

ナラ枯れを引き起こすカシノナガキクイムシの寄主選択過程

山崎 理 正

養菌性キクイムシであるカシノナガキクイムシ(*Platypus quercivorus*)は、病原菌を運搬し、ブナ科樹木の集団枯死、ナラ枯れを引き起こす。被害を抑えるためには、その生態を明らかにする必要がある。寄主木としては集中分布する太い木が好まれ、そのような木でカシノナガキクイムシに穿孔される確率が高くなる1つの要因として、寄主として好適な樹種の樹冠密度が重要であることが野外調査で明らかになった。被害木の分布を解析した結果、カシノナガキクイムシは直近の木には移動分散しないことが示唆された。フライトミルを用いた研究では、カシノナガキクイムシが最大で30 km近く飛翔すること、飛翔によって正の走光性は低下し、寄主として好適な樹種の葉からの揮発性物質に対する選好性は上昇することが明らかになった。オルファクトメーターを用いた研究では、カシノナガキクイムシが寄主として好適な樹種の葉からの揮発性物質には誘引され、寄主として不適な樹種の葉からの揮発性物質は忌避することが示された。また、寄主として好適な樹種の新鮮な葉からの揮発性物質には誘引されるが、乾燥した葉からの揮発性物質には誘引されないことも明らかになった。材片を用いた研究では、カシノナガキクイムシが樹幹上の溝の開口幅ではなく、角度を認識し、穿孔行動に移ることが示された。これら一連の研究で示唆された、カシノナガキクイムシの寄主選択過程について考察した。

1. はじめに

体長約5 mmのナガキクイムシ亜科(Platypodinae)の甲

虫、カシノナガキクイムシ(*Platypus quercivorus*) (以下、カシナガ) (図1)が、樹木病原菌 *Raffaelea quercivora* を運搬し^{20, 53)} ブナ科樹木の集団枯死を引き起こす^{15, 30)} 「ナラ枯れ」が日本各地で問題となっている。本州の日本海側で顕在化した被害が北へ南へと拡大し¹⁶⁾、2020年には北海道でもカシナガの分布が確認された⁴⁴⁾。燃料のために維持してきた薪炭林が利用されなくなって放置され、カシナガにとって好適な状態の寄主木が増えてしまったことが、近年の被害拡大の一要因だと指摘されている²⁹⁾。

被害発生前から続く薪炭林放置二次林での調査では、ミズナラ(*Quercus crispula*)の激減³⁴⁾と被害終息後のミズナラ、コナラ(*Quercus serrata*)の更新が少ないこと³⁵⁾が報告されており、ナラ枯れは長期的な森林の動態にも影響を及ぼしていることがうかがわれる。被害林分では枯死した被害木の周囲にギャップが形成され、樹木が更新してくるが、更新樹種に高木性の種が含まれず、林冠の回復が見込めないこともある⁵⁴⁾。また、ナラ枯れには、近年問題になっているシカによる過採食との複合的な影響もあり、被害地で更新してくる樹種の構成はシカの不適好性種に偏っていくことが示唆されている¹⁴⁾。薪炭林の放置という人間活動の変化がナラ枯れ被害拡大の要因であり、その影響が森林の動態にまで及んでいる可能性があることを考えると、無視できない問題である。この被害を最小限に抑える可能性を探るためには、森林におけるカシナガの行動を詳細に明らかにする事が重要である。

カシナガの繁殖様式は雄創設の一夫一妻制である²¹⁾。最初に雄が寄主木に飛来し、浅い穿入母孔を掘る²⁶⁾。穿入孔



図1 カシノナガキクイムシの雄成虫(左)と雌成虫(右)
スケールの単位はmm。

からは樹木揮発性成分が出ると同時に、雄は集合フェロモンを分泌する。これに誘引された多数の雄が集中的に穿孔するマスアタックが起こる⁶¹⁾。飛来した雌が穿入孔の雄と接触した時、雌が発する音を雄が認識し⁴²⁾、交尾後²⁷⁾、雄雌共同で水平母孔を掘る。マスアタックを受けた寄主木は、さらに次世代幼虫が坑道を広げ、親が持ち込んだ病原菌が広められ枯死に至る。集合フェロモンはその物質が同定され^{19, 58)}、誘引剤として商品化もされている。フェロモン単体では野外で十分な誘引効果が得られていないが¹⁸⁾、樹木揮発性成分⁵⁹⁾やエタノール¹⁰⁾と併用することによりその誘引効果は高められることが報告されている。

養菌性キクイムシの一種であるカシナガは、自らの餌となる菌類を新たな寄主木に持ち込む。このとき同時に持ち込まれる樹木病原菌によって寄主木は枯死する。餌菌は枯死木では繁殖できないため、次世代虫は羽化脱出後、新たな寄主木を探索する必要がある。カシナガはブナ科の樹木(寄主として好適な樹種、以下、寄主樹種)を寄主木とし、本州ではミズナラとコナラ^{23, 39)}、九州ではマテバシイ(*Lithocarpus edulis*)の被害が顕著である⁵⁵⁾。寄主として不適な樹種(以下、不適樹種)に穿孔しても繁殖は成功しないので⁵⁷⁾、寄主木の探索と選択はカシナガにとって重要である。筆者がナラ枯れの研究を始めた当初、カシナガが広大な森林でどのように寄主木を探索しているのかについては、ほとんど明らかにされていなかった。本稿では筆者らが今までに行ってきた研究を中心に紹介し、少しずつ明らかになってきたカシナガの寄主選択過程について考察する。

2. 被害木の分布と特徴

まずはどのような木がカシナガの穿孔被害を受けているのか、明らかにする必要がある。マツ類に穿孔するマウンテンパインビートル *Dendroctonus ponderosae* や *D. frontalis*、ダグラスモミに穿孔する *D. pseudotsugae* の研

究では寄主樹種のサイズ^{37, 38)}、密度^{6, 36)}、地形^{5, 62, 64)}などが被害の受けやすさに影響を及ぼす要因として挙げられていた。また、ブナ科樹木が優占する二次林での研究例はあったが⁷⁾、ブナ科樹木の密度が高くない天然林での研究例はなかった。そこで、森林動態調査で用いられている冷温帯天然林のプロットのデータを利用し、どのような環境下のどのような太さの木が被害を受けているかを調べ、無被害木と比較した。その結果、集中的に分布する太いミズナラがカシナガに好まれていることが分かった⁶⁷⁾。

