

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

古 野 東 洲

Studies on the Insect Damage upon the Pine-species
imported in Japan

(No.7) On the Withering of the pines by the Pine Wilt

Tooshu FURUNO

要 旨

マツノザイセンチュウに起因するクロマツ、アカマツの集団枯損は、関東以西の西日本に大きな被害をあたえ、さらに拡大している。また、わが国に植えられている外国産マツ属にも被害をあたえている。

本報告は、主として、京都大学農学部附属演習林上賀茂、白浜および徳山の3試験地に植えられている外国産マツ属のマツノザイセンチュウによる枯損を調査した結果をとりまとめたものである。

枯損マツ属は、*P. thunb.* × *P. masso.* の F_1 雑種を含めて20種に達し（表一2～6）、一般に、マツノザイセンチュウに対して抵抗性があるとみなされている *P. taeda*, *P. elliotii*, *P. palustris*, *P. massoniana* の枯損も観察された。

枯死マツの枯死年の樹高生長は、アカマツ・クロマツ型¹⁾の伸長をするものでは、大部分が正常であったが、テダ・スラツシュマツ型¹⁾のものは、前年の伸長量に比べてすくなく、直径生長も前年生長量よりすくなく、マツノマダラカミキリの次世代幼虫が繁殖している幹には、春材のみで秋材がみられなく、カミキリが繁殖していない幹には秋材が形成されていた。

マツノザイセンチュウに対するマツ属の感受性（抵抗性）を、前報の接種試験²⁾と本調査の結果から、前報で未分類であった樹種を加えて4段階に分類すると表一7のようになった。

ま え が き

関東以西の西日本のアカマツ、クロマツ林の激しい集団枯損の原因が、マツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus*) によるものであること¹⁾、枯れたアカマツ、クロマツへのマツノザイセンチュウの伝播者がマツクイムシの一種であるマツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus*) であること²⁾ が明らかになって以来、10年を経過した現在において、マツ林の枯損は減少するどころか、次第に被害地域を拡大している。さらに、マツノザイセンチュウは、日本在来のマツ属だけでなく、多くの外国産マツ属をも枯死させることが、その接種試験³⁾、植栽木の枯死⁴⁻⁷⁾ によって確認されている。

最近、アメリカ合衆国においても、マツノザイセンチュウの存在が確認されて、同国原産のマツ属を含めて、多くの種類が被害をうけている⁸⁻¹⁰⁾。

マツノマダラカミキリ成虫の後食調査によって、マツノザイセンチュウを伝播するその後食行動には、マツ属に対して樹種による食物選択はみられず、成虫は、マツ属各種を広範に摂食（後食）することが判明し、マツ属の生死は、マツノザイセンチュウに対して、抵抗性が強いのか弱いのか、あるいは感受性が高いか低いかにによって決定されることが明らかになった¹¹⁾。

P. taeda や *P. elliotii* は生長が良いため、早くから各地に植栽され、京都大学農学部附属演習林においても、上賀茂試験地を中心として、外国産樹種の導入、育成をはかり、とくにマツ属は数多く導入され、生育試験のみならず、交雑試験など各種の試験の材料として、ひろく用いられ、それらの林分が、見本林、実験林として育てられている^{12,13)}。

マツノザイセンチュウの接種試験から、抵抗性とみなされていた *P. taeda*⁴⁾ の1本がマツノザイセンチュウによって枯死し、*P. bungeana*⁴⁾ も同原因で枯死したことが明らかになり、多くの被害報告がみられるようになった。

本報告には、著者が、これまでに、主として京都大学の上賀茂、白浜および徳山の3試験地で調査した外国産マツ属のマツノザイセンチュウによる枯死状況がまとめられている。本調査にご協力いただいた各試験地の職員各位、マツノザイセンチュウを確認していただいた二井一禎氏に深謝いたします。さらに、*P. palustris* を本報告のリストに加えることをご了承賜わり、現地での判断を通報いただいた東京大学農学部附属千葉演習林、金光桂二林長の厚意に謝し、現地でご案内いただき資料を採取、お送りいただいた同演習林、佐倉詔夫、糟谷重夫、石原猛の各氏、*P. elliotii* の調査にご便宜を与えられ、ご協力いただいた和歌山県専門技術員（当時）中山彰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うけて行われたもので、共同研究者の赤井龍男、渡辺弘之の両氏から有益なご助言を得ました、深謝いたします。

調査地の概況

本研究の主な調査地は、京都大学農学部附属演習林、上賀茂、白浜および徳山の3試験地である。

上賀茂試験地は京都市北区上賀茂、京都市街地の北部にある。試験地内の天然生アカマツの枯損は、年々続いているが、伐倒、丸太への薬剤撒布が毎年実施されているため、被害は激害型ではない。上賀茂試験地には1950年頃から外国産樹種の導入が計画実行され、とくにマツ属に重点がおかれて多くの種類が集められ、野外に植栽されているマツ属は50種を越えている。

白浜試験地は和歌山県西牟婁郡白浜町にあり、1966年頃から激しくなったクロマツの枯損は、1972年から1974年には極に達し、被害は激害型を呈し、現在は試験地内のクロマツ、アカマツはほぼ全滅に近い状態で、形の悪いクロマツやアカマツがわずかに残っているにすぎない。白浜試験地では、せき悪地における森林造成の一環として、肥培試験を加味して、当初、*P. taeda*、*P. elliotii* の植栽からはじまり、また暖地にある関係から、当地でしか野外で育たない *P. khasya* が植栽された。その後、メキシコ産の比較的暖地を好むマツ属も植えられ、現在では17種類が育っている。

徳山試験地は、山口県徳山市にあり、4～5年前からマツ枯れは激害型を示し、試験地内の天然のアカマツ、クロマツは大きな被害をうけている。1970年に雑種検定林として植えられたクロマツ、アカマツ、タイワンアカマツ (*P. massoniana*)、クロマツとタイワンアカマツの F_1 雑種

