

特集：疫病

日本におけるジャガイモ疫病菌の系統の変化

北海道大学 大学院農学研究院 植物病理学研究室 ^{あき}秋 ^の野 ^{せい}聖 ^し之

はじめに

ジャガイモ疫病はジャガイモの重要な病害の一つである。本病害は植物病原菌 *Phytophthora infestans* (Montagne) de Bary によって引き起こされ、ジャガイモだけでなくトマトやナス等ナス科の作物に被害する。日本における疫病的発生は北海道および長野県で最初に報告された。(出田, 1901)。それ以来疫病は日本各地のジャガイモ産地で経常的に発生が認められ、現在においてもその防除には多大な費用、労力が必要とされている。日本における *P. infestans* には複数の系統が知られており、それらはいくつかの表現型と分子マーカーによって定義される遺伝子型によって識別される。これらの中には海外の系統と遺伝的な関係が示唆されるものもあり、国際的な疫病菌の移動と密接に関連していると推測される。

I ジャガイモ疫病菌の系統識別法

ジャガイモ疫病菌の系統を識別するには交配型 (A1 および A2)、酵素多型 (Glucose phosphate isomerase および Peptidase)、レース (レース特異的抵抗性遺伝子保有品種に対する病原性)、フェニルアמיד剤耐性、ジャガイモ塊茎スライス上の菌そうの形態、オートミール培地上の菌糸生育、DNA 多型があるが、現在主に用いられているものは交配型、フェニルアמיד剤耐性、DNA 多型 (RG57 フィンガープリント、およびマイクロサテライト解析) である。日本の *P. infestans* は RG57 遺伝子型によって 9 種類 (GOTOH et al, 2007; 表-1)、またマイクロサテライト遺伝子型によって 43 種類の遺伝子型が報告されている。このため、これらの方法によって地域レベルのみならず圃場レベルでの集団の多様性を調査することが可能になっている。今後の課題としては、DNA 多型で定義された遺伝子型集団とレースなどの病原性形質との関連を明らかにすることが挙げられる。

II 海外における疫病菌の移動

ジャガイモ疫病はジャガイモ属の原産地である中南米

土着の病害であったが、19 世紀以降それ以外の新大陸やヨーロッパを始めとして全世界にその分布を広げた。その移動には 19 世紀の A1 交配型の大移動と 1970 年代末の A2 交配型を含む 2 回目の大移動があったと考えられている (その経緯の詳細については加藤 (2001) を参照)。世界各地で A2 交配型の *P. infestans* が見いだされるようになったことにより、両交配型の存在する圃場では有性生殖が起こり、新しい遺伝的性質をもつ菌が出現する可能性が指摘されるようになった。北米東部から中西部で 2009 ~ 11 年まで調査した結果では、US-8 という古くから存在した A2 系統に加え、トマトに特異的な A2 である US-21、トマトとジャガイモから分離された A2 である US-22、A1 である US-23、ジャガイモ特異的な A1 である US-24 等が見いだされている (DEAHL, 2012)。アイルランドで 2010 年と 11 年に調査した結果では、2010 年には分離菌株の 7 割を 13_A2 (Blue 13) 系統という A2 交配型菌が占めていたが、2011 年にはその比率が 16% まで低下していた。それ以外の A1 交配型菌は 5_A1、8_A1 系統という古いタイプのものであり、それまで見られていた 6_A1 (pink 6) 系統は検出されなかった。これに対してイギリスでは 6_A1 系統が増加傾向にあった (COOKE, 2012)。中国で 1998 ~ 2004 年まで調査した結果では、多くの中国固有の系統に加えて US-1 系統、SIB-1 系統等いくつかの国にまたがって分布しているものが見いだされている一方で、A2 交配型菌は例外的にしか存在していなかった。この筆者らは最近 SIB-1 系統が国外から侵入してきた可能性について述べている (Guo et al., 2010)。これに対して台湾では 1998 ~ 2006 年の調査で、ジャガイモから古いタイプの US-1 派生系統以外に US-11 系統が分離されていた (CHEN et al., 2009)。これは北米由来の A1 交配型菌である。このように世界各地に存在する疫病菌系統の構成が急速に変化している例が数多く報告されている。これらの変化は単なる国内での変異に起因するものではなく、疫病菌系統自体が何らかの原因によって国境を接する国同士のみならず、地理的に離れている場合でもそれらの間を移動していることを示唆している。

