

松枯れ被害について

・ 花粉分析によると、アカマツ・クロマツが増加してくるのは約一五〇〇年前頃からであり、植生の中で優占するようになるのは五〇〇年前頃（室町〜戦国時代）である。

・ 二〇〇〇〜三〇〇〇年前頃に稲作が始まり、食料・生活の安定と共に人口が増加し、周辺森林の開墾・破壊が始まる。

・ 一五〇〇年前頃から山地の斜面などの森林を伐採、**焼き畑農耕**（雑穀類、マメ・イモ類等）が進行、数年の栽培活動の後放棄、荒地地となりアカマツの急速な侵入をもたらす。

・ アカマツやクロマツは細根の部分に菌類が共生する「**菌根**」を形成することによって、**養分の少ない土地**に生育できる樹種（**先駆種・パイオニア植物**）である。

・ ところが土壌が**富栄養化**すると、雑菌がはびこり、**菌根菌**が衰弱し、養・水分をめぐる競争で**広葉樹**に後れをとる。

・ 荒地地に先駆的に侵入したマツ類は、人手が入らなければ次第に**広葉樹**等に置き換わり、やがて**照葉樹林**のような**極相林**に移り変わる。この現象を**遷移**と呼ぶ。

・ マツ類の花粉が五〇%を超えるようになるのは、今から約五〇〇年前の頃であり、二毛作が普及し、農業が大いに発達した時代である。これらの社会的変革が、薪や堆肥にする落ち葉を採集するなど、森林からの収奪を促してアカマツの生育適地を作りだし、その優占をもたらす背景となった。

・ 幕藩体制が整う一七世紀以来、海岸の砂防事業が各地で進められ、これにより**クロマツ**の人工林が次第に日本の**海岸保安林**を形成した。

・ 「マツ枯れ」の最初の記録は、明治三八年（**一九〇五年**）、**長崎市周辺**で調査した資料による。同時期に福岡県でも被害が発生、数年後鹿児島県の吹上浜、大正三〜四年（一九一四〜一九一五年）頃には本州に飛び火。

・ 太平洋戦争中の森林の荒廃は甚だしく、戦後の被害の急増をもたらす温床となった。戦時中は、軍事施設を望む周辺マツ林への立ち入りを厳しく制限したことにより、発生源をみすみす温存することになった。

- ・ 戦中戦後、大量のマツ丸太の移動にまぎれて被害材が搬送されたため、戦後「マツ枯れ」は九州、中国、四国、近畿から関東におよぶ二七都府県に広がり、その被害量も七二万立方メートルに達する。

- ・ 戦後、ことの深刻さに連合軍最高司令部は、**防除法**を勧告。絶対的権限を背景に**林野庁**は強力な防除行政を断行。被害木を伐倒、その皮を剥ぎ焼却。

- ・ その効果は顕著であり、被害は急速に鎮静化。理由は駆除作業を徹底したことで、労働力が十分に確保できたこと、枯れマツが燃料として飛ぶように売れる社会状況があったこと等。

- ・ 樹木の旺盛な防御反応を突破して健全な木（生立木）を加害する害虫を**一次害虫**（**スギカミキリ**等）と呼び、他の原因で衰弱した木や伐倒木のように、防御反応が低下した樹体しか加害できない害虫を**二次害虫**と呼ぶ。

- ・ 大部分の**穿孔性昆虫**は**二次害虫**である。

- ・ 樹木の材は、**セルロース**と**ヘミセルロース**、**リグニン**と呼ばれる三つの高分子物質から構成されている。これらはいずれも、生物が消化・分解しにくいうえ、ほとんど窒素が含まれていない。**窒素**は、生命活動に不可欠の**タンパク質**の構成要素である。

- ・ 炭素と窒素の比率は**C/N比**と呼ばれ、一般にこの値が小さいものほど、すなわち窒素の割合が高いものほど、食物資源として質が高いと評価される。

- ・ 材の中には、**炭素源**は有り余るほどあるが、**窒素**は少ししか存在しない。このため樹幹を攻撃する害虫といえども、材だけを食餌源にしては生きていけない。

- ・ 穿孔性甲虫類のうち「**樹皮下甲虫類**」（**バークビートル**）は、**内樹皮**という形成層を含む生きた組織を主に摂食することにより栄養を充たしている。この組織は細胞質をたっぷり含んだ**生細胞**からなるため、樹木組織では珍しく、栄養分に富んでいる。

