線虫とキクイムシの関係：キクイムシ関連線虫研究の現状と今後の課題

神崎 菜摘^{*1}・小坂 肇^{2,3}

ゾウムシ科 (Curculionidae) は線虫の媒介者、寄主として最も重要な昆虫グループの一つである。中でも、樹皮下キクイムシ類については多くの研究がなされており、合わせて 100 種以上の寄生性、便乗性線虫種が記載されている。また、これらのうち一部の寄生性線虫では生態が明らかにされ、生物的防除資材としての利用の可能性も示されている。一方、樹皮下キクイムシ類と非常に近縁な養菌性キクイムシ類から報告された線虫は非常に少なく、これまでに命名されているものはわずか 7 種である。樹皮下キクイムシ類と養菌性キクイムシ類の生活環境を比較すると、食餌菌類の利用様式以外に特別大きな違いはみられず、線虫相にここまでの差がみられる理由は明らかではない。また、*Ruehmaphelenchus* 属のように、これまでに養菌性キクイムシからのみ検出されているものがみられるなど、養菌性キクイムシに特化した線虫グループが存在している可能性がある。しかし、キクイムシ類と線虫の関わりはいまだ明らかになっていない点も非常に多く、今後、線虫相や、その進化的背景を解明していく必要がある。

キーワード：便乗、樹皮下キクイムシ類、寄生、線虫、養菌性キクイムシ類

Natsumi Kanzaki^{*1} and Hajime Kosaka^{2,3} (2009) Relationship between the Nematodes and Bark and the Ambrosia Beetles. J. Jpn. For. Soc. 91: 446–460. The coleopteran family Curculionidae is one of the most important vector and/or host insect groups for entomogenous nematodes in the world. The bark beetles are members of the subfamily Scolytinae and appear to be a very suitable host/vector group for the nematodes, *i.e.*, more than 100 species of parasitic and/or phoretic nematodes have been described from this group. Contrastingly, only seven nominal species have been recorded from the ambrosia beetles and the rest of the Scolytinae and Platypodinae, which are closely related to the bark beetles. Thus far, there is no clear explanation for the differences in nematode diversity between the bark and the ambrosia beetles. The life cycle and habitat environmental conditions do not differ that much between these two beetle groups. However, some nematode groups, *e.g.*, the genus *Ruehmaphelenchus*, have been isolated only from the ambrosia beetles, and are hypothesized to be specific to them. Most of the current studies on bark and ambrosia-beetle associated nematodes are descriptive. Understanding the stenotrophic relationships between ambrosia-beetles and their associated nematodes and the evolutionary implications of these interactions will require experimental studies and more extensive descriptive survey work in the future.

Key words: ambrosia beetle, bark beetle, nematode, parasitism, phoresy

I. はじめに

線虫類の多様性は非常に高く、地球上のほとんどすべてのハビタットにさまざまな形で生息している。しかし、線虫類には共通の弱点、乾燥耐性の欠如と移動分散能力の欠如があり、これら、特に後者の弱点を補うため、他の生物を媒介者、寄主として利用する。この際、昆虫類は線虫によって最も一般的に用いられる生物群であり、このような、昆虫と何らかの関わりをもつ線虫類を昆虫嗜好性線虫と総称する。線虫による昆虫の利用法はさまざまであり、殺生（昆虫病原）、捕食寄生、寄生、便乗などが一般的に知られている（*e.g.*, Poinar, 1975, 1983）。また、一部には、競合や片害、相利共生の可能性も提示されている（*e.g.*, Giblin-Davis, 1993; Kanzaki *et al.*, 2008b; 神崎, 2008）。このような昆虫嗜好性線虫のうち、本稿ではキクイムシ類から検出さ

れる線虫に関して概説する。

キクイムシ類からの線虫検出は、Bastian (1865) によって、樹皮下キクイムシの一種、*Alniphagus aspericollis* から *Aphelenchus avenae* が検出されたのが最も古い記録である。続いて、von Linstow (1890) により、*Contortylenchus contortus* と *Oigolaimella diplogaster* が *Ips cembrae* と *I. typographus* から、*Allantonema* sp. が *I. typographus* から報告されている（von Linstow, 1890; Fürst von Lieven, 2003; Sudhaus and Loof, 2004）。以来、キクイムシ類からは、多数の昆虫寄生性線虫、昆虫便乗性線虫が知られており、その総種数は 100 を超える（*e.g.*, Fuchs, 1930, 1937, 1938; Wachek, 1955; Rühm, 1956; Massey, 1974; Poinar, 1975）。また、寄生種の寄生強度に関しても虫体内で栄養吸収して、成長、増殖を行い、昆虫を死亡させたり、不妊化したりするものから、寄生とはいうものの昆虫体へのインパクトはほとんどない

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: nkanzaki@affrc.go.jp

¹ 森林総合研究所森林微生物研究領域 〒305-8687 つくば市松の里 1 (Department of Forest Microbiology, Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan)

² 森林総合研究所北海道支所 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘 7 (Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 7 Hitsujigaoka, Toyohira, Sapporo 062-8516, Japan)

³ 現所属：森林総合研究所九州支所 〒860-0862 熊本市黒髪 4-11-16 (Present address: Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 4-11-16 Kurokami, Kumamoto 860-0862, Japan)

(2009 年 3 月 8 日受付; 2009 年 10 月 16 日受理)

と考えられるものまでさまざまである (e.g., Poinar, 1975; Siddiqi, 2000)。

キクイムシ類はその生活様式、特に菌類の利用様式により樹皮下キクイムシと養菌性キクイムシに分けられる。興味深いことに、これまでに線虫との関係が報告されているのはほとんどが樹皮下キクイムシであり、養菌性キクイムシからは線虫の検出はほとんどない。しかし、養菌性キクイムシ類から特異的に検出される線虫グループも知られており、このようなキクイムシのグループ間での関連線虫相の差異を規定する明確な生態的要因があるのかないのかもいまだ明らかになっていない。

本稿では、最初に、線虫類の全体的な系統関係と、その中でキクイムシ関連線虫の位置づけを紹介する。線虫類の分類大系は現在複数のものが混在している状態である。本稿で述べる分類群の定義をここで明確にしておきたい。続いて、線虫類によるキクイムシ利用様式を寄生、軽度寄生・便乗に分けて定義し、説明する。次に、樹皮下キクイムシ類、養菌性キクイムシ類に分け、それらと関係をもつ線虫類をグループごとに紹介する。そして、最後に、キクイムシ関連線虫研究の現状と問題点をまとめ、今後の研究の方向性について述べる。

II. キクイムシ関連線虫の系統的位置づけ

線虫類とは線形動物門に属する生物の一般名であり、現在、その分類大系は大きく変わりつつある。旧来の形態による分類大系と、近年の分子系統解析に基づく分類大系では相当な相違点があり、現時点ではこれらが併存している (e.g., Maggenti, 1983, 1991; De Ley and Blaxter, 2002)。ここでは、大分類は現在主流になりつつある、Blaxter *et al.* (1998), De Ley and Blaxter (2002), Meldal *et al.* (2007) の分子系統解析に基づく分類大系に従う。この分類大系では線形動物門は Enoplea, Chromadorea という二つの綱に分けられる。Enoplea は原始的なグループとされており、多くの海洋性線虫と、陸生では、動植物寄生性、捕食性、微生物食性線虫を含む (Blaxter *et al.*, 1998; De Ley and Blaxter, 2002)。このグループには、昆虫に対して捕食寄生を行う Mermithida 目や、昆虫媒介性の動物寄生性線虫の一部を除けば、昆虫を分類群単位で特異的に利用する種は少ない。キクイムシ類から検出された種も若干含まれているものの (e.g., Rühm, 1956; Massey, 1974)、多くは偶発的に検出されたものであり、キクイムシ類との密接な関わりはほとんどないといってよい。

一方の Chromadorea 綱は、より新しいグループであり、多くの陸生、淡水性線虫を含んでいる。昆虫嗜好性線虫類も多数知られており、キクイムシからも多数検出されている (e.g., Poinar, 1975; Kaya, 1984)。中でも重要なものとしては、昆虫寄生性線虫として知られる Tylenchomorpha 下目の Allantonematidae 科、Sphaerulariidae 科、昆虫便乗性、もしくは寄生性線虫として、同じく Tylenchomorpha 下目の Aphelenchoididae 科、Rhabditomorpha 下目の Rhab-

図-1. 線形動物門全体の目レベルの系統関係

キクイムシ類と特に関係の深い Rhabditida 目については、その下位分類群を下目、もしくは上科レベルまで示した。図中、キクイムシ類と特に深い関係をもつものを太字、下線で表現し、そこに属する線虫グループを例示した。また、偶発的とみられる検出例があるものはイタリックで示した。

ditidae 科, Diplogasteromorpha 下目の Diplogastridae 科の多くの属が挙げられる (Poinar, 1975)。図-1 に De Ley and Blaxter (2002), Meldal *et al.* (2007) の系統樹を改変し、キクイムシ類に関連した線虫類の大まかな位置づけを示す。キクイムシを利用する線虫類が複数のクレードに独立して現れる。また、後でも述べるが、一つの線虫グループの中でさまざまなキクイムシ利用様式、便乗性線虫と寄生性線虫が混在することから、キクイムシ利用という生活様式がそれぞれ独立に複数回発生したということは明らかである。これは、キクイムシが線虫にとってそれだけ利用しやすい昆虫群であることの証拠ともいえる。

なお、キクイムシ類の分類、系統関係については、本特集において、後藤 (2009)、伊藤・梶村 (2009) による解説がなされているため、ここでは省略する。

III. 線虫類のキクイムシ利用様式

次に、キクイムシ類から検出される線虫を、寄生性線虫、軽度寄生性・便乗性線虫、およびその他の線虫に大別し、それぞれの特徴に関して述べる。また、これら線虫類の一般的な生活史と形態の概略を図-2, 3 に示す。なお、寄生性線虫のより詳しい生活史は、小坂・津田 (2004) により解説されている。

1. 寄生性線虫

キクイムシ類に関連する線虫のうち、Tylenchomorpha 下目に属する、特殊化した昆虫寄生ステージをもつものを

Hunt, 1993; Kanzaki *et al.*, 2008a; Braasch, 2009), これ以外に, Rhabditidae 科に属する, *Parasitorhabditis* 属が知られている。

これらは寄生態幼虫や、成虫として虫体に侵入する。虫体における侵入部位はそれぞれ異なっており、いずれも虫体内での増殖を裏付けるデータは示されていない。

便乗種としては, Aphelenchoididae 科の *Bursaphelenchus* 属, *Cryptaphelenchus* 属, Diplogastridae 科で, *Acrostichus* 属, *Mikoletzkyia* 属, *Diplogasteroides* 属, *Oigolaimella* 属など、複数の属が知られている (*e.g.*, Rühm, 1956; Massey, 1974; Hunt, 1993)。ほとんどのものは虫体表面、節間膜の隙間、鞘翅の裏や鞘翅下の背面に付着、または、気管内に侵入するなどして伝搬される。これらは多くの場合、分散型幼虫、もしくは耐久型幼虫と呼ばれるステージで虫体に侵入しているが、便乗の際のステージが明らかになっていないものもある。

軽度寄生性、便乗性線虫は寄主、媒介昆虫の種特異性が上で述べた Tylenchomorpha 下目の寄生性線虫に比べて若干低くなっていることが多い (*e.g.*, Massey, 1974; Siddiqi, 2000)。しかし、形態的に互いに非常に似通っている種類も多く、過去の形態観察のみに基づいた記載では、形態的には区別がつかないような種類（隠蔽種）を見落としている可能性も高く (Kanzaki *et al.*, 2008a)、今後詳細な検討が必要である。

