

Gaeumannomyces graminis (Sacc.) Arx & Olivier var.
tritici Walker によるコムギ立枯病の発生*

宮島邦之** 塚木和男***

1979年、網走管内の連作秋播コムギ畑に白穗症状が目立った。病株の葉鞘は黒変し、子のう殻が多数埋在していた。この子のう胞子由来の培養菌はコムギの根、葉鞘を黒変腐敗させ、同じ子のう殻を形成するので本病害の病原菌とみなした。病原菌の子のう殻は黒色、球形、埋在し、頸部は斜上方に伸び、子のうは一重壁、先端環 (apical ring) があり、束状の8子のう胞子を含む。子のう胞子はやや屈曲し、 $3.3 \times 74 \mu\text{m}$ 。菌糸はほふく。侵入菌糸、菌糸束および単純な菌足 (hyphopodia) を生じ、また phialide の先端に phialidic conidia と phialospores を形成する。これらのことから本病原菌を *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx & Olivier var. *tritici* Walker と同定し、本病はコムギ立枯病 (take-all) であることを明らかにした。また本病の発生状況および被害について記した。

緒 言

1979年、北海道網走支庁管内で連作秋播コムギの穂が収穫期真近になって白穗化する病害が発生した。被害株は草丈、穂実粒数および千粒重が減少して減収をもたらすので、筆者らは本症の病原菌について検討したところ、*Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx & Olivier var. *tritici* Walker による立枯病であることが明らかになった。

本病は従来我が国で *Ophiobolus graminis* として扱われており、北海道内でも発生例がある。しかし、本病原菌の性質については重要な検討すべき点が二・三残されており、また、今後本病はコムギの安定生産上大きな障害となると考えられるので、本病原菌の分類同定、本病の発生状況および被害程度を検討した結果を報告する。

本研究を行うにあたり、試験場の一部を使用させていただいた北見農試土壤肥料科ならびに試料採集に

御援助下さった同農試佐藤久泰専技に厚く御礼申し上げる。また本稿をとりまとめるにあたり、校閲の労を賜わった同病虫予察科長齊藤泉博士、同場長馬場徹代博士に厚く感謝の意を表する。

材料および方法

発生状況と被害調査

発病消長調査は1979年10月～1980年7月までの間北見農試の秋播コムギ畑（連作7, 18年）で行った。網走管内の発生状況は、1980年7月に生育不良な連作コムギ畑（2～12年）を15市町村から111点選び、発病の有無を調査した。被害調査は、1979年7月中旬～下旬に、連作秋播コムギ（品種「タクネコムギ」、「ムカコムギ」および「ホロシリコムギ」）畑を5市町村から7点選び、同一畑内で生育良・不良株をそれぞれ約10株抜取り、病茎率、草丈、一穂粒数、一穂粒重および千粒重を調べた。発病茎は根および地際の葉鞘が黒変腐敗し、埋在した子のう殻が認められるものとした。

分離方法

子のう殻を殺菌水中で押しつぶし、子のう胞子浮遊液をストレプトマイシン (100ppm) 加用素寒天培地上にまきつけ单胞分離した。分離菌株はグルコース加用ジャガイモ寒天培地 (PDA), 25°Cで培養し供試菌株とした。以下の実験には、1979年斜里町来運で採集した被害コムギから分離した单胞分離菌株3菌株（菌株

1980年10月24日受理

* 本報の一部は1979年度日本植物病理学会北海道部会で発表した。

** 北海道立北見農業試験場, 099-14 常呂郡訓子府町弥生

*** 北海道立十勝農業試験場, 082 河西郡芽室町

番号 G 1, G 2 および G 3) を供試した。

接種試験

PDA 培地, 25°C, 14 日間培養菌を磨碎し, 1 ペトリ皿 (直径 9 cm) あて蒸留水 200 ml を加えて接種源液とした。加熱殺菌 (100°C - 30 分) した混合土 (砂 1 : 土 (黒色火山性土) 1) を素焼鉢 (直径 9 cm) に充てんし, 接種源液を約 30 ml 添加してから供試植物の種子を 8 ~ 12 粒播種した。10 ~ 15°C または 15°C の恒温室内に約 20 日間置き, その後温室内に移した。

