



|                  |   |
|------------------|---|
| Title            | エゾマツの天然更新を阻害する暗色雪腐病菌による種子の地中腐敗病   |
| Author(s)        | 程, 東昇; CHENG, Dongsheng   |
| Citation         | 北海道大學農學部 演習林研究報告, 46(3), 529-575  |
| Issue Date       | 1989-07   |
| Doc URL          | <a href="https://hdl.handle.net/2115/21300">https://hdl.handle.net/2115/21300</a> |
| Type             | departmental bulletin paper   |
| File Information | 46(3)_P529-575.pdf  |



# エゾマツの天然更新を阻害する暗色雪腐病菌 による種子の地中腐敗病

程 東 昇\*

Studies on *Racodium therryanum*-caused In-soil Seed  
Rot with Special Reference to Its Impact on  
Natural Regeneration of Yezo Spruce

By

Dongsheng CHENG\*

要 旨

暗色雪腐病菌 (*Racodium therryanum* THUEM.) による種子の地中腐敗病はエゾマツの天然更新を阻害する要因の一つである。本研究ではこの病害の林地における分布、更新に及ぼす被害の実態及びその発生生態を調べた。更新のよい立地である倒木上、コケ地及び腐植物除去地では、本病害が少なく種子の被害も僅少で、更新が極めて不良である針葉、広葉樹リター型林床では、激しい発病により林床に落下したエゾマツ種子が発芽以前にはほぼ全滅した。エゾマツの更新が特殊な立地に限定される現象は、本病害による被害に起因したところが大いと考えられる。また、本病害の自然発生に積雪の存在が不可欠であることと、病原菌は無積雪期に主に厚膜胞子による休眠の生存をするが、積雪下ではその生息活動が活発になることが判明し、積雪期間が4ヵ月以上にわたるような林地では、本病原菌が存在する限り、エゾマツの天然下種更新はほとんど期待できないことが示唆された。さらに、病原菌の分布は主に土壌のA<sub>0</sub>層に集中することが明らかにされ、A<sub>0</sub>層除去は本病害の防除及び更新の促進に有効であると結論付けられた。

キーワード： エゾマツ、天然更新、暗色雪腐病菌、種子腐敗、病害発生生態。

---

1989年2月28日受理 Received February 28, 1989.

\* 北海道大学農学部林学科造林学講座

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

## 目 次

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 第1章 結 論                 | 530 |
| 1. 研究目的                 | 530 |
| 2. 研究小史                 | 531 |
| 2.1 エゾマツ天然更新の現状を巡って     | 531 |
| 2.2 森林更新に関わる菌害問題を探る歩み   | 532 |
| 2.3 暗色雪腐病菌に関する既往の研究     | 533 |
| 第2章 各種林床における種子腐敗病の発生実態  | 535 |
| 1. 研究対象地概況              | 535 |
| 2. 調査・試験方法              | 538 |
| 3. 病害の発生状況              | 541 |
| 3.1 林床型・土壌層位別の種子の感染率    | 541 |
| 3.2 林床型・土壌層位別の種子発芽力の喪失率 | 543 |
| 3.3 種子発芽力の喪失率と菌感染率との関係  | 544 |
| 3.4 林床型・土壌層位別の稚苗発生率     | 545 |
| 4. 病原菌の林地における分布         | 547 |
| 5. 病害による更新阻害            | 549 |
| 第3章 病害の発生と環境の温・湿度条件     | 550 |
| 1. 試験方法                 | 551 |
| 2. 病害の発生と温度との関係         | 553 |
| 3. 病害の発生と湿度との関係         | 555 |
| 4. 発病と積雪                | 556 |
| 第4章 病原菌の成長発育と環境因子       | 558 |
| 1. 試験方法                 | 558 |
| 2. 病原菌成長と栄養条件・温度        | 560 |
| 3. 厚膜胞子の形成              | 562 |
| 4. 病原菌成長と湿度・水素イオン濃度     | 563 |
| 5. 林地における病原菌の生息様式       | 564 |
| 第5章 総括と結論               | 566 |
| 1. エゾマツ天然更新における本病害の位置付け | 566 |
| 2. 本病害の発生生態             | 567 |
| 3. 天然更新施業への応用について       | 568 |
| 謝 辞                     | 569 |
| 参考文献                    | 570 |
| Summary                 | 574 |

## 第1章 結 論

## 1. 研究目的

エゾマツ (*Picea jezoensis* CARR.) は、北海道の天然林を構成する最も主要な針葉樹種の一つであり、材質がよく用途も広汎であるため、これまでの林業生産の中で非常に重要な役割を担ってきた。しかし、その資源保続の基盤の一つとなる人工造林は、明治の末より行われて

いたが、育苗の困難さ、造林直後の生物害、気象害など解決策のない難問を多く抱え<sup>63,66,116</sup>、次第に減少し、現在、エゾマツの新植はほとんど行われなくなり、本来の立地空間は他の樹種の植栽林に変貌している。

このように、貴重な資源であるエゾマツは減少の一途を辿っているが、近年、この資源を見直す動きが見られる<sup>1,66</sup>。また、森林の造成にあたっては人工造林だけに頼らず、可能な限り自然力を活用する天然更新促進技術の開発への関心が高まってきている。しかし、現実に北海道における主要な針葉樹種エゾマツ、トドマツなどの天然更新は不良であり、特にエゾマツは極めて困難な現状にある。一般に、これら樹種の天然更新は、倒木、鉱物質土壌露出地など非常に限られた立地以外では稀であり、この立地が限定されるという更新の性質はエゾマツの方がより顕著であるといわれる<sup>19,56,57,62,94,95,112</sup>。エゾマツ自身の持つこの性質は、エゾマツ人工造林の難しさと相まって、その天然資源の枯渇をもたらしている主要な原因であると言える。以上のことから、エゾマツの天然更新促進技術を開発するために、その更新のメカニズムを解析し、更新困難の原因を究明することは急務であるといえよう。

エゾマツを中心とする北海道針葉樹の天然更新については、古くから大勢の研究者、林業技術者から関心が集められ、数多くの研究がなされてきた<sup>3,13,16,18,50,60,69,84,85,87,88,98,99,100,102,112</sup>。しかし、これらの研究のほとんどは、天然林の成立、不成立に関与する因子として、それぞれの林分を取巻く陽光、水分、土壌、植生などの環境因子を中心に取り上げられたものであり、菌害の面からまたは菌害を含めて天然更新を検討したものは非常に少なかった。菌害が更新の阻害因子として取上げられるようになったのは、比較的近年のことであり、トドマツの更新を対象に研究された結果、天然更新の良否に菌害も強く関与することが次第に明らかになってきており、特に更新の初期段階において、暗色雪腐病菌 *Racodium therryanum* THUEM. (以下、*Racodium* 菌と呼ぶ) による種子の地中腐敗は、重要な更新阻害因子の一つとして注目されるに至っている。しかしながら、この *Racodium* 菌による種子の地中腐敗病は、エゾマツ更新の阻害因子として発見された<sup>5)</sup>のがごく最近のことであり、その発生の実態、更新に与える被害の状況、さらに病害発生のメカニズムなど不明な点がいまだに多い現状にある。

本研究は、エゾマツの天然更新を考える上に土壌、植生などの環境諸因子を軽視することなく、さらに菌害を付け加えるべきであるという考えを前提に、この *Racodium* 菌による種子の腐敗病を取り上げ、樹病、林学及び生態学の多方面から見るその全体像、特に病原、寄主、環境これら病害三要素のそれぞれの性質及び相互関係の解明に力を注ぎ、エゾマツの天然更新促進技術の開発に資する基礎的知見を獲得することを目的とした。

なお、本論文は北海道大学審査学位論文である。

## 2. 研究小史

### 2.1 エゾマツ天然更新の現状を巡って

北海道におけるエゾマツ、トドマツなどの針葉樹の天然更新は概して不良であり、更新の

成立しうる立地は一般に限定される。更新の発生する立地としてよく知られているのは、倒木、伐根、火山性未熟土、鉱物質土壌の露出地及びコケ類やシャクナゲ型林床など、いずれも非常に特殊な立地である<sup>8,25,27,59,74,89,117</sup>。更新立地が限定されるという性質は、トドマツに比べエゾマツの方がより顕著であるとされている。即ち、トドマツは、前述の特殊立地ではもちろんのこと一般林床においても、多少の更新が見られるが、エゾマツは上述した特殊な環境以外の一般林床ではほとんど更新しないという、より厳しい現状にある<sup>56,57,62,94,95</sup>。

エゾマツ天然更新の難しさについて、古くから論議が重ねられ、そのメカニズムに対し様々な角度から解釈が試みられている。佐藤<sup>84</sup>)は、一般林床におけるエゾマツの発芽成長に不利な点として、雑草の圧迫、光線の不足による成長不良とそれに起因する霜柱の害、落葉の圧迫による枯死を挙げている。高橋<sup>95</sup>)は、倒木上と一般林床の環境条件の違いについて論じ、林木の生育期間における倒木の含水率、陽光量はいずれも林床に比べて常に多い値を示していた、と述べている。一方、近年、夏目<sup>60</sup>)は、倒木上及び風倒木の根返りから生じた凸形裸地におけるエゾマツの更新過程を観察した結果に基づき、倒木は必ずしも常に一般林床より水分条件がよいのではなく、むしろ凸形裸地と同様、乾燥立地として機能しており、エゾマツのここでの侵入定着が可能となるのは、林床に生育する大型草本類、ササ類による圧迫を回避しえたほか、エゾマツ自身が亜寒帯系樹種として持つ高い乾燥耐性を有することが原因であろうと、推論している。

また、エゾマツの更新立地について菌害の面から触れた論議もあり、例えば、服部<sup>19</sup>)は、倒木が越冬時に低地に多い雪腐病の被害を軽減する機能を有すると指摘し、高橋<sup>95</sup>)は、一般林床では立枯病による被害が多いと述べている。このような菌害の面からの論議については次の節でさらに詳しく述べる。

## 2.2 森林更新に関わる菌害問題を探る歩み

林木に関わる菌害に関する研究は、古くから数多くなされてきており、その中に、山野<sup>115</sup>)、亀井・星<sup>44</sup>)、今関・青島<sup>37</sup>)、今関<sup>33,35,36</sup>)、五十嵐<sup>26</sup>)は、立木腐朽菌害を取り上げ、エゾマツ、トドマツ天然林の風害や北海道の林業との関わりを論じている。しかしながら、天然更新と結びつけての研究は長い間皆無に等しい状態であった。このことについて、「天然更新に関する従来の説は、陽光、陰陽樹、…などを軸としたもので、根本的な菌害が欠けていた」と、倉田<sup>54</sup>)は指摘している。同氏は、また、天然更新に菌害が関与していることに注目した先覚者であり、彼は、1949年に「菌害回避更新論」と題した論文を発表し<sup>52</sup>)、天然更新の仕組みについて新しい説で解釈を試みている。これは、ある樹種の天然林が成立しえたのは、各種更新上必要な条件が満たされた結果である可能性もあるが、その中で必要、かつ最も重要な因子は、この樹種の種苗が菌害を回避しえるかどうかで決り、いかに他の条件が満足されていても、菌害を回避しえなければまったく成林しないという仮説である。この仮説は、実験、観察の結果から従来言われてきた樹木の耐陰性が、耐病性と混同されていないかとの疑問を投げかけ、結

論として、天然更新を考える際には、土壌、光線、湿度、植生など更新上必要な条件を軽視することなく、さらに菌害回避を付け加えるべきであるとしている。

倉田は、1950年に自分の「菌害回避更新論」という仮説を実証するための試験を行い、環境因子の光線不足よりも、*Fusarium* 菌による稚苗の立枯れ病がエゾマツ稚苗の定着を大いに左右することを示唆する結果を得ている<sup>53)</sup>。小野ら<sup>68)</sup>は、その後、倒木腐朽土を含む異なる土壌上における *Rhizoctonia* 菌による稚苗立枯病の発生状況を調査し、得られた結果から、「倒木更新の適地といわれるのは、菌類の生息するのがすくないため」と指摘している。倉田は、また、1973年<sup>54)</sup>に自分の仮説を再主張し、エゾマツの更新を一例として挙げ、同樹種は立枯病菌 *Rhizoctonia* に対し罹病型であり、したがって、その稚苗の発生・成立のためには、火山噴出地、腐朽倒木上、岩石地など罹病しない場所であるという条件が不可欠としている。

以上の、倉田らの研究はいずれも苗畑で行われたものであり、林地における更新に関わる菌害の研究調査は、紺谷<sup>51)</sup>によるものが発端になるといえる。同氏はアカマツ (*Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) の更新地における稚苗の菌害について調査し、従来言われてきた乾燥または地床植物の被圧の他に、菌害による稚苗の枯死消失もアカマツ林更新の阻害因子であることを発見している。

天然更新の良否について、菌害の面から本格的に検討され始めたのは、1972年以後のことである。林・遠藤<sup>20)</sup>は、トドマツを対象とし、種子発芽、稚苗発生段階における菌害の発生状況を調べ、その結果、すでに針葉樹苗暗色雪腐病の病原として知られた *Racodium therryanum* という菌は、林床に落下した種子を腐敗させ発芽を不能にし、トドマツの天然更新を阻害していることを明らかにした。佐保・高橋<sup>71)</sup>は、林・遠藤の発見を含む既往の調査・観察の結果から、エゾマツ、トドマツの天然分布に菌類が影響を及ぼしていると指摘し、また、高橋<sup>96,97)</sup>は、針葉樹天然更新の様々な段階に見られた菌害を総括して、各々の段階において重要視すべき病害が存在すると述べている。さらに、ごく最近になって、程ら<sup>5)</sup>と五十嵐ら<sup>31)</sup>は、エゾマツ及びカラマツの天然更新を取り上げ、林床に落下する種子の越冬期間に発生する有害菌の検索、及び病害の有無の確認を目的とした調査を行い、前述した *Racodium* 菌による種子の地中腐敗の発生を認め、菌害はエゾマツ、カラマツの天然更新においても阻害因子として浮び上がってきている。

### 2.3 暗色雪腐病菌に関する既往の研究

暗色雪腐病は、北海道において、苗畑の針葉樹苗病害のうち最も重要なものであり、エゾマツとトドマツの養苗が難しいことの最大原因となっている<sup>83,113)</sup>。この病害と思われるものが最初に小川<sup>63)</sup>、笠井<sup>46)</sup>の報告に記録され、ともにその病原菌には米国の North Carolina 州でカナダツガ (*Tsuga canadensis*) の葉と枝上で発見され、HEPTING・DAVIDSON<sup>22)</sup>によって命名発表された *Rosellinia herpotrichioides* HEPTING et DAVIDSON をあてた。しかし、この説に対して伊藤<sup>38,39)</sup>、佐藤<sup>76)</sup>、魚住<sup>113)</sup>に疑義がもたれ、その後暗色雪腐病菌 *Racodium therryanum*

THUEM.とは別種なものであることが実験的に証明された<sup>80,81,82</sup>。

病原性、寄主の病徴及び標徴から見て暗色雪腐病菌と酷似する菌に、欧州または北米で報告された各種針葉樹苗木病害の病原菌 *Herpotrichia nigra* HARTIG<sup>12,14,91,92</sup>及び *Neopeckia coulteri* (PK.) SACC.<sup>21,90,92</sup>がある。しかし、これらの菌は、子嚢殻と *Helminthosporium* 型の分生孢子を形成する点で、今日までのところ如何なる形の子実体と分生孢子の形成も発見されていない暗色雪腐病菌とは異なっている。形態から見れば暗色雪腐病菌と同一のものと思われる菌に、HARTLEY・PIECE・HAHN<sup>15</sup>)によって報告された、Douglas fir と Engelmann spruce から分離した暗色の無孢子の菌がある。佐藤<sup>83</sup>)は、この菌が暗色雪腐病菌と同じものと認めてよからうとしている。

日本において暗色雪腐病菌と確認できる最初の発見は、1951年のことである。佐藤<sup>83</sup>)の報告によると、青森県内の苗畑から採集したヒノキアスナロ (*Thujopsis dolabrata* var. *hondae*)の被害苗から、コロニーが暗緑色を呈する菌が頻りに検出され、この暗色の菌が本菌であったということである。その後、北海道内においても、道央、道南数箇所の苗畑で採集した罹病針葉樹苗木から同じ菌が次々と検出された<sup>67</sup>)。この菌は、寄主、培養基上ともに如何なる子実体も形成せず、菌糸と厚膜孢子しか認められないので、同定が容易ではなく、ひとまず *Rhizoctonia* sp.を当てられた<sup>39,45</sup>)。また、病名については、ほかの種類の針葉樹苗木の雪腐病と区別するために、その標徴から暗色雪腐病と命名された<sup>39</sup>)。その後、観察調査が進むにつれ、本菌は *Racodium* 属に入れるのが妥当であると考えられ、欧州で針葉樹に記載された *Rhacodium therryanum* THUEM.<sup>70</sup>)と同一であると同定された<sup>83</sup>)。なお、本菌の属名は、一時 *Rhacodium* が使われた<sup>7,40,41,42,43</sup>)が、現在は *Racodium* が正しいとされている<sup>61</sup>)。

この *Racodium* 菌による針葉樹苗木の暗色雪腐病について、佐藤<sup>83</sup>)は十年近くの歳月を費やして研究を進め、その結果、苗圃における養苗上の大きい問題とされていたこの病害について、その発生生態から防除まで一連の知見が把握されるようになった。同氏<sup>78</sup>)は、さらに苗畑での秋まきのスギ、トドマツの種子の発芽不成績という現象に注目し、従来立枯病菌による地中腐敗だけが原因と考えられたこの養苗上の問題について再検討を加え、その結果、*Racodium* 菌が、これらの種子の地中腐敗の主要な病原菌であることが判明した。このように、*Racodium* 菌は、稚苗を侵すのみではなく種子にまで被害を与えることが認められるに至った。

同氏<sup>83</sup>)は、また、それまでの観察調査の結果から、*Racodium* 菌は北海道と東北地方の各地に広く分布し、苗畑においてごく普通に発見されるが、むしろ林地における被害のほうが多い可能性があるとして指摘している。

しかし、このような佐藤の指摘があったものの、天然更新と結びつけ、林地におけるこの菌害の研究調査は長い間なされなかった。*Racodium* 菌の天然更新との関わりへの関心が次第に持たれ始めたきっかけとなるのは、1972年以来林・遠藤<sup>20</sup>)、遠藤<sup>9</sup>)によって行われてきた研

究であるといえる。前にも述べたが、林・遠藤の研究により、林地においても *Racodium* 菌が存在し、林床に落下したトドマツの種子を腐敗させ、トドマツの天然更新を阻害していることが明らかにされた。遠藤ら<sup>10,11)</sup>、岸田ら<sup>47)</sup>は、*Racodium* 菌による種子の地中腐敗病についてさらに、寄主範囲や発病過程などの面から研究を続け、発病のメカニズムに関する基礎的知見を得ることに努めた。彼らの研究は、天然更新に関わる *Racodium* 菌による種子の地中腐敗病の一側面をとらえたものであるといえる。

