

論文 (Original Article)

殺線虫剤の根元注入によりマツ材線虫病から回復した
クロマツ樹幹でみられた病徴進展

松浦 邦昭^{1)*}

**Symptom development in the trunk
of Japanese black pine recovered from pine wilt disease
with nematicide trunk injection near the ground**

MATSUURA Kuniaki^{1)*}

Abstract

The survival and recovery effects were occurred to the 11 year-old Japanese black pine (*Pinus thunbergii*, Pinaceae) suffering from the pine wilt disease with the injection of nematicides, thionazin into the trunk near the ground two weeks after the nematode inoculation. The symptom of infection and recovery from the disease were observed in the cross sections of those trees and were examined using two indices, i.e. the disease development stage (DDS) and the recovery index of diameter increment (RIDI). DDS was classified based on the appearance of the two symptoms occurring in cross sections of the affected pine trees as follows; DDS 0: no symptoms (from healthy tree), DDS 1: occurrence of a non-dying linear spots; DDS 2: occurrence of brown necrosis around the pith; DDS 3: the brown necrosis reaches the cambium; DDS 4: occurrence of decay in the brown necrosis area; DDS5: dead. RIDI is the quotient of the diameter increment for two years after the tested year divided by the increment for two years before the tested year. Comparing the average RIDI for each DDS, it decreases mostly in the order from DDS 0 to DDS 5 as follows 0.92, 0.51, 0.41, 0.25, and 0.00 excepting 0.61 of DDS 4. The exception is DDS 4, which is an advanced disease stage containing the decayed wood. From this, according to the advancement of DDS, it becomes more hard to recover of the cambium activity. Differences of DDS and RIDI in each site of recovered individuals seems to show the differences of disease development according to the nematode distribution in each individuals.

Key words : pine wilt disease, nematicide, recovery, symptom, disease development stage(DDS),
the recovery index of diameter increment(RIDI)

要 旨

マツ材線虫病罹病木の樹幹根元へ殺線虫剤チオナジンを接種2週後に注入処理することで生残・回復がみられた。この回復・生残木を実験2年後に伐倒して、枝階中間で円板切片を作製し観察すると、円板には発病と回復の履歴がみられた。供試木の円板切片でみられる発病と回復の履歴を、発病段階および直径成長回復指数により追跡した。発病段階は、発病段階0：円板に病徴のみられないもの、発病段階1：線状不線斑のみみられるもの、発病段階2：線状不染斑のほか褐色病変部が材の中心部付近のみにみられるもの、発病段階3：褐色病変部が中心部から形成層に達したものの、発病段階4：褐色病変部の材の一部に腐朽のみみられるもの、発病段階5：樹体全体が枯損したものと定めたものである。また、直径成長回復指数は治療実験実施後2年間の年輪幅を実験実施前2年間の年輪幅で割った商により、直径成長の回復程度を表したものである。発病段階および直径成長回復指数の二つの指標の関係では、発病段階4の0.61を例外として発病段階0、1、2、3、5の順に、0.92、0.51、0.41、0.25、0.00と直径成長回復指数は減少した。これから、発病段階が進むほど形成層活動への影響が大きくなることで回復しにくくなるものと考えられた。形成層壊死は褐色病変部の形成層への到達との関係はみられたが、線状不染斑との関係はみられなかった。罹病・回復木を個体

原稿受付：平成14年10月28日 Received Oct. 28, 2002 原稿受理：平成15年3月18日 Accepted Mar. 18, 2003

1)* 森林総合研究所 企画調整部 〒305-8687 つくば市松の里1

Research Planning and Conduction Division, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan ; e-mail : kmatsu@ffpri.affrc.go.jp

別、樹高別に発病段階および直径成長回復指数をみると、供試個体別、地上高別に異なっていた。これは、各供試木での発病程度が地上高別に異なることを示すものと考えられた。

キーワード：マツ材線虫病、殺線虫剤、回復、病徴、発病段階、直径成長回復指数

はじめに

感受性マツにマツノザイセンチュウを接種すると、マツ材線虫病に罹る。マツ材線虫病に罹ると、マツには樹脂浸出量の低下、水ポテンシャル等水分状態の変化や柔細胞の変性など病気の進展に応じた様々な症状が表われる(真宮, 1990; 池田, 1997; 山田, 1997)。発病したマツは枯損へと進む。ところが、マツ材線虫病に罹ったマツでも、発病後の一定経過日数内であれば殺線虫剤を処理することにより病気の進行が止まり、生残する(橋本ら, 1981; 松浦, 1974, 1984)。11年生クロマツを供試木とし、治療剤として殺線虫剤チオナジンをを用いた回復実験においては、マツノザイセンチュウ接種2週間経過後の発病が樹脂流出の停止で確認された時点でこの薬剤を根元注入した場合、供試6本のすべてが生残したが、それ以後の処理では供試7本全てが枯死した(松浦, 2001)。さらに、生残した供試木を実験2年後に伐倒し、水分通導性をみるため樹幹を色素液に浸漬して材を染色した後、樹幹各部位を薄切円板にして観察した結果、それらの円板には通水阻害を示す放射方向の小さな線状不染斑および褐色病変部の2種の病徴が認められたことから、これらの供試木が発病していたことが明らかであった。また、その円板の治療実験以降に形成された材は年輪幅が狭いものではあるが病徴が認められなかったことから、この供試木がマツ材線虫病から回復していたことも示していた。線状不染斑はこれまでの報告(松浦, 1985; Kurodaら, 1988)にもみられ、病気進行との関係が論じられている。他方、褐色病変部についてはこれまでの報告においてはほとんど言及されてこなかったものであるが、その分布域が拡がり、形成層へ到達した場合に形成層が壊死していた。樹木は健全であれば、上長成長や直径成長、すなわち形成層の分裂活動が恒常的に年周期をともなって維持されるとともに、樹木の死は直接的、間接的な形成層の死をともなう。樹木の個体維持にとって形成層活動が不可欠との立場からは、マツ材線虫病の進展と形成層活動や形成層壊死の関係について十分検討されるべきものといえる。しかし、既報(松浦, 2001)では病徴の樹体各部位での進行と形成層活動および形成層壊死に関する相互の関係については十分な検討がされなかった。そこで本報告では、既報で用いた円板試料それぞれで異なる病徴の発現態様を線状不染斑、褐色病変、形成層壊死、腐朽の有無を指標として発病段階を分類したものを発病段階とし、これによって供試個体間での病気の進展を比較した。また、形成層活動は病気の進展度に応じて異なると考えられるので、治療実験実施前後2年間の直径成長

