

## 第 17 回

## 「海藻の病気」

徳田 廣

## プロフィール

## 略歴：

東京大学農学部教授を定年退官後、1990 年から 1994 年まで JANUS に顧問として在籍

## 専門：

海洋の油汚染、海洋生態学、藻類学

## 著書：

- ・ 海藻資源養殖学（緑書房）
- ・ 海藻検索図鑑（北隆館）
- ・ 図鑑海藻の生態と藻礁（緑書房）

## I. アマノリの病気

## [まえがき：アマノリとは]

アマノリ *Porphyra* とは、潮間帯の付着基質上に生育するアサクサノリの仲間の総称である。「浅草海苔」と記す場合は、寿司の海苔巻物などに用いられるアマノリの一種であるアサクサノリの素干品の原材料を意味する。アサクサノリは、植物種としての学名を *Porphyra tenera* Kjellman と称する。

アサクサノリは、現在でも東京湾の千葉県下や有明海の熊本県下で養殖されているが、近年の養殖対象アマノリ種の主流は、アサクサノリからスサビノリ (*P.yezoensis* Ueda) に変わってきている。後者の方が、環境要因の変化に耐性が強く生長が早いので養殖し易いため、生産量を伸ばしてきたのである。

アサクサノリの製品ならびに、これを使った食品は高級食品店で扱われている。アサクサノリは、その学名 (*P.tenera* 柔らかいを意味するラテン語) が物語るように、舌触りが柔らかく、繊細な味である。

スサビノリは、あまり馴染みのない呼称であるが、

こちらは、コンビニ等で売られている握り飯に使われており、舌触りがややこわく、大味である。

平成 21 年度日本水産学会春季大会でのミニシンポジウムに於ける発表によれば、現在、ノリ養殖は年間生産枚数 90 億枚、生産額は約 1,000 億円にまで成長し、種々ある沿岸養殖業の中で、重要な地位を占めている。

我が国では、アマノリの養殖は、以前は東京湾を中心に養殖が行われてきた。養殖に利用されたのはアサクサノリ 1 種であると、されてきている。

野生種を含めて、日本産アマノリ属の分類学的研究は 1897 年に発表された Dr. Kjellman の研究が最初であろう。彼はスウェーデンの Vega 号に乗り組み、北氷洋の北東航路を経由して、1879 年に日本に来て日本各地で海藻を採集すると共に研究材料を集め、それに基づいて、アサクサノリ (*P.tenera*)、ツクシアマノリ (*P.yamadae* Yoshida)、オニアマノリ (*P.dentata* Kjellman)、イチマツノリ (*P.serriata* Kjellman)、マルバアマノリ (*P.suborbiculata* Kjellman) を記載した<sup>2)</sup>。

Yendo(遠藤)(1915, 1916)が千島列島のアマノリについて報告したのに続いて、殖田(1932)による詳細な研究によって日本産アマノリの種に関する概略の知識が得られ、6新種を含む18種が記録された<sup>2)</sup>。

その後 Tanaka(1952)、黒木(1961)、福原(1968)や Miura(1961, 1967, 1968)らの研究によって幾つかの種が追加されて、現在28種のアマノリ属が記録されている(吉田、2000)<sup>2,18)</sup>。

春先に、アサクサノリ葉体上に形成された果胞子(carpospore)が海水中に放出されると、葉体は消失してしまうが、夏の間、アサクサノリが海の何処で、どういう姿で過ごしているのか、長い間不明であった。

ノリ養殖は、湾内の海水の成層が崩れる秋の彼岸の頃、ノリ養殖業者は粗朶ひびを建て、これに底層から表層に移動する潮に乗って移動するノリの種(たね)、すなわち胞子(後に述べる)に核胞子(chonchospore)を付着させ、養殖場に移植して展開してノリを育てるのが、伝統的な養殖法であった。

1949年に英国の K. M. Drew 女史が、チシマクロノリ(旧学名 *P. umbilicalis* J.Agardh、新学名 *P. kurogii* Lindstrom)の果胞子の発芽体がカルシウム質の貝殻に潜入する藻類の中で *Chonchocelis rosa-marina* という紅藻と同様の形状を示すことを明らかにし、アマノリの chonchocelis-phase と名付けて、論文を発表した<sup>3)</sup>。

これによって、日本の藻類学者達に衝撃が走った。急遽アサクサノリの果胞子はどうか、ということとで追試が行われ、Drew 博士と同じ結果を得た。

貝殻の中で夏を過ごしたコンコセリス(chonchocelis)が、秋に(chonchospore すなわち殻胞子)という胞子を形成し、殻外に放出させ、これが発芽するとノリの葉体になることが明らかになったのである。その結果、アサクサノリもチシマクロノリと同じ様な生活史を持つことが解明されたのである。

このような経緯を経て、春に成熟した果胞子をカキ殻などに chonchocelis として潜入させ、この貝殻を夏の間培養し、秋に殻胞子が実った chonchocelis を網ひびを入れた水槽内に移し、放出された殻胞子を網ひびに付け、これを養殖場に伸展してノリ養殖を行う方法に、養殖法は一新された。すなわち、粗朶ひびは現在の網ひびに変わったのである。

網ひびは、張る高さを自由に調節でき、其の上移植が可能であり、ノリの摘採も、手摘みから、効率の良い機械摘みが可能になった。上述のような、海藻学者等とノリ養殖業者等との産学共同の研究がしっかりと組まれた成果として、現在のノリ産業の隆盛が招来されたのである。

### [ノリ部会のこと]

正規の記録の所在は不明であるが、下記の東京湾周辺の大学、都道府県の水産研究機関等が集い、それぞれが選定した定点における栄養塩類、水温の分析、結果等を持ち寄り、毎月その検討会を開き、東京湾における水質、水温等のノリ養殖への影響を解析した。

ノリ部会に参集した研究機関及び研究者は下記の通りであった。

東京大学：新崎盛敏 齊藤雄之助 徳田廣

東京水産大学：片田実、岩本康三

水産庁東海区水産研究所：須藤俊造

都道府県の研究所：

東京都水産研究所、神奈川県水産試験所、

千葉県水産試験所

(担当者がしばしば交代したため人名は割愛する)

