

トマト半身萎ちょう病に関する研究*

飯 嶋 勉

目 次

I 緒 言	65
II 研究史	67
III 病原菌	68
A 病原菌の同定	68
1 休眠体、分生子柄および分生子の形態	68
2 培養性質	71
3 考 察	73
B <i>Verticillium dahliae</i> の寄主特異性系統	75
1 トマト系菌株の分布	75
2 トマトを連続通過させた非トマト系菌株のトマトに対する病原性	78
3 トマト系および非トマト系菌株のナスに対する病原性	78
4 トマト系および非トマト系菌株のピーマンに対する病原性	79
5 考 察	80
C <i>Verticillium dahliae</i> のレース	81
1 我が国に分布する <i>V. dahliae</i> のレース	81
2 考 察	82
D <i>Verticillium dahliae</i> の寄生性	82
1 <i>V. dahliae</i> の各種植物に対する寄生性	82
2 トマト半身萎ちょう病多発地に生育する各種植物からの <i>V. dahliae</i> の分離	83
3 <i>V. dahliae</i> に起因する新病害 5 種	89
4 考 察	90
IV トマト半身萎ちょう病菌と他の土壤病原菌および土壤センチュウとの複合感染	94
A 非トマト系 <i>Verticillium dahliae</i> の影響	94
B <i>Verticillium nigrescens</i> の影響	95
C <i>Fusarium</i> 属菌の影響	96
1 トマト萎ちょう病菌 race J 1	96
2 トマト萎ちょう病菌 race J 2 および race J 3	98

* 北海道大学審査学位論文

3 トマトに寄生性を有しない数種 <i>Fusarium</i> 属菌	99
D トマト黒点根腐病菌の影響	99
E サツマイモネコブセンチュウの影響	100
F キタネグサレセンチュウの影響	101
G 考 察	102
 V 種子伝染	104
A 発病株における病原菌の分布	104
B 種子に塗沫した分生子の生存期間	104
C 種子に付着した分生子によるトマトの発病	106
D 種子消毒の効果	106
E 考 察	107
 VI 抵抗性品種の検定法	108
A 浸根接種法と土壤接種法の比較	108
B 浸根接種法における接種源作成用培地の検討	108
C 摩碎菌そう液による浸根接種	109
1 接種源の培養期間	109
2 摩碎菌そう液の調製法	109
3 接種量	110
D 分生子による浸根接種	110
E 考 察	111
 VII 結 語	113
摘要	114
引用文献	115
Summary	120
図 版	123

I 諸 言

トマト半身萎ちう病は1971年に東京都三鷹市において発見された³¹⁾。発見後数年間、本病は三鷹市および隣接の調布市、狛江市、世田谷区の露地栽培トマトに限り多発生していたが、1976～1977年に至り突如福島県、山梨県⁴⁾、長野県に発生し、東京都においても立川市、日野市、青梅市などの施設および露地栽培に初発生が確認された。現在、本病は上記4都県のはか北海道²⁶⁾、宮城県、秋田県、山形県、茨城県、栃木県、群馬県、埼玉県、神奈川県⁵⁴⁾、静岡県、愛知県、岐阜県、大阪府、富山県、鳥取県、島根県の16道府県に発生し¹⁰⁶⁾、特に福島県、山梨県、長野県の夏秋トマト栽培地において激しい被害を与えている。

本病は定植1カ月後ころから発生し始め、最初下位の複葉中数枚の小葉が萎ちうする(図版I-1)。萎ちうした小葉は2～3日後に葉縁または葉脈間から黄白色～黄色に変色し、のち小葉全体が黄変するとともに葉縁部から枯死する(図版I-2)。病勢の進展はきわめて緩慢であり、順次上位複葉が発病し、下位複葉の枯れ上がりをきたす(図版I-3)。本病の場合、植物体全体が短期間に枯死することはきわめてまれであり、下位複葉の慢性的枯れ上がりが特徴である。発病株の導管部は黄色～黄褐色に変色している。本病の導管変色はトマト萎ちう病の場合と比較して細く不鮮明であり、不連続に生ずることもある。発病株の根に病徵は認められない。以上のごとく本病の病徵は不鮮明であるが、発病株の生育は強く抑制され、果実の着果および肥大は不良となり、収量は著しく低下する。本病多発生地において抵抗性品種、感受性品種間の収量を比較した実験結果によると、本病による減収率は37～55%であった⁶⁷⁾。

本病病原菌は不完全菌亜門、不完全糸状菌綱、叢生不完全菌目、フィアロ型、*Verticillium* 属に所属する⁹⁵⁾。*Verticillium* 属菌は休眠体により土壤中に越年しており、寄主植物の根から侵入したのち導管内で増殖し、各種植物に萎ちう性病害を生ずる。*Verticillium* 属菌による病害は *Verticillium* 病と総称され、諸外国では *Fusarium* 病に匹敵する重要な導管病として古くから扱われている。一方、我が国においてはトマト半身萎ちう病のはかナス半身萎ちう病(初発生1931年)⁴⁵⁾、イチゴ萎ちう病(1963)¹⁰³⁾、ハクサイ黄化病(1966)⁹⁹⁾、キ

ク半身萎ちう病(1970)³²⁾、ウド萎ちう病(1972)⁷⁹⁾、オクラ半身萎ちう病(1973)¹⁰⁵⁾、フキ半身萎ちう病(1974)⁴⁴⁾、スイカ、メロン、キュウリ、トウガラシの半身萎ちう病(1973～1975)⁴⁸⁾、ダイコンバーティシリウム黒点病(1977)⁴⁹⁾、アイスランドボピーバーティシリウム萎縮病(1979)²⁴⁾が報告されているが、これら *Verticillium* 病の被害が全国的に問題視されたようになったのは1970年代後半に至ってからである。我が国における研究報告の大部分は上記 *Verticillium* 病の新発生に関するものであり、さらに各植物の病原菌は研究者により *V. albo-atrum* あるいは *V. dahliae* と同定され、病原菌の種名に関し混乱が生じていた。最近における *Verticillium* 病多発の原因は究明されていないが、産地の固定化による同一植物の過度の連作および作期の前進など不良環境下における栽培型の増加がその要因と考えられ、種苗あるいは種子による病原菌の広域伝播も推測されている。

本研究は現地生産者から強い要請を受け、トマト半身萎ちう病防除対策の確立を目的として1971～1981年に実施したものであるが、本報告においてはトマト半身萎ちう病のみに限定せず、*Verticillium* 病全体の視点から研究の進歩および防除技術の向上を期待し実験結果をとりまとめた。本報告前段において、トマトを含め前記植物の病原菌を *Verticillium dahliae* Klebahn に統一し、我が国に分布する本菌菌株をトマト系および非トマト系に類別した。また、*V. dahliae* の寄主植物18科48種、非寄主植物20科33種を明らかにし、寄主植物を感受性程度により区分した。トマト半身萎ちう病防除対策の目標は抵抗性品種においた。立地上各種制約の多い東京都の農業においては抵抗性品種に対する生産者の期待がきわめて強いためである。東京都農業試験場は1973年に本病の抵抗性育種を開始し、トマト半身萎ちう病・萎ちう病(race J 1)・サツマイモネコブセンチュウ複合抵抗性の育種素材品種‘東農NFVR’⁵⁵⁾および同実用品種‘東農ふじみ’⁶⁷⁾を育成し、既に実用に供した。本報告後段において、これら抵抗性品種を育成するために考案した本病抵抗性検定法を紹介し、また抵抗性品種の普及にあたり考慮を要する事項、すなわち抵抗性品種を侵す病原菌系の問題、他の土壤病原菌および土壤セ

ンチュウとの複合感染による影響を論じた。

本研究を行うにあたり、東京都農業試験場元場長本橋精一氏、場長田村光一郎氏、栽培部長芦川孝三郎氏、総括主任研究員永沢 実氏、東京都病害虫専門技術員阿部善三郎氏、元同専門技術員白浜賢一博士には常に指導および激励をいただき、農業技術センター駒田 旦博士、農業技術研究所荒木隆男博士、渡辺恒雄博士、筑波大学教授佐藤昭二博士、助教授勝屋敬三博士、岐阜大学助教授内記 隆博士、東京農業大学教授中村重正博士には適切な助言および指導を賜り、北海道農業試験場北沢健治氏、埼玉県病害虫専門技術員吉野正義氏、同県園芸試験場橋本光司氏、愛知県農業総合試験場加藤喜重郎博士、広田耕作氏、大阪府農林センター田中 寛氏には終始援助をいただいた。また、北海道大学教授宇井格生博士、四方英四郎博士、岡沢養三博士には本論文の校閲を賜った。

各地農業試験場、園芸試験場の各位には供試菌株の入手にあたり便宜をいただき、野菜試験場栗山尚志博士、国安克人博士、長野県中信地方試験場藤森基弘氏、タキイ種苗、坂田種苗の各位には供試植物の入手にあたり援助を賜った。また、東京都農業試験場病理昆虫研究室平野寿一氏、井上竹治氏、そ菜研究室井田昭典氏、河野信氏、小菅悦男氏、野呂孝史氏、江戸川分場病理昆虫研究室菅田重雄氏、堀江博道氏、小笠原亜熱帯農業センター佐藤農三博士はじめ場員の各位、東北大学大学院生長尾英幸氏には各種実験にあたり絶えず助力を願い、北多摩農業改良普及所篠本 修氏、中央農業改良普及所半田保之氏、各地農業協同組合の各位、練馬区立野町井口利一氏、世田谷区北烏山浅野縫作氏はじめ本病発生地の生産者の各位には現地実験および調査にあたり多大の協力をいただいた。ここに記して衷心より感謝の意を表する。

II 研究史

トマト半身萎ちう病をはじめ各種植物の *Verticillium* 病の病原菌は *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold または *V. dahliae* Klebahn とされている。しかし、*V. albo-atrum*, *V. dahliae* 間には歴史的大論争があり、病原菌の種名に関し混乱がある^{28, 36, 82}。Isaac³³, Smith⁸⁵ らは *V. dahliae* を *V. albo-atrum* の別種と扱うことを提案し、この提案はヨーロッパ、カナダ、ニュージーランドなどの研究者により支持された。一方、Rudolph⁷⁵, Presley⁷¹ らは *V. dahliae* を認めず *V. albo-atrum* に含める説を主張し、この考え方方は米国研究者の大多数により支持されていた。*V. albo-atrum*, *V. dahliae* 間の論争解決を目的とした報告に Isaac³⁶ および Schnathorst⁸² の総説があり、また Hastie²³ は遺伝学的検討に基づき両者は別種であることを示し、*V. dahliae* を認めない立場の研究者にそれぞれ強い影響を与えた。米国における種名の混乱はごく最近まで続き、*Phytopathology* および *Plant Disease Reporter* では1979年に至り *V. dahliae* が一般に使用されるようになった。我が国においては1976年に北沢ら⁴⁸ が北海道における数種植物 *Verticillium* 病の病原菌を *V. dahliae* と同定するまで *V. albo-atrum* が使用されており、その後一時期同一病原菌に異なる種名が使用された。1980年、飯嶋²⁹ は当時までに報告された8科14種植物の *Verticillium* 病病原菌を *Verticillium dahliae* Klebahn に統一することを提案し、我が国における病原菌種名の混乱は解消した。

V. dahliae の寄主植物は英国において Moore⁶⁴ C. M. I.¹⁰⁴、ニュージーランドにおいて Dingley¹³ により記録されている。米国においては Rudolph⁷⁵ の詳細な報告があるが、彼は *V. dahliae* を *V. albo-atrum* に含める立場であったため、*V. dahliae* のみの寄主植物

を正確に知ることはできない。Engelhard¹⁵ のリストも *V. albo-atrum* と *V. dahliae* を明確に区別しておらず、Index of plant diseases in the United States¹⁰⁹ には *V. albo-atrum* に統一されている。

Verticillium 病研究全般に関し、1971年英國において the First International Verticillium Symposium が開催され、その概要是 Pegg⁶⁹ により要約された。課題は病原学から防除まで多岐にわたり、菌系、輪作、土壌センチュウの影響、種苗伝染などに関しても研究の現状が紹介されている。同年には米国においても *Verticillium* 病に関する会議が開催され、*Verticillium Wilt of Cotton*⁸² にワタを主材料として *Verticillium* 属菌の分類、生活環、遺伝、*Verticillium* 病の生理、生態、防除に関する研究の現状および展望が詳細に報告された。我が国においては1980年第10回土壤伝染病談話会に *Verticillium* 病に関する3話題が報告され、我が国および諸外国における研究紹介が行われた²⁸。

トマト半身萎ちう病は、1922年英國において Bewley⁶ により初めて報告され、現在米国、ヨーロッパ、アジア、ニュージーランドなどの諸国でその被害が問題となっている。本病防除対策として抵抗性品種が広く利用されているが、抵抗性品種のはとんどは 'Loran Blood' または 'VR Moscow'¹⁰⁸ を直接、間接の育種素材としている。これら品種における本病抵抗性遺伝子は Ve gene と名付けられ⁸⁰、この遺伝子に支配されるトマト品種は Ve 抵抗性品種と呼ばれる。抵抗性品種による防除上最も警戒を要するのは、これを侵す病原菌菌系の出現である。1960年、Alexander¹ は米国オハイオ州において Ve 抵抗性品種を侵す菌系を発見した。これはのちに *V. dahliae* race 2 と呼ばれ、現在米国各地のほかヨーロッパ諸国で発見されている。

III 病 原 菌

A 病原菌の同定

我が国において報告された *Verticillium* 病の病原菌はトマト³¹⁾をはじめナス⁴⁵⁾、イチゴ¹⁰³⁾、キク³²⁾、ハクサイ⁹⁹⁾、フキ⁴⁴⁾、オクラ¹⁰⁵⁾の場合 *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold と同定され、スイカ・メロン・キュウリ・トウガラシ⁴⁸⁾、ウド⁷⁹⁾、ダイコン⁴⁹⁾の場合 *V. dahliae* Klebahn と同定されていた。これら植物の病原菌はいずれも菌核を形成する同一種であるが、 *V. dahliae* を認めず *V. albo-atrum* に含めるか、 *V. dahliae* を *V. albo-atrum* の別種とするか、分類上の判断の相違により異なる学名が使用されたのである。本実験においては、 *V. dahliae* を *V. albo-atrum* の別種とする立場の

Commonwealth Mycological Institute から特別許可（輸入禁止品の輸入許可、54横植第56号）を得て輸入した菌株につき形態および培養性質の相違点を検討することにより、我が国において使用すべき本菌学名の統一をはかった。

1 休眠体、分生子柄および分生子の形態

材料および方法

CMI から輸入した *V. albo-atrum* および *V. dahliae*、国内各地の各種植物から分離された25菌株（第1表）を供試し、下記方法によりトマト切離茎上に形成させた菌体の形態を比較検討した。蒸気消毒土壤で育苗した7～8葉期のトマト苗から直径6～7 mm、長さ5 cmの茎を切

第1表 供試菌株の来歴

菌 株	分離 植物	採 集 地 (入 手 先)	分離年 (入手年)
L E 1 0 3	ト マ ト	東京都三鷹市新川 (福島県園芸試験場)	1971 (1977)
L E 8 3 2	ト マ ト	長野県上伊那郡	1977
L E 9 1 1	ト マ ト	東京都国立市谷保	1973
S M 0 1 2	ナ ス	東京都練馬区南大泉 (徳島県農業試験場)	1976 (1972)
S M 0 2 1	ナ ス	山形県山形市	1972
S M 8 2 1	ナ ス	(北海道農業試験場)	(1976)
S M 9 3 1	ナ ス	東京都三鷹市牟礼	1976
C A 1	ビーマン	(農業技術研究所)	(1972)
S T 1	ジャガイモ	(茨城県園芸試験場)	(1978)
B P 1	ハクサイ	(山梨県農業試験場)	(1978)
B P 2	ハクサイ	(埼玉県園芸試験場)	(1978)
B P 3	ハクサイ	(山梨県農業試験場)	(1978)
R S 1	ダイコン	(東京都三鷹市下連雀)	1976
F C 1	イチゴ	東京都府中市西府	1973
P V 1	インゲン	東京都保谷市下保谷	1977
H E 6	オクラ	東京都調布市布田	1976
H M 1	フヨウ	群馬県中之条町	1977
A C 2 0 3	ウド	(北海道農業試験場)	1976
A C 4 0 8	ウド	東京都世田谷区	1970
C V 1	スイカ	(農事試験場)	(1980)
C M 2 0 8	キク	(愛知県農業総合試験場)	(1976)
S V 1	ノボロギク	(野菜試験場久留米支場)	(1980)
P J 1	フキ	千葉県館山市	1980
P J 2	フキ	東京都立川市砂川町 (Commonwealth Mycological Institute)	1978 (1979)
P N 1	アイスランドポピー	(Commonwealth Mycological Institute)	(1979)
V n*	ウド	* <i>Verticillium nigrescens</i> , ** <i>V. dahliae</i> , *** <i>V. albo-atrum</i>	
I M I 1 4 4 0 8 6 a**	トマト		
I M I 1 7 2 7 4 6 ***	トマト		

り取り、 6×4 cmのセロファン（セロパック no. 300）で包んだのちプロピレンオキサイドの飽和ガスにより24時間処理し、16.5 cm試験管に1個ずつ入れ、 $10^3/\text{ml}$ に調製した供試菌株の分生子懸濁液0.5 mlを滴下した。23°C 1カ月間の培養により、全供試菌株は休眠体、分生子柄および分生子をトマト茎上に豊富に形成したので、組織の1部を50%グリセリン水により封じ、それぞれの形態を光学顕微鏡下で観察した。

結果

トマト切離茎上における供試菌株の休眠体、分生子柄および分生子の形態は下記のとおりであった。

休眠体

CMIから輸入した *V. albo-atrum*, *V. dahliae* 間には形成を認めた休眠体の形態において顕著な差異が存在した。

CMI *V. albo-atrum* の場合、供試組織上に休眠菌糸の形成のみが観察され、菌核および厚膜胞子の形成は、まったく認められなかった。休眠菌糸は一部の菌糸が褐

色に着色し、隔膜数が増加し、肥厚したものであり、分生子懸濁液接種10~14日後以降に観察された。休眠菌糸構成細胞は、通常の菌糸が幅1.2~3.6 μm（平均2.5 μm）、無色であるのに対し、幅2.4~7.3 μm(3.8 μm)、隔膜間3.6~21.8 μm(11.1 μm)であり、褐色に着色している（図版III-2）。細胞の形は 3×21 μmの細長いものから 7×10 μmの球形に近いもの、さらに不規則に変形したものまであり、一定しない（図版III-4）。休眠菌糸の表面は平滑である（図版IV-2）。なお、休眠菌糸中の褐色色素は漏出し、供試組織を褐色に染める傾向が認められた⁷⁾。

CMI *V. dahliae* の場合、供試組織上に菌核形成が豊富に観察された。菌核は単菌糸ときに近接する2~3本の菌糸細胞の出芽（図版III-1）により形成され、分生子懸濁液接種4~5日後以降に観察された。菌核は4~15 μmの球形または亞鈴形の多数の細胞により構成され、暗褐色~黒色、大きさ $39 \times 98 \times 26$ ~ $61 \mu\text{m}$ 、亞球形または球形であり（図版III-3），その表面は粘質の膜様物質⁹⁾

第2表 供試菌株の菌核形成およびその大きさ

菌 株	長 径 (μm)	短 径 (μm)
LE 1 0 3	2 9~1 0 5 (5 4. 4)	1 9~ 8 1 (4 1. 5)
LE 8 3 2	3 9~ 9 6 (6 3. 4)	2 9~ 7 1 (4 3. 0)
LE 9 1 1	4 3~ 6 9 (5 4. 9)	2 6~ 5 2 (4 0. 8)
SM 0 1 2	3 1~ 9 6 (5 5. 9)	2 6~ 5 2 (3 7. 5)
SM 0 2 1	3 9~ 9 8 (6 1. 1)	2 6~ 5 4 (4 0. 7)
SM 8 2 1	3 9~ 7 6 (5 4. 6)	2 9~ 5 2 (3 8. 2)
SM 9 3 1	3 6~1 1 5 (5 7. 8)	2 4~ 9 6 (4 2. 9)
CA 1	4 1~ 9 1 (5 9. 3)	3 1~ 6 4 (4 3. 9)
ST 1	4 1~ 8 1 (5 7. 3)	2 9~ 6 1 (4 4. 1)
BP 1	3 9~1 2 2 (7 0. 3)	3 1~ 9 8 (5 1. 2)
BP 2	4 1~ 9 1 (6 3. 7)	2 6~ 6 6 (4 2. 9)
BP 3	4 1~ 9 6 (6 8. 2)	3 6~ 6 9 (4 9. 5)
RS 1	4 6~ 9 1 (6 4. 2)	3 4~ 6 4 (4 6. 4)
FC 1	3 4~ 7 6 (5 1. 9)	2 4~ 5 7 (3 6. 9)
PV 1	2 9~ 6 6 (4 6. 8)	2 4~ 5 2 (3 4. 5)
HE 6	3 9~1 0 8 (5 7. 1)	3 1~ 5 7 (4 2. 9)
HM 1	4 3~1 1 0 (6 5. 8)	3 4~ 7 1 (4 3. 8)
AC 2 0 3	4 1~ 9 1 (6 0. 5)	2 6~ 6 1 (4 2. 8)
AC 4 0 8	4 6~1 1 5 (7 5. 9)	3 6~1 0 3 (5 6. 0)
CV 1	3 6~ 8 1 (5 3. 3)	2 6~ 6 6 (3 7. 2)
CM 2 0 8	2 9~ 5 9 (4 4. 4)	2 1~ 4 4 (3 1. 2)
SV 1	3 4~1 3 0 (6 8. 8)	2 9~ 7 9 (4 8. 2)
PJ 1	3 9~ 7 9 (5 4. 6)	2 6~ 5 9 (3 9. 8)
PN 1	3 4~ 8 3 (5 4. 7)	2 9~ 5 9 (4 2. 0)
5 9 2 2	3 4~ 6 1 (4 4. 9)	2 4~ 4 7 (3 3. 5)
V n*		菌核を形成せず
IMI 1 4 4 0 8 6 a**	3 9~ 9 8 (5 9. 2)	2 6~ 6 1 (4 3. 1)
IMI 1 7 2 7 4 6 ***		菌核を形成せず

調査菌核数各50個 * *Verticillium nigrescens*, ** *V. dahliae*, *** *V. albo-atrum*

第3表 *Verticillium albo-atrum* (IMI 172 746), *V. dahliae* (IMI 144 086a)およびLE 103における分生子柄の形態

供 試 菌	分生子柄の長さ (μm)	分生子柄基部の幅 (μm)	分生子柄先端部の幅 (μm)	隔膜数	フィアライド		
					輪生段数	本数	長さ (μm)
<i>Verticillium albo-atrum</i>	120—590 (381)	3.6—6.1 (5.3)	1.8—2.4 (2.1)	9—16 (12—13)	1—3	1—6 (3—4)	16—53 (27.9)
<i>V. dahliae</i>	70—290 (172)	2.4—4.8 (2.6)	1.2—1.8 (1.7)	5—9 (6—7)	1—5	1—6 (3—4)	12—53 (26.9)
LE 103	90—370 (171)	2.4—4.8 (3.3)	1.2—1.8 (1.4)	3—8 (4—5)	1—3	1—6 (3—4)	13—58 (29.5)

* *V. albo-atrum*においては分生子柄の基部3~6細胞が褐色に着色。

により覆われている(図版IV-1, 3)。

国内各地から収集した25菌株の場合、いずれの菌株も菌核形成が豊富に観察された。各50個につき菌核の大きさを測定した結果は第2表のとおりであり、29—130×19—103μm (44.4—75.9×31.2—56.0 μm)の範囲にあり、CMI *V. dahliae*の菌核の大きさとはほぼ同じであった。

分生子柄

CMI *V. albo-atrum*および*V. dahliae*の分生子柄は菌糸または休眠体から直立して生じ、1~6本のフィアライドを1~5段輪生する(図版III-5, 6)。フィアライドの一部が分枝し、二次フィアライドを輪生することもある。フィアライドは無色、きり形、先端の開口部にカラーが観察されることもあり(図版IV-4), 内部から押し出すように分生子を形成する。フィアライド先端部には個々に形成された分生子が球塊状に集合する。

CMI *V. albo-atrum*, *V. dahliae*および東京都産トマト分離菌株LE 103(第1表)を供試し、各40本の分生子柄につきそれぞれの形態を調査した結果は第3表のとおりであり、CMI *V. albo-atrum*は他の2菌株に比較し分生子柄が太く、長く、また形成量の多い傾向が認められた。しかし、分生子柄の大きさ、形成量よりもさらに特徴的な相違点は分生子柄基部における着色の有無であり、CMI *V. albo-atrum*の場合その基部3~6個の細胞に黒褐色の着色が観察されたのに対し、CMI *V. dahliae*およびLE 103の場合分生子柄全体が無色であった。

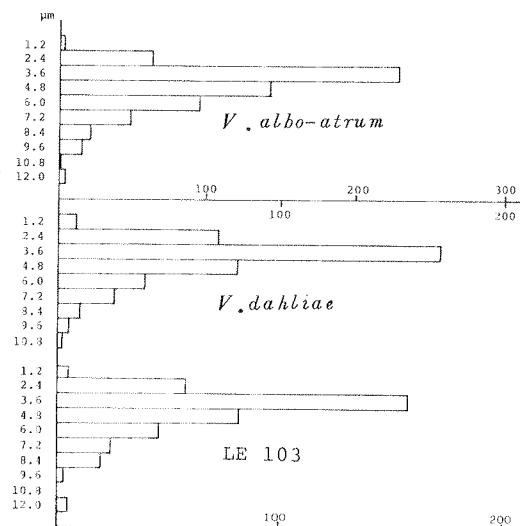
国内各地から収集した25菌株は分生子柄基部の着色が認められずCMI *V. dahliae*と一致した。

分 生 子

供試菌の分生子は無色、梢円形であり、大部分は单胞

であるが、低率に2胞分生子が混在する(図版IV-6)。CMI *V. albo-atrum* 600個、CMI *V. dahliae*およびLE 103各400個の分生子につき大きさを測定した結果、分生子の大きさはいずれも1.2—12.0×1.2—6.0 μmの範囲内にあり菌株間に差は認められなかった。それぞれの長径の分布を第1図に示した。2胞分生子の割合はCMI *V. albo-atrum* 7%, CMI *V. dahliae* 2%, LE 103は3%であり、CMI *V. albo-atrum*においてやや多い傾向がみられた。

国内各地から収集した25菌株の分生子各50個について



第1図 *Verticillium albo-atrum* (IMI 172 746), *V. dahliae* (IMI 144 086a) および LE 103における分生子長径の分布

第4表 供試菌株の分生子の大きさ

菌 株	長 径 (μm)	短 径 (μm)
LE 103	2.4—8.5 (5.2)	1.2—4.9 (3.0)
LE 832	3.5—6.3 (4.6)	1.4—3.2 (1.9)
LE 911	3.9—7.4 (5.0)	1.4—3.0 (2.2)
SM 012	3.3—4.8 (3.8)	0.9—2.4 (1.7)
SM 021	3.4—5.9 (4.8)	1.9—2.5 (2.2)
SM 821	3.8—5.0 (4.3)	1.7—3.3 (2.4)
SM 931	3.7—5.3 (4.7)	1.8—2.9 (2.3)
CA 1	2.4—6.1 (3.6)	1.2—3.6 (1.8)
ST 1	3.9—7.8 (5.2)	1.8—3.4 (2.4)
BP 1	4.8—7.4 (6.0)	1.4—3.0 (2.2)
BP 2	2.4—8.5 (5.7)	1.2—3.6 (2.1)
BP 3	2.4—10.9 (6.1)	1.2—3.6 (2.1)
RS 1	2.4—9.7 (4.5)	1.2—6.1 (2.7)
FC 1	3.4—6.0 (4.2)	0.9—2.5 (1.7)
PV 1	3.3—6.1 (4.9)	1.4—2.7 (2.0)
HE 6	4.4—7.4 (5.5)	1.4—2.5 (2.1)
HM 1	4.0—5.8 (4.7)	2.2—3.4 (2.8)
AC 203	4.0—6.7 (5.1)	1.2—2.6 (2.0)
AC 408	3.4—8.8 (4.9)	1.4—2.5 (2.1)
CV 1	3.2—4.6 (3.9)	1.3—3.0 (1.8)
CM 208	2.9—5.4 (4.2)	1.4—2.5 (1.9)
SV 1	2.4—8.5 (5.1)	1.2—3.6 (2.0)
PJ 1	3.5—6.6 (4.5)	1.6—3.1 (2.3)
PJ 2	2.4—6.1 (3.6)	1.2—3.6 (2.1)
PN 1	2.4—4.8 (3.5)	1.2—3.6 (1.7)
Vn*	2.4—8.5 (4.9)	1.2—2.4 (1.8)
IMI 144 086a**	1.2—8.5 (4.6)	1.2—4.8 (3.0)
IMI 172 746***	2.4—8.5 (5.2)	1.2—4.8 (3.4)

調査分生子数各50個 * *Verticillium nigrescens*, ** *V. dahliae*, *** *V. albo-atrum*.

