キクイムシの加害様式と随伴菌の病原性との関係

升屋 勇人^{*1}・山岡 裕一²

キクイムシ類には非常に多様な菌類が随伴している。これらの菌類は分散をキクイムシに強く依存することで生存、繁栄してきた。その中で宿主樹木に対して病原性を有する種類もいくつか知られている。特に *Ceratocystis* および *Ophiostoma* 属といったオフィオストマトイド菌類は宿主樹体内の健全部位に侵入し、結果的に宿主組織が破壊される。キクイムシとオフィオストマトイド菌類による樹木の枯死機構には大きく分けて二つのタイプが存在する。一つはマウンテンパインビートルやスプルースピートルに代表される大量穿孔（マスアタック）により樹体内に菌が持ち込まれ、枯死するタイプで、もう一つは、ニレ類立枯病のようにキクイムシによる後食加害に伴い菌が樹体内に侵入し、全身性の萎凋症状が引き起こされるタイプである。両者はキクイムシと随伴菌オフィオストマトイド菌類による樹木の枯死という一見同じシステムであるが、全く異なるシステムの樹木枯死被害を引き起こしている。

キーワード：オフィオストマトイド菌類、キクイムシ、マスアタック、分散、病原性

Hayato Masuya,^{*1} Yuichi Yamaoka² (2012) The Relationships between the Beetle's Ecology and the Pathogenicity of their Associated Fungi. J Jpn For Soc 94: 316-325 Many fungal species are associated with bark and ambrosia beetles. The associated fungi strongly depend on the beetles for their dispersal. Some species of them have pathogenicities and some can kill host trees. In particular, *Ceratocystis* and *Ophiostoma* species invade healthy tissues of their host, resulting in destruction of the tissues. The mortalities caused by the beetle-fungi systems can be separated into two types. One is by the mass attack of beetle and associated fungi, such as the combinations of *Dendroctonus ponderosae*-*Grosmannia clavigera*, and *Ips typographus*-*Ceratocystis polonica*. And the other is by invasion of the associated fungi when maturation feeding is performed by the beetles, such as the case of Dutch elm disease system (*Scolytus* spp.-*Ophiostoma ulmi/novo-ulmi*). They are quite different modes of mortalities, although both of them are caused by the beetle-fungi systems and appear to be similar.

Key words: Ophiostomatoid fungi, bark and ambrosia beetle, mass attack, dispersal, virulence

I. はじめに

重要な森林害虫として知られているキクイムシ類は、非常に様々な菌類を随伴している（升屋・山岡 2009）。これらの菌類は、生態群としては樹木寄生菌、木材腐朽菌、昆虫病原菌、菌寄生菌、キクイムシ共生菌などに分けられる。分類群では、オフィオストマ目（Ophiostomatales）、ミクロアスカス目（Microascales）、ボタンタケ目（Hypocreales）、サッカロマイセス目（Saccharomycetales）などの子囊菌や多孔菌目（Polyporales）などの担子菌が随伴しており、時にはケカビ目（Mucorales）といった接合菌も検出されることもある。これらのいくつかはキクイムシに依存した生活を送るものもあれば、キクイムシの幼虫にとって必要不可欠な栄養源となることもある。しかし、ほとんどの種類はキクイムシと栄養関係のない、単なる便乗菌である。この便乗菌の中に、キクイムシの宿主樹木を枯死させる樹木病原菌が含まれている。樹木に対して病原性を有するキクイムシ随伴菌の多くはオフィオストマ目、ミクロアスカス目に属しており、中にはニレ類立枯病菌などの世界的に有名な樹木病害を引き起こす菌も含んでいる。

キクイムシ随伴菌は、その経済的重要性から樹木病原菌としてよりも、木材変色菌として 1900 年代の初めから認識されていた。von Schrenk (1903) は、キクイムシにより枯死した樹木の辺材部には必ず青い変色があることから、キクイムシとその随伴菌との強い関係を示唆した。キクイムシ随伴菌と樹木の枯死との関連を最初に実験的に証明したのは、Craighead (1928) や Nelson and Beal (1929) であろう。彼らは、キクイムシの穿孔を模した単なる物理的な樹皮の剥皮よりも、キクイムシが穿孔した場合の方が早急に枯死することを明らかにし、青変菌が樹木の枯死に重要な役割を果たしていると考えた。

こうしたキクイムシ随伴菌による樹木の枯死は世界の様々な場所で引き起こされている。樹皮下に穿孔するキクイムシと随伴菌による樹木の枯死事例は、タイリクヤツバキクイムシ (*Ips typographus*) と *Ceratocystis polonica* によるドイツトウヒの枯損、*Dendroctonus* spp. と各種オフィオストマ科菌類による北米のマツ類の大量枯死、*Scolytus* spp. と *Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi* による、北米、ヨーロッパでのニレ類集団枯損などが以前から報告されている (Baier *et al.* 2007; Gibson *et al.* 2009; Brasier 2000)。

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

¹ 独立行政法人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 (Forest Microbiology, Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan)

² 筑波大学大学院生命環境科学研究科 〒305-8577 つくば市天王台 1-1-1 (Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1 Tennodai, Tsukuba 305-8577, Japan)

(2012 年 1 月 23 日受付, 2012 年 10 月 5 日受理)

材部に穿孔し、共生菌を栄養源として利用する、いわゆる養菌性キクイムシと随伴菌による枯死事例も少なくなく、現在日本で問題となっているカシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus*) と *Raffaelea quercivora* によるナラ・カシ類の大量枯損は、その1事例としてよく知られている (伊藤・山田 1998)。その他、海外では侵入種であるハギキクイムシ (*Xyleborus glabratus*) と随伴菌の *R. lauricola* によるワニナシ属樹木の大量枯死なども報告されている (Fraedrich *et al.* 2008)。これらのキクイムシによる穿孔には必ず随伴菌の侵入が伴い、その中で強い病原力を有する *Ceratocystis* 属菌やオフィオストマ科菌類が、樹木の通水障害を引き起こすことで宿主樹木が枯死する。これは逆にいえばキクイムシ類がいなければ、随伴菌は宿主樹木に辿り着けず、これらの病原菌による被害はほとんど発生しないということになる。この状況ではキクイムシ随伴菌は、風や水滴、土壌によって伝搬される他の菌類と比べて、生存戦略的に不利なように思える。しかし、実際にはキクイムシ-オフィオストマトイド菌類による樹木の枯死被害は世界的に広がり、様々な国で問題になっており、種類によっては、風、水滴、土壌伝搬性の樹木病害よりも重大な被害を引き起こしている。また、宿主樹種ごとに異なる種類のキクイムシと菌類が繁殖しており、両者は生存戦略的に成功しているように見える。どうしてこのようなことが起こり得るのだろうか。この疑問に答えるためには、キクイムシ類そのものの加害様式と随伴する樹木病原菌の病原性との関連や、虫と菌の複雑に絡み合った利害関係を理解することが重要である。そこで本論文では、様々なキクイムシ随伴菌のシステムを採り上げて、キクイムシの加害様式と随伴菌の病原性について検討し、キクイムシ随伴菌の共生システムが樹木の枯死を引き起こすメカニズムについて概観する。

II. 樹木病原性キクイムシ随伴菌の分類と生態

キクイムシが随伴している菌類のうち、宿主樹木に影響を及ぼすことが確認されている分類群は、ほとんどがオフィオストマ科の *Ophiostoma* 属菌、*Grosmannia* 属菌、*Raffaelea* 属菌、およびミクロアスカス科の *Ceratocystis* 属菌である。これら二つの科の菌類は系統的に異なるグループであることから、分類学的に中立な呼称として、これらをオフィオストマトイド菌類と呼んでいる (e.g. Upadhyay 1993)。

