



Title	樹皮下キクイムシ被害を誘発するカラマツの生理的衰弱と危害因子に関する研究
Author(s)	和田, 尚之
Description	この博士論文の全文は利用可能日以降に公開されます。利用可能日以前の閲覧方法は https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/ をご参照ください。
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第16779号
Issue Date	2026-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k16779
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/99624
Type	doctoral thesis
File Information	WADA_Hisayuki_summary.pdf, 全文の要約



博士論文の要約

博士の専攻分野の名称： 博士（農学）

氏名 和田 尚之

学位論文題名

樹皮下キクイムシ被害を誘発するカラマツの生理的衰弱と危害因子に関する研究

序章

近年、北海道のカラマツ (*Larix kaempferi*) 人工林では、樹皮下キクイムシの一種であるカラマツヤツバキクイムシ (*Ips subelongatus*) による大規模な枯損被害が発生し、問題となっている。樹皮下キクイムシの発生は木材生産性だけでなく、森林の多面的機能にも影響を及ぼすため、被害の軽減のために大規模な樹皮下キクイムシ被害の発生原因とその作用機序を明らかにする必要がある。一般に、樹皮下キクイムシの穿入は、健全な個体では樹脂による防御が働くため、成功しないことが多い。しかし、樹木を一時的に衰弱させる1次危害因子が発生した場合、樹木は光合成産物量が減少して樹脂の生産量が低下するため、樹皮下キクイムシが2次被害として穿入することができる。樹皮下キクイムシ被害を誘発する1次危害因子のうち、今回発生したカラマツでの樹皮下キクイムシ被害と関連する因子として、①乾燥、②過湿、③食葉性昆虫による失葉、④根株腐朽病を引き起こすナラタケ属菌 (*Armillaria* spp.) の感染の4つが指摘されている。このうち、乾燥と葉性昆虫による失葉は、既往研究によると、光合成機能の低下とともに樹皮下キクイムシに対する防御物質である樹脂の滲出量を減少させ、樹皮下キクイムシの穿入を誘発することが知られている。他方、ナラタケ属菌の感染と樹皮下キクイムシ被害との関係は被害地の現況調査に基づく推論に止まり、因果関係については明らかでない。ナラタケ属菌の感染による樹木の衰弱は長期間及ぶ可能性があり、2次被害である樹皮下キクイムシ攻撃の機会を高め、被害程度を大きくする可能性がある。さらに、乾燥、過湿、食葉性昆虫による失葉の危害因子はナラタケ属菌に対するカラマツの防御能力を低下させ、ナラタケ属菌の感染を誘発する危害因子となる可能性もある。すなわち、1次被害として、乾燥、過湿、葉性昆虫による失葉がナラタケ属の感染を誘発する場合、ナラタケ属菌の感染は、2次被害である樹皮下キクイムシを誘発する1.5次被害と考えることができる。従って、樹皮下キクイムシによる大規模枯損を理解するためには、複数の危害因子が連鎖的で複合的な作用機序を経て樹皮下キクイムシによる2次被害を誘発した可能性を検討する必要がある。

本研究の目的は、カラマツ人工林において樹皮下キクイムシの大規模枯損を誘発する危害因子とその作用機序を明らかにすることとした。そのために、2章と3章では樹皮下キクイムシ被害が発生しているカラマツ人工林において現地調査を行い、ナラタケ属菌の感染と樹皮下キクイムシの因果関係をカラマツの生理状態から評価した。4章と5章では、現地調査で検討できなかった、乾燥、過湿、葉性昆虫による失葉の影響を実験的に調査した。4章ではポット苗を用いた操作実験により土壌乾燥と葉性昆虫による失葉がカラマツの樹皮下キクイムシとナラタケ属菌に対する防御能力に与える影響を評価した。5章では局所地形による土壌水分の環境勾配を利用した植栽実験により、土壌水分環境とナラタケ属菌の感染との関係を明らかにした。これらの結果をもとに、6章では総合討論として、樹皮下キクイムシの大規模枯損を誘発した危害因子とその作用機序について検討した。