の測定結果は第4表のとおりであり、それぞれの分生子の大きさは1.2—10.9×0.9—6.1 μm (3.5—6.0×1.7—3.0 μm)の範囲内にあり、またいずれの菌株においても低率に2胞分生子の存在が観察された。

形態に関する上記観察結果から、CMI *V. albo-atrum* と *V. dahliae* は形成する休眠体の形態および分生子柄基部における着色の有無により明確に識別可能なことが確かめられ、国内各地の各種植物から分離された25菌株はこれら2点においてCMI *V. dahliae* に一致することが明らかとなった。

2 培養性質

Isaac^{33,34}により *V. albo-atrum*, *V. dahliae* 間に存在すると報告された培養性質上の相違点に関し、種の識別基準となり得るか否かの観点から検討を加えた。

材料および方法

CMI *V. albo-atrum* および *V. dahliae*、国内の各種植物から分離された25菌株（第1表）を供試し、温度、

培地の水素イオン濃度および炭素源と菌そう生育との関係を9cmシャーレにおける平板培養により検討した。培地はHall and Ly培地²²を用い、直径3mmの供試菌含菌寒天片を植え付け、所定温度で15日間培養後菌そう直径を測定し、同時に休眠体の形成状況を観察した。Hall and Ly培地の組成は次のとおりである。グルコース(本実験では主としてサッカロース) 30g, KNO₃ 3g, MgSO₄·7H₂O 0.5g, ZnSO₄·7H₂O 0.5mg, MnSO₄·H₂O 0.5mg, CuSO₄·5H₂O 0.16mg, Na₂MoO₄·2H₂O 10μg, KH₂PO₄ 1g, K₂HPO₄ 0.9g, 寒天18g, 蒸留水1ℓ。

結果

培養温度と菌そうの生育

CMI *V. albo-atrum* および東京都産トマト分離菌株LE 103に関して、菌そうの生育適温および生育限界温度を検討した結果は第2図のとおりである。菌そうの生育適温はCMI *V. albo-atrum* 20.0~22.5°C, LE 103

第5表 供試菌株の培養条件と菌そうの生育

菌 株	15日後の菌そう直径 (mm)							
	培養温度		培地のpH			培地の炭素源		
	25°C	30°C	5.5	7.5	8.5	グルコース	サッカロース	グリセリン
L E 1 0 3		61	26	62	55	53	35	48
L E 8 3 2		55	23	63	65	54	49	68
L E 9 1 1		59	23	55	54	50	46	63
S M 0 1 2		31	15	57	53	51	29	38
S M 0 2 1		58	23	74	73	69	50	64
S M 8 2 1		65	19	72	69	59	60	62
S M 9 3 1		62	16	63	60	58	53	56
C A 1		73	19	74	69	69	65	66
S T 1		57	24	66	67	64	51	69
B P 1		43	8	43	47	44	36	37
B P 2		44	8	42	42	43	46	45
B P 3		31	9	48	44	42	49	49
R S 1		39	11	39	39	39	20	20
F C 1		52	9	64	56	58	35	56
P V 1		53	16	69	63	58	47	61
H E 6		62	21	27	25	25	32	47
H M 1		47	20	54	49	47	53	67
A C 2 0 3		56	23	59	54	60	29	56
A C 4 0 8		57	22	60	55	51	51	65
C V 1		65	15	71	64	62	51	61
C M 2 0 8		51	11	54	50	49	53	59
S V 1		63	20	57	55	55	51	65
P J 1		62	27	65	62	61	62	64
P J 2		61	19	54	50	50	50	61
P N 1		65	18	63	56	56	59	62
V n *		63	51	59	60	62	52	53
I M I 1 4 4 0 8 6 a**	66	31	62	64	66	8	48	0
I M I 1 7 2 7 4 6 ***	54	0	72	71	71	56	61	55

* *Verticillium nigrescens*, ** *V. dahliae*, *** *V. albo-atrum*.

22.5～25.0°Cであった。低温側生育限界温度は両菌株とも4～9°C以下であったが、CMI *V. albo-atrum* はLE 103に比較し低温側で一般に生育良好であった。高温側生育限界温度はCMI *V. albo-atrum* 30°C付近、LE 103 30°Cから32.5°Cの間であり、30°Cにおける生育に顕著な差異が認められた(図版III-7)。

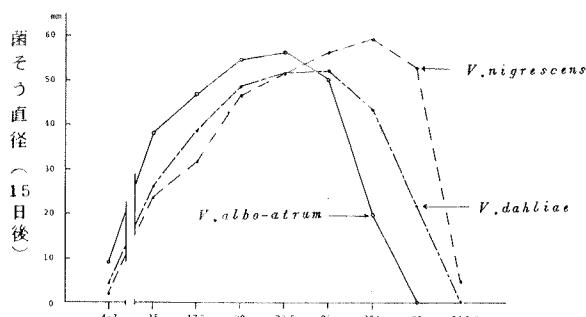
30°Cにおける菌そう生育により菌株の類別を試みた結果は第5表(左側)である。CMI *V. albo-atrum* の場合、30°Cにおいて菌そう生育はまったく認められず、接種源上に少量のフィアライドおよび分生子形成を観察したのみであった。一方、CMI *V. dahliae* および国内各地から収集した25菌株は30°Cにおいても比較的良好に菌そうの生育が認められた。

なお、供試菌株の休眠体形成はそれぞれの適温付近において最も良好であった。

培地の水素イオン濃度と菌そうの生育

1NのHClまたはNaOHを用いpH 5.5, 7.5, 8.5

に修正した培地上で検討した。実験結果は第5表(中央)



第2図 *Verticillium albo-atrum* (IMI 172 746), *V. dahliae* (LE 103) および *V. nigrescens* (Vn) における培養温度と菌そうの直径

に示すとおり、培地の水素イオン濃度による菌そう生育の差は小さく、また菌株間に一定の傾向は認められなかった。

なお、pH 5.5～8.5 間において休眠体の形成状況に顕著な差は観察されなかった。

炭素源の種類と菌そうの生育

培地の炭素源をグルコースまたはグルコース 30 g / 1 ℥ 当量のサッカロース、グリセリンとし、菌そう生育および休眠体形成状況を調査した。実験結果は第 5 表(右側)に示すとおりであり、CMI *V. dahliae*においてのみ顕著な差が観察され、本菌株の場合サッカロース添加区で生育および休眠体形成が良好であり、グルコース添加で不良、グリセリン添加区では菌そう生育が認められなかった。CMI *V. albo-atrum* の場合炭素源の種類による菌そう生育の差は小さく、国内各地から収集した 25 菌株では一定の傾向が認められなかった。また、これら菌株の場合、炭素源の種類による休眠体形成状況に顕著な差は観察されなかった。

培養性質に関する実験結果から CMI *V. albo-atrum* *V. dahliae* は 30°C における菌そう生育により明確に判別可能のことが確認され、国内各地の各種植物から分離された 25 菌株は 30°C において生育可能な点で CMI *V. dahliae* と一致した。また、Isaac^{33, 34)} の主張した培地の最適水素イオン濃度および最適炭素源の差異は本実験においては明らかでなかった。

3 考 察

Verticillium albo-atrum は 1879 年 Reinke und Berthold⁷³⁾ によりジャガイモ萎ちう性病害の病原菌として記載された。1913 年、ダリア萎ちう性病害を調査した Klebahn⁵²⁾ は、本病病原菌の場合培地上の *V. albo-atrum* に認められない菌核を容易かつ豊富に形成する点、および *V. albo-atrum* の分生子柄基部に生ずる着色が本菌分生子柄に認められない点を根拠とし、これを新種 *Verticillium dahliae* Klebahn と命名した。しかし、*V. dahliae* を認めるか否かについて歴史的大論争が展開され、一般にヨーロッパの研究者は *V. dahliae* を認めたが、米国研究者の大多数は *V. dahliae* を *V. albo-atrum* に含める立場をとった。論争の原因は Reinke und Berthold の記載した休眠体に関する図および記載の解釈が研究者により異ったためである。Reinke und Berthold⁷³⁾ は *V. albo-atrum* の休眠体を図示し(第 3 図 5-a～c)，次のように説明している。「罹病組織中の横の隔壁の増加した暗色菌糸は、個々の細胞の幅が広がり、球状に近づく結果、連鎖状(torulös)に見える。連鎖状菌

糸が互に癒着すると、罹病組織中に形および大きさ不定の暗色細胞の塊り(Zellhaufen)が生じる。これを構成する菌糸中には縦の隔壁の形成はまったく観察されず、暗色細胞の塊りは隣接菌糸の癒着によってのみ生じている。…………これら暗色菌糸細胞およびその塊(Zellhaufen)は本菌の休眠体として機能し、これら休眠菌糸(Dauermycelien)は例え大型の菌核組織形態を呈さなくても菌核(Sclerotien)と称し得る」。Reinke und Berthold は暗色菌糸を Dauermycelien と呼び、その塊(Zellhaufen)を Sclerotien と称したように思われるが、両呼称は必ずしも区別して使用されていない。一方、Klebahn⁵²⁾ は *V. dahliae* の休眠体すなわち菌核を明確に図示し(第 4 図 5-a, b)「菌核(Sclerotien)は単一菌糸の細胞の出芽により形成される」と記載した。

本実験は我が国において報告された *Verticillium* 病病原菌種名の混乱を解消するために実施し、*V. dahliae* を *V. albo-atrum* の別種とする立場の Commonwealth Mycological Institute からそれぞれの菌株を輸入し、形態および培養性質を比較検討した。その結果、CMI *V. albo-atrum*, *V. dahliae* 間に休眠体の形態、分生子柄の形状および 30°C 以上における菌そうの生育に著しい差異のあることが確認され、両菌株間の形態的差異は別種とするに十分の根拠となり得ると判断された。また、CMI *V. albo-atrum* の形態的特徴は *V. albo-atrum* に関する Reinke und Berthold の原記載に適合し、CMI *V. dahliae* は *V. dahliae* に関する Klebahn の原記載と一致する。したがって、*Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold および *Verticillium dahliae* Klebahn はともに正当と考えられる。

以上の実験結果および判断に基づき、我が国において *V. dahliae* を *V. albo-atrum* の別種とすることを提案し、両種の識別基準を次の 3 点とした。

Verticillium albo-atrum Reinke et Berthold

- a 休眠体は肥厚した褐色の休眠菌糸のみである。
- b 分生子柄の基部数細胞は暗褐色に着色する。
- c 30°C 以上の高温で生育できない。

Verticillium dahliae Klebahn

- a 休眠体は出芽により形成される菌核である。
- b 分生子柄は無色で着色しない。
- c 30°C で生育できる。

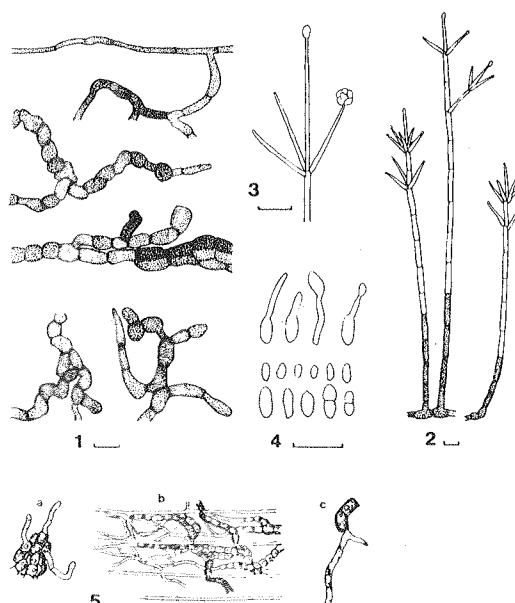
Isaac^{33, 36)} Smith⁸⁵⁾ および Schnathorst⁸²⁾ は *V. albo-atrum*, *V. dahliae* 間にきわめて多くの相違点のあ

ることを指摘したが、上記基準により両種の同定は容易である。

休眠体の形態に関し、発病株組織上において *V. albo-atrum* は休眠菌糸のみを形成し、*V. dahliae* は菌核を形成する。*V. albo-atrum* の休眠菌糸は褐色に着色し、幅狭く隔膜間の長いものから球形に近いもの、不規則に変形したものまで形状および大きさにおいて変化に富む細胞の連鎖により構成される(第3図1)。菌類図鑑95)には「*V. albo-atrum* の休眠体は菌糸の側壁部がふくれて部分的に串團子状を呈す」とあるが、この表現は誤解を生じる恐れがある。着色した球形細胞の連鎖(図版IV-5, 渡辺ら98)の厚膜化細胞群)はむしろ培地上の *V. dahliae*においてしばしば観察され、*V. albo-atrum*の場合球形細胞が串團子状に連鎖する例は培地上においても認められない。一方、*V. albo-atrum*の場合寄主組織上あるいは古い培養菌そう中に、肉眼的に菌核と誤認されやすい小黒点を散生することがある(図版III-8)。これは Isaac 33)が mycelial specks または mycelial knots と称

した休眠菌糸の集合体であり、*V. dahliae* の菌核とまったく異なることは検鏡により容易に確認できる(図版III-4)。Reinke und Berthold 73)の休眠体に関する記述および原図中に示された Keimende Dauerzellen(第3図5-a)は正に休眠菌糸の集合体およびその発芽状況を描いたものと判断される。*V. dahliae* の菌核(microsclerotia)は単菌糸ときに近接する数本の菌糸細胞の出芽により形成され、暗褐色~黒色、大きさ 40-80×30-60 μm 程度の亜球形または球形である(第4図1)。

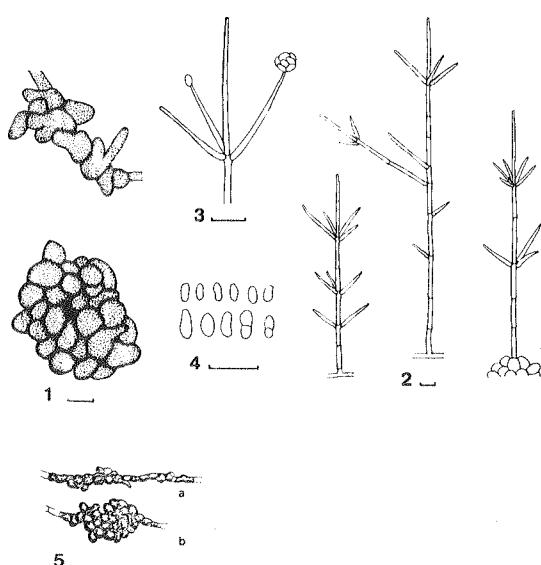
分生子柄の形態に関し、Smith 85)は *V. albo-atrum* の場合多産、大型で成熟時にその基部が着色するのに対し、*V. dahliae* の場合少産、小型で全体が無色であることを両種の識別基準としてあげている。本実験において CMI *V. albo-atrum* と比較し CMI *V. dahliae* および東京都産トマト分離菌株 L E 103 の分生子柄は明らかに少産、小型であった。しかし、分生子柄の形成量および大きさは環境条件により変化すると判断し、分生子柄基部における着色の有無のみを両種の識別基準とし採用した。ま



第3図 *Verticillium albo-atrum* REINKE et BERTHOLD の形態

1～4 トマト茎上(スケールは 10 μm), 1: 休眠菌糸, 2: 分生子柄, 3: 分生子柄の先端部, 4: 分生子。

5 REINKE と BERTHOLD (1879) の原図の複写
a, c: 休眠菌糸の発芽, b: 潤病組織中の休眠菌糸。



第4図 *Verticillium dahliae* KLEBAHN の形態

1～4 トマト茎上(スケールは 10 μm), 1: 菌核, 2: 分生子柄, 3: 分生子柄の先端部, 4: 分生子。

5 KLEBAHN (1913) の原図の複写
a: 形成初期の菌核, b: 成熟菌核。

た、Smith⁸⁵)は*V. albo-atrum*の場合分生子柄の基部細胞にふくれ(第3図2の右端)の多いことを指摘したが、このふくれは*V. dahliae*の分生子柄においても観察されるため両種の識別基準から除外した。

分生子の形態に関し、Smith⁸⁵)は*V. albo-atrum*の場合分生子が大型でしばしば2胞であるのに対し、*V. dahliae*の場合小型であることを両種の識別基準の一つとした。しかし、本実験においてはCMI *V. albo-atrum*および*V. dahliae*、東京都産トマト分離菌株L E 103間に分生子の形態に関し差異は認められなかった。なお、分生子の形態はlacto-phenolまたは50%グリセリン水に封じ、計測する必要がある。蒸留水を用いると、Smith⁸⁵)の指摘のごとく、分生子は膨潤して大型になるためである。

上記形態観察に関し、Talboys⁹¹)は*V. albo-atrum*と*V. dahliae*の識別用培地を考案したが、寄主組織上における形態を調査するのが原則と考える。

培養性質に関し、Isaac^{33,34})は*V. albo-atrum*、*V. dahliae*間に生育温度、培地の水素イオン濃度、炭素源・窒素源要求などに差異のあることを強調した。本実験においては30°Cにおける生育の可否に明確な差異のあること⁵⁹を確認したが、培地の水素イオン濃度および最適炭素源の種類について彼の主張を支持することはできなかった。30°Cにおいて生育可能か否かは容易に判定でき(図版III-7)，かつこの形質は両病原菌による病害の発生時期および地理的分布の差^{14,97})に関連し重要と考えられるので、両種識別基準の一つとして採用した。

上記識別基準により*V. albo-atrum*と*V. dahliae*を別種と扱うことは既に飯嶋²⁹)により提案され、トマト半身萎ちよう病³¹をはじめナス半身萎ちよう病⁴⁵)、イチゴ萎ちよう病¹⁰³)、キク半身萎ちよう病³²)、ハクサイ黄化病⁹⁹)、フキ半身萎ちよう病⁴⁴)、オクラ半身萎ちよう病¹⁰⁵)の病原菌は*V. albo-atrum*から*V. dahliae*に変更され、また1980年までに我が国において報告された*Verticillium*病病原菌のすべては*V. dahliae*であることが示された。その後1981年に至り、北海道のジャガイモ⁷⁸およびアルファルファ⁵⁰)において*V. albo-atrum*が発見され、前記判断の正しさが証明された。

なお、高等植物寄主性*Verticillium*属菌として*V. albo-atrum*、*V. dahliae*のほかに*V. nigrescens* Pet-hybridge⁷⁰)、*V. nubilum* Pethybridge⁷⁰)および*V. tricorpus* Isaac³⁴)の3種が報告されている。*V. nigrescens*は我が国においても数種植物から分離されているが²⁷)、各種植物に対する病原性はきわめて弱く

(第13表)、植物病原菌としては重要でない。本菌の休眠体は6-7×8-9 μm(平均6.5-7.5 μm)の頂生または間生の厚膜胞子であり(図版IV-7)，菌そうの生育適温は28.5°Cであった(第2図)。*V. nubilum*および*V. tricorpus*は我が国において未発見であり、後者は植物検疫において特定重要病害虫の1種に指定され、種子伝染による侵入が警戒されている¹⁰⁷)。

B *Verticillium dahliae*の寄主特異性系統

*V. dahliae*の菌株中にはトマトに病原性の強い菌株と、トマトには病原性をまったく示さない菌株が存在する(図版I-7)。本実験では実用的見地から前者をトマト系菌株、後者を非トマト系菌株と類別することを試みた。

1 トマト系菌株の分布

1972~1981年に全国各地の各種植物から分離したまたは分与された菌株をトマトおよびナス苗に接種し、トマトに病原性の認められた菌株をトマト系菌株として、我が国におけるトマト系菌株の分布を検討した。

材料および方法

供試112菌株(第1表および第6表)を1~2葉期のトマト苗(品種:米寿)およびナス苗(品種:千両二号)に浸根接種し、蒸気または臭化メチルによる消毒土壤を充填した15cm鉢に5株または10株ずつ植え、1カ月間以上経過後発病を調査した。なお、大部分の供試菌株はP S A平板培養から得た直径10mmの含菌寒天片5個に蒸留水20mlを加えて調製した摩碎菌そう液を接種源とし、一部の菌株は抵抗性検定法(111頁)に準じて調製した摩碎菌そう液または分生子懸濁液を接種源とした。

結果

供試菌株をトマトに対する病原性の有無により類別した結果は第6表のとおりである。14都道県産9科18種の植物から分離したまたは分与された112菌株中、トマト系は59菌株(53%)、非トマト系53菌株(47%)であった。トマト系菌株はトマトのほかインゲンマメ、オクラ、ウド、ナス、ジャガイモの4科6種の分離菌であり、非トマト系菌株はアイスランドポピー、ハクサイ、ダイコン、イチゴ、エンドウ、フヨウ、ウド、ピーマン、ホオズキ、ナス、スイカ、キク、フキ、ノボロギクの9科14種の植物からの分離菌であった。

トマト系菌株の分布を地域別にみると、東京都では71菌株中40菌株(56%)、東京都以外では41菌株中19菌株(46%)がトマト系であった。東京都以外からの分離菌株中トマト系は、福島県、山梨県、長野県および愛知県

第6表 *Verticillium dahliae* の寄主特異性系統
(分離菌株のトマトおよびナスに対する病原性)

菌 株	供 試 菌 株			ト マ ト		ナ ス		系 統
	分離寄主	採 集 地	分離年 (入手年)	供試株数	発病株数	供試株数	発病株数	
LE 102	ト マ ト	東 京 都	1971	20	16	20	20	T
LE 203	"	"	1971	20	20	--	--	T
LE 301	"	"	1976	20	20	5	5	T
LE 403	"	"	1972	20	20	10	10	T
LE 404	"	"	1972	20	19	--	--	T
LE 501	"	"	1976	5	5	5	5	T
LE 512	"	"	1980	10	10	--	--	T
LE 601	"	"	1976	5	5	5	5	T
LE 701	"	"	1981	10	10	--	--	T
LE 702	"	"	1981	10	10	--	--	T
LE 711	"	"	1981	5	5	5	5	T
LE 811	"	愛 知 県	(1976)	10	10	--	--	T
LE 821	"	山 梨 県	(1976)	10	10	--	--	T
LE 831	"	福 島 県	(1977)	10	10	--	--	T
LE 832	"	"	(1977)	10	9	--	--	T
LE 911	"	長 野 県	(1977)	5	5	5	5	T
LE 915	"	"	1979	10	10	--	--	T
SM 012	ナ ス	東 京 都	1973	10	0	10	10	NT
SM 021	"	"	1976	5	5	5	5	T
SM 031	"	"	1974	10	10	5	5	T
SM 041	"	"	1975	10	10	5	5	T
SM 051	"	"	1975	5	0	5	5	NT
SM 061	"	"	1976	5	0	5	5	NT
SM 071	"	"	1977	5	0	5	5	NT
SM 811	"	埼 玉 県	(1971)	20	0	20	14	NT
SM 821	"	徳 島 県	(1972)	10	0	10	10	NT
SM 841	"	愛 知 県	(1976)	10	0	--	--	NT
SM 851	"	福 岡 県	(1980)	5	5	5	5	T
SM 911	"	埼 玉 県	1972	20	19	--	--	T
SM 931	"	山 形 県	1972	10	0	10	10	NT
SM 941	"	群 馬 県	1977	5	5	5	5	T
CA 1	ピーマン	北 海 道	(1976)	10	0	--	--	NT
PA 1	ホオズキ	東 京 都	1981	15	0	15	15	NT
ST 1	ジャガイモ	"	1976	5	5	5	5	T
ST 2	"	"	1981	5	5	5	5	T
BP 1	ハクサイ	長 野 県	(1972)	10	0	10	2	NT
BP 2	"	茨 城 県	(1978)	10	0	10	0	NT
BP 3	"	山 梨 県	(1978)	17	0	--	--	NT
RS 1	ダイコン	"	(1978)	10	0	10	1	NT
FC 1	イチゴ	埼 玉 県	(1971)	10	0	10	10	NT
PV 1	インゲンマメ	東 京 都	1976	5	5	5	5	T
PS 1	エンドウ	和 歌 山 県	1979	5	0	5	3	NT
HE 6	オ ク ラ	東 京 都	1973	10	10	10	10	T
HM 1	フ ヨ ウ	"	1977	5	0	5	5	NT
AC 101	ウ ド	"	1975	10	10	10	10	T
AC 102	"	"	1975	10	0	10	10	NT
AC 103	"	"	1975	10	10	10	10	T
AC 104	"	"	1975	10	0	10	10	NT
AC 105	"	"	1975	10	10	10	9	T
AC 106	"	"	1975	10	10	10	10	T
AC 107	"	"	1975	10	0	10	9	NT
AC 108	"	"	1975	10	0	10	10	NT
AC 109	"	"	1975	10	0	10	10	NT

飯嶋：トマト半身萎ちう病に関する研究

菌 株	供 試 菌 株			ト マ ト		ナ ス		系 統
	分離寄主	採 集 地	分離年 (入手年)	供試株数	発病株数	供試株数	発病株数	
AC 111	ウ ド	東 京 都	1975	10	0	10	10	NT
AC 112	"	"	1975	10	10	10	9	T
AC 113	"	群 馬 県	1975	10	0	10	10	NT
AC 201	"	東 京 都	1976	5	5	5	5	T
AC 202	"	"	1976	5	0	5	5	NT
AC 203	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 204	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 205	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 206	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 207	"	"	1976	5	0	5	5	NT
AC 208	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 209	"	"	1976	5	0	5	5	NT
AC 210	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 211	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 212	"	"	1976	5	0	5	5	NT
AC 213	"	"	1976	5	0	5	5	NT
AC 214	"	"	1976	5	5	5	5	T
AC 215	"	"	1976	5	0	5	5	NT
AC 216	"	"	1976	5	0	5	4	NT
AC 301	"	群 馬 県	1977	5	5	5	5	T
AC 302	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 303	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 401	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 402	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 403	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 404	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 405	"	"	1977	5	0	5	5	NT
AC 406	"	"	1977	5	0	5	4	NT
AC 407	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 408	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 409	"	"	1977	5	5	5	5	T
AC 410	"	"	1977	5	0	5	3	NT
AC 411	"	"	1977	5	0	5	5	NT
AC 412	"	"	1977	5	0	5	5	NT
AC 501	"	東 京 都	1980	5	5	5	5	T
AC 502	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 503	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 504	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 505	"	"	1980	5	0	5	5	NT
AC 506	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 507	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 508	"	"	1980	5	0	5	5	NT
AC 509	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 510	"	"	1980	5	5	5	5	T
AC 511	"	"	1980	5	0	5	5	NT
AC 512	"	"	1980	5	0	5	5	NT
AC 513	"	"	1980	5	0	5	5	NT
AC 514	"	"	1980	5	0	5	5	NT
AC 515	"	"	1980	5	0	5	5	NT
CV 1	ス イ カ	北 海 道	(1976)	10	0	—	—	NT
CM 111	キ ク	東 京 都	1970	10	0	18	13	NT
CM 208	"	"	1970	18	0	19	19	NT
CM 304	"	"	1970	20	0	18	18	NT
CM 404	"	"	1971	20	0	20	19	NT
CM 501	"	"	1979	5	0	5	4	NT
SV 1	ノボロギク	長 野 県	(1980)	10	0	10	10	NT
PJ 1	フ キ	愛 知 県	(1976)	10	0	—	—	NT
PJ 2	"	福 岡 県	(1980)	5	0	5	5	NT
PN 1	アイスランドボピー	千 葉 県	1980	5	0	5	5	NT

