

さび病菌の宿主と分布の拡大

筑波大学 生命環境系 ^{やま}山 ^{おか}岡 ^{ゆう}裕 ^{いち}一

はじめに

さび菌は、担子菌類サビキン目 (Pucciniales) に属する植物寄生菌で、「Dictionary of the Fungi (第10版)」(KIRK et al., 2008) によると、世界で14科166属7,798種存在するとされている。一般的には14科のうち13科が認められており、「Illustrated Genera of Rust Fungi (第3版)」(CUMMINS and HIRATSUKA, 2003) では、ホロモルフ属120属、アナモルフ属13属が認められている。近年、他の菌類同様分子系統解析が進みつつあり、分類学的再編が行われている。例えば、AIME (2006) による18Sおよび28S rDNAの分子系統解析の結果、13科中8科が支持されたが、残りの科については十分な支持が得られず、再編される可能性が高い。また、この研究成果に基づき、サビキン目内に三つの亜目 (Uredinarieae, Melamporineae, Mikronegeriineae) が提案されている。

さび菌は、シダ類、裸子植物、被子植物の絶対寄生菌であり、その中にはコムギ、トウモロコシ、ダイズ、コーヒー、マツ、フトモモ科植物 (ユーカリ) 等の作物や樹木の重要病害を引き起こすものもある。日本では、リングオやナシの赤星病 (*Gymnosporangium* spp.), ネギ類のさび病 (*Puccinia allii*), キク白さび病 (*P. horiana*) 等、産業上重要な病害が引き起こされているが、イネに病害を起こさないこともあり、認知度は余り高くないと思われる。しかしながら、欧米ではさび菌に対する注目度は非常に高い。植物病理学の教科書には必ず掲載されているコムギ黒さび病 (*P. graminis* f. sp. *tritici*) やゴヨウマツ類発疹さび病 (*Cronartium ribicola*), 近年になって特に問題となっているダイズさび病 (*Phakopsora pachyrhizi*) やフトモモ科植物 (ユーカリ) のさび病 (*Puccinia psidii*) は、世界的に注目されている重要病害である。

さび菌の生物学や植物病理学的研究は、古くからヨーロッパ、北米を中心に進められてきたが、日本においてもさび菌に関する数多くの研究が行われてきた。日本産のさび菌は、伊藤 (1938 ; 1950), HIRATSUKA (1960) に

より20世紀の中頃までにはリストにまとめられた。もちろん、その後も活発に研究が進められ、近年の報告 (HIRATSUKA et al., 1992 ; 勝本, 2010) では、約800種が認められている。

本稿では、さび菌の特徴とさび菌による新病害の発生について紹介する。

I さび菌の特徴と生態的防除

さび菌の特徴の一つとして、多型性の菌類であり、1種のさび菌が最大で五つの形態的、機能的に異なる孢子世代 (精子世代、さび孢子世代、夏孢子世代、冬孢子世代、担子孢子世代) を有することが挙げられる。このうち、夏孢子世代のみが同じ宿主植物に繰り返し感染することができる。孢子世代の定義には、「morphologic system」と「ontogenic system」の2種類の用語法が存在する。「morphologic system」は孢子の形態的特徴に基づき定義するのに対し、「ontogenic system」では、生活環での位置が重要視される。いずれの方法にも一長一短があるが、植物病害防除のためには生活環や寄生性を意識することが重要と考え、ここでは「ontogenic system」を採用する。用語法に関する詳しい議論は、CUMMINS and HIRATSUKA (2003) や HIRATSUKA (1975) を参照されたい。

二つ目の特徴として、生活環の多様性が挙げられる (表-1)。1種のさび菌が生活環を完了するために、系統的に関係のない2種の宿主植物を必要とする異種寄生性の種と、すべての孢子世代を1種の宿主植物上で過ごす同種寄生性の種が存在する。また、五つすべての孢子世代を有する長世代型、夏孢子世代を欠く類世代型 (半長世代型)、さび孢子世代と夏孢子世代の両方を欠く短世代型の生活環を有する種が存在する。さらに、短世代型の種のうち、冬孢子がその祖先種と考えられる長世代種または類世代種のさび孢子と形態的に類似している場合、内生型として区別される。

