

---

 論 文
 

---

## クロマツ生葉及び死葉における *Lophodermium pinastri* のコロニー数及び子嚢盤数の季節変動

畑 邦彦<sup>1)</sup>・濱田 正信<sup>2)</sup>・安田 将太<sup>1)</sup>・富永 勝平<sup>1)</sup>・平田 美樹<sup>1)</sup>・中島 彩夏<sup>1)</sup>・田中 拓也<sup>1)</sup>・佐々木 亮二<sup>1)</sup>・杉村 貴之<sup>1)</sup>・平田 令子<sup>3)</sup>・曾根 晃一<sup>1)</sup>

### Seasonal changes in the numbers of colonies and ascocarps of *Lophodermium pinastri* on living and dead needles of Japanese black pine.

HATA Kunihiko<sup>1)</sup>, HAMADA Masanobu<sup>2)</sup>, YASUDA Shota<sup>1)</sup>, TOMINAGA Shohei<sup>1)</sup>, HIRATA Miki<sup>1)</sup>, NAKASHIMA Ayaka<sup>1)</sup>, TANAKA Takuya<sup>1)</sup>, SASAKI Ryoji<sup>1)</sup>, SUGIMURA Takayuki<sup>1)</sup>, HIRATA Ryoko<sup>3)</sup> and SONE Koichi<sup>1)</sup>

- 1) 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.
- 2) 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.
- 3) 宮崎大学農学部 〒889-2192 宮崎市学園木花台西1-1  
Faculty of Agriculture, Miyazaki University, Gakuen Kibanadai Nishi 1-1 889-2192

Received Sep 8, 2014 / Accepted Sep 24, 2014

#### Summary

*Lophodermium pinastri* is an ascomycetous fungus generally known as a pathogen of pine needle cast. In order to elucidate the life history, especially the relationship between periods of spore dispersal and infection, of this fungus as endophyte of pine needles, the seasonal changes in the numbers of colonies on living (current-, 1-year-old and 2-year-old) and dead (attached and fallen) needles and the numbers of ascocarps on fallen needles of Japanese black pine in Sakurajima, Kagoshima Pref. were examined for 3 years. The numbers of colonies in dead needles showed slow changes, while those in living needles changed drastically between sampling months. In dead needles, the patterns of changes in the numbers of colonies were similar among the 3 years and between attached and fallen needles, while those in living needles were dissimilar among the 3 years and among needle ages. Numbers of mature ascocarps rapidly increased in June and decreased until summer, with a peak in late June, and kept low numbers in other seasons, all common for the 3 years. The numbers of immature ascocarps tended to decrease in the period when mature ascocarps increased. Thus, the period of spore dispersal was constantly concentrated in the period from June to August, but the rapid increase in the number of colonies in living needles irregularly occurred several times in a year, which shows that the periods of spore dispersal and infection were different.

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

マツ葉ふるい病はマツの針葉を褐変させ、激しい落葉を

引き起こす病徴で知られる重要樹病の一つであるが、その病原菌として知られる菌のうち最も知名度が高いのが *Lophodermium pinastri* (Schrad. ex Hook.) Chev. である。本

菌の子囊盤は病葉または落葉上に出現し、その中に形成される子囊胞子は糸状でゼラチン様の被膜に包まれる。分生子も病葉または落葉上に出現する分生子果内に形成されるが、非発芽性であり、分生子果を精子器、分生子を精子とみなす場合もある（伊藤1973；作山1995；小林ら1992）。マツ葉ふるい病は世界的に広く分布し、欧州や北米で多くの被害が報告されている。日本においてもこの樹病は古くからマツの主要病害のひとつとされており、鳥根県で1307ha、鹿児島県で642haの被害が記録されている（作山1995）。本病は盤菌綱リテイズマ目リテイズマ科に所属する *Lophodermium* 属菌やその近縁種によって引き起こされるが（小林ら1992）、本属菌のうち、*L. pinastri* が上述のように最もよく知られている。しかし、Minterら（Minter 1981; Minter et al. 1978）や作山（1995）の研究では、本種自体の病原性は弱いことが明らかになっており、重篤な病徴を引き起こす病原菌は前者では *L. seditiosum*、後者では *L. iwatense* と報告されている。

一方で、本菌を含む *Lophodermium* 属菌は世界各地で無病徴のマツ針葉から分離されており、マツ針葉の最も主要な内生菌と考えられている（二井・畑2000）。内生菌としての本菌の宿主への影響は明らかではないが、強い抗菌性（二井・畑2000）とリグニン分解能力（Osono & Hirose 2010）を持っていることが知られており、宿主であるマツ属樹木と相利共生またはそれに近い関係を形成している可能性も考えられる。

わが国における本菌の季節的な動態は比較的研究されているが、齟齬のある部分もあり、全体像が明らかになっているとは言い難い。例えば、本菌の胞子飛散時期については、東京都八王子市の林業試験場浅川実験林で行われた調査において子囊盤の成熟が5~7月であったこと（千葉・陳野1967）、胞子飛散に湿度100%が必要条件であること（作山1995）から、6~7月の梅雨の時期が主であると考えられる。一方、マツ葉ふるい病に罹病した針葉は一般的に7月下旬~9月下旬頃発病し、針葉面に淡褐緑色の変色斑が現れることが知られている（伊藤1973）。従って、病原菌としての本菌の感染は胞子飛散時期の直後に生じていると思われる。ところが、京都市北区の京都大学農学部演習林附属上賀茂試験地で行われたマツ針葉における内生菌の研究（Hata et al. 1998）からは、無病徴の針葉における本菌（Hata et al. (1998) で "*Leptostroma*" となっている菌が本論文の *L. pinastri* と同じ菌である）の分離頻度の上昇は主に9~12月の秋期に生じることが示されており、これは上述の千葉・陳野（1967）、作山（1995）、伊藤（1973）の結果からの推測による感染時期、すなわち梅雨の時期からその直後、とはかなり異なっている。すなわち、胞子飛散のタ

