

令和元年度修士論文

日本産べと病菌の分類学的研究

三重大学大学院生物資源学研究科

資源循環学専攻 農業生物学講座 博士前期課程

川口真穂

目次

緒言	4
第1章 材料および方法	10
第1節 供試標本および形態観察	
第2節 分子系統解析	
第1項 供試菌	
第2項 DNA抽出	
第3項 PCR法によるDNA増幅とシーケンシング	
第4項 系統樹作成	
第2章 結果	24
第1節 再検討した種の記載	24
第1項 <i>Bremia</i> 属	
第2項 <i>Hyaloperonospora</i> 属	
第3項 <i>Paraperonospora</i> 属	
第4項 <i>Peronospora</i> 属	
第5項 <i>Plasmopara</i> 属	
第6項 <i>Pseudoperonospora</i> 属	
第2節 分子系統解析の結果	89
第1項 日本産べと病菌各属内の系統関係	
1. <i>Hyaloperonospora</i> 属	
2. <i>Peronospora</i> 属	
3. <i>Plasmopara</i> 属と関連属	
第3章 考察	102
摘要	110
日本産べと病菌の目録	111

謝辞 136

引用文献 137

緒言

べと病菌は、ストラミニピラ界 *Straminipila*, 卵菌門 *Oomycota*, 卵菌綱 *Oomycetes*, ツユカビ目 *Peronosporales*, ツユカビ科 *Peronosporaceae* に属する植物病原菌である。べと病菌は生きた植物に寄生することでしか生存できない絶対寄生菌であり、その他の絶対寄生菌である担子菌のさび病菌や黒穂病菌、子囊菌のうどんこ病菌などと同様に宿主が限定されることが知られている (Dick, 2002; Göker, et al., 2007; Thines & Choi, 2016)。また、双子葉植物から単子葉植物にわたる草本植物を主とする多様な植物を宿主とする (Dick, 2002; Thines & Choi, 2016)。べと病の典型的な病徴は、葉の表側に葉脈に囲まれた退緑色～褐色の病斑を生じ、縮葉が見られる。病斑の葉裏面には白色～灰白色の胞子のう柄と胞子のう胞子が形成され、綿毛状の菌叢を生じる。また、葉以外の茎上や花器上等でも胞子形成する種がある。なお、シソ科べと病菌の中には、特定の宿主の花器官の特定部位 (柱頭や花糸など) でのみ胞子形成を行う強い嗜好性を持つ種も知られる (Thines et al., 2013)。病気が進行すると最終的に全身病徴を生じて枯死に至ることがあり、圃場内で激発すると大きな被害が生じる。生活環の一時期において、罹病葉組織内や種子に休眠性の卵胞子を形成し、これらが宿主の枯死後に植物残渣とともに土壤中に残ることで新たな伝染源となり、圃場内でのべと病被害の継続の要因となってしまう。べと病は南極大陸を除いた温帯地域を中心に世界中で発生が知られている (Constantinescu, 1991; Constantinescu & Negrean, 1983; Dick, 2002; Shin & Choi, 2006; Spencer & Dick, 2002; Thines, 2014; Yu et al., 1998) が、特に、東南アジアやアフリカにおいてはトウモロコシやソルガム、パールミレットなどのイネ科の牧草や作物のべと病による被害が深刻である (Kumar & Manga, 2012; Spencer & Dick, 2002; Swastika et al., 2004)。日本国内では、2016年に病原菌 *Peronospora destructor* により引き起こされるタマネギべと病が西日本各地で多発生し、広く被害をもたらした。特に、佐賀県では中晩生品種を中心に甚大な被害を受け、記録的な不作となった (善・菖蒲, 2017)。このように、野菜や穀物、牧草、薬用植物、観賞用植物等の幅広い栽培植物にべと病を引き起こし、多大な経済的損失を生じるため、世界中において農業上重要な植物病原菌のひとつとされる。

