

近年国内で各種病害を起こすことが明らかとなった 不完全糸状菌 *Plectosporium tabacinum*

農業生物資源研究所ジーンバンク 佐 藤 豊 三

はじめに

筆者が農業環境技術研究所に着任した21年前、前任者が転出される際、カボチャ白斑病の病原菌を新種として正式に記載することを置き土産にいただいた。早速、新種であるか確認すべく分離菌株の分生子形成様式などを高倍率で顕微鏡観察するとともに、生育温度域や生育速度を調べたが、なかなか結論が得られなかった。そうこうするうちに、他に優先度の高い仕事が目白押しとなり、ほどなく筆者も四国に転勤となってしまった。異動して5年ほど経ったころ、APS Pressの Compendium of cucurbit diseases (ZITTER et al., 1996) に白斑病そっくりの写真が載っており、衝撃を受けた。しかし、それを突破口として文献を探ったところ、この病原菌は当時新属に移されたばかりの *Plectosporium tabacinum* であった。その後、カボチャばかりではなくラナンキュラス株枯病を起こす系統も明らかになり、また、他属菌として報告されていたクルクマさび斑病菌やダイコン円形褐斑病菌が相次いで本菌に再同定されるなど、身近な植物病原菌であることがわかってきた。ここでは、国内ではまだなじみの薄い *P. tabacinum* の諸特性を中心に解説し、本菌による新たな病害の診断に役立てたい。

I 学名の変遷

PALM et al. (1995) によれば、本菌は1919年キュウリから初めて子のう世代が分離され *Venturia cucumerina* LINDFORS と命名された。その後1933年、タバコから分離された分生子世代が *Cephalosporium tabacinum* J. F. H. BEYMA として報告された。以来、世界各地で根圏土壤菌としてあるいは植物遺体から分離され、様々な学名で呼ばれてきた。1941年に記載された *Cephalosporiopsis imperfecta* F. & V. MOREAU もその一つと言われている。1968年、*Fusarium tabacinum* (J. F. H. BEYMA) W. GAMS として転属されたが、分生子の形態などからさらに1984年 *Microdochium* 属に移され、*M. tabacinum* (J. F.

H. BEYMA) von ARX となった。しかし、本菌の分生子形成様式は *Microdochium* 属の特徴であるアネロ型ではなくフィアロ型で、しかも子のう世代が *Fusarium* 属の子のう世代である *Nectria* や *Gibberella* 属ではないことなどから、1995年 PALM et al. (1995) により *Plectosporium* 属が新設されそこに収められた。現在、*P. tabacinum* (J. F. H. BEYMA) M. E. PALM, W. GAMS & NIRENBERG のほかに2004年 *Rynchosporium* 属から転属された *P. alismatis* (OUDEMANS) W. M. PITT, W. GAMS & U. BRAUN (PITT and GAMS, 2005) が本属菌として認められている。

II 国内発生

我が国では1975年、兵庫県千刈湖の湖底堆積物から分離された子のう世代を基に *Micronectriella cucumeris* (KLEBAHN) C. BOOTH として初めて報告された(宇田川ら, 1978)。1986年、稲葉・濱屋はカボチャ白斑病の病原菌を *Cephalosporiopsis* 属の新種と認め、*C. cucurbitae* HAMAYA & INABA を提案したが、ラテン語記載などが未了のため無効名のままであった。SATO et al. (2005) は同菌の形態および病原性を再検討し、*P. tabacinum* であることを明らかにした。その後、筆者らにより *Acremonium* 属菌などに誤同定されていた病原菌の元菌株が本菌に再同定され(佐藤ら, 2007; 2008; 表-1)、我が国での分布や宿主が次第に明らかになりつつある。

III 培養性状・形態

1 培養性状・生育速度

菌叢は粘質で気中菌糸はごくわずかで、ほとんどの菌株は淡クリーム・ページュないし肌色・銅色を呈するが(口絵①, ②), まれに灰褐色ないし暗褐色の菌株(富岡ら, 2008)もある(口絵③)。菌叢の淡い色合いは大量に形成された分生子の色であり、ごく一部の菌株では菌糸壁が淡褐色ないし褐色に着色するため肉眼的には菌叢が暗褐色に見える。PDA培地上で本菌は5~30℃の温度域で生育し、23~25℃で最も生育が良好である(図-1)。また、20℃ PDA上暗黒下で2~6 mm/日の速さでコロニー直径が拡大する。このように、本菌は比較的生育が遅く気中菌糸に乏しい特徴から、一度典型的な菌株を見ておけば、以降は暗色系の菌株以外はコロニーの外