森林内で集中分布しているミズナラを、カシナガはどうやって検出しているのだろうか。ここで筆者は樹冠に注目した。特定の種の太い木が集中的に分布している場所で上を見上げると、その種の樹冠がつながって大きなかたまりになっているのが分かる。カシナガはこれを検出しているのではないかと考えた。そこで、被害が進行中の薪炭林放置二次林でプロットを設定し、プロット内のブナ科樹木の樹冠投影図を描いて、樹冠のつながりを調べた。当初の仮説は、大きな樹冠のかたまりの下にあるミズナラは穿孔されやすく、小さな樹冠のかたまりの下にあるミズナラは穿孔されにくい、というものだった。しかし、実際に1 ha (100 m × 100 m) の樹冠投影図を描いてみると、ブナ科の樹冠は1 ha 内でほとんどつながってしまった(図2)。薪炭林が放置され、カシナガにとって好適な状態の寄主樹種が増えてしまったことが近年の被害拡大の要因と考えられている、と前述したが、この調査でそれを目の当たりにした。

当初は樹冠のかたまりの大きさを評価し、各個体がどのかたまりの下にいるかを評価する予定だったが、これではどの木もほとんど同じかたまりに属することになってしまう。そこでもっとスケールを小さくし、ブナ科樹木の局所的な樹冠密度を計算し、これがカシナガの穿孔被害を受ける確率に及ぼす影響を解析することにした。その結果、寄主樹種の本数密度が及ぼす影響とは別に、直上の樹冠密度が高いほど被害確率が高くなる傾向も認められた。図2か

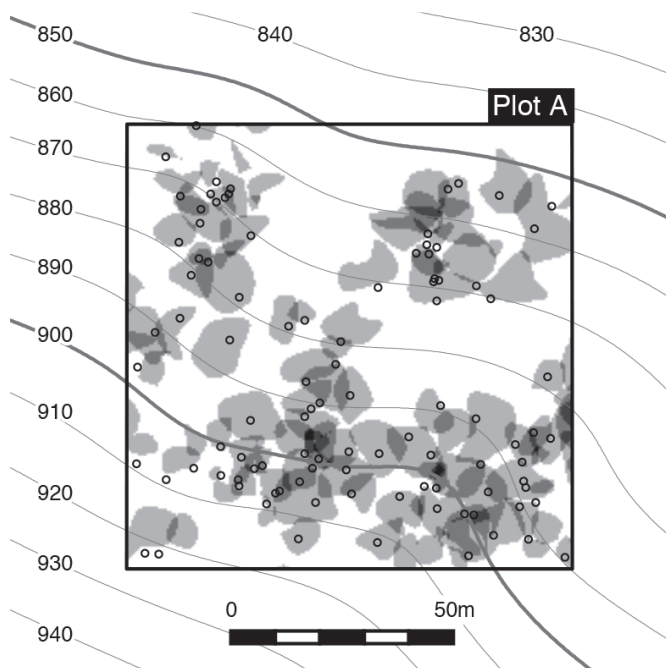


図2 ミズナラが優占する二次林で描いた樹冠投影図 黒丸がミズナラの樹幹の位置、灰色が投影したミズナラの樹冠、灰色が濃くなっているのは複数の樹冠が重なっていることを示す。左側と上側の数字は標高(m)を示す。高低差が約80 mの北東(右上)向きの斜面で、樹冠は必ずしも樹幹の直上にはない。文献70より改変。

らも分かるように、斜面では必ずしも樹冠は樹幹の直上にはない。樹幹の位置を元に計算した本数密度と、樹冠の重なりを定量化した樹冠密度は独立の変数で、その両方が被害確率に影響を及ぼしていたことから、カシナガが寄主樹種の“群れ”を樹冠の情報も利用して検出していることが示唆された⁷⁰⁾。

また、寄主樹種の集中は穿孔の過程だけではなく、その後の枯死に至る過程にも影響を及ぼしていることが明らかになった。より広域 (93 ha) を対象にした調査で、寄主樹種が集中分布していると穿孔被害木の枯死率も高くなっていることが分かったのである⁷¹⁾。カシナガは先行して穿孔した雄が集合フェロモンを分泌し、これに段階的に多くの雌雄が誘引されて、多くの個体が集中して穿孔するマスアタックが起こり⁶¹⁾、条件がそろえば樹体の枯死に至る。この研究では、マスアタックが寄主樹種の個体単位だけでなく、寄主樹種が集中しているとその集団単位でも起こっていることが示唆された。

3. キクイムシの羽化脱出後の行動

被害林分を歩き回って調査していた時の印象の一つに、被害木の直近にはその前の年の被害木は分布していない、というものがあつた。言い換えれば、被害木の直近にある寄主木は翌年攻撃されないということである。これを検証するために、天然林のプロットで10年以上続けた被害木分布のデータを解析した。当然プロット外からの移動分散もあるわけで、遠距離の分散は捉えられないが、近距離の分散については限られたプロット内のデータからだけでも見

えてくる。前年度被害木からカシナガが移動分散する際に、どの距離にどれくらいの確率で分散するかについて様々なパターンを想定し、どのようなパターンを想定した場合に実際の被害拡大が最もよく説明できるかを調べた (図3 a)。その結果、直近には低確率で、前年度被害木から300 m くらいの距離に最も高確率で分散すると想定した場合に、実際の被害拡大パターンを最もよく説明できた⁷²⁾ (図3 b)。直近には移動分散しない傾向が確認できたのである。

一般に動物は近親交配を避けるために雄か雌のいずれかが分散することが多い。カシナガの場合、繁殖成功度が高い坑道からは300頭以上の次世代が羽化脱出してくることもある²⁸⁾。これらが全て直近の同じ木に移動したら、近親交配の危険もあるかもしれない。羽化脱出してから数百 m は分散のフェーズで、寄主木探索はしないのかもしれない。だとすると、羽化脱出後にカシナガはどちらに向かうのだろうか。樹幹の地際に近い箇所から羽化脱出し、そのまま横方向に飛んでしまったら、直近の寄主樹種に当たってしまう。これを避けるためにまず上に飛翔し、移動分散は樹冠より上で行っているのではないだろうか。

こう考えたのには2つ理由がある。一つは被害木の状態である。ナラ枯れで枯れた場合、翌年に次世代が羽化脱出してくる頃には被害木の葉はほとんど落ちて、羽化脱出してくる次世代虫の上には明るいギャップができていいる。もう一つは走光性である。カシナガには正の走光性が確認されており¹²⁾、この走光性は羽化脱出後に上に向かうために機能しているのではないかと考えた。もしそうであれば、正の走光性は羽化脱出直後には認められるが、飛翔の過程で低下するのではないだろうか。

