

植物防疫基礎講座：土壤病害の見分け方(1)

リゾクトニア菌による病害

北海道大学大学院農学研究科 作物生産生物学講座 植物病理学分野

ない
内とう
藤しげ
繁お
男

土壤病害の見分け方

土壤病害は土壤に棲息する糸状菌、細菌、原生動物（ネコブキン類、卵菌類）、ウイルスなどが宿主植物に感染することによって起こる。連作障害の主要な原因の一つであり、防除困難な病害が多い。近年は、産地化に伴う単一作物・品種の連作あるいは短期輪作に加え、野菜・花き類での新規作目の増加や育苗・栽培法の変化などに伴い、土壤病害の特異発生や新病害の発生が目立っている。さらに、病原菌の新レース、分化型の存在などが明らかにされてきている。一方、農薬散布による環境への負荷や食の安全性を巡る最近の社会的背景などにより、減農薬を目指した代替防除技術の開発が求められ、從来に増して、病原や病害の発生生態に基づいた総合的防除技術の開発が必要となっている。

発生被害は生物性（宿主植物、非宿主植物、土壤微生物など）、物理・化学性（粘土鉱物、土壤成分、保水・通気性、pHなど）、人為的操作（耕種技術、添加物など）、社会的背景（経営規模、担い手、市場性など）のような様々な要因がからみあって変動する。したがって、土壤病害かどうかは、圃場の立地条件、耕種概要、発生時期、圃場内の分布状況、周囲の圃場との比較、被害程度などから、その特徴をつかむことが重要となる。加藤（1984）は、土壤病害による可能性の高いものとして、以下の被害状況をあげている。①坪状に発生し、その中央ほど発病が激しい、②畝に連続して発生するが、被害の程度に個体間差がある、③水の流れに沿って被害株が広がる、④圃場により発生量や被害程度に差がある、⑤毎年同じ場所に発生し、年々増加する傾向がある、⑥苗による伝播が見られる、⑦同属作物を栽培すると類似症状の被害株を生じる、ことをあげている。病原の種類によって特徴的な症状が見られることから、病害診断上、症状による見分け方も重要な手がかりとなる。

病原は土壤中を棲息場所とし、腐生・寄生生活を営み、あるいは耐久生存する。感染部位は主に地下部、地

際部あるいは地表に近い地上部であり、しばしば黄化、萎れ、落葉など地上部に二次症状を伴うこともある。病徵、発病の部位・時期、品種、発生地域、圃場内発生分布など、その特徴は病原の種類によって様々である。

病原の特定には分類学上の位置が必要となる。土壤糸状菌の中には、*Fusarium*, *Rhizoctonia* のように不完全世代が生活環の大半を占め、また完全世代との関連で分類学上問題を含むものもあるが、近年、多くの病原で生理・生態・分子遺伝学的研究が進み、種、亜種、レース、系統あるいは分化型などの位置づけが明確化されてきている。

I リゾクトニア菌による病害

Rhizoctonia 属菌には病原性と非病原性のものとがあり多くの種を含むが、農業上で特に重要なものは *Rhizoctonia solani* KUHN である。そのほか *R. oryzae*, *R. zae*, 細胞内核数が2核の *Rhizoctonia* による病害もしばしば問題となる。地下部あるいは地際部の病害では、坪状あるいは畝に沿って発病することが多い。また、連作や短期輪作により発病が助長される。病徵は宿主とその生育ステージ、部位により異なり、根腐れ、葉腐れ、株腐れ、立枯れ、苗立枯れ、紋枯れ、くもの巣、茎腐れ、芽枯れなど様々である。本稿では、紙面の都合上、宿主範囲が広く農業上重要な *R. solani* を中心に、分類、菌糸融合群・亜群とその生理・生態的特徴、および伝染環について紹介する。

1 *Rhizoctonia solani* の分類上の特徴

現在、不完全世代の属の特徴として、①分岐は若い菌糸細胞の隔壁の下方で起こる、②分岐点近くに隔壁を生じる、③分岐点でくびれる、④ドリポア隔壁をもつ、⑤がすがい連結をもたない、⑥分生胞子を生じない、⑦菌核は外皮と内層に分化しない、⑧菌糸束を生じない、こととなっている（OGOSHI, 1975）。菌糸細胞内核数は多核と、2核（あるいはまれに单核）のものに大別される。完全世代は前者では *Thanatephorus* と *Witea* に、後者では *Ceratobasidium* と *Tulasnella* に属するものがある。同じ *Rhizoctonia* でありながら、完全世代が科のレベルで異なるものを含んでおり、分類上の基本的な問題をかかえている。詳細は生越（1997）および国永

