

マツの材線虫病の感染源に関する 生態学的研究 (I)

—枯損アカマツ樹体内における病原線虫の動態—

二井 一禎・中井 勇・吹春 俊光・赤井 龍男

Ecological studies on the infection sources of pine wilt (I)

—Population dynamics of pine wood nematodes
in the withered stems of Japanese red pine—

Kazuyoshi FUTAI, Isamu NAKAI, Toshimitsu FUKIHARU,
Tatsuo AKAI

要 旨

マツの材線虫病の感染源である枯死アカマツ樹体内に於ける病原線虫 *Bursaphelenchus xylophilus* の個体群の動態を、その個体群密度、分布様式、定着度、特殊ステージである分散型第3期幼虫（以下L_{III} 幼虫とする）の出現率などを通して調査した。調査にあたっては供試丸太の半数に殺虫剤処理を施し、その影響下にある丸太内の線虫の動態を無処理区（対照区）との間で比較するという方法を採用した。また材の含水率や同じ丸太内に生息する自由生活性線虫（以下自活性線虫）との関係にも留意した。調査結果の概要は次のようなものであった。

(1) マツノザイセンチュウの丸太内密度は11月以降に次第に減少し、5月には例外なくきわめて低いものとなったが、その密度は調査期間を通じて材の含水率とは弱い負の、そして自活性線虫の密度とは弱い正の相関を示した。また、マツノザイセンチュウは11～1月には丸太内で集中分布していたが、3月には一たんランダム分布に傾き、5月には再び著しい集中分布を示した。このような密度や分布傾向の推移に殺虫剤はほとんど影響しなかった。

(2) マツノザイセンチュウ個体群の丸太内での定着度は秋から春にかけて次第に低下し、伝播者マツノマダラカミキリ（以下カミキリ）の蛹室への移動・集中を伺わせた。

(3) マツノザイセンチュウ個体群に於けるL_{III} 幼虫出現率は、11月には母集団であるマツノザイセンチュウ密度とは負の、材の含水率とは正の相関を示し、3月には自活性線虫密度と正の相関関係を示した。

(4) 材内のマツノザイセンチュウの密度や分布状態とそこから脱出したカミキリの保持線虫数の間には因果関係は見い出せなかった。

(5) 枯損状態の異なる3群の異常～枯死木樹体内での線虫類の分布状態を比較したところ、マツノザイセンチュウ個体群の12月から5月にかけての変動性は、異常発現が遅れ材の変性が抑制されている枯死木に於いて高く、異常発現が早く材の変性が進んだ枯死木に於いては定常的であった。一方自活性線虫はこれとは全く逆の傾向を示し、両種線虫の生活形態の違いを示唆した。

はじめに

マツ類の集団枯損の原因がそれまで考えられていたようにマツクイムシと総称される穿孔性甲虫によるものではなく、その一種、マツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus* Hope) が伝播するマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus* Steiner and Buhner) という線虫類の一種によるものであることが明らかにされたのは1971年のことであった¹⁾。それ以降このマツノザイセンチュウによる被害の拡大を防ぐため、その伝播者マツノマダラカミキリに焦点をあてた薬剤の散布、寄主マツ樹体への殺線虫剤の予防的投与、あるいはマツノザイセンチュウに対する抵抗性系統の選抜などの努力が重ねられてきた。しかし残念ながらこれらの努力が十分に効果を奏することなく被害は当初予想された範囲を超えて拡大している。

本病の感染鎖を考えるとマツノマダラカミキリ成虫の健全マツに対する後食の時点もこの感染鎖を断ち切る一つの機会と考えられるが、病原線虫とその伝播者マツノマダラカミキリ（以下カミキリと略す）を併せ生息させ、翌年の本病流行の感染源となる被害木を駆除する方法の方が、この感染鎖を断つためには効果的であると考えられる。ただしこれまでの伐倒・焼却、伐倒・薬剤処理といった方法は莫大な経費と労働力を前提としており被害量の多さも考え併せると実効を期待することが難しくなる。しかしこの感染源に焦点を合せた省力的で経費のかからぬ駆除法が発見されれば、それが現在実施されているどの方法よりも効果を発揮するであろうことは想像に難くない。そのような駆除法を確立するためには感染源である枯損木内での病原線虫と伝播者カミキリの生態やそれらを支配する環境因子に関する情報を積み重ねることが重要である。このような視点から特に材内のカミキリの生態に関しては多くの仕事がなされてきた²⁾。しかし枯損木内での病原線虫の動態やこの線虫と伝播者カミキリの関係を究明した仕事は必ずしも多くはない。そこで本研究では枯損木中に於けるマツノザイセンチュウの動態を、その密度、分布様式、特殊ステージ（L_{III} 幼虫）の出現率、含水率の変化を通して材の変性との関係、といった幾つかの視点から解析した。また特にカミキリとの関係に留意して線虫個体群の季節変動を考察し、第2報³⁾と共に両者の関係の立体的把握につとめた。

本研究を遂行するにあたり多くの有益な助言をいただいた京都大学農学部附属演習林の古野東洲助教授、同応用植物学研究室の瀧本敦教授、同応用昆虫学研究室の久野英二教授に深謝いたします。また供試木の準備や、試料の採取などで多くのご協力とご理解をいただいた同演習林上賀茂試験地の各位、特に渡辺政俊氏に謝意を表します。

実験材料と実験方法

(1) 実験1

上賀茂試験地林内で1983年の夏以降に発病枯死した天然生アカマツ（樹令15～45年）を同年10月下旬から11月上旬に伐倒し、カミキリの穿入が確認された個体だけを供試材料とした。伐倒した材は各々1.5mの長さに伐りそろえ、太さの異なる丸太をこれらの中から任意に20本選び、その各々から次の要領で11月18日に第1回の試料採取を行った。即ち、材の木口面から15cmの点を第一点として30cm間隔で、一本の丸太につき5点の試料採取を行った。試料採取は直径10mmの刃を付けた電気ドリルで行い、各点のドリル屑を各々密封シール付きのポリ袋に入れ研究室に持ち帰り以下の実験に供した。まずポリ袋内の木屑をよく攪拌後そのうちの2gを秤量し、小型ベールマンロートにセットする。二昼夜放置した後游出した線虫をマツノザイセンチュウ、L_{III} 幼虫、自活性線虫の別に計数した。線虫分離に供した木屑は110°Cで約5時間乾燥し

