玉葱露菌病に関する研究 (第1報)

卵孢子の形成並に発芽

高橋 実・田中 寛・大石親男*

Minoru TAKAHASHI, Yutaka TANAKA and Chikao ŌISHI :

Studies on the downy mildew of onion.

1. Formation and germination of oospore.

筆者等は昭和 30 年 4 月大阪府改良課から委託を受けて玉葱露菌病の基礎的研究に着手した。当時は大阪は勿論和歌山、淡路などの各玉葱栽培地では露菌病により全滅の被害をうけていたが、伝染経路が不明であり、適切な薬剤がなかつたことは防除上の支障となっていた。

本病の初感染は Murphy 及び Mckey^{5,6)} らによつて、植付に用いられる球茎内に潜在する菌糸によると報告されているが、本邦では一般に球茎を植付ける方法をとらないために、菌糸による初感染は考えられない。樋浦²⁾ は葱露菌病では卵孢子が初感染源となる可能性が多分にあるとしたが、玉葱では卵孢子による初感染についてまだ証明されていない。卵孢子が初感染源として意義があるとするのは、病葉中に多量の卵孢子が形成され、病葉が土壤中にすぎこまれた場合に、卵孢子が発芽して幼苗内に侵入する可能性があるからである。しかし初感染源は必ずしも卵孢子によるだけとは考えられない。罹病葱属植物(ワケギ、ネギなど)から飛散する分生孢子、或いは河川などに捨てられた罹病玉葱の新芽に形成された分生孢子が感染源となる可能性もある。本報告では卵孢子の生態を明らかにして、初感染源としての重要性を述べることにした。

1. 卵孢子の形態と発芽

玉葱露菌病菌 (*Peronospora schleideni* Ung.) の繁殖器官には分生孢子と卵孢子がある。分生孢子は病葉上に形成され、主として 2 次感染の伝染源となる。5, 6 月頃に病葉の組織内に形成された卵孢子は、病葉と共に土中にすぎ込まれて越冬または越夏して、苗床時期或いは 3・4 月頃の初感染源となる。卵孢子は一般には秋期或いは 3・4 月頃の初感染株の病葉組織内には全く形成されないが、2 次感染以降の病株では多量に形成される。多くは葉身組織内にあつて、花梗がこれにつぎ、鱗茎及び根の組織内には観察されない。葉身でも先端に近いほど形成量は多く、下部には殆んどみられない。卵孢子は葉の平行脈に多く見出されると言われているが¹⁾、組織内に広く形成されている場合が多い。蔵卵器は球形、短楕円形、丸味のある

角型で頂生のようなものである。大きさは $31.5 \times 56 \sim 47.5 \times 84 \mu$, 平均 $47 \times 64 \mu$, 膜は膠質で厚い。雄精器は菌糸および蔵卵器から容易に脱落するために観察が困難であるが、棍棒状で異株性が多く、側面をもつて蔵卵器に付着している。卵孢子は球形、厚膜(膜の厚さ $2.8 \sim 4.4 \mu$, 平均 4.2μ), 径 $28 \sim 45 \mu$ (平均 40μ) で、蔵卵器内に 1 箇遊離して形成される(第 1 図)。卵孢子は成熟後、発芽管で発芽する。Mckey^{5,6)} は卵孢子は

第 1 図 被害葉中の卵孢子

短期間に容易に発芽すると述べているが、挿図では比較的薄膜で細長い発芽管を出している。筆者らは昭和 30 年 8 月 28 日に水中で発芽している卵孢子を発見したのが初めて(第 2 図)、更に土壤中で、9 月 28

第 2 図 卵孢子の水中発芽

* 大阪府立大学農学部

日には苗床幼苗の表皮上で発芽している卵胞子を観察した(第3図)。卵胞子は比較的長い休眠期間を必要

第3図 幼苗表皮上の卵胞子発芽

とし、発芽は必ずしも簡単ではない。卵胞子は厚膜で、藏卵器膜が消失しない中に発芽することもめずらしくない。これらの諸点及び卵胞子の大きさなどは Mckey の報告^{3,4)}と多少異なっているが、卵胞子が英国のものに比較して非常に大きいことから生態種の差異と見るべきか否かは更に病原性と共に検討を要する。

2. 卵胞子の形成と環境

病葉組織内の卵胞子の形成は苗床および3, 4月頃の初感染株ではみられないが, 5, 6月頃になれば多くの病葉内にみることが出来る。しかしすべての病葉に形成されるとは限らない。温度、湿度及び植物の状態によつて制約される。