量を比較することにより、治療実験以後の形成層活動の回復度をみた。それらにより、樹体各部位での発病から形成層壊死、さらに個体死へと連なるマツ材線虫病の進展過程を明らかにすることとした。

材料と方法

殺線虫剤によるマツ材線虫病回復木からの樹幹円板切片の採取：森林総合研究所千代田試験地(茨城県新治郡千代田町)に植栽された11年生クロマツ(*Pinus thunbergii* PARL.、胸高直径3.0 cm ~ 7.4 cm、樹高4.10 m ~ 5.20 m)37本を用い実験を行った。治療実験処理区では、供試木20本に対して地上2.00 ~ 2.50 m高の枝基部付近に、この高さに接種に適切な枝のない場合は樹幹部に、S6-1系統のマツノザイセンチュウ(*Bursaphelenchus xylophilus* (STEINER et BUHRER) NICKLE)を1982年6月23日に1本当たり1万頭ずつ接種した。発病を診断するため、接種後1週間ごとに樹幹樹皮にポンチで穴をあけ樹脂流出の有無をみた。接種して2週間後の7月9日に6本、4週間後の7月28日に7本、6週間後の8月4日に7本の供試木の根元に樹幹注入器を用い殺線虫剤チオナジン(松浦, 1975)の50%アセトン溶液(日本カーリット社より分譲された97%工業原体を等量のアセトンにより希釈したもの)を供試木1本当たり20 ml注入処理した。線虫接種2週後に注入処理した供試木は、全数が生残したが、接種4週後、接種6週後処理のものは全数が枯死した。接種2週後から樹脂流出の停止を始め、接種2週間後にチオナジンを注入処理した供試木ではその後樹脂流出を再開したが、接種4週後、接種6週後治療処理区では樹脂流出の再開はみられなかった。この試験地では自然感染が多いため、供試木7本にメスルフェンホス(松浦, 1977)(バイエルクロップサイエンス社50%、50ml製剤)を樹幹根元に注入した予防処理区(薬剤処理：6月23日、マツノザイセンチュウ接種：7月28日)を健全対照とした。枯損対照としてマツノザイセンチュウ接種・薬剤無処理区(マツノザイセンチュウ接種：6月23日)10本を設けた。治療実験から2年経過した1984年10月25日に治療区の生残木6本のうち5本(214号木、279号木、280号木、281号木、282号木)および予防処理木2本を根元から伐倒玉切り(約30 cm長)した材を圧力容器内の色素液(2%酢酸オルセイン水溶液)に浸漬した。減圧と大気圧を繰り返し色素液を材内に浸透させ、染色した。染色後、各枝階の中間の高さで切断後、円盤かんな機により薄切円板を作製した。採取した薄切円板は、乾いた紙に挟んだ後、ガラス板に重しをかける作業を繰り返した。これにより得た乾

乾燥薄切円板試料を、以後の観察に用いた。

樹幹薄切円板に現れたマツ材線虫病徴の進展段階の表示：観察には、214号木、279号木、280号木、281号木、282号木、枯損木、予防処理木について、それぞれ11、13、13、12、7、5箇所の円板を用いた。薄切円板の肉眼および実体顕微鏡による観察により、治療処理木に予防処理木にはみられない線状不染斑、褐色病変、および腐朽がみられた。樹脂様物質で仮道管が閉塞されることによる線状不染斑および着色物質の沈着による褐色病変部（松浦，2001）はどちらも一度形成されればそのまま材内に蓄積する。そのため、各病徴の出現量が多い試料は、少ないものに比べ、より病気の進展した段階にあるものと考えられる。また、褐色病変部がみられる場合、その一部に腐朽のみられるものは、腐朽のみられない場合より、より病気が進行した段階にあるものといえる。この考えに立ち、樹幹薄切円板について、樹幹の各部位から採取した円板にみられる病気の様々な進展の程度を以下の基準（6段階の区分、以後発病段階という）で区分した。

- 発病段階0 線状不染斑および褐色病変部等のマツ材線虫病の病徴が全くみられない。
- 発病段階1 髓付近あるいは中間の材部から放射方向に伸びる線状不染斑が少数あるいは高い頻度でみられる。
- 発病段階2 髓付近あるいは中間の材部から放射方向に線状不染斑が高い頻度でみられる。また、髓付近に褐色病変部がみられ外方に伸長するが、形成層に達しない。
- 発病段階3 褐色病変部は髓付近から外方に伸長し、形成層に達する。褐色病変部が形成層に達した場合にはその部分の形成層は壊死している。
- 発病段階4 形成層に達する褐色病変部が拡がるのにもない形成層の壊死部分はさらに拡がり、大きな褐色病変部の一部には腐朽部分がみられる。
- 発病段階5 円周全体にわたり形成層が壊死している。

上記各発病段階に当たる代表的試料をFig. 1に示す。発病段階0は予防処理対照区のもの、発病段階5はマツノザイセンチュウ接種・薬剤無処理対照区（枯損対照区という）のものである。この基準に基づいて、回復木5本の樹幹各部位の発病段階を求めた。ただし、線虫接種のための穿孔傷部位や、樹脂流出による健康度判定で生じた傷など、明らかにマツノザイセンチュウによる発病に関係のない傷のあるものは、判定から除外した。

直径成長の回復度（直径成長回復指数）の調査：各円板の年輪幅を座標測定器（島津SR-2）を用いて測定し、それにより求めた実験実施後2年間の年輪幅を、同様に求めた実験実施前2年間の年輪幅で割ることにより得た

商を直径成長回復指数とした。実験実施年の晩材幅が著しく狭く、乱れがあるばかりか、その後の年輪幅も狭いことから実験実施後2年間の年輪測定は困難であったが、実験実施後の治療で、回復した材には不染斑が認められないことから、これを治療実験後に形成された材であることの指標とした。なお、各供試木において伐倒時の当年枝から4年枝までには実験実施前後2年間に形成された材の直径成長の比較という条件を満たすことができないことから直径成長回復指数の調査対象から外した。