た後、乾燥重量を求め、各試料の含水率を計算した。又ポリ袋に残った木屑を対象に肉眼で青変菌による青変度を観察した。

試料を採取した後、各丸太はドリルの穿孔をゴム栓で封じ、10本ずつ2つのグループに分け、一方を殺虫剤処理区、他方を対照区とした。殺虫剤としてはパインポートC剤(油剤)を選び、 1 m^3 当り 10 l の処理量になるよう調整したものを11月21日に材表面に散布した。その後翌年の1月20日、3月27日、5月18日と3回にわたって、これら20本の丸太から第一回目と同じ要領で試料を採取し、線虫数、含水率、青変度の調査に供した。

4回の試料採取を経た材は1本ずつ長方形のケージに収納し、雨水を避けて屋内に保管し、以後8月下旬まで各々の材から羽化脱出してくるカミキリを捕獲し保持線虫数の調査に供した。

(2) 実験2

1984年度の夏以降に異常を呈し、枯死した天然生アカマツの中から枯損状態の異なる3群14本(平均樹高14m)を11月末に伐倒し材内の線虫密度を次の要領で調査した。まず各供試木は地際より1m毎に全幹にわたって玉伐り、同年12月20日および翌1985年5月15日にこれら丸太(総計193本)を対象に試料採取を行った。即ち各丸太から5点ずつ電気ドリルで木屑を採り、それらを一緒にしてよく攪拌したものを各丸太からの採取試料とした(注:実験1ではこれら5点の木屑を各々別の調査試料として扱った)。各採取試料のうちから2gを秤量し、その中の線虫数と材の含水率、青変度を実験1と同様の要領で調査した。なおこの期間調査対象とした丸太は屋外に放置しておいた。

結果と考察

1 材内の線虫個体群におよぼす殺虫剤の影響

(1) 供試材の含水率の変化

4回の各調査時期に殺虫剤処理区、対照区の各10本の丸太から各々50点の試料を採取しているが、それら試料の含水率の調査期間内の変化を50点の平均値で図-1に表わした。この図から明らかのように、2回目の調査以降は常に殺虫剤処理区で対照区より高い含水率を示し、両区の間で材の分解に伴う物理的あるいは化学的構造変化に差が生じていることを示唆している。このことは引き続き2回の調査時期における丸太上の同一部位の含水率の間の相関係数を比較することにより一層明らかになる。図-1からも明らかのように、対照区では時期が進むにつれてこの相関係数値が下り、3月と5月の同一部位における含水率のデータの間にはほとんど相関が認められない。それに対し薬剤処理区では11月～1月、1月～3月、3月～5月と引き続き2回の調査時期における含水率の間にすべて有意の相関関係が認められた。このことは対照区では3月から5月にかけて微生物などによる局所的な材質の変化が起こり、材内水分状態に攪乱が生じたことを示唆する。一方殺虫剤処理区ではそのような攪乱が少なく、材全般に比較的均等に変化が進行したものと考えられる。

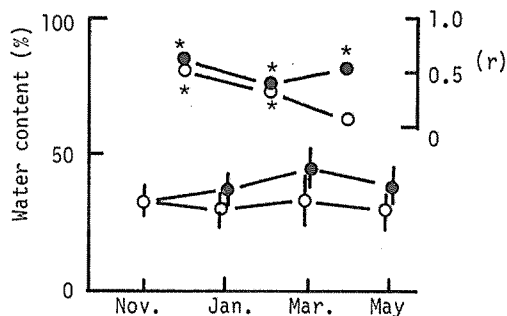


Fig. 1 Change in water content of the withered pine log with (●) or without (○) insecticide treatment. Vertical bars indicate standard errors. Relationship of water content between two successive experimental times was also represented by the correlation coefficient.

(2) マツノザイセンチュウの材内密度の変動

試料から游出した線虫数は試料の乾重 1 g 当りの密度に換算し、1 本の丸太から得た 5 点の試料の平均値をもって各丸太内の線虫密度を代表するものとして図-2 にプロットした。この図から明らかなように、対照区、処理区の各々 10 本の丸太の材内線虫密度の平均値（つまり各々 50 点の試料内の線虫密度の平均値）は共によく似た推移で変化し、5 月には調査したすべての丸太で個体群密度が減少していた。

このようなマツノザイセンチュウの材内密度を支配する因子を探るため、他の調査項目、即ち各試料木屑の含水率、自活性線虫密度、および L_{III} 幼虫密度という 3 つの因子各々とマツノザイセンチュウの密度の間の相関係数を求めた(図-3)。ただし最後の L_{III} 幼虫密度との相関関係については後に詳述する。

マツノザイセンチュウの個体群密度と自活性線虫の密度との相関関係は全般に低いものであるが、11月から3月にかけては両処理区共正の側にその相関関係が偏っている。そして5月の調査時点では対照区で両因子の間に 95% の有意水準で正の相関関係が成立したのに対し、殺虫剤処理区ではむしろ負の側に相関係数が低下するという顕著な違いを見せた。つまり5月の調査結果に限って言えば、対照区ではマツノザイセンチュウが多くいるところには自活性線虫も多く生息すると言えるが、薬剤で処理した材内ではそのような関係が成立しないことになる。田村⁴⁾ は 2 本の枯死アカマツから伐り出した厚さ 2 cm の円板を 2 cm×2 cm の方形区に区分して円板内の線虫の分布調査を行ったが、調査した 15 枚の円板中 13 枚でマツノザイセンチュウと自活性線虫の両者の密度の間に正の相関関係を見出ししている。今回の実験は田村の場合と調査方法が異なるが、ただ、両線虫の関係は決して常に一定のものではなく枯損後の材内微環境の変化に応じて変動するものであることを今回の結果は示唆している。

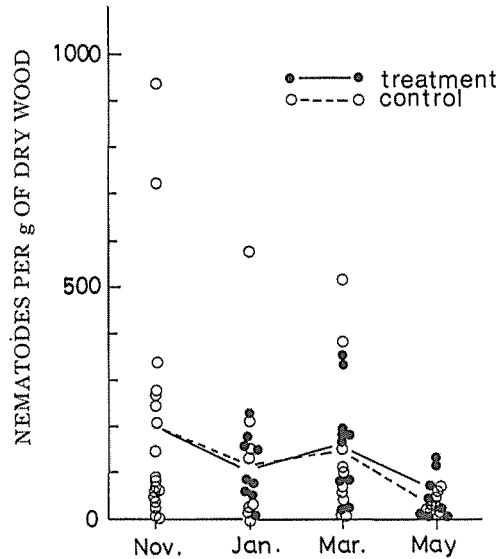


Fig. 2 Population change of *B. xylophilus* in the log of withered pine with (●) or without (○) insecticide treatment.

