

特集：疫病

Phytophthora palmivora によるパパイヤ苗立枯病の発生と太陽熱消毒による防除効果

沖縄県 農林水産部 営農支援課 亀川^{かめかわ} 藍^{あい}・河野^{かわの} 伸二^{しんじ}
 沖縄県農業研究センター 澤^{たく} 岷^し 哲^{てつ} 也^や

はじめに

沖縄県では亜熱帯気候を活かしてマンゴーやパパイヤ、パッションフルーツ等の熱帯果樹の栽培が盛んである。本県のパパイヤ生産量は、アブラムシが媒介するパパイヤ奇形葉モザイク病や台風被害を軽減するために防虫ネットを展張した平張施設が導入されたことにより増加した。一方、平張施設では樹高を低く維持する必要性から、株倒しや切戻しといった栽培が一部で行われているが、これらの方法では長期間樹高を低く維持することが難しいため、定植後3～5年以内に株を更新するのが一般的となっている。しかし、更新時に原因不明の苗立枯症や生育不良の発生が問題となり、生産現場では「連作障害」と称され、その原因はセンチュウやネダニ、土壌水分の過剰と推測されていた。筆者らが実態調査したところ、パパイヤ41圃場中14圃場で病原菌が関与した連作障害の発生が確認され(亀川ら, 2010 a), そのうち12圃場で認められた株の更新時に発生する苗立枯症については *Phytophthora palmivora* を病原菌とするパパイヤ苗立枯病であることを報告した(亀川ら, 2010 b)。パパイヤ苗立枯病はハワイやオーストラリアでも株の更新時に発生することから「連作障害」の一因として問題となっており(KO, 1971; VAWDREY, 2001), メトラキシル剤を中心とした化学的防除が行われている。しかし、本剤は本邦においてパパイヤでは未登録農薬であるため、農薬以外の防除技術の開発が求められている。一般に、*Phytophthora* 属菌は熱感受性が高く、これまでも太陽熱消毒を利用した防除事例が多数報告されていることから(LOPEZ-HERRERA et al., 1997; McGOVERN et al., 2000), その点に着目し、パパイヤ圃場における *P. palmivora* の土壌垂直分布と熱感受性について詳細に調査するとともに

に、パパイヤ苗立枯病に対する太陽熱消毒の防除効果を検討したので、その内容を紹介する。

I パパイヤ苗立枯病の発見経緯と病原菌の種同定

2007年12月～2008年4月にかけて、施設栽培パパイヤを対象に沖縄本島北部の24圃場、伊平屋島の7圃場、伊是名島の6圃場および宮古島の4圃場で連作障害の実態を調査したところ、株を更新した圃場は20箇所あり、そのうち14圃場で苗立枯症が認められた。苗立枯の症状は、葉が黄化・落葉し、植物全体が萎凋症状を呈し、株を引き抜くと根の主根が褐変または根全体が腐敗しており、地際部まで腐敗している株もあった(口絵① a, b, c)。14圃場で認められた苗立枯症の原因を調べるため、1圃場につき2～5本の罹病株を採集し、定法により単菌糸分離を行ったところ、12圃場で採集した罹病株から *Phytophthora* sp. が高頻度で分離された。また、含菌培地をパパイヤの地際部に有傷接種した結果、病原性が確認され、罹病部位より接種菌が再分離された。以上より、苗立枯症は *Phytophthora* sp. によって引き起こされることが明らかになった(亀川ら, 2010 a)。調査当時、本邦におけるパパイヤの病害は、*P. nicotianae* による軟腐病と *Phytophthora* sp. による苗立枯病(佐藤, 1987)が報告されていたが、分離菌株はすべて35℃での生育が認められず、遊走子のうが脱落性を有する点で *P. nicotianae* と性状が異なっていた。そこで、伊平屋島の罹病株から分離した oki-37 株を供試して形態観察および rDNA-ITS 領域の遺伝子解析を行った。

形態観察の結果、PDA培地上での菌叢は白色、放射状を呈し、気中菌糸をわずかに形成し、菌糸はサンゴ状で無隔壁、遊走子のうは遊走子のう柄上に external に形成し、脱落性、柄は短く、球形、卵形、楕円形等変化に富み、高さ1.8～6.9 μm の顕著な乳頭突起を1個有し、大きさは幅が11.6～33.0 μm、高さが13.0～65.5 μm で、L/B比は1.0～2.0であった(口絵① d, e, f; 表-1)。厚壁胞子は頂生または間生し、大きさは21.6～45.9 μm であった(口絵① i; 表-1)。また、本菌は既知 A2 タイプの *P. palmivora* P0633 菌株(岐阜大学流域科学研究セ