Plectosporium tabacinum, a Filamentous Fungus Recently Found to Cause Plant Diseases in Japan. By Toyozo SATO

(キーワード: *Plectosporium tabacinum*, 不完全糸状菌, 宿主範囲, 分布, 診断・同定, 宿主特異性)

表-1 *Plectosporium tabacinum* による病害と宿主植物および発生地（国内）

宿主植物	病名（症状）	発生地	旧学名	備考	代表的 MAFF 菌株 ^{a)}	DDBJ アクセッション	文献
アネモネ	（株枯）	千葉	—	新病害？	238633	なし	9
オモダカ	斑点病	栃木	<i>Cylindrocarpon sagittariae</i>	病原学名変更	239928	準備中	4, 10
カブ	（葉枯）	沖縄	—	腐生性？	240790	なし	—
カボチャ	白斑病	鹿児島	<i>Cephalosporiopsis cucurbitae</i> ^{b)}	国内初発生	238627	準備中	3, 11
カラトリカブト	株枯病	香川	—	新病害	240545	準備中	16
キュウリ	（葉斑点）	三重	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	国内初発生？	238968	AB264786	9
クルクマ	さび斑病	東京	<i>Acremonium</i> sp.	病原学名変更	238958	AB264788	13, 17
クルクマ	さび斑病	沖縄	<i>Plectosporium</i> sp.	同上	238802	AB264785	9
クルクマ	さび斑病	千葉	<i>Plectosporium</i> sp.	同上	238963	AB266250	9
シロウリ	（茎病斑）	茨城	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	新病害？	238969	AB264787	9
ダイコン	円形褐斑病	神奈川	<i>Acremonium</i> sp.	病原学名変更	240260	準備中	5, 10
ダイコン	円形褐斑病	神奈川	<i>Plectosporium</i> sp.	同上	238964	AB266251	9
ダイコン	（葉斑点）	宮崎	<i>Plectosporium</i> sp.	腐生性	238966	AB266252	9
トマト	さび斑病	東京	—	新病害	—	—	14
トマト	（根褐変）	香川	<i>Plectosporium</i> sp.	新病害？	238967	AB266253	9
バナナ	（果皮病斑）	東京	<i>Plectosporium</i> sp.	弱病原性	239085	なし	1
ピーマン	（葉斑点）	愛媛	—	腐生性	238634	AB264782	9
ラナンキュラス	株枯病	香川	—	国内初発生	238629	AB264781	9, 11
ラナンキュラス	株枯病	千葉	—	同上	238632	準備中	9, 11
（湖底堆積物）	—	（兵庫）	<i>Micronectriella cucumeris</i> ^{c)}	腐生性	238636 ^{d)}	AB264784	11, 16

^{a)} 農業生物資源研究所ジーンバンク所蔵菌株, ^{b)} ラテン語記載なし, ^{c)} 子のう世代, ^{d)} IFO30005 (= NBRC30005).

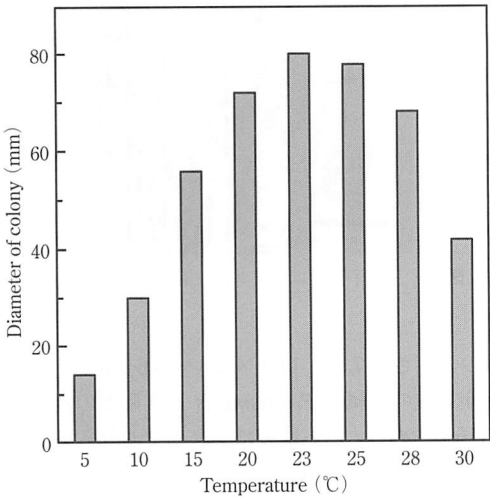


図-1 ラナンキュラス株枯病菌の PDA 上各温度下 18 日間培養後の生育

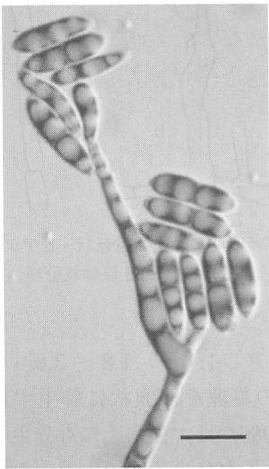


図-2 フィアライド・分生子（アニリンブルー染色，バー：10 μm）

見て *P. tabacinum* との見当が付く。

2 形態

分生子形成細胞は内出芽型のフィアライド（phialide，口絵④，図-2，4）およびアデロフィアライド（adelophialide：菌糸から伸びた無隔壁の分枝先端で内出芽により分生子形成，口絵⑤，図-4 b）で，単純な分生子柄