Ophiostoma 属菌は無性世代に *Pesotum* 属、*Sporothrix* 属、*Hyalorhinocladiella* 属を有し、黒色、球形～亜球形の子嚢殻とそこから長く伸びる頸部から成る。頸部先端には、粘着性の子嚢胞子の塊を保持するための孔口毛を有する種類と持たない種類とがある。子嚢胞子は楕円形～三日月型、ソーセージ型まで様々なものがある (山岡ら 1999)。

本属菌の中でも *O. piceae* と形態的にも系統的にも近縁なグループを *O. piceae* complex と呼ぶが (Harrington *et al.* 2001)、このグループは経済的に重要な種類を多く含み、

木材の青変を引き起こす *O. piceae*, *O. quercus* などの青変菌や、ニレ類枯病菌の *O. ulmi* と *O. novo-ulmi* が有名である。このグループに属する種は *Pesotum* 型の無性世代と同時に *Sporothrix* 型の無性世代を有し、楕円形～三日月型の子嚢胞子と孔口毛を有する頸部で特徴付けられる。木口面によくみられる *O. quercus* や *O. piliferum* などは主に雨滴などで分散すると考えられるが、多くの種類はキクイムシ類により分散する。

最近まで *Ophiostoma* 属として扱われていた種類のうち、*Leptographium* 属や *Phialographium* 型の無性世代を有するグループは、現在 *Grosmannia* 属として扱われている (Zipf *et al.* 2006)。これらのグループは *Ophiostoma* 属菌と同様に、黒色、球形～亜球形の子嚢殻で、頸部がある種類とない種類があり、子嚢胞子は楕円形から、柑橘類の裏囊 (じょうのう：柑橘類の袋に分かれた実) 型までである (山岡ら 1999)。多くがキクイムシに随伴するが、中でも *Grosmannia clavigera* はマウンテンパインビートル (*Dendroctonus ponderosae*) や *D. jeffrey* により伝播される (Harrington 2005)。有性世代が確認されていない *Leptographium wingfieldii* は、マツノキクイムシ (*Tomicus piniperda*) に特異的に随伴する種類である (Masuya *et al.* 2009)。本グループの菌は *Ophiostoma* 属に比べて、キクイムシとはより特異的な随伴関係にあるかもしれない。

近年の分子系統解析により、*Grosmannia* 属との関連性が明らかになった *Raffaelea* 属菌は、従来、養菌性キクイムシの幼虫の重要な餌資源と考えられていたグループである (Batra 1966, 1967; Jones and Blackwell 1998; Alamouti *et al.* 2009)。本属菌は有性世代がまだ報告されておらず、形態的には非常に単純で、菌糸から分枝した分生子柄から、シンボジオ型およびアネロ型の分生子形成様式で、楕円形、釣鐘型、涙滴型で基部が切形の分生子を形成する。分生子塊は粘性があり、子座状の塊になって基質上や培地上に形成される (Harrington *et al.* 2008)。養菌性キクイムシの幼虫はこうした分生子塊を摂食すると考えられているが、主要な栄養源として機能しているかどうかについては十分には明らかになっていない。本属で病原力が確認されている種類は *R. quercivora* と *R. lauricola* のみであり (Kusumoto *et al.* 2011; Fraedrich *et al.* 2008)、他の種類について病原力は評価されておらず、さらには未記載種が数多く存在する (升屋、私信) ことから、本属全体としての宿主樹木への影響は未知数である。キクイムシとの随伴関係は、従来は種特異的なものと考えられていたが、実際には複数種の養菌性キクイムシから同じ種類の *Raffaelea* 属菌が分離されることもあり、その随伴関係は比較的ルーズなものと考えられる (升屋・山岡 2009)。

Ceratocystis 属は形態的に *Ophiostoma* 属に類似しており、過去、両者の分類学的取扱いについては混乱していた。一時期、両方とも *Ceratocystis* 属の元で扱われていたが、子嚢胞子の形成様式や無性世代の形態、分子系統解析の結果などから、両者は全く別の目に所属するグループ

であることがわかっている (Hausner *et al.* 1993)。形態的には *Ophiostoma* 属と同じように黒色、球形～亜球形の子嚢殻と長く伸びる頸部が特徴であるが、子嚢胞子は粘着性、鎌型～ヘルメット型で、無性世代が *Thielaviopsis* 属であることから容易に区別できる (山岡ら 1999; 升屋・山岡 2009)。本属の中でキクイムシ随伴菌には、*C. polonia*, *C. laricicola*, *C. fujiensis*, *C. bhutanensis* などの *Ips* 属の樹皮下穿孔性キクイムシが伝搬するものと、*C. rufipenni* のような *Dendroctonus* 属が伝搬するものがある (Harrington 2005; Yamaoka *et al.* 1998)。また、最近記載されたイチジク株枯病菌の *C. ficicola* は、養菌性キクイムシであるアイノキイムシ (*Euwallecea interjectus*) によって分散しているという報告がある (梶谷 1996; Kajitani and Masuya 2011)。他の本属菌はキクイムシからの報告は少なく、オーク萎凋病菌の *C. fagacearum* はケシキスイ類やハネカクシ類により伝搬されると考えられている (Hind 1972; Juzwik *et al.* 2004)。

III. キクイムシ随伴菌による病害の様式

キクイムシ随伴菌の病原性について概説する前に、病原性の概念に関する説明をする必要がある。一般に病原性は英語で pathogenicity と訳し、宿主を害する能力を意味しており、「ある」か「ない」かで表現される。一方、病原力は virulence と訳し、宿主を害する力の程度を表し、「強い」「弱い」で表現される。また、病原体が宿主を害する速度と程度を侵害力、aggressiveness と表現する。病原力と侵害力は混乱しがちだが、それは病原体によって宿主に対する侵害の仕方が異なるためである。実際には病原力は病原体そのものが有する力であり、侵害力は宿主や環境との相互作用により規定されるものである。侵害力の方が病原力よりもやや広い意味で用いられる (Andrivon 1993)。病気そのものの概念に一貫性が必要でもあるが、例えば毒素を産生して壊死を引き起こす病原体と、仮道管を破壊して通水性を低下させて枯死させる病原体の病原性を同じ言葉で説明するのは困難である。それでも両者とも病気であり、病原性、病原力という表現を用いている。キクイムシ随伴菌ではしばしば侵害力という表現が用いられるが、この場合は、宿主に壊死を引き起こす程度その他、侵入する速度や深さを意味している (Solheim 1986)。また、キクイムシ随伴菌では、樹木を萎凋枯死させる力を病原力とする考え方と、樹皮を壊死させたり、宿主組織を害したりする力を病原力とする考え方がある (Smalley *et al.* 1993)。植物病理学における一般的な解釈は、樹木病害における病原性についての概念には十分に適用できるものではなく、今後の課題である。

キクイムシ随伴菌の中で病原性を有するグループのほとんどはオフィオストマトイド菌類である (Whitney 1982; Kirschner 2001)。このオフィオストマトイド菌類は病害の様式から便宜的に大きく二つのグループに分けることができる (Smalley *et al.* 1993)。一つは全身性の急性萎凋症

状を引き起こす「突発性病原菌」であり、もう一つは環境や便乗キクイムシの加害様式と密接に関連しているために、特定の条件が成立しなければ発病しない「ストレス病原菌」である。

