

ナラ枯れの発生原因と対策

神戸大学大学院 ^{くろ} ^だ ^{けい} ^こ
黒田慶子

はじめに

近年、本州の各地の里山でナラ・カシ類やシイ類等の集団枯死「ナラ枯れ」が著しく増加している(図-1)。枯死被害が増加し始めたのは1990年ごろからであり(伊藤ら, 1990), 原因の解明と防除技術の開発は2000年ころまでにかなり進んだ(農林水産技術会議事務局, 2002)。しかし, ナラ林の経済的価値が低いこと, 関東地方で発生がなかったこと, ナラタケ病や酸性雨を枯死原因とする誤った説が流布したこと等から, 多くの地域で対策が遅れた。2010年の被害はさらに増加し, 関東地方でも被害が確認された。夏季の高温乾燥で罹病木の枯死が促進された例もあると推測されている。

多数の枯死木が発生した林分では, 倒木や土砂流出による二次災害の危険性がある。また, 植生の急激な変化による生態系への影響など, 種々の問題が顕在化してきているが, 「里山の生物多様性」に注目が集まりながらも, この集団枯死現象については危機感が乏しいのが現状である。「天然林だから, 枯れてもそのまま放置するのがよい」という主張もあり, 被害初期の防除が進めにくい。本稿では, 本病の発病・伝播機構と対策について解説したい。

I 病原菌の伝播

ナラ枯れとは, 糸状菌 *Raffaelea quercivora* (図-2) による萎凋病である(KUBONO and Iro, 2002)。体長5mm程度の養菌性甲虫カシノナガキクイムシ(口絵①)が枯死木内の病原菌を健全木へと媒介する。この菌の感染で枯死しているのは, ブナ科の中でブナ属以外の属の樹木である(大住ら, 2007; 黒田, 2008)。コナラ属のナラ類, カシ類のほか, シイ, クリ, マテバシイ等の属も枯死する。「ブナ科樹木萎凋病」という病名が提唱されているが, 本病でブナが枯れるという誤解があることから, 「ナラ・カシ類萎凋病」のような名称が望ましいと考えられる。英名は, 欧米で発生する Oak wilt (*Ceratocystis* 属菌による) に対して Japanese Oak wilt を

使う例が増えている。なお, ブナ科以外の様々な樹種が偶発的にカシノナガキクイムシの穿入を受けることがあるが, 枯死に至った例はない。

菌の感染は次のように起こる(黒田・山田, 1996; 黒田, 2008)。カシノナガキクイムシは, 6~7月ごろに枯死木から飛び出し, ナラ・カシ類等の生立木樹幹にオスが穿入し, そこにメスが飛来して交尾, 産卵する。病原菌はメスの前胸背にある菌嚢(マイカンギア)に保持されて樹幹内に持ち込まれ, 水平・垂直方向に形成された長い孔道(トンネル)と木部の道管を伝って分布を広げる。カシノナガキクイムシは一夫一妻で, 穿入時に持ち込んだ共生菌(酵母類, 病原菌とは別種)を利用して子育てを行うので, 養菌性キクイムシ(アンブロシアビートル)と呼ばれる。樹幹内では, *R. quercivora* の菌糸は孔道や道管の内腔から放射組織柔細胞などの生きている細胞に侵入しており(図-3), 腐生的な菌ではないと考えられる(KURODA, 2001)。感染木の樹幹では, 葉の萎れや退色等の外部病徴が出る前の段階で辺材(健全木では淡色, 口絵②a)が黒褐色に変色し(口絵②b), *R. quercivora* はほぼこの変色の範囲に分布している。

枯死木は, 梅雨明け後の7月下旬から10月ごろまで発生する。次世代のカシノナガキクイムシ成虫は翌年の初夏に枯死木から飛び出し, 生立木を加害する。カシノナガキクイムシが穿入後に死亡あるいは定着しなかった



図-1 2009年までにナラ枯れまたはカシノナガキクイムシの穿孔害が報告された市町村(高畑義啓原図)

Increasing Factors of the Japanese Oak Wilt Caused by a Fungus *Raffaelea quercivora*. By Keiko KURODA

(キーワード: 萎凋病, カシノナガキクイムシ, 養菌性甲虫, 傷害心材, ナラ類, カシ類)

