

令和 4 年 6 月 6 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H02760

研究課題名(和文) 養菌性キクイムシが媒介する樹木萎凋病の発生リスクに影響する環境要因と系統的制約性

研究課題名(英文) Environmental factors and phylogenetic constraints influencing a risk of tree mortality by ambrosia beetle attacks

研究代表者

鎌田 直人 (KAMATA, Naoto)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・教授

研究者番号：90303255

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 32,100,000円

研究成果の概要(和文)：ナラ枯れの病原菌である *Raffaelea quercivora* について、インドネシア産の菌を現地の8樹種に接種した。その結果、日本で日本産樹種に接種した場合に比べると、壊死変色部の広がり小さく、日本以外でナラ枯れが発生しない原因は、植物の抵抗性が関係しているものと考えられた。樹木萎凋病の発生リスクに関係すると考えられるキクイムシ類の材の新鮮度や太さに対する選好性を評価した。キクイムシの孢子貯蔵器官内の菌相をアンプリコン解析により調べ、主要共生菌の割合の季節変動が大きいことを明らかにした。キクイムシ類のミトコンドリアDNAの全シーケンスをGenbank登録データとほぼ同数の種について解読した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日本のブナ科樹木が病原菌である *Raffaelea quercivora* に対する抵抗性が弱いことが、1990年代から日本各地で被害を引き起こしているナラ枯れが日本でのみ発生する原因の主要な要因であることを明らかにした。また、世界中で被害を引き起こして問題となっているキクイムシによる樹木胃腸病のリスクを決定する上で重要な要因であるキクイムシの選好性について、評価手法を確立した。小型でDNAの採集が困難なキクイムシのミトコンドリアDNAの全シーケンスを次世代シーケンスで解読し、既知の種数を倍増させた。高いリード支持率を示すキクイムシ類の優れた分子マーカーになりうることを示していた。

研究成果の概要(英文)： *Raffaelea quercivora* is a pathogen of the Japanese oak wilt (JOW). We sampled *R. quercivora* from Indonesia and inoculated to healthy trees of eight species native to Indonesia. Compared to Japanese species, areas of necrosis were small suggesting that difference in tree resistance is one of causes that the JOW occurs only in Japan. Preference of bark and ambrosia beetles to wood freshness and log size were determined, which are likely factors influencing risks of wilt diseases. Amplicon analysis to determine fungal flora in mycangium of ambrosia beetles revealed great seasonal difference in proportion of the primary ambrosia fungus. The influence of the plant phylogeny tended to be stronger with latitude. Mitochondrial DNA sequence was determined for about 80 species of bark beetles.