## 第2章 各種林床における種子腐敗病の発生実態

*Racodium* 菌による種子の地中腐敗病 (in-soil seed rot, or pre-emergence damping-off) は、土壌においてのみ発生するいわゆる土壌伝染性病害 (soil-borne disease) であり、病原菌である *Racodium* 菌も土壌生息性菌類 (soil-inhabiting fungi) に属すると考えられる。したがって、土壌生態学の視点からこの病害の断面を突き止めることは、本病害の全体像を解明するために不可欠なものといえる。

森林土壌は天然林の場合、広範囲な地域にわたる地質的性質の如何を問わず、そこに存在する植生に由来した地床腐植堆積物の性質、即ちその有機的性質の面では非常に多様性に富むものである。土壌のこのような有機的性質は、植物病原菌も含む土壌生息菌類群 (soil fungal flora) を規定する最大の因子であると考えられるので、土壌伝染性病害の発生と密接に関係すると推察される。そこで、発病と土壌の有機的性質との関連に注目し、植生及び腐植物などの異なる林床における本病害の分布・発生状況、更新被害の実態を調べ、得られた結果についてエゾマツ天然更新の現状と結びつけて検討した。

### 1. 研究対象地概況

研究対象地は、北海道北部に位置する北海道大学農学部附属天塩地方演習林と同雨龍地方演習林の2箇所を設定した (Fig. 1)。天塩地方演習林の気象条件は、1966年~1975年の10年間の当演習林の観察データ<sup>23,24)</sup>によると、年平均気温が5.1°C、最高気温と最低気温は、それぞれ7月の32.2°Cと1月の-33.7°Cで、寒暖の差が大きい。年平均降水量は1,160 mm、その中には雪も含まれる。根雪期間は、11月下旬から5月初めまでの約5ヵ月間及び、12月と4月の最大積雪深は1.24 mと1.35 mである。雨龍地方演習林の気象条件は、母子里作業所の観察データによると、年平均気温が3.5°C、最高気温と最低気温がそれぞれ7月の34.2°Cと2月の-41.2°Cで、寒暖の差が天塩地方演習林に比べさらに激しい。降水量は年平均1,410 mmで、天塩地方演習林より多い。根雪期間も、天塩地方演習林より長く、1972年~1987年の16年間のデータによると、11月上旬から5月上旬までの約6ヵ月間にも及び、12月と4月の最大積雪深はともに2 m以上に達する。

また、両演習林の所在する地域は、植物地理的には汎針広混交林帯に属する<sup>108,109)</sup>。主な樹種は、トドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.), エゾマツ (*Picea jezoensis* CARR.), アカエ

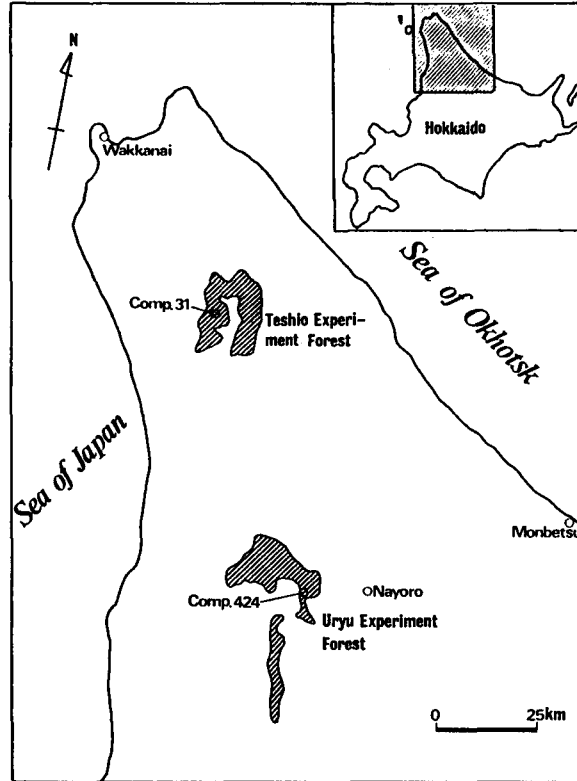


Fig. 1. Location of the study sites.

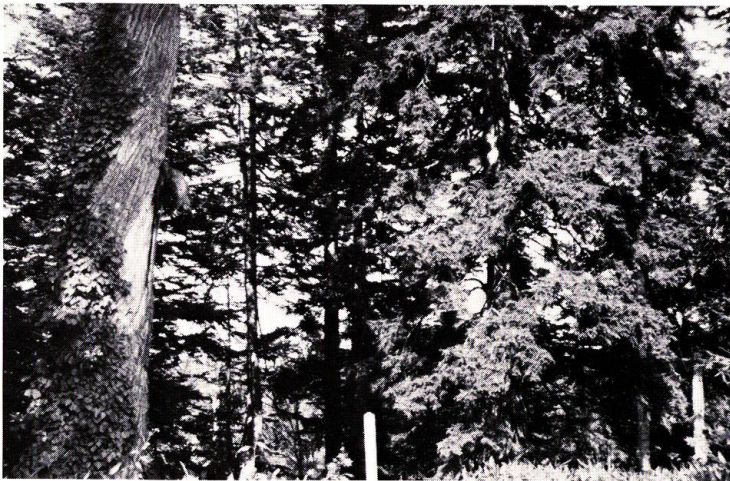
ゾマツ (*Picea glehnii* MAST.), ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata* REHD.), ダケカンバ (*Betula ermanii* CHAM.), シナノキ (*Tilia japonica* CMI. SIM), イタヤカエデ (*Acer mono* MAX.) などであり, また疎林が多く, 所々にササ (*Sasa kurilensis* 又は *S. senanensis*) が優占している無立木地が介在する<sup>106,110)</sup>。

研究対象地の林相は, トウヒ類 (エゾマツ又はアカエゾマツ) とトドマツを主体としこれにミズナラ, ダケカンバなどを混ざる天然林である。研究対象地の選定にあたって, 人為的影響が比較的少なくかつ良く発達した成熟林分を選ぶことに留意し, 天塩地方演習林の31林班 (海拔90~230 m) と雨龍地方演習林の424林班 (海拔290~350 m) (Fig. 1, Photo 1~2) を研究対象地とした (以下, それぞれ天塩調査地, 雨龍調査地と呼ぶ)。両調査地の土壌はいずれも褐色森林土に属し, また, 無立木地では両箇所ともササが優占している。両調査地の植生の主な種類は, トウヒ類 (エゾマツ及びアカエゾマツ) とササ類を除けばほぼ同様である (Table 1)。両調査地のトウヒ類は, 天塩調査地がエゾマツで, 雨龍調査地がアカエゾマツである。無立木地での優占種であるササについては, 前者の調査地ではチシマザサとクマイザサが混在しているが, 後者ではクマイザサ一種のみが見られる。

上記両調査地内の林床について, そこに存在する植生, 特に植生に由来する有機堆積物



**Photo 1.** A view of the Compartment 31 (Kasai region) of Teshio Experiment Forest.



**Photo 2.** A view of the Compartment 424 of Uryu Experiment Forest.

（リター）の種類，及びその他の状況に基づき，以下に示す5つの林床型（forest floor type）に分類した。即ち，針葉樹リター型（coniferous-litter type），広葉樹リター型（broadleaved-litter type），ササリター型（Sasa-litter type），コケ型（moss-growing type），及び腐朽倒木型（decayed fallen tree type）の5種類であり，以下それぞれ，CL型，BL型，SL型，MG型及びFT型林床と呼ぶ。このように分類した5種類の林床型は，天然下種後の樹木種子の発芽床として，当演習林内ないし北海道北部の同型林分内において，代表しうる典型的なものと思われる。これら5種類の林床についての詳細は，Table 2に示した。

**Table 1.** Vegetative compositions of the two study stands

|                            | Canopy species  | Shrub species               | Sasa species           |
|----------------------------|---|-----------------------------|------------------------|
| Teshio stand<br>(Comp. 31) | <i>Picea jezoensis</i>                                | <i>Hydrangea paniculata</i> | <i>Sasa kurilensis</i> |
|                            | <i>Abies sachalinensis</i>                            | <i>Viburnum frucatum</i>    | <i>S. senanensis</i>   |
|                            | <i>Quercus mongolica</i><br>var. <i>grosseserrata</i> | etc.                        |                        |
|                            | <i>Betula ermanii</i><br>etc.                         |                             |                        |
| Uryu stand<br>(Comp. 424)  | <i>Picea glehnii</i>                                  | <i>H. paniculata</i>        | <i>S. senanensis</i>   |
|                            | <i>Abies sachalinensis</i>                            | <i>Viburnum frucatum</i>    |                        |
|                            | <i>Quercus mongolica</i><br>var. <i>grosseserrata</i> | etc.                        |                        |
|                            | <i>Betula ermanii</i><br>etc.                         |                             |                        |

**Table 2.** Descriptions of the five typical forest floor types-categorized on the basis of vegetation, litter cover, etc. - commonly found in the studied forest districts

| Floor type | Composition of floor cover                            | Condition of vegetation              |
|------------|---|--------------------------------------|
| CL         | Defoliated needles and twigs mainly of spruce and fir | Shaded by canopies of spruce and fir |
| BL         | Defoliated leaves and twigs mainly of oak and birch   | Shaded by canopies of oak and birch  |
| SL         | Defoliated leaves and culms of Sasa*                  | Covered by Sasa                      |
| MG         | Living moss**   | Shade by canopies of spruce and fir  |
| FT         | Decayed logs of fallen trees***                       |                                      |

\* *Sasa kurilensis* or/and *S. senanensis*.

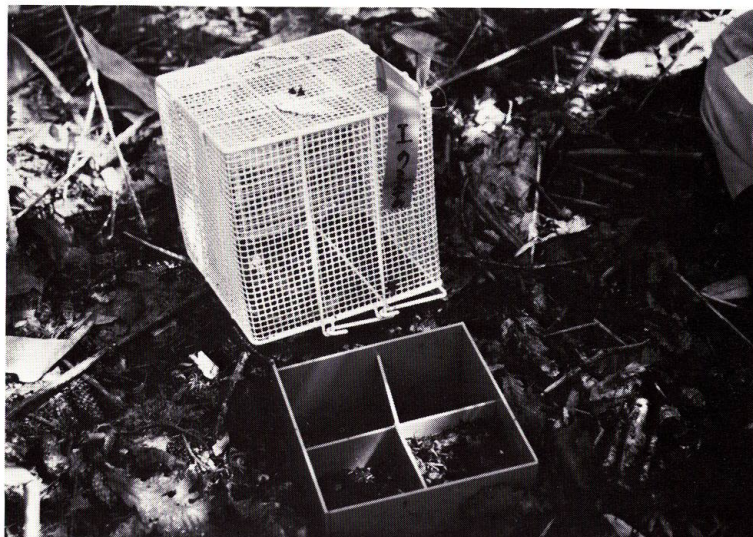
\*\* Identified as *Brachythecium* sp., *Thuidium* sp. and *Taxiphyllum* sp.

\*\*\* Brown- or white-decayed logs of fallen trees of Yezo spruce, Sakhalin fir or Glehn's spruce, breast height diameter ranging between 44-62 cm; the upper surfaces occasionally covered by moss.

## 2. 調査・試験方法

前述した天塩，雨龍両調査地のそれぞれにおいて，Table 2 に示した 5 種類の林床についてそれぞれ 3 箇所（反復）をエゾマツ種子の発芽床として選び，そこに 1986 年 10 月 21～24 日の間に調査 Plot を設定した。天塩調査地では，林床 5 種類 3 回反復で計 15 個，雨龍調査地では，林床 4 種類（コケ型欠如）3 回反復で計 12 個の調査 Plot（各サイズ 20 cm×20 cm）を設けた。なお，調査 Plot の設定にあたって，比較的広い面積の同一種林床の状況を反映させるために，一種の林床型を代表する 3 個（反復）の Plot は，互に遠く（およそ 50 m 以上）離れて位置することに留意した。

これらの Plot を，地下からの野ネズミの侵入を防止するために，それぞれ，地面下 10



**Photo 3.** Experiment plot establishment: Each plot was 20 cm square, and was fenced at four sides with four pieces of plastic boards, which were inserted 10 cm deep into ground to prevent wild rats from entering from below. The plot was further quartered into four 10 cm-square subplots by inserting three more plates of plastic boards. The wire-netted basket was used to cover the plot to prevent animals from entering from around.

cm の深さまで差込んだプラスチック製の板 4 枚 (各サイズ 20 cm×15 cm×0.2 cm) で囲った。また、FT 型林床以外の 4 種林床に設定した各 Plot について、それぞれの中に適当なサイズと同質板を 3 枚差込むことによって 1 個の Plot を 4 つの Subplot に分割した (Photo 3)。さらに、これらの Plot における 4 つの Subplot のそれぞれに対して、相違した表層除去処理を行い、4 種の異なる層位の土壌を露出させた。これらの処理及び処理後の各 Subplot の状況に

**Table 3.** Descriptions of the four subplots in each plot for CL-, BL-, SL- and MG-type floors after different treatments

| No. of subplot | Treatment                           | State of subplot after treatment | Soil layer represented |
|----------------|-------------------------------------|----------------------------------|------------------------|
| 1              | No treatment*                       | Covered by litters               | L                      |
| 2              | Removing L layer only               | F-H layer exposed                | F-H                    |
| 3              | Removing L, F-H layer               | A layer exposed                  | A                      |
| 4              | Removing L, F-H and upper A layer** | Internal soil of A layer exposed | (A)***                 |

\* Pieces of litter of larger sizes, e. g., bulky barks, fresh leaves of oak, birch or Sasa, were removed.

\*\* Upper soil of A layer was removed to a depth of about 2 cm.

\*\*\* The term "(A)" is not a standard designation for soil layer, but only used here for convenience.

ついでの詳細を Table 3 に示した。FT 型林床の Plot は、倒木の材が表面の 4～5 センチまで指で押すと簡単に碎ける程度腐朽しているような倒木上に設定し、前述した土壌層位を区分するための Subplot 分割は行なわなかった。腐朽倒木の表面では、まれにコケの侵入も見られ、Plot 内にコケがあった場合、それを除去し、Plot 内では腐朽木部を露出させた。

上述した Plot の設定が終わった直後、各 Subplot (FT 型の場合は、Plot。以下同じ) にそれぞれ、100 粒のエゾマツ種子をまきつけ、さらに、予め 1 mm メッシュの寒冷紗製の網袋 (2 cm×2 cm) に入れた 100 粒の種子を、網袋ごとに置いた。供試したエゾマツ種子の実験室発芽率は 60% であり、また、一部の種子を袋に入れたのは、これらの種子を回収する時の便益を図るためである。以上の処理が済んだ後、野ネズミなどの動物の採食を防ぐために、各 Plot に 5 mm メッシュの金属網製の籠 (サイズ 20 cm×20 cm×20 cm。Photo 3) をかぶせた。

融雪直後の 1987 年 5 月 1 日に、以上に述べた網袋入りの、各種林床で越冬した種子を回収して、以下の試験を行った。即ち、一袋 100 粒の種子を二分し、50 粒については、菌の検出試験により *Racodium* 菌による種子の感染状況を調べ、残りの 50 粒については、種子の発芽率を検定した。菌の検出試験は、種子を 20% アンチホルミン液に 5 分間浸漬した後、10% 燐酸を加用した PSA 平板培地<sup>86)</sup>上に置き、5°C の低温下で 15 日間培養した (Photo 4) 後、種子からの *Racodium* 菌の出現状況を調べた。表面に *Racodium* 菌菌叢が伸びてきた種子を感染されたものと見なし、各 50 粒種子に対する *Racodium* 菌の感染率を求めた。5°C を培養温度としたのは、*Racodium* 菌が低温菌 (psychrophilic fungus) に属する<sup>83)</sup>ので、この比較的低温

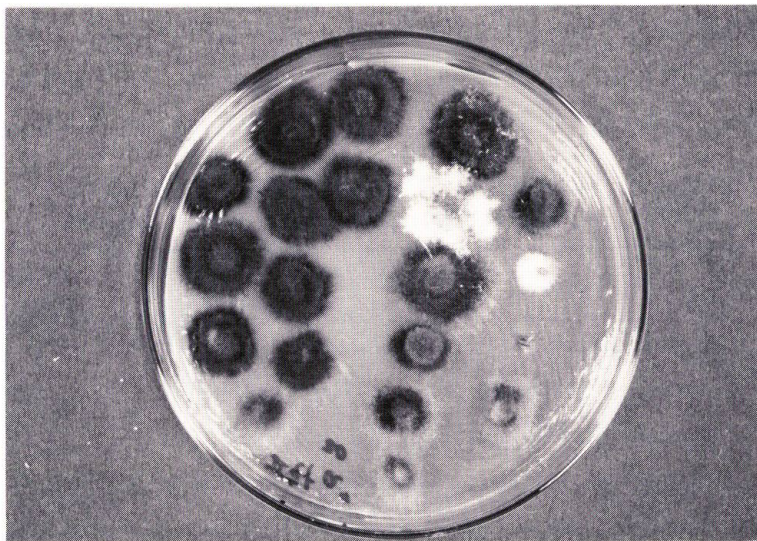


Photo 4. Fungi are growing from the field-overwintered Yezo spruce seeds on potato-sugar-agar plate.