Seedling damping-off with Root rot and Control by Soil Solarization on Papaya Plant (*Carica papaya* L.) Caused by *Phytophthora palmivora*. By Ai KAMEKAWA, Shinji KAWANO and Tetsuya TAKUSHI

(キーワード: パパイヤ, 苗立枯病, *Phytophthora palmivora*, 土壌垂直分布, 太陽熱消毒)

表-1 *Phytophthora palmivora* と oki-37 株の形態比較

形態		oki-37 株	<i>Phytophthora palmivora</i> ^{a)}
無性生殖器官	遊走子のう形	卵形, 楕円形, 球形	卵形, 楕円形
	大きさ (μm)	13.0 ~ 65.5 × 11.6 ~ 33.0 (32.9 × 23.1) ^{b)}	32.5 × 44.2
	L/B 比	1.4 (1.0 ~ 2.0)	≤ 1.4
	乳頭	1つ	1つ
	脱落性	脱落性	脱落性
遊走子	直径 (μm)	2.8 ~ 12.8 (5.8)	— ^{c)}
厚壁胞子	頂生/間生	頂生, 間生	頂生, 間生
	直径 (μm)	21.6 ~ 45.9 (31.8)	33
有性生殖器官	雌雄同株性/雌雄異株性	雌雄異株性	雌雄異株性
造精子	直径 (μm)	11.3 ~ 15.6 (12.7)	12 ~ 16
	Configuration	底着	底着
造卵器	直径 (μm)	23.5 ~ 33.4 (29.9)	21 ~ 33
卵胞子	充満性/未充満性	未充満性	未充満性
	直径 (μm)	17.9 ~ 27.9 (23.0)	17 ~ 29

a) BUTLER, 1919, b) 最小値~最大値 (平均値), c) 未記述.

ンター保存株) と有性器官を形成したことから, 雌雄異株性の A1 タイプであった。造精子は造卵器に底着し, 大きさは 11.3 ~ 15.6 μm , 造卵器の大きさは 23.5 ~ 33.4 μm , 卵胞子は未充満性で大きさは 17.9 ~ 27.9 μm であった (口絵① g, h; 表-1)。これらの形態的特徴は BUTLER (1919) が報告した *Phytophthora palmivora* (E. J. Butler) E. J. Butler とよく一致した。

rDNA-ITS 領域に基づく本菌の同定は, BURGESS et al. (2009) の方法に従って行った。すなわち, ITS4 と ITS6 プライマーを用いた PCR にて増幅した DNA 断片より得られた塩基配列を基に BLAST 検索を行った。その結果, 本菌は *P. palmivora* (accession No. AB367500 他) の塩基配列と 99% 以上の相同性が認められた。さらに 12 圃場の罹病株から分離した *Phytophthora* sp. 計 60 菌株について, TSAI et al. (2006) に従って nested PCR による種同定を行った結果, 全菌株で *P. palmivora* 種特異的な遺伝子の増幅 (648 bp) が確認された。

以上の形態および rDNA-ITS 領域の塩基配列の相同性, nested PCR の結果から, 分離した oki-37 株を含む全 60 菌株を *Phytophthora palmivora* (E. J. Butler) E. J. Butler と同定した (亀川ら, 2010 b)。

