

東アジアと南米における絶対寄生菌の隔離分布機構  
の解明

課題番号 15405021

平成 15 年度～平成 18 年度科学研究補助金  
「基盤研究 (B)」研究成果報告書

平成 19 年 3 月

研究代表者 高松 進  
(三重大学大学院生物資源学研究科教授)

## はじめに

東アジアと北米東海岸における植物の隔離分布はアーサー・グレイ分断として古くから知られ、それらの隔離分布の成因および隔離時期等について、生物地理的、分子系統学的知見が近年多く集積されつつある。一方、菌類などの微生物については、キノコ等の一部を除きそのような隔離分布が存在するのかどうかという基本的問題を含め、知見は極めて少ない。植物の絶対寄生菌であるうどんこ病菌では、*Brasiliomyces* 属、*Cystotheca* 属、*Pleochaeta* 属、*Typhulochaeta* 属など、アジアと新大陸間で隔離分布を示す属がある。本研究では、分子系統学的解析および分子時計を用いて隔離分布が起こった年代を推定することにより、隔離分布の成因を解明しようとした。同時に、中南米に固有のうどんこ病菌の分子系統解析を行うことにより、それら中南米固有種がいかにして成立したのかを生物地理学的に明らかにしようとした。これらの研究を通じて、最終的にはうどんこ病菌が誕生した時期、場所を特定し、その後どのようにして地理的分布、宿主範囲を拡大しながら現在のような多様な生物群として進化したのかを全地球的規模で考察することを目的として行った。

現地調査においては、アルゼンチンの Maria Havrylenko 博士 (コマウエ大学)、Silvia Wolcan 博士 (ラプラタ大学)、Maria Graciela Cabrera de Alvarez 博士 (UNNE) にそれぞれ多大のご協力を賜った。彼らの献身的な協力なくして本研究は成り立たなかったことを明記し、心からお礼申し上げる。

本研究課題の研究成果は関連学会での口頭発表、学術雑誌での論文として公表した。これらを中心に取りまとめて科学研究費補助金 (基盤研究 (B)) の研究成果報告書とする。

平成 19 年 3 月

研究代表者 高松 進

## 研究組織

### 研究代表者

高松 進 (三重大学・生物資源学部・教授)

### 研究分担者

佐藤幸生 (富山県立大学・短期大学部・助教授)

交付決定額 (配分額)

(金額単位：千円)

	直接経費	間接経費	合計
平成 15 年度	3,900	0	3,900
平成 16 年度	3,200	0	3,200
平成 17 年度	3,200	0	3,200
平成 18 年度	3,000	0	3,000
総 計	13,300	0	13,300