上に頂生または側生し，先端に円筒形の杯状部（col-larette）があり，富栄養培地上で先端が小刻みに捻転する場合がある（図-2 ～ 4 a）。また，フィアライド先端付近から仮軸状（シンボディアル）に新しいフィアライドが形成されたり（口絵④，図-4 d），フィアライド先端が二叉状に分岐し，それぞれの頂部で分生子が形成される場合もある（図-4 c）。フィアライドの大きさは 5.5



図-3 フィアライド先端部の捻転・杯状部 (バー: 10 μm)



図-5 クルクマさび斑病の病斑上に形成された偽頭状分生子ドロップ

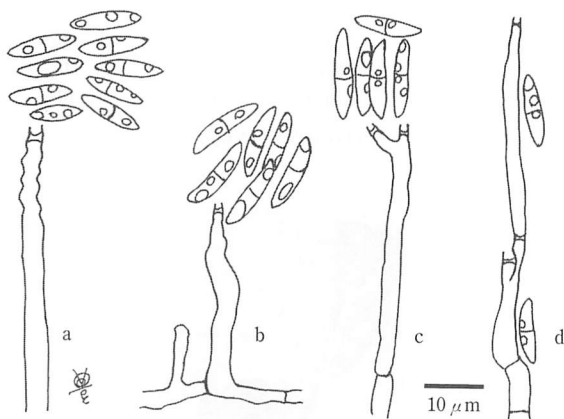


図-4 フィアライド; a 先端捻転状, b アデロフィアライド, c 先端二分岐, d 仮軸状分枝

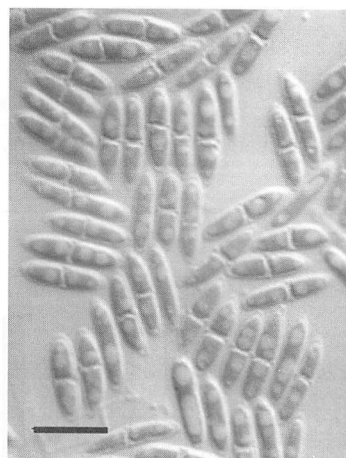


図-6 分生子 (アニリンブルー染色, バー: 10 μm)

～30 (～45) $\times$ (1.4～) 1.8～3.0 (～4.0) μm で、先端に分生子の集塊を偽頭状に着生する (図-4, 5)。稲葉・濱屋 (1986) は、菌糸上にも分生子塊が見られることから、分生子が分生子柄の先端からだけではなく菌糸からも直接形成されると報告したが、これは菌糸に生じた短いアデロフィアライドを見落とした結果と推測される。分生子は、油滴を多く含み、無色、楕円形ないし紡錘形でボート状に片側が丸みを帯び、菌株によっては一端がわずかに湾曲し、表面は平滑、無～1隔壁。有隔壁分生子の割合は菌株により異なるが、SNAなど貧栄養培地上ではほとんどが50%以下であるのに対し、PDAなど富栄養培地上では90%を超える菌株もある (口絵④, ⑤; 図-2, 6)。無隔壁分生子の大きさは4.6～12.0 (～13.6) $\times$ (1.8～) 2.0～3.1 μm 、有隔壁分

生子の大きさは7.3～14.0 $\times$ 2.3～3.6 μm 。

もう1種の同属菌 *P. alismatis* と本菌との違いを PITT and GAMS (2005) が一覧表にまとめており、その和訳を表-2に掲げた。*P. tabacinum* は *P. alismatis* よりも生育が早く、有隔壁分生子が小さく貧栄養培地での形成割合も低いほか、厚壁胞子を形成しない点が明確な相違点となっている (表-2)。

3 子のう世代

本菌は雌雄同株性 (homothallic) とされるが⁸⁾、SEIFERT (1996) が指摘するように、大多数の菌株は子のう殻を形成しない。国内でも本菌の初報告において子のう世代が記述されて以降 (宇田川ら, 1978)、他の菌株で子のう殻形成は確認されていない。なお、現在本菌の子のう世代の学名として *Plectosphaerella cucumerina* (LINDFORS)