研究分野：森林保護学

キーワード：キクイムシ メタゲノム解析 選好性 壊死 樹木萎凋病 ミトコンドリアDNA 攻撃性 寄主サイズ

1. 研究開始当初の背景

養菌性キクイムシ (ambrosia beetle: 以下 AB) は、菌と共生して共生菌を餌とする甲虫のグループで、衰弱木や枯死木に寄生し、健全木には加害しない二次性の昆虫と考えられていた。しかし、AB が健全な樹木に寄生して共生菌によって枯死する萎凋病 (以下、AB 萎凋病) が、近年世界各地で顕在化している。辺材に孔道を掘る AB が媒介する菌によって辺材部の細胞が壊死する結果、水分通導が止まり、萎凋症状を呈して枯れる。1990 年代から日本で被害が拡大を続けているカシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus*, 以下カシナガ) と共生菌 *Raffaelea quercivora* (以下、ナラ菌) によるナラ枯れ (JOW) が、AB 萎凋病の世界で最初の発見例である [1,2]。その後、韓国のモンゴリナラ (Korean Oak Wilt; KOW) [3]、USA ではクスノキ科の Redbay (*Persea borbonia*) やアボカド (Laurel Wilt; LW) [4]、ベトナムのアカシア (*Acacia mangium*) (Phan Quan Thu 私信) やイスラエル・USA でアボカドほか多数の樹木類が枯れる被害 [5] など、相次いで AB 萎凋病が流行している。日本は、ナラ枯れの発生年代が古いことから、AB とアンブロシア菌に関する研究が先行していたが、アメリカで LW が発生してからの約 10 年間でアメリカの研究が急速に進展した。キクイムシ亜科、ナガキクイムシ亜科でもっとも精度の高い系統樹として、Cognato ら [6] による 5 遺伝子座を使ったものがあるが、実際には種によっては増幅が困難な遺伝子座もあり、時間とコストがかかる。一方、近年、次世代シーケンスを使いミトコンドリア DNA の全長を増幅した DNA ライブラリをつかったミトゲノミクスの技術が進歩しており、本研究では世界に先駆けてキクイムシ亜科、ナガキクイムシ亜科の系統樹の作成にミトゲノミクスアプローチを試みる。鎌田 [7] は AB 萎凋病流行の原因を、素因、誘因、主因に整理した。AB が材内の孔道で生活する隠蔽的な性質、孔道内で兄妹交尾 (sibling mating) して分散後は交尾しなくとも有精卵を産生できる、未交尾のメスがメスを産生する半数倍数性などは、AB が侵入生物となるリスクを高くする素因である。はすべての AB に共通する性質であるが、は AB のうちキクイムシ科のいくつかの族に限られるため、系統的制約性の強い性質である。しかし、それ以外の性質、より健全な樹木を加害する攻撃性のような性質、枝ではなく幹のような太い部分を好む性質、集合性の強さなどに系統的制約性があるのかどうかは、まだ研究事例がない。また、樹木 - 病原菌 - 昆虫の同じ種の組み合わせが存在しても、AB 萎凋病が発生する場所としない場所があるが、その原因について調べられた研究はない。

アメリカの LW では、体長 1mm のハギノキクイムシ 1 個体で木が枯れてしまう。元来ハギノキクイムシや病原菌がいなかったアメリカ南東部では、菌と植物の間に共進化のプロセスが欠如していたことがその原因と考えられている。しかし、アボカドは中南米原産であり、ハギノキクイムシがもともと生息するアジア諸国でも、アボカドが導入植栽されているのにも関わらず、これらの地域では被害は発生していない。また、東南アジアや台湾では、カシノナガキクイムシもナラ菌も存在するが JOW は発生していない [8]。日本国内でも JOW の死亡率は樹種により大きな差があることが知られる [8]。科研費基盤 B (代表: 鎌田 2008-10) において、AB 萎凋病の発症度 (compatibility) を調べる方法として、代表者らは、丸太を使った多点接種による検定法 (以下、丸太検定法) を開発した [9]。基盤 A (代表: 鎌田 2011-15) では、この方法をつかって、基盤 B (代表: 鎌田 2005-07) により諸外国から採集したナラ菌を、日本産のナラ菌とともに、日本国内のコナラ属 [10]、ブナ科 [11] の複数の種に摂取実験を行った。そして、辺材部の壊死のサイズを、樹種間と菌株間で比較した。その結果、外国産のナラ菌にも日本産の強病原性の系統と同程度に病原力の強い系統が存在すること、落葉樹の方が辺材の壊死が大きい、もっともナラ枯れの枯死率が高いとされるミズナラよりもコナラの方が辺材の壊死部が大きいことが明らかにされた。これらの結果は、菌と植物の compatibility のほかにも、地域間や樹種間によるナラ枯れ枯死率の違いに関係した要因があることを示している。Kostovcik ら [12] は、AB の孢子貯蔵器官からアンブロシア菌を採集し、次世代シーケンスを使って菌類相の解析 (pyrosequencing) を行い、場所よりも種の影響が強いことを示している。しかし、この研究で使われたサンプルの産地は LW の発生しているアメリカ南東部に限定され、ハギノキクイムシの原産地で被害の発生していないアジアとの比較を行っていない。我々は、昆虫のもつアンブロシア菌 (糸状菌・イースト・細菌の混合物) の群集構造あるいは特定の微生物との組み合わせによる拮抗関係が、AB 萎凋病の発生に関係しているのではないかと考えた。また、環境要因により、樹木 - 菌 - 昆虫の三者関係が影響を受けている可能性を考えた。

