

雪腐病（２）

誌名	北農
ISSN	00183490
著者名	松本,直幸
発行元	北海道農事試験場北農會
巻/号	76巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 283-289
発行年月	2009年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



<総 説>

雪 腐 病 (2)

松 本 直 幸*

3) 雪腐病菌の生存戦略

すべての雪腐病菌がもっぱら積雪下のみで活動するわけではなく、いくつかの種においては、積雪のない植物生育期にも病気を起こす。このような雪腐病菌を条件的雪腐病菌といい、その生育適温は高めで、分布範囲は空間的にも時間的にも広い(Matsumoto:1994, 表3)。代表的な条件的雪腐病菌である *Microdochium nivale* は、秋播コムギなど冬穀物の全生育ステージにおいて、病原菌として関与している(Cook:1981)。すなわち、*M. nivale* は、出芽前後の苗立枯病を引き起こし、発芽した幼植物の地際を犯し、積雪下では紅色雪腐病の原因となる。さらに越冬後は葉に病斑を形成し、最後に穂に赤カビ病を起こす。これに対し、絶対的的雪腐病菌の生育適温は低めで、冬期間にのみ活動する。

植物の生育期間中に活動する通常の病原菌は、植物組織を利用し尽くすと、未利用の健全植物組織へ胞子を飛散させ、二次伝染する(空気伝染)。しかし、積雪下ではこのような移動は不可能で、事前(根雪前)に空気伝染により宿主植物に到着するか、積雪下で手近な植物を利用するかで、雪腐病において二次伝染は基本的にない。また、積雪のため植物は、光合成ができない。いいかえれば、積雪下という生息場所は、雪腐病菌の利用するバイオマスが増加しないので、資源に限りのある環境であるといえる。このような条件下で、雪腐病菌は対称的な生活史戦略を採用している。

限られた資源を利用するやり方は、collectivism(集産主義)とindividualism(個人主義)の二つに分けられる。積雪がなくても活動できる条件的雪腐病菌は、通常の病原菌と同じく

表3 絶対的的雪腐病菌および条件的雪腐病菌*とそれらの凍結培地における菌糸伸長

学 名	和 名	菌糸の伸長	
		凍結処理**	溶質添加***
絶対的雪腐病菌			
<i>Pythium iwayamai</i>	褐色雪腐病菌	—	
<i>Racodium therryanum</i>	暗色雪腐病菌	+	±
<i>Sclerotinia borealis</i>	雪腐大粒菌核病菌	++	++
<i>S. navalis</i>	雪腐病菌	±	
<i>Typhula incarnata</i>	雪腐褐色小粒菌核病菌	+	
<i>T. ishikariensis</i>	雪腐黒色小粒菌核病菌	+	±
<i>Athelia</i> sp.	すっぽぬけ病菌	—	±
条件的雪腐病菌			
<i>P. paddicum</i>	褐色雪腐病菌		
<i>P. graminicola</i>	褐色雪腐病菌		
<i>Microdochium nivale</i>	紅色雪腐病菌	±	±
<i>S. trifoliorum</i>	マメ科牧草菌核病菌	±	

*Matsumoto (1994)を改変。

**Hoshinoら(2009)を改変。

***Hoshinoら未発表

凍結処理: -20℃で24時間凍結処理した後、-1℃で培養。

溶質添加: 0.4MのKClあるいはソルビトールを添加。

無処理対照区: -1℃で培養。

++ : 無処理対象区に比べ生育が盛んになった。

+ : 無処理対象区と同等に生育。

± : 無処理区によりわずかに生育,あるいは溶質添加により生育低下。

— : 生育せず。

collectivismにより資源を共有する。このような菌では同種内の遺伝的に異なる系統が、資源を共有するので、一つの植物から複数の病原菌系統が分離される。一方、後者では資源は系統ごとに分配され、それぞれの系統がそれぞれの持ち分を排他的に占有する。

