

ミニ特集：根こぶ病の国内事情

## アブラナ科植物根こぶ病菌の病原性と病原力の多様性

山口大学農学部名誉教授 田中秀平

## はじめに

アブラナ科野菜根こぶ病の防除が難しい理由の一つに根こぶ病菌の病原性の多様性（寄生性分化）と病原力の多様性の問題がある。各地域に分布する根こぶ病菌によって根こぶ病抵抗性（CR）品種の有効性が異なる場合があるほか、ある地域において当初有効であったCR品種が後に罹病化し有効性を喪失する事例も観察されている。また、土壤中の根こぶ病菌の休眠胞子密度のほか、分布する根こぶ病菌の病原力によっても各種防除対策の効果に差が生じる場合がある。根こぶ病菌の病原性と病原力の多様性をめぐる問題は複雑であり、防除対策の現場に情報の混乱をもたらしている。さらに、根こぶ病はアブラナ科の野菜ばかりでなく同科の雑草にも発生することがあり、圃場やその周囲のアブラナ科雑草がアブラナ科野菜への根こぶ病の伝染源になる場合があるとされてきた。その実態は必ずしも明らかではないが、近年、少しずつ情報が得られつつある。本稿ではこれらの問題に焦点を当て、研究の状況を紹介するとともに、アブラナ科野菜根こぶ病防除の在り方について若干の考察を行う。

なお、個々の圃場や根こぶ病罹病根内の根こぶ病菌は、病原性を異にする複数の菌系が混在する遺伝的に不均一な集団（すなわち「個体群」）であるとされ、このことは多くの根こぶ病研究者の共通認識となっている。したがって、本稿では各地に分布する根こぶ病菌をそれぞれ「個体群」と称した。

本稿の内容は一部を除き、TANAKA and ITO (2013) に詳述し、多くの関連文献も示しているため、そちらも参照願いたい。

## I アブラナ科野菜根こぶ病菌の病原性の多様性（寄生性分化）

根こぶ病菌は個体群によって多様な病原性を示す。このためアブラナ科野菜の所定品種（特にCR品種）に対する病原性の有無と程度に基づき、個体群を「レース」

や「病原型」に判別・整理する様々な方法が提案されてきた。しかし、いずれの方法も根こぶ病菌の病原性が持つ高度な多様性の中の一断面を見ているに過ぎない。例えばWilliamsのレース判別法（WILLIAMS, 1966）が世界で広く用いられてきたが、本法では日本で育成されたハクサイCR品種を侵す根こぶ病菌個体群と侵さない根こぶ病菌個体群を必ずしも判別できなかった。そこで、KUGINUKI et al. (1999) は、異なる抵抗性を有する二つのハクサイCR品種‘隆徳’と‘うたげ70’を用い、これらに対する病原性の有無に基づき個体群を4群に判別する方法を提案した。本法はハクサイCR品種の有効性を直接判別できる点で実用的である。

その後筆者らはKUGINUKI et al. (1999) に準じ、ハクサイCR品種‘空海65’（または‘空海70’）と‘うたげ70’を判別品種として下記の四つの病原型を設定し、日本各地に分布する根こぶ病菌個体群の病原型調査を実施するとともに分子系統解析を行ってきた（OSAKI et al., 2008；大崎, 2008）。

病原型A：‘空海65’と‘うたげ70’の両品種をともに侵す。

病原型B：‘空海65’を侵すが、‘うたげ70’を侵さない。

病原型C：‘空海65’を侵さないが、‘うたげ70’を侵す。

病原型D：両品種をともに侵さない。

病原型判別結果と分子系統解析結果の相関性を解析したところ（図-1）、必ずしも高い相関は認められなかったが、‘うたげ70’を侵さない病原型BとD個体群は系統樹上で同一クラスターに位置することから遺伝的に近縁であり、一部の例外はあるものの他方のクラスターに位置する病原型C個体群（‘うたげ70’を侵す）とは遺伝的に異なることが示唆された（OSAKI et al., 2008）。一方、両品種を侵す病原型A個体群は系統樹上で規則的な分布を示さず、他の病原型個体群との遺伝的關係についてはっきりしない問題が残った。

