

雪腐病（１）

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2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 143-149
発行年月	2009年4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 (1)

松 本 直 幸*

はじめに

近年の温暖化傾向は、北海道農業においても影響を与えている。その結果、多くの夏作物においては、生育期間の延長、作付け地帯の拡大、冷害発生頻度の低下などにより、生産の増大や品質の向上がみられる。冬期間を積雪下ですごす牧草や秋播コムギにおいては、このような顕著な影響は今のところみられていないが、道東では、土壤凍結が弱まり積雪量が多くなっている。このような冬期気象条件の変化は、雪腐病の発生様相に大きな変化をもたらしている。それに伴い、従来の栽培法を改める必要も認められる。また、秋播コムギの雪腐病対策は依然農業に依存している。本稿は、関係者が雪腐病をより深く理解し、今後の対策に役立てるため、雪腐病に関する今までの知見をまとめたものである。

1. 積雪下：雪腐病菌の生息場所

1) 雪腐病とは

寒冷積雪地帯にある北海道では、夏にイネなどが冷害（物理的要因による）の被害を受けるのと同じく、牧草や秋播コムギなどの冬作物は、雪腐病（生物的要因）により被害を受けることがある。植物は冬期間、積雪下にあるため、我々は被害の発生過程を見ることができず、融雪後しばらくして萌芽の遅れや枯死などの被害に気づく。北海道では、品種・作物の導入過程である程度の生産性を犠牲にして、越冬性の優れたものが選ばれているので、単に物理的な要因で枯死することはあまりない。融雪直後の植物は枯死したように見えるだけで、やがて萌芽・再生してくる（図1）。こ

のような現象を、牧草では「冬枯れ」、秋播コムギにおいては「冬損」という原因を特定しない曖昧な用語で説明されてきた。しかし、冬枯れや冬損の原因は、ほとんどが雪腐病である。Abe & Matsumoto (1981) は、12品種のオーチャードグラスを用いて、札幌におけるこれらの越冬性に関与する要因を解析し、雪腐小粒菌核病に対する抵抗性をもっとも重要であることを明らかにした。



図1 ゴルフ場ベントグラスナーセリーにおける雪腐黒色小粒菌核病の発生様相

根雪前に適当な農薬を散布すると芝生は融雪直後から青々としているが（左の試験区）、農薬を散布しないと芝生は枯死したように見える（右の試験区）。しかし、無処理区の芝生は完全に枯死しているわけではなく、やがて再生し青くなってくる。

雪腐病には、毎年きまって発生するものと、年により発生程度が変動するものがある。後者の発生は、しばしば大問題になる。1975年の春には、道東を中心にイネ科牧草オーチャードグラスに雪腐大粒菌核病が大発生した。その結果、自給飼料の供給が危ぶまれ、政治問題にまで発展した（荒木：1975）。発生後の処置として、道東4支庁の牧草地15,000haのうち、62%が追播、28%が更新、そして10%は転作された。この年の雪腐大粒菌核病大発生の理由は、①根雪開始時期が遅く、植物は寒さによるストレスにさらされ、雪腐大粒

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO

菌核病に対する感受性が高まり、そして②根雪開始後の降雪量が多く、特に3月下旬の大雪は雪融けを大幅に遅らせたことにある。その結果1975年以降、イネ科牧草では、オーチャードグラスの生産性よりも、チモシーの雪腐大粒菌核病抵抗性（耐凍性）が重要視されるようになった。一方、雪腐黒色小粒菌核病の発生はあまり気象条件に左右されず、秋播コムギの栽培体系では、雪腐黒色小粒菌核病を中心に農薬散布が病害防除体系に組み込まれている。しかし、根雪の開始が早まり薬剤防除ができないと、深刻な被害が発生することがある。1998年は11月中に根雪になったため、農家は秋播コムギの薬剤散布を徹底することができなかった。翌1999年の調査では、網走地方では30%の被害圃場が転作を余儀なくされた（Matsumoto et al.: 2000）。

雪腐病菌は、積雪下で植物に加害する病原菌の総称で、分類学的に特別なグループの菌を示すものではない（表1）。多くの子のう菌や担子菌が雪腐病菌として知られており、また厳密には菌類

