学会賞受賞者講演

線虫病と他病害との複合病に関する一連の研究*

平 野 和 弥**

Kazuya HIRANO** : Serial Studies on Complex Diseases Causing Nematodes
and Other Pathogens

植物の病気で線虫病と他病害との関係が最初に報告されたのはほぼ百年前 (1892) のことである。わが国では、戦後間もなく、農林省が畑作推進事業の一環として土壌線虫対策を掲げて以来、研究の対象にされてきた。日本植物病理学会でも、昭和 35 年度大会のシンポジウムで、「土壌伝染病の発生に対する線虫と他病原体との関係」を取り上げたが、これまでこの分野の仕事に携わってきた研究者の数は極めて少ない。これは線虫病に対する一般の関心が低く、研究課題として魅力に欠けることが何より大きな理由であろう。線虫と他病害との関連による複合病の問題は、その実像がおもてに現われないだけに見過ごされやすい。しかし、こうした隠れた植物病の本質を解明することは、合理的な病害管理を行う面からも重要であり、誰かがなさねばならぬ課題であることはいうまでもない。

本稿では、筆者がこれまで行ってきた研究の概要の一端を紹介し、諸賢のご批判を仰ぎたい。

複合病の概念

栽培植物はその一生の全期間を通して数々の病原体に侵される。しかも複数の病気が同時に発生することはごく普通の現象である。ただ地上部の病気では、植物体の生長や季節によりそれぞれ発生消長があって、累積的に病気が重なり合うことは一部を除き比較的に少ない。

一方、土壌伝染病の場合を考えると、いったん植物体の地下部に感染が起ればその部分に病巣が温存されたまま進展する。しかも病原体が複合汚染している圃場では、それぞれの病気が重なって激しくなる。連作障害などはそうした状況のもとで起るよい例であ

ろう。そうなると、元来性質の違う別々の病気でも、相互に関連し合うことにより特殊な病態で発病することが問題となる。そこに複合病 (complex disease) が生じる根源がある。

さて、この複合病は、実はその多くが線虫病との係わりによって起ることが大きな特徴である。俗に線虫関連病害と呼ばれる所以である。そして、それらの対象となるのはおもに土壌伝染病である。

線虫関連病害として知られる種類 (症例) は、研究の拡がりとともにぼう大な数にのぼる。それだけ普遍的な実態をものがたっているといえる。しかも線虫と他病原体との相互作用の起り方や寄主植物における病態は多様である。そこで、過去の症例に基づいて、それらの病態や発生機構の特徴を整理し、線虫関連病害の全体を次のように体系付けることを提唱した。

従来から、線虫が他病害の発生にどのような役割をもつかについては、Pitcher (1965) をはじめ多くの総説で論じられてきた。しかし、混合感染などによる病気の成立をめぐる観点からの考察は乏しい。ここでは取りあえず線虫関連病害を疾病の性格上複合病 (complex disease) と線虫伝搬性病害 (nematode transmission disease) の 2 つに類別した。このうち複合病 (広義) は、2 つまたはそれ以上の病原または疾病の相互作用によって起る病態を指すと定義付けた。それらはさらに、病態の特性などから以下の 3 つのタイプに類別するのが妥当であろうと考えた。

- ①真性複合病 (true complex) : 線虫と他病原体との混合感染による直接的な相互作用に起因する特殊な病態を示すもので、多くの複合病がこれに含まれる。両者による感染の場が共通する点が特徴

* 平成 5 年 4 月 3 日 平成 5 年度大会で行われた学会賞受賞者講演の要旨

** 千葉大学園芸学部 Faculty of Horticulture, Chiba University, 648, Matsudo, Matsudo-shi, Chiba 271, Japan

であり、発病助長をもたらすことが多い。

②併発性複合病 (dual complex) : 線虫病の発生に伴い間接的な相互作用により他病害の病態に変化を生じるもので、地下部だけでなく、地上部など全身的に線虫病の影響がおよぶ場合も含まれる。

③不定性複合病 (indefinite complex) : 線虫病の発生に伴い2次的病原体の感染により不定性病害としての病態を示すもので、病徴に特徴がなく慢性的症状による発病の増大をもたらすことが多い。

一方線虫伝搬性病害は、線虫が特定の病原体の伝搬者として働くことにより発生する病害を指す。これは経口伝搬性病害と接触伝搬性病害の2つに類別される。

①経口伝搬性病害 (stylet borne disease) : 線虫の口針を通して病原体が寄主体内に運ばれ、発病するものであり、実質上はウイルス病が対象となる。

②接触伝搬性病害 (contact transmission disease) : 線虫の体表面に病原体が付着したまま寄主植物の特定の感染部位に運ばれ、発病するもので、菌類病や細菌病がおもな対象である。

