

論文

桜島におけるマツ材線虫病終息期のマツノザイセンチュウの病原性と誘導抵抗性の発現^{*1}曾根晃一^{*2}・宮田晃志^{*3}・朝田清子^{*2}・畑 邦彦^{*2}

曾根晃一・宮田晃志・朝田清子・畑 邦彦：桜島におけるマツ材線虫病終息期のマツノザイセンチュウの病原性と誘導抵抗性の発現 九州森林研究 68：51－56，2015 桜島でマツ材線虫病の被害が終息しつつある2012年と2013年に、全部で23本のクロマツ枯死木から抽出したマツノザイセンチュウ（以下、センチュウ）の病原性を、増殖試験と接種試験を通して調査した。23本中4本から抽出したセンチュウ（系統）だけが、強病原性系統のKa-4と同程度に増殖した。これら4系統とKa-4を非抵抗性選抜クロマツ実生苗に接種したところ、Ka-4接種木では2012年に54.8%、2013年に73.3%が枯死したが、桜島の4系統中3系統は、外見上の異常を全く引き起こさず、2012年接種の1系統だけが30.8%を枯死させた。この枯死率は被害拡大期の2000年に実施した接種試験の値より約16%低かった。中程度の病原性を持つセンチュウを接種した場合、誘導抵抗性が生じる可能性が示唆された。これらのことから、被害拡大期に比べ、被害終息期にはセンチュウの病原性は低下していたことが明らかになった。病原性の低下が、桜島でのマツ材線虫病の終息に関与した可能性があると考えられた。

キーワード：マツ材線虫病，終息期，マツノザイセンチュウ，病原性，誘導抵抗性

Sone, K., Miyata, K., Asada, S., and Hata, K.: **Virulence of the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) and occurrence of induced resistance at a ceasing stage of pine wilt disease in Sakurajima. Kyushu J. For. Res. 68: 1-6, 2015** In 2012 and 2013, the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, was extracted from a total of 23 pine trees wilted in Sakurajima (23 nematode strains) and incubated on PDA culture medium with *Botrytis cinerea*. The reproductive potentials of only 4 strains were as high as that of a virulent strain, Ka-4. These 4 strains and Ka-4 were inoculated into 3- and 4-year old Japanese black pine, *Pinus thunbergii*, seedlings in 2012 and 2013, respectively. Ka-4 killed 54.8% and 73.3% of the inoculated seedlings in 2012 and 2013, respectively. However, only one out of the 4 strains killed 30.8% of the inoculated seedlings, which was about 16% lower than that recorded by the nematodes extracted from wilted pine trees in 2000, when pine wilt disease was expanding in Sakurajima. The other 3 strains neither killed nor caused any symptoms to inoculated seedlings. Inoculation with the nematode of a medium level of virulence might induce a resistance to the disease. These results showed a high percentage of avirulent nematodes at a ceasing stage of the disease. A lowered virulence of the nematode population might directly and indirectly contribute to a sudden decline of pine wilt disease in Sakurajima.

Key words : pine wilt disease, ceasing stage, pinewood nematodes, virulence, induced resistance

I. はじめに

マツ材線虫病は、マツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus*) (以下、センチュウ) によって引き起こされるマツの萎凋病 (2, 4) で、これまでに北海道を除く46都府県で発生が確認され、アカマツ (*Pinus densiflora*)、クロマツ (*P. thunbergii*)、リュウキュウマツ (*P. luchuensis*) に甚大な被害を与えている (10)。鹿児島県の桜島では、1994年に7年ぶりに被害が再発した。枯損量は毎年増加し、2004年にピークに達した (25,800 m³)。その後、枯損量は徐々に減少し、2010年には12,400 m³ から550 m³ へ急激に減少し、現在はほぼ終息している (鹿児島県調べ)。

鹿児島大学森林保護学研究室では、1997年から2013年まで継続して、桜島のクロマツ林で、クロマツの枯損状況、センチュウの運搬者であるマツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus*)

(以下、カミキリ) の生息状況とセンチュウの保有状況を調査した。その結果、近年の急速な被害終息の原因として、センチュウを保有したカミキリの個体数の減少、カミキリの保有するセンチュウの減少、カミキリの繁殖に適したマツ大径木の減少 (14)、各種防除の効果 (13) などが示唆されている。