上述のようにべと病菌は農業上重要な植物病原菌であるが、国内にべと病菌を専門に扱う研究者が少ないことや、人工培養ができないために詳細な病理学的研究が困難という状況にある。また、農作物の栽培品目の多様化、新規の導入、育種、種子や農産物の輸出入に関して、雑草類のべと病菌が感染の機会や宿主範囲の拡大に関連するため、これまでに実害の無かった野生の雑草類のべと病菌の多様性を明らかにし、宿主範囲の解明やインベントリー調査に取り組むことは重要である。また、どの種が病原であるのかが不明な場合や、複数の種がひとつの複合種にまとめられて分類が不明確であるような場合、正確な検疫上の危険度評価が困難になる (Thines et al., 2009)。そのため、分子系統関係の概観を示し、既知種の境界を明らかにし、最新の知見を含めた分類体系を構築することが必要である

(Thines et al., 2009). さらに、正確かつ高度な分類学的情報に加えて、病原性や宿主範囲などの生態的情報を付加し、警戒すべき病原菌を正確に同定・診断し、防除を実施することで農作物の被害を抑制することが可能となる。

べと病菌はこれまで 20 属 700 種以上が記載されている (Thines & Choi, 2016). 最初のべと病菌である *Peronospora* 属が Corda (1837) により設立され、現在では卵菌類のなかで最大の属となり、450 種以上が記載されている (Constantinescu, 1991; Dick, 2002). 双子葉植物から単子葉植物の幅広い宿主が知られており、有色の分生子を形成し、発芽管による間接発芽を行うことが特徴である (Dick, 2002; Thines et al., 2009). *Pseudoperonospora* 属は有色の分生子を形成する点は *Peronospora* 属と共通するが、遊走子による直接発芽を行うことから別属として設立された (Rostovzev, 1903; Thines et al. 2009). 本属は 8 種が記載されており、ほとんどがバラ類 (Rosids) を宿主とする (Dick, 2002; Thines & Choi, 2016). *Hyaloperonospora* 属および *Perofascia* 属は、rDNA ITS 領域に基づく分子系統解析を含めた再検討により *Peronospora* 属から分離・新設され (Constantinescu & Fatehi; 2002), 数種を除き、宿主はアブラナ科に限定される. *Hyaloperonospora* 属は野菜類を含む様々な宿主上から 100 種以上が知られているが、*Perofascia* 属は *Lepidieae* 族に限定される (Constantinescu, 1991; Dick, 2002; Thines & Choi, 2016). また、*Bashidiophora* 属、*Benua* 属、*Bremia* 属、*Novotelnova* 属、*Paraperonospora* 属、*Plasmopara* 属、*Plasmoverna* 属および *Protobremia* 属は、共有派生形質として洋ナシ形の吸器を持ち、共に単系統群を形成する (Thines & Choi, 2016; Thines et al., 2009 ; Voglmayr et al., 2004). *Plasmopara* 属は直角に単軸分岐する胞子のう柄を持つ点と直接発芽を行う点が *Peronospora* 属および *Bremia* 属とは異なるとされ、3 番目に設立された属である (Schröter, 1886; Thines et al., 2009). 本属はおおよそ 150 種が知られ、キク類 (Asterids) とバラ類 (Rosids) の広い宿主範囲を持ち (Dick, 2002; Thines & Choi, 2016), その他の属と比較して種の形態的特徴が多様性に富んでいる. Constantinescu et al. (2005) により透過型電子顕微鏡および走査型電子顕微鏡を用いた胞子のうや胞子のう柄の微細構造の観察に基づく再検討が行われ、*Plasmopara* 属のうちキンポウゲ科を宿主とする種が *Plasmoverna* 属として分離・新設された. 洋ナシ形の吸器を持つその他の属に関しては、宿主がキク科に限定される. *Bremia* 属 (Regel, 1843) は、49 種 (異名を含む) が記載されており (Choi et al., 2018; Dick, 2002; Park et al., 2018), 分生子は間接発芽を行い、分生子柄の末端が膨らむことが特徴である (Thines et al., 2009). その後、系統的に近縁な *Bremia* 属菌と *Plasmopara* 属菌の分子系統解析を含めた再検討が行われ、*Benua* 属 (Constantinescu, 1998), *Novotelnova* 属 (Voglmayr & Constantinescu, 2008) および *Protobremia* 属 (Voglmayr et al., 2004) が新設された. また、*Paraperonospora* 属は、キク科に寄生する *Peronospora* 属菌の詳細な形態観察に基づく再検討により分離・新設され、9 種が記載された (Constantinescu, 1989; Constantinescu, 1996). 本属菌はキク連を宿主とし、胞子のう柄の枝が上部に向かって幅広くなる点や間接発芽を行う点が特徴である (Constantinescu, 1989). その他、イネ科寄

