

平成 30 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26292080

研究課題名(和文) 侵略的外来線虫の分布拡大速度に及ぼす土着線虫と媒介昆虫密度の影響

研究課題名(英文) Effects of native nematode and insect vectors on the range expansion of invasive nematode

研究代表者

富樫 一巳 (Togashi, Katsumi)

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：30237060

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,200,000円

研究成果の概要(和文)：マツ材線虫病のシステムは外来の病原線虫，媒介昆虫，宿主によって構成され，大量のマツの枯死と媒介昆虫の大発生を引き起こす。病気の発生地域拡大の先端では病原線虫と在来の非病原線虫の雑種が生じ，浸透交雑によって病原線虫の適応的進化が起こると考えられた。媒介昆虫の大発生は昆虫の分散能力と繁殖能力を無関係にし，大発生によって病気の拡大速度は通常より早くなると考えられた。健全木が病気の流行に必要な最小密度を越えていても，媒介昆虫の成虫密度が低いと，流行が起こらないこと(Allee効果)が初めて実証され，立木密度と昆虫の成虫密度の制御によって，病気の流行を抑制できることが証明できた。

研究成果の概要(英文)：Pine wilt disease system is composed of an alien pathogenic nematode, the insect vector, and the pine host. The disease has been killing a lot of pine trees and causing the outbreak of insect vector. Hybridization between the pathogenic nematodes and native non-pathogenic nematodes occurred at the front of the disease incidence range, resulting in introgression hybridization which leads to adaptive evolution for the pathogenic nematode. The outbreak of insect vectors made the dispersal have no relation to the reproductive ability, leading to the expansion rate of disease incidence range more quickly than the pre-outbreak densities. It is predicted that low densities of the insect vector cannot induce the disease epidemic (Allee effect) even when the host trees are above a density under which the epidemics do not occur. The Allee effect was verified in the field, suggesting that controlling the host tree density and vector density may inhibit the disease epidemics.

研究分野：森林動物学

キーワード：森林科学 侵入生物 マツ材線虫病 マツノザイセンチュウ ニセマツノザイセンチュウ マツノマダラカミキリ カラフトヒゲナガカミキリ Allee効果

1. 研究開始当初の背景

マツ材線虫病は北米由来の伝染病である。本病の大流行が東アジア、ポルトガル、スペインで起こり、大量のマツが枯れている。この病気はマツノザイセンチュウの感染によって起こり、マツノマダラカミキリなどの *Monochamus* 属の昆虫によって伝播される。

元々、ユーラシア大陸には非病原性のニセマツノザイセンチュウ（以後、非病原線虫と略記）が広く分布し、マツ-線虫-媒介昆虫の安定した系を構成していた。ところが、マツノザイセンチュウ（以後、病原線虫と略記）の侵入定着後、本病の流行地域は拡大している。本病の未発生地では非病原線虫だけが検出されるが、流行地では非病原線虫は病原線虫に置換される(図1)(Cheng *et al.* 2009)。つまり、流行地域の拡大速度は病原線虫の毒性と分散

(媒介昆虫の飛翔)とマツの感受性レベルだけでなく、2種線虫の種間競争も関係すると考えられる。

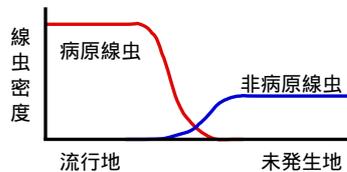


図1. 材線虫病流行地の最先端における2種線虫の空間分布の概念図

私たちの近年の研究によって、線虫の種間競争は本病流行地の拡大速度に大きく関係することが示された。例えば、1) 冷涼地で病原線虫を接種してマツが枯れても、それから脱出した媒介昆虫は非病原線虫しか保持しない場合があること (Jikumaru & Togashi 2008), 2) 2種線虫の分離株間では、雑種崩壊する組合せと雑種由来個体群が確立する組合せがあること (Taga *et al.* 2011), 3) 雑種崩壊する分離株を用いた接種実験では、非病原線虫が病原線虫による発病を抑制し、抑制は頻度依存的であること、つまり繁殖干渉による種間競争の重要性 (Liao *et al.* 2014) が分かってきた。また、台湾産のマツノマダラカミキリは幼虫密度に依存的して幼虫の休眠率が変化し (Togashi 2017), 成虫の飛翔形質も密度依存的に変化することが示唆された。流行地域から未感染地域に移行するにつれて、媒介昆虫密度が低くなる。そのため、Takasu *et al.* (2000) が飛翔距離の一つの頻度分布を用いて推定した拡大速度より実際の速度は、媒介昆虫密度を通してもっと動的に変化すると考えられる。

