

カツラマルカイガラムシが寄生したブナ苗木の水分通道

原山尚徳・矢崎健一 (森林総研)・岡田充弘 (長野県林総セ)・石田 厚 (京大生態セ)

要旨：カツラマルカイガラムシ (以下カツラマル) 寄生による落葉広葉樹被害が、樹木の耐乾性低下に起因しているかどうかを、ブナの苗木を用いて幹の水分通道の点から調べた。ブナの苗木にカツラマル既寄生・未寄生、および土壌乾燥処理・未処理の計4処理を施し、枯死率、葉量、葉の水ポテンシャルおよび水分通道度を測定した。枯死率はカツラマル既寄生・乾燥処理で最も高かったことから、カツラマルの寄生により樹木の耐乾性が低下することが明らかになった。辺材面積あたりの水分通道度最大値は、カツラマルの寄生により低下する傾向が認められた。また、カツラマル既寄生・乾燥処理で葉量の大幅な減少が認められた。一方、辺材面積当たりの水分通道度現実値や葉の水ポテンシャルには、カツラマル寄生の影響は認められなかった。こうした結果から、カツラマル既寄生・乾燥処理の生残個体では、水分通道能力が低下したために、葉量を減らすことによって蒸散による水分損失を減少させ、葉の水ポテンシャルの大幅な低下を回避し、キャビテーションによる過度の水分通道阻害を免れたと考えられた。

キーワード：エンボリズム、キャビテーション、枯死、葉の水ポテンシャル、落葉

I はじめに

近年、カツラマルカイガラムシ (*Comstockaspis macroporana*, 以下カツラマル) による落葉広葉樹の集団枯損が東日本各地に広がっている (6, 7, 8, 9)。カツラマルは体長 2 mm 程度の吸汁性昆虫で、大量に発生して樹幹や枝の表面に寄生し、葉の褐変・枝枯れを引き起こす (図-1)。被害が激しいと立木が枯死する場合もある。カツラマルはクリの重要害虫としてよく知られており、その生態や防除に関する研究はこれまで多くなされているが (2)、カツラマルの吸汁によって樹木が被害を受ける生理的なメカニズムは明らかになっていない。

カツラマル寄生による葉の褐変・落葉は蒸散の盛んな8月下旬に顕在化し (2)、その被害は土壌が乾燥しやすい場所でより顕著に認められる (9)。このことは、カツラマルによる吸汁が、樹体内の養分動態のみならず樹木の水分特性に影響を及ぼし、耐乾性を弱めている可能性を示唆している。

樹木の水分通道は、樹木の水分特性の中で耐乾性を決定する主要な要素の一つである (1)。また、病害虫感染

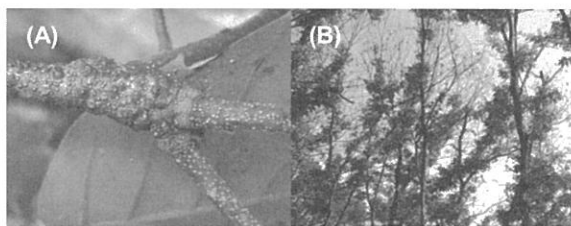


図-1. カツラマルカイガラムシ寄生枝の様子 (A) と被害林分の状況 (B)

による樹木の枯死と水分通道阻害との関連性が指摘されている (4)。カツラマルが寄生したコナラ稚樹では、夏季に木部道管で水切れ (キャビテーション) を起こしていたことから (12)、カツラマル寄生によって枝や幹で水分通道阻害が生じ、その結果樹木の被害が引き起こされるのかもしれない。そこで本研究では、カツラマルが寄生したブナ (*Fagus crenata* Blume) のポット苗に土壌乾燥処理を行い、1) カツラマル寄生によってブナ苗木の耐乾性が低下するか、2) 耐乾性の低下が幹の水分通道阻害に起因するか、を明らかにすることを目的とした。

