

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 20 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：2011～2015

課題番号：23255011

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国際的なリスク評価に必要な基礎データの収集

研究課題名(英文) Basic study on international risk assessment of tree wilt vectored by ambrosia beetles

研究代表者

鎌田 直人 (KAMATA, NAOTO)

東京大学・農学生命科学研究科・教授

研究者番号：90303255

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 36,600,000円

研究成果の概要(和文)：誘引剤としてエタノールを使ったトラップでは、高緯度ほど捕獲種数が少なく、群集の季節変動は大きいが年変動は安定的だった。餌木では、高緯度ほど樹種間での養菌性昆虫群集の類似度が低かった。これらの結果は、高緯度では樹木-養菌性昆虫間の共進化の歴史が短く、新たな侵入・定着のリスクが高いことが示唆された。カリフォルニア州で樹木萎凋病を媒介するナンヨウキクイムシ(以下、同種)は台湾・ベトナムが起源だった(共同研究)。日本でもカエデ類の枝枯れから同種が採集されたが、同種より早く飛来する種が6種確認された。これらは樹木萎凋病の媒介者としてリスクの高い種と考えられた。

研究成果の概要(英文)：In high latitudinal area, the number of species belonging to ambrosia and bark beetles that were captured by ethanol-baited traps tended to be smaller, and fluctuation of the community was greater seasonally but smaller annually. Community similarity between host plants tended to be low with latitude. These results indicate that time of coevolution between plants and the beetles was shorter in high latitudinal area. These results indicate that in high latitudinal area history of coevolution between plants and ambrosia and bark beetles is short. Therefore, risks of colonization of new species are high in high latitudinal area. *Euwallacea fornicates* in USA, which causes tree decline was proved to have been introduced from Taiwan and Vietnam. The species also causes tree decline in maples in Japan. However, 6 species other than *E. fornicates* were found to attack earlier than *E. fornicates*. These are also thought to be high-risk species of vectors of tree wilting disease.

研究分野：森林今中学

キーワード：キクイムシ 共生菌 樹木萎凋病 発生リスク 群集 共進化

1. 研究開始当初の背景

アンブロシアキクイムシは、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。

【国内・国外の研究動向位置づけ】アンブロシアキクイムシ (ambrosia beetle; 以下 AB) が健全な樹木に寄生してその共生菌によって枯死する AB 萎凋病が、近年世界各地で顕在化している。Raffaelea 属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。1980 年代後半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 (4, 7)。その後、韓国のモンゴリナラ (Korean Oak Wilt; KOW) (1)、USA ではクスノキ科の Redbay (*Persea borbonia*) やアボガド (Laurel Wilt; LW) (8)、ベトナムのアカシア (*Acacia* spp.) (AW) (PhanQuanThu 私信) で、相次いで AB 萎凋病が発見された。LW の媒介昆虫ハギキクイムシは USA では外来種であるため、USA のアボガドなどは病原菌と共進化の歴史がなく、感受性が高いことが原因と推測されている (8)。また、媒介昆虫も自生地に比べより攻撃的に変化していると推察されている。しかし、これらは科学的に証明されていない。東南アジアでは、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 (5)。LW の媒介昆虫ハギキクイムシや AW のサクキクイムシも日本に分布するが、AB 萎凋病は発生していない。このように、在来種でも AB 萎凋病が起こる場合はきわめてまれである。本研究の目的は、世界のいくつかの AB 萎凋病を流行地と非流行地で比較し、AB 萎凋病の発生リスクを評価に必要な昆虫・菌・植物の 3 者関係の基礎データを収集するものである。