生の *Sclerospora* 属 (Schröter, 1886), *Peronosclerospora* 属 (Shirai & Hara, 1927), *Sclerophthora* 属 (Thirumalachar et al., 1953), *Viennotia* 属 (Göker et al., 2003), *Graminivora* 属 (Thines et al., 2006), *Poakatesthia* 属 (Thines et al., 2007), *Eraphthora* 属 (Telle & Thines, 2012), *Baobabopsis* 属 (Thines et al., 2015) が記載されている。

べと病菌 Downy mildews の種概念については、二つの概念が提唱されてきた。Gäumann (1918, 1923) は、狭義の種概念 narrow species concept と呼ばれる概念を提案した。これは、相互接種試験と形態的特徴をもとに、べと病菌は宿主範囲が特定の宿主属または宿主種に限定的であるとし、1 宿主属もしくは数種の植物毎に 1 種の学名が与えられるようになった (one host-one species concept) (Hall, 1996)。一方、Yerks and Shaw (1959) の提示した概念は、広義の種概念 broad species concept と呼ばれ、明瞭な形態的差異のない種において、宿主特異性を種の類別点とすることは必ずしも安定した十分な形質ではないとし、アブラナ科、アカザ科上の菌はそれぞれ一種に統合された。やはりこの種概念にあっても、ホストジャンピングにより複数系統が同一宿主に存在する場合には検証が不可能という欠点があるが、後者の種概念は植物病理学者を始め広く受け入れられた。そして、べと病菌を研究対象とする研究者たちの間で近年まで主張され続けてきた (Hall, 1996; Thines & Choi, 2016)。

1990 年代に、DNA 分子系統解析の発展により、菌類の分子系統関係に基づいた分類体系の再検討が始まり、卵菌類の一部としてべと病菌も解析が始まった (Cooke et al. 2000)。分子系統関係の概観を得るために用いられたのは、他の菌類と同じくリボソーム DNA の SSU, LSU D1/D2 領域および ITS 領域 (Cook et al., 2000; Peterson & Rosendahl 2000; Riethmüller et al. 2002) であり、加えてミトコンドリア DNA の *cox1* 領域および *cox2* 領域 (Robideau et al., 2011; Hudspeth et al., 2002) の解析が行われた。結果、絶対寄生性を有することから近縁と考えられていたべと病菌と白さび病菌は系統的に離れており、フハイカビ・疫病菌 (*Pythium*, *Phytophthora*) が、べと病菌により近縁であることが示された (Cooke et al., 2000)。一方、共に Peronosporaceae に属するべと病菌と *Phytophthora* 属菌の高次系統関係は解明されておらず、べと病菌は単系統群である (Göker et al., 2007)、もしくは、*Phytophthora* 属菌と多系統群を形成する (Bourret et al., 2018; Runge et al., 2011) ともされている。近年、ミトコンドリア DNA の *cox2* 領域の系統樹上で認識される種が、Gäumann (1918, 1923) による narrow species concept による種と一致するため (Choi et al., 2009; Thines & Choi, 2016; Voglmar et al., 2014)、卵菌類の種バーコード領域として有効であることが示された (Choi et al. 2015)。以来、宿主が異なるものの同一種とされていた種が宿主毎に異なる単系統群として示され、それぞれが異なる種と認識されることにより、新種や隠蔽種が見いだされている (Choi et al., 2009; Voglmar et al., 2014; Schröder, 2011)。現在、べと病菌の世界的モノグラフは公表されていないが、ヨーロッパ地域、南北アメリカ大陸、東アジアにおいては韓国や (Shin & Choi, 2003, 2006) や中国 (Pai 1957; Yu et al., 1998) にてモノグラフが公表されている。