Genotypic Changes in *Phytophthora infestans* in Japan. By
Seishi AKINO

(キーワード: ジャガイモ, 疫病, 系統, 遺伝子型, 侵入)

表-1 ジャガイモ疫病菌日本菌株の交配型, アロザイム, RG57 フィンガープリントおよびミトコンドリア DNA ハプロタイプによる系統の識別

RG57 タイプ	交配型	<i>Gpi</i> ^(a)	<i>Pep</i> ^(b)	RG57 フィンガープリント ^(c)	mtDNA ハプロタイプ
US-1	A1	86/100	92/100	101 010 101 100 110 100 011 001 101 00	Ib
JP-1	A2	100/100	96/ 96	100 011 000 000 110 110 001 001 100 01	IIa
JP-1.1	A2	100/100	96/ 96	100 011 000 000 110 110 001 001 110 11	IIa
JP-2	A1	100/100	100/100	100 010 001 100 110 100 011 001 101 00	IIa
JP-2.1	A1	100/100	100/100	100 010 001 100 100 100 011 001 101 00	IIa
JP-2.2	A1	100/100	100/100	100 000 001 110 110 100 011 001 101 00	IIa
JP-3	A1	100/100	96/100	100 011 001 100 110 100 011 001 101 00	IIa
JP-3.1	A1	100/100	96/100	100 010 001 100 110 100 011 001 101 00	IIa
JP-4	A1	100/100	96/100	101 010 101 100 110 100 111 101 101 00	IIa

(a) Glucose phosphate isomerase.

(b) Peptidase.

(c) バンド番号 1-25, 8 a, 14 a, 23 a および 24 a の順に記載.

III 日本における疫病菌系統の変遷

日本における疫病菌の系統分布の研究は 1980 年代に始められた。1990 年までに行われた全国調査の結果、分離された菌株の 2 割程度が A1 交配型, 8 割程度が A2 交配型であることが確認された (MOSA et al., 1989; 1990)。のちにこれらの菌株は, 交配型およびアロザイム遺伝子型によって A1 のものが「US-1 系統」, A2 のものが「JP-1 系統」と定義された (KOH et al., 1994)。US-1 系統はアメリカを起源とし, 全世界に分布していたものと同一であった (GOODWIN et al., 1994)。1987 年以前の菌株には A2 交配型のものが認められなかったことから, もともと US-1 系統が存在していたところに JP-1 系統が分布を広げてきたのではないかと考えられた。1996 年には, 北海道網走地方で US-1 とは異なる A1 交配型菌株が見いだされるようになり, 1997 年には道東地方から道央地方にまで広がった。これら新 A1 系統はその後北海道全域や本州以南でも見いだされるようになり, 表現型と遺伝子型によって 4 群 (A, B, C および D) に類別された (これらの詳細については加藤 (2001) を参照)。現在では DNA の多型解析によって新たに見いだされた新 A1 交配型菌を「JP-2 系統」, 「JP-3 系統」, 「JP-4 系統」と定義しており, この方法によって新 A1 系統のうち A は JP-2 系統, B は JP-3 系統, C は菌株によって JP-2 系統または JP-4 系統, D は JP-3 系統に再定義された (GOTOH et al., 2007)。2000 年代の後半から, 日本のジャガイモ圃場で起こる疫病の原因は JP-3 系統と JP-4 系統に集約されつつある (図-1)。現在ではこれらを簡便に識別するための SSR マーカーが利用されている (AKINO et al., 2009)。