2. 研究の目的

mtDNA の全シーケンスを使った AB の系統関係の解析

AB 萎凋病の発生リスクに関係した昆虫の性質の系統的制約性の解明

・攻撃性 (健全な樹木に加害する性質)、太い部分を穿孔する性質などを AB の種間で調べ、系統的制約性を明らかにする。

AB がもつアンブロシア菌の群集構造と AB 萎凋病の発生リスク

・昆虫の系統関係および産地がアンブロシア菌 (糸状菌・イースト・細菌の混合) の群集構造に

及ぼす影響の解明

- ・ AB 萎凋病の病原微生物と共生する他の微生物との間の相互作用の解明
環境要因が AB 萎凋病の発生リスクに及ぼす影響の解明

3. 研究の方法

野外調査は、日本・タイ・マレーシア・インドネシア・台湾において行った。海外のカウンターパートは以下のとおりである。台湾：WU Li-Wei, LI Chun-Lin (国立台湾大学)、タイ：SANGUANSUB Sunisa (カセサート大学)、BURANAPANICHPAN Sawai, SAUWASAK Teerapong (チェンマイ大学)、マレーシア：Maria Lourdes T LARDIZABAL, Wilson Vun Chiong WONG (マレーシアサバ大学)、インドネシア：Sri Rahayu (ガジャマダ大学)

同定については、外部形態によってソートした後、一部の標本の同定を後藤秀章(森林総合研究所)および Roger A. Beaver (元チェンマイ大学)に依頼した。

mtDNA の全シーケンスを使った AB の系統関係の解析 (未発表)

国立台湾大学実験林 Wu Li-Wei 博士 (現在、DongHai University) との共同研究として、国立台湾大学実験林の実験室で行った。DNA 抽出、配列決定、ミトコンドリア遺伝子領域の定義の手順は、Chen et al., (2018) に従った。

割材して寄主木から採集した生存個体を、捕獲後 99%エタノールに入れて保存したものを実験に供した。分子プロセスの簡単な説明は次のとおりである。アルコールを乾燥させたのち、個体ごとにすりつぶし、フェノールクロロホルムイソアミルで DNA を抽出して乾燥して保存した。サンプルの品質に基づいて 15 μ L または 30 μ L の調整した Covaris S220 超音波装置 (Covaris, Inc., Woburn, MA) を使用して、大きな DNA フラグメント (1kb 以上) を含む断片にサンプルを剪断した。NGS ライブラリは、NuGEN Ovation Ultralow Library System (NuGEN Technologies, カリフォルニア州サンカルロス) を使用して行った。外注により、MiSeq により次世代シーケンスを行った。

CLC Genomics Workbench 9 (CLC bio, Aarhus, Denmark) を使い、ミトゲノミクスのリファレンスと比較することにより、NGS リードの低品質領域 (Q20 未満) をトリミングし、ターゲットリードをフィルターで除外した。マッピングされたリードは、CLC Genomics Workbench と megahit を使用して 97% の配列類似性内でアセンブルした (Li et al., 2015)。組み立てられたコンセンサス「contig」は、平均 5 を超えるカバレッジで維持され、これらのシーケンスを組み合わせでターゲット遺伝子を生成しました。各シーケンスは、ソフトウェア Sequencher 4.10 (GeneCode, Boston, USA) を使用して、手作業により編集、チェック、および修正を行った。

ミトコンドリア遺伝子とその注釈は、MITOS2 の予測に基づいて行った (Bernt et al., 2013)。新たに取得したすべての配列は GenBank に登録した (論文がアクセプトされた時点でアクセッション番号が付与され公開される予定)。

MEGA7 (Kumar et al., 2016) に実装されている MUSCLE (Edgar, 2004) を使用して遺伝子を個別にアラインメントした。13 個の PCG はアミノ酸の類似性に従って整列し、22 個の tRNA と 5 個の rRNA の配列は直接整列されました。次に、整列されたすべての遺伝子を連結してマトリックス化した。

系統発生関係を再構築するためのデータ分割および置換モデルの最適なスキームを評価するために、PartitionFinder 2.1.1 (Lanfear et al., 2017) を使って、ミトコンドリア PCG、tRNA、rrnL、および rrnS の 3 つのコードン位置の事前設定を行った。異なる以前の設定が推定されるトポロジーを変更する可能性を回避するために、遺伝子領域 (16 の以前のユニット：13 の PCG、rrnL、rrnS、および tRNA) およびすべての領域 (63 の以前のユニット：39 のコードン位置 PCG、rrnL、rrnS、22 tRNA) を推測し、それらの系統発生的関係を比較した。

