

マツ属の生育におよぼすマツノ ザイセンチュウの影響

古 野 東 洲・二 井 一 禎

Effects of Pine Wood Nematode upon the Growth of Pine-species

Tooshu FURUNO and Kazuyoshi FUTAI

要 旨

マツノザイセンチュウは日本在来のクロマツやアカマツに大被害をあたえ、外国産のマツ属にも被害をあたえている。さらに、マツノザイセンチュウは寄主を枯らさない場合でも、その生長が悪くなることがクロマツやアカマツなどで確認されている。

本報告では、*P. yunnanensis*, 2 F₁ 雑種 (*P. thunb.* × *P. khasya.*, *P. thunb.* × *P. tabulae.*), 1 F₂ 雑種 (*P. thunb.* × *P. masso.*) の4種についてマツノザイセンチュウに対する抵抗性を、その接種により調査し、*P. yunnanensis* は弱感受性で、他の3雑種は弱抵抗性であることを確認した。

今までにマツノザイセンチュウに対する抵抗性を調査したマツ属のうちで、生き残った個体——2 F₁ 雑種を含む17種169個体の生育経過を測定し、マツノザイセンチュウの生育におよぼす影響を調査した。

クロマツや *P. thunb.* × *P. masso.* (F₁) では、他の種に比べてマツノザイセンチュウの接種は、樹高生長に大きな影響をあたえ、反面、*P. taeda*, *P. elliotii*, *P. rigida*, *P. banksiana*, *P. sylvestris*, *P. pinaster* では、接種は樹高生長に影響しなかった。クロマツでは、接種された40個体のうち、4個体で接種後3年目においてもその影響がみられたが、4年目にはほぼ正常生長に回復していた。*P. thunb.* × *P. masso.* (F₁) も同様で、*P. nigra*, *P. strobus*, *P. thunb.* × *P. tabulae.* (F₁) では2年目まで、*P. densiflora*, *P. tabulaeformis*, *P. taiwanensis*, *P. excelsa* は接種の影響は翌年だけであった。

マツノザイセンチュウは直径生長には、クロマツ、*P. tabulaeformis*, *P. nigra* の調査で、接種後すぐにその影響があらわれ、2年目にはほぼ生長は回復していた。*P. taeda*, *P. elliotii* では樹高生長と同様に接種の影響はみられなかった。材積生長に対しては、樹高生長、直径生長にみられたようなマツノザイセンチュウの明らかな影響はみられなかった。

ま え が き

マツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus*) が九州各地のマツ枯損木から発見され¹⁾、そのマツ樹体内での繁殖が、西日本各地のクロマツ、アカマツ林における松枯れの原因と判明し、加えて、これまでマツクイムシと呼ばれていた穿孔虫類の一種のマツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus*) が、マツノザイセンチュウのマツ樹体への伝播者として明らかにされて²⁾、

10数年を経た現在でも、なお、マツ林の枯損は続き、北海道を除く日本の広範囲に蔓延している。マツ属とマツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウの相互関係については、多くの調査、研究が行われているが、マツノザイセンチュウによるマツ樹体の枯死機構の解明に力が注がれて、そのマツ樹体内侵入と生存マツの生育との関係についての報告は、著者ら³⁻⁵⁾の報告以外見当たらない。

わが国に導入、植栽されている数多くの外国産のマツ属も、マツノマダラカミキリが後食し、マツノザイセンチュウによって枯れることが、野外の植栽木、接種試験によって確認されている⁶⁻⁹⁾。マツノマダラカミキリがマツ属を後食する成虫の摂食行動には、マツ属に対する食物選択がみられないことが明らかにされて¹⁰⁾、マツ属、個体の生死は、そのマツノザイセンチュウに対する抵抗性、感受性の強弱に左右されることも明らかになっている。マツ属、個体の枯死には、マツノザイセンチュウの樹体内への侵入が必須条件であるが、必ずしも侵入された全個体が枯れるとは限らず、マツノザイセンチュウに抵抗性を示すマツ属、個体では、マツノザイセンチュウの樹体内での繁殖、拡散がみられず、生育を続けることも明らかになっている⁴⁾。

著者らは、これまでの被害調査、接種試験によって、30数種のマツ属のマツノザイセンチュウに対する抵抗性、感受性の強弱を判定し、それらを4段階に分類した^{7,9)}。最もマツノザイセンチュウに対し抵抗性が弱いと判定したクロマツも個体によって生存を続けることが確認され^{3,4)}、反対に、抵抗性であると判定された *P. taeda* など5種類のマツ属でも、*P. rigida* を除いて、枯損個体を確認している^{7,9)}。種としてのマツノザイセンチュウに対する抵抗性の強弱に加えて、種内においても個体によって強弱があることは明らかである。

著者らは、過去のマツノザイセンチュウ接種試験の生存個体で、とくにクロマツ^{3,4)}や *P. thunb.* × *P. masso.* の F₁ 雑種⁵⁾に、接種後著しい生育不良——伸長生長にみられる生育不良を確認し、マツノザイセンチュウの樹体内侵入によって、たとえ枯れなくても、以後の生育に何らかの生長阻害が生じていることを報告した。

本報告では、これまでに未調査であった *P. thunb.* × *P. masso.* の F₂ 雑種、*P. thunb.* × *P. tabulae.* および *P. khasya* の各 F₁ 雑種ならびに *P. yunnanensis* のマツノザイセンチュウに対する抵抗性、感受性を調査した結果を、今までにマツ属を分類した4段階に補充した。また、クロマツ、アカマツのほか5種の外国産マツ属および *P. thunb.* × *P. masso.* F₁ 雑種のマツノザイセンチュウ接種後の生育について、生存木の生育状況の一部はすでに報告したが、さらに、本報告には、クロマツ、アカマツのほか外国産マツ属13種、*P. thunb.* × *P. masso.*、*P. tabulae.* の各 F₁ 雑種の生存個体の接種後の生長減退から回復までの生育についてまとめられている。本調査に協力いただいた演習林本部試験地、上賀茂試験地の職員各位に深謝する。

なお、本研究は、文部省科学研究費（研究課題番号58560148）の助成をうけて行われたもので、共同研究者の赤井龍男助教授、渡辺弘之助教授、大畠誠一講師から有益な助言を得ました、厚く御礼申し上げる。

材料および方法

供試マツ属は、試験Ⅰ：マツノザイセンチュウに対する抵抗性、感受性調査のために、以下に述べる3種および3雑種と、試験Ⅱ：マツノザイセンチュウ接種後の生育調査に、表-1に示す15種および2雑種で、前者は上賀茂試験地で、後者は上賀茂および演習林本部試験地で調査された。

試験Ⅰでは、1983年7月に、*P. yunnanensis* および F₂ では地上10 cm または以下の、他の供

試木は地上 30~50 cm の樹幹下部に、さらに F₂ には1984年7月に、供試木1個体あたり2,000頭のマツノザイセンチュウを接種した。また兩年ともに対照として、クロマツおよびチョウセンゴヨウをも供試した。

1) *P. yunnanensis*

1979年4月に播種、野外で育てられた 28~95 cm の11個体に、7月12日にマツノザイセンチュウを接種した。

2) *P. thunbergii* × *P. tabulaeformis* F₁

1956年の実生による *P. tabulaeformis* 見本林の1個体を雄性親として、クロマツと交雑(1977年4月)、播種(1979年4月)で育てられた樹高 116~189 cm の24個体で、7月12日に13個体、30日に11個体にマツノザイセンチュウを接種した。

