

VI 関西支所研究発表会記録

変わりゆく里山－森林の健康という視点から－

日時：平成17年10月19日（水）

場所：京都市アバンティホール

今里山で起こっていること－ナラが枯れていく－

黒田 慶子（生物被害研究グループ）

里山林とは人里の周囲にあり、薪（たきぎ）や炭焼き用の林として長年人々に利用されてきた林の総称である。二次林、薪炭林、雑木林とも重なる存在で、関西地方ではアカマツやコナラ・ミズナラなどが主な樹種である。しかしその里山林は生活様式の近代化とともに利用されなくなり、この半世紀で大きく変容した。マツ枯れの増加、竹林の拡大、河川敷や山裾で枯れるスギ、ナラ類の集団枯死、常緑のシイ類の増加など、特にこの20年の変化は著しく、里山林が今後健康に維持されるのかどうか危うい状況にある。

「健康な森林」の条件は樹木が持続的に成長し、森林として維持されることである。健康低下の主な要因は、微生物や昆虫などの加害、大きな気象変動（干ばつ、高温、低温）などで、微生物と気象との複合現象や、遺伝、老齢化に関わる現象もある。里山林では1970年代後半からマツ枯れが激増した。1980年代からコナラ、ミズナラなどの集団枯死（通称ナラ枯れ）が目立つようになり、毎年被害地域が拡大している。どちらも微生物による流行病であるが、発病のメカニズムや被害増大の要因が明らかになるにつれて、これらの病気の蔓延には共通の背景があることがわかり、里山林と人間との関わり方が重要であることが浮かび上がってきた。そこで、被害が増加しつつあるナラ枯れを中心に、病原体と媒介昆虫と樹木の関係に人間の活動がどのように絡み合っているのか解説し、里山林の将来を考えてみたい。

1. ナラ枯れ前に里山に蔓延した材線虫病

ナラ枯れよりも早く里山林を変容させたマツ枯れは、「マツの材線虫病」と呼ばれる萎凋病（いちょうびょう）で、その病原体は北米産のマツノサイセンチュウ（体長1mm）である。100年前に長崎県で集団枯死が発生したという記録がある。日本在来のマツは抵抗性が低く、感染すると枯死率が非常に高い。萎凋病とは微生物感染によって急激に枯死する病気で、世界的に有名な樹木の萎凋病には、マツの材線虫病以外に、Dutch elm disease（ニレの立ち枯れ病）、Oak wilt（ナラの萎凋病。日本のナラ枯れとは異なる）、青変菌によるトウヒ・マツ類の萎凋病がある。微生物単独では枯死木から健全木への移動が難しいが、伝染の拡大には媒介昆虫が重要な役目を果たしている。材線虫病の発病メカニズムは以下のように説明される。マツノマダラカミキリの体内に保持された病原線虫は健康なマツの若枝組織に侵入し、樹幹内では樹脂道の中を移動して樹木の細胞を摂食する。やがて水分通導の経路である仮道管内に気体（泡）が発生して樹液の流動が停止する。そのため感染木は水分不足に陥って1～2ヶ月で枯死する。

マツ林は古代から燃料の採取に利用され、伐採は頻繁で落ち葉も活用されていた。しかし1950年代後半にエネルギー革命があり、1970年代の高度成長期には山村の過疎化も進んで、1980年代には利用が停止した（図-1）。材線虫病による枯れ木が林内に放置されたために伝染病の拡大が促進され、70年代後半から枯損被害量が急増した。材線虫病流行により里山林に起こった変化としては、いくつかのパターンがある。枯れた跡にもアカマツが生えるが感染が繰り返されて、常に若齢マツ林の地域がある。アカマツが減少してコナラが増加したところや、常緑カシ・シイが育ち、照葉樹（常緑樹）林に変化したところもある。