日本国内におけるべと病菌の分類学的研究は、1880年代から始まり、農作物に限らず野生植物等、数多くの草本植物に発生するべと病菌の採集記録がある。板野(1934)、田中(1888, 1890a, 1890b, 1890c)、南部(1904)、吉永(1904b)らによる関東産種、Togashi & Onuma(1934)による岩手県産種、吉野(1905a, 1905b)による熊本県(旧肥後国)産種、吉永(1902, 1904a)による高知県(旧土佐国)産種等の地域的菌類誌の中で記録されている。その他、堀(1893)はネギべと病菌の詳細な形態観察を行った。また、北海道や千島列島、樺太などの北方地域では、照井(1930)による北海道利尻島および礼文島産種、永井・島村(1933)による千島列島国後島産種、河合・大谷(1931)による南樺太産種がやはり菌類誌の一部としてリストが公表された。また、台湾や旧満州からも日本人により複数のべと病菌の採集記録があり、澤田(1919, 1922, 1927, 1928, 1937)やTanaka(1919)らにより台湾産種が、三宅(1914a, 1914b)や三浦(1930)らにより旧満州地域のべと病菌が記録されており、これらの中には新種記載も含まれる。白井(1905, 1917, 1927)の「日本菌類目録」やIto(1913)による日本産種菌類リストの中で、べと病菌の種がまとめられ、Ito & Tokunaga(1935)、Ito & Murayama(1943)により複数の新種が記載された。その他にも、澤田(1914, 1925)により *Bremia* 属菌 5種が、宮部・高橋(1907)によりホップ上の *Pseudoperonospora humuli* が、Tanaka(1934)によりソバ上の *Peronospora fagopyri* が、照井(1978)によりミヤマトウバナ上の *Peronospora clinopodium* が新種記載されている。その後、伊藤(1936)の「大日本菌類誌」の中で、日本産べと病菌を胞子の発芽方法など形態的特徴と宿主を基に検討し、異名を含めて7属78種のべと病菌を記載し、検索表と共に *Peronosporaceae* としてまとめた。その後、野生植物に寄生するべと病菌に関しては、「日本野生植物寄生・共生菌目録」(月星ら, 2002)によりまとめられている。勝本(2010)の日本産菌類全体の包括的な種名リストである「日本産菌類集覧」によれば、べと病菌13属164種(異名を含む)が宿主と共にリストに登載された。また、日本植物病名目録(2020)では、7属51種のべと病菌が病原菌として登載されていて、アブラナ科に寄生するべと病菌(佐藤ら, 1991; 佐藤ら, 2002; 佐藤ら, 2004; 佐藤・堀内, 1999; 山内ら, 2015; 山内・佐藤, 2017)、その他野菜類(伊藤ら, 2008; 佐藤ら, 2015; 三澤ら, 2014)、花き類(井澤・小山田, 1987; Kayamori et al., 2012; 柏森ら, 2013; 佐藤ら, 2009; Satou et al., 2013; Shirai et al., 2016; 菅原ら, 2008)、牧草や食用・飼料用トウモロコシ(西原・石井, 1986a, 1986b)など、日本新産種の重要な農作物・花き類、牧草を含む多数のべと病菌が植物病原菌として報告され、病名の提案や病原性試験など植物病理学的研究が行われている。さらには、接種試験によるアブラナ科寄生のべと病菌 *Hyaloperonospora brassicae* の寄生性分化(佐藤, 2000; 佐藤・福本, 1996a, 1996b)や、ウリ科寄生のべと病菌 *Pseudoperonospora cubensis* やホウレンソウべと病菌 *Peronospora effusa* のレース(稲葉ら, 1986; 佐藤ら, 2003)。新レースに抵抗性を持つ品種の探索も行なわれている(佐藤ら, 2002)。しかしながら、日本植物病名目録に登載されている学名は病名の整理を目的としていることから、新分類体系ではなく、旧分類体系によるものが多くみられ、新旧分類体系に

