
 論 文

鹿児島県の海岸クロマツ林の落葉におけるマツ葉ふるい病菌 *Lophodermium pinastri* の子囊盤数の季節変動

濱田 正信¹⁾・曾根 晃一²⁾・畑 邦彦²⁾

Seasonal changes in the numbers of ascocarps of *Lophodermium pinastri* on fallen needles of Japanese black pine in coastal pine forests in Kagoshima Prefecture.

HAMADA Masanobu¹⁾, SONE Koichi²⁾ and HATA Kunihiko²⁾

¹⁾ 鹿児島大学大学院農学研究科 〒890-0065 鹿児島市郡元1-21-24

Graduate School of Agriculture, Kagoshima University, Korimoto, Kagoshima 890-0065.

²⁾ 鹿児島大学農学部 〒890-0065 鹿児島市郡元1-21-24

Faculty of Agriculture, Kagoshima University, Korimoto, Kagoshima 890-0065.

Summary

In order to examine the life history of *Lophodermium pinastri* as endophyte of pine needles, we measured the number of mature and immature ascocarps of *L. pinastri* on symptomless fallen needles of Japanese black pine grown in coastal pine stands in Kagoshima Pref. from May to December in 2011. The number of mature ascocarps per needle was high from late May to middle July, with a peak on 26 June, while almost zero on other sampling dates. Conversely, immature ascocarps decreased from late May to middle July, and afterwards, gradually increased till winter. On the other hand, number of ascocarps per needle showed significant differences among sampling sites. These results were not in accordance with the reported dynamics of *L. pinastri* in living needles of pines.

Key words: *Lophodermium pinastri*, pine needle cast, endophyte, seasonal change

キーワード: *Lophodermium pinastri*, マツ葉ふるい病, 内生菌, 季節変動

はじめに

Lophodermium pinastri Chev. はマツ葉ふるい病の病原菌として知られている。この樹病は古くからマツの主要病害とされており、本菌によるとされる被害は島根県で1307ha、鹿児島県で642haが記録されている(作山 1995)。罹病葉は7月下旬から9月中旬頃に病斑を生じ、翌春3月から4月頃に褐変して落葉する。重篤な場合、樹体全体に及ぶ激しい落葉が引き起こされる(伊藤 1973)。

一方、本菌はマツ針葉の最も主要な内生菌としても知られており、健全なマツ個体においても極めて高頻度で見られる(二井・畑 2000)。本菌は強い抗菌性を持っており、この能力が落葉後の基質占有に関与していることが示唆されている(二井・畑 2000)。また、落葉中におけるリグニ

ン分解能力も確認されている(Osono and Hirose 2010)。これらから、*L. pinastri* は主としてマツの内生菌であって、通常は発病せずに落葉まで葉組織に潜在していると考えられる。

本菌の落葉上での子囊盤形成時期については、東京の農林省林業試験場浅川実験林内で調査が行われた事例がある(千葉・陣野 1967)。そこでは約30年生のクロマツの罹病葉から選ばれた落葉後間もない多数の黄褐色斑をもつ針葉について、屋外で本菌の未成熟子囊盤数及び成熟子囊盤数の季節変動が調査されている。その結果、新しい落葉上での子囊盤の形成は8月中・下旬に始まり、9月中旬になると急激にその数を増すものの、この時期における子囊盤は全て未熟であって、子嚢胞子の形成が認められなかった。10月下旬頃からは、少数ながら成熟した子囊盤が認められる

ようになるが、その後翌年まで大きな変化はなく、大部分の子嚢盤は未熟なままで越冬すると推測された。5月上旬になると成熟した子嚢盤が急激に増加し、この状態が7月中旬まで続いたが、8月下旬になるとこれらの子嚢盤の多くは針葉から脱落し、着生しているものもその多くでは胞子が認められなくなることが分かった。すなわち、本菌の子嚢盤が成熟するのは東京では5～7月であると考えられる。

一方、作山（1995）は実験室内で本菌の成熟子嚢盤からの子嚢胞子の飛散試験を行い、本菌の胞子飛散には湿度100%が必要条件であることを示した。前述の成熟子嚢盤の出現時期と併せて考えると、落葉上で成熟子嚢盤が形成され、子嚢胞子が飛散するのは6～7月の梅雨の時期が主であると考えられる。前述のようにマツ葉ふり病の罹病葉はこの時期の直後である7月下旬から9月中旬頃に病斑を生じるとされており、本菌は梅雨の時期に感染し、ほどなく病斑形成に至ると考えられる。

