

# 北海道におけるスクレロデリス枝枯病, 特に病原菌とその病原性

横 田 俊 一<sup>(1)</sup>

Shun-ichi YOKOTA: Etiological and Pathological Studies  
on *Scleroderris* Canker in Hokkaido, Japan

**要 旨:** *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN によるトドマツ枝枯病は、1970年に発生して以来、北海道の若齢トドマツ造林地に著しい被害を生じている。その後本病はストロブマツおよびヨーロッパモミにも発生していることが明らかにされた。したがって、当初本病名はトドマツ枝枯病とされていたが、他の樹種にも発生しているのでスクレロデリス枝枯病とし、この前に樹種名を置き、たとえばトドマツのスクレロデリス枝枯病と呼ぶことを提案した。

本病病原菌の形態のうち、完全世代については地域、樹種のちがいに基づく相違は認められないが、不完全世代の柄胞子の大きさにはトドマツとヨーロッパモミ上のもものとストロブマツ上のもとの間には著しい相違がある。前者は主として7隔膜で平均50 $\mu$ m、後者は主として3隔膜で平均30 $\mu$ m程度の大きさである。世界的にみて本病菌にはヨーロッパ、北米、およびアジアの3系統(生理的レース)が知られており、トドマツ上の菌はアジア系統であるが、ストロブマツ上の菌は北米系統またはヨーロッパ系統のいずれかに属するものと考えられるが、その激しい病原性から判断すると、むしろヨーロッパ系統に近いのではないかと判断される。

トドマツ上の本病菌の寄主範囲を明らかにするための接種試験の結果、本病菌はトドマツ以外にもモミ属ではアオモリトドマツ、ヨーロッパモミ、チョウセンモミ、フレーザーモミに対して、トウヒ属ではルーベンストウヒに対して、マツ属についてはクロマツ、バンクスマツ、レジノーザマツ、ハイマツ、キタゴヨウ、ストロブマツ、モンチコラマツに対して、それぞれ病原性を示し、広い寄主範囲を有することが明らかとなった。

## I ま え が き

1970年春、雪融けとともに激しい胴・枝枯性病害が北海道の多雪地帯のトドマツ造林地に発生した。症状は、前年に伸長した1年生枝の激しい落葉と、それに引き続く枝枯れ、および2年生茎枝における胴枯れであった。被害は植栽後10年前後の林分に集中的に発生し、2~3年にわたって本病の激害をうけると着葉量が著しく減少し、やがて罹病木は枯死する。1972年9月までに判明した被害造林地の面積は約3,000 haに達した(横田ら1974-a)。近年ふたたび本病による被害が拡大しはじめて、改めて、本病の対策が問題になってきている(村田1978; 松崎・佐々木1980; 佐藤1982; 松崎1982)。

本病発見当初、病名としてミクロペラ(*Micropera*)枝枯病(仮称)が用いられていた(横田1970)。しかしこれは病原菌の誤同定によるもので、その後本病菌は *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN であることが明らかとなり(小林1972; 佐保・高橋1972)、トドマツ枝枯病と改められた。

しかし、1973年に至ってストロブマツ造林木に激しい胴・枝枯病が発見され、これも同じく *Scleroderris lagerbergii* によるものであることが明らかにされ(高橋1973)、さらにヨーロッパモミにも本病によって激しい枝枯病が発生していることが明らかにされた(高橋・鈴木1975)。

このように同一病原菌によって生ずる病徴が、寄主樹木のちがいによってやや異なっている。本病菌はヨーロッパではマツ属樹木の病原菌として古くから知られている。また北米大陸においては 1960 年代に本病菌によるマツ属樹木の胴・枝枯病が明らかにされているが、ヨーロッパと北米とでは病徴が必ずしも同じではない。最近、本病菌にはヨーロッパ系統（レース）、北米系統およびアジア系統の三つの生理的レース（race）があるという報告が出され（DORWORTH & KRYWIENCZYK, 1975）、わが国における病原菌のレースについても検討が必要となっている。

本報告では主として病原菌の形態と病原性について検討を行い、あわせて病名についても考察を加えたい。

## II 病徴、標徴および病原菌の生活史

### 1. 病 徴

本病の病徴は、トドマツ（およびヨーロッパモミ）とストロブマツとは異なっているので、樹種別に病徴をのべる。

1-1. トドマツおよびヨーロッパモミの場合：早春、融雪がはじまり、雪中に倒伏していたトドマツ（ヨーロッパモミの場合も同じ）が立ち上ってくる時、あるいは雪中に埋まっていた枝が現れてくるとき、健全な緑色の針葉が主として 1 年生茎枝から激しく落葉する。この時期には、葉を落した茎枝の変色はまだ著しくない。6 月ごろになると、罹病して葉を落した 1 年生茎枝は枝枯れ症状を（Plate 1, D）、また 2 年生茎枝にあっては陥没して胴枯症状を呈するが（Plate 1, C）、枝枯れ症状が大半である。通常、胴枯病斑は 7 月以降は拡大することなく、夏期には灰白色となって終息する。したがって、胴枯型病斑が茎枝上に拡大進展し、それから上部が枯死するという胴枯病の症状には発展しない。前年に生じた不定枝はとくに罹病しやすく、その基部から胴枯型病斑が生ずるのが普通にみられる。

本病は苗木には発生が認められておらず、植栽後 10 年前後の造林地に特に発生が多い。また標高の高い場所のトドマツ天然木にも発生が確認されている（高橋 1979）。

本病に連年罹病すると、毎年 1 年生枝が枯損して針葉が脱落するために、針葉着生量が激減し（Plate 1, A）、3～4 年目には枯死するものが多い（Plate 1, B）。

1-2. ストロブマツの場合：トドマツの場合と異なり、針葉は褐変したまま暫くの間は罹病枝上に付着している。症状は 1 年生枝の場合は枝枯れ症状を呈し、2 年生以上の茎枝では陥没して胴枯れ症状を呈する。しかし、この胴枯れは年々拡大し、茎枝を 1 周すればそれ以上の部分は枯死する点、トドマツなどの場合とは生態的に著しく異なっている。また、病患部の樹皮下には、緑～黄色の色素が沈着していることは、トドマツなどの場合と異なる大きな特徴といえる。

### 2. 標 徴

本病菌の子のう盤（完全世代）は、前年の罹病枯死茎枝に生じ（Plate 1, E）、当年の罹病茎枝には生じない。茶褐色～暗褐色で、ごく短い柄があり、表生し、単生～群生し、直径は 1～2 mm 程度で、湿時は展開して盃状を呈する。完全世代の色や形状はトドマツ上とストロブマツ上とで違いはみられない。

不完全世代（*Brunchorstia* stage）の柄子殻は、ほぼ黒～黒褐色で半球形を呈し、1 mm 以下と小さい（Plate 1, C, D）。トドマツの場合は針葉上には生じない（針葉は罹病しない）が、ストロブマツの場合は針葉上にも形成される。いずれの場合も柄子殻が病患部の表皮を押し破って外部に現れるが、樹皮に半

ば埋没する場合と表面に現れる場合とがある。

子のう盤も柄子殻も, 6月中, 下旬ごろから完熟しはじめ, 8月中, 下旬には消失してしまう。

### 3. 生活史

本病菌の生活史は Fig. 1 に示されるとおりである。トドマツの場合もストロブマツの場合も生活史に違いはないので, トドマツの例をしめす。

病気が発生した第1年目には, 罹病した茎枝上には柄子殻のみが現れ, 主として雨天時に柄胞子が雨滴とともに飛散したり, または茎枝を伝って流下し, あるものは当年伸長した茎枝に付着して感染源とな

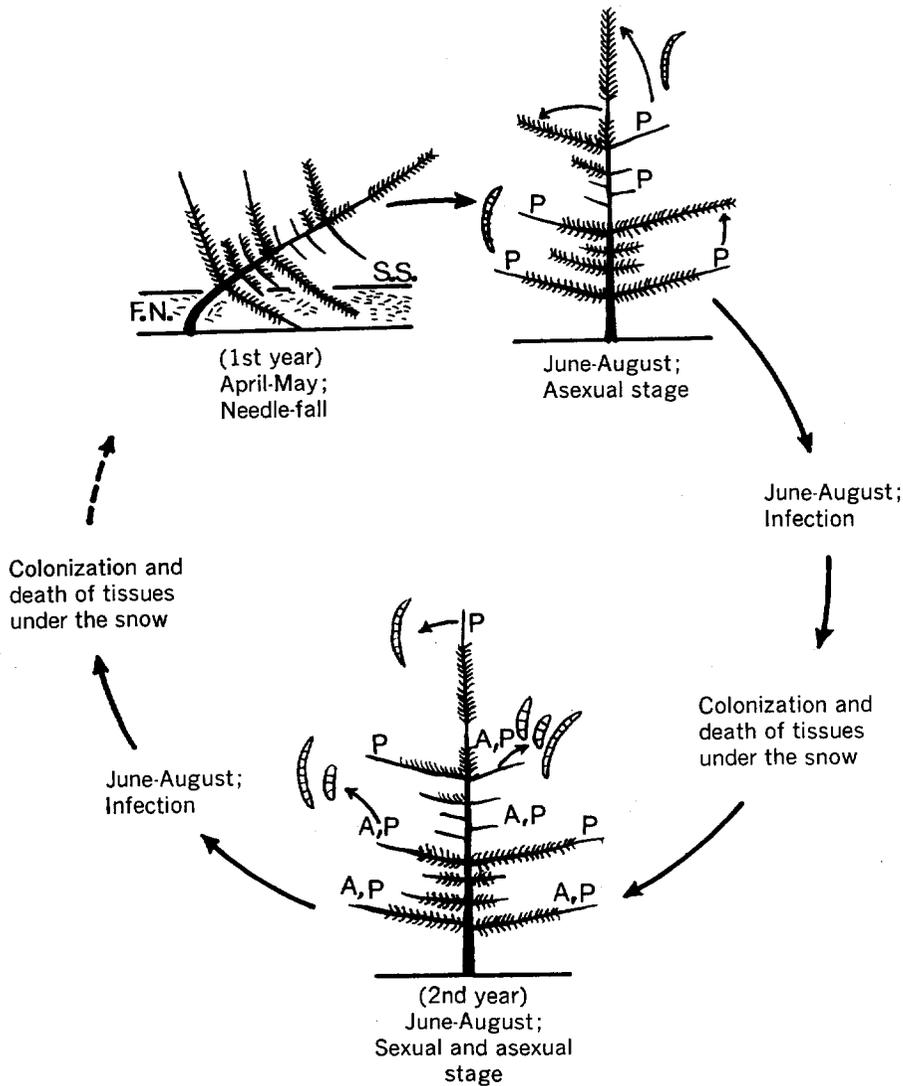


Fig. 1. 病原菌の生活史

Life history of the causal fungus

A : Apothecia, P : Pycnidia, F.N. : Fallen needles, S.S. : Snow surface

る。翌春再び発病するが、前年罹病した枯死部には子のう盤と柄子殻が生じ、当年の罹病枝上には不完全世代のみが生ずる。

### III 病原菌の形態

本病菌の形態を明らかにするために、Fig. 2 にしめされるように、道内の10か所においてトドマツおよびストロブマツの罹病枯死枝上に形成された子のう盤と柄子殻を採集し、光学顕微鏡によって、子のう盤組織、子のう、子のう胞子、柄胞子の観察、測定を行なった。なお、比較のために欧米の本病菌としてコントルタマツとヨーロッパトウヒ（ノルウェー）、バンクス・マツとレジノーザマツ（カナダ、アメリカ合衆国）についても同様の観察、測定を行なった（Plate 2~4）。

子のう盤組織、とくに外皮組織は、暗褐色の円形菌組織（*textura globulosa*）あるいは多角菌組織（*textura angularis*）からなる（Plate 2, A）。子実層は子のうおよび側糸からなる。

子のうは棍棒状で無色、内部に8個の子のう胞子を有し、1~2列に並ぶ（Plate 2, C; 3, B, C; 4, B）。子のう胞子は紡錘形で一端は他端よりも幾分円味をおびている（Plate 2, D; 3, D, E）。隔膜数は0~3で、多くは3隔膜である。以上の子のうおよび子のう胞子の測定値を Table 1 に示した。Table 1 に示