Soilborne Diseases Caused by *Rhizoctonia* spp. By Shigeo NAITO

（キーワード：リゾクトニア、菌糸融合群、病原性、伝染環、完全世代、土壤病害）

(2002) の総説を参照されたい。

R. solani の分類上の特徴として、前記の *Rhizoctonia* 属の特徴に加え、①若い菌糸細胞は多核（3個以上）、②主軸菌糸幅がおよそ 7 μm 以上、③菌糸は淡褐色～褐色、④菌核形成が見られる場合には不定形で淡褐色～褐色に着色、⑤完全世代は *Thanatephorus* であることとされている (SNEH, et al., 1991)。*R. solani* の完全世代は *T. cucumeris* (FRANK) DONK である。

2 *R. solani* の菌糸融合群・亜群の識別と特徴

本菌は生理・生態・遺伝的性質を異にする菌株群からなる種複合体である。それらは菌株同士の菌糸融合反応の有無によって菌糸融合群 (anastomosis group: AG) に類別され、さらに、同一 AG 内に病原性、生理・遺伝的性質の異なる菌株群が存在する場合は亜群あるいは培養型として区分される。

(1) 菌糸融合反応

培地上で二つの菌株を対峙培養すると、菌糸同士で融合するものとそうでないものとがある。この現象を利用して融合の有無により菌株の類別が行われる。本手法は菌株間の遺伝的近縁関係を反映するものとされ、現在、その類別法は世界的な統一基準となっている。*R. solani* による病害を記載する場合、AG と亜群を明記することになっている。融合反応のタイプには以下の C 3, C 2, C 1 および C 0 の 4 種がある (CARLING, 1996)。

C 3：細胞壁および細胞膜ともに融合し、その部位は菌糸幅に近く特定しにくい。通常は融合細胞および隣接細胞に死を伴わない。

C 2：細胞壁は接合し、細胞膜同士の接触は不明瞭である。融合部は菌糸幅より狭い。融合細胞および隣接細胞に死を伴う。

C 1：菌糸は細胞壁に接合するが、壁への侵入ではなく、また細胞膜同士の接触はない。融合細胞および隣接細胞に死を伴う。

C 0：非融合。異なった融合群の菌株同士で起こる。

以上の融合基準のうち、C 3～C 1 を示す菌株は同一の AG、C 0 を示す菌株は異なる AG として類別される。同一 AG 内においても遺伝的な近縁関係は C 1 < C 2 < C 3 の順に高くなる。一方、異なる AG 間で低頻度ながら融合が観察される場合があり、その菌は “bridging isolate” と呼ばれる。

AG 以下の亜群の類別には、病原性、培養型、チアミン要求性、菌糸融合の反応型 (C 1～C 3), アイゾザイム、脂肪酸、DNA などの解析により総合的に行われる。

(2) 菌糸融合群と亜群の特徴

現在までに、13 種の AG-1～AG-13 が報告され、我

が国には AG-1～AG-7 が分離されている。

1) AG-1

IA, IB, IC, ID の亜群からなる。いずれも地際部および地上部を侵す特徴がある。高温性、チアミン非要求性で、菌糸生育速度は速い。各亜群は培養菌叢などの特徴によって識別可能である。

(i) AG-1 IA：植物の地際部や地上部を侵し、多湿なとき菌糸は植物体上を生育し綿毛状を呈する。病害はイネ科植物の紋枯病に代表される。そのほかマメ科植物を中心に葉腐病、くもの巣病、株腐病、すそ枯病、苗立枯病など起こす。菌核は褐色～暗褐色、大きさ 1～3 mm、不定形、表面は平滑である。野外では比較的大きな菌核を生じる。病組織上の菌核は離脱しやすい。病斑部周囲の健全組織上にはしばしば子実体を生じる。イネ紋枯病では胞子感染はあるが、伝染源としての役割は小さいとされている。日本、世界各国に分布する。

