

カルシウム吸収によるトマト青枯病抵抗性の向上

東北農業研究センター総合研究部 やま山 ざき崎 ひろ浩 みち道

はじめに

我が国の野菜栽培では、連作が広く行われ、連作障害の発生が大きな生産阻害要因となっている(野菜試験場, 1984)。連作障害の主因は土壤病害であり、その対策として薬剤による土壤消毒や抵抗性品種・台木を用いた栽培が広く行われているが、土壤消毒剤の使用規制や抵抗性の低下などの問題があるため、種々の防除技術を活用した総合防除技術の確立が強く求められている。

一方、野菜栽培では、肥料・資材の多量投入による土壤の理化学性の悪化が広くみられ、それに伴う作物栄養状態のかく乱が各種病害の誘因となっている。このような状況は「栄養病理複合障害」(西尾, 1984)とされ、その現象解明と制御技術の開発は、土壤病害の新たな対策技術に発展する可能性がある。

作物栄養状態と各種病害の発病との関係については、各種養分の施用が発病に及ぼす影響に関する多くの研究例があり、特にカルシウムの施用が多くの病害の発生を抑制することが示されている(ENGELHARD, 1989)。このカルシウム施用による発病抑制には、土壤 pH 等の変化によるもののほか、作物のカルシウム吸収の増加によるものが多数報告されている。

一方、野菜栽培では各種病害に対する抵抗性品種・台木が広く用いられているが、カルシウム吸収と抵抗性品種の発病との関係についての知見はほとんどない。したがって、その関係解明は新知見となるだけでなく、カルシウム吸収による抵抗性向上を基にした新たな発病抑制技術につながる可能性がある。

そこで筆者は、上記の観点から、難防除土壤病害であるトマト青枯病を対象に、カルシウム吸収と抵抗性品種の発病との関係を明らかにし、カルシウム施用による発病抑制技術の開発を試みた。本稿では、その概要を紹介したい。なお、本稿内容の詳細については、山崎(2004)を参照されたい。

I カルシウム吸収とトマト青枯病抵抗性との関係

トマト青枯病は *Ralstonia solanacearum* による土壤病害で、導管閉塞による急激な萎凋を病徴とし、高温期に多発する。対策として抵抗性台木を用いた接ぎ木栽培が広く行われているが、台木の抵抗性は不完全で、環境条件により、罹病化することが知られており、実際に接ぎ木栽培での発病が全国的に大きな問題となっている。このような抵抗性品種・台木の罹病化は、地上部植物体における病原菌の無病徴感染に起因し、特に茎における病原菌の増殖・移行程度が発病に大きく関与することが示されている(NAKAHO et al., 1996; NAKAHO, 1997)。

1 培養液カルシウム濃度と抵抗性品種の発病

カルシウム吸収とトマト青枯病抵抗性との関係を明らかにするために、抵抗性の異なる3品種(罹病性‘ボンテローザ’、中程度抵抗性‘瑞栄’、高度抵抗性‘LS89’)をカルシウム濃度3段階(低: 0.4 mM, 標準: 4.4 mM, 高: 20.4 mM, 各 pH 5.8)の培養液で栽培し、地上部に青枯病菌を付傷接種して発病を調査するとともに、茎における青枯病菌密度を計数し、カルシウム吸収の差異と病原菌密度との関係を詳細に検討した。その結果、①罹病性品種ではカルシウム濃度が発病にほとんど影響を及ぼさないこと、②中程度抵抗性品種では発病が低カルシウム濃度条件下で助長され、高カルシウム濃度条件下で顕著に抑制されること、③高度抵抗性品種では標準および高カルシウム濃度で抵抗性が発揮され、無病徴であるのに対し、低カルシウム条件下では高率に発病することが明らかとなった(図-1)。また、接種5日後に選択培地を用いて計数した茎内の青枯病菌密度は、品種の抵抗性および培養液カルシウム濃度が高まるとともに低下した。以上の結果は、トマト青枯病抵抗性品種の発病がカルシウム吸収によって大きな影響を受け、カルシウム吸収が増加した場合に抵抗性が向上すること、並びにこの抵抗性向上には茎における病原菌の増殖抑制が関与することを示している。