3. その他、偶発的にキクイムシから検出された線虫

ここまで述べてのは比較的まとまった種数がキクイムシ類と恒常的に関連をもつことが明らかになっている線虫である。しかし、これら以外にもいくつかの線虫グループがキクイムシ類から検出されている。たとえば、von Linstow (1890) によって報告され、本稿の最初に述べた *Aphelenchus avenae* などのもその一つであるが、この線虫は本来土壤中に生息している種であり、キクイムシが利用するような枯死木から検出されるケースはほとんどない。標本などが残っていないため、確かなことはいえないが、非常にまれな現象として考えるか、もしくは他の Tylenchomorpha 下目の昆虫寄生性線虫を誤同定していた可能性もある。

同様に、*Bunonema* 属 (Bunonematomorpha 下目)、*Monhystera* 属 (Monhysterida 目)、*Plectus* 属 (Plectida 目) といった自由生活群も、キクイムシ類からの検出報告がある (*e.g.*, Rühm, 1956; Massey, 1974; Poinar, 1975)。*Bunonema* 属は、やや富栄養な土壌での自由生活種として知られると同時に、シロアリ類からも複数回にわたっての検出が報告されている (*e.g.*, Fürst von Lieven and Sudhaus, 2008; Powers *et al.*, 2009)。また、*Monhystera* 属、*Plectus* 属は樹皮表面のコケなど、湿った部分で自由生活をする種として知られており (*e.g.*, Goodey, 1963)、これらはほとんどの場合、キクイムシの羽化脱出時などに偶発的に虫体に付着したものであると考えられる。

IV. 樹皮下キクイムシ類から検出される線虫

樹皮下キクイムシ類からはこれまでに多数の寄生性、軽度寄生・便乗性線虫が検出、報告されている。以下に、これら線虫の生活史や、病原性に関して述べる。なお、寄生性線虫に関しては、Kaya (1984) の、軽度寄生・便乗性線虫に関しては、Hunt (1993, 2008) の記述を中心に、その他各種に関する個別の研究報告をもとにまとめた。

1. 寄生性線虫

Contortylenchus, *Bovienema* :

Contortylenchus 属はほとんどのものが絶対寄生性であり、樹皮下キクイムシ類を寄主として利用する (Siddiqi, 2000)。唯一の例外として、マツノマダラカミキリに寄生し、糸状菌食性を有する *C. genitalicola* が知られるが (Kosaka and Ogura, 1993)、この種は系統的に、他のものとはやや異なっているという可能性がある (小坂, 未発表)。

この属は、キクイムシの幼虫、蛹、特に第二、三齢幼虫の虫体に、交尾済みの感染態雌成虫が侵入する。Nickle (1963a, b) は、キクイムシの一種、*I. confusus* に寄生する *C. elongates* の生活史を詳細に調査した。この線虫の感染態雌成虫は体長 0.6 mm 前後、感染は虫体表面のクチクラを貫通しての、いわゆる角皮侵入で起こると考えられている。侵入した感染態雌成虫はキクイムシ幼虫の胸部、腹部の血体腔内で栄養分を吸収し、寄生態雌成虫へと成長する。被寄生キクイムシ幼虫は死亡することではなく、非寄生幼虫と同様に成長を続ける。寄生態雌成虫はキクイムシが羽化するころまでには成熟し、体長約 4 mm のソーセージ型になる。この際、体型は背側に反り返り、C 字型、もしくは円を描くような形になる。この状態の寄生態雌成虫は、体内に多数の卵を保持しており、キクイムシの羽化脱出と同調して産卵を始める。羽化脱出したキクイムシは新たな枯死木に穿孔、坑道を形成し、産卵を始める。このころになると、多い場合には数千を超える線虫卵がキクイムシ血体腔内に放出されている。キクイムシ血体腔内の線虫幼虫は卵内で一回脱皮した後、第二期幼虫として孵化し、第三期幼虫を経て、第四期幼虫に成長する。第四期幼虫はキクイムシの消化管に移動し、肛門から坑道内に脱出する。脱出した第四期幼虫は坑道内で 1 回脱皮し、線虫型をした感染態雌雄成虫になる。感染態成虫は坑道内で交尾した後、雄は死亡し、交尾済み雌成虫だけが新たなキクイムシ幼虫に感染することにより、生活史が完成する。このような生活史は、若干の違い、たとえば、*De. pseudotsugae* に寄生する *C. reverses* では第四期幼虫の脱出はキクイムシの死亡後に起こる (Thong and Webster, 1973)、といったことはあるものの、他の *Contortylenchus* 属線虫でも確認されている (*e.g.*, MacGuidwin *et al.*, 1980a, b)。

Contortylenchus 属線虫の病原力はさほど強くなく、寄主を殺生することはほとんどない。虫体への影響は、栄養分の搾取によるパフォーマンスの低下が中心である。一般的にみられるのは産卵数、あるいは孵化幼虫数の減

少で、場合によっては非寄生個体の3割程度にまで減少する例がマツノマダラカミキリに寄生する *C. genitalicola* を含めて報告されている (Massey, 1962; Nickle, 1963a, b; Thong and Webster, 1975a; MacGuidwin *et al.*, 1980a, b; Kosaka and Ogura, 1994)。その他にも、雄の妊性の低下 (MacGuidwin *et al.*, 1980a, b)、フェロモン感受性の低下 (Atkinson and Wilkinson, 1979)、雌雄ともに飛翔距離の減少 (Atkins, 1960, 1961)、坑道延長の減少 (Thong and Webster, 1975a)、虫体の栄養成分、特にタンパク質の減少 (Thong and Webster, 1975b) などが報告されている。

本属線虫は *Ips*, *Dendroctonus*, *Hylastes*, *Hylurgops*, *Orthotomicus* 属の樹皮下キクイムシ類から検出されている。

同様の生活史は *Bovienema* 属線虫でも確認されている。この属は、体サイズ以外は *Contortylenchus* と大きな違いはなく、同属の小型種である可能性も高い (Siddiqi, 2000)。この属の線虫による虫体への影響については、詳細な報告はなされていない。

本属は、樹皮下キクイムシの *Cryphalus*, *Ips*, *Pityogenes*, *Pityophthorus* 属から報告されている。なお、Siddiqi (2000) のリストには養菌性キクイムシの *Xyleborus* 属も含められているが、これに該当する文献は確認できなかった。

日本国内からは、数種の *Ips* 属キクイムシより、未同定の *Contortylenchus* sp. が確認されている (Kosaka *et al.*, 2006; 小坂・神崎, 2007)。

Parasitylenchus :

Parasitylenchus 属の大まかな生活史は Rühm (1956) が記述しているが、大きな特徴は、寄主の血体腔内で増殖し、世代交代するという点である。この属の感染は他の昆虫寄生種同様、交尾済みの感染態雌成虫によるキクイムシ幼虫への角皮侵入である。感染を受けたキクイムシ幼虫は、脱皮を繰り返し、成虫にまで成長するが、その間、虫体内の感染態雌成虫も寄生態雌成虫へと成熟していく。寄生態雌成虫は体長約 4 mm のソーセージ型になり、産卵を始める。この属は卵生/卵胎生であり、雌成虫の体内で卵内脱皮をした第二期幼虫が孵化、産出される。この幼虫はキクイムシ血体腔内で成長し、雌雄の第二世代成虫となり、交尾する。受精後の第二世代雌成虫は、第一世代同様の寄生態雌成虫に成熟し、第三世代を産出する。第三世代幼虫は第四期幼虫まで成長したのち、キクイムシの消化管に移動し、肛門を経て坑道内に脱出する。脱出した第三世代第四期幼虫は感染態成虫に脱皮、交尾する。雄成虫は交尾後にそのまま死亡するが、雌成虫は次世代のキクイムシ幼虫に感染することにより、次の第一世代雌成虫となる。

Parasitylenchus の病原性は、*Contortylenchus* に比べると高く、寄主の坑道延長の短縮、寿命の短縮、飛翔能力の減少、体内の脂肪量の減少、不妊化や産卵数の顕著な減少が知られている (Fuchs, 1915; Schvester, 1950, 1957; Rühm, 1956; Nickle, 1971; Poinar and Caylor, 1974)。特に、不妊化が起こった場合、その寄主個体の次世代は存在しなくなるため、近隣の他のキクイムシ個体の坑道へ侵入し、そこにい

る他個体の次世代幼虫、成虫に対する感染 (水平感染) を起こしていると考えられる。一部には *Parasitylenchus* の病原性はそれほど強くなく、キクイムシの寿命や産卵数にほとんど影響を与えなかったという例もあるが (Dale, 1967; Hoffard and Coster, 1976)、他の症例の多さから考えると、こちらがむしろまれな例ではないかと考えられる。

本属は、*Conophthorus*, *Ips*, *Pityokteines* 属の樹皮下キクイムシ類からの検出が知られており、日本国内ではヤツバキクイムシ (*I. typographus*) 虫体から本属と思われる寄生態雌線虫が検出されている (小坂, 未発表)。

Neoparasitylenchus, *Sulphuretylenchus* :

二つの線虫属、*Neoparasitylenchus* と *Sulphuretylenchus* の生活史は互いに非常に似通っている。感染態雌成虫がキクイムシ幼虫へ角皮侵入して感染が成立するという部分は他の多くの寄生性線虫と同様であるが、この過程で、口針を用いての物理的貫入のみならず、クチクラ分解酵素などの化学的機構を用いている可能性も指摘されている (Ashraf and Berryman, 1970a, b)。虫体侵入後は、摂食器官の退化が起こり、寄生態雌成虫へと発育し、抱卵する。卵生/卵胎生であるが、幼虫の放出はキクイムシの羽化脱出後に起こり、幼虫は血体腔内で第四期幼虫まで成長する。幼虫は一般的にはキクイムシ個体の死後に、消化管を通じて肛門から脱出するだけでなく、それ以外の自然開口部や、節間膜の裂け目などからも脱出する (Rühm, 1956; Ashraf and Berryman, 1970a; Massey, 1974)。キクイムシに対するこれら2属の線虫の病原力はかなり強い。キクイムシ幼虫に対する初期感染の際にも、割合は小さいが、キクイムシ幼虫を死亡させる場合もある (Massey, 1964; Ashraf and Berryman, 1970a)。また、死亡しなかった幼虫でも、成長の遅延や羽化後の寿命の短縮が起こり、多くの場合、羽化脱出後、坑道を形成し始めてすぐ死亡してしまう (Ashraf and Berryman, 1970a, b)。また、飛翔能力の減少も報告されており、飛翔トラップを用いた調査では、重度の寄生を受けた個体が捕獲されなかったことから、重度の寄生を受けた場合、飛翔能力がほぼ失われると考えられる (Ashraf and Berryman, 1970a, b)。寄生性線虫数が少ない場合でも高い割合で不妊化が起こり、不妊化をまぬがれた場合でも、産卵数の明らかな減少が報告されている (Schvester, 1957; Ashraf and Berryman, 1970a, b; Ashraf *et al.*, 1971; Nickle, 1971)。それ以外にも、虫体への直接的影響として、消化管組織の病変や、生殖器官の委縮、組織の壊死などが、薄片切片観察などにより明らかにされている (Ashraf and Berryman, 1970a, b; Ashraf *et al.*, 1971)。なお、これらの線虫では次世代の寄主を確保するには、水平感染が中心となる。

Neoparasitylenchus 属のほとんどすべての種は、*Blastophagus*, *Conophthorus*, *Crypturgus*, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylesinus*, *Hylurgops*, *Hylastes*, *Ips*, *Pityogenes*, *Pityophthorus*, *Poligraphus*, *Scolytus* 属の樹皮下キクイムシから検出されており、キクイムシ類に特化した属であると考えられる。日

本国内ではトドマツノキクイムシ (*Po. proximus*) から本属と思われる線虫が検出されている (小坂・山口, 2005)。

Sulphuretylenchus 属の線虫も、すべてが樹皮下キクイムシから検出されており、*Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Ips*, *Pityogenes*, *Poligraphus*, *Pseudohylesinus*, *Scolytus* 属が寄主として報告されている。

