

# Uromyces 菌

中興大学（台湾）植物病理学系 鍾<sup>しょう</sup> 文<sup>ぶん</sup> 鑫<sup>きん</sup>  
花き研究所生産利用部 月<sup>つき</sup> 星<sup>ほし</sup> たか 隆<sup>たか</sup> 雄<sup>お</sup>

## はじめに

*Uromyces* 属は担子菌門原生担子菌綱サビキン目に属する糸状菌で、これまでに世界中で約 600 種が報告されている。*Uromyces* 属さび菌は単子葉および双子葉植物の双方に寄生し、世界中に広く分布する。本属菌はさび菌類では *Puccinia* 属に次ぐ大きな属とされており、主にマメ科、ネギ科、ユリ科（狭義）、トウダイグサ科等に寄生し、生活環も様々である。特に、マメ科に寄生するさび菌の種類は *Puccinia* 属菌がわずかであるのに対し、*Uromyces* 属菌は非常に多いが理由は不明である。*Uromyces* 属さび菌にはいくつかの経済的に重要な種類が含まれており、例えば、インゲンマメ類に寄生する *U. appendiculatus*、ソラマメ類の *U. pisi*\* と *U. viciae-fabae*、アルファルファの *U. striatus*、クローバ類の *U. trifolii-repentis*、テンサイの *U. betae*\*, ヒヨコマメの *U. ciceris-arietinus*\*, カーネーションの *U. dianthi* などがある（DUKE, 1981; THURSTON, 1998, 上記の\*は日本未発生）。

*Uromyces* 属菌の形態的特徴は、植物の表皮直下に球形の精子器を形成し（0 期）、精子と他の精子器の受精毛との交配により、同じ部位に表皮を突き破って突出する壺状のさび胞子堆を形成し、内部の胞子柄上にさび胞子を多くの場合鎖生する（I 期）。夏胞子堆は飛散したさび胞子が同種あるいは異種植物に感染して形成され、表皮を破って突出し、内部の胞子柄上に有色、表面刺状、発芽孔明瞭な夏胞子を単生する（II 期）。冬胞子堆は夏胞子堆と同じ部位に形成され、表皮を破って突出し、有色、単室、1 発芽孔の冬胞子を単生する（III 期）。冬胞子は発芽して外生、1 細胞の担子胞子を形成する（IV 期）。*Uromyces* 属菌すべてがこれらの 5 世代を形成するのではなく、上記の 5 世代があるもの（長世代型）と 1～2

種の胞子で世代を繰り返すもの（短世代型）が混在する。*Uromyces* 属菌はすべての世代を同一植物上に形成する場合も多いが、0, I 期世代を形成する中間宿主としては、マメ科寄生菌ではトウダイグサ科植物が、ユリ科寄生菌ではキク科が、イネ科寄生菌ではキンボウゲ科が報告されている。

近年、リボソーム RNA 遺伝子（rDNA）による分子系統解析により、多くの菌群において種など分類群間の類縁関係が明らかになりつつある。ZAMBINO and SZABO (1993) はイネ科に寄生する *Puccinia* 属さび菌について系統解析を行った。また、MAIER et al. (2003) は 28S LSU (large subunit) 領域を用いて、さび菌全般について系統解析を行った。しかし、現時点ではさび菌の分子系統解析はまだ不十分である。*Uromyces* 属さび菌については PFUNDER et al. (2003) と CHUNG et al. (2004 a; 2004 b) が、rDNA-ITS (Internal transcribed spacer) および 5.8S 領域の塩基配列を用いて分子系統解析を行い、その結果マメ科に寄生する一部 *Uromyces* 属さび菌の系統関係が明らかになった。

本稿では、マメ科およびユリ科などに寄生する *Uromyces* 属さび菌の rDNA-ITS 領域の塩基配列に基づく系統解析結果を示すとともに、分子系統によるグループ化と胞子形態、宿主植物等との関係を紹介したい。

## I リボゾーム DNA-ITS 領域の配列に基づく系統樹

マメ科とユリ科で発生している *Uromyces* 属さび菌を主な対象に、日本 DNA データベース (DDBJ) から取得した 16 種の ITS1 + 5.8S rDNA + ITS2 配列データおよび筆者らのデータに基づいて分子系統解析を行った。塩基配列のアラインメントは公開ソフトウェア Clustal X で行い、近隣結合 (NJ) 法による分子系統樹は解析ソフト PUAP により作成した。Outgroup は *Puccinia boroniae* とした。その結果、マメ科、トウダイグサ科、ネギ科およびユリ科で発生している *Uromyces* 属さび菌は大きく四つのグループにまとまり、マメ科に寄生する

