マツ類の皮目枝枯病菌

小	林	享	夫心
真	宮	靖	治(2)

欧米では古くからマツ類の枝枯性病害に関する多くの研究,報文がある。しかし,わが国においては, すでに伊藤²⁸⁾が指摘しているように、マツ類のこの種の病害に関する知見はきわめてすくなく,1911年, 白井⁵³⁾がクロマツの枝曲り病について報告したのが唯一のものであり,その後は沢田⁴⁹⁾がアカマツの皮 目枝枯病菌ほか2,3の枝枯性病原菌の菌学的記載をおこなっているにすぎない。筆者のひとり小林は, 数年前われわれの研究室にとどいた病害鑑定資料の中に Cenangium 属菌によるアカマツの顕著な枝枯 性病害を認めて以来,関心をもっていたが,たまたま1959年6月,当場構内の約10年生アカマツの一団に Cenangium 属菌による同様の枝枯性病害の発生をみとめ,翌1960年にはさらにはなはだしく発生するの を観察した^{*1}。この報文においては,主としてこの2年間の発病材料をもとにした観察,実験の結果およ び本病病原菌の種名ならびに病名について検討した結果を報告する*2。本研究の実施,とりまとめにあた ってご指導をいただいた当場樹病科長伊藤一雄博士,および研究室長千葉修博士に心からのお礼を申しあ げるとともに,病害発生樹の観察に便宜をあたえられた加藤善忠造林部長ならびに挿図作製に助力をいた だいた中川道夫技官に謝意を表する。

病徴および標徴

前年生枝から約10年生までの枝、幹に発生する。1~3月ごろから小枝、枝あるいは幹のある部分から 上部の針葉が、あせた黄緑~灰緑色となり、しだいに褐~赤褐色に変色する。このころには、針葉の変色 した枝や幹をみても、健全枝や幹とくらべてまだほとんど変化がみられない。3月末ごろになると、針葉 はすでに赤褐色となり、被害枝、幹は水分を失なってやや収縮して皺がより、針葉の脱落痕(短枝)のと ころがやや膨らんでくる。これは枝、幹いずれの場合でもまず枝の分岐部に生ずる。枝、幹上に輪生する 小枝ないし枝の一部が侵された時は枝枯症状となり、幹のある部分の輪生枝全体が侵されて患部が幹をひ とまきすると、幹はその部分から上部が枯れて胴枯症状を呈する。侵された枝は時に下方にわん曲して下 垂する。4月ごろから被害枝、幹の針葉脱落痕(短枝)の膨らみは破れて、表皮下から黄褐色の病原菌の 子実体(子のう盤)が現われてくる。これらの子実体は一か所から1~数個を生じ、しだいに大きくな り、色も濃くなり、5月下旬~6月初旬にかけて成熟する。成熟子のう盤は盃状、黄褐色、雨後には大き く開き、盤の表面は淡黄褐色となる。乾くと収縮して皺になる(Plate 1:A, B)。胞子の放出が終わる 8月下旬~9月になると、子のう盤は黒褐色~黒色となって萎縮しミイラ化する。

^{*1} このアカマツは造林部の試験木であったが、本病害発生のため試験を中止し、1960年9月に伐倒処分 された。

^{*2} 本研究の一部は第71回日本林学会大会において発表した⁸³⁾。

⁽¹⁾⁽²⁾保護部樹病科樹病研究室員

病原菌の形態

子のう盤ははじめ表皮下に生じ,のち表皮を破って大部分が表面にでる。はじめ黄褐〜緑褐色,のち黒 褐〜黒色となる。柄はなく,盤の直径2~3mm,成熟すると5mmをこえ,子実層表面は淡黄〜淡黄褐 色となる。雨後には大きくひらき,縁は外側にそりかえるが,乾くと収縮して皺になる (Plate1:A,B)。 子実層外被 (epithecium) はなく,子実層 (hymenium) は1列。子実下層 (hypothecium) は無色な いし淡褐色で角形構造 (textura angularis) をもち,肉質部 (medullary excipulum) は菌糸の絡ま りもつれあった構造をもつ (textura intricata)。子のう盤外皮組織 (extal excipulum) は暗褐色〜黒 色で細胞状構造をもち (textura epidermoidea) 堅密である。

子のうは側糸とともに子実層に1層にならび、棍棒状、無色で大きさ 80~120×10~14 μ 、ふつう 80~100×10~12 μ ,中に8個の子のう胞子を不整1列、まれに準2列にふくむ。子のう胞子は無色~淡色、単胞、楕円形で大きさ8~12.5×6~8 μ 、ふつう10~12×6~7 μ 。側糸は無色、糸状、頂部やや膨らみ、長さ 100~120 μ 。培養上に無色、短稈形、単胞、大きさ 2.5~5.5×1.5~2.5 μ の小形分生胞子 (microconidia あるいは spermatia) を生ずる (Plate 1 : A, B, E~G; Fig. 1 : 1~7)。



Fig. 1 Cenangium ferruginosum FR. ex FR. on Japanese red pine
1 : Apothecium 2 : Texture of medullary excipulum
3 : Asci and paraphyses 4 : Ascospores 5 : Germinating ascospores 6 : A part of spermogonium 7 :
Spermatia (1 : 100µ, 2~7:10µ).

病原菌の同定および病名

筆者らの観察したマッ類に胴・枝枯症状をおこす菌は、その形態から子のう盤菌類の Cenangium 属に 属するものと判断される。古くから最近にいたるまで、子のう盤菌類はとくに属や科の改変がはなはだし く、Cenangium 属についても、これを認めない分類学者⁴²⁾もある。さらに Cenangium 属を認める立場 にたっても、属の中のとくに針葉樹に生ずる種の異同や所属などについて、かなりの錯綜、混乱がある。 筆者らは Van VLOTEN ら⁵⁶⁾、GREMMEN ^{20)~23)}、SEAVER⁵²⁾ および DENNIS¹⁶⁾ らの見解にしたがい、この古 い、よく知られた属 Cenangium を用いて検討をおこなった。

マッ類に生ずる Cenangium 属菌としては、タイプ種である C. ferruginosum FR. ex FR. (=C. abietis (PERS.) REHM) がもっとも著名であり、広い分布をもっているが、そのほか数種のものが記載されている。

わが国においては、いままでに3種の Cenangium 属菌の存在が知られている。ひとつは古く明治20 年代に白井が駒場でクロマツ上に採集した菌を、ドイツの HENNINGS が Cenangium abietis の変種とし て C. abietis var. japonica HENN. と命名記載した⁴⁷⁾ 菌で、のち白井⁵³⁾ はこの菌による枝枯性病害の 発生を新潟県下で観察し、クロマツの枝曲り病と名づけた。他の2種は沢田⁴⁹⁾ が 1950年に記載したアカ マツ皮目枝枯病菌 Cenangium pini-densiflorae TocASHI と、アカマツ枝枯病菌 C. pini SAWADA である。

筆者らの観察した菌と、これらマツ属に記載された Cenangium 属菌の形態を Table 1 に比較する。 この 表のうち Cenangium abietis (PERS.) REHM と C. ferruginosum FR. ex FR. とは 同種異名であ って、以前は一般に C. abietis が用いられ最近では SEAVER⁵²⁾ がこの学名を採用しているが、 Van VLOTEN ら⁵⁶⁾, FERCHAU ら¹⁷⁾, DENNIS¹⁶⁾, および GREMMEN²⁰⁾⁻²³⁾ らは C. ferruginosum を採用し、C. abietis をその異名としている。

また Cenangium atropurpureum CASH et DAVIDSON は 1940年に CASH ら¹⁴⁾ が子のう盤の色が紫色を おびることを主にして C. abietis とは別種として記載したものである。しかし,最近 FERCHAU ら¹⁷⁾は多 数のマッ属上の標本の比較研究の結果, C. ferruginosum の子のう盤の色と大きさにはかなりの変異が あり,子のう盤の色と大きさは互いに無関係に変異をするので,この2種をはっきり区別することはでき ないとの結論に達し, C. atropurpureum を C. ferruginosum の異名とした。

Table 1 をみると、ここにあげた *Cenangium* 属の種は、たがいに重複するところが多く、その異同、区別点などまだ論議の余地があるように思われる。筆者らの観察した *Cenangium* 菌は、その病標 徴、被害枝齢、形態、培養特徴、生活史などの点において、 最近 Van VLOTEN ら⁵⁶⁾、FERCHAU ら¹⁷⁾、 GREMMEN^{20)~23)} などによってあきらかにされた *C. ferruginosum* FR. ex FR. の概念によく一致する。

わが国でクロマツ上に記載された Cenangium abietis var. japonica は, HENNIGS が子のう盤がやや 小さい,子のう中に胞子が単列にふくまれる点で C. abietis とはすこしく異なる^{48) 53)}として,その変種 にしたものである。しかし C. ferruginosum (C. abietis) の子のう胞子は原記載では準2列になってい るが,そのごの多くの研究者の記載ではむしろふつうは1列のものが多いし,筆者らの菌でも1列のもの と準2列のものがみられる。また子のう盤の大きさには記載上差がみられないし,FERCHAU ら¹⁷⁾が指摘 したように,区別点としての重要性は小さい。したがって,わが国に産する変種 Cenangium abietis var. japonica HENN. は,やはり C. ferruginosum Fr. ex Fr. と同じであって,変種としてわけることは

-125 -

Table 1. マツに記載された *Cenangium* 属菌の形態 The morphological characteristics of *Cenangium* spp. described on pines.