い温度の条件下では、大部分の汚染菌の発生が相当程度抑制されると共に、*Racodium* 菌の成長がそれほど抑えられないからである。また、*Racodium* 菌とそれ以外の菌との判別は、実体顕微鏡で観察した菌叢の特徴によって行った。発芽試験は、シャーレに入れた石英砂に適宜に水を加え、その上にろ紙を敷き、種子をろ紙上にのせた。この試料を 23°C で 28 日間静置したのち、発芽した種子数を数え、各 50 粒種子に対する発芽率を算出した。発芽の判定は、幼根の伸びが約 1 mm 以上に達したものを発芽とみなした。以上得られた発芽率は越冬後の種子発芽率であり、これが越冬前の実験発芽率に比べどれくらい低下したかを知るために、次の式、即ち、 $[(\text{越冬後発芽率}) \times 100 / \text{越冬前発芽率}]$  を用いて、発芽力の喪失率を求めた。以上、一種の林床型(または一種の土壤層位)につき、*Racodium* 菌感染率と種子発芽率のデータは、それぞれ 3 ヲ所(反復)から 3 つの値が得られたが、これら三つの値を平均して検討に供した。

さらに、林地で越冬した種子の喪失がどれほど *Racodium* 菌の侵害に由来したかを知るために、*Racodium* 菌感染率と種子発芽力の喪失率という両変数データに対し、林床型ごとに相関分析を行った。相関分析を行うにあたって、分析対象となる変数データの数が多ほど得られた結果の信頼性が高いので、1 種の林床型(または 1 種の土壤層位)につきそれぞれ 3 箇所(反復)からの 3 つの値を平均せずに、各箇所それぞれの値を用いた。

また、林地にまきつけた種子については、前述した種子回収の時点から当年秋までの間に 1 ヶ月おきにその発芽即ち稚苗発生の状況を追跡調査し、各 Subplot に撒きつけた 100 粒の種子にピーク時点の稚苗発生率(3 ヲ所の平均)を求めた。

以上、得られた *Racodium* 菌の感染率と種子発芽力の喪失率の結果に対し、異なる林床型及び土壤層位間の比較を行うと共に、両者に対する相関分析の結果に基づき、各種林床型で発生したエゾマツ種子の発芽力の喪失がどれほど *Racodium* 菌の侵害によったのかを検討し、さらに、稚苗発生率の結果も取入れ、本菌による被害と、異なる林床型における実際のエゾマツ天然更新の良否との関わりについて考察した。

### 3. 病害の発生状況

#### 3.1 林床型・土壤層位別の種子感染率

*Racodium* 菌による種子の感染率(以下、*Racodium* 菌感染率と呼ぶ)は、林床種類間に大きな差を見せた(Fig. 2)。*Racodium* 菌の感染は、天塩、雨龍両調査地とも、FT 型林床を除くその他のすべての林床において発生したが、感染の発生した 4 種林床での感染率は、CL 型、BL 型においては非常に高く(43~76%)、SL 型、MG 型においては明らかに低かった(2~4%)。また、両調査地の同型の林床について見ると、天塩調査地での感染率は常に雨龍より高い傾向にあった。各林床型(FT 型を除く)の土壤層位別の *Racodium* 菌感染率を Fig. 3 に示す。感染は、雨龍調査地の SL 型林床を除いて、両調査地の各林床型のどの土壤層位でも発見された。さらに、林床型別に見ると、SL 型、MG 型林床では、どの土壤層位の感染も低く、最高の値を見ても 20% を越えず、土壤層位による感染率の差があまり顕著ではなかつ

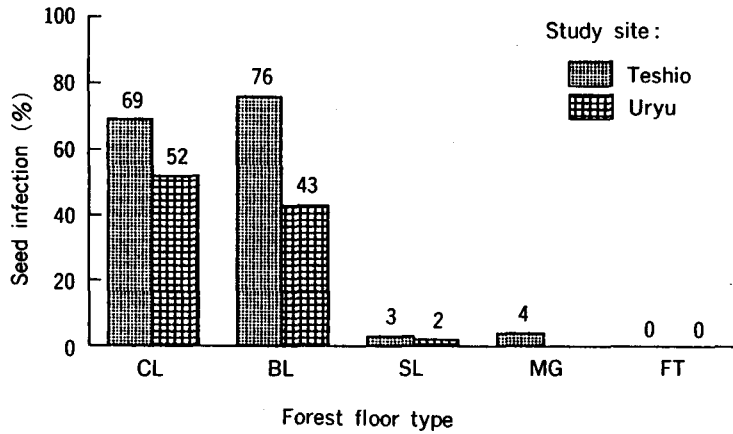


Fig. 2. Infections of Yezo spruce seeds by *Racodium therryanum* in relation with forest floor types.

Note: See Table 2 for the information on the floor types.

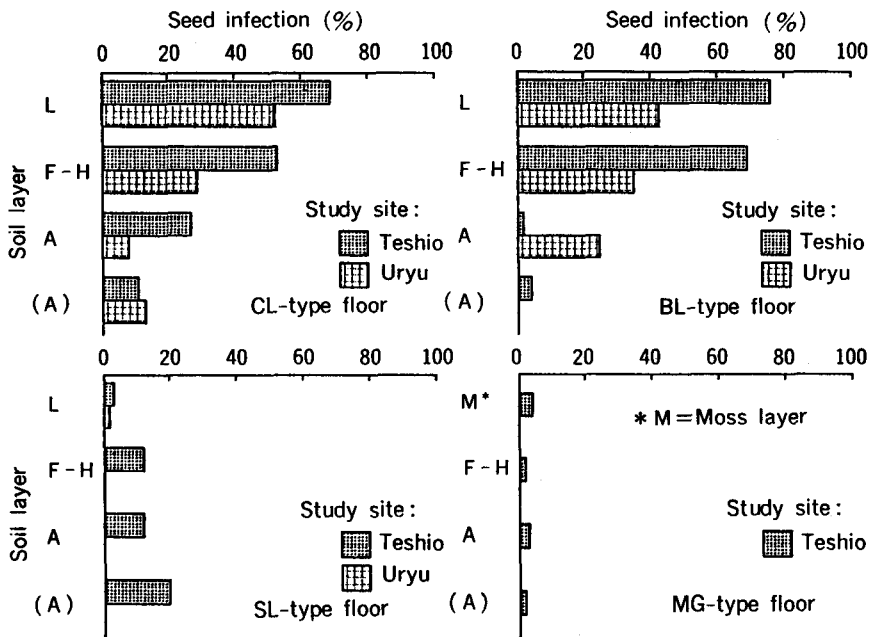


Fig. 3. Infections of Yezo spruce seeds by *Racodium therryanum* in relation with soil layers.

Note: See Table 3 for the information on the soil layers.

た。これに対し、CL型、BL型林床での感染率は、天塩、雨龍調査地とも、L層の方が同型林床において常に著しく高い値(43~76%)を見せ、続いてF-H層(29~69%)、A層(1~27%)の順で低くなり、最も深い層位の(A)層が最低の値(0~13%)を示した。*Racodium*菌の感染は、土壌層位が深くなるにつれ急速に少なくなることが明らかである。

### 3.2 林床型・土壌層位別の種子発芽力の喪失率

各種林床で越冬した種子の発芽力の喪失率(percent germinability loss, 以下PGLと呼ぶ)をFig. 4に示す。発芽力の喪失は、天塩、雨龍両調査地とも、CL型、BL型両林床では、はなはだ激しく、それぞれ83~100%、75~100%と非常に高いPGLの値を示した。これに対

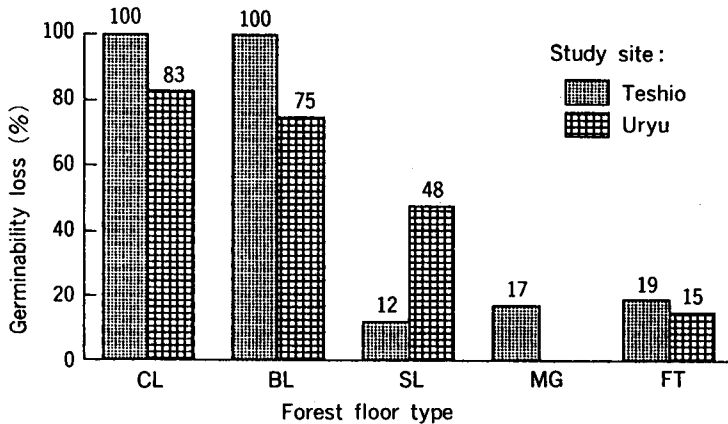


Fig. 4. Germinability losses of Yezo spruce seeds in relation with forest floor types.

Note: See Table 2 for the information on the floor types.

し、SL型、MG型、FT型林床では、48%という比較的高い喪失率を見た雨龍調査地のSL型を除けば、一般的に発芽力の喪失が少なく、それぞれ、12%、17%、15~19%と低いPGL値に止まった。

Fig. 5は、各種林床(FT型を除く)の土壌層位別のPGLを示したものである。CL型、BL型林床のPGLは、天塩、雨龍両調査地とも異なる土壌層位におけるばらつきが大きく、即ち、L層では同型林床の各層位の中で最も激しく(75~100%)、続いてF-H層(53~97%)であり、A層、(A)層においては前両層位に比べ著しく少なかった(15~39%)。このように、PGLも、前に述べた*Racodium*菌感染率と同じく、土壌層位が深くなるにつれ減少していく傾向にあることが明らかである。一方、SL型林床では、PGL(8~48%)のばらつきが比較的に大きかったが、土壌層位が深くなるほど、PGLが少なくなるという傾向はあまり明瞭ではなかった。また、MG型林床では、発芽力の喪失の発生した層位は、M層(コケ層)のみであり、その値も低く17%に過ぎなかった。

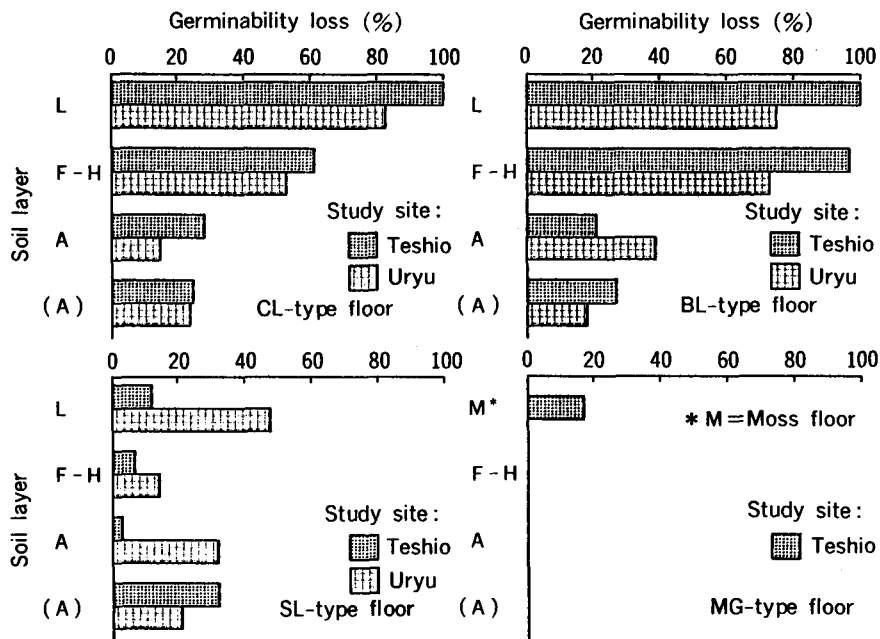


Fig. 5. Germinability losses of Yezo spruce seeds in relation with soil layers.

Note: See Table 3 for the information on the soil layers.

### 3.3 種子発芽力の喪失率と菌感染率との関係

以上に述べた各種林床の土壌に見られた種子発芽力の喪失には、どれほど *Racodium* 菌が関与しているのかを知るために、種子発芽力の喪失率 (PGL) と *Racodium* 菌感染率に対して相関分析を行った。なお、*Racodium* 菌の感染がないかまたは非常に少ない SL 型、MG 型及び FT 型林床について、相関分析を実行することは不可能か意味があまりないので、省略した。CL 型、BL 型林床について分析した結果を Fig. 6 に示す。

種子発芽力の喪失率と *Racodium* 菌感染率との間の相関係数  $r$  は、CL 型林床、BL 型林床ではそれぞれ 0.91 と 0.88 であり、*Racodium* 菌の感染は、高い有意水準 ( $P < 0.01$ ) で PGL の発生に密接に関与することが示された。また、決定係数  $r^2$  は、両林床それぞれ 0.83 と 0.77 であり、少なくとも 77% 以上の PGL の量的変化は、*Racodium* 菌感染率の変化に由来したものであるということが出来る。

また、BL 型林床で越冬したエゾマツ種子から、*Racodium* 菌のほかにもう一つの植物病原菌 (*Rhizoctonia* sp. と同定) が比較的によく検出された。そこで、この *Rhizoctonia* 菌による感染率を、すでに検討してきた *Racodium* 菌の感染率に付け加えることによって得られた合計感染率 (以下複合感染率と呼ぶ) を用いて、相関分析を行った。その結果を Fig. 7 に示す。

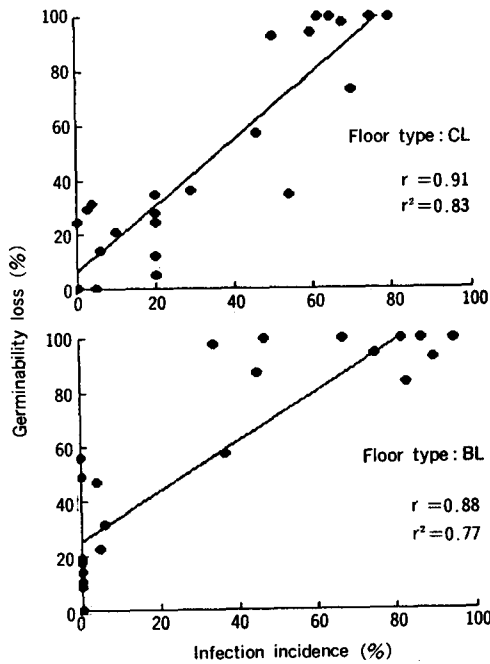


Fig. 6. Relationship between the germinability loss of the field-over-wintered Yezo spruce seeds and the infection incidence of *Racodium therryanum* on these seeds, found in the soils of CL- and BL-type forest floors.

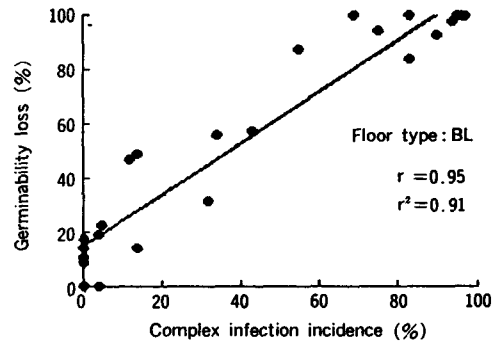


Fig. 7. Relationship between the germinability loss of the field-over-wintered Yezo spruce seeds and the complex infection incidence of *Racodium therryanum* and *Rhizoctonia* sp. on the seeds, found in the soils of BL-type forest floor.

両種の菌による複合感染率を使って行った相関分析では、相関係数が単に *Racodium* 菌のみの時の 0.88 から 0.95 へと顕著に増大し、BL 型林床における PGL の発生には *Rhizoctonia* 菌も関与していることが示唆された。

### 3.4 林床型・土壌層位別の稚苗発生率

以上に検討してきた種子発芽力の喪失は、越冬した種子を回収して実験室で行った発芽試験の結果に基づいたものである。次に実際にフィールド条件下での各種林床型土壌における発芽即ち稚苗の発生（以下自然稚苗発生率と呼ぶ）状況について検討する。

Fig. 8 は、各種林床の自然稚苗発生率を示すものである。稚苗発生率は、概して CL 型、BL 型林床では低く、SL 型、MG 型、FT 型林床では高かった。前兩種林床の稚苗の発生率は、最も高い率を見ても 15% に過ぎず、これを除けばすべてゼロに近かった（2~5%）。一方、SL 型、MG 型及び FT 型の 3 種林床の稚苗発生率は、それぞれ、18~45%、22%、26~33% であり、CL 型、BL 型（雨龍調査地の BL 型を除く）のどれに比べても明らかに高かった。特に天塩調査地の SL 型林床の稚苗発生率（45%）は最も高く、越冬前の実験室発芽率（60%）の 3/4 にも達している。

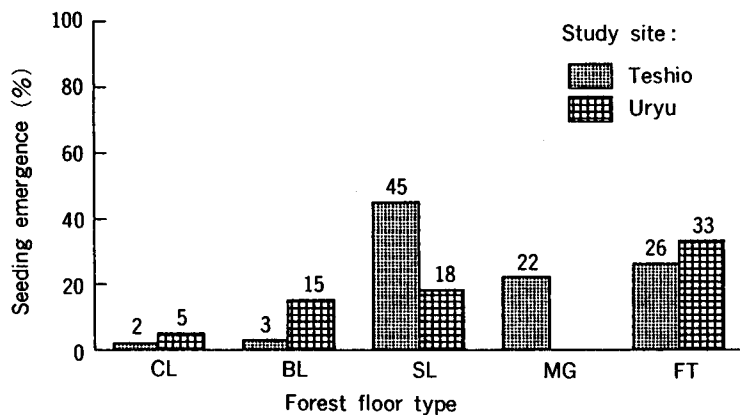


Fig. 8. Seedling emergences of Yezo spruce in relation with forest floor types.

Note: See Table 2 for the information on the floor types.

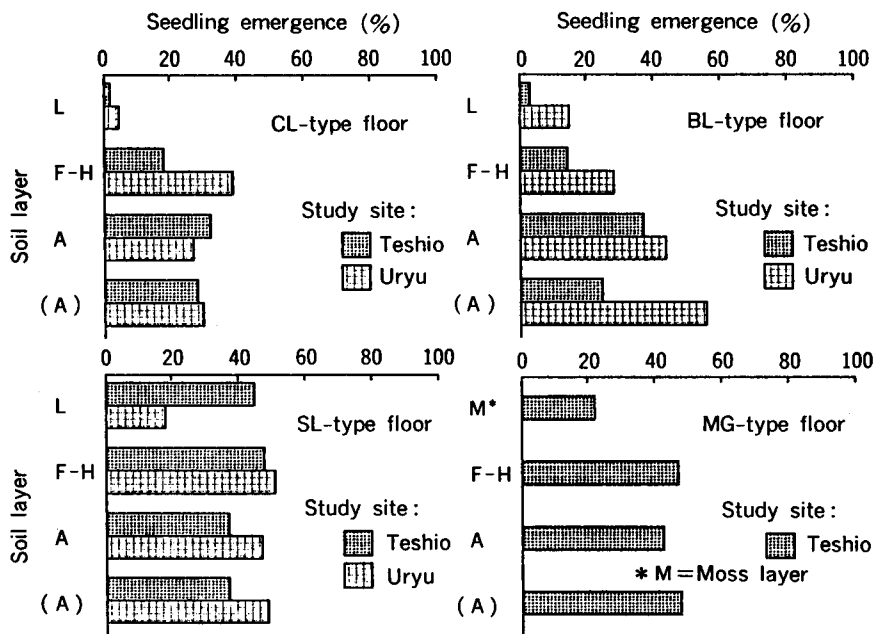


Fig. 9. Seedling emergences of Yezo spruce in relation with soil layers.

Note: See Table 3 for the information on the soil layers.

