マツ枯れ防除の盲点としての潜在感染木**

二 井 一 禎***.1

I. は じ め に

明治 38 年に日本初のマツ枯れ被害の記録がとどめられてから 110 余年が、また、その病原体であるマツノザイセンチュウ（以下、センチュウ）や、媒介者マツノマダラカミキリ（以下、マダラ）が発見され、その感染のサイクルが明らかになってからだけでも 40 有余年の歳月が経つ。この間に官民一体となって払われた弛み無い防除努力や、防除法の開発・改善のために傾けられた研究努力は並々ならぬものであった。にもかかわらず、マツ枯れの防除は決して成功しておらず、被害の沈静化からは程遠い状況にある。一体、これまでの防除体制や防除法のどこに原因があったのであろうか。そのような問いかけを識者にすると、「防除法は間違っていない。問題はその防除法を徹底することの難しさにある」という答えが返ってくることが多い。勿論そのような事情が存在することを知らないわけではない。しかし、現行の防除法の側にも原因が潜んでいるのではないだろうか。私はその知られざる原因の一つは防除の網目から抜け落ちている「潜在感染木」の存在にあると考えている。

この「潜在感染木」がなぜ防除の盲点となるのかを考察し、その上で、この盲点を補い、防除体制を完全なものにするにはどのような方法があるのかについて、議論し、問題点をあぶり出すために、第 128 回日本森林学会大会において「残されたマツ林をどのようにして守るか」というテーマの企画シンポジウムを開催した。このシンポジウムでは現行のマツ枯れ防除法の総括や新しい防除技術の紹介も併せて行われたが、防除の盲点と考えられる「潜在感染木」の役割については問題を絞り込めなかったと言ううらみが残った。本特集ではこの点を改め、焦点を「潜在感染木」に絞ってマツ枯れ防除との関係を鮮明にしてみたい。

II. 「潜在感染木」の定義

議論に先立ち「潜在感染木」という言葉の定義を明確にしておこう。マツ枯れにおける「潜在感染」とは「病原体であるセンチュウに感染してから発病するまでのマツ樹の状態で、「潜在感染木」は外見的には健全木と全く区別がつかない」。そうすると、必然的に発病時点の特定が必要になってくるが、これは現在も明確になっていないので、ここでは便宜的に樹脂浸出量に異常が出始めた時点として

おく。普通温暖な地方に生育するマツが一定数以上のセンチュウの侵入を受けると感染が成立し、2~4 週間で発病する。この場合は潜在感染の状態はわずか数週間のみで、発病から衰弱、萎凋、枯死の病態を辿ることになる。しかし、侵入センチュウの数が少なかったり、感染時期が遅かったり、あるいは寒冷地であった場合などでは発病が遅れ、寄主マツ自体の生理活性が低下する冬季まで発病が遅れると、そのまま翌春まで潜在感染期間が長引くことになる。気温の上昇とともに潜在感染木が発病した場合、これがいわゆる年越し枯れ木となる。ただし、潜在感染状態は必ずしも翌春までとは限らず、発病の条件が整った時点で発病・衰弱過程に進むため季節を問わず、枯死する木が発生することになる。

III. 新たな被害木が前年枯死木の周囲に発生するメカニズム

潜在感染木が被害の広がり駆動要因となるという考えは、1990 年に始めた足掛け 4 年にわたる 72 本のチョウセンゴヨウマツを対象とした連続的な樹脂調査の結果から確信を得たもので、さらにそのアイデアはそれに遡る 2 年前に元東大教授 富樫一巳氏の学位論文にあった「履歴効果」と呼ばれる、連年にわたる被害木の発生位置の重なりという現象（富樫 1989）から思いついたものである。この点についての詳細は拙著（二井 2003）を参照されたい。当初からこの重なり原因としては二つの可能性を考えた。一つは、マダラが枯死した木だけに留まらず、周辺のマツにも飛来することによって、センチュウを感染させるが、センチュウ密度が低い場合発病に至らず潜在感染化し、翌年以降の発病に至るという考えで、他の一つは根系を介して枯死した木から周辺の木へ感染するという考えであった。チョウセンゴヨウマツ林での野外調査の結果は明らかなので、最初に枯死した 2 個体に隣接する 1 個体に翌年 6 月早々にマダラが飛来し、産卵痕を残した。しかし、この個体が外見上健全に見えていてもすでに衰弱し枯死に向かっていることは樹脂調査の結果から明らかになっていた。その後さらに隣接木 2 本が衰弱・枯死し、やがてマダラが産卵した。いずれも、前年から樹脂浸出量に異常をきたしていた潜在感染木である。枯死木の伐根の近辺の木が枯れるメカニズムはどうやら 1 番目の考えで説明できそうである。また、アカマツとクロマツの混交林で潜在感染木を対象に病原センチュウの材内分布を調べた報告（Hoshizaki *et*

