

# マツノザイセンチュウに対するマツ属の抵抗性

二 井 一 禎・古 野 東 洲

The Variety of Resistances among Pine-species to  
Pine Wood Nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*

Kazuyoshi FUTAI and Tooshu FURUNO

## 要 旨

西南日本の海岸線を中心に、日本の各地でマツ林に激しい被害をもたらしているマツノザイセンチュウに対するマツ属各種間の抵抗性の違いを調査するために1977、1978の両年に、京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地および白浜試験地に植栽されているマツ属30種、のべ約600本に対してマツノザイセンチュウの接種試験を行なった。接種にあたっては1本の供試木あたり2,000頭のマツノザイセンチュウを接種したが、さらに、*P. strobilus*, *P. taeda* には接種密度を変えて、1本につき2,000頭ずつ3ヶ所に計6,000頭を接種した。接種後2および5週目に早期症状の調査のため樹脂浸出量を測定した。その後、経時的に1年間供試木の外見的異常を観察し、しかる後に供試木からの線虫の再分離を試みた。これらの調査・観察の結果の概要は次のようである。

(1) マツノザイセンチュウを接種された木の樹脂量はその後の外見的症状の有無とは無関係に減少する傾向が見られた。

(2) 外見的病徴にもとづく異常発生率の供試樹種間における違いは、育種学的知見にもとづいて築きあげられた Critchfield & Little の分類体系<sup>1)</sup>で比較的うまく類別できる。すなわち、*Australes* 亜節に含まれる種は最も抵抗性が強く、*Contortae* 亜節の種がこれに準じる。*Ponderosae*, *Oocarpae* 両亜節の種はいずれも感受性であり、日本産のクロマツやアカマツが含まれる *Sylvestres* 亜節の中には強度の感受性樹種から抵抗性樹種まで、さまざまな反応が見られた。また *Strobilus* 亜属の各種の異常発生率は高かったが、いくつかの種では *Pinus* 亜属の感受性反応と異なり異常を部分で食い止め、全体としては健全性を保ち枯れない可能性をうかがわせる反応が見られた。

(3) 接種密度が高くなると抵抗性の *P. taeda* でも異常発生率が高まり、これらの樹種の抵抗性が本質的には絶対的なものではないことを示唆した。

(4) 1977年度の接種試験で生き残った個体を1978年度、再度接種に供したところ、いくらかの種で、それらの異常発生率は新規に接種した場合の異常発生率より低い傾向がうかがわれた。これはそれらの種内に抵抗性の個体間差が存在することを示唆している。

(5) 供試木から接種一年後に線虫を再分離したところ、異常を発現し、枯死したような木や部位からは普遍的にマツノザイセンチュウが分離された。一方健全なまま生存した個体や部位からはマツノザイセンチュウは分離されず、マツ属内に見られる抵抗性と樹体内での線虫の増殖の密接な関係が明らかになった。

## ま え が き

現在、日本の太平洋および瀬戸内海沿岸を中心に、九州、四国、本州各地に広く蔓延しているマツの集団枯損は、林業経営者や林野行政関係者のみならず、一般の人々の間にも大きな関心を引き起している。この枯損現象は、ごく最近までマツクイムシと総称される穿孔性甲虫類により引き起こされると考えられてきた。ところがこれらの穿孔虫はいずれも他の原因によって衰弱したり、枯損した木にのみ産卵加害する2次性害虫であり健全なマツの急速な枯損をこれら穿孔虫で説明するのには無理があった。そこで、これら穿孔虫の加害に先行してマツを異常に導く原因の究明が1968年以降農林省の研究プロジェクトチームを中心に進められ、その中で、1969年、枯損マツから分離された様々な病原菌に混って *Bursaphelenchus* 属の線虫が検出された<sup>2)</sup>。その後、糸状菌を餌に増殖させたこの線虫を数種のマツに接種したところ、クロマツ、アカマツでは野外で起っていたマツの枯損症状とほぼ同様の経過で異常～枯損症状が現れたのであった<sup>3)</sup>。真宮・清原<sup>4)</sup>により *Bursaphelenchus lignicolus* として新種記載されたこの線虫の病原性の確認とさらに加害のメカニズムの解明のために、外国産マツ属樹種をも含めた広範な種類のマツ属を対象に、数多くの接種試験がなされてきた<sup>5,6,7,8)</sup>。このような接種試験の結果はすでに田中<sup>10)</sup>によって、マツ属の分類学上の位置づけと関連させて、検討がなされているが、これまでの資料は供試樹種の不足や、接種線虫密度の不一致その他の実験条件の不ぞろい等の理由で、それらの実験結果を必ずしも同一の基準で比較できない憾があった。そこでマツ属各種のマツノザイセンチュウに対する抵抗性に関する基礎的資料を補充し強化するために、1977年度と1978年度に、京都大学農学部演習林上賀茂試験地（京都市北区上賀茂）および白浜試験地（和歌山県西牟婁郡白浜町）に植栽されているマツ属30種の若齢木を用いてマツノザイセンチュウの接種試験を行なったのでその試験結果を報告する。

本試験を行なうにあたり、有益なご教示と激励をいただいた京都大学農学部応用植物研究室滝本教授に感謝いたします。さらに研究の遂行にあたって、深いご理解と多大の援助をたまわった上賀茂試験地および白浜試験地の職員の方々と長谷川洸氏に深謝いたします。

なお、本研究は文部省科学研究費の助成を受けて行なわれた。

## 実験材料と実験方法

接種試験に供したマツ属各種のおおよその樹高と樹齢は表一1に、また供試本数は表一2に示した。1977年度の接種試験には、この他に各樹種につき3本ずつ対照として水接種区を設けた。さらに、1978年度の供試木には、前年度の接種試験の結果、健全なまま生き残った個体も含まれている。

接種源に用いたマツノザイセンチュウは *Botrytis cinerea* 菌そう上で継代培養したものを、接種に際しては、ベールマン装置で培養菌そうから分離したものを、あらかじめ、325メッシュのふるいにかけ、接種源として不適当な小型若齢幼虫を除いた。これを濃密なサスペンションにして接種源とした。接種密度は供試木1本あたり2,000頭としたが、さらに *P. taeda* と *P. strobus* については、1977、1978両年共に1本あたり2,000頭ずつ3ヶ所、計6,000頭接種するグループを設けて、他と比較した。接種方法は次のようである。供試木の幹の樹皮の一部を、マツノマダラカミキリ成虫の後食痕を真似て細長く小刀で剥ぎ、その部位に脱脂綿の小片を固定し、これに先に述べたマツノザイセンチュウのサスペンションを注入する。さらに接種された線虫が