「突発性病原菌」はニレ類立枯病菌に代表される全身性萎凋病害であり、*O. ulmi*, *O. novo-ulmi* が非常に有名であるが、発生の状況や内部病徴から、おそらく、*C. fagacearum*, *L. wagneri* もこのグループに含まれると考えられる (Smalley *et al.* 1993; Kile 1993)。最近、北米で発生しているワニナシ属樹木の大量枯死 (laurel wilt) に関与している *R. lauricola* も、詳細な病理学的研究が待たれるが、萎凋性病害病原菌といってよいかもしれない。これらの病害に共通するのは、いわゆる vascular wilt と呼ばれ、広範囲にわたる維管束通水組織の破壊による通水障害で急速に萎凋枯死に至ることであろう (Smalley *et al.* 1993; Kile 1993; Ploetz *et al.* 2012)。侵入箇所は比較的少ないが、症状が全身性の萎凋になってしまう。その発病過程については不明な点が多いが、比較的良好に研究されているニレ類立枯病菌については、樹体内への菌自体の侵入と菌の毒素産生により、宿主導管部にダメージを与えると考えられている (e.g., MacDonald and Hindal 1981)。樹木組織解剖学的には、導管部の褐変による通水機能の喪失が侵入部位よりも離れた部位でも確認される (Ouellette and Rioux 1993)。そのため材の切断面にみられる導管部や樹皮下の材表面において特異的な褐変が確認できる (図-1)。同様の変色は、*C. fagacearum* による oak wilt, *R. lauricola* による laurel wilt, 北米西海岸で *L. wagneri* により引き起こされるマツ類の black root rot disease においても確認できる (Harrington and Cobb 1988)。これらの病原菌は分散を節足動物に依存するが、別の分散方法も持っている場合が多い。ニレ類立枯病菌は分散を *Scolytus* 属, *Hylesinus* 属などのキクイムシ類に依存するが、根の結合部から隣の木に伝搬することもある (D'Arcy 2000)。*L. wagneri* は近距離では根の傷口から感染したり、根の結合部を経由して分散するが、長距離分散には根を加害する樹皮下穿孔性のゾウムシとキクイムシに依存している (Harrington and Cobb 1988)。*C. fagacearum* はケシキスイによる分散や、根のつなぎ目を経由した感染や土壌伝染など、キクイムシ以外の分散戦略を持つ (Juzwik *et al.* 2004)。*R. lauricola* だけは今までのところハギキクイムシのみに分散を依存しているようである (Harrington *et al.* 2011)。

ストレス病原菌の特徴は人工的に接種した場合には、他の病原菌よりも比較的強い病原力を有するが、分散をキクイムシに全面的に依存し、枯死させる場合には前出の突発性病原菌よりも多くの接種源、接種点が必要なことがあげられる (Smalley *et al.* 1993)。つまり侵害力は比較的強いが、病原力を宿主を枯死させる能力とした場合は、病原力は強いとはいえない病原菌といえる。青変菌など針葉樹を加害する樹皮下穿孔性キクイムシに随伴する *Ophiostoma* 属菌, *Grosmannia* 属菌, *Ceratocystis* 属菌がこのグループ

図-1. *Ophiostoma novo-ulmi* を接種したハルニレにおける導管部の褐変

(A) 接種部位から 5 mm 上部における切断面にみられる斑点状の褐変 (矢印) スケールバー=3 mm。(B) 接種部位から 10 mm 上部における樹皮下の辺材部表面の褐変。全体的に筋状の褐色が認められる。スケールバー=3 mm。

に含まれる (Smalley *et al.* 1993)。これらの病原菌が樹木を枯死させるにはキクイムシの大量穿孔 (マスアタック) が必要であり、キクイムシの生息密度が通常の状態では被害は発生し得ない。典型的な例としては、ヤツバキイムシ (*I. typographus* f. *japonicus*) に随伴する *C. polonica*, *G. penicillata*, *Ophiostoma* spp., およびカラマツヤツバキイムシ (*I. subelongatus*) に随伴する *C. fujiensis*, *Ophiostoma* spp., *Grossmannia* 属菌がある (Yamaoka *et al.* 1997, 2000)。また上記の概念に従えば、海外では北米のマウンテンパインビートルに随伴する *G. clavigera* と *O. montium* がストレス病原菌といえる。

IV. キクイムシの加害様式

キクイムシ随伴菌が樹体内に持ち込まれるのはキクイムシが樹木を加害するときであるが、キクイムシの加害には産卵のための加害と後食のための加害の 2 通りがある。

キクイムシの産卵・繁殖部位はキクイムシの食性によって異なり、樹皮下穿孔性キクイムシの場合は、樹皮下の師部組織、形成層を加害する。また、同じ樹皮下穿孔性キクイムシであっても、キクイムシの種によって、穿孔・繁殖部位の高さ、もしくは樹皮の厚さが異なる (図-2) (井上 1953)。*Hylastes* 属, *Hylurgops* 属, *Hylurgus* 属キクイムシや *D. micans* などは根や地際に穿孔することが知られているが、*Cryphalus* 属, *Hypothenemus* 属キクイムシのように樹皮の薄い枝に穿孔するグループもあり、また、その他多くの種類のキクイムシが、その中間的な部位に穿孔する (井上 1953)。随伴菌と繁殖部位との関係については、Masuya *et al.* (2009) が示唆しているように、ハビタット特異的な関係が一部のオフィオストマトイド菌類で認められる。実際に、地際や根に特異的に穿孔するキクイムシの多くは様々な *Leptographium* 属菌を媒介している (Harrington and Cobb 1988)。しかも Smalley *et al.* (1993) によれば、幹と根に *L. terebrantis* を接種した場合、根の方が大きな壊死斑が形成された。これは根の方が菌の生育により適していることを示唆している。キクイムシが穿孔・

繁殖するためのハビタットは、随伴菌そのものの生育や繁殖に適したハビタットでもあるかもしれない。キクイムシの穿孔部位特異性に関与する因子については、樹皮の厚さや CN 比の違いなどが予想されるが、まだ十分にはわかっていない。また、随伴菌の病原力の幹と根における差異についても、今後の課題である。

養菌性キクイムシの場合は、ハンノスジキクイムシ (*X. serrata*) など樹皮下で師部組織を加害するものも一部存在するが、多くは材を穿孔加害する (梶村 2000)。キクイムシの体サイズと木の太さには厳密な正の相関はみられず、クスノオオキクイムシ (*Cnestus mutilatus*) のように細い枝に穿入するにも関わらず、体の直径が約 4 mm とキクイムシの中では比較的大型のものもある (梶村ら 1990)。またヨシブエナガキクイムシ (*Pl. calamus*) のように比較的小型のキクイムシであるにも関わらず、ある程度の太さの木にのみ穿孔する種類もある (野淵 1993)。これは樹木のサイズによって資源量が限定される樹皮の師部組織を摂食することで生育する樹皮下穿孔性キクイムシとは異なり、養菌性キクイムシの場合は木のサイズに依存せずに繁殖できる随伴菌を主要な栄養源としているためかもしれない。