Enhancement of Resistance to Bacterial Wilt of Tomato by Calcium Uptake. By Hiromichi YAMAZAKI

(キーワード: トマト, 青枯病, カルシウム吸収, 病害抵抗性)

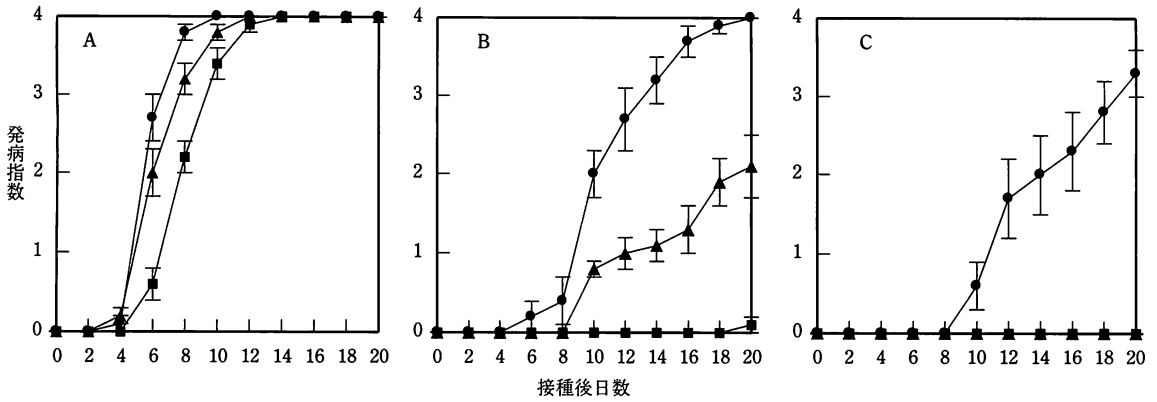


図-1 培養液カルシウム濃度がトマト青枯病の発病に及ぼす影響

A：罹病性品種（‘ボンテローザ’），B：中程度抵抗性品種（‘瑞栄’），C：高度抵抗性品種（‘LS89’）

培養液カルシウム濃度は●：0.4，▲：4.4，■：20.4 mM。発病指数は0：健全～4：枯死。図中の垂線は標準誤差を示す。

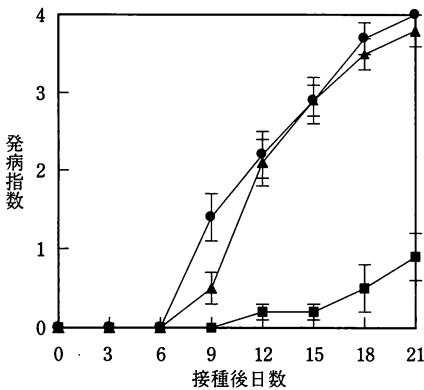


図-2 培養液カルシウム濃度がトマト接ぎ木苗の青枯病の発病に及ぼす影響

穂木：‘桃太郎’，台木：‘LS89’。培養液カルシウム濃度は●：0.4，▲：4.4，■：20.4 mM。発病指数は0：健全～4：枯死。図中の垂線は標準誤差を示す。

2 カルシウム吸収と接ぎ木苗の発病

カルシウム吸収が、抵抗性品種を台木としたトマト接ぎ木苗の青枯病の発病および青枯病菌密度に及ぼす影響を検討した。カルシウム濃度の異なる培養液（0.4, 4.4, 20.4 mM）を用いて栽培した接ぎ木苗に対し、台木の茎基部に青枯病菌を付傷接種し、以後の発病を調査した。また、カルシウム処理を行った接ぎ木苗の穂木を菌接種5日後に切断して木部溢泌液を採取し、選択培地を用いて溢泌液中の青枯病菌密度を計数した。その結果、トマト接ぎ木苗の発病は、高カルシウム濃度（20.4 mM）の培養液で栽培した場合に抑制されること（図-2）、なら

表-1 培養液カルシウム濃度がトマト接ぎ木苗の木部溢泌液カルシウム濃度および青枯病菌密度に及ぼす影響^{a)}

培養液 Ca 濃度 (mM)	木部溢泌液 ^{b)}	
	カルシウム濃度 (mM)	青枯病菌密度 (log cfu ml ⁻¹)
0.4	2.01c ^{c)}	11.4a
4.4	8.39b	10.2b
20.4	28.9a	9.2c