IV なぜ新しい系統の疫病菌が出現するのか

上述のように, 日本のジャガイモ圃場においては次々に新しい系統の疫病菌が出現し, 従来のものに置き換わる現象が認められている。なぜこのようなことが起こるのか, その原因についての検討を行った。

US-1 系統と JP-1 系統は海外でも存在が報告されていることから (KOH et al., 1994), これらは海外から日本に侵入してきたものであると考えられた。それ以外にも世界各国のジャガイモ疫病研究者が各国で分離された疫病菌の RG57 フィンガープリント結果を報告している。これらの情報を日本の JP-2, JP-3 および JP-4 系統のものと比較した結果, 中国, ロシア, 欧州由来の菌株の中には JP-2 系統と一致または高度に類似しているものがあることがわかった (図-2)。そこで, 文献上で一致していた中国およびアイルランドの菌株と日本の JP-2 菌株を用いて, 確認の目的で RG57 フィンガープリントおよびマイクロサテライトマーカーによる多型解析を行った。その結果, 3 か国の菌株の RG57 フィンガープリントは文献と同様に完全に一致した (図-3)。一方, マイクロサテライト多型では, アイルランド菌株と日本菌株では一部のマーカーによる多型が異なっていたが, 中国菌株では完全に一致したものと一部異なるものが混在していた。これらのことから, 日本の JP-2 系統の疫病菌は海外の系統と密接な関係を持っており, おそらく欧州に起源を持つものが変異を経て日本に侵入してきたのではないかと考えられた。この時の調査では海外の報告の中に日本の JP-3 系統に一致する系統は認められず, RG57 フィンガープリントおよびマイクロサテライトマーカーによる多型解析の結果から, JP-3 系統は日本の

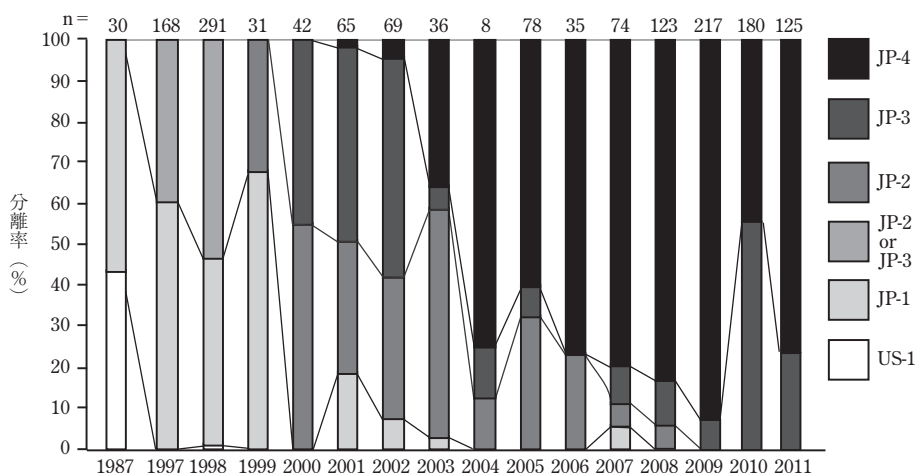
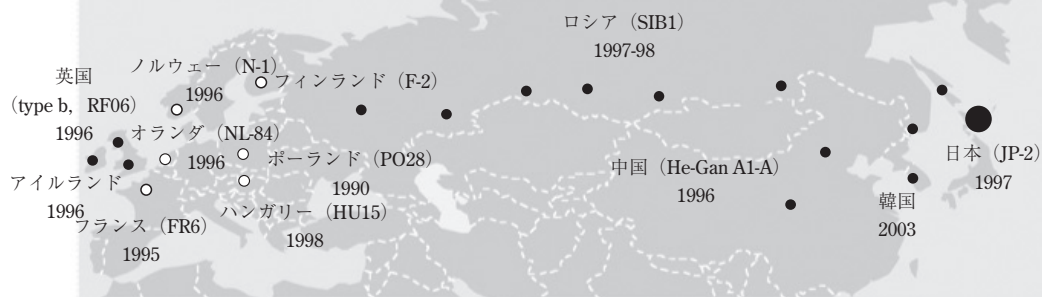


