

論 文

高標高地域で発生したナラ枯れ枯死木におけるカシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus* (MURAYAMA)) の穿入孔密度

伊藤 昌明*・大橋 章博

Attack density of an ambrosia beetle (*Platypus quercivorus* (MURAYAMA)) on the Japanese oak wilt in high elevation forests

Masaki ITO and Akihiro OHASHI

2012年夏以降に発生したナラ枯れ枯死木の樹幹に分布するカシナガの穿入孔を計数し、穿入孔数と樹種、胸高直径、周辺環境との関係を明らかにした。また、初期の繁殖成否についても関係性を解明した。その結果、フラスの排出が確認された穿入孔の数は胸高直径および気温と正の関係を示し、その孔数はフモトミズナラで最も多く、次いでコナラで、ミズナラが最も少なかった。一方、フラスの排出がみられなかつた穿入孔の数は高緯度地域で多く、気温と負の関係を示し、ミズナラで他樹種よりも多かった。また、初期の繁殖は標高が高い地域あるいは最低気温が低い地域で成功割合が低く、胸高直径の増加に伴い、成功割合も上昇した。樹種では、コナラが他樹種よりも初期の繁殖成功割合が低かった。これらのことから、①大径木で大量かつ確実な繁殖が期待され、②寒冷地では穿入密度が低く、繁殖も困難であり、③繁殖に最も好適な寄主はフモトミズナラであることが示された。

キーワード：カシノナガキクイムシ、ブナ科樹木萎凋病、穿入孔数、初期の繁殖成否、フラス排出

I はじめに

ブナ科樹木萎凋病（以下、ナラ枯れ）は、真菌類の一種である *Raffaelea quercivora* KUBONO et ITO (Kubono and Ito, 2002) によって引き起こされ、ブナ科樹木を枯死させる樹木病害である。この菌はカシノナガキクイムシ *Platypus quercivorus* (MURAYAMA) (以下、カシナガ) と共生関係を持っており、カシナガによって樹木内に運び込まれる (Kinuura, 2002; Kinuura and Kobayashi, 2006)。

近年、ナラ枯れによるブナ科樹木の集団枯損被害が全国的に発生し、2011年までに30府県において被害がみられた (林野庁, 2011)。岐阜県でも、ナラ枯れによる集団枯損被害は発生しており、1996年に岐阜県西部の揖斐郡揖斐川町で被害が初記録された (大橋, 2011)。その後、その被害は岐阜県東部に拡大し、2010年にはその東端が恵那市にまで達した。また、2005年には岐阜県北部の大野郡白川村で、2006年には隣接する飛騨市で被害が確認され、岐阜県北部ではその被害が南下している (大橋, 2008)。

岐阜県のナラ枯れによる枯死被害はブナ科4属13種で発生しており、その集団枯損被害はナラ類で著しい (大

橋, 2011)。特に枯死しやすいナラ類の集団枯損被害は標高400–600m前後で樹種が変化し、標高が低い地域ではコナラ *Quercus serrata* MURRAY、高い地域ではミズナラ *Quercus crispula* BLUME が中心となる。また、岐阜県中濃～東濃地域では、フモトミズナラ *Quercus serrata* MURRAY subsp. *mongolicoides* でも集団枯損被害が発生している。

ナラ枯れの被害はミズナラが優占する標高域を中心で発生し (松浦・中島, 2011)，その後、寄主木の分布域全域に拡大し、特に低標高地域に拡大する (小林, 2004; 大橋, 2008)。一方、同様にミズナラが優占する地域でも、標高が700 m を超えるような標高の高い地域では被害が拡大しにくい傾向がみられる (小林, 2004; 松浦・中島, 2011)。しかし、岐阜県では、標高700 m 以上の地域にもナラ枯れによる集団枯損被害が拡大しており、この傾向は揖斐郡揖斐川町から東進した集団、大野郡白川村および飛騨市から南下した集団の両方ともにみられる (大橋, 2011)。現在では両集団とも、標高1,000 m 超の地域で被害を発生させている (大橋, 2011)。

カシナガの生活史サイクルには気温が重要であることが報告されている (曾根ら, 2000; 斎藤ら, 2003)。カシナガの発育限界温度の報告はないものの、羽化脱出に積算気温が関係していることは示されており、山形県では

* 前：森林研究所、現：地方独立行政法人青森県産業技術センター 林業研究所

表一 調査地概要

調査地	調査地(詳細)	緯度(N)	経度(E)	標高(m)	アメダス気温 平均最高最低	対象アメダス	樹種			合計
							コナラ	フモトミズナラ	ミズナラ	
神岡	岐阜県飛騨市神岡町大多和	36.424	137.352	780	11.4 17.2 7.1	神岡	-	-	-	12 12
宮川打保	岐阜県飛騨市宮川町打保	36.388	137.151	900	11.0 16.6 6.8	神岡・河合	-	-	-	7 7
宮川菅沼	岐阜県飛騨市宮川町菅沼	36.355	137.213	690	11.0 16.6 6.8	神岡・河合	-	-	-	2 2
河合二ツ屋	岐阜県飛騨市河合町二ツ屋	36.321	137.082	730	10.6 15.9 6.6	河合	-	-	-	2 2
河合天生	岐阜県飛騨市河合町天生	36.270	137.013	670-	730 10.8 16.2 6.6	河合・白川	-	-	-	11 11
白川牛首	岐阜県大野郡白川村牛首	36.297	136.938	830-1020	11.0 16.4 6.7	白川	-	-	-	23 23
白川荻	岐阜県大野郡白川村荻町	36.265	136.940	1020	10.8 16.2 6.6	河合・白川	-	-	-	1 1
白鳥	岐阜県郡上市白鳥町六ノ里	35.892	136.961	810-1160	11.7 16.8 7.6	長滝	-	-	-	5 5
笠置山	岐阜県恵那市笠置町	35.507	137.321	630	12.6 18.6 7.8	恵那・黒川	5	-	-	5
恵那峡	岐阜県恵那市大井町	35.482	137.408	270	13.6 19.6 8.8	恵那・中津川	1	-	-	1
岩村	岐阜県恵那市岩村町飯羽間	35.397	137.396	680-	690 13.4 19.6 8.4	恵那	-	-	-	8 8
関	岐阜県関市山田	35.471	136.875	50	15.4 20.7 11.1	岐阜・美濃・美濃加茂	4	-	-	4
瑞浪	岐阜県瑞浪市日吉町	35.435	137.265	430-	500 14.3 20.6 9.2	恵那・多治見	8	3	-	11
土岐	岐阜県土岐市泉町定林寺	35.392	137.196	290-	340 15.3 21.6 10.1	多治見	4	31	-	35
稻武	愛知県豊田市野入町	35.222	137.570	1050	11.8 17.4 7.2	稻武	-	-	-	4 4
合計							22	34	75	131

