

雪腐病（6）

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3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 249-253
発行年月	2010年7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 (6)

松 本 直 幸*

3. 抵抗性

雪腐病抵抗性の研究は、秋播コムギでは増収とともに農薬散布量の低減・環境保全に、牧草では1番草の収量増や利用年限の延長に、育種・栽培を通じて寄与する。コムギの雪腐褐色小粒菌核病抵抗性は、茎葉の乾物率や糖含量と密接な関係があることは古くから知られ、抵抗性は越冬中の宿主植物の生理的衰弱に伴い低下する(柿崎1936, 平井ら 1952)。富山(1955)は、コムギの葉序間には本病に対する抵抗性に差があり、下位の老化葉ほど菌は速く伸展し、病斑の大きさには品種抵抗性の強弱が反映されることを実験的に明らかにした。抵抗性そのものに関しては、最近になってようやく一般の病害と同じように、宿主植物は病原菌の侵入に積極的に対抗するメカニズムをもっていることが判明した(川上 2003)。病害抵抗性は宿主の生理的状态に影響されるが、雪腐病においては宿主側の生理的状态が極めて重要である。すなわち、宿主植物は、積雪下で光合成を妨げられ生理的に消耗する中で、病原菌の感染に対抗するエネルギー源として貯蔵養分を利用するからである。そのために植物は根雪前に十分な養分をためておく必要がある。越冬性植物は秋の低温を認識して冬に備え(ハードニング)、その過程で耐凍性や耐雪性に加え、雪腐病抵抗性も獲得する(吉田ら 1998)。

1) 圃場からの事実

冬穀物や牧草では播種期(Bruehl et al. 1975, 国井 1980)により、雪腐病に対する抵抗性が変化する。いつ播種するかは、雪腐病の重要な耕種防除手段となる¹⁾。コムギでは、早く播種した

大きい植物ほど雪腐病に抵抗性である(Bruehl 1967c)。Bruehl ら(1975)は、米国ワシントン州において秋播コムギの播種時期を検討する中で、非常に遅く(10月下旬)播種すると植物は雪腐病の被害を受けず、翌春の生存率が高くなる(図17)

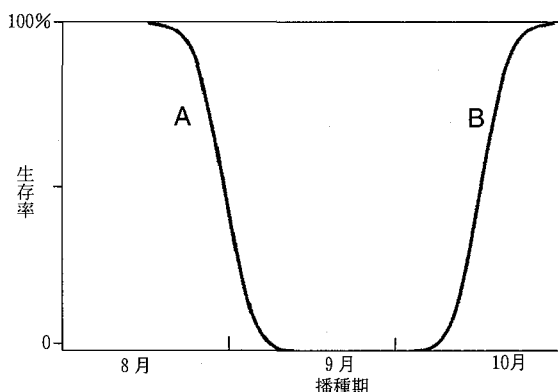


図17 播種期の違いが翌春の秋播コムギ生存に及ぼす影響(Bruehl ら1975を改変)

8月に早播した大きい植物はよく生存するが、9月に播種すると生存率は低下する(曲線部A)。しかし、10月後半に播種した非常に小さい植物もよく越冬する(曲線部B)。

ことを発見した。しかし、この栽培法では、春播コムギに比べて多収であるという秋播コムギの利点を打ち消してしまうと結論した。佐々木ら(1991)、および佐藤・沢口(1998)は、春播コムギを根雪前に播種し出芽させないか、出芽直後に根雪になるような条件で播種する(初冬栽培)ことで、越冬性を高め、かつ増収効果のある栽培法を確立した。

雪腐病にはいくつかの種類があるが、雪腐黒色小粒菌核病菌、雪腐褐色小粒菌核病菌、および紅

1 佐藤ら(2009)によれば、2007年に更新された十勝地方のチモシー新播草地において、翌春雪腐大粒菌核病の大発生が確認された。その最大の原因は、播種期の遅れとされている。チモシー栽培において確立された播種適期が、前作との関係や夏期の高湿傾向などで、近年は遅れる傾向にあり、耕種的な防除慣行が行われなくなっている。

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO

色雪腐病菌に対し秋播コムギ品種・系統は同じように反応し (Bruehl 1967a), また寄生性の分化はこれらの菌においては認められていない (Bruehl 1967b)。このことは、抵抗性育種を進める上で、これら3種の病気を区別する必要はなく、また抵抗性品種を犯すレースの出現もないことを意味する²。

