

特集：パーティシリウム病の現状と課題〔3〕

パーティシリウム属菌による樹木の病害

弘前大学農学生命科学部 ^{はら}原 ^だ田 ^{ゆき}幸 ^お雄

はじめに

我が国では1960年ごろまでパーティシリウム (*Verticillium*) 属菌 (以下、V 菌と略記) による植物の被害事例は極めて少なかった。当時学生であった筆者は欧米の植物病理学の教科書で常にフザリウム菌と並び萎凋病の原因に挙げられている V 菌が、なぜ日本では農作物に被害を起こすことが少ないのか不思議に感じたものである。1970 年から 80 年代にかけて野菜類・花き類を中心に相次いで V 菌による病害が報告されたが、そのような急速な被害増加の原因、特に病原菌の伝染経路についてはまだ十分明らかにされていない。さらにもう一つの疑問は、我が国における V 菌の被害に関する報告はこれまで圧倒的に草本植物に片寄っていることである。

筆者はたまたま自宅の庭に植えたシナノキとヤマモミジの若木に半身萎凋病の発生を認め発病経過をつぶさに観察することができた (原田ら, 1997)。特にシナノキの1樹は病気の初確認から10年近く経たが、なお枯死することなく生育しており、今後も新しい知見が得られるものと思う。

本稿では、筆者が実際に研究したシナノキとヤマモミジの事例を中心に解説し、併せて欧米における研究成果などについても述べてみたい。ただし、海外における落葉果樹のパーティシリウム病研究については、澤村 (1983) の総説があるので、なるべく重複は避けた。

I 被害事例および病徴

1983年6月下旬、黒石市郊外の黒森山で背丈30 cm 程のシナノキ実生を採集して弘前市内の自宅の庭に植えた。この付近は以前リング園やそ菜畑からなる農地であり宅地に造成されて10年ほど経ていた。シナノキが2 m 程に成長した1990年ごろから、枝の上部で新梢の徒長や葉の奇形現象が観察された。すなわち7月から8月のころ、下方の枝では新梢は既に成長を停止したが、上方の枝の新梢はまだ伸長を続け80~90 cm の長さに達した。これらの枝は外側にたわみ、先の立ち上がる傾向

を示した。葉は長さ13~15 cm, 幅11~12 cm (正常葉は長さ8 cm, 幅6 cm ぐらい) にも達し著しく大形、しかしそのわりに葉柄は2.5~3 cm (正常葉では2~6 cm 長) と短い。さらに特徴的に、しばしば葉先が燕尾状に二つに分かれたり、あるいは正常葉では心臓形を呈する葉身基部が融合してたて(楯)形を呈する葉が出現した。当初ウイルス、ウィロイド、あるいはファイトプラズマなどに起因する病気の疑いも持たれたが、葉からこれらの微生物を検出する試みは不成功であった。

このシナノキは1993年には高さ5 m, 主幹の直径約8 cm に達したが、4月ごろより一部の枝の片側の小枝で芽の不発芽および発芽遅延が見られ、その後発芽、展開した葉の多くは夏までに黄変、落葉した。発病小枝はやがて枯死し自然に脱落するものが多い。発病枝を横断あるいは縦断してみると主に枯死小枝の並ぶ側の導管部に特徴的に褐変が認められた。また一部の新梢では前述の徒長現象や葉の奇形が見られた。

同様の症状は翌年以降毎年一部の枝で見られた。発病枝は片側の小枝のほか先端からしだいに下方に枯れ込む。直径3, 4 cm 以下の比較的細かい枝では全体が急速に枯死するものの、太い枝あるいは幹の部分では表面から見るかぎり枯死の進行は極めて緩慢であるか、あるいはほとんど停止する。このような幹では、しばしば枯死枝の直下から新しい枝の発出する現象(いわゆる胴吹き)が認められる。このように毎年一部の枝の枯死と再生を繰り返しながらこのシナノキは全体として成長を続け、1998年4月現在主幹の直径16 cm, 樹高8 m に達した。