9.5–10.0°Cを基準に算出した積算温度に基づく回帰式によって、カシナガの初発日を高精度で予測できることが示されている(斎藤ら, 2003)。岐阜県でもカシナガの分散時期について報告されており、気温が高いコナラ林における分散時期に比べて、気温が低いミズナラ林での分散時期が1–2週間程度遅くなることが示されている(大橋, 2011)。分散時期が遅れることによって、幼虫の発育に有効な気温に達する期間が短くなるため(曾根ら, 2000), 気温が低い、標高が高い地域のミズナラ林はカシナガの生息にあまり適していないと推察される。

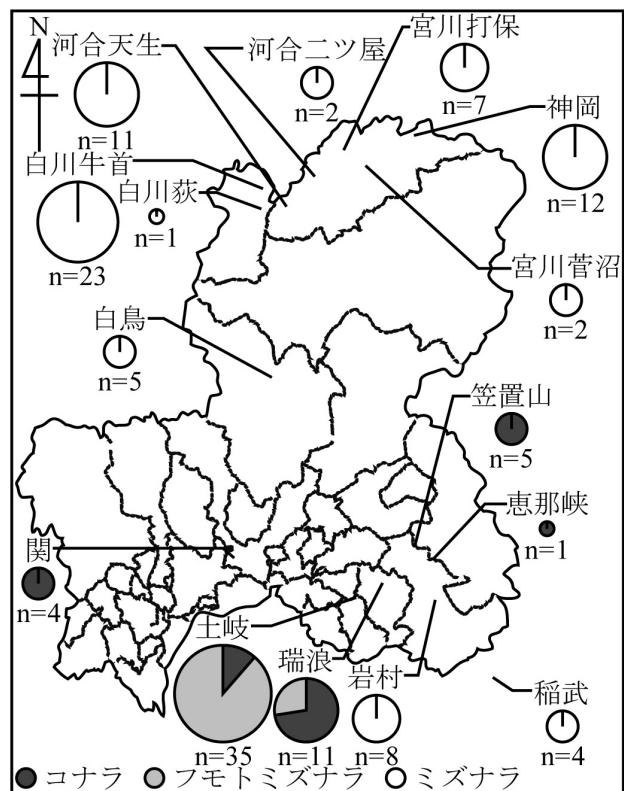
岐阜県では現在、このようなカシナガの生息に不適と思われる高標高地域においてナラ枯れ被害が多発している。これらの地域におけるナラ枯れ被害の発生様式について、樹種の違いを除き、どのような特徴がみられるのか、明らかにされていない。新規に被害が拡大している、生息にあまり適さない地域における被害発生様式の把握は、同様の地域における今後の被害拡大傾向を推測することにもつながり、また、被害対策を行ううえでの指針の一つになりうると思われる。そこで、本研究ではナラ枯れ被害の発生地域でみられた枯死木を対象として、その穿入密度、資源量および周辺環境を地域ごとに明らかにし、岐阜県におけるナラ枯れ被害木の特徴を検出することを目的とした。それによって、高標高地域における被害の傾向を検証した。

II 材料と方法

1. 調査地

本研究は岐阜県内14ヶ所(飛騨市神岡町大多和(神岡)、飛騨市宮川町打保(宮川打保)、飛騨市宮川町菅沼(宮川菅沼)、飛騨市河合町二ツ屋(河合二ツ屋)、飛騨市河合町天生(河合天生)、大野郡白川村荻町(白川荻)、大野郡白川村牛首(白川牛首)、郡上市白鳥町六ノ里(白鳥)、

恵那市笠置町(笠置山)、恵那市大井町(恵那峡)、恵那市岩村町飯羽間(岩村)、関市山田町(関)、瑞浪市日吉町(瑞浪)、土岐市泉町定林寺(土岐)、愛知県内1ヶ所(豊田市野入町(稻武))で行った(表一、図一)。全調査地における標高の範囲は50–1,160mであり、緯度の範囲は北緯35.22167–36.42412°である。



図一 調査地と供試個体数

円の大きさは個体数を反映している。nは個体数を示す。

調査地は表一と同じ。

表-2 GLM より選択されたモデルとその係数

応答変数	説明変数†		Intercept†	AIC	モデル
全孔道	胸高直径	樹種			
	0.0319*	コナラ・ミズナラ -0.2758*** フモトミズナラ 0.0000	2.2481***	974.4	(1-1)
	胸高直径	樹種			
	0.0304*	コナラ・フモトミズナラ 0.2268*** ミズナラ 0.0000	1.9933***	975.0	(1-2)
最高気温	胸高直径				
0.0304*	0.0304***		1.4473***	975.4	(1-3)
平均気温	胸高直径				
0.0421*	0.0302***		1.6304***	975.7	(1-4)
プラス有	最高気温	胸高直径			
0.0883***	0.0348***		0.2191ns	902.1	(2-1)
	胸高直径	樹種			
	0.0364***	コナラ 0.3597** フモトミズナラ 0.5663*** ミズナラ 0.0000	1.4689***	904.4	(2-2)
平均気温	胸高直径				
0.0965***	0.0346***		0.6631***	904.5	(2-3)
プラス無	緯度				
	1.2330***		42.9635***	626.8	(3-1)
最高気温					
-0.1723***			4.1469***	630.4	(3-2)
	樹種				
		コナラ・フモトミズナラ -1.0610*** ミズナラ 0.0000	1.6987***	630.8	(3-3)