Apothecium		01	01		0		
Species	Reporter	Diame-	Color	Size of ascus	Size of ascospore	Habitat	Sperma- tium
	[ter	0101				1
<i>Cenangium</i> in question	authors	1~5	yellowish bro- wn to dusty	80~120× 10~14	8~12.5× 6~8	bark	2.5~5.5× 1.5~2
<i>C. abietis</i> (Pers.) Reнм	SACCARDO47)	2.5~3.5	brown cervino-nigres- cens	60~80× 10~12		"	
"		1.5~2.5		65~75× 8~10	9~10× 4~5	"	
"	10 C C C C C C C C C C C C C C C C C C C	1.5—3			10~12× 5~7	"	
"	18) Ferreirinha	1~2.5	verde-oliváceo	60~85× 9~11	11~13.5× 5.5~7.5	"	
"	SEAVER 52)	1~1.5	reddish brown	100~120× 12~18	10~14×5~7	"	
C. ferruginosum Fr. ex Fr.	Van Vloten & Gremmen Ferchau &	1~2	dark brown		12~13×5~6	"	3.5~4.5× 1~1.5
"	JOHNSON 17)	0.5~5	variable	50~125× 5~16	7~16×4~10	"	
"	GREMMEN ²²⁾	2~3	brown	85~130× 11.5~13.5	13.5~19×		3.5~4.5× 1~1.5
"	Dennis ¹⁶⁾	3	dark brown	80×15	12~14×5~6	"	
C. abietis var. japonica Henn.	SACCARDO ⁴⁸⁾	1.5~2.5	olivaceis vel atro-pruinosis	70~85× 10~12	10~12×7~8	"	
"	51) Schwarzmen	1.5~2.5			10~12×7~8	"	
<i>C. japonicum</i> (Henn.) Miura	MIURA 40)	2~3	dark	80~90× 12~13	10.8×7.2	bark and needle	5×1
"	HARA 27)		yellowish brown to dark brown	70~80× 10~12	10~12×6~8	bark	
C. abietis var. olivaceo-nigra Schwarzman	51) Schwarzman	2~4			12~13× 4~4.5	,,	
C. atropurpur- eum Cash et Davidson	Cash & Davidson ¹⁴⁾	2~5	purplish brown	70~85× 9~12	9.5~11× 5~8	"	
"	Ferchau& Johnson ¹⁷⁾	0.5~3	variable	65~110× 8~14	7~14×4~10	"	
C. pini-densiflo- rae Togashi	Sawada 49)	1.1~2	dark gray	70~88× 8~10	9~10×	"	
C. kazachstanic- um Schwarzman	51) Schwarzman	1~3			6.5~12× 4.8~8	"	
C. farinaceum (Pers.) Reнм	Saccardo ⁴⁷⁾	1~1.5	brunneo-nigric- ans griseo-puv- ereum	75~90× 10~12	15~17×5~6	"	
C. pini Sawada	Sawada 49)		black	100~106×	13~16× 4~4.5	"	
C. acicolum (Fuck.) Reнм	SACCARDO47)	1~3	ceraceo- coriaceum	11~13 75~90× 10~12	12~14×	needle	
"	Van Vloten 56) & Gremmen	1~2	dark brown	70~96× 7.5~11	11.5~19×	"	
С. асиит Ске. et Реск	21) 23) Gremmen 21) 23) Gremmen	1~2	dark brown to ochreous	70~96× 7.5~11	11.5~19× 3.5~4	<i>11</i>	

ないように思われる。 白井 ⁵³⁾ が報告したこの菌による発病例は, 被害枝がわん曲下垂するのが特徴であ るとして, クロマツ枝曲り病と名づけたが, 最近 Molnar ⁴¹⁾ はカナダで Cenangium ferruginosum に よるポンデローザマツ (Pinus ponderosa Dougl.) の被害枝の顕著な下垂を報告している。これらの病

- 126 -

.

-127 -

徴の記述からみると,被害枝のわん曲下垂のおきるのは,寄主の成長状態によるものらしく,別種の病害と は考えなくともよいようである。筆者らの観察でも,枝によっては,はっきり下垂するものもみとめられた。 三浦40)は満洲において Cenangium 菌によるマツの枝枯病を観察調査し,病原菌を白井, HENNINGS による C. abietis var. japonica と同一菌と同定した。しかし、三浦はこの菌の培養上に5×1µの大き さの分生胞子をえ、「欧米における C. abietis (PERs.) REHM に関する報文によれば、 C. abietis はそ の不完全世代として Brunchorstia destruens ERIKS. (23~38×3µ) および Dothichiza ferruginosa SACC. $(7 \times 3\mu)$ の2型の分生胞子をもつもので、日本および満洲産の菌はこれと異なる分生胞子形をも つから, C. abietis とはまったく異なり, その変種とするよりも独立種とすべきである」として C. japonicum (HENN.) MIURA と命名した。しかしながら、今日のわれわれの知識からすると、三浦の観察記 載した菌は Cenangium ferruginosum そのものにほかならないと思われる。というのは、三浦が記載し た時代には, C. ferruginosum (=C. abietis) の不完全世代は Brunchorstia destruens ERIKS. (=B. pinea (KARST.) Höhn.) 35-38) 50) あるいは、これと Sclerophoma pithyophyla (CDA.) Höhn. (=Dothichiza ferruginosa Sacc., D. pithyophyla (CDA.) PETR.) の2型57 をもつものと信じられていた から、その後 Jorstad⁸⁰⁾, Jorgensen²⁹⁾, Bowen⁹⁾, Boudru⁸⁾, Ferrireirinha¹⁸⁾, Gremmen^{20)~23)}, Van Vloten ら⁵⁶⁾ などによる Cenangium ferruginosum (=C. abietis) とその近縁菌の培養および生活史の研究に よって, Brunchorstia destruens (=B. pinea) は Scleroderris lergerbergii Gremmen (=Crumenula abietina LGBG.)の不完全世代であり、また Sclerophoma pithyophyla (=Dothichiza ferruginosa) は まったく無関係であることがあきらかになったからである。そして C. ferruginosum は天然にも培養上 にも不完全世代をつくらず、3.5~4.5×1~1.5µ の小形分生胞子 (microconidia または spermatia) を生ずるだけであることがわかった。三浦40 が培養上にえた 5×1 μの分生胞子は, GREMMEN らの spermatia (ないし小形分生胞子)とその大きさが一致する。 また筆者らもそれに一致する大きさの spermatia を培養上にえている。

以上のことから、わが国および満洲で記載され、はじめ Cenangium abietis var. japonica HENN.,の ちに C. japonicum (HENN.) MIURA とされた菌は、独立種としての根拠を失なったものと考えられ、そ の他の形態的特徴が C. ferruginosum のそれと何ら異なるところがないので、これは C. ferruginosum Fr. ex Fr. に包括してよいものと考える。

白井の報告ののち, 原^{25)~27)} はその著書に3回にわたってクロマツの枝曲り病を掲載した。はじめの2 回は病徴,形態とも白井の報告からの転載であるが,3回目の「日本害菌学」²⁷⁾ には被害枝の写真をの せ、学名は三浦のを採用して *Cenongium japonicum* (НЕNN.) Мика をあてている。この被害枝の写 真にみる標徴は,筆者らの観察した菌とまったく同じにみえる。一方北島³²⁾ の「樹病学及び木材腐朽論」 には、*Cenangium abietis* の項があり、数行の記事がのっているが、これは NEGER の書物⁴³⁾ からの訳 出であり、著者自身の観察ではないらしい。

1950年に沢田⁴⁹⁾ が記録した Cenangium pini-densiflorae TogASHI は、その病徴が筆者らの観察した ものと一致し、形態は筆者らの測定値よりやや小さいが C. ferruginosum の範囲にある。伊藤²⁸⁾ によ れば、この菌はもともと正規の記載はないらしく、故富樫博士が標本袋にノートした名を沢田がそのまま 用いたらしいとのことである。

沢田が同時に記載した Cenangium pini Sawada は、その子のう、子のう胞子の大きさからすると、

C. ferruginosum の範囲にあるが、子のう盤が黒色であること、沢田の描いた子のう、子のう胞子の図などからみて、 Cenangium 属の種としては若干の疑問があるので、ここではその異同の論議を保留する。

Cenangium acuum CKE. et PECK と *C. acicolum* (FUCK.) REHM は, GREMMEN²¹⁾²³⁾ によればともに マツの落葉上に腐生する菌で, *C. acicolum* はその培養などから *C. ferruginosum* とはあきらかに別種 であり, また *C. acuum* と *C. acicolum* とはおそらく同一菌であろうという。

以上の内外の文献による比較検討の結果,筆者らは、われわれの観察したアカマツ、クロマツの胴枝枯 性病菌は、 Cenangium ferruginosum FR. ex FR. であり、 従来わが国から報告されたマツに生ずる Cenangium 属菌の うち、 C. abietis var. japonica HENN., C. japonicum (HENN.) MIURA および C. pini-densiflorae Togashi はいずれも C. ferruginosum の異名としてとりあつかってよいと考える。

Cenangium ferruginosum FR. ex FR., Syst. Myc. 2:187, 1822

異名: C. abietis var. japonica HENN., in ENGLAR. Bot. Jahrb. 28:277,

1900; Saccardo, Syll. Fung, 16:763, 1902; 白井, 日本農業雑誌, 7(5): 24, 1911

- C. japonicum (HENN.) MIURA, 満蒙植物誌Ⅲ, 隠花植物, 菌類, p. 103, 1928; 原, 日本
 害菌学 p. 108, 1936
- C. pini-densiflorae Togashi, 沢田, 林試研報 46:131, 1950

寄主:アカマツおよびクロマツの枝,幹の樹皮に生ずる。

資料:アカマツ―長野・松本, 1957; 青森・弘前, VI-27, 1957, 横沢良憲; 東京・目黒, VI-15, 1959, VI-9, 1960, VI-15, 1963; 長野・小諸, IX-25, 1960。クロマツ―青森・浅虫, VI-28, 1948, 伊藤一雄; 千葉市, VI-11, 1963。

なお,このほかに,いままでわが国で知られている本病菌の分布は,アカマツでは岩手⁴⁹⁾,山形²⁸⁾,滋 賀^{*1} が,クロマツでは東京⁴⁸⁾,新潟⁵⁸⁾,岡山^{*2} がある。

病名:本病菌による病名は白井⁵⁸⁾のクロマツ枝曲り病と,沢田⁴⁹⁾のアカマツ皮目枝枯病の2つがあることになる。先命権からいえば白井の病名が優先することになるのであるが,まえにものべたように, 枝がわん曲下垂する病徴はむしろ少数例であると考えられる。そして子のう盤の発生する場所が一見皮目ににた短枝であることから,正しくは皮目というにはあたらないけれども,沢田の命名になる皮目枝枯病 が病標徴をよくあらわしてわかりやすいと思われるので,ここでは「皮目枝枯病」を採用しておく。

本病原菌はきわめてコスモポリタンな種で,諸外国において種々のマツ属植物上に記録されているので,次にその寄主と分布をしめす。

*2 同 11:221, 1962

-128 -

^{*1} 森林防疫ニュース 6:138, 1957;11:149, 1962

オランダ⁵⁶⁾; P. montana var. uncinata WILLKOMM—, ノルウェ-³⁰⁾; P. murreyana BALF. — ノルウェ-³⁰⁾; P. nigra ARN. — アメリカ³⁾, デンマーク¹³⁾, ユーゴスラ ヴィア⁵⁵⁾, チェコスロヴァキア³¹⁾; P. peuce GRIES. — フィンランド¹³⁾, ユーゴスラヴィ ア⁵⁵⁾; P. pinaster Sol. — ポルトガル¹⁸; P. pinea L. — ポルトガル¹⁸⁾; P. ponderosa LAWS. — アメリカ³⁾ ⁵⁷⁾; カナダ⁴¹⁾; P. resinosa AIT. — アメリカ³⁾; P. rigida MILL. — ポーランド⁵⁴⁾; P. sabiniana Dougi. — アメリカ³⁾; P. strobus L. — アメリカ¹⁾ ³⁾, ドイッ⁵⁴⁾, ポーランド⁵⁴⁾, フィンランド ¹³⁾, スイス⁴⁾, ノルウェ-³⁰⁾; P. sylvestris L. — アメリカ³⁾¹⁹⁾, デンマーク¹³⁾²⁹⁾, フ ィンランド¹³⁾, スウェーデン¹³⁾, ユーゴスラヴ



○ Healthy tree ● Diseased tree (1959~1960)
 ⊕ Diseased tree (1960) □ Larix leptolepis
 ZZZZZ Hedge of Pyracantha.