結果

1) 供試木各部位の円板の発病段階への適合性

回復生残木各部位の円板試料総数62枚を発病段階0～5の基準に基づき区分した。各発病段階に区分された円板数は、発病段階0：10、発病段階1：19、発病段階2：7、発病段階3：6、発病段階4：11、発病段階5：0で、人為の傷を含むため除外した数は9であった。円板試料について、以下のことが観察された。実験後2年間に伸長した樹幹においては、正常な材（発病段階0）の形成がみられた。線状不染斑（松浦，1985；松浦，2001）は、発病段階1～4でみられた。線状不染斑は、髓周辺の材部からマツノザイセンチュウ接種年の接種時以前の年輪（晩材）までの間の材に放射状に、細く、短かく現れていた。しかし、接種年の回復実験以後から伐倒時の形成層までの間に形成された材にはみられなかった。また、線状不染斑が材内に広く現れても、褐色病変部の現れていない円板には形成層壊死はみられなかった。

発病段階2～4に該当する試料はすべて髓周辺から接線方向に伸張していた。

発病段階3～4でみられた形成層の壊死は、この段階のすべての円板試料で褐色病変部と形成層との接触部で起こっており、褐色病変部をとみなない形成層壊死がみられる円板試料はなかった。

発病段階4では、腐朽がみられたが、腐朽部は実験実施年での形成層壊死部と一帯化した褐色病変部に囲まれており、そのような形以外での腐朽はみられなかった。

2) 試験木樹幹での樹高別発病段階、直径成長回復指数

治療処理区の回復生残木5本について、各樹高部位での発病段階および直径成長回復指数を供試木毎に示す（Fig. 2～Fig. 6）。

214号木（Fig. 2）：地上高0～85 cmの間の樹幹は腐朽がみられる発病段階4であった。ところが、100 cmより上部においては発病段階1～2にとどまっていた。直径成長の回復は、指数でみると地際近くでは1.0を越えていたが、地上高50～150 cmでは発病段階に関わらず0.3～0.7と低調であった。

279号木（Fig. 3）：地際部では発病段階4で腐朽部があり、地上高100 cmまでは発病段階3であり形成層壊死部がみられたが、それより上方では線状不染斑の形成のあ

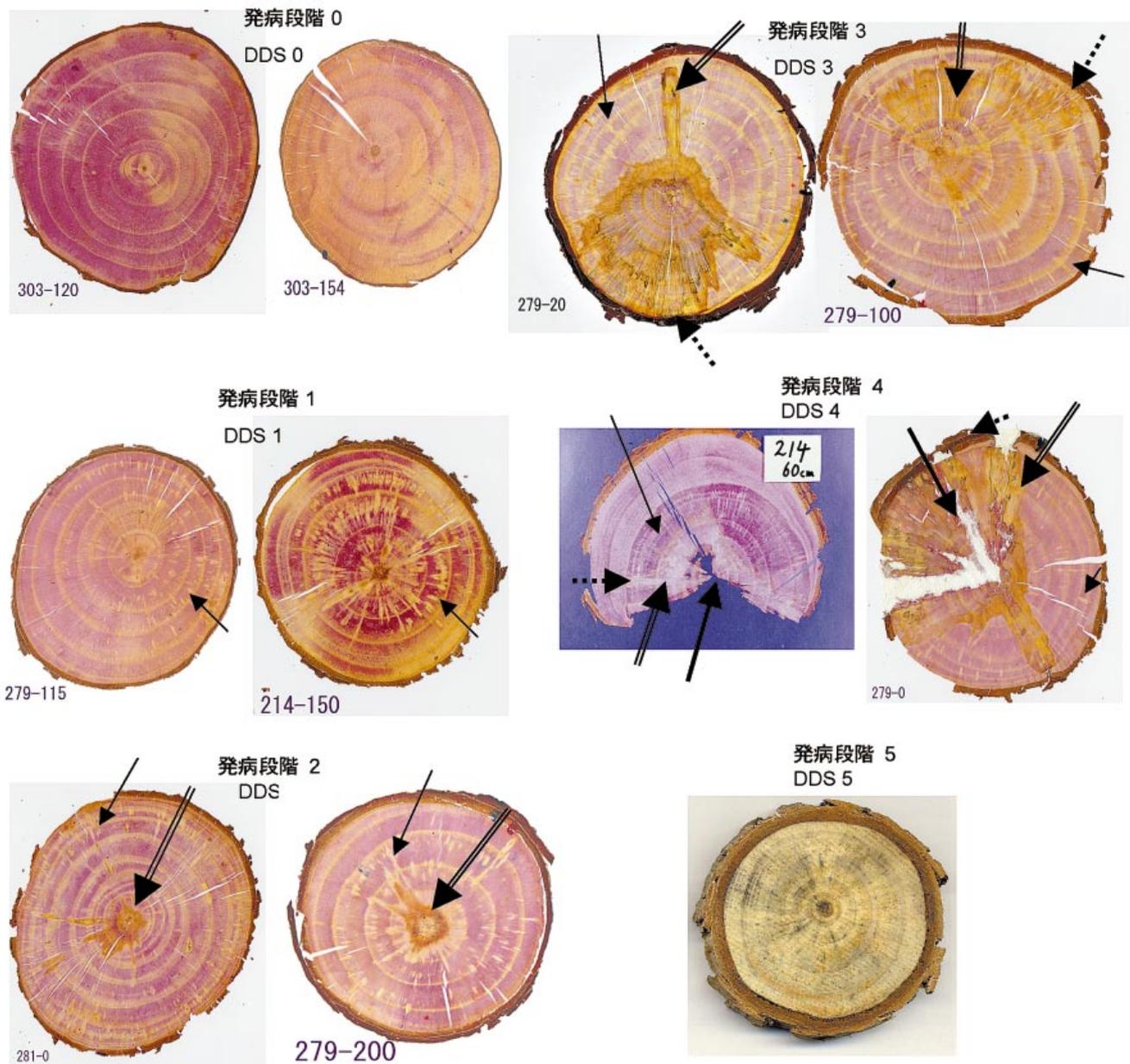


Fig. 1 発病段階別の標準試料 Cross section sample of each DDS

- ▶: 線状不染斑 No water conducted linear patch
- ==▶: 褐色病変部 Brown colored stain
- - -▶: 形成層に達した褐色病変部 Brown colored stain arrived till cambium
- ▶: 腐朽部 Decayed area