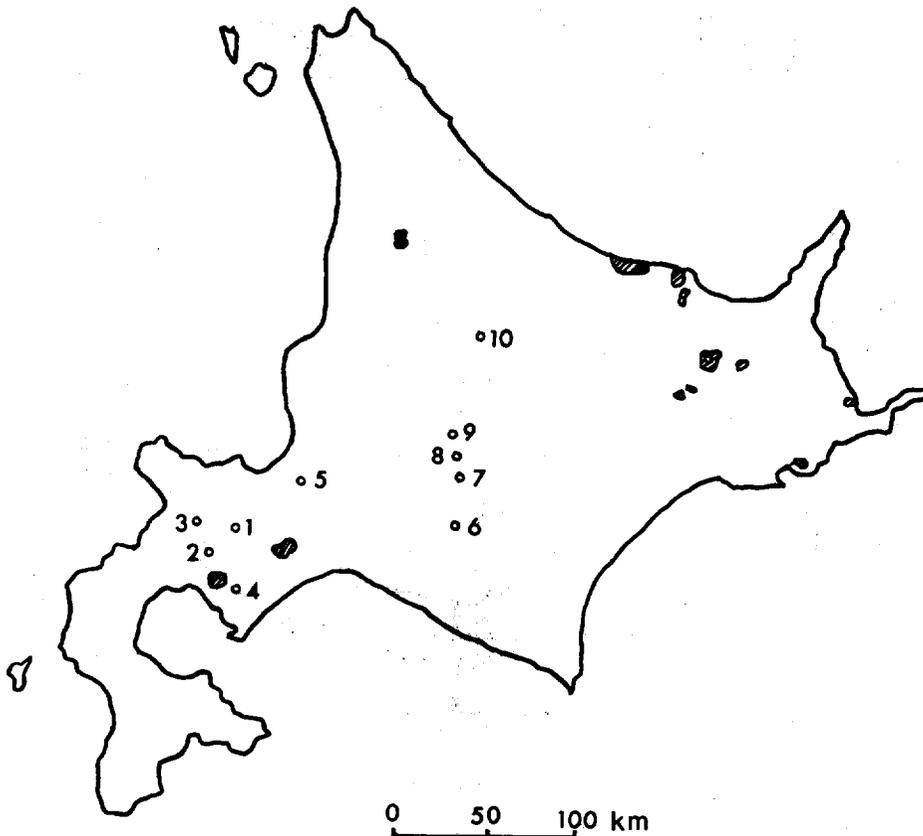


Fig. 2. 本病菌の子実体採集地  
Localities where fruit bodies of the causal fungus were collected

Table 1. 本病菌の子のうおよび子のう胞子の測定値  
Dimension of asci and ascospores of the causal fungus

番号 No.	採 集 地 Locality	採 集 日 Date of collection	子 の う (平均) Asci (mean) ( $\mu\text{m}$ )	子 の う 胞 子 (平均) Ascospores (mean) ( $\mu\text{m}$ )	樹 種 ; 測 定 者 Tree species; Measured by
1	喜茂別 Kimobetsu	June 20, '72	72~115×6.5~10 (87.3×7.8)	15~22.5×3.8~5 (18.3×4.5)	<i>Abies sachalinensis</i> , S. YOKOTA
2	真狩 Makkari	June 16, '72	80~100×6.5~9 (91.5×7.5)	15~22.5×3~4 (17.3×3.5)	Do.
3	倶知安 Kuttchian	July 25, '70	77~112×6.5~8.3 (89×7.2)	15~20.3×3.8~5 (16.9×4.3)	Do.
4	壮瞥 Sobetsu	June 23, '71	72~112×6.8~8.8 (85×7.7)	15~22.5×3.3~5 (19.0×3.9)	Do.
6	日高 Hidaka	June 30, '72	65~110×6.3~9.5 (87.8×7.8)	16.3~25×3.3~5 (18.8×4.3)	Do.
7	富良野 Furano	July 3, '72	72~100×7.3~9.5 (89×8.3)	16.3~23.8×3.3~4.8(19.5×4)	Do.
8	山部 Yamabe		75~130×7.5~10 (104.4×8.3)	11~22×3~5 (16×4)	Do. (I. TAKAHASHI, 1973)
"	" Do.		80~137×6~10 (107.2×7.4)	13~23×3~5 (17.3×3.8)	<i>Pinus strobus</i> , Do.
9	幾寅 Ikutora	July 4, '72	77~102×6.5~9.5 (80.8×7.8)	13.8~22.5×3.0~4.8(16.8×3.5)	<i>Abies sachalinensis</i> , S. YOKOTA
10	上川 Kamikawa	July 8, '72	70~97×7.0~8.8 (85×7.8)	16.3~22.5×3.3~4.8(18.8×3.8)	Do.
	Washburn, Wisconsin, USA	June 4, '74	77~105×7.5~10 (91.5×8.9)	12.5~18.9×3.8~5(15.5×4.3)	<i>Pinus banksiana</i> *, Do.
	Do.		82~115×6.3~8.8 (114.3×9)	12.5~18.8×3.8~6.3(15.6×4.1)	<i>P. resinosa</i> *, Do.
	Trysil, Hedmark, Norway	July 9, '74	87~110×6.3~10 (99×8.2)	16.3~22.5×3.8~5(18.7×4.1)	<i>P. contorta</i> ** , Do.
	Ontario, Canada	July, '74	90~115×7.5~8.8(103.3×7.8)	13.8~25×3.8~5 (18.1×3.9)	<i>P. resinosa</i> ***, Do.
	Do.		90~127×7.5~8.8 (109×8.5)	12.5~20×3.8~5 (15.6×4)	<i>P. banksiana</i> ***, Do.
			117~121×11.4	15.2~16.1×3.8~4.7	(VAN VLOTEN and GREMMEN, 1953)
			80~125×7.5~10.5	14~20×3.5~5	(SCHLÄPFER-BERNHARD, 1968)
			108×7.1	19.5×5.1	(DORWORTH, 1971)
			86~125×7.5~11.5	12~24×3~6	(MORELET, 1980)

Samples were distributed from : \* D. D. SKILLING, \*\* F. ROLL-HANSEN, \*\*\* C. E. DORWORTH.

北海道におけるスクレロテリア枝枯病, 特に病原菌とその病原性 (横田)

されるように、完全世代の各測定値は、寄主がトドマツ、ストローブマツのちがいはあっても相違は認められない。また比較として用いられた欧米からの標本の測定値とも変りはない。

柄子殻は内部に多数の柄胞子を有する。柄胞子は細長く、通直あるいは湾曲して鎌形を呈し、先端は鈍〜鋭で形には変異がある。柄胞子の測定値を Table 2 に、柄胞子の隔膜数の分布頻度を Table 3 に示した。

Table 2 から明らかなように、トドマツ上の柄胞子の大きさはストローブマツ上ものよりはるかに大きい。比較のための欧米産の柄胞子の大きさはストローブマツ上のもと同様で、寄主樹種のちがいは無関係であった。

Table 3 に示されるように、トドマツ上の柄胞子の隔膜数は 1〜7 で、とりわけ 7 隔膜のものが多い。

Table 2. 本病菌の柄胞子の測定値  
Dimension of pycnosporos of the causal fungus

番号 No.	採集地 Locality	採集日 Date of collection	柄胞子 (平均) Pycnosporos (mean) (μm)	樹種; 測定者 Tree species; Measured by
1	喜茂別 Kimobetsu	June 27, 1974	33~53×2.3~2.8 (40.9×2.6)	<i>A. sachalinensis</i> , S. YOKOTA
3	倶知安 Kuttchian	July 25, 1970	38~60×2.5 (51×2.5)	Do. T. UOZUMI
5	札幌 Sapporo	June 18, 1975	23~38×2.3~3.3 (32.5×2.8)	<i>P. strobus</i> †, S. YOKOTA
6	日高 Hidaka	June 30, 1972	33~68×2.5 (55×2.5)	<i>Abies sachalinensis</i> , T. UOZUMI
7	富良野 Furano	July 3, 1972	43~70×2.5 (56×2.5)	Do.
8	山部 Yamabe	July 6, 1973	20~41×2.0~3.1 (31×2.5)	<i>P. strobus</i> , S. YOKOTA
"	" Do.		22~44×2.5~3.5 (32×3)	<i>P. strobus</i> , (I. TAKAHASHI, 1973)
9	幾寅 Ikutora	July 4, 1972	43~68×2.5 (55×2.5)	<i>Abies sachalinensis</i> , T. UOZUMI
10	上川 Kamikawa	July 8, 1972	35~60×2.5 (50×2.5)	Do.
	Washburn, Wisconsin, USA	June 4, 1974	23~43×2.0~3.3 (34×2.6)	<i>P. banksiana</i> *, S. YOKOTA
	Do.	Do.	26~41×2.6~3.8 (33×3)	<i>P. resinosa</i> *, Do.
	Trysil, Hedmark, Norway	July 9, 1974	20~38×2.3~3.8 (30×2.9)	<i>P. contorta</i> ** , Do.
	Do.	Do.	15~31×2.0~2.6 (25×2.3)	<i>Picea abies</i> ** , Do.
	Ontario, Canada	July, 1974	20~38×2.0~3.6 (31×2.7)	<i>P. resinosa</i> ***, Do.
			17~57	(ETTLINGER, 1945)
			18~50×2.7~4.5 (35×3.2)	(DONAUBAUER, 1968)
			24~50×2.5~3	(SCHLÄPFER-BERNHARD, 1968)
			26~36×3	(FRENCH and SILVERBORG, 1969)
			32×4.5	(DORWORTH, 1971)
			26~37×2.5~3	(JANČARIK and UROŠEVIĆ, 1973)
			19~55×2.5~4	(MORELET, 1980)

† inoculated with Canadian isolate from C. E. DORWORTH

Samples were distributed from : \* D. D. SKILLING, \*\* F. ROLL-HANSEN, \*\*\* C. E. DORWORTH

これに対してストローブマツおよび欧米産の柄胞子は圧倒的に3隔膜が多い。ただしコントロールマツの場合は1~7隔膜であった (Plate 2, E, F; 3, G; 4, D)。

以上のように，本病菌の完全世代の測定値は寄主樹種とは無関係に差が認められないが，不完全世代にあっては，柄胞子の大きさおよび隔膜数においてトドマツ上のは他の寄主上のもものと比較して，明らかに差のあることが知られた。

#### IV 本病菌の病原性と寄主範囲

本病菌の病原性と寄主範囲を明らかにするために人工接種試験を行った。供試菌株の詳細は Table 4 に示されるとおりである。接種方法と結果は以下のとおりである。

##### IV-1 傷 接 種-1

供試木は7年生トドマツである。この当年枝に ① 7×7 mm の方形に樹皮をはぎとる，② 5 mm の長さで材部に達する十字の切りこみ，③ ドライアイス小片を3分間密着させて作った凍傷痕，の3種類の

Table 3. 本病菌の柄胞子隔膜数の頻度 (%)  
Frequency of septa of pycnosporous of the causal fungus

番号 No.	採 集 地 Locality	隔 膜 数 Number of septum								平均 Mean	寄 生 Host
		1	2	3	4	5	6	7	8		
1	喜茂別 Kimobetsu			4	2	8	12	70	4	6.5	<i>A. sachalinensis</i>
3	倶知安 Kuttchian			22	4	7	5	60	2	5.8	Do.
5	札幌 Sapporo	4	2	94						2.9	<i>P. strobus</i>
6	日高 Hidaka			8	4	8	21	59		6.3	<i>A. sachalinensis</i>
7	富良野 Furano				2	4	14	78	2	6.7	Do.
8	山部 Yamabe	16	2	82						2.7	<i>P. strobus</i>
9	幾寅 Ikutora					2	8	90		6.9	<i>A. sachalinensis</i>
10	上川 Kamikawa			4		4	14	78		6.6	Do.
	Wisconsin, USA	6	2	92						2.9	<i>Pinus banksiana*</i>
	Do.	4		96						2.9	<i>P. resinosa*</i>
	Hedmark, Norway	10	4	80	6					2.8	<i>Picea abies**</i>
	Do.	2		72	12	8	4	2		3.4	<i>Pinus contorta**</i>
	Ontario, Canada	6	2	92						2.9	<i>P. resinosa***</i>

Samples were distributed from : \* D. D. SKILLING, \*\* F. ROLL-HANSEN, \*\*\* C. E. DORWORTH

Table 4. 接種に用いられた菌株  
Isolates used for artificial inoculation experiments

供試菌株 Isolates used	内 容 Details
M69-2	壮瞥，トドマツ10年生，1969年7月22日単柄胞子分離 Isolated from mono-pycnosporous origin on July 22, 1969, on 10-yr.-old <i>Abies sachalinensis</i> Mast. at Sobetsu
M70-2	喜茂別，トドマツ10年生，1970年6月24日多柄胞子分離 Isolated from multi-pycnosporous origin on June 24, 1970, on 10-yr.-old <i>Abies sachalinensis</i> Mast. at Kimobetsu

Table 4. (つづき) (Continued)