Fig. 2 Test plot of 10 years old Japanese red pines (× 1/2000).

ィンランド¹³⁾, スウェーデン¹³⁾, ユーゴスラヴィア⁵⁵⁾, ドイツ⁸⁴⁾⁵⁰⁾, オランダ⁵⁶⁾; P. taeda L. — アメ リカ⁸⁾; P. virginiana Mill. — アメリカ⁸⁾; Pinus sp. — イギリス¹⁶⁾⁴⁴⁾。

病原菌の生態

1. 病状の進展および被害枝の年齢

観察した被害樹は,約 30m²の平坦地に2年前に移植された10年生のアカマツ10本である(Fig. 2)。 1959年に発病した樹はこのうち5本で,顕著な被害がみとめられたのは3本であった。翌1960年には罹病 樹と罹病枝はふえ,被害はきわめてひどくなった。2年間の被害状態を Table 2と3にしめした。Table

T	Percentage of				
Tree no.	Total	Infected in 1959			twig infection (%)
1	24*	9	4	13	54*
2	36	0	2	2	6
3	40	7	13	20	50
4	46	2	7	9	20
5	43	4	12	16	37
6	12*	1	11	12	100*
7	26	0	2	2	7
8	32	0	0	0	. 0
9	34	0	7	7	21
10	34	0	0	0	0
Total	327	23	58	81	24.8

Table 2. 皮目枝枯病による一次枝の被害進展度(調査樹別) State of damage of 10 yesrs old Japanese red pines observed in 1959 and 1930 (1).

* Stem canker developed on these trees in 1960. Twigs originated from the upper part of the cankered stem were not counted in this table.

1000 1000 (1).								
	Total numb		al number of Number of infection			Percentage of infection		
		trees and twigs	In 1959	In 1960	Total	(%)		
Number of infe-	Stem infection	10	0	2	2	20		
cted trees	Twig infection	10	5	8	8	80		
r of infected originated stem	1 year old twigs	40	0	0	0	0		
ect	2 "	40	0	0	0	0		
inf	3 "	. 40	0	0	0	0		
of in origir stem	4 //	40	0	2	2	5		
ie set	5 . //	44	0	12	12	27		
th th	6 //	42	.0	13	13	31		
nd number s directly o from the s	7 //	40	7	13	20	50		
Age and twigs d fro	8 ″	32	12	13	25	78		
wig wig	9 "	9	4	5	9	100		
A ^t	Total	327	23	58	81	24.8		
Number of infected twigs secondary branched			7	76	83			

Table 3. 皮目枝枯病の発生と一次枝の年齢 State of damage of 10 years old Japanese red pines observed in 1959 and 1960 (2).

Table 4. 被害枝上における子のう盤の発生 Ability of apothecial development on the infected twigs.

Thiskness of infected toring	Development of apothecia					
Thickness of infected twigs	Current year when symptom appeared	Next year				
Stout twig (diameter 1-2 cm)	+	-				
Slender twig (" 0.5 cm)	+ ·	-				

Table 5. 子のう胞子の消長(1959年)

Observations on the time of ascospore discharge in 1959

Date observed	Observation
VI — 15	Apothecia contain fully ascospores
VI — 30	//
VI — 14	Some apothecia discharged their ascospores
VI — 25	Almost all of ascospores were discharged
VII — 4	"
VIII 18	Ascospores were completely discharged

2にみられるように, 幹から直接生じている一次枝の約25%がこの2年間 に発病枯死し, とくに No. 1 と No. 6の樹は幹が侵され胴枯症状を呈し て途中から枯れた。 また侵された枝の年齢を一次枝についてみると, Table 3 のように4~9年生の枝に発生し, しかも枝の年齢の古いほど 発病枯死する枝の割合が高い, これに反して1~3年生の若い枝には発病



マッ類の皮目枝枯病菌 (小林・真宮)

Table 6. 子 の う 盤 発 生 消 長 (1960年)

Observations on the time of apothecial development and the formation and discharge of ascospores in 1960.

Date observed	Observation
Ⅲ— 3, Ⅲ—17	Many twigs appeared symptom, needles on them become brown to reddish brown, apothecia not yet appeared
IV-14	Immature apothecia appeared on the twigs and stems
V-11, V-16	Apothecia immature
V-21, V-28	Only a few apothecia matured
VI— 9	Nearly all of apothecia matured
VI—15, VI—30, VII—10, VII—20	Apothecia contain fully ascospores
VII—25, VII—30	Some apothecia discharged their ascospores
VIII-13	Almost all of ascospores were discharged
VⅢ —25	Ascospores were completely discharged

はみられなかった。幹に発生した2本の樹の発病部の幹齢はそれぞれ4年と7年であった。しかし、これ らの一次枝から次々に分枝する二次枝についてみると、当年生の若枝(芽)に発病しないことを除いて は、枝の年齢とは関係なく発病がみられた。

2. 子のう盤形成および子のう胞子放出時期

1959年6月の本病発見当時には、すでに病原菌の子のう盤は完熟していたが、それ以降 1960年9月に 供試観察樹が伐倒処分されるまでのあいだ、本病病原菌の子のう盤形成ならびに成熟時期、子のう胞子放 出時期、および被害枝上における子のう盤形成能力持続期間を調査した。結果は Table 4~6にしめし た。Table 4にみられるごとく、被害枝上では枝の太い細いに関係なく、発病当年だけに子のう盤が形 成され、2年目にはまったく形成されなかった。また Table 6によると、被害枝上に子のう盤がみとめ られるのは、病徴発現後ほぼ1~2ヵ月たった4月上中旬ごろからであり、それから約1ヵ月余をへた5 月下旬ごろから成熟しはじめ,発病枝のことごとくに子のう盤が成熟するのは6月にはいってからである。



Fig. 3 Climatic condition in 1959



一方成熟した子のう盤中の子のう胞子は, 1959年には7月25日に (Table 5), 1960年には8月13日に (Table 6), ほとんど飛散消失しているのが記録された。子のう胞子放出後は,子のう盤は黒褐色から しだいに黒色となり, 収縮ミイラ化してふたたび子のう胞子をつくることはない。Fig. 3 および4 にこの 両年の子のう盤形成期から子のう胞子の放出を終えた8月末までのあいだの気温, 雨量をしめした*。子 のう盤形成時期については 1960年だけの資料であるが, Table 6 および Fig. 3 からみて, 日平均気温が 10°C をこえるころから子のう盤が現われはじめ, 15~20°C になって成熟するようにみえる。

一方子のう胞子の放出時期についてみると、本菌の場合、子のう盤が成熟してから放出を終わるまでの 期間が約3か月ときわめて長い。この間に観察していて気づいたことは、成熟後ある時期まではほとんど 子のう胞子の放出飛散がおこなわれた形跡がなく、ある時期にいたると急激に放出飛散がおこなわれるよ うにみえたことである。これらの点と、この2年間の気象記録、とくに調査日の間の降雨とを考えあわせ ると、本菌の子のう盤は成熟後直ちに子のう胞子の放出をはじめるのではなく、一定の期間をへてはじめ て放出飛散をおこなうものと思われる。 Table 5 と 6、および Fig. 3 と 4 からみると、両年とも子のう 盤が成熟したのち、実際に放出を始める時期は7月10日前後であって、その後の雨のふりかたがこの両年 の子のう胞子放出飛散の終了する時期のずれをもたらしたものと考えられる。1959年には、おそらく7月



の放出がおこなわれたものと思われる。一方19 60年には7月中旬以降8月2日までほとんど降 雨がなかったために,子のう胞子の放出がおく れ,8月2日および10日以降の雨のあとに子の う胞子の放出飛散がなされたものと思われる。

15日および17~19日の降雨のあとに子のう胞子

Fig. 5 Petri dish method for isolation and germination tests.

* 防災部気象研究室で行なっている当場構内苗畑露場における観測記録である。



病原菌の生理的性質

1. 子のう胞子の発芽と温度との関係 担子菌や子のう菌の分離にふつう用いられ る方法*1を応用しておこなった。成熟子のう 盤を有する被害枝を水に浸漬して十分水をふ くませたのち,表面の水を沪紙で吸いとり, 子のう盤を樹皮ごと切りとった。これをペト リ皿の蓋の裏(内面)に子実層が寒天面を向 くようにしてワセリンで貼り つけて 吊した (Fig. 5)。供試培地は2%しょ糖寒天とスギ 針葉せん汁寒天*2を用いた。2%しょ糖寒天 で8日後,スギ針葉せん汁寒天で3日後の各 温度における発芽率と発芽管長を Fig. 6 に しめした。あらかじめ十分水をふくませたた めか, 0~39°C の各実験温度の間には, 落 下胞子量には差がみられなかった。図にみる とおり、本病菌の発芽の範囲は15~28°Cの あいだにあり、30°C以上および0°Cはで発



^{*1} 伊藤・紺谷:林試研報 54:48, 1952; 小林:林試研報 96:22, 1957 など。

-133 -

^{*2} スギ針葉せん汁1,000cc(100g/l,30分煮沸),しょ糖20g,寒天30g。この培地は、われわれの研究 室における経験では、2%素寒天や2%しょ糖寒天で発芽のおそい、あるいは発芽率の低い種類の菌の分 離用発芽培地としてよい結果をえているものである。

· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·								
Iı	nitial pH value	3.0	4.0	5.0	6.0	7.0	8.0	9.0
	Agar (%)	8	5	3	3	3	3	3
pH value after steriliza- tion	2% sucrose agar Cryptomeria needle decoction agar	2.6 3.0	4.0 4.0	5.0 5.0	5.4 5.6	5.6 5.8	6.0 6.0	6.2 6.2

Table 7. 子のう胞子発芽試験用培地の pH と添加寒天量 pH value and amount of agar in the media used for germination test.