- ・ 一方樹木は、忌避作用や毒作用のある**モノテルペン**類等の精油成分や、**タンニン**、**ポリフェノール**などを蓄積して害虫の攻撃に抵抗している。なかでも針葉樹の場合、有効な**防御手段**は**樹脂（やに）**の分泌である。

- ・ 樹皮下昆虫の幼虫が樹皮部を食害していくと樹脂に取り囲まれ、大部分の幼虫は死んでしまう。

- ・ 一次性害虫のあるグループは樹木の抵抗性を打破するため、多数の成虫が同時に樹幹の特定の部位を集中攻撃する「**マスアタック**」という戦略を発達させた。マスアタックを可能にしているのが**集合フェロモン**という信号物質である。
- ・ マスアタックを受けると、樹木の方では防御用の樹脂が枯渇してしまい抵抗力を失うので、キクイムシの幼虫は危険にさらされることなく、樹皮下の栄養豊富な**形成層**付近を食害できる。
- ・ 二次性害虫である大部分の樹皮下キクイムシは本来マスアタックの習性は持たないが、風害や食葉性昆虫の大発生などで衰弱木が大量に発生すると、その上で個体数を急増させ、結果的に周辺の健全木にマスアタックすることになる。これが「**二次性害虫の一次性害虫への転化**」である。
- ・ また、樹木の抵抗力を封殺するために、病原性のある**青変菌類**と共同歩調をとることがある。青変菌とは、樹木の**辺材部**を侵し、材を青黒く変色させる一群の**子囊菌類**のことである。
- ・ これらの菌は侵入部周辺の生きた樹木組織を殺し、辺材部に侵入し一か月程で辺材部に広がり、**水の通導**を止めさせ樹を衰弱させ、抵抗反応を抑え込む。
- ・ 多くの穿孔性甲虫類は、材の中で例外的に栄養分に富んだ樹皮下の組織を利用している。いわゆる**樹皮下昆虫**である。しかし材のこの部位は競争者が多く、また樹皮直下であるため外部からの**寄生性昆虫**の攻撃にもさらされやすい。
- ・ もっと材内深くに潜り込んで生活できれば安全この上ないが、**窒素分の枯渇**という問題がある。
- ・ 腐朽材を利用する昆虫達が、**材と微生物の混食**という方法でこの問題を克服しているが、腐朽材は**競争者**や**天敵**が多いニッチエでもある。
- ・ マツ枯れに関与している可能性のある昆虫として、四種の**キクイムシ**、三種の**ゾウムシ**、**マツノマダラカミキリ**の計八種が重要害虫として挙げられたが、これらの害虫には**一次性害虫**の能力がない。
- ・ 枯死したマツの材中から線虫が発見されたが、この線虫はブルサフェレンクス属の線虫で、九州の各地の被害木から検出され、マツの根幹枝に寄生しており、各組織の**韌皮部**や**木質部の仮導管**、**樹脂溝**、**髓線**中に発見される。
- ・ 病原体である線虫がマツ樹体に侵入後、侵入部位以外からはほとんど分離で

きないほどその数が低密度であるうちにすでにマツを発病させ、松ヤニ分泌が異常になる。病徴が驚異的な速度で進行する。

- ・ 昆虫の気管系の開口部は「**気門**」と呼ばれ、胸部に二対、腹部に八対あるのが原則であるが、マツノマダラカミキリの場合は、腹部には七対。

- ・ マツノザイセンチュウは、腹部の最も前に位置する**腹部第一気門**と、二対の**胸部気門**を主たる入り口として、その気管系内に侵入する。

- ・ 気管系の内部に侵入する線虫は、**耐久型（分散型第四期）**幼虫と呼ばれ、まったく栄養摂取しない「**静止状態**」にある。つまり、カミキリは移動の手段である。

- ・ 一頭のカミキリの虫体に、多い場合には二〇数万頭といった高密度の線虫が潜んでいることがある。これらの線虫はその気管内で、すべて頭部をカミキリ虫体の内部に向けている。