Fig. 9には、各林床型それぞれの土壌層位別の自然稚苗発生率を示す。天塩のSL型林床を除けば、どの林床もL層の稚苗発生率は4種層位のうち最も低く、また、全般的に、土壌層位別の稚苗発生率の結果は、Fig. 5に示した土壌層位別の種子発芽力の喪失に関する結果とほぼ合致するものとなっている。

#### 4. 病原菌の林地における分布

一般に、ある限られた環境(本研究の場合はある種類の林床又は土壌)におけるある病原菌の寄主への感染率の大きさは、ある程度、その環境における該当病原菌の個体群密度(population density)の相対的高さを表していると考えられる。したがって、Fig. 2とFig. 3に示された*Racodium*菌感染率に関する結果は、各種林床型及び土壌層位における*Racodium*菌の個体群密度を反映していると言える。即ち、この菌は、FT型、SL型及びMG型林床ではまったく存在しないか、存在するとしても個体群密度が顕著に低いのに対し、CL型、BL型林床ではごく普通に存在し、かつその個体群の分布が主に土壌の表層即ちL層、F-H層から構成されるA<sub>0</sub>層に集中していると考えられる。なお、ここでいう個体群密度という言葉は、*Racodium*菌のように、いかなる子実体も形成せず厚膜胞子を除けば一般に菌糸の形しか認められない生物(菌)の場合、「個体」という概念をとらえにくい点から、厳密には適切な用語でないかもしれないが、本論文ではとりあえずこの言葉を用いた。

FT型、CL型林床における*Racodium*菌の分布状況を示した本研究の結果は、程ら<sup>4)</sup>の以前の調査結果とよく一致する。また、遠藤ら<sup>1)</sup>、岸田ら<sup>47)</sup>は、野外から異なる植生型の土壌サンプルを採集し実験室内でこれらの土壌におけるトドマツ種子の菌害発生状況を調べ、針葉樹と広葉樹樹冠下の土壌に*Racodium*菌によるトドマツ種子の感染が多く発生したと報告している。彼らの実験室内の結果は、野外調査である本研究の、CL型、BL型林床に関する結果を裏付けたものと言える。

一方、SL型林床については、本研究でチシマザサかクマイザサかというササの種類に関係せずに、*Racodium*菌感染が概して低いという結果が得られた。*Racodium*菌感染の発生が少ないことは、クマイザサ型林床について岸田ら<sup>47)</sup>、溝口<sup>55)</sup>によっても観察されている。しかし、既往報告の中に相違した結果も見られる。程ら<sup>4)</sup>の調査では、クマイザサ型林床の土壌には、針葉樹樹冠下の土壌と同様に*Racodium*菌による種子の感染が多く発見された。また、岸田ら<sup>47)</sup>の報告によると、*Racodium*菌による種子の感染は、クマイザサ型林床からの土壌サンプルには少なかったが、チシマザサ型林床からの土壌サンプルには比較的多くの発生が認められている。このような、SL型林床の土壌における*Racodium*菌感染に関する本研究の結果と一部の既往研究の結果との食違いは、試験調査の方法の相違によるかもしれないが、そのほかに、例えば、同じササの優占する林床とはいえ、立地などの環境条件によって土壌表層の堆積腐植物の厚さや乾燥状況、分解程度、他のリターの混入の度合いなどが異なっていることによる可能性も考えられる。

以上に述べてきたササ林床に関する本研究の結果について、既往の研究結果と合わせて考えると、ササの優占する林床の土壌においては、*Racodium*菌の分布密度は、概して低いレベルに限られており、しかし、ある局部的なところで、比較的高いレベルになることもありうると、推測できる。この*Racodium*菌個体群がササ林床において場所によって高密度になりう

ることの原因は不明であるが、先にも述べたように、立地条件によるササのリターの乾燥や分解程度などの性質上の差異に関連連ると思われる。

*Racodium* 菌感染率に関する結果 (Fig. 2) から示された異なる林床型間の *Racodium* 菌個体群密度の差は、林床の有機腐植物の性質 (場合によって林床の微地形の性質も絡んでくる) によるものと推察される。腐朽倒木上及びMG型林床には、*Racodium* 菌が全くかほとんど存在しないのは、前者について腐朽材そのものの性質か倒木が地面より突起することによって、*Racodium* 菌がそこへの侵入ができないこと、後者について、地床表面を覆っているコケ層が *Racodium* 菌個体群の深い層位の土壌への伝播をある程度妨げていることが、可能な原因として挙げられよう。一方、SL型、CL型、BL型林床については、3種ともその占める面積から見て、北海道の天然林内における最もありふれた、堆積腐植物に富む一般林床に属すると思われるが、本調査の結果から示されたように、*Racodium* 菌個体群密度が前者のSL型林床では概して低く、後二者のCL型、BL型林床でははなはだ高い。このことは、土壌生息菌である *Racodium* 菌の栄養源となる有機腐植物がSL型、CL型、BL型の3種林床において、それぞれ、ササ、針葉樹、広葉樹に由来したものであり、これら起源の異なる土壌腐植物が、*Racodium* 菌の成長、発育ないしその個体群の土壌内における伝播に、異なる影響を及ぼしていることを示唆すると考えられる。即ち、ササに由来した有機腐植物は針葉樹、広葉樹に由来したものに比べ *Racodium* 菌の生息環境を築く材料として劣っている面があるかもしれない。このような劣面として考えられるのは、例えば、ササ型リターの中に *Racodium* 菌の成長に不利な物質があることや、ササ型腐植物内に *Racodium* 菌に対し強い拮抗作用 (antagonism) を有する微生物が存在することなどがあげられよう。なお、土壌の堆積腐植層 (A<sub>0</sub>層) に生息する菌類の種構成に関しては、ササ地土壌と広葉樹 (ダケカンバ) 林土壌との間に大きな相違があることが既に五十嵐ら<sup>30)</sup>によって認められている。

一方、真田ら<sup>75)</sup>は、高温高圧で処理した各種樹木及びササの葉の粉碎物上における *Racodium* 菌の成長を調べ、この菌の成長は、針葉樹の葉に比べササの葉の上には良好であるという結果を得ており、本研究の結果から示された、針葉樹リター型 (CL型) とササ型 (SL型) 林床における *Racodium* 菌個体群の分布状態とはあまり結び付けられず、むしろ矛盾するように見られる。先にも述べたように、真田ら<sup>75)</sup>の試験に供した *Racodium* 菌の成長基質となる植物の遺体残渣 (葉の粉碎物) が高温高圧で処理されたものである。このような成長基質は天然のものに比べ、基質そのものの性質が変わったかどうかをさておき、まず純粋に無菌状態になっており、様々な微生物が生息している林地の植物遺体残骸即ち腐植物に比べ、非常に相違した菌の生息環境を構成すると予想される。この生息環境の微生物学的な大きな相違は、前述した真田らの結果と本研究の結果との矛盾が生じたことの一因であると推測できよう。

また、*Racodium* 菌個体群の密度は、土壌の層位が深くなるにつれ急速に低下していく傾向が明らかである (Fig. 3)。このことは、土壌微生物の重要栄養源となる土壌有機物質の含有

量が土壌の層位が深くなるにつれ少なくなる事実に関連するものと考えられる。

### 5. 病害による更新阻害

越冬種子の発芽力喪失及び稚苗の発生に関する調査の結果 (Fig. 4~5, Fig. 8~9) は、被害の激しさが林床型及び土壌層位に関係することを示している。即ち、MG型、FT型、SL型林床での被害が少ないのに対し、CL型、BL型林床での被害が顕著に多い。さらに、後両者のCL型、BL型林床は、被害の多い林床とはいえ、激しい被害が主に土壌の表層に限定されて発生し、より深い層位では被害が軽い程度に止まっている。しかし、種子発芽率の喪失率と *Racodium* 菌感染率に対して行った相関分析の結果 (Fig. 6) は、林床型及び土壌層位に関係するよう見られる種子の被害即ち発芽力の喪失は、全部とは言えなくともその大部分が *Racodium* 菌の侵害によるものであることを示している。*Racodium* 菌がエゾマツ種子に対し強い病原性を有することは既に確認されている<sup>5)</sup>ので、上述のことは疑う余地がないものと言える。

一方、林地で越冬した種子の発芽力の喪失は、かならずしもすべて *Racodium* 菌の侵害によるものではなく、部分的にその他の因子、例えば、*Racodium* 菌以外の病原菌の侵害に由来した可能性もあろう。実際のところ、BL型林床では、*Racodium* のほか、もう一つの植物病原菌 (*Rhizoctonia* sp.) による種子の感染が比較的多く発見された。Fig. 7に示したように、*Rhizoctonia* 菌の感染も付け加えた複合感染率と種子発芽力の喪失率との間の相関係数は、単に *Racodium* 菌のみの時の0.88 (Fig. 6) から0.95へと顕著に増大し、林地におけるPGLの発生には *Rhizoctonia* 菌も関与していることが示唆されている。また、*Racodium* 菌感染がほとんどなかった雨龍調査地のSL型林床のL層土壌での比較的激しい種子の被害 (Fig. 3, Fig. 5) も、*Racodium* 菌侵害以外の因子に由来したものと考えざるをえない。しかし、これらの他の誘致因子があったにせよ、全般的に見れば、*Racodium* 菌の侵害が、森林土壌で越冬したエゾマツ種子の発芽力の喪失を誘致した最大の原因であると言えよう。

以上、*Racodium* 菌による種子の被害について、林床型及び土壌層位に関連づけて考察したが、次に各種立地におけるエゾマツ天然更新の実態と結びつけて検討する。

本論文の緒論の部にも述べたが、北海道の針葉樹、特にエゾマツの天然更新が腐朽倒木、有機腐植物に乏しい地表攪乱地などの特殊な立地に限られ、腐植物に富む一般林床では更新がほとんど見られない。立地が限定されるという針葉樹更新の難しさについて、古くから論議が重ねられ<sup>57,58,59,84,85,93,101,104)</sup>、その多くは陽光、水分、土壌、植生などの環境因子を重要視したものであり、菌害を更新に関与する因子として取上げたものは比較的少なかった。更新への菌害の関わりに注目した数少ない論議の中に、倉田<sup>52,54)</sup>は、エゾマツをはじめとする数多くの樹種について観察に基づき、菌害を回避することによって種子が発芽、稚苗が生育し、逆に菌害によって発芽、生育せず、天然林が成立したりまたしない場合があるという仮説を、菌害回避更新論と題して提出し、天然更新を考えるにあたって土壌、水分、光線など更新上必要な条件

を軽視することなく、さらに菌害を付け加えるべきであると力説してきた。

本研究の結果は、実際の更新が極めて不良とされるCL型、BL型林床では、菌（主に*Racodium* 菌）の侵害によって、林床に落下したエゾマツの種子が発芽以前に既に全滅かほとんど全滅するのに対し、更新のよい立地として知られるFT型、MG型林床では、*Racodium* 菌の侵害が全くかほとんどなく、これが原因で更新の種子段階における被害も軽い程度に止まることを明示しており、基本的には、倉田の菌害回避更新論を支持するものとなっている。

一方、本研究は、*Racodium* 菌による種子の地中腐敗病の発生実態を究明することを目的としたものであり、他の予想される種子段階における更新阻害因子、例えば、野ネズミや鳥などの動物による食害を予め人為的に除外した。しかし、これら菌害以外の因子の更新に及ぼす影響も無視すべきではないだろう。実際に、本研究の結果からも示されたように、CL型、BL型両種林床と同じく堆積腐植層に富む一般林床に属すると考えられ、かつ更新も非常に不良と知られるSL型林床では、更新の種子段階を見る限り、菌害がCL型、BL型両種林床に比べ明らかに少なかった。このことは、SL型林床において、菌害に比べより強い影響力を有する阻害因子が存在することを示唆しており、さらに、エゾマツの天然更新を考える際に、菌害以外の因子の影響も軽視すべきでないことを示す一例であると考えられよう。

最後に、本章で述べた調査は、林地における*Racodium* 菌によるエゾマツ種子の地中腐敗病の発生について、林床型及び土壌の層位に関連づけて、比較的広範囲な地域にわたって行われたものとして、前例のない、はじめてのものと思われるが、地理的にかなり離れている2箇所で行われた調査の結果がよく一致することから、これらの結果は、道北地方の同型地方の同型林分内の森林土壌に関して代表性を有し、かつ信頼のおけるものと考えられる。さらに、本調査の結果から、林地において、本病害は、程度の差こそあれ極めて普遍的に発生するが、病原である*Racodium* 菌の分布が主に林床の堆積腐植層（A<sub>0</sub>層）に集中しており、林床の堆積腐植層を除去することにより、本菌の被害を大幅に軽減できることが明示され、林床からの堆積腐植層の除去は、エゾマツの天然更新を促進するための有効手段と考えられる。

なお、本調査は、一種の林分型、即ち、トウヒ、モミ（spruce-fir）優占型しか取扱わなかったものであり、今後、調査対象となる林分型の種類を増やし、できれば地形、方位、海拔などの環境要素も考慮に入れて検討を加える必要があろう。

### 第3章 病害の発生と環境の温・湿度条件

*Racodium* 菌による針葉樹苗の暗色雪腐病は、多雪地帯でよく発生する病害であり、かつ根雪期間が長いほど発病が多くなることが知られ<sup>83)</sup>、積雪下の低温と高湿という環境条件が本病害の発生と密接に関係すると推察される。同じことが、*Racodium* 菌によるエゾマツ種子の地中腐敗病についても言えそうである。秋、母樹から林床に落下したエゾマツ種子は、やがて積雪期を迎え積雪に埋められる。冬期積雪下の林床土壌表層の温度は、北海道北部の針葉樹林

で行われた調査の結果<sup>20)</sup>によると、林内気温に比べかなり高くかつほとんど変動せず、積雪量が増加していくに伴い0°C附近に近付き、積雪の多い1月から4月までの間には地表とA。層下で-2.3°C~+1.1°Cの範囲であった。また、積雪下の温度は、常に飽和状態に維持されていると予想される。

そこで、発病の基盤となる土壌を取巻く環境の温度・湿度条件、特に積雪下条件に近似する低温と高湿が、*Racodium* 菌によるエゾマツ種子腐敗の発生にどのように影響を及ぼしているのかを知ることを目的とし、本章に述べる研究を行った。

### 1. 試験方法

供試した *Racodium* 菌は、林地土壌で自然感染したエゾマツ種子から分離された<sup>4)</sup>もので (以下の他の試験においても同じ)、試験が開始されるまでにポテト蔗糖寒天 (PSA) 斜面培地上で 5°C 16 ヶ月継代培養されていた。この菌株を滅菌したフスマ培地に移植し、15°C で 1 ヶ月間培養したものを土壌接種に用いた。供試したエゾマツ種子は、1985 年に北海道大学天塩地方演習林で採取したもので (本章に述べる他の試験においても同じ)、実験発芽率が 60 % であった。

排水孔を開けたふた付きポリエチレンカップ (直径 8 cm, 高さ 6 cm) に市販の園芸用土壌をカップ 6 分目量入れ高圧殺菌した後、土壌の表層に前述の *Racodium* 菌をフスマで培養したものを 1 カップにつき約 1 g 混入した。これらの試料を 15°C の温度に保ち、土壌の表面に均一に菌糸がのびるまで静置した (菌の接種)。なお、*Racodium* 菌を接種しないことを除き他の処理がすべて同様な土壌も用意し対照試験に供した。以上に述べた方法で準備したカップ入りの土壌を用い、異なる温度下におけるエゾマツ種子腐敗の発生過程を以下の方法で調べた。

まず、供試温度は、20°C, 15°C, 10°C, 5°C, 0°C, -5°C (誤差はすべて±1°C) の6つの温度を選定した。これら6つの温度について、予め行った試験の結果から20°Cと15°Cでは3週間という短い時間内にエゾマツの発芽過程がほぼ全部終わってしまい、10°Cでは、発芽試験開始のほぼ4週間後から徐々に発芽が見られ、5°C, 0°C及び-5°Cでは120日経っても発芽しないことが分っていたので、試験方法の一部は短期間に発芽する温度か発芽しない温度かに応じて違えた。即ち、短期間に発芽する20°Cと15°Cの温度の場合は、土壌上における種子の発芽過程を調べ、短期間に発芽しない5°C, 0°C及び-5°Cの場合は、土壌上に置いた種子の活力を、時間を追って検定することにより活力低下の過程を追跡観察し、緩慢な発芽過程を辿る10°Cの場合は両方の方法を取った。以下、両種方法それぞれについて述べる。

発芽過程を観察するという方法の試験では、先に述べたカップ入りの土壌の表面に、予め流水で48時間洗浄したエゾマツ種子を1カップにつき50粒播きつけた。これらのカップを、それぞれ20°C, 15°C, 10°Cの温度に保ち、42~105日間 (暗黒状態) にわたって1~2週間の間隔でその中の種子の発芽状況を追跡観察し、各50粒種子に対する発芽率を求めた。なお、

反復の意味で、接種土壌、対照土壌とも各温度につき3つのカップ（3回反復）を設け、3つのカップ内の発芽率を平均して検討に供した。また、試験期間中にカップのふたを閉めており必要に応じて土壌へ滅菌水を噴霧することによって、カップ内の湿度を100%に維持した。

活力の低下過程を観察するという方法の試験では、種子の活力を検定する時の利便を考え、予めエゾマツ種子をエーテル・アルコール比重液（v:v, 8:2）でシイナ除去の選別<sup>72)</sup>を行った。シイナ除去後の還元率は80%であった。これらの種子を、1mmメッシュの寒冷紗で作った袋（2cm×2cm）に100粒ずつ入れ、流水で48時間洗浄した後、前述した*Racodium* 菌を接種したカップ入りの土壌上に置いた。種子を袋に入れたのは、種子回収の便利を図るためである。これらのカップを、それぞれ10°C, 5°C, 0°C, -5°Cの温度に保ち、120日間にわたって7~30日置きに一種の温度につき3つのカップ（反復）を取り出し、その中の3袋の種子について以下の試験を行った。即ち、各袋に入れた100粒種子のうち50粒について種子の活力を検定し、残りの50粒について菌の検出試験により種子の感染状況を調べた。また、カップのふたの内側に、滅菌水を含ませたろ紙を3枚重ねて貼りつけておき、試験期間中に必要に応じてろ紙の交換を行い、カップ内の湿度を100%に維持した。種子の活力検定は、還元法<sup>17)</sup>で行い健全率を算定した。なお、還元法に用いた試薬は1%の $K_3TeO_3$ であった。菌の検出は、シャーレに入れた石英砂の上ろ紙を敷き適宜に水道水を加え、高圧滅菌し、20%アンチホルミンに5分間浸漬した種子をろ紙上にのせた。この試料を15°Cで培養し、*Racodium* 菌の菌叢がのびてきた種子を感染された種子と見なし、各50粒種子に対する感染率を求めた。なお、*Racodium* 菌以外の雑菌もまれに出現したが、*Racodium* 菌との判別は実体顕微鏡で観察した菌叢の特徴によって行った。以上得られた種子の健全率と菌感染率のデータについて、すべて3回反復の値を平均して検討に供した。

以上、発病と温度との関係を調べるための試験方法を説明したが、つぎに、発病と湿度との関係を知るための試験方法について述べる。

前に述べた方法で*Racodium* 菌を接種した土壌を予め用意した。この土壌を直径7cm、高さ1.5cmのシャーレに8分目量詰め、土壌表面を平にしてから土壌上に1枚の1%葡萄糖溶液を含ませたろ紙（TOYO 2号）を敷いた。このように用意したシャーレを、水を入れておくことによって内部の湿度が100%に維持されていたデシケータに入れ10°Cに保ち、ろ紙の上表面に土壌から伸びてきた*Racodium* 菌の菌糸が均一に蔓延するまで静置した。以上の操作過程において、常に雑菌に汚染されないように留意した。供試したエゾマツ種子は予め水によるシイナ除去の選別を行い、選別後の還元法による健全率は91%であった。これらの種子を流水で48時間洗浄した後、各シャーレ内の土壌上の、菌糸が伸びたろ紙上に200粒ずつ置いた。これらのシャーレを、それぞれ、予め用意した、内部の（0°C温度下の）相対湿度がそれぞれ100%, 97%, 92%, 87%, 76%に維持されていた五つのデシケータ（直径18cm、高さ20cm）に入れた。これらのデシケータを0（±1）°Cの温度（暗黒状態）に75日間保つ

た後、その中の種子を取り出し、各湿度に静置した各 200 粒種子のうち、100 粒について活力を検定し、残りの 100 粒について菌の検出試験により種子の感染状況を調べた。0℃の温度を供試温度としたのは、積雪下の温度条件に近似させるためである。なお、100%、97%、92%、87%、76%という 5 種類の相対湿度を維持するのにそれぞれ、水、 $\text{KNO}_3$ 、 $\text{Na}_2\text{CO}_3$ 、 $\text{KCl}$ 、 $\text{NaCl}$  の飽和溶液を用い<sup>2)</sup>、種子活力の検定と菌の検出の方法は、前に述べた温度関係の試験に用いた方法と同じである。

## 2. 病害の発生と温度との関係

10℃、15℃、20℃の温度下の、接種土壌及び対照土壌上に播きつけたエゾマツ種子の発芽過程を Fig. 10 に示す。15℃と 20℃では、接種土壌、対照土壌（対照土壌上の発芽過程は

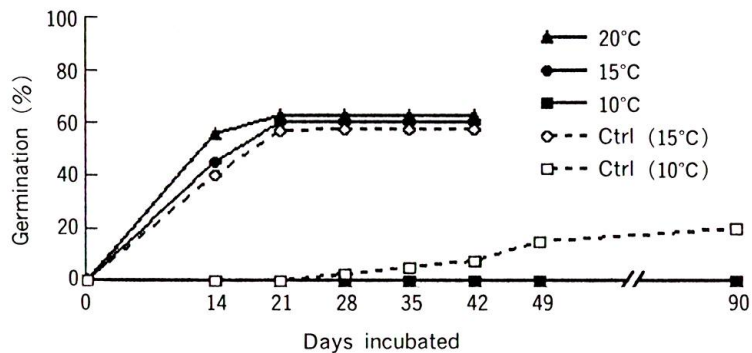


Fig. 10. Germination processes of Yezo spruce seeds on *Racodium therryanum*-infested soil and those on control soil at temperatures of 20°C, 15°C and 10°C.