II *Phytophthora palmivora* の 土壌垂直分布と熱感受性

1 *Phytophthora palmivora* の土壌垂直分布

発病リスクの高い菌密度層を調べるために, *P. palmivora* の土壌垂直分布を調査した。そこで, 4 年以上パパイヤを栽培している圃場を対象に, 沖縄県宜野座村 5 圃場, 伊是名村 3 圃場, 伊平屋村 3 圃場の計 11 圃場から土壌を採取し, *P. palmivora* の土壌垂直分布を調査した。土壌は, 1 圃場につき 2 ~ 3 箇所, パパイヤの株元から半径 100 cm 以内において, 地表面から深さ 85 cm まで 5 cm 間隔で採取し, 土壌希釈平板法 (MITCHELL and KANNWISCHER-MITCHELL, 1992) により菌密度を測定した。分離菌が *P. palmivora* であることの確認は, TSAI et al. (2006) に従って nested PCR で行った。その結果, 11 圃場における *P. palmivora* の菌密度は, 深さ 0 ~ 5 cm 層が 5.6 ± 12.7 cfu/g, 深さ 10 ~ 15 cm 層が 14.0 ± 14.8 cfu/g, 深さ 20 ~ 25 cm 層が 27.3 ± 38.2 cfu/g, 深さ 30 ~ 35 cm 層が 19.3 ± 36.4 cfu/g, 深さ 40 ~ 45 cm 層が 4.8 ± 10.5 cfu/g, 深さ 50 ~ 55 cm 層が 3.9 ± 6.6 cfu/g, 深さ 60 ~ 65 cm 層が 0.5 cfu/g, 深さ 70 ~ 75 cm 層および 80 ~ 85 cm 層が 0 cfu/g であった。深さ別における *P. palmivora* の菌密度を箱ひげ図で示したところ, 深さ 10 ~ 35 cm 層に高密度で分布する傾向が認められた (図-1)。パパイヤ苗立枯病は, *P. palmivora* の土壌菌密度が

10 cfu/g 以上のときに発生しやすいことから (RAMIREZ and MITCHELL, 1975), 沖縄県におけるパパイヤ圃場では深さ 10 ~ 35 cm の範囲が最も発病リスクの高い菌密度層であることが明らかとなった。また, パパイヤ根は土中深さ 10 ~ 30 cm の範囲に密集する (MARLER and DISCEKICI, 1997) ことから, 土壌中における *P. palmivora*

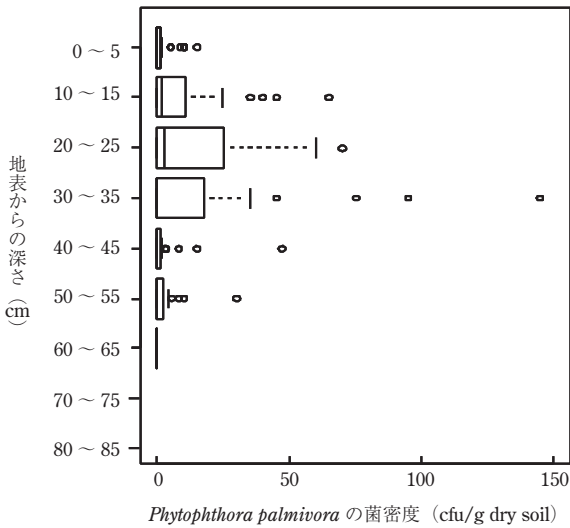


図-1 *Phytophthora palmivora* の土壌垂直分布

箱ひげ図の箱の下端がデータの第1四分位 (25%), 上端がデータの第3四分位 (75%), 箱の中の線が中央値 (50%) を示す。上下に延びる「ひげ」の長さは、箱の長さの1.5倍以内にある最大値、最小値までの距離である。箱の長さの1.5倍を超えるデータは○で示している。

の菌密度分布は根の分布範囲と深く関係することが示唆された。これは *Phytophthora* 属菌の土壌中における菌密度と宿主植物の根量は相関するという報告とも一致していた (MATHERON et al., 1997; WORKNEH et al., 1998)。

2 *Phytophthora palmivora* の熱感受性

P. palmivora の熱感受性を明らかにすることは, 病原菌の死滅条件となる太陽熱の消毒期間や地温を決定する上で重要である。そこで, *P. palmivora* 汚染土壌は, 高圧滅菌した国頭マージ土壌 (pH7.5) に厚壁胞子を混和して作製し, ポリエチレンビニルバッグに入れ, これを 30 ~ 50°C に設定したウォーターバスにて 10 分 ~ 168 時間連続処理した後に菌密度を測定した。その結果, *P. palmivora* の厚壁胞子は, 50°C 処理を 10 分, 45°C 処理を 20 分, 40°C 処理を 48 時間処理すると 100% 死滅することが明らかになった。一方, 30°C および 35°C で 168 時間連続処理しても死滅せず, その生存率は 30°C 処理で 80.1%, 35°C 処理では 0.03% であった (図-2)。なお, 処理前における汚染土壌の菌密度は 89.6 cfu/g だった。これまでに *P. cinnamomum*, *P. cactrorum*, *P. megasperma* の卵胞子の死滅条件が 45°C で 30 分 (JUAREZ-PALACIOS et al., 1991), *P. nicotianae* 死滅条件が 45°C で 1 ~ 3 時間処理 (McGOVERN et al., 2000) であることが報告されており, *P. palmivora* の死滅条件は既報の死滅条件とほぼ一致していた。