イミングと感染成立のタイミングがずれているか、内生菌としての本菌の生活史が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。そこで我々は、葉ふるい病の発生していないクロマツ林分において子囊盤数の季節変動を調査し、成熟子囊盤の発生時期が上記のような既報における罹病葉での調査結果と同様、梅雨から夏の時期であることを明らかにした（濱田ら2014）。すなわち、日本国内では本菌の胞子飛散時期は発病時でも非発病時でもほぼ変わらないということになる。これは胞子飛散のタイミングと感染成立のタイミングがずれている可能性がより高くなったことを意味する。これを確認するためには、胞子飛散時期と感染時期を同じ場所で同時に調べる必要がある。胞子飛散時期については、前報のように、落葉における子囊盤数の変動から推測することが可能である。感染時期については、生葉における感染状況の変動から推測が可能であると思われる。生葉における感染状況については、Hata et al. (1998) では分離頻度を指標として用いている。しかし、本菌はクローンレベルの体細胞不適合性を有しており（中島2011）、また、分離時にシャーレ上で試料針葉断片から出現した菌糸が十分成長した際に菌糸の融合・非融合が整理されて境界の明確なコロニーを形成することから、このシャーレ上のコロニー数をほぼクローン数に等しいと看做すことが出来る。すなわち、分離時のコロニー数を感染状況の指標として用いることが可能である。以上をふまえ、本研究では、鹿児島県桜島のマツ葉ふるい病非発生クロマツ林における健全なクロマツ生葉（当年葉・1年葉・2年葉）および死葉（樹上枯死葉・落葉）での本菌のコロニー数及びクロマツ落葉における子囊盤数の季節変動を調査し、感染状況の季節的な変動と胞子飛散時期を同一箇所、同一時点で並行して調べることにより、内生菌としての本菌の生活史の更なる詳細、特に胞子飛散と感染時期の関係を明らかにすることを試みた。

## 調査地及び調査方法

### 1. 調査地

試料として用いたクロマツ針葉は、鹿児島大学農学部附属演習林桜島溶岩実験場内のクロマツ林分で採取した。この林分は海拔約20mで、大正溶岩上にあり、林冠は疎開していた。桜島では大規模なクロマツ林が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、褐色の落葉から分解終期の黒色で脆くなった落葉まで散在していた。この林分ではマツ葉ふるい病の発生履歴はなく、また調査期間通じて発生しなかった。なお、桜島は2000年代にマツ材線虫病の被害が全島的

に猛威を振るったが、今回の調査が行われた時期にはほぼ被害が終息し、この林分でも被害は発生しなかった。

## 2. *L. pinastri* のコロニー数の季節変動

無病徴のクロマツ針葉における本菌のコロニー数の季節変動を調査するために、2011年6月～11月、2012年4月～2013年11月にかけて、毎月1回上記の林分でクロマツの針葉を採取した（2011年6/13, 7/11, 8/9, 9/12, 10/10, 11/14, 2012年4/5, 5/17, 6/16, 7/16, 8/20, 9/17, 10/15, 11/14, 12/20, 2013年1/17, 2/14, 3/21, 4/23, 5/23, 6/18, 7/16, 8/9, 9/12, 10/9, 11/15）。展開した当年葉は6月から採取し始めたので、6月～翌年5月の試料を当該年の試料として扱った。従って、コロニー数の調査に関しては、以降は2011年6月～11月、2012年4, 5月を「2011年」、2012年6月～2013年5月を「2012年」、2013年6月～11月を「2013年」として扱った。採取時には、健全なクロマツ成木を5個体選び、毎回同じ個体について各個体の手の届く範囲（高さ約0.5m～2.5m程度）から当年葉、1年葉、2年葉、樹上枯死葉を各5本採取し、また各個体の直下から落葉を各5本採取した。生葉と樹上枯死葉は同じ個体からの採取時に一本ずつ出来るだけ各個体の異なる部位から採取するようにした。落葉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、枯死しきっていないまだ緑色や黄色の針葉は含まれておらず、かつ子囊盤の観察が困難な分解終期の黒色の落葉は取り除いたため、褐色で形の崩れていない落葉が供試試料となっている。樹上枯死葉については、マツの落葉時期に個体差、個体内差があるため、今回は葉齢を統一できなかったが、2年葉または3年葉が枯死したものであり、調査年の前半は3年葉、後半は2年葉が中心である。なお、樹上枯死葉はそれほど長い時間かからずに地上に落ちて落葉に加わるため、葉齢で区別して採取するより樹上で枯死している針葉を任意に採取する今回の採取法の方が落葉との対応関係自体は強くなるはずである。試料針葉はいずれもマツ葉ふるい病に罹病していない健全なものであり、落葉も通常のサイクルで落葉したものであった。本菌の分離は表面殺菌法（畑1997, 畑ら2008）を用いて行なった。試料針葉は、概ね針葉の中央部やや上となる先端から2.5cm～3.0cmの位置の断片（長さ0.5cm）を切り取り、70%エタノール、15%過酸化水素水、70%エタノールの順に1分間ずつ浸漬して表面殺菌を施し、滅菌蒸留水で洗浄した。表面殺菌後、針葉断片は2%麦芽エキス寒天培地を入れた直径6cmのシャーレに1つずつ置床し、室温で約1～2ヶ月培養した。培養中に出現した菌から、コロニー形態に基づいて本菌を同定した。はじめに述べたように、本菌はシャーレ上で