Fig. 7 Relation between H-ion concentration and ascospore germination.



Fig. 8 Slide method for germination test.

* 伊藤·保坂:林試研報 57:174, 1952

芽せず,発芽最適温度は25°Cにある。 そして 発芽管長からみると,両培地とも 15°Cのとこ ろに今ひとつのピークをもっているようにみえ る。

子のう胞子の発芽と水素イオン濃度との 関係

供試培地を殺菌前に NaOH と HCl で所定 の pH 濃度に調節し、25°Cの恒温でおこなっ たほかは、実験方法は前と同様である。殺菌後 の pH 濃度と加えた寒天量を Table 7 にしめ した。2%しょ糖寒天で3回,スギ針葉煎汁寒 天で2回おこなった実験結果を Fig. 7 にしめ した。図によると、本菌は pH 4~5を最適と し、それより中性ないしアルカリ側では発芽が 極端に悪い。この実験では、当初4日後を発芽 率測定日としたが, pH 5.4 からアルカリ側で はまったく発芽がみられなかったので、これら の区では測定を14日後までのばした。しかし2 %しょ糖寒天上で pH 5.4 と 5.6 にわずかに発 芽がみられたのみで, スギ針葉煎汁寒天ではpH 5.6から, 2%しょ糖寒天では pH 5.8 からア ルカリ側では、ついにまったく発芽をみなかっ た。一方酸性側では発芽率の低下は中性ないし アルカリ側ほどひどくない。なおアカマツ、ク ロマツの生樹皮および樹皮せん汁(100g/l, 30 分煮沸)のpHは、いずれも5.0であった。

3. 子のう胞子の発芽と空気湿度との関係 飽和塩類溶液を用いて空気湿度を調節する方

マッ類の皮目枝枯病菌 (小林・真宮)

		-			-
Salt	Distilled water	K ₂ SO ₄	KNO ₈	K₂ HPO₄	KCI
Relative humidity (%)	100	98	94	92	87
Degree of spore discharge	+++	++	++	+	+
Germination percentage (%)	20.3	. 0	0	0	0
Maximum length of germ-tube (μ)	60	-	-	-	-
	1				

Table 8. 子のう胞子の発芽と空気湿度の関係 Relation between air humidity and ascospore germination (after 13 days).

法* でおこなった。2枚のスライドグラスの両端に小木片をはさんでワセリンで貼り、上側のスライドグ ラスの下面に十分吸水させた子のう盤を樹皮ごと切りとってワセリンで貼りつけた (Fig. 8)。これを各 湿度に調節したデシケーター内に入れ、25°Cの定温器に入れた。3日に一度ぐらいスライドグラスを取 りだし、下側のスライドグラスに落下した子のう胞子の発芽の有無および発芽率をしらべた。実験は2回 行ない、13日後まで観察したが、Table 8にみられるとおり、100%の空気湿度でだけしか発芽しなかっ た。

マッ類の Cenangium ferruginosum の子のう胞子の発芽条件に関する文献は,筆者らの調べた範囲で はなく,その分離培養に関しても,わずかに JФPRGENSEN²⁹⁾が「培養できなかった」とのべ,そのごは BOWEN⁹⁾と Van VLOTEN ら⁵⁶⁾が分離して生活史の調査と接種実験をおこなった報告があるにすぎない。 したがって比較すべき資料がないのであるが,本菌は発芽がきわめておそいうえに温度,pH 濃度,空気 湿度などに関する発芽適応性はかなりせまく,pH 5.8 よりアルカリ側ではまったく発芽しない点など, やや特異な性質を有するようである。

4. 各種培養基上における菌そうの発育

発芽実験においてのべたように、本菌の子のう胞子は発芽がきわめておそく、かつその後の発育も悪い。われわれがふつう分離に用いる素寒天ないし2%しょ糖寒天上では、発芽は早くて3日、時にはそれ以上を要し、また発芽胞子をジャガイモ寒天に移しても、その後の伸長がみられず菌そうを発達しないことが多い。しかし発芽培地としてスギ針葉せん汁寒天を用いると、発芽が早く、その発芽胞子をジャガイモせん汁寒天に移すと菌そうの発達する頻度が高くなる。以下にのべる各種の培養実験には、この方法でえたジャガイモ寒天上の菌そうの小片を接種原としておこなった。はじめに各種培地上における本菌の菌

Table 9 各種培養基上における歯そうの発育と spermatia の形成 Mycelial growth and spermatia production on various kinds of agar media (after 30 days).

Kinds of agar media	Malt	Saito's soy	s Potato- sucrose	- Pine bark e decoction	Yeast decoction	Richards solution	Czapeck solution
Diameter of colony (mm)	37	22	40	25	25		_
Spermatia (microconidia) production	+++	-	++	+			



そうの発育をしらべた。供試培地は、ジャガ イモせん汁*1,麦芽汁*1,斎藤氏しょう油*1 酵母せん汁*1, Richards*1, Czapeck*1お よびマツ樹皮せん汁*2の7種で,それぞれ 25°Cで固体培養と液体培養をおこなった。 固体培養の場合は、いずれも2%の寒天を 加えておこなった。

固体培養はペトリ皿を用いておこなった が、はじめほぼ円状に発育し、表面でこぼ この厚い菌そうをつくる。しかし、のちに は菌そうの一部から不規則にひろがる薄い 膜状の菌そうを生ずる (Plate 2, C)。した がって、各種培地上の発育量を正確にあら わすことはできないが、一応整円状に発育 する厚い菌そうの部分の直径で比較した。 また2,3の培地上では、ほぼ1ヵ月後に 菌そう 表面に 緑褐 ~ 黒褐色の塊状物を生 じ、その上に乳白色の粘塊を分泌した。こ れは本病菌の spermogonium および spermatia (microconidia) であった。 培 養30日後における菌そうの直径と spermatia 形成量を Table 9 にしめした (各 培地5枚のペトリ皿の平均)。 液体培養の 場合は、200cc 容の3角フラスコにそれぞ れの培地を 100ccずつ入れ, 常法により殺 菌後菌そう片を投入, 25℃ に静置培養し た。各培地5個ずつのフラスコを用いた。 45日後に測定した平均菌体重量を Fig. 9 にしめした。

Table 9 および Fig. 9 からみるとおり, 本菌は麦芽汁培地上で最も発育が良好であ った。斎藤氏しょう油、ジャガイモせん汁 およびマツ樹皮せん汁培地がこれにつぐ。

Czapek 氏培地では固体,液体培養のいずれもまったく発育がみられなかった。Richards 氏培地では液 体培養においてわずかに発育するのみで、固体培養では発育しなかった(Plate 2: B)。本実験で用いた

25 28 30 °C

15 18 20 22

Temperature

mycelial growth (malt solution after 45 days).

Relation between temperature and

0.4

0.2

Fig. 10

0

10

-136-

^{*1} 滝元清透:微生物及植物病理学実験法, 1930

^{*2} マツ樹皮せん汁11(100g/130分煮沸),しょ糖20g

production (malt agar, after 30 days).								
Temperature (°C)	0	8—10	18	20	25	28	30	35
Diameter of colony (mm)	_	30	35	36	31	+	— .	
Spermatia production	_		+++	+++	+		—	_

Table 10. 菌そうの発育ならびに spermatia の形成と温度との関係 Influence of temperature upon the mycelial growth and spermatia production (malt agar, after 30 days).

この2つの合成培地は本菌の発育には不適当の ようである。固体培地上における spermatia の形成は、麦芽汁寒天上で最良で、ジャガイモ 寒天およびマツ樹皮せん汁寒天上でも形成され たが、その他の培地上では形成されなかった。 なお、この spermatia の発芽実験をおこなっ たが、スギ針葉せん汁寒天および2%しょ糖寒 天上で1週間後にもまったく発芽がみとめられ なかった。また麦芽汁寒天上には、約2か月後 に未熟子のう盤をつくったが、ついに成熟しな かった。

5. 菌そうの発育と温度との関係

麦芽汁培地を用いて,固体培養と液体培養を おこなった。固体培養における菌そう直径の測 定は前実験の方法に準じ,30日後におこなっ た。液体培養では100cc 容の3角フラスコに培



(malt solution after 45 days).

養液を40cc ずつ入れ,静置培養し,43日後に菌体重量を測定した。これらの結果を Table10および Fig. 10にしめした。

固体培地上では、 $8\sim10^{\circ}$ C から 25°C のあいだで菌そうの発達がみられ、 28°C では接種菌そう片の周囲にわずかに発育がみられた。 0°C, 30°C および 35°C ではまったく発育しない (Plate 2 : A)。10~25°C のあいだでは発育量にたいしたちがいはなく、spermatia の形成量は 18°C と 20°C で 多量につくられたが、 25°C ではわずかにつくられ、 $8\sim10^{\circ}$ C ではまったくつくられなかった (Plate 2 : C)。 実験終了後、発育のみられなかった 0°, 28°, 30° および 35°C のペトリ皿培養から接種菌そう片をとり、麦芽汁寒天培地 (試験管)上に移し 20°C にたもったが、 0°C の 接種菌そう片が生きていたのみで、 28~35°C の接種菌そう片は死滅していた。

ー方液体培地では、10~25°C のあいだで発育がみられ、0°、28° および 30°C ではまったく発育しな かった。 菌体重量からみて 15~25° のあいだはほとんど差がみとめられない。固体培養実験の結果とあ わせて、本菌の発育適温は 15~25°C のあいだに あると思われる。 液体培養実験終了時に培養沪液の pH をしらべたが、いずれも当初の pH 4.6 より酸性側に移っていた。

6. 菌そうの発育と水素イオン濃度との関係

液体培養実験のみをおこなった。培地を NaOH と HCl で pH を調節した点をのぞいては,前実験に 準じた。菌体重量の測定は45日後におこない,各5個のフラスコの平均値を Fig.11 にしめした。Fig.11 にみられるように,2回の実験とも同様の傾向をしめし,本菌は pH 4.0~5.0 を最適とする。それより 酸性側あるいはアルカリ側になると,発育量は減退する。