センチュウの病原性は系統間で著しく異なることが知られており、強病原性系統のセンチュウは、樹体内での繁殖力や移動力に優れ、多くの個体がカミキリに乗り移り、健全なマツに侵入するのに対し、弱病原性系統のセンチュウは、健全なマツへの侵入力、健全マツ内での繁殖力、移動力は劣り、カミキリへの乗り移りも少ない (1, 2, 5)。また、同一林分で時間の経過とともに病原性が低下したことや、培地での増殖の悪いセンチュウの病原性が低かったことも報告されている (9)。センチュウの病原性の低下は、直接的にマツの枯死率の低下を引き起こすだけでなく、カミキリへの乗り移り数の減少を通して、間接的にマツ材線虫病の

^{*1} Sone, K., Miyata, K., Asada, S., and Hata, K.: Virulence of the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) and occurrence of induced resistance at a ceasing stage of pine wilt disease in Sakurajima.

^{*2} 鹿児島大学農学部 Fac. Agric., Kagoshima Univ., Kagoshima 890-0065, Japan.

^{*3} 鹿児島大学大学院農学研究科 Grad. Sch. Agric. Kagoshima Univ., Kagoshima 890-0065, Japan.

拡大を抑制し、マツ材線虫病の終息に影響を与えているかもしれない。数理モデルを用いたシミュレーション解析では、被害拡大期には、病原性の高い個体の割合が増加するが、被害の減退期には病原性の弱い個体の割合が高くなることが予測されている(15)。

また、弱病原性センチュウを接種すると、後に強病原性センチュウを接種しても発病しにくくなる、いわゆる誘導抵抗性が発現することが知られている(4, 7, 8)。もし、桜島での被害の遷移の中で、センチュウの病原性が低下していたならば、マツが誘導抵抗性を獲得し、結果的に枯死しにくくなった可能性もある。これまで実施された誘導抵抗性の試験の中で、リュウキュウマツの成木では、弱病原性センチュウ接種1年後でも誘導抵抗性が認められている(11)。

そこで、被害終息期の2012年と2013年に、桜島の枯死木から抽出したセンチュウの増殖試験と接種試験を実施し、この時期のセンチュウの病原性を推定した。また、今回の結果を被害拡大期の2000年に実施した桜島で採集したセンチュウの接種試験の結果と比較し、センチュウの病原性の変化を検証した。さらに、2012年度の接種試験で生き残った個体に、強病原性センチュウを接種し、誘導抵抗性が発現したかどうかを調査した。これらの結果をもとに、桜島でのセンチュウの病原性の変化が、被害の終息にどのように関わっていたのか考察した。

本調査に際し、鹿児島県森林技術総合センターには、苗畑を使用させていただくなど、多大な便宜を図っていただいた。また、(独)森林総合研究所からは強病原性線虫のKa-4を提供していただいた。記して感謝します。

II. 材料と方法

1. 2012年の増殖試験と接種試験

2012年4月6日に、2011年に桜島で枯死した10本のクロマツ小径木(No.1~No.10)(樹高5m以下、胸高直径10cm以下)からセンチュウを抽出した(本論文では、それぞれの枯死木から抽出したセンチュウを系統と称し、枯死木の番号で表記する)。直径9cmのシャーレにPDA培地を入れて灰色かび病菌(*Botrytis cinerea*)を繁殖させ、その上に10~50個体の各系統のセンチュウを移植し、25℃、全暗条件下で2~4週間増殖させた。その結果、200個体以上確保できたNo.9, No.10と、病原性の比較の対象として用いた強病原性系統のKa-4を、20枚の培地に10個体ずつ移植し、1週間、2週間、3週間、4週間後に、培地を5枚ずつランダムに選び出し、それぞれの培地内のセンチュウを計数した。

