

ジャガイモ疫病菌の系統の分布変動とその要因

独立行政法人農業技術研究機構北海道農業研究センター か とう まさ やす
加 藤 雅 康

はじめに

ジャガイモ疫病はジャガイモの最も重要な病害の一つである。疫病は冷涼湿潤な天候下で爆発的なまん延を引き起こす。このため、国内外で多くの研究が行われてきた。しかし、本病の発生生態については未だ不明な点が多く残されている。例えば、第一次伝染源として何が重要であるか、1回の分生子の飛散でどの程度広がるか、1シーズンの伝播範囲はどの程度であるか、などについては不明である。これらの点を解明するには、疫病菌 (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) の個体を詳細に識別することが必要である。近年、分子マーカーを用いた識別法が開発され、世界各国で系統の類別研究が進められた。その結果、世界的な疫病菌の伝播や系統の変遷が明らかとなった。ここでは、日本を含め世界各国における疫病の系統の変動について述べ、それが引き起こされた要因について考察する。

I 系統識別の指標

現在ジャガイモ疫病菌の系統識別に用いられている指標には、交配型 (A1, A2)、酵素多型、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)、メタラキシル耐性、DNA多型、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がある。これらを組み合わせることによって多数の系統の識別が可能である。指標のうち、レースとメタラキシル耐性は品種を含めた栽培方法に大きく依存しているが、そ

れ以外の指標は栽培方法とは無関係である。

日本の疫病菌は、主に交配型、塊茎スライス上の気中菌糸、酵素多型およびオートミール寒天培地上の菌糸生育によって識別されており、これらによって6つの系統に分けられる (表-1)。

II 世界的規模における疫病菌の移動

ジャガイモ疫病菌の起源には中央メキシコ説と南米説があるが、いずれにせよ中南米である。

中南米から第1回目の疫病菌の世界的移動が起きたのは1840年代のことで、北アメリカやヨーロッパで初発生が報告された (BOURKE, 1964)。本病の大発生によって、アイルランドでは「ジャガイモ飢饉」を起こした。その後、種いもの人為的な移動により、罹病種いものが伝染源となって世界各国に疫病菌が広がったといわれている。GOODWIN et al. (1994) は世界各国の疫病菌の系統識別を行い、世界各地に普遍的に分布する US-1 系統の存在を明らかにし、「ジャガイモ飢饉」を引き起こした系統が現在まで生き延びている可能性があると考えた。

再び世界的規模で疫病菌の移動があったのは、1970年代末以降のことである (FRY et al., 1993; SPIELMAN et al., 1991)。1984年にA2型がメキシコ以外では初めてスイスで発見され (HOHL and ISELIN, 1984)、その後A2型が世界中に存在していることが判明した (FRY et al., 1993)。この時に移動した疫病菌にはA2型だけではなくA1型も存在し、様々な系統がメキシコから移動したと考えられている。このような移動が起きた原因とし

表-1 日本におけるジャガイモ疫病菌系統とその性質

系統	交配型	塊茎スライス上の気中菌糸	オートミール寒天培地上の菌糸生育	酵素多型 ^{a)}	
				Gpi ^{b)}	Pep ^{b)}
US-1	A1	短	不良	86/100	92/100
JP-1	A2	長	良好	100/100	96/96
A	A1	長	不良	100/100	100/100
B	A1	長	良好	100/100	98/98
C	A1	長	不良	100/100	98/98
D	A1	長	良好	100/100	100/100

a) 数値はバンドの移動度を表す。b) Gpi: グルコースホスフェートイソメラーゼ; Pep: ペプチダーゼ。

て、1976 年は不作のために、メキシコからヨーロッパへジャガイモが輸出されたことによるという説もある (NIEDERHAUSER, 1991)。

Ⅲ 日本における疫病菌の系統の変遷

1 1980 年代後半から 90 年代前半

交配型を指標として疫病菌の系統の分布調査が 1987 年から 93 年まで行われた (MOSA et al, 1989; KATO et al, 1998)。交配型、培養的性質、酵素多型や DNA 分子マーカーを用いた系統識別によって、日本には 2 つの系統が存在することが判明した。これらは交配型で識別でき、A1 型の菌は US-1 系統に、A2 型の菌は JP-1 系統に属した (表-1)。JP-1 系統の分離割合は、1987 年に北海道で 54%であったが、その後次第に増加し、1992 年には 97%に達した (表-2)。なお、1987 年より前に分離された保存菌株には A2 型は見つかっていない (MOSA et al., 1993)。

