

1. まつくい虫研究の新しい出発点

まつくい虫の被害は、明治38年長崎市近郊に初めて発生したといわれているが、一般の人々の関心をひくようになったのは、第2次大戦後昭和21~23年頃からで、大量のマツ(年間130㎡)が一時に枯れはじめたからである。その後防除の著効もみえないまま昭和40年代に入った訳であるが、これに関する研究論文、報告書は200編以上にのぼっている。まつくい虫に関する研究の中心は、農林省林業試験場であったが、この組織の一員である小田(1967)は、まつくい虫の被害を次のように集約している。

1) 主要なまつくい虫類

主要なまつくい虫は、マツノマダラカミキリをはじめとする8種類の穿孔虫類に絞ることができるが、調査の結果いづれも2次性害虫であった。

2) 被害林の枯損型

マツ林が被害をうけて枯損する型は、恒常被害型、風害跡地型、微害型、激害型の四つに区分できる。

3) 激害型の特徴

激害型の枯損程度は、5~6年でマツ林が全滅するほどの激害である。被害発生の経過は、7~9月に樹脂のでなくなる異常木が出現し、これらの異常木の中から枯損するマツがでてくる。なお、まつくい虫類は異常木を2次的に産卵加害する。

4) 異常木

葉色や樹形などの外観からは発見できないが、樹脂浸出が極端に悪くなったり、止ったりしているマツを異常木という。異常木は第1図の方法で発見表示することができる。

以上のことから、小田は、まつくい虫研究の新局面を拓くためには、激害型のマツ枯損の特徴である健全なマツが異常木となる根本原因をつきとめることが、先決であると述べてた。

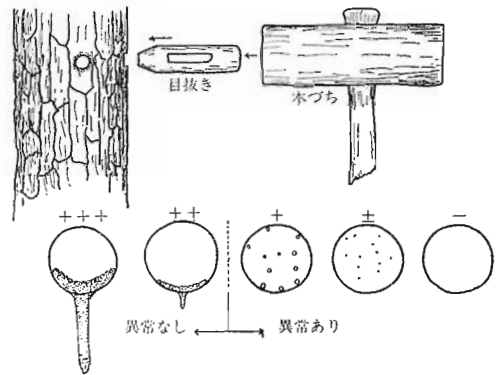
この意見が入れられて、昭和43~46年の4年間の大規模な共同研究が始まった訳である。筆者も、当時この組織の一員として研究に参加し、まつくい虫研究の転換期をつぶさに体験した。ここに、その研究の一部を九州支場の研究業績を中心として紹介する。

2. まつくい虫被害木の外部形態

激害型の被害を受けて枯れるマツは、何らかの特徴をもったマツが枯れるのではないかと予想されるので、研究者は各自の立場から調査を進めた。

1) 枯損木と健全木の比較

大山ら(1970)は、約40年生クロマツの水俣試験地で、健全木の根株からは毎年発根しているが、枯損木では1~4年間発根が停止し、樹高生長は健全木では毎年ほぼ同じ生長であるのに、枯損木では数年前から



第1図 打抜き法と樹脂量の判定

成長上昇の傾向を認めている。徳重ら(1970)は30年生クロマツの川内試験地で、切断したマツの根部におけるカルス形成と発根のないものが枯損しやすいとしている。

2) 異常木⊖と健全木の比較

尾方ら(1970)は、水俣試験地で樹脂の出なくなった異常木と健全木を幹材積生長、地上と地下部の相対生長関係、含水率、着葉状態について比較したが、異常木では異常な落葉現象が認められる以外は変化が認められないとしている。

3) 異常木(+~-)と健全木(≡~≡)の比較

大山ら(1971)は、植木、松生、大矢野の試験地において、樹脂量の異常なマツと健全なマツを比較したが、根株の深さ、根株からの発根数、じん皮部の厚さについては差が認められないとしている。しかし、橋本(1971)は、異常木の根株附近により多くあらわれ

る褐色の斑紋を発見している。

以上のとおり、まつくい虫の被害木について、外部形態的に見立った特徴はえられなかった。異常木については、さらに不明瞭で旧葉の異常落葉と根株の斑紋などが、わずかに特徴といえる。したがって、将来異常木となるマツを外部形態の特徴で見分けることは、不可能に近いといえる。