II 材料と方法

1. 植物材料 供試木の育成は、茨城県つくば市の森林総合研究所構内にある屋根付きの圃場で行った。相対光強度は44%である。2010年3月下旬に苗木業者から樹高80 cm前後のカツラマル未寄生および既寄生のブナ苗木を購入し、発砲煉石で満たした 1/10000 a ワグネルポットに移植した。緩効性肥料 (K, N : P : K : Mg = 6 : 40 : 6 : 15) をポットあたり約3g与えた。灌水は2日毎に行った。展葉終了後の4月下旬から、カツラマル未寄生および既寄生個体の約半数について、灌水を2日毎から5日毎に減らし土壌乾燥処理を施した (以下、2日毎灌水を湿潤、5日毎灌水を乾燥処理とする)。処理したブナの個体数は、未寄生・湿潤が22、未寄生・乾燥が23、既寄生・湿潤が23、既寄生・乾燥が21である。

2. 枯死率 2010年6月18日、7月29日および8月30日にポット苗の生残を調べ、処理ごとに枯死率を算出

Hisanori HARAYAMA, Kenichi YAZAKI (For. and Forest Prod. Res. Inst., Matsunosato 1 Tsukuba Ibaraki 305-8687), Mitsuhiro OKADA (Nagano Pref. For. Res. Ctr.) and Atsushi ISHIDA (Ctr. Ecol. Res. Kyoto Univ.) Hydraulic properties of saplings of *Fagus crenata* attacked by *Comstockaspis macroporana*.

した。すべての葉が落ちた個体を枯死とした。

3. 個体サイズと葉面積・葉数 生存している個体の中から、各処理それぞれ5から7個体選び、水分通過度の測定（後述）前に樹高と地際直径を測定した。水分通過度の測定後、測定個体のすべての葉を採取し、葉数、平均個葉面積、水分通過度の測定に用いた幹試料の上部に付いていた総葉面積 (A_L)、および個体あたりの総葉面積を測定した。

4. 葉の水ポテンシャル 7月下旬から8月上旬の良く晴れた日の日中 (10:30~13:00) と次の日の明け方に、選定した各個体からそれぞれ1枚の葉について、プレッシャーチャンバーを用いて日中 (Ψ_{mid})、および明け方の葉の水ポテンシャル (Ψ_{pre}) を測定した。測定は、各処理ともに灌水した次の日に行った。

5. 幹の水分通過度 葉の水ポテンシャルの測定から1週間以内に、選定した各個体について、減圧チャンバー法 (3, 詳しくは5を参照) を用いて幹の水分通過度を測定した。測定は、湿潤処理では灌水の翌日、乾燥処理では灌水の4日後に行った。ポット苗の主幹を直径6 mm 程度の部分で剪定し、直ちに水中で長さ10 cm に再剪定した。剪定した幹試料を原山ら (2009) の方法に従って減圧チャンバーに設置した。測定には10 mM 塩化カリウム溶液を用いた。まずは大気圧条件下で、幹試料へ流入する溶液の流速を5分間測定した (バックグラウンド流速, r_{bg})。次に、真空ポンプを用いてチャンバー内を大気圧より0.01 MPa 低く減圧し、10分間流速を測定した (r_{before})。その後、チャンバー内を大気圧から0.095 MPa 低く30分間減圧することで、幹試料でのキャビテーションによるエンボリズム (塞栓症) を解消した (フラッシング)。最後に、チャンバー内の圧力を大気圧から0.01 MPa 低い状態に戻し、10分間流速を測定した (r_{after})。フラッシング前後の幹試料の水分通過度 (それぞれ k_a , k_m) を以下の式から算出した。

$$k_a = (r_{before} - r_{bg}) L / P \quad (1)$$

$$k_m = (r_{after} - r_{bg}) L / P \quad (2)$$

ここで、 k_a は水分通過度現実値、 k_m は水分通過度最大値、 r_{before} , r_{after} はフラッシング前後の流速、 r_{bg} はバックグラ

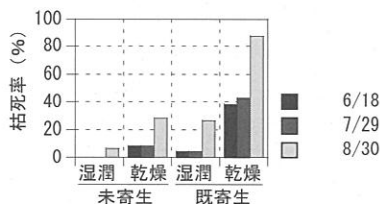


図-2. カツラマルカイガラムシ寄生および灌水処理別の枯死率。

表-1. 測定個体のカツラマルカイガラムシ寄生および灌水処理別の樹高 (cm) と地際直径 (mm) (平均値±SD), および二元配置分散分析の結果

処理	樹高		地際直径	
未寄生・湿潤	78 ± 18		9.4 ± 1.5	
未寄生・乾燥	81 ± 22		9.0 ± 1.2	
既寄生・湿潤	82 ± 28		8.4 ± 1.3	
既寄生・乾燥	90 ± 17		9.1 ± 0.7	
分散分析	F 値	P 値	F 値	P 値
寄生	0.54	0.471	0.88	0.360
灌水	0.37	0.552	0.09	0.767
寄生×灌水	0.10	0.758	1.08	0.311