Table 1. Hight and age of examined trees.

| Species                             | 1977        |      | 1978        |         |
|-------------------------------------|-------------|------|-------------|---------|
|                                     | Height (cm) | Age  | Height (cm) | Age     |
| <i>P. koraiensis</i>                | —           | —    | 55-80       | 7       |
| <i>P. pentaphylla</i>               | —           | —    | 45-65       | 6       |
| <i>P. strobilus</i> (×1)            | 95-135      | 6    | 90-170      | 7, 8    |
| (×1)*                               | —           | —    | 100-140     | 6       |
| (×3)                                | 115-150     | 6    | 110-170     | 8       |
| <i>P. strobiliformis</i>            | 45-75       | 6    | 45-90       | 7       |
| <i>P. monticola</i>                 | —           | —    | 50-70       | 7       |
| <i>P. excelsa</i>                   | 30-40       | 4    | 100-165     | 7       |
| <i>P. excelsa</i> *                 | —           | —    | 110-165     | 7       |
| <i>P. leiophylla</i>                | 240-360     | 8    | 210-470     | 9       |
| <i>P. massoniana</i>                | 240-355     | 9    | 280-550     | 10      |
| <i>P. thunb.</i> × <i>P. masso.</i> | 115-285     | 8    | 230-390     | 8, 9    |
| <i>P. thunbergii</i>                | 100-280     | 6, 8 | 165-370     | 7, 8, 9 |
| <i>P. thunbergii</i> *              | —           | —    | 100-145     | 6       |
| <i>P. mugo</i>                      | 35-95       | 7    | 50-70       | 8       |
| <i>P. densiflora</i>                | 90-230      | 6, 9 | 140-330     | 7       |
| <i>P. densiflora</i> *              | —           | —    | 90-140      | 6       |
| <i>P. luchuensis</i>                | 100-140     | 5    | 75-145      | 6       |
| <i>P. pinaster</i>                  | 255-285     | 7    | 350-495     | 8       |
| <i>P. pinaster</i> *                | —           | —    | 105-120     | 5       |
| <i>P. tabulaeformis</i>             | 105-170     | 7    | 135-200     | 8       |
| <i>P. sylvestris</i>                | 60-150      | 5    | 65-90       | 6       |
| <i>P. nigra</i>                     | 70-135      | 7    | 95-155      | 8       |
| <i>P. resinosa</i>                  | 30-50       | 5, 6 | 30-35       | 6       |
| <i>P. taiwanensis</i>               | 145-240     | 5    | 190         | 6       |
| <i>P. taiwanensis</i> *             | —           | —    | 120-150     | 6       |
| <i>P. taeda</i> (×1)                | 165-280     | 6, 9 | 290-420     | 10      |
| (×3)                                | 200-260     | 9    | 310-425     | 10      |
| <i>P. elliotii</i>                  | 230-350     | 7    | 220-530     | 8       |
| <i>P. rigida</i>                    | 145-245     | 7, 9 | 170-290     | 8, 10   |
| <i>P. ponderosa</i>                 | 130-180     | 11   | 165-220     | 12      |
| <i>P. engelmanni</i> *              | —           | —    | 100-260     | 9       |
| <i>P. rudis</i> *                   | —           | —    | 65-180      | 9       |
| <i>P. banksiana</i>                 | 140-245     | 7    | 185-350     | 8       |
| <i>P. contorta</i>                  | 40-70       | 5    | 45-80       | 6       |
| <i>P. radiata</i>                   | 95-230      | 7    | —           | —       |
| <i>P. muricata</i>                  | 80-125      | 6    | 85-120      | 7       |
| <i>P. oocarpa</i> *                 | —           | —    | 150-250     | 9       |

Materials marked as \* were examined at Shirahama Experimental Station. Others were examined at Kamigamo Experimental Station.