天野・尾関 (1981) は、雪腐小粒菌核病に抵抗性のコムギ系統が雪腐大粒菌核病に罹病することを明らかにした。天野 (1987) は、秋播コムギの越冬性に関して圃場検定に基づき、品種を以下の4つの群に分けた。A群：非耐凍型、B群：耐凍型、C群：中間型、およびD群：耐雪型 (*Typhula* spp. 抵抗性)。雪腐大粒菌核病抵抗性は、一般に耐凍性と関連があるといわれているが、B群のなかには耐凍性が高くても本病に対しあまり強くない品種や抵抗性の品種でも耐凍性はむしろ低いと判定された品種が含まれている。

また、褐色雪腐病に対する抵抗性も、上記雪腐病抵抗性とは異なる。LippsとBruehl (1980) は、雪腐小粒菌核病などに抵抗性の貯蔵養分を多量に蓄積している大きい植物ほど褐色雪腐病に弱く、小さい植物の方がより強い抵抗性を示すことを報告している。高松ら (1985) も同様の傾向を認めた。

2) 抵抗性メカニズム

ハードニングは温度の低下により誘導され、植物体内には様々な生理的変化が起こる (Paulsen 1968)。また、ハードニングは土壤の栄養条件にも大きく影響される (Freyman & Kaldy 1979) だけでなく、人為的要因にも左右される。たとえば、牧草では秋の刈取時期によってはハードニング過程が攪乱され、越冬性の低下により雪腐病の被害が加速される (坂本・奥村 1973, Andersen 1992)。

寒地型イネ科牧草 (Moriyama et al. 1995)

や秋播コムギ (Yoshida et al. 1997) において、ハードニングは10℃以下の低温により誘導され、その過程は水分量の減少を伴い、11月初旬にはプラトーに達する (図18A)。耐凍性は真冬に最高となる (図18B)。ハードニングの過程は、水分量と耐凍性の変化を指標に二つに分けることができる (図19, 阿部 1995a)。すなわち、植物は自由水³失って、乾物1g当たりの水分量を3g以下にまで低下させ、(第一ステージ)、その後、植

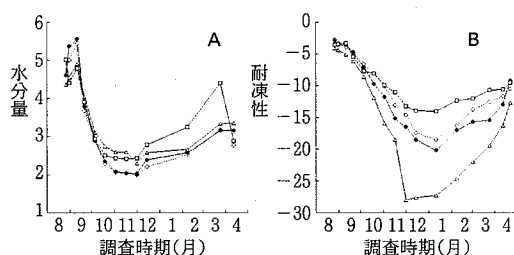


図18 イネ科牧草におけるクラウンの水分含量(A)と耐凍性(B)の季節変化 (Moriyama et al. 1995)

水分含量は乾物1g当たりの水分量、
耐凍性は50%の植物が枯死する温度 (LT50)
○●：オーチャードグラス、△：チモシー、
□：ペレニアルライグラス

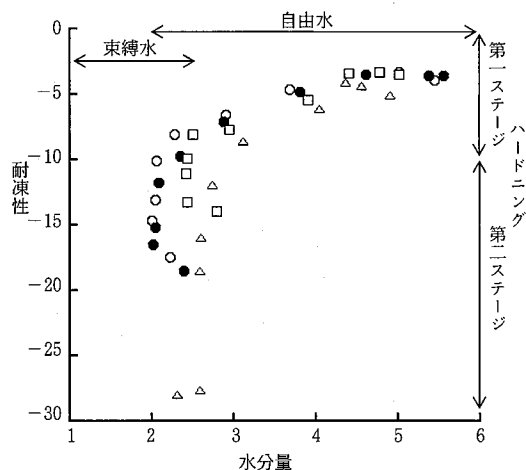


図19 イネ科牧草の体内水分動態に基づく二つのハードニングステージの識別

(Moriyama et al. 1995), 体内水分とハードニングステージの識別は (阿部 1995b) によった。
水分含量は乾物1g当たりの水分量、耐凍性は50%の植物が枯死する温度 (LT50)
○●：オーチャードグラス、△：チモシー、
□：ペレニアルライグラス

² 紅色雪腐病菌に関しては、特定の品種・系統を侵害する菌系が発生する可能性がある (松本2010)。

³ 生体などの中の水のうち、結合水や水和水のように何らかの束縛を受けている水に対し、自由に移動できるものを自由水という。生体では一般に、自由水が多いと生理的変化が活発になる。(岩波理化学事典第5版より)