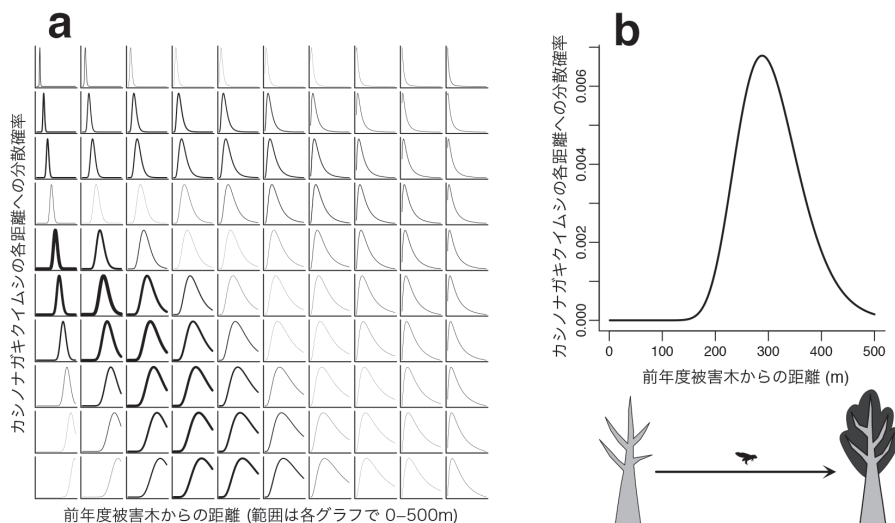


図3 カシノナガキクイムシの分散パターン (a)天然林の11年間の被害拡大データからカシノナガキクイムシの移動分散を予測した際に想定した100個の分散パターン。横軸は前年度被害木からの距離、縦軸は各距離へのカシノナガキクイムシの分散確率。線の太さはその分散パターンを想定して被害拡大モデルを構築した際のあてはまりの良さを示す。近い距離ほど多く分散し、遠くなるほど少なくなるというパターン (右上) よりも、近距離には分散せず、500 m までに分散のピークがあるというパターン (左下) であてはまりが良かった。(b)最もモデルのあてはまりが良かった分散パターンを拡大したものの。300 m あたりに分散のピークがあることが分かる。文献72より改変。

これを検証するためには室内でカシナガを飛翔させ、飛翔の前後で走光性を調べる必要がある。そのために共同研究者にカシナガ用のフライトミルを開発してもらった。フライトミルについては後述するとして、正の走光性はどう変化したかという点、仮説通り飛翔後に低下した⁴⁶⁾。かなり遠回りだが、カシナガが森林で樹冠より上を飛んでいることを示唆する結果となった。

4. 飛翔の能力と性差

羽化脱出後、カシナガは新しい寄主木まで飛翔する。森林内で微小な昆虫の生態を捉えることは難しいが、昆虫の飛翔を室内でシミュレーションするフライトミルを用いれば、飛翔時間や飛翔距離などを推定することができる。主にマツ類に穿孔する *Ips sexdentatus* や *D. armandi*, *D. ponderosae* などキクイムシでも先行研究があったが^{4, 8, 17)}、既成の製品はなく全て研究者による自己開発だった。そのような技術を持ち合わせていない筆者には到底無理だと思っていたところ、共同研究者の紹介でカシナガ用のフライトミルを開発してもらえることになった。体長5mmの虫を取り付けて飛翔させ、データを取ることができるのか、最初は半信半疑だったが、完成した機器(図4 a)はよくできていて、筆者でも短期間の訓練でカシナガを飛翔させることができた。いただいた設計図を元にフライトミルを量産する(図4 b)ことの方が、半田ごてさえ扱ったことのない筆者にとっては大変だった。

このフライトミルを用いて調べたかったことは2つある。1つは飛翔生態、もう1つは飛翔前後の行動の変化である。前者については例えば飛翔距離は、被害地からどれくらい離れた場所だと次の被害が起こる可能性があるのか推定するのに役立つこともあり、明らかにしたい情報である。飛翔特性に性差があるのかどうか、生態学的に興味があるところである。

フライトミルで測定したカシナガの飛翔距離には、大きなばらつきが認められ、最大推定距離は約27 kmに及んだ⁴³⁾。飛翔時間は最長で6時間を超え、平均飛翔速度は約

4 km/hで⁴⁹⁾、これは人の歩く速度と同程度である。速度についてはこんなものかという印象だったが、27 kmという距離も、体長約5 mmの虫が最長で6時間も飛翔し続けることも、筆者にとっては驚きだった。飛翔距離のばらつきはそのほとんどが飛翔時間で説明され、長く飛んだ個体ほど飛翔距離が長くなっていたが、飛翔速度も少なからず総飛行距離に影響を及ぼしていた。飛び始めの初速と飛び終わりの終速を個体別に評価したところ、雄の場合は初速も終速も速い個体が飛翔距離を伸ばしていて、雌の場合は初速が速い個体が飛翔距離を伸ばしていることが分かった⁴⁹⁾。

フライトミルを用いて調べたかったことの2つ目は、飛翔前後の行動変化である。走光性の変化については前述した。木の葉からの揮発性物質に対する反応の変化について、次章で紹介する。

5. 寄主として好適な樹種と不適な樹種を区別

飛翔分散後、カシナガは何らかの方法で不適樹種を排除し、寄主樹種を選択していると考えられる。キクイムシの寄主選択には、一次誘引(primary attraction)とランダムな着地(random landing)という相反する仮説が提唱されている。前者はキクイムシが樹木の発する何らかの情報を検知して寄主樹種と不適樹種を区別しているというものの^{1, 50, 60)}、後者は森林内でキクイムシが寄主樹種と不適樹種を区別せずに着地しているというものである^{3, 63)}。ただ、大きなスケールでは一次誘引が、小さなスケールではランダムな着地が起こっており、2つの仮説は排他的ではないことを示す研究もある⁵²⁾。また、*D. ponderosae* や *I. typographus* など針葉樹を寄主とするキクイムシの場合には、寄主選択には複数の段階があり、各段階で異なる物質が関与し、キクイムシは複数の段階を経て徐々に好適な状態の寄主を絞り込んでいることが示唆されている⁷³⁾。そこで、カシナガの寄主選択にも複数の段階を想定し、その1段階目に関わる要因は樹冠からの揮発性物質ではないか、とこれまでの研究結果から考えた。クスノキ科の樹木に穿

