

エゾマツの生育過程と菌類相の遷移 ——特に天然更新に対する菌類の役割——

高 橋 郁 雄*

Studies on the Mycofloral Succession on Yezo Spruce (*Picea jezoensis* CARR.) in Various Stages of Growth, with Special Reference to the Role of Fungi in the Natural Regeneration of the Host

Ikuo TAKAHASHI*

目 次

I. 序	203
II. エゾマツの種特性と生育段階	204
1. エゾマツの分布, 生活史および特性	204
2. 調査地の立地環境	206
3. 菌類の視点からみたエゾマツの生育段階	208
III. 球果・種子段階の菌類	209
1. トウヒ球果さび病と種子のしな率	210
1) 目 的	210
2) 調査地および方法	210
3) 結果および考察	210
2. 林地における病原菌と種子発芽との関係	210
1) 目 的	210
2) 試験地の概要	211
3) 方 法	211
4) 結果および考察	211
IV. 芽生え・稚苗段階の菌類	212
1. 天然生苗からの病原菌の分離と出現状況	213
1) 目 的	213
2) 材料および方法	213
3) 結果および考察	214
2. 地はぎ処理地の天然生稚苗に発生したチャイボタケ病	215
1) 目 的	215
2) 調査地および方法	215
3) 結果および考察	216

* 東京大学農学部附属北海道演習林

University Forest in Hokkaido, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

3. 林内各種播種床における種子の発芽と苗の残存状況および枯死原因	216
1) 目的	216
2) 調査地および方法	217
3) 結果および考察	217
V. 稚・幼樹段階の菌類	220
1. 倒木の樹種と腐朽状態および稚・幼樹の更新状況	220
1) 目的	220
2) 調査地および方法	221
3) 結果および考察	222
2. 稚・幼樹の菌類	223
1) 目的	223
2) 調査地および方法	224
3) 結果および考察	224
3. 更新立地と菌害	227
1) 目的	227
2) 調査地および方法	227
3) 結果および考察	228
4. 更新立地における稚樹の外生菌根菌	230
1) 目的	230
2) 材料および方法	230
3) 結果および考察	231
VI. 亜成木段階の菌類	235
1. 目的	235
2. 調査地および方法	235
3. 結果および考察	236
VII. 成木段階の菌類	237
1. 目的	237
2. 調査地および方法	237
3. 結果および考察	237
VIII. 台風後の風害木に発生した菌類の遷移と腐朽	240
1. 目的	240
2. 調査地および方法	241
3. 結果および考察	241
IX. 総合考察：菌類の天然下種更新への関わり	245
1. 目的	245
2. エゾマツの更新と各生育過程における主要菌類の生態との関係	245
3. 菌態生態と関連させた天然下種更新（初期段階）施業の在り方	248
謝辞	251
要旨	252

引用文献	253
Summary	256
写真説明	272

I. 序

エゾマツは北海道天然林を代表する針葉樹であり、トドマツよりも材質が優れ用途も広いことによって北海道産針葉樹用材のうちで最も需要の高い樹種である。しかしながら、エゾマツは天然更新の難しさ、戦時から続いた過伐、1954年の台風による被害、そしてこれに伴う穿孔虫の加害なども加わり、資源の保続が危ぶまれている（林試北支生談会、1968; 夏目、1985）。

しかし、最近の天然林施業への回帰の立場から、エゾマツ造林の見直し（阿木、1970; 岡田ら、1980）や従来進めてきた天然更新方法を再検討する動きが活発化してきた（林試北支生談会、1968; 脇元、1968; 柳沢ら、1971; 川原田、1980; 田口、1983; 畑野、1983）。こうした天然更新に対する諸般の要請の高まりにもかかわらず、エゾマツは未熟砂礫土壌や倒木以外には更新しないことが多く、天然更新の新しい技術の確立が望まれている。

エゾマツの天然更新に関する研究報告は極めて多く、明治の森林開拓初期から現在まで百件を越えている。このうち、1960年代までの内容は、稚樹の発生と陽光、方位、傾斜、土壌、水分などの立地条件との関連についての報告（佐藤、1929; 石原・鷺見、1940; 石原、1943）、前生稚・幼樹育成のための上木疎開や除伐などに関する報告（斎藤、1909; 新島、1921; 本多、1925; 渡辺、1927; 中野、1929; 坂井、1931; 今井、1936; 植村、1929; 北海道庁、1949; 脇元、1969）が多く、更新初期の発生や生育過程に関するもの（山内、1948; 柳沢ら、1971）や、さらにはそれに関わる樹病学的研究報告は数例に過ぎない（本多、1925; 佐藤、1929; 倉田、1949）。

樹病学的視点からの報告中には稚苗の病害を示唆する記述がわずかながら見受けられる。その一つは、エゾマツは倒木上ばかりでなく地上にもよく発生するが数年以内には殆ど消滅してしまい、この主たる原因は菌害であるとする報告（本多、1925; 佐藤、1929）であり、他は、エゾマツ・トドマツの天然更新には陽光よりも立枯病に対する抵抗性が重要であり、特にエゾマツは強感受性であるため、この病害を回避するためには火山噴出物地、岩石地および倒木上における更新が必要であるとするものである（倉田、1949）。

林・遠藤（1975）はトドマツの天然更新方法の確立には種子の発芽しない原因の究明こそが大切であるとの考えの下に、種子の菌害と水分環境に着目して検討を加え、トドマツ種子が雪中で暗色雪腐病菌によって加害されていることを確認した。また、筆者らもエゾマツおよびトドマツの天然更新と菌類との関係に注目して研究を進めてきたが、北海道中央部の亜寒帯針葉樹林にはエゾマツの球果を侵すさび病菌があること（SAHO and TAKAHASHI, 1970b）、また、両樹種の芽生え・稚苗および稚樹にとって暗色雪腐病菌が、そして幼樹にとってファシディウム雪腐病菌がそれぞれ関与しているらしいことを見出した（高橋郁、1979, 1980, 1983）。これらの病原菌の天然更新に与える影響の解明は重要な課題である。

今関（1958）は北海道のエゾマツ・トドマツ天然林を調査して、この森林にはおびただしい菌害があり、菌害→風害→虫害の関連で破壊と更新が繰り返されているが、これらの役割を果たし

ているのがエゾノコシカケ、カイメンタケ、マツノネクチタケ、モミサルノコシカケ等であるとしている。そしてこれらの菌害の被害実態については、今関・青島(1955)、矢沢(1958)および亀井(1959)による詳しい調査報告がある。

以上の報告は、すべてエゾマツとトドマツの一生育過程における病原学的研究、あるいは事例的研究に終わっており、菌類の重要性は認識されてもその天然更新技術への応用という面までに至らなかった。

したがって、エゾマツの天然更新に関して実践的内容に富んだ樹病学的研究を進め、更にその成果を踏まえた体系的な更新技術の確立が必要であると考ええる。

本研究は、こうしたエゾマツ天然更新の実態について特にササ型林床において何故更新がみられないのかの原因について、樹病学的立場から更新機構の解明に重点をおいて行ったものである。そしてこの結果を踏まえ、菌類生態からみたエゾマツ下種更新技術(初期段階)の在り方について検討を加えた。

II. エゾマツの種特性と生育段階

1. エゾマツの分布、生活史および特性

エゾマツは、林(1960)および館脇(1955~1956)によると、北海道の他に南千島、樺太、カムチャッカ、ソ連極東地域に分布する。北海道における天然分布は図-1のとおりで、中央高地、背稜山脈北部、北見山脈東部に多く分布し、南限は幌泉郡幌泉、西限は磯谷郡磯谷となっている。生育地の最低標高は猿払の約10 m、最高標高地は大雪山集の黒岳の約1,700 mである。日本海側の多雪地と太平洋沿岸の海霧発生地域にはごくまれにみられるのみである(渡邊, 1985)。

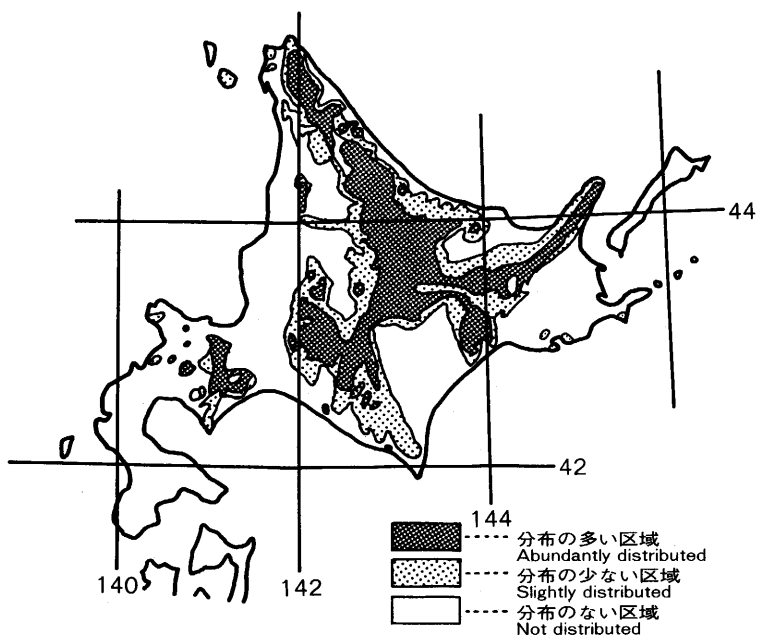


図-1 北海道におけるエゾマツ天然分布域(林, 1960)

Fig. 1. Geographical distribution of Yezo spruce in Hokkaido, Japan (after HAYASHI, 1960).

また、生育地の年平均気温は約 5~8℃、温量指数範囲は 15~55°・月（北海道営林局，1980），したがって、夏季に比較的暖かで冬は寒冷な年較差の大きい山地に多く生育する。

エゾマツは過去の多くの報告が示すとおり、トドマツよりも、浅根性で、未熟火山灰土壌地、火山泥流地、岩石礫地、蘚苔類群落地（新島，1921；本多，1925；渡辺，1927；植村，1928，1929，1932；中野，1929；佐藤，1929；中村，1930；坂井，1931；今井，1936；津村，1953；中尾，1973；旭川営林局，1978）のほか、内陸のササ型群落の林床では倒木、根株の上、根返り跡などの A₀ 層堆積の乏しい貧栄養の立地で更新する樹種である（高田ら，1974；紺野ら，1981；春木，1982；夏目，1985）。林冠木の樹齢はトドマツの多くが 90~130 年生であるのに対し、エゾマツは 170~250 年を示す（渡辺，1985）。また、樹齢 50~60 年以上、直径 30~40 cm 以上になると結実し、平均結実周期は 3.6 年とされている。球果は樹上で鱗片を開いて種子を落下させる。落下は 9 月下旬頃から始まり、最盛期は 10 月上~中旬であるが、落下期間が長く冬期におよび、積雪上にも落下種子がみられる（北海道営林局，1984）。1 母樹あたりの中庸年度の種子生産量はおよそ 15.7 万粒で、このうち約 1/4 が林地でもよく発芽するという（岩本，1956）。種子は扁平でトドマツの 1/5 程度の大きさで遠距離まで飛散する。しかし、風の少ない年には、母樹から樹高の約 1.5~2.0 倍の距離の範囲内に落下する（山内，1948）。

山内（1948）は北海道と樺太におけるエゾマツとトドマツの天然分布状況を比較し、次のように要約している。

- ①北海道ではエゾマツやトドマツの針葉樹林は広葉樹との混交林が多いが、樺太では広葉樹を混えることはまれである。
- ②北海道ではエゾマツの寿命が二百数十年でトドマツは百数十年であるが、樺太ではエゾマツ、トドマツともに二百年以上に達し、樹齢において両者間には差がない。
- ③北海道ではエゾマツは大径木に富んでいるので疎林の場合でも相当の蓄積があるが、樺太では大径木に乏しいため密林であっても蓄積が少ない。
- ④北海道では林分の疎密に関わらず稚樹が少ないが、樺太では密林でも前生樹が多い。
- ⑤北海道ではササ類の著しい繁茂をみるが、樺太では林床植生が雑草のノガリヤスである。

エゾマツとトドマツの種特性を比べると、エゾマツの方が幾分低い範囲の温度を要求し、生育分布もトドマツに比べて高所に多い。また、陽光に対する要求範囲もエゾマツの方がトドマツよりも大きく、しばしば裸地に生育するが耐陰性も高い。

また、エゾマツはトドマツと違って湿地や瘠地にも生育し、腐植質を嫌い、コケ類を生じた倒木は発芽床として好適である。山内（1948）はさらに、エゾマツの倒木更新について、種子の発芽と発生の両面から次のように記述している。

- ①エゾマツは種子の大きさがトドマツに比べ小粒で扁平であるため、倒木上に接着しやすい。
- ②エゾマツは結実回数において約 30% 多く、発芽率が更に 30% 高いことにより、結局、生産種子量は 70% 程多くなる。
- ③エゾマツは地上にもよく発生するが、倒木上では凍上・霜柱の危険がなく、残存する確立が高い。
- ④倒木上は保水力が良く且つ他の植生がないので、乾燥に弱いエゾマツは水分争奪の心配がない。

以上、北海道におけるエゾマツは、トドマツに比べて寿命が長く、生育地も寒冷地に多く、多

雪地や海霧発生地に少ない。また、未熟火山灰地や倒木などの瘠悪な立地環境によく更新し、そしてササ型林床では更新の難しい樹種である。

なお、本研究はエゾマツを対象とし、変種トウヒ、品種オゼトウヒについては対象外とした。

2. 調査地の立地環境

本研究の調査地、東京大学農学部附属北海道演習林（以下「演習林」という）は森林面積約 23,000 ha を有し、北海道のほぼ中央部（東経 142°18′～40′、北緯 43°10′～20′）の石狩川の支流空知川の右岸に位置し、地勢は概して緩やかで、同河畔（約 190 m）から大麓山頂（1,459 m）まで 1,200 m 余の標高差をもった大波状地形となっている。地質としては、北海道中央山塊中の十勝岳の南西に位置するので、火山の影響をうけ、概ね標高 900 m 以上は安山岩、中腹以上は十勝熔結凝灰岩、そしてその他一部の地域は日高層群の空知層頁岩、砂岩、輝緑凝灰岩などよりなる。

気象は日本海型気候に支配されることが多く、気候区分では西北北海道地方の中に類別される。北海道内では内陸性気候の顕著なところで、夏の暑さは 30℃ を超え、冬の寒さは氷点下 30℃ に達する。平地の 230 m（山部樹木園）地点における最深積雪は平均 1 m 前後で、根雪期間は 11 月下旬から 4 月上旬まで 4 カ月以上（130 日～140 日）にもなる。年平均気温は 6.8℃、年降水量は 1,230 mm 前後で、暖かさの指数は 69.3℃、寒さの指数は -47.4℃ となっている。

森林植物帯上、演習林は標高 200～400 m 付近までは冷温帯・亜寒帯の移行帯とされる汎針広混交林帯となっており、それから標高 1,200 m 前後まではエゾマツとトドマツが優占する亜寒帯針葉樹林となっている。さらにそれより上部はダケカンバ林を経て、大麓山山頂部はハイマツ群落となっている。以上、演習林の森林はエゾマツ、トドマツの針葉樹林、ならびに落葉広葉樹を加えた針広混交林が全面積の 85% を占め、北海道内でも有数のエゾマツ生育地となっている。

なお、1981 年 8 月の 15 号台風によって、森林面積の 39%、蓄積の 18%（材積 81 万 m³）が被害を受けた（柴田，1988）。

演習林の森林の垂直分布は加藤（1952）によると、概略、次のとおりである。

①ヤチダモ＝ハシドイ群集：これは標高 400 m 以下の沢沿いおよび平坦な湿潤沖積土地域を占めており、ヤチダモ、カツラ、ハンノキそして小川沿いにはドロノキ、ヤナギ類等が見られる。

②トドマツ＝オシダ群集：トドマツが優占し、純林に近い林分もみられるが、多くの場合シナノキ、イタヤカエデ、ミズナラ、ウダイカンバ、アサダ、ハリギリ等の落葉広葉樹が混交する。この領域の上部標高（500 m～700 m）ではエゾマツの割合が高いが、トドマツおよび広葉樹の混交林を形成し、林床はクマイザサで覆われる。

③エゾマツ＝チシマザサ群集：標高約 700 m から森林限界までの山腹斜面を領域としており、エゾマツ・トドマツ林からダケカンバ林に移行している。そしてこれより上部には矮化したアカエゾマツの群落が出現する。また、それらの林床の大部分はチシマザサで占められ、ダケカンバ林内では特にそれが密生する。ダケカンバを除く広葉樹は標高 600 m 前後まで生育するが、それ以上になると次第に減少し、900 m 以上でごく少ない。

④ハイマツ帯：これは森林限界を超えると見られ、それに矮性のアカエゾマツが混じり、さらにこの上部になると高山低木群落となる。

垂直分布のうち、②の上部標高域、および③の群集内では、針葉樹の更新はその殆どが腐朽した倒木および根株上で、いわゆる倒木更新をしており、特にエゾマツのそれは顕著である。倒木

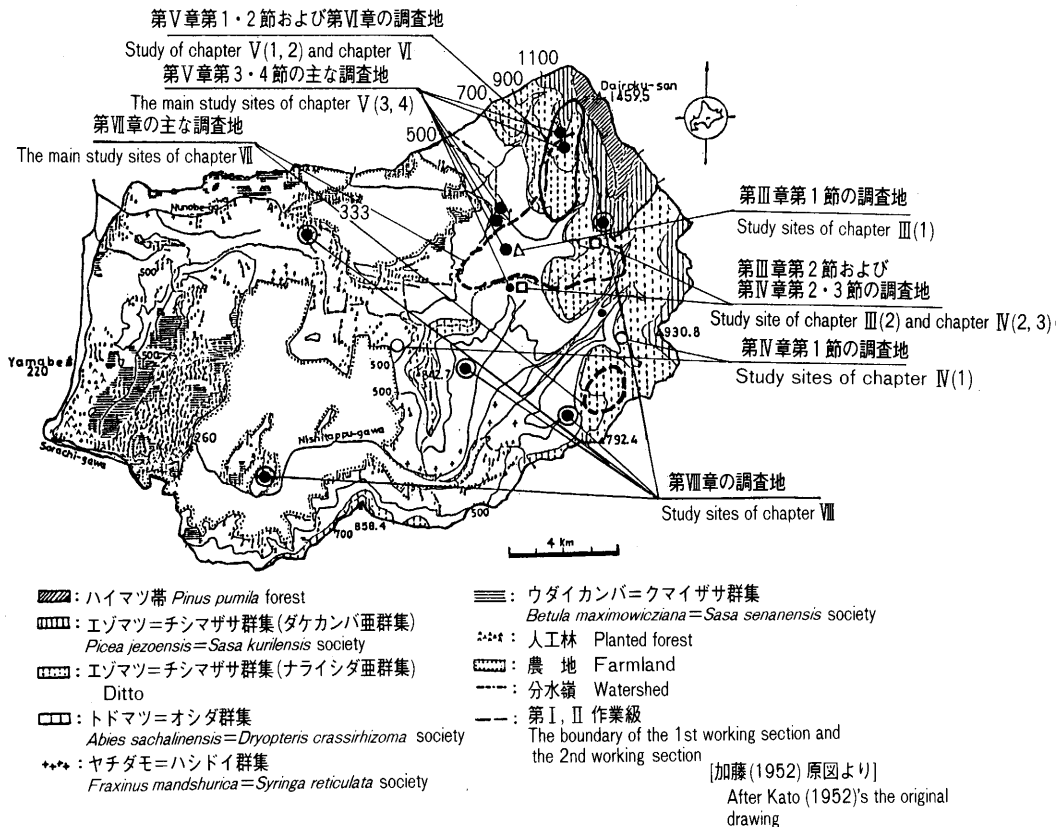


図-2 東京大学北海道演習林の森林植生と調査地

Fig. 2. Vegetation types and the study site in the Tokyo University Forest in Hokkaido.

上以外ではエゾマツ、トドマツともに更新稚幼樹が少なく、ササによって占められた孔状の無立木地も少なくない。最近、孔状地に対して天然下種更新促進のための大型機械による地はぎ(地がき)を積極的に行っている。

なお、1972年には前山地域の標高約500mから大麓山頂(図-2)までの南西斜面一帯の面積1,300haが保存区として設定された。本研究は、前山地域の保存区を含む大麓山麓天然生針葉樹林を対象とした。

ここは北海道のエゾマツ分布域としては、ほぼ中央部にあたり本研究にとっての格好の場所である。調査地の所在を加藤(1952)の演習林森林植生調査図と合わせて図-2に、また、研究の主たる対象地である大麓山地域の樹木分布状況を入倉ら(1979)によって図-3に示す。

なお、この前山地域内での気象観測結果(北海道演習林, 1977)と標高別植栽試験地における病害調査結果(高橋郁, 1979)によると、標高700m辺りから上方の試験地の植栽樹種は深い積雪によって雪腐病が多発し、しかも雪折れ、凍・霜害等及びそれらが誘因となる各種の枝枯・胴枯性病害も多く発生して枯死するものが少なくない。その結果、上部標高での生存率は下部のそれよりも急激に悪くなっている。

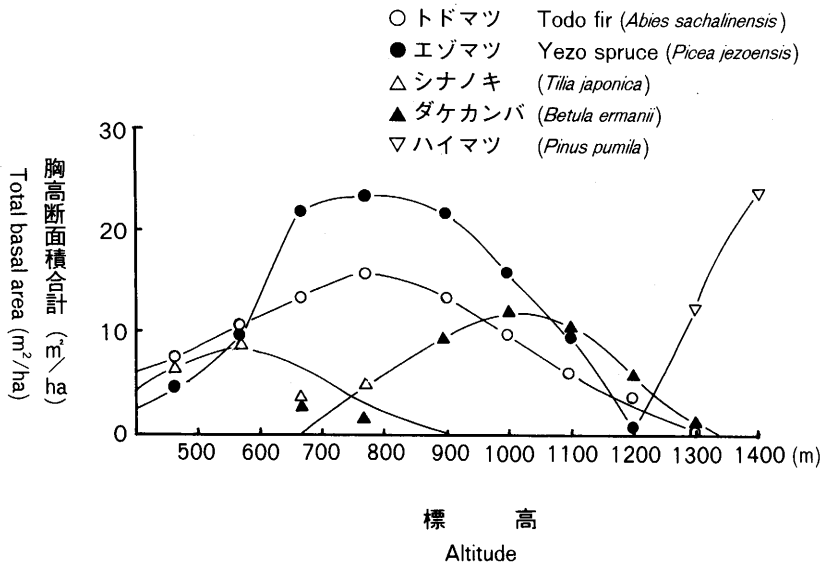


図-3 各樹種の標高別分布パターン (入倉ら, 1979)

Fig. 3. Distribution patterns of various tree species with altitude (after IRIKURA *et al.*, 1979).

3. 菌類の視点からみたエゾマツの生育段階

樹木の生育過程は、種子発芽、芽生え、稚苗、稚樹、幼樹、亜成木、そして成木段階へと進む。このため、樹木はそれぞれの生育段階ごとに生活空間を異にする。そしてそれぞれの生育段階に多種・多様の生育阻害要因が存在する。特に種子発芽から稚・幼樹段階までは環境適応力がなく、生物害を含む諸害を受けやすいため、生育過程のなかでも最も注意を要する段階である。また、個々の樹木は、このような生育過程を経て生存しているため、様々な環境、社会条件のもとに多様な森林の形成がなされているものと考えられる。したがって、適切な天然更新技術の確立のためには、種子の発芽から稚・幼樹段階までの生育過程の解明が特に重要である。

エゾマツやトドマツの生育過程の区分には、柳沢ら(1971)の基準がある。この基準は更新補助作業の目的で作られているため、高橋郁(1979)がこれまで北海道中央部で行ってきた樹病学的調査・研究の結果(特に病原菌の加害部位)からみると、特に芽生えの段階から幼樹段階までについては、必ずしも適合しない場合がある。

そこで本研究では、次の理由を考慮してエゾマツの生育段階を区分する新たな基準を設けた。

- ①球果には重要病害のトウヒ球果さび病菌(写真-1)が明らかにされている(佐保・高橋郁, 1969; SAHO and TAKAHASHI, 1970b)。
- ②越冬中の種子および発芽間もない芽生え(苗高約1~4 cm)には、重要病害の暗色雪腐病菌が検出される(高橋郁, 1979, 1980)。
- ③積雪との関わりで発病する暗色雪腐病(写真-2~4)は特に苗高約10~50 cmのものを侵し、またファシディウム雪腐病(写真-16及び17)は苗高約0.5~3 mのものを侵す(高橋郁, 1979)。
- ④積雪は厳寒期の寒風害等から各樹種の若齢個体を保護する(坂井, 1963; 江口ら, 1972) 反

面、②及び③の重要病害を誘発させ（高橋郁，1983），また本研究の主調査地である標高 700 m 辺りの積雪深は毎年 160 cm 以上となる（北海道演習林，1977）。

⑤②～④の観点から，更新個体が如何に早くこの積雪深（危険域）を脱け出すことができるかが重要である。

⑥更新個体（特に成木段階）の被害部位からおよその寄生菌類を区分することが可能である（今関・青島，1955；亀井，1959）。

以上の 6 点を踏まえて，本研究におけるエゾマツの各生育段階基準を次のとおりとする。すなわち，この基準では特に下記の 2 と 3 の生育段階を柳沢ら（1971）のそれらより詳しく区分した。

1: 球果・種子段階

2: 芽生え・稚苗段階

芽生え……発芽後 1 年未満のもの

稚 苗……高さ 1～9 cm のもの

3: 稚樹・幼樹段階 [以下，「稚・幼樹」という]

稚 樹……高さ 10～50 cm のもの

幼 樹……高さ 0.5～3 m のもの

4: 亜成木段階……高さ 3 m 以上，胸高直径約 6 cm 未満のもの

5: 成木段階……胸高直径 7 cm 以上のもの

なお，演習林内のエゾマツ林の林床は大部分がササ類によって占められている。

本研究では北海道中央部における「エゾマツ－ササ型森林」において，エゾマツの各生育段階に対する菌類の関与が主な課題である。

III. 球果・種子段階の菌類

北海道の天然生林の約 72% はクマイザサやチシマザサが林床を占め，これらのササ類の旺盛な繁茂は，亜寒帯林の主要樹種であるエゾマツのタネの着地や発芽，稚苗の定着，さらには稚樹の生長を物理的に妨げている。しかもその刈払い等の処理には多額の経費を必要とする。したがって，天然更新や造林を進める上でササ類対策は最大の課題となっている（紺野ら，1981；北海道営林局，1984）。

近年，北海道内の亜寒帯域の各所で大型機械による大規模な地はぎ実験が，主に無立木地や更新不良地を対象に行われている（柳沢ら，1971；安達ら，1972；滝川，1975；高橋武ら，1978；高石ら，1979；北海道営林局，1980；窪田ら，1982；青柳，1983；高橋康ら，1980，1981；高橋郁，1983）が，それが旨くいくためには母樹からの豊富な種子供給とその高い発芽率が前提となる。

ところで，佐保・高橋郁（1970a）は 1969 年秋に，北海道中央部にある 1917 年植栽のヨーロッパトウヒ林で鱗片に黒色の小粒を多数形成する球果を発見したが，これを検討した結果，銹病菌の銹子腔であろうと推定した。翌年 5 月にシウリザクラにさび胞子を接種し，被接種材料に形成された“short-spots”及び胞子の形態的特徴によって，これをヨーロッパトウヒ球果とシウリザクラとの間を往来する *Thekopsora areolata* (Fr.) MAGNUS（トウヒ球果さび病菌，写真-1）と同定した（SAHO and TAKAHASHI, 1970b）。また，その後の調査によって，本菌は自生種アカエゾマツ及びエゾマツの天然生個体からも確認された（高橋郁，1979）。

