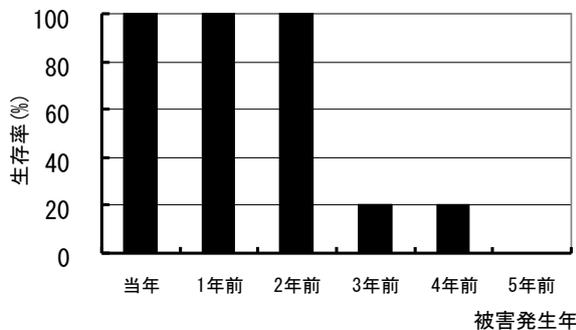


図2-1-1-1 被害林におけるカツラマルカイガラムシの生息状況の推移

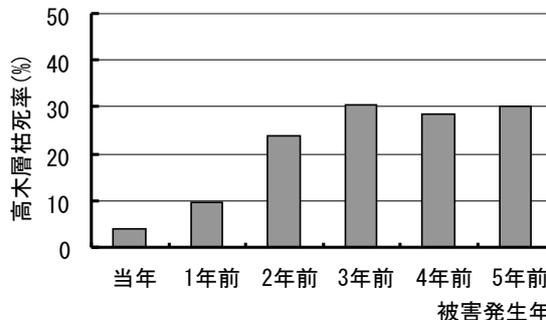


図2-1-1-2 被害林における高木性広葉樹の枯死率の推移

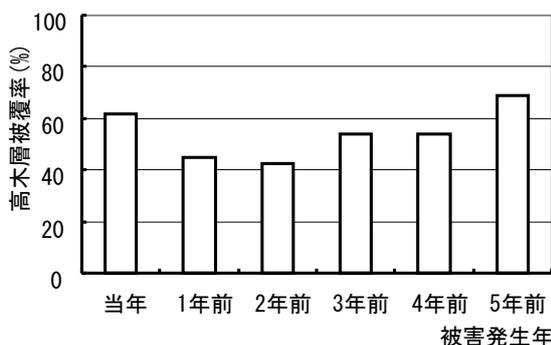


図2-1-1-3 被害林における高木性広葉樹の植被率の推移

表2-1-1-1 被害林の立地環境

① 標高	~200m	~300m	~400m	400m以上
② 斜面方位	北	東	西	南
③ 傾斜	~10度	~30度	30度以上	
④ 地形	山頂	山腹	山脚	
⑤ 微地形	平衡	凸	凹	
⑥ A層の厚さ	~10cm	~20cm	20cm以上	
⑦ 石礫の量	多い	並	少ない	
	11	9	1	0
	7	6	3	2
	3	18	0	
	1	15	5	
	18	2	1	
	13	8	0	
	11	7	3	

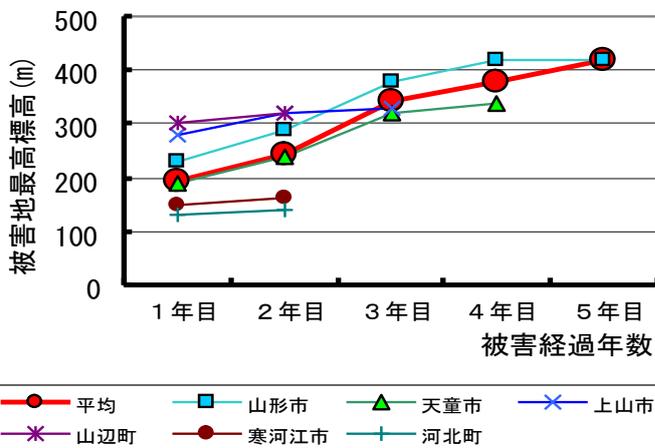


図2-1-1-4 山形市周辺地域における被害地の最高標高の推移

## オ 今後の問題点

被害 5～6 年後に植被率は回復するが、一旦密度の低下したカツラマル個体群が再び植被の回復した林内で繁殖を開始した場合、どのような被害になるのかは未知であるため、被害が沈静化した被害林でも引き続き観察が必要である。

## カ 要約

山形県におけるカツラマル被害林の実態調査を行った。被害林では、時間経過に伴い被害 3 年目までカツラマルが生存し、コナラ等の高木性広葉樹が林分全体の 30% 枯死し、林分の植被率も 50% を下回る被害を受けた。しかし、その後カツラマルの生存率は著しく低下し、高木性広葉樹の着葉量が増えて被害 5～6 年後には被害当初の状況まで回復する事がわかった。また、被害林は、標高が 400m 以下のコナラ帯で発生し、A 層の厚さが 10cm 以下で石礫の多い、林内の生立木がストレスを受けやすい林分で被害が顕著になる事も明らかになった。

(浦野忠久)

## (2) カツラマルカイガラムシ被害木に関する病原体の探索

### ア 研究目的

カイガラムシは吸汁性害虫であり、師管部に口針を刺し、そこから師管液を吸汁することで宿主樹木から栄養を摂取する。複数のカイガラムシ個体が師管液を吸汁することにより、宿主樹木が衰退、枯死することがあるが、カツラマルも他のカイガラムシと同様の栄養摂取様式をもつと考えられる。しかし、カイガラムシにより最終的に宿主が枯死に至るまでの詳細な過程については、今までに全く明らかになっていない。カイガラムシによる樹木の衰退、枯死は、病原菌や他の害虫による枯死とは別の現象である可能性がある。例えば、ナラタケ病によるコナラ、ミズナラの衰退枯死の場合には、菌糸体の樹皮下への侵入による形成層の壊死から通水組織の損傷に至る。カシノナカキクイムシの場合は機械的損傷による辺材部の破壊と随伴菌の侵入による通水組織の破壊から萎凋枯死に至る。カツラマルによる衰退、枯死の場合、師管液の吸汁が原因となるのか、それとも吸汁時の機械的損傷が重要なのか、また、他の微生物が枯死に関与していることはないか等、不明な点が多いが、カツラマルによる樹木の衰退、枯死の被害を防除、軽減するためには、現象を正確に理解する必要がある。

カイガラムシによる樹木の枯死に関して、そのメカニズムが詳細に検討されたことはないが、カイガラムシ類と微生物による樹木の被害については、いくつか実例が報告されている。北米の Beech bark disease はアメリカブナノ樹幹部に癌腫症状が引き起こされるが、原因はカイガラムシの 1 種、*Cryptococcus fagisuga* Lind. と *Neonectria coccinea* var. *faginata* および *N. galligena* による (Houston & O'Brien 1983)。この場合、カイガラムシによる吸汁により、樹皮表面に菌類の侵入門戸ができ、その傷口から寄生菌が侵入して、形成層などの健全部を加害することで、癌腫症状になると考えられている。また、日本でも広く分布するこやく病は *Aspidiotus*、*Chionaspis* 属等のカイガラムシと *Septobasidium* 属菌により引き起こされる (Couch 1938)。この病害は実際には菌類の方がカイガラムシに寄生しており、樹木への損害はほとんどないと考えられているが、一部で若干の形成層

への菌類の侵入が確認されており、壊死が生じる例があるようである。本病害はさまざまな樹木で報告されているが、重要病害としては認識されていない。植物の葉のスズ病もカイガラムシと糸状菌の連携による病害であるが、カイガラムシの甘露を利用して繁殖する菌類が、葉表面を覆い、光合成を阻害してしまう病害で、宿主に直接的な壊死を引き起こすことはないが、光合成産物の量自体が減少してしまうため、大発生した場合には宿主樹木は衰退すると考えられる(Stover 1975)。熱帯で問題になっている Pineapple mealybug wilt は *Dysmicoccus* 属カイガラムシがウイルスを媒介し、パイナップルを萎凋枯死させる重要な病害であるが、重大な被害が発生しているという報告はなく、また日本においても被害は報告されていない(Sether et al. 1998)。また樹木病原菌ではないが、カイガラムシに寄生する糸状菌のいくつか(*Hyperdermium*、*Hypocrella* spp.、*Dussiella tuberiformis*)はカイガラムシだけでなく、宿主樹木の枝、樹皮表面へも多少侵入し、形成層を破壊して栄養を吸収しているという報告がある(Koroch et al. 2004)。以上のように、一見カイガラムシによる被害であるように見えても、実際にはカイガラムシとそれに付随する微生物による現象であることがある。よって、カイガラムシによる樹木の被害を考える際には、カツラマルそのものの影響とともに、そこに付随する病原菌の影響による可能性を検証する必要がある。

