菌類とキクイムシの関係

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者名	升屋,勇人 山岡,裕一
発行元	日本森林学会
巻/号	91巻6号
掲載ページ	p. 433-445
発行年月	2009年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

日林誌（2009）91: 433-445

総　説

特集「キクイムシとその関連微生物
—森林がはぐくんだ見えざる生物多様性—」

菌類とキクイムシの関係

升屋勇人[*,1]・山岡裕一[2]

菌類が関連していないキクイムシは存在しない。キクイムシ関連菌の中には子嚢菌類や担子菌類といった非常に多様な菌類が含まれる。その中で経済的，生態的重要性からオフィオストマキン科，クワイカビ科の菌類に関する研究が進んできた。アンブロシア菌は養菌性キクイムシと絶対的共生関係にあるが，系統的に異系のグループであることが近年になって判明してきた。またオフィオストマキン科，クワイカビ科にそれぞれ近縁であることも明らかになってきた。両科は樹皮下穿孔性キクイムシの主要な随伴菌としても知られ，直接的，間接的にさまざまな共生関係を樹皮下キクイムシと結んでいる。キクイムシは進化の過程で養菌性を複数回進化させてきたが，菌類は自身の系統とは無関係にキクイムシと共生関係を結んできたと考えられる。そして結果的に，キクイムシ随伴菌はキクイムシの主要栄養源として機能する絶対的共生関係から，宿主樹木に対する病原力をもってキクイムシの繁殖戦略に貢献する共生関係まで，非常にさまざまな関係を結ぶことになったと考えられる。
キーワード：オフィオストマキン科，クワイカビ科，アンブロシア菌，相互作用，形態的収斂

Hayato Masuya[*,1] and Yuichi Yamaoka[2] (2009) The Relationships between Fungi and Scolytid and Platypodid Beetles. J. Jpn. For. Soc. 91: 433-445. Scolytid and platypodid beetles are associated with fungi, including fungal species that belong to Ascomycota and Basidiomycota. Among the beetle-associated fungi, Ophiostomataceae and Ceratocystidiaceae are well studied because of their economic and ecological importance. In particular, the ambrosia fungi, which are mutualistic associates of ambrosia beetles, have been found to be phylogenetically heterogeneous and related to Ophiostomataceae or Ceratocystidiaceae. Several species in both the families are known to be close associates of bark beetles. Ambrosia beetle habits have evolved several times in the phylogeny of Scolytinae and Platypodinae, while their associated ambrosia fungi are thought to have evolved from many phylogenetically unrelated taxa. Consequently, diverse relationships from facultative to obligate mutualism have been developed between the beetles and the fungi.
Key words: Ophiostomataceae, Ceratocystidiaceae, ambrosia fungi, interaction, morphological convergence

I. はじめに

キクイムシ類（Scolytinae），ナガキクイムシ類（Platypodinae）などのキクイムシが樹木に穿孔した部位では，必ず菌類が繁殖している。このことは古くから知られており，おそらくSchmidberger（1836）が初めて記載，報告したと思われる。彼はキクイムシ幼虫が白く輝く物質を摂食していることを観察しており，その物質を“アンブロシア（ambrosia）：ギリシア神話に登場する神々の食べ物”と名付けた。ただし当時は，アンブロシアは樹液，もしくは昆虫の出す泡であると思われていた。このアンブロシアが菌類であることを初めて報告したのは，Hartig（1844）である。彼は*Xyleborus dispar* Fabr.の孔道で白く輝くアンブロシアは菌であることを明らかにし，そのアンブロシアを*Monilia candida* Persと同定した。その後，Hartig（1878）は木材の変色菌とキクイムシとの関係を見出し，両者には相関関係があることを示唆した。以降20世紀に入るまで，キクイムシと菌類の関係に関する重要な知見は蓄積されることはなかったが，20世紀に入りNeger（1908, 1911）の養菌性キクイムシとアンブロシア菌に関する研究，およびVon Schrenk（1903），Münch（1907，1908）の青変菌と樹皮下穿孔性キクイムシに関する研究から，キクイムシと菌類の間には非常に強い結びつきがあることが明確に示され，以後，現在に至るまでに非常に多くのキクイムシと菌類との関係に関する非常に多くの研究が行われるようになった。しかしながら，キクイムシ関連菌に関する研究は，キクイムシに関する研究に比べると，概して少ない。このことは，キクイムシの既知種数が約8,000種であるのに比べて，関連菌の既知種数が300種にも満たないことからもわかる。ただし，研究が少ないからといって，菌類の種数が少ないわけでもなく，キクイムシにとって菌類が重要ではないわけでもない。実際に毎年のようにキクイムシ関連菌の新種が記載報告されているが，まだ多くの未記載種が存在すると考えられている。また，キクイムシと菌類の間には非常に複雑な相互作用が成立しており，そこで菌類がキクイムシの生活史に非常に重要な役割を果たしていることは，さまざまな総説（たとえばHarrington, 2005）でも述べられているとおりである。

* 連絡先著者（Corresponding author）E-mail：massw@ffpri.affrc.go.jp
[1] 独立行政法人森林総合研究所森林微生物研究領域　〒305-8687　つくば市松の里1（Forest Microbiology, Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan）
[2] 筑波大学大学院生命環境科学研究科　〒305-8577　つくば市天王台1-1-1（Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1 Tennodai, Tsukuba 305-8577, Japan）
（2009年3月13日受付；2009年10月7日受理）

多くの菌類はキクイムシの体表，体内に随伴され，樹木から樹木へと伝播し，キクイムシに分散を依存して生活している。その中で，ある種の菌類は幼虫の栄養源としてキクイムシの生存に重要な役割を果たしている（Whitney, 1982）。一方でキクイムシの生存には直接的には寄与しないが，樹木に対して病原性を有し，間接的にキクイムシの増殖に寄与すると考えられている菌類もいる（Harrington, 2005）。つまり，さまざまなレベルでキクイムシと菌類には相互作用が成立しており，また，その関係はキクイムシのグループの分化とともに複雑になっている。こうした複雑な相互作用系の中で，菌類は特にキクイムシの食性に大きく影響すると考えられており，キクイムシそのものの進化に大きく寄与するとともに，種分化，共生関係を確立してきたと考えられる。本稿では，キクイムシに関連する菌類について，多様性と系統関係について紹介する。また，キクイムシとの共進化プロセスについて議論することで，キクイムシをめぐる菌類の多様性を概観しようと思う。

II. キクイムシに関係する菌類

キクイムシに関係している菌類は，系統的に多岐にわたる異系のグループからなり，種数も膨大である。分類群で大きく分けるとオフィオストマ目（Ophiostomatales），ミクロアスカス目（Microascales），ボタンタケ目（Hypocreales），サッカロマイセス目（Saccharomycetales）などの子嚢菌や多孔菌目（Polyporales）などの担子菌，時にはケカビ目（Mucorales）といった接合菌も検出されることもある。これらを便宜的に生態群に分けると，キクイムシ絶対共生菌，樹木寄生菌，木材腐朽菌，昆虫寄生菌，菌寄生菌等に分けられなくもないが，複数の生態的機能を有する種類も多くあり単純ではない。ただし，その中で経済的重要性，キクイムシへの影響から，オフィオストマキン科（Ophiostomataceae），クワイカビ科（Ceratocystidaceace）菌類がキクイムシ関連菌として特によく研究されている。キクイムシ関連菌の多くは体表により随伴されるが，後述するように菌嚢（マイカンギア）と呼ばれる特殊器官により随伴されるものや，腸管内に入って運ばれるものもある。

1. オフィオストマキン科

子嚢菌類オフィオストマ目の1グループであり，本グループは木材を変色させることから，経済的に重要視されている（Seifert, 1993）。特に有名なのは世界的な樹木病害の一つ，ニレ類立枯病の病原菌，*Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. と *O. novo-ulmi* Brasier である。本科菌類は，黒色，球形の子嚢殻とそれから長く伸びる頚部を有し，その先端に粘着性の子嚢胞子を蓄積するという形態的特徴を有する（図-1）。主要な属として *Ophiostoma*, *Grosmannia*, *Ceratocystiopsis* が含まれる。これらはおもに子嚢胞子の形態，無性世代の形態で識別される（Zipfil *et al.*, 2006）。最近まで *Ceratocystiopsis*, *Grosmannia* 属菌は *Ophiostoma* 属に含まれていたが，鎌形の子嚢胞子を有するグループが *Ceratocystiopsis* 属に分けられ，また亜球形～帽子型の子嚢胞子と *Leptographium* 型の無性世代を有するグループが *Grosmannia* 属に分けられた（Zipfil *et al.*, 2006）。この分類は分子系統解析でも裏づけられている。*Ophiostoma* 属の無性世代には *Pesotum*（図-2A），*Hyalorhinocladiella*, *Sporothrix*（図-2C）属がある。多くが樹皮下穿孔性キクイムシにより随伴される。また後述するが，養菌性キクイムシの随伴菌として知られる *Raffaelea* 属菌や一部の *Ambrosiella* 属菌も本グループに所属する。

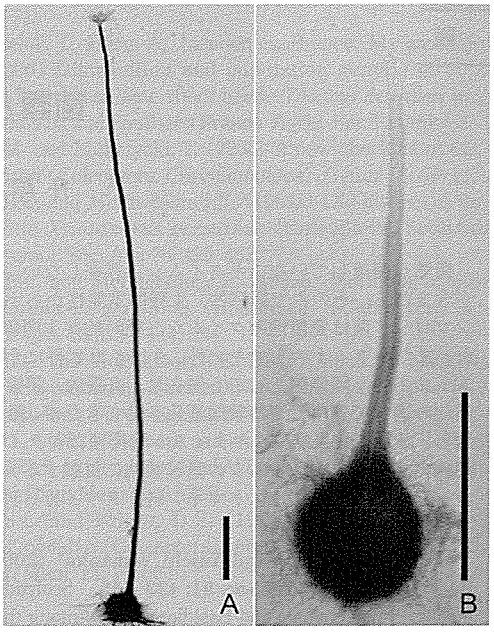

図-1. オフィオストマ様菌類の子嚢殻

A, *Ophiostoma* の子嚢殻；B, *Ceratocystis* の子嚢殻。スケールバー＝500 μm。

2. クワイカビ科

子嚢菌のうちミクロアスクス目の中で植物寄生菌を含む経済的に重要なグループであり，*Ceratocystis*, *Gondwanamyces* 属を含む。サツマイモやイチジクの病原菌として知られる種類が含まれている。有性世代の形態は *Ophiostoma* 属と類似しており（図-1），過去混乱した時期があった。シクロヘキサミド耐性がない点，無性世代が内生出芽型の分生子を形成する点で，*Ophiostoma* 属とは区別でき，系統的にも大きく離れている。*Ceratocystis* 属の無性世代は過去 *Chalara* 属として扱われていたが，*Chalara* 属の基準種はチャワンタケ類の無性世代であることから，現在では *Thielaviopsis* 属（図-2D, E）として扱われている（Paulin-Mahady *et al.*, 2002）。*Gondwanamyces* 属は南アフリカとコスタリカでのみ報告があるグループである（Marais *et al.*, 1998, Kolařík and Hulcr, 2009）。樹皮下穿孔性キクイムシにより随伴される種類がいくつか知られているが，むしろケシキスイ（Nitidulidae）などの節足動物による随伴が知られている（Hind, 1972）。また，後ほど述べるが，系統解析の結果，本グループにはいいくつかの養菌性キクイムシの共生菌である *Ambrosiella* 属の基準種が含まれている（Casser and Blackwell, 1996）。

