

マツ枯れのメカニズムと抵抗性マツの特性

森林総合研究所関西支所 黒田慶子

1. はじめに

松食い虫やマツ枯れと呼ばれる現象の実体は、マツ材線虫病という伝染病である。北米からの侵入病害で、日本原産のアカマツ・クロマツは感受性が高く、感染すると大半が枯れる。過去の記録から、1905年に長崎で起こった集団枯死が最初の被害と推定されている。マツノザイセンチュウが病原体であることを徳重と清原（1971）が発見し、それから30年以上の研究を経て、発病および萎凋のメカニズムは、かなり細部まで説明できるようになった。近年では、抵抗性のアカマツやクロマツが選抜され、苗木の生産が行われている。しかし、「発病メカニズムは全然わかっていない」という誤解や、「線虫が枯らしているのではない」と、強く主張される場合が依然としてあり、防除推進の妨げともなっている。

発病のメカニズムについて基本的な事柄が理解されていれば、マツ枯れの防除はより効果的に実行できる。また、薬剤使用についても正確な判断が可能となる。ここではまず、線虫の感染からマツが萎凋するまでに樹幹内で起こっている現象について説明し、さらに抵抗性マツの特性について、感受性のマツと比較しつつ説明したい。

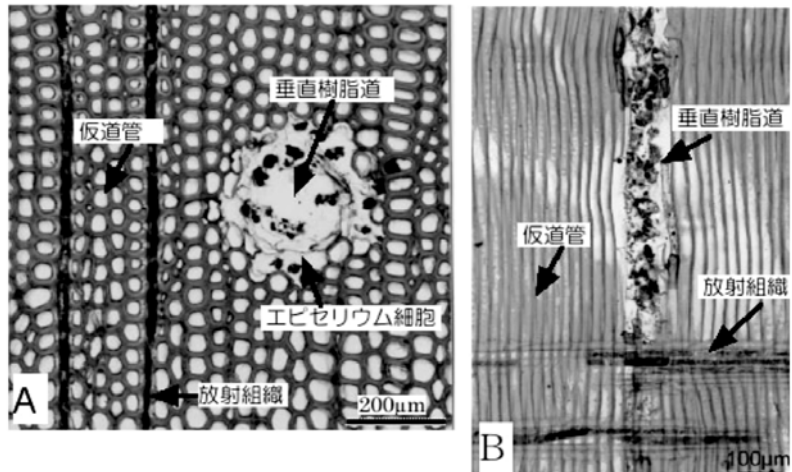


図1 クロマツ木部の垂直樹脂道と周囲の組織
A：横断面，B：放射断面

2. 枯死のメカニズム

1) 線虫の感染と樹幹内での活動

線虫を気管内に保持したマツノマダラカミキリは、春から夏に健康なマツの当年～1年生枝をかじり、その際にマツノザイセンチュウ（以下線虫）が枝組織の樹脂道に侵入して感染が起こる。線虫は樹脂道内を移動しつつ、細胞の内容物を摂食する。若枝の皮層内には縦（垂直）方向の樹脂道が、枝や主幹部の木部には垂直方向と水平方向の樹脂道が存在する。太い枝や主幹部では皮層が脱落しているため、線虫の移動経路には木部の樹脂道が利用される。線虫は一日に最大150cmという非常に速い速度で移動する（黒田・伊藤，1992）。ただし、全ての線虫が根にたどりつくのではなく、樹幹各所に留まるものもある。アカマツ、クロマツの若木に接種した強病原性線虫は接種後1週間程度で樹幹全体に分布する。

線虫はマツの柔細胞類の内容物を酵素分解して吸収するが、発病前の早い段階では摂食によって壊死する細胞はごく僅かであり、マツの組織を食い荒らして枯らすのではない。葉の変色が始まったところから、線虫は活発に増殖し100～1000頭/g（材の乾燥重量）に達する。枯れかけた樹木の組織が線虫の増殖に適した環境であると解釈できる。

2) 樹幹内で起こる現象

線虫に感染したクロマツやアカマツに最初に見られる外観の変化（病徴）は旧葉の変色である。感染から病徴が出るまでの期間は、樹齢10年生前後の若木への接種実験では3～4週間である。自然感染したマツでは9月半ばごろから葉の変色が観察されるが、20年生以上の壮齢木では部分的な枝枯れが起こることもある。また、秋に枯れずに翌年の春先に枯れる（年越し枯れ）場合もある。

病徴が出る前に、樹幹の中では大きな変化が起こっている。強病原性線虫の接種の2～3日後には、テルペン類の増加が検出される。接種後2週間ほどで、主幹木部の水分通道機能（根から吸い上げた水を枝先まで上昇させる能力）の低下が認められるようになる。この時期に伐倒すると白い斑点が見える（Kuroda et al. 1988）。通道組織である仮道管（図1）から水が抜けて気体が充満したためである。酸性フクシンなどの色素液を根元から吸い上げさせると、樹液が通っていない部分が確認できる（図2）。