一方，林・遠藤（1975）および遠藤（1978）は，天然林のササ型林床に落下したトドマツの種子

は発芽前に積雪下で暗色雪腐病菌 (*Racodium therryanum* THUM.) に侵されて腐敗し、同菌の攻撃をまぬがれた種子も更に春期の乾燥によって致命的な被害をこうむることがトドマツ天然更新の阻害要因の一つであることを実験的に確かめた。しかしながら、エゾマツについてのこの種の研究は少なく、最近になってようやく天然更新地における落下種子に着目して、その上の病原菌の調査および分離試験が始められているに過ぎない (高橋郁, 1980; 程・五十嵐, 1986)。

上記の事実を踏まえて、本章ではエゾマツ球果さび病の被害実態と林地における種子発芽と病原菌との関わりについて記述する。

1. トウヒ球果さび病と種子のしいな率

1) 目的

トウヒ球果さび病菌は亜寒帯針葉樹林においてアカエゾマツやエゾマツの球果とシウリザクラの間を往来するさび病菌の一種である。

そこで、エゾマツとシウリザクラの混交率が高いほど本病の被害も大であろうとの想定のもとに、そのような林分を選んでエゾマツ球果の罹病状況とそれから得られる種子のしいな率を調べた。

2) 調査地および方法

演習林内の針葉樹林帯下部に相当する標高 550 m 付近には、エゾマツとシウリザクラの混生するところが多い。このうち 15 林班では例年夏期にその中のシウリザクラにトウヒ球果さび病菌の夏孢子時代による病害 (葉さび病) が多発し、これが原因して多くの罹病木は秋を待たずして落葉する。そこで本調査では、15 林班の中でも両樹種の混交率の高い林分を調査地として選定した (図-2)。1972 年秋 10 月 21 日~24 日に着果量の多いエゾマツ母樹 7 本を選び、各々の母樹より無作為に 20 個以上の球果を採取した。採取球果ごとに実体顕微鏡を用いて本病の有無を調べ、罹病球果についてはその種子のしいな率を調べた。

3) 結果および考察

球果罹病率としいな率の関係を図-4 に示す。母樹別の罹病球果率は 0% から 100% までの変異があった。また、罹病球果をもつ個体の種子しいな率はすべて 80% 以上で、球果が罹病するとしいな率が極めて高くなる。

よって、エゾマツとシウリザクラの混交林分では健全種子の率が極めて低い。このため、このような林分では種子採取を行ってはならないし、また、天然下種更新 (地はぎ処理) の実施にあたっては、地はぎ実行予定地周辺での本病の有無に関する事前調査 (秋期) が必要である。

2. 林地における病原菌と種子発芽との関係

1) 目的

1979 年秋期、高橋郁 (1981, 1985) は種々の土壌素材とエゾマツおよびトドマツの種子の発芽、芽生えの生長、さらにこれらと菌害との関係を調査するために、演習林の亜寒帯針葉樹林内に、各種の人工的な播種床を設置した。これに両樹種の種子をそれぞれ 500 粒づつ混播し (覆土なし)、翌春それらの発芽調査を行った。この結果、特に A₀ 層床の発芽率は両樹種ともに極めて悪かった。これは、従来も指摘しているように病原菌による発芽阻害 (倉田, 1949; 林・遠藤, 1975; 遠藤, 1978) が原因と推定される。そこで、種子発芽に対する病原菌の影響を解明すべく

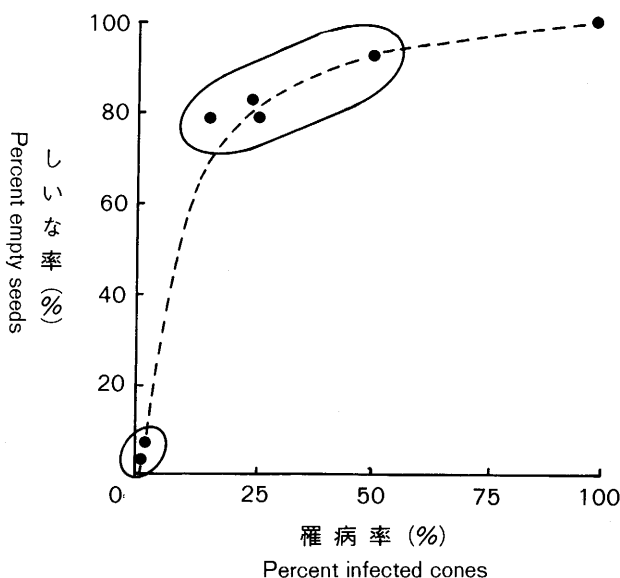


図-4 エゾマツ球果さび病の母樹当りの球果罹病率としいな率との関係

Fig. 4. Relationship between percentage of empty seeds and infected cones per mother tree of Yezo spruce infected by Spruce cone rust.

次の実験を行った。

2) 試験地の概要

演習林の13林班b小班(標高700 m)と44林班a小班(同, 680 m)にあるササ類を伴う亜寒帯針葉樹林に試験地を選定した。種子発芽実験は上記両試験地よりさらにササ類の少ない裸地・状孔状地とエゾマツの林冠下地を選んで行った(図-2)。試験地周辺ではエゾマツとトドマツの稚・幼樹の数が少なく、わずかに倒木上に更新がみられるのみであった。

3) 方法

エゾマツ種子は、1980年10月30日に上記選定場所内の0.5 m²(2反復)づつ各500粒(低温貯蔵で種子充実率: 98%)を播種し、覆土せずに翌春まで越冬させた。そして翌春の融雪直後(1981年6月10日)に発芽調査と不発芽種子からの病原菌の分離・培養を行った。回収した約200粒の不発芽種子をまず20%アンチホルミン液に5分間浸漬した後、300 ppm ストレプトマイシン加用のPDA培地(ペトリ皿)に置き、5℃付近で出現する糸状菌を調べた。なお、検出した糸状菌の同定は、主にBARNETT(1960)の検索表を用い、また暗色雪腐病菌に関しては佐藤ら(1960)の報告を参考として行った。

4) 結果および考察

上の実験における融雪直後のエゾマツ種子の発芽状況を表-1に示す。発芽率は裸地(孔状地)、林内(林冠下地)ともに悪く、それぞれ0~0.8%および1.4~2.4%であった。このような低い発芽率は高橋郁(1981)が前年に行った各種層位別土壌素材を用いた播種実験におけるA₀層床での値と近いものである。

次に、不発芽種子から分離した菌類を表-2に示す。10種の菌類が同定され、1種が不明であっ

表-1 エゾマツの天然林下 (A₀ 層林床上) における発芽状況Table 1. Germination of Yezo spruce seeds on the natural forest floor (A₀ soil)

樹 種 Tree	13 林班 (標高 760 m) Compartment No. 13 (Altitude 760 m)		44 林班 (標高 680 m) Compartment No. 44 (Altitude 680 m)	
	裸 地 on bare land	林 内 in stand	裸 地 on bare land	林 内 in stand
エゾマツ	0 (0.0)	7 (1.4)	3 (0.6)	9 (1.8)
<i>Picea jezoensis</i>	4 (0.8)	12 (2.4)	1 (0.2)	11 (2.2)

(注) 数字は 500 粒当たり発芽本数, () 内は発芽率

Note) Arabic numeral indicates number germinating per 500 seeds, (): % of germination.

表-2 エゾマツの不発芽種子から検出した菌類

Table 2. Fungi isolated from non-germinating seeds of Yezo spruce

菌 類 Fungi	検 出 程 度 Degree of isolation
<i>Alternaria</i> sp.	+
<i>Botrytis cinerea</i> (灰色かび病菌)	+
<i>Cylindrocladium</i> sp. (苗立枯病菌)	+
<i>Fusarium</i> sp. (苗立枯病菌)	+
<i>Lachnellula</i> sp. (がんしゅ病菌の一種)	+
<i>Penicillium</i> sp.	+
<i>Phoma</i> sp.	+
<i>Phomopsis</i> sp.	+
<i>Racodium therryanum</i> (暗色雪腐病菌)	+
<i>Rhizoctonia</i> sp. (苗立枯病菌)	+
未同定種	+
Unknown fungus	
11 種 Total species: 11	

(注) +: 極くわずかに検出されたもの, ++: 検出率数%のもの

Note) +: Fungi were rarely isolated from seeds, ++: Fungi isolated from a percentage of seeds.

たが、いずれも検出率が低く、わずかに暗色雪腐病菌 (3.8%) が目立つのみであった。

したがって、種子発芽段階における害菌としては暗色雪腐病菌を重視すべきであろうが、表-1, 2の結果からみてもこの菌の出現は調査地域および地形 (微地形) 等の違いによって大きく異なるものと思われる。

IV. 芽生え・稚苗段階の菌類

ササ類を伴う北海道の亜寒帯針葉樹林では、エゾマツ・トドマツの芽生え、稚苗および稚・幼樹は腐朽倒木上に発生・生育していることが多く、この傾向は特にエゾマツに顕著である。これまでエゾマツが何故このようないわゆる倒木更新を行うかについての原因は解明されていない。樹木は芽生え・稚苗段階における抵抗力が特に低く、わずかな環境の変化や病原菌の影響が生存の可否に関わる。このため初期生育過程に関与する要因は多様であり、エゾマツ天然更新技術の確立にあたっては、この過程の解明が重要である。

エゾマツの実生は場所によっては林床でもよく発生するが、発芽後1~3年のうちに殆ど消滅する。その原因として、発芽後の乾燥、 A_0 層の堆積、光量不足、林床植物による被圧、冬期の凍上および霜柱の害、さらに菌害などと言った各種要因が掲げられている(本多, 1925; 佐藤, 1929; 山内, 1948; 倉田, 1949; 佐藤ら, 1960; 林試北支生談会, 1968; 柳沢ら, 1971; 高橋郁, 1980; 高橋康ら, 1981)。このうち佐藤(1929)は、エゾマツ、トドマツはともに地上および倒木上でよく発芽するが、一冬が過ぎるとエゾマツは倒木上のものだけが残って林床のそれは殆ど消滅し、その原因として菌害(雪腐病)が考えられ、一方、トドマツはこの病菌に対しては抵抗性があるため林床にも残存し得るとしている。

また、倉田(1949, 1973, 1979)はマツ類の天然更新について、立枯病の事例をもとに菌害の存否に天然林の成否も決まるという菌害回避更新説を提唱し、従来、更新樹と光量との関連が強調されてきたが、むしろ菌害を重視すべきであると主張した。佐藤ら(1960)も暗色雪腐病はエゾマツ、トドマツの苗の主要病害であるといっている。

一方、高橋郁(1979, 1980)は主に病原学的視点から北海道中央部亜寒帯域のエゾマツとトドマツの天然更新に関する研究を行って、暗色雪腐病は特にエゾマツの芽生えや稚苗の消滅に大きく関与することを示し、また、高橋郁・高橋康(1985)はチャイボタケ病も稚苗段階での重要病害であることを指摘した。

このように、更新に関わる菌害の重要性が認識されつつある。したがって、今後、北海道内のエゾマツの天然更新の調査においては、より一層、更新初期段階の苗の消滅と菌害との関わりを解明する必要がある。

このような観点から、天然林の林床および地はぎ地におけるエゾマツの芽生え・稚苗の消滅原因を菌害の面から捉え、また、林内の人工播種床に播種育苗した芽生えの生育経過について調査・観察を行った。

1. 天然生苗からの病原菌の分離と出現状況

1) 目的

エゾマツの天然更新の成否については菌害の影響は無視できない。演習林の亜寒帯針葉樹林域において、更新中のエゾマツの芽生えや稚苗から病原菌を分離し、主要病原菌の検索を行うとともに、その出現時期について調べた。

2) 材料および方法

演習林56林班の標高約500mの地点は、エゾマツ、トドマツ、ミズナラ、エゾイタヤ、ハルニレ、シナノキなどからなる混交林となっており、また同じく、91林班の標高700m付近はエゾマツ、トドマツ、ダケカンバを主とする森林を形成する(図-2)。両林地の土壌は、ともに石灰飽和度の低い褐色森林土で林床は概ねササ類で占められている。このため、エゾマツとトドマツの天然更新稚・幼樹は少なく、倒木や根株上にわずかに見られるに過ぎない。このような林内でも詳しく観察すると、ササ類の被度が低く A_0 層堆積の薄い場所(作業道、土場跡地など)も見受けられ、こうした所にはしばしば両樹種の芽生えや稚苗も多数観察される。

1968年秋に上記2林班内に材料の採取場所としてそれぞれ5カ所(1カ所当たりの面積 1 m^2)ずつを予め選定し、次いで翌春、その中から衰弱または枯死したエゾマツの芽生えと稚苗を定期的に1カ所当たり20本程度を採取して病原菌の分離を試みた。

表-3 エゾマツの芽生え・稚苗から分離された菌類とその検出状況

Table 3. Fungi and their isolation frequency as isolated from germinating seeds and young seedlings of Yezo spruce

56 林班 (標高約 500 m)		91 林班 (標高約 700 m)	
Compartment No. 56 (Altitude ca 500 m)		Compartment No. 91 (Altitude ca 700 m)	
<i>Alternaria</i> sp.	±*	<i>Botrytis cinerea</i> (灰色かび病菌)	±*
<i>Botrytis cinerea</i> (灰色かび病菌)	+	<i>Chrysomyxa deformans</i> (トウヒさび病菌)	+
<i>Cylindrocladium</i> sp.	+	<i>Cylindrocladium</i> sp.	±
<i>Cytospora abietis</i> (胴枯病菌)	+	<i>Fusarium</i> spp. (苗立枯病菌)	≡
<i>Fusarium</i> spp. (苗立枯病菌)	≡	<i>Racodium therryanum</i> (暗色雪腐病菌)	≡
<i>Lachnellula</i> sp.	±	未同定種 1 Unknown fungus 1	+
<i>Pestalotia</i> sp.	±	" 2 do. 2	±
<i>Phoma</i> sp.	+	" 3 do. 3	±
<i>Phomopsis</i> sp.	+	" 4 do. 4	+
<i>Racodium therryanum</i> (暗色雪腐病菌)	≡		
<i>Rhizoctonia solani</i> (苗立枯病菌)	+		
<i>Rosellinia</i> sp.	+		
未同定種 1 Unknown fungus 1	±		
" 2 do. 2	+		
" 3 do. 3	+		

注)* ±: 極めてまれに検出されたもの, +: 検出率 1~5% のもの, ++: 検出率 6~15% のもの, ≡: 検出率 16~30% のもの, ≡≡: 検出率 31~70% のもの, ≡≡≡: 検出率 71% 以上のもの

Note)* Degree of isolation, +: Rarely isolation, ++: 1~5% isolated, ++: 6~15% isolated, ≡: 16~30% isolated, ≡≡: 31~70% isolated, ≡≡≡: Over 71% isolated.

80% アルコール→0.1% 昇汞水→殺菌水法 (伊藤, 1968) での分離, PDA 培地による扁平培養を行って, 培養温度 5℃ 付近で出現する糸状菌を調べた。菌の同定は前章と同じ方法により, また, 現地で同定可能な菌類もこれに含めた。

林料の採取は 1969 年 3 月 28 日, 4 月 9 日, 4 月 21 日, 5 月 7 日, 5 月 21 日, 6 月 3 日, 7 月 22 日, 8 月 11 日, 9 月 3 日, 10 月 30 日の計 10 回 (ただし 91 林班では 5 月 7 日の計 7 回) 行った。選定地での残雪量は, 56 林班では 3 月 28 日 45 cm, 4 月 9 日 38 cm, 4 月 21 日 15 cm, 5 月 7 日に 0 cm, また, 91 林班では 5 月 7 日 40 cm, 5 月 21 日 15 cm と減り, そして 6 月 3 日に 0 cm であった。つまり, 91 林班の方が 28 日雪解けが遅れたことになる。なお, 特に検出率の高い菌については出現期間を明らかにするため更に継続して分離を行った。

3) 結果および考察

分離・検出した病原菌を表-3 に示す。林班間を対比すると, 56 林班で多くの菌が検出された。この理由はこの林班内に温帯性落葉広葉樹が豊富にあって林床の A₀ 層堆積が厚いので, 糸状菌も多いためと考えられる。

これらのうち検出率 ± 以上を示したのは, 灰色かび病菌, 苗立枯病菌 (*Fusarium* 属菌は数種が検出されたが一括して示す) および暗色雪腐病菌の 3 種類であるが, 特に暗色雪腐病菌と苗立枯病菌の値が高かった。そこで両菌の検出状況の経時的な変化を示すと図-5 のとおりである。両菌とも両林班ではほぼ同様な傾向を示している。暗色雪腐病菌 (写真-2 および 3) が融雪期をピークとしてその後夏期に向けて激減したのに対し, 苗立枯病菌は夏期~秋期に多く検出された。したがって, 前者は冬期に活動し, 他方後者は夏期~秋期に活動する菌であるといえる。

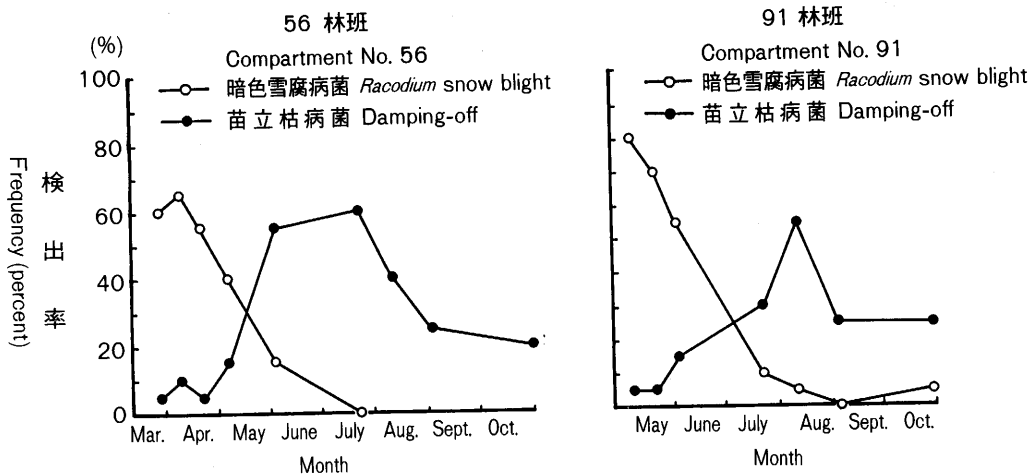


図-5 エゾマツ天然生芽生え・稚苗における暗色雪腐病菌と苗立枯病菌の検出率の変動

Fig. 5. The process of occurrence of *Racodium snow blight* and *Damping-off* on natural seedling (germinating seeds and young seedlings) of Yezo spruce.

以上、両菌は天然更新中のエゾマツの芽生えや稚苗から極めて高い率で検出される病原菌であることは明らかである。

2. 地はぎ処理地の天然生稚苗に発生したチャイボタケ病

1) 目的

エゾマツ・トドマツ等の天然下種更新技術確立のために1979年亜寒帯針葉樹林内に設定した地はぎ試験地において、1982年秋期にある種の菌体（子実体）で覆われたエゾマツとダケカンバの稚苗が観察された（写真-5）。しかもこうした被害は年ごとに広がり、特にエゾマツ稚苗にとっては無視できない状況となった。

そこで、この被害の発生経過と被害状況を明らかにし、病原学的な検討を行った。

2) 調査地および方法

エゾマツおよびトドマツの天然更新の促進を目的とする各種の地はぎ試験地（面積約0.6～1.0 ha、試験地番号[5501]～[5512]）は、演習林の山腹標高445～760 mに、地形、林相、林床植生（クマイザサとチシマザサ）を変えて12カ所に設定されている（高橋康ら、1980, 1981）。これらの地はぎ試験地にはエゾマツやトドマツの良好な更新がみられる。このような地はぎ試験地の一つ、すなわち、演習林12林班c小班と13林班b小班にわたって設けられた[5503]試験地（面積は0.61 ha）で上記の菌が確認された（図-2）。この試験地はほぼ平坦な地形（傾斜度は1°）上にあり、一連の地はぎ試験地の中では最も高い標高（760 m）に位置している。設定前の林床群落はクマイザサが主で、その本数密度は平均47本/m²、平均稈長は119 cmであった。また、ササ類除去後の林床面には暗色森林土壌のB層が露出していた。ここに発生する上記菌の菌体（子実体）を定期的に採集し、検鏡と同定を行った。また、この試験地内に無作為に13カ所の小プロット（面積：1 m×3 m）を設け、その中で更新中の稚苗の苗齢、苗高および罹病状況を調べた。

表-4 [5503]地はぎ試験地におけるチャイボタケ病の発生状況

Table 4. Severity of smothering disease for various tree species (Young seedlings) in the scarified experimental field [5503].

1984年10月現在
Table current as of Oct. 1984.

樹 種 (苗 齡) Tree (age of seedlings)	平均苗高 (cm) Mean height of seedlings (cm)	m ² 当たりの稚苗数 Number of seedlings per m ²	罹 病 率 (%) Proportion of affected seedlings
エゾマツ (5年生) Yezo spruce (5-yr.-old)	7.1	55.6	2.9
トドマツ (5年生) Todo fir (5-yr.-old)	11.0	12.3	1.6
ダケカンバ (2~5年生) Betula ermanii (2~5-yr.-old)	10.0	532.4	1.0

注) 小プロット 13 カ所の平均を示す

Note) Numeral indicates the mean value of 13 test plots.

3) 結果および考察

被害苗は、暗紫褐色を呈する菌体 (子実体) によって覆われ、この子実体の中からわずかに枝、葉を出す程度である (写真-5)。菌体は革質柔軟で、また胞子は淡褐色楕円形をなし疣がある。

このような症状および子実体の形態の特徴は、今関ら (1974)、伊藤一 (1974) および伊藤誠 (1955) が担子菌の一種、チャイボタケ (*Thelephora terrestris* EHRH. et FR.) について記載したものと極めてよく一致する。

本病罹病が初めて認められたのは1982年秋期 [5503] 試験地内のエゾマツとダケカンバの稚苗上であり、このときの罹病苗 (3年生苗) はともに数本に過ぎなかった。しかし、1983年秋期になると両樹種ともに被害本数が増加し、トドマツ苗にも若干の被害が確認された。同じ時期にこのほか [5504] 試験地のエゾマツ、トドマツ、ダケカンバなどにも量は少なかったが被害苗が確認された。さらに1984年秋になると、両試験地の3樹種 (大半が5年生苗) とともに前年に比べて一段と被害が目立ち、試験地の全域に見出された。しかし、両試験地を除く他の試験地には罹病稚苗が全く認められなかった。罹病稚苗が多かった [5503] 試験地における調査結果を示すと表-4のとおりである。3樹種中、エゾマツの罹病率が2.9%で最も高く、罹病稚苗の多くはほぼ全体がチャイボタケの菌体 (子実体) で覆われ (写真-5)、中には樹勢の弱ったものも少なからず観察された。しかし、枯死したものは認められなかった。

なお、本病菌は後述 (Vの4) のとおり、エゾマツ稚樹の外生菌根菌の一つともなっている。また、本菌は他の病害菌と異なり病原性はないとされており、緻密な菌体によって物理的に稚樹を弱らせている (PEACE, 1962)。このため、本菌の菌体の発生環境と生態についての解明が今後の研究課題として残されている。

3. 林内各種播種床における種子の発芽と苗の残存状況および枯死原因

1) 目 的

エゾマツの天然下種更新技術の確立を図るため、①地はぎによって露出する層位別土壌およびその他の素材の違いが稚苗の発生・消長に与える影響、②種子の発芽から稚苗段階にかけて生じ

る枯死と病原菌との関わりを明らかにすべく各種人工床における播種試験を行った。

2) 調査地および方法

天然林内に各層の土壤等を素材とした種々の人工播種床を設け、これにエゾマツとトドマツの種子を播種し、その後の発生・消滅経過、並びに枯死苗からの菌類分離等を行った。1979年秋期に演習林13林班b小班(標高769m)の林内孔状地地はぎ試験地([5503]試験地, 図-2), 同44林班a小班(標高680m)の林冠下地地はぎ試験地([5507]試験地, 図-2)においてB層の露出している部分を整地しここに各種播種床を設定した。なお, 両試験地は1981年8月23日の台風15号によって, 設定時の林内環境, すなわち, 林内孔状地および林冠下地の区別が大きく乱された。

播種床の素材ないし種類は, ①森林内の A_0 , A, B, C, V_0^* 各層の土壤と設定地内に露出するB層(対照)の6種, ②分解程度の異なるエゾマツの腐朽木片を未分解の腐木(1)と分解の進んだ腐木(2)とに分け, これと対照(B層, 但し, これには薄くトドマツの新鮮な落葉を敷く)の3種, さらに③[5507]試験地の土壤母材である十勝熔結凝灰岩礫(以下「礫」という)を砂状, 1~3cm, 3~6cm, 6~10cm および 10~15cm の5段階の径に分別したものである。いずれも2反復で, ①と②は両試験地に, また③は[5507]試験地のみに播種床を設けたので播種床の総数は46となった。上記素材は1979年10月に試験地内またはその周辺より厳選採取して, 予め用意した1m平方高さ5cmの木枠内に満たして播種床とした。同16日に1播種床当たりエゾマツ種子500粒(充実率98%)とトドマツ種子500粒(同82%)を均一に混播し, 覆土せずに直ちに寒冷紗をかけて翌春の5月30日まで放置した。芽生えの発生および消長を経時的に記録するため, 調査日ごとに色を変えた鉄線(＃14, 長さ約10cm)によって個体識別を行った。

また, 発芽後第1回越冬時の苗の枯死と菌との関係を明らかにするため, 越冬直後に各種播種床より無作為にエゾマツの枯死苗を約50本採取し, 本章1の2)と同様の方法で菌の分離を行った。また2年目(1980)の調査時, 全播種床に新たな種子の天然散布が殆ど認められなかったのので, 苗の残存と枯死原因の観察・記録だけを行った。

第1回越冬直後の枯死苗からの病原菌の分離は, 1980年5月30日に, また, その後の苗の消長・枯死原因調査は6月13日と26日, 7月7日, 8月4日と27日そして9月25日の計6回行った。2年目の調査は1981年6月8日, 7月8日および10月20日に行った。さらに, 1982年秋の時点で生育の良い個体は根系が播種床の素材の厚さ5cmを超して基盤土壤中に達したため, 播種床素材と稚苗の生長および枯死原因との関係は求められなくなった。そこで, 3年目の調査は1回だけ6月7~8日に実施した。ただし, 播種床ごとの残存調査は5年目秋(調査日, 1984年9月13~14日)まで継続して参考資料とした。

3) 結果および考察

孔状地地はぎ[5503]試験地と林冠下地地はぎ[5507]試験地の各種播種床における発芽および苗の消長を図-6に, また, 第1回越冬中の枯死率を図-7に示す。さらに, この越冬直後の枯死苗からの菌の分離結果を表-5に示す。

なお, 孔状地と林冠下地の両試験地における反復試験の結果(図-6)には同種の播種床に多少のばらつきが認められたが, 図には単純に平均して示した。また, 1本の枯死苗から数種の菌が検出される場合もあったが, 表-5では菌の種数に重点をおいて示した。

* 本調査地内では「火山砂層」が出現するが, 朝日(1963)はこれに対し Volcanic の「 V_0 」をあてているのでそれを採用した。

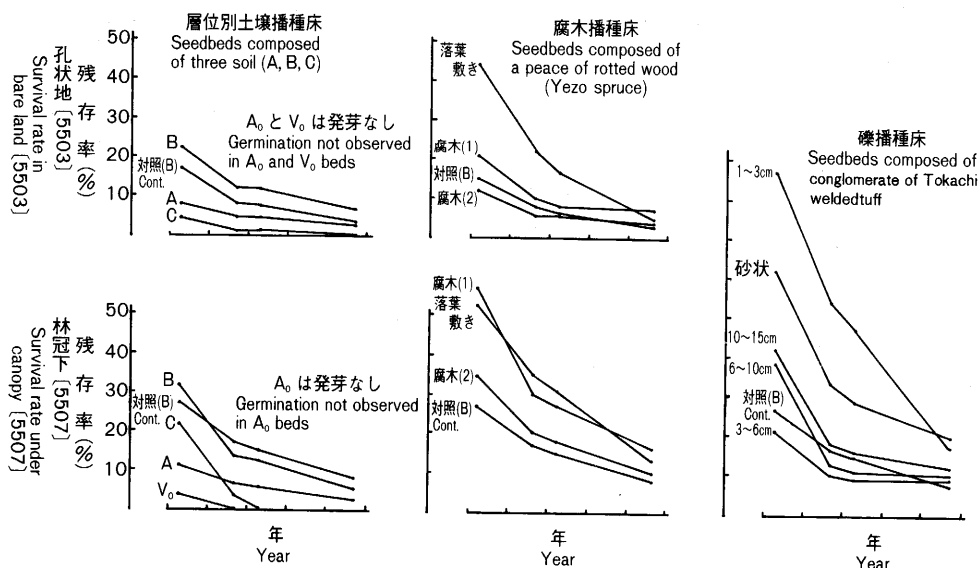


図-6 各種播種床におけるエゾマツ苗の残存状況 (5カ年経過)

Fig. 6. The survival process of young seedlings of Yezo spruce in various seedbeds (over 5 years).
注) 1年目春期は発芽率を示す

Note: The data in the spring of the 1st year indicate percent germination.

