

博士論文

アカマツ・クロマツ林の材線虫病感受性に対する

他樹種の影響に関する研究

平成10年5月

真鳥克典

## 目 次

第1章	序論	1
第2章	林分の材線虫病感受性の把握	7
1	林分の材線虫病感受性を表す指数	7
	(1) モデルの構造と仮定	7
	(2) 伝播係数 $\beta$ の性質	9
	(3) 考察	13
2	林分の材線虫病感受性の林分間での相違	13
	(1) 用いた資料と方法	14
	(2) 結果	15
	(3) 考察	17
第3章	アカマツまたはクロマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす 共存樹種の影響	20
1	野外で生育するアカマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす 共存樹種の影響	20
	(1) 材料と方法	21
	(2) 結果	26
	マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の 発病過程	26
	マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の材線虫病 発病率と最近接他樹種個体までの距離との関係	30
	マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の材線虫病 発病率と最近接他樹種個体との斜面上での相対位置の関係	43
	(3) 考察	43
2	容器に植えられたクロマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす 共存樹種の影響	48
	(1) 材料と方法	48
	広島市における接種実験(1992年)	48
	熊本市における接種実験(1994年)	52
	クロマツ幼樹の水ストレスに及ぼす共存樹種の影響	56
	(2) 結果	57
	広島市における接種実験(1992年)	57
	熊本市における接種実験(1994年)	64
	クロマツ幼樹の水ストレスに及ぼす共存樹種の影響	71

(3) 考察 .....	75
広島市における接種実験 (1992年) .....	75
熊本市における接種実験 (1994年) .....	80
クロマツ幼樹の水ストレスに及ぼす共存樹種の影響 .....	84
共存樹種がクロマツやアカマツの材線虫病感受性に 関与する機構 .....	85
3 クロマツ芽生えの材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の 水抽出液の影響 .....	88
(1) 材料と方法 .....	88
(2) 結果 .....	90
(3) 考察 .....	95
第4章 材線虫病の伝播昆虫の生態に及ぼす共存樹種の影響 .....	99
1 マツノマダラカミキリ成虫の生残と産卵に及ぼす 共存樹種の影響 .....	99
(1) 材料と方法 .....	99
(2) 結果 .....	102
(3) 考察 .....	106
2 マツノマダラカミキリ成虫に対する共存樹種の 誘引と忌避の効果 .....	111
(1) 材料と方法 .....	112
(2) 結果と考察 .....	113
3 マツノマダラカミキリの生残率と成虫の脱出時期に及ぼす アカマツ林分の下層植生の影響 .....	121
(1) 研究場所および材料と方法 .....	122
(2) 結果と考察 .....	123
第5章 伝播昆虫からのマツノザイセンチュウの離脱と 樹体内への侵入に及ぼす共存樹種の影響 .....	130
(1) 材料と方法 .....	130
(2) 結果と考察 .....	133
第6章 総合考察 .....	139
要約 .....	146
謝辞 .....	152
引用文献 .....	154

## 第1章 序論

材線虫病はマツ類の伝染病であり、マツノザイセンチュウ *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhrer) Nickle によって引き起こされる (清原・徳重 1971, Mamiya 1983)。日本では、マツノザイセンチュウは二種の *Monochamus* 属カミキリ, すなわちマツノマダラカミキリ *M. alternatus* Hope およびカラフトヒゲナガカミキリ *M. saltuarius* (Gebler) によって罹病木から健全木へ伝播される (Mamiya and Enda 1972, 森本・岩崎 1972, 佐藤ら 1987)。このうち, 前者は青森県以南の広い地域に分布し (楨原 1996), マツノザイセンチュウの主たる伝播昆虫と見なされている。

材線虫病は日本のアカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. およびクロマツ *P. thunbergii* Parl. に甚大な被害をもたらしてきた。その被害量は, 累積すると日本のマツ林 260 万ヘクタールの 4 分の 1 に相当する (真宮 1992)。被害量自体は 1979 年をピークに減少の傾向にあるとはいえ, 現在でも全国で毎年約 100 万 m<sup>3</sup> のアカマツとクロマツが本病により失われている (林野庁森林保護対策室 1996)。近年, 材線虫病は被害の拡大が予想されていなかった東北地方や高冷地へも分布を拡大しており (小島・王鷲 1987, 陳野ら 1987, 佐藤 1990, 藤岡 1991), 本病による森林被害は依然として深刻な問題である。

### 材線虫病の防除と生態学的微害化

材線虫病に対する防除手段として, アカマツやクロマツの枯死木を伐倒し, 浸透性殺虫剤やくん蒸剤を用いてその中に生息するマツノマダラカミキリ幼虫や蛹を殺す伐倒駆除と, アカマツやクロマツの樹冠部に殺虫剤を散布してマツノマダラカミキリ成虫を殺し, マツノザイセンチュウの伝播を抑制する予防散布が広く行われている (林業科学技術振興所 1982)。また, 感染時期の前にアカマツやクロマツの樹体内に殺線虫剤を投与して樹体に侵入したマツノザイセンチュウを殺す樹幹注入法 (松浦 1980) や, アカマツやクロマツの材線虫病抵抗性クローンの植栽 (戸田 1996) も行われている。さらに, 天敵微生物 *Beauveria bassiana* Vuillemin を利用したマツノマダラカミキリの生物的防除法

の開発も進められている（島津 1997）。しかし、これらの方法は、抵抗性クローンの導入を除き、材線虫病の発生に関わるマツノザイセンチュウ・マツノマダラカミキリの相互作用系自体に変更をもたらすものではなく、三者のうちいずれかが地域的に絶滅しない限り、防除が停止されれば被害が発生するという欠点をもつ。また、化学的防除、特に広範囲への殺虫剤の空中散布による予防散布はマツ林生態系やその他の生態系への影響という観点から問題にされることが多い。

材線虫病は、今世紀初頭に北アメリカから日本へ侵入したと推定されている（Mamiya 1988）。実際、病原体であるマツノザイセンチュウが北アメリカ原産であることは、*Bursaphelenchus* 属線虫の交配実験や DNA レベルでの研究により強く支持されている（de Guiran and Bruguier 1989, Tarès *et al.* 1992）。未感染地に侵入した病害が激しい流行病を引き起こし、宿主（寄主）個体群に著しい被害をもたらすことは、歴史上いくつかの例が知られている（重定 1992）。このような侵入病害である材線虫病に対する対策として、病原体（マツノザイセンチュウ）と宿主（アカマツ・クロマツ）、およびこれらを取り巻く環境要因を操作することによってマツノザイセンチュウの病原力（virulence）を相対的に弱めるという戦略が考えられる。この戦略では、マツノザイセンチュウやマツノマダラカミキリの根絶ではなく、これらが無害化または微害化することによって日本のアカマツ・クロマツ林の生態系に安定的な形で取り込むことを目的としている。この戦略は、材線虫病の土着病化（富樫 1991）、あるいは生態学的微害化（軸丸 1996）と呼ばれ、その具体化のための方策が模索されている。

### 林分の材線虫病感受性

材線虫病によるアカマツ・クロマツ林の被害程度は、比較的近接した林分間でも異なる場合がある。林分とは、一定の林相（地形、林冠構成種、鬱閉度、林冠高、林床状態などにより総合的に決定される）によって周辺の森林から区別される、森林の区画をさす（沼田 1983）。林分を単位とした材線虫病に対する感受性を、本研究では林分の材線虫病感受性と呼ぶことにする。林分の材

線虫病感受性に違いが生じる原因として、まず、林分を構成する個々のアカマツ・クロマツの材線虫病に対する感受性の違いや、異なる林分に対するマツノマダラカミキリの反応の違い（とそれに基づく林分間のマツノマダラカミキリの密度の違い）が考えられる。その他の生物的・非生物的要因の林分間での違いも、林分の材線虫病感受性に影響しているかもしれない。実際、実験的条件下において、材線虫病の発現は様々な環境条件のもとで促進あるいは抑制されることが知られている。例えば、高温（清原 1973, 堀田ら 1975, Rutherford *et al.* 1990）や土壌乾燥（大山ら 1975, 峰尾 1976, Suzuki and Kiyohara 1978）, 光の質や強度の低下（金子・陳野 1986, Kaneko 1989）, あるいは大気汚染に関係する SO<sub>2</sub>（田中 1975）, 重金属（Huber *et al.* 1989）, 酸性雨（Bolla and Fitzsimmons 1988, Futai and Harashima 1990）は材線虫病の発病を促進し、発生率を高める。一方、菌根菌の存在はアカマツ実生の材線虫病感受性を低下させることが実験により示唆されている（菊池ら 1991）。林分の材線虫病感受性に影響を与える環境要因を抽出し、その作用機作を明らかにすることは、生態的微小化の具体化に貢献すると考えられる。

野外に生育するアカマツやクロマツは林内、林外の様々な環境要因にさらされている。このような環境要因とマツ枯れの被害程度との相関はこれまでも調べられてきた（竹下ら 1975, Nakane and Kimura 1989, 藤原ら 1992, 埴田 1996）。これらの研究では、林外からの目視、探査衛星により測定された反射スペクトル、あるいは直接測定された生立木と枯死木の個体数やバイオマスから算出されたアカマツ・クロマツの枯損被害の程度を表す値をもってその林分の「枯れやすさ」「枯れにくさ」の指標とし、それと対象とする環境要因との相関が調べられてきた。これらの指標はすべて、ある時点で確認可能であった枯損量を基礎に算出されるという点で共通している。しかし、これらの指標は林分の材線虫病感受性の指標としては有効ではない。なぜなら、枯損量は時間の関数であるため、枯損量を指標として表現される「枯れやすさ」「枯れにくさ」はシーズンごとに変化することになるからである。林分の材線虫病感受性と環境要因との関係を解析するためには、まず、林分内の枯死木数の動態を正確に反映するような林分の材線虫病感受性の指標が必要であろう。

## 林分の材線虫病感受性と共存樹種

アカマツ・クロマツ林は日本における里山の代表的な植生であり（有岡 1993, Nakagoshi 1995），多くは強い人為の影響下に成立・維持されてきた（吉岡 1948, 塚田 1981, Kamada *et al.* 1991）。しかし、その姿は1960年代以降の産業構造の変化や燃料革命などを受け大きく変容しつつある。燃料や堆肥の供給源としての重要性がなくなり（Nakagoshi and Ohta 1992），また労働力不足から人手も入らなくなったマツ林では、林床にリターが蓄積し（鎌田・中越 1991），下層植生が発達して植生の遷移が進行した（藤井・陣内 1979, 藤井・柴田 1981, 鎌田・中越 1990）。この時期と材線虫病の爆発的な拡大期とが重なっていたことから、マツ林における管理放棄やこれにともなう植生遷移の進行（四手井 1974）あるいは土壌環境の変化に伴う菌根相の変化（小川 1980）が材線虫病の被害を助長しているとする説が唱えられた。しかし、これを材線虫病との関連で実証的に研究した例はこれまでほとんどなかった。

アカマツ・クロマツは山火事跡地や海岸砂丘などにおける主要な造林樹種であるため、土壌改良を目的として、いわゆる肥料木と人為的に共存させられることがある（四手井 1963, 小田 1992）。肥料木は窒素固定能のある微生物と共生しているため、それらを混植した場所では土壌窒素が増加し、共存するアカマツ・クロマツの生育がよくなることが示されている（森川 1931, 原 1932, 柴田 1954, 福田ら 1967）。しかし、この状況がアカマツやクロマツにとって「健全」な状況であるかどうかはわからない。実際、肥料木であるニセアカシア *Robinia pseudo-acacia* L. が旺盛に繁殖した林分では、アカマツやクロマツに葉ふるい病などの病害が多発したり枯死が生じる例（小川・松本 1987, 佐藤 1992, 前河・中越 1997）が報告されている。また、肥料木として使われる樹種の中にはエニシダ *Sarothamus scoparius* (L.) Wimm. et Koch. やニセアカシアのように他感作用（アレロパシー）を有することが知られているものも含まれている（Waks 1932, 堀江ら 1989）。材線虫病存在下でのマツ林管理を考えるためには、生育の改善という面より、むしろ林分の材線虫病感受性に対する影

響という面から、アカマツ・クロマツと人為的に共存させられる樹種との関係をとらえる必要がある。

## 論文の構成

本論文は、以上のような観点から林分の材線虫病感受性について行われた一連の研究に関するものである。本章に続き第2章では、林分の材線虫病感受性を表現するために、その指標として、直接伝播される伝染病のモデルにおける伝播係数を導入した。また、これを野外におけるアカマツやクロマツの林分の枯損データに適用して、その有効性を示した。続く第3章から第5章では、アカマツ・クロマツ林分の特性を決定する要因のひとつとしてアカマツ・クロマツ林における共存樹種をとりあげ、これが林分の材線虫病感受性に影響を及ぼしている可能性について検討した。材線虫病は、宿主であるアカマツ・クロマツとマツノザイセンチュウ、マツノマダラカミキリの三者からなる相互作用系である。したがって、ある環境要因が材線虫病の発現に及ぼす影響を知るには、それがこの三者の相互作用系のどこに、どのような効果を及ぼしているのかを明らかにする必要がある。まず第3章では、共存樹種とアカマツ・クロマツとの関係に注目し、肥料木を含む数種の植物と共存するアカマツまたはクロマツの幼樹の材線虫病に対する感受性の違いをマツノザイセンチュウの接種実験によって明らかにした。また、この違いの原因について、アカマツ・クロマツと共存樹種との競争および共存樹種他感作用という観点から解明を試みた。第4章では、アカマツ・クロマツ林における共存樹種の存在が、伝播昆虫マツノマダラカミキリに及ぼす影響を実験的に明らかにした。共存樹種は直接に、あるいは林内の微気象的条件の変更を介してマツノマダラカミキリの生態に影響しうる。そこで、宿主植物以外の樹種の存在下でのマツノマダラカミキリ成虫の生残と産卵、マツノマダラカミキリ成虫の生息場所選好に及ぼす他樹種の影響、そして林内植生の異なるアカマツ林におけるマツノマダラカミキリの卵期から成虫脱出までの生残率、成虫の脱出時期を実験的に調べた。第5章では、他樹種の存在下でのマツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱



とマツ樹体内への侵入が調査された。以上の結果に基づいて、第6章では、材線虫病存在下でのマツ林の植生管理のあり方について総合的に考察した。

## 第2章 林分の材線虫病感受性の把握

材線虫病の病原性は一般に極めて強いことが知られているが、その被害程度は林分によって異なる場合がある（竹下ら 1975, 藤原ら 1992）。このことは、材線虫病に対するマツ林の感受性が林分ごとに異なることを示唆する。しかし、これまでの研究で使われてきた枯損の程度の指標は、調査時点で確認された枯死木の数または材積の割合を示す値であり、林分の材線虫病感受性の指標として有効ではない。例えば、同じ 50 本のマツが枯死した林分であっても、1 年で一斉に 50 本が枯死した林分と 5 年かけて 10 本ずつ枯れてきた林分とでは、材線虫病に対する感受性を同じと言うことはできない。林分の材線虫病感受性の指標は、林分内の枯死木数の動態を反映したものでなければならない。

本章では、林分の材線虫病感受性を表現するために、材線虫病による枯死木数の動態に対して直接伝播される伝染病のモデルを適用し、このモデルにおける伝播係数が感受性の指標として有効であることを示す。このために、まずモデルの構造と、シミュレーションにより明らかとなった伝播係数の特性について述べる。次に、利用可能な野外の枯損動態のデータにモデルを適用して、マツ林の感受性は林分ごとに違うこと、さらにこの方法が防除の効果判定に有効であることを示す。

### 1 林分の材線虫病感受性を表す指数

#### (1) モデルの構造と仮定

マツノザイセンチュウは主としてマツノマダラカミキリによって伝播される。マツノマダラカミキリ成虫は 6 月から 7 月にかけてマツ枯死木から脱出し、野外では通常 9 月下旬には見られなくなる（Togashi 1988）。アカマツ・クロマツ健全木の罹病は主にマツノマダラカミキリ成虫の発生期間の前半に起こる。罹病木における外的な病徴、すなわち針葉の変色は通常 6 月から 10 月に起こり、全葉が変色する時期は 8 月下旬から 10 月上旬までの間と 3 月から 5 月までの間に集中している（Togashi 1989）。全葉の変色が 3 月から 5 月に起こる場合でも、樹脂滲出能の消失という内的な病徴は早くから認められる。マツノ

マダラカミキリは罹病したアカマツ・クロマツに産卵する。その次世代の大多数の成虫は、翌年その木から脱出する。これらのことから、アカマツ・クロマツは2つのカテゴリーに分けることができる。すなわち、健全木と罹病木である。ここでは、マツノザイセンチュウを保持する伝播昆虫の発生を考慮して、 $t$ 年目に罹病したすべてのマツは $(t+1)$ 年目にのみ他の木に対する感染源になると仮定する。林分における材線虫病侵入直前 $(t=0)$ の健全木密度を $N/ha$ 、ある年における健全木と新たに発生した罹病木の密度をそれぞれ $x_t, y_t$ とし、幼樹の生長による成木数の増加がないものと仮定すると、その関係は以下のよう示される。

$$N = x_t + \sum_{i=1}^{t-1} y_i \quad (1)$$

1本の罹病木から脱出するマツノマダラカミキリ成虫の個体数が一定で、マツ林分における本種成虫の移出入が釣り合っており、かつマツノザイセンチュウを伝播する能力がすべての個体について同じであると仮定すると、1本の罹病木が周辺のアカマツ・クロマツに病気を感染させる平均的な確率 $\beta$ は一定であると考えることができる。この $\beta$ の値は伝播係数と呼ばれている (Anderson 1981)。

これらの仮定の下で、新たに発生する罹病木の密度は次のように表現される。

$$y_t = \beta x_t y_{t-1} = \beta (N - \sum_{i=1}^{t-1} y_i) y_{t-1} \quad (2)$$

$$y_t / y_{t-1} = \beta x_t = \beta (N - \sum_{i=1}^{t-1} y_i) \quad (3)$$

ここで、式(2)および(3)は、宿主の再生産が難しいことと、宿主が感染源になるのは発病の1年後であるという、材線虫病に特有の関係を含んでおり、これまでになかった。式(2)または(3)から、 $\beta$ の値が小さい場合には材線虫病による枯損被害は拡大しにくく、大きい場合には被害は拡大しや

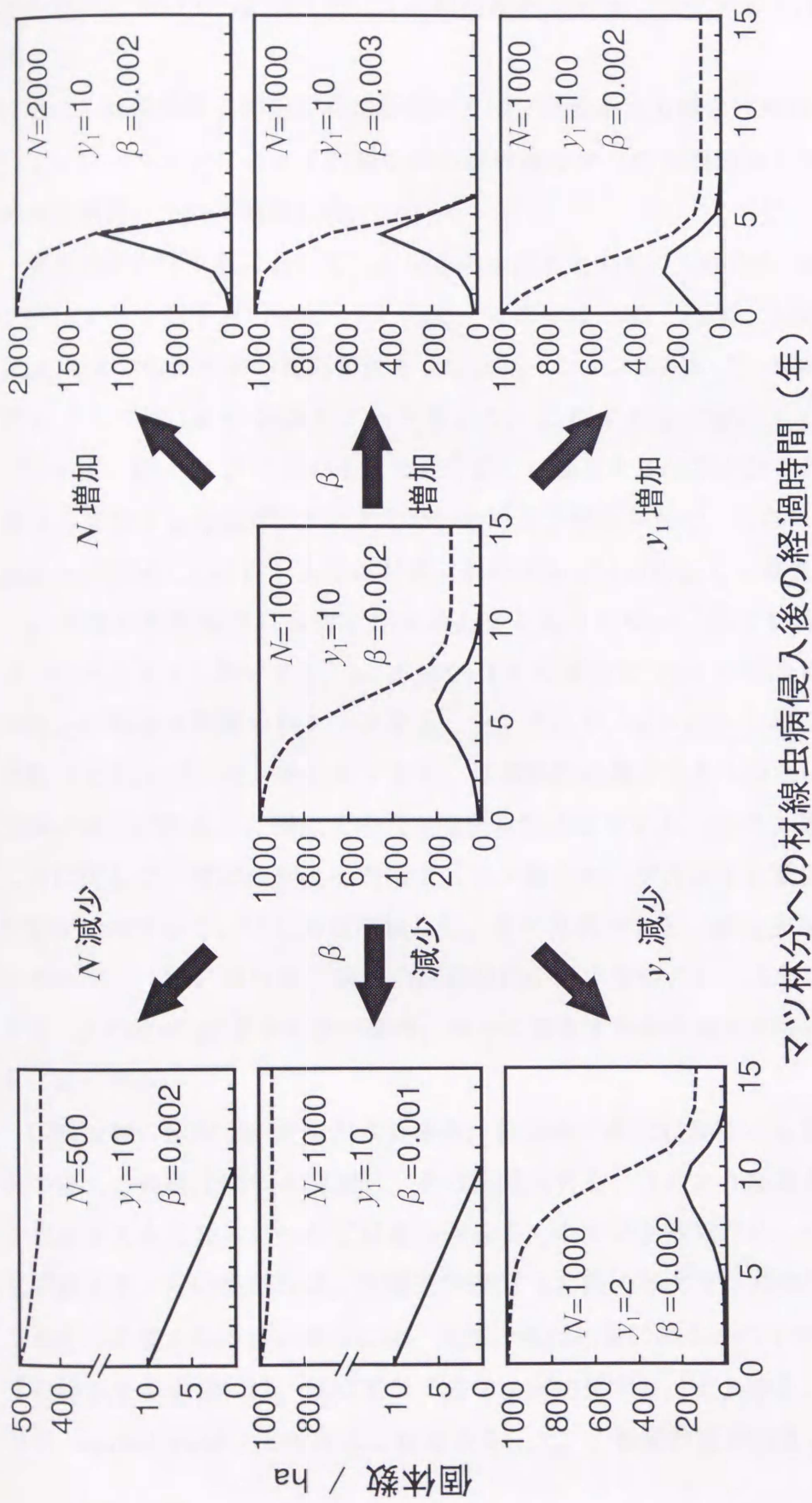
すいことがわかる。したがって、個々のマツ林における伝播係数  $\beta$  の値は材線虫病に対するその林分の感受性の程度を表す。

野外において、マツノマダラカミキリは 8 月から 10 月に発生した罹病木のすべてに卵を生むことはない (Togashi 1990)。マツノマダラカミキリの産卵を受けなかった罹病木は翌年の伝播昆虫の発生源とはならない。同数の新しい罹病木が発生する場合、伝播昆虫の発生源とならない罹病木の割合が上がると  $\beta$  の値は低下する。つまり、 $\beta$  の値は病気の蔓延に及ぼす感染源となる木の割合の効果を反映する。

## (2) 伝播係数 $\beta$ の性質

式 (3) において生立木の初期密度  $N$  と初期罹病木の初期密度  $y_1$  が異なれば、枯損動態は異なることが予想される。実際、野外において  $N$  と  $y_1$  は様々な値をとる。そこで、 $N$  と  $y_1$  および伝播係数  $\beta$  の値の変化が枯損動態に及ぼす影響をシミュレーションにより検討した (第 2.1 図)。

いま、仮に  $N$  を 1000、 $y_1$  を 10、 $\beta$  を 0.002 とすると、毎年新たに発生する罹病木密度  $y_t$  は 6 年後までは増加するが、生き残った健全木の密度  $x_t$  の減少に従って以後は減少に転じ、12 年後には 0 となる。これは、仮定された林分における病気の流行の終息を意味し、マツの生立木密度はヘクタールあたり 1000 本から 131 本まで減少する。ここで、 $y_1$  と  $\beta$  の値を変えずに  $N$  だけを変化させると、小さな  $N$  (疎な林分) の場合、 $y_t$  は単調に減少し、生き残るマツの割合は高くなった。一方、大きな  $N$  (密な林分) の場合、 $y_t$  の増加率が高まり、4 年後には  $y_t$  と  $x_t$  が等しくなって、林分のマツは絶滅した。 $\beta$  の変化が枯損動態に及ぼす効果は、基本的には  $N$  の効果と同様であった。すなわち、 $\beta$  の値が小さいと  $y_t$  は増加できず、 $\beta$  値の増加に従い  $y_t$  の初期の増加率が 1 より大きくなり、 $\beta$  値がある値以上ではマツが絶滅した。これらに対し、 $y_1$  の変化が枯損動態に及ぼす効果は異なった。他の 2 つの変数が固定されている場合、 $y_1$  の値が大きくなるほど病気の流行時期は早くなるが、 $x_t$ 、 $y_t$  の変動パターンは基本的には同じであった。通常、罹病木の初期密度は非常に小さい。したがって、実



第2.1図. 材線虫病侵入後のマツ林分内の健全木と罹病木の動態に及ぼす生立木の初期密度 $N$ , 罹病木の初期密度 $y_1$ , および伝播係数 $\beta$ の効果. 実線は毎年新たに発生した罹病木数, 点線は健全木数の推移を示す.

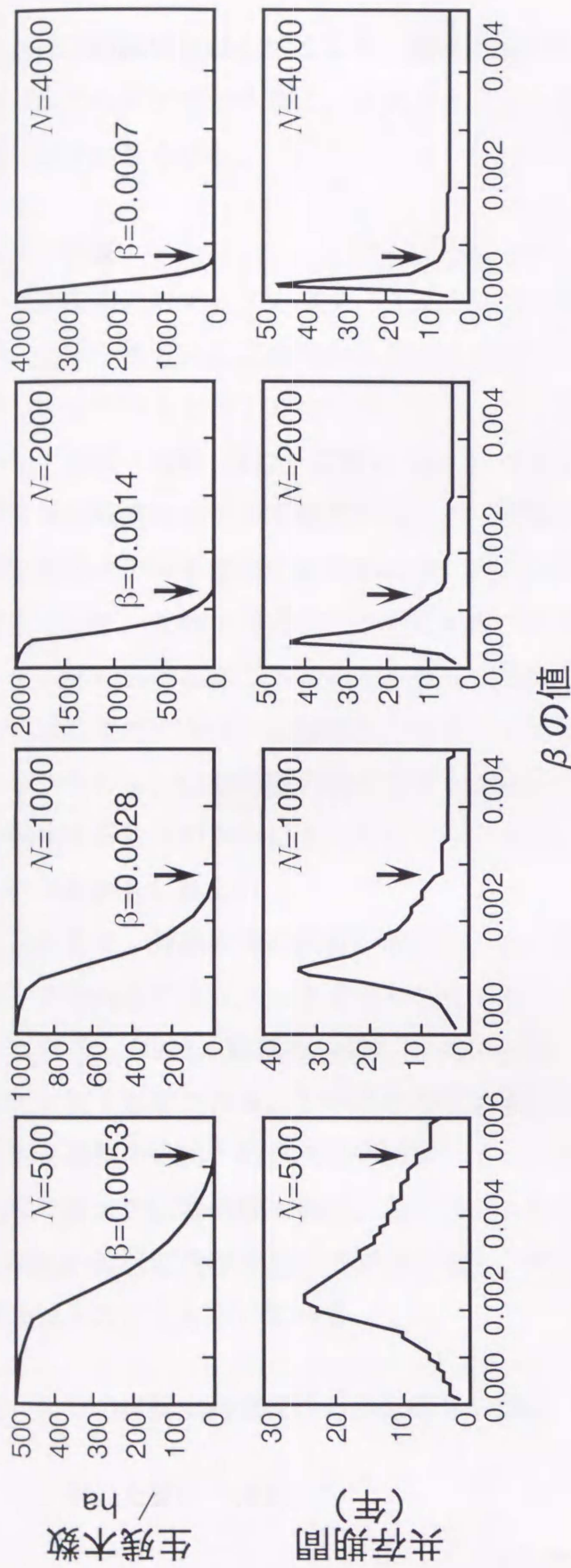
際、林分において  $y_1$  の大小により枯損動態が大きく変化するとは考えられなかった。

次に、伝播係数  $\beta$  の値が枯損動態に及ぼす影響をより詳しく解析するために、シミュレーションによって材線虫病の流行後のマツの生残数およびマツと病気の共存期間について検討した。

実際のアカマツ林において、 $N$  は木の生長とともに 7,500 から 590 本/ha まで変化する（四手井 1963）。そこで、ここでは 500, 1,000, 2,000, 4,000 本/ha の 4 つの健全木の初期密度をシミュレーションに用いた。罹病木の初期密度  $y_1$  としては 1.0 と 10.0 本/ha を用いた。この  $N$  と  $y_1$  の組み合わせのすべてについて、様々な  $\beta$  の値のもとで毎年新たに発生する罹病木数を計算した。計算は  $x_t$  または  $y_t$  の値が 0.5 以下となった時点で停止された。これは、それぞれ、健全木が消滅した時点、または材線虫病の伝播がほぼ停止した時点の意味する。

$y_1$  の値が枯損動態に及ぼす効果はあまり大きくない（第 2.1 図）。このシミュレーションにおいても、 $y_1$  の値が 1.0 の場合と 10.0 の場合でシミュレーションの結果は同様のパターンを示した。そこで、 $y_1=10.0$  の場合の結果だけを第 2.2 図に示した。それによると、伝播係数の値が大きくなるにつれて材線虫病の流行が終息した時点での残存健全木数は減少する（第 2.2 図の上図）。これに対して、材線虫病とその宿主（マツ健全木）が共存する期間は伝播係数の値が増加すると、はじめは増加して、その後減少する（第 2.2 図の下図）。このように、 $\beta$  にはマツと病気の共存期間の長さを最大にする値 ( $\beta_t$ ) が存在する。 $\beta$  の値が  $\beta_t$  より小さい場合、新たに発生する材線虫病の罹病木数は年ごとに減少する。

伝播係数の値が  $\beta_t$  より大きい場合、林分内で新たに発生する罹病木数は病気の侵入の初期には年々増加し、その後減少する。このような場合、伝播係数  $\beta$  の値が大きくなるにつれて材線虫病は多くのマツを枯死させ、その後、自らも消滅する。言い換えれば、伝播係数が第 2.2 図の各グラフの中の矢印によって示される値より小さい場合には、病気の流行の後に何本かのマツが生き残り、その値以上の場合には、ほぼすべてのマツが枯死する。それゆえ、この値を臨界値 (critical value) と呼ぶことができる。マツの初期密度が大きくなるにつれ



第2.2図. 材線虫病流行後のマツ林分内の生残木数 (上図) および健全木と病気の共存期間 (下図) に及ぼす伝播係数  $\beta$  と健全木の初期密度  $N$  の効果. シミュレーションは罹病木の初期密度  $10.0/\text{ha}$  で開始された. 図中の矢印は  $\beta$  の臨界値を示す.  $\beta$  の値に依存して, 病気の流行が終了した後, すなわち宿主であるマツ健全木と病気の共存期間が終了した後の林分の状態は異なる.  $\beta$  の値が臨界値より小さい場合には病気が消滅した後に生き残るマツが存在するが, 臨界値以上の場合には林分内のマツは病気により全滅する.

伝播係数の臨界値は小さくなり、病原と宿主の共存期間の最大値（第 2.2 図下段の図のピークで示される）は大きくなり、最長の共存期間をもたらす伝播係数の値は小さくなる。

### (3) 考察

材線虫病に対するアカマツ・クロマツ林の感受性の程度を示すために、ここでは直接伝播される伝染病のモデルを適用した。材線虫病がマツノマダラカミキリやカラフトヒゲナガカミキリによって伝播されること（Mamiya and Enda 1972, 森本・岩崎 1972, 佐藤ら 1987）を考えると、本病に対しては間接伝播される伝染病のモデルを適用する方が、生物学的に合理的である。しかし、間接伝播のモデルを使用するためには、野外における伝播昆虫の個体数の推定が必要であり、これは労力的に非常に困難である。それに対して、アカマツ・クロマツ林における年ごとの枯死木数は比較的簡単に調査できる。この点で、ここに示したモデルは、伝播係数が本質的に不変であるような環境下では有用である。さらに、伝播係数の値に大きな変化が認められた場合、その変化は林分を構成する個々のマツにとってストレスとなるような環境の急激な変化を示唆しているかもしれない。

これまで、材線虫病の被害の程度は、ある時点で確認された枯死木の数や材積が林分内のアカマツ・クロマツ全体に対して占める割合によって示されてきた（竹下ら 1975, 藤原ら 1992, 埜田 1996）。この値はシーズン初期の健全木数に強く影響される。シーズン初期の健全木数は、林分内で病気が拡大する速さと病気の林内への侵入後の時間によって変化する。これとは対照的に、あるマツ林での伝播係数の値は、先に述べた仮定が満たされている限り、理論的に病気の流行期間中を通じて不変であり、林分の特性をひとつのパラメータで表現できることを示している。

## 2 林分の材線虫病感受性の林分間での相違

### (1) 用いた資料と方法



アカマツやクロマツ林における枯死木の発生数の年次的変化は林野庁 (1984) や岸 (1988) によって公表されている (第 2.1 表) . ここでは, これらの資料から, 4 年以上調査が継続されていて, かつ防除がなされなかったアカマツ・クロマツ林 (以下, 無防除林) の資料を選び出した. 次に, それらの無防除林と比較できるような, 防除事業が実施された林分 (以下, 防除林) の資料を選んだ. これら林分について, 式 (3) における  $y_t/y_{t-1}$  と  $x_t$  の関係から, 最小自乗法を用いて伝播係数  $\beta$  の値を求めた.

## (2) 結果

第 2.1 表に示された無防除林の結果の一部を第 2.3 図に示す. 各林分の  $\beta$  の値は, グラフにおける回帰直線の傾きとして表される.

いくつかの無防除林では, プロットは回帰直線から大きくはずれていた (第 2.3 図) . このようなことは, 福岡県や佐賀県のような, 西南日本の林分でしばしば見られた. このことは, 同じ林分でも伝播係数が年ごとに異なることを示している.

算出された  $\beta$  の値は  $0.38 \times 10^{-3}$  から  $8.37 \times 10^{-3}$  までのばらつきを示した (第 2.1 表) .  $\beta$  の値は同一の県内でさえ林分間で異なった. 材線虫病の発生には温度依存性があるため (Rutherford *et al.* 1990) ,  $\beta$  の値は高緯度地域で小さく, 低緯度地域で大きくなることが予想される. また, 近接した地域内であれば, 標高が高くなるほど気温は下がるので,  $\beta$  の値も小さくなることが予測される. さらに, 土壌条件の違いはそこに生育するアカマツやクロマツの水分生理に影響するので, 広域的な土壌の違いも地域間での  $\beta$  の値に差をもたらすかもしれない. しかし, 今回の解析では用いられた資料の数が少なかったために,  $\beta$  の値に地理的な勾配 (cline) や土壌条件に応じた一定の傾向を認めることはできなかった.

現在日本では, 材線虫病の防除に主として 2 つの方法が用いられている. ひとつは, マツノマダラカミキリ成虫によるマツノザイセンチュウの伝播を抑制するために, その発生期の前期に行う殺虫剤の空中散布 (予防散布) である. もうひとつはマツノマダラカミキリの幼虫や蛹を殺すために, 成虫が脱出する

第 2.1 表. アカマツとクロマツの林分における材線虫病の伝播係数  $\beta$  の推定.

マツ林分の 所在地とコード <sup>a</sup>	マツ林分の概況 <sup>b</sup>	適用された 防除手段 <sup>c</sup>	調査期間	初期健全木 密度 (/ha)	$\beta$ の推定値 ( $\times 10^{-3}$ )	標準誤差 ( $\times 10^{-3}$ )	文献
無防除林							
茨城県	アカマツ老齢	—	1972—1975	858	8.37	3.31	岸 (1988)
	アカマツ中齢	—	1977—1982	1,680	1.23	0.07	〃
	アカマツ若齢～老齢	—	1977—1982	667	4.27	0.35	〃
岡山県	アカマツ中齢	—	1978—1982	2,132	0.51	0.08	林野庁 (1984)
	アカマツ中齢～老齢	—	1978—1982	1,201	1.84	0.36	〃
愛媛県	クロマツ若齢	—	1978—1982	2,590	1.42	0.18	〃
福岡県	アカマツ若齢～中齢	—	1978—1982	1,100	0.62	0.04	〃
	アカマツ若齢～中齢林, ヒノキ混交	—	1978—1982	3,600	0.38	0.13	〃
佐賀県	クロマツ若齢	—	1978—1981	3,500	0.38	0.16	〃
	クロマツ若齢	—	1978—1981	3,500	0.54	0.16	〃
熊本県	アカマツ中齢	—	1978—1982	507	1.09	0.32	〃
	アカマツ・クロマツ中齢	—	1978—1982	773	1.36	0.22	〃
	アカマツ中齢, スギ・ヒノキ混交	—	1978—1982	520	0.44	0.10	〃
	アカマツ若齢	—	1978—1982	2,225	0.41	0.15	〃
鹿児島県	クロマツ中齢, アラカシ混交	—	1978—1981	2,152	1.11	0.67	〃
	クロマツ中齢	—	1978—1981	2,240	0.95	0.10	〃
	クロマツ中齢	—	1978—1981	1,214	1.12	0.08	〃
防除林							
茨城県	アカマツ老齢	F (1972—1982)	1972—1982	1,129	2.42	1.06	岸 (1988)
岡山県	アカマツ中齢	A (1978—1979)	1978—1982	1,299	1.02	0.40	林野庁 (1984)
愛媛県	アカマツ・クロマツ中齢	F (1978—1980)	1978—1982	2,096	1.44	0.10	〃
福岡県	クロマツ中齢	F (1978—1981) <sup>d</sup>	1978—1981	1,600	0.60	0.32	〃

<sup>a</sup> 資料が異なる茨城県の林分を除いて, 原資料 (林野庁 1984) に従って激害林を A, 中害林を B, 微害林を C で示した. なお, 激害林とは枯損率 10% 以上の林分を, 中害林とは枯損率 5% 以上 10% 未満の林分を, 微害林とは枯損率 5% 未満の林分として定義されている.

<sup>b</sup> 林齢の区分は以下の通り: 若齢, 14 年生以下; 中齢, 15~40 年生; 老齢, 41 年生以上.

<sup>c</sup> F は伐倒駆除を, A は予防散布をそれぞれ示す.

<sup>d</sup> 林分の一部でのみ伐倒駆除が実施された.



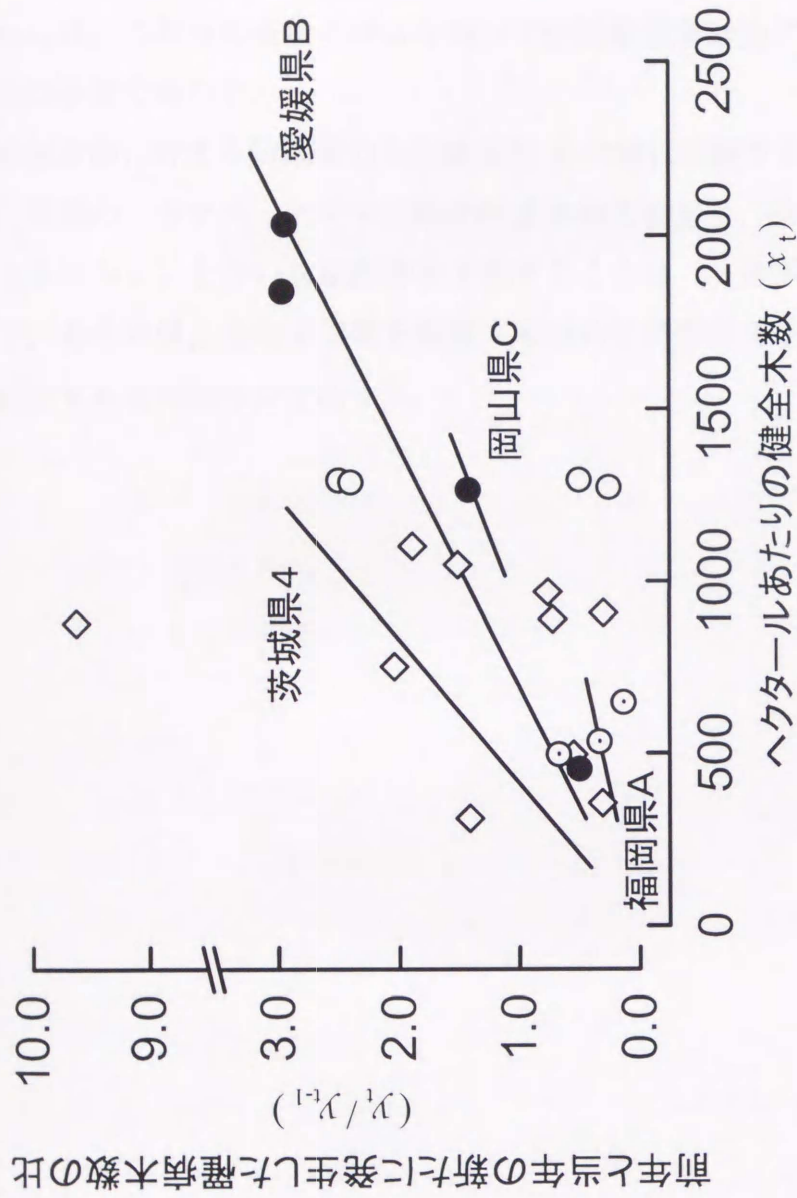
前に枯死木を伐倒して浸透性殺虫剤やくん蒸剤で処理する方法（伐倒駆除）である。

材線虫病の防除により伝播係数  $\beta$  の値は減少すると予測される。しかし、茨城県、愛媛県、福岡県で伐倒駆除が実施されていた林分を無防除林と比較したところ、 $\beta$  の値は必ずしも小さくはならなかった（第 2.1 表）。このことは、伐倒駆除が材線虫病の防除手段としてそれほど有効ではないことを示唆している。解析に用いられた資料のうち、岡山県 C の林分ではヘリコプターによる予防散布がなされていた。ただし、予防散布が行われたのは調査期間の最初の 2 年だけであった。この林分の  $\beta$  の値は、無防除の岡山県 A と岡山県 B の 2 つの林分の  $\beta$  の中間の値を示した（第 2.1 表）。このことは、岡山県 C の林分で予防散布がなされた最初の 2 年の値のみを用いて  $\beta$  を算出しても変わらなかった。したがって、岡山県の 3 林分間の  $\beta$  の値の比較から予防散布の効果が非常に高いと言うことはできなかった。この原因は、予防散布の効果が年ごとに大きく変動することに求められるかも知れない。岡山県 A と岡山県 B の林分に比べ、岡山県 C の林分ではプロットが回帰直線から大きく外れていることはこの推測を支持する（第 2.4 図）。

### （3）考察

前節で示したモデルを実際のアカマツ・クロマツ林分の枯損資料に適用した。その結果、林分の材線虫病感受性の指標としての伝播係数  $\beta$  の値が林分間で異なることが明らかとなった。また、 $\beta$  の値を下げる効果を調べることにより、この方法が各種防除手段の効果の判定にも役立つことがわかった。

野外条件下ではマツノザイセンチュウの病原性の違いや伝播昆虫の線虫を伝播する能力の個体間の違いに加え、個々のマツの遺伝的な抵抗性の程度や菌根（菊池ら 1991）、大気汚染（田中 1975, Huber *et al.* 1989）、酸性雨（Bolla and Fitzsimmons 1988, Futai and Harashima 1990）など、林分の材線虫病感受性に影響を及ぼすと考えられる各種の環境条件によって伝播係数  $\beta$  の値は変化する。逆に言えば、ある環境条件が林分の材線虫病感受性に影響しているかどうかを知るためには、問題となる環境条件が異なる複数のマツ林で枯死木数の年



第2.4図. 材線虫病に対する防除が行われたアカマツ・クロマツ林分へのモデルの適用. 詳細な説明は第2.3図を参照のこと. ◇: 茨城県4, ○: 岡山県C, ●: 愛媛県B, ⊙: 福岡県A.

次的変動を調べて伝播係数を算出し、これを林分間で比較すればよいであろう。伝播係数の推定に際しては、算出に最小自乗法を用いることから、最低でも 6 点のプロットを与える 7 年以上の継続調査のデータが必要である。しかし、この分析に耐えるデータは現時点ではほとんど存在しない。植生の違いや大気汚染などの環境条件が林分の材線虫病感受性に影響を与えていることを証明するためには、これらの条件の異なる林分で伝播係数を推定できる資料を蓄積する努力が必要であろう。

材線虫病に対する防除努力も伝播係数  $\beta$  の値に影響するであろう。したがって、現実のアカマツ・クロマツ林分の  $\beta$  の値を推定し、次に式 (3) を用いてシミュレーションを行い枯損動態を予測することは、防除手段の効果を判定する上で、あるいは、そのマツ林を維持するために防除努力を継続すべきかどうかを決定する上で役立つであろう。

### 第3章 アカマツまたはクロマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の影響

管理されなくなった、あるいは植生遷移の進んだアカマツ・クロマツ林では材線虫病の被害程度が大きいという報告がある（竹下ら 1975, 小川 1980, 藤原ら 1992, 埜田 1996）。この原因として、土壌の水分環境の違い（竹下ら 1975, 藤原ら 1992）、土壌の富栄養化（四手井 1974）、菌根相の変化（小川 1980, 埜田 1996）などが想定されてきた。しかし、マツ林内の植生という生物的要因が、材線虫病に対する個々のアカマツやクロマツの感受性に及ぼす影響を実験的に研究した例はない。

植物の病虫害に対する感受性あるいは抵抗性は、植物の遺伝的な背景に加えて、それらの植物のおかれた生物的・非生物的環境条件によっても変化する（Schoeneweiss 1975, Parry 1982, Ayres 1984）。アカマツやクロマツの個体にとって、周辺に生育する同種および他種の植物は生物的環境を構成している。同じ資源や空間を要求する近接した植物個体間では競争が生じるため（Harper 1977）、これらの同種または他種の植物はその個体にとってストレス要因となりうる。また、植物の中には他感作用物質を放出することにより、共存する自種や他種の他個体に対して直接に阻害的な作用をもたらすものがある（Rice 1984）。造林のためにアカマツやクロマツが植えられる際には、共生微生物により空中窒素を固定するハンノキ科やマメ科の樹木と混植されることがあるが、これらの中にはニセアカシアやエニシダのように他感作用を示す植物も含まれている（Waks 1936, 堀江ら 1989）。もし、共存樹種的作用によってアカマツやクロマツの個体の生理状態に変化が生じるなら、その個体の材線虫病に対する感受性にも影響が及ぶ可能性がある。そこで、本章では、共存する他樹種がアカマツまたはクロマツ個体の材線虫病感受性に及ぼす影響を、幼樹および芽生えに対するマツノザイセンチュウの接種実験によって調べた。

#### 1 野外で生育するアカマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の影響

自然条件下において、アカマツやクロマツは通常さまざまな他樹種と共存して生育している（吉岡 1948, 宮脇ら 1983）。また、アカマツやクロマツは貧栄養や劣悪な水分条件の土壌でも生育できる性質をもつため、山火事跡地や海岸砂丘などの主要な造林樹種となっている。植栽に際しては、マツの生育向上のためにハンノキ科やマメ科などのいわゆる肥料木が混植されることも多い（四手井 1963, 小田 1992）。このように、自然に他樹種と共存した、あるいは人為的に他樹種と共存させられたアカマツやクロマツの材線虫病に対する感受性は、これまで調べられていない。本研究では、他樹種がマツの材線虫病感受性に及ぼす影響を調べるにあたり、まず、野外で異なった樹種構成のもとに生育していたアカマツ幼樹にマツノザイセンチュウを接種して、これらのマツにおける病徴進展を比較した。また、アカマツおよび他樹種の最も近接した個体までの距離とアカマツ幼樹の発病率の関係について解析を行った。

#### （1）材料と方法

調査地：広島県東広島市の広島大学東広島キャンパス内において、アカマツ幼樹がオオバヤシャブシ *Alnus sieboldiana* Matsum. と共存している場所、エニシダと共存している場所、通常のアカマツ林構成樹種（ソヨゴ *Ilex pedunculosa* Miq., ヒサカキ *Eurya japonica* Thunb. など）（宮脇ら 1983）と共存している場所、およびアカマツ幼樹がほぼ純群落をなしている場所を選び、それぞれに調査区を設定した。以下、これらをオオバヤシャブシ区、エニシダ区、アカマツ林構成樹種区およびアカマツ単独優先区と呼ぶ。これらのうち、オオバヤシャブシ区、エニシダ区は道路や池ののり面上に位置していた。前者では、オオバヤシャブシは前生樹から、アカマツはのり面近くの生立木から、種子がそれぞれ自然に散布され、その結果 2 種が共存することになったと考えられた。後者では、エニシダの種子は土壌の浸食を防ぐために人為的に散布され、アカマツ種子がその後に侵入して定着したと考えられた。残りの 2 つの調査区では、アカマツ幼樹は人間による表土の除去によって露出した土層の上に生育していた。4 調査区の詳細を第 3.1 表に示した。



第 3.1 表. アカマツ幼樹の生育場所の特徴とマツノザイセンチュウを接種された幼樹数.

調査区	オオハヤシャブシ区	エニシダ区	アカマツ林構成樹種区	アカマツ単独優占区
斜面方位	W	S~E	—	—
傾斜	40°	30°	0°	0°
土壌の母材	花崗岩	花崗岩	花崗岩	花崗岩
アカマツ個体群の状態				
樹齢 (年)	3~6	4~8	6~8	6~7
地際直径 (cm) <sup>a</sup>	1.2±0.4	1.5±0.7	1.4 ± 0.4	1.6±0.7
樹高 (cm) <sup>a</sup>	71.0±18.8	107.7±38.6	124.4 ± 33.3	115.8±27.8
密度 (/m <sup>2</sup> )	2.1	1.6	2.6	5.7
主要な共存樹種	オオハヤシャブシ <sup>b</sup> <i>Alnus sieboldiana</i>	エニシダ <sup>c</sup> <i>Sarothamnus scoparius</i>	シヤシャンボ <i>Vaccinium bracteatum</i> , ヒサカキ <i>Eurya japonica</i> , ヤマツツジ <i>Rhododendron obtusum</i> , ソヨゴ <i>Irex pedunculosa</i> , ナツハゼ <i>V. oldhami</i> , ネズ <i>Juniperus rigida</i>	— <sup>d</sup>
樹高 (cm) <sup>a</sup>	201.9 ± 96.6	161.0 ± 86.4	124.4 ± 115.9	—
密度 (/m <sup>2</sup> )	2.0	0.5 (0.8) <sup>e</sup>	1.8 <sup>f</sup>	—
マツノザイセンチュウ				
接種幼樹数	44	45	50	45
水接種幼樹 (対照) 数	10	5	10	5

<sup>a</sup> 平均値±標準偏差

<sup>b</sup> 他にナツハゼ, ミヤマガマズミ *Viburnum wrightii*, 草本のススキ *Rhus trichocarpa* が 0.1/m<sup>2</sup> 未満の密度で存在した.

