

論 文

桜島の溶岩台地上に生育するクロマツのマツ材線虫病に対する抵抗性

曽根 晃一・安田 奈津子・大隈 浩美・福山 周作・永野 武志

Pine wilt disease-resistance of *Pinus thunbergii* trees growing on lava terrace in Sakurajima

SONE K., YASUDA N., OOKUMA H., FUKUYAMA S., and NAGANO T.

森林育種・保護学研究室
Forest Genetics and Protection Laboratory

Received Sep 30, 2009 / Accepted Dec 8, 2009

Summary

To examine the resistance of *Pinus thunbergii* trees growing on a lava terrace in Sakurajima to pine wilt disease, we inoculated saplings with 1,000 or 10,000 pinewood nematodes at the Sakurajima Lava Experimental Station, Sakurajima, and the nursery of Kagoshima University Forest, Kagoshima, in 1997 and 1998. The saplings at the nursery were derived from *Pinus thunbergii* trees growing at the Sakurajima Lava Experimental Station. The nematode-inoculated saplings showed ceased oleoresin exudation, discoloration of needles, and wilting 2, 4-6, and 8-10 weeks after inoculation, respectively. The mortality ratios of 1,000 nematodes-inoculated saplings were 8-12 % irrespective to inoculation years and sites. The mortality ratio of 10,000 nematodes-inoculated saplings on the lava terrace was 14 and 18 % in 1997 and 1998, respectively. But that at the nursery was estimated as 75% in 1998. These results suggest that the saplings growing on the lava terrace in Sakurajima may not have the resistance to pine wilt disease inherently, but acquired it during the stages from germination to establishment as seedlings. The air temperature was 2-3 °C higher and the relative humidity was 10-30% lower on the lava terrace than at the nursery at midday in August and September. However, the xylem pressure potential of the saplings on the lava terrace did not differ significantly from that at the nursery at midday in summer. The saplings on the lava terrace might acquire some mechanism that can reduce a stress from desiccation and increase vigor, resulting into a low mortality due to pine wilt disease.

Key words : lava terrace, pine wilt disease, *Pinus thunbergii*, resistance, Sakurajima

キーワード : クロマツ, 桜島, 抵抗性, マツ材線虫病, 溶岩台地

はじめに

マツ材線虫病は、マツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus*) (以後、単に線虫) により引き起こされるマツの萎凋病 (Mamiya, 1972) で、現在北海道と青森県を除く地域のアカマツ、クロマツ、リュウキュウマツ林に著しい被害をもたらしている。鹿児島県においても、平成21年度は桜島や奄美大島を中心に、約9万m²のクロマツとリュウキュウマツが枯死している (鹿児島県調べ)。桜島では、

1979年から1986年までの期間は、隣接する大隅半島や薩摩半島で激しい被害が発生していたにもかかわらず、クロマツの枯損量は10m³以下と、極めて低いレベルを保っていた。その後、1987年から1993年までの7年間は、マツ材線虫病によるクロマツの枯損は全く発生しなかった。1994年に桜島の北西部と南西部で、一部は島外からの被害材の持ち込みによると思われるマツの枯損が再発生した。この時期に、マツ材線虫病が大隅半島を福山町方面から南下すると同時に鹿屋市や垂水市から北上し、桜島と大隅半島が接

している桜島口付近に1997年から1998年にかけて侵入した。その後、マツ材線虫病は2000年までに島内全域のマツ林に拡大した(曾根ら, 2002a)。マツ材線虫病の桜島への侵入初期の被害は、低標高地のクロマツ林の高木に限られ、溶岩台地上に生育する低木では目立った被害は確認できなかった(曾根ら, 2002a)。しかしながら、枯損量がピークに達した2004年以降、低木や溶岩台地上の幼樹の枯死が目立つようになっている(曾根, 未発表)。

鹿児島大学農学部森林育種・保護学研究室(現森林保護学研究室)では、桜島で被害の拡大が著しくなり始めた1997年以降、桜島での被害の状況と線虫の媒介者であるマツノマダラカミキリの生息状況について、調査を継続して実施している。これまでの調査を通して、線虫を保有したマツノマダラカミキリは被害が蔓延する前から多数生息していたこと(Ookuma *et al.*, 1999)や、桜島で採集したマツノマダラカミキリ成虫から分離した線虫の病原力は、強病原性系統の線虫(Ka-4)に比べ、著しく劣るものではないこと(曾根ら, 2002b)が明らかにされている。

溶岩台地上でのマツ材線虫病の蔓延が桜島へのマツ材線虫病侵入から数年以上遅かった原因の一つとして、溶岩台地上に生育するクロマツはマツ材線虫病に対し抵抗性を持っていることが考えられる。久保蘭ら(1998)の苗畑での線虫接種試験では、桜島のクロマツから採取した種子由来の苗の生存率は約60%と、クロマツ抵抗性クローンの値に比べ20~40%ほど低く、桜島のマツのマツ材線虫病に対する抵抗性は高くないと結論している。しかし、苗畑と溶岩台地上ではクロマツの生育環境が異なるので、桜島のマツのマツ材線虫病に対する抵抗性を明らかにするためには、現地での線虫接種試験も必要である。そこで、桜島の溶岩台地上に生育するクロマツから採取した種子由来の苗木のみならず、1997年と1998年に溶岩台地上に生育するクロマツ幼樹に対し線虫接種試験を実施し、枯死率を調査した。