3. まつくい虫被害木の症状

激害型の被害を受けて枯れていくマツの症状をまと

第1表 まつくい虫被害木の症状

症 状	樹脂量	葉 色	水 分	産卵加害	観 察
1. 前駆症状：(+)～(±)		緑色正常	正常	樹皮の一部に産卵	識別不能
2. 初期〃〃：(±)～(-)		緑色，生色とツヤなし	水分やや減	産卵加害の初期	〃〃困難
3. 中期〃〃：(-)		黄緑～黄白	水分わずか	加害相当進む	〃〃可能
4. 末期〃〃：(-)		淡赤褐～暗赤褐	水分なし	皮層崩壊	〃〃容易

めてみると第1表のとおりである。第1表に示す症状は、梅雨後に樹脂の激減した異常木が発生し、この異常木の幹の水分が次第に減少して、針葉が褐変し、全樹体が枯損していく状態を暗示している。この症状を総合すると、まつくい虫被害木の症状は、最終的には水分欠乏で枯れる急性の萎凋症状であり、まつくい虫類の産卵加害以前に異常木の樹脂は激減するか停止しているといえる。

4. まつくい虫被害木の生理

1) 幹の樹脂量と含水率との関係

森本ら(1971)は、植木(微害)、松生(中害)、大矢野(激害)の3試験地について、毎月樹脂量を測定し、卅, 卅, +, ±, -の5段階にグループ分けをおこなった。次に各グループごとに含水率を測定したが、その結果をまとめてみると、一般に健全マツ(卅 卅)は、幹の上部ほど含水率が高い傾向があるが、異常木(+～±)の含水率はほとんど変化がなく、完全に樹脂の止った木や枯損寸前の木になると、含水率が急に落ちることがわかった。しかも、年間を遡ってみると3～4月の低温時には、枯損木の含水率さえも必ずしも低くなっていない。すなわち、幹の含水率の変化は、樹脂量の変化ほど敏感ではないことが明らかとなった。

2) 幹の樹脂量と針葉の蒸散量との関係

堂園(1971)は、森本らが樹脂量と含水量を測定したマツについて、その針葉の蒸散量を測定したが、樹脂(-)を示すマツの蒸散は、樹脂(卅)木の10～50%に激減し、樹脂(±)を示す木では蒸散は50%に減少し、樹脂(+)では蒸散は少い傾向は示すものの、樹脂(卅)では蒸散は樹脂(卅)のマツと差がなかった。すなわち、樹脂量が低下しはじめてのちに針葉の蒸散は低下を始めるが、幹の含水率はさらにそれよりも遅れ最終段階に急に減少するといえる。

5. 現地調査より集約されるまつくい虫被害木の特徴

各人がおこなった現地調査の結果を集約すると次のとおりである。

1) 異常木は、穿孔虫の産卵加害とは無関係に、梅雨明けに多発するが、その異常木の中から8～9月になると枯れる木が現われる。

2) 異常木は蒸散作用が低下し、その後、水分欠乏を起して枯損する。

3) 健全木から異常木になり枯損する期間は1～2か月で、樹木の枯損としては極めて短い。

4) 樹脂がでなくなる異常木は、形体的に何の特徴ももっていないので、事前に肉眼的に識別するのは不可能である。

5) 異常木になったマツは旧葉の褐変や異常落葉をおこしている木が多く、根部には褐色の斑紋が多く見られる。

6. 病原微生物の検索

共同研究に参加している多くの樹病担当者(1969～1972)は、それぞれの地域において、種々の手法による病原微生物の検索につとめた。その結果、非常に広範囲に発見される黒色菌(所属未定)の外に、キリンドロカルボン、フザリウム、ツチクラゲ、アズマタケ