キクイムシの後食加害は、樹皮下穿孔性キクイムシの場合、わずかに枝先や若い樹皮を摂食するだけであるため、一見すると宿主樹木にとっては全体の枯死をもたらすほどの影響はないようである。しかし、ヒノキノキクイムシ (*Phloeosinus rudis*) などの樹皮下穿孔性キクイムシが後食加害で苗木を枯死させることから、苗畑などでは問題になったことがある (横溝 1977)。また、ヨーロッパではマツノキクイムシの後食加害と風害により衰弱枯死木が発生することがあった (Davies and King 1977)。こうした後食加害するキクイムシの場合、宿主樹木の枯死に対するキクイムシ随伴菌の関与については十分にはわかっていない。ただし唯一明らかになっている事例として、ニレ類立枯病がある。ニレ類立枯病菌の場合はキクイムシの後食加害部位より宿主樹木内に侵入するため、キクイムシの後食自体が後に非常に重大な影響を樹木に及ぼすことになる

図-2. 各種樹皮下穿孔性キクイムシの穿孔部位と随伴菌のハビタットとの関係

樹皮下穿孔性キクイムシは種により穿孔部位が異なる。また、キクイムシの種、ハビタットによって検出される主要随伴菌の種類も異なることから、樹皮下穿孔性キクイムシと菌との対応関係は、1) マツノコキクイムシと *Ophiostoma canum* のように種特異的、2) 地際に穿孔する *Hylurgops* 属、*Hylastes* 属キクイムシと *Leptographium* 属菌、*Cryphalus* 属キクイムシと *O. ips* のようにハビタット特異的、3) *Grosmannia koreana* と各樹皮下穿孔性キクイムシのように非特異的な、三つに大別できる。Masuya *et al.* (2009) のデータに基づき作成。

(Webber and Brasier 1984; Webber 2000)。この様式はマツノザイセンチュウがマツノマダラカミキリにより樹体内に持ち込まれる場合と同じである (升屋 2006)。

V. キクイムシ随伴菌による樹木の枯損 —ケーススタディー—

1. マウンテンパインビートル (*Dendroctonus ponderosae*)

ストレス病原菌を随伴したキクイムシによる樹木の枯損被害の例として、北アメリカのマウンテンパインビートルによるマツ類の集団枯損が挙げられる。マウンテンパインビートルは、カナダの南部からメキシコの北部にかけてロッキー山脈沿いに生息し、ロジポールマツ (*Pinus contorta* var. *latifolia*) やポンデローサマツ (*Pinus ponderosae*) のようなマツ類を宿主として生活している (Safranyik *et al.* 1974)。本種は一次性樹皮下キクイムシであり、カナダ南西部では、80 年生以上のロジポールマツの林に大きな被害を与えることがある (Safranyik *et al.* 1974)。これまでも周期的に大発生が起きてきたが (Furniss and Carolin 1977)、カナダのブリティッシュコロンビア州で 1990 年から始まった大発生は、過去に類をみないほどの大きな被害をもたらした。現在もその被害は続いている (<http://cfs.nrcan.gc.ca/pages/49>, 2012 年 8 月 20 日現在)。原因としては、マウンテンパインビートルが繁殖対象として好む 80 年生以上の老齢林や過密な森林がたくさんできてしまったことや、夏の高温や早魃といったストレスでマツの抵抗性が低下したためと考えられている (Gibson *et al.* 2009)。

マウンテンパインビートルは、カナダの南西部では年一

世代のサイクルで繁殖し、夏になると成虫はそれまで繁殖していたマツの幹から外界に飛び出し、新たな繁殖場となるマツを求めて飛翔する (Gibson *et al.* 2009)。適切なマツに到達すると集合フェロモンを出し、地際部から 2 m 付近までの幹に大量の成虫が一気に集まり、マスアタックが起きる (Gibson *et al.* 2009)。メスは樹皮下に侵入すると、内樹皮侵入地点から上方に (軸方向) 向かって母孔を形成し、その壁に沿って産卵していく (Gibson *et al.* 2009)。孵化した幼虫は、母孔とほぼ直角の方向 (接線方向) に内樹皮に個々の幼虫孔を掘る (Gibson *et al.* 2009)。幼虫の状態で越冬し、翌年 6 月頃になると再び成長を開始し、各幼虫孔の先端部に楕円形の蛹室を作りその中で蛹化する (Gibson *et al.* 2009)。羽化した新成虫は、蛹室の壁を食べて成熟したのち、7 月中旬頃になって新たな繁殖場所へと飛び立っていく (Gibson *et al.* 2009)。マウンテンパインビートルの穿孔を受けたロジポールマツは、その年の秋頃までは外見上はほとんど変化がみられないが、翌年の 6 月頃になると樹冠の葉が退色し始め、7～8 月までには葉がすべて褐変して木全体が枯死する。枯死したマツ樹幹の辺材部のほとんどすべてが青変している (Gibson *et al.* 2009)。

マウンテンパインビートルの虫体や孔道からは青変菌の *G. clavigera* と *O. montium* の 2 種が高頻度で分離される。これは、成虫の小腮基部に菌嚢 (mycangium) と呼ばれる特別な孢子貯蔵器官があり、その中で必要な菌類が選択的に運ばれているためと考えられている (Whitney and Farris 1970)。2 種の青変菌のうち *G. clavigera* は、マウンテンパインビートルによって樹幹内に持ち込まれるとすみやかに内樹皮や辺材部に侵入し、樹木の生きている組織の破壊や

辺材部での通水阻害を引き起こす (Solheim and Krokene 1998; Yamaoka *et al.* 1990)。また、接種試験により、約 80 年生のロジポールマツ生立木を枯死させる病原力があることも証明されている (Yamaoka *et al.* 1995)。もう一方の *O. montium* も、ロジポールマツに対して弱いながら病原力を持っていることも明らかにされている (Strobel and Sugawara 1986)。

マツ類は、昆虫や病原菌などの外部からの侵入者に対して、樹脂などの抵抗性物質を生産してそれを食い止め、排除しようとする (Paine *et al.* 1997)。樹脂などの抵抗性物質を生産するためには、活力のある生きた植物組織が必要であり、そこへの材料やエネルギーの供給も必要である。一次性樹皮下キクイムシであるマウンテンパインビートルが、樹木に侵入する際にマスアタックを行うことにより、樹木が同時に一つの穿孔部位に割り当てられる資源やエネルギーの量を減らし、穿孔部周辺の抵抗力を低下させることができると考えられる (Paine *et al.* 1997)。さらに侵入の際に樹幹内に持ち込んだ青変菌類が、孔道周辺の生きている樹木組織を破壊して樹脂の生産を停止させ、キクイムシのその後の繁殖に適した環境を作り出す (Paine *et al.* 1997)。青変菌類は、樹幹の軸方向と放射方向には比較的伸長速度が速いものの、接線方向への伸長は遅い。青変菌が樹幹のある横断面全体に侵入して通水阻害を引き起こすためには、その横断面の周囲ほぼ全体に青変菌が蔓延するだけの接種点 (=キクイムシの侵入孔) を必要とするが、母孔から接線方向に広がる幼虫孔が、青変菌が横断面を全周するのを容易にするために特に重要と考えられる (Paine *et al.* 1997)。このように、一次性樹皮下キクイムシと青変菌類が共同作業により寄主樹木を枯死させ、互いの繁殖場を確保していると考えられる (Paine *et al.* 1997)。

2. ヤツバキクイムシ (*Ips typographus* f. *japonicus*)