産トマト分離菌6菌株のほかは、群馬県産ウド分離菌10菌株、群馬県、埼玉県および福岡県産ナス分離菌各1菌株であった。これら菌株中群馬県産ウド分離菌10菌株は東京都の農家が群馬県に根株養成を依託したウドから分離したので、これを除いた東京都以外からの分離菌株中に占めるトマト系菌株の割合は31菌株中9菌株となり、東京都ではトマト系の占める割合が異常に高いといえる。東京都におけるトマト系菌株の分布は、世田谷区、練馬区、調布市、三鷹市および武蔵野市などトマト半身萎ちよう病またはウド萎ちよう病の多発地帯に集中し、その他地域からトマト系菌株が分離された例はまれであった。また東京都産ウド分離菌中AC104とAC508、AC209とAC511、AC107とAC513、AC203とAC501、AC205とAC502およびAC208とAC510の各菌株は同一畠の年次を異にした分離菌であるが、これら6例では年次による分離菌株の寄主特異性に変動は認められなかつた。なお、大多数の供試菌株はナスに強い病原性を示したが、ハクサイおよびダイコンから分離されたBP1、BP2およびRS1の3菌株はナスに対する病原性がきわめて弱かった。

以上の結果から、全国各地から収集した*V. dahliae*はトマトに対する病原性によりトマト系または非トマト系の2系統に類別可能であり、またトマト系菌株の分布はトマト半身萎ちよう病およびウド萎ちよう病の発生地域にはば限定されることが明らかとなつた。

第7表 トマトを連続通過させた非トマト系菌株のトマトに対する病原性

供試菌株	通過回数*	供試株数	発病株数	草丈指数**	再分離率(%)
SM 931	0	20	0	101	0
SM 931	8	20	0	102	5
SM 821	0	20	0	103	15
SM 821	5	20	0	105	10
SM 821	11	20	0	101	5
FC 1	0	20	0	101	5
FC 1	5	20	0	103	5
FC 1	10	20	0	103	20
CM 208	0	20	0	93	5
CM 208	5	20	0	92	0
CM 208	10	20	0	98	5
LE 103	0	20	20	59	100
LE 103	5	20	20	54	100
LE 103	12	20	20	49	100
無接種		20	0	100	0

* 接種、再分離の反覆によりトマト苗を通過させた回数。** 無接種区の草丈を100とした指標

2 トマトを連続通過させた非トマト系菌株のトマトに対する病原性

非トマト系菌株はトマトに病原性を示さないが、接種試験では子葉～第1本葉位付近の茎まで侵入する場合が認められる。本実験では非トマト系菌株を連続してトマトを通過させ、トマトに対する病原性に変化が生ずるか否かを検討した。

材料および方法

ナス(SM931, SM821),イチゴ(F C 1)およびキク(CM208)から分離し、または分与された非トマト系4菌株(第1表)を1～2葉期のトマト苗(品種:米寿)に浸根接種し、約1カ月間栽培後第1本葉位の茎から接種菌の再分離を行い、この再分離菌を接種源として順次接種および再分離を13回繰り返した。その結果、SM931菌株からはトマトを8回通過させた菌株、SM821菌株からは11回通過させた菌株、F C 1菌株およびCM208菌株からはそれぞれ10回通過させた菌株が得られた。これら最多通過菌株のほか実験途中に得られた5回通過菌株および親菌株をそれぞれ供試し、抵抗性検定法(111頁)に準じて調製した摩碎菌液20mlに1～2葉期のトマト苗(品種:米寿)10株を浸根接種し、臭化メチル消毒土壌を充填した15cm鉢に植えた。

結果

接種35日後に発病を調査し、さらに第1本葉位の茎から接種菌を再分離した結果は、第7表のとおりである。

非トマト系4菌株(親菌株)およびトマトを5回または8～11回通過させたそれぞれの菌株は、トマトに対する病原性がまったく認められなかつた。

以上の結果から、本研究においてトマト系または非トマト系と類別した菌株間にはトマトに対する病原性に著しい差が認められ、この差異は安定した形質であると結論された。

3 トマト系および非トマト系菌株のナスに対する病原性

第8表 トマト系菌株と非トマト系菌株を混合接種したナスの発病

接種源	発病率%	発病程度別株数				発病指数	草丈指数		
		甚	中	軽	無				
トマト系菌株	非トマト系菌株								
L E 103	+	S M 021	100	6	14	0	0	77	68
L E 103	+	S M 931	100	6	13	1	0	75	67
L E 103	+	S M 821	100	8	12	0	0	80	64
L E 103	—		100	2	17	1	0	69	61
—		S M 021	100	3	17	0	0	72	67
—		S M 931	100	1	16	3	0	64	79
—		S M 821	100	2	18	0	0	70	61
無接種			0	0	0	20	0	100	

第9表 混合接種区のナスから再分離された菌株の系統

接種源	再分離菌株数	トマト系菌株数		非トマト系菌株数	
		トマト系菌株	非トマト系菌株		
L E 103	+	S M 021	13	7	6
L E 103	+	S M 931	19	11	8
L E 103	+	S M 821	20	9	11

混合接種法を用い、トマト系および非トマト系菌株のナスに対する病原性の差異を検討した。

材料および方法

トマトから分離したトマト系菌株LE103およびナスから分離した非トマト系3菌株SM021, SM931, SM821(第1表)を供試し、1葉期のナス苗(品種:千両二号)に単独または混合して浸根接種し、発病を調査した。なお、接種源には $3 \times 10^7 / ml$ に調製した分生子懸濁液を用い、苗10株あたりの接種量は単独接種10ml, 2菌株混合接種各10ml計20mlとした。

また、混合接種区の生存株から接種菌の再分離を行い、PSA平板培養後直径10mmの含菌寒天片を1~2葉期のトマト苗(品種:米寿)の根に接着して接種し、再分離された菌株がトマト系か非トマト系かを調査した。

結果

接種29日後に発病を調査した結果は第8表であり、単独接種区ではトマト系および非トマト系菌株間にナスに対する病原性の差ではなく、混合接種区の発病はそれぞれの単独接種区における発病と大差が認められなかった。

また、混合接種区のナスからは、第9表に示したとおりトマト系と非トマト系が7菌株:6菌株(LE103+SM021), 11菌株:8菌株(LE103+SM931), 9菌株

:11菌株(LE103+SM821)とはば同率に再分離された。

以上のごとく、トマト系および非トマト系菌株間にはナスに対する病原性に差異のないことは明らかである。

4 トマト系および非トマト系菌株のピーマンに対する病原性

トマト系および非トマト系菌株中にピーマンに対して寄主特異性を示す菌株が存在するか否かを検討した。

材料および方法

トマト系11菌株、非トマト系18菌株(第1表および第6表)を供試し、2~3葉期のピーマン苗(品種:翠玉2号)に浸根接種し、蒸気消毒土壤を充填した15cm鉢に6株または10株ずつを植え、発病を調査した。なお、接種源にはPSA平板培養から得た直径10mmの含菌寒天片5個に蒸留水20mlを加えて調製した摩碎菌そう液を用いた。

結果

接種48日後に発病を調査した結果は第10表のとおりである。供試29菌株中SM821(ナス分離菌、非トマト系), CV1(スイカ分離菌、非トマト系), SV1(ノボロギク分離菌、非トマト系), PN1(アイスランドポピー分離菌、非トマト系)および5922(筑波大学保存菌、トマト系)の5菌株はピーマンに強い病原性を示した。発現

した病徵は葉身の萎ちよう、黄白化および下位葉からの落葉であるが、きわめて特徴的な点は強度の生育抑制であり(図版 I-8), 前記5菌株接種区の草丈は無接種区の22~37%にとどまった。また、発病株は分枝しやすい傾向が認められ、茎の導管部は頂部付近まで暗褐色に変色した。前記以外の24菌株は、ピーマンから分離されたCA 1を含め、病徵および生育抑制は認められなかった。CA 1菌株がピーマンに病原性を示さなかった理由は明

らかでないが、培養保存中にピーマンに対する病原性を喪失したと思われる。

以上のごとく、*V. dahliae*の菌株中にはピーマンに強い病原性を示す菌株および病原性をまったく示さない菌株が存在した。また、供試菌株のピーマンに対する病原性とトマトに対する病原性には、相互関係が認められなかった。

第10表 *Verticillium dahliae* のピーマンに対する病原性

菌 株	接 種 源	採 集 地	系統*	供試株数		発病率(%)	発病指数	草丈指数
L E 103	東京	都	T	10	0	0	0	95
L E 701	"		T	8	0	0	0	91
L E 832	福島	県	T	6	0	0	0	101
L E 915	長野	県	T	6	0	0	0	93
S M 012	東京	都	NT	10	0	0	0	85
S M 821	徳島	県	NT	10	100	90	22	
S M 851	福岡	県	T	6	0	0	0	90
S M 931	山形	県	NT	10	0	0	0	96
C A 1	北海	道	NT	10	0	0	0	100
S T 1	東京	都	T	10	0	0	0	96
B P 1	長野	県	NT	10	0	0	0	92
B P 2	城梨	県	NT	6	0	0	0	95
B P 3	茨山	県	NT	6	0	0	0	97
R S 1	北	道	NT	6	0	0	0	97
F C 1	埼玉	県	NT	10	0	0	0	87
P V 1	京都	都	T	8	0	0	0	98
P S 1	和歌	県	NT	10	0	0	0	100
H E 6	東京	都	T	10	0	0	0	102
H M 1	"		NT	6	0	0	0	82
A C 203	"		T	6	0	0	0	98
A C 403	群馬	県	T	6	0	0	0	88
C V 1	北海道	道	NT	10	100	93	23	
C M 208	東京	都	NT	10	0	0	0	93
S V 1	長野	県	NT	6	100	67	35	
P J 1	知	県	NT	6	0	0	0	86
P J 2	福岡	県	NT	6	0	0	0	80
P N 1	千葉	県	NT	6	100	67	26	
5922	(筑波大)		T	10	100	67	37	
6150	("")		NT	10	0	0	0	99
Va-a 3-2	北海道	道	—	10	0	0	0	91
無接種	種	—	—	10	0	0	0	100
"	—" "	—	—	6	0	0	0	100

* T : トマト系, NT : 非トマト系

5 考 察

Verticillium dahliae は多犯性の植物病原菌として取り扱われている。しかし、すべての菌株が広範の植物に対して病原性を示すのではなく、セイヨウハッカ *Mentha piperita L.* 25)、キャベツ *Brassica oleracea L.* (gemifera group) 35) およびトウガラシ 46)の *V. dahliae*においては寄主特異的系統の存在が報告されている。また、トマトに対する病原性に関し *V. dahliae* の菌株間に著い差があることは古くから知られ、Ludbrook 58) は12科 18種の植物から分離した37菌株中9菌株のみがトマトに強い病原性を示したと報告し、Tjamos 93) はナス科、モ

クセイ科、バラ科など12科に属する植物から得た306菌株中132菌株はトマトに非病原性であったと報告した。我が国において、ナス半身萎ちよう病多発生畑に栽培されたトマトは被害をまったく受けないことが経験的に知られ、さらにトマトを台木とした接木栽培によりナス半身萎ちよう病の被害回避可能のことが実験により確かめられている 63, 88)。

本研究ではトマトに対する病原性に基づき、我が国に分布する *V. dahliae* 菌株の整理を図った。14都道県、9科18種の植物からの分離菌112菌株はトマト系59菌株、非トマト系53菌株であり、トマト系菌株の分離された地

飯嶋：トマト半身萎ちう病に関する研究

域はトマト半身萎ちう病またはウド萎ちう病発生地域にはば限定される。トマト系菌株の分離された植物は4科6種であり、非トマト系菌株の分離寄主数9科14種と比較して少なく、トマト系菌株と非トマト系菌株とともに分離された植物はウドおよびナスのみである。東京都におけるウド畑の事例では、分離年次が異なるにもかかわらず同一畑からはトマト系または非トマト系いずれか一方の菌株が分離され、またトマトを8~11回通過させた非トマト系菌株はトマトに病原性を示さない。以上のごとく、我が国に分布する*V. dahliae*はトマトに対する病原性により明確に類別でき、菌株間のトマトに対する病原性の有無は安定した形質と判断される。

一方、トマト系および非トマト系菌株のトマト以外の植物に対する寄生性に著しい差異は認められず(83頁)、またピーマンに対する病原性に基づき菌株の類別を行うと、菌株間のピーマンおよびトマトに対する病原性に相互関係は認められない。したがって、本研究におけるトマト系菌株と非トマト系菌株の類別は、トマト半身萎ちう病の病原菌となり得るか否かの観点から我が国に分布する菌株を区分したものであり、寄主範囲がそれぞれの植物のみに限定されるとして報告されたセイヨウハッカおよびメキャベツの場合の寄主特異的系統とは異なる。また、ピーマン半身萎ちう病の被害を重視する生産地においては、ピーマンに対する病原性に基づき菌株の類

別を行う必要がある。しかし、トマト半身萎ちう病の防除対策を確立するためには菌株の類別が不可欠であり、トマト系および非トマト系菌株の形質を明らかにした本研究結果はトマトのみにとどまらず*V. dahliae*による各種植物の病害防除に広く利用可能と考える。なお、本実験に供試したハクサイおよびダイコンからの分離菌4菌株はナスに対する病原性がきわめて弱く、我が国に從来分布していた菌株とは形質が異なると思われる。

C *Verticillium dahliae* のレース

1 我が国に分布する*V. dahliae* のレース

トマト半身萎ちう病は、最近数品種の抵抗性品種が実用に供されたことにより、効果的に防除できると期待されている。これら抵抗性品種は米国で育成された抵抗性品種に由来し、本病抵抗性はVe遺伝子80に支配される。一方、米国およびヨーロッパの一部では既にVe遺伝子支配の本病抵抗性品種(以下Ve抵抗性品種と略記)を侵す菌系すなわち*V. dahliae* race 2が発見され、これによる被害が問題となっている⁶⁹⁾。本実験ではVe抵抗性品種の普及上障害となる*V. dahliae* race 2が我が国に分布するか否か検討した。

材料および方法

10%mlに調製した供試菌の分生子懸濁液20mlに供試品種の1葉期苗10株を浸根接種し、蒸気消毒土壤を充填した15cm鉢または深さ9cmの苗箱に植え、ガラス室内で

第11表 トマト半身萎ちう病抵抗性品種・東農N F V R¹および‘東農ふじみ’の各地分離菌株に対する抵抗性

接種源	菌株採集地	東農 N F V R				東農ふじみ				米寿(対照)			
		健全株数	発病株数	草丈指數	再分離率(%)	健全株数	発病株数	草丈指數	再分離率(%)	健全株数	発病株数	草丈指數	再分離率(%)
L E 103	東京都	10	0	103	5	10	0	96	15	0	10	75	100
〃 512	〃	10	0	95	10	10	0	90	30	0	10	70	100
〃 701	〃	10	0	122	20	10	0	98	80	0	10	60	100
〃 702	〃	10	0	118	20	10	0	123	60	0	10	69	100
〃 831	福島県	10	0	102	10	10	0	107	50	0	10	63	100
〃 821	山梨県	10	0	107	25	10	0	113	45	0	10	71	100
〃 915	長野県	10	0	101	5	10	0	100	50	0	10	64	100
〃 811	愛知県	10	0	107	25	10	0	96	40	0	10	74	100
A C 403	群馬県	10	0	111	10	10	0	106	35	0	10	65	100
〃 501	東京都	10	0	100	0	10	0	91	35	0	10	59	100
〃 504	〃	10	0	96	15	10	0	88	35	0	10	66	100
〃 509	〃	10	0	107	5	10	0	109	55	0	10	67	100
〃 510	〃	10	0	104	5	10	0	111	50	0	10	67	100
S M 821	徳島県	10	0	117	0	10	0	102	0	10	0	96	10
V. a-a. 3-2	北海道	10	0	103	0	10	0	105	0	5	5	90	80
V. a-a. 6-2	〃	10	0	87	0	10	0	86	5	5	5	76	85
無接種		10	0	100	0	10	0	100	0	10	0	100	0

表中の数字は1981年3~4月および7~8月に実施した2回の実験の平均値

管理した。接種約1カ月後に発病および草丈を調査し、さらに第1本葉の茎から接種菌の再分離を行った。供試菌(第6表)は東京都、福島県、山梨県、長野県、愛知県産トマト分離菌8菌株、東京都、群馬県産ウド分離菌5菌株(トマト系)および徳島県産ナス分離菌1菌株(非トマト系)である。供試したVe抵抗性品種は東京都農業試験場育成の‘東農N F V R’⁵⁵および‘東農ふじみ’⁶⁷であり、対照として感受性品種‘米寿’を供試した。

結果

実験は1981年3～4月および7～8月に実施し、その平均値を第11表に示した。トマト系13菌株(トマトおよびウド分離菌)接種区では、感受性品種‘米寿’には全供試株に発病が認められたが、Ve抵抗性品種‘東農N F V R’および‘東農ふじみ’には発病がまったく認められなかった。接種区における生育抑制は‘米寿’で顕著であり、‘東農N F V R’および‘東農ふじみ’には認められなかった。しかし、第1本葉位の茎から接種菌の再分離を試みた結果、‘東農N F V R’からは供試13菌株中12菌株が5～25%、‘東農ふじみ’からは供試13菌株のすべてが15～80%の割合で再分離された。なお、3～4月に実施した実験と7～8月の実験の再分離率を比較すると、高温期に接種した場合に接種菌の再分離率が高かった。非トマト系菌株(ナス分離菌)接種区では供試3品種は発病がまったく認められず、‘米寿’から接種菌が10%の割合で再分離された以外、‘東農N F V R’および‘東農ふじみ’から接種菌はまったく再分離されなかった。

以上のごとく、供試菌株中にVe抵抗性品種‘東農N F V R’および‘東農ふじみ’を発病させる菌株は存在しなかった。

2 考察

トマト半身萎ちよう病抵抗性品種は1952年に‘Loran Blood’および‘VR Moscow’¹⁰⁸が発表されて以来、これら品種を育種素材として多数のVe抵抗性品種が育成され、世界各地の本病発生地帯に栽培されている。1962年、⁹Alexander¹⁰は‘Loran Blood’、‘VR Moscow’、‘Red Top V9’、‘NR 13’、‘Utah 13’などVe抵抗性品種を発病させる菌系を米国オハイオ州において発見した。この菌系は、のちにPegg⁶⁹によりV. dahliae race 2とされたが、1966年にフランス南部、1969年イタリー(以上Pegg⁶⁹による)、1972年米国カリフォルニア州²⁰、1977年同ノースカロライナ州、1981年ギリシャにお

いて発見された(race 2の分布する国では既存のレースはrace 1と呼ばれている)。Grogan et al.²⁰は1974～1975年に調査したカリフォルニア州46カ所の畑のすべてにrace 2が分布し、124点の土壤からのrace 1、race 2および非病原性病株の検出率はそれぞれ43%、47%および10%であったと報告した。また、race 2の感受性品種に対する病原力はrace 1に比較して弱いこと、race 2のVe抵抗性品種に対する病原力は感受性品種に比較し弱いこと、race 2によるVe抵抗性品種の減収率は25%であったことなどを明らかにした。race 2の起源は明らかにされていないが、Tjamos⁹³はrace 2によるトマトの被害が発生する以前にナス分離菌株中にrace 2を発見したことから考えると、既存の菌株中にVe抵抗性品種を発病させる菌系すなわちrace 2が存在し、これがVe抵抗性品種の栽培による淘汰を受ける結果、race 2の密度が高まると推測される。本実験では東京都農業試験場育成のVe抵抗性品種を供試し、各地のトマトおよびウドから分離された13菌株に対する抵抗性を検討した結果、Ve抵抗性品種を発病させる菌株は認められず、V. dahliae race 2は国内未発生と判断された。したがって、育成したVe抵抗性品種は各地で利用可能であるが、これらVe抵抗性品種を長期間安全に栽培するためにはrace 2の早期検知を続ける必要がある。

なお、我が国で育成した本病抵抗性品種のVerticillium albo-atrumに対する抵抗性は未検討であったため、V. albo-atrum 2菌株(Va-a 3-2, Va-a 6-2、北海道立北見農業試験場から入手、ジャガイモ分離菌)を供試し検討した結果、Ve抵抗性品種はV. albo-atrumに対しても抵抗性であることが確認された(第11表)。また、V. albo-atrum 2菌株のトマトに対する病原性は供試13菌株のV. dahliaeと比較し弱く、さらに7月の高温期接種ではトマトに病原性を示さないことが判明した。V. albo-atrumの高温側発病限界温度は25～28℃といわれている^{14, 36})。

D Verticillium dahliaeの寄生性

1 V. dahliaeの各種植物に対する寄生性

東京都産のトマト半身萎ちよう病菌(LF103)のほか東京都・山形県・徳島県産ナス半身萎ちよう病菌(SM 012, SM931, SM821)、埼玉県産イナゴ萎ちよう病菌(F C 1)、長野県産ハクサイ黄化病菌(B P 1)、東京都産オクラ半身萎ちよう病菌(H E 6)および東京都産キク半身萎ちよう病菌(C M208)計8菌株のV. dahliaeを供試し、32科81種の植物に対する寄生性の有無お

より病原性の強弱を明らかにし、輪作作物の選定など防除対策を考えるための基礎資料とした。なお、植物の和名および学名は日本植物病理学会編：日本有用植物病名目録Ⅰ～Ⅲ、日本植物病理学会、1965～1980または園芸学会編：園芸学用語集 園芸作物名編、養賢堂、1979によった。

材料および方法

各種植物の幼苗に供試菌を浸根接種し、ガラス室内の鉢、苗箱、ビニルハウス内に設けたスレート製わく内の土壤あるいは場内のくろぼく未発生畑に植え、発病状況を調査し、さらに第1本葉位の茎から接種菌の再分離を行った。供試植物とその品種は第12表中に示した。供試植物は蒸気消毒土壤に播種し、1～2葉期の苗を1品種5または10株ずつ供試した。なお、供試菌の接種は抵抗性検定法(111頁)に準じて行った。

結果

1973～1980年に実施した実験結果を第12表に示し、さらにこの結果を第13表に要約した。供試32科81種の植物中供試8菌株のいずれかによって地上部に病徵の発現した植物は14科33種であり、このうちイチゴ、アズキ、ササゲ、オクラ、アメリカフヨウ、フヨウ、ウド、サクラソウ、ビーマン、トマト、ホオズキ、ナス、スイカ、プリンスメロン、キュウリ、ヒヨウタン、ユウガオ、キンセンカ、キク、コスモス、ヒマワリおよびフキは*V. dahliae*に対し特に感受性の強い植物と判定された。接種により発現した上記植物の病徵は、下位葉からの葉身の萎ちう、黄化、奇形および枯死であり、アズキ、ササゲ、オクラおよびナス以外の植物では早期落葉は生じず、発病葉は茎に付着したまま枯死した。発病株の生育は無接種区に比較してきわめて不良となつたが、短期間に株全体が枯死した事例はイチゴ、ウド、ナス、ホオズキ、フキ以外では観察されなかつた。茎、葉柄および葉脈の導管変色は発病株に共通して観察され、特に節間部の茎および葉身基部の葉柄においてその変色程度が顕著であった。外部病徵を認めず接種菌の再分離された植物は9科15種であり、病徵発現を認めた上記14科33種を加え、18科48種の植物を*V. dahliae*の寄主植物と判断した。

一方、供試したセリ科4種(セルリー、ミツバ、ニンジン、ペセリー)、ヒルガオ科2種(サツマイモ、アメリカアサガオ)、シソ科2種(サルビア、シソ)、イネ科4種(オオムギ、イネ、コムギ、トウモロコシ)、ユリ科4種(ネギ、タマネギ、アスパラガス、ユリ)など20科33種の植物は、病徵および接種菌の再分離が認められず、

*V. dahliae*の非寄主植物と認められた。

病徵発現植物について供試菌株との関係を検討すると、ササゲ、オクラ、ウド、サクラソウ、ナス、スイカ、プリンスメロンおよびヒヨウタンは、大多数の供試菌株によって激しい病徵が発現したことから、*V. dahliae*の好適な寄主植物と判定され、一方ピーマン、トマトおよびホオズキは、供試菌株中1～2菌株によってのみ激しい病徵が発現したことから、寄主特異性を示す*V. dahliae*により被害の生ずる植物と推定される。

なお、BP1(ハクサイ分離菌)は他の供試菌株に比較して寄主範囲が狭く、菌核形成の不良であったHE6(オクラ分離菌)は各種植物に対する病原力が全般的に弱かった。また、LE103(トマト分離菌)およびHE6(オクラ分離菌)はトマト系菌株であり、他の6菌株は非トマト系菌株であるが、トマト以外の供試植物に対する寄生性および病原性に顕著な差異は認められない。

2 トマト半身萎ちう病多発地に生育する各種植物からの*V. dahliae*の分離

本病多発地に生育する各種園芸植物および雑草から*V. dahliae*の分離を試み、未知の寄主植物を探査した。なお、雑草の和名および学名は沼田真・吉沢長人編：新版日本原色雑草図鑑、全農教、1978.によつた。

材料および方法

東京都練馬区、世田谷区、三鷹市、調布市などの本病多発畑およびその隣接地から各種園芸植物、雑草を採集し、*V. dahliae*の分離を行つた。分離部位は萎ちうまたは下位葉の黄化が認められた場合、健全部との境界付近の茎あるいは葉柄とし、無病徵株の場合は地際部の上3～5cmの茎とした。これら分離用の供試組織は次亜塩素酸ナトリウム水溶液(0.2%)により表面消毒後水寒天培地に植え、*Verticillium*属菌が分離されたときはPDAに移植し、種名を同定した。なお、調査地にはナス半身萎ちう病(図版I-4)、ウド萎ちう病(図版I-5)およびキク半身萎ちう病(図版I-6)が常発していたが、これら既知の寄主植物は本調査の対象外とした。

結果

1977年9月～1981年7月に実施した実験結果は第14表および第15表のとおりである。9科22種の園芸植物および16科26種の雑草から分離を試みたが、*V. dahliae*が分離されたのはインゲンマメ、フヨウ、ホオズキ、ジャガイモ、キンセンカおよびコスモスの6種のみであった。これら植物中フヨウ、ホオズキ、ジャガイモ、キンセン

東京都農業試験場研究報告 第16号(1983)

第12表 (つづく)

* *Verticillium nigrans*

表第13 Verticillium dahliae の寄生性に関する総括

第13表 (つづく)

接種菌も再分離されない。外部病原微生物は認められないが、接種菌が再分離されると、+：軽度の発病、++：激しい発病、+++：外部病原微生物

* *Verticillium nigrescens*. ** 表中の数字は引用文献の番号。

第14表　トマト半身萎ちよう病多発生地に生育する各種植物からの
Verticillium dahliae の分離I)