オオウズラタケ、カワキタケ、コツブタケ、バァティシクラディエラ、マクロフオマ、エピコクム、パエロシロミセス、青変菌類を主として根部から検索している。また、被害木の根圏土壌からピチュウ、ワセンチュウ、ナミオオガタハリセンチュウ、ネコブセンチュウなどの土壌菌やセンチュウ類も発見されている。この中で、東北地方で発見（1969）されたツチクラゲは、たしかにマツの根部を侵し、マツを枯らしている事実が観察され、接種試験も成功している。九州地方で発見（1970）されたアズマタケはツチクラゲと同様にマツの根部を腐朽させている事実が認められている。しかし、いずれも侵入を受けてマツが枯れるまで数年を要し、被害発生範囲も狭く、枯死前に急激に樹脂が止るなどの現象は認められないので、明らかに、激害型のマツ枯損とは別種のものであると考えられる。その他検出された微生物について、それぞれ、接種して病原性の検定をおこなった。病原性を示すものも2〜3あったが、激害型のマツ枯損と同じ症状は示さなかった。したがって、病原体の検索は、まったく障壁に前途をはばまれた観があった。

7. マツを機械的傷害で枯らす試み

激害型のマツ枯損は、何の前兆もなく突然樹脂が止り、水分を失って急速に枯れていくのであるから、樹病学者の常識を破る現象であった。しかし、病原微生物の検索は未だ成功していない。そこで、一部の研究者の目は、どうしたらマツをこのように簡単に枯らすことができるかという方向にむけられた。堂園（1970～1971）は、マツの地上部地下部に対して、種々の機械的傷害を加えて、マツが枯損する状態を観察した。

その結果、マツは幹を根から切り離さないかぎり、枝葉に切断摘法の処理を加えても、ただちに樹脂が止り枯死することはない。また、地下部については、全根を切断しない限り、多数の根が一時に切除されても、マツは急激に枯死することはない。しかし、根株附近の皮層はマツの水分生理に重要な生理機能を持っているらしく、一時に全周を剥皮されると枯損することが分った。いづれにせよ、マツは致命的と思われる人為的な傷に対しても意外に強く、病原微生物によってマツが急激に枯損するとするならば、相当広範囲の根圏あるいは幹部が侵されていなければマツは枯損しないということが分った。

8. 材線虫の発見

以上の研究経過から、筆者らは激害型のマツ枯損が、病原微生物によっておこるものであると仮定する

ならば、病原微生物は必ず樹体内に寄生している筈であると予想をたて、再度病原微生物の検索に腐心した。しかし、結果はどれも思わしくなく、殆んど病原性に乏しい糸状菌が分離されてくるばかりであった。昭和43年秋、病原微生物を分離している内に線虫が培養基の中に混入している事実を発見した。常法どおりに行った分離操作の手順を想起しながら、線虫が材中にひそんでいたのではあるまいかと考えた。早速、激害型で枯損していた九州支場構内の7〜8年生クロマツを伐倒し、幹の材部から資料を取って、ミクロトームで切片を作り、顕微鏡で観察して、材部に線虫がいることをつきとめた（写真1）。線虫は仮導管、樹脂導、皮層部中にいることがわかった。附近の枯損マツを調べてみると同様に夥しい数の線虫が材の中にいるのをみとめた。この線虫は主として材の中から検出されるので、材線虫と呼ばれるようになった。しかしながら、線虫には腐食的な線虫も多く、材線虫が被害材の中に多数検出されるとはいつても、ただちに、病原微生物という訳にはいかなないのは当然である。

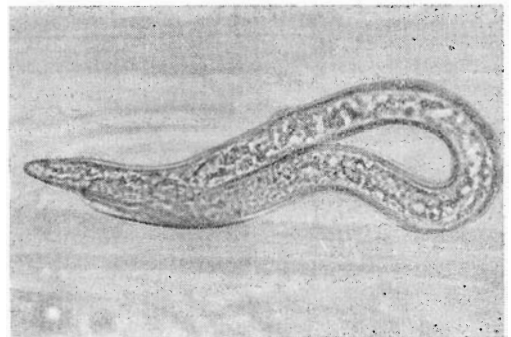


写真1 枯損したマツ材中に発見された材線虫

9. 材線虫の分布

九州支場構内でみつかった材線虫について、早速九州管内のまつくい虫被害発生地から検出できるかどうかを調べた。検出資料は独自で現場から持ち帰ったものと、各県の好意によって送付願ったものであったが、総合すると九州全土の被害地のマツから材線虫が検出された（1969）。その後、各支場本場（1972）の取り調べによると、激害型のマツ枯損が生している地域のマツから殆んど例外なく検出されたので、これをまとめて第2図に示す。現在のところ、北限は茨木県であり、南限は鹿児島県尾久島までということである。

