

マツ類の群状枯死を起こす「つちくらげ」病 に関する研究*

佐藤邦彦⁽¹⁾・横沢良憲⁽²⁾・庄司次男⁽³⁾

K. SATÔ, Y. YOKOZAWA and T. SHÔJI: Studies on *Rhizina*
Root Rot Causing Group Dying of Pine Trees

要 旨：東北地方の海岸砂丘林を主としたマツ林の、群状枯損のほとんどは本病に起因する。

子のう胞子は 40~42°C の12時間処理により発芽した。コロニー発育の温度範囲は 0~33°C、適温 25°C で、酸性で良好、アルカリ性では不良であった。

病原菌の土壌接種でアカマツ、クロマツ、カラマツ、アカトド苗に病原性を確認し、発病は病原菌が土壌中に優占した場合にかぎられた。寄主として針葉樹7種、広葉樹2種をあげた。なお、患部のじん皮組織に形成するせん孔虫の食こん状のものは、菌糸束による腐蝕こんであることを確かめた。

林木の発病は、病原菌の汚染範囲林床にかぎられ、不整形に拡大する。汚染林床では、担子菌類の菌糸網層が消失して透水性が高まった。病原菌の汚染深度と根系の腐朽深度は、外縁部に向かってしだいに浅くなった。菌糸網層の消失は、病原菌による落葉や粗腐植の分解に起因する。土壌からの病原菌の検出には、アカマツ生枝によるトラップ法が適用できた。子実体の発生は、林床の耕起およびL~F層の除去によって促進されたが、化学肥料と消石灰施用の影響は認められなかった。

春の山火事跡のマツの根系の分布範囲には、約3か月後から子実体が群生し、壮老齢林に多く幼齢林に少なく、乾燥地では少なかった。林木の被害は焼跡を起点として進展する場合がきわめて多く、特に砂丘地で著しい。菌糸の発育は焼土とアカマツの根のてん加によって促進されたが、木灰のてん加により阻害された。アルカリ性土壌では発育不良で、酸性~強酸性土壌では良好であり、アカマツ稚苗の発病は酸性が強くなるにつれて増し、アルカリ土では全く発病しなかった。

クロマツはアカマツよりも被害例が多く、海岸砂丘では林齢が高まるにつれて、林床土壌が酸性化して発病しやすくなった。クロマツ苗の発病の気温範囲は 15~31°C、適温は20~25°C付近にあった。

I ま え が き

1965年、林業試験場東北支場昆虫研究室長木村重義技官が、宮城県石巻市長浜国有林のクロマツ海岸林の群状枯損木のまつくいむしの調査の際に、その寄生木の根部に、ほとんど例外なく一定タイプの腐朽を発見した。さらに、同技官は岩手県陸前高田市のアカマツとクロマツ海岸林において、同様な根の腐朽部に樹脂が浸出したために、砂が固結して団子状をなしているものを見出した。その後、同様な被害が秋田県能代市の海岸林でも認められ、これらのマツ林の被害には、なんらかの土壌病原菌が関与している疑いが濃厚となった。

たまたま、1966年11月、当時の東北支場保護部長小野 馨博士が木村室長と前記の石巻海岸林に同行し、まつくいむしの寄生木の根元やその付近の林床に、群生する子のう菌の一種の子実体を発見した。同博士は、本菌が林木の枯損との関連性が濃厚であると判断して標本を持ち帰り、著者らに提供された。著者らはこの標本により、欧米においてマツ類をはじめとして針葉樹の群状枯損を起こす病原菌である *Rhizina*

* 昭和43~46年度、農林水産技術会議特別研究「まつくいむしによるマツ類の枯損防止に関する研究」成果の一部
1974年4月18日受理

(1) (2) (3) 東北支場

undulata Fr. ex Fr. (*R. inflata* (Schäff.) Karst. ツチクラゲ) と同定し、子実体組織と罹病組織からの病原菌の分離培養に成功した。その後、本病の病名は伊藤²⁰⁾によりつちくらげ病と命名された。

かつて、*R. undulata* の病原性にはかなり疑問もたれていたこともあったが、フランスにおいて Prillieux³⁵⁾ が本菌を *Pinus maritima* の “la maladie du ronde”^{*1} の病原と考え、ついで Hartig¹⁶⁾ はドイツのマツ林、およびほかの針葉樹林の “Ring-suche”^{*2} の病原としてあげた。また、本菌は林木だけでなく、苗木をも侵すことが指摘されている (Eulefeld⁵⁾, Weir⁴³⁾)。

本菌による病害は、ドイツ、フランス、英国本土、アイルランド、ニュージーランド、フィンランド、オランダ、スウェーデン、米国、カナダなどに広く分布し、特に北欧における被害が著しい。本菌は、*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Pseudotsuga* の各属を加害樹種とし、林木や苗木の根部や地ぎわ部を侵し、群状枯損を起こすことが報告されている (Hartig¹⁶⁾17)18), Tubeuf⁴²⁾, Weir⁴³⁾, Neger³¹⁾, Masse²⁶⁾, Rankin³⁶⁾, Boyce³⁾, Peace³³⁾, Biraghi²⁾, Laine²⁵⁾, Gibson⁶⁾, Gremmen¹¹⁾, Thompson・Tattar⁴¹⁾)。

本菌の子実体は林地のたき火跡、火入れ、山火事跡に著しく発生しやすく、これらの跡地を起点として林木の被害が広がることは、古くから観察されており、また実験的にも確かめられている (Gremmen⁹⁾, Hagner¹³⁾, Ginnis⁷⁾, Gibson⁶⁾)。

わが国においては本菌の子実体は、すでに1911年(明44)に栃木県日光で発見され、2年後にツチクラゲの和名を付して報告されている(安田⁴⁴⁾)。その後、本菌が本邦にかなり普遍的に分布していることは菌学者間には知られていた¹⁾¹⁹⁾。しかし、樹木の病原菌としては注目されることがなく、長年月が経過し、1968年に初めて林木の被害が報告された(伊藤²⁰⁾, 木村²⁴⁾)。

著者らは1966年から1971年まで、特別研究『まつくいむしによるマツ類の枯損防止に関する研究』の一環として本病の研究を担当し、従来まつくいむしの被害と考えられてきた、東北地方の海岸砂丘のクロマツとアカマツ林の群状枯損のほとんどが、本病に起因することを確かめることができ、一部の成果についてはすでに公表した^{37)~40)}。まだ多くの未解決のことが残されているが、本報はこれまで得られた成果を公表するものである。

この研究を行なうにあたり、終始ご指導と激励をいただき、かつ原稿の校閲をたまわった林業試験場保護部長伊藤一雄博士、多くの文献の検索をわずらわした林業試験場樹病科長青島清雄博士と同樹病研究室長小林享夫博士に対して、厚くお礼を申しあげる。また、病原菌の子実体を発見され、採集標本を提供していただいた林業試験場九州支場保護部長小野馨博士(前東北支場保護部長)と、林木の被害の発見者であり、研究材料の提供と調査に多大のご協力をいただいた、東北支場昆虫研究室長木村重義技官に対して敬意と謝意を表す。なお、被害林分の調査にあたっては、青森営林局石巻、十和田、久慈各営林署の多大な協力をいただいた。これらの各署の関係各位に対して厚くお礼を申しあげる。

II 本病の分布および被害状況

前述のように、本病は北半球を主とする各地に分布し、高緯度地方ほど分布と被害が多く、わが国でも北部や高海拔地に多い傾向が認められる。

東北地方における本病の被害は、被害林分の調査結果や聞きとり調査によれば、かなり以前から発生し

*1, *2 円形の伝染病の意

ていたらしいが、本病の罹病木に二次的に寄生するまつくいむしの加害と誤認されてきたために、確認が出来る結果となっている。

著者らの現在までの調査によると、Fig. 1 に示すように、東北地方の各県下に広く分布し、被害は海岸砂丘のクロマツとアカマツ林に集中して、集团的枯損の最大原因となっている。しかし、海岸林でも岩石地や埴壤土に成立する林分では、被害がまれである。したがって、被害の目だつ地域は砂丘の分布と一致し、大太平洋側では青森県三沢市のクロマツ林(淋代海岸)、岩手県陸前高田市高田松原海岸のアカマツとクロマツ林、宮城県雄勝町、石巻市長浜～渡波海岸のクロマツ林、鳴瀬町アカマツ海岸林、仙台市～亘理町の海岸クロマツ林、福島県原町市海岸といわき市海岸クロマツ林などである。日本海側では、青森県車力村(七里長浜)、秋田県八森町一能代市一八竜町クロマツ林、秋田市新屋クロマツ林、山形県遊佐町一酒田市一湯ノ浜クロマツ砂丘林があげられる。以上のうち、特に被害が目だつのは秋田市新屋海岸、石巻市と鳴瀬町海岸などである。被害集中個所の多くは、海水浴場、キャンプ場、ピクニックなどの炊事、休憩個所あるいは枯損木の焼却(秋田市)や焼畑開こん(遊佐町)の多いところ、森林作業員や入林者の休憩場所(宮城県)などの焼跡やたき火跡の分布の多い林分である。この数年来、東北地方の海岸林における本病の被害は急速に増大して、林相破壊の最大原因となり大きい問題になってきている。

被害は壮老齢林に多く、1代目造林地の幼齢林ではほとんど見られないが、被害林の林床に成立する天然下種苗や、マツ林の山火事跡の植栽苗では被害が目だち、特にクロマツの枯損が著しい。

内陸部の被害は、山火事跡あるいはたき火跡やその周辺に発生するもの以外は観察されなかったが、10数年以上の林齢のマツ林の焼跡には、ほとんど例外なく子実体の群生が認められた。

東北地方以外では、長野県大町市や伊那地方のアカマツとカラマツ林の被害が報告されており、褐色森林土やクロボク土壤に発生し、そのまん延には十分の警戒を要するということである(浜¹⁴⁾15)。

III 病徴および標徴

林木の被害は群状に発生し、ほぼ不整形円に枯損が広がり、その進行速度は年間半径3～5 mに達し、ふつつ4～5年間継続して進行して大きな穴を生ずる。この穴は2個以上交錯し、0.1ha ぐらいの大きな穴を形成することがある。疎林では密林に比べて被害進行速度が遅く、枯損本数も少なく、穴は不整形となるか、数本の群状枯損として現われる。また、片側の焼跡から出発した被害林分では、半円形に拡大することが多い。円内の林木のほとんどは樹齢に関係なく侵害されて枯死するが、被害程度の軽いものでは、健全な新根を形成して樹勢を回復して生き残るものもある。

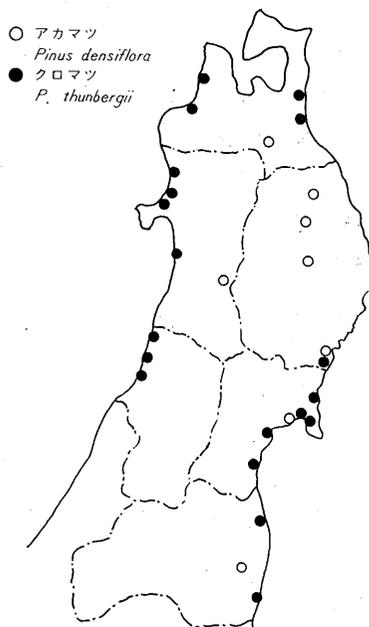


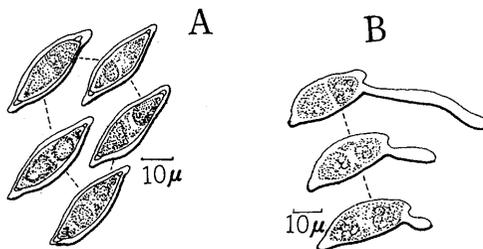
Fig. 1 東北地方におけるマツ類のつちくらげ病の分布
Distribution of *Rhizina* root rot of pine trees in the Tohoku district.

罹病木は根部の 1/3 ぐらいの腐朽がすすんでも、地上部には異状が認められないのがふつうであるが、針葉はしだいに生気を失い、黄変から褐変して全樹枯死にいたる。この段階のものでは根部の 2/3 以上の腐朽がすすんでいる。はじめは、被害の起点方向の地表近くに分布する細根が侵されて黒褐色に腐朽し、しだいに幹の根元部、主根や太い支根に広がり深度を増す。患部からは樹脂が浸出し、砂団子が形成される。

患部の粗皮およびその内部には、汚白色ひも状の菌糸束が迷走し (Plate 3, D), 菌糸はじん皮部と形成層部を侵害し、褐色あざ状の斑紋を形成し、しだいに拡大ゆ合し、大部分の根が侵害されると林木が枯死する。じん皮部と形成層部には、淡黄色放射状の腐蝕こんが菊花模様状にあらわれ、キクイムシ類の食こんに酷似する。罹病木の根元部およびその付近の林床には、5~11月に乾燥期を除いて病原菌の子実体を群生する (Plate 1, A~G, Plate 2, A~E)。

IV 本菌の形態と分類

子実体の幼若なものは円盤状または不整形、その周縁部は黄白色で、大きさを増すにしたがい脳状~牛ふん状、波状の突起と凹凸と溝を形成し、周縁は下方に湾曲する。新鮮なものは表面が赤褐色~栗褐色、のちに暗紫褐色~暗褐色に変ずる。子実体内部は中空で汚淡黄色、同色の太糸状の突起を形成し、特に地表に発生した子実体では、下面に太糸状の根状菌糸束 (Rhizoid) が多数地中に伸長し、その形状はクラゲに似る。子実体は径 3~10 cm, 厚さ 2~3 mm, 数個接合して 20 数 cm にも達することがある。子実体



A ; 子う胞子 Ascospores, B ; 発芽した子う胞子 Germinating ascospores

Fig. 2 *Rhizina undulata* の子う胞子 Ascospores of *Rhizina undulata*.

の生なものはもろく腐敗しやすいが、乾燥するとややコルク質をおびた黒色を呈し、越冬して翌年まで残存することがある (Plate 2, F, G, Plate 3, A, B, C)。

子実層は表面に発達し、やや光沢をおび、成熟したものでは褐色粉状の無数の子う胞子を放出する。

本菌の測定値は Table 1 に示すように、ほかの研究者と著者らの間には著しい差がなく、また形態的特徴も一致するので *Rhizina undulata* Fr.