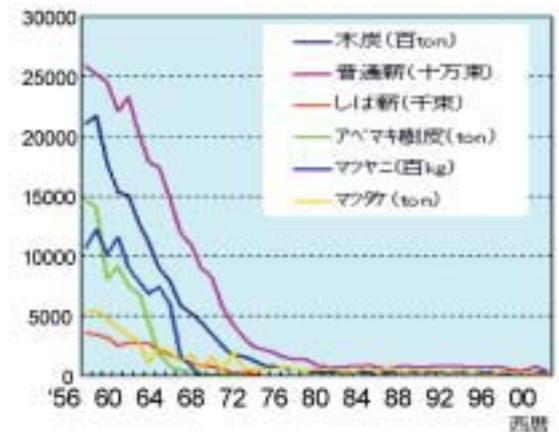


図-1 木炭・薪類の生産の推移

2. ナラ類の集団枯死と発生のメカニズム

落葉ナラ類が集団で枯死したという記録は、1930年代から認められるが、1990年ごろから被害が増加し、枯損地域が拡大した。ナラ枯れは糸状菌（カビ、*Raffaelea quercivora*）による萎凋病で、被害木はナラ・カシ・シイなどの健全木である。菌は養菌性甲虫のカシノナガキクイムシ（*Platypus quercivorus*）により媒介される。感染するとミズナラが最も枯れやすく、次いでコナラがよく枯れるが、シイやカシ類も枯死することがある。春に羽化した多数のカシノナガキクイムシが健全なナラ類の樹幹に孔道（細いトンネル）を掘り、産卵する。この甲虫は大木を好み、直径10cm以下の樹木では繁殖が難しい。1930～50年代には、ナラ枯れは虫害であると認識されていたが、50年生以上の高齢ナラ林で被害が起こることが知られていた。

病原菌は雌の *Mycangia*（孢子貯蔵器官）に入った状態で樹幹内に持ち込まれる。自然感染したコナラ、ミズナラの樹幹断面では菌糸が材内に広がり、辺材に変色を起こす（図-2）。落葉ナラ類の木部には、直径0.3mm程度の太い道管があり、大量の樹液の上昇に寄与しているが、感染木では樹木の細胞が菌に反応していろいろな成分を生産し、そのために道管の水の流れが妨げられる（図-3）。褐色に変色した組織（傷害心材）（図-2）では樹液が上昇しなくなり、感染木は7月下旬ごろから水不足で急激に枯死する。菌と樹木の関係については次項で詳述する。発病機構の詳細な解説については下記ホームページを参照されたい。<http://cse.affrc.go.jp/keiko/hp/kuroda.html>

1990年ごろまでは日本海沿岸地域を中心に集団枯死が発生していたが、たいていは散発的な発生であった。しかし1990年代以降は被害が終息せずに継続して発生する地域が増えた。被害地は徐々に南下し、関西地域では太平洋側まで拡大した。京都府では1990年以降に南に拡大し、2005年には東山区で発生し、さらに範囲が広がっている。

3. ナラ枯れ増加の背景と里山の今後

コナラやミズナラの林は薪炭林として利用されて形成されたものである。薪炭林は通常、15～30年で伐採を繰り返し、切り株からの萌芽（ぼうが）による更新で再生させる。株立ちの状態で育つのが特徴である。被害木の樹齢（福井と滋賀県、合計36本）は40～70年以上、直径は10cm以上という傾向が認められた（図-4）。図-5に近畿7府県の広葉樹の樹齢を示す。現在のナラ林の樹齢構成は、枯死木と同じ40～70年生のものが多くことがわかる。1950年代後半から炭の生産が急激に減少し（図-1）、ナラ林は伐倒せずに放置されて一様に高樹齢となったためである。炭や薪に使っていた時代は、図-5のグラフのピークはもっと左で、50年前のナラ林は破線で示すような構成だったと推測される。1990年代には樹齢50年以上の「放置薪炭林」が増加し、カシノナガキクイムシ繁殖に適した林が増加したことは明らかである。

このように、近年のナラ枯れ増加には社会的要因が強く働いている。すなわち、人間の生活様式の変化により引き起こされた現象であると言える。これまで自然科学の研究では社会要因に注目することは少なかったが、里山林の持続的な管理のためには、この要因を無視することはできない。地球温暖化現象の影響が指摘されることがあるが、環境要因のみが強調されると、「被害を減らすのは不可能」という結論に導かれてしまう。里山林は人為的に形成された林であることを念頭に、対応策を考える必要がある。

1990年代以降のナラ枯れの増加によって、コナラ・ミズナラなどの落葉ナラ類が減少し、他の落葉広葉樹の増加が予測されるが、高木が育ちにくい地域もある。また、やや抵抗性があるとされる常緑のシイ・カシ類も感染して枯死する

