

ナラ類の集団枯損を引き起こす病原菌

窪野　高徳：チーム長（針葉樹病害担当）
■専門分野：樹病学、菌類生態学、針葉樹病害
市原　優：生物被害研究グループ
■専門分野：樹病学、マツ材線虫病、ナラ類集団枯損、ヒノキ・ヒバ漏脂病

1．はじめに

1980年以降日本海側の地域において、ナラ類（主に、コナラ・ミズナラ）が集団的に枯れる被害が発生し問題となっています。被害地域は、山形県、福島県、新潟県、富山県、石川県、福井県、滋賀県、三重県、京都府、奈良県、和歌山県、兵庫県、鳥取県及び島根県の１府13県で確認されており、被害は依然それぞれの地域で増加傾向にあります。このような状況を背景に、1996年より森林総合研究所及び県立林業試験場による特別研究が開始され、被害の原因究明に乗り出しました。東北支所針葉樹病害チームでは、「ナラ類集団枯損の原因となる病原微生物を明らかにすること」を目的として研究を進めてきました。被害木からの菌類分離試験あるいは、分離された菌の病原性を確かめる接種試験等を繰り返した結果、ナラ類集団枯損を引き起こす病原菌（仮称：ナラ菌）は、アンブロシア菌類（キクイムシと共生関係にある菌類の総称）に属する *Raffaelea* 属と名付けられたカビの１種であることが判明しました。これまでに学会誌等で報告されている *Raffaelea* 属は10種ありました。そこで、ナラ菌の形態や記載文を慎重に比較検討したところ、これまでに報告された *Raffaelea* 属の形態と一致するものが見あたらなかったことから、ナラ菌を *Raffaelea* 属の新種と判定し、*Raffaelea quercivora*（ラファエレア・クエルシボーラ）と命名しました。そこで、今回は *Raffaelea quercivora* の形態学的特徴を紹介します。また、「病原菌がどのように伝搬されるか」と言った伝染様式についても報告致します。

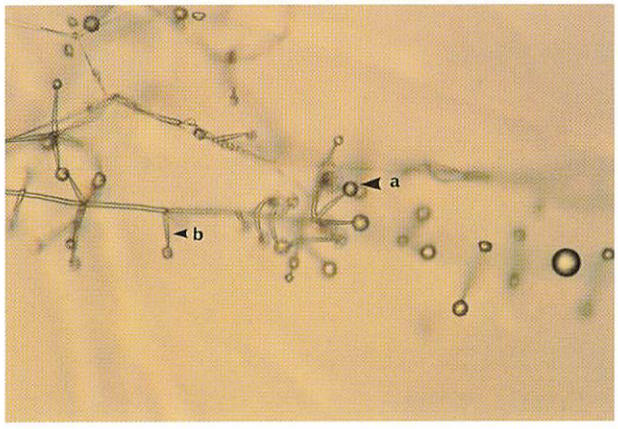
2．病原菌の形態と特徴

山形県、福井県、滋賀県及び鳥取県から採取した「ミズナラ枯死木の変色辺材部」及び「カシノナガキクイムシの孔道壁」から高頻度で分離される菌株（ナラ菌）を詳細に調べました。また、カシノナガキクイムシの成虫体表面及び菌嚢（胞子貯蔵器官）から常に高頻度で分離されるナラ菌も同時に調べました。分離された菌はＰＤＡ（ジャガイモ・ブドウ糖寒天）培地に純粋培養し、培地上に形成されたコロニー（菌叢）、分生子（胞子）及び分生子柄（胞子ができる菌糸体）のそれぞれの形態を実体顕微鏡、光学顕微鏡及び走査型電子顕微鏡で観察しました。