<sup>c</sup> 他にヤマハギ *Lespedeza bicolor* が 0.2/m<sup>2</sup>, ナツハゼ, コバノミツバツツジ *Rhododendron reticulatum*, アセビ *Pieris japonica* が 0.1/m<sup>2</sup> 未満の密度で存在した.

<sup>d</sup> 他にナツハゼが1個体のみ (0.1/m<sup>2</sup> 未満) 存在した.

<sup>e</sup> 括弧内の数値はエニシダの枯死株を含めたときの密度.

<sup>f</sup> 種ごとの密度 (/m<sup>2</sup>) は以下の通り: シヤシャンボ, 0.3; ヒサカキ, ヤマハギ, ソヨゴ, ナツハゼ, ネズ, 0.2; その他 (9種), 0.1未満.

接種：接種実験に用いたマツノザイセンチュウは強病原性アイソレイトの S-10 であった。線虫は京都大学農学部応用植物学教室において、灰色カビ病菌 *Botrytis cinerea* Pers. 菌叢上で培養されていた。接種 1 日前に、線虫はベールマン法により培地から水道水中へ分離された。この線虫を含む懸濁液は密度を調整した後フタ付きのガラス瓶に分注され、接種直前まで 5℃ で保存された。

調査地でのマツノマダラカミキリ成虫の活動の最盛期は 7 月である。そこで、1991 年 7 月 6 日に、各調査区に生育するアカマツ幼樹にマツノザイセンチュウを次のようにして接種した。まず、接種用に 44~50 本のアカマツ幼樹を無作為に選び、それらの地上 5~10 cm の幹に三ツ目錐を用いて直径約 3 mm、奥行き 5~10 mm の孔をあけ、その中に脱脂綿を詰めた。この脱脂綿にマツノザイセンチュウ  $2.0 \times 10^3$  頭を含む 50 $\mu$ l の懸濁液をマイクロピペットを用いて滴下した。接種部の乾燥を防ぐために、接種直後に接種孔をビニールテープで覆った。接種の作業中に線虫懸濁液が温まって線虫が死亡するのを防ぐために、ガラス瓶はできる限り氷水中に置いた。対照として、各区 5 または 10 本のアカマツ幼樹に 50 $\mu$ l の水道水を接種した。各調査区のマツノザイセンチュウを接種した幼樹と水を接種した幼樹の本数を第 3.1 表に示した。接種終了後、懸濁液中のマツノザイセンチュウの死亡や活動性の低下が起こっていないことを顕微鏡下で確認した。

アカマツ幼樹の発病過程：マツノザイセンチュウまたは水を接種した幼樹を接種後 8 週までは毎週、それ以後の 16 週までは 2 週間おきに観察して、全葉群に占める変色した針葉の割合を記録した。材線虫病の病徴はまず樹脂滲出能の停止として表れる (Mamiya 1983, 鈴木 1992)。そこで、接種時および毎回の調査時に、マツノザイセンチュウまたは水を接種されたアカマツ幼樹の 2~3 年生の幹または枝に画鋏を用いて小さな傷を作り、次の調査時に傷口から樹脂の流出があるかどうかを調査した。しかし、この調査では、針葉に変色の見られないアカマツ幼樹でもしばしば樹脂の流出が認められないことがあった。そこで、ここでは、針葉の変色が始まり、かつ樹脂流出が継続的に停止したアカマツ幼樹を発病とし、それ以外を健全として、幼樹の状態を 2 つに分けた。調査地にはマツノマダラカミキリが生息しているので、アカマツ幼樹にマツノザ

イセンチュウの自然感染が起こることが考えられた。そこで、各調査時にマツノザイセンチュウまたは水を接種した幼樹上のマツノマダラカミキリ成虫の食痕の有無を記録した。

マツノザイセンチュウの検出：マツノザイセンチュウまたは水を接種した幼樹の全葉が変色した場合、それらの幼樹から試料を採取し、マツノザイセンチュウの分離を行った。試料は1991年10月21日と11月6日に採取した。試料として幹の基部（長さ約1 cm）と当年の生長部の基部（長さ約2~3cm）を切り取り、剪定鋏で細かく切断してベールマン法により線虫を分離した。分離は25℃の条件下で2日間行った。

アカマツ幼樹の材線虫病発病率と最近接他樹種個体までの距離との関係：

4つの調査区について、アカマツ幼樹と他樹種の全個体の生育位置を水平面に投影した地図を作成した。各個体の位置は1991年11月にコンパスを用いて測定された。同種および他樹種の個体がアカマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす影響を解析するために、マツノザイセンチュウを接種された各幼樹に最も近いアカマツ幼樹および各調査区で優占する他樹種の個体までの水平距離を上記の地図を用いて測定した。オオバヤシャブシ区とエニシダ区における優占樹種はそれぞれオオバヤシャブシとエニシダであり（第3.1表）、その他の樹種は個体数が少なかったために距離の測定を行わなかった。それに対して、アカマツ林構成樹種区ではアカマツ以外に優占的な樹種がなかったため、マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹とそれに最も近接するアカマツ以外の樹種の個体との距離を測定した。アカマツ単独優占区には小さい1本のナツハゼ *Vaccinium oldhami* Miq. が生育していたが、この木はマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の最近接個体にはなっていなかった。そこで、この調査区ではマツノザイセンチュウ接種のアカマツ幼樹から最も近いアカマツ幼樹までの距離だけを測定した。

マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹とその最近接個体間の距離は、それらの2個体間の相互作用を反映しているかもしれない。そこで、測定された最近接距離の頻度分布と各調査区に植物がランダムに分布した場合に期待される最近接距離の頻度分布とを比較した。個体がランダム分布を示す場

合の最近接距離の期待頻度分布は次のようなシミュレーションによって推定した。まず、4つの調査区について上記の水平投影面上で平均幅と面積を測定した。各調査区は長方形で近似され、長方形の短辺はそれぞれの区の平均幅と等しく、また面積も等しくした。この後、調査区に近似された長方形を仮想調査区と呼ぶ。仮想調査区上に実際の調査区と同数のアカマツ幼樹および他樹種の個体をコンピューターによってランダムに配置し、仮想調査区内の全アカマツ幼樹について、他のアカマツ幼樹と他樹種までの最近接個体間距離を計算した。アカマツ単独優占区の仮想調査区ではアカマツ幼樹間の最近接距離のみが計算された。計算された距離は10 cm単位でクラス分けをした。各仮想調査区についてこの手順を1,000回繰り返して、距離クラスごとの相対頻度を求めた。上記の相対頻度に実際の調査区のマツノザイセンチュウを接種したアカマツ幼樹の数を乗じてランダム分布における最近接個体間距離の期待頻度分布を求め、実際の調査区の頻度分布と比較した。

マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の材線虫病発病率と他樹種との最近接個体間距離の関係を明らかにするために、実験終了時点の健全幼樹数と発病幼樹数を他樹種の最近接個体からの距離により分類した。分類に際しては、アカマツ単独優占区のマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹と最近接アカマツ幼樹の距離がすべて40cm未満であったことを考慮して、他の3調査区のマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹を最近接他樹種個体までの距離により40cm未満、40cm以上80cm未満、80cm以上という3つのクラスに分けた。この結果、オオバヤシャブシ区、エニシダ区およびアカマツ林構成樹種区で各クラスに分類されたマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病率をアカマツ単独優占区のそれと比較することができるようになった。アカマツ単独優占区の発病率と他の3調査区の各クラスの発病率はFisherの正確確率によって比較された。

マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹と最近接他樹種個体の斜面上での相対位置と材線虫病発病率との関係：4調査区のうち、オオバヤシャブシ区とエニシダ区は斜面上に位置していた。もし、オオバヤシャブシやエニシダから放出される化学物質が土壌を介してアカマツ幼樹の材線虫病感受性に影響を及ぼ

すならば、その効果はこれらの他樹種の個体の下方に位置するアカマツ幼樹により強く作用すると予想される。そこで、オオバヤシャブシおよびエニシダの各個体はその根元を頂点として斜面下方向に広がる影響域を持つと仮定した。影響域の大きさは半径 1m、角度 90° の扇形を想定した。この四半円を用いると、両調査区のマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹は 2 つのグループに分けられる。すなわち、ひとつ以上の四半円の範囲内に生育する幼樹とその範囲外で生育する幼樹の 2 グループである。2 調査区について、材線虫病の発病率をこの 2 グループ間で比較した。

## (2) 結果

### マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の発病過程

マツノザイセンチュウをアカマツ幼樹に接種してから 12 週後に、アカマツ林構成樹種区とアカマツ単独優先区のそれぞれ 2 本のマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の枝からマツノマダラカミキリ成虫の摂食痕が発見された。これらの幼樹はいずれも 11 月の実験終了時には健全であった。また、マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の全葉が実験期間中に変色した場合、それらの 88% 以上からマツノザイセンチュウが分離された (第 3.2 表)。

実験の終了時、すなわちマツノザイセンチュウまたは水を接種してから 16 週後における、マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の材線虫病の発病率はオオバヤシャブシ区で 48%、エニシダ区で 40% であり、アカマツ林構成樹種区の 14% やアカマツ単独優先区の 18% に比べて高かった。4 調査区の間での発病率の相違は  $\chi^2$  検定によって極めて有意であることが示された ( $2 \times 4$  分割表,  $\chi^2=18.21$ ,  $P<0.001$ ) (第 3.3 表)。

マツノザイセンチュウが接種されたアカマツ幼樹の針葉の変色は、オオバヤシャブシ区では接種の 2 週後に初めて記録されたが、他の調査区では 4~5 週後に始まった。マツノザイセンチュウが接種された後に針葉の変色を示したアカマツ幼樹は、時間の経過とともに増加した。その増加率は、オオバヤシャブシ区やエニシダ区の方がアカマツ林構成樹種区やアカマツ単独優占区より高かった (第 3.1 図)。

第 3.2 表. 全葉が変色したアカマツ幼樹からのマツノザイセンチュウの分離. 幼樹にはマツノザイセンチュウまたは水道水が接種されていた. 括弧内の数値はマツノザイセンチュウの検出率を示す.

調査区	接種原 <sup>a</sup>	供試数	マツノザイセンチュウが 検出された幼樹数
オオバヤヤブシ区	マツノザイセンチュウ懸濁液	18	16 (88.8%)
	水道水	2	0 (0.0%)
エニシダ区	マツノザイセンチュウ懸濁液	12	12 (100.0%)
アカマツ林構成樹種区	マツノザイセンチュウ懸濁液	6	6 (100.0%)
アカマツ単独優占区	マツノザイセンチュウ懸濁液	3	3 (100.0%)

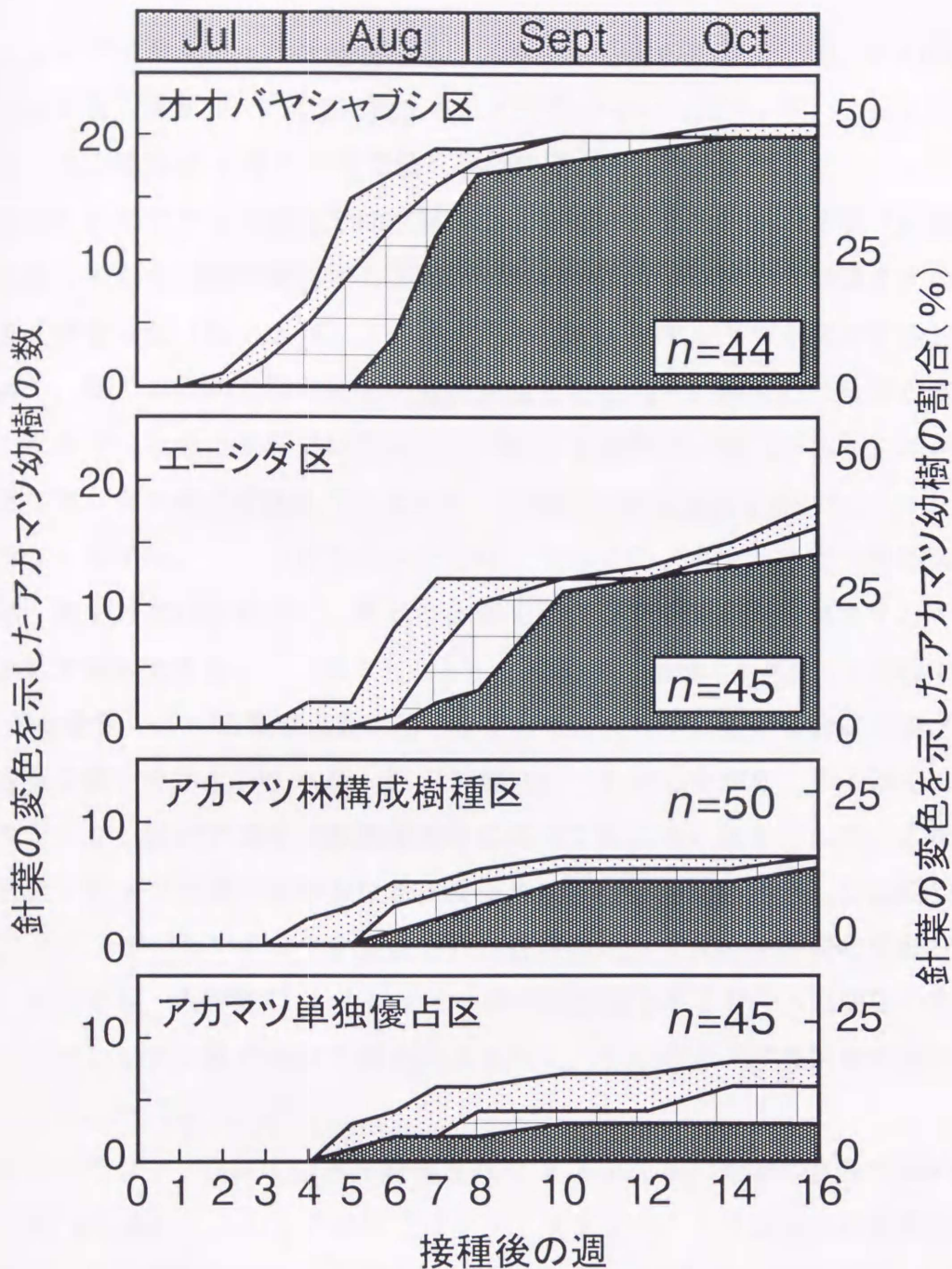
<sup>a</sup> 水道水を接種したアカマツ幼樹の針葉変色はオオバヤヤブシ区だけで観察された.

第 3.3 表. マツノザイセンチュウ接種または水接種の 16 週後における, アカマツ幼樹の健全個体と発病または針葉変色個体の数. 針葉変色を示して樹脂滲出能が失われた幼樹を発病したとみなした. 括弧内の数値はパーセンテージを示す.

調査区	マツノザイセンチュウを 接種された幼樹 a		水を接種された幼樹 (対照) b	
	健全	発病	健全	針葉変色
オオバヤシャブシ区	23 (52.3)	21 (47.7)	8 (80.0)	2 (20.0)
エニシダ区	27 (60.0)	18 (40.0)	5 (100.0)	0 (0.0)
アカマツ林構成樹種区	43 (86.0)	7 (14.0)	10 (100.0)	0 (0.0)
アカマツ単独優占区	37 (82.2)	8 (17.8)	5 (100.0)	0 (0.0)

<sup>a</sup> 多試料  $\chi^2$  検定によって, 健全幼樹数と発病幼樹数の比率の違いは 4 調査区間で有意に異なることが示された ( $\chi^2_3 = 18.21, P < 0.001$ ).

<sup>b</sup> オオバヤシャブシ区では水を接種された 2 本のアカマツ幼樹の針葉が変色したが, それらからはマツノザイセンチュウは分離されなかった. サンプル数が少なかったために, 統計的検定によって健全な幼樹と針葉の変色を示した幼樹の比率を 4 調査区間で比較しなかった.



第3.1図. マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の針葉変色個体の割合の時間的变化に及ぼす共存樹種の影響. アカマツ幼樹には1本あたり2,000頭のマツノザイセンチュウが接種された. それぞれの調査区でアカマツはオオバヤシャブシ, エニシダ, またはエニシダやソヨゴなどの通常のアカマツ林を構成する樹種と共存していた. アカマツ単独優先区ではアカマツ幼樹は純群落を形成していた. 図中の数値はマツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の数を示す. 針葉の変色程度は以下の4階級に分類された: 変色なし (□); 針葉の50%未満が変色 (□); 50%以上100%未満が変色 (□); 100%変色 (■).

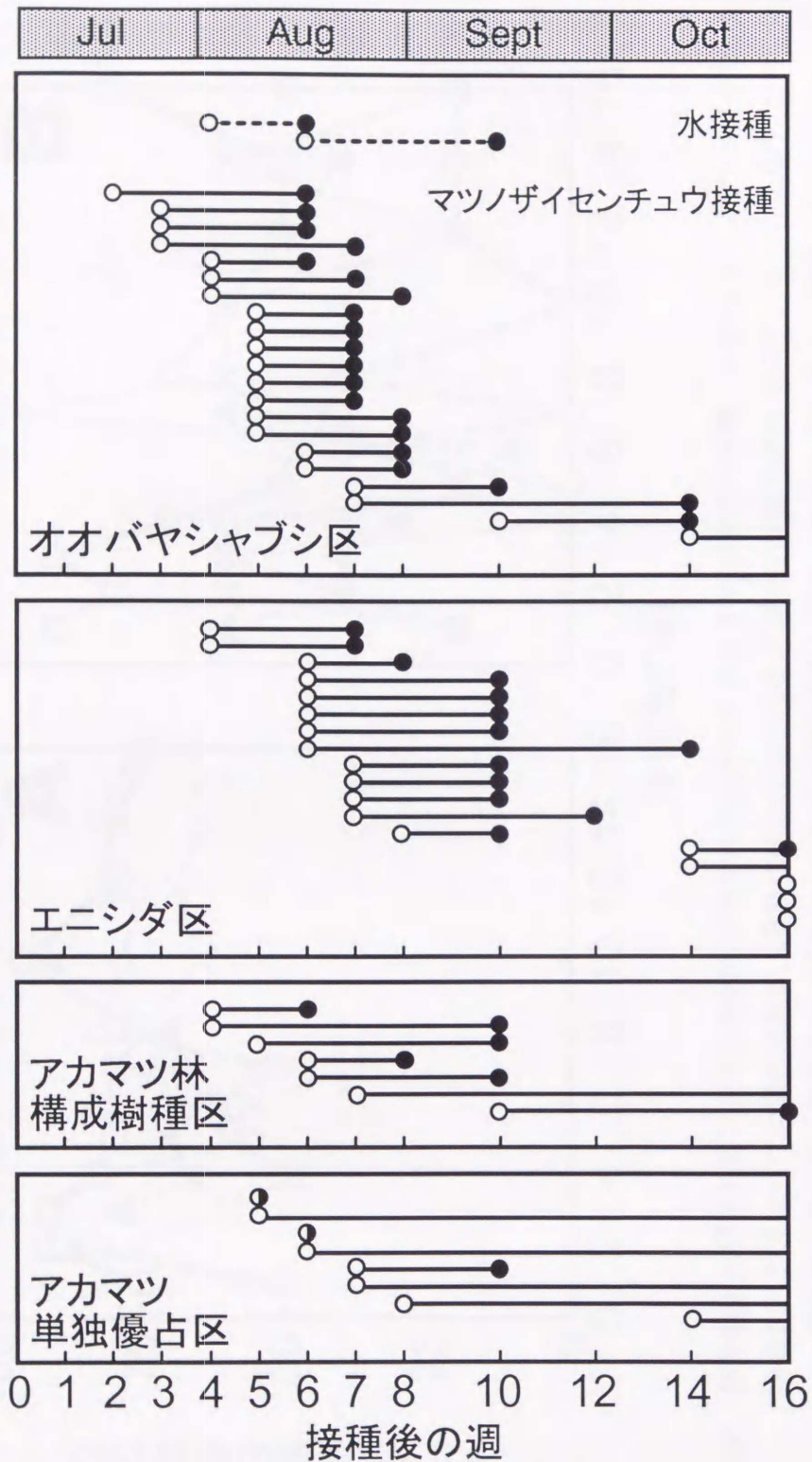


マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の針葉変色は、どの調査区においても、接種 4~7 週後に始まるが多かった（第 3.2 図）。調査地において、この時期は 1 年のうちで最も暑い時期であった。マツノザイセンチュウが接種されたアカマツ幼樹では、材線虫病の外的病徴の進展の速度（針葉変色が始まってから全葉が変色するまでの期間の逆数で示される）は調査区の間で大きく異なった（第 3.2 図）。病徴の進展はオオバヤシャブシ区で平均的に最も速く、多くの発病幼樹は針葉の変色が始まると 2~3 週後には全葉が変色した。アカマツ単独優先区では発病幼樹の病徴進展が遅い傾向があり、エニシダ区とアカマツ林構成樹種区ではそれらの中間的な病徴進展を示した。

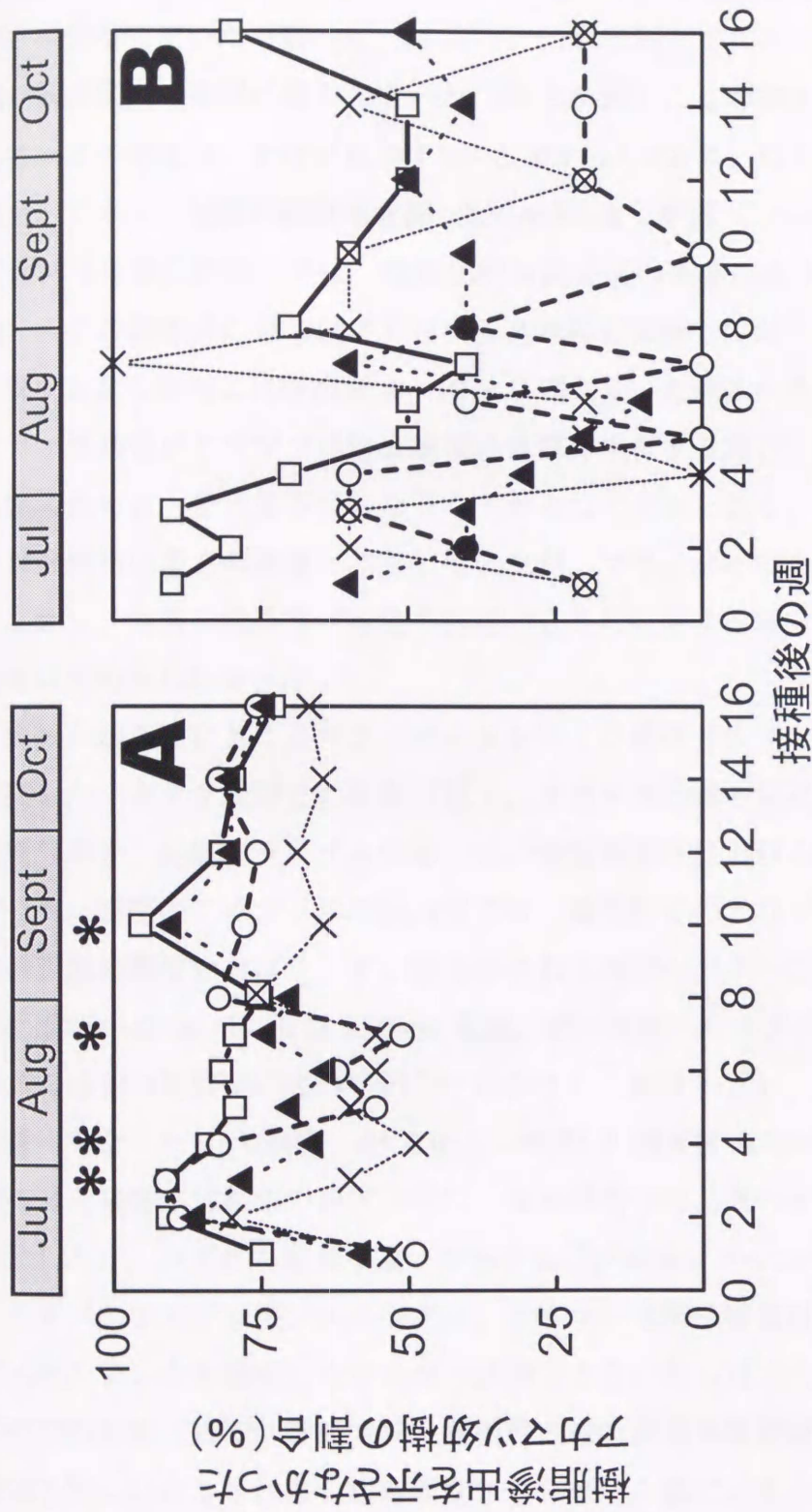
マツノザイセンチュウを接種された時、すべてのアカマツ幼樹が樹脂滲出能を示したわけではなかった。樹脂滲出能を示さない幼樹の割合はオオバヤシャブシ区で最も大きかった（第 3.3 図 A）。接種の 3 週後、4 週後、7 週後および 10 週後を除いて、樹脂滲出能を示さなかったアカマツ幼樹の割合は調査区の間で有意な違いを示さなかった（第 3.3 図 A）。しかしながら、その割合はオオバヤシャブシ区がアカマツ単独優先区に比べて常に高い値を示した。水を接種されたアカマツ幼樹の数が少なかったために、樹脂滲出を停止した幼樹の割合は、マツノザイセンチュウを接種された各区に比べて大きな時間的変動を示した。それでも、水接種の 4 週後まで、樹脂滲出能を示さなかった個体の割合はオオバヤシャブシ区で他の 3 調査区より高く、その後は 4 調査区間の差は明確でなくなった（第 3.3 図 B）。

オオバヤシャブシ区では水を接種された 2 本の幼樹で針葉の変色が認められた（第 3.3 表）。これらの幼樹ではマツノマダラカミキリ成虫の摂食痕は見つからず、また樹体からマツノザイセンチュウは検出されなかった（第 3.2 表）。この調査区内では、マツノザイセンチュウも水も接種していないのに、4 本のアカマツ幼樹で全葉の変色が観察された。それらの幼樹はオオバヤシャブシの樹冠下に生育していて、マツノマダラカミキリの摂食痕は見られなかった。

マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の材線虫病発病率と最近接他樹種個体までの距離との関係



第3.2図. アカマツ幼樹における材線虫病の外部病徴の進展期間に及ぼす共存樹種の影響. ○は個々の幼樹の針葉変色が初めて観察された週を, ●はすべての針葉が完全に変色した週を表す. ●は変色が初めて確認された時点ですべての針葉が完全に変色していたことを示す. 点線は水接種アカマツ幼樹, 実線はマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹をそれぞれ示す.

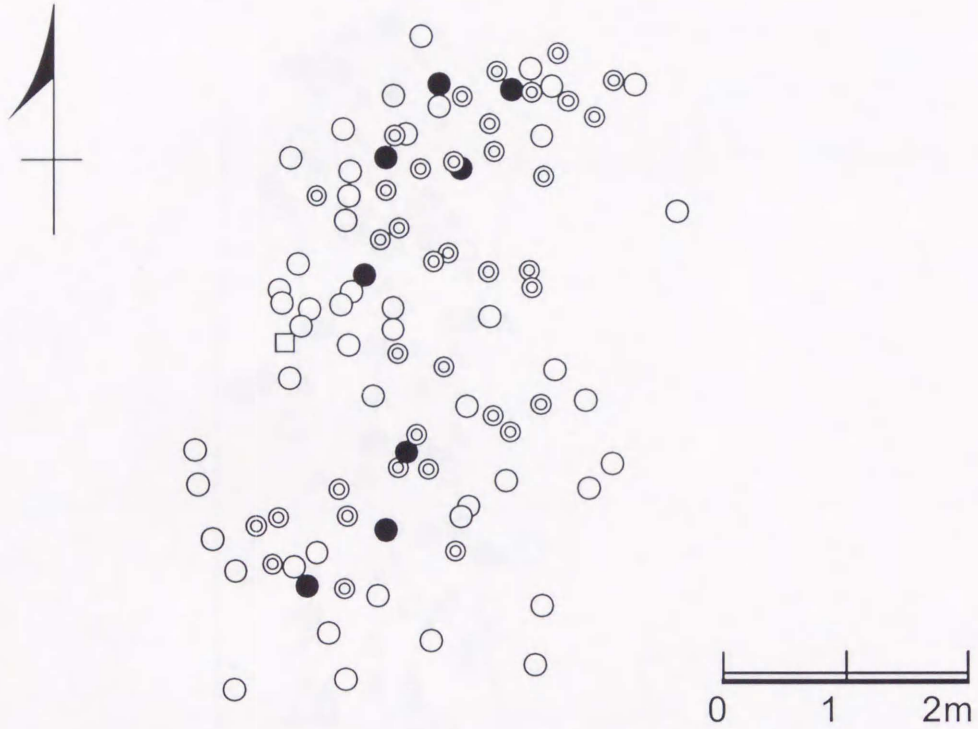


第3.3図. 樹脂滲出を停止したアカマツ幼樹の割合の時間的変化に及ぼす共存樹種の影響. A図はマツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の結果を, B図は水を接種されたアカマツ幼樹の結果を示す. グラフ上のアスタリスクは, 樹脂滲出停止個体数とその調査時に4つの区の間で有意に異なったことを示す ( $\chi^2$ 検定,  $P < 0.05$ ). □: オオバヤシャブシ区, ○: エニシダ区, ▲: アカマツ林構成樹種区, △: アカマツ単独優占区.

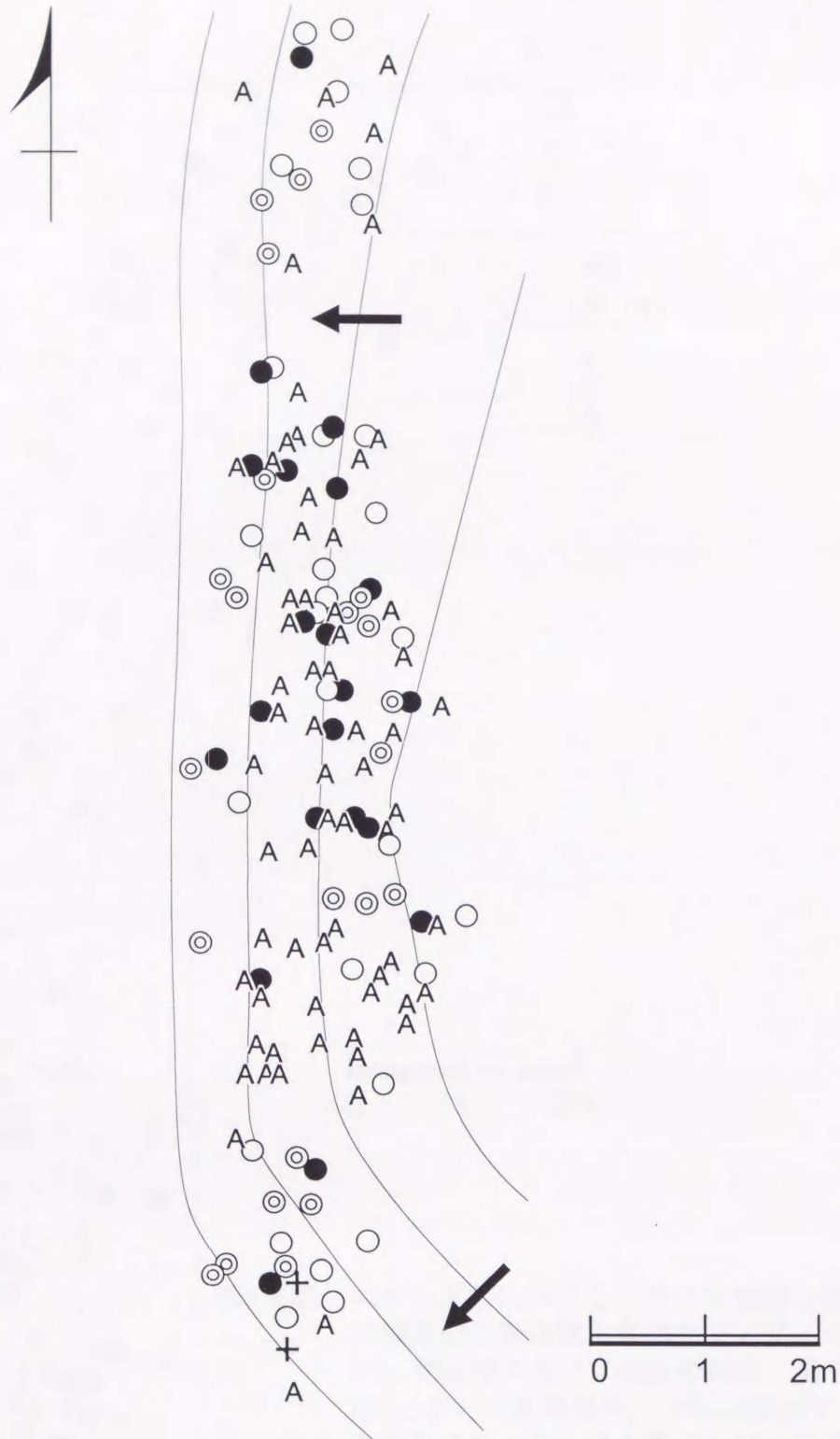
アカマツ単独優占区とオオバヤシャブシ区では、発病幼樹は調査区内にほぼ均一に分布していた（第 3.4, 3.5 図）。これに対して、エニシダ区では発病幼樹が調査区内の南部に集中していた（第 3.6 図）。この調査区の南部と北部のエニシダの密度は、それぞれ  $0.7/m^2$  と  $0.9/m^2$  であり、ほとんど違いがなかったが、アカマツ幼樹の密度は北部 ( $0.7/m^2$ ) より南部 ( $3.1/m^2$ ) で高かった。アカマツ林構成樹種区では、発病幼樹は調査区の東部に集中していた（第 3.7 図）。この調査区の東にはアカマツの高木林が隣接しており、高木林の近くで生育する共存樹種には樹高が 8~10 m に達していた個体もあった。したがって、アカマツ幼樹がアカマツ林構成樹種区東部に生育する場合、共存樹種をつくる日陰のために、受光量不足になりやすかったと考えられる。この調査区ではアカマツ幼樹は多くの樹種と共存していたが、マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の発病率が特定の樹種の近くに生育する場合に高くなるような傾向は認められなかった。

実際の調査区におけるマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹とそれに最も近接したアカマツ幼樹との距離（以下、アカマツ幼樹の最近接個体間距離）の頻度分布を、幼樹をランダム分布させた仮想調査区における期待頻度分布と比較した。実際のアカマツ単独優占区では、調査区でのアカマツ幼樹の最近接個体間距離の頻度分布はランダム分布のそれと同様のパターンを示したが、最近接距離が 0-10 cm (0cm 以上 10cm 未満, 以下同様) のクラスの頻度はランダム分布の場合の期待値に比べて明らかに小さく（第 3.8 図）、2 つの頻度分布は有意に異なった ( $\chi^2$  検定,  $P < 0.05$ )。他の 3 調査区においても、アカマツ幼樹の最近接個体間距離の頻度分布は、仮想調査区の幼樹のそれと似たパターンを示したが、いずれも有意な違いがあった ( $\chi^2$  検定,  $P < 0.05$ )。

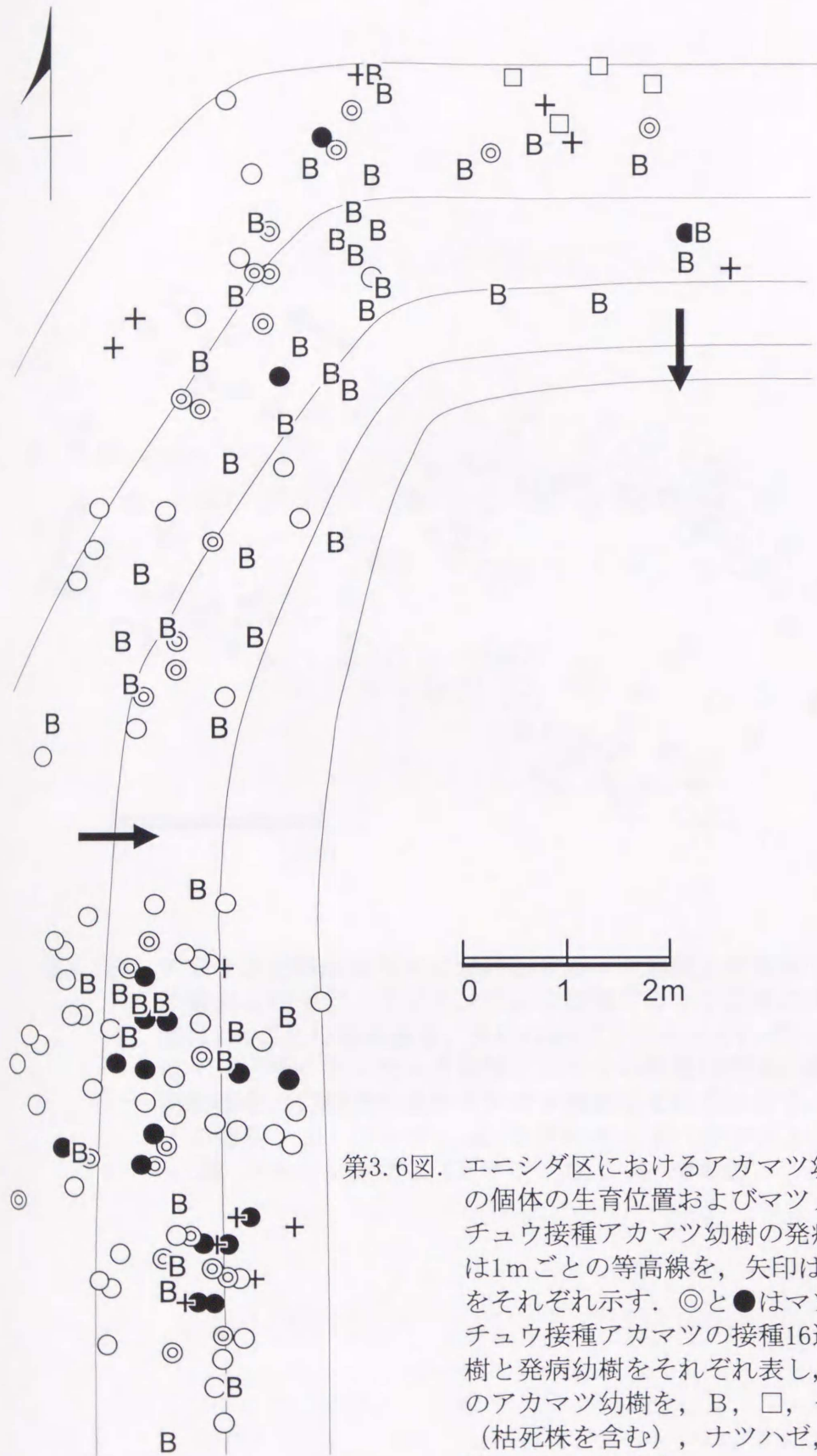
オオバヤシャブシ区、エニシダ区、アカマツ林構成樹種区における、マツノザイセンチュウを接種したアカマツ幼樹とそれに最も近接していた他樹種の個体間の距離（以下、アカマツ-他樹種の最近接個体間距離）の頻度分布と仮想調査区におけるそれらの期待頻度分布を第 3.9 図に示した。オオバヤシャブシ区ではマツノザイセンチュウ接種前のアカマツ-他樹種の最近接個体間距離の頻度は 0-10 cm のクラスで最大値を示し、このクラスのマツノザイセンチュ



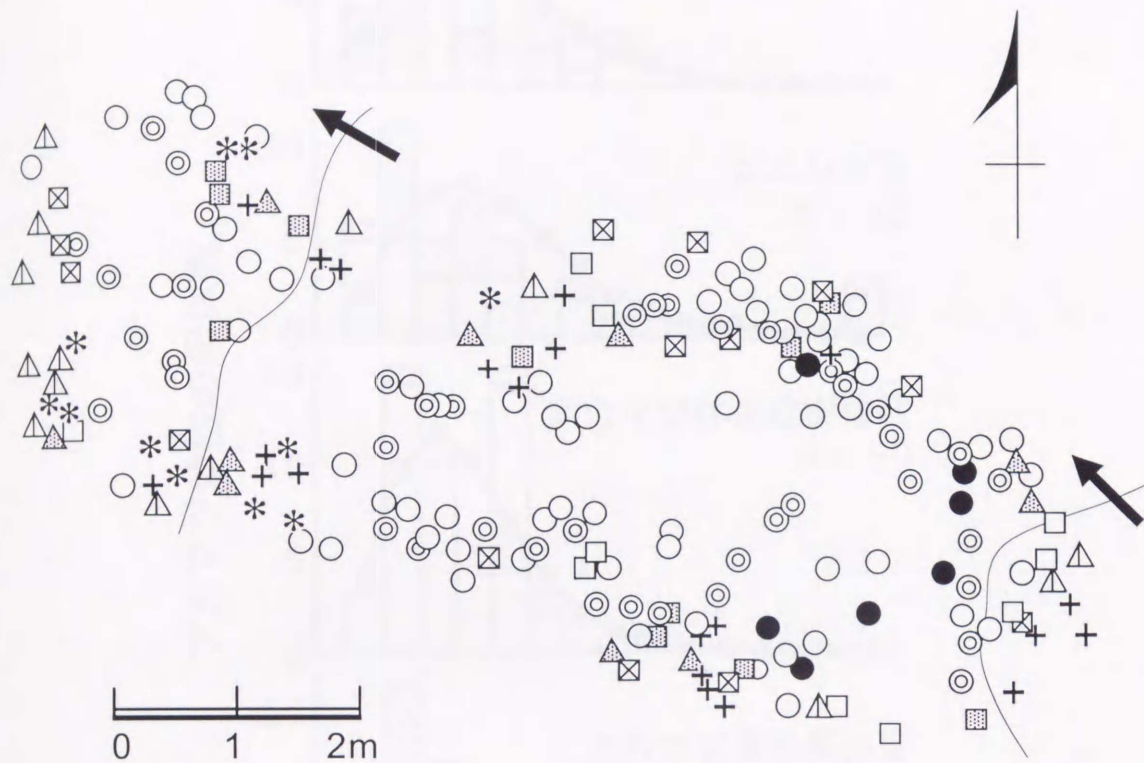
第3.4図. アカマツ単独優先区におけるアカマツ幼樹と他樹種の個体の生育位置およびマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病. ◎と●はマツノザイセンチュウ接種アカマツの接種16週後の健全幼樹と発病幼樹をそれぞれ表し, ○はその他のアカマツ幼樹を, □はナツハゼを表す.



第3.5図. オオバヤシャブシ区におけるアカマツ幼樹と他樹種の個体の生育位置およびマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病. 図中の線は1mごとの等高線を, 矢印は斜面下方向をそれぞれ示す. ◎と●はマツノザイセンチュウ接種アカマツの接種16週後の健全幼樹と発病幼樹をそれぞれ表し, ○はその他のアカマツ幼樹を, Aと+はオオバヤシャブシ, ミヤマガマズミをそれぞれ表す.

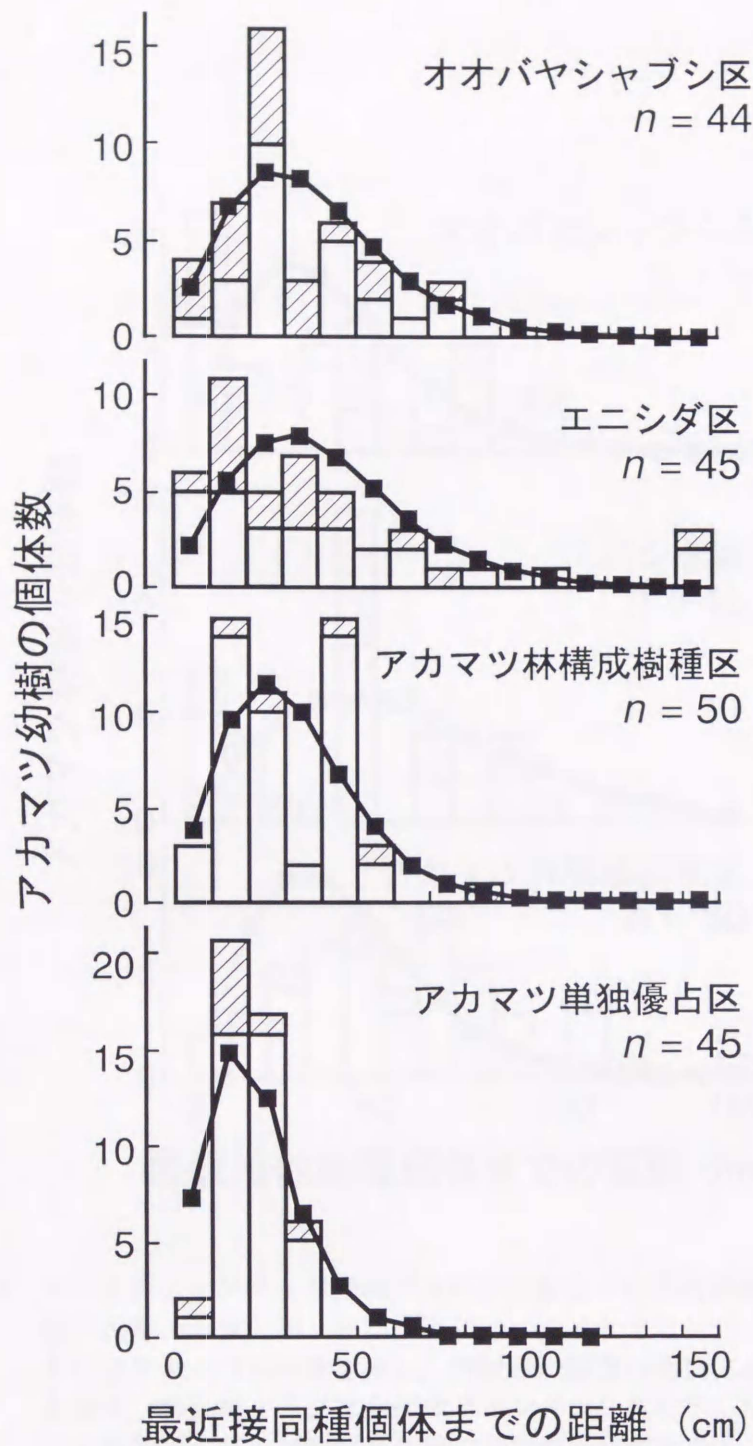


第3.6図. エニシダ区におけるアカマツ幼樹と他樹種の個体の生育位置およびマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病. 図中の線は1mごとの等高線を, 矢印は斜面下方向をそれぞれ示す. ◎と●はマツノザイセンチュウ接種アカマツの接種16週後の健全幼樹と発病幼樹をそれぞれ表し, ○はその他のアカマツ幼樹を, B, □, +はエニシダ(枯死株を含む), ナツハゼ, その他の樹種をそれぞれ表す.

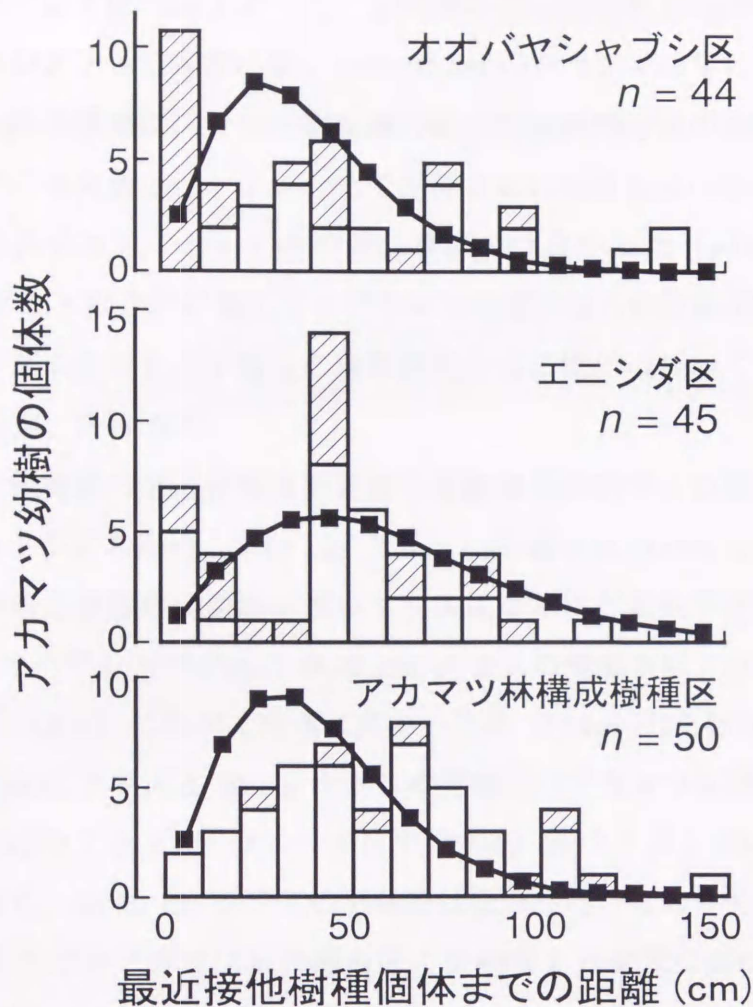


第3.7図. アカマツ林構成樹種区におけるアカマツ幼樹と他樹種の個体の生育位置およびマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病. 図中の線は1mごとの等高線を, 矢印は斜面下方向をそれぞれ表す. ◎と●はマツノザイセンチュウ接種アカマツの接種16週後の健全幼樹と発病幼樹を, ○はその他のアカマツ幼樹をそれぞれ表す. 他樹種は以下の通り: △ ソヨゴ; ▲ ヒサカキ; ▣ ヤマツツジ; \* ネズ; ☒ シャシャンボ; □ ナツハゼ; + その他.





第3.8図. マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹とその最近接同種個体との間の距離の頻度分布. 柱状グラフはマツノザイセンチュウの接種前におけるアカマツ幼樹数を示し, 斜線部は接種16週後における発病幼樹数を表す. 折れ線グラフはアカマツがランダム分布を示した場合の最近接個体間距離の期待頻度の分布を表す. ランダム分布を示す場合の頻度の期待値は繰り返し数1,000回のシミュレーションによって求められた. 図中の数値はマツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の数を示す.



第3.9図. マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹とその最近接他樹種個体との間の距離の頻度分布. 柱状グラフはマツノザイセンチュウの接種前におけるアカマツ幼樹数を示し, 斜線部は接種16週後における発病幼樹を表す. 折れ線グラフは全個体がランダム分布を示した場合のアカマツと他樹種の最近接個体間距離の期待頻度分布を表す. ランダム分布を示す場合の頻度の期待値は繰り返し数1,000回のシミュレーションによって求められた. 図中の数値はマツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の数を示す.