試料針葉断片から出現した菌糸が十分成長した際に菌糸の融合・非融合が整理されて境界の明確なコロニーを形成するが、この培養期間が終わるころには概ねそういう状態になっていた。それを見計らってシャーレごとに本菌のコロニー数を計数、記録した。それに基づいて供試針葉断片あたりのコロニー数の平均値と標準誤差を算出し、データとして用いた。

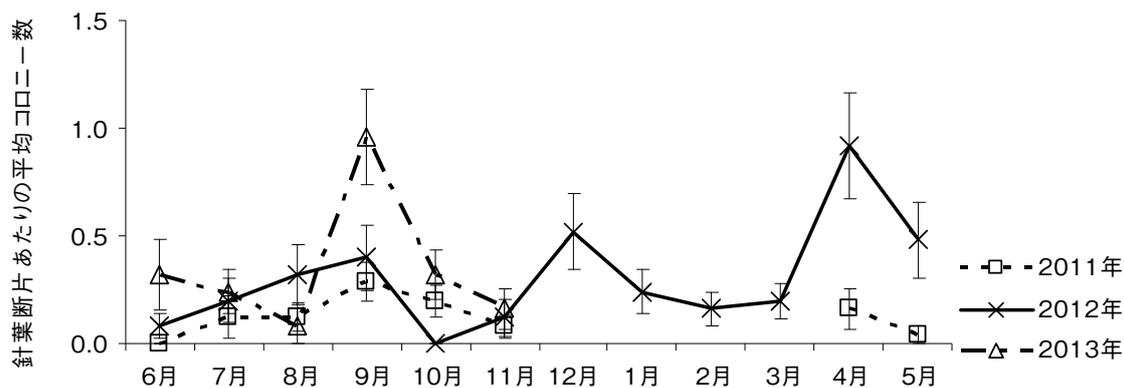
## 3. *L. pinastri* の子囊盤数の季節変動

落葉での本菌の子囊盤数の季節変動を調べるため、2011年5月から12月にかけて2週間に1回、2012年4月から2013年11月にかけて一か月に一回、上記林分でクロマツ落葉を採取した（2011年5/2, 5/16, 5/30, 6/12, 6/26, 7/17, 7/31, 8/14, 8/28, 9/12, 9/27, 10/11, 10/29, 11/7, 11/21, 12/5, 2012年4/5, 5/17, 6/16, 7/16, 8/20, 9/17, 10/15, 11/14, 12/20, 2013年1/17, 2/14, 3/21, 4/23, 5/23, 6/18, 7/16, 8/9, 9/12, 10/9, 11/15）。子囊盤数の調査では、落葉の入れ替わりを考慮するのが困難だったので、便宜上暦上の年ごとに分けて取り扱った。採取時には地上に10cm×10cmの枠を任意に設置し、その枠内にある落葉を全て採取した。採取した落葉は実験室に持ち帰った後、そこから10本の針葉を任意に選択し、実体顕微鏡で子囊盤の観察を行った。子囊盤は成熟子囊盤と未成熟子囊盤に分け、それぞれの数を記録した。それに基づいて供試針葉あたりの子囊盤数の平均値と標準誤差を算出し、データとして用いた。子囊盤が成熟しているかどうかは、濱田ら（2014）で述べたように子囊盤の開口の有無によって判断した。なお、子囊盤の季節変動については、2011年のデータは前報（濱田ら2014）で使用したものを転用している。

