学位論文題名

カラマツヤツバキクイムシに關与する青変菌
(*Ophiostoma piceae* (MÜNCH) H. and P. SYDOW)
對するカラマツの樹体反応と萎凋枯死に關する研究

学位論文内容の要旨

カラマツヤツバキクイムシに付随してカラマツの樹体内に運ばれる青変菌の1種 *Ophiostoma piceae* をカラマツに接種することにより、この青変菌の侵入に対するカラマツの樹体の反応、特に辺材内部で起きている反応を明らかにするとともに、青変菌による枯死に至る経過を観察し、その機構について解明を試みた。また、青変菌のカラマツ樹体への侵入・病徴の進展に關与する環境条件を接種実験により明らかにしようとした。

青変菌 *O. piceae* をカラマツに接種すると、接種部周辺の辺材には通導が阻害された部分が生じる。この部分の含水率は38.7%と非常に低かったが、この部分を中心にSEMで観察を行なった。その結果、辺材の通導阻害部分における仮道管内では有縁壁孔の閉塞が普遍的に見られた。これは青変菌の侵入に対するカラマツ樹体側の反応と考えられた。また、未同定の不定形の物質が仮道管内に付着しているのが観察された。これは有縁壁孔の閉塞のように普遍的に見られることはなかった。青変菌の菌糸は放射組織を通して放射方向へ侵入し、軸方向へは仮道管の閉塞した壁孔を貫通して進展していた。青変菌の菌糸は、放射組織特に放射柔細胞を通過して半径方向へ辺材と心材の境界部付近まで達していた。菌糸は軸方向樹脂道および水平樹脂道内にも観察されたが、エピセリウム細胞には外見上の異常は観察されなかった。

青変菌の点接種では通導阻害部分があまり広範囲に広がらないことから、樹幹を1周する接種を行なうことにより、萎凋枯死に至る経過を観察した。

全周穿孔，全周剥皮，半周2段剥皮の3方法で接種を行なった。接種後25日後には木部圧ポテンシャルが急激に低下する接種木が現れ，2カ月後には接種したカラマツ5本のうち全周穿孔は全部が，また全周剥皮，半周2段剥皮ではそれぞれ4本と3本が萎凋枯死に至った。接種したカラマツ辺材をSEMで観察したところ，早材における仮道管の有縁壁孔の閉塞が広範囲に起こっており，壁孔の閉塞率は接種部周辺と接種部より上部では非常に高い率であった。

次に，青変菌を4月から8月までカラマツの枝に接種して，接種後の辺材の通導阻害部分および内樹皮の変色の推移を調査した。通導阻害部分は気温が低い4月を除き3日後には出現し，急速に拡大するが，どの月でも2週間から1カ月でその拡大はほぼ停止していた。内樹皮の変色長もほぼ同様の傾向であった。SEM観察によって，接種点から0～5mmと，10～15mmの箇所を，前実験と同様に早材部仮道管の有縁壁孔の閉塞率を求めた。この結果閉塞率の高い部分が，接種後の時間の経過とともに接種点付近から遠方へ，また形成層付近から材の中心部分へと拡大しており，ほぼ辺材の通導阻害部の拡大に対応した動向を示した。これらのことから，青変菌による辺材の通導阻害は，仮道管のキャビテーション（空洞化）による有縁壁孔の閉塞と深い関連があることが示唆された。青変菌の再分離を行なったところ，菌の侵入に先立って辺材の通導阻害部分が形成され始めることが明らかとなり，また，青変菌の進展範囲は通導阻害部より狭い範囲に限られていた。

青変菌の侵入・カラマツの病徴の進展に関与する環境条件について調べるために，まず苗木に対する接種方法を検討した。カラマツ苗木に環状剥皮を行ない，青変菌の菌糸片を巻き付ける方法で接種試験を行なった。この方法ではカラマツの木部圧ポテンシャルの低下，針葉の黄変落葉，萎凋枯死と，成木の全周に青変菌を接種したのと同じ病徴を再現できた。次に青変菌の胞子を用いて接種実験を行なった。まず4種類の方法を用いて，胞子による接種方法の検討を行なった。その結果，環状剥皮により上下に連続しない隔離された樹皮部分をつくることにより，病徴の発現が多く見