7. マツ殺菌枝上での発育

アカマツの径5~10mmの小枝を長さ約10cmに切りとり、エーテルに24時間浸漬して殺菌とともに樹 脂をのぞいた。ついで約1時間湯の中で煮沸し、エーテルを蒸散させる。この枝の中央部の樹皮に殺菌メ スで切れ目を入れ、菌そう片をはさみこみ、殺菌試験管中に1本ずつ入れて 20°C においた。約20日後に 枝の接種部の上下の短枝の部分から子実体(未熟子のう盤)が現われてきた。さらに1か月後には枝全体 の短枝上に子のう盤を発生した(Plate1:D)。しかしすでに枝全体が乾いてきたので試験管から出して 腰高シャーレにまとめて入れ、その底部に水を入れて蓋をしておいた。その後約2か月間この状態で子の う盤を観察したが、ついに一部の子のう盤に未熟子のうができたのみで、成熟した子のう盤はえられず、 子のう盤が黒変ミイラ化したので実験をうちきった。

オランダの GREMMEN²⁰⁾は、多数の子のう盤菌類の培養上における子のう盤形成実験をおこなったが、 このなかで Cenangium ferruginosum の多胞子分離菌株はコムギ殻粒とマツ枝の混合培地に培養する と、3か月以内に成熟子のう盤を形成するとのべている。われわれは、ついに培養上に成熟子のう盤をう ることができなかったが、これはマツ樹皮のエーテル処理のためか、あるいは筆者らの用いた菌株が単胞 子分離菌株であったことによるのであろう。

本菌の病原性

本菌の病原性を確認するため、アカマツ、クロマツおよびシラベ、ウラジロモミの4樹種の枝および幹に対して接種実験をおこなった。接種は CLAPPER¹⁵⁾の方法を応用し、 さらに穿孔後、これと同径の鋼鉄 製の棒を灼熱して孔の部分を焼いた。接種原は麦芽汁寒天に培養した菌そう片を用い、接種後は湿した脱 脂綿とパラフィン紙で覆い上下を紐でゆわえた。接種は8月に2回、10月に1回の合計3回おこない、い ずれも接種後2週間は毎日1回脱脂綿に灌水し、脱脂綿とパラフイン紙の覆いは翌年の1月に除いた。こ れらの接種結果を Table 11 にしめした。

Table 11 にみるように, 正常に発育していると思われる樹の枝や幹に対する接種は, いずれの樹種で

Tree species inoculated	Age	Number of / Nomber of successful / inoculation	Growth condition of the inoculated plants						
Pinus densiflora SIEB. et zucc.	3 years old twigs	0/10	Normal						
//	5 years old stems	0/ 5	"						
"	"	4/ 5	Weakened stocks by densely planting						
Pinus thunbergii Parl.	3 years old twigs	0/10	Normal						
Abies veitchii Lindley	5 years old stems	0/10	"						
Abies homolepis SIEB. et Zucc.	"	0/10							

Table 11. 接 種 試 験 結 果 の 要 約 Results of inoculation experiments.

も成功しなかったが、苗畑の一隅に余った苗をよせ植えしてから3年たっている5年生の密植衰弱したア カマツの幹に対する接種は、接種翌年に5本中4本が自然発病にみられるのとまったく同じ経過をたどっ て発病し、接種部を中心に子のう盤を形成した (Plate 1:C)。子のう盤は自然発病の場合と同様に6月 にいたって成熟し、発病苗木は枯死した。

BOWEN® はアメリカで, Van VLOTEN ら66)はオランダで, それぞれマツの Cenangium ferruginosum の生活史,あるいはその類似菌との区別をあきらかにするとともに,それぞれ3種のマツに対する接種実験 をおこない、まったく陰性の結果を報告し、本菌は寄生性がないと断じている。さらに Van VLOTEN ら⁵⁶⁾ は、この菌は純腐生菌であって従来この菌の被害とされたものは他の類似菌による被害であったろうとい っている。しかし欧米におけるマッの Cenangium ferruginosum 南による被害報告をみると、 Van VLOTEN ら56)の指摘したように、あきらかに異なる菌によると思われるものもある^{85)~88)}が、やはりその 病状,形態,同定などからみて C. ferruginosum による胴枝枯病と考えてよいと思われるものもある⁶⁾ 17)18)41)。Bowen⁹⁾の報文は原著がみられず抄録によったため詳細は不明であるが, Van VLOTEN らが接 種に用いた3種のマツはその記述からみて健全樹であったと推定される。 Baxter⁶⁾ は導入外国樹種の林 の中で、ニホンアカマツに Cenangium ferruginosum による枝枯病が発生し、とくに密植区の方が激し いと報告した。また Lonc³⁹), Boyce¹²) などによれば, Cenangium ferruginosum による枝枯病をアメ リカではふつう pruning disease とよび,弱わった下枝の枝打ち的作用をするもので,ふつうは実害は ないが、時に激しい枝枯病をおこすとのべている。これらの点は筆者らの密植衰弱苗木に対する接種実験 結果や、下枝ほど枯損率が高いという野外観察とよく一致する。また筆者らのえた資料のうち、松本市の アカマツは校庭に、弘前市のアカマツはお城の庭に植えてあったもので、いずれもマツにとって良い条件 にあるとは思われず、小諸市のアカマツは2年つづいた台風のあとに発生している。場内において観察し た10年生のアカマツは2年前に移植したものであった。

これらの接種試験結果や野外観察結果 ならびに欧米における観察,実験結果を総合して,本菌は純腐 生菌ではなく,その病原性はそれほど強いものではないが,寄主体が衰弱した場合には激しい枝枯症状ないしは胴枯症状をひきおこすことができるものと考える。

要 約

1. アカマツ、クロマツに胴枝枯病をおこす Cenangium 属菌について、その分類学的所属の検討をお こなった結果、欧米において古くから知られている Cenangium 属菌のタイプ種 C. ferruginosum FR. ex FR. であると同定し、同時にいままでわが国および満洲から報告されていたクロマツ枝曲り病菌 (C. abietis var. japonica HENN., C. japonicum (HENN.) MIURA) およびアカマツ皮目枝枯病菌 (C. pinidensiflorae TogASHI) もこれと同一菌であると考え、それぞれ C. ferruginosum の異名として処理し た。病名は沢田の皮目枝枯病のほうが適切であると考え、マツの皮目枝枯病としてこれを採用した。

2. 罹病樹の2年にわたる観察から、本病の発病は毎年1~3月にはじまり、子実体形成は3~4月から、子のう盤の成熟するのは5月下旬~6月上旬であること、子のう胞子の放出飛散は7月中旬~8月上旬におこなわれることがあきらかになった。罹病枝上における子のう盤形成能力は発病当年だけである。

3. 子のう胞子は一般に発芽がおそく,発芽率も悪いが,15~28°Cのあいだで発芽し,適温は25°Cに ある。また pH 2.6~5.6 のあいだで発芽し,それよりアルカリ側ではまったく発芽しない。 発芽には

100%の空気湿度を必要とする。

4. 菌そうの発育には麦芽培地が好適で、10~25°Cのあいだで発育し、適温は15~20°Cにある。pH 2.6~6.8 のあいだで発育するが、pH4~5を最適とする。エーテルで樹脂を抽出したアカマツ殺菌枝上 でもよく発育し、未熟ながら多数の子のう盤を形成した。

5. アカマツ, クロマツ, シラベ, ウラジロモミに対する接種試験の結果, 密植据置した衰弱アカマツ にのみ病原性を現わした。野外観察結果とあわせて,本菌は寄主が何らかの原因で衰弱した場合に胴枝枯 病をひきおこすものと思われる。

図版説明

Plate 1

A: Cenangium ferruginosum の成熟子のう盤を有するアカマツ被害枝,子のう盤は乾いて収縮し た状態にある ×1

B:同上,子のう盤は水をふくんで開いた状態にある ×1.2

C:接種により発病した5年生アカマツの幹,子のう盤は未熟 ×1

D:アカマツ殺菌枝上での培養,子のう盤は未熟 ×1

E:成熟子のう盤の断面 ×30

F:同上,子実層をしめす ×150

G:子のうと子のう胞子 ×450

Plate 2

A: 菌そうの発育と温度

a:0°C b:10°C c:18°C d:20°C e:25°C f:30°C g:35°C

B:各種培養液中での菌そうの発育

a:Czapek氏液 b:Richards氏液 c:酵母せん汁 d:斎藤氏しょう油 e:麦芽汁

f:マツ樹皮せん汁 g:ジャガイモせん汁

C:不規則な菌そうの形成および spermogonium の形成

a:18°C b:20°C c:25°C

A Cenangium causing Dieback of Japanese Pines.

Takao Kobayashi⁽¹⁾ and Yasuharu Mamiya⁽²⁾

In June, 1959, an occurrence of dieback on Japanese red pine, *Pinus densiflora* SIEB. et Zucc., caused by a species of *Cenangium* was found in our Station. These pines were 10 years old and had been transplanted two years previously. The dieback became serious in the following spring. Some years ago, the senior author observed the same disease on the materials sent to our laboratory for identification of the causal agent from two distinct localities.

In our country, however, the dieback disease of pine caused by the species of *Cenan*gium has been little known. Three species of *Cenangium*, namely *C. abietis* var. japonica $H_{ENN,48}$, *C. pini-densiflorae* $T_{OCASH149}$ and *C. pini* $S_{AWADA49}$, have been described hitherto. Concerning the first species, $S_{HIRA153}$ briefly recorded its epidemic occurrence on Japanese black pine, *Pinus thunbergii* $P_{ARL.}$, then the authors carried out some biological researches on this little known disease of our country. The purpose of this paper is to report the results of these researches chiefly based on the diseased materials in our Station, and of identification of the causal fungus.

Symptoms and signs

First symptom appears from late January to early March. All needles of affected twigs are gradually discolored to pale green or grayish green, and then turn to brown in color. Fruiting bodies do not appear at this stage. From late March to April, these needles become reddish brown and young immature apothecia appear on the dwarf shoots of affected twigs or stems which are shrivelled and distinctly limited from the healthy older ones by the sunken marginal borders. Sometimes, diseased twigs droop. Several apothecia develop from a dwarf shoot. They are small at first and yellowish brown in color, then enlarge, turn to brown or dusty brown, and mature from late May to early They open wide in rainy weather June. Mature apothecia are pale yellowish brown. and shrivel up in dry weather (Plate 1: A, B). From late August to September, when apothecia have completely discharged their ascospores, the apothecia become black and mummify.