Allantonema, *Prothallonema* :

これら2属に関しては生活史の詳細や、キクイムシに対する病原性などの詳しい点は明らかにされていない。これは、検出例が少なく、また、寄生率がさほど高くないということによる (Rühm, 1956; Siddiqi, 2000)。*Allantonema* 属では、虫体内の寄生態雌成虫や、幼虫の形態などから、生活史、病原性ともに *Contortylenchus* とほぼ同様ではないかと推測される (Reid, 1958)。*Prothallonema* 属に関しては、生活史や病原性以外に興味深い点として、その形態があげられる。このグループの寄生態雌成虫は肥大化した子宮を体外に反転させ、産卵のみに特化した特徴的な形態となる (Massey, 1956; Khan, 1957a, b; Siddiqi, 2000)。この、一見して線虫とはわからない形状の雌成虫を *uterium* と呼び、これは本属と、膜翅目を利用する寄生性線虫である *Sphaerularia* 属に共通してみられる特徴である (Poinar and Van der Laan, 1972; Siddiqi, 2000; Sayama *et al.*, 2007; Kanzaki *et al.*, 2007a)。

これらの属はいくつかのグループの甲虫類に寄生することが知られているが、キクイムシ類では *Allantonema* 属線虫は、*Crypturgus*, *Hylastes*, *Orthotomicus*, *Philonthus* 属キクイムシから、*Prothallonema* 属線虫は、*Dendroctonus* 属のキクイムシから、それぞれ報告されている。

2. 軽度寄生性・便乗性線虫

Parasitaphelenchus :

Aphelenchoididae 科に属する昆虫寄生性線虫の一属である。*Bursaphelenchus* 属とは非常に近縁であり、これら2属で、Parasitaphelenchinae 亜科を作る (Hunt, 2008)。これまでにいくらかの培養試験が行われているが、今のところ糸状菌での人工培養は成功していないため (Hunt and Hague, 1974; 神崎, 未発表)、絶対寄生性幼虫ステージを有すると考えられる。ほとんどの本属線虫は、キクイムシ類から検出されており、一部ゾウムシ類からも記載されている (*e.g.*, Korentchenko, 1980; Hunt, 1993)。本属線虫に関する報告の多くは種記載のみにとどまっており、生態的特性に関する詳細な知見は少ない。これらのうち、生活史に関する研究では、Hunt and Hague (1974) による、*P. oldhami* とキクイムシ、*Scolytus scolytus*, *S. multistratus* の関係に関するものが最も詳しい。

Parasitaphelenchus oldhami は卵内脱皮する第一期幼虫を含め、第四期幼虫までの4段階の幼虫ステージをもち、そのうち、第三期幼虫が感染態、第四期幼虫が寄生態となる。この感染態幼虫は、摂食器官の退化など、Aphelenchoididae 科の他の属にみられる分散型幼虫 (耐久型幼虫) に類似した形態をもち、キクイムシの坑道内で、

その幼虫に感染する。感染経路は確認されていないが、キクイムシ幼虫の解剖試験などの結果から、角皮侵入であると考えられる (Saunders and Norris, 1961; Hunt and Hague, 1974)。感染後、感染態幼虫は速やかに寄生態幼虫に脱皮し、ほぼ全身の血体腔に広がる。感染を受けたキクイムシ幼虫はそのまま成長を続け、蛹期を経て羽化脱出する。このキクイムシ成虫が新たな枯死木に到達し、坑道を形成し始めるころになると、寄生態幼虫はキクイムシの消化管へ移動し、肛門から、あるいは、キクイムシが何らかの理由で死亡した場合は自然開口部などから、虫体外に脱出する。脱出後数日で、線虫は成虫へと脱皮し、坑道内で糸状菌を摂食しながら、交尾、産卵を行う。産卵された卵は数日で孵化し、摂食することなく第三期幼虫まで成長し、新たな寄主を探索し、感染する。

Parasitaphelenchus 属の病原性はきわめて弱い。Hunt and Hague (1974) は、キクイムシ1頭あたり100頭以上の線虫寄生がみられたにもかかわらず、被寄生個体と非寄生個体の間にパフォーマンスの差はみられないとしている。キクイムシの不妊化が起こったという報告もあるが、後の調査により、これは、*Parasitaphelenchus* との重複寄生の結果であったと考えられている (Oldham, 1930; Rühm, 1956; Hunt and Hague, 1974; Kaya, 1984)。

本属は、これまでに、*Dendroctonus*, *Hylastes*, *Ips*, *Myelophilus*, *Orthotomicus*, *Pityogenes*, *Poligraphus* 属のキクイムシから報告されている。

日本国内では、数種の *Ips* 属キクイムシから本属の寄生が報告されている他、筆者らが、*Poligraphus* 属、*Scolytus* 属の数種のキクイムシにおいて本属線虫の寄生を確認している。

Ektaphelenchus :

Aphelenchoididae 科、Ektaphelenchinae 亜科に属する内部、外部寄生性線虫として報告されている。この亜科の線虫は成虫が肛門と直腸をもたないという形態的特徴を共有しており、摂食、栄養吸収様式には不明な点も多い (Hunt, 1993)。*Ektaphelenchus* 属線虫は、幼虫がキクイムシの血体腔や虫体表面から検出されることもあるが (Thorne, 1935; Rühm, 1956; Massey, 1956, 1974)、多くは成虫、幼虫がキクイムシの坑道や、虫体表面に形成された水疱状組織から報告されている。この水疱状組織は「*nematangia*」と呼ばれ (Cardoza *et al.*, 2006)、詳細な形成機構は不明であるが、*Ektaphelenchus* 属線虫によって誘導され则认为ており (Rühm, 1956; Massey, 1974)、鞘翅の裏側 (Rühm, 1956; Massey, 1974; Penas *et al.*, 2006, 2008)、鞘翅下の背面 (Rühm, 1956; Massey, 1974)、膜翅の付け根などに形成される (Cardoza *et al.*, 2006; Kanzaki *et al.*, 2008a)。Nematangia は最初、淡褐色の水膨れのような形状をとり、徐々に暗褐色の固い繭のようになるといわれるが (Rühm, 1956)、膜翅の付け根に形成されたものでは最後まで薄いままであり (Cardoza *et al.*, 2006; Kanzaki *et al.*, 2008a)、その構造や発達過程は、形成位置や、線虫、キクイムシの種類によって異なる可能性が高い。

Nematangia の中からは通常、多数の成虫と第四期幼虫が検出される。また、筆者らは、北米、およびカナダ産のキクイムシ *De. rufipennis* を解剖した際、膜翅の付け根に形成された nematangia の中に、*E. obtusus* の雌成虫、幼虫に交じって、*Mikolitzkyia* sp., *Panagrolaimus* sp., *B. rufipennis* など、昆虫便乗性線虫の分散型幼虫が侵入していることを確認している (Kanzaki *et al.*, 2008a; Kanzaki and Giblin-Davis, unpubl. obs.). これらは坑道内に生息していた他種線虫の分散型幼虫が *E. obtusus* と同時に取り込まれたものと考えられる。

Ektaphelenchus 属の生活史には不明な部分も多いが、Rühm (1956) の観察では、キクイムシが坑道を形成し始めると、雌成虫は nematangia から脱出し、キクイムシのフラス中で産卵を始める。孵化した幼虫は第四期幼虫まで成長し、次世代のキクイムシ成虫に nematangia を形成し、侵入すると考えられるが、キクイムシ幼虫非存在下では *E. goffarti* の幼虫の成長がみられなかったという観察事例から考えれば (Rühm, 1956)、この種はキクイムシ幼虫に外部寄生して栄養吸収していると推定される。一方、*E. scolyti* では糸状菌を摂食して、成虫にまで成長したという事例も報告されており (Hunt and Hague, 1976)、種によって摂食様式が異なるものと考えられる。

Ektaphelenchus 属は、これまで、*Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Ips*, *Pityokteines*, *Pityophthorus*, *Scolytus* 属のキクイムシから検出されている。

Cryptaphelenchus :

Ektaphelenchinae 亜科の一属で、キクイムシが生息していない枯死木の樹皮や材から検出されることもあるが (Zhao *et al.*, 2008; Kanzaki *et al.*, 2009)、多くは、キクイムシの虫体、もしくは坑道内のフラスから報告されている。第三期幼虫がキクイムシのマルピーギ管から検出されることから、内部寄生ステージをもつ可能性がある。しかし、多くの種で、成虫が坑道内のフラスから分離されていること、また、一部の種で糸状菌上での培養が成功していることから (Hunt, 1993; 神崎, 未発表)、内部便乗性の糸状菌食性線虫と考える方が妥当である。したがって、生活史は一般的な昆虫便乗性線虫と同様、材内で糸状菌食性線虫として卵から成虫まで成長し、条件によって、第三期幼虫がキクイムシ成虫の虫体に侵入して運ばれるものと推測される。ただし、侵入時の幼虫の詳細な形態に関しての報告がないため、特殊な分散型形状をとるのかどうかは明らかでない。

本属は、これまで、*Cryphalus*, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Hylurgops*, *Ips*, *Orthotomicus*, *Pityogenes*, *Pityokteines*, *Pityophthorus*, *Poligraphus* 属のキクイムシから報告されている。

日本国内では、東京都のアカマツ枯死木から、未同定の *Cryptaphelenchus* sp. が検出された例があるが、このとき同じ材内から羽化脱出してきたキイロコキクイムシからは線虫は検出されなかったため、この種の昆虫利用の有無な

どは明らかにされていない (Kanzaki *et al.*, 2009)。

Bursaphelenchus :

これまでに約 100 種が知られ (Hunt, 2008; Kanzaki, 2008)、マツノザイセンチュウなど、カミキリムシ類を媒介昆虫として利用するもの (e.g., Kanzaki and Futai, 2003; Kanzaki, 2008), Red ring nematode (*B. cocophilus*) や、*B. hylobianum* のようにゾウムシ類を利用するもの (Korentchenko, 1980; Giblin-Davis, 1993)、その他の甲虫や膜翅目を利用するものなどが知られているが (e.g., Hazir *et al.*, 2007)、最も多いのはキクイムシ類を利用するものである。これらは分散型幼虫がキクイムシ成虫の鞘翅裏側に付着することで便乗、分散する。また、キクイムシ関連種の分散型幼虫についての報告は少ないが、これまでに明らかになっている種では、分散型幼虫は第三期幼虫ステージであり、摂食器官の退化した分散型幼虫特有の形態をもつ (Kanzaki *et al.*, 2007b, 2008a)。詳細な検討はなされていないが、*B. clavicauda* 近縁種群では、*Cryphalus* 属や *Scolytus* 属など、中、小型のキクイムシからの検出例が比較的多く (Ryss *et al.*, 2005; 神崎, 2006, 2008)、*B. corneolus* 近縁種群、*B. sexdentati* 近縁種群では *Ips* 属、*Dendroctonus* 属、*Poligraphus* 属など、中、大型のキクイムシ類からの検出が多い (Ryss *et al.*, 2005; 神崎, 2006, 2008) といった、属内の系統群ごとに利用するキクイムシのグループに一定の嗜好性があると考えられる。

また、キクイムシ類への影響として、食餌糸状菌をめぐる競合の可能性が提示されている。樹皮下キクイムシは、養菌性キクイムシほどではないものの、糸状菌は食餌源として非常に重要である。*B. clavicauda* の場合、その媒介キクイムシ (*Cryphalus* sp.) の鞘翅の裏側に分散型幼虫が便乗するという関係であるが、この線虫は、キクイムシの主要食餌菌である *Fusarium* sp. を摂食し、増殖する (Kanzaki *et al.*, 2007b)。線虫のこの菌への依存度など、今後の検討課題は多いが、単なる移動手段以上の利用をしている可能性がある。