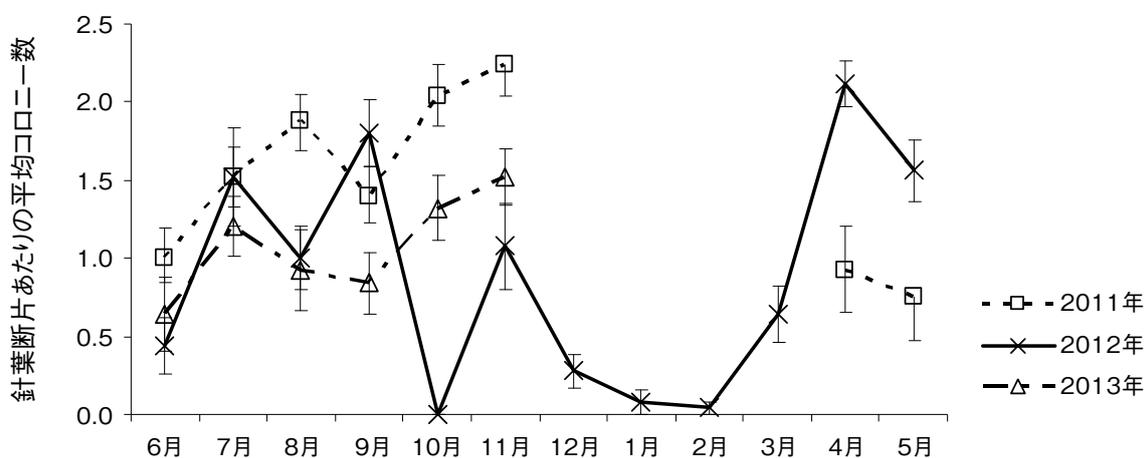
## 結果

### 1. *L. pinastri* のコロニー数の季節変動

当年葉における針葉断片あたりの平均コロニー数（以下単に平均コロニー数）は（図-1）、2011年の前半においては6月に年間最小値の0、9月に年間最大値の0.3を示したが、常に0.3以下の値を保っていた。4～5月も前半と同様低い値を示した。2012年においては6月から9月にかけてコロニー数は緩やかに増加したが、10月には減少して最小値の0を示した。その後、12月にかけてコロニー数は再び増加したが、1月から3月は0.3以下の低い値を示した。4月に急増して最大値の0.92となったが、5月には再び0.48まで減少した。2013年においては9月に0.96という顕著な最大値を示したものの、その他の調査月に関しては8月の0.08を最小値として0.32以下の低い水準で推移した。3年間共通して

図-1 *L. pinastri* のコロニー数の季節変動 (当年葉)

バーは標準誤差

図-2 *L. pinastri* のコロニー数の季節変動 (1年葉)

バーは標準誤差

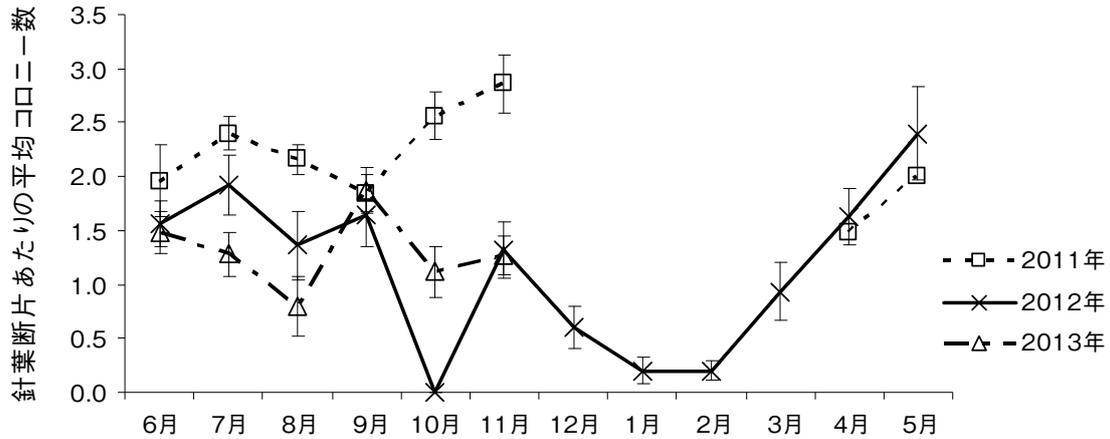
データを取っている6月から11月にかけての変動は、2011年と2012年は比較的類似していたが、2013年はかなり異なっていた。

1年葉の平均コロニー数の変動は(図-2)、2011年の前半においては6月から8月まで増加し、9月に一度減少後、最大値の2.2を示した11月まで再び増加した。4~5月は前半よりかなり値が低下し、5月には最小値の0.8まで落ちた。2012年においては比較的低い0.4を示した6月から隔月で増減しつつ9月には1.8まで達したが、10月に最小値0まで急減した。その後、11月に一旦は増加したものの、12月から2月にかけては0.3以下の低い値で推移した。3月、4月になると大きく増加し、4月に最大値2.1を示した。2013年においては最小値0.64を示した6月から7月に増加した後、9月まで緩やかに減少したが、その後再び増加し、11月には最大値1.5となった。1年葉の6月~11月における変動は、2011年と2013年は類似していたが、2012年はかなり異なっていた。

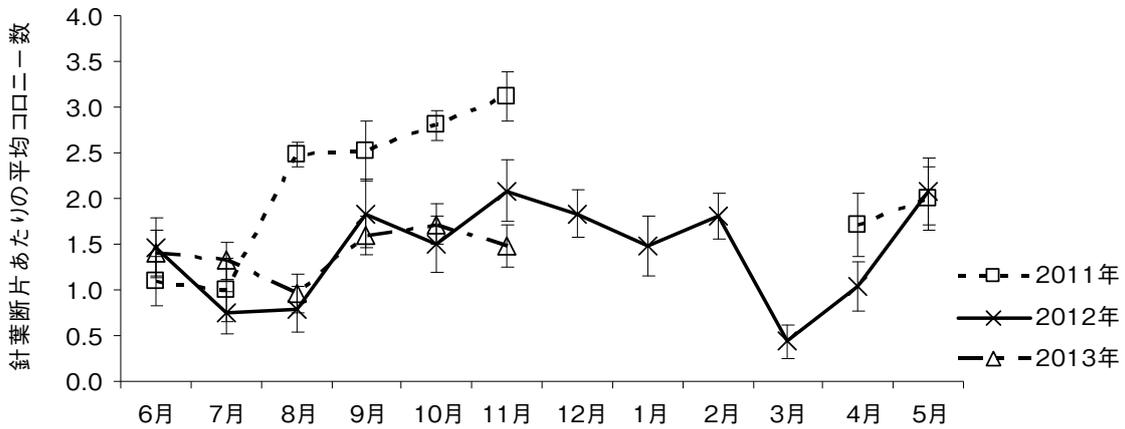
2年葉の平均コロニー数は(図-3)、2011年前半におい

ては6月から7月まで一旦増加後に減少して9月に1.8の低値を示した後、再び増加に転じ、11月に最大値の2.9を示した。4月には最小値の1.48まで値が落ちていたが、5月には2.0まで増加した。2012年においては6月から9月にかけて隔月で増減しつつも横ばいに近い推移を示したが、10月に最小値の0まで急減した。その後、11月に一旦増加したものの、以降反落、12月から2月にかけて0.2~0.6の低い値で推移した。3月からは再び大きく増加し、5月には最大値の2.4を示した。2013年においては6月から8月にかけて減少して8月に最小値0.8を記録後、急増して9月に最大値1.9を記録し、その後再び減少した。2年葉の6月~11月における変動は、3年とも余り類似していなかった。