3) *P. thunbergii* × *P. khasya* F₁

1976年4月に、ガラス温室内でクロマツ台木にツギ木された *P. khasya* 1個体に着花した花粉を用いて、同年クロマツと交雑¹⁾、得られた樹高 51~117 cm の15個体に、7月12日に接種した。雄性親の *P. khasya* は、上賀茂試験地では、冬期の低温のために野外での生育は不可能であるが、この F₁ 雑種は、針葉の先端がすこし黄変する程度で、野外での生育は可能である。

4) *P. thunbergii* × *P. massoniana* F₂

1952年の実生で育てられた *P. massoniana* 実験林で採取した花粉を用いて、1960年4月にクロマツと交雑、得られた F₁ 実験林内の3号木を雄性親、4号木を雌性親として、1979年4月に交雑、1981年播種、育った樹高 18~37 cm の F₂ 雑種で、1983年7月12日おぬび30日に各10個体、さらに、1984年7月24日に樹高 35~55 cm の40個体に、マツノザイセンチュウを接種した。

5) クロマツおよびチョウセンゴヨウ

1983年にクロマツ20個体(5年生15個体、6年生5個体)、チョウセンゴヨウ4個体(12年生)および1984年にクロマツ10個体(6年生)、チョウセンゴヨウ14個体(13年生2個体、18年生12個体)に接種した。

Table 1. List of investigated pines

In campus		In Kamigamo	
Pines	Group, Number, Inoculated year	Pines	Group, Number, Inoculated year
<i>P. thunbergii</i>	A: 1('79), B: 2('80), C: 8('80), D: 10('81)	<i>P. thunbergii</i>	E: 19('81)
<i>P. densiflora</i>	A: 8('81)	<i>P. densiflora</i>	B: 3('81)
<i>P. taiwanensis</i>	5('81)	<i>P. tabulaeformis</i>	A: 2('77), B: 3('78), C: 3('81)
<i>P. nigra</i>	A: 5('81)	<i>P. sylvestris</i>	3('81)
<i>P. pinaster</i>	1('81)	<i>P. nigra</i>	B: 1('77), C: 3('78), D: 2('77-'78)
<i>P. rigida</i>	A: 1('81), B: 3('81)**	<i>P. ponderosa</i>	2('77-'78)
<i>P. banksiana</i>	A: 5('81), B: 1('81)*	<i>P. rigida</i>	C: 3('78)
<i>P. taeda</i>	A: 1('81), B: 5('81), C: 5('81)**	<i>P. taeda</i>	D: 1('78)
<i>P. elliotii</i>	A: 4('81), B: 5('81)	<i>P. palustris</i>	A: 4('81), B: 5('81)**
<i>P. strobus</i>	8('81)	<i>P. thunb.</i>	A: 3('78), B: 1('81), × <i>P. masso.</i> C: 3('77-'78)
<i>P. excelsa</i>	8('81)	<i>P. thunb.</i>	22('83) × <i>P. tabulae.</i>

An inoculum density was 2,000 for each tree, marked as * and ** were inoculated with 4,000 and 6,000 nematodes per a tree, respectively.

試験Ⅱは、著者らが1977年以後続けているマツ属に対するマツノザイセンチュウ接種試験の供試木で、枯死せず、試験終了で伐られずに残され、さらに現在まで病虫害などの諸危害の被害をうけずに生育していたマツ属を調査した。マツノザイセンチュウは7月中旬～8月下旬に1個体あたり2,000頭接種され、2年連続接種、一度に2,000頭2カ所または3カ所接種の供試木も含まれている。

調査木を表-1に示す。

演習林本部試験地に育っていったものは11種86個体、上賀茂試験地のものは2雑種を含む11種83個体で、合計169個体の樹高年生長経過を測定した。これらの調査木は、マツノザイセンチュウ接種供試木として、抵抗性、感受性調査のために、苗畑に植えられたものであるため、生長につれて隣接木との競合が生じ、肥大生長調査には、不適と思われる生育状況の個体が多く、隣接木が枯れたり、間隔が比較的十分と思われる供試木のみ、樹幹解析を行い、直径および材積の生長経過を求めた。さらに、クロマツ5個体、*P. taeda* 5個体、*P. elliotii*, *P. palustris* 各2個体、*P. pondersosa* 3個体を対照として、マツノザイセンチュウ無接種木を調査した。

結果および考察

1. マツノザイセンチュウによるマツ属の枯損、その抵抗性、感受性の判定

試験Ⅰの各供試木の枯損状況を表-2に示す。

1) *P. yunnanensis*

接種11個体のうち4個体が枯れ、1個体は接種翌年の1984年4月下旬から針葉の退色が目立ってきた“持ち越し枯れ”である。枯損個体からは1984年7月にマツノザイセンチュウを検出した。

2) *P. thunbergii*×*P. tabulaeformis* F₁

本F₁雑種の雄性親である*P. tabulaeformis*は接種試験の結果Low resistant（弱抵抗性）に位置づけられて、*P. massoniana*や*P. thunbergii*×*P. massoniana* F₁雑種と同程度の抵抗性をもっていることが明らかになっている^{7,9)}。本供試木の異常は7月12日接種のもので12月までに1個体が枯れ、1個体は主軸新梢の先端部16cmが、さらに2本の側枝の新梢が枯れる部分枯れを呈しただけで、22個体は健全で、以後枯死または部分枯死は追加発現していない。部分枯れ個体の主軸の生存部の先端附近からは萌芽枝が伸びている。枯損個体から1984年7月にマツノザイセンチュウを検出した。本F₁雑種も*P. thunbergii*×*P. massoniana* F₁雑種と同様に、雄性親のマツノザイセンチュウ抵抗性が引き継がれた結果となった。

Table 2. Results of inoculation test of pine wood nematode to pines

Pines	Inoculation year,		Survival No.				Withering No.	
			Healthy		Partial			
	Month	No.	'84. 7	'85. 5	'84. 7	'85. 5	'84. 7	'85. 5
<i>P. yunnanensis</i>	'83. 7	11	5	4	2	3	4	4
<i>P. thunb.</i> × <i>P. tabulae.</i> (F ₁)	'83. 7	24	22	22	1	1	1	1
<i>P. thunb.</i> × <i>P. khasya</i> (F ₁)	'83. 7	15	13	12	0	0	2	3
<i>P. thunb.</i> × <i>P. masso.</i> (F ₂)	'83. 7	20	20	20	0	0	0	0
	'84. 7	40	—	29	—	6	—	5
<i>P. koraiensis</i>	'83. 7	4	0	0	0	0	4	4
	'84. 7	14	—	0	—	0	—	14
<i>P. thunbergii</i>	'83. 7	20	5	—	1	—	14	—
	'84. 7	10	—	1	—	1	—	8

3) *P. thunbergii* × *P. khasya* F₁

P. khasya は、上賀茂試験地では冬の低温のために、野外での生育は不可能で、これまでにマツノザイセンチュウの接種試験は行われていない。和歌山県西牟婁郡白浜町にある白浜試験地——過去のマツ枯れ被害地でクロマツ、アカマツの大部分は枯死している¹²⁾——における植栽木の枯損から、マツノザイセンチュウに対して Highly susceptible (強感受性) に位置づけられている⁹⁾。すなわち、本 F₁ 雑種の両親ともに強感受性である。本試験の結果は、表-2のように、1984年7月までに2個体が、さらに1985年5月までに1個体が枯れ、供試15個体のうち12個体が健全に生き残り、両親とは異なり、マツノザイセンチュウに抵抗性をもっているという結果になった。*P. thunbergii* × *P. tabulaeformis* や *P. massoniana* の両 F₁ 雑種にみられる抵抗性は、雄性親の抵抗性が F₁ 雑種へうけ継がれたためと解されるので、*P. thunbergii* × *P. khasya* の F₁ 雑種の抵抗性は、*P. khasya* を感受性とすれば、両親からでは説明できない。

