

# カシノナガキクイムシの生態

鎌田 直人

(金沢大学大学院自然科学研究科)

## はじめに

本州日本海側の各地を中心に発生しているナラ類の枯死や、九州で発生しているシイ・カシ類の枯死は、古くは1950年代から報告がみられます。しかし、1980年代後半からは被害地が拡大を続け、被害量も急激に増えています。枯死の原因として、これまでにナラタケ説や酸性雪によるacid shock説（積雪の中のSO<sub>2</sub>やNO<sub>x</sub>は冬の間下方へ移動し、雪解け時に濃縮され、その結果菌根菌や根がダメージを受けるという説。濃縮によって濃度が7倍になったという報告もある。）などが取りざたされてきました。枯死木や、枯死木近くの生存木には、カシノナガキクイムシ（以下、「カシナガ」）が多数穿孔していることから、以前よりカシナガが枯死に関係しているものと推測されていましたが、最近になってカシナガに随伴する*Raffaelea quercivori*（以下、「Raffaelea菌」）によって木が枯れることが証明されました。

## 系統分類・形態

カシナガは、系統分類的には甲虫目ゾウムシ上科ナガキクイムシ科に属しています。養菌性キクイムシの1種です。メスがオスよりも若干大きく、体長はオスが4.5mm、メスが4.7mm前後です（写真-1）。細長い円筒形で、光沢ある暗褐色をしています。メスの前胸背中央には5~10個の円孔がありますが、これが胞子貯蔵器官であるマイカンギア（mycangia）の入り口です。カシナガの成虫は、マイカンギアの中にアンブロシア菌と総称される共生菌の胞子を取り込み、新しい木に運搬します。キクイムシといつても、植物組織を食べる樹皮下キクイムシとは異なり、みずからが運び栽培した菌を食べています。

## 分 布

ナガキクイムシ科の昆虫は熱帯・亜熱帯を中心に繁栄しています。カシナガの世界的な分布は、ニューギニア・ジャワ・インド・台湾・日本で、日本は分布の北限になります。日本では、本州・九州・四国・沖縄に分布しています。南九州では分布に関する報告が比較的多いのですが、本州での採集記録はきわめて限られています。1938年の京都府（モンゴリナラ）、1954年の山口県（アラカシ）、1952年の愛媛県（ウラジロガシ）での採集報告を除くと、すべてナラ類の枯死に関連して採集されたものばかりです。

## 寄主植物

日本では、17科27属45種の植物に穿孔することが報告されています。しかし、これまで繁殖を確認されている植物がブナ科に限られていることや、ブナ科植物ではそれ以外の植物に比べると穿孔密度が高いことから、本来の寄主植物はブナ科と考えられています。

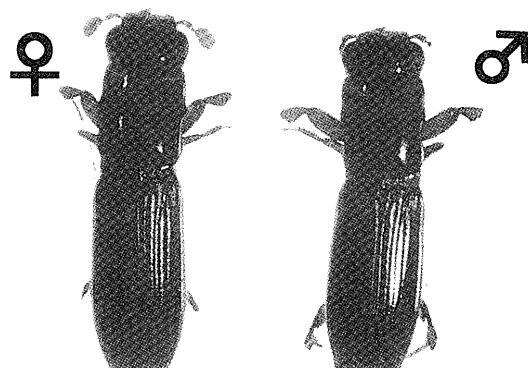


写真-1 カシノナガキクイムシの成虫

## 生活史

かつて、カシナガは1年1化の昆虫といわれていました。しかし、最近になって部分的に年に2世代を経過していることが明らかにされています。早い時期に産卵された個体は、その年の晩夏から秋に成虫となり、羽化脱出して繁殖を行なうのです。

林内を飛翔する成虫を捕獲するためのトラップを設置すると、6月から12月の長い期間にわたり成虫が捕獲されます。5月上・中旬にも、材から新成虫の脱出がみられますか、個体数が少ないため、飛翔する成虫を捕獲するトラップではほとんど捕獲されません。この脱出の小さなピークは、越冬前にすでに成虫に羽化していた個体が低温のため材内で越冬し、春になって気温が十分に高くなつたために脱出してくるものです。このあと、しばらくは材からの新成虫の脱出はみられなくなります。これは、蛹のステージで越冬する個体がないために、ブルード（1頭の親に由来する子世代の集まり）内の発育の連續性が途切れることが原因です。幼虫で越冬した多くの個体は、6月中・下旬から脱出を開始します。この2回目の脱出のピークが、野外で飛翔する成虫のもつとも大きなピークを作り出します。石川県では6月下旬～7月上旬にこのピークがみられます。9月以降は越冬した第1世代成虫の脱出はきわめて少なくなります。一方、脱出した第1世代成虫が新たに穿孔した坑道からは、8月下旬から第2世代の脱出が始まります。第2世代の脱出のピークは8月の終わりから9月上旬にあり、その後は徐々に減少していきます。