北海道のエゾマツ (*Picea jezoensis*) やアカエゾマツ (*P. glehnii*) でも、樹皮下キクイムシの 1 種、ヤツバキクイムシのマスアタックにより生立木の枯損が発生することが知られている (吉田 1993)。ヤツバキクイムシは通常、新鮮な丸太や弱った立木の樹皮下で繁殖しているが、台風の後など、大量の風倒木が発生した後などに個体数が増加すると、周辺の林で集団枯損を引き起こすことがある。例えば北海道では 1954 年の洞爺丸台風や 1981 年の台風 15 号の後などには、ヤツバキクイムシが大発生し、エゾマツやアカエゾマツに大きな被害を与えた (山口ら 1963; 古田ら 1985; 吉田 1993)。通常は台風による倒木発生から 2 年後に被害のピークを迎え、その後は急速に個体数が減少し数年で被害も収束する (山口ら 1963)。しかし、エゾマツ天然林択伐に伴い伐採木を集積する土場およびその周辺でヤツバキクイムシ個体数が増加し、被害が発生することもある (井口ら 1993)。

北海道の札幌周辺では、5 月下旬に成虫がエゾマツやアカエゾマツの樹皮下に穿孔を始める (吉田 1993)。交尾後メスは樹幹の軸方向に沿って母孔を掘り、その壁面に産卵

する。羽化した幼虫は母孔から直角方向に孔道を形成する (吉田 1993)。7 月下旬頃に羽化し、8 月上旬には脱出を始め、9 月下旬までに第二世代の繁殖を行う (吉田 1993)。

ヤツバキクイムシのマスアタックを受けたエゾマツは、7 月下旬には針葉の退色がみられ、その後急速に褐変、枯死するが、ヤツバキクイムシの加害を受けた樹木には青変菌が持ち込まれ、辺材が変色することは古くから知られていた (沼田 1931)。ヤツバキクイムシの成虫の体表や孔道、変色した辺材部から菌を分離した結果、数種の青変菌類を伝搬していることが明らかになった (Yamaoka *et al.* 1997)。ヤツバキクイムシは、マウンテンパインビートルとは異なり菌嚢を持っていないため、限られた種の菌のみではなくより多くの種の菌と関係を持っているようである。そのうち、*G. penicillata* と *C. polonica* が、エゾマツに対して強い病原力を有している (Yamaoka *et al.* 2000)。前者は内樹皮を壊死させる能力が高く、後者は、辺材部に侵入し通水阻害を引き起こす能力が高い (Yamaoka *et al.* 2000)。

ヨーロッパには、ヤツバキクイムシと近縁なタイリクヤツバキクイムシ (*I. typographus*) が生息しており、ドイツウヒ (*Picea abies*) 生立木に被害を起こしている (Christiansen and Bakke 1988)。この樹皮下キクイムシに随伴する主要な青変菌類はヤツバキクイムシの随伴菌とほぼ同じである (Solheim 1986)。*G. penicillata* と *C. polonica* は、ドイツウヒに対して同様の強い病原力を有しており (Solheim 1988)、さらに、*C. polonica* は生立木を枯死させる能力があることも確認されている (Horntvedt *et al.* 1983)。

3. ニレ類立枯病

ニレ類立枯病は 20 世紀初頭にヨーロッパで発生し、以後急速に拡大し、北米でニレ類に壊滅的な被害をもたらしてきた世界的に有名な重要病害である (Brasier 2000)。原因菌は *O. ulmi* およびそこから分化した *O. novo-ulmi* の二つの亜種 *ssp. americana* と *ssp. novo-ulmi* であり、本病害は過去 2 度の大発生を繰り返したとされ、1 回目は *O. ulmi*、2 回目は *O. novo-ulmi* が大量枯損に重要な役割を果たしたという (Brasier 2000)。2 回目の被害は 1 回目のものより大きく、現在でも続いている (Brasier 2000)。

これらの 2 種は、長距離分散を樹皮下穿孔性キクイムシの *Scolytus* 属キクイムシ数種と *Hylesinus* 属キクイムシに依存する (Webber 2000)。*Scolytus* 属キクイムシは *Hylesinus* 属キクイムシより健全木を加害することが多いため、媒介者としても重要な役割を果たしている (Webber 2000)。しかし、病原菌が侵入種であるということから、キクイムシとの関係は絶対的なものではない。実際に 1940 年代までに行われた合衆国 (ニューヨーク州、ニュージャージー州、コネチカット州) での調査では、10% 以上の *Scolytus multistriatus* が *O. ulmi* を保持している例はごくまれで、ほとんどが 1% 未満であった (Parker *et al.* 1947)。ヨーロッパでの研究でも *S. multistriatus* は媒介者

としては十分には機能していないようで、飛翔中の成虫の約半数が *O. ulmi*/*O. novo-ulmi* の胞子を保持しておらず、保持している個体であっても、ごくわずかである (Webber and Brasier 1984; Webber 1990)。一方、ヨーロッパからアジアにかけて分布している *Scolytus scolytus* は非常に多数の胞子 ($1 \times 10^2 \sim 10^6$ 個) を体表に保持していた (Webber 2000)。キクイムシにより伝搬される *O. ulmi*/*O. novo-ulmi* の感染は、後食加害時であるため、体表にどれぐらい多くの胞子が付着しているかは感染成立に重要であると考えられている (Webber 2000)。

ニレ類自体の病原菌に対する抵抗性も感染成立に欠かさない要因である。宿主樹木が枯死するのに必要な胞子数には閾値が存在し、アメリカニレのように感受性樹種では、より少ない胞子数で枯死するため、基本的に保持胞子数が少ない *S. multistriatus* であっても枯れやすい (Webber 2000)。また菌の種や系統によっても病原力が異なるため (Smalley and Guries 2000)、胞子数の閾値は *O. ulmi* と *O. novo-ulmi* で異なるだけでなく、各種内の菌株間でも異なると考えられる。

Scolytus 属キクイムシは、*O. ulmi*/*O. novo-ulmi* が繁殖している枯死木に誘引される傾向にあることが科学的に証明されている (McLeod *et al.* 2005)。こうした誘引によりキクイムシ体表への菌の付着の機会が増加し、結果的に体表の菌類密度が上がり、後食時における健全木への随伴菌の乗り移りが容易になる (McLeod *et al.* 2005)。こうした事象もニレ類立枯病の激害化を促す要因になっているのだろう。

ニレ類立枯病におけるキクイムシ-病原菌-宿主システムで最も顕著な特徴は、宿主の生理状態により、発病が非常に大きな影響を受けることである (Smalley 1963)。ニレ類は環境条件により病気に対する感受性が変化し、最も感受性の高い時期は春の枝が伸長する時期に一致している (Smalley 1963)。乾燥した年では感受性の高い時期が短いという報告もある (Smalley and Kais 1966)。このような環境に起因する抵抗性が存在するため、キクイムシにより病原菌が宿主に到達できても枯死に繋がらない可能性がある。

以上のようにニレ類立枯病は、キクイムシの種類、ニレ類の樹種、病原菌の種類、系統、胞子数に加えて、環境条件が一致して初めて大発生が起こる病害であるといえる。それにも関わらず北米、ヨーロッパで大発生して猛威を振っているのは、病原菌が侵入種であったことと、種間雑種を形成して、新たな病原力を獲得したことにあると考えられている (Brasier 2000)。本来の地域で生息していた *O. ulmi* への選択圧が、新天地に侵入することで大きく変化したのは事実であり、それが大発生の要因であるとするれば、その選択圧は、キクイムシの種類や分散生態、宿主の感受性であると考えられる (Brasier 2000)。こうしたキクイムシ-随伴菌に掛かる選択圧を考えることは、キクイムシ随伴性の侵入病原菌の大発生を未然に防ぐ意味で重要で