増殖試験を行ったNo.9, No.10, Ka-4の3系統について、接種試験を実施した。接種試験には、2012年3月に鹿児島県森林技術総合センター(始良市蒲生町上久徳)の苗畑に約30cm間隔で植栽した、3年生クロマツ非抵抗性選抜実生苗を使用した。2012年8月8日に、0.1mlあたり5,000頭に頭数調整したセンチュウ懸濁液0.1mlを、クロマツ苗の樹幹10~20cmの高さに剥皮接種法で接種した(それぞれNo.9接種木, No.10接種木, Ka-4接種木と称す)。コントロールとして蒸留水0.1mlを接種した(以下、蒸留水接種木)。供試木数は、No.9接種木が39本、

No.10接種木が50本、Ka-4接種木が31本、蒸留水接種木が20本であった。

9月12日と12月7日、そして2013年11月29日に、接種木の状態(枯死、全体に針葉が退色した全身退色、部分枯れ(部分的な針葉の退色も含む)、健全)と樹脂滲出状況を記録した。また、調査前日に樹幹にピンを刺し、樹脂の滲出状況を以下の5段階で記録した。

レベル4:ピンの針元から樹幹を伝って流れている。

レベル3:ピンの針元から流出し、玉状になっている。

レベル2:ピンを刺した部位の外樹皮表面まで滲出している。

レベル1:刺したピンの針先に付着している。

レベル0:滲出が完全に停止している。

枯死した供試木からベールマン法でセンチュウを抽出し、枯死がセンチュウによるものか否か確かめた。

供試木のうちNo.10接種木の1本が、9月12日の調査時まで根元で切断されていた。また、9月12日の調査時では、No.10接種木, Ka-4接種木, 蒸留水接種木の各1本、12月7日の調査ではNo.10接種木1本にピンを刺し忘れ、樹脂滲出の調査ができなかった。

2. 2013年の接種試験

2013年5月に、2012年に桜島で枯死したクロマツ小径木13本(No.11~No.23)(樹高5m以下、胸高直径10cm以下)から抽出したセンチュウとKa-4を、2012年度同様の方法で培養した。その結果、11系統ではほとんど増殖がみられず、接種試験に十分な個体数まで増殖した2系統(No.15とNo.22)とKa-4を、8月7日に鹿児島県森林技術総合センター内の苗畑に植栽されていた4年生クロマツ非抵抗性選抜実生苗に接種した(それぞれNo.15接種木, No.22接種木, Ka-4接種木と称す)。接種頭数は供試木の成長を考慮して、2012年度の接種試験の2倍にあたる供試木あたり10,000頭とし、0.2mlの蒸留水とともに、地上40~50cmの樹幹部に、剥皮接種法で接種した。コントロールとして蒸留水のみ0.2mlを接種した(以下、蒸留水接種木)。供試木数は、No.15接種木が10本、No.22接種木が13本、Ka-4接種木が15本、そして蒸留水接種木が10本であった。

接種後は2013年9月9日、10月21日、11月29日に、2012年度と同様の方法で、接種木の状態と樹脂滲出状況を調査した。9月9日の調査では、蒸留水接種木1本にピンを刺し忘れ、樹脂滲出の調査ができなかった。また、枯死した供試木からベールマン法でセンチュウを抽出し、枯死がセンチュウによるものか否か確かめた。

3. 誘導抵抗性の発現を確認・評価するための接種試験

2013年8月7日に、2012年のNo.9接種木, No.10接種木, 蒸留水接種木のうち生き残った個体(それぞれNo.9前接種木, No.10前接種木, コントロールと称す)に、10,000頭のKa-4を剥皮接種法で、地上から40~50cmの高さの樹幹部に接種した。接種は、No.9前接種木12本, No.10前接種木13本, コントロール15本に対して行った。接種後は9月9日、10月21日、11月29日に、2012年度と同様の方法で、接種木の状態と樹脂滲出状況を調査した。枯死した供試木からベールマン法でセンチュウを抽出し、枯死がセンチュウによるものか否か確かめた。

また、2012年のセンチュウ接種によるストレスを評価するた

めに、2013年12月に供試木の2013年度の成長開始前の樹高と2013年の樹高成長量を測定した。

4. データ解析

枯死率と枯死、全身退色、部分枯れといった外見上の異常が見られた個体の割合（異常発生率）を、Fisherの正確確率検定を用いて、接種したセンチユウの系統間で比較した。誘導抵抗性の評価試験に用いた各系統のセンチユウ接種木の2013年度の成長開始前の樹高と2013年度の樹高成長量を、一元配置の分散分析を用いて比較し、有意な変動が見られた場合は、Bonferroniによる補正を行い、系統間の差の有意性を確かめた。