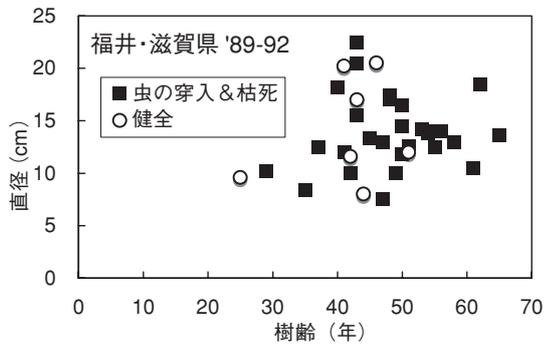


図-2 コナラ辺材の変色

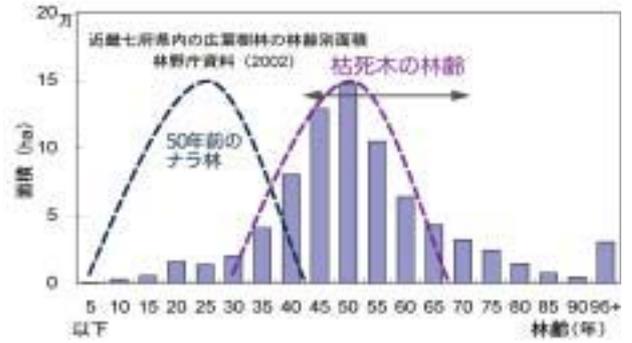


図-3 感染木の横断面

例がかなりあり、マツ枯れ後に形成されたシイ林が持続しない恐れがある。最近の里山林管理では、ナラ類の老木を残して下生えを刈るなど公園型整備が主流で、見た目にきれいな林を作る方向に進んでいる。しかしそれはカシノナガキクイムシの生息場所を増やすことになる。ナラ類を高齢化したまま放置すると、ナラ枯れの発生が増加し、里山林はさらに変容するであろう。では、老齢ナラを増やさないような薪炭林施業を行うのか、またそれが可能であるのか、今後いろいろな方向から議論が必要である。



図一 4 被害木の樹齢と直径



図一 5 近畿の広葉樹林の林齢別面積

ナラはどのように枯れてゆくのか

高畑 義啓 (生物被害研究グループ)

1. ナラ類の集団枯死とはなにか

現在日本各地で問題になっているナラ類の集団枯死とは、カシノナガキクイムシ *Platypus quercivorus* (Murayama) (以下、カシナガ) によって媒介される、糸状菌 *Raffaelea quercivora* Kubono et Shin. Ito によるナラ類樹木の伝染病である。

これまでに山形、福島、新潟、富山、石川、福井、岐阜、長野、滋賀、三重、京都、兵庫、奈良、和歌山、鳥取、島根、高知、宮崎、鹿児島県の19府県で発生が報告されている (ただし高知県では1950年代より後の報告はない)。カシナガによる樹木の被害は1930年代から報告されているが、1990年頃より前の被害は散発的で、地理的にも限定されていた。しかし1990年頃より後の被害はそれまでとはかなり様相が異なっている。とりわけ山形県から京都府にかけての地域で被害が終息せず被害地の拡大が続き、大きな問題となっている。また、福島県や長野県のように最近になって被害が発生した県もあり、被害地域は今後も拡大を続ける恐れが強い。なお、紀伊半島の3県および九州の被害については、枯死が多くないこともあって、現在ではあまり重要な問題とは受け止められていないようである。

被害を受けるのは主にナラ類やシイ・カシ類で、分類学的にはブナ属 *Fagus* を除くブナ科 *Fagaceae* の樹種ということになる。とりわけミズナラ *Quercus crispula* の被害が著しく、コナラ *Q. serrata*、マテバシイ *Lithocarpus edulis* でも集団的な枯死が見られる。ほかに、落葉性の樹種ではクスギ *Q. acutissima*、アベマキ *Q. variabilis*、カシワ *Q. dentata*、クリ *Castanea crenata* で、常緑性の樹種ではウバメガシ *Q. phylliraeoides*、イチイガシ *Q. gilva*、アカガシ *Q. acuta*、アラカシ *Q. glauca*、ウラジロガシ *Q. salicina*、スタジイ *Castanopsis sieboldii*、ツブラジイ *C. cuspidata* で枯死が報告されている。