夏期に東京湾海水の底層の嫌気層中に形成された亜硝酸塩やアンモニウム塩はノリにとっては有害なのだが、東京湾海水の成層の形成期に台風が来襲すると、内湾水は底層まで良く攪拌されるので、ノリにとって無害になるばかりでなく、栄養源となる硝酸塩にまで酸化されるという事実が海況や水質等の分析の結果、判明した。

秋口に種付けした網ひびを張ると、水質が良好なの

で、あとは水温の低下が停滞なく進行して、特にノリに悪い他の要因が加わらなければ、ノリの作柄は良好で、病気にも罹りにくく、豊作が見込まれるのである。

## (1) 病原微生物の感染によるアマノリの病気<sup>1)</sup>

### ① 壺状菌 *Olpidiopsis porphyrae* sp. nov. の感染によるアマノリの病気

本菌の発見者である故新崎教授は壺状菌を「こじょうきん」と称していた。壺状菌は単独培養できない絶対寄生性の生物のため、ノリとの2員培養下で、感染経過、ノリ細胞中での発達過程、遊走子形成過程などが、光学および電子顕微鏡によって観察が行われた。

また、種レベルの同定に重要な形質とされる宿主特異性を調査するための感染実験も行われ、核にコード18SrRNA 遺伝子およびミトコンドリアにコードされる *coxII* 遺伝子の配列の決定が行われた。

これらの結果を総合的に判断した結果、壺状菌はストメノパイル生物(=不等毛類)、卵菌綱の新種とする事が妥当であると判断し、*Olpidiopsis porphyrae* sp. nov. と命名した(Sekimoto *et al.* 2008)<sup>6)</sup>。

すなわち、これまでに、新崎(1960)<sup>4)</sup>および右田(1969)<sup>7)</sup>が指摘していたように、この生物が卵菌綱 *Olpidiopsis* 属であることを確認し、これを結論付けたこととなった。

壺状菌の 18SrRNA の遺伝子には、グループ 1 イントロンとみられる配列が挿入されていた。この配列の一部の領域は、配列の二次構造やデータベース検索の結果から、他の生物に存在する可能性が極めて低いことが示唆されたため、壺状菌に特異的な配列として認識された。

この配列領域をプライマーとして、PCR 法による特異的な DNA 増幅を確認することで、壺状菌の存在を確認する技術が開発された(海苔壺状菌病原菌検出・定量方法、特開 2005-168359 号、横尾ら)。

これを用いて、佐賀県有明海のノリ養殖場で調査を行ったところ、多くの場合において、ノリの葉状体に

壺状菌の感染病徴が目視確認されるよりも数週間前に、PCR 法による壺状菌の遺伝子増幅が確認された(横尾ら、2005)。

ただし、この検出と壺状病の発生との間には、完全な相関があるとは言えないため、DNA 抽出法の改善や、real Time PCR などを用いた DNA 量の測定を行って、より精度を上げる必要があるとされた。

さらに、ノリ養殖を行っていない夏季の海水サンプルについても、上記の特異的 PCR 増幅法によって調査を行った。その結果、壺状菌の遺伝子が複数のサンプルにおいて確認された。そのサンプル海水中でノリを培養した時に、例は少ないものの、壺状菌の感染が実際に確認された。

壺状菌は、ノリが越夏する時のステージであるコンコセリス体にも感染する事が知られているが、養殖ノリを含むアマノリ(*Porphyra*) 属だけでなく、夏でもよく生育するものが含まれるウシケノリ(*Bangia*) 属への感染も、培養実験によって確認された。

これらのことから、壺状菌が宿主を変えながら季節を問わず感染能力のある状態で海水中に存在する可能性についても考慮する必要があると思われる<sup>1)</sup>。

### [壺状菌による病兆]

低倍率の顕微鏡で観察すると、往々にして肉眼での外観が健全体とほとんど変わらぬノリ葉体に、白点状に少し輝くように見えてやや丸みを帯びた退化細胞が点在するのが見られる。

このような白点は健全細胞群中に現れることもあるが、多くの場合、“白グサレ病” 兆を呈する死細胞に混じっており、また、“赤グサレ病” 斑中にも見られる。なお、葉体上では縁辺近くに多く見られるが、ここだけに限られる訳ではなく、付着部近くや葉体中部位にも見られる。

さらに高倍率にして、白化細胞を見ると、ノリ細胞の色素体が全く消失しているか、あるいは著しく変形

萎縮して、一様にボカしたような淡紅色が淡鮮緑色に変わって一隅に押しやられ、白化細胞内は無色の球状体に占拠されている。

球状体中には極微小の顆粒が多数存在し、また大部分のノリ色素体の残渣は白化細胞内にあるが、一部は球体内に取り入れられている場合もある。これは一種の壺状菌の寄生によるノリ細胞の変化であるが、注意して観察しないと見落としがちである。

健全細胞への菌の侵入初期には一隅に微小の白球が現れるだけで、ノリ細胞には殆んど変化が見られないうが、菌体の生長とともに色素体が次第に侵蝕されて変色、変形するので、細胞内は一様にボカした紫紅色に充たされるようになり、更に菌体周囲が明瞭に観察されるようになると共に退色して、無色化するようになる。

菌の侵入から成体までの生長速度は、外界条件にもよるだろうが、早い時には1~2日内で完了することもある。菌体は1個の細胞内を侵すだけであり、菌糸を出してさらに近隣の細胞を侵すようなことはない。

また、1個のノリ細胞内には1個の菌体が見られる時が多いが、2~3個見られることもあり、特にノリ終期に近い頃の栄養不良気味のノリ葉体上では2~3個見られる場合が多かった。

壺状菌によるノリ成葉体への寄生は、通常はノリの栄養細胞(体細胞)内に見られたが、稀には栄養細胞内だけでなく、雌母細胞や未熟果胞子内にも見られた。しかし、雄性細胞では見られなかった。

