

雪腐病（3）

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4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 417-421
発行年月	2009年10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 (3)

松 本 直 幸*

5) 積雪の予測性

積雪下は雪腐病菌の活動に必要なすべての条件を満たしているので、積雪期間が長ければ長いほど活動期間は延長され、雪腐病菌に好都合となる。一方、根雪がいつ始まるかという予測性も、積雪期間同様、雪腐病菌にとって重要である。雪腐病菌の多くは夏の間休眠し、活動すべき冬に備える。そのためには、秋～初冬までには、覚醒し活動できるようにしておく必要がある。いつ活動を再開するかは、積雪期間の長短にかかわらず、どのような生息場所においても重大な問題である。絶対的雪腐病菌である雪腐小粒菌核病菌や雪腐大粒菌核病菌の菌核は、発芽しても根雪にならなければ死滅してしまう恐れがある。雪腐病菌の菌核発芽に関する情報は乏しいが (Saito : 2001), 発芽には秋の低温多湿条件が関与していると考えられる (Detiffe & Maraite : 1985)。たとえば、自然条件下において、雪腐大粒菌核病菌の菌核は9月から10月にかけて発芽し始め、子のう胞子の飛散は11月初旬から中旬にかけてピークを迎える。雪腐黒色小粒菌核病菌の菌核は、8時間日長・昼10℃/夜5℃の実験条件下に2週間おくと発芽し始め、4週間ではほぼ100%が発芽する (Kawakamiら : 2004)。

しかし、菌核の発芽条件に関する詳細な研究はなく、発芽に必要な環境条件の閾値は不明であるが、Maraiteら (1981) は、雪腐褐色小粒菌核病菌においては菌核の発芽速度に変異があることを報告している。さらに、Matsumotoら (1995) は、本菌の個体群ごとの微妙な閾値の違いがそれぞれの生息場所における積雪の予測性と関連していることを、示唆した。彼らは、年間積雪日数の異なる名寄、札幌、富山、および山口から採集し

た菌株を用いて、人工環境下 (10時間日長・昼8℃/夜6℃) で菌核の発芽 (子実体形成) 速度を比較した。菌核発芽におよぼすサイズの影響¹を除くため、中程度の菌核 (2 mmの篩を通過し、1 mmの篩に残ったもの) を用いた。いずれの個体群においても、菌核は、約2週間後より発芽し始め、23日後には半数の菌核が発芽した (図5)。本実験条件下においては、各生息場所における積雪条件の違いは、発芽速度に反映されなかった。しかし、つくば市において、晩秋に菌核を屋外の日陰 (気温は-4℃~14℃で変動) に放置したところ、生息場所の違いは菌核発芽速度の違いとして明らかになった (図6)。積雪期間の長い名寄と札幌の個体群は、積雪の短い富山や積雪のほとんどない山口の個体群よりも、早く発芽し、実験を終了した45日目にはほぼ半数が発芽した。実験終了時における富山個体群の発芽率は40%、山口個体群では20%であった。以上の結果から、雪腐褐色小粒菌核病菌個体群における菌核発芽の最適条件は同じであるが、最低条件は個体群により異なることが示唆された。すなわち、山口や富山の本州個体群は、菌核発芽のための閾値が北海道の個体群よりも高いと推定される。このように、本州の雪腐褐色小粒菌核病菌個体群では菌核が一斉に発芽しないことには、適応的な意義がある。北海道では、些細な環境シグナルにより一斉に菌核が発芽しても、その後は確実に根雪が始まるので、早く発芽した方が有利である。一方、本州においては、このようなわずかなシグナルに反応し発芽しても、その後の生存は保証されない確率が高い。

¹ 雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bの小型菌核フォームは発芽しづらい (Matsumoto & Tajimi : 1990)。また、雪腐大粒菌核病菌では、菌核は小さいと (平均直径1.5 mm)、発芽しづらい (子実体形成がよくない) ことが知られている (Mäkelä : 1981)。

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO

富山や山口では、札幌や名寄に比べ、根雪がいつ始まるか予測が困難であるので、本州の個体群は菌核発芽に関して慎重になったといえる。なお、積雪期間の長短と積雪の予測性については、以下で詳述する。