Table 1. *Rhizina undulata* の測定値
Dimension of *Rhizina undulata*

| 測定者 Investigator | 子うの大きさ Size of ascus (μ) | 子う胞子の大きさ Size of ascospore (μ) | 側糸の大きさ Size of paraphysis (μ) |
|-------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------------|----------------------------------------|
| PHILLIPS (1887) ³⁴ | | 30~35×9 | |
| MASSEE (1915) ²⁶ | | 32~36×9~10 | |
| 小林 (1939) ¹¹ | 360~450×12~17 | 30~33×8~10 | 400~500×3~3.5 |
| 今関・本郷(1965) ¹⁹ | 300~400 余 | 30~40×8~10 | 幅 wide 6~7 |
| 伊藤 (1972) ²¹ | 400~500×14~17 | 30~40×8~10 | " 6~7 |
| 著者ら | 300~460×10~18 | 27~40×7~11 | " 6~7 |
| 平均 Average | 369×14 | 30×9 | |

ex Fr. と同定した。子のうは円柱状、大きさ $300\sim 460\times 10\sim 18\mu$, 8個の胞子を1列に含む。子のう胞子はぼうすい形, 両端に小突起をそなえ, 無色, 平滑, 単胞, 大きさ $27\sim 40\times 7\sim 11\mu$, 子実層には子のうのほか側に側糸と毛状の菌糸があり, 側糸は糸状, 頂端部はふくらんで褐色, 毛状体は厚膜, 褐色, 径 $6\sim 7\mu$ (Plate 3, E, F, Fig. 2)。

V 病原菌の生理的性質

1. 病原菌の分離

(1) 子のう胞子からの分離

子のう胞子の発芽は, 常法では全く認めることができなかった。それで JALALUDDIN²²⁾ が子のう胞子を 35°C に $24\sim 48$ 時間, 45°C に $4\sim 8$ 時間保つことによって発芽が促進されることを報告しているのだから, 著者らはこれを参考にして, 次の方法で子のう胞子からの分離培養を行なった。

できるかぎり新鮮で, しかも子のう胞子の成熟した子実体を選び, 小型の金網かごに入れて, 水道の蛇口下で流水で約2時間洗浄して付着している雑菌, 土砂, 小動物などを洗い流す。水洗した子実体の一部を切りとって, 水分を十分にきって, あらかじめ殺菌して準備しておいた, 9 cm 径ペトリ皿の2%ブドウ糖寒天平板培地上に配置した針金製台 (長さ 6 cm, 幅 1.5 cm, 高さ 0.7 cm) の上に, 子実体の表面を下向きにのせる。これを $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ に24時間保って子のう胞子を落下させたのち, 子実体と合をとり除いて $40\sim 42^{\circ}\text{C}$ で12時間高温処理を行なう。そののち $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ で培養すると, ほぼ1週間以内に発芽した子のう胞子に由来するコロニーが現われるので, 単一胞子のもので選んで, PSA の斜面培地に移植して $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ で培養する。なお, この場合, 平板培地上への子のう胞子の落下密度が高い場合には, 発芽成績が不良なので注意を要する。

(2) 子実体組織からの分離

幼若で新鮮な子実体の組織片をアンチホルミン 20 倍液に2分間浸漬し, 無水洗のまま乳酸でん加酸性 PSA 平板培地にならべて, $15\sim 20^{\circ}\text{C}$ で培養して低率ながら分離できた。

(3) 罹病組織からの分離

発病後間もない新鮮な材料を用いる。罹病組織切片をアンチホルミン 20 倍液に $3\sim 5$ 分間浸漬したのち, 無水洗のまま乳酸でん加の酸性 PSA 平板培地上にならべて 20°C に保つと, 数日中に病原菌のコロニーが現われる。組織からの分離は, ごく新鮮なものからはきわめて容易であるが, 少しでも古くなると *Trichoderma* の汚染が著しいためにきわめて困難で, $10\sim 15^{\circ}\text{C}$ で分離すると低率ながら成功することがある。

以上の各方法で分離した菌株を PSA 培地で培養すると, 白色綿毛状の気中菌糸が発達したかなり厚いコロニーを形成する。コロニーが老熟するにつれて淡褐色から褐色～濃褐色をおびてきて, 培地の変色も著しい。そして試験管やフラスコのガラス壁にそって, 基中に褐色～黒褐色樹根状の菌糸束 (Rhizoid) を形成する (Plate 4, A～C)。

2. 培地の種類とコロニーの発育

供試菌株は R₃-6 (岩手県大野村産アカマツの子実体子のう胞子から1969年10月9日分離) を用い, 培地ごと5個ずつの9 cm ペトリ皿の平板培地に, 径 3 mm の円盤状のコロニー切片をイノキュラムとした 25°C , 4日間の培養結果を Table 2 に示す。この結果から PSA (ジャガイモせん汁寒天) で最も発

育が良い。

3. ブドウ糖とショ糖の濃度とコロニーの発育

リチャーズ氏寒天培地を基本培地として、炭素源としてそれぞれブドウ糖とショ糖の所定量をてん加して、前実験に準じてコロニーの発育を調査した結果を Table 3 に示す。この結果から、糖を欠けば著しく発育が不良となるが、糖の含量と発育との関係は著しくない。

4. 硫酸アンモニアとアスパラギンの濃度とコロニーの発育

リチャーズ氏寒天培地を基本培地として、チッ素源として所定濃度の硫酸アンモニアとアスパラギンをてん加した平板培地を用いて、前実験に準じて実施した実験結果を Table 4 に示す。この結果から、チッ素を欠くと発育が不良となり、硫酸アンモニアでは濃度が高まると発育を阻害するが、アスパラギンではその影響が認められない。

5. 温度とコロニーの発育

実験—1

供試菌には、R₃—6、R₃—12 (岩手県玉山村産カラマツの子実体子のう胞子から1969年11月5日分離)、R₃—15 (岩手県山形村産アカマツの子実体子のう胞子から1970年8月14日分離) の各菌株を用いた。9 cm ペトリ皿のPSA 平板培地における所定温度下での培養結果は、Table 5 に示すように、発育温度範囲は 0~33°C、適温は 25°C 付近にある (Plate 4, E)。

実験—2

PSA 培地における菌糸束 (Rhizoid) の形成と、温度との関係をたしかめるために、供試菌として R₃—1 (宮城県石巻市産クロマツ罹病組織から1966年9月10日分離) と R₃—2 (同上子実体組織から分離) を用い、コロニーの発育については、9 cm ペトリ皿の平板培地で実験した。また、菌糸束 (Rhizoid) の形成については、試験管の斜面培地に 25°C で7日間培養したのち、所定温度で10日間培養してその形成状態を調査した。結果は Table 6 に示すように、菌糸の発育適温は 25°C 付近にあり、菌糸束の形成範

Table 2. 各種培地におけるコロニーの発育
Mycelial growth of the fungus on various agar-media after 4 days at 25°C

| 培地 Agar-media | コロニー直径 Diameter of colony (mm) | 菌糸の発達 Development of hypha |
|----------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|
| ジャガイモ寒天 Potato agar | 60 | +++++ |
| 斎藤氏ショウ油寒天 SAITO's soy agar | 34 | +++ |
| コウ母寒天* Yeast agar | 30 | + |
| リチャーズ氏寒天 RICHARDS' sol. agar | 36 | ++ |
| ツアベック氏寒天 CZAPEK's sol. agar | 45 | ++ |
| 土壤せん汁寒天** Soil decoction agar | 38 | + |

注：* 粉末コウ母エキス (大五栄養 KK) 10g, MgSO₄ 0.25g 水 1,000cc

** 病土水 1 l あたり 1 kg, K₂PO₄ 0.5g

Note：* Dried extract of yeast (Daigoeiyo) 10g, MgSO₄ 0.25g, Water 1,000cc

** Diseased soil by the causal fungus 1 kg/1 l, K₂PO₄ 0.5g.

Table 3. ショ糖とブドウ糖の濃度とコロニーの発育
Effect of concentrations of sacharose and glucose in RICHARDS' sol. agar on mycelial growth of the fungus after 6 days at 25°C

| 濃度 Concentration (%) | ショ糖 Sacharose (mm) | ブドウ糖 Glucose (mm) |
|-------------------------|-----------------------|----------------------|
| 0 | 32* | 30* |
| 0.5 | 35 | 46 |
| 2.0 | 37 | 47 |
| 3.5 | 36 | 51 |
| 5.5 | 45 | 53 |
| 7.5 | 38 | 52 |
| 10.0 | 43 | 50 |

注：基本培地リチャーズ氏培地：蒸留水 1,000cc, KNO₃ 10g, MgSO₄ 2.5g, KH₂PO₄ 5g, 寒天 20g, *...コロニー貧弱

Note：Modified RICHARDS' sol. agar, *...Colony developed very feebly.

Table 4. 硫酸アンモニアとアスパラギン濃度とコロニーの発育

Effect of concentrations of ammonium sulfate and asparagine in RICHARDS' sol. agar on mycelial growth of the fungus after 7 days at 25°C

| 濃度 Concentration (%) | 硫酸アンモニア Ammonium sulfate (mm) | アスパラギン Asparagine (mm) |
|-------------------------|----------------------------------|---------------------------|
| 0 | 18* | 40* |
| 0.3 | 50 | 44 |
| 0.6 | 54 | 45 |
| 1.0 | 45 | 43 |
| 2.5 | 31 | 41 |
| 5.0 | 17 | 41 |

注：* コロニーきわめて貧弱。

Note : * Development of colony is very feeble.

Table 5. コロニーの発育と温度との関係
Effect of temperature on mycelial growth of the fungus (after 5 days)

| 菌株 Isolate | R ₈ -6 (mm) | R ₈ -12 (mm) | R ₈ -15 (mm) |
|-----------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 温度 Temperature(°C) | | | |
| 0 | - | + | + |
| 3-5 | + | + | + |
| 10 | 13 | 18 | 25 |
| 15 | 18 | 31 | 36 |
| 20 | 33 | 71 | 69 |
| 25 | 44 | 74 | 77 |
| 28 | 32 | 74 | 80 |
| 33 | + | + | + |

Table 6. コロニーの発育および Rhizoid の形成と温度との関係
Effect of temperature on mycelial growth and rhizoid development of the fungus

| 温度 Temperature °C | R ₈ - 1 | | | R ₈ - 2 | | |
|----------------------|---------------------------------|------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|------------------------------|----------------------------------|
| | コロニー直径*1 Dia. of colony (mm) | 気中菌糸*2 Hyphal development | リゾイドの形成*3 Rhizoid development | コロニー直径*1 Dia. of colony (mm) | 気中菌糸*2 Hyphal development | リゾイドの形成*3 Rhizoid development |
| 10 | 6 | + | - | 4 | + | - |
| 15 | 20 | + | - | 12 | + | - |
| 20 | 56 | + | + | 49 | + | + |
| 25 | 74 | + | + | 76 | + | + |
| 30 | 53 | + | + | 48 | + | + |
| 35 | 0 | + | - | 0 | + | - |

注：*1 72時間後、*2 10日後、*3 7日間 25°C で培養後所定温度で10日間培養。

Note : *1 After 72 hours, *2 After 10 days, *3 Inoculated for 7 days at 25°C, and then held at each temperature for 10 days.

Table 7. コロニーの発育と培地の水素イオン濃度との関係
Effect of H-ion concentrations on mycelial growth of the fungus at 23°C

| pH | コロニー直径 Diameter of colony (mm) | |
|--------------|--------------------------------|------------------|
| | 3日後 After 3 days | 4日後 After 4 days |
| 3.5* — 3.7** | 34 | 62 |
| 4.3 — 4.4 | 57 | 80 |
| 5.1 — 5.6 | 71 | 85 |
| 5.9 — 6.3 | 74 | 85 |
| 7.0 — 6.8 | 63 | 80 |
| 7.5 — 7.2 | 44 | 59 |
| 7.8 — 7.4 | 34 | 48 |

注：*……培養開始時の pH

*……培養終了時の pH

Note : *……Initial pH

*……Last pH

圃は 20~30°C, 適温は 25°C 付近にある。

6. 水素イオン濃度とコロニーの発育

供試菌は R₃-6 を用い、HCl と NaOH 溶液をてん加して pH を調整した、PSA 平板培地における発育を調べた結果を Table 7 に示す。この結果から、pH 5.1, 5.9 が最適でアルカリ側より強酸性側の発育が良い (Plate 4, D)。

7. 病原菌の子実体発生試験

罹病根の組織から分離した菌株が *R. undulata* であることの確認と、人工培養による子実体形成方法を明らかにするために、次の試験を行なった。

供試菌株は宮城県石巻市のクロマツ罹病組織から、1966年11月10日分離したものをを用いた。地上に落下しているアカマツの古い球果をよく水洗したのち、十分吸水させたものを 1,000cc の三角フラスコに 10 個ずつ入れて、120°C で 20 分間蒸気殺菌し、試験管 3 本分の培養菌糸を接種して 25°C で 15 日間培養し、球果に菌糸を十分に繁殖させた。3 個の 1/5,000 a ポットに川砂をつめて、前記の球果を 10 個ずつ 10cm 深さに埋め、1967年4月4日から温室内におき、ずい時かん水して管理した。その結果、5月6日、2 個のポットに子実体 5 個 (径 3~7 cm) が発生したが、その後の発生がなかった。

8. 考察および結論

GREMMEN⁸⁾ は麦芽寒天上で多数の子のう胞子が発芽したと報告したが、著者らは常法では発芽が全く認められず、胞子からの分離培養が不可能であった。しかし、JALALUDDIN²²⁾ 氏法に準じて高温処理することにより、容易に分離することができた。なお、GREMMEN¹¹⁾ も、38~40°C の熱処理で休眠打破が起こることを報告している。

コロニーの発育は、合成培地に比べて PSA 培地で良好であり、リチャーズ寒天培地を基本培地とした場合、糖を欠けば著しく発育が低下し、ブドウ糖とショ糖の 0.5~10% 含量範囲では著しい発育差を認めなかった。NORKRANS³²⁾ らの液体培地 (HAGEM 培地) での実験では、ブドウ糖含量 1% が最適としており、固形培地よりも糖の含量の影響が大きい。

次にチッ素源として硫酸アンモニアとアスパラギンを用いた実験では、チッ素を欠けば著しく発育不良で、硫酸アンモニアでは 0.3~0.6% の含量で良好で、高濃度になるにつれて不良になった。アスパラギンでは 5% までの範囲では発育の影響は顕著でなかった。

コロニー発育の温度範囲は 0~33°C, 適温は 25°C 付近、菌糸束 (Rhizoid) の形成範囲は 20~30°C 適温は 25°C であった。この結果は JALALUDDIN²²⁾ のコロニー発育の温度範囲 10~32°C, 適温 25°C よりも最低温度が低く、NORKRANS ら³²⁾ の適温 20°C よりも高温にある。

コロニー発育の培地の最適 pH 範囲は 5.1~5.9 にあり、アルカリ性側では強酸性側におけるよりも不良である。なお、NORKRANS ら³²⁾ の液体培地での実験では、pH 3.0 に最適値が得られている。

アカマツの古球果に病原菌を培養して、川砂中に埋めてわずかながら子実体の発生が認められた。この結果から本菌は、腐生生活だけで子実体が形成されることが確かめられた。なお、MASSEE²⁶⁾ はオガ屑の古い堆積上に多量に発生すると述べているので、人工培養により多量の子実体を得られる可能性がある。JALALUDDIN³³⁾ は地面を加熱した場合の子実体の発生には、地中に針葉樹の新鮮な根の存在を必要とすることを報告しており、また、野外観察からは、マツの落葉や落枝などの堆積物を栄養源としているものと考えられるので、子実体の発生量を増大させるには、培養材料の検討を要する。