P. khasya の強感受性は、接種試験によって得られた結果ではなく、白浜試験地の植栽木の枯損から判定されている。何らかの原因による樹体衰弱—枯死または樹体衰弱に加えて、マツノザイセンチュウの樹体内侵入が枯死を早めたのではという疑問が残る。白浜試験地の *P. khasya* は、マツモグリカイガラムシ (*Matsucoccus matsumurae*) による *P. massoniana* や *P. thunbergii* × *P. massoniana* の被害木にみられるような幹、枝の湾曲が目立ち、次々と枯死した記録が残っている。マツノザイセンチュウが検出された *P. khasya* 枯損木にも幹、枝の湾曲がみられた。*P. thunbergii* × *P. massoniana*, *P. tabulaeformis* の両 F₁ 雑種の場合と本試験結果からでは、むしろ *P. khasya* に抵抗性があるのではないかと推察される。*P. khasya* でのマツノザイセンチュウ接種試験、*P. thunbergii* × *P. khasya* F₁ 雑種での追試験により、*P. khasya* のマツノザイセンチュウ感受性の判定を再考する余地はあろう。

4) *P. thunbergii* × *P. massoniana* F₂

P. thunbergii × *P. massoniana* F₁ 雑種のマツノザイセンチュウに対する抵抗性は、Highly ではなく、Low resistant で、雄性親の *P. massoniana* と同程度と考えられている。本接種試験の1983年の供試木には、いずれも異常がみられず、非常に強い抵抗性がある結果が得られたが、1984年の供試木は、40個体のうち5個体が枯れ、6個体が部分枯れの異常を示し、健全木は29個体 (72.5%) となった。両年の結果を平均すると健全率は81.7%で、両親が位置づけられている Low resistant と判定される。

5) *P. thunbergii* および *P. koraiensis*

両種は、今までの接種試験で Highly susceptible に位置づけられ⁹⁾、本試験も同様の結果となった。とくにチョウセンゴヨウの18年生12個体は、樹高 3~5 m の山地に定植された個体を供試したが、すべてが枯死し、本種がマツノザイセンチュウに対して非常に弱いことが確認された。

以上の結果を、著者らが4グループに分けたマツノザイセンチュウに対するマツ属の抵抗性、感受性の総括表に加えると表-3のようになる。

供試した3雑種すべてに、マツノザイセンチュウに対する抵抗性が認められた。しかし前述のように *P. khasya* については抵抗性の再検討が必要である。*P. thunbergii* × *P. khasya* の F₁ 雑種はすでに枝張りが目立ち、欠点になる可能性がある。さらに白浜試験地の *P. khasya* にみられたマツモグリカイガラムシによる被害とみられる幹、枝の湾曲が、この F₁ 雑種にどのように受け継がれて発現するか見極める必要がある。*P. thunbergii* × *P. massoniana* F₂ 雑種はまだ幼齢で目立った特徴はあらわれていないが、本雑種も主軸に比べて側枝の生育が盛んなような傾向がみられ、さらにマツモグリカイガラムシの加害がどのようにあられるか、今後の生育に注目したい。*P. thunbergii* × *P. tabulaeformis* の F₁ 雑種は、針葉はクロマツに近い濃緑色で、主軸の伸長は

Table 3. Grade of resistance of pine species to pine wood nematode

Highly resistant	<i>P. taiwanensis</i> , <i>P. elliotii</i> , <i>P. rigida</i> , <i>P. taeda</i> , <i>P. palustris</i> ,
Low resistant	<i>P. excelsa</i> , <i>P. strobus</i> , <i>P. tabulaeformis</i> , <i>P. thunb.</i> × <i>P. tabulae</i> . (F ₁), <i>P. massoniana</i> , <i>P. thunb.</i> × <i>P. masso</i> . (F ₁ , F ₂), <i>P. thunb.</i> × <i>P. khasya</i> (F ₁), <i>P. resinosa</i> , <i>P. bankiana</i> , <i>P. contorta</i> ,
Low susceptible	<i>P. bungeana</i> <i>P. monticola</i> , <i>P. pentaphylla</i> , <i>P. strobiformis</i> , <i>P. densiflora</i> , <i>P. pinaster</i> , <i>P. sylvestris</i> , <i>P. yunnanensis</i> , <i>P. ponderosa</i> , <i>P. rudis</i> , <i>P. engelmannii</i> , <i>P. michoacana</i> , <i>P. pseudostrobus</i> , <i>P. oocarpa</i> , <i>P. radiata</i> , <i>P. greggii</i> ,
Highly susceptible	<i>P. koraiensis</i> , <i>P. leiophylla</i> , <i>P. luchuensis</i> , <i>P. mugo</i> , <i>P. thunbergii</i> , <i>P. nigra</i> , <i>P. khasya</i> , <i>P. muricata</i> ,

アカマツ・クロマツ型である単節型を示し¹³⁾、現在ではクロマツに非常に似た外観を呈している。本接種結果のようなマツノザイセンチュウに対する抵抗性が確認されれば、今後の利用価値は最も高いものと考えられる。

2. マツノザイセンチュウ接種マツ属の生存木の生育

マツノザイセンチュウのマツ属への加害性には、マツ属であっても種間によって差がみられ、さらに種内においても個体によって差がみられることは、これまでの多くの接種試験、野外観察によって明らかである。その加害性の発現は種あるいは個体の持っているマツノザイセンチュウに対する抵抗性、感受性の強弱によっている。マツノザイセンチュウが樹体内に侵入しても、抵抗性の強い種では枯れない個体が多く、これまでの調査では、*P. rigida* ではまだ枯死例がみられない。反面、抵抗性の弱い種では大部分が枯れ、*P. koraiensis* では著者らの現在までの50個体を越える接種木で、生き残った個体は1個体のみである。

マツノザイセンチュウのマツ属の生育にあたる最大の影響は枯損で、そのうち早期の衰弱枯損木にのみマツノマダラカミキリの次世代幼虫が繁殖し、再びマツノザイセンチュウを健全木へ伝播している。樹体の一部が枯れる部分枯れを示すもの、強い抵抗性を示して、生存を続けるものまで、マツノザイセンチュウの影響はさまざまである。クロマツ³⁾ や *P. thunbergii* × *P. massoniana* F₁ 雑種⁵⁾ などで確認されたように、生存木の接種以後の生育、とくに伸長生長が減退する個体がみられ、その減退が接種の翌年だけでなく、2年目もみられた。本報告では、マツノザイセンチュウ接種マツ属の生存個体の生長経過を確認し、とくに生長減退から樹勢回復までの生育を調査した。

2-1. マツノザイセンチュウ侵入後のマツ属の樹高生長

マツノザイセンチュウ侵入マツ属の生存木が示す影響で最も目立つものは新梢伸長にみられる一次的な減退である。マツ属にみられる新梢の伸長は、アカマツ・クロマツ型、リギダ・バンクスマツ型、テーダ・スラッシュマツ型に、大きくグループに分けられ¹³⁾、本試験では、このすべての伸長型に含まれる種を調査した。すなわち、リギダ・バンクスマツ型は *P. rigida*, *P. banksiana*, テーダ・スラッシュマツ型は *P. taeda*, *P. elliotii*, *P. palustris* で、他の調査種はすべて

アカマツ・クロマツ型のものである。

1) クロマツおよびアカマツ

樹高年生長経過をマツノザイセンチュウ接種の2～3年前から、接種後生長量の回復までを、各年の樹高生長量を、接種前の年生長量の平均値と対比させ、マツノザイセンチュウの影響を考察する。クロマツの生長経過は図-1ようになる。