Todd & Rayner (1980) は、糸状菌の中には自己・非自己を認識する機構により、他の生物と同じく、「個体」というものが存在することを説いた。個性性のある菌は積極的に菌糸融合を行うが、多くの場合融合細胞は死滅するので、個体は混じり合わない。この現象には細胞質不適合性が関与している¹⁾(脚注)。典型的な例は木材腐朽菌に見られる。切り株などの腐朽材には子実体(キノコ)が多数見られるが、個々の子実体形成には

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO

それぞれの系統（個体）のテリトリーから得られたエネルギーを使われている。腐朽材の内部は、腐朽菌によって分解されもろくなった部分（decay column）と、黒く固い、腐朽の進んでいない周辺部が複雑に絡み合っており、断面をみると大理石模様をしている。個々のdecay columnが個々の個体のテリトリーである。

雪腐病菌において、個体間の排他的競争を最初に報告したのは、Lebeau (1975) である。彼は、LTB (low temperature basidiomycete) の異なる系統を混合してアルファルファに接種すると、発病度が低下することを発見した。同様に、Årsvoll (1976) は、4種の雪腐病菌において、同種の菌株を混合接種し発病度の低下を観察した。発病度の低下は、雪腐黒色小粒菌核病菌と雪腐褐色小粒菌核病菌で認められたが、子のう菌に属す紅色雪腐病菌と雪腐大粒菌核病菌では混合しても発病に変化は見られなかった（表4）。Matsumoto & Tajimi (1983) は雪腐小粒菌核病菌混合接種による発病の低下を、Todd & Rayner (1980) の理論に照らし合わせ考察し、異なる接種源を混合することは、個体間競争を全面的に広げることになる考えた。個体間競争（排他的資源利用）の結果は、雪腐黒色小粒菌核病による芝生のパッチとして、顕著に表れる（図4, Matsumoto & Tajimi : 1993）。それぞれのパッチはそれぞれの個体のテリトリーを示し、二つのパッチが接する境界部分ではしばしば植物が生き残っている。境界部分は、双方の菌糸細胞が死滅し、発病の低下が起こったと考えられる。雪腐病ではないが、Smith

(1980) は、*Marasmius oreades* によるフェアリーリングが発生した芝生を、「正常な土壌」と徹底的に攪拌することで、生物防除が達成されると報告している。その成果にはこのような系統間の競争も関与していると思われる。



図4 芝生に形成された雪腐黒色小粒菌核病のパッチ
2×2 mの試験区には72のパッチがあり、これらはそれぞれ一つの個体（系統）で占められている。この試験区には、31の個体が存在し、優占的な個体は9つものパッチを占有していた。

4) 耐凍性

雪腐病菌の多くは農作物に加害する病原菌だが、農作物の栽培に適さない、さらに環境の厳しい極地にも雪腐病菌は分布している。すなわち、アイスランド (Hoshino et al. : 2004)、グリーンランド (Hoshino et al. : 2006a)、スカンジナビア北部 (Matsumoto et al. : 1996)、スバルバル諸島 (Hoshino et al. : 2003a) など北大西洋島嶼や半島海岸、および南極 (Bridge et al. : 2008) からその存在が報告されている。これら沿海部は、海洋の影響を受け冬期でも気温が上昇し、融雪水や降雨がその後の低温で凍結することがしばしばある (Årsvoll : 1973, Coulson et al. : 1995)。雪腐病菌はまた、アラスカ、カナダ内陸部 (Lebeau & Logsdon : 1958, Smith : 1987) やモスクワ、シベリア (Hoshino et al. : 2001) のように積雪深が浅く、土壌が深くまで凍結し、農作物がしばしば凍害により枯死するような地帯にも分布する。通常雪腐病菌は、積雪により外気の低温

表4 4種雪腐病における混合接種による発病度変化*

雪腐病菌	1 菌株接種				混合接種
	菌株A	菌株B	菌株C	菌株D	A+B+C+D
雪腐黒色小粒菌核病菌	96.1	99	98.7	93.7	<5.0
雪腐褐色小粒菌核病菌	96.2	70.6	94.9	88.3	46
紅色雪腐病菌	75.9	82.9	96.5	86.8	87.8
雪腐大粒菌核病	89.6	81.9	78.4	89.3	87.1