形態観察

子のう殻の大きさは実体顕微鏡で測定し, 孔口の巾や殻壁の厚さなどは常法により作製したパラフィン切片 (7 ~ 10 μm) について無染色で測定した。子のうの先端環 (apical ring) は 1% コットンブルー水溶液⁸⁾ で染色した。菌足 (hyphopodia)¹⁴⁾ は接種したコムギの葉鞘裏面を観察し, phialidic conidia¹⁵⁾ および phialospores²⁾ はそれぞれ 25°C, PDA 培養の 2 ~ 4, 14 ~ 21 日後に検鏡した。

結果

1. 発生状況と病徵

発病は稚苗期からみられ, 発病畠に連作したとき, 播種 2 カ月後には下葉が葉先から黄化し, 根は数 cm が

黒変腐敗していた。翌春以降には病根数が漸次増加し成熟期近くになると病株は周囲の健全株に比べて草丈が短く, 早期に枯れあがって白穂になり, 坪枯れ状 (patch) に発生した。地際の葉鞘は黒変し, 葉鞘内部には肉眼で子のう殻が認められた。根が黒変腐敗し, 髓部も黒変している場合にはその黒変部から先の根はほとんど枯死していた (Plate I, A.)。これらの被害株は引張ると抜け易い傾向がみられた。

網走管内における 1980 年の発生状況は, 111 カ所の生育不良な連作秋播コムギ畠では, 80.2% が立枯病発生畠であり, 発病畠の病茎率は 1.8 ~ 100% (平均 37.0%) であった。連作年数と病茎率の関係をみると 2 ~ 3 年連作畠は 23 ~ 29%, 4 ~ 5 年連作は 44 ~ 47%, 6 ~ 7 年連作は 17 ~ 27% であり, 6 ~ 7 年連作で発病が少くなるのは白滝村および津別町で顕著であった。

本病は, 成熟期直近になってから下葉から枯れあがり白穂になるが, 銅欠乏症状における穂の出すくみ, 葉の濃緑色化および止葉の巻葉枯死は認められなかった。

2. 宿主範囲

供試 13 植物のうち, コムギ, スムースブロームグラス, マウンテンブロームグラスおよびペレニアルライグラスは発病し, 他の 9 植物は発病しなかった。コム

Table 1 Pathogenicity of the present isolates on cereal and grass plants

Plant tested	Present isolate			a)
	G 1	G 2	G 3	
Wheat (<i>Triticum sativum</i>)	+	+	+	
Barley (<i>Hordeum vulgare</i>)	-	--	-	
Oats (<i>Avena sativa</i>)	--	--	-	
Smooth bromegrass (<i>Bromus inermis</i>)	-	+	+	
Mountain bromegrass (<i>B. marginatus</i>)	-	+	+	
Tall fescue (<i>Festuca arundinacea</i>)	-	-	-	
Meadow fescue (<i>F. elatior</i>)	-	-	-	
Kentucky bluegrass (<i>Poa pratensis</i>)	-	-	-	
Perennial ryegrass (<i>Lolium perenne</i>)	--	+	+	
Italian ryegrass (<i>L. multiflorum</i>)	-	--	-	
Orchardgrass (<i>Dactylis glomerata</i>)	-	--	-	
Timothy (<i>Phleum pratense</i>)	--	-	-	
Rice (<i>Oryza sativa</i>)	--	-	-	

a) Culture no. G1, G2 and G3 were isolated from black leaf sheaths wheat in Shari-cho 1979.

+: Sheaths were blackened and the perithecia were produced. -: no lesion.