2. 糸状菌 *Raffaelea quercivora* とナラ類樹木の枯死

R. quercivora は枯死した樹木の組織およびカシナガの虫体から高い頻度で分離される糸状菌である (図1)。本稿では便宜的にこれを「ナラ菌」と呼ぶことにする。*Raffaelea* 属菌はナラ菌以外に11種が記載されているが、樹木を枯らすことが明らかになっているのはナラ菌だけである。また本属菌は全て養菌性キクイムシの虫体や、それらが穿孔した樹木の組織から分離されており、養菌性キクイムシと関係の深いグループである。

ナラ菌を健康なナラ類樹木の苗木に接種したところ苗木に枯死が生じたが、滅菌した培地のみを接種した場合には枯死は生じなかった (表1)。枯死した苗で観察された急激な葉の萎凋は、ナラ類の集団枯死で観察されるものと同様であった。幹の断面の観察や幹への色素水の注入結果から、人工的にナラ菌に感染させた樹木の幹内部では変色と水分通導阻害が生じていたことが確認された。また、接種苗の水分状態をシュートの水ポテンシャルを測定して評価した結果でも、幹に通導阻害が生じていたことが示唆されている。さらに、ナラ菌の接種後に、枯死した樹木からはナラ菌が再分離された。これらの結果は、ナラ菌がナラ類樹木の病原菌であることを示している。同様な結果を複数の研究者が報告しており、ナラ菌はナラ類樹木の病原菌であると言える。

以上の点に加えて、ナラ菌がカシナガの虫体からも分離されること、カシナガの接種によってナラ類樹木の枯死が引き起こされることも明らかにされている。こうしたことから、冒頭に述べたように、ナラ類の集団枯死とは、ナラ菌による伝染病であり、その媒介昆虫がカシナガであると考えられている。

なお、カシナガの虫体や穿孔を受けた樹木の組織からは、ナラ菌以外の糸状菌や酵母類も分離されている。とくに酵母類については、カシナガの餌としてナラ菌よりも重要であると示唆した研究もある。しかしナラ菌も含めた個々の菌類がカシナガとどのような関係を持っているのか、またこれらの菌類相互の関係については、まだ充分には明らかになっていない。



図-1 ナラ菌 (バーは50μm)

表1 ナラ菌を接種したミズナラおよびコナラの枯死本数

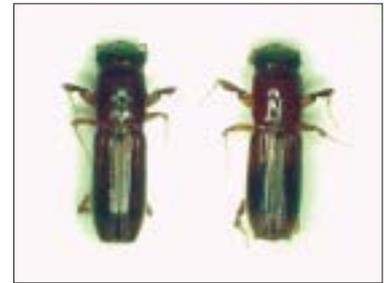
処理	総数	枯死本数	枯死率%
ミズナラ			
ナラ菌接種	25	16	64
滅菌培地接種	5	0	0
コナラ			
ナラ菌接種	25	12	48
滅菌培地接種	5	0	0

被害を広げるカシノナガキクイムシ

衣浦 晴生（生物被害研究グループ）

1. ナラ類集団枯死とカシノナガキクイムシ

これまでの研究によって、カシノナガキクイムシ（カシナガ）がナラ菌を媒介してナラ類樹木に集中加害をすることによって、集団枯死が発生していることが明らかになっている。しかしこの原因が明らかになるまでには、枯死原因として「ナラタケ説」や「酸性雨説」など様々な説が提唱されていた。1990年代後半、枯死木から優占的に分離される菌類（後に*Raffaelea quercivora*と同定）の接種試験によって、集団枯死がこの菌による病気であることが判明した。その後、カシナガの生育段階ごとの菌類の分離、およびカシナガ自身の生立木への接種による枯死の再現によって、カシナガがこの菌の媒介者であることが完全に証明されたのである。



メス オス

2. カシナガの生活史

a. 分布、形態：本種の学名は *Platypus quercivorus* (Murayama) で、日本、台湾、インド、ジャワ、ニューギニア等の東南アジアに広く分布している。雄が初めに穿入し孔道を創設する一夫一妻性の習性を持っている。成虫の形態は、雄の体長が4.5mm前後、雌が4.7mm前後と若干雌が大きく、色は光沢のある茶～暗褐色で、細長い円筒形をしている。雌の前胸背の中央線周辺に円孔を5～10個程度そなえており、これがMycangia（胞子貯蔵器官）と考えられ、アンブロシヤ菌と総称される共生菌を運搬している。幼虫は白色からクリーム色で口器は褐色に色づいており、蛹は白色で前胸背の模様で蛹後期には雌雄の判断ができるようになる。