ではないが、原生生物の卵菌のなかにも雪腐病を起こすものがある。しかし、ツボカビや接合菌などの菌類においては、雪腐病菌は報告されていない。

代表的な雪腐病菌の生活史は以下の通りである。
①春～秋：融雪直後の被害植物体上に形成された菌核などの耐久体で植物の生育期を休眠して過ごす¹。菌核は休眠中に種々の糸状菌の侵害を受け（Matsumoto & Tajimi: 1985）、菌寄生による菌核の生存率低下程度には、それぞれの種の繁殖戦略が反映されている（Matsumoto & Tajimi: 1988）。またワラジムシも菌核を食害する（星野：2003）。②晩秋：雪腐病菌は休眠から覚め、活動を再開する。雪腐大粒菌核病菌においては、子のう孢子が飛散し感染源となる。雪腐褐色小粒菌核病菌の担子孢子も感染源と機能しているが、雪腐黒色小粒菌核病菌の担子孢子に感染性はない。このような感染性の違いは、両者における菌核の生存率の違いとも関係している（Matsumoto & Tajimi: 1985）。③初冬：多くの雪腐病菌は植物が積雪に覆われてから、感染し始めるが（尾崎：1979）、雪腐褐色小粒菌核病菌では積雪前に感染していることもある（Matsumoto & Araki: 1982）。菌核から発芽した雪腐黒色小粒菌核病菌および雪腐褐色小粒菌核病菌（本稿では、両者を併せて、雪腐小粒菌核病菌とする）の古くなった子実体からは、菌糸が伸長し、このような菌糸も感染源となる。雪腐黒色小粒菌核病菌においては、このような菌糸が特に重要である（Cunfer & Bruehl: 1973）。④冬：積雪下という特異的な環境下で、雪腐病菌は休眠中の植物を加害しながら増殖し、冬期後半には菌核などが形成され融雪期に備える。

積雪下の環境では、低温、暗黒、そして多湿という条件が安定的に維持される。このような環境

表1 我が国に発生する主要な雪腐病菌

	学 名	和 名
原生生物界		
不等毛植物門		
	<i>Pythium iwayamai</i>	褐色雪腐病菌
	<i>P. okanoganense</i>	褐色雪腐病菌
	<i>P. paddicum</i>	褐色雪腐病菌
菌界		
子のう菌門		
	<i>Microdochium nivale</i>	紅色雪腐病菌
	<i>Phacidium infestans</i>	ファシディウム雪腐病菌**
	<i>P. abietis</i>	ファシディウム雪腐病菌**
	<i>Racodium therryanum</i>	暗色雪腐病菌**
	<i>Sclerotinia borealis</i>	雪腐大粒菌核病菌
	<i>S. nivalis</i>	雪腐病菌
	<i>S. trifoliorum</i>	菌核病菌
担子菌門		
	<i>Athelia</i> sp.*	すっぽぬけ病菌
	<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

* ITS領域の塩基配列に基づく推定（川上 顕，私信）。

** 林木に発生。

¹ 紅色雪腐病菌（明日山：1940）やマメ科牧草菌核病菌（Scott：1984）は冬だけでなく、成育中の植物にも加害することがあり、これらの菌の生育適温は他の雪腐病菌に比べ高い。

表2 異なる環境下で植物が発達させた3つの戦略*

		ストレス	
		低	高
攪乱	低	競争力 ¹	ストレス耐性 ³
	高	ルーデラル ²	— ⁴

* Grime (1977)による。

1 森林などでは植物は互いの競争力を高めようとする。

2 畑や荒地などでは、雑草のように短期間で生育し結実するものが有利である。

3 寒さや乾燥などのストレスに耐性の植物が優占する。

4 生息場所としては適さない。

下で、低温ストレスに耐性のある雪腐病菌は、日と見感染する。Grime (1977) は、植物のバイオマス生産を阻害する環境要因を攪乱とストレスに大別し、これらの要因の組み合わせによって、3つの戦略が存在することを提唱した(表2)。積雪下は典型的なストレス耐性生物の生息場所である。低温ストレス耐性の雪腐病菌において、増殖の成否に係わるのは、低温そのものではなく、積雪という安定した環境が、いつ始まりどれくらい続くか、言い換えれば積雪の予測性である。このことについては、後述する。

積雪は外気の低温を遮断し、地表面温度を約0℃に保つ。積雪下の低温は多くの微生物を不活発にさせるが、雪腐病菌は0℃以下の低温条件でも生育することができる。また、培地上の菌糸生育適温も10℃前後と概して低い。しかし、多くの雪腐病菌は周囲の温度が10℃の時には、休眠から覚醒し活動を再開することはあっても、植物を加害することはない。Matsumoto & Tajimi (1988) は、雪腐病菌が生育適温で活動できない理由を他の微生物との競合に求めた。すなわち、雪腐小粒菌核病菌の0℃における菌糸生育は培養適温10℃の約半分であるが、培地を無殺菌土壌で覆って培養すると、10℃では菌糸伸長はほとんど認められなかったのに対し、0℃では純粋培養とほぼ同等の生育を示した(図2)。雪腐病菌は他の微生物との競争を避け、積雪下に逃れた糸状菌である。