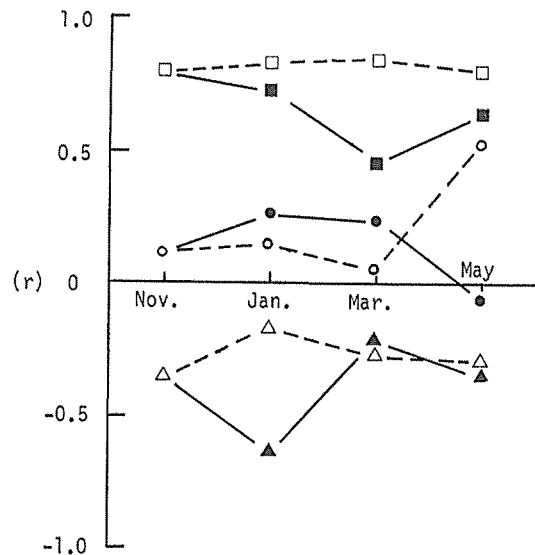


Fig. 3 Relationship between the population density of *B. xylophilus* and three factors i. e.; water content, (▲, △) the density of free-living-nematodes (●, ○) and that of dispersal 3rd stage larvae (■, □) of *B. xylophilus*. Solid and open symbols indicate the pine logs with and without insecticide treatment, respectively.

マツノザイセンチュウ密度と材の含水率の間にはどちらの処理区でも、全調査期間を通して、弱い負の相関関係が認められた。特に薬剤を処理した区では、1月の調査時点で有意の負の相関を示しており、この時期には含水率が低い部分に線虫の分布が偏っていたことを示している。

(3) 材内に於ける二種の線虫の分布様式

供試した丸太内に於けるマツノザイセンチュウの分布様式を調べるため巖⁵⁾の提案した「平均こみ合度回帰分析法」を用いた。今回の実験では1本の丸太から採取した5つの試料に基づき各々の丸太ごとの平均密度 (m)、平均こみ合度 (\bar{m}) を求め、各処理区10本の供試木から得た m 、 \bar{m} 値に基づき回帰分析を行った(図-4)。この回帰分析法では複数のデータの m 値と \bar{m} 値の間に回帰式 $\bar{m} = \alpha + \beta m$ が成立する時 α は分布の基本単位を表わす示数、 β はそのような基本単位が一定空間内でどのような分布をするかを表わす示数とされており、たとえば $\beta > 1$ の時は集中分布、 $\beta = 1$ の時にはランダム分布、 $0 \leq \beta < 1$ の場合にはより一様な分布となる。そこで今回の調査データをこのパラメーターに基づき検討すると殺虫剤で処理する直前の11月期の丸太内での本線虫の分布は既に集中的であることが判る。1月の調査時点では2

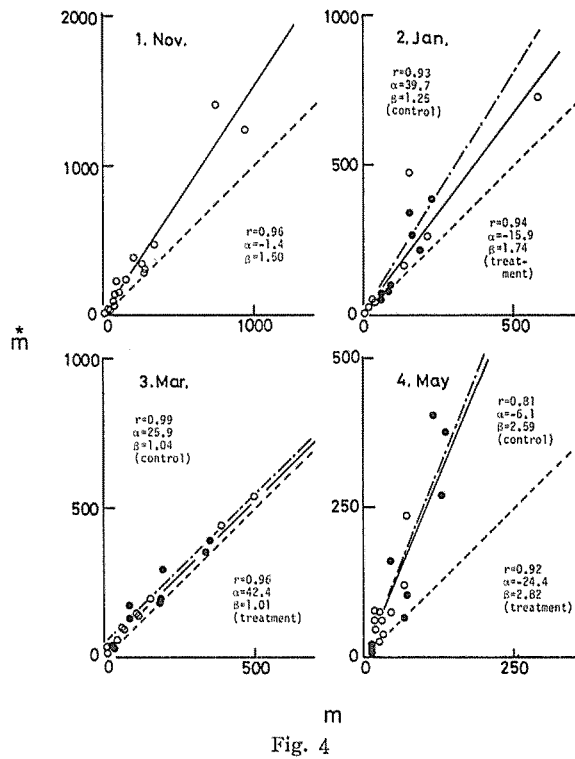


Fig. 4

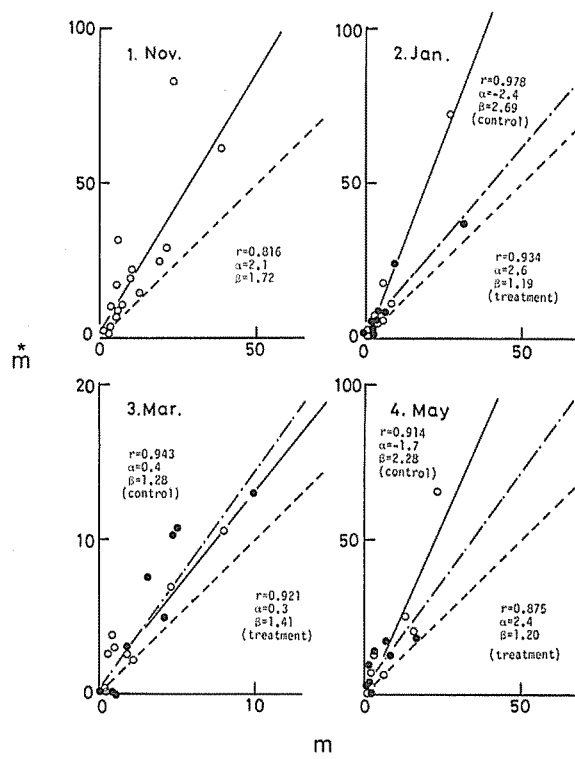


Fig. 5

Fig. 4 The m - \bar{m} relationship for the distributions of pine wood nematode *B. xylophilus* in the withered pine log treated with (●-●) or without (○-○) insecticide. Dotted line indicates expectation from Poisson series.

Fig. 5 The m - \bar{m} relationship for the distribution of free-living nematode in the withered pine log treated with (●-●) or without (○-○) insecticide.