発病段階 0 : いずれの材部においても、線状不染斑、褐色病変部等マツ材線虫病の病徴がみられないもの。

発病段階 1 : 不特定の部位の材から放射方向に少～高頻度で線状不染斑がみられる。しかし、褐色病変部はみられないもの。

発病段階 2 : 不特定の材から放射方向に線状不染斑が高い頻度でみられ、中心部から外方に伸長する褐色病変部がみられるが、褐色病変部は形成層までは達しないもの。

発病段階 3 : 褐色病変部は中心部から外方に伸長し形成層に達する。褐色病変部が形成層に達した場合にはその部の形成層は壊死を起こしており、材内には放射方向に線状不染斑がみられるもの。

発病段階 4 : 形成層に達する褐色病変部部分は拡がり、それにともない壊死を起こす形成層部分はさらに拡がり、2年間にわいては腐朽部分を生じる。材部や中心部から放射方向に線状不染斑がみられるもの。

発病段階 5 : 円板全体に生存組織のみられないもの。

- DDS (disease development stage) 0: Neither of the symptoms, i.e., non-water conducting linear patches or brown stains, occurs anywhere.
- DDS 1: A small or large number of radially oriented non water-conducting linear patches occur everywhere in the wood. But, there are no brown stains.
- DDS 2: A large number of radially oriented non water-conducting linear patches occur everywhere in the wood. Also, brown stains from pith occur, but do not reach the cambium.
- DDS 3: Brown stains from the pith reach the cambium. At the point where the brown stains arrived, necrosis of cambium occurs. Radially oriented non water-conducting linear patches occur in the wood.
- DDS 4: As cambium containing the brown stains becomes enveloped, the area of cambium necrosis increases. Wood in the necrosis area decays. Non water-conducting linear patches exist.
- DDS 5: No living cambium exists.

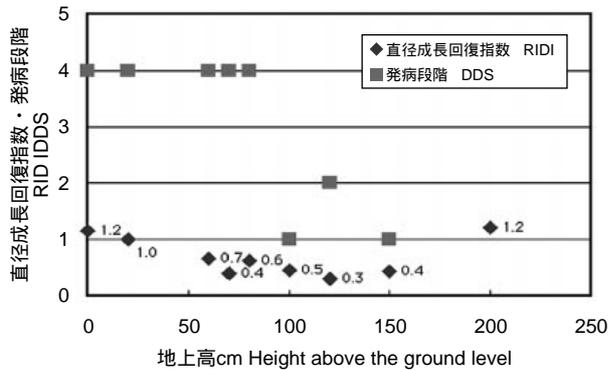


Fig. 2 214号木の地上高別直径成長・発病段階
RIDI・DDS of the tree No.214 at the height above the ground level

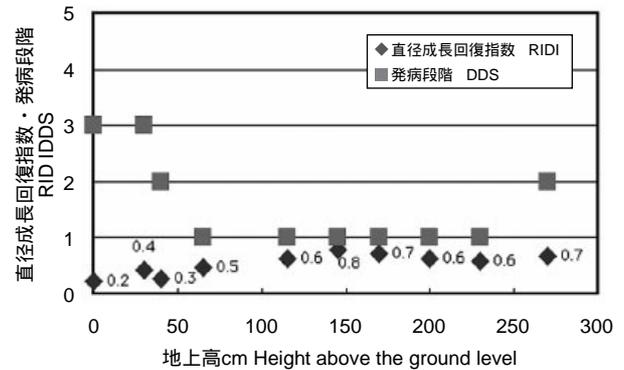


Fig. 5 281号木の地上高別直径成長・発病段階
RIDI・DDS of the tree No.281 at the height above the ground level

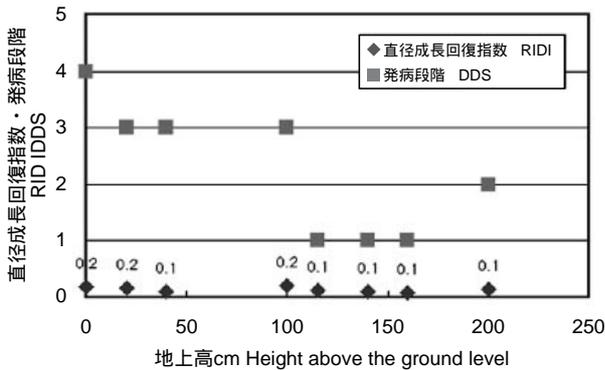


Fig. 3 279号木の地上高別直径成長・発病段階
RIDI・DDS of the tree No.279 at the height above the ground level

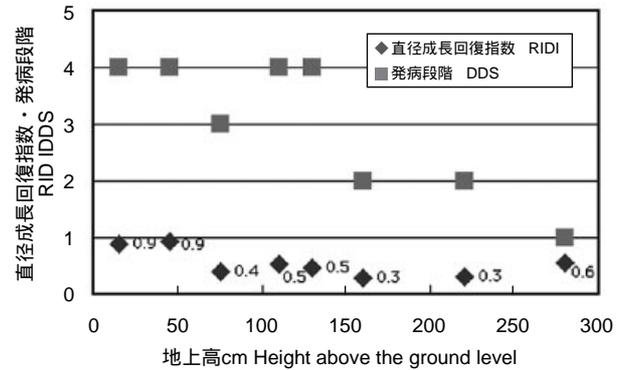


Fig. 6 282号木の地上高別直径成長・発病段階
RIDI・DDS of the tree No.282 at the height above the ground level

