九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

マツノザイセンチュウを接種したクロマツにおける部分枯れの発生と成長への影響

川口, エリ子
九州大学農学部林学科

玉泉, 幸一郎
九州大学農学部林学科

齋藤, 明
九州大学農学部林学科

https://doi.org/10.15017/10946

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 80, pp.41-49, 1999-03-23. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

九大演報（Bull. Kyushu Univ. For.），80：41-49，1999

論　文

マツノザイセンチュウを接種したクロマツにおける部分枯れの発生と成長への影響*

川　口　エリ子**・玉　泉　幸一郎**・齋　藤　　明**

抄　　録

マツノザイセンチュウを接種し，部分枯れとなったクロマツの枯損状況と生存部の成長を調査した．枯れは樹冠の先端の当年生枝で多く生じ，また，接種部位から離れた部分においても発生した．このことから，マツノザイセンチュウは樹体内に侵入後，まず，枝の先端まで移動・分散し，その後増殖を開始したが，移動先での増殖が枝の先端に限定されたために枝の先端のみが枯れたと推察された．幹と枝の肥大成長は接種翌年に低下したが，枯損部分以外では形成層に異常が認められず，同心円状の成長がみられた．また，接種翌年の新生枝の発生率は低下したが，発生場所は接種部位からの距離とは無関係であった．さらに幹の通水状況は，古い木部では明らかに通水部分が減少したが，接種翌年に形成された木部では正常な通水が行われていた．このように，部分枯れ個体では成長や新生枝発生の減少などの樹勢低下や通水阻害は生じたが，生き残った部分における形成層の活性は維持され，正常な木部形成が可能であった．これらの結果から，この供試木が部分枯れに留まった要因は，線虫の増殖が枝の先端に限られたことと，枯損部分以外の形成層活動が維持されたことであると考えられた．

キーワード：クロマツ，マツノザイセンチュウ，部分枯れ，線虫の増殖，形成層，水分通導

1．はじめに

日本各地で深刻な問題となっている大規模なマツ枯れは，マツノザイセンチュウ *Bursaphelenchus xylophilus*（Steiner et Buhrer）Nickle（以下，線虫）によって引き起こされることが知られている（徳重・清原，1969）．一般に，線虫の侵入を受けたマツは，樹脂滲出，水分通導などに異常を生じ，やがて樹体全体が赤褐色となり，年内に枯死へ至る（岸，1988）．しかし，まれに，線虫の侵入により枝の一部において針葉の変色がみられるが，残りの部分では変色がなく，翌年以降も成長を続けることが報告されている．このような現象は部分枯れと呼ばれ，線虫の病原性が弱い場合や，マツの抵抗性が強い場合に

---

* KAWAGUCHI, E., GYOKUSEN, K. and SAITO, A. : Appearance of partially wilted shoots in a *Pinus thunbergii* inoculated with *Bursaphelenchus xylophilus* and its influence on the growth of the tree.

** 九州大学農学部林学科
Department of Forestry, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812-8581

生じる（岸，1988）．部分枯れ症状を呈して生き残った個体は，個体としては抵抗性を発揮したといえるが，枯れた部分では感受性反応が生じており，1個体に抵抗性部分と感受性部分が混在している特異な状態である（二井，1987）．このような部分枯れの発生機構を把握することは，マツ材線虫病の病徴進展のメカニズムを解明する手がかりになると考えられているが（太田，1982，1984），部分枯れの発生機構についての報告は少ない．

本研究では，部分枯れの発生機構を明らかにするため，線虫の接種後部分枯れとなったクロマツを用いて，枯れの発生状況および接種翌年の新生枝の発生状況，肥大成長および通水状態について調査した．また，これらの結果をもとに，部分枯れの発生機構とマツ材線虫病によるマツの枯損機構について考察した．

