

雪腐病（４）

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	77巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 12-17
発行年月	2010年1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 (4)

松 本 直 幸*

2. 雪腐病菌についての各論

雪腐病の場合、病原菌が活動している積雪下の状況を直接観察することはできないので、何をしているか(生態的特徴)を知ることは困難である。また、融雪後の形態観察により得られる情報(分類学的特徴)は限られている。さらに、雪腐病菌は積雪条件に大きく影響されるため地域ごとの変異が大きく、菌の類別について、以前はかなりの混乱があった。このような事実を背景に、McDonald (1961) は、前年のカナダ牧草病害小委員会における勧告に基づいて、牧草の低温性糸状菌、とくに *Typhula* 属と *Sclerotinia* 属の分類学的検討を文献調査により行った。*T. incarnata* (雪腐褐色小粒菌核病菌) と *S. borealis* (雪腐大粒菌核病菌) については一応の結論を得たが、雪腐黒色小粒菌核病菌に関しては、*T. ishikariensis* に先命権を認めたものの、世界各地の標本をさらに検討する必要があると結論した。しかし、標本や菌株を検討するだけでは、何をしているか、すなわち生態的特徴を知ることはかなわない。

本章では、個々の雪腐病菌の外見がどのようなか(分類学的特徴)を羅列することは避け、それぞれの菌が何をしているか(生態的特徴)を中心に、分類学的変遷を加えて解説することにした。どのようなかより、何をしているかの方が、実用上重要であると考えからである。

1) 雪腐褐色小粒菌核病菌 (*Typhula incarnata*)

雪腐褐色小粒菌核病菌の分布は広く、本菌は、我が国では山口 (Matsumoto ら: 1995)、徳島 (田杉: 1936) などの西南暖地にも、ヨーロッパではベルギー (Cavelier & Maroquin: 1978)

や英国 (Woodbridge & Coley-Smith: 1991) など標高が低くあまり雪の積もらない地域にも発生する。また、イラン北西部山岳地帯 (Hoshino ら: 2007) からその存在が報告されている。

このような分布の広さは、その生態的万能性に起因している。雪腐褐色小粒菌核病菌は、病原菌としてだけではなく、腐生菌として枯葉などの植物遺体 (図10) や牛糞も利用する (Matsumoto & Sato: 1982; Jacobs & Bruehl: 1986))。晩秋には子実体より担子胞子を飛散させ、遠く離れた植物にも感染する (Hindorf: 1980; Matsumoto & Araki: 1982)。水田転換1年目の秋播コムギに本病が発生するのは、感染性のある担子胞子が空気伝染するためである。さらに、積雪の少ない地帯では地下部のみが侵されることがあるので、秋播コムギ苗は立枯症状を呈することがある。このような植物は引き抜くと根が侵されおり、しばしば菌核が付着している。また、冬期間イタリアンライグラスを栽培する山口では、植物の地上部が過繁茂になり、湿度が高まると、雪腐褐色小粒菌核病菌は葉腐症状の被害を与える (図11)。

雪腐褐色小粒菌核病菌で特筆すべきことは、その有性世代である。本菌は比較的大型の子実体

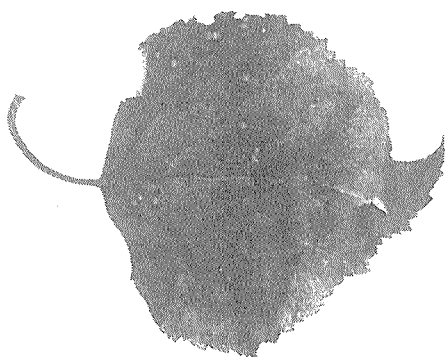


図10 シラカバの落葉に腐生的に形成された雪腐褐色小粒菌核病菌の菌核

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO



図11 雪腐褐色小粒菌核病菌によるイタリアンライグラスの葉腐症状

積雪がなくても、植物が過繁茂になり多湿条件が保たれた時、被害は生じる。

(図12)を形成し、大量に形成された担子胞子は遺伝的多様性の拡張に貢献している。長さ50mの圃場に沿って雑草化したイネ科牧草に発生した雪腐褐色小粒菌核病菌23個の子実体について、それぞれの交配和合性因子¹を同定したところ、32のA因子と18のB因子が検出された(Matsumoto & Tajimi : 1989)。うち4つのA因子は3つの子実体から、また別の4つのA因子は2つの子実体から検出された。B因子についてはより多くのものが複数回検出された。このことは、雪腐褐色小粒菌核病菌においては近隣の個体間の遺伝的交流が頻繁に行われていることを示す。



