

解説

マツ材線虫病北限付近における枯死木発生の季節的傾向 一伐倒駆除の優先順位を統計的に導く—

星崎和彦¹・太田和誠²

1. はじめに

近年のマツ材線虫病は、東北地方や本州中部の高標高地など気候の冷涼な地域での被害が多く、東北地方の被害量は全国の約4分の1を占めている。本病の北限は2009年に青森県蓬田村となったが（木村ら 2011），それまでの約25年、秋田県内に北限があった。被害の恒常性や発生分布の連続性を鑑みれば、秋田県は現在も防除上重要な先端地域といつていい。国外では、東アジアの各地域のほか、1999年にはポルトガルに、その後スペインでも本病の被害が確認され、現在ヨーロッパでは、気候がより冷涼な大陸内部への被害拡大が懸念されている（Braasch and Enzian 2003）。

これまでの研究から気候の冷涼な地域では、被害の発生傾向が温暖な地域とはかなり異なっていることが知られている。温暖地では茨城（岸 1988）、石川（Togashi 1989）等で被害の発生パターンが詳しく調べられており、そこでは被害木の発生が夏に集中し、またほとんどの被害木がマツノマダラカミキリの産卵対象に含まれる（Nakamura-Matori 2008）。これに対し寒冷地では、低温のために病徵の進展が遅れ、その結果一年を通して衰弱するマツが発生する（陣野ら 1987；Nakamura-Matori 2008）。また温量不足のためにマツノマダラカミキリの成虫活動期間も制限され、産卵期も短くなる。これらのことから、マツノマダラカミキリが産卵する被害木は年間に発生する被害木の一部に限られると言われてきた（陣野ら 1987；小林 2005；星崎ら 2005）。

秋田県では、これらの特徴を考慮して、駆除対象とすべき被害木を選別する防除戦略（秋田方式）を導入している（秋田県森林整備課 2005）。この方式はマツノマダラカミキリの産卵期に衰弱したマツ

（夏枯れ木）を重点的かつ確実に伐倒処理するもので、北日本や高標高地など気候の冷涼な地域で微害状態の維持を目標にする際に可能な防除戦略である（小林 2004；星崎ら 2005）。伐倒後の処理の若干の注意点があるものの（星崎・小林 2007），駆除費用・時間観点からは効率的に被害拡大を防止できる（秋田県森林整備課 2005）。

しかしながら我々が集めた情報では、寒冷地のマツ材線虫病の被害におけるこれらの特徴の根拠となるデータは、それほど網羅的・徹底的に調べられてきたわけではなく、定性的な情報のままであった。寒冷地での被害木の季節的な発生傾向とマツノマダラカミキリ産卵木の割合に関する定量的かつ詳細なデータを蓄積することは、国内外を問わず重要な情報となるはずである。

そこで我々の研究グループは、寒冷地でのマツ材線虫病被害の発生状況やマツノマダラカミキリの産卵実態を明らかにするために、被害の最北端に近い秋田市の海岸マツ林で被害木の発生パターンとマツノマダラカミキリの寄生状況を調べた（Ohta et al. 2012）。この小論ではその概要を紹介しつつ、防除対象を絞り込む際に用いた統計的手法について詳しい解説を試みたい。

2. 秋田市における被害木の発生傾向

この論文（Ohta et al. 2012）で具体的に検討された主な問い合わせ次の3つである。(1)被害木の発生ピークは何月にあるのか？(2)年間に発生する被害木のうち、何割にマツノマダラカミキリが寄生するのか？(3)いつ発生する被害木がマツノマダラカミキリに寄生されやすいか？野外調査は、秋田市下新城の海岸マツ林に設置した84.7haの調査地で行われた。こ