雨水などにより流失するのを防ぐためパラフィルム膜で接種部位を覆った (写真-1)。

#### (1) 1977年度接種試験

接種は7月25日に行ない、接種後、2, 5週目に各々の供試木の樹脂浸出量の測定を行なっ

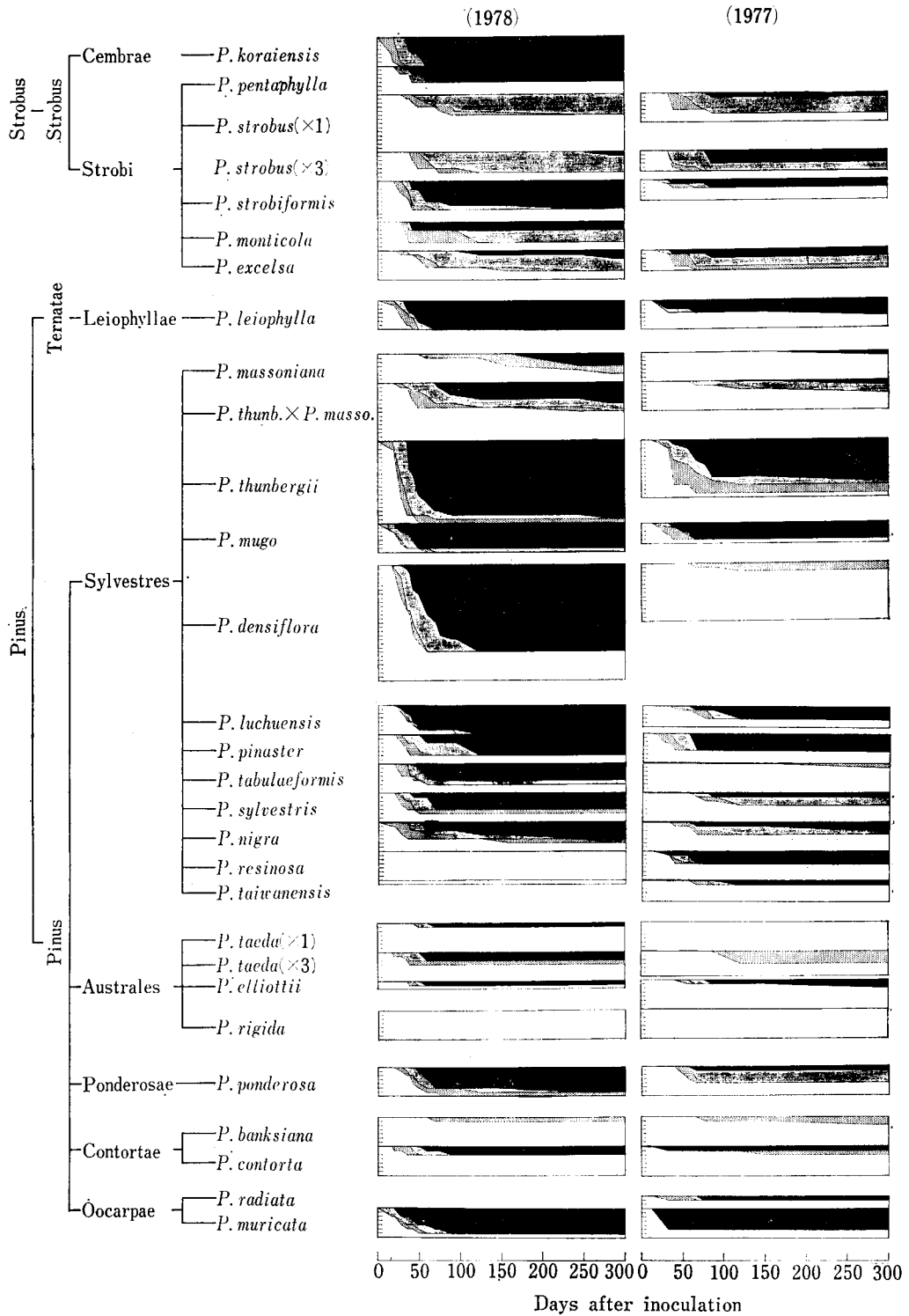


Fig. 1. The progress of external symptoms of each test pine species inoculated with the nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*, at Kamigamo Experimental Station in 1977 and 1978.  
Grade of symptoms, □: healthy in appearance, ▨: vaguely weakened, ▩: clearly weakened, ■: dead

た。浸出量は供試木の幹に小刀で傷をつけ、24時間後に幹をつたったその長さで求めた。一方8月から1978年の5月までの間に計10回外見的異常の調査を経時的に行なった。さらに1978年5月の最終調査後、各供試木の樹体の一部をサンプルしてマツノザイセンチュウの有無を確認した。

## (2) 1978年度接種試験

接種は7月15日に行ない、接種後8月から翌年5月にかけて合計17回供試木の外見的異常を観察した。1978年度は特にマツノザイセンチュウの加害に対するマツ属の感受性（あるいは抵抗性）に種内個体差が存在するか否かを調べるため、前年度接種を受け、健全なまま生き残った個体も再接種に供し、同年に初めて供試した材料の異常発生率と比較した。また前年同様、マツノザイセンチュウの供試木よりの分離検出を1979年5月に行なった。

## 結果および考察

1977年度の接種試験の接種後150日までの観察結果については第89回日本林学会大会論文集に発表した<sup>11)</sup>が、ここではこれらの結果も含めて2ケ年の調査結果についてまとめた。

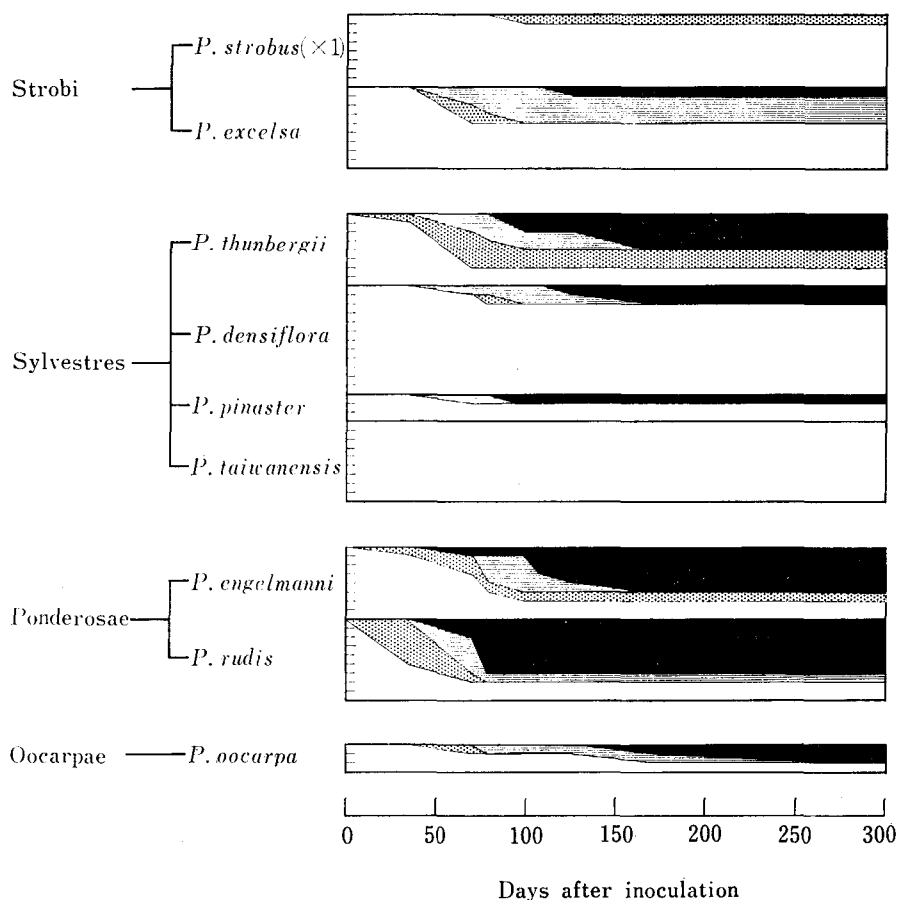


Fig. 2. The progress of external symptoms of each test pine species inoculated with the pine wood nematode at Shirahama Experimental Station in 1978.