られ、この方法が孢子接種において効果的であることが判明した。この方法を用いて孢子濃度の差による病徴の発現について調査した。 1×10^6 個/mlまでの濃度では、接種木をすべて罹病させることができたが、孢子濃度が高いと病徴の進展も早かった。また、病徴を発現させることのできる孢子の最低濃度は、この接種方法では $10^3 \sim 10^4$ 個/ml程度と推測された。

苗木に環状剥皮をして青変菌の菌糸片を用いる方法で、5月から8月まで1月おきに、野外およびすべての月で温度条件を一定にした温室内において接種を行ない、接種時期の違いによる感受性の差を調べた。その結果7・8月は接種後の病徴発現が5・6月に比べて遅くなっていた。木部圧ポテンシャルの低下もほぼ同様の傾向であった。これらのことから5・6月は7・8月に比べ感受性が高いと考えられた。また、5月の野外では低温の影響により病徴の発現がやや遅れていた。

水ストレスや摘葉あるいは剥皮処理による各種のストレスと、青変菌を接種したカラマツの反応との関係を調べた。水ストレスを加えたカラマツ苗木接種木では、湿潤な条件下のカラマツ接種木よりも、木部圧ポテンシャルの低下が遅くなった。また、 20°C と 15°C では気温が低い方が病徴の発現は遅れたが、水ストレスを加えた接種木が病徴の発現が遅いのは同じであった。これらのことから湿潤な条件のカラマツ接種木の方が感受性であることが示唆され、これはおそらくカラマツの水ストレスに対する生理特性とも関連すると考えられた。摘葉処理を行なうと当年肥大生長量は減少し、無処理のカラマツ接種木よりも病徴が早く進展する傾向が見られた。一方、剥皮処理では処理部分より上部で肥大成長が増大し病徴の発現が遅れた。これらのことから、カラマツの光合成産物量は青変菌の侵入・病徴の発現に対して影響があることが示唆された。

以上の実験から得られた結果をもとに、青変菌-穿孔虫のカラマツに対する加害に対して、樹体内で起こる反応について考察を加えた。青変菌はカラマツヤツバキクイムシの体表に付着してカラマツの樹体内に運ばれる。昆虫の樹皮穿孔に伴い内樹皮に付着した青変菌は、発芽して内樹皮に拡大進展するとともに形成層から辺材部へと侵入していく。辺材へは放射組織

を通じて侵入すると考えられ、軸方向へは仮道管内を進展して拡大していく。一方カラマツは菌の侵入に対し、仮道管にキャビテーションを生じ有縁壁孔を閉塞して抵抗するが、青変菌はこの閉塞した有縁壁孔を貫通して進展していく。このカラマツの有縁壁孔の閉塞は、柔細胞の壊死・変成が関与している一種の過敏感反応とも考えられる。青変菌の拡大範囲は無限ではなく2～3週間で停止し、*O. piceae*の場合はその範囲はそれほど大きくない。しかし穿孔虫の集中的な攻撃を受けることにより隣接する辺材の通導阻害部分が融合して辺材での水の通導が止まり、枯死に至ると考えられた。

また、青変菌のカラマツ樹体侵入に関与する環境要因としては、極端な低温では青変菌の侵入は遅れるが、気温がそれほど高くない5・6月、カラマツヤツバキクイムシの成虫が穿孔する時期にカラマツが青変菌に対して感受性で、気温の高い夏期にはやや抵抗性を示すことが判明した。また、カラマツの光合成産物を減少させることが、青変菌－穿孔虫の加害に対して大きな影響があることが示唆された。これらのことから、穿孔虫－青変菌の被害を防ぐためカラマツ林の施業においては、まず光合成産物の減少を防ぐため適正な間伐などを行なって林分の健全度を維持することを提唱した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 五十嵐 恒 夫
副 査 教 授 生 越 明
副 査 教 授 大 谷 諄

学位論文題名

カラマツヤツバキクイムシに關与する青変菌 (*Ophiostoma piceae* (MÜNCH) H. and P. SYDOW) 對するカラマツの樹体反応と萎凋枯死に關する研究

本論文は9章で構成され、図39、表5、写真26、引用文献153、総頁數156頁の和文論文である。別に参考論文30編が添えられている。

本研究は、カラマツの枯死に穿孔虫に付随して樹体内に運ばれる青変菌の1種が關与している疑いが持たれ、実験的に解明しようとしたものである。

1) 青変菌 *O. piceae* をカラマツに接種すると、接種部周辺の辺材に通導阻害部分が生じ、この部分の含水率は38.7%と非常に低かった。SEMで観察すると辺材の通導阻害部分における仮道管内では有縁壁孔の閉塞が普遍的に見られた。これは青変菌の侵入に対するカラマツ樹体側の反応と考えられた。