^{a)} 穂木：‘桃太郎’，台木：‘LS89’。 ^{b)} 接種5日後に穂木部より採取。
^{c)} 同一文字を付した平均値間には Tukey 法による有意差（5%水準）がないことを示す。

びに木部溢泌液中の青枯病菌密度は、培養液カルシウム濃度が高まるとともに低下すること（表-1）が明らかとなった。以上の結果は、栽培現場で用いられている抵抗性台木への接ぎ木苗の場合においても、カルシウム吸収による抵抗性の向上が明瞭に認められること、並びに茎の木部における菌の増殖抑制がそれに関与することを示している。

3 カルシウム吸収と抵抗性の品種間差異との関係

青枯病抵抗性の異なるトマト20品種・系統の幼苗をカルシウム濃度の異なる培養液（0.4, 4.4, 12.4 mM）で栽培し、青枯病菌を茎に付傷接種して以後の発病を調査した。その結果、各品種・系統ともに培養液カルシウム濃度が高まるとともに発病指数が低下する傾向を示し、特に中程度および高度抵抗性品種・系統では、高カルシウム濃度条件下での発病抑制すなわち抵抗性の向上が明瞭に認められた（図-3）。本結果は、カルシウム吸

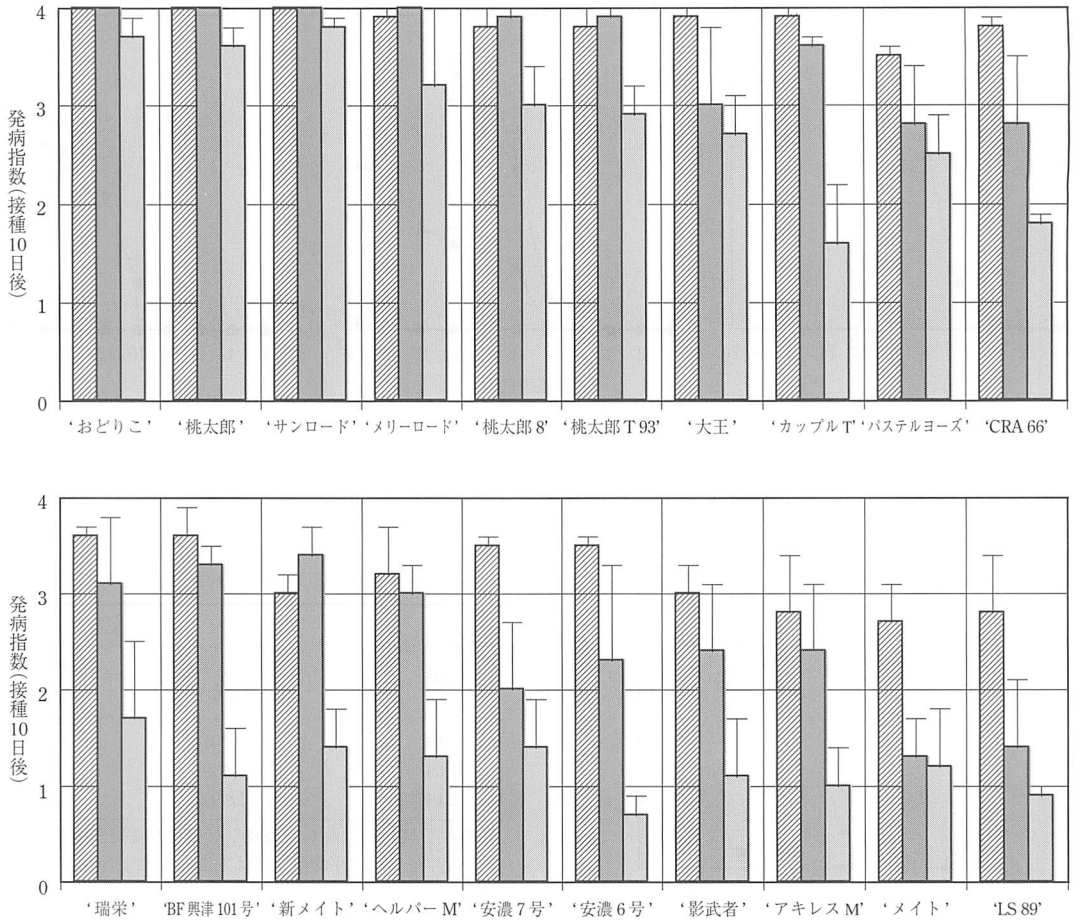


図-3 培養液カルシウム濃度が抵抗性の異なるトマト 20 品種・系統の青枯病の発病に及ぼす影響
 培養液カルシウム濃度は 〰: 0.4, ■: 4.4, □: 12.4 mM. 発病指数は 0: 健全~4: 枯死. 図中の垂線は標準誤差を示す.

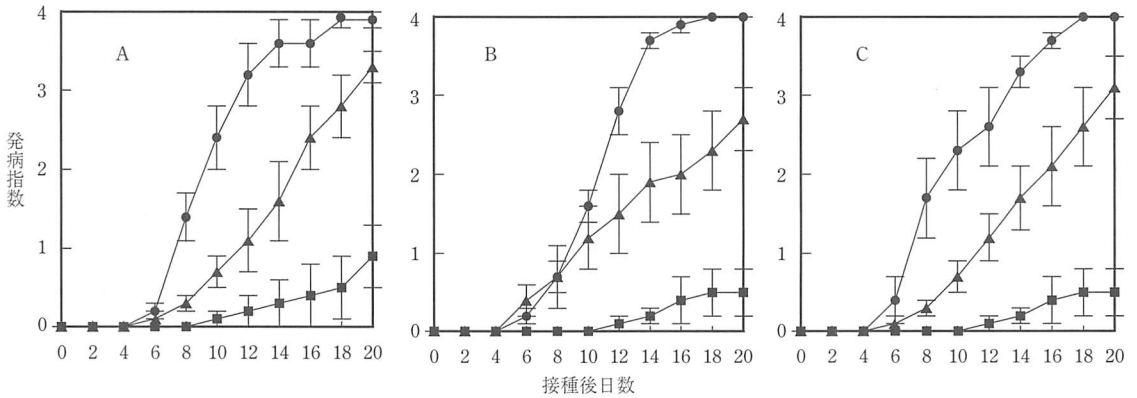