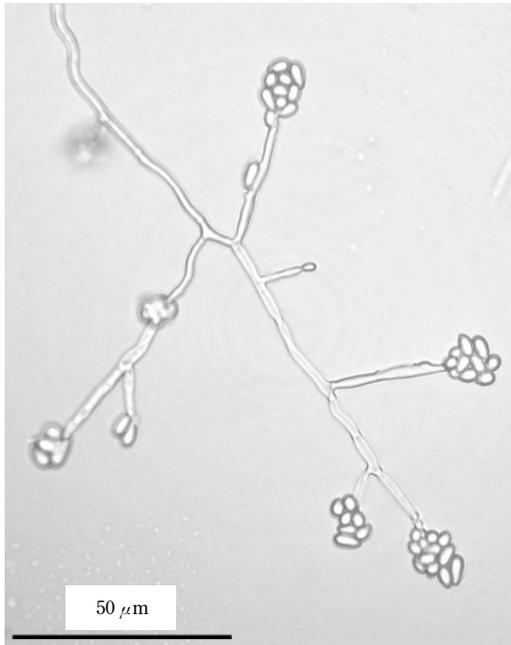


図-2 病原菌 *Raffaelea quercivora* の光学顕微鏡写真（高畑義啓原図）

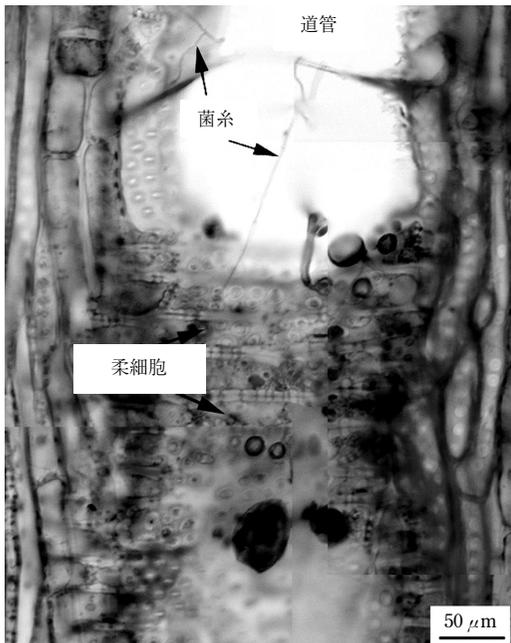


図-3 コナラ辺材で柔細胞に侵入する *R. quercivora* 菌糸放射断面の顕微鏡写真，サフラニン・ファストグリーン染色

場合には、菌の分布と変色は狭い範囲で留まり、穿入木は枯死しない。

II 木部樹液の流動停止から枯死へ

1 萎凋のメカニズム

木部内に分布した *R. quercivora* の周囲では放射組織などの柔細胞類が防御反応を起こし、二次代謝物質を生産する。この成分はテルペン類やフェノール性物質を含み、通常は微生物の繁殖を抑制する効果がある (HILLIS, 1987)。しかし、二次代謝物質の蓄積にはある程度日数がかかる。その間に菌糸はカシノナガキクイムシの孔道を伝って迅速に伸長するため、二次代謝物質による菌への阻害効果はほとんど認められない (KURODA, 2001)。カシノナガキクイムシは集合フェロモンにより集中加害を起こすとされるが (TOKORO et al., 2007)、甲虫が多数穿入して孔道の形成密度が高い場合には、辺材部の多点で *R. quercivora* の伸長が同時に進行することになり、宿主の防御反応および材変色の範囲が広がる。