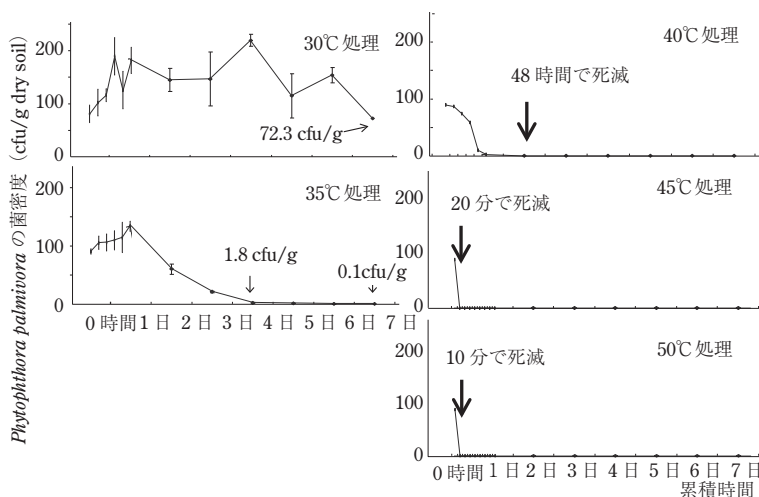


図-2 熱処理が *Phytophthora palmivora* の生存に及ぼす影響

図中の ↓ は *Phytophthora palmivora* が 100% 死滅した累積時間を示す。

表-2 太陽熱消毒処理が土壌の温度分布および *Phytophthora palmivora* の生存に及ぼす影響

処理区	深さ	地温 (°C)				累積時間 (時間) ^{a)}				<i>P. palmivora</i> の検出数
		Max	Mean	t < 30°C	t < 35°C	t < 40°C	t < 45°C	t < 50°C	50°C < t	
太陽熱消毒	0 cm	65.5	37.4	186	399	212	113	114	129	0/4
	10 cm									0/4
	20 cm	45.8	36.5	78	191	756	121	7	0	0/4
	30 cm									0/4
	40 cm	39.4	34.3	83	565	505	0	0	0	1/4
	50 cm									1/4
	60 cm	36.3	33.6	68	770	315	0	0	0	3/4
無処理	70 cm									4/4
	0 cm	51.7	30.9	676	226	152	71	27	1	3/4
	10 cm									4/4
	20 cm	34.1	29.9	578	575	0	0	0	0	4/4
	30 cm									4/4
	40 cm	33.9	29.5	674	479	0	0	0	0	4/4
	50 cm									4/4
60 cm	30.3	29.2	985	168	0	0	0	0	4/4	
70 cm									4/4	

^{a)} t < 30°Cは30°C未満, t < 35°Cは30°C以上35°C未満, t < 40は35°C以上40°C未満, t < 45°Cは40°C以上45°C未満, t < 50°Cは45°C以上50°C未満, 50°C < tは50°C以上を示す。

III 太陽熱消毒による *Phytophthora palmivora* の殺菌効果とパパイヤ苗立枯病の防除効果

1 *Phytophthora palmivora* に対する殺菌効果

太陽熱消毒による *P. palmivora* の殺菌効果を調べるために, *P. palmivora* の汚染土壌を埋設し, 太陽熱消毒後に本菌の検出の有無について調査した。沖縄県農業研究センター内で, 2011年7月21日～9月7日にかけて, 側面に防虫ネットと妻面にビニルを展張している簡易施設で行った。処理前には *P. palmivora* の厚壁胞子を大量に形成させたパーミキュライト培地 (3.4 L/区) を混和処理して汚染圃場を作製した。試験区は畝高0.3 m, 横1.0 m, 縦4.5 mで, それぞれ4反復行った。土壌含水率が23～25%になるよう灌水した後, 太陽熱消毒区にのみ厚さ0.1 mmの透明酢酸エチルビニルで被覆して太陽熱消毒試験を開始した。*P. palmivora* の殺菌効果は, 太陽熱消毒後, 深さ別に埋設した汚染土壌をBNPRA + H培地に直接置床し, *P. palmivora* 検出の有無で評価した。その結果, 太陽熱消毒区的全深度における最高地温および平均地温は, 無処理区と比べてそれぞれ4.5～13.8°C, 4.4～6.5°C高く, 地温上昇効果が認められた。深さ0 cm, 20 cm, 40 cmおよび60 cmの処理期間中における40°C以上の累積時間は, それぞれ, 太陽熱消毒区が356時間, 128時間, 0時間, 0時間, 無処理区が99時間, 0時間, 0時間, 0時間で, *P. palmivora* の死滅

