光質制御による植物病害防除

本田 雄一

島根大学生物資源科学部

光環境が植物の病害発生に及ぼす影響は、病気の伝搬体である胞子の形成阻害による空気伝染性病害の抑制、日長や太陽光の強度によって土壌伝染性病害の発病が影響される現象などによって確認されている。さらに、光は胞子発芽管の屈光反応、植物の病害抵抗性の誘導にも影響していることがわかってきた。そこで、光質環境の調節による植物の病害防除機構について、病気の伝搬体である胞子の形成阻害、胞子発芽管の屈光反応の攪乱による植物組織への侵入抑制、植物の病害抵抗性の誘導による発病抑制などの項目に分けて解説したい。

光に対する胞子形成反応の類別

干渉フィルターによって得られる 300~700 nm の単色光に対する糸状菌の胞子形成反応は、光による誘導（促進）および阻害（抑制）の有効波長域によって、以下の 6 種に類別される⁽¹⁾。

①紫外線誘起型： 暗黒下では胞子を形成せず、330 nm 以下の紫外線で胞子形成が誘導される。

②紫外線促進型： 暗黒下でも胞子を形成するが、330 nm 以下の紫外線で胞子形成が促進される。

③紫外線・青色光誘起型： 暗黒下では胞子を形成せ

ず、520 nm 以下の青色光および紫外線で胞子形成が誘導される。

④紫外線・青色光促進型： 暗黒下でも胞子を形成するが、520 nm 以下の青色光および紫外線で胞子形成が促進される。

⑤光無感応型： 光の有無に関わりなく胞子を形成する。

⑥光阻害型： 暗黒下で胞子を形成し、340~520 nm の光で胞子形成が阻害される。

紫外線誘起型と紫外線・青色光誘起型には各々対応する促進型があり、両者には共通の光受容機構が関与していると考えられる。したがって、光の波長に対する糸状菌の胞子形成反応は紫外線誘起型、紫外線・青色光誘起型、光阻害型および光無感応型の 4 種に大別される。

同一属の種でも光に対して異なる反応を示し、また同一種でさえ、菌株が異なると異なった反応を示す場合がある。*Alternaria*, *Bipolaris*, *Exerohilum*, *Mycosphaerella*, *Phytophthora*, *Pyricularia* 属などの種は各々 2 つ以上の反応型に分散している。また、*Mycosphaerella* sp. の 2 菌株は相互に高い親和性があり、交雑できるにもかかわらず、一方は紫外線誘起型で、他方は光無感応型である⁽²⁾。このように、分類上の類縁性と

胞子形成の反応型とは必ずしも対応関係にあるとは言えない。

同一菌株においても、形成される胞子の種類によって反応型が異なる場合がある。*Calonectoria* sp. では、子囊殻は紫外線・青色光誘起型であるが、分生胞子は暗黒下でも形成され、紫外線促進型である。*Fusarium oxysporum* f.sp. *cucumerinum* と *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* では小型分生胞子と大型分生胞子で反応が異なる。さらに、*Botryodiplodia theobromae* では、分生子殻の形成は紫外線・青色光誘起型であるが、分生子殻が成熟し、分生胞子を溢泌する過程は紫外線誘起型である。

しかし、光に対する糸状菌の胞子形成反応は常に一定の波長を境界とする類型的なパターンを示すことは、同一型を示す菌群の胞子形成機構には共通の光受容機構が関与していることを示すものと考えられる。

胞子形成の誘導および阻害の作用スペクトル

トマト灰色かび病菌 *Botrytis cinerea* の胞子形成は紫外線誘起型であり、作用スペクトルには、231 nm, 268 nm および 283 nm に作用のピークがあり、303 nm にも低いピークが認められる⁽³⁾。また、355 nm より長い波長は胞子形成誘起作用を示さない。これらの特徴は紫外線誘起型の反応を示す他の糸状菌にも共通している。作用スペクトルにみられる 280~290 nm のピークはタンパク質の吸収波長であり、さらに 300 nm 以上の波長域にもピークがあることから、光受容体は色素タンパク質の一種であると推定されている。

紫外線・青色光誘起型である *Phytophthora palmivora* の遊走子嚢形成誘導の作用スペクトルは、上限波長が 540 nm 付近にあり、460 nm, 360 nm および 280 nm にピークがある。これらの特徴は、紫外線・青色光誘起型の反応を示す糸状菌に共通している。紫外線・青色光誘起型では 300 nm 以下の紫外域まで決定された作用スペクトルは少ないが、300 nm 以下の紫外域のピーク波長は共通して 280 nm である⁽⁴⁾。