基づいた学名が混在している。また、これまで日本産べと病菌の大規模な分子系統解析が行われておらず、海外産種との系統関係は不明である。また、上述のように国内で数多くのべと病菌の標本が採集されているが、正基準標本を含むこれら標本の国内の標本庫における所在が不明なものが多い。また、伊藤（1936）によるモノグラフ以降、形態的特徴を詳細に記載した研究が少なく、現行の分類体系の基準となる形態的特徴の情報が得られないことが多い。そのため現行の分類体系における日本産既知種の位置づけや、海外産種との異同を含め正確な種同定に支障をきたしている。そのため、正基準標本を含めた日本産種の標本を最新の分類基準に基づいて再検討することにより、現行の分類基準に沿った情報に更新する必要がある。

そこで、本研究では国内の標本庫に収蔵されているべと病菌の標本を調査し、詳細な形態観察を行い、現行の分類基準に従った分類学的再検討を行う。加えて、日本各地から収集した新鮮な標本を用いて、これらの形態的特徴の記載と分子系統解析を行って海外産種と比較し、日本産べと病菌の種の多様性と詳細な系統関係を明らかにするとともに、植物病原菌の正確な種同定を可能にすることに貢献することを目的として研究を行った。

第1章 材料および方法

第1節 供試標本および形態観察

自ら採集または都道府県農業試験場や種苗会社等の協力者から提供を受け、べと病に罹病した植物の新鮮な標本、乾燥標本および凍結保存サンプルの計116点 (Table 1) を収集し、形態観察および分子系統解析に用いた。これらの標本は、Mie University Mycological Herbarium (MUMH) に収蔵した。尚、神戸大学中馬博士より提供を受けたサンプルは、胞子のう柄/分生子柄と胞子のう/分生子のみがチューブに入って冷凍された状態で譲渡された。また、国内の国立科学博物館 菌類コレクション (TNS-F)、北海道大学総合博物館 (SAPA)、弘前大学菌類標本室 (HHUF)、神奈川県立生命の星・地球博物館 (KPM-NC) の標本庫に収蔵されている標本 (正基準標本を含む) を借用して形態観察に用いた。国立科学博物館 (TNS-F) および北海道大学総合博物館 (SAPA) の標本庫では収蔵状況の調査を行った。

標本は、デジタルカメラ (AxioCam; Carl Zeiss, Göttingen, Germany) を搭載した実体顕微鏡 (Stemi 305; Carl Zeiss) 下で標本を観察し、病徴および菌体の有無や状態を確認した後、写真撮影を行った。その後、スライドガラス上に封入液としてシェアー氏液 (Chupp, 1940: 2%酢酸カリウム溶液 300ml, グリセリン 120ml, 95%アルコール 180ml) を滴下し、針先をバーナーで火焰滅菌した柄付き針を用いて標本上から菌体 (胞子のう柄/分生子柄, 胞子のう/分生子, 種子表面の卵胞子) を掻き取り封入液に浮かべ、カバーガラスを被せ、永久プレパラートを作製した。プレパラートはデジタルカメラ (DS-L1; Nikon, Tokyo, Japan) を搭載した光学顕微鏡 (Axio Imager; Carl Zeiss, Göttingen, Germany) を用いて、形態の観察、計測および写真撮影を行った。各器官の大きさや形、色などの形態的特徴を詳細に観察した。形態計測は、胞子のう柄/分生子柄および最末端小枝の長さと同幅、胞子のう/分生子および卵胞子の長さと同幅などを計測し、得られた計測値から最大値、最小値、平均値、標準偏差を求めて記録した。尚、作製したプレパラートは三重大学大学院生物資源学研究科植物医科学研究室にて保管した。

新鮮な病害標本は、病徴観察およびプレパラート作製の後、新聞紙に挟んで上から重しを置いて水分を十分に取り除き乾燥させた。その後、標本ポケットに入れて腊葉標本とし、MUMH 番号を割り当てた。

また、新鮮な標本のうちの一部については、腊葉標本にするとともに -80° で冷凍保存した。その手順としては、まず、針先をバーナーで火焰滅菌したステンレス製のハサミを用いて、新鮮な罹病葉上の菌体が見られる病斑箇所を約5mm四方に切り抜き、これを各標本から20~30個程ずつ得た。次に、切り抜いた病斑片を冷凍保存用チューブに5~10個ずつ入れ、 -80°C の冷凍庫で保存した。

第2節 分子系統解析

第1項 供試菌

分子系統解析の供試菌として使用した配列のうち、本研究により得られた塩基配列は Table 1 に示した。GenBank から入手した塩基配列は Table 2, Table 3, Table 4, Table 5 に示した。