クロマツAは1984年12月には、樹齢18年、胸高直径16.3 cm、樹高9.01 mで、マツノザイセンチュウを接種した1979年8月の胸高直径10.3 cm、樹高6.24 mで単木で育っていた。樹高年生長量は1976年以後70 cm、68 cm、73 cm、70 cm、接種翌年の1980年の年生長量は24 cmで、接種までの平均値70.3 cmの34.1%、1981年は54 cmで生長回復の徴候はみられるが、平均値の76.8%で、この伸長にもマツノザイセンチュウの侵入が影響している。1982年以後は60 cm、68 cm、71 cmで伸長生長は正常に回復している。クロマツの樹高生長は年によって1～2割のバラツキがみられるのが常で⁴⁾、1982年の生長差を有意と考えることは無理であろう。本供試木で1982年の85.3%は、すでに樹高生長をほぼ回復したものと考えられる。本報告では以後これにならって、平均伸長量の±20%をバラツキの最大巾として考察する。演習林本部試験地のクロマツB、C、Dは図1-2、1-3のようにグループ平均では接種の影響は2年目までであるが、さらに1年伸長量

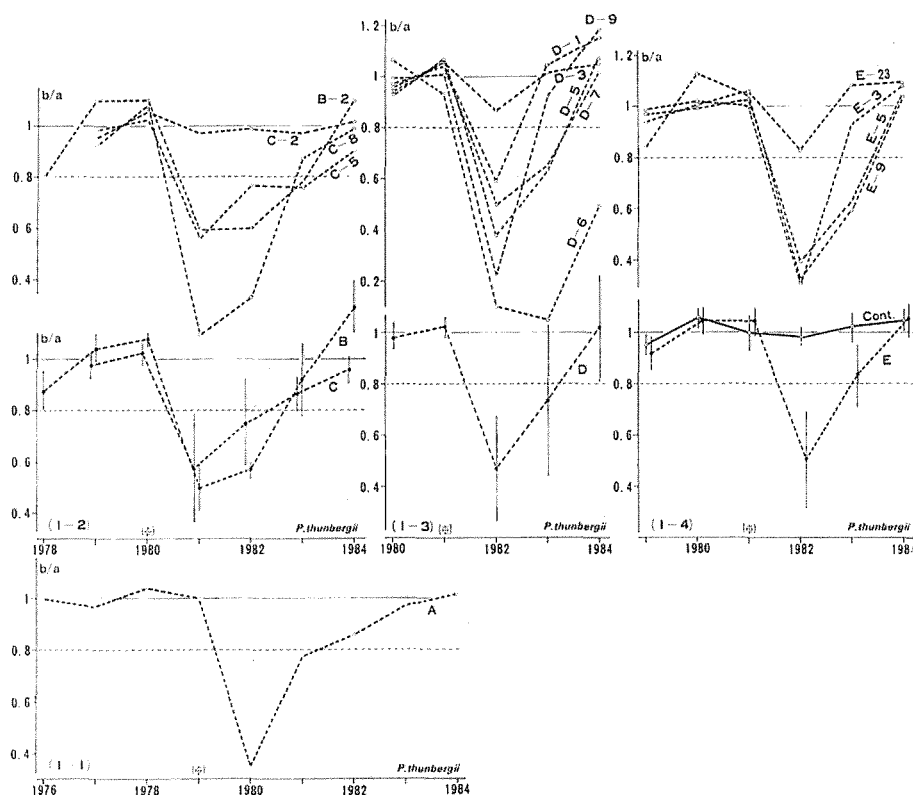


Fig. 1 Comparison of annual growth of leading shoot of survived *P. thunbergii* before and after inoculation

a; normal annual growth, that is, mean annual growth of leading shoot before inoculation
b; annual growth in each year

※; the year inoculated with pine wood nematode

a and b apply in Fig. 2-10, and mark ※ apply in Fig. 3-10, 12 and 13

を回復していない個体がある。例えばB-2, C-5では3年目の伸長量が平年値のそれぞれ78.2%, 75.6%である。D-6では接種翌年, 翌々年の伸長量が10%以下で, マツノザイセンチュウ侵入の影響を激しくうけたことがわかる。この個体は3年目になっても50%にしか生長量を回復していない。B-2, C-5では接種翌年の生長量が正常の50%以上であったにもかかわらず3年目までその影響がみられた。しかしC-8では18.2%, 32.5%と接種翌年, 翌々年の生長減退が大きかったにもかかわらず, 3年目は87%と生長量を復している。D-9では接種翌年は22.1%であったが2年目には92.4%に回復している。上賀茂試験地のクロマツEは3年目まで接種の影響をうけた個体はなく, 多くは接種翌年だけの生長減退であった。図-1-4にはクロマツEの対照として無接種個体の年樹高生長経過を示した。E-23個体の接種翌年の生長は82.5%で影響はないと解されるが, 無接種個体と比べれば, 影響は全く0ではないようである。また, C-2, D-3にみられるようにほとんど接種の影響を生長に示さない個体もあり, クロマツにみられるマツノザイセンチュウ接種個体のその後の伸長生長は様々ようである。

接種クロマツ40個体の接種翌年以後の生長をまとめると, 図-2のようになる。接種翌年に接種前の80%以上生長したものは10%で接種木の90%に伸長生長の減退がみられ, 40~60%の伸長量のものが最も多く17個体43%もあらわれた。接種2年目では, すでに18個体45%が生長を回復し, 16個体40%が生長比60~80%を示して回復の徴候を示している。接種3年目にもなお80%以下の生長であったものはCの2個体, BおよびDの各1個体で, BおよびCの3個体は4年目の生長は80%を越えている。4年目の生長回復未確認はDの1個体(D-6)だけである。

以上のように接種の影響を伸長生長に示さなかったものは10%4個体, 生長減退が翌年だけのものは35%14個体, 生長減退が2年目まで続いたが3年目に回復したものは45%18個体, 3年目でもなお接種の影響が残り伸長量がすくなかったもの10%4個体となった。この4個体も4年目には3個体が生長量を回復し, マツノザイセンチュウのクロマツ樹体内侵入の樹高伸長にあたる影響は, 多くは2年目までで, 3年目には回復し, さらに影響が大きく3年目にも生長減退を示しても, 4年目には回復することが明らかになった。

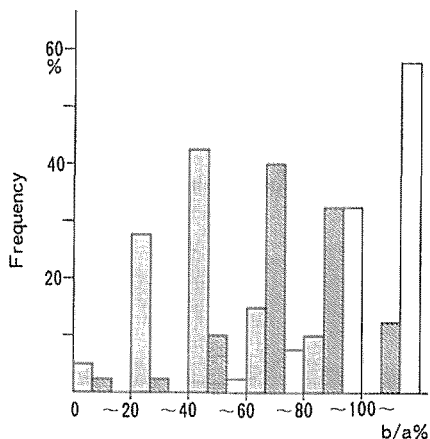


Fig. 2 Frequency of b/a of *P. thunbergii* after inoculation
 ■; in the next year after inoculation
 ▒; in the second year
 □; in the third year

アカマツの場合は図-3のようになり, クロマツに比べてマツノザイセンチュウの侵入の影響は小さい。供試11個体のうち7個体が接種翌年に生長減退を示したが, 2年目には平年の伸長を示した。最も激しく影響をうけた個体でも平年の66.2%の生長で, アカマツの