つの処理区の間で β 値に差が出たが、いずれの区でも集中的な分布様式を維持していた。ところが3月の調査時には両処理区ともに回帰直線の傾き、 β 値が1にきわめて近くなり、分布様式がランダムになったことを示した。しかし5月の調査時には一転して、両処理区とも β 値が急にハネ上りこの間に材内でのマツノザイセンチュウの分布が集中化したことを伺わせる結果となった。この事実は本線虫が伝播者であるマツノマダラカミキリの蛹室周辺へ集合・定着する生態的適応反応と何んらかの関係があると推測される。

比較のために $m-\bar{m}$ 回帰分析法を同じ材内に棲息する自活性線虫に適用してみた(図-5)。回帰係数 β 値を比べると、この線虫の分布様式はこの調査期間、両処理区で常に集中分布であったことになるが、ただマツノザイセンチュウの場合と異なりこの線虫では殺虫剤処理後常に両処理区の間で分布の集中度に差が生じていたことになる。即ち彼らの生息環境である材の殺虫剤処理は直接あるいは間接にこの自活性線虫の分布様式に影響を与えたが、マツノザイセンチュウにはこの点に関する限り影響が少なかったことになる。この点を確認するため丸太の同一の部位に生息する個体群密度の引き続く2回の調査時期の間での相関係数を求め、個体群の定着度を調べて見た(図-6)。

マツノザイセンチュウの場合、対照区では11月と次の1月の調査時期の個体数の間にはきわめて高い相関があり、線虫個体群が同一部位で定着していたことを示唆しているが、次の1月～3月期、さらに3月～5月期の間の間関係数は次第に0に近づき、線虫個体群が材内を移動していることを伺わせる。このことは先にも述べたようにこの線虫のカミキリ蛹室への動きを示唆するものかもしれないし、また集中からランダムへ、そして再び集中化へというこの時期の分布様式の変化と対応していると考えられるかもしれない。

一方殺虫剤で処理した区では11月と1月のデータの間の相関は対照区に比べて低く、薬剤処理が材内でのマツノザイセンチュウ個体群のこの時期の定着性を損う方向に作用したことが想像される。しかし1月～3月、3月～5月の間の間関係数値はむしろ対照区より高く、丸太の各々の部位での定着性が維持されていたことを示している。上記の分布様式の解析結果と併せ考慮するならば、マツノザイセンチュウにおいては殺虫剤処理は材内でのこの線虫の分布様式にあまり影響を与えなかったが、各々の個体群の材内移動性は抑制したことになる。つまり対照区で示されたように本来この線虫の個体群は1月～5月になると伝播者カミキリの蛹室周辺に移動し定着・集合すると考えられている⁹⁾。丸太の殺虫剤による処理は後にも述べるように材内のカミキリの密度を極端に低下させ、線虫による定着・集合のこの標的を奪ってしまう。そのため殺虫剤処理区では、いわば仕方なくマツノザイセンチュウ個体群はそれまで生息していた場所で、この種固有の5月期の高い集中分布を発揮していると考えられる。

この点を確認するため、対照区のうちでもカミキリの羽化脱出がきわめて少なかった(その意味で殺虫剤処理材と似た)丸太5本だけを対象に同様にして相関係数を求めたところ、その相関係数は1月～3月期で $r=0.59$ 、3月～5月期で $r=0.16$ と対象区全丸太に対して各々の時期に求めた値 $r=0.19$ 、 $r=-0.04$ と比べて大きな値を示し殺虫剤処理区の結果に近づいた。このことは1月～5月期の本線虫個体群の移動性を説明する因子として、伝播者カミキリ(の蛹室)の果たす役割を強く示唆する結果となった。

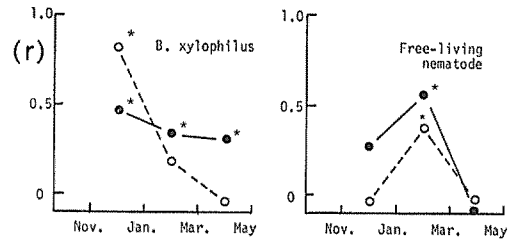


Fig. 6 Relationship of nematode populations between two successive experimental times, as measured by the correlation coefficients (r).

自活性線虫個体群の調査時期間の定着度は図-6からも明らかなようにマツノザイセンチュウの場合とは大きく異なるが、ここではその点を指摘するにとどめこれ以上の考察はさし控えることにする。

(4) 分散型第3期幼虫 (L_{III} 幼虫) の出現率

マツノザイセンチュウは伝播者マツノマダラカミキリの体に保持されて枯死木から新たな健全木へと伝播されるが、この伝播の際には、この線虫は耐久型幼虫(分散型第4期幼虫)という特殊化したステージになってこの過程に適応していることが知られている。分散型第3期幼虫(以下 L_{III} 幼虫とする)はこの耐久型幼虫に進むための前駆的なステージとして、また生息環境の悪化に耐性を持つステージとして位置付けられている^{7,8)}。今回の調査に於いても当初からこのステージの線虫に関しては特別の注意を払い、他のステージのマツノザイセンチュウとは別に計数を行った。

調査した丸太に於けるマツノザイセンチュウ個体群に占める L_{III} 幼虫の比率を図-7に示した。この図から明らかなように L_{III} 幼虫の出現率は3月の調査時期に殺虫剤処理区で一時的に低下したことを除けば全期間、両区に於いて顕著な変化は見られなかった。殺虫剤処理区と対照区との差より、むしろ同じ処理区内の丸太間の違いの方が著しかった。真宮⁹⁾ は異常発現後の時間経過に伴って L_{III} 幼虫出現率が上昇し、翌年の3月には50~100%の L_{III} 幼虫出現率を示すようになることを報告している。今回の実験結果との違いが調査方法の違いに基づくものか、あるいは調査地や調査対象木の違いによるものかその原因は明らかでない。

L_{III} 幼虫の出現率を支配する因子を探るため、調査した他の因子、即ち母集団であるマツノザ

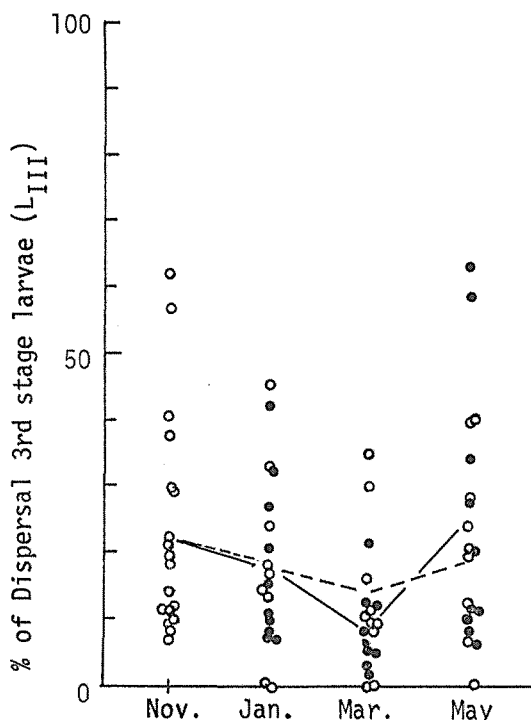


Fig. 7 The ratio of the number of dispersal 3rd stage larvae to the total population of *B. xylophilus* in each log treated with (●) or without (○) insecticide.

