農研機構
NARO 国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構

Classification of Phomopsis Isolates from Fruit Trees

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): Phomopsis, diaporthe, pear, apple, peach, grape, citrus, kiwifruit 作成者: 兼松, 聡子 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00001621

果樹研報 Bull. Natl. Inst. Fruit Tree Sci. 1：1～10, 2002

総　説

果樹に寄生する *Phomopsis* 属菌の分類

兼松聡子

独立行政法人農業技術研究機構
果樹研究所リンゴ研究部
020-0123　岩手県盛岡市下厨川

Classification of *Phomopsis* Isolates from Fruit Trees

Satoko KANEMATSU

Department of Apple Research, National Institute of Fruit Tree Science
National Agricultural Research Organization
Shimokuriyagawa, Morioka, Iwate 020-0123

Synopsis

The current situations and problems in classification of fungal genus *Phomopsis* isolated from fruit trees are summarized, then the newly improved classification system of *Phomopsis* based on the phylogenetic analysis is discussed.

Key words: *Phomopsis*, *Diaporthe*, pear, apple, peach, grape, citrus, kiwifruit

1. はじめに

多くの生物において系統を反映した分類体系を構築するために，DNAを指標とする様々な解析手法が試みられてきている．RFLP (restriction fragment length polymorphism), RAPD (random amplified polymorphic DNA) (Fernandez 1996, Meijer *et al.* 1994)あるいは塩基配列そのものの比較などが，この目的のために用いられることが多く，糸状菌を含む植物病原微生物の研究分野においても例外ではない．従来行われてきた形態観察や接種試験あるいは交配試験などに比較して，DNAを用いて植物病原菌の分類・同定を行う背景には，時間や労力をあまり必要としないことに加えて，遺伝的系統関係を類推しやすい，といった利点があるためである．とはいえ，生物としての形態や生態を無視した分類体系に意味がないことは言うまでもない．

果樹に寄生する *Phomopsis* 属菌については，その分類上の位置関係が混乱している状況下にあったため，接種試験・形態観察といった手法による結果とDNAを用いる系統解析の結果を比較した上で，新たな分類体系を検討する必要があった．すべての *Phomopsis* 属菌を網羅した新たな体系が構築されるのはまだ先のこととなろうが，現在までの *Phomopsis* 属菌の類別に関する研究について，果樹から分離される菌を中心に概説したい．

2. *Phomopsis* 属菌とは

Phomopsis 属とは，糸状菌・子のう菌類・*Diaporthe* 属菌の無性世代である．楕円型のα胞子と鞭状のβ胞子を有するのが特徴である（第1図）．*Phomopsis* 属菌は

分離された宿主ごとに命名されてきたために非常に多くの種を含んでおり，そのうち，植物に病原性のある*Phomopsis*属菌だけでも少なくとも60種の記載がある（Uecker, 1988）．本属菌の属徴は特異的であっても，種間では形態的特徴に乏しく，α胞子の長さ4-12μmにそのうちの97%が，幅2-3μmに76%，β胞子の長さは12-30μmの範囲に87%の種が，幅0.5-2μmに95%の種が含まれてしまう（Uecker, 1988）．また，同種と考えられるものでも分離された宿主ごとに命名が行われてきた経緯があった．そのため，現在別種とされているものの中には，完全世代との対応関係（Brayford, 1990），宿主範囲などの病原性，さらにDNA解析結果（Rehner and Uecker 1994）に基づいて，統合された集合種になるものがあると考えられる．Wehmeyer (1933)は，有性世代である*Diaporthe*世代の形態，すなわち植物基質中の子座の形と子座中の子のう殻の配置，子のう殻頸部の長さ，子のうおよび子のう胞子の形態を基にそれまで報告されていた650以上の種を70種に統合した（Wehmeyer, 1933）．しかしながら，草本に寄生する集合種*Diaporthe arctii* (Lasch) Nit.など有性世代の形態的特徴から1種に統合された中には，異なる性質を持つ菌が含まれているとの指摘もあり（Van der Aa et al., 1990），今なお*Phomopsis*／*Diaporthe*属菌の分類には多くの問題が残されている．

3. 果樹に寄生する*Phomopsis*属菌

*Phomopsis*属菌による果樹病害は，国内で22種類の報告がある（第1表）．その多くは枝幹の胴枯症状や果実の腐敗などを引き起こす．本属菌はまた，樹体内に生息するため根絶が難しく，多くの果樹園において慢性的な被害をもたらしている．これら病害の病原菌の中には，ブドウ枝膨病菌のように大型の胞子を形成するものから，モモホモプシス腐敗病菌のように種名が未定のままのものも含まれている．また，ナシ胴枯病菌（*P. fukushii*）とリンゴ胴枯病菌（*P. mali*）のように形態的特徴からは同種と推定されながらも異なる種名で扱われているものも存在する．このように分類上の混乱があるため，*Phomopsis*属菌が関連する新たな果樹病害が発見されても病原菌の同定が困難な状況が続いていた．現在の各病原菌の種名については表1に示したが，その中から主な病原菌について，分類・同定の現状および残された問題点について以下に述べる．

(1) ナシ胴枯病菌，モモホモプシス腐敗病菌，リンゴ胴枯病菌

これら3菌は，形態的に区別がつかない胞子を形成する．リンゴの胴枯病菌には，小型の分生子を形成する菌と，これより大きいα胞子と短いβ胞子を形成する菌が知られているが，ここでは，前者の菌について述べ，後

