

麦類雪腐病

竹中重仁

Shigehito TAKENAKA:

Current studies of snow mild diseases of winter wheat and barley

北陸地域の麦類栽培において多雪年における雪腐病による被害は深刻で、例えば1984年の豪雪年、筆者がその当時暮らしていた上越市では本病の被害により麦類の収穫が皆無であったことを鮮烈に記憶している。雪腐病は、「積雪下で活動できる」という特殊な生態的性質を持った数種の糸状菌によって引き起こされる病気の総称であり、病原菌の種類により各々特徴的な病名がつけられている。今まで、北陸地域で発生が確認されている雪腐病は、①*Pythium* spp. による褐色雪腐病、②*Typhula incarnata* による雪腐褐色小粒菌核病、③*Typhula ishikariensis* による雪腐黒色小粒菌核病、④*Microdochium nivale* による紅色雪腐病、⑤麦類株腐病菌 (*Ceratobasidium gramineum*) による雪腐症状の5種類である。ただし、これらの内、雪腐黒色小粒菌核病は、北陸地域では標高600m以上で暖かさ指数(年間を通じて月平均気温が5℃以上となる月を選び出し、5℃との気温差を積算した値)80℃月以下の新潟・富山県の牧草地で発生が確認されたものであり(吉野, 1988)、このような地域には通常麦類は栽培されない。また、株腐病による雪腐症状(Takamatsu, 1989)も福井県の少雪地帯のごく一部で発生が確認されただけである。これらのことと過去の雪腐病発生実態調査(岩切, 1946, 山元, 1982, 竹中・吉野, 1984, 高松ら, 1986)の結果から、北陸地域の麦類に発生する主要な雪腐病は褐色雪腐病、雪腐褐色小粒菌核病および紅色雪腐病の3種類であるといえる。以下に、北陸地域におけるこれら3種の雪腐病に関する研究成果を中心に紹介したい。

1) 褐色雪腐病

褐色雪腐病は、*Pythium* 菌によって引き起こされる病気で、岩山(1933)により初めて富山県で発生が報告された。本病は、積雪条件下で衰弱している麦の茎葉を腐敗させる病気で、初期病斑は根雪10日後でも土壌と接触している葉上に暗緑色、水浸状の小斑点として認められる(高松, 1989)。その後、積雪期間の経過に伴い、水浸状病斑は茎葉上を拡大し、最終的に生長点まで達する

と麦は枯死する。これら茎葉は融雪直後にはゆであげたように暗緑色に軟化腐敗し、腐敗組織を光学顕微鏡で観察すると、多数の卵胞子が認められる。融雪後日数の経過に伴い、腐敗組織は乾燥して褐色から灰白色の薄紙上になる。また、本病は麦固有の病気ではなく、現在まで7科36種の植物において発生が報告されている。

病原菌としては、岩山(1933)の記述に基づいて、Ito and Tokunaga(1935)が*Pythium iwayamai* S. Itoと命名した。その後、平根(1955)が新潟県において本病の病原菌として*P. iwayamai* 以外に*P. paddicum* Hirane, *P. horinouchense* Hirane, *P. graminicola* Subramaniamおよび未同定の*Pythium* 2菌の計5菌を新たに発見し、その内最も主要な病原菌は*P. iwayamai* と*P. paddicum* の2菌であると報告した。その他の褐色雪腐病菌として、1978年にアメリカ・ワシントン州のLipps and Bruehiが*P. okanoganense* Lippsを新種として報告している。本菌の有性生殖器官の形態的特徴が、1955年に平根が報告した前述の*P. horinouchense*のそれと非常に類似しているが、平根の報告には残念ながら*Pythium* 菌の同定に重要な遊走子嚢の記載がないため、両菌の異同についてはこれ以上言及できない。その後、*P. okanoganense*は、Takamatsu and Ichitani(1986)によって福井県で見出された。また、Ichitani et al.(1986)と高松(1986)は、福井県の麦栽培圃場から採取した褐色雪腐病被害株から*P. vanterpoolii* と*P. volutum* の2菌を分離・同定し、これら2菌がコムギに対して病原性を有することを明らかとした。

褐色雪腐病菌の培養学的性質に関しては、①培地上での菌糸の最適温度は18~22℃であり(平根, 1955)、②*P. paddicum* が*P. iwayamai* や*P. okanoganense* より生育速度が早く(高松, 1989)、③これら3種の*Pythium* 菌の最高生育温度は30℃で、1℃における1日当たり菌糸生育は4mmである(高松, 1989)ことが明らかとなっている。卵胞子の発芽条件については高松(1989)により調べられており、*P. iwayamai* の卵胞子は0~10℃の低温水中に懸濁すると、卵胞子壁が薄膜化して活性化状態