2．材料と方法

材料には，九州大学農学部構内の苗畑の大型コンクリートポット（直径1m）に植栽された6年生クロマツ *Pinus thunbergii* Parl. 2本を用いた．供試木のうちの1本を対象に線虫の接種を行った．この供試木の樹高は185.0 cm，地際直径は5.5 cmであった．接種は1997年7月28日に行った．当年生枝の先端にドリルで直径0.5 cm，深さ1 cmの穴を開け，線虫（強病原性系統，S6-1）30,000頭を接種した．この供試木が接種後一部の枝の枯れに留まり，翌年まで生存していたため，部分枯れの観察に用いた．また，線虫を接種していない残り1本は対照木として用いた．対照木の樹高は175.0 cm，地際直径は4.8 cmであった．ポットへの灌水は，毎日午前9時に自動灌水装置により行った．

接種翌年の1998年7月31日に供試木を地際から伐倒した．通水状況を観察するため，伐倒直後に切り口を0.1%サフラニン溶液に浸し，野外の日当たりのよい場所に3日間放置し，吸い上げによる染色を行った．その後，全ての枝について枝齢別に長さを測定し，枯れ枝および生存枝，新生枝の数や分布を調査した．枝齢については，接種年に発生した枝は当年生枝，接種翌年に発生した枝は新生枝とした．枯れ枝の判定は針葉の色を基準に，針葉が褐変している部分を枯れ枝とした．また，幹の肥大成長を調べるため，地際から10 cm毎に幹の円板を採取し，接種前年から接種翌年までの3年分の成長量を4方向で測定した．さらに，各高さでの成長量を用いて前年の成長量との比を成長率として算出した．また，枝についても肥大成長を調査した．

3．結　　果

図1に枯れ枝と新生枝の分布状況を示した．枯れは枝の先端に発生したが，接種部位に近い部分に多い傾向があった．図2に枝齢別の枯れ枝数を示した．枯れは，当年生枝121枝のうち49枝，一年生枝52枝のうち3枝に発生し，枯れが発生する割合は当年生枝の方が多かった（Fisher's exact test ; $P < 0.001$）．図3に枯れ枝数を接種部位からの距離による階級別に示した．当年生枝の枯れは接種部位から近い部分に多く発生する傾向が認められたが，離れた部分でも生じ，接種部位から150 cm以上離れた部分においても14枝中5枝で枯れがみられた．また，一年生枝の枯れはすべて接種部位から75 cm以内で発生した．

接種翌年の新生枝は樹冠全体に発生した（図1）．そこで，図4に全当年生枝数にしめる

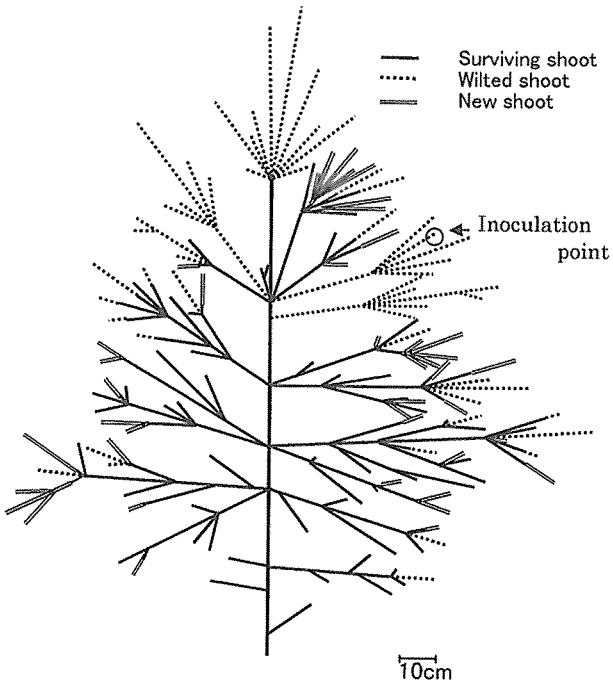

Fig. 1 Schematic representation of surviving, wilted and new shoots of *Pinus thunbergii*.