なお、壺状菌の寄生は、成葉体上だけでなく、幼い芽や幼葉体上でも見られた。その時期は10月中旬頃~12月初旬頃迄で、殊に“芽イタミ、小芽イタミ”の害がひどいといわれた時に多く見られたが、この時期だけに限られる訳ではなく1月~3月頃迄にも見られた(東京湾内ノリ場での観察)。

壺状菌の寄生は、広く、岩手県宮古湾、山田湾、宮城県気仙沼湾、松島湾、塩釜湾、福島県松川浦、東京湾、伊勢湾、三河湾内等、多くのノリ場産のノリ体上に見られたが、殊に東北地方沿岸の諸漁場産やこれらの漁場でタネ取りした移植ノリ体によく見られた。

東京湾内での壺状菌の寄生は、1935年12月に新崎が初めて発見した。壺状菌の寄生は、近年はより多くなり、分布も広がったように思われる。瀬戸内や有明海沿岸の諸漁場については調査が不十分で、分布は不明である。

これまでの調査によると、本菌は東京以北の沿岸に広く多く生育するように推定されるが、新崎は1952年7月と8月の下旬に北海道有珠湾内の竹ひび上に生育するスサビノリの夏ノリ葉体上でもこれを見たことを、ここで特に付記しておきたい。

壺状菌の出現時期は長く、ノリ幼体が出始める頃から成葉体の衰退期までの全期間に渡るといってもよいほどであるが、多く見られるのは11月初旬頃~1月末頃迄で、出現の多少は年によって変動が見られた。

壺状菌の寄生は、*Porphyra* 属のものとアマノリノ近縁の *Bangia* 属のものでのみ見られたが、一方、ノリと同時に混在して生育しているアオノリ類、アオサ、ヒトエグサ、ヒビミドロ等の緑藻類や、カヤモノリ、セイヨウハバノリ等の褐藻類の体内には見られなかった。

しかし、研究室での培養によってノリ母体から放出された単一遊離細胞の単胞子や、その単胞子から生じた発芽体上では、壺状菌の寄生が見られた。しかも、この寄生は、葉体上の細胞よりもこのような遊離状態のものを好んで侵すように思われるくらい多かった。

果胞子をガラス板上等で放出させた時と、二枚貝の殻上等で放出させた時とでは、発芽体の形状が違うことは周知の通りであるが、菌の寄生の様相にも少し相違が見られた。

すなわち、ガラス板上で出来る糸状発芽体において



は、その原胞子部にも発芽糸の細胞にも壺状菌の寄生が見られるのであるが、貝殻上においては発芽糸体の原胞子部には寄生が見られるものの、発芽糸の細胞で殻内に潜入している *chonchocelis* 体系には寄生は見られず、寄生は殻外にある部分に留まる。

殻上の果胞子で、殻内に潜入前に壺状菌に侵蝕されたものでは、壺状菌体の成長が速いために果胞子内容の大半以上が侵蝕されたものは殻内に潜入する能力を失うが、侵蝕が半分以下のものでは潜入能力を維持し、正常な *chonchocelis* の形成が見られた。

上記のような種々の状態で見られる壺状菌体は、いつも大体同形で、球状または往々やや角のある卵形を呈し、大きさは一個のノリ細胞中の寄生体数によっても違うが、直径  $7.5\sim 13.0\mu\text{m}$  位であり、中でも  $9.5\sim 10.0\mu\text{m}$  位のものが多い。薄い外膜を持ち、体内に多数の微小顆粒を有し、無色であるが、往々にしてノリ色素体残渣と思われるボカしたように淡紫紅色あるいは淡鮮緑色の着色体を取り入れているか、全面が一様に淡黄色に染まったようになっている。

成熟すると菌体の一隅に、寄生体外にまで伸びる短小の突出管を作り、また内容が分割して  $4\sim 16$  個の胞子を作る。胞子は母体内にあるときでも動き回るが、やがて突出管を通して個々に母体外に脱出し、直ちに海水中を泳ぎ回る。

胞子は腎臓形あるいは球塊状など形状不定であり、腹生する 2 本の長い等長の鞭毛を持ち、また体内には  $3\sim 4$  個の微小顆粒を有する。遊泳は方向性を持たず、明らかな趨光性も見られず、しばらく ( $5\sim 30$  分位) 泳ぎ回った後に、鞭毛を失い、静止して球状になる。静止胞子の直径は  $3\sim 5\mu\text{m}$  位で、 $5.5\mu\text{m}$  位のものが多かった。

遊泳中または静止直後にノリ細胞に出会う機会があった胞子はこれに直ちに接着して、穿孔し、寄生した。寄主に会う事ができなかった胞子の大部分は死滅するようであった。休眠して生き残り得る胞子があるかどうかは不祥である。

なお、かかる胞子を作らないで菌体そのまま少し厚くなった外膜を有する休眠胞子になったものでは、寄主が腐敗して消失した後も生き残って、夏越しするものも見られた。この現象はノリ葉体上でも観察されたが、特に遊離胞子またはその発芽体上に寄生したものでは、容易に観察することができた。

休眠胞子が如何にして寄生源になるかについては未だ不明である。稀な現象ではあったが、空虚になったノリ細胞内で菌体の外膜と内容が崩壊して一旦泡沫状に溶けた後に、その中からやがて絡み合う  $2\sim 3$  本の糸状物が形成され、次第にその数が増えると共に絡み合いも複雑になって、寄主細胞内を充たすようになる過程が見られた。

そして、この糸状物は微小顆粒 ( $0.5\mu\text{m}$ ) が数珠状につながった状態になっていた。このような特異現象は、栄養不良状態にあるノリ体上 (1959年3月4日松川浦産) でのみ見られたものであるが、糸状物がその後どのような行動をとるかは、追及できなかった。壺状菌の生活史上で確かに何らかの役割を果たしているのか、或るいは、何らかの異物を見誤ったものであるか等は追及できなかった。