の各林分にも被害がみられるようになった。

以上の各試験地のほか、枯損木の観察地は、千葉県安房郡天津小湊町にある東京大学農学部附属千葉演習林と和歌山県海草郡の阪和道路沿いの民有林で、前者におけるマツ枯れは激害型ではなく、後者附近のアカマツ、クロマツはほとんど全滅している。

調査結果および考察

1. マツノザイセンチュウによって枯れたマツ属

観察されたマツノザイセンチュウによって枯れたマツ属は、日本在来種を除いて、*P. thunb.* × *P. masso.* の F_1 雑種を含めて20種に達する。これらには、これまでマツノザイセンチュウに対して抵抗性があるとみなされていた *P. taeda*, *P. elliotii*, *P. palustris*, *P. massoniana* などが含まれている。

白浜試験地に植えられているメキシコ産のマツ属については、前報¹¹⁾以後も、マツノマダラカミキリ成虫の後食および枯死を継続して調査し、表一1のような結果が得られている。7種のうち1978年までに枯死がみられなかった *P. michoacana*, *P. pseudostrobus*, *P. rudis* の3種も、*P. michoacana* が1979年に、残りの2種は1980年に各1本枯れ、この結果、メキシコ産マツ属7種すべてに、マツノザイセンチュウによる枯損木がみられた。

Gerardianae 亜節と Leiophyllae 亜節¹⁴⁾

Gerardianae 亜節で *P. bungeana*, Leiophyllae 亜節で、*P. leiophylla* の枯死を観察した。

P. bungeana

P. bungeana の枯死は、上賀茂試験地に見本樹として植えられていた1本だけで、この個体についてはすでに被害の状況を報告した⁴⁾。なお、上賀茂試験地には、後述する *P. radiata* と接して10本（樹高200～350cm）が植えられているが被害はない。

P. leiophylla

P. leiophylla は、上賀茂、白浜の両試験地に植えられているが、被害は白浜試験地のものに

Table 1. Adult feeding of pine sawyer to pines planted in field at Shirahama

Pine species	Planted site	1 9 7 9				1 9 8 0			
		Total	New attacked tree		Unknown Withering	Total	New attacked tree		
		No.	No.	Withering		No.	No.	Withering	
<i>P. engelmannii</i>	A	53	4	(2)		51	9	(1)	
	B	2	0			2	1		
<i>P. greggii</i>	A	45	5	(2)		43	27		
	B	13	3	(1)	2	10	10	(2)	
<i>P. leiophylla</i>	A	70	5			70	48	(7)	
	B	18	4		2	16	16	(2)	
<i>P. michoacana</i>	A	13	1	(1)		12	3		
<i>P. oocarpa</i>	A	14	3	(1)		13	5	(1)	
<i>P. pseudostrobus</i>	A	9	0		1	8	0		
	B	4	1			4	3	(1)	
<i>P. rudis</i>	A	35	0		2	33	5		
	B	7	1			7	1	(1)	

Table 2. Withering of pines in Subsect. Gerardianae and Leiophyllae by pine wilt

Pine species		D.B.H. Height (cm)		Age (m)	Feeding marks		Oviposition marks	Next generation	Summer Pine wood wood nematode		Withering year	Planting location
					New	Old						
<i>P. bungeana</i>	1	12.6	7.4		(500)		○	○	×	○	1975	Kamigamo**
<i>P. leiophylla</i> *	1	6.0	4.4	10	○			○	×		1981	Shirahama***
	2	5.6	3.0	〃	124	183	○	○	×		〃	〃
	3	6.8	3.2	〃	142	242	○	○	×	○	〃	〃
	4	5.8	4.5	〃	199	133	○	○	×		〃	〃
	5	7.8	4.5	〃	185	126		○	×	○	〃	〃
	6	6.0	3.2	〃	120	39	○	○	×		〃	〃
	7	7.8	4.7	〃	310	91	○	○	×	○	〃	〃
	8	8.0	4.5	〃	385	144	○	○	×	○	〃	〃
	9	5.5	3.3	〃	18	52	○	×			〃	〃
	10	2.3	2.4	7	139	5	○	○			〃	〃
	11	3.5	2.5	〃	○		○	○	×		〃	〃
	12	3.6	2.8	〃	○		○	×	○		〃	〃
	13	4.0	2.7	〃	○		○	×	○		〃	〃
	14	3.3	2.2	〃	○		○	×			〃	〃
	15	2.0	2.1	〃	○		○	○	×		〃	〃

*P. leiophylla** ; See the Table 1

Kamigamo** ; The Kamigamo Experiment Station of Kyoto University Forest, Kyoto prefecture

Shirahama*** ; The Shirahama Experiment Station of Kyoto University Forest, Wakayama prefecture

限られ、上賀茂試験地では無被害である。白浜試験地に1972年と1975年に見本林として植栽された75本および18本（1978年現存本数）のうち、1978年には両者で21本にマツノマダラカミキリの新しい後食痕がみられ、5本が枯れたことを報告した¹¹⁾。その後も表—1のような枯損が続き、1981年7月には、生存木の合計は76本であった。さらに1981年には、新しく15本が枯れ、現在は61本の *P. leiophylla* が残っている。

P. leiophylla の枯損には、クロマツにみられるように樹幹全体が一度に衰弱するほかに、樹体の一部——とくに上部の1/3～1/2——がまず衰弱して、次第に下方へ衰弱が進行する場合と下部は次年度のマツノマダラカミキリに後食された後、衰弱する場合がみられる。*leiophylla*-5 は樹体の上半部は早く枯れたが、下半部は1982年2月に枯れた。早く枯れた上半部の幹には、次世代のマツノマダラカミキリが繁殖していたが、下半部の幹には繁殖していなかった。また、*leiophylla*-2 では、1980年に上半部が枯れ、下半部は1981年に枯れている。1981年には、この上半部からマツノマダラカミキリの成虫が1頭羽化脱出している。*leiophylla*-9 では、新後食痕が比較的すくなく、1981年の生育はとくに悪く、前年からの衰弱の継続による枯死——すなわち、もち越し枯れの様相を呈している。産卵痕は認められるが、樹皮下の幼虫の食痕はわずかで、11月には幼虫は発見できなかった。さらに、*leiophylla*-12～14 では、産卵痕は認められたが、樹皮下の幼虫は認められず、産卵されたが卵が孵化しなかったのか、産卵痕が加工だけで卵を産みつけなかったのかどうかは確認していない。