ギは接種2週間後から下葉の先端が黄化し始め、4週間後には草丈も短くなった。2~3カ月後には地際の葉鞘が褐色から黒色になり、その後子のう穀を形成した。根は種子根や2次根の皮部、髓部が黒変した。病株は地際部から容易に引き抜け、病勢の激しいものは枯死した(Plate. I. B.)。

スムースブロームグラス、マウンテンブロームグラスおよびペレニアルライグラスは5カ月後には葉鞘が黒変し、病斑部に子のう穀を形成した(Table 1)。

3. 形 態

子のう穀葉鞘表皮下に単独または2~4個が並んで埋在、やや扁平な球形で底が平たく、黒色、直径333~488 μm (平均400 μm)、褐色の菌糸で覆われている。頸部は子のう穀上部より直生または側生して突出し、円柱状、幅は81~137 μm (平均122 μm)、長さ95~244 μm (平均164 μm)。穀壁は厚さ14~34 μm (平均25 μm)、扁平な5~8層の細胞からなり、大きさ3~6×5~8 μm (平均4×6 μm)、外層は黒色、中層は淡色。孔口の幅は44~86 μm (平均73 μm) (Plate. I. C, D)。

子のう 一重壁、長棍棒状、肥厚した頂端内にコットンブルーで染まる2個の構造物から成る環(apical ring)があり、束状の8子のう胞子を含む。大きさは10~12×82~107 μm (平均12×95 μm) (Plate. I. E)。

側糸 無色、糸状、5~6隔膜がある。子のうより長く、123~192 μm (平均149 μm)。先端に向って細まり、基部は7 μm 。

子のう胞子 無色、糸状、やや屈曲し、両端は鈍円、隔壁は3~4で古くなると明瞭になり、大きさは2.5~4.1×61~82 μm (平均3.3×74 μm)。片側または両端から発芽する(Plate. I. F)。

菌糸 コムギの根、葉鞘では褐色の太い(3~5 μm)ほふく菌糸と無色で細い侵入菌糸(0.6~1.0 μm)を生ずる。单子のう胞子分離菌は、PDA培地上で最初、白色、後黒色の菌叢になり、菌糸先端はやや渦状を呈し、また2~7本の菌糸からなる菌糸束を生ずる(Plate. II. F)。気中菌糸は少ない。

菌足(hyphopodia) 葉鞘裏面に生じ、濃褐色単純な橢円形、頂生または間生、大きさは7.4~8.6×9.8~12.5 μm (平均7.7×10.5 μm)、中央に1個の穴がある(Plate. II. A)。

Phialide 無色、やや屈曲し、先端が細く、大きさ2~3×7~13 μm (平均2.4×9 μm)。

Phialidic conidia Phialideの先端に単独または5~6個生じ、無色、单胞、倒卵形で大きさは2~4×5~14 μm (平均3×10 μm)。PDA培地(25°C)で2~4日後に形成する(Plate. II. B)。

Phialospores 無色、单胞、鎌ないし半円形、大きさ1~2×5~7 μm (平均1.2×5.3 μm)。PDA培地上で14~17日後にはPhialideの先端に形成する(Plate. II. C, D, E)。

4. 被 害

連作畑で生育良好なコムギの病害率は0~5%(平均0.6%)であったが、生育不良なものは8.7~93.3%(平均37.2%)であった。それらの収量構成要素は、生育良好なものを100とした場合、生育不良コムギの草丈は65~111(平均90)、一穂粒数51~119(平均88)、一穂粒重31~102(平均75)および千粒重60~101(平均84)であった。

考 察

コムギ立枯病の病徵は立枯(take-all)と白穗(whiteheads)の二症状が知られている。1979および1980年の両年、網走管内で発生したものは一部(端野町川向、同豊実)で立枯症状が認められたが、大多数のものは白穗症状であった。連作秋播コムギ畑では、発病は播種1~2カ月後からみられ、その後翌春から成熟期まで漸次進展するが、特に土壌条件、施肥法などの要因によって、その発生量、程度は大きく影響されることが知られている。