この壺状菌は活物寄生のものであり、未だ人工培地上での純粋分離に成功していない。上述の記述は総じて宿主にある壺状菌での観察に基づいたものであり、しかも未だ不明な点もある。菌体と遊走胞子の形状等から判断して古生菌綱 *archymycetes* 中の *Olpidiopsis* 属中のもので、新種としても大過ないかと思われた。

#### [壺状菌の病原性、被害度についての考察]

上記のように本菌はノリの個々の細胞内に寄生するだけで、菌体が一時にノリ体の相当の範囲に被害を与えるということではなく、またノリ細胞に侵入しても、活物寄生であるから、宿主たる細胞を死に至らしめる訳でもない。

寄生菌体が多い時でも肉眼的には病変を見つけることが難しいこともあって、従来壺状菌の存在は見落

とされがちであったし、その与える被害度についても知られていない。それにしても侵蝕されたノリ細胞は終わりには死ぬから、構成細胞数の少ない幼芽や発芽体では致命的な打撃を受けるし、細胞数の極めて多い成葉体や幼体では生産に影響するような大打撃はないにしても、生育阻害や品質低下等の被害は起こる筈である。

ノリひび網を深く張ってノリを成育する時、ノリ成葉体や幼体においては、往々“白グサレ”病兆を呈する病変細胞と混在して壺状菌寄生が見られる。しかも、病変細胞の出現に先んじてその寄生が起り、これらが付近の健全細胞に白グサレ病兆を誘発していると解されるような経過を追及できる場合もあったが、壺状菌の寄生が白グサレ寄生病変と関係無く起きる場合も見られた。

また、「芽イタミ」又は「小芽イタミ」と呼ばれる病害と壺状菌寄生との関係であるが、前述のごとくこの病害がひどいと言われる時に、壺状菌の菌寄生がノリ幼芽体上によく見られる。しかし、死ぬ幼芽体のすべてに壺状菌の菌寄生が見られる訳ではない。

この病害も最初に気付いたのは、新崎研究室にいた野沢治(鹿児島大水産学部教授)、山崎浩(静岡県水産試験場伊豆分所勤務)等で、1952年と53年の東京都下および千葉県下の諸漁場における被害幼芽の研究によって、従来の赤腐れ病、白腐れ病等とは全然違う病害であることを確認して、上記のように芽イタミ症と命名した<sup>8)</sup>。

芽イタミの主原因は、天候異常、海況異変にあると考えられており、新崎も同一見解をとる。しかし、壺状菌寄生も被害の激化に何らかの役割を持って助演しているものと思われる。

芽イタミの被害発生時やその後のノリ幼葉体は、“鉤形”あるいは“鎌形”に奇形化したり、よじれたものが多いと言われるのも、壺状菌の寄生と関係深いと思われる。前述した通り、壺状菌はノリ母体から放出された果胞子等をよく侵すので、この現象は最近盛

んに行われているノリ人工採苗用の *chonchocelis* を作る時、特にいわゆる“果胞子ヅケ”の作業に当たっては注意すべきことであろう。

果胞子の殻内潜入に要する時日は、外界条件殊に光と温度とに影響される。潜入に日数がかかるとその間に果胞子は壺状菌の被害を受け、*chonchocelis* の形成数の減少が見られた。ところが、果胞子を明所に置き、夜間も電灯照射を追加する長日操作を行い、温度を10℃以上に保つと、2~3日で果胞子の潜入が完了して壺状菌の寄生の害を受けなかった(未発表)。

本菌は出現期間が長いので、東京湾内産ノリ体からの果胞子ヅケ実験では、12月頃~3月末までその寄生が見られた。それ故、果胞子穿入に1週間以上かかった場合、とりわけ果胞子を暗所に置いた場合には存在する果胞子の大半が死滅した事例が多かった。果胞子ヅケ時の取り扱いには本菌の存在を考慮する必要がある。

*chonchocelis* 培養中において起る病害も種々報ぜられているが<sup>9)</sup>、まだ本菌と関係あるものは見当たらない。果胞子内における菌の侵蝕が軽微のときは、侵されていない胞子内容だけが殻内に潜入して正常な *chonchocelis* を作り、菌体は殻外に取り残される事例がよく見られたことから推測しても、このことは肯定できる。

しかし、稀に見られた現象ではあるが、成葉内で起こったような寄生菌体の崩壊、解体と糸状物形成が、果胞子内でも起こるとしたら、*chonchocelis* 体への移行も可能であろうから発病も考えられよう。

また、網ひびを深張りにして乾出時間を短くし、葉体の成長を促進し、細胞数を増やして、健全細胞を多くしてやれば、葉体当たりの罹病細胞の割合を減らし、病兆を軽減できるのではないか(新崎談)。

これらのことを考慮に入れて、成葉、幼葉、遊離胞子等の区別をせずに壺状菌の寄生が見られる全ての場合に、暫定的に、“ノリの壺状菌病” *Chytrid disease*

of *Porphyra* と名付けたい。

なお一言付け加えたいことは、果胞子がガラス板上で作る糸状発芽体に本菌の寄生が起ると、嘗て遠藤<sup>9)</sup>[まえがき：アマノリとは]に既出)が論文中に記載し図示したのものによく似た形状になり、成熟菌体から放出される遊走胞子やその脱出状況も、全く彼が見たことと一致する。

彼が使った材料 *Porphyra leucosticta* var. *suborbiculata* Kjellman は、北海道忍路産であり、研究室も忍路にあったことと、本菌が東北沿岸に広く分布し、北海道では夏季でも見られたこと等を考え併せると、遠藤<sup>9)</sup>が見たのは、岡村等<sup>10)</sup>の推測通り、本菌の寄生およびその遊走胞子を見誤ったものではないかと考えられる。

