

## ラッキョウ乾腐病とその防除

本 多 範 行

Noriyuki HONDA :

Studies of *Fusarium* basal rot of rakkyo and its control

### はじめに

ラッキョウ (*Allium chinense*) は中国が原産地とされ、奈良時代には薬用植物として栽培の記録がある。食用作物として一般に広く知られるようになったのは、江戸時代である。ラッキョウの繁殖様式がりん茎の分球、株分けであったことから、同じネギ属のニラなどと比べ、全国への普及が遅れた。味は辛いが臭味は少なく、コリコリとして歯切れが良く、ほとんどが漬物として嗜好されている。また、深植えによって軟白化したラッキョウをエシャロットとして生のまま食されることもある。

福井県では日本海沿岸の三里浜砂丘地が主産地で、明治の初め頃に和歌山県から導入された。ラッキョウは通常、盛夏から初秋にかけて種ラッキョウを植え付け、翌年の6月から収穫を行う1年掘り栽培が行われる。しかし、福井県ではその翌年に収穫せず、翌々年の6月から収穫する2年掘り栽培が主で、作付期間中に分球を繰り返すことによって、小粒で実がしまつて歯切れの良い花ラッキョウの原料となる。1965年頃までは約400ha栽培されていたが、近年は中国からの輸入に押され、作付面積は減少している。また、2年掘り栽培より生産性の高い1年掘り栽培の作付けが増えてきている。

従来、ラッキョウ栽培の大きな障害はネダニと腐敗病の被害で、ネダニは1932年に、腐敗病は1964年に大発生の記録がある。ネダニは友永<sup>1)</sup>の研究によって防除法も確立された。しかし、*Fusarium* 属菌あるいは細菌によるものとされていた腐敗病の研究は遅れていた。

### *Fusarium* 菌の種類と病原性

わが国における、*Fusarium* 菌によるラッキョウの腐敗の報告は、栃木県において渡辺・若井田<sup>2)</sup>によるものが最初である。しかし、病徴はりん茎の下側面が腐敗による凹みを生じる程度で、腐敗は中心部に及ばず、現在の乾腐病の病徴とは異なっている。道家<sup>3)</sup>は、鳥取県で1953年頃から多発している *Fusarium* 菌による腐敗病には、融雪後から始まる春季にりん茎が軟化し萎縮す

る緩慢型と、収穫期のやや高温時に急速に軟化腐敗する急性型の2つの型があるとした。しかし、*Fusarium* 菌の病原性は認めているものの、病徴発現に関連のある菌の決定には至らなかった。その後、道家が分離した *Fusarium* 菌の5菌株は、*Fusarium oxysporum* 2菌株と *F. moniliforme* 3菌株に同定された。*F. oxysporum* 2菌株はラッキョウに特有のものでなく、*F. oxysporum* f. sp. *gladioli*, f. sp. *tulipae*, イネなど他の作物から分離した *F. moniliforme* もラッキョウに対して病原性が見られるとし、乾腐病の病名はその際につけられた。伊阪・川久保<sup>3)</sup>は、道家が記載した発病時期のうち春季に発生するりん茎腐敗は無隔膜菌糸を有する病原菌によるもので、後に白色疫病菌 (*Phytophthora porri*) と同定され、冬季～春季のりん茎腐敗は本病が主因であるとした。その際に、*Fusarium* 菌も常に分離されているが、2次的な菌であるとした。1975年に鳥取県で、1970年頃から初夏～盛夏に発生していた *F. oxysporum* による急激なりん茎腐敗が報告された<sup>4)</sup>。翌年、福井県で「夏腐病」と呼ばれていた腐敗りん茎からも、病原力の強い *F. oxysporum* が発見された<sup>5)</sup>。これらの分離菌は同種で、ラッキョウに著しい病原性を示すが、その他多数の植物に病原性を示さない。また、他の植物に病原性を示す分化型はラッキョウに対して、全くまたはほとんど病原性を示さなかったことから、*F. oxysporum* f. sp. *allii* の新分化型と同定された。そのため、*F. oxysporum* f. sp. *gladioli*, f. sp. *tulipae*, *F. moniliforme* は、日本有用植物病名目録のラッキョウ乾腐病の項から削除された。また、病徴が類似することから乾腐病菌として、*F. solani* f. sp. *radicicola* を追加された<sup>1)</sup>。