供試菌株 Isolates used	内 容 Details
D70-1	倶知安, トドマツ 12 年生, 1970 年 6 月 25 日単子のう胞子分離 Isolated from mono-ascosporous origin on June 25, 1969, on 12-yr.-old <i>Abies sachalinensis</i> MAST. at Kuttchian
D70-3	D70-1 培養上の柄胞子を 1971 年 1 月 25 日再分離 Isolated from multi-pycnosporous origin, produced on the culture of D70-1 on Jan. 25, 1971
SC-8	山部, ストローブマツ 14 年生, 1973 年 6 月 29 日多柄胞子分離 (高橋郁雄) Isolated from multi-pycnosporous origin on June 29, 1973, on 14-yr.-old <i>Pinus strobus</i> L. at Yamabe (I. TAKAHASHI)
SC74-1	喜茂別, トドマツ 7 年生, 1974 年 7 月 1 日多柄胞子分離 Isolated from multi-pycnosporous origin on July 1, 1974, on 7-yr.-old <i>Abies sachalinensis</i> MAST. at Kimobetsu
SD74-1	山部, ストローブマツ 15 年生, 1974 年 7 月 6 日多子のう胞子分離 Isolated from multi-ascosporous origin on July 6, 1974, on 15-yr.-old <i>Pinus strobus</i> L. at Yamabe
SP-2	山部, ヨーロッパモミ 16 年生, 1977 年 7 月 22 日多柄胞子分離 (高橋郁雄) Isolated from multi-pycnosporous origin on July 22, 1977, on 16-yr.-old <i>Abies alba</i> MILL. at Yamabe (I. TAKAHASHI)
SA-2	鷹泊, トドマツ 10 年生, 1977 年 7 月 22 日多子のう胞子分離 Isolated from multi-ascosporous origin July 22, 1977, on 10-yr.-old <i>Abies sachalinensis</i> MAST. at Takadomari
SC-1	カナダ国オンタリオ州, レジノースマツ, 単子のう胞子分離 (C. E. ドルウォース) Isolated from mono-ascosporous origin on <i>Pinus resinosa</i> ARR. in Ontario, Canada (C. E. DORWORTH)

Table 5. 傷の種類と発病との関係  
Inoculation to three types of wound

傷の種類 Wounds	菌 株 Isolates used	罹病枝数/全枝数 Diseased/inoculated shoots	病斑の大きさ Size of lesions		柄子殻 Pycnidia
			長さ (平均) Length (Mean) (mm)	(平均) (mm)	
樹皮を 7 × 7 mm 剥皮 Peeled bark of 7 × 7 mm in size.	D70-1	7/10	15~28	(23)	形成+
	D70-3	10/10	16~34	(24)	形成+
	Check	0/5			
樹皮に長さ 5 mm の十字の 切込を入れる Cross slit of bark of 5 × 5 mm in length	D70-1	3/8	15~26	(20)	形成+
	D70-3	1/8	14		
	Pycnospores	3/8	19~22	(21)	形成+
	Check	0/8			
ドライアイスによる凍傷痕 Cold damage by dry ice	D70-1	8/8	30~70	(44)	形成+
	D70-3	8/8	20~60	(34)	形成+
	Pycnospores	8/8	18~60	(29)	形成+

Inoculation : Nov. 26, 1970 ; survey : May 28, 1971

傷を作り, これに D70-1, D70-3 の含菌寒天と, D70-3 を培養して得た 柄胞子サスペンションを接種した。接種源の乾燥を防ぐために脱脂綿を巻いてセロテープでとめ, 殺菌水を注いで放置した。乾燥防止のためのこの方法は, 以下に述べる他の傷接種の場合にも同様に行われた。対照としては同じ傷に菌を含まない寒天片のみを用いた。接種は 1970 年 11 月 26 日に行い, 1971 年 5 月 28 日に結果を調査した。

結果は Table 5 および Plate 5, A~C に示されるとおりである。すなわち, ドライアイスによる凍傷痕に接種した場合はすべて発病し, 病斑の拡大も他の生傷区にくらべて甚しく速やかであった。生傷区も発病したが, 十字の切込区が発病率はもっとも低かった。

接種部位の高さは地上 1.5 m 程度で雪に埋まることはなかったにもかかわらず, 十分に発病したことは, イノキュラムの量が豊富であれば雪の有無とは無関係に発病させうることを示している。

IV-2 傷 接 種-2

当年伸長枝以外に, 冬芽と不定枝に接種を行った。供試木は 5 年生トドマツである。冬芽に対してはメスで内容をくり抜き, 不定枝に対しては基部から 2 cm はなれた部分に 2 × 2 mm の大きさに樹皮をはぎとり, それぞれに M70-2 の含菌寒天を接種し, 乾燥を防いで放置した。接種は 1971 年 11 月 13 日に行い, 1972 年 5 月 25 日に調査した。

結果は Table 6 に示すとおりである。すなわち, 不定枝はすべてに発病し, 冬芽区も高率で発病した。

Table 6. 部 位 別 接 種 試 験 結 果  
Inoculation to fresh wounds of winter buds and adventitious shoots

菌 株 Isolate used	接 種 部 位 Inoculated part	埋雪期間 Snow period (日) (days)	罹病枝数/全枝数 Diseased/ inoculated shoots	病患部の大きさ Size of lesions		柄 子 殻 Pycnidia
				長 さ Length	周 囲 circumfer- ence (mm)	
M70-2	冬 芽 Winter bud	50	10/15	7~22	1/4~2/3	形成+
	不 定 枝 Adventitious shoot	50	10/10	19~27	2/3~1	形成+
対 照 Check	冬 芽 Winter bud	50	0/6			

Inoculation : Nov. 13, 1971 ; survey : May 25, 1972

Table 7. 発病におよぼす雪の影響  
Effect of snow upon disease development

菌 株 Isolate used	埋 雪 期 間 Snow period (日) (days)	罹病枝数/全枝数 Diseased/ inoculated shoots	病患部の大きさ Size of lesions		柄 子 殻 Pycnidia
			長 さ Length	周 囲 circumfer- ence (mm)	
M69-2	0	13/13	19~37	1/2~3/4	形 成 +
	90	12/13	20~40	1/2~1	形 成 +
対 照 Check	0	0/5			
	90	0/4			

Inoculation : Nov. 10, 1971 ; survey : May 25, 1972

しかし発病率、病斑の拡大ともに不定枝の方が高い値を示し、不定枝がとくに罹病しやすいという野外観察の結果と一致した。

IV-3 発病におよぼす雪の影響

5年生トドマツ苗の当年伸長枝に2×2mmの大きさを樹皮をはぎとり、M69-2の含菌寒天を接種し、乾燥を防いでそのまま放置した。冬期間除雪して接種部が雪に埋まらないようにした区と、そのまま90日間雪中に埋まる区とを設けて、発病状況を比較した。接種は1971年11月10日に行い、1972年5月25日に調査した。

結果はTable 7に示すとおりである。すなわち、雪に埋没するか否かとは無関係に発病がみられ、発病率も病斑の拡大も両者間に差がみられなかった。このことはIV-1の結果とも一致するものである。

IV-4 柄胞子の時期別接種試験

野外では6～8月に子のう胞子と柄胞子が雨のたびに飛散して感染がおこるはずである。そこで6月から8月まで毎月1回、鉢植えの5年生トドマツ苗を供試して、D70-3の培養によって得られた柄胞子サスペンション(胞子濃度150～250万/cc)を、特に枝に傷をつけることなしに、苗木最上部の1年生輪生枝(頂枝を含む)に対して、香水吹きで十分噴霧して、約1週間トドマツ林内に置き、ビニールシートでおおって温室に保った後、苗畑に埋設した。この温室処理期間の温室内の気温はFig. 3に示されるとお

Table 8. 柄胞子による時期別接種試験  
Inoculation experiment with pycnosporos in different times

	接種月日 Date of inoculation (1971)		
	6月2日 June 2	7月10日 July 10	8月10日 Aug. 10
罹病苗数/全苗数 Infected/total seedlings	23/29 (79.3%)	18/30 (60.0%)	0/30 (0)
罹病枝数/全枝数 Infected/total shoots	84/139(60.4%)	48/142(33.8%)	0/145(0)

Survey : April 5, 1972

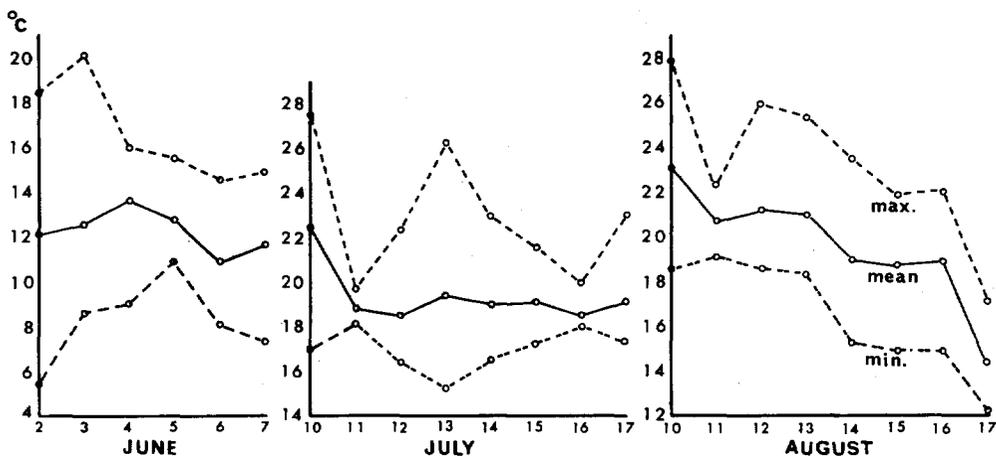


Fig. 3. 各温室処理期間における温室中の気温  
Air temperature of the humid chamber in each incubation period.

りで、この温度範囲内ならば柄胞子の発芽は容易であったと推定された (横田ら, 1974-b)。接種された苗木は冬期間 100 日ほど雪中に埋まった。調査は 1972 年 4 月 5 日, 融雪と同時に行われた。

結果は Table 8 および Plate 5, F, G に示されるとおりである。消雪前, 雪上には発病枝から落下した緑色の針葉がおびただしく散乱していた。1971 年 6 月 2 日に接種されたトドマツ苗では, 約 80% の本数罹病率を示し, 罹病枝率は 60% に達した。また 7 月 10 日に接種された場合は, 本数罹病率は 60% に達したが罹病枝率は 34% に低下し, 8 月 10 日接種区では全く発病しなかった。以上のように, 接種時期によって発病状況は著しく異なり, 早いほど発病が容易であることが明らかとなった。なお, 落下した, あるいは落葉寸前の針葉から本病菌の分離を試みたが, 病原菌は全く検出されなかった。いっぽう落葉枝からは 70% という高率で病原菌が再分離された。

#### IV-5 交互接種試験-1

まえがきの中でのべたように, 本病菌には少なくとも三つの生理的系統があるといわれている。北海道富良野市山部のストロブマツ上の本病菌は, 柄胞子の形態や培養の色, あるいは病患部樹皮下の色素の形成などの面からみてトドマツ上のものとは明らかに異なり, むしろ北米系統に近いものと考えられる。そこで, 北米系統として明らかなレジノーザマツ上の本病菌 (S C-1) とストロブマツ上の本病菌 (S C-8) とトドマツ上の本病菌 (D70-3) とを用い, これらをそれぞれ 10 年生トドマツ, 5 年生ストロブマツおよび 20 年生レジノーザマツに接種して病原性を調べた。それぞれの供試樹種の当年生枝に, 1.5×1.5 mm の大きさで樹皮をはぎとり, 同じ大きさの含菌寒天を接種して乾燥を防いだ。接種は 1973 年 11 月 9 日に行い, 1974 年 5 月 24 日に調査した。

結果は Table 9 に示されるとおりである。トドマツ菌 (D70-3) はトドマツとストロブマツには病原性を示したものの, 枯死枝は 1 本もなく, レジノーザマツには病原性を示さなかった。ストロブマツ菌 (S C-8) はすべての供試樹種に対して激しい病原性を示し, 病斑の拡大も甚だしく, 枯死枝も生じた。レジノーザマツ菌 (S C-1) もすべての供試樹種に対して病原性を示し, とくにレジノーザマツでは甚だしい枝の枯損が生じた。この結果からみると, ストロブマツ菌がもっとも病原性が強いと考えられる。

Table 9. 交互接種試験結果 (1)  
Results of cross inoculation experiment (1)

供試菌株 Isolates tested	供試樹種 Trees tested		
	10 年生 トドマツ (3 本) 10-yr.-old <i>A. sachalinensis</i>	5 年生 ストロブマツ (10 本) 5-yr.-old <i>P. strobus</i>	20 年生 レジノーザマツ (2 本) 20-yr.-old <i>P. resinosa</i>
D70-3 (トドマツ菌)	6/12; 13.0	5/20; 7.5	0/19
S C-8 (ストロブマツ菌)	12/12, (1); 21.0	18/20, (9); 40.0*	17/19, (14); 40.0
S C-1 (レジノーザマツ菌)	7/12; 14.4	17/19, (5); 17.7	18/19, (15); 40.0

\* 18/20, (9); 40.0: 接種された 20 本の枝のうち 18 本が発病し, そのうちの 9 本が枯死した。病斑の平均長は 40 mm であったことを意味する。

Means eighteen shoots became infected among 20 shoots inoculated, and 9 was killed. Mean length of cankered lesions was 40 mm.