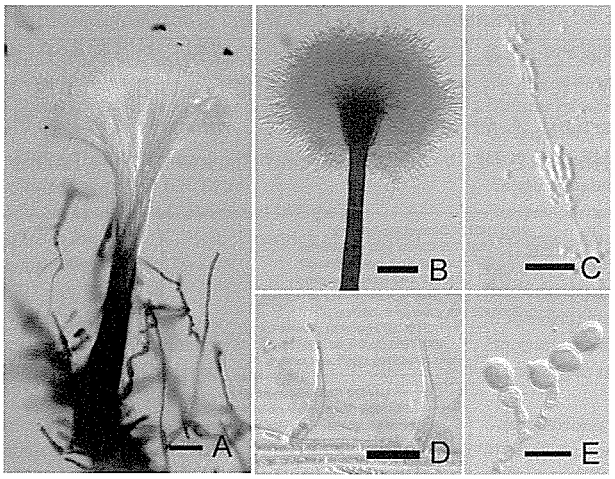

図-2. オフィオストマ様菌類の無性世代

A, *Pesotum* の分生子柄束；B, *Leptographium* の分生子柄；C, *Sporothrix* の分生子柄；D, *Thielaviopsis* の分生子柄；E, *Thielaviopsis* の厚膜胞子。スケールバーA, B, E, D＝10μm, C＝15μm。

オフィオストマキン科の *Ceratocystiopsis*, *Grosmannia*, *Ophiostoma* 属菌やクワイカビ科の *Ceratocystis* 属菌をまとめて呼ぶ際に，材が灰青色～黒青色に変色する，いわゆる青変（blue-stain）を引き起こす菌類が含まれるため，青変菌（blue-stain fungi）と呼ばれることもある。しかし，この菌群のすべてが青変を引き起こすわけではないので適切ではない。同一の科に属すると考えられていた時代には，オフィオストマキン科菌類と呼ばれていたが，現在では分子系統学的解析も進み，別の科に属する菌群を含むことが明らかになりこの呼び方もできない。曖昧な表現ではあるが，今までの歴史的背景もあり“オフィオストマ様菌類（Ophiostomatoid fungi）”という表現が使われることもある。

3. 多孔菌類

担子菌の中で重要な木材腐朽菌の一群であるが，一部でキクイムシと関係している種類が報告されている。日本ではまだ研究は進んでいないが，北米の *Dendroctonus* 属のキクイムシを中心に *Entomocorticium* 属の担子菌類が蛹室周辺でしばしば分離される。これらはキクイムシ幼虫にとって重要な栄養素になっているという説がある（Harrington, 2005）。また *Pheloginea* 属菌も *Dendroctonus ponderosae* Hopkins の共生菌として重要な役割を果たしているという報告もある（Hsiau and Harrington, 2003）。その他，キクイムシと関係を有すると考えられる担子菌類として，*Gloeocystidium ipidophilum* Siemaszko や *Cryptoporus volvatus* (Peck) Shear が挙げられる。*Gloeocystidium ipidophilum* は，ポーランドでタイリクヤツバキクイムシから分離され，新種記載された（Siemaszko, 1939）。しかし，その後報告がほとんどなく，キクイムシとの関係も明らかにされていない。これに類似する菌が日本でヤツバキクイムシやカラマツヤツバキクイムシから分離されており（山岡未発表データ），今後調査，研究が必要であると考える。*Cryptoporus volvatus*（ヒトクチタケ）は，北アメリカで，*Dendroctonus* 属やその他の樹皮下キクイムシの孔道から分離されているが，実際に伝搬しているのは樹皮下キクイムシではなくその捕食者である昆虫が伝搬しているようだ（Borden and McClaren, 1970）。国内でもアカマツで普通にみられるキノコであるが，キクイムシとの関連性は研究されていない。ただし，他のキノコ食昆虫やその捕食者とヒトクチタケの胞子分散との関係に関する研究が進んでいる（Setsuda, 1995）。キクイムシ関連担子菌類は潜在的に重要でありながら不明な点がいくつもあり，今後の研究が望まれる。

4. その他の菌類

樹皮下穿孔性キクイムシ，養菌性キクイムシを問わず非常に多様な酵母類がキクイムシ類から報告されている。しかし，それらの多様性，役割について詳細な調査は非常に少ない。一般に養菌性キクイムシからは高頻度に酵母類が分離され，種特異的に分離される酵母も報告されている（Van der Walt, 1972）。また，後述するが *Fusarium* 属菌もキクイムシから頻繁に分離される。このグループは基本的に植物寄生菌を多く含んでいるが，樹木寄生菌としての報告は多くない。ただし，樹皮下穿孔性，養菌性キクイムシそれぞれで分離報告があり（Barson, 1976; Baker and Norris, 1968），その影響について明らかにする必要がある。また，日本ではまだ報告がないが，ヨーロッパ，北米では *Geosmithia* 属菌が頻繁に樹皮下穿孔性キクイムシから分離されており，分布と系統に関する研究が進んでいる（Kolařík *et al.*, 2008）。

III. 養菌性キクイムシと菌類の関係

1. アンブロシア菌の形態

前出のとおり，養菌性キクイムシ（アンブロシアキクイムシ：ambrosia beetle）と密接な関係をもつ菌類をアンブロシア菌（ambrosia fungi）という。*Xyleborus dispar* Fabr. のアンブロシア菌として初めて同定された種類は *Monilia candida* Pers であるが，*Monilia* 属は本来キンカクキン科（Sclerotiniaceae）の無性世代として知られ，形態のみで規定された属であり，実際の種類はアンブロシア菌とは無関係である。現在 *X. dispar* のアンブロシア菌は *Ambrosiella hartigi* として扱われている（Batra, 1967）。*Monilia* と同定されたのは，多くのアンブロシア菌に共通した形態，いわゆるモニリオイドチェーン（Monilioid chain）と呼ばれる，球状の細胞が数珠状に連なった構造（図-3）が原因である。この形態に基づいて記載，同定された種類が多く，このことで分類学的混乱が生じてきた。一見同じモニリオイドチェーンにみえても，その構造がどのように形成されたか，もしくはその由来によって，全く異なる器官を同じ構造とみなしている可能性がある。たとえば *Ambrosiella* 属におけるモニリオイドチェーンは，基準属 *Ambrosiella xylebori* をみてみると，数珠状に連鎖した球形の細胞の先端に内生出芽型（フィアロ型）の分生子が生産される場合とそうでない場合があるが，*Raffaelea* 属の場合，菌糸体を構成す

る各細胞が球形～亜球形に膨らんだ状態で数珠状に連なったものがモニリオイドチェーンであり，それとは別に，楕円形～釣鐘型の分生子が形成される。アンブロシア菌のうち真正酵母のグループでモニリオイドチェーンを形成する場合は出芽細胞が数珠状に連なった状態である。

2. アンブロシア菌の種類

アンブロシア菌には主要アンブロシア菌である *Ambrosiella*, *Raffaelea* 属菌の他，酵母類なども多く含まれており，系統的に非常にさまざまである。

***Ambrosiella* 属菌**：アンブロシア菌の中で *Ambrosiella* 属菌は今までに11種類が記載，報告されている（表-1）。基準種は *A. xylebori* Brader であるが，属の設立は von Arx and Hennebert (1965) が行い，Batra (1967) が属の定義を改変した。さらに近年 Gebhardt and Oberwinkler (2005) により，分生子形成様式が示され，系統解析の結果から，その正確な分類学的位置づけが明らかになった。*Ambrosiella* 属の基準種，*A. xylebori* はミクロアスカス目，クワイカビ科に属し，系統的には *Ceratocystis* 属に近縁である。分生子形成様式は内生出芽型で，*Ceratocystis* 属のアナモルフ *Thielaviopsis* 属のフィアロ型アナモルフとの相同性が認められる。また，*Thielaviopsis* の連鎖した厚膜胞子（図-2E）もモニリオイドチェーンに類似している。その他，*A. hartigii*, *A. ferruginea* も系統的に *Ceratocystis* 属菌との類縁関係が示されている（Casser and Blackwell, 1996; Rollins *et*

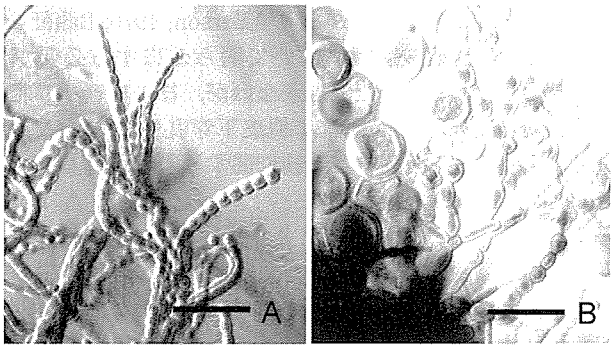

図-3. アンブロシア菌のモニリオイドチェーン

A, *Raffaelea* sp. のモニリオイドチェーン；B, *Ambrosiella* sp. のモニリオイドチェーン。

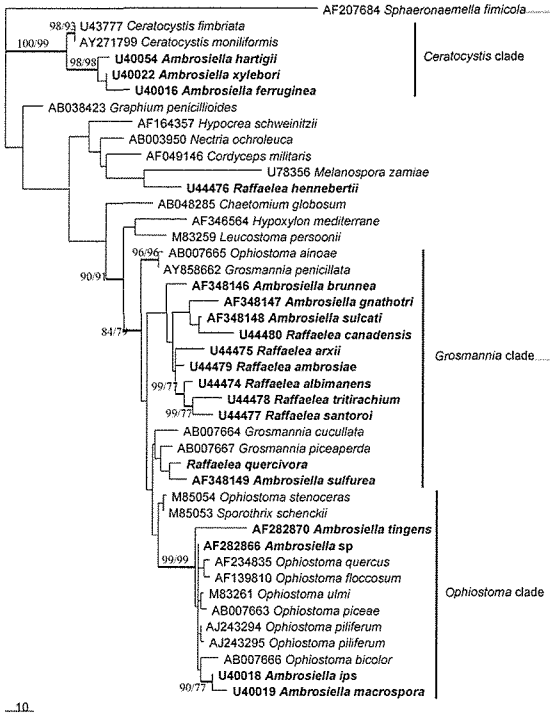

図-4. オフィオストマキン科とセラトシスティス科を中心とした子嚢菌類の系統樹

18S リボゾーム DNA の部分塩基配列（902 塩基）に基づく最節約法による 56 個の系統樹の一つ。PAUP4.0b10 により算出。全サイト数は 902，節約法情報サイト数は 129，可変サイト数は 312。分枝交換アルゴリズムは TBR 検索を使用。MAXTREE は 1,000。樹長は 569，全体一致指数（CI）は 0.6555，全体保持指数（RI）は 0.7559。75%以上のブートストラップ値を太枝近くに示してある（1,000 回反復）。