Grade of symptoms, : healthy in appearance; : vaguely weakened, : clearly weakened, : dead

## 1. 樹脂浸出量

マツノザイセンチュウによる加害を受けたマツ属は外観的な異常を呈するよりはるかに早く樹脂に異常が見られることが知られているが<sup>12)</sup>、本実験でも早期に現われる異常を察知するために、供試木の樹脂調査が行なわれた。その結果、マツノザイセンチュウ接種木では、その後の外観的な異常進行とは無関係に、樹脂浸出量の減少が観察された。このことは外観的には異常を発現しなかった個体もマツノザイセンチュウの接種によって何んらかの生理的攪乱を受けていた可能性を示している。

## 2. 外観的異常

外観的異常の観察結果は針葉の退色の程度、針葉の下垂の有無などによって次の4段階に分け、1977、1978年度別に図-1に表わした。白浜試験地での結果についても同様に整理し図-2に示した。

健全：外観的に全く異常を察知できなかったもの、微微：葉色にわずかな退色が見られ枝先端部などに異常があらわれたもの、異常：葉色が全体に退色し、一部に黄化葉があらわれたもの、枯死：葉色の褐変があらわれ、針葉下垂がおこったもの。

さらに1977年度接種試験に供しながら健全なまま生き残り、1978年再度線虫接種を受けたグループの異常発生率を各々の年に一度だけ接種を受けた供試木の異常発生率と比較する形で表-2に示した。これらの図・表から、(1) マツ属の分類群と異常発生傾向の関係、(2) 供試木の異常発生率の接種密度による違い、(3) 1978年度供試木のうち、前年度接種を受けながら健全なまま生き残り再度接種に供したグループと、1978年度に新規に接種を受けたグループの間での異常発生率の違いに気がつく。以下これらの点を中心に考察を加える。

### 2-(1) マツ属の分類群と異常発生傾向

マツ属の分類には Shaw (1914), Pilger (1926), Duffield (1952), Gaussen (1960) や石井<sup>14)</sup>, Critchfield and Little<sup>1)</sup> 等多くの分類学者が取りくみ、各々の用いた分類規準によりその体系にも大きな違いがある。ここでマツノザイセンチュウに対して抵抗性を発揮する樹種と、感受性の樹種がいずれかの分類体系に従って大別されれば、その体系の基礎となった分類規準が、あるいはその分類基準の背景にある因子がマツノザイセンチュウに対する寄主(マツ属各種)間に存在する感受性の違いの原因を考える上で大きな手がかりになる可能性がある。さらに田中<sup>10)</sup>が指摘したように、マツノザイセンチュウの加害機構を解明する鍵をすら与えるかもしれない。このような点から今回の接種試験の結果を検討すると、上に挙げた分類体系のうち Critchfield and Little<sup>1)</sup> のものが最もうまく今回の供試樹種間の反応の違いを類別していると思われる。ところで Critchfield と Little はその分類規準を交雑実験による育種学的な知見に求めている。従って本実験結果を見る限り、Critchfield や Little がその分類規準に用いた交雑・育種学的な因子に対する配慮が、マツノザイセンチュウに対するマツ属各種間の感受性の違いを考えるうえでも必要であると考えられる。以上に述べた理由から、ここでは接種試験の結果を Critchfield and Little<sup>1)</sup> の分類体系に従って考察する。

まず *Strobus* 亜属の各種については、初期の接種試験の結果<sup>3,5)</sup> はいずれもこのグループの抵抗性の大きさを示唆していたが、本実験ではこのいずれの種も比較的高い異常発生率を示した。ただ清原・徳重<sup>3)</sup> や小河ら<sup>5)</sup> の接種試験では成木が供試されており、本試験の幼齢木を材料にした実験とではその結果を同列には比較できないかもしれない。*P. strobus* や *P. excelsa* 等の異常発生率は上述した通り比較的高い値を示したが、*Pinus* 亜属の感受性樹種の異常が全身症状で現われ異常の発現後は急速に枯れるのと異なり、いつまでも正常部位が残る個体が多く、異常が現わ

Table 2. Damage of pine trees by inoculation of pine wood nematode, *B. ligniculus*.

| Pine species                        | once inoculated*        |                     |                 | twice inoculated*       |                     |                 |
|-------------------------------------|-------------------------|---------------------|-----------------|-------------------------|---------------------|-----------------|
|                                     | No. of inoculated trees | % of weakened trees | % of dead trees | No. of inoculated trees | % of weakened trees | % of dead trees |
| <i>P. koraiensis</i>                | 7                       | 100                 | 100             | —                       | —                   | —               |
| <i>P. pentaphylla</i>               | 7                       | 57                  | 57              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. strobus</i> (×1)              | 29                      | 38                  | 3               | 2                       | 0                   | 0               |
| (×3)**                              | 12                      | 83                  | 33              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. strobiformis</i>              | 15                      | 60                  | 60              | 3                       | 100                 | 100             |
| <i>P. monticola</i>                 | 7                       | 71                  | 29              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. excelsa</i>                   | 21                      | 57                  | 29              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. leiophylla</i>                | 14                      | 86                  | 79              | 2                       | 0                   | 0               |
| <i>P. resinosa</i>                  | 14                      | 21                  | 21              | 4                       | 25                  | 25              |
| <i>P. nigra</i>                     | 14                      | 57                  | 43              | 5                       | 20                  | 20              |
| <i>P. mugo</i>                      | 12                      | 92                  | 83              | 1                       | 100                 | 100             |
| <i>P. thunbergii</i>                | 42                      | 93                  | 79              | 2                       | 100                 | 100             |
| <i>P. pinaster</i>                  | 17                      | 59                  | 59              | 3                       | 0                   | 0               |
| <i>P. luchuensis</i>                | 12                      | 83                  | 83              | 2                       | 100                 | 100             |
| <i>P. densiflora</i>                | 54                      | 46                  | 43              | 11                      | 27                  | 18              |
| <i>P. massoniana</i>                | 14                      | 43                  | 29              | 5                       | 20                  | 20              |
| <i>P. thunb.</i> × <i>P. masso.</i> | 21                      | 48                  | 24              | 4                       | 25                  | 0               |
| <i>P. taiwanensis</i>               | 15                      | 7                   | 7               | 4                       | 0                   | 0               |
| <i>P. tabulaeformis</i>             | 14                      | 43                  | 29              | 7                       | 29                  | 14              |
| <i>P. sylvestris</i>                | 14                      | 57                  | 43              | 4                       | 25                  | 25              |
| <i>P. taeda</i> (×1)                | 14                      | 7                   | 7               | 10                      | 0                   | 0               |
| (×3)**                              | 13                      | 46                  | 15              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. elliptii</i>                  | 9                       | 33                  | 33              | 5                       | 0                   | 0               |
| <i>P. rigida</i>                    | 14                      | 0                   | 0               | 5                       | 0                   | 0               |
| <i>P. ponderosa</i>                 | 14                      | 71                  | 50              | 4                       | 50                  | 25              |
| <i>P. ruids</i>                     | 9                       | 78                  | 67              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. engelmanni</i>                | 8                       | 75                  | 63              | —                       | —                   | —               |
| <i>P. banksiana</i>                 | 14                      | 21                  | 0               | 5                       | 40                  | 40              |
| <i>P. contorta</i>                  | 14                      | 21                  | 14              | 5                       | 20                  | 20              |
| <i>P. radiata</i>                   | 3                       | 33                  | 33              | 2                       | 50                  | 0               |
| <i>P. muricata</i>                  | 14                      | 79                  | 79              | 2                       | 100                 | 100             |
| <i>P. oocarpa</i>                   | 3                       | 67                  | 67              | —                       | —                   | —               |

\*: Most trees examined were inoculated once each year, but some trees which had been inoculated in 1977 and were yet in good health were used for the test once again in 1978.