図12 雪腐褐色小粒菌核病菌の子実体

¹ 担子菌においては、交配の成否を決定する因子が知られており、*Typhula* 属菌ではAとBの二つの交配和合性因子が存在する。A、Bの因子をとともに異にする場合のみ、交配が成立する。

雪腐褐色小粒菌核病菌では、交配により新しい個体(遺伝子型)が生じる一方で、個体の死亡率が高いことが、菌核の生存パターンを調べることで明らかになった(Matsumoto & Tajimi : 1985)。菌核の生存率を5月から11月にわたって調べたところ、7月下旬には土壌表面に置いたもので生存率は24.2%、深さ1cmの土壌中に埋めたものでは5.0%であった。生存率は、その後さらに低下することはなかった。菌核からは様々な菌寄生菌が分離され、これらが菌核の死亡原因になっていることが、実験的にも明らかになった。

雪腐褐色小粒菌核病菌は、典型的な多産多死の戦略をもった菌で、生きた植物組織を侵害する病原菌であり、枯死組織を分解する腐生菌でもある。また空気伝染をしながら(Hindorf : 1980 ; Matsumoto & Araki : 1982)、土壌伝染もする。このような生態的万能性は、新しい生息場所を開拓する上で有用であり、多産多死の戦略は世代間隔を縮め、新しい環境に適応した遺伝子型を残すために機能していると考えられる。Vergaraら(2004)は、合衆国北部の40カ所より集めた菌株間の遺伝的類縁関係を解析し、共通の祖先から派生した後代が最近になって3つの地域個体群として定着したことを示唆した。しかし、世界中の雪腐褐色小粒菌核病菌は、交配和合性因子システムを共有しており、生殖的に隔離された集団は現在まで見つからない(Roed : 1969, Bruehl & Machtems : 1978)。おそらく、生態的万能性が菌群の分化を妨げているのだろう。このことは、特殊化へと向かった雪腐黒色小粒菌核病菌とは対照的である。

2) 雪腐黒色小粒菌核病菌

(*Typhula ishikariensis*)

(1) 分類学上の問題

雪腐黒色小粒菌核病菌は変異が大きく、個々の研究者が系統立った比較研究をせずにそれぞれに独自の学名を付けたため、長い間分類学的に収拾がつかず混乱した。Remsberg (1940) が *T. idahoensis* を記載する際に、Imai (1930) の記

載を見落としていたことが、*T. ishikariensis* complexの混乱の始まりである。この混乱を最初に収めようとしたのは米国の研究者たちである。Bruehl & Cunfer (1975) は、*T. idahoensis* は *T. ishikariensis* とは異なる種であるとし、両者は形態に加え、分布や宿主範囲も異なるとした。さらに、両者は、まれに交配することがあるものの、遺伝的に隔絶していることを交配実験により明らかにした (Bruehl ら：1975)。種間交配についてさらに研究したところ、992の種間交配組み合わせのうち19%の組み合わせで培養可能な後代を生じた (Christen & Bruehl：1979)。これらの後代の中には、病原性などの点から、自然界において生存可能と考えられるものも含まれていた。その後、野外から収集した菌株について大規模に調査したところ、*T. idahoensis* と *T. ishikariensis* の両方に交配するものがかなりの頻度で見つかり、また両種の変異は連続的につながっているので、培養形態では区別がつかないとされた (Bruehl & Machtmes 1980)。

Årsvoll と Smith (1978) は、*T. idahoensis*、*T. ishikariensis* にカナダに特有の菌 *Typhula* FWを加え、3者の相互稔性からこれらを一つの種とみなし、形態的特徴に基づき、各々を変種 (variety) として扱うことを提唱した。var. *ishikariensis* と var. *idahoensis* は菌核の外皮層 (rind) 細胞 (図13) の形で区別され、var. *canadensis* (= *Typhula* FW) は菌核が小さいなどの特徴で、前2者と区別される。しかし、少なくとも日本やノルウェーの菌においては、外皮層細