供試植物	分離部位	病徵	採集地	分離年月日	供試個体数	分離率(%)
ケイトウ	茎	健全	三鷹市A	1978.7.22	4	0
オシロイバナ	"	黄化	" A	1978.7.6	3	0
ダイコン	葉柄	萎ちよう	" A	1978.7.6	3	0
"	"	"	" A	1978.7.22	4	0
ダイズ	"	健全	" B	1978.7.22	6	0
インゲンマメ	"	黄化	" C	1978.7.6	4	25
"	"	"	" D	1978.7.6	4	0
"	"	"	" A	1978.7.6	4	0
"	"	"	" A	1978.7.22	5	20
フヨウ	"	萎ちよう	保谷市	1977.9.2	8	100
ピーマン	"	健全	三鷹市A	1978.7.6	4	0
ホオズキ	茎	萎ちよう	江戸川区	1980.7.18	11	73
トマト(接木株)*	葉柄	黄化	三鷹市E	1978.7.6	3	0
"	"	"	" F	1978.7.6	8	0
"	"	"	" G	1978.7.6	4	0
"	"	"	" A	1978.7.22	4	(25) **
ツノナス	"	萎ちよう	" A	1978.7.6	3	0
"	"	健全	" A	1978.7.22	6	0
ジャガイモ	茎	黄化	" E	1978.7.6	4	0
"	"	"	" C	1978.7.6	4	25
"	"	"	" H	1978.7.6	4	0
"	"	"	" G	1978.7.6	3	0
"	"	"	" D	1978.7.6	4	75
"	"	"	" A	1978.7.6	4	0
"	"	"	世田谷区	1981.7.14	8	63
キンギョソウ	"	健全	三鷹市A	1978.7.22	3	0
スイカ	葉柄	黄化	" A	1978.7.6	4	0
"	"	"	" B	1978.7.22	6	(33) **
プリンスマロン	"	"	" B	1978.7.22	6	(17) **
キュウリ	"	"	" C	1978.7.6	4	0
"	茎	萎ちよう	" C	1978.7.22	8	0
"	根	"	" C	1978.7.22	8	0
"	葉柄	黄化	" B	1978.7.22	3	(67) **
"	"	"	調布市I	1980.7.18	8	0
"	"	"	" J	1980.7.18	8	0
キンセンカ	茎	"	練馬区K	1979.7.9	5	20
"	"	健全	調布市I	1978.7.18	6	0
アスター	"	萎ちよう	練馬区K	1979.7.9	6	(83) ***
ノアザミ	"	健全	三鷹市A	1978.7.22	4	0
コスモス	"	黄化	" C	1978.7.6	5	0
"	"	"	" C	1978.7.22	8	25
"	"	健全	調布市I	1980.7.18	8	0
ダリア	葉柄	"	三鷹市A	1978.7.6	3	0
"	"	"	" A	1978.7.22	4	0
フニキア	"	"	" B	1978.7.22	6	0
ジニア	茎	黄化	" A	1978.7.22	3	0
"	"	健全	練馬区K	1979.7.9	4	0

* Tropic台接木株 ** *Verticillium nigrescens* の分離率*** *Fusarium oxysporum* の分離率

第15表 トマト半身萎ちよう病多発生地に生育する各種植物からの
Verticillium dahliae の分離II)

供試植物		採集地	分離年月日	供試個体数	分離率(%)
科	種				
タ	デ イ ヌ タ デ	練馬区	1979.7.9	5	0
	"	世田谷区	1981.7.14	5	0
ヒ	ユ イ ノ コ ズ チ	練馬区	1979.7.9	2	0
	" (根)	"	1979.7.9	2	0
	イ ヌ ピ ュ	"	1979.7.9	3	0
	"	世田谷区	1981.7.14	3	0
	" (根)	"	1981.7.14	3	0
ヤマゴボウ	ヤマゴボウ	練馬区	1979.7.9	2	0
	" (根)	"	1979.7.9	2	0
スペリヒユ	スペリヒユ	世田谷区	1981.7.14	4	0
ナデシコ	オランダミミナグサ	"	1981.7.14	4	0
	ウシハコベ	練馬区	1980.4.28	5	0
	"	世田谷区	1981.7.14	5	0
	ツメクサ	"	1981.7.14	8	0
アブラナ	ナズナ	練馬区	1980.4.28	3	0
	タネツケバナ	世田谷区	1981.7.14	3	0
	イヌガラシ	練馬区	1980.4.28	3	0
カタバミ	カタバミ	世田谷区	1981.7.14	4	0
ブドウ	ヤブガラシ	練馬区	1979.7.9	3	0
	" (地下茎)	"	1979.7.9	3	0
ヒルガオ	ヒルガオ	"	1979.7.9	8	0
	" (地下茎)	"	1979.7.9	8	0
シソ	ヒメオドリコソウ	"	1980.4.28	5	0
ゴマノハグサ	トキワハゼ	世田谷区	1981.7.14	8	0
アカネ	ヤエムグラ	練馬区	1980.4.28	5	0
キク	トキソウ	世田谷区	1981.7.14	8	0
	ハルジオン	練馬区	1980.4.28	6	0
	ハハコグサ	世田谷区	1981.7.14	4	0
	ノゲシ	"	1981.7.14	4	0
	オニタビラコ	練馬区	1980.4.28	3	0
	"	世田谷区	1981.7.14	4	0
イネ	メヒジワ	練馬区	1979.7.9	5	0
	"	世田谷区	1981.7.14	5	0
カヤツリグサ	カヤツリグサ	"	1981.7.14	5	0
ツユクサ	イボクサ	"	1981.7.14	4	0
	ツユクサ	"	1979.7.9	5	0

分離部位はカッコ内に記入したものを除き地際の上3~5cmの茎。

カおよびコスモスは分離菌の接種により病徵が再現し、接種菌が再分離された(次項)。一方、インゲンマメの場合、*V. dahliae* を2カ所から分離したにもかかわらず、接種方法、品種および栽培時期を変えて接種を反覆したが、病徵は発現せず、接種菌も再分離されなかった。上記以外の園芸植物および雑草から *V. dahliae* はまったく分離されなかった。

3 *Verticillium dahliae* に起因する新病害5種

東京都で発生をみたフヨウ、ホオズキ、ジャガイモ、キンセンカおよびコスモスの立枯性病害について検討を加えた結果、*V. dahliae* の寄生による国内未記録病害で

あることを明らかにし、いずれも半身萎ちよう病と命名した³⁰⁾。

(1) フヨウ半身萎ちよう病

(*Verticillium wilt of cotton rose*)

1977年9月、東京都保谷市下保谷のウド栽培農家の庭で発見した。発病株は頂葉まで明瞭な病徵が認められ、中段以下の葉は発病枯死し、落葉していた。葉の発病は一部葉脈の変色(紫赤色)から始まり、葉脈間の組織は黄白色を呈し、のち葉身全面が黄変し、病葉は激しく卷いて下垂する(図版II-1)。葉柄は葉身基部より赤褐色に変色し、下位葉から順次離脱する。開花前の発病株で

はほとんどの葉が落葉しても、生長点付近の葉は生存し続ける特徴がある。発病株の茎、葉柄の導管部は黄色から褐色に変色する。

発病株の茎および葉柄からは *V. dahliae* が容易に分離され、分離菌摩碎菌そう液を幼苗に浸根接種した結果、前記の病徴が生育初期から再現し、接種菌が再分離された。なお、接種試験ではフヨウ (*Hibiscus mutabilis* L.)、モミジアオイ (*H. coccineus* Walt.) およびアメリカカフヨウ (*H. moscheutos* L.) は激しく発病したが、ムクゲ (*H. syriacus* L.) には発病がみられなかった。

(2) ホオズキ半身萎ちよう病

(*Verticillium wilt of Chinese lanternplant*)

1979年7月、東京都江戸川区鹿骨町で発見した。発病株では茎の片側の葉が、下位葉から明るい黄色に変色し、しだいに枯死し下垂していた。発病は葉身の片側から始まり、葉脈が黄化、網目状を呈し、のち葉脈間の組織が黄変し、しだいに葉身全面が黄化する。発病葉はやがて枯死するが、枯死後も茎に付着したままである(図版II-2)。本病は短期間に頂葉まで発病し、茎は頂部から枯死する特徴がある。発病株の導管部は黄色から褐色に変色する。発病株の茎からは *V. dahliae* が高率に分離され、分生子懸濁液の浸根接種により前記病徴が容易に再現し、接種菌が再分離された。

なお、本病発生地の江戸川区鹿骨町は、浅草寺四万六千日のホオズキ市に鉢植えホオズキを出荷する生産地である。1981年6月下旬、本病の発生状況を調査した結果、4農家中2農家において発生を確認し、発生鉢率は3.5% (1440鉢中51鉢) および1.9% (720鉢中14鉢) であった。調査地のホオズキは鉢栽培を行っていることより、健全苗の確保に留意すれば、本病防除は比較的容易と思われる。分離菌3菌株はいずれも非トマト系であり、接種によりナスは激しく発病したが、トマトは発病しなかった。

(3) ジャガイモ半身萎ちよう病

(*Verticillium wilt of potato*)

1976年7月、東京都三鷹市牟礼で発見した。地上部の病徴は塊茎肥大期以降に現れ、はじめ下位の複葉のうち数枚の小葉が萎ちようして下垂し、しだいに緑色を失い、黄白色から黄色となり、葉縁部および葉脈間から枯れ始める。複葉の発病は先端部小葉または片側数小葉から始まる傾向があり、発病小葉の縁は軽く上面に巻く(図版II-3)。発病は順次上位の複葉に進展し、下位の複葉から枯死する。発病葉の早期落葉は認められず、小葉は複

葉の葉柄に、複葉の葉柄は茎に付着したまま枯死する。発病株の導管部は鮮明な黄色のち褐色に変色する。塊茎に異状は認められない。

発病株の茎および葉柄からは *V. dahliae* が高率に分離され、分離菌の接種により上記の病徴が再現し、接種菌が再分離された。ただし、摩碎菌そう液に浸漬接種した種いもを土壤に植えた場合、土壤ふすま培養菌を混合接種した土壤に種いもを植えた場合、いずれも生育末期にのみ地上部に病徴が発現した。また、無病株からの芽かき苗を摩碎菌そう液に浸根接種すると、接種3週間後ころから下位葉の黄化が認められたが、この場合にも鮮明な病徴が発現したのは生育末期であった。本病は東京都三鷹市、世田谷区などトマト半身萎ちよう病発生地域に広く発生しているが、病徴発現期が茎葉黄変期に近いため、被害は気付かれずにいる。収量低下など被害の実態解析は今後の問題である。なお、三鷹市2地点および世田谷区1地点からの分離菌株はいずれもトマト系であった。

(4) キンセンカ半身萎ちよう病

(*Verticillium wilt of calendula*)

1979年7月、東京都練馬区立野町の農家の花壇で発見した。生育初期から発生し、下位葉の一部が萎ちようし、のち葉脈間の組織がまだらに黄変する。発病は葉身の片側から始まる傾向があり、このため発病葉は片側にねじれ、奇型葉となる(図版II-4)。発病は順次上位葉に進展し、下位葉から枯死するが、枯死葉は茎に付着したままである。発病株の導管部は黄色から褐色に変色する。

発病株からは *V. dahliae* が分離され、分離菌の浸根接種により前記病徴が再現し、接種菌が再分離された。

(5) コスモス半身萎ちよう病

(*Verticillium wilt of cosmos*)

1978年7月、東京都三鷹市深大寺の農家の庭で発見した。コスモスは葉身がきわめて細いため葉の病徴は識別しにくいが、発病葉の葉身はまだらに黄変し、先端部から枯死し、下垂している。葉柄は比較的後期まで緑色のままである。発病株の導管部は褐色に変色する。

発病株からは *V. dahliae* が分離され、分離菌の浸根接種により上記の病徴が再現し、接種菌が再分離された。

4 考 察

Verticillium dahliae は諸外国ではきわめて多数の植物に寄生する重要な病原菌であることが古くから知られている¹⁸⁾。一方、*V. dahliae* が我が国において重要視されるようになったのは近年であり、本菌による病害はわづ

か8科19種の植物に報告されているに過ぎない。本研究においては、*V. dahliae*による病害対策確立の第一段階とし未知の本菌寄主植物を探索することが重要と考え、各地のトマト、ナス、イチゴ、ハクサイ、オクラ、キクから分離された*V. dahliae*計8菌株を供試し、32科81種の植物に対する寄生性を検討した。その結果、本菌は18科48種の植物に寄生性を有することを明らかにした。*V. dahliae*の寄主植物に関する我が国の報告を整理し、また本実験の調査対象植物を感受性程度により区分すると次のとおりである。

(1) *V. dahliae*による既知の病害および寄主植物

1981年までに我が国では次の8科19種の植物に本菌による病害が報告されている。

- アイスランドボピー バーティシリウム萎縮病24)
- ハクサイ黄化病99)
- ダイコンバーティシリウム黒点病49)
- イチゴ萎ちう病103)
- オクラ半身萎ちう病105)
- フヨウ半身萎ちう病30)
- ウド萎ちう病79)
- トウガラシ(ピーマン)半身萎ちう病48)
- トマト半身萎ちう病31)
- ホオズキ半身萎ちう病30)
- ナス半身萎ちう病45)
- ジャガイモ半身萎ちう病30)
- スイカ半身萎ちう病48)
- メロン(シロウリ)半身萎ちう病48)
- キュウリ半身萎ちう病48)
- キンセンカ半身萎ちう病30)
- キク半身萎ちう病32)
- コスモス半身萎ちう病30)
- フキ半身萎ちう病44)

上記植物以外に萩原・竹内21)はカブ(飼料用)およびプロッコリーから、北沢・柳田51)はキャベツおよびホウレンソウから*V. dahliae*をそれぞれ分離したが、病名の報告は未だなされていない。これら9科23種の植物中7科18種の植物は、本実験において*V. dahliae*に対する感受性の強い植物であることを再確認した。カブおよびダイコンに関する実験結果は一致しなかったが、この理由は接種試験における判定基準が地上部病徵を対象としたためであり、不適当であった。ホウレンソウに関しても一致しなかったが、その主たる理由は品種の相違にあると思われる。アイスランドボピーおよびプロッコリーは

本実験では検討しなかった。

(2) 感受性が強いと判断された寄主植物

接種試験の結果、次の10科15種の植物は*V. dahliae*に感受性が強い寄主植物と判断され、被害の発生が予想される。

- ケイトウ、◦オシロイバナ、◦アズキ、◦ササゲ、◦ホウセンカ、◦アメリカフヨウ、◦ベゴニア、◦サクラソウ、◦キンギョソウ、◦プリンスメロン、◦ヒヨウタン、◦ユウガオ、◦アスター、◦ダリア、◦ヒマワリ

上記植物中オシロイバナ、アズキ、サクラソウ、ヒヨウタンおよびユウガオは*V. dahliae*に関する英國64, 104)ニュージーランド13), 米国*のリストに記録が見あたらず、本菌の新寄主植物と思われる。また、ユウガオは、本菌感受性が強かったことより、1973~1974年に多発したユウガオ台スイカのつる割病102)類似の被害がスイカ半身萎ちう病の場合に生じる可能性を示唆した。なお、トマト半身萎ちう病多発農家の庭から採集したケイトウ、オシロイバナ、キンギョソウ、アスター、ダリアおよびトマト半身萎ちう病発生畑跡作のプリンスメロンからは*V. dahliae*が分離されず接種試験の結果と一致しなかったが、この理由は病原菌密度および品種の差と考えられる。

(3) 感受性が弱いと判断された寄主植物

接種試験の結果、次の9科12種の植物は*V. dahliae*に対し感受性の弱い寄主植物と判断された。

- フダンソウ、◦センニチコウ、◦マツバボタン、◦ウォールフラワー、◦ラッカセイ、◦ダイズ、◦タバコ、◦ゴマ、◦シュンギク、◦チシャ、◦ジニア、◦ナガイモ

上記植物中、ラッカセイおよびダイズは米国15), タバコはニュージーランド13), 米国15, 75, 109), ゴマは英國64)米国15), シュンギクは米国109)の本菌に関する寄主植物のリストに記録があり、品種など条件が異なると被害を起こす可能性がある。

(4) 非寄主と判断された植物

接種試験の結果、次の20科33種の植物から接種菌は再分離されず、これら植物は*V. dahliae*の非寄主と判断された。

- ホップ、◦ソバ、◦フクロナデシコ、◦シャクヤク、◦インゲンマメ、◦エンドウ、◦ムクゲ、◦チャ、◦パンジー、◦セルリー、◦ミツバ、◦ニンジン、◦バセリ

*米国のリスト (Engelhard 15), Rudolph 75), USDA 109)

では*V. dahliae*は*V. albo-atrum*に含まれている。

一, 。ツツジ, 。シクラメン, 。サツマイモ, 。アメリカアサガオ, 。サルビア, 。シソ, 。ペチュニア, 。カボチャ, 。ザッショカラボチャ, 。ゴボウ, 。オオムギ, 。イネ, 。コムギ, 。トウモロコシ, 。サトイモ, 。ネギ, 。タマネギ, 。アスパラガス, 。ユリ, 。グラジオラス

上記植物中ホップに *Verticillium* 属菌の1種によるちよう萎病⁸⁷⁾の報告があるが、この分離菌は *Gliocladium* 属菌の1種であったといわれている(平塚直秀博士私信)。本実験では1977~1979年に3回 *V. dahliae* の接種を反覆した結果、供試8菌株はホップに寄生性を示さなかった。インゲンマメおよびエンドウに関し東京都産および和歌山県産の試料から *V. dahliae* が分離されたが、それぞれの分離菌株(第6表)および本実験の供試8菌株はインゲンマメおよびエンドウに寄生性を示さず、顕著な生育抑制、収量低下は認められなかった。インゲンマメに関し田中⁹²⁾はナス分離菌の接種により病原性を認め、Isaac and Rogers³⁸⁾は *V. dahliae* によるエンドウの病害を報告し、病徵はきわめて不鮮明であるが、収量は著しく低下するとした。セルリーに関し田中⁹²⁾はナス分離菌株の接種により病原性を認めた。また、シャクヤクは英國¹⁰⁴⁾および米国^{15, 109)}、サツマイモは米国^{15, 109)}、サルビアは英國⁶⁴⁾の *V. dahliae* の寄主植物に関するリストにそれぞれ記録があり、これら植物については品種間差を含め再検討が必要である。

木本植物に関し本実験においてはムクゲ、チャおよびツツジの3種のみ供試した結果、供試した *V. dahliae* 8菌株はこれら植物に寄生性を示さなかった。英國⁶⁴⁾、ニュージーランド¹³⁾、米国^{15, 75, 109)}などではバラ科、カエデ科など多数の果樹、花木、有用木本植物で *V. dahliae* による病害が重要視されているので、今後の検討が必要である。なお、小菅⁵⁶⁾はブドウ、スマモ、オウトウ、西洋シャクナゲ(ロードデンドロン)およびツガの立枯病を *Verticillium* 属菌の1種による病害として報告したが、報告者より入手した分離菌3菌株は植物寄生性といわれている *Verticillium* 属菌5種 *V. albo-atrum*, *V. dahliae*, *V. nigrescens*, *V. nubilum*, *V. tricorpus* のいずれにも該当しなかった。

(5) 輪作作物として導入可能と思われる植物

V. dahliae による各種植物の病害防除にイネ科植物など非寄主植物との輪作が提唱されている。上記実験結果からトマト半身萎ちよう病を対象とし輪作作物を選ぶと、イネ科植物以外にニンジン、ゴボウ、サトイモ、ネギな

どがあげられる。一方、接種試験の結果では寄主植物と判断された植物中にも輪作可能と思われる植物があり、トマト半身萎ちよう病発生畑に輪作されているキュウリからは本菌はまったく分離されず、キャベツにも本病の被害は認められていない。耕地面積の狭い東京都の農家では、イネ科植物などとの輪作は現実に不可能であり、これら被害の現れない植物も輪作対象植物とせざるを得ない。

他方、非寄主植物であっても輪作植物として適当とはいえないとする報告があり、Martinson and Horner⁶⁰⁾は *V. dahliae* がオオムギ、ライムギ、コムギなど非寄主植物の根に菌核を形成することを明らかにし、寄主植物が栽培されていない時にはこれら非寄主植物によって土壤中における本菌の感染ポテンシャルが維持されると報告した。輪作植物は土壤中における病原菌密度および感染ポテンシャルに及ぼす影響の観点より検討し、選定する必要がある。

(6) *V. dahliae* に対する各種雑草の感受性

トマト半身萎ちよう病発生地に生育する16科26種の雑草から病原菌の分離を試みたが、*V. dahliae* はまったく分離されなかった。東京都のトマト畑では雑草が長期間放置されることはないと想われる。萩原・竹内²¹⁾はハクサイ黄化病発生地に生育する16科30種の雑草から病原菌の分離を試み、イヌタデ、スカシタゴボウ、エノキグサ、ハキダメギク、ノボロギクから *V. dahliae* を分離し、これら植物に明瞭な病徵は認められないと報告している。上記植物中ヨーロッパから帰化したノボロギクはフランス⁶⁹⁾においても本菌の伝染源と考えられていることは興味深い。

Brown and Wiles⁸⁾は *V. dahliae* をワタ畑に発生がみられる10科14種の雑草に接種し、アオイ科、ナス科など4科6種の雑草を寄主植物、4科4種の雑草を潜在感染する植物とし、*V. dahliae* による病害対策における雑草防除の重要性を強調した。Johnson et al.³⁹⁾もワタ畑の雑草18科35種について接種試験を行い、12科19種を寄主植物とし、そのほか4科4種は潜在感染することを報告した。この寄主植物中には我が国に分布しましたは帰化したクルマバザクロソウ、シロザ、ナズナ、マメグンバイナズナ、ホトケノザ、スペリヒュ、ワルナスピ、シロバナチョウセンアサガオがあり、潜在感染する植物中にはイネ科のオヒシバが含まれている。雑草に関しても *V. dahliae* の寄生性の有無を明らかにするとともに、病原菌密度に及ぼす影響の観点から検討する必要がある。

飯嶋：トマト半身萎ちう病に関する研究

なお、トマト半身萎ちう病発生地の接木トマト、スイカ、プリンスメロンおよびキュウリから *Verticillium nigrescens* が分離された（第14表）。しかし、これら分離菌はそれぞれの植物に病原性が認められず、また同種と

認めたウド分離菌株 Vn を用い28科59種の植物に接種した結果も、4科6種の植物から接種菌が再分離されたものの、いずれの植物にも病徵はまったく発現せず、*V. nigrescens* は植物病原菌として重要でないと判断した。

IV トマト半身萎ちよう病菌と他の土壌病原菌および 土壌センチュウとの複合感染

トマト半身萎ちよう病は本研究に基づき育成された抵抗性品種の普及により、効果的に防除できると期待される。しかし、本病発生地域の土壤中には各種の土壤病原菌および土壌センチュウが共存しているので、抵抗性品種の普及に先立ちこれら土壤病害虫の影響を検討していく必要がある。本実験ではトマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす各種土壤病原菌および土壌センチュウの影響を検討した。

A 非トマト系 *Verticillium dahliae* の影響

我が国に分布する *V. dahliae* の菌株中にはトマトに強い病原性を示すトマト系菌株と、トマトに病原性をまったく示さない非トマト系菌株が存在する(81頁)。本実験は非トマト系菌株をトマト系菌株と混合接種または前接種し、トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす非トマト系

V. dahliae の影響を検討した。

材料および方法

供試菌はナスから分離した非トマト系3菌株(S V021, S V931, S V821)およびトマト系菌株(LE 103)である(第1表)。

混合接種の実験は、分生子濃度 $3 \times 10^7 / ml$ に調製した供試菌株各10mlの混合液に1~2葉期のトマト苗(品種:米寿)10株を浸根接種し、臭化メチル消毒土壤を充填した15cm鉢に10株ずつ植え、トマト系菌株単独接種(分生子懸濁液10mlに苗10株を浸根)の場合と発病を比較した。

非トマト系菌株の前接種の実験は、非トマト系菌株の磨碎菌そう液(111頁)各20mlに1~2葉期のトマト苗(品種:米寿)10株を浸根接種し、臭化メチル消毒土壤

第16表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす非トマト系 *Verticillium dahliae* の影響

1. 非トマト系菌株を混合接種した場合

接種源	発病率(%)	発病程度別株数				発病指数		
		甚	中	軽	無			
トマト系	非トマト系							
LE 103	+	SM 012	77	0	4	19	7	30
LE 103	+	SM 931	63	0	7	12	11	29
LE 103	+	SM 821	57	1	5	11	13	27
LE 103	-		83	2	5	18	5	38
無接種		0	0	0	0	0	0	0

第17表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす非トマト系 *Verticillium dahliae* の影響

2. 非トマト系菌株を前接種した場合

接種源・接種月日	接種11日後		接種37日後				発病指数	草丈指数		
	非トマト系 6月2日	トマト系 6月10日	発病率(%)	発病率(%)	発病程度別株数	甚	中	軽	無	
SM 012	LE 103	33 b*	100	0 2 28 0	0	2	28	0	35	89
SM 931	LE 103	27 b	100	0 5 24 1	0	5	24	1	38	91
SM 821	LE 103	23 b	100	0 3 26 1	0	3	26	1	35	90
-	LE 103	70 a	100	0 5 25 0	0	5	25	0	39	93
無接種		0	0	0 0 0 0	0	0	0	0	0	100

*英字を付した平均値間にはDUNCAN's multiple range testによる有意差(5%)がないことを示す。

を充填した15cm鉢に10株ずつ植えた。次いで接種8日後に苗を抜き取り、トマト系菌株を同様に再接種したのち同一の鉢に再定植し、発病を調査した。

結果

混合接種したトマトの77日後における発病は第16表のとおりである。非トマト系3菌株をトマト系菌株と混合接種すると、いずれの混合接種区も本病病原菌単独接種区に比較し発病株率および発病指数はやや低下したが、単独接種区と混合接種区間に有意差は認められなかった。

非トマト系菌株を前接種後8日目にトマト系菌株を再接種したトマトの発病は第17表のとおりである。再接種11日後の発病は非トマト系菌株の前接種により影響を受け、初期発病は明らかに抑制された。しかし、37日後には発病に有意差は認められなかった。

以上の実験結果から、非トマト系*V. dahliae* はトマト半身萎ちう病菌に対し干渉作用を示すが、程度は弱いと判断した。

B *Verticillium nigrescens* の影響

ウドから分離した*V. nigrescens* (Vn, 第1表) を本病病原菌 (LE 103) と混合接種し、あるいは7日間の感染期間をおき両菌株をそれぞれ前接種し、トマト半身萎ちう病の発病に及ぼす影響を検討した。

材料および方法

土壤ふすま培地 (容積比土壤9:ふすま1) で約3カ

月間培養した供試菌を接種源とし、*V. nigrescens* 10g, 本病病原菌3gを臭化メチル消毒土壤を充填した15cm鉢の表層5cmの土壤に搅拌した。混合接種区は両者を表層土壤に混合搅拌後トマト苗 (品種:米寿) 10株を植えた。前接種区は同様に*V. nigrescens* または本病病原菌の接種土壤に移植した苗を7日に抜き取り、あらかじめ本病病原菌または*V. nigrescens* を接種しておいた鉢に改植した。この2回目接種区と対応し、無接種土壤を充填した鉢にトマト苗を植えて7日間育苗後、両者を混合あるいは単独接種する区を設けた。

結果

第1回接種の56日後に発病を調査した結果は第18表のとおりであり、*V. nigrescens* を本病病原菌に混合または前後接種した場合、本病の発病に影響はまったく認められなかった。また、第1本葉位の茎から接種菌の再分離を試みた結果、本病病原菌接種区ではいずれも*V. dahliae* がほぼ100%の割合で再分離され、一方、*V. nigrescens* は単独接種区を含めほとんど再分離されなかった。以上の実験結果から、*V. nigrescens* はトマト半身萎ちう病の発病に影響しないと判断した。

なお、本実験の供試土壤は臭化メチル消毒が不完全であったため萎ちう病 (race J 1) の発生をみたが、萎ちう病が発生した区は無接種区および*V. nigrescens* 単独接種区のみであった。このことから*V. nigrescens*

第18表 トマト半身萎ちう病の発病に及ぼす *Verticillium nigrescens* の影響

接種源・接種月日		半身萎ちう病 (8月3日)				萎ちう病** (8月3日)		草丈	
		発病率(%)	発病指数	再分離率(%)					
LE 103	Vn			LE 103	Vn				
LE 103 + Vn*	-	97	39	97	0	0	0	87	
-	LE 103 + Vn	100	50	96	0	0	0	89	
Vn	LE 103	100	43	100	0	0	0	74	
LE 103	Vn	100	46	100	0	0	0	70	
Vn	-	0	0	0	0	30	37	83	
-	Vn	0	0	0	3	13	27	85	
LE 103	-	100	43	100	0	0	0	76	
-	LE 103	100	46	97	0	0	0	70	
無接種		0	0	0	0	20	23	100	

