

日本木材学会 組織と材質研究会 2014年秋季シンポジウム

樹木と昆虫のインタラクション

— 樹幹加害の多面的理解 —



2014年9月18日（木）13:00 - 17:00

東京大学 弥生講堂アネックス セイホクギャラリー

開催趣旨

- ☼ 樹木は形成層による細胞分裂と二次壁の肥厚、木化により、耐久性の高い樹幹を継続的に形成する。しかしながら、その強固な樹幹をもつ樹木が、他生物の作用、すなわち病虫害によって、いとも簡単に枯死に至る場合がある。森林の保護や、木材の利用において、病虫害は時に気候変動などとはまた異なる大きなインパクトを与える。
- ☼ 樹木を「攻撃する」昆虫は、樹木を枯らすために攻撃しているのではない。あくまで、個体の生存のために、樹木を利用しているにすぎない。その行動には、これまでの進化の過程で得られた適応的意義が存在するはずである。そして他生物の攻撃を樹木はどのように防ぐのだろうか。樹木の樹幹は地上で最大の生物器官であるにも関わらず、木部には生細胞（柔細胞）が約4%~20%程度しかない。昆虫や昆虫によって媒介される生物に対し、樹幹は「生物として」どのように反応するのだろうか。また、昆虫の攻撃の結果、樹幹に残る「傷」や「被害」は、樹木の生存にとって軽微なものから枯死に至る場合まで多様である。しかし、木材の有効利用という観点から、樹木の生存に対する影響とは異なった視点で、昆虫による樹幹の「被害」について評価するべきである。
- ☼ 以上の観点より、樹木と樹幹への加害生物のインタラクションを理解して、より有効な防除法、さらに被害木の有効利用について考える必要がある。本シンポジウムでは、これまでに精力的にこの分野で研究を重ねられてきた講演者の方々に、樹木を（結果として）攻撃する加害生物側、攻撃に対して防御・反応する樹木側、さらに攻撃の結果樹幹に残った「被害」を含む木材を利用する人間側、多面的な視点からご講演いただき、樹木と加害生物のインタラクションについて考察したい。
- ☼ 「彼を知り己を知れば百戦殆からず。」とは孫子の言葉である。森林の保全と、安定した木材供給のためには、自然界での、樹木と他生物との様々なインタラクションの科学的知見に基づいた対策が必須である。これらの知見を集約し、我々「人間」は、この中でどのように森林の保全や木材の利用に向き合ったらよいか、議論を深めたい。

プログラム

日本木材学会 組織と材質研究会 2014年秋季シンポジウム 樹木と昆虫のインタラクション
— 樹幹加害の多面的理解 —

13:00-13:05

開催の挨拶

船田 良（組織と材質研究会代表幹事）（東京農工大学大学院連合農学研究科）

13:05-13:10

シンポジウムの趣旨説明

矢崎 健一（森林総合研究所植物生態研究領域）

13:10-14:00

樹木害虫が利用する振動・化学情報とその防除への応用

高梨 琢磨（森林総合研究所森林昆虫研究領域）

14:00-14:50

コンパクトMRIを用いた材線虫病の通水阻害進展過程の観察

福田 健二（東京大学大学院新領域創世科学研究科）

14:50-15:00

（休憩）

15:00-15:50

昆虫と微生物の協働で進む樹木の過剰防御と通水停止

黒田 慶子（神戸大学大学院農学研究科）

15:50-16:40

ピスフレックの発生実態と木材組織学的研究—その現状と課題—

石濱 宣夫（北海道立総合研究機構林業試験場森林資源部経営グループ）

16:40-17:00

総合討論

司会 矢崎 健一（森林総合研究所植物生態研究領域）

17:30-19:30

懇親会

東京大学弥生講堂アネックス セイホクギャラリー（同会場にて）

連絡先：竹内美由紀（東京大学大学院農学生命科学研究科）atakem@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

組織と材質研究会2014年秋期シンポジウム事務局

矢崎 健一 kyazaki@ffpri.affrc.go.jp

樹木害虫が利用する振動・化学情報とその防除への応用

森林総合研究所・森林昆虫研究領域
高梨 琢磨

はじめに

昆虫は化学物質や振動等を情報として利用する。とりわけ、雌雄間の交信に用いられるフェロモンは、ガ類をはじめとする様々な森林害虫を対象に、モニタリングや交尾の阻害を目的とした害虫防除に適用されてきた。近年、ナラ類の重要害虫であるカシノナガキクイムシにおいても、フェロモンや樹木由来の化学物質を用いて、防除試験が進められている(1)。

一方、固体を伝わる振動に関して、捕食者が接近時に発する振動をいち早く検知して捕食者を回避するガ類、そして配偶者の発する振動を手がかりに配偶者を認識するウンカ類などが報告されている(2)。しかし、森林昆虫における知見は未だ十分に蓄積されていない。そこで演者のグループは、マツ材線虫病を媒介するマツノマダラカミキリをはじめとするカミキリムシ類を対象に、振動情報についての研究を遂行している。さらに、この振動情報に関する知見を応用し、新しい害虫防除技術の実用化を目指して、技術開発を進めている。

マツノマダラカミキリの振動情報

マツノマダラカミキリの成虫はマツノザイセンチュウを伝播し、マツに壊滅的な被害を与えている。我々は、マツノマダラカミキリが低周波の振動によって、驚愕反応・フリーズ反応等の行動反応を示すことを明らかにした(図)。これは、マツノマダラカミキリが振動を捕食者の情報として認識していることを示唆する。また、我々は振動がマツノマダラカミキリの肢に内在する弦音器官(感覚器の一種)により感知されることを甲虫で初めて発見した(図)。弦音器官は、多数の感覚細胞が細長い弦に付着しており、肢の接地面(マツ他)から振動を受容することができる。これは、弦音器官を切除すると、フリーズ反応を示さなくなることから証明された(2)。

一方、カラムシやムクゲを食害するラミーカミキリにおいても、マツノマダラカミキリと同様の振動に対する行動反応が観察され、振動が配

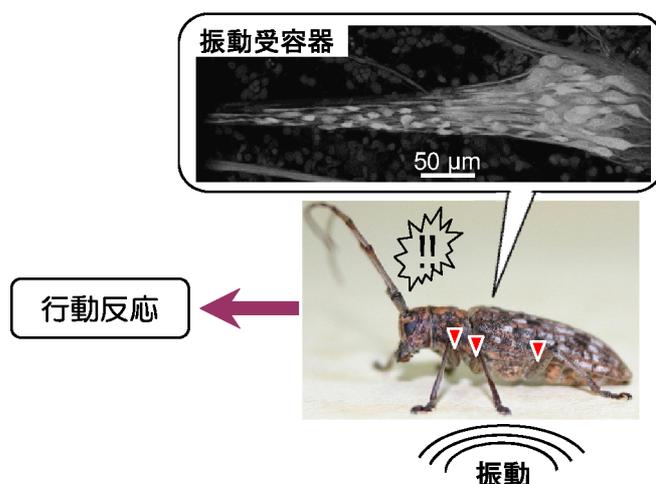


図) マツノマダラカミキリにおける振動に対する行動反応と振動受容器。肢の弦音器官(矢じり)によって振動を感知する。

偶者の情報として認識されていると考えられた(3)。

振動を用いた害虫防除への応用

これらの振動情報がもつ機能を応用することで、害虫の行動を制御し、防除につなげることができる。振動を発生させる装置としては、超磁歪素子（磁界によってひずみを生じる合金。これにコイルを巻き、交流電流を流すことで振動を発生できる）が有用である。これにより、例えば景勝地・公園等のマツ名木毎に高出力の振動発生装置を取り付けてマツを守ることができ、殺虫剤の使用を控えることで生態系への影響を最小限にした害虫防除が可能となる。なお超磁歪素子によるモデル試験として、マツに振動を与えて、マツノマダラカミキリに忌避をおこすことにはすでに成功している。また、マツノマダラカミキリの産卵や摂食が、振動によって阻害されることも明らかにしている(2)。

おわりに

振動を用いた害虫防除技術は、森林害虫のカミキリムシ類だけでなく、振動に感受性のある害虫種にも広く適用可能であるという特長をもつ。今後、振動情報に関する知見が様々な昆虫において蓄積することで、本防除技術が果樹や農作物等の被害対策など、広範囲に用いられると期待される。

引用文献

- (1) 所雅彦, 吉濱健, 猪野正明 (2014), カシノナガキクイムシの信号化学物質と殺菌剤を用いた防除の試み, JATAFF ジャーナル, 1(5), 34~38
- (2) 高梨琢磨, 深谷緑, 小池卓二, 西野浩史 (2013) 昆虫における振動情報の機能解明と害虫防除への応用, 生物科学, 65(2), 102~107
- (3) Tsubaki, R. Hosoda, N. Kitajima, H., Takanashi, T. (2014) Substrate-borne vibrations induce behavioral responses of a leaf-dwelling cerambycid *Paraglenea fortune*. Zoological Science, in press

(連絡先 : takanasi@affrc.go.jp)

-コンパクト MRI を用いた材線虫病の通水阻害進展過程の観察-

東京大学大学院新領域創成科学研究科
福田 健二

はじめに

世界的な森林の流行病としてのマツ材線虫病やニレ立枯病 (Dutch Elm Disease)、近年日本や韓国で問題となっている「ナラ枯れ」など、樹幹の通水機能が損なわれる「萎凋病」は、森林の大規模な枯損をもたらす重要病害となることがある。古い植物病理学の教科書などでは、道管につまった病原菌の菌糸や道管中に発達するチロースが、樹液の流れを妨げるといった説明がなされていたこともあり、マツ材線虫病(松枯れ、松くい虫被害)においてもマツノマダラカミキリに媒介される病原体であるマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus*) がマツの仮道管に侵入して詰まらせることが萎凋枯死の原因であるといった誤解をしている方もいるようである。

