

暗色雪腐病菌 *Racodium therryanum* が引き起こす エゾマツ類 1 年生苗の夏季の立枯症状

東京大学北海道演習林 坂上 大翼

はじめに

エゾマツ、アカエゾマツの苗畑における育苗の過程、特に播種床において、得苗率を著しく損なう重要病害として暗色雪腐病と苗立枯病が挙げられる^(4,5,8)。暗色雪腐病は *Racodium therryanum* を病原とし⁽³⁾、積雪下で針葉や茎に灰白色～暗灰色の菌糸が絡み付いて感染が始まり、やがて苗の地上部全体がフェルト状～くもの巣状に発達した暗紫色の菌糸で覆われて腐敗・枯死する^(1,2)。被害は集団的に群状をなして発生するが、積雪下で発病するため消雪後に被害の発生に気づくことが多い。被害苗に絡み付いた顕著な菌体は、消雪直後には確認できるがやがて目立たなくなる。積雪下で感染・発病することから、被害が発生するのは 1 年生以降の苗に限られ、より成長した 2 年生以上の苗では下部の枝のみが被害を受けて下枝枯れとなることが多い。

他方の苗立枯病は、同様の病徴を引き起こす一連の菌類による病害の総称で、*Fusarium oxysporum*、*Pythium debaryanum*、*Rhizoctonia solani* を病原とする⁽³⁾。他にも、日本植物病名目録への登載はないが、*Cylindrocladium scoparium*、*Pythium ultimum*、*Fusarium spp.* などが病原とされる^(1,2)。本病は被害が発生する苗の生育段階と部位によって、地中腐敗型、倒伏型、首腐型、根腐型、裾腐型の 5 つに類型化される⁽¹⁾。すなわち、地中腐敗型では発芽前または発芽直後の種子が、倒伏型では発芽後間もないごく幼若な稚苗の地際部が、首腐型では発芽直後の稚苗からかなり成長した当年生苗の幼茎上部や初生葉、あるいは先端部が、根腐型ではかなり成長して木化した当年生苗の根が、そして裾腐型ではかなり成長した当年生苗の地際部付近の茎が、それぞれ侵されて腐敗・枯死する。根腐型の場合にはしばしば生残苗が翌年以降に発病・枯死して床替苗根腐病と称されるが^(1,2)、その他の類型は専ら発芽当年の稚苗に発生し、1 年生苗に発生することは極めて稀である。土壌伝染性病害であるため、集団的に群状をなして被害苗が発生する。

東京大学北海道演習林の苗畑では、晩春から初夏にかけてエゾマツ、アカエゾマツの 1 年生苗が集団的に立枯症状を示して赤く枯れ上がる被害が時として発生している。本報では、暗色雪腐病とも苗立枯病とも症状や発生時期・苗齢を異にするこの被害の原因について調査し、若干の考察を行った。

材料と方法

北海道富良野市山部に所在する東京大学北海道演習林の苗畑で育苗中のエゾマツ (*Picea jezoensis*) およびアカ

エゾマツ (*Picea glehnii*) の 1 年生苗を調査に供試した。これらの苗は前々年の秋に播種し、前年の春に発芽した播種床の据置苗で、2 生育期間目に当たるものである。2009 年と 2016 年の 5 月中下旬に顕著な立枯被害が発生したため、以下の調査を行った。

病原について明らかにする目的で、被害苗を採取して下記の手順で表面殺菌を行い、病原菌の組織分離を行った。2009 年は 5 月 21 日にエゾマツの枯死苗数本を採取し、針葉、茎、太い根、細根の 4 部位に分けて行った。2016 年は、5 月 25 日に枯死したアカエゾマツ 5 本を、6 月 24 日に地際部の茎に壊死・収縮の認められるエゾマツ 3 本を、10 月 19 日に針葉に褪色の認められるエゾマツおよびアカエゾマツ各 10 本を、それぞれ採取して主軸の茎部のみを供試して行った。5 月と 10 月の分離時には茎部を初生葉着生位置より上部の上胚軸と下部の胚軸の 2 つの部位に分けて、6 月の分離時には壊死部と健全部の境界部周辺のみを供試した。