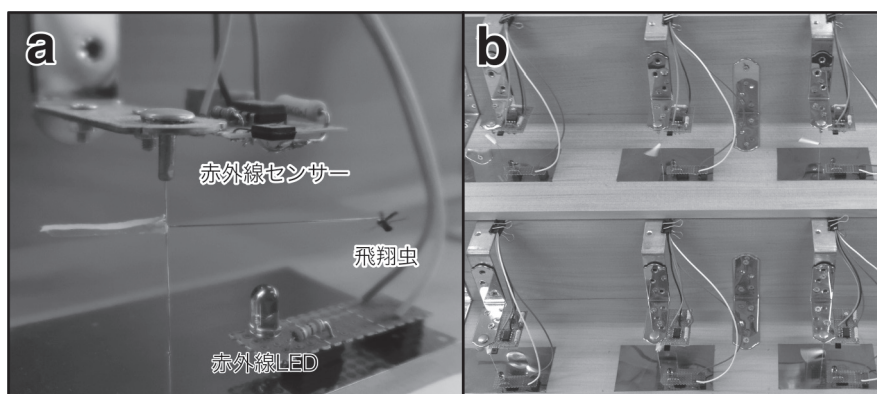


図4 カシナガキクイムシ用に開発したフライトミル (a)針を交差させて作成したミルにカシナガキクイムシを接着し、虫が飛翔しミルが回転すると、下部に設置した赤外線LEDと上部に設置した赤外線センサーの間を針が通過し、回転が検出される仕組み。飛翔距離の推定や飛翔前後の行動変化を調べるのに用いた。(b)量産したフライトミル。研究に従事する学生の数に応じて増やし、最大で12機まで増やした。

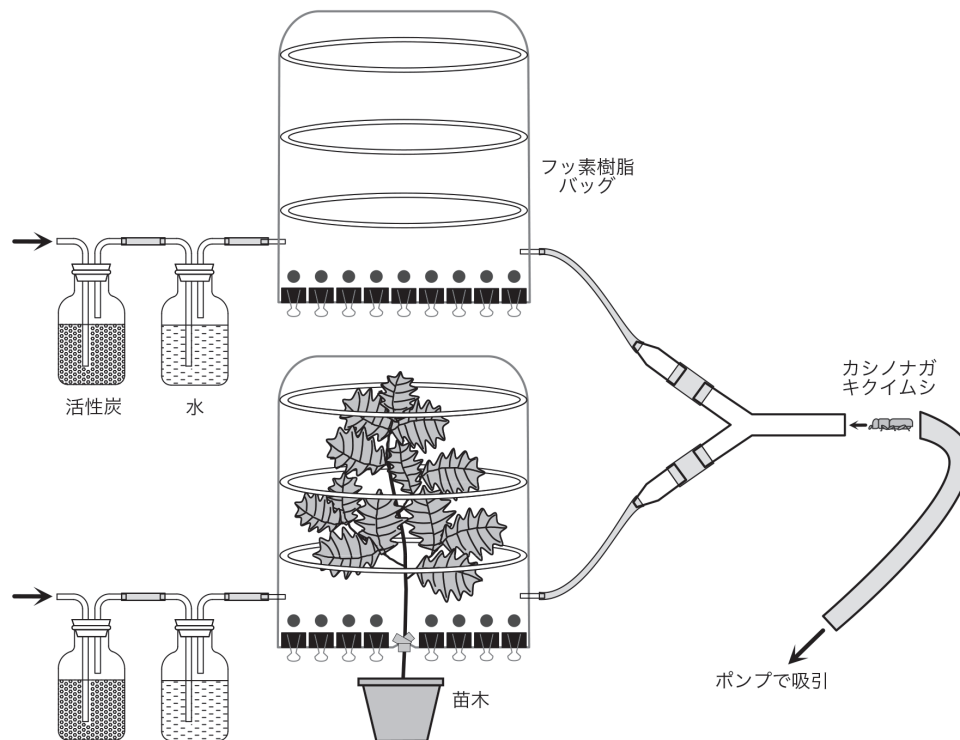


図5 寄主樹種と不適樹種の葉からの揮発性物質に対するカシノナガキクイムシの反応を調べるために構築したオルファクトメーター 苗木の樹冠部分だけをフッ素樹脂バッグで覆い、開口部をクリップやフッ素樹脂テープで閉じてある。吸引するポンプの圧力が低いと空気が循環せず、あまり高いとカシノナガキクイムシが吸い込まれてしまうので、調節が難しかった。文献48より改変。

孔する *Xyleborus glabratus* でも寄主樹種の葉からの揮発性物質への誘引が報告されていた³²⁾。

寄主樹種であるミズナラ・コナラ・ウラジロガシ・クリの苗木と、不適樹種であるブナ・スギの苗木を用意し、樹冠部分をフッ素樹脂バッグで覆って、葉からの揮発性物質を捕集した。コントロールとして、空のフッ素樹脂バッグ由来の空気をを用いた(図5)。ここでもフライトミルを活用し、選択試験はフライトミルでの飛翔前と飛翔後に行った。Y字管を用いた匂い選択試験の結果、飛翔前も飛翔後も、寄主樹種の葉由来の揮発性物質には誘引され、不適樹種の葉由来の揮発性物質は忌避する傾向が認められ、仮説が支持された。しかし、同じ実験系で揮発性物質を捕集し、GCMSで物質を同定したところ、不適樹種のスギに関しては寄主と全く異なる物質構成が示されたものの、不適樹種のブナ(カシナガに穿孔されるがその頻度は低く、枯死はしない)に関しては寄主樹種との差が認められなかった。また、雄の方が雌より揮発性物質に対する選好性が高いこと、雄でも雌でもフライトミルでの飛翔後は揮発性物質に対する選好性が高まることが示された⁴⁸⁾。前述の結果と合わせて、羽化脱出直後の飛翔前は正の走光性を示すが、寄主樹種の揮発性物質への選好性は低い、ある程度飛翔してからは走光性は低くなるが、寄主樹種の揮発性物質への選好性は高くなるということで、羽化脱出後に上方に向かい、林冠より上を飛翔して、寄主選択は樹冠の上から、という