本病は一般に連作2~4年畑で多発し、その後衰退(take-all decline)が起ることが知られている。筆者らの調査結果でも、連作4~5年畑で発病が最も激しく、6~10年連作では発病が少くなる傾向にあり、網走管内の連作畑でも衰退現象の存在が推察される。本現象の主要因については、定説はないが、土壌微生物の作用によるものであることが推察されており、その拮抗微生物を用いた本病防除のための研究が多数行われている。しかし、まだ防除法としては確立されていないので、今後これらの検討が必要であろう。

つぎに、コムギ立枯病菌は我が国では *Ophiobolus graminis* として報告されているが、海外では *Gaeumannomyces graminis* の一変種として扱っている例が多い。そこで筆者らは網走管内で発生したコムギ立枯病菌の分類同定を行い、特に我が国では未報

告であった菌足 (hyphopodia), 子のう先端環 (apical ring), phialidic conidia および phialosporesについて比較検討した。Arx らは、*Ophiobolus* 属のタイプ種は Pleosporales に所属することを明らかにし、Diaporthaceae 新たに *Gaeumannomyces* 属を創設し *Ophiobolus graminis* をそのタイプ種とした⁶⁾。その後 *Gaeumannomyces graminis* は *Linocarpon carioeti* の異名とされ、分類上の問題が提起された^{7,10)}。

Walker¹⁴⁾は、*G. graminis* のタイプ種は *Linocarpon* 属とは異なり、また子のう胞子、菌足、分生胞子および寄生性などから *G. graminis* を 3 変種に類別しており、これは最近広く用いられている。

1979年、北海道の連作秋播コムギに発生した“白穂”症状株の黒変葉鞘には多数の子のう殻が付着していた。この単子のう胞子分離菌は、コムギの根、葉鞘を黒変腐敗させ、自然感染の場合と同様の子のう殻、子のう

Table 2. Morphological characters of the present isolates

Character	Present isolate		
	G 1	G 2	G 3
Perithecia	394 (300–525) × 573 (375–825)	280 (204–340) × 472 (306–646)	378 (230–500) × 543 (300–750)
Ascospores	82 (74–91)	81 (77–91)	79 (74–86)
Hyphopodia	simple	simple	simple
Phialidic conidia	2.9 (2.5–3.7) × 8.6 (6.1–12.3)	2.5 (2.0–3.0) × 7.2 (6.0–9.0)	2.7 (2.5–4.4) × 7.3 (6.1–9.8)
Phialospore	1.0 (1.0–1.5) × 5.1 (4.0–7.0)	1.2 (1.0–1.5) × 5.3 (5.0–5.7)	1.2 (1.0–1.5) × 5.8 (5.0–7.0)

Table 3. Comparision of morphological characteristics of the present isolates with the descriptions of *Linocarpon caricarietii* and *Gaeumannomyces* spp.

Character	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>avenae</i> ^{3, 13)}	<i>G. cylindro-</i> <i>sporus</i> ^{7, 10, 14)}	<i>Linocarpon</i> <i>caricarietii</i>	Present isolate
	<i>graminis</i> ^{14, 15)}	<i>tritici</i> ^{1, 15)}		
Perithecia				
Position	embedded	embedded	superficial	embedded
Body		200–300	300–500	300–400
Neck		100	160–250	90–130
Perithecial wall				
Thickness		25–40	40–55	54
Layers		6–10	6–7	4–6
Cell		2–5 × 7–12	4–12	3–6 × 7–17
Ostiolar canal		25–35	40–50	35
Asci				
Length	128–133	80–100	70–110	65–135
Breadth		10–13	10–15	9–16
Ascospores				
Length	86–140	70–87	65–95	37–69
Breadth		2.5–3.0	3–4	3–6
Septation	10–12	3	5	3–5
Hyphopodia	simple	simple, lobed	simple	—
Phialide	2–4 × 5–26	2–4 × 5–26	2–4 × 5–26	2–4 × 6–20
Phialidic conidia	2–4 × 5–14	2–4 × 5–14	2–4 × 5–14	2–4 × 5–14
Phialospores	1–2 × 3–7	1–2 × 3–7	1–2 × 3–7	—
Runner hyphae		2.5–6.0		1–4
Mycelial strand		3–4		2–4