図-4 接種前後の培養液カルシウム濃度がトマト青枯病の発病に及ぼす影響
 供試品種: '瑞栄' (中程度抵抗性). 接種前カルシウム濃度は A: 0.4, B: 4.4, C: 20.4 mM. 接種後カルシウム濃度は ●: 0.4, ▲: 4.4, ■: 20.4 mM. 発病指数は 0: 健全~4: 枯死. 図中の垂線は標準誤差を示す.

表-2 青枯病抵抗性の異なるトマト品種群におけるカルシウム吸収量の差異^{a)}

青枯病抵抗性 ^{b)}	品種数	カルシウム吸収量 (mg plant ⁻¹)		
		葉	茎	根
罹病性	12	37.0b ^{c)}	6.20b	1.80a
中程度抵抗性	6	40.2ab	7.25b	1.82a
高度抵抗性	5	46.9a	9.49a	2.27a

^{a)} 幼植物ポット試験. ^{b)} 接種 20 日後の発病指数 (0 : 健全 ~ 4 : 枯死) によりグループ化. 罹病性 : 3.0 ~ 4.0, 中程度抵抗性 : 0.1 ~ 2.9, 高度抵抗性 : 0. ^{c)} 同一文字を付した平均値間には KRUSKAL-WALLIS 法による有意差 (5%水準) が無いことを示す.

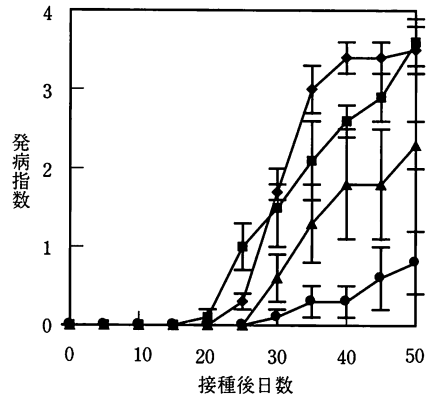


図-5 カルシウム塩溶液の灌水施用がトマト青枯病の発病に及ぼす影響

供試品種 : '新メイト' 台 '桃太郎 8'. ■ : 対照区, ▲ : 硫酸カルシウム, ● : 塩化カルシウム, ◆ : 硝酸カルシウム. 施用濃度 : 4 mM. 発病指数は 0 : 健全 ~ 4 : 枯死. 図中の垂線は標準誤差を示す.