ウ接種幼樹のすべてが実験期間中に発病した。10-40 cm の3つのクラスのアカマツ-他樹種の最近接個体間距離の頻度はランダム分布での期待頻度に比べて低かった。エニシダ区ではアカマツ-他樹種の最近接個体間距離の頻度が20-40 cm の2つのクラスで非常に低く、40-50 cm のクラスで非常に高かった。アカマツ林構成樹種区では、マツ-他樹種の最近接個体間距離の頻度分布は一山型を示し、その中央値はランダム分布で期待される頻度分布の中央値より大きかったが、中央値検定においてその差は有意ではなかった ( $\chi^2=1.6071$ ,  $P>0.2$ )。これらの3調査区に関して、アカマツ-他樹種の最近接個体間距離の頻度分布とランダム分布を示す場合の期待頻度分布の間には極めて有意な違いがあった ( $\chi^2$  検定,  $P<0.001$ )。

アカマツ-他樹種の最近接個体間距離と材線虫病発病率との関係を見ると、オオバヤシャブシ区の場合、0-40 cm クラスの発病率は60.8%であり、アカマツ-他樹種の最近接個体間距離が遠いクラスになるほど発病率は低下した(第3.4表)。オオバヤシャブシ区の0-40 cm クラスの発病率はアカマツ単独優占区の発病率(17.8%)に比べて有意に高かったが(Fisherの正確確率検定,  $P<0.001$ )、40-80cm クラスと80-cm クラスの発病率はアカマツ単独優占区の発病率と有意な差はなくなった。エニシダ区では0-40 cm クラスと80-cm のクラスで発病率が高く、40-80 cm クラスの発病率は低かった。このうち、0-40 cm クラスの発病率だけがアカマツ単独優占区の発病率より有意に高かった(Fisherの正確確率検定,  $P<0.05$ )。対照的に、アカマツ林構成樹種区の発病率はアカマツ-他樹種の最近接個体間距離が長くなるにつれて高くなった。ただし、どの距離クラスの発病率もアカマツ単独優占区の値と比べて有意な差はなかった。

マツノザイセンチュウを接種して16週後に、アカマツ幼樹が健全な場合と発病した場合が見られた。オオバヤシャブシ区とアカマツ林構成樹種区では、健全なアカマツ幼樹の最近接個体間距離は発病幼樹のそれと有意な差がなかった(第3.5表)。これに対して、エニシダ区とアカマツ単独優占区では、健全なアカマツ幼樹の最近接個体間距離は発病幼樹のそれより長かった。特にアカマツ単独優占区の健全幼樹の場合、最近接個体間距離は21.6cmであり、発病幼樹の場合の16.4cmに比べて有意に長かった(Mann-WhitneyのU検定,  $P<$

第 3.4 表. マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の材線虫病発病率と最近接他樹種個体までの距離との関係. 樹脂滲出能が失われ針葉の変色が観察されたアカマツ幼樹を発病したとみなした.

調査区	距離 (cm)	実験終了時の アカマツ幼樹数		発病率 (%)	P <sup>a</sup>
		健全	発病		
オオバヤシャブシ区	0 - 40	9	14	60.8	0.0005
	40 - 80	8	6	42.9	0.0624
	80 -	6	1	14.3	0.6510
エニシダ区	0 - 40	6	7	53.9	0.0146
	40 - 80	19	8	26.9	0.1892
	80 -	3	3	50.0	0.1059
アカマツ林構成樹種区	0 - 40	15	1	6.2	0.2500
	40 - 80	21	3	12.5	0.4209
	80 -	7	3	30.0	0.3151
アカマツ単独優占区 <sup>b</sup>	0 - 40	37	8	17.8	—

<sup>a</sup> オオバヤシャブシ区, エニシダ区, アカマツ林構成樹種区の各距離クラスでの健全幼樹数と発病幼樹数の比率を単独優先区での値と比較するために FISHER の正確確率を計算した.

<sup>b</sup> 優占する他樹種が存在しなかったため, 最も近いアカマツ幼樹までの距離を示した. すべてのマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹で最近接同種個体までの距離は 40 cm 以内であった.

第 3.5 表. マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹に最も近接する同種  
 個体, または優占する他樹種の個体まで距離. 接種 16 週後のアカマツ  
 幼樹が発病したかどうかによって距離を 2 つのグループに分けた. 数  
 値は平均値±標準偏差を示す. 樹脂滲出能が失われ針葉の変色の開始  
 が観察されたアカマツ幼樹を発病したとみなした.

調査区	アカマツ幼樹の最近接 個体間距離 (cm)		アカマツ幼樹—他樹種の 最近接個体間距離 (cm)	
	健全幼樹	発病幼樹	健全幼樹	発病幼樹
オオバヤシャブシ区	33.2±18.5	29.6±22.1	61.0±38.2	26.1±27.7**
エニシダ区	45.2±38.7	31.6±33.9	47.8±28.5	42.2±27.2
アカマツ林構成樹種区	29.9±16.5	32.2±17.9	54.5±30.3	73.2±33.9
アカマツ単独優占区	21.6± 7.2	16.4± 8.0*	—	—

\*,\*\* MANN-WHITNEY の U 検定により, 健全幼樹と発病幼樹の間に有意水準 5%  
 または 0.5%で有意差が示された.

0.05) . アカマツ—他樹種の最近接個体間距離は、オオバヤシャブシ区とエニシダ区では健全幼樹に比べて発病幼樹で短く、特にオオバヤシャブシ区ではその差は極めて有意であった (Mann-Whitney の  $U$  検定,  $P < 0.005$ ) (第 3.5 表) . これとは逆に、アカマツ林構成樹種区ではアカマツ—他樹種の最近接個体間距離は発病幼樹より健全幼樹が短かった.

マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の材線虫病発病率と最近接他樹種個体との斜面上での相対位置の関係

マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹の 84% と 71% が、オオバヤシャブシとエニシダから放出される化学物質の仮想影響範囲内にそれぞれ生育していた (第 3.6 表) . しかし、どちらの調査区においても、仮想された影響域内に生育していたアカマツ幼樹と影響域外のアカマツ幼樹との間で、発病率に有意な差は見られなかった (Fisher の正確確率検定,  $P > 0.05$ ) .

### (3) 考察

野外条件下では、マツノマダラカミキリ成虫がアカマツやクロマツの枝の樹皮を摂食することによって、マツノザイセンチュウの感染が起こる. 本実験では、アカマツ林構成樹種区とアカマツ単独優先区のそれぞれ 2 本のマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の枝にマツノマダラカミキリ成虫の摂食痕が発見された. しかしながら、これらの幼樹は実験終了時まで明確な材線虫病の病徴を示さなかった. この他のマツノザイセンチュウまたは水を接種された幼樹ではマツノマダラカミキリの摂食痕は見られず、したがってマツノザイセンチュウの自然感染もなかったと言える. 一方、線虫の検出が試みられた発病木の 88% 以上からマツノザイセンチュウが分離された (第 3.3 表) . これらのことから、本実験で観察された発病は接種されたマツノザイセンチュウによるものであると考えられた.

マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病率は、アカマツがオオバヤシャブシやエニシダと共存する場合には、通常のアカマツ林構成樹種と共存する場合やアカマツが純群落を構成する場合に比べて高く (第 3.3 表, 第 3.1

第 3.6 表. 斜面におけるオオバヤシャブシまたはエニシダとの相対的な位置関係がマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の材線虫病発病率に及ぼす効果. オオバヤシャブシとエニシダの影響が及ぶ範囲は, 各個体を頂点として斜面向方向に広がる半径 1m の四半円の中であると仮定した. マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹はこの影響域に含まれるか否かによって“内”と“外”の2グループに分けられた.

調査区	仮定された共存樹種の 影響域との位置関係	実験終了時の アカマツ幼樹数		合計 <sup>a</sup>	P <sup>b</sup>
		健全	発病		
オオバヤシャブシ区	内	17	20	37 (84.1%)	0.0617
	外	6	1	7 (15.9%)	
エニシダ区	内	17	15	32 (71.1%)	0.1262
	外	10	3	13 (28.9%)	

<sup>a</sup> 括弧内の数値は, それぞれの調査区内のマツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の総数に対する, 影響域内および影響域外に分類された幼樹数のパーセンテージを示す.

<sup>b</sup> オオバヤシャブシまたはエニシダの仮定された影響域内と影響域外のアカマツ幼樹の発病率を比較するために FISHER の正確確率を計算した.

図), 発病後の病徴進展も速かった(第 3.2 図)。さらに, オオバヤシャブシやエニシダに近接して生育するアカマツ幼樹ほど材線虫病の発病率が高かった(第 3.4 表)。これらの結果は, オオバヤシャブシとエニシダがアカマツ幼樹の材線虫病感受性を高めることを強く示唆する。また, アカマツ幼樹が通常のアカマツ林構成樹種と共存していた場合, マツノザイセンチュウ接種アカマツ幼樹の発病率は低く, 最近接他樹種個体との間の距離と発病率の間に一定の関係は見られなかった(第 3.4 表)。このことは, 共存樹種によるアカマツの材線虫病感受性の増大が樹種に特異的であることを示唆するものであり, したがって林分の材線虫病感受性が樹種構成によって変化する可能性があることを意味する。

オオバヤシャブシ区では, マツノザイセンチュウを接種されたアカマツの樹脂滲出能が実験期間中は常に低かった(第 3.3 図)。また, この調査区では水を接種された幼樹のうち 2 本で針葉の変色が認められた(第 3.3 表)。これらの幼樹に自然感染の証拠となるマツノマダラカミキリ成虫の摂食痕は見つからず, また樹体からマツノザイセンチュウも検出されなかった。したがって, これらの死亡は材線虫病によるものではなく, 他の原因によって水接種にも耐えられないほどに衰弱していたことによるものと考えられた。さらに, この調査区では, オオバヤシャブシの樹冠下に生育していたアカマツ幼樹のうち, マツノザイセンチュウも水も接種しておらず, 材線虫病の自然感染も起こっていない 4 個体で全葉の変色が観察された。これらの結果は, オオバヤシャブシと共存するアカマツ幼樹に強いストレスがかかっていたことを示唆する。このことから, オオバヤシャブシ区で見られたアカマツ幼樹の材線虫病感受性の増大は, アカマツ幼樹の受けていたストレスにより説明されると考えられる。エニシダ区ではオオバヤシャブシ区に次いで発病率が高かったが, アカマツ幼樹がストレスを受けていたことを示す結果は得られなかった。オオバヤシャブシ区におけるオオバヤシャブシの密度に比べ, エニシダ区でのエニシダの密度は約 4 分の 1 であり(第 3.1 表), この低い密度のためにアカマツ幼樹に対して弱いストレスしか及ぼさなかったのかもしれない。



オオバヤシャブシ区では、多くのアカマツ幼樹がオオバヤシャブシの近傍に生育していた。この偏った空間分布がランダム分布の結果生じたと考えることは難しい（第 3.9 図）。エニシダ区では、アカマツ—他樹種の最近接個体間距離の頻度の最大値は 40-50 cm クラスで見られたが、0-10 cm クラスでも比較的高い頻度を示した（第 3.9 図）。オオバヤシャブシ区やエニシダ区のアカマツ幼樹がこれらの共存樹種の近傍に集中していたのは、斜面上にアカマツが侵入し定着した過程を反映するものと考えられた。これらの 2 つの調査区は人為的に造成されたのり面上に位置する。オオバヤシャブシやエニシダは斜面の造成直後に天然に、あるいは人為的に散布され、アカマツはその後に自然に侵入してきたものと考えられる。のり面に飛来したアカマツ種子は斜面の傾斜のため雨水により流亡しやすく、すでに定着していた植物の近傍では定着が容易であったと推測される。その結果、これらの調査区ではアカマツとオオバヤシャブシまたはエニシダとの間の最近接距離の頻度分布は 0-40cm のクラスにピークをもつ形となったものと考えられる。このことは、オオバヤシャブシとエニシダがアカマツ種子の発芽や実生の定着を阻害しなかったことを意味する。斜面の傾斜はオオバヤシャブシ区の方がエニシダ区より急であった（第 3.1 表）。このことは、上記の偏った頻度分布のパターンがエニシダ区よりオオバヤシャブシ区で明確であったことの原因かもしれない。

アカマツ幼樹がオオバヤシャブシまたはエニシダと数年間共存した後にマツノザイセンチュウの接種を受けると、それらは高い頻度で発病した。さらに、その発病率はオオバヤシャブシやエニシダの近傍に生育していたアカマツ幼樹ほど高かった（第 3.4 表）。これらのことから、オオバヤシャブシとエニシダは、アカマツの発芽や定着を阻害しないが、材線虫病に対する感受性を高める効果をもつと推論することができる。ところで、エニシダ区では、アカマツ幼樹の密度が高い区域で発病率が高かった（第 3.6 図）。アカマツ単独優占区でも、マツノザイセンチュウの接種によって発病した幼樹の最近接個体間距離は、健全であった幼樹のそれより平均的に短かった（第 3.5 表）。これらのことは、密度が高い場合、アカマツは同種の他個体の材線虫病感受性を高めることを意味する。

アカマツ幼樹の材線虫病感受性を高めるストレスの原因として、アカマツ幼樹と他樹種との間での日光、養分あるいは水をめぐり競争が考えられる。次に、樹種間の化学物質を介した干渉、すなわち他感作用が考えられる。マツ類に対する共存樹種他感作用として、*P. banksiana* Lam. の発芽や *P. resinosa* Aid. 実生の生育が、それらの *Pinus* 属植物と共存する数種の植物の水抽出物によって抑制されるという報告がある (Brown 1967, Norby and Kozlowski 1980)。また、エニシダの水抽出物はアカマツ実生の生育と生残を阻害することが示されている (根本 私信)。

オオバヤシャブシ区とエニシダ区は斜面に位置していた。マツノザイセンチュウを接種されたアカマツ幼樹がオオバヤシャブシまたはエニシダの下方に位置していた場合とそうでなかった場合の間では、発病率に差は見いだされなかった。ただし、この結果は影響域が扇形であると仮定した場合のものにすぎない。たとえ、これらの樹種の影響が土壤中を移動する化学物質によってもたらされていたとしても、その土壤中での拡散が想定された四半円より広範囲に及んでいたなら、調査区のはほぼ全域が影響域に含まれることになり、今回の方法では差を検出できないであろう。したがって、ここでの解析の結果から、オオバヤシャブシやエニシダの影響が化学物質によるものである可能性を否定することはできない。

アカマツは通常外生菌根をもっている (小川 1980, 藤田 1989)。これらの外生菌根はマツ類の水分と養分の吸収を助けることが知られている (Duddridge *et al.* 1980, 福里 1989, Brundrett 1991, Ekblad *et al.* 1995)。さらに、菌根菌の接種によりアカマツ実生の材線虫病感受性は低下する傾向がある (菊池ら 1991)。他方、菌根菌の増殖や感染は、植物体からの分泌物あるいは植物体またはその遺体からの抽出物によって悪影響を受ける場合がある (Olsen *et al.* 1971, Theodrou and Bowen 1971, Robinson 1972)。したがって、マツ林における共存樹種は、それが放出する他感作用物質の菌根菌への影響を介して、共存するアカマツの材線虫病感受性に影響しているかもしれない。

本実験では、野外で自生していたアカマツ幼樹を材料として用いた。このため、4つの調査区の間で共存樹種以外にも多くの要因が異なっていた。例えば、

斜面の傾斜や方向などの地形的な要因が大きく異なっていた（第 3.1 表）。これらはアカマツ幼樹にとっての光や土壌の水分，養分条件などに強く関わっている。また，調査区間でのアカマツおよび共存樹種の樹齢，サイズ，密度の違いも結果に大きく影響する可能性があった。共存樹種がアカマツの材線虫病感受性に及ぼす影響をさらに明確に示し，その原因を明らかにするためには，多くの条件を制御した上でマツノザイセンチュウの接種実験を行う必要があると考えられた。

## 2 容器に植えられたクロマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の影響

アカマツ幼樹がオオバヤシャブシやエニシダと野外で共存する場合，その材線虫病感受性が増加していることを接種実験によって示した。しかし，その実験では土壌条件，地形，アカマツと共存樹種の齢，サイズ，密度などが調査区間で異なり，共存樹種の影響を明確にできなかった。ここでは，クロマツ幼樹と他樹種を同時にプランターに植栽し，その後マツノザイセンチュウを接種して，クロマツの材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の影響を調べた。また，アカマツ・クロマツは共存樹種との水をめぐり競争により水ストレスを起こしやすい状態にあり，その結果として材線虫病感受性を低下させているかもしれない。そこで，プランター内で他樹種と共存させられたクロマツの針葉の木部圧ポテンシャルを測定して，クロマツの水ストレスに及ぼす共存樹種の影響を調べた。

### (1) 材料と方法

#### 広島市における接種実験（1992 年）

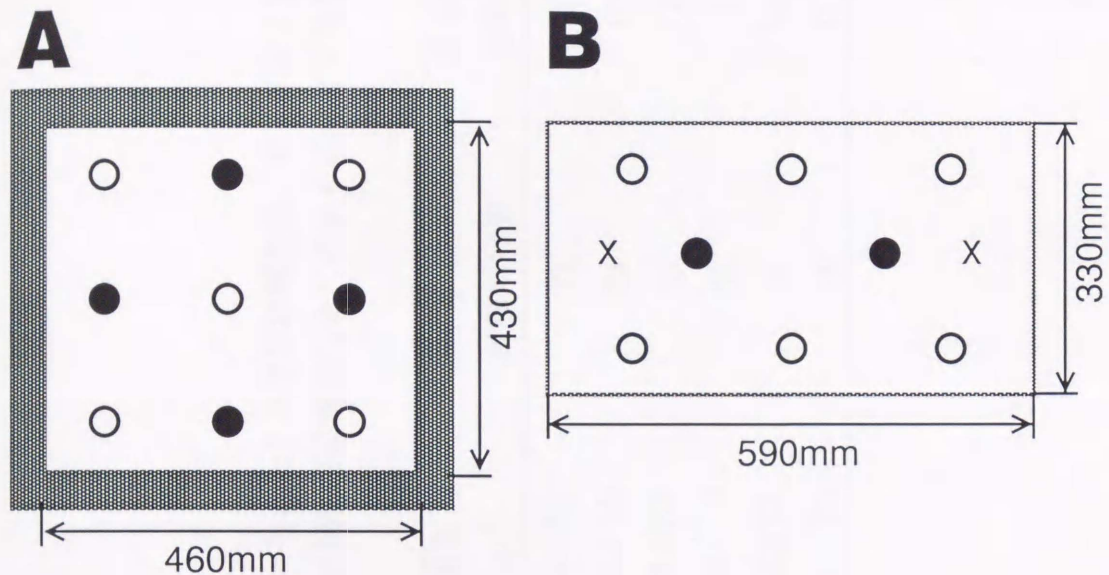
植物：クロマツは広島県竹原市の種苗業者から購入した。プランターに植え付けた時点でクロマツは 2 年生であった。オオバヤシャブシ，エニシダ，ニセアカシアは広島県世羅郡甲山町の種苗業者から購入した。ヒサカキとヤマハギは広島県東広島市の広島大学東広島キャンパス内のアカマツ林で採取した。

植栽と管理：プランターとして発泡スチロール製の容器（内側のサイズ 460×430 mm，深さ 240 mm）を用い，その底に直径 3.5 cm の排水孔を 5 つあけ，

各々の孔を 16 メッシュの金網で覆った。マサ土と広島大学東広島キャンパス内のアカマツ林で採取した F-H 層を体積比で 9:1 に混合した後、それをプランターに入れた。幼樹は 1991 年 9 月 3 日と 14 日にプランターに植え付けた。まず、各プランターにマツノザイセンチュウまたは水を接種するための 4 本のクロマツを植え、その間にオオバヤシャブシ、エニシダ、ニセアカシア、ヒサカキ、ヤマハギ、またはクロマツのいずれかを 5 本ずつ植えた（第 3.10 図 A）。以後、これらをオオバヤシャブシ区、エニシダ区、ニセアカシア区、ヒサカキ区、ヤマハギ区およびクロマツ区と呼ぶ。実験に使用したプランターの数はエニシダ区とヤマハギ区が 10 個、他は 11 個であった。植栽された各樹種の接種時までの生残率はクロマツが 99%、オオバヤシャブシが 95%、エニシダが 98%、ニセアカシアが 100%、ヒサカキが 95%、ヤマハギが 42% であった。

プランターは、広島県広島市の広島大学東千田キャンパス内の実験棟と渡り廊下に囲まれた中庭に置かれた。このため、プランターの置かれた位置によって光条件に違いが生じた。そこで、乱塊法に従って実験計画を立てた。つまり、プランターを置く場所を 11 のブロックに分け、ブロック内では光条件に違いがないようにした。各ブロックには 5 または 6 個のプランターを置いた。1 ブロックが 6 個のプランターから構成される場合は、各プランターに上記の 6 つの処理区を無作為に割り当てた。また、2 ブロックが 5 個のプランターから構成されたので、それらのブロックでは、各プランターをクロマツ区、オオバヤシャブシ区、ニセアカシア区、ヒサカキ区と、エニシダ区またはヤマハギ区に割り当てた。植栽した年の 11 月初旬までは 1 日に 2 回の灌水を行い、その後は行わなかった。接種用のクロマツ幼樹が被陰されないように、その他の植栽木の樹冠は頻繁に剪定された。また、プランター内の雑草やリターは取り除かれた。接種時点での各区における接種用クロマツ幼樹の大きさを第 3.7 表に示した。

接種：マツノザイセンチュウの強病原性アイソレート S-10 を灰色カビ病菌の菌叢上で培養して接種実験に用いた。線虫は接種 1 日前にベールマン法によって培地から水道水中へ分離された。この線虫懸濁液は密度を調整した後フタ付きのガラス瓶に分注され、接種直前まで 5°C で保存された。



第3.10図. マツノザイセンチュウ接種実験におけるプランター内のクロマツ幼樹 (●) と他樹種の幼樹 (○) の配置. 図は上面図であり, 円は幼樹の地際部の位置を示す. 1992年に広島市で行った接種実験では, 他樹種としてオオバヤシャブシ, エニシダ, ニセアカシア, ヒサカキ, ヤマハギを用い (A), 1994年に熊本市で行った接種実験では, オオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキを用いた (B). どちらの実験でも, 対照として他樹種の位置にクロマツを植える処理区を設けた. 熊本市の接種実験ではプランターの土壌を採取して (×) その特性を調査した. また, 1995年にはクロマツ幼樹 (Bの●) の針葉の木部圧ポテンシャルを測定した.

第 3.7 表. マツノザイセンチュウの接種実験に用いられたクロマツ幼樹の齢, サイズおよび数 (広島市, 1992年). 地際直径と樹高は接種日に測定した. それらの値は平均値±標準偏差によって示す.

処理区	齢 (年)	地際直径 (mm)	樹高 (cm)	マツノザイセンチュウ 接種幼樹数	水接種 幼樹数
オオバヤシャブシ区	4	7.5±0.9	47.2±6.3	32	11
エニシダ区	4	7.3±1.1	49.6±7.8	30	10
ニセアカシア区	4	7.3±1.1	45.1±7.3	32	11
ヒサカキ区	4	7.6±1.1	47.0±5.6	32	11
ヤマハギ区	4	8.0±1.2	49.3±7.5	30	10
クロマツ区	4	7.5±1.0	50.6±7.3	33	11

接種は樹木の植栽から約 10 カ月後の 1992 年 7 月 5 日に行われた。まず、クロマツ幼樹の地上約 5 cm の幹に三ツ目錐を用いて孔をあけた。この孔に脱脂綿を詰め、そこに  $2.0 \times 10^3$  頭のマツノザイセンチュウを含む  $45 \mu\text{l}$  の懸濁液、または同量の水道水をマイクロピペットを用いて滴下した。接種部の乾燥を防ぐため、接種直後に接種孔をビニールテープで覆った。接種の作業中に線虫懸濁液が温まって線虫が死亡するのを防ぐため、懸濁液を入れたガラス瓶はできる限り氷水中に置いた。接種終了後、懸濁液中のマツノザイセンチュウの死亡と活動性の低下が起こっていないことを顕微鏡下で確認した。

各プランターの接種用クロマツ幼樹 4 本のうち、3 本にはマツノザイセンチュウ懸濁液を、1 本には対照として水道水を接種した。ただし、オオバヤシャブシ区とヒサカキ区ではそれぞれ 1 本の接種用クロマツ幼樹が接種時点までに枯死した。またニセアカシア区では、幹が細かったために接種孔をあけた時に 1 本のクロマツ幼樹の幹が折れた。そこで、これらのプランターでは、残りの 3 本のクロマツ幼樹のうちの 2 本にマツノザイセンチュウを、1 本に水道水を接種した。各区におけるマツノザイセンチュウまたは水を接種されたクロマツ幼樹の数は第 3.7 表に示した。

クロマツ幼樹の発病過程：マツノザイセンチュウまたは水道水を接種してから 13 週後までは毎週、その後 17 週後までは 2 週間おきに幼樹を観察して、全葉群に占める変色葉の割合を記録した。樹脂滲出能の調査は、接種の 1 週後に始めた。針葉変色の調査後にクロマツ幼樹の 2~3 年生の幹または枝に画鋸を用いて小さな傷を作り、次の調査時に傷口から樹脂流出があったかどうかを調べた。この実験では、樹脂滲出能が失われ、すべての針葉が変色したクロマツ幼樹を枯死したとみなした。

マツノザイセンチュウの検出：枯死したクロマツ幼樹の幹を切り取って、その表面を水道水で洗った。その後、幹を剪定鋏で 2~3 mm の厚さに切って、ベールマン法によってマツノザイセンチュウの分離を行った。分離は  $25^\circ\text{C}$  で行い、その期間は 2~3 日であった。

熊本市における接種実験 (1994 年)

植物：熊本県熊本市の森林総合研究所九州支所の実験苗畑で育成されていたクロマツを実験に用いた。プランターに植え付けた時点でクロマツは3年生であった。オオバヤシャブシとエニシダは1年生のポット苗を熊本市の種苗業者から購入した。ヒサカキは熊本市の森林総合研究所九州支所の立田山実験林で採取された。

植栽と管理：実験は森林総合研究所九州支所の実験苗畑で行われた。まず、市販の硬質塩化ビニール製プランター（590×330 mm；深さ220 mm）にマサ土を入れ、マツノザイセンチュウまたは水を接種するための2本のクロマツを植え、その周りを囲むようにオオバヤシャブシ、エニシダ、ヒサカキ、またはクロマツのいずれかを6本植えた（第3.10図B）。以後、これらをオオバヤシャブシ区、エニシダ区、ヒサカキ区およびクロマツ区と呼ぶ。プランターは乱塊法に従って苗畑に配置した。すなわち、苗畑を東西に5つ、南北に6つに分けて合計30のブロックを作り、各ブロックに異なる処理の4つのプランターを無作為に置いた。植栽は1992年10月18日と19日に行った。

植栽した年の11月初旬まで、および翌年の7月から11月までの間は、スプリンクラーによる灌水を週3回行った。冬と春の間には原則として灌水を行わなかった。ただし、1994年の5月中旬以降は降水量が非常に少なく、プランターのオオバヤシャブシ幼樹が枯死し始めたため、週あたり2回の灌水を行い、7月以降は週3回の灌水を行った。灌水はマツノザイセンチュウや水の接種後も続けられた。接種用のクロマツ以外の幼樹の樹冠は頻繁に剪定され、またプランター内の雑草やリターは取り除かれた。接種時点までの生残率は、クロマツが100%、オオバヤシャブシが41%、エニシダが62%、ヒサカキが93%であった。

接種時において、接種用のクロマツ幼樹の大きさと生長量は処理間で差がなかった（第3.8表）。ここでは、前年の伸長生長量として主幹の前年生節間長を、当年のそれとして接種時点での主幹のシュート伸長量（芽を含む）を測定した。

接種：マツノザイセンチュウの強病原性アイソレート S-10 を灰色カビ病菌の菌叢上で培養し、接種の1日前にベールマン法によって培地から水道水中に分



第 3.8 表. マツノザイセンチュウの接種実験に用いられたクロマツ幼樹の齢, サイズ, 生長および数 (熊本市, 1994年). 地際直径, 樹高, 主幹の前年生節間長 (前年の伸長生長量), 主幹の当年生シュート長 (当年の伸長生長量) は1994年6月23日に測定した. それらの値は平均値±標準偏差によって示す.

処理区	齢 (年)	地際直径 <sup>a</sup> (mm)	樹高 <sup>a</sup> (cm)	前年の		当年の		マツノザイ センチュウ 接種幼樹数	水接種 幼樹数
				伸長生長量 <sup>a</sup> (cm)	伸長生長量 <sup>a</sup> (cm)	伸長生長量 <sup>a</sup> (cm)	伸長生長量 <sup>a</sup> (cm)		
オオバヤシヤブシ区	4	13.2±2.7	80.1±14.2	21.5±6.9	19.8±6.2	51	9		
エニシダ区	4	13.6±2.7	83.4±13.2	22.3±8.1	21.8±5.8	52	8		
ヒサカキ区	4	13.4±2.7	81.0±13.9	22.0±7.1	20.4±5.2	51	9		
クロマツ区	4	13.4±3.0	82.5±13.1	22.8±7.5	20.0±5.3	50	10		

<sup>a</sup> KRUSKAL-WALLIS の検定により4処理区間で有意差は検出されなかった ( $P>0.2$ ).

離した。マツノザイセンチュウの密度を調整した後、その懸濁液をフタ付きのガラス瓶に分注して、接種直前まで5℃で保存した。

接種は、幼樹を植栽してから約21カ月後の1994年7月11日に行った。各処理区の接種用クロマツ幼樹から無作為に選んだ9または10本の幼樹に水道水を、他のものにはマツノザイセンチュウ懸濁液を接種した(第3.8表)。接種用クロマツ幼樹の地上5~10cmの幹に三ツ目錐を用いて孔をあけ、広島市で行った実験と同じ方法で水道水またはマツノザイセンチュウ懸濁液を接種した。接種終了後、懸濁液中のマツノザイセンチュウの死亡と活動性の低下が起こっていないことを顕微鏡下で確認した。

クロマツ幼樹の発病過程：マツノザイセンチュウまたは水道水を接種してから9週間までは毎週、その後17週間までは2週間おきに幼樹を観察して、全葉群に占める変色葉の割合と樹脂滲出能を調査した。樹脂滲出能は、接種時または針葉変色の調査時に幼樹の2~3年生の幹または枝に画鋏を用いて小さな傷を作り、次の調査時に傷口からの樹脂流出の有無をみることにより調べた。樹脂滲出能が失われ、すべての針葉が変色した場合クロマツ幼樹を枯死したとみなした。枯死した幼樹の体内にマツノザイセンチュウが生息しているかどうかは、広島市での実験と同じ方法によって調べられた。

クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルの測定：樹脂滲出能、すなわち人為的に作られた傷口から樹脂が滲出する程度は、針葉樹の健全性やアカマツ・クロマツの材線虫病発病の指標として広く用いられている(Vité 1961, 小田 1967, Asai and Futai 1996)。しかし、本研究では、健全とみなされたアカマツやクロマツ幼樹においても、樹幹や枝に画鋏であけた孔から樹脂の流出が起こらない場合が多く、それを幼樹の生理状態の指標としては用いるには信頼性に欠けると考えられた。また、材線虫病の発病は宿主の水分生理と深く関係しているの(Suzuki and Kiyohara 1978, Ikeda and Suzaki 1984)、クロマツ幼樹の水ストレスの程度を測定することは、共存樹種がクロマツ幼樹の材線虫病感受性に及ぼす効果を考察するために必要であると考えられた。水ストレスは木部圧ポテンシャルの値によって評価できる。そこで、マツノザイセンチュウまたは水を接種されたクロマツ幼樹の針葉の木部圧ポテンシャルの時間的変化を調べた。

1994年の7月7日に、共存樹種も含めた8本の幼樹の生育状態が良好なプランターを各処理区から3個ずつ選び、それぞれのプランターの2本の接種用のクロマツ幼樹（水接種用とマツノザイセンチュウ接種用の幼樹各1個体）から、短枝に生えた2本の当年生針葉を採取し、直ちにそのうちの1本の針葉を用いて木部圧ポテンシャルを測定した。測定にはアメリカ PMS Instrument 社製のプレッシャーチャンバーを用いた。Ikeda and Ohtsu (1992) に従い、水ポテンシャルの測定は夜明け前（日出時刻に従って4~6時）と日中（12~14時）に行った。1日のうちで、植物の水ストレスは夜明け前に最も弱くなり、日中に最も強くなる（Kozlowski 1982）。測定は1994年7月7日から9月12日まで、原則として1週間に2回、月曜日と木曜日に行った。ただし、降雨時と降雨の直後には測定を行わなかった。なお、8月21日以降は日中の測定を行わなかった。

土壌環境の測定：マツノザイセンチュウの接種を行った日（1994年7月11日）に、各処理区から共存樹種も含めた8本の幼樹の生育状態が良好なプランター9~10個を選び、各プランターの2本の接種用クロマツ幼樹の根元から約5cm離れた地表（第3.10図B）に、内径29mm 深さ49mmのプラスチック円筒を押し当てて、約30gの土壌を採取した。各プランターの2個の土壌試料をよく混ぜ合わせ、2mmメッシュの篩によって礫を取り除いた。その後、生土の含水比  $[(\text{風乾土重量} - \text{絶乾土重量}) / \text{絶乾土重量}]$ 、生土および風乾土のpH、全炭素含量、全窒素含量を測定した。含水比は、土壌試料を約5gとり、正確な重量を測定した後に60℃で7日間乾燥させて絶乾重を求め、上記の式により算出した。生土と風乾土のpHはそれぞれの試料10gに25mlの純水を加えて30分間振盪し、1時間放置した後にpHメーター（堀場製 M-8型）を用いて測定した。炭素および窒素含量は、土壌試料を室温で十分に風乾させてから瑪瑙乳鉢で搗潰・攪拌し、CNコーダー（柳本製 M-600型）を用いて測定した。

#### クロマツ幼樹の水ストレスに及ぼす共存樹種の影響

植物および植栽と管理：実験に用いた植物と植栽方法、植栽日は熊本市における接種実験（1994年）と同じであり、ここでもオオバヤシャブシ区、エニシ

ダ区、ヒサカキ区およびクロマツ区と呼ぶことにする。プランターは乱塊法に従って苗畑に配置した。すなわち苗畑に5ブロックを作り、各ブロックに4処理区のプランターを1個ずつ無作為に配置した。5つのブロックは東西に1列に配置された。樹高約3mのモクレン *Magnolia liliflora* Desr. が最も東側に位置するブロックから約2m離れた所に、樹高約5mのモリシマアカシア *Acacia mearnsii* de Wild が最も西側に位置するブロックから約3m離れた所に生育していた。植栽された幼樹が枯死した場合には同じ樹種で同じサイズの幼樹を補植した。ただし、クロマツ幼樹の枯死は実験を始めるまでには発生しなかった。

灌水はスプリンクラーを用いて、植栽後1992年の11月初旬までの間と、1993年の7月から11月までの間、1994年の7月から11月までの間、1995年の5月から8月3日までの間は週3回、1994年の5月中旬から6月までの間は週2回の頻度で行った。冬と春の間には原則として灌水を行わなかった。水ストレスと木部圧ポテンシャルの関係を明らかにするために、1995年8月4日から4ブロックのプランターの幼樹には灌水を行わなかった。対照として、1ブロックのプランターの幼樹には、1995年8月7日以後毎日灌水した。

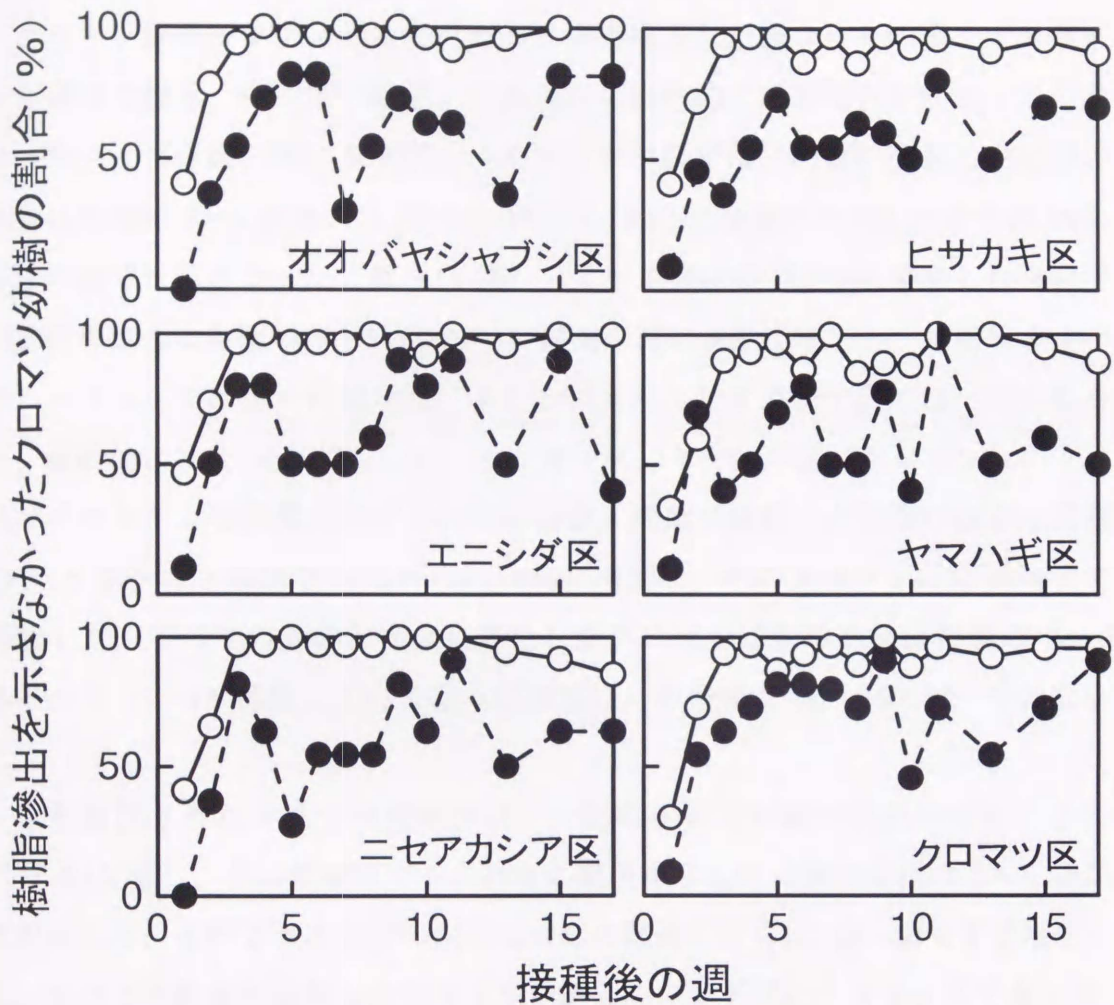
クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルの測定：各プランターの中央部の2本のクロマツ幼樹から1本を無作為に選び、短枝に生えた2本の当年生針葉を採取し、そのうちの1本の針葉を用いて木部圧ポテンシャルを測定した。測定にはアメリカ PMS Instrument 社製プレッシャーチャンバーを用いた。測定は1995年8月7日から9月21日までの間で、原則として月曜日と木曜日の夜明け前(4~6時)に行った。ただし、降雨時と降雨の直後には測定を行わなかった。

## (2) 結果

### 広島市における接種実験 (1992年)

マツノザイセンチュウを接種されたクロマツ幼樹の一部は、樹脂滲出を示さなかった。その割合は、すべての処理区で接種3週間までに急激に上昇して90%以上に達し、その後はほぼ安定した(第3.11図)。

水を接種された幼樹でも、実験期間中に樹脂滲出能が停止した場合があった。樹脂滲出を示さない幼樹の割合は、水を接種してから2~5週間まで増加し、



第3.11図. クロマツ幼樹の樹脂滲出能に及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響(広島市, 1992年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ニセアカシア, ヒサカキ, ヤマハギ, クロマツのいずれかと混植され, マツノザイセンチュウまたは水が接種された. 接種後, 樹脂滲出を停止したクロマツ幼樹の割合の時間的变化を示す. 1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウを接種した. ○および●はマツノザイセンチュウ接種幼樹と水接種幼樹をそれぞれ表す.

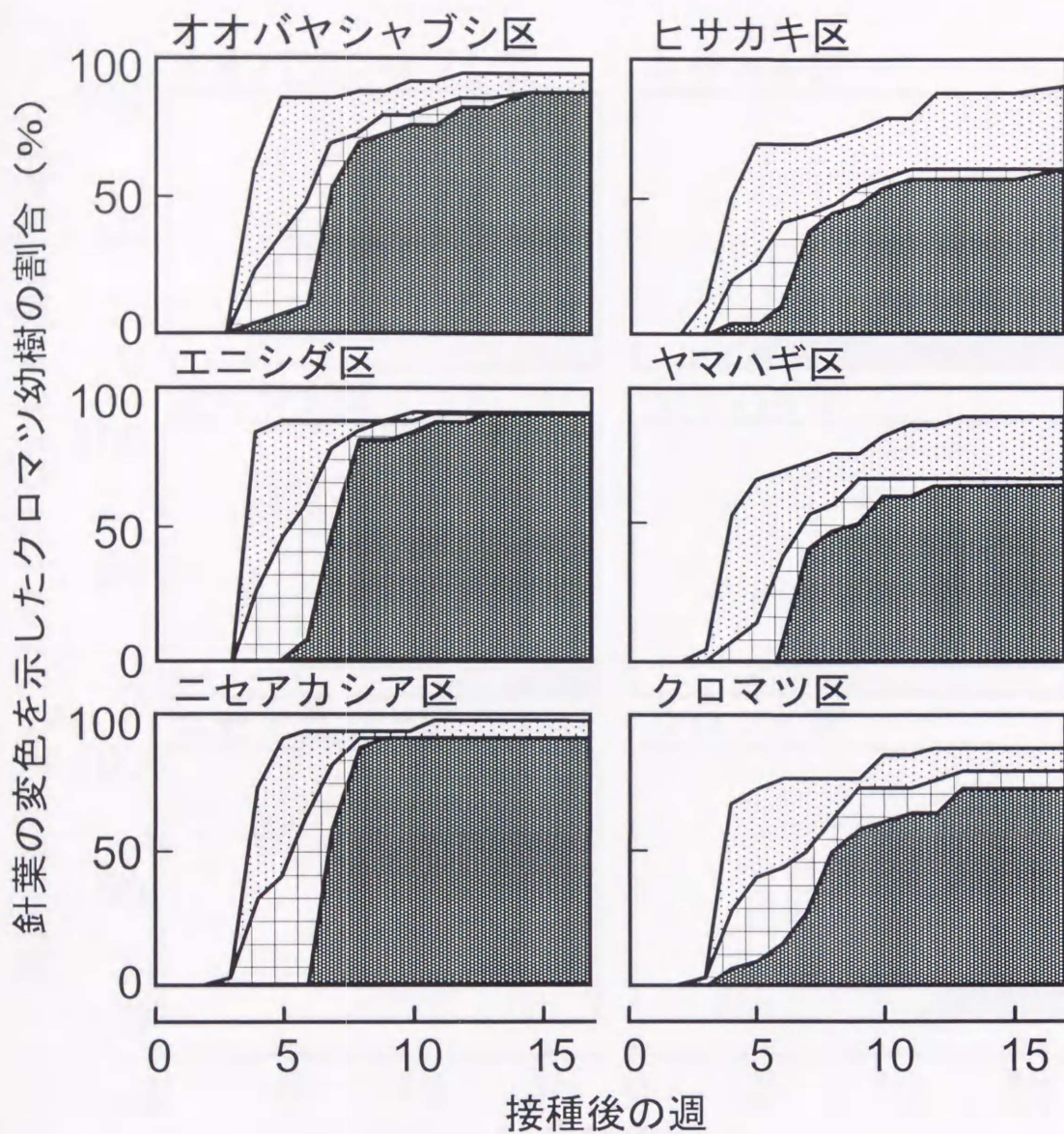
その後は変動した（第 3.11 図）。接種の 2 週後から 17 週後までの間では、樹脂滲出を示さない幼樹の割合は平均で 60~70%であった。

クロマツ幼樹がマツノザイセンチュウを接種された場合、その多くで針葉の色が褪せた緑色、白っぽい緑色、薄茶色から最終的には茶褐色に変わった。オオバヤシャブシ区、エニシダ区、ニセアカシア区では、針葉の変色した幼樹の割合は接種の 3~5 週後の 2 週間で 0%から 90%に急激に増加し、その後 90%以上の値で一定となった（第 3.12 図）。すべての針葉が完全に変色したクロマツ幼樹の割合は接種の 6~8 週後の 2 週間の間に急激に増加し、その後オオバヤシャブシ区では徐々に増加し、エニシダ区とニセアカシア区では一定となって、最終的には約 90%になった。ヒサカキ区、ヤマハギ区、クロマツ区のマツノザイセンチュウ接種クロマツ幼樹の場合、針葉が変色した幼樹の割合は接種の 3~5 週後の 2 週間で 10%から約 70%に増加し、その後緩やかに約 90%まで増加した。すべての針葉が完全に変色したクロマツ幼樹の割合は接種の 3~6 週後から 11~13 週後にかけて徐々に増加し、その後は 60~75%で一定になった。

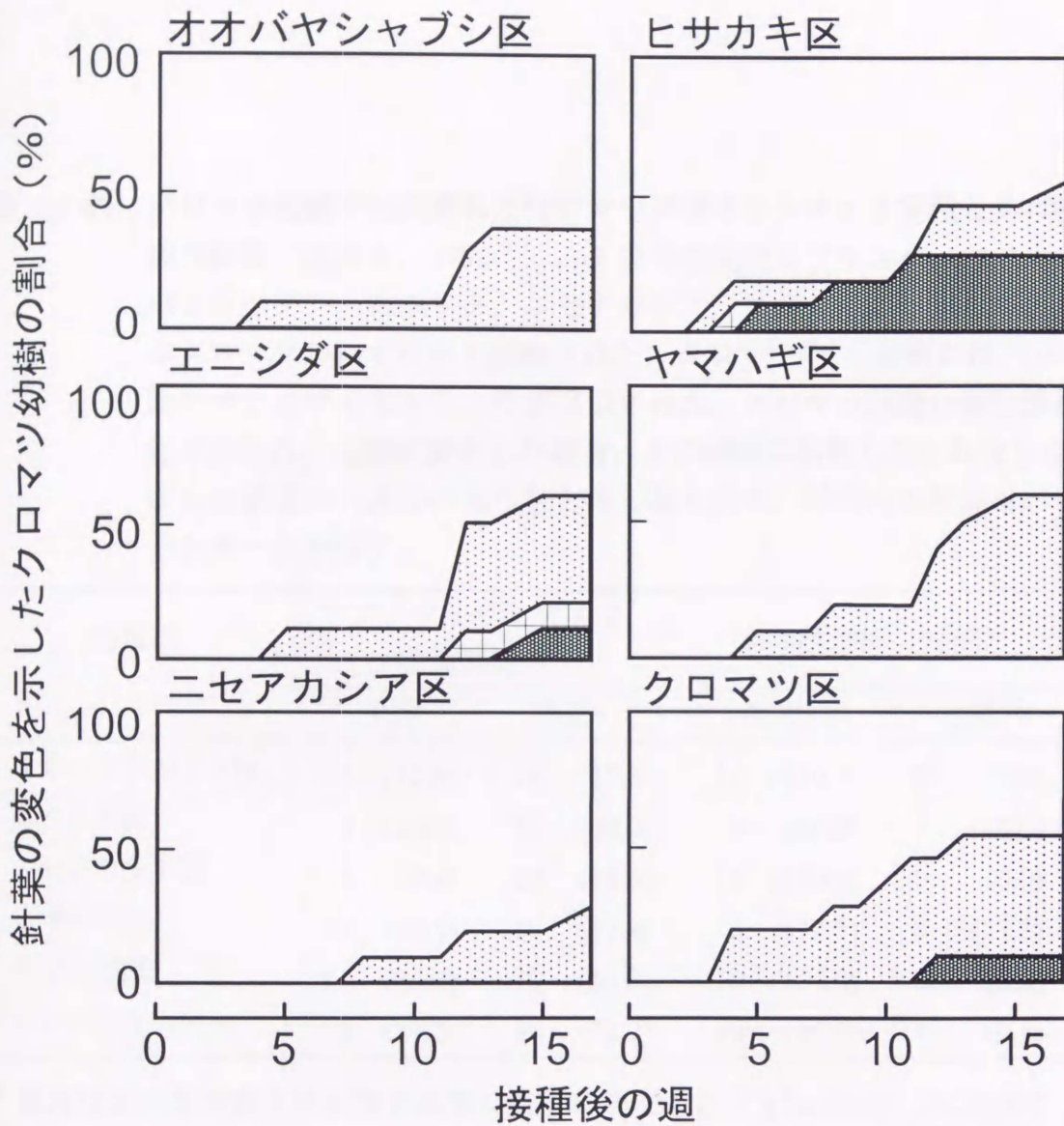
水を接種されたクロマツ幼樹では、一部の個体で針葉の変色が認められた（第 3.13 図）。どの処理区でも、針葉の変色を示した幼樹は接種の 3~8 週後に出現した。そのような幼樹の割合は時間の経過とともに 20~60%まで増加した。すべての針葉が変色したクロマツ幼樹はエニシダ区とクロマツ区で各 1 本、ヒサカキ区で 3 本発生した（第 3.9 表）。

クロマツ幼樹がマツノザイセンチュウを接種されて、実験期間中にすべての針葉が変色した場合、その針葉の変色はマツノザイセンチュウ接種の 3~11 週後に始まった（第 3.12 図）。そして、それらの 60%以上の幼樹では針葉の変色が接種の 4 週後に始まった。針葉変色の開始時期に関して、6 つの処理区間で有意な差はなかった（Kruskal-Wallis の検定、 $H=7.52$ 、 $P=0.185$ ）。

針葉の変色が始まってからすべての針葉が変色するまでに要した時間は、オオバヤシャブシ区で 0~11 週間、エニシダ区で 2~7 週間、ニセアカシア区で 2~4 週間、ヒサカキ区で 1~12 週間、ヤマハギ区で 2~8 週間、クロマツ区では 0~9 週間であった（第 3.14 図）。しかしながら、針葉の変色開始から完全に



第3.12図. クロマツ幼樹の針葉変色に及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響 (広島市, 1992年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ニセアカシア, ヒサカキ, ヤマハギまたはクロマツのいずれかと混植され, マツノザイセンチュウが接種された. クロマツの1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウが接種された. 針葉の変色程度は以下の4階級に分類された: 変色なし (□); 針葉の50%未満が変色 (●); 50%以上100%未満が変色 (■); 100%変色 (■).