このように、マツ材線虫病の場合、宿主の密度と抵抗性(感受性)の程度、病原線虫の毒性、媒介昆虫密度、病原線虫と非病原線虫の種間競争が、流行の規模と感染地域拡大速度に関係すると考えられ、4者系のパラメータは、伝染病の流行域の中心から未発生域までの流行の程度に依存して変化すると考えられる。しかしながら、その解明のために野外調査に基づくパターン検出、パターンの実

験的解析とモデルによる解析はこれまで行われてこなかった。

2. 研究の目的

近年、人間と物資の短時間の大量移動によって、生物が大陸を越えて移動し、新しい生態系に定着してその生態系を破壊することが頻繁に起こるようになった。そのため、侵入生物の問題は現代の世界的課題である。

生物の侵入過程では侵入種が土着の近縁種を急速に置換することがある。これまでは、資源競争によって種の置換が起こると考えられていたが、繁殖干渉による種間競争がより重要であるという認識が高まり始めた (Gröning & Hochkirch 2008)。ただ、それらの研究は世代の重なりのない種または特定の季節に繁殖する種の調査や実験の結果であるのに、数理モデルは世代の重なりを仮定していた。このため、理論的予測を直接的検証ができず、パラメータの推定も出来ていない。これに対して、線虫は数理モデルの仮定を満たしていることから、繁殖干渉による種間競争のモデル実験系となるだけでなく、侵入生物の生態学的理論をさらに緻密なものに発展させ、侵入生物の駆除に新しい視点を与えることが期待できる。

さらに、マツ材線虫病の場合、2種線虫の種間競争は雑種崩壊の有無に依存して大きく異なるだけでなく、その種間競争はマツの抵抗性の強さとの相互作用を伴って発病過程を変化させると考えられる。このようなダイナミックな系では、ある種の個体群内の形質の小さな変化が系全体の挙動(本研究の場合、感染地域の拡大速度)に大きく影響すると考えられる。本研究では、感染地の拡大速度に及ぼす2種線虫の種間競争と媒介昆虫の密度の影響を野外調査と実験によって解明する。一方、これまでのデータと本研究で得られたデータを用いて、拡大速度に及ぼすそれらの効果をシミュレーションモデルによって評価し、材線虫病の新防除戦略形成に寄与する。

3. 研究の方法

(1) 病気の流行程度、病原線虫の分散と毒性、2種線虫の種間競争の関係：長野県松本市から塩尻市にかけて、マツ材線虫病の先端地は5 km/年の速度で広がった。そこで、マツ材線虫病の流行地域から未発生地域までの間に、病気の激害地A、発生継続地のB、発生先端地C、未発生地Dのアカマツ林に調査区(30m x 30m)を設け、1林分あたり5粘着スクリーントラップ(ST)を5月末から10月上旬まで設置した。また、アカマツ新鮮丸太を設置して媒介昆虫を捕獲した。このようにして、2015年から2017年まで、林内の媒介昆虫成虫の種と密度を調べ、発病木数を記録した。捕獲成虫の一部と枯死木から線虫を分離し、核rDNAとmtCOIの解析によって2種線虫の雑種個体の出現を調べた。さらに、分離された線