†: *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05, ns P > 0.05

2. 供試木

対象とした樹種はコナラ、フモトミズナラおよびミズナラの3種である。2012年にカシナガによる穿入および穿入孔からプラスの排出が認められ、枯死した個体を供試木とした。各調査地で1–31本の個体を選定し、合計でコナラ22本、フモトミズナラ34本、ミズナラ75本を用いた。

3. 調査方法

供試木の地際から地上高2m範囲内に存在するカシナガの穿入孔を対象とした。20×20cmの方形枠を樹幹に設置し、方形枠内の穿入孔を計数した。方形枠は供試木1本あたり3ヶ所設置した。なお、穿入孔はプラス排出の有無によって、プラス有、プラス無の二種類に区別した。

カシナガの穿入孔数に影響を及ぼす要因の一つとして、胸高直径を計測した。これは、長梯子型の孔道を構築するカシナガ（加辺、1959）では、大径材ほど繁殖に有利であること（Hijii et al., 1991）から、その穿入密度が大径木ほど高くなり（小林・上田、2005）、また、直径10cm以下の個体には穿入しないこと（山崎、2012）が報告されていることによるものである。

また、昆虫の繁殖力や生活史サイクルに温度が影響を

及ぼすため、気温を各調査地に近いアメダスより取得した。用いたデータは2002年～2011年までの10年間のものであり、アメダスごとに10年間の平均値を算出した。なお、算出した気温は平均気温、最高気温、最低気温の3種類についてである。これらの気温を調査地の標高で補正したものを調査地の気温として用いた。補正方法は、アメダスの標高（m）から調査地の標高（m）を減じた標高差を100mで除し、そこに0.6を乗じた値を加えたものである。すなわち、（補正気温（℃）） = アメダス気温（℃） + {（アメダスの標高（m） - 調査地の標高（m）） / 100（m）} × 0.6（℃）である。なお、複数地点のアメダスデータを用いた調査地については、アメダスデータおよびアメダスの標高をあらかじめ平均し、同様の補正に用いた。

4. 統計解析

ナラ枯れ被害木の穿入孔数に影響を及ぼす要因を明らかにするために、一般化線形モデル（GLM）による解析を行った。この解析では、応答変数に穿入孔数、説明変数に胸高直径、樹種、平均気温、最高気温、最低気温、標高、緯度を用いた。応答変数は負の二項分布に従うと仮定し、link関数はlog link関数とした。なお、応答変