萎凋病であるマツ材線虫病の進行には、線虫の侵入数(岸, 1988)、庇陰(川口・玉泉, 2006)、酸性雨(Asai and Futai, 2001)や大気汚染(田中, 1975)などの他に、乾燥による水分ストレス(鈴木, 1984)が関わっている。そこで今回、マツ材線虫病が進展する夏から秋にかけて、クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルを測定し、幼樹の受ける水分ストレスを評価した。これらの結果をもとに、桜島のクロマツのマツ材線虫病に対する本来備えている遺伝的抵抗性と溶岩台地上に生育するクロマツが示す抵抗性の程度を明らかにするとともに、今回認められた両者の差を引き起こすメカニズムについて考察した。

材料と方法

1. 桜島産クロマツの抵抗性

桜島産クロマツのマツ材線虫病に対する抵抗性を明らかにするために、1997年と1998年に鹿児島市桜島町の鹿児島大学農学部附属演習林桜島溶岩実験場(以後、溶岩実験場)、1998年に鹿児島市郡元に位置する鹿児島大学農学部附属演習林本部実験苗畑(以後、苗畑)において、クロマツ幼樹に対する線虫の接種試験を実施した。

溶岩実験場では、1997年と1998年のいずれの年も、大正溶岩台地上に生育しているクロマツ幼樹120本を、無作為に選木した。1997年は7月17日に、これらのクロマツ幼樹のうち50本に線虫1万頭(1万頭区)、50本に線虫1千頭を接種し(1千頭区)、残りの20本に蒸留水を接種した(対照区)。供試木の平均樹高は、1万頭区が79.3±21.9(標準偏差)cm、1千頭区が66.1±16.3cm、対照区が70.0±22.9cmであった。線虫の接種には、剥皮接種法を用いた。樹幹の地上約0.1mの部分に小刀により形成層に達する切れ込みを入れ、そこにはさんだ脱脂綿の小片(0.5×0.5cm)に、それぞれ強病原性の「島原」系統の線虫1万頭と1千頭を含むように調整した蒸留水、もしくは線虫を含まない蒸留水0.1ccを注入した。接種部位をパラフィルムで覆い、その上をビニールテープで被覆した。線虫接種後は、1997年は12月6日までは原則として2週間間隔で、その後は1998年1月7日に、樹脂の滲出状況を調査した。樹脂の滲出状況は、樹幹に針を刺し、各調査日にそこからの滲出量で以下のように5段階で記録した。

レベル0：樹脂の滲出が完全に停止したもの

レベル1：針の先に樹脂が感じられるもの

レベル2：針を刺した部分の樹皮表面に樹脂が滲出しているもの

レベル3：針を刺した部分から樹脂が流出し、玉になっているもの

レベル4：樹脂が樹幹をつたって流れているもの

調査期間を通して、調査時に樹脂滲出調査用の針が抜けてしまっていた個体が1ないし2個体見られた。これらの個体のデータは、解析から除外した。さらに、調査期間中に枯死した個体については、枯死確認以降の樹脂滲出レベルは0とした。また、それぞれの調査日に、確認できた各調査木の針葉や新梢の枯損状況と枯死を記録した。今回は、ほぼ全ての針葉が枯死した個体を枯死個体、程度の如何にかかわらず一部の新梢が枯死した個体を部分枯れ個体、針葉に全く異常が認められなかった個体を健全個体と定義した。1998年1月7日に、全ての調査木について生死と新梢の異常を確認した。枯死した個体を研究室に持ち帰り、樹

幹と新梢から材をサンプルし、それらを厚さ2-3mmに切断し、ペールマン法により線虫を抽出した。

1998年は、無作為に選木したクロマツ50本に対し線虫1万頭、50本に対し線虫1千頭を接種し、残りの20本に対し蒸留水を、7月17日に1997年と同様の方法で接種した。供試木の平均樹高は、1万頭区が71.3±21.8cm、1千頭区が76.6±14.9cm、対照区が65.1±17.6cmであった。1998年は12月3日まで原則として2週間間隔で、その後は1999年1月11日に、樹脂の滲出状況を調査した。樹脂の滲出状況、調査木の変調を、1997年と同様の方法で記録した。1999年1月11日に、全ての調査木について生死と新梢の異常を確認した。枯死個体を研究室に持ち帰り、それらから1997年と同様の方法で線虫を抽出した。