サンプリングされたすべての分類群 (n = 264) を使用した。

MrBayes 3.2 によりベイズ推定 (BI) を行った (Ronquist et al., 2012)。各 BI 分析は 8 つのチェーンで実行され、1,000 万世代にわたって実行されました。サンプリングされたツリーの最初の 25% は棄却、残りのツリーは事後確率の値を表すために生成されました。

最尤法 (ML) による系統樹の作成には、RAXML Pthreads ベースの SSE3 バージョン 8.4.2 を使用した (Ott et al., 2007; Stamatakis, 2006)。最適なスキームが実装され、各パーティションに GTRGAMMA モデルが使用されました。ノードのサポートは、1000 回のブートストラップにパフォーマンス向上のために 10 回の検索を追加して評価した (Ott et al., 2007)。

AB 萎凋病の発生リスクに関係した昆虫の性質の系統的制約性の解明

- ・ 攻撃性 (健全な樹木に加害する性質) の評価 (Peng et al., 2022)

キクイムシ類の健全な樹木に加害する性質を評価するため、ベイトとしてコナラ丸太 (秩父・千葉・愛知)、シラカバとケヤマハンノキを伐倒した木の樹幹 (北海道) を使って、評価を行った。設置後、定期的に回収して、割材によりキクイムシ類を採集し、99%エタノールに液浸し、一部は DNA 解析に供した。コナラ丸太ではベイトを設置したシーズンのみ 1 ヶ月間隔で調査をおこなった。シラカバとケヤマハンノキでは、3 年間、1 年に 1 度の調査をおこなった。それぞれの種が採集された調査日からベイト設置 (伐倒) からの経過時間を求め、個体数の割合で重み付けすることによって、それぞれの種が寄生する寄主の新鮮度のニッチを評価した。

・木の太さに対する選好性の評価（未発表）

タイのチェンマイ大学高地農業研究所では、12 目からそれぞれ樹木 1 種を選び、3 ヶ月に 1 度、ベイトとして太枝を設置して 2 週間野外に設置したのち、割材によって寄生するキクイムシ類を採集した。採集時には、寄生部位の太さを計測して記録した。国立台湾大学実験林の溪頭営林区では、同様に 16 目からそれぞれ樹木 1 種を選び、2 ヶ月に 1 度の間隔で同様の調査をおこなった。北海道では、16 目からそれぞれ樹木 1 種を選び、伐倒してベイトとした。秋に割材して、同様の調査をおこなった。

AB がもつアンプロシア菌の群集構造と AB 萎凋病の発生リスク

・サクキクイムシ *Xylosandrus crassiusculus* のマイカンギア内の菌類の群集構造 (Saragih et al., 2021)

顕微鏡下でフレーム滅菌鉗子を使用して雌成虫を解剖し、甲虫から孢子貯蔵器官 (mycangia) を取り出した。線滅菌した 2ml マイクロ遠心チューブに、個体ごとに孢子貯蔵器官と 170 で乾熱滅菌したセラミック製粉碎ボール (直径 3mm) を入れて、ビーズ粉碎機 (MicroSmash™MS-100、トミー精工、東京、日本) を使用して、孢子貯蔵器官を 4500 rpm で 135 秒間粉碎した。DNeasy UltraClean Microbial Kit (Qiagen Inc. Germantown, MD, USA) を使い DNA を抽出し、-20 で保存した。Kostovciket al., (2015) にしたがって、アンプリコン解析のための試料調整を行った。DNA の濃度は 20ng/μl に調整した。シーケンスは、外部委託により次世代シーケンサー MiSeq (イルミナ社) を使用して 2 × 300 塩基対を分析した。

環境要因が AB 萎凋病の発生リスクに及ぼす影響の解明

・ナラ枯れの病原菌 *Raffaelea quercivora* に対するインドネシアのブナ科樹木の反応 (未発表)