第1表 *Phomopsis*属菌による果樹病害一覧（国内）

病名	病原菌		
	無性世代（*Phomopsis*）		有性世代（*Diaporthe*）
モモホモプシス腐敗病	*Phomopsis* sp.	(W型株とG型株)	*Diaporthe* spp.
ナシ胴枯病	*P. fukushii* Endo et Tanaka	(W型株とG型株)	*Diaporthe* spp.
リンゴ胴枯病	*P. mali* Roberts	(W型株とG型株)	*Diaporthe* spp.
	P. tanaka Kobayashi et Sakuma		*D. tanakae* Kobayashi et Sakuma
モモ枝折病菌	*P. amygdali* Tuset et Portilla		
セイヨウナシ尻腐病	*P. fukushii* Endo et Tanaka		
キウイフルーツ果実軟腐病	*Phomopsis* sp.		
キウイフルーツ角斑病	*Phomopsis* sp.		
キウイフルーツ枝枯病	*Phomopsis* sp.		
ブドウホモプシス腐敗病	*Phomopsis* sp.		
ブドウ芽枯病			*D. medusaea* Nitschke
カンキツ小黒点病			*D. medusaea* Nitschke
カンキツ黒点病	*P. citri* Fawcett		*D. citri* (Fawcett) Wolf
カンキツ樹脂病	*P. citri* Fawcett		*D. citri* (Fawcett) Wolf
ブドウ枝膨病	*P. vitimegaspora* Kuo et Leu		*D. kyushuensis* Kajitani et Kanematsu
ブドウつる割病	*P. viticola* (Saccardo) Saccardo		
セイヨウナシ胴枯病	*P. tanakae* Kobayashi et Sakuma		*D. tanakae* Kobayashi et Sakuma
ナシ汚果病	*Phomopsis* sp.		
カキ胴枯病	*Phomopsis* sp.		
カキホモプシス立枯病	*P. rojana* Linnaeus		
クルミホモプシス枝枯病	*P. albobestita* Fairman		
イチジク胴枯病	*P. cinerescens* (Saccardo) Traverso		
パパイア軸腐病	*Phomopsis* sp.		

者の菌については後述する．リンゴ胴枯病菌は，リンゴの幼木やわい性樹に感染すると，時として胴枯症状となり（Cayley, 1923；仲谷・平良木, 1987），軸ぐされなどの果実腐敗も引き起こす（Rosenberger and Burr, 1982）．モモホモプシス腐敗病菌はモモ成熟果に腐敗症状を呈し，モモに枝枯れを引き起こすこともある（我孫子, 1972）．これらリンゴとモモの病原菌は，無性世代を*P. mali* Roberts（Roberts, 1912），有性世代を*Diaporthe perniciosa* Marchalとされている（Cayley, 1923；Dunegan, 1932；Kidd and Beaumont, 1924；Marchal and Marchal, 1921；Nawai Bin Hoji Ayub and Swinburne, 1970）．アメリカではWehmeyer（1933）が*D. perniciosa* を集合種 *D. eres* Nit. のsynonym（同物異名）としたのを受けて本菌を*D. eres*として扱っている（Rosenberger and Burr, 1982）．本邦では，モモホモプシス腐敗病菌については我孫子（1972）によって生態研究がなされたが，病原菌の同定についてはナシ胴枯病菌との異同も含めてさらに検討する必要があるとして *Phomopsis* sp. に留めている．リンゴ胴枯病菌については，照井・原田（1968）が果実軸腐れ症状の原因菌を*P. mali*と同定し，胴枯れ症状から分離される菌についてもこれに従っている（仲谷・平良木, 1987）．ナシ胴枯病菌は，接種試験の結果，リンゴや西洋ナシには不適な栽培条件でまれに感染が見られるが，通常は日本ナシにのみ感染する菌であるとして，*P. fukushii* Tanaka et Endo と命名された（Tanaka and Endo, 1930）．その後，大和（1976b）は，ナシ枝枯症状から分離される菌には2種類あるとし，それらの子のう殻頸部の長さから，ナシ枝枯れ症状から分離される弱病原力株を *D. medusaea* Nit. とし，もう一方の強病原力菌を *P. fukushii* として扱い，その有性世代を *D. eres* Nit. と報告した．工藤・田中（1984）もナシの胴枯症状部位から，2種類の菌が分離され，白色気中菌糸の多い株は病原力が弱く，気中菌糸が少なく灰色を呈する株は病原力が強いことを報告している．しかし，工藤・田中（1984）は大和（1976b）による扱いとは異なり，弱病原力株がTanaka and Endo（1930）による *P. fukushii* の原記載によく一致し，強病原力株はかなり異なるとした．福富ら（1986）は，ナシ胴枯病の発症樹上で *Diaporthe* 世代を発見し，これを*D. medusaea* とし，*P. fukushii* の有性世代とした．このように，ナシ胴枯病斑から分離される菌の相互関係については一定の見解が得られておらず，その異同は不明であった．

これらの分類上の混乱を解消するため，Kanematsuら（1999a）が，モモ，ナシ，リンゴから分離される小型の分生子を形成する菌を比較検討したところ，これら3樹種から分離された菌株は分離宿主にかかわらず，コロニーの気中菌糸が多く白色のものと気中菌糸が少なく灰色を呈するもの（W型株とG型株と命名）の2種類に大まかに類別された．これらは，日本ナシにおいて大和（1976b），工藤・田中（1984）の指摘した弱病原力株と強病原力株に相当すると考えられた．ジャガイモ寒天培地上25℃で培養すると，W型株はα胞子，β胞子とも形成するのに対し，G型株はα胞子のみしか形成しない．圃場の立木の枝に対する接種試験では，分離宿主に関係なく，G型株はW型株よりもモモ，ニホンナシ，リンゴに強い病原力を示した（Kanematsu et al., 1999a）．さらに，リボソームRNA遺伝子（rDNA）のITS（internal transcribed spacer）領域の解析を行って，これらの菌の類別，および系統関係について推定した．Whiteらの設計したプライマー（White et al., 1990）を用いてPCRにより当該領域を増幅し制限酵素で切断後，電気泳動像を比較すると（PCR-RFLP解析）W型株とG型株の類別が可能であった（Kanematsu et al., 2000）．また，各PCR-RFLP像に属する菌株から代表菌株をいくつか選んで塩基配列を解析し，最節約法，最尤法および近隣結合法により系統樹を推定すると，同一のPCR-RFLPグループに属する菌は単系統群を形成した．モモ，日本ナシ，リンゴから分離されたW型株とG型株間では，分離した宿主にかかわらずそれぞれ異なるPCR-RFLP像を示し，それらは2つの異なる単系統群に属した（Kanematsu et al., 2000）．さらに，実験室内での交配試験の結果，W型株内，およびG型株内では交配が認められたが，W型株とG型株間では交配は起こらなかった（Kanematsu et al., 2000）．これらのことから，モモ，ナシ，リンゴから分離される小型の分生子を形成する菌は，宿主依存性のある菌ではなく，W型株とG型株に分けられることが判明した．以上のことからW型株とG型株は別種に分類されると考えられるが，これら両型株の形態的特徴は類似しており，ちらも集合種，*D. eres* または *D. medusaea* の範疇に収まる．*D. eres* および *D. meduaea* の違いは，子のう殻の集合程度と子のう殻頸部の長さとされている（Wehmeyer, 1933）．しかし，これらの性質は，湿度や基質の違いなど環境条件によって変動することが報告されており（Brayford, 1990；Kanematsu et al., 2000；Kobayashi, 1970），類似形態をもつ各系統の菌のうち，どの菌を*D. eres* または *D. medusaea* と同定すべきなのかを判断するのが，困難な状況にある．