図-1 日本におけるジャガイモ疫病菌の遺伝子型の割合

北海道大学大学院農学研究院植物病理学研究室で分離され、保存されている菌株中での割合。
n は、各年の遺伝子型解析を行った菌株数を示す。

JP-2



● 日本の JP-2 と交配型・アロザイム・ミトコンドリア DNA 型・RG57 遺伝子型が一致したもの
○ JP-2 に類似しているが、RG57 遺伝子型その他の性質がわずかに異なるもの

図-2 JP-2 類似系統のユーラシア大陸における分布

JP-1 系統と JP-2 系統に最も近縁であることが示された。JP-1 が A2 交配型、JP-2 が A1 交配型であり、両者が形成した卵胞子は一定の割合で発芽することが報告されていることから、JP-3 系統は日本国内で JP-1 系統と JP-2 系統が有性生殖を行って生じた後代のひとつである可能性があると考えられた。

日本におけるもっとも新しい遺伝子型である JP-4 系統については、完全に一致する遺伝子型を持つものは海外の報告中に見いだせなかったが、マイクロサテライトマーカーで見られる特徴的な多型のいくつかは日本の系統ではなく中国および欧州の系統と共通であることがわ

かった。このことから JP-4 系統は日本国内での変異で生じたものではなく、やはり海外の系統と密接な関係を持っている可能性が示された。

さらにマイクロサテライト解析の結果、US-1、JP-1、JP-2、JP-3、JP-4 の各系統内においても無性的な変異が起こっていたことが示唆された。これらの検討の結果、現在日本にいる疫病菌集団は海外から侵入したものがもとになって、日本国内で様々に変化を起こした結果で上がったものであると考えられた (図-4)。

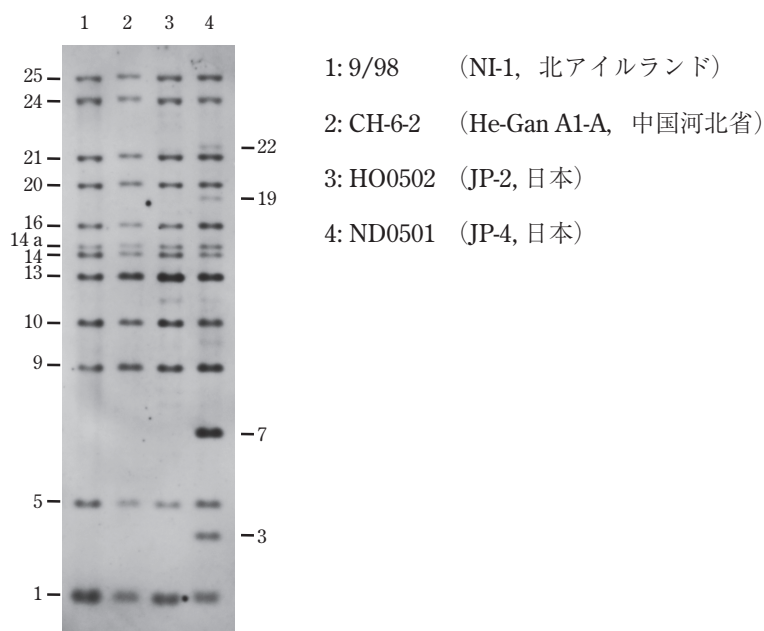


図-3 RG57 フィンガープリントによる JP-2 系統, JP-4 系統 (日本), He-Gan A1-A 系統 (中国) および NI-1 系統 (北アイルランド) の比較