日本では 1990 年代から、カシノナガキクイムシが媒介する *Raffaelea quercivora* によってブナ科樹木が枯死するナラ枯れが問題となっている。被害量は 2010 年をピークに減少傾向にあるが、被害地は拡大を続けている。被害の発生が遅かった関東地方では、被害は増加している。カシノナガキクイムシと *Raffaelea quercivora* は、日本以外にも台湾・インドネシア・ベトナム・タイ・インドに分布しているが、ナラ枯れが発生しているのは日本のみである。この原因を明らかにするために、2008 年にインドネシアで採集した *Raffaelea quercivora* を、インドネシアのブナ科 8 種 (*Quercus pruinosa*, *Quercus induta*, *Lithocarpus javensis*, *Lithocarpus indutus*, *Lithocarpus hendersonianus*, *Lithocarpus sundaicus*, *Lithocarpus elegans*, *Castanopsis megacarpa*) に接種して、壊死部の広がりを既に公表されている日本での結果 (Kusuoto et al., 2015) と比較した。

・カエデの枝枯れ・枯死に関係する病原菌の探索 (Saragih et al., 2021)

東京大学田無演習林では、オオモミジが枝枯れから全身枯れに移行する被害が発生した。枝枯れ症状初期には養菌性キクイムシの寄生が認められた。そのうちのナンヨウキクイムシは世界各地で随伴する *Fusarium euwallaceae* により枝枯れや樹木の枯死の被害を引き起こしている。アメリカ合衆国カリフォルニア州では、カエデ類も枯死している。日本では、奄美諸島や小笠原諸島でマンゴーの枝枯れを引き起こしているが、カエデ類の被害は報告されていなかった。また、ヨシブエナガキクイムシは、随伴する *Raffaelea cyclorhipidia* によりコナラの枯死を引き起こす。これら 2 種の糸状菌の他、枯死部から分離され、かつ病原菌として報告されている *Arthrrium phaeospermum* と *Epicoccum nigrum* の合計 4 種の糸状菌を、オオモミジの丸太 (5 個体から 3m の丸太を 1 本ずつ) と生きている幼木に摂取した。丸太接種は Kusumoto et al. (2015) に従い、2.7mm 径のドリルで 2cm の穴を開け、PDA 培地においていっしょに菌を培養した爪楊枝を穴にさしこむことにより摂取した。対照区として滅菌した爪楊枝を使った。4 種の菌と対照区について、それぞれの丸太に 15 点ずつ摂取した。2 週間後に接種点の木口面を切断して、壊死変色の広がりを調べた。生きている幼木への接種実験は、樹高約 2.5m のオオモミジ 10 個体を用いて行った。使用した菌は丸太への摂取で、壊死反応が比較的大きかった *F. euwallaceae* と *R. cyclorhipidia* を用いた。丸太摂取と同様の方法で菌を培養した爪楊枝の先端部を 5mm 接種した。1 個体から 3 本の枝を選び、2 種の菌と対照区として滅菌した爪楊枝のみを接種した。接種後は 1 週間間隔で枝枯れ症状をチェックした。接種後 13 ヶ月後に、接種した枝を基部から切り取り、0.5%酸性フクシン溶液に 10 時間以上水差しにして染色したのち、接種点の木口断面を顕微鏡観察して染色されていない範囲を計測した。

4. 研究成果

mtDNA の全シーケンスを使った AB の系統関係の解析 (未発表)

ミトコンドリアのメタゲノム解析により得られた系統樹の結果は、キクイムシのノードでの支持が高いことを示しており、ミトゲノム配列が、個体サイズが小さいため DNA 量が少なく、昆虫のグループの中でもっとも多様性の高いグループを取り扱ううえで優れた分子マーカーであることを示している。また、ミトコンドリア遺伝子の数が少ないゾウムシの系統発生を推測し、トポロジーとノードのサポートは非常に良好であった。今後、本研究で開発されたミトゲノムシーケンスの手法は、キクイムシの種のグルーピングを行うために非常に有用であることを示している。