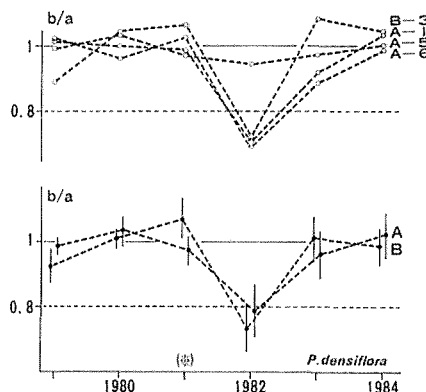


Fig. 3 Annual growth of leading shoot of *P. densiflora*

一品種である霧上松での調査でも接種翌年にその影響があらわれただけで、本調査とよく似た結果が得られている¹⁴⁾。このようにアカマツの樹高生長におよぼすマツノザイセンチュウの侵入の影響は、クロマツと比べて大きな違いがみられる。

2) *P. thunbergii* × *P. massoniana* F₁ および *P. thunbergii* × *P. tabulaeformis* F₁

図-4に *P. thunbergii* × *P. massoniana* F₁ 雑種の伸長生長経過を示す。供試7個体ともに接種翌年に生長減退を示した。Aグループでは3個体とも接種2年目にも40.9~71.3%(平均60.4%)と生長減退を示し、さらに2個体は3年目も生長減退を示し、4年目に回復していた。1981年に接種したBは2年目には回復していた。Cグループは1977年と1978年の連年接種で、3個体とも1980年の2年目も生長は平均して平年の58.3%と悪かった。3年目では94%に回復した個体、59%で未回復のもの、81%でほとんど回復した個体に分かれ、4年目にはすべての個体の伸長生長は正常であった。

P. thunbergii × *P. tabulaeformis* F₁ は1983年に接種されたので、接種後2年目の生育をみるために1985年6月6日に伸長生長量を測定した。本F₁ 雑種の両親の伸長生長はアカマツ・クロマツ型であり、本F₁ も同様の伸長生長を示すため1985年の伸長生長は6月6日にはすでに終わっている。生育経過は図-5のようになり、接種翌年の伸長には、22個体のうち10個体の伸長量が前年のその80%までで接種の影響をうけたが、2年目ではNo. 5を除いて伸長量は回復していた。

3) *P. tabulaeformis* および *P. ponderosa*

P. tabulaeformis にみられる接種の影響は、図-6-1のように、Cグループの2年連続接種木に

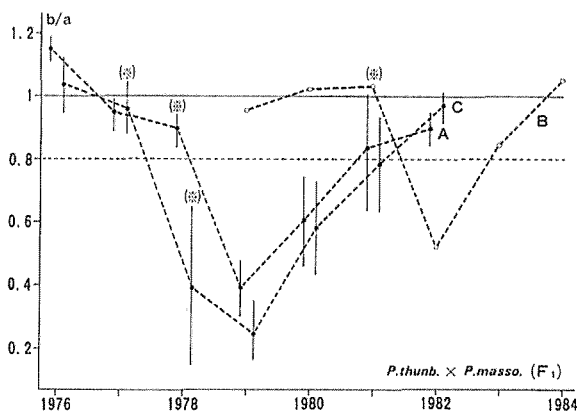


Fig. 4 Annual shoot growth of *P. thunb.* × *P. masso.* (F₁)

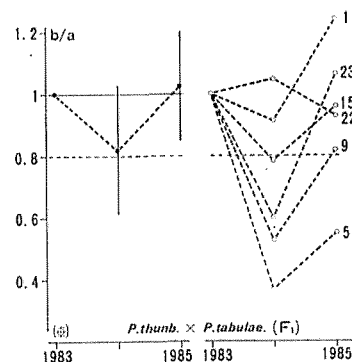


Fig. 5 Annual shoot growth of *P. thunb.* × *P. tabulae.* (F₁)

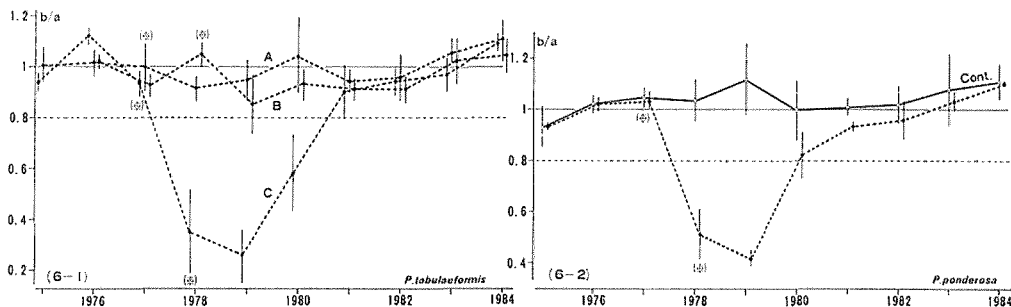


Fig. 6 Annual shoot growth of *P. tabulaeformis* and *P. ponderosa*

目立ってあらわれた。この供試木は3個体とも1回目の接種でその翌年に影響が強くあらわれているが、同年に接種したAグループの2個体は、ほぼ平年の伸長を示した。さらに1978年接種のBグループ3個体は、1個体にだけ接種の影響があらわれ平年の69.1%の伸長量であった。このような違いは個体による反応の違いのためであろう。Bグループの接種翌年に生長減退を示した1個体は2年目には生長を回復した。2年連続接種個体は2回目接種の翌年はさらに生長量がすくなくなったが、2年目の1980年には平年の58%に回復し、3年目には平年伸長量に回復していた。

図-6-2に *P. ponderosa* の生育経過を示す。本種の上賀茂試験地での生育は悪く、最良のものでも年樹高伸長量は50 cmに達しない。本供試木の接種までの年平均伸長量は33.5 cmでアカマツの半分程度である。マツノザイセンチュウ接種翌年には、平年の伸長量の約50%に減少し、2年連続接種後さらに42%に減少している。しかし2年目の1980年には、1個体は平年の92%の伸長量まで回復し、他の1個体が73%で、まだ接種の影響が残っていたが、3年目には回復した。

4) *P. nigra* および *P. sylvestris*

P. nigra の場合、上賀茂試験地の供試木は図-7-1のように供試6個体のうち5個体の接種翌年に影響があらわれた。演習林本部試験地の5個体(Aグループ)は1個体の接種翌年の生長が77.4%であったが、他の4個体には接種の影響はみられなかった。接種2年目の生長には、図-7-1のC-1個体の生長が平年の78.2%でやや生長減退の傾向がみられるほか、他の個体は正常に回復していた。Dグループの2年連続接種木も2個体ともに、接種翌年だけの生長減退で2年目には回復していた。

P. sylvestris では(図-7-2)、供試3個体のうち1個体の接種翌年の生長が81.0%で、やや生長減退の傾向を示したが、他の2個体は正常な伸長を示し、本供試の3個体ではマツノザイセンチュウの接種の影響はあまりみられないような結果となった。

5) *P. pinaster* および *P. taiwanensis*

P. pinaster の唯一の調査例では、図-8-1にみられるように、接種の影響はあらわれていない。*P. taiwanensis* では調査5個体のうち4個体の樹高生長は接種の影響はみられない。1個体の接種翌年(1982年)の伸長量がそれまでの平均の79.7%で(図-8-1)やや接種の影響があらわれて