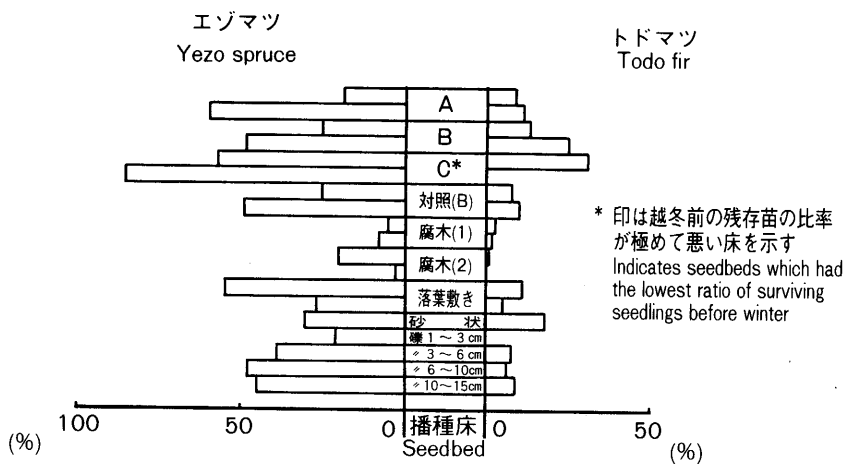


図-7 各種播種床におけるエゾマツ苗の第1回越冬中の枯死率

Fig. 7. First year overwintering mortality of young seedlings of Yezo spruce in various seedbed types.

注) 1) 越冬前の残存苗に対する枯死率, 2) 礫播種床を除き, 上段は林冠下, 下段は孔状地における結果を示す, 3) 右側はトドマツ苗の枯死率 (参考).

Note: 1) Percent mortality as ratio of dead seedlings after overwintering to those surviving before winter, 2) The upper bar shows the results within the stand, the lower bar shows the results on bare land, except for seedbeds of Tokachi welded tuff, 3) Mortality on the right of the figure indicates the results for Todo fir for reference.

表-5 各種播種床において第1回越冬直後のエゾマツ枯死苗から分離された菌類

Table 5. Fungi isolated from dead young seedlings of Yezo spruce in different seedbeds after first years overwintering

菌 類 Fungi	播 種 床 Seedbeds											計 Total
	Seedbeds composed of three soils (A, B, C)			Seedbeds composed of a piece of rotted wood (Yezo spruce)			Seedbeds composed of conglomerate of Tokachi welded tuff					
	A	B	C	腐木-1	腐木-2	落葉敷き	砂状	1~3 cm	3~6 cm	6~10 cm	10~15 cm	
<i>Phomopsis occulta</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	5
未同定種 1 Unknown fungus 1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	4
<i>Cytospora abietis</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3
<i>Cladosporium</i> sp.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Alternaria</i> sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2
<i>Cylindrocladium</i> sp.	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Botrytis cinerea</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2
<i>Lachnellula</i> sp.	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Penicillium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pestalotia</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Racodium therryanum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Rhizoctonia</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
未同定種 2 Unknown fungus 2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
未同定種 3 Unknown fungus 3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14 種 14 species	7	5	1	2	2	6	1	2	1	1	1	29

注) 1) A₀ および V₀ 床においては発芽苗がなく、分離を行うことができなかった。2) 分離日: 1980 年 5 月 30 日。3) 0: 検出されず, 1: 検出

Note) 1) Germinating seeds in A₀ and V seedbeds were not observed, therefore, no isolations could be carried out. 2) Isolation date: May 30, 1980. 3) 0: Not isolated, 1: Isolated.

図-6 にみられるとおり、林冠下地でのエゾマツの発芽率は、礫 (1~3 cm) 床が最もよく、以下礫 (砂状) 床、腐木 (1) 床、落葉敷き床、B 層床の順に低下し、A₀ 層床と V₀ 層床は極めて悪い結果を示した。また、孔状地に比べると、林冠下地の各種播種床が総じてよい結果を示した。2 年目の残存率では礫 (1~3 cm) 床が最も高く、次いで落葉敷き床と砂状床がよいが、孔状地・林冠下地に関係なくどの播種床においても発芽時に比して急激な減少を示した。3 年目春期以降 5 年目秋までも減少が著しいが、林冠下地の各種礫床、腐木 (1, 2) 床および落葉敷き床では比較的残存率が高かった。また、どの播種床においても発芽から 2 年目秋までの枯死率が 5 カ年の中で最も高く、特に発芽当年の残存苗が越冬中に枯死する率が顕著であった (図-7)。

さらに表-5 に示すように、枯死苗から全部で 14 種の菌が検出された。これらのうち病原性が高いといわれる菌は *Racodium therryanum* (暗色雪腐病菌) を 1 例検出したのみであった。

以上のことから、第 1 回越冬中の苗の枯死は、病原菌よりも他の原因によることを推定させる。事実、融雪直後の調査・観察によると、2 年目の春期時に孔状地の A 層床や B 層床 (対照床

も含む)などで、エゾマツ苗の多くが林冠下地のものに比べて特に倒伏し根を露出させた状態で枯れており、逆に林冠下地では土袴に覆われて立枯れたものが目立った。また、このほか、例えば落葉敷き床では枯死原因は定かでないが孔状地・林冠下地を問わず枯死率が高かったが、この場合倒伏と土袴による枯死は少ないので、落葉が霜柱や雨滴による被害(土袴)を防止していることは確かなようである。また、腐木床と礫床においては苗の健全と不健全との判別が容易で、不健全な苗には根が腐木片や礫の隙間に侵入することができずに倒伏し、この状態ですでに枯れているものも多かった。このことから、第1回越冬前の枯死の最大の原因は霜柱と土袴被害によるものと見受けられる。

いずれにしても以上の結果は、エゾマツの1~2年生苗は少なくとも暗色雪腐病、苗立枯病およびチャイボタケ病の侵害をまだ受けていないことを示しているものと考えられる。そして、その理由としては、①播種床に用いた素材に病原性のある菌類の密度が低いと推定されること、②播種床面が周囲の林床に比べて高いため水はけが良く、融雪も早いので、暗色雪腐病菌のような病原性強い菌の発生条件が満たされなかったこと、さらに③菌害とは関係ないが、播種床に侵入する植物の種類がまだ少なく、更新苗に対する被圧の影響も小さいこと、などが考えられる。したがって、上記各項特に①の観点から、地はぎ等の土層の攪乱は、エゾマツの更新時代の菌害を防除する上でも有利に働いているといえる。ただ土壌攪乱による土袴と霜柱の害に対しては別的手段による対策が必要となる。

V. 稚・幼樹段階の菌類

本章では、エゾマツ苗の生育の次の段階、すなわち稚・幼樹と菌類との関わりについて検討する。まず北海道中央部亜寒帯林のササ型林床におけるエゾマツの発芽・生育床としての倒木の樹種と腐朽状態、およびこれらと更新稚・幼樹との関係をみる。次いで、林床面や倒木上で生育中の稚・幼樹から検索される菌類を調べて苗の主要病害を明らかにし、特に倒木更新中の稚・幼樹に関する菌類についてはその垂直分布、出現頻度を明らかにする。

また、同地域内にエゾマツ稚樹が良好に更新生育する局所的な立地(6種類)を選び環境解析を行い、その稚樹の生残状況と出現頻度の高い菌害(暗色雪腐病被害)との関係など、さらにこれらの立地における稚樹の根系部の外生菌根菌について言及する。

1. 倒木の樹種と腐朽状態および稚・幼樹の更新状況

1) 目的

ササ類を伴う林床では、エゾマツ、トドマツの稚・幼樹の大半は倒木、根株上に発生している。しかし、更新の場となっている倒木の樹種や腐朽の種類(褐色腐れ・白腐れ)、そしてこの腐朽の種類と実生の発生および稚・幼樹の生育との関係についての調査研究は少ない。

日高地方の針広混交老齢林におけるたった1例によると、エゾマツ、トドマツの発生しやすいのはエゾマツ、トドマツ、ミズナラ、ハリギリ、ヤチダモ、カツラ、ハルニレの腐朽倒木で、シナノキ、イタヤカエデ、ハンノキ、ウダイカンバには見られないとしている(高樋, 1966)。また、内田(1941)はトドマツ稚苗の苗床としての倒木は褐色腐れのものがよいとし、また、五十嵐(1983)はエゾマツ、トドマツの倒木更新床となっているのは生立木時代に木材腐朽菌の侵害を受けた菌害木であることが多く、なかでも褐色腐朽木上でよいとしている。

表-6 調査対象とした倒木の樹種とその腐朽状態

Table 6. Survey of fallen decaying trees by species, and classification of decay present

各標高での倒木番号 Fallen tree No. at each altitude	樹 種 Tree species	腐 朽 状 態 Classification of decay
500 m (1)		
1-1	ト ド マ ツ** (As)	白腐れ・褐色腐れ White rots, brown rots
1-2*	ミ ズ ナ ラ (Qc)	不 明 Indistinct
1-3*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots
1-4*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots
1-5*	ト ド マ ツ (As)	白 腐 れ White rots
1-6	ハ リ ギ リ (Kp)	不 明 Indistinct
700 m (2)		
2-1*	ト ド マ ツ (As)	褐 色 腐 れ Brown rots
2-2	ウ ダイ カ ン バ (Bm)	不 明 Indistinct
2-3*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots
2-4*	ト ド マ ツ (As)	褐 色 腐 れ Brown rots
2-5*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots
2-6	ダ ケ カ ン バ (Be)	不 明 Indistinct
900 m (3)		
3-1	ダ ケ カ ン バ (Be)	不 明 Indistinct
3-2	エ ゾ マ ツ (Pj)	白 腐 れ White rots
3-3*	ト ド マ ツ (As)	褐 色 腐 れ Brown rots
3-4*	エ ゾ マ ツ (Pj)	白腐れ・褐色腐れ White rots, brown rots
3-5*	ト ド マ ツ (As)	褐 色 腐 れ Brown rots
3-6*	エ ゾ マ ツ (Pj)	白腐れ・褐色腐れ White rots, brown rots
1100 m (4)		
4-1	ダ ケ カ ン バ (Be)	白 腐 れ White rots
4-2*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots
4-3*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots
4-4*	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown lots
4-5*	ト ド マ ツ (As)	白 腐 れ White rots
4-6	エ ゾ マ ツ (Pj)	褐 色 腐 れ Brown rots

注) * その上で倒木更新の行われているもの。

Note) 1) Asterisk (*) indicates fallen decaying tree having natural young seedlings of Todo fir and Yezo spruce present. 2) ** As: *Abies sachalinensis* (Todo fir), Kp: *Kalopanax pictus*, Pj: *Picea jezoensis* (Yezo spruce), Be: *Betula ermanii*, Bm: *B. maximowicziana*, Qc: *Quercus crispula*.

以下、ササ型林床における倒木の樹種および腐朽の種類とその上のエゾマツ稚・幼樹の生育密度(本数)を調べた結果について検討する。

2) 調査地および方法

演習林の主峰大麓山(海拔高 1,459 m)の前山の西面上標高約 500 m から 1,100 m にかけては、エゾマツ、トドマツを主とする亜寒帯針葉樹林が優占し、低標高域にはシナノキ等が、また高標高域にはダケカンバ等が混交する(図-3)。同域の気象観測結果(1977)によると、ここの標高 730 m 辺りの根雪期は 10 月下旬ないし 11 月上旬から翌春 5 月下旬までで、最高積雪深は 160 cm 前後である。そして、この辺りを境に上方では積雪量が多くなり、それに伴って雪腐病が多発し枯死する稚・幼樹も少なくない(高橋郁・佐保, 1969; 高橋郁, 1979)。また、前山の山腹

表-7 倒木樹種と更新樹形成との関係

Table 7. Relationship between tree species and fallen decaying trees having natural regeneration (seedlings and young tree stages) of Todo fir and Yezo spruce present

樹 種 Tree species	更新樹有 Fallen decaying trees with natural regeneration	更新樹無 Fallen decaying trees without natural regeneration	調査倒木数 Number of fallen decaying tree surveyed
エゾマツ (Pj)	9	2	11
トドマツ (As)	6	1	7
ミズナラ (Qc)	1	0	1
ウダイカンバ (Bm)	0	1	1
ハリギリ (Kp)	0	1	1
ダケカンバ (Be)	0	3	3
6 種 6 species	16	8	24

注) 表-6 より。

Note) Collated from table 6.

一帯は林床にクマイザサまたはチシマザサが密生しているために針葉樹林内のエゾマツ、トドマツは殆ど倒木によって更新している。本章の調査は上記針葉樹林内の倒木とその上の更新稚・幼樹を対象に行った (図-2)。

上記斜面上に標高差 200 m 毎に調査点を定め、その周辺域で無作為に倒木をそれぞれ 6 本ずつ探し出した。そしてこれらの各倒木に番号を付して、その樹種、長さ、中央部の直径および褐色腐れ・白色腐れの別を記録し、さらにその上に生育する稚樹・幼樹の本数を調べた。

なお、ここでは更新樹を 2 組に分けたが、その理由は本調査地は積雪量が多く、稚樹に多い暗色雪腐病と幼樹に多いファシディウム雪腐病の 2 種の雪腐病が観察され (高橋郁, 1979)、しかもこれらの病害は両樹種の天然更新に異なる影響を与えていると考えられたからである。

調査は 1983 年までの予備的な病害調査の結果を踏まえて、1984 年の春期と秋期に重点的に行った。

3) 結果および考察

倒木の樹種と褐色腐れおよび白腐れの腐朽状態を表-6 に示す。同表から倒木の樹種とその上の更新稚・幼樹の有・無の関係をとりまとめると (表-7)、エゾマツ、トドマツの稚・幼樹の殆どはエゾマツとトドマツの倒木上に限られ、極く僅かにミズナラ倒木がこれに加わることがわかる。これは高橋 (1966) の調査結果に比べて倒木の樹種数で少ない。更に、倒木ごとの更新状況の調査結果を表-8 に示す。表-6, 8 の両表によって腐朽と更新との関係を見ると、両樹種ともに褐色腐れの倒木上で良好な更新を示す。また、数は少ないが白腐れ倒木にもよい更新をしている例が認められる。この理由は恐らく、更新母体となるエゾマツやトドマツの生立木や倒木は、褐色腐朽になる頻度が高く、逆に白色腐朽になる頻度は低いためと推定される。

また、表-8 によって倒木上の幼樹の生育密度を比べると、エゾマツでは低標高から高標高へ移るにつれて概してその値が高くなり、一方トドマツでは中標高域で高い。これは、図-3 に示すとおり、更新母体となるエゾマツやトドマツの枯死倒木も標高別に存在することを反映した結果であり、またエゾマツが倒木更新に対する依存度のより高い樹種であることを示すものといえる。

表-8 倒木上の稚・幼樹の数と密度

Table 8. Number of density of seedlings and young trees of natural regeneration on fallen decaying trees

倒 木 Fallen decaying tree			Pj		As	
番 号 No.	長 さ (m) Length (m)	中央径 (cm) Diameter of mid-point (cm)	本数 (幼+稚) Number of seedlings (a+b)	密 度 (本数/m) Density (number of seedlings per m)	本数 (幼+稚) Number of seedlings (a+b)	密 度 (本数/m) Density (number of seedlings per m)
500 m (1)						
1-2	8.3	80	5 (3+ 2)	0.4	18 (10+ 8)	1.2
1-3	14.0	75	66 (59+ 7)	4.2	11 (9+ 2)	0.6
1-4	11.5	40	52 (47+ 5)	4.1	11 (8+ 3)	0.7
1-5	7.6	45	28 (19+ 9)	2.5	25 (15+10)	2.0
平 均				2.8		1.1
700 m (2)						
2-1	14.0	60	18 (15+ 3)	1.1	34 (16+18)	1.1
2-3	4.8	80	28 (22+ 6)	4.6	39 (14+25)	2.9
2-4	9.2	45	41 (20+ 21)	2.2	64 (47+17)	5.1
2-5	8.9	35	34 (22+ 12)	2.5	11 (6+ 5)	0.7
平 均				2.6		2.5
900 m (3)						
3-3	11.0	80	44 (44+ 0)	4.0	10 (8+ 2)	0.7
3-4	16.8	60	123 (92+ 31)	5.5	137 (72+65)	4.3
3-5	14.8	40	16 (14+ 2)	1.0	66 (46+20)	3.1
3-6	5.5	60	66 (34+ 32)	6.0	16 (6+10)	1.1
平 均				4.1		2.3
1100 m (4)						
4-2	7.5	35	81 (72+ 9)	9.6	25 (20+ 5)	2.7
4-3	7.3	70	139 (15+124)	2.1	111 (21+90)	2.9
4-4	11.6	80	95 (58+ 37)	5.0	19 (12+ 7)	1.0
4-5	10.5	65	134 (98+ 36)	9.3	15 (12+ 3)	1.1
平 均				6.5		1.9

注) As: *Abies sachalinensis*, Pj: *Picea jezoensis*. 1) 密度は幼樹のみを対象とした, 2) 幼: 樹高 50 cm 以上 (a), 3) 稚: 樹高 50 cm 以下 (b).

Note) As: *Abies sachalinensis* (Todo fir), Pj: *Picea jezoensis* (Yezo spruce).

1) Only density of the young tree stage is shown, 2) Young tree: tree height over 50 cm (a), 3) Seedling: tree height under 50 cm (b).

2. 稚・幼樹の菌類

1) 目 的

本節では、亜寒帯針葉樹林における①林床更新のエゾマツ稚・幼樹の寄生菌類、②標高帯ごとの倒木更新のエゾマツ稚・幼樹に対する寄生菌類についてもその種類、出現頻度および垂直分布状況を明らかにする。加えて、③同域のエゾマツやトドマツの天然生稚・幼樹に慢性的に発生する既知の重要病害ファシディウム雪腐病（高橋郁，1979，写真-16 および 17）に関して、高さの異なる林床上と倒木上に生育する幼樹を対象に詳細な被害調査を行って被害と積雪との関係を究明する。

表-9 病害調査対象稚・幼樹の本数

Table 9. Number of seedlings and young trees on which a disease survey was done on fallen decaying trees and on the forest floor

標 高 Altitude	樹 種 本 数 Number of trees surveyed			
	エ ゾ マ ツ Yezo spruce		ト ド マ ツ Todo fir	
	倒木更新 Natural regeneration of fallen decaying trees	林床更新 Natural regeneration on the forest floor	倒木更新 Natural regeneration of fallen decaying trees	林床更新 Natural regeneration on the forest floor
500 m	128	11	42	58
700 m	79	8	83	33
900 m	184	16	132	41
1100 m	243	6	65	29
計 Total	634	41	322	161

2) 調査地および方法

1) の①～③の調査は1の2)と同じ地域内で行った(図-2)。特に①の調査は林道周辺のものを対象とし、1972年～74の3カ年毎年主として春・秋期に採集・同定を行った。また、同定にあたっては高橋郁(1979)による外、佐藤ら(1960)の報告を参考とした。なお、同定不能な菌や未成熟の菌が採取された場合には、分離・培養実験など併用して行った。

また、②の調査は、表-8に示す各標高の倒木上の稚・幼樹を対象に行った。

さらに、③の調査に当たっては、次のような基準を設けてファシディウム雪腐病の被害度を表した。

①微害[1]: 1個体の全針葉の1/3以下に罹病を認めたもの

②中害[2]: 1/3以上2/3以下に認めたもの

③激害[3]: 2/3以上に認めたもの

④激甚[4]: ほぼ全針葉に罹病が認められるか、本病によって衰弱または枯死したもの

樹種及び標高ごとに被害度の合計を算出し、この値と罹病率をもって本病害の判定基準とした。

調査対象としたエゾマツ、トドマツの稚・幼樹の本数を表-9に示す。倒木上ではエゾマツが多く、また、林床上ではトドマツが多い。なお、②および③の調査は1985年10月中～下旬に行った。

3) 結果および考察

本調査地の林床更新のエゾマツ稚・幼樹から12属13種の菌が検出された(表-10)。これらのうち、アトロペリス胴枯病菌、暗色雪腐病菌、灰色かび病菌、がんしゅ病菌、ファシディウム雪腐病菌、およびトリブリディオプシス枝枯病菌の6種が病原性と認められた。病原性と認める根拠は、(1)本調査地内のエゾマツ天然生木上に、これらの菌による枝枯、胴枯、そして葉枯症状が散見され、(2)生長阻害はもとより、ときには全株が枯死する被害も発生し、さらに、(3)これらの

表-10 林床更新のエゾマツ稚・幼樹から検出された菌類

Table 10. Fungi found on seedlings and young trees of Yezo spruce in natural regeneration on the forest floor

菌 名 Fungi	寄生部位など Part of attack
<i>Atropellis treleasei</i> (アトロペリス胴枯病菌)	衰弱・枯死の幼樹幹下部 on under part of weakened or dead trunks (young trees)
<i>Botrytis cinerea</i> (灰色かび病菌)	稚樹針葉 on needles (seedlings)
<i>Chrysomyxa deformans</i> (トウヒさび病菌)	稚・幼樹新芽 on new foliar buds (seedlings and young trees)
<i>Lachnellula calyciformis</i> (がんしゅ病菌)	衰弱稚・幼樹枝幹 on weakened branches and trunks (seed- lings and young trees)
<i>Lophium mytilinum</i> (枝枯病菌)	枝幹 on weakened branches and young trees (ditto)
<i>Lophodermium nervisequia</i> (葉ふるい病菌)	幼樹針葉 on needles (young trees)
<i>Lophodermium piceae</i> (葉ふるい病菌)	針葉 on needles (seedlings and young trees)
<i>Phacidium abietis</i> (ファシディウム雪腐病菌)	雪中の針葉 on needles in snow (ditto)
<i>Phaeocryptopus nudus</i> (落葉病菌)	針葉 on needles (ditto)
<i>Racodium therryanum</i> (暗色雪腐病菌)	雪中の稚樹針葉 on needles in snow (seedlings)
<i>Schizophyllum commune</i> (スエヒロタケ)	幼樹幹 on trunks (young trees)
<i>Tryblidiopsis pinastri</i> (トリブリディオプシス枝枯病菌)	衰弱・枯死枝幹 on branches and weakened trunks (ditto)
<i>Tympanis piceae</i> (枝枯病菌)	幼樹の枯死枝 on dead branches (ditto)

諸被害は同域に慢性的に発生している等の点である。

これらのうち特に暗色雪腐病は調査地内に広く分布し、残雪中もしくは融雪直後のエゾマツ稚樹を極めて多く枯死させていた。したがって、本病は林床での天然更新中のエゾマツの初期生育を左右する重要な病害であると考察する。

また、各標高での倒木上の更新稚・幼樹から検出された菌を取りまとめたものが表-11である。検出された9属10種の菌の垂直分布状況を見ると、がんしゅ病菌、トリブリディオプシス枝枯病菌、ファシディウム雪腐病菌、*Phoma* 属の1種および *Rhizosphaera pini* [すす葉枯病菌] の計5種は、標高500 m～1,100 mの広い範囲に分布する。しかし、暗色雪腐病菌は同域内の林床更新稚苗・稚樹からは検出されたが、どの標高の倒木更新稚・幼樹からも検出されなかった。この理由の一つとして、同域での林床更新と倒木更新とを比べると当たって注目すべき点で、恐らく、倒木上は林床面より高い位置にあるために暗色雪腐病菌の生息しやすいA₀層の堆積（佐藤ら、1960）ができにくく、このためこの菌が存在しないこと、また本病発病の必須条件としての積雪（高橋郁、1979）や林床の過湿状態を回避できることによるものであろう。

表-11 各標高で倒木更新のエゾマツ稚・幼樹から検出された寄生菌と倒木数との関係

Table 11. Relationship between fungi found on seedlings and young trees of natural regeneration on fallen decaying trees at various altitudes and the number of fallen decaying trees present

枝枯病菌および胴枯病菌 Dieback and canker											
標 高 Altitude	500 m		700 m		900 m		1100 m		合 計* Total		
検出例 Appearance	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	
病原菌 Fungi											
<i>Atropellis treleasei</i> (アトロペリス胴枯病菌)	4	0	4	0	4	0	3	1	15	1	
<i>Lachnellula calyciformis</i> (がんしゅ病菌)	4	0	4	0	2	2	2	2	12	4	
<i>Lachnellula</i> sp.	4	0	2	2	4	0	4	0	14	2	
<i>Lophium mitilinum</i> (ロヒューム枝枯病菌)	3	1	2	2	1	3	4	0	10	6	
<i>Macrophoma yamabeana</i>	4	0	4	0	3	1	4	0	15	1	
<i>Scolecnectria cucurbitula</i>	3	1	4	0	4	0	4	0	15	1	
<i>Tryblidiopsis pinastri</i> (トリブリディオプシス枝枯病菌)	0	4	2	2	1	3	1	3	4	12	

葉枯病菌および雪腐病菌 Needle blight and snow blight											
<i>Phacidium abietis</i> (ファシディウム雪腐病菌)	4	0	2	2	1	3	1	3	8	8	
<i>Phoma</i> sp.	4	0	4	0	3	1	4	0	15	1	
<i>Rhizosphaera pini</i>	4	0	4	0	3	1	4	0	15	1	

注) * 調査の対照となった倒木数は各標高 4 本、計 16 本

Note) * 4 fallen decaying trees at various altitudes, 16 in total.