なお、上記判別品種のうち、‘うたげ70’は種子の生産・販売が中止され、現在は入手できない。このため、本品種の代替として‘スーパーCRひろ黄’を用いた判別法が提案され用いられている（HATAKEYAMA et al., 2004）が、両品種は個体群に対する反応が必ずしも一致しない（表-1）。「スーパーCRひろ黄」を用いた判別法は‘うた

Diversity of Pathogenisity and Virulence in *Plasmodiophora brassicae* from Japan. By Shuhei TANAKA

（キーワード：根こぶ病，病原性，病原力，*Plasmodiophora brassicae*，アブラナ科雑草）

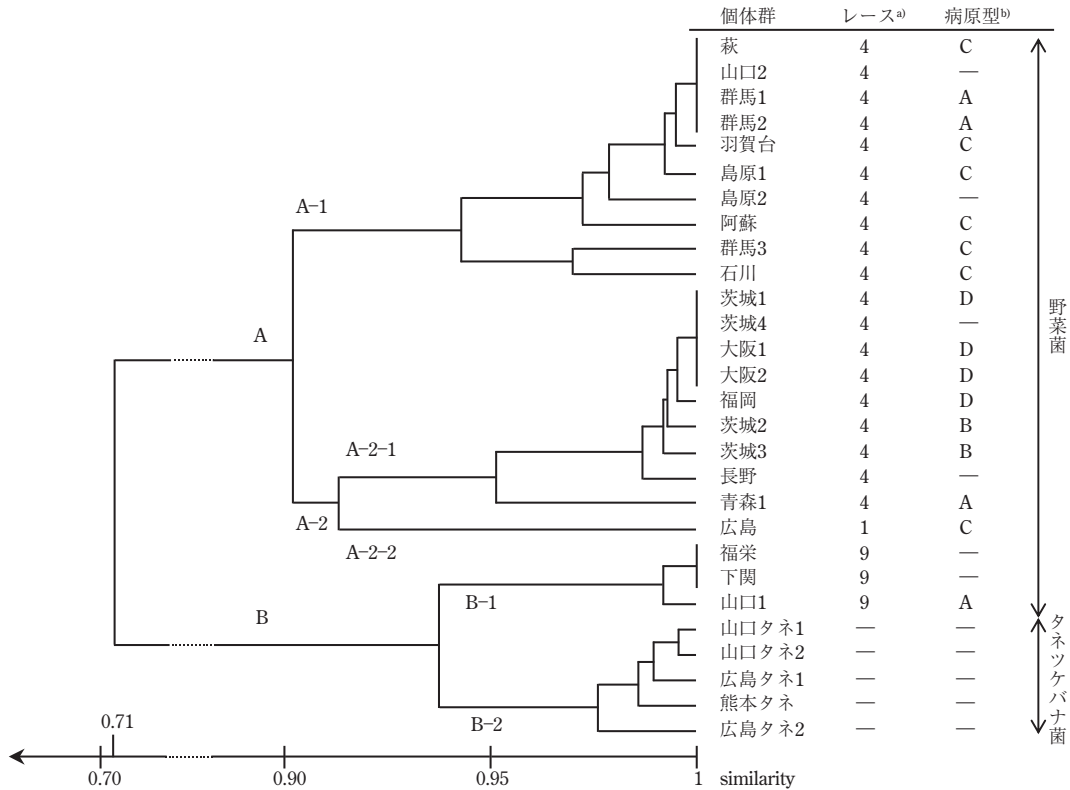


図-1 RAPD 法により作成したアブラナ野菜とタネツケバナの根こぶ病菌個体群の系統樹

<sup>a)</sup> Williams 法より判定したレース。

<sup>b)</sup> ハクサイ CR 品種 ‘空海 65’ と ‘うたげ 70’ を用いて判定した病原型。

げ 70’ を用いる方法とは異なる判別法として理解されるべきである。

## II キャベツ CR 品種に対する病原力の多様性

根こぶ病菌には、ハクサイの一般品種に対して土壌中の休眠孢子密度が比較的低い場合であっても激しい被害を引き起こす病原力の強い個体群や高い孢子密度のときに初めて激しい被害を引き起こす病原力の比較的弱い個体群も存在し、前者に対しては薬剤の施用効果が後者に比べて低い傾向が認められている (田中ら, 1997)。