## 研究発表

### (1) 学会誌等

- (1) Matsuda S, Takamatsu S (2003) Evolution of host-parasite relationships of *Golovinomyces* (Ascomycete: Erysiphaceae) inferred from nuclear rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27(2):314–327.
- (2) Nomura Y, Takamatsu S, Fujioka K (2003) Teleomorph of *Erysiphe necator* var. *necator* on *Vitis vinifera* and *Ampelopsis brevipedunculata* var. *heterophylla* (Vitaceae) newly found in Japan. *Mycoscience* 44(2):157–158.
- (3) Takamatsu S, Sato Y, Mimuro G, Kom-un S (2003) *Erysiphe wadae*: a new species of *Erysiphe* sect. *Uncinula* on Japanese beech. *Mycoscience* 44(3):165–171.
- (4) Havrylenko M, Takamatsu S (2003) *Erysiphe patagoniaca*: a new species of *Erysiphe* sect. *Uncinula* from Patagonia, Argentina. *Mycoscience* 44(2):149–151.
- (5) Kashimoto K, Matsuda Y, Matsutani K, Sameshima T, Kakutani K, Nonomura T, Okada K, Kusakari S, Nakata K, Takamatsu S, Toyoda H (2003) Morphological and molecular characterization for a Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici* and its host range. *Journal of General Plant Pathology* 69(3):176–185.
- (6) Cunnington JH, Takamatsu S, Lawrie AC, Pascoe IG (2003) Molecular identification of anamorphic powdery mildews (Erysiphales). *Australian Plant Pathology* 32:421–428.
- (7) To-anun C, Limkaisang S, Fangfuk W, Sato Y, Braun U, Takamatsu S (2003) A new species of *Brasiliomyces* (Erysiphaceae) on *Dalbergia cultrata* var. *cultrata* from Thailand. *Mycoscience* 44(6):447–451.
- (8) Khodaparast SA, Hedjaroude GA, Takamatsu S (2003) Phylogenetic relationships between Iranian isolates of *Microsphaera* and *Erysiphe* s. lat. based on rDNA internal transcribed spacer sequences. *Rostaniha* 4:79–90.
- (9) Takamatsu S, Matsuda S (2004) Estimation of molecular clocks for ITS and 28S rDNA in Erysiphales. *Mycoscience* 45(5):340–344.
- (10) Shimono Y, Kato M, Takamatsu S (2004) Molecular Phylogeny of Russulaceae (Basidiomycete; Russulales) inferred from the nucleotide sequences of rDNA large subunit. *Mycoscience* 45(5):303–316.
- (11) Takamatsu S. (2004). Phylogeny and evolution of the powdery mildew fungi (Erysiphales, Ascomycota) inferred from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycoscience* 45 (2): 147-157.
- (12) Takamatsu S, Braun U, Limkaisang S (2005) Phylogenetic relationships and generic affinity of *Uncinula septata* inferred from nuclear rDNA sequences. *Mycoscience* 46(1):9–16.
- (13) Havrylenko M, Takamatsu S (2005) Notes on Erysiphales (Ascomycetes) from Patagonia (Argentina). *Mycoscience* 46(1):32–38.
- (14) To-anun C, Kom-un S, Limkaisang S, Fangfuk W, Sato Y, Takamatsu S (2005) A new subgenus, *Microidium*, of *Oidium* (Erysiphaceae) on *Phyllanthus* spp. *Mycoscience* 46(1):1–8.
- (15) Kiss L, Takamatsu S, Cunnington JH (2005) Molecular identification of *Oidium neolycopersici* as the causal agent of the recent tomato powdery mildew epidemics in North America. *Plant Disease* 89:491–496.
- (16) Takamatsu S, Niinomi S, Cabrera de Álvarez MG, Álvarez RE, Havrylenko M,