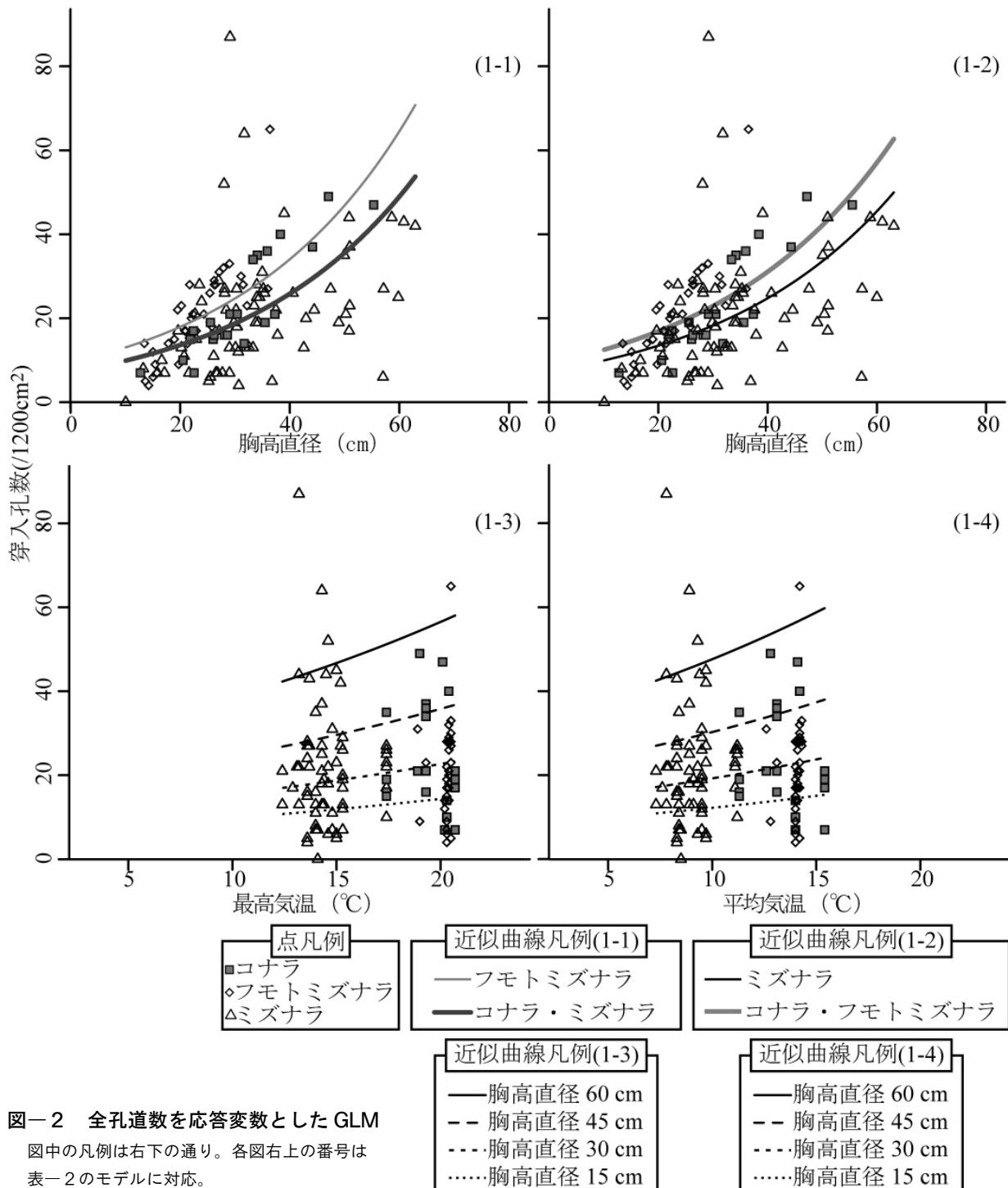


図-2 全孔道数を応答変数とした GLM

図中の凡例は右下の通り。各図右上の番号は表-2のモデルに対応。

数である穿入孔数は方形枠3ヶ所の合計を用いた。また、穿入孔数はプラス有、プラス無およびそれらの合計である全穿入孔道数（全孔道）の3つを解析にそれぞれ用いた。説明変数について、3種類の気温データはすべて異なるモデルを構築し解析した。また、標高および緯度と気温も同一モデルには組み込まなかった。これは、3種類の気温同士および気温と標高および緯度が強い相関関係を持つためであり、その結果によって生じる多重共線性を回避するためである。すべての説明変数の組み合わ

せモデルに関して、赤池の情報量基準（Akaike's Information Criteria, AIC）の値を比較し、AIC 値が最小となるモデルを選択した。

カシナガの穿入初期における繁殖の成否に影響を及ぼす要因を明らかにするために一般化線形混合モデル(GLMM)による解析を行った。この解析では、応答変数にプラス有／全孔道、説明変数に胸高直径、樹種、平均気温、最高気温、最低気温、標高、緯度、変量効果に調査地を用いた。応答変数は二項分布に従うと仮定し、link 関数は

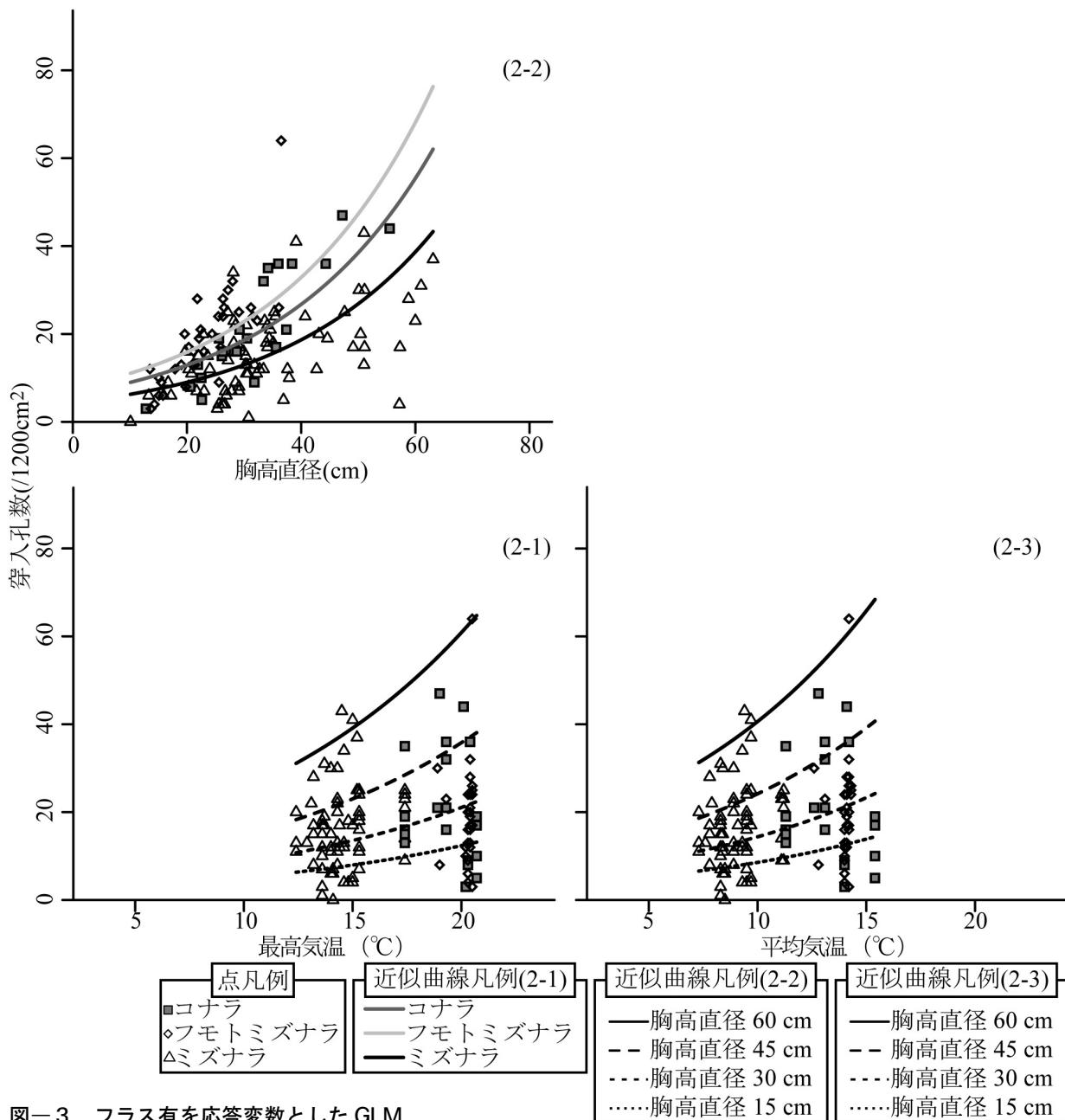


図-3 フラス有を応答変数とした GLM

図中の凡例は右下の通り。各図右上の番号は表-2のモデルに対応。

logit link 関数とした。なお、説明変数は GLM による解析と同様の理由から、3種類の気温データおよび気温と標高および緯度について、すべて異なるモデルを構築し解析した。モデルの選択は GLM と同様に、AIC 値を算出し、その値が最小となるものを選択した。

なお、これらの解析には R 2-15-2 パッケージ (R Development Core Team, 2012) を使用し、GLMM には R パッケージ内の “glmmML ver. 0.82-1” (Brostrom and Holmberg, 2011) を用いた。