胞の形に関して分類群変異が著しく、分類学的特徴として利用できない (Matsumoto ら：1996)。

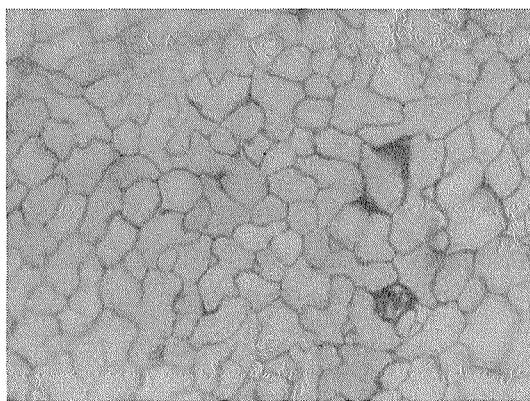


図13 雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aの菌核外皮層細胞

我国においては、相互稔性のない二つの分類群に対して、生物型AとB(C)という正統な分類学用語ではない名前が付けられている (Matsumoto ら：1982)。同様に、ノルウェーの菌群も、group I, II, およびⅢに便宜的に分けられている (Matsumoto ら：1996)。いずれにせよ、個々の分類群を別種とするか、同一種内の変種とするか、見解は分かれているが、*T. ishikariensis* 複合体に異なる分類群が存在していることは明らかである (Bruehl：1988)。松本 (1997) は、遺伝的に隔絶した日本の分類群も北米の菌が介在することにより遺伝的につながっている (Matsumoto ら：1983) ことから、ヨーロッパの菌も含めて、既知の分類群をすべて一つの種 *T. ishikariensis* とし、これらを暫定的に二つの

表6 *Typhula ishikariensis* 複合体を構成する分類群の環境適応*

分布地域	生物種Ⅰ			生物種Ⅱ		
	分類群	生息場所の環境	エコタイプ	分類群	生息場所の環境	エコタイプ
日本	生物型A	根雪の予測性高		生物型B	根雪の予測性低	小型菌核フォーム (超低予測性)
ノルウェー	グループⅠ	多雪地帯	グループⅢ ¹ (低温)	グループⅡ	傾斜地	菌糸付着 (風媒)
ロシア	var. <i>ishikariensis</i>	土壤伝染性、多犯性				
北米	var. <i>ishikariensis</i>	多雨地帯		var. <i>canadensis</i>	低温	
	var. <i>idahoensis</i> ²	小雨地帯				

*松本直幸 (1997) より

1 星野ら (未発表) による分子系統学的解析から、独立して分類群であると見なされる。

2 他の生物種Ⅰに属す菌群とは部分的に交配和合性であるが、培養形態では区別できない。遺伝的親和性から生物種Ⅱに含むべきである。

生物種に分けた (表 6)。Hoshino ら (未発表) はユーラシア大陸各地から菌株を集め、子実体と菌核の形態、交配実験、および分子生物学的データにより、*T. ishikariensis* 複合体に属す菌群を一つの種として見なし、その中に複数の亜種 (subspecies) を設けることを考えている。

(2) 生態の多様性

雪腐黒色小粒菌核病菌においては、雪腐褐色小粒菌核病菌同様、完全時代が盛んに形成される。しかし、完全時代に依存する有性生殖はほとんど機能していないと思われる。その結果、地域に適応したスペシャリスト (エコタイプ) がクローンの生き残り、様々な積雪環境に分布している。ここでは、表 6 に示した分類群名を用い、個々の例を宿主範囲、低温耐性、および伝染様式の面から解説する。

イネ科植物が優占する北米の少雨地帯では、単子葉植物を特異的に侵す var. *idahoensis* が分布し、双子葉植物も利用する var. *ishikariensis* は元々森林であった多雨地帯に多い (Bruehl & Cunfer : 1975)。var. *idahoensis* と遺伝的に近い生物型 B (生物種 II) の宿主範囲も、単子葉植物にほぼ限られており、接種するとナタネやアルファルファをも枯死させるが、これらにはほとんど菌核が形成されない (松本 : 1989)。生物種 I に属す生物型 A は単子葉、双子葉植物の両方を侵し、枯死植物に多量の菌核を形成する (松本 : 1989)。我が国において生物型 A の遺伝的多様性は乏しく (Matsumoto & Tajimi : 1993b)、その分布域も多雪地帯に限られ、生物型 B に比べ狭い (Matsumoto ら : 1982, Matsumoto & Sato : 1983)。しかし、生きた植物なら単子葉・双子葉植物を問わず利用できる宿主範囲の広さがその弱点を補っている。生物種 I の多様性はロシア全体をみると明らかである。例えば、ロシア、エカテリンブルグでは、生物型 A に相当する菌はマツ (*Pinus sylvestris*) の実生を枯死させ、罹病組織には菌核が形成されていた (Hoshino ら : 2004) ので、生物種 I の宿主範囲は裸子植物までに広