(2) モモ枝折病菌

新潟県において1991年頃から大発生したモモ枝折病は

モモ栽培に甚大な被害をもたらした（横山ら，1996）．本病は過去に神奈川県（原田・鍵渡，1951）と静岡県（芹沢，1984）において多発した記録が残されており，その病原菌はホモプシス属菌のα胞子に形態が類似した分生子をもつ*Fusicoccum*属菌による病害とされていた（富樫ら，1952）．ヨーロッパにおいては，本病と類似した症状をモモやアーモンドに引き起こす病原菌として*F. amygdali*が知られていたが，近年，本菌からβ胞子が見いだされたことから，*Phomopsis amygdali* (Del.) Tuset et Portillaと改名された（Tuset and Portilla, 1989）．本邦産モモ枝折病菌は，病徴，コロニー形態が欧州産*P. amygdali*に類似していること，また，滅菌枝で長期間培養すると稀にβ胞子が形成されることから，*P. amygdali*と再同定された（Kanematsu et al., 1999b）．*P. amygdali*のα胞子の形態は，W型株およびG型株に類似しているが，そのコロニー形態は白色で特徴的なバラの花びら状の隆起があった．また接種試験では，*P. amygdali*のみがモモ枝折症状を再現し，W型株およびG型株は病徴を示さなかった（Kanematsu et al., 1999b）．rDNA ITS領域の系統解析結果から，*P.amygdali*とG型株は単系統であり，W型株は別系統であった．また，本邦産*P. amygdali*とG型株は交配することから（Kanematsu et al., 2000），*P. amygdali*とG型株は同種で，病原性が分化した異なる系統であると考えられる．アメリカジョージア州でモモの罹病枝から分離された菌は*Phomopsis sp.*とされたが（Uddin et al., 1997, 1998），Farrら（1999）により，アメリカ南東部のモモから分離された菌も含め，イタリア産*P. amygdali*株とのrDNA ITS領域の系統解析結果から，*P. amygdali*と同定された．最近，南アフリカにおいて*P. amygdali*がブドウから分離された例が報告されたが，ブドウから分離されるのは稀なようである（Mostert et al., 2001）．

(3) 西洋ナシ尻腐病菌，ナシ芯腐症状の病原菌

中国ナシのヤーリーとツーリー，西洋ナシのバートレット，日本ナシの愛宕と幸水，そして南水など，果実ていあ部のくぼみが深い品種に発生する．病徴は，収穫期以降の果実の芯腐れ，または尻腐れである（岩波・広間，1998；那須，1993；梅本・村田，1995）．培養性状から，W型株とG型株と推察される菌が分離されるが（梅本・村田，1995），主体となるのはW型株（那須ら，1987）と考えられる．現在は，両者ともナシ胴枯病菌の無性世代である*Phomopsis fukushii* Tanaka et Endoとしている（那須ら，1987）．これまでのところ完全世代についての報告はない．

(4) キウイフルーツ果実軟腐病菌，キウイフルーツ角斑病菌，キウイフルーツ枝枯病菌

キウイフルーツの追熟中に発生する軟腐症状の被害果からは，*Phomopsis*属菌と*Botryosphaeria*属菌が分離される（橘ら，1983；高屋，1986）．このうち*Phomopsis*属菌の形態は，α胞子が5.8-10.1μm×2.1-3.0μm，β胞子が17.8-33.2μm×1.2-1.7μmであった．キウイフルーツ剪定枝において形成された子のうおよび子のう胞子の大きさは，それぞれ43.7-66.3μm×8.8 - 12.9μm，および10.9-16.9μm×3.8-5.2μmであり，子のう胞子由来菌株は接種試験の結果，果実に軟腐症状を引き起こした（梶谷，1996）．牛山ら（1996）によって報告されたキウイフルーツ葉に角斑型の褐色病斑を形成するキウイフルーツ角斑病菌は，果実軟腐病菌と類似した分生子の形態を示す．軟腐症状果から分離された菌は，キウイフルーツ葉に接種すると，角斑症状を呈することが確認されているが，角斑病菌の完全世代が見いだされていないことから，本菌の分類的所属は今後の検討待ちとし，*Phomopsis sp.*に留められている．近年，香川県においてキウイフルーツ枝枯症状が発生した．本症状は若齢枝には発生せず，3－4年以上経過した亜主枝などが枯れ込む．分離される*Phomopsis*属菌の分生子の大きさは，α胞子が7.8-10.4×2.6-3.9μm，β胞子は23.0-26.5×1.6-2.6μmであった（衣川・佐藤，2000）．これらキウイフルーツの3症状から分離される菌の分生子形態はほとんど同じであるが，3菌の異同およびW型株とG型株との関係については，今後，交配試験，相互接種試験やrDNAのITS領域を用いた系統識別等によって明らかとなるであろう．その際は，ニュージーランドのキウイフルーツに生じる葉の斑点や果実腐敗から分離される*D. perniciosa*, *Phomopsis* sp. 1, *D. actinideae* Sommer et Berahaら（Sommer and Beraha, 1975）の3種（Howthorne et al., 1982）についても，考慮する必要があろう．