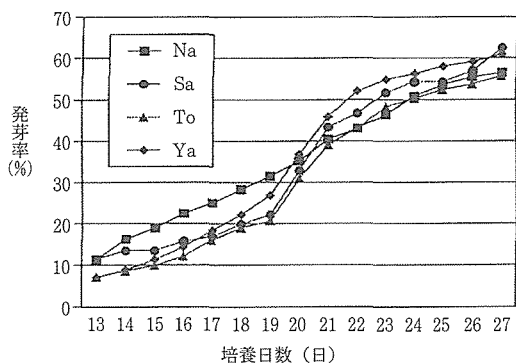


図5 雪腐褐色小粒菌核病菌菌核の人工環境下における子実体形成

中程度の菌核（2 mmの篩を通過し、1 mmの篩に残ったもの）を日長10時間・昼8℃/夜6℃の条件下に放置した。柄が少しでも出現したものを発芽したと見なした。個体群、Na：名寄；Sa：札幌；To：富山；およびYa：山口。（Matsumoto et al. 1995）

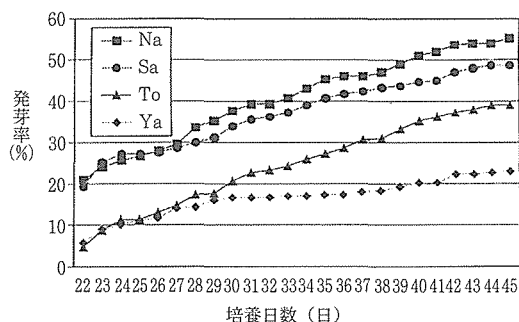


図6 雪腐褐色小粒菌核病菌菌核の屋外（つくば市）における子実体形成。

中程度の菌核（2 mmの篩を通過し、1 mmの篩に残ったもの）を日陰の-4℃～14℃の変温下においた。柄が少しでも出現したものを発芽したと見なした。個体群、Na：名寄；Sa：札幌；To：富山；およびYa：山口。（Matsumoto et al. 1995）

菌核サイズに関する変異についても、積雪予測性に対する適応戦略が反映されている。雪腐黒色小粒菌核病菌生物型B²における菌核サイズの変

異パターンは、雪腐褐色小粒菌核病菌のそれとは対照的で（図7）、各菌株産地における積雪の予測性と関連している（Matsumoto & Tajimi：1990）。雪腐褐色小粒菌核病菌では一つの菌株（遺伝子型）における菌核サイズが多様で、その直径は0.5–4.5mm（Imai：1937）と変異が大きい³。その範囲は雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bの種としての変異幅を凌駕している。これに対し、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bでは、個々の菌株の菌核サイズは比較的そろっているが、種としてはかなりの変異を示す（種内変異は大きい）。Matsumoto & Tajimi（1990）は、積雪日数の異なる7つの生息場所より本菌の菌株を採取し、菌核サイズ、病原性および菌核発芽について個体群ごとの比較を行った（表5）。表からは、積雪日数が多いほど菌核が大きくなることが読み取れる。しかし、年間積雪日数が120日前後とほぼ等しい八雲、網走、札幌および大曲の中で、大曲個体群の菌核が小さいことは積雪日数では説明できない。そこで、積雪日数を変動係数で割った積雪指数を比較した。積雪指数が高いと、長期の根雪が毎年同じ期間存在することを示す。積雪指数は大曲で際だって小さい。すなわち、平均年間積雪日数が同じでも、大曲では多雪年と少雪年の格差が大きく、根雪がいつ始まりいつ終わるかを予測することはもっとも困難である。

積雪期間が長いと菌核が大きくなることは直感的に理解できる。活動期間が長いとその分菌核に多くの貯蔵養分を蓄えることができる。それでは、菌核の小さい個体群は、積雪予測性の低い生息場所において、どのような方法で適応しているのだろうか。その適応戦略を明らかにするヒントが、1984年仙台平野の湿田の水田転換畑コムギに雪腐黒色小粒菌核病が発生したことで得られた（Honkuraら1986）。1983年から1984年にかけての冬は厳しく、通常積雪は1週間以内に消え、連続積雪日数も30日に満