樹上枯死葉の平均コロニー数は(図-4)、2011年前半においては7月にわずかに減少して最小値1.0を記録した後、8月に急増し、以降も最大値3.1を示した11月まで増加した。4~5月は6~7月と8~11月の中間の水準であった。2012年においては、6月から7月に減少した後、8月から9月にかけて増加し、以降は11月に示した最大値2.1をピークとしつ

図-3 *L. pinastri* のコロニー数の季節変動 (2年葉)

バーは標準誤差

図-4 *L. pinastri* のコロニー数の季節変動 (樹上枯死葉)

バーは標準誤差

つも2月までは余り変わらない水準を保った。3月に急減して最小値0.44を示したが、4、5月でコロニー数は再び増加した。2013年においては6月から8月までやや減少して最小値の1.0を記録後、増加傾向に転じて10月に最大値の1.7を示したが、変動幅は他の年に比べて小さかった。樹上枯死葉の6～11月における変動は、2011年7～8月の急増を除けば3年間類似していた。

落葉の平均コロニー数は(図-5)、2011年前半においては7月に一旦減少して最小値0.2となった後、大きく増加して9月と10月に最大値の2.1を示し、再び減少した。4月は8月と同じ1.2だったが、5月には9～10月に近い2.0まで増加した。2012年においては6月からわずかに減少した7月に最小値の0.48を示した後10月まで増加した。その後12月まで一旦減少後、1月に増加して最大値の1.88を示した後、再び減少に転じたが、3月を底に5月まで再びやや増加した。2013年においては最小値の0.24を示した6月から最大値の2.2を示した11月まで、8～9月に見られた微減を除き、概

ね増加が続いた。落葉の6～11月における変動は、6～7月が低く、そこから9～11月の高い値に向かって概ね増加傾向が続くという点で3年間共通していた。

以上のように、樹上枯死葉及び落葉における本菌の変動は、2012年においては類似した傾向が見られ、6月から7月にかけて一旦減少した後11月まで上昇し、11月から1月まではほぼ横ばいに推移し、その後3月にかけて一旦減少した後5月にかけて再度増加するというパターンを示した。また、6～11月の変動を3年間通して比較すると、落葉においては全ての調査年で概ね類似した変動を示し、樹上枯死葉においても、2011年にやや高い水準で推移したものの、2012年、2013年と変動の傾向は類似していた。生葉については、2012年における変動は、10月に急減して0となり、一旦上昇後2月前後に低い値を示し、再び上昇に転じるという点で当年葉から2年葉まで類似した傾向を示した。一方、6～11月の変動を3年間通して比較すると、10月の急減が2012年以外見られなかったなど、3年間で共通した傾向はあま