二次代謝物質は柔細胞から漏出し、その部位は顕微鏡下で黄色～褐色に見える (KURODA, 2001)。油状の性質もある物質が道管内を充てんあるいは内壁に付着すると、木部樹液の流れが妨げられる。柔細胞自身もやがてえ死する。このような感染による辺材変色は傷害心材とも呼ばれ (口絵②b)、通常的心材 (口絵②a) と同様に水分通導機能を失っている (HILLIS, 1987)。辺材のほぼ全域が変色すると、幹から梢端部への水の供給は著しく減少または停止する (黒田・山田, 1996)。感染木では、梅雨明け後に蒸散が活発になると、水の供給不足により葉の萎れや変色が始まり、急激に枯死する例が多い。まれに、春の展葉直後に、前年の感染木が枯れる例もある。なお、大径道管内に形成される風船状のチロースは、水分通導 (木部樹液の上昇) 停止の結果できたものであり (柴田ら, 1981)、チロース自体が通導停止の原因ではない。葉の変色が始まった段階では、樹幹内ではすでに樹木細胞のえ死が進行して防御システムが崩壊しており、多種多様な微生物や他種のクイムシ類が繁殖できる環境となっている。したがって、この段階からの回復はなく、治療は不可能である。孔道形成が密な樹幹下部で水分通導が停止するところに、樹幹基部で萌芽の発生がよく見られる (黒田・山田, 1996)。しかし、樹木本体が枯死した後にこの萌芽が生き延びることはほとんどない。

2 感染・枯死木の特徴

感染木の枯死は、菌の分布範囲つまり木部の変色範囲、樹木の水分ストレス、気象変動等のバランスで決まると考えられる。樹種別では、ミズナラが最も枯れやすいと言われ、東北から北陸の日本海沿岸の被害地 (図-

1) はミズナラの分布が多い地域である。西日本でも、標高のやや高い場所にあるミズナラ林で枯死が目立つ。コナラがその次に枯れやすく、カシ類やシイ類はやや枯れにくいととらえられている。

落葉ナラ類（ミズナラ、コナラなど）は、直径300 μ m程度の大径道管が年輪に沿って配列する「環孔材」で、大径道管は大量の水を運べるが、水の流れは停止しやすい（島地・伊東, 1982）。その他に直径30～50 μ mの小径道管が多数あり、こちらは水切れを起こしにくい。常緑のカシ類は、大径道管が直径方向に並ぶ「放射孔材」である。このような水分通導特性や水分要求度等の生理的特性が感染後の枯死しやすさに関係する可能性がある。ナラ類では、孔道は辺材部にのみ形成されるが（口絵②b）、カシ類では、心材がある場合でも幹の中心部まで形成されることが知られている。また、カシ類の変色はナラ類ほど濃くならない傾向がある。感染に対して生産される物質の種類や量が樹種により異なるのだらうと推測される。

カシノナガキクイムシは大径木に集中的に穿入するため、いずれの樹種でも、林内の大径木から枯死する傾向がある。大径木が減少するにつれて、やや径の小さな個体も順次穿入されて枯死する。ただし、直径10cm以下ではカシノナガキクイムシの繁殖が困難で枯死しにくいとされている（黒田, 2008）。自然感染では、カシノナガキクイムシの穿入嗜好性の影響が大きいと、病原菌に対する感受性について議論するには、宿主細胞の反応と媒介昆虫の嗜好性にかかわる部分を区別する必要がある。なお、カシノナガキクイムシの穿入があつて枯れなかった個体は部分的変色などから繁殖に適さなくなり、翌年の穿入は起こりにくい。

III 被害拡大の要因と防除方法

1 旧薪炭林とマツ枯れ後のナラ林の高齢化

ナラ枯れは1980年代以前にも散発的に発生していたが（松本, 1955）、1990年代以降は被害が継続的となり、被害地が拡大した（大住ら, 2007；黒田, 2008）。被害地は里山の旧薪炭林およびマツ枯れ（マツ材線虫病）後にシイ林やコナラ林に遷移した場所が多く、樹齢40～70年の大径木の枯死が目立つ。カシノナガキクイムシは直径30cmの個体では1本から数万頭が羽化することもあると言われる。枯死木数本の放置であっても、翌年に周囲の枯死木が爆発的に増えることになる。

