

き、1978年には成虫の脱出後6～10日目に、1979年には11～15日目に伝播のピークが観察された(岸、1980)。この間に茨城県では枯死木の量が激増した(1977年には26,500m<sup>3</sup>、1978年には742,000m<sup>3</sup>)。これに対して、中国および近畿地方のようなかつての激害地では、マツノザイセンチュウの伝播曲線が1山型になっている。もし、マツノザイセンチュウの伝播曲線と病原性の間にここで考えたような関係があるならば、伝播曲線の形と材線虫病の被害歴の関係は、マツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウの大発生の過程で、両種とマツ林が共存できるような共進化が3種の間で起こっていることを示唆しているのかもしれない。

## 第9章 材線虫病罹病木の時間的空間的分布と枯死過程

材線虫病の罹病木の時間的空間的分布の特徴を明らかにすることは、この病気の林内での伝播様式を理解する上で重要である。これまでに、マツノザイセンチュウによる衰弱木の発生活消長(e.g. MAMIYA、1976)や枯死木の発生活消長(e.g. 岸、1980; 佐藤・作山、1982)は野外において調査された。しかし、マツの衰弱時期と枯死過程の関係から衰弱木と枯死木の発生活消長を結びつけて理解しようとした研究はない。また、林内での衰弱木や枯死木の空間分布は個体群生態学的にまだ解析されていない。このため、材線虫病罹病木の時間的空間的分布がマツノマダラカミキリ-マツノザイセンチュウ-マツの相互関係を通してどのように形成されるかということはこれまで理解されていなかった。

ここでは、調査林分で発生した衰弱木の時間的発生パターンと枯死木の死亡原因、枯死木の衰弱時期と枯死過程の関係、および衰弱木の空間分布の季節的変化を明らかにし、これまでの知見に基づいて罹病木の時間的空間的分布の形成過程に関する仮説を提出した。

### 1. 衰弱木の時間的発生パターンと枯死木の死亡原因

材線虫病に罹病したクロマツの発生活消長と罹病木のその後の経過を明らかにするために、調査林分の全立木の樹脂滲出機能を調査し、機能の異常なマツを定期的に観察した。また、枯死木の死亡原因を調査した。

#### (1) 材料と方法

樹脂滲出機能の停止は材線虫病の最初の病徴である(MAMIYA、1983)。そこで、小林ら(1971)の方法を改変して、調査林分の全立木の樹脂滲出機能を研究期間中の5月から10月まで毎月調査した。方法は次のとおりであった。毎月上旬にピストル型ホッチキスで長さ13mmの針を全立木の樹幹に打ち込み、樹脂が流れ出した場合健全と判定した。樹脂が流れ出さなかった場合、そのマツに長さ38mmの釘を約1cm打ち込んだ。釘による傷からも樹脂が流れ出さなかった時、直径7mmのポンチを用いて樹皮と形成層を除去し、材を露出した。そして、小田(1967)に従って樹脂滲出の異常を判定した。マツを傷つけた位置は地上0.8～1.5mの樹幹であり、傷をつけてから5～7時間後に観察を行った。釘による調査とポンチによる調査はそれぞれ毎月中旬と下旬に行った。

ポンチによってある月に樹脂滲出が異常だと判定されても、翌月に正常に戻るがあった。このため、異常な状態が継続して観察された最初の月をマツの衰弱時期と判断し、そのようなマツここでは衰弱木と呼ぶことにする。衰弱木の外観を6月から10月までは毎週1回、11月から5月までは毎月1～3回調査した(本章2の方法参照)。そして、ほとんどすべての葉が変色した後のマ

ツを、枯死木と呼ぶことにした。

胸高直径の測定後、枯死木を伐倒して幹を1 mずつの丸太にした。4月下旬～5月上旬に丸太を野外の網室に入れ、ニトベキバチ *Sirex nitobei* MATSUMURA 成虫の脱出を調査した。枯死木の幹にマツノマダラカミキリの産卵かみ跡がある場合、一部の丸太を、産卵かみ跡がない場合、全丸太をこの調査に用いた。なお、1980年6月から1983年5月までの全枯死木をこの調査に供試した。

調査林分のすべての衰弱木と枯死木から材を採取し、マツノザイセンチュウの寄生を調査した(第7章2の材料と方法参照)。

## (2) 結果と考察

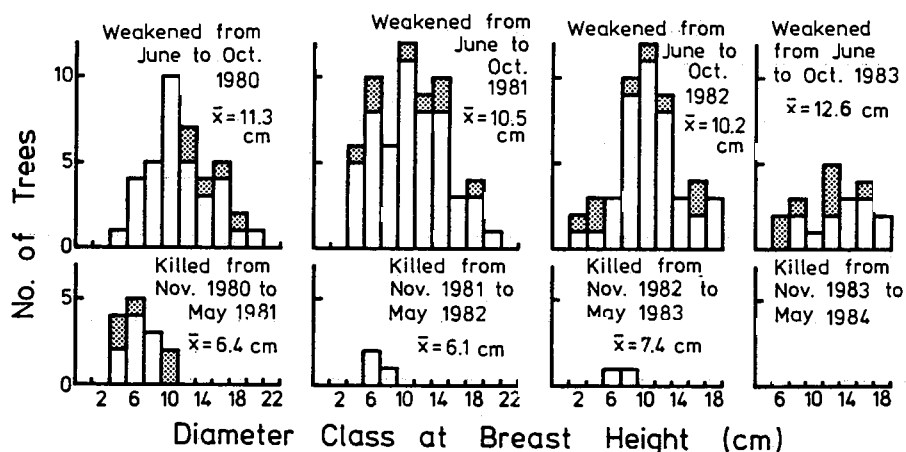
### (a) 6月から10月までに衰弱したクロマツの時間的発生パターンとその後の運命

168本のクロマツが6月から10月までに衰弱した(第43表)。月別の発生数は6月から8月まで増加し、その後10月までほぼ一定であった。これらには小さなマツから大きなマツまで含まれた(第46図)。

第43表. 新しい衰弱木発生数の季節的变化

年	衰弱木数(枯死木数) <sup>a</sup>						計
	衰弱時期 5月	6月	7月	8月	9月	10月	
1980	-(-)	7(7)	1(1)	6(6)	15(15)	10(5)	39(34)
1981	0(0)	3(3)	10(10)	13(13)	19(18)	16(9)	61(53)
1982	0(0)	4(4)	10(10)	15(15)	2(2)	18(10)	49(41)
1983	1(0)	4(3)	1(1)	9(7)	4(1)	1(1)	20(13)
計	1(0)	18(17)	22(22)	43(41)	40(36)	45(25)	169(141)

<sup>a</sup> : 翌年5月までの枯死木数。



第46図 衰弱木および枯死木の大きさ。上図：6～10月の衰弱木。そのうちの大部分は翌年の5月までに枯れたが(白色部)、一部は翌年の5月に樹脂滲出機能を回復した(陰影部)。下図：11月から翌年の5月までに衰弱し、枯死したマツ。陰影部は雪害木を示す。