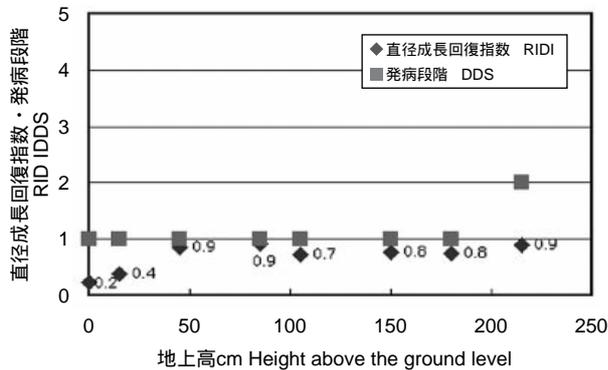


Fig. 4 280号木の地上高別直径成長・発病段階
RIDI・DDS of the tree No.280 at the height above the ground level

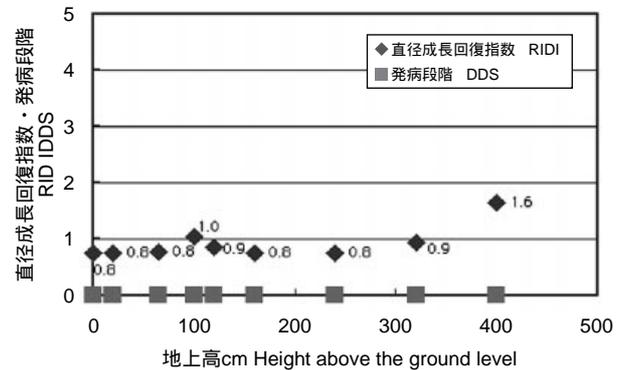


Fig. 7 予防処理木の地上高別直径成長・発病段階
RIDI・DDS of the preventive nematicide treated tree at the height above the ground level

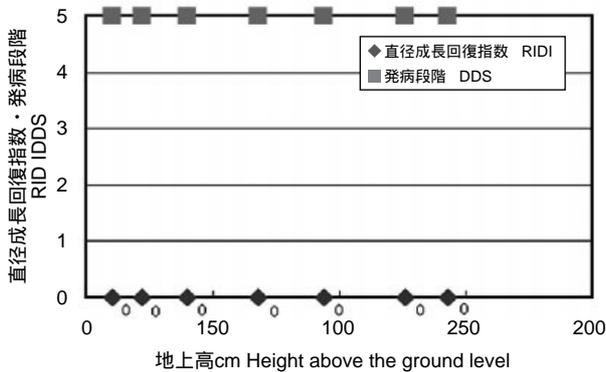


Fig. 8 枯損対照区の地上高別直径成長・発病段階 RIDI・DDS of the blighted and died tree at the height above the ground level

る発病段階1または褐色病変部がみられる発病段階2であった。ところが、直径成長の回復指数は、発病段階の違いに関わらず、樹体全体に直径成長回復指数は0.1~0.2と極めて低調であった。

280号木 (Fig. 4) : 地際部から地上高180 cmまでのほとんどの部位が線状不染斑形成の発病段階1であった。直径成長回復指数でみると地際部近くで値が低い(0.2, 0.4)もの他の部分では0.7~0.9とあまり影響がなかった。

281号木 (Fig. 5) : 地際および地上高30 cmの部位が形成層壊死のある発病段階3であったが、地上高40 cmでは発病段階2、地上高65 cm以上230 cmまでは発病段階1であった。直径成長回復指数でみると、地上高65 cm以下では0.2~0.5とかなり低調であるが、地上高115 cm以上では0.6~0.8と発病による影響は小さかった。

282号木 (Fig. 6) : 地上高130 cmまでは形成層壊死や腐朽のみられる発病段階3, 4であり、樹体の一部が腐朽欠損していた。直径成長回復指数についてみると、樹体の一部が腐朽欠損していた地上高15 cmと45 cmの生残側では0.9と、他の高さの材に比べかなり大きな直径成長がみられた。

予防処理対照区 (Fig. 7) : メスルフェンホスの予防処理により発病を免れた2本の供試木においては、どの樹高部位の円板においても病徴はみられず、発病段階は0であった。また、直径成長回復指数についてみても、地上高400 cmで1.6とやや高い値を示したが、0~320 cmにおいては0.8~1.0と概ね均一な直径成長であった。

枯損対照区 (Fig. 8) : 供試木10本のすべての高さで発病段階5で、直径成長回復指数は0.0であった。

予防処理対照区および枯損対照区においては発病段階および直径成長回復指数が地上高別に違いがなかったのに対し、5本の回復木では、発病段階および直径成長回復指数ともに個体間、地上高部位での変異が大きかった。傾向としては、地上高0~100 cmで発病段階3または4まで進んだものが214号木、279号木、281号木および282号木の4本と多かったが、その部位の直径成長回復指数が高いもの(214号木、282号木)と低いもの(279号木、

281号木)に分かれた。全ての地上高部位で発病段階1にとどまった280号木では低い部位の直径成長回復指数が小さかった。地上高0~100 cmで発病段階が進み、その部位の直径成長回復指数の小さかった279号木と281号木では、それより高い部位の直径成長回復指数の大きいもの(281号木)と小さいもの(279号木)に分かれた。

3) 発病段階別特徴と発病段階別直径成長回復指数

発病段階0~5と判定された各切片の年輪幅測定結果について、Table 1に発病段階別の直径成長回復指数の平均値および分散値を示し、Fig. 9に発病段階別の直径成長回復指数の分布を示した。発病のなかった発病段階0に比べ、発病段階1~4の直径成長回復指数は小さかった。そのうち、腐朽のあった発病段階4を除き、発病段階1~3では発病段階に応じて直径成長回復指数が小さい傾向が明らかである。発病段階別間で有意差のF検定を行ったところ有意差がみられるものがあった。

発病段階0 : 予防処理対照区から得られた試料には何の病徴もみられず、いずれも本段階と判定された。直径成長回復指数0.8~1.6、平均値0.92であり、発病段階2および3との間に有意差がみられた。

発病段階1 : 病徴として線状不染斑生成のみがみられた本段階の直径成長回復指数は0.09~0.85、平均値0.51で、発病段階0と比べ0.4の差があったが、有意差とはなかった。発病段階3との間には有意差がみられた。

発病段階2 : 線状不染斑と褐色病変部がみられた本段階の直径成長回復指数は0.14~0.90、平均値0.41で発病段階1とは有意差はなかった。しかし、発病段階0および褐色病変部が形成層に達した発病段階3との間には有意差がみられた。