Table 1 The relationships between the ratio of L_{III} and three other factors; density of *B. xylophilus*, density of free-living nematode, and water content, determined using the correlation coefficient.

		Nov.	Jan.	Mar.	May
Density of <i>B. xylophilus</i>	control	-0.308	0.121	-0.038	0.250
	treatment	—	-0.140	-0.033	-0.262
Density of free-living nematodes	control	-0.046	0.133	0.371*	0.168
	treatment	—	-0.046	0.319*	0.042
Water content	control	0.373*	0.167	0.004	-0.186
	treatment	—	0.370*	-0.018	0.019

* Significant at the 5% level

イセンチュウの密度、自活性線虫の密度、さらには材の含水率との相関関係を求めてみた(表-1)。材の含水率とL_{III} 幼虫出現率との関係は11月には有意の正の相関を示した(図-8上)が、対照区では、その後相関係数は次第に低下し、5月には負の相関を示すようになる。一方殺虫剤処理区では1月においても含水率と有意の正の相関を維持していた点で対照区と顕著な違いを見せた。

マツノザイセンチュウの個体群それ自体の密度がL_{III} 幼虫出現率に及ぼす影響については、11月には明らかに負の相関を示し線虫密度の減少がL_{III} 幼虫の出現率の上昇を招くことを説明している(図-8下)。ところがこの時期(11月)のデータに関してマツノザイセンチュウ密度とL_{III} 幼虫の(出現率ではなく)密度との相関係数を求めるとその値は $r=0.757$ で、むしろ高い正の相関関係が成立することを明らかにしている(図-8中)。従って、この時期のマツノザイセンチュウ密度とその個体群の内部に出現するL_{III} 幼虫の関係は、前者の密度が減少するとそれに応じてL_{III} 幼虫数も減少するが、ただしその減少した個体群中に占めるL_{III} 幼虫の率は高くなるといったものであろう。殺虫剤処理区と対照区の間で両者の関係を比較した場合、5月に両区間で顕著な違いを見せたことを指摘しておきたい。ただ先の例と同様、マツノザイセンチュウ個体群中に出現するL_{III} 幼虫の率ではなく、その密度そのものとの関係で考察するならL_{III} 幼虫は殺虫剤処理の如何にかかわらず、常に母集団であるザイセンチュウの密度と有意の正の相関関係を示した(図-3)。

次にL_{III} 幼虫出現率と自活性線虫密度の間の関係を検討すると、3月に両処理区で高い相関を示した点が目立つ。ただしここでも明らかにこの関係も調査時期により変化するものであることに留意せねばなるまい。

以上からL_{III} 幼虫という特殊ステージがマツノザイセンチュウ個体群の中に出現する有様を概観すると次のようなことになろう。マツノザイセンチュウの材内個体群がそのピークを超えた秋頃、非常に低い割合いでその個体群内にL_{III} 幼虫を生じる。この時期には材内の湿り気の多い部

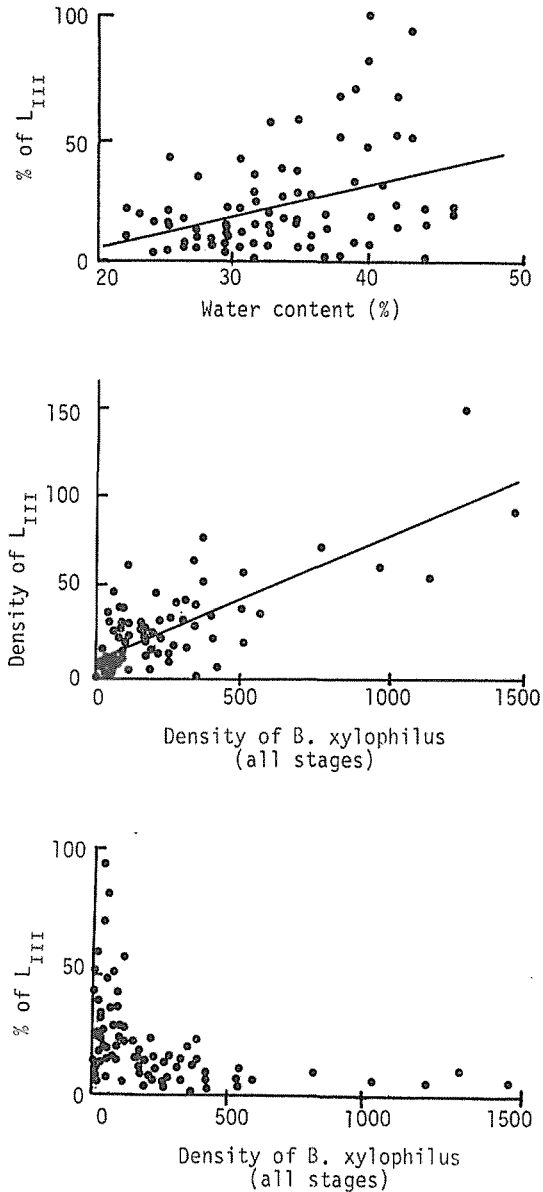


Fig. 8 The relationships in November between the ratio of dispersal 3rd stage larvae (L_{III}) of *B. xylophilus* and water content of the log examined (top), between the population of total population of *B. xylophilus* and that of L_{III} (middle), and between the density of total population of *B. xylophilus* and the ratio of L_{III} (bottom).