積雪下では、低温性の生物のみが活動できるので、糸状菌相も単純である。Bruehl et al. (1966) は、冬と早春に秋播コムギから55種の糸状菌と34の未同定菌を分離した。また、Årsvoll (1975)

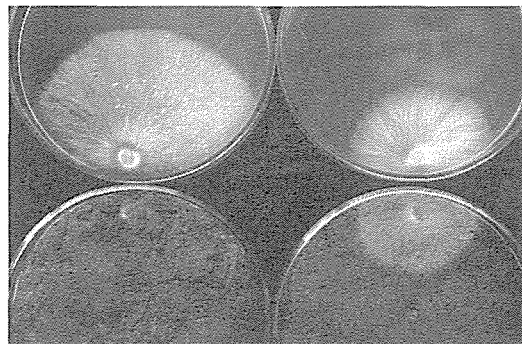


図2 雪腐病菌が他の微生物との競争を避け、積雪下に逃げ込んだことを示す培養実験

雪腐黒色小粒菌核病菌の0℃における生育(右上)は、適温の10℃における生育(左上)の半分である。しかし、培地を無殺菌の土壌で覆って培養すると、10℃ではほとんど生育できない(左下)のに対し、0℃では生育に影響を受けない(右下)。

は、越冬直後のイネ科牧草から33種の糸状菌を記載した。しかし、これらの多くは中温性の菌であり、実際に積雪下で活動していたというよりも、休眠していた可能性が高い。コムギ苗を犯す糸状菌として40種が知られているが、そのうち積雪下で加害するものはわずか5種に過ぎない(Wiese: 1977)。我が国で知られているオーチャードグラスの29の糸状菌病のうち、4つの雪腐病が7種の糸状菌に起因する(日本植物防疫協会: 2000)。このように低温という過酷な条件は、そこで活動可能な菌の種数を制限している。北海道では、年間の積雪日数が140日以上にも達するところがある。わずかに数種の雪腐病菌が、このような長期間にわたって資源を独占しているのも、積雪下という環境の特徴である。

しかし、最近の分子生物学的手法の発達により新しい知見も得られ始めている。従来のように、積雪下あるいは融雪直後の植物から菌を分離する方法では、多くの中温性糸状菌が検出され、夏と冬とで糸状菌相に大きな変化はないように考えられていた。しかし、北米のスゲの優占する草地で土壌微生物のDNAを融雪の前後で比較したところ、両方のサンプルに大きな違いが認められ、冬期間の土壌微生物相は、夏のものとは大きく異なることが示唆された(Lipson et al.: 2002)。また、

冬期間には細菌に比較して、糸状菌の増加が顕著であった。このような糸状菌相には、担子菌の優占する森林土壌と異なり、未知の分類群に属すと推定される多くの子実菌が含まれ、非常に多様性に富んでいることが明らかになった (Schadt et al.: 2003)。これらの子実菌の機能は不明である。

積雪に覆われると、植物は光合成を妨げられ、呼吸によりそれまで蓄積してきた貯蔵養分を消耗する一方となり、雪腐病に対する抵抗性は低下する。Nakajima & Abe (1994) は、秋播コムギが積雪下で消耗する過程で紅色雪腐病に対する抵抗性が低下することを、簡易評価法 (Nakajima & Abe: 1990) により明らかにした。越冬性の異なる3つの品種はいずれも、15℃暗黒中で貯蔵養分を消耗し (図3 A)、また紅色雪腐病に対する抵抗性も同じように衰微した (図3 B)。また、抵抗性の品種間差は貯蔵養分の減少率に一致した。

このように雪腐病菌は、低温下における生育能力を獲得することで、積雪下という競争相手が少ない環境下で、積雪により衰弱した植物を独占的に利用する、典型的な日和見感染する菌であると結論される。

2) 生態系における積雪下環境

積雪下は雪腐病菌の生息場所として重要であるが、一般の病原菌がそうであるように、雪腐病菌も本来は、自然生態系においては分解者として有機物のリサイクルに係わっている。病害の発生は人工的な環境でより顕在化するが、自然生態系における雪腐病の発生に関しては、林木の雪腐病を除いて、ほとんど未解明である。ここでは、生態系における微生物の役割という観点から、積雪下におけるリターの分解について述べる。