写真－１．　PDA 培地上に生育した病原菌のコロニー（菌叢）

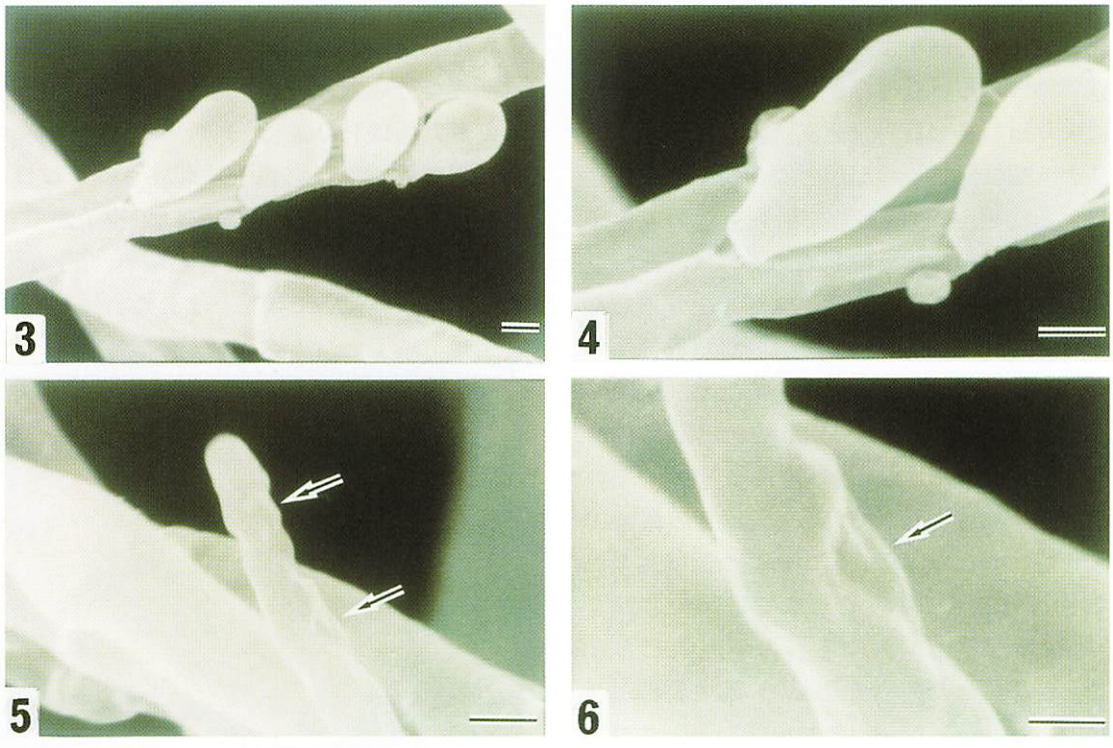
ＰＤＡ培地上に繁殖した全てのナラ菌株は、淡いオリーブ色から明るい茶褐色のコロニー(写真－１)を形成しました。コロニー上には菌糸体から直立した分生子柄(写真－２)を形成し、分生子形成細胞からはシンポジオ型分生子(写真－３)が形成されました。この分生子の大きさは、縦3.1～4.7 μm、横2.0～2.4 μmで、比較的小型の胞子です(写真－４)。また、分生子形成細胞には、分生子が脱落した痕(あと)にできる「はん痕状(いぼ状の傷痕、写真－５，６)」が認められました。これらの形態的特徴は、1965年にArx & Hennebertが創設した *Raffaelea* 属菌の特徴と一致します。現在までに *Raffaelea* 属は10種が報告されていますが、ナラ菌はこれら10種のどの菌種よりも「細く長い分生子柄を持ち、また、小型の倒卵形～洋なし形のシンポジオ型分生子を有すること」で区別されました。これらの結果から、ナラ菌は *Raffaelea* 属菌の新種と判断し、*Raffaelea quercivora* Kubono et Shin. Ito, sp. nov. と命名記載しました。



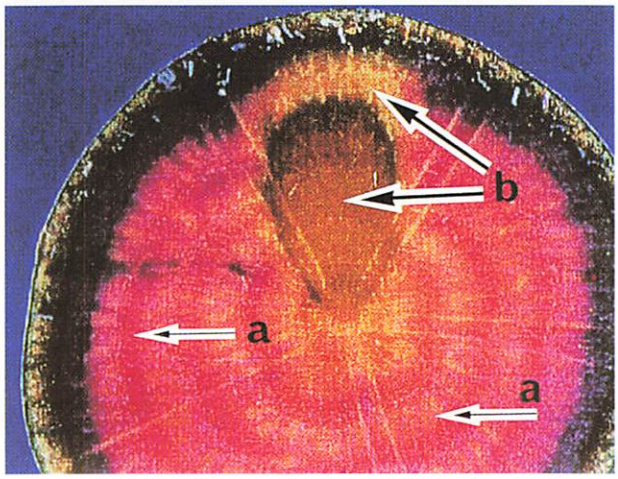
写真－２．実体顕微鏡で観察した病原菌の菌体
（矢印ａ；胞子塊，矢印ｂ；分生子柄）