カシナガの化性（1年に繰り返す世代数）は、遺伝的に固定されているのではなく、単純に温度に依存する反応と推測されます。すなわち、産卵された後の温量によって、その年のうちに成虫になれるかどうかが後天的に決定されているのです。林内を飛翔する成虫は、ピークが6月から7月初めにあり、8月以降の個体数はこのピークに比べるとはるかに少なくなります。したがって、2化を経過する個体の割合は少ないものと推測されます。また、鹿児島県でさえ第2世代の成虫の繁殖成功度（1つがいの親が残せる子世代の成虫数）は、第1世代の成虫よりもはるかに低いことが知られています。このように、カシナガが温帯の日本で年に2世代を経過するメリットはあまりみあたりません。また、飼育実験の結

果では、カシナガは越冬時に休眠していない可能性が示唆されています。熱帯起源の昆虫が、温帯の季節性に生活史を適応できていない可能性が強いものと推測されています。

## 成虫の行動

ナガキクイムシ科の昆虫は、ほとんどが薄暮性・夜行性で、夕刻に飛翔します。ライトトラップで捕獲される種も少なくありません。しかし、カシナガは昼行性の種で、成虫の脱出も飛翔も明るい時間帯に行ないます。繁殖木からの新成虫の脱出は、薄明から始まり、日の出後約2時間までの間に終了します。成虫の飛翔は、気温19℃以上になると認められるようになり、午前中に陽が射して気温が20℃以上になると大量に飛翔するようになります。飛翔する成虫の数を調べると、午前中に多く、午後には時間とともに減少します。夜間はほとんど捕獲されません。概日リズム（行動の日周性）に関係した明瞭な切り替えが行われる脱出と比べると、飛翔行動には、他にも温度や天候などが複雑に関係しているようです。

羽化脱出した成虫は、新しい寄主木にオスが最初に穿入します。これは、*Platypus*属に広くみられる坑道構築パターンです。オスが最初に掘る穿入孔は、平均の長さが12～23mm（最大43mm）で、年輪に対しほぼ垂直に、樹皮から中心方向に向かって掘られます。このときに排出されるフラス（木屑と排泄物の混ざったもの）の中に、同種個体を引き寄せる効果があることが実験で確認されていますが、有効成分はまだ同定されていません。メスが穿入孔近くに到達してからペアリングに成功するまでの一連の行動には、音による交信が関係しています。飛來したメスは、特有の音（チャーブ音）を発生しながら樹皮表面を歩いて穿入孔を探索します。穿入孔を発見すると、メスは穿入孔に頭部を突っ込み、別の音（バス音）を約10秒間発生します。この音を聞いたオスは、腹部から先に穿入孔の外に出てメスに穿入孔の入り口を譲ります。メスは発音を止め穿入孔に入ります。そのあとから、オスは穿入孔の入り口に腹部を覗かせながらチャーブ音を発生したのち中へ入ります。

## 穿孔を受けた木の運命

カシナガの穿入を受けた立木がたどる経過は3つのパターンに類別されます。①健全木にカシナガが穿入してその年に枯死に至るもの、②その年に枯れずにさらに穿入されて枯死するもの、③穿入を受けるが枯死に至らないもの、です。②のケースは非常に少なことが知られています。ミズナラの場合、①と③の比率は地域によって差が認められ、北の地域ほど①の比率が高くなる傾向があります。たとえば、最初に穿孔を受けた木がその年に枯死する①の割合は、山形県では約70%であるのに対し、石川県では約40%という報告があります。

### 一次性・二次性

養菌性キクイムシのほとんどは、何らかの原因で弱ったか、倒れたばかりの木を利用しています。世界で1463種が知られるナガキクイムシ科の中でも、健全な木に寄生するものは、*Austroplatypus incompertus* (Schedl)、*Platypus subgranosus* Schedl、*Platypus cylindrus* Fabricius、*Platypus sulcatus* Chapuis、*Trachyostus ghanaensis* Schedl、*Dendroplatypus impar* Schedlが知られるのみです。そのため、カシナガも衰弱した木にしか寄生することのできない二次性の昆虫であると、最近まで考えられていました。このことが、枯死の原因に関するナラタケ説や酸性雪説などが取りざたされるようになった一因でもあります。

しかし、以下のような理由から、カシナガは健全な樹木に寄生できる一次性の昆虫であると推測されます。

1. カシナガは外見上弱っている木を選んで寄生しているわけではない。
2. カシナガは、寄主木の生死に関係なく、繁殖できる。

林道沿いや尾根沿い、あるいは倒木の周辺からカシナガの穿孔や枯死の発生が始まることから、このような立地条件では、木がストレスを受けていたために、最初に被害が発生するのだと推測されてきました。この仮説は、カシナガが二次性昆虫であるという前提条件に立てば、すべての現象をうまく説明することができるのですが、「昆虫の寄生が起こる前に、木が衰弱していた」という