(5) ブドウホモプシス腐敗病

抑制栽培的なブドウ（成熟したブドウの収穫を遅らせたもの）で顆粒に腐敗を生じる．α胞子は平均6.3×2.5μm，，β胞子は平均24.7×1.9μmである（畑本，1989）．畑本（1989）は照井・原田（1968）の報告した*P. mali*に本菌は類似しているとしたが，種名の同定については，今後の研究を待ちたいとして結論を避けている．

(6) ブドウ芽枯病菌，カンキツ小黒点病菌

ブドウ芽枯れ病は，着生芽が発芽期をすぎても全く発芽せず，不発芽となる（深谷・加藤，1994；深谷ら，1988）．

カンキツ小黒点病は，ウンシュウミカン果皮表面に，網状に微細な黒点が発生した汚染果となる（牛山・倉本，1975）．両病原菌とも，子のう胞子の形態（10.5-13.8×2.4-4.5 μm），子のう殻のピークが長いことから，*Diaporthe medusaea* と同定されている（深谷ら，1988；大和，1976a）．両者ともW型株かと推定されるが，詳細については，それぞれの菌を比較検討する必要がある．

(7) カンキツ黒点病菌，カンキツ樹脂病菌

カンキツ黒点病はカンキツ果実や葉に黒点症状をひきおこすものである．果梗から侵入した菌が，貯蔵中に果実内部に伸展し，軸腐れ症状となることもある．病原菌は *Diaporthe citri*（Fawcett）Wolf である（Fawcett，1912；Wolf，1926；Yamato，1971）．子のう胞子，α胞子ともW型株，G型株よりもやや大きい（Kanematsu et al.，1999a；Yamato，1976a）．交配試験，およびrDNA ITS 領域の解析結果からも，*Diaporthe citri* はWやG型株と別系統であることが明らかである（Kanematsu et al.，2000）．子のう殻内径270-520 μm，平均 400 μm，子のうの長さ41-54 μm，平均51.5 μm，子のう胞子は10-17×3.7-4.9 μm，平均12-13×4-4.5 μm（牛山，1973）である．Wehmeyer（1933）は *Diaporthe* 世代の形態から本菌を集合種 *Diaporthe medusaea* Nit. の synonym としたがこの分類はほとんど採用されていない（Yamato，1976a）．カンキツ樹脂病の病原菌については *Phomopsis* sp. として種名は未決定であったが（水沢・横木，1929），梶谷ら（1999）は交配試験およびrDNA ITS 領域の解析によりカンキツ樹脂病菌とカンキツ果実に黒点症状を引き起こす菌が同一であるとし，カンキツ樹脂病菌も *D. citri* と同定した．

(8) ブドウ枝膨病

Phomopsis 属菌のなかで，特に大型の分生子を形成する．本病は1960年代頃，九州の巨峰産地で枝の節部が異常に肥大し，やがてそれより先の枝が枯死する症状として確認された（貞松，1988）．大和（1981）は本病がブドウつる割病菌よりも大きな分生子を形成する菌によって起こることを報告した．病名は御厨・貞松（1988）によってつけられた．台湾においても巨峰に類似の症状が発生し，本菌の無性世代は Kuo and Leu（1998）により *P. vitimegaspora* Kuo et Leu と命名された．梶谷・山中（1994）が本病に感染した剪定枝を湿室中で培養したところ，有性世代である *Diaporthe* 属菌の子実体が得られ，これを *D. kyushuensis* Kajitani et Kanematsu と命名・記載した（Kajitani and Kanematsu，2000）．台湾産 *P. vitimegaspora* 菌株と九州産子のう胞子由来株の，分生子形態，病徴およびrDNA ITS 領域の塩基配列が同じであったことから，両者は同一菌であることが明らかとなった（Kajitani and Kanematsu，2000）．本病菌の分生子の大きさは，α胞子15.5-24×4.5-8 μm，β胞子が25-55×1-2 μmである．子のうは89-117 μm×13-20 μm，子のう胞子は15.5-21.5×8.5-11 μm である．本病の生態および防除については，梶谷ら（1991），中尾ら（1995），田代（1989，1992）によって詳述されている．

(9) ブドウつる割病菌

ブドウの新梢に黒色の壊死斑が形成され，後に縦に亀裂が入ってつる割れ症状をおこす．病原菌は *Phomopsis viticola*（Sacc.）Sacc. である．始め Saccardo（1880）は本菌を *Phoma viticola* Sacc. としたが，その後 *Phomopsis* 属を新設した際に，*Phoma viticola* を *Phomopsis viticola*（Sacc.）Sacc.とした（Saccard，1915）．Reddick（1909）はブドウつる割病菌を *Fusicoccum viticolum* Reddick と報告し，Shear（1911）は，*Cryptosporella viticola* を *Fusicoccum viticolum* Reddick の完全世代とした．Goidanich（1937）やPine（1958）の研究を鑑み，Punithalingam（1979）は *F. viticolum* を *P. viticola* の synonym として扱ったが，*Phomopsis* 属菌の有性世代は *Diaporthe* 属菌であること，*Phomopsis viticola* と *Cryptosporella viticola* の同根関係を示す例が Shear（1911）以降に見いだされていないことから，*P. viticola* と *C. viticola* の関係については疑いがあるとした（Punithalingam，1979）．近年，オーストラリアのブドウつる割れ症状部位から分離される菌は，*P. viticola* Taxon 1から Taxon 4 の4つに分けられた（Merrin et al.，1995）．Taxon 1 は *D. viticola* Nit. と同定されたが（Scheper et al.，2000），Phillips（1999）は，オーストラリアのTaxon 1とポルトガルのブドウつるからまれに分離されるHomothallic（性的同質接合性）な *Diaporthe* 属菌は，子座が限られた範囲にできるため，Wehmeyer（1933）の分類に従って *D. perjuncta* Niessl と同定した．しかしながら，その分生子は *D. perjuncta* の分生子（α胞子；11-15×2.5-4 μm）よりも小さく，*D. eres* の無性世代である *P. oblonga*（Desm.）Trav により近いという矛盾もある（Phillips，1999）．Mostertら（2001）は，南アフリカのブドウつるから分離される菌と，オーストラリアのTaxon 1 - 4 の形態，培養性状，rDNA ITS 領域による系統推定および病原力を比較検討し，Taxon 1 を *D. perjuncta*，Taxon 2 を *P. viticola*，Taxon 3 を *Phomopsis* sp. 1，Taxon 4 を *Phomopsis* 属菌ではなく