ところが、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地で行われたマツの健全木における内生菌としての本菌の研究からは、無病徴の針葉における本菌の分離頻度の上昇は主に9～12月の秋期に生じていることが示されており（Hata et al. 1998）、これは先ほどの罹病葉での病斑の出現時期や子嚢胞子の飛散時期とはかなり異なっている。すなわち、内生菌としての本菌の生活史は病原菌としての本菌の生活史と異なっている可能性がある。

そこで、本研究においては、内生菌としての本菌の生活史を明らかにする一端として、鹿児島県桜島の健全なクロマツ林における非罹病マツ落葉を対象に、本菌の成熟および未成熟子嚢盤の季節変動を調査し、子嚢盤の出現、成熟のタイミングの解明と胞子飛散時期の推測を行った。また、鹿児島県下の他の健全クロマツ林でも非罹病マツ落葉における本菌の子嚢盤数の調査を行い、本菌の出現に地域差がどの程度あるか予備的な検討を行った。

調査地及び調査方法

試料として用いたクロマツ針葉は、桜島、佐多、阿久根、大崎、吹上の5林分で採取した（図-1）。いずれの調査地でも葉ふり病の発生は見られず、クロマツは健全な状態であった。桜島のクロマツ林分は鹿児島大学農学部附属演習林桜島溶岩実験場内に位置する林分であった。本林分は大正溶岩上に成立し、林冠は疎開していた。桜島では大規模なクロマツ林が島内全域に広がっており、本林分はその一部である。林床には、落葉が最大3cm程度まで積もっており、分解初期の黄色の落葉から分解終期の黒色で脆く

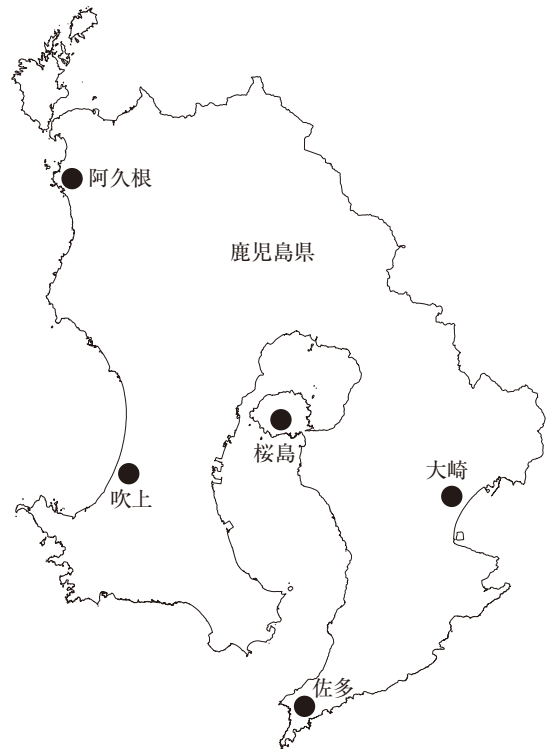


図-1 調査地の位置

なった落葉まで存在していた。佐多における調査林分は、海岸のキャンプ場に面した公園内にあるクロマツ林分で、林冠は疎開していた。調査地周辺の他にクロマツ林の無い孤立した林分であり、林床には黄色から褐色の落葉が散在していた。阿久根における調査林分も、海水浴場に面した公園内にあるクロマツ林分で、林冠は疎開していた。佐多と同様に孤立した林分で、林床には黄色から褐色の落葉が散在していた。大崎における調査林分は、海岸から約300mの距離にあるクロマツ林分で、林冠は疎開していた。調査地の周辺には大規模なクロマツ防風林が広がっており、調査林分はその一部であった。林床には黄色から褐色の落葉が散在していた。吹上における調査林分は、海岸のキャンプ場周辺のクロマツ林分で、林冠はほぼ閉鎖していた。試料はその林内を通っている道路沿いのクロマツから採取した。大崎と同様に、調査林分の周辺には大規模なクロマツ防風林が広がっており、調査林分はその一部であった。

落葉上の子嚢盤数の季節変動を調査する為、桜島において2011年5月2日から同年12月5日にかけて約2週間毎にクロマツ落葉の採取を行った。一方、地域差を検討する為に、佐多と大崎では2011年8月3日と同年10月8日に、阿久根と吹上では2011年8月5日と同年10月12日にクロマツ落葉の採取を行った。桜島については季節変動調査の7月31日と10月11日のデータを使用した。各調査地で5本のクロマツ個体