行動を示唆する結果となった。

寄主樹種の葉からの揮発性物質に誘引効果があることが分かったものの、その物質構成が不適樹種と変わらないという結果は解釈が難しい。自然条件下では飛翔中に寄主選択を行っていると思われるキクイムシを、Y字管内で歩かせていることも影響しているのかもしれないが、今は利用した設定下のGCMSでは検出できない物質に注目し、候補物質の絞り込みを行っているところである。

6. 寄主の状態を識別

森林内で寄主樹種と不適樹種を区別し、うまく寄主樹種を見つけることができれば、次は樹幹への着地で、ここで判断すべきは寄主樹種の状態である。野外調査で明らかにされたように、カシナガは太い木に多く穿孔し、細い木では穿孔密度が低い^{24, 25)}。この選好性は、着地の対象となる樹幹の面積が広いことや、太い木ほど坑道を構築する辺材の容積が大きいことによるものだと考えられてきた¹¹⁾。しかしどの段階で太い木を選抜し、細い木を排除しているかは不明だった。この点を寄主樹種に粘着トラップを仕掛けることで調べた。結果は、胸高直径10 cm以下の細い木には飛来さえしないというものだった⁶⁶⁾。つまり、太さに関連する情報は着地前に読み取っていると考えられる。クスノキ科の樹木に穿孔する *X. glabratus* では、トラップに

木のシルエットを取り付けた方が捕獲数が多くなるという報告があり³³⁾、視覚的に判断しているのかもしれない。ただ、筆者は前述の通り、樹冠からの揮発性物質に着目しており、太い木の方が揮発量も多く揮発面積も大きく検出しやすいのではないかと考えている。もちろん樹冠ではなく樹幹からの揮発性物質にカシナガが誘引されている可能性もあるが、この場合も太い木の方が揮発量も多く揮発面積も大きくなると考えられる。

上記の調査では穿孔履歴にも注目した。カシナガに穿孔された寄主樹種はその全てが枯死するわけではなく、生存する場合もある。このような個体は穿孔生存木と呼ばれ、翌年以降の穿孔密度が低く^{13, 22)}、枯死しにくいことが観察されてきた。攻撃されたことで抵抗性が上がっているのだとすると、カシナガからすればこのような穿孔生存木は寄主木として選ぶべきではない。実際に野外で調べてみると、カシナガは穿孔生存木にも飛来着地はするものの、穿孔する割合が未被害木に比べると低くなっていることが分かった⁶⁶⁾。つまり、着地後に寄主樹種の状態を識別し、不適な状態の寄主樹種は排除していると考えられる。カシナガの穿孔を受けた木の辺材部では壊死変色が拡がり、当該部位で検出されるガロ酸とエラグ酸⁴⁰⁾を含浸させた材ではカシナガの坑道構築割合が低下するものの、これらを樹皮に塗布しても同様の効果は得られないことが報告されている⁴¹⁾。穿孔を始めて辺材に至るまでの段階で不適な状態の寄主樹種を排除しているとすれば、その識別には何を利用しているのだろうか。穿孔生存木では前年の穿孔痕から樹液が流れ出して固まっていることが多く、これらから揮発する物質を着地後に検出しているのかもしれない。そうであれば忌避物質として利用できる可能性があり、この点の解明は今後の課題である。

寄主樹種の状態としては、衰弱度合も重要である。一般にキクイムシは二次性昆虫で、衰弱木や枯死木しか寄主として利用できないが、大発生時など条件が揃うと一次性昆虫となって健全木も攻撃するようになり⁵¹⁾、病原菌など共生微生物が関与すると森林に大きな被害をもたらす⁴⁵⁾。カ

シナガの場合も、健全木での被害が顕在化したのは1980年代以降で¹⁶⁾、それより前は衰弱木や枯死木を利用し、細々と個体群を維持してきたと思われる。そうであれば、健全な葉からの揮発性物質よりは枯れかけの葉からの揮発性物質を好むと考えられ、これを室内実験で検証した。寄主であるミズナラの新鮮な葉か、枝を採取してから1～9日置いて乾燥させた葉をボトルに入れ、もう一方のボトルは空にして、Y字管による選択試験でカシナガの選好性を調べた。その結果、新鮮葉からの揮発性物質には誘引されるものの、乾燥葉からの揮発性物質は忌避することが分かった⁴⁷⁾(図6)。この結果は仮説とは異なり、カシナガが健全木を利用する一次性昆虫であることを示唆するものである。ただしこの選択試験では、葉を入れたボトルと空のボトルのいずれかを選択させており、新鮮葉と乾燥葉のいずれかを選択させる試験は行っていないので、カシナガが衰弱木よりも健全木を積極的に好んでいることを必ずしも示していないことは注意が必要である。また、ミズナラやコナラの衰弱木の樹幹や樹皮から寄主に特異的な成分が揮発している可能性もあり、検討が必要である。

7. 樹幹の溝への穿孔

樹幹に着地したカシナガは、その全てが穿孔する訳では無い。粘着トラップを樹幹に貼り付けた調査では、単位面積あたりの飛来数より単位面積あたりの穿孔数の方が圧倒的に少ないこと、穿孔率(飛来した個体のうち穿孔した個体の割合の推定値)は樹種によって異なることを明らかにした^{65, 68)}。飛来数より穿孔数が少なくなる原因としては、着地後に穿孔せず飛び去っている、着地後穿孔するまでにアリなどに捕食されているなどが考えられる。マツ類に穿孔する*D. frontalis*の樹幹着地後の行動を詳細に調べた研究では、様々な行動を経て最終的に飛び去った個体は42%、穿孔に至った個体は22%、落下した後に捕食された個体は15%、樹幹上で捕食された個体は僅か2%だった²⁾。カシナガの場合も、樹幹に着地後どこに穿孔するかを選び、場合によっては飛び去って他の木に移ったりしている個体が多いのかもしれない。このように穿孔場所を選択する理由の一つに、場所による繁殖成功度の違いが挙げられる。繁殖成功度は樹幹上の高さに影響を受け、低い位置ほど繁殖成功度が高い。また、周囲の穿孔密度にも影響を受けており、穿孔密度が中程度の時に繁殖成功度が最大になる⁶⁹⁾。狭い場所に集中して穿孔することによるアリー効果と密度効果の両方が効いていると思われる。穿孔が集中することで植え付けられる病原菌の密度も局所的に増加し、寄主を効率よく枯死させカシナガの繁殖成功度が上がることがアリー効果、穿孔が集中することで坑道の構築場所が限られてくるのが密度効果、と考えている。カシナガは先行して穿孔した雄が集合フェロモンを分泌し、誘引され次々に穿孔した雄もフェロモンを分泌することで誘引力が増加し、これに多くの雌雄が誘引され、集中して穿孔するマスアタックに至る⁶¹⁾。1本の木への集中的な加害は樹体を枯死させるのに必要なのだと考えられるが、1本の木の中でも穿孔を集中させることでカシナガは適応度を上げていると考えられる。