表-1. *Ambrosiella* 属菌と関連キクイムシ一覧

種名	関連キクイムシ	宿主樹木	引用文献
Ambrosiella beaveri Six, Z. W. De beer et W. D. Stone	*Xylosandrus multilatus*	*Vitus rotundifolia* 他複数	Kajimura and Hijii (1992), Six *et al.* (2009)
Ambrosiella brunnea Batra	*Monarthrum* spp.	*Acer* spp., *Quercus* spp.	Verrall (1943), Funk (1965), Batra (1967)
Ambrosiella ferruginea (Math.-Käärik) Batra	*Trypodendron* spp.	*Betula* sp., *Fagus sylvatica*,	Mathiesen-Käärik (1953), Batra (1967),
	Indocryphalus signatus	*Larix* spp., *Picea* spp., *Pinus* spp.,	Kuhnholz (2004),
		Populus sp., *Quercus* sp.	Gebhardt *et al.* (2005)
Ambrosiella gnathotrichi Batra	*Gnathotrichus retusus*	*Picea engelmannii*	Batra (1967), Gebhardt *et al.* (2005)
		Pinus ponderosa	
Ambrosiella hartigii Batra	*Xyleborus dispar*	*Malus sylvestris*	Hartig (1844), Batra (1967),
	Xylosandrus germanus		Kajimura and Hijii (1992),
			Gebhardt *et al.* (2005)
Ambrosiella ips (Leach, Orr et Chr.) Batra	*Ips* spp., *I. sexdentatus*	*Pinus* spp.	Leach *et al.* (1934), Batra (1967)
Ambrosiella macrospora (Francke-Grosm.) Batra	*Ips acuminatus*	*Pinus sylvestris*, *Pinus* spp.	Francke-Grosmann (1952), Batra (1967)
Ambrosiella sulcati Funk	*Gnathotrichus retusus*	*Pseudotsuga menziesii*	Funk (1970)
Ambrosiella sulphurea Batra	*Xyleborinus saxesenii*	*Populus* spp., *Quercus* spp.	Batra (1967), Gebhardt *et al.* (2005)
Ambrosiella tingens (Lagerb. et Melin) Batra	*Tomicus minor*	*Pinus* spp.	Fracke-Grosmann (1952)
	T. piniperda		Mathiesen-Käärik (1953)
	Ips sexdentatus		Batra (1967)
Ambrosiella xylebori Brader ex Arx et Hennebert	*Xylosandrus compactus*	*Coffea canephora*	Brader (1964)
	X. crassiusculus	*Acer rubrum*	von Arx and Hennebert (1965),
	Corthylus columbianus	*Ulmus* sp.	Batra (1967), Gebhardt *et al.* (2005)

表-2. *Raffaelea* 属菌と関連キクイムシ一覧

種名	関連キクイムシ	宿主樹木	引用文献
Raffaelea albimanens D.B. Scott et J.W. du Toit	*Platypus externedentatus*	*Ficus sycomorus*	Scott and du Toit (1970)
Raffaelea ambrosiae Arx et Hennebert	*Platypus cylindrus*	*Quercus* spp.	von Arx and Hennebert (1965)
	P. compositus, P. flavicollis		Batra (1967)
Raffaelea arxii D.B. Scott et J.W. du Toit	*Xyleborus torquatus*	*Cussonia umbellifera*	Scott and du Toit (1970)
Raffaelea canadensis L.R. Batra	*Platypus wilsoni*	*Pseudotsuga menziesii*	Batra (1967)
Raffaelea hennebertii D.B. Scott et J.W. du Toit	*Platypus externedentatus*	*Ficus sycomorus*	Scott and du Toit (1970)
Raffaelea lauricola T.C. Harr., Fraedrich et Aghayeva	*Xyleborus glabratus*	*Persea borbonia*	Harrington *et al.* (2008)
Raffaelea montetyi M. Morelet	*Platypus cylindrus*	*Quercus* spp.	Morlet (1998),
	Xyleborus dryographus		Gebhardt *et al.* (2004)
	X. monographus		
Raffaelea quercivora Kubono et Shin. Ito	*Platypus quercivorus*	*Quercus* spp.	Kubono and Ito (2002)
Raffaelea santoroi Guerrero	*Megaplatypus mutanus*	many	Guerrero (1966),
			Alfaro *et al.* (2007)
Raffaelea sulcati A. Funk	*Gonathotrichus sulcatus*	*Pseudotsuga menziesii*	Funk (1970)
Raffaelea tritirachium L.R. Batra	*Monarthrium mali*	*Quercus* spp.	Batra (1967)
Raffaelea variabilis B. Sutton	不明	*Lannea grandis*	Sutton (1975)
Raffaelea scolytodis M. Kolarik	*Scolytodes unipunctatus*	*Cecropia angustifolia*	Kolařik and Hulcr (2009)
Raffaelea barbata (Ellis et Everh.) D. Hawksw.	不明	*Usnea barbata*	Hawksworth (1979)

al., 2001)。一方，その他の *Ambrosiella* 属菌は，形態的にも系統的にも *Ambrosiella* 属菌とはいえず，今後別属として扱う必要があるだろう。特に *A. macrospora*, *A. tigens* といった樹皮下穿孔性キクイムシに随伴する *Ambrosiella* 属菌は，内生出芽型の分生子を有しておらず，系統的にも *Ceratocystis* 属よりも *Ophiostoma* 属に近い（図-4）。

***Raffaelea* 属菌**：*Raffaelea* 属菌は現在までに 14 種が記載・報告されている（表-2）。*Raffaelea* 属は von Arx and Hennebert (1965) が *Platypus cylindricus* Fab. の主要アンブロシア菌，*R. ambrosiae* v. Arx and Hennebert を基準種として記載された属であり，*Ambrosiella* 属菌同様，Batra (1967) により定義を改変された。さらに近年 Harrington *et al.* (2008) は，最近の分生子形成様式の観察に基づいて属の定義を拡張し，最近記載された *Dryadomyces* 属を *Raffaelea* 属に含めた。Harrington *et al.* (2008) の定義によれば *Raffaelea* 属菌のおもな特徴は分生子形成様式がアネロ型，シンポジオ型であり，スポロドキアを形成する。また，属の定義に養菌性キクイムシと関係している点を盛り込み，形態的に非常に類似する *Hyalorhinocladiella* 属菌と区別している。*Raffaelea* 属菌の中には病原力を有するものもあり，日本ではカシノナガキクイムシと *R. quercivora* によるミズナラの集団枯損が問題となっている。北米では *Xyleborus glabratus* が随伴する *R. lauricola* がアボガド等クスノキ科樹木の枯死に重要な役割を果たしている (Fraedrich *et al.*, 2008; Harrington *et al.*, 2008)。

酵母類：*Endomycopsis*, *Ambrosiozyma*, *Botryoascus*, *Pichia*, *Hormoascus*, *Kluyveromtces* 属といった酵母類（おもにサッカロマイセス目）がアンブロシア菌として報告されている。これらは潜在的にキクイムシにとって重要な栄養源である可能性があるにも関わらず，同定に手間がかかることから，*Ambrosiella* 属や *Raffaelea* 属に比べて研究が少なく，その機能面は十分には調査されていない。最近，カシノナガキクイムシに随伴する酵母類が精力的に調査されており (Endoh *et al.*, 2008)，その種多様性，キクイムシとの相互作用等について今後成果が期待される。

その他のアンブロシア菌：未だ十分には調査されていないアンブロシア菌のグループとして *Fusarium* 属菌がある。*Xyleborus fornictus* のアンブロシア菌として記載された *Monacrosporium ambrosium* Gadd and Loos は現在 *Fusarium ambrosium* (Gadd and Loos) Agnihothr. and Nirenberg として扱われており，系統的には *Fusarium solani* complex に含まれている (O'Donnell, 2000)。他に *Xyleborus ferrugineus* (Baker and Norris, 1968) や *Xylosandrus compactus* (Ngoan *et al.*, 1976) のアンブロシア菌として *F. solani* の名前で報告されている *Fusarium* 属菌が存在するが，*Fusarium solani* は潜在的に 50 種以上の種を含んでいる分類学的に難しいグループであり，分子データがないと同一種かどうかを明らかにできない。Kok (1979) によれば，*Fusarium solani* は幼若ホルモンの前駆体であるエルゴステロールを多く含んでいることから，*X. ferrugineus* の生育に重要な役割を果たしているという。類似の関係は養菌性キクイムシではないが，コーヒーの実の害虫として知られる *Hypothenemus hampei* と *Fusarium solani* の間でも報告されている (Rojas *et al.*, 1999)。ただし，*Fusarium solani* が主要アンブロシア菌であるという報告は少ないため，キクイムシの生活史にどの程度重要なのかについては今後さらなる検討が必要かもしれない。*Fusarium* 属菌は作物の重要病害として知られているが，比較的頻繁にキクイムシから分離されることや，アンブロシア菌であることはあまり知られていない。一方で樹木病原菌としての潜在的な重要性も無視できないことから，さらに研究を進めていく必要がある。

3. 菌嚢（マイカンギア：mycangia）

養菌性キクイムシの最大の特徴は菌嚢（マイカンギア）と呼ばれる菌の胞子，菌糸の貯蔵・運搬器官を有することである。菌嚢の構造，位置はキクイムシの種類によってさまざまであり，単に毛孔に分泌腺がある構造から，より高度に発達したものまである (Beaver, 1989)。ナガキクイ

ムシ類（Platypodinae）の菌嚢は，前胸背板の毛孔が発達したもの，口腔内，脚部の付け根等に位置し，複数種のアンブロシア菌が検出される。キクイムシ類（Scolytinae）の場合は，前胸背板中央に高度に発達した菌嚢を有する *Scolytoplatypus* 属キクイムシや，菌嚢が前胸と腹部の間に大きく発達している *Xylosandrus* 属，また，胸部の両側にスリットがありそこから内部に大きく発達している菌嚢を有する *Indocryphalus* や *Tripodendron* 属，口腔内に菌嚢を有する *Xyleborus* 属キクイムシ等，非常にさまざまなタイプが存在する（Beaver, 1989）。そこに随伴されるアンブロシア菌は菌嚢に付随する特殊な腺細胞より分泌される物質のため，特定の種類の菌だけが増殖できるように制御されていると考えられているが（Francke-Grosmann, 1967），菌嚢の位置，構造，機能に関する詳細についてはまだ不明な点が多く，今後の課題であろう。