となり、その後1～20℃の範囲で容易に発芽するようになる。

2) 雪腐褐色小粒菌核病

雪腐褐色小粒菌核病は、*Typhula incarunata*によって引き起こされる病気で、融雪時にムギ葉はゆでたように腐敗し、また茎や根は褐変して、それらの組織内および表面に黄褐色から赤褐色の粟粒大の菌核を形成する。本病は北海道から本州は鳥根県の積雪地帯、四国では徳島県の積雪地帯まで発生する。北陸地方では新潟・富山県で発生が多く、石川・福井県では比較的少ないとされている(岩切, 1949, 山元, 1982)。本病の発生は一般に水田より畑で多く、その原因は菌核が畑状態では越冬できるのに対し、水田状態では越冬できないためである(山元, 1983)。本菌の生理・生態的性質に関する研究は、わが国では主に北海道において、1950年代は北海道農試の富山を中心に、1980年代は北海道農試の松本を中心に実施された。

3) 紅色雪腐病

紅色雪腐病は、*Microdochium nivale*によって引き起こされる雪腐病で、融雪後茎葉が灰白色に腐り、枯死した茎葉面に胞子が密生して紅色を呈する。わが国では北海道、東北地域および山陰地域の火山灰土で発生が報告されている。北陸地域でも岩切(1949)により、比較的排水良好な場所で多発生することが報告されている。北陸地域では本病は土壌伝染より種子伝染が重要であると考えられており(高松ら, 1986)、また褐色雪腐病や雪腐褐色小粒菌核病に比べ発生面積が少なく局部的であるため、本病に限定した研究成果は少ない。本病に関するわが国の研究は、最近では1990年代に東北農試の中島により、特に本病に対する抵抗性に関する研究が行われている。

4) 麦類に対する病原性

各種雪腐病の麦類に対する病原性に関しては、平根(1955)、高松ら(1987)、高松(1989)および竹中(1994)により報告されている。褐色雪腐病菌、雪腐褐色小粒菌核病菌および紅色雪腐病菌の3種の雪腐病菌の中では、紅色雪腐病菌が最も病原性が強い(高松, 1987)。また、6種の褐色雪腐病菌(*P. iwayamai*, *P. paddicum*, *P. okanoganense*, *P. graminicola*, *P. vanterpoolii* および *P. volutum*)の内では、前3者の病原性が強い(高松ら, 1987, 高松, 1989)。北陸地方の麦栽培圃場で分布量の多い*P. iwayamai*, *P. paddicum*および*T. incarnata*の3菌の病原性に関しては、①

*P. iwayamai*はオオムギおよびコムギに対して病原性が最も強い、②*T. incarnata*はコムギに対する病原性は弱い、オオムギに対しては根を侵害することにより再生力をかなり低下させる、③*P. paddicum*はオオムギ、コムギに対して病原性が弱いことが明らかになっている(竹中, 1994)。

5) 植物体からの各種雪腐病菌の検出法

雪腐病は複数の病原菌が関与し、またこれらが混合感染する場合が多いため、従来の感染組織中からの菌の分離・同定法では、正確な定量的診断や植物体中での病原菌の動態解明が困難であった。そこで、Takenaka(1992)は各種雪腐病菌のリボソームに対する抗体を用いた酵素抗体法を開発し、植物体から各菌を*Pythium*菌、*T. incarnata*および*M. nivale*というように属レベルで検出・定量することを可能にし、各菌の植物体中での動態解明を可能とした。さらに、Takenaka and Kawasaki(1994)は、上記方法では識別が不可能であった褐色雪腐病菌を、細胞壁タンパク質に対する抗体を用いたウェスタンブロット法により、種レベルで識別できる検出法を開発し、植物体中での*P. iwayamai*と*P. paddicum*の相互関係を明らかにした(Takenaka, 1995)。

6) 各種雪腐病菌の感染様式

褐色雪腐病菌の植物体への侵入および蔓延方法に関しては、平根(1955)、Takenaka and Arai(1993)および竹中(1994)により報告されている。それらによると、本菌の第一次伝染源は土壌中で越冬した卵胞子であり、晩秋から冬期の低温多湿条件下で発芽し、菌糸または遊走子を形成して植物体に侵入する(平根, 1955)。菌糸の場合は気孔あるいは角皮から侵入するが(平根, 1955, 竹中, 1994)、オオムギ葉においては*P. iwayamai*, *P. paddicum*とも集合菌糸による角皮侵入が高頻度に観察される(竹中, 1994)。また、両菌のオオムギ葉への侵入率には差異が認められ、病原性強の*P. iwayamai*の方が弱の*P. paddicum*より植物体への侵入速度が速い(竹中, 1994)。一方、遊走子の場合は、孔辺細胞上で被う化した後、発芽管を出して気孔から侵入する(Lipps and Bruehl, 1980)。葉身から侵入した*P. iwayamai*は、茎基部に向かって伸展した後、その節部から生長点に向かって上昇して最終的に植物体を枯死させることが、平根(1955)により光学顕微鏡で観察されている。Takenaka and Arai(1993)は、本菌のリボソームに対する抗体を用いたELISA法(Takenaka, 1992)によりオオムギの各部位における菌量を定量し、

