森林昆虫の分子生態学

来し方を知って行く末を考える

森林昆虫と聞くと夏休みにクヌギ林で捕まえたカブトムシやクワガタムシを思い起こす方が多いだろうが、森林保護の世界では害虫を意味することがままある。森林の木の葉や幹や根を利用して生活し、時に微生物と共同して樹木を枯死させる「困った」存在として意識される。林業の生産性を守る点ではコントロールすることの重要さは自明だが、農業害虫のように完璧に近い防御の戦略をとることは難しい。山と田畑は人の手のゆき届かせ方が異なる空間なので、木を枯らしてしまう生物をどのように扱えばいいのかには簡単に答えが出ない。「賢者は歴史に学ぶ」とドイツの人も言っていた。木が枯れるのをどうしようと考える際に、

枯らす生き物はそもそもどうやって今そこで生きているのかを解明することは意義があるだろう。

分子遺伝技術を用いて生態や進化にせまることは分子生態学と呼ばれ、1990年代から野外生物についても盛んにDNAの断片が増幅されるようになった。多くの研究ではその多型を中立的なマーカーとして用い、分布と変異量から種内の遺伝的な構造を記述する。本稿では、筆者の関わった3種の森林昆虫の研究事例をもとに、来し方をどのように知ることができるのかを紹介し、また行く末を思案することによってどのようにつながってゆくのかを提示する。

マツノマダラカミキリ——在来の昆虫と移入の病原体と

日本の森林病害の最も苛烈なものはマツ枯れ（マツ材線虫病；以下、材線虫病）であるといつて過言ではない。現在、マツ枯れは韓国や中国でも被害が深刻であり、ついにはポルトガルまで被害が拡散している。本病は土着の *Monochamus* 属カミキリ（日本ではマツノマダラカミキリ *M. alternatus*）が北米由来の線虫 *Bursaphelenchus xylophilus* を媒介することによって発生する（図1）。被害がいったん生じると、何の手立てもしなければものの数年でそのマツ林はほぼ壊滅する。日本のマツと病原の線虫には共進化の歴史がないため、被害を緩衝する機構が生態系に備わっていないのだ。材線虫病の移入により個体群の爆発的な増加とその後の急速な生息地の消失を、マツノマダラカミキリは経験した。マツノマダラカミキリの個体群の経てきた個体群変動の跡を探り、また移動経過や個体の分散過程を解明するために、遺伝的構造の研究を行なった⁽¹⁾。

遺伝子はその領域により変異発生率や淘汰圧がさまざまであるため、用いる遺伝子領域を変えることで異なる時間スケールを扱える。マイクロサテライト（GAGA…のような短い繰り返し配列からなる遺伝子座）の多型などの変異量が多い領域を調べると、個体ごとの遺伝的な違いをクリアに検出で

図1 ■ マツノマダラカミキリ成虫と秋田県の沿岸のマツ枯れ被害地

き、短い時間スケールでの事象が調べられる。一方、ミトコンドリア DNA の配列は母系遺伝して、種間や種内の系統関係の解析に多用される。短い時間スケールにおける移動を考えるためにマイクロサテライト領域を、長い時間スケールでの歴史を解明するためにミトコンドリア DNA をマーカーとして用いた。ミトコンドリア DNA の解析は日本国内の 25 個体群と台湾、中国の個体を対象に、マイクロサテライト領域の解析は上記の採集地の中から日本国内の 23 個体群に関して行なった。エタノール液浸標本の胸部筋肉から DNA を抽出して実験に供した。

ミトコンドリア DNA を用いた分子系統解析結果は、日本のマツノマダラカミキリには大きく 2 系統が存在することを示した。一方は多様な遺伝子型を含むのに対して、もう一方の系統は 1 つの遺伝子型しかなかった。東京、京都、徳島では両系統がともに検出された。そのために、互いの系統は交雑もしくは混在しながら分布を広げたと考えられた。

マイクロサテライト領域を用いた解析で、日本国内の個体群全体の分化の程度や遺伝的な遠近、個体群内での平衡状態からの偏りの有無を解明した。東北から九州までの全体の個体群には有意な遺伝的分化がみられた。各個体群内では、ヘテロ接合度の観察値と期待値がほぼ等しかったため、林分内では自由に移動しランダム交配が行なわれていることが示唆された。また、遺