データがない限り、仮定のみを前提とした循環論法の域を出るものではありません。これまで、昆虫が寄生した結果樹木が衰弱した、あるいは、木が枯死した結果土壌が乾燥したという結果は少なくありません。しかし、この問題を解決するために多くの研究が行われてきたのにもかかわらず、衰弱した木や土壌が乾燥した場所の木をカシナガが選好したり、あるいは、カシナガの寄生を受けた結果枯死した木と生き残った木との間で、寄生前から土壤条件や樹木の生理状態が異なっていたことを示した研究はまだありません。逆に、樹皮を1周剥いでしまい、人工的に衰弱させても、カシナガの穿孔数は周囲の木と差がなかったという研究結果は報告されています。

実は、つい最近まで、カシナガは寄主木が枯れないとい「ほとんど」繁殖できないといわれ、このこともまた、カシナガが二次性の昆虫であると考えられてきた根拠のひとつになっていました。しかし、ミズナラで調べたところ、寄主の生死はカシナガの繁殖に影響しないことがわかりました。繁殖の可否に重要なのは、その木が過去にカシナガの穿孔を受けたことがあるかどうかという履歴だったのです。すなわち、過去に穿孔歴のある木ではまったくカシナガは繁殖できないのに対し、初めて穿孔を受けた木では、穿孔を受けたあと寄主木の生死に関係なく同じように繁殖できたのです（図-1A）。これまで、寄主木が生きていると繁殖できない、あるいは繁殖できたとしても寄主木が枯死した場合よりも少ないという多くの報告があります。少なくともミズナラの場合、穿孔歴という要因を見落としていたため、誤った結論が導き出されたものと思われます。

なぜ、このような誤認が起ったのでしょうか。先ほど、カシナガの穿入を受けた木がたどる3つのパターンのうち、②の「穿孔を受けた年には枯れずに、その翌年以降に再度寄生を受けることによって枯れる」というパターンはきわめて少ないと述べました。このことを裏返せば、枯れる木のほとんどは穿孔歴のなかったものということになります。一方、林分にカシナガが侵入すると、年を経るごとに穿孔履歴のない木は少なくなります。したがって、穿孔歴に注意を払わずに、寄主木の生死だけに注目して調査を行うと、枯死木には穿孔歴のない木を、逆に、生存木には穿孔歴のある木を多く選んでしまうことになります。とくに、カシナガ侵入後の年数が経過するほど、穿孔歴のある木の割合が高くなります。

初めて穿孔を受けた木で、穿孔を受けたあと寄主木

# ブナ樹木の衰退・枯死

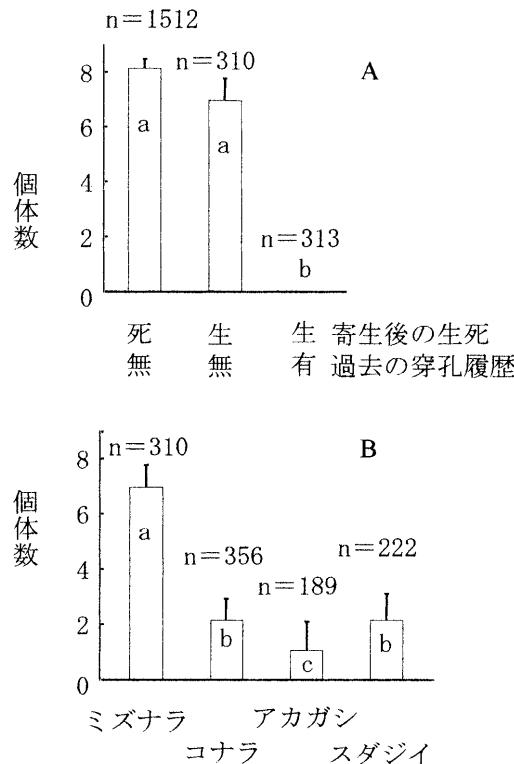


図-1 カシノナガキクイムシの繁殖成功度（坑道あたり新成虫数）

A：前年の穿孔の有無と寄生後の寄主木の生死が繁殖成功度に及ぼす影響（対象はミズナラ）  
B：樹種が繁殖成功度に及ぼす影響（対象は穿孔履歴のない生存木）

の生死には関係なく、カシナガが繁殖できるということは、ナラ枯れの防除には非常に重要な問題です。生きている木で繁殖できないのであれば、枯れた木だけを防除の対象にすればよいのですが、生きている木でも繁殖できるのであれば、生きた木に対しても防除を行わなければカシナガの個体数を減らすことはできません。本特集の別記事で、斎藤正一氏が書いているとおり、殺虫剤を樹幹に注入する方法は非常に効果的です。しかし、殺虫剤を注入すれば、生きている木は薬害が原因で枯れてしまいます。防除対策の抜本的な方向転換を行う必要があります。

