

研究紹介

緒言

アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) の生態生理学的特性とマツ材線虫病発現の関係

三木直子

(生態系保全学講座)

Eco-physiological Characteristics of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. and Pine Wilt Disease

Naoko Miki

(Department of Ecosystem Management)

Aerial photographs taken in the southern part of Okayama Prefecture, western Japan, were analyzed and a tree census was conducted for elucidating the relationship between the incident of pine wilt disease and site conditions. Pine wilt damage tended to be less in areas with dry conditions, such as the upper part of a slope and granite rock areas. It was suggested that the drought resistance of pine trees, caused by long-term water stress, was thought to be one of the important factors in resistance to pine wilt disease. Therefore, we examined the characteristics of water relations of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. growing in different soil moisture conditions. *P. densiflora* growing under long-term water stress rapidly closed its stomata in response to soil drying and avoided losing water because of the decrease in the leaf pressure potential derived from the high-elastic cell walls and because of the increase in the hydraulic resistance of the branch. Moreover, the *P. densiflora* under chronic water stress had a high capacity for photosynthesis. The physiological activity of *P. densiflora* under chronic water stress stayed high even after the inoculation by nematode. It was suggested that *P. densiflora* growing under long-term water stress could resist the influence of the extensive water deficit caused by the shortage of precipitation and by pine wilt disease, and could delay the development of pine wilt disease owing to the drought resistance.

Key words : drought resistance, water stress, stomatal response, photosynthesis, pine wilt disease

マツ林は元来、露岩地等の痩せ地を土地的極相として分布する植生であり、特に沿岸部の痩せ地において防風、防潮機能を担ってきた。しかし、農耕文化の発達に伴い、現在では都市近郊林の主要な植生の一つとなっている。そのため、これまで主に広葉樹林が担っていた土砂流出および崩壊の防止といった環境保全機能も担うようになった他、東海道のマツ並木が浮世絵に描かれるなど、マツ林は人々の芸術文化と深く結びつき、修景としても大きな役割を担うようになっている。しかしながら、マツ材線虫病 (pine wilt disease) の発生以降、マツ林において深刻な被害が報告されている。マツ林の消失は、マツ樹の木材資源としての損失だけでなく、マツ林のもつ環境保全機能の停止、喪失といった点からも多大な影響を及ぼすと推測され危惧されている。

マツ材線虫病はマツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus* Hope) に媒介されるマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhrer)) によって引き起こされる萎凋病である^{6,15,19)}。これまでマツ材線虫病に関する研究は、病原体であるマツノザイセンチュウ、媒介者のマツノマダラカミキリ、宿主であるマツ樹のそれぞれに焦点をあて、また三者あるいは二者の関係について多岐にわたり行われている。しかし、マツ樹の生育する環境条件を考慮に入れた生態生理学的な見地からの研究は乏しく、十分とはいえない。特に、土壌の水分条件は、母岩や斜面上での位置などの立地の違いに強く影響されること、また、マツ材線虫病は萎凋病であることから、土壌の水分条件に対するマツ樹の応答と被害程度には何らかの関係があると考えられる。今後、被害の防止と被害林分の管理についてより詳細で適切な対策を検討するうえで、立地がマツ材線虫病の発現に及ぼす影響を生態生理学的な側面から明らかにすることは重要な課題の一つといえる。

そこで本研究では、まず、岡山市近郊のマツ林を対象とし、航空写真解析と毎木調査から、被害の発生程度と立地の関係について明らかにした。そして、異なる立地に生育するマツ樹、および土壌水分条件を異にして育てたポット苗木の生理特性の違いを検討した。これにより慢性の水ストレスに対する耐乾性を明らかにすると共に、野外の立地条件の異なる場所に生育するマツ樹の生理特性の違いが、土壌水分条件の差異を反映していることを証明した。更に、生育土壌の水分条件を変えることにより、耐乾性の異なるポット苗木を育て、マツ材線虫病の病徴の進展と耐乾性の関係を検討した。

1. マツ材線虫病の発生に対する立地の影響^{10,11)}

マツ材線虫病被害の発生と立地の関係を明らかにすることを目的として、岡山県南部の母岩の異なる3調査区において航空写真を用いた解析を行った。また、花崗岩母岩のアカマツ林分において、毎木調査を行った。

その結果、いずれの調査区においても乾性な斜面上部で被害率は小さかった。また母岩の違いで比較すると、土壌の保水性がより低いと考えられる花崗岩母岩の調査区は、土壌の保水性がより高いと考えられる堆積岩母岩の調査区よりも被害程度が小さく、また被害の経年的な増加の傾向も緩やかであった。被害は常に乾燥気味な慢性的の水ストレスがかかっていると考えられる立地で発生しにくいことが示唆され、マツ材線虫病に対する抵抗性にマツ樹の耐乾性が関係していることが提起できた。