発病段階3 : 褐色病変部が形成層に達した本段階の直径成長回復指数は0.10~0.42、平均値0.25で回復のあった発病段階1~4の中でもっとも小さかった。発病段階0, 1, 2と有意差があった。

発病段階4 : 円板内に腐朽のみられる本段階の直径成長回復指数は0.19~1.16、平均値0.69で発病段階1~3より大きな値を示した。発病段階0と有意差があったが他の発病段階との間には有意差はなかった。

発病段階5 : 各発病段階の直径成長回復指数との間に有意差が認められた。

考察

線状不染斑、褐色病変部、形成層壊死、腐朽相互の関係 : 線状不染斑は色素液を導管組織に通した時にみられる水分通導機能の阻害部分であるが、本報告では発病段階1~4でみられた。水分通導機能阻害部分は、苗木を使った試験 (Sasakiら, 1984) においては、樹脂道周辺部分に不染部分としてみられるのみで線状にはなっていない。11年生クロマツへの接種実験 (Kurodaら, 1988 ; 黒田, 1989) においては、本報告のFig. 1で示したものと同様

Table 1. 発病段階別直径成長回復指数の平均値、分散値
Average and scattered value of recovery index of diameter increment(RIDI) for each

直径成長回復指数			発病段階 DDS 0	発病段階 DDS 1	発病段階 DDS 2	発病段階 DDS 3	発病段階 DDS 4	発病段階 DDS 5
	平均値 average	分散値 scattered	0.92	0.51	0.41	0.25	0.69	0.00
RIDI			0.083	0.060	0.074	0.017	0.083	0

* 直径成長回復指数は実験後2年間の年輪幅を実験前2年間の年輪幅で割った商。

RIDI is the quotient of the division of the diameter increment for two years

* 発病段階0と2, および3の間、発病段階1と3の間および発病段階2と3の間には有意差がみられた。

There were the significant differences between DDS 0 and 2, 3, DDS 1 and 3,

* 発病段階5の試料は実験年に形成層壊死。

As for the samples of DDS 5, all of cambium died in the experiment year.

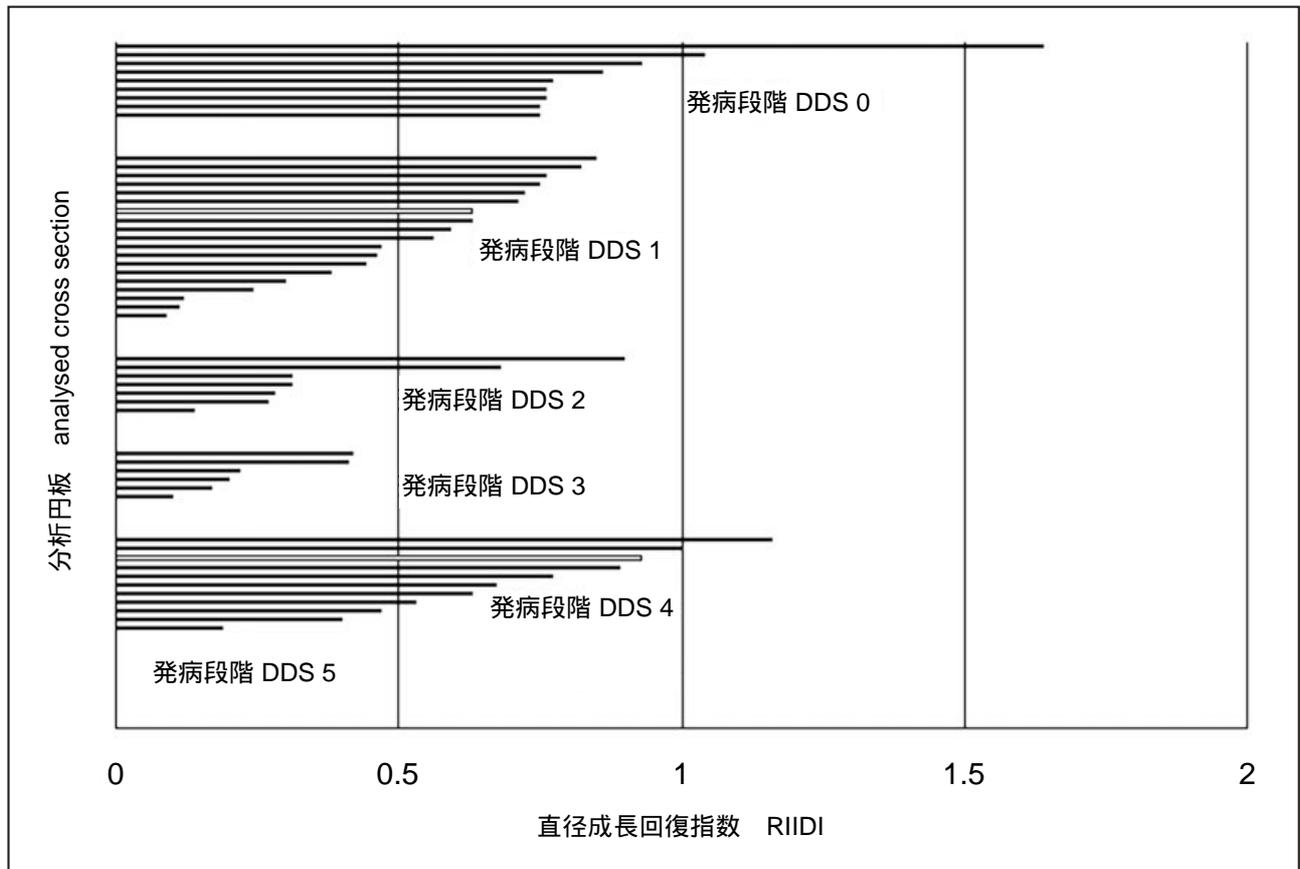


Fig. 9 発病段階別直径成長回復指数
RIDI of each DDS

な線状の障害部として観察されている。さらにこの部分は、色素液を通した後、伐倒して材内の色素の分布を観察する破壊的手法によらない、材の低含水率部分を画像化する核磁気共鳴画像解析装置を使う方法により明瞭な線状の小斑点像としてとらえられている(池田, 1999)。このように、マツ材線虫病がまず通水機能の部分的障害から始まることは、苗木から成木まで共通する事象であり、重要な初期病徴と考えられる。この部分的水分通導障害部の生成機構については、Nobuchiら(1984)によって組織解剖学的に追求されている。それによれば、マツノザイセンチュウを接種した3~4年生のクロマツ苗木では、