*Årsvoll (1976) による。
数字はチモシーの被害度を示し、菌株A～Bは任意の番号を示す。

¹ 細胞質和合性は、ヒトの臓器移植適合型に相当するもので、平板培地で遺伝的に異なる系統を対峙培養すると、コロニーの接触部に死滅細胞を線状に生じ、褐色の境界線としてあらわれる。この方法は同種内の遺伝的に異なる系統を検出するのに用いられる。

から遮断された環境下で生育するが、周囲が凍結するような条件下にあって、雪腐病菌はどのように凍結に対応しているのだろうか。Hodkinson & Wookey（1999）は、越冬性に優れるツンドラの土壤生物の生理生態的特徴として、脱水耐性、不凍物質の産生、過冷却能力、耐寒性、耐凍性、生息場所の選択、積雪下での活動、および無酸素耐性を挙げている。菌類においては、トレハロースやポリオール、膜の不飽和脂質、不凍蛋白、低温酵素が低温適応に関連している（Robinson：2001）。雪腐病菌もまた、このような条件下で、様々な方法で凍害から身を守る仕組みを発達させた（Hoshino et al.：2009）。

Hoshinoら（2009）は、様々な雪腐病菌の菌そうを -20°C で一日間凍結した後、 -1°C における菌糸の伸長を比較した（表3）。すべての条件的雪腐病菌と絶対的雪腐病のなかでも褐色雪腐病菌は -20°C の凍結に耐えられず、凍結処理後 -1°C に戻してもほとんど再生しなかった。絶対的雪腐病菌のなかでも、凍結に耐えたのは暗色雪腐病菌、雪腐大粒菌核病菌、雪腐褐色小粒菌核病菌、雪腐黒色小粒菌核病菌、およびすっぽぬけ病菌であった。すっぽぬけ病菌は凍結処理により死滅することはないが、 -1°C の凍結状態では生育できない。このように雪腐病菌によって耐凍性に違いがあることは明白である。それぞれの菌が異なった生存戦略をもち、耐凍性の程度やメカニズムの違いはそれぞれの菌の生育環境を反映している。

ノルウェー北部の沿岸では植物はしばしば凍害の被害を受ける（Årsvoll：1973）が、このような所に雪腐黒色小粒菌核病菌 group III は分布している（Matsumoto et al.：1996）。Hoshinoら（1998）は、ノルウェーの *T. ishikariensis* group I と III に属す菌株の耐凍性を比較した。菌そうを1時間に 20°C の割合で -40°C まで凍結して、16時間かけ 2°C まで温度を上げ融解した後、それぞれの生育適温（ 10°C および 2°C ）に戻し、再生程度を比較した。その結果、group I 菌株の生育は遅くなったが、group III 菌株は凍結の影響を受けなかった。また、group III 菌株の菌そうの

凍結温度は -9.8°C ～ -6.1°C と低く、細胞中に含まれる不凍蛋白の量も group I 菌株よりも多かった。積雪が少なく、土壤凍結深が3 mにまで達するシベリア・ノボシビルスクにも group III 菌株は存在し、同様の耐凍性を示す（Hoshino et al.：2001）。このような本菌の性質は、土壤の凍結と融解を繰り返す北大西洋北部の沿岸地方など、生息場所における特有の気象条件への適応を反映している（Hoshino et al.：2008）。

もっとも一般的な耐凍性メカニズムは不凍蛋白産生による氷晶の成長抑制である。菌類も不凍蛋白を産生する（Duman & Olsen：1993）。水の凍結・融解温度は 0°C である。このようなタンパク質は熱ヒステリシス活性を示し、氷の融解温度はそのままで、水の凍結温度を低下させる作用をもっている。雪腐病菌においては、担子菌に属す *Coprinus psychromorbidus* (=LTB) と *Typhula* spp.（雪腐褐色小粒菌核病菌、雪腐黒色小粒菌核病菌、および *T. phacorrhiza*）は不凍蛋白を産生するが、子のう菌の紅色雪腐病菌や雪腐大粒菌核病菌と卵菌類の褐色雪腐病菌は産生しない（Snider et al.：2000, Hoshino et al.：2003c）。細胞の内外に産生される不凍蛋白は、氷晶の成長を遅らせ、氷点下における雪腐病菌の活動を可能にしているが、発病には直接的には関与しないと考えられる。また糸状菌は、細胞外に酵素を産生し植物体から栄養を摂取するので、水分が凍ると問題になる。したがって、不凍蛋白は菌が栄養摂取する場面においても機能していると思われる。不凍蛋白は、菌類だけでなく他の生物においても普遍的に存在するが（Duman et al.：1993）、菌類の不凍蛋白存在下で氷晶は「石器時代のナイフ」のような独自の成長パターンを示し（Hoshino et al.：2003b）、遺伝子の解析から、少なくとも雪腐黒色小粒菌核病菌の不凍蛋白は新規なものであると考えられている（Hoshino et al.：2003c）。