III 結 果

1. 穿入孔数

全孔道を応答変数とした GLM の結果、胸高直径と樹種を説明変数としたモデルで AIC 値が最小となった (表-2)。その中で、フモトミズナラのみを異なるグループとし、残りのコナラおよびミズナラを同一のグループとした場合に AIC 値が最小となった (胸高直径=0.0319、コナラ・ミズナラ=-0.2758、AIC 値=974.4)。また、ミズナラを別グループとし、コナラおよびフモトミズナラを同一グループとしたものも同様に小さい AIC 値を示した

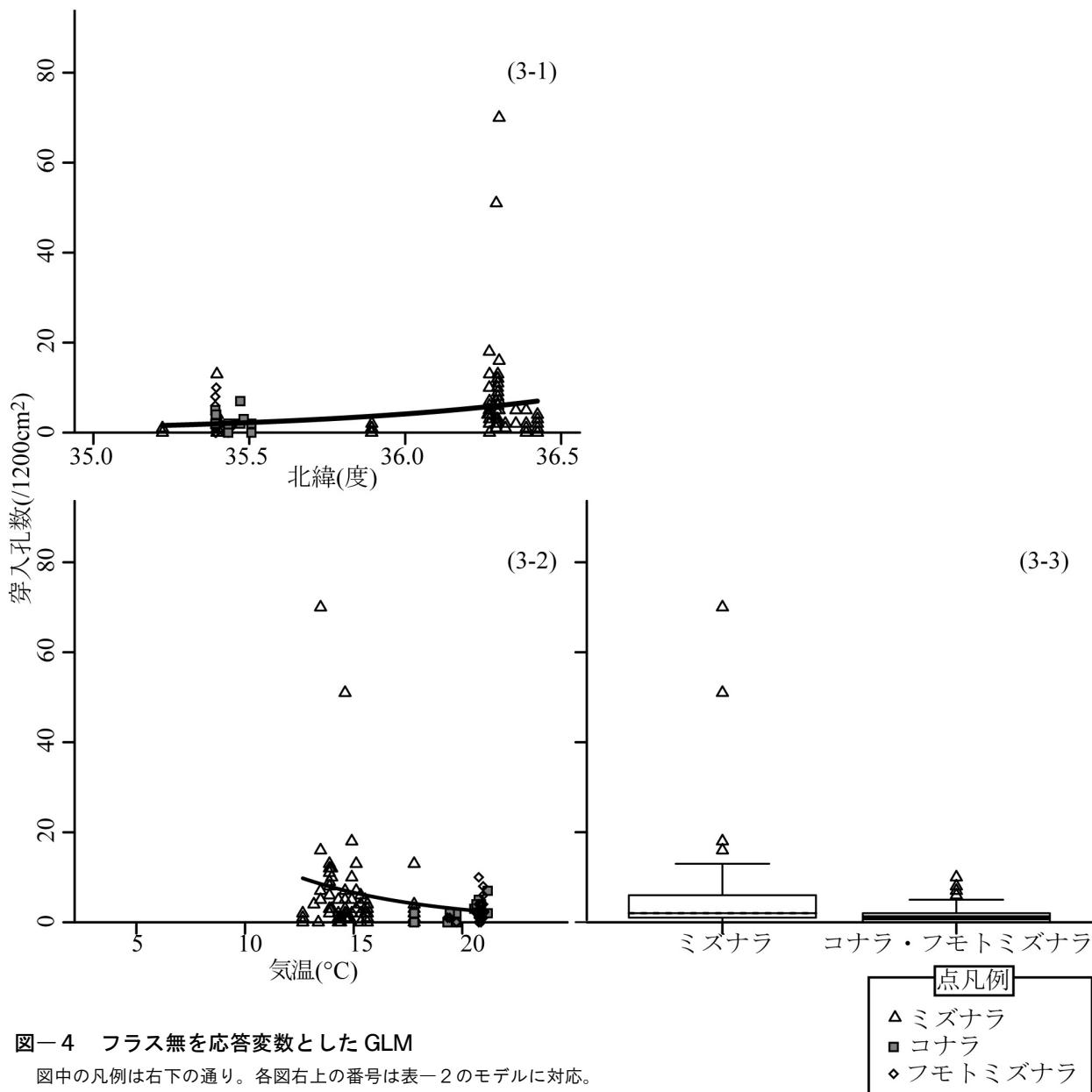


図-4 フラス無を応答変数としたGLM

図中の凡例は右下の通り。各図右上の番号は表-2のモデルに対応。

(胸高直径=0.0304, コナラ・フモトミズナラ=0.2268, AIC 値=975.0)。胸高直径と最高気温, または平均気温を説明変数としたモデルでも AIC 値が小さかった (最高気温=0.0304, 胸高直径=0.0304, AIC 値=975.4; 平均気温=0.0421, 胸高直径=0.0302, AIC 値=975.7; 表-2)。これらのモデルに共通して, 胸高直径は全孔道との間に有意な正の相関を示した (GLM, $P < 0.05$; 図-2)。また, 気温も全孔道との間に有意な正の相関を示した (GLM, $P < 0.05$; 図-2)。樹種では, フモトミズナラがコナラおよびミズナラよりも有意に全孔道が多いこと, ミズナラでコナラおよびフモトミズナラよりも有意に全孔道が少ないことが示された (GLM, $P < 0.05$; 図-2)。

フラス有を応答変数としたGLMでは, 最高気温と胸高直径を説明変数としたモデルが最小のAIC 値を示した (最

高気温=0.0883, 胸高直径=0.0348, AIC 値=902.1; 表-2)。また, 胸高直径と3樹種を説明変数としたモデル (胸高直径=0.0364, コナラ=0.3597, フモトミズナラ=0.5663, AIC 値=904.4; 表-2), 平均気温と胸高直径を説明変数としたモデルでも AIC 値が小さかった (平均気温=0.0965, 胸高直径=0.0346, AIC 値=904.5; 表-2)。これらのモデルにおいて, 胸高直径と気温はフラス有との間に有意な正の相関を示しており (GLM, $P < 0.05$; 図-3), 樹種ではミズナラでフラス有が最も少なく, フモトミズナラで最も多かった (GLM, $P < 0.05$; 図-3)。