1987 年には、北海道南西部の渡島半島では US-1 系統しか分離されなかったが、その他の多くの地域では両系統とも分離された。1988 年には、渡島半島でも JP-1 系統が分離され、北海道のほぼ全域で両系統の分布が確認された。1989 年には、北海道東部で US-1 系統が分離されなくなったが、北海道西部では US-1 系統が優占していた。その後、US-1 系統の分布域は次第に縮小し、1993 年には北海道西部のごく一部の地域だけになった。このように、北海道では JP-1 系統の割合が高い地域は東部から西部へ広がっていった。

本州以南では、1988 年に中部地方以西では JP-1 系統の割合が高かったのに対し、関東地方では US-1 系統と JP-1 系統の割合がほぼ半々であり、東北地方では US-1 系統の割合の方が高かった。1989 年になると JP-1 系統の割合はどの地方でも増加し、関東地方や東北地方でも 80%以上になった。1990 年も同様の傾向で (表-2)、US-1 系統が比較的高率に分離された地域は東北地方北部であった。このように、JP-1 系統の割合が高い地域は本州以南では南西から北東方向に広がっていった。

2 1990 年代後半の系統の変遷

1996 年に網走地域で従来の US-1 系統とも JP-1 系統とも性質が異なる新しい系統が 2 菌株分離され、これを A 系統と名付けた。その後の調査で、1997 年以降、新系統 (A, B, C, D 系統) は北海道全域に広く分布していることが明らかとなった (表-3)。1998 年および 99 年には新系統の割合が増加し、JP-1 系統の割合は減少した。新系統は、1997 年には北海道東部、とくに網走地域で高率に分離されたが、北海道南西部では新系統は

表-2 疫病菌 JP-1 系統の分離割合の年次変化^{a)}

地方	採集年						
	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993
北海道	54(54) ^{b)}	68(40)	81(204)	86(211)	90(78)	97(89)	97(96)
東北		20(10)	79(14)	81(107)			
関東		59(22)	98(47)	100(9)			
中部		83(6)	90(29)	70(10)			
近畿		75(4)	96(26)	100(5)			
中国		67(6)	97(39)	100(1)			
四国		100(6)	87(15)	100(13)			
九州		100(22)	100(118)	100(30)			

a) KATO et al., 1998 より作成, b) 単位は%, カッコ内は分離菌株数.

表-3 北海道においてジャガイモ疫病菌の各系統が分離された圃場数

採集年	地方 ^{a)}	US-1 系統	JP-1 系統	新系統 ^{b)}
1997	南西部	0	54	0
	中央部	0	3	3
	東部	0	45	63
1998	南西部	1	47	21
	中央部	1	19	25
	東部	0	67	110
1999	南西部	0	2	30
	中央部	0	0	2
	東部	0	8	31

a) 南西部：渡島、檜山、胆振、後志；中央部：石狩、空知、上川；東部：十勝、釧路、根室、網走。b) 新系統：A, B, C, D 系統。

見つからなかった。1998 年には新系統の分布地域が拡大したが、北海道南西部では新系統の割合は依然として低かった。1999 年になると、新系統は北海道全域で高度に優占するようになった。1998 年には九州でも新しい系統が分離されたが、依然として JP-1 系統が優占していた。