マツノザイセンチュウ接種後初期の段階でなんらかの作用で放射柔細胞中に黄色ないし褐色のタンニン系物質を含む液胞が出現すること、液胞は時間経過とともに発達するが、核の萎縮が観察される細胞壊死段階では液胞が崩壊すること、木部仮道管には液胞内容物等柔細胞内容物が放出され、一部の物質は壁孔膜に付着し通水組織を閉塞することを報告している。通導組織の閉塞について、黒田(1989)は、液胞から内容物が放出される以前に - ピネン等モノテルペン類が壁孔膜に付着し、キャビテーション(Sasakiら, 1984; 坂上ら, 1997; 黒田, 1989)が起こるとした。一方、坂上(1997)は木部中のモノテ

ルペンの変動と病徴進展の緩急との間に相関が認められないことから、モノテルペンがキャビテーションの生成要因である可能性は低いとしている。マツ材線虫病によって線状に生じる水分通導阻害については、次に述べる面的な水分通導の発生原因とあわせ、明らかにする必要がある。

発病段階2では褐色病変部(松浦, 1985; 松浦, 2001)が髄周辺部に現れることを示したが、この部分は通水機能の面的な停止部である。樹幹中心部から外周に向かう面的な通水機能停止について述べられた報告はこれまであまりない。橋本(1982)は、マツノザイセンチュウ接種後の4年生クロマツの通水性をChaney and Kozlowski(1977)の方法で経時的に追跡した結果を述べている。それによれば、マツノザイセンチュウ接種1~2週間後の樹幹中心部に、根から吸収させた過ヨウ素酸溶液で発色されない部位(根から過ヨウ素酸溶液が吸い上げられた部位はジアルデヒドにより紫色に発色)が発現し、2~4週間後にはそれが大部分の樹幹断面を占めるようになり、5週間後には全面的な通水機能停止にいたることを明らかにした。これはマツ材線虫病の枯死過程において中心部から外周に向かう面的な通水機能停止が観察された結果といえる。本報告では、褐色病変部の拡大と形成層壊死の関係を検討し、褐色病変部が形成層に達した部分で、形成層壊死(発病段階3)が起こること、さらに形成層の壊死部は褐色病変部の形成層への到達部分が広がるにしたがい増大すること、しかし褐色病変部に接しない形成層壊死は観察されていないことから褐色病変部の形成層への到達とその壊死との間に強い相互関係が認められたといえる。

線状不染斑と形成層壊死の関係については、発病過程1において線状不染斑が広範囲で発現した円板でも、次年度以降の木部が全周にわたって形成されており、線状不染斑と形成層壊死の関係はみられなかった。このことは、黒田(1989)が形成層壊死がキャビテーションの結果としていることとは一致していない。福田(1993)は、マツ材線虫病罹病木において、木部、師部ともに高い含水率を保ちながらも、形成層や柔細胞の壊死が生じていることから、樹幹の柔細胞や形成層の壊死はキャビテーションによるものではなく、形成層を含む柔細胞の壊死が水分通導阻害や、枯死を決定づけると考えるのが妥当とした。本報告では、線状不染斑と褐色病変部を分け、形成層壊死と強い関係のあるのは褐色病変部であること、その事象を含め各発病段階がマツノザイセンチュウ接種により起こり、線虫の神経系に作用する薬剤である殺線虫剤(Bunt, 1975; Matsuura, 1986)を根元に注入することでそれらの病態進行が停止させられることを明らかにした。このことから、マツ材線虫病の病態進行がマツノザイセンチュウの活動に由来するものであると考える。マツノザイセンチュウの活動のどのような作用により宿主に線状不染斑形成や形成層壊死等一連の病態進行が起

るのか、作用の本体を早急に明らかにしていく必要がある。

ところで、発病段階4でみられる腐朽部は11例の円板試料のいずれも大きな褐色病変部で囲まれていた。これについては、巻き込みできないほどに大きな面積の形成層壊死部では、生残しても十分な巻き込みが起こらず、外部にさらされた材の表面から腐朽菌が容易に侵入し、伐倒時までの2年間に腐朽が進んでいたものと考えられる。

回復木樹幹での発病段階、直径成長回復指数の個体別、樹高別相違: マツ材線虫病に罹病し回復したマツ樹幹について地上高別に発病段階、直径成長回復指数をみると、供試木間の変異が大きかった(Fig. 2~6)。初期の病徴進行が樹幹各部で均一でないことはこれまでに、初期の樹脂流出の停止状況が部位別に均一でない(鈴木・清原, 1975)ことで知られている。その原因として鈴木(1984)は、接種1~2週間においては接種されたマツノザイセンチュウのうち接種部以外に移動する線虫が少数ではあるが存在すること、線虫の移動に伴い柔細胞が変性、損傷すること、変性・損傷した細胞は回復することがなく、樹脂流出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ことをあげている。本報告における線虫接種2週間後の殺線虫剤の処理時期には、鈴木(1984)におけるように少数の線虫によって変性・損傷を受けた柔細胞の増加時期であり、Fig. 2~6の結果は線虫の樹体内分布のマツ個体別、樹幹部位別相違が発病程度の差異に反映されたものであると考えられる。この時期を過ぎると、マツノザイセンチュウの個体数密度が樹体全体にくまなく広がり発病が進むことになり、殺線虫剤による線虫の活動抑制や密度抑制では回復不可能な発病段階5にいたったものと考えられる。