胞子を形成したので、病原菌であることは明らかである。

本病原菌は、子のうが一重壁、頂端内にコットンブルーに染る2個の構造物からなる環があるので、*Diaporthaceae*^{4,8,11)}に属する。また、子のう殻は厚壁、埋在、頸部は頂生またはやや側生し、子のう胞子は糸状なので*Linocarpon*または*Gaeumannomyces*属に所属すると考えられる。

子のう殻の形態は、*Linocarpon*属が“clypet”(盾状の形態)であることを両属菌の類別に重視した報告^{7,14)}もあるが、一方、類似しているという報告^{7,14)}もあるので、本形態による類別は困難であると考えられる。

両属菌はまた子のうおよび子のう胞子が酷似しているが、ほふく菌糸、菌糸束、菌足および分生胞子(phialidic conidia, phialospores)は*Linocarpon cariceti*では記載がなく^{7,14)}、*Gaeumannomyces*では認められており^{2,14,15)}、本病原菌でも確認される(Table 2)。

従って、本病原菌は*Gaeumannomyces*属と考えられる。一方、*L. cariceti*は*Sphaeria cariceti*の異名とされている¹⁴⁾(Table 3)。

*Gaeumannomyces*属のなかで、*G. leptosporus*は子のう殻表在、頸部が2,500μmであり⁶⁾、*G. cylindrosporus*は子のう殻表在、子のう胞子が37~69μmである⁵⁾ので、本病原菌とは別種である。本病原菌の子のう殻、子のうおよび分生胞子(phialidic conidia, phialospores)は*G. graminis*に類似する。Table 3に示すように*G. graminis*には子のう胞子、菌足および寄生性を異にする3変種がある¹⁴⁾。すなわち、var. *avenae*は一般に子のう胞子が大きく^{3,13)}、var. *graminis*は裂片状と単純な菌足を形成し、var. *tritici*は子のう胞子が65~95μm、単純な菌足を形成する。本病原菌は、子のう胞子61~82μm、単純な菌足を形成し、コムギに強い寄生性があるので var. *tritici*に一致する。したがって、本病原菌は寄生性および形態から*G. graminis*(Sacc.) Arx & Olivier var. *tritici* Walkerと同定される。

本病による被害は、海外では軽微な発生でも約9%，激発では約50%が減収になることが、また我が国でも草丈、一穂粒数、一穂粒重および千粒重に影響し減収することが報告されている。筆者らの結果でも同様に草丈、一穂粒重および千粒重の減少することが明らかになり、また連作畠で多発し易いことから、今後その防除法確立が望まれるところである。

引用文献

- Arx, J. A. von.; Olivier, D. L. "The taxonomy of *Ophiobolus graminis* Sacc". Trans. Br. Mycol. Soc. **35**, 29~33 (1952).
- Brown, M. E.; Hornby, D. "Behaviour of *Ophiobolus graminis* on slides buried in soil in the presence or absence of wheat seedlings". Trans. Br. Mycol. Soc. **56**, 95~103 (1971).
- Chambers, S. C.; Flenje, N. T. "Studies on oat-attacking and wheat-attacking isolates of *Ophiobolus graminis* in Australia". Aust. J. Biol. Sci. **20**, 927~940 (1967).
- Eriksson, O. "On graminicolous pyrenomycetes from Fennoscandia. 2. phragmosporous and sclecosporous species". Arkiv for Botanik **6**, 381~440 (1967).
- Hornby, D.; Slope, D. B.; Gutteridge, R. J.; Sivanesan, A. "Gaeumannomyces cylindrosporus, A new ascomycete from cereal roots". Trans. Br. Mycol. Soc. **69**, 21~25 (1977).
- Iobel, S. H. "Gaeumannomyces leptosporus, new aquatic ascomycete". Trans. Br. Mycol. Soc. **58**, 346~348 (1972).
- Kobayashi, T. "Taxonomic studies of Japanese Diaporthaceae with special reference to their life-histories". Bull. Gov. Forest Exp. Stn. Jpn. **226**, 158~161 (1970).
- Muller, E.; Arx, J. A. von. "Pyrenomycetes: Meliolales, Coronophorales, Sphaeriales". The fungi A, 87~132 (1973).
- 成田武四.“北海道における農作物病害、病害発生の歴的展望および病害目録”. 成田武四(帯広畜産大学). 1977. 277P.
- Petrak, F. "Über die Gattungen *Gaeumannomyces* v. Arx et Olivier, *Halophiobolus* Linder und *Linocarpon* Syd". Sydowia. **6**, 383~388 (1952).
- Skou, J. P. "Studies on the take-all fungus, *Gaeumannomyces graminis*. I. Notes on tax-