第3.13図. クロマツ幼樹の針葉変色に及ぼす水接種と共存樹種の影響 (広島市, 1992年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ニセアカシア, ヒサカキ, ヤマハギまたはクロマツのいずれかと混植され, 水道水が接種された. 針葉の変色程度は以下の4階級に分類された: 変色なし (□); 針葉の50%未満が変色 (●); 50%以上100%未満が変色 (田); 100%変色 (■).

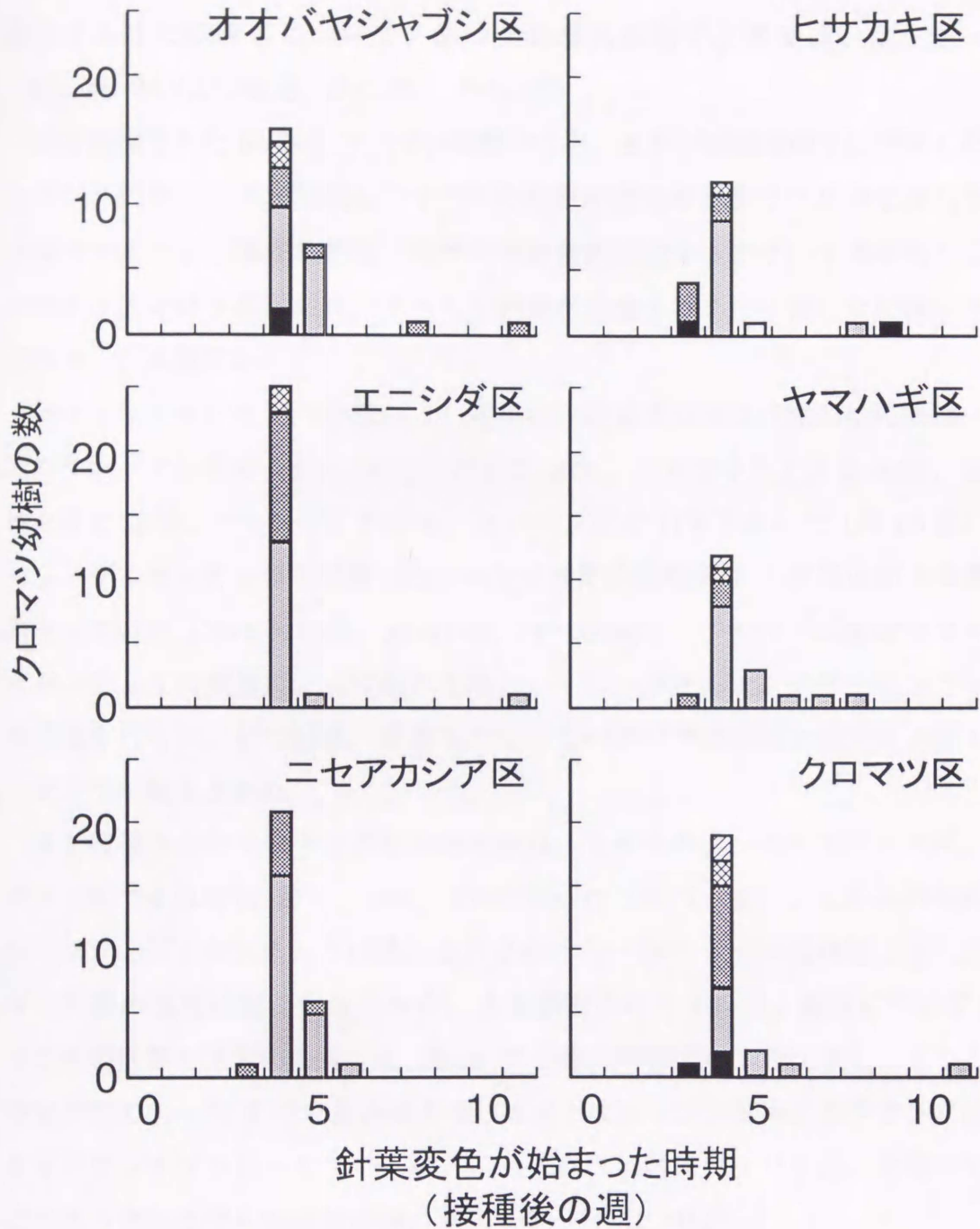


第 3.9 表. クロマツ幼樹の生残率に及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響 (広島市, 1992年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ニセアカシア, ヒサカキ, ヤマハギまたはクロマツのいずれかと混植された. クロマツの 1 幼樹には 2,000 頭のマツノザイセンチュウが接種された. クロマツ幼樹の樹脂滲出能が失われ, 全葉が変色した場合, その幼樹は枯死したとみなした. 表には接種の17週後の生残数と枯死数を示す. 括弧内の数値はパーセンテージを示す.

処理区	マツノザイセンチュウ 接種幼樹 a				水接種幼樹 (対照)			
	生残		枯死		生残		枯死 b	
オオバヤシャブシ区	4	(12.5)	28	(87.5)	11	(100.0)	0	(0.0)
エニシダ区	3	(10.0)	27	(90.0)	9	(90.0)	1	(10.0)
ニセアカシア区	3	(9.4)	29	(90.6)	11	(100.0)	0	(0.0)
ヒサカキ区	13	(40.6)	19	(59.4)	8	(72.7)	3	(27.3)
ヤマハギ区	11	(36.7)	19	(63.3)	10	(100.0)	0	(0.0)
クロマツ区	9	(27.3)	24	(72.7)	10	(90.9)	1	(9.1)

a 処理区間の生残数と枯死数の比率は有意に異なった ( $\chi^2_5 = 17.45, P < 0.005$ ).

b マツノザイセンチュウは枯れた 5 本の幼樹から検出されなかった.



第3.14図. 材線虫病の病徴進展に及ぼすクロマツ幼樹の共存樹種の影響 (広島市, 1992年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ニセアカシア, ヒサカキ, ヤマハギ, クロマツのいずれかと混植され, 1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウが接種された. クロマツ幼樹の針葉の変色が観察されてから, 全葉が変色するまでに要した時間は6階級に分けられた. ■ : 2週未満, □ : 2~3週, ▨ : 4~5週, ▩ : 6~7週, ▪ : 8~9週, □ : 10週以上.

変色するまでの時間について、6つの処理区の間で有意な違いはなかった (Kruskal-Wallis の検定,  $H=3.30$ ,  $P=0.653$ ) .

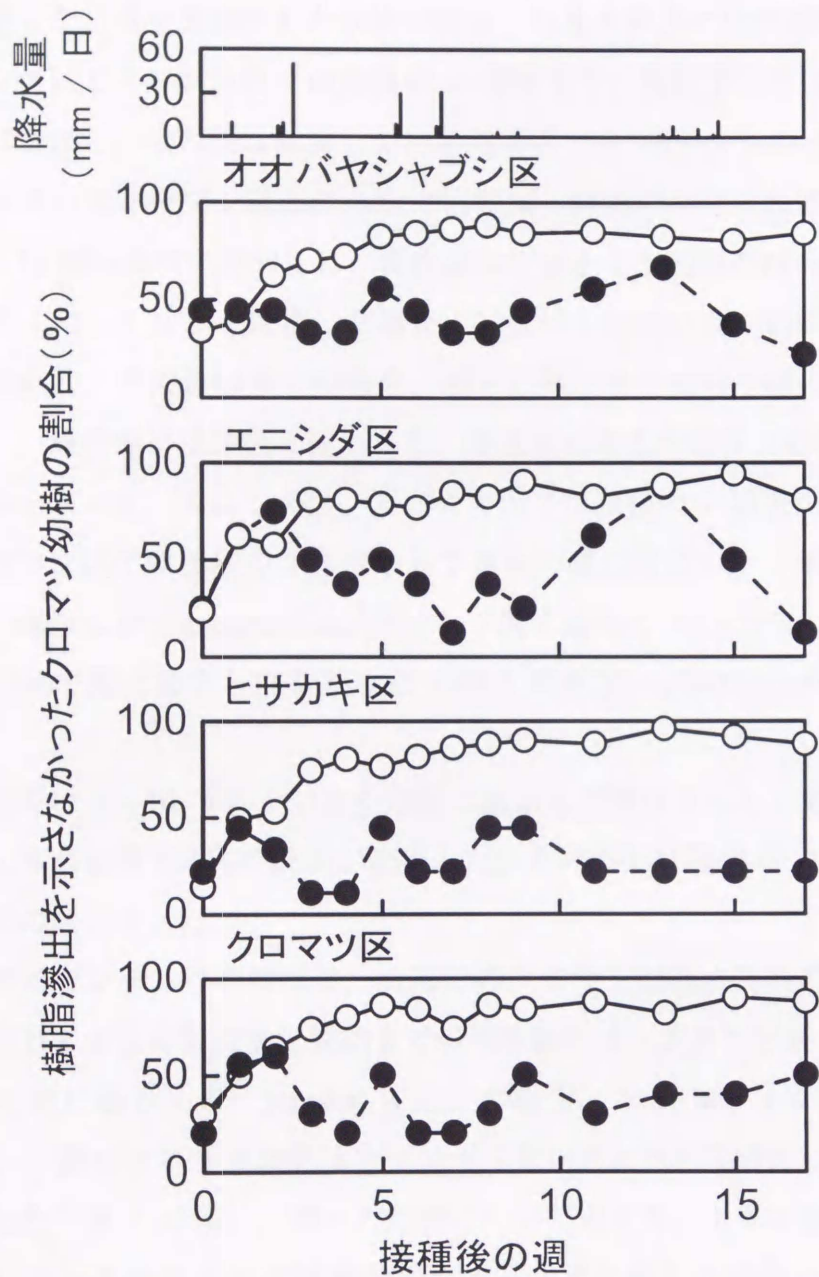
水を接種された64本のクロマツ幼樹のうち、5本が実験期間中に枯死した。エニシダ区では1本が枯死し、すべての針葉が変色するまでに3週を要した。クロマツ区でも1本が枯死し、すべての針葉が変色するまでに4週を要した。ヒサカキ区では3本が枯れ、すべての針葉が変色するまでに要した期間はそれぞれ0, 1, 4週であった。

マツノザイセンチュウ接種の17週間におけるクロマツ幼樹の枯死率は、オオバヤシャブシ区で88%、エニシダ区で90%、ニセアカシア区で91%、ヒサカキ区で59%、ヤマハギ区で63%、クロマツ区で73%であった(第3.9表)。マツノザイセンチュウを接種したクロマツ幼樹の枯死率は6処理区間で有意に異なっていた(2×6分割表,  $\chi^2=17.45$ ,  $P<0.005$ )。クロマツ幼樹がマツノザイセンチュウの接種によって枯れた場合、その一部からマツノザイセンチュウの分離を行った。その結果、調査したすべてのクロマツ幼樹からマツノザイセンチュウが検出された。

水を接種されたクロマツ幼樹の枯死率は、ヒサカキ区、ニセアカシア区、クロマツ区でそれぞれ27%、10%、9%であった(第3.9表)。これらの枯死木からマツノザイセンチュウは検出されなかった。他の3つの処理区では、クロマツ幼樹の枯死は起こらなかった。水を接種されたクロマツ幼樹について、2つの処理区間の枯死率の違いをFisherの正確確率検定により比較したところ、検定不能であった3つの組み合わせ(オオバヤシャブシ区-ニセアカシア区、オオバヤシャブシ区-ヤマハギ区、ニセアカシア区-ヤマハギ区)を除いて、どの組み合わせでも有意差は検出されなかった( $P>0.2$ )。

#### 熊本市における接種実験(1994年)

マツノザイセンチュウまたは水を接種する直前の調査でも、一部のクロマツ幼樹は樹脂滲出能を失っていた。その割合はオオバヤシャブシ区で最も多かったが、4処理区間での差は有意ではなかった(2×6分割表,  $\chi^2=1.7169$ ,  $P=0.6332$ ) (第3.15図)。クロマツ幼樹がマツノザイセンチュウを接種された



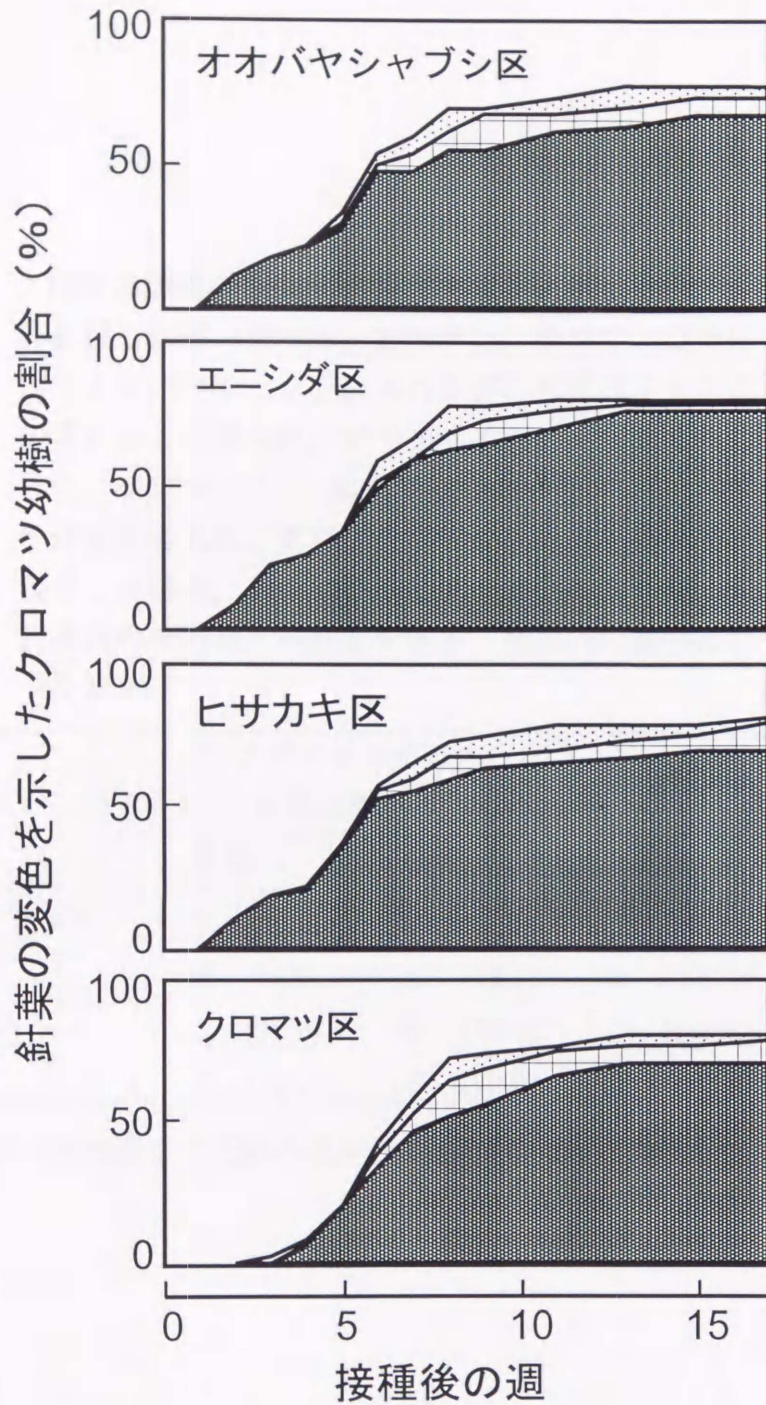
第3.15図. クロマツ幼樹の樹脂滲出能に及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響(熊本市, 1994年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, マツノザイセンチュウまたは水が接種された. 接種後, 樹脂滲出の停止した幼樹の時間的变化を示す. 1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウを接種した. ○および●はマツノザイセンチュウ接種幼樹と水接種幼樹をそれぞれ表す. 降水量のデータは熊本地方気象台(1994)による.

場合、樹脂滲出の停止した幼樹の割合は 4 処理区とも接種後徐々に増えて、70~95%に達した。水を接種された幼樹の場合、ヒサカキ区では接種の 1 週間まで、エニシダ区とクロマツ区では接種の 2 週間まで、樹脂滲出停止個体の割合は時間的に増加し、その後は減少して、各処理区とも 20~60%の値を示した。ただし、オオバヤシャブシ区とエニシダ区では、降雨のなかった期間（接種の 9 週間から 13 週間までの期間）に、樹脂滲出を停止した幼樹の割合が増加した。

マツノザイセンチュウを接種した場合、75%以上のクロマツ幼樹で針葉の変色が観察された。その色は多くの場合、褪せた緑色または白っぽい緑色から緑褐色を経て、最終的には茶色に変わった。変色葉のあるクロマツ幼樹の割合は、オオバヤシャブシ区、エニシダ区、ヒサカキ区では接種の 1 週間から 8 週間の間に、クロマツ区では接種の 2 週間から 7 週間の間に増加した（第 3.16 図）。接種の 17 週間における枯死率は、クロマツ区を含めて 67~73%であり、4 つの処理区の間で差は認められなかった（4×2 分割表、 $\chi^2=0.50$ ,  $P>0.9$ ）（第 3.10 表）。

各処理区では 8~10 本のクロマツ幼樹に水道水が接種された。そのうちエニシダ区の 1 本の幼樹で 5%の針葉が変色した。その時期は接種の 15 週間から実験終了までの間であった。

マツノザイセンチュウの接種後、大部分のクロマツ幼樹で針葉の変色がみられた。接種してから針葉の変色開始までの平均期間は、クロマツ区で他の 3 処理区より有意に長かった（Kruskal-Wallis の検定、 $H=13.08$ ,  $P<0.005$ ）（第 3.11 表）。一部のクロマツ幼樹はマツノザイセンチュウの接種後にすべての針葉が変色した（第 3.16 図）。個々の幼樹についてみると、針葉の変色が認められるようになってからすべて針葉が変色するまでに要した時間は短かった（第 3.17 図）。これらの幼樹のうち、クロマツ区で 54%、オオバヤシャブシ区で 64%、エニシダ区とヒサカキ区で 74%の幼樹は、針葉の変色が初めて確認された時点ですべての針葉が変色したと判定された。それらの幼樹では、全身の針葉が一斉に変色していた。針葉の変色開始から全針葉が変色するまでに要した平均時間はクロマツ区で最も長かったが、4 処理区の間には有意な差はなかった（Kruskal-Wallis の検定、 $H=4.61$ ,  $P>0.2$ ）（第 3.11 表）。

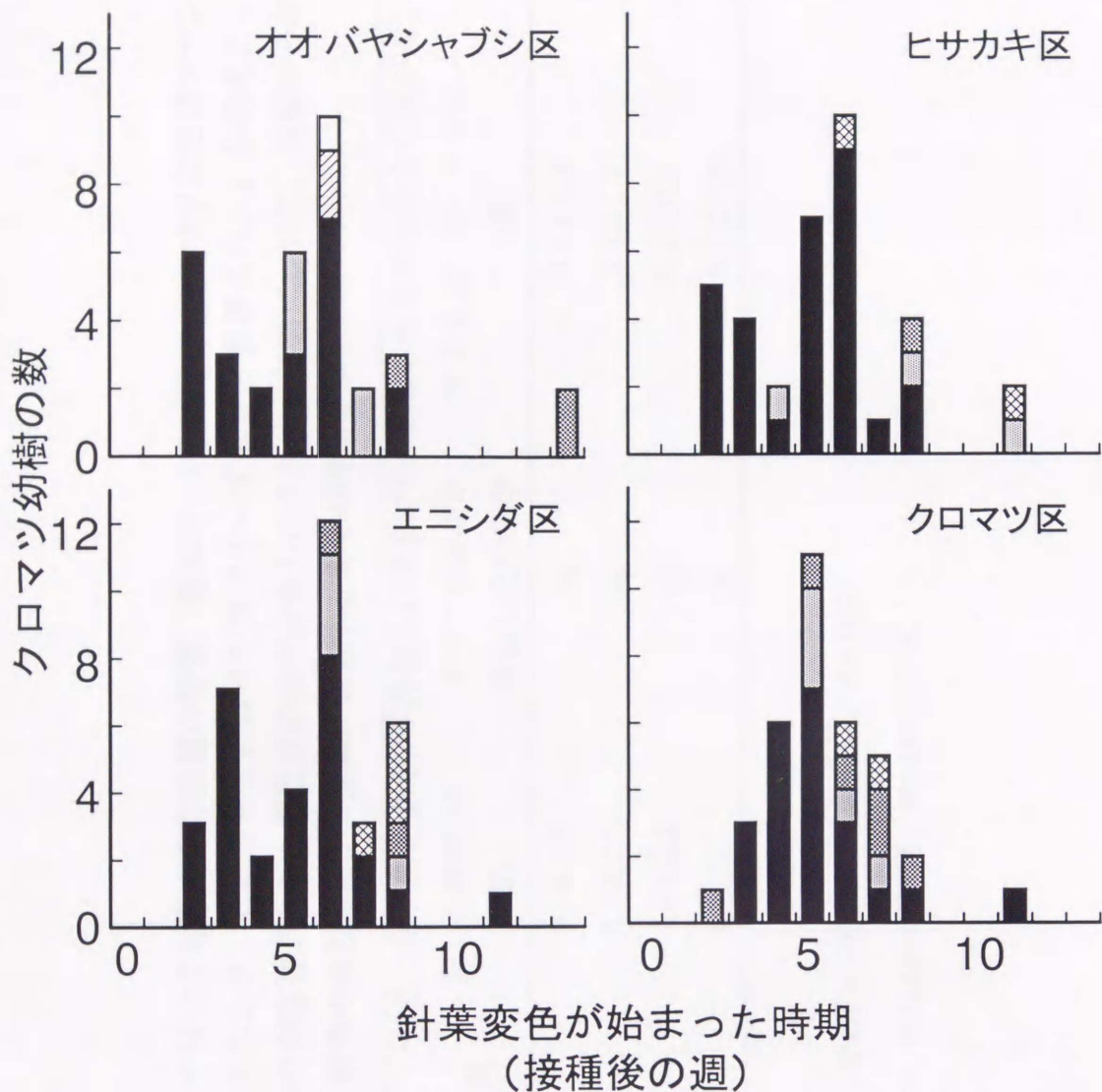


第3.16図. クロマツ幼樹の針葉変色に及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響（熊本市，1994年）. クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ，エニシダ，ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され，クロマツの1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウが接種された. 図中の数値は各処理区におけるマツノザイセンチュウ接種クロマツ幼樹数を示す. 針葉の変色程度は4階級に分類された：変色なし（□）；針葉の50%未満が変色（□）；50%以上100%未満が変色（□）；100%変色（■）.

第 3.10 表. クロマツ幼樹の生残率に及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響（熊本市，1994年）. クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ，エニシダ，ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され，マツノザイセンチュウまたは水が接種された。クロマツの 1 幼樹には 2,000 頭のマツノザイセンチュウが接種された。クロマツ幼樹の樹脂滲出能が失われ，全葉が変色した場合，その幼樹は枯死したとみなした。表には接種の 17 週後の生残数と枯死数を示す。括弧内の数値はパーセンテージを示す。

処理区	マツノザイセンチュウ 接種幼樹 <sup>a</sup>		水接種幼樹（対照）	
	生残	枯死	生残	枯死
オオバヤシャブシ区	17 (33.3)	34 (66.7)	9 (100.0)	0 (0.0)
エニシダ区	14 (26.9)	38 (73.1)	8 (100.0)	0 (0.0)
ヒサカキ区	15 (30.0)	35 (70.0)	9 (100.0)	0 (0.0)
クロマツ区	15 (30.0)	35 (70.0)	10 (100.0)	0 (0.0)

<sup>a</sup> 調査区間での生残数と枯死数の比率は有意に異ならなかった ( $\chi^2 = 0.50$ ,  $P > 0.9$ ) .



第3. 17図. 材線虫病の病徴進展に及ぼすクロマツ幼樹の共存樹種の影響 (熊本市, 1994年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, 1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウが接種された. クロマツ幼樹の針葉の変色が観察されてから, 全葉が変色するまでに要した時間は6階級に分けられた. ■ : 2週未満, ▨ : 2~3週, ▩ : 4~5週, ▤ : 6~7週, ▧ : 8~9週, □ : 10週以上.



第 3.11 表. 材線虫病の病徴進展に及ぼすクロマツ幼樹の共存樹種の影響 (熊本市, 1994年). クロマツ幼樹はプラントー内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, 1 幼樹あたり 2,000 頭のマツノザイセンチュウが接種された. 接種後針葉が変色したクロマツ幼樹について, 接種から針葉変色が始まるまでの時間と, 針葉の変色開始から全葉が変色するまでの時間を示す.

処理区	針葉の変色開始までに		針葉の変色開始から全葉が変色	
	接種後17週までに 針葉が変色した幼樹数	要した時間 <sup>a,b</sup> (週)	すべての針葉が 変色した幼樹数	するまでに要した時間 <sup>a,c</sup> (週)
オオバヤシャブシ区	36	5.5±2.6	34	0.7±1.3
エニシダ区	38	5.4±2.1	38	0.5±1.0
ヒサカキ区	39	5.4±2.2	35	0.3±0.8
クロマツ区	39	6.7±2.1	35	0.7±1.0

<sup>a</sup> 平均値±標準偏差で示した.

<sup>b</sup> 4処理区間に有意な差があった (KRUSKAL-WALLIS の検定,  $H=13.08, P<0.005$ ).

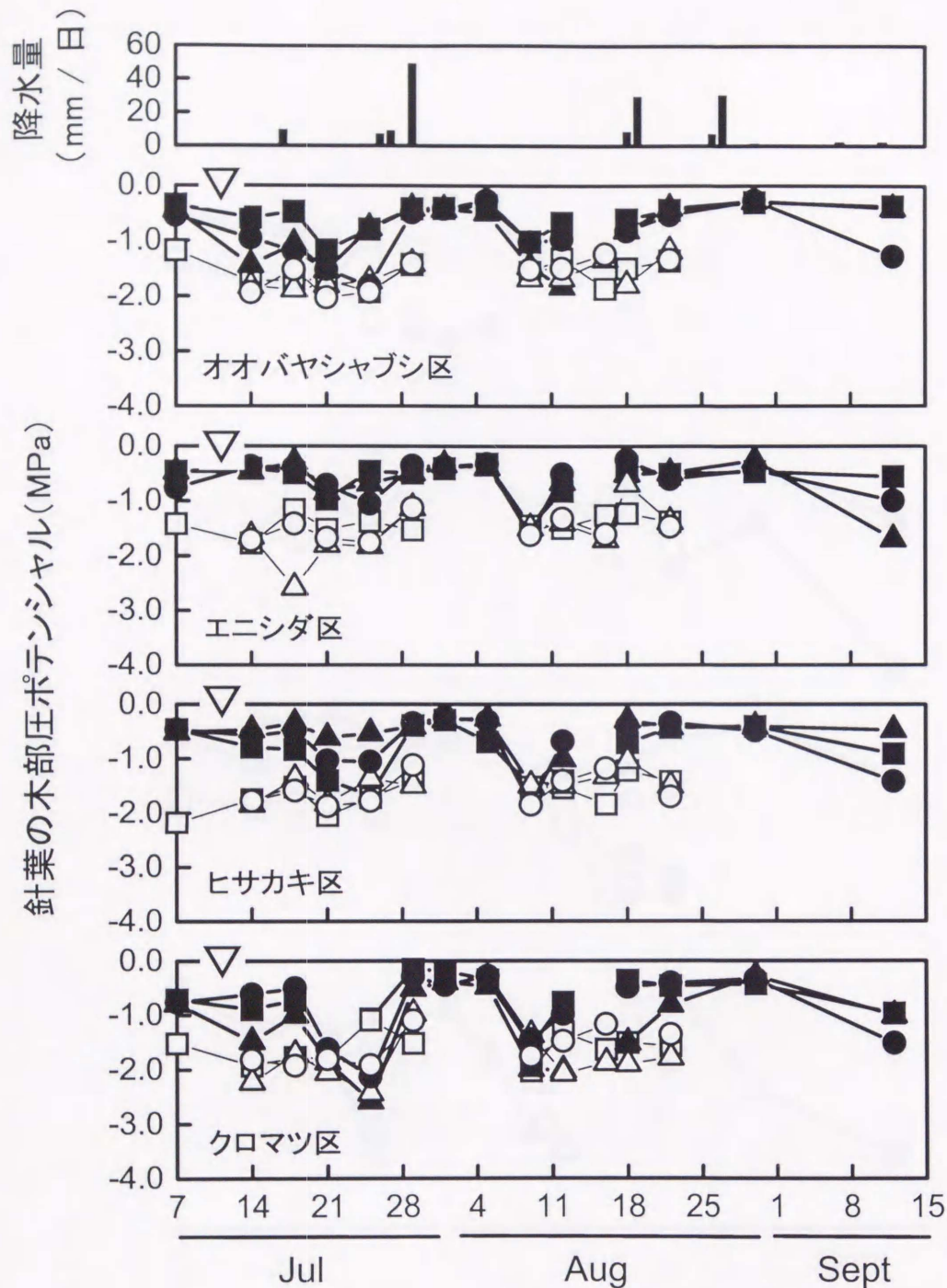
<sup>c</sup> 4処理区間に有意な差はなかった (KRUSKAL-WALLIS の検定,  $H=4.61, P>0.2$ ).

水を接種したクロマツ幼樹の場合、接種前の夜明け前の木部圧ポテンシャルはオオバヤシャブシ区で  $-0.4 \sim -0.5$  MPa, エニシダ区で  $-0.5 \sim -0.8$  MPa, ヒサカキ区で  $-0.5$  MPa であったが、クロマツ区では  $-0.7 \sim -0.8$  MPa とやや低い値を示した（第 3.18 図）。接種後は、エニシダ区を除いて木部圧ポテンシャルの値が幼樹間で大きくばらついた。測定値は季節的に変動したが、その変動は降水量と関係しており、降雨のあるたびにほとんどの個体で  $-0.5$  MPa 以上にまで回復した。日中の針葉の木部圧ポテンシャルはヒサカキ区を除いて接種後にやや低下し、その後は各処理区とも  $-1.0 \sim -2.0$  MPa の値を示した。

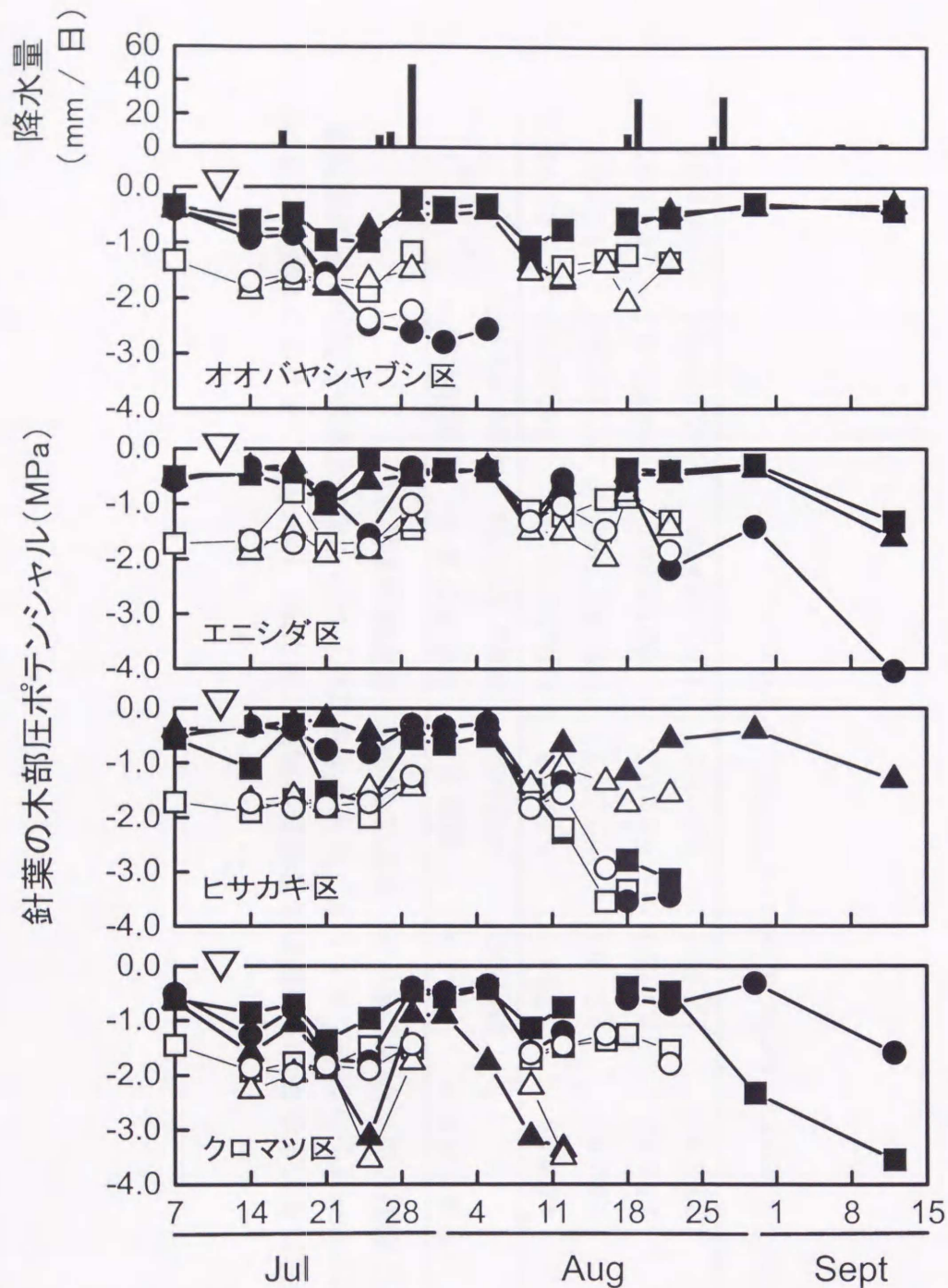
マツノザイセンチュウを接種し、針葉の木部圧ポテンシャルを測定した各処理区 3 本のクロマツ幼樹のうち、オオバヤシャブシ区とエニシダ区では 1 幼樹が、ヒサカキ区とクロマツ区では 2 幼樹が実験期間中に枯死した。クロマツ幼樹が枯死しなかった場合、針葉の木部圧ポテンシャルの季節的変動パターンは、水を接種された幼樹のそれと同様であった（第 3.19 図）。枯死したクロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルは、枯死に至る途中で大きく低下した。針葉の木部圧ポテンシャルの低下は、各処理区ともマツノザイセンチュウ接種の 1~2 週後に初めて現れた。木部圧ポテンシャルの低下を示したクロマツ幼樹のうち、オオバヤシャブシ区の 1 幼樹以外では接種の 2~3 週後の降雨により木部圧ポテンシャルが一旦回復し、その後再度低下して最終的には枯死した。幼樹が枯死した場合でも、針葉の木部圧ポテンシャルの低下が見られるまでは、その季節的変動パターンは枯死しなかった幼樹や水を接種された幼樹のそれと同様であった（第 3.18, 3.19 図）。

マツノザイセンチュウと水道水をクロマツ幼樹に接種した日に、土壌試料をプランターから採取した。土壌の含水比はヤシャブシ区が他の 3 区より大きかったが、その差は有意ではなかった（Kruskal-Wallis の検定,  $H=2.375$ ,  $P>0.4$ ）（第 3.12 表）。全炭素含量と全窒素含量はオオバヤシャブシ区とエニシダ区が高く、クロマツ区がそれに次ぎ、ヒサカキ区が低い傾向にあった。しかしながら、その差は有意ではなかった（Kruskal-Wallis の検定,  $P>0.15$ ）。

#### クロマツ幼樹の水ストレスに及ぼす共存樹種の影響



第3.18図. クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルに及ぼす水接種と共存樹種の影響 (熊本市, 1994年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, 水が接種された. 上図は実験期間中の降水量 (熊本地方気象台, 1994) を示し, その下の4図ではクロマツ幼樹別に針葉の木部圧ポテンシャルを丸, 三角, 四角の記号でそれぞれ示す. 黒は夜明け前の, 白は日中の木部圧ポテンシャルである. 軸上の▽は接種日 (7/11) を表す.



第3.19図. クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルに及ぼすマツノザイセンチュウ接種と共存樹種の影響(熊本市, 1994年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, マツノザイセンチュウが接種された. クロマツの1幼樹あたり2,000頭のマツノザイセンチュウが接種された. 上図は実験期間中の降水量(熊本地方気象台, 1994)を示し, その下の4図ではクロマツ幼樹別に針葉の木部圧ポテンシャルを丸, 三角, 四角の記号でそれぞれ示す. 黒は夜明け前の, 白は日中の木部圧ポテンシャルである. 軸上の▽は接種日(7/11)を表す.

第 3.12 表. 土壌の特性に及ぼすクロマツ幼樹の共存樹種の影響 (熊本市, 1994年). クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと約20ヶ月間混植されていた. 植栽にはマサ土を用いた. 数値は平均値±標準誤差を表す.

処理区	土壌含水比 <sup>a</sup> (%)	生土 <sup>a</sup> pH(H <sub>2</sub> O)	風乾土 <sup>a</sup> pH(H <sub>2</sub> O)	全炭素含量 <sup>a</sup> (mg/g·dry soil)	全窒素含量 <sup>a</sup> (mg/g·dry soil)	C/N比 <sup>a</sup>
オオバヤシャブシ区	4.1±0.9	5.2±0.1	6.1±0.3	1258.5±112.9	250.0±32.5	5.6±0.6
エニシダ区	3.5±0.6	5.5±0.1	6.3±0.2	1456.9±178.9	255.2±26.5	5.9±0.7
ヒサカキ区	2.8±0.5	5.5±0.1	6.2±0.3	860.6±74.7	194.8±18.3	4.8±0.5
クロマツ区	2.8±0.7	5.4±0.1	6.3±0.2	1015.0±67.3	245.4±23.6	4.6±0.6

<sup>a</sup> 4処理区間に有意な差はなかった (KRUSKAL-WALLIS の検定,  $P > 0.15$ ).

1995年8月4日以降に灌水を停止したところ、オオバヤシャブシとエニシダは急激に萎凋してすべての葉が枯れた。そのような個体の割合は灌水停止の18日後に50%以上になり、27日後には90%以上になった(第3.20図)。ヒサカキでは灌水停止の18日後に30%の個体しか萎凋を示さなかったが、32日後にはほとんどの個体が枯死した。対照的に、クロマツ幼樹は灌水の停止によって針葉が変色することはなかった。灌水が毎日継続された場合でも、50%のエニシダが枯死した。

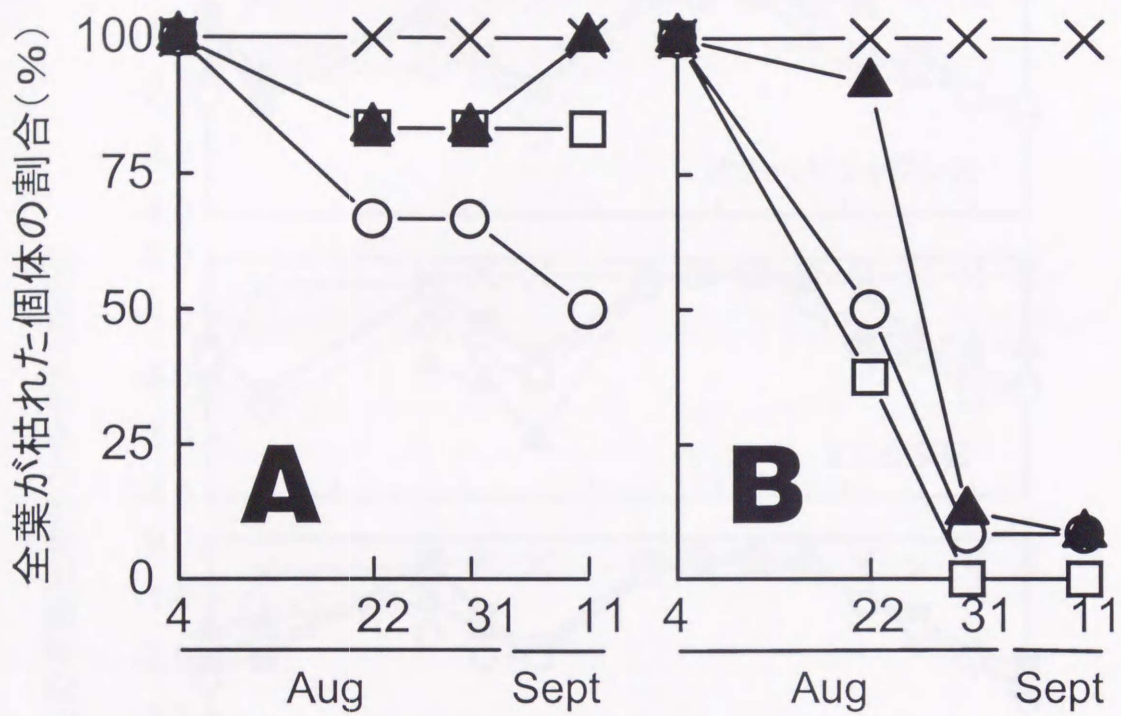
灌水を停止すると、クロマツ幼樹の針葉の木部圧ポテンシャルは時間的に変動を示した。そのパターンは処理区の間で違いがみられなかった。すなわち、灌水が停止された場合、木部圧ポテンシャルは急速に低下するか、または $-1.5$  MPa以下の値を維持し、降雨の後には上昇と低下がみられた(第3.21図)。灌水が継続された場合、針葉の木部圧ポテンシャルは高く安定し、8月19日以後は $-0.5$  MPa以上の値が維持された。クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルの時間的変動パターンは、同じ処理区の間より、ブロック内で同調していた(第3.22図)。

### (3) 考察

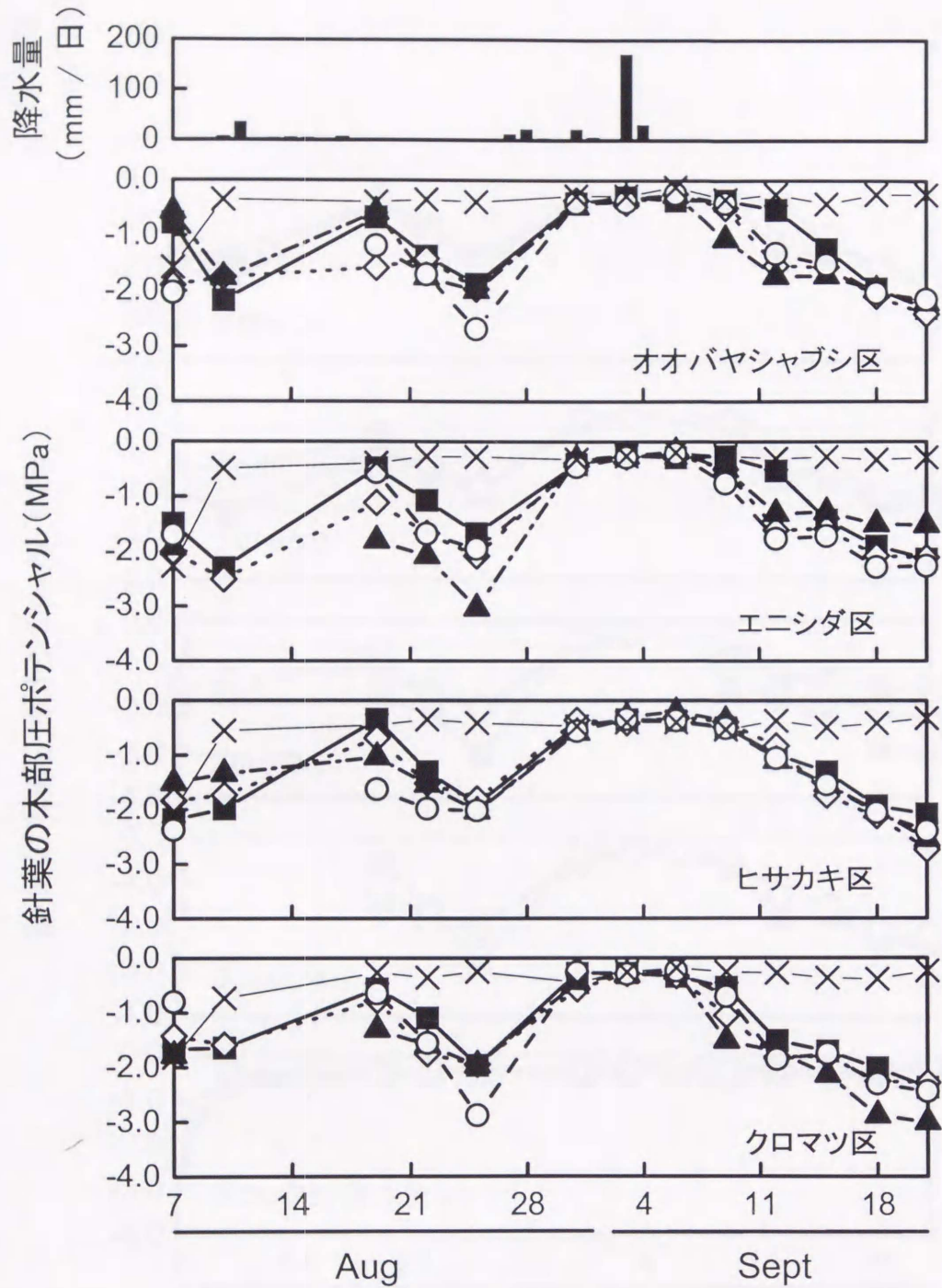
#### 広島市における接種実験(1992年)

広島市における接種実験の結果は、野外で生育していたアカマツ幼樹に対するマツノザイセンチュウ接種実験の結果とほぼ一致した。すなわち、マツノザイセンチュウを接種されたクロマツの枯死率はオオバヤシャブシやエニシダと共存する場合に高く、ヒサカキやヤマハギなどの通常のアカマツ・クロマツ林構成樹種(宮脇ら1983)と共存する場合には低く、同種のマツだけと共存する場合には中間の値を示した(第3.9表)。このことから、少なくともオオバヤシャブシ、エニシダまたはニセアカシアとの共存は、クロマツ幼樹の材線虫病感受性を高めると結論することができる。

オオバヤシャブシ、エニシダ、ニセアカシアは通常日本のアカマツ林やクロマツ林の構成樹種ではない。これらの樹種は根に共生する微生物によって空气中の窒素を固定する。このため、土壌の養分が貧弱な場所では、これらの樹

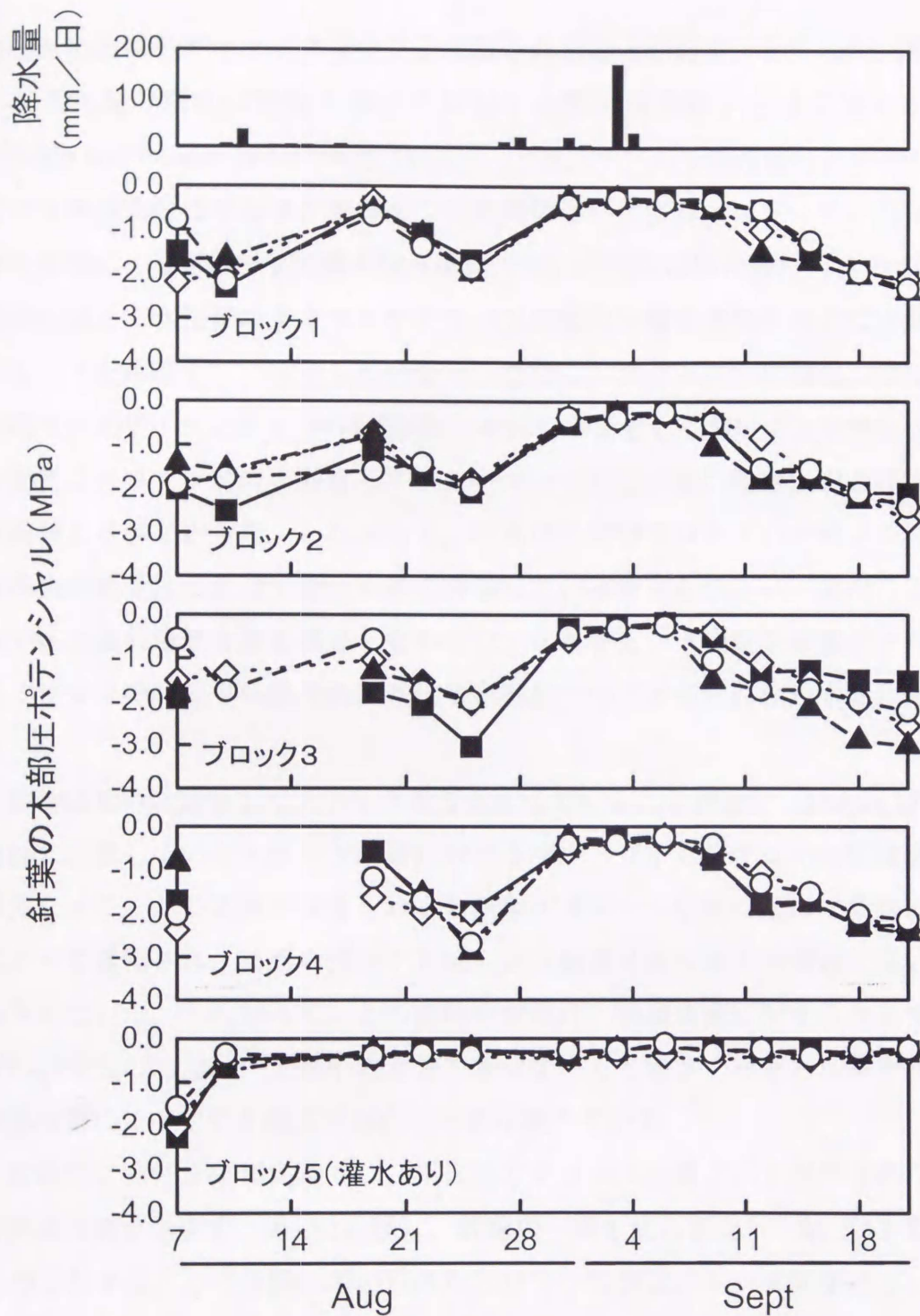


第3.20図. 葉の萎凋に及ぼす灌水停止の影響. オオバヤシャブシ (□), エニシダ (○), ヒサカキ (▲) またはクロマツ (×) のいずれかがプランター内でクロマツ幼樹と混植された. 8月4日以後, 灌水を行った場合 (A) と行わなかった場合 (B) で萎凋の発生経過が異なった.