雪腐大粒菌核病は、積雪地帯の中でも根釧地方のように土壤凍結の著しい地帯で多く発生する（富山：1955, Nissinen：1996）。しかし、土壤凍結そのものが雪腐大粒菌核病菌の分布を決めるの

ではなく、分布は宿主植物耐凍性と相互関係で決まる。天野・尾関(1981)は、コムギ品種において雪腐大粒菌核病抵抗性と耐凍性の間に相関があることを認めている。尾崎(1979)は、土壌が凍結しない道央や道北においてペレニアルライグラスに本病が発生するのは、耐凍性の低いペレニアルライグラスは、これらの地域においても凍害を受けるためであると考えた。一方、宿主葉面に付着した子のう胞子は -22.2°C の低温にも耐える(尾崎:1979)。このように耐凍性は宿主植物だけでなく、雪腐大粒菌核病菌においても重要な生理的要因である。

子のう菌に属す雪腐大粒菌核病菌は、雪腐小粒菌核病菌など担子菌の雪腐病菌とは異なった様式で凍結に耐える。すなわち、後者が主として不凍蛋白を産生し氷晶の成長を抑えるのに対し、雪腐大粒菌核病菌では細胞質の浸透圧を高めて凍結に耐えていると考えられる。富山(1955)は、凍結した培地における雪腐大粒菌核病菌が、同じ温度で凍結していない培地で培養した場合よりも早く生育することを観察している。Hoshinoら(未発表)は、より厳密な実験条件下でこの現象を再確認し、凍結による菌糸生育の向上を、培地の浸透圧が高まることに原因があると推定した。すなわち、培地にソルビトールあるいはKClを添加すると、雪腐大粒菌核病菌の菌糸生育は促進されたが、紅色雪腐病菌、暗色雪腐病菌、すっぽぬけ病菌の生育は低下し、同じように凍結耐性を示す雪腐黒色小粒菌核病菌においても、生育速度は低下した(表3)。また、培地の浸透圧を高めることで、雪腐大粒菌核病菌の菌糸伸長は促進されるだけでなく、その生育適温範囲も変化した。このように、雪腐大粒菌核病菌の菌糸伸長に関する潜在能力は、通常の培養条件では評価されない。雪腐病菌はそれぞれの環境において生物的、非生物的要因と妥協しながら生きながらえているのである。

上述の通り、雪腐大粒菌核病菌は、雪腐黒色小粒菌核病菌などの担子菌における耐凍性メカニズムとは異なり、浸透圧ストレスに耐性で、細胞内の浸透圧を高めることで細胞質を凍らせないよう

にしている。また一方で、本菌の浸透圧ストレス耐性は、ハードニングしたチモシーなどのイネ科牧草が貯蔵養分を蓄えることで、細胞質を高張に保ち、紅色雪腐病や雪腐黒色小粒菌核病に対する抵抗性を高める(Tronsmo:1986)なかで、雪腐大粒菌核病菌のみがこのような植物組織を利用することを可能にしている。永久凍土中の細菌も、同様に浸透圧ストレスに耐性で、凍土中に存在する不凍水中のなかで濃縮された溶質を利用しながら、 -20°C においても増殖できると考えられている(Rivkina et al.:2000)。