1) 病葉の状態と形成量 病葉の罹病程度とか枯死の度合いが卵胞子の形成量に及ぼす影響をみた。昭和31年大阪府下日根野地区の被害圃場から全く枯死して褐色になつた病葉と、罹病しているが枯死することなく楕円形の病斑を形成している病葉とを採集して、組織内の卵胞子形成量を比較した。病葉を先端、中間、基部の3部分に分け、約20個体の葉身の各部位から5mm平方の小片を約50~80個切取つてこれを碎き検鏡した。結果は第1表に示す通りである。表

第1表 病葉の状態と卵胞子の形成量

病斑型	調査月日				
	3.25	4.18	4.27	5.6	5.13
全身型	0	0	0	550	640
急性型	—	0	0	5	10
慢性型	—	0	0	15	380
斑点型	—	—	0	0	0

から明らかなように、病葉が未だ青葉の状態では卵胞子は全く認められないが、枯死した病葉では多量に見出される。これは卵胞子の形成が青葉である時期には行われぬが、枯死することによつて急速に進展することを意味する。この点を更に検討するために、青葉の罹病葉を採集して来て人為的に枯死せしめ、その経過中の卵胞子形成量を比較した。

昭和31年6月10日根野地区から罹病はしているが未だ青葉のまま生育している病株を持帰り、これを鉢植として生育を継続せしめ、他方は病株を温室内の平皿上に横たえて自然乾燥を行つた。処置後15日目に両者の病葉中に形成された卵胞子数を前の試験と同様な方法で測定した(第2表)。第2表によれば卵胞子

第2表 卵胞子形成に及ぼす組織の枯死の影響

病葉の状態	先端部		中間部		基部	
	測定 個体数	卵胞子 数	測定 個体数	卵胞子 数	測定 個体数	卵胞子 数
枯死葉	55	18	54	7	60	0
青葉	58	0	63	0	62	0

は病葉が枯死すること或いは枯死する過程に於いて形成されるもので青葉の状態では罹病程度が激しい病葉であつても形成されないと見ることが出来る。ただ前回に比較して枯死葉での形成量が少ないのは、乾燥が急激であつたために卵胞子の形成前に病原体が死滅したためと考えられる。

2) 卵胞子の形成時期と気温 卵胞子は枯死した病葉に形成されるが、秋期及び3, 4月頃には形成されない。玉葱の生育時期或いは気温と密接な関連性があると考えられる。昭和31年3, 4, 5, 12月の各時期に枯死した病葉を採集して組織内の卵胞子量を測定した結果を示せば第3表の通りである。

第3表 卵胞子の形成量と時期及び気温

時期	平均 気温 °C	測定 個体数	卵胞子 数
3月25日		80	0
4月18日	19.6	60	0
4月27日	19.5	63	0
5月6日	17.3	65	315
5月13日	19.3	62	355
5月20日	20.3	67	382
12月10日		78	0

備考 平均気温は測定時期の前7日間の気温の平均
卵胞子は5月になつて急激に形成され、3月、4月及び12月には全く形成をみない。測定時期の気温を比較すれば4月と5月とは共に19°C前後で形成に適當な温度であるにも拘らず形成量では極端な数値の差を示している。4月中に枯死した病葉では枯死するまでに卵胞子の形成に適した温度でなかつたためか或いは植物体の機能が卵胞子の形成に不適当であつたためと考えられる。卵胞子形成は玉葱の生育の時期及び気温と関連

することが認められる。

3) 卵胞子形成と湿度 第3表に示すように4月、5月共に19°C前後であることから、温度のみが卵胞子形成に必要であるとは言えない。昭和32年4月20日に全身型病斑の病株を採集して来て鉢植とし、温室内で乾燥状態においたものと、ビニール覆をした温室内に入れたものとに分けた。更に別法としてシャーレ内の濾紙上に置いて充分水分を与えて過湿状態としたものと、乾燥状態にしたものとに分けて、処置後14日目に卵胞子形成量を比較した。結果は第4表に示す

