

国内におけるトマト葉かび病菌レースの変遷

野菜茶業研究所 ^{くぼ}窪 ^た田 ^{まさ}昌 ^{はる}春

はじめに

トマト葉かび病は、糸状菌の1種である *Passalora fulva* (COOKE) BRAUN [異名: *Fulvia fulva* (COOKE) CIFERRI, *Cladosporium fulvum* COOKE] による葉の病害であり、円～不整形で白～黄色の病斑が形成される (図-1)。葉裏の病斑上には灰～薄紫、茶、黄褐色等のかびを生じ、大量の分生胞子が形成され、二次伝染源となる。病勢が進むと葉が枯れ上がり、生育不良となる。

このトマト葉かび病菌では、宿主であるトマトがもつ抵抗性遺伝子 (*Cf*) に gene-for-gene によって対応する病原性レースの分化が認められている。トマト葉かび病菌の場合、抵抗性遺伝子 *Cf-2* をもつ品種を侵すレースをレース 2、二つの抵抗性遺伝子 *Cf-2* と *Cf-4* をもつ品種を侵せるレースをレース 2.4 と表す (表-1)。葉かび病菌のレース判別は、各菌株の分生胞子を判別用品種 (表-1) の葉に接種し、発病の有無によって行う。KANWAR et al. (1980 a; 1980 b) によると、トマト葉かび病菌の抵抗性遺伝子は、トマトの野生種などから、これまでに 24 個見つかっているが、抵抗性反応が不明瞭なものや遺伝子の分離が不確実なものも含まれ (BOUKEMA and GARRETSEN, 1975; LATERROT, 1986; LINDHOUT et al., 1989)、現在は表-1 の判別用品種を用いてレースの判別を行うのが一般的である。

近年の化学農薬の使用を減らした栽培や作用スペクトラムが小さい生物資材の使用などにより、このトマト葉かび病が大きな問題となっている。特に、栽培期間が長く、登録農薬も少ないミニトマトにおける春～梅雨時期のハウス内でのまん延は、生産者にとっては大きな脅威となっている。抵抗性遺伝子を有する品種も各種苗メーカーにより市販されており、新たな抵抗性遺伝子を導入した品種が普及した後の一定期間は葉かび病の発生を防いできているが、これまで国内で普及したいずれの抵抗性品種においても葉かび病が発生している。

本稿においては、これまで国内で発生したトマト葉かび病菌のレースの変遷の概要を振り返る。

I レース未分化時代 (～1973年)

我が国におけるトマト葉かび菌のレースの最初の調査は岸 (1962) によるものであり、茨城、千葉、神奈川、山梨、長野、静岡、大阪、高知、福岡の各県から 1956～59年に採集された 52 菌株がレース 0 と判別され、当時、静岡県内にあった農林水産省園芸試験場で分離された 2 菌株がレース 3 と判別された。当時でも海外では抵抗品種の導入と、それらを侵す新レースの発生が報告されていたが、国内では抵抗性品種はまだ市販されておらず、新レースが発生する可能性も低かったと考えられる。ただし、園芸試験場内では育種研究素材として抵抗性品種も栽培されていたため、病原性が分化した菌株が発生したのではないかと考察されている。しかし、レース 3 の判別に用いられた品種は、その後、レース判別には不適切であるとされ、現在はそれらの品種を用いて判別されたレース 3 はレース 0 に含まれるとされている (山田・我孫子, 2002)。

1971～73年に採集された菌株を用いた岸・我孫子



図-1 トマト葉かび病の病徴 (上左: 葉表, 上右: 葉裏)

Races of the Tomato Leaf Mold Pathogen in Japan. By Masaharu KUBOTA

(キーワード: トマト葉かび病, レース)

表-1 国内に発生したトマト葉かび病菌レースに対する判別品種の反応

判別品種 (抵抗性遺伝子)	レース							
	0	2	2.4	2.4.11	4	4.11	4.9	4.9.11
Pontentate	●	●	●	●	●	●	●	●
Vetomold (<i>Cf-2</i>)	—	●	●	●	—	—	—	—
Purdue 135 (<i>Cf-4</i>)	—	—	●	●	●	●	●	●
MoneyMaker-Cf-5 (<i>Cf-5</i>)	—	—	—	—	—	—	—	—
Ontario 7818 (<i>Cf-6</i>)	—	—	—	—	—	—	—	—
MoneyMaker-Cf-9 (<i>Cf-9</i>)	—	—	—	—	—	—	●	●
Ontario 7716 (<i>Cf-4, 11</i>)	—	—	—	●	—	●	—	●