マツノマダラカミキリの幼虫が繁殖していた樹幹の胸高部の断面には、秋材が形成されていなかった。

Sylvestres 亜節

Table 3. Withering of pines in Subsect. Sylvestres by pine wilt

Pine species		D.B.H.		Age	Feeding marks		Oviposition marks	Next generation	Summer Pine wood nematode		Withering year	Planting location
		Height (cm)	(m)		New	Old			wood	wood		
<i>P. nigra</i>	1	8.4	5.0	14	71		○	○	×		1980	Kamigamo
	2	4.8	3.2	7	51	17		×	○		7	7
	3	5.5	3.8	15	35	15		×	○		1981	7
	4	6.5	3.9	7	67	11	○	○	×		7	7
	5	11.3	7.8	19	345	47	○	○	×	○	7	7
	6	12.3	8.7	7	28	10	×	×	○		7	7
<i>P. pinaster</i>	1	19.9	12.0	21	22	16	×	×	○	○	1978	7
<i>P. sylvestris</i>	1	8.2	6.3	28	78	18	×	×	○		1981	7
<i>P. massoniana</i>	1	8.0	5.7	9	○		○	○	×	○	1978	Tokuyama*
	2	10.1	7.5	10	○			×	○		1979	7
	3	10.8	7.5	11	53	45		×	○		1980	7
	4	10.5	7.5	7	51	6		×	○		7	7
<i>P. thunb.</i> × <i>P. masso.</i> (F ₁)	1	8.3	5.3	9	11	0	○	○	×	○	1978	7
	2	10.2	7.5	10	15	10		×	○		1979	7
	3	12.1	8.1	12	85	30	○	○	×		1981	7
	4	10.1	7.5	7	32	8	○	○	×		7	7
	5	9.2	6.0	7	38	13	○	○	×		7	7
	6	10.3	6.5	7	27	11	×	×	○	○	7	7
	7	6.1	9.2	15	38	11	×	×	○		7	Kamigamo
	8	14.9	12.2	16	412	207	○	○	×	○	7	7
	9	15.3	12.9	7	104	17	×	×	○	○	7	7
	10	9.4	9.7	7	88	27	○	○	×		7	7
	11	8.0	11.5	7	37	16	×	×	○		7	7
	12	15.9	11.4	7	59	10	×	×	○		7	7
<i>P. khasya</i>	1	11.6	6.6	17	63	18	○	○	○	×	1979	Shirahama
	2	8.8	5.9	18	162	40	○	○	×	○	1980	7
	3	9.2	6.6	7	75	48	○	×	○	○	7	7
	4	7.5	5.2	19	34	11	○	×	○		1981	7

Tokuyama*; The Tokuyama Experiment Station of Kyoto University forest, Yamaguchi prefecture

Sylvestres 亜節に含まれるマツ属では、表一3 にみられるように 5 種類の外国産マツと *P. thunb.* × *P. masso.* の F₁ 雑種の枯死が観察された。

P. nigra

P. nigra は上賀茂試験地に見本林として 2 カ所に植栽され、両地点ともに枯死木がみられる。*nigra*-5, 6 の植栽地 (1963 年植栽) では、1981 年に 7 本のうち 2 本が枯れ、*nigra*-5 は、マツノマダラカミキリの後食痕が目立ち、新後食痕 345 コも数えられ、幹には多くの次世代幼虫が繁殖していた。*nigra*-6 では、新後食痕はわずかに 28 コで、衰弱枯死時期もおそらく、幹には産卵痕もみられなかった。同樹の幹にはクロキボシゾウムシが多数繁殖していた。*nigra*-1 ~ 4 の植栽地 (1967 年植栽) では、当初の 300 本の約 1/3 はすでに枯死 (原因不明) している。*P. nigra* のマツノザイセンチュウに対する感受性から、本調査以前の枯死木にもマツノザイセンチュウが原因しているものが含まれている可能性は強い。新後食痕 100 コ以下で枯死し、*nigra*-2, 3 では次

世代幼虫はみられず, nigra-1, 4 で, とくに nigra-4 で多くの幼虫が繁殖していた。

P. pinaster

P. pinaster は一般にマツノザイセンチュウに感受性であるといわれ, 被害も多く報告されているが, 上賀茂試験地の200本を越える実験林(1958年植栽)で, ただ1本の枯損木がみられたにすぎない。1978年9月に針葉がやや異常となり, 衰弱の気配がみられたが, 下旬にはまだ1/2の針葉は淡緑色を保っていた。樹幹からマツノザイセンチュウが検出され, 新後食痕もみられた。22コの新後食痕で枯れたことは, この個体は強い感受性であったと推定される。秋材が一部形成されるほど, 衰弱がおくれたために, マツノマダラカミキリは産卵していなかった。

P. sylvestris

上賀茂試験地の *P. sylvestris* の生育はあまり良好ではなく, 1954年および1955年に植えられた50数本の見本林は, 生育不良木10本を残す現状で, このなかでは比較的樹形の整った1本が1981年に枯死した。新後食痕78コを数えたが, 胸高部断面には, その年の秋材が認められ, 衰弱枯死はマツノマダラカミキリの成虫活動期を過ぎていたようで, その産卵痕は認められなかった。幹全体には, クロキボシゾウムシが加害していた。