10. 材線虫の接種

マツの枯損材中から、多量の材線虫が検出されても、それだけでは、まつくい虫類と同様に2次性の害虫であるかもしれない、清原ら(1971)は病原性を確かめるために材線虫をマツの立木に接種してみた。その結果、実に驚くべき事実が判明した。材線虫をマツ1本当たり3万頭以上接種すると第2~3表に示すとおり、

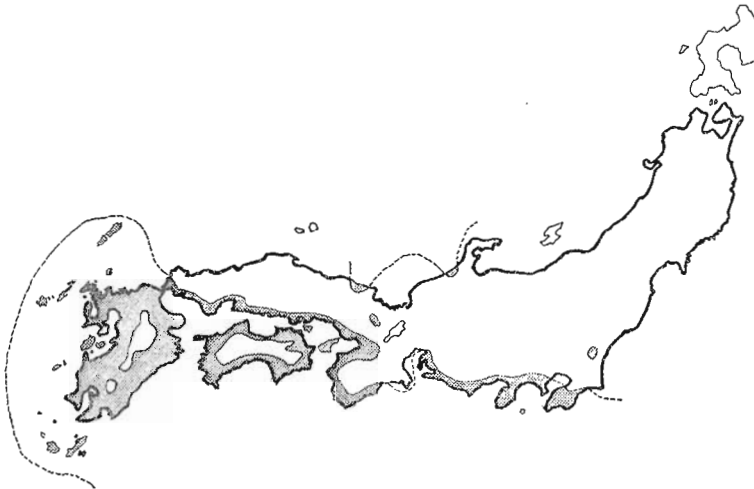
第2表 密度別線虫接種

密度	接種本数	異常(枯死)発生本数				
		5.21	6.22	7.21	8.25	9.26
300	5	0	0	1	4	2
30,000	5	0	4	5	3(2)	2(3)
150,000	5	0	4	5	4(1)	2(2)
対照	5	0	0	0	2	0

第3表 時期別線虫接種

区	接種月日	接種本数	異常(枯死)木の発生経過						
			2.15	4.30	6.27	8.22	10.22	12.20	
接種区	2.15	10	0	0	1	4	1(5)	—(5)	
	3.27	10		1	2	5(8)	1(7)	—(7)	
	4.30	10		0	4	5(5)	0(10)	0(10)	
	5.26	10			8	4(5)	2(7)	—(8)	
	6.27	10			0	4(6)	0(10)	0(10)	
	7.29	10				10	1(9)	0(10)	
	8.22	10				0	0	4(6)	0(10)
	9.27	10					5	0	—
	10.22	10					0	0	—
	対照区	8月接種区の1本が枯死した外は異常なし							

簡単にマツが枯れてしまったのである。これは、樹病研究者にとって想像以上の新奇な事実であったが、いずれにせよ、これで材線虫が激害型のマツ枯損に対する重要な病原微生物であることは否定できなくなった。



第2図 マツノザイセンチュウの分布

しかも、これらの事実は、その後多くの人によって追試され、間違いない事実であることが裏付けられている。

11. 材線虫を接種したマツの樹脂量と蒸散作用の変化

7~8年生のクロマツに材線虫を接種して、幹の樹脂量と針葉からの蒸散量の変化について清原(1971)は測定しているが、その結果は第3図に示すとおりである。

接種前の8月12日までは、樹脂と蒸散量は正常であった。8月13日に材線虫を接種した後、7日後の8月20日には樹脂量は激減して異常木(±)となったが、蒸散量はそれ程の変化を見せず、18日後の9月1日以

後に明らかな低下を見せ始めている。この経過は、樹脂量が激減した後に蒸散作用が低下することを示しているが、これは、自然発生の激害型マツ枯損の症状と同じである。

12. 病原微生物としての材線虫の検討

これまでに行われてきた実験観察を総括して、いわゆる、まつくい虫の被害と称せられてきた激害型のマツ枯損被害について、材線虫を被害の本当の原因と認めて宜しいか否かについて再検討してみる。