以上は内容を整理するうえの便宜としてまとめたものであり、実態のすべてがこれらのいずれかに該当するわけではない。実際には病勢の進展に伴ってそれぞれが互いに重なり合うことも少なくない。

研究対象として扱った複合病の種類

筆者が研究対象として扱ってきた複合病の症例は、トマトでは根こぶ線虫病に対する萎ちょう病、半身萎ちょう病、モザイク病 (TMV)、根腐線虫病に対する萎ちょう病、キュウリでは根こぶ線虫病に対する苗立枯病 (*Pythium* spp., *Rhizoctonia solani*)、つる割病、パレイシヨでは根腐線虫病とフザリウム病、その他数種の植物を含め多岐に及んでいる。その中で主要な対象は、根こぶ線虫病と導管感染症フザリウム病との関連による複合病である。これまでの内外の研究事例をみても、根こぶ線虫病とフザリウム病との関連性は複合病の研究全体の過半数を占めるほど重要な問題として位置付けられている。

複合病の病態とその成立要因

(1) 圃場における病態

トマトでの根こぶ線虫病と萎ちょう病との複合病の病態を解明するために、サツマイモネコブセンチュウ (*Meloidogyne incognita*) 汚染圃場と無汚染圃場を設け、双方に萎ちょう病菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp.

lycopersici, J-1) を接種して、そこにトマトを2年間にわたり3連作した。線虫汚染圃場では萎ちょう病感受性品種だけでなく、抵抗性品種でも激しく萎ちょう症状が発生し、圃場レベルでの複合病の病態再現を可能にした。さらに線虫の寄生と萎ちょう病の病徴発現について経時的に調査し、相互の関連性を解析した。その結果それぞれの病原に起因する複合病の病態としては、つねに線虫病が原発性であり、萎ちょう病は続発性であることが明らかとなった。このときの発病経過にみられる地上部の萎ちょう病徴は、線虫無汚染圃場でのそれと何ら質的变化はなく、単に萎ちょう症状の早期発生による量的増大ならびに急激な病勢の進展助長だけが相対的に目立つ結果となる。したがって、地上部の外観からは複合病としての固有の病態を察知することは困難である。このことは、本症例に限らず、線虫病と他病害との複合病の病態として共通する特徴であり、とすると線虫以外の他病原の単独感染によるものとして見過ごされるおそれがある。

(2) 複合病の成立要因

根こぶ線虫病と導管感染性フザリウム病との複合病の重要な特性は、双方の病原による寄主体侵入の段階から感染、発病に至るそれぞれの過程において、つねに密接な関係をもちながら病態が推移することにある。(図1参照) それらの病態を解明するには、両病原について密度別、時期別、部位別ならびに病原形態別など、さまざまな条件を設定した接種実験により発病状況を調べ、さらに両病原の侵入ならびに感染の場をめぐる相互関係について解剖学的観察を行う必要がある。ここでは次の3つのポイントに焦点をあてて複合病の成立要因を考察する。

i) 侵入をめぐる両者の関係

ネコブセンチュウは通常根の先端付近から2期幼虫が侵入するが、それはフザリウム菌も同じである。根圏では、病原菌が単独感染を起さない程度の密度で汚染していると、何らかの刺激に誘導されて根に対する2期幼虫の侵入活動が旺盛となり、初期の侵入数が増える場合がある。線虫が侵入したときには根の先端付近の原表皮に損傷を生じる。当然これが病原菌の侵入門戸になると推察されるが、当時それを明確にした報告は見当たらなかった。何よりの疑問は、複合病による萎ちょう病発病個体でも、2期幼虫の侵入した根のすべてに病原菌が感染するわけではないという点にあった。そこでさまざまな接種条件を設定しては永久切片標本を作成し、線虫の侵入に伴う損傷と病原菌の侵入の関係について検討した。その中から得られた結論

図 1 根こぶ線虫病と導管感染性フザリウム病による複合病の病態

は、低密度の線虫汚染土壌で2期幼虫が1頭ずつ分散的に根の先端付近から侵入するときの原表皮の損傷部は病原菌の侵入門戸にならないこと、比較的高密度の汚染土壌で、たまたま2期幼虫が集団的な侵入を行う場合に限ってその損傷部が病原菌の侵入門戸になり得るということである。自然圃場では、線虫の侵入が多様な状況下で行われるのに伴い、その損傷も千変万化し、線虫が病原菌に対して侵入門戸を提供する可能性はつねにあり得ると考えるのが妥当である。

ii) 巨大細胞における病原菌感受性の質的变化

さて2期幼虫は、寄主体に侵入後やがて維管束内に定着し、養分を摂取するための特殊な構造器官として、巨大細胞を形成する。巨大細胞は線虫の頭部周辺の多数の柔組織細胞を融合して多核化し、さらに同調的に核の有糸分裂を繰り返しながら発達する。細胞内にはさまざまな物質が豊富に集積される。同時に隣接する導管組織の形状は著しく乱れ、不規則に分断される。そこでこの巨大細胞における病原菌との相互作用やその病態を知るために経時的に観察を行った。その中で次のことが明らかとなった。