Ⅲ. 結果

1. 2012年度の増殖試験

枯死木10本のうち8本（No.1～No.8）から抽出したセンチユウは、4週間後に増殖試験に用いるだけの個体数を確保できなかった。表-1に、増殖試験に用いた2系統（No.9とNo.10）とKa-4の培地あたりのセンチユウ個体数の変化を示す。いずれの系統も、繁殖状況は培地間で大きくばらついた。培地あたりの平均個体数でみると、No.9とNo.10のいずれも、Ka-4と同等、またはそれ以上の個体数の増加を示した。

2. 2012年の接種試験

表-2と3に、2012年度接種試験における接種木の状態と樹脂滲出状況を示す。蒸留水接種木は、調査期間を通して全く外見上の異常を示さなかった。No.10接種木でも、蒸留水接種木と同様、外見上の異常は全く確認できなかった。No.10接種木の樹脂滲出レベルは、蒸留水接種木と似た傾向を示した。2012年9月12日の時点では、樹脂滲出レベルはレベル1からレベル4までみられ、レベル1からレベル3の個体が全体の97.9%を占めた。2012年12月7日では、レベル0からレベル3までで、レベル1とレベル2の個体が全体の72.9%を占めた。

枯死をはじめとする外見上の異常は、No.9接種木とKa-4接種木でのみみられた。すべての枯死木からセンチユウが抽出された。9月12日では、No.9接種木で2本部分枯れが見られた。また、Ka-4接種木の1本で部分枯れ、2本で全身退色が認められた。

表-1. 培地あたりのセンチユウの個体数の変化

接種後の期間	系統	平均	標準偏差	範囲
1週間後	No.9	1,250	514	700-2,000
	No.10	30	35	1-71
	ka-4	377	489	8-1,050
2週間後	No.9	6,800	7,454	600-19,400
	No.10	13,220	16,032	0-38,450
	ka-4	8,580	14,020	750-33,600
3週間後	No.9	25,360	3,767	1,850-89,750
	No.10	28,230	19,865	12,250-54,500
	ka-4	8,322	18,021	0-40,550
4週間後	No.9	6,970	12,745	1-29,760
	No.10	49,570	27,389	7,350-114,300
	ka-4	2,862	3,986	6-5,450

表-2. 2012年度接種試験の供試木の状態（本）

年月日	供試木	供試木の状態			
		健全	部分枯れ	全身退色	枯死
2012. 9.12	蒸留水接種木	20	0	0	0
	No.9接種木	37	2	0	0
	No.10接種木	49	0	0	0
	ka-4接種木	28	1	2	0
2012.12. 7	蒸留水接種木	20	0	0	0
	No.9接種木	25	3	4	7
	No.10接種木	49	0	0	0
	ka-4接種木	13	6	6	6
2013.11.29	蒸留水接種木	20	0	0	0
	No.9接種木	22	5(5)	0	12
	No.10接種木	49	0	0	0
	ka-4接種木	7	5(4)	2	17

2013年11月29日のカッコ内の数字は、病徴が全く進展しなかった供試木数

これらの個体の樹脂滲出は全てレベル0であった。No.9接種木とKa-4接種木での樹脂滲出は、レベル1が約半数を占めた。しかし、レベル2～4の個体の割合は、No.9接種木（43.6%）の方が、Ka-4接種木（20.0%）より高かった。

12月7日では、No.9接種木は7本（17.9%）が枯死、全身退色が4本（10.3%）、部分枯れが3本（7.7%）と、全体の35.9%に異常が認められた。また、Ka-4接種木では、枯死、全身退色、部分枯れがそれぞれ6個体（19.4%）にみられ、41.9%の個体は健全であった。異常が認められたKa-4接種木の樹脂滲出レベルは0で、健全木の樹脂滲出も、6本がレベル0、4本がレベル1、2本がレベル2であった。No.9接種木では、異常の認められた個体の樹脂滲出は、レベル0が12本、レベル1と2がそれぞれ1本であった。健全木の樹脂滲出は、レベル0が4本、レベル1が11本、レベル2が7本、レベル3が3本であった。