さらに、遠藤はセイヨウハバノリの遊走子発芽体上にも壺状菌と思われるものが寄生している図を掲示している。しかし、新崎のこれまでの観察では、*Porphyra* 以外の天然藻体ではこの菌の寄生を見つけ得なかった。北海道ではすでに褐藻クロガシラの種類と緑藻モツレグサ種の体上に *Olpidium* または *Olpidiopsis* の寄生が知られているので<sup>10)</sup>、遠藤が図示したものが、ノリを侵す菌とは別種の菌なのか、環境条件が良ければ *Porphyra* 以外のものをも侵し得るのか等が検討すべき点であると思われる。

アマノリの中で暖海種である *P. haitanensis* が自生する中国南シナ海沿岸域ではこの種の養殖も行われており、壺状菌の被害があるようである<sup>5)</sup>。この菌に感染した葉体に手の指が通るくらいの大きな穴が数多く空いた事例が、嚴興洪(Yan Xing-Hon)のよってスライドで紹介され、このノリの製品価値を減ずる大きな要因となっていると、報告された<sup>5)</sup>。

これに比して、我が国では、壺状菌の被害は葉体の細胞のひとつずつが分散して侵され、肉眼では見えないくらいの穴が空くのである。

## ②アカグサレ菌 *Pythium porphyrae* の感染によるアマノリの病気<sup>17)</sup>

ノリのアカグサレ病は *Pythium* 属菌に類似した未知の糸状菌による病気として、我が国で初めて発生が報告された(新崎、1947)。この病気は、その後 *Pythium porphyrae* と命名された(Takahashi *et al.* 1977)<sup>11)</sup>。

アカグサレ菌によるノリ生産の減収は、多い年には2割にも及ぶ。また、近年では、韓国でも被害が発生している<sup>12)</sup>。ここでは、アカグサレ菌の分類と、近縁の作物病原種との生態的な類似性を紹介する。

### [アカグサレ菌の分類学的位置・・・アカグサレ菌の分類学的な類似性を紹介する]

*Pythium* 属菌は、ストメノバイル生物の卵菌綱に属する生物群で、様々な土壌や水域環境に分布し、これまでに少なくとも世界で130種、日本国内では約50種が報告されている。

一般には、農作物の地下部分の病源として知られている。*Pythium* の同定は、遊走子や有性器官の形態的特徴と rDNA-ITS 領域やミトコンドリアの *coxII* 遺伝子などの塩基配列に基づいて行われる。

最近の分子系統学的研究(Matsumoto *et al.* 1999, Martin, 2000, Lévesque and De Cock, 2004)により、本属は糸状の遊走子嚢を作る種群と球状の遊走子嚢を作る種群の2つの大きな分類群に分けられることがわかった。また、これらに属さない複数の小さな分類群があることもわかった。

さらに、Lévesque and De Cock (2004)は、既知の125種の基準株の rDNA-ITS 領域の塩基配列によって *Pythium* 属内の系統群を11の単系統群(=Clade A~K)に整理した。A~Cが糸状の遊走子嚢を、E~Jが球状の遊走子嚢を、DとKがその他の形状の遊走子嚢を形成する。

アカグサレ菌(*Pythium porphyrae*)はClade Aに属する。Clade Aは2つの小系統群に分かれ、*Pythium*

*porphyrae* は、*Pythium adhaerens*、*Pythium chodricola* と共にこれに含まれる。これら 3 種はいずれも海産藻類に由来し、形態や生理性状の僅かな違いで区別される(Lévesque and De Cock, 2004)。*Pythium adhaerens* は、アオサ類などの藻類の他、テンサイなどの農作物にも病原性を持つ(Sparrow, 1932)。

なお、北米の養殖ノリの病原とされる *Pythium marinum* は *Pythium porphyrae* の異名同種と考えられる(Fujita 1990, Park *et al.* 2000, 2001)。Clade A 内のもう一つの小系統群は、*Pythium aphanidermatum* と *Pythium deliense* の 2 種から構成される。

両種は 43°C までの生育が可能で、温暖な地域の作物の重要病原として知られる。両種とも、*Pythium porphyrae* と同様の糸状の遊走子嚢を形成するが、その膨らみが大きいので区別できる。また、菌糸の生育温度や生育速度でも容易に識別できる。

#### [アカグサレ菌と近縁作物病原種との発生生態の類似性]

アカグサレ菌は、水温が高い時に、降雨などで海水の塩濃度が下がった際に遊走子が活発に放出され、大きな被害に発展することが多い。このような水中の塩濃度の変化に伴う遊走子の活発化による被害拡大は、同じ Clade A に属する *Pythium aphanidermatum* の養液栽培での野菜類の病害でも見られる(Tojo, unpublished)。

#### [アカグサレ菌の抑制法]

養殖場ではアカグサレ菌体もノリ葉体も共に、潮の干満で、毎日 2~4 時間位ずつ空中に干出するように網ひびを張っている。このような毎日の短時間の干出が菌体にどのような影響を与えるかを見るために、毎日 2、4、6 時間ずつ網ひびを空中に露出させたときの状態を観察してみた。

菌糸の生長は 2 時間ずつの露出でかなり阻害されるが、ノリ葉体は毎日 2~4 時間位露出する所で健全成長が見られる。このことから、干出に対して、菌体

はノリ葉体に比べて弱いことがわかる。毎日 6 時間ずつの干出では、両者ともに 4 日位で死んでしまう。

このような露出に対する抵抗性の違いを利用して、菌体の成長を抑制することが出来よう。すなわち、アカグサレ菌に感染した網ひびを少し高目に張って、露出時間を増やしてやれば良いわけである。

#### [まとめ]

アカグサレ菌は、分類的には *Pythium* 属菌の Clade A に属する藻類寄生性の種群の一種と位置づけられる。ノリ養殖の環境に対する適応力が高いため、分布域を拡大させたと考えられる。近縁の植物病原種との生態的な類似性も見られることから、それらの防除法が新たな対策の参考になるかもしれない。

#### ③スミノリ病原体によるアマノリの病気

有明海のノリ養殖冷凍網期においてこれまでに被害を及ぼしているスミノリ病は、ノリ葉体にスミノリ病原体が感染することにより発病する細菌性疾患とされている(川村、1994)<sup>13)</sup>。