Inoculation: Nov. 9, 1973; survey: May 24, 1974

IV-6 交互接種試験-2

供試樹種はすべて5年生苗とし、トドマツ菌とストロブマツ菌はIV-5に用いたものとは異なる分離株を用いた。傷の大きさは1×1mmとし、1974年11月8日に接種し、1975年5月6日に調査した。

結果はTable 10に示されるとおりである。すなわち、ストロブマツ菌(SD74-1)の病原性は甚だしく強力で、接種された各供試樹種の枝のほとんどすべてが罹病枯死した。トドマツ菌(SC74-1)はトドマツに対してのみ病原性を示し、ストロブマツとレジノーザマツには病原性を示さないといえる。またレジノーザマツ菌(SC-1)は前回と同様の傾向を示し、供試3樹種に病原性を示したが、とくにレジノーザマツに対して激しい病原性を示した。

Table 10. 交互接種試験結果(2)  
Results of cross inoculation experiment (2)

供試菌株 Isolates tested	供試樹種 Trees tested		
	5年生 トドマツ(14本) 5-yr.-old <i>A. sachalinensis</i>	5年生 ストロブマツ(14本) 5-yr.-old <i>P. strobus</i>	5年生 レジノーザマツ(12本) 5-yr.-old <i>P. resinosa</i>
SC74-1 (トドマツ菌)	21/22, (7); 12.4	1/25; 5.0	0/13
SD74-1 (ストロブマツ菌)	25/25, (13); 9.8	36/36, (35); 50.0	13/15, (13)
SC-1 (レジノーザマツ菌)	15/21, (6); 10.7	11/28, (7); 9.5	17/21, (17)

Inoculation : Nov. 8, 1974 ; survey : May 6, 1975

Table 11. 本病菌の寄主範囲(1)  
Host range of the causal fungus (1)

供試樹種 Trees tested	罹病枝/接種枝 Diseased/ inoculated shoots	病斑長(平均) Length of lesion (mm) (mean)	備考 Remarks
ニホンカラマツ <i>Larix leptolepis</i> GORD.	0/5		
グイマツ <i>L. gmelinii</i> GORD.	0/5		
チョウセンカラマツ <i>L. olgensis</i> A. HENRY var. <i>koreana</i> NAKAI	0/5		
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i> MAST.	4/5	7.8	
ヨーロッパモミ <i>A. alba</i> MILL.	4/4	31.0	2本枯れ 2 died
バルサムモミ <i>A. balsamea</i> MILL.	0/5		
チョウセンモミ <i>A. holophylla</i> MAXIM.	4/5	27.0	3本枯れ 3 died
アカエゾマツ <i>Picea glehnii</i> MAST.	0/5		
ヨーロッパトウヒ <i>P. abies</i> KARST.	0/5		
グラウカトウヒ <i>P. glauca</i> VOSS	0/5		
マリアナトウヒ <i>P. mariana</i> B. S. P.	0/5		
モンチコラマツ <i>Pinus monticola</i> DOUGL.	3/5	8.0	
ヨーロッパクロマツ <i>P. nigra</i> ARNOLD	0/5		
レジノーザマツ <i>P. resinosa</i> AIT.	0/5		
ヨーロッパアカマツ <i>P. sylvestris</i> L.	0/5		
ダグラスファー <i>Pseudotsuga menziesii</i> FRANCO	0/5		

D70-1 was inoculated on Oct. 26, 1972, and surveyed on May 14, 1973.

Table 12. 本病菌の寄主範囲 (2)  
Host range of the causal fungus (2)

供試樹種 Trees tested	樹高 Tree height (cm)	接種高 Height of inoculation (cm)	接種菌株 Isolates used			
			トドマツ菌 SA-2	ヨーロッパモミ菌 SP-2	ストロブマツ菌 SD74-1	レジノーザマツ菌 SC-1
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i> MAST.	120, 140	80~90, 60~80	4/6, (1); 7~21×1/2~3/4 *	5/6; 11~30×1/2~3/4	2/6; 18~19×1/2~3/4	0/6
アオモリトドマツ <i>A. mariesii</i> MAST.	60	40~50	5/5(4); 16×3/4			
フレザーモミ <i>A. fraseri</i> (Pursh) POIR.	60	40~50	5/5(4); 15×3/4			
エゾマツ <i>Picea jezoensis</i> CARR.	80	30~60	0/5		5/5, (4); 28×1/2	5/5, (5)
ヨーロッパトウヒ <i>P. abies</i> KARST.	700	90	0/5		1/5, (1)	3/5, (3)
ルーベンストウヒ <i>P. rubens</i> SARG.	180	80	2/5; 17×1/2			
ニホンカラマツ <i>Larix leptolepis</i> GORD.	180	60~100	0/3	0/3	2/3, (1); 26×3/4	1/3, (1)
クロマツ <i>Pinus thunbergii</i> PARL.	230	50~60	3/3; 11~23×1/2	0/3	3/3, (3)	3/3, (3)
ヨーロッパアカマツ <i>P. sylvestris</i> L.	140	30~60	0/5			
バンクスマツ <i>P. banksiana</i> LAMB.	180	50~100	5/6; 10~22×1/3~1/2	5/6; 12~19×1/3~1/2	6/6, (6)	6/6, (6)
レジノーザマツ <i>P. resinosa</i> AIT.	80, 100	50~60, 60~70	5/6, (1); 20~28×1/2	0/6	6/6, (6)	6/6, (6)
ストロブマツ <i>P. strobus</i> L.	350	100~120	2/6; 10~14×1/3~1/2	4/6; 8~13×1/2	6/6, (6)	6/6, (4); 8~30×1/2~3/4
ハイマツ <i>P. pumila</i> REGEL	150	60~120	2/6; 18×1/2~3/4	4/6; 10~28×1/2	6/6, (6)	6/6, (1); 17~32×1/2~3/4
キタゴヨウ <i>P. pentaphylla</i> MAYR	125	70	3/5; 8~13×1/2~3/4			
チョウセンゴヨウ <i>P. koraiensis</i> STEB. et ZUCC.	170	100	0/5			
ピウセマツ <i>P. peuce</i> GRISEB.	200	70	0/5			

\* 4/6, (1); 7~21×1/2~3/4: 接種された6本の枝のうち4本が発病し, そのうちの1本は枯死した。病斑長の範囲は7~21mmで周囲の範囲は1/2~3/4であったことを意味する。

Means six branches were inoculated and 4 were infected, one (1) of them was killed; 7~21 shows the range (mm) of length and 1/2~3/4 shows the range of circumference of cankered lesions.

Inoculation: Nov. 9, 1979; survey: July 2, 1980

## IV-7 トドマツ菌の寄主範囲 (1)

D70-1 を用い、16 樹種を供試した。それぞれの当年枝に  $1 \times 1$  mm の大きさで樹皮をはぎとり、D70-1 の含菌寒天を接種し、乾燥を防いで放置した。接種は 1972 年 10 月 26 日に行い、1973 年 5 月 14 日に調査した。

結果は Table 11 および Plate 5, D, E に示されるとおりである。すなわち、モミ属としてはトドマツ、ヨーロッパモミ、チョウセンモミに対して病原性を示し、とくにヨーロッパモミとチョウセンモミは甚だしくおこされた。マツ属ではモンチコラマツにわずかながら発病がみられた。いっぽうトウヒ属、ニホンカラマツおよびダグラスファーに対しては病原性を示さなかった。

## IV-8 4 樹種から分離された本病菌の寄主範囲 (2)

支樹樹木園内の 16 樹種に対してトドマツからの分離菌株 SA-2 を、7 樹種に対してヨーロッパモミからの分離菌株 SP-2 を、9 樹種に対してストロブマツおよびレジノーザマツからの分離菌株 (SD74-1 と SC-1) を接種した。供試木それぞれの当年枝に  $2 \times 2$  mm の大きさで樹皮をはぎとった傷を作り、含菌寒天片を 1979 年 11 月 9 日に接種し、1980 年 7 月 2 日に調査した。

結果は Table 12 に示されている。すなわち、トドマツ菌は供試したモミ属のすべての樹種に病原性を示し、トウヒ属ではルーベンストウヒに、マツ属ではクロマツ、バンクスマツ、レジノーザマツ、ストロブマツ、ハイマツ、キタゴヨウに病原性を示し、マツ属に対してもかなり広範囲に病原性を示すことが明らかとなった。ヨーロッパモミ菌はトドマツ、バンクスマツ、ストロブマツおよびハイマツに対して病原性を示した。ストロブマツ菌はトドマツを含め、供試樹種のすべてに対して激しい病原性を示し、IV-5、IV-6 の交互接種試験の結果をうら付けた。レジノーザマツ菌もストロブマツ菌と同様トドマツ以外の他の供試樹種すべてに対して強い病原性を示した。この 2 菌株は、多くの接種枝を枯死させた。

## V 論 議

## V-1 病原菌の学名と病名について

本病は子のう盤菌類の 1 種 *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN によって生ずるもので、その不完全世代は *Brunchorhiza pinea* (KARST.) HÖHN. である。しかし本病菌の学名はこれまでに幾多の変遷をたどり、今だに論議が絶えない。筆者が用いている *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN は GREMMEN (1955) によって提唱されたものであるが、ETTLINGER (1945) は *Crumenula abietina* LGBG. を、VAN VLOTEN と GREMMEN (1953) は *Scleroderris abietina* (LGBG.) GREMMEN を、PEACE (1962) は *Crumenula pinea* (KARST.) FRED. & JORG. を、SCHLÄPFER-BERNHARD (1968) は *Ascocalyx abietina* (LGBG.) SCHLÄPFER を用いている。最近、MORELET (1980) は *Gremmeniella abietina* (LGBG.) MORELET が本病菌の正しい学名であると主張しており、たとえば DORWORTH (1975) や ROLL-HANSEN (1978) などにみられるように、次第にこの学名が用いられるようになってきている。しかし、従来どおり *Scleroderris lagerbergii* を用いている研究者もあり、統一を欠いている。

DORWORTH (1981) は本病菌の学名と病名に関し「……一般名としての *Scleroderris canker* は北米においては有効な共通名となっているから、論文の場合を除いては段階的にゆっくりと (*Gremmeniella canker* に) 変えてゆき、学術論文の場合にはできるだけ早く *Gremmeniella* を用いるようにすべきである

う……」と述べている。

本病はわが国では北海道だけに発生しており，マイクロペラからスクレロデリスが漸く定着したところであり，分類学的には仮に *Gremmeniella* が正しいとしても，使いなれた学名の変更は病理学者や林業実務者にとっては必ずしも好ましいことではない。この意味から筆者はここ当分の間，*Scleroderris lagerbergii* GREMMEN を学名として用いることを提案したい。

病名としては，当初トドマツ枝枯病が用いられてきた（小林，1972）。しかしその後ストロブマツ上（高橋，1973）およびヨーロッパモミ上（高橋・鈴木，1975）にも本病が発見されるに至り，和名に対する考察も必要となってきた。高橋（1979）は，マツ属とモミ属両樹種に対する病名を一括して「スクレロデリス枝枯病」に改める提案をした。トドマツ（およびヨーロッパモミ）とストロブマツとでは，病徴に多少相違点はあるがいずれも枝枯症状が主要な病徴であるので，これに病原菌の属名を冠して「スクレロデリス枝枯病」とし，トドマツの場合にはトドマツのスクレロデリス枝枯病とすることとしたい。なお，英名については従来どおり欧米と共通の *Scleroderris canker* でよいと考える。

#### V-2 病徴，標徴，生活史について

トドマツに現れる本病の病徴は，いくつかの点において欧米における本病の病徴と異なっている。すなわち，トドマツの場合は，針葉は罹病することはないが，罹病枝から早春に著しく落葉する。これに反して欧米のとくにマツ類では，前年の針葉も罹病するが，しばらくの間は赤褐色に枯れた針葉は枝に付着している。英国では樹冠下部の冬芽に感染がおり，外部の鱗片から樹脂が流れ，芽の最下部の葉の原基に壊死がおこる。この病徴は1月上～中旬から4月にかけて現れる。感染のポテンシャルが高いと当年生枝も感受性になるなど，発生生態もかなり異なっている（READ, 1966, 1967）。