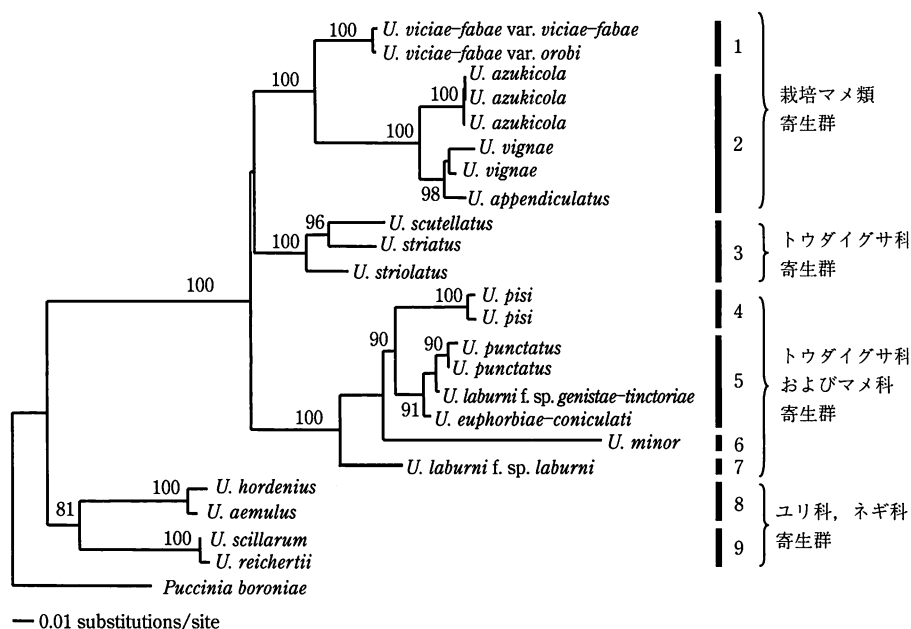


図-1 *Uromyces* 属及び菌の rDNA-ITS 領域に基づく NJ 法による分子系統樹 (分岐点の数値: ブートストラップ確率)

*Uromyces* 属及び菌とユリおよびネギ科に寄生する *Uromyces* 属及び菌とは別のグループに分類された (図-1)。また、マメ科に寄生する *Uromyces* 属及び菌は長世代型同種寄生性 (macrocyclic homoecious, グループ 1 ~ 2) と長世代型異種寄生性 (macrocyclic heteroecious, グループ 4 ~ 7) に分かれた。さらに、ユリ科とネギ科に寄生する *Uromyces* 属及び菌は 2 グループ (グループ 8 ~ 9) に分かれた。

系統樹を詳しく見ると、さらにいくつかのグループに細分でき、それぞれが特徴的な生活環、冬胞子および夏胞子の形態、宿主植物をもつため、試論ではあるが、それぞれについて説明を行いたい。

# 1 栽培マメ類に寄生する *Uromyces* 属及び菌 (グループ 1 ~ 2)

これらのグループは、すべて長世代型同種寄生性の *Uromyces* 属及び菌である。グループ 1 の *U. viciae-fabae* はエンドウ類およびソラマメ類に寄生し、精子器、さび胞子堆、夏胞子堆および冬胞子堆をエンドウ類上に形成する。夏胞子は球形~亜球形~倒卵形、表面は刺状で、発芽孔は 3 ~ 7 個が散在し (口絵 A)、冬胞子は単室、先端が肥厚し、表面は平滑である (口絵 B)。このグループはブートストラップ値 100% で支持され、単系統と考えられる。最近、筆者らは本菌種の 2 変種 var.

*viciae-fabae* と var. *orobi* について、両変種を分子系統のおよび形態的に区別することはできず、同一種にするべきであることを明らかにした。

グループ 2 の *U. appendiculatus*, *U. vignae*, *U. azukicola* (= *U. appendiculatus* var. *azukicola*) はインゲンマメ類およびササゲ類に寄生し、冬胞子の形態が類似している。夏胞子は亜球形~倒卵形、表面構造は刺状である。冬胞子は単室、先端に乳頭状突起があり、表面構造は平滑~疣状である。これらの 3 種の *Uromyces* 属及び菌の分類基準としては、夏胞子の発芽孔数と位置および冬胞子の細胞壁の厚さが重視されている。すなわち、*U. appendiculatus* は夏胞子の赤道上に 2 個の発芽孔があり (口絵 C)、冬胞子の細胞壁の厚さは 2.4 ~ 3.3  $\mu\text{m}$  である (口絵 D)。*U. vignae* は夏胞子の赤道上部に 2 (~ 3) 個の発芽孔があり (口絵 E)、冬胞子の細胞壁の厚さは 2.6 ~ 3.4  $\mu\text{m}$  である (口絵 F)。*U. azukicola* は夏胞子の赤道あるいは赤道上部に 2 (~ 3) 個の発芽孔があり (口絵 G)、冬胞子の細胞壁の厚さは 1.4 ~ 2.3  $\mu\text{m}$  である (口絵 H)。これらの 3 種のグループはブートストラップ値 100% および 98% で支持され、*U. appendiculatus* と *U. vignae* の類縁性は高い。

## 2 トウダイグサ科に寄生する *Uromyces* 属さび菌 (グループ3)

このグループでは *U. scutellatus* と *U. striolatus* が短世代型で、*U. striatus* が長世代型異種寄生である。*U. scutellatus* と *U. striolatus* はトウダイグサ科植物に寄生し、*U. striatus* の精子器とさび孢子堆はトウダイグサ科に寄生し、夏孢子堆と冬孢子堆はマメ科に寄生する。これらのさび菌の孢子形態は非常に類似し、区別することは難しい。このグループはブートストラップ値 100% および 96% で支持され、これら 3 種 *Uromyces* 属さび菌の類縁性は高い。