また、キャベツの一部の CR 品種 (‘YCR 多恵’, ‘YCR 理念’) に対する根こぶ病菌の病原力にも個体群間で多様性が認められた (田中, 未発表)。キャベツ CR 品種は、「部分抵抗性 (中等度抵抗性)」と考えられ、個体群によって程度の差はあれ罹病するが、個体群においてハクサイ CR 品種 ‘空海 70’ と ‘うたげ 70’ を用いて判定した病原型とキャベツ CR 品種に対する病原力の間に、一部個体群 (広島菌) の例外はあるものの相関が認められてい

る (図-2)。すなわち、‘うたげ 70’ を侵す病原型 A と C 個体群は上記のキャベツ CR 品種に対する病原力が比較的強く、‘うたげ 70’ を侵さない病原型 B と D 個体群はキャベツ CR 品種に対する病原力が比較的弱い傾向がある。この結果から個体群をおおむね 2 群に分けることができるのではないかと考えている。しかし、昨年、福岡県下でこれらの CR 品種に極めて強い病原力を示す個体群 (病原型 C) の存在が新たに確認された (表-2)。このような上記 2 群の範疇に収まらない特異な個体群も例外的に存在する。

なお、‘うたげ 70’ を用いてキャベツ CR 品種 ‘YCR 多恵’ や ‘YCR 理念’ に対する個体群の病原力の予測を行うことは、種子が新たに入手できない関係上、現段階ではできない (筆者らはまだ少量の在庫を確保)。しかし、上記知見は育種や栽培の現場でこれらの CR 品種を利用する際に、多少なりとも参考になる場合があるのではないかと考えている。

表-1 ハクサイ CR 品種によるアブラナ科野菜根こぶ病菌個体群の病原型判別の 1 事例 (2014 年)

個体群 <sup>a)</sup>	供試品種	発病指数 <sup>b)</sup>	判定	判別法 1 <sup>c)</sup>	判別法 2 <sup>d)</sup>
福岡 T-1 菌	野崎二号	100	+	D	Group 3
	空海 70 (CR)	5	-		
	うたげ 70 (CR)	2	-		
	スーパー CR ひろ黄 (CR)	94	+		
福岡 T-2 菌	野崎二号	100	+	B	Group 2
	空海 70 (CR)	100	+		
	うたげ 70 (CR)	3	-		
	スーパー CR ひろ黄 (CR)	5	-		
福岡 O-1 菌	野崎二号	100	+	C	Group 4
	空海 70 (CR)	3	-		
	うたげ 70 (CR)	100	+		
	スーパー CR ひろ黄 (CR)	1	-		
福岡 O-2 菌	野崎二号	100	+	C	Group 4
	空海 70 (CR)	2	-		
	うたげ 70 (CR)	100	+		
	スーパー CR ひろ黄 (CR)	2	-		
萩 08 菌 (対照菌)	野崎二号	100	+	A	Group 1
	空海 70 (CR)	100	+		
	うたげ 70 (CR)	100	+		
	スーパー CR ひろ黄 (CR)	100	+		

a) 接種孢子密度:  $1 \times 10^7$  孢子 / 乾土 g.

b) 発病指数の算出方法: 植物体の発病程度を下記の 4 段階の発病評点に分類し, 各評点に属す株数を記録した. 発病評点 0: 根にこぶを形成していない, 発病評点 I: 側根に少数のこぶを形成, 発病評点 II: 側根に多数のこぶを形成または主根の先端に小さいこぶを形成, 発病評点 III: 主根の基部に大きいこぶを形成. 発病評点 0, I, II, III に属す植物体の株数にそれぞれ 0, 10, 60, 100 の重みづけをし, 次式によって発病指数を求めた. なお, X0, XI, XII, XIII はそれぞれ発病評点 0, I, II, III に属す植物体の株数. 発病指数 =  $(X0 \times 0 + XI \times 10 + XII \times 60 + XIII \times 100) / \text{総株数}$ .

c) 判別法 1: ハクサイ CR 品種 '空海 70' と 'うたげ 70' の反応に基づいて判定.

d) 判別法 2: ハクサイ CR 品種 '空海 70' と 'スーパー CR ひろ黄' の反応に基づいて判定.