先に述べた経緯により、根に侵入した病原菌はただちに導管内に菌糸を伸ばし感染が進行する。やがて菌糸がより上方の線虫の寄生部位に達すると、そこに形成された巨大細胞内に蔓延し、そこで急激な増殖をはじめ、栄養奪取を行う。そのため線虫自身が養分吸収するための巨大細胞は壊死を起して、一方的に病原菌の感染拡大を促進する場として利用されることにな

る。しかし線虫の方は、obligate parasiteであるため、病原菌の感染で壊死した巨大細胞からは養分吸収できないまま発育が阻害され、死滅する。このように、巨大細胞は両者の相互作用により混合感染を生じる絶好な場として重要な意義をもつものと推察され、萎ちょう病の発病増大をもたらす鍵を握ることになる。

また、線虫による巨大細胞の形成は、寄主植物のフザリウム病感受性を増大させる質的变化を誘導し、そのことが病原菌の感染がテンシャルを著しく高め、感受性品種の発病助長はもちろん、抵抗性品種の罹病化まで問題を拡大するに至らしめる原因となる。しかし、ネコセンチュウの寄生によりフザリウム病抵抗性品種が罹病化する原因はそれだけでなく、さらに複雑な問題があることを実験的に提起した。それは、導管感染するフザリウム分化型菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp.) の非寄主植物が根こぶ線虫病に罹病したときに、それらの分化型菌にも感染してフザリウム病に侵されるという現象である。この場合線虫感染により寄主側の特性が変化したか、根こぶ組織に感染した病原菌側に変異が起こったかいずれかの要因が考えられる。結局、後者は実験的に否定され、したがって線虫の感染で寄主の特性が変化する可能性があることを示唆する結論を得た。同様な問題に関して、のちにカナダの Sidhu ら (1974) は、線虫に感染した寄主のフザリウム病抵抗性の喪失原因として、遺伝的変異が起り得る事実を実験的に明らかにしている。

iii) ゴール形成による生理的变化に伴う感染

さらに、根こぶ線虫病の病態の重要な特徴として、ゴール形成がある。ゴール形成は、それ自体植物個体としてのバランスの失調であるから、それにより必然的に生理的变化を引き起こすことになる。それはゴールを構成する皮層組織の機能の低下に繋がる。また、ゴール組織では、単糖類、遊離アミノ酸、リン酸化合物、核酸など含有量が増え、酵素作用の異常や細胞透過性の変化がみられる。ゴール組織の表面からは浸出物も多くなり、根圏環境の微生物相に影響を及ぼすことも明らかである。そうしたさまざまな要因が積み重なって、次第に個体としての抵抗機能の衰退を招き、2次的病原による感染の誘導と拡大をもたらすことが確認されている。ゴール組織表層に生じる病斑部の糸状菌相は、健全根のそれとくらべて多様化し、なかでも *Fusarium solani* が *F. oxysporum* に代って優占する特徴がみられるほか、*Rhizoctonia solani* や *Pythium* spp. も関与しており、不定性的な病態を示した。

以上のように、根こぶ線虫病と導管感染性フザリウ

ム病による複合病の病態の成立要因には、それぞれの過程でのさまざまな場における相互作用が絡みあいながら進行し、発病初期における両者による真性複合病は、やがて病勢進展の段階で次第に不定性的な性格に変わるものと推察される。

本稿では、根こぶ線虫病と導管感染性フザリウム病との複合病の病態を中心に述べたが、線虫病と他病害との組合わせが異なれば、それらによる複合病の病態やその成立要因もまた違った特徴を示す。筆者が研究を行った範囲は、複合病という氷山の一角に過ぎない。今後それぞれの線虫病と他病害との複合病の特性を解明し、それらの病態に対する総合的な理解と正しい認識が広められることを念願して止まない。

終わりに、この研究の端緒を与え、ご指導下さった恩師河村貞之助先生、この研究に対するご理解と多くのご助言を戴いた飯田 格先生をはじめ、実験の遂行に援助を惜しまなかった多くの研究室関係者に対し、深く感謝の意を表する次第である。