表面殺菌は、組織片を 70%エタノールに約 30 秒間浸漬した後、有効塩素濃度 1%のアンチホルミン（次亜塩素酸ナトリウム水溶液）に 3 分間浸漬して行った。その後、滅菌水で 3 回洗浄し、滅菌濾紙で余分な水分を除去した後、PDA 平板培地上に置床し、20℃暗条件下にて培養して組織分離を行った。

組織分離と並行して、2016 年 5 月 25 日に採取したアカエゾマツの枯死苗 5 本を供試して、湿室処理を行った。水道水により流水洗浄を一昼夜行った後、地上部のみをガラスシャーレの湿室内に置き、室内の窓際で室温にて静置した。

2016 年には感染時期を調べる目的で、6 月 24 日と 10 月 19 日に、外観上健全で異常の認められないエゾマツおよびアカエゾマツの当年生および 1 年生苗を 10 本ずつ採取し、上記と同様に表面殺菌を行って組織分離を行った。1 年生苗の採取に当たっては、枯死苗が群状に発生したパッチの周辺より採取した。6 月の分離時には主軸の胚軸部分のみを供試し、これを上部、中部、下部に分けて分離を行った。10 月の分離時には、上記に加えて主軸の上胚軸部からも分離を行った。

被害の発生環境について検討を加えるため、気象庁の AMeDAS 富良野観測点における 2006 年から 2016 年までの過去 11 年間の日降水量、日平均気温、および日最深積雪深の観測値を用いて、根雪終了日、および根雪終了後 2 週間、同 3 週間、4 月 16 日から 5 月 15 日の 1 か月間の期間降水量、期間平均日平均気温をそれぞれ求め、これらの年平均値を算出した。

Daisuke SAKAUE (The Univ. of Tokyo Hokkaido Forest, Yamabe Higashi-machi 9-61, Furano, Hokkaido 079-1563)

Damping-off of 1-year old *Picea jezoensis* and *P. glehnii* seedlings possibly caused by a snow blight fungus, *Racodium therryanum*, in non-snow covering summer season

結果

被害の発生状況は、2009年、2016年ともに、春先の消雪後に雪腐症状を呈して枯死した暗色雪腐病被害苗を4月に除去した後の播種床に、5月中旬頃より群状集団的に枯死苗が発生した(図-1 A~C)。すなわち、これらの枯死苗は消雪直後には健全であり、菌糸の付着等も認められなかった。2009年の被害は、エゾマツ、アカエゾマツ、およびトドマツ (*Abies sachalinensis*) にも発生し、枯死苗の発生量はいずれの樹種でも中程度であった。2016年の被害は、エゾマツとアカエゾマツに発生し、枯死苗の発生量はエゾマツで中程度、アカエゾマツでは激甚であった。トドマツに被害の発生は認められなかった。また、2016年には、5月中下旬に枯死苗が発生した後、夏の期間を通じて10月下旬に至るまで、針葉の褪色・黄化を経て枯死する苗が絶えず発生するのが観察された(図-1 D, G)。上記の何れの場合にも、被害の発生は1年生苗に限られていた。なお、2009年以降で顕著な被害が発生したのは2009年と2016年の両年のみであったが、当該苗畑の担当者によれば、ごく小規模の被害は毎年のように発生しているようである(図-1 E)。

被害苗の病徴は、2009、2016の両年を通じて以下の通りであった。地際近くの茎部が暗灰色~黒色に変色、ないしは壊死・収縮し(図-1 F~H)、針葉は褪色ないし黄化・赤変する(図-1 A~D, F)。茎の収縮部の直上では、カルス様組織を形成して発根が認められる場合もあった(図-1 H)。根系は概して健全で(図-1 F, G)、実体顕微鏡による観察でも壊死斑や線虫は観察されなかった。標徴は全く認められなかった。