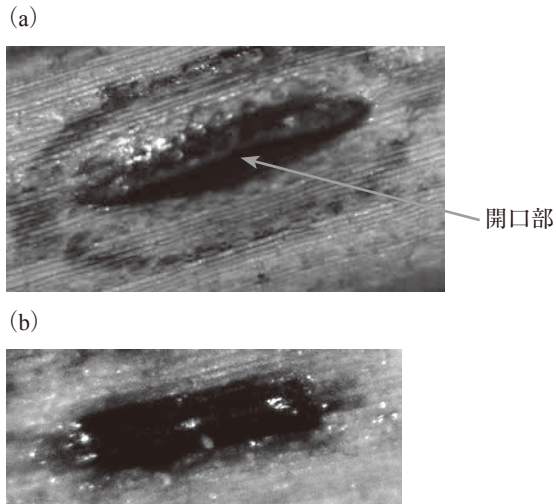


図-2 *Lophodermium pinastri* の成熟子囊盤 (a) 及び未成熟子囊盤 (b)

を選び、樹下の地上に10cm×10cmの正方形の枠を毎回1箇所任意に設置し、その枠内にある落葉を全て採取した。この際、いずれの調査日でも同じクロマツ個体を用いた。以上のように採取した針葉から、毎回各クロマツ個体につき10本の針葉を任意に選択して観察に供した。この際に用いた落葉はいずれも葉ふり病に罹病していない健全なものであり、通常のサイクルで落葉したものであった。試料の中には落葉直後の針葉から落葉後ある程度時間が経過した針葉まで含まれていたが、緑色や黄色の針葉は含まれず、子囊盤の観察が困難な分解終期の黒色の落葉も除いたため、褐色で形の崩れていない落葉が観察対象となっている。

子囊盤の観察は実体顕微鏡を用いて行った。観察の際、子囊盤は成熟子囊盤と未成熟子囊盤(図-2)に分け、それぞれの数を記録した。*L. pinastri*の子囊盤はマツ落葉の表皮下(辺縁部はクチクラ層下部、中央部は表皮細胞下部に)形成され、黒色楕円形であるが、成熟すると縦の亀裂を生じ、広く開口する(Minter 1981)。開口部が見られた子囊盤では予備的に観察した20個全てで子囊胞子の存在が確認された為、子囊盤の開口の有無を子囊盤の成熟、未成熟の基準とした。

針葉1本あたりの成熟子囊盤数の調査日間、調査地間の差はKruskal-Wallis検定を用いて比較した。

結 果

1. *Lophodermium pinastri* の子囊盤数の季節変動

成熟した子囊盤は5月2日の試料では観察されず、5月16日の試料から観察され始め、6月26日をピークに5月末から

7月中旬まで見られた(図-3)。その後、7月31日から11月21日までは観察されず、12月3日にわずかに見られた。針葉1本あたりの未成熟子囊盤数は、2011年5月2日、5月16日の時点で3.1であり、5月末から減少をはじめ、7月17日、7月31日に最小の0.3を記録したが、その後冬期にかけて徐々に増加し、12月3日には5.2になった(図-3)。成熟子囊盤数の変動は有意であったが(Kruskal-Wallis検定 $H=98.614$ $p<0.0001$)、未成熟子囊盤数の変動は有意ではなかった(Kruskal-Wallis検定 $H=17.412$ $p=0.2747$)。

2. *Lophodermium pinastri* の子囊盤数の地域差

8月、10月の調査日いずれにおいても*L. pinastri*の成熟子囊盤は見られなかった。針葉1本あたりの未成熟子囊盤数は調査地間で有意な差があり(Kruskal-Wallis検定 8月調査日 $H=8.213$ $p=0.00841$, 10月調査日 $H=26.373$ $p<0.0001$)、大崎、佐多、阿久根、桜島、吹上の順に多かった。(図-4)。またいずれの調査地でも8月より10月の方が子囊盤数が顕著に多かった。

考 察

本研究における成熟子囊盤数と未成熟子囊盤数の季節変動は、前者が6月26日をピークにほぼ5~7月に集中して出現したのに対し、後者は有意ではなかったものの、5~7月には少なくなる傾向が見られた。このように両者が相反する傾向を見せたのは、未成熟子囊盤がこの時期に成熟したことにより、相対的に減少した為だと思われる。また成熟子囊盤数は梅雨の時期にピークを迎えているが、この時期に子囊盤が成熟したのは、既報通り胞子を放出するのに適した条件である湿度100%に達した為だと考えられる(作山 1995)。