① *P. iwayamai* と *P. paddicum* は病勢の伸展に伴い地上部（葉身部、葉鞘部）を蔓延し、最終的に生長点を侵害する感染様式をとること、② *P. iwayamai* の方が *P. paddicum* より常に葉身部と葉鞘部における菌量が多いことから、両 *Pythium* 菌の病原力の差は、前述した侵入速度の差とこれら部位での蔓延速度の差異に起因していることを明らかにした。

T. incarnata の侵入方法は、褐色雪腐病菌と同様、菌糸による気孔侵入と集合菌糸による角皮侵入の2種類で、後者の方が一般的である (Takenaka and Yoshino, 1987)。本菌のオオムギでの蔓延方法は、主に病勢の伸展とともに地下部で増殖し、植物体の再生に影響を与え、最終的に生長点を侵害する (Takenaka and Arai, 1993)。

7) 各種雪腐病菌の分布

北陸地域の麦類に発生する3種の雪腐病の内、紅色雪腐病は前述したように本地域では種子伝染が主体であるが、褐色雪腐病と雪腐褐色小粒菌核病は土壌伝染するため、圃場の来歴や土壌条件の違いにより、そこに分布する菌の種類や密度が大きく異なる。褐色雪腐病の発生は、岩切の発生実態調査 (1946) によると西南部平坦地重粘土地帯に多く、高畦より平畦でコムギの被害程度が高い。平根 (1955) は、畑地の麦類に発生する褐色雪腐病は *P. iwayamai* が主要な病原菌で、水田裏作では *P. paddicum* が主要であると報告している。その後、高松・一谷 (1987) は福井県の転作初年目の水田転換畑122カ所と畑7カ所の褐色雪腐病被害株から病原菌の分離を試み、①排水不良の湿田の転換畑からは *P. paddicum* のみが、②排水良好な乾田の転換畑からは *P. paddicum*、*P. iwayamai* および *P. okanoganese* の3種が単独あるいは同時に、③畑からは *P. iwayamai* のみがそれぞれ分離されたことを報告した。また、Takamatsu and Ichitani (1987) は、直接法およびコムギ葉を用いた捕捉法により、麦類栽培歴のない水田、畑および山林の土壌中から褐色雪腐病菌の検出を行い、①麦類栽培歴のない圃場でも褐色雪腐病菌が普遍的に生息していること、②水田土壌中には *P. paddicum* が、畑土壌中には *P. iwayamai* が生息していることを明らかとし、③前者を水田生息菌、後者を畑生息菌として位置づけた。また、事例が少ないが、*P. okanoganese* は山林土壌で多く検出される傾向があったと報告している。

竹中 (1991) は水田転換後の経過年数の異なる圃場に分布する雪腐病菌の種類とオオムギの被害程度を4年間調査して、以下のような菌の種類と密度の推移を明らかにした。それによると、細粒強グライ上の水田転換畑に

はほぼ *P. paddicum* のみが生息しており、そこにムギを栽培することにより本菌の菌量が増加する。その後ムギを連作することにより、転換4年目頃から生息菌が *P. paddicum* から *P. iwayamai* へと質的に変化する。また、*T. incarnata* は水田より畑に分布することから (山元, 1982)、ムギを連作することにより、そこに分布する雪腐病菌が *P. paddicum* からほぼ完全に *P. iwayamai* と *T. incarnata* になり、ムギの被害が増大する。

8) 各種雪腐病菌の分布の差異を決定している要因

畑土壌に分布する *P. iwayamai* と水田土壌に分布する *P. paddicum* の分布の違いをもたらし原因を明らかにするため、高松 (1989) は2菌の浸透ポテンシャルとガス環境に対する耐性の違いを調べた。それによると、浸透ポテンシャルに対する耐性には両者で差異はなく、ガス環境に関しても O_2 欠乏に対する耐性には両者で差異が認められていないが、高濃度の CO_2 に対する耐性は *P. paddicum* が *P. iwayamai* より明らかに高い。水田土壌は畑土壌に比べて CO_2 濃度が顕著に高いことから、高松 (1989) は水田土壌中に *P. paddicum* が生息し *P. iwayamai* が生息できない原因として CO_2 に対する耐性の差異が重要な決定要因であり、一方、畑地では病原力の強い *P. iwayamai* によって病原力の弱い *P. paddicum* が次第に淘汰され *P. iwayamai* が優先すると考察している。