樹木は、土壌中の水分を地上数十 m の高さにある葉まで輸送しなければならないが、幹や枝の木部組織を構成する道管および仮道管の中を流れる木部樹液には、葉の吸水力による強い負圧(張力)がかかっている。そのため、健全木であっても日中の強い水ストレスによって、キャビテーション(道管・仮道管への気泡の発生・侵入)が生じる。健全な樹木では、キャビテーション感受性の異なる道管の配置や葉の気孔開閉などによって、水ストレス下でもキャビテーションが連鎖的に拡大しないように樹体の構造や反応様式がデザインされていると考えられる。また、キャビテーションにより空洞化した道管や仮道管は、樹種や条件によっては、水ストレスが緩和されれば再び水で満たされ(refill)、通水機能を回復することも知られている。樹木の萎凋病による枯死過程を明らかにするためには、萎凋病で発生する通水阻害が、健全木で発生している一時的なキャビテーションや水ストレスによる枯死と同様の現象としてとらえられるのか、それともまったく異なる現象なのかを明らかにしていくことが必要である。

マツ材線虫病では、樹幹の基部や掘り上げた根から水溶性色素(主に酸性フクシン)を吸い上げさせてから樹幹を切断し、横断面における染色状況を観察する方法により、病徴進展過程での通水阻害が観察されてきた。しかし、マツノザイセンチュウがマツノマダラカミキリの後食痕から枝の木部に侵入してから、枝や幹で通水阻害がどのように発生、進展するのかは、個体によりかなりの時間差や阻害部の発生パターンの違いがある。したがって、破壊的な観察手法では多数の個体を解剖しないと、通水阻害の発生・拡大過程を統一的に理解することは難しい。また、通水阻害の原因として、木部の樹脂道から周囲の仮道管への樹脂の漏出、放射組織柔細胞の液胞の崩壊により放出された物質による有縁壁孔膜の閉塞、柔細胞が生成する α -ピネンなどの揮発性テルペン類によるキャビテーションなど、多様なメカニズムが提唱されているが、それぞれの研究で使用している個体の樹種、サイズ、観察部位、観察手法が異なるため、データを単純に相互比較することはできなかった。このように、罹病した樹体内ではさまざまな現象が並行して発生することから、ど

の因子が野外のマツの萎凋枯死を決定づけているのか、ということをはっきりさせることは簡単でない。

筆者は、罹病した樹体で生じるさまざまな生理現象や木部内の解剖学的な変化を、同一個体の多面的な観察によって時系列に沿って整理した (Fukuda 1997)。その結果、マツ材線虫病は病徴の初期 (early stage) と進展期 (advanced stage) に分けられ、枯死に至らない抵抗性マツや弱病原性線虫接種個体では初期病徴のみがみられること、感受性マツと強病原性線虫の組み合わせにおいて、通水の全面的な停止による枯死の直前に進展期の諸病徴がみられることが明らかにされた。つまり、マツの枯死が決定するのは、病徴が初期から進展期へと移行する瞬間であり、この移行のメカニズムがマツ材線虫病の萎凋枯死機構の鍵を握っていると言える。しかし、酸性フクシン法のような破壊的なサンプリング手法では、病徴の進展期への移行がどのように生じているのかは、とらえられなかった。

そこで筆者らは、通水障害の発生、拡大のメカニズムを知るためには、その発生・拡大の過程を明らかにすることが必要であり、そのためには同一個体を経時的に非破壊観察することが必須であると考えた。また、従来十分に明らかにされていない水ストレスによるキャビテーションの発生についても、木部断面のどの部位でどのように発生、拡大するのかを非破壊観察により明らかにし、マツ材線虫病と比較することが必要であると考えた。木部の水分分布を非破壊的に可視化するには、MRI (核磁気共鳴画像) がもっとも適していると考えられることから、MRI のさまざまな分野への応用を研究している筑波大学理工学系の巨瀬研究室の博士課程学生であった宇津澤慎氏、同研究室出身で(株)MRテクノロジー社の社長である拝師智之博士の協力を得て樹木用のコンパクトMRIを構築し、マツ材線虫病の進展過程および他の樹木萎凋病や水ストレスによる通水障害のMRIによる可視化を進めてきた。

コンパクトMRIを用いた研究成果

コンパクトMRIを樹木に適用することで、マツ材線虫病の進展過程について下記の1-3の成果が得られたので、その概要を紹介する。また、乾燥ストレスにおける通水障害の拡大過程についても、最新の成果を紹介する予定である。

1. マツ材線虫病における病徴進展過程のMRIによる観察 (Utsuzawa et al. 2005)

マツノザイセンチュウを接種したクロマツ苗をコンパクトMRIに固定し、樹幹の横断面を継時的に撮像した。その結果、マツ材線虫病における仮道管の通水障害のMRIによる観察結果は、酸性フクシン法で観察した結果ときわめてよく対応していることが示され、病徴初期には樹脂道の周囲に通水障害が広がり、進展期には形成層付近に達することが確認できた。また進展期の病徴進展はきわめて急激であった。

2. 病徴進展過程における通水障害面積の拡大過程とアコースティックエミッションの関係 (Fukuda et al. 2007)

病徴進展過程を非破壊観察しつつ、観察部位よりも下部の地際と上部の当年生主軸にアコースティックエミッション (AE) センサーを取り付け、キャビテーションにより発生する超音波信号をモニタリングした。またひずみゲージを主軸に貼り

付けて、主軸の日中の膨縮により木部の水ポテンシャルの変化を推定した。そして、それらの値の変化と MRI により観察された通水阻害の拡大過程との対応を検討した結果、AE の発生頻度の経時変化は、MRI による通水阻害の拡大過程とよく対応していたことから、AE はキャビテーションによる通水阻害の発生を正しく反映していることが示された。また AE (キャビテーション) が発生した時の水ポテンシャル (木部負圧) の推定値は、接種前よりも接種後に高かったことから、マツノザイセンチュウ感染によって、キャビテーションがより弱い負圧下でも発生するようになったことが示唆された。

3. U 字型コイルを用いた多点 MRI 観察による通水阻害進展の 3 次元的把握 (Umebayashi et al. 2010、Akami et al. 2012 IUFRO 7.03.12 Meeting)

上記の研究 1,2 では、マツ苗の 1 か所の横断面のみの観察であったが、MRI 検知部を上下に移動させることで多点の撮像ができる MRI システムを構築し、接種後の通水阻害の拡大を 3 次元的にとらえた。その結果、マツ材線虫病の通水阻害には、線虫が樹脂道を移動することによって樹脂道の周囲に散発的に発生するパッチ状の通水阻害と、接種部から広がる塊状の通水阻害という質的に異なる発生様式があり、後者が上下および横断面の接線方向に拡大することで進展期の通水の完全な停止に至ることを明らかにした。また、これらの通水阻害の分布は、マツノザイセンチュウの蛍光染色による観察と線虫の分離により示されたマツノザイセンチュウの樹体内での分散・増殖過程と対応していることが示された。

今後の課題

マツ材線虫病に関しては、通水阻害の拡大過程が明らかにされ、進展期には塊状の通水阻害の 3 次元的な拡大が生じていることが示された。今後は、さらに細かい撮像間隔で進展期への移行過程を観察するとともに、その時に起きている木部内での生理的变化や線虫の挙動、すなわち、仮道管内に漏出している物質の分析、線虫の蛍光顕微鏡観察、cryo-SEM による通水阻害分布、マツおよび線虫の遺伝子発現などの解析と組み合わせて、萎凋枯死機構を明らかにしていくことが課題である。

引用文献

- (1) Akami, A., Komatsu, M., Fukuda, K. (2012) Nematode distribution and occurrence of xylem embolism in pine stem inoculated with pine wood nematodes. 3rd meeting of IUFRO Working Unit 7.03.12 "Alien invasive species and international trade"
- (2) Fukuda, K. (1997) Physiological process of the symptom development and resistance mechanism in pine wilt disease. *Journal of Forest Research* 2: 171-181
- (3) Fukuda, K., Utsuzawa, S., Sakaue, D. (2007) Correlation between acoustic emission, water status and xylem embolism in pine wilt disease. *Tree Physiology* 27: 969-976.
- (4) Umebayashi, T., Fukuda, K., Haishi, H., Sotooka, R., Sule, Z., Otsuki K. (2010)

The developmental process of xylem embolisms in pine wilt disease monitored by multipoint imaging using compact magnetic resonance imaging. *Plant Physiology* 156:943-951

- (5) Utsuzawa, S., Fukuda, K., Sakaue, D. (2005) Use of magnetic resonance microscopy for the nondestructive observation of xylem cavitation caused by pine wilt disease. *Phytopathology* 95:737-743

(連絡先 : fukuda@k.u-tokyo.ac.jp)

-昆虫と微生物の協働で進む樹木の過剰防御と通水停止-

神戸大学大学院農学研究科

黒田 慶子

はじめに

樹木萎凋病は菌類、線虫、細菌など様々な微生物により起こるが、日本ではマツ材線虫病（マツ枯れ）の他に、ブナ科樹木萎凋病（ナラ枯れ）が森林で重大な集団枯死を起こしている。また果樹園ではイチジク株枯病被害が近年増加している。いずれも病原体の媒介者として、カミキリムシ類、養菌性ククイムシ (*Ambrosia beetle*) 類、樹皮下ククイムシ (*bark beetle*) が関与している (升屋・山岡 2012)。従来、ククイムシ類の多くは「健全木を加害しない二次生害虫である」(衰弱・枯死木で繁殖) と解釈されており、健康な樹木への加害や微生物の媒介者としての関与の可能性は、昆虫学分野ではなかなか認められなかった。その定説を破ることができたのは、ナラ枯れやイチジク株枯病感染木および病原菌接種木における内部病徴の解剖学的研究の成果である。病原体と媒介昆虫の見事な協働 (共生関係) があること、その共生関係が病原体と媒介昆虫双方の繁栄につながっていることが判明してきた。