物体内には束縛水のみが残り、急速に耐凍性が高まる（第二ステージ）。第一ステージは気温が氷点下に下がるまでで、その間植物は光合成や水分（自由水）の蒸散を続け、貯蔵物質を蓄積するとともに、ロゼット化してくる。第二ステージになると水分は低下せず、糖の成分に違いを生じ、秋播コムギでは耐凍型と耐雪型で違いが認められるようになる。耐雪型はフルクトースなどの多糖類を蓄積し続けるが、耐凍型ではフルクタンが分解され、単・少糖が増加し、浸透圧がさらに高まる（Yoshida et al. 1998）。

植物は、越冬に先立ち非構造的炭水化物（total nonstructural carbohydrates, TNC）を蓄積するが、雪腐黒色小粒菌核病菌抵抗性は、TNCの蓄積量そのものとは相関関係がなく、積雪下でのTNC消費が抵抗性の重要な要因となっている（Kiyomoto & Bruehl 1977）。ムギ類およびイネ科牧草では、TNCのほとんどがフルクタンである。湯川・渡辺（1991）は、品種育成の過程で系譜上つながりのあるコムギ品種・系統を用いて、フルクタン含量と越冬性を比較し、両者の間に正の相関関係を認めた。また、Yoshida et al.（1998）により、第二ハードニングステージにおいて、耐雪型と耐凍型で糖類蓄積パターンが異なることから、二つの型における糖類代謝に関する酵素系の違いが示唆された。

川上（2003）は、雪腐黒色小粒菌核病に抵抗性のコムギ系統PI173438と、耐凍性は高いが本病に対しては抵抗性でない品種Valuevskayaを用いて、フルクタン含量の変化を調べた。積雪下50日後のクラウンのフルクタン減少率は、PI173438で35%、Valuevskayaで74%であった。一方、フルクタンの分解産物であるフルクトース量は一定に保たれていた。すなわち、植物は積雪下で貯蔵養分のフルクタンを分解し、代謝エネルギー源として利用するため、一定レベルのフルクトースを維持していると考えられる。また、雪腐黒色小粒菌核病菌接種20日後のクラウンにおけるフルクタン含量は、無接種対照区に比べ、抵抗性系統PI173438では25%、Valuevskayaでは50%にま

で低下した。感染は接種後10日頃から始まり、20日後にはかなりの菌糸が葉に蔓延した。葉では、急激なフルクタンの分解が進むとともに、フルクトース含量も減少した。これは、葉での抵抗性反応などによるエネルギー代謝の増加、雪腐病菌による消費、そして感染による枯死組織からの漏出が関与していると思われた。接種20日後では、菌の感染はクラウンへ広がっておらず、クラウンのフルクタン減少は雪腐病による消費ではなく、コムギが能動的にフルクタンを分解し、感染に抵抗していると考えられた。フルクタン代謝はハードニングと雪腐病抵抗性の分子生物学的メカニズムを解明するうえでさらに研究されなければならない。現在のところ、フルクタン合成・分解に関するいくつかの酵素について、特徴付けがなされているだけである（Kawakami & Yoshida 2002, 2005, Kawakami et al. 2005）。

このように、植物の能動的なフルクタン分解により得られたエネルギーは、雪腐病に対し積極的に利用され、PR（pathogenesis-related, 病原関連）タンパク質（Van Loon 1985）が新たに合成される。最近の研究ではPRタンパク質合成が低温によっても誘導され、しかもこれらは不凍タンパク質としても機能していることが多くの植物において報告された（Kuwabara & Imai 2009）。さらに、植物はPRタンパク質以外にも種々の抗菌物質を産生し、これらの物質は雪腐病菌にも作用することが示唆されている。すなわち、低温に遭遇した小麦からは抗菌物質feruloylagmatineが産生されるが（Jin & Yoshida 2000）、積雪下のコムギからはferuloylagmatineは検出されず、かわりに2種類のhydroxycinnamic acid amidesが検出された（Jin et al. 2003）。これら2種の抗菌物質も紅色雪腐病菌に抗菌性を示すが、積雪下で増加するのが特徴である。

生物が低温環境にさらされたときに起こる低温ショック応答に関しては低温ショックタンパク質と呼ばれるタンパク質が合成されることが知られている。Karlsonら（2002）はコムギよりWCSP1という新しいタンパク質を発見し、このタンパク