表-2. カツラマルカイガラムシ寄生および灌水処理別の個葉面積, 個体あたりの葉数と総葉面積に対する二元配置分散分析の結果

	個葉面積		総葉数		総葉面積	
	F 値	P 値	F 値	P 値	F 値	P 値
寄生	0.50	0.489	4.36	0.050	8.51	0.009
灌水	15.03	0.001	0.39	0.542	4.81	0.041
寄生×灌水	15.63	0.001	0.02	0.879	1.88	0.186

ンド流速, L は幹試料の長さ, P は幹試料に課した負圧 (0.01 MPa) である。

6. 水分通過度の標準化 水分通過度の測定後、幹試料上部から12 μm 厚の切片を作製し、光学顕微鏡画像から辺材面積 (A_{sap}) を求めた。 k_a および k_m を A_{sap} や A_L で除して標準化し、辺材面積あたりや葉面積あたりの水分通過度現実値 ($k_{s,a}$, $k_{l,a}$) および水分通過度最大値 ($k_{s,m}$, $k_{l,m}$) を求めた。辺材面積あたりの水分通過度は幹自体の水分通過能力を、葉面積あたりの水分通過度は水消費に対する水分通過能力を表す。また、現実値は生育状況下での水分通過能力を、最大値は幹の水分通過組織が持つ最大の水分通過能力を表す。キャビテーションによるエンボリズム発生の指標となる水分通過度損失割合 (PLC, %) を以下の式から算出した。

$$PLC = (k_m - k_a) / k_m \times 100 \quad (3)$$

III 結果

1. 枯死率 測定したすべての期間で、カツラマル寄生および土壤乾燥処理による枯死率の有意な差が認められた (χ^2 検定, $P < 0.01$)。乾燥処理によってブナの苗木の枯死率が増加したが、その傾向はカツラマルの寄生により高まった (図-2)。乾燥処理開始から2ヶ月半経過した6月半ばにはカツラマル既寄生個体の約4割が枯死し、8月末には約9割が枯死した。

2. 樹幹サイズおよび葉面積 測定個体の樹高や地際直径には、乾燥処理や寄生による有意な差は認められな

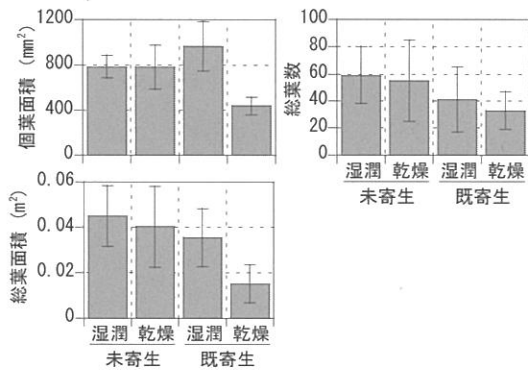


図-3. 水分通道度を測定したブナ苗木の平均個葉面積, 個体あたりの葉数と葉面積 (平均値±SD)

った(表-1)。一方, 葉面積や葉数には乾燥処理や寄生による有意な差が認められた(表-2, 図-3)。個葉の平均面積はカツラマル既寄生・乾燥個体で小さかった。個体あたりの葉数は, 寄生によって有意に低下した。個体あたりの総葉面積は, 乾燥処理と寄生によって有意に低下し, カツラマル既寄生・乾燥処理で最低だった。

3. 葉の水ポテンシャル 乾燥処理によって Ψ_{pre} や Ψ_{mid} が有意に低くなった。一方, 寄生による影響は認められなかった(図-4, 表-3)。

4. 幹の水分通道度 辺材面積あたりの水分通道度は, 現実値では寄生や乾燥処理による差は認められなかったのに対して, 最大値では寄生により低くなる傾向にあった(図-5 A, B)。葉面積あたりの水分通道度は, 現実値, 最大値ともにカツラマル既寄生・乾燥個体で高くなる傾向にあった(図-5 C, D)。ただし, こうした傾向は統計的に有意ではなかった(表-3)。カツラマル寄生や乾燥処理による PLC の差は認められなかった(図-6, 表-3)。