スミノリとは、ノリ葉体を漉いて海苔にした時、「テリ」(光沢)の無い、炭や墨のような色を呈している病兆として確認される海苔のことである。

本病による被害を軽減するためには、漁場海水中やノリ葉体上に生存する本病原菌を早急に検出し、それに応じて対策を講じていくことが重要である。

本病の防除方法として酸処理等が行われているが、一方では新しい防除技術の開発も求められている。すでに農業分野では、細菌のみを宿主とするウイルスで、宿主特異性が非常に高い(バクテリオファージ)の生物学的特徴を利用して、病原細菌のモニタリングが行われている。



## [アマノリノのスミノリ病をファージにより

### 探索と防除する Ⅱ]

また、近年、ファージによる牛乳、カキ及び生ハムなどの生鮮食品の殺菌消毒方法の開発と実施が、欧米諸国で注目を集めている。ここでは、ファージを利用したスミノリ病菌の検出および本病の微生物学的防除の可能性について述べる。

## [スミノリ病菌の分離]

2002年にスミノリ病発病葉体から分離した細菌(H14LY株)の病原性を発症試験により確認した後、16SrDNAの塩基配列に基づく同定と系統樹解析を行った。その結果、本菌は、これまでに報告されている*Flavobacterium*属細菌とは異なる属の細菌で、愛知県で報告されている菌種とも異なる菌であることが明らかになった。

さらに、これまでに分離された数株の発症細菌の同定結果から、本病は複数の細菌種が原因細菌となりうる日和見感染症の可能性が示唆された。

## [ファージによるスミノリ病菌の検出]

有明海のノリ養殖場で採取した海水から、本病の病原細菌(H14LY株)および本菌を宿主とするファージ(溶菌斑の出現数)を検索し、両者の関係を検討した。その結果、本病菌の出現とファージの出現がほぼ一致したことから、本病菌の動態にファージが関与していることが強く示唆された。

さらに、ファージ(溶菌斑の出現数)を指標として、本病細菌の検索を行った場合では、従来の細菌数直接計測法(20℃で10日間)より短時間(同温度で1~2日)で検索可能であることが認められた。

## [ファージによるスミノリ病の防除]

本病菌(H14LY株)を宿主として、有明海の海水および海底泥からファージの検索を行った結果、溶菌斑(プラーク)の異なる3種類のファージ(U1, U2, U3)が分離された。分離したそれぞれのファージの感染細菌当りのファージ放出量(burst size)および感染からファージ放出が開始されるまでの時間(暗黒期)を一般

増殖実験から求めた。

その結果、ファージU2が、H14LY株に対して最も高い感染力を持つことが明らかになった。そこで、スミノリ病菌を人為感染させたノリ葉体に対して、U2による本病の感染防止実験を行った。

その結果、細菌感染直後にファージを添加した処理区では無処理区と比較して、明らかに本病菌に対する感染防止効果が認められた。さらに、細菌感染24時間後にファージ処理した場合においても、スミノリ病の発病防止効果が認められた。

以上のことから、ファージによる本病の微生物学的防除の可能性が示唆され、酸処理に代わる環境に優しい新たなスミノリ病防除方法として期待される。

## (2)非寄生性病のアマノリの病気<sup>14)</sup>

非寄生性病とは、海水の性状や海況等の悪変のためにノリ自体が生理障害を来すことが原因と思われる病気のことである。病葉の体表に往々にして珪藻類、藍藻類(現在の呼称はシアノバクテリアCyanobacteria)、細菌類アクチノミセス類等の多量の着生が見られるが、病患部だけでなく、健全部の表面にも同等に付くから、これらの付着生物は病気の主因ではなく、アマノリの非寄生性病はノリ葉体が弱ってきた後で二次的に発生するものらしい。

病部の細胞は変色、変形して死んでいるだけで、寄生物らしいものを含んでいない。ノリ体の先端部から順次に白変して崩れ失せていく「白腐れ」や、ノリ体の所々に円い穴があく「穴腐れ」等があるが、中でも広範囲に起り、大きい被害を与えるのは「白腐れ」である。

### ①アマノリの白腐れ病

早生品種の多い所でよく成長したノリの先端の方から次第に赤変や白変した後、崩れ失せて小さくなっていく病気である。罹病するのは低づきの長く伸びた成葉のみで、高づきの小葉は殆んど侵されない。

例年11月中旬頃から12月中旬頃の期間に起り、

伝播速度は割り合いに遅いが、暖冬で静穏無風の日が続く年に被害が大きくなる。普通、年が明けて寒気が厳しくなると、病期は止み、生き残ったノリが健全に生育して生産は回復する。

病患部を仔細に検鏡しても紫紅色または無色になった死細胞群が見られるだけで、細胞内には寄生物が見付からない。発病葉が、一定の高さ以下の成葉に限られることや、発生期が大体どこでも年々一定していること等から、潮位との関連が推定される。

元来海水位は干潮、満潮で上下し、其の高さは、昼と夜で、大潮時と小潮時で、又さらに季節により変動する。変動の周期は大体年々定まっており、最干潮水位は、春から夏には昼間が夜間より低く、秋から冬にはその逆になる。

11月～12月頃は一年中で一番昼間の干満差が少なく、且つ干潮水位の高い時分で、秋のひび立て頃より約30～40cm高くなる。それで、ノリ生育に適当な高さでは、昼間全く干出しない日もあり、たとえ干出しても時間が短くて干出不足、受光不足の状態になる。

ノリ体は一般に干出状態では不健全な伸張をして、徒長気味になるが、それが嵩じて「白腐れ」が起るものと推定される。それ故、潮候（潮の満干（みちひ）する時刻。しおどき）に気を付けてノリ体に十分な干出受光を与えるように、ひびを30～50cm位上げれば、「白腐れ」の被害を免れることができる。

しかし、ひびの吊り上げ開始期、継続期間、高さ等は、年や場所により相違があるので注意を要し、寒気が厳しくなる1月頃迄も上げておくと却って夜間寒冷時の干出過多のために、「寒いたみ」を来たす恐れがある。