虫を培養して、1.5年生の852本のクロマツ苗木に5,000頭ずつ接種して、その毒性を評価した。接種は2016年と2017年に行った。

(2) 繁殖干渉による2種線虫の種間競争：繁殖干渉による2種線虫の種間競争の特性を明らかにするために、マツノザイセンチュウ分離株T-4とニセマツノザイセンチュウ分離株Srfの合計数を50頭に保ちながら、2種の個体数比を10:0, 9:1, 7:3, 5:5, 3:7, 1:9, 0:10となるように、シャーレ内の*B. cinerea*の菌叢に接種した。繰り返し数は3である。接種の7日後に培地から4.33%のサンプルをとり、新しい*B. cinerea*菌叢のあるシャーレに移した。残りの培地とシャーレの内壁から線虫を分離し、その個体数を調べた。さらに、各シャーレの36頭(幼虫と雄成虫)の各個体のrDNAの型を調べた。その後7日おきに接種の35日後まで、線虫個体群の一部を新しい菌叢に移しながら、この調査を続けた。

(3) 雑種崩壊しない2種線虫の同時接種が発病に及ぼす影響：2種の線虫が枯死木内で交雑するかどうかを明らかにするために、雑種崩壊しない2種線虫の分離株の4組合せについて、各種2,500頭ずつ(合計5,000頭)を3年生クロマツに接種した。枯死後、木から線虫を分離し、幼虫と雄成虫を合わせて90~100頭のrDNAの遺伝子型を個別別に調べた。

(4) 1林分の病気流行の年次的変化とマツノマダラカミキリ成虫の線虫伝播能力およびAlle効果：暖地ではマツ材線虫病によるマツ林の崩壊は早い。山口県萩市(旧田万川町)のアカマツ林分(初期生存木数100)にSTを設置し、成虫密度を調べた。さらに、林分から毎年5枯死木を採取し、発生したマツノマダラカミキリ成虫の体重、産卵前期間、後翅面積、翼加重、卵巣小管数を調べた。

マツ材線虫病の流行において、Yoshimura *et al.* (1999)は、媒介昆虫の密度にAlle効果があることを予測した。そこで、山口県宇部市の2林分の7年間の成虫密度と健全木密度の関係を使って、その検証を試みた。

(5) 幼虫密度と成虫の分散能力・繁殖能力の関係：幼虫密度と成虫の分散能力・繁殖能力の関係を実験的に明らかにするために、2016年6月にクロマツ12本を断幹し、根元を剥皮して網室で覆った。7月に既交尾のマツノマダラカミキリ雌成虫12頭を網室内に放し、1週間産卵させ、成虫を除去してから、産卵痕密度を調べた。2017年に木から脱出した成虫の体重を測定し、雄と一緒に飼育して産卵前期間を記録し、卵巣小管数と後翅面積を測定した。

(6) 成虫の繁殖と幼虫休眠に対する幼虫密度の影響：台湾産のマツノマダラカミキリ孵化幼虫を1, 2, 4頭と段階的に変えてマツ小丸太に接種し、その後、25の長日条件下(16

時間明期8時間暗期)で飼育した。成虫の脱出後に体重と産卵前期間を測定した。非休眠系統と休眠系統について、それぞれ実験を行った。また、幼虫の接種の3週後に密度を変え、休眠に対する幼虫密度の感受性を調べた。

(7) 樹体内のマツノマダラカミキリ幼虫とマツノザイセンチュウの関係：アカマツまたはクロマツの小丸太にマツノザイセンチュウ、台湾産マツノマダラカミキリ孵化幼虫、青変菌を組み合わせ接種した。その3週後に、幼虫の体重と頭幅を測定し、昆虫のフラス、樹皮、材から線虫を分離した。また、各部分のエルゴステロール含有率を測定した。

(8) 台湾産マツノマダラカミキリの侵入の影響予測：台湾産マツノマダラカミキリが日本に侵入した場合、日本産マツノマダラカミキリとマツ材線虫病の流行に及ぼす影響を明らかにするために、台湾産と日本産のマツノマダラカミキリの正反交雑を行い、休眠率を測定した。

(9) 異種媒介昆虫間のマツノザイセンチュウの移動：実験室でマツノマダラカミキリ成虫にマツノザイセンチュウを保持させた。この未交尾の成虫と線虫を保持しないカラフトヒゲナガカミキリ成虫を容器に入れた。配偶行動の終わった直後に、体の表面と内部の線虫数を調べた。