## 寄生を受けて2年目以降に枯れる木がなぜ少ないのか？

次に、なぜ②「最初に穿孔を受けた年には枯れずに、その翌年以降に再度寄生を受けることによって枯れる」というパターンが少ないので説明します。

病原菌 *Raffaelea* 菌が侵入すると、水分通導を行っている辺材部に変色壞死が起こります。木の幹の断面のどこか一部でも、この変色壞死が辺材部全体に広がると、水分通導が止まって樹木は萎凋を起こして枯れてしまいます。この変色壞死は、病原菌 *Raffaelea* 菌に対する樹木の過剰な誘導防御反応と推測されています。ミズナラではこの変色壞死が広がりやすいのに対し、他のブナ科樹種では変色壞死があまり広がらないことが（写真-2）、樹種によって枯れやすさが違う原因です。

それでは、変色壞死が起こっていないところでは、誘導防御が効いていないのかというと、そうではないのです。実は、穿孔履歴のある木では、カシナガは繁殖できません。これらの木を解剖して坑道構築状況を調べると、ほとんどの場合、メスが掘る年輪方向に沿った水平坑道はみられず、長さが5cm以下の短い穿入孔が掘られただけで放棄されていました。これらは、メスとつがう前にオスが放棄しているものと考えられます。これらの穿入孔の中には、変色壞死部まで達しているものもありますが、その前に放棄されているものもたくさんみられます。したがって、カシナガ雄成虫が前年に穿孔を受けた木を不適と判断するような変化が、変色壞死には関係なく起こっていると考えられます。

穿孔履歴のある木では、オスが穿孔してもすぐに放棄してしまうため、同種他個体を誘引するフラスの排出量が少くなります。穿孔数を調べると、穿孔が始まって最初の2週間までは、穿孔履歴のある木とない木で差がみられませんが、2週間を過ぎると、穿孔履歴のある木では穿孔数が激減します。そのため、穿孔履歴のない木と比べると穿孔数自体が少くなります。もちろん、フラスの量だけでなく、フラスの質も関係していると考えられます。

また、カシナガは、メス成虫だけがマイカンギアを持ち、オス成虫はマイカンギアを持っていません。そのため、オスだけが穿孔しても、病原菌である *Raffaelea* 菌はほとんど持ち込まれないでしょう。

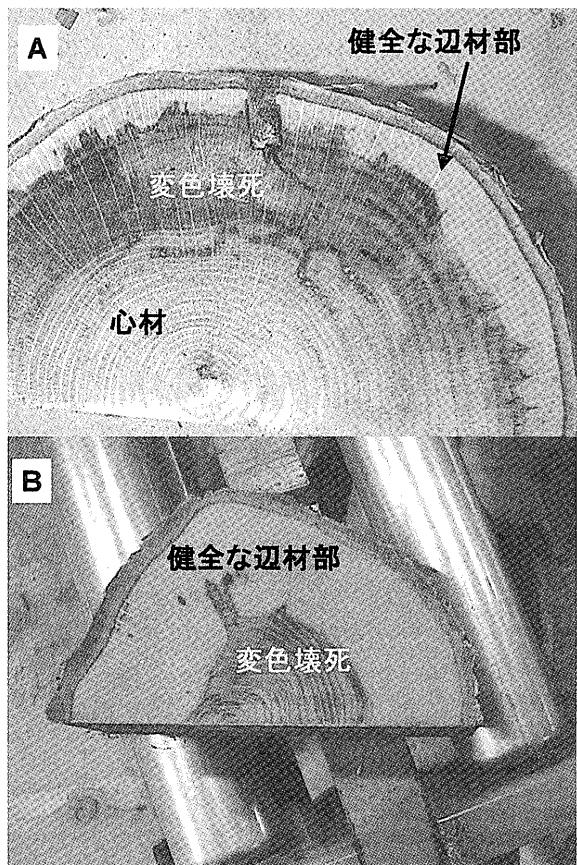


写真-2 樹種による変色域の広がりの違い  
A：ミズナラ、B：アカガシ

このように、初めて穿孔を受けた年に生き残った木では、2年目以降は、穿孔数が少なく、坑道が短く、しかもマイカンギアを持たないオスしか穿孔しないため、変色壞死が広がりにくく、枯死することはきわめて稀なのです。2年目以降に枯死する木は、最初の年に誘導防御反応が十分に起こらなかったために、メスの侵入を許してしまうようなケースか、1年目にギリギリのところで生き残ったものが何らかの環境ストレスを受けて枯死するようなケースであろうと推測されます。