これまでに知られているカイガラムシおよび随伴微生物による宿主樹木の衰退、枯死現象は大きく3つのカテゴリに分けることができる。1) beech bark disease のように樹皮表在微生物がカイガラムシの存在により樹皮下に侵入し、被害を引き起こす。2) Pineapple mealybug wilt のように吸汁とともに宿主内に侵入し被害を引き起こす。3) こうやく病、スズ病、*Hypocrella* 属菌のように、カイガラムシ寄生菌、随伴菌が宿主樹木に直接的、間接的に損害を引き起こす。本研究ではカツラマル被害木において宿主樹木に枯死をもたらす可能性のある病原体の探索を上記の3つのカテゴリのうち、1と3について行った。2についてはファイトプラズマによる関与の可能性に限定して調査した。

## イ 研究方法

### (a) 樹皮常在菌の探索

2008年7月18日山形県山形市、2008年7月11日福島県福島市より、カツラマルによる被害を受けたコナラ枝(長さ20cm×直径約5mm)をそれぞれ採取した。被害材はカイガラムシにほぼ覆われたものを用いた。カイガラムシ寄生菌の確認を実体顕微鏡下で行ったあと、表面を水道水で十分に洗浄した。続いて次亜塩素酸(有効塩素1%)で1分、滅菌水で1分すすぎ、表面を半日乾燥させた。その後、滅菌メスで樹皮、辺材部に分け、それぞれの見かけ上の健全部から2mm四方の木片を切り取り、1%麦芽エキス寒天培地(麦芽エキス10g、素寒天15g、蒸留水1L)上で培養した。2か月間で木片から生育してきた菌糸を、火炎滅菌した柄付針で2%麦芽エキス寒天培地(麦芽エキス20g、素寒天15g、蒸留水1L)に移植した。1か月以上培養し、純粋分離菌株を確立した。得られた菌株は形態、DNAにより同定した。DNA解析は、コロニーからの直接PCRによりLSUrDNA部分塩基配列を増幅、BigDye Terminatorによるシーケンス、ABI3100(アプライドバイオシステムズ)による塩基配列の解析により行った。得られた塩基配列はDDBJの相同性検索による類似する塩基配列を有する分類群を特定した。各分類群の出現頻度は、供試した全木片数における菌が出現した木片数の割合で算出した。

### (b) ファイトプラズマの探索

上記で供試した木片について、一部は液体窒素中で破碎したあとDNAeasy Plant mini kit(QIAGEN)でDNA

抽出を行った。抽出された DNA について、ファイトプラズマの有無を特異的プライマーで検出を行った。

#### (c) カイガラムシ寄生菌の探索

2009 年にカイガラムシ寄生菌の探索のために各地から試料を採取した。使用した試料は福島県 3 か所、長野県、茨城県それぞれ 1 か所からのカツラマルを用いた。また盛岡において採取したナラフサカイガラムシも比較対象として供試した。

採取した試料をビニール袋に入れて室温で加湿し、1 週間後にカイガラムシ上に形成された分生子塊を、火炎滅菌した柄付針で、1%麦芽エキス寒天培地に移植した。1 週間後に生育してきた菌糸体を 2%麦芽エキス寒天培地に移植し、純粋培養菌株を確立した。また、確立した各菌株について、コロニーからの直接 PCR により ITS 領域を増幅し、塩基配列を定法により解析した。

### ウ 結果

#### (a) 樹皮常在菌の探索

カイガラムシ寄生菌の有無を確認した際、福島の試料についてのみ、多量の *Fusarium* 属菌の大型分生子の形成が認められる個体が複数存在した。菌の形態観察の結果、すべてカイガラムシ寄生菌の 1 種である *Microcera coccophila* (アナモルフ: *Fusarium coccophilum*) と同定された。

山形県の試料では、辺材部から 27 木片、樹皮より 21 木片、福島県の試料では辺材部から 24 木片、樹皮から 3 木片を採取した。それぞれから菌の分離を行ったところ、合計で 10 種類の糸状菌が検出された(表 2-1-2-1)。すべての試料を通じて分離されたのは *Phomopsis cf amygdali*(図 2-1-2-1)であった。次いで検出されたのは *Pestalotiopsis microspora*(図 2-1-2-2)であった。また、今回供試した 2 か所で共通して検出されたのは、*Phomopsis cf amygdali*、*Pestalotiopsis microspora*、*Aureobasidium pullrans* の 3 種であった。一方で、カイガラムシ寄生菌である *Microcera coccophila* は樹皮、辺材部からは検出されなかった。

#### (b) ファイトプラズマの探索

ファイトプラズマは今回検出されなかった。

#### (c) カイガラムシ寄生菌の探索

形態、および DNA から 3 種のカイガラムシ寄生菌を同定した(図 2-1-2-3)。今までに知られていた *Microcera coccophila* に加えて、*Fusarium larvarum* var. *rubrum*、および *F. larvarum* var. *larvarum* が検出された。なお、*F. larvarum* の 2 つの変種は同種の中の変異種ということで記載されているが、実際には系統的にはそれぞれ別の種として確立されるべきグループであり、この分類群は現在再編成がなされているところのようである。

長野、盛岡、茨城では *M. coccophila* のみが検出されたが、福島県のみ、3 種のカイガラムシ寄生菌が検出された。

表 2-1-2-1. 山形、福島におけるカツラマルカイガラムシ被害枝から分離された菌類の出現頻度

	山形		福島	
	辺材部(n=27)	樹皮(n=21)	辺材部(n=24)	樹皮(n=3)
<i>Phomopsis cf amygdali</i>	6	10	24	3
<i>Pestalotiopsis microspora</i>	13	7	1	
<i>Aureobasidium pullrans</i>	4		2	
<i>Epicoccum nigrum</i>			4	
<i>Botryosphaeria dothidea</i>	2	1		
<i>Chalara</i> sp.			1	
<i>Fusarium</i> sp.	1			
others	2		1	
<i>Microcrea coccophila</i>	—	—	—	—



図 2-1-2-1. *Phomopsis cf amygdali*



図2-1-2-2. *Pestalotiopsis microspora*

## エ 考察

山形と福島のと2か所で共通して検出されたのは、*Phomopsis*、*Pestalotiopsis*、*Aureobasidium*の3種であったが、この中で最も出現頻度が高かったのは *Phomopsis cf amygdali* であった。一般的に *Phomopsis* 属菌は胴枯病菌 (*Diaporales*) のうち *Diaporthe* 属菌の無性世代として知られ、重要な樹木病害を多く含んでいるが、本種は特にモモ枝折病菌に類似していた。本種が直接的に宿主樹木に影響を及ぼしている可能性は現時点では不明であるが、このグループの菌類は健全木の枝に内生していることが多く、今回検出されたのはカイガラムシによって媒介されたものではなく、枝や樹皮に内生していたものと考えられる。一方で、本種に次いで高頻度に検出できた

*Pestalotiopsis microspora* も樹木の枝からよく検出される種類であり、直接的な寄生菌とは考えにくい。*Pestalotiopsis* 属菌自体は植物基質から頻繁に分離されることが知られており、病原菌としても時折報告はあるが、樹木で重大な被害を引き起こしたという報告はない。よって両種は基本的には枝、樹皮に内生している種類と考えられる。ただし、カイガラムシによる被害との相乗効果により宿主に損害を引き起こしている可能性があるため、各菌の病原性について検証する必要がある。また、カイガラムシ寄生菌は分離試験の結果、辺材部、樹皮からは検出されなかった。カイガラムシ寄生菌が宿主樹木に侵入している事例は今回確認できなかった。

ファイトプラズマは今回の試料からは検出されなかった。一般にファイトプラズマは吸汁性害虫により伝搬されると考えられている。今回検出されなかったことから、カツラマル被害木の衰退や枯死にはファイトプラズマは関与しないと考えられた。

カイガラムシ寄生菌が今回 3 種検出された。従来カツラマル寄生菌は *Microcrea coccophila* の 1 種類のみと考えられていたが、今回の調査では福島県で 3 種の寄生菌が検出された。一方で、茨城、長野、盛岡では 1 種類のみが検出されたことから、地域により発生状況は異なると考えられる。これら 3 種は野外で肉眼では識別はできないため、野外での発生状況を把握することは困難である。