がった。同様に我が国では土壌伝染しない生物種 I が、モスクワではチューリップの根を加害する (Sinadoskii & Tkachenko : 1981)。

雪腐黒色小粒菌核病菌の生育適温は 5 - 10℃ と、雪腐褐色小粒菌核病よりも低く、とくに耐凍性の発達したもので、10℃ 以上における生育が著しく劣る (Matsumoto ら : 1996)。このような菌はノルウェー沿岸部、ロシア内陸部やカナダに存在し、その菌糸は - 40℃ の低温にも耐える (Hoshino ら : 2009)。耐凍性の詳細は前々回の本連載記事に述べた (松本 : 2009) が、特別な耐凍性の菌群を地理的条件にあわせて輩出しているのも、雪腐黒色小粒菌核病菌の特徴である。

地域的な菌群分化をもたらす原因の一つは、雪腐黒色小粒菌核病菌が、異系交配を積極的に行わず、むしろクローン的な増殖をする性質に基づく。生物型 B においては、生息限界地帯の仙台平野や毎年農薬の選択圧にさらされるゴルフ場グリーンの個体群構造は単純で、特定のクローンが繁栄している (Matsumoto & Tajimi : 1993a)。また、ノルウェー沿岸部の土壌凍結の著しいところに分布する group III でも同様の傾向が見られる場合がある (Matsumoto & Tronsmo : 1995)。生物型 A においては、クローン的な性格がさらに強く、北海道においてはある特定のクローンが蔓延し、その全菌株中に占める出現頻度は道央で約 14%、最近発生が目立つようになった道東では 38% にも上る (Matsumoto ら : 1996, Matsumoto ら : 2000)。このクローンは道南や東北地方からは見つからないので、宗谷海峡や津軽海峡が陸橋化していた地史学的事実と照合すると、このクローンの年齢が推定できるかもしれない。

文 献

- 1) Årsvoll K & Smith JD (1978) *Typhula ishikariensis* and its varieties, var. *idahoensis* comb. Nov. and var. *canadensis* var. nov. Can. J. Bot. 56 : 348-364.
- 2) Bruehl GW (1988) *Typhula* spp., the snow mold fungi. Adv. Plant Pathol. 6 : 553-559.