b. 分散飛翔：新成虫の分散飛翔の開始時期は地域・年によって変動するが、およそ6月上～下旬に始まる。最盛期は一般に7月から8月の間にあるが、10月すぎても発生は終わらず脱出はかなり長期にわたる。ただし年度によっては明確な発生のピークを持たないこともあり、これらの違いは気候や地域など大きな環境の相違に加え、単木の立地条件によって同一林分内でも起きる。飛翔時間帯は、一般に夜明け後から約2時間までの間に分散飛翔を行うが、温度や日照にも強く影響を受ける。

c. 穿入：雄成虫は育った孔道から飛び立ち、新たな穿入木を見つけて粉状で褐色の木屑を排出し穿入する。この際、集合フェロモンを放出し集中加害（マスアタック）の原因になると考えられる。また小径木よりも大径木を好み、単木的にも樹幹上部よりも地際の太い部分に集中して穿入する。

d. 交尾・産卵：雄が穿入している孔道に雌が飛来すると、雄は一旦外に出て雌を自分の掘った孔道に導く。このとき、左翅鞘と腹部第7背板との摩擦音が、雌雄間のコミュニケーションに関係している。穿入孔で交尾後、再び雌雄とも孔道に入り、辺材部を掘り進む。孔道は水平方向または垂直に数回分岐する。孔道型成中雌成虫は、Mycangiaに入れて持ち込んだ共生菌を孔道内壁に接種し、続いて産卵を行う。孵化した幼虫は、この孔道で繁殖した共生菌を摂食して生育し、雌成虫自身もこの共生菌を摂食して産卵を続けていく。

e. 幼虫・蛹・新成虫：幼虫は短期間で終齢幼虫（5齢）になり、その後垂直方向に幼虫室（個室）を形成する。幼虫室内で羽化した新成虫は、翌年の6～9月に親成虫が掘った孔道を逆戻りして脱出する。一部の個体は、終齢幼虫で越冬するが、秋までに羽化して分散飛翔を行うか、もしくは成虫越冬する場合もある。そのため部分2化と考えられる。

f. 繁殖：正確な産卵数の把握は困難であるが、数百頭以上の次世代が発生する孔道があることから、非常に高い繁殖能力を持つと考えられる。新成虫の繁殖成功率（次世代脱出頭数）は、穿入する樹種、直径、過去の穿入歴（前年までに既に穿入を受けているか）などが問題となる。特に穿入した樹木の生死に影響を受け、樹木が生きている場合は繁殖成功率は非常に低くなるが、穿入した木が枯死すると多くの次世代が発生する。性比はほぼ1：1である。

3. カシナガ防除技術

ナラ類集団枯死の問題点としては、林地保全、景観、公益的機能、経済面などが挙げられるが、現在、集団枯死を終息させるような根本的な防除技術は開発されていない。枯死木一本毎を扱う単木的な処理方法については、薬剤の注入、接着剤の塗布、ビニールシートの巻き付けなど徐々に開発されている。しかし、急傾斜地でも安全に実施でき経済的負担の少ない防除技術の早急な開発と普及が求められている。

そこで近年我々の研究グループで明らかにされた、カシナガ集合フェロモンを利用した、新しい防除方法の開発が期待されておりプロジェクト研究が行われている。しかし現段階では誘引能力が低く、フェロモンを有効に利用する方法開発に向けて、さらなる研究の進展が要求されている状況である。

人が決める里山の行方

大住 克博（地域研究官）

1. 里山の林とは

農山村集落や農地の周囲に広がる里山林は、地域の人々の日常生活や農業のための資源として、そこから燃料や資材、肥料などが供給されてきた。そして、里山林自体も、資源利用に伴う伐採などの人為攪乱の強い影響下で更新し形成されてきた。つまり、植え付けから伐採まで人が全面的に管理する人工林と、基本的に人為によらない自然の過程によって成立し維持されてきた自然林との間の中間的な存在である。

里山林も、普通は天然更新により成立しているという点では、自然林と同じである。しかし自然林では、更新した樹木は大きく成長し、さらに植生遷移が進んで、長い時間を掛けてやがて極相と呼ばれる成熟した森林に変化していくのに対し、里山林では、薪炭利用の場合で15年～30年、柴利用の場合は数年～10年という短い周期で伐採が行われるため、樹木は大きく成長することなく、また植生遷移も極相に達することなく中断される。その結果、例えば関西地方の丘陵地帯では、その極相はシイ類やカシ類を中心とした照葉樹林であるにもかかわらず、常に里山林は、照葉樹よりも成長が早く先駆的な性格を持つコナラなどの落葉広葉樹が優占する低木林にとどまってきた。