本属線虫は種数も、検出事例も非常に多い。これまでに、*Blastophagus*, *Cryphalus*, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Hylesinus*, *Hylurgops*, *Ips*, *Orthotomicus*, *Pityogenes*, *Pityokteines*, *Poligraphus*, *Scolytus*, *Taphrorychus*, *Tomicus*, *Trypophloeus* 属のキクイムシ類の虫体、もしくは坑道から検出されている。

日本国内のキクイムシ類からは、上記の *B. clavicauda* 以外に、*B. parvispicularis*, *B. poligraphi*, *B. yongensis* が検出されている (Kanzaki and Futai, 2005; Kanzaki *et al.*, 2007b; 神崎, 未発表)。

Devibursaphelenchus :

Ektaphelenchinae 亜科の一属である。数種のみを含み、そのうちの一部分が、キクイムシの外部寄生者として知られる。雄が尾翼をもつことから、これまで、*Bursaphelenchus* 属のシノニムとして取り扱われていたが、*Ektaphelenchinae* 亜科との共通の特徴である、肛門と直腸を有しない、とい

う形態をより重要視し、Braasch (2009) により、属として再記載された。本属の一種、*D. teratospicularis* では、成虫がキクイムシの鞘翅に *nematangia* を形成し、寄生、便乗していることが明らかになっている (Penas *et al.*, 2006)。この属の生活史は今のところ明らかになっていないが、これまでに培養が試みられた2種、*D. teratospicularis*, *D. eproctatus* のいずれにおいても糸状菌による培養は成功していない (Penas *et al.*, 2008; Sriwati *et al.*, 2008)。一方、Gu *et al.* (2008) と Braasch (2009) は、それぞれ、*D. hunanensis* と *D. lini* が線虫捕食性を有する可能性を指摘している。これは、Ektaphelenchinae 亜科が、線虫捕食性線虫の一グループである、Seinurinae 亜科と非常に近縁であるという事実とは矛盾しない (Zhao *et al.*, 2008; Kanzaki *et al.*, 2009b)。本属の生活史や昆虫利用様式については、今後、詳細な検討が必要である。

本属は種数が少ないこともあり、*D. teratospicularis* が *Blastophagus*, *Orthotomicus*, *Taphrorychus*, *Tomicus* 属キクイムシから報告されているのみである。日本国内から報告されているのは、*D. eproctatus* 一種のみであるが、その昆虫利用の有無などについては明らかになっていない (Sriwati *et al.*, 2008)。

Parasitorhabditis :

Rhabditidae 科に属する線虫の一グループである。寄生種のカテゴリーに含められているが、培地上での培養が可能なこと、キクイムシに明らかな影響を与えないことから寄生者というよりは内部便乗者として取り扱う方が妥当である。形態的には、Rhabditidae 科に特徴的な筒型の口腔をもち、生活史は同科に属する他の線虫類と大きな違いはないが、途中、キクイムシの他、いくつかの甲虫グループに対する寄生、便乗ステージが存在する。

本属中、キクイムシに関連するものは、その昆虫利用様式において種間で若干の違いがみられる。各種に共通するのは、成虫がキクイムシ坑道内のフラス中に出現するということと、少なくともこれまでに調査された種は、いずれも培地上で生活史を完結できるという2点である。また、本属の食性は、*Ceratocystis minor* などの菌類や、麦芽エキス寒天培地などの菌類用の培地で培養ができるという報告 (Lieutier and Laumond, 1978; Hunt and Poinar, 1971) があるが、国内から検出された本属の一種は、NGM (Nematode Growth Medium) などの細菌食性線虫用培地で培養が可能であった (神崎, 未発表)。本属の食性に関しては、今後、純粋二者培養などの方法を用いて検討していく必要がある。

この属では、第三期幼虫が寄生態幼虫となり、キクイムシ類の血体腔やマルピーギ管、消化管から検出される。虫体への侵入は、自然開口部、特にキクイムシ幼虫の摂食を介して起こると考えられている (Kaya, 1984)。被寄生キクイムシ幼虫はそのまま成長、羽化脱出し、新たな宿主樹木に穿孔、侵入する。このうち、虫体内で成長した線虫は、消化管を通じて肛門から虫体外へ脱出し、第四期幼虫

を経て成虫となる。卵から孵化した第一期幼虫は第三期幼虫にまで成長し、新たな寄主を探索し、これに感染する (Lieutier and Laumond, 1978; Rühm, 1956)。Rühm (1956) は第四期幼虫が昆虫に感染する可能性も示しているが、詳細は不明である。

本属のキクイムシ類への影響として、寄生というよりは軽度の病原性を疑われる種がいくつか知られている。たとえば、Rühm and Chararas (1957) は、*P. hectographi* が、キクイムシ *Dr. hectographus* 消化管に寄生することにより、キクイムシの消化管細胞に若干の病変が起こるという例を報告している。同様の例が、*I. confusus* でも知られている (Nickle, 1963a)。また、血体腔へ侵入する例としては、キクイムシ *Bl. destrens* が、本属線虫、*P. piniperdae* と *Parasitaphelenchus papillatus* の重複寄生を受けた際に虫体内の脂肪体量が減少したという報告がある (Laumond and Carle, 1971)。

本属線虫は、これまでに、*Cryphalus*, *Crypturgus*, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Hylurgops*, *Hylurgus*, *Ips*, *Myelophysis*, *Pityogenes*, *Pityokteines*, *Poligraphus*, *Pseudohylesinus* 属のキクイムシから確認されている。

日本国内では上記の未記載種が *Cryphalus* sp. より分離されているのみである (神崎, 未発表)。

Sychonotylenchus, *Neoditylenchus*, *Misticus* :

Tylenchomoepha 下目に属する、糸状菌食性線虫であり、上に述べた昆虫寄生性線虫よりは、植物寄生性線虫のグループに近縁であると考えられる (Siddiqi, 2000)。形態的、生態的にも互いに近縁であり、いずれもキクイムシ類を媒介者として用い、キクイムシ類の坑道内で糸状菌を食餌源として増殖する。分散様式に関する記述は少ないが、*Sychonotylenchus* 属では、*S. intricani*, *S. ulmi* の分散型幼虫が、*Scolytus intricatus* の鞘翅の裏側や、背面に付着していたと報告されていることから (Rühm, 1955)、これらの属の線虫でも、一般的な分散型幼虫ステージが存在しているものと考えられる。

Cryphalus, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Hylesinus*, *Ips*, *Orthotomicus*, *Phloeosinus*, *Pityogenes*, *Pityokteines*, *Poligraphus*, *Scolytus*, *Tomicus* 属のキクイムシ類の虫体、もしくは坑道から検出されている。

Panagrolaimus :

Panagrolaimus 属は、*Panagrolaimomorpha* 下目に属する細菌食性線虫である。この属はキクイムシ類からの検出報告はさほど多くないが、他の昆虫類からの検出報告がいくらか知られている (e.g., Massey, 1974)。また、枯死木材内での自由生活性線虫として知られており、培地上での培養も容易なことから、詳細な昆虫利用様式までは明らかではないが、一部キクイムシ類を寄主としてではなく、媒介昆虫として利用する種が含まれるものと考えられる。

このグループは、*Blastophagus*, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Hylurgops*, *Hylurgus*, *Ips*, *Myelophilus*, *Pityogenes*, *Poligraphus*, *Scolytus*, *Tomicus* 属のキクイムシから報告が

ある。

Diplogastridae 科 (*Acrostichus*, *Diplogasteroides*, *Mikoletzkyia*, *Myctolaimus*, *Oigolaimella* など) :

Diplogastridae 科は捕食性、昆虫寄生性、糸状菌食性の種も含まれているが、ほとんどのものは、細菌食性の自由生活性線虫である。この科に属する線虫は、昆虫類と関わりの深いものが多く、ほとんどの属で、何らかの昆虫嗜好性線虫が知られている。自由生活性種の生活史は比較的単純で、互いにほとんど違いがみられないことから、ここでは、Diplogastridae 科としてひとまとめにする。

キクイムシに関連したものとしては、典型的な細菌食性線虫として、*Acrostichus* 属、*Diplogasteroides* 属などが、捕食性の可能性のあるものとしては *Mikoletzkyia* 属、*Oigolaimella* 属などが知られている。これらはいずれもキクイムシ類とは直接的栄養関係がなく、キクイムシ類を媒介者として利用している。しかし、昆虫死体を基質とし、そこに発生する細菌類を食餌源とする *Pristionchus pacificus* のような線虫もこれまで知られていることから (Sommer *et al.*, 1996; Harmann *et al.*, 2006)、他の属の細菌食性線虫でも同様にキクイムシの死体利用を行っている可能性もある。

細菌食性線虫の一般的な生活史は Diplogastridae 科では次のようなものである。通常、卵から孵化した第一期幼虫は、キクイムシ坑道内で細菌や酵母類を食餌源として成長し、第二、三、四期幼虫を経て成虫になる。この過程で、環境条件の悪化など、外部要因に制御され、第二期幼虫が分散型第三期(耐久型)幼虫へと脱皮することがある。なお、培地上では、分散型幼虫の出現のしやすさは、同種内の系統間、種間で大きく異なる (*e.g.*, Sommer, 2008)。分散型幼虫は通常の第三期幼虫とは異なり、摂食器官が退化し、体表面が油脂上の物質で覆われる (Poinar, 1975; 神崎, 2004)。この物質は、非常に高い粘着性を示し、ゆえに、多数の幼虫が絡み合って縄状になることも多い (Poinar, 1975; 神崎, 2004)。この性質は、昆虫の体への付着において有効であると同時に、耐乾燥性の向上にも寄与していると考えられる (Poinar, 1975, 1983; 神崎, 2004)。キクイムシ虫体のどの部分にどのように侵入するか、といった点に関しては詳しい調査が行われた種類が少ないが、あとに述べる *My. platypi* の例では、体表面の粘着性を用いて、カシノナガキクイムシの鞘翅裏側に直接張り付くようにして伝搬されていた (Kanzaki and Futai, 2004b; Kanzaki *et al.*, 2006)。また、カミキリムシを利用するものでは、気管や、鞘翅下の背面、外部生殖器官(交尾器や産卵管)の隙間などに多数侵入していたことから、キクイムシに対しても侵入器官の特異性は高くはないものと考えられる (Kanzaki *et al.*, 2002; Kanzaki and Futai, 2004a)。また、上に述べた、*De. rufipennis* の nematangia から *Mikoletzkyia* 属線虫が検出された例は、この便乗の過程で、分散型幼虫が *E. obtusus* の nematangia に取り込まれたものであると考えられる。

キクイムシとの関係の深さは属間で違いはあるが、この科の線虫全体では非常に多くのキクイムシ属から検出されており、*Blastophagus*, *Dendroctonus*, *Dryocoetes*, *Hylastes*, *Hylurgops*, *Hylurgus*, *Ips*, *Myelophilus*, *Pityphtines*, *Scolytus*, *Tomicus* 属が媒介昆虫として記録されている。Diplogastridae 科の線虫は国内でも枯死木から一般的に検出される。筆者らもこれまでにキクイムシ類の多数穿孔したミズナラ枯死木から、*Acrostichus* sp., *Mikoletzkyia* sp. を確認しているが、これらが樹皮下キクイムシ類の虫体から直接検出された例はない。

V. 養菌性キクイムシ類から検出される線虫

樹皮下キクイムシ類が多種多様な線虫類と相互関係をもっているのに対して、養菌性キクイムシ類からの線虫検出例は非常に少ない。また、実際に養菌性キクイムシには関連線虫がほとんど存在しないのか、調査が不十分なものなのかも明らかでない。この理由としては、一つには養菌性キクイムシの主要な構成種であるナガキクイムシ亜科が低緯度地域に多く分布しているのに対して (*e.g.*, 野淵, 1977)、キクイムシ関連線虫の研究は温帯、冷温帯域を中心に行われてきたということ (*e.g.*, Rühm, 1956; Massey, 1974)、もう一つには、養菌性キクイムシには、樹皮下キクイムシ類ほどには重要な害虫を含んでいなかったため調査が行われなかったということが考えられる。