収による抵抗性向上が多くの抵抗性品種・系統に共通してみられることを示している。

II カルシウム吸収による抵抗性の向上に 関与する要因

これまでにカルシウム吸収による発病抑制がみられた他の事例では、そのメカニズムとしていくつかの仮説が提示されている。一つはカルシウムによる細胞壁ペクチン分子間架橋が菌の病原因子である細胞壁分解酵素に対する耐性を高め、結果的に発病を抑制するというものであり、ほかにも細胞壁分解酵素活性のカルシウムによる直接阻害やエチレン生成を介した発病抑制等が示されているが、いずれの場合も詳細は明らかになっていない。また、トマト青枯病抵抗性のメカニズムについても未解明である。そこで、カルシウム吸収によるトマト青枯病抵抗性の向上に関与する要因の推定を試みた。

1 接種前後のカルシウム吸収と抵抗性品種の発病

病原菌の接種前後で 3 段階の培養液カルシウム濃度 (0.4, 4.4, 20.4 mM) を相互に変化させた場合の抵抗性品種の発病について検討した。その結果、病原菌感染以前の培養液カルシウム濃度の高低は、植物体のカルシウム含有率を大きく変化させたにもかかわらず発病に影響を及ぼさないこと、並びに病原菌感染後のカルシウム濃度が高まるとともに発病が抑制されることが明らかとなった (図-4)。本結果は、従来示されている細胞壁へのカルシウムの結合を介した発病抑制とはカルシウムの作用機構が異なり、病原菌感染後の植物体内カルシウム濃度の差異が抵抗性品種の発病の差異、すなわち抵抗性の発現に関与していることを示している。

2 抵抗性品種間におけるカルシウム吸収の差異

カルシウムなどの養分元素が発病に関与する一部の病害では、その養分吸収能が抵抗性品種で高い事例がみられる。そこで、青枯病抵抗性とカルシウム吸収との関係を明らかにするために、トマト 23 品種の幼植物を用いて抵抗性を検定するとともに養分吸収を比較検討した。その結果、カルシウム吸収のみが青枯病抵抗性との関連を示し、高度抵抗性の品種群でカルシウム吸収量が多いことが明らかとなった (表-2)。

次に、抵抗性の異なるトマト品種間の相互接ぎ木苗を用いて、カルシウム吸収を調査するとともに、青枯病菌を穂木に接種して、その発病とカルシウム吸収との関係を検討した。その結果、地上部のカルシウム吸収は、高度抵抗性品種を台木とした場合に有意に増加したが、青枯病の発病は穂木品種の抵抗性に依存し、台木品種の違いによるカルシウム吸収の差が穂木の発病に及ぼす影響は認められなかった。これらの結果は、高度抵抗性品種でカルシウム吸収量が多いことが認められるものの、その差は培養液カルシウム濃度を変化させた場合より著しく小さく、品種間のカルシウム吸収量の差が直接に抵抗性の差に関与してはいないことを示している。

以上のように、カルシウム吸収による抵抗性向上に関与する要因は未解明であり、今後の検討が望まれる。

表-3 カルシウム含有率の異なる堆肥の施用がトマトのカルシウム含有率に及ぼす影響

処 理	カルシウム含有率 (mg g ⁻¹)	
	堆肥	植物体
対照	—	15.1c ^{a)}
バーク堆肥	36.3	22.4b
牛ふんバーク堆肥	59.8	30.9a

a) 同一文字を付した平均値間には Tukey 法による有意差 (5%水準) が無いことを示す。

III トマト青枯病の発病抑制を目的としたカルシウム施用法の検討

前記のように、カルシウム吸収がトマト青枯病抵抗性に大きく関与することから、カルシウムの施用による発病抑制の可能性が示唆された。しかし、これまでのカルシウム資材施用法では、カルシウムの吸収効率が低いことや土壌 pH の上昇が微量元素の吸収を阻害することなどの問題点が指摘されている。そのため、カルシウム施用による発病抑制技術を確立するには、効率的なカルシウム施用法を新たに開発する必要がある。