また、その上のエゾマツ更新稚・幼樹に寄生菌の出現する倒木の数では、トリブリディオプシス枝枯病菌が最も大きい値を示し、ファシディウム雪腐病菌がこれに次ぐ。しかし、トリブリディオプシス枝枯病菌は、表-10 に示すとおり、その寄生部位、あるいは病原性からみても更新稚・幼樹の生死を左右するほどの重要病害ではない。一方、ファシディウム雪腐病菌は病原性が強く、北海道中央部の亜寒帯・多雪地域のエゾマツの重要病原菌とされている（高橋郁・佐保，1972；高橋郁，1979）。

さらに、倒木更新・林床更新別の稚・幼樹のファシディウム雪腐病の被害状況を図-8 に示す。エゾマツ、トドマツ天然生稚・幼樹、特に幼樹の本病罹病率は高標高ほど高く、特に林床更新幼樹の方で著しい。被害度も同様に標高 700 m を境にその値が高くなり、また、両樹種ともに各標高の林床上での被害度が倒木上のそれを上回っている。

このような結果は、本調査地の標高 700 m 付近から上で急に積雪量が多くなっている事実とよく符号するように思われる。また、表-8 で示したように、調査対象倒木はすべて 35～80 cm

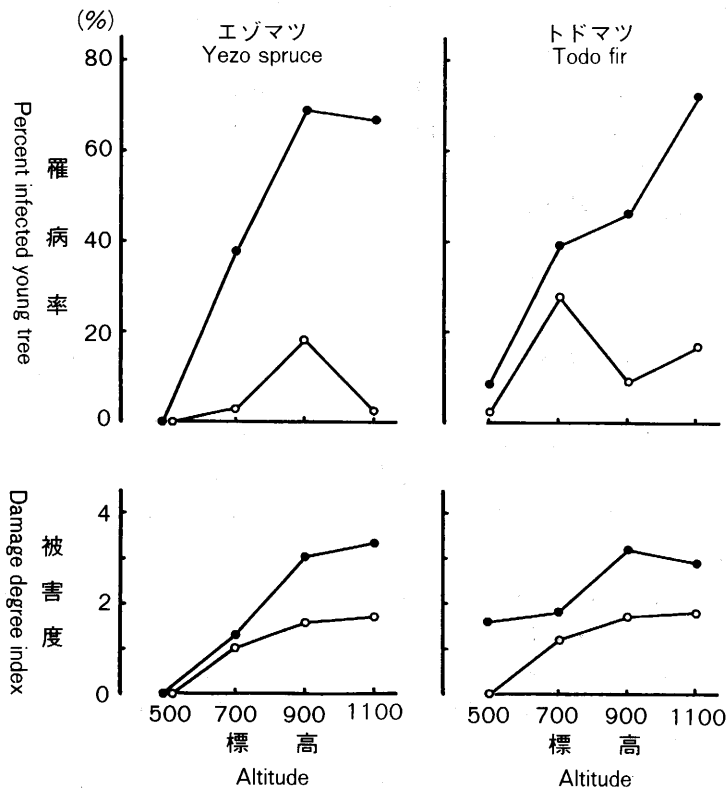


図-8 倒木上および林床面でのエゾマツ、トドマツの更新幼樹のファシディウム雪腐病の被害状況

Fig. 8. Damage by *Phacidium* snow blight on young trees of natural regeneration (Todo fir and Yezo spruce) on fallen decaying trees and on forest floor at various altitudes.

注) 1: 微害, 2: 中害, 3: 激害, 4: 激甚. ●—●: 林床更新樹, ○—○: 倒木更新樹.

Note) 1: Slightly infected, 2: Moderately infected, 3: Heavily infected, 4: Acutely infected. ●—●: Young trees of natural regeneration on forest floor. ○—○: Young trees of natural regeneration on fallen decaying trees.

の中央径を持っていた。したがって、倒木上の方が林床面よりもその中央径だけ高い位置にあることになり、倒木上の更新幼樹は林床のそれより本病発生の必須条件である積雪深（危険域）からも早く回避できることを意味している（写真-18～21）。

3. 更新立地と菌害

1) 目的

IV の 1, 3 の実験や観察の成果に基づいて、エゾマツの稚樹が良好に生育する種々の立地環境を選び、その解析を試み、さらにそこにおける暗色雪腐病の発生経過を調べて、この病害の立場からのエゾマツ更新立地について明らかにする。

2) 調査地および方法

演習林の亜寒帯針葉樹林内には、しばしば局所的にかつ小面積にエゾマツ、トドマツの天然生稚樹が良好に生育する場所がある（写真-22～29）。このような更新良好地は、倒木上を例外とし

てすべて 1969 年前後の林道開設に伴って生じた空隙地である。これら更新良好地（以下「特殊更新立地」という）は、林床の状態、地形、地質などによって、①安山岩（大礫）地（9 林班, 970 m）、②地はぎ地（16 林班, 550 m）、③スギゴケ繁茂地（8 林班, 930 m）、④林道法面（41 林班, 580 m）、⑤熔結凝灰岩礫地（16 林班, 615 m）、および⑥倒木上（16 林班, 570 m）の 6 種類に区分される（括弧内は各種立地の試験地の所在地、図-2）。

樹病・生理学的観点より特殊更新立地は、周辺のササ林床との比較において、次のような共通点が認められた。

- ①ササ類及び A₀ 層が除去されていて無菌的あるいは貧栄養となり、苗立枯病や暗色雪腐病のような土壌性病害が発生しにくい。
- ②貧栄養のため、稚・幼樹の生長を阻害する草本類が侵入しにくく、仮に侵入したとしても生長が悪い。
- ③空隙地でしかもやや平坦ないし凸地形にあることが多いため光条件が良い。
- ④近接する大型樹木がないので雨滴による土袴被害も起こりにくい。
- ⑤発芽床としては安定性と保水性があり、種子の固定・発芽、芽生えの生育に好適で、かつ苗の乾燥害が少ない。
- ⑥水はけ及び通気性がよく、霜柱被害が起こりにくい。
- ⑦微地形的に凸状、あるいは緩い傾斜をなしているために、特に広葉樹の落葉の堆積場所となりにくく、これによる芽生えや苗の圧死も少ない。
- ⑧同じ微地形条件によって冬期の吹きだまりができにくく雪解けも早く、暗色雪腐病の発生しにくい場所となっている。

これらの共通点は、周辺のササ林床に比べて特殊更新立地が更新に有利であることを示している。

本研究では、特殊更新立地において 6 カ年にわたって定期的に樹病学的視点の調査観察を行ってきた。すなわち、調査第 1 年目には、①これらの特殊更新立地内に調査プロット 2 個（1 プロット：2 m×2 m）ずつを設定し、②プロット内にある全ての健全稚樹の苗齢と苗高を測定し、③同時にプロット内ですでに枯死している稚樹を全て抜き取ってその一部を菌の同定用に供し他は棄却した。第 2 年目以降の調査では、①プロット内に存立する健全稚樹と枯死稚樹のそれぞれの本数を数え、その原因の調査後、②次年度の調査にそなえて枯死稚樹の全てをプロット外に取り出した。なお、特に地はぎ地の中の枯死稚樹や衰弱稚樹に調査第 1 年目の時点ですでに多数暗色雪腐病の被害が認められたため、第 2 年目以降はその調査も重点的に行った。なお、倒木上は他の特殊更新立地とは生育環境としては大きく異なっているが、比較のため 2 カ所の倒木更新地を選び、上と同様の調査を行った。

調査は、第 1 年目（1980）には 7 月上旬に行ったが、上述のとおり、この時季ですでに暗色雪腐病被害稚樹の目立つプロットもあったので、2 年目以降の調査は、暗色雪腐病診断の容易な雪解け直後（5 月下～6 月上旬）に実施した。

3) 結果および考察

図-9 は、特殊更新立地別の健全稚樹、暗色雪腐病病害による枯死稚樹の数を年別に集計し、1 m² 当たりに換算した数に対する百分率をもって示したものである。

倒木上以外の特殊更新立地における 1980 年調査地のエゾマツ稚樹の苗齢は 4～12 年の範囲

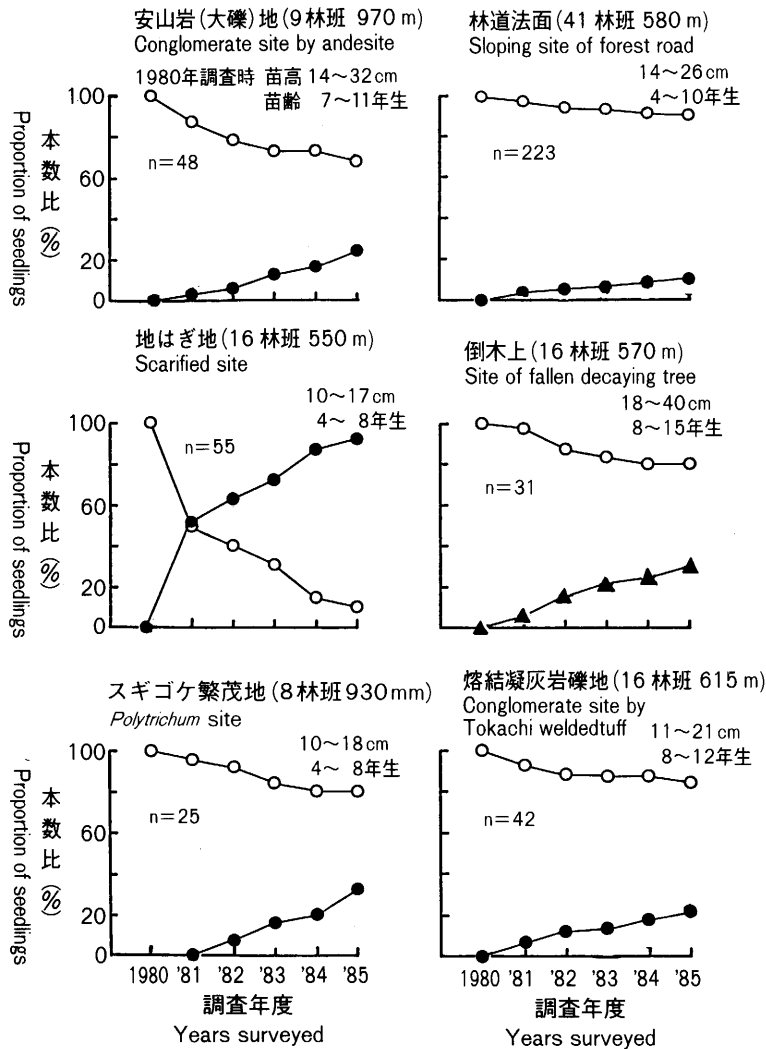


図-9 特殊更新立地におけるエゾマツ天然生稚樹の残存状況および暗色雪腐病枯死稚樹の推移

Fig. 9. Survival of natural seedlings of Yezo spruce at particular regeneration sites and the progress of seedling mortality caused by *Racodium* snow blight at the same sites.

注) n : m^2 当りの本数を示す, ○: 健全稚樹, ●: 暗色腐病菌による枯死稚樹, ▲: 他の原因による枯死稚樹.

Note) n : Indicates number of seedlings per m^2 , ○: Healthy seedlings, ●: Seedling mortality caused by *Racodium* snow blight, ▲: Seedling mortality caused by other factors.

内にあった。これは、それらの稚樹の古いものは林道開設直後に発生したことを意味している。また、稚樹の高さは10~32 cmで、安山岩(大礫)地、熔結凝灰岩礫地、スギゴケ繁茂地が概ね地はぎ地より良い生長を示している。また、1 m^2 当たりの生育本数は、倒木上を含む全ての特殊更新立地において多く、特に林道法面で目立った。

特殊更新立地間の生育本数の差異は各プロットの周辺域に生立するエゾマツの母樹本数、種子散布量、母樹配置の違いなどによって生ずると推定されるが、それでもなお、すべての特殊更新立地に共通して、このように生育本数が多いのは注目される。

次に、更新稚樹の本数の変化をみると、エゾマツはすべての特殊更新立地で漸減傾向にあるが、1985年現在、なお多くの個体が健全に生育している。しかし、倒木上を除く全ての特殊更新立地で暗色雪腐病による枯死稚樹が見出され、特に地はぎ地で急激にそれが多くなっている。倒木上を除く特殊更新立地内には当初はA₀層の堆積がないために本病菌の密度も小さかったが、年数がたつにつれて徐々にそれが高まってきたことによるものと考えられる。

以上、地はぎ地以外の特殊更新立地はエゾマツ天然更新苗の初期生育立地としては最も良好な場所である。これに対して、地はぎ地は年数の経過と共にA₀層（特に広葉樹リター）の堆積も増え（写真-29）、それに伴って特に暗色雪腐病菌の密度も高くなりやすいと予想される。したがって、天然下種更新促進の手段としての地はぎ処理を行うに当たっては、特にそのことの回避を考慮した工夫、例えばA₀層の堆積や過湿化の起こりにくい凸状地形の選定（写真-27）、あるいは林道法面のような人工傾斜面の作設（写真-25）などが望まれる。また、調査プロット内の暗色雪腐病罹病稚樹の多くは越冬中雪下で倒伏していた。したがって、地はぎ地ではもちろんのこと、A₀層の厚い一般林床でも、そこで生育する稚樹をして如何に早く生長しかつ木質化して積雪下でも倒伏しないようにさせるかが重要な課題となる。こうした観点からすると施肥による生長促進も有効な手段となり得るものであろう。

4. 更新立地における稚樹の外生菌根菌

1) 目的

エゾマツ天然生稚樹は、安山岩礫地、熔結凝灰岩礫地など、林床になんらかの原因で攪乱が起こってA₀層の堆積のない貧栄養の立地によく発生し（写真-22～29）、また地はぎ処理によってよく芽生えが発生するが、数年以内に暗色雪腐病等によって稚苗の殆どが枯死してしまうこと、さらに林地各種播種試験（IVの3）によってエゾマツの芽生えや稚苗は腐木床や礫床でよい生育を示すこと、などが明らかにされた。

このように、特殊更新立地でエゾマツがよく更新できる原因としては、その一つに外生菌根菌の関与が考えられる。そこで本節では、エゾマツ稚樹につく外生菌根菌の同定、形成量および季節変化、健全個体と暗色雪腐病罹病個体における形成量の比較等を行い、更新立地における稚樹と外生菌根菌の関わりについて明らかにする。

2) 材料および方法

演習林の亜寒帯針葉樹林内で、エゾマツが良好な更新を示す安山岩礫地、熔結凝灰岩礫地など、10個の林班の6種類の立地から菌根調査の材料を採取した（表-12、図-2）。

1986年6月上旬から7月下旬にかけて、各採集地から丁寧に掘り取った材料の根をよく水洗いし水を拭きとった後、実体顕微鏡（オリンパス SZH）と光学顕微鏡を用いて外生菌根菌の共生状況を観察した。

また、地はぎ地から採取した健全稚樹と暗色雪腐病罹病稚樹との間に外生菌根の形成量に違いが認められ、また前年7月中旬、スギゴケ繁茂地のスギゴケの仮根部に外生菌根菌の菌糸があることをつきとめていた（写真-15）。そこで、地はぎ地では1986年6月下旬から7月上旬にかけ

表-12 エゾマツ稚樹の外生菌根菌調査材料の採集場所

Table 12. Localities at which on investigation of ectomycorrhizal fungus on natural seedlings of Yezo spruce was done

立地の種類と林班 (標高 m) Various natural regeneration sites and their compartment (altitude in meters)	調査本数 Number of seedlings tested	苗 高 Height of seedlings	苗 齢 Age of seedlings
安山岩 (大礫) 地 9 林班 (970 m) Conglomerate sites by andesite Compartment No. 9 (970 m)	30 本	11-49 cm	6-15 年
地はぎ地 (層位別土壌の B・C が露呈) 13 林班 (760 m), 44 林班 (635 m) Scarified site (appearance of A・B soil) Compartment No. 13 (760 m), No. 44 (635 m)	35	10-30	4- 7
スギゴケ繁茂地 8 林班 (930 m), 11 林班 (800 m), 41 林班 (580 m) <i>Polytrichum</i> site Compartment No. 8 (930 m), No. 11 (800 m), No. 41 (580 m)	30	14-46	4-15
林道法面 15 林班 (620 m), 41 林班 (580 m), 68 林班 (450 m) Sloping site of forest road Compartment No. 15 (620 m), No. 41 (580 m), No. 68 (450 m)	35	12-36	4-15
倒木・根株上 16 林班 (570 m), 44 林班 (650 m), 98 林班 (700 m) Site of fallen decaying tree and decaying stump Compartment No. 16 (570 m), No. 44 (650 m), No. 98 (700 m)	35	13-45	5-20
熔結凝灰岩礫地 11 林班 (800 m), 16 林班 (615 m), 41 林班 (580 m) Conglomerate site by Tokachi welded tuff Compartment No. 11 (800 m), No. 16 (615 m), No. 41 (580 m)	38	11-38	5-11

て MARX and BRYAN (1969) の方法により調査し、そして、スギゴケ繁茂地では同年 5 月下旬から 10 月上旬にかけて、それぞれ定期的に蘚類の種の同定と併せて繁茂地内の外生菌根菌生息状況の調査を行った。

3) 結果および考察

エゾマツの細根部には、2 種の外生菌根菌と 1 種の未同定種が認められた。図-10 に優占的に共生する菌根菌の種あるいは種の組み合わせによって稚樹を 4 群に区分し、各区分に含まれる本数計の百分率をもって示した。また、外生菌根の形成程度は MARX and BRYAN (1969) の方法に基づいて、各稚樹の全細根数に対する菌根形成細根の百分率で示し、これを最良 (75~100%), 良 (50~74%), 普通 (25~49%), 不良 (1~24%) および無 (0%) の 5 クラスに区分した。各採集地より得られた材料の大半より、上記 2 種の外生菌根菌が極めて高い比率で検出された。時には両菌の菌根が同じ苗木の細根上に近接して形成されているものも認められた (写真-6)。また、著しい場合には細根の殆どが菌糸で覆われており、肉眼によっても容易に観察できた。

顕微鏡観察の結果最も優占する菌類の一つは、前章 (IV の 2) で病害菌として明らかにされた *Thelephora terrestris* EHRH. et FR. (担子菌類, チャイボタケ科) であると MARX and BRYAN (1969) および MARX and DAVEY (1969) の報告をもとに同定し、これは「白色~クリーム色、時には淡黄色を呈し、典型的なクランプコネクションを持つ菌糸 (幅 2.5~5 μ , 通常 3~4 μ) からな

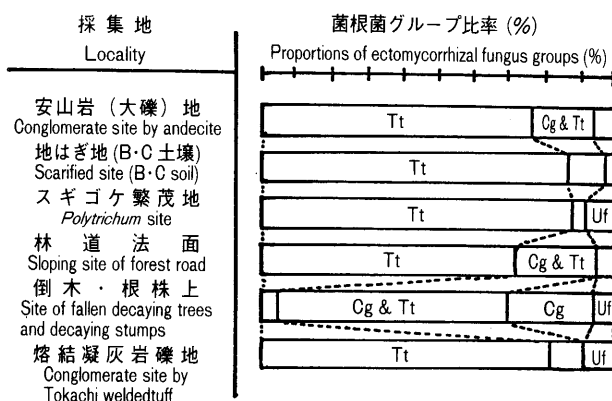


図-10 特殊更新立地の天然生稚樹における *Cenococcum graniforme* (Cg) および *Thelephora terrestris* (Tt) 等の共生状況

Fig. 10. The symbiotic associations of natural seedlings with *Cenococcum graniforme*, *Thelephora terrestris* and other species at particular regeneration sites.

注) 優占的に共生する菌根菌の種によって稚樹を四つのグループに区分した。Cg: *Cenococcum graniforme*, Tt: *Thelephora terrestris*, Cg & Tt: *C. graniforme* と *T. terrestris* 2 種の共生, Uf: 未同定種。

Note) Seedlings with dominant ectomycorrhizal fungus were divided into four groups. Cg: *Cenococcum graniforme*, Tt: *Thelephora terrestris*, Cg & Tt: Contamination of *C. graniforme* and *T. terrestris*, Uf: Unknown fungus.

菌根」を形成する。第2の種は ZAK and MARX (1964) および MARX and DAVEY (1969) によって *Cenococcum graniforme* (SOW.) FERD. (不完全菌類, シーノコックム科) と同定され, その特徴は「漆黒〜黒色を呈し, 隔膜を持つ剛毛のような菌糸 (巾 4~5 μ) からなる菌根」をつくる。また, 両者ともに明瞭な菌鞘とハルティヒネットの形成が確認された (写真-6~14)。MARX and BRYAN (1969, 1970a, 1970b) によると, 前者は *Pinus* (マツ属) や *Picea* (トウヒ属) 苗に共生し, また MARX and DAVEY (1969) および ZAK and MARX (1964) によると, 後者は *Pinus* (マツ属) の苗に共生する。また, この他に若干の未同定種の共生も認められた。そして図-10 のとおり, *Thelephora terrestris* は6種の特種更新立地の稚樹にごく普通にみられ, なかでも倒木・根株上を除く全ての立地で総じて高い頻度で検出された。これに対して, *Cenococcum graniforme* は倒木・根株上で多く見出された。

次に, 各立地での菌根形成率クラス別の稚樹の構成比 (百分率) を図-11 に示す。菌根形成程度 (形成量) は, 特にスギゴケ繁茂地, 安山岩礫地, 熔結凝灰岩礫地および林道法面では最良のクラスが 60% 以上を占めており, これらの場所でのエゾマツ稚樹は肉眼でも外生菌根の形成を確認することができた。このことから, エゾマツは外生菌根を有する稚樹の一つに数えられる。しかしながら, 地はぎ地では他の特殊更新立地に比べて菌根の形成量が概して少ない。このことは, エゾマツの稚・幼樹が一般林床に少ないという従来の観察結果 (高橋郁, 1979, 1980) と合わせ考えると, 一般林床は外生菌根菌の生育に不向きな立地といえる。

加えて, これら6種の特種更新立地 (表-12) に共通する特徴は, いずれも落葉の堆積が少なく, かつ貧栄養であることである。そして, このような立地であるために地はぎ地を除く, 他の

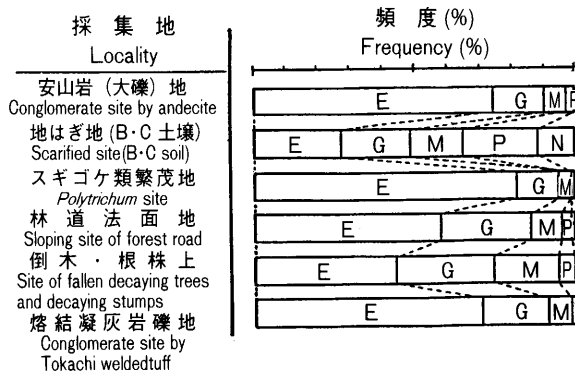


図-11 特殊更新立地における外生菌根形成率クラス別のエゾマツ天然生稚樹の頻度分布

Fig. 11. Frequency distribution of natural seedlings of Yezo spruce classified by ranking the rate of ectomycorrhizal formation at particular regeneration sites.

注) E: 最良 (75~100%), G: 良 (50~74%), M: 普通 (25~49%), P: 不良 (1~24%), N: 無 (0%)

Note) Excellent (E): about 75 to 100% of feeder roots mycorrhizal, Good (G): 50 to 74%, Moderate (M): 25 to 49%, Poor (P): 1 to 24%, None (N): mycorrhizae absent.

特殊更新立地でエゾマツの稚樹には著しい外生菌根菌の形成がみられるものと思われる。

MARX and BRYAN (1970a) および MARX and DAVEY (1969) によると, *T. terrestris* は消毒された苗木や土壌に侵入する先駆的な外生菌根菌である。また, *C. graniforme* については, MARX and DAVEY (1969) が, 細根の増殖促進効果はもとよりある種の病害菌から細根を保護する効果を有し, 乾燥条件にも耐え得る菌であることを実験によって証明している。一方, 小川 (1980) 及び渡辺 (1986) は, 「マツ科の樹木は代表的な外生菌根樹種であり, これらの樹種の菌根形成は幼苗では発芽生長を始めて三次根が発根すると菌根となり, この時点で多くの菌根を形成したものはまた亜寒帯で生き残る率が高いこと, また, 倒木・根株を始め未分解有機物の少ない所では, 糸状菌も少ないので菌根菌の繁殖が望ましいこと。さらに, 菌根の生態的役割は菌根菌の種類によって異なるものの林木に対しての栄養供給, 細根の増殖, 吸収面積の拡大, 水分供給の調節および病原菌からの保護作用を有することである」と記述している。

したがって, 上記2種の外生菌根菌はエゾマツの天然下種更新にとって重要なものであるといえる。

なお, 特殊更新立地のエゾマツの天然生稚樹に対する外生菌根菌の調査は, 予備調査を含め1986年の融雪直後の5月下旬から同年10月下旬まで続けた。この間の外生菌根菌の季節的な変動は次のとおりであった。

5月下旬に採取した稚樹には, すでに生長を開始している側根の分岐伸長部分に2種の菌根菌の菌糸が確認され, わずかながら菌根の形成も認められた。そして, 6月上旬から8月上旬の間に定期的に採取した稚樹には, どの細根部分にも極めて多数の菌糸と菌根が観察され, 肉眼でも確認できた。そして, 8月中~下旬になると菌糸量が漸減を始め, 10月上旬には殆ど認められなくなった。

以上の結果, 2種の外生菌根菌の活動期はエゾマツの根の伸長期と一致し, さらに冬にむけて一種の休眠期に入ることが推測される。

表-13 地はぎ更新地より採取したエゾマツ健全稚樹と暗色雪腐病罹病稚樹

Table 13. Healthy and *Racodium* snow blight infected seedlings of Yezo spruce collected at a scarified site

調査: 1986 年 6 月下旬~7 月上旬

Dates surveyed: late in June~early in July of 1986

採集地 (標高) Locality (altitude)	調 査 本 数 Number of seedlings surveyed		苗 高** (cm) Height (cm)	苗 齢 Age
	健全稚樹 Healthy	罹病稚樹* Infected		
13 林班 (760 m) Compartment No. 13 (760 m)	26	27	7-23 7-18	4-7 4-7
44 林班 (635 m) Compartment No. 44 (635 m)	27	31	9-21 8-19	5-7 4-7

注) * 罹病程度の中害~激害のものを選択. **健全稚樹の殆どものは苗高 10 cm を超えていたが, 罹病稚樹はそれを下回るものが多かった

Note) * Seedlings with moderate or heavy damage were selected for the investigation. **Most of the healthy seedlings were over 10 cm in height, but most of those infected by the causal fungus were under 10 cm in height.

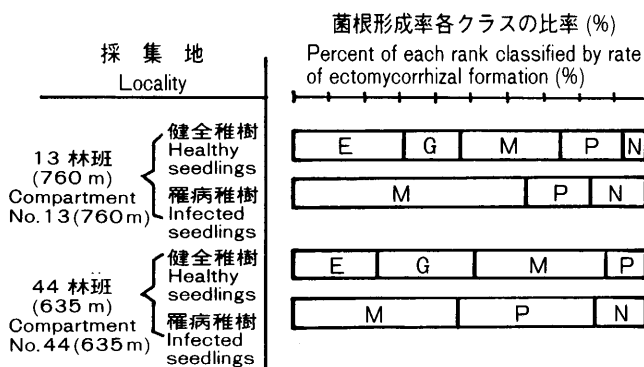


図-12 地はぎ更新地における健全稚樹と暗色雪腐病罹病稚樹の外生菌根形成状況比較

Fig. 12. Comparison of ectomycorrhizal formation between healthy and *Racodium* snow blight infected seedlings of Yezo spruce at scarified sites.

注) 1) 外生菌根形成率クラス: E: 最良 (75~100%), G: 良 (50~74%), M: 普通 (25~49%), P: 不良 (1~24%), N: 無 (0%), 2) 外生菌根菌の種は *Thelephora terrestris*.

Note) 1) Ranking of rate of ectomycorrhizal formation: Excellent (E): about 75 to 100% of feeder roots mycorrhizal, Good (G): 50 to 74%, Moderate (M): 25 to 49%, Poor (P): 1 to 24%, and None (N): Mycorrhizae absent, 2) The species name of the fungus is *Thelephora terrestris*.