あり、また新たな防除法考案のための足掛かりになるだろう。

4. カシノナガキクイムシ

近年国内で猛威を振るい、現在でも更なる被害地の拡大が危惧されているナラ類集団枯損は、カシノナガキクイムシと随伴菌の1種 *R. quercivora* により引き起こされている (伊藤・山田 1998)。初夏に脱出したカシノナガキクイムシ成虫は体表やマイカンギア内に *R. quercivora* を保持し、繁殖のために健全木へ大量穿孔を果たす。その際に樹幹の辺材部に繁殖孔を掘り進み、産卵、繁殖し、一部成虫になり秋に脱出する個体もあるが、幼虫で越冬し、翌年に再び脱出し、健全木に穿孔するという生活環を繰り返す (小林・上田 2005)。

カシノナガキクイムシ-随伴病原菌システムによる枯損は一見すると広葉樹の枯死という点でニレ類立枯病と比べられることが多いが、実際にはメカニズムが異なる枯損現象である。最も大きな違いは、カシノナガキクイムシ-随伴菌による樹木の枯死には、キクイムシの樹幹への大量穿孔が必要であるということである (*e. g.*, 市原ら 2009)。これはむしろマウンテンパインビートルによるボンデローサマツの大量枯損でみられるパターンに類似している。大量穿孔のために通水組織の直接的かつ大規模な物理的損傷が生じており、それも枯死に関わっていると予想できる。また Takahashi *et al.* (2010) が示したように、人工接種した *R. quercivora* の樹体内での分布は接種点付近に限定され、全身性の障害にはなっていない。キクイムシによる穿孔加害に随伴病原菌の侵害力が加味されることにより、広範な通水組織の破壊が起こることが、枯死に繋がっていると思われる。

同じ *Raffaelea* 属の菌が枯死に関与しているということから、現在北米の東海岸で猛威を振っている laurel wilt との対比もしばしばなされている (Hulcr and Dunn 2011)。この枯損にはハギキクイムシと主要な随伴病原菌である *R. lauricola* が関与している (Fraedrich *et al.* 2008)。接種試験はまだ予備的にしかなされておらず、また病理学的な知見も十分には存在しないが、全身性の症状と、ハギキクイムシ自体がアジアからの侵入種であるということから、アジア地域からの侵入病害の可能性が指摘されている (Harrington *et al.* 2011)。ただし、ハギキクイムシ未侵入地のカリフォルニアで、様々なアンプロシアキクイムシが穿孔したアボカドの枯死木がみつかり、糸状菌の分離、および分離菌の胞子懸濁液を用いて接種試験を行った結果、今まで病原性が報告されていなかった *R. canadensis* が分離され、laurel wilt と同様の病徴が確認された (Eskalen and McDonald 2011)。この点については宿主樹木が土着種であるかどうかにも関わってくるが、*Raffaelea* 属菌の病原力に関しては、様々な方面から検証してみる必要がある。

カシノナガキクイムシ-随伴病原菌システムは、他のアンプロシアキクイムシと随伴菌のシステムに比べて研究は

進んでいると思われるが、まだ十分にはわかっていない点が多い。最近 Kusumoto *et al.* (2011) は、異なる系統の *R. quercivora* の菌株を苗木と丸太に接種して、形成される壊死範囲が菌株によって異なることを示した。このことは接種する菌株によって侵害力が異なる可能性を示している。これは結果的に、より侵害力のあるキクイムシ集団とそうではないキクイムシ集団の存在に繋がる可能性がある。一方で、一頭のカシノナガキクイムシが保持している病原菌の孢子数にも違いがあると予想され、それは各菌株間の侵害力の違いと関係している可能性もある。また菌が産生する二次代謝産物がどれほど枯死に貢献しているかも興味深いところであろう。さらには、カシノナガキクイムシの穿孔により樹体内に持ち込まれる菌類には様々な種類があり相互に作用しあっていることが報告されている (Endo *et al.* 2011)。こうした状況がキクイムシの繁殖とどのように関連し、枯死にどのように影響しているかについては未知である。宿主樹木と病原菌との相互作用については解剖学的な知見や、樹種間の比較等、進んできているが (Kuroda 2001; Murata *et al.* 2005, 2009)、実際の枯死にかかる複数の病原性系統間の相互作用や侵害力の評価、その他随伴酵母とカシノナガキクイムシの繁殖や加害力との関係の解明が今後の課題になってくるであろう。

VI. ま と め

キクイムシ-随伴菌-樹木システムは3者が相互に作用しあった複雑な関係である。しかも同所的に存在するキクイムシや随伴菌にも複数あり、それらも相互に作用しあっている。既出のようにキクイムシと随伴菌による樹木の枯死といっても、そのパターンは様々であり、キクイムシの密度や加害力、随伴菌の病原力や、宿主の状態などの組み合わせで、結果的に枯死に至る場合と免れる場合があることが理解できたのではないだろうか。ただし、樹木の枯死を引き起こすメカニズムを正確に理解するには、まだ長い道のりがありそうである。というのも、本論では樹木の枯死を引き起こすキクイムシに限定したが、実際には数多くのキクイムシと随伴菌について、樹木への影響はわかっていないからである。

今まで病原性が確認されていなかったキクイムシ随伴菌が、実は非常に重要な病害を引き起こす可能性があり、また、キクイムシ類は小型で木材とともに長距離を移動することもあるため、キクイムシ自体の侵入生物としての重要性も増加してきている (Hulcr and Dunn 2011)。Hulcr and Dunn (2011) はこうした侵入キクイムシ-随伴菌により樹木の大量枯死が引き起こされている理由について、次の要因が重なったときとしている。1) 感受性樹種の生息地へのキクイムシと随伴菌が侵入、2) 随伴菌が樹木の抵抗性を打破、または樹木に過敏反応死を引き起こす、3) キクイムシが樹木を生育適木と認識。これは侵入種に限定したものであり、マウンテンパインビートルやヤツバキイ

ムシなど土着種による大量枯死には別のメカニズムがあると考えられる。両者を混同することは、実際の現象をみあやまる可能性があり、注意しなければならないのは、発生している現象が、外来種によるものなのか、土着種によるものなのかをみきわめることである。ただし、実際に大発生してからでは全く手遅れであり、未然に発生を防ぐために正しくリスク評価を行うことが、最も防除のコストを最小にすることにつながる (Brockhoff *et al.* 2010)。実際に被害発生が目に見えてからでは遅すぎるのが、キクイムシ-随伴菌による樹木枯死である。よって、現段階で枯死を引き起こしていないキクイムシ-随伴菌システムを明らかにすることは、現在発生している本システムによる樹木枯死のメカニズムを明らかにすることに繋がるだけでなく、今後発生し得るキクイムシ-随伴菌による被害を未然に防ぐ方策を練るために特に重要である。