*Special Issue "Latent Carrier Tree as a Blind Spot of Current Pine Wilt Control Strategies"

Kazuyoshi Futai*.1 (2019) "A Prefatory Note: Latent Carrier Tree as a Blind Spot of Current Pine Wilt Control Strategies"

***連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: futai@kais.kyoto-u.ac.jp

1 京都大学名誉教授 〒606-8501 京都府京都市左京区吉田本町 (Emeritus Professor of Kyoto University, Yoshida Honmachi, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8501, Japan)

(2017 年 12 月 31 日受付, 2018 年 1 月 15 日受理)

al. 2015) もセンチウの樹冠部分に偏った分布を明らかにしておりこの考えを支持している。根系感染の可能性を完全に否定することはできないが、野外における根系癒合の頻度の低さを併せ考えると、一般的に見られる前年枯死木の周辺木の枯損を説明する原理として根系感染は例外的なものとして位置づけるのが妥当ではなかろうか。

IV. 潜在感染木はマツ枯れ被害拡大の駆動因となる

チョウセンゴヨウマツ林において樹脂浸出量を連続的に調査しながらマツノザイセンチュウの潜在感染の実態を調査した、明らかになったもう一つの重要な点は、翌年発症した潜在感染木にいち早く性成熟したマダラが飛来した点である。50 ha の敷地内に発生した枯損木を毎年徹底駆除していた調査地(京都大学旧演習林上賀茂試験地)では林内からマダラが羽化する可能性は極めて低かった。つまり、潜在感染木が誘引物質を揮散させることによりその年のシーズン初期に羽化し、性成熟に達したメスのマダラを50 h の敷地外から誘引したことになる。すると、再びそれら潜在感染木の周囲のマツにセンチウを感染させることになる。こうして潜在感染木を中心に被害が林内に継続的に広がってゆく仕組みが浮き彫りになった(Futai 2003)。

これまで「年越し枯れの多発」は低温による発病遅延を前提とした寒冷地に特有の現象として捉えられていたが、感染の翌年以降に発病し枯死する現象はあらゆるマツ枯れ被害地で起こり得る。それは発病遅延による潜在感染化が低温によってのみならず、センチウの低い感染密度や、マツの側の抵抗性の強さなどによっても発生する現象だからである。事実、われわれは寒冷地とは呼べない京都や鳥取で多くの潜在感染木を発見しているし、それらの中の一定数が翌年以降に発病することを確認している(Takeuchi and Futai 2007)。

V. マツ枯れ防除体制における潜在感染木の危険性

潜在感染木とは感染後も一定期間症状を現さない状態のマツのことをいう。そのため、往々にして枯死木の駆除という現行のマツ枯れ防除対策の網目から漏れてしまう。そして、せっかく林内から全ての枯死木を駆除したはずのマツ林に遅れて枯死木を再発させることになる。さらに、駆除から漏れた潜在感染木の発症が翌年以降のマツ枯れシーズン(マダラの羽化・発生期～産卵活動期)に重なると、性成熟したマダラを誘引し、新たな枯死木と潜在感染木を発生させることになる。また、このようなマダラの飛来による新たなセンチウの感染を防ぐため、殺虫剤の散布が励行されても、病原センチウはすでに前年以前に樹体内に感染しているため、その活動や増殖は全く影響されることがない。そのため、その年のマダラの後食や産卵が完全に阻止されても、潜在感染木の発症、枯死が頻発することになる。このように現行のマツ枯れ防除の二つの基本対策、枯死木(感染源)の完全駆除と新たな感染を防ぐため実施されるマダラを標的とした殺虫剤の予防散布、のいずれもが効果を発揮せず枯死木が発生するという事態は防除の行方を見守る市民に大きな疑念を持たせることになり、薬剤

散布に対する反対運動に火をつけることになったのではない。潜在感染木の存在が間接的にマツ枯れ防除を困難にしていた点は否定できない。潜在感染木に対する正しい理解とその情報の市民に向けた啓発の遅れが悔やまれる。