AB 萎凋病の発生リスクに関係した昆虫の性質の系統的制約性の解明

・攻撃性（健全な樹木に加害する性質）の評価（Peng et al., 2022）

北海道でシラカンバとケヤマハンノキに寄生するキクイムシ類の新鮮度に対する選好性を評価した結果、サクキクイムシやハンノキキクイムシ、ダイミョウキクイムシが新鮮な材を選好したが、これらの中では、ダイミョウ>サク>ハンノキ>の順で新鮮なものを先行する度合いが強かった。実際に、サクやハンノキは、もともとは分布していなかったアメリカやヨーロッパで樹木を枯らす被害を引き起こしており、本研究で用いた方法がキクイムシによる萎凋病のリスク評価に有用であることを示している。

同様の方法で、コナラ丸太で行った実験では、セイリョウリキクイムシ>カシノナガキクイムシ>ヨシカワキクイムシの順に新鮮な材を選好した（未発表）。日本でナラ枯れ被害を引き起こしているカシノナガキクイムシと同等かそれ以上に新鮮度の高い寄主を好む種が存在していることが示された。

・木の太さに対する選好性の評価（未発表）

キクイムシ類には、種により寄主木のサイズ（太さ）に対する選好性の差が認められた。太い部位を好む種ほど樹木枯死を引き起こすリスクが高いものと考えられた。

AB がもつアンブロシア菌の群集構造と AB 萎凋病の発生リスク

・サクキクイムシ *Xylosandrus crassiusculus* のマイカンギア内の菌類の群集構造（Saragih et al., 2021）

サクキクイムシのマイカンギア内の菌類の群集構造は、季節により大きな差が認められた。とくに、主要共生菌であるの割合が、季節により大きく変動した。病原菌となる菌の量の季節変化が、樹木萎凋病の発生リスクの季節変化にも影響している可能性が考えられた。

環境要因が AB 萎凋病の発生リスクに及ぼす影響の解明

・ナラ枯れの病原菌 *Raffaelea quercivora* に対するインドネシアのブナ科樹木の反応（未発表）

実験は、ガジャマダ大学の Sri Rahayu と共同で行った。*Raffaelea quercivora* 菌接種による変色域の大きさには、インドネシア産のブナ科樹種の間でも樹種間差が認められた。しかし、変色域の大きさはいずれの菌株も対照区と有意差がなく、菌株間差もみられなかった。また、菌株と樹種の交互作用もなかった。これらの結果から、インドネシア産の *Raffaelea quercivora* は、実験に供したインドネシア産のブナ科樹種に対して明瞭な病原性をもたないものと結論された。本研究で用いたのと同じ菌株 IP95-1 は、Kusumoto et al. (2015) において日本産のブナ科樹種の多くに対して、対照よりも大きい変色を生じさせていた。したがって、アジア諸国でカシノナガキクイムシと病原菌の *Raffaelea quercivora* が存在するのにも関わらず日本でのみナラ枯れが発生している原因は、環境要因を含めた上での樹木の *Raffaelea quercivora* に対する感受性が関係しているものと考えられた。