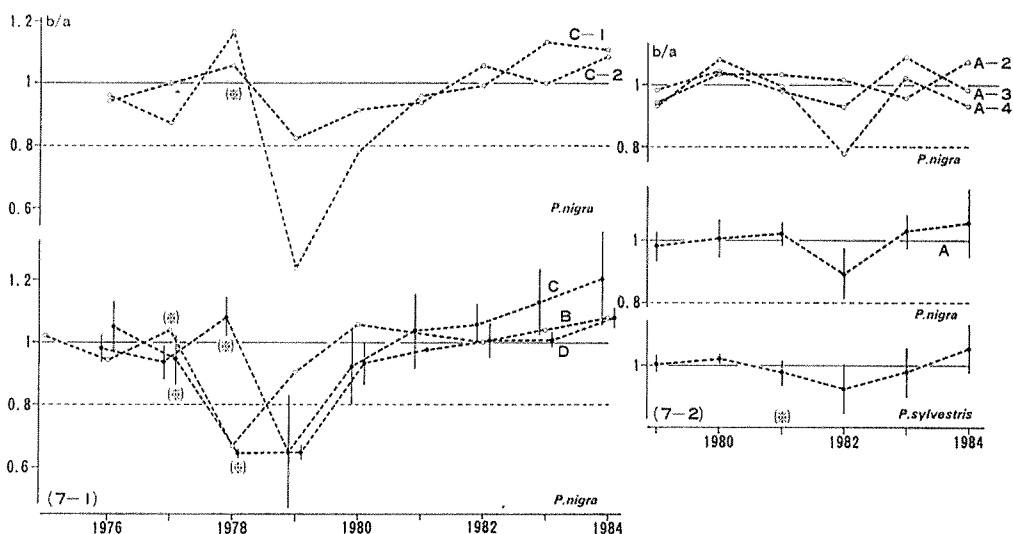


Fig. 7 Annual shoot growth of *P. nigra* and *P. sylvestris*

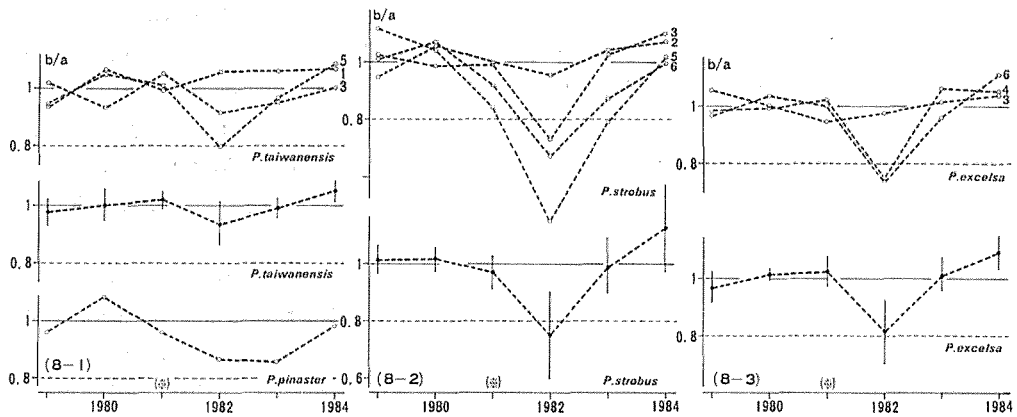


Fig. 8 Annual shoot growth of *P. pinaster*, *P. taiwanensis*, *P. strobus* and *P. excelsa*

いる。この個体も2年目には平年の伸長を示し樹勢を回復した。

6) *P. strobus* および *P. excelsa*

P. strobus は、8個体のうち4個体で接種の翌年の伸長量が減退し、3個体は接種の影響はなく、1個体は平年の80%の伸長量を示し、やや影響をうけているようである。接種翌年の伸長量が45%と調査木で最も激しく影響をうけた個体(No. 5)が、2年目の生長が79.0%で、接種の影響は残っているが、残りの供試木は接種2年目には生長を回復していた。*P. excelsa* も8供試木のうち4個体で接種翌年に生長減退があらわれ、2年目には回復し、他の4個体には接種の影響はあらわれていない。*P. strobus* と非常に似た生育経過を示している(図-8-3)。

7) *P. rigida* および *P. banksiana*

P. rigida のマツノザイセンチュウ2,000頭接種木(AおよびC)では、接種の影響は生長にあらわれていない(図-9-1, 2)。1981年の3倍接種区(B)の1個体が接種翌年の1982年の伸長生長が平年の64.9%を示したが、2年目には回復していた(図-9-2)。*P. banksiana* では、2,000頭接種5個体(A)、2倍接種1個体(B)ともに接種の影響はあらわれていない。両種については、既報⁴⁾でも2,000頭接種は生育に影響をあたえないことが認められている。

8) *P. taeda*, *P. elliotii* および *P. palustris*

この3種の樹高伸長は、テーダ・スラッシュマツ型で、生育期間を通じて伸長するので、接種年の接種以後の伸長にはマツノザイセンチュウが関与するものとみななければならない。そのため

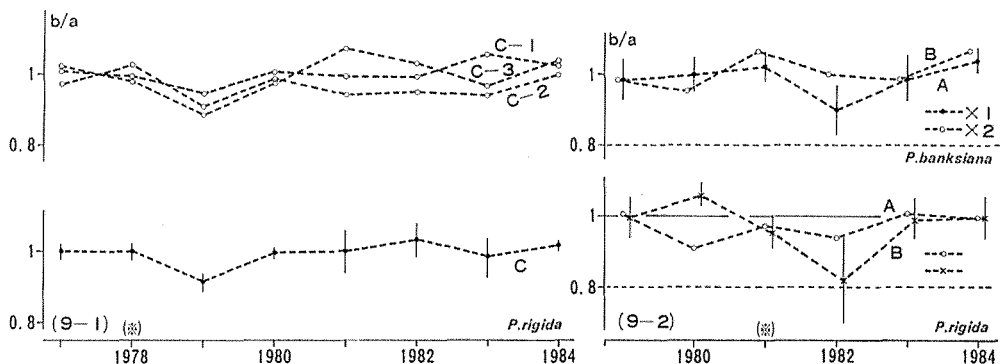


Fig. 9 Annual shoot growth of *P. rigida* and *P. banksiana*

に正常伸長は接種前年までである。図-10にみられるように、*P. taeda*, *P. elliotii* 両種ともに、接種後も前年の伸長量、無接種木とほとんど変わらない伸長を示し、とくに3倍接種木も同様で、マツノザイセンチュウの樹体内侵入は、伸長生長には影響をあたえないことが明らかになった。*P. palustris* では、接種年である1981年に、2,000頭接種（A）の4個体のうち1個体に、3倍区（B）の5個体のうち2個体で生長減退がみられた。それらの供試木も翌年には生長を回復していた。

以上、2F₁ 雑種を含む17種のマツ属のマツノザイセンチュウ接種後の生存木の樹高伸長にみられる接種の影響を樹種ごとに考察したが、マツノザイセンチュウの樹体内侵入は、伸長生長に大きく影響する場合から、全く影響しない場合まで、様々の事例があらわれた。クロマツおよび *P. thunb.* × *P. masso.* F₁ に接種の影響を大きくうけた個体があらわれ、*P. taeda*, *P. elliotii*, *P. banksiana* のように全く影響をうけなかったものまで、種によってマツノザイセンチュウの影響には相当な違いがみられた。各種で供試個体数に違いはあるが、2,000頭1回接種個体について、接種後樹高伸長に影響がみられたものの出現頻度を示すと図-11のようになる。*P. taeda* など6種で全供試個体が接種の影響をうけなかったが、*P. thunb.* × *P. masso.* F₁ では反対に4個体すべてに生長減退がみられた。既報での調査例は本調査に比べて接種の影響をうけなかった個体の出現率が大きい傾向がみられるが、本調査結果と大きな違いはない。マツノザイセンチュウに抵抗性があると判定した樹種では、接種後の伸長生長が受ける影響はすくなく、クロマツおよび *P. thunb.* × *P. masso.* では、たとえ生き残っても多くの個体の伸長生長に接種の影響があらわれている。2年連続接種の *P. thunb.* × *P. masso.*, *P. tabulaeformis*, *P. nigra*, *P. ponderosa* では各種2, 3個体とも接種翌年に生長減退がみられ、*P. thunb.* × *P. masso.*, *P. tabulaeformis* では接種後2年目も生長は回復せず、連年接種は伸長生長に強い影響をあたえている。