VI 本菌の病原性

1. 接種試験

本菌の病原性を確かめるために、アカマツとクロマツの1～3年生苗を用い、根部に焼傷や切傷を与えて、PSA 培地およびオガ屑に培養した菌糸をイノキュラムとして接種し、殺菌水を吸収させた脱脂綿をおおって殺菌土や焼土に植え付ける方法、PSA 培地、オガ屑あるいはアカマツ球果に培養した菌糸を、はち土および供試苗の根部に接種する方法などにより反復して試験したが、病原性の発現は認められなかった。これらの試験においては、土壌中における病原菌の発育まん延が不十分であったり、*Trichoderma* や *Penicillium* に汚染されていたので、次の方法に改めた。

東北支場苗畑表土を、ふた付き9 cm 径（9 cm 高さ）腰高ペトリ皿につめて、高圧蒸気殺菌し、9 cm ペトリ皿の PSA 平板培地の新鮮なコロニーの1/2分の細片を接種した。これにルペロン1,500倍液に3時間浸漬したのち、殺菌水で十分に洗浄した種子をまき付けて、腰高ペトリ皿にふたをして20～25°C 採光式定温器に保つと、10日以内に地表まで菌糸がまん延し、しだいに土壌全体にまわる。雑菌に汚染されず菌糸が十分にまわったものでは、発芽苗に倒伏型から根腐型の被害が発生する。なお、苗木に対する接種には、前記のように鉢内の土壌に病原菌が十分繁殖したものを準備し、根部を十分洗浄した苗木を植え付けて、採光定温器内か温室内で発病状態を調査した。

試験一 各種土壌におけるアカマツ実生苗に対する接種試験

供試菌株は R₅-6 で、供試土壌は下記のものを用い、土壌ごと4個ずつの腰高シャーレに、前述の実生苗に対する接種法によりアカマツ種子を200粒ずつまき付けて、25°C で発病状態を調査した。

砂土：岩手県陸前高田市海岸のアカマツ、クロマツ混交林発病土壌（蒸気殺菌）。

砂土焼土：同上土壌を腐植が焦げる程度に焼土後蒸気殺菌。

壤土：東北支場苗畑表土（蒸気殺菌）。

壤土焼土：同上土壌の腐植が焦げる程度に焼土後蒸気殺菌。

種子の発芽は1週間後に、その9日後に発病を開始した。

罹病苗の病徴を次に示す。稚苗の茎の地ぎわが水浸状に色があせ、くびれて褐変して倒伏する。根部の発育が阻害されて、褐変腐敗し、汚白色の菌糸がからまりつく。地上部が木質化してくると倒伏することがなく、根腐型の病徴を示す。試験開始から50日間の結果は Fig. 3 に示すように、砂土での発病が最も少ないが、焼土によって著しく増大した。なお、罹病苗の新鮮な患部組織からは、前述の罹病組織からの分離法により病原菌の再分離が容易にできた (Plate 4, F)。

試験二 各種針葉樹稚苗に対する接種試験

実生苗に対する接種法により、アカマツ、クロマツ、カラマツおよびアカトド各種子を200粒ずつ4個の腰高シャーレにまき付けて、23°C の採光式定温器内の発病状態を調べた。

まき付け10日後に発芽を開始し、それから10日経過して発病が認められ、その経過を Fig. 4 に示す。この結果から、クロマツにはアカマツに対するよりも病原性が強く、アカトドに対しては最も弱い。なおカラマツの発病が比較的多い原因は、照度不足のために苗木が軟弱化したためと思われる。

2. 本菌の寄主

著者らが、これまで確認した *R. undulata* の寄主を次に示す。

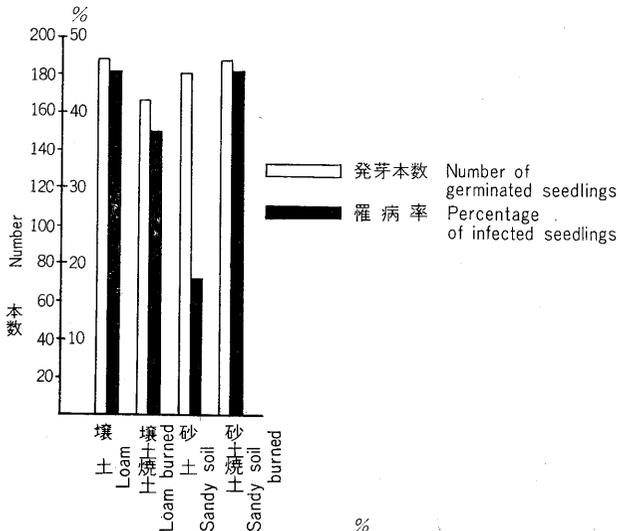
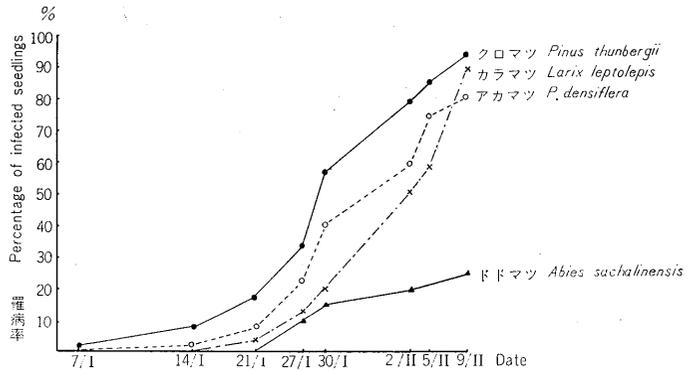


Fig. 3 各種土壌におけるアカマツ稚苗に対する病原菌の接種試験結果
Results of inoculation experiment of the fungus to Japanese red pine seedlings in several soils.

Fig. 4 各樹種稚苗に対する *R. undulata* の病原性 (発病経過)
Results of inoculation experiments with *R. undulata* to several coniferous seedlings.



クロマツ *Pinus thunbergii*, アカマツ *P. densiflora*, ゴヨウマツ *P. parviflora*, カラマツ *Larix leptolepis*, ハイネズ *Juniperus conferta*, ハマハイビャクシン *J. chinensis* var. *pacifica*, アカトド *Abies sachalinensis*, オオバヤシバシ *Alnus sieboldiana*, ニセアカシア *Robinia pseudoacacia*。

ただし、広葉樹の被害は軽微で枯死するものは認められない。

つぎに、アカマツ林の山火事跡の林木の根株に子実体が発生した樹種を示す。

スギ *Cryptomeria japonica*, コナラ *Quercus serrata*, ミズナラ *Q. crispula*, ヤマハギ *Lespedeza bicolor* var. *japonica*, ヤマツツジ *Rhododendron kaempferi*, ナツハゼ *Vaccinium oldhami*, アオダモ *Fraxinus lanuginosa*, マンサク *Hamamelis japonica*, ヤマゲワ *Morus bombycis* f. *spontanea*, ノリウツギ *Hydrangea paniculata*。なお欧米における寄主を HARTIG¹⁶⁾17)18), WEIR⁴³⁾, RANKIN⁸⁶⁾, LAINE²⁵⁾, BROWNE⁴⁾, MOORE²⁷⁾, THOMPSON・TATTAR⁴¹⁾により次に示す。

Pinus strobus, *P. monticola*, *P. contorta*, *P. contorta* var. *latifolia*, *P. nigra* var. *maritima*, *P. nigra* var. *poiretiana*, *P. sylvestris*, *P. pinaster*, *Picea sitkaensis*, *P. abies*, *P. sitchensis*, *P. rubens*, *Abies pectinata*, *A. alba*, *Larix occidentalis*, *L. decidua*, *L. leptolepis*, *L. sibirica*, *Tsuga heterophylla*, *T. mertensiana*, *Pseudotsuga douglasii*, *Castanea vesca*, *C. sativa*。

3. マツの患部組織における腐蝕こんの形成

前述のように、本病に罹病したアカマツとクロマツの成樹や稚樹の根部、あるいは幹の地ぎわの患部のじん皮部と形成層部には、あざ状の褐色斑紋のほか、淡黄色放射状のキクイムシの食こん状、あるいは菊花状の腐蝕こんが形成される。この腐蝕こんは、本病の診断にあたって特記すべき特徴であって、罹病樹の根元やその近くに子実体が発見されない場合や、その発生期外における診断の最有力な手がかりになる。しかし、欧米の文献には、この腐蝕こん形成の記載がなく、また、自然発病の材料では、腐蝕こん部には菌糸束の存在を認めることができなかったため、その形成過程を確かめるために次の実験を行った。

1971年1月13日、10年生アカマツを伐り、径 6~8 cm の幹、枝を 7 cm 長さに切って、水道水で十分に洗浄し、殺菌した 9 cm 径腰高ベトリ皿内に 1 本ずつ収め、10本供試した。木口部に R₃-6 菌の PSA 斜面培地に培養した試験管 1 本分の菌糸を接種し、25°C に保った。イノキュラムからは菌糸がさかんに発育伸長し、木口部から樹皮表面にまん延し、特に(樹皮)粗皮の裂目にそって発達が著しかった。15日後に樹皮を削って調査したところ、多数の典型的な腐蝕こんが認められた。その形成は粗皮の裂目部に多く認められ、菌糸はこの部分から侵入しやすいことを示す。新鮮な腐蝕こんの特に先端部には汚白色の菌糸束が存在し、じん皮組織を腐蝕しつつ伸長しており、古くなると消失する状態が観察された。その形成数は Table 8 に示すように、自然発病の材料に比べて著しく多い。なお、腐蝕こん部に見られる菌糸束 (Rhizoid) と、試験管の PSA 斜面培地に形成するものとは酷似しており、同一のもつ認められる (Plate 5, A)。

4. 考察および結論

かつて本菌は腐生菌と考えられていたりして、病原性にはかなりの疑問がもたれていたが、HARTIG¹⁶⁾は、多種類の針葉樹の根を侵して枯死を起こす能力があることを明らかにした。しかし、接種試験による裏付け

Table 8. アカマツ生枝における腐蝕こんの形成
Development of rot traces caused by the fungus in
green twigs of Japanese red pine

| No. | 直 径 Diameter of green twig (cm) | 腐 蝕 痕 の 形 成 数 Number of rot traces formed | | | |
|---------------|---------------------------------------|----------------------------------------------|------|------|------------|
| | | L | M | S | 計 Total |
| 1 | 7 | 7 | 12 | 24 | 43 |
| 2 | 6 | 4 | 21 | 32 | 57 |
| 3 | 8 | 7 | 18 | 46 | 71 |
| 4 | 8 | 12 | 21 | 36 | 69 |
| 5 | 7 | 11 | 34 | 42 | 87 |
| 6 | 7 | 10 | 21 | 36 | 67 |
| 7 | 8 | 7 | 18 | 32 | 57 |
| 8 | 8 | 6 | 26 | 41 | 73 |
| 9 | 7 | 3 | 24 | 21 | 48 |
| 10 | 6 | 9 | 36 | 18 | 63 |
| 平均 Average | | 7.6 | 23.1 | 32.7 | 63.4 |

注 Note: 腐蝕こんの長さ。Length of rot trace.
L: 長さ 10 mm 以上 Above 10 mm
M: 長さ 5~10 mm 5~10 mm
S: 長さ 5 mm 未満 Below 5 mm

に欠けている。ついで、Weir⁴³⁾は子実体の子のう胞子の濃厚浮遊液（土壌でん加）を、*Pinus monticola* 苗に接種して発病したと報告した。初めて、純粋培養の病原菌の、人工接種により病原性を確認したのは JALALUDDIN²³⁾である。氏はマツ材ブロックおよびトウモロコシとオガ屑培養の菌糸、および子のう胞子の発芽に起原した菌糸をイノキュラムとして、ポットの酸性土壌に接種して *P. sylvestris* 苗に病原性を確認している。

著者らの試験結果では、苗木が成立する土壌に接種した菌糸が、十分にまん延して土壌に優占した場合には、明らかに病原性を発現した。そして、*Trichoderma* などによって汚染されて病原菌の発育が阻害された場合には、発病しないことは JALALUDDIN²³⁾の報告と一致した。

アカマツ稚苗の発病は、壤土では砂土におけるよりも多く、砂土では焼土によって発病がふえた。壤土での発病が砂土よりも多く、自然発病の場合と一致しないのは、人工接種では接種された病原菌以外の、微生物の影響が除去されているためであろう。

クロマツ稚苗には、アカマツに比べて病原性が強く現われたことは、自然発病の観察結果と一致し、また、カラマツとアカトド苗にも病原性が認められた。

自然発病の寄主として欧米で未記録の *Juniperus* 属と *Alnus* 属が新たに追加された。

わが国における被害はクロマツとアカマツが主体であるが、長野県下ではカラマツ林の被害例¹⁵⁾もあり、英国では *Picea sitchensis* 林に被害が多いこと³³⁾などからみて、わが国の高緯度地方や高海拔地帯の針葉樹林では、警戒を要する病害と思われる。

マツの罹病樹の患部のじん皮部、あるいは形成層に現われる腐蝕こんの形成過程を、マツ材に対する病原菌の接種によって確かめ、じん皮組織が菌糸束によって腐蝕された跡であることが実証された。

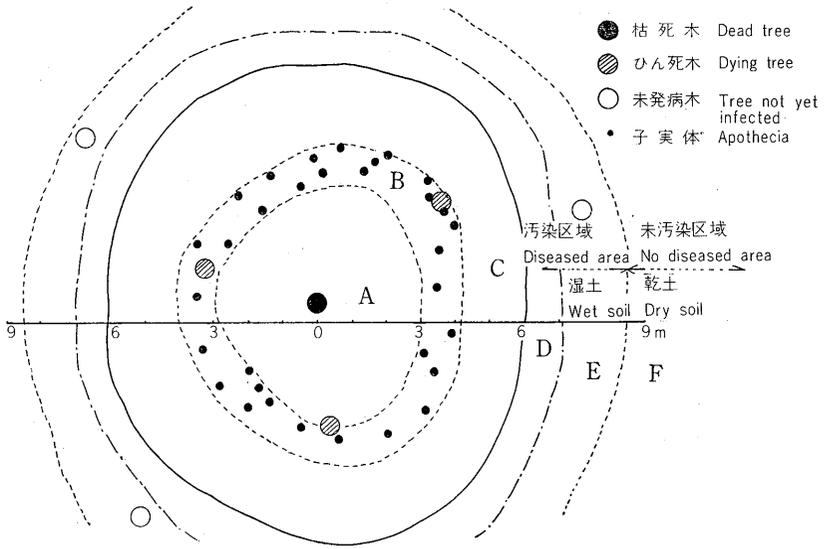
NORRANDS・HAMMARSTRÖM³²⁾によれば、本菌はセルロースとペクチン分解酵素を産生することが明らかにされており、これが腐蝕こん形成に関与しているものと考えられる。