また, 地はぎ地における健全稚樹と暗色雪腐病罹病稚樹 (以下「罹病稚樹」という) における外生菌根菌の形成程度を比べるため, 2カ所の地はぎ地から表-13 に示す材料を採取し, この材料における外生菌根菌の菌根形成率クラスの割合を求めて図-12 に示す。

なお, 表-13 の罹病稚樹は, 本章 2 のファシディウム雪腐病被害調査基準の中害木から激基本に相当する。検出された外生菌根菌は, *Thelephora terrestris* であり (写真-11~14), これは両

採集地の健全稚樹と罹病稚樹の大半から確認された。しかし、両者の間でその形成程度に大きな差がみられ、健全稚樹で多く罹病稚樹で少なかった。したがって、罹病稚樹の不健全さは外生菌根菌の形成不足と関係があると考えられ、また、地はぎ地内にはエゾマツの外生菌根菌が侵入・繁茂しやすい貧栄養な立地もあれば、逆にそうでない菌害の発生しやすい立地も多くあることが示唆される。

さらに、1986年5月下旬から10月上旬にかけてスギゴケ繁茂地から定期的にエゾマツの天然生稚樹を採取し、その根系の外生菌根菌の顕微鏡観察を行ってきたが、たまたまスギゴケ類の一種の仮根についた外生菌根菌の菌糸が観察された。スギゴケ類はヤマコスギゴケ (*Pogonatum urnigerum*)、また菌根菌は *Thelephora terrestris* と同定された。

こうした経緯を踏まえて、スギゴケ繁茂地の3調査地(表-12)はもとより、広く林内各所でスギゴケ類を採取し、それに共生する外生菌根菌を調べた。その結果、採取したスギゴケ類のすべてに *T. terrestris* の菌糸があり、この菌糸が夏期にスギゴケ類各種の根系に綿のようについて生息しているのを観察した(写真-15)。

なお、上記のヤマコスギゴケのほか、スギゴケ (*Polytrichum juniperinum*)、コスギゴケ (*Pogonatum inflexum*)、コセイタカスギゴケ (*P. contortum*)、セイタカスギゴケ (*P. japonicum*) 及びミヤマスギゴケ (*P. alpinum*) にも本菌を確認した。

一方、エゾマツ天然生稚樹は古くから蘚類あるいは蘚苔類上でよく更新することが知られている(菊池, 1923; 本多, 1925; 坂井, 1931; 今井, 1936; 永野, 1972; 北海道営林局, 1980)。しかし、その蘚類、蘚苔類を分類・同定した研究例は見あたらない。したがって、この調査で明らかになったスギゴケ類に生息する *T. terrestris* は、エゾマツの天然下種更新に関与する外生菌根菌として恐らく初めて注目されたものであろう。

VI. 亜成木段階の菌類

1. 目 的

北海道におけるエゾマツの病害に関する報告は、人工植栽に関する稚苗、稚・幼樹段階の病害研究(小野・遠藤, 1954; 魚住, 1956; 亀井・井上, 1959; 佐藤, 1960; 高橋郁, 1979)と天然生林の成木段階(山野, 1935; 亀井・星, 1948; 亀井, 1951; 千葉・寺本, 1952; 今関・青島, 1955; 佐々木・横田, 1955; YOKOTA, 1956, 1957; 矢沢, 1956, 1958; 亀井・五十嵐, 1958; 今関, 1959; 亀井, 1959; 青島ら, 1977)に関するものに限られ、中間段階である亜成木の病害研究が欠けている。

そこで本研究では、亜成木段階のエゾマツ天然生更新木に対する菌類ないし主要病害菌について調査・観察を行ったので、本章ではその結果について述べ、稚・幼樹段階に関する成果・知見とを比較して相違点を明らかにする。

2. 調査地および方法

本研究は、前章の倒木更新・林床更新の稚・幼樹に対する菌類の調査と平行して、同じ調査地、同じ方法で行った。調査は1972年～'74の3カ年、春・秋期に行ったほか、1986年秋期まで機会あるごとに実施し、資料を集積した。

表-14 亜成木段階のエゾマツから検出された菌類
Table 14. Fungi found on sub-adult trees of Yezo spruce

菌名 Fungi	寄生部位など Part of attack
<i>Atropellis treleasei</i> (アトロペリス胴枯病菌)	衰弱・枯死樹幹下部 on under part of weakened or dead trunks
<i>Chlorosplenium aeruginosum</i> (ロクショウグサレ菌)	枯死樹幹 on dead trunks
<i>Chrysomyxa deformans</i> (トウヒさび病菌)	新芽 on new foliar buds
<i>Coriolus hirsutus</i> (アラゲカワラタケ)	枯死まもない樹幹 on trunks just after death
<i>Dacryomyces aurantius</i> (アカキクラゲ)	枯損樹幹 on dead trunks
<i>Gloeophyllum odoratum</i> (ニオイアミタケ)	枯損樹幹 on dead trunks
<i>Hirschioporus abietinus</i> (シハイタケ)	枯損樹幹 on dead trunks
<i>Hymenochaete yasudai</i> (タバコウロコタケモドキ)	枯損樹幹 on dead trunks
<i>Lachnellula calyciformis</i> (がんしゅ病菌)	枝・樹幹 on branches and trunks
<i>Lophium mytilinum</i> (ロヒューム枝枯病菌)	枝・樹幹 on branches and trunks
<i>Lophodermium piceae</i> (葉ふるい病菌)	針葉 on needles
<i>L. nervisequia</i> (葉ふるい病菌)	針葉 on needles
<i>Phacidium abietis</i> (ファシディウム雪腐病菌)	雪中下枝の針葉 on needles on branches in snow
<i>Schizophyllum commune</i> (スエヒロタケ)	枯死まもない樹幹 on trunks just after death
<i>Stereum sanquinolentum</i> (チウロコタケモドキ)	枯死立木の樹幹下部 on under trunks of dead standing trees
<i>Trybliopsis pinastri</i> (トリブリディオブシス枝枯病菌)	衰弱・枯死枝・樹幹 on weakened or dead branches and trunks
<i>Valsa abietis</i> (キトスポラ胴枯病菌)	衰弱・枯死枝・樹幹 on weakened or dead branches and trunks

3. 結果および考察

亜成木段階のエゾマツに対する菌類として表-14 のとおり 16 属 17 種が検出された。このうち稚・幼樹段階でも確認されたのは枝枯病菌 (2 種)、がんしゅ病菌および葉ふるい病菌 (2 種) 等である。また、ファシディウム雪腐病菌も検出されたが、稚苗・稚樹段階の重要病害菌である暗色雪腐病菌は認められなかった。木材腐朽菌類として、アラゲカワラタケ、アカキクラゲ、スエヒロタケ、シハイタケ、およびチウロコタケモドキが検出された。これらは成木段階で主要な腐朽菌となるものである。したがって、寄生ないし腐朽菌類の菌相遷移の視点からするとエゾマツの亜成木段階は途中相的段階にあるといえる。

なお、病害菌採集時の観察によると、アトロペリス胴枯病 (高橋郁・佐保, 1975, 写真-30) を例外として、多くの病原菌による被害の程度は稚・幼樹段階の被害程度に比べて軽微で、しかも単木的な被害に留まっているのが特徴である。つまり、亜成木段階には稚・幼樹段階に見られたような重要病害が少なく、樹病学的にみれば稚・幼樹段階より安定しているといえる。ただアト

ロベリス胴枯病のみは、標高 700 m~1,100 m の間に生育するエゾマツの亜成木の主幹にみられ、それから上部を枯死せしめている。したがって、本病は亜成木段階において注目すべき病害であると判断される。

VII. 成木段階の菌類

1. 目 的

北海道の自生針葉樹エゾマツにつく寄生ないし腐朽菌類に関しては山野 (1931, 1935), 千葉・寺本 (1952), 今関・青島 (1955), YOKOTA (1956, 1957), 矢沢 (1956, 1958), 亀井・五十嵐 (1958), 亀井 (1959), 青島ら (1977) などの報告がある。これらの報告の多くは短期の採集・調査によるものであるためか、記述された菌類の種類には軟質菌が少なく硬質菌が多い。また、研究の内容も病原学的なものや菌害調査に留まっており、更新との関わりについて調査・研究した事例は少なく、わずかに青島ら (1977) の報告がみられるのみである。ただし、褐色腐朽木でエゾマツの稚苗の生育がよいとする実験例が 1, 2 みられる (内田, 1941; 五十嵐, 1983)。

一方、今関 (1958) は、北海道の天然生針葉樹林を調査して、おびたしい菌害があることを認め、この天然林は菌害→風害→虫害 (エゾマツのヤツバキクイムシ) という一連の系列による破壊とそれに伴う更新を繰り返す、その主役を果たしているのがサルノコシカケ類 (木材腐朽菌) のエゾノコシカケ、カイメンタケ等であると述べている。

以上の知見から想定されるように、北海道中央部のササ類を伴う亜寒帯針葉樹林ではその森林形成、すなわち、エゾマツ・トドマツ林の天然更新に果たしてきた倒木の役割は極めて大きく、かつ発芽生育の基盤となる倒木の腐朽促進の担い手としての菌類の役割は見過すことができない。

そこで本章では、エゾマツの天然生壮・老齢樹を如何なる寄生菌類が侵犯し、天然林の林冠層解体を誘起しているかを明らかにし、併せて倒木更新の基盤形成に関与する主要菌類について究明する。

2. 調査地および方法

調査は、前山地域 (7~9 林班) および奥林地 (13, 41, 44, 90, 97 及び 98 林班) で行った (図-2)。ここは、演習林のうちでも代表的な亜寒帯針葉樹林の成立している所であり、その林床は密なササ類で覆われ、エゾマツ、トドマツの更新は殆どが倒木更新に依存している。前山での調査は、1972 年~'74 年、奥林地でのそれは 1975 年~'80 年に行い、両調査地ともに春・夏・秋各期に 1~2 回の菌類調査・採集日を設け、その都度、調査地内の車道ならびに林道周辺にあるエゾマツの生立木、枯損木、倒木、根株等に着く菌類を採取した。見出された菌類はその場で菌名、腐朽状態、寄主木の胸高直径、子実体の着生状況等を調査記録した。なお、同定は伊藤誠 (1955), 亀井 (1959) および青島ら (1977) の報告を参考として行ったが、この他、特に担子菌類 (硬質菌類) については直接、青島博士の鑑定を仰いだ。

3. 結果および考察

エゾマツ成木段階の寄生菌類の採取資料は、表-15 のとおりである。なお、生立木と倒木・枯損木を分けて菌類を分類したが、前者で検出した菌類 (さび病菌を除く) の大半は比較的新しい

表-15 エゾマツの成木段階で検出された菌類—生立木の寄生菌類—
Table 15. Fungi found on adult trees of Yezo spruce—on living trees—

菌名 Fungi	寄生部位など Part of attack
<i>Chrysomyxa deformans</i> (トウヒさび病菌)	新芽 on new foliar buds
<i>Coriolus hirsutus</i> (アラゲカワラタケ)*	衰弱・枯死枝・樹幹 (辺材腐朽, 白腐れ) on weakened or dead branches and trunks (white sap rot)
<i>Cryptoderma yamanoi</i> (エゾノコシカケ)*	生木樹幹 (心材腐朽, 白腐れ) on living trunks (white heart rot)
<i>Fomitopsis pinicola</i> (ツガサルノコシカケ)*	生木・枯死樹幹 (心材腐朽, 褐色腐れ) on living and dead trunks (brown crumbly rot)
<i>Heterobasidion annosum</i> (マツノネクチタケ)*	生木・樹幹下部 (根株心材腐朽, 白腐れ) on under part of living trunks (butt rot, white spongy rot)
<i>Laetiporus sulphureus</i> (アイカワタケ)	生木・枯死樹幹 (心材腐朽, 褐色腐れ) on living and dead trunks (heart rot, brown cubical rot)
<i>L. sulphureus</i> var. <i>miniatus</i> (マスタケ)*	生木・枯死樹幹 (心材腐朽, 褐色腐れ) on living and dead trunks (heart rot, brown cubical rot)
<i>Lophodermium nervisequia</i> (葉ふるい病菌)	針葉 on needles
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (カイメンタケ)*	生木・枯死樹幹下部 (根株心材腐朽, 褐色腐れ) on under part of living and dead trunks (butt rot, red brown cubical)
<i>Onnia tomentosa</i> (ニセカイメンタケ)	生木の根部 (根株心材腐朽, 白腐れ) on living root (butt rot, white rot)
<i>Schizophyllum commune</i> (スエヒロタケ)*	衰弱・枯死樹幹 (辺材腐朽, 白腐れ) on weakened and dead trunks (sap rot, white rot)
<i>Valsa abietis</i> (キトスポラ胴枯病菌)	衰弱・枯死樹幹 on weakened and dead trunks

—倒木・枯損木の菌類—

—on fallen and dead trees—

菌名 Fungi	寄生部位など Part of attack
<i>Aleurodiscus</i> sp. (アカコウヤクタケの1種)	枝樹皮 on bark of branches
<i>Armillariella mellea</i> (ナラタケ)*	樹幹下部・根株 (白腐れ) on under part of trunks and stumps (white rot)
<i>Chlorosplenium aeruginosum</i> (ロクショウグサレ菌)	樹幹 (青腐れ) on trunks (blue rot)
<i>Cryptoporus volatus</i> (ヒトクチタケ)*	立枯の樹幹樹皮 (辺材腐朽, 白腐れ) on bark of dead standing trees (sap rot, white rot)
<i>Dacryomyces aurantius</i> (アカキクラゲ)	樹幹・切株 on trunks and stumps
<i>Fomitopsis insularis</i> (レンガタケ)	樹幹下部・切株 (白腐れ) on under part of trunks and stumps (white rot)
<i>F. officinalis</i> (エブリコ)	樹幹・根株 (褐色腐れ) on trunks and stumps (brown rot, or carbonizing rot)
<i>Ganoderma valesiaceum</i> (マンネンタケの1種)	根株 (白腐れ) on stumps (white rot)
<i>Gloeophyllum odoratum</i> (ニオイアマタケミ)	樹幹 on trunks
<i>G. sepiarium</i> (キカイガラタケ)*	樹幹・伐根 (辺材腐朽, 褐色腐れ) on trunks and stumps (sap rot, brown rot)

表-15 (つづく)
Table 15. (continued)

菌 種 Fungi	寄生部位など Part of attack
<i>Gyrophana lacrymans</i> (ナミダタケ)	樹幹 (褐色腐れ) on trunks (brown rot)
<i>Hapalopilus fibrillosus</i> (カボチャタケ)*	樹幹 (心材腐朽, 褐色腐れ) on trunks (heart rot, brown rot)
<i>H. qypseus</i> (シクイタケ)	樹幹 on trunks
<i>H. nidulans</i> (アカゾメタケ)	枝 on branches
<i>Hirschioporus abietinus</i> (シハイタケ)*	枝・樹幹 (辺材腐朽, 白腐れ) on branches and trunks (pitted sap rot, white rot)
<i>H. fusco-violaceus</i> (ウスバシハイタケ)	枝・樹幹 (辺材腐朽, 白腐れ) on branches and trunks (pitted sap rot, white rot)
<i>Hymenochaete yasudai</i> (タバコウロコタケモドキ)	枝 on branches
<i>Inonotus</i> sp. (カワウソタケの1種)	樹幹下部 (白腐れ) on under part of trunks (white rot)
<i>Lachnellula calyciformis</i> (がんしゅ病菌)	枝・樹幹樹皮 on bark of branches and trunks
<i>Melanoporia cajanderi</i> (ケニクアミタケ)*	樹幹・根株 (心材腐朽, 褐色腐れ) on trunks and stumps (heart rot, brown rot)
<i>M. rosea</i> (バライロサルノコシカケ)*	樹幹・伐根 (心材腐朽, 褐色腐れ) on trunks and stumps (heart rot, brown rot)
<i>Pleurocybella porrigens</i> (スギヒラタケ)	切株 on stumps
<i>Pleurotus ostreatus</i> (ヒラタケ)	樹幹・切株 (白腐れ) on trunks and stumps (white rot)
<i>P. pulmonarius</i> (ウスヒラタケ)	樹幹 (白腐れ) on trunks (white rot)
<i>Pseudohydnum gelatinosum</i> (ニカワハリタケ)	切株 on stumps
<i>Sparassis crispa</i> (ハナビラタケ)	根株 (心材腐朽, 褐色腐れ) on stumps (heart rot, brown rot)
<i>Stereum sanguinolentum</i> (チウロコタケモドキ)*	枝・樹幹 (辺材・心材腐朽, 褐色腐れ) on branches and trunks (red sap rot or red heart rot, brown rot)
<i>Trametes heteromorpha</i> (ミヤマシロアミタケ)	枝・樹幹 (褐色腐れ) on branches and trunks (brown rot)
<i>Tryblidiopsis pinastri</i> (トリブリディオブシス枝枯病菌)	枝・樹幹樹皮 on bark of branches and trunks
<i>Tyromyces borealis</i> (エゾタケ)	樹幹 (白腐れ) on trunks (white rot)
<i>T. caesioides</i> (アオゾメタケ)	枝 (褐色腐れ) on branches (brown rot)
<i>T. chioneus</i> (オオオシロイタケ)	枝 on branches
<i>Valsaria</i> sp.	樹幹樹皮 on bark of trunks

注) * 印は本調査地内において検出頻度の高い菌類

Note) An asterisk (*) indicates the dominant fungus found in this survey area.

倒・枯損木でも観察された。しかし、菌類の生態的位置付け（先駆的分解者）あるいは病原性を重んじる観点から前者で得られた菌類を後者にも載せることは敢えてしなかった。

表-15 に示すとおり、エゾマツ生立木の寄生菌類として 11 属 12 種を検出した。すなわち、辺材腐朽菌としてアラゲカワラタケとスエヒロタケを、また心材腐朽菌としてエゾノコシカケ（写真-34）、ツガサルノコシカケ（写真-31）、マツノネクチタケ、アイカワタケ、マスタケ、カイメンタケ（写真-32）およびニセカイメンタケを確認した。これらのうち、検出頻度の高いのは、アラゲカワラタケ、エゾノコシカケ、スエヒロタケ、ツガサルノコシカケ、マスタケ、マツノネクチタケおよびカイメンタケであった。この 7 種の出現傾向としては、アラゲカワラタケとスエヒロタケの 2 種は胸高直径 7~30 cm の衰弱・風害木に目立ってみられた。一方、ツガサルノコシカケ、マツノネクチタケ、カイメンタケ、マスタケ、およびエゾノコシカケの 5 種は 30 cm 以上の大径木に多く認められた。後の 5 種は表-15 のとおり、根株心材腐朽菌もしくは心材腐朽菌であるために、これらに著しく侵害された被害木には倒壊（根元・幹折れ）するものもあった。

今関・青島(1955)および今関(1958)によれば、亜寒帯林の針葉樹は樹齢が高くなるほど菌害にかかりやすく、その心材腐朽は木材の収穫に直接影響し、他方、心材腐朽菌による腐朽は材積的損害よりも風害の最大誘因となりうるという。こうしたことを考えると、上記 5 種の腐朽菌類はこの地域でもエゾマツ生立木にとっての重要病害菌であり、風害等による倒壊はもとより、寿命の短縮にも大きな影響を与えているであろう。他面、こうした菌類の関与は、エゾマツ倒木更新のための発芽・生育床の形成に大きな役割をも果たすことになるであろう。

一方、倒木・枯損木上の菌類（生立木上の菌類は除く）は、24 属 33 種が検出された。また、検出頻度の高いものとしてナラタケ、ヒトクチタケ、キカイガラタケ、カボチャタケ、シハイタケ、ケニクアミタケ、バライロサルノコシカケおよびチウロコタケモドキの 8 種が上げられる。これらの菌の寄生部位は、ナラタケが樹幹下部あるいは根株、またヒトクチタケが立枯れ木の樹皮に多く、このため倒木腐朽への関与は小さいと思われる。また、キカイガラタケ、カボチャタケ、シハイタケ、ケニクアミタケ、バライロサルノコシカケおよびチウロコタケモドキの 6 種は、心材腐朽菌もしくは辺材腐朽菌であり、特に倒木の腐朽促進に大きく関与することが確認されている。さらに、この 6 種のうち白腐れ（白色腐朽菌）のシハイタケを除く 5 種はすべて褐色腐れ（褐色腐朽菌）である。つまり、褐色腐朽菌の方が種数で白色腐朽菌を上回り、倒木の腐朽菌として検出頻度の高くなっていることが確認された。

以上、演習林地域内でエゾマツの倒木・枯損木の腐朽促進に関与する主要な菌類としては上記の 6 種を上げることができ、これらはエゾマツの倒木更新のための発芽・生育床の形成に大きな役割を果たしていると考えられる。

VIII. 台風後の風害木に発生した菌類の遷移と腐朽

1. 目 的

風害木が天然林内にそのままの状態で放置されると、菌害や虫害等によって時間の経過と共に材質劣下を起こし（塚田, 1963）、木材評価にも大きな影響を及ぼす。したがって、風害地から可及的すみやかに被害木を搬出することが大切であり、同時にこれは林地内での菌害や虫害伝播・蔓延を防ぐ措置でもある。しかし、従来風害木の材質劣化を引き起こす菌類に関する調査は多くなかった（矢沢, 1958; 亀井, 1959）。

演習林では1981年(昭和56年)8月の台風15号によって、エゾマツ、トドマツを主体とする天然林に面積約8,700 ha, 材積が凡そ81万 m^3 に達する開設以来最大の被害を喫した。被害は奥地林(亜寒帯針葉樹林)のほぼ全域と里山の一部に及び、その中でも南東斜面および高台地に集中して起きた(高田ら, 1986)。

この風害を契機として筆者らは、風害跡地に設けられた調査地で、菌類の分布状況、子実体発生(形成)程度とその頻度、さらに主要菌類による腐朽の進行状況等について、風害直後から定期的継続的に調査・観察を行ってきた。

本章では、その結果に基づいて、エゾマツの材質劣化を起こす主だった菌類とその遷移および腐朽状況について明らかにする。

2. 調査地および方法

1981年8月23日の台風15号被害跡地に風害総合調査を目的として設定された12カ所の調査地(倉橋ら, 1983; 筒井, 1984)のうち、特に樹種構成と標高を考慮して5カ所を菌類調査地として選んだ。各々の所属する林班名と標高は、26林班(330 m), 108林班(410 m), 48林班のIおよびII(540~580 m), 97林班のIおよびII(500~590 m), そして12林班(780 m)である(図-2)。

各々の調査地および周辺域内で無作為にエゾマツの風害木を選び、まず、その胸高直径、被害形態および生・死と、樹幹根元部分から枝条先端部までの間に、検出される菌(子のう菌類, 不完全菌類および担子菌類)とそれらの子実体形成度を記録した。また、菌類の同定にあたっては前章2の文献を参考にした。

風害直後(風害当年を1年目とする)から3年目までは、調査地とその周辺域で春・秋期の2回ほぼ定期的に、4年目以降は各調査地内でさらに回数を増やして精しく調査し菌類相を把握した。風害5年目までの調査対象木を表-16に示す。調査木合計は70本であったが、これらのうち根元折れと幹折れを合わせたものの比率は16%+11%で1/4程度であって、この殆どの折損部分には菌害が認められた。

さらに6年目の夏期(1986年下旬)に、風害2年目秋期から4年目秋期にかけて発生の認められた菌類の中から、頻度の高いもの6種を選び出し、それが寄生する被害木の腐朽状況を次のように調査した。まず、各調査地を概観して各々の菌の子実体の発生状況等を判断し、菌種別に代表的な被害木を3~5本ずつ選んで子実体が形成されている樹幹中央部から円盤を採り、この円盤の中に占める腐朽部分の面積比を求めて平均腐朽率を算出した。

3. 結果および考察

風害後5年目の秋までにエゾマツから検出された菌類は、表-17に示すように、子のう菌類が5種、担子菌類が22種、合計27種であった。また、子実体の形成部位を比べると、殆どの子のう菌類の子実体は樹幹樹皮上で認められるのに対し、担子菌類のそれは樹皮の剥脱した樹幹の材部で多くみられた。寄生部位から判断すると、子のう菌類は樹皮を侵し、担子菌類は樹幹木部を侵すものが多いように思われる。

一方、風害後4年間に検出頻度の比較的高かった菌類を選んで、その発生期間を図-13に示す。

風害当年のエゾマツにみられたのはエゾノコシカケ、カイメンタケ、マスタケおよびツガサル

表-16 調査対象エゾマツ風害木の本数と被害形態の内訳

Table 16. Number of wind damaged trees of Yezo spruce and damage pattern

1985年11月現在

(風害5年目)

This table collated up to Nov. 1985

(the 5th year after wind damage occurred)

調査地及び被害形態 Survey area and damage pattern	調 査 地 Survey area					合 計 Total
	12 林班 Comp. No. 12	26 林班 Comp. No. 26	48 林班 Comp. No. 48	97 林班 Comp. No. 97	108 林班 Comp. No. 108	
調 査 本 数 Number of trees surveyed	16	11	15	17	11	70
割 合 (%) Rate (%)	22.9	15.7	21.4	24.3	15.7	100

調査地及び被害形態 Survey area and damage pattern	被 害 形 態 Damage pattern				被害木の生死 Damaged tree	
	根元折れ Basal trunk breakage	根 返 り Uprooting	幹 折 れ Trunk breakage	傾 斜 Inclined trunk	生 Living	死 Death
調 査 本 数 Number of trees surveyed	11	49	8	2	12	58
割 合 (%) Rate (%)	15.7	70.0	11.4	2.9	17.1	82.9

注) 菌類調査の対象となったエゾマツ風害木の胸高直径は13~70 cmの範囲内にあった。

Note) D. B. H. of wind damaged trees surveyed was within the rang of 13~70 cm.

ノコシカケ(共に担子菌類)の4種であったが、2年目秋期になると子実のう菌3種[トリブリディオプシス枝枯病菌, キトスポラ胴枯病菌および *Valsaria* sp. (写真-33)]と担子菌2種[アラゲカワラタケとスエヒロタケ(写真-35)]が認められた。そして、3年目春期になると、これらの菌はいずれも子実体形成量と発生本数率を増加させた。しかし、同年秋になると、上の子のう菌類が減少し、代わってチウロコタケモドキ(写真-37), ウロコタケ属の1種, キカイガラタケ(写真-36), シハイタケ(写真-38)及びナラタケ(いずれも担子菌類)等が散見された。そしてさらに、4年目になると担子菌の大半が子実体形成量と発生本数を増やし、これらに加わって、ヒラタケ, アカキクラゲ, ケニクアミタケ, ツガサルノコシカケ, バライロサルノコシカケ及びヒトクチャタケ(いずれも担子菌類)が姿を見せ始めた。

以上の結果のうち注目すべき点は、①検出された各種菌類中特にアラゲカワラタケとスエヒロタケの2種が風害2年目の秋期から4年目秋期にかけて、どの調査地内でも他の菌に比べて形成量が多いこと、そして②萌芽を生じまだ生きている傾斜木や根返り木等にも両菌の子実体が認められたこと、また今回新たにエゾマツ風害木の樹皮部に関与する子のう菌類として検出頻度の高い3種を含む延べ5種の菌類が加えられたことである。

したがって、これら2種の担子菌類と5種の子のう菌類は風害後直ちにエゾマツの風倒木に侵入した菌であると想定される。

表-17 各調査地及び周辺域のエゾマツ風害木から検出された菌類

Table 17. Fungi found on wind damaged trees of adult Yezo spruce in and around each survey area

菌 類 Fungi	調 査 地 (標高) Survey area (Altitude)				
	12 林班 (780 m)	26 林班 (330 m)	48 林班 (540-580 m)	97 林班 (500-590 m)	108 林班 (410 m)
	Comp. No. 12 (780 m)	Comp. No. 26 (330 m)	Comp. No. 48 (540-580 m)	Comp. No. 97 (500-590 m)	Comp. No. 108 (410 m)
<i>Armillariella mellea</i> (ナラタケ)	+	+	+	+	+
<i>Atropellis treleasei</i> (アトロペリス胴枯病菌)*	+	-	-	-	-
<i>Coriolus hirsutus</i> (アラゲカワラタケ)**	+	+	+	+	+
<i>Cryptoderma yamanoi</i> (エゾノコシカケ)	+	+	+	+	-
<i>Cryptoporus volvatus</i> (ヒトクチャタケ)	-	+	+	+	+
<i>Dacryomyces aurantius</i> (アカキクラゲ)	-	+	+	-	+
<i>Daedaleopsis rubescens</i> (チャアミタケ)	-	-	-	+	-
<i>Fomitopsis insularis</i> (レンガタケ)	+	-	-	-	-
<i>F. pinicola</i> (ツガサルノコシカケ)	-	-	+	+	+
<i>Gloeophyllum odoratum</i> (ニオイアミタケ)	-	-	+	-	-
<i>G. sepiarium</i> (キカイガラタケ)	+	+	+	+	+
<i>Hirschioporus abietinus</i> (シハイタケ)	+	+	+	+	+
<i>Lachnellula calyciformis</i> (がんしゅ病菌)*	+	+	+	+	+
<i>Laetiporus sulphureus</i> (アイカワタケ)	-	-	-	+	-
<i>L. s. var. miniatus</i> (マスタケ)	+	+	-	+	-
<i>Melanoporia cajanderi</i> (ケニクアミタケ)	+	-	+	+	-
<i>M. rosea</i> (バライロサルノコシカケ)	+	-	+	+	+
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (カイメンタケ)	+	+	+	+	-
<i>Pleurotus ostreatus</i> (ヒラタケ)	+	+	+	+	-
<i>Schizophyllum commune</i> (スエヒロタケ)**	+	+	+	+	+
<i>Sparassis crispa</i> (ハナビラタケ)	+	-	-	-	-
<i>Stereum</i> sp. (ウロコタケ属の1種)	+	+	+	+	-
<i>S. sanguinolentum</i> (チウロコタケモドキ)	+	+	+	+	-
<i>Trametes heteromorpha</i> (ミヤマシロアミタケ)	+	-	-	-	-

表-17 (つづく)

Table 17. (continued)

菌 類 Fungi	調 査 地 (標高) Survey area (Altitude)				
	12 林班 (780 m) Comp. No. 12 (780 m)	26 林班 (330 m) Comp. No. 26 (330 m)	48 林班 (540-580 m) Comp. No. 48 (540-580 m)	97 林班 (500-590 m) Comp. No. 97 (500-590 m)	108 林班 (410 m) Comp. No. 108 (410 m)
<i>Tryblidiopsis pinastri</i> (トリブリディオブシス枝枯病菌)*	+	—	+	+	+
<i>Valsa abietis</i> (キトスポラ胴枯病菌)*	+	+	+	+	+
<i>Valsaria</i> sp.*	—	—	+	+	+
計 27 種 Total 27 species	20	15	20	21	13

注) * 印は子のう菌類, 他は全て担子菌類, ** 萌芽を生じまだ生きている傾斜木や根返り木からも検出される菌類

Note) An asterisk (*) indicates ascomycetous fungus, others are basidiomycetous fungus. Asterisk (**) indicates fungus found on wind damaged trees with inclined trunks, sprouts and uprootings.