伝的距離と地理的距離の対応はまったく認められなかった。個体の移動と遺伝的浮動（偶然によるばらつきの効果）が平衡に達していたら、通常、遺伝的距離と地理的距離は正の相関をもつようになる。マツノザイセンチュウの侵入による急激な個体群変動と被害材の移動といった人為による長距離移動により、元来のマツノマダラカミキリの遺伝的構造は大きな改変を受け、平衡状態ではなくなったと考えられた。

ところで、現在マツ枯損が北上しつつある東北地方では、マツノマダラカミキリはどのように移動しているのだろうか。最先端被害地以北への材線虫病の侵入を阻止するためには、現地での成虫の移動実態を把握することが重要である。岩手県では県南から被害が北上した。秋田県では山形県から被害が侵入してきた後、突然に男鹿半島で被害が生じたが、全般的に岩手県と秋田県の山形県由来の被害は、奥羽山脈をはさみ同調的に分布を広げてきた。奥羽山脈を越えて県と県の間をマツノマダラカミキリが移動しながら北上しているために同調するのか、偶然に北上速度が類似していたのかは解明されていなかった。そこで、岩手と秋田県内で本種を採集し、これらの個体群構造を先のマイクロサテライトマーカーを用いて解析した⁽²⁾。岩手県は県南の 3 個体群を、秋田県は秋田市周辺の 6 個体群を調査した。秋田県と岩手県では個体群の遺伝的組成は異なったが、

各県内の個体群は互いに類似した遺伝的組成を示した。このことから、奥羽山脈を超えての移動は非常に稀であるかないと考えられた。つまり、両県ではマツノマダラカミキリが偶然に同調して北上したのだろう。

スギカミキリ——スギとの共進化

スギカミキリ *Semanotus japonicus* (図 2) はスギやヒノキを害する穿孔性害虫であり、樹皮下を食い進んで幼虫は発育する。用材の材質を劣化させるものの、樹木を枯死させることはスギではあまりないのが被害の特徴である。スギカミキリの形態には太平洋側と日本海側とで斑紋の大きさなどに差異があり、形態変異の分布はスギの歴史の変遷により説明される⁽³⁾。花粉分析からスギの歴史は推定されており、最終氷期に日本海と太平洋の沿岸部に存在したいくつかのレフエジア（絶滅を免れて生き残ることができた温暖湿潤な退避地）から、気温上昇とともに

図 2 ■ スギカミキリ成虫
左 ♀, 右 ♂

分布を広げていったと考えられている。また、スギの品種は日本海側と太平洋側でそれぞれ、オモテスギ、ウラスギと呼ばれ、さまざまな特性に違いがあることが知られている。

互いに異なる形態を示す4個体群から採集したスギカミキリ個体のミトコンドリアDNAの塩基配列を解析した結果、形態的に違いの大きな個体群間では遺伝的距離も大きいことが示された⁽⁴⁾。また、日本海側と太平洋側の個体群にはオモテスギ、ウラスギに対応するようなDNA変異がみられ、分子生態学的にもスギとスギカミキリが歴史を密接に共有してきたことが示された。スギカミキリにもウラスギ、オモテスギのように、遺伝的に異なる系統間で形質に違いがある可能性が示唆される。

カシノナガキクイムシ——なぜ急にナラは枯れたのか

カシノナガキクイムシ *Platypus quercivorus* (図3) は長さ4~5 mmに折り取られた鉛筆の芯のような姿をしている昆虫である。メスは胸部にたこ焼きの鉄板のようなくぼみを持ち、そこに共生菌を入れて持ち運び、一生のほとんどをナラの木の中で生活をしている。共生菌には餌となる酵母類の他、ナラを枯らすナラ菌が含まれる。1980年代からナラ枯れというミズナラなどのナラ類が枯死する現象が日本

図3 ■ カシノナガキクイムシ成虫
左♂、右♀

海沿岸で発生し、現在もなおその被害は拡散している。

ナラ枯れがなぜ猛威をふるうようになったのかには諸説ある。激烈な被害が同心円状に波及し、侵入害虫などの被害パターンに類似しているため、移入種が被害をひき起こしているとする説⁽⁵⁾や、薪炭の利用がなくなり里山の管理がされなくなってナラ類^{たいけいばく}が大径木となったので被害が目立つようになったとする説⁽⁶⁾がよく知られている。前者では、温暖化の影響でもともとミズナラと共進化の関係になかったカシノナガキクイムシの分布が北上したために両者が接触し、激しい被害が出ていることを推察している。そこで、遺伝子解析によってカシノナガキクイムシの分布変遷を辿ることから、被害拡大の要因を探ることを試みた⁽⁷⁾。