●：発病，—：発病なし。

(1976)の調査では、岩手、東京、神奈川、静岡、鳥取、福岡、大分、宮崎、鹿児島各都県から採集した48菌株はレース0、千葉、神奈川、静岡、奈良、福岡、大分の各県から採集された12菌株はレース1と判別された。しかし、レース1の判別に用いた品種もレース判別には不適当であるとされ (BOUKEMA and GARRETSEN, 1975; 山田・我孫子, 2002), 現在はレース1もレース0に含まれるとされている。

以上、1973年までに国内で認められたトマト葉かび病菌のレースは、現在用いられているレース検定品種を用いた判別では、いずれもレース0であった。当時、国内の生産現場においては抵抗性品種が導入されておらず、レースの分化が認められなかったことはしかるべき状況といえよう。

II レース2の出現とまん延 (1970年代後半～90年代)

1977～79年に長野県内で採集された8菌株は、藤森ら (1980)によりレース2と判別された。このころ、葉かび病抵抗性といわれる品種も栽培されており、これら一部の品種に、藤森ら (1980)によってレース2と判別された分離菌株を接種した試験において発病が認められたため、これらの品種は*Cf-2*による抵抗性であると考えられる。その後、1992～93年に岩手と岐阜県から採集された20菌株がレース2であることが尾崎・白川 (1996)によって明らかにされた。当時、葉かび病抵抗性品種もかなり栽培されていたと思われるが、その多くは*Cf-2*による抵抗性と考えられる。しかし、この20菌株の多くは抵抗性をもたない品種から分離されており、レース2がこれらの菌株を分離した地域では広くまん延していたと考えられた。

山田・我孫子 (2002)による、1996～98年に全国から採集された菌株を用いた研究では、分離源のトマト品

種のほとんどは抵抗性をもたない品種であったにもかかわらず、1973年までの全国的な調査で唯一であったレース0は131菌株中8菌株のみであり、それに代わってレース2が113菌株認められ、中部、中国、四国、九州地方で分離された唯一のレースであった。このレース2は1970年代に国内に現れ、*Cf-2*を有する品種が広く普及するのに伴い、90年代には国内を席卷したものと考えられる。しかし、このレース2のほかにレース2.4, 2.4.11が関東と東北地方でわずかながら分離された。1996年に*Cf-4*を有する品種が市販され、早くから導入された地域において、この品種を侵すレース2.4と2.4.11がまん延、定着したと推測される。また、関東地方には種苗メーカーが数多く存在し、育成中のもも含めた様々な品種が小規模で栽培されていることもその要因の一つと考えられる。

III *Cf-4, 9*を有する抵抗性品種の導入とレースの多様化 (2000年～)

2000年以降、有機栽培への関心も高まり、化学農薬を減らし、灰色かび病対策には生物防除資材が多く使われるようになった。一方、*Cf-4*を有する品種が広く導入され、特に有機栽培におけるその効果が期待された。実際にレース2がまん延している状況では、栽培現場においても、その抵抗性が有効であった。しかし、*Cf-4*を有する品種でも葉かび病の発生が見られるようになり、SATOU et al. (2005)が2003年に愛媛県内で栽培された*Cf-4*を有する品種から採集した菌株のレース検定を行ったところ、レース2.4, 2.4.11, 4, 4.11と判別された。このうち、レース2.4と2.4.11は、山田・我孫子 (2002)による1998年以前に分離された菌株の調査では、愛媛県を含む西日本では認められておらず、*Cf-4*を有する品種の普及により、この地域でも急速にまん延したと思われる。レース4と4.11は国内で初めて発

見された。その翌年の2004年の福島県からの採集菌株を仁井ら(2005)がレース検定した結果では、レース2.4, 2.4.11と4が混在した。福島県では、1998年以前の山田・我孫子(2002)の調査でもレース2.4が分離されており、本県が関東地方周辺の多様なレースが分布する地域の範囲内であったと思われるが、レース4についてはこの地域では初めて発見された。これらの福島県の菌株は抵抗性遺伝子をもたない品種から分離されており、これらのレースが、栽培されている品種の抵抗性遺伝子にかかわらず、この地域にまん延していることが示唆された。