被害苗からの組織分離結果を表-1に示した。葉、茎、太い根、細根に分けて分離を行った2009年のエゾマツ枯死苗では、茎部のみから暗緑色の菌叢が高率で分離された(供試片数当たり83%、出現菌叢数当たり63%)。2016年5月のアカエゾマツ枯死苗では、胚軸部より暗緑色の菌叢が高率で分離された(供試片数当たり93%、出現菌叢数当たり74%)。上胚軸部からも暗緑色菌叢が分離されたが、分離率は低く(供試片数当たり13%、出現菌叢数当たり13%)、他の菌叢の出現が多かった。地際の壊死部と健全部との境界部周辺を供試した2016年6月のエゾマツ罹病苗では、全ての分離片から暗緑色の菌叢が分離され、他の菌叢はほとんど分離されなかった(供試片数当たり100%、出現菌叢数当たり86%)。2016年10月のアカエゾマツ針葉褪色苗では、他の菌叢の出現数が多く暗緑色菌叢の分離率は高くなかったが、胚軸部分からは暗緑色の菌叢が分離された(供試片数当たり50%、出現菌叢数当たり27%)。上胚軸部からは暗緑色菌叢は分離されなかった。以上のように、2016年10月に分離を行ったエゾマツの針葉褪色苗を除いて、何れの場合にも病変部である茎部、中でも胚軸部より、暗緑色の菌叢が高率で分離された。この暗緑色菌叢のPDA平板上での菌叢形態は、*Racodium therryanum* のそれに類似していた(図-2)。

温室処理の結果、2週間後に供試した5本の全てについて、胚軸部を中心に淡緑色~白色の菌糸に覆われているのが観察された(図-1 I)。菌糸は疎でも密でもなく

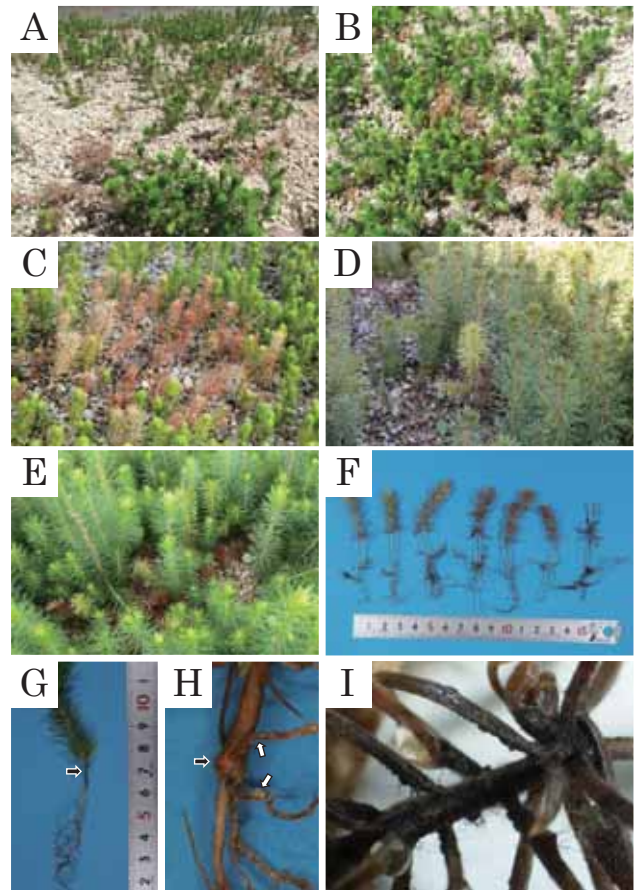


図-1 エゾマツ・アカエゾマツ1年生苗に発生した立枯症状

A: エゾマツ播種床に発生した枯死苗(2009年5月21日), B: アカエゾマツ播種床に発生した枯死苗(2009年5月21日; 針葉が黄化段階のものもある), C: アカエゾマツ播種床に発生した枯死苗(2016年5月25日; 針葉が黄化段階のものもある), D: アカエゾマツ播種床に発生した針葉褪色苗(2016年10月19日; 赤変した枯死苗も見える), E: エゾマツ播種床に発生した枯死苗(2015年7月13日; ごく小規模な被害; 福岡哲氏提供), F: アカエゾマツ枯死苗(2016年5月25日), G: エゾマツ罹病苗(2016年6月24日; 黒矢印部に収縮と黒変色が見られる), H: アカエゾマツ針葉褪色苗(2016年10月19日; 黒矢印部にカルス様組織の隆起が、白矢印部に発根が見られる), I: 温室処理によって出現した菌糸(2016年6月10日; アカエゾマツ)