【着想に至った経緯】JOW の死亡率は樹種により異なることが知られ (5) その原因として、昆虫の選好性 (5) 病原菌に対する感受性 (9) 水分通道をになう辺材の割合 (5, 6) が考えられている。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 (投稿中)。この丸太検定法は、これまで困難だった AB 萎凋病の発症度の検定を、短期間に多量に行うことを可能とした点で、学術上きわめて画期的なものである。本科研では、この方法により、樹木種と *Raffaelea* 属菌との間の様々な組み合わせについて、AB 萎凋病の発症度 (compatibility) を行う。これまでの科研費研究で採集した世界各地のナラ菌の病原菌の菌株を保有しており、これらを実験に供試できる。JOW は、ミズナラ (死亡率約 40%) 以外の樹種では死亡率は概ね低く 10% 以下と考えられていた (5)。しかし、愛知県のコ

ナラで 20-30% (2)、八丈島ではスダジイで 50% に近い高い死亡率が報告されている (後藤秀章の観察による)。このように同一樹種でも地域によって大きく死亡率が異なる場合がある。代表者は、辺材率の違いが、死亡率や死亡にいたる経過が樹種間で異なる原因のひとつであることを示したが (5, 6) その後、同じ樹種の地域差にも辺材率が関係している可能性をコナラで最初に発見した (2)。本研究では、AB 萎凋病の発生との観点から、JOW のスダジイや LW、AW について、「樹木 - 菌の compatibility」と「辺材率」のふたつの要因が死亡率におよぼす影響を調べ、一般性を解明する。AB 萎凋病の発生地で、AB がより攻撃的に変化していると推測されているが、これまで科学的に証明されていなかった。鎌田の大学院生 Sunisa Sanguansuab は、餌木の伐採時期と曝露時期を人工的に組み合わせた実験により、多数の AB 種の鮮度選好性や競争力の強さを科学的に評価する手法を開発した (10)。この実験を海外でも行えば、昆虫種の性質から AB 萎凋病のリスクを評価できるものと考えた。

2. 研究の目的

植物 - 昆虫 (AB) の関係

AB 萎凋病の発生地と未発生地で、AB の種ごとに昆虫の攻撃性 (発生時期・鮮度選好性・種間競争の強さ) と樹種選好性を明らかにする。

昆虫 (AB) - 菌 (*Raffaelea* 属菌) の関係 :

昆虫と菌の種間の対応関係を明らかにする。

昆虫の種内の地理的系統関係と、*Raffaelea* 属菌の種間・地域間の系統関係を明らかにし、両者の関係を明らかにする

植物 - 菌 (*Raffaelea* 属菌) の関係 :

丸太検定法で、「樹木 - 菌の compatibility」を、植物の種類、菌の系統・産地別に明らかにする。

また compatibility が植物と菌でそれぞれ独立に決まっているのか、両者の組み合わせによっても変わるのか (交互作用) を明らかにする

辺材率 - 死亡率について、樹種間差、同一樹種内の地域間差を明らかにする

総合考察

植物 - 菌 - 昆虫の三者関係から、AB 萎凋病のリスク評価モデルの検討を行う。

3. 研究の方法

植物 - 昆虫 (AB) の関係

攻撃性：金網で覆った餌木丸太を、金網から出す時期を調整することで、伐採時期と曝露時期・曝露期間を組み合わせ、丸太を解剖して寄生した AB 相を調べ、種ごとの攻撃性 (発生時期・鮮度選好性・種間競争の強さ) を調べる。

樹種選好性：餌木の樹種を変えて樹種選好性を調べる。また、上記以外に、インドネシ

ア、マレーシア、インドを加え、自然倒木に寄生した AB 相を調べ、樹種と AB 種と対応関係を調べる。

昆虫 (AB) - 菌 (Raffaelea 属菌) の関係
種間対応関係：上記の採集の際に、虫体、坑道表面、材の変色部から菌を分離培養し、同定を行い、昆虫種との対応関係を明らかにする。