P. massoniana

P. massoniana は上賀茂および徳山の両試験地に見本林, 実験林として植栽されている。上賀茂試験地の見本林には, 1957年168本植栽されたが, 幼令時のマツノシンマダラメイガの加害¹⁵⁾, 生長するにしたがって, マツモグリカイガラムシの加害¹⁶⁾により次々に枯死してきた。現在はマツモグリカイガラムシの被害木を含めて40数本生育しているが, マツノザイセンチュウによる枯死はみられない。徳山試験地の実験林(1970年植栽)では, 1978年にはじめて157本のうち1本が枯損した。この個体は林分の上層木の1本で, 1978年の樹高伸長は正常であったが, 秋材は形成されていなかった。以後, 1979年に1本, 1980年に2本, 同実験林のいずれも上層木が枯死している。*massoniana*-3では, 1981年2月には, まだ一部の針葉に緑が残っているほどおそく枯れ勿論秋材は形成されている。1980年の樹高伸長は, 1977年~1979年の3カ年の平均伸長量(103cm)に比べ, 48cmと約半分で(枝の伸長も1979年は67cmであったが1980年は24cmとすくない), 1980年の伸長生長にも何らかの要因が作用した可能性がある。マツノザイセンチュウを接種して生き残ったクロマツの接種翌年の伸長生長が正常でなかった例があり¹⁷⁾, この*massoniana*-3でも1979年に侵入したマツノザイセンチュウが, 1980年の伸長生長に影響したものであろう。

さらに, 表-3の調査木以外に, 1982年2月末には, 針葉が緑で外観的には枯死の徴候がみられなかった林縁木の1本(胸高直径14.9cm, 樹高8.4m)が, 3月末に針葉の変色がみられ, 4月末には枯死した。

P. thunbergii(♀)×*P. massoniana*(♂)のF₁雑種

このF₁雑種は, 交雑が容易で, さらにこれまでのマツノザイセンチュウ接種試験で, 抵抗性をもっているとして, 被害マツ林の後継樹として脚光を浴びようとしている。一方, 二井・古野⁸⁾は接種試験の結果, 21本中5本が枯れ, 5本に枝枯れなど部分枯れがみられたことから, マツノザイセンチュウに対して, *P. rigida* や *P. taiwanensis* のような強い抵抗性をもつグループ(Highly resistant)には含めず, 雄性親の *P. massoniana* と同じ, 比較的抵抗性をもつグループ(Low resistant)に位置づけた。

F₁雑種は, 上賀茂および徳山の両試験地に雑種検定林として育てられ, 上賀茂試験地では, 1966年の植栽林(75本)に, 1981年にはじめて枯損木があらわれた。F₁-7では, 1981年の新梢が伸びかけて枯れ, 1980年の持ち越し枯れと思われる。この個体は林分の被圧木で, これが枯死に影響したことも否定できない。枯死木の幹にマツノマダラカミキリの次世代が繁殖していたの

は $F_1-8, 10$ の 2 個体で、他の 4 個体は繁殖していなかった。とくに激しく後食された F_1-8 では多数の幼虫が材へ穿入し、 F_1-10 では樹幹 6.3~7.3m 部に 2 頭の幼虫が食害していた。 F_1-10 を除いて、林分の上層木で、枯死年の樹高生長がほぼ正常であったのに対し、 F_1-10 の枯死年の前年の伸長生長が、それまでの 55%、枯死年は 50% に減少し、次第に被圧されてきた影響があらわれている。上賀茂試験地には、これら枯損木のあらわれた林分と尾根を境にして、1 林分 (1968 年植栽) 169 本が育っているが、枯死木はみられない。

徳山試験地では、1970 年植栽の実験林に、1978 年にはじめて、218 本のうち 1 本が枯れ、マツノザイセンチュウを検出した。以後、1981 年まで計 6 本が同林分で枯死した。 F_1-5 がやや被圧されているほかは、枯死当時、林分の上層林冠にまで生育していた個体で、枯死年の樹高生長は正常であった。徳山試験地の F_1 雑種が、 F_1-3 の新後食痕 85 コが最多で、残りは非常にすくない後食痕で、カミキリの次世代が繁殖し得る早い時期に衰弱枯死したことは、 F_1 雑種がマツノザイセンチュウに抵抗性をもっていると考えられていることと矛盾し、気にかかる事例である。後食痕数は必ずしも侵入したマツノザイセンチュウ密度をあらわしてはいないが、飛来したカミキリその保持センチユウの多少、侵入したマツノザイセンチュウを求める方法がなく、後食痕の多少からそれらを推定するより方法がない。白浜試験地で、後食痕の多少とマツノマダラカミキリの次世代の繁殖の有無の関係を調査したところ、胸高直径が 4~6 cm の同年齢同林分のクロマツで新後食痕 50~60 コでは枯れてもカミキリはみられず、170~190 コの枯れ木にカミキリが繁殖し、後食痕が多いほど早く枯れることが明らかになっている。 F_1 個体が表一 3 にみられるようなすくない後食痕でも枯れたのは、比較的マツノザイセンチュウに感受性であった可能性がある。

さらに、徳山試験地で、表一 3 の調査木のほかに、1982 年 2 月末には、外観的に健全であった林分の上層木を占める F_1 (胸高直径 12.1 cm, 樹高 8.5 m) が、4 月下旬~5 月上旬に枯死している。

P. khasya

P. khasya は温度の関係で、白浜試験地でしか野外で育たない。記録によると、1960 年と 1963 年の 2 回にわけて植栽されている。1960 年の植栽木は、マツノシンマダラメイガの被害をうけて減少を続け、1964 年 7 月に、平均胸高直径 5.5 cm, 平均樹高 3.2 m に育っているが、健全木は 12 本である¹⁸⁾。その後、数年で全滅してしまつたらしく、以後の記録はない。また 1963 年の植栽のものは、植栽本数 800 本であったが、4~5 年の間に 100 本以下に減少している。前者同様に、マツノシンマダラメイガの加害が大きく原因したものと思われる。その後、上賀茂試験地の *P. massoniana* のマツモグリカイガラムシ被害木にみられるような幹の湾曲もみられ、年ごとに個体数は減少し、マツノマダラカミキリ、マツノザイセンチュウ被害の調査をはじめた 1977 年には残存木は 4 本になっていた。この減少の原因に当試験地で被害が激しくなってきたマツノザイセンチュウも考えられるが、未調査であるため断言できない。