・カエデの枝枯れ・枯死に関係する病原菌の探索（Saragih et al., 2021）

4種の糸状菌をオオモミジの丸太へ摂取した実験の結果、*F. euwallaceae* と *R. cyclorhipidia* による反応域が対照区よりも有意に大きかった。しかし、これらをオオモミジの幼木の枝に摂取したところ、通水障害域は、対照区と有意差が認められなかった。この結果は、キクイムシが媒介する樹木萎凋病における菌 - 樹木の感受性が、動的なものであることを示している。すなわち、植物の感受性には環境要因や樹木の健全度が影響していることを示唆している。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 11件 / うち国際共著 9件 / うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Stouthamer Richard, Rugman-Jones Paul, Thu Pham Q., Eskalen Akif, Thibault Tim, Hulcr Jiri, Wang Liang-Jong, Jordal Bjarte H., Chen Chi-Yu, Cooperband Miriam, Lin Ching-Shan, Kamata Naoto, Lu Sheng-Shan, Masuya Hayato, Mendel Zvi, Rabaglia Robert, Sanguansub Sunisa, Shih Hsin-Hui, Sittichaya Wisut, Zong Shixiang	4. 巻 19
2. 論文標題 Tracing the origin of a cryptic invader: phylogeography of the <i>Euwallacea fornicatus</i> (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) species complex	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Agricultural and Forest Entomology	6. 最初と最後の頁 366 ~ 375
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/afe.12215	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Chandratilake G. G. T., Tanaka Nobuaki, Kamata Naoto	4. 巻 10
2. 論文標題 Whole tree sap flux in <i>Quercus serrata</i> trees after three levels of partial sapwood removal to simulate Japanese oak wilt	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Ecohydrology	6. 最初と最後の頁 e1797 ~ e1797
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/eco.1797	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Sanguansub S, Buranapanichpan S, Saowaphak T, Beaver RA, Kamata N	4. 巻 62
2. 論文標題 List of wood-boring beetles (Coleoptera: Bostrichidae, Curculionidae; Platypodinae, and Scolytinae) captured by ethanol-baited traps in a lower montane forest in northern Thailand	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 演習林 (東大)	6. 最初と最後の頁 15 ~ 59
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 井上淳・澤田晴雄・佐藤貴紀・村瀬一隆・鴨田重裕・松井理生・鎌田直人	4. 巻 68
2. 論文標題 暖温帯二次林におけるコナラのナラ枯れ実態 - 愛知県瀬戸市と静岡県南伊豆町の比較 -	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 中部森林研究	6. 最初と最後の頁 4k ~ 50
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 澤田晴雄・辻良子・渡邊良広・千井野聡・井上広喜・辻和明・小林徹行・鎌田直人	4. 巻 68
2. 論文標題 伊豆半島南部暖温帯二次林におけるスダジイのナラ枯れ実態	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 中部森林研究	6. 最初と最後の頁 43～46
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kamata Naoto, Sanguansub Sunisa, Beaver Roger A., Saito Toshihiro, Hirao Toshihide	4. 巻 25
2. 論文標題 Investigating the factors influencing trap capture of bark and ambrosia beetles using long-term trapping data in a cool temperate forest in central Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 163～173
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2020.1762288	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Sanguansub Sunisa, Buranapanichpan Sawai, Beaver Roger A, Saowaphak Teerapong, Tanaka Nobuaki, Kamata Naoto	4. 巻 25
2. 論文標題 Influence of seasonality and climate on captures of wood-boring Coleoptera (Bostrichidae and Curculionidae (Scolytinae and Platypodinae)) using ethanol-baited traps in a seasonal tropical forest of northern Thailand	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 223～231
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2020.1786897	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Saragih Syaiful Amri, Takemoto Shuhei, Kusumoto Dai, Kamata Naoto	4. 巻 84
2. 論文標題 Fungal diversity in the mycangium of an ambrosia beetle <i>Xylosandrus crassiusculus</i> (Coleoptera: Curculionidae) in Japan during their late dispersal season	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Symbiosis	6. 最初と最後の頁 111～118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13199-021-00762-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Gugliuzzo A, Biedermann PHW., Carrillo D, Castrillo LA., Egonyu JP., Gallego D, Haddi K, Hulcr J, Jactel H, Kajimura H, Kamata N, Meurisse N, Li Y, Oliver JB., Ranger CM., Rassati D, Stelinski LL., Sutherland R, Tropea GGi, Wright MG., Biondi A	4. 巻 94
2. 論文標題 Recent advances toward the sustainable management of invasive <i>Xylosandrus ambrosia</i> beetles	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Pest Science	6. 最初と最後の頁 615 ~ 637
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10340-021-01382-3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Saragih Syaiful Amri, Kusumoto Dai, Takemoto Shuhei, Torii Masato, Kamata Naoto	4. 巻 105
2. 論文標題 Virulence of Fungi Isolated from Ambrosia Beetles to <i>Acer amoenum</i> Branches	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Disease	6. 最初と最後の頁 3087 ~ 3091
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1094/PDIS-11-20-2543-RE	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Peng Yong, Buranapanichpan Anut, Kamata Naoto	4. 巻 13
2. 論文標題 Succession of Ambrosia Beetles Colonizing the Logs of Fallen Alder and Birch Trees	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Insects	6. 最初と最後の頁 223 ~ 223
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/insects13030223	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計12件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 10件)