図1 枯れ枝と新生枝の分布状況

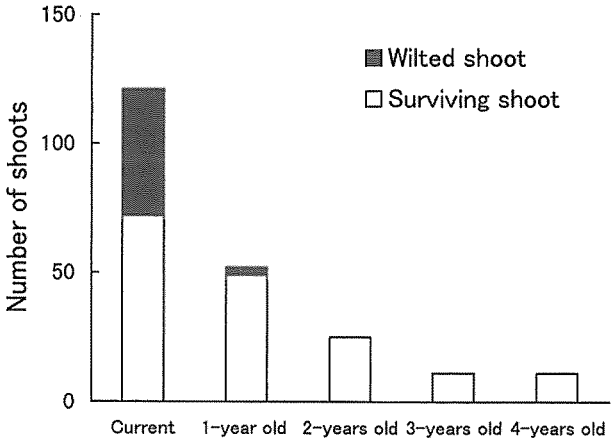

Fig. 2 The number of wilted and surviving shoots in each age class.

図2 枝齢別の枯れ枝数と生残枝数

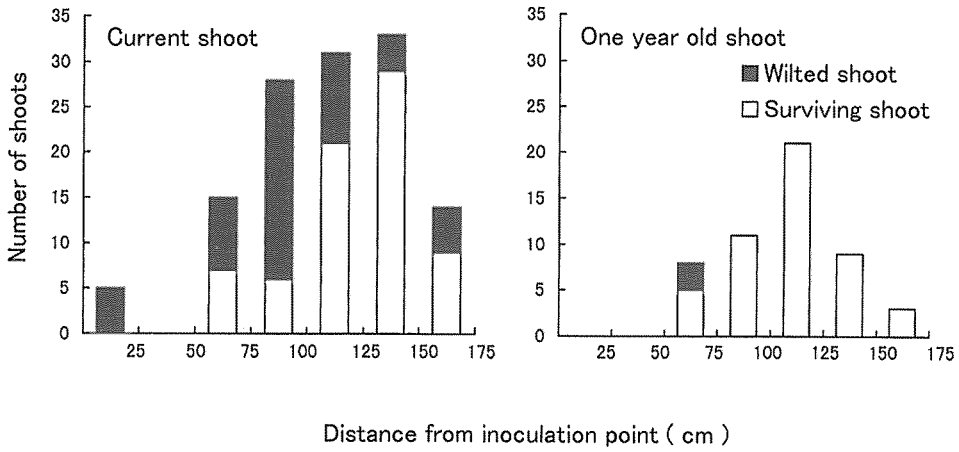

Fig. 3　The number of wilted shoots as shown by the distance from the inoculation point.

図 3　接種部位からの距離別にみた枯れ枝の発生数

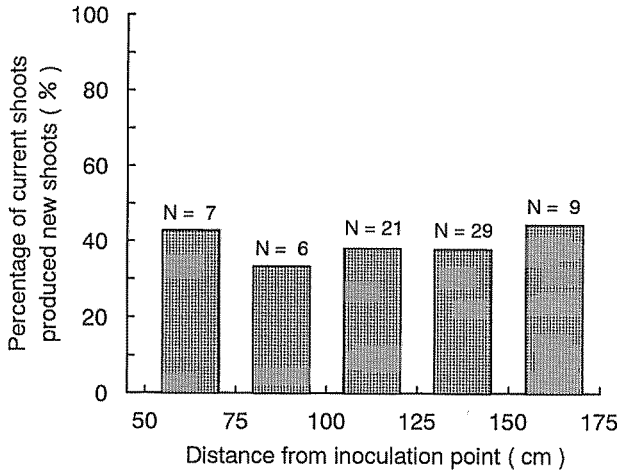

Fig. 4　Percentage of current shoots which produced new shoots in terms of distance from the inoculation point : N-values show the total number of current shoots in each class.