6月から10月までに発生した衰弱木は、多くの場合翌年の5月下旬までに枯死した（第44表）。しかし、衰弱木の一部は翌年の5月に樹脂滲出機能を回復した（第45表）。このことは、10月衰弱のクロマツで頻りに観察された。このようなマツの翌年5月の外観は一様でなく、1年葉の落葉によって葉量が少なく、新梢の伸長が極めて悪い場合から、葉量と新梢の伸長が健全木と差のない場合までの違いがあった。

第44表. 調査林分の林分密度、健全木の数と空間分布および衰弱木、枯死木、マツノザイセンチュウ感染木数の年次変化

年	1980	1981	1982	1983	1984	
6月始めの林分密度 (／ha)	2,640	2,110	1,490	1,030	900	
6月始めの健全木数	242	194	137	95	83	
健全木の空間分布の指数 <sup>a</sup>	$\alpha'$	-0.295	-0.254	-0.140	0.005	0.063
〃	$\beta'$	1.088	1.087	1.157	1.188	1.280
相関係数	$r$	1.000	1.000	0.999	0.999	0.995
6月から10月までの衰弱木数	39	61	47 <sup>b</sup>	19	-	
(6月から10月までの衰弱木の割合)	(0.16)	(0.31)	(0.34)	(0.20)	(-)	
そのうちの翌年5月下旬までの枯死木数	34	53	39 <sup>b</sup>	13	-	
(翌年5月下旬までの枯死木の割合)	(0.14)	(0.27)	(0.28)	(0.14)	(-)	
そのうちのマツノザイセンチュウ感染木数	34	52	38 <sup>b</sup>	13	-	
11月以後に衰弱し、翌年5月下旬までに枯死したクロマツの数	14	3	2	0	-	
そのうちのマツノザイセンチュウ感染木数	12	3	2	0	-	

- <sup>a</sup> : 枠サイズを順次変えた時の平均密度と平均こみあい度の回帰直線の $y$ 切片 ( $\alpha'$ ) と傾き ( $\beta'$ ) および相関係数 ( $r$ ) である (IWAQ, 1972)。解析には1、4、9、16、25、36、49<sup>m</sup>の枠サイズを用いた。
- <sup>b</sup> : 2本の小さなクロマツが6、7月に衰弱してその年に枯れたが、それらをここに含めなかった。

第45表. 衰弱木のその後の運命

年	衰弱 <sup>a</sup> 時期	衰弱木数	回復した木の数	翌年衰弱した時期						計
				5月	6月	7月	8月	9月	10月	
1980	10月	10	5	0	1	3	0	1	0	5
1981	9月	19	1	0	0	0	1	0	0	1
	10月	16	7	0	1	1	1	0	1	4
1982	10月	18	8	0	0	0	1	2 <sup>b</sup>	0	3
1983	5月	1	1	0	1	0	0	0	0	1
	6月	4	1	0	0	0	0	1	0	1
	8月	9	2	0	0	0	0	0	0	0
	9月	4	3	0	0	0	0	3	0	3

- <sup>a</sup> : すべての衰弱木が翌年の5月までに枯れた場合を省いてある。
- <sup>b</sup> : この2本のクロマツは1983年に衰弱したが、1984年の始めに健全になった。そのうちの1本は、1984年の9月に衰弱して枯れた。その他のマツは翌年衰弱し、回復せずに枯れた。

研究期間中、28本の衰弱木が翌年5月に樹脂滲出機能を回復したが、そのうちの18本は6月から10月までに再び衰弱して枯死した(第45表)。1980年のこのようなマツは、翌年の6、7月に再び衰弱することが多かったが、1981~1983年のこのようなマツは翌年の8、9月に再び衰弱することが多かった。しかし、1982年10月衰弱の2本のクロマツは、1983年と1984年に樹脂滲出機能の回復と停止を繰り返し、そのうちの1本が1984年の10月に枯死した(第45表)。それらは3年間加害されて枯死したのかもしれない。

#### (b) 6月から10月までに衰弱し始めた枯死木の死亡原因

研究期間中に、139本のクロマツが6月から10月までに衰弱し、翌年の5月下旬までに枯れた(第44表)。そして、そのうちの137本からマツノザイセンチュウが検出された(第44表)。

15本のクロマツが研究期間中の1、2月に雪害を受け、そのうちの11本が翌年の4月までに枯れた。その被害形態は幹折れ、幹曲りおよび著しい枝折れであった。折れ口より地際までの幹に生葉のない幹折れの場合、クロマツ(3例)は7月にマツノマダラカミキリに産卵された。折れ口より地際までの幹に生葉があっても、幹折れによって被圧されるようになったクロマツ(2例)は10月まで衰弱しなかったが、翌年の4月までに枯れた。そのうちの1本のクロマツからニトベキバチ成虫が脱出した。枝折れによって幹の先端部に3本の小枝(合計の長さ65cm)が残ったクロマツ(1例)は、6月下旬からマツノマダラカミキリに産卵された。幹曲りのクロマツのうち、1本は6月に衰弱し始めてマツノマダラカミキリに産卵され、他の1本は10月に衰弱し始めた。残りの3本の幹曲りのクロマツは、雪害を受ける前から被圧されていた。それらは10月まで衰弱しなかったが、12月から翌年の4月までに枯れた。

No. 134のクロマツ(11年生、樹高6.97m、胸高直径5.6cm)は、周囲のクロマツから被圧されていた。このマツは1980年6月に樹脂滲出機能を失っていたが、葉は緑色で健全に見えた。7月7日の観察では枝にマツノマダラカミキリ成虫の後食痕はなく、6月30日に採取した材からマツノザイセンチュウを検出できなかった。このことは、No. 134のクロマツが被圧によって枯死したことを示唆する。

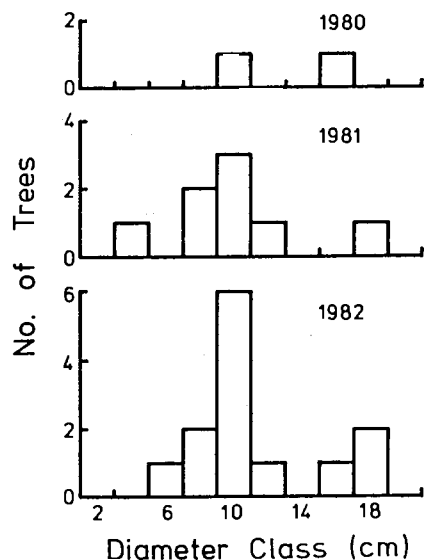
ニトベキバチ成虫が8月から10月上旬に調査林分の枯死木から脱出した。本種は樹勢の弱いアカマツやクロマツに産卵し(加藤、1966)、担子菌 *Amylostereum areolatum* と協同してマツを枯死させる(小林ら、1978)。6月から10月までに衰弱し、翌年ニトベキバチが脱出した枯死木は23本であり、その大部分は太く、被圧木でなかった(第47図)。この23本のうち21本のクロマツからマツノザイセンチュウが検出された。