萎凋病菌 (真菌類) として知られる *Ceratocystis polonica*, *C. ficicola*, *Raffaelea quercivora* などは、感染部位の周辺から木部に通導阻害を起こし、その後数週間から数年で萎凋枯死へと進行させる。ここでは、宿主樹木の組織内で病原体の分布拡大を促進する昆虫の役割と樹木の防御反応に焦点を絞って解説する。

表1 樹木萎凋病における「宿主-病原体-昆虫」の共生関係

病名	宿主	病原体	媒介甲虫	加害・繁殖部位
ブナ科樹木萎凋病 (ナラ枯れ)	ナラ・カシ類 <i>Quercus</i> spp. 他	<i>Raffaelea quercivora</i>	養菌性ククイムシ カシノナガククイムシ <i>Platypus quercivorus</i>	木部 (辺材)
イチジク株枯病	イチジク (栽培) <i>Ficus carica</i>	<i>Ceratocystis ficicola</i>	養菌性ククイムシ アイノククイムシ <i>Euwallacea interjectus</i>	木部
エゾマツ萎凋病 (青変病)	エゾマツ <i>Picea</i> spp.	<i>Ceratocystis polonica</i>	樹皮下ククイムシ ヤツバククイムシ <i>Ips typographus japonicus</i>	師部, 形成層
ニレ立枯病 Dutch elm disease	ハルニレなど <i>Ulm</i> s spp.	<i>Ophyostoma ulmi</i> , <i>O. novoulmi</i>	樹皮下ククイムシ <i>Scolytus</i> spp.	師部, 形成層
マツ材線虫病 (マツ枯れ)	マツ類 <i>Pinus</i> spp.	<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	カミキリムシ マツノマダラカミキリ <i>Monochamus alternatus</i>	摂食: 皮層 繁殖: 師部, 木部

病原体媒介に関わる昆虫類

日本の樹木に発生している萎凋病と甲虫類との関係を表1に示す。マツノマダラカミキリは、マツ材線虫病の病原体であるマツノザイセンチュウを枯死木から健全木へと運び、枝に摂食傷をつけて線虫の感染を助ける。病原線虫は樹体内では樹脂道を利用して自力で分布拡大する。樹皮下キクイムシと呼ばれる甲虫は枝や樹幹を加害し、体に付着した病原菌を感染させる。一方、木部内で繁殖する養菌性キクイムシは、病原体の媒介だけでなく発病にも寄与するという特徴がある。繁殖のための孔道（トンネル）が病原菌が宿主樹幹内で分布拡大するための通路として利用され、萎凋症状発現の促進要因となる。この二つ目の役割は発病自体に寄与する点で重要であるが、現状ではそのことが十分に認知されていない。キクイムシ類が関与する萎凋病の防除や被害軽減が困難であるのは、媒介甲虫の生態的特性にあるとも言える。

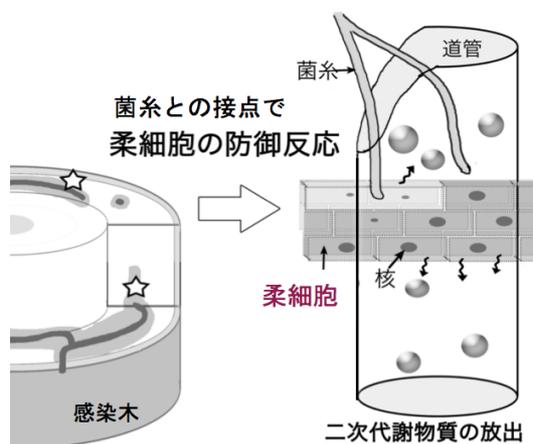


図1 罹病木辺材部の防御反応模式図

樹木の防御システム

外敵の加害や感染に対する樹木の防御のシステムとしては、一般に柔細胞における二次代謝物質---テルペン類やフェノール性物質など---の生産がある(Hillis 1987)。代謝が活性化した細胞はその後壊死し、これは過敏反応とも解釈できる。生成物は一部の事例を除いて詳細な分析は進んでいないが、心材物質との共通性が高いと推測されている。傷害心材あるいは病理学的心材との呼ばれ、通常的心材と同様に、柔細胞等の生細胞の壊死と水分通導の停止がその特徴である。通導停止の原因については、そもそも、正常な心材形成によって通導が停止する理由が解明されていないという問題がある。樹木の防御システムや感染による枯死のメカニズムを十分に理解するには、正常な樹木の生理学的研究をさらに進める必要がある。

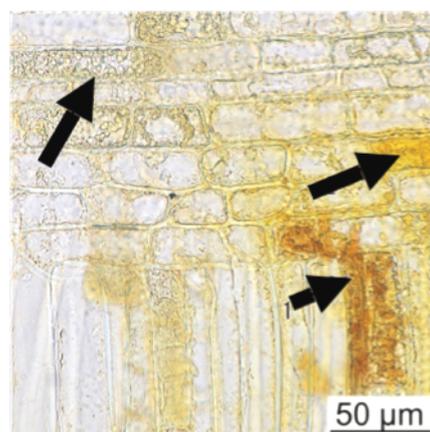


図2 感染木の放射柔細胞における二次代謝物質生成（イチジク株枯病）

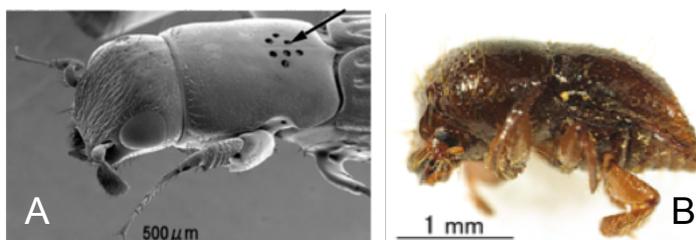


図3 (A)カシノナガキクイムシ、矢印:菌囊、藤井智之原図
(B)アイノキクイムシ

宿主樹木組織の反応と萎凋

昆虫の食害（傷害）、病原微生物の感染と宿主内での分布に対して宿主樹木の柔細胞類で防御反応が起こると、生成物の増加に伴って細胞内が黄色の物質で満たされ、さらにその細胞からの物質放出（滲出）によって道管・仮道管内腔への物質充填や、細胞壁の着色などが観察される(Kuroda 1989, 2001, 2005) (図2)。菌糸の周辺ではあるが菌糸が侵入していない柔細胞内で防御反応が起こっており、その後に細胞は壊死する。防御反応が進んだ結果は、多くの広葉樹では辺材の黒褐色の変色である。針葉樹の場合は明らかな変色が認められない例もある。以下に代表的な萎凋病の特徴を挙げる。

【ナラ枯れ】

カシノナガキクイムシ（体長約5mm）は初夏にブナ属以外のブナ科樹木（ナラ・カシ類、シイ、マテバシイ、クリ等）の生立木樹幹に穿入し、繁殖のために孔道（坑道, gallery）を形成する（黒田 2008）。メスの前

胸背の菌嚢 (Mycangia) には、病原菌 *R. quercivora* の他に、幼虫の食料とする数種の菌類も保持して樹幹内に持ち込む。病原菌は孔道を通じて伸長し分布拡大する。カシノナガキクイムシの穿入密度が高いほど感染か所が多くなり、木部の変色範囲が広がる (黒田 2008)。人工的な接種では接種部位周辺のみの変色でとどまり (図 4 A, D), 菌糸の伸長に対して防御の効果があつたと推測されたが、自然感染木では、菌は孔道を分布経路に利用する。このクイムシの生息密度が上昇してマスアタックと呼ばれる集団的穿入が起こると、辺材の大半が変色 (傷害心材化) する (図 4 B, D)

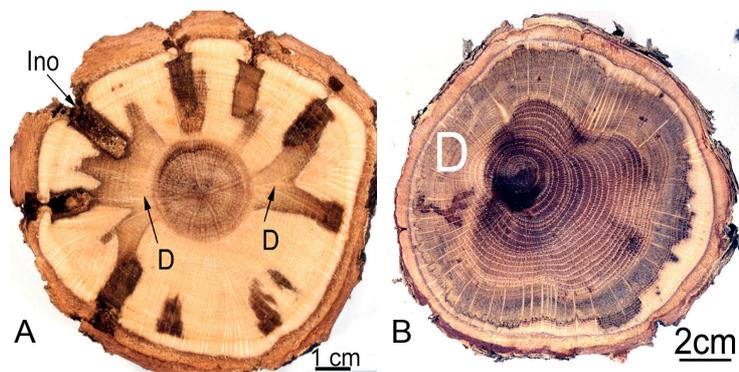


図 4 コナラ *Quercus serrata* 樹幹の横断面
(A) *R. quercivora* 接種木, (B) 自然感染木,
Ino: 接種部位, D: 変色部

(Kuroda 2001)。夏季の蒸散が活発な時期に水分通導が著しく低下または停止し、水分欠乏によって萎凋症状が急激に進んで枯死する。本来は防御となるはずの傷害心材形成が過剰に起こり、自身が枯死することになる。

大径木ほどクイムシの穿入と繁殖が活発になる。老大木で水分ストレスのレベルが高い場合に、病原菌の繁殖や甲虫の繁殖が活発になる可能性があり、現在検証中である。

【イチジク株枯病】

株枯病菌 *C. ficicola* は、汚染した土壌への植栽によって根から感染すると言われていたが (加藤ら 1982), 養菌性クイムシであるアイノクイムシも媒介者であることが確認された (図 5) (Kajii et al 2013, 梶井ら 2013)。この甲虫は生立木に穿入し、ナラ枯れの場合と同様に病原菌は孔道をたどって分布を広げ、広域の柔細胞に防御反応を引き起こす (図 2, 6)。アイノクイムシは樹幹内の生息環境が適していると近親交配により繁殖を続けることができ、翌年も孔道が伸長する。木部の変色は孔道周辺から拡大し、水分通導障害は 2~3 年かかって徐々に進み、やがて葉の萎凋から枯死へと進む。病原菌の接種実験により、変色部が樹幹横断面全体に拡大すると、通導停止によって萎凋症状が起こることが確認できた (黒田ら 2014)。

イチジクには乳液の分泌による防御システムがある (Kajii et al. 2014)。しかし本病被害木ではアイノクイムシの穿入が成功している。高齢の大径木の被害が目立つことから、師部の壊死などにより乳管からの乳液分泌が部分的に活発でなくなり、そのような部位からクイムシの穿入を容易にした可能性がある。

【エゾマツ萎凋病 (青変病)】

トウヒ類の萎凋病 (青変病) では、*C. polonica* 感染部位の柔細胞あるいは傷害樹脂道エピセリウムにより樹脂様物質の生産がある。この樹脂様物質の木部組織内 (仮道管内腔) への滲出と、病原菌自体の色による黒青色のしみとして、病原菌の分布範囲が検出できる。感染部位付近で通導が停止し水分供給量が減ると葉の褐変が起こり、やがて枯死へと進む (Kuroda 2005)。樹木病原菌について「病原力」という表現をする場合、従来は形成層を壊死させる力として解釈されていた。しかし、この *Ceratosistys* 属菌による病気の研究



図 5 イチジク株枯病感染木断面
木部の変色域が拡大

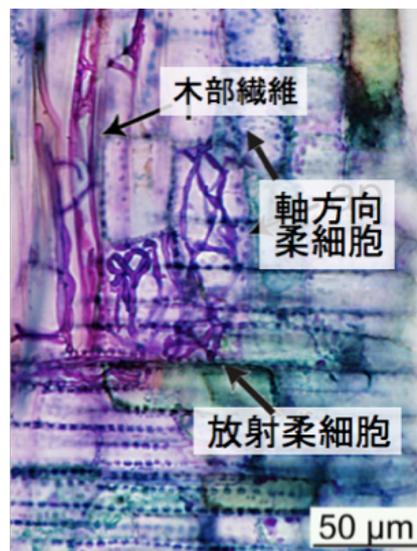


図 6 イチジク株枯病菌の
木部内分布 (放射断面)

過程で、萎凋病を起こす菌類の病原力に関しては、「通導阻害を起こす能力」で判断すべきであるという主張を行い、現在はその考え方が広がりつつある。

【マツ材線虫病】

線虫接種後数日程度で、マツ類木部組織内では防御反応としてテルペン類の生成量が急激に増加する(Kuroda 1988, 1989, 1991)。揮発性で疎水性の物質が増加することにより、仮道管内ではエンボリズムが発生して水柱が切れる(Kuroda 2012, 黒田 2014)。この現象によって通水阻害～停止へと進むことがわかっている(Kuroda 2008)。病原線虫の感染か所はマツノマダラカミキリが摂食した若枝の組織であるが、この病気の特徴は、病原線虫が自力で樹幹樹脂道内を移動することである。エピセリウム細胞を刺激・摂食しながら迅速に動く(Max150cm/日)ため、樹木細胞の防御反応は樹体全体で起こることになる。

なぜ防御反応が効かないのか

防御システムとしての二次代謝の活性化は迅速であり、マツ材線虫病では線虫接種後数日で、モノテルペンの増加がガスクロで検出できる程度になる(Kuroda 1989)。しかし、線虫は樹脂道内の樹脂には妨げられずに移動し、防御反応がまだ起こっていない部位に移動する。従って、防御反応は常に病原体の移動の後を追う形で起こることになる。抵抗性種であるテダマツでは線虫の移動と増殖が阻害されることがわかっており、防御システムが有効に働いていると推測されるが、まだ解明されていない部分が多い(Kuroda 2008)。

ナラ枯れとイチジク株枯病では、木部の変色(傷害心材)が菌の分布に伴って拡大し、通導が停止して萎凋するという発病のプロセスは共通である。病原菌の菌糸は一般に、道管のような空洞内は伸長しやすく、垂直方向への分布拡大は容易であるが、放射方向には、放射柔細胞内に侵入し(図5)、細胞を殺しながら徐々に伸長することになり、分布拡大には時間がかかる。接線方向には、仮道管や繊維の壁孔を通過する必要がある、伸長はさらに困難である。一方、これらの病気の媒介甲虫(養菌性ククイムシ)は木部に孔道を形成し、それらは接線方向、放射方向にも伸びるので、病原菌の菌糸は二次代謝物質の濃度が上がる前に伸長し分布拡大できる。その後には傷害心材の形成が進むと、孔道の周囲のある範囲で菌糸の伸長は停止する。防御反応の効果は確かにある。しかし孔道が密に形成されていると、通導機能を失った部分(横断面の変色面積)の割合が高くなり(図5B)、結果として水分供給が停止することになる。つまり、過剰な防御による枯死であると解釈できる。

なお、単純な物理的傷害(ドリル穴)のみの場合は、変色部が傷の周囲にのみ形成される。樹幹に多数の穴をあけると、その影響で枯れる場合もあるので疑問を持たれるかも知れない。しかし、感染を伴わない傷の場合は、水分通導は一時的に低下しても、その後かなり回復する。ククイムシ類の穿入数と同等の穴をあけただけで枯れるという状況には陥らないものである。通水回復の理由や、菌の影響との差については、今後の研究課題である。

おわりに

萎凋病の病原体として知られる菌類でも、自身で宿主内を迅速に動けないので、樹幹の1点～少数か所への感染では「なかなか枯死には至らない」ものである。しかしここに媒介甲虫、特に養菌性ククイムシの集中加害が関わると様相は一気に変化して枯死へと進みやすくなる。「病原力が弱いグループ」と考えられていた *Raffaelea* 属菌が深刻な被害を起こす病原菌となったのも、カシノナガククイムシとの連携の成果である。ナラ枯れやイチジク株枯病の研究では、二次生害虫だから健全木は加害しないという常識に阻まれたが、この問題については次のような考え方が可能であろう。つまり、高齢の大径木ほど加害されやすいという状況から、「若くて健康な樹木」では繁殖しにくい理由があるはずである。また、本来は繁殖できない生立木に病原菌を持ち込んで、繁殖に最適な枯死直後の環境を作っていると解釈するなら、このグループのククイムシの生態と矛盾はしない。

樹木の生体解剖により生理学的データを得る「機能解剖学」の重要性については、近年、樹木生理学や病理学の分野で認識されつつある。しかし樹木解剖学の知識や技術が伴っていない研究事例も多い。枯れて

しまったあとでは樹木の萎凋の直接原因は検出できないので、接種木や自然感染木で枯死していない段階の個体を根気よく解剖することが重要となる。樹体内を観察しないまま憶測で説明されている事柄もあるので、今後の関連分野間の連携と研究の発展を期待したい。

引用および関連文献

- Hillis WE.: Heartwood and tree exudates. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo. 268 pp. 1987.
- Kajii, C., Morita, T., Jikumaru, S., Kajimura, H., Yamaoka Y. and Kuroda, K.: Xylem dysfunction in *Ficus carica* infected with wilt fungus *Ceratocystis ficicola* and the role of the vector beetle *Euwallacea interjectus*, IAWA Journal 34 (3): 301–312, 2013
- 梶井千永・森田剛成・軸丸祥大・黒田慶子：青変菌 *Ceratocystis ficicola* が関与するイチジク萎凋病の解剖学的研究，樹木医学研究 17:5-6, 2013
- Kajii, C., Morita, T., Kuroda, K.: Laticifers of *ficus carica* and their potential role in plant defense, IAWA journal 35(2):109-115, 2014.
- 加藤喜重郎・廣田耕作・宮川寿之（1982）イチジクの新病害“株枯病”.植物防疫 36: 55-59
- Kuroda, K.: Terpenoids causing tracheid-cavitation in *Pinus thunbergii* infected by the pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*). Jpn. J. Phytopathol. 55, 170-178, 1989
- Kuroda, K.: Mechanism of cavitation development in the pine wilt disease. Eur. J. For. Path. 21, 82-89, 1991
- Kuroda, K.: Responses of *Quercus* sapwood to infection with the pathogenic fungus of a new wilt disease vectored by the ambrosia beetle *Platypus quercivorus*. J. Wood Science 47: 425-429, 2001
- Kuroda, K.: Xylem dysfunction in Yezo spruce (*Picea jezoensis*) after inoculation with the blue-stain fungus *Ceratocystis polonica*. Forest Pathology 35(5): 346-358. 2005.
- Kuroda k.: Physiological Incidences Related to Symptom Development and Wilting Mechanism. "Pine Wilt Disease", Zhao, Futai, Sutherland, Takeuchi (Eds.), Springer, 202-222, 2008
- 黒田慶子編著:「ナラ枯れと里山の健康」林業改良普及双書 157. 全国林業改良普及協会, 166pp, 2008.
- 黒田慶子：ナラ枯れの発生原因と対策，植物防疫 65：162-165, 2011
- Kuroda, K.: Monitoring of xylem embolism and dysfunction by the2 acoustic emission technique in *Pinus thunbergii* inoculated with the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. J. Forest Research 17:58–64, 2012
- 黒田慶子:アコースティックエミッションの継続的測定によってマツ材線虫病感染木の通導阻害を検出する，森林防疫 63:39-46, 2014
- Kuroda, K., Kanbara, Y., Inoue, T. and Ogawa, A.: Magnetic resonance micro-imaging of xylem sap distribution and necrotic lesions in tree stems. IAWA Journal 27(1):3-17. 2006.
- 黒田慶子・隅田阜月・梶井千永・森田剛成：株枯病菌を接種したイチジクにおける病徴の進展（2）宿主の防御反応に起因する内部病徴と通水阻害, H26 日本植物病理学会大会, 2014年6月（札幌）
- Kuroda, K., Yamada, Mineo, K. and Tamura, T.: Effects of cavitation on the development of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. Jpn. J. Phytopathol. 54, 606-615, 1988
- 升屋勇人, 山岡裕一：キクイムシの加害様式と随伴菌の病原性との関係，日本森林学会誌 94:316-325, 2012.

(連絡先：kurodak@garnet.kobe-u.ac.jp)

ピスフレックの発生実態と木材組織学的研究—その現状と課題—

北海道立総合研究機構林業試験場森林資源部経営グループ
石濱 宣夫

はじめに

ピスフレック（以下、PF とする）とは、「材に囲まれた不正常的な（しばしば傷害による）柔組織の束で、縦の断面では木理に沿った筋として現れる。ふつう形成層のせん孔虫の幼虫が原因となって生ずる」と定義される傷害組織である（日本木材学会 1975）。PF は多くの広葉樹種に認められるが、針葉樹からは *Callitris* で報じられているにすぎない（Süss 1979）。特にヤナギ科、カバノキ科、バラ科、カエデ科等の散孔材の樹種に多くみられ（Panshin and De



図-1 シラカンバ円板（左）、単板（右）にみられる PF

Zeeuw 1970; 島地ら 1976)、環孔材ではモクセイ科 (*Fraxinus*) 等で認められている（関谷 1933b,c; Skelly and Kearby 1969; 松崎 1983; 松崎・田中 1983; 石浜ら 1993a,b)。木口面では半円形～不整円形ないし短冊形の斑点状に、板目面・柁目面では筋状に、通常の材色よりも濃色に認められる（Panshin and De Zeeuw 1970; 島地ら 1976; 伊東 1984; 久万田 1984; 矢萩・原 1990; 石浜ら 1993b) (図-1)。木材を表面材として利用する際には美観を損ねるために欠点となるが（関谷 1933c; Ward and Marden 1964; Hanson and Benjamin 1967)、材そのものの強度には影響しないとされる（Panshin and De Zeeuw 1970)。

演者は北海道大学大学院在学中に PF の発生樹種や成因となる形成層潜孔虫（以下、潜孔虫とする）を調査し、顕微鏡レベルでの PF の組織観察を行った（石浜ら 1993a,b)。また、ここ数年、現在の職場にて学生時代とは異なる立場、観点から PF について調査研究する機会があった（石濱ら 2013a,b; 石濱ら 2014)。そこで、本講演では、まず PF に関する過去の研究を振り返ることで要点を整理するとともに問題点を提示し、次いで、演者が過去に行った一連の研究の内容を紹介しながら PF 研究の現状に対する理解を深め、さらに今後の課題についても検討していきたい。

研究史の概略と問題点

PF の成因が昆虫の幼虫の食害によることを最初に明らかにしたのは Kienitz (1883) である。以降、昆虫学的には PF の成因となる潜孔虫の分類・生態についての知見が蓄積され、現在ではハモグリバエ科の *Phytobia* 属、ヒラタモグリガ科の *Notiopostega* 属、*Opostegoides* 属に属する一部の種が潜孔虫であることが分かっている（久万田 1984; Davis 1989; Spencer 1990)。また、これまでに判明した加害樹種の調査結果から、こ

これらの昆虫には顕著な寄主特異性が認められた。すなわち、これらの潜孔虫は、1属あるいは1科に属する樹種を選択的に食害する、狭食性の昆虫であることが示唆された

(Nyman et al. 2002)。ただし、これらの昆虫学的分野での研究は主として国外でなされたものであり、日本ではシラカンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*) の潜孔虫としてカンバミキモグリバエ (*Phytobia betulae*) とミノドヒラタモグリガ (*Opostegoides minodensis*) の2種が同定され、その生態の概略が明らかにされているにすぎない(石上 1982; 石田 1983; 伊東 1984; 久万田 1984; 原・矢萩 1990a; 原・矢萩 1990b; 矢萩・原 1990; 原 1994)。なお、演者らはサワグルミ (*Pterocarya rhoifolia*) から飼育によって *Opostegoides* 属の1種の成虫を得ているが未同定である(石浜ら 1993a)。

一方、木材組織学的には(1) PFの発生する樹種、(2) PFおよびその周辺組織の状態、(3) 潜孔虫の潜孔部位と潜孔周辺の組織の状態、(4) PFの樹幹内分布について知見が蓄積されてきた。

(1) については、木材の樹種識別上の根拠となるか否かについて古くから議論されており、その出現の不規則性から識別の参考になることはあっても根拠とはならないとされている(Brown 1913; 関谷 1933a,b,c)。が、昆虫の分布や習性(樹幹内での食害部位等)を考えると、産地や採取部位の異なる試料を用いて発生調査を行っても規則的な結果が得られないことは当然のようにも思える。また、切片上の観察だけでは、潜孔虫によって生じたPFを他の類似した軽微な傷害組織と区別できないのではないかと、という問題もあるだろう。演者らは、以上の点を考慮し、北海道産広葉樹種について潜孔痕に基づいて野外調査を行った結果を報告した(石浜ら 1993a)。

(2) については、PFに非常に特徴的なものとして、隔壁状ないし塊状に認められる物質の存在がある(Brown 1913; Grossenbacher 1915; 関谷 1933b; Lee 1953; 北尾・東郷 1956; Kulman 1964; Knigge and Bonnemann 1969; Gregory and Wallner 1979; 伊東 1984; Krishnamurthy et al. 1986; Karavathi and Krishnamurthy 1989; 石浜ら 1993b; Ylioja et al. 1998)。Brown (1913) は、これを破損した細胞の残渣と幼虫の排泄物であると考えた。ただし、その詳細な構造については不明であり、この物質の由来やその機能についての考察は甚だ不十分である。なお、Rioux (1994) はバラ科樹木のPF類似の組織(PFLT)で同様の帯状部(PFの隔壁状物質と相似)を確認し、蛍光による組織化学的試験やTEM観察によって、この帯状部が非常に木化しており、KMnO₄の水溶液に対して不浸透性であり、かつ、つぶれた細胞から構成されていることを示して、この部分が健全な組織に対するダメージを妨げ、病原菌の感染経路を封鎖すると考えた。

空隙状態の孔道に充填される傷害柔細胞(PFの構成細胞)については、しばしば厚壁のものが出現することが知られており(Brown 1913; 関谷 1933b; 北尾・東郷 1956; Gregory and Wallner 1979; 伊東 1984; Krishnamurthy et al. 1986; Karavathi and Krishnamurthy 1989; 石浜ら 1993b; Ylioja et al. 1998; Bonham and Barnett 2001)、中にはスクレイドとみなせるものも認められるが、一方では薄壁のものも出現し(関谷 1933b; 伊東 1984; 石浜ら 1993b)、樹種によって存否や構成比率が異なることが示唆されている(伊東 1984; 石浜ら 1993b)。また、PFLTでも同様な肥厚した壁を持つ肥大化した細胞が認められ、これらは時に付加的な二次壁の層を含んでいた(Rioux 1994)。さらに、Gregory and Wallner(1979)は、これらの傷害柔細胞が季節の推移に従って成熟し

ていく過程を観察し、最初、一次壁孔域をもった薄壁の柔細胞が作られ、やがて柔細胞壁が顕著に肥厚して多数の壁孔が現れること、成長期の終わりに柔細胞中にでんぷんが豊富に見られることを報告している。木部中にスクレイドが形成されること、樹種によってその出現程度が異なることの原因は不明であり、でんぷんその他の物質の傷害柔細胞への蓄積が PF の形成、あるいはその後の樹木の成長と何らかの関わりがあるのか等も含めて、今後、明らかにしていく必要がある。

PF 周辺の組織的变化については、放射方向外側における細胞配列の乱れ、異常な形態の軸方向要素の出現、放射組織の異常、接線方向外側における偽年輪様構造（ターミナル様組織）の出現、細胞内こうの充填物質の出現、Gum spot の発生等、多くの傷害反応が報告されている（関谷 1933b ; Kulman 1964 ; Knigge and Bonnemann 1969 ; Gregory and Wallner 1979 ; Bhat 1980 ; Bhat 1983 ; 伊東 1984 ; Rexrode and Baumgras 1984 ; Krishnamurthy et al. 1986 ; Karavathi and Krishnamurthy 1989 ; 石浜ら 1993b）。これらの組織的变化は、潜孔虫によって作られた空隙が閉塞し、形成層帯が再生されて健全な形成層活動が再開するまでに生じる様々な現象の痕跡であると考えられるので、PF 形成後の正常組織への回復過程や、潜孔虫による傷害に対する樹木の反応性のメカニズムを考察する上でも、さらなる研究の蓄積が必要である。

(3) は、PF の形成過程に関わる大問題であるが、直接的に観察した詳細な事例報告は非常に少ない。Gregory and Wallner(1979)は *Acer saccharum* で *Phytobia setosa* 幼虫が食害した当年部の空隙状態の孔道を観察し、孔道が新しく分化中の木部に作られること（すなわち形成層帯は幼虫の食害を受けずに完全な状態で残っている）を示して、「孔道が維管束形成層の近くを通っていても始原細胞は影響を受けない。形成層潜孔虫と言われていても形成層に潜孔しているのではない」と結論づけた。その後、Ylioja et al. (1998) が *Betula pendula* でカンバミキモグリバエ幼虫が食害した当年部の空隙状態の孔道を観察し、Gregory and Wallner(1979)と同様な結果を得て、この仮説を支持した。また、Bonham and Barnett (2001) は、*Betula pendula* のカンバミキモグリバエによって形成された PF の組織構造を報告し、Gregory and Wallner(1979)の結論をほぼ定説のようにして引用している。一方で、Lee (1953) はプラム (*Prunus domestica*) で *Phytobia* の食害直後の空隙状態の孔道を観察しているが、その写真では明らかに形成層帯が失われているように見える。以上のように、*Phytobia* については、いずれの研究においても幼虫を含む切片は示されておらず、潜孔虫の潜孔部位については十分に明らかにされたとは言えない。なお、演者らはミヤマザクラ (*Prunus maximowiczii*) に潜孔する *Phytobia* の孔道について観察した（石浜ら 1997）。

他方、*Opostegoides* については、1980 年代前半に北海道大学農学部林産学科木材理学講座の卒論研究においてシラカンバでのミノドヒラタモグリガの潜孔部位が明らかにされており（石上 1982 ; 伊東 1984）、その写真からも食害部の形成層帯が完全に失われていることが明らかである（佐野 2011）。安部ら（1998）は、*Opostegoides* では、潜孔虫は形成層を中心に分化中の木部、師部に潜孔していると報告した。

この他、Krishnamurthy et al. (1986) が *Litsea deccanensis* に潜孔するハモグリバエ科の 1 種の幼虫の潜孔部位のスケッチを柾目面で示しているが、詳細は不明である。

いずれにせよ、今後は、潜孔虫の潜孔部位の特定および食害後の空隙状態の孔道への傷

害柔細胞の充填、さらにその後引き続き生じるとされる形成層帯の再生等、PF形成過程を経時的に調べることによって、食害を受けた形成層帯周辺において細胞分化がいかに行われ、正常材部へと回復していくかを明らかにしていく必要があるだろう。

なお、初期の研究において、Grossenbacher (1915) は *Prunus* の *Phytobia pruni* の PF (木部に形成されたもの) を研究した結果から、PF の樹皮側に substitute cambium という新しい形成層が作られ、これが組織の回復に寄与しているとする仮説を提示しており、Larson (1994) も、この説を引用している。また、傷害柔細胞の空隙への充填については、(1) 樹皮側の師部放射組織から生じる (Brown 1913 ; Grossenbacher 1915) 、(2) 師部側だけでなく木部側や空隙の接線方向外側の放射組織からも生じる (伊東 1984) 、(3) 放射組織だけでなく軸方向柔組織からも生じる (Krishnamurthy et al. 1986 ; Karavathi and Krishnamurthy 1989) 、等の説がある。

(4) は、昆虫の生態を知る上で非常に重要であり、材の利用や将来の防除対策を考える上で有益な情報が得られることが期待される。国外では *Prunus*、*Acer*、*Betula* で調査例があり、*Prunus serotina* (潜孔虫 ; *Phytobia pruni*) では樹幹上部に PF が多く、*Acer saccharum* (潜孔虫 ; *Phytobia setosa*)、*Betula pendula* (潜孔虫 ; カバノミキモグリバエ)、*Betula pubescens* (潜孔虫 ; カンバミキモグリバエ) では樹幹下部に PF が多いことが知られている (Kulman 1964 ; Wallner and Gregory 1980 ; Rexrode and Baumgras 1984 ; Ylioja et al.1998 ; Bonham and Barnett 2001) 。特に *Acer*、*Betula* では根際で PF が急増する傾向が強く (一部は根に入る) 、これは根際で成熟幼虫が上下方向に頻りにジグザグ行動をとるためと考えられている (Hanson and Benjamin 1967 ; Bhat 1982 ; Ylioja et al.1998) 。一方、日本ではシラカンバで PF の樹幹内分布の調査が進んでおり、潜孔虫の種類による発生部位の違いがかなり明らかにされているが、他の樹種についてはほとんど調査が行われていない (歌川 1977 ; 田中・松崎 1983 ; 原・矢萩 1990a ; 矢萩・原 1990 ; 石濱ら 2013a,b ; 石濱ら 2014) 。

この他、育種的分野において、雑種間あるいはクローン間での潜孔虫による感受性が研究され、その結果、*Betula pendula* ではシラカンバとの交雑種でカバノミキモグリバエによる被害を受けやすくなること、成長の遅いクローンほど被害を受けにくいことが報告されている (Ylioja et al.1995 ; Ylioja et al.2000) 。

北海道産広葉樹材の PF の発生と潜孔虫

北海道産広葉樹材 42 樹種についての野外調査の結果、ヤナギ科、クルミ科、カバノキ科、バラ科、ミカン科、カエデ科、ブドウ科、モクセイ科、スイカズラ科に属する 20 樹種に PF が認められた (石濱ら 1993a) 。これらの樹種のうち、オニグルミ (*Juglans ailanthifolia*) とサワグルミではヒラタモグリガ科 *Opostegoides* 属の幼虫が、ミヤマザクラとシウリザクラ (*Prunus ssiiori*) ではハモグリバエ科 *Phytobia* 属の幼虫が潜孔虫であることが確認された (図-2) 。また、飼育によってサワグルミからは



図-2 ミヤマザクラ樹幹に潜孔する *Phytobia* 幼虫 (矢印は頭部を示す。図の左側が梢端方向)

Opostegoides 属の 1 種の成虫が得られた。さらに、剥皮によって確認された潜孔痕の走行状態と文献による記載から、潜孔痕の走行パターンを (1) ジグザグ状走行の後に転回し、転回点は V 字状のもの (*Notiopostega*、*Opostegoides*)、(2) 樹冠上方から侵入後、ある箇所ですら数回ループを描くもの (*Opostegoides*)、(3) 屈曲性が強く、枝分かれが存在し、転回点は Y 字状になるもの (*Phytobia*)、(4) 転回点は未確認で直線状のもの (潜孔虫は不明) の 4 タイプに模式化した。

北海道産広葉樹材の PF の組織観察

北海道産広葉樹材 20 樹種の PF およびその周辺組織について、顕微鏡観察を行った (石浜ら 1993b)。木口面における PF の形は潜孔虫の違いと対応し、*Opostegoides* の場合は不整円形、半円形～半月形となり (図-3)、*Phytobia* の場合は基本的に短冊形をしていた (図-4)。PF 構成細胞の壁厚は厚壁 (*Betula*)、薄壁 (ヤナギ科、クルミ科等)、中庸 (バラ科、カエデ科等) の 3 タイプに分けられた。放射方向への組織の変化は、主に PF 樹皮側の隣接組織における細胞配列の乱れとして認められ、顕著なもの

(*Betula*、オニグルミ、カエデ科) では渦巻状組織となっていた。一方、接線方向への組織の変化が顕著なもの (カバノキ科、サワグルミ) ではターミナル様組織 (木口面で見て年輪のターミナル部に似た組織) が認められた。PF 構成細胞の壁厚、および PF 周辺組織の変化の状態は、潜孔虫の種類の違いと対応せず、樹種 (特に属単位で) との対応を示した。この他、チロースおよびゴム様物質等の充填物、細胞間隙様構造が樹種により時々認められた。

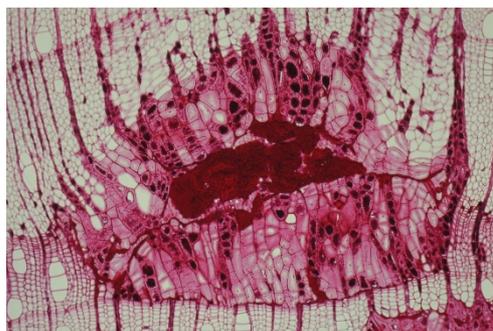


図-3 *Opostegoides* による PF (シラカンバ、撮影倍率×25)

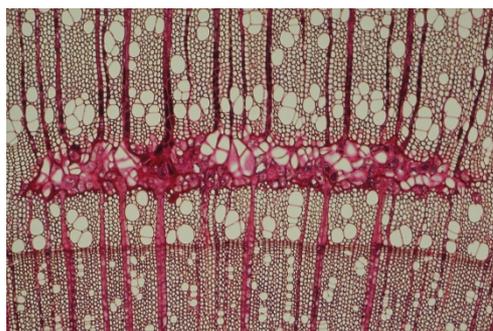


図-4 *Phytobia* による PF (シウリザクラ、撮影倍率×20)

形成中 PF の組織形態の変化

潜孔虫の樹幹中における潜孔状態、潜孔虫の摂食によって生じた孔道内の空隙が傷害柔細胞で閉塞されていく過程はほとんど研究されていない。そこで、当年部における形成中の PF を含む試料を用いて、(1) 形成直後の PF およびその周辺組織の組織形態の特徴、(2) 潜孔虫の潜孔部位の特定の 2 点について観察した (石浜ら 1997)。以下、項目別に結果を記す。

(1) 潜孔虫によって作られた空隙が、傷害柔細胞によってほぼ充填された直後のシラカンバ (潜孔虫; カンバミキモグリバエ) の PF を観察した。その結果、PF の師部側には、この時点で既に形成層帯が存在しており、本来の形成層 (PF の接線方向外側に見られる) と連続していることが分った。師部では師管要素が放射方向に押しつぶされており、細胞拡大帯～二次壁肥厚帯には異形の細胞が多数出現した。PF 構成細胞は放射組織から派生しており、丸みが強く薄壁で、多数の細胞間隙があった。また、サフラニンで強く染色さ

れる隔壁状の物質があった。

(2) ミヤマザクラ (潜孔虫 ; *Phytobia*) の形成層および潜孔虫の休眠期・活動期の試料の観察から、いずれの時期においても、潜孔虫は形成層帯付近を中心に師部側に偏った位置に潜孔していることがわかった (図-5)。この際、潜孔虫は形成層帯～細胞拡大帯を中心に摂食し、師部や成熟木部を全く食害しなかった。



図-5 ミヤマザクラに潜孔中の *Phytobia* 幼虫 (横断面)

シラカンバ人工林における PF の発生実態

シラカンバの PF の樹幹内での発生部位・発生数 (樹幹内分布) については、従来、主として単木レベルで調査がなされているが、その報告例は非常に少ない。また、シラカンバではミノドヒラタモグリガとカンバミキモグリバエの 2 種の昆虫が潜孔虫であることが判明しており、PF の樹幹内分布について昆虫の種別に詳しく調査されているが、1 本の供試木内で両種の PF がどのように変動しているのか、あるいは両種の PF を合わせた全体の PF の変動はどうなっているのか、等についてはこれまで報告されていない。そこで、演者らは、林齢、施業履歴の異なるシラカンバ人工林を対象として林分レベルでの調査を行うことにより、地域による PF 発生実態を明らかにすることを目的として研究を行った (石濱ら 2013a,b; 石濱ら 2014)。また、この際、2 種の潜孔虫の PF の樹幹内分布について相対的な変動傾向を調べ、PF 全体の樹幹内分布を明らかにすることで、シラカンバ人工林材の内装用途への利用についての提案を行った。結果は以下の通りである。

(1) 道央地方 (美唄)、道北地方 (士別・名寄)、道東地方 (美幌) の 4 地点の代表的なシラカンバ人工林で PF (今回は、接線方向に約 0.5mm 以上の PF を対象とした) の発生実態を調査した。その結果、PF 発生の基本的傾向は各地点ともに一致していた。すなわち、ミノドヒラタモグリガの PF 密度には髓からの距離 (髓から 4cm 未満に多く出現) が、カンバミキモグリバエの PF 密度には地上高 (地上高 1m 以下に大部分が出現) が最も強く影響していた。これらの結果は、これまでに単木レベルの調査で得られていた知見 (歌川 1977; 原・矢萩 1990a; 矢萩・原 1990) とほぼ同様であった。

(2) 一方、原因昆虫別の PF 発生密度は地点間でやや異なり、PF 全体の密度の樹幹内変動にも影響を及ぼしていることがわかった (図-6)。

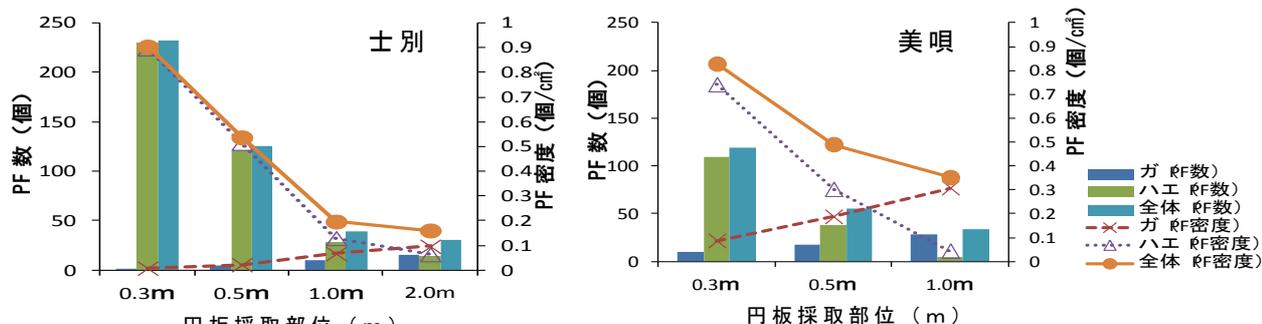


図-6 円板採取部位と PF 数 (円板 1 枚あたり)、PF 密度との関係 (美唄の図は石濱ら 2013a を改変)

ガはミノドヒラタモグリガ、ハエはカンバミキモグリバエである。

(3) PF 密度の樹幹内変動の結果から、樹幹中で PF 密度が最も低い部位は地上高 1m

以上、髓からの距離 6cm 以上の部位であると推察された。

以上の結果から、PF 密度が最も低く、かつ採材部位の歩留まりも良いと考えられる地上高 1~3m 部位については、付加価値の高い内装用途(表板)で利用すべきであり、原木をロータリーレースで切削する際には、剥芯径 10cm 程度を残して内装用途に用いる単板を採取するのが最も実用的な採材方法であろう。一方で、地上高 1m 以上、髓からの距離 6cm 以上の部位から単板製造用の丸太を得るためには、歩留まりや生産コストを考えると、原木が相応の大径材であることが必須条件(末口径 20cm 程度が実用上の最低径級)となるので(嶋瀬ら 2013)、今後、シラカンバ大径材生産のための育林技術の確立が望まれる。

おわりに

演者が PF の木材組織学的研究に初めて取り組んだのは、もうかれこれ 20 年以上も昔のことであり、今では既に忘れてしまったことも多く、また学問の進歩に伴う最新の研究事情にも疎いため、今回の講演では十分に意を尽くした話題提供ができない点については率直にお詫び申し上げたい。また、誤りや遺漏も多々あることと思われるので、気づいた点などあれば御指摘いただければ幸いである。演者自身は、その後、長らく PF とはまったく無縁の仕事、研究を続けてきたが、昆虫と樹木との関わりについての関心や興味は、仕事とは関係なく常に個人的に持ち続けていたので、このような貴重な機会を与えていただき、過去の研究を振り返ることは、むしろ PF 研究の今後について冷静かつ客観的に考える良いチャンスであった。また、最近になって、まったく偶然に仕事として PF に取り組む機会があったのも何かの縁なのかもしれない。

林産業界では、近年は低質材・小中径材の有効利用や用途多様化によって製品の付加価値を高める技術の開発が注目されてきており(秋津 2012)、新たに改正された JAS 基準案では PF についての等級付けもなされた(大崎ら 2014)。今後、国産木材資源の有効利用を進めて行く上で、多種の広葉樹材、それも小中径材の用材としての利用を図る際には、PF の取り扱いについて、再度、JAS 基準の適合性を検証することも考えられよう。また、表板として利用する際に、PF の存在が欠点として扱われる場合が多いが、一方で、木工品としての利用ではむしろ珍重されたり(図-7)、その存在が逆に付加価値を高めたりする事例が多くあるのも事実である(関谷 1933c; Wiedenbeck et al. 2004)。そういった意味で、PF の存在を単にネガティブに捉えるだけでなく、スギノアカネトラカミキリ (*Anaglyptus subfasciatus*) の被害材「トビク



図-7 PF の存在を生かして自然の木肌を感じさせる木工品
(上：イタヤカエデ、下：シラカンバ)
置戸町「オケクラフト」にて購入

サレ」を「あかね材」として利用促進したように逆転の発想でプラスの評価、利用を考えて実用面での普及を図っていくことも、これからの時代には非常に大事なことではないかと思う。

潜孔虫の潜孔部位解明については未だ調査不足の感があるが、本講演で述べたように、少なくとも現時点で明らかになっている 2 種（ミノドヒラタモグリガおよびミヤマザクラの *Phytobia* sp.）では形成層帯が食害によって完全に失われている。このことから、潜孔虫によって樹幹中に開けられた孔道は、*in vivo* での組織の再生、再分化の実験とみなすこともできよう。試験管内実験系で樹木の形成層活動を完全に再現することは極めて困難であるとされているので（黒田 1987）、もし、PF の形成過程を経時的に詳しく追跡することができれば、形成層帯再生に関わる組織学的に貴重な知見が得られることも期待される。

一方、PF は潜孔虫による形成層の食害によって生じる病理的な傷害組織であるにも関わらず、PF が多発している樹木が衰弱することはなく、外見上はまったく健全な成長を保っている。また、その組織学的観察によれば PF 周辺には非常に軽微で局所的な傷害反応が認められるものの、比較的迅速に正常な組織へと回復していることが示唆された（石浜ら 1993b）。潜孔虫が形成層帯を攻撃しているにもかかわらず、なぜ樹木が顕著な傷害反応（あるいは防御反応）を示さないのか、については未だ推測の域を脱しておらず、さらなる研究の蓄積が望まれる。

いずれにせよ、PF 研究の歴史は非常に長く、木材の欠点としての利用上の問題ばかりでなく、木材組織学上の基礎的研究テーマとしても、今一度、現代の視点から取り組み直すべきであろう。そして、新たな視点と最新の技術を駆使することによって、今後、大きな学問的発展がなされることを切に願う次第である。

謝辞

北海道大学大学院在学中に懇切な指導を承りました深沢和三先生（北海道大学名誉教授）、大谷 諄先生（元北海道大学教授、故人）、船田 良先生（東京農工大学教授）、佐野雄三先生（北海道大学教授）、ならびに本講演の機会を与えていただいた日本木材学会「組織と材質研究会」運営委員の諸氏に心より厚くお礼申し上げます。なお、本講演内容のうち、「シラカンバ人工林における PF の発生実態」に関わる研究については、農林水産技術会議・農林水産業食品産業科学技術研究推進事業「IT により低コストに人工林材から内装材を製造する生産・加工システムの開発」（平成 23～25 年度）の一部として行ったものである。

引用文献

- 秋津裕志（2012）シラカンバを用いた内装材の開発．林産試だより 2012 年 6 月号：6.
安部 久、藤井智之、後藤忠男（1998）シラカバにおけるピスフレックの形態と形成層潜孔虫の生態．第 48 回日本木材学会大会研究発表要旨集：9.
Bhat, K. M. (1980) Pith flecks and ray abnormalities in birch wood. *Silva Fenn.* 14: 277-285.
Bhat, K. M. (1982) A note on cellular proportions and basic density of lateral roots in

- birch. IAWA Bull. n.s.3: 89-94.
- Bhat, K. M. (1983) A note on aggregate rays of *Betula* species. IAWA Bull. n.s.4: 183-185.
- Bonham, V. A. and Barnett, J. R. (2001) Formation and structure of larval tunnels of *Phytobia betulae* in *Betula pendula*. IAWA Journal. 22: 289-294.
- Brown, H. P. (1913) Pith-ray flecks in wood. Forest Ser. U. S. Dept. Agr. Cir., 215: 5-15.
- Davis, D. R. (1989) Generic revision of the Opostegidae, with a synoptic catalog of the world's species (Lepidoptera : Nepticuloidae). Smithon. Contrib. Zool. 478 : 1-97.
- Gregory, R. and Wallner, W. (1979) Histological relationship of *Phytobia setosa* to *Acer saccharum*. Can. J. Bot. 57 : 403-407.
- Grossenbacher, J. G. (1915) Medullary spots and their cause. Bull. Torrey. Bot. Club. 42: 227-239.
- Hanson, J. B. and Benjamin, D. M. (1967) Biology of *Phytobia setosa*, a cambium miner of sugar maple. J. Econ. Entomol. 60 : 1351-1355.
- 原 秀穂 (1994) シラカンバのピスフレック形成昆虫カバノモグリバエの生活史. 日林北支論 42 : 162-164.
- 原 秀穂、矢萩利雄 (1990a) シラカンバのピスフレック. 北方林業 42 : 219-224.
- 原 秀穂、矢萩利雄 (1990b) シラカンバの形成層潜孔虫ミノドヒラタモグリガの産卵部位および幼虫の潜孔習性について. 応動昆 34 : 283-287.
- 石田茂雄 (1983) 木材の欠点の二・三について-3-. 北方林業 35 : 87-90.
- 石上博國 (1982) ピスフレックの形成とその原因となる形成層穿孔虫について. 昭和 56 年度北海道大学農学部卒業論文.
- 石浜宣夫、深沢和三、大谷 諄 (1993a) 北海道産広葉樹材のピスフレックの発生と形成層潜孔虫. 北大演研報 50 : 161-177.
- 石浜宣夫、深沢和三、大谷 諄 (1993b) 北海道産広葉樹材のピスフレックの組織観察. 北大演研報 50 : 315-347.
- 石浜宣夫、船田 良、佐野雄三、大谷 諄 (1997) 形成中ピスフレックの組織形態の変化. 第 47 回日本木材学会大会研究発表要旨集 : 26.
- 石濱宣夫、八坂通泰、大野泰之、滝谷美香、小野寺賢介 (2013a) シラカンバ人工林におけるピスフレックの発生実態-美唄市の 44 年生林分での事例-. 北森研 61 : 77-80.
- 石濱宣夫、八坂通泰、大野泰之、滝谷美香、小野寺賢介 (2013b) 道央地方の 44 年生シラカンバ造林木におけるピスフレックの樹幹内分布. 日林学術講 124 : 246.
- 石濱宣夫、八坂通泰、大野泰之、滝谷美香、福地 稔、小野寺賢介、安久津 久、大崎久司 (2014) シラカンバ人工林におけるピスフレックの発生実態-士別市の 35 年生林分での事例-. 北森研 62 : 69-72.
- 伊東拓也 (1984) ピスフレックの成因および組織. 昭和 58 年度北海道大学農学部卒業論文.
- Kalavathi, P. and Krishnamurthy, K. V. (1989) A comparative account of the Pith Flecks of *Annona squamosa* Linn. and *Walsura piscidia* Roxb. Holzforschung. 43:

- Kienitz, M. (1883) Die Entstehung der Markflecke. Bot. Centbl. 14 : 21-26,56-61.
 北尾弘一郎、東郷和夫 (1956) 広葉樹レーヨンパルプに関する研究：第1報 シラカバ材のピスフレックについて. 木材研究 16 : 42-48.
- Knigge, W. and Bonnemann, A. (1969) Die Markfleckigkeit des Coigue-Holzes (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.). Holz als Roh und Werkstoff. 27 : 224-232.
- Krishnamurthy, K. V., Kalavathi, P. and Subbuswamy, B. M. (1986) Pith flecks in wood. J. Indian Acad. Wood Sci. 17: 57-63.
- Kulman, H. M. (1964) Defects in black cherry caused by barkbeetles and agromyzid cambium miner. For. Sci. 10: 258-266.
 久万田敏夫 (1984) 広葉樹のピスフレック形成昆虫. 北方林業 36 : 120-129.
 黒田宏之 (1987) 草にはなく木にあるもの—樹幹とバイオサイエンスの戦略—. 木材研究・資料 23 : 1-13.
- Larson, P. R. (1994) Cambial miners. In The Vascular Cambium. Springer., Berlin, Heidelberg , pp.555-557.
- Lee, N. R. (1953) Note on a plum cambium miner (Agromyzidae). Ann. Rep. East. Mallang. Res. Sta. for 1952: 78-79.
 松崎清一 (1983) 広葉樹材のピスフレック. 北方林業 35 : 346-349.
 松崎清一、田中 潔 (1983) 北海道産広葉樹材のピスフレック. 日林論 94 : 535-537.
 日本木材学会 (1975) 国際木材解剖用語集. 木材学会誌 21 : A1-A21.
- Nyman, T., Ylioja, T. and Roininen, H. (2002) Host-associated allozyme variation in tree cambium miners, *Phytobia* spp. (Diptera: Agromyzidae). Heredity. 89: 394-400.
 大崎久司、安久津久、石濱宣夫 (2014) 道産広葉樹資源の育成に向けたシラカンバ人工林材の材質—成長量, 単板上のピスフレックについて—第64回日本木材学会大会研究発表要旨集 CD
- Panshin, A. J., and De Zeeuw, C. (1970) Pith flecks. In Textbook of wood technology. Vol.1, 3th. ed. McGraw-Hill Book Co., New York, pp.366-368.
- Rexrode, C. O. and Baumgras, J. E. (1984) Distribution of gum spots by causal agent in black cherry and effects on log and tree quality. South. J. Appl. For. 8: 22-28.
- Rioux, D. (1994) Anatomy and ultrastructure of pith fleck-like tissues in some Rosaceae tree species. IAWA Journal. 15: 65-73.
 佐野雄三 (2011) 傷害組織. 日本木材学会編, 木質の構造. 文永堂出版, 東京, pp.216-219.
 関谷文彦 (1933a) 木材工芸学, 養賢堂, 東京, 375-378.
 関谷文彦 (1933b) 木材の褐色斑に就いて. 三重高農学術報告 2 : 3-19.
 関谷文彦 (1933c) 木材に於ける褐色斑の実用的意義. 林学会雑誌 16 : 252-259.
 島地 謙、須藤彰司、原田 浩 (1976) 木材の組織, 森北出版, 東京, 229.
 嶋瀬拓也、天野智将、佐々木尚三、上村 巧 (2013) シラカンバ材の内装材利用に向けた課題と展望. 北森研 61 : 29-30.
- Skelly, J. M. and Kearby, W. H. (1969) A new technique to observe the activity of cambium miners. Ann. Ent. Soc. America. 62 : 932-933.

- Spencer, K. A. (1990) Host specialization in the world Agromyzidae (Diptera). Kluwer Academic Publishers., Dordrecht, 444pp.
- Süss, H. (1979) Durch *Protophytobia cupressorum* gen. nov., sp. nov. (Agromyzidae, Diptera) verursachte Markflecke in einem Holz von *Juniperoxylon* aus dem Tertiär von Süd-Limburg (Niederlande) und der Nachweis von Markflecken in einer rezenten *Callitris*-Art. Feddes Repertorium. 90 : 165-172.
- 田中 潔、松崎清一 (1983) ダケカンバ材のピスフレック. 日林誌 65 : 262-267.
- 歌川雅也 (1977) シラカンバにおけるピスフレックの出現. 昭和 51 年度北海道大学農学部卒業論文.
- Wallner, W. and Gregory, R. (1980) Relationship of sap sugar concentrations in sugar maple to ray tissue and parenchyma flecks caused by *Phytobia setosa*. Can. J. For. Res. 10 : 312-315.
- Ward, J. C., and Marden, R. M. (1964) Sugar maple veneer logs should be graded for pith flecks. Lake State For. Exp. Stn. Res. Note. LS-41 : 3.
- Wiedenbeck, J., Wiemann, M., Alderman, D., Baumgras, J., and Luppold, W. (2004) Defining hardwood veneer log quality attributes. Gen. Tech. Rep. NE-313. USDA Forest Service, Northeastern Research Station, Newtown Square, PA, 36pp.
- 矢萩利雄、原 秀穂 (1990) シラカンバにおける形成層潜孔虫ミノドヒラタモグリガによるピスフレックの発生部位. 日林誌 72 : 508-512.
- Ylioja, T., Schulman, E., Rousi, M., and Velling, P. (1995) Susceptibility of white birch (*Betula* spp.) hybrids to *Phytobia* fly. Icel. Agr. Sci. 9: 125-133.
- Ylioja, T., Saranpää, P., Roininen, H., and Rousi, M. (1998) Larval tunnels of *Phytobia betulae* (Diptera: Agromyzidae) in birch wood. J. Econ. Entomol. 91: 175-181.
- Ylioja, T., Roininen, H., Heinonen, J. and Rousi, M. (2000) Susceptibility of *Betula pendula* clones to *Phytobia betulae*, a dipteran miner of birch stems. Can. J. For. Res. 30: 1824-1829.
- (連絡先 : ishihama-nobuo@hro.or.jp)

(MEMO)