残された 4 本が表一 3 のように、1979 年から 1981 年にすべて枯死した。*khasya-1* は、1979 年秋に針葉が変色し、1980 年 2 月に枯死した。枝条に新後食痕 63 コが数えられ、産卵痕もわずかにみられ、幹に幼虫が 1 頭繁殖し、成虫に发育した。胸高部幹断面には秋材がわずかに形成され、枯死木に一般的な、マツノマダラカミキリ幼虫が繁殖している幹には、秋材がみられないことは例外となった。1980 年 3 月に幹でマツノザイセンチュウの検出を試みたが確認できなかった。*khasya-2* は 162 コの新食痕がみられ 9 月には枯死した。樹高生長も 1979 年は 2 段で 30 cm 伸びていたものが、1980 年は 1 段で 16 cm しか伸びず、早く衰弱したことがわかる。幹に繁殖していた幼虫も非常に多かった。*khasya-3* は 1980 年 9 月上旬に半枯れ、11 月下旬に枯死、産卵痕は多くみられたが、幼虫は繁殖せず、秋材が形成されていた。*khasya-4* は 1981 年 11 月中旬枯死、産卵痕はわずかにみられたが、幼虫は繁殖していなかった。

Table 4. Withering of pines in Subsect. Australes by pine wilt

Pine species		D.B.H.		Age (m)	Feeding marks		Oviposition marks	Next generation	Summer Pine wood nematode		Withering year	Planting location
		(cm)	(m)		New	Old			wood	wood		
<i>P. palustris</i>	1	10.0	7.0	15	○			○	×		1981	Chiba*
	2	10.0	8.0	7	○			○	×		7	7
<i>P. taeda</i>	1	13.7	13.0	14	243			○	×	○	1974	Shirahama
	2	19.9	14.1	17	138		○	○	×	○	1977	7
	3	16.3	13.9	7	127		○	○	×	○	7	7
	4	22.0	16.5	7	274		○	○	×	○	7	7
	5	14.9	14.3	21	29	137	○	○	×		1981	7
<i>P. elliotii</i>	1	20.8	10.0	18	○			×	○	○	1977	Wakayama**
	2	11.4	8.2	17	98		○	○	×	○	1978	Shirahama
	3	9.6	6.5	16	○		○	○	×	○	7	7
	4	8.5	7.9	17	○		○	×	○		1979	7
	5	18.0	12.2	20	○		○	○	×		1980	7

Chiba* ; The Tokyo University Forest, Chiba prefecture

Wakayama** ; A private forest at Kaiso-gun, Wakayama prefecture

Australes 亜節

Australes 亜節では、表一4のように3樹種に枯損木がみられた。

P. palustris

上賀茂試験地に見本林（1955年植栽，56本生育）として育てられている *P. palustris* には枯死木はみられない。palustris-1，2ともに東京大学千葉演習林内の見本林で10月20日に観察したものである。マツノマダラカミキリの後食痕，材中で繁殖する幼虫を確認し，マツノザイセンチュウによる枯死と推定した。さらに同林分で，このほかに，胸高直径8 cm 2本，7 cm 1本が枯れ，現地でこれら3本にも後食痕，幼虫が確認され，枯死がマツノザイセンチュウによるものと認定された*。この事実は，後述するように，接種試験で1本も枯れなかった本種も，マツノザイセンチュウに対して絶対的な抵抗性ではないことを示している。

P. taeda

マツノザイセンチュウによる *P. taeda* のはじめての枯死は taeda-1で，この詳細はすでに報告した⁴⁾。*P. taeda* は，関東以西の各地に植栽され，上賀茂，白浜の両試験地にも多くの見本林，実験林が育てられている。上賀茂試験地では，1000本を越える *P. taeda* が見本林，実験林として数カ所にわかれて植栽（15～30年生）されているが，現在まで，マツノザイセンチュウによる枯損はない。白浜試験地には，枯死木がみられた林分も含めて，6林分，1400本を越える *P. taeda* が育っているが，現在までにマツノザイセンチュウによる枯死と確認されたものは，表一4に示した5本だけである。

taeda-2～4は，枯死当時林分の上層木で，とくに taeda-4は林分の最大径級木で，枯死前年の1976年までは旺盛な生育をしていた。1978年には，taeda-2の樹幹7～9 mから10頭の，taeda-3で10～11 mから13頭の，taeda-4で10～15 mから20頭のマツノマダラカミキリ成虫が羽化した。また taeda-4では皮付直径21 mmの細いところからも羽化していた。taeda-5は，枯死の4～5年前から次第に被圧されていたもので，枯れた1981年には，多くの産卵痕がみられたが

樹皮下の幼虫食痕はすくなく、幼虫2頭が材へ穿入して死んでいた。

P. elliottii

P. elliottii の枯死は、和歌山県の阪和高速道路沿いで、1本、白浜試験地で4本観察された。*elliottii*-1は20本の集団の1本で、現在も残りの19本は元気に育っている。1976年（枯死前年）の樹高生長は、枝階が49cm—46cm—32cmと3段にわかれて伸び、1977年は1段目が43cmで正常な伸長をしていたが、2段目は27cmで生長を停止している。1段目の枝階に展開した針葉は、1976年は168~222mm（平均197.3mm）、1977年は171~219mm（平均197.2mm）で、1段目の新梢、その針葉ともに正常に生長したことがわかる。1977年の2段目の新梢の針葉は、先端部で7mm、下部で13mmとほとんど伸びていない。後食痕は、枝を大枝と小枝に分けて調べ、18本の大枝のうち9本に、19本の小枝の7本で確認した。幹からマツノザイセンチュウを検出し、*elliottii*-1の枯死をマツノザイセンチュウによるものと判断した。