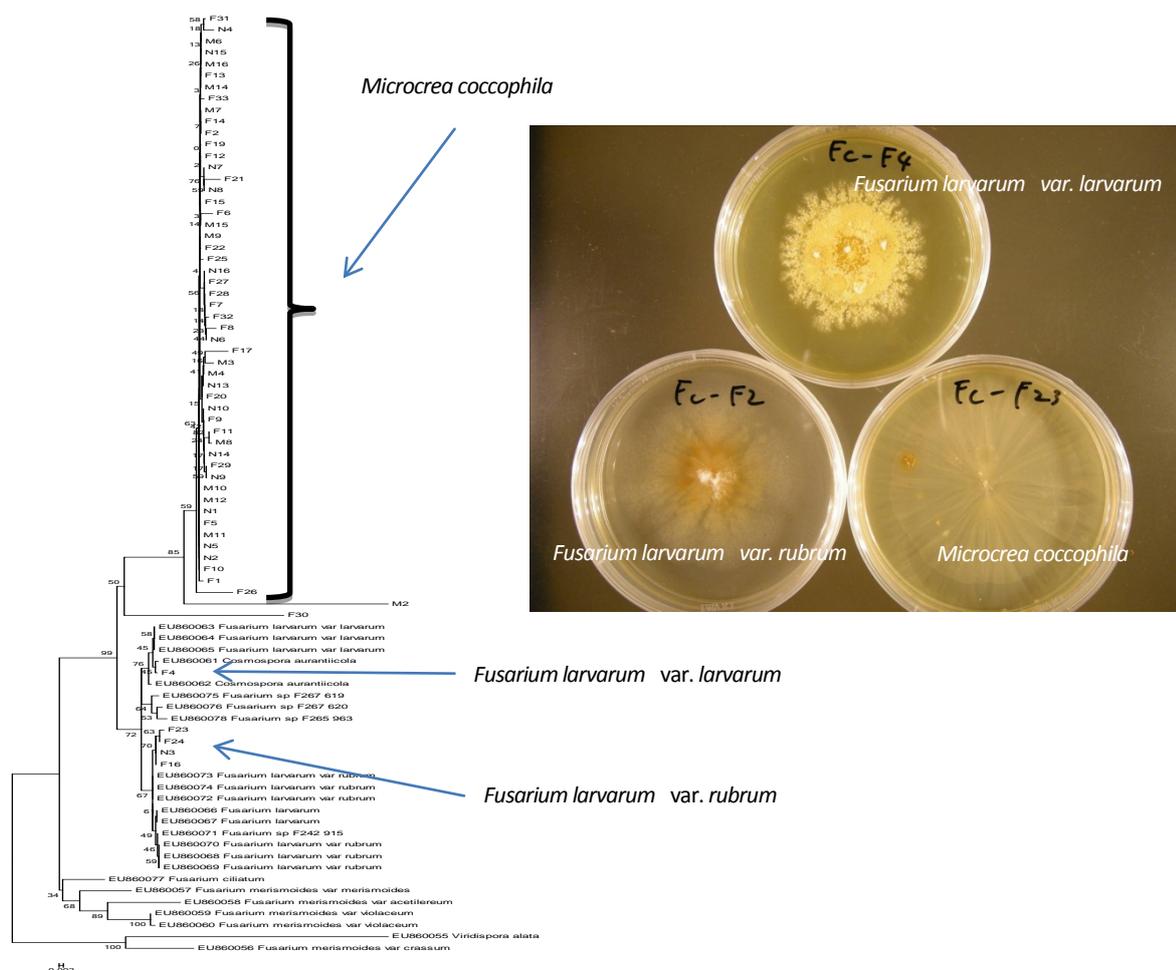


図 2-1-2-3. カツラマルカイガラムシ寄生菌 3 種の系統的 position およびコロニーの様相

## オ 今後の問題点

今回はウイルスによる衰退、枯死の可能性については検証しなかった。実際に今までウイルスによるコナラ、ミズナラの枯死や衰退は世界で報告されていない。ただし、パイナップルでは報告があるため、今後の課題である。

## カ 要約

カツラマル被害枝より合計で 80 木片から分離した結果、*Phomopsis*、*Pestalotiopsis*、*Aureobasidium* が 2 箇所の採集地に共通して分離された。*Phomopsis* と *Pestalotiopsis* は植物寄生菌として知られており、宿主に対して病原力を有する可能性がある。しかし一方で両属は枝内に普遍的に存在する内生菌としても知られており、それらの宿主に対する役割については更なる調査が必要である。カイガラムシ寄生菌は福島のサンプルの方で確認されたが、辺材からは検出できなかった。よってカイガラムシ寄生菌は樹木辺材部へは侵入していないと考えられた。また、従来 1 種と考えられていたカツラマル寄生菌は 3 種あることが明らかとなった。

## キ 引用文献

Couch JN (1938) The genus *Spetobasidium*, The University of North Carolina Press, 480p.

Houston DR, O'Brien JT (1983) Beech bark disease, Forest Insect & Disease Leaflet 75, USDA Forest Service.

Koroch A, Juliani H, Bischoff J, Lewis E, Bills G, Simon J, White, J (2004) Examination of plant biotrophy in the scale insect parasitizing fungus *Dussiella tuberiformis*, Symbiosis 37, 1-14.

Sether DM, Ullman DE, Hu JS (1998) Transmission of pineapple mealybug wilt-associated virus by two species of mealybug (*Dysmicoccus* spp.), Phytopathology 88, 1224-1230.

Stover RH (1975) Sooty moulds of bananas, Transactions of the British Mycological Society 65, 328-330.

(升屋勇人)

## (3)カツラマルカイガラムシ被害木に関係する病原菌の病原力調査

### ア 研究目的

前章ではカツラマルに関連する微生物群のうち、宿主樹木の衰退、枯死に関与する可能性のある分類群の探索を行った。その結果、カイガラムシが寄生する無病徴の枝内部から複数の糸状菌が検出された。その中で *Phomopsis* 属菌と *Pestalotiopsis* 属菌が樹木寄生菌として知られる分類群に所属するため、宿主樹木へ影響がある可能性がある。また、カツラマルから分離されたカイガラムシ寄生菌の 3 種についても、前章で触れているように、カイガラムシによる吸汁痕からの宿主樹木への侵入、加害の可能性はある。

そこで本研究では、カツラマル被害木に関係する様々な微生物のうち、宿主樹木の衰弱、枯死に影響を及ぼ

す可能性がある分類群について、それらの影響を予測するために、人工接種により病原力を比較、調査した。

## イ 研究方法

接種試験は大きく2つに分けて行った。一つは樹皮に内生していた菌類を、宿主の状態を変えて接種することで、病原力がどのように変化するかを検証した。もう一つはカイガラムシ寄生菌を樹木に接種した場合の反応を確認した。

### 1) 樹皮内生菌の接種試験

岩手県盛岡市森林総合研究所東北支所構内に生育していた8年生コナラ 10 本を供試した。2009 年 5 月に被陰区と開放区を設定し、接種に用いた樹木の半分は生理条件を変えてあるものを使用した。2009 年 7 月 9 日に接種を行った。

用いた菌種は、*Phomopsis cf. amygdali*、*Pestalotiopsis macrospora*、*Fusarium* sp.、*Rhinoctadiella* sp. の 4 種で、1 か月間 2%MA で培養したものを用いた。コントロールには 2%MA 培地そのものを用いた。1 菌種について被陰区と開放区それぞれで 5 反復、10 本のコナラで合計 50 か所の接種を行った。火炎滅菌した直径 5mm のコルクボーラーで樹皮をくりぬき、同径の含菌寒天を埋め込み、接種部位はパラフィルムとガムテープで保護した。2 か月後の樹皮下の壊死病斑のサイズを計測した。

### 2) カイガラムシ寄生菌の接種試験

茨城県つくば市にある森林総合研究所構内に植栽された 10 年生ミズナラを 10 本用いた。*Fusarium larvarum* var. *larvarum*、*F. Larvarum* var. *rubrum*、*Fusarium coccophilum* の 3 種にコントロールを含めた 4 区、10 反復の接種を行った。接種方法は上記と同様に含菌寒天を、コルククボーラーで樹皮をくりぬいた箇所埋め込む方法で行った。

## ウ 結果

### 1) 樹皮内生菌の接種試験

接種した菌のうち、*Phomopsis* が最も大きい病斑を形成した。ついで *Pestalotiopsis* が続いた。被陰区では有意に開放区の病斑よりも大きかった。これは特に *Phomopsis* で顕著であった。開放区で形成された病斑は各菌種で有意な差は見られなかった(図 2-1-3-1、図 2-1-3-2)。

### 2) カイガラムシ寄生菌の接種試験

接種した全ての菌および対照区で、壊死病斑に有意な差は認められなかった(図 2-1-3-3)。

## エ 考察

樹皮内生菌のうち *Phomopsis* のみが、被陰区において有意に大きな壊死病斑を形成したことから、本種のみが宿主がストレス環境下において、比較的強い病原力を有すると考えられた。また、十分な光環境下では病原力は他の菌と同程度であったことから、健全木では *Phomopsis* は特に大きな影響をもつことはないと思われる。先の分離試験では枝に内生して生存している菌であることが明らかとなったが、宿主が

衰弱する際に、初めて病原性を発揮すると予想できる。以上のことから、枝の内生菌はカイガラムシによる加害で衰弱した宿主の枯死を助長する機能を持っていると考えられた。一方、カイガラムシ寄生菌はいずれの種類も対照区と同様に宿主に壊死を引き起こすことはなかった。このことから、今回使用した種類は宿主樹木には影響を及ぼすことはないと考えられた。以上カイガラムシ被害木に関する糸状菌の中で宿主樹木に影響を及ぼすような種類は *Phomopsis* 以外はないと考えられ、また *Phomopsis* であっても宿主の衰弱がなければ病原性を発揮しないと考えられた。