苗畑での接種試験には、4年生のクロマツ苗80本を用いた。これらの苗は、溶岩実験場に生育するクロマツから採取した種子を苗畑に播種して育てたものである。1998年8月6日に供試木のうち、20本に線虫1万頭、50本に線虫1千頭、そして10本には蒸留水を、桜島と同様の方法で接種した。供試木の平均樹高は、1万頭区が41.6±6.0cm、1千頭区が47.1±9.3cm、対照区が40.5±4.2cmであった。その後、9月14日、10月20日、11月30日に、針葉の変色と供試木の生死を確認した。苗畑では、10月中旬に工事のために調査地の約半分が破壊され、1万頭区の14本が引き抜かれてしまった。9月中旬の時点で40%以上の針葉が変色していた接種木は、11月30日までに全て枯死した。そこで、工事により引き抜かれた1万頭区の個体のうち、9月中旬の時点で40%以上の針葉が変色していた個体は、全て枯死したと判断した。

2. 水分ストレスの状況

1998年に、溶岩実験場と苗畑に生育するクロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルを測定して、それらの個体にかかる水分ストレスを評価した。溶岩実験場での測定個体は、1998年7月17日に線虫1万頭を接種したクロマツ幼樹の周辺に生育しているほぼ同じサイズのクロマツ幼樹5個体、苗畑での測定個体は、溶岩実験場に生育するクロマツから採取した種子を苗畑に播種して育てた8年生の5個体であった。

クロマツの生息場所の土壌水分状態は、夜明け前の木部圧ポテンシャルで評価できる。そこで、8月27日、9月3日、9月17日、10月26日の夜明け前（午前5時から6時30分）に、それぞれの場所に生育するクロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルを測定した。また、日中クロマツ幼樹が受ける水分ストレスを評価するために、8月20日、9月3日、9月17日、10月26日の11時30分から12時30分に、クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルを測定した。

溶岩実験場と苗畑で、それぞれの測定時刻に当年生新梢をその付け根から切り取り、測定までの蒸散による水分の消失を防ぐために、直ちに湿った濾紙とともにビニール袋に密封した。その際、新梢が湿った濾紙に触れないようにした。採取した新梢をクーラーボックスに入れて研究室に持ち帰り、24時間以内にSoil Moisture社のプレッシャーチャンパーを用いて、木部圧ポテンシャルを測定した。また、新梢採取時に採取地の気温と湿度を測定した。

結 果

1. 線虫接種試験

(1) 樹脂の滲出状況

図-1に、1997年の調査木の樹脂滲出状況の経時変化を示す。対照区では樹脂滲出が正常と見られるレベル3と4の個体（以後、樹脂滲出正常個体）の割合は、7月31日の時点では100%であった。8月以降はその割合はやや減少したが、調査期間を通して70%以上であった。9月11日に樹脂滲出が停止、または著しく減少したと判断されるレベル0または1の個体（以後、樹脂滲出減少個体）がみられ

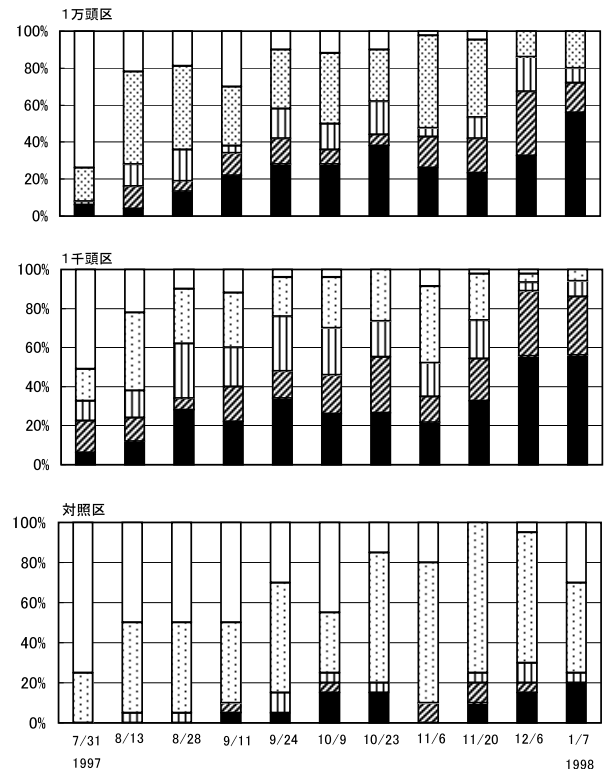


図-1. 桜島溶岩実験場における調査木の樹脂滲出状況の季節変化（1997年）

■：レベル0，▨：レベル1，▧：レベル2，▩：レベル3，□：レベル4

始めた。それらの個体の割合は10月23日まで増加したが、その後は10～20%の間で推移した。1千頭区では、接種2週間後の7月31日に22%の個体で、樹脂滲出レベルは0または1であった。樹脂滲出減少個体の割合はその後増加し続け、1998年1月7日には86%に達した。しかしながら、樹脂の滲出レベルが0または1になっても、レベル3以上に回復する個体もみられた。一方、樹脂滲出正常個体の割合は、7月31日(66%)以降9月24日(24%)まで減少し、その後11月20日までは24～48%の間で変動した。そして、12月6日と1月7日には6%に減少した。1万頭区では、7月31日に6%の個体で樹脂の滲出の著しい減少が確認された。1千頭区と同様、樹脂滲出減少個体の割合はその後増加し続け、1998年1月7日には72%に達した。一方、正常な樹脂滲出は7月31日にはほとんどの個体(92%)で見られたが、樹脂滲出正常個体の割合はそれ以降減少し、9月24日から11月20日までは38～50%で推移した。その後、12月6日と1月7日には、それぞれ12%と20%に低下した。