潜在感染木がマツ枯れの被害拡大に及ぼす役割を考える上でもう一つ考慮すべき事象がある。それは、マツ枯れ被害林においては被害経過が進むにつれて枯死木の数が増えるとともに、潜在感染木の数も増える点である。京都の嵐山の近くに位置する小倉山にある京都市有林では多数のアカマツが植栽されていたが、毎年繰り返される周辺マツ林からのマダラの飛来により、マツ枯れが進行し、生残木の数が減少の一途を辿っている。この地域ではマダラを対象とした殺虫剤の散布は一切行われず、防除対策としては枯死木(感染源)の徹底駆除だけが実施されてきた。結果的には毎年マダラの飛来は続き、生残アカマツ材内のセンチウ DNA 検出により明らかになった潜在感染木化率は80%を超えていた。もしこのような状況下で現行の枯死木駆除の手を緩めたら、マダラが林内で発生するようになり、数年のうちにこの林分は壊滅することになるだろう。なぜなら潜在感染木の何本かが毎年発症して産卵対象木となるため、林内のマダラの個体数が急増し、生残しているマツを枯死させるからだ。日本各地のマツ林で見られた、マダラを対象とした殺虫剤散布の中止後数年以内に発生する被害木の急増という現象も、長年の被害歴の中で潜在感染木の林内蓄積が起きていると考えると理解しやすくなる。

VI. 潜在感染木について未解明の問題

マツ枯れ被害林において潜在感染木が存在する事実やそれがマツ枯れの被害拡大において果たしている役割についてはほぼ明らかになっているが、潜在感染木そのものの発生メカニズムや潜在感染から発病に至る病徴進展の詳細については未解明の点が多い。例えば上にも挙げたように、低温や樹木の抵抗性、あるいは感染時におけるセンチウ密度の低さが発病遅延をもたらすことは容易に想像できるが、いったい何℃ぐらいの時に発病が進行し、何℃以下になると発病が遅延するのか、あるいはセンチウ密度がどのぐらいの時には発病せずに潜在感染化するのかなどについては、詳細な実験があるわけではない。また、センチウ感染後に生き残るマツのうち、どの程度が潜在感染木化し、どの程度が完全に健全性を取り戻すのかといった最も基本的なことも判っていない。さらに、いったん潜在感染化したマツが翌年以降に発病するのはマツがどのような条件になった時なのか、そしてその時材内のセンチウは何処に分布し、どのぐらいの密度になっているのかといった病理学的な基礎情報も得られていない。いずれも今後速やかに明らかにすべき点であろう。

こうして見てくると、潜在感染木に関して明らかでない点とはとりもなおさず、マツ枯れの発病メカニズムそのものであることに気がつく。これまで、大量のセンチウを比較的高温条件下で接種して、強制的に発病させ調べてきたマツ枯れのメカニズムは常に萎凋・枯死に結びつく一義的なものであった。しかし、潜在感染化を伴う発病過程は

より時間がかかり、結果も多様にばらつくため、マツ枯れメカニズムの本質を探るのにより優れた系であると考えられるがいがであらうか。

VII. 潜在感染木を組み込んだ防除体制の提案

この特集号の中の論文でも明らかにされるように、本来潜在感染木として感染の翌年以降に発病、枯死するマツが樹幹注入殺線虫剤（以下、樹幹注入剤）の投与により、枯死を免れる現象が見出されている。もしこのような樹幹注入剤のマツ枯れ治療的な使い方が可能なら、潜在感染木も視野に入れた次のような新しい防除体制の確立が展望できるようになる。

被害歴の新しい、林分密度の高いマツ林では、ある年にマツ枯れで枯死したマツは直径2 cmを超える全ての枝も含めて徹底的に駆除する。次にその伐根の周囲半径50 m以内に分布する全てのマツについて秋季に樹脂調査を実施し、樹脂異常（樹脂浸出停止～樹脂浸出量の極端な減少）を示すマツを抽出し、これらに樹幹注入剤を投与する。翌春、気温が上昇する頃、先に樹脂調査した全てのマツを対象に再度、樹脂調査を実施する。秋、春2回の樹脂調査を通じて樹脂浸出が停止しているマツは発病、枯死に向かうマツとして伐倒駆除の対象とする（これを放置すると続くマツ枯れシーズンに揮発性の物質を放出して林外からマダラと呼び寄せてしまう）。一方、被害歴が長く、生残木の密度が低下している林分では秋口に生残する全てのマツに樹幹注入剤を投与し、翌春にこれらすべてを対象に樹脂調査を実施し、樹脂異常を示すマツを全て伐倒駆除の対象とする。

このような潜在感染木も対象とした防除法は国内ではほとんど実施されていないが、韓国では最近、国の防除方針に潜在感染木も対象として取り込まれたという。我が国においても、東北地方や長野県などの高標高地では現在も被害の進展が深刻な問題となっている。既往の防除法の問題点を直視し、新たな取り組みにチャレンジしてもらいたいものだ。