高さや密度で穿孔場所をある程度決めた後、最終的に穿孔行動に移行する刺激は何なのだろうか。飛来から着地に

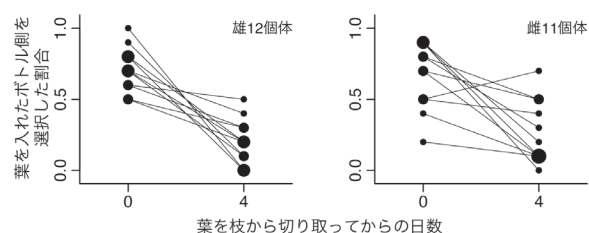


図6 寄主樹種であるミズナラの葉からの揮発性物質に対するカシナガキクイムシの反応 横軸は葉を枝から切り取ってからの日数で、0は切り取ってすぐの新鮮葉、4は切り取ってから4日後の乾燥葉を示す。縦軸はオルファクトメーターの試験でカシナガキクイムシが葉を入れた側のボトルを選択した割合で、左のグラフが雄、右のグラフが雌のデータ。同じ個体のデータを線で結んである。雄でも雌でも、新鮮葉からの揮発性物質は高い確率で選択するが、乾燥葉からの揮発性物質では選択性が低い。文献47より改変。

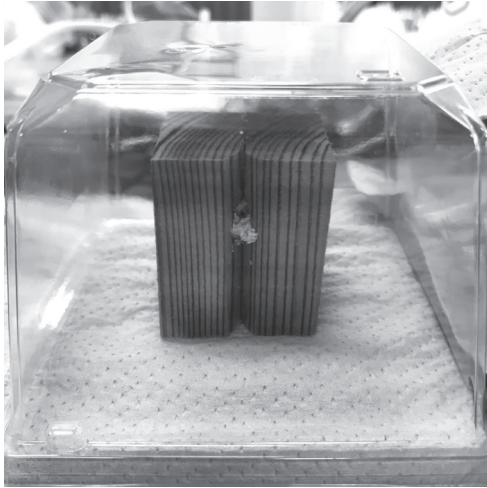


図7 溝を切った材片をカシノナガキクイムシに提示した実験の様子 溝の底にカシノナガキクイムシが穿孔し、木屑が出ていているのが分かる。材片への穿孔が確認できた場合、その全ては溝への穿孔だった。

至るまでに、揮発性物質などを利用して寄主をある程度絞り込み、樹幹上で有利な場所を選択できているのであれば、最後に穿孔を開始する刺激は、表面が凹んでいるなど曖昧なものでもよいのかもしれない。一般にキクイムシの穿孔は樹幹の溝に多く観察され、カシナガについても同様の観察が報告されている⁵⁶⁾。マツ類に穿孔する *D. ponderosae* の場合、溝のない滑らかな樹皮の木では穿孔が起こりにくいことも示されており⁹⁾、溝を何らかの形で認識して穿孔している可能性がある。例えば、溝の開口部の角度が十分に広ければカシナガの歩行は遮られないが、角度が狭い行き止まり状態になる。この行き止まり状態が引き金となって穿孔行動を開始するのではないか、という仮説を立て、これを室内実験で検証した。

実験には、ブナ科のホワイトオークの材片を用いた。溝の開口角度が30°、60°、90°、120°、150°、溝の開口幅が3 mm、6 mm、9 mm、12 mmになるように調整した材片をプラスチックケースに入れ、フライトミルで飛翔させたカシナガの雄を投入しその行動を観察した(図7)。材片上を歩いていたカシナガが溝部分で止まったら認識、30秒以上

留まったら滞在、穴を掘り始めたら穿孔とし、各行動が発現する確率に溝の幅と角度が及ぼす影響を調べた。その結果、幅よりも角度が行動に影響を及ぼし、溝を認識する確率・溝に滞在する確率・溝に穿孔する確率全てにおいて、角度が狭くなるほど高くなる傾向が認められた³¹⁾。キクイムシの穿孔が樹幹上の溝に多いことは以前から言われてきたことだが、具体的に角度が効いていることを示したのは筆者らが初めてではないかと自負している。

8. まとめと展望

一連の調査・実験で、カシナガが羽化脱出してから森林内で寄主木を探索し新たな寄主木に穿孔するまでの過程が見えてきた(図8)。寄主選択過程は複数の段階で構成され、そうすることで不適樹種を選択してしまうエラーを回避していると思われる。ただ、野外で観察すると、不適樹種への着地や穿孔など、エラーは低頻度ながら起こっている。どのような条件下でエラーが発生しているのか、現在調査中である。

また、寄主木への飛来と着地に関わる物質の絞り込みと、候補物質の有効性を野外で検証するためのトラップの開発も行っている。触角の電気応答などで裏をとっていないものの当たりを付けた候補物質があり、これを野外で揮発させたいのだが、樹冠を模して大面積からというのと、樹冠を模して高所からというのが難しいところである。将来的には現場での応用を考えているので、あまり難しい構造も避けたい。この原稿を書いている2021年9月現在、共同研究者の職場の敷地を借りて、とりあえず高さ6mのトラップを4基(候補物質2種の有無で4処理区)設置して、カシナガの飛来を調べている。トラップは上から下まで全て人工物で、これに多数のカシナガを誘引できたら画期的、と思っているのだが、そもそもうまく設置できない(6mのトラップが自立しない)、設置できても風で壊れてしまうなど、トラブルの連続である。ようやくうまく設置できるようになり、設置2日後に別の調査地からメールで共同研究者に状況を問い合わせた。送られてきた写真には、粘着トラップに雄のカシナガが1頭だけ捕らえられているのが写っていた。トラップ4基のうち1基だけ、しかも1頭だけの捕獲ということで、たまたまかと思ってどのトラップに付いていたのかを聞いてみたら、候補物質2種を付けたトラップとのこと。これだから研究はやめられない。