Morphology of the fungus

Apothecia on the bark, erumpent, yellowish brown to greenish brown or reddish brown, finally turning dark brown to black, sessile, $2\sim3$ mm in diameter, sometimes over 5 mm. Disc pale yellow to pale yellowish brown, swollen and opened under moist condition (Plate 1 : B). Epithecium none; hymenium colorless; hypothecium brown to dark brown, textura angularis; medullary excipulum hyaline to pale brown, textura intricata; extal excipulum tough, textura epidermoidea, brown to dark brown (Plate 1 : E, F; Fig.

⁽¹⁾⁽²⁾ Laboratory of Forest Pathology, Division of Forest Protection, Government Forest Experiment Station, Meguro, Tokyo, Japan.

1:1, see page 124). Ascus 8-spored, hyaline, clavate, $80\sim120\times10\sim14\mu$, mostly $80\sim100\times10\sim12\mu$ (Plate 1:G; Fig. 1:3, see page 124). Ascospore uni-seriate or rarely bi-seriate, hyaline, unicellular, ellipsoid, rounded at the ends, $8\sim12.5\times6\sim8\mu$. mostly $10\sim12\times6\sim7\mu$ (Plate 1:G; Fig. 1:3~5, see page 124). Paraphyses hyaline, filiform, somewhat swollen at the tip, $100\sim120\mu$ in length (Fig. 1:3, see page 124). On some agar media dark to greenish spermogonium is produced (Plate 2:C). Spermatium (microconidium) hyaline, unicellular, baciliform, $2.5\sim5.5\times1.5\sim2.5\mu$ (Fig. 1:b, 7, see page 124).

Identification of the fungus

In the available literature, concept on the genus *Cenangium* and its allied genera is indistinct. Moreover, among the species belonging to the genus *Cenangium* which are described under conifers, many points of confusion are found. NANNFELD⁴²) who studied Discomycetes in Sweden, rejects the genus *Cenangium*. However, the *Cenangium* is accepted here in keeping with the view of Van VLOTEN and GREMMEN⁵⁶, SEAVER⁵², GREMMEN²⁰⁾⁻²³, and DENNIS¹⁶.

Several species of *Cenangium* on pines, have been described of which, *Cenangium ferruginosum* F_R . ex F_R ., the type species of this genus, has been well known and widely distributed⁽³⁾⁵⁶⁾. In Japan, three species of *Cenangium* have been recorded as previously noted. Comparison in morphological characteristics among these species of *Cenangium* is summarized in Table 1 (see page 126).

Of the species presented in Table 1, *Cenangium abietis* (PERS.) REHM is the same species as *C. ferruginosum* FR. ex FR. Among recent workers, SEAVER⁵²⁾ accepted *Cenangium abietis*, while Van VLOTEN and GREMMEN⁵⁶⁾, FERCHAU and JOHNSON¹⁷⁾, DENNIS¹⁶⁾, and GREMMEN²⁰⁻²⁸⁾ adopted *C. ferruginosum*.

Cenangium atropurpureum CASH et DAVIDSON was described by CASH and DAVIDSON¹⁴⁾ as a new species, characteristic identification being chiefly based on the purplish color of apothecia by which it differs from *C. ferruginosum*. Recently, FERCHAU and JOHNSON¹⁷⁾ who studied many American materials, concluded that *Cenangium atropurpureum* was a synonym of *C. ferruginosum*. According to them, color of apothecia varied from pale brown to purple red and was not used as a critical point to differentiate between these two species.

Among the species of *Cenangium* presented in Table 1, the present *Cenangium* quite agrees with *C. ferruginosum* Fr. ex Fr. details of which were given in its morphology, cultural character, and formation of spermatia (microconidia) by Van VLOTEN and GREMMEN⁵⁶) FERCHAU and JOHNSON¹⁷, and GREMMEN²⁰⁾⁻²⁸.

Among the Japanese species of *Cenangium*, *C. abietis* var. *japonica* HENN. was described by HENNINGS⁴⁸⁾ on the material of Japanese black pine collected by SHIRAI. Two chief basic features by which it differs from *C. ferruginosum*, were noted, namely, smaller apothecia and uni-seriated ascospores. However, no difference is found between the size and color of apothecia of this variety and those of *Cenangium ferruginosum*. Moreover, ascospores of *C. ferruginosum* are usually uni-seriate and rarely bi-seriate. SHIRAI⁸³⁾ reported an epidemic occurrence of dieback caused by *Cenangium abietis* var. *japonica* and noted its characteristic flagging symptom. Recently, MolNAR⁴¹⁾ reported similar flagging symptom of ponderosa pine, *Pinus ponderosa* DougL., caused by *Cenangium ferruginosum*. The authors observed flagging twigs sometimes.

-142-

In Manchuria, MIURA⁴⁰) recognized dieback of pines and considered its causal fungus to be the same species as reported from Japan, namely Cenangium abietis var. japonica HENN.. However, he treated it as a distinct species and named it Cenangium japonicum (HENN.) MIURA. He stated as follows: "Culture of the fungus produced conidia which were $5 \times 1 \mu$ in size. According to the foreign literature, Cenangium abietis has two types of the conidia, namely Brunchorstia destruens ERIKS. $(23 \sim 38 \times 3 \mu)$ and Dothichiza ferruginosa SACC. $(8 \times 3 \mu)$, while conidia of the *Cenangium* found in Manchuria and Japan distinctly differ from that of C. abietis. Hence, it would be treated as a distinct species rather than as a variety of Cenangium abietis". From his note, it seems certain that the fungus reported by MIURA is nothing but Cenangium ferruginosum FR. ex FR., because it was believed incorrectly at MIURA's time that Cenangium ferruginosum has two conidial stages as noted above 7)35)~38)50)57) Thereafter, no genetic relation was proved between Cenangium ferruginosum and either Brunchorstia destruens or Dothichiza ferruginosa by many workers 8)9)18)20)29)80)56). MIURA'S conidia agree with spermatia (microconidia) noted by GREMMEN²⁰⁾²²⁾, Van VLOTEN and GREMMEN⁵⁶⁾, and the authors.

HARA³⁷⁾ noted Cenangium dieback in his "Manual of Japanese Fungi". He attributed *Cenangium japonicum* (HENN.) MIURA to be the causal organism and inserted a photograph of the diseased twig. So far as may be judged from this photograph, his fungus seems to be similar to our fungus. KITAJIMA³²⁾ listed *Cenangium abietis* (PERS.) REHM in his "Forest Pathology", but his note was an introduction from NEGER'S book⁴³⁾.

In 1950, SAWADA⁴⁹⁾ described two species of *Cenangium* causing dieback of Japanese red pine. Though *Cenangium pini-densiflorae* TogASHI has somewhat smaller asci and ascospores than the present fungus, its size is within the range of *C. ferruginosum* and description is quite identical with our fungus. As pointed out previously by Iro^{25} , no description of *Cenangium pini-densiflorae* based on the International rules is to be found.

Judging from SAWADA's description and figures⁴⁹⁾, it is doubtful whether *Cenangium pini* SAWADA belongs to the genus *Cenangium* or not.

Cenangium acuum CKE. et PECK and C. acicolum (FUCK.) REHM which occur saprophytically on the fallen needle of pines²¹⁾²³, apparently differ from C. ferruginosum in their morphology and culture characters²¹⁾²³. According to $G_{REMMEN^{21})^{23}}$, Cenangium acuum and C. acicolum are probably the same species.

From the fact mentioned above, the authors come to the conclusion that the present fungus is identified as *Cenangium ferruginosum* F_R . ex F_R . and that *C. abietis* var. *japonica* HENN., *C. japonicum* (HENN.) MIURA, and *C. pini-densiflorae* TOGASHI are treated as its synonyms.

Cenangium ferruginosum Fr. ex Fr., Syst. Myc. 2:187, 1822

- Syn.: Cenangium abietis var. japonica HENN., in ENGLER, Bot Jahrb. 28:277, 1900;
 SACCARDO, Syll. Fung. 16:763, 1902; SHIRAI, Nihon-Nogyo-Zasshi (Jap. Agr. Mag.) 7 (5):24, 1911
 - C. japonicum (HENN.) MIURA, Flora of Manchuria and East Mongolia Pt. III, Cryptog. & Fungi, p.103, 1928; HARA, Nihon-Gaikingaku (Manual of Japanese Fungi), p.108, 1936
 - C. pini-densiflorae Togashi, in Sawada, Bull. Gov. For. Exp. Sta. (Tokyo), 46: 131, 1950

Habitat : on the bark of stems and twigs of Pinus densiflora SIEB. et Zucc. and P.

thunbergii Parl.

Materials: *Pinus densiflora*.....Matsumoto, Nagano Pref., 1957; Hirosaki, Aomori Pref., VII-27, 1957, by Y. Yokosawa; Meguro, Tokyo, VI-15, 1959. VI-9, 1960, VI-15, 1963; Komoro, Nagano Pref., IX-25, 1960. *Pinus thunbergii*.....Asamushi, Aomori Pref., VII-28, 1948, by K. Iro; Chiba, Chiba Pref., VII-11, 1963.

Besides the above listed distribution, the fungus is recorded hitherto from several localities in our country, that is Iwate⁴⁹⁾, Yamagata²⁸⁾, and Shiga^{*1} prefectures (on *Pinus densiflora*), and, Tokyo⁴⁸⁾, Niigata⁵⁸⁾, and Okayama^{*2} Prefectures (on *P. thunbergii*).

Biology of the fungus

1. Spread of the disease and the age of infected twigs

In a test plot consisting of 10 trees of 10-year-old Japanese red pine, severity of the disease and the age of diseased twigs were recorded from 1959 to 1960. Results of these observations are summarized in Tables 2 (see page 129), 3 (see page 130), and Figure 2 (see page 129).

In 1959, 5 trees were infected and 3 of them were severely invaded. In 1960, numbers of infected trees and twigs increased markedly. During these two years, about 25% of twigs which originated directly from the stem, were killed by this disease. Diebacks occurred on 4-to 9-year-old twigs, whereas no occurrence was observed on those 1-to 3-year-old. It was noticed that the extreme variations in severity of infection occurred among individual trees and the severity of dieback increased with the age of twigs.

2. Ability and duration of apothecial development and ascospore discharge

In June, 1959, when occurrence of the disease was found, mature apothecia of the fungus were observed. Since that time, in order to ascertain the time of apothecial develop ment and their maturity, duration of ascospore discharge, and apothecial development ability on the diseased twigs, observations were continued at intervals till September 1960, when diseased trees were removed. Results are summarized in Tables 4 to 6 (see pages 130 \sim 131) and Figures 3 and 4 (see pages 130 \sim 133).