質が高等生物における低温ショックタンパク質であることを突き止めた。さらにKimら (2009) は、シロイヌナズナにおいて低温で活発に働く遺伝子CSP3が作るタンパク質も同様な働きをしていることを明らかにし、CSP3遺伝子の高発現によりシロイヌナズナの耐凍性が向上したことを報告している。

雪腐病においては、植物の生理的要因 (越冬性) が抵抗性と密接に関連し、宿主・病原菌相互関係を複雑にしている。病原菌の日和見感染に起因する雪腐病では、直接的に病害抵抗性を向上させるよりも、むしろ宿主の越冬性を向上させることが有効な対策となる。植物のハードニング、越冬性のメカニズムを解明することにより、越冬性が何によって決められているのか、越冬性を強化するにはどの遺伝子に注目すべきかなどが分子レベルで明らかになりつつある。このような知見は実際の育種に際してもマーカーとなりうる可能性を秘めている。新しい手法の導入により、育種年限が短縮されることは間違いない。一方、雪腐病対策として確立された栽培法が、他の要因で遵守されなくなり、雪腐大粒菌核病の打撃を受けた2007年のチモシーの事例 (佐藤ら2009) は、社会的背景も雪腐病抵抗性に関与していることを強調しておきたい。

文 献

- 阿部二郎 (1995a) 作物にとって寒さとは何か ムギ類, 牧草の越冬機構 農業および園芸 70 : 561-564.
- 阿部二郎 (1995b) イネ科植物の耐凍性, 北海道芝草研究会報 19 : 3-10.
- 天野洋一 (1987) 秋播小麦における耐冬性の育種学的研究, 北海道立農試報告 64, 79頁
- 天野洋一・尾関幸男 (1981) 秋播小麦の雪腐病抵抗性と耐凍性育種 I. 検定方法の改善と抵抗性品種分類への適用, 道立農試集報46 : 12-21.
- Andersen IL (1992) Winter injuries in grasslands in northern Norway caused by low temperature fungi. Nor. J. Agric. Sci. Suppl. 7 : 13-20.
- Bruehl GW (1967a) Correlation of resistance to *Typhula idahoensis*, *T. incarnata*, and *Fusarium nivale* in certain varieties of winter wheat. Phytopathology 57 : 308-310.
- Bruehl GW (1967b) Lack of significant pathogenic specialization within *Fusarium nivale*, *Typhula idahoensis*, and *T. incarnata* and correlation of resistance in winter wheat to these fungi. Plant Dis. Repr. 51 : 810-814.
- Bruehl GW (1967c) Effect of plant sinze on resistance to snowmold of winter wheat. Plant Dis. Repr. 51 : 815-819.
- Bruehl GW, Kiyomoto R, Peterson C & Nagamitsu M (1975) Testing winter wheats for snow mold resistance in Washington. Plant Dis. Repr. 59 : 566-570.
- Freyman S & Kaldy MS (1979) Relationship of soil fertility to cold hardiness of winter wheat crowns. Can. J. Plant Sci. 58 : 853-855.
- 平井篤造・後藤 洋・加藤泰治・八角俊子 (1952) ムギ類雪腐病に関する研究 (第3報) 積雪下に於けるコムギ品種の糖並びに各種窒素化合物含量の変化, 日植病報 16 : 1-5.
- Jin S & Yoshida M (2000) Antifungal compound, feruloylagmatine, induced in winter wheat exposed to a low temperature. Biosci. Biotechnol. Biochem. 64 : 1614-1617.
- Jin S, Yoshida M, Nakajima T & Murai A (2003) Accumulation of hydroxycinnamic acid amides in winter wheat under snow. Biosci. Biotechnol. Biochem. 67 : 1245-1249.
- 柿崎洋一 (1936) コムギの雪腐抵抗性と茎葉の乾物率及び含糖率並に葉片汁液の性質, 農及園 11 : 1309-1318.
- Karlson D, Nakaminami K, Toyomasu T & Imai R (2002) A Cold-regulated nucleic acid-binding protein of winter wheat shares a domain with bacterial cold shock proteins. J. Biol. Chem. 277 : 35248-35256.
- 川上 顕 (2003) コムギの雪腐黒色小粒菌核病抵抗性の解析, 北海道大学博士論文 203頁
- Kawakami A & Yoshida M (2002) Molecular characterization of sucrose: sucrose 1-fructosyltransferase and sucrose: fructan 6-fructosyltransferase associated with fructan accumulation in winter wheat during cold hardening. Biosci. Biotechnol. Biochem. 66 : 2297-2305.
- Kawakami A & Yoshida M (2005) Fructan:

- fructan 1-fructosyltransferase, a key enzyme for biosynthesis of graminan oligomers in hardened wheat. *Planta* 223 : 90-104.
- 19) Kakawami A, Yoshida M & Van den Ende W (2005) Molecular cloning and functional analysis of a novel 6&1-FEH from wheat (*Triticum aestivum* L.) preferentially degrading small graminans like bifurcose. *Gene* 358 : 93-101.
 - 20) Kim M-H, Sasaki K & Imai R (2009) Cold shock domain protein 3 regulates freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *J. Biol. Chem.* 284 : 23454-23460.
 - 21) Kiyomoto RK & Bruehl GW (1977) Carbohydrate accumulation and depletion by winter cereals differing in resistance to *Typhula idahoensis*. *Phytopathology* 67 : 306-211.
 - 22) 国井輝男 (1980) 上川地方における秋播小麦冬損に関する研究 第2報 越冬前の生育量と冬損, とくに越冬茎歩合との関係, 北農47(6) : 1-12.
 - 23) Kuwabara C & Imai R (2009) Molecular basis of disease resistance acquired through cold acclimation in overwintering plants. *J. Plant Biol.* 52 : 19-26.
 - 24) Lipps PE & Bruehl GW (1980) Reaction of winter wheat to *Pythium* snow rot. *Plant Disease* 64 : 555-558.
 - 25) 松本直幸 (2010) 雪腐病(5)北農 77 : 135-141.
 - 26) Moriyama M, Abe J, Yoshida M, Tsurumi Y & Nakayama S (1995) Seasonal changes in freezing tolerance, moisture content and dry weight of three temperate grasses. *Grassl. Sci.* 41 : 21-25.
 - 27) Paulsen GM (1968) Effect of photoperiod and temperature on cold hardening in winter wheat. *Crop Science* 8 : 29-32.
 - 28) 坂本宣崇・奥村純一 (1973) 晩秋から早春にかけての牧草の生育特性と肥培管理 第1報 秋期の刈取り時期が翌春の収量に及ぼす影響 道立農試集報28 : 22-32.
 - 29) 佐々木高行・岩泉 允・斉藤 浩 (1991) 多雪地帯における小麦の初冬播栽培について 北農 58 : 308-313.
 - 30) 佐藤導謙・沢口敦史 (1998) 北海道中央部における春播コムギの初冬栽培に関する研究, 日作紀 67 : 462-466.
 - 31) 佐藤友昭・阿部隆斉・餌取率子・谷 英雄・山川政明・森本正隆 (2009) 十勝地方日高山麓地帯のチモシーに発生した冬枯れ症状について, 北海道草地研究会報 43 : 43
 - 32) 高松 進・宮越 盈・門脇正博・山田 充 (1985) ムギ褐色雪腐病および雪腐褐色小粒菌核病の発生と播種期との関係, 北陸病虫研報 33 : 111-114.
 - 33) 富山宏平 (1955) 麦類雪腐病に関する研究, 北海道農試報告 47, 234頁
 - 34) Van Loon LC (1985) Pathogenesis-related proteins. *Plant Mol. Biol.* 4 : 111-116.
 - 35) 吉田みどり・森山真久・川上 顕 (1998) 低温認識による耐凍性と病害抵抗性の発現と分化, 植物の化学調節 33 : 213-221.
 - 36) Yoshida M, Abe J, Moriyama M, Shimokawa S & Nakamura Y (1997) Seasonal changes in the physical state of crown water associated with freezing tolerance in winter wheat. *Physiol. Plant.* 99 : 363-370.
 - 37) Yoshida M, Abe J, Moriyama M & Kuwabara T (1998) Carbohydrate levels among winter wheat cultivars varying in freezing tolerance and snow mold resistance during autumn and winter. *Physiol. Plant.* 103 : 8-16.
 - 38) 湯川智行・渡辺好昭 (1991) コムギのフルクタン蓄積に関する研究 第1報 系譜上からみたフルクタン含有率と越冬性, 日作紀 60 : 385-391.