- onomy, nomenclature, morphology and identification on varieties". Kon. Vet. Landbohoisk. Aarsskrift, 109–116 (1968).
- 12) 鈴木直治, 笠井久三, 中屋完, 荒木隆男, 高梨友子.“小麦立枯病に関する研究 1. 自然条件下における感染経過”. 農技研報. C7, 1–63 (1975).
- 13) Turner, E. M. "Ophiobolus graminis Sacc. var. avenae var. n., as the cause of take-all or whiteheads of oats in Wales". Trans. Br. Mycol. Soc. 24, 269–281 (1940).
- 14) Walker, J. "Type studies on *Gaeumannomyces graminis* and related fungi". Trans. Br. Mycol. Soc. 58, 427–457 (1972).
- 15) Wong, P. T. W.; Walker, J. "Germinating phialidic conidia of *Gaeumannomyces graminis* and *Phialophora*-like fungi from gramineae". Trans. Br. Mycol. Soc. 65, 41–47 (1975).

Explanation of plates

Plate I

- A. Symptoms of wheat take-all disease.
- B. Symptoms on wheat seedlings by artificial inoculation.
- C. Perithecia grown on wheat leaf sheath.
- D. Longitudinal section of a perithecium.
- E. Ascii with an apical ring visible as 2 refractive bodies in the thickened tip.
- F. Ascus containing 8 spores.

Plate II

- A. Simple hyphopodia on wheat leaf sheath.
- B. Phialidic conidia on PDA.
- C. D. E. Phialospores on PDA.
- F. Mycelial strands on PDA.

Occurrence of Wheat Take-all Caused by *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx & Olivier var. *tritici* Waker in Hokkaido, Japan

Kuniyuki MIYAJIMA* Kazuo TSUBOKI**

Summary

Take-all disease of wheat outbreaked in monocultured winter wheat in Hokkaido prefecture, Japan 1979. The infected plants approaching maturity showed bleached heads (whiteheads) with the black leaf sheaths. In artificial inoculation, the ascosporic isolates infected the roots and lower leaf sheaths with the similar perithecia to those of natural infection. Characters of the causal fungus were determined: Perithecia with a obliquely erumpent neck were black, globose, and immersed. Ascii were unitunicate with an apical ring, and contained 8 spores. Ascospores were hyaline, slender, $2.5-4.1 \times 61-82 \mu\text{m}$ and 3-4 septa. Ascosporic cultures on Potato dextrose agar gave rise to white mycelium which later darkend and marginal growth showed curling back. Dark brown runner and fine hyaline hyphae, mycelial strands and simple hyphopodia were produced on the coleoptiles of wheat seedlings. Phialides were single or in cluster, straight, and tapering to a short cylindrical neck. Phialidic conidia produced from the phialides were hyaline, ovate, tapering to the base and $2-4 \times 6-12 \mu\text{m}$. Phialospores produced from similar phialides were hyaline, lunate and $1-2 \times 4-7 \mu\text{m}$. From the characters described above, it was concluded that the dead bleached heads of winter wheat occurred in Hokkaido was Take-all (Whiteheads) disease caused by *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx & Olivier var. *tritici* Walker (Syn. *Ophiobolus graminis*).

* Hokkaido Prefectural Kitami Agricultural Experiment Station, Kunneppu, Hokkaido, 099-14, Japan.

