

称号及び氏名	博士（緑地環境科学）	板垣 芳
学位授与の日付	平成28年8月31日	
論文名	宿主植物の環境応答を介したキュウリうどんこ病菌 (<i>Podosphaera xanthii</i>) の発達制御に関する基礎的研究	
論文審査委員	主査	北宅 善昭
	副査	堀野 治彦
	副査	石井 実
	副査	渋谷 俊夫

論文要旨

第1章 はじめに

植物病害の発生過程は宿主植物と病原菌の相互関係によって成立しており、この相互関係は環境要因に大きく影響される。環境要因は、病原菌の様々な発達段階の進行に対して直接的に影響することが一般に知られている。一方で、環境要因は宿主植物の応答を介して間接的にも影響する可能性があるが、そのことについては十分に調べられていない。本研究では、施設園芸特有の環境に注目し、照射光の光質、湿度およびCO₂濃度が、キュウリ (*Cucumis sativus* L.) 実生とうどんこ病菌 (*Podosphaera xanthii*) の相互関係に及ぼす間接的な影響を調べた。施設園芸では、施設内で環境制御機器を用いて積極的な環境調節を行い、自然と異なる環境を作ることによって植物の生育制御を行っている。人工光源やフィルムを用いた光質制御による植物の発育や形態の制御や、CO₂施用による標準大気より高いCO₂濃度による光合成促進などはその一例である。しかし一方で、施設園芸では被覆資材によって施設外との熱や物質の交換が制限された結果として、植物の生育に不適な高湿度や低CO₂濃度条件などの意図しない条件になることもある。このような自然と異なる環境条件は、植物応答を介して間接的に病原菌の発達に影響する可能性があり、そこには施設園芸特有の病害リスクが存在するかもしれない。このことを評価することは、園芸生産における病害の

発生予察や防除をより適切に行う上で重要と考えられる。

第2章 光質に対する植物応答が *Podosphaera xanthii* の発達に及ぼす影響

本章では光質の中でも遠赤色光 (FR) に対する赤色光 (R) の比 (R/FR比) に注目した。育成時の照射光のR/FR比は植物の形態形成に大きく影響する。自然光 (≈ 1.2) よりも低いR/FR比 (< 1.2) に宿主植物が順化することで病原菌の発達が促進されることが明らかにされているが、逆に人工光源やフィルムなどによって自然光よりもR/FR比が高いときの影響は調べられていない。高R/FR比への順化は、葉が厚くなるなど低R/FR比への順化とは逆の特性を示すことから、高R/FR比への順化によって病原菌の発達が抑制される可能性がある。異なるR/FR比 ($=1.2, 5.0$ または 10) に順化したキュウリ子葉における *P. xanthii* の病斑形成を接種試験にて評価した結果、高R/FR比に順化した葉ではR/FR比1.2に順化した葉よりも病斑形成が抑制されることが明らかになった。高R/FR比に順化した葉では、葉全体が厚く、葉面積あたりの乾物重 (LMA) が増大した。これらの特性は陽葉的であり、光質に対する過剰な光順化応答によるものと考えられた。このような宿主葉の光順化が *P. xanthii* の発達に負の影響をもたらしたと考えられる。病斑形成抑制の要因を明らかにするために、*P. xanthii* の分生子 (胞子) の侵入過程、菌糸生育および吸器 (養分吸収器官) 形成を評価した。分生子の侵入過程はR/FR比順化の影響を受けなかった。このことは、宿主葉の構造的特性は *P. xanthii* の発達抑制の主要因ではないことを意味する。菌糸伸長および吸器形成は、高R/FR比に順化した葉ではR/FR比1.2に順化した葉よりも抑制されていた。一般に初期侵入後の発達は宿主葉の非構造的特性に影響されることから、高R/FR比順化葉において *P. xanthii* の初期侵入後の発達が抑制されたのは、宿主葉の非構造的特性によるものと考えられた。

施設園芸での人工光源や光吸収フィルムを用いた光質制御を想定して、高R/FR比の白色蛍光灯を用いた場合、および自然光下でフィルムを用いてR/FR比を高めた場合についても評価した。高R/FR比の白色蛍光灯照射光下あるいは遠赤色光 (FR) 吸収フィルムを用いて自然光のR/FR比を高めた環境下で育成したキュウリ実生において、自然光下での育成したキュウリ実生よりも *P. xanthii* の病斑形成が抑制された。ただし、*P. xanthii* の接種後にキュウリ実生を高R/FR比の光環境下に移動すると、十分な病害抑制効果が得られなかった。これは、光環境が変化したときの宿主植物の再順化が要因であると考えられる。このことから、高R/FR比の光源による病害抑制効果の持続性に留意する必要がある。

第3章 湿度に対する植物応答が *Podosphaera xanthii* の発達に及ぼす影響

施設内の湿度は、植物や土壌からの蒸発散と施設内外の熱・水蒸気交換によって決定され、施設外よりも変動しやすい。湿度環境は、病原菌の分生子の発芽や発達に対して直接的に影響することが知られている。一方で、湿度環境は植物応答を介して間接的にも病原菌の発達に影響する可能性があるが、そのことは十分に調べられていない。キュウリ実生を異なる水蒸気飽差条件下 (飽差