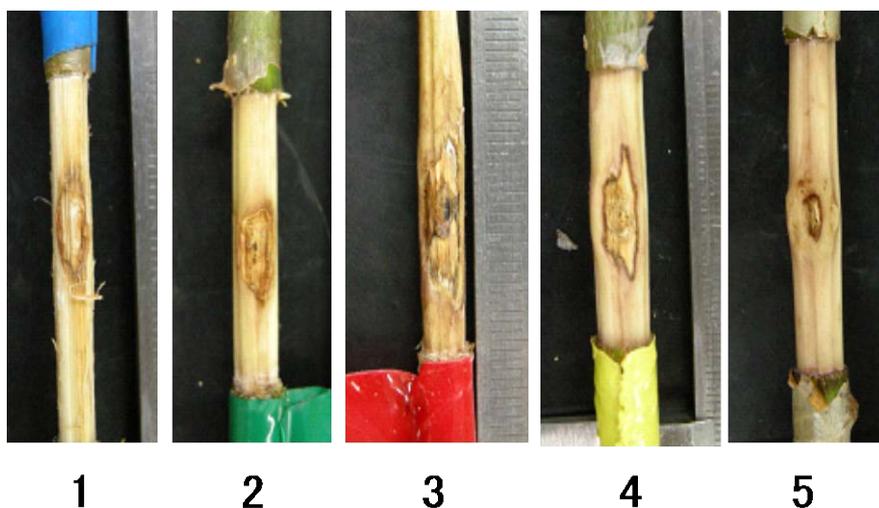


図 2-1-3-1. 被陰区において各菌を接種した際に形成された樹皮下の壊死病斑

(1: *Rhinocladiella* sp., 2: *Fusarium* sp., 3: *Phomopsis* cf. *amygdali*, 4: *Pestalotiopsis macrospora*, 5: コントロール)

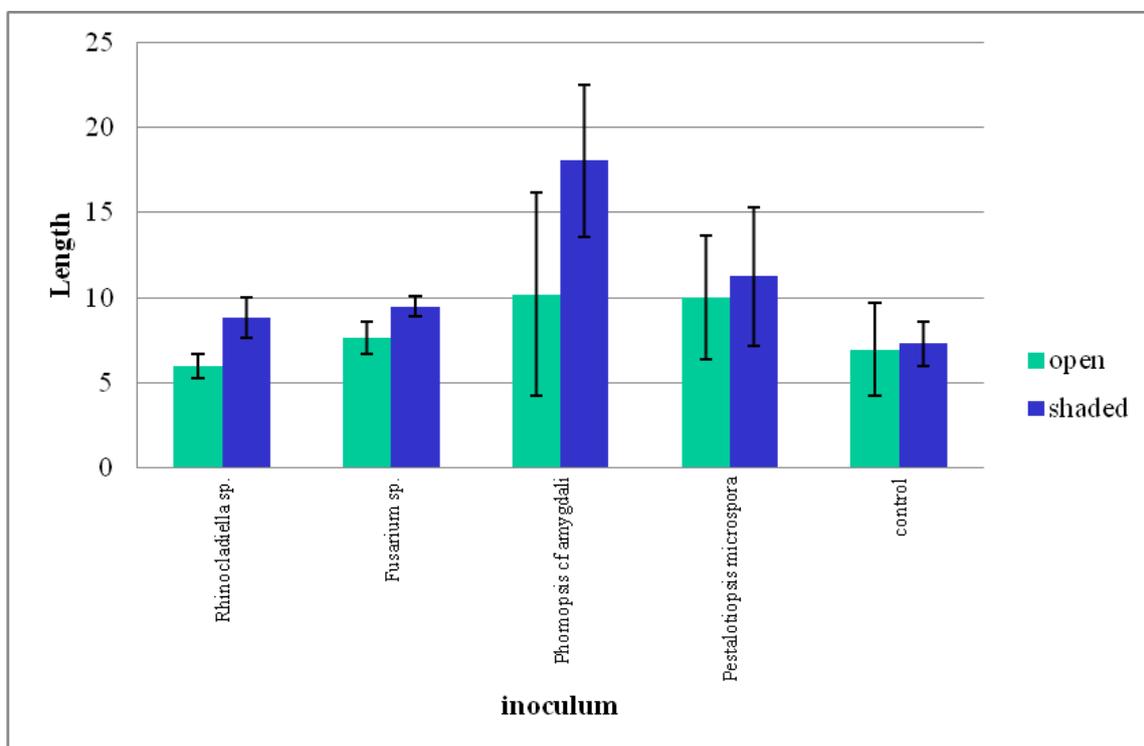


図 2-1-3-2. 各菌により引き起こされた壊死病斑の長さ

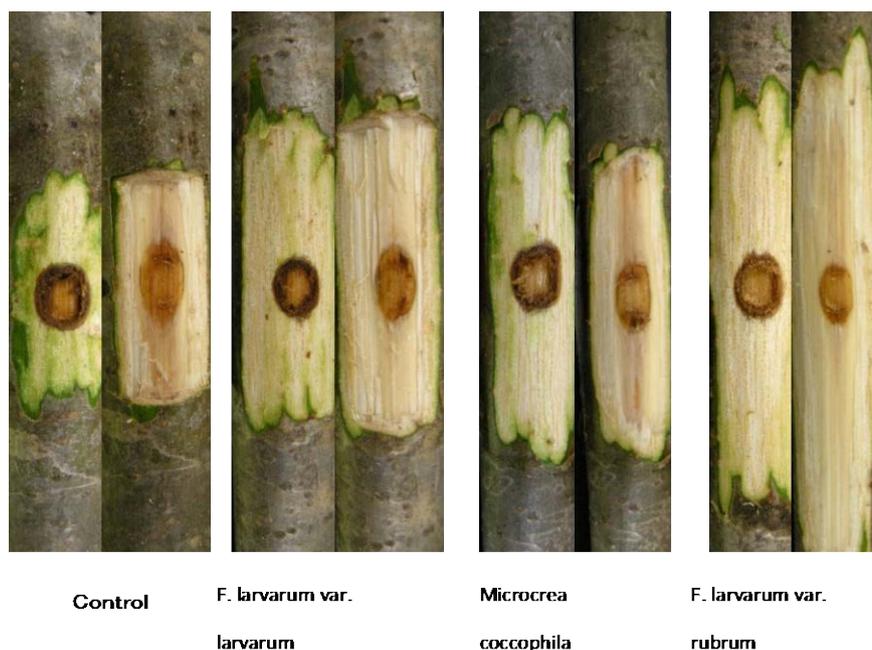


図 2-1-3-3. カツラマルカイガラムシ寄生菌 3 種により形成された壊死病斑(右:辺材部表面、左:形成層)

#### オ 今後の問題点

実際にカツラマルカイガラムシが寄生した樹木において *Phomopsis* が病原性を発揮するかどうかの検証が今後必要と思われる。

#### カ 要約

カツラマルカイガラムシ被害枝より分離した糸状菌を用いて接種試験を行った。被接種木は東北支所構内の苗畑で生育しているコナラを使用し、被陰した個体と被陰していない個体を用いた。接種試験の結果、*Phomopsis* と *Pestalotiopsis* で一部の枝が壊死したが、他は見かけ上健全であった。被陰したコナラ個体の方で病斑サイズが大きい傾向がみられた。また、接種部位付近の壊死病斑のサイズは被陰した個体で *Phomopsis* を接種した場合に有意に大きく、その他では大きな違いは見られなかった。以上のことから、今回接種に用いた糸状菌が直接枯死させるほどの能力はないが、カツラマル被害木においては衰退を助長するという形で *Phomopsis* が関与している可能性があると考えられた。一方、本所構内で行ったミズナラへのカイガラムシ寄生菌 3 種の接種試験では、壊死等の反応は対照区とかわらなかつたことから、宿主への影響はほとんどないと考えられた。

(升屋勇人)

## 2. カツラマルカイガラムシ被害木の枯死メカニズムの解明

### ア 研究目的

カツラマルは吸汁性の昆虫で、広葉樹（特にクリ）の害虫として知られる。近年は、その被害が東日本

の広葉樹林にまで広がりつつあり、対策が必要とされている。カツラマルに寄生された個体は、やがて落葉し枝が枯れ落ちる。その後、樹幹より萌芽する場合が多く（胴吹き）、健常木と比べて樹形がいびつな形になる。カツラマルが寄生した当年には個体への影響は顕著でなく、翌年以降、とりわけ梅雨明けの夏に一気に被害が進行する（斉藤・上野 2011）。

