

マツの水分生理状態と材線虫病の進展

鈴木 和 夫⁽¹⁾

Kazuo Suzuki: General Effect of Water Stress on the Development of Pine Wilting Disease Caused by *Bursaphelenchus xylophilus*

要 旨: 材線虫病が進展する過程で現れる樹脂滲出量の低下、針葉の蒸散量の低下、2~3年生針葉の変色などの病徴発現について、マツの水分生理状態および樹体内でのマツノザイセンチュウの動態との関連において明らかにした。樹脂滲出量の低下は樹体の水分生理状態を反映した現象と、しない現象とに分けられる。感染初期の樹脂滲出量の異常は樹体内の線虫密度に比例して現れる部分的な現象であり、材線虫病に特異的な現象と考えられる。樹体内での線虫の移動および分散は速やかで、時間の経過にともない樹体内移動部では様な線虫密度の分布状態を示す。一方、夏季にマツの針葉の蒸散量が著しく低下する時期が現れる。そこでこれを水ストレスと呼ぶと、わが国では梅雨明け後の夏にマツに水ストレスが目立って現れる。この時期とほぼ時を同じくして2~3年生罹病木針葉の変色が現れ始める。そして、この後、樹体内の線虫数は著しく増大し始める。水ストレスはマツの生育環境に適応して気象条件や土壌の水分環境によっても引き起こされやすいものの、必ずしも外的条件と一致するものではない。このことから、水ストレスはマツの水分生理上の特性であって drought resistance の現象と考えられる。マツの水分環境を制御して線虫の接種試験を行った結果から、マツの水分生理状態が材線虫病の進展に重要な役割を果たすことが実験的に明らかにされた。すなわち、マツが水ストレス下であれば少数の線虫の接種頭数でもマツは速やかに枯死に至り、逆に、マツが好適な水分環境下であれば樹体内に多数の線虫が存在してもマツは枯死を免れ得る。そして、野外では夏季に生ずる水ストレスを緩和すればマツは枯死を免れ得ることがある。この水ストレスを受けにくい水分生理特性が抵抗性要因の一つとして推測される。材線虫病によってマツが枯死する過程は水ストレス下のマツとマツノザイセンチュウの場で生ずる反応系で決定されるものと思われる。そして、この反応系がマツの代謝生理に作用を及ぼし、さらに強度の水ストレス下におき、枯死に導くものと推測できる。この反応系は水ストレスの程度と線虫数によって反応値が決定されるものと考えられる。この仮説に基づいて現実に現れるマツ枯損の現象を考察した。

目 次

ま え が き	98
1章 マツノザイセンチュウの樹体内における移動および分散	98
1節 接種後の線虫の樹体内における初期移動	98
2節 線虫の樹体内における分散および密度分布	102
2章 病徴の進展にともなうマツの水分生理状態の変化と樹体内における線虫の動態	104
1節 樹体内における線虫の動態と樹脂滲出量の変化	104
2節 樹脂滲出量の変化と蒸散量の変化との関連性	106
3節 蒸散量の変化と樹体内における線虫の動態	110
3章 マツの水分生理状態と材線虫病の発現	113
1節 野外におけるマツの水分生理状態と材線虫病の発現	113
2節 環境制御下のマツ苗の水分生理状態と材線虫病の進展	117
3節 野外におけるマツの水ストレスの緩和と材線虫病の発現	120
4章 マツの材線虫病の発現の機作に関する考察	121
引用文献	123
Summary	126

ま え が き

1969年にマツノザイセンチュウがマツの枯死木中から発見され⁸²⁾、さらに、このマツノザイセンチュウがマツに対して加害性をもつことが明らかにされて¹⁴⁾以来、マツの萎凋枯死現象に対する考え方は松くい虫による被害とする考え方⁸⁵⁾から、pathogenとしてのマツノザイセンチュウ、vectorとしてのマツノマダラカミキリの役割が明らかにされてきた。そして、材線虫病に関する研究成果は膨大なものとなってきている⁸³⁾。

また、米国においても1979年にMissouri州においてAustrian pine (*Pinus nigra*)の枯死木中からマツノザイセンチュウが発見されて⁸⁾、マツの材線虫病についての研究が行われてきている¹⁹⁾。

しかし、いまだにマツがなぜ枯れるのかという素朴な疑問に対して十分な答えが準備されていない。材線虫病の萎凋枯死機構については今後マツ-マツノザイセンチュウの場で生ずる病態生理、生化学的な究明が必要なものと考えられるが、本病の病徴として現れる樹脂滲出量の低下、蒸散量の低下、そして2~3年生針葉の変色などの初期病徴の発現と樹体内でのマツノザイセンチュウの動態との関連についてもいまだに不明な点が少なくない。そこで、これらの初期病徴の発現について実験結果をとりまとめ、材線虫病の発現の機作について論及した。なお、本研究の一部はすでに報告した¹⁸⁾⁴⁰⁾⁴³⁾⁴⁶⁾。本稿をとりまとめるにあたりご協力いただいた既報の共同研究者の一人である九州支場樹病研究室清原友也技官にお礼申し上げますとともに、ご校閲頂いた林業試験場関西支場保護部長 佐保春芳博士ならびに同支場長 遠藤泰造博士に謝意を表す。

1 章 マツノザイセンチュウの樹体内における移動および分散

野外における材線虫病の感染はマツノザイセンチュウ（以下線虫という）のvectorであるマツノマダラカミキリの後食によって始まる。本病の感染時期は地域によって差があるものの早い場合には5月頃から始まる⁸⁸⁾。一方、in vitroな条件下での線虫の増殖はいわゆるlogistic型の増殖をすることが明らかにされており⁹⁾、玉切りしたマツの丸太を用いた増殖試験結果からも線虫の増殖が非常に容易に行われることが示されている⁹⁾。それでは、野外における材線虫病の病徴の発現や、それに引き続く萎凋枯死現象は感染時期の早いものが早く現れるのであろうか。

マツの樹体内での線虫の増殖に関して、感染後着実に進行しているとする考え方²⁶⁾と、マツの枯死時期は線虫の接種時期の遅速にかかわりないとする報告¹⁴⁾とがある。それでは、感染後のマツ樹体内での線虫の動態はどのような経過をたどるのであろうか。この線虫の動態を明らかにする目的で、培養線虫を用いて接種試験を行い、接種後の線虫の樹体内への侵入、分散、増殖の過程について検討を加えた。

1 節 接種後の線虫の樹体内における初期移動

材料および方法

接種後の線虫の樹体内への侵入を調べるために林業試験場関西支場構内（京都市）に植栽された生育良好な4年生および9年生クロマツと抵抗性個体として8年生テードマツとを供試木に用いた。接種源としては *Botrytis* 菌そう上で培養された線虫を用いた（以下、供試線虫の培養法は同一である）。線虫の接種は枝の樹皮を剥皮して、本質部に軽くノコ目を入れた後、約5万頭に調整された線虫懸濁液を滴下して行った。接種後、線虫懸濁液があふれないように接種部を剥皮した樹皮で軽く覆い、セロテープにより固定

した (以下, 線虫の接種頭数を5万頭とした上記の接種法を常法と呼ぶ)。接種は1982年7月22日に行った。

樹体内に侵入した線虫数は, 接種部については接種部を中心とした長さ10 cmの枝を, 移行部については接種部の隣接部0~10 cmの部位および接種部からそれぞれ20~30 cm, 40~50 cm離れた枝の部位 (9年生クロマツおよび8年生テダマツでは枝であり, 4年生クロマツでは主軸部であった) を採取して, その試料から分離された線虫を計数した。線虫の分離はベールマン法⁵⁾にしたがった (以下, 試料からの線虫の分離法は同一である)。

結果および考察

接種部における線虫数の経時的变化を Fig. 1 に示した。採取した接種部試料の平均生重量は9年生クロマツ, 4年生クロマツおよび8年生テダマツでそれぞれ17.2 g, 6.5 g, 20.5 gであった。

クロマツを用いた場合には, 接種後1日目の接種部における線虫数は9年生クロマツでは接種頭数の5~20% (平均11%) に当たる線虫が検出され, 4年生クロマツでは10~16% (平均13%) に当たる線虫が検出された。両者に著しい差違は認められず, その後, 線虫数は Fig. 1 に示されたように次第に減少の傾向を示した。

一方, 本病に抵抗性なテダマツを用いた場合には, 接種後1日目の接種部における線虫数は接種頭数の5~19% (平均12%) に当たる線虫が検出された。この値はクロマツを用いた場合とほぼ同様な値であった。その後, 線虫数は Fig. 1 に示されたようにクロマツの場合と同様に次第に減少の傾向を示した。

隣接部における線虫数の変化についてみると (Table 1), その値にはバラツキが著しく供試木間に一定の傾向は認められなかった。すなわち, 時として多数の線虫が検出され, 同一個体であっても上方および下方の両隣接部に共通性がなく, 供試木間にも著しいバラツキが認められた。この現象はクロマツにもテダマツにも共通して現れた。これは接種部付近の隣接部に限られた現象であって, その後拡大を示すものではなかった。このようなことから, この現象は接種部位を剥皮してノコ目を入れる接種法などに起因する接種部位の損傷が, 枝の部分的な衰弱として現れ, その影響が隣接部にまでおよんだために生じたものと考えられる。ここでは線虫の物理的拡散現象と捕らえたい。

移行部における線虫数の経時的变化を Table 2 に示した。採取した移行部試料の平均生重量は9年生クロマツ, 4年生クロマツおよび8年生テダマツでそれぞれ14.2 g, 27.8 g, 19.8 gであった。線虫の移動には接種部から上方ないし下方に向かうといった方向性が認められなかったため, 接種部からの単なる距離を指標とした。

9年生クロマツにおける線虫の移動についてみると, 接種部より20~30 cm離れた部位では, 接種後4~7日目に線虫数はピークに達した。ピ

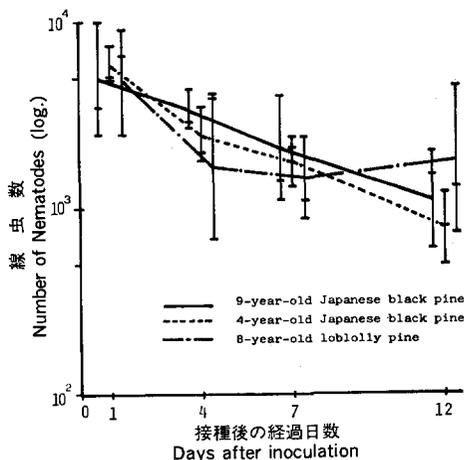


Fig. 1. 接種部における線虫数の経時的变化
Population changes of nematodes in the inoculated part of branches after inoculation.

Inoculations were made with 5×10^4 nematodes on July 22, 1982.

Table 1. 接種隣接部における線虫数の経時的変化
Population changes of nematodes in the wood adjacent to the inoculation site after inoculation.

日 時 Date	July									August			
	23			26			29			3			
接種後の経過日数 Days after inoculation	1			4			7			12			
線虫数 Total nemas recovered	9年生クロマツ 9-year old Japanese black pine 上方 (0~10cm) upward	13	10	2.2×10^3	30	37	70	34	60	94	13	17	1.0×10^3
	下方 (0~10cm) downward	30	1.3×10^3	17	7	7	1.5×10^3	53	1.3×10^3	3.3×10^3	3	5	0
	4年生クロマツ 4-year old Japanese black pine 上方 (0~10cm) upward	0	—	6	—	39	—	—	—	1.2×10^3	—	50	—
	下方 (0~10cm) downward	13	1.7×10^3	3.6×10^3	20	93	1.0×10^3	26	33	8.2×10^3	22	1.7×10^3	1.1×10^3
	8年生テーダマツ 8-year old loblolly pine 上方 (0~10cm) upward	0	20	43	13	—	27	15	30	1.8×10^3	22	25	75
	下方 (0~10cm) downward	0	0	0	7	44	2.1×10^3	40	40	6.2×10^3	0	1.3×10^3	3.8×10^3

Table 2. 移行部における線虫数の経時的変化
Distribution of nematodes at the different migration sites after inoculation.