² 雪腐黒色小粒菌核病菌は生物型AとBに分けられるが、両者は遺伝的に隔絶している。（Matsumotoら1982）。詳細は改めて解説の予定である。

³ この範囲がどのようなサンプルに基づいているか不明であるが、一つの菌株（遺伝子型）に基づいている可能性は低い。

たない仙台平野にあって、積雪日数は60日にもなった。この雪腐黒色小粒菌核病菌は生物型B小型菌

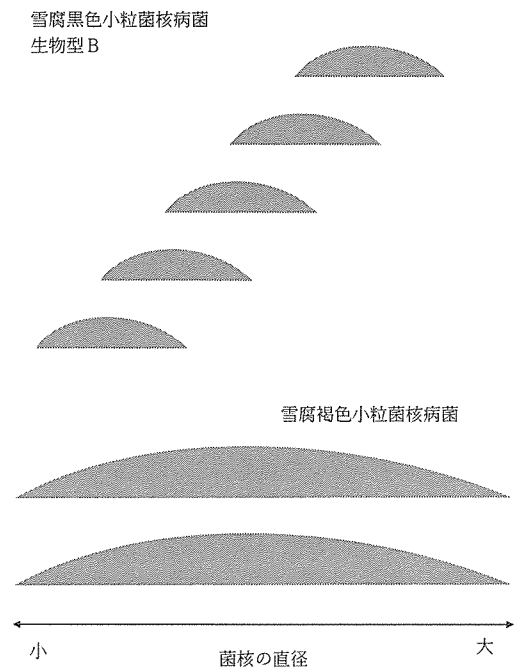


図7 雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bと雪腐褐色小粒菌核病菌における菌核サイズに関する変異

個々の三日月型は一つの菌株における菌核サイズの頻度分布を示す。雪腐黒色小粒菌核病菌生物型B（上の5つ）は一つの変異群としてはかなりの変異を示すが、菌株内変異は小さい。一方、雪腐褐色小粒菌核病菌（下の2つ）の菌株内変異は大きく、一つの菌株だけで雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bの変異に匹敵する。（松本：2005を改変）

核フォーム⁴（Matsumoto & Tajimi：1991）と同定された。枯死したコムギは、地下部の葉鞘が侵され立枯症状を示し、ときおり地際の葉身基部まで病斑が進展していた。菌核は主に地下部に見られた。さらに春先の水田では、イネ切株の葉鞘基部内側に菌核が形成されているのが観察された（図8）。

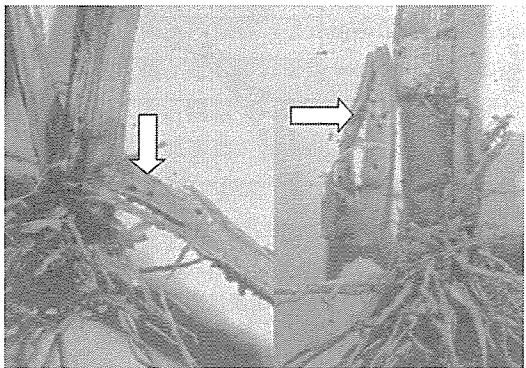


図8 仙台平野のイネ切株に形成された雪腐黒色小粒菌核病菌生物型B小型菌核フォームの菌核（矢印）
菌核はもっぱら地下部の葉鞘基部に形成される。

このようなことから、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型B小型菌核フォームは土壌伝染性であることが示された。地中は日射がなく、地表に比べ、温度が変動せず、湿度も高く保たれる。また、冬期

表5 積雪条件の異なる生息場所における雪腐黒色小粒菌核病菌生物型B個体群の特性比較*

	浜頓別	八雲	網走	札幌	大曲	盛岡	仙台
積雪日数 ¹	146.1 (8.5)	117.8 (6.9)	120.5 (9.3)	122.2 (10.2)	119.6(18.7)	95.7 (20.6)	41.5 (34.0)
積雪指数 ²	17.2	17.1	13.0	12.0	6.4	4.7	1.2
菌核サイズ ³	1.09 (23.0)	0.79 (19.4)	0.87 (15.8)	0.80 (10.5)	0.62 (18.5)	0.70 (12.8)	0.42 (13.6)
病原力 ⁴	4.25 (10.5)	4.99 (10.2)	4.60 (14.8)	4.21 (13.5)	4.56 (13.3)	4.56 (12.2)	5.53 (6.5)
菌核発芽 ⁵	1.18	1.24	0.39	0.65	0.62	0.48	0.05