2006年ごろからは*Cf-9*を有する品種も普及したが、07年には関東地方と福島県においてレース4.9, 4.9.11が国内で初めて発見され、新レースが抵抗性品種普及の1年後には発生したことが認められた(ENYA et al., 2009)。*Cf-9*を侵すレースの発生について、愛媛と福島県での*Cf-4*を侵すレースの発生事例と比べると、抵抗性品種の導入・普及から新レース発生までの期間が縮まっていると思われる。また、このレース4.9, 4.9.11が見つかったのと同じ県においてレース0と4も分離され、この地域でも各種レースが混在していることがうかがわれた。

一方、熊本県内から分離された21菌株を東ら(2008)がレース検定したところ、レース0, 2, 4と4.11と同定され、*Cf-4*保有品種を侵すレースがこの地域で初めて認められた。また、これらの*Cf-4*保有品種を侵すレースは、関東地方などで1990年代に認められたレース2.4や2.4.11ではなく、レース4と4.11であった。また、レース0も高い頻度で分離されており、多様なレースが入り乱れて混在していることが示された。この地域でも、1990年代のレース2の占有状態から、その後、*Cf-4*を有する抵抗性品種の導入に伴ってレースが多様化したことが推測される。同年に関東地方などで見つかった*Cf-9*保有品種を侵すレースは熊本県では認められず、同県においては*Cf-9*を有する品種の防除への有効性も認められていた。

2008年以降全国から採集された菌株について、飯田ら(2009)が現在解析を進めているが、07年に関東地方と福島県で見つかったレース4.9と4.9.11が当地域以外でも分離されている。今後、これらの*Cf-9*を有する品種を侵すレースの発生地域の拡大が懸念される。

以上から2000年以降は、新たな抵抗性品種に対応した新レースが次々と発生するとともに、各地域で栽培される品種の状況によっては様々なレースが混在する状況になっていることがうかがわれる。

IV 新レース発生のメカニズム

国内におけるトマト葉かび病菌のレースの変遷は前章までに述べた通りであるが、海外では古くから抵抗性品種の導入と新レースの発生による抵抗性品種の罹病化が報告されており、数多くのレースが記録されている。STERGIOPOULOS et al. (2007)は世界各地から採集した菌株について、抵抗性遺伝子*Cf-2, 4, 9*にgene-for-geneで対応する非病原性遺伝子*Avr2, Avr4*と*Avr4E, Avr9*の塩基配列を決定し、この遺伝子領域では、1変異源からの伝搬のみによるとは考えにくい、塩基配列の欠失や塩基置換による多様な変異が蓄積していることを示し、それによりレースの変異が盛んに起こっていることを示唆した。1塩基置換による変異が病原性の変異にかかわることも報告している。STERGIOPOULOS et al. (2007)は、これらの遺伝子領域について交配による組換えも示唆しているが、本菌の有性世代は今のところ見つからない。一方、全ゲノム領域を使ったRAPD解析(佐藤, 未発表)では、国内から分離された菌株間での多型が少ないことが確認され、非病原性遺伝子の領域では、他の領域と比較して特異的に短期間で変異が蓄積していると考えられた。抵抗性遺伝子をもたない品種からも多様なレースの菌株が分離されることから、これらのレース分化にかかわる変異は環境中においては中立的であり、多様な変異が蓄積しやすいと考えられる。以上のように非病原性遺伝子における高頻度で多様な変異や欠失によって新レースの分化が起こり、さらに抵抗性品種の画一的な栽培による淘汰圧により、新レースが局地的に急速にまん延すると推測される。STERGIOPOULOS et al. (2007)は、非病原性遺伝子での点変異においては同義置換よりもアミノ酸の置換を伴う塩基置換が多く認められることを示し、抵抗性品種による強い淘汰が働いていることを示唆した。一方、国内においては、作物の品質面などにより抵抗性遺伝子を有さない品種も栽培されており、局地的にまん延した各レースが、これらの抵抗性遺伝子を有さない品種で混在して生存していくことが予想できる。

この中においても、本邦で見つかったレース4.9, 4.9.11はこれまで世界的にも発生例がない全くの新レースであり、国内において変異により発生したと推測される。葉かび病菌は、種子への付着などにより種子伝染するとされているが、新レースは、特定の変異の発生地域から伝搬するよりも、各地域における変異によって発生している可能性が高いと思われる。今後、多数の菌株を用いた遺伝的解析により、新レースの伝搬あるいはまん