Note: The control data for 20°C, which were not presented, almost coincided with those for 15°C.



Photo 5. Longitudinal sections of Yezo spruce seeds: infected by *Racodium therryanum* (left); sound (right).

15°Cのみ示した)とも、発芽の進行が急速で、発芽率が播きつけ後14日目に48~58%に達し、21日目の時点で60%の頭打ちに至った。全般的に見れば、これら兩種温度での発芽過程は、接種土壌と対照土壌の間に顕著な相違がなかった。一方、10°Cの場合は、対照土壌上では、種子の発芽が播きつけ後28日目に認められ、その後徐々に上昇し90日目に20%になったのに対し、接種土壌上では、種子の発芽が90日目になっても見られなかった。なお、49日目の時点で、10°Cの接種土壌上の未発芽種子数粒を取り出し切断して観察したところ、種皮下に菌糸集団が充満し、胚乳特に珠孔附近の胚乳がすでに黒色になって腐敗していた。腐敗した種子及び対照土壌上の健全種子の切断面をPhoto 5に示した。

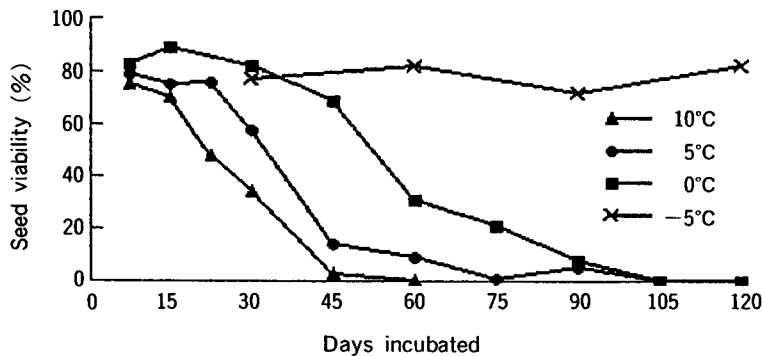


Fig. 11. Changes in viability of Yezo spruce seeds incubated on *Racodidium therryanum*-infested soil at temperatures of 10°C, 5°C, 0°C and -5°C.

10°C, 5°C, 0°C及び-5°Cの温度下の、*Racodidium* 菌を接種した土壌上におけるエゾマツ種子の健全率の低下過程を Fig. 11 に示す。全般的にみると、10°C, 5°C, 0°Cでは、いずれも健全率の低下は激しく、試験開始後8日目に健全率が70%以上であったが、60日目にはそれぞれ0%, 9%, 31%にまで落ちた。これに対し-5°Cでは、120日目になっても依然82%の健全率が見られ、試験前の種子自体の持つ健全率(80%)に比べ低下が全く認められなかった。さらに、10°C, 5°C, 0°Cの健全率の推移を見ると、3者の低下速度に明らかな差が示された。10°Cでは、健全率の低下速度が最も早く、種子播きつけ後8日目の健全率が72%であったが、45日目のそれはほぼゼロに近くまで落ちた。5°Cでは23日目まで75%以上の健全率を保っていたが、その後健全率の低下が急速に進み、45日目の時点で14%になった。一方、0°Cでは、45日目までは健全率の顕著な低下が見られず、45日目から急速な低下が始まり、60日目には30%に落ちた。60日目以後の0°Cの健全率は、45日目以後の5°Cと同じく徐々に低下したが、0°Cの場合は5°Cよりやや早く、105日目の時点で両者ともゼロになった。

Fig. 12は、10°C, 5°C, 0°C及び-5°Cの温度下の、*Racodidium* 菌による種子の感染過

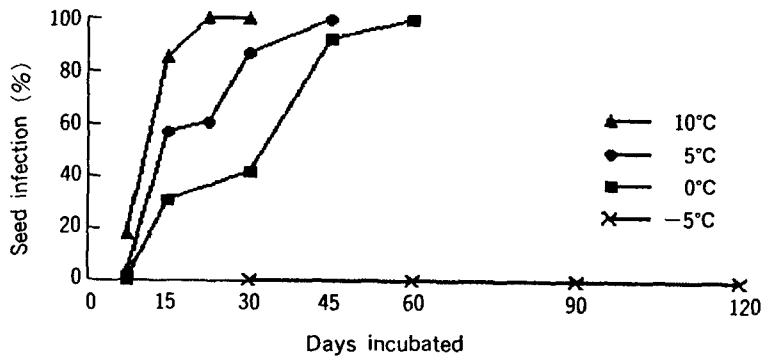


Fig. 12. Changes in *Racodium therryanum*-infection incidence on Yezo spruce seeds incubated on *Racodium therryanum*-infested soil at temperatures of 10°C, 5°C, 0°C and -5°C.

程を示したものである。-5°Cでは、120日目になっても種子の感染が認められず、これに対し10°C、5°C、0°Cでは、いずれも感染が激しく、それぞれ23日目、45日目、60日目に100%の感染率となった。種子感染率の上昇速度は、10°Cで最も早く、続いて5°C、0°Cの順となった。種子感染率の推移過程を見ると、8日目には10°Cで18%、5°Cで3%、0°Cでゼロであったが、15日目にはそれぞれ約85%、60%と30%にまで急上昇してきた。その後、10°Cの場合は、早くも23日目に100%の感染率に達し、5°Cと0°Cの場合は、しばらく頭打ちの状態になった後再び上昇し、感染率が約90%に達したのは5°Cで30日目、0°Cで45日目であった。

以上に述べた、異なる温度下における種子の感染に関する結果は、前述した各該当温度における種子健全率の低下過程の結果と合致するものとなっており、また、菌感染の推移と合わせてみると、10°C、5°C、0°Cこれら3種の温度とも、約90%の感染率となった時点はちょうど健全率が低下し始めた時点でもあった。

### 3. 病害の発生と湿度との関係

異なった湿度条件下の、*Racodium* 菌を接種した土壤上に75日間静置したエゾマツ種子の健全率と感染率を Fig. 13 に示す。76%、87%の湿度に静置した種子の健全率がそれぞれ88%、86%であり、種子自体の持つ健全率(91%)に比べ有意の低下が認められなかった。これに対し、100%、97%、92%の湿度下の種子健全率は、それぞれ30%、46%、32%であり、試験前の種子自体の持つ健全率(91%)に比較すると、激しい低下が現れている。また、92%の湿度の種子健全率が100%のそれとほぼ同じ値となっているが、全般的に見れば、湿度が低いほど種子の健全率が高い傾向にある。

*Racodium* 菌による種子の感染状況についてみると、100%、97%、92%の湿度では、いずれも全部の種子が感染され、これに対し、76%の湿度では感染が見られず、87%の湿度では感染率が僅か8%に過ぎなかった。

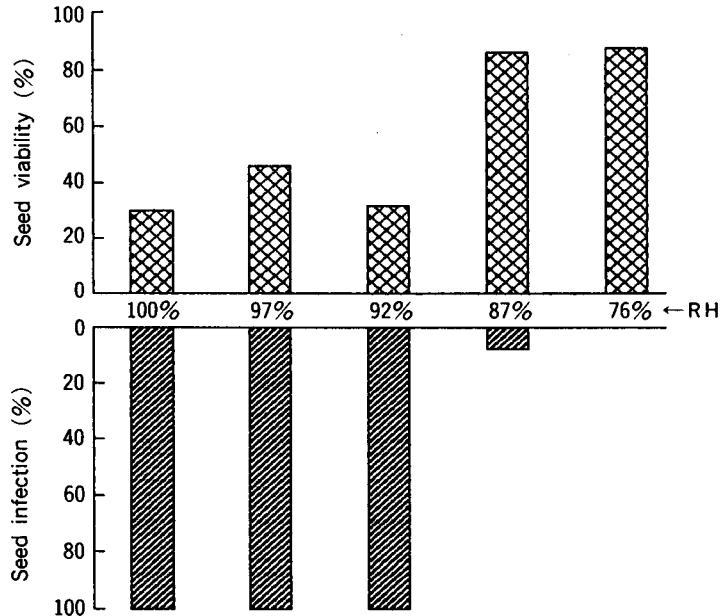


Fig. 13. Viability of Yezo spruce seeds and *Racodium therryanum*-infection incidence on these seeds after 75 days of incubation on *Racodium therryanum*-infested soil at 0°C under different relative humidity regimes.

#### 4. 発病と積雪

温度と発病との関係を調べた結果 (Fig. 10~12) を総括すると, *Racodium* 菌によるエゾマツ種子の地中腐敗は, 100%の湿度条件下において, 15°C, 20°C, 及び-5°Cの温度では発生せず, 15°Cと-5°Cとの間に位置する温度の10°C, 5°C, 0°Cでは激しく発生する。さらに, 発病する温度範囲内において, 0°C, 5°C, 10°Cの順で温度が高くなるにつれ病害の激しさが次第に増していく (Fig. 11) が, 15°Cでは, 全く発病しなくなってしまう (Fig. 10)。10°Cから15°Cへという僅か5°Cの温度変化は, *Racodium* 菌によるエゾマツ種子の腐敗が発生するかないかを左右しているようである。*Racodium* 菌の発育の最適温度は, 15°C~20°Cの範囲とされている<sup>83)</sup>が, この適温範囲内では, 本菌による種子の腐敗が全く見られなかった。15°C, 20°Cの温度はエゾマツ種子発芽の適温でもあり<sup>105)</sup>, これらの温度下で種子の腐敗が発生しなかったのは, 種子の発芽が菌侵入の速度より早かったためと考えられる。また, 発芽後の幼苗が菌に侵されるか否かはさておき, 種子が発芽速度の増大によって菌害を受けずに発芽するまでに至ったこと自体は, 種子の立場に立って見れば, 一種の菌害回避対策とも言えるかもしれない。

*Racodium* 菌によるトドマツ種子の地中腐敗の発病に及ぼす土壌凍結の影響について調べた林・遠藤<sup>20)</sup>の報告によると, 不凍結の土壌では, 試験開始後55日目に約90%の種子が

*Racodium* 菌に感染し、80日目から種子の健全率が急速に低下した。林らの試験は野外で行われたもので温度条件が明示されなかったが、不凍結の土壌というものは著者の本研究における0°Cと5°Cに相当するかと思われる。両者の結果を比較すると、菌感染率の推移はほぼ同じ傾向にあったが、種子健全率の低下を来し始めた時間は、エゾマツを対象樹種とする本研究の方が約35~50日も早かった。このことは、湿度、温度などの試験条件の違いによると思われると共に、エゾマツ種子の*Racodium* 菌害感受性がトドマツより高いことを示唆する可能性も考えられる。

湿度と発病との関係 (Fig. 13) を見ると、本病害は、0°Cの温度下において、湿度が87%かそれ以下の場合にはほとんどか全く発生せず、92%かこれ以上の湿度になると激しく発生する。このことについて換言すれば、0°Cという温度は、前に述べた温度試験において既に証明された、激しく発病しうる温度条件ではあるが、この温度条件が備わったとしても、92%以上の高湿がなければ、本病害が発生しないのである。

以上述べてきたことをまとめると、*Racodium* 菌によるエゾマツ種子腐敗の発生しうる温度と湿度のおよその範囲は、それぞれ、0°C~10°C、92%~100%となっている。本病害は、針葉樹苗の暗色雪腐病と同じように積雪下でよく発生するとされている。積雪下の湿度は飽和状態であることが明らかであり、また、雪が約50 cm以上積れば、1~2月の厳寒期でも積雪下の温度は外気温の影響を受けなくなり、ほぼ0°C附近に保たれるようになると言われる<sup>49,73)</sup>。北海道北部の針葉樹林内で行った観察・調査の結果<sup>28)</sup>によると、積雪下の林床表層の温度が林内気温に比べかなり高かつほとんど変動せず、積雪量が増加ししていくに伴い0°C附近に近付き、積雪の多い1月から4月までの間には地表とA<sub>0</sub>層下で-2.3°C~+1.1°Cの範囲であった。以上のことから、積雪下で本病害がよく発生するという事は、積雪が発病に極めて有利な環境条件を作り出すことに原因があると言える。

また、本病害は、100%の飽和湿度条件下において、-5°Cの場合120日経過しても発生しないが、0°Cでは、激しく発生し、この激しい発病によってエゾマツ種子の活力が3~4ヵ月間にほぼ完全に喪失するまでに至ることが判明した。北海道の多雪地帯の林地において、冬期の土壌表層の温度は、雪が50 cm以上積る期間が短いほど気温に影響され-5°C以下にまで下がる可能性が増大し、逆にこの期間が長いほど0°C附近に維持される期間が長くなることが推察される。本研究の結果は、このような多雪地帯の針葉樹林内では、雪が50 cm以上に積る期間が短いほど*Racodium* 菌による種子腐敗の発病が少なく長いほど多くなり、連続3~4ヵ月以上長くなると、高密度の*Racodium* 菌「個体」群が存在する限り、天然下種によるエゾマツの更新がほとんど期待できないことを示唆している。

なお、本病害は、92%から100%までの湿度範囲内でほぼ同程度の激しさで発生した (Fig. 13)。このように、本病害の発生しうる湿度範囲内において、湿度が高くなるにつれ発病の激しさがそれなりに顕著に増大しなかったのは、*Racodium* 菌が一旦種皮内に入れば、そ

の後の胚乳・胚内への侵入がもはや種皮外の湿度とは関係しなくなることが原因であろう。さらに、佐藤ら<sup>83)</sup>は、*Racodium* 菌によるトドマツ稚苗の暗色雪腐病の発病に対する湿度の及ぼす影響について調べ、発病が100%から94%までの湿度範囲においては認められたが、92%の湿度では見られなかったと報告している。しかし、本研究で示されたように、同菌による種子の腐敗病が92%の湿度でも激しく発生した。このことは、研究対象の供試体が、本研究ではエゾマツ種子であり、他方が異なる樹種の稚苗であることによるとと思われると共に、佐藤らの試験では供試温度を20°Cとしたのに対し、著者の供試温度が0°Cであったことから、温度が下がることによって、*Racodium* 菌による病害がより低い湿度でも発病しうようになった可能性もあると考えられる。

#### 第4章 病原菌の成長発育と環境因子

前章において種子腐敗の発生と環境の温・湿度条件の関係について述べたが、本章では、病原菌そのものの生理的性質に注目して、その成長発育に及ぼす成長基質、温度、湿度、及び水素イオン濃度の影響について検討する。なお、*Racodium* 菌の生理的性質について、佐藤ら<sup>83)</sup>は本菌を針葉樹稚苗の暗色雪腐病の病原菌として取り上げ検討を加えているが、本研究では、既往研究の補足・追加の意味もあって、この菌を種子腐敗病の病原菌として取り上げ、かつ常にこの種子病害の発病との関係の解明に重点を置きながら、そのいくつか重要な生理的性質について調べた。

##### 1. 試験方法

植物病原菌も含む菌類がその種類や生理的性質などの面において極めて多種多様であるだけに、菌類を培養してその成長発育を調べるのに用いられる培地の種類は非常に多い。一般に実験室でよく使用される培地、例えば各種ポテト寒天培地などは、土壤生息性菌類の成長基質として、自然条件下でほとんど存在しないといってもよいほど、栄養条件の良いものである。*Racodium* 菌も一種の土壤生息菌であり、自然条件下では、その成長基質となるものは、落葉や落枝などの植物遺体に土壤水分（降雨、融雪水を含む）を加えたものに過ぎず、栄養条件の良さに関して、前述の実験室常用のポテト寒天培地には遙かに及ばないと思われる。

以上のことを考えた著者は、菌の成長に及ぼす温・湿度、水素イオン濃度の影響を調べるにあたって、実験室常用の富栄養培地のほか、貧栄養の培地も利用することにし、次に述べる栄養条件の著しく相違した3種類の培地を用意した。その1種は、実験室常用のPSA培地であり、組成を示すと、ポテト200g、寒天20g、蒸留水1000mlとなる<sup>86)</sup>。シャーレ入りのPSA培地及びその上に成長した*Racodium* 菌のコロニーの状態をPhoto 6に示した。ほかの2種培地は、いずれもろ紙を菌の成長基質とした、著者の考案したものである。その1つは、直径9cmのシャーレにろ紙（TOYO 2号、以下同じ）を2~3枚重ねて入れ、ろ紙を全部浸すまで1%葡萄糖溶液（溶媒は水道水）をシャーレに注いだ後、高压滅菌したもので、もう一

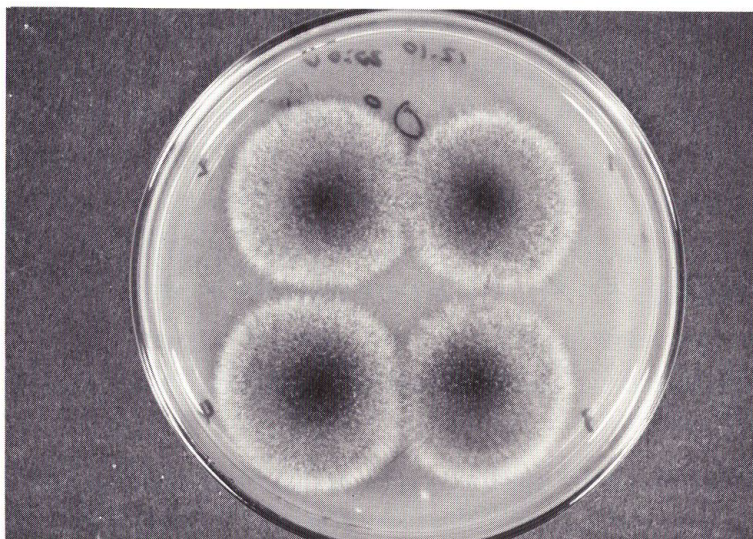


Photo 6. Colonies of *Racodium therryanum* on potato-sugar-agar plate (PSA).