第2項 DNA抽出法

DNA 抽出は、UltraClean Microbial DNA Isolation Kit (Mo Bio Laboratories Inc., California, USA) を用い、プロトコールに従って行った。カネカ簡易 DNA 抽出キット version 2 (株式会社カネカ, 東京, 日本) を用いた抽出方法の場合、最初に、1.5ml エッペンチューブに本キットの Solution A を 50 μ l 分注し、火焰滅菌した柄付き針で掻き集めた菌体、またはカミソリで 5mm 角に切り取った罹病植物体 (葉, 花蕾) をチューブ内の Solution A 中に入れた。次に鍋を用いて滅菌水を 98°C に加熱し、この滅菌水中にチューブを液体部が浸るようにして入れ、8 分間加熱した。チューブを常温で冷ました後、本キットの Solution B を 7 μ m 添加し、指でタッピングしてよく攪拌した。最後に、これを遠心機にて 4°C, 10,000 \times g で 5 分間遠心分離し、得られた抽出液の上清を PCR 法の鋳型として用いた。なお、DNA 抽出後すぐに使用しない場合は、使用する際まで -20°C で保存した。冷凍保存した DNA 抽出液を使用する際は、常温下で溶解し、その上清をピペットで取ってそのまま用いた。

第3項 PCR法による DNA 増幅とシーケンシング

リボソーム RNA をコードする DNA の ITS 領域および LSU D1/D2 領域、ミトコンドリア DNA の *cox1* および *cox2* 遺伝子コード領域を PCR 法により増幅し、シーケンス反応を行った。ITS 領域を増幅させるためのプライマーには、ITS1-O (Bachofer, 2004) および LR0 (Moncalvo et al., 1995)、LSU 領域には LR0R (Moncalvo et al., 1995) および LR6-O (Riethmüller et al., 2002)、*cox1* 領域には OomCox1-levup および OomCox1-levlo (Robideau et al., 2011)、*cox2* 領域はフォワードに Cox2-F (Hudspeth et al., 2000) を、リバーズに Cox2-R (Hudspeth et al., 2000) または Cox2-RC4 (Choi et al., 2015a) を用いた。本研究で用いたプライマーの塩基配列を Table 6 に示し、アニーリング位置を Fig. 1 に示した。

PCR による増幅反応の反応液は、0.2 mL PCR チューブに反応液が全量 12.5 μ l となるように、DNA 抽出液 1 μ l, 滅菌水 5.95 μ l, 10 \times Buffer 1.25 μ l, 1mM dNTPs 2.5 μ l, 50mM

MgCl₂ 0.5 μl, 46 mg/ml BSA (富士フィルム和光純薬株式会社, 大阪, 日本) 0.2 μl, フォワードとリバースのプライマー (10pmol/μl) 各 0.5 μl, 5unit/μl BioTaq (Bioline, London, UK) 0.1 μl を加えて調製した. 全ての遺伝子領域の PCR 反応において, 反応液の調整は同様に行った. その後, スピンドアウンして混合液をチューブの底に集め, サーマルサイクラー (T100; Bio-Rad, California, USA) を用いて PCR 反応を行った. その際の PCR の反応条件は Table 7 に示した.

PCR 反応終了後, DNA 増幅を確認するため, PCR 反応液 2 μl に GelRed® Nucleic Acid Gel Stain (Biotium Inc., California, USA) を 2 μl を加えた計 4 μl を 1.2%TAE アガロースゲル中の各ウェルに分注し, 100V, 30 分間電気泳動を行った. 電気泳動終了後, ゲル撮影装置 (FAS-V ゲル撮影装置; 日本ジェネティクス株式会社, 東京, 日本) を用いて DNA の増幅の有無を確認した.