2. 異なる土壌水分条件下で生育した個体の生理特性

(1) 葉の水分生理特性¹³⁾

異なる土壌水分条件下に生育する個体の葉の水分生理特性を明らかにするため、気孔コンダクタンス、蒸散速度、そして葉の水ポテンシャルの日変化測定、およびP-V曲線の作成を行った。測定には斜面上部と下部の野外林分に生育する約40年生の成熟木と、約1年間異なる土壌水分条件下で育てた4年生のポット苗木を用いた。

その結果、乾燥条件下で生育した個体は、土壌の乾燥に対して気孔を閉鎖し失水を制御する傾向が認められた。夜明け前の水ポテンシャルの値は生育時の土壌水分の違いで差は認められなかったが、P-V曲線を用い、葉の水ポテンシャルの値から圧ポテンシャルの値を算出して比較したところ、乾性な土壌で生育する個体において、圧ポテンシャルの値が大きく低下していることが示唆された。葉の細胞の圧ポテンシャルが低下すると、孔辺細胞の圧ポテンシャルの低下が起こり、気孔閉鎖が起こる。また、葉の圧ポテンシャルの低下をシグナルとして、アブシジン酸ホルモンの生成がうながされることも報告されていることから¹⁰⁾、圧ポテンシャルの低下が乾燥条件における気孔の閉鎖に深く関与していると考えられた。

葉の細胞構造的な特性について比較すると、乾燥条件下で生育した個体は細胞弾性率が高く、細胞壁が硬いことが明らかとなった。そのため、慢性的に水ストレスを受けている個体では、水ストレスを受けて葉の細胞の水分が減少する時に圧ポテンシャルが低下し、孔辺細胞の反応を通して気孔の速やかな開閉運動が行われることが示唆された。一方、溶質 osmole 数および全細胞内水分量はともに生育時の土壌水分条件下で差は認められず、水ストレスに対する浸透調節の違いは認められなかった。したがって、乾燥した条件下に生育する個体は乾燥に対してエネルギーコストのかかる浸透調節よりも、細胞壁を硬化させることによる機械的で速やかな気孔閉鎖メカ

ニズムを獲得し、水分の損失を極力回避していることが示唆された。また、慢性的な水ストレスへの対応としてこのような葉の水分特性を獲得していたがゆえに、急性の水ストレスに対して速やかに気孔を閉鎖することができたと考えられた。

(2) 光合成活性¹²⁾

CO₂とH₂Oの交換は葉の気孔という同一経路を介して行われる。したがって、乾燥に対する気孔開度の調節は光合成活動への影響を通じ、樹体の成長や活性の維持にも著しく影響を及ぼすことが予測される。そのため、生育土壌の水分条件の異なる個体について、光合成活性を踏まえた生理特性の比較を行うために、気孔コンダクタンス、蒸散速度、および純光合成速度の日変化を測定した。

乾燥気味の土壌に生育する個体は水ストレスへの対応として気孔を閉鎖する傾向が認められた。しかし、光合成速度は湿潤条件下で生育した個体と同程度の値を示し、水利用効率は乾燥条件下で生育した個体の方が高かった。気孔を介した水とCO₂の拡散条件は同じではなく、葉内と大気間の水蒸気の濃度勾配に比べて、CO₂の大気から葉緑体までの濃度勾配は緩やかである⁹⁾。したがって、気孔開度が小さければ水の拡散速度の方がCO₂の拡散速度より大きく低下するため、水利用効率は高くなる。水利用効率の良さが、気孔開度の違いによる水分損失量の違いだけによるものか、または、光合成速度の高さを含むものかを判断するために、同一の気孔開度における光合成速度を比較した。その結果、乾性な土壌で生育する個体は湿性な土壌で生育する個体よりも光合成速度が高い傾向が認められた。したがって、乾燥条件下で生育する個体の水利用効率の高さは、気孔閉鎖による失水の防止だけでなく、光合成速度が高いことにも起因することが示唆された。このように、慢性的に水ストレスを受けて生育した個体は、水ストレスに対して気孔を閉鎖して失水を抑えながらも、高い光合成活性を維持できる水分低消費型であることが示唆された。

(3) 樹体の水利用調節¹⁴⁾

樹体は葉、枝、幹、根の各器官から構成され、樹体の水分状態は各器官の有する蒸散、通水、貯水、および吸水といった諸機能の総合的な作用によりバランスを保っている。したがって、土壌の水分条件が変動する際の葉の気孔コンダクタンスと蒸散速度、枝と幹の樹液流速について調べ、生育土壌の水分条件の違いが樹体の水分制御に与える影響について、葉における気孔の応答と枝および幹部の通水と貯水機能の関係から検討した。