図-2に、1998年の調査木の樹脂滲出状況の経時変化を

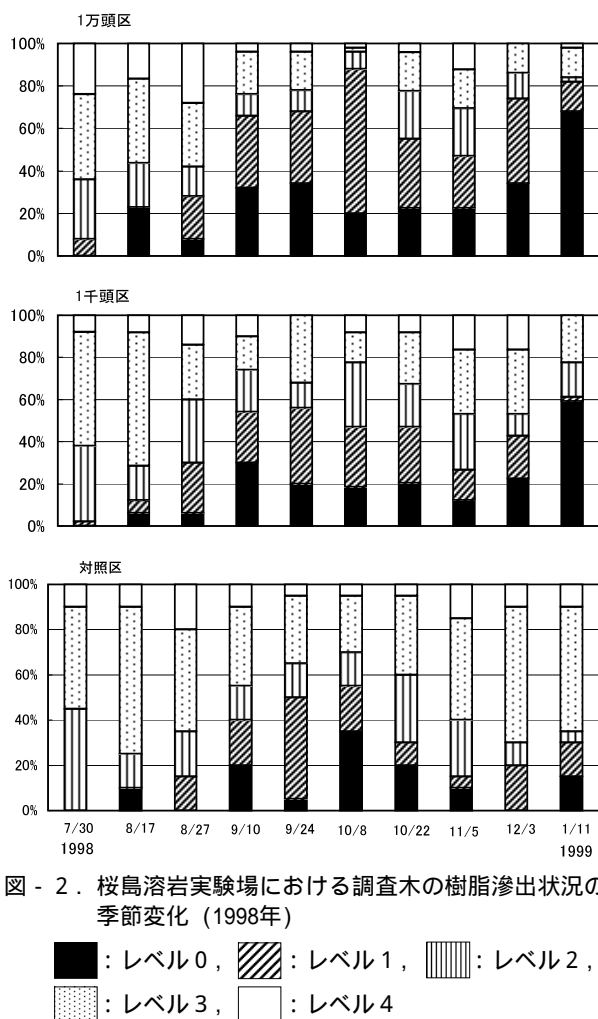


図-2. 桜島溶岩実験場における調査木の樹脂滲出状況の季節変化(1998年)

■ : レベル0, ▨ : レベル1, ▩ : レベル2, ▫ : レベル3, □ : レベル4

示す。対照区では8月17日に10%の個体で、レベルが0または1となった。樹脂滲出減少個体の割合は10月8日の55%まで増加し続け、それ以降は15～30%で推移した。一方、正常な樹脂滲出は8月17日には75%の個体で確認できたが、その割合はその後減少し、10月18日には30%になった。しかし、それ以降は上昇し、12月3日には70%、1月11日には75%に達した。1千頭区では、7月30日にレベル1の個体が初めてみられた。樹脂滲出減少個体の割合は、9月24日まで増加し続け、ピーク(56%)に達した後は、11月5日の27%まで減少し続けた。その後再び増加に転じ、1999年1月11日での割合は61%であった。一方、樹脂滲出正常個体の割合は、8月17日の70%をピークに、それ以降減少し、9月10日から10月22日までは22～32%で推移した。その後、11月15日と12月6日に47%まで回復したが、1月11日には再び22%まで減少した。1万頭区では、7月30日は8%の個体がレベル1であった。8月17日にレベル0が23%の個体で記録された。樹脂滲出減少個体の割合は10月8日まで増加し続け、ピーク(88%)に達した後、11月に一旦減少したが、12月以降再び増加し、1月11日には82%を記録した。樹脂滲出正常個体の割合は、7月30日から8月27日まで60%前後であったが、9月10日以降減少し、10月8日に最低(4%)を記録した。その後は15～30%にまで増加した。

(2) 新梢の異常・枯死, 針葉の枯死

溶岩実験場では、1997年の接種試験においては、対照区では全ての個体が生存し、さらに新梢の異常は全く観察されなかった。1千頭区と1万頭区では、8月28日から針葉の変色がみられるようになった。枯死木は、1千頭区では10月9日に初めて確認された。一方、1万頭区では9月24日に始めて確認され、その後10月9日、10月23日にも新たな枯死木が確認された。1998年1月7日の時点で、1千頭区では8%が枯死し、42%の個体で部分枯れが認められ、