* ウドから分離された*Verticillium nigrescens*, ** 供試土壤中にはトマト萎ちう病菌 (race J 1) が混入していた。

は萎ちよう病の発生に影響せず、また本病病原菌は萎ちよう病菌 race J 1に干渉作用を示すことが推測された。

C *Fusarium* 属菌の影響

1 トマト萎ちよう病菌 race J 1 の影響

トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 1 の影響を混合接種、二重鉢および品種抵抗性を利用し検討した。

材料および方法

実験 1：本病病原菌 (L E 103) とトマト萎ちよう病菌 race J 1 の 3 菌株 (T F10, T F11, T F12, 1970 年東京都立川市の発病株から分離) を混合接種し、トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす影響を検討した。供試菌は土壤ふすま培地で約 3 カ月間培養し、5,000 分の 1 アールポットに 10 g ずつ表層 5 cm の土壤と混合接種し、1 ~ 2 葉期のトマト苗 (品種: 米寿) 10 株を植え、発病を調査した。

実験 2：本病病原菌 (L E 103) およびトマト萎ちよう病菌 race J 1 (T F11) を供試し、二重鉢の内側円筒内に 1 ~ 2 葉期のトマト苗 (品種: 米寿) 5 株を植えたのち、内側または外側の土壤にそれぞれを接種し、両菌の感染時期が異なる場合の影響を検討した。二重鉢は 11.5 cm 鉢の中央部に底面を寒冷紗で張った円筒 (直径、高さ各 5 cm) を置き作成した。接種源は $2.5 \times 10^6 / \text{ml}$ にそれぞれ調製した分生子懸濁液を用い、内側接種の場合 20 ml、外側接種の場合 100 ml (混合接種区は各 50 ml) を土壤に灌注した。

実験 3：トマト半身萎ちよう病および萎ちよう病に抵抗性の異なる品種 (米寿: 両病害感受性、あづま: 萎ちよう病抵抗性、Loran Blood: 半身萎ちよう病抵抗性) を供試し、実験 2 供試菌の分生子混合液に浸根接種後木箱内の土壤に植え、5 日おきに発病を調査し、再分離を行った。接種量は $3 \times 10^7 / \text{ml}$ に調製した両菌の分生子懸濁液各 10 ml の混合液に 1 葉期の供試苗 10 株を浸根した。

なお、実験 1 ~ 3 の供試土壤は場内くろぼく畑土壤であり、蒸気消毒後使用した。

結果

実験 1：本病病原菌とトマト萎ちよう病菌 race J 1 を混合接種し、それぞれの単独接種区と発病を比較した実験結果は第 19 表のとおりであり、次の混合接種区において接種 33 日後の発病程度および草丈に有意差が認められた。すなわち、L E 103 + T F10 および L E 103 + T F12 の混合接種区では発病程度が激しくなり、L E 103 + T F12 混合接種区では発病による生育抑制が強くなった。混合接種区の発病は外部病徵および導管部変色状況から判断し半身萎ちよう病と思われた。また、混合接種区では単独接種区に比較し両菌の再分離率が低下したが、その傾向は *F. oxysporum* において顕著であった。

実験 2：二重鉢を用いた実験結果は第 20 表のとおりであり、外側混合接種区はそれぞれの単独接種区に比較し発病が助長された。内側および外側の接種菌を変えた実験区では、内側で萎ちよう病菌 race J 1 感染後外側で本病病原菌を感染させた場合発病は助長され、本病病原菌感染後萎ちよう病菌 race J 1 を感染させた場合発病

第19表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 1 の影響

1. 混合接種した場合

接種源	<i>V. dahliae</i>	<i>F. oxysporum</i> *	接種 17 日		接種 33 日後			再分離率(%)	
			発病率(%)	発病率(%)	発病指数	草丈指数		<i>V. dahliae</i>	<i>F. oxysporum</i>
L E 103	T F10		77 bc	100	69 c	57 bc	89	70	
L E 103	T F11		93 c	100	75 c	37 e	74	35	
L E 103	T F12		80 c	100	70 c	50 cd	85	55	
-	T F10		63 bc	100	52 b	63 bc	-	100	
-	T F11		43 ab	100	67 c	43 de	-	100	
-	T F12		27 a	100	45 ab	66 ab	-	95	
L E 103	-		63 bc	100	42 a	78 a	100	-	
無接種			0	0	0	100	0	0	

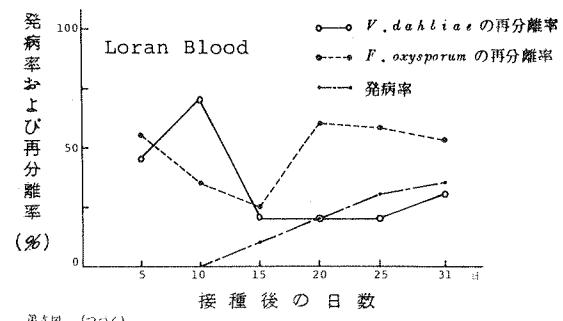
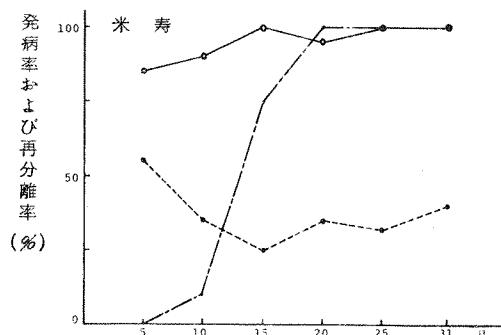
* race J 1, ** 英字を付した平均値間に DUNCAN's multiple range test による有意差 (5 %) がないことを示す。

第20表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 1の影響

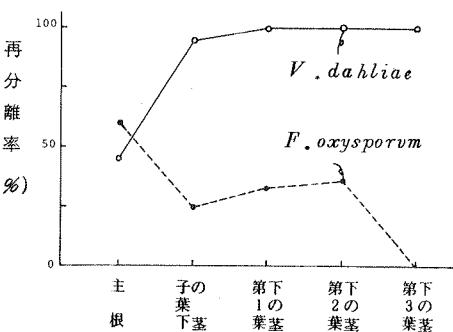
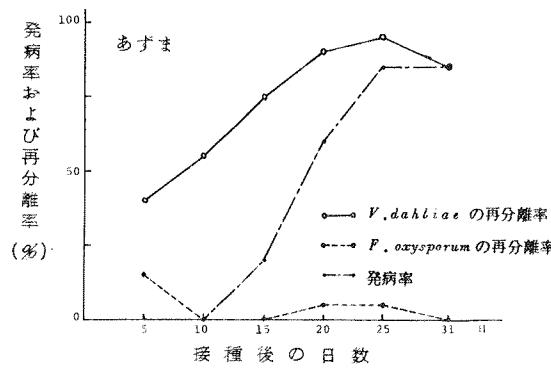
2. 二重鉢を用いて感染時期を変えた場合

接種源	接種50日後	接種77日後			再分離率(%)				
		外側	内側*	発病率(%)	発病率(%)	発病指数	草丈指数	<i>V. dahliae</i>	<i>F. oxysporum</i>
L E 103 + T F 11	—	50	c**	70	c	49 b	77	57	9
L E 103	T F 11	53	c	73	c	58 c	70	58	10
T F 11	L E 103	30	b	47	bc	40 b	82	24	9
T F 11	—	7	a	13	a	11 a	103	0	14
L E 103	—	27	b	37	ab	29 ab	85	36	0
無接種		0		0		100	0	0	0

* トマト苗は内側の鉢に植えた。 ** 英字を付した平均値間には DUNCAN's multiple range test による有意差(5%)がないことを示す。



第5図 (つづく)

第5図 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 1の影響

3. 抵抗性の異なる3品種における発病率および再分離率の経過

(1) 米寿 (2) あずま (3) Loran · Blood

第6図 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 1の影響

4. 感受性品種(米寿)における接種25日後の部位別再分離率

助長効果は認められなかった。本実験は低温期に実施したため萎ちよう病菌race J 1 単独接種区では導管部の褐変が低率に生じたのみであり、他の接種区の発病株はすべて半身萎ちよう病の外部病徵を呈した。発病助長効果の認められた上記両区では、本病病原菌の再分離率が単独接種区に比較し高率であったことより、萎ちよう病菌race J 1 の根への侵害により本病病原菌の侵入が容易となり、その結果半身萎ちよう病の発病は助長されると考えた。

実験3：抵抗性の異なる3品種に両菌を混合接種し、本病病原菌*V. dahliae*および*F. oxysporum*の再分離率および発病率を調査した結果は第5-(1)-(3)図のとおりである。第1本葉位の茎における*V. dahliae*の再分離率は、両病害感受性品種‘米寿’の場合接種5日後には既に85%に達し、接種15日後以降はほぼ100%であった。半身萎ちよう病感受性・萎ちよう病(race J 1)抵抗性品種‘あずま’の場合‘米寿’に比較し*V. dahliae*の侵入および進展はおそらく、その再分離率は接種5日後に40%であり、その後徐々に上昇し、接種20日後以降に85~95%となった。半身萎ちよう病抵抗性・萎ちよう病(race J 1)感受性品種‘Loran Blood’の場合、*V. dahliae*の再分離率は他の2品種と異なり、接種10日後に最高値70%を示したのち低下し、接種15~31日後の再分離率は20~30%であった。

*F. oxysporum*の再分離率は供試3品種においてそれぞれ異った。特に、両病害感受性品種‘米寿’における再分離率の経過は、半身萎ちよう病抵抗性品種‘Loran Blood’における*V. dahliae*の再分離率の経過と類似する傾向が認められ、両菌存在下における‘米寿’の植

物体中にはトマト萎ちよう病菌race J 1に対する干渉作用が誘起されていると想像された。‘米寿’および‘あずま’における発病株の外部病徵は半身萎ちよう病であり、兩病害感受性品種‘米寿’に比較し萎ちよう病抵抗性品種‘あずま’において発病遅延の傾向が認められた。半身萎ちよう病抵抗性品種‘Loran Blood’における発病株の外部病徵は萎ちよう病であり、接種31日後の最終発病株率は35%と低率であった。

接種25日後に‘米寿’の部位別に両菌を再分離した結果は第6図のとおりであり、*V. dahliae*は子葉位～第3本葉位の茎からほぼ100%再分離されたのに対し、*F. oxysporum*の地上部からの再分離率は低かった。

以上の実験結果から、両菌共存下においてトマト萎ちよう病菌race J 1はトマト半身萎ちよう病の発病を助長し、トマト半身萎ちよう病菌は萎ちよう病(race J 1)の発病を抑制すると結論した。

2 トマト萎ちよう病菌race J 2およびrace J 3の影響

トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす*F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 2およびrace J 3の影響を混合接種により検討した。

材料および方法

供試菌は本病病原菌(L E 103)および1970年、高知県農業技術研究所から入手したトマト萎ちよう病菌race J 2(T F 箱崎)、同 race J 3(T F 213)である。分生子濃度 $3 \times 10^7 / ml$ に調製した供試菌株の分生子懸濁液各20mlを混合し、これに3~4葉期のトマト苗(品種：‘米寿’)10株を浸根し、蒸気消毒土壤を充填した18cm鉢に植え、本病病原菌単独接種区(分子生懸濁液20mlに苗10株を浸根)と発病を比較した。

第21表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race J 2およびrace J 3の影響

接種源	<i>V. dahliae</i>	<i>F. oxysporum</i>	接種24日後		接種34日後		再分離率(%)	
			発病率(%)	発病率(%)	発病指数	草丈指数	<i>V. dahliae</i>	<i>F. oxysporum</i>
L E 103	+	T F 箱崎*	90 c***	100	52	72	100	15
L E 103	+	T F 213 **	80 c	95	54	72	100	0
-		T F 箱崎	5 a	25	13	85	0	60
-		T F 213	0 a	0	0	96	0	15
L E 103	-		50 b	95	45	74	100	0
無接種			0 a	0	0	100	0	0

* race J 2, ** race J 3, *** 英字を付した平均値間にDUNCAN's multiple range testによる有意差(5%)がないことを示す。

結 果

実験結果は第21表のとおりであり、トマト萎ちよう病菌 race J 2 および race J 3 単独接種区の発病は不良であった。しかし、混合接種区と本病病原菌単独接種区間に接種24日後の発病株率には有意差が認められ、race J 2 および race J 3 の混合接種によりトマト半身萎ちよう病の発病が助長された。接種34日後の発病株率および発病指数には混合接種区と本病病原菌単独接種区間に有意差は認められなかったが、第1本葉位の茎における *F. oxysporum* の再分離率は混合接種により低下した。

以上の実験結果から、トマト萎ちよう病菌 race J 2 および race J 3 においても race J 1 と同様にトマト半身萎ちよう病の発病は助長されると判断した。

3 トマトに寄生性を有しない数種 *Fusarium* 属菌の影響

トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼすキャベツ萎黄病菌 *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans*, キュウリつる割病菌 *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum*, チャ根

腐病菌 *F. oxysporum* f. sp. *lactucae* およびエンドウ根腐病菌 *F. solani* f. sp. *pisi* の影響を混合接種により検討した。

材料および方法

供試菌は本病病原菌 (LE 103) およびキュウリつる割病菌 (1957年、静岡県農業試験場から入手), キャベツ萎黄病菌 (1966年、東京都杉並区の発病株から分離), チャ根腐病菌 (1971年、信州大学から入手, 473-a), エンドウ根腐病菌 (1971年、信州大学から入手, 654) である。分生子濃度 $1 \times 10^8 / ml$ に調製した供試菌株の分生子懸濁液各 10 ml を混合し、これに 1~2 葉期のトマト苗 (品種: 米寿) 10 株を浸根接種し、蒸気消毒土壤を充填した 18 cm 鉢に植え、本病病原菌単独接種区 (分生子懸濁液 10 ml に苗 10 株を浸根) と発病を比較した。

結 果

接種39日後の発病は第22表のとおりであり、キャベツ萎黄病菌、キュウリつる割病菌、チャ根腐病菌および

第22表 トマトに寄生性を有しない数種 *Fusarium* 属菌の影響

接種源	V. <i>dahliae</i>	<i>Fusarium</i> spp.	発病率(%)	発病指数	草丈指数	再分離率(%)	
						V. <i>dahliae</i>	<i>Fusarium</i> spp.
LE 103	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>conglutinans</i>		100	74	54	100	0
LE 103	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>		100	63	59	100	0
LE 103	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lactucae</i>		95	73	58	100	0
LE 103	<i>F. solani</i> f. sp. <i>pisi</i>		100	70	56	100	0
-	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>conglutinans</i>		0	0	114	0	0
-	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>		0	0	99	0	5
-	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lactucae</i>		0	0	106	0	0
-	<i>F. solani</i> f. sp. <i>pisi</i>		0	0	101	0	0
LE 103	-		100	73	55	100	0
無接種			0	0	100	0	0

エンドウ根腐病菌の混合接種による影響はまったく認められなかった。

トマトに寄生性を有しない *Fusarium* 属菌はトマト半身萎ちよう病の発病に影響を及ぼさないものと認められた。

D トマト黒点根腐病菌の影響

トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Colletotrichum*

atramentarium (トマト黒点根腐病菌、ジャガイモ炭そ病菌) の影響を混合接種により検討した。

材料および方法

供試品種はトマト半身萎ちよう病感受性品種 'あずま' および同抵抗性台木品種 'くろがね' である。供試した本病病原菌は LE 102 および LE 301 (1976年、東京都三鷹市新川の 'くろがね' 台接木トマト台木部から分

第23表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Colletotrichum atramentarium* の影響

1. トマト半身萎ちよう病感受性品種‘あづま’の場合

接種源 <i>V. dahliae</i>	<i>C. atramentarium</i>	半身萎ちよう病								
		発病率(%)	発病程度別株数				発病指数	黒点根腐病 発病率(%)	草丈指数	
			甚	中	軽	無				
LE 102	Ca 1 *	100	2	14	4	0	64	100	53	
LE 301	Ca 1	100	2	14	4	0	64	100	49	
LE 301	Ca 2 **	100	9	8	3	0	77	100	43	
—	Ca 1	0	0	0	0	20	0	100	91	
—	Ca 2	0	0	0	0	20	0	100	89	
LE 102	—	100	0	10	10	0	50	0	51	
LE 301	—	100	2	14	4	0	63	0	47	
無接種		0	0	0	0	20	0	0	100	

* トマト分離菌株, ** ジャガイモ分離菌株

第24表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす

2. 抵抗性品種‘台木用くろがね’の場合

接種源 <i>V. dahliae</i>	<i>C. atramentarium</i>	発病率(%)		
		半身萎 ちよう病	黒点根腐病	
LE 102	Ca 1 *	0	80	
LE 301	Ca 1	0	90	
LE 301	Ca 2 **	0	100	
—	Ca 1	0	90	
—	Ca 2	0	100	
LE 102	—	0	0	
LE 301	—	0	0	
無接種		0	0	

* トマト分離菌株, ** ジャガイモ分離菌株

離)であり、供試分生子濃度はいずれも $3 \times 10^7 / \text{ml}$ に調製した。供試した *C. atramentarium* は Ca 1 (1975年、東京都町田市むさし育種農場のトマト黒点根腐病罹病根から分離) および Ca 2 (1976年、東京都三鷹市新川のジャガイモ炭そ病の罹病地下茎から分離) の 2 菌株であり、供試分生子濃度は $4 \times 10^6 / \text{ml}$ および $8 \times 10^6 / \text{ml}$ にそれぞれ調製した。上記供試菌株の分生子懸濁液各 10 ml の混合液に 1 ~ 2 葉期の供試品種苗 10 株を浸根接種し、蒸気消毒土壌を充填した 18 cm 鉢に植え、それぞれの単独接種 (分生子懸濁液 10 ml に苗 10 株を浸根) の場合と発病を比較した。

結果

接種 34 日後のトマト半身萎ちよう病およびトマト黒点

点根腐病の発病は、第23表および第24表のとおりである。トマト半身萎ちよう病感受性品種‘あづま’の場合、本病病原菌 (LE 102, LE 301) と *C. atramentarium* (Ca 1, Ca 2) 混合接種区におけるトマト半身萎ちよう病の発病は本病病原菌単独接種区と有意差が認められず、トマト黒点根腐病の発病は *C. atramentarium* 単独接種区と差が認められなかった。トマト半身萎ちよう病抵抗性品種‘くろがね’の場合、本病病原菌 LE 102 および LE 301 単独接種区においてトマト半身萎ちよう病の発病は認められず、これらに *C. atramentarium* 2 菌株のいずれかを混合接種しても発病しなかった。また、各混合接種区におけるトマト黒点根腐病の発病は *C. atramentarium* 単独接種区と差がなかった。

以上の実験結果から、*C. atramentarium* はトマト半身萎ちよう病の発病に影響を与える、トマト半身萎ちよう病菌はトマト黒点根腐病の発病に影響を及ぼさないと結論した。

E サツマイモネコブセンチュウの影響

トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼすサツマイモネコブセンチュウ *Meloidogyne incognita* の影響を同時接種により検討した。

材料および方法

場内のサツマイモネコブセンチュウ発生畑土壤 (39頭/50 g) を 15 cm 鉢に充填し、土壤ふすま培地で約 3 カ月間培養した本病病原菌 LE 103 を 3 g ずつ表層 5 cm の土壤と混合接種し、1 ~ 2 葉期のトマト苗 (品種: 米寿) 10 株を植えた。なお、本病病原菌単独接種区および無接種区は、供試土壤を臭化メチルにより消毒後使用した。

第25表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Meloidogyne incognita* の影響

接種源	半身萎ちよう病			根こぶ指数*	草丈指数
	発病率(%)	発病指數	再分離率(%)		
<i>V. dahliae</i>	90	72	90	2.3	55
+ <i>M. incognita</i>	0	0	0	2.4	80
<i>M. incognita</i>	95	80	95	0	58
<i>V. dahliae</i>	0	0	0	0	100
無接種					

* 根こぶ指数 0—3, 0: 着生なし, 3: 着生甚

第26表 トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼす *Pratylenchus penetrans* の影響

接種源	米寿 1)			東農NFVR 2)			Loran Blood 3)			
	<i>P. penetrans</i> 土壌50g あたり頭数	<i>V. dahliae</i>	発病率(%)	発病指數	草丈指數	発病率(%)	根腐れ指數	草丈指數	発病率(%)	根腐れ指數
140	L E 103	100	68	51 c**	0	1.7	65 c	0	1.9	67 b
47	L E 103	100	68	63 b	0	2.0	85 b	0	1.7	75 b
0	L E 103	100	67	94 a	0	0	112 a	0	0	104 a
無接種		0	0	100 a	0	0	100 a	0	0	100 a

1) *V. dahliae* 接種14日前に *P. penetrans* を接種, 2) *V. dahliae* 接種9日前に *P. penetrans* を接種,3) *V. dahliae* と *P. penetrans* を同時接種, * 根腐れ指數 0—3, 0: 根腐れなし, 3: 根腐れ甚, **英字を付した平均値間に DUNCAN's multiple range test による有意差 (5%) がないことを示す。

結果

接種64日後に発病を調査した結果は第25表のとおりであり、本病病原菌とサツマイモネコブセンチュウを同時接種した場合、トマト半身萎ちよう病の発病に影響は認められず、サツマイモネコブセンチュウの寄生による根こぶの着生にも影響はなかった。

F キタネグサレセンチュウの影響

トマト半身萎ちよう病の発病に及ぼすキタネグサレセンチュウ *Pratylenchus penetrans* の影響を前接種または同時接種により検討した。

材料および方法

場内くろぼく土壌にゴボウを植えキタネグサレセンチュウを増殖させた汚染土壌を、原土のまま、または2倍量の臭化メチル消毒土壌により希釈したのち15cm鉢に充填し、それぞれキタネグサレセンチュウ高密度区(140頭／50g)および低密度区(47頭／50g)とした。供試菌は本病病原菌 L E 103 であり、分生子濃度 3×10^7 / ml に調整した分生子懸濁液10mlにトマト苗10株を浸根接種した。

実験1：1～2葉期のトマト半身萎ちよう病感受性品種‘米寿’を供試し、キタネグサレセンチュウ汚染土壌

に14日間栽培後苗を抜き取り、本病病原菌を浸根接種し、元の鉢に植えた。

実験2：1～2葉期のトマト半身萎ちよう病・萎ちよう病(race J 1)サツマイモネコブセンチュウ複合抵抗性品種‘東農NFVR’を供試し、キタネグサレセンチュウ汚染土壌に10日間栽培後苗を抜き取り、本病病原菌を浸根接種し、元の鉢に植えた。

実験3：1～2葉期のトマト半身萎ちよう病抵抗性品種‘Loran Blood’を供試し、本病病原菌を浸根接種後直ちにキタネグサレセンチュウ汚染土壌に植えた。

結果

実験1：感受性品種‘米寿’を供試し、本病病原菌接種30日後に発病を調査した結果は第26表(左側)であり、キタネグサレセンチュウ前接種の影響は認められなかった。

実験2：抵抗性品種‘東農NFVR’にキタネグサレセンチュウを前接種し、本病病原菌接種38日後に発病を調査した結果は第26表(中央)であり、トマト半身萎ちよう病の発病はいずれの実験区においてもまったく認められなかった。

実験3：抵抗性品種 'Loran Blood' を供試し、本病病原菌およびキタネグサレセンチュウを同時接種し、38日後に発病を調査した結果は第26表(右側)であり、トマト半身萎ちう病の発病はいずれの実験においてもまったく認められなかった。

なお、実験2および3ではキタネグサレセンチュウによる根部被害を調査したが、単接種区を設けなかったため、キタネグサレセンチュウの被害に及ぼす本病病原菌の影響は検討できなかった。また、供試苗の生育はキタネグサレセンチュウ接種区において強く抑制された。

以上の実験結果から、キタネグサレセンチュウはトマト半身萎ちう病の発病に影響を及ぼさず、またキタネグサレセンチュウ混在下においてもトマト半身萎ちう病抵抗性品種は安定した抵抗性を發揮すると結論した。

G 着 察

トマト半身萎ちう病の発病に及ぼす各種土壤病原菌および土壤センチュウの影響について検討し、本病感受性品種の場合、非トマト系 *Verticillium dahliae* は本病の初期発病を抑制し、*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (トマト萎ちう病菌) race J 1, J 2, J 3 は本病の発病を助長し、*V. nigrescens*, *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans* (キャベツ萎黄病菌), *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum* (キュウリつる割病菌), *F. oxysporum* f. sp. *lactucae* (チシャ根腐病菌), *F. solani* f. sp. *pisi* (エンドウ根腐病菌), *Colletotrichum atramentarium* (トマト黒点根腐病菌、ジャガイモ炭疽病菌), *Meloidogyne incognita* (サツマイモネコブセンチュウ) および *Pratylenchus penetrans* (キタネグサレセンチュウ) は本病の発病に影響を及ぼさないという実験結果を得た。

非トマト系 *V. dahliae* の影響に関し、雨宮ら2,3)は非トマト系菌株の前接種およびこれら培養液の前処理により本病の発病が軽減することを報告した。本実験において非トマト系菌株前接種の8日後に本病病原菌を接種した場合、再接種11日後の発病は明らかに抑制された。この現象は寄主体内における干渉作用の誘導により生ずると思われる。しかし、再接種37日後の調査では発病抑制効果は認められず、非トマト系菌株による干渉作用は短期間に消失すると判断される。*V. dahliae* の異系統菌株により干渉作用を誘導しようとする実験は既にワタにおいて実施され、Schnathorst and Mathre⁸³⁾ は非落葉性系統 S-S-4 の前接種により落葉性系統 T-1 に起因する発病が軽減することを明らかにしている。

V. nigrescens の影響に関し、Melouk and Horner⁶¹⁾

はハッカの場合 *V. nigrescens* の前接種により干渉作用が誘導され、*V. dahliae* による発病が軽減したことを報告した。本実験では *V. nigrescens* 前接種の7日後に本病病原菌を接種し、本病の発病に対する影響をまったく認めなかつたが、この不一致の理由は主として *V. nigrescens* の接種方法と対象植物の相違による。Melouk and Horner⁶¹⁾ はハッカの挿し穂を分生子懸濁液に45分間浸漬接種し実験終了時まで植物体中に *V. nigrescens* が生存していることを認めているのに対し、本実験では土壤接種したトマトの地上部から *V. nigrescens* をほとんど検出していない。*V. nigrescens* による干渉作用は植物体への侵入・定着により誘導されることが窺われる。なお、*V. dahliae* による病害に対する干渉作用の機構は明らかでなく、Schnathorst and Mathre⁸³⁾ は導管内におけるチロシスの集積またはファイトアレキシン様物質の産生によるであろうとし、Melouk and Horner⁶¹⁾ は植物体における代謝変動または病原菌に対する抑制物質の産生によると推測している。

Fusarium 属菌の影響に関し、本実験ではトマト萎ちう病菌は本病の発病を助長し、トマトに寄生性のない *Fusarium* 属菌は本病の発病に影響を及ぼさないことを明らかにした。この発病助長作用は、萎ちう病菌の根への侵入により本病病原菌の侵入が容易となる結果生ずると考えた。一方、両病原菌を複合感染させた場合、植物体地上部からの萎ちう病菌再分離率は低下する傾向が認められ、この現象は本病病原菌による干渉作用誘導の結果生じると推測した。本実験はトマト半身萎ちう病の発病適温条件で実施したが、植物体内において本病病原菌が優占し、萎ちう病菌の地上部への進展を抑制する現象は畑でも生じ得ると思われる。