湿度が高く温度が一定に保たれる積雪下は、低温性の微生物の活動に好適で、生態系における物質循環に関して重要な場面となっている。落葉や落枝などのリター (植物遺体) は、地表に蓄積し

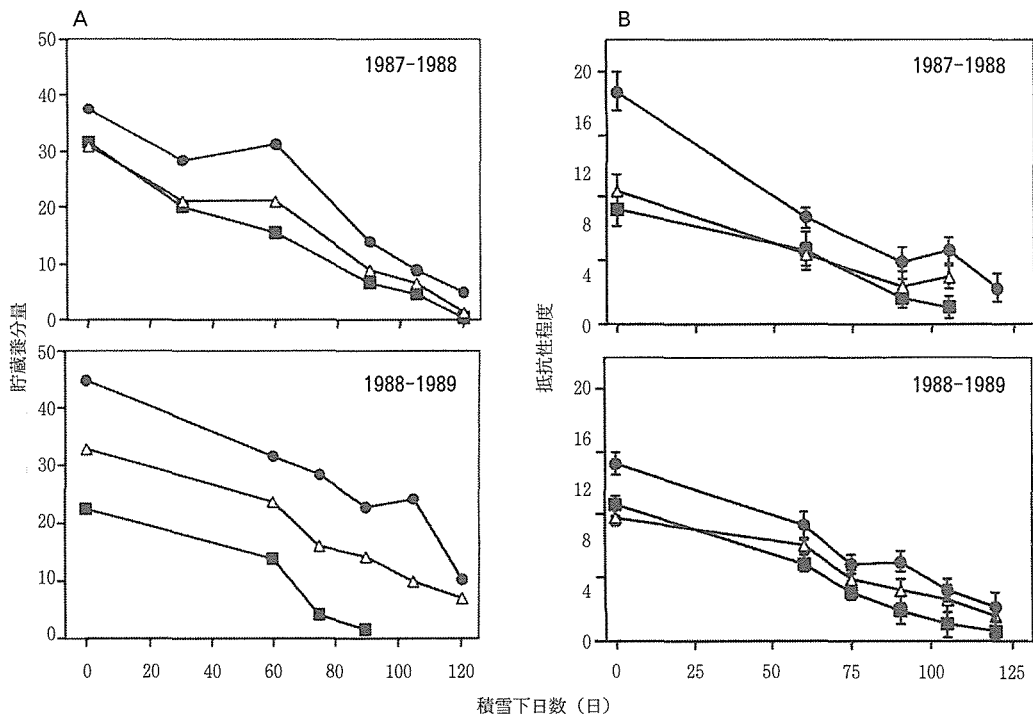


図3 積雪下における秋播コムギ3品種の衰弱(A)と紅色雪腐病に対する抵抗性の低下(B)
衰弱程度は貯蔵用分量(mg)で評価した。抵抗性程度は50%の植物を枯死させるのに要した日数。Nakajima & Abe (1994)より

た当年にかなりの量が分解され、その過程は養分リサイクルの最初の段階である。40cm程度の厚さの積雪があると、地表面温度はその断熱作用により0℃近くに保たれ、土壤小動物 (Aitchison : 1979) や微生物 (Bleak : 1970) などが活発にリターを分解する。積雪寒冷地においては、秋にリター生産量が最大となり、積雪下においてかなりのバイオマスが分解される。たとえば、米国ミネソタでは、カシのリターの最初の1年間における分解量の55%は積雪下でおこる (MacBrayer & Cromack : 1980)。マツのリターは最初の1年で9%の重量が失われるが、その80%は積雪下でおこる (Stark : 1972)。亜北極の森林など栄養に乏しい地帯においても、積雪下のリターの分解は重要である (Moore : 1983)。すなわち、10月下旬あるいは11月上旬から5月下旬まで雪に覆われるカナダ東部 Quebec-Labrador の森林では、9月中旬から6月初旬の間にその年に生じた新鮮なリターの33~99% (平均63%) が分解される。同様にツンドラでは、分解率は33~82% (平均64%) である。フィンランド中央部の荒廃草地では年間の茎葉 (地上部) 生産量の1/3に匹敵するリターが積雪下で分解される (Törmälä & Eloranta : 1982)。微生物の活性をCO₂発生量で評価すると、積雪前の微生物活性に比べて、積雪下の活性は6.6倍にも高まる (MacBrayer & Cromack : 1980)。