- Braun U (2005) *Caespitotheca* gen. nov., an ancestral genus in the *Erysiphales*. *Mycological Research* 109:903–911.
- (17) Hirose S, Tanda S, Kiss L, Grigaliunaite B, Havrylenko M, Takamatsu S (2005) Molecular phylogeny and evolution of the maple powdery mildew (*Sawadaea* Miyabe; Erysiphaceae) inferred from nuclear rDNA sequences. *Mycological Research* 109: 912–922.
- (18) Matsuda Y, Sameshima T, Inoue K, Nonomura T, Kakutani K, Takamatsu S, Toyoda H (2005) Identification of individual powdery mildew fungi infecting leaves and direct detection of gene expression by single conidium PCR. *Phytopathology* 95 (10):1137–1143.
- (19) Limkaisang S, Kom-un S, Furtado EL, Liew KW, Salleh B, Sato Y, Takamatsu S (2005) Molecular phylogenetic and morphological analyses of *Oidium heveae*, a powdery mildew of rubber tree. *Mycoscience* 46(4):220–226.
- (20) Khodaparast SA, Takamatsu S, Hedjaroude GA (2005) Phylogenetic analysis of Iranian powdery mildew fungi using nucleotide sequences of 28S ribosomal DNA. *Journal of Agricultural Science and Technology* 7:49–58.
- (21) Fujita Y, Shibayama H, Suzuki Y, Karita S, Takamatsu S (2005) Rapid and accurate identification of microorganisms contaminating cosmetic products based on DNA sequence homology. *International Journal of Cosmetic Science* 27:309–316.
- (22) Liu SY, Takamatsu S, Yang LL, Wang XM, Liu D, Luo L (2006) First report of *Neoerysiphe galeopsidis* on *Althaea rosea*. *Plant Pathology* 55:297.
- (23) Liberato JR, Barreto RW, Niinomi S, Takamatsu S (2006) *Queirozia turbinata* (Phyllactinieae, Erysiphaceae): a powdery mildew with a demariaceous anamorph. *Mycological Research* 110(5):567–574.
- (24) Havrylenko M, Takamatsu S, Divarangkoon R, Braun U (2006) *Phyllactinia chubutiana*: a new species of Erysiphales from Patagonia (Argentina). *Mycoscience* 47:237–241.
- (25) Takamatsu S, Matsuda S, Niinomi S, Havrylenko M (2006) Molecular phylogeny supports a northern hemisphere origin of *Golovinomyces* (Ascomycota: Erysiphales). *Mycological Research* 110:1093–1101.
- (26) Limkaisang S, Cunningham JH, Liew KW, Salleh B, Sato Y, Divarangkoon R, Fangfuk W, To-anun C, Takamatsu S (2006) Molecular phylogenetic analyses reveal a close relationship between powdery mildew fungi on some tropical trees and *Erysiphe alphitoides*, an oak powdery mildew. *Mycoscience* 47:327–335.
- (27) Takamatsu S, Bolay A, Limkaisang S, Kom-un S, To-anun C (2006) Identity of a powdery mildew fungus occurred on *Paeonia* and its relationship with *Erysiphe hypophylla* on oak. *Mycoscience* 47:367–373.
- (28) Wang Z, Johnston PR, Takamatsu S, Spatafora JW, Hibbett DS (2006) Phylogenetic classification of the Leotiomycetes based on rDNA data. *Mycologia* 98(6): 1065–1075.
- (29) Kiss L, Khosla K, Jankovics T, Niinomi S, Braun U, Takamatsu S (2006) A morphologically ill-founded powdery mildew species, *Pleochaeta indica*, is recognized as a phylogenetic species based on the analysis of the nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycological Research* 110:1301–1308.
- (30) Braun U, Takamatsu S, Heluta V, Limkaisang S, Divarangkoon R, Cook RTA, Boyle H (2006) Phylogeny and taxonomy of powdery mildew fungi of *Erysiphe* sect. *Uncinula* on *Carpinus* species. *Mycological Progress* 5(3):139–153.

- (31) Shimono Y, Hiroi M, Iwase K, Takamatsu S (2007) Molecular phylogeny of *Lactarius volemus* and allies inferred from the nucleotide sequences. *Mycoscience* 48 (in press)
- (32) Inuma T, Khodaparast SA, Takamatsu S (2007) Multilocus phylogenetic analyses within *Blumeria graminis*, a powdery mildew fungus of cereals. *Molecular Phylogenetics and Evolution* (in press)
- (33) Khodaparast SA, Niinomi S, Takamatsu S (2007) Molecular and morphological characterization of *Leveillula* (Ascomycota: Erysiphales) on monocotyledonous plants. *Mycological Research* 111 (in press)