要するに被害シナノキの病状は幹(枝)の片側の枝(小枝)に限って顕著な葉の黄化と落葉が見られ、やがて枝(小枝)の枯死に至る点で病気の進行は著しく緩慢であるが、草本植物の半身萎凋症状と本質的に同じものである。

ヤマモミジについては、これまで2例を確認した。一つは前述のシナノキの近くに植栽された約10年生の若木で、1994年には幹の直径3 cm ほど、樹高3 m であった。1994年11月に樹全体の葉が萎凋しているのが認められ、ついで小枝の先枝から枯れ込み、その後枝の枯死は急速に下方におよび、翌年には激しい葉の萎凋から一

見樹全体が枯死したように思われたので、伐採した。幹を横断してみると木質部で不連続な同心円状に二、三重の褐変組織帯が認められた。

もう 1 例は、同様に葉の激しい萎凋から樹全体が枯死したものと見られて伐採された 1 樹で、掘り上げられた根株が研究室に持ち込まれた。根は実際には生きており、掘り上げなければ胴吹きによって新しい幹の再生する可能性もあったと思われた。この木は山取りの 1 m ほどの実生苗を庭 (宅地は以前リンゴ園であった由) に植え、13 年ほど経て幹径 6 cm、高さ 5 m 程に生長したところに発病したという。幹の横断面を見ると中心部を含め全体のほぼ 3 分の 1 程の部分に片寄って淡く褐変しているのが観察されたが、境界は不明瞭であった。

II 病原菌の分離・培養

発病枝からの病原菌の分離は常法の組織分離法で比較的容易であるが、分離に供する組織片は既に枯死した部分からではなく、その付近の外見健全部分から取ることが大事である。すなわち発病枝は必ず数 cm ほどの外見健全部を含めて切り落とし、健全部から先端の枯死部に向けて 1~2 cm の厚さで輪切りの組織片を作る。組織片の横断面を肉眼で観察し、木質部に褐変の見えるものを選び樹皮は取り除く。シナノキやヤマモミジでは径 2~3 cm の発病枝の木質部で特に明瞭に導管部の褐変が認められる。枝の枯死部からの分離では、なるべく枯死間もないものを選び、また先端部よりも基部を優先する。古い枯死枝からは *Phomopsis*, *Phoma*, *Dothiorella*, *Pestalotiopsis*, *Alternaria* などが頻繁に分離され、V 菌の検出は困難となる。このようにして準備した組織片を 80~90% エチルアルコールに 30 秒ないし 1 分間浸して脱気後、次亜塩素酸ナトリウム溶液 (有効塩素含有量 1% に希釈) に移し、1~2 分間表面殺菌する。その後組織片を滅菌水で 2 回洗浄してから滅菌濾紙上に並べてクリーンベンチの通風下で 1 時間ほど風乾したのち、鋭利なナイフで鉛筆を削るように厚さ 1~2 mm の切片を作り、ジャガイモ・ショ糖寒天培地 (ジャガイモ 200 g, サッカロース (またはブドウ糖) 20 g, 粉末寒天 20 g, 蒸留水 1 l) 平面に数個ずつ置床し、20°C・暗黒あるいは 12 時間照明下で培養する。

V. dahliae 菌は、分離培養開始 3 日目ごろから切片周辺に白色菌糸が出現し、菌そうは比較的緩慢に生長して中心部からしだいに黒色に変わる。本菌の菌そう生育は 4~32°C で見られ、適温は 20~25°C である。

III 接 種 試 験

V 菌の接種は一般土壤菌の場合に準じて行えばよく、格別困難な点はない。特に *V. dahliae* はジャガイモ・ショ糖寒天培地など、一般的な培地でよく孢子 (分生子) を形成するので扱いやすい。鉢試験の場合、土の種類も特定する必要はない。筆者は赤玉、鹿沼土、バーミキュライトのほか培養土、腐葉土などをそれぞれ適宜に組み合わせ、いくつかの混合土を調合して接種試験に供したが、いずれの調合土でも同様に発病が見られた。