表-1. センチュウ接種試験の結果

接種年	調査地	処理区	供試木数	内訳(%)		
				健全	部分枯れ	枯死
1997	溶岩実験場	対照区	50	100	0	0
		1千頭区	50	50	42	8
		1万頭区	20	62	24	14
1998	溶岩実験場	対照区	50	100	0	0
		1千頭区	50	70	18	12
		1万頭区	20	48	34	18
1998	苗畑	対照区	10	100	0	0
		1千頭区	50	84	4	12
		1万頭区	20	5	20	75

1997年接種木は1998年1月7日、1998年接種木は1999年1月11日時点での状態

健全個体の割合は50%であった。1万頭区では14%の個体が枯死し、24%の個体で部分枯れが発生し、健全個体の割合は62%であった(表-1)。

1998年は、対照区では1997年と同様、全ての個体が生存し、さらに新梢の異常は全く観察されなかった。1千頭区と1万頭区では、接種2週間目の7月30日に新葉が変色した個体が1個体ずつみられたが、それらの個体では、変色はそれ以降進行しなかった。両区とも、接種6週間後の8月27日から他の個体でも新葉の変色が生じ、1千頭区では10月8日に初めて枯死個体が確認され、その後11月5日、1999年1月11日に新たな枯死個体が確認された。1万頭区では、9月10日に初めての枯死個体が確認され、10月8日、1999年1月11日にも新たな枯死個体が確認された。1999年1月11日の時点で、1千頭区では12%が枯死し、18%の個体で部分枯れが認められ、健全個体の割合は70%であった。1万頭区では18%が枯死し、34%の個体で部分枯れが発生し、健全個体の割合は48%であった(表-1)。

枯死した全ての個体から、線虫が検出された。また、部分枯れを生じた個体のうち、1997年の1千頭区と1万頭区の各1個体を除き、部分枯れの程度の如何に拘わらず接種の翌年以降も生存した。

1998年の苗畑では、対照区は溶岩実験場と同様、全ての個体で枯死や針葉の異常はみられなかった。線虫接種約5週間後の9月14日に、1千頭区の2個体、1万頭区の7個体で90%以上の針葉が枯死し、10月20日には1千頭区と1万頭区の2個体で、新たにほぼ全ての針葉の枯死が確認できた。11月30日の時点で、1千頭区では、12%の個体が枯死し、4%の個体で部分枯れがみられた。健全個体の割合は84%だった。1万頭区では、75%の個体が枯死、または枯死したと推定された。20%の個体で部分枯れがみられ、健全個体は5%だけであった(表-1)。

2. 水分ストレス

試料採取時の気温と湿度を表-2に示す。夜明け前の気温は、溶岩実験場と苗畑の間に差は見られなかった。夜明け前の湿度は、苗畑ではいずれの採取日も82~91%であった。一方、溶岩実験場では9月17日に46%と苗畑に比べ著しく低かったが、それ以外の採取日の湿度は82~91%であった。8月20日、9月3日、9月17日の正午近くの気温は、いずれも溶岩実験場の方が苗畑より2~3高かった。8月20日と9月3日の湿度は、それぞれ19%と12%溶岩実験場の方が低く、9月17日は28%、10月26日は8%ほど苗畑の方が低かった。

表-3に、苗畑と溶岩実験場におけるクロマツ幼樹の夜明け前の木部圧ポテンシャルの測定値を示す。木部圧ポテンシャルの平均値は、苗畑では8月27日は -0.35 ± 0.12 MPa、9月3日は -0.52 ± 0.05 MPa、9月17日は -0.39 ± 0.07 MPa、10月26日は -0.23 ± 0.05 MPaであった。溶岩実験場では、8月27日は -0.29 ± 0.11 MPa、9月3日は -0.56 ± 0.09 MPa、9月17日は -0.70 ± 0.21 MPa、10月26日は -0.23 ± 0.05 MPaであった。両調査地での木部圧ポテンシャルは、9月17日は溶岩実験場の方が有意に低かったが(F 検定、 $P=0.026$)、その他の測定日では有意差はなかった(F 検定、 $P>0.05$)。

表-4に、苗畑と溶岩実験場におけるクロマツ幼樹の日中の木部圧ポテンシャルの測定値を示す。苗畑では、木部圧ポテンシャルは8月20日が -1.38 ± 0.15 MPa、9月3日が -1.16 ± 0.14 MPa、9月17日が -1.06 ± 0.13 MPa、10月26日が -0.64 ± 0.06 MPaであった。溶岩実験場では、8月20日が -1.30 ± 0.13 MPa、9月3日が -1.40 ± 0.06 MPa、9月17日が -1.11 ± 0.12 MPa、10月26日が -0.54 ± 0.14 MPaであった。溶岩実験場と苗畑の無処理木の木部圧ポテンシャルを比較した場合、9月3日は溶岩実験場の方が有意に低かった(F 検定、 $P=0.015$)が、それ以外の測定日では、有意