積雪下において、マツのリターは担子菌により分解され、セルロースだけが残り、菌体にはCa等の必須要素が75倍までに濃縮される (Stark : 1972)。また、低温性の接合菌は、森林において、冬の終わりに土壌と積雪の界面ににじみ出る養分を利用し急速に成長して、融雪直後にリター表面に大量の菌そうを残す (Schmidt et al. : 2008)。米国ロッキー山脈の土壌においては、微生物バイ

オマスは冬期に最高となり、窒素はバイオマス中に固定される (Lipson et al. : 1999)。春になり微生物が死滅すると、窒素は放出される。同様にリターに含まれるアレロパシー物質など、異種個体間に作用する化学物質アレロケミカルも、翌春植物が生育するまでに微生物により分解される (Schmidt & Lipson : 2004)。

森林においては、これらの微生物の中にはリターという植物遺体を分解するものだけでなく、種子や稚樹など生きた植物組織を利用する糸状菌も知られており、これらは森林の多様性維持に貢献している。樹木は大量の種子を生産し、子孫を残そうとする。森林における樹木の天然更新は、新たに追加された種子が、枯死した老木の跡 (ギャップ) において発芽し成長することによってなされるが、すべての種子が発芽するわけではない。森林のリター中には種子を腐敗させる菌類が存在し、母樹に近いほど種子の生存率は低下する。このような菌類は宿主特異性があり²、母樹付近では同種の稚樹が生育できず、他種の樹木が生育することから、熱帯林や温帯林における多様性維持メカニズムの一つと考えられている (Packer & Clay : 2000)。

我が国においても同様の現象が報告されている。ブナ種子は積雪下で *Rhizoctonia solani* や *Cylindrocarpon magnusisnum* により腐敗する (市橋ら : 2005)。さらに発芽しても、当年生のブナ稚苗は *Colletotrichum dematium* により多数が死滅する (Sahashi et al. : 1995)。ブナは純林を形成するので、これらの菌の多様性創出への寄与は不明であるが、林縁やギャップにおいて被害は少ないことから、ブナの生息地拡大には間接的に関与しているといえる (升屋勇人 : 私信)。また、コナラやミズナラの *Ciboria batschiana* によ

² Packer & Clay (2000) の研究では、*Prunus serotina* (black cherry) の種子は一般的にはジェネラリストとされる *Pythium* sp. に侵害されるが、ユリノキ (*Liriodendron tulipifera*) やハナミズキ (*Cornus florida*) などの温帯林における一般的な樹種の種子死亡率は、black cherry の土壌においては低い。

る種子腐敗も積雪下で進行する(市橋ら：2008)。これらの菌の系統分類学的検討を行い、宿主範囲や生育段階ごとの植物に対する病原力を調べ、生活史を明らかにすることは、森林の遷移や多様性創出のメカニズムを知る上で重要である。

また、極地において一次定着者(primary colonizer)として、遷移段階において重要な役割を果たしているコケに対し、*Pythium* 属菌は感染性を示すが、致命的な被害を与えるようなことはなく、むしろコケのコロニーの新陳代謝を促す働きをしていると考えられる(東條元昭：私信)。また、パッチの中心には他の種類のコケやイネ科が侵入していることから、これらの*Pythium* 属菌は極地において植物相の遷移を促す働きもしている(Hoshino et al. : 2001)。