光阻害の作用スペクトルは、*Alternaria solani*, *A. tomato* および *Stemphylium botryosum* で決定されており、それらの有効上限波長は約 520 nm と共通した特徴がある。これらのうち、*A. solani* の胞子形成阻害の作用スペクトルは、可視域では 435, 455, 480 nm, 近紫外域では 382 nm, 紫外域では 273 nm, 288 nm に作用のピークが認められている⁽⁵⁾。この作用スペクトルは紫外線・青色光誘起型の作用スペクトルとほぼ一致してお

り、特に、*P. palmivora* で決定された遊走子嚢形成誘導の作用スペクトルとは紫外から可視の全域にわたって高い類似性があり、胞子形成の誘起と阻害という相反する現象が、光受容の段階では共通した機構をもっている可能性を示唆している。

また、紫外域から青色光域に及ぶこれらの作用スペクトルの特徴は、子葉鞘の屈光反応、胚軸の伸長阻害、アントシアン形成など、植物界に広く認められる青色光効果と一致している。近年になり、シロイヌナズナの突然変異株を用いた分子生物学的解析の結果、クリプトクロム (cryptochrome) と称されていた青色光効果に関与する光受容体が同定され、大腸菌などで確認されている光回復酵素 (photolyase) ときわめて類似したアミノ酸配列を有するタンパク質であることが明らかにされている⁽⁶⁾。

紫外線と青色光の可逆的光反応

胞子形成に光照射だけでなく、一定の暗期を必要とする菌がある。これらの菌にみられる連続照射による胞子形成の阻害は、胞子形成の過程が、①光が必要な段階、②暗黒下で進行し光が阻害的に作用する段階から成り立つためであり、*Helminthosporium oryzae* (= *Bipolaris oryzae*) の胞子形成阻害光 (青色光) は、誘起光 (紫外線) に続く暗期の開始後 6~10 時間に当たる分生子柄の成熟期に強く作用することが明らかになった。この現象は、高等植物の花成における暗期の光中断効果⁽⁷⁾ に類似しており、青色光による阻害作用は紫外線照射によって解除される。青色光と紫外線の拮抗的な作用には反復性があり、最後に青色光が照射されれば胞子形成は抑制され、紫外線が照射されれば胞子形成が回復する。この現象に関与すると推定される光の受容体は菌類にちなんでマイコクロム (mycochrome) と名づけられた⁽⁸⁾。

紫外線と青色光の間の可逆的な光反応に関与するマイコクロムは、紫外線吸収型と青色光吸収型の 2 つの形態をとり、光の作用によって相互に可逆的に転換し、紫外線と青色光の両方を含む光の下では、2 つの型が動的平衡状態にあると考えられた。しかし、マイコクロムは *Alternaria tomato* の無細胞系での解析によって、単一の色素ではなく、青色光吸収型は低分子の上清画分に、紫外線吸収型は膜または顆粒に結合して存在していることが明らかにされ、2 つの色素が共役的に酸化還元反応を行なっていると推定されている⁽⁹⁾。

マイコクロム系の存在は、*Alternaria cichorii*, *A. tomato*, *B. oryzae* および *Botrytis cinerea* などで認め

られており、明暗要求性を示す糸状菌には広く分布していると考えられる。さらに、紫外線誘起型を示す糸状菌には明暗要求性をもつものが多く、また、光阻害型では青色光による阻害のほかに、紫外線による促進作用の認められている菌が多いので、これら2つの反応型の孢子形成にもマイコクロムが関与している可能性が強い。

紫外線除去フィルムによる孢子形成阻害

病原糸状菌は紫外線誘起型に属するものが最も多く、次いで光阻害型が多い。したがって、植物の生育にとって必ずしも必要でない紫外線を光質環境から除去すれば、植物の正常な生育を確保しつつ、病原糸状菌の孢子

図1 ■ 一般農業用ビニルフィルム(CA フィルム)と紫外線除去ビニルフィルム(UVA フィルム)を透過した太陽光の分光エネルギー分布

紫外線波長分布測定装置(UV-55, 日本分光工業)で、岩手県盛岡市における秋期の晴天日、中天に達した太陽の光を測定した。

図2 ■ 紫外線除去ビニルフィルム(UVA フィルム)による植物病害の防除

図3 ■ 紫外線除去ビニルフィルム(UVA フィルム)によるシトウ白星病の抑制

左：一般農業用ビニルフィルム(CA フィルム)ハウス、右：紫外線除去ビニルフィルム(UVA フィルム)ハウス

形成を阻害することができる。光阻害型の有効波長域は340~520 nmであるが、これらの光による胞子形成阻害作用は同時に照射される紫外線によって解除されるため、自然光下では阻害作用が発現されない。しかし、紫外線を含まない可視光は強い抑制作用を発揮する。