0.4, 2.1または3.8 kPa) で育成し、それらの飽差に順化したキュウリ子葉における *P. xanthii* の発達を接種試験にて評価した結果、高飽差（低い相対湿度）に順化したキュウリ実生では病斑形成が抑制されることが明らかになった。高飽差に順化した葉は、葉全体および表皮組織が厚く、LMAが増大した。これらの特性は、高飽差下での水分損失を防ぐための湿度順化によるものと考えられた。このような宿主葉の湿度順化が *P. xanthii* の発達に負の影響をもたらしたと考えられる。高飽差あるいは低飽差に順化した葉では葉内水ポテンシャルに差はなく、どちらも正常な範囲であったことから、葉内の水分状態は *P. xanthii* の発達に影響しなかったと考えられた。病斑形成抑制の要因を明らかにするために、*P. xanthii* の侵入過程、菌糸生育および吸器形成を評価した結果、分生子の侵入過程が高飽差に順化したキュウリ実生で抑制されていた。このことは、高飽差への順化による構造的な特性の変化が *P. xanthii* の侵入過程に影響したことを意味する。高飽差に順化したキュウリ実生では初期侵入後の菌糸伸長および吸器形成も抑制されていた。初期侵入後の発達は宿主葉の非構造的な特性に影響されることから、高飽差に順化した葉における非構造的な特性も *P. xanthii* の発達に影響したと考えられる。

第4章 CO₂濃度に対する植物応答が *Podosphaera xanthii* の発達に及ぼす影響

園芸施設内の日中CO₂濃度は、換気が限られているときには補償点近くまで低下することがある。CO₂施用は、低CO₂濃度での光合成抑制を回避するために有効であり、その際に施設内のCO₂濃度は1000 μmol mol⁻¹近くになることがある。CO₂濃度は宿主植物の応答を介して病原菌の発達に影響することが知られているが、既往研究では、将来の気候変動下でのCO₂濃度（650–800 μmol mol⁻¹程度）を想定したものがほとんどであり、施設園芸において起こりうるより広い濃度範囲でのCO₂濃度の影響は十分に調べられていない。本研究では、異なるCO₂濃度下（200–1000 μmol mol⁻¹）に順化したキュウリ葉での *P. xanthii* の病斑形成を評価した。病斑形成は、順化CO₂濃度の上昇に伴い、子葉ステージでは抑制され、本葉ステージでは促進された。このことは、CO₂濃度は宿主植物の応答を介して *P. xanthii* の発達に影響することを意味し、さらにその影響は宿主植物の成長段階によって異なることを示す。葉の特性として炭素（C）と窒素（N）の比（C/N比）を評価したところ、子葉および本葉ともにCO₂濃度と正の相関があったため、C/N比の変化から生育ステージによる病斑形成の違いは説明できなかった。生育ステージによる葉の特性の違いとして、本葉では子葉よりもC含量が高いことが認められた。このような子葉と本葉での栄養状態の違いは、葉の役割に起因すると考えられ、このことが *P. xanthii* の発達に及ぼすCO₂濃度の影響が生育ステージによって異なる一因と考えられた。

第5章 総合考察

本研究では、照射光のR/FR比や湿度環境、CO₂濃度が植物応答を介して *P. xanthii* の発達に間接的に影響することを明らかにした。このことは、これら環境

要素が*P. xanthii*の発達に及ぼす影響には、宿主植物の環境応答の影響が内在していることを意味し、それと同時に、環境調節によって植物の特性を変化させることで病原菌の発達を制御できる可能性があることを意味する。高R/FR比や低CO₂濃度など、自然とは異なる条件においても宿主植物の環境応答が病原菌の発達に影響を及ぼすことは、新しい知見であり、このことは施設園芸における植物-病原菌の相互関係を解明するために重要と考えられる。本研究では、宿主植物の環境応答特性と病原菌の発達過程を詳細に調べることで、病原菌の発達が抑制される要因は複数あり、それらは複雑に関与している可能性が示唆された。例えば、高R/FR比の光照射あるいは低湿度環境への順化によって厚くなったキュウリ葉では*P. xanthii*の発達が抑制されたが、それらの葉面における病原菌の発達過程は異なった。高R/FR比の光照射については、高R/FR比に対する過剰な光順化応答によるキュウリ葉の非構造的な特性の変化が感染後の発達を抑制したと考えられ、低湿度環境については水分損失への防御による葉の構造的・非構造的な特性の両方の変化が感染過程以降の発達を抑制したと考えられた。さらに、光質順化においては環境調節によって高まった病害抵抗性の持続性にも留意する必要があることが示唆された。CO₂濃度の影響については、植物の形態的な特徴と*P. xanthii*の発達との関係は、生育ステージによって異なり、そこには植物の栄養状態の違いなど、複数の要因が複雑に関与していることが示唆されている。このような複雑さを解明することは、植物-病原菌の相互関係をより理解し、病害防除をより効果的に行うために重要と考えられ、本研究で用いた方法論や得られた基礎的知見は、そのために有用と考えられる。