三つ目の特徴として、絶対寄生菌であることが挙げられる。これまでに30種あまりのさび病菌で人工培養に成功しているが (MACLEAN, 1982), 同様の方法で他の多くのさび菌が培養できないことを考えると、自然界では腐生菌として生活していないと思われる。

四つ目の特徴として、さび菌は一般に宿主特異性が高

Expansion of Host and Distribution of Rust Fungi. By Yuichi YAMAOKA

(キーワード: 生活環, Myrtle rust, *Phakopsora*, *Puccinia*, Pucciniales, Soybean rust)

表-1 さび病菌の生活環

生活環	胞子世代 ^a	さび病菌 (宿主植物)
異種長世代型 (Heteromacrocyclic)	(0), I-II, III, IV	<i>Puccinia triticina</i> (<i>Thalictrum-Triticum</i>) <i>Coleosporium clematidis</i> (<i>Pinus-Clematis</i>) <i>Cronartium orientale</i> (<i>Pinus-Quercus</i>)
同種長世代型 (Automacrocyclic)	(0), I, II, III, IV	<i>Phragmidium montivagum</i> (<i>Rosa</i>) <i>Puccinia tanacetii</i> var. <i>tanacetii</i> ^b (<i>Chrysanthemum</i>) <i>Uromyces truncicola</i> ^b (<i>Sophora</i>)
異種類世代型 (Heterodemicyclic)	(0), I-III, IV	<i>Gymnosporangium asiaticum</i> (<i>Pyrus-Juniperus</i>) <i>Calyptospora goeppertiana</i> (<i>Abies-Vaccinium</i>)
同種類世代型 (Autodemicyclic)	(0), I, III, IV	<i>Gymnoconia peckiana</i> (<i>Rubus</i>)
短世代型 (Microcyclic)	(0), III, IV	<i>Puccinia horiana</i> (<i>Chrysanthemum</i>) <i>Puccinia benkei</i> (<i>Kalancho, Sedum</i>)
内生型 (Endocyclic)	(0), III ^c , IV	<i>Endocronartium sahoanum</i> (<i>Pinus</i>) <i>Endophyllum paederiae</i> (<i>Paederia</i>)

^a 0, I, II, III and IV は、それぞれ精子、さび胞子、夏胞子、冬胞子、担子胞子世代を示す。

^b さび胞子世代と夏胞子世代の形態が極めて類似している。

^c 冬胞子の形態がさび胞子と極めて類似している。

- 宿主交代を示す。

く、それぞれのさび菌の宿主範囲は狭い。形態的に識別できない種内に、寄生性の異なる分化型が認められる場合もある。

前述のように、さび菌は、種ごとに様々な生活環を有しているため、ある植物上で発生したさび菌の伝染環を断切ろうとする場合に、対応が大きく異なる。一般的に、ある病原菌が1シーズン中に同じ種類の植物上で感染拡大するためには、分生子のような無性胞子が重要な役割を果たしている。この役目を果たしているのはさび菌の場合は夏胞子に当たる。したがって、対象とする植物上で、夏胞子世代が発生していた場合の対応方法は比較的理解しやすいと思う。しかし、対象植物上の胞子世代がさび胞子世代であった場合、その種が同種寄生性が異種寄生性かによって、感染源の種類や存在場所、越冬方法などが全く異なる。同種寄生種である場合は、感染源である担子胞子を形成する冬胞子は、同種の植物上に存在するが、異種寄生種の場合は中間宿主上に存在することになる。たとえば、ナシ赤星病菌 *Gymnosporangium asiaticum* (梅本ら, 1989) やマツ葉さび病菌の1種 *Coleosporium eupatorii* (佐保, 1968) のような異種寄生性の類世代種や長世代種の精子・さび胞子世代の場合、圃場周辺からそれらの中間宿主 (*G. asiaticum* の場合はジャクシン類 (*Juniperus* spp.), *C. eupatorii* の場合はヒヨドリバナ類 (*Eupatorium* spp.)) を除去することは効果的な防除法である。