表-1 立枯被害苗からの組織分離結果

(出現菌叢数) / (供試分離片数) として示す。

材料	供試部位	暗緑色菌叢	その他の菌叢
2009年5月 エゾマツ(枯死苗)	葉	0/12	1/12
	茎	10/12	6/12
	太い根	0/6	7/6
2016年5月 アカエゾマツ(枯死苗)	細根	0/5	5/5
	上胚軸	2/15	14/15
2016年6月 エゾマツ(地際壊死苗)	胚軸	14/15	5/15
	壊死部	6/6	1/6
2016年10月 エゾマツ(針葉褪色苗)	上胚軸	0/10	17/10
	胚軸	0/30	40/30
2016年10月 アカエゾマツ(針葉褪色苗)	上胚軸	0/10	17/10
	胚軸	15/30	40/30

中庸であったが、菌糸の様子は雪腐型の暗色雪腐病被害苗に見られる *R. therryanum* の菌糸に類似していた。胞子の形成は認められなかった。

外観上健全で病徴を示さない苗からの組織分離結果を表-2 に示した。当年生苗では、エゾマツ、アカエゾマツともに6月、10月のどちらにおいても、*R. therryanum* 様の暗緑色菌叢は全く分離されなかった。これに対して、1年生苗では *R. therryanum* 様の暗緑色菌叢が分離された。分離率（分離された本数率）は、アカエゾマツでエゾマツより高く、6月に比べて10月には低下した。部位別にみると、胚軸の中部および上部で分離率が高く、より地際に近い胚軸の下部では分離率が低い傾向にあった。

消雪後の気象環境を表-3 に示した。根雪の終了日は雪腐型の暗色雪腐病の発生程度に影響を及ぼすことが知られ^(2,9)、遅くなるほど積雪期間が長くなるため激害となる。この根雪終了日は、中程度の被害が発生した2009年には平年より3日早く、激甚な被害が発生した2016年には平年より5日早かった。この両年の根雪終了日は平年より著しく早い訳ではなかったが、その前年の根雪終了日は2008年は16日、2015年は7日、平年より早かった。すなわち、被害多発年は2年連続して消雪の早い年であったといえる。消雪後2週間または3週間の降水量と気温についてみると、2009年は降水量がかなり少なく気温が高い傾向であったが、2016年は降水量、気温ともに平均的であった。また、被害の発生に直接的に影響を及ぼすと考えられる、被害発生直前の4月中旬から5月中旬にかけての1か月間の降水量と気温についてみると、2009年は少雨であったが、2009年の気温、および2016年の降水量、気温には顕著な傾向は認められなかった。

考 察

地際近くの茎部が暗灰色～黒色に変色して壊死・収縮する病徴から（図-1 F～H）、本被害は一種の裾腐型立枯症状と位置付けられる。針葉が褪色、黄化を経て赤変していく様子（図-1 B～D, F）は萎凋症状と推察され、茎部の枯死に起因しているものと考えられる。本被害は1年生苗に発生するという点で一般的な苗立枯病と異なる。また、本被害と同様に夏から秋にかけて針葉が褪色・褐変して枯死する *Rosellinia herpotrichioides* によるロゼリニア暗色かび病とは^(1,7)、ロゼリニア暗色かび病で認められるフェルト状～くもの巣状の菌糸や *Botrytis* 型分生子などの標徴が、本被害では認められない点で区別される。

病変部である地際近くの茎部、特に胚軸部から *Racodium therryanum* に類似する暗緑色の菌叢が高率で分離されたことから（表-1, 図-2）、本被害の原因は暗色雪腐病菌 *R. therryanum* である可能性が高いと考えられる。本被害の原因については、前年に苗立枯病に感染して生残した苗が翌年に至って発病した可能性も考えられたが、上記の通り組織分離によって *R. therryanum* 様の暗緑色菌叢が優占的に分離されることから、この可能性は低い。また、根系が健全で壊死斑や線虫が認められないことから、根腐線虫病を引き起こすキタネグサレセンチュウ (*Pratylenchus penetrans*) 等が関与する可能性



図-2 被害苗の組織から高率で分離された暗緑色菌叢
矢印で示すもの。PDA培地上。

表-2 無病徴苗からの組織分離結果

(*Racodium therryanum* 様の暗緑色菌叢が分離された苗本数) / (供試苗本数) として示す。

分離部位	エゾマツ				アカエゾマツ				
	当年生苗		1年生苗		当年生苗		1年生苗		
	6月	10月	6月	10月	6月	10月	6月	10月	
上胚軸	—	0/10	—	0/10	—	0/10	—	0/10	
胚軸	上部	0/9	0/10	3/10	0/10	0/10	0/10	7/10	1/10
	中部	0/10	0/10	4/10	0/10	0/10	0/10	7/10	1/10
	下部	0/10	0/10	1/10	0/10	0/10	0/10	3/10	0/10