ツチクラゲ *Rhizina undulata* FRIES、アズマタケ *Onnia orientalis* (LLOYD) IMAZEKI およびナラタケ *Armillaria mellea* (VAHL.) QUÉL. という糸状菌は、マツの根を侵してマツを枯死させる(佐藤ら、1970; 伊藤、1974)。それらの子実体は調査林分で発生しなかったため、それらはマツの死亡原因から省かれた。

これまでのことを総合すると、調査林分で6~10月に衰弱し始めた枯死木の死亡原因は、その大部分がマツノザイセンチュウであり、ごく一部が雪害、種内関係(被圧)およびニトベキバチ *A. areolatum* であったと結論できる。

#### (c) 11月以後に衰弱し、翌年5月までに枯死したクロマツの死亡原因

研究期間中に、19本のクロマツが6月から10月までに衰弱木と判定されなかったのに、11月から



第47図 6月から10月に衰弱し、翌年ニトベキバチが脱出したクロマツの大きさ。図中の数字はクロマツが衰弱し始めた年を表す。

翌年の5月までに枯死した。それらのマツは平均的に細く、周囲のマツから被圧されていた（第46図）。枯死木のうち2本は雪による幹折れ（胸高直径10.0cm以上）であり、3本は雪による幹曲り（胸高直径6.0cm未満）であった（前節参照）。また、2本の枯死木からニトベキバチが脱出し、17本の枯死木からマツノザイセンチュウが検出された。

これらのことをまとめると、11月以後に衰弱、枯死したマツは種内競争（被圧）によって樹勢が弱く、比較的早い時期に枯死するように運命づけられており、雪やニトベキバチ *A. areolatum* およびマツノザイセンチュウは、このようなマツの枯死時期を少しでも早めたと推定される。つまり、このような枯死木は種内関係が主因で枯れたと考えられる。この推論は、1981年以後林分密度の低下とともにこのような枯死木が減少したこと（第44表）によって支持される。

## 2. 材線虫病に罹病したクロマツの外観の変化

材線虫病に罹病したクロマツの外部的病徴の特徴を明らかにするため、6月から10月に衰弱し始めた枯死木の外観を調査した。

### (1) 方法

調査林分で葉の変色し始めたマツと樹脂滲出の停止したマツの外観を調査した。外観として、肉眼で見た時の葉の色、変色した葉の部位と量を記録した。この調査を6月から10月までは毎週1回、11月から5月までは毎月1～3回行った。調査期間は1980年6月から1983年6月までであった。なお、枯死木内のマツノマダラカミキリの調査のために、すべての葉が茶色～赤茶色になる前に一部のクロマツを伐倒した。そのため、すべての葉が茶色～赤茶色になった時期を全枯死木で調査できなかった。

### (2) 結果

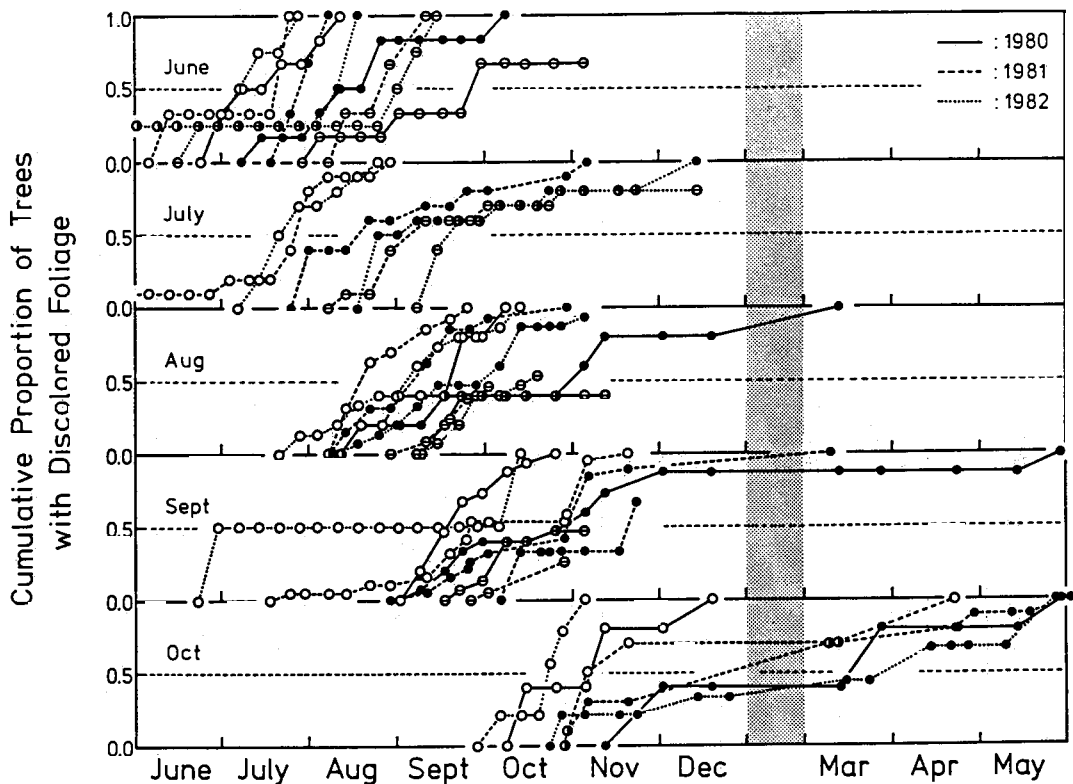
マツノザイセンチュウが樹体に侵入して、一部の枝だけを枯死させることがある（陣野ら、1987）。この調査林分では1982年に1例観察された。それは樹高4.06mのクロマツで、1982年の間、樹幹胸

高部の樹脂滲出能力は正常であった。しかし、枯死部分にはマツノマダラカミキリ幼虫の食痕と穿入孔があり、そこからマツノザイセンチュウが検出された。1983年6月に穿入孔のある位置で枯死部分が折れたために、その木から大部分の枯死部分が失われた。このクロマツは1984年秋の観察でも生存していた。

クロマツが6月から10月に衰弱し始め、翌年5月までに枯れた場合、その主要な死亡原因はマツノザイセンチュウであると判断された(本章1の結果と考察(b))。そこで、それらの枯死過程を第46表と第48図に示した。

マツは樹脂滲出機能を失う頃から樹冠の一部の葉が変色し始めた。その時の変色葉は黄緑色、薄茶色、山吹色のことが多かったが、茶色や赤茶色のこともあった。変色葉は上層に発生する場合もあれば、下層に発生する場合もあり、全体的に点々と発生する場合もあった。そして、1、2年葉から変色することが多かった。その後、ほとんどすべての葉が変色した。この時、木全体の葉が同一の色であることは稀で、黄緑色、薄茶色、赤茶色および茶色の葉が入り混じっていた。その後、すべての葉が茶色～赤茶色になった。枯死木の衰弱時期が遅いと、一部の葉が変色する時期、ほとんどの葉が変色する時期、そしてすべての葉が茶色～赤茶色になる時期が平均的に遅くなった。