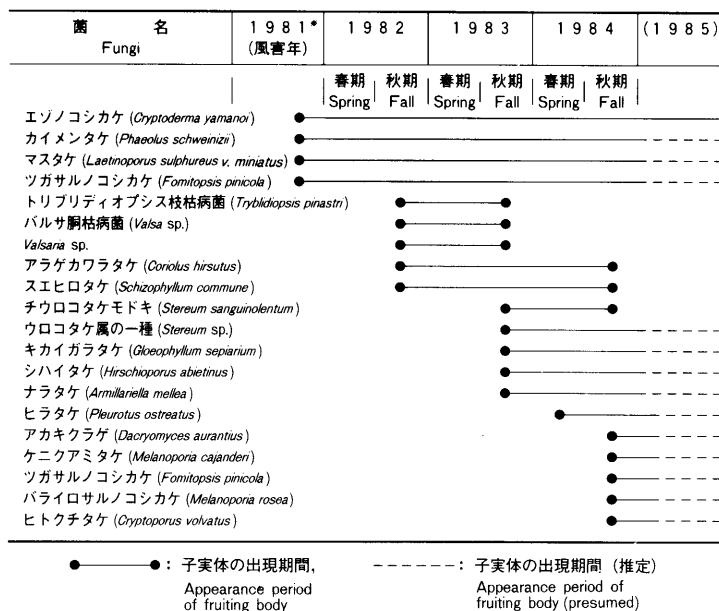


図-13 風害後4年間の年次別にみたエゾマツ風倒木上の検出頻度の高い菌類の出現状況

Fig. 13. Appearance period of fruiting bodies of dominant fungi found on wind fallen trees of Yezo spruce during the four years after wind damage occurred.

Note) An asterisk (*) indicates the year in which wind damage occurred.

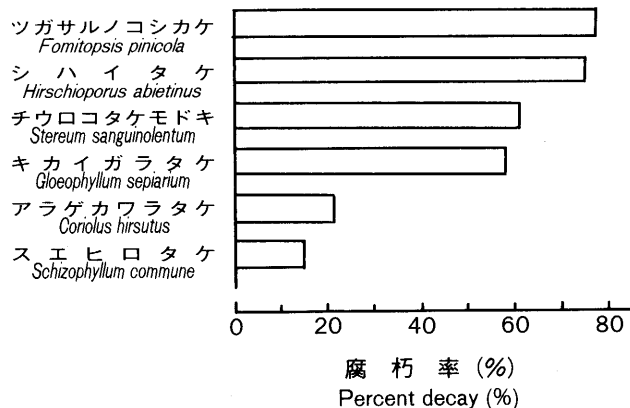


図-14 主要菌類によるエゾマツ風倒木の腐朽率 (風害 6 年目)

Fig. 14. Percent decay of main causal fungus found on wind fallen trees of Yezo spruce (in the 6th year after wind damage occurred).

北海道におけるエゾマツの風害木については、その材質劣下に関与する菌としてアラゲカワラタケ、ウロコタケ属の 1 種、カワラタケ、キカイガラタケ、シハイタケ、スエヒロタケ、チウロコタケモドキ等の菌があげられている (今関・青島, 1955; 矢沢, 1958; 亀井, 1959; 青島ら, 1977) が今回の調査では、上述のとおり、これらに加えて多くの子う菌や担子菌が追加された。

エゾマツ風害木の腐朽の進行状況について調べた結果を図-14 に示す。風害後 6 年目の秋期における腐朽率は、ツガサルノコシカケが最高の 77.1% を示し、以下、シハイタケ、チウロコタケモドキ、キカイガラタケの順に減り、アラゲカワラタケとスエヒロタケが最低の値を示した。

エゾマツの風害木にては、樺太での矢沢 (1956, 1958) の調査報告がある。それによると、風害後満 2~4 年で 13 種の腐朽菌が検出されたが、中でもエゾマツ青変菌、シハイタケ、キカイガラタケおよびツガサルノコシカケの 4 種が多く、特にツガサルノコシカケの腐朽力が最も強かったという。

風害木の腐朽程度は腐朽菌の種類のほか、風害木の被害形態、枯損後の経過年数、放置場所 (環境)、樹齢などによって大きく異なるが、本研究の風倒後 6 年目の時点でツガサルノコシカケ、シハイタケ、チウロコタケモドキ、キカイガラタケの 4 種が、矢沢 (1956, 1958) の報告と同じように、エゾマツ風倒木の材質劣化を起こす菌類として関与していることが確かめられた。

IX. 総合考察: 菌類の天然下種更新への関わり

1. 目的

これまでに明らかにされた事実を踏まえて、エゾマツの各生育段階に対する主要菌類を抽出し、それらの生態が如何にエゾマツの天然下種更新 (初期段階) に関与するかについて検討を加えた。

2. エゾマツの更新と各生育過程における主要菌類の生態との関係

本研究で得られた知見に基づいて、エゾマツの天然更新 (経過) と各生育段階における各種の枯死要因との関係、また、各生育段階における主要菌類のみの関与状況を模式的に図-15 に示す。

なお、この図では、ササ型林床のエゾマツ林は倒木（根株も含む。以下「倒木」という）上を主な更新場所にするという前提に立つ。

主要菌類の生態的関与という視点からエゾマツの天然更新を生育段階ごとにみると（図-15）、まず、トウヒ球果さび病菌（III の 1）の加害を回避したエゾマツの種子は、一旦攪乱されて A_0 層を失った林床に散分され発芽する。しかし、ササ類が密生する林床や A_0 層の厚い林床では落下種子の大部分は発芽に至らない（III の 2）。幸いに発芽した芽生えは、1 回目の越冬期に積雪との関わりが深い暗色雪腐病菌に侵害され、また、時には夏期～秋期に苗立枯病菌の加害もうける。そして、両病害菌に感受性の強いエゾマツはトドマツより激しく犯され枯死・消滅する。また、稚苗段階には暗色雪腐病菌が出現して、冬期積雪下で倒伏するエゾマツを攻撃枯死させる（IV の 1）。さらに、地はぎ地の場合にはチャイボタケ病菌も出現する（IV の 2）。

これに対して、倒木上で着床する機会を得たエゾマツの芽生え、稚苗および稚樹は、暗色雪腐病害および苗立枯病害を回避できるばかりでなく、無菌・貧栄養的な倒木上で外生菌根菌の助け（細根の形成促進、水・養分の補給及び根の保護など）を借りて安定的な生長をすることができ。特殊更新立地、すなわち安山岩礫地、熔結凝灰岩礫地、林道法面、スギゴケ繁茂地および地はぎ地でも、倒木上と同じく無菌・貧栄養的な条件を備えているため、エゾマツの芽生えは発生がしやすく、さらに菌根菌の助けを借りて、安定した生長ができる（IV の 3 および V の 3～4）。しかし、このうち、地はぎ地ではやがて広葉樹の落葉堆積が多くなるに従って暗色雪腐病菌の密度や被害が高まり、これによってエゾマツの苗が枯れやすくなる（IV の 3 および V の 3）。

このことから、倒木と地はぎ地を除く特殊更新立地との間には、エゾマツの種子発芽・生育床としての大きな違いはなくエゾマツの更新は可能となる。ササ型林床ではエゾマツの更新は極めて難しく、こうした立地では倒木上での更新を余儀なくされている。

さらに、幼樹段階になると積雪との関わりで多発するもう一つの重要な病害菌、ファシディウム雪腐病菌が関与する。この菌は特に積雪下にある林床更新木を著しく侵害し、時にはその生育の可否に大きな影響を与える。しかし、倒木の上面は林床よりは高い位置にある等の理由で、倒木更新稚・幼樹にとってはこの病害（暗色雪腐病菌も含む）から回避しうる好適の場所となり、エゾマツの生育・更新にとって倒木の果たす役割は極めて大きい（V の 1 および 2）。

したがって、多雪地域・ササ型林床におけるエゾマツ実生（トドマツも同じ）は、この段階で如何に早く伸長して、ファシディウム雪腐病が発病する積雪（危険域）中から脱け出すかが、更新成就への分かれ路といえる（V の 2）。

そして、この段階を経て亜成木段階に入るが、この段階においては主要病害は少なく、アトロペリス胴枯病が唯一のものである（VI）。

一方、エゾマツ、トドマツ等の天然林は台風などによって大被害を受けることがある。そしてそれによって生ずるエゾマツやトドマツなどの風害木は、生立木の寄生菌類（先駆的分解者）あるいは材質劣下を起こす菌類（腐朽菌類）の関与によって新たな発芽・生育床の基盤となる。したがって、この風害木の分解を促進する作用の担い手として、まず、子のう菌類、次いで担子菌類の役割は極めて重要なものとなる（VII および VIII）。つまり、このような菌類の分解作用によって、倒木に発芽床が形成され、そして、その上にエゾマツの芽生えの発生をみることになる。

要するに、エゾマツ天然林は、こうした経過で天然更新を繰り返し、現在の姿を形成してきたものと推定される。

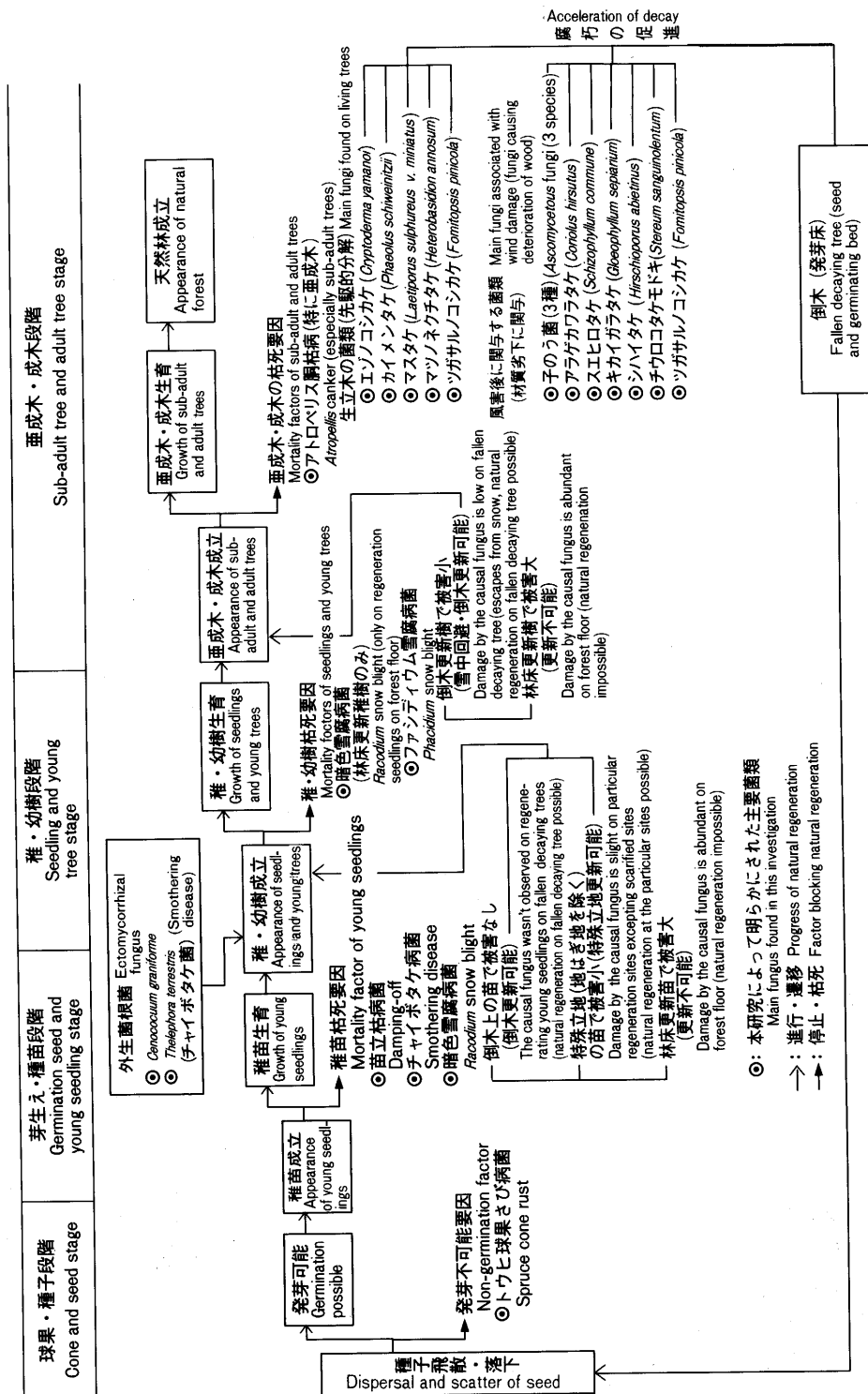


図-15 天然更新におけるエゾマツの生育段階と関与する主要菌類の関係

Fig. 15. Relationship between various stages of Yezo spruce and associated main causal fungi in natural forest with sasa-grass type floor.

また、エゾマツは、火山灰降下、火山泥流、山火事などの突発的な変異に伴って大面積の一斉林を形成するともいわれている（新島，1921；本多，1925；植村，1929，1932；坂井，1931；津村，1953；中尾，1973；柳沢ら，1971；旭川営林局，1978）。このような一斉林形成の現象と機構も、上記のササ型林床における倒木更新，あるいは特殊立地における更新，これらの立地の無菌・貧栄養条件とそこでの外生菌根菌の生息，そしてそれに依存するエゾマツの種特性等により説明できる（Vの4）。

芝野ら（1984）は、演習林内1981年の15号台風跡地で風倒木の樹齢を調査し、エゾマツは最高樹齢316年までの広い幅の中で、いくつかの樹齢階に集中するが、トドマツには樹齢200年を超すものは殆どなくて、樹齢の幅が狭く、集中する年代も限られていることを報告した。このような結果は、この森林では台風、虫害、寿命など種々の要因がからんで倒木更新を基盤とする天然更新が行われ、樹齢階の異なるエゾマツ林が成立してきたことを意味する。このような演習林内のササ型林床におけるエゾマツは、火山泥流地や山火事跡地などの一斉林とは異なる樹齢分布を示していると考えられる。

また、倉橋ら（1983）が演習林内の固定調査区で行った植生調査の結果によると、エゾマツ稚樹の分布は、腐朽倒木・根株上、凸状地表上（根返り木跡のマウンド）、および平坦地表上の3者ではそれぞれ97.4%、2.1%、および0.5%の割合で更新し、凸状地表上を含めても林床上では僅か3%足らずしかみられない。これに対し、同じ場所でのトドマツの割合は45.2%、13.1%そして41.7%であった。これは、演習林内のササ型林床ではエゾマツがトドマツに比べて遥かに少なく、かつ倒木更新への依存率が極めて高いという筆者の調査結果と一致するものであり、また、エゾマツ更新は発芽・生育床の違いに依存していることも示している。

上述のように、現在、演習林内の亜寒帯針葉樹林域の広い部分は密なササ類によって覆われ、エゾマツはもとより他の多くの樹種の天然更新をも困難にしている。このため、演習林の森林経営方法の主流である林分施業法（柴田，1988）に基づいて行われる伐採・搬出は、一面、エゾマツの資源の減少と併せてその天然発芽床の収奪減少の危険にも繋がっていると思われる。

3. 菌類生態と関連させた天然下種更新（初期段階）施業の在り方

上述のように、ササ型林床におけるエゾマツの天然更新の過程が解明され、その各段階に関与する菌類の役割と倒木更新の意義も明らかになった。しかしながら、天然林の伐採によってエゾマツ資源は急速に減少しており、それはまた更新のための生育基盤としての倒木原材の不足にも直結している。また、倒木に依存する場合のエゾマツの更新は極めて長い年月を要するが、かと言って火山噴火等の突発的な変異によって特殊更新立地の生成を期待するわけにもいかない。

そこで、このような倒木依存型の天然更新をできるだけ有効に利用するためには、①針葉樹の風倒木、枯損木、菌害木、虫害木等を積極的に伐倒して林内に配置し、これらを天然更新の発芽床として活用する。②A₀層の除去をねらいとして小面積単位の火入れ地拵えを行う。③①および②の方法が不可能ならば「地はぎ」策を講じる、などの人為的な補助手段が必要である。

図-16にも示すとおり、A～Bの各発芽床には外生菌根菌が侵入・繁殖しやすいという共通の利点があり、エゾマツにとって好適の更新立地となりうるであろう。しかも、Aの伐倒木は重要病害である暗色雪腐病とファシディウム雪腐病を回避する場所になり、また、Bでは林床が無菌化するために暗色雪腐病や苗立枯病が発生しにくいという利点もある。一方、CはAおよびBに

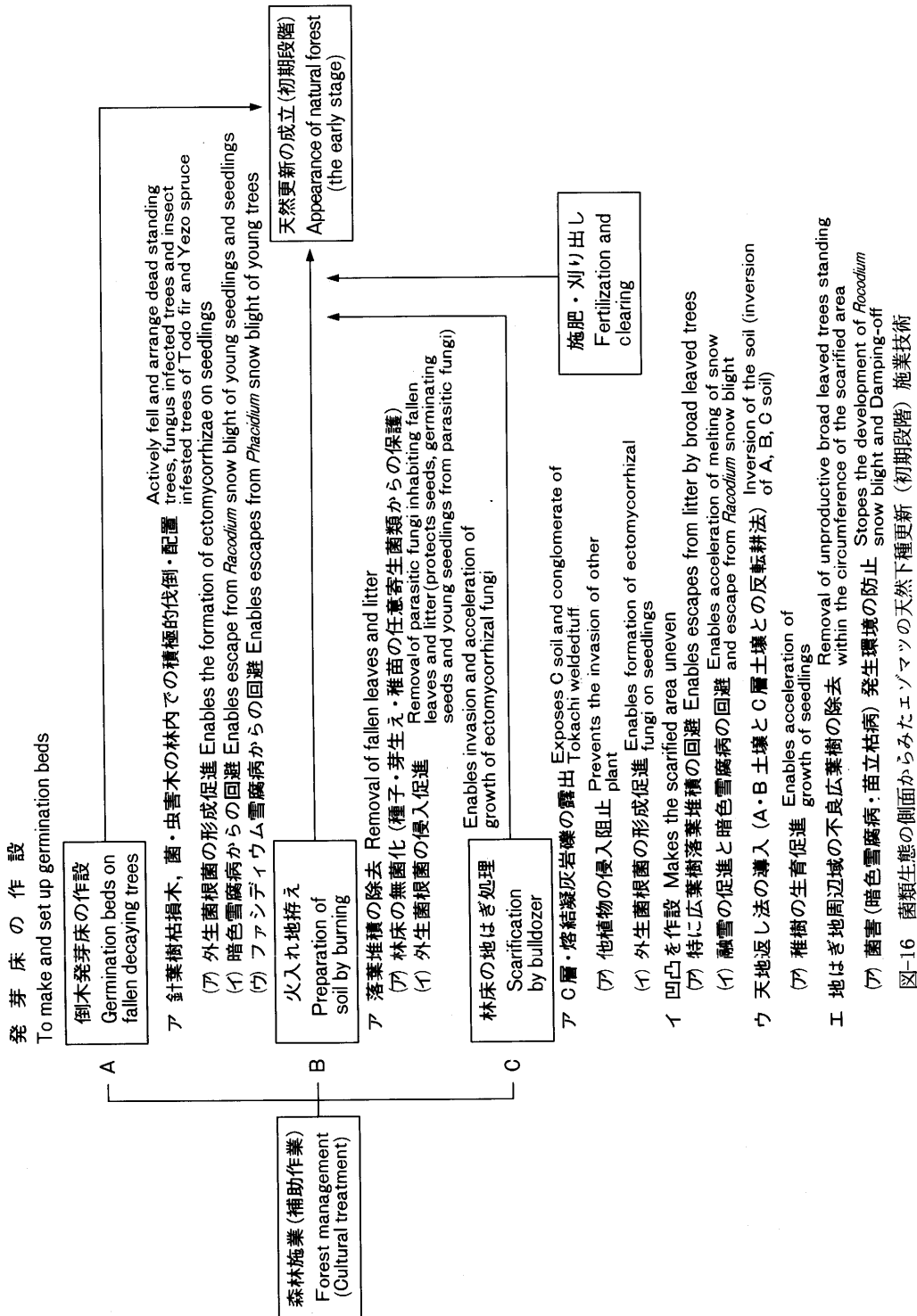


Fig. 16. Working techniques for the early stages of natural regeneration of Yezo spruce from the standpoint of fungal ecology.

表-18 主に菌類生態からみたエゾマツ天然更新良

Table 18. Common factors at favorable natural regeneration sites of Yezo spruce from the stand-

更新良好地 Favorable natural regeneration sites	右 の 符 号 Common factors present
<u>更新良好地</u> Normal favorable natural regeneration sites	
火山泥流跡地 on the traces of volcanic mud flow	1, 2, 3, 5, 6, 7, 10, 12
火山噴出物堆積地 (未熟火山礫) on the volcanic ejecta (the unripe volcanic lapilli)	1, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 12
倒木・根株上 on fallen decaying trees and stumps	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
<u>局所的更新良好地</u> Particular natural regeneration sites	
安山岩 (大礫) 地 on conglomerate sites by andesite	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12
地はぎ地 (B・C 層土壌の露呈地)* on scarified sites (B, C soil)*	1, 3, 10
スギゴケ繁茂地** on <i>Polytrichum</i> sites**	1, 2, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 12
林道法面地 on sloping sites of forest roads	1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 11, 12
熔結凝灰岩礫地 on conglomerate sites by Tokachi welded tuff	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12

注) 1) * 共通の長所が少なく、不確定要素が多い。2) ** スギゴケの仮根部分には春から夏にかけて、外生菌根菌の一種 *Thelephora terrestris* の生息が顕著である。3) ○印は更新良好地の全体に共通する長所。

Note) 1) An asterisk (*) indicates those particular natural regeneration sites at which the common factors are considered very poor. 2) (**) indicates ectomycorrhizal fungus which live together in symbiosis on natural seedlings of Yezo spruce, *Thelephora terrestris* is clearly recognized on the rhizoids of *Polytrichum* spp. through spring into summer. 3) ○ indicates those common factors which occur at all favorable natural regeneration sites.