第3.21図. クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルに及ぼす灌水停止と共存樹種の影響. クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, 8月4日以降灌水が停止された. 上図は実験期間中の降水量(熊本地方気象台, 1995)を示す. ○, ▲, ◇, ■および×は各処理区の5本の供試クロマツ幼樹を示す. このうちの1本(×で示した)には, 対照として, 8月7日以降毎日灌水を行った.





第3.22図. クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルに及ぼす灌水停止と共存樹種の影響. クロマツ幼樹はプランター内でオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキまたはクロマツのいずれかと混植され, 8月4日以降灌水が停止された. 共存樹種の異なるプランターを1個ずつ集めてブロックをつくり, 5ブロックを東西1列に配置した. ○, ■, ◇および▲はオオバヤシャブシ区, エニシダ区, ヒサカキ区, クロマツ区のクロマツ幼樹を示す. ブロック5では8月7日以降毎日灌水が行われた.

種が人為的にアカマツやクロマツと混植されることがある。ところが、植物体の窒素含量の増加は植物の病虫害に対する抵抗性を低下させる場合がある (Huber and Watson 1974, Parry 1982)。一方、ヤマハギは通常のアカマツ・クロマツ林構成樹種であり、なおかつ根粒細菌と共生する。マツノザイセンチュウの接種によるクロマツ幼樹の枯死率はヤマハギ区では低かった。このことは、窒素固定という性質がクロマツやアカマツ幼樹の材線虫病感受性とは無関係であることを示唆しているかもしれない。ただし、プランターに植栽したヤマハギはマツノザイセンチュウの接種時に 48%しか活着しておらず、プランター内で実際にクロマツ幼樹と共存していたヤマハギの数は他の処理区の共存樹種の幼樹数より少なかった。したがって、広島市の実験ではヤマハギがクロマツの材線虫病感受性に及ぼす影響を過小評価しているかもしれない。また、この実験では土壌の窒素含量を調査しなかった。それゆえ、土壌窒素含量がクロマツやアカマツの材線虫病感受性に及ぼす影響についてはさらに検討する余地がある。

植物は互いに競争してストレスを与えあっていることが多い (Harper 1977)。野外で生育していたアカマツ幼樹に対するマツノザイセンチュウの接種実験とは異なって、この実験では光をめぐる競争がクロマツ幼樹に及ぼす効果は剪定によって緩和され、斜面の傾斜や方位という処理区間の地形的要因の違いは排除されていた。したがって、この実験の結果は、材線虫病に対するクロマツ幼樹の感受性の増加が、土壌中の水分や養分をめぐる競争、あるいは共存樹種の他感作用によって引き起こされたことを示唆している。

広島市における接種実験では、相当数のクロマツ幼樹が水を接種された後に樹脂滲出能を示さず (第 3.11 図)、針葉の一部を変色させた (第 3.13 図)。このことから、この実験に用いられたクロマツ幼樹はストレスを受けていたと考えられた。この原因として、第一に、接種処理の際に作られた傷の効果が考えられる。この実験で用いられたクロマツ幼樹の幹は平均 7.3~8.0 mm と細かったので (第 3.7 表)、接種のためにあけられた孔によって幼樹の水分通導システムが損傷を受けていたかもしれない。第二には、移植後の時間の短さが考えられる。移植は根の物理的な傷害や乾燥を通じて植物にさまざまな生理的

変化をもたらす (Kozlowski 1982, Ikeda *et al.* 1987, 池田ら 1988) . これらの変化は移植ショック (transplanting shock) と呼ばれ, 樹木の病害に対する抵抗性を低下させることがある (Schoeneweiss 1975) . 本実験では, 植栽後 10 カ月のクロマツ幼樹に対して接種が行われたが, この期間はクロマツが移植後のストレスから回復するには不十分であったのかもしれない. 第三に, 土壌の効果が考えられる. 実験に用いられたマサ土, すなわち風化花崗岩は透水係数が約  $1 \times 10^3$  cm/sec という非常に保水性の悪い土壌である (松尾ら 1982) . このため, 土壌の乾燥によるクロマツの水ストレスが樹脂滲出の停止を引き起こしていたのかもしれない (Vité 1961) . 第四に, 隣接する樹木による競争あるいは他感作用の影響が考えられる.

#### 熊本市における接種実験 (1994 年)

広島市における接種実験では, 水を接種されたクロマツ幼樹の樹脂滲出能は低く, 少数の枯死木が発生した. このことから, クロマツ幼樹がストレスを受けていた可能性が考えられた. ストレスの原因として, クロマツ幼樹の幹がマツノザイセンチュウや水の接種を行うには細すぎたことや, 植栽後マツノザイセンチュウや水の接種までの時間が移植ショックからの回復に十分ではなかったことなどが考えられた. そこで, 熊本市における接種実験では, 植栽後の時間を長くしてクロマツを十分に生長させてから実験に使用した.

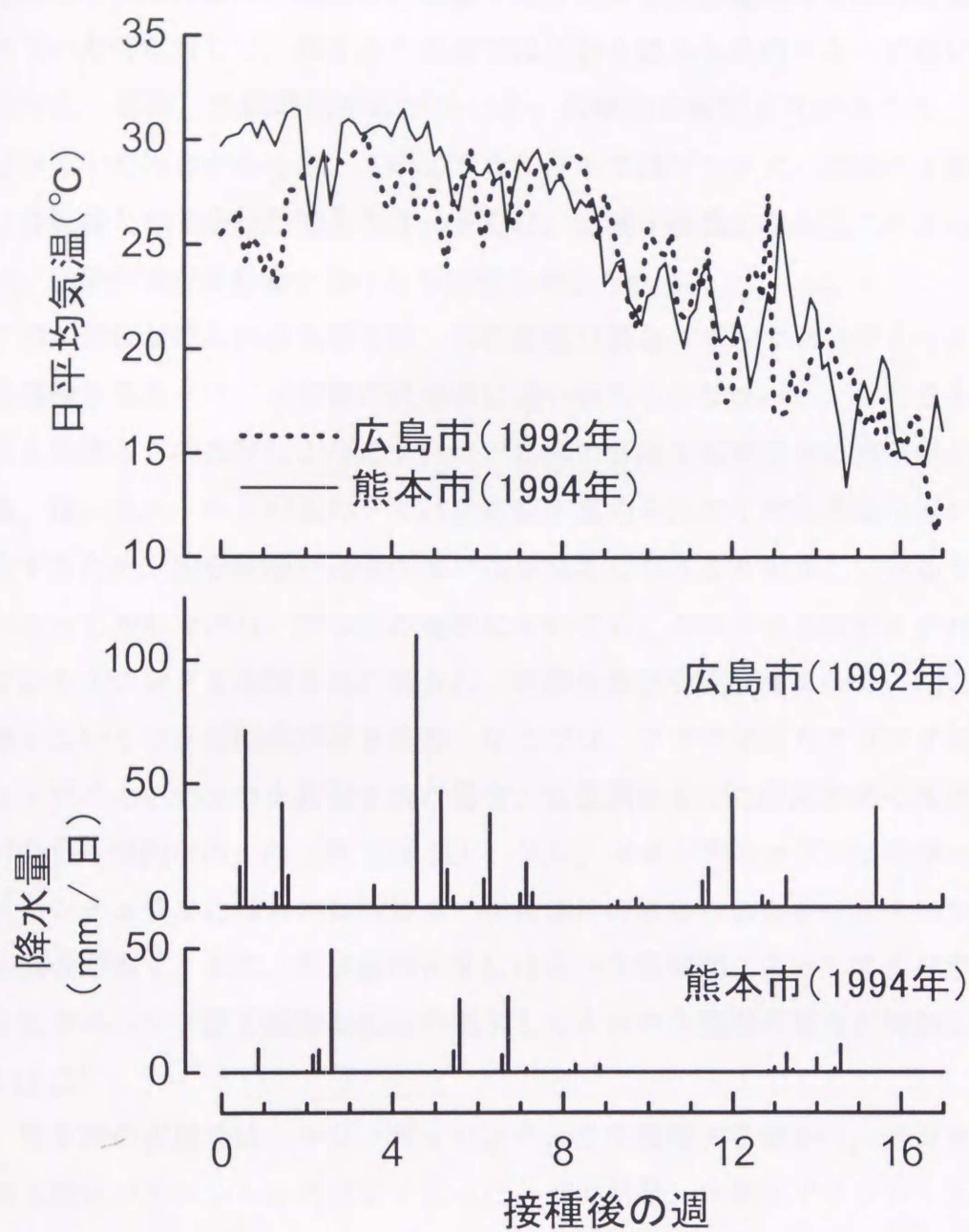
熊本市の実験で用いたクロマツ幼樹の地際直径は, 広島市の実験の場合 (平均 7.5 mm ; 第 3.7 表) よりも大きく, 平均 13.5 mm であった (第 3.8 表) . また, 熊本市の実験で用いたクロマツ幼樹の当年生シュートの生長量は, 接種時に前年の生長量に匹敵していた (第 3.8 表) . さらに, 水を接種されたクロマツ幼樹の樹脂滲出停止個体の割合は, 広島市の実験に比べて低かった (第 3.11, 3.15 図) . また, これらのクロマツ幼樹の針葉変色はエニシダ区の 1 幼樹だけで観察され, 変色葉の割合も少なく, 水接種の 15 週後からしか観察されなかった. もちろん, 水を接種された幼樹で枯れたものはなかった. これらのことから, 熊本市の実験で用いられたクロマツ幼樹では, 移植ショックや接種孔

の効果による強いストレスがかかっていたとは考えられなかった。そのため、共存樹種の効果はより明確になることが期待された。

しかし、熊本市の実験では、クロマツ幼樹の材線虫病の病徴進展は広島市の実験に比べて速く（第 3.14, 3.17 図），枯死率は高く，共存樹種の影響に差は見られなかった（第 3.10 表）。この原因として，第一に実験期間中の高温少雨という気象条件が考えられた。

高温少雨による土壤乾燥は，プランターのクロマツ幼樹に水ストレスを生じさせたと考えられる。広島市における接種実験では，実験期間中の総降水量は 580.5 mm であったが（広島気象台 1992），熊本市における接種実験では 197.0 mm と少なかった（熊本気象台 1994）。熊本市の実験では，接種してから 2 週間までの間と，3～6 週後の間で降雨がほとんどなく，気温は 30℃以上で推移した（第 3.23 図）。その期間にクロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルは低下していた（第 3.18, 3.19 図）。このことは，高温少雨の期間中にクロマツ幼樹に強い水ストレスが生じていたことを示している。熊本市の実験では広島市の実験とは異なり，植えられた幼樹への灌水が停止されることはなかった。しかし，針葉の木部圧ポテンシャルの測定結果は，熊本市の実験で行われた灌水がクロマツ幼樹の水ストレスを緩和するには不十分であったことを示している。この強い水ストレスの結果，熊本市の実験では，マツノザイセンチュウを接種されたクロマツ幼樹の病徴進展は強く促進されたと考えられる。また，熊本市の実験では，植栽してから実験開始（接種）までに枯れたオオバヤシャブシ，エニシダ，ヒサカキの割合が広島市の実験に比べて高かった。このことは，熊本市の実験では接種が行われた 8 月 4 日以前より土壤の乾燥が厳しかったことを示している。

さらに，広島市の接種実験と熊本市の接種実験では，使用されたプランターやその置き場所の条件も異なっていた。広島市の実験で用いられたプランターは発泡スチロール製であった。発泡スチロールは断熱効果があり，プランター内の土壤はプランターの側面への日射や外部の温度上昇の影響から保護されていたと考えられる。一方，熊本市の実験で用いられたプランターは厚さ 1.2 mm の硬質塩化ビニール製であり，発泡スチロール製容器ほどの断熱性はなかった



第3.23図. マツノザイセンチュウ接種試験を行った広島市(1992年)と熊本市(1994年)の日平均気温と降水量の比較. データは広島地方気象台(1992)および熊本地方気象台(1994)による.

と考えられる。また、広島市の実験ではプランターが建物の合間の中庭に置かれていたのに対して、熊本市の実験では日射を遮るものの少ない苗畑に置かれていた。実際、実験期間中にプランターの側面に直射日光があたり、高温となっていた場合があった。このような条件下ではプランター内部の土壌はより一層乾燥しやすかったであろう。さらに、土壌が高温になることによってクロマツ幼樹の根が悪影響を受けた可能性も考えられる。

熊本市における接種実験では、共存樹種が異なってもマツノザイセンチュウを接種されたクロマツ幼樹の枯死率に違いがみられなかった。このことは、たとえ他樹種との共存によってクロマツ幼樹の材線虫病感受性に差が生じていても、強い水ストレスの条件下では発病率が高められたり病徴進展が速められたりするため、共存樹種の効果が覆い隠されてしまうことを示していると考えられる。しかしながら、熊本市の実験においても、クロマツ幼樹がオオバヤシャブシやエニシダと混植された場合に、材線虫病感受性が高まっていたことを示唆するいくつかの結果が示された。ひとつは、クロマツ区のクロマツ幼樹がマツノザイセンチュウを接種された場合、変色開始までの期間が他の処理区に比べ長引く傾向があった（第 3.11 表）。次に、オオバヤシャブシ区ではマツノザイセンチュウまたは水の接種時点で樹脂滲出の認められなかったクロマツ幼樹の割合が高く、また、実験期間後半には長い少雨期間によってオオバヤシャブシ区やエニシダ区で樹脂滲出能の低下したクロマツ幼樹の割合が増加した（第 3.15 図）。

熊本市の実験では、マツノザイセンチュウを接種する前から、クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルの測定を行った。その結果、木部圧ポテンシャルの低下が初めて認められた時期は共存樹種の違いによって影響を受けていなかった（第 3.18 図）。このことは、クロマツ幼樹の水ストレスの程度は共存樹種によって影響されなかったことを意味する。実際、この実験では、材線虫病の進展や枯死率に共存樹種は影響を与えなかった（第 3.16 図、第 3.10 表）。オオバヤシャブシやエニシダは根に共生する微生物によって空中窒素を固定する。そこで、それらが植栽されたプランターの土壌では窒素含量が増加すると予想された。しかし、各処理区のプランター内の土壌の全窒素含量には有意な違い

はみられなかった（第 3.12 表）。このことは、樹木の植栽からマツノザイセンチュウの接種までの 21 カ月という期間が、土壤の全窒素含量を有意に増加させるには短かったことを意味する。柴田（1954）によれば、アカマツ林に肥料木としてモリシマアカシアを混植した場合、アカマツの生長量は混植の 2～4 年後から明確に増加した。森川（1931）は、ヒメヤシャブシ *Alnus pendula* Matsum. がクロマツ林に混植された場合、土壤窒素の増大にはヒメヤシャブシのリターが重要であったことを示している。本研究の実験ではプランター内に落下したリターを除去していたために、全窒素含量の増加がみられなかったのかもしれない。広島市における接種実験では植栽から接種までの時間が熊本市の実験より短かく、熊本市の実験と同様にリターを除去していた。このことは、広島市の実験では熊本市の実験より共存樹種がプランター内土壤の全窒素含量に及ぼした影響が小さかったことを意味する。したがって、広島市の実験でみられた材線虫病発病に及ぼす共存樹種の効果を土壤の窒素含量の違いによって説明することはできないと考えられた。

土壤中の窒素のうち、植物が利用できる形態のものは限られている。熊本市の実験では肥料木の混植によりプランター内土壤の全窒素含量は有意に増加しなかった。しかし、このことは植物に利用可能な形態の窒素化合物の量に処理区間で差がなかったことを意味するものではない。材線虫病の発病に及ぼす土壤窒素の効果をより明らかにするには、土壤中の窒素の形態別の分析が必要と考えられる。また、熊本市の実験では土壤サンプルとして表層土が採取されており、もっと深い土層から試料を採取すれば、全窒素含量の測定値は違ったものとなったかもしれない。

#### クロマツ幼樹の水ストレスに及ぼす共存樹種の影響

クロマツ幼樹がオオバヤシャブシ、エニシダ、ヒサカキまたはクロマツと共存する場合、その木部圧ポテンシャルの時間的変動パターンは共存樹種の違いによって変化しなかった（第 3.21 図）。すなわち、共存樹種の違いがクロマツ幼樹の水ストレスの程度に差をもたらすことは示されなかった。木部圧ポテンシャルの値の変動は処理区間よりブロック内でよく同調していた（第 3.22 図）。

この実験ではプランターが5ブロックに分けられ、5ブロックは東西に一直列に配置されていた。ブロック列の東西の端に植栽されていた樹木の影響やスプリンクラーからの距離の違いから、各ブロックでは光条件や灌水条件が異なっていたと考えられる。クロマツ幼樹の木部圧ポテンシャルが処理区内よりブロック内でよく同調していたことは、これらの幼樹の水ストレスに対して共存樹種の効果よりプランターの置かれた場所の効果が大きかったことを示すと考えられる。

#### 共存樹種がクロマツやアカマツの材線虫病感受性に関与する機構

植物は様々な環境要因にさらされて生育しており、環境要因のいくつかは植物に対してストレスをもたらす。ストレスとなる環境要因の種類により、植物の生理機構に対する作用の仕方は異なると考えられる。

アカマツやクロマツは水ストレスに強く（佐藤 1956）、光不足（四手井 1963）や大気汚染（農林水産技術会議事務局 1973）に弱いとされている。灌水を停止したプランターで、クロマツ以外の、植栽された広葉樹の葉が萎凋して変色したのに、クロマツ幼樹の針葉は変色しなかった（第 3.20 図）。このことは、クロマツの水ストレスに対する強さを証明している。

材線虫病は萎凋病の一種であり、その発病にはマツ樹体の水分状態が密接に関係している（Ikeda and Suzaki 1984）。実際、土壌乾燥が材線虫病の発現を促進することはよく知られている（大山ら 1975, Suzuki and Kiyohara 1978）。一方、材線虫病は水ストレス以外にも様々な環境要因により促進されることがわかっている。Kaneko（1989）は弱い光強度下でクロマツ実生の材線虫病発病が促進されることを示し、光合成速度の低下によるクロマツの健全度の低下と材線虫病に対する抵抗性の低下との関連を示唆した。また、大気汚染物質や酸性雨によっても材線虫病の発病は促進される（田中 1975, Huber *et al.* 1989, Bolla and Fitzsimmons 1988, Futai and Harashima 1990）。

環境ストレスに対する植物の生理的反応については不明の点が多いので、ストレスが植物に及ぼす作用を区分して考えることは一般に容易でない。しかし、アカマツとクロマツに対する環境要因の作用を考えると、水ストレスはマツノ



ザイセンチュウの存在しない条件下では通常致命的なストレスとはならないが、光不足は材線虫病とは無関係にマツにとって致命的なストレスとなりうるという点で明確に異なる。アカマツやクロマツに光不足が生じるような場所では、気温は相対的に低く、したがって相対湿度は高く、土壌水分含量は大きくなる傾向があると予想される。すなわち、光不足の条件下では、マツに水ストレスは生じにくいと考えられる。光合成がアカマツやクロマツの材線虫病感受性に及ぼす効果は、樹体内のエネルギーバランスや防御物質の生産機構などを介したものであると考えられる (Kaneko 1989, Myers 1988, Fukuda 1996)。

マツ類は  $\text{SO}_2$ 、塩素、オゾンなどの大気汚染物質に対して感受性であるが (Berry and Ripperton 1963, Miller *et al.* 1963, Brennan *et al.* 1966, 農林水産技術会議事務局 1973, 伊藤 1975, 中島・小河 1980), 実験的条件下では大気汚染物質自体による枯死はほとんど生じない。しかし、クロマツ幼樹を  $\text{SO}_2$  や酸性雨で処理すると材線虫病の発生が促進され (田中 1975, Futai and Harashima 1990), アカマツ幼樹を  $\text{SO}_2$  でくん蒸するとすす葉枯れ病の被害が促進される (Chiba and Tanaka 1968)。大気汚染物質の効果は、材線虫病に限らず、病原体全般に対するアカマツやクロマツの感受性の増加をもたらすのかもしれない。一方、アカマツとクロマツ幼樹の水ポテンシャルに対して  $\text{SO}_2$  のくん煙は明瞭な効果を示さなかった (塚原ら 1979)。このような観点から、材線虫病の発現に影響する環境要因は、水ストレスに関わるものと、それ以外の、アカマツ・クロマツの樹勢を低下させて病気に対する感受性を高めるものに分けて考えることができる。以下、後者を仮に「耐病性低下」と呼ぶことにする。

移植は植物に移植ショックと呼ばれるストレスを引き起こす (Schoeneweiss 1975)。広島市および熊本市の接種実験では、移植されたクロマツ幼樹が接種試験に用いられた。このことは、野外で他樹種と共存するアカマツ幼樹に対して行われたマツノザイセンチュウ接種試験 (以下、東広島市の接種実験と表記する) での材線虫病の発病率に比べて、広島市や熊本市の接種実験での枯死率が高かったことの原因のひとつと考えられる。移植ショックの原因は根の物理的傷害や乾燥にあるとされる (Kozlowski 1982, 池田ら 1988)。しかし、Schoeneweiss (1975) は、移植されたシダレカンバ *Betula alba* とフウ属の一種

*Liquidamber straciflua* におけるかいよう病被害の増加を示し、この感受性の変化は水ポテンシャルの低下では説明できなかつたとしている。移植によるストレスは、水ストレスを介して、あるいはこれとは別の作用によって、クロマツの材線虫病感受性の増大に影響した可能性がある。

広島市の接種実験で用いたクロマツ幼樹は小さく（第 3.7 表）、樹脂滲出能も全般に低かつた（第 3.11 図）。これらの幼樹は植栽後 10 カ月で接種を受けたが、この時点では移植ショックから十分に回復していなかつた可能性が考えられた。また、細い幹に接種孔を作ることは、クロマツ幼樹にさらに負荷を与えたと考えられた。これに対して、熊本市における接種実験で用いたクロマツ幼樹は、生長と樹脂滲出能からみる限り、移植や接種孔の効果によって強いストレスを受けていたとは認められず、高温少雨による土壤乾燥（水ストレス）が激しい病徴進展と高い枯死率の最大の原因と考えられた。どちらの実験でもマツノザイセンチュウを接種されたクロマツ幼樹の枯死率は、東広島市の接種実験でのアカマツ幼樹の発病率より高くなつた。もっとも、広島市の実験では、東広島市での実験と同様に、共存樹種の違いに対応した枯死率の違いがみられた。すなわち、広島市の実験においては、クロマツ幼樹の材線虫感受性に対して、移植ストレスや接種孔の穿孔の効果と共存樹種の効果は相加的な効果を与えることが示唆された。このことは、共存樹種の効果は移植ストレスや接種孔の穿孔と同様な機構を通して、その耐病性の低下をもたらすことを示唆する。一方、熊本市の実験では共存樹種の効果はみられなくなつた。熊本市の実験における高い枯死率の主要な原因は土壤乾燥（水ストレス）であると考えられ、水ストレスは共存樹種の効果と独立に感受性に作用したと考えられる。また、このことは、材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の耐病性低下の効果は、高温少雨による激しい水ストレスと比較すると、弱いものであつたことを示唆する。

本研究において、東広島市と広島市の接種実験では、アカマツやクロマツ幼樹の水ポテンシャルや土壤の含水比を測定しなかつた。このため、水ストレスの程度を東広島市と広島市の実験で用いたアカマツやクロマツ幼樹と熊本市の実験で用いたクロマツ幼樹と比較できない。さらに、ここで耐病性低下と名付けた生理的機構も不明である。共存樹種による材線虫病感受性の変化を引き起

こすストレスの同定とその作用を明らかにするためには、土壤水分が管理された条件下でマツノザイセンチュウの接種実験を行う必要がある。

### 3 クロマツ芽生えの材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の水抽出液の影響

アカマツ幼樹が野外で他樹種と共存したり、クロマツ幼樹がプランター内で他樹種と混植された場合、それらの材線虫病感受性は共存樹種に依存して変化し、例えばオオバヤシャブシやエニシダなどいわゆる肥料木と共存する場合に高くなることが実験的に示された。その原因として水または養分をめぐる種間競争と他感作用が考えられた。ここでは、クロマツの材線虫病感受性に及ぼす他感作用物質の影響の可能性について予備的な実験を行った。

ある植物の他感作用物質をスクリーニングする際には、通常、その植物体または遺体を水に浸漬して抽出液を得た後、それをを用いて他種の植物の発芽や実生の生育に及ぼす影響が調べられる (Rice 1984)。ここでは、オオバヤシャブシ、ヒサカキおよびアカマツの水抽出液を作成し、それをを用いてクロマツ芽生えを栽培した。その後、芽生えにマツノザイセンチュウを接種して、共存樹種由来の水溶性物質がクロマツ芽生えの材線虫病感受性に及ぼす影響を調べた。

#### (1) 材料と方法

植物：石川県林木育種場で 1990 年 10 月に採取されたクロマツ種子を実験に用いた。まず、種子を次亜塩素酸カルシウム（さらし粉、有効塩素 60%）の水溶液（次亜塩素酸カルシウム 10 g を純水 100 ml に混ぜ、よく攪拌してから上澄みを取り、純水で 10% に希釈した液）に 30 分間浸漬して表面殺菌した後、滅菌水で 3 回洗浄した。

直径 9 cm の滅菌したシャーレに脱脂綿を敷いて滅菌水で湿らせ、この上に表面殺菌した種子を置いて発芽させた。発芽した種子から順次、直方体のロックウール（ニトローポー製ミニポットを 5 cm×5 cm、厚さ 2~3 cm に裁断したもの）上に移した。ロックウール 1 個について 2 個の発芽種子を置いた。発芽種子を置いたロックウールはステンレス製のカゴ（16 cm×19 cm、高さ 4~6 cm）の中に置かれ、カゴごと純水 1ℓ の入った透明のプラスチック容器（39 cm

×23.5 cm, 深さ 29 cm) に静置された。一週間ごとに、ロックウールをカゴとともに静かに取り出して、新しい容器に移し、純水を取り替えた。芽生えは子葉が完全に展開した後、接種実験に用いられた。なお、種子の発芽と芽生えの生育は 25℃, 16 L : 8 D の光周期の下で行った。

植物体の水抽出液：広島大学東広島キャンパス内に自生していたオオバヤシャブシ、ヒサカキおよびアカマツから、1990 年 9 月に生葉と枝を採取した。これらを 25℃で約 4 カ月間風乾した後、大きな枝を取り除いてからミルで粉碎した。各樹種の植物体の粉碎物 30 g を純水 1ℓ に浸漬し、25℃で 24 時間おいた後、濾過して固形物を取り除いた。調製後 2 週間以内に抽出液を使用する場合は 5℃で保存した。調製してから 2 週間以後に抽出液を使用する場合は、抽出液を調製直後に -80℃で凍結させ、使用直前に解凍してから使用した。

芽生えの栽培と接種：クロマツ芽生えの子葉が完全に展開すると、それが生育しているロックウールをカゴとともにプラスチック容器から静かに取り出し、しばらくロックウールから水が流れ出すままにして水を除去した。その後、純水、植物体の水抽出液の原液、またはその希釈液 250 ml を入れた透明のプラスチック容器 (39 cm×23.5 cm, 深さ 29 cm) にロックウールを静かに移した。純水と抽出液は温度が室温に近くなってから使用した。実験に用いた抽出液は、オオバヤシャブシとヒサカキの場合、抽出液の原液とその 10 倍、100 倍、1,000 倍の希釈液であり、アカマツの場合は原液だけであった。蒸発による抽出液の濃度の上昇を抑制するために、容器には透明アクリル板でふたをした。抽出液は毎週 1 回交換した。

ロックウールを純水や抽出液に浸漬してから 1 週間後に、クロマツ芽生えにマツノザイセンチュウまたは水を接種した。用いたマツノザイセンチュウは強病原性のアイソレイト S-10 で、灰色カビ病菌の菌叢上で培養されていた。接種の 1 日前に、ベールマン法によってマツノザイセンチュウを培地から水道水中に分離し、密度を調整した。クロマツ芽生えの主軸に滅菌済みのディスポーザブルメス (フタバ社製サージカルブレード #12) で切り込みを入れ、そこに 2×2 mm の正方形に切った濾紙の一角を差し込み、 $1.0 \times 10^3$  頭のマツノザイセンチュウを含む懸濁液 5 $\mu$ ℓ を浸みこませた。ひとつの対照区として、芽生えに

5 $\mu$ l の純水を接種した。また、もうひとつの対照として芽生えを無処理のまま残した。接種後 8 週間にわたり、週 2 回の間隔で、マツノザイセンチュウまたは純水を接種された芽生えと非接種の芽生えについて、子葉全体に占める変色部の割合と色を記録した。ロックウールを純水または抽出液に浸漬してから、芽生えの子葉は緑色から褪せた緑色、白緑色、黄緑色、黄色、茶色または茶褐色に変わった。そこで、この実験では、子葉の 100%が黄色、茶色または茶褐色に変色した場合に、芽生えが枯死したとみなした。

芽生えの栽培と接種は 25 $^{\circ}$ C、16 L : 8 D の恒温室内で行われた。恒温室内の照明には昼光色の蛍光灯を使用した。クロマツを入れた容器内の照度は 465 ~ 720 lux であり、場所によって異なった。そこで、場所による照度の違いの影響を小さくするために、容器の位置は純水や抽出液の交換時に系統的に変えられ、照度の違いの影響が容器間で等しくなるように配慮された。

マツノザイセンチュウの検出：この実験では、マツノザイセンチュウ接種、水接種および非接種のいずれの場合においても、子葉の変色した芽生えが発生した。これらのうち、47 本の芽生えではマツノザイセンチュウや水の接種後 7.5 週以内にすべての子葉が茶色から茶褐色に変色したので、変色の確認後随時ロックウールから抜き取って、マツノザイセンチュウの検出を行った。それらの他の芽生えについては、実験終了後 17 日以内に、マツノザイセンチュウ接種、水接種、非接種の芽生えから合計 295 本の芽生えを抜き取り、マツノザイセンチュウの検出を行った。

抜き取った芽生えは直ちにハサミで細かく切ってシャーレ（直径 3.4 cm、深さ 1.0 cm）中の純水に浸漬した。シャーレを 25 $^{\circ}$ C に 2~3 日おいてからシャーレの底を調べて、水中に遊出した線虫の同定を行った。

## (2) 結果

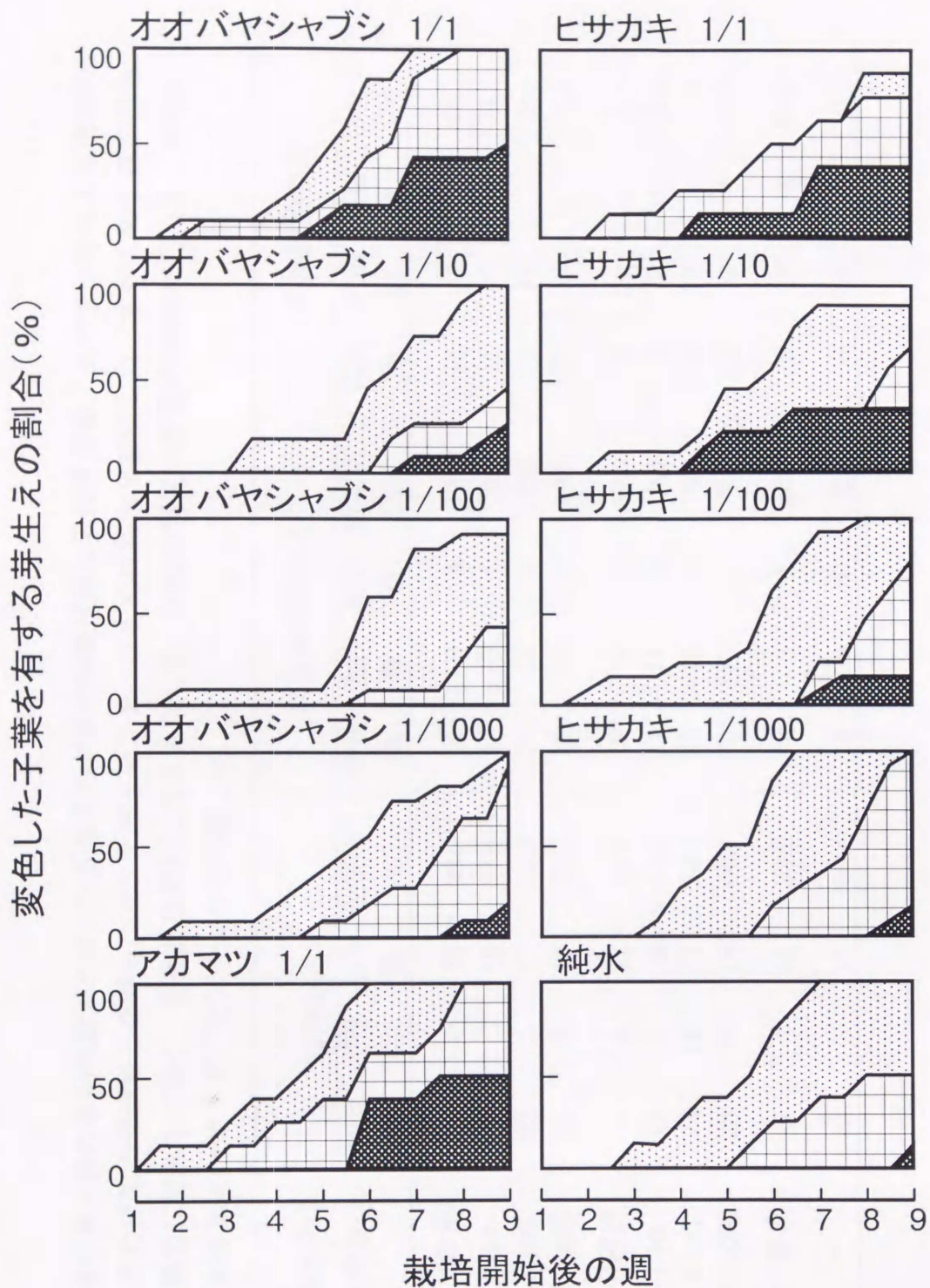
植物の抽出液またはその希釈液でクロマツ芽生えを栽培すると、多くのクロマツ芽生えで子葉の変色が観察された。一部の芽生えでは、すべての子葉が黄色から茶色ないし茶褐色に変わった。このような子葉の変色は、純水を接種された芽生えや非接種の芽生えでも生じることがあり、マツノザイセンチュウを

接種された芽生えに特有なものではなかった。さらに、この実験では、クロマツ芽生えを材料として用いたために、樹脂滲出能を測定して材線虫病の発病を確認することは不可能であった。したがって、ここで枯死と判定された芽生えの中には、マツノザイセンチュウによる枯死とそれ以外の要因による枯死が含まれていたと考えられる。

植物の抽出液や純水で栽培されたクロマツ芽生えは、何も接種されなかった場合でも一部の個体で子葉に変色が表れ、そのような芽生えの割合は時間的に増加した（第 3.24 図）。オオバヤシャブシ、エニシダ、アカマツの高濃度の抽出液（植物体抽出液の原液）で栽培すると、多くの芽生えの子葉が変色した。変色した子葉をもつ芽生えの割合は時間の経過とともに増加した（第 3.24 図）。そして、実験終了時の枯死率は 38～50%であった（第 3.13 表）。ヤシャブシとヒサカキからの抽出液を 10 倍以上に希釈して、クロマツの芽生えを栽培した場合、その枯死率は 10%以下に低下した。純水で育てられた芽生えでは、1本の芽生えの全葉が変色したが（第 3.24 図）、その色は黄色までにしかなかった。このため、その芽生えは枯死したとはみなされなかった。

異なる樹種の抽出液や純水でクロマツ芽生えを育てながら、芽生えに純水を接種した場合、芽生えに何も接種しなかった場合と同じように、変色葉をもつ芽生えの割合が時間的に増加し（第 3.25 図）、最終的な枯死率に濃度差の影響が見られた（第 3.13 表）。このように、芽生えを高濃度の抽出液で育てた時に、変色葉をもつ芽生えの割合が速く増加したり、枯死率が高くなった原因として、ある物質の濃度が閾値を超えたために芽生えに有害な効果を示すようになった可能性が考えられた。また、高濃度の抽出液の高い浸透圧が芽生えに対してストレスを与えていたかも知れない。実験終了後に、マツノザイセンチュウの検出のために一部の芽生えをロックウールから抜き取った。その結果、オオバヤシャブシとヒサカキの抽出液で育てられた芽生えでは、抽出液の濃度が高くなるほど根の発達が悪くなることが観察された。このことは、高濃度の抽出液が根の生長を阻害していたことを示していた。

抽出液の種類と希釈濃度が同じ場合、マツノザイセンチュウを接種されたクロマツ芽生えは、水を接種された芽生えに比較して、変色葉をもつ芽生えの割

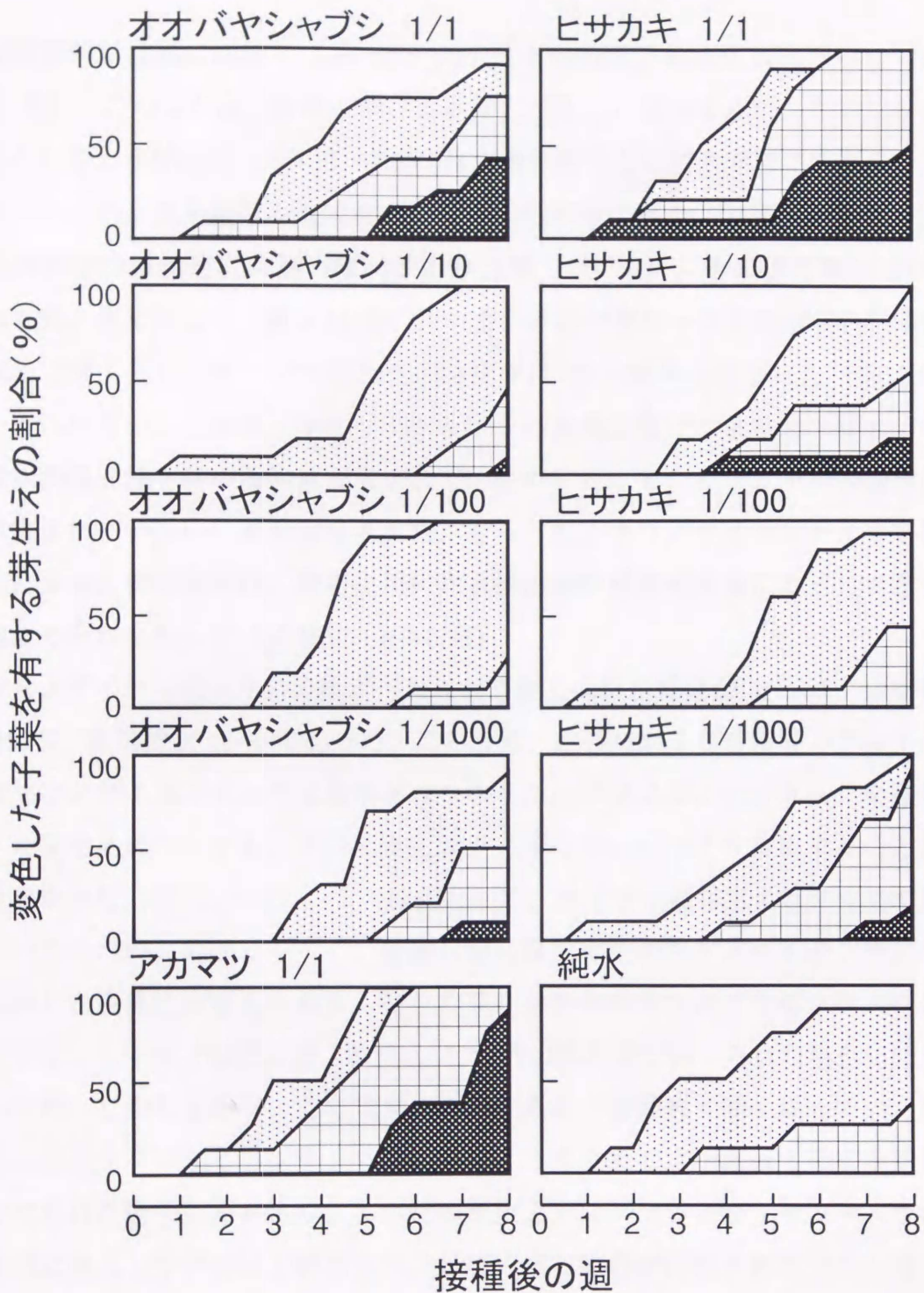


第3.24図. 異なる樹種の水抽出液がクロマツ芽生えの子葉の変色に及ぼす影響. クロマツ芽生えをオオバヤシャブシ, ヒサカキまたはアカマツの葉と枝の水抽出液または純水で栽培した. 図の上に抽出に用いた樹種と抽出液の希釈割合を示す. 変色葉の割合は4階級に分けられた: 子葉の変色なし (□); 子葉の50%未満が変色 (▨); 子葉の50%以上100%未満が変色 (▩); すべての子葉が変色 (■).

第 3.13 表. 異なる樹種の葉と枝の水抽出液がクロマツ芽生えの材線虫病感受性に及ぼす影響. クロマツ芽生えを樹木の水抽出液または純水で栽培しながら, マツノザイセンチュウまたは純水を接種した. すべての子葉が茶色または茶褐色に変色した場合, 芽生えは枯死したとみなした. 枯死の判定は接種の8週後に行った. 芽生えあたり 1,000 頭のマツノザイセンチュウを接種した.

抽出に用いられた樹種	抽出液の希釈割合	マツノザイセンチュウ接種芽生え				純水接種芽生え				非接種芽生え			
		供試数	生残数	枯死数	枯死率 (%)	供試数	生残数	枯死数	枯死率 (%)	供試数	生残数	枯死数	枯死率 (%)
オオバヤシヤブシ	1/1 (原液)	24	4	20	83.3	12	9	3	25.0	12	7	5	41.7
	1/10	20	5	15	75.0	11	10	1	9.1	11	10	1	9.1
	1/100	22	5	17	77.3	11	11	0	0.0	11	10	1	9.1
	1/1,000	21	3	18	85.7	10	9	1	10.0	11	10	1	9.1
ヒサカキ	1/1 (原液)	16	5	11	68.8	10	9	1	10.0	8	5	3	37.5
	1/10	13	5	8	61.5	11	11	0	0.0	9	9	0	0.0
	1/100	24	11	13	54.2	12	12	0	0.0	13	12	1	7.7
	1/1,000	23	9	14	60.9	10	10	1	9.1	12	12	0	0.0
アカマツ	1/1 (原液)	14	3	11	78.6	8	3	5	62.5	8	4	4	50.0
なし (純水)	—	16	5	11	68.8	8	8	0	0.0	8	8	0	0.0



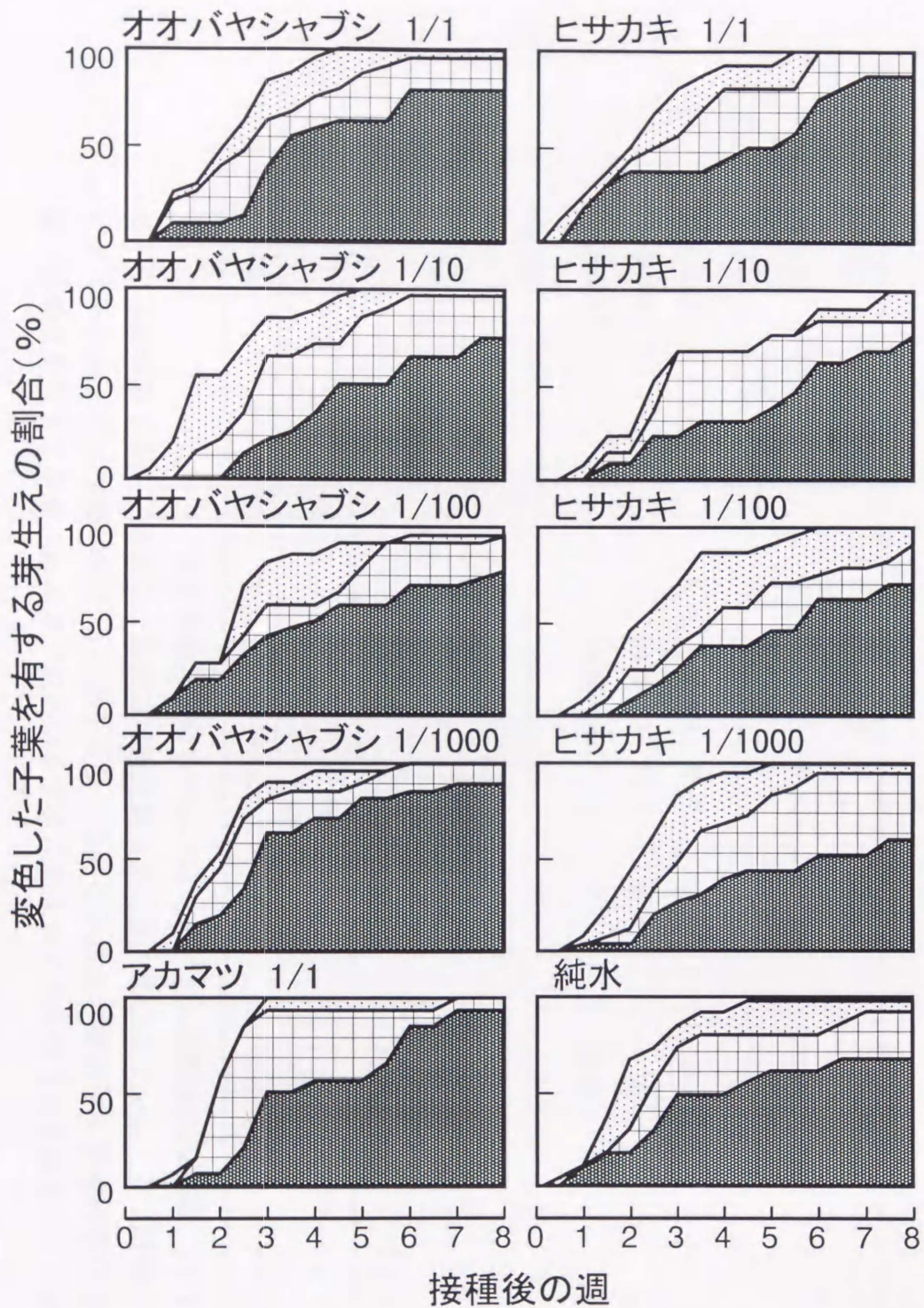


第3.25図. 異なる樹種の水抽出液と水接種がクロマツ芽生えの変色に及ぼす影響. クロマツ芽生えをオオバヤシャブシ, ヒサカキまたはアカマツの葉と枝の水抽出液または純水で栽培した. その後, 芽生えの主軸に $5\mu$ lの純水を接種した. 各図の上に抽出に用いられた樹種と抽出液の希釈割合を示す. 変色葉の割合は4階級に分けられた: 子葉の変色なし (□); 子葉の50%未満が変色 (●); 子葉の50%以上100%未満が変色 (▨); すべての子葉が変色 (■).

合が時間的に急激に増加し（第 3.26 図），その結果，枯死率は高かった（第 3.13 表）．このことは，材線虫病による死亡が生じたことを示す．クロマツ芽生えをヒサカキ抽出液の 10 倍～1,000 倍の希釈液または純水で育ててからマツノザイセンチュウを接種した場合には，他の抽出液の場合より変色葉をもつ芽生えの割合の増加速度は遅い傾向があり（第 3.26 図），その枯死率は 54～62%と低い値を示した（第 3.13 表）．一方，オオバヤシャブシ抽出液の原液や希釈液で育てられたクロマツ芽生えの枯死率は 75～86%と高かった（第 3.13 表）．これらのことから，オオバヤシャブシの水抽出物にはクロマツ芽生えの材線虫病感受性を高める物質が含まれているのに対して，ヒサカキの水抽出物には含まれていないことが示唆された．もっとも，マツノザイセンチュウを接種した芽生えの枯死率は，栽培に用いた水抽出液の種類や濃度によって有意な差は認められなかった（ $\chi^2$  検定， $P>0.35$ ）．

マツノザイセンチュウの分離が行われた芽生えは線虫接種が 151 本，水接種が 69 本，非接種が 75 本であった．このうち，水接種および非接種の芽生えからはマツノザイセンチュウは検出されなかった．マツノザイセンチュウを接種された芽生えについても，すべてからマツノザイセンチュウを検出することはできなかった（第 3.14 表）．この原因として，クロマツの芽生えは細くて木化していないために乾燥しやすく，分離の前に芽生え中のマツノザイセンチュウが死滅した可能性が考えられた．枯れた芽生えからのマツノザイセンチュウの検出率は，ヒサカキ抽出液の 10 倍と 100 倍の希釈液で育てられた場合に特に低かった．しかしながら，この理由は不明である．実験終了時生残していた芽生えからのマツノザイセンチュウ検出率は，ヒサカキの水抽出液とその希釈液で育てられた場合に高かった．これらの芽生えでは，マツノザイセンチュウが組織内に侵入していたにも関わらず，材線虫病の発現が抑制されていたと考えられる．このことは，オオバヤシャブシの水抽出液がヒサカキの水抽出液よりクロマツ芽生えの材線虫病感受性を高めるという前段落の推論を支持する．

### （3）考察



第3.26図. 異なる樹種の水抽出液がクロマツ芽生えの材線虫病感受性に及ぼす影響. クロマツ芽生えをオオバヤシャブシ, ヒサカキまたはアカマツの葉と枝の水抽出液または純水で栽培した. その後, 芽生えの主軸に1,000頭のマツノザイセンチュウを接種した. 各図の上に抽出に用いられた樹種と抽出液の希釈割合を示す. 変色葉の割合は4階級に分けられた: 子葉の変色なし (□); 子葉の50%未満が変色 (●); 子葉の50%以上100%未満が変色 (■); すべての子葉が変色 (■).

第 3.14 表. クロマツ芽生えからのマツノザイセンチュウの分離. クロマツ芽生えを異なる樹種の葉と枝の水抽出液または純水で育てながら, 芽生えあたり 1,000 頭のマツノザイセンチュウを接種した. すべての子葉が茶褐色に変色した場合は茶褐色に変色した場合は, 芽生えは枯死したとみなした. 括弧内の数値はマツノザイセンチュウの検出率を示す.