上記のような一般的なパターンが観察されないことがあった。その一つは変色葉のないマツの葉



第48図 衰弱時期の異なるクロマツの枯死過程。図中の月はマツが衰弱し始めた時期を示す。一部のマツを葉群の変色途中で伐倒したため、累積発生率が1.0にならない場合があった。図中では、マツの枯死過程を3段階に分けて表した(○:一部の葉が変色、●:ほとんどの葉が変色、⊖:すべての葉が茶色～赤茶色に変色)。

第46表. 衰弱時期別の枯死木の枯死過程

枯死木の衰弱時期	一部の葉の変色後、ほとんどの葉が変色したクロマツ				ほとんどの葉が変色したクロマツ				すべての葉が茶色に変色したクロマツ				
	調査木数	変色時期	変色の位置	変色の色	調査木数	変色時期	変色の色	調査木数	変色時期	変色の色	調査木数	変色時期	変色の色
6月	14 <sup>a</sup>	6月下旬～8月中旬	下層に多い	黄緑茶色	12	7月中旬～10月上旬	黄緑茶色 薄茶色	1	7月下旬	黄色 黄緑色	12	8月上旬～	黄緑色
7月	21 <sup>d</sup>	7月上旬～8月下旬	上層、下層、全体的	黄緑茶色 薄茶色 赤茶色	19	7月下旬～12月中旬	薄茶色 黄緑茶色 赤茶色	1	7月下旬	薄茶色 黄緑色	14	8月中旬～	薄茶色 黄緑色
8月	34 <sup>c</sup>	8月中旬～10月中旬	上層、全体的	薄茶色 山吹色 黄緑色 赤茶色	26	8月中旬～3月中旬	黄緑茶色 薄茶色 赤茶色	7	8月中旬～9月中旬	黄緑茶色 薄茶色	21	9月上旬～	黄緑茶色 薄茶色
9月	35	8月下旬～11月中旬	全体的下層	黄緑茶色 赤茶色 黄色	23	9月中旬～5月下旬	黄緑茶色 赤茶色 薄茶色	12	9月上旬～11月上旬	黄緑茶色 薄茶色	16	9月下旬～	黄緑茶色 薄茶色
10月	24	10月上旬～4月下旬	全体的	山吹茶色 薄茶色 茶色	19	12月上旬～5月下旬	薄茶色 黄緑茶色 赤茶色	5	10月下旬～11月上旬、4月下旬	黄緑茶色 薄茶色 黄色	7	3月上旬～	黄緑茶色 薄茶色 黄色

<sup>a</sup>: クロマツはほとんどの葉が変色した後、すべての葉が茶色～赤茶色に変色した。  
<sup>b</sup>: 前年に一度樹脂滲出機能を停止したクロマツを含めなかった。  
<sup>c</sup>: 被圧木(1例)の観察結果に含めなかった。  
<sup>d</sup>: 雪によって大部分の枝を失ったクロマツ(1例)の観察結果に含めなかった。  
<sup>e</sup>: 雪によって樹幹の折れたクロマツ(1例)の観察結果に含めなかった。

が1週間で一斉に変色した場合であり、8月から10月までに衰弱し始めたクロマツでかなり観察された(第46表)。他の一つは変色葉の落葉によって、すべての葉が一見緑に回復した場合であった。この例は1982年の台風10号通過直後に2本のマツで観察され、5本のマツでは変色葉が極めて少なくなった。台風と無関係に一見回復した例が4月、7月、8月および9月に各1本のマツで観察された。また、10月衰弱の枯死木の場合、すべての変色葉が冬期間に失われることがあった。このような例は、1980年の2本のマツと1982年の4本のマツで観察された。恐らく、これは冬期の北西の季節風によって起こったのであろう。このようなマツの場合、一部の葉の変色時期は落葉前の初めて変色葉に気付いた調査日とした。

これまで衰弱時期別の枯死木グループごとに、枯死過程のあるステージに達した時期、またはそのようなマツの累積値によってクロマツの枯死過程を表した。このため、同一時期に衰弱しても、異なる枯死過程を示す枯死木の特徴を明確に示せなかった。そこで、一部の葉が変色し始めた調査日、ほとんどの葉が変色した調査日、すべての葉が茶色～赤茶色になった調査日によって枯死過程を2つの期間(前期と後期)に分け、それぞれの期間の長さを衰弱時期別および枯死過程のパターン別に第47表に示した。

クロマツが6月から9月までに衰弱し始めた場合、その大部分は衰弱した年にすべての葉が茶色～赤茶色になって枯れた(パターンA)(第47表)。この場合、6、7月衰弱の枯死木の枯死過程前期は、8、9月衰弱の枯死木より平均的に長かった。枯死過程後期は6月衰弱の枯死木で最も長く、9月衰弱の枯死木で最も短かった。このため、6、7月衰弱の枯死木の枯死過程の期間は、8、9月衰弱の枯死木より平均的に長くなった。この結果、衰弱時期が6月から9月に及んでも、すべて

第47表. 月別の衰弱木の葉の変色期間(日)

衰弱し始めた月	枯死した年 <sup>a</sup>	枯死過程のパターン <sup>b</sup>	一部の葉が変色してから、ほとんどの葉が変色するまでの期間		ほとんどの葉が変色してから、すべての葉が茶色～赤茶色になるまでの期間	
			n <sup>c</sup>	$\bar{x} \pm S. E.$	n <sup>c</sup>	$\bar{x} \pm S. E.$
6月	衰弱した年	A	13	29.1 ± 6.1	12	25.5 ± 4.5
7月	"	A	20	50.7 ± 7.7	15	19.2 ± 2.7
8月	"	A	30	18.5 ± 2.7	19	20.0 ± 2.2
9月	"	A	30	22.6 ± 5.4	12	15.8 ± 3.6
"	"	B	2	7.0 ± 7.0	2	118.0 ± 6.0
10月	"	B	8	19.9 ± 8.2	1	124
8月	衰弱した翌年	C	2	154.5 ± 1.5	1	15
9月	"	C	3	189.0 ± 40.2	0	
10月	"	C	13	155.1 ± 12.5	6	16.0 ± 5.3
"	"	D	3	16.0 ± 12.7	2	10.5 ± 10.5

- <sup>a</sup> : ここでは木全体のほとんどの葉が緑から変色した場合を枯死とした。  
<sup>b</sup> : 枯死過程パターンA : 衰弱した年にすべての葉が茶色～赤茶色に変色する場合。パターンB : 衰弱した年にほとんどの葉が変色し、その翌年すべての葉が茶色～赤茶色になる場合。パターンC : 衰弱した翌年(それも5月まで)にほとんどの葉が変色する場合。パターンD : 衰弱した翌年に一部の葉が変色しはじめ、その年の5月までにほとんどの葉が変色する場合。  
<sup>c</sup> : 調査木数。