この罹病木の障害発生メカニズムについては明らかでない。罹病木は、葉が褐変して落ちることから、水ストレス状態になっていることが予想される。また、カツラマルの吸汁で、樹木の光合成の同化産物が減少し、形態形成の阻害や生理ストレスを及ぼしていることも考えられる。しかしながら、いずれについても詳細は不明である。

樹木の葉の水ポテンシャルが大きく低下すると、気孔の閉鎖や膨圧の低下を引き起こし、葉の生理活性が低下する。そのため、葉の水ポテンシャルの低下とバランスがとれるだけの水分の供給が必要となる。水分の供給の効率は、枝や葉柄の通水系の水の通りやすさ（水分通道度）によって示される。水供給が不足し道管内に気泡が発生する（キャビテーション）と、通水組織（広葉樹の場合は道管）にエンボリズム（塞栓）が起り、水分通道度は低下する。この低下により、気孔の閉鎖や落葉が起きることが報告されており（Brodrigg et al. 2002）、葉の生理活性と水分通道度とは密接な関係があるといえる。

本研究では、カツラマルが寄生した樹木苗木がどのような生理特性の変化を示すのかを調べた。罹病木の通水系が障害を受けていることが予想されることから、水分通道度および木部内の水分状態に着目した。また、罹病木の病徴が乾燥時に一気に進行することから、寄生と乾燥状態との交互作用を評価した。

## イ 研究方法

### 【供試木】

供試木として、3-4年生の長野県産ブナ (*Fagus crenata* Blume、樹高約80cm) を、1/10000a ワグネルポット (1.7 リットル) に発砲煉石で植栽したものをを用いた。このブナ苗木の一部個体には、2009年に長野県の造園会社の野外の圃場において、カツラマルがほぼ樹体全体に寄生していた。茨城県つくば市の森林総合研究所構内の屋根付き圃場 (相対光強度44%) において、2010年3月より供試木を生育した。十分な量の灌水を二日毎に行った。また、肥料として緩効性肥料(K、N:P: K:Mg=6:40:6:15) をポットあたり約3g与えた。

### 【環境処理】

展葉終了後の4月下旬からカツラマル未寄生および寄生個体の半数について、灌水の頻度を5日毎に減らした。残りの半数は引き続き、二日毎に灌水を行った。これにより処理区として、未寄生+灌水 (C: Control)、未寄生+乾燥 (D: Drought)、寄生+灌水 (I: Infestation)、寄生+乾燥 (ID) の4区を設定した。個体数は、Cが22、Dが23、Iが23、IDが21であった。

### 【生存率の測定】

処理開始から約4ヶ月後の2010年8月30日に、枯死個体数を計測した。本研究では、全ての葉が落ちた個体を枯死と定義した。ただし、途中で測定のため7月下旬から8月上旬にかけて中間サンプリングを行っている個体 (後述) については、生存個体とみなして計測した。

### 【水ポテンシャル】

生存個体の中から各処理における典型的な個体を各5から7個体選び、7月下旬から8月上旬の良く晴れた日の日中(10:30-13:00)にプレッシャーチャンバーを用いて水ポテンシャルを測定した。測定は、各個体からそれぞれ1枚の葉を用いて、各処理とも灌水の翌日に行った。

#### 【試料採取】

水ポテンシャルを測定した個体を用いて、cryo-SEMによる木部内水分状態の観察および水分通道度の測定を行った。CおよびI区においては灌水の翌朝、DおよびID区においては灌水の4日後の早朝に、Yazaki et al. (2010)に従って、地際部の木部を液体窒素(-196°C)を用いた立木凍結法で採取し、ディープフリーザで-80°Cで保管し、cryo-SEM観察用の試料とした。また、ほぼ同時に、主幹上部で分枝のない直径6mm程度の部位を採取した。この部位は、液体窒素による低温の影響を受けていないとみなせる。この試料は、直ちに水中で長さ10cm程度に再剪定し、水分通道度測定用の試料とした。

#### 【cryo-SEMによる木部内水分状態の観察】

立木凍結した木部試料を、凍結ミクロトーム(クリオスタット、Leica社)の庫内でサイズ調整後、-20°C以下で切削し、木口面を平滑にした。この試料をcryo-SEM(JSM6510クライオユニット付き、JEOL社)を用いて、加速電圧3kV、温度-120°C以下で観察した(Yazaki et al. 2010)。

#### 【水分通道度】

水分通道度の測定は減圧チャンバー法(Kolb et al. 1996; 原山ら 2009)で行った。採取直後の水分通道度測定用の試料を用いて、生育状態での木部面積あたりの水分通道度( $K_s$ )を測定した。引き続き、試料にやや強い減圧(0.095MPa)を行うことで試料の通水系の空気を押し出して、エンボリズム(塞栓)を解消した。この試料を用いて再び水分通道度を測定し、木部面積あたりの最大水分通道度( $K_{smax}$ )を求めた。木部面積は、測定試料の木口面切片の光学顕微鏡の観察像から求めた。

#### 【個体サイズおよび葉面積】

cryo-SEM観察および水分通道度の測定用に供した個体において、樹高と地際直径を測定した。また、各個体の全ての葉を採取し、葉数、平均個葉面積、および個体あたりの総葉面積を測定した。

## ウ 結果

処理開始から4ヶ月後における個体の生存率は、ID処理で著しく低かった(図2-2-1、 $P < 0.01$   $\chi^2$ 検定)。IまたはD処理においても枯死個体は確認されたが、ID処理区に比べて枯死数は1/3程度であった。このことから、カイガラムシ寄生木が水供給不足になると、枯死が進行することが示された。平均個葉面積は、乾燥下において低下する傾向にあった。また、個体当りの葉数は寄生で低下傾向にあった。この結果から、個体あたりの総葉面積は、ID処理で最も低下した(図2-2-2)。樹幹のサイズに処理間の差は認められなかった(表2-2-1)。

日中の最大光合成速度は、寄生および寄生+乾燥処理で低下したが、乾燥による効果は認められなかった(図2-2-3、 $P < 0.05$ 、ANOVA)。一方で、日中の水ポテンシャルは乾燥および寄生+乾燥処理で低下したが、寄生による効果は認められなかった(図2-2-4、 $P < 0.05$ 、ANOVA)。生育状態における木部辺材面積あたりの通水コンダクタンス( $K_s$ )に処理間での違いは認められなかった(図2-2-5a)。一方、木部辺材面積あたりの通水コンダクタンスの最大値( $K_{smax}$ )については、処理間で有為な差は認められなかったも

の、寄生および寄生+乾燥処理で低下する傾向にあった（図 2-2-5b）。

cryo-SEMによる木部内水分状態の観察の結果、全ての処理でキャビテーションが発生した道管（空隙のある道管）がみられた（図 2-2-6）。キャビテーションの発生頻度は処理間で同程度であり、これは $K_s$ が処理間に違いが無かったこと（図 2-2-5a）と整合性がある。乾燥条下では、寄生処理区において、当年に形成された道管が少ない傾向にあった（2-2-6）。