抽出に用いられた 樹種	抽出液の 希釈割合	枯死したクロマツ芽生え		生残したクロマツ芽生え	
		供試数	マツノザイセン チュウの検出数	供試数	マツノザイセン チュウの検出数
オオバヤシャブシ	1/1 (原液)	18	9 (50.0%)	4	0 (0.0%)
	1/10	13	7 (53.8%)	4	1 (25.0%)
	1/100	16	10 (62.5%)	5	1 (25.0%)
	1/1,000	14	9 (64.3%)	3	0 (0.0%)
ヒサカキ	1/1 (原液)	8	6 (75.0%)	3	1 (33.3%)
	1/10	8	2 (25.0%)	5	3 (60.0%)
	1/100	9	3 (33.3%)	7	1 (14.3%)
	1/1,000	10	5 (50.0%)	7	2 (28.6%)
アカマツ	1/1 (原液)	7	2 (28.6%)	1	0 (0.0%)
なし (純水)	—	6	4 (66.7%)	3	0 (0.0%)

クロマツ芽生えがオオバヤシャブシの水抽出液またはその希釈液で育てられていた場合、マツノザイセンチュウを接種した後の子葉変色の進展（第 3.26 図）や枯死率（第 3.13 表）は、ヒサカキの水抽出液またはその希釈液で育てられていた場合より速く、また高かった。このことは、アカマツやクロマツ幼樹の材線虫病感受性が共存樹種によって異なったことが、他樹種起源の水溶性の他感作用物質の効果によって説明できることを示唆する。しかしながら、クロマツ芽生えの枯死率の違いに及ぼす水抽出液の種類と濃度の効果は、第 3 章 2 の接種実験で示された幼樹の発病率や枯死率の違いほど顕著ではなかった。これは、芽生えが未熟であるために材線虫病に対する感受性が高かったと考えられることに加え、野外条件下では水や養分をめぐる競争の効果がアカマツやクロマツ幼樹の材線虫病感受性を増大させていたためだと考えられる。

この実験ではクロマツの芽生えは菌根菌に感染していなかった。菊池ら（1991）は、4 カ月生のアカマツ実生が菌根をもっていると、その材線虫病感受性が低下すること実験的に示唆した。菌根菌は、植物体からの分泌物あるいは植物体またはその遺体からの抽出物に対して感受性を示すことがある（Olsen *et al.* 1971, Theodrou and Bowen 1971, Robinson 1972）。したがって、野外では、他樹種起源の他感作用物質は菌根菌に阻害的に作用して、その結果としてアカマツやクロマツの材線虫病感受性に効果を及ぼしているかも知れない。

本実験において、オオバヤシャブシの水抽出物中には低濃度でもクロマツ芽生えの材線虫病感受性を高める物質が存在することが示唆された。そのような他感作用物質としてカテキンが候補としてあげられ、そのレタスの根に対する強い生長阻害作用が示されている（富樫 1995）。

共存樹種由来の他感作用物質は、共存樹種のリターを介して土壌に移行している可能性が高い。材線虫病の発病に及ぼす共存樹種の影響を解明するためには、リターを考慮しながら他感作用物質の作用を明らかにすることが必要であろう。

## 第4章 材線虫病の伝播昆虫の生態に及ぼす 共存樹種の影響

マツノマダラカミキリ成虫はマツノザイセンチュウの主要な伝播昆虫である (Mamiya and Enda 1972, 森本・岩崎 1972)。そのため、マツノマダラカミキリ成虫の生残過程、行動、個体群動態は材線虫病の動態と密接に関係する。

アカマツ林やクロマツ林内に共存する他樹種はマツノマダラカミキリの生態に影響を及ぼすかもしれない。例えば、マツノマダラカミキリ成虫が他樹種植物を摂食することにより、あるいは他樹種の放出する化学物質の効果により、マツノマダラカミキリ成虫の生残過程や行動は影響を受けるかもしれない。また、アカマツやクロマツの林内における他樹種の存在様式は林内の微気象やマツノマダラカミキリの天敵の活動に影響し、それらを通じて枯死木内におけるマツノマダラカミキリの発育や生残に関与しているかも知れない。本章では、共存樹種がマツノマダラカミキリを介して林分の材線虫病感受性に及ぼす影響を実験的に解析した。

### 1 マツノマダラカミキリ成虫の生残と産卵に及ぼす共存樹種の影響

アカマツやクロマツ林内の他樹種の存在がマツノマダラカミキリ成虫の生残や産卵に及ぼす影響については、これまで全く研究されていない。ここでは、網室内という閉鎖空間の中に宿主でない樹種を入れてマツノマダラカミキリ成虫を飼育した。このような飼育によってマツノマダラカミキリ成虫の生残過程や産卵経過が影響をうけるかどうかを調べた。

#### (1) 材料と方法

昆虫：1991年と1992年の秋、熊本市の森林総合研究所九州支所内の立田山実験林で、アカマツとクロマツの枯死木を採集し、翌年にそれらからマツノマダラカミキリ成虫を脱出させた。脱出後1日以内に成虫の体重を測定し、一頭ずつ透明プラスチックカップ（直径9 cm, 高さ4.5 cm）に入れ、餌として新鮮なアカマツ枝を与えて飼育した。プラスチックカップは屋根付きの大型野外網

室内に置いた。1992年の実験では6月19日から7月1日までの間に脱出した成虫を、1993年の実験では6月22日から18日までと7月6日から12日までの2つの期間に脱出した成虫を飼育実験に用いた。なお、1992年の実験では脱出後1週間以内のマツノマダラカミキリ成虫の死亡が少なくなかったので、1993年の実験では1週間個体飼育して生き残った成虫を実験に使用した。

**共存樹種：**オオバヤシャブシとエニシダを1992年6月に熊本市の種苗業者から購入して、その後の実験に用いた。オオバヤシャブシは2年生のポット苗であった。エニシダは3年生の露地ものでよく分枝していた。また、1992年11月に熊本市の種苗業者から1年生のポット苗としてオオバヤシャブシとエニシダを購入した。ヒサカキは、1992年の6月と11月に森林総合研究所九州支所立田山実験林で山採りし、それぞれ1992年と1993年の実験に用いた。これらの樹木は素焼きの植木鉢（直径13 cm、高さ12 cm、ただし1992年のエニシダは直径16 cm、高さ13 cmの植木鉢）にマサ土を入れて、1本ずつ植え付けた。灌水は、夏と秋に週2~3回の頻度で行った。網室に入れた時には、各樹種の樹高は約1 mであった。

**飼育：**実験に使用した網室は床が70 cm×70 cmで高さが90 cmの箱型で、前面と背面は24メッシュのステンレス製金網であり、その他の2側面はステンレス板であった。上面には30 cm×30 cmの金網張りの窓があったが、これはビニールシートで塞いで使用した。これらの網室は、屋根付きの大型野外網室内に置かれていた。

マツノマダラカミキリ成虫はアカマツ枝の樹皮を食べる。そこで、アカマツの枝をその先端から約1 mの長さに切った後、針葉を摘み取り、2~3枝をまとめて根元側の切り口を水の入った500 mlのプラスチックビンにさした。成虫の溺死を防ぐために、プラスチックビンの口は布で塞いだ。このアカマツ枝を成虫の餌として網室に入れ、さらにオオバヤシャブシ、エニシダまたはヒサカキを共存させるために、それらを植えた植木鉢を4個ずつ網室内に置いた。植木鉢に植栽された樹木やアカマツ枝の高さが網室の高さを越えていた場合は、それらの剪定を行わず、先端を天井に這わせながらそれらを網室に入れた。アカマツの枝は1週間おきに新鮮な枝に交換した。網室に入れた鉢植えの共存樹

種には1週間に1回灌水した。共存樹種が萎凋した場合は、網室外で育成していた同じ樹種の鉢植えと交換した。対照の網室にはアカマツ枝のみを入れた。この後、これらをそれぞれ、オオバヤシャブシ区、エニシダ区、ヒサカキ区、対照区と呼ぶ。これら4つの処理区の繰り返し数は2であった。

1992年の実験では雌雄5対の成虫が揃うたびにひとつの網室に放した。このため、網室ごとに成虫の体サイズや飼育の開始時期は異なった。もっとも、各網室の成虫の脱出時期は1~3日の違いしかなかった。1993年の実験では6月22日から28日までの間に脱出した成虫を、体サイズに偏りが生じないように1グループあたり雌雄5対の4グループに分けて、各処理区の網室(網室1)の中に1グループずつ放した。このため、成虫の体サイズと飼育開始日は網室間で違いがなかった。しかしながら、各網室の成虫の脱出時期の差は5~7日となり、大きくばらついた。7月6日から12日までの間に脱出した成虫も同様に4グループに分けて網室(網室2)に放した。各網室に放した成虫の脱出期間が2日以上にわたる場合は、その中間日を成虫の脱出日とみなした。成虫は網室の中に放す前に翅鞘にラッカーでマークを付けて、個体識別を行った。

**生残過程と産卵数の調査：**網室内に放した後、1週間ごとにマツノマダラカミキリ成虫の生死を調べて、可能な限り死亡要因を記録した。産卵用の丸太でつぶすなどの人為による死亡個体は生残率の計算に用いなかった。

1992年の実験では、成虫を網室に放してから1週間後に産卵用のアカマツ丸太を与えた。1993年の実験では、成虫を網室に放した日からアカマツ丸太を与えた。アカマツ丸太の長さは70 cm、中央径は3.0~12.3 cmであり、健全木を伐倒してから23日以内に網室に入れた。ただし、1993年の対照区の網室2に8月27日に入れられた丸太は伐倒の29日後に使用された。丸太が伐倒から2週間以後に使用される場合には、伐倒の7~10日後から使用時まで5℃で保存した。丸太は雌あたり1本の割合で与え、1週間ごとに新しい丸太と交換した。

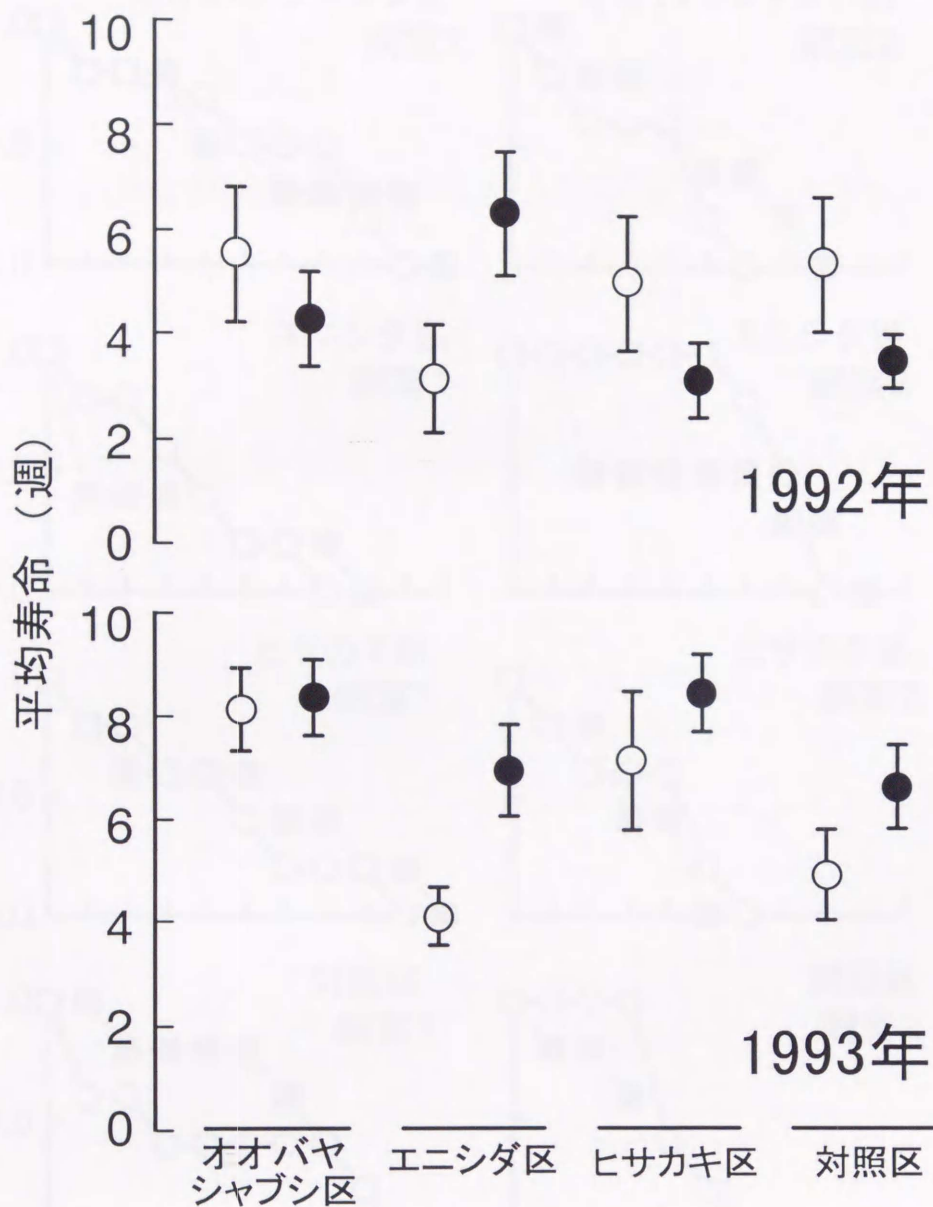
マツノマダラカミキリ雌成虫はアカマツやクロマツの衰弱木の樹皮に大腮を使って傷をつけ、そこに産卵管を差し込んで内樹皮の中または内樹皮と材の間に産卵する。この傷跡は産卵痕と呼ばれる。しかし、雌成虫はすべての産卵痕に産卵するわけではない。そこで、網室から回収した丸太の産卵痕数を調べた



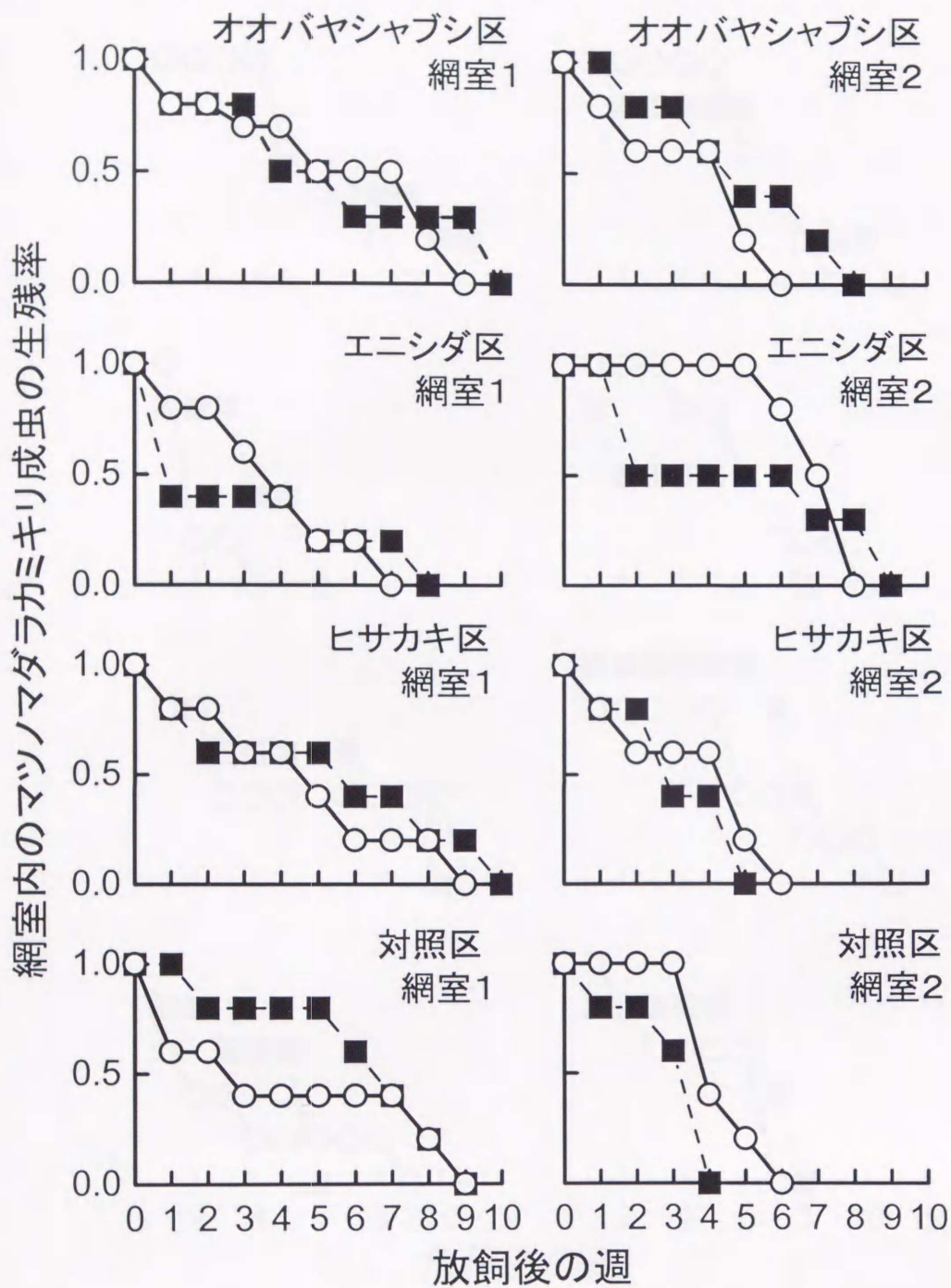
後、1~2本の丸太を無作為に選んで剥皮し、産卵痕に対する産卵割合（産卵数／産卵痕数）を調査した。剥皮しなかった丸太に産みつけられた卵数は、産卵痕数に産卵割合をかけることによって推定した。網室間で産卵数を比較するために、雌あたり週あたりの産卵数を計算した。雌成虫の個体数は死亡によって減少する。そこで、丸太の搬入時の雌成虫数と丸太の回収時の雌成虫数の平均値をその週の雌成虫数とみなした。回収された丸太に産みつけられた推定産卵数を雌成虫数で割ることによって、雌あたり週あたりの産卵数を求めた。

## （2）結果

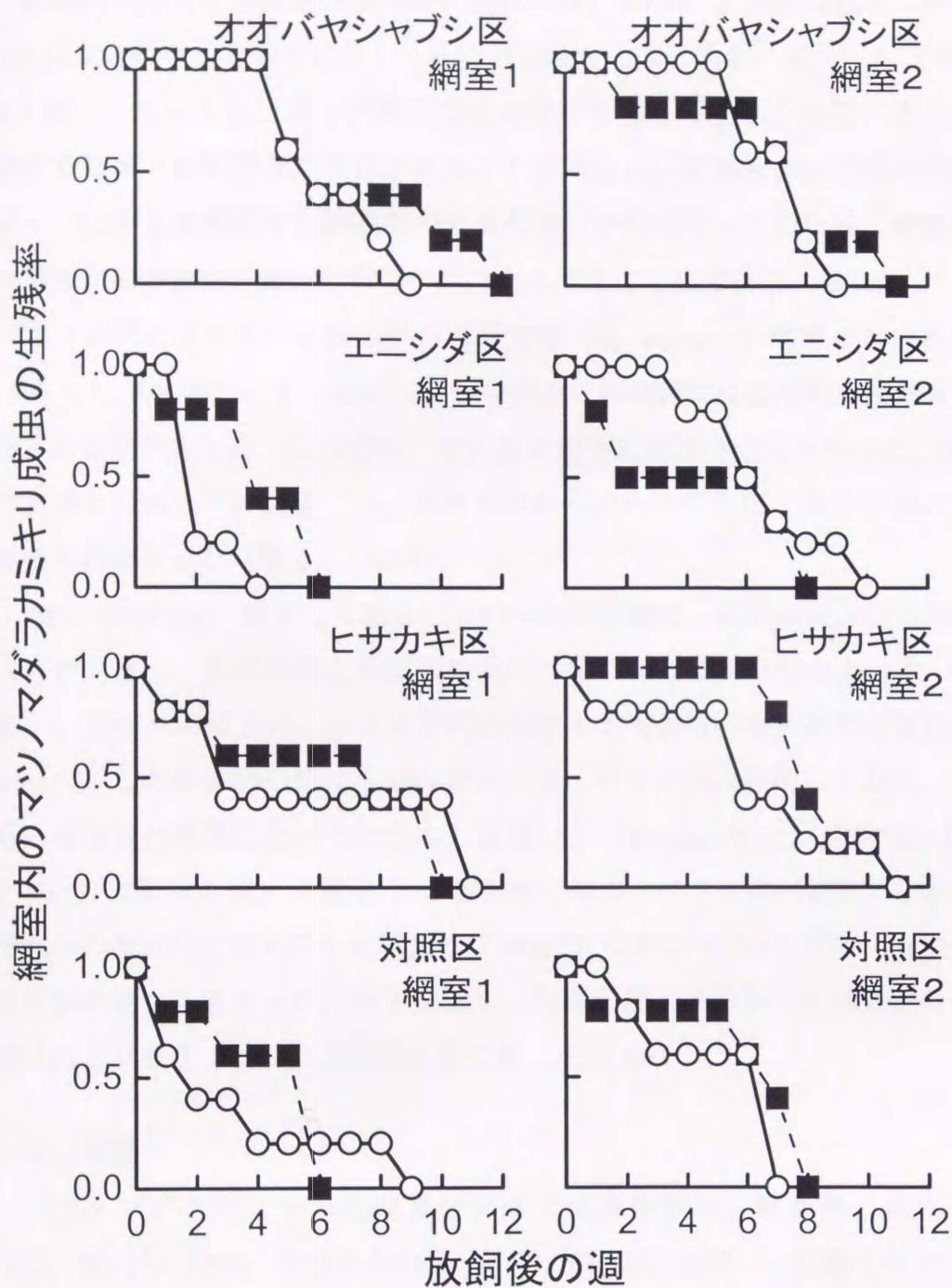
1992年の実験では、マツノマダラカミキリ成虫の平均寿命は3.6~6.1週であった（第4.1, 4.2図）。平均寿命について行った二元配置分散分析では、網室間（ $F=0.09$ ,  $P>0.9$ ）、処理区間（ $F=0.37$ ,  $P>0.5$ ）、相互作用（ $F=2.45$ ,  $P>0.07$ ）とも有意な差は認められなかった（二元配置分散分析,  $P>0.5$ ）。1993年の実験では、成虫の平均寿命は4.1~8.3週であり、1992年の実験に比べて長かった（第4.1, 4.3図）。これは、1993年の実験には脱出後1週間生存したマツノマダラカミキリ成虫を使用したためである。1993年の実験では、エニシダ区の網室1で4頭の成虫がボーベリア病によって死亡した。この網室では飼育開始の2週後から急激に生残率が減少し（第4.3図）、平均寿命は4.1週と短かった（第4.1図）。各処理区とも、平均寿命は網室1より網室2で長い傾向があった。1993年の実験では網室1と網室2では成虫の飼育期間が異なっていた。そこで、両網室間での寿命の差は、成虫を飼育した期間の気象条件の違いが影響したものと考えられた。また、1993年の実験では、対照区で他の区より平均寿命が短かったが、その原因は不明であった。以上のような網室間、処理区間での平均寿命の違いを反映して、1993年のデータに対する二元配置分散分析では、網室間（ $F=4.94$ ,  $P<0.005$ ）と処理区間（ $F=5.90$ ,  $P<0.05$ ）に有意な差が検出された。ただし、相互作用は有意ではなかった（ $F=0.76$ ,  $P>0.5$ ）。2年間の結果をあわせて考えると、網室内に置かれた他樹種がマツノマダラカミキリ成虫の生残過程に影響を与えたとは言えなかった。



第4.1図. マツノマダラカミキリ成虫の寿命に及ぼす共存樹種の影響。網室の中で雌雄5対の成虫を飼育した。対照区では餌としてアカマツ枝と産卵用のアカマツ丸太を与えた。他の区ではさらに、オオバヤシャブシ、エニシダまたはヒサカキの鉢植えを網室内に入れた。○および●はそれぞれ各処理区の網室1および2の成虫の平均寿命を、縦線はその標準誤差を示す。



第4.2図. マツノマダラカミキリ成虫の生残過程に及ぼすオオバヤシャブシ, エニシダおよびヒサカキの影響 (1992年). 屋根付きの大型網室内に置かれた小型網室の中で雌雄5対の成虫を飼育した. 対照区では餌としてのアカマツ枝と産卵用のアカマツ丸太を与えた. 他の区ではさらにオオバヤシャブシ, エニシダまたはヒサカキを網室内に置いた. ■は雄を, ○は雌を示す.



第4.3図. マツノマダラカミキリ成虫の生残過程に及ぼすオオバヤシャブシ, エニシダおよびヒサカキの影響 (1993年). 屋根付きの大型網室内に置かれた小型網室の中で雌雄5対の成虫を飼育した. 対照区では餌としてアカマツ枝と産卵用のアカマツ丸太を与えた. 他の区ではさらにオオバヤシャブシ, エニシダまたはヒサカキを網室内に置いた. ■は雄を, ○は雌を示す.

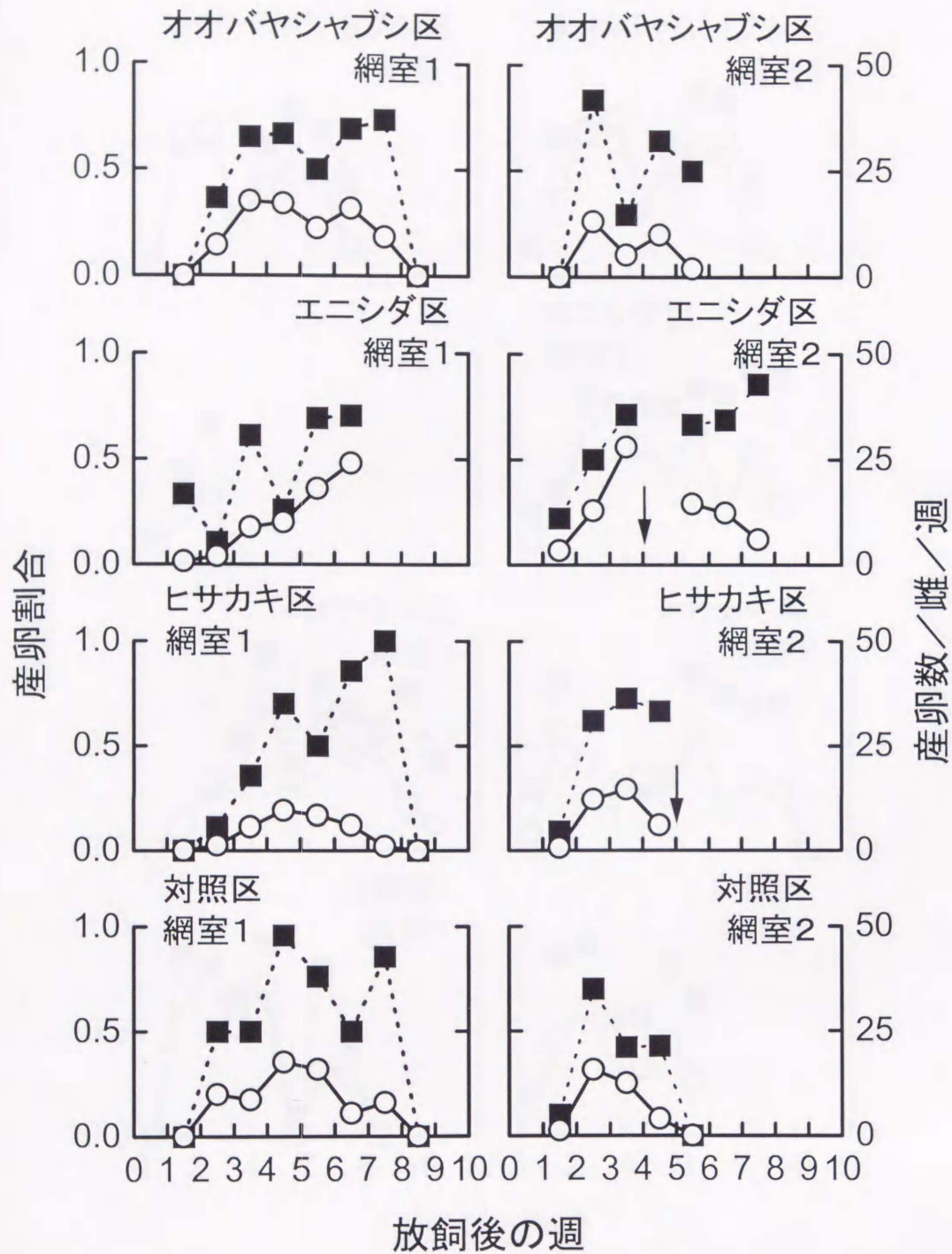
産卵痕に対する産卵割合は成虫を網室に放してから 2 週間は低く、その後は 0.5 以上の値を示すようになり、成虫の老化とともに急激に減少した（第 4.4, 4.5 図）。もっとも、多くの雌成虫が老化する前に死亡した場合、そのような網室では高い産卵割合が維持されることがあった。産卵割合の時間的変化のパターンは同じ処理区でも網室間で大きな違いがあった。このため、網室内の共存樹種が産卵割合に及ぼす影響を明らかにすることはできなかった。

マツノマダラカミキリ個体群の産卵曲線 ( $m_x$  curve) を網室ごとに作製した（第 4.4, 4.5 図）。もっとも、3 つの網室の個体群では産卵割合を調査できなかった期間があった。このため、それらの産卵曲線は不完全であった。1992 年の実験と 1993 年の実験では、産卵曲線のパターンに及ぼす共存樹種の影響は認められなかった（第 4.4, 4.5 図）。

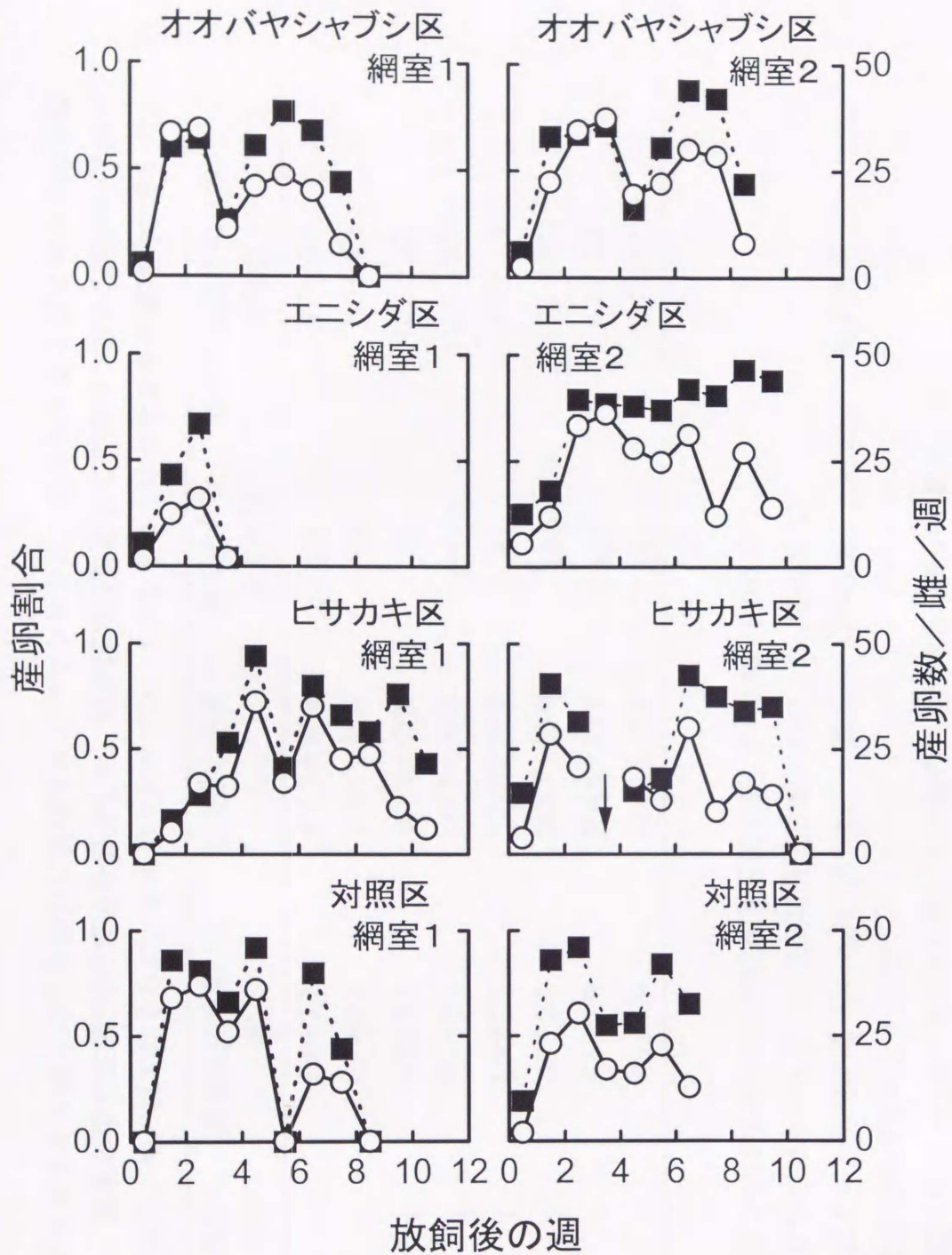
1992 年の場合、雌あたり週あたりの平均産卵数は、網室の個体群の間でばらつきが大きく、共存樹種と産卵数の間に一定の傾向は見られなかった（第 4.1 表）。1993 年の場合は、エニシダ区の網室 1 の個体群の総産卵数が極めて少なかった。この個体群の雌は早い時期からボーベリア病に感染しており、これが低い産卵数の原因になったのかもしれない。（Kruskal-Wallis の検定,  $H=2.25$ ,  $P>0.5$ ）（第 4.2 表）。網室 2 の個体群ではボーベリア病が発生しなかった。それらの雌あたり週あたり産卵数の平均値は 17.7 から 22.4 までばらつき、個体群間の差が小さかった。両年を通じ、処理区間、網室間で産卵数に有意な差は検出されなかった（二元配置分散分析,  $P>0.06$ ）。

### （3）考察

マツノマダラカミキリの卵巣発育または産卵数は、餌条件（山根・鹿野 1976, 勝山ら 1989）や雌成虫の体サイズ（Togashi 1997）に影響される。また、気温はマツノマダラカミキリ成虫の行動全般に影響するので、産卵数にも影響を及ぼすと考えられる。この実験では、餌として用いたアカマツ枝の条件に違いがないように配慮した。1992 年の実験では、雌成虫の平均体重が個体群間で 265.2 mg から 431.3 mg までの間にばらついたが、その差は有意ではなかった（一元配置分散分析,  $F=1.12$ ,  $P>0.3$ ; 第 4.1 表）。また、雌あたり週あたり



第4.4図. マツノマダラカミキリ雌成虫の産卵割合と産卵数に及ぼすオオバヤシャブシ、エニシダおよびヒサカキの影響（1992年）. 雌雄5対のマツノマダラカミキリ成虫を網室で飼育した. 対照区では餌のアカマツ枝と産卵のためのアカマツ丸太を与えた. 他の区ではさらにオオバヤシャブシ、エニシダまたはヒサカキを網室内に置いた. アカマツ丸太は毎週とり替えて産卵痕数と産卵割合を調べた. 産卵数は産卵痕数に産卵割合を掛けることで推定された. ■は産卵割合を, ○は雌あたり週あたりの産卵数を表し, 矢印はその網室で産卵割合が調査されなかった週を示す.



第4.5図. マツノマダラカミキリ雌成虫の産卵割合と産卵数に及ぼすオオバヤシャブシ, エニシダおよびヒサカキの影響 (1993年). 雌雄5対のマツノマダラカミキリ成虫を網室で飼育した. 対照区では餌のアカマツ枝と産卵のためのアカマツ丸太を与えた. 他の区ではさらにオオバヤシャブシ, エニシダまたはヒサカキを網室内に置いた. アカマツ丸太は毎週とり替えて産卵痕数と産卵割合を調べた. 産卵数は産卵痕数に産卵割合を掛けることで推定された. ■は産卵割合を, ○は雌あたり週あたりの産卵数を表し, 矢印はその網室で産卵割合が調査されなかった週を示す.

第 4.1 表. マツノマダラカミキリ成虫の産卵能力に及ぼすオオバヤシャブシ, エニシダおよびヒサカキの影響 (1992年). 網室の中で雌雄5対の成虫を飼育した. 対照区では餌としてアカマツ枝と産卵用のアカマツ丸太を与えた. 他の区ではさらに, オオバヤシャブシ, エニシダまたはヒサカキを網室内に置いた.

処理区	網室の 番号	雌成虫の寿命 (週)	雌成虫の体重 <sup>a,c</sup> (mg)	推定された 全産卵数	雌あたり週あたりの <sup>a,d</sup> 産卵数
オオバヤシャブシ区	1	5.7±3.2	431.3±61.3	261	9.7±2.5
	2	3.8±2.2	371.6±36.0	76	6.0±2.4
エニシダ区	1	4.0±2.2	401.4±62.0	77	10.6±3.7
	2	6.2±2.9	419.8±38.8	(372) <sup>e</sup>	(12.9±3.5) <sup>e</sup>
ヒサカキ区	1	6.6±2.9	373.0±25.5	64	4.0±1.4
	2	3.8±2.2	265.2±29.0	(94) <sup>e</sup>	(8.3±3.1) <sup>e</sup>
対照区	1	4.4±3.8	366.8±53.7	133	8.2±2.3
	2	4.6±0.9	421.2±69.3	134	6.7±3.1

a 平均値±標準誤差.

b 網室間で平均値に有意な差はなかった (一元配置分散分析,  $F=0.90$ ,  $P>0.5$ ).

c 網室間で平均値に有意な差はなかった (一元配置分散分析,  $F=1.12$ ,  $P>0.3$ ).

d 二元配置の分散分析により, 処理区間 ( $F=0.58$ ,  $P>0.6$ ), 網室間 ( $F=3.58$ ,  $P>0.06$ ), 相互作用 ( $F=1.67$ ,  $P>0.19$ ) とも有意な差は検出されなかった.

e 網室間で産卵割合を調べなかった週があったため, その週の推定産卵数を除いて算出した.



第 4.2 表. マツノマダラカミキリ成虫の産卵能力に及ぼすオオバヤシャブシ, エニシダおよびヒサカキの影響

(1993年). 網室の中で雌雄5対の成虫を飼育した. 対照区では餌としてアカマツ枝と産卵用のアカマツ丸太を与えた. 他の区ではさらに, オオバヤシャブシ, エニシダまたはヒサカキを網室内に置いた. 網室1は7月2日に, 網室2は7月16日に成虫を網室内に放した.

処理区	網室の 番号	雌成虫の寿命 <sup>a,b</sup> (週)	雌成虫の体重 <sup>a,c</sup> (mg)	推定された 全産卵数	雌あたり週あたりの <sup>a,d</sup> 産卵数
オオバヤシャブシ区	1	7.6±1.8	328.0±43.0	593	16.9±7.3
	2	8.4±1.3	348.2±46.4	818	22.7±3.9
エニシダ区	1	3.4±0.9	309.6±43.4	62	8.0±3.6
	2	7.8±2.0	362.8±34.1	872	22.4±3.4
ヒサカキ区	1	6.8±4.8	328.2±39.9	399	17.2±3.5
	2	7.4±3.0	372.2±41.2	(557) <sup>e</sup>	(17.0±3.1) <sup>e</sup>
対照区	1	4.4±3.4	338.8±43.8	264	18.1±5.3
	2	6.2±3.5	366.6±27.3	406	17.7±3.4

a 平均値±標準誤差.

b 網室間で平均値に有意な差はなかった (一元配置分散分析,  $F=2.13$ ,  $P>0.06$ ).

c 網室間で平均値に有意な差はなかった (一元配置分散分析,  $F=0.30$ ,  $P>0.9$ ).

d 二元配置の分散分析により, 処理区間 ( $F=0.39$ ,  $P>0.7$ ), 網室間 ( $F=2.79$ ,  $P>0.1$ ), 相互作用 ( $F=1.22$ ,  $P>0.3$ ) とも有意な差は検出されなかった.

e 網室間で産卵割合を調べなかった週があったため, その週の推定産卵数を除いて算出した.

の産卵数と雌成虫の平均体重との間に相関は認められなかった ( $r=0.40$ ,  $n=13$ )。1993年の実験では、4つの網室1の間と4つの網室2の間で雌虫の平均体重とそのばらつきが均一になるようにしたので、産卵に及ぼす体重の影響は除かれた (一元配置分散分析,  $F=0.30$ ,  $P>0.9$ ; 4.2 表)。1992年の実験では、成虫を網室に放した時期が個体群ごとに異なるので、成虫の産卵に及ぼす気温の効果は個体群間を比較するとき無視できない。これに対して、1993年の実験では成虫を4つの網室1に放した時期は同じであり、4つの網室2に放した時期も同じであったので、産卵に及ぼす共存植物の影響を検出できると考えられた。しかしながら、ボーベリア病の発生した網室を除いて、産卵割合や雌あたり週あたり産卵数は共存樹種と放飼時期の影響が見られなかった。このことから、網室内に置かれた共存樹種はマツノマダラカミキリ成虫の産卵過程に影響を及ぼさないと結論づけられた。したがって、開放的な野外の条件下において、マツ林における共存樹種の違いが、マツノマダラカミキリ成虫の生残や産卵に影響を及ぼしている可能性は極めて低いと考えられた。

## 2 マツノマダラカミキリ成虫に対する共存樹種の誘引と忌避の効果

マツノマダラカミキリ成虫がアカマツやクロマツの衰弱木が放出する化学物質に強く誘引されることは、よく調べられている (安永 1962, Ikeda and Oda 1980, Ikeda *et al.* 1980, 1981)。これ以外に、アカマツやクロマツの健全木や他樹種由来の化学物質がマツノマダラカミキリ成虫を誘引あるいは忌避することが知られている (住本 1977, 藤下 1982, 上野・藤下 1982, Sakai and Yamasaki 1991)。アカマツやクロマツの林内の共存樹種由来の揮発成分によってマツノマダラカミキリ成虫が誘引されたり忌避されたりするならば、それは林分のマツノマダラカミキリの生息密度の差を通じて、林分の材線虫病感受性に影響を及ぼすかもしれない。そこで、大きな野外網室にクロマツ幼樹と他種の樹木を組み合わせ配置してマツノマダラカミキリ成虫を放飼し、その存在場所に偏りが生じるかどうかを調べた。ここでは、このような実験によって共

存樹種がマツノマダラカミキリ成虫に対して誘引あるいは忌避効果をもつかどうかを検討した。

### (1) 材料と方法

昆虫：実験は1992年と1993年に行った。1991年秋に熊本県龍ヶ岳町で採集されたアカマツ・クロマツ枯死木より、1992年7月29日から30日に脱出したマツノマダラカミキリ成虫38頭（雄15頭，雌23頭）を1992年の実験に使用した。成虫は脱出後，一頭ずつ透明プラスチック容器（7.0 cm×10.5 cm，高さ4.0 cm）で，餌として新鮮なアカマツ枝を与えて飼育した。また，1992年夏に熊本市立田山産のマツノマダラカミキリ成虫に産卵させたアカマツ丸太より，1993年6月29日から7月19日に脱出したマツノマダラカミキリ成虫50頭（雄27頭，雌23頭）を1993年の実験に使用した。成虫は脱出後，一頭ずつ透明プラスチックカップ（直径9 cm，高さ4.5 cm）で，新鮮なアカマツ枝を餌として飼育した。プラスチックカップは屋根付きの大型網室内に置いた。成虫は翅鞘にラッカーで個体識別用のマーキングを施した後，野外網室に放された。

植物：実験には，クロマツ，オオバヤシャブシ，エニシダの幼樹を用いた。クロマツは森林総合研究所九州支所の実験苗畑で育成されていた。1992年8月に2年生幼樹を直径16 cm，高さ13 cmの素焼きの植木鉢にマサ土を入れて1本ずつ植えて，1992年の実験に用いた。また，1993年の8月に2年生幼樹を硬質塩化ビニール製のプランター（460 mm×430 mm，深さ240 mm）にマサ土を入れて3本植えにして，1993年の実験に使用した。オオバヤシャブシとエニシダは1992年6月に熊本市の種苗業者から購入して，1992年の実験で使用した。オオバヤシャブシは2年生のポット苗であった。エニシダは3年生の露地のものであった。また，オオバヤシャブシとエニシダを1992年11月に熊本市の種苗業者から購入して，1993年の実験で使用した。それらは1年生のポット苗であった。ヒサカキは，1992年の6月と11月に森林総合研究所九州支所の立田山実験林で山採りして，それぞれ1992年と1993年の実験に使用した。これらの樹木は直径13 cm，高さ12 cmの素焼きの植木鉢にマサ土を入れて，1本ずつ

つ植え付けた。ただし、1992年のエニシダは直径16 cm、高さ13 cmの植木鉢に植え付けた。灌水は、夏と秋の間週2~3回の頻度で行った。

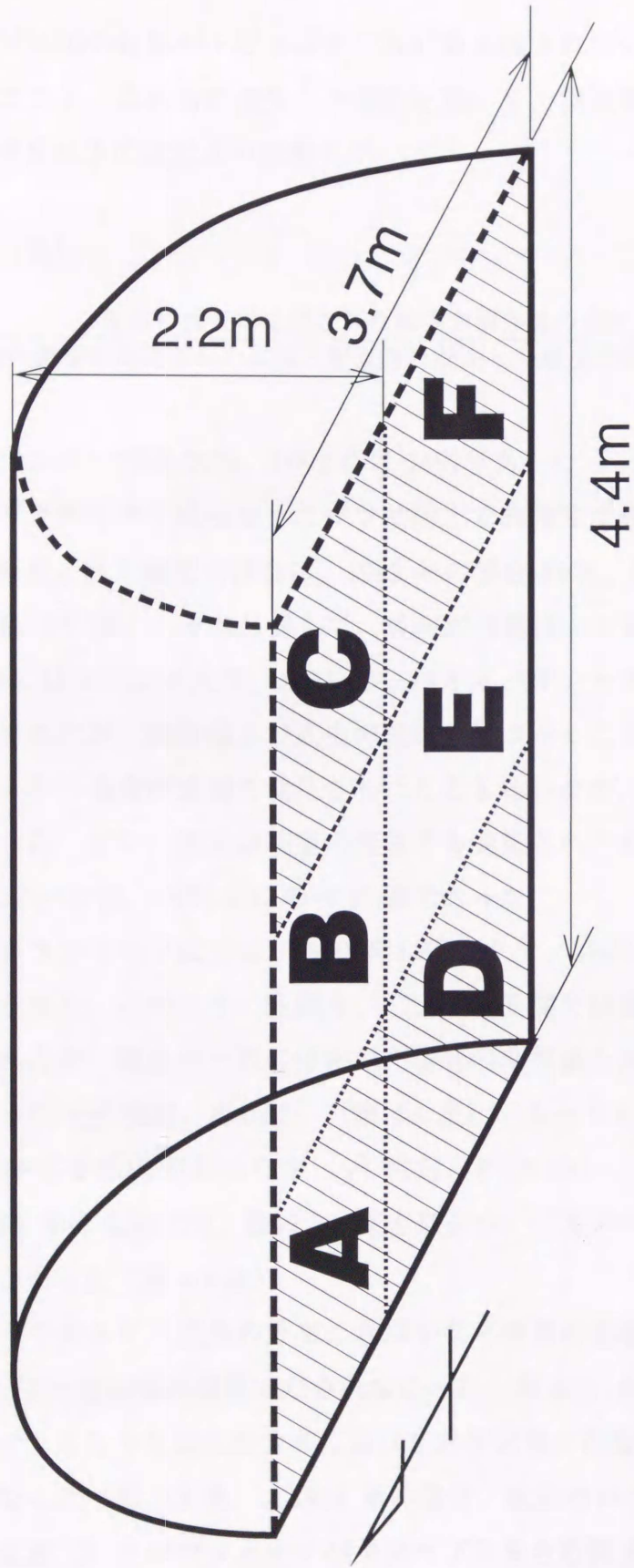
方法：実験は森林総合研究所九州支所の実験苗畑内に設けられた野外網室（東西4.4 m×南北3.7 m、高さ2.2 m）で行われた。網室の底面にはマツノマダラカミキリ成虫を発見しやすいように白い寒冷紗を敷き詰め、その上を東西方向に3等分、南北方向に2等分するよう線を引いて6区画を設定した（第4.6図）。各区画の大きさは約1.5 m×1.9 mであった。網室の4隅にあたるA、C、D、Fの4区画に3本のクロマツ（1992年は3個の植木鉢、1993年は1個のプランター）を置いた。さらに、これらのうちの3区画にはオオバヤシャブシ、エニシダまたはヒサカキを植えた5個の植木鉢を置いた。網室内における位置の効果を無作為化するために、共存植物は2週間に1回の割合で置き場所を循環的に変えた。

1992年の実験では8月6日に、1993年の実験では7月12日に成虫を網室内に放した。この時、成虫を網室内のBまたはEの区画の寒冷沙上に置いた。その後、降雨時を除いて原則として週2回、つまり3または4日の間隔で、成虫を捕獲し、成虫のいた区画とその位置（クロマツ上、他樹種植物上、寒冷沙上、網室壁面）および生死を記録した。さらに、他樹種植物上における成虫の食痕の有無も調査した。記録が終わると、生きていた成虫は再びBまたはEの区画に放され、死亡していた成虫は回収された。

実験期間中は、植木鉢の土壌表面が十分に湿るまで、原則として毎日灌水した。クロマツの一部は材線虫病によって枯死した。そこで、1区画の3本のクロマツの全葉が変色した時、全区画一斉にすべてのクロマツを新しいクロマツに交換した。1992年には10月1日に、1993年には9月10日に網室内の成虫が10頭以下となったので、実験を終了した。

## （2）結果と考察

1992年の実験では6頭、1993年の実験では14頭の成虫がいなくなった。おそらく、成虫が衰弱または死亡した後、トビイロケアリ (*Lasius japonica* L.) に持ち去られたと考えられた。なぜなら、寒冷紗の上またはその下でマツノマ



第4.6図. マツノマダラカミキリ成虫の空間分布に及ぼす共存樹種の影響を調べた野外網室. 網室は6区画(約1.5m×1.9m)に分けられ, 斜線部の4区画にクロマツ幼樹だけ, クロマツ幼樹とオオバヤシヤブシ, クロマツ幼樹とエニシダまたはクロマツ幼樹とヒサカキを置いた.