Ⅳ 系統交替の要因

以上述べたような優占系統の交替を引き起こす要因はいくつか考えられる。栽培方法と関係の深いものには、レース特異的抵抗性遺伝子保有品種の栽培と殺菌剤耐性がある。栽培方法と無関係なものには、病原力、塊茎中における生存能力、第一次病斑形成の早晚などがある。ここでは、日本の疫病菌の系統交替に関係があると考えられる要因を取り上げる。

1 レース

ジャガイモには 11 個の *Solanum demissum* L. 由来のレース特異的抵抗性遺伝子が見つかり、R1,

R2, …, R11と名付けられている。日本では今までR1～R4の4つの抵抗性遺伝子が導入され、栽培品種となった。このうち、R1遺伝子保有品種の育成は1950年代から行われ、現在「デジマ」、「ワセシロ」、「トヨシロ」、「ホッカイコガネ」などが栽培されている。R2とR4遺伝子保有品種では1960～70年代に僅かに栽培されたが、80年代になると栽培されなくなった。R3遺伝子保有品種として、1983年に「コナフブキ」(R1R3)が育成され、現在も北海道東部で広く栽培されている。1970年以降の北海道における主要品種の作付面積の変遷を表-4に示した。レース特異的抵抗性遺伝子保有品種の割合は1975年には10%未満であったものが、95年には約33%に増加した。抵抗性品種の作付け割合は地域によって偏りがあり、北海道東部で高く、南西部では低い。

1987年以降に分離されたUS-1系統の菌株を罹病性品種とR1～R10(R6を除く)のレース判別品種に接種したところ、罹病性品種しか侵すことができなかった。一方、JP-1系統の大部分の菌株はR1, R3, R4, R5およびR7を侵すことができた(加藤ら, 1994)。さらに、A系統, B系統の菌株もR1, R3, R4を侵すことができた。現在利用されている抵抗性遺伝子はR1とR3だけなので、JP-1系統, A系統とB系統は全ての栽培品種を侵すことができる。

イネいもち病では抵抗性品種の作付け割合とそれに対する病原性レースの割合との間に相関関係があり、抵抗

性品種の作付け割合が20%程度の時、病原性レースの割合が75%に達したという報告がある(矢尾板ら, 1977)。疫病菌の系統交替が進行した時点の北海道におけるレース特異的抵抗性品種の作付け割合は15%～33%であり(表-4)、レースの系統間の違いがUS-1系統からJP-1系統への交替の要因の一つであると考えられる。抵抗性品種の作付け割合が5%前後である北海道南西部でも系統の交替は起こったことを考え合わせると、US-1系統からJP-1系統への急速な交替はレースの違い以外の要因も関与していると考えられる。しかし、JP-1系統からA系統への交替はレースによって説明できない。

1983年にR1遺伝子保有品種から分離された菌株はUS-1系統であった。このことは、US-1系統にも高次レースが存在することを示唆している。1987年以降、US-1系統が罹病性品種しか侵せないレースのみになった理由として、US-1系統の高次レースは病原力が低かったことが考えられるが、明らかではない。

2 殺菌剤耐性

疫病の防除に広く使われている殺菌剤には、銅剤、マンゼブ剤、TPN剤、メタラキシル剤、フルアジナム剤などがある。このうち、フェニルアミド剤に対する感受性に菌株間で違いがあることが報告されている(DAVIDSE et al., 1981)。

メタラキシル剤は1987年にジャガイモ疫病に使用が開始され、1989年には耐性菌の出現が確認された(堀田・谷井, 1998)。メタラキシル耐性の程度には菌株間で差があり、感受性、弱耐性、耐性に分けられる。1987年から93年に分離されたUS-1系統はほとんど全て感受性菌であった。一方、JP-1系統には感受性菌、弱耐性菌、耐性菌が存在し、1989年以降感受性菌の割合が減少し、弱耐性菌、耐性菌の割合が増加した(加藤ら, 1994)。ところが、1998年にJP-1系統は感受性菌の割合が再び高くなった。1996年以降に出現した新しい系統の中では、A系統のほとんど全ての菌株は耐性菌であったが、B系統には弱耐性菌が多かった(加藤ら, 1999)。耐性菌が出現した後のUS-1系統からJP-1系統への交替現象とA系統の優占化は、メタラキシル耐性の違いによっても説明できると考えられる。