(2) 口頭・講演発表

- (1) 高松 進・Sawwanee Kom-un・Saranya Limkaisang・Chaiwat To-anun・佐藤幸生 (2003) うどんこ病菌はいかにして熱帯・亜熱帯地域に適応したのか?—*Brasiliomyces* 属菌を事例として— 日本菌学会第47回大会. 札幌市.
- (2) 新家聖子・Maria Havrylenko・高松進 (2003) アルゼンチン固有のうどんこ病菌 *Erysiphe (Uncinula) forestalis* の分子系統解析 日本菌学会第47回大会. 札幌市.
- (3) 内田景子・高松 進・松田紗苗・宗 和弘 (2003) キュウリに新発生した *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属うどんこ病菌の分子系統および諸性質. 平成15年度日本植物病理学会大会. 東京.
- (4) 樫本晃一・松田克礼・松谷和美・鮫島 武・角谷晃司・野々村照雄・岡田清嗣・草刈眞一・中田健吾・高松 進・豊田秀吉 (2003) トマトうどんこ病菌 *Oidium neolycopersici* の感染挙動解析およびその宿主範囲の検討. 平成15年度日本植物病理学会大会. 東京.
- (5) 高松 進・Sawwanee Kom-un・Saranya Limkaisang・Chaiwat To-anun・佐藤幸生 (2003) うどんこ病菌はいかにして熱帯・亜熱帯地域に適応したのか?—*Brasiliomyces* 属菌を事例として— 日本生物地理学会第58回大会. 東京.
- (6) 高松 進 (2003) 植物寄生菌 (うどんこ病菌) の分子系統と進化. 第1回進化原生生物研究会. 金沢市.
- (7) 新家聖子・M. Havrylenko・高松 進 (2003) 南米固有のウドンコカビ *Erysiphe forestalis* の系統的位罫と進化. 日本進化学会5回大会. 福岡市.
- (8) 高松 進・S. Kom-un・S. Limkaisang・C. To-anun (2003) うどんこ病菌 (植物寄生菌類) の熱帯・亜熱帯地域への適応—*Brasiliomyces* 属菌を事例として—. 日本進化学会5回大会. 福岡市.
- (9) 新家聖子・Levente Kiss・小林一成・高野香織・高松進 (2004) 日本およびハンガリーで発生したシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) うどんこ病菌の形態および分子系統解析 日本菌学会第48回大会. 長崎市.
- (10) 瀬古夕介・A. Bolay・佐藤幸生・L. Kiss・V. Heluta・丹田誠之助・野村

- 幸彦・A. Schmidt・B. Grigaliunaite・M. Havrylenko・高松 進 (2004) rDNA ITS ハプロタイプおよび形態からみたライラック属うどんこ病菌の生物地理  
日本菌学会第48回大会. 長崎市.
- (11) 井沼 崇・A. Bolay・S. A. Khodaparast・高松 進 (2004) 核リボソーム DNA の塩基配列に基づくムギ類うどんこ病菌 *Blumeria graminis* の分子系統解析 日本菌学会第48回大会. 長崎市.
- (12) 高松 進・神頭武嗣・井沼 崇 (2004) ハクサイとダイコンに発生したうどんこ病菌の形態および分子系統解析. 平成16年度日本植物病理学会大会. 福岡市.
- (13) To-anun, C., S. Kom-un and S. Takamatsu (2004) Powdery mildews of Thailand: Integrated analyses of morphological and molecular characteristics. IV Asian Pacific Mycological Congress 2004, Chiang Mai, Thailand, Nov. 14-29.
- (14) Limkaisang, S., S. Kom-un, E. L. Furtado, L. K. Wui, B. Salleh, Y. Sato and S. Takamatsu (2004) Molecular and morphological analyses of *Oidium heveae*, a powdery mildew of rubber tree. IV Asian Pacific Mycological Congress 2004, Chiang Mai, Thailand, Nov. 14-29.
- (15) 高松 進・松田紗苗・Maria Havrylenko (2005) *Golovinomyces* 属うどんこ病菌とキク科植物との共分化および生物地理学的解析 日本生物地理学会第60回年次大会. 東京.
- (16) 高松 進・松田紗苗・Maria Havrylenko (2005) *Golovinomyces* 属うどんこ病菌とキク科植物との進化的関係 日本植物分類学会第4回大会. 高知市.
- (17) Limkaisang, S., E. L. Furtado, K. W. Liew, B. Salleh, Y. Sato, W. Fangfuk, C. To-anun, S. A. Khodaparast, J. H. Cunnington, S. Takamatsu (2005) Phylogenetic relationship of *Oidium anacardii*, *O. bixae*, *O. citri*, *O. heveae*, *O. mangiferae* and allied species inferred from the ITS and 28S rDNA sequences. 日米合同菌学会 (ハワイ大会). ヒロ.
- (18) Takamatsu, S., S. Matsuda and M. Havrylenko (2005) Origin, co-speciation and biogeography of the genus *Golovinomyces* (Ascomycota: Erysiphales). 日米合同菌学会 (ハワイ大会). ヒロ.
- (19) To-anun, C., R. Divarangkoon, W. Fangfuk, W. Watthanaworawit, S. Takamatsu (2005) *Brasiliomyces doisuthepensis* sp. nov. (Erysiphaceae) on *Polyalthia simiarum* (Polygonaceae) from Thailand. 日米合同菌学会 (ハワイ大会). ヒロ.
- (20) 堀江博道・星 秀男・米澤雅人・R. Divarangkoon・高松 進・佐藤幸生 (2006) ポインセチアうどんこ病 (仮称) の新発生とその病原菌. 平成18年度植物病理学会大会. 札幌.
- (21) 白谷嘉朗・中島千晴・R. Divarangkoon・高松 進 (2006) エゴノキの実に発生した新種うどんこ病菌. 日本菌学会50周年記念大会. 千葉.
- (22) 瀬古夕介・高松進 (2007) 分子マーカーによって識別される2種ライラック類うどんこ病菌のヨーロッパへの侵入. 日本植物分類学会第6回大会. 新潟