日 時 Date	July									August			
	23			26			29			3			
接種後の経過日数 Days after inoculation	1			4			7			12			
線虫数 Total nemas recovered	9年生クロマツ 9-year old Japanese black pine 上方 (40~50cm) upward	0	0	0	—	—	7	—	17	23	17	10	23
	(20~30cm) upward	0	0	3	3	50	30	26	27	40	20	10	7
	下方 (20~30cm) downward	3	3	0	3	33	13	43	33	49	0	7	0
	(40~50cm) downward	0	20	23	27	20	33	3	20	23	0	10	0
	4年生クロマツ 4-year old Japanese black pine 上方 (20~30cm) upward	0	0	0	0	0	0	7	3	5	—	8	16
	下方 (20~30cm) downward	0	4	9	0	15	70	0	13	17	4	3	0
線虫数 Total nemas recovered	8年生テーダマツ 8-year old loblolly pine 上方 (40~50cm) upward	0	0	—	0	0	0	23	33	3	0	0	7
	(20~30cm) upward	0	0	0	27	0	0	34	63	11	0	0	2
	下方 (20~30cm) downward	0	0	0	7	18	19	10	13	33	0	0	0
	(40~50cm) downward	0	0	0	10	45	110	10	20	83	0	0	0

ーク時の線虫数は1か所当たり平均58頭であり、材片生重1g当たり2.4頭であった。その後、線虫数は著しく減少した。40~50 cm 離れた部位では、20~30 cm の部位で認められた傾向と同様に、線虫数は接種後4~7日目にピークに達した。ピーク時の線虫数は1か所当たり平均38頭であり、材片生重1g当たり1.2頭であった。その後、線虫数は減少傾向を示した。なお、線虫の検出されなかった試料の平均生重量は13.7gであった。

4年生クロマツについてみると、接種部から20~30 cm 離れた部位では供試木間にバラツキがみられたが、平均値でみると移動数のピークは接種後4~7日目と考えられた。ピーク時の線虫数は1か所当たり平均で4日目および7日目にそれぞれ28頭および15頭であり、材片生重1g当たり0.9頭および0.5頭であった。その後、線虫数は多少減少傾向を示した。線虫の検出されなかった試料の平均生重量は26.4gであった。このように、4年生クロマツにおける線虫の移動は9年生クロマツに比べると、線虫数は多少少なかったが、この現象は4年生クロマツの移動部が主軸部であったことに起因するものと考えられた。線虫の移動は節を通らない場合には速やかに行われるものと推測された。

一方、テーダマツにおける線虫の移動についてみると、線虫は接種部より20 cm 以上離れた部位から接種後4日目に初めて検出された。線虫数は接種後7日目に20~30 cm および40~50 cm 離れた部位とともにピークに達した。ピーク時の線虫数は1か所当たり平均でそれぞれ55頭および57頭であり、材片生重1g当り0.9頭および1.0頭であった。その後、線虫数は著しく減少した。線虫の検出されなかった試料の平均生重量は16.1gであった。テーダマツにおける線虫の移動をクロマツと比較すると、初期移動が多少遅れることを除けば両者に著しい違いは認められなかった。

線虫の樹体内における動態についてはすでに様々な角度からの報告があるが⁸⁸⁾、今回得られた試験結果を考え合せると、接種後の線虫の樹体内における初期移動は次のように考えられる。培養線虫を用いた接種試験では線虫は接種直後に8割以上が接種部で死亡し、その結果、接種頭数の十数パーセントに当る線虫が接種部で生き残ることになる。その後、接種部における線虫数は次第に減少の傾向を示す。また、この現象は夏季の接種試験に共通した現象であって、夏季以外の時期に線虫を接種した場合にはマツの生理状態および環境条件に対応した変化を示す⁷⁷⁾⁸⁸⁾ものと考えられる。これらの現象は接種頭数に比例した現象⁹⁾と推測される。なお、接種部で生き残る線虫や、樹体内へ移動する線虫が特定のステージに限定された線虫でないことは、試料から分離された線虫のステージから確認された。

接種部付近では時として多数の線虫が検出されることがあり、この現象は接種法などに起因する樹体の部分的衰弱にともなって生ずる線虫の物理的拡散現象と捕らえられる。鉢植え苗を用いた接種試験では線虫の初期移動数に著しいバラツキがみられること⁸⁹⁾があり、この現象は接種部が主軸からあまり離れていないことに起因する線虫の物理的拡散現象と考えられる（3年生鉢植え苗を用いた樹体内の線虫数の変化については3章2節で述べる）。

線虫の樹体内における初期移動についてみると、供試木間に多少のバラツキが認められるものの、クロマツでは接種後1日目には40~50 cm 以上移動するものが少なくない。この移動距離は、培養線虫と分散型4期幼虫とを用いて行われた試験結果⁹⁰⁾および培養線虫を用いて行われた試験結果⁹⁾からも推測できる。すなわち、前者の場合には線虫の樹体内における移動距離を30分間で1 cm 程度とし、後者の場合には接種後8日目に接種部から4 m 離れた部位において線虫の存在が確認されている。

このように、線虫の樹体内における初期移動は、いずれの場合も速やかに行われることが示されたが、

線虫の移動数は、時間の経過とともに接種部から継続的に追加増大されるものではない。すなわち、線虫の移動は時間的なピークをもち、この移動のピークは1週間以内であるものと推測された。このように、線虫は接種部から経時的に追加増大されるものではないと考え、接種頭数を異にした接種試験⁶⁾では線虫の移動距離には差がみられなくても、線虫が樹体内で連続的に確認されなくなるという現象が理解し得る。接種部には多数の線虫が存在するのであって、線虫の移動が接種部から継続的に行われるのであれば、このような現象は生じないはずである。

これらの現象は本病に抵抗性なテーダマツにも共通した現象として現れる。そして、クロマツとテーダマツにおける線虫の移動に関する差違は、移動の遅速となって現れることが既報⁹⁾の結果からも推測される。

2 節 線虫の樹体内における分散および密度分布

材料および方法

供試木には林業試験場九州支場苗畑（熊本市）に植栽された生育良好な6年生クロマツを用いた。線虫の接種は高さ約1m前後の枝の、主軸から20cm離れた部位に、常法にしたがって1974年7月20日に行った。線虫接種後、3日間隔で樹幹各部の樹脂滲出量を調査し、樹体内における線虫の密度分布を調べるために供試木を伐倒して試料採取を行った。病徴進展の指標として樹脂滲出量を測定した⁸⁾。

結果および考察

病徴の進展にともなうマツ樹体内の線虫の動態を明らかにするために、経時的な調査木の中から接種後9日目、18日目および27日目の供試木における線虫の樹体内の密度分布を Fig. 2 に示した。病徴進展の指標とした樹脂滲出量の変化についてみると、接種後9日目の供試木では樹脂滲出量の低下が樹幹の一部に部分的に認められたものの、樹幹全体としては対照木と同様に多量の樹脂滲出が認められた。接種後18日目の供試木は接種後16日目の8月5日に全身的に樹脂滲出量の低下が認められ、その後2日を経過した供試木であった。接種後27日目の供試木は接種後20日目の8月9日に全身的に樹脂滲出量の低下が

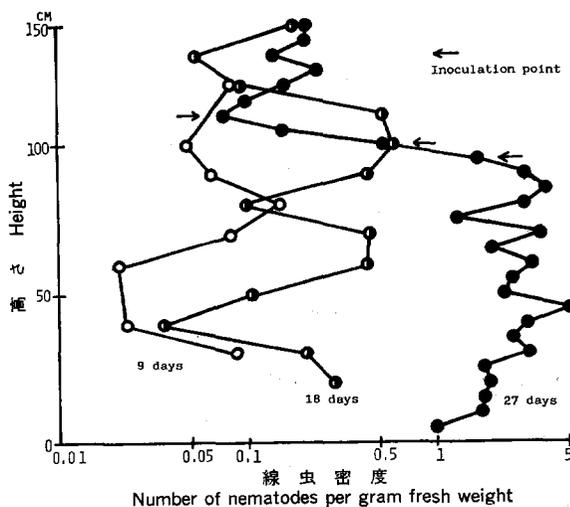


Fig. 2. 接種後の生立木樹体内における線虫の密度分布
Population density and distribution of nematodes in the trunk
of pine, 9, 18, 27 days after inoculation, respectively.

認められ、その後1週間を経過した供試木であった。

樹体内における線虫の分散および密度分布についてみると、接種後9日目の供試木では樹体内の特定の部位に線虫密度が高いといった傾向は認められず、ほぼ樹幹全体に線虫は分散していた。線虫密度は平均で材片生重1g当たり0.05頭であった。採取した試料の平均生重量は29.4gであった。接種後18日目の供試木では、9日目の供試木の場合と同様に特定の部位に線虫密度が高いといった傾向は認められず、樹幹全体に線虫は分散していた。線虫密度の平均は材片生重1g当たり0.4頭であり、接種後9日目の供試木よりも約8倍高い線虫密度を示した。接種後27日目の供試木では接種枝付近より上部樹幹部に線虫密度が低く、下部樹幹部に高い傾向が認められた。上部樹幹部の線虫密度は平均で材片生重1g当たり0.3頭であり、下部では2.5頭であった。しかし、この傾向はすべての供試木に共通した現象とはいえず、供試木によっては逆の傾向がみられる場合もあって、何らかの原因によってこのような現象が生ずるものと考えられた。樹幹全体の線虫密度は平均で材片生重1g当たり1.7頭であり、樹体内の線虫数は増大していた。

樹体内におけるさらに詳細な線虫密度の分布状態を調べるために、接種後27日目の供試木を用い、接種枝付近より下部樹幹部を水平方向にさらに4分割した。その結果得られた樹体内における線虫密度の分布状態をTable 3に示した。Table 3に示されたように樹体内での線虫密度に、水平および垂直方向共に特に線虫密度が高いといった部位は認められず、樹体内における線虫の分布がほぼ一様であることが

Table 3. 生立木樹体内における線虫密度の分布状態

Distribution and population density of nematodes in the trunk of pine, 27 days after inoculation. Vertical and horizontal population densities of nematodes are expressed as the number of nematodes per gram fresh weight.

方 位 Direction	A	B	C	D	平 均 Average
高 さ Height					
0 ~ 5cm	2.2	0.9	0.3	0.6	1.0
5 ~ 10	2.4	1.9	2.6	0.7	1.7
10 ~ 15	1.8	1.4	0.9	3.0	1.8
15 ~ 20	0.5	2.1	1.9	2.7	1.9
20 ~ 25	0.1	3.5	1.7	2.0	1.8
25 ~ 30	2.5	0.8	4.5	3.8	3.1
30 ~ 35	3.0	2.3	1.7	3.1	2.5
35 ~ 40	3.5	2.3	1.8	4.5	3.0
40 ~ 45	5.5	3.0	5.2	5.2	5.1
45 ~ 50	2.6	1.8	1.5	3.4	2.3
50 ~ 55	1.5	1.8	4.7	2.9	2.6
55 ~ 60	2.7	1.3	2.2	7.3	3.3
60 ~ 65	1.2	1.4	3.2	2.1	2.0
65 ~ 70	3.8	4.2	4.9	1.7	3.6
70 ~ 75	1.2	1.7	0.7	1.7	1.3
75 ~ 80	3.8	0.8	5.3	2.2	2.9
80 ~ 85	7.2	2.6	4.9	1.0	3.9
85 ~ 90	2.3	3.7	4.7	1.5	3.0
Average	2.6	2.0	2.6	2.6	2.5

示された。

従来、線虫のマツ樹体内での分布状態については、枯死木中での報告⁴⁹⁾があるに過ぎず、生立木樹体内における詳細を明らかにした報告はない。今回得られた結果から、生立木樹体内での線虫の密度分布は一般的には部分性および方向性をもつものではなく、ほぼ全身的に一樣な分布を示すことが明らかにされた。そして、この傾向は病徴の進展にともなって変化するものではなく、生立木樹体内での線虫の増殖は病徴の進展にともなって全身的に現れる現象と考えられた。

2章 病徴の進展にともなうマツの水分生理状態の変化と 樹体内における線虫の動態

材線虫病に感染したマツの初期病徴として、まず、樹脂滲出量の低下があげられる⁵⁴⁾。その後、針葉の蒸散量が低下する現象が現れ、時を同じくして2～3年生針葉の変色が肉眼的に観察され始める。樹脂滲出機能を直接つかさどっているものはエピセリウム細胞である²¹⁾が、樹脂圧は樹体の水分生理状態を反映するものとされており、環境によっても変化することが報告されている⁵⁵⁾。病徴の進展にともなう樹脂滲出量の変化も蒸散量の変化もマツ樹体の水分生理状態と密接な関係にあるものと考えられるが、これらの変化は、第1章で明らかにされた樹体内での線虫の動態といかなる関連をもつのであろうか。これらの材線虫病の病徴の進展と樹体内での線虫の動態との関連を明らかにする目的で、1節では樹体内での線虫の動態と樹脂滲出量の変化との関連、2節では樹脂滲出量の変化と蒸散量の変化との関連、3節では蒸散量の変化と樹体内での線虫の動態との関連についてそれぞれ検討を加えた。