比べて作設当初は無菌化しているが、更新条件に対する共通の長所が少なく、しかも、やがて害菌が再び侵入して更新樹の枯死も多くなる (表-18)。いいかえれば、

①地はぎは、更新樹の種子にとって安定した条件の発芽床を作り、同時に腐植層 (特に A₀ 層) 内に生息する暗色雪腐病菌や苗立枯病菌などの病原性のある菌類を除去する一方で、外生菌根菌の侵入・繁殖を可能にする。

②しかし、地はぎ後、数年もしくは 10 数年を経るうちに、周辺からの広葉樹や草本類の落葉及び枝条などによって、再び腐植層が形成され、同時に、病原性のある菌類の密度も高められる。

以上のことから、エゾマツ更新に必要な地はぎは A₀ 層堆積のできにくい地表処理が求められ

好地の共通の長所（芽生え・稚苗・稚・幼樹段階）

point of fungal ecology (in germinating seed, young seedling, seedling and young tree stages)

共通点および長所

Common factors

- ① 落葉堆積層（Ao 層）が少ない ⇔ 暗色雪腐病・苗立枯病が発生しにくい
Ao horizon is poor ⇔ Damping-off and *Racodium* snow blight can't develop
- 2 落葉（広葉樹）の堆積がでにくい ⇔ 冬期間芽生え・稚苗の圧迫死がなく、且つ暗色雪腐病菌の密度も高まりにくい
The ground litter of deciduous broad leaves tree can't form ⇔ Mortality by pressure of leaves on germinating seeds and young seedlings overwinter is low, and also density of *Racodium* snow blight fungus doesn't increase
- ③ 一般的な林床より無菌的・貧栄養の要素が強い ⇔ 外生菌根菌が侵入し、繁殖しやすい
Favorable natural regeneration sites are aseptical and of poor nutrition more so than the normal forest floor ⇔ Penetration and development of ectomycorrhizal fungus is made possible
- 4 一般林床より高いので雪解けが早い ⇔ 暗色雪腐病・ファシディウム雪腐病の回避場所となる
Because favorable natural regeneration sites have a higher position than the normal forest floor, melting of snow is speedy ⇔ Therefore, these sites act as places where *Racodium* snow blight and *Phacidium* snow blight can be avoided
- 5 水はけ・保水性が良い ⇔ 苗の生育に良い
The drainage and retention of water is good ⇔ The growth of seedlings is good
- 6 水はけが良い ⇔ 霜柱被害が起こりにくい
The drainage is good ⇔ Frost pillar injury doesn't occur
- 7 土壌粒子が少ない ⇔ 土被被害が起こりにくい
The soil grains are few ⇔ Damage of young seedlings by covering with soil grain doesn't happen
- 8 スギゴケ類が繁茂*している ⇔ 保水性が良く、種子も発芽が良く苗の乾燥害もない
Polytrichum spp. grow very well ⇔ Holding power of water, and germination seeds are good, and thus drought injury doesn't occur
- 9 発芽床が安定している ⇔ 種子や苗が定着する
The germination beds are steady ⇔ Seeds easily fix and seedlings take root
- ⑩ 貧栄養である ⇔ 他植物が侵入しにくい
Nutrient level is poor ⇔ Other plants can't grow
- 11 光条件が良い ⇔ 苗の生長が良い
Sun light is strong ⇔ The growth of seedlings is good
- 12 通気性が良い ⇔ 苗の生長が良い
Ventilation is good ⇔ The growth of seedlings is good

る。

謝 辞

本論文は、筆者が東京大学北海道演習林において過去約 20 年間、エゾマツ天然更新に関して樹病学的立場から調査・研究を行ってきた成果を取り纏めたものである。

研究の遂行と論文の取り纏めにあたっては、元東京大学農学部森林植物学講座教授 濱谷稔夫博士、前同大学農学部附属北海道演習林長 渡邊元博士（現、東京大学農学部附属演習林研究部教授）、ならびに同大学森林植物学講座教授 鈴木和夫博士には、終始温かい励ましと懇切な御指導・御鞭達を仰ぎ、また草稿の御校閲をお願いした。心からなる感謝の意を申し上げる。また、筆者の樹病学研究の端緒を与えて下さった、佐保春芳博士（元農林水産省林業試験場保護部樹病科長）からは、いつも変わらぬご指導・御教示をいただいた。また、東京大学名誉教授・元東京大学北海道演習林長高橋延清先生、元北海道演習林長教授 畑野健一博士、および元演習林研究部助教授 仁王以智夫博士（現、静岡大学農学部教授）には本研究の過程において特段の御高配

と御指導を仰ぎ、また、元北海道演習林講師 柴田 前博士と北海道演習林講師 倉橋昭夫博士からは、それぞれ専門的立場からの貴重な御教示をいただいた。また、本論文第 V 章の外生菌根菌に関しては、農林水産省森林総合研究所生物機能開発部きのこ科長 小川 眞博士に、また、蘚類の同定にあたっては、千葉県教育庁文化課文化財主事 中村俊彦博士に、さらにまた、第 VII および VIII 章の担子菌類の同定にあたっては、元農林水産省林業試験場保護部樹病科長 青島清雄博士から種々御指導をいただいた。

また、高橋康夫、芝野伸策、そして井口和信の各技官を始め、北海道演習林の職員各位には、資料の整理および収集に際して多大の御協力を得た。

これらの方々に心からお礼を申し上げる。

要 旨

エゾマツは、北海道の亜寒帯針葉樹林の主要構成樹種の一つであるが、天然更新が倒木上など特殊な立地でのみ行われ、しかも育苗及び人工造林に多大の困難を伴う。また第二次大戦中から続いた過伐のため資源の枯渇が危ぶまれており、その人工造林技術や天然更新技術の確立は北海道林業の緊要の課題となっている。

このような育苗・人工造林の困難性並びに特殊立地上の更新が、種々の菌類の関与によって引き起こされることは知られた事実であるが、エゾマツの各生育段階及びエゾマツ林の更新段階において、いかなる菌がいかなる役割を担っているかについては、調べられていない。

本論文は、北海道中央部の「エゾマツ-ササ型森林」において、約 20 年間エゾマツの天然更新を樹病学的側面から調査・研究してきた結果を体系的に整理・取り纏めたもので、その成果に基づいて、亜寒帯針葉樹林天然更新技術の問題点についても論及した。

まず、エゾマツの種特性に応じてその生育を球果・種子、芽生え・稚苗、稚・幼樹、亜成木、及び成木の 5 段階に分け (II)，各段階に関与する菌類と天然更新におけるそれらの役割について述べ (III～VII)，また台風後の風害木における菌類遷移と腐朽について触れ (VIII)，さらに天然林施業の在り方についても論考した (IX)。

生育段階別にみると、球果・種子には「トウヒ球果さび病」が、芽生え・稚苗には「暗色雪腐病」と「苗立枯病」が、そして稚・幼樹には「暗色雪腐病」と「ファシディウム雪腐病」が、それぞれ重要な病害であることが明らかにされた。これらのうち、「暗色雪腐病」と「ファシディウム雪腐病」は林床で更新中の苗に大きな被害を与えるが、倒木の上では被害が認められないか、ごく少なかった。したがって、エゾマツの倒木更新は両種の雪腐病害の存否及びその動態と大きく係わって生じる現象と認められる。

「エゾマツ-ササ型森林」では、倒木上以外にも「安山岩礫地」、「熔結凝灰岩礫地」、「スギゴケ繁茂地」及び「林道法面」で局所的、かつ小面積にエゾマツ稚樹の良好に生育する所がある。また「地はぎ地」でも処理当初はエゾマツ苗がよく発生するが、やがて菌害による苗の消滅が激しくなる。通常、これらの立地では倒木上と同じく A_0 層堆積が少なく、貧栄養で病害菌の繁茂を防いで病害を起こりにくくしているが、そのことは外生菌根菌 (2 種: 共生菌) の繁茂を容易にして、これらの菌との共生のおかげでエゾマツも良好な生育を示す。

亜成木段階では「アトロペリス胴枯病」が主要病害であり、また、成木段階になると林冠層構成樹種の生立木の風害倒壊や寿命短縮に関わる各種の菌がみられ、これらはまた、発芽床として

倒木更新の基盤形成にも寄与している。風倒木に侵入する菌類としては多くの子のう菌と担子菌が認められたが、特に3種(トリブリディオプシス枝枯病菌, キトスポラ胴枯病菌及び *Valsaria* 属菌の1種)の子のう菌は先駆的に樹皮部を侵し、また、4種(ツガサルノコシカケ, キカイガラタケ, シハイタケ及びチウロコタケモドキ)の担子菌はその後に風倒木の材質劣下に大きく係わって、更に倒木更新の基盤形成の役をも果たしていた。

本論文では、エゾマツの結実・種子から成木に至る各生育段階における主要な菌類のうち、特に「外生菌根菌」、「暗色雪腐病菌」及び「ファシディウム雪腐病菌」と各種「担子菌類」の生態を踏まえて、エゾマツの天然更新機構を解明した。そしてエゾマツの天然下種更新に関連して、①針葉樹の風倒、枯損及び菌・虫害木を発芽・生育床として積極的に活用し、②①の方法が不可能ならば「地はぎ」、特に A_0 層堆積のできにくい地表処理を行うべきであることを提案した。

キーワード: エゾマツ, 外生菌根菌, 倒木腐朽, 天然更新, 特殊更新立地

引用文献

- 安達芳克・草野和三・沼田隆志: ブルドーザー地拵の更新状況について. 昭和46年林業研究発表大会論文集, 164~170, 1972, 北海道林業改良普及協会.
- 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.
- 青島清雄・林 康夫・魚住 正: 菌害, 石狩川源流森林総合調査報告. 第2次, 141-147, 1977, 旭川営林局.
- 旭川営林局計画課: 十勝岳爆発50年後の植生について—十勝岳泥流跡地植生推移—. 85 p., 1978, 旭川営林局.
- 朝日正美: 東京大学北海道演習林における森林土壌の分類に関する研究. 東大演報 58, 1-133, 1963.
- 青柳正英: 道有林の「かき起こし」の実態. 北方林業 35, 49-53, 1983.
- BARNETT, H. L.: Illustrated genera of imperfecti fungi. 225 p., 1960, Burgess Publishing Co.
- 千葉 修・寺本敏雄: 北海道演習林産材質腐朽菌類について. 東大演報 43, 19-37, 1952.
- 江口 完・渡辺富夫・森田健次郎・山根玄一・岡田 滋・合田昌義: 北海道における林木の寒害. 北方林業叢書 第50集, 131 p., 1972, 北方林業会.
- 遠藤克昭: 菌害防除による更新法. 林試北支新技術情報 1, 1-4, 1978, 林業試験場北海道支場.
- 濱谷稔夫: 麓郷の森と樹木, 麓郷開基50年誌編: 「麓郷の50年」, 25-39, 1971, 麓郷開基50周年協賛会.
- 春木雅寛: 十勝川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. 環境庁委託十勝川源流部原生自然環境保全地域調査報告書, 219-230, 1982.
- 畑野健一: 天然更新の問題. 北方林業 35, 141-146, 1983.
- 林 弥栄: 日本産針葉樹の分類と分布. 202 p., 1960, 農林出版.
- 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.
- 北海道庁編: 天然更新思想の推移. 北海道山林史, 455-511, 1949, 北海道庁.
- 北海道営林局: 森林施業法の実際(改訂版). 288 p., 1980, 富士プリント KK.
- : 特定地域森林施業基本調査. 北海道における天然林施業(ササ地における天然林施業). 214 p., 1984, 日本林業技術協会.
- 北海道演習林: 大麓山(前山)標高別試験地における気象観測—1972~1975年の観測結果と若干の考察—. 演習林 21, 22-47, 1977.
- 本多静六: 北海道天然林ノ更正状態ニ就テ. 林学会雑誌 33, 12-31, 1925.
- 五十嵐恒夫: エゾマツ・トドマツ天然林の群落構成, 菌害と更新. 昭和57年度科学研究費補助金(総合研究A)研究成果報告書(代表: 畑野健一), 16-18, 1983.
- 今井 亮: 北海道中央高地に於るトド, エゾ天然林に就て. 日林誌 18, 5-17, 1936.
- 今関六也: 北海道林業と菌害対策. 北方林業 10, 320-325, 1958.
- ・青島清雄: 菌害, 石狩川源流原生林総合調査報告. 239-271, 1955, 日本林業技術協会.
- ・本郷次雄・椿 啓介: 菌類(きのこ・かび). 標準原色図鑑全集 14, 175 p., 1974, 保育社.
- 入倉清次・広川俊英・柴田 前: 東北海道演習林における森林植生の垂直分布(I). 90回日林論, 329-330, 1979.

- 石原供三・鷺見四郎：「トドマツ」及び「エゾマツ」稚樹の生育に対する適当なる水分量について。昭和15年日林会春季講集，37-41，1940。
- 石原直重：火山礫播種床に於ける発芽状況の特異性に就て。昭和18年興林会北海道支部報，43-49，1943，北海道林業会。
- 伊藤一雄：図説樹病診断法。30-34，1968，農林出版。
- ：樹病学大系 III. 405 p., 1974，農林出版。
- 伊藤誠哉：日本菌類誌 2 (担子菌類)。450 p., 1955，養賢堂。
- 岩本巳一郎：採種園計画における道産樹種の種子生産量の想定，北方林業 8, 85-86, 1956。
- 亀井専次：トドマツオオウズラタケに由るトドマツ及びアカエゾマツの心材腐朽。北大演報 15, 51-166, 1951。
- ：病害及び菌害，北海道風害森林総合調査報告。231-290, 1959，日本林業技術協会。
- ：五十嵐恒夫：北海道の風害森林に関する総合調査報告（予報）。1-56, 1957，日本林業技術協会。
- ：井上元則：とどまつ保護篇。北方林業叢書 12, 160 p., 1959，北方林業会。
- ：星 司郎：阿寒国有林内針葉樹赤色腐朽に就て。北大演報 14, 144-176, 1948。
- 加藤亮介：北海道演習林の森林植生。東大演報 43, 1-18, 1952。
- 川原田 卓：北海道国有林の造林。林政総合協議会編：日本の造林百年史，107-169, 1980，日本林業調査会。
- ：北海道国有林における人工造林の現状。北方林業 36, 10-12, 1984。
- 菊地 湜：北海道えぞまつ，とどまつ更新ノ原理ト施業方針。北海道林業会報 21(12), 16-23, 1923，北海道林業会。
- 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。文部省科学研究費補助金（総合研究費 A）研究成果報告書，20-29, 1981。
- 窪田英二・佐藤敬夫・半田秀雄：道有林の森林施業と計画（三）。林 7, 1-19, 1982。
- 倉橋昭夫・小笠原繁男・梶 幹男・濱谷稔夫：東京大学北海道演習林の1981年15号台風風害跡地における前生稚樹の実態調査。日林北支講 32, 40-42, 1983。
- 倉田益二郎：菌害回避更新論。日林誌 31, 32-34, 1949。
- ：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。
- ：緑化工技術。298 p., 1979，森北出版。
- MARX, D. H. and BRYAN, W. C.: Studies on ectomycorrhizae of pine in a electronically air-filtered, air-conditioned, plant-growth room. Can. J. Bot. 47, 1903-1909, 1969.
- MARX, D. H. and BRYAN, W. C.: Colonization, isolation, and cultural descriptions of *Thelephora terrestris* and other ectomycorrhizal fungi of short-leaf pine seedlings grown in fumigated soil. Can. J. Bot. 48, 207-211, 1970a.
- MARX, D. H. and BRYAN, W. C.: Pure culture synthesis of ectomycorrhizae by *Thelephora terrestris* and *Pisolithus tinctorius* on different conifer hosts. Can. J. Bot. 48, 639-643, 1970b.
- MARX, D. H., BRYAN, W. C. and Davey, C. B.: Influence of temperature on aseptic synthesis of ectomycorrhizae by *Thelephora terrestris* and *Pisolithus tinctorius* on loblolly pine. Forest Sci. 16, 424-431, 1970.
- MARX, D. H. and DAVEY, C. B.: The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. IV. Resistance of naturally occurring mycorrhizae to infections by *Phytophthora cinnamomi*. Phytopathology 59, 559-565, 1969.
- 武藤憲由：エゾマツ育苗・育林篇。北方林業叢書 第29集，148 p., 1965，北方林業会。
- 永野 巖：針葉樹林の天然更新について—特に倒木更新と蘚苔地衣群落のサクセッションについて—。埼玉大学紀要 12, 2-4, 1972。
- 中村賢太郎：樺太におけるトドマツ，エゾマツ天然林に関する研究。東大演報 12, 1-288, 1930。
- 中野信二：樽前山麓のエゾマツ林に就て。林学会雑誌 11, 290-314, 1929。
- 中尾孝一：山火跡地再生林の研究 (II)。日林北支講 22, 165-168, 1973。
- 夏目俊二：エゾマツ更新立地条件と初期生長に関する研究。北大演報 42, 47-107, 1985。
- 新島善直：「エゾマツ」後継樹と老大树との関係。北海道林業会報 218, 1-7, 1921，北海道林業会。
- 小川 真：菌を通して森をみる。279 p., 1980，創文。
- 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, 19-20, 1980。
- 小野 馨・遠藤克昭：苗畑における針葉樹稚苗の立枯病原菌分離試験。北方林業 6, 269-270, 1954。
- PEACE, T. R.: Pathology of trees and shrubs. 753p., 1962, Oxford Univ. Press.
- 林業試験場北海道支場生態学談話会：エゾマツ・トドマツ天然林の生態と取り扱い。わかりやすい林業研究

- 解説シリーズ 33, 50 p., 1968, 林業科学技術振興所.
- 佐保春芳・高橋郁雄: エゾマツとヨーロッパトウヒ球果の銹病. 森林防疫 19, 272, 1970a.
- SAHO, H. and TAKAHASHI, I.: Notes on the Japanese rust fungi. VI, Inoculation experiments of *Thekopsora areolata* (Fr.) MAGNUS, a cone-rust of *Picea* spp. in Japan. Trans. Mycol. Soc. Jap. 11, 109-112, 1970b.
- 斎藤音作: 「とどまつ」「えぞまつ」天然更新法ニ就テ. 大日本山林会報 315, 20-29, 1909, 大日本山林会.
- 酒井 昭: 寒風害のおこるしくみとその防除法. 北方林業 15, 318-321, 1963.
- 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.
- 佐々木敏雄・横田俊一: 北海道演習林におけるトドマツ生立木の材質腐朽について. 演習林 10, 15-21, 1955.
- 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇: 針葉樹の雪腐病に関する研究—II, 暗色雪腐病. 林試研報 124, 21-100, 1960.
- 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.
- 芝野伸策・小沢慰寛・南雲秀次郎: 林分施業法に関する研究 (II) —天然林の樹齡構成と生長過程—. 95 回日林論, 161-162, 1984.
- 柴田 前: 林分施業法の研究—東京大学北海道演習林における天然林施業の実験—. 東大演報 80, 269-397, 1988.
- 田口 豊: 天然更新の反省. 北方林業 35, 206-210, 1983.
- 高田功一・仁原勝男・佐藤義弘・柴田 前・渡邊定元: 1981 年の 15 号台風による森林被害—東京大学北海道演習林の例—. 日林北支講 35, 25-27, 1986.
- ・柴田 前・佐藤昭一: エゾマツ, トドマツ天然更新に関する調査, 第 1 報. 日林北支講 22, 45-48, 1974.
- 高橋郁雄: 北海道中央部における針葉樹の菌類相と病害に関する研究—主として子のう菌類, 不完全菌類及びさび菌類について—. 東大演報 69, 1-143, 1979.
- : エゾマツとトドマツの天然更新に關する菌類. 日林北支講 29, 125-127, 1980.
- : 亜寒帯域における最近の樹木主要病害とその研究動向. 農学進歩年報 30, 69-72, 1983.
- ・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の生育状況 (3~5 年経過) —. 日林北支講 33, 62-64, 1984.
- ・———・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 カ年の経過) —. 日林北支講 30, 79-81, 1981.
- ・佐保春芳: 道内で発見された *Phacidium* 雪腐病とその被害状況—主として東京大学北海道演習林の被害について—. 日林北支講 18, 59-163, 1969.
- ・———: トウヒ属樹木の新病害「アトロペリス胴枯病」. 日林誌 57, 318-321, 1975.
- ・高橋康夫: 地はぎ地の天然生稚苗に発生したちいばたけ病. 森林防疫 34, 142-145, 1985.
- 高橋武男・奥山光隆・嵩 信夫・田村政夫・清部義幸: 大型機械によるカンバ類の更新について. 第 24 回業務研究発表集録, 74-81, 1978, 北海道営林局.
- 高橋康夫・今野 進・佐藤昭一・柴田 前・畑野健一: エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—種子の飛散について—. 日林北支講 29, 62-64, 1980.
- ・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・消失 (2 カ年) —. 日林北支講 30, 85-87, 1981.
- 高石邦彦・藤谷光紀: ブルドーザーかき起こしによる天然下種更新について, 第 2 報. 昭和 53 年度林業技術研究発表大会論文集, 134~136, 1979, 北海道林業改良普及協会.
- 高樋 勇: 天然更新—エゾマツ・トドマツ—. 坂口勝美・伊藤清三: 造林ハンドブック. 668-686, 1966, 養賢堂.
- 滝川貞夫: レーキドーザーのかき起こしによる広葉樹の下種更新. 北方林業 27, 22-24, 1975.
- 館脇 操: 汎針廣混交林帯 (I-IV). 北方林業 7, 240-243; 8, 7-9; 72-75; 120-123, 1955-1956.
- 程 東昇・五十嵐恒夫: エゾマツの天然更新初期段階における菌害 (I)—各種播種床で越冬した種子から検出された糸状菌—. 97 回日林論, 495-496, 1986.
- 塚田隆広: 風倒木の腐朽の推移について. 74 回日林講, 293-295, 1963.
- 津村昌一編: 北海道山林史餘録. 130 p., 1953, 北海道造林振興協会.
- 筒井迪夫: 亜寒帯針葉樹林における風害直後の森林施業に関する研究. 56 p., 1984, 昭和 58 年度科学研究費補助金 (一般研究 A) 研究成果報告書.
- 内田文夫: トドマツ稚苗の苗床としての腐朽倒木, 特に褐色腐朽木について. 北海道林試時報 31, 32-45, 1941, 北海道林業試験場.

- 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.
- ：再びエゾマツ及びトドマツの天然更新に就て。林学会雑誌 11, 51-56, 1929.
- ：山火更新説に就て。林学会雑誌 14, 56-59, 1932.
- 魚住 正：エゾマツ雪腐病に対する一私見。北方林業 8, 134-136, 1956.
- 脇元裕嗣：北海道における森林施業 下巻。424 p., 1968, 昭和 41 年度長期委託研修報告, 林野庁.
- ：北海道の天然林施業 前編。北方林業叢書 第 42 集, 150 p., 1969, 北方林業会.
- 渡辺 巖：田畑の微生物たち—その働きを知る—232 p., 1986, 農文協.
- 渡辺兵左衛門：北海道に於けるトドマツ, エゾマツの天然更新に関する卑見。北海道林業会報 25, 252-255, 1927, 北海道林業会.
- 渡邊定元：北海道天然生林の樹木社会学的研究。196 p., 1985, 北海道営林局.
- 山内俊枝：実用造林学。456 p., 1948, 養賢堂.
- 山野義雄：エゾマツ心材白斑腐蝕菌侵入の経路とその予防に就て。札幌農林報 105, 135-171, 1931.
- ：エゾマツ心材白斑腐朽菌タウヒカハラタケ及其近似種の性状と侵入の経路並に予防法に就て。日林誌 17, 646-656, 1935.
- 柳沢聡雄・山谷孝一・中野 実・前田禎三・宮川 清・加藤亮助・尾形信夫：新しい天然更新技術。340 p., 1971, 創文.
- 矢沢亀吉：樺太の風害と北海道の風害にたいする所感。日林中文講 5, 43-45, 1956.
- ：15 号台風によるトドマツ・エゾマツ被害木の林地腐朽の経過。北方林業 10, 6-9, 1958.
- 余語昌資：森林防疫汎論 (15) 雪腐病。野ねずみ 136, 46, 1976, 北海道森林防疫協会.
- YOKOTA, S.: Observation on the butt rot of Sachalin fir (*Abies sachalinensis* MAST.) in the Tokyo University Forest, Hokkaido, with special reference to infection and propagation of decay. 東大演報 52, 165-171, 1956.
- 横田俊一：北海道演習林における生立木の材質腐朽について (第 3 報), オニトド (オニハダトドマツ) の材質腐朽について。東大演報 53, 139-148, 1957.
- 油津雄夫：人工造林の変遷。野ねずみ 142, 56-58, 1977, 北海道森林防疫協会.
- ZAK, B. and MARK, D. H.: Isolation of mycorrhizal fungi from roots of individual slash pines. Forest Sci. 10, 214-222, 1964.

(1991 年 4 月 30 日受理)

Summary

In the sub-arctic coniferous forest zone of Hokkaido, Japan, *Picea jezoensis* CARR. (Yezo spruce) is one of the most important trees. However, natural regeneration of Yezo spruce in the forest depends on the presence of particular natural regeneration sites, for example, fallen decaying trees, which presents some problems for the nursery breeding and man-made reforestation of this species. Moreover, this species was greatly overcut at the time of World War II. Therefore, there is anxiety for its continued use as a resource in Hokkaido. Thus, the establishment of techniques for man-made reforestation and promotion of natural regeneration of this tree are urgent problems still awaiting solution in Hokkaido.

It is known that the regeneration problem is caused by various associated fungi. However, investigations on identification of fungi and their behavior at each growth stage of the tree have not been previously undertaken.

In this paper, surveys and investigations into the forest pathology aspects on the natural regeneration of Yezo spruce in the Tokyo University Forest in Hokkaido over a period of 20 years are presented. On the basis of these results the author points out several problems on the techniques of natural regeneration in the sub-arctic coniferous zone.

Firstly, the growth of Yezo spruce was divided into 5 stages, i. e. cone and seed, germinating seed and young seedling, seedling and young tree, sub-adult tree, and adult tree, on the basis of its specific characteristics (chapter II). Secondly, the relationship between the fungi found on the host and their fungal behavior are examined (chapter III~

VII). In addition, the subsequent fungal succession after windfall was investigated (chapter VIII). Finally, a method of natural management is proposed on the early stages of Yezo spruce.

In the various growth stages of Yezo spruce, it was clear that Spruce cone rust, Damping-off, *Racodium* snow blight, and *Phacidium* snow blight were widely distributed in the forest and were the most important diseases, especially from the cone and seed stage to the seedling and young tree stage. Of these diseases, the damage by *Phacidium* snow blight and *Racodium* snow blight was generally slight on natural regeneration of fallen decaying trees, but the damage was severe on seedlings on the forest floor. The natural regeneration on fallen decaying trees of Yezo spruce was influenced significantly by the occurrence of snow blight and its spread in regions of heavy snowfall.

On the other hand, in Yezo spruce forests with Sasa-grass understory, there were several particular natural regeneration sites (not fallen decaying trees) in which Yezo spruce seedlings regenerated favorably, particularly at various mini-sites, such as; conglomerate sites by an andesite, conglomerate sites by a Tokachi welded tuff, *Polytrichum* sites and sloping sites near forest roads. A great number of germinating seeds, young seedlings and seedlings were observed at bulldozer scarified areas with exposure of B horizon and C horizon. However, within about ten years these regeneration seedlings were removed from the scarified areas by the attack of various fungi. At all regeneration areas, including fallen decaying tree sites, the A₀ horizon was rare and nutritive elements were often scarce. Germinating seeds, young seedlings and seedlings that were growing well on these sites appeared to escape from dangerous diseases such as damping-off and *Racodium* snow blight, and even if some seedlings were affected, the damage was usually not serious. Additionally, penetration and development of two mainly ectomycorrhizal fungi (*Cenococcum graniforme* and *Thelephora terrestris*) was facilitated at these sites especially at the seedling stage. In other words, favorable growth of the natural seedlings of Yezo spruce may indicate mycotrophy by these fungi.

Atropellis canker was found to be the most important disease at the sub-adult stage. Various fungi were also found on the adult stage. These fungi were not only associated with decay of windthrows and reduction in lifespan of living trees that compose the forest canopy, but also make a contribution to the formation of germination beds for natural regeneration. A number of ascomycetous fungi and basidiomycetous fungi were associated with deterioration in windfalls of Yezo spruce, of which three fungi (*Tryblidiopsis pinastri*, *Valsa abietis* and *Valsaria* sp.) attacked the bark of tree trunks as pioneer fungi. Four basidiomycetous fungi (*Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Hirschioporus abietinus* and *Stereum sanguinolentum*) contributed to severe deterioration of windfalls. These fungi also played an important role in the natural regeneration, that is, through their role in the formation of new germination seed-beds.

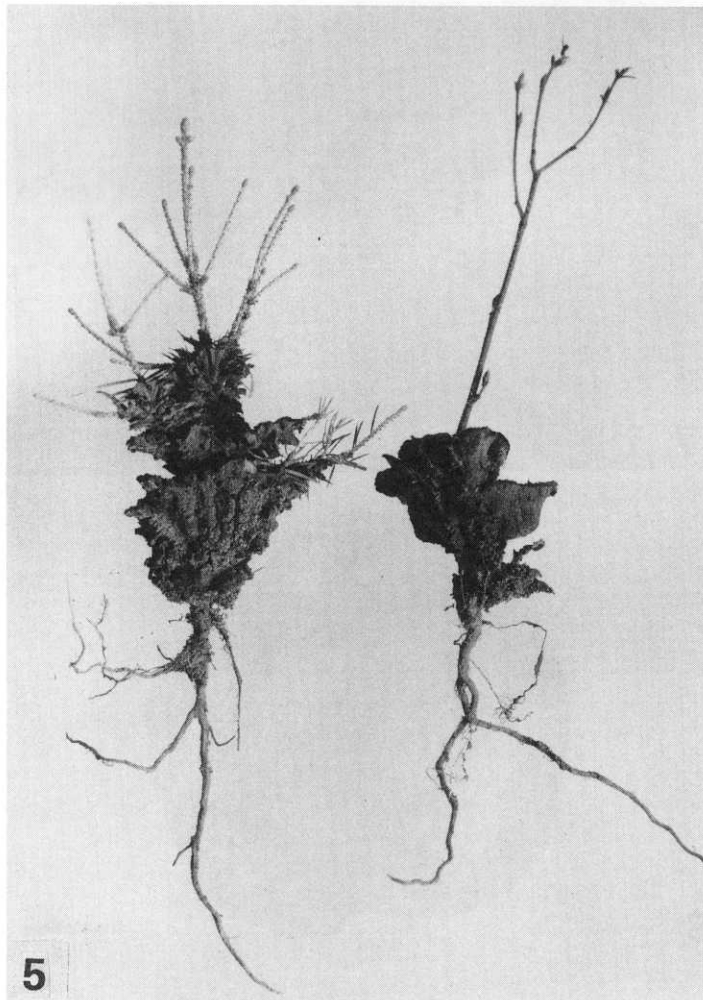
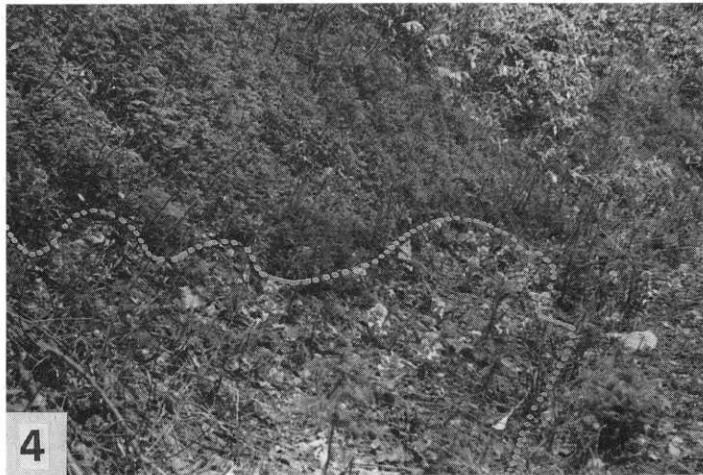
From the results, the following proposals were suggested in regard to the natural regeneration of Yezo spruce in the sub-arctic coniferous forest of Hokkaido.