1) 病原性の確認: 接種試験によって材線虫がマツ立木を枯らす能力を持っていることは確証された。

2) 症状の一致: 材線虫を接種したマツの症状は、自然に発生する激害型マツ枯損の症状と同じパターン

である。

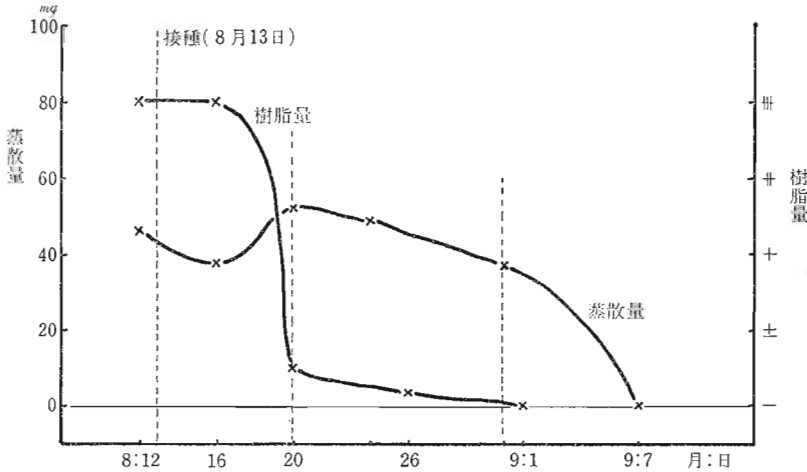
3) 枯損時期の一致：2月より月別に材線虫を接種したマツは、いづれも8～9月の盛夏時に集中して枯れるが、自然発生のマツ枯損も同様である。

4) 分布の一致：材線虫の分布地域とまつくい虫被害の激発地域とが一致している。

以上1)～4)までの試験と調査結果から、材線虫が激害型のマツ枯損を起す病原微生物であると結論する。

13. 材線虫の分類とその周辺

材線虫は日本ではマツの材中から初めて発見された線虫であったので、真宮、清原 (1972) 研究の結果、



第3図 接種木の樹脂と蒸散量の変化

これを新種として発表した。これによると、材線虫の和名をマツノザイセンチュウ、学名を *Bursaphelenchus lignicolus* MAMIYA & KIYOHARA とし、材線虫の♀は体長0.7～1mm、14～18μの口針をもち、♂は体長0.6～0.8mm、14～17μの口針をもち、♂は尾部に交接囊と特異な交接棘をもち、♀♂とも細長で活潑な運動をするとしている。

Bursaphelenchus 属は *Aphelenchoididae* 科に含まれている16属中の1属である。なお、残りの15属中に *Radinaphelenchus* 属が含まれているが、この属は、カリブ海沿岸地域のココヤシに激しい萎凋(立枯)を起す線虫 *R. cocophilus* がいる。これが、木本性植物に萎凋を起す唯一の病原線虫であったが、*Radinaphelenchus* 属に近縁の *Bursaphelenchus* 属に材線虫 *B. lignicolus* というマツに激しい萎凋性立枯れを起す線虫が見つかったのであるから、材線虫は世界で2番目の発見ということになる。なお、*Bursaphelenchus* 属には約20種の線虫が発表されているが、いずれも特定の穿孔虫と共生関係にある線虫ばかりであって、北アメリカで timber nema と呼ばれている *B. xylophilus* があるが、大王松丸太材の穿孔虫孔道に生息している記載はあっても、この線虫が大王松に病原性を持っているかどうか試験されていない。したがって、線虫によって林木が激しい萎

凋病を起すという例は、この材線虫が林業関係では初めてである。

14. 材線虫の生活史その他

材線虫は各種の糸状菌で培養することができる。とくに、ボトリチス菌、ペスタロチア菌、アルターナリア菌の上でよく繁殖する。真宮(1972)は、材線虫150頭をボトリチス菌上で14日間25℃で培養すると、約362,000頭になり、2週間で約2400倍に増えることを示している。卵から成虫になって産卵するまでの一代は、卵→第2期幼虫→第3期幼虫→第4期幼虫→成虫→卵という経過であるが、その間約5日間であり、卵内の脱皮を加えると計4回の脱皮を行うということである。