その後、通道停止部位は拡大し続け、木部樹液の上昇はやがて停止する。通道阻害部位の拡大と、旧葉の変色に始まる時期がほぼ一致しており、水分供給不足と萎凋の関係が明らかになった。10年生前後のクロマツやアカマツでは4〜6週間程度で主幹部の水分通道がほぼ全面的に停止する。さらに形成層や師部の壊死とすべての葉の変色が進行し、樹木全体が枯れたと判断される（黒田ら 1991）（図3）。

マツの放射組織の柔細胞は養分の貯蔵や二次代謝(生命の維持に関わらない代謝)を担っている。樹脂道の周囲には、樹脂を生産するエピセリウム細胞がある。これらの生きている細胞は線虫の活動に対して防御反応を起こし、二次代謝物質(樹木の心材化の際および外敵の侵入に対して生産されるテルペン類やフェノール性の物質などの総称)を生産する。抗菌性を示す物質も含むが、線虫の活動を阻害する効果は弱いようである。「気体による通道阻害」が明らかになるまで、枯損理由は「線虫や松ヤニが仮道管や樹脂道に詰まるため」と説明されていた。まだこの説で説明されている事例がある。

なお、材線虫病で枯れたマツの材には糸状菌類(カビ)が繁殖しているため、糸状菌を萎凋の原因とする説もあったが、糸状菌類単独でマツ枯れを起こすという説は否定された(黒田・伊藤, 1992)。