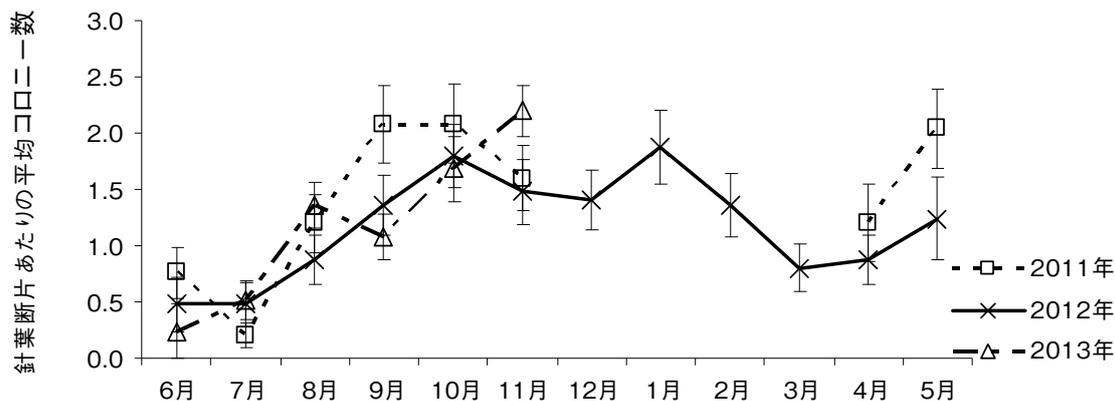


図-5 *L. pinastri* のコロニー数の季節変動（落葉）  
バーは標準誤差

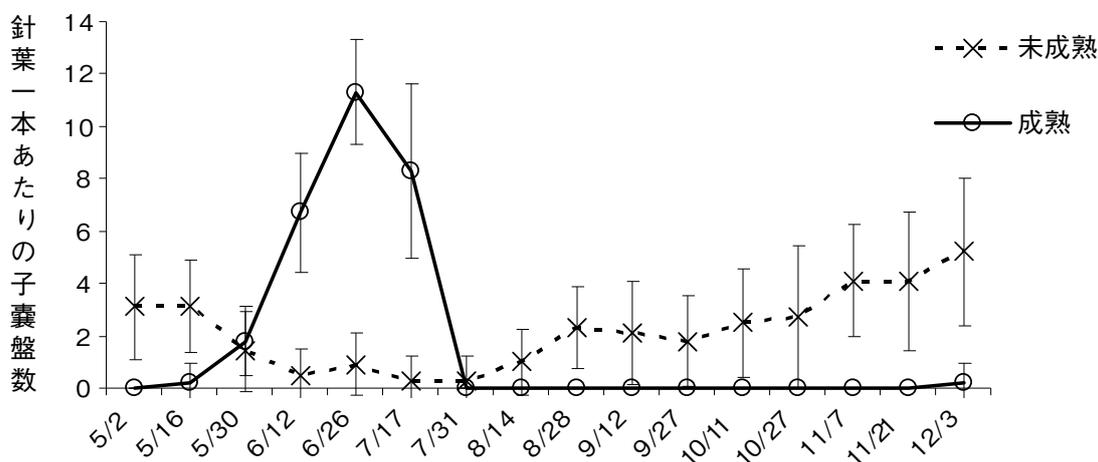


図-6 2011年における *L. pinastri* の子囊盤数の季節変動  
バーは標準誤差

り示さなかった。また、樹上枯死葉・落葉においては急増や急減が少なく、概ね変動が緩やかであったのに対し、生葉では調査月毎の変動が激しかった。このように、全体的には死葉ではコロニー数の季節変動及び年次変動は安定していたが、生葉では不安定であった。なお、コロニー数に関しては、生葉では葉齢が高いほど高くなる傾向が見られ、落葉と樹上枯死葉は同程度であった。

## 2. *L. pinastri* の子囊盤数の季節変動

2011年においては（図-6）、成熟子囊盤は5月2日の試料では観察されず、5月16日の試料から出現し始め、6月26日の平均成熟子囊盤数11.3をピークに5月末から7月中旬まで出現した。その後、7月31日から11月21日までは観察されず、12月3日にわずかに観察された。平均未成熟子囊盤数は、5月2日、5月16日の時点で3.1であり、5月末から減少を始め、7月17日、7月31日に最小の0.3を記録した。その後増加に転じ、2011年12月3日には5.2を記録した。

2012年においては（図-7）、成熟子囊盤は4月5日から11

月22日まで観察された。6月20日の平均成熟子囊盤数9.5をピークに6月、7月の調査で多く出現したが、その後は9月20日にかけて減少した。平均未成熟子囊盤数は4月5日、5月17日の調査ではそれぞれ2.7、3.4であったが、その後7月16日の1.0まで緩やかに減少した。8月20日から9月20日にかけて急激に増加し、10月18日には最大値8.4を記録したが、12月20日には4.8まで減少した。

2013年においては（図-8）、成熟子囊盤は2月14日から9月12日まで観察された。6月18日の平均成熟子囊盤数15.5をピークに6月、7月の調査で多く観察され、その後は9月12日にかけて減少した。平均未成熟子囊盤数は冬期から上昇傾向を示して4月23日に最大値9.4、以降は減少傾向に転じ、10月9日に最小値3.9を示した。

以上のように3年とも平均成熟子囊盤数は6月後半をピークとして梅雨の時期に急激に増加し、以降減少しつつ夏までは比較的多く出現したものの、他の時期には非常に少なかった。一方、平均未成熟子囊盤数は、概ね平均成熟子囊盤数が増加する時期に低くなる傾向を示した。