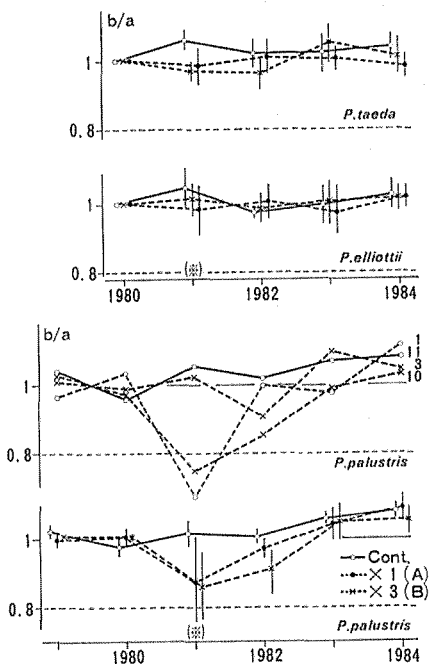


Fig. 10 Annual shoot growth of *P. taeda*, *P. elliotii* and *P. palustris*

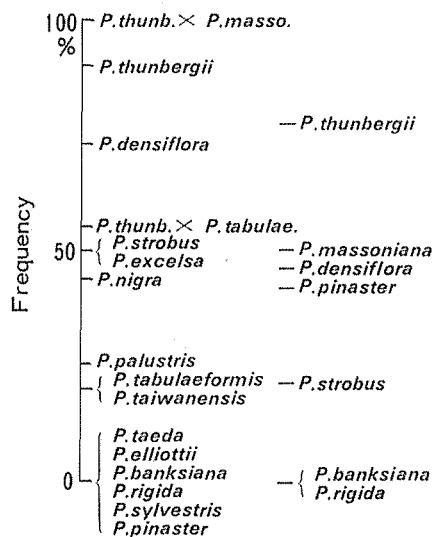


Fig. 11 Frequency of trees affected by the inoculation on height growth
Left ; this investigation
Right; previous investigation⁴⁾

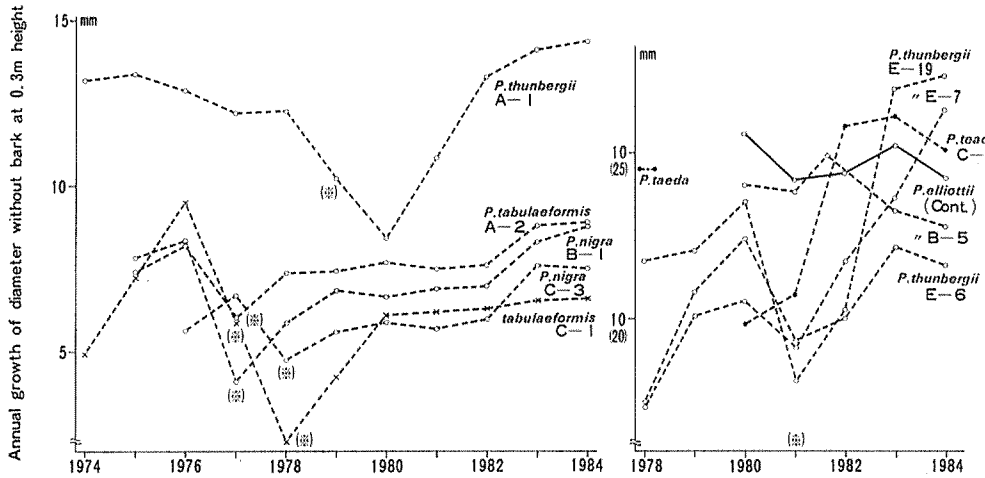


Fig. 12 Comparison of annual diameter growth without bark at $D_{0.3m}$

2-2. マツノザイセンチュウ侵入後のマツ属の肥大生長

マツノザイセンチュウの侵入が、肥大生長にも影響をあたえていることは明らかで、接種年に、さらに翌年とその影響が残ることはすでにクロマツで明らかになっている⁴⁾。

本調査供試個体は前述のように、クロマツAを除いて苗畑に植えられたまま生育したものであるから隣接個体との競争が肥大生長に影響をあたえているために、接種したマツノザイセンチュウの影響を考察する材料としては十分でない。肥大生長を調査した個体は、隣接個体の枯死などで間隔が比較的広く、強い競争なしに生育したものに限った。その一部を図-12に示す。

既報のように、クロマツではマツノザイセンチュウを接種した年の肥大生長の減少が目立ち、翌年の生長量にも接種は影響している。クロマツAでは、接種年に、さらに翌年に接種の影響がみられ、2年目では回復の徴候はみられるが、接種前後の生長経過からまだその影響は残っている。クロマツEでは、接種年の減少だけで、翌年には、E-7では接種前年の生長量より多く、すでに回復したと思われる生長をしている。この個体の接種翌年の樹高生長は平年の82.5%でマツノザイセンチュウの影響がすくなかったものである。E-6, 19は、接種翌年の生長量はその前年よりすくなく接種の影響がみられる。この2個体は、樹高生長でも37.9%、58.8%と影響が大きくあらわれたもので、マツノザイセンチュウは伸長生長、肥大生長ともに影響をおよぼすことが確認された。*P. nigra* B-1, C-3, *P. tabulaeformis* A-2の3個体は接種年の肥大生長の減退が目立ち、翌年には*P. nigra* B-1以外はほとんど回復し、この個体も2年目には回復している。*P. tabulaeformis* C-1は1回目の接種で減少し、さらに翌年の連続接種で生長量が最小になり、その翌年には前年よりは生長量は多く回復の徴候を示し、接種後2年目には生長を回復している。*P. taeda*, *P. elliotii*ではクロマツにみられたように生長減退はみられず、接種の影響は肥大生長にもあらわれていない。

2-3. マツノザイセンチュウ侵入後のマツ属の材積生長

調査マツ属の一部の皮なし材積の生長経過を図-13に示す。マツノザイセンチュウ接種の材積生長におよぼす影響は、樹高および肥大生長の経緯で明らかであるが、肥大生長にみられたように、接種年に生長減退を示したものが多く、接種翌年には生育を回復している個体 (*P. nigra* B-1, C-3) もみられる。*P. taeda*, *P. elliotii*にみられるように接種の影響がないものや、クロマツE-7, *P. tabulaeformis* A-2のようにその影響が目立たないものもある。クロマツAのように接種年よ