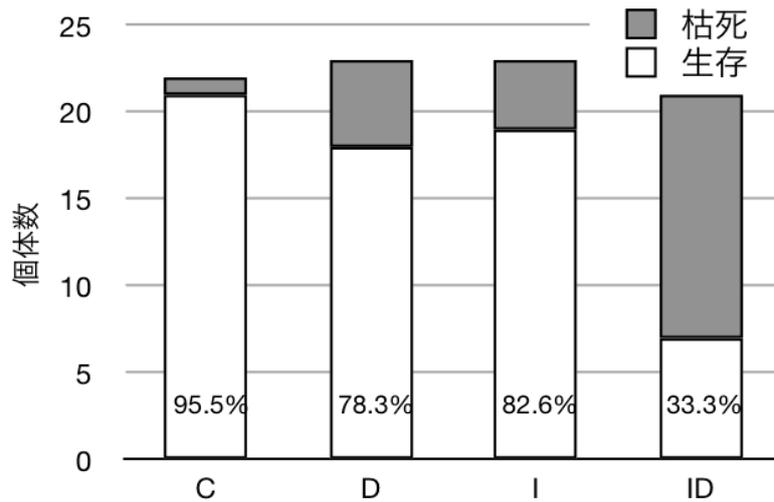


図2-2-1 寄生および乾燥による生存率の違い

C:コントロール, D:乾燥、I:寄生、ID:寄生+乾燥

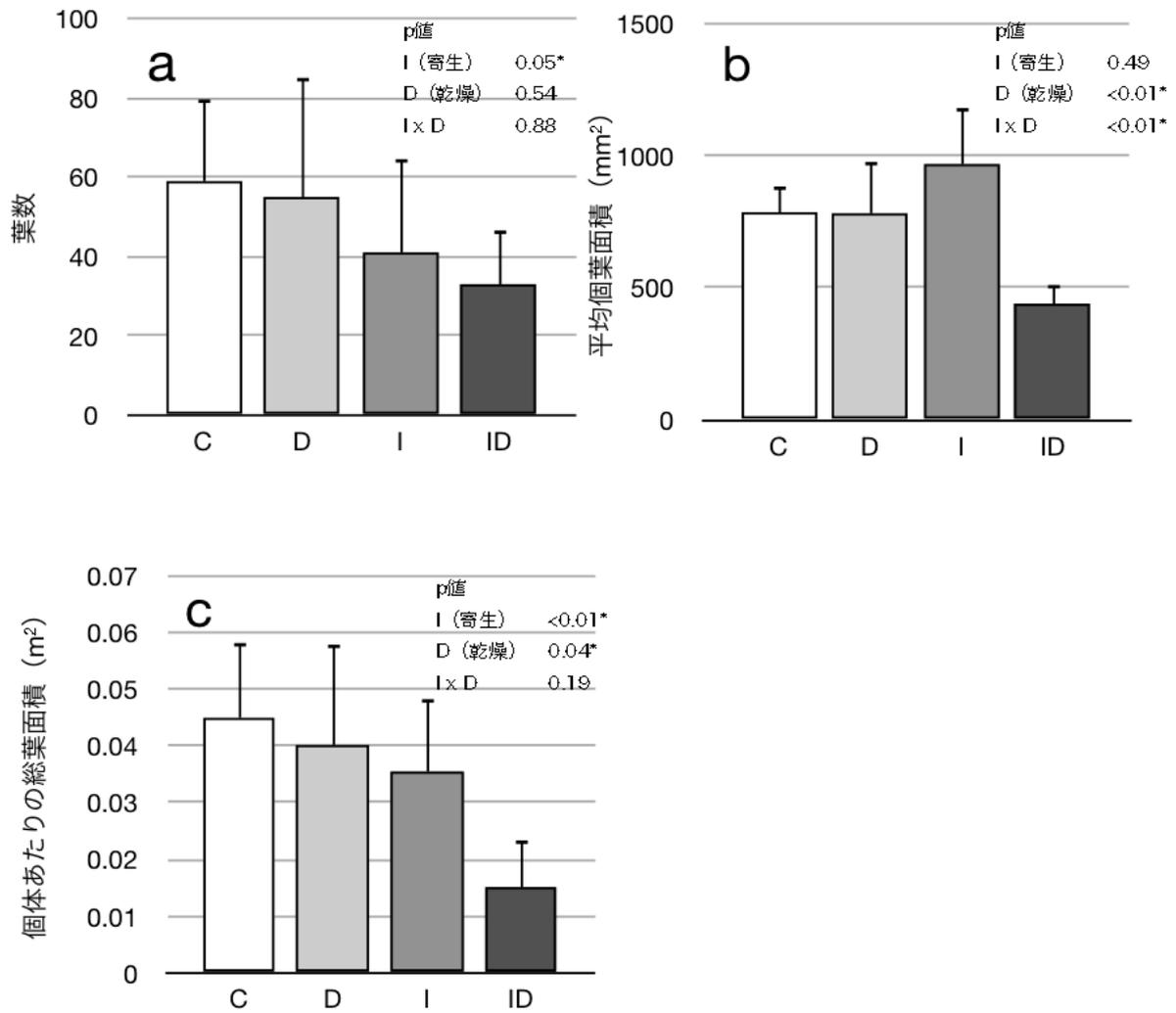


図2-2-2 寄生および乾燥による葉のサイズの違い

a 個体当たりの葉数, b 平均個葉面積, c 個体当たりの総葉面積。C: コントロール, D: 乾燥, I: 寄生, ID: 寄生+乾燥。エラーバーは標準偏差を示す。p値はANOVAによる。\*は5%水準で有意。

表2-1 処理間における平均個体サイズ

	C	D	I	ID
樹高 (cm)	78 ± 18	81 ± 22	82 ± 28	90 ± 17
地際直径 (cm)	0.94 ± 0.15	0.90 ± 0.12	0.84 ± 0.13	0.91 ± 0.07