** Hokkaido Prefectural Tokachi Agricultural Experiment Station, Memuro, Hokkaido, 082, Japan.

Plate I

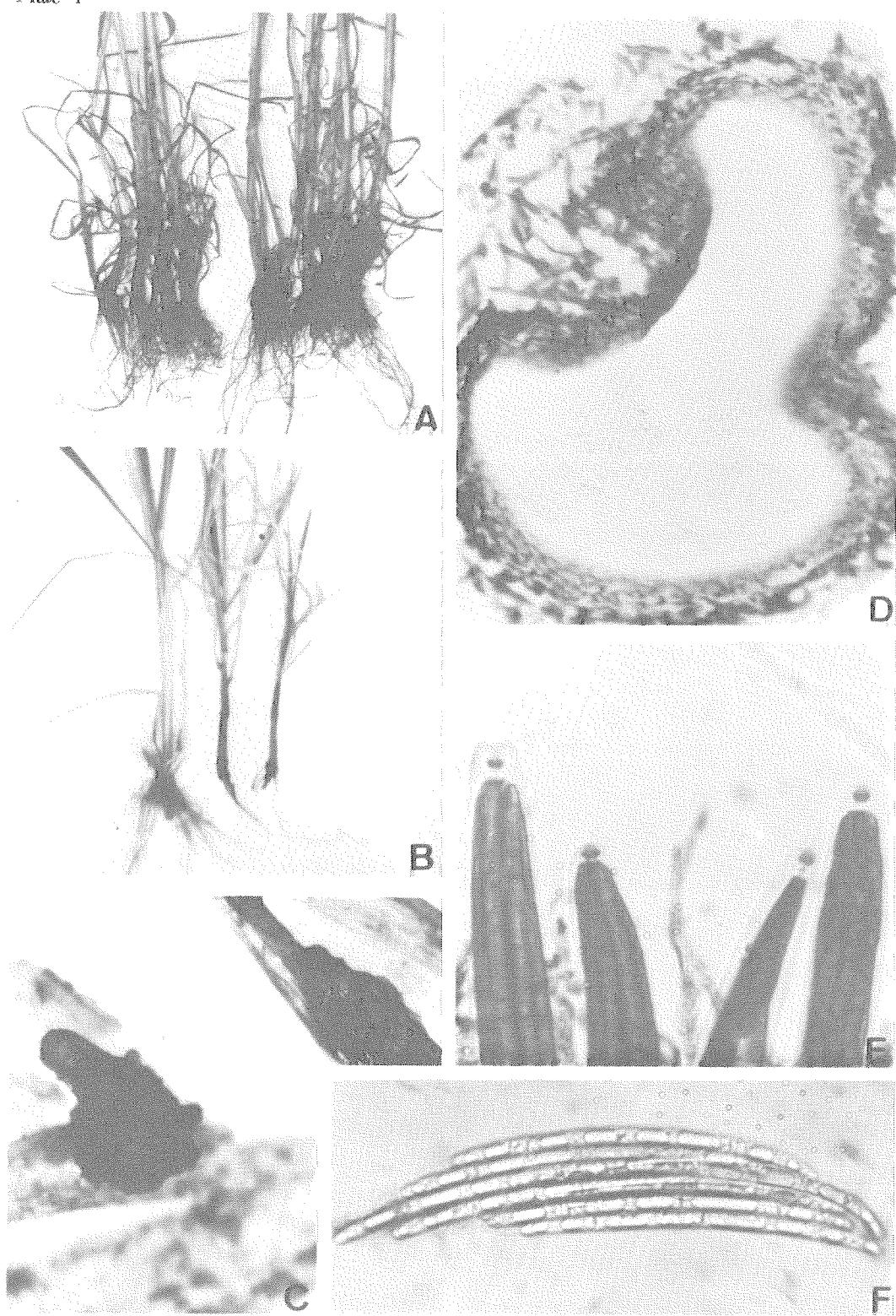


Plate II