フラス無では, 緯度を説明変数としたもので AIC 値が最も小さくなった (緯度=1.2330, AIC 値=626.8, 表-2)。また, 最高気温を説明変数としたモデル (最高気温=-0.1723, AIC 値=630.4), ミズナラのみを別グループと

表一3 GLMM より選択されたモデルとその係数

応答変数	説明変数†		Intercept†	AIC	モデル
プラス有/全孔道	胸高直径 標高	樹種 フモトミズナラ・ミズナラ 0.8916*** コナラ 0.0000	2.7586**	649.1	(4-1)
胸高直径 最低気温	樹種 フモトミズナラ・ミズナラ 0.9353*** コナラ 0.0000		-3.8154**	649.8	(4-2)
胸高直径 最高気温	樹種 フモトミズナラ・ミズナラ 0.9489*** コナラ 0.0000		-8.1117***	649.9	(4-3)

†: *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05, ns P > 0.05

した樹種を説明変数としたモデルも小さい AIC 値を示した (コナラ・フモトミズナラ=-1.0610, AIC 値=630.8)。これらのモデルにおいて、緯度はプラス無との間に正の相関が、最高気温は負の相関がみられた (GLM, P < 0.05; 図一4)。また、ミズナラはコナラおよびフモトミズナラと比べてプラス無の穿入孔数が有意に多かった (GLM, P < 0.05; 図一4)。

2. 初期の繁殖成否

プラス有の穿入孔数を全孔道数で割った値を応答変数とした GLMM の結果、胸高直径、標高およびコナラのみを別グループとした樹種を説明変数としたモデルで AIC 値が最小となった (AIC 値=649.1; 表一3)。また、このモデルの説明変数の標高を最低気温に変えたモデル (AIC 値=649.8; 表一3) および最高気温に変えたモデル (AIC 値=649.9; 表一3) でも小さい AIC 値を示した。これらのモデルにおいて、プラス有の割合と胸高直径との間に有意な正の相関がみられた (GLMM, P < 0.05; 図一5)。また、最高気温、最低気温も同様にプラス有の割合との間に有意な正の相関がみられ、一方、標高では負の相関がみられた (GLMM, P < 0.05; 図一5)。樹種においては、すべてのモデルに共通して、コナラでフモトミズナラおよびミズナラよりもプラス有の割合が有意に小さくなることが示された (GLMM, P < 0.05; 図一5)。

IV 考 察

本研究で得られたモデルを比較した結果から、ナラ枯れによる枯死木に発生した全孔道数は胸高直径の肥大とともに増加することが示された (GLM, P < 0.05; 表一2)。ここで、すべての供試木において1,200cm²あたりの穿入孔数を解析に用いている。したがって、全孔道数の増加は穿入密度の上昇を示しており、胸高直径の肥大に伴って、樹幹に穿入するカシナガの密度が上昇することを示唆している。また、気温に関する説明変数も有意な

正の相関を示したことから (GLM, P < 0.05; 図一2)，暖かい地域ほどカシナガの穿入密度が上昇すると言えるだろう。さらに、樹種間でも全孔道数に違いがみられ、とくに、フモトミズナラとミズナラの間で顕著であった。よって、穿入密度は樹種によっても異なることが示唆され、フモトミズナラで穿入密度が高く、ミズナラで低いことが考えられる。これらの結果はプラス有の穿入孔数の結果とほぼ同様であった (表一2)。したがって、全孔道の傾向はプラスの排出が確認され、初期の繁殖に成功したと思われるカシナガの穿入孔数に強く依存しているものと推察される。

一方で、プラス無の結果はまったく異なるものであり、選択された3つのモデルは共通した説明変数を持たなかつた (表一2; 図一4)。AIC 値が最小であったモデルは緯度を説明変数に用いたものであり、その係数は正の値を示した。次に AIC 値が小さかったものは最高気温を用いたものであり、係数は負であった。また、ミズナラのみを別グループとする樹種を説明変数に用いたものでは、ミズナラが他樹種よりもプラス無の穿入密度が高かった。高緯度地域および気温が低い地域においてプラス無が多くなるものと考えられるが、これらの地域では、供試木の多くがミズナラである。したがって、地域的な特性としてプラス無が多くなるのは、その地域にミズナラが分布していることが原因なのかもしれない。しかし、AIC 値が最小となったモデルが緯度を説明変数とするものであつたことから、岐阜県北部地域の環境的な要因や、岐阜県に侵入してきたカシナガ集団の由来の違いが影響している可能性も考えられる。プラス無の穿入孔数を上昇させる要因を解明するためには、今後、岐阜県北部地域でコナラの、南部地域でミズナラの供試数を増やしていくことが必要であろうと推察される。また、より標高の低い地域においてミズナラの、高い地域においてコナラおよびフモトミズナラの供試数を増やすことも必要と思われる。