条件を満たしたのは太陽熱消毒区の深さ0 cmおよび20 cmであった。また, 太陽熱消毒後に埋設した汚染土壌からは深さ0～30 cmの範囲まで *P. palmivora* の検出は認められず, 深さ40～70 cmの範囲では病原菌は生存していた。一方, 無処理区では深さ0～70 cmのすべての範囲で病原菌が検出された。これは室内試験で明らかにした *P. palmivora* の死滅条件とほぼ一致した(表-2)。太陽熱消毒区の深さ40～60 cmでは *P. palmivora* の死滅条件を満たしていないが, 埋設した汚染土壌から *P. palmivora* の検出頻度が減少した。同様の現象は他の報告でも認められており (JUAREZ-PALACIOS et al., 1991; LOPEZ-HERRERE et al., 1997), これは太陽熱消毒の期間が長いほど土壌微生物が死滅しやすくなることや (STAPLETON and DEVAY, 1986), 太陽熱消毒によりグラム陽性細菌や熱耐性の糸状菌または細菌などの菌密度が相対的に増加する報告があることから (STAPLETON and DEVAY, 1982; 1986), 生物的要因が菌密度の低下に寄与した可能性が考えられた。

2 パパイヤ苗立枯病の防除効果

上記圃場において太陽熱消毒後の10月11日にパパイヤ苗 (品種‘オキテング25号’) を1区当たり15株定植し, 定植から3か月後に枯死株率, 根の発病度および *P. palmivora* の感染株率を調べて評価した。その結果, 無処理区に定植したパパイヤは定植11日目に枯死株が認められ, 25日後には78.3%, 3か月後には全株が枯死し

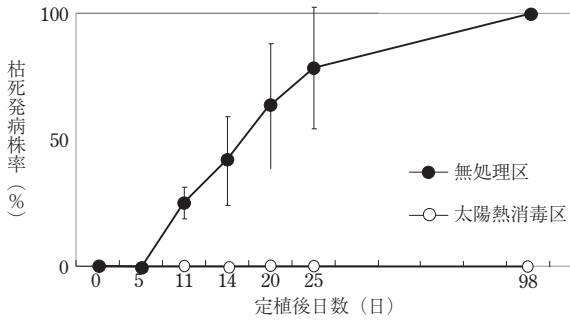


図-3 太陽熱消毒区と無処理区のパパイア枯死株率の推移

た。これに対し、太陽熱消毒区では調査期間中に枯死株は認められなかった(図-3)。定植3か月後の根の発病度は、太陽熱消毒区が31.8、無処理区が100、根の深さは、太陽熱消毒区が 44.2 ± 7.6 cm、無処理区が 10.1 ± 1.2 cmであり、太陽熱消毒区の根は細根の先端の一部に褐変が認められるのみであったが、無処理区に定植したパイアの根の細根は消失し、主根では褐変が認められ、根の伸長はほとんど認められなかった。しかし、根の褐変部位における *P. palmivora* 感染株率は両区とも100%であった(表-3)。

以上より、太陽熱消毒はパイアの発病株率および根の発病度は抑制されることから本病に対して有効であると考えられた。しかし、定植3か月後に太陽熱消毒区における全株の根の褐変部位から *P. palmivora* が検出されたため、3か月以降の栽培期間中に発病する可能性が考えられた。一方で、パイアは生育が進むにつれて耐病性が高くなり、発病株率が減少する(Ko, 1971; RAMIREZ and MITCHELL, 1975; MOSQUEDA-VAZQUEZ et al., 1981; VAWDREY et al., 2004) ことが知られており、土壌中の水や栄養素を吸収できる健全な根量が十分で、新たな根が出現できる状態であれば、*Phytophthora* 属菌に感染しても地上部は健全な状態を維持できることが報告されている(NEWHOOK, 1988)。このことから、定植3か月以降も太陽熱消毒の防除効果が持続する可能性もあるため、生育期における防除効果の持続性については検証する必要がある。