表-3. 2012年度接種試験の供試木の樹脂滲出（本）

年月日	供試木	樹脂滲出レベル				
		0	1	2	3	4
2012. 9.12	蒸留水接種木	0	7	8	4	0
	No.9接種木	3	18	6	11	1
	No.10接種木	0	16	20	11	1
	ka-4接種木	9	15	4	2	0
2012.12. 7	蒸留水接種木	4	5	7	3	1
	No.9接種木	16	12	8	3	0
	No.10接種木	8	13	22	5	0
	ka-4接種木	23	6	2	0	0

2013年11月29日の時点では、No.9接種木のうち12本（30.8%）が枯死し、5本（12.8%）で部分枯れが認められた。しかし、部分枯れがみられた個体全てで、2013年度の新たな病徴の進展はみられなかった。Ka-4接種木では、17本（54.8%）が枯死し、2本（6.5%）で全身退色、5本（16.1%）で部分枯れが認められ

た。部分枯れが確認された5本のうち、1本では2013年に新たに部分枯れが生じたが、他の4本では前年度からの新たな病徴の進展はみられなかった。枯死率と異常発生率はKa-4接種木の方がNo.9接種木より有意に高かった(枯死率: Fisherの正確確率 $P=0.006$, 異常発生率: 同 $P=0.004$)。

3. 2013年度の接種試験

表-4と5に、2013年度の接種試験の供試木の状態と樹脂滲出状況を示す。枯死などの外見上の異常が見られたのは、Ka-4接種木のみで、蒸留水接種木、No.15接種木、No.22接種木では、異常は全く見られなかった。

Ka-4接種木では、9月9日に1本で部分枯れがみられた。この個体の樹脂滲出レベルは、レベル0であった。10月21日の時点では、6本が枯死し、3本で全身退色、2本で部分枯れが生じていた。樹脂滲出は、レベル0が12個体と最も多く、健全な4個体も含まれていた。その他では、全身退色と部分枯れがみられた各1個体が、それぞれレベル1と2であった。11月29日の時点では、11本(73.3%)が枯死し、1本(6.7%)で部分枯れが

表-4. 2013年度接種試験の供試木の状態(本)

年月日	供試木	供試木の状態			
		健全	部分枯れ	全身退色	枯死
2013. 9. 9	蒸留水接種木	10	0	0	0
	No.15接種木	10	0	0	0
	No.22接種木	13	0	0	0
	ka-4接種木	14	1	0	0
2013.10.21	蒸留水接種木	10	0	0	0
	No.15接種木	10	0	0	0
	No.22接種木	13	0	0	0
	ka-4接種木	5	2	3	6
2013.11.29	蒸留水接種木	10	0	0	0
	No.15接種木	10	0	0	0
	No.22接種木	13	0	0	0
	ka-4接種木	3	1	0	11

表-5. 2013年度接種試験の供試木の樹脂滲出(本)

年月日	供試木	樹脂滲出レベル				
		0	1	2	3	4
2013. 9. 9	蒸留水接種木	0	1	2	6	0
	No.15接種木	1	2	3	2	2
	No.22接種木	1	1	0	6	5
	ka-4接種木	4	2	1	2	5
2013.10.21	蒸留水接種木	5	1	1	1	2
	No.15接種木	0	1	2	4	3
	No.22接種木	2	0	1	4	6
	ka-4接種木	12*	1	1	0	1
2013.11.29	蒸留水接種木	0	2	3	5	0
	No.15接種木	0	2	7	1	0
	No.22接種木	0	4	6	3	0
	ka-4接種木	11**	1	1	1	1

*: 枯死木5個体を含む、**: 全て枯死木

生じていた。この個体は元気で(樹脂滲出レベルは4)、10月21日から病徴の進展はみられなかった。健全木の樹脂滲出は、レベル1, 2, 3が各1個体であった。全ての枯死した接種木からセンチュウが検出された。