サツマイモネコブセンチュウの影響に関し、Khoury and Alcorn⁴⁷⁾ は *V. dahliae* によるワタの発病が助長されたと報告した。しかし、トマトにおいては本実験結果と一致する報告が多く、Conroy and Green¹¹⁾ および Shoemaker and Barker⁸⁴⁾ はサツマイモネコブセンチュウに発病助長作用のないことを明らかにし、29°Cで発病助長を観察した Overman and Jones⁶⁸⁾ ものに23°Cおよび25°Cでは影響の認められなかったことを報告している⁴⁰⁾。

キタネグサレセンチュウの影響に関し、Mountain and McKeen⁶⁶⁾ は両者の複合感染によりトマト半身萎ちう病の被害が増大し、キタネグサレセンチュウの密度が上昇したことを報告した。一方、本実験においてはキタ

飯嶋：トマト半身萎ちう病に関する研究

ネグサレセンチュウに発病助長作用をまったく認めなかった。Conroy and Green¹¹はユミハリセンチュウの1種 *Trichodorus christiei* にトマト半身萎ちう病の発病助長作用を認め、サツマイモネコブセンチュウに影響を認めなかつたが、その理由を外部寄生センチュウおよび移動性内部寄生センチュウは根からの漏出液あるいは滲出液を増加させるため本菌核の発芽を促進し感染を増大させるのに対し、定着性内部寄生センチュウは根圏内における栄養条件に変化を与えないため本病病原菌の感染に影響を生じないと考察している。*V. dahliae* と土壤センチュウの複合感染に関する実験は、菌核の発芽に対する影響の観点から実施する必要があつた。

以上の実験結果および知見は本病感受性品種に関する

ものである。トマト半身萎ちう病抵抗性品種の場合、土壤病原菌または土壤センチュウとの複合感染により本病抵抗性に影響が生じたという報告はまったくない。本研究では萎ちう病菌 race J 1, トマト黒点根腐病菌、ジャガイモ炭そ病菌およびキタネグサレセンチュウとの複合感染下においても、本病抵抗性品種は安定した抵抗性を発揮することを明らかにした。また、サツマイモネコブセンチュウとの複合感染下において本病抵抗性品種に発病のみられないことは、Overman and Jones⁶⁸により報告されている。したがって、トマト半身萎ちう病抵抗性品種の普及にあたり、抵抗性喪失の観点から上記土壤病原菌および土壤センチュウの影響を考慮する必要はないと判断する。

V 種子伝染

トマト半身萎ちよう病は1975年前後から急激に全国各地で発生し、種子による病原菌の広域伝播が疑われた。一方、1979年に長野県などのトマト種子生産地において本病の発生が確認されるに至り、病原菌の種子伝染が危惧され、その対策が要望された。本実験ではトマト半身萎ちよう病菌の種子伝染の可能性について検討し、同時にトマトかいよう病またはTMVを対象として広く実施されている種子消毒法などの本病に対する有効性を検討した。

A 発病株における病原菌の分布

材料および方法

1977年6月、場内くろぼく土壤を充填した30cm鉢に6~7葉期のトマト苗(品種:米寿)を植え、抵抗性検定法に用いた方法(111頁)によって調製した本病病原菌LE103(第1表)の摩碎菌そう液を1鉢当たり80mlずつ土壤に灌注接種し、ビニルハウス内で栽培した。接種株に外部病徵が発現したのち果実の成熟を待ち、9月に第7図に示したごとく各果房基部の茎、小果梗分岐部の主果梗、がく片発生部の小果梗および種子から接種菌の再分離を行った。種子からの再分離は異った採種方法および時期に試みた。すなわち、一部果実は採果後10日間23

℃で腐熟させたのち採種し、採種直後および20日間23℃、乾燥保存後に再分離を行い、残りの果実は20日間5℃に冷蔵後採種し、さらに69日間23℃、乾燥保存したのち再分離を実施した。

結果

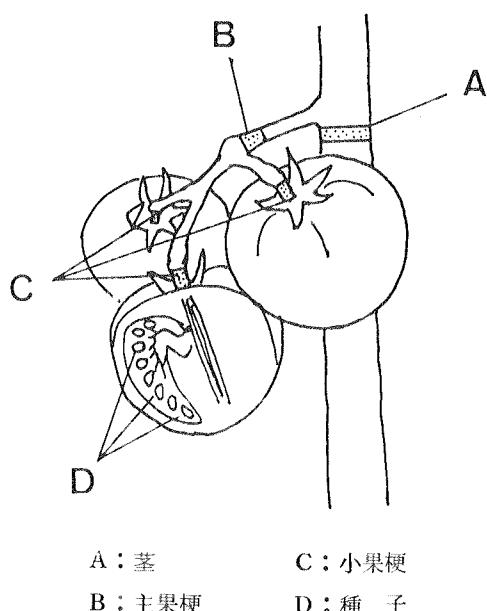
接種菌の再分離結果は第8図のとおりである。供試した6株中A株を除いた5株では、外部病徵あるいは導管部の変色が認められた部位より上部から接種菌が再分離された。部位別の再分離率は茎部で高率であり、主果梗から小果梗へと進むにしたがって低下した。しかし、供試した第1~3果房果梗部の再分離率は、主果梗で86%(14個体中12個体)、小果梗で43%(28個体中12個体)であり、果実に接する小果梗部からも接種菌が高率に再分離され、病原菌の果実への移行は可能と認められた。10果房20果実410粒の種子から再分離を行った結果は、C株第2果房種子(採種20日後に再分離)では70粒中1粒、F株第2果房種子(採種直後および20日後に再分離)では50粒中5粒に*Verticillium*属菌分生子柄の発生が観察された。しかし、供試種子からは各種雑菌の発生が甚しく、純粋分離が行えなかったために、観察された*Verticillium*属菌が*V. dahliae*であることを確認できなかった。

以上の結果から本病発病株における病原菌は果実まで移行し得ると思われたが、実験法の不備、特に選択分離培地が未開発のため、病原菌が種子に移行する可能性については明らかにできなかった。

B 種子に塗沫した分生子の生存期間

材料および方法

本病病原菌LE103(第1表)の分生子を塗沫したトマト種子を23℃乾燥条件で139~731日間保存し、水寒天培地上における菌そう発生の有無により分生子の生存期間を検討した。供試種子は15分間高圧滅菌し、振とう培養により得た 1.5×10^9 個の分生子を約3000粒の種子に塗



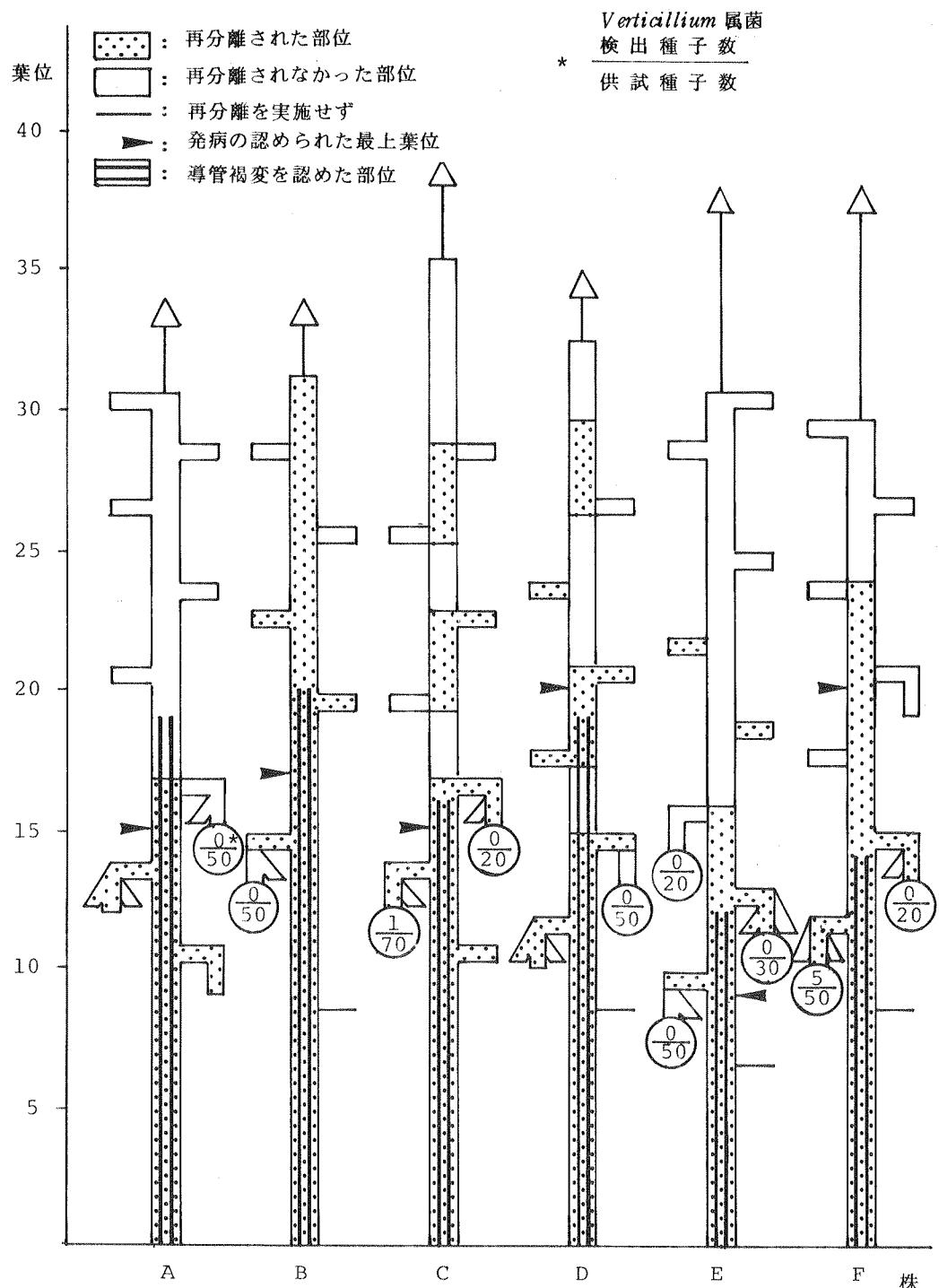
第7図 接種菌の再分離部位

第27表 トマト種子に塗沫した分生子の生存期間

保 存 日 数*	139	233	366	423	731
生 存 率 (%) **	68	36	11	7	0

* 分生子塗沫種子をデシケータ内23℃で保存。

** 菌そうの発生を認めた種子の割合



第8図 接種株における病原菌の分布および種子からの
Verticillium 属菌の検出

第28表 種子に塗沫した分生子によるトマト苗の発病

供試種子	1鉢あたり* 播種数	播種14日後		播種77日後		
		発芽率(%)	調査株数**	発病率(%)	再分離率(%)	
分生子塗沫種子***	10粒×10カ所	90	20	0	13	
分生子塗沫種子	3粒×10カ所	84	19	0	2	
無接種種子	3粒×10カ所	95	20	0	0	

* 蒸気消毒土壌を充填した15cm鉢に播種。 ** 播種14日後に1鉢あたり20株を残し、他の株は切除。

*** 分生子塗沫後デシケータ内、20°Cで101日間保存した種子。

沫し、シリカゲル入りのデシケータ内で乾燥させた。なお、本実験において死種子を供試した理由は、生種子を培地上に置くと種子の発芽により調査がきわめて困難になるためである。

結果

結果は第27表のとおりであり、23°C乾燥条件で139日間、233日間、366日間および423日間保存した供試種子からはそれぞれ68%，36%，11%および7%の割合で本菌の発生が認められた。したがって、種子が高濃度の分生子によって汚染されると、種子上の分生子は種子伝染が問題となる程度の期間十分生存可能なことが判明した。なお、同条件により731日間保存した供試種子からは本菌の発生は認められず、本菌分生子の生存可能期間は423日から731日の間であった。^{*} 23°C乾燥条件により201日間保存した供試種子上の分生子を図版IV-8に示した。

C 種子に付着した分生子によるトマトの発病

材料および方法

本病病原菌L E 103(第1表)の分生子を塗沫したトマト種子(品種:米寿)を20°C乾燥条件で101日間保存したのち、蒸気消毒土壌を充填した15cm鉢内10カ所に10粒ずつまたは3粒ずつ播種した。播種14日後に発芽率を調査し、1カ所2株ずつを残して他の株は切除し、77日後に発病を調査した。供試種子は、振とう培養により得た 1.5×10^{10} 個の分生子を種子500粒に塗沫して調製し、シリカゲル入りデシケータ内に保存した。

結果

結果は第28表のとおりであり、播種77日後の調査では

分生子塗沫種子播種区に外部病徵または導管部の変色を呈した株は認められなかった。しかし、全供試株について第1本葉位の茎から再分離を行った結果、1鉢10×10粒播種区からは13%，10×3粒播種区からは2%の割合でそれぞれ接種菌が再分離された。したがって、塗沫後100日間程度経過した種子上の分生子によりトマト苗は発病すると判断された。

D 種子消毒の効果

材料および方法

本病病原菌L E 103(第1表)の分生子塗沫種子を供試し、トマトかくいう病またはTMVなどを対象として広く実施されている種子消毒法が、本病に対しても有効か否かを、水寒天培地上における菌の発生の有無により検討した。供試種子は、振とう培養により得た 3×10^{10} 個の分生子を高圧滅菌したトマト種子約2500粒に塗沫して調製し、シリカゲル入りデシケータ内に20°C、191～205日間保存した。

温湯消毒は、ガーゼに包んだ供試種子を40°C滅菌水7ml入りの試験管内に入れ、55°Cに達してから5～25分間保った。乾熱消毒は、供試種子をシャーレに入れて50°C4時間の前処理を行ったのち、70°Cに24～72時間保った。薬液浸漬消毒は、ガーゼに包んだ供試種子を所定濃度の薬液(液湯17.5°C)100ml入りビーカ内で所定時間浸漬し、薬剤ごとの処理法にしたがい無水洗または水洗を行った。粉衣消毒は、供試種子に種子重量の0.5%の薬剤を粉衣した。処理種子は水寒天培地に植え、23°C15日間培養した。

結果

結果は第29表のとおりである。55°C温湯消毒では、種子上の分生子は5分間浸漬でわずかに生存し、10分間以上の浸漬により完全に死滅した。70°C乾熱消毒では、分生子の生存率は48時間処理により急激に低下したが、72

* Isaac and MacGarvie³⁷⁾は*V. dahliae* の分生子が22.5°C以下の乾燥条件で168日間以上生存したことを報告した。

時間処理でも4%の種子に生存が認められ、効果は不十分であった。りん酸3ナトリウム10倍液20分間浸漬の効果はまったく認められず、次亜塩素酸ナトリウム溶液50倍液20分間浸漬の効果はきわめて劣り、塩酸200倍液60分間浸漬の効果は不十分であった。チウラム・ペノミル剤の場合は200倍液30分間浸漬および粉衣消毒とも効果はきわめて高く、ペノミル剤500倍液30分間浸漬およびキャプタン剤粉衣消毒にも完全な防除効果が認められた。チオファネートメチル剤700倍液30分間浸漬の効果はまったく認められなかった。

以上のとくトマトかいよう病を対象とした温湯消毒(55°C, 25分間)およびトマト萎ちう病を対象としたチウラム・ペノミル剤浸漬または粉衣消毒、ペノミル剤による浸漬消毒およびキャプタン剤による粉衣消毒は、本病に対しても有効である。一方、トマトのTMVを対象とした乾熱消毒(70°C, 72時間)および塩酸による浸漬消毒は効果が不十分であり、りん酸3ナトリウムによる浸漬消毒は本病に対して無効である。

第29表 種子消毒の効果

処理	供試種子数	生存率(%)
温湯55°C 5分間浸漬	25	1
" 10分間浸漬	25	0
" 25分間浸漬	25	0
無処理(蒸留水25分間浸漬)	25	100
乾熱70°C 24時間処理	25	81
" 48時間処理	25	4
" 72時間処理	25	4
無処理	25	99
塩酸200倍液60分間浸漬のち水洗	25	23
りん酸3ナトリウム10倍液20分間浸漬の ち水洗	25	100
次亜塩素酸ナトリウム溶液(10%)50倍液 20分間浸漬のち水洗	25	84
チウラム(20%)・ペノミル(20%)剤200倍 液30分間浸漬	25	0
ペノミル(50%)剤500倍液30分間浸漬	25	0
チオファネート(70%)剤700倍液30分間 浸漬	25	100
無処理(水道水30分間浸漬)	25	99
チウラム(20%)・ペノミル(20%)剤粉衣	25	0
キャプタン(80%)剤粉衣	25	0
無処理	25	99

分生子塗沫後デシケータ内20°Cで約200日間保存した種子を供試

E 考察

V. dahliae の種子伝染はヒマワリ⁷⁷⁾、ベニバナ⁵³⁾、ホウレンソウ⁸⁶⁾、ノボロギク⁸¹⁾、*Xanthium pungens* Wallr.¹⁷⁾などで認められている。トマト半身萎ちう病の種子伝染についても既に米国において試験例があり、Kadow⁴³⁾は発病株果実の種子25粒中10粒(採果直後検定), 25粒中11粒(同表面消毒後検定), 25粒中14粒(採果

2カ月後検定)から病原菌が検出されたと報告し、一方 Rudolph⁷⁶⁾は果梗保菌果実の種子26,768粒中2粒から病原菌が検出されたに過ぎず、本病の種子伝染は実用上問題にならないと報告している。

我が国におけるトマト半身萎ちう病の発生は1974年から1978年の5年間に北海道、福島県、茨城県、栃木県、埼玉県、神奈川県、山梨県、長野県、愛知県などで確認され、福島、山梨、長野3県の夏秋トマト産地では特定1品種が主力品種であり、病原菌が種子によってこれら産地に伝播した疑いを抱かせた。本病の種子伝染の可能性を知るために接種による発病株種子から病原菌の再分離を試みた実験では、供試した410粒中6粒の種子から *Verticillium* 属菌の発生をみたが、純粋分離が行えなかたためにこれが病原菌であることを確認するに至らなかった。しかし、根から侵入した病原菌は果実に接する小果梗に達し、果実へも移行可能と判断される結果が得られた。本病の場合、発病株の無病微部位にも病原菌が潜存するため、保菌果実が採種用として収穫される危険性は大きく、トマト萎ちう病⁵⁷⁾およびキュウリつる割病⁹⁰⁾の場合に報告されたごとく、病原菌は採種方法によっては種子に移行可能と思われる。今後、選択分離培地の開発など実験方法を整え、病原菌の種子への移行の可否および採種過程における病原菌の行動を検討する必要がある。

トマト種子に高濃度の病原菌分生子を塗沫して行った実験では、種子上の分生子は乾燥条件で1年間以上生存し、101日間乾燥保存した種子上の分生子は種子の発芽後トマト苗に侵入した。トマトの採種は通常7~9月に行われ、採種された種子は早い場合には11月に播種されるので、種子が多量の病原菌により汚染される条件で採種されれば、本病の種子伝染は可能である。

分生子塗沫種子を供試して現行トマト種子消毒法の本病に対する有効性を検討した実験では、かいよう病を対象として実施されている55°C25分間の温湯消毒は本病に対しても効果が高く、かいよう病防除のための温湯消毒済みトマト種子は安全であることを明らかにした。一方、TMV対象の70°C72時間の乾熱消毒は本病に対しては効果が不十分であり、りん酸3ナトリウム10倍液20分間の浸漬消毒は本病に対し効果が認められない。したがって、TMV防除のための消毒済みトマト種子は本病を対象として再度種子消毒を行ったほうが安全と考える。本病対象の種子消毒法としては、チウラム・ペノミル剤200倍液またはペノミル剤500倍液の30分間浸漬、チウラム・

ペノミル剤またはキャプタン剤による粉衣消毒が有効である。しかし、浸漬消毒の重複によりトマト種子の発芽率が極度に低下する場合があり、本病対象の種子再消毒

法としては前記薬剤による粉衣処理が適当である。

VI 抵抗性品種の検定法

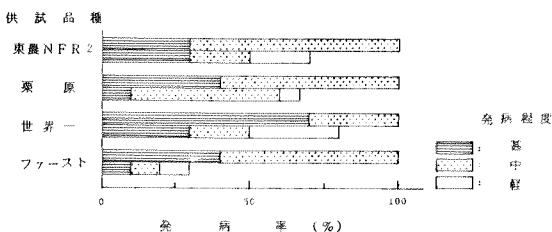
トマト半身萎ちう病抵抗性品種を育成するための検定法について、主として接種方法を検討した。検定法の開発にあたっては、感受性個体を確実に発病させ、かつ発病株の判別が容易であること、検定は通常の育苗期間内に終了すること、抵抗性個体は以後の交配および採種に支障のないよう健全に育苗されることの3点に留意し、さらに現場の育種担当者に利用しやすい方法であるよう特に配慮した。

A 浸根接種法と土壤接種法の比較

本病の抵抗性検定法に適した接種法を知るため、浸根接種と土壤接種による感受性品種の発病を比較した。

材料および方法

トマト半身萎ちう病感受性品種“東農NFR2”，栗原，世界一およびファースト”を供試し、本病病原菌LE103(第1表)を接種源とした。浸根接種の場合は、9cmシャーレ内のサッカロース3%添加ジャガイモ煎汁寒天平板上に供試菌の分生子懸濁液を流し込み、23°C5日間培養後、1シャーレ60mlの割合で蒸留水を加えて菌体(分生子、菌糸、菌核)懸濁液を調製し、同液10mlに供試品種の2葉期苗10株を瞬時浸根し、蒸気消毒土壤を充填した木箱内に植えた。土壤接種の場合は、土壤ふすま培地(容積比9:1)で約4ヶ月間培養した供試菌を1m²あたり500gの割合で木箱内に充填した蒸気消毒土壤と混合し、供試品種の2葉期苗を植えた。



第9図 浸根接種法(上段)と土壤接種法(下段)における発病比較

結果

発病状況を程度別に調査した結果は第9図のとおりであり、浸根接種法の場合接種22日後に供試4品種とも全株が発病したのに対し、土壤接種法では発病がおそく、接種31日後の発病株率は30~80%であり、発病程度も軽い傾向であった。以上の実験結果から、土壤ふすま培養による土壤接種法は本病の抵抗性検定法として不適当と判断し、以後の実験は浸根接種法のみについて検討した。

B 浸根接種法における接種源作成用培地の検討

浸根接種に用いる接種源としては、液体静置培養により形成させた菌そをホモジナイザーにより摩碎した菌体(以上摩碎菌そと略記)と、振とう培養により形成させた分生子が考えられる。本実験では液体静置培養における菌その生育または振とう培養における分生子形成の良好な培地をあらかじめ検討した。

材料および方法

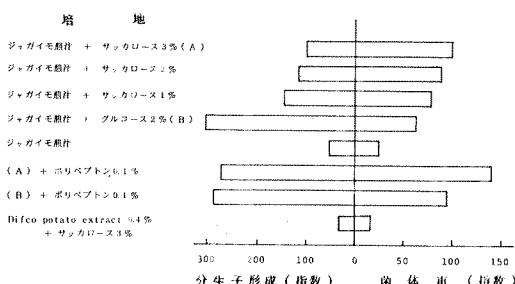
常法により作成したジャガイモ煎汁にサッカロース1~3%またはグルコース2%を添加し、本病病原菌LE103(第1表)を植えたのち、23°C10日間静置培養または振とう培養(120rpm)し、得られた菌体重または分生子数を比較した。培地量は300ml容フラスコあたり50mlとし、静置培養の場合三角フラスコを、振とう培養の場合肩つきフラスコを使用した。なお、本実験においてジャガイモ煎汁を基本培地とし使用した理由は、トマト萎ちう病の抵抗性検定の際の病原菌培養に本培地が広く実用されているためである。

結果

サッカロース3%添加ジャガイモ煎汁の値を100として実験結果を第10図に示した。静置培養における乾燥菌体重は、グルコース添加区に比較しサッカロース添加区で多く、その添加量は3%が最良であった。一方、振とう培養における分生子数は、サッカロース添加区で少なく、グルコース2%添加区で最も多かった。これら培地

にさらにポリペプトン 0.1%を添加した場合、グルコース 2%添加区の菌体重はポリペプトン無添加のサッカロース添加区と同等に増加し、サッカロース 3%添加区の分生子数はグルコース 2%添加区と同等程度に増加した。Difco potato extract は接種源作成用として不適当であり、これを基本培地とした場合は菌そうの生育および分生子の形成がきわめて不良である。

以上の実験結果から、摩碎菌そうを接種源とする場合はサッカロース 3%添加ジャガイモ煎汁を、分生子を接種源とする場合はグルコース 2%添加ジャガイモ煎汁を使用するのが良いと判断した。



第10図 接種源調製用培地における炭素源の添加量と分生子形成および菌そう生育

C 摩碎菌そう液による浸根接種

1 接種源の培養期間

摩碎菌そう液を得るに適当な接種源の培養期間を定めるため実験を行った。

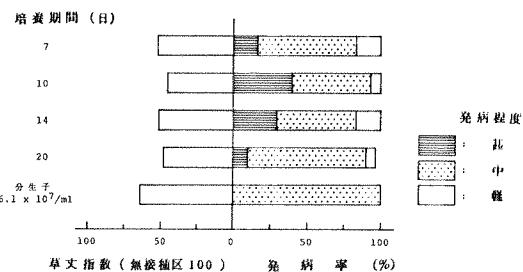
材料および方法

300ml容三角フラスコにサッカロース 3%添加ジャガイモ煎汁 50mlを分注し、本病病原菌 L E 103 を植えたのち 25°C 7~20 日間静置培養した。所定期間後に形成された菌そうを二重のガーゼ上に回収し、十分に水洗後 12.5 ml の蒸留水を加え 3 分間ホモジナイザーで摩碎し、さらに蒸留水を加えて全量を 125 ml (培地量の 2.5 倍) にした。このように調製した摩碎菌そう液各 20 ml に 1 葉期のトマト苗 (品種: 米寿) 10 株を浸根接種し、蒸気消毒土壤を充填した 15 cm 鉢に植えた。なお、接種は根を瞬間浸漬し、残液は株元土壤に灌注した。

結果

接種 32 日後に発病および草丈 (無接種の草丈を 100 と表示) を調査した結果は第 11 図のとおりである。7~20 日間培養した接種源を用いた区では、接種苗はいずれも激しく発病し、生育は強く抑制された。しかし、7 日間および 20 日間培養区では発病程度がやや軽い傾向が窺われる。

れ、摩碎菌そう液を得るために培養期間は 10~14 日程度が適当と判断した。



第11図 接種源の培養期間と発病 (摩碎菌そう液浸根接種)

2 摩碎菌そう液の調製法

ホモジナイザーにより摩碎した菌そうの希釈程度および接種源の調製時期を定めるため実験を行った。

材料および方法

500 ml 容三角フラスコに培地 200 ml を分注後本病病原菌 L E 103 を 14 日静置培養し、得られた菌そうに蒸留水 25 ml を加えホモジナイズ後、23°C に保存した。摩碎してから 1 日後および 2 日後に 250 ml, 500 ml, 1000 ml (元の培地量のそれぞれ 1.25 倍, 2.5 倍, 5 倍) の蒸留水に摩碎菌そうをそれぞれ懸濁させたものを接種源とし、同液 20 ml に 1 葉期のトマト苗 (品種: 米寿) 10 株を浸根接種し、接種 31 日後に発病および草丈を調査した。

結果

摩碎菌そうを元の培地量の 1.25~5 倍の蒸留水にそれぞれ懸濁させた液を接種源としたとき、いずれの接種区にも全供試株に激しい発病がみられ、生育は強く抑制された。したがって摩碎菌そうを培地量の 5 倍に希釈したもので抵抗性検定は可能であるが、検定をより確実にし、さらに培養に用いた三角フラスコを再度利用するために、摩碎した菌そうを元の培地量の 2.5 倍の蒸留水に希釈する方法を採用した。この方法によると、培地 200 ml を分注した 500 ml 容三角フラスコ 1 個で接種源 500 ml が調製できる。