分に分布する個体群でより高い率でLⅡ幼虫が生じる。その後、図-2で示したようにマツノザイセンチュウの密度が低下すると、それに応じてLⅡ密度も低下する。ところが、冬期の低温、材の分解、変性といった悪い環境条件下ではLⅡ幼虫は他のステージより耐性が高いため、少なかった個体群の中で高い率を占めるようになる。母集団であるマツノザイセンチュウ個体群は、5月になってもむしろ含水率の低い部分に偏った分布をするが(図-3)、このような部分に分布する個体群にもLⅡ幼虫が高率で生じるようになり結果的にLⅡ幼虫率は材の含水率と負の相関を示すようになるものと思われる(表-1)。一方、材の分解・変性のある過程で、LⅡ幼虫の出現に好適な条件と、自活性幼虫に好適な条件が交叉する時点が出現すると、今回の3月の調査結果に見られたような両者の間の正の相関関係が成立することになる。

2 材内線虫密度と羽化カミキリの保持線虫数

枯損木より羽化脱出したカミキリが1頭あたり保持する線虫数には0頭から20数万頭にわたる大きなバラツキがあることが知られているが、今回の実験を開始するにあたって最も興味があった点はこの保持線虫数を左右する因子が一体何であるのかという点であった。たとえば材が極端に乾燥すると線虫のカミキリへの移行が阻害されることが知られている¹⁰⁾。しかしもっと基本的に材内線虫密度、あるいは分布様式がこの保持線虫数に影響することはあり得ないのだろうか。今回供試した20本の丸太から羽化脱出したカミキリは総計102頭であったがそのうち殺虫剤処理区より脱出したものは8頭(穿入孔数に対する脱出孔数の割合=6.5%)にすぎず、対照区の94頭(穿入孔数に対する脱出孔数の割合=40%)と明瞭な違いを見せ殺虫剤の有効性を示す結果となった。ただ既に述べたようにここで用いた殺虫剤は材内の線虫密度にはほとんど影響せず、殺虫剤処理区より羽化した8頭のカミキリは1頭当たり約700頭、最も多いもので約4,000頭の線虫を保持していた。この事実は、伐倒材に対するこの時期(11月下旬)の薬剤処理が必ずしも完全な防除法になり得ないということを示唆しておりこれまでの防除法の一つの盲点を指摘するものである。

一方対照区の丸太から羽化した94頭のカミキリの羽化経過を検討すると、この94頭のうち89頭までが、対照区の10本の丸太のうち5本から集中的に羽化したものであった。さらにこれらのカミキリの保持線虫数について検討すると、ほとんど2本の丸太から羽化したカミキリのみが線虫を保持しており、他は線虫をほとんど保持していなかった。この点を明らかにするためカミキリが10頭以上羽化脱出した対照区の5本の丸太を選び、それらからのカミキリの羽化消長と、丸太からの日単位での線虫の持ち出し状況を図-9に示した。また調査した102頭のカミキリの保持線虫数を5段階にクラス分けし、その頻度分布を図-10に示した。それでは、カミキリが10頭以上羽化脱出した丸太のうち、保持線虫数の多いカミキリが集中的に羽化した2本の丸太とそれ以外の3本の間にはどのような差があるのだろうか。これら5本の丸太でのマツノザイセンチュウの個体群密度の推移や、その分布様式、さらにはLⅡ幼虫の出現率の推移を比較してみたが手掛りになるような差異を見出すことは出来なかった。さらに森本・岩崎¹⁰⁾が指摘した材の含水率の低下が保持線虫数を抑制するという点を考慮して、供試材を室内に保管する直前の5月の調査時期に於けるこれら5本の丸太の含水率を比較してもほとんど有意の差がない。従ってこれら5本の丸太の間に出現した保持線虫数にかかわる明瞭な差は他の原因によって説明せねばならない。この真因の解明は本病の防除法を考える時、きわめて重要な鍵を与えるものと考えられる。何是なら、感染源から羽化するカミキリを無毒化(無線虫化)する可能性をこの現象は示唆しているからである。

3 枯損状態の異なるアカマツ樹体内での線虫動態

14本のアカマツ供試木は既に述べた通り枯損状態の違いに応じて3群に分けた。ここでいう枯

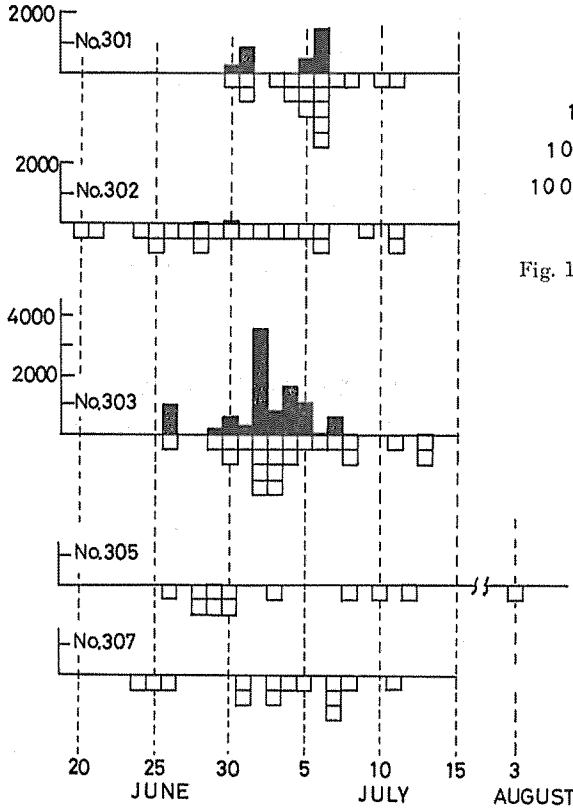


Fig. 9 The progress of the emergence of adult pine sawyer from several logs examined and the number of nematodes extracted from the body of the sawyers. Open square indicates individual pine sawyer and solid piles indicate the number of nematodes.

対する線虫の垂直分布の集中度が、線虫の種間で、12月と5月の調査時期の間で、あるいはまた枯損状態の異なる3群の間で、差異を示している点を指摘しておく。

さてこのように枯損状態の異なる各々の樹幹内での線虫の密度を、それを玉伐って得た各丸太

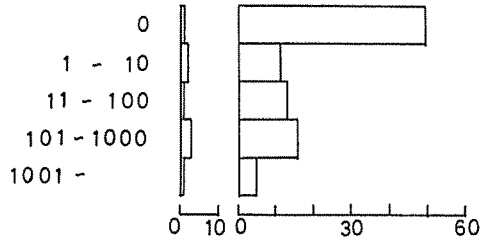


Fig. 10 Frequency distribution of adult pine sawyers which emerged from the logs with (left) or without (right) insecticide treatment classified as expressed by the density of pine wood nematodes they hold.