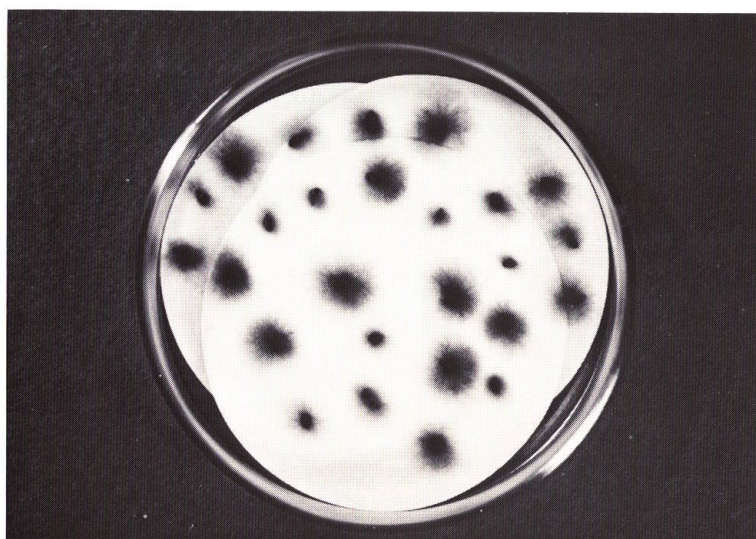


Photo 7. Colonies of *Racodium therryanum* on water-wetted filter paper (WFP).

つは1%葡萄糖溶液の代わりに水道水を入れた点でのみ前者と異なったものである。これらの、ろ紙を菌の成長基質とした2種の培地は、以下それぞれ、葡萄糖ろ紙培地 (glucose-filter paper, GFP) と、ろ紙培地 (water-filter paper, WFP) と呼ぶ。ろ紙培地の一種である WFP 培地及びその上に成長した *Racodium* 菌のコロニーの状態を Photo 7 に示した。

供試菌株は、第3章の試験に用いたものと同じであり、培地へ菌を移植するための移植源としては、予め *Racodium* 菌を接種した土壌 (第3章を参照) 上に温度 10°C で 120 日間静置され、十分に *Racodium* 菌に感染させたエゾマツ種子を用いた。

温度に関する試験は、先に述べた3種培地のそれぞれ入ったシャーレ(直径9 cm)に、1個のシャーレにつき、前述した移植源となるエゾマツ腐敗種子1粒を培地表面の中心に置いた。これらのシャーレを、適宜に水を入れておいた直径12 cmのシャーレに入れ(湿度を長期間に100%に維持するため)、供試の各種温度に保ち、7日置きに培地上の腐敗種子から伸びてきた菌叢の直径を測った(直交する2方向で測りさらに平均する)。反復を5回とし、即ち、各温度、各培地につき毎回測定したシャーレは5個であり、その平均値を求めた。以上に述べた菌叢直径の測定を行うと同時に、あらゆる形の子実体の形成も認められない本菌の厚膜胞子の発生状況を7~14日間置きに観察した。なお、菌叢直径の測定は、シャーレの直径に限度があるので培養開始後の21~28日目に打ち切ったが、厚膜胞子の発生についての観察は120日目まで続けた。

湿度に関する試験は直径9 cmのシャーレに水でやや湿潤させたら紙1枚を敷き、高圧滅菌した後、各シャーレ内のろ紙の中心にエゾマツ腐敗種子を1粒ずつ置いた。これらのシャーレを、ふたを閉めずに供試の各種湿度に維持されていたデシケータ(第3章を参照)に入れ、5(±1)°Cで21日間培養した後、シャーレを取り出し、ろ紙上の腐敗種子から伸びた菌叢の直径を測定した(直交する2方向で測りさらに平均する)。前述した温度に関する試験と同じく反復は5回とし、各湿度につき5個のシャーレを測って平均値を求めた。

水素イオン濃度に関する試験は、0.1 N濃度の乳酸と同じ濃度の乳酸ナトリウムを適當の比例で混合することによって、級別pH値の溶液を無菌操作に留意して準備した。直径9 cmのシャーレにろ紙1枚をいれ、高圧滅菌した後、先に用意した異なるpH値の溶液をろ紙を浸すまで注いだ。各シャーレ内のろ紙上にエゾマツ腐敗種子を1粒ずつ置き、5(±1)°Cで21日間培養した後、ろ紙上の菌叢の直径を測った(直交する2方向で測りさらに平均する)。反復は前述した試験と同じく5回とし、各水素イオン濃度につき5個のシャーレを測って平均値を算出した。

## 2. 病原菌成長と栄養条件・温度

3種培地上の*Racodium*菌成長と温度との関係をFig. 14に示す。PSA培地上の成長については、-10°C~30°Cの範囲内で調べた。それを低温側から順に追って見ると、*Racodium*菌は、-10°Cでは成長が全く認められず、-5°Cではコロニーの明らかな伸びが見られ始めた。-5°Cより温度が5°Cずつ上昇していくにつれ、成長の速度が次第に早くなり、15°Cのところで成長のピークを見せた。温度がさらに上昇して20°Cを越えた後、成長の速度が急速に落ち、30°Cになると発育がほとんど認められなくなった。

GFP, WFP培地上では、それぞれ、PSA培地とは明らかに相違した温度・成長の曲線を呈している。即ち、成長のピークは、GFP培地上ではPSA培地に比べ5°C低い温度の10°Cで現れ、WFP培地上では、さらに低くなった5°Cのところで出現している。また、全般的に、GFP, WFP培地上の成長は、PSA培地上ほど良好ではないが、同じ温度におけるPSA

培地上の成長に比べると、成長のピークを境にして高温側においてのみ急速に衰えたものであり、低温側では特に 0℃、5℃における成長がむしろ PSA 培地上のそれに勝る傾向があることが認められる。さらに、この傾向は、栄養条件のより貧弱な WFP 培地の方がより顕著とな

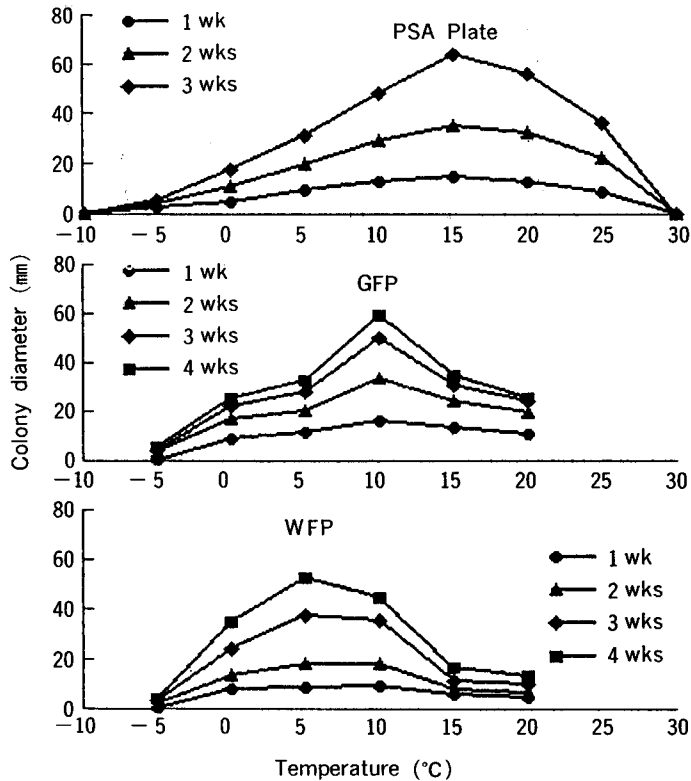


Fig. 14. Radial colony-growths of *Racodium therryanum* at different temperatures after different lengths of incubation time on different growth substrata. GFP=glucose solution-soaked filter paper; WFP=water-wetted filter paper.

Table 4. Chlamyospore formations of *Racodium therryanum* after 120 days of incubation at different temperatures on different growth substrata\*

| Temperature | Growth substratum |       |        |
|-------------|-------------------|-------|--------|
|             | PSA plate         | GFP** | WFP*** |
| 0°C         | -                 | +     | -      |
| 5°C         | -                 | +     | -      |
| 10°C        | -                 | +     | -      |
| 15°C        | -                 | +     | -      |
| 20°C        | -                 | +     | -      |

\* + : Chlamyospore formed; - : Chlamyospore not formed.

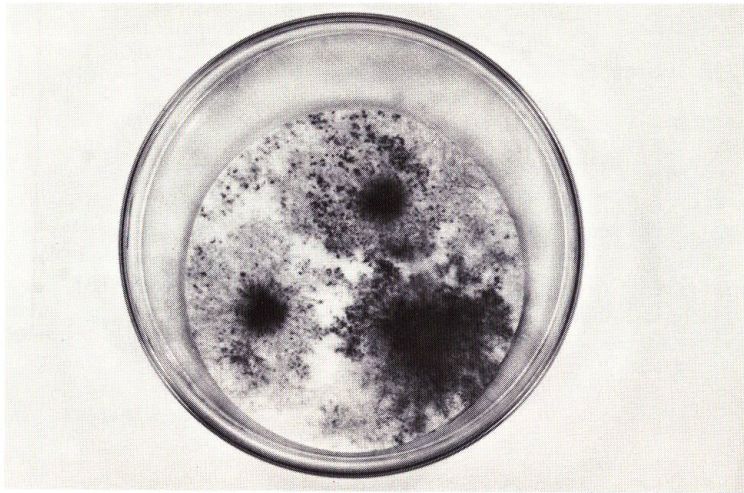
\*\* GFP=glucose solution-soaked filter paper.

\*\*\* WFP=water-wetted filter paper.

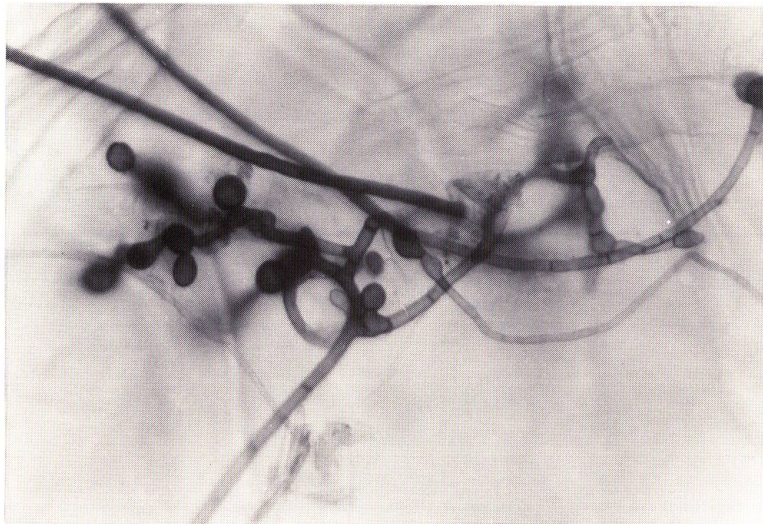
っている。

### 3. 厚膜胞子の形成

異なる栄養・温度条件下の *Racodium* 菌 (120 日間培養) の厚膜胞子形成状況を Table 4 に示した。厚膜胞子の形成は、GFP 培地上においてのみ認められ (Photo 8~9)、PSA、WFP 培地上では、いずれの温度においても見られなかった。Table 5 は、GFP 培地上における各種温度下の厚膜胞子形成過程を追跡観察した結果を示している。厚膜胞子の形成は、培養開始



**Photo 8.** Chlamydospores of *Racodium therryanum* abundantly formed on glucose solution-soaked filter paper (GFP). (After 120 days of incubation at 15°C)



**Photo 9.** Chlamydospores of *Racodium therryanum* observed under a bright field microscope.

**Table 5.** Formation of chlamydospores of *Racodium therryanum* in relation with temperature and incubation time on glucose-filter paper (GFP)

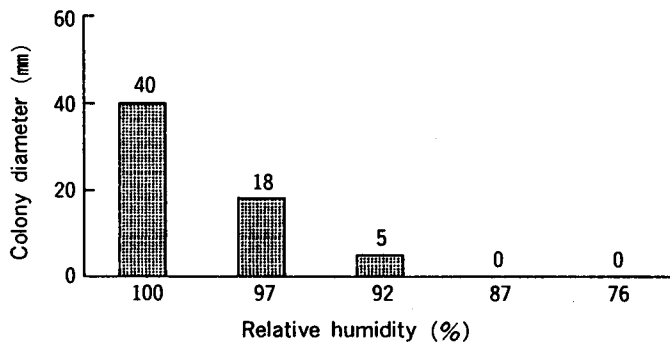
| Temperature | Days incubated |    |    |    |     |     |     |      |
|-------------|----------------|----|----|----|-----|-----|-----|------|
|             | 21             | 28 | 35 | 42 | 49  | 56  | ... | 120  |
| 0°C         | -              | -  | -  | -  | -   | -   | ... | +    |
| 5°C         | -              | -  | -  | -  | -   | -   | ... | +    |
| 10°C        | -              | -  | -  | -  | -   | +   | ... | ++   |
| 15°C        | -              | +  | +  | ++ | ++  | ++  | ... | >+++ |
| 20°C        | -              | +  | +  | ++ | +++ | +++ | ... | >+++ |

+++ : Abundantly formed ; ++ : Less abundantly formed ;  
 + : Scarcely formed ; - : Not formed.

後 21 日目までには見られず、28 日目の観察で初めて発見されかつこれは高温側の 15°C、20°C においてのみであった。その後、培養時間が経つにつれ、これら 2 種温度において厚膜胞子の形成が量的に増え、56 日目になるとより低い温度の 10°C でも厚膜胞子の形成が見られ始め、さらに、観察を打ち切った 120 日目では、5°C ~ 0°C でも厚膜胞子が形成し始めた。また、同じ観察時点に注目してみると、厚膜胞子の形成が常に温度が高いほど盛んになる傾向にあった。

4. 病原菌成長と湿度・水素イオン濃度

各種湿度条件下における *Racodium* 菌の成長状況 (5°C で 21 日間培養) を Fig. 15 に示す。



**Fig. 15.** Radial colony-growths of *Racodium therryanum* after 21 days of incubation on moistened filter paper at 5°C under different relative humidity regimes.

コロニーの成長は、76%、87%の湿度では認められず、92%、97%、100%の湿度で見られた。さらに、92%、97%、100%の3種湿度におけるコロニーの伸び(直径)がそれぞれ、5 mm、18 mm、40 mmであり、湿度が高くなるにつれコロニーの成長が活発になる傾向が明らかに現れている。

Fig. 16 は、各種 pH 値下の *Racodium* 菌の成長状況 (5°C で 21 日間培養) を示したもの

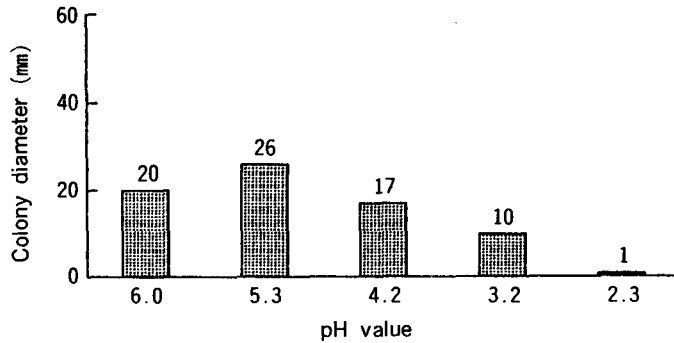


Fig. 16. Radial colony-growths of *Racodium therryanum* after 21 days of incubation on moistened filter paper at 5°C under different H-ion concentration conditions.

である。コロニーの成長は、中庸的酸性のところ(pH=5.3)最良となっている。また、本試験でアルカリ性側における成長について調べなかったが、pH値5.3よりさらに酸性になるpH値下の成長をみると、pH値2.3という強酸性条件下でもコロニーの伸びが僅かながら認められた。

#### 5. 林地における病原菌の生息様式

本研究では、菌の成長発育を調べるにあたって、コロニーの直径成長量を測ってそれを成長良否の指標とした。一方、コロニーの直径生長量は、菌体の絶対成長をかならずしも正確に反映しえないものである。本研究でも、菌の発育は、直径方向上の伸び量から見れば良好であっても、コロニー内の菌糸の密度から見ればよいとはいえず、培地の栄養条件が貧弱であるほど希薄なコロニーになりやすいことが認められた。しかし、土壌生息性菌を考える場合、菌体の絶対成長(菌糸体量の増加)よりもむしろ、コロニーの直径成長が該当菌の土壌内における水平方向上の、広い範囲への伝播能力をよりよく反映するものと考えられる。したがって、Fig. 14に示した*Racodium*菌コロニーの直径成長に関する結果は、以下のことを示している。即ち、栄養条件が貧弱化になるに伴い、*Racodium*菌が水平方向上において自分の個体群を最も活発に広げていくことのできる温度が次第に低温側に移行し、さらに、このような個体群の広げる能力は、最適温度を境にして高温側の温度下では急速に衰えていくが、低温側の温度下では衰えるどころか、むしろ逆に増していく傾向にある、ということが出来る。

自然条件下において、*Racodium*菌の成長基質となるものは、前にも述べたように落葉や落枝などの植物残骸に土壤水分を加えたものにすぎないと思われる。このような成長基質となるものは、菌の発育にとって、富栄養のPSA培地に比べ決して良好とはいえず、むしろ栄養条件が相当に貧弱と言うべきであろう。以上のことから、本研究で示した貧栄養のWFP、GFP培地上の*Racodium*菌成長状況は、富栄養のPSA培地上のそれに比べ、自然条件下の*Racodium*菌成長に関してより現実に近いことを反映していると考えられる。即ち、Fig. 14

に示した WFP, GFP 培地上の *Racodium* 菌成長状況は、自然条件下即ち林地において、*Racodium* 菌はほぼ 0°C~10°C という範囲の低温下においてのみ活発に成長・蔓延・伝播という生息活動を行うことができ、これより高い温度、つまり 15°C 以上の温度になると、本菌の活動力が急速に衰えてしまうことを示唆している。北海道北部針葉樹林内の土壤表層の温度は、融雪後次第に上昇し、夏期の 7 月~8 月間の月平均が 15°C 以上になると言われ<sup>29)</sup>、先に述べた本研究の結果から、この時期になると、土壤の乾燥もあり、*Racodium* 菌の活発な生息活動が衰退ないし停止し、それにかわって休眠的生存へ移行することを余儀なくされると推測できる。