1 カルシウムの灌水同時施用がトマト青枯病の発病に及ぼす影響

作物への効率的な養水分の供給が可能であり、その利用が栽培現場で拡大しつつある灌水同時施肥法について、そのカルシウム施用への適用を試み、カルシウムの灌水同時施用がトマト青枯病の発病に及ぼす影響について検討した。まず、3濃度の塩化カルシウム水溶液の灌水施用が発病に及ぼす影響をポット栽培で調査した結果、高濃度 (8.4 mM) 施用区で発病遅延・抑制が認められた。次に、3種のカルシウム塩水溶液 (塩化カルシウム、硫酸カルシウム、ギ酸カルシウム、各 4 mM) を灌水施用し、温室内でコンテナ栽培したトマトに対して青枯病菌を接種し、以後の発病を調査した結果、塩化カルシウムの灌水同時施用が青枯病の発病を抑制し、硫酸カルシウムの施用も発病を軽減した (図-5)。これらの結果は、カルシウムの灌水同時施用がトマト青枯病の発病抑制に有効であることを示している。

2 有機物施用がトマトのカルシウム吸収および青枯病の発病に及ぼす影響

有機物施用が病害の発生に影響を及ぼすことは古くから知られている。その詳細な機構は明らかになってい

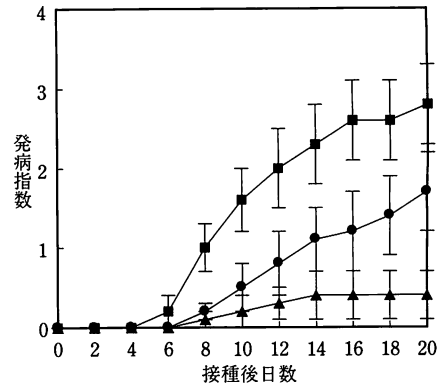


図-6 カルシウム含有率の異なる堆肥の施用がトマト青枯病の発病に及ぼす影響

接種方法：灌漑接種。■：対照，●：バーク堆肥施用，▲：牛ふんバーク堆肥施用。発病指数は 0：健全～4：枯死。図中の垂線は標準誤差を示す。

いが、前記の結果から有機物施用がカルシウム吸収に影響を与え、それが病害発生に関与する可能性を推測した。そこで、カルシウム含量の異なる堆肥の施用がトマトのカルシウム吸収および青枯病の発病に及ぼす影響について検討した。その結果、堆肥のカルシウム含量に対応してカルシウム吸収が顕著に高まること (表-3)、並びに青枯病の発病がカルシウム吸収の増加に対応して遅延・抑制されること (図-6) が明らかとなった。本結果は、有機物施用による発病抑制に作物のカルシウム吸収が関与する可能性を示している。

おわりに

以上の結果は、カルシウム吸収によるトマト青枯病抵抗性の向上が総合防除技術の一手段として有効である可能性を示しており、栽培現場で適用可能な新たな青枯病抑制技術、ひいては各種土壌病害対策技術の確立に寄与するものと考えられる。今後、本稿のような養分管理と病害との関係に関する研究が進展し、現場技術として確立されることを期待したい。

参考文献

- 1) ENGELHARD, A. W. (ed.) (1989) : Soilborne Plant Pathogens : Management of Diseases with Macro- and Microelements, APS Press, St. Paul, 217pp.
- 2) NAKAHO, K. et al. (1996) : Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 62 : 234 ~ 239.
- 3) NAKAHO, K. (1997) : ibid. 63 : 83 ~ 88
- 4) 西尾道徳 (1984) : 東北大農研報. 36 : 67 ~ 75.
- 5) 山崎浩道 (2004) : 野茶研報. 3 : 1 ~ 56.
- 6) 野菜試験場 (1984) : 最近における野菜・花きの連作障害の実態, 野菜試験場研究資料第 18 号, 195pp.