図 4　接種部位からの距離別にみた全当年生枝数に占める新生枝を発生した当年生枝の割合

新生枝を発生した当年生枝の割合を，接種部位からの距離別に示した．新生枝の発生はいずれの階級においても 33.3%～42.9%とほぼ一定の割合で生じ，接種部位からの距離による差は認められなかった（いずれの階級間においても，Fisher's exact test ; $P > 0.05$）．表 1 で当年生枝からの新生枝の発生状況を対照木と比較した．接種木では，新生枝が発生したのは接種翌年に健全であった当年生枝 72 枝のうち 28 枝（38.9%）であったのに対し，対照

Table 1. Sprouting of new shoots from current shoots.
表 1. 当年生枝からの新生枝発生状況

	No. of current shoots	No. of healthy current shoots (A)	No. of current shoots with new shoots (B)	Ratio of current shoots produced new shoot (B/A)	χ^2-value
Inoculated tree	121	72	28	0.39	36.8***
Control tree	121	121	100	0.83	

*** significant at $P=0.001$ level.

木では 121 枝のうち 100 枝（82.6%）と多く，その差は有意であった（χ^2-test ; $P<0.001$）.

図 5 に高さ 10 cm 部位のサフラニン染色後の円板を示した．矢印で示した接種木の最も外側の染色されている部分が，接種翌年の成長部分である．欠けることなく全方向に成長がみられ，このような成長はすべての円板においてみられた．図 6 に接種年と接種翌年の幹の成長率を高さ別に示した．接種年の幹の成長率は，接種木が対照木より大きい傾向にあり，20 cm（t-test ; $P<0.05$），40 cm（$P<0.01$）および 80 cm（$P<0.01$）の 3 ヶ所では有意差がみられたが，残りの部分では有意差は認められなかった．しかし，接種翌年の成長率はいずれの高さにおいても接種木の方が成長率が小さく，接種木と対照木との差は全て有意であり，明かに成長が低下した（t-test ; $P<0.05$）．接種翌年の枝の成長は，生き残った部分では全方向にほぼ均等な成長がみられたが，枯れた部分では肥大成長はみられなかった．

幹のサフラニン溶液による染色状況を比較すると，対照木では全面が染色されていたのに対し，線虫接種木では染色されていない部分が多かった．染色されていない部分は幹の中心に近い古い木部にみられ，外側の木部ほど染色されていた部分が多かった．特に接種翌年に形成された木部では対照木と同様の染色がみられ，通水が十分に行われていた（図5）.

4. 考　　察

枯損は枝の先端で発生し，しかも接種部位から離れた部分においても生じた（図 1，2，3）．部分枯れとなったマツでは，枯損部分からは線虫が検出されるが，健全部分からは検出されない（橋本，1975 ; 橋本・清原，1975 ; 二井，1987）．また，殺線虫剤を樹幹注入することによって部分枯れの人為形成が可能であり，1 個体のマツの一部で線虫が増殖しマツ材線虫病の発病がみられても，その病変は，薬剤によって線虫の増殖が阻止される部分へは進行しない（太田，1981，1984）．これらのことは枯損部分と線虫の増殖場所はほぼ一致することを示唆している．したがって，本実験に用いた部分枯れ個体においても，枯損部分のみで線虫が増殖していたと推察される．つまり，線虫は侵入直後に樹体全体の枝の先端まで移動・分散し，移動先の枝の先端で増殖を開始したが，増殖が樹体全体では生じず，線虫の増殖が枝の先端に限定されたために，その部分のみで枯損が生じたと考えられる．線虫は樹体に侵入後，きわめて低密度で樹体全体に移動・分散した後（橋本，1975 ; 清原・鈴木，1975），爆発的に増殖し，マツを枯死に至らしめることが明らかになっている（Futai, 1980）．しかし，樹体のどの部位から増殖を始めるかについては明らかになっていない．今