従来の薪炭林では10～30年の短い周期で伐採が行われ、萌芽から次世代が繰り返し育てられた。里山では柴や落ち葉採取も含めた資源利用が頻繁に行われ、直径の

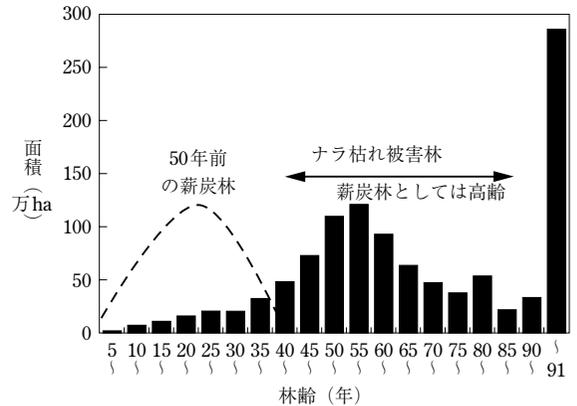


図-4 広葉樹林の林齢別面積 (全国)
林野庁資料 2007年。

細い樹木が主体であった（有岡, 2004）。1950年代以降の燃料革命でガスや灯油の利用が増えるにつれて、里山林は伐採されずに放置され、1980年ごろには利用がほぼ停止した（大住ら, 2007）。近年の広葉樹林は、図-4に示すように高齢林が多いが、50年前には、波線で示すような林齢分布であったと推定される。このような状況から、1990年代以降のナラ枯れ増加の要因は、カシノナガキクイムシの繁殖に適した大径木が各地で増えたためと考えられている（黒田, 2008；黒田ら, 2009）。また、昔は枯死木を放置せずに燃料として使ったので枯死木内の害虫駆除ができ、翌年の被害発生を防ぐことになったが、近年では枯死木の放置も被害拡大の要因になっている。なお、地球温暖化をナラ枯れの原因、あるいは促進要因とする説が提唱されたこともあったが、60年以上前に冷涼な地域で発生しており、関連性を示すデータは得られていない。

ナラ枯れ被害林は、「天然林だから放置するのがよい」という意見があるが、被害林分では、後継樹種としてナラ類のような落葉高木の再生がなく、ソヨゴなどの常緑中低木が優占するという特徴が認められる（伊東ら, 2008）。森林の構成樹種が大きく変化した場合に、長期的に森林として持続するのかどうか、科学データに基づいて判断した上で、被害林への対処方法を定める必要がある。また、天然林という言葉の解釈上の誤解もある。里山林は、現在は自然に任せているという理由で、行政上「天然林」に区分されているが、実際には数百年にわたって薪炭生産などに酷使し、人為的に維持してきた森林である。一般に天然林には「手つかずの原生林」のイメージがあるため、里山林の利用の歴史（有岡, 2004）を知らない場合には、「放置するのがよい」という意見

に賛同しやすいのであろう。里山二次林は、「伐採しなければ自然の遷移で極相に向かう（立派な林になる）」のではなく、不安定化してナラ枯れのような大きな変動が起りやすくなることがわかってきた（黒田, 2010 b）。

2 公園型里山整備による媒介甲虫の誘引

ナラ枯れを促進するもう一つの要因として、近年主流となっている公園型の里山整備があげられる。下層植生の除去と一部の高木の間伐を中心とする整備で、大径のナラ類を伐らずに残すため、ナラ枯れの危険性が高いままになる。また、間伐によって風通しのよい明るい林になり、カシノナガキクイムシが誘引されやすくなる。さらには、ボランティア活動の場合に伐採木を林内にそのまま放置する事例も多く、それがカシノナガキクイムシの餌木（繁殖場所）となって、ナラ枯れを発生させることになる。伝統的薪炭林では、「森林を持続させる」管理・伐採が行われていたが、景観や生物多様性保全、散策等への利用が里山整備の主たる目標になると、森林として持続しないという結果になり得る。不適切な整備で枯死被害を促進する例が増えてきたことから、各地の里山整備活動に対して、「里山広葉樹林で間伐は行わない」「伐採木は放置しない」ことを徹底するように、自治体の担当者や里山整備活動団体に伝えているところである。

問題は、このような警告が里山整備の現場に届きにくいことである。多くの自治体では林務部門が森林情報の伝達を担当してきたが、ボランティア団体の統轄は別の部門（生活、環境等）が担当することも多い。そのため、従来の伝達ルートで情報が届きにくくなっている。