表-2 *Plectosporium tabacinum* と *P. alismatis* との比較^{a)}

形質	<i>P. tabacinum</i>	<i>P. alismatis</i>
コロニー色	淡クリーム色	淡クリーム色ないし橙褐色
21℃ 9日後のコロニー直径	40 ~ 50 mm	17 ~ 24 mm
生育適温	21 ~ 27℃	24 ~ 27℃
最高生育温度	30℃付近	33℃
生育適温での最大コロニー直径	41 ~ 48 mm	20 ~ 24 mm
分生子の形態	両端が丸く細まる紡錘形、 一端がわずかながらより湾曲	両端がよりくちばし状に細まる 紡錘形、通常両端とも湾曲
有隔壁分生子の割合 (PCA, SNA)	ほとんどの場合 50%以下	ほぼ 100%
1 隔壁分生子の一般的サイズ	8 ~ 12 × 2.0 ~ 2.5 (~ 3) μm	13 ~ 19.5 × 2.5 ~ 3.0 (~ 5) μm
厚壁胞子	なし	連鎖状に形成、直径 4.5 ~ 14 μm

^{a)} PITT and GAMS (2005) による Table 1 の和訳。

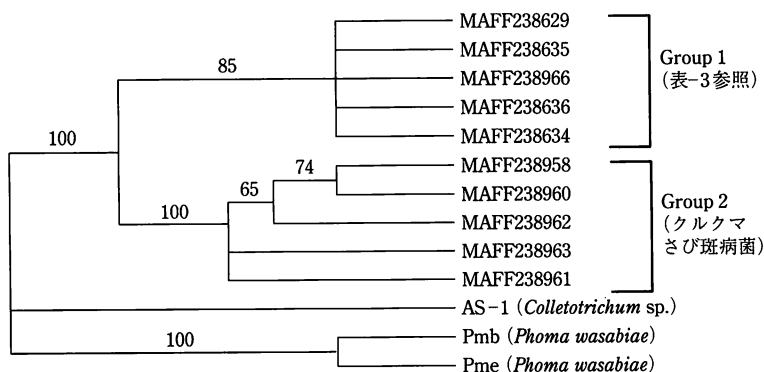


図-7 5 種植物由来 *Plectosporium tabacinum* 菌株の rDNA ITS 領域塩基配列に基づく分子系統樹 (数字; 1,000 回ブートストラップ値)

W. GAMS が通用している (PALM et al., 1995 ; SEIFERT, 1996)。

IV DNA 塩基配列

P. tabacinum (= *Plectosphaerella cucumerina*) および *P. alismatis* (= *Rhychosporium alismatis*) の複数菌株について rDNA の ITS1, 5.8S および ITS2 を含む ITS 領域の塩基配列が公的データベースに登録されており、それらに基づく分子系統解析が行われている (PITT et al., 2004 ; 表-1)。*Verticillium nigrescens* を外群として両種の菌株は隣接したそれぞれ独立のクレードを形成し、同一属の異種であることが示されている。一方、形態的に *P. tabacinum* と同定された国産菌株の当該塩基配列は、多くの場合 *P. tabacinum* (= *P. cucumerina*) の DDBJ 登録データとほぼ一致し *P. tabacinum* であることが支持された。しかし、一部の菌株は相同性が 95% 程度であり、変種あるいは別種の可能性も残されている。また、国産菌株のうち由来の異なる代表的な 12 菌株について ITS 領域の塩基配列に基づき分子系統解析を行った結

果、クルクマ分離株のグループとそれら以外の菌株を含むグループの 2 群に類別された (佐藤ら, 2007)。今後これら両群の形態など諸特性を詳細に調べ、分類学的な取り扱いについて検討する必要がある。

V 国外の宿主・分布

Fusarium tabacinum などシノニムも含めると根圏土壌や植物残渣以外で報告された本菌の宿主 (分離源) には、ジャガイモ (茎壊死斑), トマト (根腐), タバコ, キュウリ (幼果腐敗, 萎凋), メロン, カボチャ (白斑病), レタス, ビート (萎凋), フロックス, パンジー, ヒマワリ, カンナ, バジル, ピーナッツ, クワイ (葉枯), *Campanula isophylla*, ザリガニ (えら) (PALM et al., 1995) およびラナンキュラス (株枯 ; GULLINO and GARIBALDI, 1984) などがある。