上記の生活史は培養基上で繰返される材線虫の生活史であるが、マツの材の中では、第3期幼虫から耐久型幼虫になるのが普通である。マツが枯損した直後は、材線虫が全樹体に蔓延し優生種であるが、時期がたつと次第に他の属の線虫が増えて材線虫は減ってくる。しかし、材線虫は材の特殊な部分(森本氏論文参照)に集まっている。

15. 材線虫の樹体侵入

材線虫を幹の木質部に穿孔して接種すればマツは枯

れるが、材線虫はマツの根幹枝のどんな傷から侵入するのかという点については不明であった。この点を明らかにするために、堂園(1972)、清原(1972)は、根幹枝に各種の傷を加えて、材線虫の接種をおこなったが、その結果、材線虫は無傷では樹体に侵入できないが、傷があれば根幹枝の何処からでも侵入できることを明らかにしている。なお、傷の程度は材部に達しない皮層部の傷位からでも入できることも確めている。

べつに、清原(1972)は材線虫が土壌を介してマツの根部から侵入する可能性を試験したが、この材線虫が、土壌中では短期間で消滅すること、高濃度の材線虫浮遊液を灌注してもマツが枯れない等の事実から、根からの侵入の可能性は極めて薄いとされている。

16. 材線虫の樹体内移行

材線虫が樹体内に広がっていく速度、樹脂浸出の変化、マツの枯損の時期などについて行った橋本ら(1972)と堂園(1972)の試験結果は次のとおりである。

- 1) 幹の上部、中部、下部に材線虫を接種すると、接種点を中心として、速やかに全樹体にひろがっていく。1日40~60cm程度移動するようである。
- 2) 樹高7mのマツでは、接種14日目に全樹体から材線虫が検出されるようになる。
- 3) 根株に接種したものが、速やかに枯損する例が多い。
- 4) 材線虫が幹の一部に極在して全樹体は移行しない場合は、樹脂量の変化も少く枯損しない例が多い。
- 5) 枝に接種すると材線虫は全樹体に拡がり、マツ

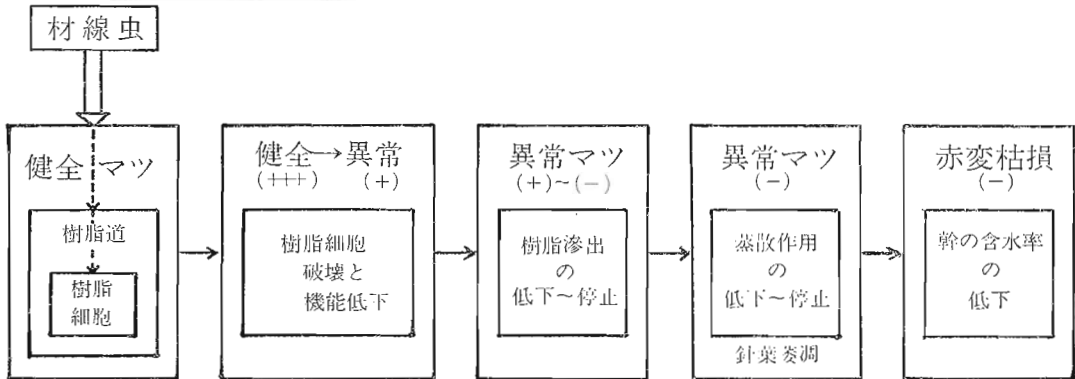
は枯損するが、枝の中の移行速度は1日に約30cm程度である。

17. 材線虫の加害機構

材線虫がマツを加害する機構は、まだ不明な点が残っているが、確実にわかっている現象を図式化すると第4図のとおりとなる。すなわち、樹脂導に侵入した材線虫は、この水平と垂直の樹脂導を通してマツの各部に到達する。また一方、樹脂導の内部には樹脂細胞という樹脂を分泌する細胞がならんでいるが、材線虫はこの樹脂細胞を加害していることは確実である。しかし、材線虫の分泌する毒素による樹脂細胞の中毒死なのか、材線虫の樹脂細胞に対する攝食活動による機械的な細胞崩壊なのか、詳細な点は不明である。いずれにせよ、何らかの障害を受けた樹脂細胞は、樹脂浸出機能を停止するが、この樹脂細胞の機能停止がマツの急性水分欠乏性に関連をもち、最終的にはマツの枯れを起しているといえるのである。これは誠に不思議な現象であって、このことは、将来樹病学と樹木生理学に興味ある問題を提供することになる。