表-3 消雪後の気象環境

AMeDAS 富良野観測点における気象観測値をもとに算出。網掛けを行った年は立枯症状の多発年。降水量は期間の合計値、気温は日平均気温の期間平均値を表す。

年	根雪終了日	根雪終了後2週間		根雪終了後3週間		4/16-5/15	
		降水量 (mm)	平均気温 (°C)	降水量 (mm)	平均気温 (°C)	降水量 (mm)	平均気温 (°C)
平均値	4/6	23.4	4.7	41.3	5.6	62.0	8.7
2016	4/1	24.5	4.8	44.0	5.2	54.0	9.0
2015	3/30	36.5	3.9	61.0	4.6	49.5	10.9
2014	4/13	0.0	5.7	1.0	7.9	15.0	10.2
2013	4/8	42.0	3.7	58.0	4.6	84.5	5.7
2012	4/16	23.0	9.4	39.5	11.1	59.5	10.7
2011	4/4	38.5	5.0	91.0	4.9	162.0	6.8
2010	4/10	37.0	3.2	56.5	3.7	63.0	6.6
2009	4/3	3.5	5.6	21.0	5.8	32.0	9.0
2008	3/21	3.5	2.9	3.5	4.2	38.0	10.5
2007	4/7	12.0	3.1	32.0	4.4	61.0	8.5
2006	4/12	37.0	4.1	47.0	4.9	64.0	7.6

は考えにくい。針葉や根系から優占的に分離される菌類がなかったことから（表-1）、葉枯性や根腐性のその他の病害が原因である可能性も低いと考えられる。

発生年によって樹種間で被害の程度が異なった。この点については、苗の採種源の違いによる感受性の違いや、床の場所の違いによる病原密度の違いなどの影響が考えられるが、はっきりとした原因は分からない。

本被害の病原と見なされる *R. therryanum* 様菌叢を持つ菌の感染時期について、1年生苗から分離されるのに対して当年生苗からは全く分離されなかったことから（表-2）、発芽後最初の積雪下で感染するものと推察される。感染の部位については、胚軸の上部と中部で下部よりも分離率が高かったことから（表-2）、胚軸の上中部が感染部位であることが推測される。このことから、土袴の付着が感染の要因になっている可能性も考えられるが、当該苗畑では床表面に火山礫を撒布することで土袴の発生を防いでいることから⁽⁴⁾、土袴が感染源となっているとは考えにくい。従って、土壤中に生息すると推

定される同菌が、どのような機作で地際に近い胚軸の下部よりも上中部に感染するのか、不明である。1年生苗で6月に外観上は健全であるにもかかわらず同菌が分離されたことは(表-2)、潜在感染状態であることを示している。その後10月の分離率は低かったが、潜在感染状態にあった苗が夏の間に順次発病して枯死した結果かも知れない。また、アカエゾマツでエゾマツよりも感染率が高かったことは、2016年の被害がエゾマツよりもアカエゾマツで激甚であったことと関係しているかも知れない。

本被害の発生環境について、根雪終了後から被害発生までの期間の降水量や平均気温といった気象環境に、顕著な特徴が認められなかった(表-3)。2009年は高温少雨であったが、これよりも高温であった2012年、および高温少雨であった2014年には顕著な被害は認められなかった。一方で、消雪の早い年が2年連続した場合に被害が多発する傾向が認められたことから(表-3)、被害多発年には連年の短い積雪期間によって土壤中の菌密度が相対的に低下していた可能性が推測される。

R. therryanum の積雪下での挙動については、根雪となった後速やかに落葉等の有機物上で菌糸の発育を開始し、次第に蔓延して寄主に侵入すること、融雪期の過湿状態で蔓延が激しくなること、消雪後の乾燥に伴って急速に菌糸が認められなくなることが知られる⁽⁶⁾。以上のことから本被害は、積雪下で胚軸の上中部に菌が感染したものの、前年の短い積雪期間による土壤中の菌密度(初期密度)の低さと、当年の短い積雪期間による菌の発育好適期間の短さからか、融雪期までに苗の他部位への進展や菌糸の蔓延、そして雪腐症状の発現には至らずに苗が生残り、その後徐々に胚軸部が壊死して苗全体が萎凋枯死したものではないかと推察される。消雪後の発病が緩やかであったことは、本来積雪下で感染・発病を引き起こす菌にとって、高温で低湿な消雪以降の夏季の環境が加害に好適でなかったためではないかと推測される。*R. therryanum* の非積雪期の所在や挙動については未だ不明な点が多い。本被害の発現の機序の解明が*R. therryanum* の生活史解明の一助となるであろう。