As shown in Table 4, apothecia of the fungus developed only once in the current year, when symptom appeared, but not in the following year. No relation between the thickness of the twigs and their apothecial development ability was observed.

From the periodical observations and climatic data given in Tables 5, 6 and Figures 3, 4, it may be states that the apothecial development of this fungus begins at 10°C of mean air temperature and ascospore is formed at from 15° to 20°C. Moreover, it was noticed that apothecia maintained their ascospores about three months, from early June to mid-August. Considered from these tables and figures, it is suggested that apothecia keep their ascospores without discharging them for certain periods after the ascospore formation, and that discharge of ascospores may begin about July 10th. Rainfall after this time may have a practical influence on the discharge of ascospore in the year. The date when nearly all of the ascospores disappeared in the year 1959 was July 25th. Hence, it was in-

-144 -

^{*1} Forest Protection News (in Japanese), 6:138, 1957; 11:149, (1962)

^{*2} *Ibid.* 11:221, (1962)

dicated that ascospores discharged in the rains from July 15th to 19th. On the other hand, ascospores of apothecia disappeared on August 13th, in the year 1960. In this year no rain was recorded from July 9th to August lst. Therefore, it was considered that discharge of ascospores was delayed till the rains on the 2nd, and 10th to 15th of August.

3. Germination of ascospore

(a) Relation between temperature and germination of ascospore

Method usually utilized to isolate Ascomycetes and Basidiomycetes was applied in this test. A piece of the bark with mature apothecia was fixed with vaseline on the inner surface of the lid of petri dish after absorbing moisture (Figure 5, see page 132). 2% sucrose agar and *Cryptomeria* needle decoction agar* were used. Measurements were taken after 8 days on the former and 3 days on the latter, and results are shown in Figure 6 (see page 133). Ascospores of this fungus germinated at from 15° to 28°C, with an optimum at 25°C, but could not at 0°C or above 30°C. It will be noted that the curve of the length of germ-tube given in Figure 6 has two peaks, at 25°C and 15°C.

(b) Relation between H-ion concentration and germination of ascospore

Method used is the same as in the previous test except that the agar media had their pH value regulated with HCl and NaOH (Table 7, see page 134). Means of measurements, thrice on 2% sucrose agar and twice on *Cryptomeria* needle decoction agar, are shown respectively in Figure 7 (see page 134). After 14 days, ascospore germinates at pH value from 2.6 to 5.6 with an optimum at from 4 to 5. No germination was observed at alkaline pH value more than 5.8.

(c) Influence of relative air humidity upon the germination of ascospore

Glass slides set as shown in Figure 8 (see page 134) were kept in a desiccator in which air humidity was controlled by a saturated salt solution. Results of measurements taken after 13 days are given in Table 8 (see page 135). Ascospores germinated only in 100% air humidity.

4. Mycelial growth of the fungus

(a) Relation between mycelial growth and kinds of medium

Seven media were used in this test, that is potato sucrose, SAITO'S soy, pine bark decoction (100g/l+sucrose 20g), malt, yeast decoction, RICHARDS' and CZAPEK'S medium. Plate culture method (added 2% agar) and liquid flask culture method were employed at 25°C.

In the agar plate culture, the fungus first develops circular, thick, and greenish brown mycelia. About 2 weeks after, some of these mycelial colonies develop quite irregular, thin, and white mycelia from the edge of the thick and circular colonies. This irregular mycelia gradually becomes overgrown on the agar surface. Diameter of colony except the irregularly grown mycelia was measured after 30 days. At this time, greenish brown to dark brown spermogonia were produced on some of the agar media and slimy drops of spermatia oozed out from them (Plate 2: C). In the liquid culture, inoculum of the fungus was grown in 200 cc flask with 100 cc of solution medium. After 45 days, dry weight of mycelia was measured. Results of these tests are shown in Table 9 (see page 135) and Figure 9 (see page 136).

It is indicated from the table and figure that malt medium is proved to be favorable

* This agar medium is proved by experience to be favorable for the isolation of certain fungi which are difficult or slow to germinate.

for the mycelial glowth and microconidia production of the fungus, while C_{ZAPEK} 's and RICHARDS' medium are unsuitable (Plate 2 : B). No germination of spermatia (microconidia) was observed either on 2% sucrose agar or *Cryptomeria* needle decoction agar after 7 days. On malt agar, young immature apothecia were produced about 2 months after, but they were not able to mature.

(b) Relation between temperature and mycelial growth

Agar culture and liquid culture were made utilizing malt medium. Results are given in Table 10 (see page 137) and Figure 10 (see page 136). Mycelia of the fungus grew well at from 10° to 25°C but could not at 0°C or above 28°C (Plate 2: A). Microconidia production on agar plate was best at 18° and 20°C, but scanty at 25°C (Plate 2: C). No production was observed at 10°C.

(c) Relation between H-ion concentration and mycelial growth

Liquid flask culture utilizing malt medium which had the pH value regulated with HCl and NaOH, was made at 20°C. Dry weight of mycelia was measured after 45 days (Figure 11, see page 137). Optimum pH value for the mycelial growth of the fungus is between 4.0 to 5.0. Scanty growth was observed when acid or alkaline pH value was more than those.

5. Colonization of the fungus on sterilized pine twigs

Twigs of Japanese red pine, which were $5\sim10$ mm in diameter and were cut about 10cm in length, were soaked in ether for 24 hours to remove resin. Then they were boiled in hot water for about an hour to evaporate the ether. After sterilization, small area of the bark was stripped with disinfected scalpel, and a piece of mycelia of the fungus was inserted. These treated twigs were kept at 20°C in sterilized test tube. About 20 days after, young apothecia appeared on the dwarf shoots around the inoculated point. A month later, apothecia developed on the whole part of the twig (Plate 1:D). At that time, twigs were transferred to a glass container 10cm in height and 8cm in diameter, with moistened filter paper. Observations were finished after 3 months when apothecia turn blackish and mummified. No mature apothecia were observed.

GREMMEN²⁰⁾ successfully obtained mature apothecia of *Cenangium ferruginosum* within 3 months in the medium consisting of wheat grains and pieces of pine twigs. He used multi-ascospore isolate. Failure to obtain mature apothecia in this experiment is probably due to either using mono-ascospore isolate or extracting component of the pine twig by ether.

6. Pathogenicity of the fungus

Some inoculation experiments on two species of each Pinus and Abies were conducted to confirm pathogenicity of the fungus. CLAPPER's method¹⁵⁾ was applied for these experi-Holes were made in twigs and stems by cork-borer (7 mm in diameter) and then ments. burned by a steel rod the diameter of which was the same size as the cork-borer. After the treatments, a bit of mycelia of the fungus was inserted into the wounds and covered with moist absorbent cotton and paraffin paper. As a control, a piece of sterile agar was The cotton was supplied with water day after day used instead of the fungous mycelia. for 2 weeks after inoculation. These covers were maintained till the following January. Inoculations were made thrice in August and October. Results are summarized in Table 11 (see page 138).

As shown in Table 11, the fungus on the healthy plants seems to be not virulent. Successful inoculations were obtained only on the weakened stocks of Japanese red pine

- 146 -

which were densely planted, and the same symptom as found in natural infection appeared in the following spring. Among 5 stocks inoculated artificially, 4 were killed and mature apothecia were produced on the dwarf shoots around the inoculated wound (Plate 1:C).

Bowen⁹⁾ carried out an inoculation test on 3 species of pines with *Cenangium ferrugino*sum (C. abietis). He obtained negative results and concluded that the fungus was not parasitic on young pines in America. In Holland, Van VLOTEN and GREMMEN⁵⁶ conducted an inoculation experiment on 3 species of pines with Cenangium ferruginosum. Their experiment also gave negative resulst as regards its parasitism. They came to the conclusion from the reexamination of literature in which dieback of pines was attributed to Cenangium ferruginosum, that many of the earlier workers incorrectly identified the causal fungus as C. ferruginosum. From these facts, they considered Cenangium ferruginosum as a harmless saprophyte. However, several workers⁶⁾¹⁷⁾¹⁸⁾⁴¹⁾ considered it a parasite despite its pathogenicity being weak. BAXTER⁶⁾ reported dieback of Japanese red pine caused by Cenangium ferruginosum in the United States. According to him, the disease is more serious on the densely planted stands than the thinly ones. Long³⁹⁾ and Boyce¹²⁾ state that Cenangium ferruginosum has a pruning effect on the lower weakened twigs. These records agree with the results of our field observations and inoculation experiments. Thus, the authors considered that Cenangium ferruginosum is not so virulent on the healthy normal plants but is able to cause serious dieback on the host which is weakened for some reason.

Summary

1. Fungus causing diebacks of Japanese red pine and Japanese black pine was identified as *Cenangium ferruginosum* FR. ex FR.. *Cenangium abietis* var. *japonica* HENN., *C. japonicum* (HENN.) MIURA, and *C. pini-densiflorae* TOGASHI, which were described hitherto in our country, were treated as the synonyms of *C. ferruginosum*.

2. Field observations during two years led us to the conclusion that the symptom of the disease appeared in late January to March, apothecia matured in late May to early June, ascospores were discharged in the rains during mid-July to early August, and apothecia developed only in the current year when symptom appeared on the twigs or stems.

3. Germination of ascospores is slow and germination percentage is low. On 2% sucrose agar and *Cryptomeria* needle decoction agar, ascospores germinate at from 15° to 28° C with an optimum at 25° C. They germinate at pH value within 2.6 to 5.6 but can not germinate when alkaline pH value is more than 5.8. They require 190% air humidity for their germination.

4. Malt medium seems to be favorable for the mycelial growth of the fungus. Mycelial growth is observed at from 10° to 25° C with an optimum at from 15° to 20° C. The fungus grows at pH value from 2.6 to 6.8 and an optimum pH value for its mycelial growth is within 4.0 to 5.0.

5. On sterile pine twigs from which resin was extracted by ether, many apothecia occurred within a month but they could not mature.

6. In the inoculation test on *Pinus densiflora*, *P. thunbergii*, *Abies veitchii*, and *A. homolepis*, symptoms appeared only on *P. densiflora* which were weakened due to dense planting and mature apothecia were produced. In the field observations, it seems certain that some factors by which pines were weakened, were predisposed to the occurrence of the Cenangium dieback. Hence, the authors came to the conclusion that Cenangium ferruginosum was

usually not virulent on the healthy plants but it was able to causes dieback on the plants weakened for some reason or other.