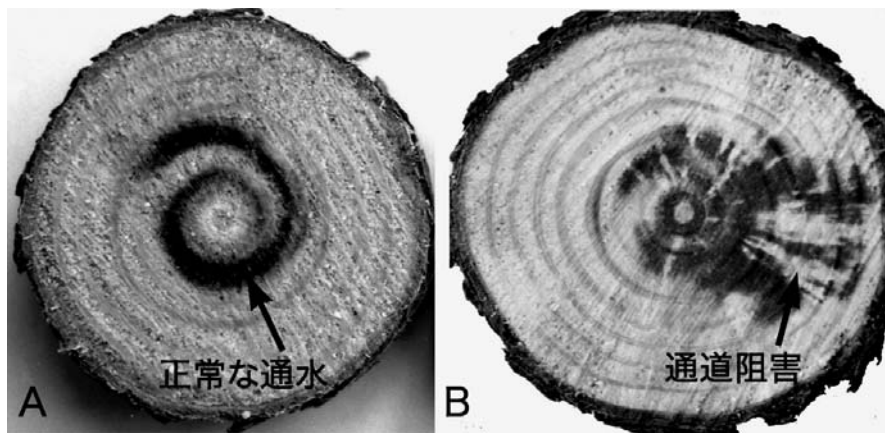


図2 線虫接種後のクロマツにおける通道阻害の進展

A:健全木:色素液が螺旋状の樹液の流動を示す。B:接種3週間後、旧葉の変色が開始した時期。色素液は通道阻害部位を迂回して上昇するため、螺旋状にならない。

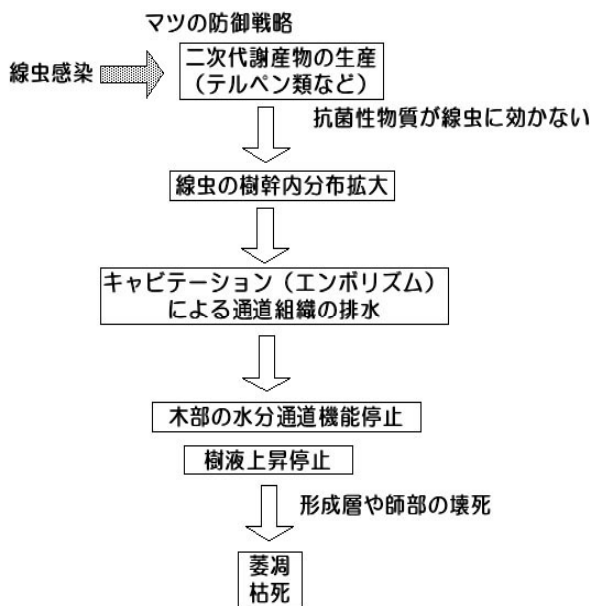


図3 感染から枯死までのプロセス

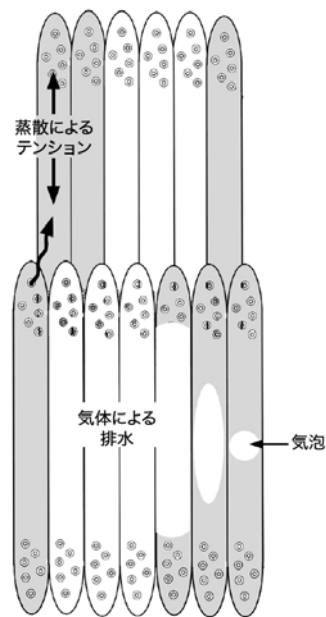


図4 仮道管の排水

仮道管内の水に強いテンションがかかると、気泡が発生し排水する

3) 通道障害のメカニズム

健全な針葉樹が根から水を吸収して葉先まで供給できるのは、蒸散によって葉から水分が蒸発するにつれて、仮道管内の水（木部樹液）が引き上げられるからである。蒸散が強く、この引っ張りの力（テンション）に対して水分子間の結合が耐えられなくなると気体が発生し、仮道管内が気体に置き換わる（Sperry & Tyree, 1988; Kuroda, 1991）（図4）。この現象はどの植物でも日常的に起こっているが、健全木では降雨時や夜間に水流が回復するので、急に枯れることはない。しかし線虫感染木では、排水部分が再び水で満たされることはなく、次第に拡大し、通道能力が急速に低下していく。

樹液の中に混入物があると、液の表面張力が低下して気体発生が促進される（Sperry and Tyree 1988）。線虫接種直後から増加する揮発性テルペンは表面張力を低下させることができ、 α ピネンの樹幹への注入により人工的な排水が確認された（Kuroda 1989; 1991）。病気の進展の過程では、樹脂道の周囲などに油滴（揮発性テルペンを含む）の漏出が顕微鏡で確認できる（Kuroda 1989）。疎水性の物質が壁孔膜や細胞壁に付着することも、通道回復を妨げる理由の一つと推測している。

なお、毒素で枯れるという説もあるが、樹木の細胞を多量に壊死させ枯死に至らせる毒性物質は見られていない。「未知の物質」程度の意味合いで「毒素」という言葉が用いられて、誤解をまねくことがある。

3. 抵抗性のマツ

1) 抵抗性種の特徴

病原線虫とのつきあいがたった 100 年間という日本産のアカマツやクロマツは感受性が非常に高く、接種実験では 70~90%が枯れる。一方、北米原産のテーダマツやストロブマツは抵抗性が高く、感染により枯れる率が低い。ただし 100%枯れないわけではない（二井, 古野 1979）。テーダマツでは、線虫はマツ組織に感染（侵入）できるが、樹幹内での移動は不活発で、増殖できない。仮道管の排水現象は局部的に起こるが、樹液流動は持続するので枯れにくいという結果が出ている（Kuroda et al. 1991）。抵抗性発現のメカニズムとしては、線虫の移動障害と増殖障害の二つが考えられる。線虫の活動を妨げるような化学物質が組織に含まれている可能性はあるが、まだ検出されていない。

2) 感受性種のアカマツとクロマツから選抜された抵抗性マツ

アカマツ、クロマツの中から抵抗性の個体を選び出して利用する「選抜育種」が林木育種センターと多くの府県で進められてきた（戸田, 寺田 2001）。マツがほとんど枯れてしまった林で生き残った少数のマツは、抵抗性が高い可能性がある。その個体から穂木をとって接木で育て、線虫を接種して枯死しなかったものから抵抗性個体を選出する。抵抗性マツはすでに多数得られており、アカマツでは 100 以上、クロマツでは 16 の選抜個体について、抵抗性の強さがランク付けされつつあり、種子生産が行われている。

抵抗性個体の種子（自然受粉）から得られた苗に線虫を接種すると、移動や増殖が遅いことが確認された（Kuroda 2004, 黒田ら 2007）。テーダマツよりは弱いものの、線虫の活動を阻害する物質や線虫の移動を妨げるような組織構造の存在が示唆された。しかし、抵抗性クロマツでは接種後の苗の健全率が全般に低く、25%程度の例もある。抵抗性強度がさらに高い個体を効率よく見つけるには、抵抗性の発現機構に基づいて選抜する必要がある。抵抗性発現に関わる物質あるいは、関連する遺伝子の発現について研究を進めているところである。

3) 抵抗性アカマツ・クロマツ苗に見られる特徴

抵抗性家系の苗（自然受粉で得られた集団）に線虫を接種し、線虫密度の推移、病徴進展の特徴を家系間で比較する研究を続けている。満 1 年生（播種後 16 ヶ月）苗の地際部への接種では 8 割の個体で線虫の増殖が進行し、根の壊死がよく見られた。満 2 年生苗（28 ヶ月）のシュート先端への接種では線虫の活動障害が明確であり、母樹の抵抗性の程度差が明らかに認められた。抵抗性の強さには、樹齢や苗のサイズ、線虫の接種位置に関わることが明らかになった（黒田ら 2007）。抵抗性アカマツの一部には枝数が多い例がある。輪生枝基部の組織構造が複雑で、樹脂道が通直でないという特徴があり、線虫の移動を困難にしている可能性が示された（Kuroda 2004）。