Libertella sp. とした．これらのうち，ブドウにつる割症状をおこす菌は，*P. viticola* のみである（Merrin et al., 1995；Mostert et al., 2001）．日本でまれにみられるつる割病菌は，胞子形態およびrDNA ITS領域の解析結果から，Mostertら（2001）が再記載した*P. viticola* と同じ菌と考えられる（兼松，未発表）．同じくW型株およびG型株は，rDNAのITS領域の塩基配列の解析から，*D. perjyuncta* および *Phomopsis* sp. 1とは異なる菌と推定される（兼松，未発表）．

(10) 西洋ナシ胴枯病

西洋ナシの枝に始め小黒点を形成し，後に枝枯れや短果枝の萎ちょう，枯死を引き起こす．本病は田中(1934)によって*D. ambigua* Nit.と報告されたが，Kobayashi and Sakuma（1982）は，*D. ambigua* はWehmeyer (1933) によりその形態比較から集合種 *D. eres* の異名とされているが，*D. eres* の形態は西洋なし胴枯病菌とは明らかに違うことから，新種 *D. tanakae* Kobayashi et Sakuma を提唱した．本菌の子のう胞子の大きさは12.5-17×3-5μm，α胞子は9-12.5 ×2.5-4μm，β胞子は12-20×0.8-1.5μmであり，WやG型株より子のう胞子やα胞子は大きく，β胞子が短い特徴がある．その生態については，仲谷ら(1984)に詳しい．*D. tanakae* によるリンゴ胴枯病についても報告がある（藤田ら，1988）．

4. *Phomopsis* 属菌の新たな分類体系

Phoma 属菌や *Colletotrichum* 属菌など分生子果不完全菌綱に含まれるいくつかの属では，種の概念を確立するために，種レベルの分類研究が行われているところである（Van der Aa, 1990）．多くの種を有する *Phomopsis* 属菌も同様な状況にあり，異なる宿主上で記載された数百にもおよぶ種の見直しが必要とされている（Sutton 1980）．Rehner and Uecker（1994）は多くの宿主から分離したホモプシス属菌のITS領域を解析したところ，必ずしも分離した宿主と分離菌株の系統関係が一致しないことから，宿主依存型の分類体系に疑問を投げかけた．Brayford（1990）は異なる宿主から分離した菌が，互いに交配可能であったことから，宿主依存型分類の矛盾について述べている．このように，従来の宿主依存型の分類体系に問題があることは明らかであり，多様な宿主植物から分離される多くの種が存在する *Phomopsis* 属菌を分類・同定するのは，大変困難である．本属菌内では形態的特徴が乏しいため，もし，その形態のみによって種の分類をおこなうと，培養性状や病原性の異なる菌を同種として扱うことになってしまい，病害防除などの実用場面において，混乱を生じるであろう．

Wehmeyer（1933）は，*Phomopsis* 属菌と同様に，，宿主ごとに分類されていた多くの *Diaporthe* 属菌を，形態的特徴を比較することにより整理・統合し，多くの種にまたがる *Diaporthe* 属菌の分類に大いに貢献した．しかし，有性世代であっても，その培養性状や病原力の多様性に比較して形態的特徴が乏しいために，Wehmeyer (1933) の分類体系も見直しが迫られている．*Phomopsis* 属と *Diaporthe* 属の分類の現状では．ひとつの *Diaporthe* 種が多様な宿主由来の *Phomopsis* 属菌に対応することになり，菌株同定に混乱を生じている．今後はひとつの *Phomopsis* 種がひとつの *Diaporthe* 種に対応するような各菌の生活環に見合った分類体系を構築していくことが必要である．

他の生物と同様に糸状菌を含む真菌類においても，リボソームRNA遺伝子の塩基配列に基づいた系統解析は広く行われている．そのうち，18S rRNA遺伝子は進化速度が比較的遅いので門，綱レベルの関係に，また，ミトコンドリアのrRNA遺伝子は目レベルあるいは科レベルの関連に用いられている．一方，非コード領域であるITS領域は進化速度が比較的早いので同属内の種を関連づけるのに有効と考えられている（White et al., 1990）．また，塩基配列のような分子データは，培養性状などの変化しやすい形質，あるいは接種試験などの試験条件に影響される性質に比較して，客観性が高く，直接菌株を入手しなくとも，比較可能であるという利点もある．

近年の研究の結果，果樹を含むいくつかの植物に寄生する *Phomopsis*／*Diaporthe* 属菌では，rRNA遺伝子のITS領域の解析や交配試験の結果を加味することにより，従来の手法，すなわち胞子の形態や，宿主に依存した分類体系では判然としなかった系統関係が明らかとなってきている（Kanematsu et al., 2000；Mostert et al., 2001；Zhang et al., 1998）．これらの研究において，交配試験やrDNA ITS領域の解析結果は，形態や病原性など従来の分類基準に矛盾しないことも確認されている．最近では，ヒマワリから分離される *Diaporthe herianthi* Muntanola-Cvetkovic Mihaljcevic et Petrov と同定されていた菌が，rDNA ITS領域を用いた系統解析の結果，ブドウやダイズ，モモやナシから分離される菌など他系統にまたがることが明らかになった（Firrao, 私信）．同様の手法で植物病原菌のみならず，腐性的，あるいは内生的に生息している *Phomopsis* 属菌についてもさらに研究が進展すれば，本属菌の明瞭な系統分類が確立することになるであろう．その結果，記載されている多くの種が整理・統合あるいは，類別されることで，より洗練

された合理的分類体系が構築されると思われる．そうなれば，形態が類似していても病原性の異なる *Phomopsis* 属菌の分類・診断を行うことが容易になる．今後，種名がついていない本属菌が発見され，その胞子の形状が多くの既知種と同じだった場合に，どの種に近いのか，あるいは同じなのかの見当をつけることを可能とし，同定作業が効率化されることになり，果樹のみならず，本属菌によって引き起こされる多くの病害の防除技術開発に大いに役立つであろう．