このように、紫外線除去による胞子形成阻害のメカニズムには、胞子形成に必要な紫外線を与えないこと、および青色光による胞子形成阻害作用を解除する紫外線を与えないことの2種類がある。そこで、実際に光質環境から390 nm以下の紫外線を吸収除去する紫外線除去フィルム(UVAフィルム; ultraviolet absorbing vinyl film)を作製し、透過した太陽光の分光エネルギー分布を300 nmまで透過する一般農業用ビニルフィルム(CAフィルム; common agricultural vinyl film)と比較した(図1)。UVAフィルムを透過した太陽光には390 nm以下の波長は含まれていないことがわかる。各々のビニルでハウスをつくり(図2)、野菜などを栽培した結果、紫外線誘起型の胞子形成反応を示す糸状菌による病害はUVAフィルムのハウスでは顕著に発生が抑制された(図3)。胞子形成に必要な紫外線を除去することによって防除される病気には、ニンジン黒葉枯病、ネギ黒斑病、トマト輪紋病、シシトウ白星病、ニラ白斑葉枯病、灰色かび病、菌核病などが含まれ、また青色光による胞子形成阻害作用を解除する紫外線を除去することによって防除される病害には、タイナ黒斑病などが含まれる^(10~12)。

胞子発芽管の屈光反応の攪乱

空気伝染性病害を起因する糸状菌の胞子は宿主植物上で発芽、侵入して病気を起こす。また、胞子発芽管の負の屈光反応が菌の侵入を促進する働きを有することが示唆されている。さらに、胞子発芽管の負の屈光反応は病原性を有する糸状菌に限定されていることが指摘されている。

キク褐斑病菌 *Septoria obesa* の分生胞子の発芽管は気孔侵入を行なうが、紫外線を含む白色光に対して明瞭な負の屈光反応を示す。ところが、単色光に対する発芽管の屈光反応は300~520 nmでは負、580~700 nmでは正の反応が誘導される。すなわち、540~560 nmを中心に、短波長側と長波長側とでは正反対の屈光反応が誘導される。そこで、ガラスフィルターによって短波長側から順次波長帯をカットし、これら2つの波長成分の比率を変えた光に対する屈光反応を調べた結果、*S. obesa* の胞子発芽管は紫外線-青色光と赤色光の比率によって正

または負の屈光反応を示すことが明らかになった⁽¹³⁾。さらに、UVAフィルムと同じ透過下限波長のガラスフィルターは、発芽管の負の屈光反応を対象の3分の1以下に減少させ、UVAフィルムは分生胞子発芽管の気孔侵入率を著しく減少させることも確認された。その結果、胞子発芽管の屈光反応の攪乱によって、UVAフィルムのビニルハウスでの発病は、CAフィルムハウスの50%以下となった⁽¹⁴⁾。紫外線は病気の伝搬体である胞子の形成に関与するだけでなく、発病に直接関わる侵入行動を促すことによって病害発生の誘導要因になっている。

植物の病害抵抗性の誘導

植物の病気に対する紫外線の影響は病原菌に直接作用するだけでなく、植物体を通して発現される場合がある。雨よけ栽培用の被覆資材として用いられるUVAフィルムがハウレンソウ萎凋病(*Fusarium oxysporum* f. sp. *spinaciae*)に顕著な防除効果が発現することが見いだされた。萎凋病は土壤中の病原菌が根部に感染し、維管束を侵害することによって起こされる病気であり、UVAフィルムは植物体に対する影響を通して発病を抑制していると考えられる。

萎凋病菌を土壌接種した結果、無発病個体を含むハウレンソウの全個体から得られる*Fusarium*菌の分離率は両ハウスで有意差がないにもかかわらず、発病率はUVAハウスが有意に低率であることが明らかになった。この結果は、根部への針接種によって、全個体に均一に感染させても発病率はUVAハウスが有意に低いという実験結果とも一致している。また、紫外線UV-B(290~320 nm)を付加照射した個体では、接種部位からの菌の伸展が促進されることが認められた。これらの結果は、UVAフィルムによって吸収除去されるUV-Bは菌の侵入を促進するのではなく、侵入した菌の伸展を促し、植物の病害抵抗性を低下させて発病を促進していることを示唆している(図4)^(15,16)。