延の過程が解明されることを期待する。

おわりに

国内の市販品種には *Cf-2*, *4*, *9* の抵抗性遺伝子が導入されているが、これらの各品種を侵すレースが既に発生している。そのため、各地域に分布するレースを把握し、有効な抵抗性品種を用いる必要がある。しかし、抵抗性遺伝子の *Cf* 番号が種苗メーカー間で統一されておらず、栽培現場において混乱が見られる。種苗メーカーには、国際的に認められている *Cf* 遺伝子のナンバリングに従って、市販品種が有する抵抗性遺伝子を公開することを希望する。また、今後 *Cf-5*, *6* の抵抗性遺伝子について国内の品種への導入が期待されるが、*Cf-5* を侵すレースは海外では既に発生が認められており (LINDHOUT et al., 1989), *Cf-5* を有する品種が普及した場合にも、その抵抗性の有効期間は短いと予想される。一方、*Cf-6* を侵すレースは、まだ世界的にも報告がない。

いずれにせよ、単期間のうちに次々と新しいレースが発生しうることが明らかにされているとともに、多様なレースが同一地域内で生存していることが示されたことから、抵抗性品種のみによる防除は、今後不可能であると考えられる。トマトの生産現場においては、病原菌のまん延に伴う病原菌の変異の機会の増加と、それに続くレースの多様化を防ぐためにも、化学農薬の使用も含めて、葉かび病菌の密度を低く保つ必要がある。

幸い「トマト」に対する化学農薬は多数登録があり、それらのローテーション散布により防除が可能であると考えられる。しかし、渡辺ら (2009) によるとアゾキシストロビン水和剤に対する耐性菌の発生が疑われてお

り、今後、同系の殺菌剤の使用に際しては、使用地域での耐性菌の存在の有無にも注意を払う必要がある。一方、ミニトマトでは、収穫前散布の日数制限もあり、登録農薬が極端に少ない。そのうえ、抵抗性遺伝子の導入も、大王、中玉トマトに比べて遅れており (佐藤ら, 2005), 防除が非常に困難となっている。今後、抵抗性誘導剤、生物資材や特定農薬等、収穫前日数に制限がなく安全な資材の早急な登録が強く望まれる。耕種的には高湿度を避けることで葉かび病の発生を低減できるが、同病の発生後の送風は二次伝染を助長するため注意が必要である。消費者などからは有機栽培が強く望まれているが、高湿度を伴う秋～春の施設栽培においては、既存技術の中では、防除効果が高い農薬を使わずに葉かび病の発生を抑えることは困難であろう。

引用文献

- 1) BOUKEMA, I. W. and F. GARRETSSEN (1975): *Euphytica* **24**: 105 ~ 116.
- 2) ENYA, J. et al. (2009): *J. Gen. Plant Pathol.* **75**: 76 ~ 79.
- 3) 藤森基弘ら (1980): 園芸学会春季要旨: 208 ~ 209.
- 4) 東 貴彦ら (2008): 第76回九州病害虫研講要: 3.
- 5) 飯田祐一郎ら (2009): 日植病大会講要: 144.
- 6) KANWAR, J. S. et al. (1980 a): *Rep. Tomato Gen. Coop.* **30**: 20 ~ 21.
- 7) ——— et al. (1980 b): *ibid.* **30**: 22 ~ 23.
- 8) 岸 國平 (1962): 日植病報 **26**: 189 ~ 196.
- 9) ———・我孫子和雄 (1976): 同上 **42**: 497 ~ 499.
- 10) LATERRROT, H. (1986): *Neth. J. Plant Pathol.* **92**: 305 ~ 307.
- 11) LINDHOUT, P. et al. (1989): *ibid.* **95**: 143 ~ 148.
- 12) 仁井智己ら (2005): 北日本病虫研報 **56**: 42 ~ 43.
- 13) 尾崎克己・白川 隆 (1996): 北日本病虫研報 **47**: 63 ~ 64.
- 14) SATOU, M. et al. (2005): *J. Gen. Plant Pathol.* **71**: 436 ~ 443.
- 15) 佐藤 衛ら (2005): 関西病虫研報 **47**: 47 ~ 48.
- 16) STERGIPOULOS, I. et al. (2007): *MPMI* **20**: 1271 ~ 1283.
- 17) 渡辺秀樹ら (2009): 日植病大会講要: 152.
- 18) 山田憲吾・我孫子和雄 (2002): 日植病報 **68**: 36 ~ 38.

発生予察情報・特殊報 (21.4.1 ~ 4.30)

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.ne.jp/>) でご確認下さい。

- ナス：すす斑病 (愛知県) 4/13
- ウメ：プラムボックスウイルス (仮称) による病害 (東京都：初) 4/8
- ニラ、ネギ：えそ条斑病 (IYSV) (茨城県：初) 4/21
- ピーマン：タバコナジラミバイオタイプ Q (沖縄県：初) 4/28