しかし、養菌性キクイムシの生息環境、温度、湿度条件などが樹皮下キクイムシや、その他の木材利用昆虫類とさほど大きく異なるわけではないため (*e.g.*, 梶村, 2000; 山岡, 2000)、これらのグループに特化して調査を行うことにより、多くの寄生性、便乗性線虫種が発見される可能性がある。いずれにせよ、養菌性キクイムシ関連線虫に関しては、観察、記載レベルの地道な研究もこれから行わなければならないという状況である。

養菌性キクイムシからこれまでに報告されているのは、キクイムシ亜科では、*X. disper* から検出された *R. martini* (Rühm, 1955)、*Mesorhabditis juglandicola* (Fuchs, 1937)、*Neodit. xylebori* (Roux, 1906)、*Neop. xylebori* (Schvester, 1950)、*X. dryographus* から検出された *Neomisticius rhizomorphoides* (Rühm, 1955)、コーヒーの種子を食害するドングリキクイムシの一種、*Hypothenemus hampei* から検出された *Meta-parasitylenchus hypothenemi* (Poinar *et al.*, 2004)、ショウゲンキクイムシ (*Scolytus platypus shogun*)、およびダイミョウキクイムシ (*S. daimio*) から検出された *Neodiplogaster crenatae* (Kanzaki *et al.*, 2008b) である。

これらのうち、いくつかのものについては生活史がある程度、明らかにされている。

Poinar *et al.* (2004) の記載によれば、*Me. hypothenemi* は、Tylenchomorpha 下目の昆虫寄生性線虫であり、生活史は前述の他の寄生性線虫と同様である。この種の病原力は強く、寄主を完全に不妊化するか、産卵数を顕著に減少させる。なお、本種は、寄主のキクイムシ *Hyp. hampei* がコー

ヒ一生産の重要害虫であることから、生物的防除資材としての応用が期待されている。

Neoparasitylenchus xylebori については、生活史、病原性とも、前述の樹皮下キクイムシ類に寄生する同属種と同様である (Schvester, 1950)。

Neoditylenchus xylebori, *Neom. rhizomorphoides* の2種はいずれも糸状菌食性の便乗種と考えられており、Aphelenchoididae 科の便乗性線虫と類似した生活史をもっている。これら2属について、特定の便乗ステージに関する記述はないが、*Neoditylenchus* に近縁の *Sychnotylenchus* 属が、分散型幼虫ステージをもつことから (Rühm, 1955, 1956)、これらの属でも同様の分散型ステージをもつと考えられる。

Neodiplogaster crenatae は Diplogastridae 科の糸状菌食性線虫である。培養試験の結果、ショウゲンキクイムシ、およびダイミョウキクイムシのアンブロシア菌を食餌源とした場合、一般的な糸状菌食性線虫の食餌菌である *Botrytis cinerea* を用いた場合に比べて安定的な増殖を示すことが明らかになっており、食餌菌に対する何らかの適応の可能性が示されている (Kanzaki *et al.*, 2008b)。また、媒介昆虫と食餌源を共有するということから、本種においては、媒介昆虫との間に餌資源をめぐる競合関係があると考えられた (Kanzaki *et al.*, 2008b)。

ナガキクイムシ亜科には知られている関連線虫はさらに少なく、カシノナガキクイムシ (*Platypus quercivora*) の鞘羽裏側に便乗していた *My. platypi* (Diplogastridae 科) と *Ruehmaphelenchus* sp. (Aphelenchoididae 科) が報告されているのみである (Kanzaki and Futai, 2004b; Kanzaki *et al.*, 2006)。これらは2種とも便乗種であり、カシノナガキクイムシのパフォーマンスに対して、特に大きな影響を与えることはない。ただし、糸状菌食性の *Ruehmaphelenchus* sp. ではカシノナガキクイムシとの間に食餌源を巡る競合の可能性がある。さらに、これら2種の便乗時の位置は興味深い。これらの線虫はともにキクイムシの鞘羽裏側に付着して便乗しているが、*My. platypi* が分散型幼虫ステージで鞘羽の中央部に張り付いているのに対し、*Ruehmaphelenchus* sp. は成虫が鞘羽前部の外側寄り、すなわち、鞘羽裏側の最も窪んだ部分に寄り集まるようにして付着している (Kanzaki and Futai, 2004b)。粘着性が強く、乾燥耐性も高い Diplogastridae 科の分散型幼虫が、鞘羽中央部の平坦で、かつ乾燥しやすい場所に便乗し、特殊な耐久性をもたない Aphelenchoididae 科の成虫では、乾燥度合いが比較的低く、剥がれ落ちにくい窪みを利用するという形で、同じ鞘羽の裏でも異なる場所を利用するということがうかがえる。

また、ここで述べた既知種以外に、筆者らは、ハンノシジキクイムシ (*X. seriatus*) より、*Bursaphelenchus* 属の一種、ガンショキクイムシ (*X. gansyoensis*) より *Ruehmaphelenchus* 属の一種、カシノナガキクイムシより Allantonematidae 科に属する新属の昆虫寄生性線虫を検出している (神崎, 未発表)。この Allantonematidae 科線虫は、いまだ昆虫寄生態成

虫が得られていないため、記載、命名を行うには至っていないが、*Neodip. crenatae* の場合と同様、カシノナガキクイムシ虫体から得られた特定の糸状菌種でしか増殖を確認できなかった (神崎ら, 未発表)。また、カシノナガキクイムシからは内部寄生性の Aphelenchoididae 科の線虫も検出したが、その詳細はわからなかった (小坂, 未発表)。これらの線虫種に関しては、今後さらに調査を行い、昆虫に対する線虫の直接的、間接的な影響を明らかにしていく必要がある。

もう一点興味深い点は、養菌性キクイムシから確認されている線虫11種 (未発表のものも含む) のうち、*Ruehmaphelenchus* spp. が3種を占めていることである。この属はこれまでに2種しか記載されておらず、ここにあげていない残りの一種、*R. asiaticus* の媒介昆虫種は明らかにされていない (Braasch *et al.*, 2006)。ここまでに記載された種数が少ないため、確かなことはわからないが、この属は養菌性キクイムシ類に適応した属である可能性がある。

VI. 今後の課題

キクイムシに関連した線虫類は、昆虫嗜好性線虫の中では最も研究が進められているグループの一つである。しかし、他の線虫学分野と同様、今後明らかにしていくべき点は非常に多い。

まず、最も基本的なものとして、分類学的な問題があげられる。

樹皮下キクイムシ関連線虫についてはこれまでも多数の種が記載され、分類学的検討もなされている。Subbotin *et al.* (2006) や、Meldal *et al.* (2007) による系統解析の結果、寄生性線虫についてはその属、科レベルの系統関係も一部明らかになってきている。しかし、いまだに多数の未記載種が検出、報告されていると同時に、過去において不完全な記載をなされているものも多い。昆虫寄生性線虫には3種類の成虫ステージ、寄生態雌成虫と感染態雌雄成虫、があるが、記載からそれらのうち一部が欠落していて、いまだ明らかになっていないものや、別種の雌雄を混同し、一種として記載している可能性のあるものもある。たとえば、Tsuda (2001) は、Poinar (1991) が記載した、キノコバエ寄生性線虫の一種、*Iotonchium californicum* に関して、異なる種が同種の雌雄として記載されている可能性を指摘している。また、非常に広範囲の寄主をもつものには隠蔽種が存在している可能性もある。軽度寄生性・便乗性線虫に関しても分類学的研究の状況は寄生性線虫と同様である。近年になって、マツノザイセンチュウが世界的な問題になってきたため、*Bursaphelenchus* 属とその近縁なグループに関しての記載分類や系統解析、また、生活史研究はこの10年間で飛躍的に進んだが、その他のグループについては、いくつかの種記載が追加されているだけであり、大きなレベルでの系統関係に関する研究は非常に少ない。これらの中でも特に問題になってくるのは、人工培養のできない軽度寄生性線虫である。本稿で述べた

Parasitaphelenchus 属, Ektaphelenchinae 亜科のいずれも, *Cryptaphelenchus* 属の一部を除いて人工培養は成功していないため, 記載などにもまとまった標本数が得られず, 一部のステージが欠落したまま記載されている種もある。また, いずれの属にも形態的に互いに似通った, シノニムを疑われる種や, 逆に寄主範囲が非常に広く, 隠蔽種の疑いのあるものも含まれている (Rühm, 1956; Baujard, 1984; Kanzaki *et al.*, 2008a)。

さらに, *Ruehmaphelenchus* 属など, 未記載種も含めて, 養菌性キクイムシからしか検出されていないグループもあるということから, 養菌性キクイムシとその随伴菌類に進化的に特殊化した線虫グループが多数存在しているという可能性もある。これらを探索, 記載し, 樹皮下キクイムシと養菌性キクイムシの関連線虫の相違点, その生態的理由, たとえば, 線虫のもつ消化酵素遺伝子のタイピングなどを解析していくこともキクイムシ類関連線虫の進化的背景を明らかにしていくうえでの基礎となるだろう。

近年, 分子マーカーなどはキット化が進み, 広く利用されるようになってきた。たとえば, 操作的分子分類単位 (molecular operational taxonomic unit: MOTU) 技術により, 特別な同定技術を用いなくても群集構造の解明が可能になってきている (*e.g.*, Powers *et al.*, 2009; Porazinska *et al.*, 2009)。これらの技術も分類学的問題解決には有効なツールとなろう。

生理学的, 病理学的な解析に関してもこれから明らかにしていくべき課題は多い。

樹皮下キクイムシの寄生性線虫については, いくつかのグループに関してはある程度線虫相の傾向が明らかになるとともに, 重要なものでは, 研究のかなり初期の段階において, その生活史やキクイムシとの関係が観察により定性的に記述されている。また, 虫体内の化学成分, すなわち栄養状態についての解析も行われてきている。

しかしながら, キクイムシ, 寄生性線虫ともに実験室内での人工培養が非常に困難, もしくは不可能であり, 個体サイズも小さいため, 精度の高い実験的研究はなかなか進められなかった。特に, 被寄生キクイムシ個体における生理生態学的解析や, 遺伝子レベルの研究はまだほとんど行われていない。

同様に, 軽度寄生性線虫でもこれら詳細な生理学的解析は行われていない。たとえば, 寄生により, キクイムシのパフォーマンスに対してほとんど影響を与えない *Parasitaphelenchus* 属でも, 生活史の完結には寄生ステージが必須であり, 何らかの栄養分をキクイムシから得ていることは間違いない。また, Ektaphelenchinae 亜科は, 成虫が肛門と直腸を有していないという線虫類の中でも珍しい形態形質や, 昆虫虫体への nematangia の形成など, 生理学的にも, 組織病理学的にも非常に興味深いグループである。この亜科については今後, 基本的な系統分類や, 生態研究を進めるとともに, 組織病理学的手法を用いた昆虫との生理的相互作用機構の解明に向けた努力が必要である。

また, 便乗性線虫でも, たとえば, 分散型幼虫への脱皮を規定する要因など, マツノザイセンチュウ系やモデル生物, *Caenorhabditis elegans* で知られている系を参考に, 生理学的な解析がなされるべきであろう。

近年になり, 遺伝子解析の技術や, 微量試料を用いた生化学的分析技術の発達により, これまでは費用や労力の点で不可能と思えたこと, たとえば, キクイムシ体内栄養分に関しての詳細な量的, 質的解析や, キクイムシ, 線虫双方における相互関係遺伝子の発現解析も可能になってきた。今後これらの新技術を導入して, より詳細な相互関係の解析が期待される。