2) 青変菌の菌糸は放射組織を通過して放射方向へ侵入し、軸方向へは仮道管の閉塞した壁孔を貫通して進展していた。青変菌の菌糸は、放射組織特に放射柔組織を通過して半径方向へ辺材と心材の境界部付近まで達していた。菌糸は軸方向樹脂道および水平方向樹脂道内にも観察されたが、エピセリウム細胞には外見上の異常は観察されなかった。

3) 青変菌をカラマツに接種して萎凋枯死に至る経過を観察した。接種25日後には木部圧ポテンシャルが急激に低下する接種木が現れ、2ヵ月後には接種したカラマツ5本のうち全周穿孔は全部が萎凋枯死した。接種したカラマツ辺材をSEMで観察したところ、早材における仮道管の有縁壁孔の閉塞が広範囲に起こって

おり、壁孔の閉塞率は接種部より上部では非常に高い率であった。

4) 青変菌を4月から8月までカラマツの枝に接種して、接種後の辺材の通導阻害部分および内樹皮の変色の推移を調査した。通導阻害部分は4月を除き3日後には出現し、急速に拡大するが2週間から1ヵ月でその拡大はほぼ停止した。内樹皮の変色長もほぼ同様の傾向であった。SEM観察によって、接種点から0~5mmと10~15mmの箇所では早材部仮道管の有縁壁孔の閉塞率を求めた。閉塞率の高い部分が接種後の時間の経過とともに接種点付近から遠方へ、また形成層付近から材の中心部分へと拡大し、辺材の通導阻害部の拡大に対応した動向を示した。青変菌による辺材の通導阻害は、仮道管のキャピテーション(空洞化)による有縁壁孔の閉塞と深い関連があることが示唆された。

5) 苗木に環状剥皮をして青変菌の菌糸片を用いる方法で、5月から8月まで1月おきに、野外および温度条件を一定にした温室内において接種を行い、接種時期の違いによる感受性の差を調べた。その結果7・8月は接種後の病徴発現が5・6月に比べて遅く、木部圧ポテンシャルの低下もほぼ同様の傾向であった。これらのことから5・6月は7・8月に比べ感受性が高いと考えられた。

6) 水ストレスを加えたカラマツ苗木接種木は、湿潤な条件下のカラマツ接種木よりも、木部圧ポテンシャルの低下が遅く、湿潤な条件のカラマツ接種木の方が感受性であることが示唆された。

7) 摘葉処理を行うと当年肥大成長量は減少し、無処理のカラマツ接種木よりも病徴が早く進展する傾向が見られた。一方、剥皮処理では処理部分より上部で肥大成長が増大し病徴の発現が遅れた。カラマツの光合成産物量は青変菌の侵入・病徴の発現に対して影響があることが示唆された。

8) 以上の実験結果から青変菌-穿孔虫のカラマツに対する加害に対して、樹体内で起こる反応は次のように考察される。虫体に付着してカラマツの樹体内に運ばれた青変菌は、内樹皮に付着して発芽し拡大進展するとともに形成層から辺材部へと侵入していく。辺材へは放射組織を通じて侵入し、軸方向へは仮道管内を進展して拡大していく。一方カラマツは菌の侵入に対し、仮道管にキャピテーションを生じ有縁壁孔を閉塞して抵抗するが、青変菌はこの閉塞した有縁壁孔を貫通して進展していく。*O. piceae*の拡大範囲はそれほど大きくないが、穿孔虫の

集中的な攻撃を受けることにより隣接する辺材の通導阻害部分が融合して辺材での水の通導が止まり、枯死に至ると考えられる。

9) カラマツの光合成産物を減少させることが、青変菌-穿孔虫の加害に対して大きな影響があることが示唆された。したがって、穿孔虫-青変菌の被害を防ぐためカラマツ林の施業では、光合成産物の減少を防ぐため適正な間伐を行って林分の健全度を維持することを提言した。

以上のように本研究は、穿孔虫と青変菌によるカラマツの枯死を実験的に明らかにしたもので、森林保護学の進展に寄与するところ大きいものがある。

よって審査員一同は、別に行った学力確認試験の結果と合わせて、本論文の提出者山口岳広は博士(農学)の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。