P. elliottii も *P. taeda* ほどではないが、各地に比較的多く植えられ、上賀茂、白浜の両試験地にも数林分にわかれて、それぞれ1000本を越えるものが育てられている。枯損は、白浜試験地のもの（6林分1700本）に、1978年にはじめてみられたが、上賀茂試験地では枯死木はみられない。*elliottii*-2は、マツノマダラカミキリ成虫の後食調査をした林分にあり、163本中の1本で、その林分の優勢木であった¹¹⁾。枯死年の樹高生長は1段目43cmで正常、2段目が10cmで針葉を伸ばさずに枯れた。1979年には幹の4.3~7.3m部からマツノマダラカミキリ成虫が7頭羽化した。*elliottii*-3, 4は57本の小林分での枯死木で、とくに *elliottii*-4では、周囲の個体が生長良く、樹高10mを越え、それらに被圧されていた。1978年12月にはまだ緑で、外見上は見分けがつかなかったが、1979年の生長はほとんどなく枯れた。後食痕（1978年）や産卵痕（1979年）は多くみられたが、1979年9月には、樹皮下に幼虫は繁殖していなかった。*elliottii*-5は比較的疎な林分（2000本/ha）における亜優勢木で、後食痕、産卵痕も目立ったが、樹皮下の幼虫の食痕、材への穿入はすくなく、1981年には成虫は1頭も羽化しなかった。

Ponderosae 亜節

Ponderosae 亜節では、表一5のような5樹種の枯死を観察した。

P. ponderosa

P. ponderosa は、上賀茂試験地に見本林として2地点で育てられ、枯れたのは *P. ponderosa* v. *scopulorum* の8本中の1本である。他方、*P. ponderosa* の見本林（1954年植栽、10本現存）は生育悪く、枯死木もみられるが、マツノマダラカミキリの後食痕は確認されず、枯死の原因は他にあるものとしてここではとりあげない。*ponderosa*-1は後食痕、材への幼虫の穿入も多く、枝（径30mm）にも幼虫が繁殖していた。しかし、幹断面にはわずかに秋材がみられた。

Table 5. Withering of pines in Subsect. Ponderosae by pine wilt

Pine species	D.B.H.		Age	Feeding marks		Oviposition marks	Next generation	Summer Pine wood nematode		Withering year	Planting location
	(cm)	Height (m)		New	Old			wood	wood		
<i>P. ponderosa</i> *	13.8	9.3	23	410	69		○	○		1981	Kamaigamo
<i>P. engelmannii</i>	5.4	2.2	10	28	0	○	○	×	○	1981	Shirahama
<i>P. rudis</i>	(See the Table 1)										
<i>P. michoacana</i>	(See the Table 1)										
<i>P. pseudostrobus</i>	4.1	2.8	5	○		×	×			1980	Shirahama

*P. ponderosa** ; *P. ponderosa* v. *scopulorum*

痕は91コ数えられたが幹にマツノマダラカミキリの幼虫は繁殖せず、幹断面に秋材がわずかにみられた。幹の伸長は、1977年は57cm（過去4年の平均58cm）で、1978年は44cmで約3/4であった。*P. radiata*の樹高伸長は、生育期を通じて伸長するテーダ・スラッシュマツ型であるため、正常では2～3段にわかれて伸長する。*radiata*-1の枯死年の新梢は3段目に異常がみられほとんど伸長していなかった。肥大生長も1977年の生長量（胸高部皮なし直径生長量6.2mm）の46%で半分以下であった。1979年に枯れた*radiata*-2, 3では、700コ近い新後食痕が数えられ、8月下旬～9月上旬には針葉が異常となり、9月中旬には褐変した。枯死が早かったために、産卵痕も多く、幹には多くの幼虫が繁殖し、秋材は形成されていなかった。

P. muricata

*P. muricata*は上賀茂試験地に1952年36本植栽されたが、*P. radiata*と同様にマツノシンマダラメイガによる被害¹⁵⁾をうけ、さらに1963年のスジコガネ成虫の食害²⁰⁾により減少を続け、1979年には6本が残っていた。このうちの1本が、1979年9月中旬に、針葉にやや異常の気配を示し、10月上旬には1/2、中旬には2/3の針葉が異常となった。新後食痕が72コ数えられたが、マツノマダラカミキリの産卵痕はみられず、秋材が形成されていた。また、1982年6月に、残存木のうちの1本が、部分枯れの様相を呈し、枝によっては針葉が褐変している。この個体は、まだ伐倒調査していないので、部分枯れの原因は不明であるが、本樹種は、接種試験で、枝枯れや二又の一方が早く枯れるなどの部分枯れがみられたので、1981年に侵入したマツノザイセンチュウがこの部分枯れの原因となっている可能性が強い。

P. greggii

*P. greggii*は上賀茂試験地には10数本生育しているが被害はない。白浜試験地で、1978年に1本¹¹⁾、表一1のように1979年に3本、1980年に2本枯れている。1981年には最も大きな個体(*greggii*-2)が激しく後食されて枯れ、秋材はみられず、次世代幼虫も多く繁殖し、マツノザイセンチュウも検出された。

P. oocarpa

白浜試験地に、1972年植栽され、1978年にはじめて1本枯死し¹¹⁾、1979年、1980年にも、マツノマダラカミキリの後食痕がみられた個体が各年1本ずつ枯れた。

2. マツノザイセンチュウによる枯死木の生育

1で一部述べたが、マツノザイセンチュウによって枯れたマツは、その枯死年に正常でない生育を示すことが多い。野外に植栽されているために、枯死年にはじめてマツノザイセンチュウが侵入したとは限らず、マツノマダラカミキリの後食痕調査から、旧食痕がみられるように、枯死以前にも侵入している可能性はある。その場合、マツに抵抗性があつたのか、侵入したマツノザイセンチュウの密度が非常にすくなかったのか、加害性が弱かったのか、それとも後食したカミキリがセンチュウを持っていなかったのか、いろいろな原因は考えられるが、マツが生き続けたのは事実である。