蒸留水接種木、No.15接種木とNo.22接種木の樹脂滲出状況は、以下の通りであった。10月21日では、蒸留水接種木の樹脂滲出はレベル0の個体が全体の半数を占めた。No.15接種木ではレベル0の個体はなく、レベル2から4が全体の90.0%を占めた。No.22接種木では、レベル0が2個体あったが、レベル3とレベル4の個体が全体の76.9%を占めた。11月29日には、蒸留水接種木、No.15接種木、No.22接種木の樹脂滲出は、全てレベル1からレベル3で、蒸留水接種木はレベル3、No.15接種木とNo.22接種木はレベル2が最も多かった。

4. 誘導抵抗性発現確認試験

供試木の2013年のシーズン当初の平均樹高と平均樹高成長量は、No.9前接種木が 68.6 ± 5.3 (SD)cm と 57.3 ± 21.1 cm, No.10前接種木が 66.7 ± 7.6 cm と 83.3 ± 10.4 cm, コントロールが 65.1 ± 9.2 cm と 82.4 ± 11.2 cm で、シーズン当初の樹高には有意差がなかったが(分散分析 $F=0.690$, $P=0.508$), 樹高成長量の3者間の変動は有意で(同 $F=12.791$, $P=0.00006$), コントロールとNo.9前接種木間とNo.9前接種木とNo.10前接種木間の差は有意であった(Bonferroniによる補正, いずれも $P<0.001$)。しかし、コントロールとNo.10前接種木の差は有意ではなかった(同 $P>0.05$)。

表-6と7に、接種木の状態と樹脂滲出状況を示す。いずれの供試木グループでも、接種から1月後の9月9日には、部分枯れ、全身退色といった外見上の異常が見られ、接種2ヶ月半後の10月21日には、枯死が確認された。この間、樹脂滲出の急激な低下がみられ、レベル0の個体の割合が高くなった。コントロールでは、枯死が5本、全身退色が3本、部分枯れが2本の、全部で66.7%の個体で異常が見られた。No.9接種木では2本が枯死し、1本に全身退色、5本に部分枯れがみられ、異常発生率は50%であった。No.10接種木では5本が枯死し、1本に全身退色、5本に部分枯れがみられ、異常発生率は84.6%であった。

11月29日には、コントロールでは11本(73.3%)が枯死し、1本(6.7%)で部分枯れがみられた。No.9前接種木では5本

表-6. 誘導抵抗性確認試験の供試木の状態(本)

年月日	供試木	供試木の状態			
		健全	部分枯れ	全身退色	枯死
2013.9.9	コントロール	14	1	0	0
	No.9接種木	10	0	2	0
	No.10接種木	11	2	0	0
2013.10.21	コントロール	5	2	3	5
	No.9接種木	6	3	1	2
	No.10接種木	2	5	1	5
2013.11.29	コントロール	3	1	0	11
	No.9接種木	6	1	0	5
	No.10接種木	1	6(2*)	0	6

*: カッコ内の数字は回復の見込みの極めて低い供試木の数

表-7. 誘導抵抗性確認試験の供試木の樹脂滲出 (本)

年月日	供試木	樹脂滲出レベル				
		0	1	2	3	4
2013. 9. 9	コントロール	4	1	1	2	6
	No.9接種木	3	4	1	0	4
	No.10接種木	6	0	2	1	3
2013.10.21	コントロール	12	1	1	0	1
	No.9接種木	8	3	0	0	1
	No.10接種木	11	1	1	0	0
2013.11.29	コントロール	11	1(1)	1(1)	1(1)	1
	No.9接種木	6	3(2)	3(3)	0	0
	No.10接種木	9	2(2)	0	1(1)	1(1)

2013年9月9日のコントロールは1本欠測

2013年11月29日のカッコ内の数字は健全木の個体数

(41.7%) が枯死し、1本 (8.3%) に部分枯れが生じた。No.10 前接種木では、6本 (46.2%) が枯死し、6本 (46.2%) で部分枯れがみられた。部分枯れが生じた6本中2本は、枯死した新梢の割合が極めて高く、回復の見込みは極めて低いと判断された (これらの個体を含めた場合の枯死率は61.4%)。全ての枯死木からセンチウが検出された。