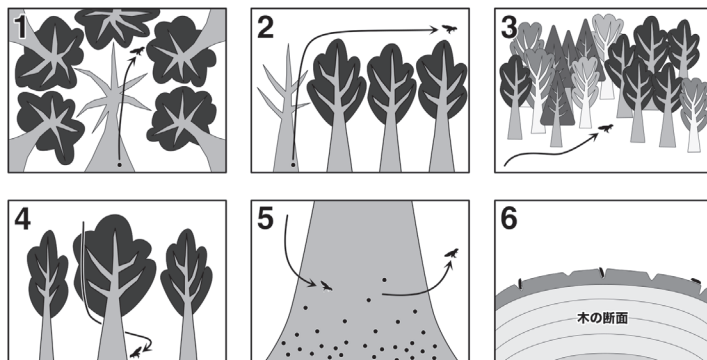


図8 一連の研究結果より想定されたカシノナガキクイムシの寄主選択過程 (1)枯死した寄主木から羽化脱出後、樹冠より上に飛翔。(2)移動分散のフェーズでは寄主探索せず直近の寄主樹種には穿孔しない。(3)多様な樹種で構成される森林内で集中分布している寄主樹種を検出。(4)寄主樹種の“群れ”の中で太い木を選択。(5)寄主樹種の樹幹に着地後に状態を識別、不適な状態であれば次の候補木へ。(6)樹幹上の溝に穿孔。

謝 辞

本稿で紹介した研究を遂行するにあたり、科学研究費 22580162, 24580218, 15K14755, 18H02240 の助成を受けた。また、その一部は Pham Duy Long 氏の博士論文、隈廣志氏の卒業論文の研究として行ったものである。共同研究者として伊東康人氏、岡田龍一氏、池野英利氏、森直樹氏には多大な支援をいただいた。ここに記し厚く御礼申し上げる。

参考文献

- 1) Brattli, J.G., Andersen, J. & Nilssen, A.C.: J. Appl. Entomol., 122, 345-352 (1998)
- 2) Bunt, W.D., Coster, J.E. & Johnson, P.C.: Ann. Entomol. Soc. Am., 73, 647-652 (1980)
- 3) Byers, J.A.: Chemical Ecology of Insects 2, pp. 154-213, Chapman & Hall (1995)
- 4) Chen, H., Li, Z. & Tang, M.: Can. Entomol., 142, 378-387 (2010)
- 5) Coops, N.C., Wulder, M.A. & White, J.C.: Remote Sens. Environ., 105, 83-97 (2006)
- 6) Coulson, R.N., McFadden, B.A., Pulley, P.E., Lovelady, C.N., Fitzgerald, J.W. & Jack, S.B.: For. Ecol. Manage., 114, 471-485 (1999)
- 7) Esaki, K., Kato, K. & Kamata, N.: Agric. For. Entomol., 6, 71-82 (2004)
- 8) Evenden, M.L., Whitehouse, C.M. & Sykes, J.: Environ. Entomol., 43, 187-196 (2014)
- 9) Ferrenberg, S. & Mitton, J.B.: Funct. Ecol., 28, 837-845 (2014)
- 10) 福田秀志, 森川尚季, 小堀英和, 衣浦晴生: 樹木医学研究, 17, 51-53 (2013)
- 11) Hiji, N., Kajimura, H., Urano, T., Kinuura, H. & Itami, H.: J. Jpn. For. Soc., 73, 471-476 (1991)
- 12) Igeta, Y., Esaki, K., Kato, K. & Kamata, N.: Appl. Entomol. Zool., 38, 167-175 (2003)
- 13) 井上牧雄, 西垣眞太郎, 西信介: 森林応用研究, 9(1), 127-131 (2000)
- 14) Itô, H.: PeerJ, 4, (2016)
- 15) 伊藤進一郎, 窪野高德, 佐橋憲生, 山田利博: 日林誌, 80, 170-175 (1998)
- 16) 伊藤進一郎, 山田利博: 日林誌, 80, 229-232 (1998)
- 17) Jactel, H. & Gaillard, J.: J. Appl. Entomol., 112, 138-145 (1991)
- 18) Kamata, N., Esaki, K., Mori, K., Takemoto, H., Mitsunaga, T. & Honda, H.: J. For. Res., 13, 122-126 (2008)
- 19) Kashiwagi, T., Nakashima, T., Tebayashi, S. & Kim, C.S.: Biosci. Biotech. Bioch., 70, 2544-2546 (2006)
- 20) Kinuura, H. & Kobayashi, M.: Appl. Entomol. Zool., 41, 123-128 (2006)
- 21) Kirkendall, L.R.: Zool. J. Linn. Soc., 77, 293-352 (1983)
- 22) 小林正秀: 森林応用研究, 9(2), 99-103 (2000)
- 23) 小林正秀, 萩田実: 森林応用研究, 9(1), 133-140 (2000)
- 24) 小林正秀, 柴田繁: 森林応用研究 10(2), 73-78 (2001)
- 25) 小林正秀, 上田明良: 森林応用研究, 10(2), 79-84 (2001)