## ②アマノリの穴腐れ病

東京湾のノリ場で多く見られる病害で、発生時期は不定だが、前記の白腐れ病と同時期あるいは少し前に起る。成葉体でも幼葉体でも起こり、発病葉や着生腐葉体は低いところに多いが、必ずしもそこだけとは限

らない。葉体全体に赤色小斑が散在して生じ、やがてそれが崩れ去って、丸みがある穴が点々と空く。

罹病しても脱落消失するとは限らず、ひびの上に残存して一時伸張が止まるが、やがて回復し、伸張していく。大雨続きの後で、川水の影響を強く受けたと思われるような区域に多く現れる。病患部を見ると、紫紅色や緑色に変色し、崩壊変形した死細胞が円形または不定形な群をなして並び、往々中心部から無色或いは紫紅色の原形質糸が放射状に出て、各細胞間を連係しているが、ひどくなると中心部から崩れ、脱落して穴が開く。原因は *Labyrinthla* sp.(変形菌)の寄生らしいとも言われるが、発病状況、病害の発生、伝播状況等から見て、非寄生性のものと見た方がよく、新崎研究室の野沢洽治、ユリ子夫妻の研究で発病機序が明らかにされた。

ノリ体表を針先や歯ブラシ等で突ついたり、ノリを細砂と共に振って、ノリ体表に極微細な傷をつけた後に、低塩分の海水中に漬けると、傷を受けた部分の細胞が原形質吐出を起こして、まず崩壊し、次いで同様な変化が順次に隣細胞に起こって、放射状に拡がって行く。

浸ける海水濃度の差違、またノリ品種によって、細胞の死に方、変形の進捗様相等に相違はあるが、海水中で得られる「穴腐れ」の病徴と全く似た状態になることが確かめられた。

天然での「穴腐れ」の発病は、恐らく大雨後の河川の出水で流れてきた土砂の細粒でノリ体が傷を受けると共に、低塩分の海水に浸かる等の悪条件に曝されるのが主原因と考えられる。対策は、ヒビを吊り上げて、干出を充分与えると良いが、なお、Mn、Caやその他原形質膜を強化させる薬剤の散布も提案されている。

## (3)原因不明のアマノリの病気<sup>14)</sup>

同様な病徴を呈する病葉が種々異なる条件下で現れて、真の原因が何であるか未だ確定されていない病気について述べる。

①チリメン、ちぢみ、フカ等と呼ばれるアマノリの癌状腫

葉面一面に異常分裂した細胞群からなる癌状腫が無数に発生したり、癌状腫は出ないが、葉片全体が不規則に細かく凹凸した病徴を示す病気である。死ぬことはないが生育が著しく遅れ、また製品が「荒びて」光沢がなく、品質低下をきたす。

大きい成葉の罹病が多いが、往々小さい幼葉が罹病することもある。発病時期は2~3月頃が多いが、10~11月のこともあり、また場所も河口近くの区域や奥まった海水の流動が少ない区域に多い。しかし、そのようなところだけでも限らない。

故藤山虎也広島大学教授<sup>15)</sup>はレントゲン照射や火薬工場からの廃水によっても同一の病徴が起ることを確認した。その他の原因、例えば海水の停滞、塩分関連等でも起ると推定されている。

一緒に混生するアオノリ類、ヒトエグサ等には病害が起らないので、アマノリ自身の性質と関連した特異な現象と考えられる。潮通しのよい処に移すと少しは回復する。

②アマノリの芽痛み病

発芽後間もないノリ葉体から4cm位の幼体が赤変または白変し腐死流失する病気で、細胞が萎縮、変色し、死んでいる場合が多く、死細胞の中に往々 *Chytrid* の寄生も見られる。以前はあまり注目されなかったが、昭和27年秋に東京湾内の各処でこれによる大被害が起き、その後注意していると、年々小規模の被害は続き、昭和30年秋には再び大被害が見られた。

芽痛み病が発生すると10~11月頃の秋芽が全滅するから、年内の新海苔は採れず、11~12月頃に新しく着く晩成芽が普通に生育し、年が明けると作柄は回復する。

*Chytrid* は寄宿細胞の個々に寄生し、前記の *Pythium* とは違い、菌糸を欠いた嚢状で、成熟すると2本の鞭毛を有する遊走子を出す。その寄生は東京湾

以北、特に東北沿岸と北海道のノリでよく見受けられ、大きいノリには致命的なものとはならないが、細胞数の少ない幼芽にとっては致命的なものになる。その被害の発現状況、経過、海水の状態、気象状態等が芽痛み病の発現に響くのであろう。

被害の大きかった年には、10月~11月頃に多雨だったり静穏無風の天候が長続きしたりしており、そのような時は、外海水との交代や混合が不十分で、低塩水塊がノリ場付近に長く滞留したり周期的に来襲する等のことが予測されるが、実際の観測結果からもこれが推定される。

真原因はまだ掴みえないが、対策としては、網ひびを高く吊り上げて干出を充分与えると良い事がわかっており、実施して効果を上げている。

以上が殆んど毎年起こる病害であるが、その他にも、不測の海況異変その他で不時に起るものもある。なお、特に我が国の経済の高度成長期においては、環境への配慮不足から、工場廃水、船舶からの油の流出、田畑へ蒔いた農薬の海への流入などによる被害もしばしば起ったが、近年では環境への関心が高くなり、汚染物質の流入事故は激減してきた。上記の病害死の場合と環境汚染物質による被害の場合とでは、いずれが原因であるかは明確な識別が可能である。

II. 養殖ワカメの細菌由来の病気<sup>16)</sup>

(1)細菌由来の養殖ワカメの病気

①ワカメの穴あき症

“穴あき症”が知られている。穴あき症は、宮城県気仙沼湾を中心とした海域で養殖されたワカメで見付かったもので、穴あき症になったワカメの葉には、組織が崩壊して出来た穴が散在しており、症状がひどくなると裂葉部は流出してしまう。