の葉が茶色～赤茶色になる時期は8月下旬から10月下旬に集中することになった。

衰弱の翌年に枯死木のすべての葉が茶色～赤茶色になる場合があった。この場合の枯死過程は3つのパターンに分けられた。第一は衰弱した年にほとんどの葉が変色する場合（パターンB）（第47表）で、9月と10月に衰弱し始めた枯死木で観察された。これらの枯死過程前期は7～20日で、衰弱した年に枯死過程後期を終えた8、9月衰弱の枯死木と大きな差はなかった。しかし、枯死過程後期は120日前後になり、3月上、中旬にすべての葉が茶色～赤茶色になった。第二は衰弱した年に一部の葉が変色し、翌年までほとんどの葉が変色しなかった場合（パターンC）（第47表）で、8、9、10月衰弱の枯死木で観察された。これらのマツは翌年の3月から5月にほとんどの葉が変色し（枯死過程前期150～190日）、その後しばらくしてすべての葉が茶色～赤茶色になった（枯死過程後期15、16日程度）。第三は翌年の4月になって始めて葉が変色する場合（パターンD）（第47表）で、10月衰弱の枯死木で観察された。これらのマツは4月から5月にほとんどの葉が変色し、遅くとも6月中旬までにすべての葉が茶色～赤茶色になった。枯死木の葉群の変色は12月から翌年の2月まで見かけ上進行しなかったので、枯死木は冬期に枯死過程を停止すると考えられる。その結果、衰弱した翌年の3月から5月に枯死木のすべての葉が茶色～赤茶色になったと考えられる。

### (3) 考察

マツノザイセンチュウの接種実験によって、マツは接種された年だけでなく、その翌年に枯れる場合もあることが示され（橋本・清原、1975；岸、1980）、茨城県や岩手県ではマツノザイセンチュウによる枯死木が翌年の春にも発生することが指摘された（岸、1980；佐藤・作山、1982）。しかし、そのようなマツの衰弱時期（樹脂滲出停止時期）と枯死時期の関係は明らかにされなかった。

真宮ら（1973）は千葉県のアカマツ林で調査し、8月までに衰弱した木はその年の10月までにほとんど枯死したが、9、10月に衰弱した木は翌年の1月から3月にかけて枯死したと述べた。このように、彼らはマツの衰弱時期と枯死時期が関係することを示したが、その詳細については述べなかった。

本研究では材線虫病に罹病したクロマツの衰弱時期と枯死時期が密接に関係すること、枯死過程が4つのパターンに分類できること、および衰弱時期によらずマツが赤く枯れる時期は8月下旬から10月下旬と3月から5月に集中する過程を明らかにした。その結果、マツの衰弱時期と気象条件（特に冬期の気象条件）は枯死過程に関係することが示された。さらに、同一の月に衰弱し始めた枯死木の中に異なった枯死過程が観察されたことから、それら以外の要因も枯死過程に関係すると考えられた。実験的にはマツノザイセンチュウの接種密度やクロマツの感受性がこの萎凋病の発病に関係する（e.g. 橋本・讃井、1974；二井・古野、1979）ので、クロマツの発病前後のマツノザイセンチュウ樹体侵入数やその侵入経過の違い、またクロマツの感受性の相違も枯死過程に影響したのであろう。

## 3. 衰弱木の空間的分布パターン

材線虫病罹病木の空間分布の特徴を明らかにするため、6月から10月までに発生した衰弱木の空間分布を解析した。

### (1) 方法

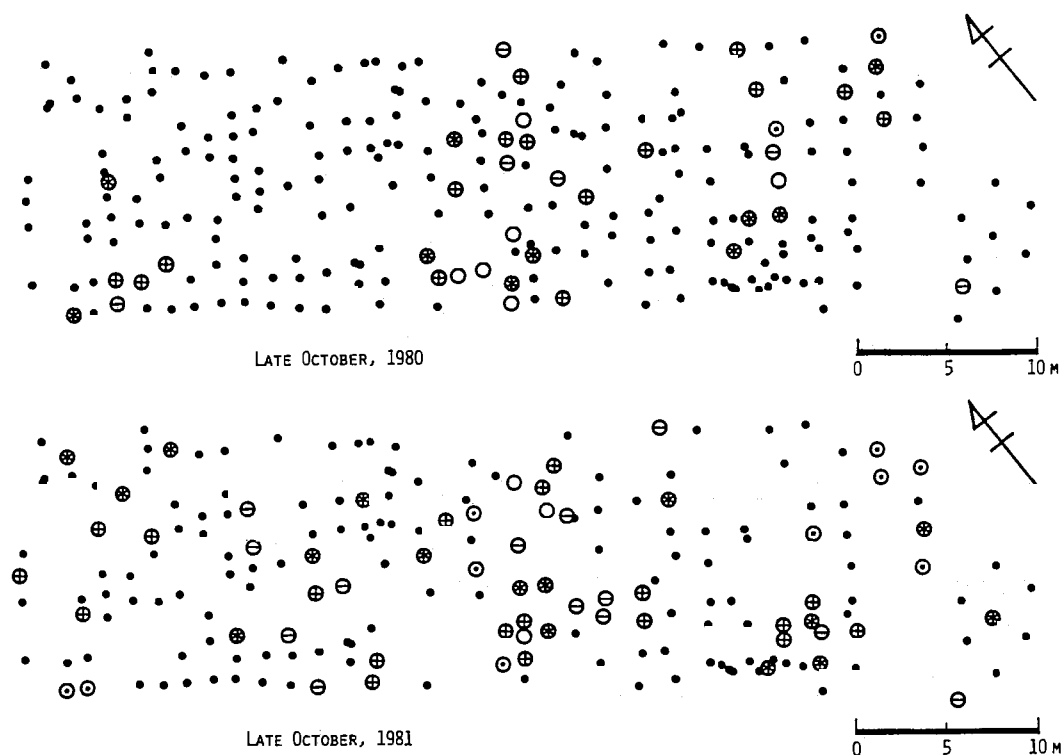
枿サイズを順次変えた時の種内と種間の平均密度と平均こみあい度の関係、 $\rho$ 指数および $\omega$ 指数（IWAO、1972、1977）を用いて（第6章2の方法を参照）、健全木や衰弱木の空間分布を解析した。

このために、調査林分の西南と東南の林縁に長方形の隣りあう2辺をあてはめ、その南の隅から分布解析のための枠を切っていた。枠は正方形でその面積は1、4、9、16、25、49および196㎡であった。