前述のように、ラッキョウから *Fusarium* 菌が分離された報告は多い。植物からは一般に非病原性の *Fusarium* 菌が分離され、*F. oxysporum* の分化型が導管内で棲息することが認められている<sup>1)</sup>。筆者らは、腐敗したラッキョウりん茎のほか、外見健全なラッキョウの葉、りん片、茎盤、根からも頻繁に *Fusarium* 菌を分離した。健全なラッキョウの根を温室状態で培養すると、枯死した根

にわずかに *Fusarium* 菌の菌糸が認められる程度で、後述の乾腐病のように白色の菌糸が密生し、りん茎が腐敗することはなかった。

*Fusarium* 属菌の分類体系は、現在再検討されつつある。特に、旧 *F. moniliforme* については、現在細分化する考え方が支持され、混乱を避けるためにも旧 *F. moniliforme* の保存名は使用しない方向にある。当初、筆者らはラッキョウから分離した長い連鎖状の分生子を形成する *Fusarium* 菌を、*F. moniliforme* として用いてきたが<sup>5</sup>、Nirenberg and O'Donnell の検索表<sup>6)</sup> によって *F. fujikuroi* Nirenberg と同定した。

近年、*Fusarium* 菌には種内交配群や体細胞和合性群 (VCG) が見出され、また、分子生物学的解析による菌系識別の新たな実験法が開発されている。筆者らは1991年～1995年に、27カ所のうち11カ所から分離した *F. oxysporum* 126菌株について *nit* 変異菌株を利用して体細胞和合性群による分類を行った結果、90菌株を4群に識別できた。そのうち、*F. oxysporum* f. sp. *allii* と和合性を示したのは35菌株で、これらの菌株はラッキョウりん茎を腐敗させた。乾腐病菌と和合性を示さなかった *F. oxysporum* の3群にはラッキョウりん茎を激しく腐敗させる菌株が含まれなかったことからラッキョウ乾腐病菌のVCGは1群と考えられた。乾腐病菌の *nit* 変異菌株基準菌を用いて体細胞和合性を調べることによって、簡便に乾腐病菌の同定が可能となった。りん茎腐敗を引き起こさなかった *F. oxysporum* の3群はラッキョウをはじめ、トマト、ナス、スイカ、メロン、マクワウリ、ダイコンに対して病原性を示さない系統であった。また、*F. oxysporum* f. sp. *tulipae*, f. sp. *gladioli* と対峙培養したが、和合性を示さなかったことから、福井県のラッキョウ栽培地にこれらの *Fusarium* 菌はほとんど存在しないと考えられた。*F. fujikuroi* は、27カ所のうち18カ所のラッキョウから分離した457菌株について相補性検定を行った結果、72菌株 (16%) の非和合性菌株を生じたが、7群に識別できた。体細胞和合性群とPDA培地上における菌叢、生育適温およびイネ苗に対する病原性について試験を行ったが、一定の傾向は認められなかった。

前述のように、*F. oxysporum* f. sp. *gladioli*, *F. oxysporum* f. sp. *tulipae* やラッキョウ以外の作物から分離した旧 *F. moniliforme* はラッキョウに病原性を示すとされているが、病徴は明らかにされていない。伊阪・岡本<sup>1</sup> はラッキョウから分離した *F. oxysporum* のうち、罹病したラッキョウからの分離菌のみ、強い病原性を示し、また、旧 *F. moniliforme* はラッキョウを腐敗させたり、萎縮させることはないが、イネから分離した旧