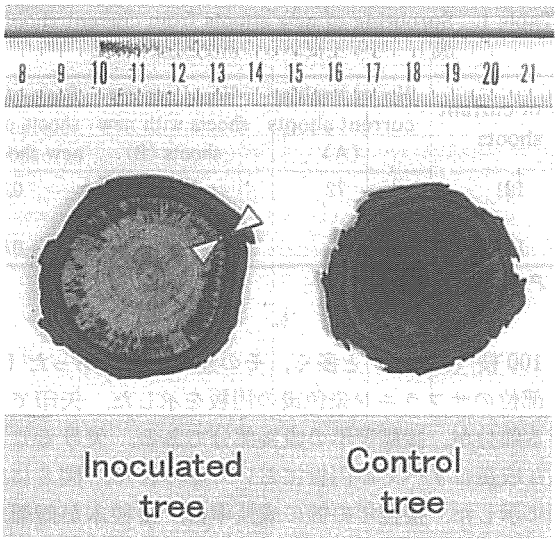

Fig. 5　Cross section of the stem at 10 cm height, which were colored by safranin dye perfusion. Arrows indicate the new xylem formed the following year.

図5　高さ 10 cm における幹のサフラニン染色状況

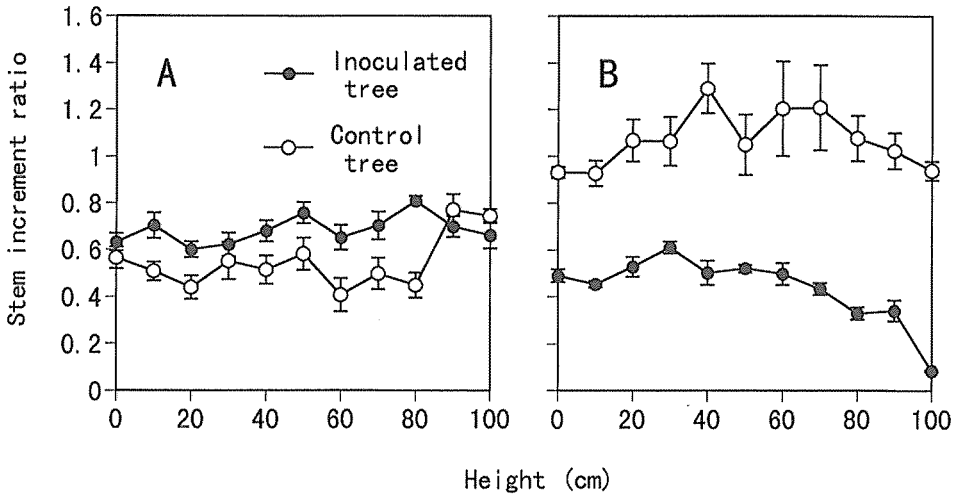

Fig. 6　Stem increment ratio at 10 cm height interval : A shows inoculation year, B shows the following year.

図6　各高さにおける幹の成長率

回の結果から，線虫は行き止まりとなる枝先まで移動し，そこで増殖を開始すると考えられる．線虫が移動経路の途中で増殖を開始した場合には，古い枝での増殖が生じるはずであるが，今回枯損したのは当年生枝がほとんどであったことも（図 2），このことを裏付け

ている．これまでの研究で増殖開始の場所が特定されなかったのは，通常みられる枯死に至るマツでは，増殖速度が速く，増殖場所が枝先から樹体全体に短期間のうちに広がるため，樹体全体でほぼ同時に増殖が生じているようにみえると考えられる．今回は，潅水を毎日行ったことから，マツの樹勢が強く，線虫の増殖が抑制されたと考えられるが，これらの機構については今後さらに検討する必要がある．