1節 樹体内における線虫の動態と樹脂滲出量の変化

材料および方法

供試木には林業試験場九州支場苗畑に植栽された生育良好な6年生クロマツ（平均樹高4.3m）を用いた。線虫の接種は1本の力枝の主軸から20cm離れた部位に、常法にしたがって1974年7月20日に行った。供試木の樹脂滲出量については接種前の7月18日に調査を行い、樹脂滲出量の正常なものを供試木として用いた。樹脂滲出量の測定は接種枝上下の主軸部のそれぞれ2か所に直径10mmの目抜きで木質部に達する穴をあけ、この穴における木質部から樹脂のでかたについて行った。樹脂滲出量の多いものを正常として+、少ないものを異常として±、著しく少ないものを-として、小田による指標⁵⁴⁾を改変して用いた。樹体内の線虫密度を調べるために樹幹各部位から生重量で10g以上の試料を採取した。

結果および考察

線虫接種後の接種木における樹脂滲出量の異常出現本数をTable 4に示した。樹脂滲出量の異常出現本数としては、測定した樹幹部4か所のうち1か所でも異常の現れた個体数を表示した。対照木では試験期間中樹脂滲出量に異常は認められなかった。

接種木における樹脂滲出量の異常は接種後3日目に現れ始め、12日目までには接種木の2～3割に当たる供試木が樹脂滲出量の異常を示した。しかし、これらの異常木のうち、引き続いて異常を示す供試木は6日目および9日目にそれぞれ1本に過ぎなかったが、12日目には3本となった。樹脂滲出量の測定は調査ごとに測定部位が異なるので、引き続いて樹脂滲出量の異常を示さなくても前回の測定部位の樹脂滲出量が回復したことを意味するものではないが、このことは樹脂滲出量の異常が樹幹の一部に限られた現象であることを示している。接種後9日目の7月29日に調査した接種木の場合には、樹幹同一部位の4方

向で小田による指標²⁴⁾ではそれぞれ +, +~, +~, # の値を示し, 部位によって著しい違いが認められた。これらのことから, この時期の樹脂滲出量の異常はきわめて部分性をもつものと考えられた。

接種後 16 日目以降には樹脂滲出量の異常を示す供試木は著しく増加し, 接種木の 8 割に達した。これらの異常木のうち引き続いて異常を示す供試木は, 16 日目には異常木の 4 割であったが, 20 日目には 8 割に達した。この時期までに一度も樹脂滲出量に異常が認められなかった接種木は 1 本に過ぎなかった。

これらの結果から, 樹脂滲出量の異常は接種後速やかに現れるものの, 引き続いて異常を示す供試木は

Table 4. 接種後の樹脂滲出量の異常出現本数
Number of trees which exhibited the reduction of oleoresin exudation flow after inoculation in 1974.

日 時 Date	July				August		
	20	23	26	29	1	5	9
接種後の経過日数 Days after inoculation	0	3	6	9	12	16	20
接種木本数 Number of trees inoculated	35	35	31	27	26	26	20
一度も樹脂滲出量の異常を現わさない接種木本数 Number of trees showing the moderate amount of oleoresin exudation flow throughout the experiment	35	25	20	13	8	2	1
樹脂滲出量の異常を現わす接種木本数 Number of trees showing the reduction of oleoresin exudation flow	0	10	6	7	8	20	16

Table 5. 樹脂滲出量の異常発現と樹体内の線虫密度との関連
Relationships between the oleoresin exudation flow and the population density of nematodes in the trunk of the pine.

July			August		
23	26	29	5	7	9
Days after inoculation					
3	6	9	16	18	20
+ 0	+ 0	+ t	- 0.3	+ 0.9	+ 0.3
+ 0	- 0	+ 0.1	± 0	- 0	± 0.3
+ 0	± t	+ t	± 0	- 0	- 0.5
+ 0	+ 0	+ t	+ 0.1	- 0	- t
+ 0	+ t		+ 0.4	- 0.1	- t
+ 0	- 0		- 0.1	- 0.5	- 0.3
+ 0	- 0		± 0	- 0.4	- 0.1
+ 0	+ 0		- 0.1	- 0.4	- 0.1
- 0	+ 0		± 1.7		- 0.2
+ 0	- 0.1		- 0.7		- 0.2
+ 0	+ 0		± 0.2		- 0.7
+ 0	+ 0.1		± 0.9		- 0.5

The measurement of the flow was examined at each 2 parts of the upper and lower stem from the inoculated branch, respectively. The rate of oleoresin exudation flow was classified as follows: +; moderate amount, ±; perceptible amount, -; no yield. Population density of nematodes is expressed as the number of nematodes per gram fresh weight (t: trace).

少なく、接種後9日目までは樹脂滲出量の異常がきわめて部分的に現れることが明らかにされた。その後、樹脂滲出量の異常が全身的に現れ始めるのは接種後約2週間を経過した後であり、この時期を境として引き続いて異常を示す供試木は著しく増加した。

樹幹各部位における樹脂滲出量の変化と樹体内の線虫密度との関連を Table 5 に示した。樹脂滲出量の異常はすでに述べたように接種後3日目から部分的に現れ始め、16日目以降には全身的な異常となって現れ始めた。一方、樹体内における線虫は接種後6日目から検出され始め、9日目以降には樹体各部から検出されるようになった。接種後9日目の供試木樹体内の線虫密度は Fig. 2 に示されたように平均で材片生重1g当たり0.05頭であった。接種後16日目までは線虫の検出される部位と樹脂滲出量の異常を示す部位とは必ずしも一致するものではなかった。すなわち、線虫が検出されてもその部位の樹脂滲出量が正常な場合もあり、逆に、線虫が検出されなくてもその部位の樹脂滲出量が異常を示す場合も認められた。

全身的な樹脂滲出量の異常が現れ始めた接種後16日目以後には樹体内の線虫密度には多少高まりが認められ、16日目、18日目および20日目の線虫密度は供試木1本当たり平均でそれぞれ材片生重1g当たり0.38頭、0.28頭および0.26頭となった。

いままでに、マツ生立木における樹脂滲出量の変化と樹体内の線虫密度との関連について、その詳細を明らかにした報告は少ない。今回得られた試験結果から、樹幹部における樹脂滲出量の異常発現と樹体内の線虫密度との関連について次のことが明らかにされた。接種後初期の樹脂滲出量の異常はきわめて少数の線虫で引き起こされる。この現象は、感染初期には線虫が樹脂道に偏在すること²⁰⁾から、線虫によるエピセリウム細胞およびそれに連なる放射柔細胞の変性または損傷に起因する現象と考えられる。しかし、この時期の樹幹部における樹脂滲出量の異常はきわめて部分的であり、また、必ずしもその部位に線虫が存在するとは限らない。このことは、1章1節で得られた結果から線虫が樹体内を速やかに移動することを考えると、一度変性または損傷した細胞が回復することがないために、樹脂滲出量の異常を示す部位が線虫の移動にともなって徐々に累積されていく過程と考えられる。

接種後2週間を過ぎる頃から、樹脂滲出量の異常を示す部位は次第に累積されて全身におよび、全身的な異常となって現れる。しかし、1章1節で得られた結果から線虫が時間の経過とともに接種部から追加増大されるものではないことを考えると、この現象は必ずしも樹体内の線虫密度の著しい増大を意味するものではない。したがって、この時期までは線虫が樹体内で移動・分散をする期間と考えられ、この時点での樹体内の線虫密度はマツ生立木の大きさと接種線虫頭数に依存するものといえる。

2節 樹脂滲出量の変化と蒸散量の変化との関連性

材料および方法

供試木としては林業試験場九州支場苗畑に植栽された生育良好な6年生クロマツを用いた。線虫の接種は常法にしたがい、1974年7月20日に行った。蒸散量の測定は晴れた日の午後2～3時に行い、任意に定められた枝の2年生針葉を用いて行った(蒸散量の日中変化の詳細は3章1節で述べる)。蒸散量の測定方法は、KRAMER & KOZLOWSKI²⁰⁾にしたがい、毎回数対ずつ針葉を採取し、室内(一定温湿度条件下)の天秤で秤量した一定時間内の試料の重量差を蒸散量(mg/g/min)として表示した(以下、この測定法を簡易重量法と呼ぶ)。樹脂滲出量の測定は1節に述べた方法にしたがった。

結果および考察

接種後の樹幹部における樹脂滲出量の経時的な変化を Table 6 に、接種枝における蒸散量の変化を

Table 6. 接種後の生立木樹幹における樹脂滲出量の変化
Changes of oleoresin exudation flow after inoculation in 1974.

		July			August						Sept.
		23	26	29	1	5	9	16	21	31	5
Group I	A	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
		+	+	+	±	+	±	-	-	-	-
		+	+	+	+	±	+	-	-	-	-
		+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
	B	+	+	-	+	+	±	-	-	-	-
		+	+	+	+	+	±	-	-	-	-
		+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
		+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
	C	+	+	+	+	±	-	-	-	-	-
+		+	+	+	±	-	-	-	-	-	
+		+	+	+	+	±	-	-	-	-	
+		+	+	+	±	-	-	-	-	-	
Group II	D	+	+	+	±	+	+	-	-	±	-
		+	+	+	-	±	+	-	-	±	-
		+	+	+	+	+	-	-	-	±	±
		+	+	+	+	+	-	-	-	±	±
	E	-	+	+	+	±	+	+	+	+	±
		+	-	+	±	±	+	±	+	+	±
		+	+	+	+	+	-	+	±	±	±
		+	+	+	±	+	-	+	+	±	±
	F	+	+	+	-	±	-	±	-	±	±
		+	+	-	±	+	-	-	-	±	±
		+	+	+	+	+	-	-	-	±	±
		+	+	+	+	+	-	-	-	±	±

I : 枯死した接種木, II : 回復した接種木

Pines of group I died and those of group II escaped from wilting after inoculation.

Fig. 3 に示した。それぞれの図表では、接種後供試木が枯死した場合を I とし、枯死を免れて生育し続けた場合を II として区分けして示した。

供試木が枯死した場合の変化 (I) についてみると、樹脂滲出量の異常は 1 節に示された結果と同様に感染初期には部分性を示したが、接種後 20 日目の 8 月 9 日には全身的な異常となって現れた (Table 6, I)。そして、接種後 27 日目の 8 月 16 日にはすべての供試木に著しい樹脂滲出量の低下が現れた。

一方、蒸散量の変化についてみると (Fig. 3, I), 測定日によってその値はバラツキを示すものの、接種後 24 日目の 8 月 13 日以後に供試木に共通して蒸散量に著しい低下が現れ始めた。蒸散量はその後も低下したままの状態となり、供試木は枯死にいたった。

供試木が枯死を免れた場合の変化 (II) についてみると、樹脂滲出量の異常は Table 6, I で示された傾向と同様に接種後 20 日目の 8 月 9 日には全身的な異常となって現れ始め、供試木 F では著しい低下が認められた (Table 6, II)。そして、接種後 27 日目の 8 月 16 日には、供試木 D および F で樹脂滲出量

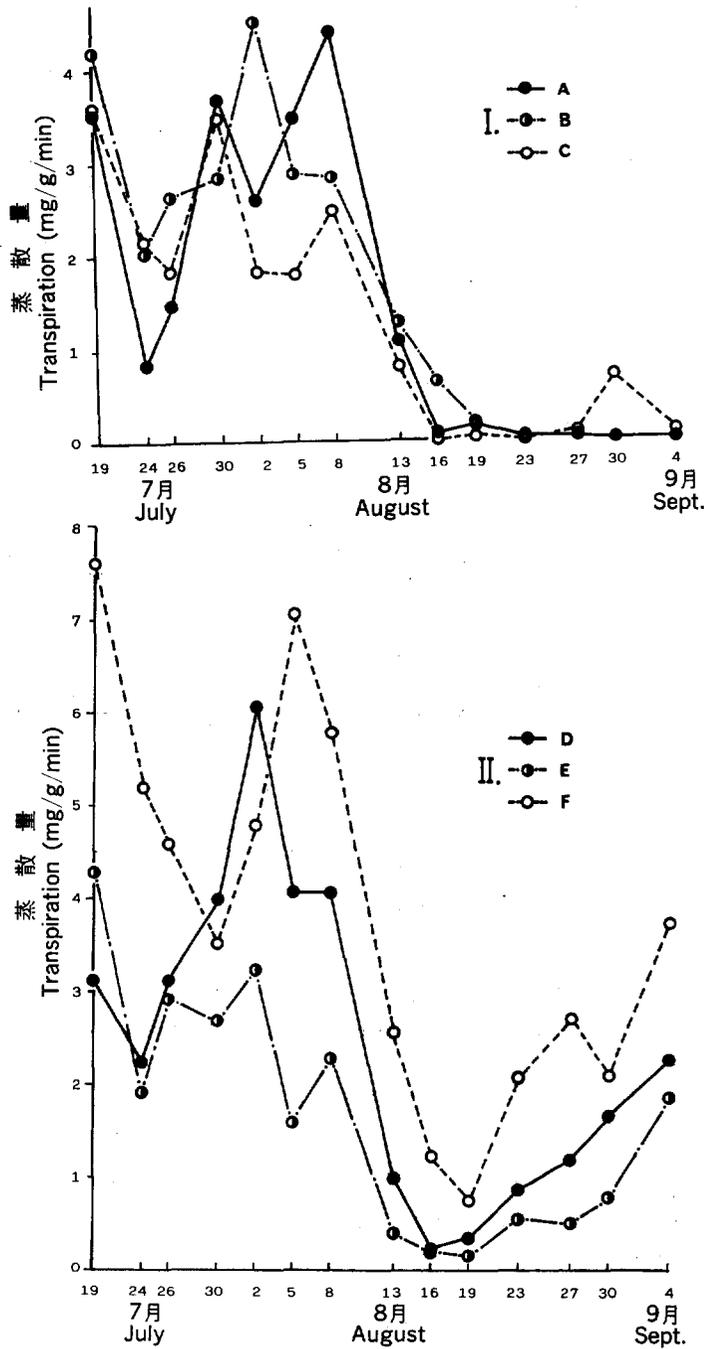


Fig. 3. 接種後の蒸散量の変化 (1974年)
 Day to day variations in transpiration of 6-year-old Japanese black pine after inoculation in 1974.