近縁関係：昆虫の種内の地理的系統関係と、Rallaerea 属菌の種間・地域間の系統関係を DNA 多型解析によって調べ、両者の関係を解析する。

植物 - 菌 (Raffaelea 属菌) の関係

丸太検定法：約 1 m に玉切り下丸太の中央部に、ふすま培地で培養した菌を爪楊枝で接種し 25 の恒温槽 (本科研費：備品費) に置いた後、解剖して壊死変色部の鉛直方向の長さを測定する。compatibility が植物と菌でそれぞれ独立に決まっているのか、両者の組み合わせによっても変わるのか (交互作用) を明らかにする。

辺材率：井上ら (2011) の方法にしたがい、伐採後の切り株にスケールを置いて撮影した写真、あるいは、2 方向で抜いた成長錘から、直径 - 辺材率を共分散分析により解析する。辺材率と死亡率の関係について、樹種間差、同一樹種内の地域間差を解析する。

4. 研究成果

植物 - 昆虫の関係

埼玉県秩父の冷温帯落葉広葉樹林帯においては、植物の系統距離とアンブロシアキクイムシ、樹皮下キクイムシ群集の類似度には負の関係が認められ、傾きは樹皮下キクイムシの方が大きかった (Watanabe et al. 2014)。この結果は、樹皮下キクイムシが植物組織そのものを食べるのに対し、アンブロシアキクイムシは植物に寄生する菌を餌とすることが原因と考えられた。一方で、同じ実験デザインでタイの熱帯季節林で調査を行った結果、AB、BB とともに群集の類似度は、秩父の結果よりも類似度が高く、植物の系統距離と創刊が認められなかった (未発表)。この結果は、植物群集と昆虫群集の共進化の歴史が、熱帯の方が長いことが原因ではないかと考えられた。高緯度地方では、空きニッチが多いことをしめしており、AB や BB の侵入定着のリスクが大きいものと考えられた。エタノールをベイトに使ったトラップによる結果では、高緯度地方ほど群集の季節変動は大きいのが年変動は小さいことが示された。

ナンヨウキクイムシ *Euwallacea fornicatus* は、DNA 解析の結果、tea shot boarer (TSB) と kuroshio shot boarer (KSB) という 2 種に分けるのが適切と考えられた (Stouthamer et al. 2017)。カリフォルニア州で多種の樹木の枯損を引き起こしているのは KSB の方であり、東アジアから東南アジアに分布している。日

本でも沖縄や奄美、小笠原でマンゴーの枝枯れを引き起こすことが報告されていたが、本研究によって、KSB が東京近郊でカエデ類の衰退に関係していることが明らかにされた。そして、KSB が加害する前に、数種の BB (*Hypothenemus eruditus*, *Hypothenemus expers*, *Hypothenemus birmanus*) や AB (*Microperus perparvus*, *Xyleborinus saxesenii*, 未同定種) が樹幹表面に飛来する。これらは、一次性が強いグループであるため、萎凋病の発生に注意を要する。

植物 - 菌 (Raffaelea 属菌) の関係

カシノナガキクイムシ - *Raffaelea quercivora* による死亡率を樹種間で比較すると、ミズナラが最も高くコナラがそれに次ぐ。しかし、摂取実験の結果では、ミズナラよりもコナラの方が壊死変色部の広がりが大きかった (Kusumoto et al. 2012, 2015)。その他の樹種については、壊死変色部の広がりや枯死率の関係に矛盾はみられなかった。これらの結果は、壊死変色反応の大きさは生死に影響を与えているものの、壊死変色反応の大きさ以外にも関係している要因があることを示している。一方で、AB は辺材部に行動を掘ることと、枯死の直接原因が辺材の水分通導阻害であることから、澤田らの一連の研究によって、辺材率が腰率に兼ね期していることが示唆されている。ミズナラとコナラの枯死率の差についても、辺材率が関係している可能性が示唆されている (鎌田 2013)。また、鎌田 (2013) は、カシノナガキクイムシが穿孔する際の樹液の滲出も重要な要因ではないかと推測している。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 19 件)