IV 考察

土壤乾燥処理したブナの苗木では, カツラマルの寄生によって多くの個体が枯死した(図-2)。このことから, カツラマルの寄生は樹木の耐乾性を低下させるといえる。土壤乾燥処理したカツラマル既寄生個体では, 葉量を

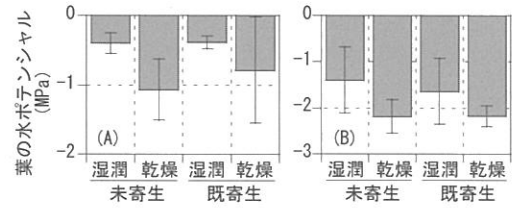


図-4. カツラマルカイガラムシ寄生・灌水処理別の明け方(A)と日中(B)の葉の水ポテンシャル(平均値±SD)

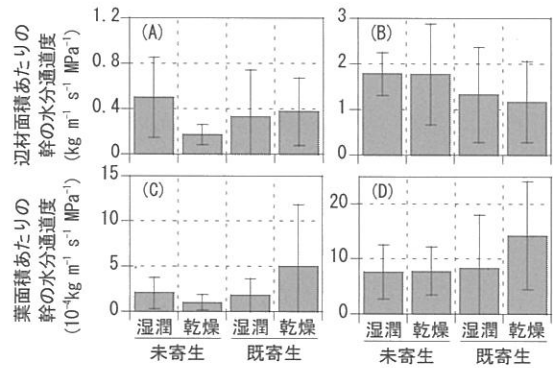


図-5. カツラマルカイガラムシ寄生・灌水処理別の辺材面積あたりの水分通道度現実値(A)および最大値(B)と葉面積あたりの水分通道度現実値(C)および最大値(D)(平均値±SD)

大きく減らしていた(図-3)。これは, カツラマル寄生による幹の水分通道能力の低下(図-5 B)と関係していると考えられる。同一樹種で比較する場合, 幹の水分通道能力が低い個体では, 蒸散によって樹体から水分が失われた時に水ポテンシャルの低下がより大きくなるので, キャビテーションによるエンボリズムが生じやすくなる。エンボリズムによる水分通道度の低下はさらなる水ポテンシャルの低下をもたらし, 水ポテンシャルの低下はさらなるエンボリズムを生じさせる。この悪循環はラナウェイ・エンボリズムと呼ばれ, 回復不能な深刻な水分通道障害を引き起こす(II)。この悪循環を断ち切るために, 樹木は落葉し蒸散面積を低下させて水分損失を抑え, 水ポテンシャルの大きな低下を防ぐ必要がある。

表-3. カツラマルカイガラムシ寄生・灌水処理別の葉の水ポテンシャルと幹の水分通道度に対する二元配置分散分析の結果

	葉の水ポテンシャル				幹の水分通道度									
	明け方		日中		辺材面積あたり				葉面積あたり				水分通道度損失割合	
					初期値		最大値		初期値		最大値			
	F 値	P 値	F 値	P 値	F 値	P 値	F 値	P 値	F 値	P 値	F 値	P 値	F 値	P 値
寄生	0.54	0.470	0.30	0.592	0.00	0.958	1.96	0.177	1.32	0.264	1.08	0.313	1.35	0.936
灌水	9.32	0.007	7.56	0.013	1.20	0.287	0.05	0.824	0.51	0.484	0.85	0.368	0.01	0.259
寄生×灌水	0.85	0.458	0.27	0.607	1.91	0.183	0.04	0.850	2.23	0.152	0.83	0.373	1.02	0.326

今回、カツラマル既寄生個体で水分通道能力が低下していたにもかかわらずエンボリズムの程度が未寄生個体とほぼ同じ値を示したのは(図-6)、葉量の減少によって水ポテンシャルの低下が抑制された(図-4)ためであろう。言い換えれば、幹の水分通道能力が低下したカツラマル既寄生個体では、落葉により葉量を減らし蒸散面を低下させることで急激な水ポテンシャル低下を防ぎ、過剰な水分通道阻害から逃れて生残できたと考えられる。また枯死した個体では、カツラマル寄生による水分通道能力低下の程度が激しい、水分損失量が多い、などの何らかの理由から水ポテンシャルの低下を防げず、回復不能なラノウェイ・エンボリズムに陥った可能性がある。我々の観察では、落葉や枯死は気温が高い晴天日(すなわち蒸散量が多い日)が数日間続いた後に一気に進行したが、このことはラノウェイ・エンボリズムによる落葉・枯死のひとつの証拠になるであろう。