また，トドマツの場合は，3年生以上の幹枝には発病せず，2年生以下の幹枝に生じた胴枯病斑は7月以降は進展せず，9月以降には灰白色に退色して罹病の痕跡をとどめる程度となる。このため，秋季以降本病は凍害と区別がつきにくくなる。しかし欧米においては幹に生じた胴枯病斑は年々進展するのが普通である（GREMMEN, 1965, 1968; ROLL-HANSEN, 1964; FRENCH & SILVERGORG, 1967; OHMAN, 1966）。さらに際立った病徴の違いは，欧米の場合は病患部の樹皮下に緑～黄色の色素が形成されることである（OHMAN, 1966; READ, 1967; GREMMEN, 1968; CORDELL ら, 1968; DORWORTH, 1971）。いっぽう，北海道のストロブマツの病徴は，これら欧米に見られる病徴となら異なるところはない。

本病菌は，北海道においてはトドマツ上でもストロブマツ上でも，子のう盤と柄子殻を6月中，下旬に完熟させ，8月中，下旬まで存在させる。北米でも，所謂北米系統（Lake States stain）（後述）はマツ上で両世代を5～9月に形成する（CORDELL ら, 1968; SKILLING, 1969; DORWORTH, 1971）。この場合，子のう盤は前年の枯死枝上に，柄子殻は前年および当年の罹病枝上に生ずることは北海道の場合と同様である。カナダ国ケベック州においては，子のう盤はマツ上では春に，トウヒ属上では晩夏に生ずるといわれ（SMERLIS, 1967），ノルウェーでは子のう盤は6月に（ROLL-HANSEN, 1964），またオランダでは *Pinus nigra* 上の柄子殻は11月半ばから翌年7月までの間に生ずるという（GREMMEN, 1968）。英国では柄子殻は1年中，とくに真冬から春までの湿った時期に多く生じ，子のう盤の発生は稀れという（READ, 1967）。イタリアでも柄子殻のみが知られている（BARVACOVİ ら, 1979）。このように，子のう盤と柄子殻の両世代がふつうにみられる場合，あるいは柄子殻のみが知られている場合など，ヨーロッパの地域によって本病菌の生活史は必ずしも一定していないことも，本病菌の特徴の一つといえよう。したがって，各世代の胞

子の飛散による感染時期も異なってくるのである。

### V-3 病原菌の形態および系統について

完全世代の形態については欧米各地産、北海道各地産のもの間にほとんど違いが認められないが (Table 1), 不完全世代に関しては 2~3 の相違が認められる。

北海道ではとくにトドマツの場合は柄子殻が半ば樹皮内に埋まって形成される場合が多く、表生すなわち樹皮上に形成されることはむしろ少ないが、欧米では表生が普通である。さらに、柄胞子の隔膜数の相違は著しい。北米大陸の本病菌にあっては、通常 3 隔膜 (4 室) 以下で、3 隔膜の胞子の占める割合がきわめて高い。DORWORTH と KRYWIENCZYK (1975) によるとヨーロッパ、北米大陸および北海道の多くの地域および樹種上の本病菌を集め、柄胞子の大きさや隔膜数などを検討した結果、カナダとアメリカ合衆国産の本病菌については隔膜数の平均は 2.3~3.0、3 隔膜胞子の出現率は 1 例を除いて 60~94% であった。しかし、ヨーロッパのものの中には、たとえばノルウェー産ヨーロッパトウヒ上のは 2~6 隔膜、オランダ産ヨーロッパクロマツ上のは 1~7 隔膜、また、北海道産トドマツ上のは 3~7 隔膜というように、隔膜数に大幅な変動を認めている。ETTLINGER (1945) は、デンマーク産ヨーロッパクロマツ上の柄胞子とスイス (ダボス) 産のセンブラマツ上の柄胞子を比較した結果、隔膜数の平均は前者が 3.07、後者は 6.57、大きさはそれぞれ 32 $\mu$ m と 45 $\mu$ m で、明らかな違いを認めている。DONAUBAUER (1974) も、センブラマツ上の柄胞子は他の寄主上のものと比べて隔膜数が多く、大きさについてもはるかに大きいことを認めている。しかもセンブラマツから分離された菌株を接種すると、ヨーロッパクロマツ上でもセンブラマツタイプの大型の柄胞子が形成されることから、センブラ型 (*cembra-form*) という形態的分化がおこっていると推測しているが、その確証を得ることは困難であるので、なお現在の学名をひきつづき用いるべきであろうと報告している。さらに BARVACOVÍ ら (1979) によると、イタリーでは不完全世代のみが生ずるが、アルプス地方のセンブラマツの柄胞子は 3~8 隔膜を有してとくに大型であり、他の樹種および地域のもは大部分が 3 隔膜 (平均 80~100%) で 2 つのタイプに分けられると報告している。

北海道では本病は現在トドマツ、ヨーロッパモミおよびストロブマツ上に発生が知られている。もちろん完全世代の形態には違いが認められないが、柄胞子の大きさと隔膜数については明らかな相違が認められ、トドマツとヨーロッパモミ上では 7 隔膜が大部分でその大きさも平均 50 $\mu$ m 前後で、ストロブマツ上の 3 隔膜以下 (大部分が 3 隔膜)、平均 30 $\mu$ m 前後とは著しく異なっている (Table 2, 3)。

MORELET (1980) は、これまで述べてきたような柄胞子の形態の違いにもとづいて本病菌の不完全世代 *Brunchorstia pinea* (KARST.) HÖHN. を *B. pinea* (KARST.) HÖHN. var. *cembrae* と var. *typica* の二つの変種に分けることを提案している。しかし ETTINGER (1945) の測定値をみる限り、センブラマツ上の柄胞子の隔膜数と大きさは連続的な変異を示している。すなわち、隔膜数の平均値では 3.7 (Selibuhl 産)~4.8 (Selibuhl 産)~5.4 (Gruonbach 産)~5.7 (Teufimatt 産)~6.2 (Gruonbach 産)~6.3 (Davos 産)~6.4 (Davos 産)~6.5 (Davos 産)~6.8 (Davos 産)~7.1 (Gruonbach 産)……~7.6 (Davos 産)のごとくであり、柄胞子の大きさもこれと同様に平均値が 29.8~45.9 $\mu$ m まで連続的に変化している。したがって、極大値をみれば他樹種上のものと明らかな違いはあるにしても、同じセンブラマツ上の柄胞子自体にもその大きさの両極端には著しい違いがある以上、変種に分ける根拠にとぼしいと考えられる。

いっぽう，DORWORTH と KRYWIENCZYK (1975) はヨーロッパ，北米大陸および日本（北海道）から多くの本病菌の分離菌株を集め，同一条件のもとで培養を行い，菌そう発育の速度，形成された柄胞子の大きさと隔膜数を比較し，さらに血清学的反応により，現存する本病菌には三つの生理的系統（生態型，*physiologic race*），すなわちヨーロッパ系統（*European race*），北米系統（*North American (Lake States) race*），およびアジア系統（*Asian race*）に分けられると報告した。DORWORTH (1981) は，これら生理的系統はもちろん病原性に関する分化型（*forma speciales*）を含むという考えに立っている。

北米大陸において，1973 年以来，従来の北米系の本病菌による病徴とは異なる，大木が枯死する新たな病徴が現れて問題となっている（SETLIFF ら，1975）。この病原菌は現在ニューヨーク州とヴァーモント州のみに知られているが，病原力が著しく強く，血清学的反応によりヨーロッパ系統のものと同じであることが明らかにされた（DORWORTH ら，1977）。以来，北米における従来の北米系統との異同に関して研究が続けられており（SKILLING, 1977; SKILLING ら，1977; MAGASI, 1979; NICHOLLS, 1979），また最近になってヨーロッパ系統と北米系統との中間型も見いだされている（WENDLER ら，1980; SKILLING, 1981）。これらの結果や従来までの研究結果などにもとづき，ヨーロッパ，北米およびアジア各系統の本病菌の特徴をまとめてみると Table 13 のとおりである。

北海道においてトドマツに発生している本病菌はアジア系統であることは疑いないが，ストローブマツ上の本病菌はトドマツ上のものと比べてみると柄胞子は 3 隔膜で大きさからいっても北米系統に酷似しており，かつ病原力はカナダの北米系統のものと比較してもより強大であることが明らかとなった。しかし血清学的比較は行われておらず，北海道で激害をうけたストローブマツは植栽 10 年前後の若い造林木で，数 10 年生のものに対しても激害を与えるかどうかは不明である。また，培養は緑色であるが空中菌糸は豊富であることなどから考えると，北海道のストローブマツ上の本病菌は，北米系統にごく近縁ではあるがヨーロッパ系統と似ているところもあり，にわかに系統を論ずることは現段階では不可能である。

#### V-4 病原性と寄主範囲について

トドマツに枝枯病をおこす本病菌の病原性を明らかにするための人工接種試験の結果，いくつかの興味ある事実が明らかとなった。すなわち，当年生枝に生傷をつけて含菌寒天を接種すれば，冬期間の埋雪の有無にかかわらず，翌春には典型的な枝枯症状が現われる（Table 7）。自然条件のもとでは，本病の発生は多雪地帯に生ずることから，冬期間の雪は誘因として重要な役割を果していると考えられるが，積雪以前に発病にとって十分な菌量が与えられれば，雪は必ずしも必須な因子とは言えなくなる。このことは最近，秋本（1982）によっても実験的に証明されている。したがって，胞子の飛散から定着，侵入し，菌のポテンシャルを発病に必要な程度まで増加させるまでの間に，積雪が誘因として何らかの作用を果していると推定される。

生傷に対する接種試験の結果によると，どの部位の生傷に接種しても発病するが，生傷よりはドライアイスによる凍傷痕（木部は褐変しており，当然樹皮も壊死している）に接種された場合，病斑の拡大は甚だしく速やかであった（Table 5）。このことは，壊死した樹皮や形成層に対する本病菌の侵入増殖が生の場合よりも容易におこることを示している。深い雪中に埋まったトドマツの当年生枝には，強い力が作用することは，吉武ら（1980）によって明らかにされている。すなわち，埋雪中に枝や幹の著しい屈曲がおこり，皮層組織は褐変したり，樹皮に小さな傷ができて樹脂が吹き出しており，不定枝については特に損傷が著しいという。また針葉は雪に捕捉されて凍結し，雪の移動によって脱葉することすらあるようで

Table 13. 本病菌各系統の特徴  
 Characteristics of each physiological race of *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN

ヨーロッパにおける本菌の特徴  
 Characteristics in Europe (European race)

1. 血清学的に北米, 日本のものと異なる<sup>13)</sup>。  
 Immunogenic reaction differs from those in North American and Asian races
2. 若い木と同様大きな木を枯らすことがある<sup>7)20)21)37)</sup>。冬芽がおかされる<sup>38)</sup>。  
 Causing death in large trees as well as young trees
3. 分生胞子は3~7隔膜(地域, 寄主により異なる<sup>4)8)14)</sup>。  
 Conidia 3~7 septate (differs due to localities and host species)
4. 完全世代は稀(英国<sup>38)</sup>, イタリア<sup>3)</sup>); 両世代形成(北欧)。  
 Perfect stage rare (England, Italy); Both stages appear (northern Europe)
5. 感染は1~4月(英国<sup>38)</sup>); 4~5月(北欧<sup>19)</sup>。  
 Infection occurs from Jan. to April (England); from April to May (northern Europe)
6. 感染の翌春枝枯れが現れる<sup>20)</sup>。  
 Dieback occurs in the next spring
7. 胴枯れは主幹にも生ずる<sup>36)</sup>。  
 Canker occurs in the main stem also
8. 病患部の樹皮下(冬芽の基部<sup>39)40)</sup>)に緑~黄色の色素が形成される<sup>38)36)</sup>。  
 Green~yellow pigment is formed under the bark of the dead tissue (at the base of winter buds)
9. 針葉には不完全世代が形成される<sup>38)</sup>。  
 Pycnidia are formed on dead needles
10. 誘因は陽光不足, 高湿度または被圧<sup>18)32)34)35)</sup>。  
 Short of light, high humidity and suppression are the predisposing factor
11. 培養は緑~黄色<sup>30)36)</sup>。  
 Color of cultures is green~yellow

北米における本菌の特徴<sup>29)</sup>  
 Characteristics in the North America (North American or Lake States race)