接種源は V 菌をジャガイモ・ショ糖寒天培地平面で約 2 週間培養し、分生子を形成している菌そうを乳鉢に取り出し、蒸留水を加えながら乳棒で培地ごと磨砕し、さらに蒸留水を加え増量し、よくかくはんする。2~3 分放置し、大形の寒天塊などの沈殿をまって二重のガーゼで濾過して孢子液を作った。接種方法は、シナノキやヤマモミジの実生あるいは苗木を用意し、根の土を十分洗い落とし、根部を孢子液に約 1 時間浸漬後、前述の調合土で鉢に植え込み、温室あるいは野外で管理した。ヤマモミジの一部の苗は根に傷をつけて (ナイフで細根の一部を切り取る) から浸漬接種を行った。なお宿主範囲を調べるため、野菜や花き類にも接種を行ったが、この場合は種子より育成した鉢植えの幼植物を用い、根に傷をつけるためナイフで土に穴を掘り、この穴に孢子液を注入して、穴を埋め戻した。

シナノキおよびヤマモミジから分離された *V. dahliae* を用いた接種試験で、これまで次のような植物に萎凋症状を再現させることができた。シナノキの若木 (高さ 60~80 cm, 幹径約 2 cm) では、接種 8 か月を過ぎたところから葉の黄化、落葉が始まり、やがて枯死した。シナノキ実生苗 (高さ約 20 cm) では接種後 2 か月ほどで葉の萎凋、落葉が起こり、まもなく枯死した。メイゲツカエデ (高さ 60~80 cm, 接木苗, 台木はヤマモミジ系と思われる) の若木は有傷接種では 4 本中 2 本が、無傷接種では 4 本中 3 本が、接種 8 か月ごろから葉の黄化、落葉を示し、やがて枯死した。これらの発病樹すべてから *V. dahliae* が再分離された。

野菜ではダイコン、ナス、トマト、キュウリ、トウガラシ、ツルナ、ホウレンソウ、エンドウ、アズキ、インゲン、ハクサイ、メロン、また花きではコスモス、キク、ヒャクニチソウ、キキョウ、カーネーション、クルマユリがそれぞれ萎凋し、*V. dahliae* が再分離されたが、ゴボウおよびキンセンカでは萎凋症状は見られなかった。なお、以上すべての接種試験で、対照区の植物は何ら病徴を示さなかった。

IV 生態と防除

アメリカ合衆国において 1910 年代以降木本植物の V 菌による被害が注目されるようになった (RANKIN, 1914; ZIMM, 1918)。緑化樹や果樹での被害報告が多く、これらの樹種に共通することは幼木ないし若木の時代に必ず移植を経験することである。移植作業は植物の根をいためるのみならず、樹体内の生理を狂わせ、移植後も土壌環境あるいは生育環境の急激な変化が植物に大きなストレスをもたらす。これらの要因が植物の抵抗力を弱めることは容易に想像される。V 菌汚染のある土壌では移植が V 菌感染の引き金になる可能性が高い。

これまで筆者が確認した V 菌による木本植物の被害樹は、いずれも農地から造成された住宅地の庭木で、移植後数年ないし 10 年程経て盛んな成長期に入るところから萎凋症状が認められた。恐らく移植時に傷付いた根が新植地の土壌に潜在していた V 菌に感染し、ある時期を経て発病したものと考えられる。事実シナノキおよびヤマモミジの発病株から 10 m ほど離れた花壇のヒマワリが典型的半萎凋病を示し、茎から V 菌が分離された。

今回発病株を認めたシナノキ (*Tilia* 属) およびカエデ類 (*Acer* 属) は諸外国でも V 菌に罹りやすい樹種として知られている (BOYCE, 1948; CARTER, 1940)。特にカエデは弱く、“maple wilt” は緑化樹木の重要病害になっている。イリノイ州では 1926 年カエデ (*Acer saccharum*) に初めて萎凋病が見いだされ、1931 年の調査では被害の確認された 12 種の木本植物のうち 5 種は *Acer* 属植物であった。病原菌は当初 *V. albo-atrum* とされたが、最近の研究によると、北米で木本植物の萎凋病に関係しているのは主に *V. dahliae* である (CHEN, 1994; OGAWA et al., 1995)。ヨーロッパにおいても同様である (MEER, 1926; SMITH et al., 1988)。