Explanation of plates

Plate 1

A : Infected stem. Apothecia shrunken under dry condition. $\times 1$

B: Ditto. Apothecia opened under moist condition. ×1.2

- C : Artificially infected stem of 5-year-old Japanese red pine, developing apothecia. $\times 1$
- D : Culture on the sterilized twigs of Japanese red pine. Apothecia immature. $\times 1$

E : Apothecium of Cenangium ferruginosum $F_{R.}$ ex $F_{R.}$ $\times 30$

F:A part of apothecium showing hymenial layer. $\times 150$

G: Ascus and ascospores. ×450

Plate 2

A : Relation between temperature and mycelial growth.

a:0°C b:10°C c:18°C d:20°C e:25°C f:28°C g:30°C h:35°C

B : Mycelial growth on various kinds of solution media.

a: CZAPEK'S solution b: RICHARDS' solution c: Yeast decoction

d: SAITO'S soy e: Malt f: Pine bark decoction g: Potato-sucrose

C : Production of spermogonium on malt agar.

 $a: 18^{\circ}C$ $b: 20^{\circ}C$ $c: 25^{\circ}C$

Literature

- (Anonymous): 49th annual report of the Ohio Experiment Station for 1929~1930. Ohio Agr. Exp. Sta. Bull. 470, 269pp. (Rev. Appl. Myc. 10: 438~439, 1931)
- 2) (Anonymous): (The most important and noteworthy injuries, diseases and pests of forest trees in 1937~1938 in Czeckoslovakia, including the districts ceded to neighbouring States) Ochr. Rost. 15(2), pp. 26~33, (1939) (R.A.M. 18: 490, 1939)
- 3) (Anonymous): Index of plant diseases in the United States. U.S. Dept. Agr., Agr. Handb. 165, pp. 331~352 (1960)
- 4) BADOUX, H.: Enemis pu pin Weymouth. Jour. For. Suisse, 63: pp.101~104, (1922) (R.A.M.2: 246, 1923)
- 5) BAVENDAMM, W., Bemerkenswerte pilzliche Krankheiten des letzten Jahres. Mitt.d. Dendrol. Ges. 41, pp. 180~181, (1934) (R.A.M. 14: 476, 1935)
- BAXTER, D. V. : Development and succession of forest fungi and diseases in forest plantations. Univ. Michig. School of For. and Conserv. Circ. 1: pp. 30~31, (1937)
- 7) BIOURGE, P. : Cycle du *Brunchorstia destruens* ERIKS., Maladie des pouses du pin d'Austriaca. Bull. Soc. Centr. For. Belg. 35, pp. 68~76, (1928) (R.A.M.7:553, 1928)
- 8) BOUDRU, M. : A propos de la forme supéiure de Brunchorstia destruens ERIKSSON. Bull. Soc.
 For. Belg. 52, pp. 244~253, (1945) (R. A. M. 25 : 283, 1946)
- BOWEN, P. R. : Cenangium abietis, Brunchorstia destruens and Crumenula abietina. Proc. Pa. Acad. Sci. 14, pp. 95~99, (1940) (R. A. M. 20: 41, 1941)
- 10) Boyce, J. S. : Observations on forest pathology in Great Britain and Denmark. Phytop. 17, pp. 1~18, (1928)

-148-

- 12) : Forest Pathology. 3rd ed. p. 307, (1961)
- 13) BUCHWALD, N.B., KUJALA, V., ROLL-HANSEN, F., BJÖRKMAN, E. & Käärik, A. : List of parasitic fungi and of hosts of such fungi, Denmark, Finland Norway, Sweden. I. Pinis, Populus and Quercus for IUFRO. Medd. fra norske Skogsorsoksc. 59 (vol. 17), p. 8~9, (1961)
- 14) CASH, Edith K. & DAVIDSON, R. W. : Some new species of Ascomycetes on coniferous hosts. Mycol. 32, pp. 728~735, (1940)
- 15) CLAPPER, R. B. : Improved cork-borer method for inoculating trees. Phytop. 34, pp. 761 ~762, (1944)
- 16) DENNIS, R.W.G. : British cup fungi. p. 86, (1960)
- 17) FERCHAU, H. A. & JOHNSON, T. W. : Taxonomy of *Cenangium* dieback fungus. For. Sci. 2, pp. 281~285, (1956)
- 18) FERREIRINHA, M. P. : Algumas notas acêrca de *Cenangium abietis* (PERS.) REHM. Publ. da direccao genal dos servicos florestais e aquicolas, 17, pp. 23~32, (1950)
- 19) GILMAN, J. C. : A partial list of the parasitic Ascomycetes of Iowa. Iowa Acad. Sci. 32, pp. 225, (1925)
- GREMMEN, J. : A preliminary study on the culture of Discomycetes, especially the perfect stage. Antonie van Leeuwenhoek, 18. pp. 153~164, (1952)

- 23) ———— : A contribution to the mycoflora of pine forests in the Netherlands. Nova Hedw. 1, pp. 251~284, (1960)
- 24) GRIMAL, R. : Les dangers de maladies et d'invasions d'insectes par l'introduction d'arbres exotiques. Chene-liege 62 (1525) : 25, 27, 29; (1526) : 31, 33, 35; (1527) : 17, 19, 1956 (R. A. M. 35 : 855, 1956)
- 25) HARA, K. : Jubyogaku-kakuron (Forest Pathology) (in Japanese). pp. 64~65, (1923)

- 28) ITO, K. : On the certain problems of pine diseases (in Japanese). For. Prot. News no
 24, pp. 237~238, (1954)
- 29) Jørgensen, C. A. : Mykologiske notitser 3-10. Bot. Tidsskr. 41, pp. 227~239, (1930) (R. A. M. 10: 272, 1931)
- 30) JφRSTAD, J. : Furnens knopp- og grentorke. Tidsskr. Skogbruk 1929(4). pp. 1~35, (1929)
 (R. A. M. 8: 686, 1929)
- 31) KALANDRA, A., UROŠEVIČ, B. & SROT, M.: POZOT na kalamitni usycháni Borovic doprovázené cenangiosou. Lesn. Práce 1960(8), pp. 361~363, (1960) (R.A.M. 40: 568, 1961)
- KITAJIMA, K. : Jubyogaku-oyobi-mokuzaifukyuron (Forest Pathology)(in Japanese), p. 131, (1933)
- 33) KOBAYASHI, T. & MAMIYA, Y. : Studies on the *Cenangium* dieback of pines (preliminary report) (in Japanese). 71th, Ann. Meet, Jap. For. Soc. pp. 266~268, (1961)

- 34) LAUBERT, R. : Beobachtungen und Bemerkungen über das Seuchenhafte diesjährige "Zweigspitzensterben" der Kiefern. Illus. Landw. Zeits. 46, pp. 543~544, (1926) (R.A.M. 6: 264, 1927)
- 35) LIESE, J. : Neue Beobachtungen über *Cenangium abietis* PERS. Zeits. f. Forst- u. Jagdw.
 44, pp. 227~229, (1922) (R. A. M. 1: 332~333, 1922)

- 38) : Brunchorstia destruens ERIKS., Erreger des Triebsterbens der Kiefer. For. Arch. 1933, 10, pp. 170~171, (1933) (R.A.M. 12:667, 1933)
- 39) Long, W. H. : The self prunning of western yellow pine. Phytop. 14, pp. 336~337, (1924)
- 40) MIURA, M. : Flora of Manchuria and East Mongolia III. Cryptogamy and fungi, pp. 103~ 105, (1928)
- 41) MOLNAR, A.C. : A disease causing flagging on ponderosa pine. Bi-m. Prog. Rept., Div. For. Biol., Can. Dept. Agr., 10 (3), p.4, (1954) (R.A.M. 34:117, 1955)
- 42) NANNFELDT, J.A.: Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten Disomyceten. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal., Ser. 4, vol. 8, no. 2, (1932)
- NEGER, F.W.: Die Krankheiten unserer Waldbäume und wichtigen Gartengehölze. pp. 159~160, (1919)
- 44) RAMSBOTTON, J. & BALFOUR-BROWNE, F.F., List of Discomycetes recorded from the British Isles. Trans. Brit. Myc. Soc. 34, p.99, (1951)
- 45) ROBAK, H.: Dothichiza pityophyla (CDA.) PETR. the pycnidial stage of a mycelium of the type Pullularia pullulans (de B.) BERKHOUT. Sydowia 6, pp. 361~362. (1952) (R.A.M. 32 : 598, 1953)
- 47) SACCARDO, P. : Sylloge Fungorum 8, pp. 560~561, (1889)
- 48) _____: *Ibid.* 16, p. 763, (1902)
- 49) Sawada, K. : Fungi inhabiting on conifers in the Tohoku District II. Fungi on various conifers except "sugi". Bull. Gov. For. Exp. Sta., Tokyo, 48, p.131, (1950)
- 50) Schwarz, F.: Die Erkrankung der Kiefern durch Cenangium abietis. 126 pp. (1895)
- 51) Schwarzman, Mme. S.R. : (On the new fungus species *Cenangium kazachstanicum* Schwarzm. n. sp.). Bull. Soc. Nat. Moscou 51, pp. 137~145, (1946) (R.A.M. 26: 366, 1947)
- 52) SEAVER, F. J.: North American cup fungi, Inopeculates. pp. 297~298, (1951)
- 53) SHIRAI, M.: On the flagging disease of Japanese black pine (in Japanese). Nihon-Nogyo-Zasshi (Jap. Agr. Mag.) 7 (5), pp. 24~28, (1911)
- 54) SPAULDING, P.: Diseases of North American forest trees planted abroad. U.S.Dept. Agr., Agr. Handb. 100, p.8, (1956)
- 55) Τομάδενιζ-Grujoska, M.: I kongres stručnjaka za zaštitu bilja. Zasht. Bilja, 1958, 47~
 48, pp.105~108, (1958) (R.A.M. 39:267, 1960)
- 56) Van VLOTEN, H.& GREMMEN, J.: Studies in the Discomycete genera Crumenula de Not. and Cenangium Fr. Acta Bot. Neerl. 2, pp. 226~241, (1953)
- 57) WEIR, J. R.: Note on *Cenangium abietis* (PERS.) REHM on *Pinus ponderosa* CAURS. Phytop. 11, pp. 166~170, (1921)
- 58) YOKOSAWA, Y.: Diseases found in Tohoku District in the year 1957 (in Japanese). Ann. Rept. Aomori Branch of Gov. For. Exp. Sta. No.5, p. 42, (1958)

-150 -

マッ類の皮目枝枯病菌(小林・真宮)

-Plate 1-