(23) 瀬古夕介・高松進 (2007) ライラックに寄生する 2 種類の *Erysiphe* 属うどんこ病菌の生物地理学的研究. 日本生物地理学会第 6 2 回年次大会. 東京

(3) 出版物

- (1) Takamatsu, S. (2004). Molecular phylogeny and evolution of powdery mildew fungi (Erysiphales, Ascomycota), obligate parasite of plants. *In Plant Genome: Biodiversity and Evolution, Vol. 2, Part A Lower Groups* (eds. A.K. Sharma & A. Sharma), Science Publishers, Enfield, NH, USA, pp. 77-97.
- (2) 高松 進 (2004). うどんこ病菌の新しい分類体系. 農薬時代 186: 15-20.
- (3) 高松 進 (2005) 分子系統学の基礎. 植物防疫 59(3): 64-69.
- (4) 高松 進 (2005) ウドンコカビの巧妙な生存戦略と進化. 「菌類・細菌・ウイルスの多様性と進化」(杉山純多編). 裳華房. 東京. pp. 260-262.



## 研究成果

本研究は、分子系統解析技術を用いて東アジアと南米に隔離分布するうどんこ病菌の成立要因を明らかにするとともに、うどんこ病菌の進化を生物地理学的観点から明らかにすることを目的に行った。以下に本研究で得られた主要な成果を概説するとともに、学会誌等に公表した研究成果を資料として掲載した。