### III CR 品種の罹病化

前出の通り, 単一根こぶ病菌個体群内には, 病原性を異にする複数の菌系が混在すると考えられている。これは, 単一個体群から得た複数の単孢子株の間に病原性の多様性が認められたことを根拠としており, 日本の根こぶ病菌においても同様の見解が示されている (KAGEYAMA et.al., 1995)。ハクサイ CR 品種の罹病化は, 個体群内に潜在していた病原性菌系が CR 品種の導入後, 選択的に増殖して優占菌系となり顕在化したためと考えられる。CR 品種の導入が「淘汰圧」としてはたらく個体群構造の変化をもたらしたと言えよう。

ハクサイ CR 品種の罹病化の速度は, 地域や圃場により, 特に土壤中の休眠孢子密度により異なるかもしれない。山口県萩市の事例では, CR 品種導入の 2 年目から激しい被害の発生が認められるようになった。当該圃場では CR 品種導入初年度は植物体の地上部生育も根の張

りも非常によかったが, 根の先端に径 2 ~ 3 cm 大の球状を呈するこぶが散見された。これらのこぶから根こぶ病菌休眠孢子を分離し, 接種実験により病原性を調査したところ, 多くのハクサイ CR 品種で激しい発病が認められた。当該圃場の従来の個体群は病原型 C と判定されていたが, ハクサイ CR 品種導入後の個体群は病原型 A と判定されている (大崎, 2008)。当該圃場ではハクサイ普通品種の長年の連作により恒常的に根こぶ病が発生しており, 薬剤施用効果も十分に得られていなかったことから, 土壤中の休眠孢子密度が極めて高い水準に達していたと推察される。土壤中の休眠孢子密度が高い圃場への CR 品種の導入には注意が必要ではなからうか。

### IV アブラナ科の雑草根こぶ病と野菜根こぶ病の疫学的関係

#### 1 アブラナ科雑草根こぶ病の発生実態

日本では, 5 種アブラナ科雑草 (ナズナ, イヌガラシ,

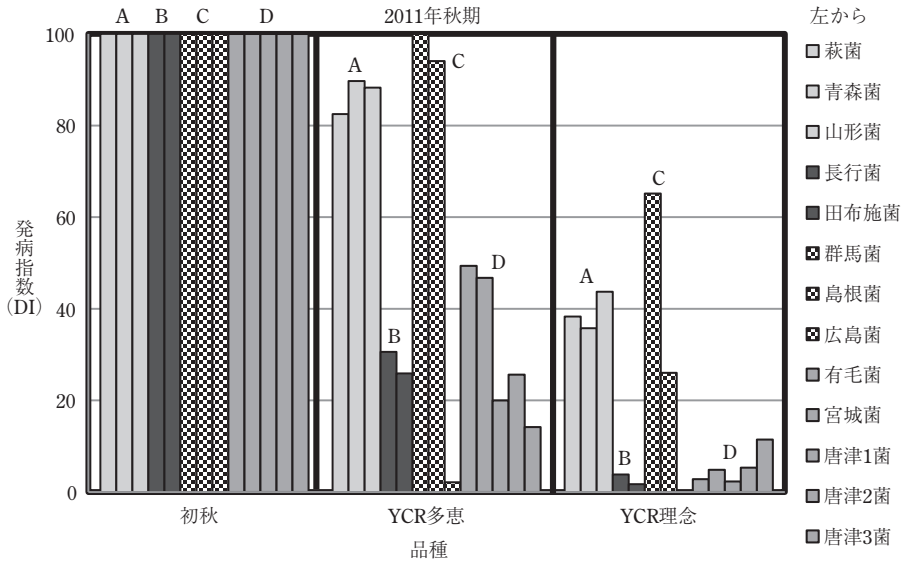


図-2 キャベツ CR 品種に対するアブラナ科野菜根こぶ病菌個体群の病原性とハクサイ CR 品種を用いて判定した病原型 (A, B, C, D) との相関  
 注) 接種孢子密度:  $1 \times 10^7$  孢子/乾土 g, 発病指数の算出方法は表-1 を参照.