今後は，解析の結果明らかになった各系統群に，すでに記載されているどの種名をあてるのか，という問題が残されている．特に形態的特徴によって多くの記載種を統合した集合種，例えば木本植物に寄生する *D. eres* や *D. medusaea*，草本植物では *D. arctii* などは，複数の系統群に分かれることが予想されるが，これらの種をどの系統群に対応させるのかという問題が残っている．記載文に書かれた形態や性状について，注意深く検討した上で，今後さらに多くの宿主から分離される *Phomopsis* 属菌の系統解析を行うことにより，その問題にもおのずから妥当な答えが見えてくるのではないかと期待している．

摘　　要

果樹に寄生する *Phomopsis* 属菌の分類の現状について概説し，今後構築されていくであろう本属菌の新たな分類体系について考察した．

謝　辞　本原稿は，前生産環境部長工藤晟氏に校閲していただきました．ここに厚く感謝の意を表します．

引 用 文 献

1) 我孫子和雄．1972．モモホモプシス腐敗病の生態に関する研究．果樹試験場報告 A11：127-137.
2) Brayford, D. 1990. Variation in *Phomopsis* isolates from *Ulmus* species in the British Isles and Italy. Mycol. Res. 94：691-697.
3) Cayley, D.M. 1923. Fungi associated with "dieback" in stone fruit trees I. Ann. Appl. Biol. 10：253-275.
4) Dunegan, J.C. 1932. The occurrence of the perfect stage of *Phomopsis mali* in the United States. Phytopathol. 22：922-924.
5) Farr, D.F., L.A., Castlebury and P.A., Pardo-Schultheiss. 1999. *Phomopsis amygdali* causes peach shoot blight of cultivated peach trees in the southeastern United States. Mycologia 91：1008-1015.
6) Fawcett, H.S. 1912. The cause of stem-end rot of citrus fruits, *Phomopsis* n. sp. Phytopathol. 2：109-113.
7) Fernandez, F.A. 1996. Morphological and RAPD analyses of *Diaporthe phaseolorum* from soybean. Mycologia 88：425-440.
8) 藤田孝二・杉田隆・松中謙次郎．1988．*Diaporthe tanakae* によるリンゴ胴枯病の発生およびその生態．青森畑園試研報 6：17-35.
9) 深谷雅子・加藤作美．1994．ブドウ芽枯病に関する研究　第2報　発生生態と防除法について 秋田果試研報 24：20-33.
10) 深谷雅子・加藤作美・工藤晟．1988．ブドウ芽枯病に関する研究　第1報　秋田県におけるブドウ芽枯病の発生とその病原菌 秋田果試研報 19：25-35.
11) 福富雅夫・松代平治・田知本正夫．1986．石川県下で自然発生したニホンナシ胴枯病患部における *Diaporthe* 属完全世代の形成．日植病報 52：538（講要）.
12) Goidanich, G. 1937. *Phomopsis viticola* (Reddick) Goid. Atti Reala Accad Naz Lincei 26：107-112.
13) 原田倭男・鍵渡徳次．1951．モモの新病害「枝折病」に関する研究 1．神奈川県農林部：1-17.
14) 畑本求．1989．ブドウの4新病害；萎縮病，鈴紋病，環紋葉枯病およびフォモプシス腐敗病に関する研究．岡山農試臨時報告 79：1-80.
15) Howthorne, B.T., J. Rees-George and G.J. Samuels. 1982. Fungi associated with leaf spots and post-harvest fruit rots of kiwifruit (*Actinidia chinensis*) in New Zealand. N. Z. J. Bot. 20：143-150.
16) 岩波靖彦・広間勝巳．1998．長野県に発生したナシ果実内部腐敗（芯腐れ）と感染時期．関東東山病害虫研報 45：83-85.
17) 梶谷裕二．1996．キウイフルーツ果実軟腐病菌（*Phomopsis* sp.）の完全世代．日植病報 62：643（講要）.
18) 梶谷裕二・平島敬太・松本和紀・松本幸子．1999．対峙培養及びrDNA ITS領域のPCR-RFLP解析によるカンキツ樹脂病菌の同定．九農研 61：79.
19) Kajitani, Y. and S. Kanematsu. 2000. *Diaporthe kyushuensis* sp.nov., the teleomorph of the causal fungus of grapevine swelling arm in Japan, and its anamorph *Phomopsis vitimegaspora*. Mycoscience 41：111-114.
20) 梶谷裕二・山田健一・堤隆文．1991．ブドウ枝膨病の感染時期．福岡農総試研報 B-11：97-100.
21) 梶谷裕二・山中正博．1994．ブドウ枝膨病菌の完全世代．日

植病報 59：56（講要）.

22) Kanematsu, S., T. Kobayashi, A. Kudo and Y. Ohtsu. 1999a. Conidial morphology, pathogenicity and culture characteristics of *Phomopsis* isolates from peach, Japanese pear and apple in Japan. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 65：264-273.

23) Kanematsu, S., N. Minaka, T. Kobayashi, A. Kudo and Y. Ohtsu. 2000. Molecular phylogenetic analysis of ribosomal DNA internal transcribed spacers and mating tests in *Phomopsis* isolates from fruit trees. J. Gen. Plant. Pathol. 66：191-201.

24) Kanematsu, S., Y. Yokoyama, T. Kobayashi, A. Kudo and Y. Ohtsu. 1999b. Taxonomic Reassessment of the Causal Fungus of Peach Fusicoccum Canker in Japan. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 65：531-536.

25) Kidd, B.M. and B.A. Beaumont. 1924. Apple rot fungi in storage. Tran. British Mycol. Soc. 10：98-118.

26) 衣川勝・佐藤豊三. 2000. *Phomopsis* sp. 及び *Dothiorella* sp. によるキウイフルーツ枝枯病（新称）の発生 日植病報 66：99(講要).

27) Kobayashi, T. 1970. Taxonomic studies of Japanese Diaporthaceae with special reference to their life-histories. Bull. Gov. Forest Exp. Stn. 226：1-242.

28) Kobayashi, T. and T. Sakuma. 1982. Materials for the fungus flora of Japan (31). Trans. mycol. Soc. Jpn 23：37-40.