キクイムシ類から検出される寄生性線虫の場合, 生活史の大半は昆虫体内で完結し, 虫体外での活動は限定されている。生態学的に未解明な部分は, むしろ軽度寄生性・便乗性線虫に多い。これらは, 寄生性線虫に比べると昆虫との直接的栄養関係がない, もしくはほとんどないため, 相互作用は単純であると考えられてきた。ゆえに, 個々の種, 属に関してキクイムシとの詳細な相互関係や, 虫体外での生活様式はあまり重要視されず, これらに関する研究例も少ない。

キクイムシ類と線虫の関係といえば, これまでは寄生, もしくは便乗とされており, それ以外の可能性には言及されていなかった。しかし, 近年になってから, 糸状菌食性線虫とキクイムシの間に餌資源をめぐる競争の可能性が示されている (Kanzaki *et al.*, 2007b, 2008b; 神崎, 2008)。直接的な寄主, 寄生者関係に比べれば, 昆虫が受ける影響は少ないと考えられるが, 糸状菌食線虫であれば, かなり多くのグループでキクイムシと餌資源をめぐる競合が起こっている可能性がある。特に養菌性キクイムシはアンブロシア菌と非常に密接な関係があるため, この影響は大きいかもしれない。このような関係は, 他の昆虫で報告されており, たとえば, キバチ類に寄生し, 伝搬されると同時に, そのキバチの種特異的アンブロシア菌である *Amylostereum* 属菌のみを摂食する *Deladenus* 属線虫の例がある (*e.g.*, Bedding, 1967)。キクイムシを伝搬者として利用する糸状菌食性線虫については, そのキクイムシのアンブロシア菌, もしくは食餌菌との関係, たとえば摂食可能範囲などを調査していくことにより, キクイムシとの関係が量的, 質的に評価できる可能性がある。なぜなら, *Neodip. crenatae* がダイミョウキクイムシ, ショウグンキクイムシのアンブロシア菌を摂食し, 安定した増殖を示すという例 (Kanzaki *et al.*, 2008b), また, カシノナガキクイムシから分離した未記載属線虫がこの昆虫の随伴菌のみを食餌源として利用するという例, あるいは樹皮下キクイムシでも, *B. clavicauda* が, 媒介昆虫 *Cryphalus* sp. の主要食餌菌で増殖するという例 (Kanzaki *et al.*, 2007b) があるからである。

微生物食性線虫と媒介昆虫の関係としては, 寄生, 便乗, 競合の他に, 相利共生の可能性が示されている。Giblin and Kaya (1984) はハナバチの一種, *Anthophora bomboides*

stanfordiana とそれに便乗する線虫, *B. seani* の例で, 線虫が昆虫病原性糸状菌を摂食, 密度低下をさせる, という仮説を提示している。この仮説は, 野外観察結果, および線虫の食性(可食糸状菌の範囲)を検討した結果から導かれたものであり, まだ実験的な証明はされていない。キクイムシ類には多くの広食性の便乗性線虫が知られていることから, このような共生系の存在を調査する価値はある。

また, 他に相利共生の可能性として, キクイムシ *I. sexdentatus* の便乗性線虫である *B. sexdentati* が宿主であるマツ属樹種に対して若干の病原性があり, 樹木の枯死を引き起こすという報告がある (Skarmoutsos and Michalopoulos-Skarmoutsos, 2000)。日本においては, マツノザイセンチュウがマツ属樹種に対して病原性を有し, これを枯死させることで媒介昆虫, マツノマダラカミキリの産卵資源の創出をするという関係がある。この関係が進化的に形成されたか否かは別にして, 結果的には相利共生関係を成立させている (e.g., 真宮, 2008)。*B. sexdentati* の場合ではここまで明瞭な効果はないと推測されるが, キクイムシの生存木への穿孔を促進する要因にはなっているかもしれない。

糸状菌以外の微生物や, 他の微小動物類を含んだ相互関係, 線虫種間の関係も興味深い。上にもカシノナガキクイムシに関連する2種の線虫の例をあげたが, 複数種の線虫が1個体のキクイムシに寄生, 便乗するという例は多い。キクイムシ以外でも, キボシカミキリ (*Psacothoea hilaris*) によって媒介される2種の線虫, *B. conicaudatus* (糸状菌食性) と *Diplogasteroides psacothaeae* (細菌食性) が便乗の際の昆虫の器官, 材内での食性に関して棲み分けている例が報告されている (Kanzaki and Futai, 2001, 2002)。これら線虫の間での相互作用(干渉作用)や, 棲み分けなども生態的には興味深い対象になるかもしれない。また, 寄生性線虫種の重複感染などでも線虫種間でどのような相互作用があるのか, というような点はいまだ研究されていない。他の微小動物としては, ダニ類などもキクイムシへの便乗が知られているが, これらの中には線虫を捕食するものや, 餌資源をめぐるキクイムシ, 線虫と競合するものもいると考えられる (岡部, 2009)。線虫とキクイムシの関係を単なる二者系, あるいは菌類まで含んだ三者系としてでなく, 生物群集として考えることにより, さらに広い視野での研究が期待できる。

VII. おわりに: 日本ではどのような研究ができるのか

キクイムシ関連線虫の分類, 系統学的研究や, 生理, 生態学的研究の現状や必要性は上に述べたとおりであり, これは, 世界各国においても同様の重要性をもっているものと考えられる。最後に, まとめに代えて, 日本の特色を生かした独自の研究の可能性について考えてみたい。

日本は南北に長く, それにしたがって, 生物相も非常に多様である。北海道, 東北地方などは, 多数の先行研究のある欧米やロシアと緯度的に近く, また, 森林の構成や,

そこに生息するキクイムシ相も属のレベルではかなり近い。すなわち, これら冷温帯地域においては先行研究の知見を応用しながら, 線虫相の把握, 生活史の解明を行い, その類似点, 相違点を考察することにより, 東アジア地域の線虫相を特徴付けることができるだろう。

一方で, 温暖な地域に関しては世界的にも十分な知見が得られているとはいえず, 予想が困難である。当面, 網羅的調査から始め, 徐々に線虫相の傾向を把握していくということになるだろう。合わせて, 特に生態的, 進化的に重要と思われるものについては生活史の解明や, 生理生態的調査を行う必要がある。国境を越えての生物試料の移動が難しいということを考えれば, 国内に亜熱帯地域を含む日本は, 温暖地域のキクイムシ, 特に養菌性キクイムシの関連線虫を研究し, 新知見を得るためには良い立地条件であるといえよう。

また, 日本, および東アジアの森林特有の問題として, マツ材線虫病, ナラ類集団枯損があげられる。これらはいずれも大規模な森林病害であり, それぞれマツ科, ナラ, カシ類を集団で枯死させる。これらの森林病害はいずれも食材性甲虫類によって伝搬される病害であり, 樹木の集団枯損という特徴をもっている。これら病害による森林昆虫相への影響などについては, 現在までに詳しい長期的野外観察や実験的データが示されていないが, ここで加害を受ける樹木はいずれもキクイムシ類にとって, すなわち, そのキクイムシに関連した線虫類にとっても, 非常に重要な資源である。

たとえば, マツ材線虫病の場合, マツ類の集団枯損が起こる。これまでも多くのキクイムシ関連線虫研究において指摘されているように, マツ類は, 多くのキクイムシ類とその関連線虫にとって, 利用価値の高い植物グループである (Rühm, 1956; Massey, 1974)。マツ材線虫病の蔓延により, マツ林の衰退が起こり, キクイムシ類が潜在的に利用可能な資源の減少が起こる。一方で, 枯死木の異常な増加が一時的に起こるものの, キクイムシ類の生活史上利用しにくい時期に枯死が起こったり, また, 穿孔可能なものでも, マツノマダラカミキリ若令幼虫により, 樹皮直下が大きく食害されて利用できなくなったり, 樹皮の脱落による材の乾燥など, キクイムシ類にとっては利用しやすい枯死木ではなくなる場合が多い。さらに, マツ材線虫病枯死木材内では, マツノマダラカミキリによって運ばれる2種の線虫, マツノザイセンチュウと *Diplogasteroides* sp. が優占し, 本病による枯死木特有の非常に特徴的な線虫相となる (Sriwati *et al.*, 2006)。この系を用いることで, 線虫の種間での直接的競合に関しても解析することができるだろう。

大規模な森林病害という攪乱が微生物や微小動物の多様性に対して与える影響は決して小さくはないものと考えられる。キクイムシ関連線虫を用いることにより, 保全生態学的にも重要な情報が得られるものと考えられる。

本原稿をまとめるにあたって, University of Florida, Robin M. Giblin-Davis 教授には, 昆虫嗜好性線虫類の分類, 生態学的問題に関していくつかの非常に有用なご意見をいただき, また, 英文要旨を校閲いただいた。この場を借りてお礼を申し上げたい。また, 本稿執筆の機会を与えていただいた名古屋大学の梶村恒博士に感謝申し上げる。さらに, 本稿を担当していただいた編集委員, 2 名の査読者に御礼申し上げる。本研究の一部は平成 20 年度地球環境研究総合推進費 (F081) によって行われた。