引用文献

- 1) Abe J, Matsumoto N (1981) Resistance to snow mould disease caused by *Typhula* spp. in cocksfoot. J. Japan. Soc. Grassl. Sci. 27 : 152-158.
- 2) Aitchison CW (1979) Winter-active subnivean invertebrates in Southern Canada. III. Acari. Pedobiologia 19 : 153-160.
- 3) 荒木隆男 (1975) 北海道における牧草雪腐病の多発 植物防疫 29 : 484-488.
- 4) Årsvoll K (1975) Fungi causing winter damage on cultivated grasses in Norway. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 54(9) 49pp.
- 5) 明日山秀文 (1940) *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. [*Calonectria graminicola* (Berk. Et Br.) Wr.] に因る小麦葉の斑紋 日植病報 10 : 51-554.
- 6) Bleak AT (1970) Disappearance of plant material under a winter snow cover. Ecology 51 : 915-917.
- 7) Bruehl GW, Sprague R, Fischer WB, Nagamitsu M, Nelson WL, and Vogel OA (1966) Snow mold of winter wheat in Washington. Wash. Agric. Exp. Stn. Bull. 677, 21pp.
- 8) Cunfer BM & Bruehl GW (1973) Role of basidiospores as propagules and observations on sporophores of *Typhula idahoensis*. Phytopathology 63 : 115-120.
- 9) Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Natur. 111 : 1169-1194.
- 10) Hoshino T, Tojo M, Kanda H, Tronsmo AM (2001) Ecological role of fungal infections of moss carpet in Svalbard. Mem. Natl. Inst. Polar Res., Spec. Issue 54 : 507-513.
- 11) 星野 保 (2003) ガマノホタケ類の菌核を囓るもの 利尻研究 22 : 7-8.
- 12) 市橋 優・升屋勇人・窪野高徳 (2005) ブナ林におけるブナ種子の腐敗に関与する菌類 日本森林学会大会発表データベース 116 : 580.
- 12) 市橋 優・升屋勇人・窪野高徳 (2008) コナラとミズナラの種子に対する *Ciboria batshiana* の病原性 日本森林学会大会発表データベース 119 : 695.
- 13) Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK (1999) Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. Ecology 80 : 1623-1631.
- 14) Lipson DA, Schadt CW, Schmidt SK (2002) Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt. Microb. Ecol. 43 : 307-314.
- 15) MacBrayer JF & Cromack K Jr. (1980) Effect of snow-pack on oak-litter breakdown and nutrient release in a Minnesota forest. Pedobiologia 20 : 47-54.
- 16) Matsumoto N & Araki T (1982) Field observation of snow mold pathogens of grasses under snow cover in Sapporo. Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn. 135 : 1-10.
- 17) Matsumoto N & Tajimi A (1985) Field survival of sclerotia of *Typhula incarnate* and of *T. ishikariensis* biotype A. Can. J. Bot. 63 : 1126-1128.
- 18) Matsumoto N & Tajimi A (1988) Life history strategy in *Typhula incarnata* and *T. ishikari-*

- ensis biotypes A, B, and C as determined by sclerotium production. *Can. J. Bot.* 66 : 2485-2490.
- 19) Matsumoto N, Kawakami A, Izutsu S (2000) Distribution of *Typhula ishkariensis* biotype A isolates belonging to a predominant mycelia compatibility group. *J. Gen. Plant Pathol.* 66 : 103-108.
- 20) Moore TR (1983) Winter-time litter decomposition in a subarctic woodland. *Arctic and Alpine Research* 15 : 413-418.
- 21) Nakajima T & Abe J (1990) A method for assessing resistance to the snow molds *Typhula incarnata* and *Microdochium nivale* in winter wheat incubated at the optimum growth temperature ranges of the fungi. *Can. J. Bot.* 68 : 343-344.
- 22) Nakajima T & Abe J (1994) Development of resistance to *Microdochium nivale* in winter wheat during autumn and decline and the resistance under snow. *Can. J. Bot.* 72 : 1211-1215.
- 23) 日本植物病理学会 (2000) 日本植物病名目録 日本植物防疫協会 東京 124-126, 156.
- 24) 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.
- 24) Packer A & Clay K (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404 : 278-281.
- 25) Sahashi N, Kubono T & Shoji T (1995) Pathogenicity of *Colletotrichum dematium* from current-year beech seedlings exhibiting damping-off. *Eur. J. For. Path.* 25 : 145-151.
- 26) Schadt CW, Martin AP, Lipson DA, Schmidt SK (2003) Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils. *Science* 301 : 1359-1361.
- 27) Schmidt SK & Lipson DA (2004) Microbial growth under the snow: implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant Soil* 259 : 1-7.
- 28) Schmidt SK, Wilson KL, Meyer AF, Gebauer MM, King AJ (2008) Phylogeny and ecophysiology of opportunistic "snow molds" from a subalpine forest exosystem. *Microb. Ecol.* DOI 10.1007/s00248-008-9387-6.
- 29) Scott SW (1984) Clover rot. *Bot. Rev.* 50 : 491-504.
- 30) Stark N (1972) Nutrient cycling pathways and litter fungi. *BioScience* 22 : 355-360.
- 31) Törmälä T & Eloranta A (1982) Decomposition of dead plant material in an abandoned field in Central Finland. *Ann. Bot. Fennici.* 19 : 31-38.
- 32) Wiese MV (1977) Compendium of Wheat Diseases. American Phytopathological Society. St. Paul, 106pp.