\*\*: An inoculum density was 2,000 for each tree, but some trees of *P. strobus* and *P. taeda*, which are marked as "×3" in this table, were inoculated with 2,000 nematodes at three different sites, 6,000 in total.

れてから枯れる経過がきわめて遅かった。したがって大径木の場合、このような症状のために、異常の発現は樹体の一部にとどまり個体としては枯れなかった可能性がある。

*P. strobus* と *P. excelsa* に関してはもう一点、きわめて特徴的な症状が接種木に見られた。それは接種点近くの幹・枝に発現した火傷症状（写真—2～4）である。これはマツノザイセンチュウを接種され異常を呈した大部分の個体の表皮内部の組織に起っているであろう異常が、Stro-



Photo. 1



Photo. 2



Photo. 3

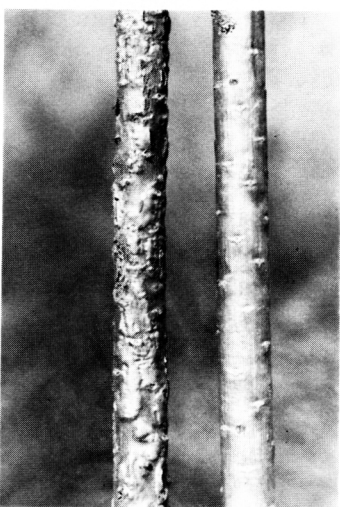


Photo. 4



Photo. 5



Photo. 6

Photo 1. The method of nematode inoculation on the stem of test pine tree.

Photo 2. The scald-like lesions on the stem of *Pinus strobus* inoculated with pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*.

Photo 3. The lesions on the stem of *P. excelsa* inoculated with *B. lignicolus*.

Photo 4. A two-year old branch showing lesions associated with *B. lignicolus* (left), in comparison with a healthy branch (right).

Photo 5. Young shoot of *P. thunbergii* showing scald-like lesion associated with a pine wood nematode, *B. lignicolus*.

Photo 6. Lesions on the stem of *P. strobus* fed by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope, contaminated with *B. lignicolus*.

bus 亜属の若い幹・枝に特徴的な、柔軟でなめらかな樹皮のゆえに外見的にも観察できる症状となって現われたものと考えられる。その点、同様の接種試験に供したクロマツの当年性の若いシュート（写真—5）や、マツノマダラカミキリに強制後食させたストローブマツの幹部（写真—6）にも同様の火傷症状が現われた事実はこのような考え方を支持している。またこの症状が、マツノザイセンチュウと同じように寄主体内に侵入し、その組織中を移動しながら加害する *Ditylenchus* 属の線虫や *Pratylenchus* 属の線虫によって冒された植物の根や塊茎部に現われる壊死斑に外見上似ているのは、マツノザイセンチュウの加害機作を考える上で、示唆に富んでいる。

現在日本の各地で激しい被害を受けているクロマツ (*P. thunbergii*) やアカマツ (*P. densiflora*) の属する *Sylvestres* 亜節内の各樹種の間には図—1に見られるようにその抵抗性の程度に大きな差があった。たとえば、*P. mugo*, *P. pinaster*, *P. luchuensis* および *P. nigra* 等はクロマツ、アカマツと同様マツノザイセンチュウに対して感受性を示したが、同じ亜節に属する *P. massoniana*, *P. taiwanensis*, *P. tabulaeformis*, *P. resinosa* 等は異常発生率が低く、それらの抵抗性の強さをうかがわせた。とくに *P. massoniana* の抵抗性はクロマツとの交雑種にもうけつがれるようで、今後の抵抗性育種の一つの可能性を提示している。

クロマツとアカマツの間では、これまで一般に後者の方が抵抗性が強いことが報告されている<sup>6,8,9)</sup>が、本実験でも、とくに1977年度の接種試験では、かなり明瞭な差となって現われた。1978年には、この点を確認するためにアカマツの供試系統を増やして実験を行なったが、前年ほど明瞭な差は見られなかった。しかし最終的な枯損率のみならず、異常木の発生の経過などもアカマツでは比較的遅くこれまで言われてきたようにアカマツはクロマツより強い抵抗性を示している。

もしこのようにクロマツに比してアカマツがより抵抗性であるならば、マツ属の被害の地理的分布について考察する際にもこの点を考慮に入れるべきであろう。つまり、これまで海岸線に多く内陸に向ってすくなくなる被害分布については気象要因（特に温度要因）からの解析がなされてきたが<sup>15)</sup>、これに加えてアカマツ—内陸、クロマツ—海岸線という両種の地理的な分布にも配慮がなされるべきであると考えらる。

マツ属の分類体系からさらに考察をすすめると、*Australes* 亜節に属する *P. rigida*, *P. taeda*, *P. elliotii* の3樹種はいずれも強い抵抗性を示し、とくに *P. rigida* は2年間に接種した14本（このうち5本は1977, 1978両年に渡って2回接種を受けた）中1本も異常を発現しなかった。*P. taeda*, *P. elliotii* もこれに準ずる強い抵抗性を示したが、*P. taeda* に3倍量のマツノザイセンチュウを接種した場合には両年とも若干の異常木が生じた。野外に於いても *P. taeda* が、マツノザイセンチュウの加害を受けて枯損に至る事実が観察され<sup>16)</sup>、この種の持つ抵抗性がこれまで言われていたほど絶対的なものではないことを示している。しかし白浜試験地に於ける調査<sup>17,18)</sup>によると、ほぼ壊滅的な打撃を受けたクロマツ林に隣接して植栽されているが、ほとんど被害の発生していない *P. taeda* や、*P. elliotii* 樹体上にも、枯死したクロマツと大差のない、マツノマダラカミキリの後食痕が発見されており、これらの樹種のマツノザイセンチュウに対する抵抗性が、やはりきわめて大きいものであることを物語っている。この他、*Oocarpae*, *Ponderosae* 両亜節の供試6樹種はいずれも高い感受性を示したが、*Contortae* 亜節の2種は *Australes* 亜節の3種に次ぐ抵抗性を示した。