4. アンブロシア菌の生態的機能

アンブロシア菌の生態的機能は，おもに幼虫の栄養源としての機能であるが，Batra（1966）はキクイムシとの関係を考えた際，アンブロシア菌を二つのカテゴリに分けた。一つは Primary ambrosia fungi（主要アンブロシア菌：PAF），もう一つは Auxiliary ambrosia fungi（AAF）である。PAF の特徴としては，1）高い種特異性を有し，分布がキクイムシと一致する，2）穿孔直後からキクイムシ孔道に存在し，飛翔期，穿入期のキクイムシの菌嚢から分離される，3）キクイムシから優占的に分離され，幼虫の最大成長期中に孔道から分離される。一方，AAF は，1）キクイムシ種とは非特異的関係であり，2）幼虫の最大成長期が終わってから孔道で見いだされ，3）偶発的に幼虫孔，成虫より分離され，4）分布はキクイムシと一致せず，5）主要な栄養源とはならないが，幼虫の健全な成育に何らかの形で寄与している可能性が高い，という特徴がある。しかし，種特異性や分布，栄養源としての役割に関して不明な点も多く，PAF と AAF を明確に分けるのは難しい。

PAF の重要な特徴は，キクイムシとの種特異性の高さであり，1種のキクイムシからは1種と考えられているが，実際にはそうでない例も多い。*Ambrosiella hartgii* は *Xyleborus dispar*, *Xylosandrus germanus* の2種のキクイムシ，*A. xylebori* は *Xylosandrus compactus*, *X. crassiusculus*, *Corthylus columbianus* の3種から報告されている（Hartig, 1844; Von Arx and Hennebert, 1965; Batra, 1967; Kajimura and Hijii, 1992; Gebhardt *et al.*, 2005）。また，*Platypus externedentatus* からは *Raffaelea albimanens*, *R. hennebertii* の2種が報告されており（Scott and du Toit, 1970），また *Platypus cylindrus* からは *R. ambrosiae*, *R. montetyii* が報告されている（Batra, 1967; Gebhardt *et al.*, 2004）。逆に *R. ambrosiae* は *P. cylindrus* 以外に *P. flavicollis*, *P. compositus* から分離されている（Batra, 1967）。これは各種について詳細な同定が必要かもしれないが，キクイムシと共生菌の随伴パターンは1対多，多対1というように複雑になっているとも考えられる。実際に *R. montetyii* は本来 *Platypus cylindrus* の菌嚢から分離される PAF と考えられているが，*Xyleborus monographus*, *X. dryographus* のように系統的に異なるキクイムシの菌嚢からも検出されており，これは共生菌が置き換わる現象と考えられる（Gebhardt *et al.*, 2004）。さらに，キクイムシやその関連菌の同定が正確かどうかも含めて検証する必要はあるが，*Xylosandrus compactus* でみられるように，採集された国により PAF の種類が異なっていることがある（Ngoan *et al.*, 1976; Masuya, 2007）。

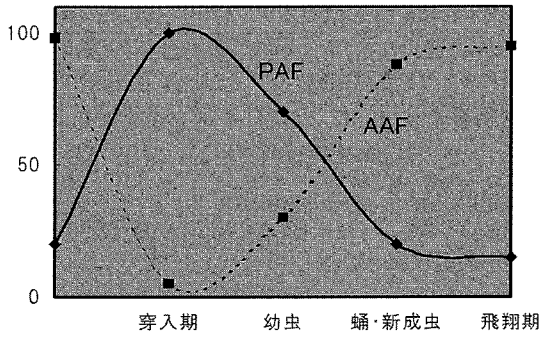

図-5. キクイムシ生育段階ごとの PAF と AAF の出現頻度の推移

PAF と AAF のキクイムシ孔道内における出現頻度の推移が，キクイムシ幼虫にとっての栄養源としての重要性と関連している。すなわち，PAF は幼虫の成育期に，孔道において高頻度に出現し，生育が進むとともに出現頻度は低下する。一方，AAF の場合は穿入期に非常に低頻度であり，飛翔期までに出現頻度は増加する（図-5）。このような傾向は *Xylosandrus* のように狭義の *Ambrosiella* 属菌（ミクロアスカス目に所属する）と共生している養菌性キクイムシにおいてみられる（Kajimura and Hijii, 1992）。一方，AAF の多くは体表に付着分散するため，分離パターンは樹皮下穿孔性キクイムシにおける体表の随伴菌のパターンに類似する（Kajimura and Hijii, 1992）。これは比較的菌嚢が発達しているグループでは容易にいえることであるが，口腔内や体表に簡単な菌嚢があるキクイムシの場合は，PAF と AAF の区別が難しいかもしれない。実際には養菌性キクイムシは PAF と AAF を含めた共生微生物複合体を摂食していると考えられている（Haanstad and Norris, 1985）。その中で栄養源として重要な種類とそうでない種類があると考えられるが，それを明らかにするためには，厳密な人工飼育試験等が必要であろう。

以上のことから，種特性や分布範囲，出現頻度等で PAF，AAF を厳密に規定することはできない。むしろ両者は継承性（inheritance）と栄養性（alibility）の二つで規定すべきであろう。継承性とは，菌嚢を介して次世代集団へと受け継がれること，栄養性とは，言い換えれば栄養源としての利用可能性である。PAF は常に次世代集団へと受け継がれ，栄養源としての利用可能性が高いものと規定できる。その際，継承性には菌嚢が重要な役割を果たし，非常に高い頻度で菌嚢に保持される。AAF は次世代集団に受け継がれない場合もあり，摂食はされるものの栄養源と

しての利用可能性は低いものと規定できる。比較的よく発達した菌嚢を有するキクイムシでは，菌嚢内にPAFが優占することから，容易にPAFであることを特定できるが，ナガキクイムシのように小孔タイプの菌嚢では，さまざまな菌類が検出されるためPAF, AAFの特定が難しい（升屋，未発表データ）。

IV. 樹皮下穿孔性キクイムシと菌類の関係

1. 樹皮下キクイムシと密接に関係する菌類

表-3に，糸状菌と密接な関係を結んでいる樹皮下キクイムシと関連する糸状菌の例を示した。これらのキクイムシの多くは，養菌性キクイムシのように菌嚢と呼ばれる特別な胞子貯蔵器官をもっている。キクイムシの種類によって菌嚢のある場所はさまざまで，前胸背前端部（*Dendroctonus frontalis* Zimm., *D. brevicomis* LeConte（Francke-Grosmann, 1967)），小腮の基部（*D. ponderosae* Hopk.（Whitney and Farris, 1970)），大腮の基部（*Ips acuminatus*（Gyllenhal)（Francke-Grosmann, 1967），*Dryocoetes confusus* Swaine（Farris, 1969)）にみられる。その形もまたさまざまであるが，腺細胞と呼ばれる細胞を必ず伴っており，菌嚢内では特定の菌類だけが増殖できるように制御されているようである（Francke-Grosmann, 1967)。そのため，菌嚢からは特定の菌類が優占的に分離され，結果，特定な樹皮下キクイムシからは特定の菌類が高頻度で分離されることになる。樹皮下穿孔性キクイムシの菌嚢からは *Hansenula*, *Pichia*, *Candida* 属菌といった酵母類が多く分離されるが（Whitney and Farris, 1970; Barras and Perry, 1972），同時に1〜2種類の子嚢菌類または担子菌類が優占的に分離される。表-3に示したように，子嚢菌類としては，オフィオストマキン科の *Ceratocystiopsis*, *Grosmannia*, *Ophiostoma* 属菌やクワイカビ科の *Ceratocystis*, *Ambrosiella* 属菌が分離される。*Dendroctonus* 属の樹皮下キクイムシからは，担子菌類の *Entomocorticium dendroctoni* H.S. Whitney をはじめとする本属菌が多く分離される（Barras and Perry, 1972; Whitney and Cobb, 1972; Whitney *et al.*, 1987; Hsiau and Harrington, 2003)。

菌嚢を有しない樹皮下キクイムシの中にも，特定な種類の菌類を運んでいるものがいる（表-3)。タイリクヤツバキクイムシ（*Ips typographus* L.)，ヤツバキクイムシ（*I. typographus japonicus* Niijima)，*I. cembrae*（Heer)，カラマツヤツバキクイムシ（*I. subelongatus* Motschulsky)，マツノキクイムシ（*Tomicus piniperda* L.)，マツノコキクイムシ（*T. minor* Htg.)がその例である。主要な菌類として，子嚢菌類，オフィオストマキン科の *Grosmannia*, *Ophiostoma* 属やクワイカビ科の *Ceratocystis* 属の菌類，いわゆるオフィオストマ様菌類が分離される（Kirisits, 2004)。

表-3. 樹皮下キクイムシと密接な関係を有する糸状菌類の例

樹皮下キクイムシ	糸状菌類	引用文献
*Dendroctonus frontalis**	*Entomocorticium* sp. A**	Barras and Perry (1972)
(southern pine beetle)	*Ceratocystiopsis ranaculosus***	Harrington and Zambino (1990)
	Ophiostoma minus	Hsiau and Harrington (2003)
	O. nigracarpum	
*D. brevicomis**	*Entomocorticium* sp. B**	Hsiau and Harrington (1997)
(western pine beetle)	*Ceratocystiopsis brevicomi* **	Whitney and Cobb (1972)
	O. minus	Hsiau and Harrington (2003)
	O. nigracarpum	
*D. ponderosae**	*Grosmannia clavigera***	Whitney and Farris (1970)
(mountain pine beetle)	*O. montium***	Whitney *et al.* (1987)
	E. dendroctoni	
*Dryocoetes confusus**	*G. dryocoetidis*	Kendrick and Molnar (1965)
(western balsam bark beetle)		
*Ips acuminatus**	*O. clavatum*	Francke-Grosmann (1952)
(マツノムツバキクイムシ)	*Ambrosiella macrospora*	
I. cembrae	*Ceratocystis laricicola*	Redfern *et al.* (1987)
I. subelongatus	*C. fujiensis*	Yamaoka *et al.* (1998)
(カラマツヤツバキクイムシ)	*G. laricis*	Marin *et al.* (2005)
	O. piceae	
I. typographus	*C. polonica*	Solheim (1986)
(タイリクヤツバキクイムシ)	*G. penicillata*	
	O. bicolor	
	O. piceae	
I. typographus japonicus	*C. polonica*	Yamaoka *et al.* (1997)
(ヤツバキクイムシ)	*G. penicillata*	
	O. bicolor	
	O. piceae	
Tomicus piniperda	*L. wingfieldii*	Masuya *et al.* (1998)
(マツノキクイムシ)	*O. minus*	Solheim and Langstrom (1991)
	Ophiostoma koreanum	Masuya *et al.* (2005)
T. minor	*O. canum*	Mathiesen-Käärik (1950)
(マツノコキクイムシ)	*A. tigens*	Masuya *et al.* (1999)