(ii) AG-1 IB : AG-1 IA と同様に、主に植物体の地際部および地上部を侵し、多湿なとき植物体上に綿毛状の菌糸を生じる。病害はマメ科植物のくもの巣病に代表される。そのほか多くの植物に感染し、葉腐病、苗立枯病、株腐病、すそ枯病などを起こす。AG-1 IA に比べて生育適温はやや低く、低温期あるいは低溫地域でも発病が見られる。菌核は褐色、形状は様々である。完全世代形成は野外ではまれであるが、胞子感染はキャベツ株腐病で報告されている。日本、世界各国に分布する。

(iii) AG-1 IC : 病原性は IA や IB に比較して弱い。多くの植物を侵すが、日本ではテンサイの苗立枯れから分離されているが、外国ではソバ、ニンジン、アマ、ダイズ、キャベツなどからも分離されている。菌核は小さく (0.2～0.8 mm), 褐色、球形に近い。日本、米国、オランダ、韓国ほか各国に分布する。

(iv) AG-1 ID : 最近、フィリピンでコーヒーの葉部病害 (necrotic leaf spot) から分離された菌株群である。病斑は 1 mm 前後の微小斑と大きさが様々な不定形斑とを生じる。菌核は褐色～暗褐色、小さいが、連生すると 3～8 mm となる。胞子感染は不明である。

2) AG-2

AG-2-1, 2-2, 2-3, 2-4, 2-BI の亜群からなり、2-2 は IIIB, IV, Lp の培養型を含む。これまで、2-BI はほかの AG とは異なる独立した菌糸融合群 AG-BI とされていたが、最近、菌糸融合反応型および rDNA 解析により AG-2 内の亜群に移された (CARLING, 2002)。AG-2 は AG-3, AG-8, AG-11 と低頻度ながら融合することがある。

(i) AG-2-1 : 日本ではアブラナ科植物を中心に侵

す低温系の菌株群として知られている。チアミン非要求性で、赤褐色、輪帯を形成するものが多い。近年、日本産菌株とは異なるチューリップ菌 (AG 2t, オランダ産) とタバコ菌 (Nt-isolate, イタリー産) が報告されている。AG 2-1 は日本、各国に分布する。

(ii) AG-2-2 : IIIB, IV, Lp の 3 種の培養型がある。いずれもチアミン要求性である。

AG-2-2 IIIB は地上部と地下部を侵し、病害はイグサ紋枯病に代表される。そのほか多くの植物を侵し、紋枯病、褐色紋枯病、根腐病、葉腐病、黒あざ病、苗立枯病、立枯病、プラウンパッチおよびラージパッチなど各種の病害を引き起こす。近年、花き類での発生が目立っている。高温性で、35°C でも生育する。胞子感染による病害は不明である。日本、世界各国に分布する。

AG-2-2 IV による病害はテンサイの根腐病に代表される。そのほか多くの植物を侵し、各種の症状を生じる。野外で完全世代を形成し、テンサイ葉腐病では担子胞子が発病にかかわっている (NAITO, 1996)。中温性で、35°C では生育しない。野外では地温 15°C 以上で菌が活動し始める。日本、アメリカなど世界各国に分布する。

AG-2-2 LP は日本でシバ (zoysia grass) から分離され、ラージパッチを引き起こす。ペントグラスには病原性がない。低温性で、20°Cよりも 10°C で発病が激しい。菌糸生育速度は IIIB, IV に比べて遅い。培養菌叢の形態は IIIB, IV と異なる。

(iii) AG-2-3 : ダイズの葉腐病と根腐病を引き起こす。培養形態、菌糸生育適温、菌糸融合頻度は AG 2-1 に類似するが、チアミン要求性で AG 2-2 に近い。rDNA ITS の塩基相同性や RFLP バンドパターンなどから、AG-2 内の独立したグループとして扱われている。分布は日本の東北地方でのみ確認されている。

(iv) AG-2-4 : 最近、米国でトウモロコシ、ニンジンから分離された菌株群である。AG 2 内の他の群とは融合頻度が極めて低いが、rDNA-ITS 塩基配列などから、AG-2 内の独立した菌群として扱われている。

(v) AG-2-BI : 未耕地 (林地) 土壤からのチアミン要求性、非病原性の菌株群である。AG-2-1, AG-2-2, AG-2-3, AG-3, AG-6, AG-8, AG-11 と菌糸融合することがある。林地では、野草の地際部で完全世代が確認されている。日本、カナダ、トルコに分布する。