また、冬胞子世代が形成されていた場合も短世代種であった場合、また一見さび胞子世代のように見えたものの内生種の冬胞子世代であった場合は、そのシーズン中に何度も担子胞子による感染が起きることになり、夏胞子世代の場合同様、同じ種類の植物上で感染拡大を繰り返すことになる。したがって、今対象にしているさび菌の生活環と胞子世代を正確に理解することは、防除法を考えるうえで極めて重要である。さらには、*Cronartium* 属菌によるマツのこぶ (HIRATSUKA and POWELL, 1976), *Melampsorella calyophyllacearum* によるウラジロモミのてんぐ巣 (平塚, 1944), *Gymnosporangium* 属菌に感染したジャクシン類の枝 (HARADA, 1984) では、さび菌は、一度感染すると宿主植物の組織内の菌糸体で長年にわたり生存できる。

さび菌の生活環に関する研究の重要性については、原田 (2010)、小野 (2008) の論文の中でも詳細に論じられている。

II さび病の被害地域拡大と新病害の発生

1 外来種の移入または栽培地の拡大による発生

外来の病原菌が移入種として新たな地域に持込まれたり、感受性の植物をその病原菌が存在する地域に移入したときに、新病害が発生し大きな被害を引き起こすことがある。古くは、ストロブマツ発疹さび病やコーヒーノキさび病 (*Hemileia vastatrix*) がその代表例として知ら

れている。近年、問題となっている例としてダイズさび病、フトモモ科植物（ユウカリ）のさび病が挙げられるが（山岡，2014），ここではダイズさび病について解説する。

（1）ダイズさび病

ダイズさび病を引き起こす *Phakopsora pachyrhizi* は、20 世紀の中ごろまでは東アジアからオーストラリアにかけて分布が確認されていたが、20 世紀後半には、インド、ハワイ、アフリカにまで拡大し、今世紀に入り、パラグアイ、ブラジル等の南米諸国でも確認された（BROMFIELD, 1984; YORINORI et al., 2005; GOELLNER et al., 2010）。中南米には、ダイズに寄生性を有する *Ph. meibomia* という近縁種が元々分布していたが（ONO et al., 1992; GOELLNER et al., 2010），*Ph. pachyrhizi* はそれ以上の被害を引き起こした。*Ph. pachyrhizi* は 2004 年について北アメリカにも侵入が確認され（SCHNEIDER et al., 2005），世界のダイズ主要産地である南北アメリカが本菌の脅威にさらされることとなった（GOELLNER et al., 2010）。この菌が世界中の広まった要因として、ダイズの栽培地域が世界中に拡大したこと、夏胞子が風によって運ばれたため、さらには人の移動に伴い運ばれた（HARTMAN and HAUDENSHIELD, 2009）と考えられる。

Ph. pachyrhizi は、ダイズ上では夏胞子・冬胞子世代を形成するが、その他の胞子世代は見つかっておらず、生活環は不明である。したがって、本菌の分布拡大に冬胞子や担子胞子が貢献した可能性は低く、夏胞子によって分散拡大したと考えられる。世界中に拡大したもう一つの要因として、本菌の宿主範囲が極めて広く、ダイズのほか、様々なマメ科植物上で夏胞子世代を形成することが考えられる（HIRATSUKA et al., 1992）。日本では、栽培ダイズのほか、野生植物のクズ（*Pueraria lobata*）、タイワンクズ（*P. montana*）およびツルマメ（*Glycine soja*）が宿主として報告されている。さらには、接種試験により、ヤマハギ（*Lespedeza bicolor*）、アズキ（*Vigna angularis*）、インゲンマメ（*Phaseolus vulgaris*）、エンドウ（*Pisum sativum*）、ササゲ（*Vigna unguiculata*）に感染することが確認されている（SATO and SATO, 1982）。ONO et al., (1992) によると、自然宿主としてはマメ科植物の 17 属 31 種が、人工接種では 26 属 60 種が本菌の宿主植物として知られている。