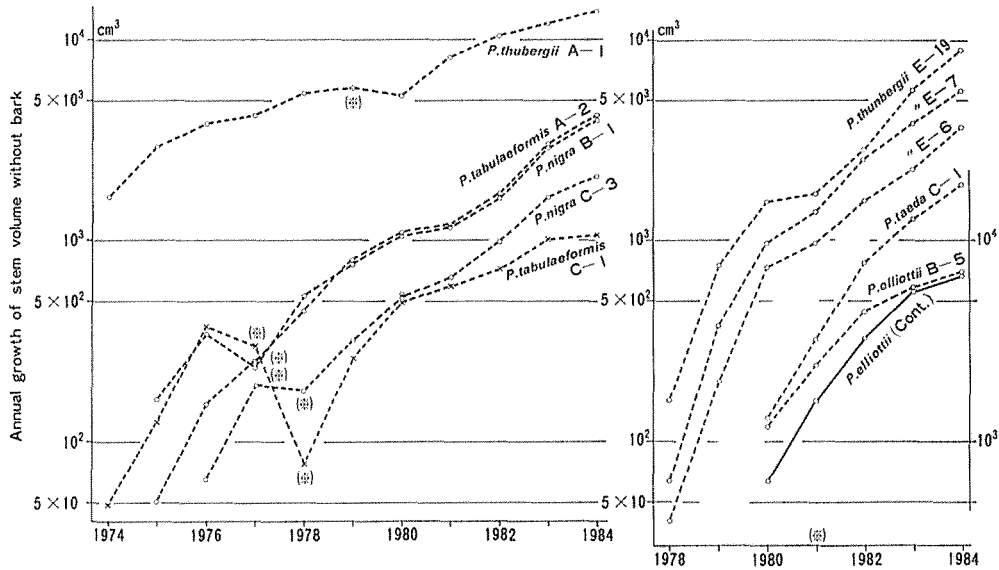


Fig. 13 Comparison of annual growth of stem volume without bark

りも翌年の材積生長がすくないものもあるが、アカマツ・クロマツ型の伸長生長をするマツ属では、伸長生長にみられるよりも肥大生長にみられた反応が材積生長に大きくあらわれていた。

2-4. マツノザイセンチュウ侵入後のマツ属の生存木の生育

マツノザイセンチュウを接種したが生存を続けた個体の生育について、樹高、直径、材積について考察してきたが、1)マツノザイセンチュウに抵抗性と判定されている *P. taeda*, *P. elliotii* ではその侵入の影響を受けずに生育を続ける。2)抵抗性が弱いクロマツでは、生長に影響がみられないものは非常に少なく多くの個体は生長減退を示し、供試マツ属17種では最もその影響が激しくあらわれた。3)比較的抵抗性をもっていると考えられる *P. tabulaeformis*, *P. thunb.* × *P. masso.* ではクロマツのような生長減退を示すものがあらわれた。

マツノザイセンチュウがマツ属樹体内に侵入しても、枯れないばかりか、ほぼ正常とみられる生育も続ける個体があり、反面激しい生長減退を示すものまで、種により個体により、その影響のあらわれ方はさまざまのようである。

あ と が き

マツノザイセンチュウのマツ属樹体内への侵入は、その個体の枯損に関わるばかりでなく、枯れない個体もその後の生長に影響がみられた。クロマツ, *P. thunb.* × *P. masso.* では接種後3年目まで生長減退を示した個体のみられたが、多くの事例はその影響は接種翌年まで、以後樹勢を回復し正常に生育する。さらに Highly resistant と判定されている種では、ほとんどマツノザイセンチュウの樹体内侵入の影響がみられないことも明らかになった。このような、マツノザイセンチュウの侵入とマツ属の生育に関しては著者らの調査だけで、今後も多くの調査が繰り返されて両者の関係が未調査種も含めて明らかになることを期待したい。

引用文献

- 1) 徳重陽山・清原友也：マツ枯死木中に生息する, *Bursaphelenchus* sp., 日林誌, 51(7): 193-195, 1969
- 2) 森本桂・岩崎厚：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の役割, 日林誌, 54(6): 177-183, 1972
- 3) 古野東洲・二井一禎：マツノザイセンチュウ接種クロマツの生育——とくに生存木の生育について——, 93回日林論: 409-410, 1982
- 4) ———・—————：マツノザイセンチュウ接種マツ属の生育, とくに接種後3年間の生育について, 京大演報, 55: 1-19, 1983
- 5) ———・—————：マツノザイセンチュウを接種したクロマツ×タイワンアカマツ (F₁) の生育について, 95回日林論: 477-478, 1984
- 6) ———・渡辺弘之・上中幸治：外国産マツ属の虫害に関する研究 第4報 テーダマツおよびハクシヨウを加害したマツノマダラカミキリについて, 京大演報, 49: 8-19, 1977
- 7) 二井一禎・古野東洲：マツノザイセンチュウに対するマツ属の抵抗性, 京大演報, 51: 23-36, 1979
- 8) 海老根翔六：マツノザイセンチュウによるテーダマツ林の枯損動態(1) ——3年間の経時変化——, 92回日林論: 379-380, 1981
- 9) 古野東洲：外国産マツ属の虫害に関する研究 第7報 マツノザイセンチュウにより枯死したマツ属について, 京大演報, 54: 16-30, 1982
- 10) ———・上中幸治：同上 第6報 マツノマダラカミキリ成虫の後食について, 京大演報, 51: 12-22, 1979
- 11) 中井勇・藤本博次・真鍋逸平・赤井龍男：クロマツ×カーシャマツ雑種について, 日林誌, 64(9): 359-361, 1982
- 12) 古野東洲・大畠誠一・上中幸治：マツ枯れ激害地——白浜試験地における天然性アカマツ, クロマツの枯損と生存木について, 京大演報, 56: 32-47, 1984
- 13) ———：ストロブマツの生育におよぼす摘葉の影響, 京大演報, 47: 1-14, 1975
- 14) ———・二井一禎：マツノザイセンチュウに抵抗性を示した霧上松の生育について, 日林関西支講, 34: 273-275, 1983

Resume

The withering of Japanese black and red pines, *P. thunbergii* and *P. densiflora*, which has been attributed to the attack of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*, and the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, is widespread throughout Japan except for Hokkaido. Moreover, such pine wilt has been observed in many exotic pine species planted in Japan.

It has been reported that, growth inhibition was observed in several pines, such as *P. thunbergii*, *P. densiflora*, *P. massoniana* and *P. strobus* which did not wither after the inoculation test of the nematode.

The inoculation tests of the nematode carried out to four pines in July of 1983 were shown in Table 2, and the resistance or the susceptibility of these pines to the pine wood nematode was judged as following;

Low resistant: *P. thunbergii* × *P. tabulaeformis* (F₁),
P. thunbergii × *P. khasya* (F₁),
P. thunbergii × *P. massoniana* (F₂),

Low susceptible: *P. yunnanensis*

On and after 1977, many pines were inoculated with about 2,000 nematodes at the nursery in the Kamigamo Experimental Station and in the campus of the Kyoto University. The tested pines divided into two groups of the surviving and the withering because of the resistance

or the susceptibility to the pine wood nematode.

The growth of the surviving 169 trees belonging to seventeen pines (Table 1) including two F_1 hybrid was measured for several years before and after the inoculation.

The height growth of *P. thunbergii* and *P. thunb.* $\times$ *P. masso.* (F_1) among surviving species was more affected by the inoculation of the nematode than the other fifteen pines tested. On the other hand, the surviving trees of *P. taeda*, *P. elliotii*, *P. rigida*, *P. banksiana*, *P. sylvestris* and *P. pinaster* had grown healthy without the effects of the inoculation.

In the third year after the inoculation, the suppressive effects of that still remained on the height growth of four among forty *P. thunbergii*. But in the fourth year after the inoculation, their growth was almost normal.

In the same way, the effects of the inoculation remained in the third year after the inoculation on the height growth of *P. thunb.* $\times$ *P. masso.* (F_1), and on *P. nigra*, *P. strobus* and *P. thunb.* $\times$ *P. tabulae.* (F_1), its effects remained in the second year and on *P. densiflora*, *P. tabulaeformis*, *P. taiwanensis* and *P. excelsa*, the effects remained in the next year only.

The inoculation of the pine wood nematode had suppressive effect immediately after the inoculation on the diameter growth of *P. thunbergii*, *P. tabulaeformis* and *P. nigra*, but its growth appeared to have recovered the normal growth in the second year after the inoculation. The diameter growth of *P. taeda* and *P. elliotii* was normal, too (Fig. 12).

The effects of the inoculation to stem volume growth had appeared immediately but were not so evidently as height and diameter growth.