穴あき症を発現する細菌は *Pseudomonas* 属、*Moraxella* 属、*Vibrio* 属、*Flavobacterium* 属、その他の細菌など多菌属にわたっており、特定の菌種はまだ見付かっていない。

この症状が発現する原因としては、環境が悪化することによってワカメに生理低下が生じ、その結果環境水中に常在する多菌属にまたがる上記のグラム陰性菌の感染が起こって、穴あき症状を呈するのではないかと考えられているが、未だ充分解明されているわけではない。

なお、養殖ワカメの軟腐性穴あき症の罹患部から分離した細菌の中から、近年、北海道におけるコンブの穴あき症の原因菌の可能性が高いとして注目されている海洋細菌 *Pseudoalteromonas elyakovii* が数株同定されたという実験結果を、藤原孝行氏(岩手県水産技術センター増殖部主任研究員)が平成 14 年に報告している。

動物の寄生による養殖ワカメの穴あき症は、別項で後述する。

## ②壺状菌によるワカメの芽落ち症

細菌感染症としては、穴あき病の他に、壺状菌 *Olpidiopsis* sp. によるワカメ幼芽の芽落ちがある。これは壺状菌がワカメ幼芽の細胞内で増加して次々に細胞を破壊し、遂には幼芽を枯死させてしまう症状で、結果的にワカメの生育個体数の減少や芽落ちが生じる。この病気は岩手県と宮城県で発見されたが、水温が 16℃以下の時期に見られる。

この芽落ち症は函館市周辺のワカメ養殖場でも発生し、3~4 月にかけて大きく成長したワカメに見られるために、その品質低下により、生産への被害が大きい。

## (2)細菌由来以外の養殖ワカメの病害

### ①動物の着生や寄生による症例

動物の着生や寄生によるワカメの被害が報告されている。軟体動物のノミハマグリ、マルスダレガイ上科マルスダレガイ科ノミハマグリ亜科の二枚貝 *Turtonia minuta* がワカメの葉部に群棲してワカメの品質を低下させる例などがある。

動物の寄生による養殖ワカメの穴あき症としては、節足動物のタレストリス属の一種 *Talestris* sp. がワカメの葉部に穿孔して寄生する事によって、ワカメに穴が空いた状態になってしまう例が報告されている。さらに、海藻穿孔性甲殻類コンブノネクイムシ *Ceinina japonica* がワカメ芽株の茎部(中肋)に穴を空けて寄生する事に依る例や、吸管虫類スイクダムシ *Suctorina* による寄生の例も報告されている。

### ②植物の着生や寄生による症例

褐色藻類のワカメヤドリミドロ *Streblonema acididioides* が寄生することにより生じた被害では、ワカメ葉部の所々に茶褐色の斑点が出来、時にはその組織が崩れて穴が開くこともあり、一見穴あき症に似ている症例が報告されている。

ワカメヤドリミドロによる被害は、岩手県、宮城県、福島県のワカメ葉体から見付かったが、その後、北海道、山口県、長崎県のワカメ葉体からも見付かっており、ワカメヤドリミドロは日本全国に分布していると思われる。

2011 年 1 月

### 参考文献

- 1)本多大輔(2009)壺状菌の分類と漁場における探索、日本水産学会誌、75、5、908-909pp.
- 2)能登谷正浩(2000)海苔の生物学、成山堂書店、172pp.
- 3)Drew, K.M.(1949)Chonchocelis-Phase in the Life-History of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kutz. Nature, 164, 748-749pp.
- 4)新崎盛敏(1960)アマノリ類に寄生する壺状菌について、日本水産学会誌、26、543-548pp.
- 5)馬家海(Dr. MA Jiahai)(2010)中国におけるノリ生産と加工の動向、第9回日本応用藻類学会春季シンポジウム要旨集、35pp.
- 6)Sekimoto, S. et al. (2008)Taxonomy, molecular phylogeny,



- and ultrastructural morphology of *Olpidiopsis porphyrae* sp. nov. (Oomycetes, Straminipiles), a unicellular obligate endoparasite of *Bangia* and *Porphyra* spp. (Bangiales, Rhodophyta). *Mycological Research*, 112, 3, 361-374pp.
- 7) 右田清治(1969) 養殖アマノリの壺状菌病について、長崎大学水産学部研究報告、28、131-145pp.
- 8) 山崎浩、小井戸良雄、伊藤茂(1956) 最近の都下における海苔不作原因およびその対策(プリント)
- 9) Yendo, K. (1919) The Germination and Development of Some Marine Algae. II. *植物学雑誌*、33、393、171-184pp.
- 10) Okamura, K. *et al.* (1920) Preliminary Notes on the Development of the Carpospores of *Porphyra tenera* Kjellman. *植物学雑誌*、34、405、131-135pp.
- 11) Takahashi, M. *et al.* (1977) *Pythium porphyrae* Takahashi et Sakaki, sp. nov. causing red rot of marine red algae *Porphyra* spp. *Transactions of the Mycological Society of Japan*. 18, 3, 279-285 pp.
- 12) 東條元昭(2009) ノリアカグサレ菌の分類学的研究、日本水産学会誌、75、5、910-911pp.
- 13) 川村嘉応(1994) 養殖ノリのスミノリ病に関する研究、佐賀県有明水産振興センター研究報告、16、29-98pp.
- 14) 新崎盛敏(1960) アサクサノリの病害とその対策、植物防疫、10、6、243-246pp.
- 15) 藤山虎也(1957) アサクサノリ癌腫の細胞化学的研究、水産学集成、東京大学出版会、829-840pp.
- 16) 徳田廣、大野正夫、小河久朗(1987) 海藻資源養殖学、緑書房、354pp.
- 17) 新崎盛敏(1947) アサクサノリの腐敗病に関する研究、日本水産学会誌、13、74-90pp.
- 18) 吉田忠生、吉永一男、中嶋泰(2000) 日本産海藻目録(2000年改訂版)、藻類、48、113-166pp.