ダラカミキリ成虫の死体がトビイロケアリに取り囲まれているのが頻繁に発見されたからである。これらの消失した個体を除いて、実験期間を通した生存個体の発見効率を以下の式により計算した。

発見効率 (%)

$$= \frac{\text{各回の調査で発見された成虫の個体数の合計}}{\text{各回の調査で発見された成虫と発見されなかった成虫の個体数の合計}} \times 100$$

その値は、1992年の場合99%、1993年は94%であった。

マツノマダラカミキリ成虫はクロマツ幼樹上で高頻度で発見された。クロマツ幼樹上で発見された頻度の割合は、1992年の場合89%、1993年の場合81%であった(第4.3表)。それに対して、成虫が他樹種上で見つかることは少なく、1992年にはエニシダ上で、1993年にはオオバヤシャブシ上でそれぞれ1頭ずつ発見されたが、他樹種上で成虫の食痕が見つかることはなかった。マツノマダラカミキリ成虫が地面で発見されたこともあったが、それらは多くの場合死体であった。また、成虫は網室の壁面でも発見されたが、その頻度は少なく1992年にのべ7頭、1993年にのべ13頭であった。

マツノマダラカミキリ成虫は、1992年に区画Fで、1993年には区画DとFで多く発見された。このように区画A、C、D、E間では成虫ののべ発見数に偏りが見られたが、成虫が一様に分布した場合の期待値と比較すると、差は有意ではなかった( $\chi^2$ 検定,  $P > 0.05$ ) (第4.4表)。もっとも、1992年の雄では区画Fに集中する傾向があったが( $\chi^2$ 検定,  $P < 0.05$ )、その原因は不明であった。1993年の実験では、雄についても雌についてもこのべ発見数に区画間で有意な差はなかった(第4.4表)。

マツノマダラカミキリ成虫の分布に及ぼす共存樹種の影響の時間的变化に、2年間を通して一定の傾向は見いだされなかった(第4.7, 4.8図)。

マツノマダラカミキリ成虫の分布に及ぼす共存樹種の影響は1992年と1993年の間で異なった(第4.5表)。1992年の場合、成虫ののべ発見数はクロマツだけを含む区画 > クロマツとオオバヤシャブシを含む区画 > クロマツとヒ

第 4.3 表. 網室内におけるマツノマダラカミキリ成虫の分布. 網室にはクロマツ幼樹, オオバヤシヤブシ, エニシダ, ヒサカキが置かれ, 1992年には37頭の成虫が, 1993年には50頭の成虫が放された. 括弧内はパーセンテージを示す.

調査年	対象	マツノマダラカミキリ成虫が発見された頻度				計
		クロマツ上	他樹種上 <sup>a</sup>	地面	壁面	
1992	生存・死亡個体	308 (88.5)	1 (0.3)	28 (8.1)	7 (2.0)	344 (100.0)
	生存個体	305 (95.9)	1 (0.3)	5 (1.6)	7 (2.2)	318 (100.0)
1993	生存・死亡個体	271 (81.1)	1 (0.3)	49 (14.7)	13 (3.9)	324 (100.0)
	生存個体	271 (87.1)	1 (0.3)	26 (8.4)	13 (4.2)	311 (100.0)

<sup>a</sup> 1992年にはエニシダ上で, 1993年にはオオバヤシヤブシ上でそれぞれ1回ずつ成虫が発見された.

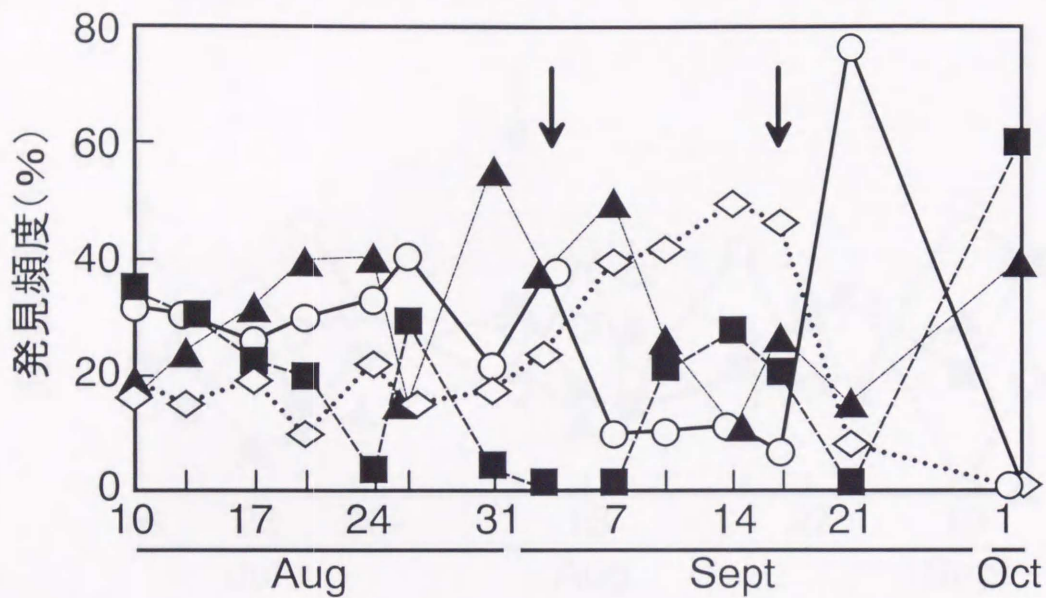
第 4.4 表. 網室内におけるマツノマダラカミキリ成虫の分布に及ぼす位置の影響. 網室は6区画に分けられ, そのうち4区画 (A, C, D, F) にクロマツ幼樹が置かれ, そのうち3区画にオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキが追加して置かれた.

調査年	対象	マツノマダラカミキリ成虫が発見された頻度 <sup>a</sup>						計	P <sup>b</sup>
		区画A	区画B	区画C	区画D	区画E	区画F		
1992	全生存個体	78	1	64	73	1	99	316	0.04
	{雄	32	0	28	24	0	47	131	0.03
	{雌	46	1	36	49	1	52	185	0.37
1993	全生存個体	66	3	73	81	2	82	307	0.52
	{雄	37	1	42	46	0	46	172	0.73
	{雌	28	2	32	35	2	36	135	0.76

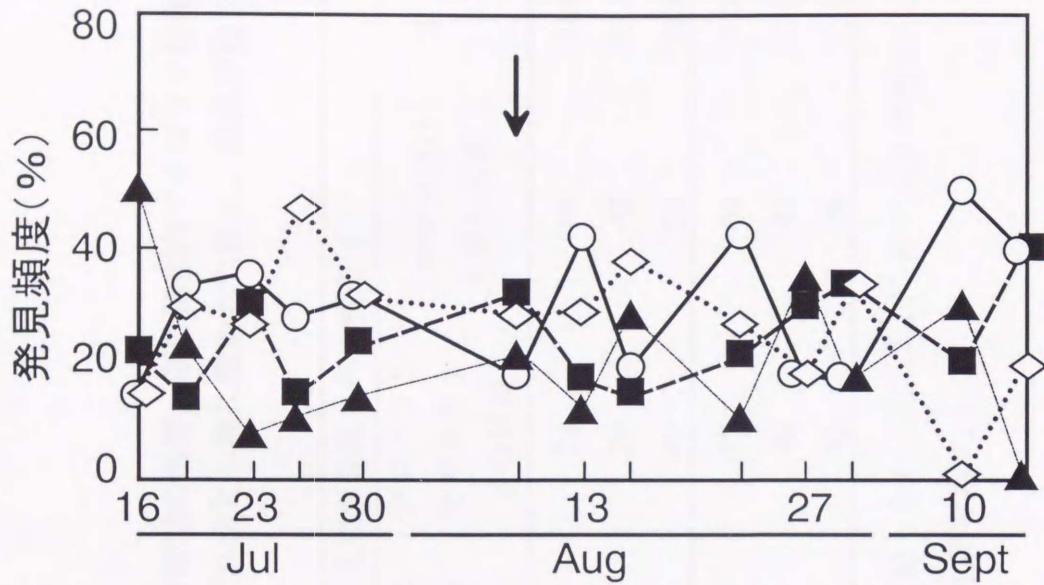
a 1992年に2頭, 1993年に4頭について, 捕獲された区画を記録しなかった. これらのデータは解析に用いなかった.

b クロマツ幼樹が置かれた区画A, C, D, Fでの成虫の発見頻度の一様性の検定 ( $\chi^2$ 検定) における有意水準を示す.





第4.7図. マツノマダラカミキリ成虫の分布に及ぼす共存樹種の影響の季節的变化(1992年). 大型網室にクロマツ幼樹が単独(▲)またはオオバヤシャブシ(○), エニシダ(■)またはヒサカキ(◇)のいずれかと一緒に置かれた後に, 成虫が放された. 図中の矢印は, その日の調査後にクロマツ幼樹を交換したことを示す.



第4.8図. マツノマダラカミキリ成虫の分布に及ぼす共存樹種の影響の季節的变化 (1993年). 大型網室内にクロマツ幼樹が単独 (▲) またはオオバヤシャブシ (○), エニシダ (■) またはヒサカキ (◇) のいずれかと一緒に置かれた後に, 成虫が放された. 図中の矢印は, その日の調査後にクロマツ幼樹を交換したことを示す.

第 4.5 表. マツノマダラカミキリ成虫の分布に及ぼす共存樹種の影響. 野外網室内でクロマツ幼樹が単独またはオオバヤシャブシ, エニシダ, ヒサカキのいずれかと一緒に置かれた後に, 成虫が放された. 括弧内はパーセンテージを示す.

調査年	対象	マツノマダラカミキリ成虫が発見された頻度 <sup>a</sup>					計	P <sup>b</sup>
		クロマツとオオバヤシャブシを含む区画	クロマツとエニシダを含む区画	クロマツとヒサカキを含む区画	クロマツだけを含む区画			
1992	全生存個体	87	59	72	96	314	0.02	
	{ 雄 雌 }	36 51	21 38	29 43	45 51	131 183	0.02 0.44	
1993	全生存個体	87	67	87	61	302	0.07	
	{ 雄 雌 }	48 39	39 28	42 45	42 19	171 131	0.80 0.01	

<sup>a</sup> 1992年に2頭, 1993年に4頭について, 捕獲された区画を記録しなかった. これらのデータは解析に用いなかった.

<sup>b</sup> 成虫の発見頻度の一様性の検定 ( $\chi^2$ 検定) における有意水準を示す.

サカキを含む区画 > クロマツとエニシダを含む区画の順に少なくなり、一様分布とは有意に異なった ( $\chi^2$  検定,  $P < 0.05$ )。この傾向は雌雄ともに認められ、特に雄で顕著であった。1993 年の場合、成虫ののべ発見数はクロマツとオオバヤシャブシを含む区画と、クロマツとヒサカキを含む区画で多く、クロマツとエニシダを含む区画と、クロマツだけを含む区画では少なかったが、均一分布とは有意に異ならなかった ( $\chi^2$  検定,  $P > 0.05$ )。もっとも、クロマツだけを含む区画での雌の発見頻度は特に少なく、雌は区画間に一様に分布しなかった ( $\chi^2$  検定,  $P < 0.01$ )。2 年間の実験結果をあわせ、網室内のマツノマダラカミキリの分布に他樹種の存在が影響したとは認めがたかった。

これらのことから、少なくともこの実験で用いられたオオバヤシャブシ、エニシダまたはヒサカキにはマツノマダラカミキリを誘因したり忌避させたりする効果はないと考えられた。ただし、この実験では設置した共存樹種の量が、実際の林分での状態を模すには少なく、このため成虫への影響が表れなかった可能性がある。また、網室内では風の効果により共存樹種由来の揮発成分は攪乱され、区画間での差は表れにくかったのかもしれない。

### 3 マツノマダラカミキリの生残率と成虫の脱出時期に及ぼすアカマツ林分の下層植生の影響

アカマツやクロマツの林内の下層植生の発達やその結果生じる植物間の競争は、材線虫病の被害程度を大きくすると考えられてきた (竹下ら 1975, 四手井 1974, 藤原ら 1992)。下層植生の発達はアカマツ・クロマツ林内の微気象的条件を変えるに違いない。微気象の変化は、マツノマダラカミキリやその競争者や天敵の動態に影響を及ぼすかも知れない。しかしながら、マツ林の植生の変化とマツノマダラカミキリの生態の関係はこれまでほとんど研究されていない。ここでは、下層植生が管理されたアカマツ林分と管理されていない林分においてマツノマダラカミキリの卵期から成虫として枯死木から脱出するまでの生残率と成虫の脱出時期を調べ、植生の発達がマツノマダラカミキリの個体群を通して林分の材線虫病感受性に影響する可能性を探った。

### (1) 研究場所および材料と方法

研究場所：広島県東広島市の広島大学東広島キャンパス内で、2つの隣接するアカマツ林分を選んだ。その2林分の林齢は約30年で、アカマツの樹高は8~13 m、胸高直径は平均15.8 cmであった。ひとつの林分は、かつて行われていた下刈りや落ち葉掻きにより下層植生がほとんど存在しなかった（管理林分）。もうひとつの林分では低木層がよく繁茂していた（放置林分）。放置林分の主要な低木樹種はヒサカキ、ソヨゴ、クロキ *Symplocos lucida* Sieb. et Zucc., コバノミツバツツジ *Rhododendron reticulatum* D. Don. であり、その植被率は70~80%、植生高は5~8 mであった。これらの林分で、1990年の6月には材線虫病はまだ蔓延しておらず、両林分のアカマツの枯死率は10%未満であった。

昆虫：1989年夏に、アカマツ丸太を広島大学東広島キャンパス内のアカマツ林内に放置して、マツノマダラカミキリ野外個体群に産卵させた。これらの丸太と、1989年夏に枯死したアカマツを伐倒した丸太を、1990年5月29日と6月11日にそれぞれ広島大学東千田キャンパス内の野外網箱に移して、マツノマダラカミキリ成虫を脱出させた。脱出後、成虫を一頭ずつ透明プラスチックカップ（直径12 cm、高さ10 cm）に入れ、アカマツ枝を与えて飼育した。2~4週間後に、4つのプラスチック製の容器（63 cm×46 cm×37 cm）に性成熟した成虫を雌雄5対ずつ入れ、24メッシュのステンレス製金網でふたをした。容器には成虫の餌としてアカマツの枝（長さ約50 cm）と、産卵用のアカマツ丸太（長さ50 cm、平均中央径14.6 cm）を入れた。丸太は每晚新たに容器に入れ、その後3~7時間おきに産卵痕数を数えた。樹皮表面1 m<sup>2</sup>あたりの産卵痕密度が40以上になると、丸太は容器に戻さなかった。各容器について、1週間あたり1~2本の丸太を無作為に選んで産卵割合を調べた。調査したすべての丸太について、産卵割合の平均値は0.76（標準偏差0.03）になった。この値を産卵数の推定に用いた。1990年の7月18日から8月16日までの間、成虫に丸太を与えて産卵させた。

丸太の設置と脱出成虫の捕獲：産卵後10日以内に、マツノマダラカミキリの卵と幼虫を有する丸太を前述の2林分に運び、各林分内の4メッシュまたは40メッシュのステンレス製金網でできた網箱（130 cm×66 cm×34 cm）に入れ

た。網目の大きさの異なる 2 つの網箱は、両林分の境界からそれぞれ 30 m だけ中に入った林分内に置かれた。マツノマダラカミキリ成虫は 4 メッシュ（網目幅 5 mm）の金網を通ることができないが、その競争者である小さな穿孔性昆虫や天敵は通ることができる。ところが、これらの競争者や微生物以外の天敵も 40 メッシュ（網目幅 0.4 mm）の金網を通ることはできない。網箱は地上 1 m の高さに置かれた。丸太の樹皮 1 m<sup>2</sup> あたりの推定産卵数（産卵痕数×0.76）に 4 つの網箱間で違いはなかった（Kruskal-Wallis の検定、 $P>0.3$ ）（第 4.6 表）。

1991 年 5 月に、各網箱の丸太を 1 本ずつナイロン製網袋に入れて、再び網箱に戻した。この時期は、研究場所でのマツノマダラカミキリ成虫の発生時期の直前にあたる。脱出成虫は 1~3 日間隔で捕獲された。1991 年の 11 月に、丸太の剥皮と割材を行って、丸太内のマツノマダラカミキリの生存虫個体と死亡個体を採集した。

網箱内の気温は、データロガー（カーターアート社製 ランドスケール MDL-1000）を用いて、1990 年の 9 月と 11 月および 1991 年の 3 月、5 月および 9 月の毎月 1 週間、30 分間隔で記録した。1991 年の 11 月 5 日に、丸太の材の含水比を測定するために、刃径 15 mm のハンドドリルを用いて、すべての丸太から材の試料を採取した。採取した試料は湿重を測定した後、60℃で 7 日間乾燥させて乾重を求め、含水比  $[(\text{湿重}-\text{乾重})/\text{乾重}]$  を算出した。

## （2）結果と考察

産卵の翌年の 11 月、つまりマツノマダラカミキリ成虫の発生時期が終わってから、3 頭の生存幼虫が丸太から採集された（第 4.7 表）。したがって、脱出成虫数を推定産卵数で割った値は、発育に 1 年を要した個体群の、卵期から成虫として脱出するまでの生残率の近似値である（第 4.7 表）。生残率は 4 メッシュの網箱内に置かれた個体群より 40 メッシュの網箱内に置かれた個体群で、また放置林分に置かれた個体群より管理林分に置かれた個体群で高くなる傾向があった。もっとも、二元配置分散分析によれば、網箱のメッシュサイズも林分の管理状態も生残率に有意な違いを引き起こさなかった（ $P>0.1$ ）

第 4.6 表. アカマツ丸太の数と直径および丸太に産みつけられたマツノマダラカミキリの卵数. 卵数は産卵痕数に平均産卵割合 (0.76) を掛けることによって推定された.

林分	網箱の メッシュサイズ	供試 丸太数	丸太の直径 (cm) (平均値±標準誤差)	全産卵 痕数	丸太の樹皮 1 m <sup>2</sup> あたり の推定産卵数 <sup>b</sup> (平均±標準誤差)
管理林分	4	8	14.1±2.3	100	42.7±3.0
	40	7	14.9±1.3	97	45.8±3.5
放置林分	4	6	14.9±2.1	95	50.3±3.0
	40	6	14.5±1.7	84	47.2±3.6

<sup>a</sup> 一元配置分散分析で有意な差はなかった ( $F=0.28$ ,  $P>0.8$ ).

<sup>b</sup> KRUSKAL-WALLIS の検定で有意な差はなかった ( $H=2.72$ ,  $P>0.4$ ).

第 4.7 表. アカマツ丸太におけるマツノマダラカミキリの発育と生残に及ぼす林分管理の影響. 管理状態の異なるアカマツ2林分にメッシュサイズの違いによる網箱が置かれ, その中にマツノマダラカミキリ卵または幼虫のいる丸太が入られた. アカマツ丸太は1990年にマツノマダラカミキリ成虫に産卵された. 丸太内の生存幼虫数と死亡個体数は1991年11月に調査した. 生残率は推定産卵数に対する成虫脱出数の割合であり, 発育に1年を要した個体群の近似的な値を示す.

林分	網箱の メッシュサイズ	脱出 成虫数	卵期から成虫として脱出 するまでの生残率 <sup>a</sup> (平均値±標準誤差)	丸太内の		丸太内で発見された	
				生存幼虫数	死亡個体の数	幼虫	蛹 成虫
管理林分	4	33	0.41 ± 0.06	0	0	2	0 1
	40	45	0.51 ± 0.09	1	0	0	1 4
放置林分	4	22	0.29 ± 0.04	0	0	1	0 0
	40	29	0.43 ± 0.09	2	0	0	2 2

<sup>a</sup> データを角変換した後に二元配置分散分析を行った. その結果, 生残率には林分間 ( $F=2.83, P>0.1$ ), メッシュサイズ間 ( $F=3.41, P>0.07$ ) およびそれらの相互作用 ( $F=0.00, P>0.9$ ) のいずれにも有意な差はなかった.

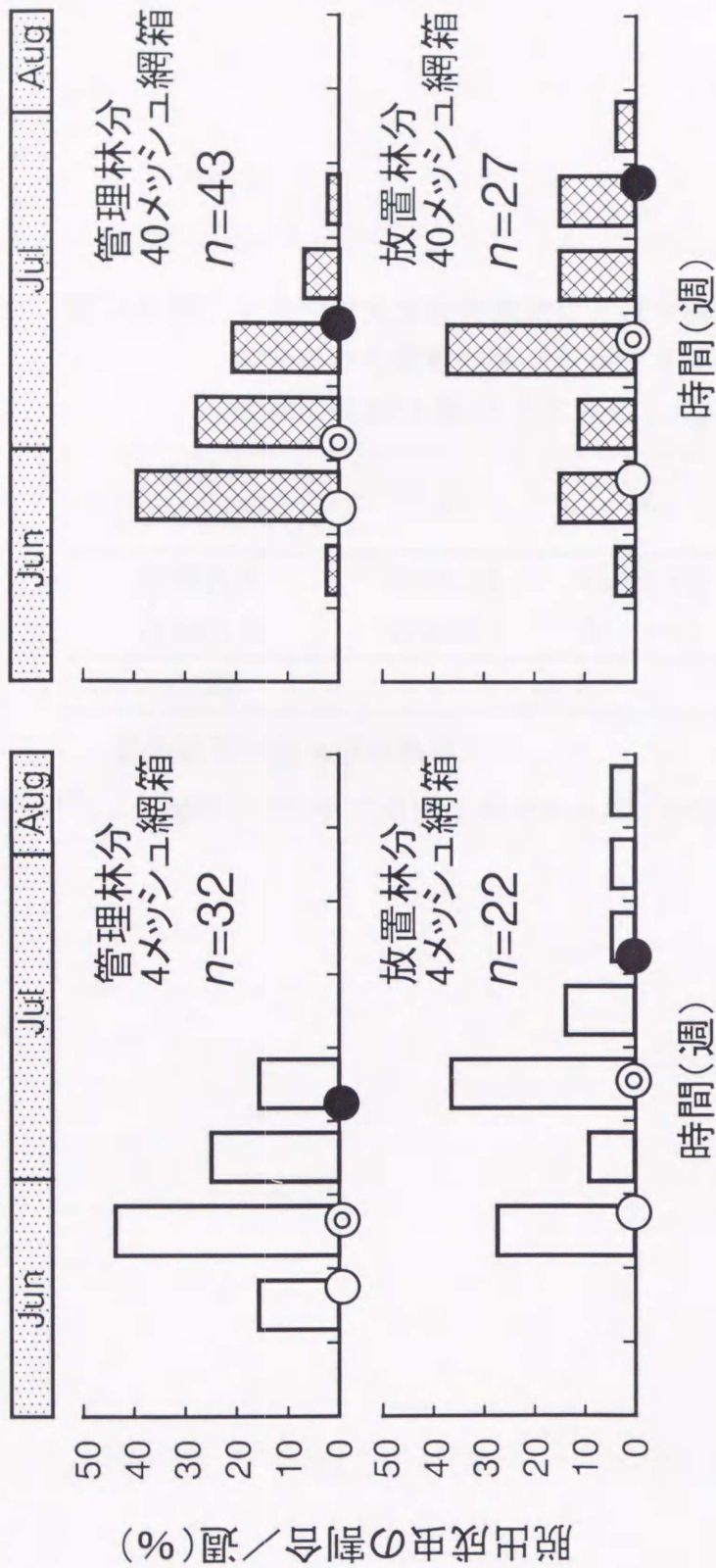


(第 4.7 表) . このことは、この実験では 4 メッシュの網目を通過できる天敵や競争者の効果が検出されなかったことを意味する.

各網箱について、週あたりの成虫脱出数の時間的变化を第 4.9 図に示す. 成虫の最初の脱出は 6 月の中旬から下旬にかけて見られた. 4 メッシュの網箱では、成虫の最初の脱出は放置林分に置かれた場合より管理林分に置かれた場合の方が 5 日早かった. この差は 50% または 90% の成虫が脱出した時ではともに 14 日に増加した. 40 メッシュの網箱に置かれた個体群でも同じ傾向が認められた. 成虫の脱出日の中央値は、放置林分より管理林分に置かれた場合が有意に早かった (中央値検定, 4 メッシュの網箱間の場合  $P < 0.005$ , 40 メッシュの網箱間の場合  $P < 0.05$ ). 4 メッシュの網箱に置かれた個体群では、成虫の脱出期間は、管理林分に置かれた場合の 21 日に比較して、放置林分に置かれた場合は 45 日と長くなった. マツノマダラカミキリ成虫の脱出の季節的パターンは、管理林分の場合、4 メッシュと 40 メッシュ網箱に置かれた個体群間で有意に異なったが、放置林分の場合には有意には異ならなかった (Moses の検定,  $P < 0.05$ ) .

網箱内の気温は、4 つの網箱間でほとんど違いがなかった. ただし、1990 年の 9 月および 1991 年の 8 月の測定では、午前 11 時頃に管理林分内の 40 メッシュの網箱内の気温が他の 3 つの網箱より約  $5^{\circ}\text{C}$  高くなった. これは、林冠のギャップからの直達光によって引き起こされていた.

丸太の材の含水比は、管理林分より放置林分に置かれた場合が高かった. また、それは、4 メッシュより 40 メッシュの網箱の中に置かれた方が高かった (第 4.8 表) . 材の含水比の違いは、マツノマダラカミキリ成虫の脱出時期が網箱間で異なった原因かもしれない. 室内実験では、クロマツ丸太に撒水するとマツノマダラカミキリの脱出が遅れる (小林ら 1976) . この実験の結果は小林ら (1976) の結果と一致する. しかしながら、材の含水比の違いは、丸太自体の温度の違いと相関していると考えられる. 丸太の温度は材内に生息する昆虫の発育にとって決定的な因子である. アカマツ林の相対湿度のレベル、あるいは材の含水比がマツノマダラカミキリの発育に及ぼす影響を明らかにするためには、十分に計画された実験を行う必要がある. また、管理されなくなっ



第4.9図. マツノマダラカミキリ成虫の脱出の季節的パターンに及ぼすアカマツ林分の管理の影響. 管理状態の異なるアカマツ2林分にメッシュサイズの異なる網箱が置かれ, その中にマツノマダラカミキリ卵または幼虫のいる丸太が入れた. 縦軸は各網箱での全脱出成虫数 (n) に対する週あたりの脱出成虫数の割合を示す. ○, ◎, ●は各網箱におけるマツノマダラカミキリの5%, 50%, 90%脱出日を表す. 少数の脱出日を特定できなかった個体があったが, その数は全体の4%以下だったのでこのグラフでは無視した.

第 4.8 表. アカマツ丸太の含水比に及ぼす林分の管理と丸太をおいた網箱のメッシュサイズの影響. 材の含水比は 1991 年 11 月に測定した.

網箱の メッシュサイズ	4	40	F 値
管理林分	33.8±2.8	48.3±7.3	5.49 *
放置林分	46.9±4.6	66.1±7.1	
F 値	6.58 *		

数値は平均値±標準誤差.

\* 二元配置分散分析で有意な差があった ( $P < 0.05$ ) .

た放置林分ではマツノマダラカミキリ成虫の遅くて期間の長い脱出が見られたが、このことが材線虫病の発生に及ぼす影響を今後明らかにする必要がある。

## 第5章 伝播昆虫からのマツノザイセンチュウの離脱と 樹体内への侵入に及ぼす共存樹種の影響

クロマツにおける材線虫病の発病率と病徴の進展速度は、伝播されるマツノザイセンチュウの数に依存する（清原ら 1973, 橋本・讃井 1974）。伝播の過程は、マツノザイセンチュウが伝播昆虫の気門から出てその尾端から離脱するまでと、離脱したマツノザイセンチュウが伝播昆虫の摂食痕から宿主の体内に侵入するまでとに分けられる。この過程に、他樹種から放出される揮発性物質が影響を与えるかもしれない。

マツノザイセンチュウがマツノマダラカミキリ成虫の摂食痕を通してアカマツまたはクロマツの枝に伝播される過程はよく研究されている（例えば、遠田 1972, 中根 1976, 岸 1978, 1988, Togashi and Sekizuka 1982, Shibata and Okuda 1989）。それらによれば、マツノザイセンチュウの単位時間当たりの伝播数は、マツノマダラカミキリ成虫の日齢の関数になっている。多くの場合、伝播はマツノマダラカミキリ成虫の 10~40 日齢で起こる。ここでは、10~40 日齢のマツノマダラカミキリ成虫を用いて、それらからのマツノザイセンチュウの離脱とクロマツ枝への伝播に及ぼす他樹種の影響を実験的に調べた。

### (1) 材料と方法

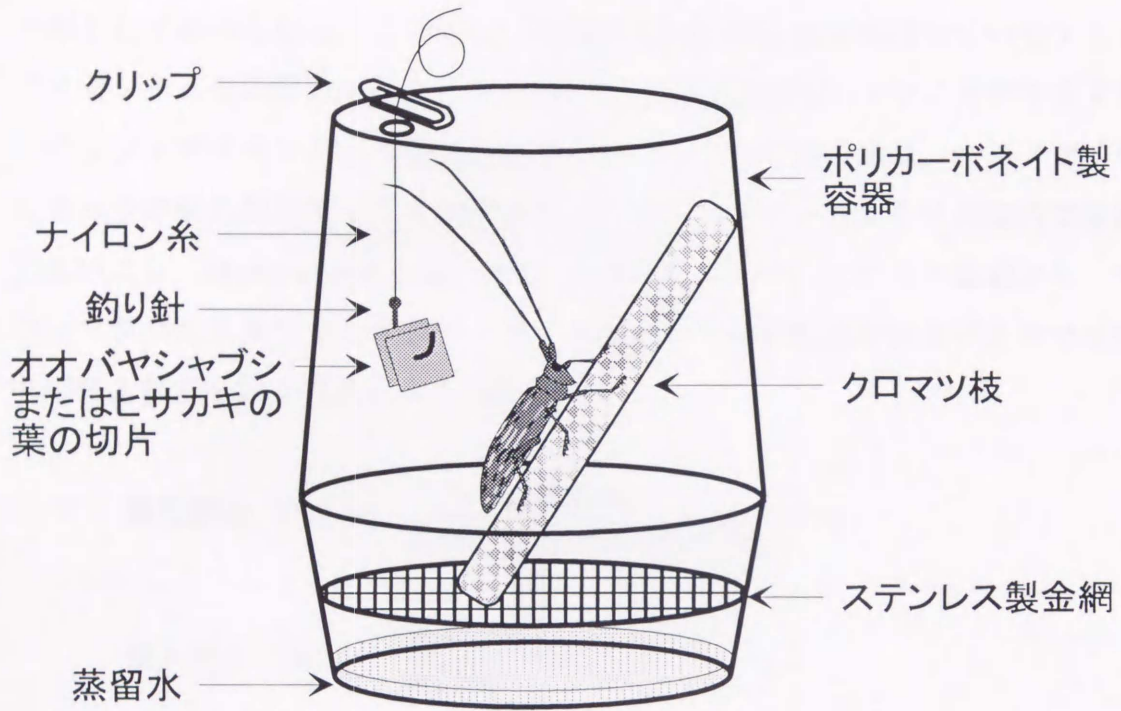
昆虫：熊本市の森林総合研究所九州支所の立田山実験林で、アカマツとクロマツの枯死木を 1994 年の秋に伐倒して約 2 m の丸太にした。丸太は森林総合研究所九州支所構内に運び、その屋外に翌春までおいた。1995 年 5 月 9 日に、これらの丸太を屋根付きの野外網室に入れた。6 月 14 日から 7 月 7 日の間に丸太から脱出したマツノマダラカミキリ雄成虫のうち、27 頭を実験に用いた。

供試虫は一頭ずつ透明プラスチックカップ（直径 9 cm, 高さ 4.5 cm）に入れ、餌として新鮮なアカマツ枝を与えて飼育した。飼育は屋根付きの野外網室内で行った。Togashi and Sekizuka (1982) によれば、マツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱のピークはマツノマダラカミキリの初期線虫保持数によって異なり、10,000 頭以上の場合は 15~25 日頃、1,000~9,999 頭の場合

は 25~40 日頃であった。これを参考にして、ここでは、脱出後 21~36 日の個体を実験に用いた。ただし、2 頭の雄は 45 日齢で供試された。

方法：実験は 25℃、16 L : 8 D の一定条件下で行った。実験のための飼育容器は Jikumaru and Togashi (1996) と同じであり、餌としてクロマツの新鮮な 1~2 年枝を長さ 10 cm に切って与えた (第 5.1 図)。ここで用いた飼育容器では、枝の切り口と水が触れないようにした (Jikumaru and Togashi 1996)。なぜなら、クロマツ枝の切り口が水に浸っていると、マツノザイセンチュウはその切り口から水中に出てゆく (Oku *et al.* 1989) からである。マツノザイセンチュウの伝播に及ぼす他樹種の影響を調べるために、オオバヤシャブシまたはヒサカキの葉の切片 (1.5 cm × 1.5 cm) を 3~4 枚、釣り針 (オーナーばり社製 カレイ鉤 12 号 - ハリス 3 号) に刺して容器の天井から吊り下げた。この際、葉の切片や釣り針が容器の壁面に触れないようにした。対照として葉の切片を付けない釣り針を天井から吊り下げた。これらの容器に、個体飼育されていたマツノマダラカミキリ成虫を 1 頭ずつ入れた。成虫は 2 日後、4 日後に新しい容器に移され、その 6 日間にオオバヤシャブシまたはヒサカキの葉片に 2 日間ずつさらされた。処理の順序には偏りが生じないように無作為化した。なお、対照として 5 頭のマツノマダラカミキリ成虫は他樹種の葉片を入れない容器で 2 日間ずつ、計 6 日間飼育した。

マツノザイセンチュウはマツノマダラカミキリ成虫の体から離脱すると、マツノマダラカミキリ成虫が摂食したクロマツの樹皮上の傷口から枝の中に侵入したり、枝の表面にとどまったり、容器下部の水中に落ちたり、あるいは容器の壁面にいたりする。そこで、容器の交換のたびに、古い容器内のクロマツ枝の表面、金網および容器の内壁を蒸留水で 3 回洗い流して容器底部の水に加えた。この水から、マツノザイセンチュウをベールマン法によって分離し、クロマツの枝に侵入できなかったマツノザイセンチュウ数を決定した。分離は 25℃の室内で 48 時間かけて行った。クロマツの枝は樹皮表面を洗浄してから剪定鋏で 1~2 mm の厚さに切り、上述の条件下でベールマン法によってマツノザイセンチュウを分離した。



第5.1図. マツノマダラカミキリ成虫からのマツノザイセンチュウ離脱に及ぼすクロマツ以外の樹種の影響を調べるための容器.

マツノザイセンチュウの伝播に関する 6 日間の実験が終わると、供試虫を乳鉢と乳棒を用いてすりつぶし（小林・細田 1978），上述の条件でベールマン法によってマツノザイセンチュウを分離して計数した。

実験期間中にマツノマダラカミキリから離脱したマツノザイセンチュウの数（離脱数）は、枝に侵入したものの数（侵入数）と侵入できなかったものの数の和として求められる。この値に、実験終了時に供試虫が保持していたマツノザイセンチュウの数を加えることによって、実験開始時のマツノマダラカミキリのマツノザイセンチュウ保持数を推定した。この推定方法は、マツノザイセンチュウが耐久型幼虫として伝播されて、マツノマダラカミキリの体内で増殖しないこと（Mamiya and Enda 1972）に基づいている。これらの数値から、マツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱割合およびクロマツ枝への侵入割合を以下の式により計算した。

$$\text{離脱割合 (\%)} = \frac{\text{離脱数}}{\text{実験開始時の保持線虫数}} \times 100$$

$$\text{侵入割合 (\%)} = \frac{\text{侵入数}}{\text{離脱数}} \times 100$$

## （2）結果と考察

マツノマダラカミキリ成虫，クロマツの枝および枝の表面と飼育容器内を洗った水からマツノザイセンチュウが分離された。その同定は、分散型第 4 期幼虫から成虫に脱皮した個体によって行った。分離されたマツノザイセンチュウの中に、*Bursaphelenchus* 属線虫でない、未同定の線虫が 1 種混入していた。この線虫は飼育容器中やマツ枝からは分離されたが、成虫から分離されなかったため、マツ枝上に存在したものと考えられた。この線虫は口器、体色、体の細さおよび極端に高い運動性から、*Bursaphelenchus* 属線虫とは容易に区別できた。

供試された 27 頭のマツノマダラカミキリ成虫のうち、5 頭がマツノザイセンチュウを保持しておらず、3 頭が 10 頭未満のマツノザイセンチュウを保持して



いた（第 5.1 表）．残りの 19 頭は 100 頭以上のマツノザイセンチュウを実験開始時に保持していた．

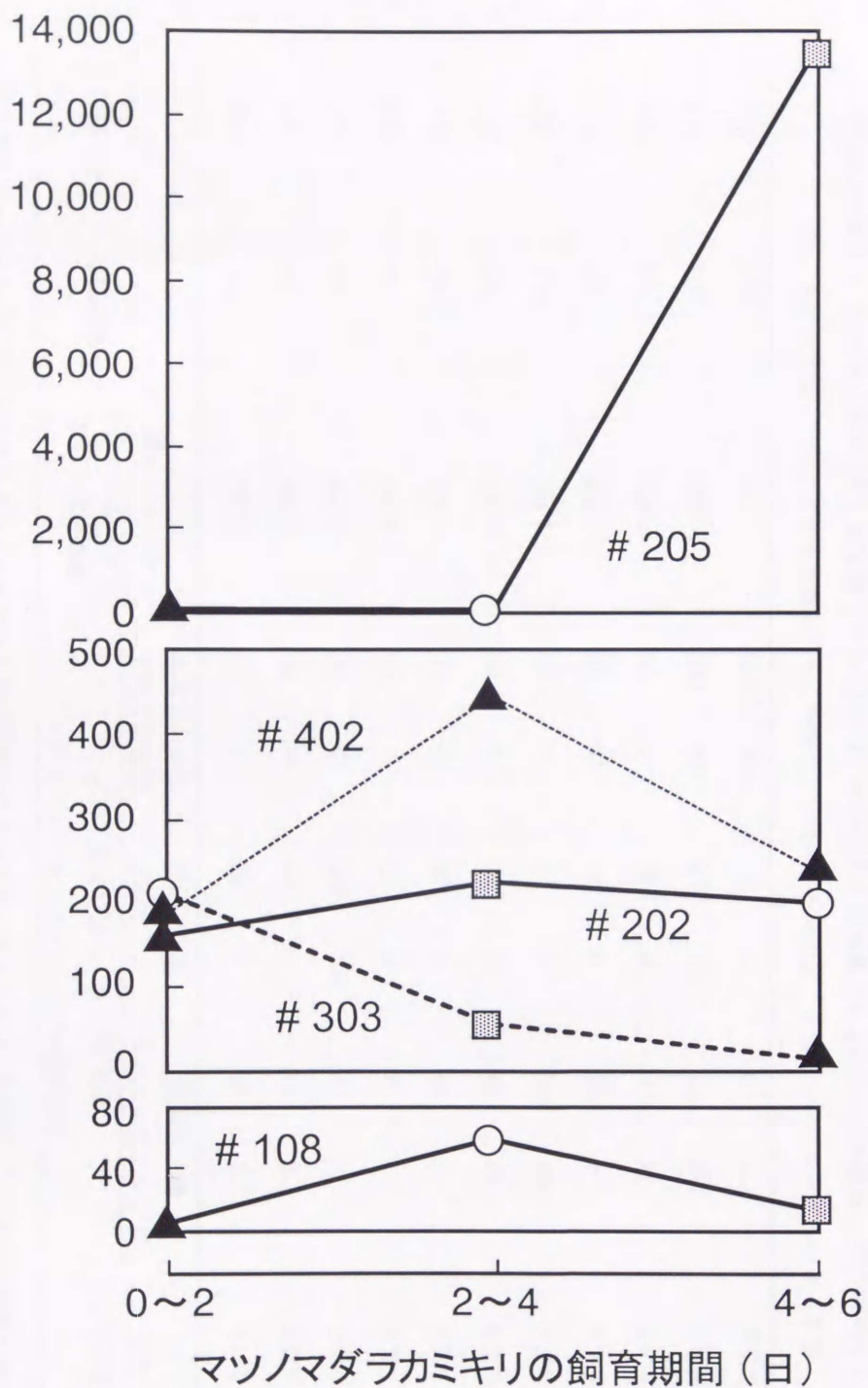
6 日間の実験期間中に 1 個体のマツノマダラカミキリから離脱するマツノザイセンチュウの数の時間的变化の特徴を知るために，比較的多くのマツノザイセンチュウの離脱の見られた供試虫 # 108, # 202, # 205, # 303 および # 402 について，2 日ごとのマツノザイセンチュウ離脱数を時間軸に沿ってプロットした（第 5.2 図）．# 205 の供試虫では 4~6 日目に大量のマツノザイセンチュウが一斉に離脱した．# 108 と # 402 の供試虫では，離脱総数に大きな違いがあるものの，どちらも 2~4 日目に離脱数が最大となった．# 303 の供試虫の離脱数は 0~2 日目に最も多く，その後は減少した．これらに対して，# 202 の供試虫では 3 回のサンプリングを通して，離脱したマツノザイセンチュウの数はほぼ一定であった．これらの結果から，6 日間の実験期間中にマツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱パターンに特別な傾向はなかったと考えられた．

11 頭のマツノマダラカミキリ成虫で，実験期間中に 10 頭以上のマツノザイセンチュウの離脱が確認された．その離脱数と容器に入れられた葉片との関係を第 5.2 表に示した．離脱割合は供試虫 # 202, # 205 および対照の供試虫 # 402 を除いて 10% に満たず，多くのマツノザイセンチュウはマツノマダラカミキリの体に残存していた．多数のマツノザイセンチュウの離脱は，脱出後 33~45 日に実験に用いた成虫で見られた．供試虫 # 108, # 303 ではヒサカキの葉片があった場合にマツノザイセンチュウの離脱数が多く，供試虫 # 205 ではオオバヤシャブシの葉片があった場合に離脱数が非常に多かった．その一方で，供試虫 # 202 では 3 つの処理でほぼ等しい数の線虫が離脱していた．対照の供試虫 # 402 を除く 10 頭の供試虫の間で，容器に入れられた葉片の種類に応じたマツノザイセンチュウの離脱数やクロマツ枝への侵入数に一定の傾向は認められなかった（Friedmann の検定， $P > 0.7$ ）．対照の供試虫 # 402 では，マツノザイセンチュウの離脱数が他のマツノマダラカミキリに比べて少なくはなく，したがって，葉片の存在によりマツノザイセンチュウの離脱が多くなることは示されなかった．

第 5.1 表. 媒介昆虫のマツノザイセンチュウ保持数とマツノザイセンチュウの離脱割合の関係. 媒介昆虫であるマツノマダラカミキリ成虫を小型容器内で 6 日間飼育して, クロマツ枝に侵入したマツノザイセンチュウ, 侵入に失敗したマツノザイセンチュウ, マツノマダラカミキリの体内に残ったマツノザイセンチュウを数え, 媒介昆虫からの離脱割合を計算した.

実験開始時のマツノ ザイセンチュウ保持数	供試された マツノマダラ カミキリの数	マツノザイセンチュウの離脱割合 (%)			
		最小	最大	平均	標準誤差
0	5	—	—	—	
1 — 9	3	0.00	100.00	44.44	29.40
10 — 99	0	—	—	—	
100 — 999	5	0.00	3.26	1.64	0.59
1000 — 9999	11	0.02	36.66	5.61	3.58
1,0000 — 9,9999	3	0.03	86.20	28.91	28.65

マツノマダラカミキリから離脱したマツノザイセンチュウの数



第5.2図. マツノザイセンチュウの離脱数の時間的変化に及ぼす広葉樹の葉片の影響. 6日間の飼育期間中にマツノマダラカミキリはクロマツ枝とオオバヤシャブシ (○) またはヒサカキ (■) の葉を入れた容器, またはクロマツ枝のみを入れた容器 (▲) で2日間ずつ飼育された. #402の成虫だけは, クロマツ枝のみを入れた容器で飼育された. 図中の数字はマツノマダラカミキリの個体番号を表す (第5.2表参照).