3) AG-3

生態的特性の異なる 2 種の亜群 PT と TB とに分けられている。いずれもチアミン非要求性である。PT は低温性のジャガイモ系 (黒あざ病) に、TB は高温性でタバコ系 (target leaf spot) に相当する。AG-3 は両亜

群とも野外でしばしば完全世代を形成する (口絵①参照)。胞子感染はタバコ、トマト、ナス、ジャガイモで報告例があり、外国ではタバコでの被害が大きい。AG-3 は AG-2, AG-8 および AG-2-BI と菌糸融合することがある。ジャガイモ系は日本、世界各国に分布するが、タバコ系は日本での分離例はない。

4) AG 4

病害は各種作物の苗立枯病に代表される。最近、花き類の栽培が盛んになるに伴い、被害が目立っている。他の AG に比べて出芽前立枯れを激しく起こす。そのほか根腐れ、株腐れなどの症状を起こす。高温性で、35°C でも生育する。培養菌叢、病原性、rDNA、脂肪酸などの解析から HG-I, HG-II, HG-III の 3 種類の亜群に分けられている。HG-I は気中菌糸が目立ち、成熟菌糸は褐色を呈するものが多い。HG-II は菌叢がしもふり状、菌核は小さく、培地中に埋没する。HG-I および HG-III の生態的特性は不明な点が多い。AG-4 は世界各国に分布するが、HG-III は日本での分離例がない。

5) AG-5

病害はマメ科作物のリゾクトニア根腐病で代表される。そのほか多くの作物で分離されているが、一般に、病原力はそれほど強くない。中温性、チアミン要求性である。培養菌叢は他の AG よりも着色程度が少なく、橙色～淡褐色を示す。腐生能力は高い。野外で各種植物の地際部や地表面に完全世代を形成するが、胞子感染による発病例はない。日本、世界各国に分布する。

6) AG-6

未耕地 (林地) 土壤から分離された腐生性の強い中温性の非病原性菌である。しかし、最近、米国のリンゴ (root rot) から、また南アフリカのコムギ (crater disease) から病原性株が分離されている。AG-6 は AG-8 および AG-2-BI と低頻度ながら融合する。コムギ菌は AG-I IA, AG-4 とも融合 (C1 反応) するともされている。AG-6 は培養・遺伝的性質の異なった HG と GV の亜群を含むが、その生態的特性は不明な点が多い。完全世代は林地で観察されているが、生態的役割は不明である。日本、米国、アフリカほか数か国に分布する。

7) AG-7

日本でダイコン苗およびアマ茎から分離され、国外では、ダイズ、スイカ、ワタ、イネから分離されている。病原力は弱い。高温性で、35°C でも生育する。菌糸幅は他の *R. solani* AG と比べてやや細い。野外での完全世代は観察されていない。日本、米国、メキシコ、インドネシアほか世界数か国で分離されている。

8) AG-8

コムギ、オオムギ、マメ科牧草などの bare patch を引き起こす。ザイモグラムパターンから五つの群 (ZG 1-1, ZG 1-2, ZG 1-3, ZG 1-4, ZG 1-5) が知られている。中温性であるが、発病は 20°Cよりも 10°Cで激しく発病する。野外での完全世代は確認されていない。米国、オーストラリア、カナダほか数か国に分布するが、日本での分離例はない。

9) AG-9

農耕地土壤およびジャガイモ塊茎から分離された菌株群で病原性は弱い。亜群として、9 TP (チアミン非要求性) と 9 TX (チアミン要求性) の 2 種が知られている。両者間には培養菌叢の形態に大きな差はない。野外での完全世代の形成は確認されていない。カナダ、米国、英国に分布するが、日本での分離例はない。

10) AG-10

コムギ、オオムギの根から分離されている。チアミン要求性で、また病原性は弱い。野外での完全世代形成は確認されていない。米国、オーストラリアに分布するが、日本での分離例はない。

11) AG-11

ルピナス、コムギ、ダイズ、土壤などから分離されている。チアミン要求性で、菌糸生育速度は AG 8 より早い。AG-2, AG-8 と低頻度で融合する。野外での完全世代形成は確認されていない。オーストラリア、米国、トルコに分布するが、日本での分離例はない。

12) AG-12

オーストラリアでラン科植物の根から分離されている。接種試験では病原性はカリフラワーとダイコンに強く、レタスに中程度である。菌叢は黒褐色、綿毛と菌核を形成、気中菌糸は少ない。野外での完全世代形成は確認されていない。日本での分離例はない。