## 3 トウダイグサ科とマメ科に寄生する *Uromyces* 属さび菌 (グループ4～7)

このグループでは、*U. minor* 以外の菌種が長世代型異種寄生菌である。*U. minor* は精子器と冬孢子堆をマメ科 (シャジクソウ属) 植物上に形成する。*U. pisi*, *U. punctatus*, *U. laburni* f. sp. *genistae-tinctoriae*, *U. laburni* f. sp. *laburni* および *U. euphorbiae-coniculati* はトウダイグサ科に精子器とさび孢子堆を形成し、マメ科に夏孢子堆と冬孢子堆を形成する。これらの *Uromyces* 属さび菌は *U. pisi* complex と呼ばれ、孢子の形態は非常に類似し区別することが困難であるため、夏孢子堆および冬孢子堆を形成する植物種により区別されることが多い。系統樹による *U. pisi* は単系統 (ブートストラップ値 100%) と考えられ、また、*U. punctatus*, *U. laburni* f. sp. *genistae-tinctoriae* と *U. euphorbiae-coniculati* は類縁性が高い。

## 4 ユリ科とネギ科に寄生する *Uromyces* 属さび菌 (グループ8～9)

### (1) *Uromyces hordeinus* と *U. aemulus*

*U. hordeinus* の精子器とさび孢子堆はユリ科植物上に形成され、夏孢子堆と冬孢子堆はイネ科に形成される。一方、*U. aemulus* はネギ科で長世代型生活環をとる。このグループはブートストラップ値 100% で支持され、両者の類縁性は極めて高い。

### (2) *Uromyces scillarum* と *U. reichertii*

*U. scillarum* はユリ科で冬孢子堆のみが見つかっており、精子器、さび孢子堆および夏孢子堆がまだ見つかっていない。*U. reichertii* は長世代型異種寄生性であり、さび孢子堆はユリ科に形成され、夏孢子堆と冬孢子堆はイネ科に形成される。このグループもブートストラップ値 100% で支持され、両者の類縁性は極めて高い。

## II *Uromyces* 属と *Puccinia* 属

*Uromyces* 属と *Puccinia* 属さび菌はサビキン目を構成する最も重要な属であるが、形態的には冬胞子のみが異なっている。すなわち、*Uromyces* 属の冬胞子は単室、*Puccinia* 属は二室とされる。しかし、*Puccinia* 属の中には単室の冬胞子を形成するものがあり、*Uromyces* 属は *Puccinia* 属のシノニムであるとする見方が多い (CUMMINS and HIRATSUKA, 2003)。分子系統的にも 28S LSU 領域を用いた解析で、*Uromyces* 属と *Puccinia* 属さび菌は同一グループ内で混在することが明らかになっている (MAIER et al., 2003)。したがって、*Uromyces* 属はすべて *Puccinia* 属に移されるべきと考えられるが、本属には膨大な種が含まれるため属名変更には多くの労力が必要であり、またこれまで慣用されてきた学名を変更することには何らメリットがないことから、属名変更は見送られているのが実情である。

## お わ り に

rDNA-ITS 領域による分子系統解析により、マメ科、ネギ科、イネ科、ユリ科およびトウダイグサ科に寄生する *Uromyces* 属さび菌の生活環、宿主植物、孢子の形態および系統とおおむね一致した分類が可能であることを紹介した。しかし、分子系統と宿主植物の生活環との関係にはまだ不明点が多く、現時点ではさび菌の系統関係についての研究はあまり多くないため、さらに検討が必要である。また、現在のところ、解析に用いられてきた領域は主に rDNA-ITS および 28S LSU であり、28S LSU は属以上の大まかな分類に、rDNA-ITS は種、変種などの細かい分類に適していると考えられる。今後さらに、これ以外の領域も検討し、形態学的あるいは生物学的系統や詳細な進化過程をより良く反映する系統分類体系を構築する必要がある。

## 引用文献

- 1) CHUNG, W. H. et al. (2004 a) : Mycoscience 45 : 1 ~ 8.
- 2) ——— et al. (2004 b) : ibid. 45 : 233 ~ 244.
- 3) CUMMINS, G. B. and Y. HIRATSUKA (2003) : Illustrated Genera of Rust Fungi 3<sup>rd</sup> Ed., APS Press, St. Paul, Minnesota.
- 4) DUKE, J. A. (1981) : Handbook of legumes of world economic importance, Plenum Press, New York and London.
- 5) MAIER, W. et al. (2003) : Can. J. Bot. 81 : 12 ~ 23.
- 6) PFUNDER, M. et al. (2001) : Mycol. Res. 105 : 57 ~ 66.
- 7) THURSTON, H. D. (1998) : Tropical plant diseases, APS Press, St. Paul, Minnesota.
- 8) ZAMBINO, P. J. and L. J. SZABO (1993) : Mycologia 85 : 401 ~ 414.