VII 本菌の生態

1. 林地における被害の進行と本菌の生態

宮城県鳴瀬町筒場山国有林および青森県三沢市の、アカマツとクロマツの発病林分における林木の根系の調査中に、本菌の子実体の発生区域から数メートルの外側に、土壌が湿っているところと、乾燥しているところとの明りょうな境界線が現われていた。そして、湿った部分では落葉層の分解がすすんで膨軟化し、F～A層に発達していた担子菌類の菌糸網層が消失していることに気づいた。また、筒場山国有林では、汚染区域のマツタケのシロが消失しつつあることも観察された。その後の調査により、上記の現象は林木の根の腐朽や子実体発生帯の進行と平行して現われ、病原菌の汚染範囲を示すことが確かめられた。そして、群状枯損個所を中心に、林床の表層を除いてA層を露出させて調査することによって、汚染範囲が推定できるようになったので、この知見を応用して次の調査を行なった。

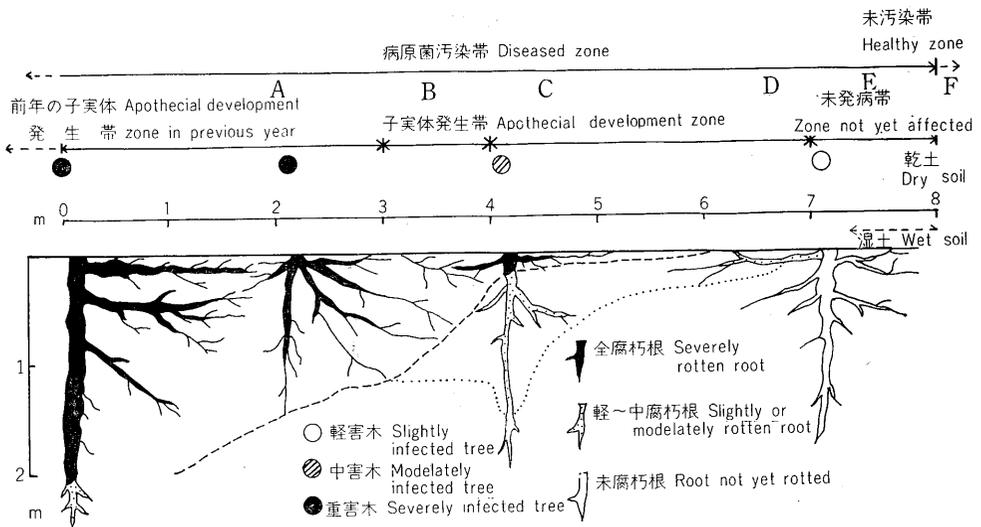
1970年11月9～10日、筒場山国有林の推定110年生アカマツ林の群状枯損個所2個所の中心部から、外周の被害進行方向に向かって直線に幅1m深さ2mの溝を掘って、林木根系の腐朽の進行状態、L、F、H層～A層における菌糸網層の発達状態および土壌の乾湿状態などについて調査した結果は、Fig. 5, 6の模式図に示すように、林木根系の腐朽深度は中心部から外縁部に向かうにつれて浅くなる。そして、病原菌の汚染区域の先端部に幅約2mの根系の未腐朽帯が見られ、その3m前後内部に子実体発生帯があり、



注 Note :

- | | |
|----------------|----------------------------------------------------------|
| A : 前期の子実体発生区域 | Area where apothecia developed in the preceeding season. |
| B : 子実体発生区域 | Area where apothecia develope. |
| C : 根系腐朽進行区域 | Area where root system is fairly rotten. |
| D : 浅層根系腐朽区域 | Area where root system in surface soil is rotten. |
| E : 根系未腐朽区域 | Area where root system is not rotten. |
| F : 病原菌未汚染区域 | Healthy area. |

Fig. 5 アカマツ林のつちくらげ病の進行拡大模式図 (宮城県鳴瀬)
Sketch of spreading of *Rhizina* root rot in Japanese red pine stand (Naruse, Miyagi).



注 Note : Fig. 5 に準ずる。Followed Fig. 5

Fig. 6 アカマツ林のつちくらげ病の進行拡大模式図 (宮城県鳴瀬)
Sketch of spreading of *Rhizina* root rot of Japanese red pine stand (Naruse, Miyagi).

ここでは林木根系の 1/3 以上の腐朽がすすんでいる。病原菌の汚染区域の最外縁部では、F～A層に発達している菌糸網層消失の明りょうな境界線が認められる。この線を境にして、汚染区域では透水性が良好になる結果、未汚染区に比べて含水率は 5 cm 深さで 1.4 倍、50 cm で 2.4 倍、100 cm で 1.4 倍に増大した (Plate 5, C, D)。

なお、罹病木の垂直根の分布個所では、病原菌の土壤汚染深度が増すことが土壤中の菌糸の発達状態から観察された。なお、根系の接触感染の現象も観察されたが、病原菌の汚染土壤範囲内で起こった例しか見られなかった。

2. 本菌の落葉層の分解による菌糸網層の消失と土壤透水性の変化

病原菌によって汚染された林床の菌糸網層の消失する原因と、汚染土壤における透水性の変化を実験的に確かめるために、次の諸実験を実施した。

(1) 病原菌による落葉層の分解

1970年11月10日、前記筒場山国有林のアカマツ林の菌糸網層が著しく発達した林床から、L層からA層にわたり 4 cm 厚さの 20×20 cm 大きさに切り取って、20×25×2.5 cm のバットに収めて吸水させ、Table 9 に示す処理ごと 4 個ずつの中心部に、R₃-6 菌の 9 cm ペトリ皿 1 個分の PSA 培地培養のコロニーを接種し、バットとともにポリエチレン袋に収めて 22°C の定温器内に 2 か月間保ち、落葉の分解程度および分解の結果として現われる膨軟化の程度を、山中式土壤硬度計で測った測定値を Table 9 に示す。この結果から、特に火災殺菌区での落葉と粗腐植の分解が著しく、また菌糸網層の消失が認められた (Plate 5, E, F)。

なお、本実験のほかに実施した、9 cm ペトリ皿における病原菌の接種結果も全く同様であった。

(2) 本菌による林床の透水性の変化

1970年5月14日、青森県三沢市海岸砂丘の菌糸網層発達の著しい、クロマツ林 (27年生) の発病個所の菌糸網層の消失した地点と、それに隣接した未発病個所の菌糸網層の発達した地点の林床土壤における透水性について、マスグリーブ式浸透計を用いて比較した。結果 (3 点の平均値) は Fig. 7 に示すように菌糸網層の消失した汚染土壤では、未汚染土壤に比べて透水性が顕著に高まった。また、その隣接個所での土壤 3 相分布の測定結果も Fig. 8 に示すように、汚染土壤では液相の比率が著しく大きくなっており、特に浅い層ほど透水性が良好になることを裏づけている。

Table 9. 病原菌によるアカマツ落葉層の分解 (22°C, 2 か月後)
Decomposition of litter of Japanese red pine caused by the
fungus (after 2 months at 22°C)

| 処 理 Treatment | 分 解 程 度 Degree of decomposition | 相 対 硬 度 Relative hardness |
|--------------------------------------|------------------------------------|------------------------------|
| 無処理, 無接種 Untreated, uninoculated | — | 100 |
| 無処理, 接種 Untreated, inoculated | + | 96 |
| 火災殺菌*, 無接種 Scorched, uninoculated | — | 95 |
| 火災殺菌*, 接種 Scorched, inoculated | ++++ | 19 |

注 : * 中心部径 10 cm の円形にガスバーナーで火災殺菌。

Note : * Scorched with burner in a circle (10cm diameter) at center of the forest floor plates.

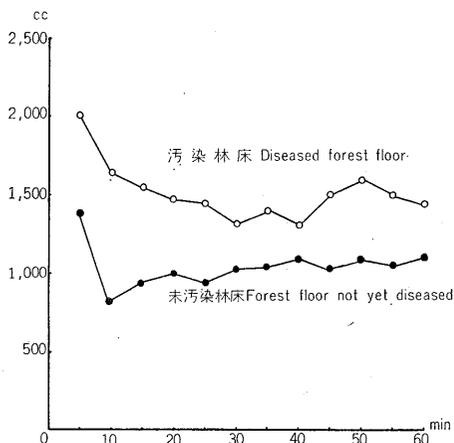
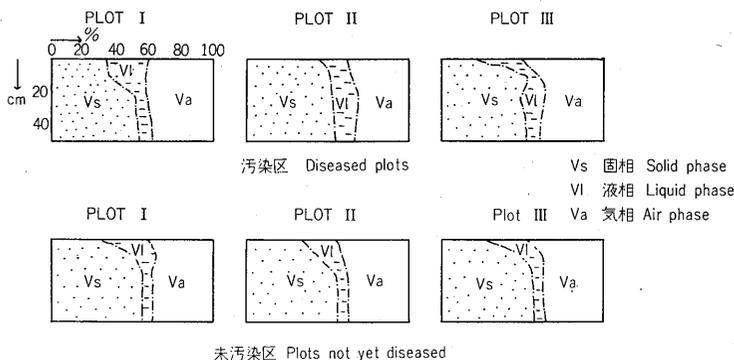


Fig. 7 病原菌の汚染林床と未汚染林床の透水性の比較（青森県三沢）
Comparison of permeability between diseased forest floor and healthy one (Misawa, Aomori).

Fig. 8 病原菌の汚染土壌と未汚染土壌の3相分布（青森県三沢）
Comparison of distribution of three soil phases between diseased forest floor and healthy one (Misawa, Aomori).



以上の現象をさらに確かめるために、1970年11月9～10日、宮城県鳴瀬のアカマツ林(推定110年生)において、汚染区と未汚染区および未汚染区の菌糸網層を除去した場合の透水性を比較し、結果をFig. 9に示す。また、汚染区と未汚染区およびその境界部(汚染区側)における、3相分布を調査した結果をFig. 10に示す。この結果は前記の三沢の結果とよく一致し、また、菌糸網層除去区では時間の経過につれて透水性が高まって、ついに汚染区での測定値を越した。

3. トラップ法による汚染土壌からの本菌の検出

1971年8月9日、宮城県鳴瀬町筒場山アカマツ林発病個所の子実体発生区域において、長さ30cm、径3～5cmのアカマツ生枝およびその樹皮を火炎で焦がしたものを、30cm間隔に頭部が見える程度

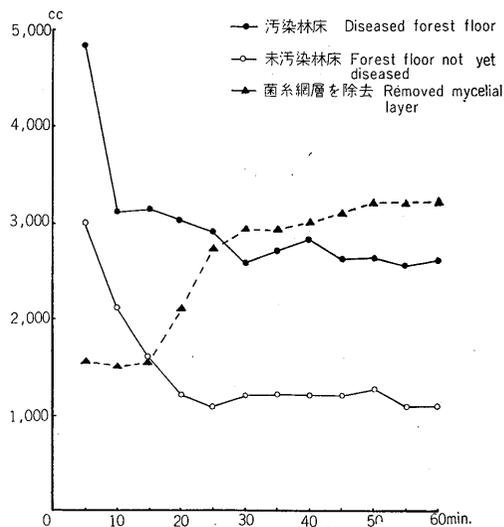


Fig. 9 病原菌の汚染林床と未汚染林床の透水性の比較（宮城県成瀬）
Comparison of permeability between diseased forest floor and healthy one (Naruse, Miyagi).

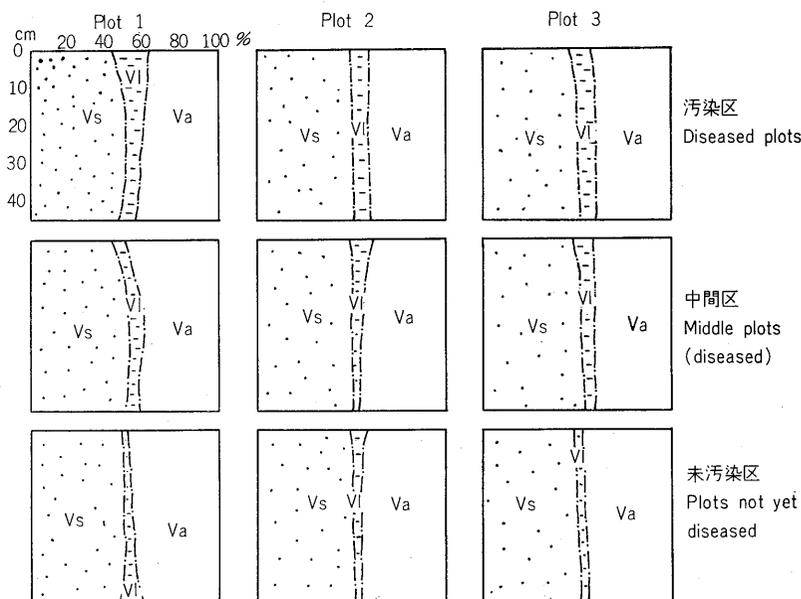


Fig. 10 病原菌の汚染土壌と未汚染土壌の3相分布 (宮城県鳴瀬)
Comparison of distribution of three soil phases between diseased forest floor and heathy one (Naruse, Miyagi).

Table 10. アカマツ枝条による土壌中からの病原菌の検出
Detection of the fungus from diseased soil by trap method
with Japanese red pine twigs

| 病原菌の侵害 Infection by the fungus | 枝条の処理 Treatment of twig | |
|------------------------------------------|----------------------------|-------------------------------------|
| | 無処理(本) Control (number) | 樹皮をこがす(本) Scorched bark (number) |
| 腐蝕痕と病斑形成 Rot trace and necrotic patch | 8 | 6 |
| 病斑形成 Necrotic patch | 3 | 5 |
| 不明 Indistinct | 8 | 8 |
| 形成なし None | 1 | 1 |

注：長さ 30 cm 径 3~5 cm, 土壌挿入期間1971年 8月 9日~29日。

Note: Length of twigs 30 cm, diameter 3~5 cm, period of insertion of the twigs in soil, 9~29, August in 1971.