Stouthamer R, Rugman-Jones P, Thu PQ, Eskalen A, Thibault T, Hulcr J, Wang LJ, Jordal BH, Chen CY, Cooperband M, Lin CS, Kamata N, Lu SS, Masuya H, Mendel Z, Rabaglia R, Sanguansub S, Shih HH, Sittichaya W, Zong S (2017) Tracing the origin of a cryptic invader: phylogeography of the *Euwallacea fornicatus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) species complex. *Agricultural and Forest Entomology*: DOI: 10.1111/afe.12215

Chandratilake GGT, Tanaka N, Kamata N (2016) Whole-tree sap flux in *Quercus serrata* trees after three levels of partial sapwood removal to simulate Japanese oak wilt. *Ecophysiology*: DOI: 10.1002/eco.1797

Kusumoto D, Masuya H, Hirao T, Goto H,

Hamaguchi K, Chou WI, Suasa-ard W, Buranapanichpan S, Uraichuen S, Kern-asa O, Sanguansub S, Thu P Q, Kahono S, Julistiono H, Kamata N (2015) Comparison of Sapwood Discoloration in Fagaceae Trees After Inoculation with Isolates of *Raffaelea quercivora*, Cause of Mass Mortality of Japanese Oak Trees. *Plant Disease* 99: 225-230.

鎌田直人, 井口和信, サングアンサップ スニサ, テウィー マニラート (2014) クスサンに連年食害されたウダイカンバに寄生する穿孔虫類 : とくにハンノスジキクイムシの被害について. *森林防疫* 63: 198-202

Watanabe K, Murakami M, Hirao T, Kamata N (2014) Species diversity estimation of ambrosia and bark beetles in temperate mixed forests in Japan based on host phylogeny and specificity. *Ecological Research* 29: 299-307.

齋藤俊浩, 後藤秀章, 平尾聡秀, 鎌田直人 (2013) 1994-2003 年に秩父演習林の誘引トラップで捕獲されたキクイムシ類のリストの再検討. *演習林 (東大)* 53: 169-193.

藤井正典, 平尾聡秀, 鎌田直人 (2013) キクイムシ類に対する標本非破壊 DNA 抽出法の適用. *森林防疫* 62: 180-184.

澤田晴雄, 平尾聡秀, 鎌田直人 (2013) 東海地方の暖温帯二次林におけるカシノナガキクイムシ加害初期の穿入木の経年変化と空間分布. *森林防疫* 62: 90-95.

楠本大, 升屋勇人, 鎌田直人 (2013) ナラ枯れの病原菌 *Raffaelea quercivora* の病原力 新鮮丸太を使った菌株間差の検出 . *森林防疫* 62: 66-70.

小泉匡平, 鎌田直人, 小池孝良 (2013) ナラ枯れとカシノナガキクイムシ 北陸のナラ枯れ現場から . *北方林業* 65: 52-55.

鎌田直人, 後藤秀章, 楠本大, 濱口京子, 升屋勇人, 江崎功二郎, 平尾聡秀 (2013) ナラ枯れ流行の原因を探る旅 海外のカシナガとナラ菌 . *北方林業* 65: 56-60.

鎌田直人 (2013) ナラ枯れ流行の原因を探る. *J A T A F F ジャーナル* 1: 4-8.

Makoto K, Tani H, Kamata N (2013) High-resolution multispectral satellite image and a postfire ground survey reveal prefire beetle damage on snags in Southern Alaska. *Scandinavian Journal of Forest Research*: 1-5.

Kusumoto D, Masuya H, Hirao T, Goto H, Hamaguchi K, Chou WI, Suasa-ard W,

Buranapanichpan S, Uraichuen S, Kern-asa O, Sanguansub S, Thu P Q, Kahono S, Julistiono H, Kamata N (2013) Discoloration induced by *Raffaelea quercivora* isolates in *Quercus serrata* logs and its relation to phylogeny: a comparison among isolates with and without the Japanese oak wilt incidence including outside of Japan. *Journal of Forest Research* 19: 404-410.