３．伝染様式

数年に及ぶ被害地実態調査の結果、被害木には幾つかの特徴があることが分かりました。すなわち、ナラ類集団枯損被害の特徴は①枯死木には例外なく大量のカシノナガキクイムシ(*Platypus quericivorus*)の穿入があること、②辺材部にはカシノナガキクイムシの孔道に沿って褐色の変色が形成されていること、③枯死過程は急激な萎凋(しおれて枯れる)を呈することの３点です。これらは、すべての被害地で共通する特徴です。したがって、カシノ



走査型電子顕微鏡による病原菌の観察写真
写真－3，4．シンポジオ型分生子(ジグザグ状に分生子が形成される，スケール：1 μm)
写真－5，6．シンポジオ型分生子が脱落した痕にできる分生子形成細胞上のはん痕状(スケール：図５；1 μm，6；0.5 μm)



写真－7．接種試験結果(8年生ミズナラ)、変色域の形成と水分通導阻害。矢印a；水分が通っている部位(赤く染まっている部分)，矢印b；水分が通っていない部位(白色，変色部分)

ナガキクイムシがナラ類集団枯損被害に関与している可能性が推察されました。そこで、カシノナガキクイムシの行動に着目して、病原菌の伝染ルートを明らかにする研究を行いました。その結果、前年枯れたミズナラから取り出したカシノナガキクイムシの雄成虫、雌成虫、蛹、幼虫のそれぞれの体表面からナラ菌が分離されました。また、蛹や幼虫が生息していた孔道壁からも高い頻度でナラ菌が分離されました。さらに、カシノナガキクイムシの雄や雌成虫が穿入した直後(1週間以内)のミズナラの孔道壁からもナラ菌が分離されることが分かりました。これらの実験結果から、病原菌はカシノナガキクイムシ雄及び雌成虫の両者によって、健全なミズナラの樹体内に持ち込まれることが明らかとなりました。したがって、「ナラ類の集団枯損被害」は、カシノナガキクイムシによって運ばれる *Raffaelea quercivora* によって引き起こされた萎凋病害であることが突き止められました。しかし、カシノナガキクイムシが数十頭樹体内に穿孔しただけでは、ナラの大木は枯れません。1本のナラが萎凋枯死する場合は、数百頭という大量のカシノナガキクイムシが穿入し、多くの病原菌が樹体内に持ち込まれた場合に限られます。また、萎凋枯死現象は病原菌だけによって引き起こされるものではなく、カシノナガキクイムシが孔道を掘る際の、辺材部の破壊行為も大きな枯死要因になります。

4．萎凋枯死

カシノナガキクイムシは6月下旬より前年枯死したミズナラから脱出し、健全なミズナラに穿孔アタックします。マス・アタック(集中加害)を受けたミズナラは7月下旬から8月にかけて急激に萎凋し、真っ赤に立枯れます。健全なミズナラに病原菌を人工接種した結果、病原菌が繁殖した部位に水が通らない現象(水分通導阻害)が確認されました(写真－7)。そこで、ナラが萎凋枯損する原因は、辺材木部の通水機能の低下であることが判明しました。しかし、病原菌が侵入した後、「どのようにしてナラの大木が萎凋枯死に至るか？」と言った萎凋枯死のメカニズムは依然不明です。今後の重要な研究課題となっています。

5．まとめ

2001年、ナラ類集団枯損に関する研究プロジェクトが終了しました。6年に及ぶ研究によって、これまでにない多くの新しい知見が得られました。中でも、ナラ類集団枯損を引き起こす病原菌が決定されたこと、及びその病原菌はカシノナガキクイムシという昆虫によって運ばれることの2点を明らかにしたことは、大きな成果です。現在、これらの研究結果をもとに、この被害を防ぐ防除手法の開発に取り組んでおります。森林に発生した病害を防ぐ最良の方法は、「伝染経路の一部を遮断する」ことです。ナラ類集団枯損の場合は、「ベクター(運び屋)であるカシノナガキクイムシを伝染経路から除去する」ことが、最良の防除方法となります。今後の研究では、「カシノナガキクイムシを効率的に排除する手法を考案・開発」し、この被害に対する的確な防除手法を確立することが急務と思われます。

6．参考文献

伊藤進一郎・山田利博（1998）ナラ類集団枯死被害の分布と拡大．日林誌80：229-232

伊藤進一郎・窪野高徳・佐橋憲生・山田利博(1998)ナラ類集団枯死被害に関連する菌類．　日林誌80：170-175

Kubono T. and Ito S.(2002) *Raffaelea quercivora* sp. nov. associated with mass mortality of Japanese oak, and the ambrosia beetle(*Platypus quercivorus*). Mycoscience 43：255-260