### 1. *Golovinomyces* 属うどんこ病菌とキク科植物との進化的関係

*Golovinomyces* 属は世界で 58 科 2283 種の宿主植物を持つ草本寄生性のうどんこ病菌で、全宿主の 50% 以上にあたる約 1200 種はキク科植物によって構成される。本属菌の系統樹基部に位置する各クレードにはそれぞれ単一のキク科の連が宿主として対応しており、しかも菌のクレードの分岐順序とキク科の連の分岐順序がほぼ一致することから、本属菌の出現初期においてキク科植物の連との間に共分化の関係が成り立つことが示唆された。キク科植物は南米起源であり、もしこのような共分化の関係がキク科出現の初期から成り立つとすれば、*Golovinomyces* 属の起源を南米に求めることも可能であろう。コウヤボウキ連はキク科タンポポ亜科に属する連で、キク科の北半球への分布拡大直前に分化した連である。コウヤボウキ連に属する *Mutisia* 属は南米固有属で、*Golovinomyces* 属の不完全世代の一種である *Oidium mutisiae* の発生が南米パタゴニア地方で報告されている。我々はアルゼンチンで *M. decurrens* と *M. spinosa* に寄生する *O. mutisiae* を採集し、rDNA 領域の塩基配列を決定した。その結果、これらの菌は系統樹上で他のキク科の連のクレードの中に埋没し、本菌の系統的位とコウヤボウキ連の系統的位とは一致しなかった。このことから、コウヤボウキ連とその寄生菌の間には共分化の関係が成り立たないことが明らかになった。興味深いことに、同じ *O. mutisiae* とされているにも関わらず、*M. decurrens* 上の菌と *M. spinosa* 上の菌は系統的に明らかに異なり、それぞれ *Golovinomyces* 属菌の別々のクレードに属した。Havrylenko (1993) はこれら 2 種の *Mutisia* 属上の菌に若干の形態的違いがあることをすでに報告しており、これは今回の解析結果を支持している。以上の結果から、*Golovinomyces* 属の起源は南米ではなく、キク科植物が北半球に分布を拡大したあとに、もともと北半球にいた *Golovinomyces* 属の祖先菌がキク科に感染したことにより共分化の関係が始まったと推察される。2 種の *Mutisia* 属植物は、*Golovinomyces* 属菌がキク科植物に宿主範囲を拡大したのちに、北半球から別々に侵入した 2 系統の *Golovinomyces* 属によって別々に感染したと考えられる。*Golovinomyces* 属の宿主となっているキク科植物の大部分は北半球起源の連に属し、南半球起源の連では本菌の宿主が少ない事実もこの推論を裏付けている。

### 2. *Erysiphe patagoniaca* : アルゼンチン・パタゴニアで発見された *Erysiphe* 属 *Uncinula* 節の新種

アルゼンチン・パタゴニアで発見された *Erysiphe* 属 *Uncinula* 節の新種を記載した。ナンキョクブナの一雑種 *Nothofagus antarctica* の葉で発見された *Erysiphe patagoniaca* sp. nov. は *E. nothofagi* と *E. kenjiana* に似ているが、付属糸全体がコイル状に巻く特徴および付属糸、子のう、子のう胞子の数が異なる。パタゴニア固有の *Uncinula* 節菌である *E. magellanica* と *E. nothofagi* が *E. patagoniaca* の発生している同じ葉に共存しているのが認められた。

### 3. *Erysiphe wadae*: ブナで発見された *Erysiphe* 属 *Uncinula* 節の新種

ブナ上で発見された *Erysiphe* 属 *Uncinula* 節の新種 *Erysiphe wadae* を記載した。本菌は閉子のう殻の赤道部から伸長する長い付属糸と閉子のう殻上部から伸長する短い付属糸の 2 種類の付属糸を持つ。この特徴は *E. simulans*, *E. australiana*, *E. flexuosa*, *E. liquidambaris*, *E. prunastri* および *E. togashiana* にもみられるが、本菌の付属糸が褐色に着色する点で後 5 者の菌とは区別される。形態上本菌に最も近い *E. simulans* は付属糸先端の巻き方がルーズな点や子のうあたりの子のう胞子数が少ないことで本菌と区別される。*E. wadae* と *E. simulans* 間のリボソーム DNA ITS 領域の塩基配列の相同性は 92.3%であった。二つのタイプの付属糸を有することのうどんこ病菌における分類学的、系統学的意義について分子系統解析に基づいて考察した。