3 病原力

病原力を感染率、病斑拡大速度、遊走子のう形成量、接種してから遊走子のう形成までの時間などの要素に分け、系統間の差を検出する研究が行われている。

イギリスでは1982年を境にミトコンドリアDNAハプロタイプがIb型からIa型やIIa型の系統へと交替

表-4 北海道におけるジャガイモ主要品種の作付け割合の推移^{a)}
単位%

品 種	抵抗性 遺伝子	年 度				
		1975	1980	1985	1990	1995
男爵薯	r	25.5	23.1	22.5	26.2	26.3
メークイン	r	7.3	12.2	12.3	13.0	11.4
紅丸	r	33.6	32.5	34.3	24.7	18.3
農林1号	r	25.7	17.1	10.1	9.1	6.4
r品種小計		91.9	84.9	79.2	73.0	62.4
エニワ	R1	6.2	6.5	3.4	2.0	1.8
トヨシロ	R1	— ^{b)}	3.7	6.4	9.6	10.5
ワセシロ	R1	—	1.2	2.9	3.6	3.0
コナフブキ	R1R3	—	—	3.6	8.4	17.4
R品種小計		6.2	11.4	16.0	23.6	32.7
その他		2.0	3.7	4.4	3.5	4.9
作付面積 (ha)		71,400	64,700	75,943	67,545	65,100

a) 北海道農務部畑作振興課, 北海道農政部畑作園芸課「北海道における馬鈴しょの概況」より作成した。

b) —: 育成前。

した。圃場抵抗性がある「Cara」や「Stirling」上で、Ia型やIIa型の菌株の適応度指数（感染効率×病斑当たりの遊走子のう形成量）がIb型の菌株より高かった（DAY and SHATTOCK, 1997）。アメリカ合衆国では、1990年代前半にUS-1系統に替わってUS-7, US-8系統が増加した。後者は、接種してから遊走子のう形成までに要する時間、病斑面積や遊走子のう形成量の点で優れており、シミュレーションの結果、US-8系統による疫病を防除するためには、US-1系統による疫病より殺菌剤散布間隔を短くする必要があった（KATO et al., 1997）。日本の疫病菌のJP-1系統はUS-1系統より病斑拡大速度が速く（加藤ら、未発表）、病原力の違いが交替の一因であるかもしれない。

お わ り に

世界的にみると少なくとも2回の疫病菌の大移動があり、日本でも1980年代から疫病菌の優占系統が2回交替したことが明らかになった。系統の交替により、抵抗性品種の栽培や殺菌剤の使用法に注意を払う必要が生じた。今後どのような性質の系統が出現し、変動するかを予測することは困難で、モニタリングによってのみ知ることができる。

系統交替の要因を解明することは困難である。レースや殺菌剤耐性の検定は環境条件に影響されにくい、病

原力の差は品種、植物の生育ステージ、温度条件など、環境条件の影響を受けやすい。栽培品種や殺菌剤の使用に大きな変化がない場合には、病原力の違いなどによって交替が起きると予想されるが、その際には、様々な環境条件を考慮した実験の積み重ねが必要であろう。