果樹ではカリフォルニア州でアンズ、プラム、モモ、アーモンドなど *Prunus* 属植物が罹りやすい (CRARNECKI, 1923; RUDOLPH, 1931)。この地では果樹が若木のとき園内にトマトを間作する習慣があって、そのような園で被害が激しく、また夏の過度の灌水が発病を助長する。RUDOLPH (1931) は果樹 (アンズ、モモ)、キイチゴ、およびトマトから分離した V 菌を用いて分離宿主群への交互接種を行って、同一 V 菌が、草木、低木、高木にわたる様々の植物を共通宿主としていることを接種試験で証明し、果樹園では間作のトマト畑が V 菌の温床となる可能性を示唆した。ニュージーランドでも同様に園内にトマトを間作したアンズ園で V 菌による高

率の感染が認められた (ATKINSON, 1971)。モモおよびスモモもまれに被害を受けるが、アンズより抵抗性と見られている。病原菌は *V. dahliae* である。

小菅 (1976) は、山梨県下で 1974 年から 75 年にかけて数種の木本植物に相次いで V 菌による立枯病の被害を認めた。発生事例はビニルハウス栽培のブドウ、新植ないし比較的若い園のブドウ、スモモ、オウトウ、育苗畑のツガ苗、鉢栽培の西洋シャクナゲなどであり、いずれも汚染土壌が感染源となった可能性が高い。

CHEN (1994) は、硝酸塩非利用変異株を利用する方法で北米イリノイ州を中心に 30 年以上にわたって様々の緑化樹木から分離された *V. dahliae* の菌糸和合群 (VCG) の判別を行った。供試 42 菌株中判定不能の 6 菌株を除き、30 菌株が VCG 1 に、2 菌株が VCG 2 に、4 菌株が VCG 4 にそれぞれ属することが判明した。そしてこの結果から、苗圃で増殖している *V. dahliae* 菌が苗木の移動に伴って郊外に分散されるものと考えている。ちなみに供試 *V. dahliae* の分離宿主としてはやはりカエデ類が最も多く、ヤマモミジ (Japanese maple) も含まれている。

SINCLAIR ら (1981) は、ニューヨーク州でカエデの枝あるいは根に接種された *V. dahliae* が樹体内をどのように移行するかを調べた。野外のベニカエデの若木の幹に 9 月 *V. dahliae* の胞子液を接種すると 10 か月後には幹の上方へ平均 45 cm、下方へは 10 cm 移行した。これは菌糸生育だけによってもたらされうる速度での移動と見られる。温室での実験で、ヨーロッパカエデの 2 年生苗の根に接種された *V. dahliae* は 20 か月後幹の地上 60~110 cm の高さの部位から分離された。幹の中で *V. dahliae* がある生育期の木部鞘から翌年の木部鞘へと移行するには菌糸が直接放射状に生育するか、あるいは菌糸が芽の原基に入り、そこから新梢とともに新しい木部鞘に移るかの二つの経路がある。病徴の軽減した枝から *V. dahliae* が分離されるのは 3 年以内である。これらの結果は幹木部の感染では菌糸体が数シーズンかけて増大したのち樹全体あるいは主枝の枯死をもたらすこと、またシーズンごとにある感染部では菌糸が木部に封じ込められて、急性症状が治まってくることを示唆する。

これまで述べてきたように、V 菌による木本植物の被害は、潜伏期間が長いこと、発病後の症状も急性的であったり、慢性化したり様々であることを特徴とする。生育年数の長い果樹や緑化樹などでは発病後の対応は極めて難しくなる。したがって予防対策を基本とし、場合によって対症療法を試みることも必要である。以下、防除上のこれまでの知見を整理してみよう。