第4表 卵胞子形成と乾湿状態との関係

	温室内実験		シャーレ実験	
	個体数	卵胞子数	個体数	卵胞子数
乾燥	57	5	72	14
湿潤	58	16	66	56

れなかつた。しかし4月から5月に枯死する病葉は湿度が充分である場合に形成を促進するようである。

3. 卵胞子の発芽と環境

Mckey^{3,4)} は卵胞子の発芽は困難なものであるが、過マンガン酸カリ液で処理すれば促進させることができる。筆者らは前述のように水中、土壌及び幼植物体上で卵胞子の発芽状態を観察出来たが、発芽率は必ずしも良好でなく、不整一であつた。しかも8、9月頃に発芽する事実からみて、発芽は20°C前後で行われるとしたMckey等の報告と相違する。供試材料は昭和31年6月、淡路広田地区産の玉葱罹病葉である。

1) 卵胞子発芽と温度 昭和31年8月18日卵胞子が比較的多量に形成された枯死病葉を細粉状に砕き、卵胞子をなるべく組織から遊離するようにした。田杉²⁾ が稲黄化萎縮病菌の卵胞子の発芽に用いた方法になつて、蒸溜水中に組織片を入れて、0°C、8~12°C（12月10日水温）、20~25°C（水温）、30~34°C（室温）及び40°Cの各温度に保ち2日毎に卵胞子の発芽を鏡検した。処理後8、10日目の測定値を示

第5表 卵胞子の発芽と温度との関係

測定日	発芽実験	0°C		8~12°C		20~25°C		30~34°C		40°C	
		卵胞子数	発芽率(%)	卵胞子数	発芽率(%)	卵胞子数	発芽率(%)	卵胞子数	発芽率(%)	卵胞子数	発芽率(%)
8日目	水滴法	27	0	30	0	62	5.0	52	0	42	0
	濾紙法	30	0	30	0	60	3.6	50	6.2	40	0
10日目	水滴法	30	0	30	0	66	4.0	60	4.2	43	0
	濾紙法	30	0	30	0	60	7.4	64	7.1	40	0

せば第5表の通りである。発芽は供試4日後に室温区に於いて最初に観察された。蔵卵器膜が完全に消失することなく、発芽管は短く先端は膨大している。処理8日及び10日後では蔵卵器膜が消失し、卵胞子が遊離しているものが多く、発芽数も増加するが多くない。発芽は12°C以下の温度では認められないが、20~34°Cでは相当発芽する。この点から夏季及び秋期に発芽が可能であることが知られる。発芽は40°Cでは完全に阻止される。なお発芽は濾紙上の方が水滴中より良好である。

2) 過マンガン酸加里液処理が卵胞子の発芽に及ぼす影響 卵胞子に0.01~0.02% KMnO₄液を20°Cで作用させると発芽を促進できる³⁾ ので同じ方法で発芽試験を行つた。昭和31年8月10日、卵胞子を含む罹病葉の粉碎組織を前処理として、予め3日間水中に放置して充分吸水させた材料と乾燥材料を0.002% KMnO₄溶液中に浸漬した。処理1時間後に前法になつて、水滴中と濾紙上における発芽試験を室温区（30~34°C）と水温区（20~25°C）とに分けて観察した。実験開始後10日目の測定結果を第6表に示した。

第6表 KMnO₄ 処理した卵胞子の発芽率

温度°C	前処理	過マンガン酸加里		蒸溜水	
		水漬	濾紙	水漬	濾紙
30~34	吸水	0%	0%	0%	3.1%
	乾燥	0	—	—	—
20~25	吸水	4.3	7.1	2.7	3.0
	乾燥	0	0	—	—

KMnO₄ 処理を施した卵胞子是对照区に比較してわずかに発芽が良好である。また前処理として吸水させた材料で発芽が良かつた。

3) 温度の変化が卵胞子発芽に及ぼす影響

第7表 温度変化と卵胞子の発芽率

処理液	低温→水温		高温→水温		標準	
	水滴中	濾紙上	水滴中	濾紙上	水滴中	濾紙上
過マンガン酸加里	3.5	16.6	0	0	0	0
蒸溜水	0	4.0	0	0	0	0

予め0°Cと40°Cに保存した卵胞子を20~25°Cの水温中に移して、卵胞子の発芽に及ぼす影響を検討した。結果は第7表の通りで発芽は低温（0°C）から20~25°Cに移した場合に促進される。またKMnO₄処理のものが比較的良好な発芽を示し