*F. moniliforme* の一部の菌株はラッキョウの生育、発根を抑制するとしている。筆者らは、腐敗したラッキョウから分離した *F. oxysporum* には、ラッキョウりん茎の芯腐れを引き起こす *F. oxysporum* f. sp. *allii* とほとんど病原性を示さない非病原性の *F. oxysporum* が存在することを認めた。*F. solani* の病原力は *F. oxysporum* f. sp. *allii* より弱かった。*F. fujikuroi* は、*F. oxysporum* f. sp. *allii* のようにりん茎を腐敗させるようなことはなかったが、菌株によって根腐れ症状を引き起こす場合が多く、生育を抑制することを認めた。前述のように、現在、旧 *F. moniliforme* は日本植物病名目録から削除されている。かつてラッキョウから分離した旧 *F. moniliforme* が全て *F. fujikuroi* とは限らないが、*F. fujikuroi* による症状は乾腐病のりん茎腐敗と症状が異なることから、今後、本菌をラッキョウの病原菌としてリストアップすることを提案したい。

### *Fusarium* 菌の分布と消長

三里浜砂丘地の土壤は養分の流亡が多く、保水性が悪く、夏期には干ばつが起りやすい砂丘未熟土に属し、灌漑施設なしではほとんどの農作物を栽培できない。しかし、ラッキョウは強健な作物で、耐寒性があり、乾燥に強く、夏の高温期には休眠し、痩せ地でも栽培できる。また、砂丘未熟土は腐植が少なく、有機物を施用しても、土壤が酸化的で、地温が高いため有機物の分解が早く、夏期には干ばつが起り、地表面の温度は50℃を越えることもあり、*Fusarium* 菌にとっても、非常に棲息しにくい土壤と考えられる。三里浜の砂丘未熟土で栽培されているラッキョウ栽培圃場とダイコン圃場の糸状菌、細菌、放線菌および *Fusarium* 菌密度に大きな差異は認められず、*Fusarium* 菌密度も低かったことから、ラッキョウから分離される *F. fujikuroi* と *F. oxysporum* は福井県三里浜の砂丘未熟土に棲息している *Fusarium* 菌というより、ラッキョウ植物体内や根圏土壤に感染・増殖している *Fusarium* 菌と考えられる。

*Fusarium* 菌はその生活を維持し、増殖するために、養分を利用し、他の微生物と競争し、時には耐久体を形成し自己を保存する<sup>9)</sup>。*F. fujikuroi* は *F. oxysporum* に比べ殺菌土壤中での生存能力が低かった。一方、*F. fujikuroi* はほとんどのラッキョウから分離されることから、ラッキョウ植物体に依存した *Fusarium* 菌と考えられる。また、*F. fujikuroi* をラッキョウに大量接種すると、ラッキョウの草丈が短く、地上部の生育量が少なくなることは、砂丘未熟土のように土壤水分の少ない土壤において、ラッキョウ植物体からの水分の蒸散量を少なくし、耐乾性を高める方に働いているとも考えられる。

ラッキョウに棲息する *F. fujikuroi*, *F. oxysporum* は、土壌より植物体への寄生性が強いことから、当然、植物体においてその勢力を拡大するために、種間、または VCG 間の競争が行われていると考えられる。りん茎腐敗を引き起こさなかった *F. oxysporum* 3 群のうちの 1 群は 11 カ所のうち 9 カ所から分離された系統で、栽培地のラッキョウに広く棲息する VCG であった。また、*F. fujikuroi* では 1 圃場のラッキョウに多くの VCG が存在し、ラッキョウ 1 株にも複数の VCG が存在し、*F. oxysporum* に比べ多様的であった。しかし、ラッキョウ乾腐病発生圃場と未発生圃場のラッキョウから分離される *Fusarium* 菌の VCG は、乾腐病菌以外に VCG の構成に大きな差は認められなかった。