1. 血清学的にヨーロッパ, 日本のものと異なる<sup>13)</sup>。  
 Immunogenic reaction differs from those in European and Asian races
2. 若い木または大きな木の下枝だけが枯れる。  
 Causing death of young trees and of only lower branches of large trees
3. 分生胞子は3隔膜が普通。  
 Conidia usually 3 septate
4. 両世代が形成される。  
 Both stages are common
5. 感染は5~9月<sup>4)43)</sup>。  
 Infection occurs from May to September
6. 感染の翌春枝枯れが現れる。  
 Dieback occurs in the next spring
7. 胴枯れは主幹にも生ずる。  
 Canker occurs in the main stem also
8. 病患部の樹皮下に緑~黄色の色素が形成される。  
 Green~yellow pigment is formed under the bark of the dead tissue
9. 針葉には不完全世代が形成される。  
 Pycnidia are formed on dead needles
10. 誘因は早霜と雪<sup>10)30)</sup>。  
 Summer frost and snow are the predisposing factor
11. 培養は緑色。  
 Color of cultures is green
12. 主な寄主はレジノーザマツ, バンクスマツ, ヨーロッパアカマツ<sup>44)</sup>。  
*Pinus resinosa*, *P. banksiana*, and *P. sylvestris* are the main host species
13. 高温では生育できない<sup>44)</sup>。  
 Cannot grow at higher temperature

Table 13. (つづき) (Continued)

北米におけるヨーロッパ系統の特徴<sup>39)</sup>  
 Characteristics of European race in North America

1. 血清学的にはヨーロッパ系統に酷似する。  
Quite similar with European race in immunogenic reaction
2. 枯損は樹齢と無関係。  
Causing death in every age class
4. 完全世代は稀。  
Perfect stage rare
5. 感染は生育期間中, 何回もおこる。  
Infection occurs several times during growing season
6. 感染した年に病徴が現れる。  
Symptoms appear within the year of infection
7. クローネ上部まで枝枯れがおこる。  
Dieback occurs in the whole crown
8. 病患部の樹皮下に緑~黄色の色素が形成される。  
Green~yellow pigment is formed under the bark of dead tissue
11. 培養は白色。  
Color of cultures is white
12. 寄主は<sup>44)</sup> *Pinus resinosa*, *P. banksiana*, *P. sylvestris*, *P. ponderosa*, *P. nigra*, white pines, balsam fir, Douglas fir, fraser fir are host species
13. 高温でも生育できる<sup>44)</sup>。  
Growth occurs at relatively higher temperature

ストロブマツ上の本菌の特徴  
 Characteristics of the causal fungus on *Pinus strobus* in Hokkaido, Japan

1. 血清学的には未検討。  
No immunogenic reaction has been conducted
2. 若い木の枯損と大きな木の下枝枯れ。  
Causing death of young trees and of only lower branches of large trees
3. 分生胞子は3隔膜が普通。  
Conidia mostly 3 septate
4. 両世代が形成される。  
Both stages are common
5. 感染は6~8月。  
Infection occurs from June to August
6. 感染の翌春枝枯れが現れる。  
Dieback occurs in the next spring
7. 幹枝の胴枯れは毎年拡大する。  
Canker extends every year
8. 病患部の樹皮下に緑~黄色の色素が形成される。  
Green~yellow pigment is formed under the bark of the dead tissue
9. 針葉には不完全世代が形成される。  
Pycnidia are formed on dead needles
10. 誘因は雪と寒さ。  
Snow and coldness are the predisposing factor
11. 培養は緑色。  
Color of cultures is green

Table 13. (つづき) (Continued)

トドマツ上の本菌の特徴  
Characteristics in Asian race (on *Abies* in Hokkaido, Japan)

1. 血清学的にヨーロッパ, 北米のものと異なる。  
Immunogenic reaction differs from those in Europe and North America
2. 枯損は若い木に限っておこる。  
Causing death in younger trees only
3. 分生胞子は7隔膜のものが普通。  
Conidia mostly 7 septate
4. 両世代が形成される。  
Both stages are common
5. 感染は6~8月。  
Infection occurs from June to August
6. 感染の翌春枝枯れが現れる。  
Dieback occurs in the next spring
7. 3年生以上の幹枝は罹病しない。  
No disease occurs on more than 3-yr.-old stems and branches
8. 病患部の樹皮下に色素は形成されない。  
No pigment is formed under the bark of the dead tissue
9. 針葉は罹病しない。  
No infection occurs on needles
10. 誘因は雪(と早霜)。  
Snow (and early frost) are the predisposing factor
11. 培養は黄褐色。  
Color of cultures is yellowish brown
12. 高温では生育できない。  
Cannot grow at higher temperature

ある。本病菌は0°Cでも発育しうるので(横田ら, 1974-b), 雪の中に埋まると積雪の物理的作用によって茎枝に生ずる多くの壊死部が, 本病菌の病原性発揮に有利に働くことは容易に推測されるところである。ただし, 罹病樹からの春季の大量な緑色針葉の落葉は, 単に雪圧などの雪の作用のみによって生ずるものではなく, 病原菌の作用によるものであることはいうまでもない。

トドマツに対する本病菌の発病生態の特徴として, 緑色針葉の大量落葉がある。柄孢子サスペンションを5年生苗木に対して時期別に接種することにより, 翌春には針葉落葉をとまなう典型的な枝枯症状が現れた(Table 8)。接種時点では, 対象とする当年生枝に傷を作ることなく柄孢子サスペンションを噴霧したのみであったが, 翌春には典型的な病徴が現れたことは, 積雪により枝に傷が生じて病原菌の組織内への侵入を容易にしているものと考えられる。なおこの落葉した, あるいは落葉寸前の緑色針葉多数から本病菌の分離を試みたが, まったく本病菌を分離することができなかった。欧米のマツ類および山部のストロブマツが罹病すると, 針葉は赤褐変し, 針葉上には多くの柄子殻が形成されることが知られている。人工接種試験によってもこのことは確かめられており, トドマツ上の本病菌はマツ類をおかす本病菌とは生態的に著しい相違があることは確かである。

交互接種試験の結果(Table 9, 10)によって明らかなように, カナダのレジノーザマツからの分離菌株(S C-1)および山部のストロブマツからの分離菌株(S C-8, S D74-1)は, 供試したすべての樹種に対して激しい病原性を示している。これに対してトドマツからの分離菌株(D70-3, S C74-1)は, ト

ドマツに対しては明らかに病原性を示すものの，他のマツ類に対してはわずかに病原性を示すか，あるいは全たく病原性を示さなかった。

トドマツ上の本病菌を用いて寄主範囲を明らかにするための接種試験は，従来ほとんど行われていなかった。1972年および1979年に行われた試験により，トドマツ上の本病菌も，かなりの他樹種樹木に対して病原性を有することが明らかにされた。Table 11 は1972年にトドマツ上の本病菌のみを用いて接種した結果を示したものであるが，この時にはモミ属樹木としてトドマツ以外にヨーロッパモミとチョウセンモミに対して，トドマツよりもむしろ甚だしい被害を生じ，モンチコラマツにも病原性を示した。高橋・鈴木（1975）によって山部におけるヨーロッパモミの激害が報告されているが，本樹種は本病菌に対して著しく感受性であるといえる。しかしながら，欧米では本樹種は本病寄主には含まれていない。

1979年に行われた接種試験では，トドマツ上の本病菌のほかに，ヨーロッパモミとストロブマツ（いずれも山部産）およびレジノーザマツ（カナダ産）上の本病菌も補足的に用いられた。Table 12 から明らかのように，トドマツ上の本病菌は供試された16樹種のうち，モミ属3種，トウヒ属1種，マツ属6種に対して病原性を示した。したがって，1972年の結果をも加えると，トドマツ上の本病菌はモミ属5種（トドマツ，アオモリトドマツ，ヨーロッパモミ，チョウセンモミ，フレーザーモミ），トウヒ属1種（ルーベンストウヒ），マツ属7種（クロマツ，バンクスマツ，レジノーザマツ，ハイマツ，キタゴヨウ，ストロブマツ，モンチコラマツ）合計3属13種が寄主となることがはじめて明らかにされた。同時に供試されたヨーロッパモミ上の本病菌はトドマツが病原性を示したのものには同様に病原性を示し，まったく同一系統のものであることをうかがわせた。いっぽう，レジノーザマツおよびストロブマツ上の本病菌は，病斑の進展程度や罹病枝の枯損状況からみて，トドマツ上の本病菌よりはるかに強い病原性を有していることが知られ，トウヒ属とニホンカラマツにも激害を示した点とくに注目に値する。

欧米における本病菌の寄主範囲はきわめて広く，マツ属，トウヒ属，カラマツ属，ダグラスファーなど多くの樹種に発病が知られている。DONAUBAUER（1972）によると，現在までにマツ属はアカマツを含む18種，トウヒ属4種，ダグラスファーとカラマツ属1種が寄主としてあげられており，ROLL-HANSEN（1972）はマツ属樹木の本病抵抗性の中で寄主として16種をあげている。DORWORTH（1971）はマツ属として15種（うち2変種を含む），トウヒ属3種，およびダグラスファーをあげている。これらの中で，ヨーロッパでの主要な寄主樹木はヨーロッパクロマツ（*austriaca* と *corsicana* の2変種を含む），ヨーロッパアカマツ，センブラマツ，ヨーロッパトウヒであり，北米大陸ではレジノーザマツ，バンクスマツ，ヨーロッパアカマツであるとされている。これら既知の寄主樹木の中にモミ属樹木は含まれておらず，モミ属を寄主とするというのは北海道における本病が最初の知見であり，本病菌はヨーロッパおよび北米産のものとは生態的に異なるものといえるであろう。しかし，1973年以来，ニューヨーク州とヴァーモント州に発生している所謂ヨーロッパ系統の本病菌は，ボンデロサマツ，ヨーロッパクロマツを激しくおかし，逆に従来から北米系統の本病菌の寄主として知られていたヨーロッパアカマツは最も耐病性であるという（SKILLINGら，1977）。このヨーロッパ系統の本病菌は，このほかマリアナトウヒ，ルーベンストウヒおよびクロマツにも発生していることが明らかにされ（ABRAHAMSONら，1978），また人工接種によりフレーザーモミにも病原性を示したという（SKILLING, D. D., personal communication, 1979）。

北海道では，本病はトウヒ属樹木とくにエゾマツ，アカエゾマツに対しては病原性を示さないことが通説になっていたが，山部のストロブマツ上の本病菌はトウヒ属樹木にも激しい病原性を示した。幸いス

トローブマツ造林地は面積的にすくないし、今後新植は行われないと考えられるので、まず本病が拡大するおそれはないであろうが、この菌はトドマツに対しても甚だしい病原性を有するので、トドマツ上の本病菌がアジア系統に属すものだけか、あるいはストローブマツ上のものと同じ他の病原性のより強い系統に属するものが混っていないかを検討すること、および血清学的検討を行って系統を明らかにしておくことが緊急に必要であろう。

### 謝 辞

本研究を行うに当たって、たえずご指導、激励を賜った元林業試験場保護部長 伊藤一雄博士、同元樹病科長 萩千葉 修博士、種々有益なご助言を賜った同樹病研究室長 小林享夫博士に深甚なる感謝の意を表す。また、接種試験のための菌株を分譲下さったカナダ国 Great Lakes Forest Research Centre の Charles E. DORWORTH 博士ならびに東京大学農学部附属北海道演習林の高橋郁雄氏、本病菌の標本をご送附いただいた前記 DORWORTH 博士、米国 North Central Forest Experiment Station の Darroll D. SKILLING 博士、およびノルウェー国 Norwegian Forest Research Institute の Finn ROLL-HANSEN 博士に対して厚くお礼申し上げる。また、本研究の大部分は、筆者が林業試験場北海道支場在動中に行われたもので、調査にご便宜をはかって下さった道内国有林の関係各位に厚くお礼申し上げると同時に、特に研究遂行上終始ご協力いただいた林業試験場北海道支場保護部樹病研究室 萩魚住 正室長、松崎清一主任研究官に感謝の意を表す。

### 引用文献

- 1) ABRAHAMSON, L. P., S. B. SILVERBERG, and D. D. SKILLING : Japanese black pine, *Pinus thunbergii*, a new host for *Scleroderris* canker in North America. AFRI Res. Note 26, Col. Env. Sci. For., State Univ. New York, 2 pp., (1978)
- 2) 秋本正信：トドマツ枝枯病の病徴—脱葉雪害説への疑問—, 北方林業, 34, 101~103, (1982)
- 3) BARBACOV, A., P. CAPRETTI, and F. MORIONDO : Diffusione e danni di *Brunchorstia pinea* (KARST.) HÖHN. su popolamenti naturali e artificiali di conifere in Italia. Ann. Accad. Ital. Sci. For. 28, 3~41, (1979)
- 4) CORDELL, C. E., D. D. SKILLING, and J. W. BENZIE : Susceptibility of three pine species to *Scleroderris lagerbergii* in Upper Michigan. Pl. Dis. Repr. 52, 37~39, (1968)
- 5) DONAUBAUER, E. : Zum Vorkommen von *Brunchorstia pinea* (KARST.) v. HÖHN. in Osterreich. Anzeiger f. Schadlingskunde 41, 24~26, (1968)
- 6) DONAUBAUER, E. : Distribution and hosts of *Scleroderris lagerbergii* in Europe and North America. Eur. Jour. For. Path. 2, 6~11, (1972-a)
- 7) DONAUBAUER, E. : Environmental factors influencing outbreak of *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN. Eur. Jour. For. Path. 2, 21~25, (1972-b)
- 8) DONAUBAUER, E. : Über das Kieferntriebsterben in Osterreich. 100 Jahre Forstliche Bundesversuchsanstalt, 67~98, (1974)
- 9) DORWORTH, C. E. : Diseases of conifers incited by *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN : A review and analysis. Dept. Fish. For., Can. For. Serv. Publ. No. 1289, 42 pp., (1971)
- 10) DORWORTH, C. E. : Epiphytology of *Scleroderris lagerbergii* in a kettle frost pocket. Eur. Jour. For. Path. 3, 232~242, (1973)
- 11) DORWORTH, C. E. : Status of pathogenic and physiologic races of *Gremmeniella abietina*.