の深さに土中に挿入した。20日後(8月29日)に回収し、はく皮して腐蝕こんおよび斑紋状病斑の存否により、病原菌の侵害の有無を確かめた。結果は Table 10 に示すように、かなり高率に検出された。なお、これらの枝条組織からの病原菌の分離を試みたが、*Trichoderma* による汚染が著しくて失敗した (Plate 5, B)。

4. 林床の耕起と本菌子実体の発生

発病地の林床においてモグラ、野ねずみの通路の地面の隆起部、山火事の消火作業のための土壌の掘り取り跡、および罹病木の根系調査のための掘り取り跡 (Plate 2, D) などに、子実体の発生が目だつことが観察されたので、次の試験を行なった。

Table 11. 林床処理の子実体発生におよぼす影響
Effect of soil raking of forest floor on development of apothecia of the fungus

| 処 理 Treatment | 子実体の発生数 Number of apothecia developed | | | |
|---------------------------------------------------|------------------------------------------|----|----|---------|
| | L | M | S | 計 Total |
| 無 処 理 Control | 1 | 7 | 3 | 11 |
| 耕 う ん 反 転 区 Turned up surface soil | 8 | 15 | 31 | 54 |
| L~F 層 除 去 Removed fallen leaves and F layer | 3 | 18 | 25 | 36 |

注 Note: 子実体の大きさ。Size of apothecia.
L; Above 5 cm, M; 3~5 cm, S; Below 3 cm

Table 12. 化学肥料の施用と病原菌の子実体の発生
Effect of chemical fertilizer application to forest floor
on development of apothecia of the fungus

| 区 名 Plot | 子 実 体 発 生 数 Number of apothecia developed (per m ²) | | |
|---------------|--------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|------------|
| | 林 床 Forest floor | クロマツ根元 Base of Japanese black pine tree | 計 Total |
| 無 処 理 Control | 3.3 | 1.7 | 5.0 |
| N | 4.5 | 0 | 4.5 |
| P | 2.5 | 2.5 | 5.0 |
| K | 3.0 | 4.0 | 7.0 |
| Ca | 2.0 | 4.0 | 6.0 |

注 Note: N 硫酸アンモニア Ammonium sulfate, 200g per m²
P 過リン酸石灰 Superphosphate 200g per m²
K 塩化カリ Pottassium chloride 100g per m²
Ca 消石灰 CaCO₃ 300g per m²

青森県三沢市淋代クロマツ林 (30年生) の群状枯損地を選び、1971年7月30日、子実体発生帯に接した外縁部に、1 plot 2 m×2 m の大きさに3回くり返し乱塊法の配置で Table 11 の試験区を設けた。耕うん区では、スコップで約 30 cm 深さに砕土せずに掘り起こし、L~F層除去区ではL~F層を削り取り、H層~A層を露出させた。9月30日の子実体の発生量は Table 11 に示すように、耕うん区では無処理区の約5倍、L~F層除去区では約3倍にふえている (Plate 6, A~C)。

5. 化学肥料の林床施用と本菌子実体の発生

菌類の子実体発生状態は、施肥によって変化するものがあることが知られているので、本病の発生する林床に化学肥料を施用した場合の影響を確かめるために、次の試験を行なった。

1969年10月14日、前記の青森県三沢市のクロマツ林の群状枯損地周縁の、翌年の子実体発生予想区域に plot の幅 2 m、長さ 5 m (進行方向) の試験区を3回くり返しの乱塊法の配置で設定し、それぞれ所定の肥料を均一に散布した。翌年9月17日の子実体の発生量は Table 12 に示すように、施肥の影響は著しくない。

6. 山火事跡地における本菌の生態と被害発生

本菌の被害や病原菌の子実体形成は、焼跡やその周辺から現われることについては多くの報告がふれており、著者らもその実例を観察している。たまたま、1969年5月上旬岩手県北部のアカマツ林地帯に数千haにおよぶ大山火事が発生した。同年8月上旬、その山火事跡地のいたるところに本菌の子実体形成が木村重義技官によって観察された。その後、著者らは岩手県山形村、大野村、玉山村、青森県新郷村、三沢市、秋田県田沢湖町などのアカマツ林、および秋田市、宮城県仙台市、亶理町のクロマツ林などの山火事跡地において、ほとんど例外なく多数の子実体の発生や林木の被害を認めた。

焼跡における子実体の発生は、砂丘地にかぎらず内陸でも同様に認められ、その発生には林相、地形、土壌条件および被災程度などと密接な関係があるように観察された。それで、岩手県久慈営林署管内山形村の山火事跡および青森県三戸営林署管内新郷村において、標準地を選んで調査した。つぎに、その代表的例について述べる。

調査—1

久慈事業区134わの沢沿いの林道の上部斜面に位置する、石礫に富む林地に成立する150~200年生のアカマツ天然生林で、幼壮齢の天然下種木が点生し、広葉樹が混交している。この調査林分は鎮火地点

Table 13. 山火事跡におけるツチクラゲの発生と環境
Effect of environmental factors on development of apothecia
of the fungus at forest fire sites

| Plot | 地形・土壌 Topography and soil type | アカマツ成立本数 Number of Japanese red pine trees | 林相 Stand type | 子実体発生量 Number or apothecia developed |
|------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------|
| 1 | 斜面下部 10~15°, B _B , 腐植堆積 Foot of slope, 10~15°, B _B , humus are heaped up. | 0 | 広葉樹林 Broad leaved forest | 0 |
| 2 | 斜面中腹, S 30° マツ針葉堆積 Mid-slope, S 30°, needles are heaped up. | 12 (9) | アカマツ老木点生, 下層 に広葉樹成立 Old Japanese red pine trees sparsely grow in broad leaved forest. | 26 |
| 3 | 峰, 10°, 石礫地, 針葉 堆積 Top, S 10°, B _B , stony place, needles are heaped up. | 20 (7) | アカマツ老木林, 幼樹点 生, 下層に広葉樹植生 Old Japanese red pine trees grow and broad leaved trees grow as under growth. | 149 |
| 4 | 中腹急斜面 40°, 石礫地, 乾燥, 腐植堆積少ない Mid-slope, steep S 40°, B _A , dry, humus are poorly heaped up. | 15 (1) | アカマツ老木林, 下層に 貧弱な乾生植生 Old Japanese red pine trees grow and poor vegetative cover develop on forest floor. | 26 |

注: 1969年9月8日調査(山火事後124日目), 各Plot 3m×3m, 4区平均, () 枯死木本数。

Note: Surveyed on 8, September in 1969 (after 124 days from forest fire), average of 4 plots (3m×3m), () number of died trees.

で、地表火をうけた生存木と枯死木が混じっている。

1969年9月9日、林相、植生、地形、土壌などの環境条件の異なる個所ごとに、ランダムに3m×3m 4回くり返しの Plot を選んで子実体の発生状態を調査し結果を Table 13 に示す。この結果から、子実体発生はアカマツの成立する Plot にかぎられる。また、乾燥しやすいと思われる尾根地形でも、アカマツの成立が密で林床が湿っているところ (Plot 3) では発生が多いが、その下方に位置していても乾燥の著しいところ (Plot 4) では、はなはだしく少なくなっている。なお、当調査地では倒伏したアカマツの腐朽木の焼けたものに子実体発生が目立ち、また、消火作業のための土壌の掘り取り跡の発生が著しかった (Plate 6, D)。

調査-2

久慈事業区 154い2の沢沿いの林道の上部斜面に位置し、ダムに面する17~20年生のアカマツ林で、峰には石礫が露出し、約200年生の老齢木が点生した地表火をうけたところである。

前調査地に準じて調査した結果を Table 14 に示すように、広葉樹林 (Plot 4) と土壌の乾燥の著しい峰地形 (Plot 3) では子実体は全く発生せず、その下方のかなり乾燥する地形 (Plot 2) では発生が少なかった。しかしこの plot でも、土壌の湿っている凹地形のところには集中的に発生が見られた。

調査-3

火災をうけたアカマツ林分の、林床における林木の分布と子実体の発生との関係を明らかにするために、次の調査を行なった。

調査地は岩手県大野村の民有の丘陵に成立する20~30年生のアカマツとカンワの混交林で、1969年5月

Table 14. 山火事跡におけるツチクラゲの発生と環境
Effect of environmental factors on development of apothecia
of the fungus at forest fire sites

| Plot | 地形・土壌 Topography and soil type | アカマツ成立本数 Number of Japanese red pine trees | 林相 Stand type | 子実体発生量 Number of apothecia deveoped |
|------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------------------------|
| 1 | 斜面下部, SW12°, B _B Foot of slope, SW 12°, B _B | 25(25) | 広葉樹との混交林 Mixed forest with broad leaved trees | 65 |
| 2 | 中腹, SW20°, B _A , 土 壌浅い。Mid-slope, SW 20°, B _A , shallow soil, dry | 27(27) | 同 do. | 13 |
| 3 | 峰, SW 25°, B _A , 石礫 地, 乾燥。Top, SW 25°, B _A , abundant gravel | 20(18) | アカマツ純林 Pure forest of Japanese red pine | 0 |
| 4 | 沢ぞい緩斜地, 5°, B _B , 適潤。 Area occupied by stream easy grade 5°, B _B , moist | 0 | 広葉樹林 Broad leaved forest | 0 |

注：1969年9月9日調査（山火事後125日目）、各 Plot 3m×3m、4区平均、()…枯死木本数。
Note: Servayed on 9, Sep. in 1969 (after 125 days from forest fire), average of 4 plots (3m×3m),
()…Number of died trees. av. of 4 plots (3m×3m).

- (4) 疎林下の石礫地などの乾燥地では子実体発生が少なく、ある程度湿った林床に発生が多かった。
- (5) 火災の翌年における焼跡の範囲外の林木への被害の進展と子実体の発生は、海岸砂丘では著しかったが、褐色森林土やクロボクでは石礫地などで部分的に認められたにすぎなかった。
- (6) 秋田市の15年生クロマツ海岸砂丘林において、4 m幅の歩道を境に鎮火したところでは、歩道を越しての被害拡大が起こらなかった。
- (7) 宮城県亘理町の海岸砂丘の山火事跡地に、被災2か月後植栽したクロマツ苗は当年中に約1/3枯損した。

7. たき火跡を中心とした被害の進展

秋田市新屋の海岸砂丘に成立するクロマツ林は15～100年生前後の林分からなるが、10年ばかり前から壮老齡林の枯損が多く、その原因はまつくいむしによるものと誤認されて、伐倒焼却を主とした防除対策がとられてきた。1968年3月、著者の一人佐藤の調査により群状枯損のほとんどが、本病に起因することが明らかにされた。そして、当地の本病の被害は、林内における枯損木の焼却跡、野外炊事のたき火跡および建設労務者のたき火跡などを中心に発生したものであり、特に枯損木の伐倒焼却跡からの被害拡大が著しい。

1971年8月8～9日、これらの群状枯損の穴が入れ乱れて、約0.5 haにわたる集団枯損を起こしている20～50年のクロマツ林を選んで、たき火跡と被害の進行拡大経過の追跡調査を行なった。この場合、たき火跡の判定は燃え残りの炭火物と木灰の存在の有無によった。しかし、たき火後2、3年たつと跡地の判定は困難となるが、本調査地のたき火跡にはほとんど例外なくヒョウタンゴケ (*Funaria hygrometrica*) の群落が顕著に現われていたので、これを指標にして容易に判定することができた。

本調査地では、林木の枯損の進行速度は、年間3～5 mの範囲にあり、林木の配置と枯損群の分布状態は Fig. 13 に示すように、たき火跡を起点として枯損が拡大していることが明らかである。

8. 土壌条件と本菌の発育

(1) 土壌殺菌と菌糸の発育

供試土壌は、青森県三沢市海岸砂丘クロマツ林の発病個所に接する未発病地のA層のものと、東北支場

Fig. 13 クロマツ枯損木伐倒焼却跡のつちくらげ病のまん延状態
Spread of *Rhizina* root rot of Japanese black pine trees started from bonfire sites where the damaged trees were burned (Akita).

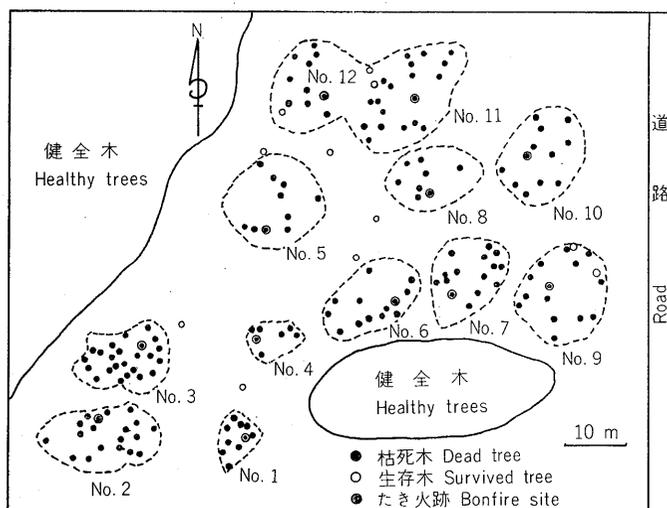


Table 15. 菌糸の発育と土壌の殺菌
Effect of sterilization of soil on mycelial growth of the fungus after 4 days at 25°C

| 試料 Sample 処 理 Treatment | 支場アカマツ林A層土壌* Soil of Jap. red pine forest (Tôhoku branch) (mm) | 三沢クロマツ林A層土壌** Soil of Jap. black pine forest (Misawa) (mm) |
|----------------------------------|----------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| 無 殺 菌 Unsterilized | 26 | 25 |
| 100°C | 29 | 34 |
| 120°C | 28 | 54 |

注 Note : * 壤土 Loam ** 砂土 Sand

Table 16. 焼土とアカマツ根のてん加が菌糸の発育におよぼす影響
Effect of burning of soil and addition of Japanese red pine roots to soil on mycelial growth of the fungus

| 供 試 土 壤 Soil tested | 菌 糸 の 伸 長 Growth of mycelia (mm) | 菌 糸 の 発 達 Development of mycelia |
|---------------------------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 苗畑表土 Untreated nursery soil | 38 | ++ |
| 苗畑表土焼土 Burned nursery soil | 45 | ++ |
| 苗畑表土+同焼土(1:1) Untreated nursery soil+burned one(1:1) | 39 | + |
| 苗畑表土+アカマツ根 Untreated nursery soil+pine roots | 67 | +++++ |
| 砂 土 Untreated sandy soil | 42 | +++++ |
| 砂 土 焼 土 Burned sandy soil | 33 | +++++ |
| 砂土+同焼土 Untreated sandy soil+burned one(1:1) | 36 | +++ |
| 砂土+アカマツ根 Untreated sandy soil+pine roots | 52 | +++++ |

注：焼土は 200°C 4 時間，アカマツ根のてん加量当年生苗木の根の 3 mm 長細片。
Note : Burned at 200°C for 4 hours, amount of red pine roots added was 1.5g per one test tube.