29) 工藤晟・田中寛康. 1984. ナシ胴枯病罹病樹から分離される *Phomopsis* 属菌の類別. 日植病報50：428(講要).

30) Kuo, K. and L.-S. Leu.1998. *Phomopsis vitimegaspora* : a new pathogenic *Phomopsis* from vines. Mycotaxon 66：497-499.

31) Marchal, E. and E. Marchal. 1921. Contribution a letude des champignons fructicoles de Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique. 64, n.s. 4：109.

32) Meijer, G., B. Megnegneau and E. G. A. Linders. 1994. Variability for isozymes, vegetative compatibility and RAPD markers in natural populations of *Phomopsis subordinaria*. Mycol. Res. 98：267-276.

33) Merrin, S. J., N. G. Nair and J. Tarran. 1995. Variation in *Phomopsis* recorded on grapevine in Australia and its taxonomic and biological implications. Aust. Plant Pathol. 24：44-56.

34) 御厨秀樹・貞松光男. 1988. 佐賀県におけるブドウ枝膨病の発生実態. 佐賀果試研報. 10：71-75.

35) 水澤芳次郎・横木國臣. 1929. 柑橘樹脂病に関する研究 第1報. 神奈川農試農事試験成績 56：1-39.

36) Mostert, L., P. W. Crous, J.-C. Kang and A. J. L. Phillips. 2001. Species of *Phomospis* and a *Libertella* sp. occuring on grapevines with specific reference to South Africa: morphological, cultural, molecular and pathological characterization. Mycologia 93：146-167.

37) 中尾茂夫・芝田展幸・高木喜保・川田重徳・小関洋介. 1995. ブドウ枝膨病の発生生態と防除法. 大分農技研報. 25：1-62.

38) 仲谷房治・平良木武. 1987. リンゴわい性樹における胴枯病の発生特徴. 北日本病虫研報 38：68-71.

39) 仲谷房治・平良木武・関沢博. 1984. セイヨウナシ胴枯病に関する研究. 岩手園試研報 5：47-70.

40) 那須英夫. 1993. 薬剤と袋掛けの組み合わせによるナシ胴枯病及びセイヨウナシ尻腐病の防除. 植物防疫 47：411-414.

41) 那須英夫・畑本求・伊達寛敬・藤井新太郎. 1987. ナシ胴枯病菌およびセイヨウナシ尻腐病菌によるナシの果実腐敗について. 日植病報 53：630-637.

42) Nawai Bin Hoji Ayub, A. and T. R. Swinburne. 1970. Observations on the infection and rotting of apples var. Bramley's Seedling by *Diaporthe perniciosa*. Ann. Appl. Biol. 66：245-255.

43) Phillips, A. J. L. 1999. The relationship between *Diaporthe perjuncta* and *Phomopsis viticola* on grapevines. Mycologia 91：1001-1007.

44) Pine, T. S. 1958. Etiology of the dead-arm. Phytopathol. 48：192-197.

45) Punithalingam, E. 1979. *Phomopsis viticola*. Descriptions of pathogenic fungi and bacteria, No.635. Commonwealth Mycological Institute, Kew, England.

46) Reddick, D. 1909. Necrosis of the grape vine. Bulletein 263. New York: Cornell University Agricultural Experiment Station. 23p.

47) Rehner, S. A. and F. A. Uecker. 1994. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer phylogeny and host diversity in the coelomycete *Phomopsis*. Can. J. Bot. 72：1666-1674.

48) Roberts, J. W. 1912. A new fungus on the apple. Phytopathol. 2：263-264.

49) Rosenberger, D. A. and T. J. Burr. 1982. Fruit decays of peach and apple caused by *Phomopsis mali*. Plant Dis. 66：1073-1075.

50) Saccardo, P. A. 1880. Commentarium mycologicum

fungos in primis italico illustrans. Michelia 2 : 92-99.

51) Saccardo, P. A. 1915. Notae mycologicae. Ann. Mycol. 13 : 115-138.

52) 貞松光男. 1988. ブドウ枝膨病の病原菌と発生生態. 植物防疫 42 : 337-341.

53) Scheper, R. W. A., D. C. Crane, D. L. Whisson and E. S. Scott. 2000. The *Diaporthe* teleomorph of *Phomopsis* Taxon 1 on grapevine. Mycol. Res. 104 : 226-231.

54) 芹沢抽夫. 1984. モモ枝折病の発生生態に関する研究. 静岡柑試研報 20 : 31-43.

55) Shear, C. 1911. The ascogenous form of the fungus causing dead-arm of the grape. Phytopathol. 1 : 116-119.

56) Sommer, N. F. and L. Beraha. 1975. *Diaporthe actinideae*, a new species causing stem-end rot of chinese gooseberry fruits. Mycologia 67 : 650-653.

57) Sutton, B. C. 1980. The Coleomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England.

58) 橘泰宣・佐川正典・大森尚典. 1983. キウイフルーツ果実の軟腐症発生について 1) 分離菌およびその病原性. 日植病報 49 : 403 (講要).

59) 高屋茂雄. 1986. キウイフルーツ果実軟腐症の諸症状とそれに関与する病原菌について. 果樹試報 E6 : 85-89.

60) 田中一郎. 1934. 洋梨胴枯病に関する研究. 北海道農試報 31 : 86-122.

61) Tanaka, S. and S. Endo. 1930. Studies on a new canker disease of Japanese pear trees caused by *Phomopsis fukushii* n. sp. Trans. Tottori Soc. Agric. Sci. 2 : 123-134.

62) 田代暢哉. 1989. ブドウ枝膨病の病徴について. 今月の農業 33 : 69-70.

63) 田代暢哉. 1992. ブドウ枝膨病の生態と防除対策. 今月の農業 36 : 87-91.

64) 照井陸奥生・原田幸雄. 1968. リンゴ軸腐病の病原菌 *Phomopsis mali* について. 弘大農報 14 : 43-46.

65) 富樫浩吾・原田倭男・鍵渡徳次. 1952. 桃新病害枝折病に就いて. 日植病報 16 : 147 (講要).