### 4. 核リボソーム DNA の塩基配列から推察されるうどんこ病菌の系統と進化

うどんこ病菌は広範囲の被子植物に寄生する絶対寄生菌である。核リボソーム DNA の塩基配列に基づく系統解析によって、うどんこ病菌は 5 つの主要な系統群に分かれることが明らかになった。各系統群の特徴は不完全世代である分生子世代の形態と一致し、完全世代である閉子のう殻の形態とは一致しなかった。うどんこ病菌は一般的に木本植物寄生菌が祖先的であり、進化過程において木本から草本への宿主拡大が各系統群内で独立に複数回起こった。この草本への宿主拡大に伴って、付属糸の単純化が複数回にわたって起こった。したがって、菌糸状の単純な形態の付属糸は収斂進化の結果生じたものである。宿主拡大ルートを *Cystotheca* 連で詳細に調べた結果、*Sphaerotheca* 属に含まれる 2 つの節は *Podosphaera* 属から別々に生じたことが明らかになった。*Sphaerotheca* 属 *Magnicellulatae* 節はバラ科サクラ属に寄生する *Podosphaera* 属菌に由来し、まずゴマノハグサ科の草本に寄生性を獲得した後、キク科植物に宿主を拡大したと考えられる。キク科内で遺伝的放散をした後、さらに他の植物科に宿主範囲を拡大した。Berbee and Taylor (2001) が報告した分子時計 (1.26%/100 myr) によると、ウドンコカビ目とミクソトリクム科の分岐は今から約 1 億年前に、またウドンコカビ目内での最初の分岐は今から約 7 千 6 百万年前に起こったと推察された。

### 5. ウドンコカビ目における ITS および 28S rDNA の分子時計の算定

*Golovinomyces* 属とその宿主であるキク科の連との系統関係の比較から、*Golovinomyces* 属の

キク科への寄生性獲得がキク科が北半球に進出した後、アザミ連が出現するまでの間に起こったと推定された。キク科の *rbcL* の塩基配列の分子時計に基づき、アザミ連の出現を 25.2 百万年前と推定した。*Golovinomyces* 属内における最初の分岐を 25.2 百万年前とおくと、ウドンコカビにおける分子時計は、ITS 領域で  $2.52 \times 10^{-9}$  per site per year (0.01D = 3.97 Myr)、28S rDNA 領域で  $6.5 \times 10^{-10}$  per site per year (0.01D = 15.4 Myr) と算定された。

#### 6. 核 rDNA の塩基配列から推定された *Uncinula septata* の分子系統と属分類

18S, 5.8S および 28S rDNA の塩基配列データをもとに、ウドンコカビ目内における *Uncinula septata* の系統学的位置を明らかにした。*Uncinula septata* の子のう果の付属糸は分岐せず、先端が渦巻き状の *Uncinula* 型であるが、系統的にはウドンコカビ目の最も基部側に位置し、*Microsphaera* や *Uncinula* が含まれる“*Pseudoidium*”クレードとは遠縁である。形態的にも、*U. septata* は頂生で多隔膜の付属糸、勾玉状の子のう胞子を持ち、不完全世代を欠くという特徴で *Erysiphe* sect. *Uncinula* (*Uncinula*)とは異なる特徴を持つ。本種は *Uncinula* 様の付属糸と 8 胞子性の子のうという付加的な始源的特徴を有する木本寄生性のうどんこ病菌である。本論文では *U. septata* をタイプ種とする新属 *Parauncinula* を提案する。*Uncinula curvispora* (*U. septata* var. *curvispora*)も本属に所属する。

#### 7. アルゼンチン・パタゴニア地方のウドンコカビ目 (子囊菌類) に関するノート

これはアルゼンチン・パタゴニア地方で 20 種類の宿主植物上に見つかった 15 種のうどんこ病菌の記録である。*Viola maculata* 上に見つかった新種 *Oidium maculatae* を記載した。*Berberis linearifolia*, *Buddleja globosa*, *Prosopis alpataco* および *Viola maculata* はうどんこ病菌の新宿主植物であった。*Erysiphe howeana*—*Fuchsia magellanica*, *E. patagoniaca*—*Nothofagus pumilio* および *N. antarctica* は新しい菌と宿主の組み合わせであった。*Acer negundo* と *A. pseudoplatanus* 上で見つかった *Sawadaea bicornis* は南米における *Sawadaea* 属菌の初記録である。*Consolida ajacis*, *Galega officinalis* および *Plantago lanceolata* はアルゼンチン、また *Galium aparine*, *Melilotus albus*, *Petunia × hybrida*, *Potentilla anserina* および *Spiraea × bumalda* はパタゴニアにおけるうどんこ病菌の新宿主であった。*Oidium longipes* はアルゼンチン、*Golovinomyces riedlianus* はパタゴニアにおける新産種であった。