マツ属の伸長生長は、アカマツ・クロマツ型およびリギダ・バンクスマツ型に属する種類は、その樹高生長は、5月下旬から6月上旬には終了¹⁹⁾するので、これらのグループの種類では、マツノザイセンチュウで枯れても、その侵入時期が伸長生長終了時期から以後になるために、その影響はあらわれない。すなわち、*pinaster*-1で、樹高生長量は、枯死年が45cm、枯死前年が43cm（過去3年平均52cm）、*F1*-2で枯死年109cm、前年110cm（過去3年平均97cm）、*ponderosa*-1でそれぞれ、61cm、55cm、(44cm)で、旧食痕がみられても、枯死までには樹高生長に影響があら

われていない。また前述の *massoniana*-3 のように、枯死年の樹高生長に、被圧以外の何らかの影響——前年に侵入したマツノザイセンチュウの影響が作用した生長経過を示すものもある。

テーダ・スラッシュマツ型¹⁰⁾の種類は、1段目の伸長は、マツノザイセンチュウ侵入以前に終るので、同様に影響はないが、2段目以後の伸長にその影響があらわれる。すなわち、*hasya*-2, *elliottii*-1, 2 で述べたように、生育初期の1段目は正常に伸長し、2段目以後にマツノザイセンチュウの侵入加害時期に応じて伸長生長が停止している。

肥大生長は、一般に、尾中²¹⁾がクロマツで示したように、生育初期の4～6月の初期生長が盛んで、以後ややその速度をゆるめ、夏以後に再び生長を盛んにするのが普通である。マツノザイセンチュウ枯損木では、初期の生長にはその影響がなく、侵入以後、すなわち6～7月以後の生長に減退または停止がみられ、年生長量で、以前の年生長量よりすくなくなるのが普通である。生長停止がおくれれば秋材がみられる。図-1は、秋材が形成された個体と形成されなかった個体の肥大生長を実測値より模式的に示したものである。秋材が形成されるまで生きていた個体で

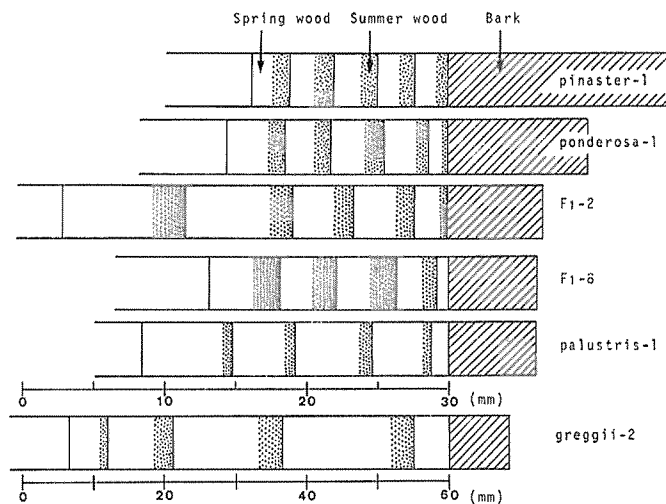


Fig.1. Radial growth at D.B.H. of withering pines during the past five years

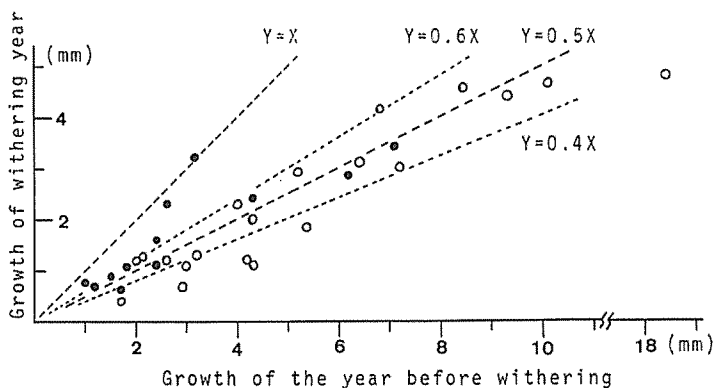


Fig.2. Radial growth without bark at D.B.H. of withering pines

● : formation of summer wood

○ : spring wood only

も、春材生長量がすくない個体が多い。

図-2は、枯死年とその前年の肥大生長を比較したものである。前年の肥大生長量の60%以上生長した個体には秋材が形成され、40%以下の場合には春材のみの個体が多いことがわかる。前年の生長量の35% (khasya-4), 50%弱 (nigra-6, massoniana-2, radiata-1) の生長量のものでも秋材がみられ、春材生長量がすくない個体や、前年の60%も生長しても秋材がみられないものもある (leiophylla-3, 6, taeda-4)。前者の場合、春材形成時の生育が悪くなるような何らかの要因 (旧食痕で侵入したマツノザイセンチュウか) が作用していることも考えられる。

一般的な傾向としては、秋材がみられない幹には、マツノマダラカミキリの次世代の幼虫が繁殖し、秋材がみられる幹には繁殖していない。しかし、前述の khasya-1, ponderosa-1 のような例外もある。

3. 外国産マツ属のマツノザイセンチュウに対する感受性

二井・古野³⁾は、マツ属30種 (F₁ 雑種を含む) を用いてマツノザイセンチュウの接種試験を行った結果、マツノザイセンチュウに対する感受性 (抵抗性) によりマツ属を4グループに分けた。その後、1981年の接種試験も、このグループを大きく再編成するような結果はみられない。30種以外に新たに接種に供した樹種は *P. palustris* で、マツノザイセンチュウ2000頭接種木12本、6000頭接種木5本のすべてが、1982年6月現在生きている。すなわち、*P. taiwanensis*, *P. rigida*, *P. taeda*, *P. elliotii* が位置づけられている Highly resistant のグループに入る。1981年に供試した *P. taeda* は、2000頭接種木20本のうち2本が1982年の1段目の新梢伸長中に枯れたが、前回の接種試験でも枯死木はみられ、グループを変えるほどのものではない。

最もマツノザイセンチュウに感受性であった *P. koraiensis* は、やはり31本中30本が枯れ、その感受性は決定的となった。Highly susceptible に位置づけた *P. mugo* が8本中4本枯死、Low susceptible の *P. nigra* が16本中9本が枯死し、*P. pinaster* の9本中2本枯死、*P. densiflora* の16本中3本枯死と比較して、さらに、上賀茂試験地で数多く枯損木がみられたことを考えると、*P. nigra* は *P. mugo* と同じ Highly susceptible に位置づける方が妥当と思われる。