乾性な土壌に生育する個体は土壌の乾燥に対して気孔開度を調節する傾向があった。一方、湿性な土壌に生育する個体は常に蒸散を活発に行っていた。夜明け前の葉の水ポテンシャルが0.0MPaから-2.0MPaの範囲のような水分条件の著しい変動下において、気孔コンダク

ンスの日最大値と夜明け前の葉の水ポテンシャルの関係をみた場合、両者には正の相関があることが報告されている¹⁷⁾。今回の測定条件下では夜明け前の水ポテンシャルの値が約 $-0.5 \sim -1.0$ MPa の範囲に限られていたため、気孔コンダクタンスの日最大値との明確な関係は認められなかった。気孔コンダクタンスの大きさは葉の水分状態だけでなく、樹体の通水コンダクタンスあるいは通水抵抗と相関があり、両者が総合的に蒸散を制御している^{18,20)}。したがって、幹基部および枝部で測定した樹液流速の値を用いて通水抵抗を算出し、気孔コンダクタンスの日最大値との関係を検討した。通水抵抗はオームの法則のアナロジーから回帰法を用いて算出した。その結果、全体を通じて通水抵抗が高くなるにつれて気孔コンダクタンスの日最大値に低下する傾向が認められた。特に乾性な土壌で生育した個体の枝で通水抵抗の変動が大きく、乾燥条件下で通水抵抗が高かった。したがって、乾性な土壌で生育した個体は、土壌の乾燥による葉の水ポテンシャルの低下の初期過程において、枝部の通水抵抗を高め気孔を閉鎖し失水を抑えていると考えられた。2(1)で示した葉の細胞構造的な特性と併せて、葉と枝の双方の機能により、速やかな気孔調節を行っていると考えられた。

3. 異なる土壌水分条件下で生育した個体におけるマツ材線虫病の病徴進展の差異

水ストレスとマツ材線虫病の被害の関係については、少雨の年に被害程度が大きいことが報告され^{7,8)}、また、センチュウ接種実験により、急性の水ストレスがマツ材線虫病の発病率を高めることが明らかとなっている^{1,2)}。しかし、慢性的な水ストレスを考慮に入れた報告はみられない。したがって、生育時の土壌水分条件の違いによる外観的、生理的病徴の進展の差異を明らかにするために、センチュウ接種実験を行い、葉色の変化や夜明け前の水ポテンシャル、純光合成速度、気孔コンダクタンス、および蛍光反応の変化について調べた。

まず、外観的な病徴の進展に関して葉色を比較したところ、乾性な水分条件下で生育した個体は接種直後に葉が薄緑色に変色する傾向は著しかったがその後の黄色、茶色への変化は緩やかだった。一方、湿性な水分条件下に生育した個体は接種直後の薄緑色への変色は緩やかであったが、黄色、茶色への変色は著しい傾向が認められた。

次に生理的な病徴の進展についてみると、進展の初期においては、乾性な水分条件下で生育した個体は接種前から乾燥に対して気孔開度を小さく保っており、最大気孔コンダクタンスは接種後もほとんど変化しなかった。最大純光合成速度は接種直後に低下したが、その後回復する傾向が認められた。一方、湿性な条件下で生育した個体では気孔コンダクタンス、純光合成速度ともに接種

後著しく低下する傾向がみられた。接種後17日目の値を比較すると、気孔コンダクタンスの値はほぼ等しいのに対して、最大純光合成速度の値は乾性な土壌で生育した個体の方が高い値を示した。これは慢性的に水ストレスを受けることで高い水利用効率を獲得していたためであると考えられた。光合成を抑制した条件下ではセンチュウの増殖が促進され⁵⁾、病徴の進展がすすむことが報告されている^{3,4)}。したがって、慢性的に水ストレスを受けて生育した個体は高い光合成能による優れた水利用効率によって病徴の進展を抑えることができると考えられた。病徴進展の後期では、水ストレス下で生育した個体は葉の水ポテンシャルの値の低下が小さかった。これは、急性の水ストレスに対して速やかに気孔を閉鎖し失水を抑える特性によるものと思われた。このことから、仮に病徴が進展したとしても、水分状態を高く維持できることから、萎凋を免れる可能性が高いと考えられた。