一方、*B. cinerea*によるソラマメチョコレート斑点病は接種前後に赤色光が照射されると胞子の侵入が阻害され、発病が抑制されることが明らかになった。ソラマメの切り取り葉に*B. cinerea*の胞子懸濁液を接種し、赤色光下において、暗黒下においた葉と比較すると、胞子は発芽し付着器を形成するものの、進入菌糸は形成されないこと、接種胞子懸濁液を回収し、新しい胞子を加えると発芽が阻害されること、すなわち、赤色光の照射によってソラマメの葉に胞子発芽阻害物質が誘導され、侵入が阻害されることが明らかになった^(17,18)。ファイトアレ

図 4 ■ 紫外線 UV-B によるハウレンソウ萎凋病の誘発

キシンと考えられるこの発芽阻害物質は水溶性の高分子で、熱に安定なタンパク質と炭水化物からなり、作用が種特異的であることがわかっている。

*

植物の病気の発生に、光環境は重要な役割を果たしている。特に、今後増加することが懸念される紫外線は植物病害の発生に深く関わっている。さらに、可視光の長波長域が植物の病害抵抗性を誘導することが明らかになりつつある。紫外域から赤色光までの広い波長範囲の光が、個々の植物や糸状菌、そして両者の相互関係に及ぼす影響は実用的な病害防除技術に関連する側面だけでなく、光の受容機構に関わる基礎研究においても興味深い研究課題である。

胞子形成の日周リズムの阻害や胞子嚢柄の屈光反応などの青色光反応に関与するとみられるフラビン系色素や青色光と紫外線の間の可逆的光反応に関与するマイコクロムのように、光受容体の究明が進展しつつあるものもあるが、紫外線誘起型に関与する光受容体のように、まったく手がつけられていないものも残されている。また、胞子形成の誘導と阻害という正反対の反応が異種の糸状菌で、ほぼ同一の作用スペクトルを示す結果が得られているが、その機構も未解明である。

また、UVA フィルムによる病害防除にも、今後に残された検討課題が多い。まず、UVA フィルムの適用範囲を広範な病害を対象として確認する必要がある。同時に、UVA ハウスにおける光条件の許容範囲の究明も重要な課題である。さらに、UVA フィルムの病害の防除

効果に加えて各作物の生育に及ぼす影響に関する検討も残されている。最後に、UVA フィルムを利用するハウスではハウス内の光質環境が問題となるので、望ましい光質条件を確保すると同時にハウス内が高温、過湿にならないようなハウス構造の検討が必要である。

文献

- 1) 本田雄一：植物防疫, 33, 430 (1979).
- 2) Y. Honda & M. Aragaki : *Mycologia*, 75, 22 (1983).
- 3) Y. Honda & T. Yunoki : *Plant Physiol.*, 70, 711 (1978).
- 4) 片岡 舞, 本田雄一：日植病報, 63, 519 (1997).
- 5) Y. Honda & M. Nemoto : *Can. J. Bot.*, 62, 2865 (1984).
- 6) M. Ahmad & A.R. Cashmore : *Plant Mol. Biol.*, 30, 851 (1996).
- 7) R.J. Downs : *Plant Physiol.*, 31, 279 (1956).
- 8) 本田雄一：東北大農研報, 21, 63 (1969).
- 9) T. Kumagai : *Agric. Biol. Chem.*, 43, 1733 (1979).
- 10) Y. Honda & T. Yunoki : *Plant Dis. Repr.*, 61, 1036 (1977).
- 11) Y. Honda, T. Toki & T. Yunoki : *Plant Dis. Repr.*, 61, 1041 (1977).
- 12) T. Sasaki, Y. Honda, M. Umekawa & M. Nemoto : *Plant Dis.*, 69, 530 (1985).
- 13) Y. Honda & T. Miyawaki : *Trans. Mycol. Soc. Jpn.*, 30, 401 (1989).
- 14) Y. Honda, T. Kashima & T. Kumagai : *J. Phytopath.*, 136, 270 (1992).
- 15) Y. Naito, Y. Honda & T. Kumagai : *Mycoscience*, 37, 15 (1996).
- 16) Y. Naito, Y. Honda & T. Kumagai : *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.*, 63, 78 (1997).
- 17) S.Z. Islam & Y. Honda : *Plant Dis.*, 82, 850 (1998).
- 18) S.Z. Islam, Y. Honda & S. Arase : *J. Phytopathol.*, 146, 479 (1998).