紅色雪腐病菌は、本質的に夏に活動する病原菌で特別な耐凍性機構をもっていないが、それでも脂肪酸組成の質的・量的な変化により、低温に適応することができる(Istokovics et al.:1998)。培養温度を 25°C から 10°C に下げると、不飽和脂肪酸のなかでもリノレン酸(18:3)含量が増加し、リノール酸(18:2)やオレイン酸(18:1)は減少した。このことは生体膜の流動性を保つために機能していると考えられる。培養温度をさらに 4°C にまで下げると、菌体重は減少したが、脂肪酸組成に変化はみられなかった。同時に、中性脂質の主要成分であるトリアシルグリセロールの蓄積割合は増加した。トリアシルグリセロールは貯蔵物質として利用されると推定される。すなわち、紅色雪腐病菌は、 0°C に近い低温においては、低温に対する適応として不飽和脂肪酸をさらに増加させるのではなく、脂質を蓄積する方向に代謝系をシフトしていると考えられるので、十分な耐凍性を発揮することはできない。

雪腐病菌が低温で生育するという特性は、低温性酵素という新しい研究テーマをもたらしたが、至適活性が低温域にある酵素はほとんど見つからなかった。紅色雪腐病菌のリパーゼ(Hoshino et al.:1996)、*Coprinus psychromorbidus* (LTB)のセルラーゼ、キシラナーゼ(Ingliš et al.:2000)や雪腐大粒菌核病菌のポリガラクトクロナーゼ(Takeuchi et al.:2002)は、低温においても活性が比較的低下しにくい、至適温度は中温性菌の酵素とほぼ同じであった。雪腐病菌が低温

で生育するという事は、すべての生化学的、生理学的過程が低温でも機能しているということである (Cairns et al.: 1995)。

褐色雪腐病菌の属す卵菌類については、あまり耐凍性に関する研究はなされていない。褐色雪腐病は本州の水田転換畑などでも問題になっているが (高松: 1989), グリーンランド (Hoshino et al.: 2006b), スバルバール (Hoshino et al.: 1999), および南極 (Bridge et al.: 2008) のコケからも, *Pythium* 属菌が分離されている。このような地域では凍結の問題は、重要と思われる。これらの菌のあるものは、菌糸の状態で 0~5℃以下の低温に耐え、生育することができる (Hoshino et al.: 2002)。しかし、-20℃の凍結処理に褐色雪腐病菌 *P. iwayamai* の菌そうは耐えられない (Hoshino et al.: 2009)。また、極地の *Pythium* も同様と思われる。凍結処理は、*Pythium* の耐久体である卵胞子や hyphal swelling の多くを死滅させる一方で、生き残ったものは活性化され、発芽しやすくなる (東條元昭, 私信)。 *Pythium* 属菌の菌糸は凍結に耐えられないが、凍結に耐えた一部の耐久体が休眠から覚醒し、融雪水が植物を覆うようになると遊走子を放出し、急速に蔓延すると考えられる。すなわち、*Pythium* 属菌は凍結温度を活動再開のシグナルとして利用しているのであろう。