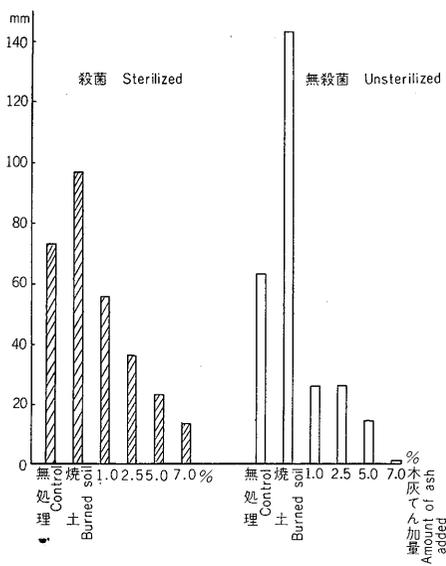
構内のアカマツと広葉樹の混交林のA層土壌である。これを処理ごと10本ずつのキャップ付き管ビン(径 2 cm, 長さ 6 cm)につめて高圧蒸気殺菌したもの、および無殺菌のもの口孔部に、R₃-6 菌の PSA 培養の径 1 cm の円盤状コロニー切片をイノキュラとして接種して、25°C で培養して土壌中の菌糸の伸長量を測定した。結果は Table 15 に示すように、三沢土壌の殺菌土での発育が良く、無殺菌区では両土壌とも菌糸の伸長が遅いだけでなく、菌糸の発達が貧弱であった。

(2) 焼土およびアカマツ根の菌糸の発育におよぼす影響

金属キャップ付き試験管10本ずつに、Table 16 の各処理土壌をつめて含水量率を均一にして、口孔部に前実験に準じてイノキュラムを接種し、22°C、48時間の培養結果を Table 16 に示す。この結果から、アカマツの根のてん加は菌糸の発育を著しく促進し、また苗畑表土の焼土区でもかなり発育が良くなり、砂土の焼土ではやや低下したが、その原因は腐植が焼失したためであろう。

(3) 木灰をてん加した土壌における菌糸の発育

たき火や山火事跡に堆積した木灰の、病原菌菌糸の発育におよぼす影響を確かめるために次の実験を行った。



注：供試土壌の pH…無処理 pH 5.9, 焼土 pH 6.3, 木灰てん加区 pH 8.0~9.7
 Note: pH of tested soil...Control, pH 5.9; Burned soil, pH 6.3; Soils added ash, pH 8.0~9.7

Fig. 14 菌糸の発育と焼土、木灰のてん加との関係
 Effect of soil burning and addition of ash to soil on mycelial growth of the fungus (at 25°C, after 4 days).

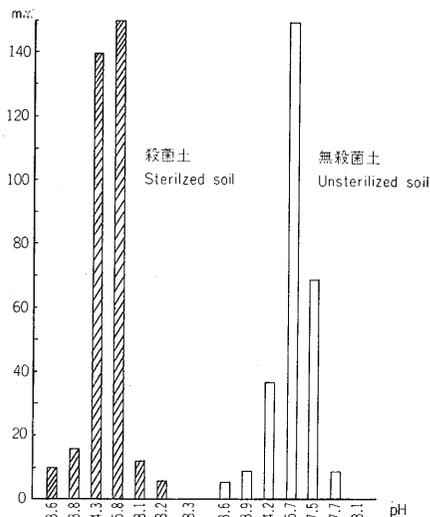


Fig. 15 菌糸の発育と土壌の pH との関係
 Effect of H-ion concentrations of soil on mycelial growth of the fungus.

東北支場苗畑表土に所定量の木灰を均一にてん加したものと、腐植が焦げる程度に焦土したものを各区 5 本ずつの金属キャップ付き試験管につめて、高圧蒸気殺菌したものと無殺菌のものに分けて準備した。前実験に準じて 25°C, 4 日間の土中における菌糸の伸長状態を調査した結果は Fig. 14 に示すように、焼土区を除いて殺菌区では無殺菌区よりも発育が良く、木灰のてん加量がまして pH が高まるにつれて発育が低下している。

(4) 土壌の pH と菌糸の発育

東北支場苗畑土壌を素焼きばちにつめて、所定量の HCl と消石灰を加えて 8 か月間温室内において pH を調整しておいた。この土壌を金属キャップ付き試験管につめて、前実験に準じて殺菌区と無殺菌区に分け、25°C 7 日間の菌糸の発育状態を調べた結果を Fig. 15 に示す。この結果から、強酸性側とアルカリ性側では発育が低下し、酸性~弱酸性で発育が良好である。

9. 考察および結論

本病による林木の被害進展経過については、古くから多くの観察例があり、HAGNER¹³⁾, GREMMEN¹¹⁾, 木村らは林木の枯損と子実体発生状態を対象に、継続的観察結果を報告した。著者らの砂丘林での観察では年間の進行速度は半径 3~5 m で、5 年間前後にわたり進展し、大きい穴では 0.1 ha 以上に達することがあり、前記の諸報告と一致する。また浜ら¹⁵⁾の内陸の Be, Bd 土壌のアカマツ林の被害進行速度も、穴の大きさから推定してほぼこれに近い。

担子菌類による菌糸網層の発達した林床においては、*Rhizina* の菌糸が発育まん延した範囲内では、菌糸網層が消失した。その結果、透水性が高まり、土壌含水率の差が生ずるために、未汚染帯との間に明りような境界線が認められた。これを病原菌の汚染範囲の推定に応用して、次の結果が得られた。すなわち病原菌による林木の根の侵害は汚染範囲内の林床にかぎられ、汚染区域の外縁部には 2 m 前後の幅に根の未腐朽帯があり、その内側 3 m 前後のところに子実体発生帯が現われる。根の腐朽深度は外縁に向かうほど浅く、中心部に向かうほど深くなる。病原菌の汚染深度は腐朽深度よりも深層にあり、ほぼ平行しているものと考えられる。また、深い根系が分布しているところでは、病原菌は根系を伝わって腐朽深度をまし、これにともなって病原菌の汚染深度が部分的に深まるものと推定される。以上の観察結果と、病原菌の接種試験結果から、林木や苗木の発病は、その成立する林床土壌に病原菌が優占的に発育まん延した場合にかぎって起こるものと認められる。

林床に発達した菌糸網層は水の浸透をさまたげ、その除去によって透水性が高まることが知られている²⁹⁾。著者らの菌糸網層の消失した病原菌汚染地と、菌糸網層除去地での実験結果はこれとよく一致した。

本菌の汚染した林床に菌糸網層が消失する原因を確かめた結果、本菌には落葉や粗腐植に対する強い分解作用が認められた。したがって、他菌類の基質をうばう結果、菌糸網層が消失するものと推定される。また本菌のこの性質は、林床に生活する多くの菌類を圧して、優占種となる有力な原因となっているものと考えられる。

林床土壌が焼けて加熱されると、本菌が優占する原因としては、JALALUDDIN²²⁾²³⁾ は子のう胞子は高温 (35~45°C) によって発芽促進されることを室内と野外実験により確かめ、また、酸性砂土中に新鮮なマツの根が存在するところでは、子のう胞子は 2 年間生存でき、さらに焼けたマツの根は発芽を促進することなどから、焼跡に優占する病原菌は林内に休眠していた子のう胞子に起源することを示唆した。ついで GREMMEN¹¹⁾ もこの説を支持している。

しかしながら、焼跡の病原菌のほとんどが休眠していた子のう胞子に起源するとするには、次のような疑義がある。すなわち、前述のように壮齡以上のマツ林の焼跡にはほとんど例外なく子実体が群生することからみて、本菌はマツ林にごく普遍的に分布しているものと推定される。しかし、焼跡や発病地以外には子実体の発生はほとんど認められないことからみて、前記のいたるところの林床に休眠子のう胞子が分布していたとは考えられない。また BROWNE⁴⁾ は、本菌は土中の死んだ植物質に腐生菌として生活し、しばしば針葉樹の害菌となると述べており、HAGNER¹³⁾ が 4~5 年経過した焼跡でも植栽苗が発病したことを報告している。著者らは、古いマツの球果に本菌の子実体を発生させることができたことからみて、本菌は菌糸状態で長い間腐生生活ができることを示している。以上のことは、本菌が健全なマツ林内に普遍的に分布していることを示唆しており、これは今後の実験的解明を要する問題として残されている。

菌糸の発育は、土壌殺菌と焼土によって促進され、また新鮮なアカマツの根を与えることによって著しく良好になった。これらの現象は、焼跡に本菌が優占する大きな原因になるものと考えられ、HAGNER¹³⁾、JALALUDDIN²³⁾ の報告と一致した。

土壌に木灰をてん加すると菌糸の発育が低下し、酸性土壌では良好で、中性~アルカリ性で不良なことは JALALUDDIN²²⁾ と一致し、焼跡の木灰の堆積は、むしろ本菌のまん延にはマイナスに作用することを示す。

Table 17. つちくらげ病発生地における林齢と環境因子
Stand age and environmental factors in diseased forests
of *Rhizina* root rot

| 因 Factor | 子 | 発生個所数 Number of diseased places | 同百分率 Percentage of diseased places (%) |
|------------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------------|
| 樹種 Species | {アカマツ <i>Pinus densiflora</i> | 7 | 9.9 |
| | {クロマツ <i>P. thunbergii</i> | 64 | 90.1 |
| 林齢 Stand age | {10年生未満 Below 10-year-old | 0 | 0 |
| | {10~15年生 10~15-year-old | 1 | 1.4 |
| | {15~20年生 15~20-year-old | 3 | 4.2 |
| | {20~30年生 20~30-year-old | 26 | 36.7 |
| | {30年生以上 Above 30-year-old | 41 | 57.7 |
| 砂土 石礫地壤土 土性 | Sand | 65 | 91.5 |
| | Gravelly loam | 2 | 2.9 |
| | 壤土-埴壤土 Loam-clay loam | 4 | 5.6 |
| 火災または たき火跡 Fire sites or bonfire sites | {あり Exist | 41 | 57.8 |
| | {なし None | 2 | 2.8 |
| | {不明 Indistinct | 19 | 26.8 |
| 林木の地ぎわに盛土 Heaping of sandy soil at roots of trees | | 4 | 5.6 |
| ごみの堆積 Heaping of refuse at roots of trees | | 5 | 7.0 |

Ⅶ 発病と環境

1. 被害林分の実態調査

現在まで調査した被害林分の樹種、林齢、土性および焼跡などの誘因を総括して Table 17 に示す。これによれば、クロマツはアカマツよりも被害が多い。次に、林齢が高まるほど被害発生が多くなるが、発病林分の下層に成立する稚樹や幼齡樹の被害が目だった。土性についてみると、砂土には著しく多い。

焼跡に起源する被害は圧倒的に多く、最も有力な誘因としてあげられるが、全く焼跡がないところにも認められた。つぎに、林木の地ぎわへの盛土やごみの堆積が、誘因と考えられる例が認められる。

海岸林の発病状態をみると、みぎわ近くの幼齡林には全く発生せず、壮齡以上になって初めて発生が認められる。この原因として、既述の林齢が高まるにつれて病原菌の分布密度が高まることのほかに、土壌の pH の影響が考えられるので、クロマツ林を対象に土壌の pH と発病との関係を確認した結果を Table 18 に示す。この結果から、海岸のみぎわに面した前線の幼齡林ではアルカリ性~弱酸性で、発病が認められる林齢の高い林地では酸性化していることがわかる。また、同一地点では、マツの針葉の堆積による腐植含量の高い表層に近いほど、酸性化していることを示す。なお、各地の実態調査結果からは、落葉層の堆積の多い林地では、土壌の露出したところに比べて発病が多い傾向が認められた。

2. 土壌の pH と発病

あらかじめ8か月前に、21 cm 径素焼きばちに東北支場苗畑表土をつめて、HCl と消石灰をてん加して pH を調整しておいた土壌を用いた。1969年5月28日、病原菌接種区(V. 1 に準じて実施)と無接種区に分け、各区4個ずつの9 cm 腰高ペトリ皿にアカマツ種子を100粒ずつまき付けて、25°C の採光式定

Table 18. つちくらげ病発生地の土壌の pH (海岸林)
H-ion concentration of soil in pine forests where *Rhizina*
root rot occurred

| 調査林分, 林齢 Stand surveyed, age | 土壌の pH pH of soil | 発病の有無 Development of the disease |
|------------------------------------------------------------------|----------------------|-------------------------------------|
| 汀の砂 Sand at beach | 7.1 | |
| クロマツ10年生 (最前線) Japanese black pine 10-yr.-old (foremost line) | 6.9 | 発生しない None |
| クロマツ18年生 Jap. black pine 18-yr.-old | 5.7 | 発生 Occurred |
| クロマツ25年生 Jap. black pine 25-yr.-old | 5.5 | " Occurred |
| クロマツ10年生 (前線) Jap. black pine 10-yr.-old (fore line) | 6.5 | 発生しない None |
| クロマツ11年生 (前線) Jap. black pine 11-yr.-old (fore line) | 6.7 | " None |
| クロマツ20年生 Jap. black pine 20-yr.-old | 6.3 | " None |
| クロマツ50年生 Jap. black pine 50-yr.-old | 5.3~5.9 | 発生 Occurred |
| クロマツ2年生 (最前線) Jap. black pine 2-yr.-old (foremost line) | 7.1~7.4 | 発生しない None |
| クロマツ2年生 (最前線) Jap. black pine 2-yr.-old (foremost line) | 7.4 | " None |
| クロマツ60年生 Jap. black pine 60-yr.-old | 6.2 | 発生 Occurred |
| クロマツ90年生 Jap. black pine 90-yr.-old | 5.2 | " Occurred |
| クロマツ60年生 Jap. black pine 60-yr.-old | 5.2 | " Occurred |
| アカマツ110年生 Jap. red pine 110-yr.-old | 5.9 | " Occurred |
| クロマツ30年生H層 (5 cm) Jap. black pine 30-yr.-old H層 H layer | 5.5~5.9 | } 発生 Occurred |
| 10cm 下層 Lower layer 10cm | 6.5 | |
| 100cm 下層 Lower layer 100cm | 6.9 | |

Table 19. アカマツの生枝材における病原菌
の発育と気温 (14日後)
Effect of temperature on mycelial develop-
ment of the fungus on twigs of Japanese
red pine after 14 days

| 温度 Temperature (°C) | 菌糸の発達 Hyphal development |
|------------------------|-----------------------------|
| 0 | + |
| 5 | ++ |
| 10 | +++ |
| 15 | ++++ |
| 20 | +++++ |
| 25 | +++++* |
| 28 | +++++* |
| 33 | + |

注: *...菌糸の発達ははじめおう盛のち老衰する。
Note: *...Mycelial development occurred vigorously
at initial stage, but feebly at the later
period.