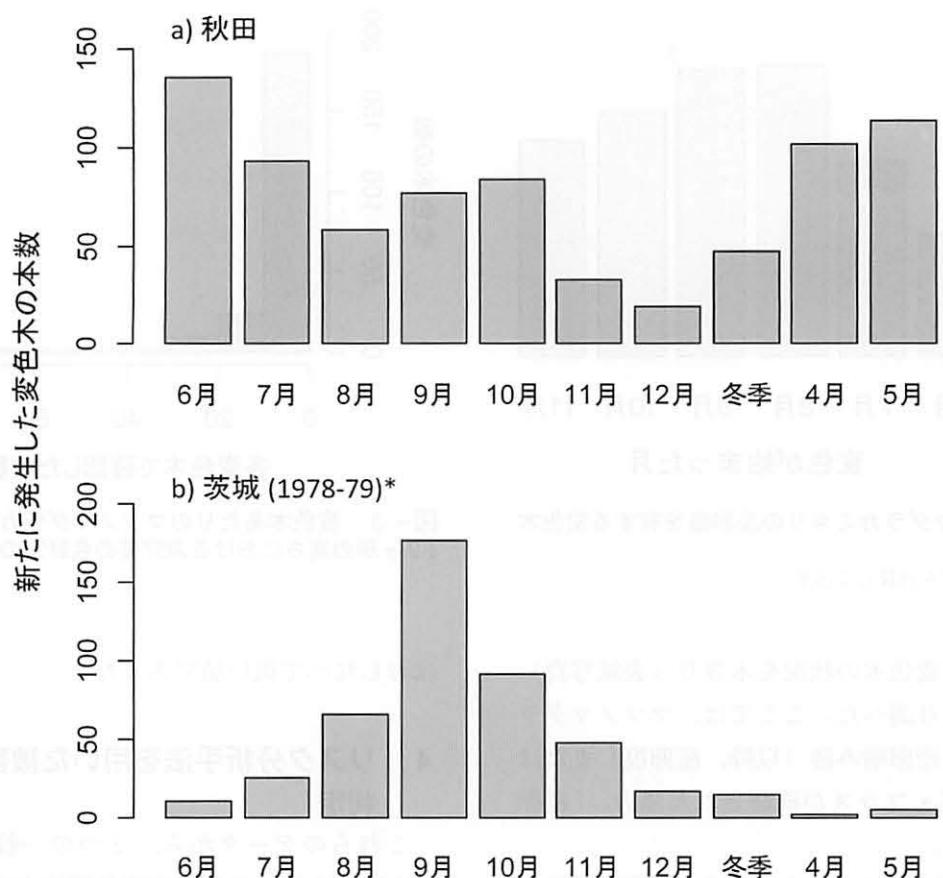


図-1 秋田(a, クロマツとアカマツを合算)と茨城(b, クロマツ林)における針葉変色木の発生パターン

茨城については岸(1988)のデータを再集計して作図。秋田、茨城ともに2年間を合算して示す。

これはマツ材線虫病の2009年までの北限（秋田県八峰町）から約60km南に位置し、年平均気温11.4°C、降水量は1713mm/年である。調査地はクロマツの優占林であるがアカマツも混生する。マツの立木密度は800～2000本/ha、樹高は8～22mで、毎年の被害発生率は0.1～2.4%とかなり軽微な状態が維持されている。

2007年4月から2008年12月まで毎月下旬に、調査地全域を踏査して763本の被害木を記録した（2007年6月からの1年間に379本、2008年6月からの1年間に384本）。本研究では直径5cm以上のマツを対象に、針葉変色が確認された木を被害木として記録した。この際、旧葉変色から当年葉の黄変のような初期的な変化を発見するよう努めた。以下、これらの被害木を単に「変色木」と呼ぶ。

変色木は年間を通して発生し、両年とも6月に発生ピークがみられた（図-1a）。クロマツでは春のほか秋にも小さなピークが認められたが、アカマツでは春に明瞭なピークを持つ発生傾向を示した。2年間の発生傾向に有意な差はなかった。これらの変色木の発生傾向は、これまでの温暖地でのパターン（図-1bに例として茨城の調査結果（岸1988）を示す）とははっきり異なっていた。

3. マツノマダラカミキリの寄生状況

変色木へのマツノマダラカミキリの寄生と変色開始時期との関係を検討すべく、6～11月に初めて確認された変色木を対象に、すべての変色木でマツノマダラカミキリの寄生状況を調査した。秋田県でのマツノマダラカミキリの産卵期間が終了する10月か