1. 苗圃の衛生：様々の植物を取り扱う苗畑は V 菌汚染の危機性が高い。トマト、ナス、ジャガイモなど V 菌に罹りやすい作物を栽培した畑を苗圃とすることは避ける。V 菌用選択培地（草刈・田中, 1985; 渡辺, 1970）で V 菌汚染の有無について土壤検診を行うことができる。

2. 果樹園の衛生：園内に V 菌に罹病性の 1 年生作物を間作しない。

3. 苗木の消毒：V 菌感染の恐れのある場合は根の薬液消毒（ベノミル、TM 剤など）あるいは温湯処理を行う。

4. 発病樹の処理：生育する見込みのない樹は伐採し、根部を完全に掘り上げる。被害植物体は焼却するか、畑から遠ざける。発病樹の落葉も V 菌に汚染されていることが多いので集めて焼却する。跡地はくん蒸剤で径 3 m 以内の土壤消毒を行う。

5. 線虫の駆除：線虫の根の加害が V 菌感染を助長することが知られている。

6. 抵抗性植物の利用：発病跡地に再び同樹種の木を植えない。多くの落葉広葉樹が *V. dahliae* に罹病である。しかしブナ、カバ、ナラ、プラタナス、ヤナギは比較的罹りにくい。針葉樹は一般に免疫性である (BLANCHARD, 1981)。

7. せん定および施肥：慢性症状を示す樹では速やかに発病枝を取り除き、肥培管理によって樹勢を高める。おう盛な樹木の生長が病原菌を“封じ込める”現象がしばしば認められる。

お わ り に

V. dahliae に感染した木本植物の発病経過は、樹種、樹齡、環境などによって急性枯死から慢性症状まで様々である。数年来病みつづけるシナノキ樹を身近に観察

して気付いたことに、樹形の変化がある。年々枝の一部が枯れ込む一方で、胴吹きによって生じた新梢は付近の樹との競合を避け開放空間に向かって伸長する。樹は新しい枝によって周囲への順応が容易になる。樹は病歴を示す特有の樹形を保ちながら成長する。やがて樹の成長とともに V 菌の分布はしだいに樹冠の周辺部（枝葉部）に局限されて症状は慢性的となる。あるいはこんな場面が V 菌の活動の舞台なのかと考えたりもする。自然界における V 菌の本来の住みかとその生態的役割についてもっと知る必要がある。

引 用 文 献

- 1) ATKINSON, J. D. (1971): Diseases of Tree Fruit in New Zealand. A. R. Shearer, Wellington, pp. 257~261.
- 2) BLANCHARD, R. O. and T. A. TATTAR (1981): Field and Laboratory Guide to Tree Pathology, Academic Press, New York. pp. 90~94.
- 3) BOYCE, J. S. (1948): Forest Pathology. McGraw-Hill, New York, pp. 294~296.
- 4) CARTER, J. C. (1940): Pl. Dis. Repr. 24: 133~134.
- 5) CHEN, W. (1994): Phytopathology 84: 214~219.
- 6) CRARNECKI, H. (1923): ibid. 13: 216~224, Plate XI.
- 7) 原田幸雄ら (1997): 日植病報 63: 345~350.
- 8) 小菅喜久弥 (1976): 関東東山病虫研報 23: 64.
- 9) 草刈真一・田中 寛 (1985): 日植病報 51: 78. (講要)
- 10) MEER, J. H. H. van der (1926): Phytopathology 16: 611~614, Plate XXXIII.
- 11) OGAWA, J. M. et al. (1995): Compendium of Stone Fruit Diseases. APS Press, St. Paul. pp. 40~41.
- 12) RANKIN, W. H. (1914): Phytopathology 4: 395~396.
- 13) RUDOLPH, B. A. (1931): Hilgardia 5(9): 197~361.
- 14) 澤村健三 (1983): 植物防疫 37: 121~124.
- 15) SINCLAIR, W. A. et al. (1981): Phytopathology 71: 340~345.
- 16) SMITH, I. M. et al. (1988): European Handbook of Plant Diseases. Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 299~302.
- 17) 渡辺文吉郎 (1970): 植物防疫 24: 331~332.
- 18) ZIMM, L. A. (1918): Pythopathology 8: 80~81.