### 羽化脱出後のカシナガ成虫の移動・分布と被害の拡大パターン

他種の養菌性キクイムシでは、光・重力・風・化学物質などの要因が、羽化脱出してきた成虫の移動分散行動に関係しているという報告があります。

カシナガ成虫の移動分散についても、近年数多くの知見が明らかにされています。

成虫が穿入するときに排出するフラスに同種他個体を誘引する効果があることが知られています。残念ながら、化学物質はまだ同定されていません。

傾斜地では、成虫は斜面の上方に向かって移動する性質を持っています。樹幹の山側面よりも谷側面で穿孔数が多いことや、ギャップの斜面下方に位置する立木に穿孔が多いことが報告されていますが、これらのことは斜面上方へ向かって移動する性質と関係していると推測されています。カシナガ成虫には正の走光性があります。そのため、光は斜面上方への移動を引き起こす直接的な要因となっているばかりでなく、ギャップや道路の斜面下方側の林内で、成虫の密度が高くなる要因ともなっています。しかし、奇妙なことに、ギャップ内部や道路などにはほとんど分布していません。この至近要因はよくわかっていないかもしれませんが、絶対的な明るさよりも、明るさの差によって移動方向を決定しているためと推測されています。また、成虫の斜面の上方への移動は、風に関係していないこともわかっています。ただし、これは、カシナガ成虫の移動に風が関係していないということではありません。他のキクイムシでは、条件によって風に対して異なる反応を示すことが知られています。あるキクイムシでは、フェロモンが介在する場合は、フェロモンが風に流されるために風上方向に向かって飛翔し、フェロモンが介在しない場合には風に流されて風下方向に移動するという報告があります。また別の種では、風が弱いときには風上に定位するが、風が強い場合には風に流されて風下側に移動するという報告もあります。カシナガの飛翔行動と風向きとの関係をより詳しく調べるために、フェロモンなど匂い物質の有無や、風速によって、細かく風向きと移動方向の関係を調べる必要があるでしょう。

林内では高さ0.5～1.5mの低い位置で多数の成虫が捕獲されます。これは、樹幹の地際に近い部分ほどカシナガの穿孔が多いこととも関係しています。養菌性キクイムシの場合、樹幹の含水率が40%以下になると生存できないといわれ、乾燥しにくいことが低い位置ほど穿孔が多いことの究極要因のひとつと推測されます。一方、林縁部では高い位置(6m)で多くの成虫が捕獲されたという報告があり、この結果をもって、カシナガは長距離移動する際には高い位置を飛翔するのではないかと推

# ブナ樹木の衰退・枯死

測されていました。しかしながら、筆者らのグループがさまざまな方法で2年間にわたり追試した結果、どうやら林縁部でも低い位置に多くの成虫が飛翔しているようです。

図-2は、地域レベルにおけるナラ枯れ被害地の拡大の様子を示したもので、これをみると1980年以前の被害地から、同心円状に被害が広がっているのがわかります。最も近い既存の被害地から10km離れた場所に突如として被害が起こることがあります。このようなカシナガの長距離移動のメカニズムは、まったくわかっていないのが実情です。相当数のペアが穿孔して繁殖しなければ木は枯れませんが、それだけの数の個体が、同じ方向へ同じ木を目指して、数10km移動しているという可能性は、高いとはいえません。実際は既存の被害地から連続的にカシナガ成虫の生息密度が高くなっているが、枯死が発生しないと人目につきにくいために気がつかない、という可能性もありそうにありません。現時点ではまったくの謎といってよいでしょう。

一方で、林分レベル～ランドスケープレベルの被害拡大パターンは、そのメカニズムも含め詳細に調べられています。ランドスケープレベルでのカシナガの被害拡大

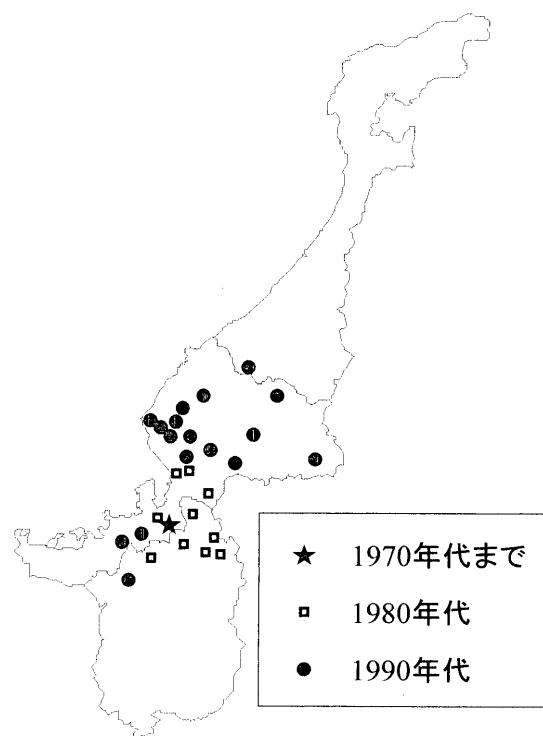


図-2 地域レベルにおけるナラ枯れの分布拡大パターン

パターンは、飛翔することのできる生物の典型である「階層的拡散」のパターンを示します。すなわち、飛び火的に枯死木が発生し、次に、枯死木の発生は尾根沿いや道路沿いに広がり、その後は、各林分で斜面下方へ広がっていきます。尾根沿いや道路沿いで最初に被害が発生するのは、カシナガ成虫は斜面上方に移動する性質を持ち、道路やギャップなど明るい場所の下側で密度が高くなることに関係しています。カシナガ成虫の斜面上方に移動する性質の結果、毎年、斜面上方で成虫の密度が高くなりますが、前年までに穿孔を受けたことのある木は繁殖には不適なため、オスはいったん穿孔してもすぐに逃げ出します。このような木では、マスアタック（大量の個体が穿孔すること）ばかりか、メスの穿入はほとんど起こりません。そのため、斜面下方の穿孔歴のない木が次第に穿孔を受けるようになります。枯れる木のほとんどが穿孔歴のない木であるため、カシナガ成虫の移動方向とは逆に、枯死木の発生は斜面上を年ごとに下方に広がっていくのです（写真-3）。