初期の繁殖成否はいずれのモデルにおいても同様の結果を示しており、胸高直径が大きい樹木、気温が高い地

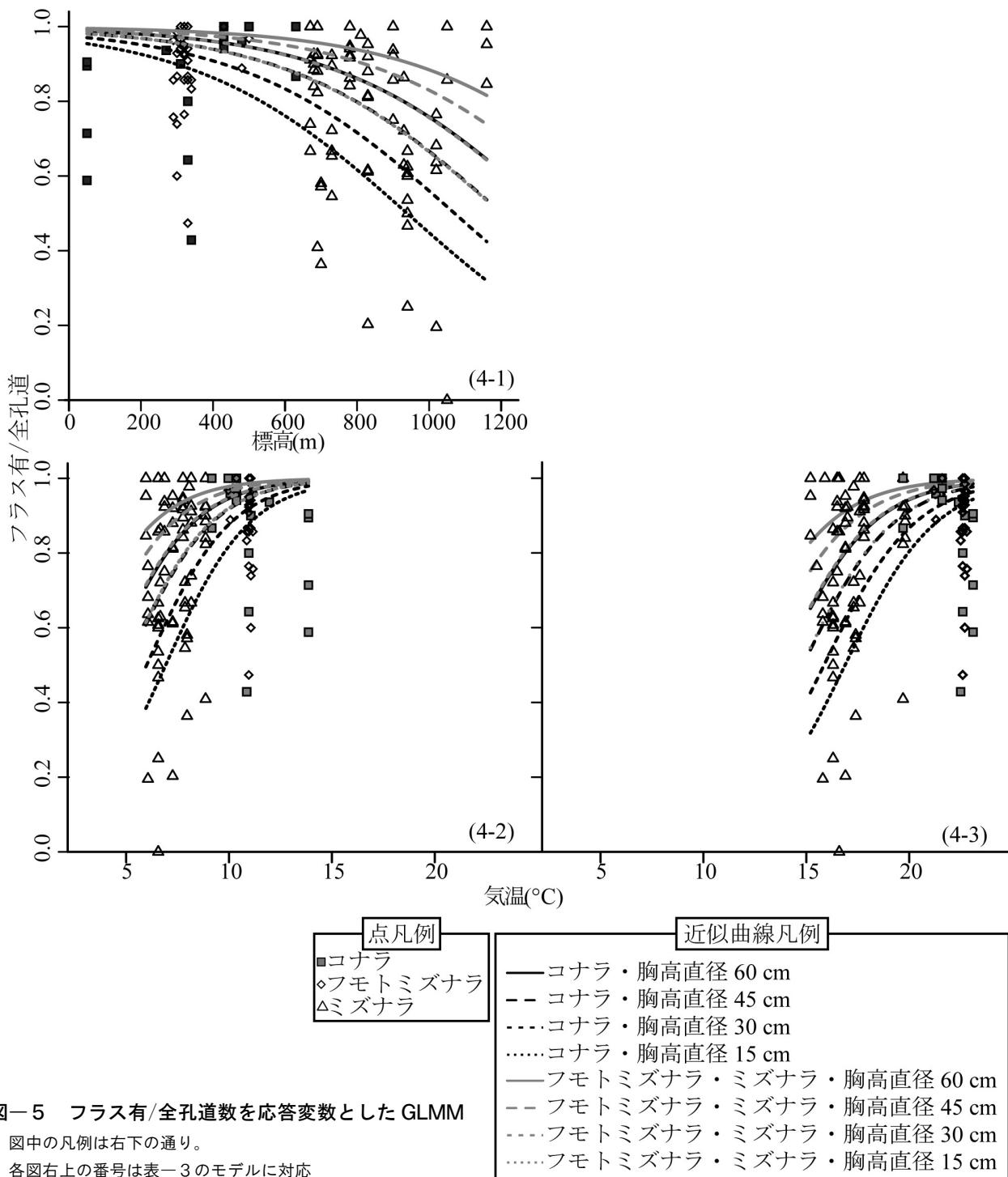


図-5 フラス有/全孔道数を応答変数としたGLMM

図中の凡例は右下の通り。

各図右上の番号は表-3のモデルに対応

域および標高が低い地域ほど繁殖成功率が高く、コナラが他樹種に比べて初期の繁殖成功率が低いことが明らかとなった（表-3；図-5）。初期の繁殖成功率は、オスが樹木に穿入したのち、メスに選択される確率を示している（山崎, 2012）。つまり、フラスの排出がみられない穿入孔はメスに選択されなかった穿入孔の可能性がある。カシナガの最終的な繁殖は大径木ほど有利になること（Hijii et al., 1991），小径木は穿入木として選択されにくいくこと

が示されている（山崎, 2012）。したがって、大径木になるほど初期の繁殖成功率が上昇するのは、繁殖に有利な大径木の方が穿孔されやすく、メスにも選択されやすいためと推察される。

初期の繁殖成功率が、低い気温の地域および高標高地域ほど低くなるのは、孔道内における幼虫の成育と関係している可能性が考えられる。カシナガの孔道から排出されるフラスは、メス成虫によるものと、終齢（5齢）

幼虫によるものの2種類が存在し（小林，2006；Tarno・山崎，2012），1日あたりのメス成虫によるフラスの排出量は、終齢幼虫によるものに比べて少ない（小林，2006）。また、メス成虫は、初回に産下した卵から孵化した幼虫が終齢に達するまで、2回目以降の産卵を行わない（小林，2006）。しかし、カシナガは穿入時期が遅くなるほど幼虫の発育に必要な温量が不足し、終齢幼虫に達することができない（曾根ら，2000）。また、孔道内の幼虫が終齢にまで発育していなくても、気温の低下に伴って孔道の拡張は終了する（曾根ら，2000）。そのため、そのような孔道からは、終齢幼虫に由来するフラスは排出されないだろう。気温が低い地域、あるいは標高の高い地域では、終齢幼虫まで達するのに必要な温量を確保できる期間が、温暖な地域や標高の低い地域に比べて短くなるものと推察される。つまり、穿入時期のわずかな遅れが終齢幼虫の生産を著しく困難にするものと思われる。終齢幼虫の生産に失敗した孔道からは、メス成虫に由来するわずかなフラスしか排出されないと考えられるため、終齢幼虫の生産に成功した孔道に比べて、フラス排出の痕跡を発見することは難しいだろう。このことが、終齢幼虫生産に適した穿入期間が短い地域における、初期の繁殖成功率を低下させている要因の一つなのかもしれない。

樹種間で比較した場合、コナラにおいて初期の繁殖成功率が他の2樹種よりも低くなることが明らかになった。これは、樹種ごとの抵抗力の違いによるものと思われる。この抵抗力には、樹液によるカシナガの排除（小林，2006）などが考えられる。カシナガによるマスアタックを受けた樹木の枯死率は、樹種によって異なり、樹幹の直径には依存しない（Yamasaki and Futai, 2012）。この枯死率はコナラの方がフモトミズナラやミズナラよりも低く（上田・小林，2001；大橋，2011），抵抗力が強い。本研究では、枯死した樹木個体のみを調査の対象としているため、本研究で対象とした供試木に穿入したカシナガは、穿入木の防御機構を突破したものと考えられる。しかし、コナラでは、他樹種に比べて防御機構の突破に必要な穿入密度が高く、穿入しても、高い抵抗力によって排除されたものが多いと思われる。その結果、初期の繁殖成功率が低下したのだろう。