謝 辞

雪腐病菌の耐凍性に関しては星野保博士 (産業総合技術研究所, ゲノムファクトリー部門) より、種々の情報を提供頂いた。こころよりお礼申し上げます。

引用文献

- 1) 天野洋一・尾関幸夫 1981. 秋播小麦の雪腐病抵抗性と耐凍性育種 I. 検定法の改善と抵抗性育種への適用 北海道立農試集報 46: 12-21.
- 2) Årsvoll K 1973. Winter damage in Norwegian grasslands, 1968-1971. Meld. Norg. landbrukshogskole 52 (3)21pp.
- 3) Årsvoll K 1976. Mutual antagonism between isolates of *Typhula ishikariensis* and *Typhula incarnata*. Meld. Norg. LandbrHogsk. 54(9)49pp.
- 4) Bridge PD, Newsham KK, Denton GJ 2008. Snow mould caused by a *Pythium* sp.: a potential vascular plant pathogen in the maritime Antarctic. Plant Pathology 57: 1066-1072.
- 5) Cairns AJ, Howarth CJ, Pollock CJ 1995. Submerged batch culture of the psychrophile *Monographella nivalis* in a defined medium; growth, carbohydrate utilization and response to temperature. New Phytol. 129: 299-308.
- 6) Cook RJ 1981. Fusarium diseases of wheat and other small grains in North America. In eds. Nelson PE, Toussoun TA, Cook RJ, Fusarium Diseases, Biology, and Taxonomy, Pennsylvania State University Press, University Park, pp.39-52.
- 7) Coulson SJ, Hodkinson ID, Strathdee AT, Block W, Webb NR, Bale JS, Worland MR 1995. Thermal environments of Arctic soil organisms during winter. Arctic and Alpine Research 27: 364-370.
- 8) Duman JA, Olsen TM 1993. Thermal hysteresis protein activity in bacteria, fungi, and phylogenetically diverse plants. Cryobiology 30: 322-328.
- 9) Duman JA, Wu DW, Olsen TM, Urrutia M, Tursman D 1993. Thermal hysteresis protein. In Steponkus PL (ed) Advances in low-temperature biology. Vol 2. JAI Press, London, pp.131-182.
- 10) Hodkinson ID & Wookey PA 1999. Functional ecology of soil organisms in tundra ecosystems: towards the future. Appl. Soil Ecol 11: 111-126.
- 12) Hoshino T, Ohgiya S, Shimanuki T, Ishizaki K 1996. Production of low temperature active lipase from the pink snow mold, *Microdochium nivale* (syn. *Fusarium nivale*). Biotech. Letters 18: 509-510.
- 13) Hoshino T, Tronsmo AM, Matsumoto N, Araki T, Georges F, Goda T, Ohgiya S, Ishizaki K 1998. Freezing resistance among isolates of a psychrophilic fungus, *Typhula ishikariensis*, from Norway. Proc. NIPR Symp.