ダイズさび病を効果的に防除するためには殺菌剤や抵抗性品種が利用されているが、耕種的防除法も重要である。*Ph. pachyrhizi* は夏胞子により感染拡大し、越冬した夏胞子が次のシーズンの主要感染源であると考えられる（KATO et al., 2007）。そのため、圃場とその周辺から

ダイズを初めとするマメ科宿主植物を除去することは初期の感染源を減少させるのに効果的であると考えられる。

日本ではダイズ生産に対し本菌による大きな被害はないが、*Ph. pachyrhizi* は元々東アジアに分布していたと考えられるため、この地域での本菌の生物学的基礎情報は、後に本菌が移入した地域での問題解決のために重要と考える。日本では、木谷・井上（1960）および木谷ら（1960）により *Ph. pachyrhizi* の生物学的な基礎知識や防除法についてまとめられている。

2 強病原性系統の出現

さび菌のそれぞれの種内には、病原性の異なる集団が存在する。野生植物に寄生するさび菌でそれを検出することは困難であるが、様々な品種を確立している栽培植物では、抵抗性の異なる品種を利用してそれらを検出することが可能となる。このような病原性の異なる集団を病原性レース（レース）と呼ぶ。ある地域に分布するレースに対抗するため、抵抗性品種を導入すると一時は被害を押さえられるが、何年かすると、その抵抗性品種を攻撃できるレースが出現する傾向がある。時にこれまでにない強病原性のレースが出現し大きな被害を与えることがある。

コムギ黒さび病は、世界的に有名なさび病の一つであり、世界各地でコムギ生産に大きな損害を与えてきた。20 世紀の終わりに、アフリカおよび中東地域において強病原性レース Ug99 とそれに近縁のレースが出現した。このレースは TTKSK と命名されたが、これは、この時点で既知のコムギ黒さび病菌抵抗性遺伝子のほとんどが打破されていることを意味する。このレースは周辺地域に次第に広がっており、現在世界中のコムギ生産に対する脅威と考えられている（SINGH et al., 2011）。レース Ug99 系統の疫学、宿主の抵抗性に関する総説が SINGH et al. (2011) によりまとめられている。

3 野生植物上から栽培植物への感染

野生植物上のさび菌が、経済的に重要な栽培植物や樹木の病原菌となった例もある。このような栽培植物の新さび病の発生病が日本にもある。ここでは、カランコエのさび病とエラチオールペゴニアのさび病の 2 例を示す。

（1）カランコエさび病

カランコエ（ベニベンケイ、*Kalanchoe blossfeldiana*, ベンケイソウ科）は、日本で人気のある鉢植え植物である。1991 年、埼玉県の本室内でカランコエに *Puccinia benkei* によるさび病の発生が確認された（YAMAOKA et al., 1994）。このさび菌は野生種のマンネグサ属植物（*Sedum* spp., ベンケイソウ科）で報告されていた短世代種である。カランコエは、秋から冬に開花させて出荷

するために夏の間、長野県や栃木県の標高1,000 m以上の冷涼な地域で短日処理をされていた。そのときに、野生種のマンネングサ属植物、おそらくキリンソウ (*S. kamschaticum*) に寄生していた個体群が感染源となったと思われる (YAMAOKA et al., 1994)。 каранコエ上で採取した *P. benkei* を用いてベンケイソウ科3属41種に対する接種試験の結果、*Kalanchoe* 属の9種、マンネングサ属の4種、イワレンゲ属 (*Orostachys*) の1種で、冬孢子堆が形成された (山岡ら, 1997)。したがって、*P. benkei* は、条件によってはベンケイソウ科の広範囲の植物にさび病を引き起こすことが明らかになった。