暗色雪腐病に関する既往の文献には、「エゾマツ、トドマツ、アカマツのまきつけ苗では幼若な茎や地ぎわ部がおかされることが多く、このような被害苗は消雪直後には健全そうに見えるが、乾燥するにつれて枯死するものが続出する」との記述が佐藤ら(1960)⁽⁶⁾に見られ、これを元にしたと思われる同様の記述が伊藤の「樹病学大系」⁽¹⁾にもある。この記述内容は本被害の状況と合致するように思える。しかし一方で、佐藤ら(1960)⁽⁶⁾は「本病の発現には、積雪が必須の条件ではない。しかし著者らの観察によれば自然状態では、積雪下か融雪期あるいはその直後の過湿状態における以外の発病はみとめられない」との一見矛盾するような記述もしており、前者の記述における枯死苗の発生時期や枯死の様相など、被害

状況の詳細は不明である。後者の記述は、人工接種を行えば積雪がなくても雪腐症状を引き起こせるが、自然感染の場合には積雪下か融雪期でなければ雪腐症状は発生しない、という意図の雪腐症状に限った記述なのかも知れない。何れにしても、非積雪期における*R. therryanum* による枯死苗の発生について、上記の記述以外には既往の文献に記載はない。なお、「樹病学大系」⁽¹⁾では苗立枯病の病原として*R. therryanum* を挙げているが、これは種子の地中腐敗型の立枯病⁽⁶⁾を指しており、苗の立枯症状を含んでいない。このように文献記載の少ない状況もあってか、本被害は育苗関係者の間でもあまり認知されていないように思われる。時として激甚な被害が発生し、大きく得苗率を下げることから、本被害の発生に注意を払うことが必要と考える。

まとめ

暗色雪腐病菌 *Racodium therryanum* が、夏季の非積雪環境下でエゾマツ・アカエゾマツの1年生苗に裾腐型の立枯症状を引き起こす可能性が示された。分離菌の種同定による病原の確定、および接種試験による病徴の再現と病原菌の再分離が必要である。本症状における感染様式、発病機構、発生誘因には未だ不明な点が多く、今後の解明が課題である。特に、病徴の発現に通常の「雪腐型」と本症状のような「立枯型」の差異を生む要因の解明が望まれる。これらの解明を通じて、本菌の生態と病原学的特性の理解が進むことを期待する。一方で、本症状による被害が時として甚大であるのに対して、あまり認知されていないようであることから、本症状の発生に注意が必要と思われる。

引用文献

- (1) 伊藤一雄(1974) 樹病学大系 III. 農林出版, 東京, 405pp.
- (2) 岸 國平(1998) 日本植物病害大事典. 全国農村教育協会, 東京, 1276pp.
- (3) 日本植物病理学会(2016) 日本植物病名目録(2016年版). 日本植物病理学会, 東京, 1591pp.
- (4) 小笠原繁男(2001) 東京大学北海道演習林におけるエゾマツ実生育苗の実際. 東大演報 **106** : 49-68.
- (5) 小笠原繁男・倉橋昭夫(2000) トドマツ, エゾマツおよびアカエゾマツの実生育苗の変遷—東京大学北海道演習林の事例—. 林業技術 **695** : 26-29.
- (6) 佐藤邦彦(1964) 低温下における雪腐病菌による針葉樹稚苗の地中腐敗型立枯病(1). 日林誌 **46** : 171-177.
- (7) 佐藤邦彦・太田 昇・庄司次男(1959) *Rosellinia herpotrichioides* HEPTING et DAVIDSON のエゾマツ苗雪腐病病原としての検討(第1報). 日林誌 **41** : 64-71.
- (8) 佐藤邦彦・庄司次男・太田 昇(1960) 針葉樹苗の雪腐病に関する研究—II 暗色雪腐病. 林試研報 **124** : 21-100.