*菌嚢を有する樹皮下キクイムシ，**菌嚢から分離される菌類。

近縁のキクイムシは，分布している地域が離れていても，ほぼ同様な種類のオフィオストマ様菌類を伝搬していることがある。たとえば，タイリクヤツバキクイムシとヤツバキクイムシは，分類学的にみると大変近縁の仲間であるが，それぞれヨーロッパと日本に分布する。分布している地域が離れていても，これらのキクイムシが運んでいるおもなオフィオストマ様菌類（*Ceratocystis polonica*（Siemaszko）C. Moreau, *Grosmannia penicillata*（Grosmann）Goid.（＝*Ophiostoma penicillatum*（Grosmann）Siemaszko），*O. bicolor* R. W. Davidson and D. E. Wells など）は，ほぼ同じ種類である（Solheim, 1986; Yamaoka *et al.*, 1997）。ヨーロッパでオウシュウカラマツ（*Larix decidua* Miller）を加害している *I. cembrae* と日本でカラマツ（*L. kaempferi*（Lamb.）Carr.）を加害しているカラマツヤツバキクイムシも，類似した菌類相を伝搬している。カラマツヤツバキクイムシは近年まで，ヨーロッパの *I. cembrae* と同一種と考えられていたが，形態的比較ならびに分子系統学的解析結果から，現在は別種として扱われている（Stauffer *et al.*, 2001）。*Ips cembrae* は，オフィオストマ様菌類の１種，*Ceratocystis laricicola* Redfern and Minter を伝搬している（Redfern *et al.*, 1987）。この種と形態的に極めて類似する菌がカラマツヤツバキクイムシからも分離され，当初は *C. laricicola* と同定された（Yamaoka *et al.*, 1998）。しかし，この菌は，後に分子系統学的解析結果から *C. laricicola* と別種であると考えられ，*C. fujiensis* Wingfield, Yamaoka & Marin として新種記載された（Marin *et al.*, 2005）。ヨーロッパと日本でマツノキクイムシから，共通のオフィオストマ様菌類，*O. minus*（Hedgcock）H. and P. Sydow，*L. wingfieldii* Morlet が，マツノコキクイムシからは *O. canum* がそれぞれ分離されている（Solheim and Långström, 1991; Masuya *et al.*, 1998）。一方，特定の樹皮下キクイムシであっても，それぞれの集団から分離される優占種が異なる場合もある（Masuya *et al.*, 1998）。ヨーロッパ産のマツノムツバキクイムシ（*I. acuminatus*）からは *O. Ips* は低頻度でしか分離されないが，日本においては非常に高頻度に出現する（Masuya *et al.*, 私信）。また，*G. laricis*（Yamaoka *et al.*, 1998）や *O. breviusculum* Chung, Yamaoka, Uzunovic & Kim（Chung *et al.*, 2006）等日本からしか報告のない菌が，カラマツヤツバキクイムシから報告されているが，これらの菌についてはまだデータが少なく，キクイムシとの関係，分布，生態について明らかになっていない。

キクイムシと関係を有するオフィオストマ様菌類の中には，主としてある特定なキクイムシからしか分離できない種類もあれば，さまざまなキクイムシから分離される種類もある。たとえば，*O. minus*, *O. piceae*（Münch）H. and P. Sydow，*O. koreanum* Masuya, J.-J. Kim and Wingf. 等は，複数のキクイムシから分離されている。この原因として，これらの菌類が基質あるいは宿主として利用できる樹種の範囲が広いためなのか，広範囲のキクイムシに伝搬されやすい特性があるのかは不明である。樹皮下キクイムシとオフィオストマ様菌類とのかかわりあいは，キクイムシの種類あるいは菌の種類によってさまざまではあるが，ある特定のキクイムシからしか分離されない菌類，あるいは特定のキクイムシから特に優占的に分離される菌類は，そのキクイムシと密接なかかわり合いをもち，キクイムシにとって何か役に立っているのではないかと推察することができる。

2. 樹皮下キクイムシの栄養源としての菌類

養菌性キクイムシが菌嚢に保持しているアンブロシア菌類を幼虫の餌として利用するように，菌嚢を有する樹皮下キクイムシも，菌嚢内に保持している菌類を食物として利用する場合がある。たとえば，*D. frontalis* は，菌嚢で伝搬している菌類，*Entomocorticium* sp. や *Ceratocystiopsis ranaculosus* J.R. Bridges and T.J. Perry の存在下で生育させると，菌の存在しない場合に比べて虫体が大きく，繁殖能力も高くなることが明らかになっている（Bridges, 1983）。また，無菌の樹皮で *D. ponderosae* の幼虫を育てると，*G. clavigera*（Rob.-Jeffr. and R.W. Davidson）Zipfel, Z.W. Beer and M.J. Wingf.（＝*Ophiostoma clavigerum*（Rob.-Jeffr. and R.W. Davidson）T.C. Harr.）や *O. montium*（Rumbold）von Arx などの菌を接種した樹皮で育てた場合に比べて，成虫になるまでの時間が長くなることから（Strongman, 1987），これらの菌は *D. ponderosae* の幼虫の生育にとって有利に働くと結論されている。しかし，菌類が繁殖していないと考えられる内樹皮でも，幼虫は見かけ上正常な成虫に生育することから（Whitney, 1971），菌類は成長にとって必須ではないようである。*Entomocorticium dendroctoni* もまた *D. ponderosae* にとって栄養的に役立っていると考えられている（Whitney *et al.*, 1987）。養菌キクイムシの場合と異なり，樹皮下キクイムシの場合は，伝搬している菌類は幼虫の成長に必須ではなく，栄養物として利用しているようである。

また，菌嚢内の共生菌が，フェロモン生産に貢献していることもある。*D. ponderosae* や *D. frontalis* は，マス・アタックを行うための集合フェロモンを生産したり，また十分な個体数がその樹木に穿孔した場合抗集合フェロモンを生産したりしながら，仲間同士で化学的なコミュニケーションを取り合っている（Borden, 1982）。このような集合フェロモンの一つとしてヴェルベノール（verbenol）があるが，*D. frontalis* の菌嚢内の共生菌によって，この物質はヴェルベノン（verbenone）という抗集合フェロモンに変換される（Brand *et al.*, 1976）。

3. 樹皮下キクイムシの武器としての菌類

樹皮下キクイムシと関係している菌類のもう一つの重要な役割は，キクイムシが侵入し繁殖する場である樹木の生きている組織を殺し，樹木の抵抗性を抑制することであると考えられる。樹皮下キクイムシの多くは，倒木，伐採木，枯死木，病虫獣害や気象害を受けてすでに活力を失って枯れる寸前の木や，枯死して間もない木の樹皮下に潜り込み繁殖している（腐生性樹皮下キクイムシ）。しかし，中に

は何らかの原因で個体数が急激に増えたときや樹木が衰弱したとき生立木を加害するもの（二次性樹皮下キクイムシ），あるいは見かけ上は健全な生立木を加害するもの（一次性樹皮下キクイムシ）がある。この，一次性および二次性の樹皮下キクイムシは，生きている樹木に侵入した際に樹木の抵抗性反応に遭遇することになる。たとえば，マツのような針葉樹は外敵から身を守るために抵抗性物質として樹脂を生産する。この樹脂は，あらかじめ生産され蓄積されていた一次樹脂（primary resin）と，外敵の攻撃に反応して生産される二次樹脂（secondary resin）の二つに分けることができる（Berryman, 1972）。この樹脂生産に伴って細胞の壊死も引起こされ，侵入してきたキクイムシや菌類は，これら壊死病斑内に封じ込められる（Safranyik *et al.*, 1974）。この二次樹脂は，外敵を押さえ込むまで生産し続けられるが，そのためには，樹木の生きている組織，材料の供給，まわりからのエネルギー供給が必要である。キクイムシが樹皮下に侵入する際に持ち込まれるオフィオストマ様菌類は，これらの樹脂生産に対して耐性をもっているため，内樹皮に侵入したり，辺材の柔組織に侵入したりすることができる。結果的にキクイムシ穿孔部周辺の組織は菌の侵入により破壊される。このようにしてキクイムシ侵入部周辺の生きている樹木組織を破壊して樹脂の生産を停止させ，キクイムシのその後の繁殖に適した環境を作りだすことが，オフィオストマ様菌類が樹皮下キクイムシに与えている利益であると考えられている（Whitney, 1982）。

一次性，二次性の樹皮下キクイムシの中には，樹木に対する病原力が強いオフィオストマ様菌類を伝搬するものがいる。たとえば，*D. ponderosae* は，カナダの南部からメキシコの北部にかけてロッキー山脈沿いに分布し，マツ類（*Pinus* spp.）に穿孔する一次性樹皮下キクイムシである。カナダ南部では，おもにロッジポールマツ（*Pinus contorta* Dougl. var. *latifolia* Engelm.）を宿主とし，年1世代のサイクルで繁殖しているが，80年生以上のロッジポールマツの林にしばしば大きな被害を与えている（Safranyik *et al.*, 1974）。*Dendroctonus ponderosae* は主要なオフィオストマ様菌類として *G. clavigera* と *O. montium* の2種を伝搬している（Whitney and Farris, 1970）。そのうち，特に *G. clavigera* は，マツに対し強い病原性を有している。*Grosmannia clavigera* は，内樹皮に速やかに侵入し壊死させる能力も高く，辺材部にすみやかに侵入し通水を阻害する（Solheim and Krokene, 1998; Yamaoka *et al.*, 1990）。また，約80年生のロッジポールマツ生立木樹皮下に，幹の周囲を取り囲むようにこの菌を複数箇所接種すると接種1年後にはこの木は枯れてしまい，この菌がロッジポールマツに対して病原性をもつことが証明されている（Yamaoka *et al.*, 1995）。もう一方の *O. montium* も，ロッジポールマツに対して弱いながら病原力をもっていることも明らかにされている（Strobel and Sugawara, 1986）。

ヨーロッパでオウシュウカラマツを加害している *I. cembrae* は *C. laricicola* を（Redfern *et al.*, 1987），日本でカラマツを加害しているカラマツヤツバキクイムシは，*C. fujiensis* を（Yamaoka *et al.*, 1998）伝搬している。これら2種の菌は，それぞれの宿主に対する病原性が高く，内樹皮の壊死，辺材部の通水阻害を引き起こす。*Ceratocystis fujiensis* は，接種方法によっては30年生のカラマツを接種後3カ月半で枯死させることができる（Yamaoka *et al.*, 1998）。