上賀茂試験地と白浜試験地に共に植栽されている樹種の異常発生傾向を比較した場合、全般的に白浜試験地の供試個体の方が低い異常発生率を示した（図—1, 2）。これには、様々な原因

が考えられるが、とくに接種源を準備してから接種までに長時間を要したことによる線虫の衰弱が重要な原因の一つと考えられる。それにしても *P. engelmanni*, *P. rudis* 両種の異常発生率は高く、両種の感受性の高さをうかがわせる。

## 2- (2) 接種密度と異常発生率

マツノザイセンチュウの接種による異常発生率が接種される線虫密度によって影響を受けることは、アカマツを対象に密度別接種試験を行なった清原・徳重<sup>3)</sup>によって既に報告されている。その後行なわれた多くのこの種の実験でも常に接種密度は問題になり、たとえば非常に高密度の線虫の接種を受けると *P. elliotii* のような抵抗性樹種にも枯死個体が生じることが明らかになっている<sup>6)</sup>。同様の傾向は今回の接種試験でも見られ、*P. taeda* や *P. strobus* の異常発生率は2,000頭接種区より、6,000頭接種区で有意に高い(表-2)。またマツノザイセンチュウの寄主樹体への侵入(つまり寄生活動への前提的段階)の難易もその密度に影響されることがわかっている<sup>19)</sup>。これらの事実は、寄主の側に存在する抵抗性が、線虫の密度に影響を受ける微妙なバランスのうえに成立していることを意味しており、抵抗性育種の場合もこの点には留意が必要であろう。

抵抗性品種選抜のための育種事業では一般に一本の供試木あたり一万頭という接種密度が採用されているようである<sup>20)</sup>が本実験では一本あたり2,000頭という比較的低い接種密度が選ばれた。これには供試木が若齢木であったことの他に次のような理由がある。2齢期幼虫と3齢期幼虫～成虫のマツノザイセンチュウのクロマツ枝条に対する侵入力は表-3に表わすような顕著な違いがあり、接種源を前もってフルイにかけて小型幼齢幼虫を除いたことにより単位接種密度あたりの加害力が、高まっていると考えられるからである。

## 2- (3) 種内における抵抗性の個体差

上賀茂試験地での2年目、1978年度の接種試験では各樹種で新しく選んだ供試木の他に、前

Table 3. Difference in invasion rate between 2nd larvae and other stages.

|                      | Invasion rate (%) |              |
|----------------------|-------------------|--------------|
|                      | 2nd Larvae        | 3rd L.-Adult |
| <i>P. thunbergii</i> | 2.4               | 28.2         |
| <i>P. taeda</i>      | 2.0               | 21.2         |

Table 4 Susceptibility of some strains of *P. densiflora* to pine wood nematode, *B. ligniculus*. (No. of weakened or dead trees/No. of trees inoculated).

|                      | 1977 | 1978 | '77+'78 |
|----------------------|------|------|---------|
| <i>P. densiflora</i> |      |      |         |
| Kamigamo I           | 1/7  | —    | 1/5     |
| Kamigamo II          | —    | 6/7  | —       |
| Kamigamo III         | —    | 5/7  | —       |
| Asama                | 1/7  | 7/7  | 1/5     |
| Kirishima            | —    | 3/7  | —       |
| Shirahama I          | —    | 2/12 | —       |

年度のマツノザイセンチュウ接種木で健全に生存していた個体も供試木に選り連年接種を施した。これは前年度これらの個体で発揮されたであろう抵抗性がその個体にそなわったものか、それとも他の要因によるものかを明らかにするためである。そのため表-2に、それぞれの年に一度だけ接種試験に供した個体と、両年に渡って計2回の接種を受けた個体の異常発生率および枯死率を別々に示した。表-2から明らかなように、一般に、1977年度生き残った個体は、1978年度の再接種を受けても生存する率が高い傾向が見られる。たとえば、*P. pinaster* や *P. leiophylla* では1977年度に生き残った木はすべて1978年度の再接種後もその年の数少ない生存木の中に入っていた。同様の傾向は *P. densiflora*, *P. nigra*, *P. massoniana*, *P. sylvestris*, *P. tabulaeformis* でも見られた。このことは、これらの木の抵抗性が本来その個体に備わったもので

あることを示唆しており、ひいては同一の樹種内に抵抗性を異にする個体の存在する事を意味している。とくにアカマツについては表—4から明らかなように1977年度接種試験では上賀茂試験地で供試した14本中2本に異常が発現しただけで、強い抵抗性を現わした。ところが1978年に同じく上賀茂試験地で新たに供試した28本はそのうち21本に異常が発現し前年度の試験結果をくつがえす結果になった。しかし前年度供試しながら生き残った木は1978年の接種試験後も10本中8本が生き残り、これらが本来抵抗性の強い個体であることを明らかにした。このように抵抗性個体の存在が、分類学上アカマツやクロマツに比較的近縁な *Sylvestres* 亜節の多くの樹種やさらにはアカマツ自身の中に見い出せるという事実は今後の育種上の可能性を強く示唆するものといえよう。

一方、クロマツや *P. luchuensis* など強度の感受性樹種では1977年度の接種試験で大半に異常が起こり1978年度の連年接種試験には材料をほとんど供することができなかった。また逆に、*P. rigida* や *P. taeda* のような強い抵抗性の樹種では連年接種をしても異常は発生しなかった。

### 3. 接種木よりの線虫の再分離

接種試験の結果を判定する場合、供試木の樹体に現われた異常が、接種したマツノザイセンチュウによりひき起こされたものか、他の原因、たとえば他の病害虫や被圧などの生理的障害により生じた症状かを識別する必要がある。本実験では、マツノザイセンチュウを接種した個体から約1年後に線虫の再分離を試みた。この場合、異常を起こした個体はもちろん、健全な個体からも再分離を試みた。また部分的に異常を呈した個体の場合、異常を起こした部位と、健全な部位の両方を調査した。その結果は次のようなものであった。(1) マツノザイセンチュウを接種して異常または枯死症状を呈している個体からは普遍的にマツノザイセンチュウが再分離された。(2) 接種試験に供しながら一年後にも健全さを保っている個体からはマツノザイセンチュウは分離できなかった。(3) 部分異常(部分枯れ)を起こした個体の場合、異常部位には線虫が認められ、健全な部位からはほとんど線虫は検出できなかった。ただこの場合、外観的には正常でも樹皮内部に褐変組織が生じているような部位からはときどきマツノザイセンチュウが確認された。以上の結果、本試験の供試木に起こった異常または枯死は接種されたマツノザイセンチュウに起因しているものと考えられる。