表-2. 木部圧ポテンシャル測定用試料採取時の採取場所での気温と湿度
(A) 明け方の木部圧ポテンシャル測定用試料採取時

測定日	苗畑			溶岩実験場		
	測定時刻	気温()	湿度(%)	測定時刻	気温()	湿度(%)
8月27日	5:00	22	82	5:30	22	82
9月3日	5:05	21	91	5:50	23	87
9月17日	5:00	17	79	6:10	19	46
10月26日	6:30	18	85	6:30	18	91

(B) 日中の木部圧ポテンシャル測定用試料採取時

測定日	苗畑			溶岩実験場		
	測定時刻	気温()	湿度(%)	測定時刻	気温()	湿度(%)
8月20日	12:30	35	52	11:30	37	33
9月3日	12:30	30	59	11:40	33	47
9月17日	12:30	27	43	11:30	29	71
10月26日	12:30	22	74	12:30	22	82

表 - 3. 明け方の木部圧ポテンシャル (MPa)

測定日	苗畑		溶岩実験場	
	平均	標準偏差	平均	標準偏差
8月27日	-0.35	0.12	-0.29	0.11
9月3日	-0.52	0.05	-0.56	0.09
9月17日	-0.39	0.07	-0.70	0.21
10月26日	-0.23	0.05	-0.23	0.05

表 - 4. 日中の木部圧ポテンシャル (MPa)

測定日	苗畑		溶岩実験場	
	平均	標準偏差	平均	標準偏差
8月20日	-1.38	0.15	-1.30	0.13
9月3日	-1.16	0.14	-1.40	0.06
9月17日	-1.06	0.13	-1.11	0.12
10月26日	-0.64	0.06	-0.54	0.14

差がなかった (F 検定, $P>0.05$)。

考 察

マツ材線虫病は、線虫がマツの樹体内に侵入することで発病する萎凋病で、病徴の進展には、線虫の侵入数だけでなく、庇陰、酸性雨や大気汚染、乾燥などの様々なストレスが関わっている (田中, 1975; 鈴木, 1984; 岸, 1988; Asai and Futai, 2001; 川口・玉泉, 2006)。それらの中で、線虫が樹体内に侵入後マツ材線虫病が発病し始める夏の (Mamiya, 1972) 乾燥によるストレスは極めて重要 (鈴木, 1984) で、夏が高温少雨の年には、マツ材線虫病の被害量が著しく増加した事例が報告されている (小林, 1979)。

今回、線虫接種試験を実施した苗畑と溶岩実験場では、8月20日から10月26日まで4回測定した夜明け前の気温と湿度には差がなく、木部圧ポテンシャルは9月17日に溶岩実験場で有意に低かったが、その他の測定日には差が見られなかった。このことは、土壌水分条件は、9月17日は溶岩実験場の方が厳しかったが、それ以外の測定日では両調査地でほとんど差がなかったことを示している。また、木部圧ポテンシャルはいずれも樹体内にキャピテーションが生じるとされている値 (-0.9MPa ~ -1.0MPa) (Ikeda and Ohtsu, 1992) より高く、夜明け前のクロマツにかかる水分ストレスは、大きくはなかったと推察される。一方日中は、両調査地とも、8月20日、9月3日、9月17日の木部圧ポテンシャルは、樹体内にキャピテーションが生じる -0.9MPa ~ -1.0MPa (Ikeda and Ohtsu, 1992) より低く、かなりの水分ストレスを受けていたと考えられる。気温は常に溶岩実験場の方が2~3高く、相対湿度は9月上旬までは溶岩実験場の方が10~30%近く低かった。このことから、8月中・下旬から9月上旬にかけては、溶岩実験場

の方が苗畑に比べ、クロマツ幼樹にかかる水分ストレスはより厳しかったと推察される。

今回の接種試験で、蒸留水のみを接種した対照区では、全ての個体が生存しただけでなく、部分枯れもみられなかった。したがって、接種作業の幼樹の生存に対する影響はほとんどなく、線虫接種木の枯死や部分枯れは、接種された線虫の活動によるといえよう。マツ材線虫病が進行し始める夏の日中の水分条件は、溶岩実験場の方が苗畑より厳しかったと考えられたにもかかわらず、線虫接種木の枯死率は、1千頭区では接種年度や試験地に関係なく10%前後で、70~80%の個体には部分枯れなどの異常も見られなかった。一方、1万頭区では、溶岩実験場のクロマツの枯死率は1997年が14%、1998年が18%と、1千頭区と大差なく、50%近くの個体が正常であった。ところが、溶岩実験場に比べ水分ストレスがかかりにくいと推察された苗畑では、接種木の75%が枯死し、正常な個体は5%にすぎなかった。

このように、1千頭区の枯死率は苗畑と桜島で差はなかったが、1万頭区の枯死率は、苗畑の方が著しく高かった。岸 (1988) が取りまとめたこれまでの苗畑で行われた線虫接種試験の結果では、接種木の枯死率は、線虫接種数が多いほど高くなる傾向が認められる。岸 (1988) は、十分に高い死亡率を得るには3千頭以上の線虫接種が必要ではないかと述べている。したがって、1千頭接種は高い死亡率を得るのに十分な接種頭数ではなく、抵抗性の調査には不十分な接種頭数ではなかったかと考えられる。