- Plant Disease, **65**, 927~931. (1981)
- 12) DORWORTH, C. E., and J. KRYWIENCYK : Comparison among isolates of *Gremmeniella abietina* by means of growth rate, conidia measurement, and immunogenic reaction. Can. Jour. Bot. **53**, 2506~2525, (1975)
  - 13) DORWORTH, C. E., J. KRYWIENCYK, and D. D. SKILLING : New York isolates of *Gremmeniella abietina* (*Scleroderris largerbergii*) identical in immunogenic reaction to European isolates. Pl. Dis. Repr. **61**, 887~890, (1977)
  - 14) ETLINGER, L. : Über die Gattung *Crumenula* sensu REHM, mit besonderer Berücksichtigung des *Crumenula*-Triebsterbens der Pinus Arten. Beitrag zur Krytogamenflora der Schweiz **10**, 1~73, (1945)
  - 15) FRENCH, W. J., and S. B. SILVERBERG : *Scleroderris* canker of red pine in New York State plantations. Pl. Dis. Repr. **51**, 108~109, (1969)
  - 16) GREMMEN, J. : Some additional notes on *Crumenula* de Not. and *Scleroderris* (Fr.) de Not. Sydowia **9**, 231~232, (1955)
  - 17) GREMMEN, J. : *Brunchorstia pinea* (KARST.) HÖHN., een ernstige ziekte van de Oostenrijkse en Corsicaanse den. Ned. Bosb. Tijdschr. **37**, 87~98, (1965)
  - 18) GREMMEN, J. : Aantasting van fijnspar door *Brunchorstia pinea*. Ned. Bosb. Tijdschr. **38**, 454~457, (1966)
  - 19) GREMMEN, J. : Bijdrage tot de biologie van *Brunchorstia pinea* (KARST.) HÖHN., de oorzaak van het taksterven bij Oostenrijkse en Corsicaanse den. Ned. Bosb. Tijdschr. **40**, 221~231, (1968)
  - 20) GREMMEN, J. : *Scleroderris lagerbergii* Gr. : The pathogen and disease symptoms. Eur. Jour. For. Path. **2**, 1~5, (1972)
  - 21) GYORFI, J. : A pinus-fajok hajtasbetegsege. Erdo, **10**, 166~168, (1961) (Rev. Appl. Mycol. **41**(7), 418, 1962).
  - 22) JANČAŘIK, V., and B. UROŠVIČ : First record of *Brunchorstia pinea* (KARST.) v. HÖHN. in a forest nursery in Czechoslovakia. Eur. Jour. For. Path. **3**, 121~124, (1973)
  - 23) 小林享夫 : トドマツ枝枯病—マイクロペラ枝枯病からの病名変更とその学名について, 森林防疫, **21**, 208~209, (1972)
  - 24) MAGASI, L. P. : Should *Scleroderris* scare us? Inform. Rep. M-X-100, Can. For. Serv. Dept. Env., 4 pp., (1979)
  - 25) 松崎清一 : 欧米のスクレロデリス胴枝枯病と北海道のトドマツ枝枯病, 北方林業, **34**, 96~100, (1982)
  - 26) 松崎清一・佐々木克彦 : 数種の病原菌によるトドマツの激害造林地の一事例, 日林北支講, **29**, 128~130, (1980)
  - 27) MORELET, M. : La maladie à *Brunchorstia* I. Position systématique et nomenclature du pathogène. Eur. Jour. For. Path. **10**, 268~277, (1980)
  - 28) 村田敏宏 : トドマツ枝枯病の被害実態について, 北海道の林木育種, **21**(2), 6~13, (1978)
  - 29) NICHOLLS, T. H. : *Scleroderris* canker in conifers. Amer. Christmas Tree Jour. **23**, 23~26, (1979)
  - 30) OHMAN, J. H. : *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN : The cause of dieback and mortality of red and jack pines in Upper Michigan plantations. Pl. Dis. Repr. **50**, 402~405, (1966)
  - 31) PEACE, T. R. : Pathology of trees and shrubs. Oxford Univ. Press, London, 292~296, 753 pp., (1962)
  - 32) READ, D. J. : Dieback disease of pines with special reference to Corsican pine, *Pinus nigra*

- var. *carabrica* schn. I. The nature of the disease symptoms and their development in relation to the crown and to aspect. *Forestry* **39**, 151~161, (1966)
- 33) READ, D. J. : *Brunchorstia* die-back of Corsican pine. Forestry Commission : Forest Record No. 61, 6 pp., (1967)
- 34) READ, D. J. : Dieback disease of pines with special reference to Corsican pine, *Pinus nigra* var. *carabrica* schn. III. Mycological factors. *Forestry* **41**, 72~82, (1968-a)
- 35) READ, D. J. : Some aspects of the relationship between shade and fungal pathogenicity in an epidemic disease of pines. *New Phytol.* **67**, 39~48, (1968-b)
- 36) ROLL-HANSEN, F. : *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN (*Crumenula abietina* LAGERB.) and girdling of *Pinus sylvestris* L. *Meddr. Norske Skogfors.* **19**, 157~175, (1964)
- 37) ROLL-HANSEN, F. : *Scleroderris lagerbergii* : Resistance and differences in attack between pine species and provenances. A literature review. *Eur. Jour. For. Path.* **2**, 26~39, (1972)
- 38) ROLL-HANSEN, F. : Fungi dangerous at *Pinus contorta* with special reference to pathogens from North Europe. *Eur. Jour. For. Path.* **8**, 1~14, (1978)
- 39) 佐保春芳・高橋郁雄 : 針葉樹の新病害 3 種—*Scleroderris lagerbergii* GREMMEN, *Lachnellula fuscosanguinea* (REHM) DENNIS および *Lachnellula suecica* (de By. ex Fr.) NANNF. *森林防疫*, **21**, 209~211, (1972)
- 40) 佐藤邦彦 : 森林保護雑考—4—, *北方林業*, **34**, 24~28, (1982)
- 41) SCHLÄFFER-BERNHARD, E. : Beitrag zur Kenntnis der Discomycetengattungen *Godronia*, *Asco-calyx*, *Neogodronia* und *Enchoeliopsis*. *Sydowia* **22**, 1~56, (1968)
- 42) SETLIFF, E. C., J. A. SULLIVAN, and J. H. THOMPSON : *Scleroderris lagerbergii* in large red and Scots pine trees in New York. *Pl. Dis. Repr.* **53**, 291~295, (1975)
- 43) SKILLING, D. D. : Spore dispersal by *Scleroderris lagerbergii* under nursery and plantation conditions. *Pl. Dis. Repr.* **53**, 291~295, (1969)
- 44) SKILLING, D. D. : The development of a more virulent strain of *Scleroderris lagerbergii* in New York State. *Eur. Jour. For. Path.* **7**, 297~302, (1977)
- 45) SKILLING, D. D. : Development of an intermediate strain of *Gremmeniella abietina* in New York (Abstr.). *Phytopath.* **71**, 255, (1981)
- 46) SKILLING, D. D., and C. E. CORDELL : *Scleroderris* canker on natural forests in Upper Michigan and Northern Wisconsin. *US For. Serv. Res. Paper NC-3*, 10 pp., (1966)
- 47) SKILLING, D. D., B. S. SCHNEIDER, and J. A. SULLIVAN : *Scleroderris* canker on Austrian and ponderosa pine in New York. *Pl. Dis. Repr.* **61**, 707~708, (1977)
- 48) SMERLIS, E. : Occurrence and pathogenicity of *Scleroderris lagerbergii* in Quebec. *Pl. Dis. Repr.* **51**, 584~585, (1967)
- 49) 高橋郁雄 : ストローブマツで発見された *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN, *日林北支講*, **22**, 106~110, (1973)
- 50) 高橋郁雄 : 北海道中央部における針葉樹の菌類相と病害に関する研究—主として子のう菌類, 不完全菌類およびさび菌類について—*東大農演報*, **69**, 1~143, (1979)
- 51) 高橋郁雄・鈴木咲子 : *Scleroderris lagerbergii* によるヨーロッパモミの被害, *日林北支講*, **24**, 61~63, (1975)
- 52) VAN VLOTEN, H., and J. GREMMEN : Studies in the Discomycete genera *Crumenula* de Not. and *Cenangium* Fr. *Act. Bot. Neerl.* **2**, 226~241, (1953)
- 53) WENDLER, P. B., A. R. GOTLIEB, and D. R. BERGDahl : A newly discovered serotype of *Gremmeniella abietina*. *Can. Jour. Bot.* **58**, 1923~1928, (1980)
- 54) 横田俊一 : トドマツの新病害マイクロペラ枝枯病(仮称)の発生について, *森林防疫*, **19**, 300~302, (1970)

- 55) YOKOTA, S., T. UOZUMI, and S. MATSUZAKI: *Scleroderris* canker of Todo-fir in Hokkaido, northern Japan I. Present status of damage, and features of infected plantations. Eur. Jour. For. Path. 4, 65~74, (1974-a)
- 56) YOKOTA, S., T. UOZUMI, and S. MATSUZAKI: Ditto II. Physiological and pathological characteristics of the causal fungus. Ibid. 4, 155~166, (1974-b)
- 57) 吉武 孝・増田久夫・工藤哲也：トドマツ埋雪木の脱葉現象，北方林業，32，62~66，(1980)

### 図 版 説 明

#### Plate 1

- A. 植栽11年後のトドマツ激害木。着葉量の減少が著しい（壮警）。
- B. 本病による激害林分（壮警）。
- C. 2年生茎部に形成された胴枯病斑。柄子殻が多数形成されている（喜茂別）。
- D. 1年生枝の枝枯症状。柄子殻が多数形成されている（喜茂別）。
- E. 前年枯死した2年生枝上に形成された子う盤（喜茂別）。

#### Plate 2

- A. トドマツ上の子う盤の一部（倶知安）。
- B. トドマツ上の柄子殻（倶知安）。
- C. トドマツ上の子う（倶知安）。
- D. トドマツ上の子う胞子（倶知安）。
- E. トドマツ上の柄胞子。大部分が7隔膜（倶知安）。
- F. ストロブマツ上の柄胞子。大部分が3隔膜（山部）。

#### Plate 3

- A. バンクスマツ上の子う盤（カナダ）。
- B. バンクスマツ上の子う（カナダ）。
- C. レジノーザマツ上の子う（カナダ）。
- D. レジノーザマツ上の子う胞子（カナダ）。
- E. レジノーザマツ上の子う胞子（アメリカ合衆国）。
- F. レジノーザマツ上の柄子殻（アメリカ合衆国）。
- G. レジノーザマツ上の柄胞子（アメリカ合衆国）。

#### Plate 4

- A. コントルタマツ上の子う盤の一部（ノルウェー）。
- B. コントルタマツ上の子う（ノルウェー）。
- C. ヨーロッパトウヒ上の柄子殻（ノルウェー）。
- D. コントルタマツ上の柄胞子（ノルウェー）。

#### Plate 5

- A. 生傷に菌糸接種し，翌春形成された1年生枝の胴枯症状。
- B. ドライアイスによる壊死部に菌糸接種し，翌春形成された1年生枝の枝枯症状。
- C. ドライアイスによる壊死部に柄胞子サスペンションを接種し，翌春形成された1年生枝の胴枯症状。
- D. D70-1の接種によるチョウセンモミの枝枯症状。
- E. D70-1の接種によるヨーロッパモミの枝枯症状。
- F. 6月に柄胞子サスペンションの噴霧により翌春現れた1年生枝の枝枯症状。
- G. 6月接種苗木の翌春融雪後の針葉落葉。

Explanation of plates

Plate 1

- A. Heavily damaged Sakhalin-fir (*Abies sachalinensis* MAST.), 11 years after planted. Amount of needles decreased considerably (Sobetsu).
- B. Heavily damaged Sakhalin-fir plantation, 11 years after planted (Sobetsu)
- C. Cankered lesion on 2-year-old stem. Many pycnidia are formed on it (Kimobetsu).
- D. A diebacked 1-year-old shoot. Many pycnidia are formed on it (Kimobetsu).
- E. Apothecia formed on a 2-year-old shoot died in the previous year.