#### 8. 新属 *Caespirotheca*, ウドンコカビ目の祖先的属

5.8S, 18S および 28S rDNA の塩基配列を使ってウドンコカビ目内における *Uncinula forestalis* の系統的位置を推定した。本菌の閉子囊殻の付属糸は先端が巻く *Uncinula* タイプであるが、*Uncinula* が所属する *Pseudoidium* クレードとは遠縁で、また最近祖先的な属として記載された *Parauncinula* 属とも明らかに異なった。*Uncinula forestalis* は閉子囊殻の頂部から房状に生じ、

隔膜のある付属糸を持つ点、および *Euoidium* タイプの分生子を持つ点で *Uncinula* 属とは形態的に異なる。*Parauncinula* 属の付属糸も頂部から生じるが、房状ではなく、分生子を欠く。*Uncinula forestalis* は祖先的な木本寄生性の菌で、*Uncinula* タイプの先端が巻く付属糸と 6-8 個の子嚢胞子を持つ点からも祖先的形態を有する。以上の結果より、本菌に新属 *Caespithoea* を提唱する。28S rDNA の分子時計を用いて *Uncinula forestalis* と *Parauncinula septata* の分岐年代を計算したところ、両菌は八千万年から九千万年前の白亜紀後期に分岐したと考えられた。

#### 9. *Queirozia turbinata*: 有色分生子を持つうどんこ病菌

単一タイプ属である *Queirozia* 属は 1982 年に *Pleochaeta* のシノニムとされた。今回、*Queirozia turbinata* のタイプ標本と他の二つの標本を再検討したところ、*Pleochaeta* には入らないことがわかった。本菌は屈曲した特殊な気中菌糸とレモン形で褐色ないし黄色の分生子を持つ。これは有色分生子を持つうどんこ病菌の初めての例である。本菌はフィラクチニア連の特徴である半内部寄生性を示す。*Queirozia turbinata* の分生子表面は SEM では盛り上がったしわ状で、これはフィラクチニア連の従来への報告にはない特徴である。分子系統解析では、本菌は *Leveillula* や *Phyllactinia* よりも *Pleochaeta* に近かった。したがって、*Queirozia* は *Pleochaeta* に近縁であるが、*Pleochaeta* のシノニムとするには形態的にあまりに異なる。したがって、*Queirozia* 属および *Queirozia turbinata* を再度提唱したい。

#### 10. *Phyllactinia chubutiana*: アルゼンチン パタゴニア地方で発見された新種うどんこ病菌

アルゼンチン パタゴニア地方の乾燥したステップ地帯で *Lycium chilense* (ナス科) 上に見つかった新種うどんこ病菌を *Phyllactinia chubutiana* として報告した。これに伴い、従来の *Oidium insolitum* に対して、新組み合わせ *Ovulariopsis insolita* を提唱する。

#### 11. 分子系統は *Golovinomyces* 属が北半球起源であることを支持した

*Golovinomyces* 属はうどんこ病菌の中で厳密な草本寄生性の属である。最近の分子系統解析により、*Golovinomyces* 属とキク科との間に共分化の関係があることが報告された。キク科はもともと南米が起源地であり、後に北半球に分布を拡大した。もし *Golovinomyces* 属とキク科との間の共分化の関係が南米にまで遡れるとしたら、*Golovinomyces* 属の起源地も南米と考えられよう。そこで、南米におけるキク科の固有の連である *Mutisia* 連植物に寄生するうどんこ病菌を採集し、rDNA の塩基配列を決定した。その結果、*Mutisia* 連植物から分離した *Oidium mutisiae* および *Golovinomyces leuceriae* は *Golovinomyces* 属の系統樹の基部には位置せず、北半球で採集された *Golovinomyces* 属の二つのクレード内に分かれて位置した。したがって、*Mutisia* 連植物は *Golovinomyces* 属の最も初期の宿主とは言えなかった。おそらく *Golovinomyces* 属の起源地は南米ではなく、北半球であろう。