損状態の違いとは、A群—全枯れ（全針葉が赤褐変したもの）、B群—半枯れ（針葉の半分程度に緑色が残っているもの）、C群—持ち越し枯れ（針葉はすべて緑色をしているが、樹脂滲出が停止したもので、翌年に枯れが繰り越すと考えられたもの）の3群である。

表-2にはこのような3群の枯損木内での線虫個体群の垂直分布様式を比較するため $m-\bar{m}$ 回帰直線の各種パラメータを、マツノザイセンチュウ、L_{III} 幼虫、自活性線虫に分けて整理した。この表の詳細な検討は紙面の都合上省略するが、回帰係数 β に表われた枯損木の全幹に

Table 2 Parameters of the regression lines showing the relationship between mean density (m) and mean crowding (\bar{m}) obtained for the population of *B. xylophilus*, L_{III} and free living nematodes in pine logs with different withering symptoms. Group A, B and C refer to the trees ●, ▲ and ○ in Fig. 11.

		group A			group B			group C		
		<i>B. xylophilus</i>	L _{III}	Free-living nema.	<i>B. xylophilus</i>	L _{III}	Free-living nema.	<i>B. xylophilus</i>	L _{III}	Free-living nema.
December	r	0.996	0.997	0.991	0.934	0.880	0.865	0.687	0.811	0.830
	α	13.15	7.02	-7.77	162.00	9.86	9.38	322.44	24.33	14.69
	β	1.55	1.35	3.87	1.57	3.49	2.10	1.30	2.27	1.73
May	r	0.947	0.962	0.983	0.935	0.892	0.881	0.981	0.865	0.921
	α	-2.85	-6.40	-3.43	-43.37	0.78	-12.44	2.16	0.91	45.86
	β	1.99	3.37	3.33	3.32	2.34	5.44	1.53	2.04	1.17

$\bar{m} = \alpha + \beta m$

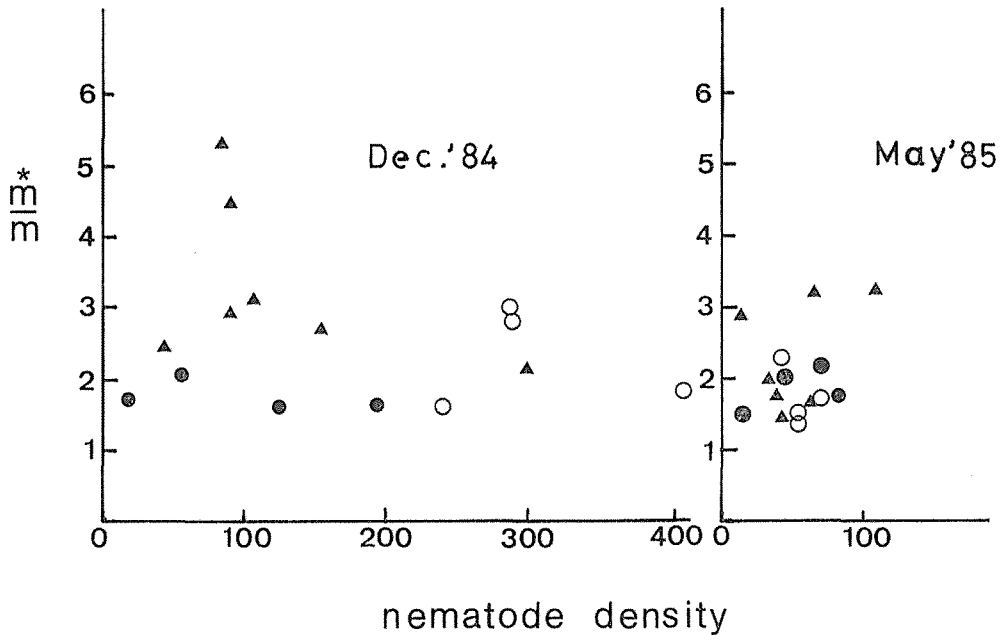


Fig. 11 The relationships between the density of nematodes in the log of withered pine and their distribution pattern represented by the $m-\bar{m}$ index.

- : Trees which exudate no resin but with all needles appearing healthy.
 ▲ : Trees with about half of the needles still green.
 ● : Trees with all needles withered and red.

内線虫密度の平均値として求め、またそれらから、樹体における垂直分布状態を表わす示数として \bar{m}/m 値を計算したうえ、横軸に密度、縦軸に \bar{m}/m 値をとった座標上に、各樹幹単位のデータをプロットしたのが図-11である。この図から明らかなように12月の結果では座標上での樹幹毎のデータのバラツキが大きく、C群の4本が座標の右側に、A群が左下に、そして1本の例外を除いてB群の6本が左上に分布している。アカマツの萎凋枯死が、C→B→Aと進行するならば、そのような材内でマツノザイセンチュウは、i) 比較的個体群の密度が高く、分布集中度は低い段階、ii) 樹体の各部位により個体群の不均一な減少が起こることにより分布集中度が上り、密度の減少が起こる段階、iii) 全般に密度が減少し、均一化する中で分布がランダム化する段階、といった段階を経るものと考えられる。

翌年5月に再調査した際には枯損状態の如何にかかわらず、線虫密度はすべての樹幹できわめて低い値に下っており、実験1で得た答と良く似た結果を示した。またこの時期の材内での線虫の垂直分布様式は12月の調査時よりランダム化していた。

このような2回の調査時期間の樹幹内での線虫個体群の動きをより詳しく調べるため、同一丸太中に於ける含水率やマツノザイセンチュウ、そのL_{III}幼虫、そして自活性線虫の密度に関する2回の調査時期の結果を用いてそれらの

Table 3 Correlation coefficient for water content, *B. xylophilus*, free-living nematode and L_{III} calculated between the values obtained in December and those in May.