しかし、このような里山林には、単に極相林が人の資源利用や収奪によって劣化したものとは言い切れない面もあった。一定の利用形態（攪乱様式）の持続が、里山林特有の植生を形成してきたのである。繰り返す伐採は、ナラ類など萌芽能力の高い樹種の優占を誘導してきた。また、里山林が利用されていた時代には、景観は常に伐採跡地と低い樹高の若齢林により構成され、柴や落葉の利用ともあいまって明るい林内環境をもった森林が維持されてきたが、そこには、そのような穏やかな環境を好む多様な低木や草本、昆虫や鳥類が息づいてきたのである。

2. 資源利用の消滅で変容する里山林

1950年代から60年代以降、それまで長く続けられてきた伝統的な里山林利用は急激に消滅していった。経済発展に伴い農山村の生活様式は大きく変化し、エネルギー革命、つまり化石燃料やそれを元にした電力の利用が進み、薪炭は利用されなくなっていった。また柴など、農業における緑肥の利用は、化学肥料の導入により既に戦前から衰退しつつあった。里山林は伐採されずに放置されるようになり、里山林は成長して高齢化し、また遷移も進行していった。

この過程で見られた現象をいくつか挙げてみよう。最も顕著なのは、昔は低林であった里山林の高林化である。また、林縁におけるクズなどツル類の繁茂や、ネザサや常緑樹の林床への進入もめざましい。管理されず暗くなった林内では、ナラ類の種子更新は望めず、さりとて萌芽更新も、高齢化し大径化したコナラでは難しくなりつつある。また、近年激害を起こしているマツノザイセンチュウ病やナラ類の集団枯損のように、森林の健全性の低下も強く懸念される。つまり現在の里山林は、もはや昔の人が資源利用を行っていた時代の里山林とは異なった状態になってしまっているのである。

3. 変容してしまった里山林をどう取り扱うか？

このように変化してしまった里山林を、今後どのように扱っていけばよいのであろうか。考えられるシナリオは、イ) 放置する、ロ) 高林化しつつ林内植生を刈り払う、ハ) 伐採し低林管理を行う、の三つであろう。以下、それぞれの長所、短所を考えてみよう。

イ) 今後、里山林を管理していく場合もっとも難しい問題は、管理、特に更新のための伐採を行う労力や費用を誰が負担するかということであり、これが障害となって結局放置される場合が多いだろう。関西の低地では、放置された里山林は成長して高林化するとともに、常緑広葉樹低木を中心とした下層植生が密に繁茂するようになる。遷移の進行と共に、やがて新たな安定が生まれるというという期待もあるが、長年の人為影響下で自然林とは種組成が大きく変化してしまっている状態から出発して、将来のどのような林相になっていくかは予測しがたい。また、里山林の環境に依存した生物相の衰退、萌芽更新能力の低下に加えて、放置され大径木化したナラ類は、カシノナガキクイムシの繁殖に好

適であるため、ナラの集団枯損をさらに誘導する可能性も指摘されている。

ロ) 高林化しつつ林内植生を刈り払うという取り扱いは、作業が比較的軽く実行が容易なため、管理経費を抑えつつ、かつ林内の光環境を改善することで、里山の生物相を当面の間保全しておくことを目指したものである。この選択肢は近年、ボランティア活動などで広く実行され、また成果を上げつつある。その一方で、長期的な管理を考えた場合には、放置の場合と同様に、萌芽更新の可能性の低下やナラの集団枯損を誘導するといったリスクも残されている。

ハ) これらに対し、従来の低林管理を持続する選択肢は、生物相の保全やナラの集団枯損の予防という点で有利であろう。しかし、萌芽更新や下種更新を目指して積極的に伐採を行うことになるので、管理のための負担は大きくなる。

このように、今後どのように里山林を管理していくかという問題は、まだまだ手探りの状態である。しかし、放置のみでは、里山林を保全することは難しい。常に変化し続けていく里山林を健全に維持していくためには、更新過程の確保や、さまざまな被害の防除などに必要な管理を、社会が支えて行く方法を見出す必要がある。