第 5.2 表. マツノマダラカミキリ成虫からのマツノザイセンチュウの離脱に及ぼす他樹種の葉片の影響. マツノマダラカミキリ成虫はクロマツ枝だけ、またはそれに加えてオオバヤシャブシまたはヒサカキの葉片を入れた小型容器内で2日間ずつ飼育され、離脱マツノザイセンチュウ数とクロマツ枝に侵入したマツノザイセンチュウ数、およびマツノマダラカミキリの体内のマツノザイセンチュウ数が調べられた。これらの数値から、離脱割合と侵入割合を計算した。10頭以上のマツノザイセンチュウの離脱がみられたマツノマダラカミキリについてのデータを示した。

供試虫の 番号	実験開始 時の供試 虫の日齢	処理の 順序 <sup>a</sup>	供試虫からのマツノザイセンチュウの				供試虫から分離 されたマツノザイ センチュウ数	離脱割合 (%)	侵入割合 (%)		
			離脱数(クロマツ枝への侵入数) <sup>b</sup>		ヒサカキを 加えた容器						
			オオバヤシャブシを 加えた容器	加えた容器	広葉樹を加え なかつた容器	なかつた容器					
#102	21	A B E	1	(0)	0	(0)	9	(0)	1,580	0.6	0.0
#302	36	A B E	0	(0)	3	(0)	14	(6)	1,760	1.0	35.3
#303	34	E A B	55	(1)	205	(63)	17	(4)	6,050	4.4	24.5
#106	25	E B A	1	(0)	6	(6)	14	(5)	8,560	0.2	52.4
#107	28	B E A	3	(0)	7	(2)	10	(0)	593	3.3	10.0
#108	21	B E A	11	(0)	54	(33)	6	(6)	14,567	0.5	54.9
#205	34	B E A	1,3428	(28)	0	(0)	2	(2)	2,150	86.2	0.2
#109	26	B A E	6	(6)	0	(0)	14	(0)	768	2.5	30.3
#110	22	B A E	14	(11)	0	(0)	0	(0)	3,450	0.4	78.6
#202	33	B A E	218	(77)	201	(63)	164	(52)	2,640	18.1	32.9
#402	45	B B B	—	—	—	—	878	(277)	1,517	36.7	31.5

<sup>a</sup> 処理の順序を記号で表す。Aはオオバヤシャブシを加えた場合、Eはヒサカキを加えた場合、Bは広葉樹を加えなかつた場合を示す。

<sup>b</sup> #402を除くデータについて FRIEDMANN の検定を行ったところ、離脱数 ( $\chi^2=0.46, P>0.7$ ) にも、侵入数 ( $\chi^2=0.56, P>0.7$ ) にも処理の効果は認められなかつた。

この実験では、飼育容器内に入れた 2 種の広葉樹の葉片の存在がマツノザイセンチュウのマツノマダラカミキリからの離脱や、クロマツ枝内への侵入に影響を与えることは示されなかった。もっとも、容器に入れた葉片の効果を議論するには、実験期間中のマツノザイセンチュウの離脱数が少なく、データが十分ではなかった。この実験では、マツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱が 6 日間だけ調査された。したがって、実験を行った期間（6 日間）と各成虫からのマツノザイセンチュウの離脱のピークが一致するかしないかが、結果に大きく影響していた。これまでの多くの研究により、マツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱はマツノマダラカミキリ成虫の 10~40 日齢に多いことが示されている（遠田 1972, 中根 1976, Togashi and Sekizuka 1982, Shibata and Okuda 1989）。この実験では、21~42 日齢の成虫が使われたにも関わらず、70%以上の成虫は 100 頭以上のマツノザイセンチュウを保持していた（第 5.2 表）。また、19 頭のマツノマダラカミキリが実験開始時に 100 頭以上のマツノザイセンチュウを保持していた。それらについて日齢と離脱率の関係を見ると、30 日齢までに実験に使われた 12 頭の成虫では離脱率が 0~3.3%であったのに対して、31 日齢以後に供試された 7 頭の成虫では 0.19~86.2%であった。このことは、実験期間中に使われた多くのマツノマダラカミキリの場合、マツノザイセンチュウの伝播がまだピークに達していなかった可能性を示唆する。今回の実験でマツノザイセンチュウの離脱が遅れた原因は不明である。このようにデータが少なかったとはいえ、オオバヤシャブシとヒサカキの葉片は、ほぼ密閉された小さな容器内に共存するマツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱数や侵入数に明確な影響は示さなかった。このことから、開放的な野外の条件下においてオオバヤシャブシやヒサカキがマツノザイセンチュウの離脱や樹体侵入に影響することはないと考えられた。

## 第6章 総合考察

病虫害に対する植物の感受性（抵抗性）は環境ストレスによって変化する（Schoeneweiss 1975, Parry 1982, Ayres 1984）。環境ストレスが病虫害に対する植物の感受性に及ぼす効果は、宿主である植物と病虫害との勢力が拮抗的であるような場合に最も顕著に表れると考えられる。材線虫病の発生には、土壤の乾燥と気温という2つの環境要因が強く影響することが知られている（清原 1973, 堀田ら 1975, 大山ら 1975, 峰尾 1976, Suzuki and Kiyohara 1978, Rutherford *et al.* 1990）。さらに、光条件（金子・陳野 1986, Kaneko 1989）、あるいは大気汚染物質（田中 1975, Huber *et al.* 1989）や酸性雨（Bolla and Fitzsimmons 1988, Futai and Harashima 1990）が材線虫病の発病に影響する環境要因として調べられてきた。しかし、材線虫病の爆発的な被害拡大とその病原力（virulence）の強さに目を奪われて、これらの環境要因の効果が材線虫病微害化という観点から取り上げられることは、これまでほとんどなかった。

病原体が未感染地に侵入した場合、宿主がそれに対して抵抗性を発達させていないために、その地域の宿主個体群に壊滅的な被害をもたらす場合がある（重定 1992）。日本で見られる材線虫病の著しい被害は、このような侵入病害の様相を呈している。実際、現在日本に分布しているマツノザイセンチュウは北アメリカ原産であることが、最近の研究によって強く支持されるようになった（de Guiran and Burguier 1989, Tarès *et al.* 1992）。材線虫病は日本に侵入してから約100年が経過したと考えられている（Mamiya 1988）。長期にわたり被害をうけてきた地域では、宿主のアカマツやクロマツとの相互作用によって、マツノザイセンチュウの病原力が相対的に低下しているかもしれない。また、現在、材線虫病の分布域は、高冷地である長野県（小島・王鷲 1987）や寒冷地である東北地方北部（陳野ら 1987, 佐藤 1990, 藤岡 1991）へと拡大しつつある。これらの地域はマツノザイセンチュウやその最も有力な伝播昆虫であるマツノマダラカミキリの増殖に適した環境ではないため、材線虫病の勢力は弱まると考えられている。さらに、材線虫病に対するアカマツやクロマツの抵抗性育種が成功しつつあるが（戸田 1996）、このようなマツが広く植栽

されるようになれば相対的に宿主と病原との関係は拮抗的となろう。このような状況の下で材線虫病の発生と拡大を考える時、環境要因の重要性は今後高まることが予想される。

#### 林分の材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の作用機構

アカマツ林やクロマツ林の林内植生は、アカマツやクロマツにとって生物的環境要因のひとつである。マツ林の林内植生は人間による管理のあり方を反映して変化する（藤井・陣内 1979, Fujii *et al.* 1979, 鎌田・中越 1990, Kamada and Nakagoshi 1993, Rim *et al.* 1991）。アカマツ林やクロマツ林における管理または下層植生の違いが材線虫病の被害程度に影響するという見解は、従来より示されてきた（四手井 1974, 竹下ら 1975, 小川 1980, 浅田 1996）。そして、これを野外で現象的に把握しようとする研究が行われた（竹下ら 1975, 藤原ら 1992, 埜田 1996）。しかし、下層植生を構成する共存樹種が材線虫病の発病に及ぼす影響を実験的に示した研究はなかった。

材線虫病は、宿主－伝播昆虫－マツノザイセンチュウの三者からなる相互作用系である。そこで、本研究では、共存樹種の影響を①材線虫病に対するアカマツとクロマツの感受性に及ぼす効果、②伝播昆虫マツノマダラカミキリの生態に及ぼす効果、③マツノマダラカミキリ成虫からのマツノザイセンチュウの離脱と樹体内侵入に及ぼす効果という三点から実験的に解析した。その結果、材線虫病に対するアカマツおよびクロマツ幼樹の感受性は、ヒサカキなどの通常のアカマツやクロマツ林の構成樹種あるいは同種個体と共存する場合より、オオバヤシャブシやエニシダなどのいわゆる肥料木と共存する場合に高くなることが示された（第3章）。このことは、アカマツやクロマツの材線虫病感受性が共存する樹木の種類によって異なることを示しており、さらには、野外のアカマツやクロマツの林分においても、植生の状態が異なれば材線虫病の発生様式が異なる可能性を示唆している。

もっとも、本研究では、主にアカマツやクロマツの幼樹を用いて、実験的な手法により共存樹種の効果を検討してきた。もちろん、幼樹と成木の間には、樹木の生理にも環境要因の作用のしかたにも大きな違いがあり、幼樹で認めら

れた現象はそのまま成木には通用しないかもしれない。しかし、成木を用いて各個体の形質や土壌、光、水などの諸条件を一定にして接種実験を行うことは不可能であり、したがってある特定の環境要因の効果を実験的に証明することも不可能である。本研究で、幼樹を用いて実験的に示された共存樹種の効果が、成木においても認められることを証明するには、野外で実際に林内植生を違えて成立している林分について、林分の材線虫病感受性が異なっていること明らかにすることが現実的な方法である。このような場面において、本研究の第2章で示したような林分の線虫病感受性の指数  $\beta$  を用いた解析は、有効な方法となることが期待される。しかし、上記の条件を満たすようなアカマツ林やクロマツ林について、第2章で示した方法が適用できるような罹病・枯死木数の年次変化に関するデータは現時点では存在しない。共存樹種に限らず、それを操作することにより材線虫病の微害化に貢献できる可能性のある環境要因については、林分の材線虫病感受性との関係を考察できるようなデータを蓄積することが、さしあたっての重要な課題であると言える。

幼樹を用いた実験とはいえ、アカマツやクロマツが肥料木と共存する場合、それらの材線虫病感受性は増加した。そして、その原因として、樹種間での光、水、養分をめぐる競争、土壌窒素含量の増加および共存樹種の他感作用物質の効果が考えられた。クロマツ幼樹が他樹種に被圧されないように管理しながら、幼樹にマツノザイセンチュウを接種した時でも、共存樹種によるクロマツ幼樹の材線虫病感受性の違いが示された（第3章）。すなわち、共存樹種の効果は光をめぐる競争を除去しても生じることが示された。クロマツ幼樹を他樹種とプランター内で共存させても、クロマツ幼樹の水ポテンシャルに差は認められず、クロマツ幼樹と他樹種の間で水をめぐって強い競争が起こっていることを示すことはできなかった。また、共存樹種が土壌中の養分を介して材線虫病感受性に影響するかどうかは、本研究では明らかにすることができなかった。オオバヤシャブシとヒサカキの葉と枝の水抽出物を用いた実験では、他樹種由来の他感作用物質がクロマツ芽生えの材線虫病感受性に影響することが示唆された（第3章）。



網室内に入れた共存樹種がマツノマダラカミキリ成虫の生残や産卵に及ぼす効果は認められず、また網室内では共存樹種がマツノマダラカミキリ成虫を誘引したり忌避したりすることは確認されなかった（第4章）。マツノマダラカミキリの卵期から成虫脱出までの生残率をアカマツ丸太を用いて調べたところ、下層植生の発達したアカマツ林分と管理によって下層植生の発達が抑制された林分の間では生残率に差はなかった。ところが、下層植生の発達した林分では管理された林分よりマツノマダラカミキリ成虫の脱出が遅れ、かつ長引く傾向があった。その原因と材線虫病の発病に及ぼすその影響は今後の検討課題とされた（第4章）。オオバヤシャブシまたはヒサカキの葉片とクロマツ枝を小容器に入れてマツノマダラカミキリ成虫を飼育した。その結果、マツノマダラカミキリ成虫からのマツノザイセンチュウの離脱やクロマツ枝への侵入に及ぼす他樹種葉片の影響は顕著でなかった（第5章）。

これらのことから、アカマツとクロマツ林分における共存樹種が林分の材線虫病感受性に及ぼす影響は、主として、宿主植物のアカマツやクロマツの材線虫病感受性を高めるという経路で作用することが明らかとなった。

アカマツやクロマツが野外で他樹種と共存している場合、それらの間には種間競争があると考えられる。種間競争には資源利用競争（exploitation）と干渉競争（interference）の2つの過程が存在する（木元・武田 1989）。共存樹種によるアカマツ・クロマツ幼樹の材線虫病感受性の増加の原因を前段落で考察したが、そのうち、樹種間の光、水、養分をめぐる競争は資源利用競争であり、他感作用物質の効果は干渉競争にあたる。さらに、共存樹種の植物体自体ではなく、そのリター（落葉落枝）による土壤の物理・化学性の改変や他感作用物質の放出も、干渉競争に含められる。本研究では、実験系を単純化するために、リターの影響を排除して実験を行ってきた。しかし、リターは土壤の物理・化学性に重大な影響をもっており（森林土壌研究会 1982）、他感作用物質の放出源となることもある（Rice 1984）。共存樹種がアカマツ・クロマツの材線虫病感受性に及ぼす影響を解明するためには、リターを介した効果を評価することが必要である。

菌根の有無やその発達状態もまた、アカマツ・クロマツの生理状態に大きく影響する（小川 1980）。アカマツやクロマツにおいて外生菌根は普遍的であり（小川 1980, 福里 1989, 藤田 1989），菌根菌は根による水分や養分の吸収を助ける（Duddridge *et al.* 1980, Brundrett 1991, Ekblad *et al.* 1995）。菊池ら（1991）は、実験的に菌根菌がアカマツ芽生えの材線虫病感受性を低くすることを示唆した。他方、菌根菌は植物体からの分泌物あるいは植物体またはその遺体からの抽出物によって害を受けやすい（Olsen *et al.* 1971, Theodrou and Bowen 1971, Robinson 1972）。これらのことから、共存樹種がマツの材線虫病感受性に及ぼす影響を考える時、菌根菌を介した影響を評価することは重要であると考えられる（第3章）。しかし、材線虫病の発病に及ぼす菌根菌の効果は未だ十分に解明されておらず、本研究では、菌根菌の効果を検討しながら共存樹種がアカマツ・クロマツの材線虫病感受性に及ぼす影響を実験的に調べることはできなかった。今後、材線虫病の発病に対する菌根菌の効果について一層の理解が進めば、これを介した共存樹種の影響も明らかにされてゆくと思われる。

#### 材線虫病とアカマツ・クロマツ林の造成・管理

本研究において、オオバヤシャブシ、エニシダ、ニセアカシアの3種がアカマツとクロマツの幼樹の材線虫病感受性を増大させる効果が高いと認められた。これら3樹種はいわゆる肥料木であり、アカマツやクロマツを植栽する時に土壌改良のためにしばしば一緒に植栽される（四手井 1963, 小田 1992）。肥料木の混植によってアカマツやクロマツの生育が改善されることは古くから示されており（原 1932, 柴田 1954, 福田ら 1967），実際に海岸やせき悪地での造林に応用されてきた。しかし、一般に、植物の生長と健全度に正の相関関係があるとは限らず、むしろ、ある種の害虫や病気の被害は、生長のよい個体においてより顕著となることがある（Parry 1982）。肥料木は共生微生物によって空中窒素を固定するが、マツ類の菌根の生育は高い窒素含量の土壌ではかえって低下することがある（Huber and Watson 1974, Ekblad *et al.* 1995）。森川（1931）は、クロマツ林に肥料木であるヒメヤシャブシを混植すると、クロマ

ツ木の菌根の発達が悪いことを示した。また、小川・松本（1987）は、ニセアカシアの混交する海岸クロマツ林ではクロマツの細根の多くが黒変枯死しており、菌根化した根の比率も低いことを示した。さらに、肥料木、特にニセアカシアの旺盛な繁殖によって、主林木のクロマツが被圧されている例も報告されるようになっている（河合 1992, 前河・中越 1997）。これらのことを考えると、アカマツやクロマツを主林木とした森林経営や景観管理が望まれる地域に肥料木を導入することは、特に材線虫病の存在下では、慎重さが求められるべきであると考えられる。

ところで、オオバヤシャブシ、エニシダ、ニセアカシアは通常のアカマツ・クロマツ林の構成樹種ではない（宮脇 1983）。一方、アカマツやクロマツ林における管理放棄や下層植生の発達が枯損被害を助長するという説が唱えられてきたが、それらの説はマツ林の自然な植生遷移を前提としたものであり、肥料木のような人為的な導入樹種の効果を強調するものではなかった。藤原ら（1992）は、通常のアカマツ林の遷移系列の中で、高い遷移段階にあるアカマツ林で枯損被害が大きくなることを示している。この点において、本研究の結果は、管理放棄やそれに伴う遷移の進行によって引き起こされる、個々のマツの材線虫病感受性の増大という説を直接的に説明するものとはなっていない。しかし、遷移の進行やそれにもなう腐植の堆積によって菌根は減少することが知られているので（小川 1980, 福里 1989, 藤田 1989）、本研究で示された材線虫病感受性の増加に及ぼす肥料木の効果が主にアカマツやクロマツの菌根形成や菌根菌の効率に対する阻害作用を介して生じていたなら、両者は基本的に同じ経路で作用すると考えられよう。

本研究では、アカマツとクロマツの幼樹の材線虫病感受性は共存する樹種の違いに応じて異なる場合があることを示した。しかし、その効果は高温少雨という強い環境要因の下では覆い隠されてしまった（第3章）。このことは、共存樹種の効果が高温少雨という環境ストレスに比較して弱いストレス要因であったことを示している。したがって、日本の通常的气象条件下において、共存樹種の効果は材線虫病の発生程度を大きく左右するような要因とはならないかもしれない。しかしながら、このことをもってアカマツ林やクロマツ林にお

ける植生管理が材線虫微害化の方法として無効であるとすることはできない。気温や降水量は、いかに材線虫病の発生拡大に大きな影響を持っていたとしても、野外で人為的に操作することは不可能である。一方、林内植生はかつての日本のマツ林で広く行われてきた下刈りや落ち葉かきのような方法によって容易に操作することが可能である。加えて、本章の冒頭に示したとおり、宿主であるアカマツ・クロマツと材線虫病との関係が拮抗的となり、弱いストレス要因でも材線虫病の発生に影響を及ぼしうる場面は今後増えることが予測される。

材線虫病微害化の具体的方法を構築する上で、林内植生のような、操作可能な環境要因の利用は大きな役割を担うと考えられる。

## 要約

材線虫病はマツ類の伝染病であり、日本のアカマツ林やクロマツ林に大きな被害を及ぼしてきた。本病はマツノザイセンチュウを病原体とし、主にマツノマダラカミキリによって罹病木から健全木に伝播される。材線虫病は北アメリカからの侵入病害と考えられている。そのため、本病をアカマツやクロマツと共存できる土着病へと導くこと、すなわち生態学的に微害化することは、本病に対する究極的な防除方法であると考えられる。しかしながら、その具体化のための方法は示されていない。本研究では、材線虫病の生態学的微害化の一方法として、アカマツ林やクロマツ林の環境要因を制御することによって材線虫病を微害化することの可能性を考えた。このために、林分を単位としたときのアカマツやクロマツの材線虫病感受性（林分の材線虫病感受性）の強さを表現できる指標をつくり、環境要因の作用の大きさを検出できる方法を示した。次に、アカマツ・クロマツ林における共存樹種が材線虫病の被害程度に影響すると言われてきたので、それがアカマツまたはクロマツ—マツノマダラカミキリ—マツノザイセンチュウの相互作用系を介して材線虫病の発病に効果を及ぼす機構を実験的に解析した。

1. 林分の材線虫病感受性の指数として、直接伝播される伝染病のモデルにおける伝播係数を導入した。初期健全木密度  $N / \text{ha}$  の林分における、ある年の健全木数  $x_t$  と枯死木数  $y_t$ 、および伝播係数  $\beta$  の関係は以下の式で表現された。

$$y_t / y_{t-1} = \beta (N - \sum_{i=1}^{t-1} y_i)$$

シミュレーションの結果から、 $\beta$  には臨界点が存在し、それ未満では病気の流行後にマツが生残できるが、それ以上ではマツが絶滅することが示された。

2. 上記の式を野外のアカマツやクロマツ林分の枯死木数のデータに適用したところ、伝播係数  $\beta$  の値は林分ごとに異なり、この指数が林分の材線虫病感受

性に及ぼす環境要因や防除手段の効果を表現する上で有効であることが示された。

3. アカマツ林やクロマツ林内の植生がアカマツやクロマツの材線虫病感受性に及ぼす影響を調べるために、野外で異なった樹種構成の下に生育していたアカマツ幼樹にマツノザイセンチュウを接種した。接種の16週間における発病率は、アカマツ幼樹の純群落においては18%、通常のアカマツ林構成樹種と共存していた場合には14%であったのに対して、オオバヤシャブシやエニシダと共存していた場合はそれぞれ48%、40%であり、有意に高かった。幼樹が発病すると針葉が変色した。針葉変色の進展は、オオバヤシャブシと共存していた場合には速く、純群落では遅く、エニシダおよびアカマツ林構成樹種と共存していた場合にはそれらの中間的な速さであった。オオバヤシャブシと共存する場合にはアカマツ幼樹の樹脂滲出能は一般的に低く、さらに、対照として水を接種されたアカマツ幼樹や何も接種されなかったアカマツ幼樹も調査期間中に枯死する場合があった。これらのことから、アカマツ幼樹がオオバヤシャブシと共存するとストレスを受け、材線虫病に対する感受性が高まると考えられた。

4. 野外における接種実験の結果をアカマツ幼樹と共存樹種の個体間の最近接距離を用いて解析した。その結果、オオバヤシャブシおよびエニシダと共存する場所では、アカマツ幼樹は共存樹種個体の近傍に多く生育していることが示された。このことは、調査地とした斜面にオオバヤシャブシ、エニシダが植えられた後にアカマツ種子が侵入し、既存の樹木の根元近くでアカマツが容易に定着できた結果と考えられた。マツノザイセンチュウを接種した場合、アカマツ幼樹がオオバヤシャブシやエニシダの近くに生育しているほど、その発病率は高かった。これらのことから、オオバヤシャブシとエニシダは、アカマツ実生の発芽と定着は妨げないが、長期間共存することによって材線虫病に対する感受性を高める効果をもつことが示唆された。

5. 野外における接種実験の結果を確かめるために、クロマツ幼樹をプランター内で他樹種と混植して、マツノザイセンチュウを接種した。この実験では、

クロマツの齡，共存樹種の密度，土壤，地形などの条件は同一であり，共存樹種の剪定によってクロマツの光条件も同じにした．樹木の植栽から接種までの期間が短かく，気象条件が比較的穏やかな場合（広島市における接種実験），接種 17 週後の枯死率は，同種個体，あるいはヒサカキ，ヤマハギと混植した区ではそれぞれ 73%，59%，63%であったのに対して，オオバヤシャブシ，エニシダ，ニセアカシアと混植した区ではそれぞれ 88%，90%，91%と高く，それらの間には有意な差があった．この結果は，野外で生育するアカマツ幼樹の接種実験の結果と一致した．クロマツ幼樹に水を接種した場合，それらをクロマツまたはエニシダと混植した区ではそれぞれ 1 本，ヒサカキと混植した区では 3 本が調査期間中に枯死した．クロマツ幼樹の樹脂滲出能はすべての区で低かった．一方，植栽から接種までの期間が長く高温少雨な条件下（熊本市における接種実験）では，接種 17 週後の枯死率はクロマツ，オオバヤシャブシ，エニシダ，ヒサカキと混植した区で 67～73%に達し，処理区間の差が認められなかった．針葉変色の進展は 4 つの区とも非常に速かったが，クロマツ幼樹の樹脂進出能は広島市の実験ほど低くはなく，水を接種したクロマツ幼樹は枯死しなかった．

6. 熊本市における接種実験において，マツノザイセンチュウまたは水を接種されたクロマツ幼樹の水ポテンシャルを測定したところ，プランター内で共存させた樹種に依存した違いは認められなかった．また，プランター内の土壤の含水比，pH，全炭素含量，全窒素含量，CN 比は共存樹種の影響を受けなかった．

7. クロマツ幼樹をプランター内でオオバヤシャブシ，エニシダ，ヒサカキ，あるいはクロマツと共存させて，針葉の木部圧ポテンシャルを測定した．木部圧ポテンシャルは共存樹種の影響を受けなかった．したがって，プランター内の共存樹種によってクロマツ幼樹の水ストレスに差は生じないと考えられた．

8. 広島市における接種実験の結果から，共存樹種によるクロマツ幼樹の材線虫病感受性の増加は，地下部の種間競争によっておこり，機構として水や養分

をめぐる資源利用競争，肥料木の共生微生物の窒素固定作用による窒素過多の影響，あるいは共存樹種植物の他感作用の効果が考えられた．一方，熊本市における接種実験の結果から，共存樹種の効果は相対的に小さく，高温少雨のような強力な環境ストレスの下では覆い隠されてしまうことが示された．2つの接種実験の比較によって，アカマツやクロマツの材線虫病感受性に影響する環境要因は，水ストレスを通して作用する要因と，「耐病性」を通して作用する光や大気汚染などの要因に分けられると考え，その中に共存樹種の効果を位置付けて考察した．

9. アカマツやクロマツの材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の効果に，他感作用物質が関与するかどうかを明らかにするために，オオバヤシャブシ，ヒサカキ，およびアカマツの枝と葉の水抽出液とその希釈液でクロマツ芽生えを育てて，マツノザイセンチュウを接種した．芽生えが水抽出液の原液で育てられた場合，抽出に用いた樹種とは無関係に75～80%の芽生えが枯れた．オオバヤシャブシの水抽出液を10～1,000倍に希釈しても，芽生えの枯死率は低下しなかった．これに対して，ヒサカキの水抽出液を10～1,000倍に希釈すると，芽生えの枯死率はそれぞれ54～61%に低下した．これらのことから，オオバヤシャブシには低濃度でもクロマツ芽生えの材線虫病感受性を高める化学物質が含有されているが，ヒサカキにはそのような物質は存在しないことが示唆された．

10. マツノマダラカミキリ成虫の生残や産卵に及ぼす共存樹種の影響を評価するために，マツノマダラカミキリ成虫をオオバヤシャブシ，エニシダまたはヒサカキの鉢植えを入れた網室で飼育した．この飼育では，マツノマダラカミキリ成虫が広葉樹を摂食することはなかった．網室内の樹種に依存して，マツノマダラカミキリ成虫の生残曲線，産卵痕に対する産卵割合および産卵曲線が特異的に変化することはなかった．

11. マツノマダラカミキリ成虫に対する共存樹種の誘引または忌避の効果を明らかにするために，大型の野外網室の中を6区画に分けて，そのうちの4区



画にクロマツ幼樹を単独，またはそれに加えてオオバヤシャブシ，エニシダまたはヒサカキを置き，そこにマツノマダラカミキリ成虫を放飼して，56～60日間観察した．その結果，マツノマダラカミキリ成虫はほとんどの場合クロマツ上で発見され，他樹種上で発見されることは極めてまれであった．マツノマダラカミキリ成虫の発見頻度に共存樹種は影響を与えなかった．このことから，オオバヤシャブシ，エニシダおよびヒサカキにはマツノマダラカミキリ成虫を誘引したり忌避する効果はないことが示された．

1 2．アカマツ林における下層植生の発達がマツノマダラカミキリの生残や発育に及ぼす影響を評価するために，マツノマダラカミキリの卵と孵化幼虫のいるアカマツ丸太を，下層植生の発達したアカマツ林分と下層植生のほとんどないアカマツ林分に持ち込み，卵期から羽化脱出までの生残率と成虫の脱出消長を比較した．その結果，マツノマダラカミキリの生残率は林分間で差がなく，林分に特異的な死亡要因も検出されなかった．成虫の脱出は下層植生のほとんどない林分では早く，しかも斉一であったのに対して，下層植生の発達した林分では遅く，長くかかる傾向があった．この脱出消長の違いが材線虫病の発生に及ぼす影響は今後明らかにする必要がある．

1 3．共存樹種由来の揮発成分がマツノマダラカミキリ成虫からのマツノザイセンチュウの離脱とクロマツ枝への伝播に及ぼす影響を明らかにするために，マツノマダラカミキリ成虫をクロマツ枝とともに容器に入れ，オオバヤシャブシまたはヒサカキの葉の切片を付け加えて飼育した．11頭の成虫から10頭以上のマツノザイセンチュウの離脱が見られたが，離脱数およびクロマツ枝への侵入数は共存樹種によって影響を受けなかった．

1 4．本研究の結果から，アカマツ林やクロマツ林の材線虫病感受性に及ぼす共存樹種の影響は，主に，個々のアカマツやクロマツの材線虫病感受性を高めることによって引き起こされることが明らかになった．共存樹種によるアカマツやクロマツの材線虫病感受性の増加の機構は，共存樹種のリターや宿主の菌根を視野に入れた研究によって解明されると推察された．一方，幼樹もしくは

芽生えを用いた実験結果を野外の成木に適用するには、共存樹種の異なる林分間で、林分の材線虫病感受性を比較検討することが必要であろう。

15. アカマツやクロマツが植林される時に、オオバヤシャブシ、エニシダ、ニセアカシアが肥料木として同時に植えられることがある。これらの樹種はアカマツやクロマツの材線虫病感受性を高めることが示されたので、アカマツ・クロマツ林にこれらの樹種を混植することの利点と欠点を論じた。材線虫病の蔓延した状況下では、アカマツやクロマツとこれらの樹種とを混植するには十分な配慮が必要である。

16. 材線虫病の病原力は、日本に侵入してからの宿主の相互作用、寒冷地への分布拡大、抵抗性苗木の植林によって今後相対的に低下し、材線虫病と宿主との関係は拮抗的となることが予想される。このような状況下では病気の感受性に及ぼす環境ストレスの効果は高まると考えられ、共存樹種のような操作可能な環境要因は、材線虫病微害化の方法を考える上で有用となるだろう。

## 謝 辞

本論文のとりまとめにあたって、ご校閲、ご批判を頂いた広島大学総合科学部の根平邦人教授に厚くお礼申し上げます。また、研究の遂行と論文のとりまとめをご指導頂いた、広島大学総合科学部の堀越孝雄教授、本田計一教授、中越信和教授、開発一郎教授に厚くお礼申し上げます。

本論文は、筆者の広島大学生物圏科学研究科在学時代から、森林総合研究所九州支所に配属され、今に至るまでの研究をとりまとめたものである。この過程で、多くの方々のご助力、ご助言を頂いた。ここに記して、感謝の意を表したい。

広島大学総合科学部の故 倉石晋教授、中根周歩教授、広島県立大学の水田国康教授には、幾度となく有益なご助言を賜った。旧 高橋研究室の先輩、後輩の皆さんには、野外調査や実験にご助力頂いたのみならず、日常の議論を通じ、多くのことを学ばせて頂いた。とくに、日鷹一雅博士には、この研究を始めるきっかけとなった発想の段階で負うところが大きい。研究室の後輩であった軸丸祥大博士、堀越研究室の室員であった藍田香織氏には、共同研究者として実験の一部を分担して頂いた。富樫研究室の安佛尚志博士には、本論文の下書きを読んで頂き、ご助言を頂いた。栃木研究室の学生であった城之内正人氏には、自作のコンピュータープログラムを使用させて頂いた。また、根平・中越研究室、中根研究室の当時の学生諸氏には丸太運びや植生調査を手伝って頂いた。

森林総合研究所に採用されてからも、幸運なことに、大学時代からの研究テーマを引き続き推進することができた。関係するすべての方々にお礼申し上げます。同九州支所昆虫研究室の皆さんには、常日頃よりご指導、ご助力を頂いた。とくに、前 室長の牧野俊一博士には、研究の遂行にあたって様々なご配慮を頂いた上、研究上有益なご助言を多々賜った。非常勤職員の中村薫さん、中村明子さんには接種実験やデータ処理を助けて頂いた。同支所の樹病研究室、暖帯林研究室、土壌研究室、経営研究室の方々にはそれぞれの専門分野に関して、筆者の幾多にわたる質問にいつも快くお答え頂いた。とくに、樹病研究室

員であった池田武文博士には木部圧ポテンシャルの測定について，土壤研究室長の酒井正治博士には土壤試料の分析方法について，それぞれ懇切にご指導頂いた．同支所連絡調整室の山田岩雄技官をはじめ，苗畑職員の皆さんには，植栽木の植え付けや管理，マツ枯死木の運搬などの重労働を負担して頂いた．また，元 森林総合研究所の田村弘忠博士には，筆者の大学院在学中にマツノザイセンチュウの同定と培養に関する研修を行って頂いた．そこで得られた技術と知見は，本研究においても基盤をなしている．

京都大学農学部の一井一禎助教授と元 森林総合研究所の清原友也博士にはマツノザイセンチュウをご提供頂き，また有益なご助言を頂いた．東京大学農学部の福田健二助教授には本論文の一部をご校閲頂いた．株式会社井筒屋化学の鈴木敏夫開発部長にはマツノマダラカミキリ成虫を分けて頂いた．大分県林業試験場の高宮立身氏にはアカマツ丸太の入手に関して有益な情報を提供頂いた．元 茨城県林業試験場の岸洋一博士には貴重な林分枯損量の資料を，また農業環境技術研究所の根本正之博士，元 東北農業試験場の宮井俊一博士，元 徳島県立博物館の鎌田磨人博士には有益な文献をお示し頂いた．妻 真鳥美輪には本論文の校正を手伝って頂いた．改めて深謝の意を表す．

広島大学総合科学部の富樫一巳助教授には，初めてお会いした日から今日まで研究者として育て頂き，本論文の度重なる書き直しにも，常に具体的で有効なご助言を賜った．また，広島大学総合科学部の高橋史樹名誉教授には，卒論生として指導して頂いて以来，研究の”いろは”から生態学的なものの見方まで，多くのことを教えて頂き，常に暖かいご助言を頂いた．2人の恩師に，衷心より感謝申し上げたい．

## 引用文献

- Anderson, R. M. (1981) Population ecology of infectious disease agents. In: *Theoretical ecology* 2nd ed. (R. M. May ed.). Blackwell, Oxford. pp. 318-355.
- 有岡利幸 (1993) 松と日本人. 人文書院, 京都. 246 p.
- 浅田泰次 (1996) 線虫病. 植物病理学概論 (浅田泰次・井上忠男・後藤正夫・久能均編). 養賢堂, 東京. pp. 74-80.
- Asai, E. and K. Futai (1996) The characteristics of oleoresin exudation amount from the trunks of pine trees. *J. For. Res.* 1: 87-91.
- Ayres, G. (1984) The interaction between environmental stress, injury and biotic disease physiology. *Ann. Rev. Phytopathol.* 22: 53-75.
- Berry C. R. and L. A. Ripperton (1963) Ozone, a possible cause of white pine emergence tipburn. *Phytopathol.* 53: 552-557.
- Bolla, R. I. and K. Fitzsimmons (1988) Effect of simulated acid rain on *Bursaphelenchus xylophilus* infection of pine seedlings. *J. Nematol.* 20: 590-598.
- Brennan, E., I. A. Leone and R. H. Daines (1966) Response of pine trees to chlorine in the atmosphere. *For. Sci.* 12: 386-390.
- Brown, T. B. (1967) Influence of naturally occurring compounds on germination and growth of Jack pine. *Ecology* 48: 542-546.
- Brundrett, M. (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 21: 171-313.
- Chiba, O. and K. Tanaka (1968) The effect of sulfur dioxide on the development of pine needle blight caused by *Rhizosphaera kalkhoffii* Bubak (I). *J. Jpn. For. Soc.* 50: 135-139.
- Duddridge, J. A., A. Malibari and D. J. Read (1980) Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature* 287: 834-836.

- Ekblad, A., H. Wallander, R. Carlsson and K. Huss-Danell (1995) Fungal biomass in roots and extramatrical mycelium in relation to macronutrients and plant biomass of ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* and *Alnus incana*. *New Phytol.* 131: 443-451.
- 遠田暢男 (1972) マツノマダラカミキリからのマツノザイセンチュウの離脱経過. 日林関東支講 24: 32.
- 藤原道郎・豊原源太郎・波田善夫・岩月善之助 (1992) 広島市におけるアカマツ二次林の遷移段階とマツ枯れ被害度. 日生態会誌 42: 71-79.
- 藤井英二郎・柴田 拓 (1981) マツ平地林の林床植生の地域特性に関する研究. 日林誌 63: 305-310.
- Fujii, E., S. Tatsumi and I. Zinnai (1979) Studies on the relationship between the management of floor layers and succession of *Pinus* plane forests in Kanto region (II) the dynamics of the life-forms. *J. Jpn. For. Soc.* 61: 273-279.
- 藤井英二郎・陣内 巖 (1979) 関東地方におけるマツ平地林の林床管理と植生遷移 (I) 種組成と生活型組成 (種数による) について. 日林誌 61: 76-82.
- 藤岡 浩 (1991) 秋田県におけるマツ材線虫病の現状とその防除対策. 森林防疫 40: 109-114.
- 藤下章男 (1982) マツノマダラカミキリに対するユーカリ成分の忌避効果 (II) 2・3 の実験と野外適用試験. 森林防疫 31: 119-122.
- 藤田博美 (1989) アカマツ林に発生する高等菌類の遷移. 日菌報 30: 125-147.
- 福田秀雄・松田宗安・小林忠一・近藤松一・小林治子・岡本金夫・玉木廉士 (1967) 瀬戸内地方のはげ山の経済的治山工法の研究 (第 1 報). 林試研報 204: 1-71.
- Fukuda, K. (1996) Physiological process of the symptom development and resistance mechanism in pine wilt disease. *J. For. Res.* 2: 171-181.
- 福里和朗 (1989) クロマツの外生菌根について (I) 菌根量と養分含有率. 日林九支研論 42: 209-211.

- Futai, K. and S. Harashima (1990) Effect of simulated acid mist on pine wilt disease. *J. Jpn. For. Soc.* 76: 520-523.
- Guiran, G. de and N. Bruguier (1989) Hybridization and phylogeny of the pine wood nematode (*Bursaphelenchus* spp.). *Nematologica* 35: 321-330.
- 原 勝 (1932) 砂丘造林に関する研究. 鳥取高等農業学校学術報告 1: 99-274.
- Harper, J. L. (1977) Population biology of plants. Academic Press, London. 892 p.
- 橋本平一・讃井義孝 (1974) マツ樹体内における材線虫の行動とマツの異常経過 (IV). 日林講 85: 251-253.
- 広島气象台 (1992) 広島県気象月報. 気象協会広島支部, 広島. 22p.
- 堀江秀樹・根本正之・西村 格 (1989) エニシダ由来の他感作用物質の土壌中への移動と蓄積. 雑草研究 34: 47-56.
- 堀田隆・橋本平一・増田隆哉 (1975) 温度条件の変化とマツノザイセンチュウの動態および加害性との関係. 日林論 86:303-304.
- Huber, D. M. and R. D. Watson (1974) Nitrogen form and plant disease. *Ann. Rev. Phytopathol.* 12: 139-165.
- Huber, M. C., R. E. K. Winter and R. I. Bolla (1989) Effect of copper sulfate and lead acetate on infection of pines with *Bursaphelenchus xylophilus* infection. *J. Nematol.* 21: 1-9.
- Ikeda, T., N. Enda, A. Yamane, K. Oda and T. Toyoda (1980) Attractants for the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 15: 358-361.
- Ikeda, T. and K. Oda (1980) The occurrence of attractiveness for *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) in nematode-infected pine trees. *J. Jpn. For. Soc.* 62: 432-434.
- Ikeda, T. and M. Ohtsu (1992) Detection of xylem cavitation in field-grown pine trees using the acoustic emission technique. *Ecol. Res.* 7: 387-390.
- Ikeda, T. and T. Suzaki (1984) Influence of pine-wood nematodes on hydraulic conductivity and water status in *Pinus thunbergii*. *J. Jpn. For. Soc.* 66: 412-420.

- Ikeda, T., T. Suzuki and Y. Murakami (1987) Water relations in trees after transplanting and their survival. *J. Jpn. For. Soc.* 69: 450-452.
- 池田武文・須崎民雄・村上能崇 (1988) 移植後の樹木木部の水分通導性の変化と木部の解剖学的観察. 日林誌 70: 395-402.
- Ikeda, T., A. Yamane, N. Enda, K. Matsuura and K. Oda (1981) Attractiveness of chemical-treated pine trees for *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Jpn. For. Soc.* 63: 201-207.
- 伊藤進一郎 (1975) 亜硫酸ガスに対するアカマツ針葉の組織学的な反応. 日林誌 57: 300-304.
- 軸丸祥大 (1996) カラフトヒゲナガカミキリの個体群動態とニセマツノザイセンチュウの伝播に関する研究—冷涼な地域におけるマツ材線虫病激害化の阻害過程. 広島大学大学院生物圏科学研究科博士論文 91 p.
- Jikumaru, S. and K. Togashi (1996) A weak deleterious effect of the avirulent pinewood nematode, *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematode: Aphelenchoididae), on the longevity of its vector, *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 30: 9-16.
- 鎌田磨人・中越信和 (1990) 農村周辺の 1960 年代以降における二次植生の分布構造とその変遷. 日生態会誌 40: 137-150.
- 鎌田磨人・中越信和 (1991) 広島県中部の農村地域における二次植生の群落構造と動態. 日林誌 73: 276-282.
- Kamada, M. and N. Nakagoshi (1993) Pine forest structure in human-dominated landscape system in Korea. *Ecol. Res.* 8: 35-46.
- Kamada, M., N. Nakagoshi and K. Nehira (1991) Pine forest ecology and landscape management: a comparative study in Japan and Korea. In: *Coniferous forest ecology from an international perspective* (N. Nakagoshi and F. B. Golley eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 43-62.
- Kaneko, S. (1989) Effect of light intensity on the development of pine wilt disease. *Can. J. Bot.* 67: 1861-1864.
- 金子 繁・陳野好之 (1986) 異なる光条件下におけるアカマツ苗木材線虫病の進展の差異. 日林誌 68: 208-209.



- 勝山直樹・桜井宏紀・田畑勝洋・武田 亨 (1989) マツノマダラカミキリの卵巣発育に及ぼす後食枝の年生の影響. 岐阜大農研報 54: 81-89.
- 河合英二 (1992) 四国・九州地方. 日本の海岸林 (村井 宏・石川政幸・遠藤治郎・只木良也 編). ソフトサイエンス社, 東京. pp. 196-212.
- 菊池淳一・都野展子・二井一禎 (1991) マツ材線虫病に対するアカマツの抵抗性因子としての菌根の効果. 日林誌 73: 216-218.
- 木元新作・武田博清 (1989) 群集生態学入門. 共立出版, 東京. 198 p.
- 岸 洋一 (1978) マツノザイセンチュウのマツノマダラカミキリからマツ樹体への侵入経過. 日林誌 60: 179-182.
- 岸 洋一 (1988) マツ材線虫—松くい虫—精説. トーマスカンパニー, 東京. 292 p.
- 清原友也 (1973) マツノザイセンチュウを接種したクロマツ苗の発病におよぼす温度の影響. 日林講 84: 334-335.
- 清原友也・堂園安生・橋本平一・小野 馨 (1973) マツノザイセンチュウの接種密度と加害力. 日林九支研論 26: 191-192.
- 清原友也・徳重陽山 (1971) マツの生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接種試験. 日林誌 53: 210-218.
- 小林一三・細田隆治 (1978) マツノマダラカミキリの保持線虫数調査法に関する検討. 日林誌 60: 191-192.
- 小林一三・奥田素男・細田隆治 (1976) マツ枯損木の乾燥程度, 太さと, マツノマダラカミキリの脱出, 線虫保持数. 日林論 87: 239-240.
- 小島耕一郎・王鷲幸一 (1987) 長野県における松くい虫被害とその防除対策. 森林防疫 36: 199-203.
- Kozlowski, T. T. (1982) Water supply and tree growth (I) Water deficits. *Forestry Abstracts* 43: 57-95.
- 熊本气象台 (1994) 熊本県気象月報. 気象協会熊本支部, 熊本. 26 p.
- 前河正昭・中越信和 (1997) 海岸砂地においてニセアカシア林の分布拡大がもたらす成帯構造と種多様性への影響. 日生態会誌 47: 131-143.

- 楨原 寛 (1996) 媒介昆虫マツノマダラカミキリ類の分類と分布. 森林防疫 45: 111-114.
- Mamiya, Y. (1983) Pathology of the pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 21: 201-220.
- Mamiya, Y. (1988) History of pine wilt disease in Japan. *J. Nematol.* 20: 219-226.
- 真宮靖治 (1992) 松くい虫問題の現状と研究対応. 森林科学 6: 11-17.
- Mamiya, Y. and N. Enda (1972) Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematologica* 18: 159-162.
- 松尾新一郎・澤 孝平・西田一彦・福田 護・星野出雲 (1982) マサ土. 土質基礎工学ライブラリー 10: 日本の特殊土 (土質工学会 編). 土質工学会, 東京. pp. 86-140.
- 松浦邦昭 (1980) 樹幹注入法によるマツ材線虫病の防除. 植物防疫 38: 27-31
- Miller, P. R., J. R. Parmeter, O. C. Taylor and E. A. Cardiff (1963) Ozone injury to the foliage of *Pinus ponderosa*. *Phytopathology* 53: 1072-1076.
- 峰尾一彦 (1976) 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. 日林論 87: 241-242.
- 宮脇 昭・伊藤秀三・大野啓一・奥田重俊・佐々木寧・清水寛厚・杵村喜則・鈴木邦雄・鈴木伸一・関 太郎・塚越優美子・豊原源太郎・中越信和・中西弘樹・中村幸人・波田善夫・藤原一繪・宮田逸夫・三好教夫・村上雄秀 (1983) 日本植生誌 中国. 至文堂, 東京. 540 p.
- 森川均一 (1931) 松林に対するハゲシバリ混植の効果に就いての立地学的研究. 林学会雑誌 13: 1-177.
- 森本 桂・岩崎 厚 (1972) マツノザイセンチュウ伝播者としてのマツノマダラカミキリ. 日林誌. 54: 177-183.
- Myers, R. F. (1988) Pathogenesis in pine wilt caused by pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *J. Nematol.* 20: 236-244.

- Nakagoshi, N. (1995) Pine forests in East Asia. In: *Vegetation science in forestry* (E. O. Box, R. K. Peet, T. Masuzawa, I. Yamada, K. Fujiwara and P. F. Maycock eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 85-104.
- Nakagoshi, N. and Y. Ohta (1992) Factors affecting the dynamics of vegetation in the landscapes of Shimokamagari Island, southeastern Japan. *Landscape Ecology* 7: 111-119.
- 中島康博・小川誠司 (1980) 亜硫酸ガスによるマツの急性害と材線虫病. 森林防疫 29: 68-72.
- 中根 勲 (1976) マツノザイセンチュウ耐久型幼虫の虫体からの離脱状況. 日林関西支講 27: 252-254.
- Nakane, K. and Y. Kimura (1989) Assessment of pine forest damage by blight based on Landsat TM data and correlation with environmental factors. *Ecol. Res.* 7: 9-18.
- Norby, R. F. and T. T. Kozlowski (1980) Allopathic potential of ground cover species on *Pinus resinosa* seedlings. *Plant Soil.* 57: 363-374.
- 農林水産技術会議事務局 (1973) 大気汚染による農林作物被害の測定方法に関する研究. 農林水産技術会議事務局, 東京. 159 p.
- 沼田 真 (1983) 生態学事典 (増補改訂版). 築地書店, 東京. 519 p.
- 小田久五 (1967) 松くい虫の加害対照木とその判定法について. 森林防疫 ニュース 16: 263-266.
- 小田隆則 (1992) 保育・密度管理・更新技術. 日本の海岸林 (村井 宏・石川 政幸・遠藤治郎・只木良也 編). ソフトサイエンス社, 東京. pp. 395-408.
- 小川 真 (1980) 菌を通して森をみる. 創文, 東京. 279 p.
- 小川 真・松本久二 (1987) 人為による土壌悪化の実態解析. 環境変化に対応した海岸林の環境保全機能の維持強化技術の確立に関する研究 (農林水産技術会議事務局 編). 農林水産技術会議, 東京. pp. 69-72.
- Oku, H., T. Shiraishi and K. Chikamatsu (1989) Active defense as a mechanism of resistance in pine against pine wilt disease. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 55: 603-608.

- Olsen, R. A., G. Odham and G. Lindberg (1971) Aromatic substances in leaves of *Populus tremura* as inhibitors of mycorrhizal fungi. *J. Ecol.* 60: 219-224.
- 大山浪雄・川述公弘・斉藤 明 (1975) 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. 日林九支研論 28: 107-108.
- Parry, W. H. (1982) The role of the environment in host-insect interactions. In: *Resistance to disease and pests in forest trees* (H. M. Heybroek, B. R. Stephan and K. von Weissenberg eds.). Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. pp. 22-31.
- Rice, E. L. (1984) Allelopathy (2nd ed.). Academic Press, New York. 422 p.
- Rim, Y. -D., H. -K. Kang and N. Nakagoshi (1991) Community ecology of *Pinus densiflora* forests in Korea. In: *Coniferous forest ecology from an international perspective* (N. Nakagoshi and F. B. Golley eds.). SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 17-30.
- 林業科学技術振興所 (1982) 森林病虫獣害防除技術. 全国森林病虫獣害防除協会, 東京. 352 p.
- 林野庁 (1984) マツの枯損防止新技術に関する総合研究. 林野庁, 東京. 165 p.
- 林野庁保護対策室 (1996) 松くい虫被害の推移. 森林防疫 45: 183.
- Robinson, R. K. (1972) The production by roots of *Culluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. *J. Ecol.* 60: 219-224.
- Rutherford, T. A., Y. Mamiya and J. M. Webster (1990) Nematode-induced pine wilt disease: Factors influencing its occurrence and distribution. *For. Sci.* 36: 145-155.
- Sakai M. and T. Yamasaki (1991) (+)-*cis*-3-Pinen-2-ol: Attractant for male cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* (Hope). *J. Chem. Ecol.* 17: 757-765.
- 佐藤大七郎 (1956) スギ ヒノキ アカマツのマキツケナエの耐乾性 とくに樹種のあいだのチガイについて. 東大演報 51: 1-108.
- 佐藤平典 (1990) 岩手県におけるマツ材線虫病対策—県単独事業を中心にして. 森林防疫 39: 151-154.

- 佐藤平典・作山 健・小林光憲 (1987) カラフトヒゲナガカミキリ (*Monochamus saltuarius* (Gebler)) によるマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner) Nickle) の媒介能力に関する試験. 日林誌 69: 492-496.
- 佐藤邦彦 (1992) 病害と防除技術. 日本の海岸林 (村井 宏・石川政幸・遠藤 治郎・只木良也 編). ソフトサイエンス社, 東京. pp. 455-466.
- Schoeneweiss, D. F. (1975) Predisposition, stress and plant disease. *Ann. Rev. Phytopathol* 13: 193-211.
- Shibata, E. and K. Okuda (1989) Transmission of pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner) Nickle (Nematode: Aphelenchoididae), by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) to pine twigs under Laboratory conditions. *Jpn. J. Nematol.* 18: 6-14.
- 柴田信夫 (1954) アカマツ林の肥培に関する 2, 3 の実験的考察. アカマツに関する研究論文集 (沼田大学・近藤 助 編). 大阪営林局, 大阪. pp. 1-16.
- 四手井綱英 (1963) アカマツ林の施業. 地球出版, 東京. 326 p.
- 四手井綱英 (1974) マツノザイセンチュウに対する五つの疑問. 林業技術 383: 1-5.
- 重定南奈子 (1992) 侵入と伝播の数理生態学. 東京大学出版会, 東京. 155 p.
- 島津光明 (1997) 寄生菌を利用したマツノマダラカミキリの防除法と安全性に関する最近の研究. 森林防疫 46: 107-114.
- 森林土壌研究会 (1982) 森林土壌の調べ方とその性質. 林野弘済会, 東京. 328 p.
- 住本昌之 (1977) マツクイムシの誘引と忌避—その生態と試験法. 生物と化学 15: 227-229.
- 鈴木和夫 (1992) マツ枯損に関する萎凋枯死機構. 森林防疫 41: 2-64.
- Suzuki, K. and T. Kiyohara (1978) Influence of water stress on development of pine wilting disease caused by *Bursaphelenchus lignicolus*. *Eur. J. For. Path.* 8: 97-107.

- 竹下敬司・萩原幸弘・小河誠司 (1975) 西日本におけるマツの立ち枯れと環境.  
福岡林試時報 24: 1-45.
- 田中 潔 (1975) マツの材線虫病の発生に及ぼす SO<sub>2</sub> の影響. 日林論 86: 287-289.
- 埜田 宏 (1996) マツ林の施業と樹種転換のめやす. 森林防疫 45: 144-149.
- Tarès, S, J. -M. Lemontey, G. de Guiran and P. Abad (1992) Use of species-specific satellite DNA from *Bursaphelenchus xylophilus* as a diagnostic probe. *Phytopathology* 84: 294-298.
- Theodrou, C. and G. D. Bowen (1971) Effects of non-host plants on growth of mycorrhizal fungi of radiata pine. *Aust. For.* 35: 17-22.
- 戸田忠雄 (1996) マツノザイセンチュウ抵抗性育種. 森林防疫 45: 132-135.
- Togashi, K. (1988) Population density of *Monochamus alternatus* adults (Coleoptera: Cerambycidae) and incidence of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematode: Aphelenchoididae). *Res. Popul. Ecol.* 30: 177-192.
- Togashi, K. (1989) Variation in external symptom development of pine wilt disease in field grown *Pinus thunbergii*. *J. Jpn. For. Soc.* 71: 442-448.
- Togashi, K. (1990) Life table for *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within dead trees of *Pinus thunbergii*. *Jpn. J. Entomol.* 58: 217-230.
- 富樫一巳 (1991) 松くい虫問題はどこまで解明されたか (3) マツ林における材線虫病の伝播機構. 森林防疫 39: 118-122.
- 富樫一巳 (1995) マツ材線虫病の発病に及ぼす共存植物の作用機構の解明. 平成6年度科学研究費補助金 (一般研究C) 研究成果報告書. 32 p.
- Togashi, K. (1997) Lifetime fecundity and body size of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) at a constant temperature. *Jpn. J. Entomol.* 65: 458-470.
- Togashi, K. and H. Sekizuka (1982) Influence of pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae), on longevity of its vector, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 17: 160-165.

- 塚田松雄 (1981) 過去一万二千年間－日本の植生変遷史 (Ⅱ) 新しい花粉帯.  
日生態会誌 31: 201-215.
- 塚原初男・T. T. Kozłowski・J. Shanklin (1979) アカマツ, クロマツ苗の小枝の水ポテンシャルに及ぼす SO<sub>2</sub> ガスの影響. 日林東北支誌 37: 153-154.
- 上野 明・藤下章男 (1982) マツノマダラカミキリに対するユーカリ成分の忌避効果 (Ⅰ) 忌避作用とその物質. 森林防疫 31: 89-83.
- Vité, J. P. (1961) The influence of water supply on oleoresin exudation pressure and resistance to bark beetle attack in *Pinus ponderosa*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 21: 37-66.
- Waks, C. (1932) The influence of extract from *Robinia pseudo-acacia* on the growth of barley. *Publ. Fac. Sci. Univ. Charles, Plague* 150: 84-85.
- 山根明臣・鹿野亜砂子 (1976) 人工餌の組成の違いがマツノマダラカミキリの産卵等に及ぼす影響. 日林論 87: 243-245.
- 安永邦輔 (1962) 松くい虫の誘引物質に関する野外試験. 日林誌 44: 197-200.
- 吉岡邦二 (1948) 日本松林の群落型と発達とについて. 生態学研究 11: 204-216.
- 陳野好之・滝沢幸雄・佐藤平典 (1987) 寒冷・高地地方におけマツ材線虫病の特徴と防除法. 林業科学技術振興所, 東京. 75 p.

本学位論文の内容の一部は、以下の学会誌、雑誌に分割して公表された。

- 1) Togashi, K., K. Nakamura and F. Takahashi (1992) An index of susceptibility of pine stands to pine wilt disease. *Applied Entomology and Zoology* 27. 341-347.
- 2) Nakamura, K. (1994) Survival rate and the time of adult emergence of *Monochamus alternatus* in *Pinus densiflora* stand with understory vegetation. *Applied Entomology and Zoology* 29. 430-433.
- 3) Nakamura, K., K. Togashi, F. Takahashi and K. Futai (1995) Different incidences of pine wilt disease in *Pinus densiflora* seedlings growing with different tree species. *Forest Science* 41. 841-850.
- 4) 中村克典 (1996) マツノマダラカミキリ成虫の生残ならびに産卵に及ぼす共存樹種の影響. 日本林学会九州支部研究論文集 49. 117-118.
- 5) Togashi, K., K. Aida, K. Nakamura, T. Horikoshi and F. Takahashi (1997) Different development of pine wilt disease in artificially infected *Pinus thunbergii* seedlings potted together with different tree species. *Journal of Forest Research* 2. 39-43.
- 6) 中村克典 (1997) マツノマダラカミキリ成虫の後食対象木への飛来・定着に及ぼす共存植物の影響. 日本林学会九州支部研究論文集 50. 113-114.
- 7) Nakamura, K., K. Togashi, and F. Takahashi (1997) Distance effect of co-occurring tree species on pine wilt disease incidence in *Pinus densiflora* seedlings inoculated with *Bursaphelenchus xylophilus*. *Ecological Research* 12. 265-275.