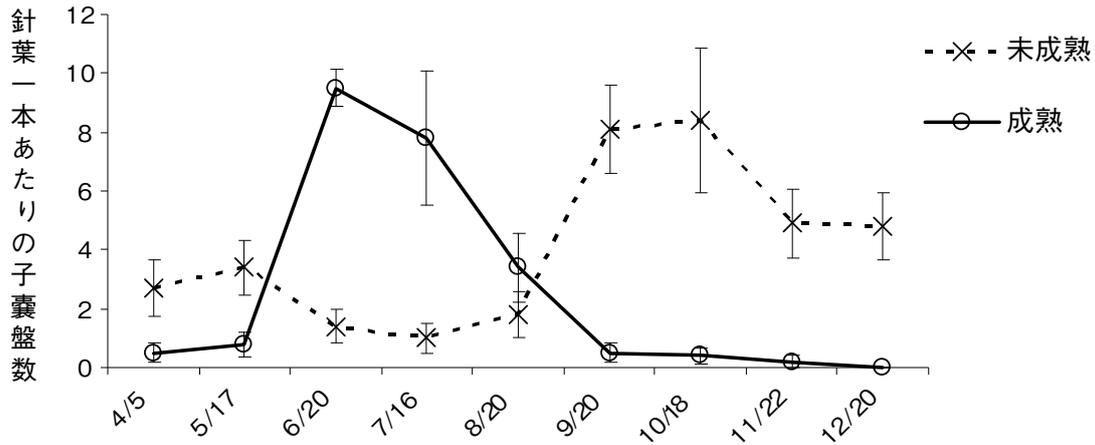


図-7 2012年における *L. pinastri* の子囊盤数の季節変動  
バーは標準誤差

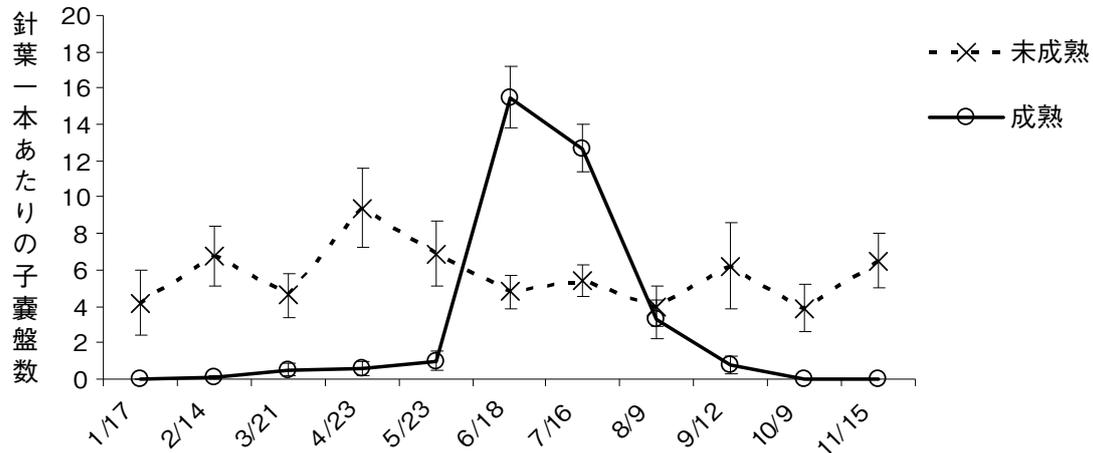


図-8 2013年における *L. pinastri* の子囊盤数の季節変動  
バーは標準誤差

## 考察

はじめに述べたように、マツ生葉における *L. pinastri* の内生菌としての季節変動は Hata et al. (1998) で二年間に渡る調査結果が報告されている。そこではアカマツ及びクロマツの内生菌として分離された本菌の分離頻度が針葉の展開から概ね時間経過とともに増加していき、顕著な急増や急減がないといった結果が示されている。増加は概ね緩やかだったが、中では9～12月の増加が比較的目立ったため、本稿のはじめには感染時期を9～12月と述べた。ところが、今回得られた生葉における変動は、全くパターンが異なっていた。全体に葉齢が高いほどコロニー数が上がる傾向にあったという点だけは共通していたものの、季節の経過と共に顕著な増減が見られ、かつ年によって共通する変動パターンが必ずしも見られなかった。とりわけ、2012年の10月に見られた急減や、冬期における顕著な低値は Hata et al. (1998) では全く見られなかった現象である。

Hata et al. (1998) では分離頻度、今回はコロニー数を指標としているため、今回の方が数値上変動が出易かったという可能性は考えられるが、ここまで大きな違いが出るとは考えにくい。また、今回の調査では調査期間通して同じクロマツ個体から、かつ毎回各個体の出来るだけ異なる部位から一本ずつ試料針葉を採取しているため、クロマツの個体間差や個体内差がこのばらつきに反映している可能性も考えにくい。一方、中島 (2011) の結果からコロニー数はクローン数に近い指標と考えられるため、コロニー数の顕著な減少が見られる時期には葉内において本菌の死滅が生じており、コロニー数の顕著な増加が見られる時期には葉内への新規の感染が生じていることが強く示唆される。すなわち、今回の結果は、桜島においては京都に比べて針葉内の本菌は感染と死滅が短期間に激しく生じていることを示唆している。また、増減のパターンが3年間必ずしも一致していないことは、この増減が毎年一定して生じる安定したものでは必ずしもないことを意味している。この違い

の原因は定かではないが、一般に樹木の内生菌相は熱帯では極めて多様で複雑になることが知られており (Arnold et al. 2000), メヒルギの生息地があるなど気象条件が亜熱帯に近い錦江湾では京都より内生菌相やその動態が熱帯寄りなのかもしれない。

一方、樹上枯死葉や落葉でもコロニー数の増減は見られたが、生葉に比べると変動は緩やかで、かつ3年間概ね同様な増減パターンを示した。言い換えれば、死葉においては生葉よりも本菌の変動は安定していた。すなわち、生葉の組織内においては本菌の感染と死滅が激しく生じている一方、死葉の組織内においては感染と死滅が生葉ほど頻繁には生じていないということになる。この違いの原因としては、本菌の樹木内生菌としての基本的な生態が関わっている可能性が考えられる。内生菌は一般に宿主の健全な組織内では病徴を示さず潜在しているが、組織枯死後には急速に増殖して子実体を作るケースが比較的良好に見られる (Carroll 1986; 畑2012)。本菌も生葉内に存在している際はあまり成長せずに小サイズのコロニーとして存在しており、針葉が枯死して生理的活性を失ってから急速に成長してコロニーサイズを著しく拡大すると仮定すると、生葉内での小サイズのコロニーは死滅しやすく、頻繁にコロニー形成と死滅が繰り返される一方、樹上枯死葉や落葉でサイズが著しく拡大したコロニーはその生存が安定しやすいと考えられそうである。もしそうであるとすると、このコロニーサイズの大小が本菌の生葉と死葉でのコロニー数の変動の安定性の違いの原因となっているという解釈が可能かもしれない。針葉内でのコロニーの死滅の原因としては、まず考えられるのは温度や湿度といった要因だが、コロニー数の急減した時期が必ずしも一定でないため、はっきりとしたことは分からない。他の要因としては、葉内に生息する他の菌との競争的相互作用などが考えられる。こちらの可能性については、例えばマツの生葉に生息する内生菌の中で実際に抗菌性を持つものが見られることから (二井・畑2000)、比較的希望ではないかと思われる。