形成層が壊死したのは枯損部分のみで，生き残った部分では形成層活動は行われており，接種翌年の肥大成長も認められた（図5）．線虫の侵入を受けたマツの枯死を決定する要因は形成層の壊死であり（Sasaki *et al*, 1984；Fukuda *et al*, 1992；Fukuda, 1997），形成層の壊死は線虫の増殖と深い関わりがある（Fukuda, 1997）．これらのことから，本実験においても線虫の増殖が起きた枝先の形成層のみが壊死し，部分枯れに至ったといえる．線虫はマツ樹体内に侵入後の移動・分散において，生き残った部分の組織を通過したことになるが，この過程においては形成層の障害は発生しないことを示す結果となった．この要因として，線虫は，侵入初期の移動・分散において樹脂道を主な移動経路とするためと考えられるが（Ishida, 1997），形成層自らの抵抗（Fukuda, 1997）の可能性もある．
部分枯れ個体では，古い木部での通水機能は低下していたが，接種翌年に形成された木部では正常な通水が行われていた（図5）．線虫が侵入しても枯れないマツでは，材の中心に近い木部では通水に異常を生じるが，形成層に接した周囲の新しい木部の通水機能は維持されており，これにより枯死を免れていると考えられている（Sasaki *et al.*, 1984；池田ら，1994；池田，1996；Ikeda, 1996）．したがって，部分枯れ個体では，一部の枝が枯損しても他の部分では形成層が生き残っており，翌年形成された木部での通水が行われたため個体としての生存が可能であったと推察される．

部分枯れ個体の肥大成長は，接種年には対照木より大きい傾向にあったが，接種翌年には対照木よりも小さくなった（図6）．これは，接種の影響が翌年になって現われたものと考えられる．線虫を接種して生き残ったマツは，翌年の成長が低下することが知られている．古野（1982）は，数種のマツ属樹種において線虫接種翌年の生存木の伸長成長を調査し，クロマツでは前年の接種の影響が生存木の翌年の伸長成長に顕著に出ると報告している．これは，伸長成長と直径成長という違いはあるものの，生存木では翌年に接種の影響が現われるという点で本研究の結果と一致する．また，接種翌年の肥大成長に偏りはみられず（図5），樹体全体で成長率が低下していたことから（図6），部分枯れ個体の成長率の低下の原因は，線虫から直接的に受けた害ではなく，一部の枝が枯れたことによる全体的な光合成産物の低下が原因であると考えられる．接種翌年の新生枝は全体的に発生したにもかかわらず（図4），その発生率が低下したことも（表1），樹体全体の活性低下が原因として考えられる．したがって，部分枯れ個体では，個体としては生き残ったものの，光合成に関して大きな役割を担っている当年生枝が多く枯損したことにより，樹体全体としての光合成産物量が低下し，翌年の肥大成長や新生枝発生率の低下が生じたと推察される．

以上より，部分枯れの発生機構として以下のような過程が考えられる．すなわち，樹体内に侵入した線虫は樹体全体に移動・分散するが，線虫の増殖は先端のみに限定され，その場所のみで形成層の壊死を生じ，部分的な枯損を引き起こす．古い木部ではすでに通水異常が生じているが，この異常は樹体の枯死をもたらすようなものではなく，枯損部分以外では形成層が生き残ることで，翌年の通水も維持され，個体としては生き残ることがで

きる．言い換えれば，形成層の活性維持が枯死からの回避を可能にするといえる．これに対し，樹体内で移動・分散した線虫が樹体全体で増殖すると，形成層の壊死が大規模に生じ，それにより，強度の水分通導阻害を引き起こし，マツは枯死へ至ることになる．このように，線虫の侵入を受けたマツの枯死を決定付ける要因は，マツ樹体全体での線虫の増殖による形成層の壊死であると考えられる．今後，線虫の増殖とそれに伴う形成層の変化について調査することは，マツ材線虫病によるマツの枯損機構や抵抗性機構を解明するうえで，重要であると考えられる．

謝　　辞

本研究を遂行するにあたり，九州大学造林学教室の金谷整一氏には円板の採取および写真の撮影の際に多大なる協力をいただいた．また，同教室の峯苫栄子氏，中山こず恵氏にはデータの収集を手伝っていただいた．ここに厚く感謝の意を表します．

引　用　文　献

FUKUDA, K. (1997)：Physiological process of the symptom development and resistance mechanism in pine wilt disease. J. For. Res. 2：171-181.