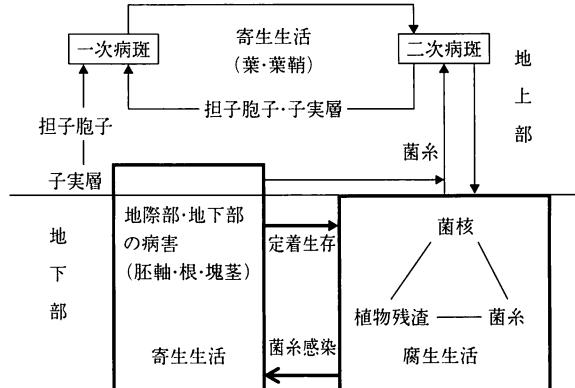
13) AG-13

米国でワタの根から分離されている。接種試験では病原性はワタのほか、カリフラワー、ダイコン、レタスに見られる。野外での完全世代形成は確認されていない。日本での分離例はない。

以上のように、AG と亜群・培養型は宿主、病原性、病徵、あるいは生態的特性と密接に関係している。

3 発病まん延の特徴と伝染環

伝染環を図-1 に示した。*R. solani* は主に土壤中で菌核および菌糸の状態で生存する。我が国では翌年の感染源は主に越年した菌核とされている。菌核は翌春の地温上昇に伴い発芽し、未分解有機物を利用して腐生生活を営む。宿主が存在すると、根あるいは地際部の茎や葉鞘

図-1 *Rhizoctonia* 病害の伝染環

などから菌糸が侵入して寄生生活に入る。その結果、苗立枯れ、根腐れ、株腐れ、黒あざなどの各種の症状が現れる。草丈の低い若い植物では、葉腐れと苗立枯れあるいは株腐れが連続して発生することも多い。

地下部・地際部病害では、植物体に到達した菌糸は、皮目・気孔・傷等の開口部、および皮層・周皮より単菌糸、あるいは付着器や侵入座を形成して、組織に侵入する。侵入様式は AG あるいは亜群により異なる。侵入後の病斑は感染部位、植物の生育ステージ、気象や栽培環境により異なるが、最終的には大きさが様々で不定形斑となる。地際部病害の場合には、中耕や培土などによって発病が助長される。罹病した根や茎の周囲土壤中には菌核が多数形成される。また罹病組織内にも菌核が形成される。それらは微生物との競合下、一部は耐久生存し、次年度の感染源となる。

生育の進んだ植物の葉部病害（葉腐病、紋枯病、くものがれ病など）では、感染が葉に到達する方法として、①地際部の病斑から生育した菌糸が植物茎上を生育あるいは病斑を生じながら葉に到達、②地表面の菌糸片が風雨などにより土塊とともに飛散し、葉に到達、③稚苗期の葉に形成された病斑が植物の生育とともに上方に到達、あるいは、④子実体から離脱し飛散した担子胞子が葉に到達する場合がある。AG-1 の IA や IB あるいは AG-2 IIIB による地上部病害（紋枯病、くもの巣、葉腐病）では、上記の①のケースが顕著であり、たとえば AG-1 IA によるトウモロコシの紋枯病では、病斑の上位進展が 1 m 以上に及ぶことがある。

R. solani はしばしば各種の作物畑で茎葉に被われた地表面あるいは地際部茎上に白色粉状の *T. cucumeris* 子実層を形成する。胞子感染による葉部病害は、これまで、テンサイ、タバコ、イネ、ダイズ、ワタのほか、多くの植物で報告されている。テンサイ葉腐病の場合、高

温多湿な気象条件下で、夜間に離脱・飛散した担子胞子は葉に到達、角皮侵入し、1 mm 前後の微小病斑（一次病斑）を形成する。ついで一次病斑から葉の表面に伸び出した菌糸が気孔から侵入し、初め円形のち不定形の病斑（二次病斑）を生じる（口絵②参照）。大形の二次病斑を形成した葉の裏面健全部には白色粉状の子実層を形成し、飛散胞子により感染がくり返される。一方、罹病残渣とともに土壌中に埋没した菌核は越年、定着する。この伝染環はタバコの target leaf spot, ダイズ葉腐病、ジャガイモ葉腐病でも基本的には同じである。地表から離れた位置の葉に微小な一次病斑とその周囲に不定形の二次病斑が見られる場合は、胞子感染の可能性が高い。葉部病害では、発生被害程度は気温、降雨、湿度などの気象要因の影響を強く受け、年次間差が大きい。