Group. A, B and C refer to the trees ●, ▲ and ○ in Fig. 11.

	group A	group B	group C
Water content	0.200	0.429*	0.497*
<i>B. xylophilus</i>	0.307*	0.013	0.068
L _{III}	0.324*	0.044	0.154
Free-living	0.002	0.349*	0.404*

* Significant at the 5% level

間の相関係数を求めた(表-3)。

材の含水率に関しては、B、C両群で高い正の相関を示し、A群ではその値が有意水準を下回った。つまりA群では2回の調査時期に材の腐朽や変性が他の2群に比べて大きく、樹幹のあちこちで不均一な水分状態の変化が起った事を示している。

このような腐朽、変性状態を異にする3群の枯死木の材内で2種の線虫は2回の調査時期に全く対象的な動態を示した。即ち、材の変性の少ないB、C群の材中では自活性線虫の個体群の動きは定常的で変化が少なかったが、マツノザイセンチュウやそのL_{III}幼虫の個体群の勢衰は激しく、局部的な個体群密度の変化を繰り返している。一方変性が進んだA群の材中ではマツノザイセンチュウ個体群は定常性を示し、自活性線虫個体群は変動性を明らかにした。即ちこれらA群の材内では腐朽に伴う微生物相の活発な活動が予想され自活性線虫個体群に変動性をもたらしたものと考えられる。一方変性が進んだこのような材はマツノザイセンチュウにはもはや好適な環境ではあり得ず、耐久的で定常的な相に個体群が至っているのであろう。このようにここで求めた相関係数の上に表われた2種の線虫個体群の材の枯損、変性に対する反応の違いは両種の生態的な適応戦略の違いに根ざしたものと推定される。

最後になったが、肉眼で観察した限りでは、青変菌の分布がマツノザイセンチュウの枯損木内での動態に影響を与えているという積極的な証拠は得られなかった。

以上見てきたように材の腐朽、変性は材内に生息する線虫類の個体群に様々なレベルで変動をもたらすが、材の殺虫剤による処理はこれを一時遅延させる役割を果たすのであろう。今回の調査では感染源である被害材中での病原体=マツノザイセンチュウ、伝播者=マツノマダラカミキリ、をめぐる生態系の動的解析を試みたが、今後人工的に枯損状態を制御した系を用いて同様の試みを実行する中で、本病の感染鎖切断につながる重要な糸口が与えられるものと信じる。

引用文献

- 1) 清原友也・徳重陽山：マツ生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接種試験。日林誌。53：210-218, 1971
- 2) 越智鬼志夫・片桐一正：松枯損木内でのマツノマダラカミキリの個体数変動とその要因。林誌研報。303：125-152, 1979
- 3) 中井勇・二井一禎・赤井龍男：マツの材線虫病感染源に関する生態学的研究(II)非激害型林分におけるマツノマダラカミキリの生態とその駆除方法について。京大演報。57：14-25, 1985
- 4) 田村弘忠：枯死木におけるマツノザイセンチュウの分布。日本線虫研究会誌。6：60-66, 1976
- 5) 巖俊一：分布集中度の回帰分析法。個体群研究会報。16：1-6, 1969
- 6) 真宮靖治：マツノザイセンチュウのマツノマダラカミキリ蛹室周辺における集中。日林関東支部大会講演要旨集。24：30, 1972
- 7) 石橋信義・近藤栄造：線虫類の発育ステージと不良環境耐性。日本線虫研究会誌。4：1-10, 1974
- 8) 真宮靖治：マツノザイセンチュウの発育と生活史。日本線虫研究会誌。5：16-25, 1975
- 9) 真宮靖治・小林享夫・陳野好之・遠田暢男・佐々木克彦：マツノザイセンチュウによるアカマツの自然感染。発病の経過。84回日林講 332-334, 1973
- 10) 森本桂・岩崎厚：マツノマダラカミキリに関する研究(IV) 蛹室をめぐるカミキリと材線虫の生態。日林九支研論。26：199-200, 1973

Résumé

Population dynamics of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, a pathogen of pine wilt in the stems of withered Japanese red pine (*Pinus densiflora*) was investigated from the aspects of population density, distributional pattern, stationary degree and ratio of

dispersal 3rd stage larvae to that of all stages of *B. xylophilus*. Half of the logs examined were treated with insecticide after the first sampling, and the population dynamics of *B. xylophilus* in the logs treated with the insecticide were compared with that in non-treated logs. Water content at the drillings from which nematodes were extracted, and the density of free-living nematodes were also examined to determine whether or not such factors influenced the population density of *B. xylophilus*.

After the investigation of the nematode population dynamics, the logs examined were preserved in separate cage, and the number of *B. xylophilus* carried by the sawyer was examined.

The population dynamics of *B. xylophilus* and free-living nematodes in the trees showing different degrees of withering symptoms were also studied.

Generally, the water content in the log treated with the insecticide was higher than that not treated, and the condition of dampness was maintained more stably in the former than in the latter. The population density of *B. xylophilus* in both treated and untreated logs decreased with time and became the lowest in May.

The population density of *B. xylophilus* was correlated with the water content of the log rather negatively, and with the density of free-living nematodes rather positively. Nematodes of *B. xylophilus* distributed aggregatively from November to the following January, and randomized in distribution in March then showed clearly aggregated distribution pattern in May. There was no distinct difference in the distribution pattern between the logs treated with the insecticide and those not treated.

The stationary degree of *B. xylophilus* in withered logs decreased, this tendency may be attributed to the movement of nematodes to the pupal chamber of the pine sawyer, a vector of the nematodes. Because the population of *B. xylophilus* in the log treated with insecticide, which killed the pine sawyer, did not show such tendency of aggregation.

The ratio of the dispersal 3rd stage larvae (L_{III}) to whole stages of *B. xylophilus* population decreased in March, though it was constant in Nov., Jan., and May. In November, the ratio of L_{III} correlated with the density of whole stages of *B. xylophilus* negatively, and with the water content at the drillings positively. In March the ratio positively correlated with the density of free-living nematodes. From 5 of 10 pine logs treated without the insecticide, more than 10 pine sawyers emerged. Most of the nematodes were carried on by the sawyers from two certain logs. There was no relationship between the density or distribution pattern of *B. xylophilus* in the logs and the number of the nematodes carried on the sawyer emerged from the corresponding logs. The distribution patterns of *B. xylophilus*, that of dispersal 3rd stage larvae (L_{III}), and that of free-living nematode were clearly different in all the trees at any degree of withering symptoms.

Judging from the water content, the change in the wood structure from December to May was most obvious in the trees which had withered early (group A), and was ambiguous in those showing delayed symptoms (group B, C). The population of *B. xylophilus* and L_{III} larvae were constant in the trees of group A, but the population of free-living nematodes in the trees of groups B and C was constant. This difference may be related to the difference in their life style.