鎌田直人, 後藤秀章, サングアンサップスニサ (2012) ナラ枯れ被害がアンプロシアキクイムシ類群集に与える影響 : 本州中央部においてコナラに寄生するアンプロシアキクイムシの群集構造解析からの予測. *昆虫と自然* 47: 16-19.

Sanguansub S, Goto H, Kamata N (2012) Guild structure of ambrosia beetles attacking a deciduous oak tree *Quercus serrata* in relation to wood oldness and seasonality in three locations in the Central Japan. *Entomological Science* 15: 42-55.

Makoto K, Kamata N, Kamibayashi N, Koike T, Tani H (2012) Bark-beetle-attacked trees produced more charcoal than unattacked trees during a forest fire on the Kenai Peninsula, Southern Alaska. *Scandinavian Journal of Forest Research* 27: 30-35.

Kusumoto D, Masuya H, Ohmura K, Kamata N (2012) Virulence of *Raffaelea quercivora* isolates inoculated into *Quercus serrata* logs and *Q. crispula* saplings. *Journal of Forest Research* 17: 393-396.

江崎功二郎, 鎌田直人 (2011) 本州日本海側におけるカシノナガキクイムシの第1世代虫の発生と性比. *森林防疫* 60: 108-112.

[学会発表](計13件)

Kamata N, Factors influencing the percentage of tree mortality by the Japanese oak wilt, IUFRO World Congress, 米国・ソルトレイクシティ, 2014/10/7

渡邊謙二・村上正志・平尾聡秀・鎌田直人, 植物の進化履歴が材食性昆虫の宿主特異性に与える影響, 第61回日本生態学会大会, 広島市, 2014/3/13

Kamata N, Human activity and forest biodiversity in Japan, Asia Woman Eco Science Forum 2013 (招待講演), 韓国・ソウル市, 2013/11/13

澤田晴雄・辻和明・辻良子・小林徹行・井上広喜・鴨田重裕・鎌田直人 東京大学生態学

文学研究所長期生態系プロットにおけるカシノナガキクイムシ加害初期の穿入木と枯死木の空間分布と経年変化, 第3回中部森林学会, 岐阜市, 2013/10/19

Kamata N, Long-term research plans of the University of Tokyo Forests, International symposium of East Asia University Forests: Value of the university forests and social contributions (招待講演), 韓国・ソウル市, 2013/10/7

Kamata N, Goto H, Hamaguchi K, Masuya H, Kusumoto D, Hirao T, Chou WI, Suasa-ard W, Buranapanichpan S, Uraichuen S, Kern-asa O, Sanguansub S, Thu P Q, Kahono S, Julistiono H, Why does the Japanese oak wilt occur only in Japan? IUFRO07.02.07 The impact of Climate Change to Forest Plant Protection" Yogyakarta, Indonesia, 2012/10/8

Kamata N, Sanguansub S, Goto H, A Trial to Evaluate a Potential Risk of Tree-killing Diseases by Raffaelea-Ambrosia Beetle Complex, XXIV International Congress of Entomology, Daegu, South Korea, 2012/8/23

Sanguansub S, Goto H, Kamata N, High risk ambrosia beetles species attacking living trees, 3rd meeting of IUFRO Working Unit 7.03.12 "Alien invasive species and international trade", 東京, 2012/6/11

Kamata N, Goto H, Hamaguchi K, Masuya H, Kusumoto D, Hirao T, Chou WI, Suasa-ard W, Buranapanichpan S, Uraichuen S, Kern-asa O, Sanguansub S, Thu P Q, Kahono S, Julistiono H, Why does the Japanese oak wilt not occur outside Japan?, 3rd meeting of IUFRO Working Unit 7.03.12 "Alien invasive species and international trade", 東京, 2012/6/11