- 3) Bruehl GW & Cunfer BM (1975) *Typhula* species pathogenic to wheat in the Pacific Northwest. *Phytopathology* 65 : 755-760.
- 4) Bruehl GW & Machtmes R (1978) Incompatibility alleles of *Typhula incarnata*. *Phytopathology* 68 : 1311-1313.
- 5) Bruehl GW & Machtmes R (1980) Cultural variation within *Typhula idahoensis* and *T. ishikariensis* and the species concept. *Phytopathology* 70 : 867-871.
- 6) Bruehl GW, Machtmes R & Kiyomoto R (1975) Taxonomic relationships among *Typhula* species as revealed by mating experiments. *Phytopathology* 65 : 1108-1114.
- 7) Cavelier M & Maroquin C (1978) Interference d'une epidemie provoquee pour la premiere fois en Belgique par *Typhula incarnata* Lasch ex Fr. et d'une recrudescence de la jaunisse nanisante de l'orge sur sur escourgeon. Characterisation des symptomes et evaluation de leurs incidences respectives sur les rendements. *Parasitica* 34 : 277-295.
- 8) Christen AA & Bruehl GW (1979) Hybridization of *Typhula ishikariensis* and *T. idahoensis*. *Phytopathology* 69 : 263-266.
- 9) Hindorf H (1980) Bedeutung der sporophoren von *Typhula incarnata* Lasch ex Fr. fur die ausbreitung der wintergersten-faule. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 45 : 121-127.
- 10) Hoshino T, Tkachenko OB, Kiriaki M, Yumoto I & Matsumoto N (2004) Winter damage caused by *Typhula ishikariensis* biological species I on conifer seedlings and hop roots collected in the Volga-Ural regions of Russia. *Can. J. Plant Pathol.* 26 : 391-396.
- 11) Hoshino T, Asef MR, Fujiwara M, Yumoto I & Zare R (2007) One of the southern limits of geographic distribution of sclerotium forming snow mould fungi : first records of *Typhula* species from Iran. *Rostaniha* 8 : 35-45.
- 12) Hoshino T, Xiao N, Tkachenko OB 2009. Cold adaptation in phytopathogenic fungi causing snow molds. *Mycoscience* 50 : 26-38.
- 13) Imai S (1930) On the Clavariaceae of Japan. II. *Transact. Sapporo Nat. Hist. Soc.* 11 : 70-77.
- 14) Jacobs DL & Bruehl GW (1986) Saprophytic ability of *Typhula incarnata*, *T. idahoensis*, and *T. ishikariensis*. *Phytopathology* 76 : 695-698.
- 15) 松本直幸 (1989) 雪腐小粒菌核病菌の種生態学的研究 北海道農試研報 152 : 91-162.
- 16) 松本直幸 (1997) 雪腐病菌における進化・適応土と微生物 13-19.
- 17) 松本直幸 (2009) 雪腐病(2) 北農 76 : 283-289.
- 18) 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.
- 19) Matsumoto N & Sato T (1982) The saprophytic competitive abilities of *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis*. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 48 : 419-424.
- 20) Matsumoto N & Sato T (1983) Niche separation in the pathogenic species of *Typhula*. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 49 : 293-298.
- 21) Matsumoto N & Tajimi A (1985) Field survival of sclerotia of *Typhula incarnata* and of *T. ishikariensis* biotype A. *Can. J. Bot.* 63 : 1126-1128.
- 22) Matsumoto N & Tajimi A (1989) Incompatibility alleles in populations of *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis* biotype B in an undisturbed habitat. *Trans. Mycol. Soc. Japan* 30 : 373-376.
- 23) Matsumoto N & Tajimi A (1993) a Effect of cropping history on the population structure of *Typhula incarnata* and *Typhula ishikariensis*. *Can. J. Bot.* 71 : 1434-1440.
- 24) Matsumoto N & Tajimi A (1993) b Interfertility in *Typhula ishikariensis* biotype A. *Trans. Mycol. Soc. Japan* 34 : 209-213.
- 25) Matsumoto N & Tronsmo AM (1995) Population structure of *Typhula ishikariensis* in meadows and pastures in Norway. *Acta. Agric. Scand. Sect. B, Soil and Plant Sci.* 45 : 197-201.
- 26) Matsumoto N, Sato T & Araki T (1982) Biotype differentiation in the *Typhula ishikariensis* complex and their allopatry. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 48 : 275-280.

- 27) Matsumoto N, Sato T, Akaki T & Tajimi A (1983) Genetic relationships within the *Typhula ishikariensis* complex. Trans. Mycol. Soc. Japan 24 : 313-318.
- 28) Matsumoto N, Abe J & Shimanuki T (1995) Variation within isolates of *Typhula incarnata* from localities differing in winter climate. Mycoscience 36 : 155-158.
- 29) Matsumoto N, Tronsmo AM & Shimanuki T (1996) Genetic and biological characteristics of *Typhula ishikariensis* isolates from Norway. Europ. J. Plant Pathol. 102 : 431-439.
- 30) Matsumoto N, Uchiyama K & Tsushima S (1996) Genets of *Typhula ishikariensis* biotype A belonging to a vegetative compatibility group. Can. J. Bot. 74 : 1695-1700.
- 31) Matsumoto N, Kawakami A & Izutsu S (2000) Distribution of *Typhula ishikariensis* biotype A isolates belonging to a predominant mycelial compatibility group. J. Gen. Plant Pathol. 66 : 103-108.
- 32) McDonald WC (1961) A review of the taxonomy and nomenclature of some low-temperature forage pathogens. Can. Plant Dis. Survey 41 : 256-260.
- 33) Remsberg RE (1940) Studies in the genus *Typhula*. Mycologia 32 : 52-96.
- 34) Roed H (1969) Et bidrag til oppklaring av forholdet mellom *Typhula graminum* Karst. og *Typhula incarnata* Lasch ex Fr. Friesia 9 : 219-225.
- 35) Sinadoskii, YV & Tkachenko OB (1981) Corrective to the taxonomic position of *Typhula* blight of tulips. Mycology and Phytopathology 15 : 423-425. (in Russian)
- 36) 田杉平司 (1936) 麦類雪腐病に就いて 日植病報 6 : 155-156.
- 37) Vergara GV, Bughrara SS & Jung G (2004) Genetic variability of grey snow mould (*Typhula incarnata*). Mycol. Res. 108 : 1283-1290.
- 38) Woodbridge B & Coley-Smith JR (1991) Identification and characterization of isolates of *Typhula* causing snow rot of barley in the United Kingdom. Mycol Res. 95 : 995-999.