- ・ 健全なマツ樹にマツノザイセンチュウが侵入できる門戸は、**摂食痕**しかない。産卵は、すでに発病したマツ樹にしかできないので**産卵痕**ではない。

- ・ 昆虫の中には、羽化して成虫になった後はほとんど摂食しない種類が多い（繁殖活動に専念）。

- ・ マツノマダラカミキリは成虫になった後も、盛んにマツ類の若枝の樹皮をむさぼり食う。このような、**成虫が行う摂食行動を「後食」と呼ぶ**。羽化後もさかんに若枝の樹皮を摂食し続けることにより、初めて**生殖線**が成熟し、次世代を残すことができる。

- ・ 摂食中のマツノマダラカミキリの気門から出てきた多数の線虫がカミキリ体表を移動し、やがてその尾端に**白い塊状**に集合し、摂食しているカミキリの尾端がマツの若枝の表面に触れると**食痕**の上にこの線虫の塊が塗り付けられる。

- ・ 毎年五月から七月にかけて、前年度に枯死したマツ材からマツノマダラカミキリが**羽化脱出**してくる。このとき、その体内には多数のマツノザイセンチュウを宿している。このようなカミキリは成虫とはいえまだ**生殖腺**（卵巣や精巣）が成熟しておらず、羽化後も健全マツの栄養分豊かな若枝の皮を喰い続けて性的に成熟しなくてはならない。

- ・ カミキリの気管系に潜んでいた多数の線虫は、マツの若枝につけられた**後食痕**へと乗り移り、マツの樹体内に侵入する。

- ・ 侵入したマツノザイセンチュウは樹体内に広がり、やがてマツ樹は発病する。林内で性的に成熟した雌雄のカミキリはこのような発病マツに誘引され、幹の上で交尾、産卵し次世代を残す。やがて、夏の高温と乾燥期を経て病徴は一段と進み、夏の終わりから秋にかけて針葉の色は黄色から赤褐色へと変化し、木は枯死する。
- ・ この頃、樹体内でマツノザイセンチュウは大増殖し、材片一グラム当たり数千から二〜三万頭のレベルまで密度を増す。一方、樹皮の下に産みつけられた伝播者カミキリの卵は一週間ほどで孵化し一齢幼虫となる。さらに、樹皮下の組織や材を旺盛に摂食しながら一齢から二齢、三齢へと脱皮を繰り返し、成長していく。

- ・ 秋口になると、樹皮下と材を行き来していた幼虫は**四齢幼虫**となって材深く穴を穿ち、その穴の入り口に材の喰い滓の栓をして越冬の準備をする。翌春、気温が上がると再びカミキリ幼虫は成長を開始し、やがて五月頃には**蛹**へと変態する。約二週間ほどで、蛹の時期を終えたカミキリが羽化するころには、マツ樹はすっかり枯損してしまっている。

- ・ 新しく羽化した成虫たちが後食を始めると、また新たな**感染サイクル**が動き出す。

- ・ マツノザイセンチュウは**病原力**があるからこそ、健全なマツに侵入して次世代が残せる。つまり侵入後そのマツを発病させ、枯死に導くことができるので、そこに**運び屋マツノマダラカミキリ**を誘い、産卵を促すことができる。

- ・ マツノザイセンチュウに近縁でありながら、病原性のほとんどない、**ニセマツノザイセンチュウ**という線虫がいる。

- ・ マツノマダラカミキリの蛹室にはマツノザイセンチュウを集める条件がそろっている。カミキリの虫体から出る排泄物や分泌物は**蛹室壁**に豊かな栄養分と適当な湿り気を与え、**青変菌**など微生物の繁殖を促すことになり、結果的にそれらの菌類を餌とするマツノザイセンチュウの集合と増殖をもたらす。

- ・ 蛹室内で成虫になったマツノマダラカミキリは、そのまま三〜七日間この蛹室内にとどまる。この間に、蛹室周辺に集合していたマツノザイセンチュウがカミキリの気管内に侵入する。

- ・ 北米に自生するマツ属樹種とマツノザイセンチュウとの関係は、日本におけるアカマツ・クロマツとニセマツノザイセンチュウの関係に似ており、この

線虫に対して抵抗性がある。

- ・ カミキリが摂食に専念している最初の10日間には、線虫はカミキリの体から離脱しない。

- ・ 羽化直後のカミキリの体内にいる線虫は大部分が頭を虫体内部に向けているが、羽化後の日齢が経つほど、体をウターンさせて、頭を気門の方に向けた線虫が増えてくる。