表-2 アブラナ科野菜根こぶ病菌個体群のキャベツ CR 品種に対する病原性 (2014年)

個体群 <sup>a)</sup>	病原型 <sup>b)</sup>	供試品種	発病指数 <sup>c)</sup>
福岡 T-1 菌	D	初秋	100
		YCR 夢いっぼ (CR)	20
		YCR 多恵 (CR)	13
		YCR 理念 (CR)	4
福岡 T-2 菌	B	初秋	100
		YCR 夢いっぼ (CR)	2
		YCR 多恵 (CR)	5
		YCR 理念 (CR)	0.3
福岡 O-1 菌	C	初秋	100
		YCR 夢いっぼ (CR)	100
		YCR 多恵 (CR)	100
		YCR 理念 (CR)	100
福岡 O-2 菌	C	初秋	100
		YCR 夢いっぼ (CR)	100
		YCR 多恵 (CR)	100
		YCR 理念 (CR)	94
萩 08 菌 (対照菌)	A	初秋	100
		YCR 夢いっぼ (CR)	96
		YCR 多恵 (CR)	82
		YCR 理念 (CR)	26

a) 接種孢子密度:  $1 \times 10^7$  孢子/乾土 g.

b) 病原型: ハクサイ CR 品種 '空海 70' と 'うたげ 70' の反応に基づいて判定.

c) 発病指数の算出方法は表-1 を参照.

スカシタゴボウ, タネツケバナおよびオオバタネツケバナ) で根こぶ病の発生が記録されている。このうち, タネツケバナ根こぶ病は, 北海道と沖縄県を除く日本の広い地域 (45 県) に分布して発生しており, 特に詳しい調査が実施された山口県ではほぼ全的に発生が確認されている (TANAKA et al., 1993; 2006)。一方, タネツケバナを除く 4 種アブラナ科雑草の根こぶ病の発生実態については調査事例が少なく, 十分な情報が得られていない。

### 2 ナズナ根こぶ病菌の病原性

ナズナは, その分布地域や根こぶ病菌個体群によって感受性の有無や程度が異なるとされるが, アブラナ科野菜根こぶ病菌の宿主となる場合があることが多くの国で報告されている (BUCZACKI et al., 1979; 谷名ら, 1985)。

日本では, 福島県と福岡県で, ナズナの罹病根から得た根こぶ病菌のアブラナ科野菜に対する強い病原性が確認された事例がある。このうち, 福岡県のある地域では, 多くの圃場のナズナに高い頻度で根こぶ病が発生しており, 各圃場内のナズナ根こぶ病菌と野菜根こぶ病菌の病原型が一致することも確認されている (TANAKA and ITO, 2013)。圃場やその周囲のナズナ根こぶ病に対しては厳重な注意が必要である。

### 3 タネツケバナとスカシタゴボウの根こぶ病菌の病原性

アブラナ科野菜根こぶ病菌はタネツケバナとスカシタゴボウに全く病原性を示さなかったとする報告が多い (村井ら, 1986; 吉川, 1993; OSAKI et al., 2008)。これに対

して両雑草の根こぶ病菌はハクサイやカブ等のアブラナ科野菜に病原性を示し、植物体の生育もしばしば激しく抑制する。しかし、これらの雑草根こぶ病菌の接種により罹病したハクサイやカブの根には顕著な肥大を示すこぶの形成が見られる場合もあるが、根に縦方向の亀裂や組織の褐変を伴い不完全（中途半端）な肥大が見られる場合が多く（大崎, 2008; OSAKI et al., 2008）、単一菌系においても結果が不安定である。これらの雑草根こぶ病菌が感染したハクサイやカブの罹病根組織では菌系内の多様な菌系に対応して宿主側の拒絶反応（宿主細胞の褐変死）と受容反応（宿主細胞の増生と肥大）が混在して起こり、両者の力関係によって罹病根の形状に違いが生じるのではないかと考えている。なお、タネツケバナ根こぶ病菌を接種して得たハクサイ罹病根から回収した菌系がハクサイに対し、もとの菌系よりも強い病原性を示した事例（顕著な肥大を示す根こぶの誘導）も観察されている（村井, 1986）。この現象は、雑草根こぶ病菌菌系内に混在するハクサイに親和性が高い菌系がハクサイの根組織で選択的に増殖し優占菌系となったことによるのではないかと推察している。