4. 研究成果

(1) 病気の流行程度、病原線虫の分散と毒性、2種線虫の種間競争の関係：マツ材線虫病の激害地Aの調査区では、累積枯損率は2014年の1.2%から2017年の53.7%に増加し、発生継続地Bのそれでは2015年の0%から2017年の12.5%に増加した。一方、発生先端地Cと未発生地Dの調査区では、2017年まで発病して枯れた木は発生しなかった。激害地Aでは、マツノマダラカミキリ密度は増加し、カラフトヒゲナガカミキリ密度は減少した(図2)。発生継続地Bでは、マツノマダラカミキリ密度の増加率は低く、カラフトヒゲナガカミキリは低い密度で存続していた。発生先端地Cと未発生地Dでは、カラフトヒゲナガカミキリ密度は安定しており、マツノマダラカミキリ成虫が侵入していることが示された。これらのことから、マツ材線虫病の流行によって、マツ林内ではカラフトヒゲナガカミキリによって置換され、生態系の攪乱が起こっていることが実証された。

2015年に2調査区内で枯れたアカマツの内13本と2016年に3調査区で枯れたアカマツの内13本から、マツノザイセンチュウだけが検出された。

研究期間中に捕獲されたマツノマダラカミキリ成虫の内、8頭はマツノザイセンチュウだけを、1頭はニセマツノザイセンチュウ(非

病原性線虫)だけを、5頭は2種線虫を保持し、雑種F1(2種のrDNAをもつ個体)と核細胞質雑種の線虫個体が発見された。カラフトヒゲナガカミキリ10頭のうち、4頭はマツノザイセンチュウだけを、3頭はニセマツノザイセンチュウだけを、1頭は2種の線虫を保持していた。このように病気発生の先端地域では、2種線虫の雑種の形成、それに伴う遺伝子浸透、およびカラフトヒゲナガカミキリによるマツノザイセンチュウの伝播が起ることが示された。

採集されたマツノザイセンチュウをクロマツに接種した場合、激害地、微害地、被害先端地の線虫による平均枯死率はそれぞれ0.67、0.64、0.25となり、被害先端地のマツノザイセンチュウの毒性が低いことが示唆された。このことは、マツノザイセンチュウの分布先端域のマツは平均的に感受性が高いため、低い毒性の線虫によって流行が始まるのに対して、流行によってマツの生立木密度が低くなると、マツは平均的に抵抗性の程度が高くなるため、毒性の高い線虫が選択されると考えられた。

(2) 繁殖干渉による2種線虫の種間競争:T-4のrDNAを持つ個体をBx rDNA, SrfのrDNAを持つ個体をBm rDNA, および2種のrDNAを持つ個体をBx/Bm rDNAと表すと、9:1でT-4とSrfを接種した場合、接種の2週後に3個体群ともBx rDNAを持つ個体の割合は100%に達した。7:3でT-4とSrfを接種した場合、4週後に3個体群ともBx rDNAを持つ個体の割合は100%に達した。5:5でT-4とSrfを接種した場合、4週後に2個体群がそうだったが、1個体群では5週後にも雑種個体が出現した。これに対して、1:9でT-4とSrfを接種した場合、2個体群が4