- ・ マツノザイセンチュウは、侵入後しばらくの間は、主に形成層の外側、柔細胞からなる皮層部分に分布している。また、移動は主として細胞の間隙にできた**樹脂道**を利用して移動している。マツノザイセンチュウもニセマツノザイセンチュウも、植物のカルス細胞でよく増殖する。

- ・ マツノザイセンチュウは、マツ類以外にモミ類やトウヒ類、カラマツ類、ヒマラヤスギにも感染する。**ヒマラヤスギ**は、マツ科の植物である。

- ・ マツノザイセンチュウの寄生樹木への侵入経路がマツノマダラカミキリの**後食痕**からであるのでマツ類にのみ「マツ枯れ」が発生する。

- ・ 罹病木の最初の病徴として、**樹脂分泌**が減退ないし停止することが知られている。

- ・ アカマツとクロマツの間には「マツ枯れ」に対する抵抗性に明瞭な差があり、**クロマツ**は抵抗性が低い。

- ・ 線虫が侵入しながら枯死を免れたクロマツの樹形は、房のようになって、針葉が梢端や各枝の先に密集する。これは侵入翌年の各枝、主軸の伸長成長が著しく減退してしまったため、普通なら十分に伸長した枝に整然と並んで展開すべき針葉がその短くなった節間にかたまって展開したためである。

- ・ マツノザイセンチュウが寄生マツの樹体内に侵入するのは若い枝からであり、侵入後の主な移動経路は樹皮部に分布する**樹脂道**である。細胞同士の隙間にできたトンネル状の構造で、その周囲を**エピセリウム細胞**という**分泌細胞**が取り囲んでいる。この細胞壁は薄く、マツノザイセンチュウが移動した部位ではこの細胞が破壊され、他の柔細胞にも変性や壊死が起こる。

- ・ やがて初期の**樹脂浸出異常**や**エチレン生成**はおさまり、外見的には病徴の進展が停止しているように見える時期が続くが、この時期に**過敏反応**が静かに進行し、植物の色素や苦味成分、あるいは防御物質として知られているポリフェノールなどの**異常代謝産物**が生成され柔細胞中に蓄積し、やがて細胞

は壊死し、その内容物が細胞外に放出される。

- 細胞内容物が漏出し、水分通導の場である**仮導管**を次第に閉塞したり、その仮導管に**気泡**が詰まる「**キャビテーション**」を起こしたりするようになる。やがて完全に水が樹冠に供給されなくなり、マツ類は萎凋・枯死する。高温、乾燥はここで起こる**水分ストレス**を介して、感染したマツを枯死に追いやることになる。

- ポリフェノール性物質の**タンニン含有量**は、線虫類の増加に対抗するように、前もって増加している。その量が減少すると初めて線虫数の急増が見られる。つまり病原体侵入に対する積極的な防御反応であるようにみえる。

- マツノザイセンチュウ侵入後、**木部放射柔細胞**にタンニン様物質が含まれている**液胞**が出現、時間が経過するほど大きくなり、最後に崩壊。やがて仮導管の中に柔細胞から浸出したと思われる物質が蓄積され、**水分通導機能**を低下させる。

- 針葉樹体内では、根から**仮導管**（幹）さらには**気孔**（葉）へと、しっかりと連なった細い水の糸の束といった状態で水が存在し、蒸散作用によって生じた引っ張り上げる力がこれらの水の糸を上向きに通導させている。したがって、気泡の発生によりこの細い水の糸が切れると、もはやその水の糸は上向きの流れを止めてしまうことになる。（**キャビテーション**）

- いったん気泡が発生した場合には、その仮導管を他から隔離し、水が通らない部分を最小限にとどめる必要がある。**トールス**の**弁機能**が重要な役割を果たしている。

- 「マツ枯れ」による枯損は寄主マツが非親和性の異物として線虫を認識し、**抵抗性反応**を発揮して線虫の活動を抑制しようとしながらうまくいかず、その抵抗反応の結果として、みずから枯死してしまう現象である。