審査結果の要旨

植物病害の発生過程は宿主植物と病原体の相互関係によって成立しており、この相互関係は環境要因に大きく影響される。環境要因は、病原体の様々な発達段階の進行に対して直接的に影響する一方で、宿主植物の環境応答を介して間接的にも影響する可能性がある。本研究では、施設園芸における病害防除をより適切に行うための知見を得ることを目的として、照射光の光質、湿度およびCO₂濃度について、宿主植物とキュウリうどんこ病菌 (*Podosphaera xanthii*) の相互関係に及ぼす物理環境の間接的な影響を調べた。本研究で得られた成果の概要は以下の通りである。

1. 植物育成時の照射光中の遠赤色光 (FR) に対する赤色光 (R) の比 (R/FR 比) への植物応答が *P. xanthii* の発達に及ぼす影響を検討した。異なる R/FR 比 (1.2、5.0 または 10) の光環境に順化したキュウリ (*Cucumis sativus* L.) 実生における *P. xanthii* の発達を評価した結果、高 R/FR 比の光環境に順化した葉では

R/FR 比 1.2 の光環境に順化した葉に比べて病斑形成が抑制された。分生子の侵入過程は順化時における R/FR 比の影響を受けなかった一方で、菌糸伸長および吸器形成は、高 R/FR 比の光に順化した葉では R/FR 比 1.2 の光に順化した葉に比べて抑制された。したがって、高 R/FR 比の光に順化した葉において病斑形成が抑制されたのは、*P. xanthii* の葉内侵入後の発達抑制が原因であり、その要因として葉内成分などの非構造的特性の変化が考えられた。施設園芸での光質制御で用いられる人工光源や光選択性フィルムを想定して、高 R/FR 比の光を照射する白色蛍光灯を用いた場合、および太陽光下でフィルムを用いて R/FR 比を高めた場合について同様の検討を行った。高 R/FR 比の白色蛍光灯照射光あるいは遠赤色光吸収フィルムを用いて太陽光の R/FR 比を高めた光環境に順化した植物では、太陽光下で育成した植物に比べて病斑形成が抑制された。

2. 湿度に対する植物応答が *P. xanthii* の発達に及ぼす影響を検討した。水蒸気飽差 0.4、2.1 または 3.8 kPa（それぞれ相対湿度 90%、50% または 10%）に順化したキュウリ実生における *P. xanthii* の発達を評価した結果、病斑形成は順化時の飽差が大きくなるに伴って抑制された。分生子の初期侵入が高飽差に順化した葉で抑制されていたことから、高飽差への順化による宿主葉の構造的特性の変化が病斑形成を抑制した一因と考えられた。高飽差に順化した葉は表皮組織が厚くなっており、このような水分損失を防ぐための構造的防御が分生子の初期侵入を抑制したと考えられた。初期侵入後の菌糸伸長および吸器形成も、高飽差に順化した葉において抑制されていたことから、宿主葉の非構造的特性の変化も病斑形成に影響したと考えられた。

3. 施設園芸で起こりうる広い濃度範囲（200、400 または 1000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ）での大気 CO_2 に対する植物応答が、*P. xanthii* の発達に及ぼす影響を検討した。病斑形成は、順化時の CO_2 濃度の上昇に伴って、子葉ステージでは抑制され、本葉ステージでは促進された。このことは、 CO_2 濃度は宿主植物の応答を介して *P. xanthii* の発達に影響するが、その影響は植物の成長段階によって異なることを意味する。葉の特性として、葉の炭素/窒素比および葉面積あたりの乾物重を評価したが、これらと順化時の CO_2 濃度との関係は子葉および本葉ともに同じ傾向であったため、生育ステージによる病斑形成の違いは説明できなかった。本葉では子葉よりも炭素含量および乾物率が有意に高かった。このような子葉と本葉での状態の違いは、葉の役割の違いに起因すると考えられ、このことが *P. xanthii* の発達に及ぼす CO_2 濃度の影響が宿主植物の生育ステージによって異なる一因と考えられた。

以上、本研究は、物理環境（光質、湿度、 CO_2 濃度）が植物病害に及ぼす影響について、宿主植物の環境応答を介した間接的な影響に注目して調べたものであり、学術的に新しい知見が得られている。施設園芸で起こりうる広い範囲での環境変動の影響を明らかにしたことは特に新規性が高い。さらに分生子の葉内侵入、菌糸伸長および吸器形成といった病原菌の各発達過程を定量的に調べることで、病原菌の発達を抑制する宿主側の要因は構造的、非構造的に複数

あり、それらは相互に複雑に関与していることを示した。物理環境を精密に制御しながら植物の環境応答と病原菌の発達過程を定量的に調べる本手法は、植物－病原菌の相互関係における複雑な環境影響を解明するために、ひいては植物病害の防除や発生予察をより適切に行うために不可欠と考えられる。したがって、本研究によって確立された方法論や得られた知見は農学や環境学の発展に大きく寄与すると考えられ、本論文の審査ならびに最終試験の結果と併せて、博士（緑地環境科学）の学位を授与することを適当と認める。