前述のように、千葉・陣野(1967)が東京でクロマツ罹病葉を対象に行った調査では、新しい落葉上での子囊盤の形成は8月中・下旬に始まり、9月中旬以降増加するが、ほぼ未成熟なまま越冬し、翌年5月上旬から7月中旬にかけて成熟するという結果が報告されている。本研究においても、8月中旬から12月までは未成熟子囊盤のみが増加し、5月から7月にかけては未成熟子囊盤が減少する一方成熟子囊盤がほぼこの時期に集中して出現した。このように、両者の結果は概ね一致している。すなわち、葉ふり病の罹病葉でも健全針葉でも本菌の子囊盤形成、成熟のタイミングは同様であることが明らかになった。

しかし、前出のように、クロマツ生葉において内生菌としての*L. pinastri*の感染率の上昇が見られるのは、この時期と異なることが報告されている。例えば、既述のように

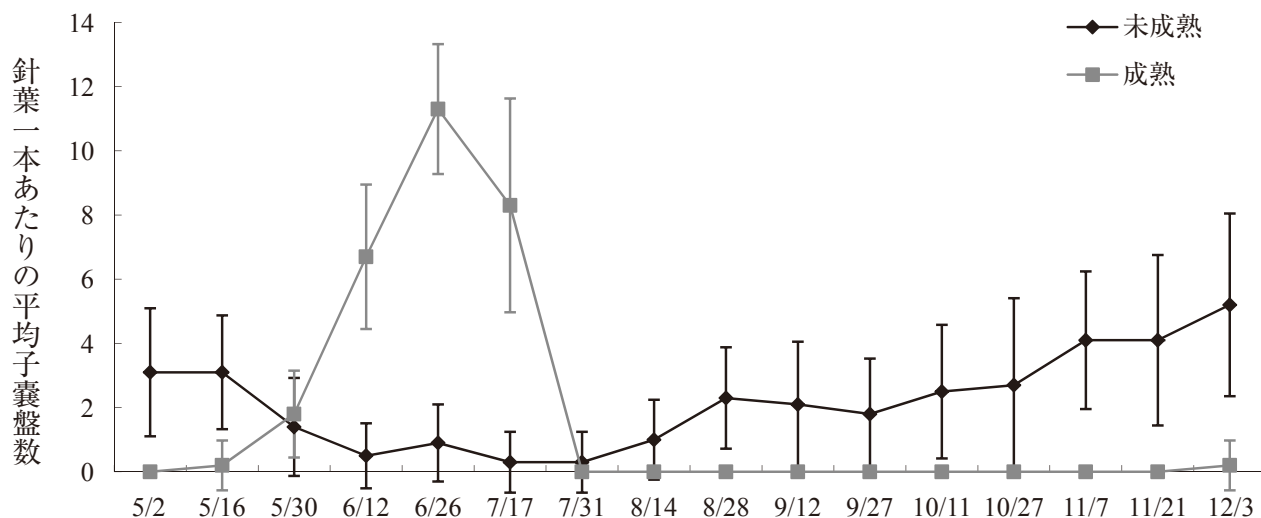


図-3 2011年の各調査日における桜島での *Lophodermium pinastri* の針葉1本あたりの平均子囊盤数 (バーは標準誤差)

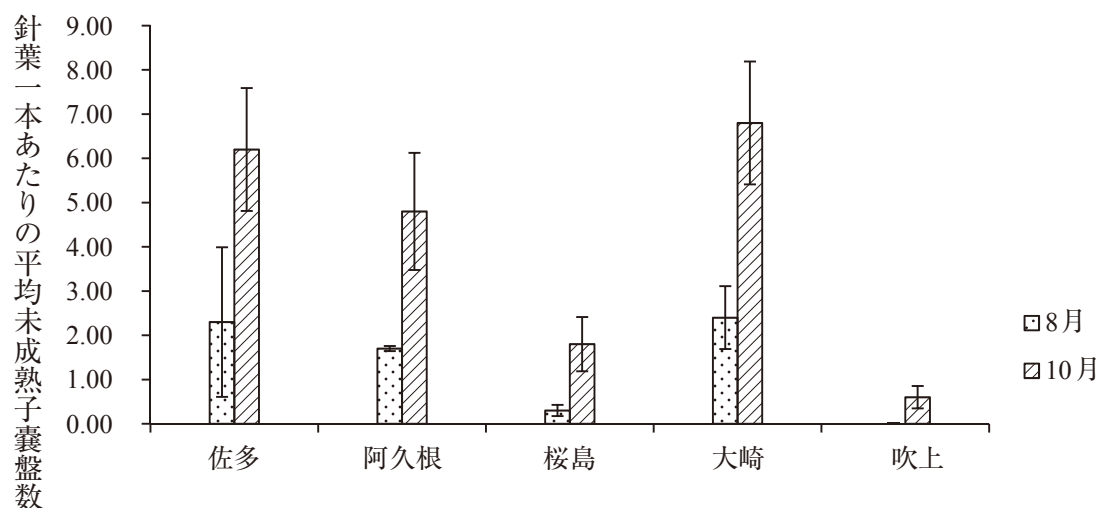


図-4 2011年8月と10月の各調査地における *Lophodermium pinastri* の針葉一本あたりの平均未成熟子囊盤数 (バーは標準誤差)