FUKUDA, K., HOGETSU, T. and SUZUKI, K. (1992)：Cavitation and cytological changes in xylem of pine seedlings inoculated with virulent and avirulent isolates of *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus*. J. Jpn. For. Soc. 74：289-299.

古野東洲・二井一禎（1982)：クロマツほか数種のマツ属のマツノザイセンチュウ接種後の生育－接種翌年の生存木の樹高成長について．日林関西支講 33：247-250.

二井一禎（1987)：マツノザイセンチュウと寄主との関係について．森林防疫 36：155-159.

FUTAI, K. (1980)：Population dynamics of *Burusaphelenchus lignicolus* (Nematode：Aphelenchoidae) and *B. mucronatus* in pine seedlings. Appl. Ent. Zool. 15：458-464

橋本平一（1975)：マツノザイセンチュウその後の研究－感染から発病までの線虫とマツの相互関係をめぐって－．森林防疫 24：2-5.

橋本平一・清原友也（1975)：マツノザイセンチュウ接種木におけるいわゆる「持ち越し」について．日林九支研論 28：169-170.

IKEDA, T. (1996)：Responses of water-stressed *Pinus thunbergii* to infection with avirulent pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*)：water relations and xylem histology. J. For. Res. 1：223-226.

池田武文（1996)：マツの生理－健康と病気－．森林防疫 45：91-97.

池田武文・戸田忠雄・田島正啓（1994)：マツノザイセンチュウ抵抗性の異なるクロマツとアカマツ家系のマツノザイセンチュウ侵入に対する組織学的反応．日植病報 60：540-542.

ISHIDA, K. and HOGETSU, T. (1997)：Role of resin canals in the early stages of pine wilt disease caused by the pine wood nematode. Can. J. Bot. 75：346-351

岸　洋一（1988)：マツ材線虫病－松くい虫－精説．トーマスカンパニー，東京，292 pp.

清原友也・鈴木和夫（1975)：マツノザイセンチュウの樹体内分散．日林九支研論 28：171-172.

太田　明（1981)：マツの材線虫病によるマツの部分枯れの人為形成．日林関西支講 32：235-237.

太田　明（1984)：樹幹注入薬剤の施用位置とマツ材線虫病の防除効果（1）薬剤の浸透しない部分に接種

したときの生存例. 日林関西支講 **35**：177-180.

SASAKI, S., ODANI, K., NISHIYAMA, Y., and HAYASHI, Y. (1984)：Development and Recovery of pine wilt disease studied by tracing ascending sap flow marked with water soluble stains. J. Jap. For. Soc. **66**：141-148

徳重陽山・清原友也 (1969)：マツ枯死木中に生息する *Bursaphelenchus* sp.. 日林誌 **51**：193-195.

(1998年12月4日受付；1999年2月22日受理)

Summary

The appearance of partially wilted shoots in a *Pinus thunbergii* inoculated with *Bursaphelenchus xylophilus* and its influence on the growth of the tree were investigated. Wilting occurred at the tip of the shoots, and this pattern was observed throughout the entire crown. These results suggest that nematodes migrated and dispersed throughout the entire stem and shoot, but they propagated only at the tip of the shoots. Stem increment was not affected on the year of inoculation, but decreased the following year. Necrosis of cambium occurred only in the wilted area. After safranin dye perfusion, the old xylem area of normal water movement decreased, but the area of water movement in the xylem formed the year following inoculation was normal. Thus, a decline in stem increment and obstruction of water movement in old xylem occurred in the tree with partially wilted shoots. In healthy shoots and stem, however, cambial activity was maintained and healthy xylem was formed the following year. From these results, it was concluded that factors leading to the survival of tree with partial wilting are that nematodes propagated only at the tip of shoots and that cambial activity in the most part of this tree was maintained.

Key words : *Pinus thunbergii*, *Bursaphelenchus xylophilus*, partial wilt, nematode propagation, cambium, water movement