I : 枯死した接種木, II : 回復した接種木
 Pines of group I died and those of group II escaped from wilting after inoculation.

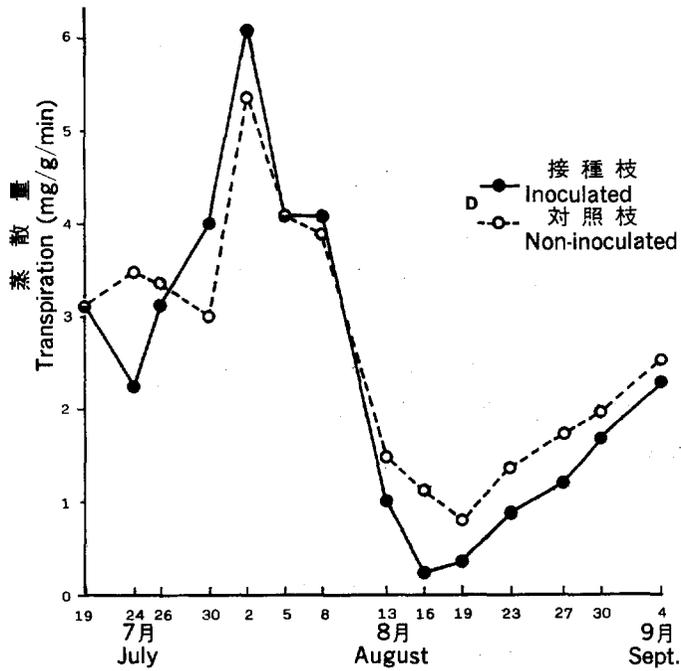
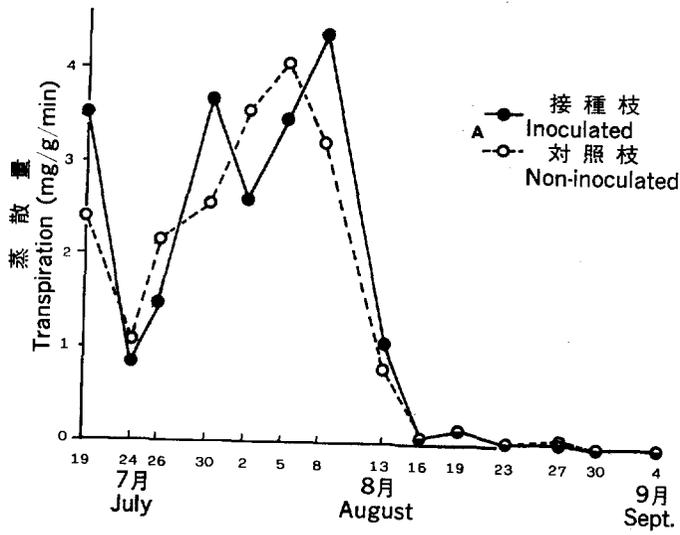


Fig. 4. 接種後の接種枝および対照枝における蒸散量の変化
Relationship between the transpiration rate of the inoculated and the non-inoculated branch after inoculation.

Both A and D are the same in Fig. 3.

の著しい低下が現れたが、供試木 E では相変らず異常を示すにとどまった。その後、接種後 42 日目 8 月 31 日には樹脂滲出量に回復現象が現れ始めた。

一方、蒸散量の変化についてみると (Fig. 3, II), Fig. 3, I で示された傾向と同様に接種後 24 日目の 8 月 13 日以後に供試木に共通して蒸散量に著しい低下が現れた。その後、時間の経過にもなって次第に蒸散量は回復し始めた。このように蒸散量の回復がみられた供試木では、以前の蒸散量が比較的高いもの (供試木 D および F) が含まれた。枯死を免れたこれらの供試木について、翌年の 1975 年 2 月 10 日に樹体各部から線虫を分離した結果、いずれも接種枝からは線虫が検出されたが樹幹部からは線虫は検出されなかった。

蒸散量のこれらの変化について、同一供試木中の接種枝と対照枝における蒸散量の差異を明らかにする目的で、Fig. 3 に用いた供試木 A および D を用いて両者の蒸散量をそれぞれ測定した (Fig. 4)。いずれの場合にも、蒸散量の値に多少のバラツキが認められるものの、接種枝と対照枝の針葉の蒸散量には差異が認められず、経時的な変化は同一の傾向を示した。この結果から、供試木全体の針葉の蒸散量の変化が Fig. 3 で示され得るものと考えられた。

以上の結果から、線虫接種後の樹幹部における樹脂滲出量の変化と針葉の蒸散量の変化との関連性について次のことが明らかにされた。針葉の蒸散量に何らの変化も認められない感染初期の樹脂滲出量の変化は、マツの水分生理状態を反映するものではなく、単に線虫によるエピセリウム細胞やそれに連なる放射柔細胞の変性ないし損傷に起因する現象⁴⁾と考えられる。針葉の蒸散量に著しい低下が現れ始めると、その後の蒸散量の変化と樹脂滲出量の変化は 2 つのタイプに分けて考えられる。すなわち、その一つは蒸散量が低下したままの状態に対応して、樹脂滲出量も低下したままの状態となる場合であり、これらの供試木は枯死に至る。もう一つは、その後蒸散量に回復がみられると一時低下していた樹脂滲出量も次第に回復し始める場合であり、これらの供試木は枯死を免れる。いずれの場合も、樹脂滲出量の変化がマツの水分生理状態を反映していることを示している。

材線虫病の病徴の中で最も早く現れるのは樹脂滲出量の異常であるが、この現象を直接蒸散量の低下に結びつけて考えるには無理があろう。病徴の進展に応じて、樹脂滲出量の変化を樹体の水分生理状態を反映した現象と反映しない現象との二つに区別して考えねばならない。線虫接種後の樹脂滲出量の変化は、現象的には同じにみえても、両者の現象は樹体の水分生理上本質的にそのもつ意味が異なるものといえる。

3 節 蒸散量の変化と樹体内における線虫の動態

材料および方法

供試木としては林業試験場九州支場苗畑に植栽された生育良好な 6 年生クロマツおよび 7 年生クロマツをそれぞれ 1974 年および 1975 年に用いた。線虫の接種は 1974 年 7 月 20 日および 1975 年 7 月 14 日にそれぞれ行った。接種後、経時的に針葉の蒸散量および樹体内の線虫密度を測定した。蒸散量の測定は 2 節に述べた方法にしたがい簡易重量法を用いた。樹体内の線虫密度については樹幹各部から採取した試料の合計を示した。樹体内における線虫密度の測定は、測定のために供試木を伐倒して行うのであって、そのために、線虫密度と蒸散量の経時的変化は同一供試木における変化を示すものではない。Fig. 5 および Fig. 6 は、蒸散量の経時的変化に同様な傾向が認められる供試木を選んで作図したものであり、これらの供試木の樹体内の線虫密度を Table 7 および Table 8 に示した。

一方、同一生立木樹体内における線虫の動態を明らかにする目的で、林業試験場九州支場立田山実験林

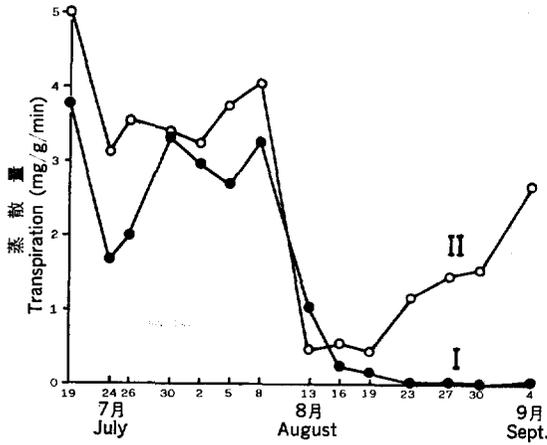


Fig. 5. 接種後の蒸散量の変化 (1974年)
Day to day variations in transpiration of 6-year-old Japanese black pine after inoculation in 1974.

I : 枯死する接種木, II : 回復する接種木
Pines of group I would die and those of group II would escape from wilting.

Fig. 6. 接種後の蒸散量の変化 (1975年)
Day to day variations in transpiration of 7-year-old Japanese black pine after inoculation in 1975.

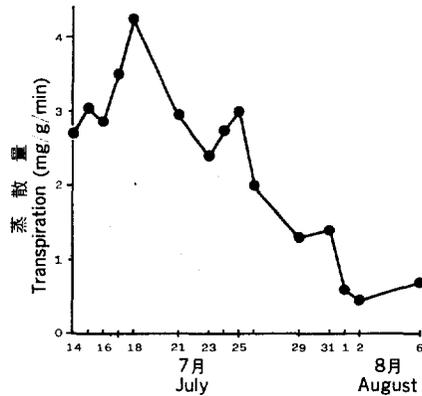


Table 7. 接種後の生立木樹体内の線虫密度の変化 (1974年)

Changes of population density of nematodes in the trunk of 6-year-old Japanese black pine inoculated with 5×10^4 nematodes after inoculation in 1974.

日時 Date	July			August						Sept.			
	23	26	29	5	7	9	14	16	21	5			
接種後の経過日数 Days after inoculation	3	6	9	16	18	20	25	27	32	47			
Group 供試木本数 Number of trees sampled	4	4	1	2	2	4	I 1	II 1	I 1	I 1	II 3	I 2	II 3
供試木1本当り検出された 線虫数 Total nemas recovered/ tree	0	1.5	18	21	184	120	482	11	1,278	536	23	2.0×10^6	217
材片生重1g当りの線虫数 Nemas/gram fresh weight	0	0.10	0.05	0.19	0.43	0.33	2.72	0.14	1.70	14.5	0.30	514	0.50

Pines of group I died and those of group II escaped from wilting after inoculation.

Table 8. 接種後の生立木樹体内の線虫密度の変化 (1975年)
Changes of population density of nematodes in the trunk of
7-year-old Japanese black pine inoculated with 5×10^4 nema-
todes after inoculation in 1975.

日 時 Date	July		August		
	24	29	3	8	16
接種後の経過日数 Days after inoculation	10	15	20	25	33
検出された線虫数 Total nemas recovered	152	112	2,415	1.2×10^5	2.8×10^5
材片生重 1g 当りの線虫数 Nemas/gram fresh weight	0.30	0.32	5.17	329	791

Table 9. 18年生クロマツにおける接種後の樹体内の線虫密度の変化 (1974年)
Changes of population density of nematodes in the trunk of
18-year-old Japanese black pine after inoculation in 1974.