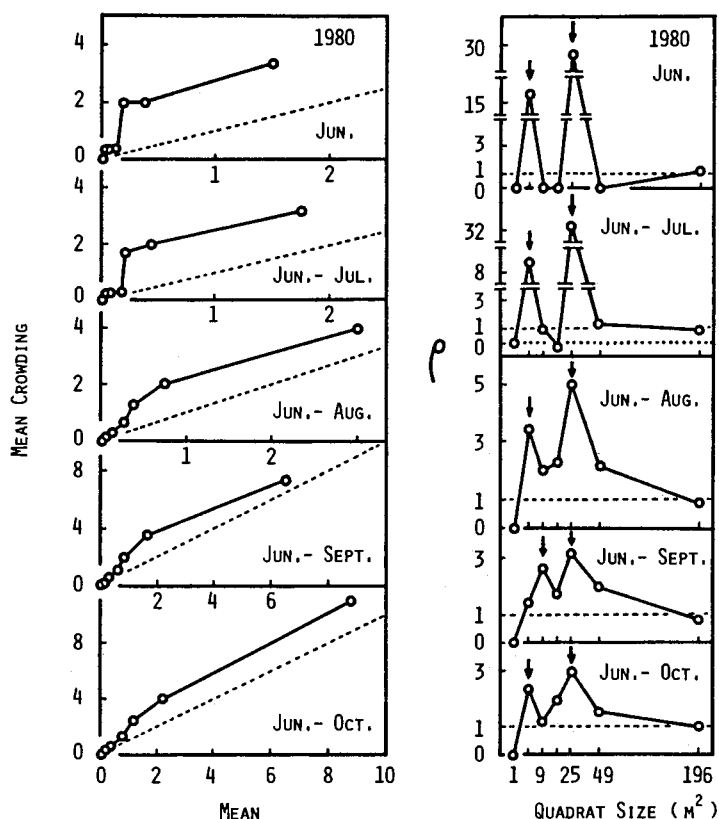
## (2) 結果と考察

1980年と1981年の衰弱木の発生位置を衰弱時期別に第49図に示した。1980年の場合、衰弱木は林内の一部で集中的に発生し、6、7月（林分の西側では8月）の衰弱木の周囲で8～10月の衰弱木が発生した。1981年の6、7月の衰弱木の分布は集中的であったが、季節が進むにつれて林分全体に発生するようになった。8～10月の衰弱木は6、7月（一部8月）の衰弱木の近くで発生した場合と、離れた場所で発生した場合があった。図示しなかったが、1982年と1983年の6、7月の衰弱木は集中分布を示さず、林分全体に散らばって発生し、8～10月の衰弱木も林分全体にわたって発生した。

衰弱木の分布様式の解析結果を年別に第50～53図に示した。1980年の衰弱木は4㎡を占める小集団を形成し、それらが集まって25㎡を占める大集団を形成し、そのような大集団がランダムに分布していた。1981年の衰弱木の場合、7月まで16㎡を占める小集団を形成し、それが集まって49㎡を占める大集団を形成し、それらがほぼランダムに分布していた。8月以後、16㎡を占める小集団が一樣に分布し、それ以上の大きい集団は認められなかった。1982年と1983年の場合、6、7月に衰弱木は一樣に分布していた（1982年の7月には衰弱木の集団がほぼランダムに分布し、集団内の衰弱木は一樣に分布していた）が、8月以後は16㎡を占める小集団を形成し、それが集まって49㎡を



第49図 調査林分内における衰弱木の発生位置図。衰弱木を衰弱時期によって区別して示した（○：6月、●：7月、⊖：8月、⊕：9月、⊗：10月）。また、健全木を黒丸で示した。



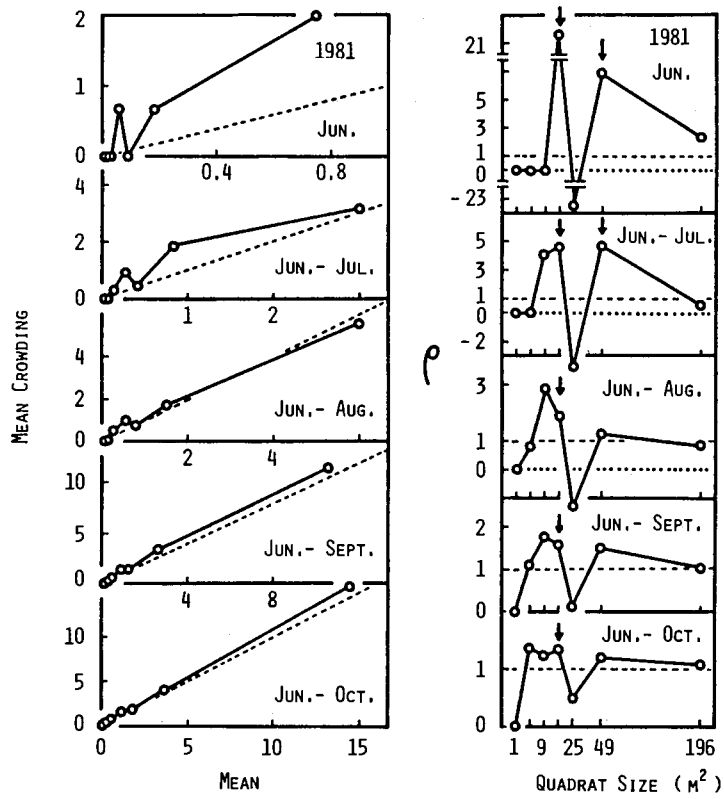
第50図 衰弱木の分布様式 (1980)。左図：柢サイズを順次変化させた時の平均こみあい度と平均密度の関係。破線はランダム分布を示す。右図：柢サイズの変化に対する  $\rho$  値の変化。図中の矢印は衰弱木の集団が占める面積を示す。なお、解析方法はIWAO (1972) に従った。

占める大集団を形成し、それらがほぼランダムに分布していた。小集団や大集団の占める面積は1980年に最小であった。これはその年の林がうっ閉していたためであろう。大集団または大集団を形成しない場合の小集団の衰弱木数は、調査した年や月にかかわらず、平均3本であった。

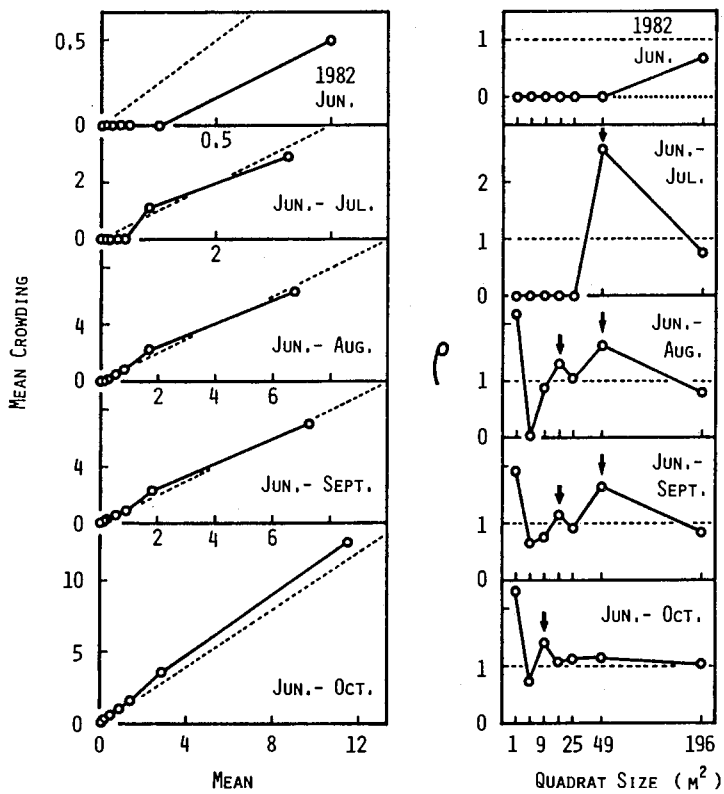
1980年と1981年の場合、衰弱木の分布集中度は6、7月より8～10月に低下したが、1982年と1983年の場合増加した。