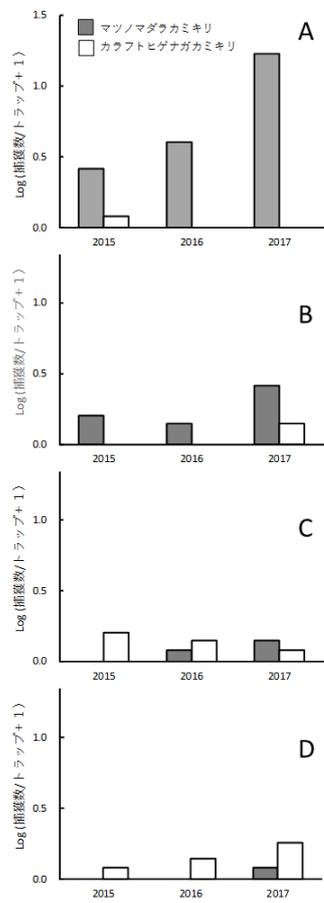


図2. マツ材線虫病の発生と媒介昆虫の密度変動の関係。A, 激害地; B, 発生継続地; C, 発生先端地; D, 未発生地

週後に、3:7でT-4とSrfを接種した場合、5週後にそれぞれ2個体群でBm rDNAを持つ個体の割合が100%に達した。興味深いことに1:9でT-4とSrfを接種した1個体群ではBx rDNAを持つ個体の割合が2~4週後に減少せず、5週後には雑種個体の割合が高まったことであった。これらの結果は、繁殖干渉による種間競争の予測(頻度依存的な他種の排除)と一致しており、漸的に競争係数を推定することができた。このパラメータ推定は初めて行われた。

(3) 雑種崩壊しない2種線虫の同時接種が発病に及ぼす影響:分離株の4組合せの線虫接種によって、一部のクロマツは枯れた。枯れた木から分離された線虫には5-30%の雑種個体が含まれていた。つまり、2種線虫が生きた樹体内に侵入した場合、その中で交雑を行うことが実験的に示された。このことから、ニセマツノザイセンチュウの遺伝子がマツノザイセンチュウ個体群に浸透し、マツノザイセンチュウの遺伝的変異を高め、その結果マツノザイセンチュウの形質が適応的に進化する事が示唆された。

(4) 1林分の病気流行の年次的変化とマツノマダラカミキリ成虫の線虫伝播能力およびAllee効果:マツノマダラカミキリの大発生した2013年と2014年の成虫の体サイズは大発生前の2012年より有意に大きかった。大発生前の2012年には翼荷重と産卵前期間の間には有意な負の相関があったが、大発生の年には翼荷重に対して産卵前期間は変化を示さなかった。つまり、大発生前、分散しやすい媒介昆虫は繁殖が遅くなる傾向があった。それに対して、大発生すると、分散能力と無関係に繁殖が始まり、病気の被害地が広がりやすくなることが示唆された。

これまでの2林分の7年間の継続調査によって、病気の流行が起こるのに必要な最小健全木密度を超えていても、媒介昆虫の成虫密度が低いと、流行が起こらないこと(Allee効果)が初めて実証された。このことは、マツ林の立木密度とマツノマダラカミキリの成虫密度の制御によって、病気の流行を抑制することができることを示す。

(5) 幼虫密度と成虫の分散能力・繁殖能力の関係:2017年5月24日から6月23日までの間に38頭の成虫が脱出した。雌18頭の平均体重は310mg, 雄20頭のそれは304mgであった。雌の平均産卵前期間は13.7日であった。体重と卵巣小管数の間には正の相関があった。雌の平均後翅面積は2.94cm², 雄のそれは2.65cm²であり、平均翼荷重は雌の場合0.10cm²/mg, 雄の場合0.10cm²/mgであった。

(6) 成虫の繁殖と幼虫休眠に対する幼虫密度の影響:非休眠系統について、丸太当たりの幼虫の初期密度は、雌成虫の産卵前期間(平

均値 ±SE = 21.0 ± 0.7 日)と脱出までの発育期間(89.0 ± 11.8 日)に影響を与えなかったが、成虫の体重は密度の影響を受け、密度1の体重(498.7 ± 13.7 mg)と密度2の体重(477.7 ± 12.1 mg)は密度4の体重(426.8 ± 11.8 mg)より有意に大きかった。休眠系統については、幼虫密度が高くなるほど休眠率は、0.714, 0.340, 0.128と減少し、生存率は0.980, 0.833, 0.691と減少し、成虫の平均体重は533.5mg, 450.0mg, 343.1mgと減少し、平均発育期間は93.4日, 93.9日, 85.2 日と減少した。産卵前期間は体重が重いほど長くなったが、密度の影響を受けなかった。

孵化幼虫の1頭を小丸太に接種し、その3週後に密度を2にした場合、休眠率は0.146であり、密度を変えなかった場合の休眠率0.500より低下した。これに対して、密度を2頭から1頭にした場合、休眠率は0.362となり、密度を変えなかった場合の0.152より高くなった。このことから、休眠に及ぼす密度の感受期は幼虫期後半であることが分かった。