カシナガの被害は、道路沿いや台風で発生した風倒木の周りで最初に発生するという報告があります。また、近年、天然広葉樹林で有用樹種以外の中下層木を刈り払う広葉樹施業が行われるようになりましたが、広葉樹施業を行った場所で最初に被害が発生したという事例もあります。風倒木や伐倒木は、林内に放置されるとこれが誘引源になるといわれています。また、ギャップや道

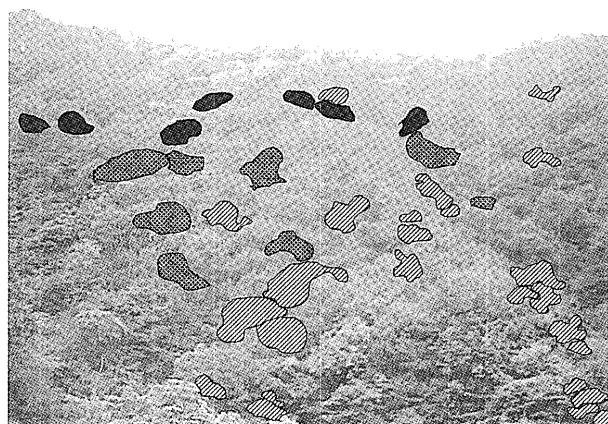


写真-3 斜面上を枯死木が年ごとに下方に広がっていく様子

路周辺など明るい場所の周りの林内や広葉樹林施業を行った林内へ、カシナガの成虫が集まる性質を持っていることも原因でしょう。したがって、カシナガの被害が発生している場所の近くでは、広葉樹施業がカシナガの被害の誘因になりうることに注意する必要があります。

## 共進化とナラ枯れ

石川県でも1997年に最初のナラ枯れ被害が発見されました。調査の結果、その1~2年前にカシナガの穿孔が始まったものと推測されています。それまで、石川県ではカシナガの採集記録はありませんでした。いずれにせよ、最近になってカシナガが侵入したこと間に違いないようです。石川県の被害地では、常緑のシイ・カシ類と落葉性のナラ類が混生している全国的にも非常に珍しい被害地です。ミズナラ・コナラ・クリ・アカガシ・ウラジロガシ・スダジイと、常緑・落葉合わせて実に6種のブナ科植物が自生しています。これら6種はすべてカシナガの穿孔を受けていますが、枯れているのはミズナラだけです。他の地域では、ミズナラ以外の樹種が枯れた例も報告されていますが、ミズナラがもっとも枯れやすいという点では共通しています。

*Raffaelea*菌による枯れやすさに加えて、これらの樹種間で、カシナガの繁殖成功度と樹種選好性を比較すると興味深い事実が浮かび上がってきました。ミズナラではカシナガの繁殖成功度が最も高いのにもかかわらず(図-1B)、カシナガの選好性が最も低い結果となったのです。強い殺傷力と強い伝染力をを持つことは、寄主ばかりでなく、病原菌にとっても有利なこととはいえません。なぜなら、短期間に寄主を激減させることは、病原菌の種の存続にとっても不利だからです。世界の4大流行樹木病害(ニレの立ち枯れ病、クリ胴枯れ病、マツの発疹さび病、マツの材線虫病)といわれるものは、すべて元来生息していなかった場所へ侵入した生物です。これらの病原菌のもともとの生息地では、健全な寄主が病原菌によって簡単に枯れるようなことはありません。これは、長い時間をかけた共進化(2種以上が互いに影響し合う進化)の結果、安定的な共存関係が成立しているためです。しかし、新たにめぐり合った寄主は、病原菌との間に共進化の歴史がないために、病原菌に対してきわめて感受性が高い場合があります。ミズナラが*Raffaelea*菌

によって高い死亡率を引き起こされるのは、侵入生物と同じく、これまでに両者が共進化を起こすのに十分な時間出会うことがなかったためではないでしょうか。ナラ枯れの分布拡大は、同心円状に広がっていく典型的な侵入生物の分布拡大パターンを示しており(図-2)、カシナガと*Raffaelea*菌がナラ枯れの被害地への侵入病害虫であることを支持しています。現在、ナラ枯れが発生している地域は、世界的にもカシナガの分布の北限です。また、ミズナラは、これまでに本稿で取り上げてきたブナ科樹種の中ではもっとも冷涼な気候を好む北方系の樹種です。ミズナラの分布域の中では比較的暖かい場所で被害が発生しています。繁殖にはもっとも好適な樹種であるのにもかかわらず、カシナガがミズナラに対する選好性が低いことも、両者の共進化の歴史が短いことを示唆しています。