ナラ類の集団枯損とカシノナガキクイムシ

衣浦　晴生：生物被害研究グループ
■専門分野：森林昆虫学

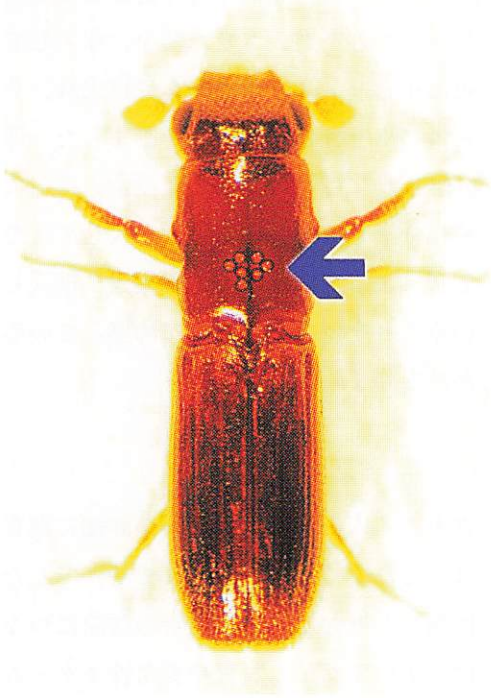
1．はじめに

1980年以降、山形から北陸・中国地方に至る日本海側を中心にして、ミズナラやコナラなどのナラ類が集団的に枯れていく現象（集団枯損）が発生しています（写真－1）。東北地方においては、1991年に山形県朝日村で発生し、その後枯損本数は変動しながらも被害地は年を追って拡大する傾向にあり、昨年はじめて福島県での発生も確認されました。これらの枯れたナラ類の地際部分は、必ず白い粉が降りつもったような状態になっており、幹にはカシノナガキクイムシ（*Platypus quercivorus* (Murayama)）と呼ばれる小さな昆虫が多量に穿入しているのが観察されます。

これまでの研究でナラ類の集団枯損は、病原菌（後節参照）を媒介するカシノナガキクイムシが、ナラ類に集中加害することで発生することが明らかと



写真－1．ナラ類集団枯損被害地
枯死したミズナラの葉が赤褐色に変色



写真－2．カシノナガキクイムシ(メス)
矢印：胞子貯蔵器官(mycangia)の開口部

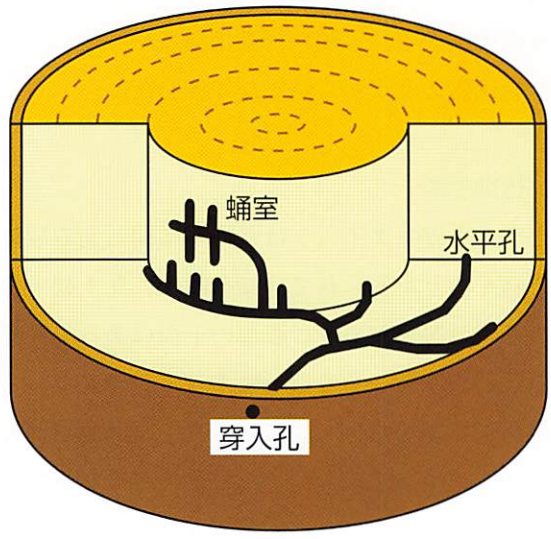
なりました。そこでここでは、媒介者であるカシノナガキクイムシの生態について紹介します。

2．概要と生活史

カシノナガキクイムシは、ナガキクイムシ科に属する体長4.5mmほどの小さな甲虫で、養菌性キクイムシ(Ambrosia beetles)と呼ばれるグループの一種です。色は光沢のある暗褐色で、細長い円筒形をしており、メス成虫の前胸背中央にはマイカンギア(mycangia)と呼ばれる胞子貯蔵器官があり(写真－2、矢印)、アンブロシア菌と総称される共生菌はここに貯蔵されて運搬されます。この共生菌は親虫が樹の幹に造ったトンネル(孔道)内で繁殖し、親虫と幼虫はこれらの菌類を食べて生育していきます。この共生菌が運搬される際に病原菌も一緒に伝搬されます。一夫一妻制の習性を持ち、長梯子孔と呼ばれる孔道を材内深くに形成します(図－1)。