11月29日時点での枯死率は、コントロールとNo.10前接種木の間で有意差はなかった (Fisherの正確確率 $P=0.140$)。また、コントロールとNo.9前接種木の間も有意ではなかった (同 $P=0.102$)。また、異常発生率は、No.9前接種木 (50.0%) やNo.10前接種木 (92.4%) とコントロール (80.0%) の間で有意差は見られなかった (No.9前接種木: 同 $P=0.109$, No.10前接種木: 同 $P=0.356$)。

IV. 考察

1. マツ材線虫終息期のセンチウの病原性

センチウの病原性には系統間で大きな差があり、強病原性系統は弱病原性系統に比べ、増殖力や寄主植物内での移動能力が優れている (2, 5, 9)。今回、2011年と2012年にセンチウの加害を受けて桜島で枯死したクロマツ小径木23本から抽出したセンチウを、*B. cinerea* を繁殖させたPDA培地で増殖させたところ、19本の枯死木から抽出したセンチウは、ほとんど増殖しなかった。2012年に抽出したNo.9とNo.10は、強病原性系統のKa-4と同等の増殖力を示した。また、2013年に抽出したNo.15とNo.22も、接種試験に用いることができるまで個体数が増加した。これらのことから、桜島に生息するセンチウの増殖力は変動が大きく、多くは強病原性系統に比べ著しく増殖力が低い、一部のセンチウは、強病原性系統と同等の増殖力を持っていたことがわかる。

2013年11月29日までに、2012年のKa-4接種木の77.4%で外見上の異常が見られ、54.8%の個体が枯死した。2013年のKa-4接種木では、80.0%に外見上の異常が見られ、73.3%が枯死した。一方、桜島のセンチウを接種した場合、2012年のNo.9接種木の43.6%に外見上の異常が見られ、30.8%が枯死した。No.9接種木の異常発生率と枯死率は、Ka-4接種木に比べ有意に

低かった。しかし、2012年のNo.10接種木、2013年のNo.15接種木とNo.22接種木では、全く外見上の異常を示した個体は見られず、樹脂滲出状況も蒸留水接種木と大差がなかった。

これらの結果から、PDA培地上でKa-4と同じくらいの繁殖力を示した4系統のうち、No.10、No.15、No.22の病原性は極めて低く、No.9の病原性もKa-4と比べかなり低かったことがわかる。被害拡大期の2000年に、5年生クロマツ非抵抗性選抜実生苗に対し、Ka-4と桜島の枯死木から抽出したセンチウ10,000頭を接種したところ、2000年冬までの枯死率はKa-4接種木が30%、桜島個体群接種木が17%、接種翌年の冬までの枯死率は、Ka-4接種木が59%、桜島個体群接種木が47%と、枯死率の差は比較的小さかった (12)。これらの値と今回の接種試験の値を比較すると、接種年の冬までの枯死率はほぼ等しかった。接種翌年の冬までの枯死率は、Ka-4接種木の枯死率はほとんど差がなかったが、No.9接種木は桜島個体群接種木に比べ約16%低かった。

以上のことから、2012年と2013年に接種試験に用いた23本の枯死木から抽出したセンチウのうち、22系統の病原性はきわめて低かったことがわかる。唯一接種木を枯死させたNo.9の病原性も、Ka-4よりは低く、枯死率の差にセンチウ接種頭数の差が影響した可能性は否定できないが、2000年に接種試験に用いた桜島個体群より低かったと考えられる。これらの結果は、Takemoto (15) が予想した通り、被害終息期には、病原性の低い系統の割合が高くなり、一般的にセンチウの病原性が低下していたことを示し、宮原・大川 (9) の結果とも一致した。