一方、ミズナラ以外の樹種は枯れることなく、*Raffaelea*菌一カシナガと共に存できるように適応しています。これらの樹種では、最初に寄生した年でも、ミズナラに比べるとカシナガの繁殖率が低く、*Raffaelea*菌が侵入しても辺材部の変色壞死が広がりにくいのです(写真-2)。しかし、これらの樹種にも誘導防御反応は起こっていて、前年に穿孔された木ではカシナガはまったく繁殖できません。すなわち、カシナガや*Raffaelea*菌の寄生を受けても、枯れることなく、なおかつ適度にカシナガの繁殖を低く抑えながら、樹木一菌一昆虫が共存できるシステムが作り上げられています。しかも、石川県に初めてカシナガが侵入した場合でも、ミズナラ以外の樹種は枯れませんでした。このことは、ミズナラ以外の樹種と*Raffaelea*菌の関係が、長い進化的な時間をかけて共進化によって作り上げられたものであり、*Raffaelea*菌に対して感受性の高い寄主個体が比較的短い時間で一方的に淘汰されたものではないことを示しています。

## なぜ、1980年以降被害が急増したか？

本州日本海側を中心としたナラ枯れは、1980年以降、特に1980年代後半以降、急速に広がりました(図-2)。現在のところ、その理由として、3つの仮説が考えられています。

1. 1960年代後半のエネルギー革命により、エネルギー

# ブナ樹木の衰退・枯死

一源として薪炭材を使わなくなつたため、林分が放置されて過熟になり、病害虫への抵抗性が低下した。また、林分の過熟化は、風倒木や枯死木の発生を助長するため、ギャップの形成を促進する。

2. 広葉樹林施業と称した、中下層木の除去を行うようになった。
3. 温暖化によって、カシナガが分布を寒い地方に広げ、ミズナラと分布が重なるようになった。

1と2については、ここまでに十分に述べてきたので、3のメカニズムを詳しく説明しましょう。IPCC（気候変動に関する政府間パネル）は、20世紀の気候変動について2001年に総括を行いました。その中で、「北半球では、過去1000年間のどの世紀よりも20世紀がもっとも温暖化。1990年代がもっとも暑い10年、1998年がもっとも暑い年だった。」とまとめられています。毎年気象庁が発行している「異常気象レポート」でも、1985年以降の日本の気温が明確な温暖化傾向を呈していることが指摘されています。現在のナラ枯れが発生しているのは、カシナガの分布の中ではもっとも寒冷な地方であり、ミズナラの分布の中では比較的温暖な場所です。したがって、何らかの原因で、これまで接点のなかったカシナガとミズナラが接するようになったことが、ナラ枯れ発生の根本原因と思われます。ミズナラの割合が高い林分に、いったんカシナガが侵入すると、ミズナラでは繁殖率が高いため、林分内の成虫密度が高くなり、その結果、木への穿孔密度も高くなり、ミズナラに高い死亡率を引き起こします（図-3）。このように、ミズナラの割合の高い林分では、正のフィードバック作用が働

き、樹種構成に急激な変化が起こります。一方、ミズナラの割合の低い林分では、カシナガのミズナラへの選好性が低いため、より選好性の高い他の樹種に先に穿孔します。これらの樹種では繁殖率が低いために、林分内の成虫密度は低く抑えられます。その結果、ミズナラへの穿孔はなかなか広がらず、穿孔密度も低いためミズナラの枯死率も低いのです。1980年代後半以降の温暖化は、カシナガの分布域をより寒い地方へ広げ、ミズナラとの接触の機会を増やし、ナラ枯れの発生を促進していると推測されます。

## ナラ枯れによる林分組成の変化

このように、ミズナラの割合の高い林分にいったんカシナガが侵入すると、数年のうちにすべての木が穿孔を受けます。石川県の調査地を例にあげると、毎年、初めて穿孔を受けたミズナラのうち、約40%の個体が枯死しました。侵入後3年でブナ科のすべての木が穿孔を受け、その結果、ミズナラの約65%の個体が枯死し、林分の種構成に大きな変化をもたらしました。このような急激な植生の変化は、生息する生物相全体に影響をおぼすものと考えられます。

## カシナガとナラ枯れに関する 今後の研究の方向性

養菌性キクイムシでは人工飼育に成功している種はそれほど多くありませんが、カシナガの人工飼育技術が確立されれば、ナラ枯れ研究は飛躍的に発展することが期待されます。また、プラスには同種他個体を誘引する力がありますが、フェロモン物質（同種の他個体との交信に利用される化学物質）やカイロモン物質（この場合、寄生植物に存在して、昆虫が寄主を発見するのに利用している化学物質）はまだ同定されていません。これらの化合物を使えば、カシナガのモニタリングが容易になるでしょう。侵入生物の観点から、現在、被害が発生していない場所（たとえば富山県など）で、本当にカシナガが分布していないのかどうかを、被害が蔓延する前にしっかりと調べておく必要があると考えます。また、奈良県・三重県で発生した被害材から羽化したカシナガ成虫