(2) エラチオールベゴニアさび病

エラチオールベゴニア (*Begonia* × *hiemalis*) もまた、日本で人気の園芸植物である。1982年に、三重県の温室でエラチオールベゴニアにさび病が初めて発生した (KAKISHIMA et al., 1985)。感染した植物は、夏の終わりに長野県 (海拔約 800 m) の温室から移動されたものであったため、KAKISHIMA et al. (1985) は、温室の周りの野外観察、接種試験、形態観察を行った。その結果、温室の周りに生育していたイラクサ科の野生植物であるコアカソ (*Boehmeria spicata*) に寄生していた *Puccinias-trum boehmeriae* の夏孢子世代が、感染源となったことを明らかにした。この菌は、精子・さび孢子世代をモミ (*Abies firma*)、夏孢子・冬孢子世代をイラクサ科の *Boehmeria* spp. 上で過ごす異種寄生性の長世代種であると認識されていた (HIRATSUKA et al., 1992)。APG 体系では、*Begonia* 属はウリ目、シユウカイドウ科に属す一方、*Boehmeria* 属はバラ目、イラクサ科に属する (Angiosperm Phylogeny Group, 2009)。一般的に、1種のさび菌それぞれの孢子世代の宿主範囲は狭く、二つ以上の科にまたがる例はまれであるが、ベゴニア上でのさび病菌の発生は、宿主跳躍 (host jump) の例であると考えられる。

おわりに

さび菌は植物の絶対寄生菌であり、一般にはそれぞれの種は宿主特異性が高く、宿主範囲は狭いと考えられている。しかし、ダイズさび病菌、フトモモ科植物さび病菌のように、一つの科の非常に広範囲の宿主に寄生できる例もある。より宿主範囲の広いさび菌は分布地域の拡大に有利と考えられる。また、*P. benkei* の例のように、さび菌はそれまでに遭遇したことのなかった広範囲の宿主植物に感染できる可能性がある。栽培植物のさび菌は比較的良好に研究されているが、野生植物のさび病は、十分には研究されていない。野生植物上のさび菌は同じ属

または科 (宿主移動「host shift」)、あるいはより系統的に離れた種の栽培植物 (宿主跳躍「host jump」) に感染する可能性がある。新しいさび病の発生を完全に予防することは不可能と思われるが、新病害の病原体となり得るさび菌を予測したり、新病害発生後に迅速に同定し感染源を特定することは可能と考える。そのためには、世界各地の野生植物、栽培植物に寄生するさび菌の生物学的情報を蓄積する必要がある。

風によってさび菌の孢子が分散することに加え、人間の活動によって新しい地域に植物体を移動することは、さび菌と新しい宿主植物が遭遇する機会を増加させている。また、地球規模の気候変動の影響を受け、さび菌と宿主植物の分布地域が変化することによってもその機会は増加すると考えられ、新病害発生の可能性はさらに高くなると予想される。さび菌のこれまでの自然分布地域での生物学的研究は、さび病菌が新たに移入され病害が大発生している地域でさび菌防除方法を開発するために有用な基礎情報を提供する。今後、このような地域間での国際的な共同研究が必要である。