各発病段階での形成層活動の低下と回復: マツ材線虫病罹病木では形成層活動が低下する(橋本, 1980)が、殺線虫剤による治療処理で形成層活動が回復することがこれまでも知られている(橋本, 1982; 松浦, 1984; 松浦, 2001)。本報告では、樹体全体への病気の進展と形成層活動の関係を知るため、発病段階別に直径成長の回復をみた。それによると、発病段階0、1、2、3、5では、それぞれ0.92, 0.51, 0.41, 0.25, 0.00と発病段階4の0.69を例外として発病段階順に直径成長回復指数が低く、形成層活動が回復しにくいことを示していた(Table 1, Fig. 9)。形成層活動の低下は、マツノザイセンチュウ接種後早い時期に起こる(橋本, 1980)ことから樹体内でのマツノザイセンチュウの活動期間に対応してマツノザイセンチュウの影響が集積し、形成層活動の回復がより困難になると考えられる。山本(2002)は、形成層活動の低下の主な原因に水欠乏ストレスおよび同化産物の生産・貯蔵量の減少等形成層活動に絡む周辺の状況をあげている。マツ材線虫病罹病木で水欠乏ストレスが起こることは、罹

病組織に線状不染斑等水分通導の阻害（キャビテーション）が観察されることで明らかである。また、マツ材線虫病発病木で貯蔵養分量・同化産物量が減少していることについては、マツ材線虫病の病態進行にともない樹脂道周辺に樹脂が漏出したり（Sasakiら, 1984）多種の二次代謝産物が生産されたり（山田, 1997）することから考えられることであるが、Malakeberhan and Webster（1990）は、マツ材線虫病発病木での同化産物を定量し、宿主側の抵抗反応が強いほど貯蔵養分がより多く消費されたとの結果を得ている。これらのことは形成活動低下の間接的な原因を説明できるといえる。

ところで、形成層活動は、殺線虫剤の施用で回復する。これは、施用された殺線虫剤がマツノザイセンチュウを死滅させたり、加害活動を停止させることで、樹体内に残された養分や新たに生産される同化産物を用いてマツ側の形成層活動が次第に回復し、木部通導組織も新生し通導機能が回復するからと考えられる。形成層活動回復機構の解明には、発病による形成層の経時変化や樹体内貯蔵養分量の消耗の確認が必要である。

引用文献

- Bunt, J. A. (1975) Effect and mode of action of some systemic nematicides, Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 75-10, 127p.
- Chaney, W. R. and Kozlowski, T. T.(1977) Ann. Bot., 41, 1095-1100.
- 福田健二（1993）光合成・蒸散抑制下での材線虫病の進展, 日林論, 104, 641-646.
- 橋本平一（1980）マツノザイセンチュウを接種したクロマツの形成層活動の変化, 日林論, 91, 367-370.
- 橋本平一・高木潤治・佐々木重行（1981）マツ材線虫病の治療効果について, 日林論, 92, 373-375.
- 橋本平一（1982）マツ材線虫病の治療木についての考察, 日林九支研論集, 35,159-160.
- 池田武文（1997）“マツの生理生態と発病” 松くい虫（マツ材線虫病）- 沿革と最近の研究 - 274p., 森林病虫獣害防除協会, 65-73.
- 池田武文（1999）樹木の渴きのシグナルを捕らえる - 水不足を知るための新たな取り組み -, 森林総合研究所研究の森から, 76.
- Kuroda, K., Yamada, T., Mineo, K. and Tamura, H.(1988) Effects of cavitation on the development of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*, Ann. Phytopath. Soc. Japan, 54, 606-615.
- 黒田慶子（1989）マツ材線虫病の発病機構 - 気体による通水阻害とその原因物質 -, 林業と薬剤, 110, 9-15.
- 真宮靖治（1990）マツノザイセンチュウの樹体内動態とマツの発病経過, Nippon Nogeikagaku Kaishi, 64, 1243-1246.
- Malakeberhan, H. and Webster, J.M. (1990) Effect of *Bursaphelenchus xylophilus* on the assimilation and translocation of ^{14}C in *Pinus sylvestris*, J. of Nematol., 22, 506-512.
- 松浦邦昭（1974）マツノザイセンチュウの防除薬剤スクリーニング試験, 85回日林講, 256-258.
- 松浦邦昭（1975）薬剤によるマツ材線虫病の防除に関する研究（Ⅰ）- 数種薬剤の生立木に対する樹幹注入施用効果 -, 86回日林講, 309-310.
- 松浦邦昭（1977）薬剤によるマツ材線虫病の防除に関する研究（Ⅶ）- ポット植栽クロマツ苗木試験における薬剤の化学構造と生物効果の関係についての2, 3の知見 -, 88回日林論, 297-298.
- 松浦邦昭（1984）浸透性薬剤の立木注入によるマツ材線虫病罹病木の治療（Ⅰ）6種の浸透性殺線虫剤の治療効果, 日林誌, 66, 1-9.
- 松浦邦昭（1985）浸透性殺線虫剤の立木注入によるマツ材線虫病罹病木の治療（Ⅳ）治療回復木の2年後における解剖学的所見, 96回日林講要, 95.
- Matsuura, K (1986) Localization of acetylcholinesterase in the body of *Bursaphelenchus xylophilus*, Jpn.J.nematol, 16, 21-25.
- 松浦邦昭（2001）薬剤によるマツ材線虫病からの回復木にみられた回復過程諸相, 樹木医学研究, 5, 71-84.
- Nobuchi, T., Tominaga, T., Futai, K. and Harada H.(1984) Cytological study of pathological changes in Japanese black pine (*Pinus thunbergii*) seedlings after inoculation with pine wood nematode(*Bursaphelenchus xylophilus*), Bull. Kyoto Univ. Forests, 56, 224-233.
- 坂上大翼・山崎素直・鈴木和夫（1997）マツ材線虫病の病徴の進展に伴うモノテルペン類等の動態, 108回日林論, 347-350.
- 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.Jpn. For. Soc., 66, 141-148.
- 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.
- 鈴木和夫・清原友也（1975）マツノザイセンチュウ接種後のクロマツの蒸散量及び樹脂浸出量の変化と材中の線虫数, 86回日林講, 293-295.
- 山田利博（1997）“マツノザイセンチュウの樹体内での動態と病気の進行、発病に伴うマツの反応” 松くい虫（マツ材線虫病）- 沿革と最近の研究 - 274p., 森林病虫獣害防除協会, 73-89.
- 山本福壽（2002）樹木の形成層活動と幹の成長, ”樹木環境生理学, 文永堂出版, p.123-155.