本論文の成果の一部は科学研究費補助金基盤研究 (B) (20405025, 22310145, 23380093) の支援により実施された。

引用文献

- Alamouti SM, Tsui CKM, Breuil C (2009) Multigene phylogeny of filamentous ambrosia fungi associated with ambrosia and bark beetles. *Mycol Res* 113: 822–835
- Andrison D (1993) Nomenclature for pathogenicity and virulence: the need for precision. *Phytopathology* 83: 889–890
- Baier P, Pennerstorfer J, Schopf A (2007) PHENIPS — A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *For Ecol Manag* 249: 171–186
- Batra LR (1966) Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science* 153: 193–195
- Batra LR (1967) Ambrosia fungi: a taxonomic revision, and nutritional studies of some species. *Mycologia* 59: 976–1017
- Brasier CM (2000) Intercontinental spread and continuing evolution of the Dutch elm disease pathogens. In: The elms: breeding, conservation, and disease management. Dunn CP (ed) Kluwer Academic Publishers
- Brockhoff EG, Liebold AM, Richardson B, Suckling DM (2010) Eradication of invasive forest insects: concepts, methods, costs and benefits. *NZ J For Sci* 40 suppl. S117–S135
- Christiansen E, Bakke A (1988) The spruce bark beetle of Eurasia. In: Dynamics of forest insect populations patterns, causes, implications. Berryman AA (ed) Plenum Press, 479–503
- Craighead FC (1928) Interaction of tree killing bark beetles (*Dendroctonus*) and blue stain. *J For* 26: 886–887
- D'Arcy CJ (2000) Dutch elm disease. The plant health instructor. Online DOI: 10.1094/PHI-I-2000-0721-02 Updated 2005
- Davies JM, King CJ (1977) Pine shoot beetles. Forestry Commission Leaflet 3. HMSO
- Endo R, Suzuki M, Okada G, Takeuchi Y, Futai K (2011) Fungus symbionts colonizing the galleries of the ambrosia beetle *Platypus quercivorus*. *Microbial Ecol* 62: 106–120
- Eskalen A, McDonald V (2011) First report of *Raffaelea canadensis* causing laurel wilt disease symptoms on avocado in California. *Plant Dis* 95: 1189
- Fraedrich SW, Harrington TC, Rabaglia RJ, Ulyshen MD, Mayfield AE, Hanula JL, Eickworth JM, Miller DR (2008) A fungal symbiont of the redbay ambrosia beetle causes a lethal wilt in Redbay and other Lauraceae in the southeastern United States. *Plant Dis* 92: 215–224
- Furniss RL, Carolin VM (1977) Western forest insects. USDA Forest Service, Miscellaneous publication No. 1339
- 古田公人・高橋郁雄・安藤祥一・井上 真 (1985) ヤツバキムシ (*Ips*

- typographus japonicus* Nijima; Coleoptera) の風害後の繁殖と大量誘殺による枯損防止. 東大演報 74: 39-65
- Gibson K, Kegley S, Bentz B (2009) Mountain pine beetle. Forest insect and disease leaflet 2 revised May 2009. USDA Forest Service
- Harrington TC (2005) Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. In: Insect-fungal associations. Vega FE, Blackwell M (eds) Oxford Univ. Press, 257-291
- Harrington TC, Cobb FW (1988) *Leptographium* root diseases on conifers. APS Press
- Harrington TC, Fraedrich SW, Aghayeva DN (2008) *Raffaelea lauricola*, a new ambrosia beetle symbiont and pathogen on the lauraceae. Mycotaxon 104: 399-404
- Harrington TC, McNew D, Steimel J, Hofstra D, Farrell R (2001) Phylogeny and taxonomy of the *Ophiostoma piceae* complex and the Dutch elm disease fungi. Mycologia 93: 111-136
- Harrington TC, Yun HY, Lu SS, Goto H, Aghayeva DN, Fraedrich SW (2011) Isolation from the red-bay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*, confirm that the laurel wilt pathogen, *Raffaelea lauricola*, originated in Asia. Mycologia 103: 1028-1036
- Hausner G, Reid J, Klassen GR (1993) On the subdivision of *Ceratocystis* s.l., based on partial ribosomal DNA sequences. Can J Bot 71: 52-63
- Hind TE (1972) Insect transmission of *Ceratocystis* species associated with aspen cankers. Phytopathology 62: 221-225
- Hornetvedt R, Christiansen E, Soheim H, Wang S (1983) Artificial inoculation with *Ips typographus*-associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. Medd Nor Inst Skogforsk 38: 1-20
- Hulcr J, Dunn R (2011) The sudden emergence of pathogenicity in insect-fungus symbioses threatens naive forest ecosystems. Proc R Soc B 278: 2866-2873
- 市原 優・升屋勇人・加賀谷悦子・窪野高徳 (2009) ナラ類集団枯損被害地におけるカシノナガキクイムシの穿孔数とミズナラ萎凋の関係. 東北森林科学会誌 14: 7-11
- 井口和信・山本博一・古田公人 (1993) エゾマツ天然林の択伐にとまなう虫害枯損木の発生経過. 東大演報 90: 1-15
- 井上元則 (1953) 林業害虫防除論〈中巻〉. 地球出版
- 伊藤進一郎・山田利博 (1998) ナラ類集団枯損被害の分布と拡大. 日林誌 80: 229-232
- Jones K, Blackwell M (1998) Phylogenetic analysis of ambrosial species in the genus *Raffaelea* based on 18S rDNA sequences. Mycol Res 102: 661-665
- Juzwik J, Skalbeck TC, Neuman MF (2004) Sap beetle species (Coleoptera: Nitidulidae) visiting fresh wounds on healthy oaks during spring in Minnesota. For Sci 50: 757-764
- 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. 二井一禎・肘井直樹編著, 朝倉書店). 179-195
- 梶村 恒・肘井直樹・金光桂二 (1990) クスノオオキクイムシ (*Xyleborus mutilatus*) の共生菌-越冬期と穿入・産卵期との比較-. 第38回日林中部支部大会講演論文集 38: 153-156
- 梶谷裕二 (1996) アイノキクイムシによるイチジク株枯病伝播の可能性. 日本植物病理学会報 62: 275
- Kajitani Y, Masuya H (2011) *Ceratocystis ficicola* sp. nov., a causal fungus of fig canker in Japan. Mycoscience 52: 349-353
- Kile GA (1993) Plant diseases caused by species of *Ceratocystis sensu stricto* and *Chalara*. In: *Ceratocystis* and *Ophiostoma*: taxonomy, ecology and pathogenicity. Wingfield MJ, Seifert KA, Webber JF (eds) APS Press, 173-183
- Kirschner R (2001) Diversity of filamentous fungi in bark beetle galleries in central Europe. In: Trichomycetes and other fungal groups. Misra JK, Horn BW (eds) Science publishers Inc, 175-196
- 小林正秀・上田明良 (2005) カシノナガキクイムシとその共生菌が関与するブナ科樹木の萎凋枯死-被害発生要因の解明を目指して-. 日林誌 87: 435-450
- Kuroda K (2001) Responses of *Quercus* sapwood to infection with the pathogenic fungus of a new wilt disease vectored by the ambrosia beetle *Platypus quercivorus*. J Wood Sci 47: 425-429
- Kusumoto D, Masuya H, Ohmura K, Kamata N (2011) Virulence of *Raffaelea quercivora* isolates inoculated into *Quercus serrata* logs and *Q. crispula* saplings. J For Res 17: 393-396
- MacDonald WL, Hindal DF (1981) Life cycle and epidemiology of *Ceratocystis*. In: Fungal wilt diseases of plants. Marshall EM, Bell AA, Beckman CH (eds) Academic press, 113-140
- 升屋勇人 (2006) マウンテン・パイン・ビートルによる被害発生と青変現象のメカニズム. 木材情報 185: 1-4
- Masuya H, Yamaura Y, Yamaoka Y, Kaneko S (2009) Ophiostomatoid fungi isolated from Japanese red pine and their relationships with bark beetles. Mycoscience 50: 212-223
- 升屋勇人・山岡裕一 (2009) 菌類とキクイムシとの関係. 日林誌 91: 433-445
- McLeod G, Gries R, von Reu SH, Rahe JE, McIntosh R, König WA, Gries G (2005) The pathogen causing Dutch elm disease makes host trees attract insect vectors. Proc R Soc B 272: 2499-2503
- Murata M, Yamada T, Ito S (2005) Changes in water status in seedlings of six species in the Fagaceae after inoculation with *Raffaelea quercivora* Kubono et Shin-Ito. J For Res 10: 251-255
- Murata M, Matsuda Y, Yamada T, Ito S (2009) Differential spread of discoloured and non-conductive sapwood among four Fagaceae species inoculated with *Raffaelea quercivora*. For Pathol 39: 193-199
- Nelson RM, Beal JA (1929) Experiments with bluestain fungi in southern pines. Phytopathology 19: 1101-1106
- 野淵 輝 (1993) 生丸太のキクイムシ類 (アンブロシアキクイムシ) (森林昆虫 総論・各論. 小林富士雄・竹谷昭彦編, 養賢堂). 204-217
- 沼田大学 (1931) 青変菌か小蠹蟲か乾燥か. 北海道林業会報 29: 508-511
- Ouellette GB, Rioux D (1993) Alterations of vessel elements and reactions of surrounding tissues in the DED syndrome. In: Dutch elm disease research. Cellular and molecular approaches. Sticklen MB, Sherald JL (eds) Springer-Verlag, 255-292
- Paine TD, Raffa KF, Harrington TC (1997) Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. Ann Rev Entomol 42: 179-206
- Parker KG, Collins DL, Tyler LJ, Connolly DP, O'zard WE, Dietrich H (1947) The Dutch elm disease: association of *Ceratostomella ulmi* with *Scolytus multistriatus*, its advance into new areas, method of determining its distribution, and control of the disease. Cornell Exp Stat Mem 275: 5-44
- Ploetz RC, Inch SA, Perez Martinez JM, White TL (2012) Systemic Infection of Avocado, *Persea americana*, by *Raffaelea lauricola*, Does not progress into fruit pulp or seed. J Phytopathol 160: 491-495
- Safranyik L, Shrimpton DM, Whitney HS (1974) Management of lodgepole pine to reduce losses from the mountain pine beetle. Forestry Technical Report 1. Canadian Forestry Service
- Smalley EB (1963) Seasonal fluctuations in susceptibility of young elm seedlings to Dutch elm disease. Phytopathology 53: 846-853
- Smalley EB, Kais AG (1966) Seasonal variations in the resistance of various elm species to Dutch elm disease. In: Breeding pest resistant trees. Gerhold HD, Schreiber EJ, McDermott RE, Wenieske JA (eds) Pergamon Press, 279-292
- Smalley EB, Guries RP (2000) Asian elms: Sources of disease and insect resistance. In: The elms. Breeding, conservation and disease management. Dunn CP (ed) Kluwer Academic Publishers, 215-230
- Smalley EB, Raffa KF, Proctor RH, Klepzig KD (1993) Tree responses to infection by species of *Ophiostoma* and *Ceratocystis*. In: *Ceratocystis* and *Ophiostoma*, taxonomy, ecology, and pathogenicity. Wingfield MJ, Seifert KA, Webber JF (eds) APS press, 207-218
- Solheim H (1986) Species of Ophiostomataceae isolated from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus*. Nord J Bot 6: 199-207
- Solheim H (1988) Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce. Medd Nor Inst Skogforsk 40: 1-11
- Solheim H, Krokene P (1998) Growth and virulence of mountain pine beetle associated blue stain fungi, *Ophiostoma clavigerum* and *Ophiostoma montium*. Can J Bot 76: 561-566
- Strobel GA, Sugawara F (1986) The pathogenicity of *Ceratocystis montia* to lodgepole pine. Can J Bot 64: 113-116
- Takahashi Y, Matsushita N, Hogetsu T (2010) Spatial distribution of