今回の溶岩実験場での1万頭区の死亡率は、14%と18%と、これまでの培養線虫の接種試験結果 (岸, 1988) と比較して、著しく低かった。しかし、苗畑での推定死亡率は75%と、岸 (1988) のまとめた結果と差がなかった。苗畑で桜島に生育するクロマツから採取した種子から育てた苗に対し島原系統の培養線虫5千頭を接種した場合、40~90%の枯死率が得られている (久保蘭ら, 1998; 岡, 未発表)。これらの苗畑での線虫接種個体の枯死率は、テーダマツなどの材線虫病抵抗性樹種や抵抗性クローンでの枯死率より著しく高く、桜島のクロマツは遺伝的には抵抗性を持っていないことを示している。

溶岩実験場で接種試験に用いたクロマツ幼樹は、苗畑の試験に用いたクロマツ苗と同じ個体群由来にもかかわらず、両年の枯死率は抵抗性樹種の値に匹敵するくらい低かった。3, 4年生のマツの苗木に*Botrytis cinerea*で培養した線虫を接種した場合、接種後6日後から樹脂の分泌異常が、20日後から針葉の萎凋が、そして30日後から枯死がみられる (真宮 1992)。また、線虫接種後20日頃から、樹体内でのキャピテーションが急増し、木部圧ポテンシャルの低下が顕著になる (Ikeda, 1996)。溶岩実験場では蒸留水を接

種した幼樹でも樹脂滲出異常は夏から初秋にかけて見られたが、秋から冬にかけて樹脂滲出は回復した。1万頭区の樹脂滲出異常は、両年とも、対照区と比べ2 - 6週間早い接種後2週間目には確認され、その割合は時間経過とともに上昇する傾向が見られた。そして、針葉の萎凋は接種4 - 6週間目、枯死は接種後8 - 10週間目から生じた。一方、苗畑では樹脂滲出異常の時期は今回調査しなかったのわからないが、枯死は溶岩実験場より早く接種5週間後には確認された。以上のことから、苗畑での接種木の発病プロセスは、これまで報告されている3 - 4年生のクロマツ苗木に対する培養線虫接種試験の結果(真宮, 1992)と著しく異ならなかったことがわかる。それに対し、溶岩実験場では、接種木の樹脂分泌異常と針葉の萎凋開始時期は、これまでの培養線虫接種試験の結果と著しい差はなかったが、枯死の発生は4週間以上遅れた。これらのことから、桜島の溶岩台地上に生育するクロマツ幼樹では、発病(樹脂滲出異常や針葉の萎凋開始)から枯死までの病気の進展が緩やかで、これが1万頭区の低死亡率に関係があったのではないかと考えられる。

マツ材線虫病が進展する8月から9月にかけての日中の木部圧ポテンシャルは、いずれの場所でも樹体内でキャピテーションが生じうる値より低く、かなりのストレスを受けていたことがわかる。両調査地を比較した場合、前述のように、日中の水分ストレスは溶岩実験場の方が苗畑より高いと考えられた。ところが、日中の木部圧ポテンシャルは、溶岩実験場の方が有意に低かった9月3日を除き、溶岩実験場と苗畑の間に有意差はなかった。このことから、桜島の溶岩台地上に生育するクロマツ幼樹は、何らかの手段で日中の水分ストレスを緩和している可能性が示唆される。

マツ属の多くは、ブナ科樹木と同様菌根菌と共生し、菌根菌はマツから炭水化物を受け取る代わりに、水分や様々なミネラルをマツに供給する(二井, 2003)ので、菌根形成は乾燥地に生育するマツの水分吸収能力を高め(Duddridge *et al.*, 1980)、樹勢の強化に役立つ。桜島の溶岩台地上では、土壌が成熟した場所に比べ、クロマツの稚樹や幼樹は、より多様な菌根菌と共生関係を構築している(榊原ら 未発表)。したがって、桜島のクロマツは遺伝的にはマツ材線虫病に対する抵抗性を持っていないが、夏の日中樹体内でキャピテーションが生じるだけの水分ストレス(Ikeda and Ohtsu, 1992)を受けているにも関わらず、菌根菌と共生することで水分ストレスを緩和し、毎年1m近くまたはそれ以上伸長成長する(首根 私信)くらい樹勢が増し、その結果枯死率は低く抑えられたのではないかと考えられる。溶岩実験場で部分枯れが生じた個体のほとんどは、部分枯れの程度の如何に関わらず、接種の翌年も

生存した。菊地ら(1991)も、アカマツ当年生実生苗を用いた試験で、菌根形成がマツ材線虫病に対する抵抗性を高めている可能性を認めている。

接種試験を実施した1997年と1998年の時点では、桜島ではほとんどマツ材線虫病による稚樹や幼樹の枯死はみられなかったが、2001年以降は枯死が目立ち始め、2009年の時点では、至るところで枯死木が発生している。したがって、菌根菌との共生関係により獲得した抵抗性は、線虫の繰り返しのアタックに耐えられるほど強いものではなく、クロマツの活力を維持・増強させることで、感染から発病までの進行を遅らせ、枯死を何年か遅らせる程度のものではないかと考えられる。