- 26) Kobayashi, M., Ueda, A. & Takahata, Y.: J. For. Res., 6, 153-156 (2001)
- 27) Kobayashi, M. & Ueda, A.: Appl. Entomol. Zool., 37, 451-457 (2002)
- 28) 小林正秀, 野崎愛, 衣浦晴生: 森林応用研究, 13, 155-159 (2004)
- 29) 小林正秀, 上田明良: 日林誌, 87, 435-450 (2005)
- 30) Kubono, T. & Ito, S.: Mycoscience, 43, 255-260 (2002)
- 31) Kuma, H., Ito, Y., Ikeno, H. & Yamasaki, M.: J. For. Res., 26, 155-160 (2021)
- 32) Martini, X., Hughes, M.A., Smith, J.A. & Stelinski, L.L.: J. Chem. Ecol., 41, 613-621 (2015)
- 33) Mayfield, A.E., III & Brownie, C.: Environ. Entomol., 42, 743-750 (2013)
- 34) Nakajima, H. & Ishida, M.: For. Ecol. Manage., 334, 18-27 (2014)
- 35) Nakajima, H.: For. Ecol. Manage., 449, (2019)
- 36) Negrón, J.F., Anhold, J.A. & Munson, A.S.: Environ. Entomol., 30, 215-224 (2001)
- 37) Negrón, J.F. & Popp, J.B.: For. Ecol. Manage., 191, 17-27 (2004)
- 38) Negrón, J.F., Allen, K., Cook, B. & Withrow, J.R., Jr.: For. Ecol. Manage., 254, 327-334 (2008)
- 39) 西垣眞太郎, 井上牧雄, 西村徳義: 森林応用研究, 7, 117-120 (1998)
- 40) 小穴久仁, 垣内信子, 江崎功二郎, 笠井美和, 光永徹, 伊藤進一郎, 御影雅幸, 鎌田直人: 中森研, 51, 189-190 (2003)
- 41) 小穴久仁, 垣内信子, 江崎功二郎, 光永徹, 伊藤進一郎, 御影雅幸, 鎌田直人: 中森研, 52, 113-114 (2004)
- 42) Ohya, E. & Kinuura, H.: Appl. Entomol. Zool., 36, 317-321 (2001)
- 43) Okada, R., Pham, D.L., Ito, Y., Yamasaki, M. & Ikeno, H.: J. Vis. Exp., 2018, (2018)
- 44) Ozaki, K., Ueda, A., Tokuda, S., Wada, H. & Kitajima, H.: J. For. Res., 26, 152-154 (2021)
- 45) Paine, T.D., Raffa, K.F. & Harrington, T.C.: Annu. Rev. Entomol., 42, 179-206 (1997)
- 46) Pham, D.L., Ito, Y., Okada, R., Ikeno, H., Isagi, Y. & Yamasaki, M.: J. Insect Behav., 30, 318-330 (2017)
- 47) Pham, D.L., Ito, Y., Okada, R., Ikeno, H., Isagi, Y. & Yamasaki, M.: J. Appl. Entomol., 143, 1000-1010 (2019)
- 48) Pham, D.L., Ito, Y., Okada, R., Ikeno, H., Kazama, H., Mori, N. & Yamasaki, M.: Entomol. Exp. Appl., 168, 928-939 (2020)
- 49) Pham, D.L., Ito, Y., Okada, R., Ikeno, H. & Yamasaki, M.: J. For. Res., 26, 143-151 (2021)
- 50) Pureswaran, D.S. & Borden, J.H.: Environ. Entomol., 32, 963-969 (2003)
- 51) Rudinsky, J.A.: Annu. Rev. Entomol., 7, 327-348 (1962)
- 52) Saint-Germain, M., Buddle, C.M. & Drapeau, P.: Agric. For. Entomol., 9, 227-235 (2007)
- 53) 斉藤正一, 中村人史, 三浦直美, 三河孝一, 小野瀬浩司: 日林誌, 83, 58-61 (2001)
- 54) 斉藤正一, 柴田銃江: 日林誌, 94, 223-228 (2012)
- 55) 曾根晃一, 牛島豪, 森健, 井手正道, 馬田英隆: 鹿大

- 演報, 23, 11-22 (1995)
- 56) Soné, K., Mori, T. & Ide, M.: Appl. Entomol. Zool., 33, 67-75 (1998)
 - 57) Tarno, H., Qi, H.Y., Endoh, R., Kobayashi, M., Goto, H. & Futai, K.: J. For. Res., 16, 68-75 (2011)
 - 58) Tokoro, M., Kobayashi, M., Saito, S., Kinuura, H., Nakashima, T., Shoda-Kagaya, E., Kashiwagi, T., Tebayashi, S., Kim, C.S. & Mori, K.: Bull. For. For. Prod. Res. Inst., 6, 49-57 (2007)
 - 59) 所雅彦, 岡田充弘, 齊藤正一, 大橋章博, 衣浦晴生, 猪野正明, 吉濱健: 森林防疫, 63, 225-231 (2014)
 - 60) Tunset, K., Nilssen, A.C. & Andersen, J.: J. Appl. Entomol., 115, 155-169 (1993)
 - 61) Ueda, A. & Kobayashi, M.: J. For. Res., 6, 173-179 (2001)
 - 62) White, J.C., Wulder, M.A., Brooks, D., Reich, R. & Wheate, R.D.: Remote Sens. Environ., 96, 340-351 (2005)
 - 63) Wood, D.L.: Annu. Rev. Entomol., 27, 411-446 (1982)
 - 64) Wulder, M.A., White, J.C., Bentz, B., Alvarez, M.F. & Coops, N.C.: Remote Sens. Environ., 101, 150-166 (2006)
 - 65) Yamasaki, M., Iwatake, A. & Futai, K.: J. For. Res., 12, 384-387 (2007)
 - 66) Yamasaki, M. & Futai, K.: Appl. Entomol. Zool., 43, 249-257 (2008)
 - 67) Yamasaki, M. & Sakimoto, M.: J. Appl. Entomol., 133, 673-681 (2009)
 - 68) Yamasaki, M. & Futai, K.: J. For. Res., 17, 149-155 (2012)
 - 69) Yamasaki, M., Iizuka, H. & Futai, K.: For. Res., Kyoto, 78, 29-38 (2012)
 - 70) Yamasaki, M., Ito, Y. & Ando, M.: Agric. For. Entomol., 16, 54-62 (2014)
 - 71) Yamasaki, M., Ito, Y. & Ando, M.: Can. J. For. Res., 44, 243-249 (2014)
 - 72) Yamasaki, M., Kaneko, T., Takayanagi, A. & Ando, M.: For. Sci., 62, 377-384 (2016)
 - 73) Zhang, Q.-H. & Schlyter, F.: Agric. For. Entomol., 6, 1-19 (2004)

Abstract

Process of host selection by the ambrosia beetle *Platypus quercivorus*, a fungal vector of Japanese oak wilt

Michimasa Yamasaki

Laboratory of Forest Biology, Division of Forest and Biomaterials Science, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

Ambrosia beetle *Platypus quercivorus* causes a mass mortality of oak trees, Japanese oak wilt, by transporting a pathogenic fungus from trees to trees. Clarifying the ecology of the beetle is essential for the management of this disease in a field. Field studies revealed that clumped thick trees are attacked by the beetle in high probability, and that canopy density of host is one of the factors which

increase the beetle attack probability. Analysis of the distribution of attacked trees in a forest suggested that beetles don't disperse to the close vicinity. Studies using flight mill showed that the beetle can fly nearly 30 km in maximum, and that positive phototaxis decrease after the flight, and response to host leaf volatiles increase after flight. Studies using olfactometer revealed that the beetle is attracted by host leaf volatiles, and is repelled by non-host leaf volatiles. Beetle preference was observed for volatiles from fresh leaves, not for volatiles from dried leaves. Laboratory experiments showed that the beetle recognize a crevice structure by its opening angle and bore hole at the bottom of crevice. Process of host selection by the beetle was discussed.

Keywords: dispersal, flight mill, host selection, Japanese oak wilt, leaf volatile, olfactometer, *Platypus quercivorus*