P. taeda が茨城県下で大きな被害をうけた事例⁷⁾は、接種試験や本調査からは想像もつかない。

Table 7. 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. massoniana</i> , <i>P. thunb.</i> × <i>P. masso.</i> , <i>P. resinosa</i> , <i>P. tabulaeformis</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. 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> ,

マツ属がマツノマダラカミキリの後食から逃れられないことは間違いなく、Highly resistant に位置づけた *P. elliottii* でも、すくないながらも枯損木がみられたことは、茨城県の *P. taeda* を例外と願いながらも、マツノザイセンチュウの加害性に対して、今後十分に注意しなければならないであろう。

二井・古野³⁾ が4グループに分けて示した、マツ属のマツノザイセンチュウに対する感受性(抵抗性)に、当時、未分類であった本調査の外国産マツ属を加えると、表一7のようになる。

あ と が き

いろいろな外国産マツ属がマツノザイセンチュウによって枯れる事例を観察した。しかし、わが国に植えられている外国産マツ属で、本報告までに、枯損が観察されなかった種類もある。マツノザイセンチュウの加害を軽減することは、現状ではなかなか容易なことではなく、外国産マツ属へのマツノザイセンチュウの加害も続くであろう。被害が減少することを望みながらも、枯損の事実は、今後も記録にとどめておかなければならないであろう。

文 献

- 1) 徳山陽山・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)
- 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**, 177~183 (1972)
- 3) 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)
- 4) 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**, 8~18 (1977)
- 5) 峰尾一彦・紺谷修治：マツノザイセンチュウによるフランスカイガンショウの被害, 森林防疫, **22**, 227~227 (1973)
- 6) 小河試司・萩原幸弘：マツノザイセンチュウによるスラッシュマツの枯損, 森林防疫, **24**, 161~163 (1975)
- 7) 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(I)——3年間の経時変化——, 92回日林論, 379~380 (1981)
- 8) Wysong, D. S. & J. E. Watkins; Pine wilt disease found in Nebraska, Agr., Notebook, **148**, 4pp (1980)
- 9) 真宮靖治：アメリカ合衆国におけるマツノザイセンチュウの発見, 森林防疫, **29**, 54~57 & 75~76 (1980)
- 10) ————：アメリカとフランスにおけるマツノザイセンチュウ問題, 森林防疫, **30**, 65~70 (1981)
- 11) 古野東洲・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)
- 12) 伊佐義朗(編)：京都大学上賀茂試験地に導入された外国樹種とその生育状況, 京大演集報, **9**, 1~48 (1970)
- 13) 吉川勝好・上中幸治・羽谷啓造・那須孝治・上中光子：京都大学白浜試験地に導入された外国産樹種とその生育状況, 京大演集報, **14**, 30~71 (1982)
- 14) Crifield, W. B. & E. L. Little, Jr. : Geographic Distribution of the Pine of the World, U. S. For. Serv., 97pp (1966)
- 15) 古野東洲・岡本憲和・四手井綱英：外国産マツ属の虫害に関する研究 第1報 マツノシンマダラメイガについて, 京大演報, **34**, 107~125 (1963)
- 16) ————・中井勇：未発表
- 17) ————・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(印刷中)
- 18) ————：マツノシンマダラメイガに加害される外国産マツ属(続), 森林防疫ニユース, **14**, 261 (1965)
- 19) ————：ストロープマツの生育におよぼす摘葉の影響, 京大演報, **47**, 1~14 (1975)
- 20) ————・上中幸治：外国産マツ属の虫害に関する研究 第3報 スジコガネ成虫の摂食について, 京大演報, **48**, 9~21 (1976)
- 21) 尾中文彦：摘葉, 摘芽, 輪截, 光の遮断等の処理が常緑針葉樹の成長, 特に肥大成長に及ぼす影響, 京大演報, **18**, 55~95 (1950)

Résumé

It is well-known that the most severe damage of Japanese black and red pines, *P. thunbergii* and *P. densiflora*, which have been attributed to the attack of Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*, and the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, are widespread throughout to southwestern Japan.

The withering damage of the exotic pines by the pine wilt in Japan had been observed in the pine stands from 1977 to 1981 mainly at the three Experiment Stations of Kyoto University Forest, Kamigamo in Kyoto prefecture, Shirahama in Wakayama prefecture and Tokuyama in Yamaguchi prefecture.

The withering of twenty pines including F_1 hybrid of *P. thunb.* $\times$ *P. masso.* by the pine wood nematode had been certified and the propagation of the next generation of Japanese pine sawyer had been observed in about half of the withering pines.

In such a case, generally, there was spring wood only in the radial growth of the withering year. The summer wood had been produced in the withering pine stem not infested with the larvae of the pine sawyer.

On the case of pine species of *densi-thunbergii* type, uninodal, on the height elongation, the elongation of these pines was normal in the withering year, too. But on the pines of *taeda-elliottii* type, multinodal, the height growth of the withering year was less than the year before the withering.

The pine wood nematodes were mostly recovered from the stems of these withering pines.

The withering pine species observed by these investigations were as follows;

Subsect. Gerardianae—*P. bungeana*,

Leiophyllae—*P. leiophylla*,

Sylvestres —*P. nigra*, *P. pinaster*, *P. sylvestris*,

P. massoniana, *P. thunb.* $\times$ *P. masso.* (F_1), *P. khasya*,

Australes —*P. palustris*, *P. taeda*, *P. elliottii*,

Ponderosae —*P. ponderosa* v. *scopulorum*, *P. engelmannii*, *P. rudis*,

P. michoacana, *P. pseudostrobus*,

Oocarpae —*P. radiata*, *P. muricata*, *P. greggii*, *P. oocarpa*,

Judging from the previous inoculation test and these investigations, the susceptibility or resistance of the pine species to the pine wood nematode was showed in Table 7.