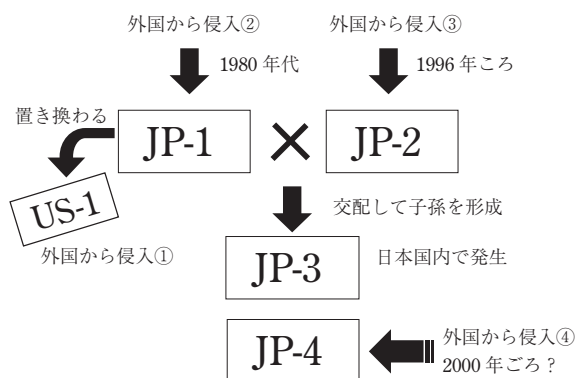


図-4 日本におけるジャガイモ疫病ウイルス系統の変遷

V なぜ新しい系統が従来のものと置き換わるのか

1980 年代以降, それまで日本に分布していたと思われる US-1 系統に代わって JP-1 系統が分布を広げ, さらにその後出現した JP-2 系統が日本国内で拡大した。この要因について, 加藤 (2001) はレース, 薬剤抵抗性, 病原力を挙げ, その関与について考察している。それによると US-1 系統から JP-1 系統への交替には系統間のレースの違いが関与している可能性があるが, JP-1 系統から A 系統 (現 JP-2 系統) への交替にはその関与はないとしている。残念ながらその後の JP-3 および JP-4 系統

については, そのレース構成についての報告がなされていないので, これらの系統の分布拡大とレースの関係については今後の検討結果を待つ必要がある。

薬剤抵抗性についてはこれまでも *P. infestans* におけるフェニルアミド剤耐性が報告されており (DAVIDSE et al., 1981), 加藤 (2001) は US-1 系統は感受性, JP-1 系統では中間耐性, 耐性の割合が高くなっており, A 系統 (現 JP-2 系統) はほとんどが耐性, B 系統 (現 JP-3 系統) は中間耐性が多いと報告した。そのため, US-1 → JP-1 → JP-2 の交替には, フェニルアミド剤耐性も関与している可能性が示された。2010 年代の北海道では JP-2 系統はほとんど見られなくなり JP-4 系統と JP-3 系統のいずれかとなっているが, 前者がほとんど感受性であるのに対し後者は中間耐性あるいは耐性であった。これが 2000 年代以降のフェニルアミド剤の使用頻度と関係があるかどうかについては現在検討中である。

現優占系統である JP-3 および JP-4 とそれ以外の系統間で, 圃場での発病に明確に影響するほどの病原力の違いは現在のところ認められていないが, 関連する可能性のある形質の違いがいくつか見いだされている。その一つは遊走子のうの直接発芽 (圃場における本病の拡大に大きく関与) に関するもので, 現時点までに得られている結果では US-1 系統に比較して JP-4 系統の遊走子のうは, ①間接発芽に先立つ「成熟条件」(22℃) を必要と

しない, ② 10℃ 程度の低い温度でも間接発芽が高率で起こる, ③ 20℃ 以上では間接発芽, 直接発芽とも発芽率はそれほど高くない, という点で異なっていることがわかった。これらのことは, JP-4 系統では低温域で間接発芽がこれまで以上に発病に関与している可能性を示している。もう一つは, 殺処理したジャガイモ植物体上での生育である。熱によって殺処理した植物体(茎と塊茎)上での菌糸生育と遊走子のう形成を見た場合, 生植物体上での通常の生育と比較して, JP-2 系統と JP-4 系統は殺処理植物体上ではほとんど生育しなかったのに対して, JP-1 系統と JP-3 系統は盛んに生育し遊走子のうを形成した。この結果は系統間において栄養要求性が異なっていることを示しており, 圃場においても残渣上での生育や越冬等の性質の違いに関係している可能性がある。

系統間には, 上記のもの以外にも異なる性質がある可能性がある。ジャガイモ植物体上での越冬と第一次感染源となる能力, 病害の拡大速度に関与する性質, 環境への適応性等については現在検討中である。