最後に、国公立農試をはじめ疫病菌の菌株収集に協力をいただいた多くの方々に厚くお礼申し上げる。

引 用 文 献

- 1) BOURKE, P. M. A. (1964): Nature (Lond.) 203: 805~808.
- 2) DAVIDSE, L. C. et al. (1981): Neth. J. Plantpathol. 87: 65~68.
- 3) DAY, J. P. and R. C. SHATTOCK (1997): Eurp. J. Plant Pathol. 103: 379~391.
- 4) FRY, W. E. et al. (1993): Plant Dis. 77: 653~661.
- 5) GOODWIN, S. B. et al. (1994): Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91: 11591~11595.
- 6) HOHL, H. R. and K. ISELIN (1984): Trans. Br. Mycol. Soc. 83: 529~530.
- 7) 堀田治邦・谷井昭夫 (1998): 北海道立農試集報 74: 19~26.
- 8) KATO, M. et al. (1997): Phytopathology 87: 973~978.
- 9) ——— et al. (1998): Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 64: 168~174.
- 10) 加藤雅康ら (1994): 日植病報 60: 358.
- 11) ———ら (1999): 同上 65: 358~359.
- 12) MOSA, A. A. et al. (1989): Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 55: 615~620.
- 13) ——— et al. (1993): Plant Pathol. 42: 26~34.
- 14) NIEDERHAUSER, J. S. (1991): *Phytophthora infestans* the Mexican connection. In Lucas, J. A. et al. (eds.), *Phytophthora*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 25~45.
- 15) SPIELMAN, L. J. et al. (1991): Plant Pathol. 40: 422~430.
- 16) 矢尾板恒雄ら (1977): 新潟農試研報 26: 53~62.

(18ページから続き)

～埴土（減水深1cm/日以下）, [九州の普通期栽培地帯：埴土～埴土（減水深1.5cm/日以下）：湛水散布：1回

アニロホス・エトキシスルフロンのベンフレセート粒剤
キタコンビ1キロ粒剤 (20666: アベンティス クロップサイエンス ジャパン) 13.8.22

アニロホス 4.0%
エトキシスルフロンの 0.21%
ベンフレセート 4.0%

移植水稻：北海道：水田一年生雑草及びマツバイ・ホタルイ・ウリカワ・ヘラオモダカ・ヒルムシロ・エゾノサヤヌカグサ・セリ・アオミドロ・藻類による表層はく離：移植後5~20日（ノビエ2.5葉期まで）：埴土～埴土（減水深2cm/日以下）：湛水散布：1回

アニロホス・エトキシスルフロンのピラゾスルフロンのエチル粒剤

ハイコンビ1キロ粒剤 (20666: アベンティス クロップサイエンス ジャパン, 20668: 日産化学工業) 13.8.22

アニロホス 4.0%
エトキシスルフロンの 0.15%
ピラゾスルフロンのエチル 0.15%

移植水稻：水田一年生雑草及びマツバイ・ホタルイ・ウリカワ・ミズガヤツリ（北海道を除く）・ヘラオモダカ（北海

道、東北）・ヒルムシロ（北海道、東北、関東・東山・東海、九州）・エゾノサヤヌカグサ（北海道）・セリ（東北を除く）・アオミドロ・藻類による表層はく離（北陸を除く）：[北海道、東北：移植後5~20日（ノビエ2.5葉期まで）], [北陸、関東・東山・東海の普通期・早期栽培地帯、近畿・中国・四国の普通期栽培地帯、九州の普通期・早期栽培地帯：移植後5~15日（ノビエ2.5葉期まで）]: [北海道：埴土～埴土（減水深2cm/日以下）], [東北：埴土～埴土（減水深1.5cm/日以下）], [北陸、関東・東山・東海の普通期栽培地帯：埴土～埴土（減水深2cm/日以下）], [関東・東山・東海の早期栽培地帯：砂埴土～埴土（減水深1cm/日以下）], [近畿・中国・四国の普通期栽培地帯：砂埴土～埴土（減水深2cm/日以下）], [九州の普通期栽培地帯：埴土～埴土（減水深1.5cm/日以下）], [九州の早期栽培地帯：埴土～埴土（減水深1cm/日以下）]: 湛水散布：1回

アニロホス・ピラゾスルフロンのエチル粒剤

イネガード1キロ粒剤 (20669: 日産化学工業) 13.8.22

アニロホス 4.0%
ピラゾスルフロンのエチル 0.30%
移植水稻：水田一年生雑草及びマツバイ・ホタルイ・ヘラオモダカ（北海道、東北）・ウリカワ（九州を除く）・ミズガヤツリ（北海道を除く）・ヒルムシロ（北陸を除く）・エゾ (30ページへ続く)