- 線虫に感染したアカマツやクロマツの組織で**活性酸素**が発生する。細菌などの異物が侵入したとき、その強力な**酸化作用**で異物を殺菌する直接的な働きと、それに続く抵抗反応を導くためのシグナルとしての働きの両面がある。

- 生物は長い進化の歴史の中で、細胞内の**活性酸素濃度**を低く抑えるように様々な仕組みを獲得してきた。活性酸素を消去する一連の「**スカベンジャー**（**掃除屋**）」と呼ばれる分子群がそれである。ポリフェノールの一種である**タンニン**にも、この機能がある。

- マツノザイセンチュウが感染すると、これを除去するために**オキシダティブ**

バーストが起こる。さらに発生した大量の**活性酸素**がシグナルとなり、誘導抵抗システムが励起される。これらの初動反応は感染部位にマツノザイセンチュウを閉じ込めるべく始動するが、線虫の動きはこのシステムより速いため、かれらを封殺できない。結果として、線虫の移動を追いかけると**活性酸素**が連続的かつ高濃度に生産されることになってしまう。これを消去するため**スカベンジャー**である**タンニン**などの生産が増加するが、発生する活性酸素量が多すぎるため、結局その能力を超えてしまう。やがて、**膜脂質**の酸化が進行すると**液胞**が崩壊し、細胞自体も**壊死**することになる。これは細胞内容物の**漏出**につながり、さらに仮導管への流入、有縁壁孔への付着へと進み、**萎凋・枯死**する。線虫が樹袋内を動き回るにしたがって、これを追いかけるように発動する**抵抗反応**が次々にマツ自身の細胞を死に導き、結局自らを枯死させる。

・ **菌根菌**は、リン欠乏帯を超えてその外部からリン酸態のリンをかき集めてくる。さらに植物だけでは利用できない、有機態のリンや難溶化した無機態のリンを**分解吸収**する能力があり、これを植物に供給する。

・ **外生菌根菌**が樹木に感染すると、種子が土壤中で発芽する段階で速やかに栄養を吸収し成長することが促進される。また、根の表面を覆うことにより病原菌の感染から守り、耐病性を高める。そして、菌根菌から養・水分を供給されることにより**生理的活性**が高まり、成長が促進される。

・ 森林の樹木間で菌根菌が果たしている役割に、菌糸を通しての栄養伝達がある。また樹木が生産した光合成産物を得ている。

・ **酸性雨**が長期に土壌に降り、土壌が**酸性化**すると、土壌中に珪酸塩の形とどまっていたアルミニウムが遊離して溶出してくる。この**アルミニウムイオン**には植物細胞に毒性があり、根の先端にある**細胞の分裂**を妨げてしまう。また、遊離したアルミニウムイオンは、植物に必須の栄養素である**カルシウム**や**リン**と結合して、植物がこれらの元素を利用できなくしてしまう。このように、遊離したアルミニウムイオンは二重に樹木の養分吸収を阻害する。

・ マツノザイセンチュウは感染した個体をその年のうちに枯死させなくとも、侵入した枝だけを枯らしてそこにとどまり、あるいはほとんど病徴を発現させることなくその樹体内に潜み、翌年気温の上昇とともに再び増殖を開始し、結局その個体全体を死に導く。

・ マツ枯れ被害は、日照りで、**高温・乾燥**条件が続くと激化する。水分生理が異常になり、**水ストレス**がかかるので、マツ材線虫病の発病、病徴進展が促進されるからである。

・ 発病が遅れて翌年以降に発症する個体のことを「持ち越し枯れ」・「年越し枯れ」と呼ぶ。また発病が翌年の「マツ枯れ」シーズンまでずれ込む個体は**潜在感染木**と呼び、区別する。

・ 前年の枯れマツから羽化脱出したマツノマダラカミキリは歩行して枝先や梢端へ移動し、そこから人が歩くほどの速度で飛行する。しかしいったん健全なアカマツやクロマツに到達すると飛行を停止し、若い当年生の枝や一年生の枝にとりつき、その樹皮を**後食**する。後食期間は**生殖腺**が十分に発達するまで一〇日ほど続く。やがて**生殖腺**が発達した雌雄のカミキリ成虫は生理異常木や罹病木を産卵対象木と定め、樹幹上で夜間に活発に歩行し、雌雄が遭遇すると交尾し、産卵を開始する。