温器内における発病状態を調査した。なお、高圧
殺菌後の土壌 pH の測定結果はそれぞれ pH 3.6,
4.1, 4.8, 5.7, 6.9, 7.7, 8.1 であった。

まき付け1週間後に発芽を開始したが、強酸性
区では遅れた。発芽開始から2週間後から発病が
認められ、その経過を Fig. 16 に示す。この結果
から、酸性が強くなるにつれて発病がふえ、中性
近くではごく軽微で、アルカリ性では全く発病が
認められない。

3. 気温と発病

(1) アカマツ材における病原菌の発育と気温
寄主組織における病原菌の発育侵害と温度との
関係を確かめるために、次の予備実験を行なった。
アカマツ立木の幹と枝から径 5 cm 内外、長さ

8 cm の試料を採取して、9 cm 腰高ペトリ皿に1個ずつ収めて高圧蒸気殺菌し、上部の木口部に R_3-6 菌の PSA 培養コロニーの 1 cm 径円盤を3個ずつ接種し、温度ごと5個ずつの発育状態を調査した。結果は Table 19 に示すように、発育範囲は $0\sim 33^\circ\text{C}$ 、適温は $25\sim 28^\circ\text{C}$ 付近にある。しかし、 $25, 28^\circ\text{C}$ では初めの発育がさかんであったが、菌そうの老衰が早く、 20°C 以下では長い間活力があった。

(2) アカマツ苗の発病

12 cm 径腰高ペトリ皿に東北支場苗畑表土をつめて高圧蒸気殺菌し、病原菌の接種区と無接種区に分け、接種区には1972年2月22日 R_3-15 菌 (岩手県山形村産アカマツの子実体子のう胞子から1970年8月14日分離) を接種して 25°C に保ち、土壤中に菌糸を十分まん延させた。3月8日、温度ごと4個ずつの腰高ペトリ皿に、苗長約 15 cm のクロマツ1年生苗の根部を十分洗浄して10本ずつ植え付けて、所定温度の採光式定温器に収めて発病状態を調べた結果を Table 20 に示す。この結果をみると、初めは 28°C で最も発病が多かったが、しだいに 20°C と 25°C に多くなってきた。

4. 考察および結論

林木、稚樹ともにクロマツはアカマツに比べて被害が多く、稚苗への病原菌の接種試験結果と一致した。なお、このような樹種間の差は、本病の発生は砂丘地に多く、そこに分布の多いクロマツが侵害されやすいことにも起因する。

砂土や石礫地に子実体発生が多いことは PHILLIPS³⁴⁾、MASSEE²⁶⁾が報告し、GREMMEN¹¹⁾は砂土や軽しろう土では、広範な林木の根の汚染の結果として、子実体の発生が多くなると述べている。砂土に発病しやすい原因として考えられることは、土壤微生物相が単純なために、特定菌の優占に適していることと、通気性が良好なために、本菌の発育に好適であるためであろう。なお、本菌は密閉された小容器内での発育が不良であり、菌糸の発育には空気の供給の要求度が高いことが明らかにされている (著者ら未発表)。

しかし、欧米での被害は、かならずしも砂土に多いとはかぎらないようで、上記以外の多くの報告では、発病と土性との関係にはふれていない。わが国でも長野県下では、Be や Bld 土壤でのアカマツとカラマツ林の被害例がある¹⁴⁾¹⁵⁾。

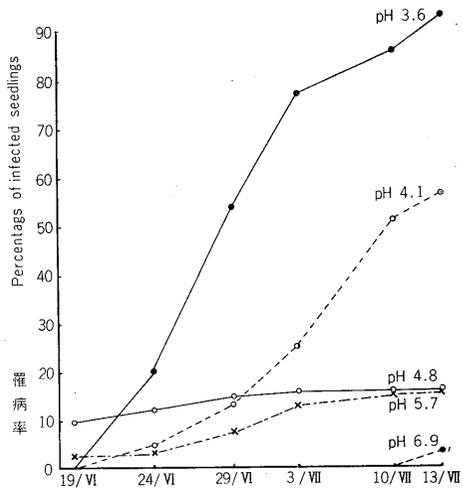


Fig. 16 アカマツ苗のつちくらげ病発生と土壤の pH との関係
Effect of H-ion concentrations of soil on occurrence of *Rhizina* root rot of Japanese red pine seedlings.

Table 20. アカマツ苗のつちくらげ病の発生と気温との関係
Effect of temperature on occurrence of *Rhizina* root rot of Japanese red pine seedlings

| 気 温 Temperature(°C) | 罹 病 率 Percentage of infected seedlings (%) | |
|------------------------|-----------------------------------------------|------------------------|
| | 20日 後 After 20 days | 33日 後 After 33 days |
| 10 | 0 | 0 |
| 15 | 0 | 10.0 |
| 20 | 7.5 | 80.0 |
| 25 | 22.0 | 75.0 |
| 28 | 47.5 | 67.5 |
| 31 | 0 | 5.0 |

発病の最有力誘因は、林内のたき火や山火事であることは欧米の諸報告と一致するが、焼跡が全く認められない場合もあり、また、盛土やごみの堆積が誘因と考えられる例もあり、林床の加熱だけでなく、樹勢の低下も誘因となることを示唆する。

海岸砂丘では、みぎわ近くの未立木地や幼齢林の土壤はアルカリ性～中性を示し、林齢が高まり、針葉の腐植が堆積した林床ではしだいに酸性化し、表層ほど著しい。土壤の酸性化につれて林木の発病が目立ち、20年生前後から多くなる。この結果は、病原菌接種によるアカマツ稚苗の発病が酸性の強いほど多くなり中性～アルカリ性では全く発病しない試験結果とよく一致し、JALALUDDIN²³⁾の子実体発生の結果とも一致する。なお、本病原菌は前述のように、マツの落葉や腐植を基質として発育まん延する性質をもっていることから、これらの堆積は、本病の発生まん延に好適な条件を与えるものと考えられる。

クロマツ苗の発病の気温範囲は15～31°C、適温は20～25°C付近にあり、マツ材での菌糸の発育は0°Cでも認められ、20°C以下では菌そうの活力がさかんであることからみて、比較的低温でも発病する性質があるものと考えられる。

文 献

- 1) 明日山秀文・小林義雄・今関六也：朝比奈泰彦監修 日本隠花植物図鑑，三省堂，304～305，(1939)
- 2) BIRAGHI, A. : Rassegna dei casi fitopatologici forestali osservati dal 1950 al 1962, 72～74, Firenze, (1963)
- 3) BOYCE, J. S. : Forest pathology. McGraw-Hill Book Co., New York, 85, (1948)
- 4) BROWNE, F. G. : Pest and diseases of forest plantation trees. Clarendon Press, Oxford, 953～954, (1968)
- 5) EULEFELD, F. : Absterben in Fichtenkultur veranlasst durch *Rhizina undulata*. Naturw. Zeits. f. Forst- u. Landw., 8, 527～529, (1910)
- 6) GIBSON, I. A. S. : Diseases of *Pinus patula* review. Commonw. For. Rev., 49, 267～274, (1970)
- 7) GINNS, J. H. : *Rhizina undulata* pathogenic on Douglas fir seedlings in western North America. Pl. Dis. Repr., 52, 579～580, (1968)
- 8) GREMMEN, J. : Een afsterven van *Pinus*-soorten in Nederland en de vermoedelijke oorzaak. Ned. Bosb. Tijdschr., 30, 199～208, (1958) [R. A. M., 38, 430～431, (1959)]
- 9) ——— : Naaldhout-afsterving door *Rhizina undulata*, in het bijzonder na takkenbranden op baalslagen. Nederl. Bosb. Tijdschr., 33, 5～10, (1961)
- 10) ——— : Resultaten van een proef met als doel het voorkomen van kolonisatie van brandplekken door *Rhizina undulata*. Nederl. Bosb. Tijdschr., 34, 148～152, (1961)
- 11) ——— : *Rhizina undulata*. A review of research in the Netherlands. Europ. J. For. Path., 1, 1～6, (1971)
- 12) GROSS, H. L. : Root diseases of forest trees in Ontario. Can. Forestry Service Information Report O-X-137, 16 pp., (1970)
- 13) HAGNER, M. : Några faktorer av betydelse för rotmurklans skadegörelse. Föreningen Skogsträdsförädling Arsbok, 245～270, (1962)
- 14) 浜 武人・関島寛雄・西沢松太郎：長野県に発生したアカマツのつちくらげ病，森林防疫，20, 3, 5～7, (1971)
- 15) ———・小島耕一郎・春日三郎・唐沢 清：長野県下に蔓延しつつあるつちくらげ病，森林防疫，22, 4, 99～102, (1973)

- 16) HARTIG, R.: Untersuchungen über *Rhizina undulata*. Bot. Zentbl., **45**, 237~238, (1892)
- 17) ———: *Rhizina inflata* Fr., Der Wurzelschwamm. Forstl. naturw. Zeits., **1**, 291~297, (1892)
- 18) ———, W. SOMERVILLE: Text-book of the diseases of trees. Macmillan, London, 123, (1894)
- 19) 今関六也・本郷次雄: 続原色日本菌類図鑑, 保育社, 176, (1965)
- 20) 伊藤一雄: 凶説樹病診断法, 農林出版社, 169~172, (1968)
- 21) ———: 樹病学大系II, 農林出版社, 103~107, (1973)
- 22) JALALUDDIN, M.: Studies *Rhizina undulata*. I. Mycelial growth and ascospore germination. Trans. Brit. Myc. Soc., **50**, 449~459, (1967)
- 23) ———: Studies on *Rhizina undulata*. II. Observations and experimants in east Anglian plantations. Trans. Brit. Myc. Soc., **50**, 461~472, (1967)
- 24) 木村重義: 石巻クロマツ海岸林における虫害枯死木の発生位置の推移, 昭和42年度林試東北支場年報, 229~238, (1968)
- 25) LAINE, L.: *Rhizina undulata* Fr., a new forest disease in Finland. Folia for. Inst. For. Fenn., **44**, 11 pp., (1968) [R. A. M., **48**, 484, (1969)]
- 26) MASSEE, G.: Disease of cultivated plants and trees. Duckworth and Co., London, 254~255, (1915)
- 27) MOORE, W. C.: British parasitic fungi. Cambridge Univ. Press. London, 327, (1959)
- 28) MORGAN, P. D. and C. H. DRIVER: *Rhizina* root rot of Douglas fir seedlings planted on burned sites in Washington. Plant Dis. Repr., **56**, 407~409, (1972)
- 29) 村井 宏: 水源かん養機能の立場からみたカラマツ林, 治山, **9**, 11, 9~16, (1965)
- 30) MURRAY, J. S.: Two diseases of spruce under investigation in Great Britain. Forestry, **27**, 54~62, (1954)
- 31) NEGER, F. W.: Die Krankheiten unserer Waldbäume. Stuttgart, 166, (1919)
- 32) NORKRANS, B. and A. HAMMARSTRÖM: Studies on growth of *Rhizina undulata* Fr. and its production of cellulose and pectin decomposing enzymes. Physiologia Plantarum, **16**, 1~10, (1963)
- 33) PEACE, T. R.: Pathology of trees and shrubs. Oxford Univ. Press, London, 216~221, (1962)
- 34) PHILLIPS, W.: A manual of the British Discomycetes, Kegan Paul. Trench, London, 40~41, (1881)
- 35) PRILLIEUX, E. E. and Boulaye, SEURRAT de la.: [Quelques renseignements sur la maladic dite du rond dans les pineraies], In Compt. Rend. Soc. Agr. France, **11**, 386~389, (1880)
- 36) RANKIN, W. H.: Manual of tree diseases. MacMillan, New York, 177~179, 212, 264~265, (1918)
- 37) 佐藤邦彦・横沢良憲・庄司次男: 山火事跡のアカマツ林に発生した病害, 昭和44年度林試東北支場年報, 206~214, (1970)
- 38) ———・—————・—————: つちくらげ病に関する研究 (I) 東北地方における被害とその分布, 81回日林講, 249~251, (1970)
- 39) [佐藤邦彦]: マツ類の群状枯損を起こす“つちくらげ病”, 林試東北支場だより, 109, 1~4, (1971)
- 40) 佐藤邦彦・横沢良憲: つちくらげ病に関する研究(II) 病原菌の病原性, 日林東北支誌, **23**, 233~236, (1973)
- 41) THOMPSON, J. H. and T. A. TATTAR: *Rhizina undulata* associated with disease of 80-year-old red spruce in Vermont. Plant Dis. Repr., **57**, 394~396, (1973)
- 42) TUBEUF, K. von: Disease of plants induced by cryptogamic parasited (Eng. ed.). London, 598, (1897)
- 43) WEIR, J. R.: Observations on *Rhizina inflata*. Jour. Agr. Res., **4**, 93~95, (1915)
- 44) 安田 篤: 菌類雑記(22), 植物学雑誌, **27**, 53, (1913)

図 版 説 明

Explanation of plates

Plate 1

- A. つちくらげ病によるクロマツの群状枯損。
Group dying of Japanese black pine caused by *Rhizina* root rot.
- B. クロマツ罹病木の根系 ほとんど全部の根が腐朽している。
Diseased roots of Japanese black pine.
- C~D. クロマツ罹病木の根部に形成した土塊 樹脂の分泌のため土壌が固結。
Diseased roots of Japanese black pine bearing masses of soil induced by outflow of resin.
- E. アカマツの罹病根内部に形成された斑紋状病斑。
Necrotic patches formed on the inner bark of diseased root of Japanese red pine.
- F. クロマツの罹病根内部に形成された腐蝕こん。
Rot traces resembling macroscopically to bark-beetle galleries in the inner bark of diseased root of Japanese black pine.
- G. クロマツ罹病根の内部と形成層に形成された腐蝕こん。
Rot traces formed on the inner bark and cambial zones.
- H. ハイネズに形成された本菌の子実体。
Fruit-bodies of the fungus on *Juniperus conferta*.

Plate 2

- A. クロマツ罹病木の根元に形成された本菌の成熟子実体。
Mature fruit-bodies of the fungus formed on the base of diseased Japanese black pine tree.
- B. アカマツ罹病木の根元に形成された幼若子実体。
Young fruit-bodies of the fungus formed on the base of Japanese red pine tree.
- C. 幼若子実体 周縁の白色のへりに注目。
Young fruit-bodies of the fungus.
- D. 根系調査のため掘り上げた砂土上に群生した子実体。
Many fruit-bodies of the fungus grown on sandy soil which was turned up for surveying root system of diseased tree.
- E. アカマツの林床に発生したナメクジの食こんのある子実体。
Fruit-bodies of the fungus on forest floor of Japanese red pine.
- F. 子実体の表面。
Upper surface of a fruit-body of the fungus.
- G. 多数の個体がゆ合した子実体。
Confluent fruit-bodies of the fungus.

Plate 3

- A. 子実体の裏面。
Under surface of a fruit-body of the fungus.
- B. 子実体の断面。
A section of a fruit-body, showing rhizoids.

- C. 無数の Rhizoid の発達した子実体裏面。
Under surface of a fruit-body bearing numerous mycelial strands (rhizoids).
- D. アカマツの樹皮間隙に発達した菌糸束。
Rhizomorphs of the fungus developed in the crack of Japanese red pine tree.
- E. 本菌の子のうと側糸。
Asci and paraphyses of the fungus. $\times 100$
- F. 本菌の子のう, 子のう胞子および側糸。
Asci, ascospores, and paraphyses of the fungus. $\times 500$

Plate 4

- A. PSA 培地 (ジャガイモ寒天培地) に形成された本菌の Rhizoid。
Rhizoids of the fungus developed on PSA medium.
- B. 同上 (拡大)
Ditto (magnified) $\times 4$
- C. Rhizoid の断面中心部は太い菌糸の塊からなり, 周辺は普通の細い菌糸におおわれる。
A section of the rhizoid showing mass of thick hyphae covered with mycelial tuft. $\times 25$
- D. コロニーの発育と温度。
Effect of temperature on mycelial growth of the fungus, after 5 days.
a, 0°C ; b, $3-5^{\circ}\text{C}$; c, 10°C ; d, 15°C ; e, 20°C ; f, 25°C ; g, 28°C ; h, 33°C
- E. コロニーの発育と培地の水素イオン濃度。
Effect of H-ion concentrations on mycelial growth of the fungus.
a, pH 3.5-3.7; b, pH 4.3-4.4; c, pH 5.1-5.6; d, pH 5.9-6.3; e, pH 7.0-6.8;
f, pH 7.5-7.2; g, pH 7.8-7.4.
- F. 本菌の人工接種によって罹病したアカマツ稚苗。根部が腐敗。
Diseased Japanese red pine seedlings by artificial inoculation with the fungus.