土壤中の *Rhizoctonia* の菌糸（菌核）の感染に始まる地下部、地際部あるいは地上部病害では、発病地点は土壤中の菌の分布域に依存することから、発病は坪状あるいは畝に沿ったものとなる（口絵③参照）。これに対して、胞子感染に始まる葉部病害では、胞子の大気中の飛散距離が大きいことから、発病範囲は広く、その分布パターンの推移はイネいもち病に類似し、初発期を除けば圃場全面発生の様相を呈する。

本菌は種子収穫時における菌核の混入、種いも・苗の移動によって発病し、土壌に定着する。この場合は防除対策上、種子消毒が重要となる。

4 病名および病原菌の記載上の留意点

R. solani による病害は宿主、感染の時期・部位、あるいは AG などによって様々な名称で記されている。また、病原菌名として、不完全世代 (*R. solani*) と完全世代 (*T. cucumeris*) 名があるが、日本植物病理学会では、通常不完全世代であってもその完全世代が観察されている宿主では、完全世代の学名を用いることになっている。しかし、世界的には必ずしもそのとおりになっていないのが現状である。少なくとも、完全世代そのものによって起こる病害では、病原菌名として *T. cucumeris* を当てるのが妥当であると考えられる。いずれの学名を用いるにしても該当する *R. solani* の AG を明記することになっている。また、芝草病害では *R. solani* による病害名には葉腐病を用いることとしている。AG-1 による病害では、くもの巣病原菌として IA および IB があるが、“web blight” の病原はほとんどが AG-1 IB に相当する。IB によって起こる新発生の地上部病害に

はくもの巣病をあてる方が理解しやすい。

R. solani による病害では、感染部位により異なった病名が与えられることも例外的に認められている。たとえば、テンサイの葉腐病と根腐病がその代表例である。感染部位の違いは必ずしも *R. solani* のもつ病原性の本質ではないと考えられる。本病原菌による新発生病害は今後も増え続けることが予想されるが、感染源などの発生態において大きな差がない限り、同一作物に複数の病名をあてるのは避けるべきである。また、病原菌の生態的、遺伝的特徴に十分に配慮する必要がある。

おわりに

最近、新規作目の導入や栽培法の変化により *Rhizoctoni* 病害の特異発生の事例が増えている。本属菌による病害の生態解明と防除法の確立には、関与する菌群を明確にする必要がある。*R. solani* では、菌糸融合群は、生理・生態的特徴および分子レベルの知見から、遺伝的に独立した種に相当するものと考えられている（国永、2002）。亜群については、解析手法やデータの捉え方次第ではその数はさらに増えることが予想される。独立した菌株群としてどの程度まで許容するかの問題を含んでいるが、少なくとも菌糸融合群を種レベルでとらえるならば、生物的特徴づけをした亜群を一応の判断基準とすることが妥当と考えられる。いずれにしても、*R. solani* の種の概念をどのようにとらえていくかは、今なお残された重要な課題といえる。

菌糸融合群あるいは亜群の検出・同定法として、特異的プライマーを用いた PCR 法が開発されてきている。今後、遺伝子レベルの手法を導入することにより病害の診断と生態研究が飛躍的に進むものと期待される。

参考文献

- 1) CARLING, D. E. (1996) : *Rhizoctonia* Species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Plant Pathology and Disease Control, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 37~47.
- 2) CARLING, D. E. et al. (2002). *Phytopathology* 92: 43~50.
- 3) 加藤喜重郎 (1984) : 土壌病害の手引き, 日本植物防疫協会, 東京, pp. 8~11.
- 4) 国永史朗 (2002) 日植病報 68: 3~20.
- 5) NAITO, S. (1996) : *Rhizoctonia* Species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Plant Pathology and Disease Control, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 197~205.
- 6) OGOSHI, A. (1987) : Ann. Rev. Phytopathol. 25: 125~143.
- 7) 生越 明 (1997) : 日植病報 63: 127~129.
- 8) SNEH, B. et al. (1991). Identification of *Rhizoctonia* Specied, APS Press. Minnesota, 133 pp.