ヨーロッパでドイツトウヒ（*Picea abies* (L.) H. Karst.）生立木を加害するタイリクヤツバキクイムシは，数種の青変菌類を伝搬しているが，そのうち *G. penicillata* と *C. polonica* が，ドイツトウヒに対して強い病原力を有している。前者は内樹皮を壊死させる能力が高く，後者は，辺材部に侵入し通水阻害を引き起こす能力が高い（Solheim, 1988）。さらに，*C. polonica* は生立木を枯死させる能力があることも確認されている（Horntvedt *et al.*, 1983）。北海道でエゾマツやアカエゾマツを加害するヤツバキクイムシも，この2種の菌を伝搬しているが，エゾマツに対し同様の病原性を示す。この2種は，ヤツバキクイムシのマス・アタックに伴うエゾマツ（*Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr.），アカエゾマツ（*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.）の生立木枯損に関与していると考えられている（Yamaoka *et al.*, 1997, 2000）。

Leptographium 属菌あるいは *Leptographium* をアナモルフとする *Grosmannia* 属菌の中にも，穿孔虫に伝搬され針葉樹に病原性を有するものが存在する。北アメリカで *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. を加害する *Dryocoetes confusus* は，*A. lasiocarpa* に対して病原性を有する *Grosmannia dryocoetis* (W.B. Kendr. and Molnar) Zipfel, Z.W. Beer and M.J. Wingf. を伝搬している（Kendrick and Molnar, 1965）。針葉樹に対して病原力を有する *Leptographium wageneri* (W.B. Kendr.) M.J. Wingf., *L. procerum* (W.B. Kendr.) M.J. Wingf., *L. serpens* (Goid.) M.J. Wingf., *L. terebrantis* S.J. Barras and T.J. Perry は，針葉樹の根を攻撃する樹皮下キクイムシ（*Hylastes* spp. 等）あるいはゾウムシ類により伝搬される（Harrington, 1988）。このような樹木に対して病原性を有する菌は，程度に差があるにせよキクイムシの生存，繁殖に貢献していると考えられている。

オフィオストマ様菌類の樹木に対する病原力は，おもに内樹皮や形成層を破壊し壊死を引き起こす機能と，辺材部に侵入し通水阻害を引き起こす能力に分けられるようである。樹木の枯死には材部の通水阻害が大きな要因になっているが，キクイムシの生存，繁殖に役立っているのは内樹皮や形成層を壊死させる能力であると考えられる。

4. 樹皮下キクイムシの敵としての菌類

一方で，オフィオストマ様菌類が，樹皮下キクイムシの繁殖に悪影響を及ぼすという例もある。一次性樹皮下キクイムシである *D. frontalis* と *D. brevicomis* は北アメリカに分布し，マツ類の生立木を加害する。前述のとおり，これらのキクイムシは菌嚢をもっており，担子菌類

の *Entomocorticium* 属や子嚢菌類の *Ceratocystiopsis* 属菌とは密接な相利共生的関係を結んでおり，さらに *O. minus* 等のオフィオストマ様菌類を伝搬する（Barras and Perry, 1972; Whitney and Cobb, 1972）。しかし，これらのキクイムシが穿孔して枯死したマツの辺材部では，ほとんど，または全く青変がみられない（Bridges *et al.*, 1985; Whitney and Cobb, 1972）。*Ophiostoma minus* が辺材部に侵入し青変部を起こしていると，*D. frontalis* の幼虫に悪影響を及ぼすことがわかっている（Barras, 1970）。*Ophiostoma minus* は，菌嚢の中には存在せず，虫体表面（Barras and Perry, 1972; Whitney and Cobb, 1972）または虫体につくダニの仲間（Bridges and Moser, 1983）によって運ばれている。

V. キクイムシと菌類の共進化

1. キクイムシと関連菌の共種分化

大きな系統の中では，現時点でキクイムシの進化の中で菌類との絶対的共生関係は7回進化してきたと考えられている（Farrell *et al.*, 2001）。系統的に全く異なるグループが，異なる場所で，独自にそれぞれ別のグループの菌と絶対的な共生関係を結んできたのである。一方でキクイムシと菌類の共種分化の具体例は実はあまり多くない。一例として日本など極東地域に分布するカラマツヤツバキクイムシ（*Ips subelongatus*）と *I. cembre* の例がある。両者は系統的に非常に近いが最近，別種と判断された樹皮下穿孔性キクイムシである。それぞれに随伴している菌の種類のうち *Ceratocystis* 属は *C. laricicola* と考えられていたが，DNA と形態の詳細な解析の結果，*I. subelongatus* が随伴する方は別種 *C. fujiensis* として記載されることになった（Marin *et al.*, 2005）。これはキクイムシの種分化とともに随伴菌も分化している例の一つといえる。

2. キクイムシ共生菌の起源

Ophiostoma 属菌は系統的にはジアポルテ目（Diaporthales），マグナポルテ目（Magnaporthales）といった樹木，植物寄生菌のグループに近縁である。このことから，樹木への寄生生活を送っているうちに，分散をキクイムシに依存するように進化してきたと考えられる。一方，*Ceratocystis* 属はサツマイモやサトイモといった作物の土壌病原菌を含み，系統的にミクロアスカス目といったおもに土壌菌を多く含むグループに属していることから，土壌中の植物基質分解菌から進化してきたと考えられる。また，主要アンブロシア菌である *Ambrosiella* 属と *Raffaelea* 属は系統的に異系のグループであることが最近の研究からわかってきた（Casser and Blackwell, 1996; Jones and Blackwell, 1998）。興味深いことに *Ambrosiella* 属菌は大きく2つのグループ，オフィオストマ目のクレードとミクロアスカス目のクワイカビ科クレードに分かれる。両クレードにはそれぞれキクイムシ随伴菌である *Ophiostoma*, *Ceratocystis* が含まれており，アンブロシア菌そのものも両クレードで独立に進化してきたと考えられている。また，オフィオストマキン科クレードの中も大きく *Grosmannia* クレード，*Ophiostoma* クレード，*Ceratocystiopsis* クレードに分けられ，それぞれのクレードにキクイムシ共生菌が含まれている。*Ambrosiella tigens*, *A. macrospora* は *Ophiostoma* クレード，他の *Ambrosiella* 属菌はクワイカビ科クレード，*Raffaelea* 属菌は *Grosmannia* クレードに集中しているが，一部別のグループに入る種類もある。同所的に存在する樹木寄生菌の中からアンブロシア菌が系統とは無関係に独立に進化してきたといえる。

3. 形態的収斂

前出のように *Ophiostoma* と *Ceratocystis* 属菌は形態的に非常に類似することから過去同じグループとして扱われてきた。長く伸びる頚部と球形～亜球形の子嚢殻，粘着性の子嚢胞子は，キクイムシの体表に付着するために有効な形態的特徴である。しかし両者は系統的に大きく離れていることが現在わかっており，両者の有性世代の形態的特徴はキクイムシ随伴に特化するための形態的収斂現象といえる。*Dryadomyces amasae* は *Amasa concitatus*, *A.* aff. *glaber* から分離された1属1種のアンブロシア菌であり，形態的には球形の分生子という特徴から *Raffaelea* 属よりも *Ambrosiella* 属に似ているが，系統的には *Raffaelea* 属菌と同じ *Grosmannia* クレードに属している。そのため新属が設定されたが，分生子形成様式はむしろ *Raffaelea* 属の一部でみられるシンポジオ型であることから，最近 *Raffaelea* 属として扱われている（Harrington *et al.*, 2008）。同様の形態的分化は *Ophiostoma piceae* complex の無性世代でも起こっている。本 complex のおもな特徴は *Pesotum* 属型の無性世代を有することであるが，その中で唯一 *Ophiostoma canum* の無性世代は過去に1属1種 *Pachynodium cana* とされていた（Upadhyay and Kendrick, 1975）。その理由は分生子が球形であったためであるが，系統的には *O. piceae* とほとんど同じグループに属していること，その他の形態的特徴は *Pesotum* 属に一致していたことから，現在では *O. canum* の無性世代は *Pesotum* 属として扱われている。興味深いことに *O. canum* はマツノコキクイムシからのみ分離される種であり，種特異的な関係にある（Mathiesen-Käärik, 1950; Masuya *et al.*, 1999）。こうしたキクイムシとの絶対的な関係が独自の形態的分化の原因かもしれない。このようにキクイムシ共生菌は形態的に著しく収斂しており，一つは樹皮下穿孔性キクイムシとの随伴関係を選択し，長い頚部と粘着性の子嚢胞子を有する子嚢殻を発達させ，もう一方でアンブロシアキクイムシとの随伴関係成立のために，球形の分生子，スポロドキアの形成という形態的特徴を有するに至ったと考えられる。

4. キクイムシと菌類の共進化プロセス

菌類とキクイムシの共進化プロセスは二つの要素からなる。一つは通常の進化にみられるようなキクイムシ，菌の生殖隔離が引き金となって引き起こされる共種分化，もう一つは同所的に存在する同種，別種のキクイムシからの随伴菌のスイッチングである。*Raffaelea montetyii* は本来 *Platypus cylindrus* の菌嚢から分離される主要アンブロシア

菌と考えられているが，*Xyleborus monographus*, *X. dryographus* のように系統的に異なるキクイムシの菌嚢からも検出されており，これは共生菌が置き換わる現象と考えられる（Gebhardt *et al.*, 2004）。つまり，キクイムシ群集の中で容易に随伴菌の乗り換えが行われている可能性がある。このことは，菌類の種分化を抑制する方向に働く要因と考えられる。実際に樹皮下穿孔性キクイムシにおいては，同所的に存在するキクイムシで，随伴する菌類の種類が類似する傾向にあることが報告されている（Masuya *et al.*, 2009）。つまり，キクイムシ分類群よりもハビタットの類似性が，キクイムシと菌類の種特異性に関連している。さらに，Masuya *et al.*（2009）は，随伴菌は樹皮下穿孔性キクイムシと非特異的，ハビタット特異的，種特異的関係という三つの異なる随伴関係が成立していることを示した。養菌性キクイムシのいくつかがアンブロシア菌との絶対的共生関係を獲得したのは，ハビタットが共通するキクイムシと菌類とが，共棲から共生へと関係をシフトさせることに成功したからなのかもしれない。

VI. 今後の展望

キクイムシと菌類との関係は非常に多様で複雑であることが分かってきた。また，近年の分子系統解析により，共進化過程に関するさまざまな推定が可能になってきている。分子系統により進化の道筋はある程度明らかにされたといっても過言ではないだろう。しかし，キクイムシ－菌類共生系における最大の謎“キクイムシの菌嚢獲得”や“菌類のアンブロシア化”については，未だ不明な点が多い。どのように菌嚢という特殊器官を獲得，発達させることができたのか，どのように単なる随伴菌であった菌がアンブロシアと化したのか，アンブロシア菌としての機能面，形態面での発達がいかにしてできたのか，そろそろ，これらの疑問に答えられる研究が行われてきてもよいはずである。ゲノム比較や集団遺伝学，遺伝子組換え実験など，近年発達してきた技術は，それらの回答を得るのに十分役立つだろう。また，栄養学的，生理化学的なアプローチもキクイムシ-菌類共生系の全貌解明に非常に重要な知見を与えるものになる。また，従来のキクイムシ随伴菌の探索や多様性評価も怠ってはならない。現時点でも熱帯地方を中心に，随伴菌が未調査のキクイムシが7,000種以上存在することから，潜在的により多様な菌種，相互作用が存在する可能性がある。新たな相互作用系が熱帯で発見されるかもしれない。一方で，侵入害虫としてのキクイムシの重要性が高まる中，その潜在的なリスクを評価する必要性が増してきている。キクイムシ-菌類共生系の全貌を正確に理解することは，こうしたリスク評価に有効であることはいうまでもない。また，現在進行形のキクイムシによる被害を防除，軽減する技術の開発にも応用できることから，キクイムシ-菌類相互作用系研究の意義は非常に大きい。

本論文の成果の一部は，環境省の地球環境研究総合推進費（F-081），および科学研究費補助金基盤研究（B）（20405025）の支援により実施された。

引用文献

Alfaro, R.I., Humble, L.M., Gonzalez, P., Villaverde, R., and Allegro, G. (2007) The threat of the ambrosia beetle *Megaplatypus mutates* (Chapuis) (=*Platypus mutatus* Chapuis) to world poplar resources. Forestry 80: 471–479.