(7) 樹体内のマツノマダラカミキリ幼虫とマツノザイセンチュウの関係：マツノザイセンチュウ密度は昆虫のフラスで極めて高く、材や樹皮では低かった。一方、線虫の有無は昆虫の発育や成長に影響を与えなかった。エルゴステロール含有率はフラスで最大であった。エルゴステロールは糸状菌量を表し、糸状菌はマツノザイセンチュウの餌である。これらのことから、樹体内の線虫と媒介昆虫は片利共生であることが分かった。

(8) 台湾産マツノマダラカミキリの侵入の影響予測：日本産と台湾産の純系の休眠率1.000と0.176に対して、交雑個体群のそれは1.000と0.979を示した。兄妹交雑による第2世代(F₂)の休眠率は、日本産純系1.000、台湾産純系0.783、雑種個体群0.915, 0.896であった。日本産の休眠遺伝子は優性であり、その遺伝子座は2つあると推定された。このことから、台湾産マツノマダラカミキリの遺伝子浸透が起こり、非休眠の遺伝子は日本産マツノマダラカミキリ個体群内に長く存続すると考えられた。

(9) 異種媒介昆虫間のマツノザイセンチュウの移動：カラフトヒゲナガカミキリからマツノザイセンチュウが分離され、マツノザイセンチュウは2種の昆虫間を移動することが示された。

<引用文献>

Cheng XY, Xie PZ, Cheng FX, Xu RM, Xie BY (2009) Competitive displacement of the native species *Bursaphelenchus mucronatus* by an alien species *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): a

case of successful invasion. *Biological Invasions* 11: 205-213.

Gröning J, Hochkirch A (2008) Reproductive interference between animal. *Quarterly Review of Biology* 83:257-282.

Jikumaru S, Togashi K (2008) Resistance of an indigenous biological system against expansion of the invasive nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in cool areas of Japan. *Nematology* 10: 679-687

Liao SM, Kasuga S, Togashi K (2014) Suppressing effects of *Bursaphelenchus mucronatus* on pine wilt disease development and mortality of *B. xylophilus*-inoculated pine seedlings. *Nematology* 16: 219-227

Taga, Y., S. Goto, K. Matsunaga and K. Togashi (2011) Temporal changes in characteristics of populations originating from interbreeding between *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus*. *Nematology* 13: 701-712

Takasu F, Yamamoto N, Kawasaki K, Togashi K, Kishi Y, Shigesada N (2000) Modeling the expansion of an introduced tree disease. *Biological Invasions* 2: 141-150

Togashi K (2017) Effects of crowding on larval diapause and adult body size in *Monochamus alternatus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *The Canadian Entomologist* 149: 159-173

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9件)

Togashi K, Toki W (2018) Effects of inter- subspecies hybridization between non-native *Monochamus alternatus alternatus* and native *M. a. endai* (Coleoptera: Cerambycidae) on the the induction of larval diapause and adult body size. *Applied Entomology and Zoology* 53: 29-40. 査読有
<https://doi.org/10.1007/s13355-017-0526-8>

Menéndez-Gutiérrez M, Matsunaga K, Togashi K (2017) Relationship between pine wilt-tolerance rankings of *Pinus thunbergii* trees and the number of *Bursaphelenchus xylophilus* passing through branch sections. *Nematology* 19: 1083-1093. 査読有 DOI
10.1163/15685411-00003108