調査林分の健全木数は年々減少した (第44表)。分布様式の解析から (第44表)、各健全木は平均  $1 \text{ m}^2$  の面積を占有し、1980年と1981年の場合、林分内ではほぼランダムに分布していたが、1982年以後年々分布集中度が高まった。6月から10月までに発生した衰弱木は集中分布を示し、その84%が翌年の5月までに枯れたので、6月始めの健全木の分布集中度は年々増加すると考えられた。しかし、1981年の健全木の分布集中度は増加しなかった。これは、14本のクロマツが1980年の11月から翌年の5月までに衰弱、枯死し、それらが1980年の10月までの衰弱木から離れた地域で発生したためであった。1981年の11月以後、冬の枯死木は少なかったため、それらは健全木の分布パターンにあまり影響しなかったと考えられた。

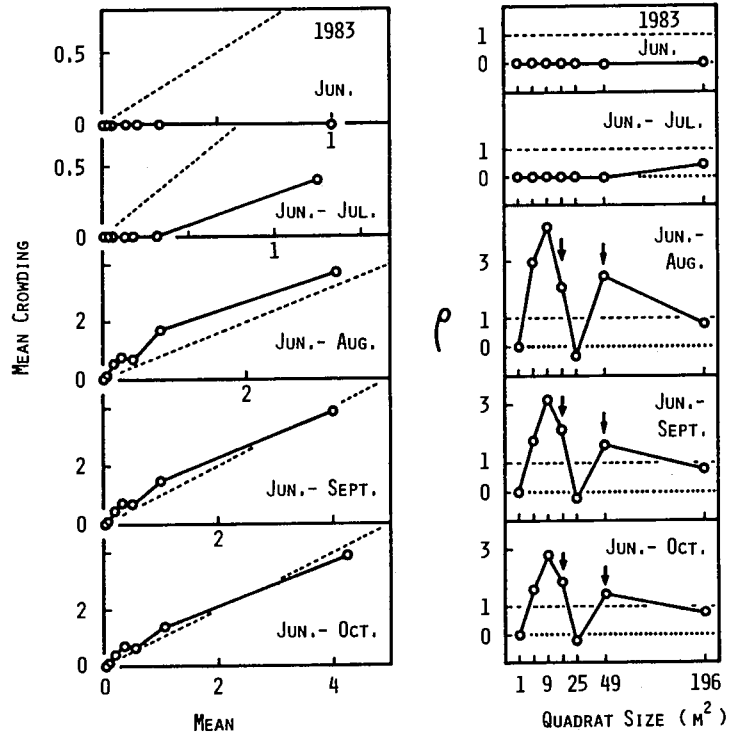
1980年と1981年の衰弱木の分布図 (第49図) を比較すると、1981年の6、7月の衰弱木は1980年に衰弱木が多数発生した場所で多く発生した。前年の6月から10月までの衰弱木と当年の6、7月



第51図 衰弱木の分布様式 (1981)。説明は第50図参照。



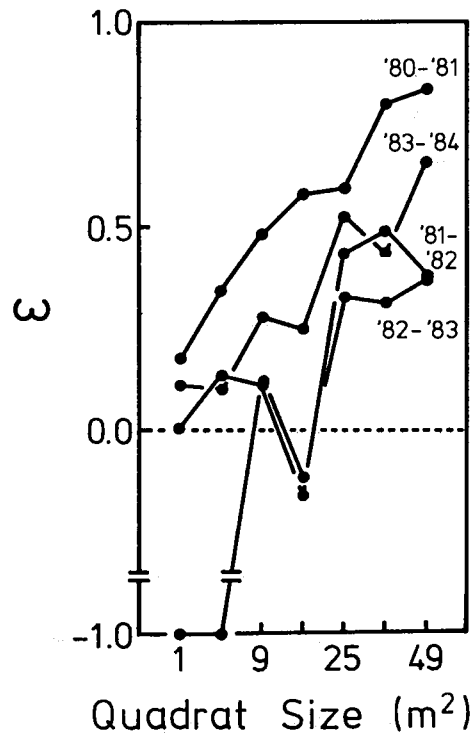
第52図 衰弱木の分布様式 (1982)。説明は第50図参照。



第53図 衰弱木の分布様式 (1983)。説明は第50図参照。

の衰弱木の空間分布の関係を、枠サイズを順次変えた時の平均密度と種間の平均こみあい度の関係、および $\omega$ 指数を用いて (IWAO、1977) 解析した。その結果、当年の6、7月の衰弱木密度と前年の6～10月の衰弱木に対する当年の6、7月の衰弱木の平均こみあい度の回帰直線の傾き $\beta'$ は、1980-1981年の場合2.30 ( $r=0.992$ )、1981-1982年の場合1.20 ( $r=0.991$ )、1982-1983年の場合1.31 ( $r=0.987$ )、1983-1984年の場合1.88 ( $r=0.982$ )であった。このことは、6、7月の衰弱木は前年の衰弱木の発生箇所とその周囲で多く出現したことを意味する。また、当年の6、7月の衰弱木と前年の6～10月の衰弱木の空間分布は25㎡以上の枠サイズで大きく重なりあった (第54図)。

前年の衰弱木の近くで当年の衰弱木が6、7月に発生したが、その機構としていくつか考えられる。その第一は、前年に伝播されたマツノザイセンチュウが樹体の一部で生存していて、それが当年になってそのマツを発病させたという考えである。このことは、岩手県で実験的に証明されているが (庄司・陣野、1985)、本研究では調査しなかった。第二は、マツノザイセンチュウが癒合した根を通して、枯死木から健全木に伝播される場合である。このことはヨーロッパアカマツ、*Pinus sylvestris* L.、の苗木を用いて証明されているが (田村、1983)、実際の林では根の癒合頻度は少ないという (寺田、私信)。第三は、前年の枯死木の伐倒によって健全木の周囲の環境が変化し、そのために材線虫病に対するマツの感受性が高まったか、あるいはマツがマツノマダラカミキリ成虫を誘引しやすくなったという考えである。しかし、これについての研究はまだ行われていない。ただ幸いなことに、調査林分では毎年枯死木を除去したので、枯死木から分散する途中の成虫によって、6、7月に衰弱木が発生したという考えは否定される。いずれにしても、前年の衰弱



第54区 当年の6、7月の衰弱木と前年の6～10月の衰弱木の発生位置の関係。ω指数は相対的な分布重なり度を示す (IWAO、1977)。図中の数字は連続する2年を示す。