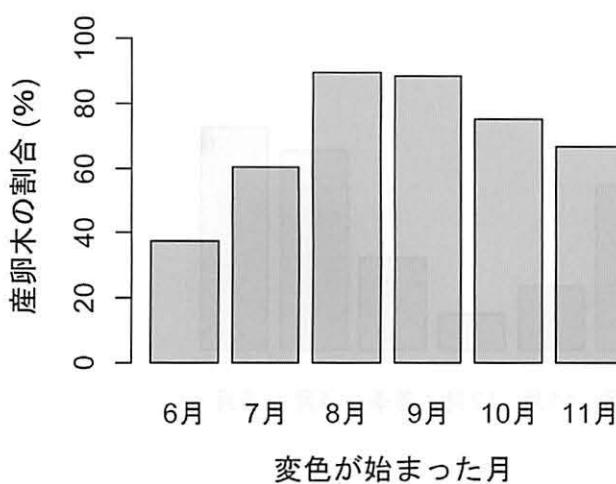


図-2 マツノマダラカミキリの産卵痕を有する変色木の割合
2年間の調査データを合算して示す。

ら11月にかけて変色木の状況を木登り（表紙写真）および伐倒により調べた。ここでは、マツノマダラカミキリによる産卵嗜み跡（以降、産卵痕）または同種幼虫の食痕・フラスが確認された場合、「産卵木」とみなした。

さらに、樹高1~2mと4.5~5.5mの2箇所において産卵痕の数を数え、あわせてそれぞれの高さでの幹直径を測定した。

調査した変色木（n=763）のうちマツノマダラカミキリの産卵痕を有していたのは325本で、産卵木の割合は2007年が44.9%，2008年が40.4%であった。クロマツのほうがアカマツよりも産卵木の割合が高かった（44.2 vs. 33.6%）。

産卵痕は6月変色開始木から11月変色開始木まで広く認められた。8月変色木（89.7%）と9月変色木（88.3%）が非常に高い割合で産卵木を含み、5~6月の変色木では低かった（図-2）。変色木1本あたりの産卵痕密度（各調査木の樹幹表面積あたりの産卵痕数）は概して小さく（平均5.7±11.2個/cm²），月ごとの平均は3.2~13.5個/cm²であった。また非常に大きな個体差が認められ、ほとんどの変色木で産卵痕のカウント数は4未満であったが、最大では80個/cm²を超える変色木も見られた。その中で、6月変色開始木と11月変色開始木では、産卵痕密度

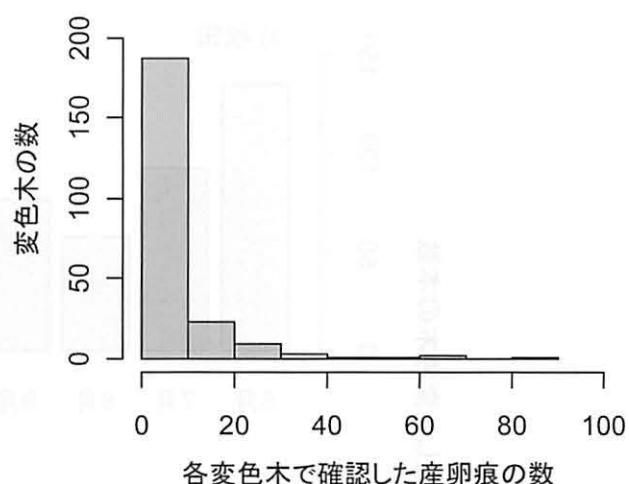


図-3 変色木あたりのマツノマダラカミキリ産卵痕数（2ヶ所の高さにおける測定値の合計）のヒストグラム

はおしなべて低い値であった。

4. リスク分析手法を用いた被害木の重要度判定

これらのデータから、2つの一般化線形モデル(GLM)を用いて各月の変色開始木の重要度を判定した。まず、産卵木割合に関するGLMを構築し、各変色開始月の変色木が産卵を受けるリスクを月間で比較した。モデルの応答変数は産卵痕の有り／無し（有りの場合1，無しの場合0）で、説明変数は変色開始月（尺度変数として指定）である。すなわち、モデルは次の式で表現される；

$$G(y)=a+b \times month$$

左辺G(y)はGLMのリンク関数と呼ばれ、応答変数が従う確率分布（=誤差構造）に応じて異なる関数が与えられる。今考えている産卵痕の有無のモデルでは、応答変数が二値（0か1）なので誤差構造は二項分布を想定するのがふさわしく、その場合リンク関数にはlogitがデフォルトで指定される。（logit(P)=log (P/(1-P))，ここでPはある変色木が産卵痕を有する確率）

このGLMから、任意の月を基準に、他の月の変色開始木の相対的な産卵リスクを月ごとに求めることが出来る*（浜島 1993）。そこで、基準となる月

*これは医学における「たばこを日常的に吸っていると肺がんになるリスクがxx倍になる」という解析と同等である

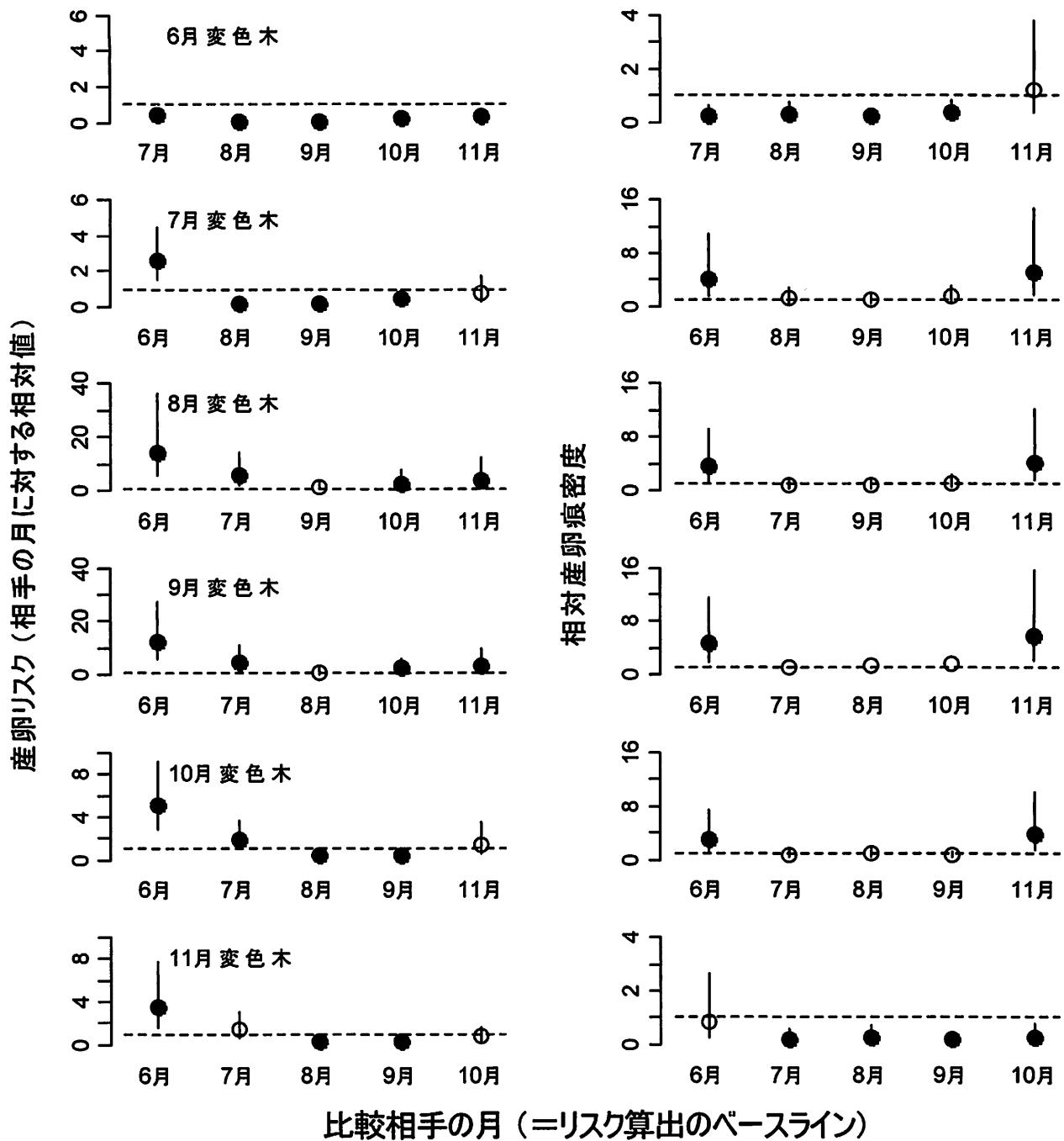


図-4 GLMによる「リスク分析」の手法で評価した、各変色開始月ごとの変色木の産卵リスク（左列：産卵痕を有するか否か）と産卵痕数の多さ（右列）

左右いずれも、基準の月に対する相対値で表されている。縦棒は産卵リスクまたは相対産卵痕数の95%信頼区間を示し、これが1（破線）を含まない場合に有意な「リスク」と判断される（黒丸）。例えば6月に初めて確認された変色木の場合、7月以降の他のどの月よりも産卵リスクが有意に低く、産卵痕数では7～10月の変色木より有意に少なく、11月の変色木とは有意な違いはない。

を6月から11月まで変化させて、全てのペアについて相対産卵リスクを算出した。これにより、どの月がどの月に対して有意に産卵されやすいかを詳細に評価することができ、これが同様のデータに対して適用可能な χ^2 二乗検定に対する大きな利点となる。

次に、各変色木への産卵痕数を変色開始月で説明するGLMを構築した。各調査木の産卵痕数（地上高1～2mと4.5～5.5mを合計）を応答変数にして同様のモデルを構築した。応答変数はいわゆる「カウントデータ」であり、必ず0以上の整数をとり、また0に近いところにモードを持つ分布をしていた（図-3）。このような場合は、正規分布を仮定する従来の回帰分析ではなく、ポアソン分布や負の二項分布などカウントデータをうまく説明できる確率分布を扱えるモデルを構築するのが、統計的な処理として正しい。樹幹表面積あたりの産卵痕密度の個体間のばらつきが平均値よりかなり大きかったことから、今回は誤差構造にポアソン分布ではなく負の二項分布を指定した。この場合のリンク関数はデフォルトで自然対数である。また樹木サイズの違いを調整するため、各調査木の調査面積（地上高1～2mと4.5～5.5mの樹幹表面積を合計）をオフセット項に指定した。オフセット項とは回帰係数を1に固定した項のこと、つまりこのモデルは「表面積あたりの産卵痕数」を説明変数である月で説明しようとするのと同義である（このようにする理由は、応答変数で想定した確率分布に少數がなじまないためである）。月間の比較は、産卵有無のモデルと同様に基準月を変化させてすべてのペアについて行った。以上の解析には、統計解析言語RのglmコマンドおよびパッケージMASSのglm.nbコマンドを用いた。

産卵有無のモデルから、8月および9月に初めて確認された変色木の産卵リスクが極めて高く、8月変色木は他の月の2.8～14.6倍の、9月変色木は2.5～12.7倍の産卵リスクを有することがわかった（図-4）。反対に、6月変色木は他のどの月よりも産卵リスクが有意に小さかった。7月と11月の変色開始木の産卵リスクは6月よりも有意に高く、また10月変色木は6月変色木や7月変色木よりも産卵リスク

が高いことがわかった（図-4）。

産卵痕数のモデルからは、7～10月に初めて確認された変色木は他の変色木（6月または11月）よりも産卵痕数が有意に多いことがわかった。相対産卵痕数の多いこれらの月の変色木どうしを比較すると変色開始月による違いは有意ではない、すなわち、7～10月の期間に初めて確認された変色木が持つ産卵痕数に実質的な違いはなかった（図-4）。

5. 考察

秋田での変色木の発生パターンは、冒頭で述べた寒冷地における被害発生の特徴に沿った結果であった。また、年間に発生する変色木のうちマツノマダラカミキリの産卵を受けるのは4割強であることが、大サンプルサイズのデータにもとづいて示された。今回の評価は産卵痕に基づいたものであるが、すべての産卵嗜み跡に卵が産み付けられたとは限らないため、真の寄生率をやや過大に評価していると考えられる。とはいっても、この4割という数値は寒冷地でのマツノマダラカミキリの寄生実態の目安となる値であろう。

変色木の発生時期と季節的傾向は、秋田では感染から変色までの期間が非常に長いことを強く示唆する結果である。秋田でのマツノマダラカミキリ成虫の脱出期は6月中旬から7月下旬である（星崎ら 2005）。マツノザイセンチュウの感染から針葉の変色まで1か月前後の時間がかかることから、7月までに変色を開始した被害木のほとんどは前年またはそれ以前にマツノザイセンチュウに感染した個体であろう。このような被害の発生の遅れは夏期の気温が低いことで十分に説明可能である（陣野ら 1987）。

これまでの多くの研究において、感染から年を越して枯死する“年越し枯れ”的存在が寒冷地におけるマツ材線虫病の発生の大きな特徴であると指摘され（最近の総説としてはNakamura-Matori 2008）、したがってそれに対する理解が防除の鍵になると考えられてきた（陣野ら 1987；在原 1988など）。今回の結果では、マツノマダラカミキリの羽化脱出期の直前に変色発生のピークがあったことから、7月

に発生する枯死木の大部分や8月以降の新たな変色木に年越し枯れと当年枯れの両方が（毎月異なる割合で）含まれている可能性がある。このように考えると、当年枯れか年越し枯れという区分は、寒冷地での被害発生の実態（図-1）をあまりうまく説明していない。マツノマダラカミキリの産卵にとって衰弱木の感染時期は重要ではないだろうから、むしろ、感染時期を想定しない、単なる病徵の発症時期が寒冷地の被害実態に意味のある指標ではないかと考えられる。

GLMを用いた解析から、9～10月の変色開始木は、産卵有無のモデル、産卵痕数のモデルの両方において、マツノマダラカミキリ成虫のもっとも重要な産卵対象であった。また6月変色開始木は、産卵リスクでは他のどの月よりも、また相対産卵痕数では11月を除く他の月よりも、有意に小さかった。よって6月変色木は産卵対象として重要ではない。ここまででは、はっきりと結論付けられる。では、7月と10月、11月はどうか。7月については、産卵リスクはあまりないものの、相対産卵痕数が8～9月の変色開始木と同等に多い。10月変色木については7月よりも産卵リスクが高く8、9月と同等数の産卵痕を有することから、この2月分は実質的な産卵対象と考えるべきであろう。11月については、7月、10月並みの産卵リスクを有するものの、産卵痕の数は安全な6月変色木を除く他の月と比べて極めて少ないし（図-4右下）、発生する変色木の数自体も少ない（図-1）。つまり11月変色はそれほど重要ではないと見なせよう。これらを総合すると、マツノマダラカミキリはおもに7～10月にかけて変色した木に産卵すると考えられる。

上記は、防除の観点からは、次のように言い換えることができる；(1)8～9月変色木は見落としてはならない最優先の処理対象である；(2)変色開始が7月と10月の変色木も、もれなく処理したほうがよい；(3)6月以前および11月以降の変色木については、労力に余裕がなければ無理して処理しなくとも大丈夫である。現在秋田県では、5月下旬と9月下旬から10月中旬にかけての2回、同じ松林で枯死木調査を