また、本菌はヨーロッパ, イギリス, ロシア, 南・北アメリカ, キューバ, オーストラリア, ニュージーランド, モーリシャス, タンザニア, ナイジェリア, マラウイ, エジプト, マレーシアおよび韓国というように世界

各地から報告されている (PALM et al., 1995 ; SEIFERT, 1996)。

VI 宿主と病徴・病原性

1 宿主と病徴

P. tabacinum はこれまで、国内では13種の植物から分離されている。そのうちオモダカ (オモダカ科), カボチャ (ウリ科), カラトリカブト (キンポウゲ科), クルクマ (ショウガ科), ダイコン (アブラナ科), トマト (ナス科) およびラナンキュラス (キンポウゲ科) の7種に対して病害を起こすことが立証され, それぞれ病名が付けられている (表-1)。国外の事例も含めて本菌による自然発生病徴は地上部に生じるタイプと地下部が侵されるタイプに大別される。前者としてクルクマさび斑病 (口絵⑥) およびカボチャ白斑病 (口絵⑦) などがあり, 後者ではダイコン円形褐斑病 (口絵⑧, 図-8) やラナンキュラス株枯病を挙げることができる (口絵⑨, 図-9)。本菌は古くから土壤菌と認識されてきたが, 植物の地上部も直接加害することに留意すべきである。自然発病では地下部のみを侵すラナンキュラス株枯病菌の分生子懸濁液を幼苗の葉に滴下すると, 速やかに壊死斑が広がり枯死する (図-10)。また, 本菌は湿性分生子 (wet conidia) を形成するところから, 基本的に水を介して伝搬するものと考えられ, 植物体の地上部には風雨による土壌からの跳ね上げと飛沫付着が主たる伝染経路と推測される。このような第一次伝染は, つる性の露地カボチャに白斑病がよく発生することから容易に理解できよう。しかし, 周年施設栽培のクルクマやトマトの地上部にもさび斑病が発生することから (竹内ら, 2008 ; 米山ら, 2006), 今後施設における伝染経路の解

明が期待される。

2 病原性の分化

国内の報告はまだ少ないものの, 特に *Fusarium tabacinum* と呼ばれたところより国外で様々な植物を加害することが報告されてきた (V章参照 ; PALM et al., 1995)。このため複数の罹病植物から分離された国内産菌株も当初多犯性と考えられた。しかし, カボチャ, ラナンキュラス, クルクマ, 湖底堆積物および海外のスマレ (*Viola odorata*) から分離された *P. tabacinum* の菌株をそれら分離源植物に交互接種した結果, 各菌株はそれぞれの分離源植物にのみ強い病原性を示し, 他の植物にはほとんどあるいは全く感染しなかった (SATO et al., 2005 ; 佐藤ら, 2007 ; 表-3)。一方, 国内で初めて分離された湖底堆積物由来の菌株は, どの植物にも明瞭な病原性を示さず, 腐生性の系統と考えられた。また, トマトさび斑病の病原菌株を5科10種の植物 (トマト・ピーマン・チョウセンアサガオ (ナス科), コマツナ・ダイコン (アブラナ科), キュウリ (ウリ科), ゴボウ (キ



図-9 ラナンキュラス株枯病による根腐 (左) (森 充隆氏原図)



図-8 ダイコン円形褐斑病



図-10 ラナンキュラス株枯病菌の分生子懸濁液滴下接種4日後の苗

表-3 *Plectosporium tabacinum* の複数菌株による交互相種の結果

菌株 ^{a)} MAFF No.	採集地 (都県)	分離源	病原性 ^{b)}		
			カボチャ	ランンキュラス	クルクマ
238627	鹿児島	カボチャ	+	—	—
238628	茨城	カボチャ	+	—	—
238629	香川	ランンキュラス	—	+	—
238632	千葉	ランンキュラス	—	+	—
238633	千葉	アネモネ	—	—	—
238634	愛媛	ピーマン	—	—	—
238958	東京 (八丈島)	クルクマ	—	—	+
238960	東京 (大島)	クルクマ	—	—	+
238961	東京 (江東区)	クルクマ	—	—	+
238962	東京 (調布市)	クルクマ	—	—	+
238963	千葉	クルクマ	—	—	+
238966	宮崎	ダイコン	—	—	—
238635 ^{c)}	(エジプト)	ニオイスマレ	—	—	—
238636 ^{d)}	兵庫	湖底堆積物	—	—	—

a) 農業生物資源研究所ジーンバンク所蔵菌株, b) +: あり; —: なし, c) IFO9985, d) IFO30005.