引用文献

- Asharaf, M. and Berryman, A.A. (1970a) Biology of *Sulphuretylenchus elongates* (Nematoda: Sphaerulariidae) and its effect on its host, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae). Can. Entomol. 102: 197-213.
- Asharaf, M. and Berryman, A.A. (1970b) Histopathology of *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae) infected by *Sulphuretylenchus elongates*. Ann. Entomol. Soc. Am. 63: 924-930.
- Ashraf, M., Mayr, W., and Sybers, H.D. (1971) Ultrastructural pathology of the flight muscles of *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae) infected by a nematode parasites. J. Invert. Pathol. 18: 363-372.
- Atkins, M.D. (1960) A study of the flight of the Douglas-fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. (Coleoptera: Scolytidae). II. Flight movements. Can. Entomol. 92: 941-954.
- Atkins, M.D. (1961) A study of the flight of the Douglas-fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. (Coleoptera: Scolytidae). III. Flight capacity. Can. Entomol. 93: 467-474.
- Atkinson, T.H. and Wilkinson, R.C. (1979) Microsporidian and nematode incidence in live-trapped and reared southern pine beetle adults. Fla. Entomol. 62: 169-175.
- Bastian, H.C. (1865) Monograph on the Anguillulidae, or free nematoids, marine, land, and freshwater; with descriptions of 100 new species. Trans. Linn. Soc. London 25: 73-184.
- Baujard, P. (1984) Remarques sur la sous-famille des Ektaphelenchinae Paramonov, 1964 et proposition d'Ektaphelenchoidea n. gen. (Nematoda: Aphelenchoididae). Rev. Nématol. 7: 147-171.
- Bedding, R.A. (1967) Parasitic and free-living cycles in entomogenous nematodes of the genus *Deladenus*. Nature 214: 174-175.
- Blaxter, M.L., De Ley, P., Garey, J.R., Liu, L.X., Scheldeman, P., Vierstraete, A., Vanfleteren, J.R., Mackey, L.Y., Dorris, M., Frisse, L.M., Vida, J.T., and Thomas, W.K. (1998) A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. Nature 392: 71-75.
- Braasch, H. (2009) Re-establishment of *Devibursaphelenchus* (Nematoda, Aphelenchoididae) and proposal for a new combination of several *Bursaphelenchus* species. J. Nem. Morph. Syst. 12: 1-5.
- Braasch, H., Gu, J., Burgermeister, W., Brandstetter, M., and Metge, K. (2006) Description of *Ruehmaphelenchus asiaticus* sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae) and remarks on the genus *Ruehmaphelenchus*. J. Nem. Morph. Syst. 9: 39-48.
- Cardoza, Y.J., Paskewitz, S., and Raffa, K.F. (2006) Travelling through time and space on wings of beetles: A tripartite insect-fungi-nematode association. Symbiosis 41: 71-79.
- Dale, P.S. (1967) Nematodes associated with the pine-bark beetle, *Hylastes ater*, in New Zealand. N.Z. J. Sci. 10: 222-234.
- De Ley, P. and Blaxter, M.L. (2002) Systematic position and phylogeny. In The biology of nematodes. Lee, D.L. (ed.), Taylor and Francis, 1-30.
- Fuchs, A.G. (1915) Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderen Parasiten. 1. Des *Ips typographus* L. 2. Des *Hylobius abietis* L. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. Geogr. Tiere 38: 109-222.
- Fuchs, A.G. (1930) Neue an Borken- und Rüsselkäfer gebundene Nematoden, halbparasitische und Wohnungsemieter. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. Geogr. Tiere 59: 505-646.
- Fuchs, A.G. (1937) Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. Geogr. Tiere 70: 291-380.
- Fuchs, A.G. (1938) Neue parasitische und halbparasiten bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. II., III., u. IV. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. Geogr. Tiere 71: 123-190.
- Fürst von Lieven, A. (2003) The genus *Oigolaimella* Paramonov, 1952 (Nematoda: Diplogastridae) and description of *O. kruegeri* n. sp. and *O. ninae* n. sp. Nematology 5: 583-600.
- Fürst von Lieven, A. and Sudhaus, W. (2008) Description of *Oigolaimella attenuata* n. sp. (Diplogastridae) associated with termites (*Reticulitermes*) and remarks on life cycle giant spermatozoa, gut-inhabiting flagellates and other associates. Nematology 10: 501-523.
- Giblin, R.M. and Kaya, H.K. (1984) Host, temperature and media additive effects on the growth of *Bursaphelenchus seani*. Rev. Nématol. 7: 13-17.
- Giblin-Davis, R. M. (1993) Interactions of nematodes with insects. In Nematode interactions. Wajid, M. (ed.), Chapman and Hall, 302-304.
- Goodey, J.B. (1963) Soil and freshwater nematodes. 2nd ed. 544 pp, Methuen and Co.
- 後藤秀章 (2009) 日本産キクイムシの分類研究史および現存種一覧. 日林誌 91: 479-485.
- Gu, J., Chen, X., Zhen, W., Braasch, H., and Burgermeister, W. (2008) Records of *Bursaphelenchus* species in pines in Ningbo, Zhejiang, China. Abstracts for 5th international congress of nematology, 123.
- Harmann, M., Mayer, W.E., Hong, R.L., Kienle, S., Minasaki, R., and Sommer, R.J. (2006) The nematode *Pristionchus pacificus* (Nematoda: Diplogastridae) is associated with oriental beetle *Exomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Japan. Zool. Sci. 24: 883-889.
- Hazir, C., Giblin-Davis, R.M., Keskin, N., Ye, W., Kanzaki, N., Center, B.J., Hazir, S., Kaya, H.K., and Thomas, W.K. (2007) *Bursaphelenchus debrae* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae), an associate of the bee *Halictus brunnescens* in Turkey. Nematology 9: 777-789.
- Hoffard, W.H. and Coster, J.E. (1976) Endoparasitic nematodes of *Ips* bark beetle in eastern Texas. Environ. Entomol. 5: 128-132.
- Hunt, D.J. (1993) Aphelenchida, Longidoridae and Trichodridae — their systematics and bionomics. 352 pp, CAB International.
- Hunt, D.J. (2007, publ. 2008) A checklist of the Aphelenchoidea (Nematoda: Tylenchina). J. Nem. Morph. Syst. 10: 99-135.
- Hunt D.J. and Hague, N.G.M. (1974) A redescription of *Parasitaphelenchus oldhami* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae) a parasite of two elm bark beetles: *Scolytus Scolytus* and *S. multistriatus*, together with some notes on its biology. Nematologica 20: 174-180.
- Hunt, D.J. and Hague, N.G.M. (1976) The bionomics of *Cryptaphelenchoides scolyti* n. comb., syn. *Ektaphelenchus scolyti* Rühm, 1956, (Nematoda: Aphelenchoididae) a nematode associate of *Scolytus Scolytus* (Coleoptera: Scolytidae). Nematologica 22: 212-216.
- Hunt, R.S. and Poinar, G.O. (1971) Culture of a *Parasitorhabditis* sp. (Rhabditida: Protorhabditinae) on a fungus. Nematologica 17: 321-322.
- 伊藤昌明・梶村 恒 (2009) キクイムシの系統地理学. 日林誌 91: 424-432.
- 梶村 恒 (2000) 微生物を“栽培”する繁殖戦略—養菌性キクイムシとアンブロシア菌—. (森林微生物生態学. 二井一樹・肘井直樹編, 朝倉書店). 179-193.
- 神崎菜摘 (2004) 昆虫嗜好性線虫. (線虫学実験法. 真宮靖治編, 日本線虫学会). 147-153.
- 神崎菜摘 (2006) *Bursaphelenchus* 属線虫の分類と系統. 日林誌 88: 392-406.
- Kanzaki, N. (2008) Taxonomy and systematics of the nematode genus *Bursaphelenchus* (Nematoda: Parasitaphelenchidae). In Pine wilt disease. Zhao, B.G., Futai, K., Sutherland, J., and Takeuchi, Y. (eds.), Springer Japan, 44-66.
- 神崎菜摘 (2008) 昆虫嗜好性線虫にみられる寄生と共生. (寄生と共

- 生. 石橋信義・名和行文編, 東海大学出版会). 108–129.
- Kanzaki, N. and Futai, K. (2001) Life history of *Bursaphelenchus conicaudatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) in relation to the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacothoea hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematology* 3: 473–479.
- Kanzaki, N. and Futai, K. (2002) Life history of *Rhabdontolaimus psacothoeae* (Diplogasterida: Diplogasteroididae) and its habitat segregation from *Bursaphelenchus conicaudatus* (Aphelenchida: Aphelenchoididae). *Jpn. J. Nematol.* 32: 60–68.
- Kanzaki, N. and Futai, K. (2003) Application of molecular phylogenetic analysis to the evolution and co-speciation of entomophilic nematodes. *Russ. J. Nematol.* 11: 107–117.
- Kanzaki, N. and Futai, K. (2004a) *Cylindrocorpus anoplophorae* n. sp. (Nematoda: Cylindrocorporidae) isolated from the white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiatica* (Coleoptera: Cerambycidae). *Jpn. J. Nematol.* 34: 11–19.
- Kanzaki, N. and Futai, K. (2004b) Nematode associates of the Japanese oak wilt disease. *Abst. XXVII Int. Symp. Eur. Soc. Nematol.*: 109.
- Kanzaki, N. and Futai, K. (2005) Description of *Bursaphelenchus parvispicularis* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) isolated from a dead oak tree, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Nematology* 7: 751–759.
- Kanzaki, N., Maehara, N., and Masuya, H. (2007b) *Bursaphelenchus clavi-cauda* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) isolated from *Cryphalus* sp. emerged from a dead *Castanopsis cuspidata* (Thunb.) Schottky var. *Sieboldii* (Makino) Nakai in Ishigaki Island, Okinawa, Japan. *Nematology* 9: 759–769.
- Kanzaki, N., Masuya, H., and Kubono, T. (2008b) Description of *Neodiplogaster crenatae* sp. n. and *N. acaloleptae* sp. n. (Nematoda: Diplogasteridae) from Japan. *Nematology* 10: 545–560.
- Kanzaki, N., Minagawa, N., and Futai, K. (2002) Description of *Rhabdontolaimus psacothoeae* n. sp. (Diplogasterida: Diplogasteroididae), isolated from the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacothoea hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae) and fig tree, *Ficus carica*. *Jpn. J. Nematol.* 32: 7–12.
- Kanzaki, N., Kobayashi, M., Nozaki, A., and Futai, K. (2006) *Myctolaimus platypi* n. sp. (Nematoda: Cylindrocorporidae) isolated from the oak borer, *Platypus quercivorus* (Coleoptera: Platypodidae), the first observed association between nematodes and platypodid bark beetles. *Nematology* 8: 717–725.
- Kanzaki, N., Kosaka, H., Sayama, K., Takahashi, J.-I., and Makino, S. (2007a) *Sphaerularia vespae* sp. nov. (Nematoda, Tylenchomorpha, Sphaerularioidae), an endoparasite of the common hornet, *Vespa similis* Smith (Insecta, Hymenoptera, Vespidae). *Zool. Sci.* 24: 1134–1142.
- Kanzaki, N., Aikawa, T., Giblin-Davis, R. M., and Center, B. J. (2009a) *Bursaphelenchus tokyoensis* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) isolated from dead wood of the Japanese red pine, *Pinus densiflora* Sieb. and Zucc., in Japan. *Nematology* 11: 171–180.
- Kanzaki, N., Giblin-Davis, R. M., Scheffrahn, R. H., Center, B. J., and Davies, K. A. (2009b) *Pseudaphelenchus yukiae* n. gen., n. sp. (Tylenchina: Aphelenchoididae) associated with *Cylindrotermes macrognathus* (Termitidae: Termitinae) in La Selva, Costa Rica. *Nematology* 11: 869–881.
- Kanzaki, N., Giblin-Davis, R.M., Cardoza, Y.J., Ye, W., Raffa, K.F., and Center, B.J. (2008a) *Bursaphelenchus rufipennis* n. sp. (Parasitaphelenchinae) and redescription of *Ektaphelenchus obtusus* (Ektaphelenchinae), associates from nematangia on the hind wings of *Dendroctonus rufipennis* (Coleoptera: Scolytidae). *Nematology* 10: 925–955.
- Kaya, H.K. (1984) Nematode parasites of bark beetles. *In* Plant and insect nematodes. Nickle, W. R. (ed.), Marcel Dekker Inc., 727–754.
- Khan, M.A. (1957a) *Sphaerularia bombi* Duf. (Nematoda: Allantonematidae) infesting bumble bees and *Sphaerularia hustata* sp. nov. infesting bark beetles in Canada. *Can. J. Zool.* 35: 519–523.
- Khan, M.A. (1957b) *Sphaerularia unguilacauda* sp. nov. (Nematoda: Allantonematidae) from the Douglas fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk., with key to *Sphaerularia* species (Emended). *Can. J. Zool.* 35: 635–639.
- Korentchenko, E.A. (1980) New species of nematodes from the family Aphelenchoididae, parasites of stem pests of the Dahurian Larch. *Zool. Zh.* 59: 1768–1780.
- 小坂 肇・神崎菜摘 (2007) 北海道で採集したヤツバキクイムシ類の寄生線虫. *日線誌* 37: 114.
- 小坂 肇・津田 格 (2004) 昆虫寄生性線虫 昆虫寄生性線虫の生活史概要と用語説明. (線虫学実験法. 日本線虫学会編, 日本線虫学会), 154–155.
- 小坂 肇・山口岳広 (2005) トドマツノキクイムシの内部寄生線虫. *日線誌* 35: 105–106.
- Kosaka, H. and Ogura, N. (1993) *Contortylenchus genitalicola* n. sp. (Tylenchida: Allantonematidae) from the Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternates* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 28: 423–432.
- Kosaka, H. and Ogura, N. (1994) Adult longevity and female reproductive potential of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) parasitized by *Contortylenchus genitalicola* (Tylenchida: Sphaerulariina). *Jpn. J. Nematol.* 24: 30–34.
- Kosaka, H., Sayama, K., and Makino, S. (2006) Some nematode parasites of forest insects found in Hokkaido, Japan. *Abst. XXVIII Int. Symp. Eur. Soc. Nematol.*: 86–87.
- Laumond, C. and Carle, P. (1971) Nématodes associés et parasites de *Blastophagus destruens* Woll. (Col. Scolytidae). *Entomophaga* 16: 51–66.
- Lieutier, F. and Laumond, C. (1978) Nématodes parasites et associés à *Ips sexdentatus* et *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) en région parisienne. *Nematologica* 24: 184–200.
- von Linstow, O. (1890) Ueber *Allantonema* und *Diplogaster*. *Cent. Bakteriöl., Parasite. Infekt.* 8: 489–493.
- MacGuidwin, A.E., Smart, G.C., and Alle, G.E. (1980a) Redescription and life history of *Contortylenchus brevicomi*, a parasite of the southern pine beetle *Dendroctonus frontalis*. *J. Nematol.* 12: 207–212.
- MacGuidwin, A.E., Smart, G.C., Wilkinson, R.C., and Allen, G.E. (1980b) Effect of the nematode *Contortylenchus brevicomi* on gallery construction and fecundity of the southern pine beetle. *J. Nematol.* 12: 278–282.
- Maggenti, A.R. (1983) Nematode higher classification as influenced by species and family concepts. *In* Concepts in nematode systematic, Stone, A.R., Platt, H.M., and Khalil (eds.), Academic Press, 25–40.
- Maggenti, A.R. (1991) Nematoda: higher classification. *In* Manual of agricultural nematology. Nickle, W. R. (ed.), Marcel Dekker Inc., 147–187.
- 真宮靖治 (2008) マツノザイセンチュウとマツノマダラカミキリの共生. (寄生と共生. 石橋信義・名和行文編, 東海大学出版会). 82–107.
- Massey, C.L. (1956) Nematode parasites and associates of the Engelmann spruce beetle (*Dendroctonus engelmanni* Hopk.). *Proc. Helminthol. Soc. Washington* 23: 14–24.
- Massey, C.L. (1962) Life history of *Aphelenchulus elongates* Massey (Nematoda), an endoparasite of *Ips confusus* LeConte, with a description of the male. *J. Invert. Pathol.* 4: 95–103.
- Massey, C.L. (1964) The nematode parasites and associates of the fir engraver beetle, *Scolytus ventralis* Le Conte, in New Mexico. *J. Insect Pathol.* 6: 133–155.
- Massey, C.L. (1974) Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. USDA Agriculture Handbook No. 446, 233 pp, USDA Forest Service, United States Governmental Printing Office.
- Meldal, B.H.M., Debenham, N.J., De Ley, P., De Ley, I.T., Vanfleteren, J.R., Vierstraete, A.R., Bert, W., Borgonie, G., Moens, T., Tyler, P.A., Austen, M.C., Blaxter, M.L., Rogers, A.D., and Lambhead, P.J.D. (2007) An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. *Mol. Phylogen. Evol.* 42: 622–636.
- Nickle, W.R. (1963a) The endoparasitic nematodes of California bark beetle