木の発生箇所の近くで、当年の6、7月に衰弱木が発生しやすい傾向があった。このことは、材線虫病の防除を困難にしている一因だと考えられる。

#### 4. 材線虫病罹病木の時間的空間的分布の形成過程

材線虫病罹病木の時間的空間的な分布様式は、マツノザイセンチュウ成虫個体群の行動、成虫個体群からマツへのマツノザイセンチュウの伝播過程、およびマツノザイセンチュウに対するマツの感受性を反映する。この節では、成虫個体群の生理生態的な性質と行動 (第5、6章) および成虫とマツノザイセンチュウの相互関係 (第8章) に基づいて、罹病木の分布形成過程に関する仮説を提出する。

まず、これまでの主な知見をまとめると (第48表)、成虫は枯死木から脱出後性成熟するまでランダム分散を行い (第6章3)、衰弱木と無関係にマツを選んで後食する (第6章2)。枯死木から脱出後性成熟するまでの期間は雌で16～30日 (遠田・野淵、1970)、雄で5～15日 (野淵、1976) である。成虫が性成熟すると、雌は衰弱木に産卵するために、雄は雌と交尾するために衰弱木とその周囲の健全木へ集まる (第6章2)。成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数の変異は大きく (第8章2)、それを多く保持した成虫ほど短命であった (第8章4)。樹体へのマツノザイセンチュウの伝播数はその初期保持数の多い成虫ほど多く、マツでの平均滞在日数を考慮すると、初期保持数が10,000頭以上の成虫は単独でもマツを枯らすことができ、初期保持数が1,000～9,999頭の成虫は単独ではマツを枯らせないが、複数になるとマツを枯らすことができる。そして、初期保持数が

第48表. マツノマダラカミキリ成虫の寿命、繁殖および罹病木発生に及ぼすマツノサイセンチュウ初期保持数の影響

成虫のマツノサイセンチュウ初期保持数 (n)	少 ( $0 < n < 10^3$ )	中 ( $10^3 \leq n < 10^4$ )	多 ( $10^4 \leq n$ )
成虫の平均寿命 (日)	90.1	50.5	31.7
成虫の生存率50%の日齢	78.0	50.5	22.0
マツノサイセンチュウ平均伝播数 / 5日の最大値 (日齢)	28.6 (20-25日)	374.2 (30-35日)	1,486.4 (20-25日)
性成熟前期間 (日) <sup>a</sup>	雌: 16-30日 (遠田・野淵、1970)。 雄: 5-15日 (野淵、1976)。		
成虫の行動 <sup>a</sup>	枯死木から脱出後、成虫はランダムに分散する。性成熟するまで成虫は衰弱木と無関係にマツを選び後食する。性成熟後、成虫は衰弱木に産卵または交尾のため、衰弱木とその周囲の健全木に集まる。		
成虫と罹病木の関係	脱出直後、成虫は枯死木の周囲に集中的に分布するが、シーズン初期の罹病木を発生させる可能性は少ない。枯死木から分散後も、罹病木の発生に関与しない。	脱出直後、成虫は枯死木の周囲に集中的に分布し、シーズン初期の罹病木を発生させる。枯死木から分散後、単独でシーズン初期の罹病木を発生させることができない。シーズン初期の罹病木の周囲に新しい罹病木を発生させる。	脱出直後、成虫は枯死木の周囲に集中的に分布し、シーズン初期の罹病木を発生させる。枯死木から分散後、単独でシーズン初期の罹病木を発生させる。樹体侵入マツノサイセンチュウ数とマツの抵抗性の関係によってシーズン中期以後にも罹病木を発生させる。
成虫の繁殖への寄与	自種の繁殖	自種の繁殖および子孫の餌 (衰弱木) の生産	子孫の餌 (衰弱木) の生産

<sup>a</sup> : 成虫の性成熟および行動がマツノサイセンチュウ初期保持数によってどのように影響を受けるかは不明である。

1,000頭未満の成虫はマツを枯らせないと考えられた（第8章5）。

上記のような知見から、罹病木の時間的空間的分布は4つの過程を通して形成されると考えられる。その第一は、脱出直後のマツノマダラカミキリ成虫によるものである。枯死木から脱出後、成虫はランダムに分散する。このため、1年を通してみると、枯死木に隣接した健全木に多数の成虫がいたことになる。脱出直後の成虫は少数しかマツノザイセンチュウを伝播しないが、それらが多数いたことによって、枯死木周囲の健全木は多数のマツノザイセンチュウを伝播され発病することになる（調査林分では全枯死木を除去したので、上記の過程による罹病木は発生しなかった）。

第二は、分散後性成熟するまでのマツノマダラカミキリ成虫によるものである。枯死木から分散後性成熟するまで、成虫は衰弱木と無関係に行動して後食を行い、集合しない。この時、マツノザイセンチュウ初期保持数が10,000頭以上の成虫によって罹病木が発生すると考えられる。

第三は、性成熟後のマツノマダラカミキリ成虫によるものである。性成熟した成虫は罹病木とその周囲の健全木に集まる。これは、罹病木の樹脂滲出機能が停止し（MAMIYA, 1983）、衰弱木になるためである。マツノザイセンチュウ初期保持数の多い成虫は短命なので、集合した多くの成虫のマツノザイセンチュウ初期保持数は10,000頭未満である。これらの成虫のうち、初期保持数が1,000頭以上の成虫は、脱出の30～35日後に伝播のピークがあり、その時平均370頭/5日のマツノザイセンチュウを伝播する。このため、そのような成虫の集中分布によって罹病木（衰弱木）近くの健全木が新たに罹病することになる。この結果、罹病木ひいては枯死木が集団的に発生することになる。初期保持数が1,000頭未満の成虫はマツノザイセンチュウをほとんど伝播しないので、罹病木の発生と無関係である。

第四は、材線虫病の履歴効果によるものである。すなわち、前年に罹病木が集団的に発生した場所で、当年の6、7月に罹病木が発生しやすいという履歴効果によって罹病木が発生する場合である（本章3）。

マツノマダラカミキリ成虫は6、7月に枯死木から出現し、9月末にはいなくなる。それ故、第一、第二および第四の過程によってシーズン初期の罹病木が発生すると考えられる。そして、その後の罹病木は主に第三の過程によって発生すると考えられる。

気象条件は成虫の行動と材線虫病の発病に影響する。たとえば、マツにおける成虫の停留率と雌の産卵前期間は気温に依存し（森本ら、1975；岩崎・竹谷、1980）、降雨の場合成虫は飛翔しない（YAMANE、1980）。また、気温と土壌含水率は材線虫病の発病に影響する（e.g. 清原、1973；峰尾、1976）。このため、実際の罹病木の時間的空間的発生パターンに気象条件は複雑に影響すると考えられるが、罹病木の分布形成過程の主要な機構は上記のとおりであろう。

## 第10章 マツ林における枯損動態と防除のシミュレーション・モデル

マツノマダラカミキリーマツノザイセンチュウの防除のために、種々の技術が確立されている。これらの個々の技術とそれらの組合せの効果を系統的に評価して、現行の防除の問題点を明瞭にし、有効な防除体系を抽出するためには、マツ林における枯損動態のシミュレーション・モデルを作成する必要がある。

ここでは、これまでの各章で得られたマツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウとマツの生