

トドマツ枝枯病の
発生環境と被害回避法

トドマツ枝枯病の発生環境と被害回避法

I 試験担当者

北海道支所樹病研究室	佐々木克彦
同上	故 松崎 清一
同上	山口 岳広
同上	坂本 泰明
北海道支所保護部長	田中 潔

II 要旨

トドマツ枝枯病（病原菌：*Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morlet）の生理・生態的特性，侵入のメカニズム，発病環境を明らかにし，薬剤及び林業的防除試験による被害回避策を検討した。林内における本病の急激な蔓延は柄胞子によって行われるが，苗畑試験では罹病苗からの柄胞子の飛散距離は2～3 m程度である。この距離は苗木に当たった降雨の飛沫距離に相当し，実際の造林地では地形や風の影響をより強く受けられる。柄胞子の排出経過は降雨間隔（回数）に左右され，降雨回数が多いほど病気の蔓延が促進される。柄子殻内の柄胞子は風乾状態，つまり無降雨の状況下で3か月近く生存し発芽力を保持するが，一度排出された柄胞子は3～4日で発芽力を失う。

宿主に到達した枝枯病菌は，特に芽鱗間隙内で塊状となって越冬する。12月下旬頃，表皮細胞に侵入し，やがて周皮を貫通して皮層部に侵入するのは3月に至ってからである。この時期になると，枝枯病の病徴である針葉の脱落が始まり，融雪期を経て消雪を迎えるとピークになる。そして，皮層部をはじめ随所に菌糸の蔓延が認められるようになる。

感染苗の各種越冬試験の結果，発病に最も重要な役割を果たしているのは積雪内の安定した温度環境であり，雪圧は発病に必須な要因ではないことが判明した。しかし，傷を与えることで被害が助長される点から，雪圧による傷は発病の誘因として働いている。

造林地と苗畑での薬剤防除試験の結果，いずれもダコニール水和剤の夏期散布に著効が認められ，続いてYF-4709にダコニールと同程度の薬効が確認された。一方，ダコニール水和剤の秋期散布には薬効が認められず，ダコニールくん煙剤は，造林地の使用に難があり効果も認められなかったため，今後も期待できないと考えられた。

下刈り時期を8月にずらした被害回避試験の結果，通常の6月下刈りに比べて被害の進行が抑えられた。この原因は，林床植生とりわけササによって柄胞子の飛散が抑止されたことによるものと推察された。また，下刈りを遅らせたことによる樹高成長への悪影響は認められなかった。

III 試験目的

トドマツ造林は昭和33年を境に急激な伸びを示したが、その後、成績不良造林地が続出するようになった。被害造林地が標高の高い多雪寒冷地に集中していたため、当初、この原因が気象害とりわけ寒さの害によるものと思われていた。しかし、原因が糸状菌の一種による病害であることが判明し、最初、病名はミクロペラ枝枯病と命名されたが、病原菌の学名変更に伴いトドマツ枝枯病に変更された。以後も被害の終息する気配がまったく認められず、造林面積の増加とともにますます拡大・激甚化するに至った。このような状況下において、従来の知見に加え枝枯病の一層の特性解明及び回避技術の開発が緊急に求められることになった。

IV 試験の方法と結果

1. 枝枯病の発生及び分布状況

1970年に公式に記録された枝枯病は、当初、高標高の多雪寒冷地帯に特有な病害として位置づけられた。しかしその後、被害分布域は高地から低地へと徐々に蔓延・拡大を続け、まさに流行病的様相を呈するに至った。このことは、枝枯病はもともと奥地のトドマツ天然木に存在していたことを示唆している。つまり、今日の広域的発生は、造林地の高標高・奥地化と皆伐一斉造林によってもたらされたもので、造林地の拡大・連続化が最大の原因であると考えられる。

1991年現在、枝枯病の発生区域は81市町村に及び（図1）、被害区域面積は約22,000ha、実面積では約14,000ha（平成2年度北海道森林病虫害等被害並びに防除状況報告書）となっている。今日なお、被害造林地は広がってはいるものの、近年は横ばい状態が続いている。一方、枝枯病の標的となりうるⅠ～Ⅲ齢級の造林地は、北海道全体で約29万haある。これらの中には、被害を受けても実害の心配が薄い寡雪地も含まれるが、枝枯病の発生が危惧される危険造林地がまだ残っていることを示している。

2. 少雪・小面積造林地での蔓延

枝枯病は高標高・多雪地帯から必ずしも多雪とはいえない平地にまで広がってきている。森林総合研究所北海道支所構内（標高160m）では、1981年頃から本病の発生が認められるようになり、構内に点在する数か所の小面積造林地で被害が発生している。そこで、2か所の造林地を選び本病の被害推移と被害状況について調査を行った。



図1 トドマツ枝枯病の市町村別発生分布図（1991年）

1) 試験方法

調査地-1は1973年植栽・面積0.24ha・植栽本数750本、調査地-2は1973年植栽・面積0.12haで植栽本数323本のいずれも小面積造林地である。枝枯病が初めて確認された年は調査地-1が1983年、調査地-2は1984年である。

調査対象木は、調査地-1については植栽本数750本のうちの500本、調査地-2については全植栽本数の323本とした。初発年度に調査対象木に番号を付し、毎年融雪後、罹病の有無を調査した。また、積雪深と被害の関係を検討するため、両調査地の調査対象木のうち、それぞれ100本について樹高、被害高（被害枝の最大地上高）を測定・記録した。なお、積雪深については、両調査地からそれぞれ700m、400mほど離れている支所気象観測露場のデータを使用した。

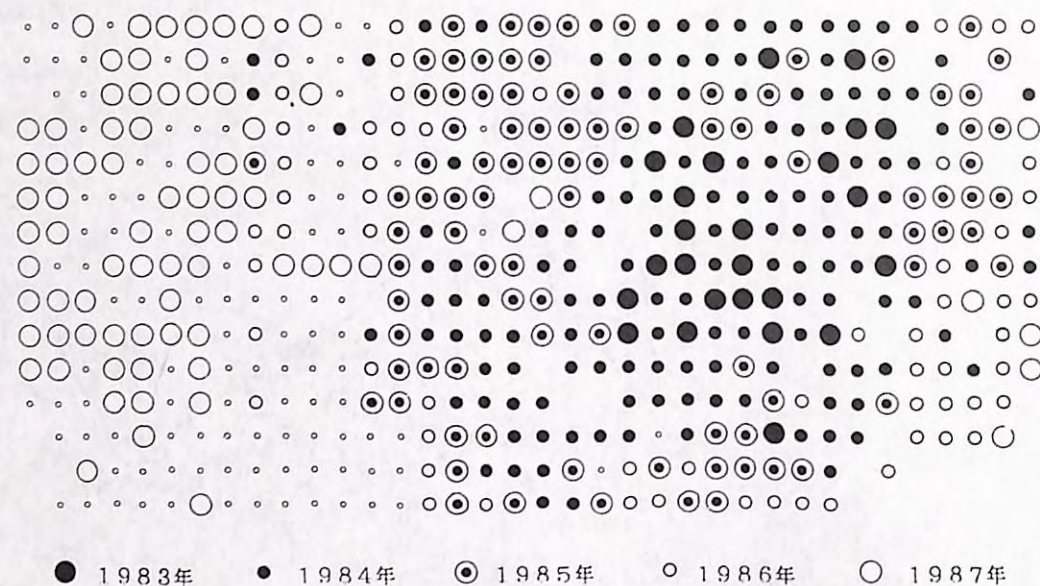


図2 トドマツ枝枯病の拡大経過（調査地-1）

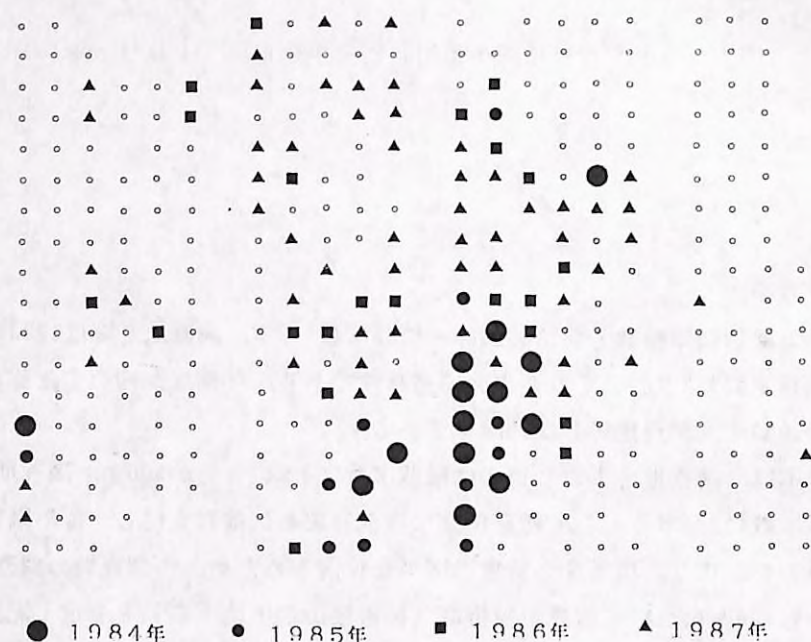


図3 トドマツ枝枯病の拡大経過（調査地-2）

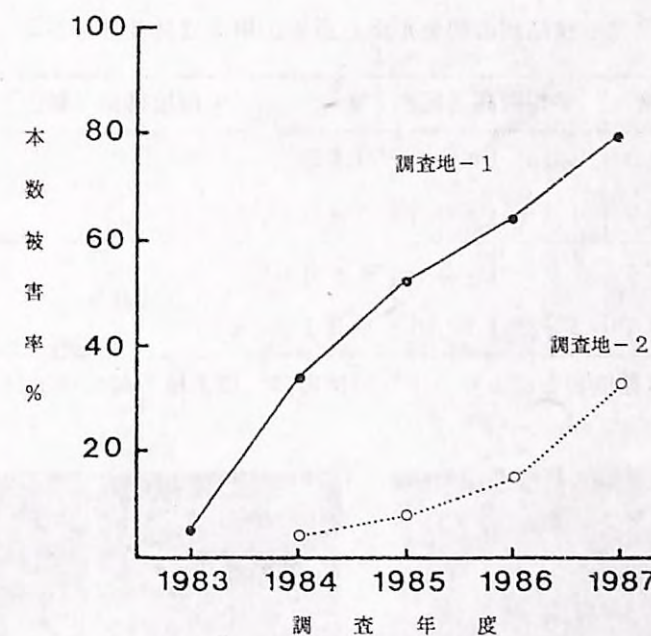


図4 両調査地の被害推移

2) 試験結果

両調査地の被害推移の状況を図2、3に示した。被害の広がりかたは、両試験地とも、被害木を中心として連鎖反应的に拡大していく傾向がみられた。調査期間中、多数の被害枝を観察した結果、子のう殻の形成はきわめて希で、ほとんどが柄子殻であった。従って、感染は主として柄胞子によるものとみてよく、柄胞子による感染は至近距離に限られることが示された。

図4に本数被害率の推移を示した。調査地-1の初発年度における被害率は5%であった。被害率は年を追って増加し、5年後の1987年には79%に達した。一方、調査地-2の初発年度の被害率は、調査地-1のそれと同程度の4%であった。しかし、発生から4年後の被害率は33%で、調査地-1と比較して被害の進行は緩慢であった。

調査地-1は、北東方向への凹地になっており、調査地-2に比べ毎年消雪が遅れ積雪深もやや深い。このような地形と積雪の影響が両調査地間に被害率の差をもたらしたのではないかと考えられる。そこで、積雪深と被害高から積雪と被害の関係を検討してみた。

観測露場における5年間（1982～1986年間）の平均積雪高は97cmで、調査地-1の平均被害高111cm（範囲：80～160cm）、調査地-2の平均被害高92cm（範囲：65～135cm）とほぼ一致した（表1）。この結果は、造林木の埋雪する部分だけが罹病することを示している（写真1、2）。また、調査地-1の平均被害高は調査地-2のそれよりやや高く、なかには被害高が160cmの造林木もみられ、前述した調査地の積雪状況を反映しているものと思われた。

表1 トドマツ枝枯病の初発年度と最近の樹高成長及び被害高

調査地	年 度	平均樹高 (範囲) c m	平均被害高 (範囲) c m
1	1983	209 (119~343)	111 (80~160)
	1987	431 (165~689)	
2	1984	193 (50~446)	92 (65~135)
	1987	393 (156~691)	

調査木本数：両調査地ともに100本、 被害高：被害枝の最大地上高



写真1 消雪期の被害状況（調査地-1） 写真2 消雪期の被害状況（調査地-2）
両調査地とも、矢印（地上高1 m）から下の部分、すなわち雪に埋まる部分だけが侵されるが、実害は認められない。

表1に示したように、両調査地とも初発年度での平均樹高は2 m前後で大差はなく、ほとんどの造林木は最大積雪深を脱出していた。従って、被害は1 m前後の下枝にとどまり、実害には至っておらず、その後の樹高成長にはまったく影響がみられなかった。

3. 苗畑での蔓延試験

枝枯病未発生造林地での被害は、近隣の被害造林地から風に運ばれてきた子のう胞子が最初の感染源となり、翌春に最初の感染木が発生する。以後、造林地内での蔓延は、子のう胞子に比べると圧倒的な数をほこる柄胞子によって行われる。しかし、造林地では初発の感染木が同時に数か所で出現し、病気の初発年度を正確に特定することができないので、感染木を中心にどのように蔓延していくかを調べるのが難しい。そのため、苗畑の中心に感染木を配置し、被害の蔓延状況を調査した。

1) 試験方法

1985年5月中旬、森林総合研究所北海道支所構内の苗畑に、5年生トドマツ床替え苗を50cm間隔で2,160 (40×54) 本を植栽した。6月上旬、枝枯病罹病造林地から掘り取ってきた樹高1.5 m前後の中～激害木5本を、伝染源として苗畑の中央に植え付けた。翌春と翌々春の2回、各苗木の罹病程度（健全～激害）及び病気の蔓延状況を調査した。

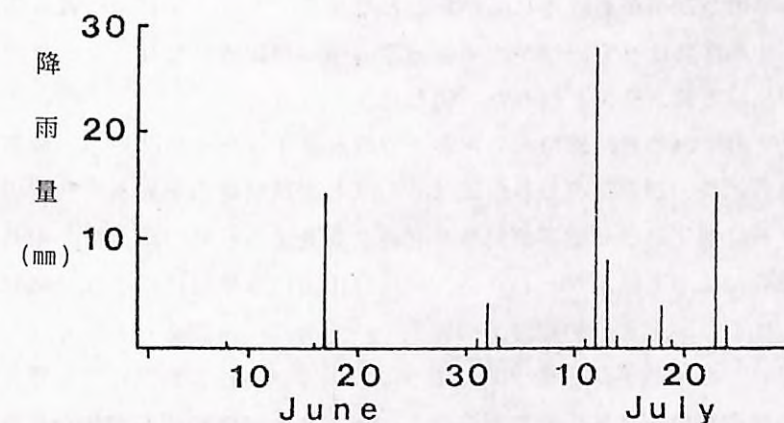


図5 降雨量の推移（1986年6月1日～7月31日）

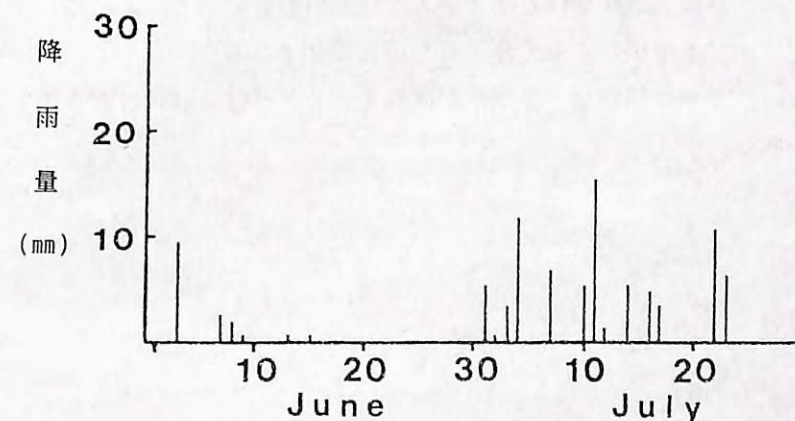


図6 降雨量の推移（1987年6月1日～7月31日）

2) 試験結果

胞子の排出・飛散には降雨と風が強く関与する。そこで、北海道支所気象観測露場の記録データをもとに、1986年と1987年の6～7月の降雨（図5、6）並びに風向との関係を検討してみた。その結果、両年とも胞子の飛散時期である6～7月の最多風向は南東で、とりわけ降雨量が10mm以上の降雨時の風向は、すべて東～南南東であった。

1年目の結果を図7に示した。枝枯病は伝染源を起点とし、北西方向へ彗星の尾のように広がった。つまり、胞子飛散時期の最多風向である南東の風下に、しかも伝染源の周囲に位置する苗木ほど激害症状となった。林内感染の主役をつとめる柄胞子の飛散距離はせいぜい2～3m程度であるとの試験結果が得られている（後述）。しかしながら、実際には感染源から10m以上も離れている苗木も発病した。これには二つの理由が考えられた。一つは感染源が樹高150cmの被害造林木で、後述する柄胞子の飛散試験に用いた1年生罹病枝の約30cmに対し5倍も背が高かったことである。柄胞子の飛散位置が高いほど、胞子を含んだ雨滴は風の影響でより遠くへ運ばれる。二つ目は、少数ながら柄胞子よりはるかに遠距離伝染する子のう胞子が形成されていたことである。次に2年目の被害苗の発生分布をみてみると、初年度に比べ方向性がくずれ一定の傾向が認められなくなったが、やはり風向きの影響が反映された結果となった（図8）。

ところで、図7をみてみると、感染源の左側を方位とはまったく無関係に、被害苗が縦方向に分布している。この被害苗の分布位置は、しばしば試験地内を見回った時の通路にあっていた。さらに翌年には、胞子の飛散がピークを迎える6月の雨後に、雨具を身につけた3人の作業員によって除草が行われた。特に降雨後は多量に排出された柄胞子が苗木の表面に付着しており、2年目の被害苗の発生に一定の傾向が認められなくなったのは、作業員の雨具に付着した柄胞子が除草作業によって、伝播が助長されたためと考えられた。さらに、2年目の被害が急速に拡大した理由は、1年目に比べ降雨回数が多かった（図5、6）ことと、被害苗からの感染が加わったためと考えられた。

調査などで人が入った被害造林地ほど被害が大きいといわれている。この点について検証はされてはいないが、本事例からも充分に有り得ることであろう。従って、胞子の飛散期間中の降雨直後、あるいは朝露などで下草が濡れているときは、林内作業を慎むことが必要であると思われる。

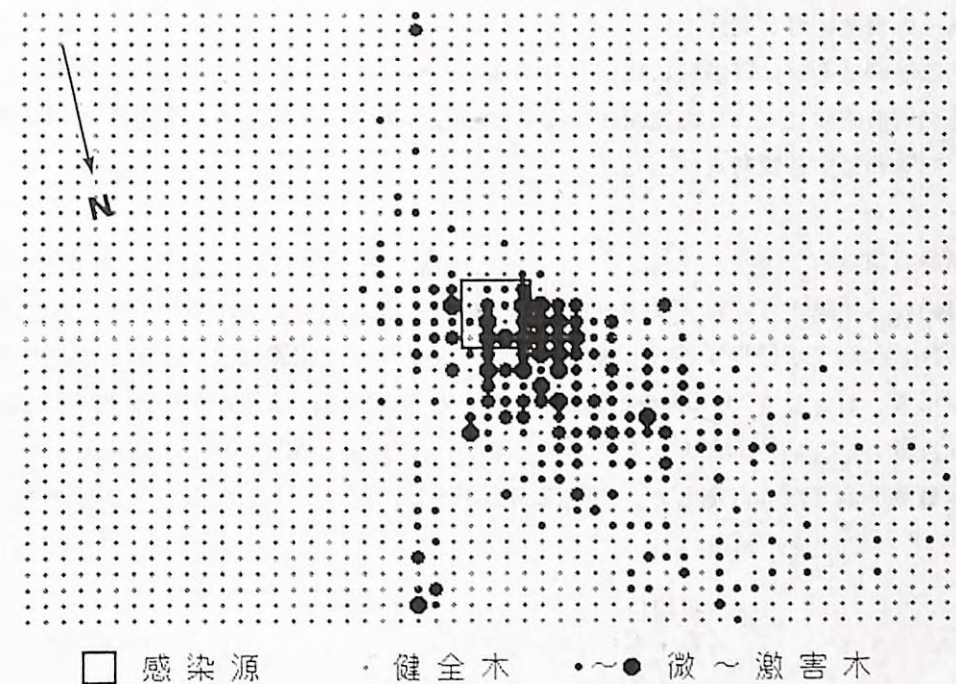


図7 トドマツ枝枯病の蔓延試験（1986年）

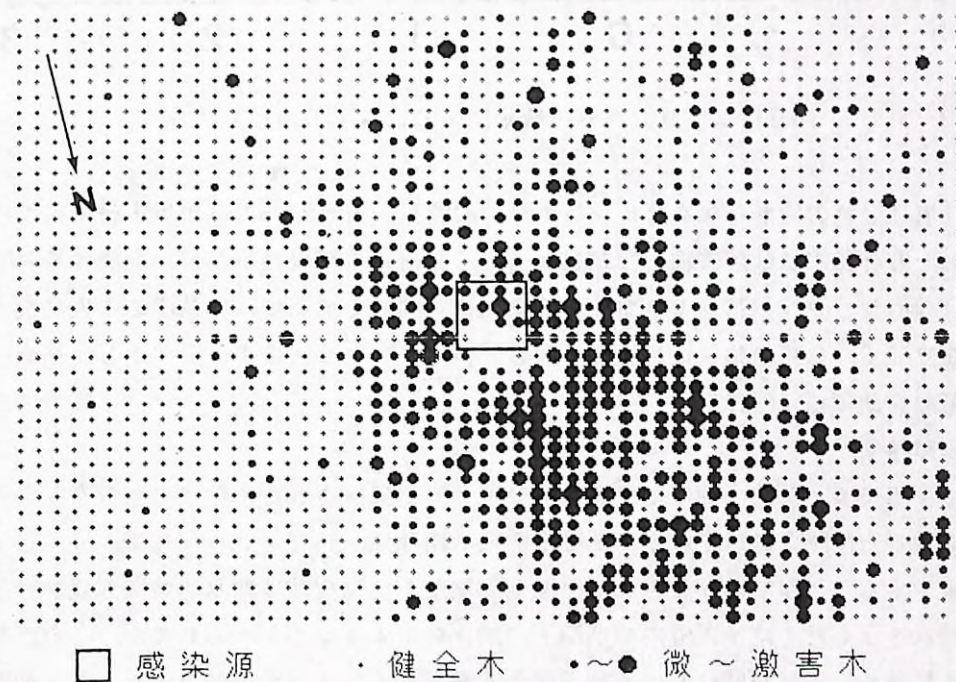


図8 トドマツ枝枯病の蔓延試験（1987年）

4. 柄胞子の飛散距離と発病

柄胞子は湿潤あるいは降雨時に排出され雨滴とともに飛散することが知られている。しかし、胞子の飛散距離についての実測例は極めて少ないので、柄胞子の飛散距離及び発病との関係を明らかにする試験を行った。

1) 試験方法

自然降雨と人工降雨（回転式スプリンクラーによる散水）の2つの条件で行った。感染源（罹病枝）、胞子を捕捉するピーカー、スプリンクラーの配置は図9に示した。つまり、柄子殻が形成された長さ20～50cmの罹病枝数本を地面に立て、病枝から50cm間隔で100mlピーカーを設置した。病枝の側方からスプリンクラーで1～3時間散水後、ピーカーを回収し、各距離毎の胞子数を計測した。自然降雨の場合は、ピーカーを配置した3時間後に計測した。

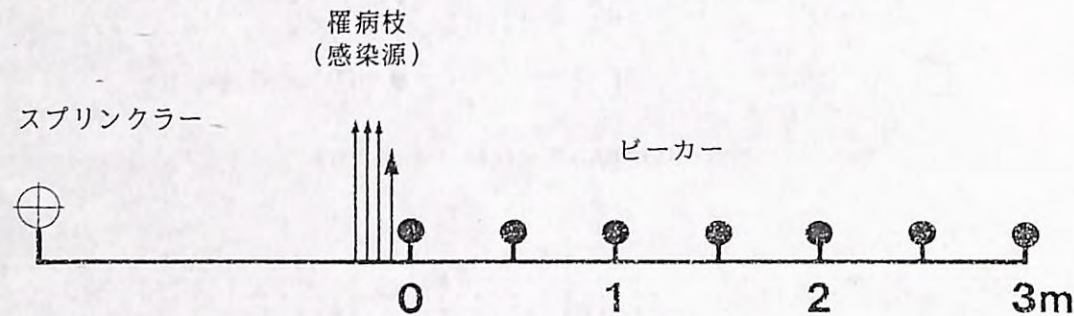


図9 スプリンクラー散水による柄胞子の捕捉方法

次に、直径3mの円形苗床を2mあけて2つ設置し、苗高20cmの3年生床替え苗を植えた。一方の苗床には障害物の存在によって、発病に差が現れるか否かを調べる目的で、高さ約50cmのシラカンバ苗をトマツ苗間にほぼ等間隔で植えた。各苗床の中央に数本の罹病枝を立てて、6月中旬～8月上旬、回転式スプリンクラーによって散水し、柄胞子の排出・飛散を助けた（図10）。

2) 試験結果

表2に、感染源から50cm間隔で配置したピーカーに捕捉された柄胞子の全数を示した。自然降雨及び人工降雨のいずれも、柄胞子の飛散距離はせいぜい2m前後で、多くは1m以内に集中することが明らかにされた。また、柄胞子の捕捉数は散水の時間が長いほど増加する傾向を示した。同一距離内の柄胞子の捕捉数に大きな差がみられたが、これは散水時の風の影響や、各試験時における柄子殻の成熟度の差によるものと考えられた。柄胞子の捕捉数は7月中旬から急激に減少した。これは、柄子殻内の柄胞子が排出しつくされたことによるもので、柄子殻の成熟過程を反映したものと思われた。

1 (トマツ単植区)

2 (トマツ, シラカンバ混植区)

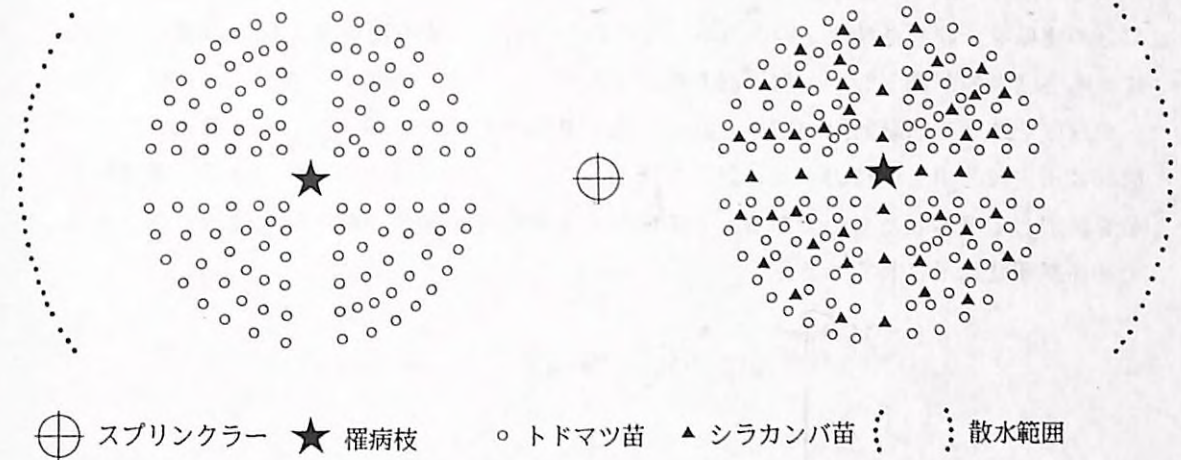


図10 自然罹病枝による感染試験の方法

表2 スプリンクラー散水による柄胞子の飛散距離と捕捉数

日 時	距離 (cm)	0	50	100	150	200	250	300
1985年								
June 29	9:30～12:30	143,430	27,840	240	0	0	0	0
(July 1	13:00～16:00)	79,245	4,158	1,404	50	30	0	0
2	13:00～16:00	162,540	38,745	1,056	513	0	0	0
3	14:00～17:00	205,050	21,051	182	50	22	0	0
1986年								
June 16	11:45～12:45	127,296	7,200	703	7	0	0	0
17	13:15～14:15	39,432	20,976	1,040	420	482	22	0
19	13:15～14:15	97,008	3,366	900	18	13	7	0
20	14:45～15:45	22,780	1,320	70	15	0	5	0
July 2	9:45～10:45	28,220	2,380	23	0	0	0	0
3	9:30～10:30	56,376	3,460	96	12	0	0	0
4	9:30～10:30	56,160	2,700	146	29	0	0	0
11	10:45～11:45	49,680	3,312	115	10	0	0	0
15	10:00～11:00	28,224	4,140	396	250	10	21	0
17	9:45～10:45	5,401	150	21	0	0	0	0
29	10:15～11:15	1,035	135	111	19	0	0	0
(Aug. 5	9:30～12:30)	1,672	117	48	3	0	0	0

() : 自然降雨

次に、柄胞子の飛散距離並びに障害物の有無と発病との関係を図11、12に示した。両試験区とも感染源からの距離に比例して発病率が低下し、前試験の柄胞子の飛散距離や排出数との関係を反映した結果が得られた。また、シラカンバを混植させた区は混植しない区に比べて発病率が低下し、発病程度も軽減された。つまり、苗間のシラカンバには、柄胞子の飛散を妨げる遮蔽効果が認められ、ある程度被害の抑止に働いていると考えられた。図13は頂生枝と頂生側枝の1/2以上が罹病した苗、1/2以下が罹病した苗、及び無病苗を区別して表示したものである。この図からも柄胞子の飛散距離、障害物の有無と発病の関係が明確に示されている。

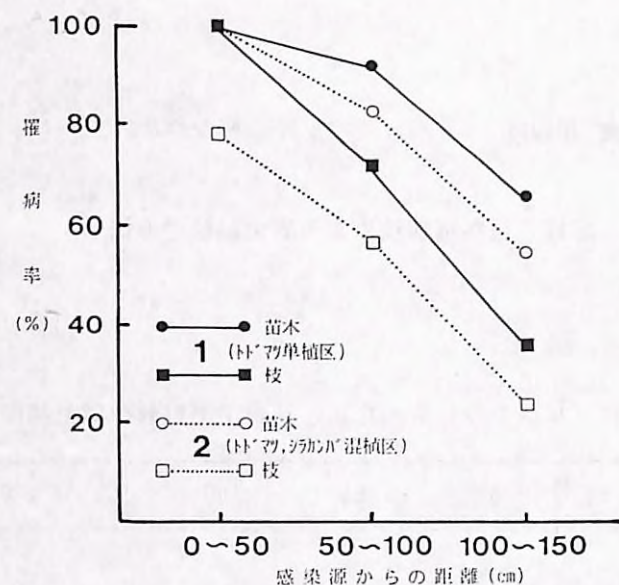


図11 感染源からの距離と発病との関係

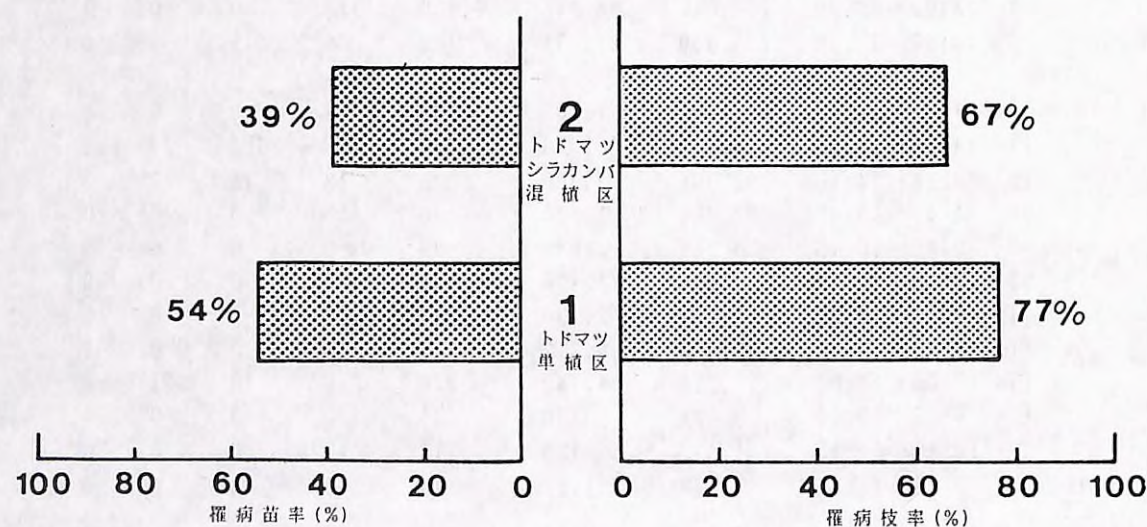


図12 シラカンバ苗木の混植による感染抑止効果(1)

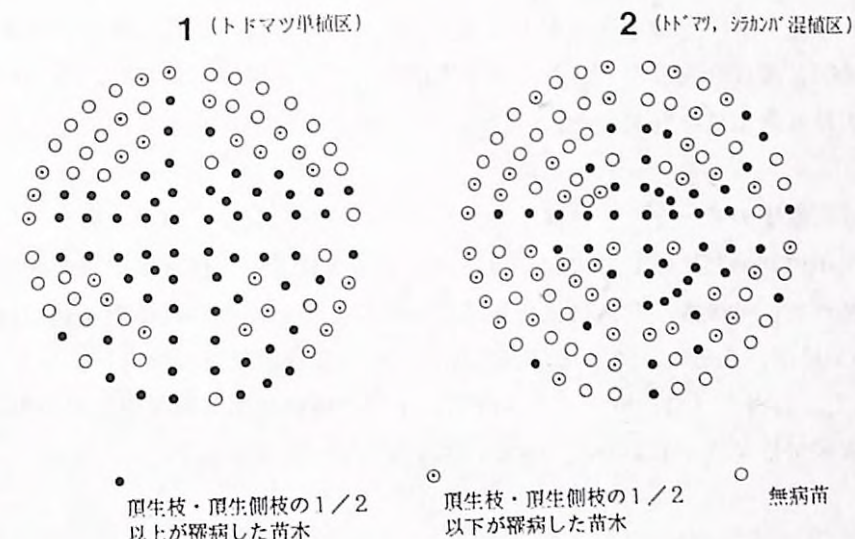


図13 シラカンバ苗木の混植による感染抑止効果(2)

5. 降水量及び感染期間と発病

枝枯病は子のう胞子と柄胞子の2種類の胞子によって伝染する。子のう胞子は、吸湿時に放出され風によって飛散し、柄胞子は、降水時の雨しぶきで分散する。これらの胞子の形成期間は5月下旬～7月下旬である。従って、本病の発生は両胞子の形成期間、つまり伝染期間中の降雨状況に大きく左右されると考えられる。そこで、本病の発生と降雨及び感染期間との関係を明らかにする試験を行った。

1) 試験方法

1987年5月下旬、森林総合研究所北海道支所内の苗畑に、次のような処理苗床(I、II、III、IV)を設置した。

自然降雨区(自然降雨のみ)

- I 罹病枝の配置期間: 6月11日～6月30日
- II : 6月11日～7月31日
- III : 6月11日～8月31日
- IV 罹病枝無配置(コントロール区)

人工降雨区(自然降雨+人工降雨)

- I 罹病枝の配置期間: 6月11日～6月30日
- II : 6月11日～7月31日
- III : 6月11日～8月31日
- IV 罹病枝無配置(コントロール区)

各処理苗床に4年生トドマツ苗木を30本ずつ植え付け、6月11日、苗間に罹病枝を挿し立てた。各処理区の苗床は3回反復とした。人工降雨はスプリンクラーを用い、晴天日に適宜実施し、その都度降雨量を計測した。

2) 試験結果

北海道支所内観測露場のデータによれば、1987年6月の総降雨量は15mmで、過去30年間における札幌の平年値76mmと比較して少なかった。特にI区における罹病枝配置期間中の降雨量は1mmであった。その後、7月には平年値80mmに対して91mm、8月は平年値131mmをやや上回る154mmの降雨があった。従って、自然降雨II区の総降雨量は92mm、III・IV区のそれは246mmとなった。一方、(自然降雨+人工降雨)I区の罹病枝配置期間中の総降雨量は99mm、II・III・IV区ではそれぞれ277mm、431mm、433mmとなった(図14)。

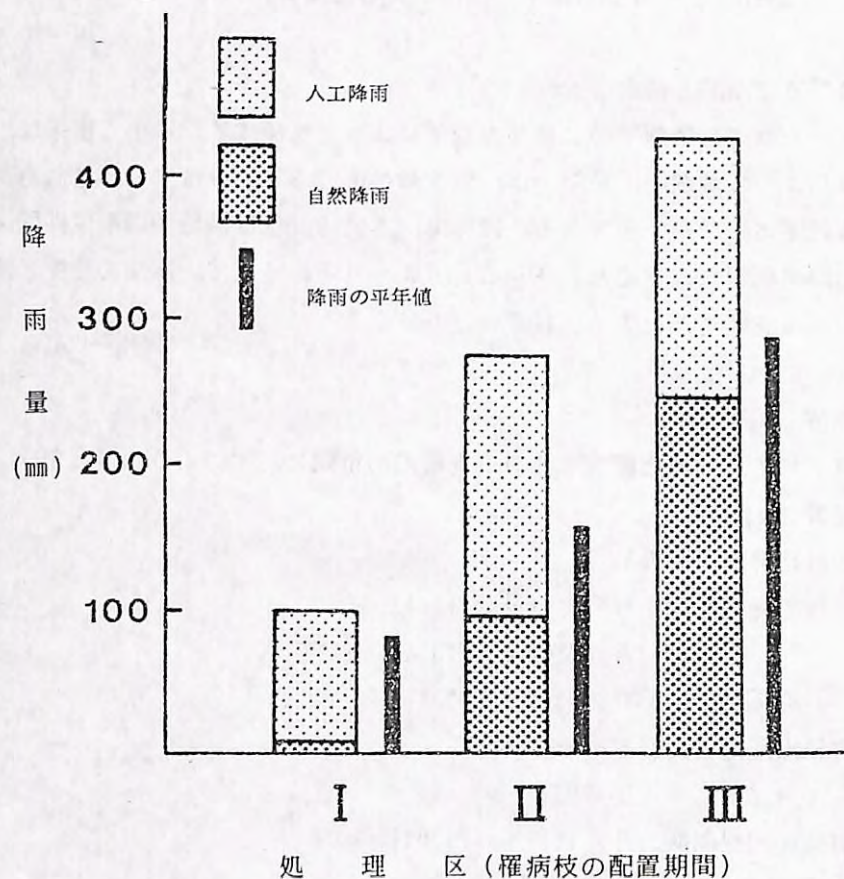


図14 罹病枝配置期間中の総自然降雨量及び人工降雨量

図15に各処理区の発病状況を罹病枝率と罹病度指数で示した。罹病枝配置期間中に1mmの降雨量しかなかった自然降雨I区は極めて低い発病率であった。一方、(人工降雨+自然降雨)I区では、平年値並の降雨があったにもかかわらず、比較的軽微な被害にとどまった。この原因は、感染期間が短かったことによるものと思われる。

感染期間が長く、平年値の降雨量があった人工降雨II・III区の罹病率は高くなった。しかし、自然降雨II・III区では、人工降雨II・III区と比較して、罹病率が下回った。この差は、降雨量が平年値を下回ったことや、6月が少雨であったことに起因するものと考えられた。また、感染期間が最も長いIII区の罹病率は、II区のそれと比較してほとんど差がなく、むしろ低い値を示した。

以上の結果は、孢子飛散のピークにあたる6~7月にかけて十分な降雨があれば、本病が容易に発生することを示唆している。

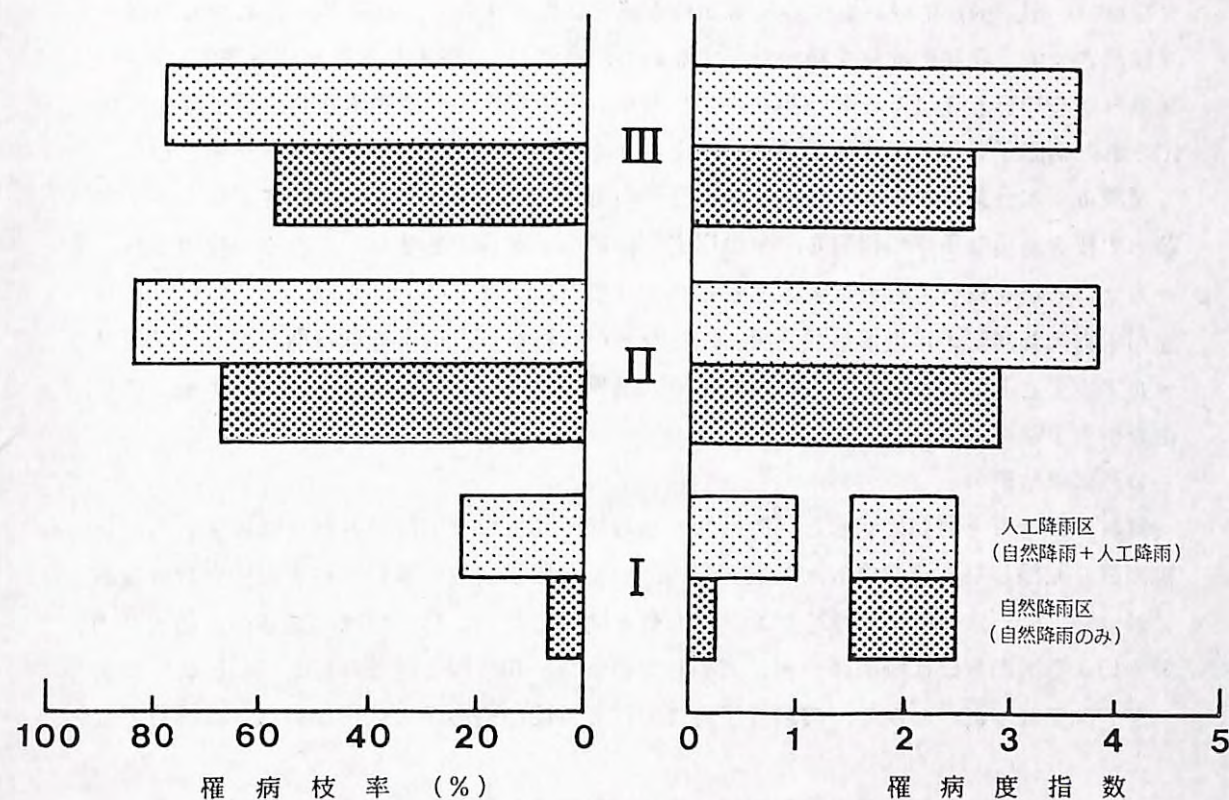


図15 自然降雨区と人工降雨区における感染期間の違いと発病との関係

6. 水分条件の違いと柄胞子の排出・発芽

トドマツ枝枯病菌の胞子の排出・発芽と温・湿度との関係については、すでに報告されている。しかし、これらはスライドグラスやペトリ皿内の実験に基づいている。ここでは、より野外に近い条件下での水分と柄胞子の形成・発芽について、2～3の試験を実施した。

1) 試験方法

試験Ⅰ：散水間隔（回数）の違いが柄胞子の排出と発芽に及ぼす影響を調べた。6月1日に採集した柄子殻がほぼ均一に形成されている罹病枝（長さ10～20cm）10本を、直径16cmのワグネルポットの底に敷いた発泡スチロール板に挿し立てた。この罹病枝に対して約3m離れた位置から回転式のスプリンクラーによって、5日、10日、15日間隔でそれぞれ30分間ずつ散水した。その直後に、ワグネルポット内に落下した胞子数を計測した。散水開始はいずれも6月15日とし、ポットは散水した日から次の散水日まで室内に保存した。

散水終了後、ポット内の罹病枝から1～2cmの枝を切断・採取し、素寒天平板培地上に柄胞子を落下させた。これを15℃の恒温器におさめ、48時間後の発芽率を測定した。

試験Ⅱ：柄子殻が形成されている罹病枝を風乾状態で保存し、経時的にこれから柄胞子を排出させて、発芽の推移を調べた。すなわち、6月1日に採集した罹病枝を室内に放置し、採集日から10日おきに1～2cm長さに切り取り、その枝を十分に吸水させ、柄子殻から排出された柄胞子を素寒天平板培地上に落下させ、15℃下で48時間後の発芽率を測定した。

試験Ⅲ：水分条件が異なる樹皮での柄胞子の発芽状況について調べた。健全なトドマツ苗木の枝を適当な長さで採取し、その樹皮上に柄胞子を落下させた。これらの枝のうち、一方は、ろ紙を敷いて十分に吸水させたペトリ皿内に、他方はろ紙を敷いただけのペトリ皿の中に入れ20℃の定温器におさめた。これらの試料を8日後まで毎日取り出し、グルタールアルデヒドで固定、アルコール脱水後、臨界点乾燥し、試料表面を金コーティングし、走査型電子顕微鏡で観察した。

2) 試験結果

試験Ⅰの結果を図16に示した。散水開始から20～30日頃までは、各散水間隔区とも高い排出数を記録した。その後散水間隔の短い、つまり散水回数の多い5日区は排出数は急激に減少し、低い水準のまま推移した。最も散水間隔の長い15日区では、胞子の1回当たりの散水による排出数は比較的緩やかに減少していった。10日区では5日区と15日区の間のパターンをとった。しかし、実験終了時における各区の柄胞子の総排出数はほぼ同数となった。

一方、排出された柄胞子の発芽率は、8月下旬頃までは、各区ともほぼ同様な傾向を示した。そこで、図17には各月の中間の発芽率だけを示した。最も散水間隔の短い5日区では9月中旬に発芽率が半減した。しかし、10、15日区では、発芽率が時間の経過とともに低下する傾向があるものの、大きな変化は認められず、実験終了時の9月30日においても、9月15日のそれと大差はなかった。

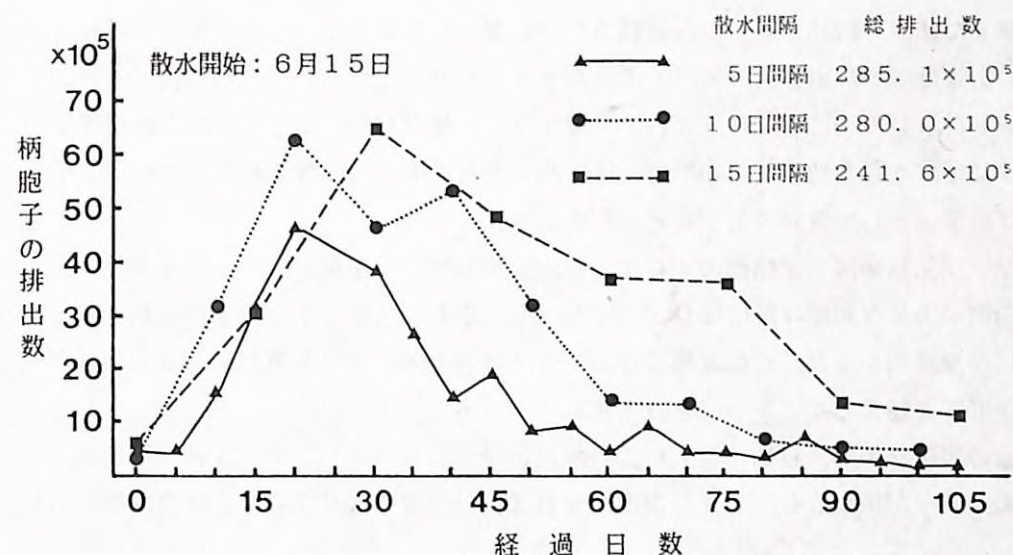


図16 散水間隔（回数）の違いが柄胞子の排出に与える影響

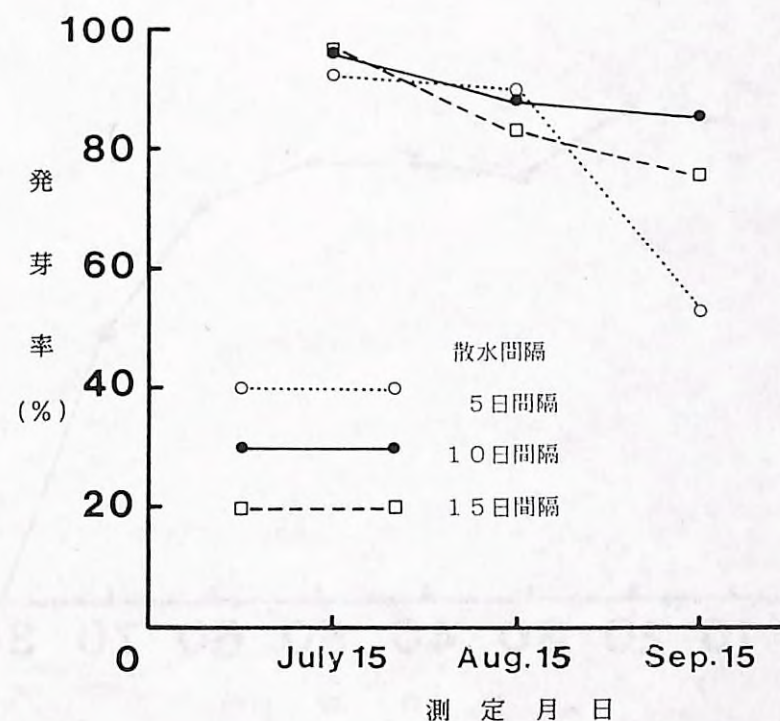


図17 散水間隔（回数）の違いが排出柄胞子の発芽に与える影響

試験Ⅱの結果を図18に示した。風乾条件下に置かれた罹病枝からは、風乾60日後（7月30日）も柄孢子が排出され80%以上の発芽率を示した。しかし、風乾70日後（8月10日）では54%、次いで80日後（8月20日）ではまったく発芽しなくなった。以上の結果から、罹病枝に形成された柄孢子内の柄孢子は、約2か月半もの間乾燥に耐え、この間に降雨があれば感染源として有効であることが判明した。

カラムツ先枯病菌の実験例によれば、室内で風乾後、冷暗所に保存した罹病枝の柄孢子殻内の柄孢子の生存期間は、ほぼ9か月であった。これと比較すると枝枯病菌柄孢子の生存期間はかなり短かった。この原因については、8月上旬に続いた数日の真夏日において、室温が30℃を越えたことが一因と考えられた。

以上の実験結果は、自然下において無降雨日が相当長く続いても、1回の降雨によって大量の柄孢子が排出され、十分な湿度があれば、いつでも発芽できることを示唆している。

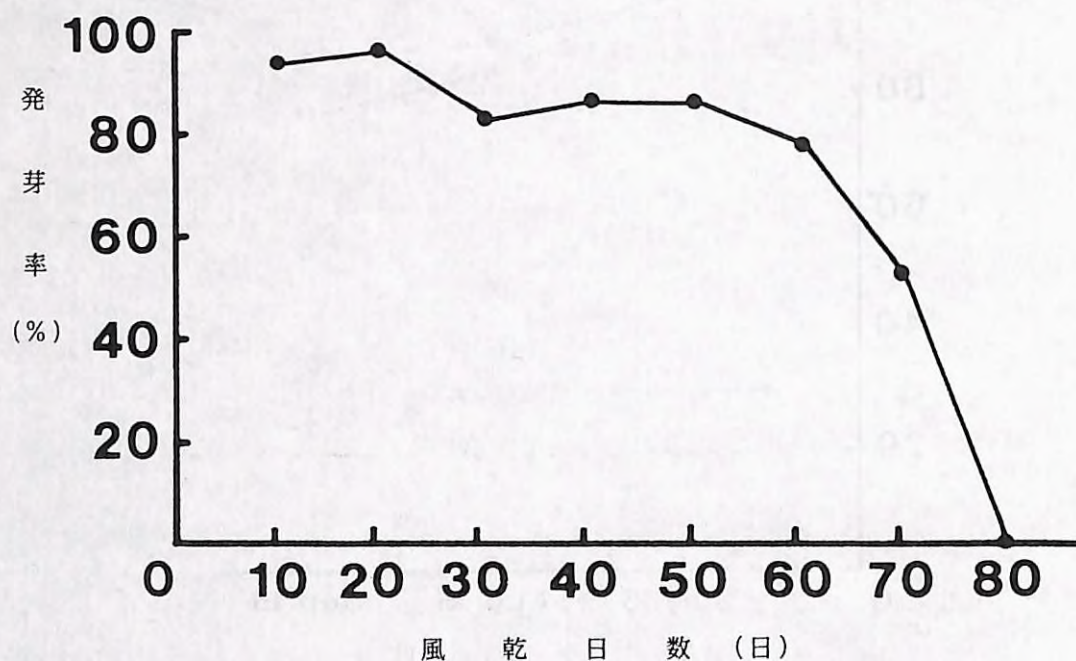


図18 罹病枝の風乾期間と柄孢子の発芽推移

試験Ⅲの結果を写真3～6に示した。湿室処理した樹皮表面では、24時間後には発芽が見られ、時間の経過とともに発芽管長が増した（写真3～5）。ろ紙だけを敷いたペトリ皿内にいた枝の樹皮面では、1～2日後に、極めて希に発芽が見られた以外は、ほとんど発芽しなかった（写真6）。また、一定時間ろ紙だけをペトリ皿に保存し、その後、ろ紙に吸水させて湿室処理した場合、3日以内に湿室処理した樹皮表面では発芽が認められたが、5日以降ではほとんど発芽が認められなかった。

試験Ⅰ・Ⅱ・Ⅲの結果から、柄孢子殻内の柄孢子は極めて乾燥に強く、無降雨の状態が長く続いても、次の降雨日には大量の胞子を排出し、かつ発芽能力を有していることが明らかにされた。一方、一旦、柄孢子殻から排出された柄孢子は乾燥状態が3日も続くと発芽力を失い、極めて乾燥に弱いことが分かった。つまり、降雨によって柄孢子が排出され宿主表面に到達できたとしても、一定期間高湿度条件が維持されなければ発芽できず、有効な伝染が成立しえないことが証明された。



写真3 湿室24時間後、樹皮表面上での柄孢子の発芽

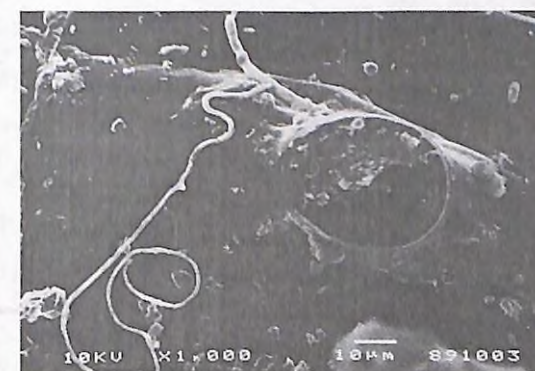


写真4 湿室3日後、樹皮表面上での発芽菌糸

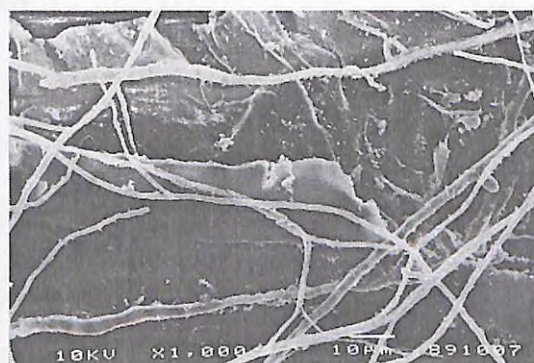


写真5 湿室7日後、樹皮表面に伸展した菌糸



写真6 乾燥3日後、発芽できない樹皮表面上の柄孢子

7. 枝枯病菌の樹体内侵入

自然感染枝の解剖学的観察によって、枝枯病菌の存在部位や侵入経路がある程度明らかにされている。そこで、人工接種したトドマツ苗木を用いて、経時的に解剖観察を行い、病原菌の宿主体侵入経路並びに時期について考察を加えた。

1) 試験方法

供試苗として支所苗畑で育苗した3年生鉢植苗木を用いた。罹病枝から孢子濃度が 25×10^4 mlの柄孢子サスペンションを作成し、6月7日、温度と湿度をそれぞれ平均 15°C 、95%に調整したガラス室で噴霧接種した。接種苗は1週間後ガラス室から苗畑に移した。また、子のう孢子から分離培養した菌糸を用いて、11月21日、トドマツ苗の各部位（冬芽、頂生枝、頂生側枝、側生枝、芽鱗）に有傷・無傷接種を行い、そのまま屋外に放置した。接種苗の各部位を、翌春まで毎月採取し、一部は凍結切片を作成し、酸性フクシン・ファストグリーンFCFで染色した。他の一部はパラフィン及びセロイジンで包埋し、これから切片を作成し、サフラニン・ファストグリーンFCFで染色後、光学顕微鏡下で観察した。

一方、罹病枝によって自然感染させた4年生苗木からは定期的に試料を採取し、グルタルアルデヒド固定、アルコール脱水、臨界点乾燥した後、イオンスパッタリングで金コーティングし走査型電子顕微鏡（SEM）で観察した。

2) 試験結果

柄孢子の噴霧接種後、発芽した菌糸は枝や針葉の表面、芽鱗間隙などトドマツの各部位に認められた。接種1～2月後では、菌糸量はまだ疎らで少なく、枝の表面や芽鱗間隙に存在した（写真7、8）。その後、菌糸の量はしだいに増加し、接種5月（11月中旬）以降になると、塊状あるいは束状に形成された大量の菌糸が、トドマツの各部位で見られるようになった（写真9～12）。写真11は接種8か月後（2月中旬）の積雪下の菌糸の状態を示したもので、枝・樹皮の表面に菌糸が層をなして発達している。しかし、この時期以前には菌糸が皮層部まで侵入しているのが認められず、周皮や芽鱗に潜在する形で推移した。その後、3月中～下旬に至って、皮層部への菌糸の侵入が観察されるようになった（写真13、14）。融雪が進み、4月中旬には供試苗が雪面上に見えはじめ、この頃から罹病苗の1年生枝の針葉が緑色のまま落下し、枝枯病の典型的な病徴が観察された（写真15）。この時期の罹病枝の皮層部や師部組織は褐変・壊死し、菌糸が随所に認められた。

有傷接種した枝では、3月中旬にすでに皮層部の壊死や菌糸の蔓延が認められ、枝表面の傷が病原菌の侵入を容易にしていることが示唆された。柄孢子の噴霧接種及び菌糸の有傷接種のどちらも、5月中旬頃、罹病枝に柄子殻が形成された。なお、菌糸の無傷接種ではまったく発病しなかった。これは、接種時期が自然感染時期よりかなり遅い11月下旬であったために、感染の成立を満たす条件に恵まれなかったことが原因と考えられた。



写真7 頂生枝の樹皮表面の菌糸(矢印), 7月18日

写真8 芽鱗間隙内の疎らな菌糸(矢印), 8月27日

写真9 芽鱗間隙に潜在する菌糸の塊(矢印), 11月27日

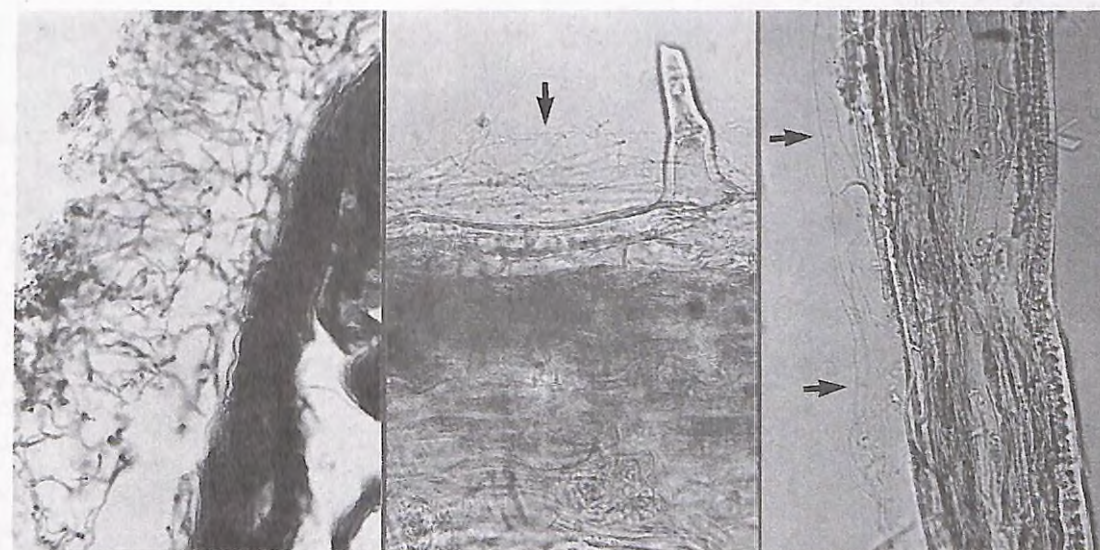


写真10 写真9の矢印の部分拡大

写真11 樹皮表面を層をなして迷走する菌糸(矢印), 2月13日

写真12 針葉表面の菌糸(矢印), 3月23日



写真13 芽鱗及び側生枝の皮層部に侵入した菌糸(矢印), 3月23日

写真14 頂生枝の皮層部に侵入した菌糸(矢印), 4月24日

写真15 針葉を落とし典型的な枝枯病の病徴をみせる接種苗(矢印), 4月23日

SEM観察の結果でも、柄孢子からの発芽菌糸はトドマツの各部位に認められた。樹皮表面の菌糸は、毛茸が密集している場所ほど多い傾向にあり(写真16)、写真17のように、毛茸は樹皮表面への菌糸の付着を容易にする役割を果しているのではないかと推察された。その後、枝枯病菌には変化が見られなかったが、12月中旬頃から、表皮細胞内に菌糸の侵入が認められるようになった(写真18, 19)。しかし、この段階ではまだ皮層部への侵入は観察されなかった。2月中旬から、周皮そしてコルク形成層を通過し、3月に入って皮層部へ侵入が認められた。さらに、4月中旬以降になり枝が枯死した段階になると、皮層部全体に菌糸の蔓延が認められるようになった(写真20, 21)。



写真16 毛茸の周囲に認められる枝枯病菌の菌糸, 8月6日



写真17 毛茸に絡まり付いた枝枯病菌の菌糸

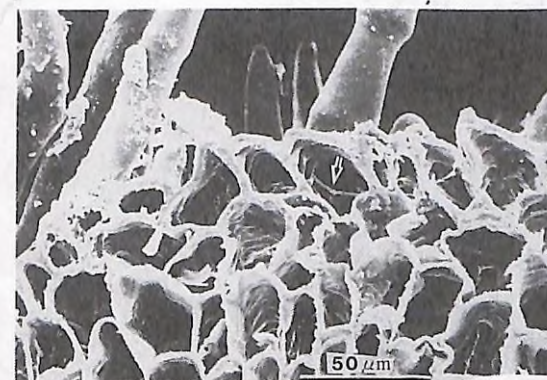


写真18 表皮細胞内に侵入した枝枯病菌(矢印), 1月20日

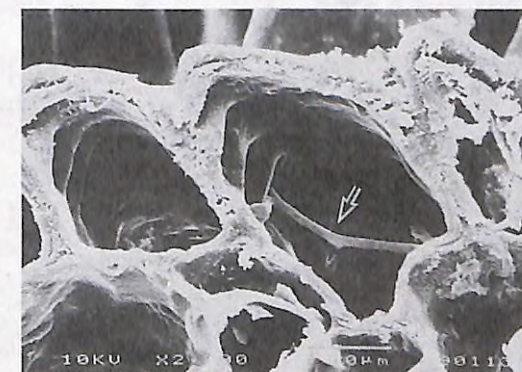


写真19 写真18の一部拡大(矢印は表皮細胞内の菌糸)

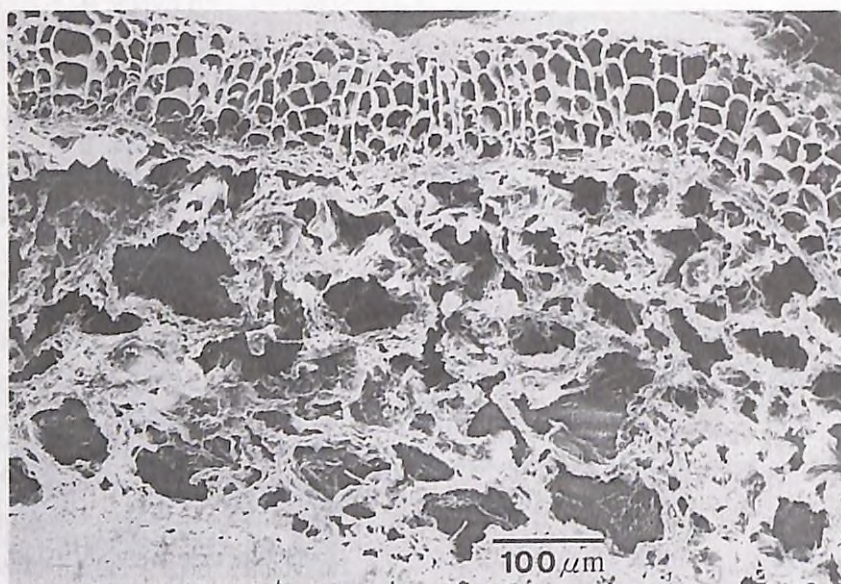


写真20 皮層部全体に蔓延した枝枯病菌の菌糸, 4月30日
大きな空洞内に菌糸が多数見える

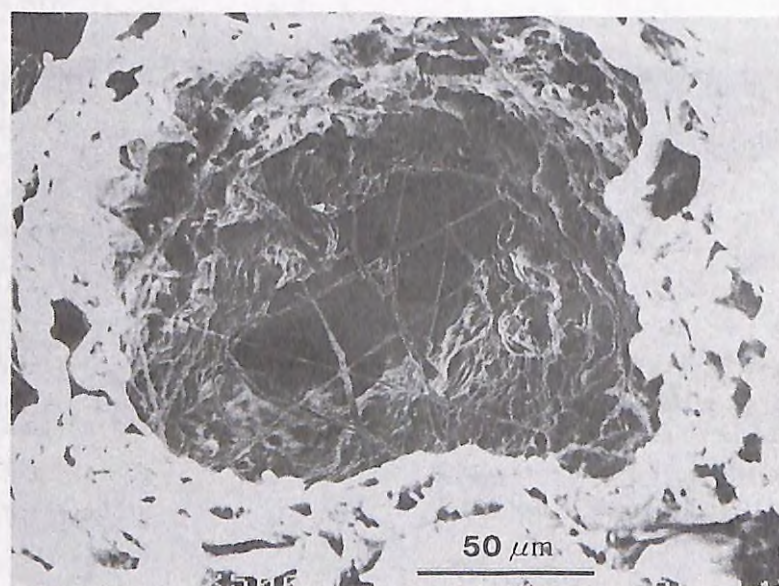


写真21 樹脂道内の枝枯病菌の菌糸, 5月7日

以上の光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡の観察結果をまとめると、以下ようになる。枝枯病菌の胞子はトドマツ樹体に到達・発芽の後、芽鱗間隙や針葉・枝表面で菌糸の形で過ごす。とりわけ、芽鱗間隙は枝枯病菌が宿主に侵入するまでの最も重要な潜伏場所と考えられた。12月に入り埋雪し始めると、菌糸は活動を再開して次第にその密度を高め、表皮細胞内に侵入を開始するようになる。2月中・下旬頃から周皮の深部へと侵入し、さらに3月中～下旬から、コルク皮層を貫通し、皮層の内部へと侵入していく。そして、この時期あたりから、枝枯病の病徴である針葉の脱落が生じ始めると考えられる。なお、枝枯病菌は表皮から周皮の層を貫通して樹体内へ侵入していると推察されるが、今回は直接その姿を捕らえることができなかった。

枝枯病の肉眼的な初期病徴である針葉の脱落は、一般に、融雪期の積雪内で始まり、トドマツ樹体が積雪から立ち上がり始める頃に集中する（写真22, 23）。ところが、野外では12月下旬～1月に、また厳冬期の積雪中においても、枝枯病の病徴が観察されることがある。これは、樹体の生理的活性や積雪の動向などが、菌の樹体内侵入に影響していることを示唆している。すなわち、埋雪時の積雪層内の温湿度その他の条件下での、トドマツ樹体と枝枯病菌の相互作用によって、侵入・発病時期が大きく左右されるものと考えられる。



写真22



写真23

融雪期におけるトドマツ枝枯病の病徴（1年生枝緑針葉の大量落下と枝の枯死）

8. 発病環境としての積雪

発病が生じるのは埋雪枝のみで、積雪上での発病は起こらない。このため、トドマツが枝枯病に侵されて発病するには、埋雪することが必要不可欠な条件となっている。

ところで、積雪内は温度・湿度・光条件が長期にわたって安定的に持続し、さらに雪圧荷重が加わった環境と考えられる。本試験では、これら環境要因の中でも、特に温度と雪圧のどちらの要因が発病に深く関与しているのかを検討してみた。

1) 試験方法

(1) 試験区の設定

1986年5月、当支所構内苗畑に感染区として24(2回繰り返し)、対照区として12(1回繰り返し)、合計36の方形の苗床をつくり、3年生床替え苗を1苗床当り24(6×4)本ずつ植え付けた。6月10~11日、感染区に対しては枝枯病被害林から採取した罹病枝を苗間に挿し立てる方法で接種を行った。以後、胞子の飛散が終了する7月下旬まで、適宜、スプリンクラーで散水し、柄胞子の排出・飛散を促し、感染を助けた。

(2) 苗木の越冬処理

同年12月1~9日、コンクリートブロック、コンパネ、タルキを組合せ、以下に述べる12種類の越冬処理(図19)を行った。

①苗床の周囲をコンクリートブロックで囲い、その上をコンパネで蓋をした。これは人工的に作った雪洞で、雪圧が作用しないことを除けば、積雪内とほぼ同じ環境で越冬させたことになる。

②越冬の前半は①と同様に雪洞越冬させた。最大積雪深を迎える2月下旬にコンパネをはずし、苗木が隠れるまで雪をかぶせ、以後は雪圧が加わるようにした。

③越冬の前半は①と同様に雪洞越冬させた。2月下旬にブロック内に雪を詰め込み、再びコンパネで蓋をし、埋雪条件下で雪圧がほとんど加わらないようにした。

④前半はコンパネを外して自然越冬させた。2月下旬にブロック内の雪を排除してから再びコンパネで蓋をし、雪洞越冬させた。

⑤ブロックの上を格子状(格子幅約10cm)に組んだタルキで覆って雪圧を緩和させた。

⑥越冬の前半は自然に放置した。2月下旬に⑤と同様に格子状に組んだタルキで覆って、以後から雪圧を緩和させた。

⑦苗木と積雪が直接に接触しないように、各苗木に対してビニール袋をかぶせた。そして、直ちに苗木が完全に隠れるまで周囲の雪をかぶせた。

⑧第一枝階の1年生幹と頂生側枝の半数について、その中央部を約1cmにわたり摘葉し、①と同様の方法で越冬させ、雪洞条件下で摘葉痕が発病に与える影響を調べた。

⑨第二枝階の頂生枝と側生枝の約半数を⑧と同様に摘葉し、①の方法で雪洞越冬させた。つまり、⑧と比較し、第一枝階と第二枝階とで発病に違いが生じるかどうかを調べた。

⑩第一枝階の1年生幹・頂生側枝と第二枝階の頂生枝・側生枝の約半数について、その中央部をナイフで長さ約1cmの切傷を軸方向に付け、①の方法で雪洞越冬させた。つまり、処理⑩と比較し、雪圧を除去したときの傷が発病に及ぼす影響を調べた。

⑪第二枝階の頂生枝と側生枝の約半数を⑩と同じ方法で切傷を付け、⑫と同様に自然越冬させた。

⑫何も処理を加えないで自然に越冬させた。

処理②・③・④・⑥については、最大積雪深を迎える2月下旬を境に埋雪期間の前半と後半で、埋雪が発病に与える影響を検討する目的で行った。

越冬処理に用いたコンパネ、タルキ、ビニール袋は、これらが雪面から顔をだす直前の4月6~7日(積雪約40cm)にすべて取り外した。なお、越冬処理開始時点での積雪は約10cm、最大積雪深は3月上旬で約1mであった。

(3) 発病調査

1987年4月27~30日、第一・第二枝階の全1年生枝について発病の有無を調査した。そして、一枝でも針葉の落下が認められた場合に発病苗と判定し、それぞれ罹病枝率と罹病苗率を求めた。

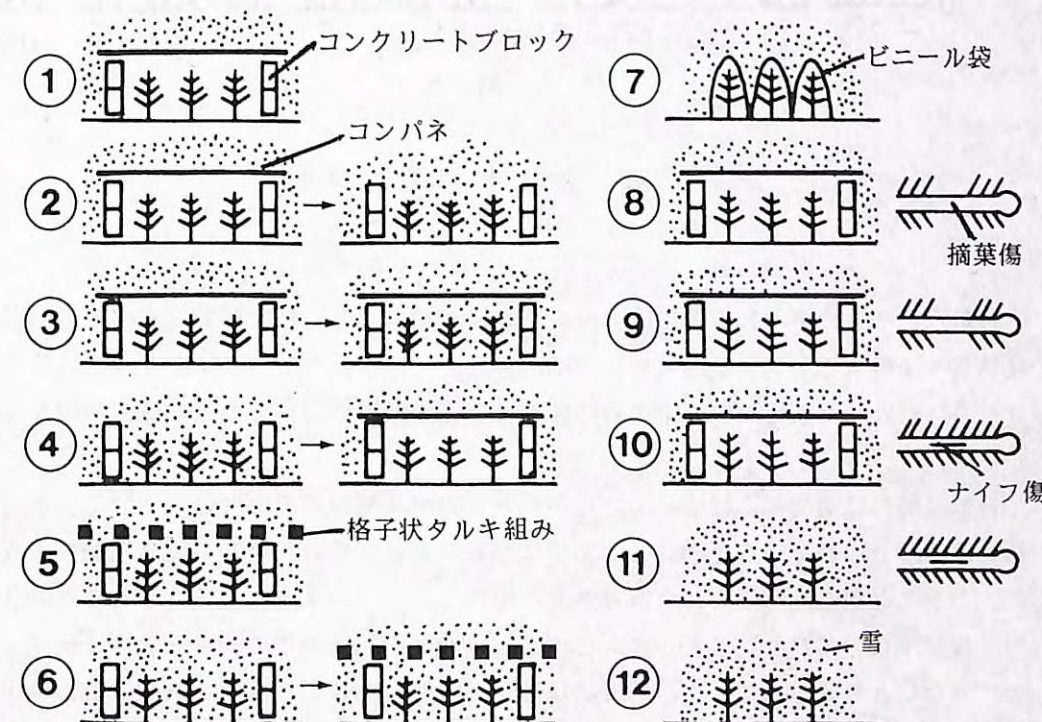


図19 越冬処理方法の模式図

2) 試験結果

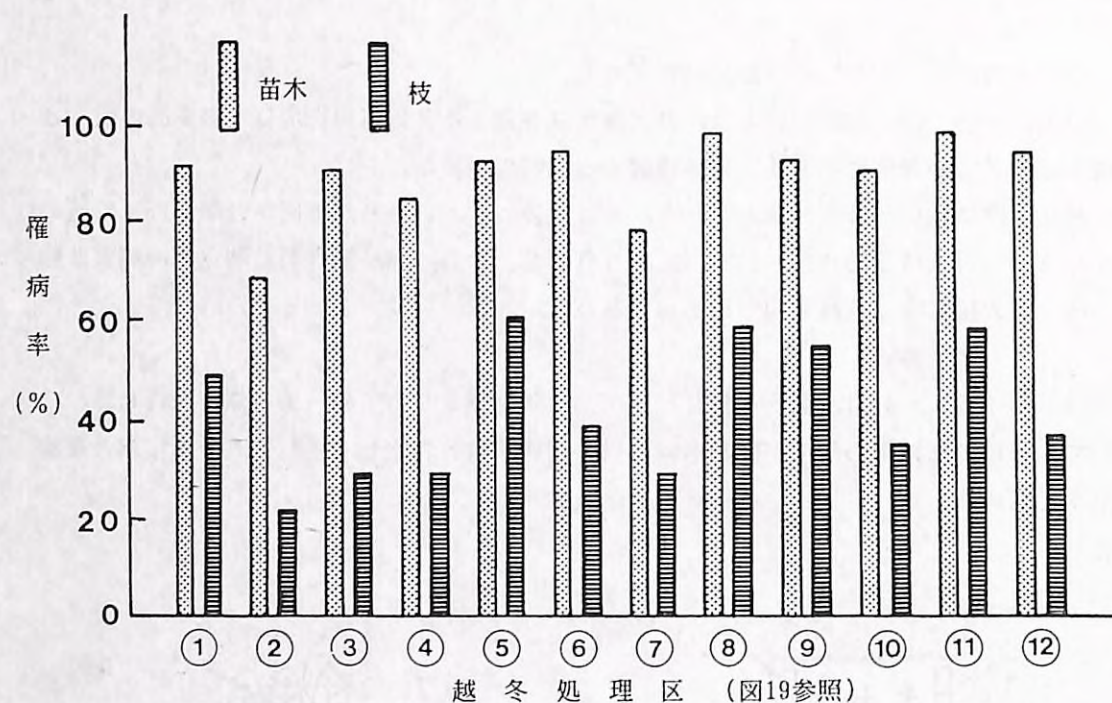


図20 越冬処理の違いと発病との関係

各処理区ごとに苗木と1年生枝の罹病率を図20に示した。感染区ではすべての処理区で枝枯病を象徴する脱葉・枝枯れ症状が認められ、被害枝からは高い頻度で枝枯病菌が検出された。これに対して、非感染の対照区ではどの処理区においても枝枯病の病徴を生じなかった。

各処理間の罹病苗率にはほとんど差がなかったが、罹病枝率では処理区間での違いが認められた。とりわけ、処理⑧⑨⑩⑪の枝に傷を与えた場合は、概して高い罹病枝率を示した。しかしながら、雪圧を完全回避させた処理①と自然のままに越冬させた処理⑫との間で、罹病率に大差がないことから、この違いは個々の越冬処理の違いを大きく反映したものではないと考えられた。本試験での接種は、自然罹病枝に形成された胞子を感染源とした。これら罹病枝上の菌密度については特に吟味しているわけではないので、感染源としては必ずしも均一ではない。また、スプリンクラーによる散水は胞子の排出・分散に大きな影響を及ぼすが、この散水は厳密にいうと均一ではなかった。従って、処理間における

罹病率の違いは、感染源と散水の不均一による感染むらが主な原因であると推察された。

試験結果で最も注目すべき点は、処理①と⑦の結果に集約されるように、苗木がまったく雪圧を受けなくても、また積雪と直に接触しなくても、自然条件下と同様に発病することであった。これらのことは、積雪荷重による雪圧が発病に、直接関与していないことを示唆している。

一方、コンパネによって積雪を遮断した雪洞内の温度測定結果（1985年12月18日～1986年3月31）によれば、積雪期間中はほぼ0℃で推移した。これに併設した自然状態における雪中地際部の温度は、平均0.3℃程度低く推移した。従って、本試験の場合も、積雪下にある苗木の周囲温度は、いずれも0℃付近で推移したとみられる。このような厳冬期における積雪内の安定した温度条件が、発病に最も好適な環境として働いているものと考えられた。

表3 各越冬処理区における部位別罹病枝率

越冬処理の種類	第一枝階		第二枝階			
	1年生幹	頂生側枝	2年生幹の側生枝	頂生枝	側生枝	2年生枝の側生枝
①	53%	62%	50%	53%	52%	45%
②	24	33	23	21	22	14
③	28	41	29	32	37	25
④	62	56	40	23	21	18
⑤	51	77	60	67	54	59
⑥	51	77	60	67	60	59
⑦	39	39	32	33	29	21
⑧	56	68	53	65	65	60
⑨	23	60	50	67	67	47
⑩	32	47	35	46	40	28
⑪	91	91	74	47	50	34
⑫	79	64	37	27	27	21
平均	51	59	45	44	43	35

表3に枝の部位別に罹病枝率を示したが、全体的にみると第一枝階の方が高い発病率を示す傾向が認められるものの、極端な差ではなかった。造林木及び苗木でのこれまでの観察結果によると、いずれの場合も地面に近い枝は軽微な被害に留まっている。今回は調査対象枝を第二枝階までとしたので、数値による比較ができなかったが、すべての越冬処理区で第三・四枝階の枝の被害はやはり極めて軽微であった。

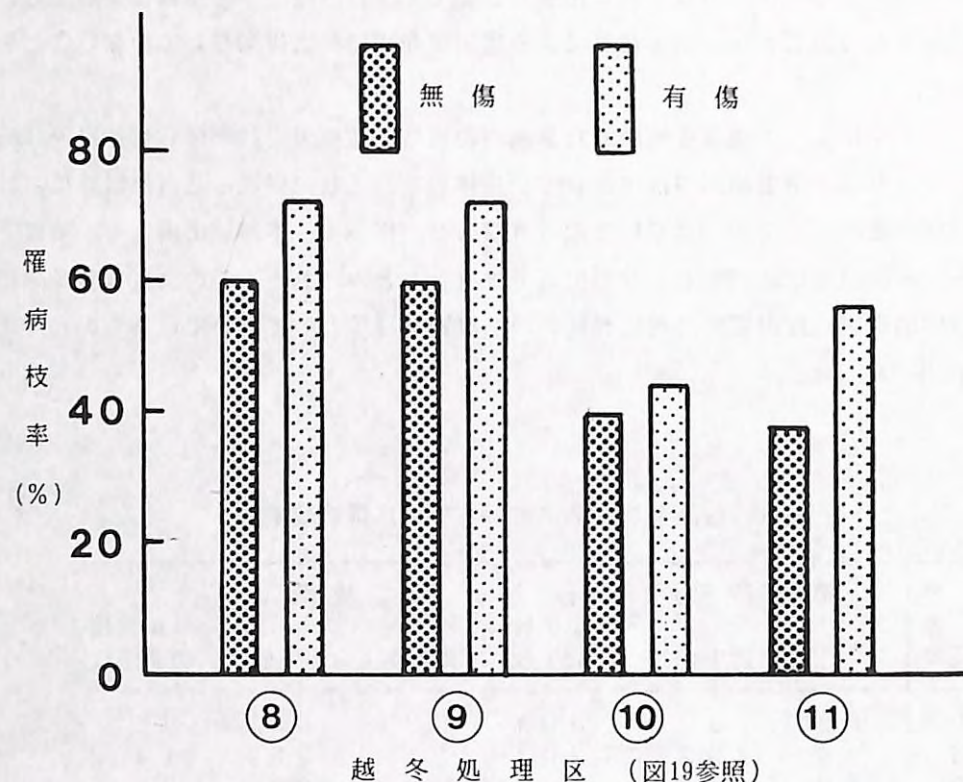


図21 摘葉傷及びナイフ傷が発病に与える影響

摘葉あるいはナイフで、人為的に傷を付けた枝と付けない枝の間で、それぞれ罹病枝率を計算し、さらに詳しく傷の有無と発病との関係を検討してみた(図21)。図21のように、傷を付けた枝は付けない枝よりも5~20%ほど高い罹病枝率を示し、枝の傷が発病を助長するものと思われた。しかし、その差はわずかで、発病を大きく左右するような決定的なものではなかった。すなわち、処理⑩の雪洞越冬の結果と併せ、枝枯病菌の多くは無傷の組織から直接にトドマツ樹体内に侵入しているものと推察された。

9. 積雪内温度と発病との関係

枝枯病菌は、好低温性の菌として知られているように、培地上での生育適温は、10℃~20℃にあり、0℃でも生育ができる。また、海外の文献には-5.4℃まで生育が可能であると記されている。そこで、実際にどの程度のマイナス温度まで発病が可能なのかを、実験的に検討してみた。

1) 試験方法

試験Ⅰ：越冬用感染苗を作るために、1990年6月、森林総合研究所北海道支所内苗畑のトドマツ5年生苗木(25本)に対して接種を行った。接種は苗間に罹病枝を挿し立てる方法によった。1991年1月10日、雪中から苗木を掘り出して、第一枝階と第二枝階を残して切断し、さらに切口をパラフィンで封じ、これらを雪と一緒に大型ビニール袋の中に入れ、口を塞いだ。そして、-3.4℃に設定した低温器内で越冬させ、4月3日に低温器内の温度を0℃まで上げて6日間経過させてから、ガラス室に出して発病の有無を調査した。

試験Ⅱ：前年と同一の接種方法で感染させた5年生苗木(150本)を、1992年1月20日、雪の中から掘取り、前年同様に処置した。これらの苗木を、3月中旬調査用(75本)と4月上旬調査用(75本)に分け、さらに、以下の3種類の越冬温度別に、それぞれ25本ずつ別のビニール袋におさめ、 $-5 \pm 1^\circ\text{C}$ 、 $-7 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、 $-10 \pm 0.5^\circ\text{C}$ の各温度条件下の低温器内で越冬させた。3月18日、3月中旬調査苗木を取り出し、発病の有無を調べた。その後、直ちに0.5℃の低温器内におさめ、4月7日に再び調査した。一方、4月上旬調査用については4月1日に取り出し、前述と同様に調査したあと0.5℃で経過させ、4月14日に再び調査した。発病(針葉の脱落)調査は、第一枝階では1年生幹・頂生枝、第二枝階では頂生枝・頂生側枝を対象に行った。

2) 試験結果

試験Ⅰの結果を表4に示した。感染苗は第一・第二枝階の1年生枝がともに90%近くの高い罹病枝率を示した。

試験Ⅱの調査結果(3月18日)によれば、調査対象枝の罹病枝率は $-5 \pm 1^\circ\text{C}$ で10.9%、 $-7 \pm 0.5^\circ\text{C}$ で0.6%、 $-10 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では0.8%であった。次いで温度を0.5℃で経過させた後の再調査(4月7日)では、罹病枝率は $-5 \pm 1^\circ\text{C}$ では41.4%、 $-7 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では13.3%、 $-10 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では3.3%にそれぞれ高まった(表5)。また、越冬期間を約2週間ほど遅らせた4月1日の調査によると、 $-5 \pm 1^\circ\text{C}$ での罹病枝率は18.1%、 $-7 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では0.8%、 $-10 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では1.2%であった。次いで4月14日の再調査の結果、 $-5 \pm 1^\circ\text{C}$ では46.1%、 $-7 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では9.4%、 $-10 \pm 0.5^\circ\text{C}$ では4.6%にそれぞれ罹病枝率が高まった(表6)。一方、試験Ⅰ・Ⅱともに接種をしない苗木ではまったく発病が認められなかった。

試験Ⅰでは-3.4℃でも90%近くの高い罹病率を示したものの、温度を0℃に上げたことによる発病への影響が不明であった。ところが、試験Ⅱの結果のように、とりわけ-5℃

表4 越冬温度と発病との関係(試験I)

		調査枝数	罹病枝数	罹病枝率(%)
接種苗木	第一枝階	98	80	88.9
	第二枝階	419	369	88.1
対照苗木	第一枝階	105	0	0
	第二枝階	286	0	0

1991年1月10日～4月3日の間、 -3.4°C 下で越冬、その後温度を 0°C に上げて6日間経過させたあとで発病調査

表5 越冬温度と発病との関係(試験II-a)

越冬温度	罹病枝率(%)	
	1回目調査 3月18日	2回目調査 4月7日
$-5 \pm 1^{\circ}\text{C}$	10.9	41.4
$-7 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$	0.6	13.3
$-10 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$	0.8	3.3

1992年1月20日に越冬開始、第1回目の調査後
第2回目の調査日まで $+0.5^{\circ}\text{C}$ で経過させた

表6 越冬温度と発病との関係(試験II-b)

越冬温度	罹病枝率(%)	
	1回目調査 4月1日	2回目調査 4月14日
$-5 \pm 1^{\circ}\text{C}$	18.1	46.1
$-7 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$	0.8	9.4
$-10 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$	1.2	4.6

1992年1月20日に越冬開始、第1回目の調査後
第2回目の調査日まで $+0.5^{\circ}\text{C}$ で経過させた

1°C 区では、マイナス温度から 0.5°C に上昇させることによって、わずか2週間の間に罹病率が著しく高まった。すなわち、雪中温度が 0°C 付近に移行することによって、発病が急激に促進されることが示唆された。しかし、ほぼ -5°C 以下で越冬させた場合には、温度を上げた効果がさほど認められず、発病が促進されるためにはまだ時間を要するものと思われた。

10. 枝枯病の発病部位

枝枯病の発病部位は冬期に埋雪する枝・幹に限られる。しかしながら、上位枝階に比べると、下位の枝階(地面に近い枝階)は極端に発病しにくい。本現象は、樹高の異なる造林木や苗木でも同じように観察され、地表面からの絶対的な高さは関係していない。理由の一つとしては、地面に近い下位枝階ほど土壌微生物の影響を受けるため、これらの微生物による拮抗作用が考えられた。これを確かめる試験が行われ報告されたが、陰性の結果に終わっている。そこで、本現象解明のヒントを得る目的で、以下に述べる3種類の試験を試みた。

1) 試験方法

以下の試験I・II・IIIは、いずれも下位枝階に胞子が付着し、より感染・発病しやすいように、接種方法を工夫したものである。

試験I: 1990年5月21日、4つの方形苗床にそれぞれトマツ4年生苗木を25(5×5)本ずつ植え付けた。次いで5月31日、植栽苗木の第一・二枝階を幹途中から切り落とし、第三・四枝階だけをもつ苗木を作った。そして、6月4日に罹病枝を苗間に挿し立てる方法で接種を行った。つまり、下位枝階に少しでも多くの胞子がふりかかるようにした。比較のために、無処理苗木に対しても同様の方法で接種を行った。

試験II: 試験Iと同様に植え付けた苗木に対して、6月7日、苗間の地面に罹病枝を敷き詰める方法で接種を行った。本試験は、感染源である罹病枝を剪定することによって防除しようとする場合に、剪定枝を地面に放置したままでよいのかどうかという問題に対し、これを実験的に確認する目的もあった。

試験III: 1991年5月30日、4つの方形苗床に5年生トマツ苗木を25本ずつ植栽した。そのうちの2苗床については、試験Iと同じように第三・第四枝階だけをもつ苗木を作った。次いで6月3～4日、供試苗木の1年生幹すべてと第一～四枝階にある頂生枝の約半数に対して、長さ約10cmの罹病枝を数本束ね、これを綿糸でくくりつけ、感染対象枝に罹病枝を密着・固定させた。すなわち、排出された柄胞子が必ず枝表面に付着できるようにした。

罹病枝を配置した以降、乾燥時には適宜スプリンクラーで散水を繰り返し、柄胞子の排出・飛散を助けた。いずれも、翌春の融雪後に発病の有無を調査した。

2) 試験結果

試験Ⅰの結果を表7に示した。第三枝階の罹病枝率は10.7%，第四枝階のそれは0.2%，対照区の第三・四枝階の罹病枝率11.8%，4.5%とほとんど差がなく，上位枝階を切り落とし感染効果を高めた影響がまったく認められなかった。第一・二枝階の罹病枝率に比べると，いずれも低い値であった。

試験Ⅱの罹病枝を敷き詰める接種方法では，第一枝階が42.2%の罹病枝率に対して第二枝階では1.1%であった（表7）。接種源からより離れたところに位置する第一枝階の方が高い罹病率を示した。また，罹病枝を苗間に挿し立てる方法に比較し，全体的に低い罹病率であった。

試験Ⅲの罹病枝を枝に密着・固定させた接種方法でも，第一・二枝階の上位枝階に比べ，第三・四枝階での罹病枝率は同様にかなり低かった（表8，9）。

表7 接種方法の違いと発病との関係

	罹 病 枝 率 (%)			
	第一枝階	第二枝階	第三枝階	第四枝階
試験Ⅰ a			10.7	0.2
試験Ⅱ b	42.2	1.1		
対照区 c	85.6	28.8	11.8	4.5

a：第一・二枝階を切り落とした苗の間に罹病枝を立てる方法で接種

b：未処置苗間の地面に罹病枝を敷き詰める方法で接種

c：未処置苗の間に罹病枝を立てる方法で接種

表8 罹病枝密着法による接種試験結果（1）

	第一枝階 1年生幹	第二枝階 頂生枝	第三枝階 頂生枝	第四枝階 頂生枝
調査枝数	42	91	84	54
罹病枝数	23	29	11	2
罹病枝率 %	54.8	31.9	13.1	3.7

特に試験Ⅲの結果から，下位枝階の枝では枝に胞子が付着しても，感染が成立できないことを意味すると考えられた。しかし，なぜ感染が成立できないかについては，今回の試験では明らかではない。一方，地面に接地する下枝は雪圧の影響をほとんど受けないことから，この原因が雪圧によるとする報告がある。しかしながら，雪圧をまったく受けない雪洞内であっても，やはり下枝は発病しにくいいため，雪圧の影響だけではこの現象を理解しにくい。現段階では，トドマツ枝枯病にみられる一つの発病特性としかいえない。

表9 罹病枝密着法による接種試験結果（2）

	第三枝階 頂生枝	第四枝階 頂生枝
接種枝数	92	77
罹病枝数	16	9
罹病枝率 %	17.4	1.3

1.1. 薬剤防除試験

1) 試験方法

試験Ⅰ：試験林は，函館営林支局倶知安営林署176林班ち小班（喜茂別町中山峠）である。標高は約800m，南西向きの緩斜面，ダケカンバを中心とする上木の被度は約50%，冬期間の積雪深は2～3mで，供試トドマツはすべて完全に埋雪した（写真24）。

供試木（総本数727本）は，1970年植栽，平均樹高は2.4m，7～8本の巣植えになっている。この林分の枝枯病の被害程度は微～中害であるが，一部激害木も混在している。こ

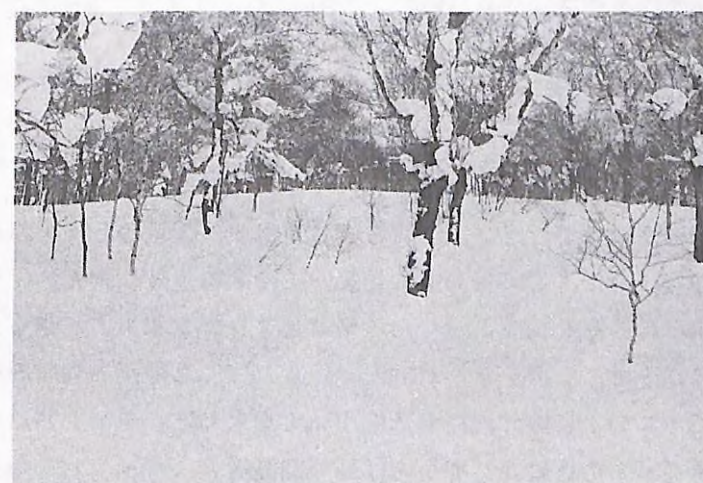


写真24 完全に埋雪したトドマツの薬剤防除試験地（中山峠）

これらの激害木は供試木から除外し、接種源として残した。薬剤散布に先だって、下刈りを行ない（1984年6月25～27日）、供試木をチシマザサを中心とする下草から露出させた。なお、散布諸元は以下のとおりである。

施用薬剤、供試濃度、施用月日、供試木の本数を表10に示した。

施用方法：各薬剤とも水道水で所定の希釈倍率にしたあと、展着剤のリノーを1ml/1の割合で加えた。容量が5 lの電池式噴霧器で、薬液がしたたり落ちる程度に供試木1本当たり約80mlの薬量を散布した。

施用時の気象：散布日はいずれも晴れで、散布の前日並びに翌日も降雨はなかった。

薬剤散布効果の判定は、散布翌年の融雪後（1985年5月9日）に行った。すなわち、各供試木の1年生枝を調査の対象とし、1年生枝全体に対する罹病枝の割合が0、1/3未満、1/3～2/3未満、2/3以上のものに対して、それぞれ、0（健全）、1（微害）、3（中害）、5（激害）の指数を与えた。各試験区の被害度はこの指数を加え調査本数で除した値である。

試験II：試験地は森林総合研究所北海道支所構内の苗畑に設けた。標高は80m、供試したトドマツ苗木は岩見沢営林署産3年生床替え苗である。1986から1987年にかけての最大積雪深は95cmで、苗木は冬期間、完全に埋雪した。薬剤を散布する罹病苗は、被害造林地から採集した罹病枝を苗間に挿し立てる方法で作った。胞子の飛散を助け感染率を高めるため、適宜、スプリンクラーによって散水を繰り返した。散布諸元は以下に示した。

施用薬剤：有機銅80（水和剤） 200倍

YF-4709（フロアブル）

YS-8602（フロアブル） 250、500倍

展着剤スルエート100倍を添加

ダコニール水和剤 500倍

ダコニールくん煙剤

施用月日：1986年6月23日、7月10日、7月25日の3回

施用量：毎回の施用量は、水和剤では供試苗1本当たり20ml、くん煙剤では供試苗30本につき40g、60g、80gである。

施用方法：水和剤は水道水で所定の濃度に希釈したあと、容量が5 lの電池式噴霧器で散布した。特に、1年生の主幹と第一枝階の輪生枝にまんべんなく薬剤がかかるように注意を払った。くん煙剤はピアレスフィルムを張った木枠を供試苗木にかぶせ、このチャンバー内で行った。くん煙剤の顆粒を秤量後、アルミホイルの上に載せ、点火紙を用いて点火した。チャンバー内に煙が十分に行き渡ったのを確認してから（10～20分後）、チャンバーを外した。

施用前後の気象：薬剤施用日の気象は、晴れまたは曇りで、その前日及び翌日も降雨はなかった。

散布効果の判定は、融雪後の1987年5月20日に行った。各供試苗の1年生幹と各輪生枝の頂生側枝を調査の対象とした。すなわち、1年生幹と各輪生枝の頂生枝の合計数に対する罹病枝の割合が0、1/3未満、1/3～2/3未満、2/3以上のものに対して、それぞれ、0（健全）、1（微害）、3（中害）、5（激害）の指数を与えた。各試験区の罹病度は、この指数を加えて調査本数で除した値である。

試験III：試験林は北海道幌加内町朱鞠内湖畔に位置し、森林開発公団が1978年に造成したトドマツ人工林である。標高は340m、西向きの緩斜面（斜度約5度）で、シラカンバとダケカンバがわずかに残っている。最大積雪深は約3m、造林木の平均樹高は1.2mで、冬期間の供試木はすべて雪の下に倒伏しているものと考えられる。そのため、雪害による幹の曲がりや折れ、枝抜けが多く認められる。

供試木は、斜面の上から下へと縦に2条植えとなっており、下刈りは植栽後ずっと継続されている。1986年春におけるこの試験林内には枝枯病の微害～中害が多いが、かなりの数の健全木と少数ながら激害木も混在していた。

施用薬剤：ダコニールくん煙剤

施用月日と時間：1986年6月25日 朝3:15、7月8日 夜9:00、7月22日 夜9:00からの合計3回

施用量：1回の施用量は供試木2,500本（約1ha）に5缶（5kg）とした。

施用方法：事前に発煙筒を焚いて気流の状態を確認したあと、無風状態で気流が斜面上部から下へゆっくりと降りるのを待って、全体に煙が行き渡るように発煙缶を配置し点火した。

くん煙効果の判定は、薬剤施用翌年の融雪後（1987年5月16日）に行った。各供試木の1年生幹と上位枝階の1年生輪生枝の罹病状況だけについて調査した。被害度の算定方法は苗畑での方法と同じである。くん煙内の供試木400本と、対照区内の400本について、罹病程度を前年春の調査時からの病状の進展という観点から調査した。

試験IV：森林総合研究所北海道支所構内の苗畑（標高160m）に試験地を設けた。供試苗木は、平均苗高50cmの岩見沢営林署産3年生床替え苗である。散布諸元は以下のようである。

施用薬剤：有機銅80 200倍

YF-4709 200倍、300倍

ダコニール1000 1000倍

薬剤施用年月：1987年6月30日、7月4日、7月27日の3回

施用量：毎回の施用量は、供試木1本当たり20ml

施用方法：水道水で所定の濃度に希釈したあと、容量5 lの電動噴霧器で散布した。展着剤は使用しなかった。散布にあたっては、特に1年生主幹と第一枝階の輪生枝にまんべんなく薬剤がふりかかるように注意を払った。

散布前後の気象：薬剤施用当日の気象は、晴れまたは曇りで、薬剤散布の前日と翌日にも降雨はなかった。

感染苗を作るための接種源には、1987年6月14日に余市営林署常盤担当区（標高約700m）で採取した罹病枝を使用した。採取の翌日に、この罹病枝を苗間に挿し立てた。以後、適宜スプリンクラーで散水し、感染を助けた。

2) 試験結果

試験Ⅰ：調査結果を表10に示した。ダコニール水和剤は、トドマツ枝枯病の防除薬剤として優れていることがすでに報告されている。今回の試験においても、夏期散布には卓越した効果が確認された。その一方、同じ夏期3回散布のジマンダイセン水和剤400倍と同600倍にはほとんど薬効が認められなかった。

表10 トドマツ枝枯病薬剤防除試験結果（1984年林地施用）

供試薬剤名	施用濃度	散布時期	供試本数	被害度	有意差
ダコニール水和剤	500倍	7/4, 7/17, 7/30	69	0.17	**
ジマンダイセン水和剤	400倍	7/4, 7/17, 7/30	44	2.05	—
ジマンダイセン水和剤	600倍	7/4, 7/17, 7/30	61	2.21	—
ダコニール水和剤	500倍	11/6	58	2.86	—
ジマンダイセン水和剤	400倍	11/6	61	2.62	—
アントラコール水和剤	250倍	11/6	66	2.51	—
ペフラン液剤25	160倍	11/6	56	2.64	—
DKR-36塗布剤	4倍	11/6	62	2.07	—
ロブラールフロアブル	250倍	11/6	68	2.66	—
YF-4601乳剤	50倍	11/6	73	2.78	—
コントロール			109	2.47	

試験実施場所：北海道喜茂別町中山峠（14年生トドマツ人工林）

調査年月日：1985年5月9日

**：コントロール区に対して1%の危険率で有意

夏期散布は、感染源となる胞子の飛散時期に合致させることが、防除効果を高めるうえで必要である。しかし、胞子の飛散期間は約3か月続き、気象条件にも影響されるため、この間に薬剤散布は2～3回以上行われなければならない。そこで、散布適期が長く高濃度の薬剤を用いても被害が出にくい秋期散布（休眠期散布）も検討してみた。しかし、今回供試した7薬剤にはいずれも薬効が認められなかった。夏期散布には著効を示したダコ

ニール水和剤でも、秋期散布の場合はまったく効果をあげることができなかった。秋期散布は前記利点のほかに作業上の有利性もあるので、すぐには捨て難く、さらに検討の余地が残されていると思われる。

試験Ⅱ：各試験区の罹病率と罹病度を表11に示した。ダコニール水和剤では著効が認められたが、ダコニールくん煙剤とYS-8602では効果が認められなかった。YF-4709ではダコニール水和剤に比べるとやや劣るものの、十分な防除効果が得られた。有機銅80では効果にばらつきが認められた。

表11 トドマツ枝枯病薬剤防除試験結果（1986年苗畑施用）

供試薬剤名	施用濃度	供試本数	罹病本数	罹病率%	罹病度
ダコニール水和剤	500倍	150	6	4.0	0.04
ダコニールくん煙剤	80g	90	82	91.1	2.87
ダコニールくん煙剤	60g	90	85	95.6	3.04
ダコニールくん煙剤	40g	90	87	96.7	3.63
YF-4709	200倍	180	68	37.8	0.77
有機銅80	200倍	180	121	67.2	1.58
YS-8602	250倍	180	159	88.3	2.77
YS-8602	500倍	180	163	90.6	3.13
コントロール		180	174	96.7	3.63

試験実施場所：森林総合研究所北海道支所構内苗畑

薬剤施用年月日：1986/6/23・7/10・7/25，調査年月日：1987/5/20

試験Ⅲ：調査結果を表12に示した。くん煙区の被害度は対照区に比べると低い値を示した。しかし、ともに被害度が前年の2倍になっていることから、くん煙の効果はなかったと考えられる。くん煙に際しては、気流が安定する時間帯を選び、可能な限り煙が全体に

表12 トドマツ枝枯病薬剤防除試験結果（1986年林地施用）

供試薬剤名	供試本数	調査本数	前年被害度	今回被害度
ダコニールくん煙剤	2500	400	0.99	1.80
コントロール	1000	400	1.36	2.78

試験実施場所：北海道幌加内町（9年生造林地）

薬剤施用年月日：1986/6/25・7/8・7/22，調査年月日：1987/6/16

等しく行き渡るようにした。しかし、煙は発煙地点から遠ざかるにつれて上の方へと拡散し、実際には全部の試験対象木が均等に薬剤に触れたとは言い難かった。

ダコニールくん煙剤は、水を必要とせず一度に広い面積を対象にできるという利点を有しているため、これを用いて試験を試みた。しかしながら、気流の安定を待ち、くん煙のタイミングをはかることが想像以上に難しく、また、効果もほとんど認められなかった。ハウス内でのくん煙とは違い、林地でのくん煙は気象や地形に左右され、安定した効果を期待することが困難と思われた。

試験Ⅳ：発病状況の判定は、薬剤施用翌年の融雪後（1988年5月28日）に、供試木の1年生幹と各輪生枝階の頂生枝・頂生側枝を対象に行った。そして、全調査対象枝数に対する罹病枝数の割合（罹病枝率）を求めた。

表13 トドマツ枝枯病薬剤防除試験結果（1987年苗畑施用）

施 用 薬 剤 名	施用濃度	施用回数	供試本数	罹病枝率%	有意差
有機銅80	200倍	3	180	51.02	**
YF-4709	200倍	3	180	6.71	**
YF-4709	300倍	3	180	16.29	**
ダコニール1000	1000倍	3	180	16.09	**
コントロール			180	81.72	

試験実施場所：森林総合研究所北海道支所構内苗畑

薬剤施用年月日：1987/6/30・7/14・7/27， 調査年月日：1988/5/28

**：コントロール区に対して1%の危険率で有意

調査結果を表13に示した。YF-4709では、200倍の場合に卓越した効果が認められた。同剤の300倍でも十分な防除効果が認められたが、200倍に比べると効果が落ちた。ダコニール1000は、YF-4709の300倍と同程度の防除効果であった。有機銅80については、統計的に有意差が認められるものの、上記の2剤に比べるとかなり落ちるものであった。これまで、ダコニール水和剤では500倍の濃度で、常に優れた防除効果を得てきた。今回使用したダコニール1000は、従来のダコニール水和剤の剤型を変えて改良したものであるが、1000倍と半分の濃度になったことが、効果が落ちた原因ではないかと思われた。

防除薬剤の本格的な開発試験は、1986年に林業薬剤協会を中心として開始された。その結果、ダコニール水和剤とYF-4709に高い防除効果が確認された。特に、YF-4709は魚毒性がA類で、C類のダコニール水和剤より安全性に優れていることから、1991年4月17日、ベフランサルファフロアブルの商品名で農薬登録された。

12. 林業的防除試験

一般的に、枝枯病はトドマツの樹高がササ高を脱する頃から急激に蔓延し、また、ササに埋没している個体は軽微な被害に留まっていることが知られている。さらに、苗畑での感染試験の結果、苗間にシラカンバを配置した場合に被害が軽減された。以上のことから、林床植生、とりわけ密生するササが柄孢子飛散の遮蔽物として働き、結果として被害の拡大防止に役立っているのではないかと推察された。そこで、下刈り時期を操作することによる被害回避策を検討した。

1) 試験方法

試験林は、北海道営林局余市営林署117林班む小班である。1981年秋に2条植栽され、その翌年から1985年まで通常の下刈りが実施されてきたが、枝枯病が蔓延し始めたため1986年に下刈りが中断された。1988年5月に試験地を設定し、以下に述べる処理区を図22のように配置させた。試験地設定時点の林分被害度は、2年間にわたる下刈り中断の効果がすでに現れ、下刈り中断当時とほぼ同じ微～中害程度に留まっていた。

6月下刈り区：通常に実施されている6月の下刈り。

6月一部下刈り区：2条植列のうち片側1列を通常の6月に下刈り。

8月下刈り区：通常実施されている下刈りを約2か月遅らせ、8月に下刈り。

下刈り放棄区：下刈り非実行。

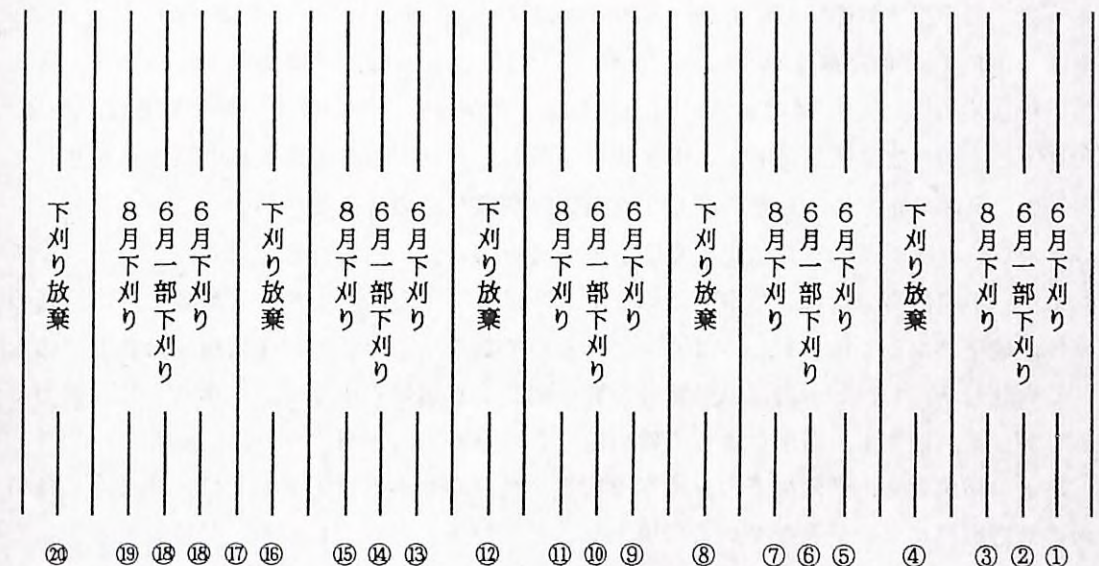


図22 下刈り処理区の配置図

試験地を設定した翌年の1989年から1991年までの3年間、毎年、その年の罹病度及び樹高伸長量を調査した。調査の初年度は、樹高と1987年までさかのぼって年間伸長量を測定した。罹病度については、個体ごとに健全木、微害木、中害木、激害木を肉眼判定し、それぞれ0, 1, 3, 5の指数を与えた。なお、6月片側下刈り区と下刈り放棄区については、試験木がササに被われ調査が困難であったため、試験最終年度に下刈りを行い、最終年度における罹病度と樹高、1987年以降の年間伸長量をまとめて調査した。これらの調査は、トドマツの樹高成長がほぼ停止するとみられる8月下旬～9月上旬に実施した。

2) 試験結果

各処理区における平均罹病度と平均樹高の推移を図23に示した。調査初年度における平均罹病度は、8月下刈り区で0.46、6月下刈り区では0.96であった。そして、3年後の1991年に、8月下刈り区では1.39、6月下刈り区では3.07、6月一部下刈り区では2.14、下刈り放棄区では1.92であった。すなわち、各処理区の被害程度を現す罹病度は、6月下刈り区で最も高く、残り3区ではほぼ同じ数値を示した。次に、罹病度指数が占める割合を図24に示した。1989年の6月下刈り区と8月下刈り区の激害木（罹病度指数4, 5）の占める割合には大差がなかったが、翌年の1990年になると6月下刈り区では激害木の本数が急激に増加した。

次に各処理区の平均樹高をみると、下刈りを中断した翌年の1987年では、6月下刈り区が136.4cm（標準偏差39.7cm）、6月一部下刈り区が119.1cm（標準偏差38.9cm）、8月下刈り区が135.6cm（標準偏差38.9cm）、下刈り放棄区が134.6cm（標準偏差42.4cm）であった。調査終了年の1991年では、8月下刈り区（191.6cm、標準偏差50.2cm）>下刈り放棄区（190.3cm、標準偏差55.2cm）>6月下刈り区（176.1cm、標準偏差50.7cm）>6月一部下刈り区（173.5cm、標準偏差51.4cm）の順に高かった。平均樹高の推移からは、8月下刈り区と下刈り放棄区が最もよい樹高成長を示し、6月下刈り区は成長の減退が見られた。図25の樹高階分布でも、8月下刈り区は高い樹高階を占める割合が高かった。

下刈り放棄区では、ササによる照度不足から樹高成長への悪影響が最も大きいと予想されたが、平均樹高ではむしろ良い成績を示した。この原因は、下刈り放棄区では低樹高の個体が被圧によって枯損もしくは消失したためであり、このことが平均樹高の底上げに大きく貢献した。しかし、被圧の影響から幹が細長で着葉量も少なく、全体としては活力に乏しかった。加えて、雪圧によって幹の蛇行しているものが目立った。

以上の結果から、通常の下刈り時期を約2か月遅らせる8月の下刈りは、明らかに枝枯病の被害進行にブレーキをかける効果のあることが示された。しかし、試験地を設定した翌年以降、8月下刈り区のササ密度は次第に低下し、孢子飛散の遮弊物としての役割を果たせなくなっていった。このため、ササの回復力を勘案した下刈りが重要であると同時に、坪刈り等の下刈り方法についても、さらに現場での試行が必要であると考えられた。

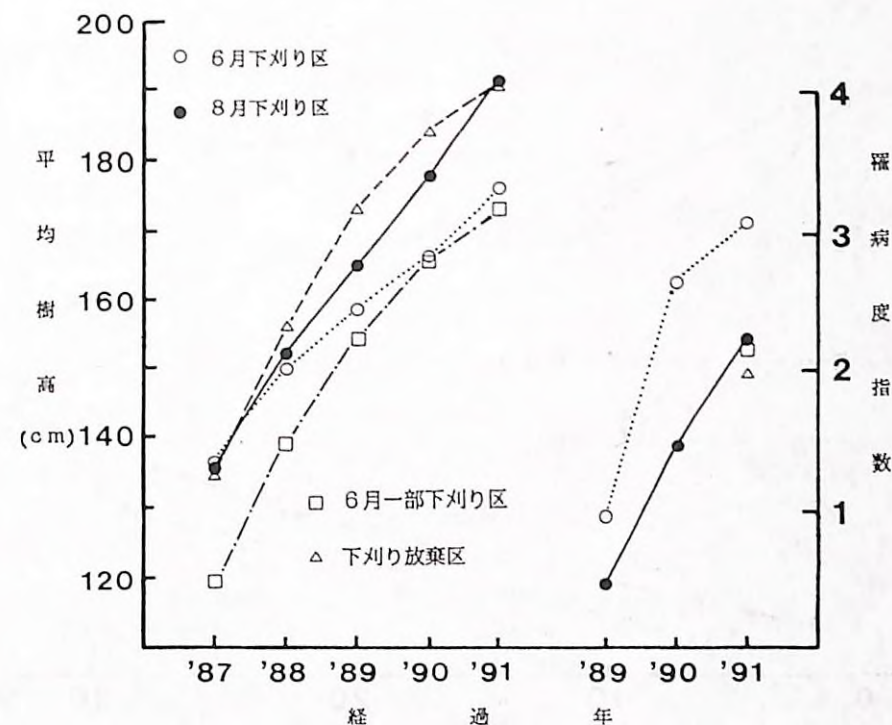


図23 罹病度指数と平均樹高の推移

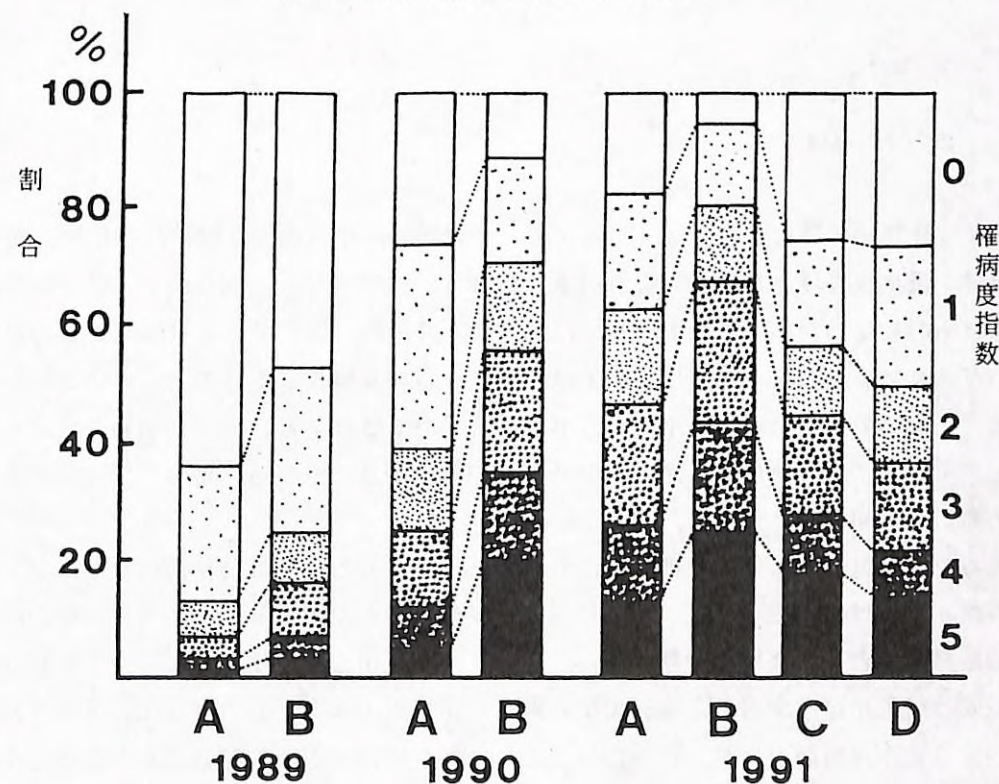


図24 罹病度別被害木の割合とその年次推移
(A: 8月下刈り区, B: 6月下刈り区, C: 6月一部下刈り区, D: 下刈り放棄区)

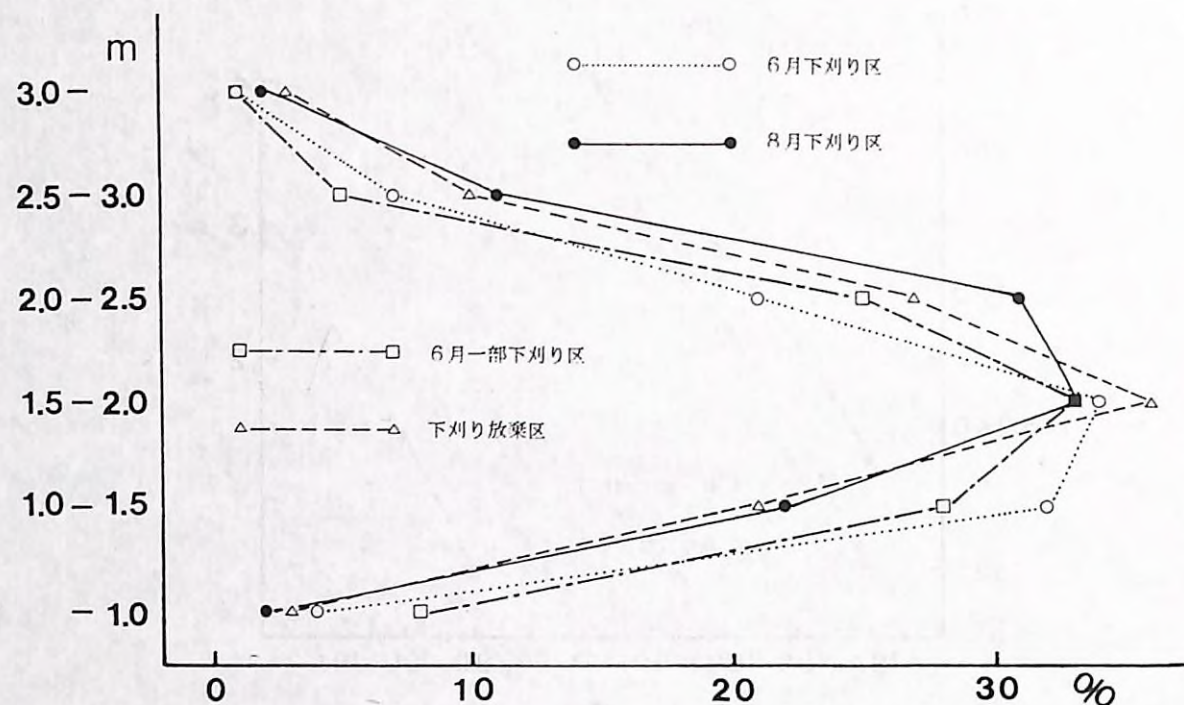


図25 処理区別の樹高階分布

V まとめ

トドマツ枝枯病防除については、これまで、薬剤防除、融雪促進、罹病枝の切除、新条の袋掛け、抵抗性育種など多くの被害回避策が試行されてきた。これらの中にはかなり効果の高いものもあるが、いずれも一長一短があり、普遍的に実行できる特効薬的な回避策は見いだされていない。この点については、下刈り時期を操作する回避策においても大同小異と言えないでもないが、即座に実行可能な方法であることと、下刈り間隔や方法をさらに工夫・改善することにより回避効果の増大が期待できる点から、現時点では、最も実用性の高い被害回避策といえる。

ところで、積雪面から脱出し厳冬の外気温にさらされた部分は枝枯病にかからないため、雪面から抜け出したトドマツは上長成長を続けることができる。この積雪面から脱出できる樹高のことを危険脱出樹高と呼んでいる。危険脱出樹高は積雪深によって決定され、その目安は最大積雪深のおおよそ50%増と考えてよい。つまり、最大積雪深が2mであれば、樹高3mが危険脱出樹高ということになり、これを越えると枝枯病にかかっても上長成長が可能になる。従って、枝枯病回避の基本は、被害の進行をできるだけ遅らせること、また、できるだけ早く危険脱出樹高へもっていくことである。以下に、下刈りを基本とし

た被害回避策の要点をまとめた。

I 齢級造林地

I 齢級造林地では、通常の下刈りを積極的に実施して樹高と肥大成長を促し、できるだけ積雪から立ち上がりやすくさせることに重点を置く。下刈りと並行し、被害木の早期発見に心がける。被害発生初期の微害のうちは罹病枝の数が少ないので、この時期の感染源である罹病枝の切除は労力も少なく高い効果が望める。あるいは、罹病木そのものを伐倒し、菌密度の高まりを抑えることに努める。それでも被害木が増加するような場合には、下刈りを一時中断し、極端な照度不足に陥らないように1~2年様子をみる（照度不足はファシディウム雪腐病の発生をまねく）。下刈りの再開は8月に行う。

II~III 齢級造林地

新植造林地における枝枯病の発生は、一般に、植栽5年目頃から始まり、10年目頃に被害のピークを迎える。その点から、II・III 齢級造林地は枝枯病に対して最も危険な造林地である。枝枯病が侵入すると、I 齢級造林地よりも蔓延スピードが早いので、より早急な対策が必要である。防除に対する考え方は、I 齢級造林地と基本的に同じである。枝枯病が発生する前は積極的な下刈り・つる切りを励行して樹高成長を速め、できるだけ早期に危険脱出樹高へと誘導していく。被害が確認された場合には、直ちに下刈りを中止し、極端な照度不足にならないように注意し、1~2年様子を見る。そして、下刈りを再開する場合は8月に行い、可能であれば病枝の切除も行う。以後、ササの回復を見ながら、1~数年置きに8月下刈りを行う。侵入木の除伐は造林木の成長に悪影響を与えるものに限って行い、原則として実行しない。将来、生き残れそうなトドマツを選んで、その周囲を坪刈りするのも一案である。

多雪地へ新植する場合の留意点

最大積雪深が2~3mの激害造林地周辺での造林は、まず避けた方が無難である。造林する場合は、周囲に激害地が無いことを確かめた上で、孔状植栽、巢植えあるいは保残木を残し小面積植栽とする。苗木は多雪地産・地元産種子から養苗したものを使用し、3,000本植栽の密植とすることが望ましい。植栽はできるだけ丁寧に行い、根系の活着・発達を促し、植栽木の初期成長を高める。枝枯病菌の子のう胞子の飛来防止と気象緩和のため、主風を遮る形の稜線保護帯を残置もしくは造成する。しかしながら、最大積雪深が3m以上の豪雪地帯では、枝枯病の被害に加えて幹折れ・幹曲がり・枝抜けなどの雪圧害が予測され、現在の造林技術で人工林にもっていくことは相当に困難を伴う。たとえ成林できたとしても、雪害による幹の損傷部位から腐朽菌の侵入をまねき、人工林としての価値を失う危険性が非常に高い。

VI 文献目録

トドマツ枝枯病に関する文献は、1970年に横田が「トドマツの新病害ミクロペラ枝枯病（仮称）の発生について」と題して、報告を行ってから今日に至るまで、関連文献を含めると100編を優に越える論文・報告書類が提出されている。そこで、これらを発表年月順に整理・記述し、枝枯病研究の歴史を振り返ってみると同時に、文献を利用する上での参考とすることにした。

横田俊一：トドマツの新病害ミクロペラ枝枯病（仮称）の発生について，森林防疫，19（12），300～302（1970.12）

横田俊一ほか：昭和45年度に発生した樹木病害について，北方林業，23（2），59～61（1971.2）

横田俊一ほか：ミクロペラ（Micropera）枝枯病による（仮称）トドマツ造林地の被害実態について，82回日林講，256～258（1971.8）

横田俊一：トドマツのミクロペラ枝枯病について，北方林業，23（9），251～255（1971.9）

横田俊一：トドマツのミクロペラ病について，林試場報 No.87，7～9（1971.10）

横田俊一ほか：ミクロペラ枝枯病によるトドマツ造林地の被害の推移について，日林北支講，20，177～179（1971.10）

小林享夫：トドマツ枝枯病—ミクロペラ枝枯病からの病名変更とその学名について，森林防疫，21（10），208～209（1972.10）

佐保春芳ほか：針葉樹の新病害3種—Scleroderris lagerbergii Gremmen, Lachnellula fuscousanguinea (Rhem) Dennis, Lachnellula suecia (de By. ex Fr.) Nannf.—，森林防疫，21（10），209～211（1972.10）

横田俊一：トドマツ枝枯病について，北方林業，24（12），334～337（1972.12）

横田俊一：北海道における樹木病害—最近発生した新病害2種—，林業と薬剤，43（3），10～13（1973.3）

横田俊一ほか：トドマツ枝枯病の発生環境，84回日林講，292～293（1973.8）

高橋郁雄：ストロブマツで発見されたScleroderris lagerbergii Gremmen，日林北支講，22，106～110（1973.10）

横田俊一ほか：モミ属病害の発生環境と防除，昭和47年度国有林野特別会計林業試験成績報告書，p.40（1974.3）

Yokota, S. et al.: Scleroderris canker of Todo-fir in Hokkaido, northern Japan I. Present status of damage, and features of infected plantations, Eur. J. For. Path., 4(2), 65-74 (1974.6)

横田俊一ほか：トドマツ枝枯病防除，昭和48年度国有林野特別会計林業試験成績報告書，p.12（1974.7）

Yokota, S. et al.: Scleroderris canker of Todo-fir in Hokkaido, northern Japan II. Physiological and pathological characteristics of causal fungus, Eur. J. For. Path., 4(3), 155-166 (1974.9)

Yokota, S.: Scleroderris canker of Todo-fir in Hokkaido, northern Japan III. Dormant infection of causal fungus., Eur. J. For. Path., 5(1), 7-12 (1975.2)

Yokota, S.: Scleroderris canker of Todo-fir in Hokkaido, northern Japan IV. An analysis of climatic data associated with the outbreak., Eur. J. For. Path., 5(1), 13-21 (1975.2)

鈴木茂雄：トドマツ枝枯病に対する産地およびクローンの違いによる罹病性—幌加内営林署、鷹泊トドマツ採種園のトドマツ枝枯病調査結果—，北方林業，27（3），63～68（1975.3）

高橋郁雄：近年道央で発見された主要樹種の病害，北方林業，27（9），237～241（1975.9）

増田久夫ほか：林木の生育障害と局地気象（I）—トドマツ枝枯病発生地帯の環境—，日林北支講，24，47～49（1975.11）

高橋郁雄ほか：Scleroderris lagerbergiiによるヨーロッパモミの被害，日林北支講，24，61～64（1975.11）

Yokota, S. et al.: Scleroderris canker of Todo-fir in Hokkaido, northern Japan V. Relationship between disease development and forest type, Eur. J. For. Path., 5(6), 356-366 (1975.12)

高橋郁雄：高寒冷地における主要造林木の病害発生経過—ストロブマツとトドマツの植栽後3年間の経過—，日林北支講，25，67～69（1976.10）

高橋郁雄：高山の天然木でみられたトドマツ枝枯病（スクレロデリス枝枯病），森林防疫，26（1），1（1977.1）

北海道林務部：寒冷多雪地におけるトドマツ人工林の気象害—名寄・美深経営区—，経営試験業務資料，No.31，p.47（1977.5）

畠山末吉：トドマツの雪害抵抗性，北海道の林木育種，21（2），1～5（1978.2）

村田敏広：トドマツ枝枯病の被害実態について，北海道の林木育種，21（2），6～13（1978.2）

広田文憲：道有林におけるトドマツ枝枯病，北海道の林木育種，21（2），14～16（1978.2）

横田俊一：トドマツ枝枯病について，北海道の林木育種，21（2），17～24（1978.2）

斎藤 満ほか：トドマツ幼齡林の雪害と積雪，日林北支講，27，21～24（1978.10）

吉武 孝ほか：林木の生育障害と局地気象—トドマツ枝枯病発生地帯の気象環境—（要旨），昭和52年度林試北海道支場年報，74～75（1978.10）

青柳正英：トドマツ枝枯病の発生と防除，森林防疫，28(1)，15～17 (1979.1)

横田俊一：米国およびカナダにおけるスクレロデリスがんしゅ病検査法の制定について，森林防疫，28(3)，49～54 (1979.3)

秋本正信：トドマツ前年枝に形成される枝枯病斑の初期症状，日林北支講，28，161～163 (1979.11)

高橋郁雄：北海道中央部における針葉樹の菌類相と病害に関する研究－主として子のう菌類、不完全菌類及びさび菌類について－，東大農演報，69，p.143 (1979.12)

膳棚正雄ほか：積雪地におけるトドマツ造林木の埋雪過程と雪害および枝枯病の被害状況について，昭和53年度北海道林研論，69～70 (1979.12)

北海道林務部：積雪環境とトドマツ造林木の雪害および枝枯病－道有林における調査例－，経営試験業務資料，No.33，p.49 (1980.3)

吉武 孝ほか：トドマツ埋雪木の脱葉被害，北方林業，32(3)，62～66 (1980.3)

高橋 治ほか：金山地区におけるトドマツ枝枯病の発生状況について，昭和54年度帯広営林支局業務研究発表集，127～132 (1980.8)

吉武 孝ほか：トドマツ幼齢木の雪害－枝葉の被害について－，日林北支講，29，116～118 (1980.10)

薄井五郎ほか：トドマツ枝枯病被害林の融雪期以後夏までの脱葉経過－音威子府の例－，日林北支講，29，119～121 (1980.10)

秋本正信：トドマツ枝枯病の子実体形成時期，日林北支講，29，122～124 (1980.10)

松崎清一ほか：数種の病原菌によるトドマツの激害造林地の一事例，日林北支講，29，128～130 (1980.10)

斎藤 満：多雪地のトドマツ幼齢木に発生する気象害に対する上木保存の効果，昭和54年度北海道林研論，149～150 (1980.12)

沢井柁四郎：トドマツ造林木の雪害とトドマツ枝枯病の発生について，昭和54年度北海道林研論，141～144 (1980.12)

柏倉 登ほか：数種の病原菌によるトドマツ造林地の一事例，昭和55年度帯広営林支局業務研究発表集，140～143 (1981.4)

小川 隆：北海道東部のトドマツ枝枯病，森林防疫，30(7)，107 (1981.7)

松崎清一：北海道におけるトドマツ枝枯病，林試北海道支研究資料No.120，p.45 (1981.10)

薄井五郎ほか：トドマツ枝枯病の発病誘因の検討（Ⅰ）－いくつかの越冬処理と発病のちがい－，日林北支講，30，199～201 (1981.11)

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病の発病誘因の検討（Ⅱ）－冬期間の上木効果、特に積雪と幼齢造林木の越冬状態－，日林北支講，30，202～204 (1981.11)

永井憲雄ほか：トドマツ枝枯病の発病期の観察結果，昭和55年度北海道林研論，165～166 (1981.12)

佐藤邦彦：森林保護雑考－4－，北方林業，34(1)，24～28 (1982.1)

横田俊一：欧米におけるスクレロデリス胴枯病に関するノート，森林防疫，31(2)，33～35 (1982.2)

吉武 孝：トドマツ幼齢枝条の雪圧害，森林立地，23(2)，33～39 (1982.2)

栄花 茂：トドマツ精英樹の特性について－採取園産種苗の特性と利用－，昭和56年度北海道営林局業務研究発表集録，257～265 (1982.3)

横山 寛：トドマツ枝枯病の実態について，昭和56年度旭川営林支局業務研究発表集録，28，104～115 (1982.3)

松崎清一：欧米のスクレロデリス胴・枝枯病と北海道のトドマツ枝枯病，北方林業，34(4)，96～100 (1982.4)

秋本正信：トドマツ枝枯病の病徴－脱葉雪害説への疑問－，北方林業，34(4)，101～103 (1982.4)

吉武 孝：埋雪スギ幼齢木の脱葉現象，日林誌，64(6)，242～244 (1982.6)

秋本正信：トドマツ枝枯病の病徴－針葉脱落と脱葉枝の枯死－，昭和56年度北海道林研論，166～167 (1982.9)

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病林分における皆伐地・上木下の積雪と越冬状態，昭和56年度北海道林研論，170～171 (1982.9)

森 俊人ほか：トドマツ枝枯病の精英樹クローン間、産地間の差異，日林北支講，31，113～115 (1982.10)

佐藤邦彦ほか：トドマツ枝枯病に見られる損傷とあての形成，日林北支講，31，118～121 (1982.10)

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病の発病誘因の検討（Ⅲ）－接地する枝が発病しにくい現象について－，日林北支講，31，122～124 (1982.10)

松崎清一：トドマツ枝枯病罹病木の病態解剖，日林北支講，31，128～129 (1982.10)

高藤 満ほか：トドマツ枝枯病の実態と施業について，昭和56年度北海道林研論，159～160 (1982.10)

秋本正信：トドマツ枝枯病の病徴－針葉脱落と脱葉枝の枯死－，昭和56年度北海道林研論，166～167 (1982.10)

薄井五郎ほか：いくつかの越冬処理とトドマツ枝枯病の発病のちがい，昭和56年度北海道林研論，168～169 (1982.10)

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病林分における皆伐地・上木下の積雪と越冬状態，昭和56年度北海道林研論，170～171 (1982.10)

佐藤邦彦：近年におけるトドマツ枝枯病に関する諸問題，野ねずみ，172，43～47 (1982.11)

秋本正信：トドマツ枝枯病菌菌株間の病原性比較（講演要旨），日植病報，49(1)，119 (1983.1)

田中 潔：トドマツ枝枯病の発生環境と防除法，昭和58年度北海道営林局業務研究発表集録，227～235（1983.2）

横田俊一：北海道におけるスクレロデリス枝枯病、特に病原菌とその病原性，林試研報，321，89～116（1983.3）

吉武 孝：雪圧害とトドマツ枝枯病，北方林業，35(3)，83～86（1983.3）

田中 潔：トドマツ枝枯病の病徴，森林保護，175，17（1983.5）

秋本正信：苗畑に発生したトドマツ枝枯病，森林防疫，32(6)，102～103（1983.6）

田中 潔：トドマツ枝枯病菌の子のう盤の断面，森林防疫，32(9)，154（1983.9）

田中 潔ほか：トドマツ枝枯病薬剤防除試験（予報），日林北支講，32，90～93（1983.10）

秋本正信：枝枯病罹病木の落葉から分離されたトドマツ枝枯病菌，日林北支講，32，94～96（1983.10）

阿部信行ほか：トドマツ枝枯病被害林分の取り扱い方法の検討（Ⅰ）－被害木の発生とその後の推移－，日林北支講，32，97～100（1983.10）

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病被害林分の取り扱い方法の検討（Ⅱ）－被害区分図の提案－，日林北支講，32，101～103（1983.10）

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病被害林分の取り扱い方法の検討（Ⅲ）－被害度区分図を用いた被害林分の被害解析例－，日林北支講，32，104～106（1983.10）

吉武 孝ほか：埋雪スギ幼齢木の脱葉現象（Ⅰ）－被害木の形態－，94回日林論，429～430（1983.10）

吉武 孝ほか：ウラジロモミ埋雪木の脱葉現象，35回日林関東支論，93～94（1983.12）

北海道造林技術センター（財団法人）：トドマツ枝枯病の実態調査と森林施業について，昭和59年度報告書，（1984）

田中 潔：北海道におけるトドマツ枝枯病の最近の被害状況，森林防疫，33(5)，78～83（1984.5）

青柳正英ほか：道有林におけるトドマツ枝枯病の現状とその対策，北方林業，36(5)，133～138（1984.5）

袴田千代治：国有林におけるトドマツ枝枯病実態調査様式の改正，森林保護，181，23～24（1984.6）

水井憲雄：トドマツ枝枯病被害度区分図の適用例，日林北支講，33，155～157（1984.10）

浅井達弘：トドマツ枝枯病発病誘因の検討（Ⅳ）－苗木の産地による罹病性の違い－，日林北支講，33，158～159（1984.10）

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病被害林分の取り扱い方法の検討（Ⅳ）－樹冠からの距離と被害のあらわれかた－，日林北支講，33，160～162（1984.10）

阿部信行ほか：トドマツ枝枯病被害林分の取り扱い方法の検討（Ⅴ）－菌（柄孢子）密度の測定例－，日林北支講，33，163～165（1984.10）

藤原一郎ほか：北海道大学中川演習林における樹木の雪圧害（Ⅵ）－トドマツ幼樹の形態と樹高成長－，日林北支講，33，169～171（1984.10）

吉武 孝ほか：埋雪スギ幼齢木の脱葉現象（Ⅱ）－被害木の脱葉量と生長経過－，95回日林論，307～308（1984.10）

新井田利光：トドマツ枝枯病被害地の現状と取扱い－美深経営区咲来団地の例－，昭和58年度北海道林研論，116～117（1984.11）

青柳正英ほか：道有林におけるトドマツ枝枯病の現状とその対策について，昭和58年度北海道林研論，148～149（1984.11）

小林順二ほか：トドマツ枝枯病に対する上木の保護効果について，昭和58年度北海道林研論，150～151（1984.11）

石坂久志：トドマツ枝枯病の推移について－凍害対策再造林植栽試験地－，昭和58年度北海道林研論，152～153（1984.11）

杓沢 敏：雄武経営区におけるトドマツ枝枯病の被害，昭和58年度北海道林研論，154～155（1984.11）

浅井達弘：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅰ）－激害にいたる条件－，昭和58年度北海道林研論，166～167（1984.11）

藤原宏行：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅱ）－侵入広葉樹の解析－，昭和58年度北海道林研論，168～169（1984.11）

阿部信行：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅲ）－残存トドマツの解析－，昭和58年度北海道林研論，170～171（1984.11）

秋本正信：トドマツ枝枯病菌の病原性の菌株間比較，北海道林試研報，No.22，77～84（1984.12）

渋谷克己：トドマツ枝枯病の造林的な取り扱い，森林保護，185，6～8（1985.1）

石坂久志：トドマツ枝枯病被害木の生長推移－危険脱出樹高－，北方林業，37(2)，33～36（1985.2）

池下省吾ほか：日高地方に発生したトドマツ枝枯病，北方林業，37(3)，73～75（1985.3）

谷口佳昭：トドマツ枝枯病の罹病高と最大積雪深，昭和59年度北海道林研論，140～141（1985.7）

阿部信行ほか：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅳ）－罹病木の発生とその後の推移－，昭和59年度北海道林研論，152～153（1985.7）

藤原宏行：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅴ）－下刈り経過年数と侵入植生の影響－，昭和59年度北海道林研論，158～159（1985.7）

田中 潔：トドマツ枝枯病-発生現況とその防除-，植物防疫，39(10)，483～486（1985.10）

水井憲雄ほか：トドマツ枝枯病被害に対する融雪促進の効果，日林北支論，34，101～103（1985.10）

松崎清一：トドマツ枝枯病菌の寄主体侵入経路および侵入時期について，96回日林論，473～474（1985.10）

秋本正信：トドマツ枝枯病とトドマツの埋雪期間および埋雪時期との関係，96回日林論，475～476（1985.10）

田中 潔ほか：トドマツ枝枯病防除試験 昭和60年度病虫害等防除薬剤試験結果（その1），林業薬剤協会，238～240（1985）

谷口佳昭：トドマツ枝枯病の罹病高と最大積雪深，昭和59年度林業技術研究発表大会論文集，140～141（1985.10）

北海道林務部：トドマツ枝枯病の現状とその対策－道有林における調査例－，業務参考資料，p.95（1986.2）

吉武 孝ほか：新潟県におけるシラベ・トドマツ埋雪木の脱葉現象，北方林業，38(2)，37～40（1986.2）

吉武 孝ほか：豪雪地帯におけるモミ・トウヒ埋雪木の脱葉現象，37回日林関東支論，85～86（1986.3）

水井憲雄：融雪促進によるトドマツ枝枯病の被害防除，北方林業，38(3)，57～60（1986.3）

松崎清一：トドマツ枝枯病菌の積雪下における侵入と定着，林業と薬剤，95，9～11（1986.3）

トドマツ枝枯病対策部会：トドマツ枝枯病対策部会報告，森林保護，192，12～13（1986.4）

松崎清一：技術情報・トドマツ枝枯病菌の積雪下における侵入と定着，造林あさひかわ，46，2～3（1986.6）

森 茂：トドマツ枝枯病被害林分の施業について，昭和60年度北海道林研論，100～101（1986.7）

浅野正嗣ほか：美深経営区のトドマツ人工林の枝枯病被害の推移について，昭和60年度北海道林研論，146～147（1986.7）

伊藤昇二ほか：滝川経営区におけるトドマツ枝枯病の現況とその対策，昭和60年度北海道林研論，150～151（1986.7）

水井憲雄：トドマツ枝枯病被害の防除について，昭和60年度北海道林研論，152～153（1986.7）

秋本正信：トドマツ枝枯病における上木効果についての一考察，昭和60年度北海道林研論，154～155（1986.7）

藤原宏行：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅵ）－カンバ類の生長に及ぼす断幹の関係－，昭和60年度北海道林研論，156～157（1986.7）

阿部信行：トドマツ枝枯病被害林分の解析（Ⅶ）－被害の拡大様式－，昭和60年度北海道林研論，158～159（1986.7）

秋本正信：トドマツ枝枯病菌の柄孢子分散様式，日植病報，52(3)，548（1986.7）

栄花 茂：林業品種としてのトドマツ，北方林業，38(7)，169～173（1986.7）

松崎清一：トドマツ枝枯病－人工接種によって発病したトドマツ苗－，森林保護，194，25（1986.8）

松崎清一：トドマツ枝枯病菌柄孢子の飛散距離と発病との関係，日林北支論，35，52～54（1986.10）

浅井達弘ほか：トドマツ枝枯病の被害推移－樹冠からの距離および時間経過に対する傾向－，日林北支論，35，55～57（1986.10）

阿部信行ほか：トドマツ枝枯病被害林分の取り扱い方法の検討（Ⅵ）－固定試験地における被害の進行の解析－，日林北支論，35，58～60（1986.10）

秋本正信：外国モミ類のスクレロデリス枝枯病，日林北支論，61～63（1986.10）

浅井達弘：トドマツ枝枯病の被害予測方法，北海道林試研報，24，1～12（1986.12）

秋本正信：海岸に発生したトドマツ枝枯病とファシディウム雪腐病，森林保護，197，7～8（1987.1）

高倉康造ほか：トドマツ枝枯病の発生状況と今後の施業について，昭和61年度旭川営林支局業務研究発表集，49～55（1987.3）

近藤伸一ほか：トドマツ枝枯病被害林分の針広混交林への推移について，昭和61年度北海道林研論，20～21（1987.6）

藤原宏行ほか：トドマツ枝枯病被害地から成立した針広混交林の間伐効果，昭和61年度北海道林研論，96～97（1987.6）

今野正彰ほか：トドマツ枝枯病被害人工林の林相推移（予想）について，昭和61年度北海道林研論，98～99（1987.6）

浅井達弘：トドマツ枝枯病の被害度区分図の利用について，昭和61年度北海道林研論，172～173（1987.6）

秋本正信：トドマツ枝枯病防除試験の一例，昭和61年度北海道林研論，174～175（1987.6）

吉武 孝：トドマツ枝枯病被害危険地帯区分図，林業試験場北海道支場研究レポート，No.17，p.4（1987.10）

田中 潔ほか：トドマツ枝枯病薬剤防除試験，病虫害等防除薬剤試験結果（その1），林業薬剤協会，135～137（1987.12）

北海道営林局：昭和62年度「多雪地帯における合理的森林施業」報告書，p.134（1988.2）

北海道森林保全協会（財団法人）：トドマツ枝枯病の発生環境解析と防除対策に関する調査報告－施業的防除対策－，p.124（1988.2）

松崎清一：小面積造林地におけるトドマツ枝枯病の被害推移，日林北支論，36，137～139（1988.2）

佐々木克彦：各種越冬処理がトドマツ枝枯病の発生に及ぼす影響，日林北支論，36，140～142（1988.2）

吉武 孝ほか：多雪寒冷トドマツ造林地の推移と積雪環境，日林北支論，36，158～160
(1988.2)

佐々木克彦：トドマツ枝枯病と脱葉現象，北方林業，40(3)，57～62 (1988.3)

水井憲雄ほか：トドマツ枝枯病被害の防除試験，光珠内季報，70，1～6 (1988.3)

秋本正信：トドマツ枝枯病菌の生理生態的性質，昭和62年度北海道林研論，126～127
(1988.6)

田中 潔ほか：トドマツ枝枯病防除試験，昭和63年度病虫害等防除薬剤試験結果（その1），林業薬剤協会，99～100 (1988.11)

北海道森林保全協会：トドマツ枝枯病防除試験，昭和63年度病虫害等防除薬剤試験結果（その1），林業薬剤協会，101～108 (1988.11)

松崎清一：トドマツ枝枯病の発生と降雨および感染期間との関係，日林北支論，37，94～95 (1989.2)

秋本正信：トドマツ枝枯病の落葉症状とエチレンとの関係，日林北支論，37，96～98
(1989.2)

函館営林支局：昭和63年度「トドマツ枝枯病被害跡地における天然更新」報告書，p.100
(1989.3)

黒丸 亮：トドマツ枝枯病抵抗性に関する精英樹次代の産地間変異，昭和63年度北海道林研論，120～121 (1989.7)

浅井達弘ほか：袋かけによるトドマツ枝枯病の防除，昭和63年度北海道林研論，144～145
(1989.7)

秋本正信：トドマツ枝枯病の落葉症状とエチレン，昭和63年度北海道林研論，148～149
(1989.7)

吉武 孝：知られざる雪害-針葉樹の埋雪脱葉現象-，林業技術，No.571，16～18 (1989.10)

浅井達弘ほか：袋かけによるトドマツ枝枯病の被害防除試験，北方林業，41(12)，326～328 (1989.12)

秋本正信：トドマツ枝枯病防除試験，平成元年度病虫害等防除薬剤試験成績報告集（その1），林業薬剤協会，80～81 (1989.12)

北海道森林保全協会：トドマツ枝枯病防除試験，平成元年度病虫害等防除薬剤試験成績報告集（その1），林業薬剤協会，82～88 (1989.12)

秋本正信ほか：罹病枝切取りのトドマツ枝枯病防除効果，日林北支論，38，125～127
(1990.2)

松崎清一：トドマツ枝枯病菌の生理・生態的性質-異なる水分条件下における柄胞子の形成と発芽-，日林北支論，38，128～130 (1990.2)

旭川営林支局：平成2年度「多雪地帯における人工林の現況調査」報告書，p.187 (1990.2)

吉田真己ほか：函館経営区における枝枯病について，平成元年度北海道林研論，142～143
(1990.7)

秋本正信：罹病枝せん定によるトドマツ枝枯病の防除，森林保護，218，30～31 (1990.8)

田中 潔：一冬を経過したトドマツ枝枯病の病徴，森林保護，219，33 (1990.10)

田中 潔：トドマツ枝枯病の防除法-若齢造林地の取り扱い-，フォレスト，北海道営林局，1～9 (1990.10)

吉田真己：函館経営区におけるトドマツ枝枯病，北方林業，42(12)，350～353 (1990.12)

北海道営林局：トドマツ枝枯病に関する調査，p.101 (1991.2)

杉井昭夫：トドマツ幼齢木の幹・枝屈曲による脱葉・枝枯れ現象発現試験，日林北支論，86～88 (1991.2)

杉井昭夫ほか：トドマツ苗木の脱葉・枝枯れ現象発現試験（I）-設置地上高・設置姿勢による現象発現の違い-，日林北支論，39，89～92 (1991.2)

杉井昭夫ほか：トドマツ苗木の脱葉・枝枯れ現象発現試験（II）-枝枯病菌によらない脱葉・枝枯れ現象-，日林北支論，40，33～35 (1992.2)

杉井昭夫ほか：トドマツ苗木の脱葉・枝枯れ現象発現試験（III）-脱葉率の経年変化と隣接苗木からの影響-，日林北支論，40，36～40 (1992.2)

林野庁：平成3年度林野庁委託調査「トドマツ枝枯病被害対策推進調査」報告書，p.135
(1992.3)

杉井昭夫ほか：北海道多雪地帯のトドマツ人工林に発生する脱葉・枝枯れ現象，森林科学，No.5，63～69 (1992.6)