お わ り に

日本においては, これまで1970年代以前にUS-1系統, 1980年代にJP-1系統, 1990年代にJP-2系統, 2000年代にJP-4系統が出現しており, これらの系統が海外から日本に侵入して定着した可能性は高い。日本における生ジャガイモの輸入は限定的であり, さらに周囲を海に囲まれていることから, 現在のところ海外諸国に比べればジャガイモ疫病菌の集団構造は単純である。しかし, 将来ふたたび海外に存在している病原性の強い系統が日本に侵入してくる可能性があるほか, 現在日本にはA1交配型の系統しか見られないため圃場では卵胞子は認め

られなくなっているが, 今後新たなA2交配型の系統が侵入してくる可能性も懸念される。疫病菌の新たな侵入を防ぐことができれば防除対策上有効であると考えられるが, 現時点ではその侵入経路は明らかになっていない。JP-2, JP-3とJP-4の各系統が最初に確認されたのが, いずれも北海道東部沿岸地域であったことが侵入経路に関連しているかどうかは明らかではなく, 今後の検討を要する。

今後必要な取り組みとしては, まず侵入の主要な要因が遊走子のうの風媒移動などの自然現象によるものか, あるいは罹病塊茎の持ち込みなどの人為的な所作によるものかを明らかにすることによってそれを防ぐことが可能であるかどうかをはっきりさせ, それに応じた対策を考える必要がある。この点を検討するうえで日本周辺諸国の疫病研究者と連携することは, 特に疫病菌集団の国境を超えた移動を把握するために重要である。最後に, 本研究を遂行するにあたり, 菌株の採集などにご協力いただいた関係各位に厚くお礼申し上げます。

引 用 文 献

- 1) AKINO, S. et al. (2009): J. Gen. Plant Pathol. **75**: 349 ~ 352.
- 2) CHEN, C. H. et al. (2009): J. Phytopathol. **157**: 248 ~ 255.
- 3) COOKE, L. R. (2012): *ibid.* **160**: 75 ~ 80.
- 4) DAVIDSE, L. C. et al. (1981): Neth. J. Plantpathol. **87**: 65 ~ 68.
- 5) DEAHL, K. L. (2012): PPO-Special Report No.15, Lelystad, The Netherlands, p. 57 ~ 58.
- 6) GOODWIN, S. B. et al. (1994): Phytopathology **84**: 553 ~ 558.
- 7) GOTOH, K. et al. (2007): J. Gen. Plant Pathol. **73**: 349 ~ 352.
- 8) GUO, L. et al. (2010): Phytopathology **100**: 997 ~ 1006.
- 9) 出田 新 (1901): 実用植物病理学, 裳華房, 東京, p. 51.
- 10) 加藤雅康 (2001): 植物防疫 **55**: 467 ~ 470.
- 11) KOH, Y. J. et al. (1994): Phytopathology **84**: 922 ~ 927.
- 12) MOSA, A. A. et al. (1989): Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. **55**: 615 ~ 620.
- 13) ——— et al. (1990): Proc. 3rd Int. Conf. Plant Protec. in the Tropics. Malaysia, p. 215 ~ 219.

発生予察情報・特殊報 (25.8.1 ~ 25.8.31)

各都道府県から発表された病害虫発生予察情報のうち, 特殊報のみ紹介。発生作物: 発生病害虫 (発表都道府県) 発表月日。都道府県名の後の「初」は当該都道府県で初発生の病害虫。

※詳しくは各県病害虫防除所のホームページまたはJPP-NET (<http://www.jpnp.net/>) でご確認下さい。

- オリーブ: クワシロカイガラムシ (香川県: 再確認), トビイロマルカイガラムシ (香川県: 初) 8/22
- チャ: チャトゲコナジラミ (山梨県: 初) 8/23
- ワラビ: ルイスコメツキモドキ, クロアシコメツキモドキ

(岩手県) 8/26

- キク, ナス, ヒマワリ: アワダチソウグンバイ (宮城県: 初) 8/29