厚膜胞子の形成は、富栄養の PSA 培地と貧栄養の WFP 培地のいずれでも見られず、後者の WFP 培地に葡萄糖を加えただけの GFP 培地上においては、認められた (Table 4)。このことから、*Racodium* 菌厚膜胞子の形成には、葡萄糖の存在が必要であると考えられる。なお、*Racodium* 菌が厚膜胞子を形成することを、佐藤ら<sup>79,83)</sup>も報告しているが、どんな培地上に形成したかが明示されていない。

厚膜胞子の形成と温度との関係 (Table 5) は、*Racodium* 菌が、低温下で主に菌糸の形で活発な生息活動を営むが、温度が高くなるにつれ菌糸による活動が次第に抑えられ、主に厚膜胞子による休眠的生存に変わっていくことを示しており、冬期の積雪下で菌糸の形で活発に活動する *Racodium* 菌は、融雪後、林床土壤の温度が高くなるにつれ次第に耐久体である厚膜胞子による休眠的生存に移行していくことが推察される。

*Racodium* 菌の成長しうる湿度範囲は 92%~100% となり、第 3 章で示した種子腐敗の発病しうる湿度範囲と一致している。無積雪期間の森林土壤特に腐植物から構成されるその表層は、降雨時及びその直後でない限り、含水率が極めて低く<sup>29)</sup>、このような腐植層内の湿度は 92% 以上になる可能性が少なく、むしろ長期間乾燥の状態が続くことが予想される。したがって、以上に述べた *Racodium* 菌の成長と湿度との関係は、無積雪の時期において *Racodium* 菌が菌糸による生息活動が停止していることを示唆する。

なお、佐藤ら<sup>83)</sup>は、20°C の温度条件下における *Racodium* 菌の発育と湿度の関係を調べ、菌糸の伸びは 94%~100% の湿度条件下で見られたが、92% の湿度では認められなかったとしている。しかし、培養温度を 5°C とした本研究では、92% の湿度でも *Racodium* 菌が発育しうる結果を得ている。両者の結果の食違いは、培養時間や接種源などの相違に由来したかもしれないが、温度が下がることによって、*Racodium* 菌が乾燥に耐える能力を増大した可能性も考えられる。

水素イオン濃度に関する結果 (Fig. 16) は、佐藤ら<sup>83)</sup>の結果とほぼ一致している。佐藤らの実験では、ポテト葡萄糖寒天培地 (PGA) を用い、20°C を培養温度とし、著者の実験では、貧栄養のろ紙培地を利用し、5°C を培養温度とした。このように両者の実験条件は大きく違っていたにもかかわらず、水素イオン濃度に関する結果はほぼ一致することから、*Racodium* 菌

の成長発育と水素イオン濃度との関係は、相当に安定しているものであり、成長基質の栄養状況や温度条件などの変動によって安易に変化するものでないと考えられる。なお、発育最適水素イオン濃度が酸性の方に偏るという *Racodium* 菌の生理的性質は、一般的に糸状菌の共通の性質でもある。針葉樹林または針広混交林内の林床土壌の pH 値は、中庸的酸性を呈することが多く、また、季節的変動があるものの、その変動範囲が小さく pH 値 1 単位を越えることがまずないと言われる<sup>114)</sup>。したがって、森林土壌内における *Racodium* 菌の分布を考える場合、土壌が強アルカリまたは強酸性を示すことによる本菌の生存不能はほとんどないと言える。

## 第5章 総括と結論

*Racodium* 菌による種子の地中腐敗病は、エゾマツを始めとする北海道針葉樹の天然更新阻害因子として、特に更新の初期段階において最も重要視すべきものと考えられる。エゾマツを対象樹種とし、針葉樹の天然更新に強く関与するこの病害の全体像の解明に力を注ぎ、その結果、林地における本病害の分布状況、更新に与える影響、さらに病原、寄主、環境という病害三要素のそれぞれの性質及びそれに基づいた本病害の発生生態が明らかとなり、エゾマツ天然更新促進技術の開発に資する基礎的な知見を獲得することができた。

### 1. エゾマツ天然更新における本病害の位置付け

天然林の林床を、植生及び地床堆積物の種類に基づいて典型的な 5 種類、即ち針葉樹リター型 (CL 型)、広葉樹リター型 (BL 型)、ササ・リター型 (SL 型)、コケ型 (MG 型) 及び腐朽倒木型 (FT 型) に分類した上で調査を行い、林床型ごと及び土壌層位別の、*Racodium* 菌によるエゾマツ種子の地中腐敗病の発生生態を明らかにした。

本病害の発生は、FT 型林床を除いて、どの林床でも発見され、この病害が普遍的に存在するものと考えられる。一方、病害が発生した 4 種林床の中に、CL 型、BL 型林床では病害の発生が激しく、SL 型、特に MG 型林床では軽微であった。さらに、CL 型、BL 型両林床では、本病害 (場合によって他種の病原菌によるものも含む) の激しい発生によって、林床に落下したエゾマツの種子が発芽以前に既に全滅かほとんど全滅し、FT 型、MG 型、SL 型の 3 種林床では、同病害の欠如かその発生の少なさが原因で種子段階の更新被害も軽い程度に止まった。また、本病害の発生は、林床型に関係するのみではなく、土壌の有機腐植物質の含有量にも強く影響される。病害の発生が多かった CL 型、BL 型両林床における土壌層位別の病害発生状況を見ると、激しい病害は、主に有機腐植物に富む土壌の表層即ち A<sub>0</sub> 層に限定されて発生し、腐植質の乏しい深い層位では、病害の発生が著しく少なく、そこに発生した更新被害も僅少であった。

ここで、立地と関連づけてエゾマツの更新についてみると、CL 型、BL 型林床は、有機腐植物に富む一般林床に属し、そこにはエゾマツの更新がほとんど発生しないことが知られ、

また、FT型、MG型林床、及び腐植物の乏しい鉾物質土壌露出地は、天然林内において立地が非常に特殊な部分となるが、更新のよい立地とされている<sup>60,95)</sup>。特にFT型林床即ち倒木での更新は、エゾマツの更新に非常に重要な役割を果たしている更新形式の一つと言える<sup>11)</sup>。エゾマツの更新がこのように特殊な立地に限定される現象は、古くから大勢の研究者の注目を集めており、それが生じた原因を巡って様々な解釈が試みられている。例えば、更新の稚幼樹段階において、陽光、水分、植生などの因子から構成する林床環境条件の優劣が上述現象の発生原因としてよく挙げられ<sup>84,95)</sup>、さらに最近、乾燥耐性、被圧耐性など、エゾマツという樹種そのものの生理生態的特性を取り上げた、別の視点からの解釈<sup>60)</sup>も行われている。

しかし、先に述べた本研究の結果は、*Racodium* 菌を主とする種子有害菌の多少または有無によって、ある場所におけるエゾマツの更新が可能かどうか、更新の最も初期の段階において既にほぼ大半が決定されてしまうことを明示しており、エゾマツの更新が立地によって大きく左右されるという現象の発生は、種子段階に発生した菌害に対する回避に起因したところが多いと示唆される。また、天然更新は時間的に捉えて見れば、種子落下から、種子発芽、稚苗定着、幼樹成長そして成林までというふうに長いステージであり、この長いステージにわたって様々な更新阻害因子が存在すると予想され、菌害がこれら多数の阻害因子の中の一つにすぎないとも思われる。しかし、これら諸阻害因子の、更新立地を限定するという端的な作用に注目してみる場合、特に更新の種子段階において、*Racodium* 菌を始めとする有害菌類の被害は他のどんな要素よりも強い作用を有するものと言えよう。

一方、CL型、BL型林床と同じく堆積腐植物に富む一般林床に属し、かつ更新も非常に不良と知られるSL型林床では、更新の種子段階を見る限り、菌害が前両種林床に比べ顕著に少なかった。このことは、ササ型林床では、菌害に比べより強い影響力を有する阻害因子が存在することを示唆し、さらに、エゾマツの天然更新を考える際には、菌害以外の因子の影響も軽視すべきでないことを示す一例であると考えられる。

## 2. 本病害の発生生態

本病害の発病しうる温度、湿度のおよその範囲は、それぞれ、0°C~10°C、92%~100%となっている。積雪下で本病害がよく発生することが知られるが、積雪そのものが発病の必要条件とはならず、積雪によって維持される0°C附近の低温と100%の高湿という環境がこの病害の発生を可能にさせたのであると言える。

発病の経時的過程を見ると、0°C、高湿及び暗黒の条件下で、*Racodium* 菌の侵害によってエゾマツ種子の活力は、3~4ヵ月間経てばほぼ完全に喪失するに至る。0°C、高湿、暗黒という条件は、積雪下では備えている条件である。北海道北部の針葉または針広混交林のほとんどは多雪地帯に属し、林地が厚い積雪に埋められる期間が3~4ヵ月以上になるのが普通である。したがって、本研究の結果から、このような林地では、高密度の*Racodium* 菌「個体」群が存在する限り、天然下種によるエゾマツの更新を期待することはほとんど無理と考えられ

る。

本病害の発生生態は、病原菌そのものの生理生態的性質と密接に関連する。病原である *Racodium* 菌は、林地土壌中で、ほぼ  $0^{\circ}\text{C}\sim 10^{\circ}\text{C}$  という範囲の低温下においてのみ活発に成長・蔓延・伝播という生息活動を行うことができ、 $15^{\circ}\text{C}$  以上の温度になると、本菌の活動力が急速に衰えてしまうことが本研究の結果から示唆された。北海道北部多雪地帯の林床土壌の表層温度が、積雪下では  $0^{\circ}\text{C}$  附近になるが、融雪後は次第に上昇し、夏期間の月平均が  $15^{\circ}\text{C}$  以上になることが判明している<sup>28)</sup>。以上のことから、*Racodium* 菌は、冬期の積雪下において活発に生息活動を営むが、夏期間では、活発な活動が不可能となり休眠状態への移行を余儀なくされると推測できる。さらに、本研究では、*Racodium* 菌は低温ほど菌糸の形による成長活動が旺盛になり、高温ほど菌糸による活動が衰え、厚膜胞子の形成が盛んになる傾向が認められた。この結果から、冬期の積雪下で菌糸の形で活発に活動する *Racodium* 菌は、融雪後、林床土壌の温度が高くなるにつれ次第に耐久体である厚膜胞子の形による休眠的な生存に移行していくことが推察される。

*Racodium* 菌の成長・発育しうる湿度は、本菌による種子腐敗の発病湿度範囲と同じく  $92\%\sim 100\%$  の範囲となっている。積雪下の湿度は、 $100\%$  の飽和状態であり、積雪に維持される  $0^{\circ}\text{C}$  附近の低温と相俟って、本菌の成長発育には極めて良好な環境条件を作り出すこととなる。また、積雪、融雪以外の期間における林床表層の湿度は、降雨時及びその直後でない限り、 $92\%$  以上になる可能性が少なく、むしろ長期間乾燥の状態が続くことが多いので、積雪、融雪期以外の時期では、林床土壌特にその表層における *Racodium* 菌の生息活動は、乾燥ストレスによっても大幅に衰退か停止していると結論づけることができる。

### 3. 天然更新施業への応用について

天然更新における本病害の位置付けと本病害の発生生態がある程度明らかになったが、施業への応用の可能性について考察する。

本病害を防除するために、他のすべての病害の防除と同じく、寄主の保護、病原の除去または病原の生息場所の剥奪、さらに病害発生の環境条件の破壊、のいずれも理論的に有効な措置と言える<sup>34)</sup>。*Racodium* 菌による種子・稚苗の病害に関して、病原の除去も兼ねて寄主を保護するための手段として、農薬（チラウム剤）による種子粉衣及び稚苗への散布が有効であると報告されている<sup>5,65,77,78,83)</sup>が、いずれも苗畑での応用に限られる手段である。即ち、林地への農薬散布となると、まず大量の薬剤を必要とし、さらに環境汚染も問題となってくるので、天然更新施業への応用はほとんど不可能に近いと言える。また、本病害を防除するため、その自然発生には不可欠な、積雪に維持される恒常の低温と高湿という環境条件を破壊することは、理論上に成立する方法ではあるが、現実には、天然林施業への応用の可能性が全くないといってもよいだろう。

しかし、本研究で示されたように、林地において、本病害は程度の差こそあれ極めて普遍

的に発生するが、病原である *Racodium* 菌の分布が主に林床の堆積腐植層(A<sub>0</sub>層)に集中しており、堆積腐植層を除去することにより本菌による更新被害を大幅に軽減することができる。堆積腐植層は、*Racodium* 菌という病原及びその他の土壌生息性有害菌類の集中的に生息する場所であり、これを除去することは病原の量を大幅に減らし、かつ病原の最適な生存場所を奪うことを意味し、その防除上の有効性が明白である。現在、北海道で天然更新の補助手段として行われている大型機械による地表かき起こしは、基本的に林床の堆積腐植層の除去作業であり、その有効性が雑草特にササ類の競争の除去に現れてくるほか、先に述べた有害菌類及びその生存場所を除去する点でも証明されると言える。

また、*Racodium* 菌は、菌糸の伸びにより他にその「個体」群を伝播する方法がなく、かつ伝播しうる期間も積雪期に限られるので、ある定着点から周囲へ広がる速度が非常に遅いと考えられ、地表処理を行う際には、大面積ではない局所的な地表処理でも、処理した場所に本菌が再侵入して病害を再発するのに相当な時間を要すると推測できる。本研究では、僅か 20 cm 四方の微小面積の林床について堆積腐植物の除去を行ったにもかかわらず、期待数に近い稚苗が成立した。以上のことから、局所的、例えばモザイクか筋状的な地床処理であっても、比較的良好な更新促進効果が現れてくると思われる。さらに、本菌による病害の分布状態及び天然下種のことも考慮に入れると、エゾマツの天然更新を促進するために地表処理を行う際に、大面積無立木ササ地の場合、粗放な処理でもよく、樹冠下及び母樹周辺の林床の場合、丹念な処理が必要であろう。

なお、本研究では、林地において針葉樹と広葉樹型の堆積腐植物に比べ、ササ型腐植物における *Racodium* 菌の存在量が明らかに少ないことが認められ、また、類似の現象は過去の研究にもしばしば報告された<sup>47,55)</sup>。ササ型リターそのものは、*Racodium* 菌の成長基質として、少なくとも針葉樹型リター以上に良好であることが確認されている<sup>75)</sup>ので、前述の現象は、林地のササ型腐植物には、*Racodium* 菌に対し相当に強い拮抗作用を有する微生物が存在する可能性を示唆すると思われる。もしこのような微生物が存在するならば、生物防除への道も開けていくことは不可能ではないが、いずれにせよ、今後の研究に待つ課題であろう。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたって、北海道大学農学部林学科造林学教室五十嵐恒夫教授に数々のご指導・ご鞭撻を戴いた。また、同学科砂防工学教室東三郎教授、同林政学教室霜鳥茂教授並びに同造林学教室矢島崇助教授には、貴重なご教示を得るとともに本論文のご校閲を賜わった。さらに、同造林学教室(故)柴草良悦助教授、同藤本征司助手には有益なご助言を数多く戴いた。

フィールド調査に際して、北海道大学雨龍地方演習林長松田彊講師、同天塩地方演習林前林長湊克之講師、現林長笹賀一郎助教授を始め、門松昌彦助手、秋林幸男助教授、神沼公三郎

助手、青井俊樹助手、佐藤冬樹助手、及び雨龍地方演習林母子里作業所松本吉夫技官始め職員の方々に、様々な便宜を図って戴いた。また、同学科の院生（現雨龍地方演習林助手）林田光裕氏にフィールド調査の協力を得た。

これらの方々に謹んで感謝の意を表す次第である。

#### 参 考 文 献

- 1) 阿木 茂：エゾマツ（クロエゾマツ）を見直そう。北方林業 **22**, 357-358, 1970.
- 2) 明日山秀文・向 秀夫・鈴木直治：植物病理実験法, pp.893, 日本植物防疫協会, 東京, 1962.
- 3) 程 東昇・五十嵐恒夫：エゾマツ天然更新の基礎的研究—天然林内の各種播種床における当年生稚苗の夏期間の消長。日林論 **96**, 377-378, 1985.
- 4) 程 東昇・五十嵐恒夫：エゾマツ天然更新の初期段階における菌害（I）—各種林床で越冬した種子から検出された糸状菌。日林論 **97**, 495-496, 1986.
- 5) CHENG, D. and IGARASHI, T.: Fungi associated with natural regeneration of *Picea jezoensis* CARR. in seed stage. Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ. **44**, 175-188, 1987.
- 6) CHENG, D. and IGARASHI, T.: Histopathology of Yezo spruce and Glehn's spruce seeds infected by the dark-snow blight causal fungus *Racodium therryanum*. J. Jpn. For. Soc. **70**, 344-351, 1988.
- 7) 千葉 修：樹病学, pp.226, 地理出版, 東京, 1971.
- 8) 千葉 茂・永田義明：針葉樹の枯損及び、倒木やササが樹種分布と樹種間親和性に及ぼす影響。天然林の生態遺傳と管理技術の研究, 113-124, 北方林業会, 1983.
- 9) 遠藤克昭：天然更新と菌害—トドマツの発生活長を中心として。北方林業 **27**, 150-153, 1975.
- 10) 遠藤克昭・岸田昭雄・真田 勝：天然更新に関与する菌害（III）—広葉樹種子に対する暗色雪腐病菌の病原性。日林北支講 **34**, 104-105, 1985.
- 11) 遠藤克昭・真田 勝・岸田昭雄：広葉樹樹冠下土壌におけるトドマツの発生と菌害。北方林業 **36**(6), 11-14, 1984.
- 12) GÄUMANN, E., C. ROTH und J. ANLIKER: Ueber die Biologie der *Herpotrichia nigra* HARTIG. Zeits. f. Pflkr. **44**, 97-116, 1934.
- 13) 原田 泰：林学領域における陽光問題。北海道林業試験場報告 **1**, 1-354, 1942.
- 14) HARTIG, R.: *Herpotrichia nigra* n. sp. Allg. Forst und Jadtz. **64**, 15-12, 1888.
- 15) HARTLEY, C., R. G. PIECE and G. G. HAHN: Moulding of snow-smothered nursery stock. Phytopath. **9**, 521-531, 1919.
- 16) 春木雅寛：十勝源流部原生自然環境保全地域のエゾマツ・トドマツの倒木更新過程・十勝源流部原生自然環境保全地域調査報告書, 219-230, 日本自然保全協会, 1982.
- 17) HASEGAWA, K.: On a method of determining seed vigor by a certain reagent. Jpn. J. Bot. **8**, 1-5, 1936.
- 18) 畑野健一：エゾマツ及びトドマツの天然更新の解析とその促進技術へのアプローチ, 昭和57年度科学研究費補助金研究成果報告書, pp.26, 1983.
- 19) 服部正相：北海道北部山岳地帯の原生林に関する研究。北海道林業試験場報告 **19**, 1-194, 1950.
- 20) 林 敬太・遠藤克昭：トドマツ天然生稚苗の発生を左右する菌害と乾燥害。林試研報 **274**, 1-22, 1975.
- 21) HEDGCOCK, G. G.: Notes on some diseases of trees in our National forests IV. Phytopath. **4**, 181-188, 1914.
- 22) HEPTING, G. H. and R. W. DAVIDSON: A leaf and twig disease of hemlock caused by a new species of *Rosellinia*. Phytopath. **27**, 305-310, 1937.
- 23) 北海道大学農学部付属演習林：天塩地方演習林の概要, pp.20, 1972.