*Matsumoto & Tajimi (1990)より抜粋。
¹年間平均積雪日数（変動係数）
²年間平均積雪日数／変動係数：積雪の予測性を示す。
³平均直径mm（変動係数）
⁴平均病原力（変動係数）：0＝植物被害なし、6＝枯死。
⁵0＝菌核発芽せず、3＝子実体形成。

⁴ 雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bは菌核サイズに関して種内変異が大きく、とくにその小型菌核フォームは当初生物型Cとして別の分類群と考えられていた（Matsumotoら：1982）。しかし、生物型BとCは相互交配が可能で、交雑後代も十分な病原力と稔性をもっているため、生物型Cを生物型Bの小型菌核フォームとした（Matsumoto & Tajimi：1991）。
⁵ 子実体からは交配和合性因子を異にする4通りの担子孢子が形成されるが、生物型B小型菌核フォームにおいては、孢子の生存力が低く、単担子孢子菌株が得られたとしても、その交配和合性因子を同定することがしばしば困難であった（Matsumoto & Tajimi：1991）。

間は土壤微生物の活動も低下している。生物型B小型菌核フォームは、次善の生息場所として地下を選んだのであろう。その菌核は小さく、発芽しづらいので（表5）、子実体形成はまれで、実質的に不稔⁵である（図9）。小型菌核フォームは、その強い病原力により（表5）、環境条件が整うと、植物の衰弱を待つことなく侵害し始め、小さい菌核を早く成熟させることで、急速に生活環を閉じることができる（Matsumoto & Tajimi：1988）。仙台平野において、もともと小型菌核フォームは、湿地に生えるアシ、カヤツリグサ、スゲなど単子葉植物の地下部を利用していたのであろう。やがて水田が開発され、収穫後のイネ切株に寄生することで命脈を保った（本来多年生のイネは、秋に

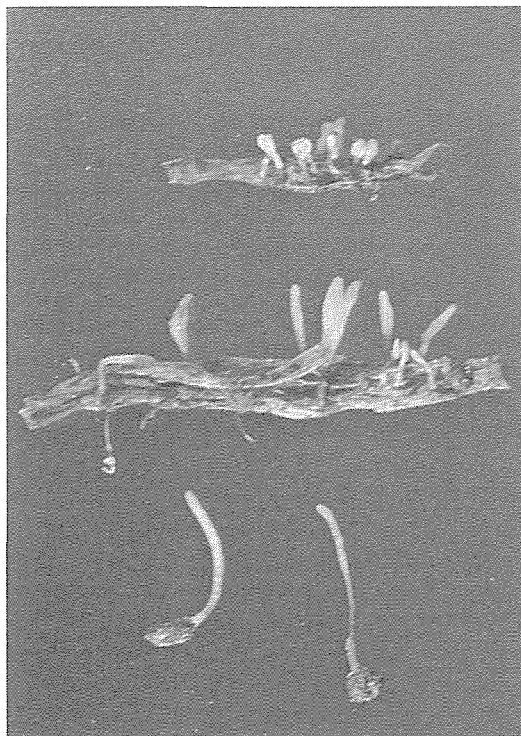


図9 雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bにおける子実体形成
子実体の大きさは菌核サイズに影響される。小型菌核フォーム（上段）はほとんど不稔で、その小型の菌核からは、子実体は容易には形成されず、担子胞子の生存力も低い。

刈り取っても切株はある程度生存できるので、本菌の利用できる生きた組織は残っている）。1984年、大雪の後に、仙台平野の転作コムギに発生した雪腐黒色小粒菌核病は、極度に特殊化した系統が極端な環境にどのように適応しているかを示唆する出来事となった⁶。