非病原性 *F. fujikuroi*, *F. oxysporum* および乾腐病菌の *nit* 変異菌株をマーカーとして、それぞれ土壌やラッキョウに接種すると、接種菌は数ヶ月間ラッキョウ植物体や根圏土壌から高率に分離されたが、処理 10 ヶ月後の収穫期の接種菌の密度は低下した。一方、ラッキョウ根圏土壌の全 *Fusarium* 菌密度は栽培期間をとおして差はなく、収穫期頃には接種菌以外の *Fusarium* 菌の系統が増殖した。*Fusarium* 菌の植物体上における競争力が強いかどうかは植物体への着生能力、増殖力、生育温度、植物体における占有面積などの条件による<sup>9)</sup>。非病原性 *F. oxysporum*, *F. fujikuroi* および乾腐病菌の 3 種の *Fusarium* 菌を同時に土壌に接種すると、非病原性 *F. oxysporum*, *F. fujikuroi* のラッキョウからの分離率は乾腐病菌に比べ低かったことから、植物体において非病原性 *F. oxysporum*, *F. fujikuroi* と乾腐病菌との間に競争があり、乾腐病菌はラッキョウ植物体で競争力が強く、また寄生性の強い系統と考えられた。しかし、無病徴のラッキョウからも乾腐病菌が分離されてくることから、ラッキョウ植物体内で、普段は 3 種の *Fusarium* 菌、または体細胞和合性群が均衡を保っており、栽培環境の変化やネダニの食害などによってラッキョウ植物体における *Fusarium* 菌密度の均衡が崩れ、乾腐病菌が増殖し発病するものと考えられるが、詳細な検討が必要である。

### ラッキョウ乾腐病の防除

本病は植え付け直後の秋期と収穫期の夏期および種床あるいは保存中の 3 時期に発生する。病徴は葉身が淡褐色になり萎凋する。りん茎基部は淡褐色水浸状を呈し、維管束が褐変する。その後病斑は拡大してりん茎全体におよび、次第に淡褐色となり乾腐し、ミイラ状になる。多湿条件下では白色～紫紅色のカビを発生し、腐敗消失する。根部も基部から淡褐色水浸状となり、しだいに半透明扁平化し消失する。本病は土壌伝染のほか、種球に

よっても伝染する。ラッキョウは自家不稔であるため、品種の分化はあまり進んでいない。作付けが多いのは「ラクダ」という品種で本病に弱い。このほかに「八房」、「玉ラッキョウ」が存在し、「玉ラッキョウ」は本病に強い。前述のようにラッキョウ乾腐病菌には 2 種があり、*F. oxysporum* f. sp. *allii* の方が病原力が強いことが知られている。福井県では *F. solani* f. sp. *radicicola* によるものは問題となっていない。福井県では 1970 年頃に、従来の 2 年掘り栽培から生産性の高い 1 年掘り栽培への転換を推進した。そのために「ラクダ系福井在来」から系統選抜した分球の旺盛な品種「九頭竜」を推奨した。しかし、栽培が始められた 1972 年頃から乾腐病が発生し始め、大きな問題となった。その後、本病に対して有効なベノミル剤などによる種球消毒が実施され、さらに 2 年掘り栽培では発生が少ない<sup>5)</sup> ことから、本県ではそれほど問題にならなくなった。しかし、1990 年頃から乾腐病は漸増傾向にあり、また、ラッキョウには明瞭な病徴の現れないニンニク潜在ウイルスをはじめ、数種のウイルスが感染しているため、ウイルスフリー球の供給を行ったが、ウイルスフリー球で乾腐病の発生が多く、問題となった。ウイルスフリー植物におけるフザリウム病の多発生はイチゴ萎黄病などでも観察されている。ウイルスフリー化によって、植物体に棲息していた微生物までフリーとなり、そのため乾腐病に弱くなったとも考えられる。しかし、隔離圃場のウイルスフリーのラッキョウにも *Fusarium* 菌が感染していたことから、*Fusarium* 菌の感染の有無と乾腐病発病との関係については明らかにできなかった。

ウイルスフリー球では、多肥・密植栽培による増収効果が高い。一般に、フザリウム病は窒素施肥量が多いほど発病が多くなる。乾腐病においても、施肥量が多いほど発病が多くなった。特に、ウイルスフリー球では在来球に比べ施肥量を多くすると発病が増加する傾向にあり、多肥栽培では慣行栽培より収穫量は減少した。在来球は病原菌密度が高くなるほど発病が多く、ウイルスフリー球では病原菌密度より施肥による発病への影響が大きい傾向にあった(第 1 表)。ラッキョウは植え付ける種球が大きいほど収量が多くなり、また、ウイルスフリー球は在来球に比べりん茎の肥大が旺盛であるため、増収を図るうえでウイルスフリー球にかかる期待は大きい。しかし、現在進められているウイルスフリー球において推奨されている多肥密植栽培体系は、乾腐病の多発、後述する多発生にともなう薬剤耐性菌の出現、多肥栽培による水質など環境への影響などが心配され、見直しの必要があろう。