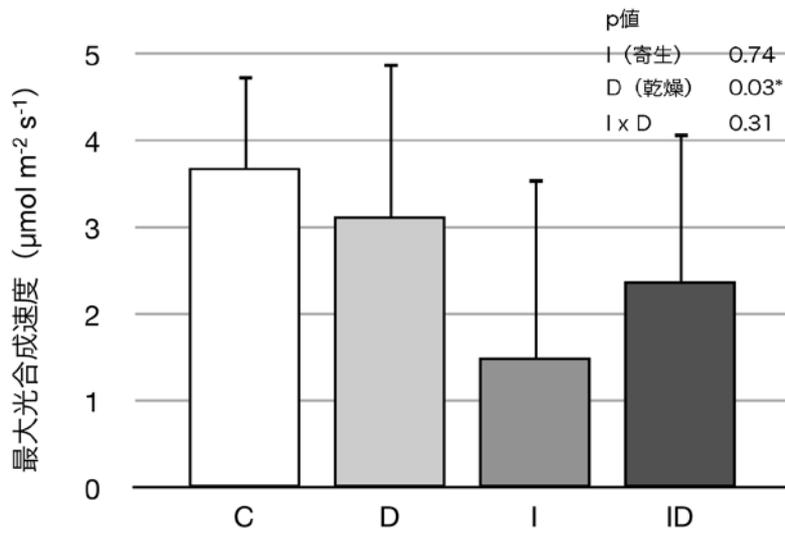


図2-2-3 単位面積あたりの最大光合成速度

C:コントロール, D:乾燥, I:寄生, ID:寄生+乾燥。  
 エラーバーは標準偏差を示す。p値はANOVAによる。  
 \*は5%水準で有意。

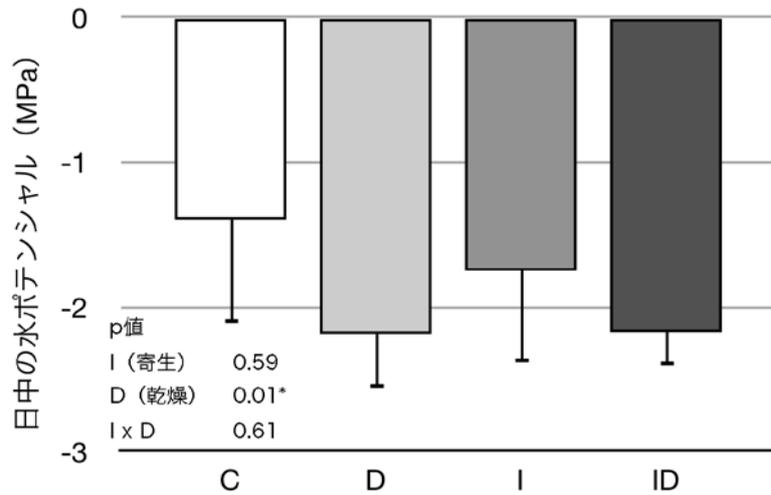


図2-2-4 日中の水ポテンシャル

C:コントロール, D:乾燥, I:寄生, ID:寄生+乾燥。  
 エラーバーは標準偏差を示す。p値はANOVAによる。  
 \*は5%水準で有意。

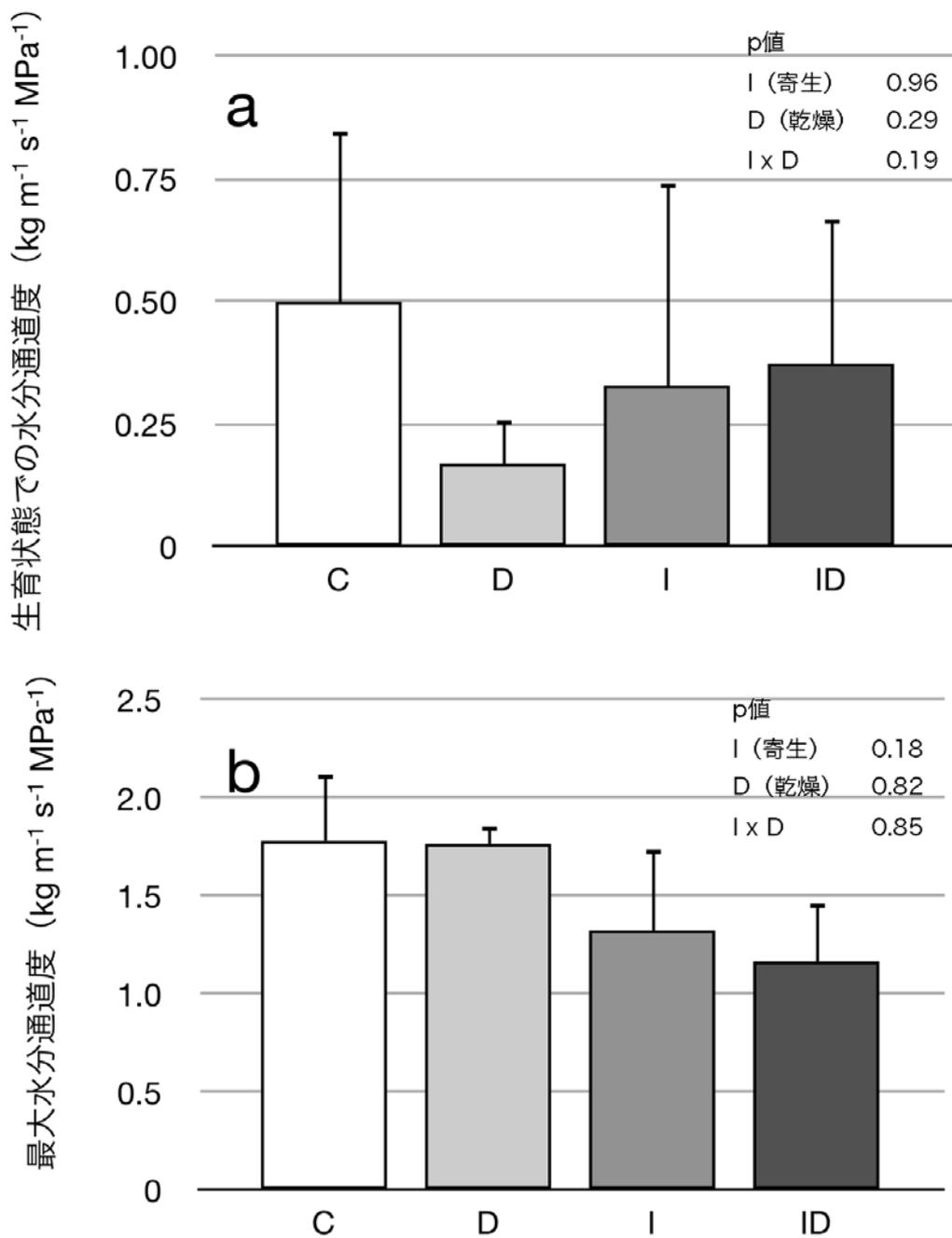
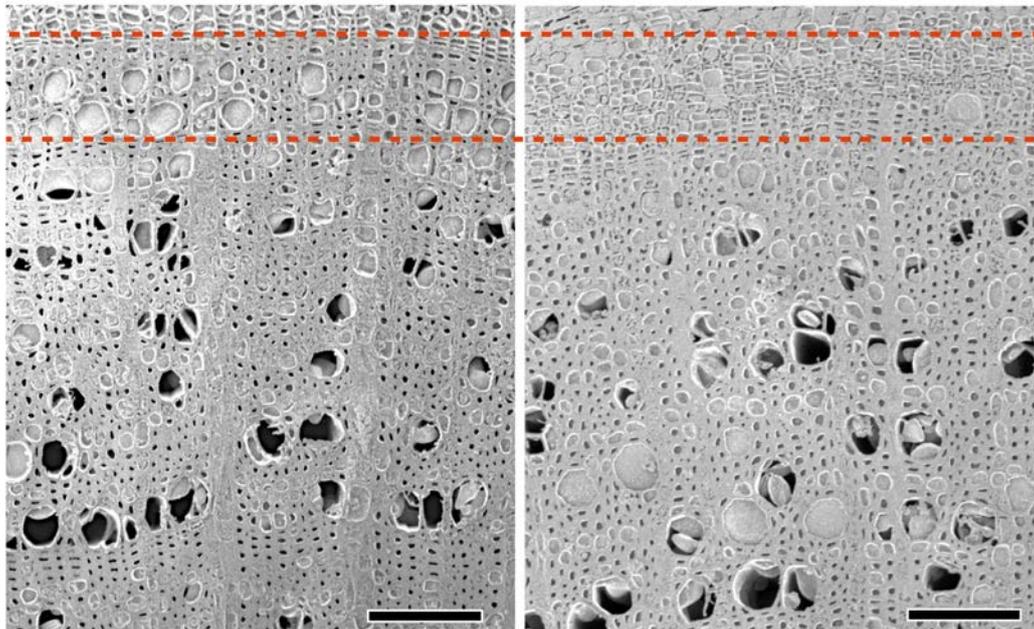


図2-2-5 枝の木部水分通導度

aは生育状態の、bはフラッシング後の最大値を示す。  
 C:コントロール, D:乾燥, I:寄生, ID:寄生+乾燥。  
 エラーバーは標準偏差を示す。p値はANOVAによる。\*  
 は5%水準で有意。



D (乾燥)

ID (寄生+乾燥)

図2-2-6 cryo-SEMによる木部内水分状態の観察像

画像上が樹皮側、下が髄側。点線は当年に形成された木部を示す。スケールバーは100 $\mu$ m。

## エ 考察

カツラマル寄生による枯死は、乾燥条件下でより顕著であった（図2-2-1）ことから、カツラマルの寄生は個体の対乾燥性を低下させるといえる。また、ID処理において生存していた個体では、葉量が大きく減っていた（表2-2-1）ことは、水分通道度の低下（図2-2-5b）が影響していると考えられる。とりわけ、ID処理において、当年形成され機能すべき道管が十分形成されていなかったこと（図2-2-6）が、水分通道度の低下の一つの要因として考えられる。

木部の形成が不十分だった要因の一つとして、光合成速度の低下（図2-2-3）が考えられる。とりわけ、ID処理では個体あたりの葉面積の低下が著しかったことから、物質生産量が大きく減少したといえる。コナラにおいては、カツラマルの寄生によって木部の非構造的炭水化物の含量が低下していることが示されている（矢崎ら 2010）。また、同じくコナラにおいて寄生したカツラマルの口吻が形成層帯にまで達し、形成層細胞が障害を受けていたことも報告されている（矢崎ら 2010）。ブナにおいて同様の現象が起きたかどうかは更なる検証が必要ではあるが、当年の木部形成が不十分であった要因として予想され得る。

同一樹種で比較する際、通水度の低い個体は蒸散速度が上昇した際に水ポテンシャルが低下幅が大きくなり、通水系に気泡が生じてエンボリズムが生じやすくなる。これはさらに通水度の低下を引き起こし、

水ポテンシャル低下、エンボリズムの発生、といった悪循環を生じさせる (runaway embolism; Tyree & Sperry 1988)。この悪循環を断ち切るため、樹木は落葉や個葉面積の低下などで蒸散面積を減少させる反応をしめす。本研究においては、水ポテンシャルやKsに処理間の違いがみられなかった(図2-2-3、図2-2-5a)。また木部内このキャビテーション発生状況も処理間で大きな差異は認められなかった(図2-2-6)。従って、幹の水分通道能力が低下したカツラマル寄生木は、落葉したり小面積の葉を形成することで、全体の蒸散面積を減少させた。これにより、樹体内のキャビテーション発生を抑制することができ、生存できたともいえる。

結論としては、カツラマルに寄生されたブナ苗木は光合成生産量が低下し、とりわけ乾燥状態になると通水機能の低下から乾燥耐性が弱まり、落葉被害を起こす可能性が高まるといえる。現実には、成木のカイガラムシ罹病木は一時的に葉を落とすものの、萌芽などによりいずれ樹勢を回復することが多い。本研究でみられた通り、水分条件が十分な場合には罹病による生理特性への障害の程度はそれほど大きくない。従って、生理機能や成長は、個体の水収支バランスがとれた後に、やがて回復すると考えられる。

## オ 今後の問題点

本研究においては、測定を枯死を免れた個体で行った。従って枯死にいたる過程を経時的に追う事で、より傾向が明確になり、枯死要因が明らかになると考える。また、本研究では散孔材であるブナを対象とした。散孔材の道管は数年に渡って機能を保持する一方、環孔材は当年形成される孔圏道管が通水機能として大きな役割を果たす (Utsumi et al. 1996; Utsumi et al. 1998)。本研究と同様の調査を多樹種間で行い、コナラなどの環孔材樹種にも本研究と同様の現象が起きていることが確認できれば、樹種間の被害の差異についての科学的知見が得られると考える。

## カ 要約

カツラマルによる広葉樹の枯死要因の解明のため、カツラマルに寄生されたブナ苗木の生理特性および水利用特性を調べた。また、野外では梅雨明けに被害が目立つことから、乾燥条件との交互作用を調査した。その結果、カツラマルの寄生による枯死は、乾燥条件で、より顕著にみられた。乾燥条件においた寄生木では、最大光合成速度および個体当りの葉面積が低下した。日中の水ポテンシャルに寄生の影響はみられなかったが、枝の最大通水度が乾燥条件下の寄生木で低下する傾向がみられた。この通水障害の原因としては、当年の木部の形成が不十分であり、道管が十分形成されていなかったことが考えられた。結論として、カツラマルに寄生されたブナ苗木は光合成生産量が低下し、とりわけ乾燥状態になると通水機能の低下から乾燥耐性が弱まり、落葉被害を起こす可能性が高まるといえる。

## キ 引用文献

- Brodribb TJ, Holbrook NM, Gutiérrez MV (2002) Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees, *Plant Cell and Environment* 25, 1435-1444.
- 原山尚徳・上村章・石田厚 (2009) 減圧チャンバー法を用いた葉の通水コンダクタンスの測定、*日本生態学会誌* 59, 181-199.