Takenaka and Arai (1993) および Takenaka (1995) は、前述の各菌の検出法を用いて、*P. iwayamai*、*P. paddicum* および *T. incarnata* の3菌の植物体中での相互関係を明らかにした。それによると、1) 病原菌としての競争力は、 $T. incarnata > P. iwayamai > P. paddicum$ の順番で強い、2) *P. iwayamai* と *P. paddicum*、*P. paddicum* と *T. incarnata* の相互関係は競争的 (competitive) であり、3) *P. iwayamai* と *T. incarnata* の相互関係は *T. incarnata* にとっては相乗的 (synergistic) である。これら結果と高松 (1989) および山元 (1983) の報告を基に、竹中 (1994) は水田転換後の経過年数に伴う雪腐病菌の密度の推移を以下のように考察した。すなわち、水田には *P. paddicum* しか生息できないため、転換初年畑にムギを栽培すると、*P. paddicum* による褐色雪腐病のみが発生する。その後ムギを連作することによる土壌の畑地化に伴い、外部から侵入してきた *P. iwayamai* と *T. incarnata* がそこに定着可能となり、宿主植物をめぐる3菌間の相互関係が生じる。その結果、*P. paddicum* は病原力が弱く、さらに3菌の中で最も競争力が低いため、徐々にそのポテンシャルを下げていく。一方、*P. iwayamai* は病原力の強さと低温下での生育速度の速さを利用して、また *T. incarnata* は競争力の強さと先に

Pythium 菌が定着してもコロナイズできるという腐性能力により、菌密度を上げていき、その結果、圃場には *P. iwayamai* と *T. incarnata* が共存するようになる。

9) 残された問題と今後の研究

その後、竹中・山元（未発表）は、*P. iwayamai* が生息する畑地を復田することで、そこに分布する褐色雪腐病菌が水田生息菌である *P. paddicum* に変化するか否かを、3年間調査した。その結果、復田3年目でもよく土壌中から *P. iwayamai* が分離されなくなり、*P. paddicum* のみが分離されるようになった。同時に復田に伴う土壌の細菌相の変化を調べた結果、復田3年目でもよく水田にかなり近い細菌相になった。また、*P. iwayamai* の生息する畑土壌をポットに詰め、人工的に還元状態や高CO₂条件下にしても *P. iwayamai* の菌密度は簡単には減少しなかったが、*P. iwayamai* を水田土壌に埋め込むと生存率がかなり減少した（竹中・山元、未発表）。これらのことから、*P. iwayamai* の水田での分布を制限している要因として、CO₂耐性のような物理的要因以外に土壌微生物相のような生物的要因も関係しているものと考えられ、今後検討すべき課題である。また、水田転換後の経過年数に伴い生息菌が *P. paddicum* から *P. iwayamai* へと変化する際、*P. iwayamai* はどこから、どのようにして転換畑に入り込んだのか等、褐色雪腐病菌の分布の差異を決定している要因をさらに詳細に解明することは、本病の防除技術を確立するためばかりか土壌生息菌の生態的地位の分化を解明する上からも、非常に興味深い研究課題である。

雪腐病の生物的防除の試みとして、西村ら（1994）は *P. iwayamai* が生息できない水田土壌から夏季に本菌

の卵胞子に寄生する糸状菌を数菌株採取している。水田状態では *T. incarnata* の菌核が越冬できない（山元、1983）ことも考えあわせると、ムギを栽培しない夏季に湛水状態にしてこれら卵胞子寄生菌を施用する方法が、北陸地域の主要な雪腐病の防除技術として有効と考えられる。果たして実用的な防除技術となりうるのか今後検討すべき研究課題である。

10) おわりに

雪腐病研究にとっては残念(?)なことに、地球温暖化の影響かここ10年余りは北陸地域では雪腐病がほとんど麦類に被害を与えるほど発生していない。そのため、筆者が6年前に北陸地域を離れてから、当地域では雪腐病の研究はほとんど行われていないのが実状である。しかし、また雪腐病が当地域で問題となった際は、本稿を参考に研究が再スタートされることを心から期待している。

参考文献

- 1) 平根誠一（1955）麦類褐色雪腐病の防除に関する研究. 農業改良技術資料 60:1-86.
- 2) 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. 福井県農試特別報告 9:1-135.
- 3) 竹中重仁（1994）麦類雪腐病の血清学的診断法の開発と植物体中における本病原菌の動態に関する研究. 北陸農試報告 36:71-145.
- 4) Hokkaido National Agricultural Experiment Station（2001）Low temperature plant microbe interaction under snow. 1-199.