日 時 Date	August								
接種後の経過日数 Days after inoculation	5	9	12	15	19	22	26	29	
検出された線虫数 Total nemas recovered	4	7	6	33	51	24	163	4,012	
材片生重 1g 当りの線虫数 Nemas/gram fresh weight	0.51	0.73	0.70	3.37	5.80	2.33	16.9	432	

(熊本市) に植栽された 18 年生クロマツを供試木として用いた。線虫の接種は地上約 4m の高さの 4 本の枝にそれぞれ 3 万頭の線虫を接種し、1974 年 7 月 10 日に行った。樹幹部からの試料の採取は、直径 12mm のハンドドリルを用いて樹幹各部 3 か所から材片を採取し、線虫の分離に供した。試料の採取は約 3 日間隔で行い、1 か所から採取した試料の平均生重量は 3.6g であった。

結果および考察

1974 年に用いた 6 年生クロマツの蒸散量の変化と樹体内の線虫密度の変化をそれぞれ Fig. 5 および Table 7 に示した。接種木には蒸散量の著しい低下が、同一供試木を用いて測定した場合と同様に (Fig. 3), 接種後 24 日目の 8 月 13 日頃から現れ始めた。蒸散量低下後の 8 月 14 日の樹体内の線虫密度は、材片生重 1g 当たり 2.7 頭とその密度に高まりがみられる供試木と、0.1 頭とその密度に変化がみられない供試木とに分れた。その後、蒸散量は低下したままの供試木と回復を示す供試木とに区分けされたので、2 節にしたがってこれらの供試木をそれぞれ I および II と表示した。供試木 I では、その後 1 週間で樹体内の線虫密度は材片生重 1g 当たり 14.5 頭と高まり、その後も著しく増大した。供試木 II ではその後も樹体内の線虫密度に著しい変化は認められなかった。

1975 年に用いた 7 年生クロマツの蒸散量の変化と樹体内の線虫密度の変化をそれぞれ Fig. 6 および Table 8 に示した。接種木には著しい蒸散量の低下が接種後 18 日目の 8 月 1 日から現れ始めた。蒸散量低下後の 8 月 3 日には樹体内の線虫密度は材片生重 1g 当たり 5.2 頭とその密度に高まりがみられ、その後急速に増大した。1975 年の供試木には 1974 年にみられた供試木 II のタイプは現れなかった。

同一生立木樹体内における線虫密度の経時的変化を Table 9 に示した。樹幹部試料からの線虫の検出は接種後 26 日目の 8 月 5 日に初めて行われた。線虫の検出限界は材片生重 1g 当たり約 0.1 頭であった。

接種後 36 日目の 8 月 15 日には樹幹部の線虫密度は材片生重 1g 当たり 3.4 頭を示し、その密度に高まりがみられた。その後の線虫密度の変化は、Table 7 に示された 6 年生クロマツ I の変化に比べると 8 月 22 日の値が多少小さいことを除けば、ほぼ同様な傾向が認められその密度は増大した。

1974 年に接種試験を行った 6 年生クロマツと 18 年生クロマツにおける 樹体内の線虫密度の変化について比較すると、両者に共通して 8 月 14~15 日を境として樹体内の線虫密度に高まりがみられ、その後増大する傾向が認められた。両者の病徴の進展について比較すると、18 年生クロマツの場合には樹脂滲出量の異常発現は多少遅れが認められた。この現象は、樹脂滲出量の測定精度および線虫の樹体内での生活空間の大きさなどの違いに起因する現象と推測された。2~3 年生針葉の変色は両者とも 8 月 14~15 日にかけて時を同じくして現れ始めた。針葉の変色は蒸散量の低下する時期と時を同じくして現れる⁴¹⁾ものと考えられることから、18 年生クロマツの蒸散量もこの時期に低下し始めたものと推測された。

以上の結果から、樹体内の線虫密度は蒸散量低下後の時間の経過にともなって急速に増大するものと考えられた。このように、生立木樹体内における線虫の動態は樹体の水分生理状態に対応して変化するものであることが明らかにされた。

3 章 マツの水分生理状態と材線虫病の発現

野外におけるマツ枯損の発現は、vector であるマツノマダラカミキリと pathogen であるマツノザイセンチュウの生態に依存して生ずる現象である。これらのマツの枯損現象について、マクロな環境面から温度と水分較差が重要な誘因として指摘された⁴⁰⁾。それでは、これらの誘因は材線虫病の発現にどのような役割を果すのであろうか。現在、マツの枯損が西日本のみならず東北地方にまで蔓延していることを考えると、程度の差はあるにしても温度要因は本病発現の必要条件として関東地方以西では満たされているものと考えられる。そこで、本稿では特にマツの水分生理状態に着目し、本病発現との関連について論及した。1 節では野外におけるマツの水分生理状態と材線虫病の発現との関係、2 節では環境を制御した場合のマツの水分生理状態と材線虫病の進展との関連性、3 節では野外において夏季に生ずるマツの水ストレスを緩和した場合の材線虫病の発現についてそれぞれ検討を加えた。

1 節 野外におけるマツの水分生理状態と材線虫病の発現

材料および方法

夏季におけるマツの水分生理状態を調べる目的で、針葉の蒸散量および木部圧ポテンシャルを測定した。供試木としては 2 章で用いた林業試験場九州支場苗畑に植栽された生育良好な 6 年生および 7 年生クロマツをそれぞれ 1974 年および 1975 年に用いた。蒸散量の測定は簡易重量法にしたがい、木部圧ポテンシャルの測定は PMS 社製 Model 600 のプレッシャーチャンバーを使用し、蒸散量測定枝より採取した針葉を用いて測定した。

気象データについては熊本県気象月報 (熊本地方気象台) によった。

クロマツ針葉の蒸散量と本病に抵抗性なテーダマツ針葉の蒸散量とを比較するために、1982 年に林業試験場関西支場苗畑に植栽された生育良好な 4 年生クロマツおよび 6 年生テーダマツを供試木とした。

結果および考察

野外に植栽された 7 年生クロマツの蒸散量と木部圧ポテンシャルの日中変化について、日中の温度変化とともに Fig. 7 に示した。測定は 1975 年 8 月 15 日の快晴の日に行った。針葉の蒸散量は日の出とともに

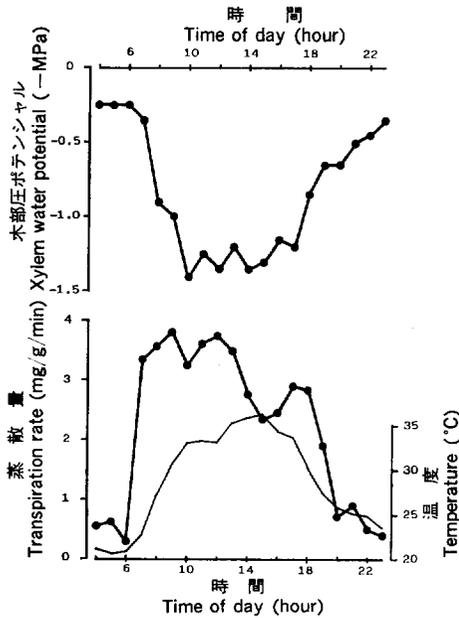


Fig. 7. クロマツの蒸散量および木部圧ポテンシャルの日変化

Changes in transpiration and xylem water potential with time of day.

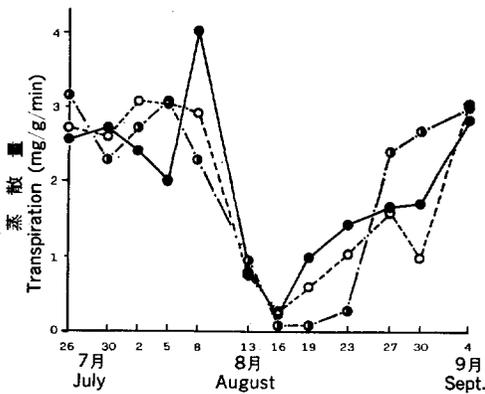


Fig. 8. 対照としたクロマツの蒸散量の変化 (1974年)

Day to day variations in transpiration of 6-year-old Japanese black pines in the summer months of 1974.

に急速に増大し午前9時に最大となった。その最大値は 3.8 mg/g/min であった。蒸散量にはその後、日中低下の現象が現れ、午後3時に 2.3 mg/g/min と最低値を示した。その後、蒸散量は再び増大し、日没とともに速やかに減少した。このような日中低下の現象は樹木などの isohydric type の樹種のもつ特徴である²²⁾。

木部圧ポテンシャルの日中変化についてみると、明け方は -0.25 MPa であったが、その変化は蒸散量変化よりもやや遅れて現れ、その後急速に低下し午前10時に最小値 -1.40 MPa を示した。その後日中には大きな変化は認められず、日没とともに次第にその値は回復に向った。

蒸散量および木部圧ポテンシャルのこのような日中変化から、マツの水分生理状態の指標として午後2～3時の蒸散量の日中低下の値を用いた。

1974年および1975年に対照として用いた6年生および7年生クロマツの夏季の蒸散量変化をそれぞれ Fig. 8 および Fig. 9 に示した。これらの供試木には1974年には8月16日を中心として、1975年には8月2日を中心として蒸散量に著しい低下が現れた。この蒸散量の低下する時期はそれぞれ Fig. 3, 5 および Fig. 6 に示された接種木における蒸散量の低下する時期と全く一致していた。

このような蒸散量変化と木部圧ポテンシャルとの関連を明らかにするために、木部圧ポテンシャルについては日中の最小値および最大値を Fig. 9 に示した。測定期間中の木部圧ポテンシャルの最小

値および最大値はそれぞれ $-1.15 \sim -1.50 \text{ MPa}$ および $-0.20 \sim -0.55 \text{ MPa}$ であった。蒸散量に著しい低下の現れた 8月2日の木部圧ポテンシャルの最小値は -1.40 MPa であって特に著しい変化は認められなかったが、最大値は -0.1 MPa 以上低い -0.55 MPa を示し測定期間中の最も低い値となった。このことは、この時期のマツの水分生理状態に residual deficiency¹²⁾ が現われ始めたことを意味している。

そこで、夏季のマツに共通して現れる蒸散量の低下する現象と気象との関係を明らかにするために、1974年および1975年の気象データを Fig. 10 に示した。1974年には7月19日に梅雨明けとなった。梅雨明け後の気象についてみると、7月下旬の気温は低目に経過し、平年並の雨量であった。8月上旬から中旬にかけて安定した夏型の天気が続き、上旬の気温は平年並であったが日中の最高気温は連日 31°C を越えた。中旬の気温は高目に経過し16日には今夏最高の 36.3°C を記録した。降雨は8月11日にわか雨程度降ったが雨らしい雨はなかった。下旬には台風の間接的な影響をうけて不安定な天気となりわか雨の日が多かった。

1975年には7月15日に梅雨明けとなった。7月中旬の気温は平年よりも高目に経過し、雨量は平年並であった。下旬には晴天の日が多く気温は高目に経過し、最高気温は連日 33°C を上まわった。29日の最高気温は 34.7°C で今夏最高を記録した。雨らしい雨もなく無降水状態が続いた。8月上旬は6日を境に不安定な天気となり特に7~8日にかけて雨量が多かった。

このような気象環境とマツの蒸散量の変化についてみると、1974年8月16日を中心とした蒸散量の低下 (Fig. 8) は高目の気温と無降水状態にもなって現れたが、その後の回復は24日の降雨に先立つ現象として19~23日にかけて現れ始めた。1975年8月2日を中心とした蒸散量の低下 (Fig. 9) は、1974年と同様に高温と無降水状態にもなって現れたが、その後の回復は6日以降の降雨に先立つ現象として4日に現れた。以上の結果から、夏季に生ずるマツの蒸散量の低下は高温と無降水状態によって招かれやすいものの、その変化は必ずしも気象の変化と一致するものではなかった。このことから、この現象は夏季の生育環境に適応したマツの drought tolerance¹³⁾ に起因する現象と考えられる。このように夏季の生育環境に適応して生ずるマツの蒸散量の低下現象を水ストレスの現れ⁸⁹⁾ とみなし、水ストレスと呼びた

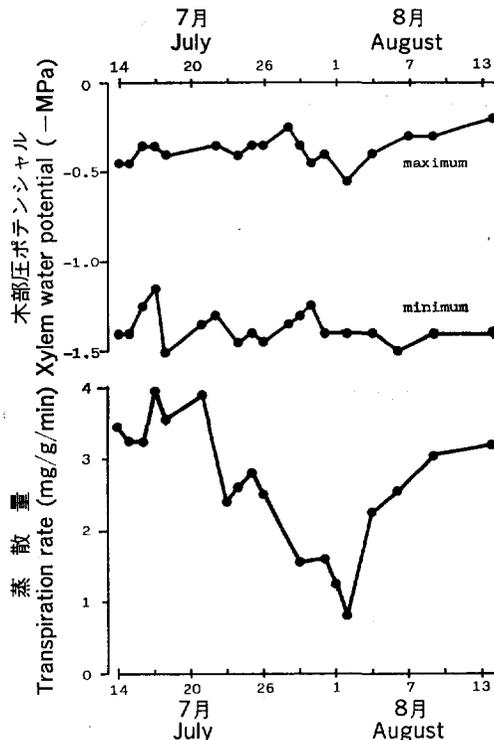


Fig. 9. クロマツの蒸散量および木部圧ポテンシャルの経時的変化 (1975年)

Day to day variations in transpiration and xylem water potential of 7-year-old Japanese black pine in 1975.