- 24) 北海道大学天塩地方演習林：北海道大学天塩地方演習林，1978.
- 25) 本多静六：北海道天然林ノ更生状態ニ就テ，林学会雑誌 33, 12-31, 1926.
- 26) 五十嵐恒夫：北海道における森林病害の問題点，北海道林業の諸問題，190-214，日本林業調査会，1968.
- 27) 五十嵐恒夫：ササ生地の天然更新の実態，特定地域林施業基本調査—北海道における森林施業：123-208，北海道営林局，1984.
- 28) 五十嵐恒夫：北海道北部の垂寒帯林におけるリターフォールとその分解過程（I）—試験地の概況と林内温度，日林論 97, 213-214, 1986.
- 29) 五十嵐恒夫：エゾマツの天然更新初期段階における更新阻害要因の解明，昭和 62 年度科学研究費補助金研究成果報告書，pp.10, 1988.
- 30) 五十嵐恒夫・溝口岳男：ササ地に対する地表かき起こし処理が土壤糸状菌類相に与える影響，日林論 95, 219-220, 1984.
- 31) IGARASHI, T. and CHENG D.: Fungal damage caused by *Racodium therryanum* to regeneration of Japanese larch by natural seeding. Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ. 45, 213-219, 1988.
- 32) 五十嵐恒夫・矢島 崇・松田 彊・夏目俊二・滝川貞夫：カラマツ人工林の天然下種更新，北大演研報 44, 1019-1040, 1987.
- 33) 今関六也：北海道林業と菌害対策，北方林業 166, 1-6, 1958.
- 34) 今関六也：病害の生態的防除，生態学大系第 6 巻，応用生態学（下），160-196，故今書院，東京，1963.
- 35) 今関六也：エゾマツ・トドマツ林のサクセッションにおける菌類の役割，日本菌学会第 12 回大会シンポジウム 17, 1968.
- 36) 今関六也：森の生命学，pp.261, 冬樹社，東京，1988.
- 37) 今関六也・青島清雄：風害を誘発する立木の根株腐朽，日林誌 37, 412-416, 1955.
- 38) 伊藤一雄：図説樹病講義，pp.278, 地理出版，東京，1955.
- 39) 伊藤一雄：エゾマツ苗雪腐病の病原菌について，森林防疫ニュース 6(10), 218-221, 1957.
- 40) 伊藤一雄：樹病学概論，pp.176, 朝倉書店，東京，1960.
- 41) 伊藤一雄：図説樹病新講，pp.344, 地球出版，東京，1962.
- 42) 伊藤一雄：樹病学大系（III），pp.405, 農林出版，東京，1974.
- 43) 伊藤一雄：藍野祐久：原色樹木病害虫図鑑，pp.200, 創文，東京，1982.
- 44) 亀井専次・星 司郎：阿寒国有林内針葉樹赤色腐朽について，北大演研報 14(1), 144-176, 1948.
- 45) 亀井専次・井上元則：とどまつ保護篇，pp.160, 北方林業会，1959.
- 46) 笠井幹夫：鉄道防雪林におけるヒノキの漏脂病とエゾマツの雪腐病，業務研究資料 28(9), 1-7, 鉄道大臣官房研究所，1940.
- 47) 岸田昭雄・遠藤克昭・真田 勝：天然更新に関与する菌害（IV）—各種樹冠下土壤における種子の発芽と菌害，日林北支講 34, 106-107, 1985.
- 48) 岸田昭雄・遠藤克昭・真田 勝：天然更新に関与する菌害（V）—暗色雪腐菌叢上での長期保存が林木種子の発芽に及ぼす影響，日林北支講 35, 101-103, 1986.
- 49) 小島賢治：札幌の平地積雪の温度 I. 1963-64~1968-69 年の積雪断面測定資料より，低温科学（物理篇）29, 資料集 15-20, 1971.
- 50) 紺野康夫・金子正美・山本耕三：林床にササを有するエゾマツ，トドマツ天然林の更新，森林の更新過程と機構の生態学的解析，20-29，文部省科学研究費補助金研究成果報告書，1981.
- 51) 紺谷修治：アカマツ更新地における稚苗の菌害調査，日林講 75, 378-381, 1964.
- 52) 倉田益二郎：菌害回避更新論，日林誌 31(1-2), 32-34, 1949.
- 53) 倉田益二郎・塚田和男：樹種別の稚苗り病率—II，日林誌 32(7), 235-240, 1950.
- 54) 倉田益二郎：天然更新技術確立のための菌害回避説，林業技術 377, 10-14, 1973.
- 55) 溝口岳男：ダケカンバ天然更新の初期段階に関与する菌類について，昭和 61 年度北海道大学農学部林学専攻修士論文（未発表），1986.

- 56) 中村賢太郎：樺太演習林に於けるトドマツ，エゾマツ天然林に就て。林学会雑誌 **11**，187-194，1929.
- 57) 中村賢太郎：樺太に於けるトドマツ・エゾマツ天然林に関する研究。東帝大演報 **12**，1-288，1930.
- 58) 中村賢太郎：原始林の樹種，林形及更生状態に就て。林学会雑誌 **13**，136-152，1931.
- 59) 中村信二：樽前山麓のエゾマツ林に就て。林学会雑誌 **11**，290-314，1929.
- 60) 夏目俊二：エゾマツ更新の立地条件と初期生長に関する研究。北大演研報 **42**，47-108，1985.
- 61) 日本植物病理学会：日本有用植物病名目録，第4巻(針葉樹，竹筴)。pp. 232，日本植物防疫協会，東京，1983.
- 62) 新島善直：エゾマツの後継樹と老木との関係。北海道林業会報 **19**(2)，1-7，1921 a.
- 63) 新島善直：トドマツ，エゾマツの造林。北海道林業会報 **19**(5)，14-20，1921 b
- 64) 小川 隆：森林病虫害図説，病害編 **2**，5-6，皇室林野局林試，1939.
- 65) 小口健夫：トドマツ暗色雪腐病の防除試験。道立林試報 **1**，75-79，1962.
- 66) 岡田一郎・武藤憲由・松田 彊：エゾマツ造林地の現状とその問題点。日林北支講 **29**，19-29，1980.
- 67) 小野 馨：北海道における昭和31年度に発生した主な樹木病害。北立林業 **9**(5)，17-21，1957.
- 68) 小野孝司・倉田益二郎：リゾクトニア菌によるエゾマツ稚苗の立枯れについて。日林講 **67**，267-268，1957.
- 69) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・滝川貞夫：北海道の森林における主要林木の時間的・区間的分布の研究 (IV) —エゾマツ天然林。日林論 **84**，266-268，1973.
- 70) SACCARDO, P. A.: Sylloge Fungorum **14**，1189-1190，1899.
- 71) 佐保春芳・高橋郁雄：エゾマツとトドマツの天然分布に関与する菌類。林業技術 **388**(7)，6-8，1974.
- 72) 坂口勝美・伊藤清三：造林ハンドブック。pp. 935 (435-436)，養賢堂，東京，1965.
- 73) 酒井 昭：植物の積雪に対する適応，低温科学(生物篇) **34**，47-76，1976.
- 74) 坂井三吾：樽前山一帯のエゾマツ天然林の成立に就て。御料林 **33**，26-45，1931.
- 75) 真田 勝・遠藤克昭・岸田昭雄：天然更新に関与する菌害 (I) *Racodium* 菌の生長と落葉の無機成分。日林北支講 **33**，166-168，1984.
- 76) 佐藤邦彦：アカマツ苗の雪腐病(予報)。林試秋田支場研究ノート **1**，1-7，1955.
- 77) 佐藤邦彦：種子消毒による林木苗の立枯病防除に関する研究。林試研報 **139**，163-175，1962.
- 78) 佐藤邦彦：低温下における針葉樹苗の地中腐敗型立枯病 (I)。日林誌 **46**(5)，171-177，1964.
- 79) 佐藤邦彦：実践森林病理。pp. 248，農林出版，東京，1978.
- 80) 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇：針葉樹苗の雪腐病に関する研究 (I) 灰色かび病および菌核病。林試研報 **110**，1-153，1959 a.
- 81) 佐藤邦彦・太田 昇・庄司次男：*Rosellinia herpotrichioides* HEPTING et Davidson のエゾマツ苗雪腐病病原としての検討 (第1報)。日林誌 **41**(2)，64-71，1959 b.
- 82) 佐藤邦彦・太田 昇・庄司次男：*Rosellinia herpotrichioides* HEPTING et Davidson のエゾマツ苗雪腐病病原菌としての検討 (第1報)。日林誌 **41**(2)，64-71，1959 b.
- 83) 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇：針葉樹苗の雪腐病に関する研究—II，暗色雪腐病。林試研報 **124**，21-112，1960.
- 84) 佐藤義夫：えぞまつ天然更新上ノ基礎要件ト其適用。北大演報 **6**，1-354，1929 a.
- 85) 佐藤義夫：エゾマツ天然更新上の一性質に就て。北海道林業会報 **27**(1)，2-7，1929 b.
- 86) 佐藤昭二・後藤正夫・土居養二：植物病理学試験法。pp. 230，講談社，東京，1983.
- 87) 芝野博文・宮森吉次・高橋郁雄：エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—林道法面における更新状況とその環境解析。日林北支講 **30**，82-84，1981.
- 88) 芝野博文・高橋康夫・宮森吉次・高橋郁雄：エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—気象条件と稚苗の消失について。日林北支講 **31**，186-188，1982.
- 89) 志賀保一：天然下種地拵地更新成績に就て。御料水 **158**，2-10，1941.
- 90) SHOPE, P. F.: Some Ascomycetous foliage disease of Colorado conifers. Univ. Colo. Stand. Ser. D. 2,

- 31-33[R. A. M. 23, 49-50, 1944], 1943.
- 91) STEVENS, F. L.: Plant disease fungi. pp. 469 (161-162), The Macmillan Comp., New York, 1950.
- 92) STURGIS, W. C.: *Herpotrichia* and *Neopeckia* on conifers. *Phytopatho.* **3**, 152-158, 1913.
- 93) 田口 豊: 天然更新の反省. 北方林業 **35**, 206-210, 1983.
- 94) 田畑司門治: 樺太に於けるトドマツ, エゾマツ原始林変遷の大勢に就て. 北方林業研究会講演集 **1**, 65-78, 1941.
- 95) 高橋延清: 林分施業法. pp. 117, 全国林業改良協会, 東京, 1971.
- 96) 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—主として子囊菌類, 不完全菌類及びさび菌類について. 東大演報 **69**, 1-43, 1979.
- 97) 高橋郁雄: エゾマツとトドマツの天然更新に関与する菌類. 日林北支講 **29**, 125-127, 1980.
- 98) 高橋郁雄・宮森吉次・畑野健一: エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—林地における各種播種床稚苗の生育状況 (3—5年経過). 日林北支講 **33**, 62-64, 1984.
- 99) 高橋郁雄・宮森吉次・芝野博文・畑野健一: エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—各種播種床における稚苗の発生・消失 (2カ年経過). 日林北支講 **30**, 79-81, 1981.
- 100) 高橋康夫・佐藤昭一・柴田 前・高橋郁雄・畑野健一: エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—地はぎ処理による稚苗の発生・消長 (2カ年の経過). 日林北支講 **30**, 85-87, 1981.
- 101) 高樋 勇: 樺太の各種土壌に於ける稚苗の消長特に其の枯死に就て. 北方林業会講演集 **1**, 156-168, 1941.
- 102) 高田功一・柴田 前・佐藤昭一: エゾマツ, トドマツの天然更新に関する調査の第1報—倒木, 伐根上の稚苗の発生消長について. 日林北支講 **22**, 45-48, 1974.
- 103) 田中 潔・遠藤克昭・松崎清一・佐々木克彦・林 康夫: 昭和58年度・北海道に発生した樹木病害, 北方林業 **36** (6), 19-22, 1984.
- 104) 田中祐一: 樺太北部エゾ・トド原生林の林型と前生稚樹の生育状況に就て. 昭和15年日本林学会春季大会講演集 285-289, 1940.
- 105) 田添 元: トドマツ, クロエマツ, アカエゾマツ種子の発芽に対する温度の影響に就いて. 北大演研報 **10** (2), 1-28, 1936.
- 106) 館脇 操: 雨籠演習林植物調査 (第1報). 北大演研報 **7**, 99-130, 1932.
- 107) 館脇 操: アカエゾマツ林の群落学的研究. 北大演研報 **13** (2), 1-181, 1943.
- 108) 館脇 操: 汎針広混交林帯. 北方林業 **7**, 240-243, 1955.
- 109) TATEWAKI, M.: Forest ecology of the islands of the north pacific ocean. *J. Agr. Hokkaido Univ.* **50**, 371-486, 1958.
- 110) 館脇 操・五十嵐恒夫: 北大天塩・中川地方演習林の森林植生. 北大演研報 **28**, 1-192, 1971.
- 111) 館脇 操・森本伝男: アカエゾマツの群落生態的調査. 北大演研報 **8**, 1-287, 1933.
- 112) 植村恒三郎: 樺太及北海道に生育するエゾマツ及びトドマツの天然更新に就ての根本的考察. 林学会雑誌 **10**, 289-309, 1928.
- 113) 魚住 正: エゾマツ雪腐病に対する一私見. 北方林業 **8** (6), 134-136, 1956.
- 114) WILLIAM, L. P.: Chemical properties of forest soils. In [Properties and Management of Forest Soils], pp. 500, New York, 1979.
- 115) 山野義雄: エゾマツ心材白斑腐蝕菌進入の経路と其豫防に就て. 札幌農林学会報 **23** (105), 33-69, 1931.
- 116) 山内俊枝・志賀保一: エゾマツの安全確実な養苗法. 御料林 **156**, 2-9, 1941.
- 117) 柳沢聡雄: トドマツ・エゾマツ・アカエゾマツの新しい天然更新技術. 「新しい天然更新技術」, pp. 340, 創文, 東京, 1971.

### Summary

On the island of Hokkaido in Japan, the natural regeneration of coniferous trees, especially that of the Yezo spruce (*Picea jezoensis* CARR.), does not readily occur. This is due to many inhibiting factors, with in-soil need rot (pre-emergence damping-off) caused by the fungus *Racodium therryanum* THUEM. being a significant contributor. The objectives of this study were (i) to ascertain the distribution of this disease in forest sites; (ii) to determine to what extent this disease inhibits Yezo spruce natural regeneration; and (iii) to discern the pathogen-host-environment associations concerning this disease. Information obtained from this study can be contributory to the development of Yezo spruce regeneration-promoting techniques. The results and conclusions of this study can be summarized as follows.

1. The forest floor was categorized into five types, i.e., the coniferous litter (CL), broad-leaved litter (BL), *Sasa* litter (SL), moss-growing (MG), and decayed fallen tree (FT) types (Table 2). These are believed to be representative of the floor conditions found in the northern Hokkaido forests. The occurrence of the in-soil seed rot caused by *R. therryanum* in these different floor types and in the different layers of the soil were investigated. The disease was found to occur on all floor types except the FT-type, which proved to be the only floor type completely free of *R. therryanum* infestation (Fig. 2).

2. Among the floor types where *R. therryanum* infestation occurred, fewer *R. therryanum*-caused seed infections occurred in MG- and SL-type floors, while numerous infections occurred in CL- and BL-type floors (Fig. 2). The severe infections, however, were found to occur only in the surface layer ( $A_0$  layer) of the soil (Fig. 3). These results indicate that *R. therryanum* primarily inhabits the sites with CL- and BL-type floors, and the largest amount of the inocula of this pathogen are distributed in the surface organic layer ( $A_0$  layer) of the soil.

3. In the sites having CL- and BL-type floors, where coniferous regeneration is known to rarely occur, regeneration of Yezo spruce from seed was found to be destroyed almost completely owing to severe seed germination damage induced by *R. therryanum* (Fig. 2, 4 and 6). In the sites with FT- and MG-type floors or at the locations cleared of organic matter, which are known to be sites favorable for coniferous regeneration, only slight seed germination damage occurred (Fig. 3 and 5) because of the absence or scarcity of *R. therryanum* infestation (Fig. 2 and 3). These results suggest that *R. therryanum*-infestation is largely responsible for the formation of the site-specific regeneration pattern of Yezo spruce.

4. In the site having a SL-type floor, known to be unfavorable for coniferous regeneration, fungal damage (induced by *R. therryanum*) did not appear to be a serious problem for Yezo spruce regeneration, at least in the seed germination stage. This suggests that there exists, at such sites, unknown regeneration-inhibiting factors stronger than fungal damage in affecting Yezo spruce regeneration.

5. The temperature and humidity (RH) ranges for the development of this disease are approximately 0-10°C and 92-100% (Fig. 10-14). In field conditions this disease usually occurs under the snow, since snow cover can create a microenvironment of low temperature, near 0°C, and saturated moisture.

6. It was shown that exposure to the infestation of *R. therryanum* at 0°C and saturated moisture, a temperature-moisture condition similar to that under snow, resulted in Yezo spruce seeds losing all of their viability within about four months (Fig. 11). In most of the forested districts in northern Hokkaido, the forest floors are commonly under snow cover for more than

four months during winter. In such areas, as long as the *R. therryanum* infestation is present, the occurrence of Yezo spruce regeneration from seed seems impossible.

7. It was found that *R. therryanum* grew most vigorously at 0-10°C and was greatly suppressed at 15°C and above, when cultured on substrata of low nutrient levels resembling those available for *R. therryanum* in the field (Fig. 14). Yet at such nutrient levels, the higher the temperature, the more abundantly were chlamydospores formed (Table 5). The temperature of the upper layer of the forest soil may remain at about 0°C when the soil is covered by snow, but it commonly goes up to over 15°C during summer as is the case with northern Hokkaido forests. These results and facts lead to the conclusion that *R. therryanum* is active (infectious) under the snow in winter, but in summer it is greatly suppressed due to high temperature stress, necessitating its survival through dormancy by means of the chlamydospores.

8. The humidity (RH) level permitting growth of *R. therryanum* ranges from 92% to 100% (Fig. 15). Since the moisture level (RH) of the upper layer of the forest soil can hardly go up over 92%, unless the soil is covered by snow or it is the rainy season, it can be inferred that this fungus may be generally suppressed during the absence of snow because of moisture stress.

9. The in-soil seed rot caused by *R. therryanum* occurs, in varying degrees of severity, almost universally at forest sites. However, this study has demonstrated that the damage from this disease can be greatly lessened by removing the surface organic layer from the soil. Recently, artificially disturbing the forest soil with raker-equipped bulldozers, which is basically a practice of removing the surface organic soil, has become a popular procedure in Hokkaido to initiate conifer regeneration. The results of the present study provided theoretical support for this forest management procedure.