澤田晴雄・鎌田直人, 東京大学生態水文学研究所長期生態系プロットにおけるカシノナガキクイムシ加害初期の穿入木と枯死木の空間分布と経年変化, 第123回日本森林学会大会, 宇都宮, 2012/3/28

鎌田直人・江崎功二郎・加藤賢隆, カシノナガキクイムシの寄主選択・穿孔数・枯死率に係る要因と樹種間差, 第1回中部森林学会大会, 金沢, 2011/10/22

Kamata N, Monitoring and management strategy of forest damage caused by biological agents, The 4th Symposium of Asia University Forests, Sitou, Taiwan, 2011/7/2

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計 0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鎌田 直人 (KAMATA NAOTO)
東京大学・農学生命科学研究科・教授
研究者番号: 90303255

(2) 研究分担者

楠本 大 (KUSUMOTO DAI)
東京大学・農学生命科学研究科・講師
研究者番号: 80540608

平尾 聡秀 (HIRAO TOSHIHIDE)
東京大学・農学生命科学研究科・講師
研究者番号: 90598210

升屋 勇人 (MASUYA HAYATO)
独立行政法人森林総合研究所・東北支所・
研究チーム長
研究者番号: 70391183

後藤 秀章 (GOTO HIDEAKI)
独立行政法人森林総合研究所・九州支所・
主任研究員
研究者番号: 10353682

濱口 京子 (HAMAGUCHI KEIKO)
独立行政法人森林総合研究所・関西支所・
主任研究員
研究者番号: 60343795

(3) 連携研究者
なし

(4)研究協力者

田中 延亮 (TANAKA NOBUAKI)
東京大学・農学生命科学研究科・助教

藤井 正典 (FUJII MASANORI)
東京大学・農学生命科学研究科・助教

大村 和也 (OOMURA KAZUYA)
東京大学・農学生命科学研究科・技術職員

斎藤 俊浩 (SAITO TOSHIHIRO)
東京大学・農学生命科学研究科・技術職員

澤田 晴雄 (SAWADA HARUO)
東京大学・農学生命科学研究科・技術職員

井口 和信 (IGUCHI KAZUNOBU)
東京大学・農学生命科学研究科・技術職員

江崎 功二郎 (ESAKI KOJIRO)
石川県白山自然保護センター・研究員

小池 孝良 (KOIKE TAKAYOSHI)
北海道大学・農学研究院・教授

谷 宏 (TANI HIROSHI)
北海道大学・農学研究院・准教授

小林 真 (KOBAYASHI MAKOTO)
北海道大学・北方フィールド科学センター・助教

Phan Quan Thu
ベトナム森林科学研究所・保護部・部長

Wiwat Suasa-ard
カセサート大学・農学部昆虫学科・准教授

Sopon Uraichuen
カセサート大学・農学部昆虫学科・助教

Oraphan Kern-asa
カセサート大学・農学部昆虫学科・講師

Sunisa Sanguansub
カセサート大学・農学部昆虫学科・講師

Tewee Maneerat
プリンス・ソンカラン大学・農学部昆虫学
科・講師

Roger Beaver
チェンマイ大学・理学部生物学科・元准教
授

Sawai Buranapanichpan
チェンマイ大学・農学部昆虫学科・准教授

Teerapong Saowaphak

チェンマイ大学・農学部環境科学学科・助
教授

Sri Rahayu
ガジヤマダ大学・森林学部森林生態学科・
助教

Vojetech Novotny
バブアニューギニア昆虫研究所・所長

Chi-yu Chen
国立中興大学・農学部・教授

Hsin-Hui Shih
台湾農務行政院林業研究所・六龜支所・研
究員)

Richard Stouthamer
カリフォルニア大学・リバーサイド校昆虫
学科・教授

Jiri Hulcr
フロリダ大学・昆虫学科・准教授