要 約

マツ材線虫病の発生と立地の関係を検討した結果、集水面積の小さな斜面上部や花崗岩のような乾燥しやすい母岩のマツ林ほど被害が小さく、マツ樹の水ストレスに対する耐性と被害の発生に何らかの関係があるものと考えられた。そこで、生育土壌の水分条件が異なるマツ樹の生理特性について検討した結果、慢性の水ストレスを受けて生育した個体の葉は、わずかな水分の損失に対して葉の圧ポテンシャルを著しく低下させ、また枝部の通水抵抗を高めることで急性の水ストレスに対して速やかに気孔を閉じることができる特性を有していた。その結果、マツ材線虫病被害発生の誘因として作用するストレスフルな状態を回避できることが示唆された。また、そうした耐乾性を有するマツ樹は同時に高いCO₂固定効率により光合成活性を高く維持できる特性を持ち合わせることで、マツ材線虫病の病徴の進展を抑制できることが示唆された。このように、立地の違いによるマツ材線虫病被害の発生の差が、生育土壌の水分条件の違いによる耐乾性の差異に大きく関与していることが明らかとなり、マツ材線虫病に対する抵抗性のメカニズムとしてマツ樹の耐乾性の重要性が示された。

文 献

- 1) Ikeda, T. : Responses of water-stressed *Pinus thunbergii* to inoculation with avirulent pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*): water relations and xylem histology. J. For. Res., **1**, 223-226 (1996)
- 2) 岩崎 寛・吉川 賢・坂本圭児・千葉喬三: 異なる土壌水分下におけるマツ材線虫病の進展に伴うアカマツ実生の水分生理特性および光合成の変化. 日本緑化工学会誌, **24**, 186-191 (1999)
- 3) Kaneko, S. : Effect of light intensity on the development of pine wilt disease. Can. J. Bot., **67**, 1861-1864 (1989)
- 4) 金子 繁・陳野好之: 異なる光条件下におけるアカマツ苗木材

- 線虫病の進展の差異. 日本林学会誌, **68**, 208-209 (1986)
- 5) 金子 繁・今川一志: 侵入初期のマツノザイセンチュウの増殖に対する光強度の影響. 日本植物病理学会報, **57**, 79 (1991)
- 6) 清原友也・徳重陽山: マツ生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接種試験. 日本林学会誌, **53**, 210-218 (1971)
- 7) 小林一三: 関西地方における昭和52年夏の異常気象と松くい虫被害. 森林防疫, **27**, 75-78 (1978)
- 8) 小林一三: 関西地方における2年連続の異常気象と松くい虫被害の激化. 森林防疫, **28**, 80-84 (1979)
- 9) Larcher, W.: 佐伯敏郎監訳, 植物生態生理学. pp. 55-92, シュプリンガー・フェアラーク東京, 東京 (1994)
- 10) Miki, N., Sakamoto, K., Nishimoto, T., Yoshikawa, K. and Hada, Y.: Relationship between the incidence of pine wilt disease and the drainage area. J. For. Res., **6**, 181-186 (2001)
- 11) 三木直子・坂本圭児・西本 孝・吉川 賢・波田善夫: マツ材線虫病の発生に対する立地の影響. 日本緑化工学会誌, **27**, 108-113 (2001)
- 12) 三木直子, 平井晃余, 坂本圭児, 西本 孝, 吉川 賢: 異なる土壌水分条件下で生育したアカマツ苗木の気孔コンダクタンス, 蒸散速度および光合成速度の日変化. 日本緑化工学会誌, **28**(1), 103-108 (2002)
- 13) Miki, N., Otsuki, K., Sakamoto, K., Nishimoto, T. and Yoshikawa, K.: Leaf water relations in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. on different soil moisture conditions. J. For. Res., **8**, 153-161 (2003)
- 14) 三木直子, 梅田明宏, 坂本圭児, 西本 孝, 吉川 賢: 生育立地の違いがアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 樹体における水利用調節に与える影響. 日本緑化工学会誌, **30**(1), 104-109 (2004)
- 15) 森本 桂・岩崎 厚: マツノザイセンチュウ伝播者としてのマツノマダラカミキリの役割. 日本林学会誌, **54**, 177-183 (1972)
- 16) Pierce, M. and Raschke, K.: Correlation between loss of turgor and accumulation of abscisic acid in detached leaves. Planta., **148**, 174-182 (1980)
- 17) Reich, P. B. and Hinckley, T. M.: Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. Funct. Ecol., **3**, 719-726 (1989)
- 18) Sperry, J. S.: Hydraulic constraints on plant gas exchange. Agric. For. Meteorol., **104**, 13-23 (2000)
- 19) 徳重陽山・清原友也: マツ枯死木中に生息する線虫 *Bursaphelenchus* sp.. 日本林学会誌, **51**, 193-195 (1969)
- 20) Wullschlegel, S., Meinzer, F. C. and Vertessy, R. A.: A review of whole-plant water use studies in trees. Tree Physiol., **18**, 499-512 (1998)