Plate 2

- A. A part of an apothecium on *A. sachalinensis* (Kuttchian).
- B. A pycnidium on *A. sachalinensis* (Kuttchian).
- C. Asci on *A. sachalinensis* (Kuttchian).
- D. Ascospores on *A. sachalinensis* (Kuttchian).
- E. Pycnospores on *A. sachalinensis*. Mostly 7-septate (Kuttchian).
- F. Pycnospores on *Pinus strobus*. Mostly 3-septate (Yamabe).

Plate 3

- A. An apothecia on *Pinus banksiana* (Canada).
- B. An ascus on *P. banksiana* (Canada).
- C. An ascus on *P. resinosa* (Canada).
- D. Ascospores on *P. resinosa* (Canada).
- E. Ascospores on *P. resinosa* (USA).
- F. A pycnidium on *P. resinosa* (USA).
- G. Pycnospores on *P. resinosa* (USA).

Plate 4

- A. A part of apothecium on *Pinus contorta* (Norway).
- B. An ascus on *P. contorta* (Norway).
- C. A pycnidium on *Picea abies* (Norway).
- D. Pycnospores on *P. contorta* (Norway).

Plate 5

- A. A cankered lesion produced on 1-year-old shoot of *A. sachalinensis* inoculated with a small amount of mycelia on a fresh wound in the previous year.
- B. A died-back 1-year-old shoot of *A. sachalinensis* inoculated with a small amount of mycelia on a necrotic part by dry ice in the previous year.
- C. A cankered lesion produced on 1-year-old shoot of *A. sachalinensis* inoculated with pycnospore suspension on a necrotic part induced by dry ice in the previous year.
- D. A died back shoot of *Abies holophylla* inoculated with D70-1.
- E. Died-back shoots of *A. alba* inoculated with D70-1.
- F. Died-back 1st whirl of a Sakhalin-fir seedling inoculated with pycnospore suspension in June.
- G. Many green needles of infected seedlings were cast in snow melting period.

**Etiological and Pathological Studies on *Scleroderris*****Canker in Hokkaido, Japan**Shun-ichi YOKOTA<sup>(1)</sup>

## Summary

A canker of Sakhalin-fir (*Abies sachalinensis* MAST.) caused by *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN broke out in 1970 in Hokkaido, northern Japan. Since then, around 10-year-old Sakhalin-fir plantations have been suffering from the disease. The disease was found on *Pinus strobus* L. in 1973 and on *Abies alba* MILL. in 1975, at the Tokyo University Forest, Furano, Hokkaido. The fact that *Abies* species have been attacked by the disease is the first record in the world.

In this paper, the writer concentrated on etiological characteristics of the causal fungus, *Scleroderris lagerbergii* GREMMEN, and obtained the following results.

I. The symptoms of the disease on the fir in Hokkaido differ from those in Europe and North America in the following points; a healthy green needle cast in early spring, no canker extension on 2-year-old shoots, and no green-yellow pigment formation under the bark of the diebacked or cankered lesions. On the contrary, the symptoms on *P. strobus* are the same as those in Europe and North America.

The results of measurement on asci, ascospores, pycnospores and the frequency of septation of pycnospores are given in Tables 1~3, and the locality where the materials were taken is shown in Fig. 2.

There is no difference in morphological characteristics of the perfect stage of the causal fungus on Sakhalin-fir from those in any other regions and on host species in the world. The size and the number of septa of pycnospores of the causal fungus on Sakhalin-fir, however, differ considerably from those in Europe and North America, except for those of the causal fungus on *Pinus cembra* both in Switzerland and northern Italy. Most of the pycnospores on *A. sachalinensis* are seven septate and of about 50  $\mu$ m in mean length. Apothecia mature during mid-June and mid-August on shoots that died the previous years. Pycnidia mature during mid-June and mid-August on shoots that died this and previous year. Life cycle of the causal fungus is given in Fig. 1.

II. As for the pathogenicity, many artificial inoculation experiments were conducted. Table 4 shows isolates used for the experiments. Through these experiments, the following was found.

(1) The causal fungus became established the infection through wounds on current shoots, winter buds and adventitious shoots (Tables 5 and 6). Above all, necrotic parts induced by attaching a small piece of dry ice for 3 minutes were the most preferable entrance than other fresh wounds. If a small agar with the fungus colony was inoculated to a fresh wound, snow cover was not necessary to develop the disease next spring (Table 7). This may be due to the high potential of the pathogen at the time of inoculation. Under natural conditions, the disease occurs only in the colder areas where deep snow deposit exists in the winter season.

---

Received July 9, 1982

(1) Kyushu Branch Station

At that time, snow acts as an important inducing factor on the development of the disease by supplying suitable necrotic parts by pressure to the buried shoots on which spores land and settle before snowfall.

(2) Many intact current shoots were killed the following spring after being sprayed with pycnosporium suspension (Table 8). Reisolation of the causal fungus was conducted with many fallen green needles, but none of the fungus was reisolated.

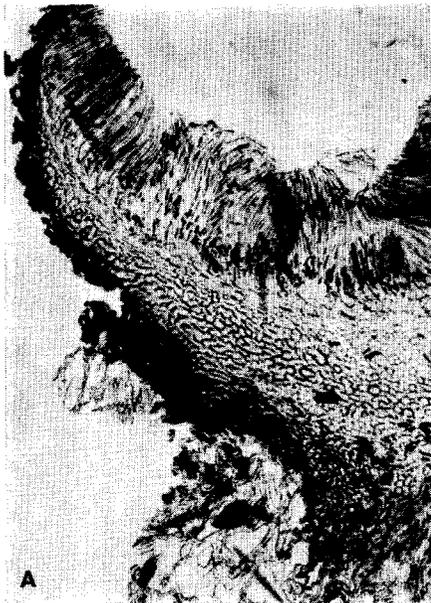
(3) Tables 9 and 10 show the results of cross inoculation experiments. It is clear that the isolate from Sakhalin-fir could attack only Sakhalin-fir, and the isolates from *Pinus strobus* and *P. resinosa* could attack all the species used. Above all, the isolate from *P. strobus* showed the strongest pathogenicity based on the number of shoots killed by the inoculation.

(3) The host range of the isolate from Sakhalin-fir was tested twice. Results are shown in Tables 11 and 12. It is clear from Table 11 that the fungus could attack 3 species of *Abies* (*A. sachalinensis*, *A. alba* MILL., and *A. holophylla* MAXIM.), the last 2 species being severely attacked, and *Pinus monticola* DOUGLAS. The other test was conducted with other isolate from Sakhalin-fir together with the isolates from *A. alba*, *Pinus resinosa* and *P. strobus*. Table 12 shows that the isolate from Sakhalin-fir could infect 3 species of *Abies* (*A. sachalinensis*, *A. mariesii* MAST., and *A. fraseri* (PURSH) POIR), *Picea rubens* SARG., and 6 species of pine (*Pinus thunbergii* PART., *P. sylvestris* L., *P. banksiana* LAMB., *P. resinosa* AIT., *P. strobus* L., and *P. pumila* REGEL). Pathogenicity of the isolate from *A. alba* was similar to that of the isolate from Sakhalin-fir. Isolates from *P. resinosa* and *P. strobus* showed stronger pathogenicity than those from *Abies*. Judging from the number of shoots killed by the inoculation, the isolate from *P. strobus* showed the strongest pathogenicity among 4 isolated used.

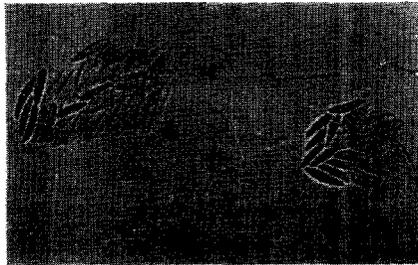
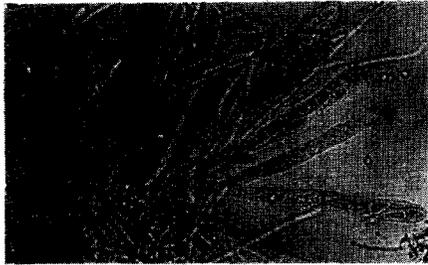
From these results, it can be said that the causal fungus on Sakhalin-fir could infect at least 5 species of *Abies*, one species of *Picea*, and 7 species of *Pinus*.

III. To date, it is said that at least 3 physiological races of *Scleroderris lagerbergii* were identified by immunogenic reaction, i. e., European, North American (Lake States), and Asian races (strains, biotypes). The Asian race was identified with isolates from Sakhalin-fir. This is quite acceptable from cultural characteristics, a host range including many species of *Abies*, and the size of pycnospores. Recently, a European race was found in the States of New York and Vermont, in the United States, with heavy damage to large *Pinus resinosa* stand, and also an intermediate race between European and North American races was identified. The isolate from *Pinus strobus* in Hokkaido, however, has not been tested serologically, yet. Symptoms caused by, and the pycnosporium size of, the fungus are quite similar as those in Europe and North America. The writer strongly suspects that this fungus will be a European race due to its strong pathogenicity. Finally, characteristics of each race and of the fungus on *P. strobus* in Hokkaido was shown in Table 13.





0.5 mm



30  $\mu\text{m}$



0.5 mm



30 μm



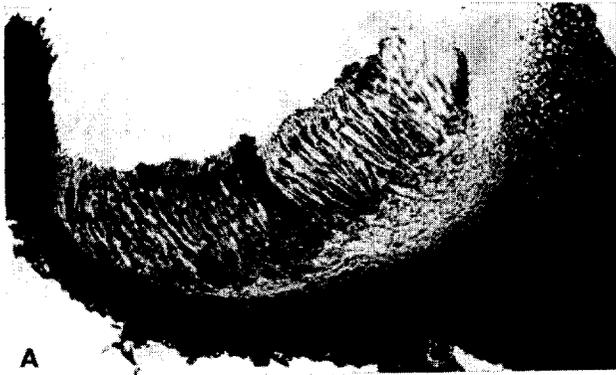
50 μm



20 μm



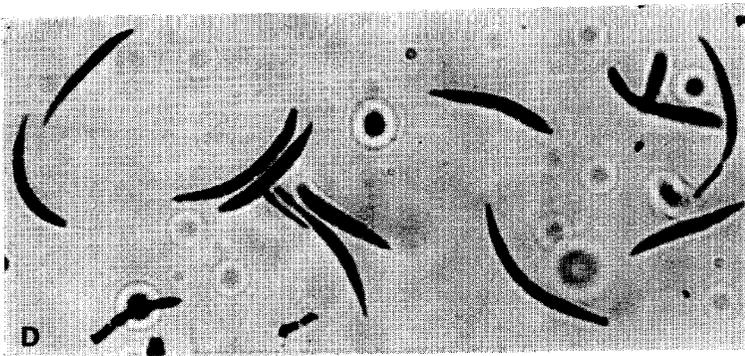
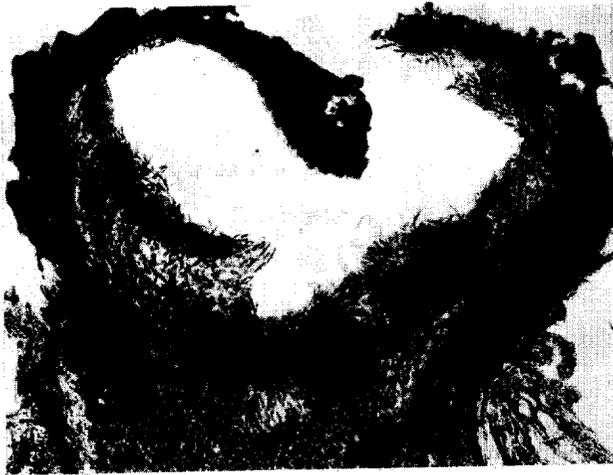
20 μm



0.5 mm



50  $\mu$ m



30  $\mu$ m