引用文献

- 1) AIME, M. C. (2006): *Mycoscience* 47: 112 ~ 122.
- 2) Angiosperm Phylogeny Group (2009): *Bot. J. Lin. Soc.* 161: 105 ~ 121.
- 3) BROMFIELD, K. R. (1984): *Soybean Rust*, Monograph 11, American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 65 pp.
- 4) CUMMINS, G. B. and Y. HIRATSUKA (2003): *Illustrated Genera of Rust Fungi*, APS Press, St. Paul, MN, 240 pp.
- 5) GOELLNER, K. et al. (2010): *Mol. Plant Pathol.* 11: 169 ~ 177.
- 6) HARADA, Y. (1984): *Rept. Tottori Mycol. Inst.* 22: 108 ~ 119.
- 7) 原田幸雄 (2010): さび菌類の生活環研究における野外観察と接種試験の重要性—特に異種寄生性と孢子型の変化について、現場で使える植物病原菌類解説—分類・同定から取り扱いまで—, 植物病原菌類談話会 編, つくば, p.193 ~ 203.
- 8) HARTMAN, G. and J. HAUDENSHIELD (2009): *Eur. J. Plant Pathol.* 123: 225 ~ 228.
- 9) 平塚直秀 (1944): 鳥取農専学術報告 7: 91 ~ 273.
- 10) HIRATSUKA, N. (1960): *Sci Bull. Div. Agric., Home Econ. & Engin., Univ. Ryukyus* 7: 189 ~ 314.
- 11) ——— et al. (1992): *The Rust Flora of Japan*, Tsukuba Shuppankai, Tsukuba, 1205pp.
- 12) HIRATSUKA, Y. (1975): *Rept. Tottori Mycol. Inst.* 12: 99 ~ 104.
- 13) ——— and J. M. POWELL (1976): *Pine Stem Rusts of Canada*, Canadian Forestry Service Forestry Technical Report 4, Northern Forest Research Centre, Edmonton, Alberta, 82pp.
- 14) 伊藤誠哉 (1938): 大日本菌類誌 第二巻担子菌類, 第二号銹菌目一層生銹菌科, 養賢堂, 東京, 249pp.
- 15) ——— (1950): 日本菌類誌 第二巻担子菌類, 第三号銹菌目一柄生銹菌科, 不完全銹菌, 養賢堂, 東京, 435pp.
- 16) KAKISHIMA, M. et al. (1985): *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 51: 623 ~ 626.
- 17) KATO, M. et al. (2007) *Epidemiological Studies of Soybean Rust in South America: host susceptibility and pathogenic races. Comprehensive studies on the development of sustainable soybean production technology in South America*, JIRCAS Working Report No. 51, (Suenaga, K. et al. eds.), JIRCAS, Tsukuba, p. 35 ~ 46.
- 18) 勝本 謙 (2010): 日本産菌類集覧, 日本菌学会関東支部, 千葉, 1177pp.

- 19) KIRK, P. M. et al. (2008): Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, CAB International, Wallingford, UK, 771pp.
 20) 木谷清美・井上好之利 (1960): 四国農試報 5: 319 ~ 342.
 21) ———ら (1960): 同上 5: 343 ~ 358.
 22) MACLEAN, D.J. (1982): Axenic Culture and Metabolism of Rust Fungi, In: Scott, K.J. and A. K. Chakravorty (eds.) The rust fungi, Academic Press, London, p. 37 ~ 120.
 23) 小野義隆 (2008): 日菌報 49: 1 ~ 28.
 24) ONO, Y. et al. (1992): Mycol. Res. 96: 825 ~ 850.
 25) 佐保春芳 (1968): 東大農演報 64: 59 ~ 148.
 26) SATO, T. and S. SATO (1982): Soybean Rust Newsl. 5: 22 ~ 26.
 27) SCHNEIDER, R. W. et al. (2005): Plant Dis. 89: 774.
 28) SINGH, R. P. et al. (2011): Ann. Rev. Phytopathol. 49: 465 ~ 481.
 29) 梅本清作ら (1989): 日植病報 55: 250 ~ 253.
 30) YAMAOKA, Y. et al. (1994): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 60: 563 ~ 568.
 31) 山岡裕一 (2014): 日植病報 80: 40 ~ 48.
 32) ———ら (1997): 同上 63: 51 ~ 56.
 33) YORINORI, J. T. et al. (2005): Plant Dis. 89: 675 ~ 677.

生物農薬・フェロモンガイドブック 2014

A4判 本文281頁, 口絵20頁
 本体 2,700円 (税別), 送料実費



本書は、57種類、98剤の生物農薬（BT剤を除く）と合成性フェロモンについて、種類の紹介、製剤情報、適用病害虫の範囲及び使用法、使用上の注意事項、化学農薬との相性、上手な使い方などを詳しく解説しています。また、口絵では各製剤に含まれる天敵や微生物、製剤のパッケージ、対象病害虫などがご覧いただけます。

さらに、生物農薬と合成性フェロモンに関する概論、作物名・適用病害虫名から引ける登録製剤一覧、BT剤の適用表、天敵等への化学農薬の影響の目安も掲載しました。

生物農薬の実用書、技術指導書として、指導者・販売者・使用者にとって必携の一冊です。

問合せ・申込先 一般社団法人 日本植物防疫協会 支援事業部 出版担当
 〒114-0015 東京都北区中里2-28-10 TEL 03-5980-2183, FAX 03-5980-6753
 e-mail: order@jppa.or.jp 振替00110-7-177867番