66) Tuset, J. J. and M. T. Portilla. 1989. Taxonomic status of *Fusicoccum amygdali* and *Phomopsis amygdalina*. Can. J. Bot. 67: 1275-1280.

67) Uddin, W., K. L. Stevenson and R. A. Pardo-Schultheiss. 1997. Pathogenicity of a species of *Phomopsis* causing a shoot blight on peach in Georgia and evaluation of possible infection courts. Plant Dis. 81 : 983-989.

68) Uddin, W., K. L. Stevenson, R. A. Pardo-Schultheiss and S. A. Rehner. 1998. Pathogenic and molecular characterization of three *Phomopsis* isolates from peach, plum and Asian pear. Plant Dis. 82 : 732-737.

69) Uecker, F. A. 1988. A world list of *Phomopsis* names with notes on nomenclature, morphology and biology. Cramer Publishers, Berlin.

70) 梅本清作・村田明夫. 1995. ナシ胴枯病菌による幸水果実の芯腐れの発生. 千葉農試研報 36 : 39-45.

71) 牛山欽司. 1973. 温州ミカンの黒点病に関する研究　第2報 完全時代の存在と子のう胞子の病原力について. 日植病報 39 : 120-126.

72) 牛山欽司・青野信男・北宣祐・小川潤子. 1996. キウイフルーツのペスタロチア病 (新称), 炭そ病 (新称), 角斑病 (新称) とその病原菌. 日植病報 62 : 61-68.

73) 牛山欽司・倉本孟. 1975. カンキツの小黒点病 (新称). 植物防疫 29 : 283-287.

74) Van der Aa, H. A., M. E. Noordeloos and J. D. Gruyter. 1990. Species concepts in some larger genera of the coelomycetes. Stud. Mycol. 32 : 3-19.

75) Wehmeyer, L. E. 1933. The genus *Diaporthe* Nitschke and its segregates. University of Michigan Press, Ann Arbor.

76) White, T. J., T. D. Bruns, S. B. Lee, and J. W. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Academic Press, San Diego.

77) Wolf, F. A. 1926. The perfect stage of the fungus which causes mealanose on citrus. J. Agric. Res. 33 : 621-625.

78) Yamato, H. 1971. The perfect stage of citrus melanose fungus in Japan. Ann. Phytopathol. Soc. Japan 37 : 355-356.

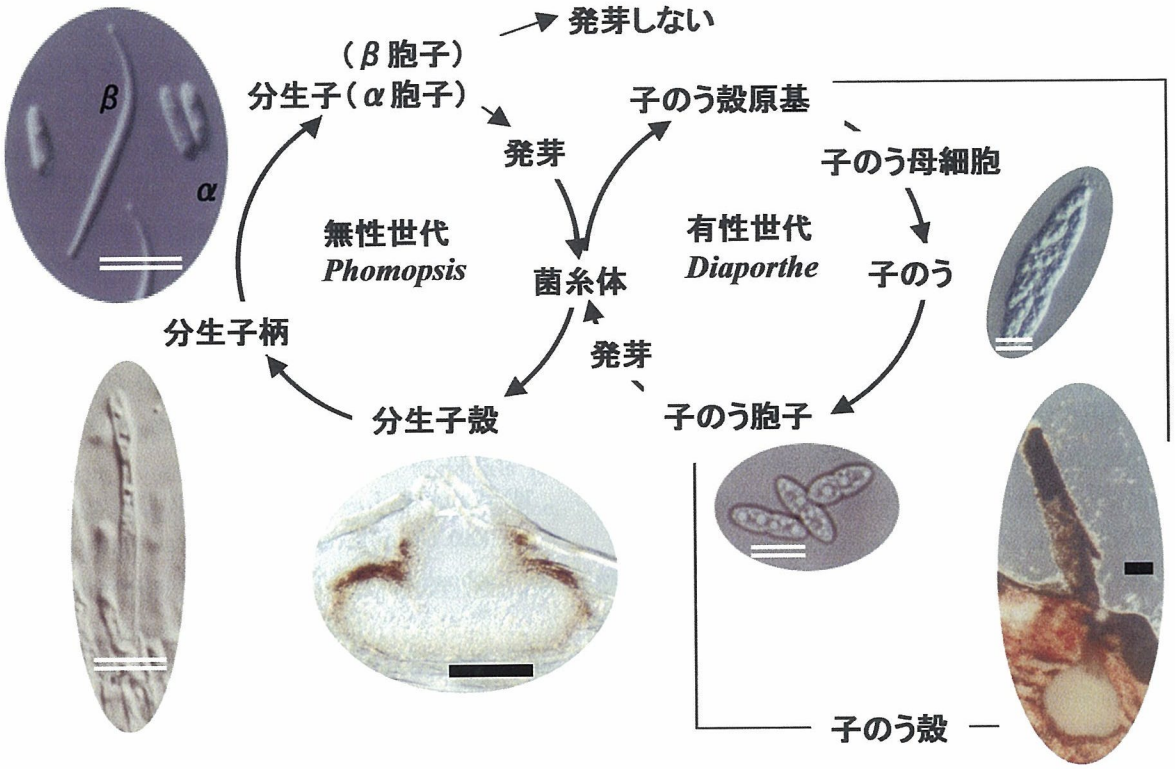
79) Yamato, H. 1976a. A species of *Diaporthe* pathogenic to citrus. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 42 : 56-59.

80) 大和浩国. 1976b. 和ナシ寄生する2種の *Diaporthe* 属菌について I. 日植病報 42 : 351 (講要).

81) 大和浩国. 1982. ブドウつる割症状に関与する *Phomopsis* 属菌. 日植病報 48 : 118 (講要)

82) 横山泰裕・堀武志・並木茂喜・山口吉博・兼松聡子. 1996. 新潟県におけるモモ枝折病の発生と防除について. 日植病報 62 : 318 (講要).

83) Zhang, A. W., L. Riccioni, W. L. Pedersen, K. P. Kollipara and G. L. Hartman. 1998. Molecular identification and phylogenetic grouping of *Diaporthe phaseolorum* and *Phomopsis longicolla* isoltes from soybean. Phytopathol. 88 : 1306-1314.



第1図 *Phomopsis*／*Diaporthe* 属菌の生活環