Plate 5

- A. 本菌の人工接種によって形成されたアカマツ枝上の腐蝕こん。
Rot traces formed on Japanese red pine twig by artificial inoculation with the fungus (after 15 days).
- B. 本菌汚染土壌に挿入したアカマツ枝上に形成された腐蝕こん (トラップ法による)。
Rot traces formed on Japanese red pine twig cutting immersed in the diseased forest floor (after 20 days).
- C. 本菌の汚染による林床落葉層の分解と菌糸網層の消失。 m; 未汚染区域 (乾燥), d; 汚染区域 (湿潤)。
Decomposition of litter on diseased forest floor and disappearance of mycelial layer of Basidiomycete.
m; no diseased area (dry), d; diseased area (wet).
- D. 病原菌の汚染土壌と未汚染土壌の境界線。 m; 未汚染土 (乾燥), d; 汚染土 (湿潤)。
Border line appeared between diseased soil and no diseased soil. m; no diseased area (dry), d; diseased area (wet).
- E~F. 本菌の接種による林床落葉層の分解と菌糸網層の消失。
Decomposition of litter on diseased forest floor and disappearance of Basidiomycete caused by artificial inoculation with the fungus.
- E, 無処理区 Control F, 火炎殺菌接種区

Inoculated with the fungus on scorched floor plate.

Plate 6

- A. B. C. 林床処理の子実体発生におよぼす影響。
Effect of soil raking of forest floor on fruit-body development of the fungus.
- A, 無処理区 Control
B, 耕うん反転区 Turned up
C, L~F 層除去区 Removed L~F layers
D. 山火事跡のアカマツ腐朽木に発生した子実体。
Fruit-bodies of the fungus developed on rot Japanese red pine wood at fire site.
- E. 火災跡のアカマツ林のつちくらげ病による枯損。
Dying of Japanese red pine stand caused by *Rhizina* root rot at fire site.
- F. 山火事跡地のアカマツ立枯木の根元に発生した子実体。
Fruit-bodies on base of blighted and decayed Japanese red pine at fire site.

**Studies on *Rhizina* Root Rot Causing Group Dying
of Pine Trees**

Kunihiko SATÔ⁽¹⁾, Yoshinori YOKOZAWA⁽²⁾ and Tsugio SHÔJI⁽³⁾

Summary

Rhizina undulata FR. ex FR. (syn. *R. inflata* (SCHÄFF.) KARST.) was found by A. YASUDA (1913) at Nikko in Tochigi prefecture over 60 years ago and was named "Tsuchikurage" in Japanese; however, the damage of coniferous trees caused by the fungus was not noticed in Japan until 1966. K. Ito (1968) described first *Rhizina* root rot (Tsuchikuragebyô) of pine trees with materials collected at Ishinomaki city in Miyagi prefecture.

In the present paper the authors deal with the results of studies on etiological and ecological characters of this disease.

Distribution and damage

Rhizina root rot of Japanese black pine (*Pinus thunbergii*) and Japanese red pine (*P. densiflora*) trees is widespread at forests on sand dunes in seaside districts, and the damage in land areas was generally observed at burned sites in the Tôhoku district, the north-eastern part of Japan (Fig. 1). The damage of Japanese red pine and Japanese larch (*Larix leptolepis*) trees in the central districts was reported by T. HAMA (1971, 1973).

Symptoms and signs

This disease causes group dying of pine trees through the attack on their roots and

Received April 18, 1974

(1) (2) (3) Tohoku Branch of Government Forest Experiment Station, Shimo-Kuriyagawa, Morioka, Japan.

bases. The dying spreads in an irregular ring and the damage proceeds at the rate of 3~5m radius per annum for 4~5 years; therefore, the group may be as much as 0.1 ha in extent. Larger groups which were often observed are due to the coalescence of two or more smaller groups. Crowns of diseased trees have an off-green to yellowish brown appearance. Infected roots or bases of diseased trees are characterized by necrosis lesions and rot traces bearing exact resemblance to bark-beetle galleries on the inner bark and cambial zones. The size and number of necrosis lesions gradually increase until the whole root is dead, and a dense weft of mycelium is found at the root, which firmly binds together a mass of sand or earth. This is due to outflow of resin (Plate 1, A~H).

Morphology of the causal fungus

The apothecia are formed from May to November on forest floors and on bases of diseased trees. They are variable in size 3~10 cm across, irregular in shape, with an undulating, chestnut to dark brown upper surface, bordered at the margin by a narrow white zone in the incipient stage. Rhizoids or tufts of hyphae are formed on the under surface, therefore appearances of apothecia resemble closely medusae (Japanese name: "kurage"). The agglutination of two or more apothecia is frequently observed and the agglutinated bodies are over 20 cm in diameter.

Asci cylindrical $300\sim460 \times 10\sim18\mu$, spores fusiform, hyaline $27\sim40 \times 7\sim11\mu$, paraphysis numerous, tip brown (Fig. 2, Table 1, Plate 2, A~G, Plate 3, A~F).

Physiology of the fungus

Isolates for cultural studies were obtained from germinated ascospores and their dormancy was broken by means of temperature-shock (at $40\sim42^{\circ}\text{C}$ for 12 hours) on glucose agar.

The mycelia of the fungus grew well on potato agar and SAITO's soy agar, and feebly on yeast and soil decoction agars (Table 2). The originally white mycelium later turns pale brown to dark brown on potato agar, and in old cultures brown-dark brown hyphal strands (rhizoid) closely resembling plant rootlets were formed in the inner part of media (Plate 4, A~C). The mycelial growth of the fungus on RICHARDS' sol. agar without glucose, saccharose, sulphuric ammonium and asparagin, respectively occurred feebly (Tables 3, 4).

The mycelia of the fungus grew at temperatures ranging from 0° to 33°C , and favorably at 25°C , and the development of rhizoids took place at temperatures ranging from 20° to 30°C and favorably at 25°C (Tables 5, 6, Plate 4, D).

The mycelial growth occurred well on the acid side and poorly on the alkaline one (Table 7, Plate 4, E).

The artificial development of apothecia of the fungus was investigated and the following results were obtained. The mycelia were cultured on sterilized old pine-cones at 25°C for 15 days, and then the 10 cones were shallowly buried under sand per one pot, and 5 apothecia (3~7 cm across) developed on 3 pots after about one month.

Pathogenicity of the fungus

In order to make clear the positive technique of inoculation of the fungus, several methods of experiments with the fungus to pine seedlings were performed, and the following satisfactory methods were obtained.

Mycelia of the fungus cultured on potato agar was inoculated as inocula to sterilized soil in deep Petridishes, and pine seeds disinfected with organic mercuric fungicide were sown, and the Petridishes were kept at 20~25°C. After about 10 days, the fungus was dominantly colonized over the soil, and then lids of the Petridishes were removed. After a while, damping-off caused by the fungus occurred, and then root rot followed. Clean seedlings washed with sterilized water were planted on the deep Petridishes which the fungus had colonized over soil, and then kept at 20~25°C. After 2 weeks from that the root rot occurred.

The present authors experienced miscarriages of inoculation tests and the largest cause for the failure was contamination of *Trichoderma* spp. and *Penicillium* spp.

The inoculation tests of the fungus to Japanese red pine seedlings on sandy soil, loam and those scorched, respectively were carried out, and the results showed that the infection on loam was more serious than on sandy soil, and the damage increased by scorching of soils, especially on sandy soil (Fig. 3, Plate 4, F). The re-isolation of the causal fungus from infected seedlings was easily performed.

Pathogenicity of the fungus to Japanese red pine (*Pinus densiflora*), Japanese black pine (*P. thunbergii*), Japanese larch (*Larix leptolepis*) and *Abies sachalinensis* seedlings was proved, and the results indicated that Japanese black pine was more susceptible than Japanese red pine, and the others were also susceptible (Fig. 4).

From the above inoculation tests and the survey of hosts in natural condition, the following tree species were listed as the hosts.

Pinus thunbergii, *P. densiflora*, *Larix leptolepis*, *Juniperus conferta*, *J. chinensis* var. *pacifica*, *Abies sachalinensis*, *Alnus sieboldiana*, *Robinia pseudoacacia*. Moreover, the development of apothecia on bases of scorched trees in fire sites of pine forests was observed on the following tree species.

Cryptomeria japonica, *Quercus serrata*, *Q. crispula*, *Lespedeza bicolor* var. *japonica*, *Rhododendron kaempferi*, *Vaccinium oldhami*, *Fraxinus lanuginosa*, *Hamamelis japonica*, *Morus bombycis* f. *spontanea*, *Hydrangea paniculata*.

The developmental process of rot traces caused by rhizoids of the fungus was observed by means of inoculation of the fungus to pine twigs (vid. Symptoms and Signs). The mycelia of the fungus were inoculated to cuttings of green twigs of Japanese red pine bearing barks in deep Petridish and were kept at 25°C. Mycelial growth occurred vigorously all over the twigs within 10 days. After 15 days from the inoculation, many rot traces were observed on the inner bark and cambial zones of the twigs and the rhizoids rotting the tissues were found in the parts, closely resembling bark-beetle galleries (Table 8, Plate 5, A).

Ecology of the fungus

The infection of trees was observed only in the forest floors where the fungus were dormant colonized. The mycelial layer of Basidiomycete developed in F~A layers disappeared

on the areas colonized by the fungus, consequently the permeability of the forest floor was conspicuously promoted and water content of soil increased, therefore a distinct border line appeared between the colonized area and the non-colonized one (Fig. 5, Plate 5, C~D).

The depth of the mycelial development of the fungus and infection of pine roots in soil gradually decreased toward the proceeding direction of the disease (Fig. 6).

The causes of disappearance of mycelial layer were investigated and the results indicated that the fungus was able to decompose remarkably litter and humus layer, consequently the mycelial layer disappeared (Table 9, Plate 5, E~F). To make clear the effect of disappearance of mycelial layer on percolation capacity of forest floors, surveys were carried out at Japanese black pine forest in Misawa, Aomori prefecture and at Japanese red pine forest in Naruse, Miyagi prefecture. From the results, it was clear that the percolation capacity at areas where mycelial layer disappeared increased conspicuously in comparison with that at areas where mycelial layer developed, and it was also observed that the capacity was promoted by removal of mycelial layer. Moreover, the surveys of distribution of soil three phases at each area were performed and the results supported the above-mentioned results (Fig. 7~10).

For the detection of the causal fungus in soil, twig cuttings of Japanese red pine were inserted in the diseased forest floor. After 20 days, the formation of necrotic patches and rot traces on the twigs was observed and considerable high rate of detection of the fungus was obtained by this twig trap method, but the attempts to isolate the fungus from the twigs were unsuccessful owing to contamination of *Trichoderma* sp. (Table 10, Plate 5, B). The apothecial development increased remarkably on the forest floor turned up and on that removed L~H layers. However, the effects of chemical fertilizer and lime applications to forest floor on apothecial development were not remarkable (Tables 11, 12, Plate 6, A~C).

Early in May 1969, large forest fires covering several thousand ha broke out in the north part of Iwate prefecture. From the surveys in the fire sites, the following results were obtained.

The apothecial development of the fungus and infection of pine trees occurred remarkably throughout the fire sites of pine forests after about 3 months from the fires; however, it took place only in the areas where fresh pine roots were present in soil, and it occurred also in Japanese larch forests. No apothecia appeared in "Sugi" (*Cryptomeria japonica*), Japanese cypress (*Chamaecyparis obtusa*) and broad leaved pure forests.

The apothecial formation was not found in 2~5-year-old pine forests planted as the first stands, but a small number of apothecia appeared in 10-year-old ones, and the development increased conspicuously in above 20-year-old stands. The apothecial formations were arrested under extremely dry forest floors (Tables 13, 14, Fig. 11, 12, Plate 6, D~F).

From the surveys on sand dune forests in Akita city, it was observed that the spreading of the damage by the disease on a 15-year-old Japanese black pine stand was prevented by the path (4m in wide) along border line of fire site. This indicates that the spread of the disease was arrested at the area where roots of pine trees were not present.

The spreading of dying of pine trees caused by the disease, started from fire sites was observed on sandy and gravelly soils with few exceptions, however, the damage beyond fire sites on brown forest soil and black soil was rarely observed in the Tôhoku district.

The group dying of pine trees caused by the disease had been regarded as damage by bark-beetles, therefore the dying trees were burned on forest floor to prevent the spreading

of the damage. Owing to burning of diseased trees, the damage in Japanese black pine forest occurred with increasing severity at sand dunes in Akita city. Many groups of dying started from fire sites were confused in the forest and the area extended over 0.5 ha (Fig. 13).

Effects of soil factors on mycelial growth of the fungus were examined. The results indicated that mycelial growth was promoted by burning, sterilization, acidification of soils and addition of fresh pine roots to soils, respectively. On the contrary, it was arrested by addition of ash owing to alkalization (Tables 15, 16, Fig. 14, 15).

Effect of environmental factors on development of the disease

The results of surveys on environmental factors in diseased forests in the Tôhoku district are summarized as follows: The damage of Japanese black pine forests occurred more frequently than that of Japanese red pine, and this result was due to wide distribution of Japanese black pine at sand dune forests in seaside districts and susceptibility of the pine. As stand age increased, the development of the disease became more frequent, but young growths on diseased forest floors were severely affected. Most important occasional cause for occurrence of the disease was burning of forest floors by forest fire, slash burning, bonfire, camp-fire and field cooking; however, the occurrence at stands where fire sites were not found was observed in sand dune forests. Heaping up of soil and rubbish at bases of trees was also thought to be an occasional cause (Table 17).

From the surveys on littoral pine forests the following results were obtained: The disease development did not occur at young stands by the sea where soil was neutral or alkaline. With the increase of stand age, forest floor soils became acidic in consequence of heaping of humus, therefore the disease development increased (Table 18). Moreover, the effect of H-ion concentration on the occurrence of the disease on Japanese red pine seedlings was tested by inoculation with the fungus, and the results showed that the damage increased with lower pH and did not occur at all on alkali soil (Fig. 16).

The mycelial development of the fungus on sterilized Japanese red pine twigs took place at temperatures ranging from 0° to 33°C and favorable at 25~28°C (Table 19). In order to make clear the influence of temperature to occurrence of the disease, inoculation tests with the fungus were performed by the method in which 1-year-old Japanese black pine seedlings were planted on soil colonized by the fungus. Disease development occurred at temperatures ranging from 15° to 31°C and severely at 28°C at initial stage, and gradually increased at 20°, 25°C (Table 20).