Baker, J.M. and Norris, D.M. (1968) A complex of fungi mutualistically involved in the nutrition of the ambrosia beetle *Xyleborus ferrugineus*. J. Invertebr. Pathol. 11: 246–250.

Barras, S.J. (1970) Antagonism between *Dendroctonus frontalis* and the fungus *Ceratocystis minor*. Ann. Entomol. Soc. Am. 63: 1187–1190.

Barras, S.J. and Perry, T. (1972) Fungal symbionts in the prothorasic mycangium of *Dendroctonus frontalis* (Coleopt.: Scolytidae). Z. Angew. Entomol. 71: 95–104.

Barson, G. (1976) *Fusarium solani*, a weak pathogen of the larval stages of the large elm bark beetle *Scolytus scolytus* Coleoptera: Scolytidae). J. Invertebr. Pathol. 27: 307–309.

Batra, L.R. (1966) Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. Science 153: 193–195.

Batra, L.R. (1967) Ambrosia fungi: a taxonomic revision, and nutritional studies of some species. Mycologia 59: 976–1017.

Beaver, R.A. (1989) Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles. *In*: Insect-fungus interactions. Wilding, N., Collins, N.M., Hammond, P.M., and Webber, J.F. (eds.), Academic Press 121–143.

Berryman, A.A. (1972) Resistance of conifers to invasion by bark beetle-fungus associations. Bioscience 22: 599–601.

Borden, J.H. (1982) Aggregation pheromones. *In*: Bark beetles in North American conifers. Mitton, J.B., Sturgeon, K. (eds.), The University of Texas Press, 74–139.

Borden, J.H. and McClaren, M. (1970) Biology of *Cryptoporus volvatus* (Peck) Shear (Agaricales, Polyporaceae) in southwestern British Columbia: distribution, host species, and relationship with subcortical insects. Syesis 3: 145–154.

Brader, L. (1964) Etude de la relation entre le scolyte des rameaux du caféier *Xyleborus compactus* Eichh. (*X. morstatti* Hag.) et sa plante-hôte. Meded. Landbouwhogesch. Wageningen 64: 1–109.

Brand, J.M., Bracke, J.W., Britton, L.N., Markovetz, A.J., and Barras, S.J. (1976) Bark beetle pheromones: production of verbenone by a mycangial fungus of *Dendroctonus frontalis*. J. Chem. Ecol. 2: 195–199.

Bridges, J.R. (1983) Mycangial fungi of *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) and their relationship to beetle population trends. Environ. Entomol. 12: 858–861.

Bridges, J.R. and Moser, J.C. (1983) Role of two pholetic mites in transmission of blue-stain fungus, *Ceratocystis minor*. Ecol. Entomol. 8: 9–12.

Bridges, J.R., Nettleton, W.A., and Conner, M.D. (1985) Southern pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) infestations without the blue-stain fungus, *Ceratocystis minor*. J. Econ. Entomol. 78: 325–327.

Cassar, S. and Blackwell, M. (1996) Convergent origins of ambrosia fungi. Mycologia 88: 596–601.

Chung, W.H., Kim, J.J., Yamaoka, Y., Uzunovic, A., Masuya, H., and Breuil, C. (2006) *Ophiostoma breviusculum* sp nov (Ophiostomatales, Ascomycota) is a new species in the *Ophiostoma piceae* complex associated with bark beetles infesting larch in Japan. Mycologia 98: 801–814.

Endoh, R., Suzuki, M., and Benno, Y. (2008) *Ambrosiozyma kamigamensis* sp. nov. and *A. neoplatypodis* sp. nov., two new ascomycetous yeasts from ambrosia beetle galleries. Antonie Van Leeuwenhoek 94: 365–376.

Farrell, B., Sequeira, A., O'Meara, B., Normark, B., Chung, J., and Jordal, B. (2001) The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). Evolution 55: 2011–2027.

Farris, S.H. (1969) Occurrence of mycangia in the bark beetle *Dryocoetes confusus* (Coleoptera: Scolytidae). Can. Entomol. 101:527–532.

Fraedrich, S.W., Harrington, T.C., Rabaglia, R.J., Ulyshen, M.D., Mayfield, A.E., Hanula, J.L., Eickwort, J.M., and Miller, D.R. (2008) A fungal symbiont of the Redbay ambrosia beetle causes a lethal wilt in Redbay and other Lauraceae in the southeastern United States. Plant Dis. 92: 215–224.

Francke-Grosmann, H. (1952) Über die Ambrosiazucht der beiden Kiefernborkenkäfer *Myelophilus minor* Htg. und *Ips acuminatus* Gyll. Medd. Statens Skogforskningsinst. 41: 1–52.

Francke-Grosmann, H. (1967) Ectosymbiosis in wood-inhabiting insects. *In* Symbiosis. vol. II. Associations of invertebrates, birds, ruminants, and other biota. Henry, S.M. (ed.), Academic Press, 141–205.

Funk, A. (1965) The symbiotic fungi of certain ambrosia beetles in British Columbia. Can. J. Bot. 43: 929–932.

Funk, A. (1970) Fungal symbionts of the ambrosia beetle *Grathotrichus sulcatus*. Can. J. Bot. 48: 1445–1448.

Gebhardt, H. and Oberwinkler, F. (2005) Conidial development in selected ambrosial species of the genus *Raffaelea*. Antonie Leeuwenhoek 88: 61–66.

Gebhardt, H., Begerow, D., and Oberwinkler, F. (2004) Identification of the ambrosia fungus of *Xyleborus monographus* and *X. dryographus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). Mycol. Progr. 3: 95–102.

Gebhardt, H., Weiss, M., and Oberwinkler, F. (2005) *Dryadomyces amasae*: a nutritional fungus associated with ambrosia beetles of the genus *Amasa* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). Mycol. Res. 109: 687–696.

Guerrero, R.T. (1966) Una nueva especie de hongo inperfecto asociado con el coleoptero *Platypus sulcatus* Chapius. Rev. Invest. Agropecu. Ser. 53: 97–103.

Haanstad, J.O. and Norris, D.M. (1985) Microbial symbionts of the ambrosia beetle, *Xyloterinus politus*. Microb. Ecol. 11: 267–276.

Harrington, T.C. (1988) *Leptographium* species, their distributions, hosts and insect vectors. *In Leptographium* Root diseases on conifers. Harrington, T.C., Cobbs, Jr., F. W. (eds.), APS Press, 1–39.

Harrington, T.C. (2005) Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. *In* Insect-fungal associations. Vega, F.E., Blackwell, M. (eds.) , Oxford Univ. Press, 257–291.

Harrington, T.C. and Zambino, P.J. (1990) *Ceratocystiopsis ranaculosus*, not *Ceratocystis minor* var. *barrasii*, is the mycangial fungus of the southern pine beetle. Mycotaxon 38: 103–115.

Harrington, T.C., Fraedrich, S.W., and Aghayeva, D.N. (2008) *Raffaelea lauricola*, a new ambrosia beetle symbiont and pathogen on the lauraceae. Mycotaxon 104: 399–404.

Hartig, T. (1844) Ambrosia des Bostrychibs dispar. Alleg. Jagd-zeitung NS 13: 73–74.

Hartig, R. (1878) Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelbiiume und der Eiche in forstlicher, botanischer und chemischer Richtung. 151.

Hawksworth, D.L. (1979) The lichenicolous Hyphomycetes. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. 6: 183–300.

Hind, T.E. (1972) Insect transmission of *Ceratocystis* species associated with aspen cankers. Phytopathology 62: 221–225.

Horntvedt, R., Christiansen, E., Soheim, H., and Wang, S. (1983) Artificial inoculation with *Ips typographus*-associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. Medd. Nor. Inst. Skogforsk. 38: 1–20.

Hsiau, P.T.W. and Harrington, T.C. (1997) *Ceratocystiopsis brevicomi* sp. nov., a mycangial fungus from *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera: Scolytidae). Mycologia 89: 661–669.

Hsiau, P.T.W. and Harrington, T.C. (2003) Phylogenetics and adaptations of basidiomycetous fungi fed upon by bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Symbiosis 34: 111–131.

Jones, K. and Blackwell, M. (1998) Phylogenetic analysis of ambrosial species in the genus *Raffaelea* based on 18S rDNA sequences. Mycol. Res. 102: 661–665.

Kajimura, H. and Hijii, N. (1992) Dynamics of the fungal symbionts in the gallery system and the mycangia of the ambrosia beetle, *Xylosandrus mutilatus* (Blandford) Coleoptera: Scolytidae) in relation to its life history. Ecol. Res. 7: 107–117.

Kendrick, W.B. and Molnar, A.C. (1965) A new *Ceratocystis* and its *Verticicladiella* imperfect state associated with the bark beetle *Dryocoetes confusus* on *Abies lasiocarpa*. Can. J. Bot. 43: 39–43.

Kirisits, T. (2004) Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the Ophiostomatoid fungi. *In* Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.C., and Evans, H.F. (eds.), Kluwer Academic Press, 181–235.

Kok, L.T. (1979) Lipids of ambrosia fungi and the life of mutualistic beetles. *In* Insect-fungus symbiosis. Batra, L.R. (ed.), Allandheld, 33–52.

Kolařík, M. and Hulcr, J. (2009) Mycobiota associated with the ambrosia beetle *Scolytodes unipunctatus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). Mycol. Res. 113: 44–60.

Kolařík, M., Kubátová, A., Hulcr, J., and Pažoutová, S. (2008) *Geosmithia* fungi are highly diverse and consistent bark beetle associates: evidence from their community structure in temperate Europe. Microbial. Ecol. 55: 65–80.