DNA の増幅が確認できた PCR 産物をテンプレートとし, PCR 反応と同様のプライマーセットを用いてシーケンス反応を行った. BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Thermo Fisher Scientific K.K., 東京, 日本) を使用し, 説明書に従って反応を行った後, 三重大学地域イノベーション推進機構先端科学研究支援センターのオートシーケンサー (3730xl DNA Analyzer; Thermo Fisher Scientific K.K., 東京, 日本) で塩基配列を取得した. 取得した塩基配列データは遺伝子解析ソフトの MEGA7.0 (Kumar et al., 2016) を用い, 塩基の波形データを確認しながらより正確な塩基配列を決定した. その後, 遺伝子解析ソフト Bioedit v. 7.2.5 (Hall, 1996) を用いてアセンブルを行った.

第 4 項 系統樹作成

本研究で得られた塩基配列データ (Table 1) に, GenBank から取得した塩基配列データを加えてデータセットを作成し, MAFFT version 7 (Katoh & Standley, 2013) を用いてアライメントを行った. このアライメントデータを基にして, 最大節約法および最尤法により系統樹を作成した.

最大節約系統樹は, MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016) を用いて作成し, 系統樹作成に最小限必要な塩基置換の総数が最も少ない系統樹は, 発見的探索法 (heuristic search) により選ばれた. 初期系統樹の作成は random addition オプションを用いて 100 回反復行った. 初期系統樹の枝は Tree Bisection and Reconnection (TBR) 条件下で位置交換させ, 初期系統樹よりも系統樹の全長がより短い系統樹を作成した. アライメントデータ内のギャップは, missing data として扱った. 得られた合意樹の各枝の信頼度は, ブートストラップ検定を 500 回反復し評価した. また, 系統樹の信頼性を示す総体一致指数 (consistency index=CI), 保持指数 (retention index=RI), 修正一致指数 (rescale consistency index=RC) についても求めた.

最尤系統樹は, RAxML BlackBox web-server (Kozlov et al., 2019: <https://raxml-ng.vital->

[it.ch/#](#))を使用して作成した. 進化モデルはデフォルト設定の GTR (general time reversible model) + G (gamma distribution) により解析した. 得られた合意樹の各枝の信頼度は, ブートストラップ検定により 200 回反復し評価した. その他の設定に関しては, デフォルトのまま解析を行った.