Togashi K (2017) Effects of crowding on larval diapause and adult body size in

Monochamus alternatus alternatus (Coleoptera: Cerambycidae). The Canadian Entomologist 149: 159-173. 査読有 doi:10.4039/tce.2016.51
Togashi K, Yamashita H (2017) Effects of female body size on lifetime fecundity of *Monochamus urussovii* (Coleoptera: Cerambycidae). Applied Entomology and Zoology 52: 79-87. 査読有 DOI 10.1007/s13355-016-0456-x
Togashi K, Miyauchi O, Kusumoto D, Matsushita N (2016) Commensal relation between *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) and *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within pine trees. Applied Entomology and Zoology 51: 53-62. 査読有 DOI 10.1007/s13355-015-0370-7
Togashi K, Kaihotsu I (2015) Unilateral to bilateral distribution pattern of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* within bodies of the insect vector *Monochamus alternatus* depends on nematode load. Nematology 17: 601-606. 査読有 DOI 10.1163/15685411-00002894
Aikawa T, Niko N, Anbutsu H, Togashi K (2014) Prevalence of laterally transferred *Wolbachia* genes in Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). Applied Entomology and Zoology 49: 337-346. 査読有 DOI 10.1007/s13355-014-0256-0
Togashi K (2014) Effects of larval food shortage on diapause induction and adult traits in Taiwanese *Monochamus alternatus alternatus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 151: 34-42. DOI: 10.1111/eea.12165

[学会発表](計8件)

柳澤賢一・清水香代・松永孝治・杉本博之・富樫一巳 (2018) マツ材線虫病被害先端地における線虫媒介昆虫種の3年間の空間的・時間的変化. 日本森林学会
柳澤賢一・清水香代・松永孝治・杉本博之・富樫一巳 (2017) マツ材線虫病被害先端地域における線虫媒介昆虫種の空間的・時間的変化と保持線虫種. 日本森林学会
杉本博之・富樫一巳 (2017) 選抜された抵抗性マツ植栽林における材線虫病の流行と新防除技術. 日本森林学会
富樫一巳 (2017) 日本産と台湾産マツノマダラカミキリの亜種間交雑が幼虫休眠と成虫形質に及ぼす影響. 日本森林学会
柳澤賢一・富樫一巳・松永孝治・杉本博之・岡田充弘・清水香代 (2016) マツ材線虫病被害先端地域における線虫媒介昆虫の生息状況. 日本森林学会大会
杉本博之・富樫一巳 (2016) 大発生に伴うマツノマダラカミキリ成虫の分散と繁

殖の関係の変化. 日本森林学会
松永孝治 (2015) マツノザイセンチュウ抵抗性品種の表現型評価と次世代抵抗性育種のスキーム. 日本森林学会
杉本博之・富樫一巳 (2015) 抵抗性マツ植栽地におけるマツノマダラカミキリ成虫密度と枯死の関係. 日本森林学会

[図書](計3件)

Akbulut S, Togashi K, Linit MJ (2017) Cerambycids as plant disease vectors with special reference to pine wilt. Q. Wang (ed.) Cerambycidae of the world - biology and pest management -. 628p, CRC Press, New York, USA, pp 209-252
富樫一巳 (2015) マツノマダラカミキリの生態 - マツノザイセンチュウとの相互関係を含めて -. 岩淵喜久雄(編) 「SCIENCE WATCH カミキリムシの生態」 389p, 北隆館, 東京, pp. 12-64
富樫一巳 (2014) 樹木の虫害とその診断法 A. マツ枯れとそれにかかわる昆虫. 堀大才(編著) 「樹木診断調査法」 343p, 講談社, 東京, pp 163-175

6. 研究組織

(1) 研究代表者

富樫 一巳 (TOGASHI, Katsumi)
国立大学法人東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
研究者番号: 3 0 2 3 7 0 6 0

(2) 研究分担者

杉本 博之 (SUGIMOTO, Hiroyuki)
山口県農林総合技術センター・林業技術部・専門研究員(総括)
研究者番号: 0 0 5 2 2 2 4 4

松永 孝治 (MATSUNAGA, Koji)
国立研究開発法人 森林総合研究所・林木育種センター・主任研究員
研究者番号: 4 0 4 1 5 0 3 9

岡田 充弘 (OKADA, Mitsuhiro)
長野県林業総合センター・育林部・主任研究員
研究者番号: 9 0 4 5 0 8 1 6

柳澤 賢一 (YANAGISAWA, Kenichi)
長野県林業総合センター・育林部・研究員
研究者番号: 9 0 7 5 5 1 9 1

(4) 研究協力者

清水 香代 (Shimizu, Kayo)