ク科), ランンキュラス (キンポウゲ科) 等) に接種した結果, トマト以外は発病しなかったことが最近報告された (竹内ら, 2008)。このように, 本菌の植物病原菌株には明瞭な宿主特異性が認められることから, 今後更なる菌株の収集およびそれらを用いた病原性分化型 (forma specialis) の確認と提案も望まれる。

おわりに

冒頭に述べた置き土産の仕上げを先延ばしにした言い訳になるが, 分類学の仕事ではできるだけ広く情報を集めて慎重に検討し, 短命な分類群を拙速に新設することは極力避けたいものである。また, 新種かどうか自分の判断に自信がもてない場合, 分類・同定の専門家に相談することは有益であるが, 必ずしも的確なアドバイスが得られるとは限らない。カボチャ白斑病菌の場合, 筆者はあえて専門家に相談せず自分で目星を付けた種の標準菌株を当時の発酵研究所 (IFO) から取り寄せ, 当該菌株と比較検討して結論を得ることができた。そのため, 再同定結果の口頭発表にこぎ着けるまで 14 年, さらに論文発表には 5 年を費してしまい, 本病発生地の関係各位に大変申し訳ないことをした。しかし, この置き土産は筆者自身のスキルアップには大いに役立ち, 前任者のご厚意に感謝している。

上記のように, 本菌には明らかに宿主特異性を示す病原性系統と腐生性の系統が認められる (米山ら, 2006; 佐藤ら, 2007)。現在, 東京都の竹内純博士と並行して本菌の宿主特異性や病原性の調査を進めている。

今後も様々な植物に特異的病原性を示す系統が見出される可能性があり, 注意を要する。未知の立枯性・斑点性病害の罹病部から生育の遅い湿性の糸状菌が分離された場合, 雑菌として廃棄する前に是非 2 細胞の分生子が混在していないか確認し, 分離源植物に接種することをお勧めしたい。また, 本菌によると思われる病害が見つかったが, 確証を得たいという方がおられればお気軽にご連絡いただきたい。

最後に貴重な菌株や写真を提供していただいた方々, また, 分子系統解析を快くお引き受けいただいた諸氏をはじめとする共同研究者の各位に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) ALVINDIA, D. G. (2002): Jpn. J. Trop. Agric. 46: 215 ~ 223.
- 2) GULLINO, M. L. and A. GARIBALDI (1984): Colture Protette 13: 76 ~ 78.
- 3) 稲葉忠典・濱屋悦二 (1986): 日植病報 52: 521 (講要).
- 4) NEGISHI, H. (1996): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 62: 495 ~ 497.
- 5) 大林延夫・渡辺恒雄 (1988): 日植病報 54: 68 ~ 69 (講要).
- 6) PALM, M. E. et al. (1995): Mycologia 87: 397 ~ 406.
- 7) PITT, W. M. et al. (2004): Mycol. Res. 108: 775 ~ 780.
- 8) ——— and W. GAMS (2005): Nova Hedwigia 81: 311 ~ 323.
- 9) 佐藤豊三ら (2007): 日本菌学会第 51 回大会講要集, p. 70 (講要).
- 10) ———ら (2008): 日本微生物資源学会誌 24: 63 (講要).
- 11) SATO, T. et al. (2005): J. Gen. Plant Pathol. 71: 127 ~ 132.
- 12) SEIFERT, K. A. (1996): Can. J. Pl. Pathol. 18: 309 ~ 311.
- 13) 竹内 純ら (1994): 日植病報 60: 747 (講要).
- 14) ———ら (2008): 同上 74: 印刷中 (講要).
- 15) 富岡啓介ら (2008): 同上 74: 印刷中 (講要).
- 16) 宇田川俊一ら (1978): 菌類図鑑 上, 講談社, 東京, p. 522 ~ 523.
- 17) 米山勝美ら編 (2006): 植物病原菌アトラス, ソフトサイエンス, 東京, p. 216.
- 18) ZITTER, T. A. et al. eds. (1996): Compendium of cucurbit diseases. APS Press, St. Paul, Minnesota, USA, p. 28.