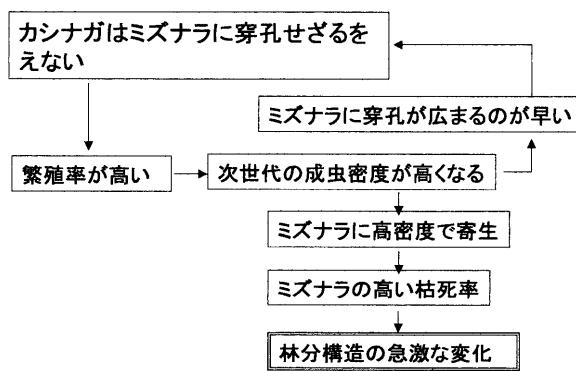


図-3 ミズナラの割合の高い林分にカシノナガキクイムシが侵入したときに起こる正のフィードバック機構

では、これまでに本州のナラ枯れ材から採集されている個体と比較して、形態的な差異が認められることが報告されています。九州や外国の個体群を含めた総合的な比較・解析を行うことにより、本州のナラ枯れの起源を探ることが可能となるかもしれません。

奈良県・三重県の被害を除くと、ナラ枯れの発生は日本海側に集中していますが、その原因はいまだ不明です。また、ミズナラだけが枯れやすい直接の原因が解明されれば、将来の防除の新しい体系が構築できるかもしれません。

ナラ類の集団枯損は、養菌性キクイムシに随伴する菌が寄主植物を枯死させるという世界中でもまったく新しいタイプの森林病害虫です。樹皮下キクイムシと青変菌、養菌性キクイムシとアンブロシアキクイムシの共生関係という観点からみると、生態学的にも進化学的にも興味深い研究対象といえましょう。

#### 参考文献

- Barclay, H. J., Safranyik, L. and Linton, D. (1998) Trapping mountain pine beetles *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) using pheromone-baited traps : effects of trapping distance. Ent. Soc. Brit. Col. 95 : 25-31.
- Esaki, K., Kato, K. and Kamata, N. Stand-level distribution and movement of *Platypus quercivorus* adults and patterns of incidence of new infestation. Agr. For. Ent. (in press)
- Gray, B., Billing, R. F., Gara, R. I. and Johnsey, R. L. (1972) Z. Ang. Ent. 71 : 250-259.
- 伊藤進一郎・窪野高徳・佐橋憲生・山田利博 (1998) ナラ類集団枯損被害に関連する菌類. 日林誌 80 : 170-175.
- 伊藤進一郎・山田利博 (1998) ナラ類集団枯損被害の分布と拡大. 日林誌 80 : 229-232.
- Kamata, N., Esaki, K., Kato, K., Igeta, Y. and Wada, K. (2002) Potential impact of global warming on deciduous oak dieback caused by ambrosia fun-
- gus carried by ambrosia beetle in Japan. Bull. Ent. Res. 92 (in press)
- 加藤賢隆・江崎功二郎・井下田寛・鎌田直人 (2001) カシノナガキクイムシのブナ科樹種4種における繁殖成度の比較 (予報). 中部森林研究 49 : 81-84.
- 衣浦晴生 (1994) カシノナガキクイムシ. 林業と薬剤 130 : 11-20.
- 小林正秀 (2000) カシノナガキクイムシの各種広葉樹丸太への穿孔. 森林応用研究 9 : 99-103.
- 小林正秀・上田明良・野崎 愛 (2000) 倒木がナラ類集団枯損発生に与える影響. 森林応用研究 9 : 87-92.
- 黒田慶子・山田利博 (1996) ナラ類の集団枯損にみられる辺材の変色と通水機能の低下. 日林誌 78 : 84-88.
- 西垣真太郎・井上牧雄・西 信介 (2001) ナラ類集団枯損地における被害と土壤水分状況. 森林応用研究 10 : 101-103.
- 野淵 輝 (1993a) カシノナガキクイムシの被害とナガキクイムシ科の概要 (I). 森林防疫 42 : 2-6.
- 野淵 載 (1993b) カシノナガキクイムシの被害とナガキクイムシ科の概要 (II). 森林防疫 42 : 109-113.
- 小川真 (1995) 広葉樹が枯れてゆく. 現代林業 352 : 32-37.
- Ohya, E., and Kinuura, H. (2001) Close Range Sound Communications of the Oak Platypodid Beetle *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera : Platypodidae) Appl. Entomol. Zool. 36 : 317-321.
- 上田明良・小林正秀 (2001) カシノナガキクイムシの飛翔と気温・日照の関係. 森林応用研究 9 : 93-97.
- 上田明良・小林正秀・野崎 愛 (2001) カシノナガキクイムシの寄主からの臭いに対する反応の予備調査. 森林応用研究 10 : 111-116.
- Ueda, A. and Kobayashi, M. (2001) Aggregation of *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera : Platypodidae) on oak logs bored by males of the species. J. For. Res. 6 : 173-179.