実施して夏枯れの被害木を特定し、伐倒駆除対象としている（秋田県農林水産部 私信）。これは合理的だといって良い。

一方、この選別基準を生態的な観点から見ると、一見違和感を覚える。マツノマダラカミキリの産卵対象となるマツの変色開始月が、この種の成虫期（主に6月下旬～9月末）や産卵期（当地では主に8月初旬～9月末）よりも広い期間に及ぶからだ。すなわち、産卵対象かどうかと針葉変色時期（＝衰弱時期）は必ずしも対応していない。これは、マツの衰弱後しばらくはマツノマダラカミキリをはじめとする二次性昆虫が産卵誘引される状態が続く（7月変色開始）こと、また夏に針葉が緑色であっても人間には見えないレベルで衰弱していることがあり、そのような木をマツノマダラカミキリは探知し産卵している（10月変色開始）ことを示していると解釈できる。

以上、秋田のような寒冷地では様々な季節に発生する被害木の防除対象を統計的に選別できることを述べてきた。被害木処理に軽重をつける秋田方式においては、マツノマダラカミキリ駆除率との関連性、すなわちこれらの基準で被害木を選別した場合にどの程度マツノマダラカミキリを駆除できるか、あるいは少なくとも毎年の被害の発生総量の推移にもとづいて秋田方式を評価することが、今後重要な課題であろう。

謝辞

本稿は、多くの共同研究者との研究成果の一端である。また秋田県立大学森林科学研究室の皆さん、とりわけ品川朋仁、福田大地の両氏には野外調査において多大なサポートを頂いた。本研究は、先端技術を活用した農林水産高度化事業研究「航空写真とGISを活用した松くい虫ピンポイント防除法の開発」（代表：中北 理）の成果である。

引用文献

秋田県森林整備課（2005）寒冷地における松くい虫被害の特徴と防除方法。秋田の林業 614：2～3

在原登志男 (1988) 林分調査による年越し枯れの実態. 森林防疫 37: 84~87

Braasch H, Enzian S (2003) The pine wood nematode problem in Europe: present situation and outlook. In: The Pinewood Nematode *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematology Monographs and Perspectives Vol. 1) (ed. by Mota M and Viera P), pp.77~91. Koninklijke Bril, Leiden.

浜島信之 (1993) 多変量解析による臨床研究. 名古屋大学出版会, 名古屋

星崎和彦・小林一三 (2007) 寒冷地における松くい虫被害の防除法—「秋田方式」の補足. 秋田の林業 627: 8~9

星崎和彦・佐野さやか・桜庭秀喜・田渕範子・吉田 麻美・及川夕子・蒔田明史・小林一三 (2005) 被害木の炭化によるマツ材線虫病の防除: 媒介昆虫抑制のための戦略と秋田の海岸マツ林における取り組み. 東北森林科学会誌 10: 82~89

木村公樹・相川拓也・山本貴一・前原紀敏・市原 優・今 純一・中村克典 (2011) 青森県蓬田村に発生したマツ材線虫病被害木におけるマツノザイセンチュウの検出および媒介昆虫の加害状況. 東北森林科学会誌 16: 7~11

岸 洋一 (1988) マツ材線虫病—松くい虫—精銳. トーマスカンパニー, 東京

小林一三 (2004) 東北寒冷地におけるマツ材線虫病対策. グリーン・エイジ 364: 18~21

小林一三 (2005) 松くい虫被害の研究および対策の今昔物語(2)—冷涼な地に適した防除システムの構築に向けて—. 林業と薬剤 171: 7~10

Nakamura-Matori K (2008) Vector-host tree relationships and the abiotic environment. In: Pine Wilt Disease (eds. by Zhao BG, Futai K, Sutherland JR and Takeuchi Y), pp. 144~161. Springer, Tokyo

Ohta K, Hoshizaki K, Nakamura K, Nagaki A, Ozawa Y, Nikkeshi A, Makita A, Kobayashi K, Nakakita O (2012) Seasonal variations in the incidence of pine wilt and infestation by its vector, *Monochamus alternatus*, near the northern limit of the disease in Japan. J For Res 17: 360~368

Togashi K (1989) Temporal pattern of the occurrence of weakend *Pinus thunbergii* trees and causes for mortality. J Jpn For Soc 71: 323~328

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, 東京

(2012. 11. 27 受付, 2013. 1. 22 掲載決定)