1. 発表者名 Maria Lourdes LARDIZABAL, Naoto KAMATA, Stephany SELVISTER
2. 発表標題 Bark and Ambrosia Beetle Composition in Logs of Various Tree Species at Long Mio, Sabah
3. 学会等名 NTU ? UTokyo Joint Workshop on Long-term Monitoring and Data Analysis for Ecosystem Services in Asian University Forests (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Syaiful Amri SARAGIH, Masato TORII, Shuhei TAKEMOTO, Naoto KAMATA
2. 発表標題 Trap captures of ambrosia and bark beetles in relation to maple tree weakening
3. 学会等名 The 8th Symposium of Asian University Forest Consortium (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Naoto KAMATA
2. 発表標題 Long-term forest insect research using litter traps: treasures in litter
3. 学会等名 The 8th Symposium of Asian University Forest Consortium (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Maria Lourdes LARDIZABAL, Anastasia RASIAH, Naoto KAMATA, Wilson WONG
2. 発表標題 Species composition of bank and ambrosia beetles in three land use types at Long Mio, Sipitang, Sabah
3. 学会等名 The 8th Symposium of Asian University Forest Consortium (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yong PENG, Lihua TU, Naoto KAMATA
2. 発表標題 Influence of bark moisture content on colonization of ambrosia beetles on <i>Alnus hirsuta</i>
3. 学会等名 日本生態学会第65回大会
4. 発表年 2017年～2018年

1. 発表者名 Syaiful SARAGIH, Suhei Takemoto, Yoko Hisamoto, Masanori Fujii, Hiroki Sato, Naoto Kamata
2. 発表標題 Branch dieback of maples and related ambrosia beetles
3. 学会等名 第129回日本森林学会
4. 発表年 2017年～2018年

1. 発表者名 Teerapong SAOWAPHAK, Sunisa SANGUANSUB, Sawai BURANAPANICHPAN, Naoto KAMATA
2. 発表標題 Influence of host tree phylogeny on ambrosia and bark beetle assemblage in a tropical seasonal forest at Doi Suthep-Pui National Park, northern Thailand
3. 学会等名 JSPS Core-to-Core Program "International Symposium on Analysis of long-term monitoring data in Asian forests: towards further understanding of environmental changes and ecosystem responses" (国際学会)
4. 発表年 2017年～2018年

1. 発表者名 Sunisa SANGUANSUB, Sawai BURANAPANICHPAN, Teerapong SAOWAPHAK, Naoto KAMATA
2. 発表標題 Bark and ambrosia beetle assemblage monitored by ethanol baited traps in a tropical seasonal forest at Doi Suthep-Pui National Park, northern Thailand
3. 学会等名 JSPS Core-to-Core Program "International Symposium on Analysis of long-term monitoring data in Asian forests: towards further understanding of environmental changes and ecosystem responses" (国際学会)
4. 発表年 2017年～2018年

1. 発表者名 Bounsang CHOUANGTHAVY, Sunisa SANGUANSUB, Naoto KAMATA
2. 発表標題 A role of a woodland in an agricultural landscape on diversity of beetles (Class: Insecta, Order: Coleoptera) in central Thailand
3. 学会等名 JSPS Core-to-Core Program "International Symposium on Analysis of long-term monitoring data in Asian forests: towards further understanding of environmental changes and ecosystem responses" (国際学会)
4. 発表年 2017年～2018年

1. 発表者名 Naoto Kamata
2. 発表標題 Forest decline by fungus-ambrosia beetle complexes
3. 学会等名 22nd International Forestry and Environment Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年～2018年

1. 発表者名 Kamata N
2. 発表標題 Why does the Japanese oak wilt occur only in Japan?
3. 学会等名 International Congress of Entomology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Kamata N
2. 発表標題 Ambrosia beetles as new threats to forests in the world: Introduction of my researches in Japan and Asian countries
3. 学会等名 JSPS Core-to-Core Program "International Workshop on Long-term Monitoring and Data Analysis of Forest Resources and Environment" (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	楠本 大 (Kusumoto Dai) (80540608)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・講師 (12601)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	竹本 周平 (Takemoto Shuhei) (90724724)	東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・助教 (12601)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	升屋 勇人 (Masuya Hayato) (70391183)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・森林総合研究所 (82105)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関