ベノミル剤による種球消毒の効果は多肥栽培でも高

第1表 ウイルスフリー球のラッキョウ乾腐病発病に及ぼす施肥の影響

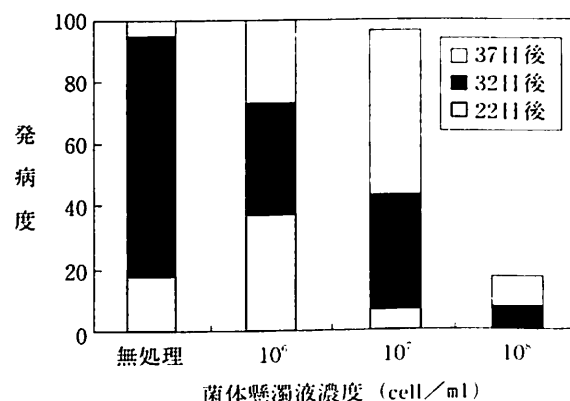
| 種球の種類    | 施肥 | 種球消毒の有無 | 秋期発病株率(%) | 1株当たり |       | 腐敗球率(%) |
|----------|----|---------|-----------|-------|-------|---------|
|          |    |         |           | 球数(個) | 重量(g) |         |
| ウイルスフリー球 | 多肥 | 無       | 14.7      | 10.9  | 49.9  | 42.4    |
| ウイルスフリー球 | 慣行 | 無       | 11.8      | 10.5  | 58.7  | 9.5     |
| 在来球      | 多肥 | 無       | 2.9       | 3.4   | 17.8  | 37.5    |
| 在来球      | 慣行 | 無       | 2.9       | 3.2   | 21.2  | 24.1    |
| ウイルスフリー球 | 多肥 | 有       | 3.9       | 12.6  | 76.6  | 5.5     |
| ウイルスフリー球 | 慣行 | 有       | 2.9       | 12.3  | 71.7  | 3.0     |

く、効果は収穫後まで認められた。しかし、鳥取県では乾腐病菌にベノミル剤耐性菌が既に出現し、防除を困難にしている<sup>11)</sup>。筆者らが乾腐病多発圃場から分離した乾腐病菌は、全てベノミル剤感受性菌で、病原性が弱い、または病原性のない *F. fujikuroi*, *F. solani*, *F. oxysporum* はベノミル剤に対して感受性程度が低かったことから、多発原因は耐性菌出現による防除効果の低下によるものではなかった。ラッキョウから分離した病原性の強い *F. oxysporum* は、非病原性の菌株とヘテロカリオンを形成しなかったことから、菌糸融合によってベノミル剤耐性を獲得することはないと考えられる。福井県では、1976年頃からベノミル剤が使用されるようになったが、ベノミル剤耐性乾腐病菌は出現していない。これは2年掘り栽培は1年掘り栽培に比べ、1年当たりの施肥量は少ないため、病原菌密度が低い状態で維持され、そのため耐性菌が出現し難かったと考えられる。

### 生物的防除

ラッキョウ乾腐病のような土壌伝染病は、感染部位が地下部であるため、初期の感染が判らず、防除は手遅れとなることが多く、地上部の病害と比べ発病後の防除が困難である。防除対策は土壌消毒や種苗消毒によっているが、防除効果、効果の持続性、消費者の農産物への安全志向、また、近年は環境への配慮から生物的防除への関心は高まっている。生物的防除は、自然界で起きている生物間の相互作用を人為的に積極利用して病害虫の防除を図ろうとするもので、わが国のような集約的な農業において十分に実用に供しうる技術と考えられている<sup>8)</sup>。