東北地方におけるカシノナガキクイムシの生活史は、6月中下旬、材内で成熟した個体による分散飛翔から始まります。まず、孔道から野外に飛び立ったオス成虫は、新たに穿入する木を見つけてわずかにトンネルを掘って、メスの飛来してくるのを待ち、そこにメス成虫がやってくると交尾が行われます。新しい孔道に入ったメス成虫はトンネルを掘りつつ、持ち込んだ餌となる共生菌をトンネルの壁面に接種しながら産卵していきます。産卵数は条件が良ければ60個以上可能ですが、孔道によるばらつきがあります。

卵からかえった幼虫は、繁殖した共生菌を食べて生育していく一方、父親であるオス成虫はそのあいだ孔道の入り口付近で外敵や雨などの進入の防御や、トンネル内の清掃・換気を行います。幼虫は短期間で終齢幼虫(5齢)になった後、垂直方向(軸方向)に掘り進み自分の個室(蛹になるための部屋：蛹室)を形成し、このまま幼虫で越冬します。一部の個体は秋までに蛹室で羽化・脱出したり、もしくはそのまま成虫で越冬することもあり、また逆に翌春になってから蛹室をつくる個体も見られます。春から初夏にかけて休眠からさめた幼虫は順次、幼虫室内で蛹化・羽化して成熟すると再び分散飛翔が始まり



図－1．カシノナガキクイムシ孔道(長梯子孔)の模式図

ます。新成虫の羽化脱出数は、平均すると孔道当たり10頭を越えることは少なく、繁殖率はそれほど高くありません。

以上のように、東北地方では一年一世代が基本と考えられます。

3．発生生態

野外網室に搬入した丸太からの採集によって、発生消長を調査しました。季節変化をみると、分散飛翔の最盛期は6、7、8月で、初発日から3～4週間のうちにかなりの個体が脱出しますが、10月すぎても発生は終わらず、脱出はかなり長期にわたります。雌雄ではわずかにオスの方が早く飛翔し始めますが、徐々にメスの比率が増えて累積性比（初羽化からその日までの合計における、メス/全体）は、0から始まり最終的には0.5（1：1）になります。

飛翔時間帯は、ナガキクイムシ科では薄暮性・夜行性のものが多く知られているのに対して、カシノナガキクイムシは、日出時刻直後から脱出が始まることが観察されていました。そこで気温の変化と対応させたところ、日出時点ですでに暖かい場合は日出直後に飛翔が始まり、その後数時間程度で終息しましたが、気温が低い場合はほぼ18℃まで上昇した時刻と同調して飛翔が始まりました。これらの反応や室内実験から、本種の行動は温度や照度に強く影響を受けることが明らかになりました。

4．行動生態

カシノナガキクイムシは、微かに聞こえる程度の音で鳴くことが知られていましたが、左上翅の裏にヤスリ状の器官があり、腹部の上面にあるツメ状の突起とこすり合わせることによって発音していることが判明しました。そこでこの"鳴く"という行動は、カシノナガキクイムシにとってどのような意味があるのかを調査するため、CCDカメラや高感度マイクを用いた実験・観察を行いました。

オス成虫を人工的に穿入させた後、正常なメス成虫やオス成虫、羽の先端を切り落として鳴けないようにしたメス等を進入させた結果、穿入していたオス成虫は正常なメス成虫のみを受け入れ、その他は孔から外に出そうとする行動をしました。即ち、配偶（交尾）行動には発音が重要な役割を持っていて、はじめに営巣していたオスは、進入してきたメスの発する音によって同種のメスが巣穴に進入しようとしていることを認識し、巣中に誘導していることが明らかになりました。

5．まとめ

ナガキクイムシ科甲虫の生態が詳細に調査されたことは、これまでほとんどありませんでした。今後さらに調査が進むことで、被害の防除につながるとともに、ナガキクイムシ科や養菌性キクイムシ類の興味深い生態的知見が明らかになってくることと思われます。

6．参考文献

衣浦晴生（2001）カシノナガキクイムシの分布、発生生態、および防除対策、75-86、森林をまもる、全国森林病虫獣害防除協会

Ohya E. and Kinuura H. (2001) Close range sound communications of the oak platypodid beetle, *Platypus quercivorus* Murayama (Coleoptera: Platypoidae), Appl. Entomol. Zool. 36: 317-321

研究情報　2002年度　Vol. 2　No. 2
平成15年1月10日発行
独立行政法人　森林総合研究所 東北支所
岩手県盛岡市下厨川字鍋屋敷92－25
〒020-0123　TEL 019(641)2150㈹
FAX 019(641)6747
ホームページ　http://www.ffpri-thk.affrc.go.jp/