雪腐褐色小粒菌核病菌は、雪腐黒色小粒菌核病菌が上述のように生息場所に依じてスペシャリストを輩出してきたのに対し、ジェネラリストである（松本 2005）。積雪条件の異なるところで、本菌は様々な方法で生存してきた。その傾向は、菌核サイズの多様性にも顕著に表れ、本菌が徳島（田杉 1936）や山口（Matsumotoら1995）にも存在するという、分布域の広さに貢献していると考えられる。大きい菌核からは、そこに蓄えられた十分な養分により、子実体ができる。子実体には、感染能力のある担子胞子（Matsumoto & Araki 1982）が多数形成されるので、子実体を発芽させる方法は、遠く離れたところまで拡散するために有効である。ただし、担子胞子の感染ポテンシャル（inoculum potential）は低いので、その後積雪が確実に見込まれるなど環境条件がよくないと成功しない。一方、小さい菌核は子実体を形成することができず、発芽して菌糸を伸長させる。菌糸は近くの植物に感染するだけであるが、感染ポテンシャルが高い。したがって、環境条件が十分に整わなくても、有効な感染手段となる。このように、雪腐褐色小粒菌核病菌は一つの遺伝子型の中で、大きい菌核は生息地の拡大、小さい菌核は最低限の生存保証と、菌核の役割について二股がけ（bet-hedging）を行っているといえる。気象変動の激しいアラスカ内陸部では、雪腐大粒菌核病菌も菌核から菌糸を直接発芽させることで、手近な植物に感染し、かろうじて生き残っている（McBeath：1988）。

⁶ ゴルフ場のグリーンも雪腐黒色小粒菌核病菌生物型B小型菌核フォームが多い。ゴルフ場では、毎年雪腐病防除のため農薬が散布されるが、地下部の菌は残るので、土壤伝染性の小型菌核フォームが選択される傾向にある。

引用文献

- 1) Detiffe H & Maraite H (1985) Influence des conditions météorologiques sur la germination des sclérotés de *Typhula incarnata* Lasch ex Fries au champ. Parasitica 41 : 79-90.
- 2) Honkura R, Matsumoto N & Inoue T (1986) *Typhula ishikariensis* biotype C, a snow mold fungus, can complete its life cycle without snow cover. Tran. Mycol. Soc. Japan 27 : 207-210.
- 3) Imai S (1937) On the causal fungus of the Typhula-blight of gramineous plants. Japan. J. Bot. 8 : 5-18.
- 4) Kawakami A, Matsumoto N & Naito S (2004) Environmental factors influencing sporocarp formation in *Typhula ishikariensis*. J. Gen. Plant Pathol. 70 : 1-6.
- 5) Mäkela K (1981) Winter damage and low-temperature fungi on leys in north Finland in 1976-1979. Ann. Agric. Fenn. 20 : 102-131.
- 6) Maraite H, Kint M, Monfort J & Meyer JA (1981) Germination des sclérotés, vitesse de croissance et optimum thermique d'isolats Belges et étrangers de *Typhula incarnata* Lasch ex Fries. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 46 : 831-840.
- 7) 松本直幸 (2005) 多様な冬期気象条件に対する雪腐小粒菌核病の適応 日本微生物生態学会誌 20 : 13-19.
- 8) 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.
- 9) Matsumoto N & Tajimi A (1988) Life-history strategy in *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis* biotypes A, B, and C as determined by sclerotium production. Can. J. Bot. 66 : 2485-2490.
- 10) Matsumoto N & Tajimi A (1990) Continuous variation within isolates of *Typhula ishikariensis* biotypes B and C associated with habitat differences. Can. J. Bot. 68 : 1768-1773.
- 11) Matsumoto N & Tajimi A (1991) *Typhula ishikariensis* biotypes B and C, a single biological species. Trans. Mycol. Soc. Japan 32 : 273-281.
- 12) Matsumoto N, Sato T & Araki T (1982) Biotype differentiation in the *Typhula ishikariensis* complex and their allopatry in Hokkaido. Ann. Phytopath. Soc. Japan 48 : 275-280.
- 13) Matsumoto N, Abe J & Shimanuki T (1995) Variation within isolates of *Typhula incarnata* from localities differing in winter climate. Mycoscience 36 : 155-158.
- 14) McBeath, J. H. (1988) Sclerotia myceliogenic germination and pathogenicity of *Sclerotinia borealis*. 5th International Congress of Plant Pathology p201.
- 15) Saito I (2001) Snow mold fungi in the Sclerotiniaceae. In eds. Iriki N, Gaudet DA, Tronsmo AM, Matsumoto N, Yoshida M & Nishimune A, Low Temperature Plant Microbe Interactions under Snow. Hokkaido Nat. Agric. Exp. Stn., Sapporo, pp.37-48.
- 16) 田杉平司 (1936) 麦類雪腐病に就いて 日植病報 6 : 155-156.