また、この結果はマツノザイセンチュウにとって寄主としてのマツ属各種の位置づけを明瞭にしてくれる。*Dropkin* と *Nelson*<sup>21)</sup> は植物寄生性線虫とその寄主植物の関係を次のように区分している。

| 線虫<br>(寄生者)<br>の生長 | 寄主植物の生長 |       |
|--------------------|---------|-------|
|                    | 良 好     | 貧 弱   |
| 良 好                | 耐 性     | 感 受 性 |
| 貧 弱                | 抵 抗 性   | 非 耐 性 |

*Dropkin* と *Nelson* (1960) による。

これによるとマツ属各種はマツノザイセンチュウに対して抵抗性と感受性のいずれかに大別され、耐性や非耐性といった区分に類別されるものはなかった。また、感受性樹種の中には個体として抵抗性を発揮するものが見られ、この場合もそのような寄主体内ではマツノザイセンチュウの増殖は見られず完全な抵抗性であろう。つまり異常を発現した寄主の体内では、一年近くも接種されたマツノザイセンチュウの繁殖が続いていたことになり、反対にこの線虫が繁殖できない時は寄主は健全性を保っていたことになる。平野<sup>22)</sup>は食植性昆虫にとっての寄主を、単に選好さ

れて摂食を受ける植物ということだけでなく、その植物でその個体が完全な発育を遂げ、子孫を残し、種として繁栄していけるものと定義している。この定義に従えば今回の供試樹種のうち感受性のものはすべてマツノザイセンチュウの“寄主”植物である条件を備えている。ただ、このマツノザイセンチュウは寄主から寄主への伝播をマツノマダラカミキリに依存しているため、その寄主範囲はこの穿孔性甲虫の食物選択行動にしばられているし、マツノザイセンチュウの種としての存続のためには、その伝播者であるマツノマダラカミキリの種としての生活が保障されねばならない。古野<sup>17,18)</sup>はマツノマダラカミキリの食物選択行動を調査してマツノマダラカミキリがマツ属各種を広範に摂食することを明らかにしている。またこのカミキリの寄主としては、アカマツ、クロマツをはじめ *P. banksiana*, *P. luchuensis*, *P. strobus* などが知られており、古野らも *P. taeda*<sup>16)</sup>, *P. bungeana*<sup>16)</sup>, *P. engelmannii*<sup>23)</sup>, *P. elliotii*<sup>23)</sup>, *P. massoniana*<sup>23)</sup> などの枯損木から、このカミキリの成虫の脱出を確認している。

本試験や野外での観察結果からマツ属のうち本試験で異常を呈し枯損する率の高かった樹種は、野外でもマツノザイセンチュウに冒される危険が大きいと思われる。見本樹などとして植栽されている貴重な外国産のマツ属にはこの点充分な配慮がなされるべきであろう。

#### 4. マツノザイセンチュウに対する抵抗性樹種と感受性樹種

本試験の結果、供試されたマツ属30種のうち、*P. rigida*, *P. taeda*, *P. elliotii*, *P. taiwanensis* は最も強い抵抗性を、また *P. thunbergii*, *P. mugo*, *P. koraiensis* は強い感受性を示した。すべての供試樹種のマツノザイセンチュウに対する抵抗性を大まかに4段階に分けると表-5のようになる。

Table 5. Grade of resistance of pine species to pine wood nematode

|                    |                                                                                                                                                                                                                                                                             |
|--------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Highly resistant   | <i>P. taiwanensis</i> ,<br><i>P. elliotii</i> , <i>P. rigida</i> , <i>P. taeda</i> ,                                                                                                                                                                                        |
| Low resistant      | <i>P. excelsa</i> , <i>P. strobus</i> ,<br><i>P. massoniana</i> , <i>P. thunb.</i> × <i>P. masso.</i> , <i>P. resinosa</i> , <i>P. tabulaeformis</i> ,<br><i>P. banksiana</i> , <i>P. contorta</i> ,                                                                        |
| Low susceptible    | <i>P. monticola</i> , <i>P. pentaphylla</i> , <i>P. strobiformis</i> ,<br><i>P. densiflora</i> , <i>P. nigra</i> , <i>P. pinaster</i> , <i>P. sylvestris</i> ,<br><i>P. ponderosa</i> , <i>P. rudis</i> , <i>P. engelmanni</i> ,<br><i>P. oocarpa</i> , <i>P. radiata</i> , |
| Highly susceptible | <i>P. koraiensis</i> ,<br><i>P. leiophylla</i> ,<br><i>P. luchuensis</i> , <i>P. mugo</i> , <i>P. thunbergii</i> ,<br><i>P. muricata</i> ,                                                                                                                                  |

## あ と が き

植物寄生性線虫の寄主範囲は普通きわめて広く、多くの科の植物に渡る。マツノザイセンチュウの場合、伝播者であるマツノマダラカミキリの食物選択行動に支配されて、その寄主範囲はマツ属内に限定されていると考えてさしつかえなからう。ところがこのマツ属内に明らかな抵抗性樹種と感受性樹種が併存し、それが Critchfield and Little の分類体系で大別できるということは、マツノザイセンチュウに対するマツ属各種の抵抗性を考える上で大いに示唆に富む。同様の現象はマツバノタマバエの虫癭形成とマツ属各種の関係にも見い出されている<sup>24)</sup>が、このような

場合、寄主（すなわち感受性）樹種は寄生者の栄養要求を満たし、生育阻害因子を持たないという条件をそなえていると考えられるが、逆に抵抗性樹種はそれらのいずれかあるいは両方を欠いていると考えねばならない。この点 Mirov<sup>19)</sup> が「マツ属各種の細胞壁構成成分は良く似ており化学分類の基準になり得ないが、その抽出成分は種間、あるいは系統間でかなり異っており分類の鍵として用いることができる」と述べているのは大いに参考にすべきであろう。