謝 辞

桜島溶岩実験場での線虫接種試験に協力していただいた鹿児島大学農学部森林育種・保護学研究室の学生諸君と木部圧ポテンシャルの測定に貴重な助言と測定の便宜を図っていただいた育林学研究室の水永博巳助教授(現静岡大学農学部教授)に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Asai, E. and Futai, K. (2001) The effects of long-term exposure to simulated acid rain on the development of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. For. Path. 31: 241-253.
- Duddridge, J. A., Malibari, A., and Read, D. J. (1980) Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. Nature 287: 834-836
- 二井一禎 (2003) マツ枯れは森の感染症. 222pp, 文一総合出版, 東京.
- Ikeda, T. (1996) Xylem dysfunction in *Bursaphelenchus xylophilus*-infected *Pinus thunbergii* in relation to xylem cavitation and water status. Ann. Phytopath. Soc. Japan. 63: 554-558.
- Ikeda, T. and Ohtsu, M. (1992) Detection of xylem cavitation in field-grown pine trees quession using the acoustic emission technique. Ecol. Res. 7: 391-395.
- 川口エリ子・玉泉幸一郎 (200?) . 庇陰処理区下におけるクロマツ苗のマツ材線虫病の病徴進展とマツノザイセンチュウの動態. 日林誌88: 342 - 347.
- 菊地淳一・都野展子・二井一禎 (1991) マツ材線虫病に対するアカマツの抵抗性因子としての菌根の効果. 日林誌 73: 216 - 218.
- 岸洋一 (1988) マツ材線虫病 - 松くい虫 - 精説. 292pp,

- トーマス・カンパニー, 東京.
- 小林一三 (1979) 関西地方における2年連続の異常気象と松くい虫被害の激化. 森林防疫28: 80 - 84.
- 久保蘭恵・曾根晃一・川内博文・辻稔 (1998) マツノザイセンチュウ抵抗性と材線虫の初期侵入個体数. 鹿大演研報26: 37 - 41.
- Mamiya, Y. (1972) Pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus* Mamiya and Enda, as a causal agent of pine wilting disease. Rev. Plant Prot. Res. 5: 46-60.
- 真宮靖治 (1992) 樹木・森林とかかわる線虫. 119 - 169pp, 森林保護学 (真宮靖治編) 文永堂, 東京
- Ookuma, H., Sone, K., Nakamura, K., Tajitsu, H., Sato, Y. (1999) Pine wilt disease on Sakurajima Island -Why not epidemic? Proc. Intern. Symp. Sustainability of Pine Forests in relation to Pine wilt disease. 242-246.
- 曾根晃一・畑邦彦・佐藤嘉一・中村克典 (2002a) 桜島におけるマツ材線虫病の侵入, 拡大とその蔓延. 森林防疫51: 141 - 146.
- 曾根晃一・北田義幸・榊原あおい・田中幸記・畑邦彦・佐藤嘉一 (2002b) 桜島で捕獲されたマツノマダラカミキリから抽出されたマツノザイセンチュウの病原性. 鹿大演研報30: 1 - 7.
- 鈴木和夫 (1984) マツの水分生理状態と材線虫病の進展. 林試研報325: 97 - 126.
- 田中潔 (1975) マツ材線虫病の発生に及ぼすSO₂の影響. 日林講86: 287 - 289.

要 旨

鹿児島県桜島の溶岩台地上に生育するクロマツのマツ材線虫病に対する抵抗性を明らかにするために, 1997年と1998年に, 鹿児島大学農学部附属演習林桜島溶岩実験場に生育するクロマツ幼樹と桜島溶岩実験場で採取した種子由来の本部実験苗畑に生育するクロマツ幼樹に強病原性マツノザイセンチュウ (島原系統) を1万頭と1千頭接種し, 半年間にわたり針葉や樹脂滲出の異常と生存を追跡した。接種後2週間目には樹脂滲出異常が, 4~6週間目には針葉の萎凋が, そして8~10週間目から枯死が認められた。1千頭接種個体の死亡率は, 接種年やクロマツの生育場所にかかわらず, 8~12%と低かった。1万頭接種個体の死亡率は, 溶岩実験場に生育する個体では, 1997年は14%, 1998年は18%と低かったが, 苗畑に生育する個体は75%と高かった。8月から9月にかけては, 苗畑に比べ溶岩台地の方が, 日中の気温は2~3 高く, 湿度は10~30%低かった。しかし, クロマツの木部圧ポテンシャルには溶岩実験場と苗畑で有意差は見られなかった。夏の日中に水分スト

レスを強く受けると考えられる桜島の溶岩台地上に生育するクロマツは, 遺伝的抵抗性を持ってはいないが, 何らかの要因が働いて樹勢が増し, 見かけ上抵抗性を有しているように見られると考えられた。