- Raffaelea quercivora* in xylem of naturally infested and inoculated oak trees. *Phytopathology* 100:747–755
- Upadhyay HP (1993) Classification of the Ophiostomatoid fungi. In: *Ceratocystis* and *Ophiostoma*, taxonomy, ecology, and pathogenicity. Wingfield MJ, Seifert KA, Webber JF (eds) APS press, 7–13
- von Schrenk H (1903) The “Blight” and the “Red Rot” of the western yellow pine, with special reference to the black hills forest researve. US Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bulletin No. 36, USDA
- Webber JF (1990) Relative effectiveness of *Scolytus scolytus*, *S. multistriatus* and *S. kirsch* as vectors of Dutch elm disease. *Eur J For Pathol* 20: 184–192
- Webber JF (2000) Insect vector behavior and the evolution of Dutch elm disease. In: The elms: breeding, conservation, and disease management. Dunn CP (ed) Kluwer Academic Publisher, 47–60
- Webber JF, Brasier CM (1984) The transmission of Dutch elm disease: a study of the processes involved. In: Invertebrate-microbial interactions. Anderson JM, Rayner ADM, Walton D (eds) Cambridge University Press, 271–306
- Whitney HS (1982) Relationships between bark beetles and symbiotic organisms. In: Bark beetles in north American conifers. Mitton JB, Sturgeon KB (eds) University of Texas Press, 183–211
- Whitney HS, Farris SH (1970) Maxillary mycangium in the mountain pine beetle. *Science* 167: 54–55
- 山口博昭・平佐忠雄・小泉 力・高井正利・井上元則・小杉孝蔵・野淵 輝 (1963) 北海道の風倒地における穿孔虫の発生分散機構 (第3報) 立木被害の発生推移 (1956–1958年). 林業試験場研究報告 151: 75–135
- Yamaoka Y, Hiratsuka Y, Maruyama PJ (1995) The ability of *Ophiostoma clavigerum* to kill mature lodgepole pine trees. *Eur J For Pathol* 25: 401–404
- Yamaoka Y, Swanson RH, Hiratsuka Y (1990) Inoculation of lodgepole pine with four blue-stain fungi associated with mountain pine beetle, monitored by a heat pulse velocity (HPV) instrument. *Can J For Res* 20: 31–36
- 山岡裕一・升屋勇人・金子 繁 (1999) 材の変色または生立木枯損等の樹木病害を引き起こす日本産オフィオストマ様 (Ophiostomatoid) 菌類 (I). 森林防疫 48: 3–9
- Yamaoka Y, Takahashi I, Iguchi K (2000) Virulence of Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. *japonicus* in Yezo spruce. *J For Res* 5: 87–94
- Yamaoka Y, Wingfield MJ, Takahashi I, Solheim H (1997) Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. *japonicus* in Japan. *Mycol Res* 101: 1215–1227
- Yamaoka Y, Wingfield MJ, Ohsawa M, Kuroda Y (1998) Ophiostomatoid fungi associated with *Ips cembrae* in Japan and their pathogenicity to Japanese larch. *Mycoscience* 39: 367–378
- 横溝康志 (1977) ヒノキノキクイムシの後食による被害. 森林防疫 26: 38–39
- 吉田成章 (1993) ヤツバキクイムシ. (森林昆虫 総論・各論. 小林富士雄・竹谷昭彦編, 養賢堂). 171–178
- Zipfel RD, de Beer ZW, Jacobs K, Wingfield BD, Wingfield MJ (2006) Multi-gene phylogenies define *Ceratocystiopsis* and *Grosmannia* distinct from *Ophiostoma*. *Stud Mycol* 55: 75–97