最北端の被害地である秋田から京都にかけての14個体群について、マイクロサテライトマーカー5座を用いて遺伝的構造を調べた。その結果、長野県の北と南の間で遺伝的な分断があ

り、本州の東北と西南では遺伝的組成が異なっていることが判明した。寄主であるミズナラも糸魚川静岡構造線で遺伝的に異なることが調査によって示されている。このことから、カシノナガキクイムシはナラ類との分布変遷の歴史を共有していると考えられた。そこで、およその被害はその土地にもともといたカシノナガキクイムシがひき起こしていることが推察された。ナラの大径木は1本枯死するだけで、そこから草大な数のカシノナガキクイムシが脱出する。東北グループの中では遺伝的組成が置き換わりつつあることが認められたので、ナラ枯れにより急激に増加した個体が周辺の個体群を巻き込みながら、被害拡散が続いていると考えられた。

来し方から行く末に

分子マーカーを用いることによって森林昆虫について、遠くは最終氷期から現在に至るまでの分布の確立とその寄主との関係を進化的な時間の流れの中で調べ、近くは生態学的な時間の中での移動過程を調べるのが可能となったことが、以上の事例から示される。このような非常に異なるタイムスケールでの生き物達の動きをまとめて扱うことができることが、森林昆虫研究に分子マーカーを利用する最大の利点といえる。

さて、来し方を明らかにしたこと

で、森林昆虫管理の行く末をどのように考えられるのだろうか。マツノマダラカミキリでは材線虫の移入が与えたインパクトの大きさがマツノマダラカミキリの遺伝的構造からも示され、移入種による生物被害の激烈さを改めて知ることができた。このことから、侵略的外来種がいったん定着するとその影響は多方面に波及し、固有の生態系には不可逆の影響が生じるため、徹底して侵入の阻止と定着前の除去をはかることが必要だということが提示される。また、最北端での移動実態を解明したことは、被害のさらなる北上を防ぐために対策を徹底するエリアの設計などに示唆を与える。広域の移動を恐れて薄く広く防除するのではなく、とにかく被害先端地に労力を集中させるべきと考えられる。地域的な被害の封じ込めや新規被害地の発生に対する迅速な対応が、今後のマツ枯れ対策の中心課題となろう。

スギカミキリでは遺伝的変異が種内に存在することが明らかになった。そこで、他の地域で開発された防除技術を導入するときには、その地域とスギカミキリの特性に違いはないのかを確認することが求められる。

ナラ枯れでは病気の広がり媒介昆虫がどのように関わってきたのが推察されたので、急速に被害を進行させないための方策へのヒントが得られる。その土地その土地で爆発的に増加したカシノナガキクイムシが被害を起こしているのも、個体群密度の上昇を事前に防ぐためのモニタリングが被害の初期もしくは未被害地では重要である。個体群の密度管理をしっかりとすれば被害の進展を阻止できると考えられる。

このように、昆虫達の暮らししてきた道筋が解明されると、その被害の行方や管理の方法にさまざまな示唆がもたらされる。本誌の読者に馴染み深い

PCR やジェノタイピングといった手法が、野外の昆虫の生活を解き明かす道具となっていることについて、イメージを深めていただけたら幸いである。

- 1) M. Kawai, E. Shoda-Kagaya, T. Maehara, Z. Zhou, C. Lian, R. Iwata, A. Yamane & T. Hogetsu : *Environ. Entomol.*, **35**, 569 (2006).
- 2) E. Shoda-Kagaya : *Bull. Entomol. Res.*, **97**, 167 (2007).
- 3) E. Shoda, K. Kubota & H. Maki-hara : *Appl. Entomol. Zool.*, **38**, 369 (2003).
- 4) E. Shoda, K. Kubota & H. Maki-hara : *Appl. Entomol. Zool.*, **38**, 339 (2003).
- 5) N. Kamata, K. Esaki, K. Kato, Y. Igeta & K. Wada : *Bull. Entomol. Res.*, **92**, 119 (2002).
- 6) 小林正秀, 上田明良 : 日林誌, **87**, 435 (2005).
- 7) E. Shoda-Kagaya, S. Saito, M. Okada, A. Nozaki, K. Nunokawa & Y. Tsuda : 投稿中.

(加賀谷悦子, 森林総合研究所)