Xylem water potential is indicated by maximum and minimum potential of the day.

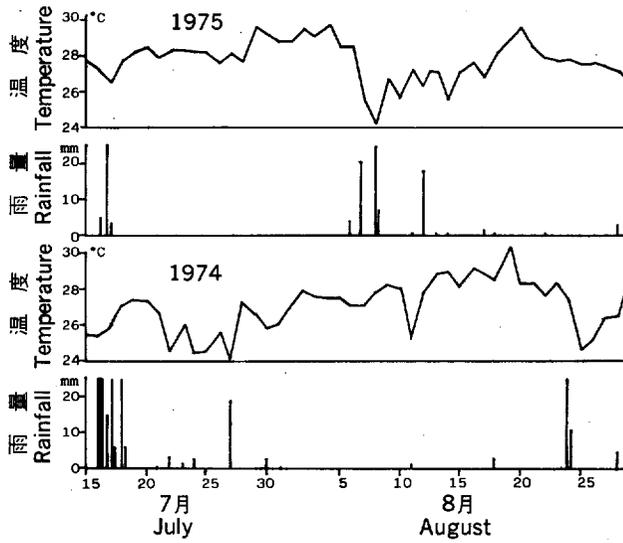


Fig. 10. 夏季の気象条件 (1974年および1975年)
Weather conditions in the summer months of 1974 and 1975.

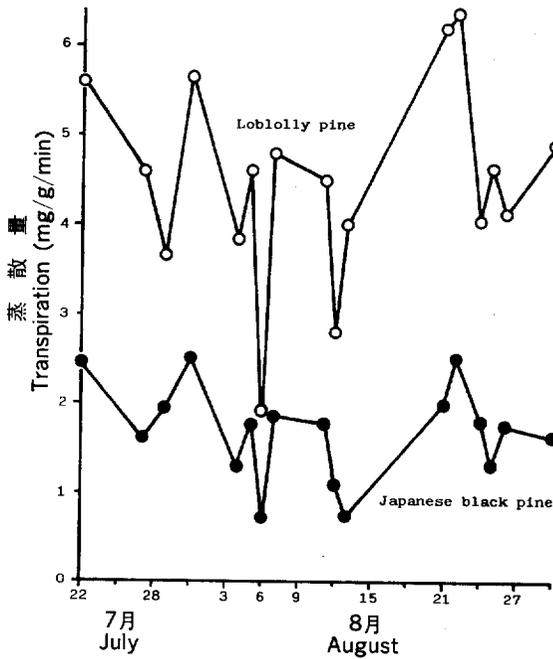


Fig. 11. 夏季におけるクロマツとテーダマツの蒸散量の比較
Comparison in transpiration between 4-year-old Japanese black pine and 6-year-old loblolly pine in the summer months of 1982.

い*)。

材線虫病の病徴はマツに生ずるこの水ストレスを境として急速に進展するものと考えられる。すなわち、水ストレスの生ずる時期までに樹体内に分散した線虫は、この時期を境としてその活動が活発となり増殖し始めるもの(2章3節)と考えられる。

材線虫病の進展と蒸散量変化との関連について野外に植栽されたクロマツを用いた既往の試験結果についてみると、7年生クロマツを用いた接種試験から、蒸散量を1週間間隔で測定して対照木には蒸散量の低下は認められなかったとする報告⁴⁰⁾がある。蒸散量の測定時間についての記載がないので明らかではないが、水ストレス下のマツであっても蒸散量の値が対照と変らない値を示す時間帯があって(2節で述べる)蒸散量の日変化として日中変化のどの時点を選定するのかが問題である。しかし、いずれにしてもマツに生ずる水ストレスは、その年の気象条件によっても左右されるものの、Fig. 8 および Fig. 9 からも明らかのように1週間単位の測定間隔では捕らえにくい。夏季に生ずるマツの水ストレスに対応して材線虫病が著しく進展する現象は、18年生アカマツを用いて4月より月別に線虫接種を行い形成層活動におよぼす影響を明らかにした報告⁴³⁾⁴⁴⁾からも推測される。

そこで、本病に抵抗性を示すテーダマツの夏季における蒸散量の変化を明らかにするためにクロマツと対比させて Fig. 11 に示した。テーダマツの蒸散量は測定日によって大きく変動するもののクロマツに比べて著しく高い値を示した。1982年には8月6日および13日にクロマツに蒸散量の低下する現象が現れたが、テーダマツにもクロマツと同様に蒸散量の低下する現象が現れた。しかし、8月6日のテーダマツの蒸散量の最も低い時点でもその値は1.9 mg/g/min であり、クロマツに比べて比較的高い値を示した。このように、抵抗性木の蒸散量が高い現象から、抵抗性木の水ストレスを受けにくい水分生理特性が抵抗性要因の1つとして推測される⁴⁶⁾。

以上の結果から、夏季に生ずるマツの水ストレスは生育環境に適応したマツの drought tolerance⁴³⁾ の現象と考えられ、この現象が材線虫病の発現に重要な役割を果すことが推測された。材線虫病の発現に著しい影響をおよぼすこの水ストレスとは、マツの針葉の蒸散量が日中低下を示す時点で1 mg/g/min 以下の値を示す水分生理状態であると考えられる。そして、接種木における2~3年生針葉の変色は、この水ストレスと時を同じくして現れるのが一般的な現象である⁴¹⁾。

2節 環境制御下のマツ苗の水分生理状態と材線虫病の進展

材料および方法

水ストレスの本病発現におよぼす影響を明らかにするために環境を制御して接種試験を行った。供試苗としては鉢に植栽された3年生クロマツを用い、恒温恒湿装置(Koitotron KB 20)内で日中 $30 \pm 1^\circ\text{C}$ 、夜間 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ に温度制御し、灌水条件を異にして接種試験を行った。線虫の接種は供試苗の主軸から5~10 cm 離れた枝の部位に行い、常法による5万頭接種の他に50頭接種を行った。線虫の接種は5万頭接種については1975年7月22日に行い、50頭接種については8月27日に行った。これらの供試苗の蒸散量および木部圧ポテンシャルは1節に述べた方法にしたがって測定し、樹体内の線虫数の変化についても調べた。

*) 水ストレスとは植物の生理学的水分状態をさすものであって、ストレスという一般的な概念とはあまり関係はない。

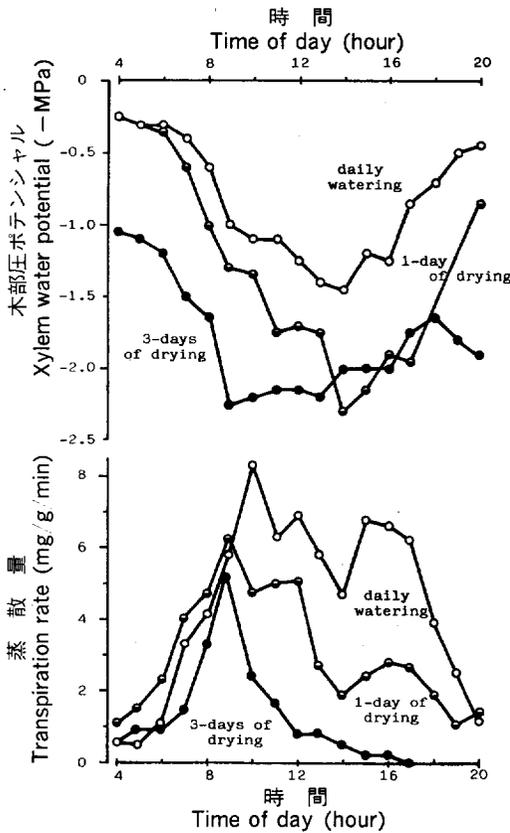


Fig. 12. 水分環境を異にしたクロマツ苗の蒸散量および木部圧ポテンシャルの日変化

Changes in transpiration and xylem water potential with time of day in 3-year-old Japanese black pine under the different water regimes.

恒温装置の空調に起因する現象と考えられた。

一方、木部圧ポテンシャルの変化についてみると、毎日灌水した苗では明け方の最大値は -0.25 MPa であったが、その後低下し始めて午後 2 時に最小値 -1.45 MPa となった。そして、蒸散量に日中低下後の回復がみられると次第にこの値は回復を示した。2 日置きに灌水した苗では明け方の最大値は毎日灌水した苗と同様 -0.25 MPa であったが、午後 2 時の日中の最小値は -2.30 MPa まで低下した。その後回復がみられたが午後 8 時の時点でも -0.85 MPa の値を示し、供試苗がある程度水ストレス下にあることが示された。4 日置きに灌水した苗では明け方の値は -1.05 MPa と著しい residual deficiency¹²⁾ を示し、強度の水ストレス下にあることが示された。その後急速に低下し午前 9 時には最小値 -2.25 MPa の値を示した。その後多少その値に回復の傾向が認められたが、日没後も $-16.5 \sim -19.0$ MPa と著しく低い値を示した。以上の結果から、環境を制御した場合のクロマツ苗の蒸散量と木部圧ポテンシャルは灌水条件によって著しく変化することが示された。

このような供試苗を用いて線虫の接種試験を行った結果、毎日灌水した苗では 5 万頭の接種頭数で供試

結果および考察

環境を制御し、供試苗の灌水条件を異にした場合のクロマツ苗の蒸散量および木部圧ポテンシャルの日中変化を Fig. 12 に示した。蒸散量の日中変化についてみると、毎日灌水した苗では蒸散量は日の出とともに増大し、午前 10 時には 8.3 mg/g/min の最大値を示した。その後、蒸散量には日中低下の現象が現れ、午後 2 時に最小値 4.7 mg/g/min の値を示した。その後蒸散量は再び増大し、日没とともに低下した。2 日置きに灌水した苗では午前 9 時に最大となり 6.2 mg/g/min の値を示し、その後毎日灌水した苗よりも低い値を示したが、日中変化の傾向は毎日灌水した苗とほぼ同様な傾向を示した。日中低下の最小値は午後 2 時の 1.9 mg/g/min であった。4 日置きに灌水した苗では午前 9 時に最大となり 5.2 mg/g/min の値を示し、他の灌水区における苗と著しい違いは認められなかったが、その後急速に低下し正午には 1 mg/g/min 以下の値となった。蒸散量はそのまま低下し続け、日中の気孔閉鎖が顕著に現れた²²⁾。恒温恒湿装置内でのクロマツ苗の蒸散量は野外に植栽のクロマツの蒸散量 (Fig. 7) に比べて比較的高い値を示した。このことは、恒温

Table 10. 毎日灌水を行った3年生クロマツ苗における樹体内の線虫数の変化
Population changes of nematodes in the stem of 3-year-old seedlings
inoculated with 5×10^4 nematodes under the daily watering regime
in the growth cabinet (Koitoiron KB 20).