菌そうを摩碎した 1 日後または 2 日後に調製した液を接種源としたとき、1 日後調製区では供試 90 株の全株に激しい発病がみられたが、2 日後調製区では 90 株中 6 株が発病しなかった。トマト萎ちう病の抵抗性検定法では菌そうを摩碎したのち 24 時間程度室温に保存し、分生子を形成させる方法が実用に適している。一方、本病病原菌の場合、分生子を形成させる必要はなく、菌そうの

摩碎後時間が経過すると各種雑菌が繁殖もするので、接種源の調製は接種当日に行うことが望ましい。

3 接種量

摩碎菌そく液により検定を行う場合の接種源液量を定めるため実験を行った。

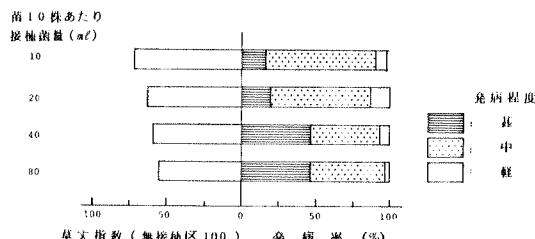
材料および方法

本病原菌L E 103の摩碎菌そくを培地量の2.5倍の蒸留水に懸濁させたものを接種源とし、同液10, 20, 40, 80mlに1葉期のトマト苗(品種:米寿)10株をそれぞれ浸根接種した。

結果

接種31日後に発病および草丈を調査した結果は第12図のとおりである。苗10株あたりの接種量を10~80mlとしたとき、20ml以上の接種量で全供試株に発病がみられ、接種量の増加により生育抑制程度は強くなった。しかし、苗10株あたり20mlの接種量により発病個体の判別は容易であったことから、接種量は苗10株あたり20mlが適当と判断した。

以上の実験結果を総合し、摩碎菌そく液による抵抗性検定は、接種源をサッカロース3%添加ジャガイモ煎汁培地により10~14日間静置培養し(23~25°C), 接種の当日菌そくを摩碎し、これを蒸留水により培地量の2.5倍に希釈し、トマト苗10株あたり20mlの割合で浸根接種することとした。



第12図 接種菌量と発病(摩碎菌そく液浸根接種)

D 分生子による浸根接種

分生子を接種源として抵抗性検定を行うに適当な分生子濃度を定めるため実験を行った。

材料および方法

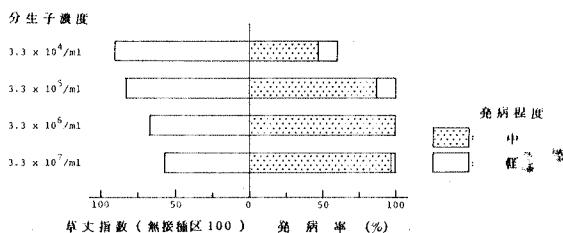
グルコース2%添加ジャガイモ煎汁を500ml容肩つきフラスコに100mlずつ分注し、滅菌後本病原菌LE103を植え、23°C120rpmの振とう培養を行った。10日間培養後菌体を培地とともに二重のガーゼにより2回ろ別し、

3000rpmで5分間遠心分離し、分生子を洗浄するため蒸留水による遠心分離を2回繰り返した。こうして得られた分生子を蒸留水により所定濃度に希釈し、各濃度の分生子懸濁液20mlに1葉期のトマト苗(品種:米寿)10株を浸根接種した。

結果

接種31日後に発病および草丈を調査した結果は第13図のとおりであり、生育は分生子濃度の高いほど強く抑制されたが、発病程度は $10^6/\text{ml}$ でほぼ上限に達した。したがって、分生子を接種源とし抵抗性検定を行う場合、 $10^6/\text{ml}$ に調製した分生子懸濁液20mlにトマト苗10株を浸根接種するのが適当である。

なお、分生子の希釈は次の方法を用いると簡便である。振とう培養により得た分生子を3000rpmで5分間遠心分離し、沈でんさせた分生子を重量で10倍の蒸留水に懸濁させる。これを原液とし蒸留水により500倍に希釈すると、 $3 \pm 1 \times 10^6/\text{ml}$ の分生子懸濁液が得られる。この方法は経験的に知られたが、供試菌株、培養条件などが異っても、本法により調製した分生子濃度はほぼ $2 \sim 4 \times 10^6/\text{ml}$ の範囲内である。分生子による各種接種試験は分生子濃度を正確に調製する必要があるが、抵抗性検



第13図 分生子濃度と発病(分生子懸濁液浸根接種)

定など単に感受性個体を発病させる目的の実験の場合、分生子濃度の調製は上記方法で充分である。本法では分生子沈でん重量の10倍希釈液を原液としたが、これは接種に必要な分生子のみを使用し、残りは再沈でんし保存するためである。分生子は沈でん管のまま冷蔵すると短期間に死滅するが、16.5cm試験管に20~30メッシュの海砂を10g程度入れ、この上に沈でんさせた分生子を流し込み、5°C前後の冷蔵庫内に保存すると、6ヶ月間以上保存可能である。

* 本菌の場合、分生子の沈でん容量が少ないため、目盛付き沈でん管による測定は誤差が大きく、適当でない。

E 考察

トマト半身萎ちう病抵抗性検定法を開発するため実験を行い、次の幼苗検定法を確立した。

接種方法は浸根接種とし、接種源とし摩碎菌そう液または分生子懸濁液を用いる。摩碎菌そう液を得るには、500 ml 容三角フラスコにサッカロース 3% 添加ジャガイモ煎汁を 200 ml あて分注し、滅菌後検定菌株を植え、23~25°C 10~14 日間静置培養する。形成された菌そうをガーゼ上に回収し、蒸留水により十分洗浄したのち、蒸留水 25 ml を加えホモジナイザーにより 3 分間摩碎し、さらに蒸留水を加え全量を 500 ml に調製する。分生子懸濁液は、グルコース 2% 添加ジャガイモ煎汁で検定菌株を 23~25°C 5~10 日間振とう(120 rpm) 培養し、得られた分生子を蒸留水により分生子濃度 10^6 / ml に調製する。接種源の調製は接種当日に行い、接種源 20 ml に播種後 14 日前後の第 1 本葉展開期の苗 10 株の割合で浸根接種し、苗を検定床に移植し、残液は株元土壤に灌注する。接種後室温を 20~30°C の範囲に管理し、接種約 1 カ月後に病徵の有無により抵抗性個体と感受性個体を判別する。

Verticillium dahliae または *V. albo-atrum* による病害抵抗性の検定は、大別して浸漬接種法または茎注射接種により行われている。トマト^{80, 96)} およびニレ⁷²⁾ には浸根接種が用いられ、ジャガイモ¹⁹⁾ には種いもの浸漬接種、ハッカ⁶²⁾ には挿し穂の長時間浸漬(45 分間) が使われ、イチゴでは浸根接種⁷⁾ または浸根接種により検定後さらに苗を掘り上げ根群に噴霧接種¹⁰¹⁾ あるいは病土に移植⁴²⁾ し再検定する方法が使用されている。ワタ^{10, 16)} には stem puncture method あるいは stem injection method と呼ばれる茎注射法が使われ、ヒマワリ⁶⁵⁾ にもこの方法が応用されている。アメリカハナノキ⁹⁴⁾ にはナイフで茎に長さ 1 cm の傷を付け、傷口に接種源を流し込む茎注射法の変法が用いられている。茎注射法はトマトの場合幼苗時には利用できないが、複合抵抗性の検定などに利用可能と思われたので、本病病原菌および萎ちう病菌を供試し検討したが、感受性個体を確実に発病させることは困難であった。上記以外の検定法として土壤接種法が考えられるが、トマト半身萎ちう病の場合土壤接種では発病がきわめておそく、幼苗検定法として使用できない。

浸根接種の場合、接種源は摩碎菌そう液または分生子懸濁液を使用する。ただし、分生子懸濁液を用いた場合発病による生育抑制がやや弱いので、病徵の発現しにくい時期の検定では摩碎菌そう液接種のほうがより効果的

である。Virgin and Maloit⁹⁶⁾ は液体培養により得た菌そうに水寒天培地を加え摩碎し、糊状の接種源を用いた。これは検定菌の根への固着を高めようとしたと思われるが、水寒天培地添加の必要性はない。Schaible ら⁸⁰⁾ は P D A 平板培養菌を培地のまま摩碎し接種源としたが、一度に数 1000 株を検定する場合、平板培養した接種源を準備するのは効率的でない。

検定に供するトマトの苗について Virgin and Maloit⁹⁶⁾ は草丈 7.5 cm の苗、Schaible ら⁸⁰⁾ は子葉期の苗に接種するとした。本研究では作業能率および抵抗性個体の生育を考慮し、1 葉期苗に接種することとした。オクラおよびウドの場合幼苗期接種では発病しにくい傾向がみられるが、トマトの場合 1 葉期接種により良好に発病する。一方、トマト萎ちう病菌の場合稚苗期接種により抵抗性個体も発病することがあり、Wellman¹⁰⁰⁾ は 4 葉期苗に、鈴木⁸⁹⁾ は播種後 30~40 日苗に接種するとした。しかし、本病病原菌を 1 葉期苗に接種しても抵抗性個体が発病することはない。

接種後の栽培管理について Virgin and Maloit⁹⁶⁾ は室温を 21°C に保つとし、Schaible ら⁸⁰⁾ は地温 21~25 °C、土壤水分はトマトの適湿よりやや多目が良いとし、さらに接種後 7 日間に 20°C 以下の低温が 8 時間以上続いた場合発病しにくくなることを指摘した。また、Jones ら⁴¹⁾ は人工気象室 (22°C, 8,608 lux) における実験結果から、1 日の照明時間を 4 時間にすると感受性個体の発病回避がなく、抵抗性検定がより確実になることを報告した。しかし、本研究では検定中に抵抗性個体はできるだけ健苗に生育するよう配慮し、接種後 5~7 日間の室温を 20~30°C の範囲に保つ以外は通常の育苗管理にしたがい、適確に検定できる。

トマト半身萎ちう病の典型的な病徵は葉の萎ちうおよび黄化、下位葉からの枯れ上がりであるが、検定中に低温など不良環境に遭遇すると病徵が不鮮明となり、葉に現れる病徵のみにより発病株を見分けることは困難な場合が生じる。この場合でも、発病株は健全株に比較し草丈の低いことに注目し、発病による生育抑制ができるだけ強く現れる検定法を採用した。本研究の抵抗性検定法を使用すると、発病株の草丈は健全株の 60% 以下に抑制されるので、抵抗性個体と感受性個体の判別はきわめて容易かつ確実である。最終判定は接種 1 カ月後を行い、発病株は再確認のため子葉部の茎を切断し、導管部の変色を調査する。

本研究により確立したトマト半身萎ちう病抵抗性検

定法は、前記手順にしたがって接種する以外まったく慣行の育苗管理を行うことにより、接種後1カ月間で適確に抵抗性個体と感受性個体を判別することができる。本法を利用し、東京都農業試験場ではトマト半身萎ちょう病・萎ちょう病(race J 1)・サツマイモネコブセンチュウ複合抵抗性固定種‘東農N F V R’⁵⁵⁾および同実用品種‘東農交配ふじみトマト’⁶⁷⁾を育成することができた。

また、各地のトマト生産地に本病が多発したのち数年を経ずして民間育成による数品種のトマト半身萎ちょう病抵抗性品種が市販されたが、これら品種の育成にあたり本抵抗性検定法は効果的に活用された。なお、東京都農業試験場におけるトマト半身萎ちょう病抵抗性育種に関する研究は、本病の初発確認直後に本病の全国的多発を予測し、着手したこと特に大きな意義がある。

VII 結 語

近年、我が国の畑作物栽培特に野菜栽培においては各種土壤伝染病の被害が激しく、生産力低下の大きな原因となっている。Verticillium 病は最近被害の急増した土壤伝染病の一つであり、全国各地の各種植物に多発し、いずれも防除対策未確立の難防除病害として扱われている。東京都においてはトマト、ナス、ウド、キクなど各種植物に Verticillium 病が発生しているが、中でもトマト半身萎ちよう病の被害は大きい。著者は本病防除対策の確立を目的として研究を行ってきたが、本報告は Verticillium 病全体の立場に立ち実験結果をとりまとめた。

我が国において報告された各種植物の Verticillium 病病原菌はいずれも菌核を形成する同一種であったが、研究者の分類上の見解が異ったため *Verticillium albo-atrum* または *V. dahliae* と同定され、病原菌種名の混乱が研究および防除対策を進めるうえの障害となっていた。本研究では英國 Commonwealth Mycological Institute 所属の *Verticillium* 属の菌株について形態および培養性質を検討した。これにより *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold と *V. dahliae* Klebahn は休眠体の形態、分生子柄基部における着色の有無および30°Cにおける生育の可否により区別できることを知った。休眠体の違いによりそれぞれの病害の伝染方法、輪作あるいは土壤消毒など防除対策が異なり、また高温側生育限界温度の差異によりそれぞれの病害の発生時期および地理的分布に差が生じるので、これら特性は *V. dahliae* を *V. albo-atrum* の別種として扱うに十分な分類学的根拠であると認めた。これに基づき我が国において 1980 年までに報告された各種植物の Verticillium 病病原菌はいずれも *Verticillium dahliae* Klebahn であることを明らかにした。

V. dahliae はきわめて多犯性であり、寄生性の分化に乏しいと一般にいわれている。しかし、*V. dahliae* のすべての菌株が各種植物に同等に病気を起こすのではなく、トマトおよびビーマンに対し病原性の強い菌株と病原性を示さない菌株が存在する。本研究においてはトマトに対する病原性に基づき我が国に分布する *V. dahliae* 菌株をトマト系と非トマト系に類別し、その形質について論じた。この類別は個々の菌株についてトマト半身萎

ちよう病の病原となるか否かにより区分したもので、本病防除対策を講ずるうえの前提となる。ただし、ビーマン半身萎ちよう病を問題にする場合、個々の菌株のビーマンに対する病原性とトマトに対する病原性に相互関係は認められず、本法と異なる類別を行う必要があり、将来は遺伝学に基づいた菌株の系統的類別法を確立する必要がある。

V. dahliae の寄生性に関し、32科81種の植物に対する接種試験結果から寄主植物18科48種、非寄主植物20科33種を明らかにし、寄主植物については感受性程度によりこれを区分した。同時に、我が国において *Verticillium* 属菌による病害またはその寄主と報告された植物について整理を行った。これらの知見は各種植物の Verticillium 病対策として輪作植物を選定する場合に役立つものである。

トマト半身萎ちよう病は抵抗性品種の利用により防除できる。一方、本病の全国的多発から考え、我が国トマト育種において実用品種への本病抵抗性の導入はさらに活発になると予想される。本論文に記した抵抗性検定のための手法は本病抵抗性品種の育成にあたり東京都農業試験場その他で既に用いられ、今後もさらに広く活用されることが期待される。抵抗性品種を普及するうえで最も警戒を要するのはこれを侵す菌系 *V. dahliae* race 2 の出現である。本研究で *V. dahliae* race 2 は現存我が国では発生していないことを明らかにしたが、育成した抵抗性品種の栽培を長期間安定して続けるために race 2 の早期検知とこれに備えた対策が必要である。

なお、本研究においてトマト半身萎ちよう病の種子伝染は、可能性は高いと考えられるが、実証するに至らなかった。本菌と他の土壤病原菌、土壤センチュウとの複合感染については主として摩碎菌そろまたは分生子を接種源とした浸根接種により検討し、非トマト系 *V. dahliae* は本病の初期発病を抑制し、トマト萎ちよう病菌は本病の発病を助長し、*V. nigrescens*、トマトに寄生性を有しない *Fusarium* 属菌、トマト黒点根腐病菌、サツマイモネコブセンチュウおよびキタネグサレセンチュウは本病の発病に影響を及ぼさないという知見を得たが、菌核の土壤接種による実験が望ましかった。今後、選択分離培地、接種源用菌核の多量形成法、土壤検診法はか実験手

法などの開発により、これら課題のさらに詳細な解明を期待する。

摘要

1. トマト半身萎ちよう病は1971年東京都において発見された。本病は1976年前後から北海道～島根県の20都道府県で発生するようになり、特に福島県、山梨県、長野県の夏秋トマト栽培地において被害が激しく、難防除病害の一つとして扱われている。
2. 本病病原菌は *Verticillium albo-atrum* または *V. dahliae* とする見解があるが、我が国においては *V. albo-atrum* とされていた。
3. 我が国における各種植物 *Verticillium* 病病原菌の種名に混乱が生じたため、Commonwealth Mycological Institute 所属の *V. albo-atrum*, *V. dahliae*について形態および培養性質を検討した結果、両者間に別種と扱うに十分な分類学的差異のあることを認めた。
4. 我が国において次の基準により *V. albo-atrum* と *V. dahliae* を識別することを提案した。
Verticillium albo-atrum Reinke et Berthold : 休眠体として休眠菌糸のみを形成、分生子柄基部は着色、30°Cで生育不能。
Verticillium dahliae Klebahn : 休眠体として菌核を形成、分生子柄は無色、30°Cで生育可能。
5. 上記基準により、トマト半身萎ちよう病、ナス半身萎ちよう病、ハクサイ黄化病、イチゴ萎ちよう病、オクラ半身萎ちよう病、キク半身萎ちよう病およびフキ半身萎ちよう病の病原菌種名を *V. albo-atrum* から *Verticillium dahliae* Klebahn に変更した。
6. 我が国に分布する *V. dahliae* の菌株はトマトに対する病原性の有無により、トマト系および非トマト系の2系統に類別される。14都道県産9科18種の植物からの分離菌112菌株中59菌株はトマト系、53菌株は非トマト系であり、トマト系菌株の得られた地域はトマト半身萎ちよう病またはウド萎ちよう病発生地域にはば限定されていた。
7. 従来、我が国においてアイスランドボニー、ハクサイ、ダイコン、イチゴ、オクラ、ウド、トウガラシ、トマト、ナス、スイカ、メロン、キュウリ、キク、フキの8科14種の植物に *V. dahliae* による病害が報告されていた。本報告ではフヨウ、ホオズキ、ジャガイモ、キンセンカ、コスモスの半身萎ちよう病を記載し、本菌によ

る病害リストに加えた。

8. ケイトウ、オシロイバナ、キャベツ、アズキ、ササゲ、ホウセンカ、アメリカフヨウ、ベゴニア、サクラソウ、キンギョソウ、プリンスマロン、ヒョウタン、ユウガオ、アスター、ダリア、ヒマワリの11科16種は本菌に感受性の強い寄主植物であり、被害の発生が予想された。
9. フダンソウ、ホウレンソウ、センニチコウ、マツバボタン、カブ、ウォールフラワー、ラッカセイ、ダイズ、タバコ、ゴマ、シュンギク、チシャ、ジニア、ナガイモの9科14種は本菌に感受性の弱い寄主植物であった。
10. ホップ、ソバ、フクロナデシコ、シャクヤク、インゲンマメ、エンドウ、ムクゲ、チャ、パンジー、セルリー、ミツバ、ニンジン、バセリー、ツツジ、シクラメン、サツマイモ、アメリカアサガオ、サルビア、シソ、ペチュニア、カボチャ、ザツシュカボチャ、ゴボウ、オオムギ、イネ、コムギ、トウモロコシ、サトイモ、ネギ、タマネギ、アスパラガス、ユリ、グラジオラスの20科33種は本菌の非寄主植物と判定された。また、トマト半身萎ちよう病発生地域に生育する16科26種の雑草から本菌は分離されなかった。これら非寄主と判定された植物および雑草につき、*V. dahliae* による病害防除の観点から考察を加えた。
11. トマト半身萎ちよう病に関し種子伝染が疑われたが、これを証明することはできなかった。しかし、種子に塗沫した本病病原菌分生子は乾燥条件において400日間以上生存し、100日間乾燥保存した分生子塗沫種子を播種した実験では苗に侵入が認められ、本病の種子伝染は可能と認められる。
12. 分生子塗沫種子を用いた実験によると、現在広く実施されているトマトかいよう病対象の温湯による種子消毒は本病に対しても有効であり、TMV対象の乾熱による種子消毒は効果が不十分であった。乾熱消毒済み種子を本病対象に再度消毒する場合は、ペノミル・チウラム剤またはキャプタン剤による粉衣が適当である。
13. 抵抗性検定法について検討し、摩碎菌そう液または分生子懸濁液による浸根接種法を確立した。本法は東京都農業試験場ほか民間育種にも広く利用され、我が国に

おけるトマト半身萎ちよう病抵抗性品種の育成に大きく貢献した。

14. 抵抗性品種の普及にあたり最も警戒を要するのはこれを侵す菌系(*V. dahliae* race 2)の出現であるが、我が国において*V. dahliae* race 2は未発生であると認めた。
15. 本病抵抗性品種はトマト萎ちよう病菌、トマト黒点

根腐病菌、キタネグサレセンチュウとの複合感染下においても安定した本病抵抗性を発揮した。また、本病感受性品種の場合、非トマト系*V. dahliae*を前接種すると干渉作用が生じ本病の初期発病が抑制され、トマト萎ちよう病菌を前接種または同時接種すると本病の発病程度が激しくなった。

引用文献

1. Alexander, L. J. 1962. Susceptibility of certain *Verticillium*-resistant tomato varieties to an Ohio isolate of the pathogen. *Phytopathology* 52: 998-1000.
2. 雨宮良幹・平野和弥・飯田格. 1981. *Verticillium albo-atrum* の非病原菌株によるトマト半身萎ちよう病の発病軽減効果について(講要). 日植病報47: 133.
3. 雨宮良幹・平野和弥・飯田格. 1981. トマト半身萎ちよう病の発病におよぼす *Verticillium* 菌培養液の影響(講要). 日植病報47: 379.
4. 浅利覚・内田勉・芦沢俊行. 1979. 山梨県における *Verticillium* 菌による野菜の病害. 関東病虫研報26: 42.
5. Bender, C. G. and P. B. Shoemaker. 1977. Prevalence and severity of *Verticillium* wilt of tomato and virulence of *Verticillium dahliae* Kleb. isolates in Western North Carolina. Proc. Am. Phytopathol. Soc. 4:152.
6. Bewley, W. F. 1922. "Sleepy disease" of the tomato. Ann. Appl. Biol. 9: 116-134.
7. Bringhurst, R. S., S. Wilhelm and V. Voth. 1961. Pathogen variability and breeding *Verticillium* wilt resistant strawberries. *Phytopathology* 51: 786-794.
8. Brown, F. H. and A. B. Wiles. 1970. Reaction of certain cultivars and weeds to a pathogenic isolate of *Verticillium albo-atrum* from cotton. Plant Dis. Repr. 54: 508-512.
9. Brown, M. F. and T. D. Wyllie. 1970. Ultrastructure of microsclerotia of *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 60: 538-542.
10. Bugbee, W. M. and J. T. Presley. 1967. A rapid inoculation technique to evaluate the resistance of cotton to *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 57: 1264-1265.
11. Conroy, J. J. and R. J. Green, Jr. 1974. Interactions of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and the stubby root nematode *Trichodorus christiei* with *Verticillium albo-atrum* on tomato at controlled inoculum densities. *Phytopathology* 64:1118-1121.
12. Dalchow, J. 1968. Eine bisher nicht beschriebene Welkekrankheit an Lorraine-Begonien; *Verticillium dahliae*. *Gartenwelt* 68: 264-266.
13. Dingley, J. M. 1969. Records of plant diseases in New Zealand. Bull. N. Z. Dep. scient. ind. Res. 192: pp. 229-230.
14. Edgington, L. V. and J. C. Walker. 1957. Influence of soil and air temperature on *Verticillium* wilt of tomato. *Phytopathology* 47: 594-598.
15. Engelhard, A. W. 1957. Host index of *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berth. (including *Verticillium dahliae* Kleb.). *Plant Dis. Repr. Suppl.* 244: 24-49.
16. Erwin, D. C., W. Moje and I. Malca. 1965.