*成熟子囊盤についてはいずれの調査月でも観察されなかった。

Hata et al. (1998) では、本菌の感染率の上昇が主に見られたのは9月～12月であるとしている。更に、本研究と同じ場所で同じ年に調査を行った安田 (2012) ではクロマツの健全な生葉における本菌の感染率の上昇は5月～10月までに渡って見られたとしている。このように、本菌の胞子飛散と健全な生葉における感染率の上昇は時期にずれがあることが明らかとなった。

一般に、植物病原菌において胞子飛散と発病のタイミングにずれがある場合、その理由として第一に考えられるのは潜在感染の時期の存在である。しかし、この場合、安田 (2012) と Hata et al. (1998) は内生菌としての *L. pinastri* を調査しており、すなわち、感染はしているが発病していない状態を見ていることになる。つまり、*L. pinastri* は、

発病せず内生菌として健全組織に生息する生活史を主としている場合、胞子飛散と感染の成立自体に明確な時間的ずれがあることになる。これは、今後その理由を明らかにしていくべき非常に興味深い課題である。

一方、本菌の子囊盤数には顕著な地域差があったが、今回の結果は同じ調査地において健全な生葉及び落葉で本菌の分離試験を行った安田 (2012) の結果とは食い違いが見られた。すなわち本研究では大崎、佐多、阿久根で落葉における子囊盤数が明確に多かったのに対し、安田 (2012) では落葉での感染状況に有意な地域差はなく、生葉でも感染率が高かったのは桜島、阿久根、佐多であり、本研究と一致しなかった。安田 (2012) は生葉での本菌の感染状況の地域変動には生葉に感染している他の内生菌との競争関

係が関与していると示唆している。本研究で見られた落葉における *L. pinastri* の子囊盤数の地域変動の決定要因としても、子囊胞子の飛散量の多少よりも他の菌との競争や、落葉の含水率など子囊盤の形成に関わる他の要因の影響の方が強いかもしれない。いずれにせよ、今回見られた地域差が何に起因するのかは今回の結果だけでは推測の域を出ず、こちらも今後の更なる検討を要する。

謝辞

本研究は日本学術振興会科学研究費補助金（基盤研究（C）No.21580185）の補助を得て実施された。

引用文献

- 千葉修・陣野好之（1967）マツ類の葉ふるい病に関する研究. 林試研報201:175-197
- 二井一禎・畑邦彦（2000）落葉分解に関与する植物の内部共生菌—見えざる共生者・内生菌とその生態学的位置づけ—.（森林微生物生態学. 二井一禎・肘井直樹編, 朝倉書店）27-39
- Hata K, Futai K, Tsuda M (1998) Seasonal and needle age-dependent changes of the endophytic mycobiota in *Pinus thunbergii* and *Pinus densiflora* needles. Can J Bot 76(2): 245-250
- 伊藤一雄（1973）樹病学大系Ⅱ. 農林出版株式会社
- Minter DW (1981) *Lophodermium* on pines. Mycol Pap 147: 1-54
- Osono T, Hirose D (2010) Colonization and lignin decomposition of pine needle litter by *Lophodermium pinastri*. For Pathol 41: 156-162
- 作山健（1995）マツ葉ふるい病とその病原菌, とくに *Lophodermium iwantense* SAKUYAMA の発生生態と防除に関する研究. 岩手林技セ研報5: 1-57
- 安田将太（2012）マツ葉ふるい病菌 *Lophodermium pinastri* の季節変動及び地域変動. 平成23年度鹿児島大学農学部卒業論文

要旨

クロマツ落葉における *Lophodermium pinastri* の内生菌としての生活史を明らかにする一端として、鹿児島県下の健全な海岸クロマツ林における非罹病落葉を対象として、2011年5月から12月まで成熟子囊盤数及び未成熟子囊盤数の変動を調査した。その結果、成熟子囊盤数は6月26日をピークに5月下旬から7月中旬まで高い値を示したが、それ以外の調査日にはほとんど0だった。逆に、未成熟子囊盤

数は5月末から7月中旬にかけ減少し、その後冬期まで緩やかに増加した。一方、子囊盤数は調査地間で有意な差があった。これらの結果は健全針葉における本菌の動態に関する既報と一致していなかった。