分子系統解析に基づいて作成した系統樹において、タネツケバナ根こぶ病菌菌系とアブラナ科野菜根こぶ病菌の Williams のレース 9 菌系はいずれも同一クラスターに位置し、遺伝的に近縁であることが示唆された（図-1）。このことが何を意味するかは現段階では明らかでないが、あえて推論するならば、Williams のレース 9 菌系は、TANAKA and ITO (2013) でも述べている通り野菜根こぶ病菌の中でも特異な病原性を有することから、タネツケバナ型の根こぶ病菌から野菜型の根こぶ病菌への移行（菌系構造の変化）の初期段階にあることを示していると言えるのかもしれない。

実際の圃場におけるタネツケバナとスカシタゴボウの根こぶ病菌のアブラナ科野菜根こぶ病発生へのかかりについては、なお検討を必要とするが、その可能性は高いと考えている。

## おわりに

アブラナ科野菜根こぶ病菌は菌系内に高度な戦略性を秘めていると言えよう。すなわち本菌は、菌系内に

混在する多様な菌系によって CR 品種などの淘汰圧に柔軟に対応し、菌系構造を変化させることによって適応し繁栄してきたと考えられる。CR 品種の導入は有用であるが、根こぶ病菌菌系の病原性変化（寄生性分化）を誘導する一面も持つと言っても過言ではなからう。また、アブラナ科雑草タネツケバナとスカシタゴボウの根こぶ菌も上記と同様の経過をたどり、野菜型の根こぶ病菌に変化してきたのではないかと筆者は推測しているが、この点に関しては今後のさらなる研究を必要とする。

なお、本稿の内容と関連し、アブラナ科野菜根こぶ病の防除対策上特に注意が必要と考えられる事柄を以下に示し、本稿のまとめとする。

(1) アブラナ科野菜根こぶ病の防除対策の検討にあたって、地域に分布する根こぶ病菌菌系の病原性の特性を十分に把握し理解しておくことが必要である。

(2) CR 品種の導入に際しては、地域におけるそれらの品種の有効性をあらかじめ確認することはもとより、後に罹病化をもたらすことがないように栽培体系等を工夫する。その際の留意点として、同一抵抗性系統の CR 品種の連作はできるだけ避けること、他の防除対策との併用実施、土壤中の休眠孢子密度の低減に努めること、等があげられよう。

(3) ナズナをはじめ各種アブラナ科雑草の根こぶ病の発生にも注意を払い、発生が確認された地域や圃場ではその後の可能性を考慮し、これらの雑草の駆除対策や薬剤施用等による直接的な根こぶ病防除対策を早期に実施することが望ましい。

## 引用文献

- 1) BUCZACKI, S. et al. (1979): *Ann. Appl. Biol.* **92**: 113 ~ 118.
- 2) HATAKEYAMA, K. et al. (2004): *Breed. Sci.* **54**: 197 ~ 201.
- 3) KAGEYAMA, K. et al. (1995): *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* **61**: 415 ~ 418.
- 4) KUGINUKI, Y. et al. (1999): *Eur. J. Plant Pathol.* **105**: 327 ~ 332.
- 5) 村井健吾ら (1986): *日植病報* **52**: 132 (講要).
- 6) 大崎康平 (2008): 鳥大院連農博士論文.
- 7) OSAKI, K. et al. (2008): *J. Gen. Plant Pathol.* **74**: 281 ~ 288.
- 8) 田中秀平ら (1997): *日植病報* **63**: 183 ~ 187.
- 9) TANAKA, S. et al. (1993): *Trans. Mycol. Soc. Jpn.* **34**: 381 ~ 388.
- 10) ——— et al. (2006): *Mycoscience* **47**: 72 ~ 77.
- 11) ——— and S. ITO (2013): *J. Gen. Plant Pathol.* **79**: 297 ~ 306.
- 12) 谷名光治ら (1985): *日植病報* **51**: 77 (講要).
- 13) WILLIAMS, P. H. (1966): *Phytopathology* **56**: 624 ~ 626.
- 14) 吉川宏昭 (1993): *野茶試報* **A7**: 1 ~ 165.