おわりに

太陽熱消毒は農薬を使わずにパイア苗立枯病の発生を抑制できる有効な防除法の一つと考えられる。一方で、太陽熱消毒で殺菌できる土壌深度は20 cmと浅く、定植3か月後のパイアの根からも本菌が検出されるこ

表-3 太陽熱消毒処理によるパイアの発病度の抑制効果

処理区	発病度	<i>P. palmivora</i> の感染株率 (%)	根の深さ (cm)
太陽熱消毒区	31.8	100	44.2 ± 7.6
無処理区	100	100	10.1 ± 1.2

発病度は VAWDREY, L. L. and D. WESTERHUIS (2007) に従って測定した。

発病度 = $\{\sum(\text{指数別発病株数} \times \text{指数}) / (\text{調査株数} \times 6)\} \times 100$
 発病指数 1: 根に褐変なし, 2: 細根の一部に褐変あり, 3: 主根の一部に褐変あり, 4: 細根の一部と主根の一部に褐変あり, 5: 細根の一部に褐変と, 主根全体に褐変あり, 6: 主根と細根の全体に褐変あり, 7: 根が完全に褐変している, または枯死している。

とから、防除効果を持続させるためにもマルチ被覆などをして *P. palmivora* が感染しにくい環境を整える(VAWDREY et al., 2004) ことや、数種の薬剤処理や抵抗性品種の導入(ZHU et al., 2002)などを組合せた防除体系の確立が望まれる。

謝辞 *P. palmivora* の同定にあたっては岐阜大学流域圏科学研究センターの景山幸二氏に、また、垂直分布図の作成にあたっては鹿児島大学の栗和田隆氏にご教示いただいた。ここに記して厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) BUTLER, E. J. (1919): *Phytophthora*, APS, p. 110 ~ 111.
- 2) BURGESS, T. I. et al. (2009): *Plant Dis.* 93: 215 ~ 223.
- 3) JUAREZ-PALACIOS, C. et al. (1991): *ibid.* 75: 1160 ~ 1164.
- 4) 亀川 藍ら (2010 a): 沖縄農七研報 4: 42 ~ 46.
- 5) 亀川 藍ら (2010 b): 日植病報 76: 29 (講要).
- 6) Ko, W. H. (1971): *Phytopathology* 61: 780 ~ 782.
- 7) LOPEZ-HERRERA, C. J. et al. (1997): *Plant Pathol.* 46: 329 ~ 340.
- 8) MARLER, T. E. and H. M. DISCKERICI (1997): *Plant and soil* 195: 37 ~ 42.
- 9) MATHERON, M. E. et al. (1997): *Plant Dis.* 81: 1384 ~ 1390.
- 10) MCGOVERN, R. J. et al. (2000): *ibid.* 84: 185 ~ 191.
- 11) MITCHELL, D. J. and M. E. KANNWISCHER-MITCHELL (1992): *Phytophthora*, APS, p. 31 ~ 38.
- 12) MOSQUEDA-VAZQUEZ, R. et al. (1981): *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 484 ~ 487.
- 13) NEWHOOK, F. J. (1988): *Growing Today (Des/Jan)*: 31 ~ 33.
- 14) RAMIREZ, B. N. and D. J. MITCHELL (1975): *Phytopathology* 65: 780 ~ 785.
- 15) 佐藤豊三 (1987): 東京農試研報 20: 19 ~ 38.
- 16) STAPLETON, J. J. and J. E. DEVAY (1982): *Phytopathology* 72: 323 ~ 326.
- 17) _____ (1986): *Crop Prot.* 5: 190 ~ 198.
- 18) TSAI, H. I. et al. (2006): *Botanical Studies* 47: 379 ~ 387.
- 19) TSAO, P. H. (1971): *Phytopathology* 61: 1412 ~ 1413.
- 20) VAWDREY, L. L. (2001): *Australasian Plant Pathology* 30: 199 ~ 204.
- 21) _____ et al. (2004): *ibid.* 33: 103 ~ 107.
- 22) _____ and D. WESTERHUIS (2007): *ibid.* 36: 270 ~ 276.
- 23) WORKNEH, F. et al. (1998): *Plant Dis* 82: 1258 ~ 1263.
- 24) ZHU, Y. J. et al. (2002): *Proceedings of the International Symposium of Tropical and Subtropical Fruits* 575: p.475 ~ 481.