日 時 Date	July				August			Sept.	
	24	26	28	30	10	20	29	3	12
接種後の経過日数 Days after inoculation	2	4	6	8	19	29	38	51	60
供試苗数 Number of seedlings sampled	1	1	2	1	1	1	2	1	2
供試苗1本当り検出された線虫数 Total nemas recovered/seedling	266	289	501	2,075	3,321	425	187	3	34
材片生重1g当りの線虫数 Nemas/gram fresh weight	24.1	11.0	29.4	78.0	114	25.9	8.3	0.4	3.2

線虫数は苗の主軸部より検出された総数

苗35本中1本が枯死し枯死率は3%であった。4日置きに灌水した苗では50頭の接種頭数でも供試苗4本中4本ともすべてが枯死した。対照として用いた鉢植えの3年生クロマツ苗の野外の接種試験では、5万頭接種で供試苗9本中9本ともすべてが枯死した。以上の結果から、環境を制御してマツに生ずる水ストレスを緩和した供試苗では、マツは枯死を免れることが明らかにされた。また、逆に、強度の水ストレス下では50頭の線虫接種頭数でもマツは速やかに枯死にいたることが示された。

そこで、枯死を免れた毎日灌水を行った供試苗における樹体内の線虫の動態を明らかにするために、供試苗の主軸部における線虫数を測定し、その結果をTable 10に示した。接種後、樹体内の線虫数は速やかに増大し、2週間後には数千頭となった。線虫密度は供試苗が3年生と小さいために1章1節で得られた結果よりも接種初期から著しく高い値を示した。線虫数のこのような変化は、接種頭数は異なるものの鉢植えの3年生苗を用いた既報の結果²⁸⁾とほぼ同様な傾向を示した。この現象は、1章1節で述べたように、接種部から主軸までの距離が短いため生ずる線虫の物理的拡散現象と考えられる。接種後約3週間は主軸部に多数の線虫が存在し、その密度は最大で材片生重1g当たり114頭を示した。このように3年生苗など小さい苗を用いた場合にはマツ樹体内での線虫の動態は、1章2節で得られた結果とは著しく様相を異にしていた。

接種後1か月を過ぎる頃から、樹体内の線虫数は減少し始めて接種初期の線虫数と変らない値を示すようになり、2か月後には著しく減少した。この現象は、線虫の成虫の生存期間が約1か月であること³⁰⁾を考えると必然の結果といえる。

材線虫病の進展について様々な角度からの報告がある。鉢に植栽の3年生クロマツ苗¹⁶⁾や2~3年生アカマツ水耕苗³⁰⁾を用いた接種試験から、供試苗間にバラツキは認められるものの早い場合には接種後3週間前後から蒸散量が著しく低下することが報告されている。いずれの場合にも蒸散量の測定方法が異なり、蒸散量の絶対値の記載がないので明らかではないが、経験的にはこれらの供試苗はすでに強度の水ストレス下にあるものと考えられる。したがって、この場合の蒸散量の著しい低下とは供試苗の枯死を意味し、3週間とは水ストレス下で供試苗を枯死にいたらせる期間と考えられる。

また、鉢植え苗を用いた接種試験から、灌水処理は樹脂滲出量に反映されるとする報告³⁰⁾、逆に、土壤乾燥は枯死率を高めるとする報告³¹⁾³⁶⁾、また、土壤乾燥下ではマツの本病に対する感受性が著しく変化する

るとする報告⁸⁷⁾⁸⁸⁾などがある。これらの報告には詳細な記載のないものもあるが、いずれの場合にもマツの水分生理状態が本病発現に重要な役割を果すことをマクロな実験結果から得ている。

以上の結果から、好適なマツ樹体の水分生理条件下では樹体内に著しく多数の線虫が存在しても線虫数は次第に減少してマツは枯死を免れ、また、逆に、水ストレス下であれば樹体内の少数の線虫でもマツを速やかに枯死させ得ることが示された。これらのことから、マツ樹体内での線虫の活動は樹体の水分生理状態によって著しく影響を受けることが、1節で得られた結果とも一致して実験的に明らかにされた。

3節 野外におけるマツの水ストレスの緩和と材線虫病の発現

材料および方法

野外のマツに生ずる夏季の水ストレスを緩和する目的で、幅 40 cm、深さ 30 cm の溝を供試木の回りに掘り、夜間灌水を十分にを行い、その影響を調べた。供試木としては林業試験場九州支場苗畑に植栽された生育良好な 4 年生クロマツを用いた。線虫の接種は常法にしたがい 1976 年 7 月 22 日に行った。灌水の影響を明らかにするために簡易重量法にしたがい針葉の蒸散量を測定し、土壌の水分環境を調べるためにテンションメーターを用いて地表下 20 cm の位置の土壌の pF 値を測定した。

結果および考察

野外のマツに人工的に灌水を行った場合のマツの蒸散量の変化を、土壌の pF 値の変化とともに Fig. 13 に示した。土壌の水分環境についてみると、対照区における土壌の pF 値は 8 月 3 日および 15 日に 2.5 前後の値を示し最大となったが、それぞれ当日～翌日の 8 月 3 日および 16 日の降雨とともにその値は急速に低下した。このように対照区における pF 値の変化は降水量に対応した変化を示した。灌水区における pF 値は終始 1.4～1.6 前後の値を示し、その変化は少なかった。

このような土壌の水分環境と蒸散量との関連についてみると、対照区における蒸散量の変化は 7 月 30 日までは pF 値の値に対応して蒸散量は低下傾向を示したが、それ以上の低下は認められず、降雨後土壌の pF 値が低下した 8 月 5 日の時点でも変わらない値を示した。蒸散量の回復は pF 値の変化に多少遅れ

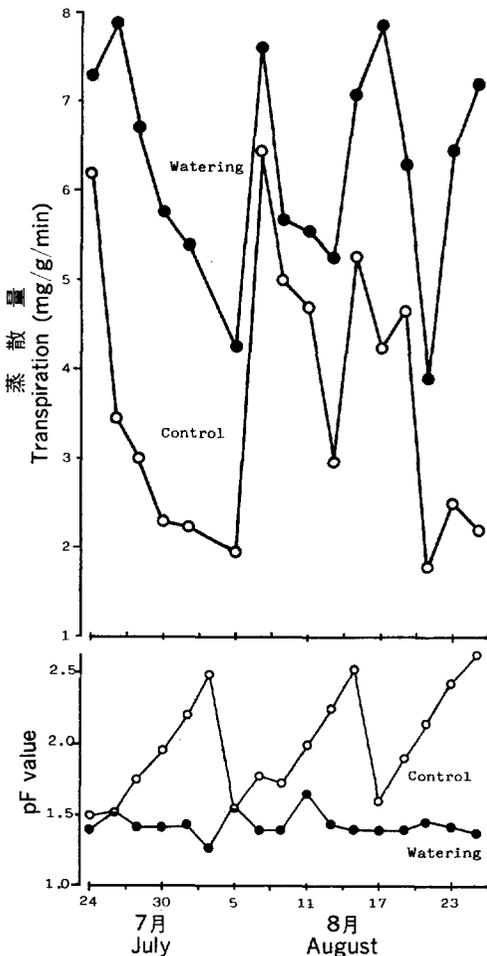


Fig. 13. 野外で灌水したクロマツの蒸散量変化と土壌の pF 値 (1976年)

Changes in transpiration of 4-year-old Japanese black pine under the watering regime in the field and pF value in the soil in the summer months of 1976.

て8月7日に現れた。その後、蒸散量は再び pF 値の値に対応して低下傾向を示したが、15日には8月16日の降雨に先立つ現象として回復傾向が認められた。一方、灌水区における蒸散量の変化は、土壌の水分環境が変化しないにもかかわらず対照区における経時的変化と同様な傾向が認められた。しかし、蒸散量の値は対照区に比べて著しく高く、最も低い8月5日の時点でも4.3 mg/g/min の値を示した。このように、マツに生ずる蒸散量の低下現象は土壌の水分環境と密接な関係にあるものの必ずしも一致するものではなく、この現象は1節で得られた結果からも夏季の生育環境に適応したマツの水分生理上の特性と考えられる。

このような供試苗を用いて線虫の接種試験を行った結果、灌水処理区では供試苗は26本中1本が枯死し枯死率は4%であったが、対照区では26本中16本が枯死し枯死率は62%であった。

野外に植栽されたクロマツの水分環境と材線虫病の進展との関連について既往の試験結果についてみると、接種後灌水処理を行うとマツは枯死を免れ得るとする報告⁴⁾、灌水処理を行うと多少の治療効果が認められるが薬剤施用するとさらに治療効果が期待できるとする報告⁵⁾がある。これらの報告には詳細な記載のないものもあるが、いずれも今回得られた結果と一致した傾向を示していた。

以上の結果から、夏季に生ずるマツの水ストレスを緩和すればマツは枯死を免れ得ることが明らかにされ、マツの水分生理状態が材線虫病の発現に重要な役割を果たすことが野外における実験結果から裏付けられた。

4章 マツの材線虫病の発現の機作に関する考察

材線虫病の病徴が進展する過程をいままでに述べられた実験結果をもとに単純化して考えてみたい。夏季における接種試験では線虫は接種直後に接種頭数の8割以上が接種部で死亡する。接種部から樹体内へ侵入した線虫は早いものでは1日に40~50 cm の距離を移動する。しかし、これらの線虫の移動には時間的なピークがあり、線虫は時間の経過とともに接種部から継続的に樹体内へ追加増大されるものではない。樹体内へ移動・分散する線虫は接種頭数の1%以下であるものと推定される。小さな苗を用いた接種試験では接種直後から著しく多数の線虫が主軸部から検出される。また、接種苗が枯死しない環境条件下でも接種頭数の数パーセントに当る線虫が主軸部から検出される。このような現象は生立木を用いた接種試験でも接種部の隣接部で現れることがある。これらの現象は線虫の接種法や接種部から主軸までの距離が近いために生ずる樹体の部分的な衰弱によって引き起こされる現象と考えられ、線虫の物理的拡散現象として捕らえられる。

線虫の樹体内での移動・分散の過程で材線虫病の初期病徴である樹脂滲出量の異常が部分的に現れる。この現象は線虫による樹脂道やそれに連なる放射柔細胞の変性ないし損傷に起因する現象と考えられ、初期の樹脂滲出量の異常はきわめて部分性を示す。その後、一度変性ないし損傷した細胞は回復し得ないことから、線虫のその後の樹体内での移動・分散にともなって樹脂滲出量の異常を示す部位は次第に累積されて全身的な症状として現れる。しかし、この現象は、樹体内へ線虫が継続的に追加増大されるものではないことから、樹体内での線虫の著しい増大を意味するものではなく、樹体の大きさによっても現れ方が異なる。この時期の樹脂滲出量の異常は樹体の水分生理状態を反映するものではなく、針葉の蒸散量には何の変化も認められない。

樹体内に移動・分散した線虫は、樹体の特定の部位に集中するといった傾向は認められず、樹体内で一

様な線虫密度の分布状態を示す。

一方、夏季のマツには生育環境に適応して針葉の蒸散量が著しく低下する時期が生ずる。この現象は気象条件や土壌の水分環境によっても引き起こされやすいものの必ずしもその変化は一致するものではない。この現象はマツの水分生理上の特性と考えられ、drought tolerance の現象と考えられる。我が国の梅雨明け後の夏に目立って現れるこの現象を水ストレスと呼ぶ。

この水ストレスの発生とはほぼ時を同じくして材線虫病の第 2 の病徴である 2~3 年生針葉の変色が現れ始める。そして、この時期を境として樹体内の線虫密度に高まりがみられ始め、以後急速に樹体内の線虫数は増大してマツは枯死に至る。

材線虫病の進展に関する既往の試験結果についてみると、線虫の接種頭数が多ければそれだけ樹脂滲出量の異常発現が早く現れるとする報告⁷⁾がある。すでに述べたようにこの現象は線虫によるエピセリウム細胞や放射柔細胞の変性ないし損傷に起因する現象と考えられるため当然の結果といえよう。

線虫の侵入頭数と発病の経過から、この現象を Inoculum potential の概念^{*}で捕らえられるとする記述²⁷⁾³⁰⁾がある。いままでに得られた実験結果から、線虫の接種頭数は初期病徴として現れる樹脂滲出量の部分的異常発現とは関連性をもつものの、30~50 頭の接種頭数であってもマツを枯死させ得る¹⁵⁾⁴⁰⁾のであって発病力とは同義ではなく、上記の記述は論理性を欠く。

一方、野外における線虫の接種試験結果から少数の線虫の接種頭数でもマツは枯死する場合があるが、一定頭数以上であれば線虫の加害力は保証されるとする報告¹⁶⁾がある。この実験結果は示唆に富んでいる。すなわち、いままでに得られた実験結果から、マツが水ストレス下であれば少数の線虫の接種頭数でもマツは速やかに枯死し、逆に、マツが好適な水分環境下であれば樹体内に多数の線虫が存在していても 1~2 か月後には樹体内の線虫数は減少し、マツは枯死を免れることが明らかにされた。このようなことから、現実には夏季に生ずるマツの水ストレスの程度が問題となろう。強度の水ストレス下では本病に抵抗性なテダマツであっても速やかに枯死してしまう³⁸⁾のである。わが国の気象環境ではマツに水ストレスが目立って生ずるのは梅雨明け後の夏である。野外におけるマツの枯損も材線虫病の感染時期にかかわらず 8 月以降に現れる場合が多い¹⁴⁾⁴³⁾⁴⁴⁾。そこで、マツに水ストレスが生じた時点での樹体内の線虫密度が次に問題となる。生立木樹体内に分散した線虫数は接種頭数に比例するものと考えられることから、マツに水ストレスが生じた時点で樹体内に生存する線虫数は一定頭数以上の接種頭数であればその加害力は保証されることになる。この線虫密度はマツ丸太中での線虫の増殖試験結果を考えると著しく少なくてもよいものと推測される⁴²⁾。

次に、水ストレス後マツが枯死するまでの過程について考えてみたい。水ストレス下のマツとマツノザイセンチュウの場で生ずる反応系をブラックボックスと考えると、この反応系は水ストレスの程度と線虫数との関連で反応値をもつ。この反応値はマツの樹体に作用してさらに水ストレスの程度を強める。そして、時間の経過にともなってその反応値は累積され、この過程でマツは枯死にいたるものと考えられる。同一環境下にあっても水ストレス後回復する個体と回復し得ない個体のあることは、個体によってその反応値が異なり、回復する個体ではマツの生理作用に十分な影響をおよぼすだけの反応値が得られなかった