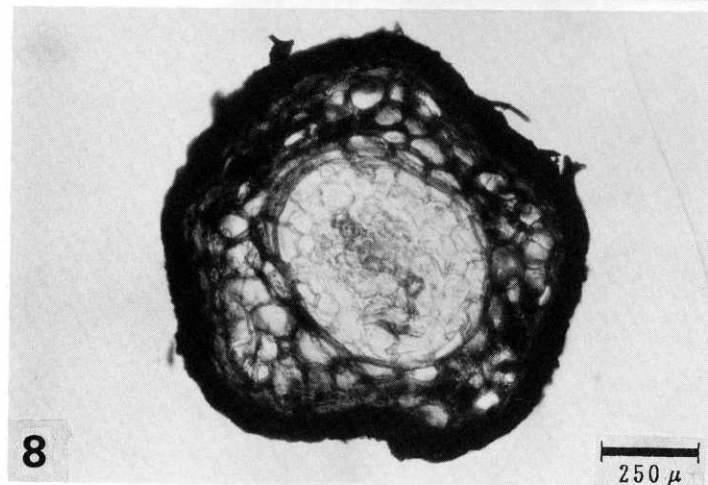
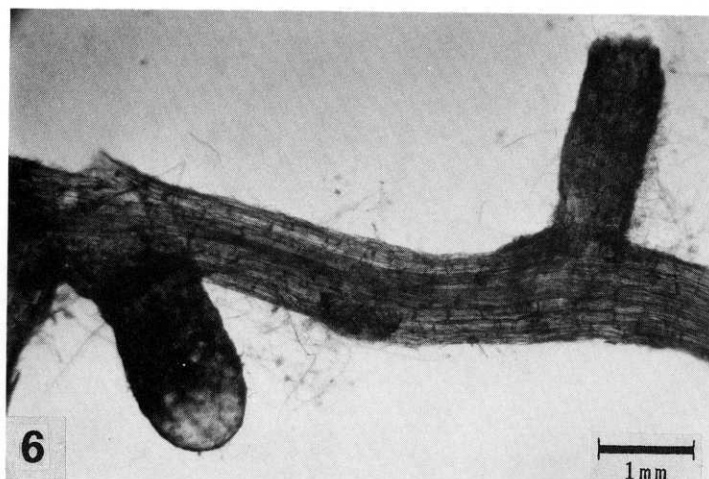
- 1) Windthrown trees, dead standing trees, fungus- and insect-affected trees of Todo fir and Yezo spruce be utilized as regeneration sites on the forest floor.

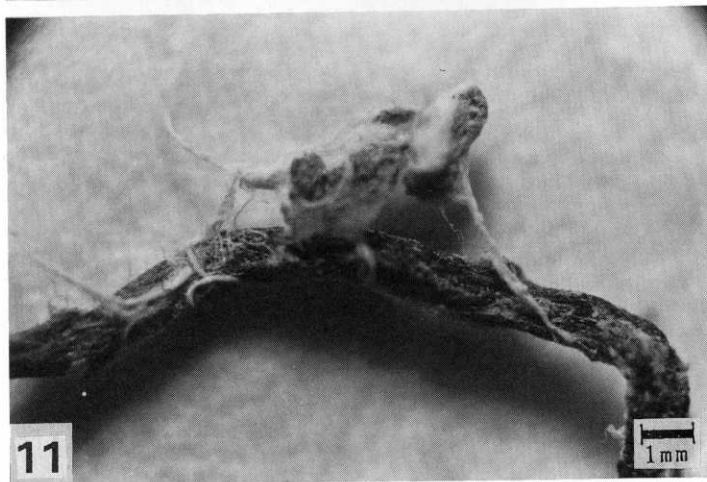
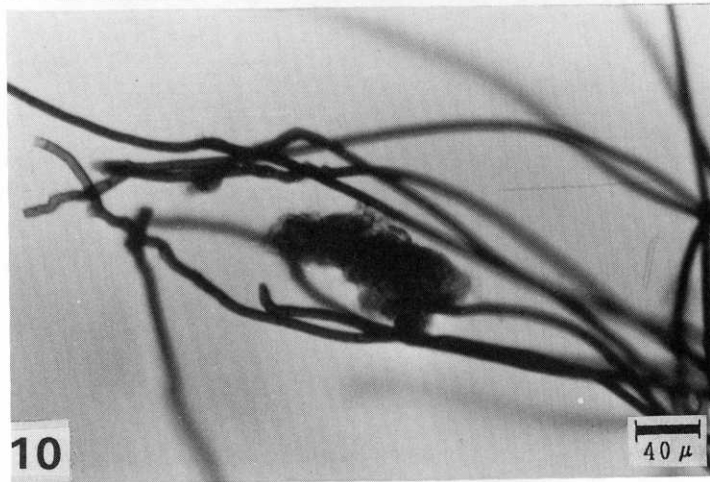
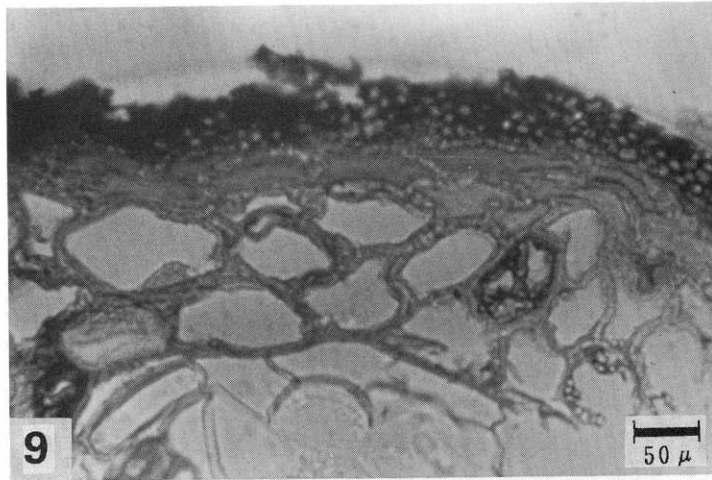
- 2) Alternatively, if (1) is not feasible within a stand, a treatment of soil raking is proposed to prevent A₀ horizon accumulation.

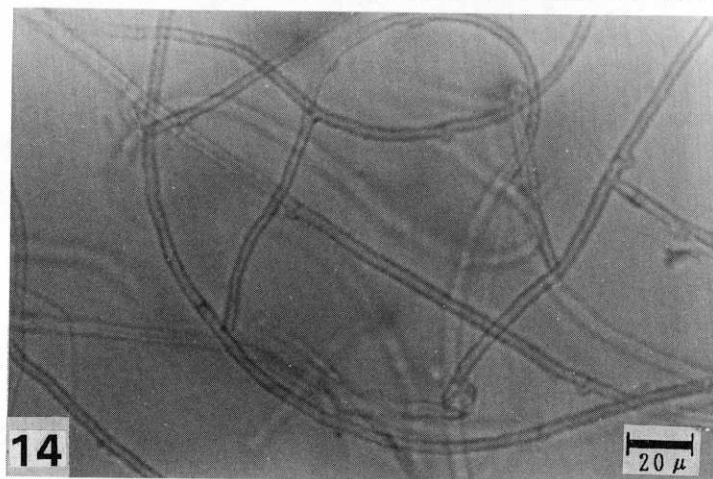
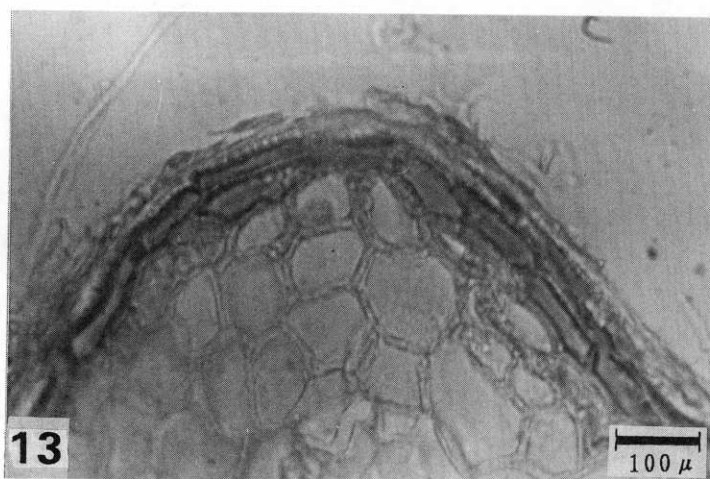
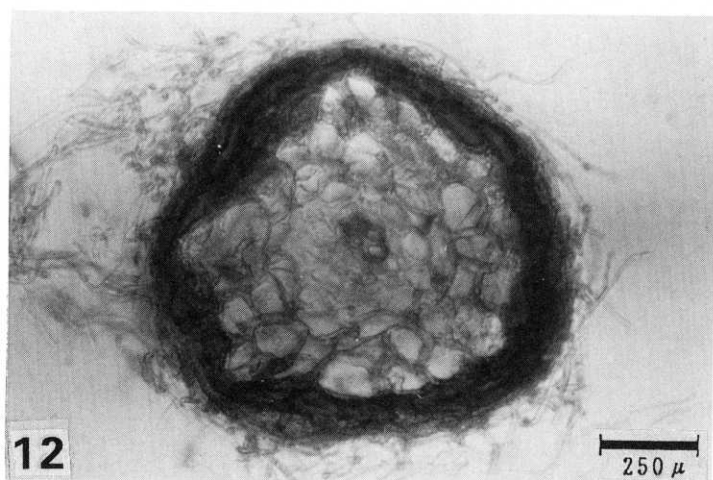
Key words: Yezo spruce, Ectomycorrhizal fungus, fallen decaying tree, natural regeneration, particular regeneration site

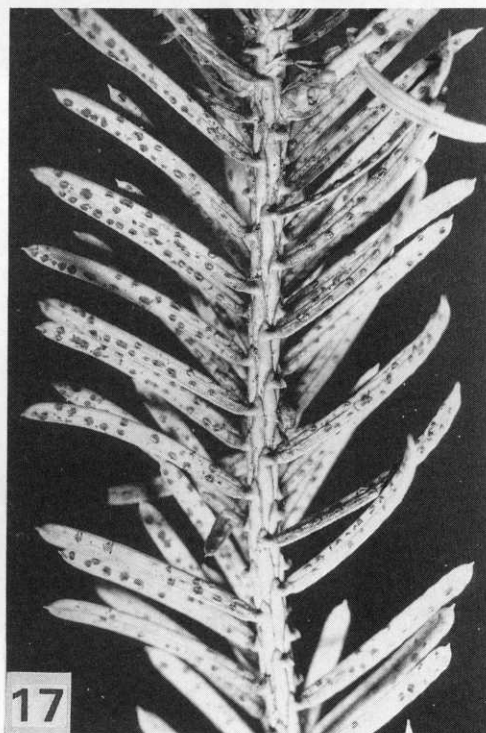
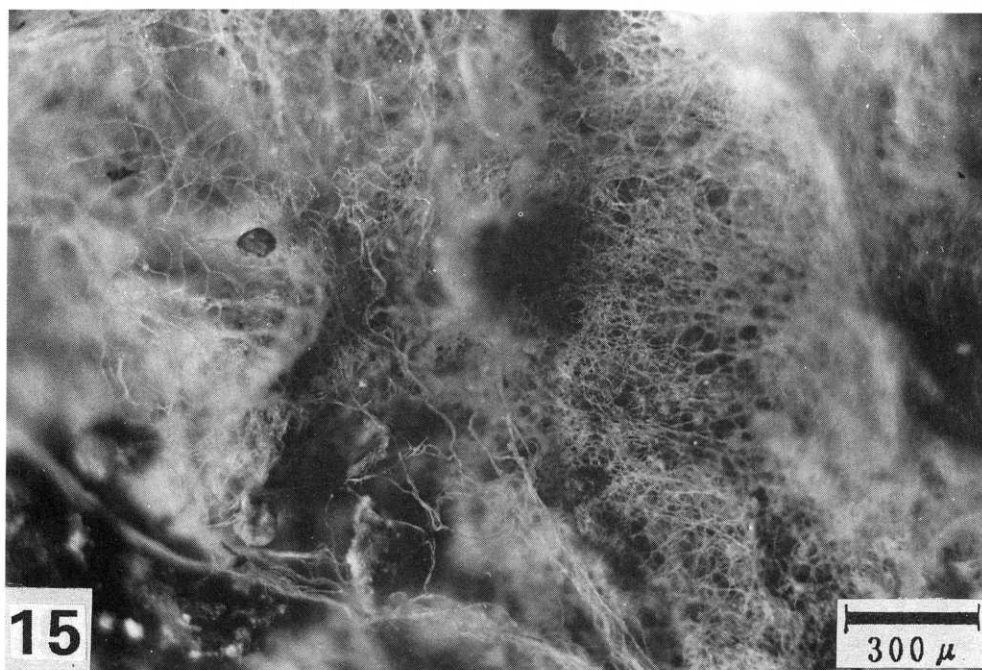








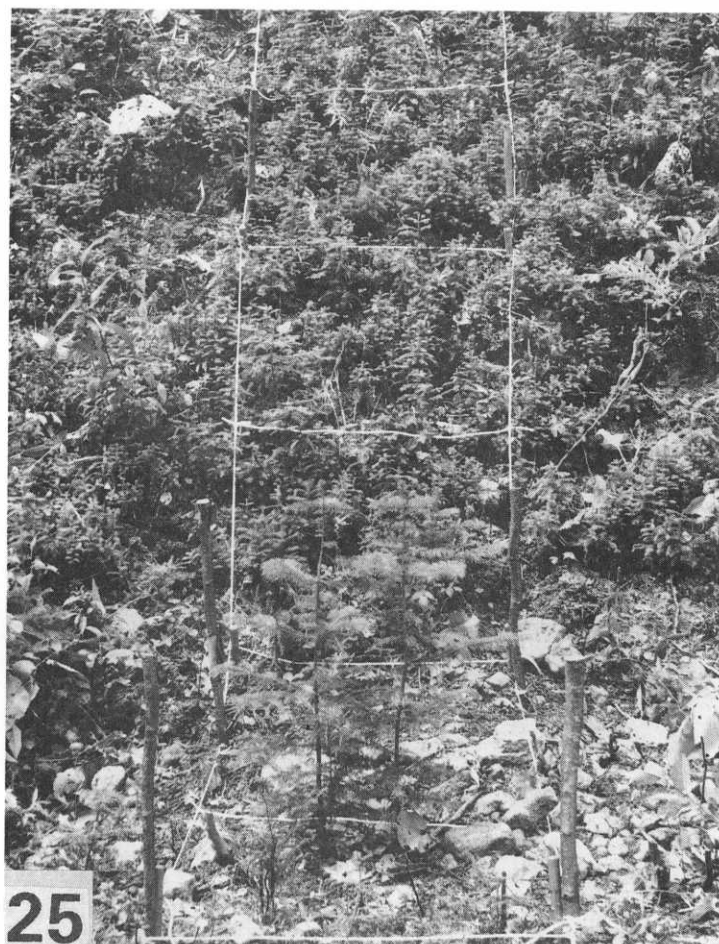


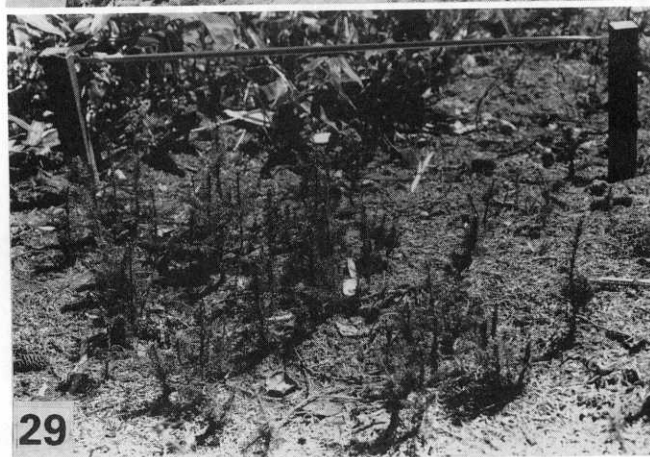


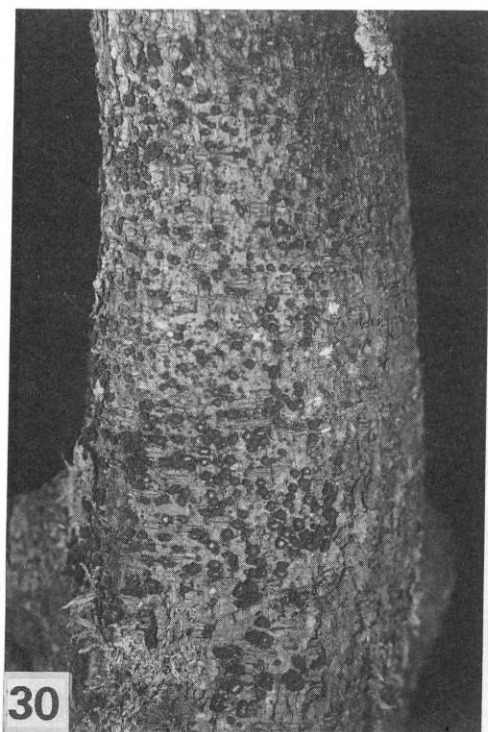


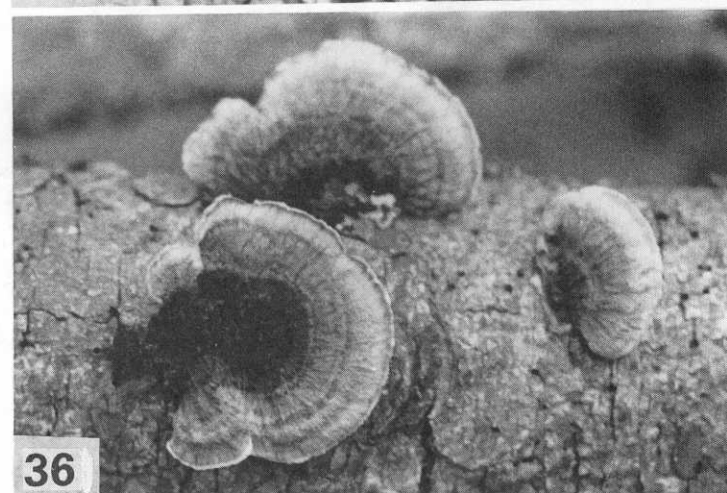
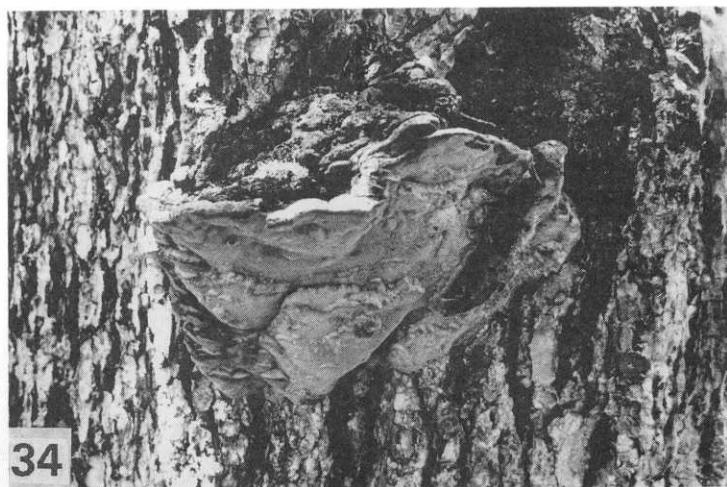














写真説明

Explanation of photographs

1. トウヒ球果さび病に侵されたエゾマツ球果
A cone of Yezo spruce infected by Spruce cone rust.
2. 暗色雪腐病にかかっている融雪直後のエゾマツ天然生稚苗
Natural young seedlings of Yezo spruce infected by *Racodium* snow blight just after the thawing of snow.
3. 暗色雪腐病にかかっている融雪中のエゾマツ天然生稚苗
Natural young seedlings of Yezo spruce infected by *Racodium* snow blight in the spring thaw.
4. 林道法面上のエゾマツ天然更新状況と暗色雪腐病の被害状況（点線下部は残雪のために本病が多発して稚樹が枯死・消滅した跡）
Natural seedlings of Yezo spruce regenerating on a sloping site of a forest road, showing severe damage by *Racodium* snow blight (the area below the dotted line indicates the area of damage by *Racodium therryanum*.)
5. 地はぎ更新地で観察されたチャイボタケ病の罹病稚苗（左：エゾマツ，右：ダケカンバ）
Young seedlings infected by smothering disease at a scarified site (Left: Yezo spruce, Right: *Betula ermanii*).
6. エゾマツ天然生稚樹の細根上の外生菌根菌。左：*Cenococcum graniforme*，右：*Thelephora terrestris*
Ectomycorrhizal fungi on a feeder root of a natural seedling of Yezo spruce (Left: *Cenococcum graniforme*, Right: *Thelephora terrestris*).
7. エゾマツ天然生稚樹の細根上の外生菌根：*Cenococcum graniforme*
Ectomycorrhizae on feeder roots of a natural seedling of Yezo spruce: *Cenococcum graniforme*.
8. 同上の菌鞘を形成した外生菌根の横断面
A cross-section of fungal mantle formed by *Cenococcum graniforme* (Yezo spruce seedling).
9. 同上の細胞間隙にみられるハルティヒネット
Hartig net of *C. graniforme* filling in epidermal intercellular space (Yezo spruce seedling).
10. 同上の菌糸
Mycelia of *C. graniforme* (Yezo spruce seedling).
11. エゾマツ天然生稚樹の細根上の外生菌根：*Thelephora terrestris*
Ectomycorrhizae of feeder root of a natural seedling of Yezo spruce: *Thelephora terrestris*.
12. 同上の菌鞘を形成した外生菌根の横断面
A cross-section of fungal mantle formed by *T. terrestris* (Yezo spruce seedling).
13. 同上の細胞間隙にみられるハルティヒネット
Hartig net of *T. terrestris* filling in epidermal intercellular space (Yezo spruce seedling).
14. 同上の菌糸
Mycelia of *T. terrestris* (Yezo spruce seedling).
15. スギゴケの仮根部分に生息する *Thelephora terrestris* の菌糸
Mycelia of *Thelephora terrestris* inhabiting the rhizoids of *Polytrichum* sp.
16. エゾマツ天然生幼樹のファシディウム雪腐病
Natural regeneration of young trees of Yezo spruce infected by *Phacidium* snow blight.
17. 同上の罹病針葉葉裏に晩秋期から根雪期にかけて形成されたファシディウム雪腐病の子実体（約3倍）
Fruiting bodies of *Phacidium* snow blight formed on the surface of infected needles through late fall to continuous snow cover (approximately $\times 3$, Yezo spruce).
18. 根株更新のエゾマツ稚・幼樹
Natural seedlings and young trees of Yezo spruce regenerating on a stump.
19. 倒木更新のエゾマツ稚・幼樹
Natural seedlings and young trees of Yezo spruce regenerating on a fallen decaying tree.
20. 積雪から脱け出したエゾマツ根株更新木（幼樹）
Natural regeneration of young trees of Yezo spruce on a stump out of the snow cover.
21. ファシディウム雪腐病の危険な積雪から脱け出したエゾマツ倒木更新木（幼樹）

- Natural regeneration of young trees of Yezo spruce on a fallen decaying tree out of snow considered dangerous for the development of *Phacidium* snow blight.
22. 「安山岩礫地」に天然更新するエゾマツ稚樹
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on a conglomerate site by andesite.
 23. 「熔結凝灰岩」上に天然更新するエゾマツ稚樹
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on a rock by Tokachi welded tuff.
 24. 「熔結凝灰岩礫地」に天然更新するエゾマツ稚・幼樹
Natural regeneration of seedlings and young trees of Yezo spruce on a conglomerate site by Tokachi welded tuff.
 25. 「林道法面」上に天然更新するエゾマツ稚樹（法面下部には暗色雪腐病に抵抗性のトドマツ稚樹が残存する）
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on a sloping site of a forest road (Todo fir seedlings resistant to *Racodium* snow blight are still existent under part of the slope).
 26. 「藓類繁茂地」に天然更新するエゾマツ稚樹
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on a *Polytrichum* site.
 27. 「地はぎ地（B・C層土壌露呈）」の凸状地に天然更新するエゾマツ稚樹
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on mini-convex areas in a scarified site (exposure of B・C soil).
 28. 「地はぎ地（B・C層土壌露呈）」に天然更新するエゾマツ稚樹（地はぎ後5年目）
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on a scarified site (exposure of B・C soil) five years after scarification.
 29. 「地はぎ地（A・B層土壌露呈）」で処理後5年間、継続してA₀層除去及び他植物の侵入防止を行った後のエゾマツ天然更新稚樹
Natural regeneration of seedlings of Yezo spruce on a scarified site (exposure of A・B soil), removal of A₀ litter and the stopping of invasion of other plants were continuously conducted for five years after scarification.
 30. エゾマツ天然生亜成木のアトロベリス胴枯病
Atropellis canker on a sub-adult tree of Yezo spruce.
 31. エゾマツ成木（衰弱木）樹幹に寄生するツガサルノコシカケの子実体
Fruiting bodies of *Fomitopsis pinicola* issuing from the bark of trunk of weakened adult Yezo spruce.
 32. カイメンタケの寄生を受け、風害によって幹折れを起こしたエゾマツ成木
A wind-broken tree of adult Yezo spruce affected by *Phaeolus schweinitzii*.
 33. 風害後2〜3年目のエゾマツ成木の樹幹樹皮部に出現した *Valsaria* sp. 菌の子実体
Fruiting bodies of *Valsaria* sp. issuing from the bark of a trunk of adult Yezo spruce, 2-3 years after wind fall.
 34. エゾノコシカケ（幹心腐病菌）の寄生を受けたエゾマツ成木
A fruiting body of *Cryptoderma yamanoi* on the bark of a living trunk of adult Yezo spruce.
 35. 風害後2〜3年目のエゾマツ成木の樹幹に出現したスエヒロタケの子実体
Fruiting bodies of *Schizophyllum commune* issuing from the bark of a trunk of adult yezo spruce, 2-3 years after wind fall.
 36. 風害後3〜4年目のエゾマツ成木の樹幹に出現したキカイガラタケの子実体
Fruiting bodies of *Gloeophyllum sepiarium* issuing from the bark of a trunk of adult Yezo spruce, 3-4 years after wind fall.
 37. 風害後3〜4年目のエゾマツ成木の樹幹に出現したチウロコタケモドキの子実体
Fruiting bodies of *Stereum sanguinolentum* issuing from the bark of a trunk of adult Yezo spruce, 3-4 years after wind fall.
 38. 風害後3〜4年目のエゾマツ成木の樹幹に出現したシハイタケの子実体
Fruiting bodies of *Hirschioporus abietinus* issuing from the bark of a trunk of adult Yezo spruce, 3-4 Years after wind fall.