- with description of *Bovienema* n. g. and *Neoparasitylenchus* n. subg. and with the presentation of new information on the life history of *Contortylenchus elongates* n. comb. Ph.D thesis, University of California.
- Nickle, W.R. (1963b) Notes on the genus *Contortylenchus* Rühm, 1956, with observation on the biology and life history of *C. elongates* Massey, 1960) n. comb., a parasite of a bark beetle. Proc. Helminthol. Soc. Washington 30: 256–262.
- Nickle, W.R. (1971) Behavior of the shothole borer, *Scolytus rugulosus*, altered by the nematode parasite *Neoparasitylenchus rugulosi*. Ann. Entomol. Soc. Am. 64: 751.
- 野淵 輝 (1977) 南洋輸入材のナガキクイムシ科. 林試研報 296: 101–155.
- Oldham, J.N. (1930) On the infestation of elm bark beetles (Scolytidae) by a nematode *Parasitylenchus scolyti* n. sp. J. Helminthol. 8: 239–248.
- 岡部貴美子 (2009) キクイムシ関連ダニの系統と生態. 日林誌 91: 461–468.
- Penas, A.C., Bravo, M.A., Naves, P., Bonifácio, L., Sousa, E., and Mota, M.M. (2006) Species of *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Nematoda: Parasitaphelenchidae) and other nematode genera associated with insects from *Pinus pinaster* in Portugal. Ann. Appl. Biol. 148: 121–131.
- Penas, A.C., Bravo, M.A., Valadas, V., and Mota, M.M. (2007, publ. 2008) Detailed morphobiometric studies of *Bursaphelenchus xylophilus* and characterisation of other *Bursaphelenchus* species (Nematoda: Parasitaphelenchidae) associated with *Pinus pinaster* in Portugal. J. Nem. Morph. Syst. 10: 137–163.
- Poinar, G.O. (1975) Entomogenous nematodes. 317 pp, E. J. Brill.
- Poinar, G.O. (1983) The natural history of nematodes. 323 pp, Prentice Hall, New Jersey.
- Poinar, G.O. (1991) The mycetophagous and entomophagous stages of *Iotonchium californicum* n. sp. (Iotonchiidae: Tylenchida). Rev. Nematol. 14: 565–580.
- Poinar, G.O. and Caylor, J.N. (1974) *Neoparasitylenchus amvlocercus* sp. n. (Tylenchida: Nematoda) from *Conophthorus monophyllae* (Scolytidae: Coleoptera) in California with a synopsis of the nematode genera found in bark beetles. J. Invert. Pathol. 24: 112–119.
- Poinar, G.O. and Van der Laan, P.A. (1972) Morphology and life history of *Sphaerularia bombi*. Nematologica 18: 239–252.
- Poinar, G.O., Vega, F., Castillo, A., Chavez, I.E., and Infante, F. (2004) *Metaparasitylenchus hypothernemi* n. sp. (Nematoda: Allantonematidae), a parasite of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. J. Parasitol. 90: 1106–1110.
- Porazinska, D.L., Giblin-Davis, R.M., Farmerie, W., Powers, T.O., Kanzaki, N., Faller, L., Morris, K., Sung, W., and Thomas, W.K. (2009) Evaluating high throughput sequencing as a method for metagenomic analysis of nematode diversity. Mol. Ecol. Res. 9: 1439–1450.
- Powers, T.O., Neher, D.A., Mullin, P., Esquivel, A., Giblin-Davis, R.M., Kanzaki, N., Stock, S.P., Mora, M.M., and Uribe-Lorio, L. (2009) Tropical nematode diversity: vertical stratification of nematode communities in a Costa Rican humid lowland rainforest. Mol. Ecol. 18: 985–996.
- Reid, R. W. (1958) Nematodes associated with the mountain pine beetle. Can. Dept. For. Biol. Div. Bi-Mon. Prog. Rep. 14: 3.
- Roux, G. (1906) Notes helminthologiques. Lyon Méd. 107: 45–54.
- Rühm, W. (1955) Über einige an holzbrütende Ipiden gebundene Nematodenarten. Zool. Anz. 155: 70–83.
- Rühm, W. (1956) Die Nematoden der Ipiden: Parasitologische Schriftenreihe, 6. 437 pp, Veb Gustav Fischer Verlag.
- Rühm, W. and Chararas, C. (1957) Description, biologie et histologie de quatre espèces nouvelles de nematodes parasites de *Dryocoetes hectographus* Reit. (Col. Scolytidae). Entomophaga 2: 253–269.
- Ryss, A., Vieira, P., Mota, M.M., and Kulinich, O. (2005) A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species. Nematology 7: 393–458.
- Saunders, J.L. and Norris, D.M. (1961) Nematoda parasites and associates of the smaller European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus* (Marxham). Ann. Entomol. Soc. Am. 54: 792–798.
- Sayama, K., Kosaka, H., and Makino, S. (2007) The first record of infection and sterilization by the nematode *Sphaerularia* in hornets (Hymenoptera, Vespidae, *Vespa*). Insectes Sociaux 54: 53–55.
- Schvester, D. (1950) Sur un nématode du groupe des *Parasitylenchus dispar* Fuchs, parasite nouveau du Xylebore disparate (*Xyleborus dispar* F.). Ann. Epiphyt. 1: 1–6.
- Schvester, D. (1957) Contribution à l'étude de coléoptères scolytides. Ann. Epiphyt. 8: 1–62.
- Siddiqi, M.R. (2000) Tylenchida: Parasites of Plants and Insects. 2nd ed., 833 pp, CABI Publishing.
- Skarmoutsos, G. and Michalopoulos-Skarmoutsos, H. (2000) Pathogenicity of *Bursaphelenchus sexdentati*, *Bursaphelenchus leoni* and *Bursaphelenchus hellenicus* on European pine seedlings. For. Pathol. 30: 149–156.
- Sommer, R.J. (2008) Homology and the hierarchy of biological systems. BioEssays 30: 653–658.
- Sommer, R.J., Carta, L.K., Kim, S.-Y., and Sternberg, P.W. (1996) Morphological, genetic and molecular description of *Pristionchus pacificus* sp. n. (Nematoda, Diplogastridae). Fundam. Appl. Nematol. 19: 511–521.
- Subbotin, S.A., Sturhan, D., Chizhov, V.N., Vovlas, N., and Baldwin, J.G. (2006) Phylogenetic analysis of Tylenchida Thorne, 1949 as inferred from D2 and D3 expansion fragments of the 28S rRNA gene sequences. Nematology 8: 455–474.
- Sudhaus, W. and Loof, P.A.A. (2004) The type species of the genus *Contortylenchus* Rühm, 1956 (Nematoda: Contortylenchidae) is *C. contortus* (Fuchs, 1915) n. comb. Nematology 6: 919–921.
- Sudhaus, W. and Fitch, D.H.A. (2001) Comparative studies on the phylogeny and systematics of the Rhabditidae (Nematoda). J. Nematol. 33: 1–70.
- Sudhaus, W. and Fürst von Lieven, A. (2003, publ. 2004) A phylogenetic classification and catalogue of the Diplogastridae (Secernentea, Nematoda). J. Nem. Morph. Syst. 6: 43–90.
- Sriwati, R., Takemoto, S., and Futai, K. (2006) Seasonal changes of nematode fauna in pine trees killed by the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. Jpn. J. Nematol. 36: 87–100.
- Sriwati, R., Kanzaki, N., Phan, L.K., and Futai, K. (2008) *Bursaphelenchus erocatus* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) isolated from dead Japanese black pine, *Pinus thunbergii* Parl. Nematology 10: 1–7.
- Thong, C.H.S. and Webster, J.M. (1973) Morphology and post-embryonic development of the bark beetle nematode *Contortylenchus reversus* (Sphaerulariidae). Nematologica 19: 159–168.
- Thong, C.H.S. and Webster, J.M. (1975a) Effects of *Contortylenchus reversus* (Nematoda: Sphaerulariidae), on hemolymph composition and oocyte development in the beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae). J. Invert. Pathol. 26: 91–98.
- Thong, C.H.S. and Webster, J.M. (1975b) Effects of the bark beetle nematode, *Contortylenchus reversus*, on gallery construction, fecundity, and egg viability of the Douglas fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae). J. Invert. Pathol. 26: 235–238.
- Thorne, G. (1935) Nemic parasites and associates of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monticolae*) in Utah. J. Agric. Res. 51: 131–144.
- Tsuda, K. (2001) Studies on *Iotonchium* nematodes associating with mycetophilid gnats and basidiomycetous fungi. Ph.D. Dissertation, Kyoto University, Kyoto, Japan, 146 pp.
- Wachek, F. (1955) Die entomoparasitischen Tylenchiden. : Parasitologische Schriftenreihe, 3. 119 pp, Veb Gustav Fischer Verlag, Jena.
- 山岡裕一 (2000) 微生物による繁殖源の創出—樹皮下キクイムシと青変菌—. (森林微生物生態学. 二井一禎・肘井直樹編, 朝倉書店), 148–162.
- Zhao, Z., Ye, W., Giblin-Davis, R.M., Li, D., Thomas, W.K., Davies, K.A., and Riley, I.T. (2008) Morphological and molecular analysis of six aphelenchoidids from Australian conifers and their relationship to *Bursaphelenchus* (Fuchs, 1937). Nematology 10: 663–678.