- An assay of the severity of *Verticillium* wilt on cotton plant inoculated by stem puncture. *Phytopathology* 55 : 663-665.
17. Evans, G. 1968. Infection of *Xanthium pungens* by seed-borne *Verticillium dahliae*. *Plant Dis. Repr.* 52 : 976-978.
18. Fordyce, Jr., C. and R. J. Green, Jr. 1964. Mechanisms of variation in *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 54 : 795-798.
19. Frank, J. A., R. E. Webb and D. R. Wilson. 1975. The effect of inoculum levels on field evaluations of potatoes for *Verticillium* wilt resistance. *Phytopathology* 65 : 225-228.
20. Grogan, R. G., N. Ioannou, R. W. Schneider, M. A. Sall and K. A. Kimble. 1979. *Verticillium* wilt on resistant tomato cultivars in California: Virulence of isolates from plants and soil and relationship of inoculum density to disease incidence. *Phytopathology* 69 : 1176-1180.
21. 萩原廣・竹内昭士郎. 1980. ハクサイ黄化病発生地場およびその周辺の植物からの *Verticillium* 菌の検出. *日植病報* 46 : 395.
22. Hall, R. and H. Ly. 1972. Development and quantitative measurement of microsclerotia of *Verticillium dahliae*. *Can. J. Bot.* 50 : 2097-2102.
23. Hastie, A. C. 1973. Hybridization of *Verticillium albo-atrum* and *Verticillium dahliae*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 60 : 511-523.
24. 本田卓・山下修一・土居養二・興良清. 1981. アイスランドポピーの *Verticillium* 委縮病(新称)について(講要). *日植病報* 47 : 132.
25. Horner, C. E. 1954. Pathogenicity of *Verticillium* isolates to peppermint. *Phytopathology* 44 : 239-242.
26. 五十嵐文雄・北沢健治・馬場徹代. 1979. トマト半身萎ちう病について(講要). *日植病報* 45 : 118.
27. 飯嶋勉. 1977. ウドおよびプリンスマロンから分離された *Verticillium nigrescens* Pethybridge (講要). *日植病報* 43 : 343.
28. 飯嶋勉. 1980. パーティシリウム菌の分類と生活史—研究の現状と今後の課題. *日植病土壤耦談会* 講要集10 : 19-25.
29. 飯嶋勉. 1981. 国内産 *Verticillium* 病菌の種名(講要). *日植病報* 47 : 131.
30. 飯嶋勉. 1981. 東京都における各種パーティシリウム病の発生状況と新病害5種(講要). *日植病報* 47 : 379.
31. 飯嶋勉・阿部善三郎. 1973. トマト半身萎ちう病の発生(講要). *日植病報* 39 : 131.
32. 飯嶋勉・三上元一. 1972. キクの半身萎ちう病. *植物防疫* 26 : 443-445.
33. Isaac, I. 1949. A comparative study of pathogenic isolates of *Verticillium*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 32 : 137-157.
34. Isaac, I. 1953. A further comparative study of pathogenic isolates of *Verticillium*: *V. nubilum* Pethybr. and *V. tricorpus* sp. nov. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 36 : 180-195.
35. Isaac, I. 1957. *Verticillium* wilt of Brussels sprouts. *Ann. Appl. Biol.* 45 : 276-283.
36. Isaac, I. 1967. Speciation in *Verticillium*. *Ann. Rev. Phytopath.* 5 : 201-222.
37. Isaac, I. and Q. D. MacGarvie. 1966. Dormancy and germination of resting structures of *Verticillium* spp. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 49 : 669-678.
38. Isaac, I. and W. G. Rogers. 1974. *Verticillium* wilt of pea (*Pisum sativum*). *Rev. Plant Pathol.* 53 : 738-739.
39. Johnson, W. M., E. K. Johnson and L. A. Brinkerhoff. 1980. Symptomatology and formation of microsclerotia in weeds inoculated with *Verticillium dahliae* from cotton. *Phytopathology* 70 : 31-35.
40. Jones, J. P. and A. J. Overman. 1971. Interaction of five soil-born pathogens of tomato (abstr.). *Phytopathology* 61 : 897.
41. Jones, J. P., P. Crill and R. B. Volin. 1975. Effect of light duration on *Verticillium* wilt of tomato. *Phytopathology* 65 : 647-648.
42. Jordan, V. W. L. 1971. A method of screening strawberries for resistance to *Verticillium* wilt. *Plant Pathol.* 20 : 167-170.
43. Kadow, K. J. 1934. Seed transmission of

- Verticillium wilt of eggplants and tomatoes. *Phytopathology* 24: 1265-1268.
44. 加藤喜重郎・廣田耕作. 1975. フキの新病害「半身萎ちよう病」. 植物防疫 29: 361-365.
45. 河合一郎. 1954. 実験・防除 園芸病害編. 養賢堂, 東京. pp. 165-166.
46. Kendrick, Jr., J.B. and J.T. Middleton. 1959. Influence of soil temperature and strains of the pathogen on severity of *Verticillium* wilt of pepper. *Phytopathology* 49: 23-28.
47. Khoury, F.Y. and S.M. Alcorn. 1973. Effect of *Meloidogyne incognita acrita* on the susceptibility of cotton plants to *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 63: 485-490.
48. 北沢健治・鈴井孝仁. 1980. *Verticillium dahliae* Klebahn による各種作物の半身萎ちよう病. 日植病報 46: 267-270.
49. 北沢健治・鈴井孝仁. 1980. ダイコンのパーティシリウム黒点病. 日植病報 46: 271-273.
50. 北沢健治・佐藤倫造. 1981. *Verticillium albo-atrum* Reinke et Bertholdによるアルファルファのパーティシリウム萎ちよう病(新称). 日植病報 47: 272-274.
51. 北沢健治・柳田駿策. 1981. *Verticillium dahliae* によるカンラン, ハクサイおよびホウレンソウの萎ちよう症の発生(講要). 日植病報 47: 99.
52. Klebahn, H. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Fungi imperfecti. I Eine *Verticillium*-Krankheit auf Dahlien. Mycol. Centralbl., Bd. III (2): 49-66.
53. Klisiewicz, J.M. 1975. Survival and dissemination of *Verticillium* in infected safflower seed. *Phytopathology* 65: 696-698.
54. 小林正伸・材越重雄・宇田川晃. 1979. 神奈川県における*Verticillium* 菌による病害の発生. 関東病虫研報 26: 43.
55. 小菅悦男・飯嶋勉・井田昭典. 1976. トマト半身萎ちよう病抵抗性育種に関する試験——'NFVR' 固定系および'VR' 固定系の育成経過——. 東京農試研報 10: 3-29.
56. 小菅喜久弥. 1976. 果樹, 花木の*Verticillium* 属菌による立枯病の発生について. 関東病虫研報 23: 64.
57. 国安克人. 1978. トマト萎ちよう病の種子伝染に関する研究 I. 種子保菌の実態(講要). 日植病報 44: 84.
58. Ludbrook, W.V. 1933. Pathogenicity and environmental studies on *Verticillium hadromycosis*. *Phytopathology* 23: 117-154.
59. Martinson, C.A. and L. Englander. 1967. Use of growth rates at high temperatures to confirm identifications of *Verticillium albo-atrum* and *V. dahliae* (abstr.). *Phytopathology* 57: 821.
60. Martinson, C.A. and C.E. Horner. 1962. Importance of nonhosts in maintaining the inoculum potential of *Verticillium* (abstr.). *Phytopathology* 52: 742.
61. Melouk, H.A. and C.E. Horner. 1975. Cross protection in mints by *Verticillium nigrescens* against *V. dahliae*. *Phytopathology* 65: 767-769.
62. Melouk, H.A., C.E. Horner and V.Q. Perkins. 1973. Effect of light on uptake of *Verticillium dahliae* spores by mints (abstr.). *Phytopathology* 63: 1217.
63. 三浦春夫・東海林久雄・木村和夫. 1961. ナス半身萎ちよう病について 第2報 ナス半身萎ちよう病の2,3の防除法について(講要). 日植病報 30: 78-79.
64. Moore, W.C. 1959. British parasitic fungi. Cambridge Univ. Press, London. pp. 420-426.
65. Moser, P.E. and W.E. Sackston. 1973. Effect of concentration of inoculum and method of inoculation on development of *Verticillium* wilt of sunflowers. *Phytopathology* 63: 1521-1523.
66. Mountain, W.B. and C.D. McKeen. 1962. Interaction of *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* in tomato wilt (abstr.). *Phytopathology* 52: 744.
67. 野呂孝史・井田昭典・河野信・飯嶋勉. 1981. トマト「東農交配ふじみ」の育成経過と性状について. 東京農試研報 14: 118-122.

68. Overman, A. J. and J. P. Jones. 1970. Effect of stunt and root knot nematodes on *Verticillium* wilt of tomato (abstr.). *Phytopathology* 60 : 1306.
69. Pegg, G.F. 1974. *Verticillium* diseases. *Rev. Plant Pathol.* 53 : 157-182.
70. Pethybridge, G.H. 1919. Notes on some saprophytic species of fungi, associated with diseased potato plants and tubers. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 6 : 104-120.
71. Presley, J.T. 1950. *Verticillium* wilt of cotton with particular emphasis on variation of the causal organism. *Phytopathology* 40 : 497 - 511.
72. Rauscher, K.J., D. T. Lester and E. B. Smalley. 1974. Response of elm species and clones to inoculation with *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 64 : 702-705.
73. Reinke, J. und G. Berthold. 1879. Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. Untersuch. Bot. Lab. Univ. Göttingen 1 : 1 - 100.
74. Rogerson, C.T. 1957. *Verticillium* wilt in Kansas. *Plant Dis. Repr.* 41 : 1053 - 1054.
75. Rudolph, B.A. 1931. *Verticillium* hadromycosis. *Hilgardia* 5 : 197-361.
76. Rudolph, B.A. 1944. The unimportance of tomato seed in the dissemination of *Verticillium* wilt in California. *Phytopathology* 34 : 622 - 630.
77. Sackston, W. E. and J. M. Martens. 1959. Dissemination of *Verticillium albo-atrum* on seed of sunflowers. *Can. J. Bot.* 37 : 759 - 768.
78. 斎藤泉・高桑亮・山田英一・高倉重義. 1981. 北海道におけるジャガイモ半身萎ちょう病の発生. 植物防疫 35 : 316 - 318.
79. Sawamura, K. and A. Soma. 1976. *Verticillium* wilt of Udo (*Alaria cordata* Thunb.) caused by *Verticillium dahliae* Klebahn. *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.* 26 : 10 - 17.
80. Schaible, L., O. S. Cannon and V. Waddoups. 1951. Inheritance of resistance to *Verticillium* wilt in a tomato cross. *Phytopathology* 41 : 986-990.
81. Schippers, B. and A.K.F. Schermer. 1966. Effect of antifungal properties of soil on dissemination of the pathogen and seedling infection originating from *Verticillium*-infected achenes on *Senecio*. *Phytopathology* 56 : 549 - 552.
82. Schnathorst, W. C. 1973. Nomenclature and physiology of *Verticillium* species, with emphasis on the *V. albo-atrum* versus *V. dahliae* controversy. In *Verticillium* wilt of cotton. ARS-S-19, U. S. Dept. Agric. pp. 1-19.
83. Schnathorst, W. C. and D. E. Mathre. 1966. Cross-protection in cotton with strains of *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 56 : 1204 - 1209.
84. Schoemaker, P.B. and K.R. Barker. 1979. Influence of *Meloidogyne incognita* and *Verticillium dahliae* on tomato at different inoculum densities (abstr.). *Phytopathology* 69 : 532.
85. Smith, H. C. 1965. The morphology of *Verticillium albo-atrum*, *V. dahliae* and *V. tricorpus*. *N. Z. J. agric. Res.* 8 : 450-478.
86. Snyder, W. C. and S. Wilhelm. 1962. Seed transmission of *Verticillium* wilt of spinach (abstr.). *Phytopathology* 52 : 365.
87. Sutou, I. 1963. Some observations on the systemic infection of *Verticillium* in the hop plant. The Meguro Laboratory 16 pp.
88. 鈴井孝仁・小畠昭二. 1974. ナス半身萎ちょう病に対するトマト木利用上の問題点. 北海道農試報告 108 : 55-64.
89. 鈴木一平. 1955. (米国の業績を中心とした) トマト耐病性育種の動向と方向. 京大園研集録 7 : 182-195..
90. 竹内昭士郎・小川奎・野村良邦. 1978. ウリ類つる割病の種子伝染と種子消毒試験法. 農事試研報

- 28 : 49-76.
91. Talboys, P. W. 1960. A culture medium aiding the identification of *Verticillium albo-atrum* and *V. dahliae*. Plant Pathol. 9 : 57-58.
92. 田中寛. 1956. 茄バーティシリウム萎凋病(半身萎凋病)の研究. 大阪府大紀一農・生物 6 : 127-134.
93. Tjamos, E. C. 1981. Virulence of *Verticillium dahliae* and *V. albo-atrum* isolates in tomato seedlings in relation to their host of origin and the applied cropping system. Phytopathology 71 : 98-100.
94. Townsend, A. M. and W. K. Hock. 1973. Tolerance of halfsib families of Red Maple to *Verticillium* wilt. Phytopathology 63 : 673-676.
95. 宇田川俊一ら. 1978. 菌類図鑑(下). 講談社, 東京. pp. 1136-1137.
96. Virgin, W. J. and J. C. Maloit. 1947. The use of the seedling inoculation technique for testing tomatoes for resistance to *Verticillium* wilt (abstr.). Phytopathology 37 : 22-23.
97. Walker, J.C. 1965. Host resistance as it relation to root pathogens and soil microorganisms. In Ecology of soil-borne plant pathogens (Baker, K.F. and W.C. Snyder, eds.). Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 314-320.
98. 渡辺恒雄・尾沢賢・酒井隆太郎. 1972. ハクサイ黄化病(新称)とその病原菌(講要). 日植病報 38 : 184.
99. Watanabe, T., M. Ozawa and R. Sakai. 1973. A new disease of chinese cabbage caused by *Verticillium albo-atrum* and some factors related to the incidence of the disease. Ann. Phytopath. Soc. Japan 39 : 344-350.
100. Wellman, F.L. 1936. A technique for studying host resistance and pathogenicity in tomato Fusarium wilt. Phytopathology 29 : 945-956.
101. Wilhelm, S. 1955. *Verticillium* wilt of the strawberry with special reference to resistance. Phytopathology 45 : 387-391.
102. 山本磐. 1975. ユウガオつる割病—ユウガオフザリウム病の改名とその経緯—. 植物防疫 29 : 43-44.
103. 吉野正義. 1966. *Verticillium* 属菌によるイチゴの新病害. 植物防疫 20 : 489-492.
104. C.M.I. 1968. Plant host-pathogen index to volumes 1-40 (1922-1961). Rev. Appl. Mycol. Suppl. 812-813.
105. 関東東山地区病害虫専門技術員協議会. 1976. 原色新しい病害虫. 全農教, 東京.
106. 日本植物防疫協会. 1979. 難防除病害虫に関するアンケートとりまとめ結果. 122 pp.
107. 農林水産省農蚕園芸局. 1978. 特定重要病害虫検疫要綱. p. 7.
108. The Committee on Vegetable Breeding and Varieties. 1954. New vegetable varieties list 1. Loran Blood (Utah VR 4) 1953, VR Moscow (Utah VR 11) 1953. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 63 : 519.
109. U. S. D. A. 1960. Index of plant diseases in the United States. Agriculture Handbook 165. 531 pp.

Studies on Verticillium Wilt of Tomato
Tsutomu IIJIMA

Summary

Verticillium wilt of tomato was found for the first time in the suburbs of Tokyo, Japan, in 1971. The disease occurred in tomato-producing areas in 20 prefectures, from Hokkaido to Shimane, during 1974 to 1978. It has become an especially serious problem in the highlands of Fukushima, Yamanashi and Nagano Prefs., where tomatoes are usually harvested from summer to fall. Although it has been very difficult to control the disease, a few resistant cultivars which are known to be governed by the Ve gene have recently been bred at the Tokyo Agricultural Experiment Station and by seed companies. It will be possible to control the wilt effectively in the near future by using these cultivars.

Identification of the pathogens

In Japan, taxonomic studies on wilt-causing *Verticillium* in several kinds of crops were started in 1970s. Some investigators identified them all as *Verticillium albo-atrum*, but others considered them to be *V. dahliae*.

In the present study, each of the *V. albo-atrum* and *V. dahliae* specimens obtained from Commonwealth Mycological Institute showed obvious differences in morphology and culture characteristics. I have therefore concluded that two species may be distinguished.

Verticillium albo-atrum produces dark thickened hyphae as resting mycelium, the conidiophores become dark at the base, and it does not grow at 30°C.

Verticillium dahliae forms microsclerotia as resting mycelium by budding, the conidiophores are completely hyaline, and it grows well at 30°C.

According to these criteria the pathogen of Verticillium wilt of tomato, egg plant, chinese cabbage, strawberry, okra, chrysanthemum and Japanese butterbur is *Verticillium dahliae* Klebahn, as are all the Verticillium wilt fungi reported in Japan before 1980. In 1981, *V. albo-atrum* was first isolated from potatoes and alfalfa in Hokkaido.

Host specific strains and races of Verticillium dahliae

Isolates of *V. dahliae* obtained from various locations in Japan can be separated into tomato and non-tomato strains. Out of one hundred and twelve isolates were obtained from 18 species of host plants belonging to 9 families collected from 14 prefectures 59 isolates were the tomato strain. The tomato strains were obtained from 6 species of host plants belonging to 4 families, while the non-tomato strains were isolated from 15 species belonging to 9 families. The distribution of the tomato strains was restricted to areas where the Verticillium wilt of tomato and udo (*Aralia cordata*) have occurred. It seems reasonable to separate the isolates of the pathogen into the two strains because the non-tomato strains did not show any pathogenicity after several times of passages on tomato plants and cross-protection to the tomato strains was observed in tomato plants when the tomato strains were pre-inoculated with the non-tomato strains. However, no remarkable differences in pathogenicity to the other plants than tomato were found. Only a few isolates were pathogenic to sweet pepper. There was no correlation of pathogenicities to tomato and sweet pepper.

The resistant Ve gene cultivars were not attacked by 13 isolates of the tomato strain obtained from tomato and udo collected from Fukushima to Aichi Pref. Apparently *V. dahliae* race 2, which

is widely distributed in the United States and Europe, is not present in Japan, because the Ve gene is not effective against race 2.

Parasitism of Verticillium dahliae

V. dahliae was not considered an important pathogen in Japan until recently. Iceland poppy, chines cabbage, Japanese radish, strawberry, okra, cotton-rose hibiscus, udo, sweet pepper, tomato, chines lantern plant, egg plant, potato, water melon, melon, cucumber, calendula, chrysanthemum, cosmos and Japanese butterbur, belonging to 8 families have been recognized as hosts. Inoculation experiments were carried out with 8 isolates of *V. dahliae* obtained from tomato, egg plant, chines cabbage, strawberry, okra and chrysanthemum to 81 species of plants, including 18 species described above except Iceland poppy, belonging 32 families. The result showed that the fungus was parasitic to 48 species belonging to 18 families. The sixteen species were especially susceptible to the pathogen: feather cockscomb, four-o'clock, cabbage, adzuki bean, cowpea, garden balsam, rose mallow, perpetual begonia, fairy primrose, snapdragon, prince melon, bottle gourd, white-flowered gourd, china aster, dahlia and common sunflower. These belong to 11 families. Four o'clock (*Mirabilis jalapa*), adzuki bean (*Phaseolus angularis*), fairy primrose (*Primula malacoides*), bottle gourd (*Lagenaria siceraria* var. *gourda*) and white-flowered gourd (*L. siceraria*) were new hosts for the pathogen. No symptoms appeared on the following 14 species: chard, spinach, glove amarantha, portulaca, turnip, wallflower, peanut, soybean, tobacco, sesame, garland chrysanthemum, lettuce, zinnia and chines yam which represent 9 families. However the fungus was reisolated from the inoculated plants described above which can be considered resistant and carriers of the pathogen.

On the other hand, the following 33 species belonging to 20 families, hop, buckwheat, drooping silene, Chinese paeony, kidney bean, pea, shrub althea, tea, garden pansy, celery, mitsuba, carrot, parsley, Japanese azalea, cyclamen, sweet potato, American morning glory, scarlet sage, perilla, petunia, pumpkin, hybrid pumpkin, edible burdock, barley, rice, wheat, corn, taro, Welsh onion, onion, asparagus, Easter lily and gladiolus, showed no symptoms and reisolation was not possible. Of these non-host plants, barley, rice, wheat, corn, carrot, edible burdock, taro and Welsh onion may be considered useful rotating crops to control tomato Verticillium wilt.

The effects of the soil-borne pathogenic fungi and nematodes on tomato Verticillium wilt

In order to clarify the effect of some soil-borne pathogenic fungi and nematodes on Verticillium wilt disease, the following experiments were carried out. When tomato plants were inoculated with the non-tomato strain of *V. dahliae* prior to inoculation with the tomato strain, cross-protection was induced and the disease symptoms were delayed. Preinoculation with *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (races J 1, J 2 and J 3) or mixed inoculation with the tomato strain of *V. dahliae* of resistant and susceptible tomato cultivars produced a severe infection of Verticillium wilt on susceptible ones, but did not cause the disease on resistant cultivars. Inoculation with mixtures of *V. dahliae* and each of the following fungi and nematodes showed no effect on the severity of Verticillium wilt disease on susceptible tomato cultivars and no disease occurred in resistant cultivars; *V. nigrescens*, *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans*, *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum*, *F. oxysporum* f. sp. *lactucae*, *F. solani* f. sp. *pisi*, *Colletotrichum atramentarium*, *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus penetrans*.

Seed-transmission of Verticillium wilt

V. dahliae was reisolated from 43% of the peduncles adjacent to the fruit of inoculated tomato plants. This suggests the possibility of invasion by the pathogen into the fruit. *Verticillium* sp. was also isolated from 6 of 410 seeds obtained from inoculated tomato plants. It was not possible to identify the pathogen to species because no pure culture was obtained.

A highly concentrated conidial suspension of *V. dahliae* was smeared on tomato seeds and kept in a desiccator at 23°C. The conidia survived for more than 423 days. Hundred and one day-stored seeds were sown in steam-sterilized soil. Two or three percent of tomato seedlings were invaded by the pathogen 77 days after being sown. Although evidence for seed transmission of *V. dahliae* was not obtained, the results suggest the possibility of seed-borne infection.

In order to determine effective methods of disinfection of tomato seeds for *V. dahliae*, conidia-smeared seeds were stored in a desiccator for about 200 days. Then these were soaked in hot water at 55°C for 25 min., the usual method of control of bacterial canker in tomato. The treatment was very effective. Dry heat treatment at 70°C for 72 hr, which is useful for control of TMV, was not effective. However, chemical dusting (benomyl-TMTD or captan) in addition to dry heat treatment was effective.

A breeding method for Verticillium wilt-resistant cultivars

Dipping tomato roots into a homogenized mycelial or conidial suspension of *V. dahliae* is a suitable inoculation method to evaluate resistant breeding materials to Verticillium wilt.

The homogenized mycelial suspension was prepared as follows: a test isolate was cultured in 200 ml of autoclaved potato broth with 3% sucrose in a 500 ml Erlenmeyer flask at 23-25°C for 10-14 days. The mycelial mat which developed was scooped up with a piece of gauze, which had been washed with water, and then homogenized in 25 ml of distilled water for 3 min. The mycelial suspension was increased in volume with distilled water to 500 ml. Conidial suspensions were produced with potato broth containing 2% glucose by shaking at 23-25°C for 5-10 days. The concentration of the conidial suspension was adjusted to 10^6 conidia/ml with distilled water. The roots of two-week old tomato seedlings were dipped into 20 ml of either suspension of the pathogen. The inoculated seedlings were planted in nursery beds. The rest of the suspension was poured into the soil surrounding them. The seedlings were grown at 20-30°C for one month after inoculation, and disease development observed.

Susceptible tomato plants infected by the inoculation showed typical symptoms and obvious stunting. They were easily distinguished from resistant tomatoes. Another advantage of the method is that resistant individuals can be used for subsequent experiments because they grow normally under the routine nursery management. An inbred line 'Tohnoh NFVR' and a commercial cultivar 'Tohnoh Fujimi', bred at Tokyo Agricultural Experiment Station, were demonstrated to be resistant to Verticillium wilt, Fusarium wilt (race J 1) and root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) disease. The cultivar 'Tohnoh Fujimi' has been marketed for commercial use. The breeding method is simple and effective, therefore many Japanese plant breeders are using it to obtain Verticillium wilt-resistant tomatoes.

図版説明

図版 I *Verticillium dahliae* による各種植物の病徵(I)

- 1-3 トマト半身萎ちよう病
 1. 小葉の萎ちよう
 2. 葉縁および葉脈間の黄化、枯死
 3. 下位葉の枯れ上がり
4. ナス半身萎ちよう病
5. ウド萎ちよう病
6. キク半身萎ちよう病
7. トマト系菌株(右側5鉢)および非トマト系菌株(左側5鉢)のトマトに対する病原性
8. *V. dahliae* 3菌株のピーマンに対する病原性

図版 II *Verticillium dahliae* による各種植物の病徵(II)並びにトマト半身萎ちよう病抵抗性品種の育成

1. フヨウ半身萎ちよう病(接種)
2. ホオズキ半身萎ちよう病
3. ジャガイモ半身萎ちよう病
4. キンセンカ半身萎ちよう病(接種)
5. 接種によるキュウリ苗の発病
6. 抵抗性検定における浸根接種
7. 接種1カ月後の発病状況(中央1列)
8. 抵抗性品種‘東農ふじみ’(右)と対照の感受性品種(左)

図版 III *Verticillium dahliae*, *V. albo-atrum* の形態並びに培養性質

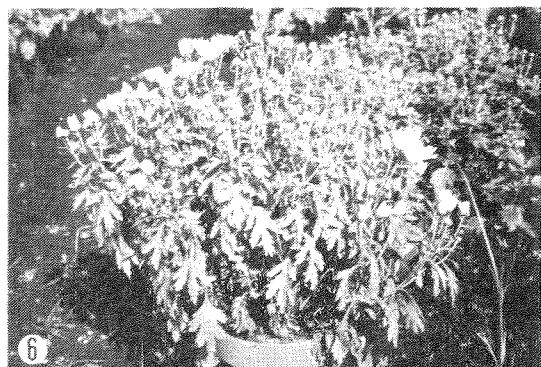
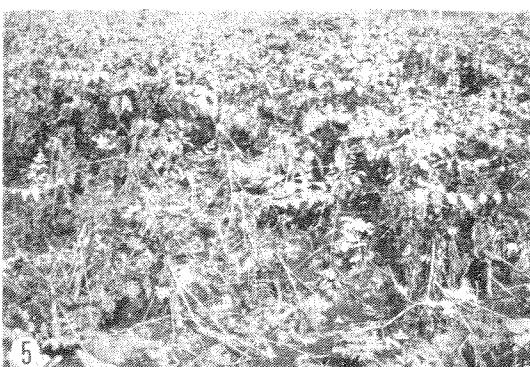
1. *V. dahliae* の菌核形成初期(トマト茎上)
2. *V. albo-atrum* の休眠菌糸(トマト茎上)
3. *V. dahliae* の菌核(トマト葉上)
4. *V. albo-atrum* のmycelial knots(ろ紙上)
5. *V. dahliae* の分生子柄(トマト茎上)
6. *V. albo-atrum* の分生子柄(トマト茎上)
7. *V. dahliae*(右)および*V. albo-atrum*(左)の30°C15日後の菌そう
8. ろ紙上に生じた*V. albo-atrum* および*V. dahliae* の休眠体

図版IV *Verticillium dahliae*, *V. albo-atrum* および *V. nigrescens*

の表面構造

1. *V. dahliae* の菌核
2. *V. albo-atrum* の休眠菌系
3. *V. dahliae* の菌核構成細胞
4. *V. albo-atrum* のフィアライド先端部
5. 培地に形成された *V. dahliae* の厚膜細胞の連鎖
6. *V. albo-atrum* の2胞分生子
7. *V. nigrescens* の厚膜胞子(矢印) および分生子
8. トマト種子に塗沫後23°C乾燥条件により201日間保存した *V. dahliae* の分生子

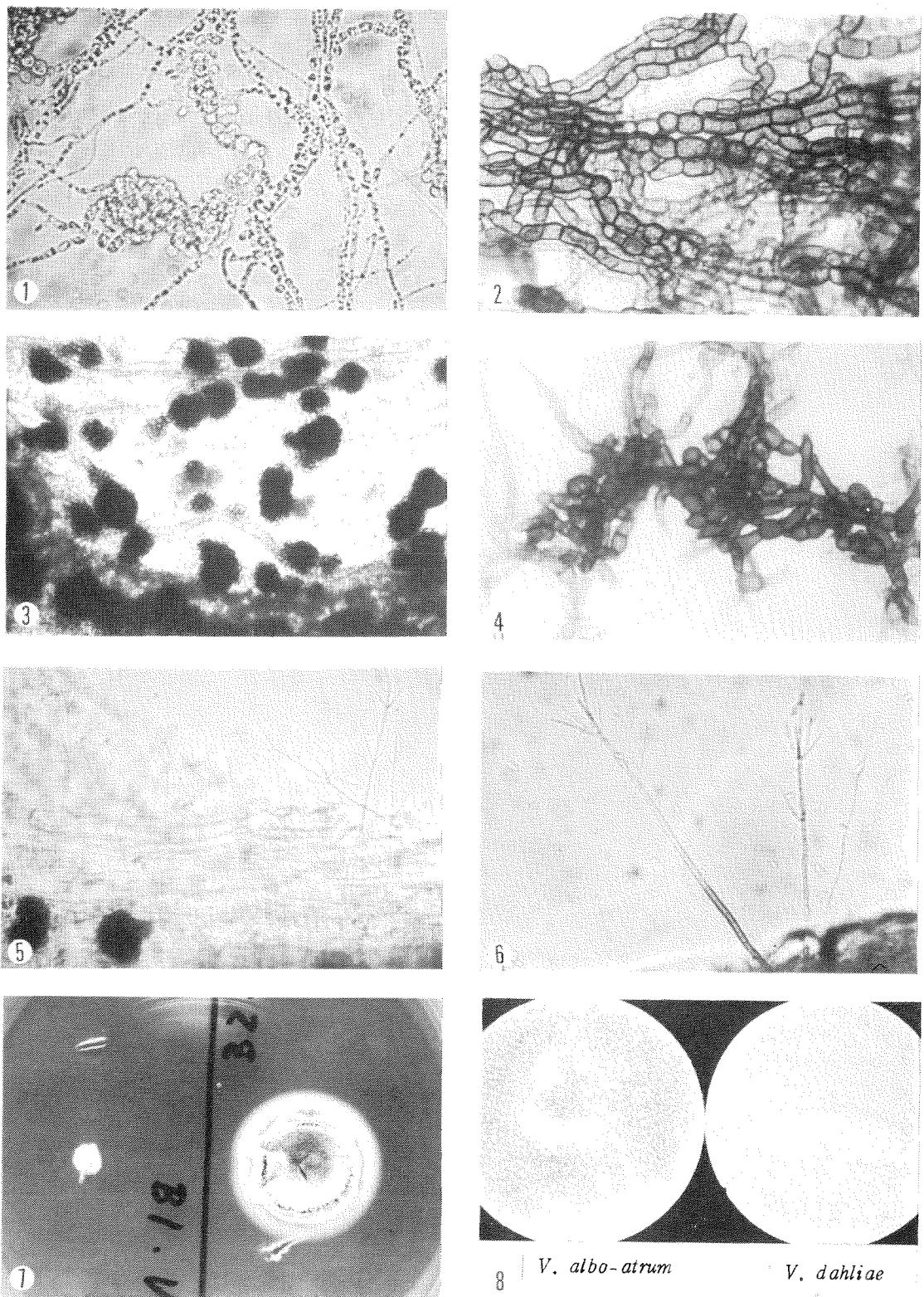
図版 I



図版 II



図版 III



図版 IV