非病原性 *Fusarium* 属菌による病害防除は、多くの作物で研究されている。筆者らはラッキョウから分離した非病原性の *F. fujikuroi*, *F. oxysporum* の菌体懸濁液にラッキョウ種球を浸漬し、乾腐病菌汚染土壌に植え付けると、乾腐病の発病が抑制されることを認めた(第1図)。非病原性 *Fusarium* 菌を前接種したラッキョウ植物体内に乾腐病菌を接種しても発病抑制効果が認め



第1図 *Fusarium fujikuroi* の前接種によるラッキョウ乾腐病発病抑制効果

られたことから、前接種菌の刺激によってラッキョウ植物体が反応して抵抗性が誘導されたと考えられる。一般に、*F. oxysporum* による導管病に対して、近縁な *F. oxysporum* が最も交叉防御の効果が高いとされている<sup>7)</sup>。しかし、ラッキョウから分離した *F. fujikuroi* やイネばか苗病菌を前接種しても *F. oxysporum* と同等に発病抑制効果が認められた。*F. oxysporum* は熱処理菌や培養ろ液では発病抑制効果は失われたが、*F. fujikuroi* は熱処理菌や培養ろ液でもわずかながら発病抑制効果は認められたことから、*F. fujikuroi* の産生する物質によっても抵抗性が誘導されると考えられる。接種菌体懸濁液濃度が高いほど発病抑制効果は高く、*F. fujikuroi* と *F. oxysporum* を混合した菌体懸濁液に前接種すると発病抑制効果はさらに高まった。一般に *F. oxysporum* は植物の導管に侵入し、*F. fujikuroi* はフザリン酸等を産生し、植物の柔組織に感染する。そのため抵抗性誘導の機作も両菌で異なると考えられる。

供試した *F. oxysporum* は数種の畑作物に対して病原性を示さず、圃場においても発病抑制効果が認められたことから、ラッキョウ乾腐病の防除のために使用しても実用上問題ないと考えられる。しかし、ラッキョウ栽培は粗放的で、また *F. oxysporum* の効果は合成薬剤ほど高くないことから生物的防除の気運は低い。今後、エシヤ

ロットのような集約的で、生食に利用するような栽培法で、本菌を利用した乾腐病の総合的防除体系の確立が必要になると考えられる。

### 引用文献

- 1) Armstrong, G. M. and Armstrong, J. K. (1948) Nonsusceptible host as carrier of wilt Fusaria. *Phytopathology* 38: 808-826.
- 2) 道家剛三郎 (1956) *Fusarium* によるラッキョウの腐敗について. 鳥取農試研報 1: 62-68.
- 3) 伊阪実人・川久保幸雄 (1966) ラッキョウ腐敗に関する新知見. 日植病報 32: 63.
- 4) 伊阪実人・岡本 博 (1977) *Fusarium* 菌の寄生によっておこるラッキョウの腐敗について. 福井県立短大農紀要 2: 19-52.
- 5) 川端顕子 (1977) ラッキョウ夏腐病 (仮称) の防除について. 北陸病虫研報 25: 72-77.
- 6) Nirenberg, H. I. and O'Donnell, K. (1998) New *Fusarium* species and combination within the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia* 90: 434-458.
- 7) 小川 奎・駒田 旦 (1984) 非病原性 *Fusarium oxysporum* によるサツマイモつる割病の生物的防除. 日植病報 50: 1-9.
- 8) 生越 明 (1998) 植物病理学における有害微生物と有用微生物の研究. 土と微生物 52: 3-5.
- 9) 小倉寛典 (1988) III. 病原菌と土壤微生物, 宿主植物との間の相互関係. 土壤病害の手引き. 157-164 日本植物防疫協会. 東京.
- 10) 友永 富 (1963) ラッキョウを害するネダニの生態と防除に関する研究. 福井農事試特別報告 1: 1-89.
- 11) 遠山 明 (1980) ラッキョウ乾腐病に関する研究. 鳥取野菜試特別報告 1: 1-56.
- 12) 渡辺竜雄・若井田正義 (1955) ラッキョウのフザリウム病. 日植病報 20: 112-113.