植物寄生線虫に対する抵抗性が遺伝子により支配されている例が、多くの植物で知られており、しかもこのような場合、比較的少数の遺伝子が関与しているケースが多いという<sup>25)</sup>。マツノザイセンチュウに対するマツ属内の抵抗性についても、将来このような少数の遺伝子に制御される、寄主の二次代謝産物によって説明がなされるかもしれない。今後に残された重要な問題であろう。

## 文 献

- 1) Critchfield, W.B. & Little, E.L., Jr.: Geographic Distribution of the Pine of the World, U.S. Forest Serv., 97 pp. (1966)
- 2) 徳重陽山・清原友也：マツ枯死木中に生息する線虫, *Bursaphelenchus* sp., 日林誌, **51**, 193~195 (1969)
- 3) 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)
- 4) Mamiya, Y. & Kiyohara, T.: Description of *Bursaphelenchus lignicolus* n.sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from pine wood and histopathology of nematode-infested trees. *Nematologica* **18**, 120~124 (1972)
- 5) 小河誠司・中島康博・萩原幸弘：マツ枯損防止に関する研究資料, 福岡県林試研資料, **2**, 3~27 (1973)
- 6) 大山浪雄・川述公弘・斉藤明：マツノザイセンチュウ加害に対するアカマツ, クロマツ, テーダマツ, スラッシュマツの抵抗性, 日林九支研論, **27**, 77~78
- 7) 峰尾一彦：外国産マツに対するマツノザイセンチュウの接種試験, 日林関西支講, **25**, 312~313 (1974)
- 8) 大庭喜八郎：マツノザイセンチュウの抵抗性育種, 林木の育種, **81**, 10~12 (1973)
- 9) 佐々木研・古越隆信・佐々木常夫：マツ属10種のマツノザイセンチュウ抵抗性, 林木の育種, 特別号, 35~38 (1978)
- 10) 田中 潔：マツノザイセンチュウに対するマツ属植物の種間抵抗性に関する考察, 森林防疫, **22** (11), 7~11 (1973)
- 11) 二井一禎・古野東洲：マツ属のマツノザイセンチュウに対する抵抗性, 89回日林論, 297~299 (1978)
- 12) 小田久五：松くい虫の加害対象木とその判定法について, 森林防疫, **16** (12), 2~5 (1967)
- 13) Mirov, N.T.: The Genus *Pinus*. Ronald Press Co. New York, 602 pp. (1967)
- 14) 石井盛次：マツ属植物の基礎造林学的研究, 高知大学農学部紀要, **19**, 1~14 (1968)
- 15) 竹谷昭彦・奥田素男・細田隆治：マツの激害型枯損木の発生環境—温量からの解析—, 日林誌, **57**, 169~175 (1975)
- 16) 古野東洲・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ジョ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)
- 17) ———・上中幸治：マツ属に対するマツノマダラカミキリの後食について, 89回日林論, 287~288 (1978)
- 18) ———・上中幸治：外国産マツ属の虫害に関する研究 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)
- 19) Futai, K.: Density effect of *Bursaphelenchus lignicolus* and *B. mucronatus* on their invasion (Appl. Ent. Zool. 誌に投稿中)
- 20) 大庭喜八郎：マツノザイセンチュウ抵抗性育種, **99** (9), 1~6 (1976)
- 21) Dropkin, V.H. & Nelson, P.E.: The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. *Phytopathology*, **50**, 442~447, (1960)
- 22) 平野千里：昆虫と寄生植物, 共立出版株式会社, 東京, 202 pp. (1971)
- 23) 古野東洲：(未発表)
- 24) ———：曾根晃一：外国産マツ属の虫害に関する研究 第5報, マツバノタマバエの加害について, 京大演報, **50**, 12~23 (1978)
- 25) Hare, W.W.: The inheritance of resistance of plants to nematodes. *Phytopathology*, **55**, 1162~1167 (1965)

## Résumé

The most severe damage of pine trees which is caused by the pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*, is widespread throughout central to southwestern Japan. Through a series of inoculation tests conducted to prove the pathogenicity of this nematode, Kiyohara and Tokushige elucidated the difference in resistance among pine species to this nematode. Since then, many inoculation trials were carried out to find the resistant strains or resistant plants. For this purpose, it is important to survey the difference of resistance among pine species, and so the present inoculation experiments was carried out with about 600 trees from 30 pine species planted at Kamigamo Experimental Station in Kyoto and Shirahama Experimental Station in Wakayama. The pine trees to be tested were inoculated with about 2,000 nematodes per tree, except for some trees of *Pinus strobus* and *P. taeda* to which about 2,000 nematodes were inoculated at three different sites, about 6,000 nematodes in all. Two and five weeks after the inoculation, degree of oleoresin exudation, an early symptom of this disease, was examined. Wilt symptoms were also observed at intervals for one year, and then nematodes were recovered from inoculated trees.

Results obtained from the present experiments were as follows:

1) In most of the trees tested, amount of oleoresin exudation decreased regardless of the symptoms following.

2) Whether susceptible or resistant, which were judged from external symptoms, correlated fairly well with a taxonomical group of the pine classified by Clitchfield and Little (1966). That is, three species of subsection *Australes* tested, (*P. elliottii*, *P. rigida* and *P. taeda*) were highly resistant to this nematode, and *P. contorta* and *P. banksiana* of subsection *Contortae* moderately resistant. Resistance of subsection *Ponderosae*, subsection *Oocarpae* and subgenus *Strobus* seemed to be low, though *P. excelsa* and *P. strobus* showed partial symptoms that they had signs of latent resistance. Responses of species in subsection *Sylvestres* ranged widely from highly resistant to highly susceptible.

3) When about 2,000 nematodes were inoculated, most of *P. taeda* trees showed high resistance and did not die: whereas a few *P. taeda* trees inoculated with 2,000 nematodes at three different sites, 6,000 in all, fell in sick to death. This fact means that the resistances of host pine varies with the density of pine wood nematodes inoculated, and so the resistant species may not be safe from the attack of this parasite when transferred by beetle at high density.

4) In inoculation tests conducted in 1978, the pine trees which had been inoculated in 1977 but yet survived in good health were served for the test once again in addition to the newly used trees. Generally speaking, the number of weakened and dead trees tended to be fewer in the twice-inoculated group than in the once-inoculated group.

5) About 300 days after inoculation, part of each pine tree inoculated with nematodes were sampled to recover the progenies of the inoculated nematodes. Pine wood nematodes were recovered from most of the dead trees and dead parts of the trees showing partial symptoms, but not from the healthy trees or healthy parts of the partially dead pine trees.