4) 抵抗性マツの利用に関する今後の課題

マツ材線虫病の防除はコストが高く、薬剤利用に対する批判も強いいため、最近では抵抗性マツへの期

待が大きくなっている。ところが、苗の植栽がなかなか進まない。その理由として以下のことがあげられる。1) 苗に線虫を接種すると半数程度しか残らない。抵抗性の高さが母樹や採種園によってばらつく。2) 利用者には、成木になっても本当に強いのかという疑問がある。3) 地元産の抵抗性マツがない。たとえば京都では日本庭園に適した樹形のアカマツがない。

これらの課題は技術上の問題であり、解決方法はわかっている。健全率の低いマツが多数含まれる問題については、アカマツ採種園の改良がまず必要である。戸田(1999)はアカマツでは抵抗性強度の高い29家系で生存率74%を達成できるとしている。除去すべき弱い母樹の選定と、抵抗性強度の高い母樹を採種園に補植する作業は、1年でも早く取りかかるべきである。抵抗性が低めの母樹ほど種子が多い傾向があり、種子を混ぜて配布する現在の方式では、苗全体の抵抗性評価が低くなる。母樹の抵抗性強度を明示して配布するならば、利用者の不安を和らげることができる。二つめの、「成木に抵抗力があるのか」という疑問に答えるには、自然感染による枯死木の調査と接種試験による確認が不可欠である。マツは10年生ぐらいに成長するとマツ材線虫病に罹病率しやすくなる。植栽地で罹病率調査を実施する必要があるが、単なる「枯死率調査」ではなく、材線虫病による枯死かどうか確認しなければ、有用なデータとはならない。「地元産抵抗性アカマツが必要」という要望は近年強くなってきた。関東や九州の需要はクロマツが主体であるが、近畿圏では庭園や治山のためにアカマツの需要が高い。地域によるニーズの把握と、具体的な対応が必要である。

研究者と行政側で情報が共有されていないことも、これらの問題解決が遅れている理由の一つであろう。今後は、多方面の連携を進めて、積極的な抵抗性マツ植栽に向けた共同作業が望まれる。

引用文献

- 二井一禎・古野東州(1979). マツノザイセンチュウに対するマツ属の抵抗性. 京大演習林報告 51, 23-36.
- 清原友也・徳重陽山(1971) マツ生立木に関する *Bursaphelenchus* sp.の接種試験. 日本林学会誌 53, 210-218.
- Kuroda, K. (1989) Terpenoids causing tracheid-cavitation in *Pinus thunbergii* infected by the pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*). 日本植物病理学会報 55, 170-178.
- Kuroda, K. (1991) Mechanism of cavitation development in the pine wilt disease. *Eur. J. For. Path.* 21, 82-89.
- Kuroda, K. (2004) Inhibiting factors of symptom development in several Japanese red pine (*Pinus densiflora*) families selected as resistant to pine wilt. *J. For. Res.* 9, 217-224.
- 黒田慶子・伊藤進一郎(1992) クロマツに侵入後のマツノザイセンチュウの動きとその他の微生物相の変遷. 日本林学会誌, 74, 383-389.
- 黒田慶子・大平峰子・岡村政則・藤澤義武(2007) マツ材線虫病抵抗性クロマツ家系の苗木における線虫分布と増殖. 日本森林学会誌 89, 241-248.
- Kuroda, K., Yamada, T. and Ito, S. (1991) *Bursaphelenchus xylophilus* induced pine wilt: Factors associated with resistance. *Eur. J. For. Path.* 21, 430-438.
- 黒田慶子・山田利博・伊藤進一郎(1991) アカマツにおけるマツ材線虫病の進行と通水異常. 日本林学会誌 73, 69-72.
- Kuroda, K., Yamada, T., Mineo, K. and Tamura, H (1988) Effects of cavitation on the development of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. 日本植物病理学会報, 54, 606-615.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T. (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* 88, 581-587.
- 戸田忠雄(1999) マツノザイセンチュウ抵抗性の向上に関する研究. 林木の育種 192, 1-4.
- 戸田忠雄・寺田貴美雄(2001) 林木育種プロジェクト(3) ---マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業---. 林木の育種 198, 39-43

関連の研究報告や解説, 写真等については, <http://cse.affrc.go.jp/keiko/hp/kuroda.html>に掲載している。