本研究で明らかとなった、カシナガの穿入密度および初期の繁殖成否に影響を及ぼす要因を表一3に示す。これから、①大径木ほど大量かつ確実な繁殖が期待されること、②寒冷地ほど穿入密度が低く、繁殖も難しいこと、③繁殖に最も好適な寄主はフモトミズナラであり続いてミズナラ、コナラであることが示唆された。①は繁殖資源である辺材部の増加と強い関係があるだろう。②は穿入適期、あるいは幼虫の成育可能な期間の短さが影響しているものと推察される。また、穿入密度の低さは、初期繁殖成功度の低さから、新規の枯死被害が被害林分外

からの飛来に依存しているためかもしれない。③は本研究の結果に加えて、フモトミズナラを寄主とした場合に繁殖成功率が高くなること（大橋・岡本，2011），その分布がカシナガの繁殖に適した温暖な地域（岐阜県東濃地方～愛知県にかけての丘陵地～低山地（大橋，2011））に集中していることなどが考えられる。同所的に分布していても比較的抵抗性が高く、枯死率が低いコナラ（上田・小林，2001）や、同程度の枯死率や繁殖成功率を示すものの、より冷涼な地域に分布するミズナラよりも、フモトミズナラの方がカシナガにとって利用しやすい寄主といえるかもしれない。これらのことから、高標高地域は好適な寄主であるミズナラが分布するものの、カシナガの繁殖には不適な地域であるものと推察される。したがって、高標高地域におけるナラ枯れ被害の発生は、高標高地域の森林でカシナガが繁殖を繰り返していることが主要因ではなく、近隣に存在する低標高の森林からカシナガが移入することによって引き起こされているものと考えられる。よって、高標高地域における被害発生の抑制には、その地域の周辺に分布する低標高地域の森林で防除を徹底することが重要となるだろう。

本研究では、カシナガの穿入密度と初期繁殖の成否を決定付ける要因として、以上の3点を示すことができた。しかし、調査地の周間に分布する枯損木の密度やそこから脱出する成虫数あるいは周辺から飛来する成虫数など、カシナガそのものに起因し、穿入密度を変化させると考えられる要因の調査を行わなかった。今後は本研究の視点に加えて、周間に分布するカシナガの密度などを考慮した調査を行い、より精度を高めた決定要因を検出する必要があるものと考えられる。

引用文献

- Broström G, Holmberg H (2011) Package ‘glmmML’ : Generalized linear models with clustering. Version 0.82-1. <http://cran.r-project.org/web/packages/glmmML/index.html>
- Hijii N, Kajimura, H, Urano T, Kinuura H, Itami H (1991) The mass mortality of oak trees induced by *Platypus quercivorus* (MURAYAMA) and *Platypus calamus* BLANDFORD (Coleoptera: Platypodidae) - the density and spatial distribution of attack by the beetles -. J Jpn For Soc 73: 471-476
- 加辺正明 (1959) 日本産キクイムシ類食痕図説. 明文堂
- Kinuura H (2002) Relative dominance of the mold fungus, *Raffaelea* sp., in the mycangium and proventriculus in relation to adult stages

- of the oak platypodid beetle, *Platypus quercivorus* (Coleoptera; Platypodidae). J For Res 7: 7-12
- Kinuura H, Kobayashi, M. (2006) Death of *Quercus crispula* by inoculation with adult *Platypus quercivorus* (Coleoptera: Platypodidae). Appl Entomol Zool 41: 123-128
- 小林正秀 (2004) カシノナガキクイムシの穿入に伴うブナ科樹木集団枯死被害の発生機構. 京都府林試研究報7: 1-139
- 小林正秀 (2006) ブナ科樹木萎凋病を媒介するカシノナガキクイムシ. 木の中の虫の不思議な生活 (柴田徹式・富樫一巳編著. 東海大学出版会.) 189-212
- 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ー. 日林誌, 87: 435-450
- Kubono T, Ito S (2002) *Raffaelea quercivora* sp. nov. associated with mass mortality of Japaneseoak, and the ambrosia beetle (*Platypus quercivorus*). Mycoscience 43: 255-260
- 松浦崇遠・中島春樹 (2011) 「ナラ枯れ」Q & A. 富山県農林水産センター森林研研究2: 1-16
- 大橋章博 (2008) 岐阜県におけるナラ類枯損被害の分布と拡大. 岐阜県森林研研究報37: 23-28
- 大橋章博 (2011) ナラ枯れ被害を防ぐために. 岐阜県森林研究所
- 大橋章博・岡本卓也 (2011) フモトミズナラにおけるカシノナガキクイムシの穿入孔数と成虫脱出数. 中森研59: 231-232
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria
- 林野庁 (2011) 平成23年度 森林・林業白書. 一般社団法人全国林業改良普及協会
- 齊藤正一・中村人史・後藤 徹 (2003) 山形県におけるカシノナガキクイムシの初発日の予測. 東北森林科学8: 99-101
- 曾根晃一・宇都一輝・福山周作・永野武志 (2000) カシノナガキクイムシの繁殖に与える坑道作成開始時期の影響. 日応動昆誌44: 189-196
- Tarno H・山崎理正 (2012) 親子二世代の連係プレー—木屑が語る坑道の中の社会的な生活. 微生物生態学への招待～森をめぐるミクロな世界～ (二井一穎・竹内祐子・山崎理正編, 京都大学学術出版会.) 279-292
- 上田明良・小林正秀 (2001) 生立木へのカシノナガキクイムシとヨシブエナガキクイムシの飛来消長. 日林誌83: 77-83
- 山崎理正 (2012) 探索は闇雲じゃなく精確に—微小な昆虫による宿主木の探し方. 微生物生態学への招待～森をめぐるミクロな世界～ (二井一穎・竹内祐子・山崎理正編, 京都大学学術出版会.) 265-278
- Yamasaki M, Futai K (2012) Discrimination among host tree species by the ambrosia beetle *Platypus quercivorus*. J For Res 17: 149-155