* Inoculum potential の概念は当初は HORSFALL によって Inoculum density と同義に用いられていたが、現在は GARRET の考えにしたがって "この活性は環境因子によって大きく影響を受けるため、病原体がある程度以上存在して、病原体-宿主のおかれた環境下で実際に病気を起こし得る病原体のエルギー" と定義されている¹⁾。上記の記述²⁷⁾³⁰⁾は Inoculum potential を Inoculum density と同義に用いているものと考えられる。

ものと考えられる。一度材線虫病に感染したマツではその年に枯死を免れても翌年の生長に影響が現れる⁴⁾ことから、この反応値はマツの代謝生理に何らかの影響をおよぼしているものと考えられる。

ここで、現実にかかるマツ枯損の現象について考えてみたい。接種木においては、接種枝のみが枯死し、ほかが生き残る場合や、接種枝が生き残ってもほかの枝が枯死する場合も少なくない。特に水ストレスの程度の軽い年にはこのような現象が現れやすい。これらの現象は、線虫の物理的拡散現象を含めて樹体の生理状態が樹体の部分（枝）で異なっていることを暗示している。また、ブラックボックスの反応値が何らかの理由で特定の枝に強く作用した結果とも考えられる。いずれの場合であってもすでに述べたマツが枯死にいたる過程と同一の現象と見なし得る。

また、翌春以降にマツが枯死するいわゆる持ち越し枯れの現象を考えると、ブラックボックスの反応値は温度によって樹体におよぼす影響が著しく異なることが推測される。この場合には樹体内での反応値が秋にかけてマツを枯死させ得る域値に達したとしても、マツには著しい反応は現れず、翌春マツの代謝活動が活発になるにともなって初めて萎凋現象が現れ始める。こう考えると、持ち越し枯れの場合には樹体内で線虫は一度も著しい増大を示さないことがあり得る。

以上、いままでに得られた実験結果をもとに材線虫病の発現の機作について考察し、さらに、枯死機構について仮説を立てて考察を加えた。今後、枯死機構解明のために、ブラックボックスの解明とその反応系のマツの代謝生理におよぼす影響を明らかにする必要がある。

引用文献

- 1) BAKER, P. : Inoculum potential. in Plant Disease II., 135~157, Academic Press, (1978)
- 2) 堂園安生・吉田成章 : *Botrytis cinerea* 菌上におけるマツノザイセンチュウの増殖に対するロジスチック曲線の適用, 日林誌, 56, 146~148, (1974)
- 3) DROPKIN, V. H. & FOUJIN, A. S. : Report of the occurrence of *Bursaphelenchus lignicolus*-induced pine wilt disease in Missouri., Plant Dis. Repr., 63, 904~905, (1979)
- 4) 古野東洲・二井一禎 : マツノザイセンチュウ接種クロマツの生育—とくに生存木の生育について— 93回日林論, 409~410, (1982)
- 5) 橋本平一・堂園安生 : マツ丸太中における材線虫の増殖, 日林九支論, 26, 185~186, (1973)
- 6) 橋本平一・清原友也 : マツノザイセンチュウの樹体内移動 (III), 84回日林講, 330~332, (1973)
- 7) 橋本平一・讃井孝義 : マツ樹体内におけるマツノザイセンチュウの移動とマツの異常経過 (IV), 85回日林講, 251~253, (1974)
- 8) 橋本平一・堂園安生 : 抵抗性および感受性マツの樹体内におけるマツノザイセンチュウの移動と増殖, 86回日林講, 301~302, (1975)
- 9) 橋本平一・堂園安生・清原友也・鈴木和夫 : マツノザイセンチュウの密度別接種および分枝接種後の樹幹内の線虫密度, 日林九支論, 29, 203~204, (1976)
- 10) 橋本平一 : 灌水条件の異なるクロマツ苗におけるマツノザイセンチュウの動態とマツ苗の病態反応, 87回日林論, 233~235, (1976)
- 11) 橋本平一・高木潤治・佐々木重行 : マツの材線虫病の治療効果について, 92回日林論, 373~375, (1981)
- 12) HENCKEL, P. A. : Physiology of plants under drought. Ann. Rev. Plant Physiology, 15, 363~386, (1964)
- 13) JONES, M. M., Turner, N. C. & OSMOND, C. B. : Mechanisms of drought resistance. in The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. PALEG, L. G. & ASPINALL, D.

- eds., 15~37, Academic Press, (1981)
- 14) 清原友也・徳重陽山：マツ生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接種試験, 日林誌, 53, 210~218, (1971)
 - 15) 清原友也・堂園安生・橋本平一・小野 馨：マツノザイセンチュウの接種密度と加害力, 日林九支論, 26, 191~192, (1973)
 - 16) 清原友也：マツノザイセンチュウを接種したクロマツ苗の樹脂量および蒸散量の変化, 日林九支論, 26, 195~196, (1973)
 - 17) 清原友也・鈴木和夫：接種時期を異にしたマツ樹体内でのマツノザイセンチュウの個体数推移, 87 回日林論, 227~228, (1976)
 - 18) KIYOHARA, T. & SUZUKI, K. : Nematode population growth and disease development in the pine wilting disease. Eur. J. For. Path., 8, 285~292, (1978)
 - 19) KONDO, E., FOUJIN, A. F., LINIT, M., SMITH, M., BOLLA, R., & DROPKIN, V. : Pine wilt disease—Nematological, entomological, and biochemical investigations. Univ. Missouri-Columbia Agr. Exp. Sta., 282, 1~56, (1982)
 - 20) KRAMER, P. J. & KOZLOWSKII, T. T. : Physiology of trees. 276~306, McGraw-Hill Book Co., (1960)
 - 21) KRAMER, P. J. & KOZLOWSKII, T. T. : Physiology of woody plants. 295~297, Academic Press, (1979)
 - 22) LARCHER, W. : Physiological plant ecology. 134~189, Springer-Verlag, (1975)
 - 23) LORIO, P. L. & HODGES, J. D. : Oleoresin exudation pressure and relative water content of inner bark as indicators of moisture stress in loblolly pines. For. Sci., 14, 392~398, (1968)
 - 24) MAMIYA, Y. & KIYOHARA, T. : Description of *Bursaphelenchus lignicolus* n. sp. (Nematoda : Aphelenchoididae) from pine wood and histopathology of nematode-infested trees. Nematologica, 18, 120~124, (1972)
 - 25) 真宮靖治：マツノザイセンチュウの接種によるクロマツおよびアカマツ幼令木の萎凋症状進行と枯死, 日線虫研誌, 2, 40~44, (1972)
 - 26) 真宮靖治：マツ樹体内におけるマツノザイセンチュウ個体群の消長, 森林防疫, 24, 192~196, (1975)
 - 27) 真宮靖治：マツノザイセンチュウの寄生性及び萎凋枯死機構, 森林防疫, 25, 172~175, (1976)
 - 28) 真宮靖治：マツノザイセンチュウの侵入個体数とマツ苗木の発病, 87回日林論, 225~226, (1976)
 - 29) 真宮靖治・田村弘忠：マツノザイセンチュウの接種をうけたアカマツ苗の蒸散量の変化, 日林誌, 59, 59~63, (1977)
 - 30) 真宮靖治：マツノザイセンチュウの生態および病原性, 森林病虫獣害防除技術, 183~223, 全国森林病虫獣害防除協会, (1982)
 - 31) 峰尾一彦：マツノザイセンチュウ寄生性発現に關与する土壤の乾燥条件, 87回日林論, 241~242, (1976)
 - 32) 森本 桂・真宮靖治：マツ属の材線虫病とその防除, 65 pp., 日本林業技術協会, (1977)
 - 33) 農林水産技術会議事務局：マツ類材線虫の防除に關する研究, 156 pp., 農林水産技術会議事務局, (1977)
 - 34) 小田久五：松くい虫の加害対象木とその判定法について, 森林防疫ニュース, 16, 263~266, (1967)
 - 35) 小田久五：まつくいむし, 林業新技術 33 選, 415~438, 全国林業改良普及協会, (1970)
 - 36) 大山浪雄・川述公弘・斉藤 明：マツノザイセンチュウ接種クロマツ苗の発病に及ぼす土壤乾燥の影響, 日林九支論, 28, 107~108, (1975)
 - 37) 大山浪雄・川述公弘・鈴木和夫・末吉幸満：アカマツとクロマツのマツノザイセンチュウ感受性に及ぼす土壤乾燥の影響, 日林九支論, 29, 219~220, (1976)

- 38) 大山浪雄・川述公弘：乾燥条件下におけるマツノザイセンチュウ接種に対するクロマツ、アカマツ、テーダマツの抵抗性要因の違い，日林九支論，31，53～54，(1978)
- 39) SIMPSON, G. M. : Water stress on plants. 324 pp., Praeger Publishers, (1981)
- 40) SUZUKI, K. & KIYOHARA, T. : Influence of water stress on development of pine wilting disease caused by *Bursaphelenchus lignicolus*. Eur. J. For. Path., 8, 97～109, (1978)
- 41) 鈴木和夫：材線虫病の進展に伴うクロマツ針葉のクロロフィル含有量の変化，89回日林論，319～320，(1978)
- 42) 鈴木和夫：マツの材線虫病の発現機作，森林防疫，28，90～94，(1979)
- 43) SUZUKI, K. : Disease development of the pine wilting disease after inoculation of the spring and the summer months. XVII IUFRO World Congress Div. 2, 616, (1981)
- 44) 鈴木和夫：材線虫の時期別接種とアカマツ仮道管数増加の経時的変化，93回日林論，407～408，(1982)
- 45) 鈴木和夫・峰尾一彦・山田利博：材線虫病におけるマツの水ストレスと樹体内での線虫の動態，日植病報，49，400，(1983)
- 46) 高木哲夫・大山浪雄：マツノザイセンチュウ接種木の蒸散流速度の変化について，日林九支論，34，117～118，(1981)
- 47) 高橋和博・堀田 隆：マツノザイセンチュウ病防除試験 (1)，灌水による治療効果，日林九支論，32，265～266，(1979)
- 48) 竹下敬司・萩原幸弘・小河誠司：西日本におけるマツの立枯れと環境，福岡県林試時報，24，1～45，(1975)
- 49) 田村弘忠：枯死木におけるマツノザイセンチュウの分布，日線虫研誌，6，60～66，(1976)
- 50) 寺下隆喜代：マツノザイセンチュウの樹体侵入後短時間の行動，農林水産技術会議事務局研究成果96，40～42，(1977)
- 51) THORNE, G. : Principles of nematology. 48～49, McGraw-Hill Book Co., (1961)
- 52) 徳重陽山・清原友也：マツ枯死木中に生育する線虫 *Bursaphelenchus* sp., 日林誌，51，193～195，(1969)

**General Effect of Water Stress on the Development of Pine
Wilting Disease Caused By *Bursaphelenchus xylophilus***

KAZUO SUZUKI⁽¹⁾

Summary

The symptoms of pine wilting disease were studied in relation to the behavior of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*.

Nematodes inoculated into the branch migrated rapidly into the whole trunk of pine with a maximum speed of 40~50 cm a day. The nematodes moved off toward the migration site within a week. Thereafter, without successive addition of nematodes the population of nematodes did not grow in the migration site.

A slight reduction of oleoresin exudation flow at an early stage of disease development was not related to the water status of pines. This phenomenon is caused by the progressive destruction of epithelial cells and denaturated ray parenchyma cells around resin cannals. The cause of the decrease of oleoresin exudation flow is in itself different from that of the flow at an advanced stage accompanied with the decrease of transpiration rate. As a general rule, oleoresin exudation flow is related to water status except an early stage of disease development.

Meanwhile, transpiration of pines levels off inevitably in the summer months of Japan. The phenomenon seems to be drought tolerance of pines which withstand periods of dry weather in the summer months. Since then, the population of nematodes in the wood began to increase appreciably. Therefore, the development of the disease is not proportional to time after infection, but to the period of levelling off in transpiration of pines. When transpiration levels off, 2~3-year-old needles of pines begin to discolor.

To confirm the effect of water status of pines on the disease development, inoculation tests were undertaken on potted seedlings under a growth cabinet. The result suggests that nematodes themselves do not cause a decrease of transpiration rate, and that pine seedlings do not wilt by virtue of the number of nematodes under favorable water conditions. On the other hand, inoculations at a low density of nematodes was 100% leathal in the seedlings under water stress. From the result, it became clear experimentally that physiological water status in pines plays an important role in the development of disease.

The severity of this disease depends mainly on a certain density of nematode population in the wood when transpiration levels off. These two factors, the rate of transpiration in levelling off and the density of nematode population in the wood at this time, have a decisive effect on the development of the disease.