VIII. 執筆者の紹介・その仕事の位置付け

最後になったが、本特集号の企画提案者の務めとして執筆者の簡単な紹介をしておこう。

センチウに感染しながら無病徴である潜在感染木の樹体内に、線虫が感染しているか否かを調査する手段として、材内線虫の検出法は極めて重要で、その技術の進歩が潜在感染木の普遍性の理解を深めた。ここではマツノザイセンチウ固有の微量DNAを検出する技術を開発し、野外数カ所で潜在感染木の実態を明らかにした京都大学の竹内さんが、材内線虫の検出技術の進歩の歴史を振り返るとともに、各検出法の問題点を整理する（竹内 2019）。

「潜在感染木」の重要性については韓国では広く認識が進み、すでに行政レベルで取り上げられ、その防除指針の中にも組み込まれている。この特集では、韓国でマツ枯れ防除のために社団法人「韓国松保護市民連帯」を立ち上げ、韓国のマツ林の保護に尽力しておられる趙庸祺さんと、

同じ目的のために活動しておられる社団法人「韓国山林技術士協会」の鄭圭元さんから、韓国におけるマツ枯れの実情と防除、特に潜在感染木をも対象とした防除体制についての実情について紹介をいただく（趙・鄭 2019）。併せて、日本同様にマツ枯れに苦しむ韓国の森林保護関係者にこの特集号が有用な情報として迎え入れられることを祈りたい。

マツ枯れのように多数の生物が絡み合い、広範囲にしかも急速に変化する現象に生態学は対応することが難しい。この難問を解く一つの鍵は数理生態学にある。ここでは、シミュレーションモデルを用い、これに潜在感染木を組み込むことにより、マツ枯れ進展において潜在感染木が果たす役割について奈良女子大学の高須さんにより新たな数理生態学的検討が加えられる（高須 2019）。

寒冷地域におけるマツ枯れの特徴として年越し枯れが占める割合が高いことは以前から注目されてきた（陣野ら 1987）。そのような中で特に潜在感染木に着目して精力的に野外調査をして来られた岩手県の小岩さんにはその長年の結果を整理し、報告していただく（小岩 2019）。

潜在感染木の感染後の病徴進展は多様で、発病までに6年以上を要するという報告もある（Halik and Bergdahl, 1999）。そのため、感染後不可逆的に枯死への過程を辿る前なら、治療が可能ではないかという考えが思い浮かぶ。ここでは、世界文化遺産の構成資産である三保の松原の保全に関わっておられる加藤さんらから、当該海岸林に隣接したクロマツ林分で実施された、樹幹注入殺線虫剤による潜在感染木の治療効果についての実証試験の結果が紹介される（加藤 2019）。今後のマツ枯れ防除に献げる朗報として検討いただきたい。

このように本特集号はこれまでの長いマツ枯れ研究の歴史の中で見過ごされてきた潜在感染木に光を当て、既往の防除法に新たな指針を与えるものとなることを期待して企画された。

引用文献

- 趙 庸祺・鄭 圭元（2019）韓国における潜在感染木に対する取り組み。日林誌 101: 26-33
- 二井一禎（2003）マツ枯れは森の感染症—森林微生物相互関係論ノート—。文一総合出版
- Futai K (2003) Role of asymptomatic carrier trees in epidemic spread of pine wilt disease. J For Res 8: 253-260
- Halik S, Bergdahl DR (1999) Long-term survival of *Bursaphelenchus xylophilus* in living *Pinus sylvestris* in and established plantation. For Pathol 24: 357-363
- Hoshizaki Y, Nakabayashi Y, Mamiya Y, Matsushita M (2015) Localized within- and between-tree variation in nematode distribution during latent state of pine wilt disease makes the disease status cryptic. For Pathol 46: 200-205
- 陣野好之・滝沢幸雄・佐藤平典（1987）寒冷・高地地方におけるマツ材線虫病の特徴と防除法。林業科学技術振興所
- 加藤 徹・剣持 章・山田祐記子・二井一禎（2019）防除実施マツ林におけるマツ材線虫病潜在感染木の確認と樹幹注入剤による発症抑制の効果。日林誌 101: 50-54
- 小岩俊行（2019）岩手県におけるマツ材線虫病潜在感染実態の解明と防除の試み。日林誌 101: 39-49
- 高須夫悟（2019）マツ枯れ進展における潜在感染木の役割に関する数理的研究。日林誌 101: 34-38
- 竹内祐子（2019）マツ材線虫病診断法の変遷—潜在感染木への適用可能性—。日林誌 101: 17-25
- Takeuchi Y, Futai K (2007) Asymptomatic carrier trees in pine stands naturally infected with *Bursaphelenchus xylophilus*. Nematology 9: 243-250
- 富樫一巳（1989）マツのマダラカミキリの個体群動態とマツ材線虫病の伝播に関する研究。石川県林業試験場研究報告 20: 1-142