2章 ナラタケ属菌の感染ステージの異なるカラマツの生理状態が樹皮下キクイムシの穿入に与える影響—前向き調査と SEM による解析—

ナラタケ属菌の感染と樹皮下キクイムシ被害の因果関係を示すには、樹皮下キクイムシが穿入する前のカラマツの生理状態を把握し、樹皮下キクイムシが穿入した樹木の生理的特徴とナラタケ属菌の感染との関連性を示す必要がある。ナラタケ属菌の感染時には、成長量の低下や、葉量の低下、光合成能力の低下などの症状がみられることから、光合成産物量が減少し、樹皮下キクイムシに対する防御能力に影響している可能性がある。そこで、本章では、北海道のカラマツ人工林で発生した樹皮下キクイムシ被害について、カラマツの防御能力およびナラタケ属菌の感染との因果関係を明らかにすることを目的とし、被害林分でのカラマツの生理状態の前向き調査を実施して、ナラタケ属菌の感染、カラマツの形質、樹皮下キクイムシの穿入の関係をパス解析によって評価した。

調査は北海道陸別町および豊頃町の林齢 31、50、34 年生であるカラマツ人工林 3 林分で実施した。各林分 7~16 個体、合計 34 個体を選抜し、各個体の樹皮下キクイムシの穿入の有無と、ナラタケ属菌の感染状況を調査した。また、カラマツの形質データとして、樹脂滲出量、個体の葉量、当年長枝数、前年長枝長、葉伸長、総クロロフィル量、総フェノール量を測定した。これらカラマツの形質と樹皮下キクイムシの穿入状況を比較した。カラマツの形質とナラタケ属菌の感染および樹皮下キクイムシの穿入との因果関係は、構造方程式モデリングを利用して、実測が困難な個体スケールの光合成産物を潜在変数に組み込むことで評価した。

カラマツの形質と樹皮下キクイムシの穿入を比較したところ、穿入が成功していた個体では樹脂滲出量が有意に低下していた。構造方程式モデリング解析では、ナラタケ属菌の感染がカラマツの葉量の減少を介して光合成産物を減少させていたことが検出された。また、光合成産物の減少は樹脂滲出量の減少および樹皮下キクイムシの穿入と関連していた。以上から、今回の樹皮下キクイムシ被害はカラマツの樹脂による防御能力の低下と関係しており、ナラタケ属菌の感染がカラマツの光合成産物と樹脂滲出量の減少を介して樹皮下キクイムシの穿入に作用している可能性が示唆された。

第 3 章 ナラタケ属菌の感染ステージの異なるカラマツの生理状態が樹皮下キクイムシの穿入に与える影響—前向き試験とトランスクリプトーム解析—

第 2 章では、モデル解析によってナラタケ属菌の感染がカラマツにおける樹皮下キクイムシ被害を誘発している可能性が示されたが、具体的な作用機序は分からなかった。ナラタケ属菌の感染は養水分の吸収阻害を引き起こすため、光合成器官である針葉の生理状態に影響が生じ、樹脂の生産に重要な光合成機能に影響を及ぼすことが予想される。そこで、本章では、対象の生理状態を網羅的かつ高い検出力で評価できるトランスクリプトーム解析を用いて、針葉の生理状態について遺伝子発現パターンを指標にして評価した。

供試材料には、第 2 章で解析対象とした 34 個体のうち、陸別町 2 林分の 15 個体を用いた。針葉の採取は、遺伝子発現パターンに樹皮下キクイムシの穿入の影響が生じる前の 7 月上旬に行った。各個体から、全 RNA を抽出し、RNA-seq に供した。得られたシーケンスデータを *De novo assembly* によって遺伝子モデルを構築した。各個体の遺伝子発現量について、ナラタケ属菌の感染木と無被害木での 2 群比較および、樹脂滲出量との回帰分析を実施した。発現変動遺伝子は、ナラタケ属菌の感染による影響が予想される、養分、水分、光合成に関係する遺伝子に注目して評価した。また、針葉のクロロフィル量と葉の主要元素含有量を測定し、ナラタケ属菌の感染状況との関連を調べた。

ナラタケ属菌の感染の有無と関連した発現変動遺伝子の中には、水分状態と関係する遺伝子は見つからなかったが、養分と関係する遺伝子として、Mg の輸送に関する遺伝子がナラタケ属菌感染個体で有意に発現低下していた。また、ナラタケ属菌の感染が末期の個体では針葉の Mg 含有量の低下傾向がみられた。一方で、Mg 含有量とクロロフィル量との間には、有意な相関は見られなかった。樹脂滲出量の低下した個体では、光合成機能に関係する遺伝子として、糖の転流が阻害された際に発現する遺伝子が有意に発現増加していたほか、光合成における集光機能を担う遺伝子の発現量が有意に減少していた。既存研究から、ナラタケ属菌の感染時に減少がみられた Mg は、欠乏が進行するに従い、糖の転流阻害、光合成の集光機能の低下が生じ、最終的にクロロフィル量の減少という外見症状が現れるとされる。今回、樹脂滲出量の低下した個体では、

光合成の集光機能の低下は見られた一方で、クロロフィル量と Mg 含有量には関連がみられなかった。そのため、ナラタケ属菌の感染が進行した個体では、根の養分吸収機能の低下によって針葉の Mg 含有量が減少し、顕在化しない程度の弱い衰弱状態に陥っており、その結果、樹脂生産に使用できる光合成産物量が減少して、樹皮下キクイムシの穿入が発生した可能性が示唆された。

第4章 乾燥と失葉がカラマツの病虫害防御能力に与える影響

樹皮下キクイムシを引き起こす危害因子としては、現地調査では評価できなかった、土壤乾燥と食葉性昆虫による失葉も可能性がある。また、これらの危害因子は、ナラタケ属菌の感染を助長する可能性も指摘されている。いずれの危害因子も今回のカラマツでの大規模な樹皮下キクイムシ被害の発生までに複数年にわたって発生していた。そこで、連年の乾燥と失葉が樹皮下キクイムシの穿入およびナラタケ属菌の感染を誘発する可能性を検討するため、乾燥と失葉の操作実験を行い、カラマツの防御物質の変化を評価した。

実験は2年生カラマツポット苗 97 個体を対象に行った。乾燥と失葉の処理は、条件の異なる 5 つの処理区（灌水区、灌水＋失葉区、弱乾燥区、弱乾燥＋失葉区、強乾燥区）を設けた。土壤乾燥処理は、樹皮下キクイムシ被害地域で乾燥傾向がみられた初夏を対象に、弱乾燥は5月上旬から6月上旬の約1ヶ月間、強乾燥処理は5月上旬から7月上旬の約2ヶ月間実施した。失葉処理は、樹皮下キクイムシ被害林分で発生していたカラマツハラアカハバチ (*Pristiphora erichsonii*) の食害様式を模倣し、8月上旬に全葉の9割を切除した。土壤乾燥と失葉の処理は2020年と2021年の2年間行い、2022年に各個体の防御物質量を測定した。防御物質量は樹皮下キクイムシに対する防御物質として、幹の地際部の樹脂滲出量を、ナラタケ属菌の感染に対する防御物質として、粗根の内樹皮の総フェノール量を測定した。また、ナラタケ属菌が資源として利用する根の窒素含有量も同時に測定した。

結果、乾燥処理個体では、乾燥強度に関係なく、樹脂滲出量と根の総フェノール量はともに有意な変化は見られなかった。一方、失葉処理個体では、樹脂滲出量は乾燥処理同様、処理区間で有意な違いは見られなかったものの、根の総フェノール量は表面積当たりの含有量が失葉処理個体で低下傾向にあった。また、根の重量当たりの窒素含有量は失葉処理個体でのみ有意に増加していた。失葉処理個体の根で見られた変化は、ナラタケ属菌に対する防御能力が低いとされる樹木の特徴と一致していた。今回の結果は苗木を対象とした結果ではあるものの、初夏の乾燥は2年間連続で発生しても樹皮下キクイムシとナラタケ属菌に対するカラマツの防御能力は維持されたと考えられた。一方で、食葉性昆虫などによる失葉は2年連続で9割程度が摂食されると、根の防御能力が低下し、ナラタケ属菌の感染を誘発する可能性があることが明らかとなった。

第5章 植栽地での局所地形による土壤水分環境がカラマツのナラタケ属菌に対する防御能力に与える影響

カラマツ類では、湿性な環境でナラタケ属菌の感染が発生した報告や、乾燥害後にナラタケ属菌の感染が見られた報告があり、土壤水分環境がナラタケ属菌に対する防御能力と関係している可能性がある。そこで、本章では、土壤水分環境に勾配が生じるように局所地形を考慮してカラマツ類を植栽し、ナラタケ属菌の感染状況と局所地形の関係性を評価した。

調査地は、北海道士別市に2018年に造成されたカラマツ類植栽地を利用した。調査期間は2021年～2023年の3年間であり、カラマツ 672 本を対象に毎年実施した。ナラタケ属菌に対する防御能力は、調査期間中にナラタケ属菌の感染によって枯死したかどうかによって評価した。また、2018年と2022年に UAV 測量を行い、各個体の位置情報と局所地形情報を取得した。局所地形は、50 cm 解像度で取得し、各個体の周囲 2 m の平均値をその個体の局所地形情報とした。ナラタケ属菌の感染は過去の感染木の周囲に伝染していく性質がある。そこで、ナラタケ属菌感染枯死木の発生状況と各個体の局所地形の関係は、各個体の周囲の枯損状況および時空間の影響を考慮して、近似ベイズモデル (INLA) によって解析した。

3年間の調査期間中に、全体の8.3%にあたる、56 個体がナラタケ属菌に感染して枯死した。この56 個体の発生場所は、地形湿潤度指数が大きい、つまり、湿性になりやすい環境で有意に多かった。カラマツは過湿環境下では光合成活性が低下することが知られており、獲得光合成産物量が少ない湿性な環境ではナラタケ属菌に対する防御能力が低下すると考えられた。

第6章 総合討論

樹皮下キクイムシの大規模枯損を誘発した危害因子とその作用機序について、被害林分での実態調査および操作実験によって検討した結果、ナラタケ属菌の感染を介した連鎖的な作用機序が示唆された。樹皮下キクイムシによるカラマツの枯損は、1次被害として食葉性昆虫の摂食による失葉と湿性な土壌環境が関与していた可能性が考えられた。続いて、これらの1次被害により誘発されたナラタケ属菌の感染は1.5次被害として樹体の衰弱を進行させ、最終的には2次被害として樹皮下キクイムシの穿入によって枯死に至ったことが示唆された。特に、今回の樹皮下キクイムシ被害地域では、樹皮下キクイムシ被害発生前の数年間にわたりカラマツハラアカハバチが過去最大規模で発生していたことから、カラマツハラアカハバチの摂食で誘発されたナラタケ属菌の感染によってカラマツが広範囲で長期間にわたり衰弱した状態に陥っていた可能性があり、このことが樹皮下キクイムシ被害が大規模化した一因であると推察された。この様に、北海道のカラマツ人工林における樹皮下キクイムシの大規模枯損は、複数の危害因子の連鎖的な作用機序によって発生していた可能性が示され、当該の大規模枯損現象に関する作用機序の一端が明らかになった。