2. 誘導抵抗性の発現とその効果

2012年の試験を通して、No.9は、Ka-4ほどは強くないが、接種木の約3割を枯らすことができる程度の病原性を持っていたこと、No.10の病原性はゼロか極めて低かったことが明らかになった。接種試験に用いたNo.9前接種木の成長量は、No.10前接種木やコントロールに比べ有意に小さく、コントロールとNo.10前接種木の間には、2013年の樹高成長量に有意差は見られなかった。当年の樹高成長量は、前年の光合成量により決定される (四手井, 古野 私信)。したがって、接種によりストレスを受けたならば、その程度に応じて次年度の樹高成長量は小さくなる。このことから、No.10前接種木は2012年のセンチウ接種によるストレスをほとんど受けていなかったが、No.9前接種木はかなりのストレスを受けていたと推察される。

それにもかかわらず、2013年11月29日時点で、No.9前接種木の枯死率は、有意ではなかったが、コントロールに比べ約30%低く ($P=0.102$)、異常発生率も30%低かった ($P=0.109$)。No.10前接種木では、枯死率はコントロールより約27% (回復不能個体を含めると約12%) 低かったが、逆に異常発生率は約12%高かった。これらの結果から、No.9のようにある程度の病原性を持ったセンチウを前接種した場合、酒井 (11) の報告と同様、生き残った個体は1年後に枯死しにくくなる可能性があること、No.10のように病原性が低いセンチウの前接種の被害軽減効果はないことが明らかになった。

今回は、センチウ接種頭数が10,000頭と多かったこと、センチウの増殖や前接種での供試木の生存状態により、供試木数が少なかったことなどが、No.9前接種木とコントロール間の差

に有意性が見られなかった原因とのひとつと考えられる。もし、供試木数が多かったならば、No.9 前接種木とコントロールの枯死率や異常発生率の差、すなわち前接種の効果がより明確になったかもしれない。また、2013年の夏は2012年の夏より平均気温が高く、降水量も少なかった（鹿児島県森林技術総合センター調べ）。2013年夏の高温少雨による強いストレスが接種木にかかり、コントロールとNo.9前接種木間の枯死率の差を小さくした可能性も考えられる。

V. まとめ

桜島では病原性の高い系統と低い系統のセンチチュウが混在しており、Takemoto (15) の予想どおり、病原性の低いセンチチュウの系統の割合は、被害終息期には高かった。病原性が極めて低いセンチチュウの感染では、誘導抵抗性が発現する可能性は低いが、中程度の病原性を持ったセンチチュウに加害され生き残ったマツは、誘導抵抗性を獲得する可能性があることが示唆された。これらのことから、被害がピークに達した後、減少に向かうなかで生じたセンチチュウの病原性の低下が、直接的に、そしてカミキリのセンチチュウ保有状況や誘導抵抗性を通して間接的に、被害の減少を加速させ、そのことが、桜島におけるマツ材線虫病の急速な終息に何かしらの役割を果たしていたのではないかと考えられた。

引用文献

- (1) Aikawa, T. *et al.* (2003) *Environ. Entomol.* 32: 96-102.
- (2) Ichihara, Y. *et al.* (2000) *Plant Dis.* 32: 675-680.
- (3) 清原友也 (1970) 日林九支研論 24: 243-244.
- (4) 清原友也 (1990) 日農化誌 64: 1251-1253.
- (5) Kiyohara, T. and Bolla, R. I. (1990) *For. Sci.* 36: 1061-1076.
- (6) 清原友也・徳重陽山 (1971) 日林誌 53: 210-218.
- (7) 小坂肇 (2003) 森林防疫 52: 163-169.
- (8) Kosaka, H. *et al.* (2001) *Euro. J. Plant Pathol.* 107: 667-675.
- (9) 宮原文彦・大川雅史 (2014) 九森研 67: 104-106.
- (10) 林野庁 (2014) 平成 26 年度版森林・林業白書. 223 pp.
- (11) 酒井康子ら (2007) 日林誌 89: 102-106.
- (12) 曾根晃一ら (2002) 鹿大演研報 30: 1-7.
- (13) 曾根晃一ら (2009) 日林誌 91: 377-381.
- (14) 曾根晃一ら (2015) 鹿大演研報 42 (印刷中).
- (15) Takemoto, S. (2008) Population ecology of *Bursaphelenchus xylophilus*. In *Pine wilt disease*. (B.G. Zhao *et al.* eds.) pp. 105-122, Springer, Japan.
(2014 年 10 月 27 日受付; 2014 年 12 月 24 日受理)