た。

4. 考 察

玉葱露菌病の初感染源としては葱属植物特にワケギ、ネギの罹病株から飛散する分生孢子、河川に捨てられた鱗茎に潜在する菌糸と土中にすき込まれた病葉内の卵孢子などが考えられる。日本では Murphy ら⁶⁾ 及び Mckey^{3,4)} が証明しているように、本圃に植えつける球茎内に潜した菌糸が初感染源となることについては一応否定的である。初感染源とみられるこれらの中、卵孢子による伝染が最も重視されるのでなかろうか。従来は卵孢子の生態が明らかでなかつたために、防除上に支障を来した点が多かつたようである。卵孢子の発芽は不整一であるが、水中、土中および寄主植物体上で発芽する。一般に低温(20°C 前後)でよく発芽すると言われている³⁾ が、筆者等は昭和 30 年 8 月の高温時に発芽を観察しており、温度実験から 20~34°C の間で良好な発芽を示すことを知つた。水田中にすき込まれた卵孢子は 7~8 月頃に発芽するか、又は腐敗すると考えられるので、水田から起因される第 1 次感染は殆んどないか、或いは極めて少ないと思われる。ただ畑作地などでは長期間発芽せずに土壤中に混在する可能性がある。卵孢子が病葉中に形成される状態は葉身の成熟度に関連するが、病葉が枯死して褐色に変化する過程に形成されるようで、この際湿度が高いほど促進される。更に気温が 18~20°C 以上にならかつ緩慢に枯死する場合に最も形成は著しい。卵孢子の形成と発芽については更に検討を続けているが、以上の諸点から卵孢子が初感染源となることは確かであり、これらは幼植物体上で発芽して気孔から侵入しようとした状態の卵孢子の観察と共に、玉葱露菌病が苗床時期に初発生する根拠ともなる。

卵孢子の形態と発芽の状態からみて、Mckey^{3,4)} の観察と異なるところがあり、更に病原性が非常に強烈

な点などから考慮して、従来の玉葱露菌病菌と異なる生態種である可能性が強い。

摘 要

本報告では玉葱露菌病の初感染源としての卵孢子の生態並びに発芽について記載した。卵孢子の大きさ、発芽状態及び病原性から見て従来の玉葱露菌病菌の生態種とも考えられる。卵孢子は病葉内に形成されるが、病葉が枯死する過程において形成され、気温が 17°C 以上で形成されるが、しかし葉身の成熟度合とも関連している。

卵孢子は一般に水中、土中で良く発芽し、更に幼植物体上でも発芽した。発芽は 20°C 前後から 34°C 前後までの間で行われ、12°C 及び 40°C 前後では不可能である。発芽は KMnO_4 処理及び低温から 20~25°C に移した場合に促進される。

以上から土中に混在する卵孢子は露菌病の初感染源となり、初発生は苗床時期に生ずることが明らかである。

本稿を草するにあたり終始御指導を賜つた逸見教授、御援助を戴いた大阪府改良課山本課長、出水技師及び淡路出張所山上前所長に感謝の意を表する。

なお本研究は大阪府改良課委託研究費によつて行われたものである。記して感謝の意を表する。(1958 年 2 月 5 日受理)

引 用 文 献

- 1) Butler, E. J. and S. G. Jones: Plant Pathology, London (1949). p. 693.
- 2) 樋浦 誠: 病虫害雑誌, 17: 215. (1930).
- 3) Mckey, R.: Nature, 85: 3408. (1935).
- 4) ———: J. Roy. Hort. Soc., 114: 272. (1939).
- 5) Murphy, P. A.: Nature, 58: 304. (1921).
- 6) ——— and R. Mckey: J. Dept. Lands and Agric. Ireland, 31: 60. (1932).

Summary

The present paper deals with some ecological experiments of the oospores of *Peronospora schleideni* which may play an important role in the primary infection of downy mildew of onion. The causal fungus seems to be a physiological species of *Peronospora schleideni* Unger specialized in the size of oospores, the habit of their germination and the pathogenicity.

The oospores are produced in the tissue of affected leaves under the air temperature above 17°C, and, it is likely that the formation is related to the age of the leaves. The germination of the

oospore occurs in the water, in the soil and on the leaves of seedlings. The oospore germinates at 20°C~30°C, fails to germinate in the temperature range below 12°C and above 40°C. The germination is also accelerated by the pretreatment with KMnO_4 or low temperature. In conclusion, the oospores existing in the soil become a source of the primary infection against the seedlings in seedbed.

(Faculty of Agriculture, Osaka Prefectural University, Sakai, Japan)