- Polar Biol. 11 : 112-118.
- 14) Hoshino T, Tojo M, Okada G, Kanda H, Ohgiya S, Ishizaki K 1999. A filamentous fungus, *Pythium ultimum* Trow var. *ultimum*, isolated from moribund moss colonies from Svalbard, northern islands of Norway. Polar Biosci. 12 : 68-75.
 - 15) Hoshino T, Tkachenko OB, Tronsmo AM, Kawakami A, Morita N, Ohgiya S, Ishizaki K, Matsumoto N 2001. Temperature sensitivity and freezing resistance among isolates of *Typhula ishikariensis* from Russia. Icel. Agr. Sci. 14 : 61-65.
 - 16) Hoshino T, Tojo M, Kanda H, Herrero ML, Tronsmo AM, Kiriaki M, Yokota Y, Yumoto I 2002. Chilling resistance of isolates of *Pythium ultimum* var. *ultimum* from the arctic and temperate zones. CryoLetters 23 : 151-156.
 - 17) Hoshino T, Saito I, Tronsmo AM 2003a. Two new snow mold fungi from Svalbard. Lidia 6 : 30-32.
 - 18) Hoshino T, Kiriaki M, Nakajima T 2003b. Novel thermal hysteresis proteins from low temperature basidiomycete, *Coprinus phychro-morbidus*. CryoLetters 24 : 135-142.
 - 19) Hoshino T, Kiriaki M, Ohgiya S, Fujiwara M, Kondo H, Nishimiya Y, Yukoto I, Tsuda S 2003c. Antifreeze proteins from snow mold fungi. Can. J. Bot. 81 : 1175-1181.
 - 20) Hoshino T, Kiriaki M, Yumoto I, Kawakami A 2004. Genetic and biological characteristics of *Typhula ishikariensis* from northern Iceland. Acta Bot. Isl. 14 : 59-70.
 - 21) Hoshino T, Saito I, Yumoto I, Tronsmo AM 2006a. New findings of snow mold fungi from Greenland. Meddelelser om Gronland, Bioscience 56 : 89-94.
 - 22) Hoshino T, Tojo M, Yumoto I 2006b. Blight of moss caused by *Pythium* sp. in Greenland. Meddelelser om Gronland, Bioscience 56 : 95-98.
 - 23) Hoshino T, Tronsmo AM, Yumoto I 2008a. Snow mold fungus, *Typhula ishikariensis* group III, in Arctic Norway can grow at a sub-lethal temperature after freezing stress and during flooding. Sommerfeltia 31 : 125-131.
 - 24) Hoshino T, Xiao N, Tkachenko OB 2009. Cold adaptation in phytopathogenic fungi causing-snow molds. Mycoscience 50 : 26-38.
 - 25) Inglis GD, Popp AP, Selinger LB, Kawchuk LM, Gaudet DA, McAllister TA 2000. Production of cellulases and xylanases by low temperature basidiomycetes. Can. J. Microbiol. 46 : 860-865.
 - 26) Istokovics A, Morita N, Izumi K, Hoshino T, Yumoto I, Sawada MT, Ishizaki K, Okuyama H 1998. Neutral lipids, phospholipids, and a betaine lipid of the snow mold fungus *Microdochium nivale*. Can. J. Microbiol. 44 : 1051-1059.
 - 27) Lebeau JB, Logsdon CE 1958. Snow mold of forage crops in Alaska and Yukon. Phytopathology 48 : 148-150.
 - 28) Lebeau JB 1975. Antagonism between isolates of a snow mold pathogen. Phytopathology 65 : 877-880.
 - 29) Matsumoto N & Tajimi A 1983. Intra- and intertaxon interactions among dikaryons of *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis* biotypes A, B, and C. Trans. Mycol. Soc. Japan 24 : 459-465.
 - 30) Matsumoto N & Tajimi A 1993. Effect of cropping history on the population structure of *Typhula incarnata* and *Typhula ishikariensis*. Can. J. Bot. 71 : 1434-1440.
 - 31) Matsumoto N 1994. Ecological adaptations of low temperature plant pathogenic fungi to diverse winter climates. Can. J. Plant Pathol. 16 : 237-240.
 - 32) Matsumoto N, Tronsmo AM, Shimanuki T 1996. Genetic and biological characteristics of *Typhula ishikariensis* from Norway. Europ. J. Plant Pathol. 102 : 431-439.
 - 33) Nissinen O 1996. Analyses of climatic factors affecting snow mould injury in first-year timothy (*Phleum pratense* L.) with special reference to *Sclerotinia borealis*. Acta Univ. Oul. A 289, 115pp.
 - 34) 尾崎政春 1979. オーチャードグラス雪腐大粒菌核

- 病の発生生態 北海道立農試集報 42 : 55-65.
- 35) Rivkina EM, Friedmann EI, McKay CP, Gilichinsky DA 2000. Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point. Appl. Environ. Microbiol. 66 : 3230-3233.
 - 36) Robinson CH 2001. Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi. New Phytologist 151 : 341-353.
 - 37) Smith JD 1980. Is biological control of *Marasmius oreades* fairy rings possible? Plant Disease 64 : 348-354.
 - 38) Smith JD 1987. Winter-hardiness and overwintering diseases of amenity turfgrasses with special reference to the Canadian Prairies. Agriculture Canada Tech. Bull. 1987-12E 193pp.
 - 39) Snider CS, Hsiang T, Zhao G, and Griffith M 2000. Role of ice nucleation and antifreeze activities in pathogenesis and growth of snow molds. Phytopathology 90 : 354-361.
 - 40) 高松 進 1989. 麦類雪腐病—とくに褐色雪腐病の発生生態に関する研究 福井農試特別報告 9 : 1-135.
 - 41) Takeuchi K, Ikuma T, Sagisaka K, Saito I, Takasawa T. 2002. Cold adaptation of polygalacturonase activity from the culture of the psychrophilic snow mold *Sclerotinia borealis*. Res. Bull. Obihiro Univ. 24 : 7-13.
 - 42) Todd NK & Rayner ADM 1980. Fungal individualism. Sci. Prog. Oxf. 66 : 331-354.
 - 43) 富山宏平 1955. 麦類雪腐病に関する研究 北海道農試報告. 47 : 1-234.
 - 44) Tronsmo AM 1886. Host water potential may restrict development of snow mold fungi in low temperature-hardened grasses. Physiol. Plantarum 68 : 175-179.