エンボリズムからの回復には、木部柔細胞におけるデンプンから糖への変換が密接に関係している(10)。カツラマルが寄生したコナラ稚樹の枝では、デンプンと可溶性糖を合わせた非構造的炭水化物量が低下していた(12)。カツラマルが寄生した樹木では、水分通道能力の低下の影響だけでなく、木部柔細胞におけるデンプンから糖への変換が抑制されてエンボリズムからの回復が遅れることで、ラノウェイ・エンボリズムの悪循環にさらに陥りやすくなっていた可能性がある。

V おわりに

本研究によって、カツラマル寄生によって樹木の耐乾性が低下することが明らかとなった。また、カツラマル寄生による水分通道能力の低下が落葉被害の要因であると考えられた。したがって、樹種による耐乾性や水分通道特性の違いが、カツラマル寄生による被害の受けやすさに影響を及ぼす可能性がある。今後は、カツラマル寄生による水分通道能力低下のメカニズムについて解明していく必要がある。

また本研究では、稚樹に乾燥・灌水を繰り返し慢性的な乾燥ストレスを長期間与え、それに耐え生き残った個体の水分通道を調べている。更なる解明のためには、漸進的な乾燥ストレスを与え、ラノウェイ・エンボリズムに陥る過程での樹木の水分通道を調べる必要がある。

引用文献

(1) 池田武文(2002) 樹液の上昇. (樹木環境生理学. 永田 洋・佐々木恵彦編, 257pp., 文永堂, 東京) 181~199.

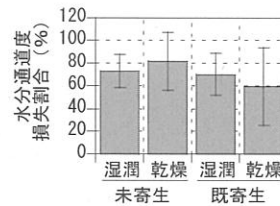


図-6. カツラマルカイガラムシ寄生・灌水処理別の幹の水分通道度損失割合(平均値±SD)

(2) 井上悦甫(1994) クリの害虫: カツラマルカイガラムシ. (森林昆虫. 小林富士雄・竹谷昭彦編, 567pp., 養賢堂, 東京) 513~516.

(3) Kolb, K. J., Sperry, J. S. and Lamont B. B. (1996) A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *J. Exp. Bot.* **47**: 1805~1810.

(4) 黒田慶子(2007) 樹木講座: 木部樹液の動きと樹木の健康. *樹木医学研究* **11**: 83~88.

(5) 原山尚徳・上村 章・石田 厚(2009) 減圧チャンパー法を用いた葉の通水コンダクタンスの測定. *日生態誌* **59**: 181~199.

(6) 岡田充弘・近藤道治・山内仁人・武田芳夫・松尾一穂・芳沢雅行・河野恵里・中宿啓司・毛受 誠(2009) カツラマルカイガラムシによる広葉樹被害対策の検討. *中部森林研究* **57**: 297~298.

(7) 大澤正嗣(2008) 山梨県におけるカツラマルカイガラムシによる広葉樹の被害. 第119回日本森林学会大会学術講演集. CD-ROM.

(8) 斎藤直彦・在原登志男(2007) 福島県の広葉樹林で発生したカツラマルカイガラムシ被害. *森林防疫* **56**(4): 9~16.

(9) 齋藤正一・上野 満(2010) 天然広葉樹林の大量被害をもたらす昆虫の拡大予測と早期防除法の開発. *山形県森林研究研修センター業務年報(平成21年度)*: 11.

(10) Salleo S., Trifilò P., Esposito S., Nardini A. and Lo Gullo M. A. (2009) Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Funct. Plant Biol.* **36**:815~825.

(11) Tyree M. T. and Sperry J. S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiol.* **88**:574~580.

(12) 矢崎健一・原山尚徳・岡田充弘・掛川弘一・石田厚(2010) カツラノマルカイガラムシの吸汁によるコナラ衰弱メカニズムの解明: 組織構造および水分状態の変化. 第60回日本木材学会大会研究発表要旨集. CD-ROM