3 防除方法

ナラ枯れの防除では、昆虫が媒介する種々の病害と同様に、枯死木内のカシノナガキクイムシの駆除が重要であり、伐倒木の薬剤処理とチップ化が有効である（黒田, 2008）。また、シートを樹幹に巻くことで、感染予防あるいは被害木からのカシノナガキクイムシの脱出防止効果が認められている。殺菌剤の樹幹注入による予防はコストが高いが、文化財的な単木の保護に利用される。近年では、立木や伐倒木にフェロモンを併用し、カシノナガキクイムシを誘引して殺す方法も開発されている。しかし、カシノナガキクイムシの生息密度が上昇して激害化した場所では、防除効果が上がりにくいのが現実である。カシノナガキクイムシはその生活環の大部分を樹幹内部で過ごすことから、生立木への予防的な薬剤散布には効果がなく、殺虫が困難である。このように防除効果が得にくいことから、対応を諦めざるを得なかった地域もかなりある。このような現状から、目の前の枯死木処

理にとらわれるのではなく、まだ枯れていない里山林の根本的な改善に目を向ける段階に来たと言える。つまり、カシノナガキクイムシが増えにくく、被害が出にくい林の整備に取り組むことである（黒田ら, 2009；黒田, 2010 a）。未被害林分について伝統的な薪炭林施業のような小面積皆伐を行い、萌芽更新を促して若い林にすることが、被害防止に有効である。今後は、被害が出る前の林分の管理に重点を置くことを推奨したい。

おわりに

ナラ枯れは菌類による病気で、自然現象であるが、その背景には、社会の変化の影響があることがわかった。日本の森林面積の約3割を占める里山の二次林は、二酸化炭素吸収や生物多様性の保全等のために重要と再認識されるようになってきたが、このまま放置すると、その生態系サービスが享受できなくなる恐れがある。生物被害の起こりにくい里山林として維持するには、定期的に伐採し資源として利用する循環システムをもう一度作る必要がある（黒田ら, 2009；黒田, 2010 a；2010 b）。森林総合研究所では、行政、山林所有者、ボランティア等と協働で里山伐採を行い、伐採木を燃料として利用しつつ次世代林を再生する実証試験を進めている。森林の保全に加えて、低炭素社会の実現にも貢献する「現代版里山維持システム」として、地方自治体や一般住民への具体的提案が目標である。

引用文献

- 1) 有岡利幸 (2004) : 里山 I. 里山 II. 法政大学出版局, 東京, 262 pp, 265 pp.
- 2) HULLIS, W. E. (1987) : Heartwood and Tree Exudates. Springer, Berlin, Paris, Tokyo, 268 pp.
- 3) 伊東宏樹ら (2008) : 森林総合研究所研究報告 7 : 121 ~ 124.
- 4) 伊藤進一郎ら (1990) : 日本林学会大会講演要旨集 101 : 154.
- 5) KUBONO, T. and S. Iro (2002) : Mycoscience 43 : 255 ~ 260.
- 6) KURODA, K. (2001) : J. Wood Science 47 : 425 ~ 429.
- 7) 黒田慶子・山田利博 (1996) : 日本林学会誌 78 : 84 ~ 88.
- 8) ———編著 (2008) : ナラ枯れと里山の健康. 林業改良普及双書 No. 157, 全国林業改良普及協会, 東京, 166 pp.
- 9) ———ら (2009) : 里山に入る前に考えること—行政およびボランティア等による整備活動のために—, 森林総合研究所, つくば, 37 pp. http://www.fsm.affrc.go.jp/Nenpou/other/satoyama3_200906.pdf
- 10) ——— (2010 a) : 森林技術 818 : 16 ~ 17.
- 11) ——— (2010 b) : 山林 1517 : 2 ~ 9.
- 12) 松本孝介 (1955) : 森林防疫ニュース 4 : 74 ~ 75.
- 13) 農林水産技術会議事務局編 (2002) : 研究成果 400, 90 pp.
- 14) 大住克博ら (2007) : ナラ枯れの被害をどう減らすか—里山林を守るために—, 森林総合研究所, つくば, 23 pp. http://www.fsm.affrc.go.jp/Nenpou/other/nara-fsm_201003.pdf
- 15) 柴田直明ら (1981) : 木材学会誌 27 : 618 ~ 625.
- 16) 島地 謙・伊東隆夫 (1982) 図説木材組織, 地球社, 東京, p. 32 ~ 33.
- 17) TOKORO, M. et al. (2007) : Bulletin of For. and For. Prod. Res. Inst. 6 : 49 ~ 57.

※ pdf ファイルが配布されている報告は URL を記載した。