18. 材線虫に対するマツ類の抵抗性

材線虫はクロマツ、アカマツに対して強い加害性を示すが、外国産のマツに対しては不明であった。清原ら(1971)は数種の外国マツに材線虫の接種を試みて、クロマツ、アカマツ、リュウキュウマツは100%枯れたが、リギダマツ、スラシュマツは40%枯れた。しかし、テーダマツ、バンクスマツ、ストロブマ



第4図 材線虫の加害機構

ツ、ブンゲンスマツは全然枯れなかった。まつくい虫被害の激発している九州の各地で、テーダマツだけは不思議と枯れていない実例が多く見られることからしても、テーダマツは材線虫に対して抵抗性を有しているものと考えられる。また、大山ら(1972)はアカマツやクロマツの精英樹クローンの中にも抵抗力に差のある抵抗性クローンを認めている。したがって今後育

種の面から抵抗性品種が選抜育成される可能性は強いといえる。

19. 材線虫の加害と環境要因

まつくい虫被害の水平分布は、だいたい、年平均気温14℃の等温線内にほとんど包含される。これ以下の気温の所では発していない現状である。また、九州で

は垂直分布では標高400m以上では被害が非常に少くなり、800m以上では被害は殆んど無くなるのも瞭きりとした現象である。また、自然発生のマツ枯損被害や材線虫接種によるマツの枯損時期も7～9月の暑い時期に発生していることからしても、材線虫がマツを加害する際に、誘因としての気温の影響が作用することは確実と思われる。これに対して、清原(1972)は苗に材線虫を接種して、20℃以下に保てば枯損は現われないが、25℃～30℃に保てば枯損することを実験しているし、大山ら(1972)は鉢植の苗を標高別に配置して接種すると、標高の高い地区に置いた苗は余り枯れないことを観察している。以上の実験と自然における被害発生の状態からいって、気温が被害発生に重要な誘因として作用することが肯かれる。

竹下ら(1972)は、関西、四国、九州でまつくい虫被害を調査し、昭和42年に発生した林木の乾燥被害発生地域と照合した結果、両者の分布は非常によく一致するとしている。また、橋本(1972)は乾燥状態の鉢植えの苗に材線虫を接種すると急激に枯れていくとしている。大山ら(1972)も同一傾向を認めている。材線虫の加害と乾燥の関係は、気温程には明瞭でないが、材線虫の加害に対する誘因として乾燥は充分認められるようである。

台風は単独要因としてマツ枯損の原因となりうるほどの要因であるので、材線虫加害の誘因としても充分なりうることは明らかである。

20. マツの枯損に対する材線虫の位置づけ

過去においては、マツの枯損の総べての原因は、ま

つくい虫類による被害であるとされていた。しかし、材線虫が発見された現在、マツ枯損の総べての原因が、材線虫による被害であると見誤まれる危険がある。いま、マツが枯損する諸要因を掲げてみると次のようなものがある。

1) 材線虫はマツの激害型の枯損に対しては主要因として作用する。

2) 穿孔虫類はマツの恒常型の枯損の際にはかなり主導的要因として作用するであろう。

3) マツモグリカイガラはマツの枝曲り症状を起し遂には枯損させる要因として注意を要する。

4) 根部病害は東北・中部地方で発生しているツチクラゲ、関西・九州地方で発生しているアズマタケ、全国的に発生しているナラタケ、モンパ病などがある。これによってマツの枯損が起る。

5) 台風は風倒木の周辺のマツを2～3年後まで枯らす影響を持っている。

6) 煙害(公害)は今後益々マツが枯損要因として作用するようになるが、枯れの症状は材線虫のそれと非常に異っている。

7) マイコプラズマやマツ属衰退説が一般に唱えられているが、まだ確証された説ではない。

以上であるが、西南日本で現在猛威をふるっているマツの激害型の枯損は、被害の面積と被害の量からして群を抜いており、その主要因が材線虫によって起っていることは疑いを挟む余地はない。