- Kolb KJ, Sperry JS, Lamont BB (1996) A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems, *Journal of Experimental Botany* 47, 1805-1810.
- 斎藤正一・上野満 (2011) カツラマルカイガラムシによる広葉樹被害の特徴とクリへの殺虫剤の樹幹注入効果、*林業と薬剤* 195、8-16.
- Tyree M, Sperry JS (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology* 88, 574-580.
- Utsumi Y, Sano Y, Ohtani J, Fujikawa S (1996) Seasonal changes in the distribution of water in the outer growth rings of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*: A study by cryo-scanning electron microscopy, *IAWA Journal* 17, 113-124.
- Utsumi Y, Sano Y, Fujikawa S, Funada R, Ohtani J (1998) Visualization of cavitated vessels in winter and refilled vessels in spring in diffuse-porous trees by cryo-scanning electron microscopy, *Plant Physiology* 117, 1463-1471.
- 矢崎健一・原山尚徳・岡田充弘・掛川弘一・石田厚 (2010) カツラマルカイガラムシの吸汁によるコナラ衰弱メカニズムの解明：組織構造および水分状態の変化、第60回日本木材学会大会研究発表要旨集、CD-ROM.
- Yazaki K, Sano Y, Fujikawa S, Nakano T, Ishida A (2010) Response to dehydration and irrigation in invasive and native saplings: osmotic adjustment versus leaf shedding, *Tree Physiology* 30, 597-607.

(矢崎健一)

### 第3章 樹幹注入を用いたカツラマルカイガラムシ防除法の開発

#### ア 研究目的

カツラマルの防除は従来クリ園での被害を対象として行われてきた。それは1齢幼虫の分散時期に薬剤を散布する方法である(平山ら 1973)が、広葉樹林における被害に対してこの方法は適応しにくい。その理由をあげると以下の通りである。(1)林木の樹高が高く、カツラマルの密度は若年枝で高くなるため、散布が困難、(2)外から散布する薬剤はカツラマルが一旦介殻を形成してしまうと、効果が著しく低下する。1齢幼虫の出現時期は限られており、短期間に確実に散布しなければ十分な防除はできない。(3)既往の適応農薬はクリ園など園地での使用に限定されており、法制上(農薬取締法)の制約がある。これらの問題を解決するため、山形県森林研究研修センターにおいて、吸汁性昆虫であるカツラマルに対し、より効果を発揮できる殺虫剤の自然圧による樹幹注入法を開発し、適用拡大による農薬登録のための試験を行った。

#### イ 研究方法

試験は2009年5～6月に山形県天童市および米沢市で行った。使用した薬剤はアセタミプリドを原体としたネオニコチノイド系林業用殺虫剤のマツグリーン液剤2(原体2%、普通物)とした(図3-1)。本薬剤は、マツノマダラカミキリやアメリカシロヒトリなどの他に吸汁性害虫であるアブラムシ類の殺虫剤として農薬登録されている。

注入方法としては、希釈液200mlを注入用ノズル付きアンプルに充填し、薬剤注入孔は、供試木の樹幹地上50cmの高さに径8mmのドリルビットで斜め45度に約30mmの深さであけた。アンプルの注入本数は、マツ材線虫病樹幹注入剤の本数を参考に胸高直径に応じて決定した。アンプルには注入孔にフィットするノズルを装着して、自然圧で注入した(図3-1)。



図3-1 マツグリーン2液剤(左)、樹幹注入の状況(右)

注入成功率は、1日後の薬剤の注入状況を確認して残量を測定し、注入成功率を求めた。薬剤の適正倍率を決定するため、異なる希釈倍率での樹幹注入による薬害発生状況を調査した。11樹種56本の供試木を3つの区に分け、10、50、100倍に希釈した薬剤を注入して4週間後の葉の状況を観察し、薬害の判定

を行った。

カツラマル寄生木に対する殺虫効果試験は、8樹種55本の供試木を希釈倍率50倍区、25倍区および無処理区に分けて行った。長野県須坂市においても同様の試験を3樹種27本について行った。効果の判定は5段階（5：正常、4：一部葉枯れ、3：半分葉枯れ、2：全部葉枯れ、1：枯死）のポイントで示した。また、地上4～8mの位置で枝を採集してカツラマル寄生個体の生死を確認した。

## ウ 結果

薬剤の注入成功率は、天童市の試験地で100%、米沢市で平均99.3%であった。マツグリーン液剤2は、24時間後にはすべての樹種で、希釈倍率に関係なく自然圧での完全注入がほぼ可能であった。薬害発生状況調査の結果を表3-1に示す。10倍区においてはモミジ類やサクラ類で薬害が確認された。しかし50倍および100倍区ではいずれも効果判定の平均値が5に近く、ほぼ薬害は認められなかった。したがって希釈倍率は50倍以上が適正ということができた。

被害木に対する殺虫効果試験の結果を表3-2に示す。コントロールでは葉に異常を示す個体が多く、枝上のカツラマルもすべての木で生存していた。一方薬剤注入区では、25倍区、50倍区ともに樹冠に異常の見られた個体はなく、枝上のカツラマルはすべて死亡していた。同様の試験を長野県須坂市において行った結果、薬剤注入区のすべての供試木で樹冠に異常は見られず、枝上のカツラマルはすべて死亡した。

以上の結果をもとに(株)ニッソーグリーンは、マツグリーン液剤2：50倍液の自然圧による樹幹注入法を農薬登録した（平成22年8月4日 農林水産省登録番号第20838号）。

表3-1 異なる希釈倍率での樹幹注入による薬害発生状況

希釈倍率	供試本数	供試樹種数	4週後の様態の平均値(範囲)*
10倍	17本	9種類	部分葉枯れ多 3.80(5～2)
50倍	26本	11種類	ほぼ健全 4.96(5～4)
100倍	18本	9種類	ほぼ健全 4.94(5～4)

\*樹冠の様態： 5 正常， 4 一部異常， 3 半分異常， 2 全部異常， 1 枯死

## エ 考察

本試験の結果から、マツグリーン液剤2の希釈倍率を50倍にして自然圧で樹幹注入すれば、注入成功率が高く、多様な樹種に注入しても薬害が発生せず、樹上に寄生するカツラマルは死亡し、ほぼ健全な状態を維持できることが明らかになった。

この農薬登録により、広葉樹を主とした公園や保安林の健全化の維持に寄与できる方法が完成したと言えるであろう。

表 3-2 マツグリーン液剤 2 の樹幹注入試験結果

樹種	50倍区			25倍区			無処理区		
	本数	様態 <sup>a</sup>	生存虫 <sup>b</sup>	本数	様態	生存虫	本数	様態	生存虫
コナラ	8	5.0	0	8	5.0	0	5	3.2	5
ホオノキ	3	5.0	0	3	5.0	0	3	3.6	3
ミズキ	3	5.0	0	3	5.0	0	3	4.0	3
その他5種	16	5.0	0						
合計・平均	30	5.0	0	14	5.0	0	11	3.6	11

<sup>a</sup>樹冠の様態： 5 正常， 4 一部異常， 3 半分異常， 2 全部異常， 1 枯死

<sup>b</sup>カツラマルカイガラムシ生存個体の確認された本数

#### オ 今後の問題点

今後は実際の被害状況に対応した（被害の拡大を食い止めるための）施用方法を開発する必要がある。また、クリ園での施用を可能にすることができれば、広葉樹林以外での被害を防ぐことが可能となることから、食用グリにおけるカツラマルの防除試験と注入薬剤の果実への影響などを調査する必要がある。

#### カ 要約

カツラマル被害を軽減するため、吸汁性害虫に効果のあるアセタミプリド製剤（マツグリーン液剤 2）の樹幹注入試験を広葉樹林を対象に実施した。液剤の 50 倍液の樹幹注入は、自然圧で完全注入ができ、被害が発生せず、多様な樹種に施用効果があることが明らかになった。この樹幹注入法を農薬登録した。

#### キ 引用文献

平山好見・野上隆史・秋田忠夫・芝茂・宮崎政善（1973）大分県におけるカツラマルカイガラムシの発生生態および防除について、大分県農業技術センター研究報告 5、1-36.

（浦野忠久）