Kubono, T. and Ito, S. (2002) *Raffaelea quercivora* sp. nov. associated with mass mortality of Japanese oak, and the ambrosia beetle (*Platypus quercivorus*). Mycoscience 43: 255–260.

Kuhnholz, S. (2004) Chemical ecology and mechanisms of reproductive isolation in ambrosia beetles. PhD thesis, Simon Fraser University.

Leach, J.G., Orr, G., and Christensen, C. (1934) The interrelationships of bark beetles and blue-staining fungi in felled Norway pine timber. J. Agric. Res. 49: 315–341.

Marais, G.J., Wingfield, M.J., Viljoen, C.D., and Wingfield, B.D. (1998) A new ophiostomatoid genus from *Protea* infructescences. Mycologa 90: 136–141.

Marin, M., Preisig, O., Wingfield, B.D., Kirisits, T., Yamaoka, Y., and Wingfield, M.J. (2005) Phenotypic and DNA sequence data comparisons reveal three discrete species in the *Ceratocystis polonica* species complex. Mycol. Res. 109: 1137–1148.

Masuya, H. (2007) Note on the dieback of *Cornus florida* caused by *Xylosandrus compactus*. Bull. FFPRI 6: 59–63.

Masuya, H., Kaneko, S., and Yamaoka, Y. (1998) Blue stain fungi associated with *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae) on Japanese red pine. J. For. Res. 3: 213–219.

Masuya, H., Kaneko, S., Yamaoka, Y., and Osawa, M. (1999) Comparisons of ophiostomatoid fungi associated with *Tomicus piniperda* and *T. minor* in Japanese red pine. J. For. Res. 4: 131–135.

Masuya, H., Yamaura, Y., Yamaoka, Y., and Kaneko, S. (2009) Ophiostomatoid fungi isolated from Japanese red pine and their relationships with bark beetles. Mycoscience 50: 212–223.

Masuya, H., Kim, J.J., Wingfield, M.J., Yamaoka, Y., Kaneko, S., Breuil, C., and Kim, G.H. (2005) Discovery and description of a teleomorph for *Leptographium koreanum*. Mycotaxon 94: 159–173.

Mathiesen-Käärik, A. (1950) Über einige mit Borkenkäfern assoziierte Bläupilze in Schweden. Oikos 2: 275–308.

Mathiesen-Käärik, A. (1953) Eine Übersicht über die gewöhnlichsten mit Borkenkäfern assoziierten Bläuepilze in Schweden. Medd. Statens Skogsforskinst. 43: 1–74.

Morelet, M. (1998) Une espèce nouvelle de *Raffaelea*, isolée de *Platypus cylindrus*, coléoptère xylomycétophage des chênes. Ext. Ann. Soc. Sci. Nat. Archeol. Toulon Var 50: 185–193.

Münch, E. (1907, 1908). Die Biaufaule des Nadelholzes. I–II. Naturwiss. Z. For. Landwirt. 5: 531–573.

Neger, F.W. (1908) Ambrosiapilze. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 26: 735–754.

Neger, F.W. (1911) Zur ubertragung des Ambrosiapilzes von Xyleborus dispar. Naturwiss. Z. Land-Forstwirticsh. 9: 223–225.

Ngoan, N.D., Wilinson, R.C., Short, D.E., Moses, C.S., and Mangold,

J.R. (1976) Biology of an introduced ambrosia beetle, *Xylosandrus compactus*, in Florida. Ann. Entmol. Soc. Am. 69: 872–876.

O'Donnell, K. (2000) Molecular phylogeny of *Nectria haematococca-Fusarium solani* species complex. Mycologia 92: 919–938.

Paulin-Mahady, A.E., Harrington, T.C., and McNew, D. (2002) Phylogenetic and taxonomic evaluation of *Chalara*, *Chalaropsis*, and *Thielaviopsis* anamorphs associated with *Ceratocystis*. Mycologia 94: 62–72.

Redfern, D.B., Stoakley, J.T., Steele, H., and Minter, D.W. (1987) Dieback and death of larch caused by *Ceratocystis laricicola* sp. nov. following attack by *Ips cembrae*. Plant Pathol. 36: 467–480.

Rojas, M. Guadalupe, Morales-Ramos, J.A., and Harrington, T.C. (1999) Association between *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) and *Fusarium solani* (Moniliales: Tuberculariaceae). Ann. Entomol. Soc. Am. 92: 98–100.

Rollins, F., Jones, K., Krokene, P., and Solheim, H. (2001) Phylogeny of asexual fungi associated with bark and ambrosia beetles. Mycologia 93 : 991–996.

Safranyik, L., Shrimpton, D.M., and Whitney, H.S. (1974) Management of lodgepole pine to reduce losses from the mountain pine beetle. Forestry Technical Report 1. Canadian Forestry Service, 24 pp.

Schmidberger, J. (1836) Naturgeschichte des Appelborkenkafers, Apate dispar. Beitr. Zur Obstbaumzucht und zur Naturgeschichte der Obstbaumen schadlichen Insecten 4.

Scott, D.B. and du Toit, J.W. (1970) Three new *Raffaelea* species. Trans. Br. Mycol. Soc. 55: 181–186.

Seifert, K.A. (1993) Sapstain of commercial lumber by species of *Ophiostoma* and *Ceratocystis*. *In Ceratocystis* and *Ophiostoma*: taxonomy, ecology and pathology. Wingfield, M.J., Seifert, K.A., and Webber, J.F. (eds.), American Phytopathological Society Press, 27–41.

Setsuda, K. (1995) Ecological study of beetles inhabiting *Cryptoporus volvatus* (Peck) Shear (II). Relationship between development of the basidiocarps and life cycles of five major species of beetle inhabiting the fungus, with discussion of the spore dispersal. Jpn. J. Entomol. 63: 609–620.

Siemaszko, W. (1939) Zespoly grzybów fowarzyszacych kornikom polskim. [Fungi associated with bark-beetles in Poland.]. Planta Polonica 7: 1–54.

Six, D.L., Stone, W.D., de Beer, Z.W., and Woolfolk, S.W. (2009) *Ambrosiella beaver*, sp. nov. Associated with ambrosia beetle, *Xylosandrus mutilates* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), in Mississippi, USA. Antonie Leeuwenhoek 96: 17–29.

Solheim, H. (1986) Species of Ophiostomataceae isolated from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus*. Nord. J. Bot. 6: 199–207.

Solheim, H. (1988) Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce. Medd. Nor. Inst. Skogforsk. 40: 1–11.

Solheim, H. and Krokene, P. (1998) Growth and virulence of mountain pine beetle associated blue stain fungi, *Ophiostoma clavigerum* and *Ophiostoma montium*. Can. J. Bot. 76: 561–566.

Solheim, H. and Långström, B. (1991) Blue-stain fungi associated with *Tomicus piniperda* in Sweden and preliminary observations on their pathogenicity. Ann. Sci. For. 48: 149–156.

Stauffer, C., Kirisits, T., Nussbaumer, C., Pavlin, R., and Wingfield, M.J. (2001) Phylogenetic relationships between the European and Asian eight spined larch bark beetle populations (Coleoptera, Scolyltidae) inferred from DNA sequences and fungal associates. Eur. J. Entomol. 98: 99–105.

Strobel, G.A. and Sugawara, F. (1986) The pathogenicity of *Ceratocystis montia* to lodgepole pine. Can. J. Bot. 64: 113–116.

Strongman, D.B. (1987) A method for rearing *Dendroctonus ponderosae* Hopk. (Coleoptera: Scolytidae) from eggs to pupae on host tissue with or without a fungal complement. Can. Entomol. 119: 207–208.

Sutton, B.C. (1975) Two undescribed hyphomycetes from Malaysia. Antonie Leeuwenhoek 41: 179–184.

Upadhyay, H.P. and Kendrick, W.B., (1975) Prodromus for a revision of *Ceratocystis* (Microascales, Ascomycetes) and its conidial states. Mycologia 67: 798–805.

Van der Walt, J. P. (1972) The yeast genus *Ambrosiozyma* gen. nov. (Ascomycetes). Mycopathol. Mycol. Appl. 46: 305–316.

Verrall, A.F. (1943) Fungi associated with certain ambrosia beetles. J. Agric. Res. 66: 135–144.

Von Arx, J.A. and Hennebert, G.L. (1965) Deux champignons ambrosia. Mycopathol. Mycol. Appl. 25: 309–315.

Von Schrenk, H. (1903) The "Bluing" and the "Red Rot" of the western yellow pine, with special reference to the Black Hills Forest Researve. U.S. Dept. Agric. Bur. Plant Ind. Bull. 36.

Whitney, H.S. (1971) Association of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) with blue stain fungi and yeasts during blood development in lodgepole pine. Can. Entomol. 103: 1495–1503.

Whitney, H.S. (1982) Relationships between bark beetles and symbiotic organisms. *In* Bark beetles in North American conifers. Mitton, J.B. and Sturgeon, K.B. (eds.), University of Texas Press, 183–211.

Whitney, H.S. and Cobb, F.W. Jr. (1972) Non-staining fungi associated with the bark beetle *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera: Scolytidae) on *Pinus ponderosa*. Can. J. Bot. 50: 1943–1945.

Whitney, H.S. and Farris, S.H. (1970) Maxillary mycangium in the mountain pine beetle. Science 167: 54–55.

Whitney, H.S., Bandoni, R.J., and Oberwinkler, F. (1987) *Entomocorticium dendroctoni* gen. et sp. nov. (Basidiomycotina), a possible nutritional symbiote of the mountain pine beetle in lodgepole pine in British Columbia. Can. J. Bot. 65: 95–102.

Yamaoka, Y., Hiratsuka, Y., and Maruyama, P.J. (1995) The ability of *Ophiostoma clavigerum* to kill mature lodgepole pine trees. Eur. J. For. Pathol. 25: 401–404.

Yamaoka, Y., Swanson, R.H., and Hiratsuka, Y. (1990) Inoculation of lodgepole pine with four blue-stain fungi associated with mountain pine beetle, monitored by a heat pulse velocity (HPV) instrument. Can. J. For. Res. 20: 31–36.

Yamaoka, Y., Takahashi, I., and Iguchi, K. (2000) Virulence of ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. *japonicus* in Yezo spruce. J. For. Res. 5:87–94.

Yamaoka, Y., Wingfield, M.J., Ohsawa, M., and Kuroda, Y. (1998) Ophiostomatoid fungi associated with *Ips cembrae* in Japan and their pathogenicity to Japanese larch. Mycoscience 39: 367–378.

Yamaoka, Y., Wingfield, M.J., Takahashi, I., and Solheim, H. (1997) Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. *japonicus* in Japan. Mycol. Res. 101: 1215–1227.

Zipfel, R.D., de Beer, Z.W., Jacobs, K., Wingfield, B.D., and Wingfield, M.J. (2006) Multi-gene phylogenies define *Ceratocystiopsis* and *Grosmannia* distinct from *Ophiostoma*. Stud. Mycol. 55: 75–97.