成熟子囊盤の出現傾向は、今回の3年間を通して、6月後半をピークとし、主に梅雨から夏の時期にかけて出現する一山型の推移で一致した。これは千葉・陣野 (1967) の結果と概ね一致しており、やはり本菌の子囊胞子の飛散は梅雨から夏にかけての時期に限られると考えられる。一方、上述の生葉におけるコロニー数の変動からは、コロニー数が急上昇する時期に感染が生じたと推測できるわけだが、これが3年間で必ずしも一定せず、かつ2012年を見ると複数回急上昇が生じている。すなわち、年間何回も不定期に感染が生じていることが示唆される。これは、安定して梅雨～夏の時期であると推測された子囊胞子の飛散時期と大

きく異なっている。

このような不一致の理由としては、例えば、本菌の子囊胞子が針葉の組織内に侵入する前に、針葉表面でかなりの長期、かつ個々の胞子により異なる期間、耐久しているという可能性が考えられる。本菌の子囊胞子はゼラチン様被膜に包まれていることが知られており (作山 1995)、針葉表皮に長期間留まることが可能であると考えられる。子囊胞子が針葉表面で長期間耐久できるのであれば、胞子飛散から感染までにある程度の期間が経過していることの説明が可能であろう。個々の胞子の感染タイミングについては温度や湿度、マツ側の物理的、化学的抵抗性、侵入時または侵入後の定着の際に働く他の菌との相互作用といった条件の関与が考えられる。他に考えられる子囊胞子飛散時期と感染時期の不一致の理由としては、本菌が分生子で生葉に感染している可能性も考えられる。本菌の分生子は培地上では不発芽性で、不動精子と考えられている (小林ら 1992) が、野外においては分生子の発芽とそれによる感染が可能なのかもしれない。今回は分生子については調査していないため、今後この点について検討が必要かもしれない。

今回、分離時のコロニー数を生息状況、落葉上の子囊盤数を胞子飛散の指標としてそれらの季節変動を調査することにより、胞子飛散が毎年一定の時期に生じること、生葉における本菌の生息状況はかなり不安定である一方死葉においては比較的安定していること、胞子飛散時期と感染時期が一致していないこと、生葉内において本菌が感染と死滅を繰り返していることなどが明らかとなった。特に生葉と死葉における安定性の違いと生葉内における感染と死滅の問題は内生菌という生態群を考える上で極めて興味深く、今後追求すべき重要な課題であると思われる。

## 謝辞

本研究は科学研究費補助金 (基盤研究 (C)) : 課題番号 21580185) からの助成によって行なわれた。

## 引用文献

- Arnold, AE, Maynard, Z, Gilbert, GS, Coley, PD, Kursar, TA (2000) Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? *Ecol. Lett.* 3: 267–274.
- Carroll GC (1986) The biology of endophytism in plants with particular reference to woody perennials. (*Microbiology of the phyllosphere*. Fokkema NJ, van den Heuvel, J (eds), Cambridge University Press) 203–222.

- 千葉修・陳野好之 (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一見えざる共生者・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.
- 畑邦彦 (1997) 菌類の採取・検出と分離: 植物関連菌 (寄生菌, 共生菌, 腐生菌): 内生菌. 日菌報38: 110-114.
- 畑邦彦 (2012) 樹木における内生菌 (エンドファイト) の普遍性と機能—常在的な「弱い寄生菌」の存在意義. 樹木医学研究16: 63-66.
- 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: 245-250.
- 畑邦彦・平田令子・曾根晃一 (2008) マツ死葉における表面殺菌法の検討. 九森研61: 31-33.
- 濱田正信・曾根晃一・畑邦彦 (2014) 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. 鹿大演報 41: 29-33.
- 伊藤一雄 (1973) 樹病学大系Ⅱ. 農林出版株式会社 302pp.
- 小林享夫・勝本謙・我孫子和雄・阿部恭久・柿島真 (編) (1992) 植物病原菌類図説. 全国農村教育協会 685pp.
- Minter DW (1981) *Lophodermium* on pines. *Mycol Pap* 147: 1-54.
- Minter DW, Staley JM, Millar CS (1978) Four species of *Lophodermium* on *Pinus sylvestris*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 71: 295-301.
- 中島彩夏 (2011) マツ葉ふるい病菌 *Lophodermium pinastri* のクローン識別と季節及び地域変動. 平成22年度鹿児島大学農学部卒業論文
- 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.

## 要旨

マツ葉ふるい病菌として知られる子囊菌 *Lophodermium pinastri* の内生菌としての生活史の詳細, 特に孢子飛散と感染時期の関係を明らかにするために, 鹿児島県桜島において, クロマツ生葉 (当年葉・1年葉・2年葉) 及び死葉 (樹上枯死葉・落葉) における本菌のコロニー数と落葉における子囊盤数の季節変動を3年間調査した。コロニー数の季

節変動については, 死葉においては概ね変動が緩やかであったのに対し, 生葉では調査月毎の変動が激しかった。また, 死葉では3年間通して, また樹上枯死葉と落葉で変動パターンが類似していたが, 生葉では年次間, 葉齢間であまり共通のパターンが見られなかった。成熟子囊盤数は3年間共通して6月後半をピークに梅雨の時期に急激に増加し, 以降減少しつつ夏までは比較的多く出現したものの, 他の時期には非常に少なかった。未成熟子囊盤数は, 概ね成熟子囊盤数が増加する時期に低くなる傾向を示した。以上のように, 孢子飛散時期が一定して梅雨~夏の時期なのに対して, 生葉におけるコロニー数の上昇は不定期に年間複数回生じており, 孢子飛散時期と感染時期は必ずしも一致していなかった。