Table 1. 本研究により採集または譲渡されたサンプル

菌名	主植物科	宿主植物学名	宿主植物和名	採集場所	採集年月日	標本番号	DNA番号	塩基配列データ			
								ITS	LSU	cox1	cox2
Bremia											
<i>B. lactucae</i>	Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>capitata</i> L.	レタス	香川県三豊市		MUMH11591	MUCC2359	-	-	-	○
<i>B. lactucae</i>	Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L.	リーフレタス	茨城県土浦町(JFEライフ土浦グリーンハウス)	2015. 10. 28	MUMH11603	MUCC2378	-	-	-	○
<i>B. lactucae</i>	Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>capitata</i> L.	レタス(品種: サリナス)	北海道北斗市寺町680 道南農試	2018. 5. 18	MUMH11645	MUCC2480	-	-	-	○
<i>B. lactucae</i>	Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>capitata</i> L.	レタス	茨城県結城市	2008. 2. 24	MUMH11618	MUCC2453	-	○	-	○
<i>B. lactucae</i>	Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>capitata</i> L.	レタス	静岡県榛原郡吉田町	2015. 2. 23	MUMH11619	MUCC2454	-	○	-	○
<i>B. lactucae</i>	Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>capitata</i> L.	レタス	長野県南佐久郡南牧村	2016. 9. 5	MUMH11620	MUCC2455	-	○	-	○
Hyaloperonospora											
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11584	MUCC2324	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11568	MUCC2325	-	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11569	MUCC2326	-	-	-	-
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11570	MUCC2327	-	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11571	MUCC2328	-	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11572	MUCC2329	-	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11573	MUCC2330	-	-	-	-
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>glabra</i> Regel 'Pe'tsai'	ハクサイ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 4. 28	MUMH11574	MUCC2331	-	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 6. 22	MUMH11585	MUCC2353	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 6. 23	MUMH11586	MUCC2354	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 6. 24	MUMH11587	MUCC2355	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	三重県桑名郡木曾岬町	2017. 11. 10	MUMH11617	MUCC2392	-	-	-	-
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー(花蕾)	愛知県名古屋市中川区大当朗1-1003	2018. 2. 6	MUMH11643	MUCC2478	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>perviridis</i> L.H.Bailey	コマツナ	静岡県浜松市	2013. 2. 1	MUMH11621	MUCC2456	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>narinosa</i> (L.H.Bailey) Kitam.	ターサイ(キサラギナ)	静岡県浜松市	2013. 1. 25	MUMH11622	MUCC2457	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	レッドマスタード(カラシナ)	静岡県浜松市	2005. 5. 6	MUMH11623	MUCC2458	○	○	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	レッドマスタード(カラシナ)	静岡県浜松市	2010. 4. 23	MUMH11624	MUCC2459	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	レッドマスタード(カラシナ)	静岡県浜松市	2013. 1. 25	MUMH11625	MUCC2460	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>nipposinica</i> (L.H.Bailey) Kitam.	ミズナ	静岡県浜松市	2013. 5. 21	MUMH11626	MUCC2461	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>nipposinica</i> (L.H.Bailey) Kitam.	ミズナ	栃木県那須塩原市	2010. 8. 4	MUMH11659	MUCC2494	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	静岡県掛川市	2005. 6. 22	MUMH11660	MUCC2495	-	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	静岡県掛川市	2005. 6. 24	MUMH11661	MUCC2496	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	千葉県袖ヶ浦市	2000	MUMH11740	MUCC2645	○	-	-	-
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	千葉県袖ヶ浦市	2002	MUMH11741	MUCC2646	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	熊本県熊本市	2006	MUMH11742	MUCC2647	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	群馬県嬬恋村	2011	MUMH11743	MUCC2648	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	群馬県嬬恋村	2013	MUMH11744	MUCC2649	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	茨城県猿島郡境町	2014	MUMH11745	MUCC2650	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	鹿児島県出水市	2015	MUMH11746	MUCC2651	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	ブロッコリー	愛知県豊橋市	2017	MUMH11747	MUCC2652	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	群馬県嬬恋村	2018	MUMH11748	MUCC2653	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ	新潟県津南町	2018	MUMH11749	MUCC2654	○	-	-	○
<i>H. brassicae</i>	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	キャベツ(品種: 初秋)	奈良県	2013. 5. 13	-	DCB01*	○	-	-	○
<i>H. eruae</i>	Brassicaceae	<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav. subsp. <i>sativa</i> (Mill.) Thell.	ルッコラ(キバナズシロ)	茨城県行方市	2008. 11. 4	MUMH11627	MUCC2462	○	-	-	○
<i>H. nasturtii-palustris</i>	Brassicaceae	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	スカシタゴボウ	日本	2018. 5. 26	MUMH11705	D625	-	-	-	-
<i>H. parasitica</i>	Brassicaceae	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	ナズナ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11650	MUCC2485	-	-	-	○
<i>Hyaloperonospora</i> sp.	Cleomaceae	<i>Tarenaya hassleriana</i> (Chodat) Iltis	クレオメ(セイヨウフウチョウソウ)	千葉県多古町(シンジェンタ成田圃場)	2014. 7. 7	MUMH11602	MUCC2377	○	-	-	○
Paraperonospora											
<i>Pa. minor</i>	Asteraceae	<i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	キク	石川県金沢市花園町	2017. 6. 19	MUMH11589	MUCC2357	○	○	-	○
<i>Pa. minor</i>	Asteraceae	<i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	キク	宮崎県宮崎市	2015. 4. 17	MUMH11609	MUCC2384	○	-	-	○
<i>Pa. minor</i>	Asteraceae	<i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	キク	茨城県つくば市藤本 2-1	2018. 6. 5	MUMH11657	MUCC2492	○	○	-	○

* 神戸大学中馬博士より提供を受けた冷凍サンプル

Table 1. 本研究により採集または譲渡されたサンプル

菌名	宿主植物科名	宿主植物学名	宿主植物和名	採集場所	採集年月日	標本番号	DNA番号	塩基配列データ			
								ITS	LSU	cox1 cox2	
Peronospora											
<i>Pe. agrestis</i>	Plantaginaceae	<i>Veronica arvensis</i> L.	タチヌノフグリ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11649	MUCC2484	○	-	-	○
<i>Pe. alta</i>	Plantaginaceae	<i>Plantago asiatica</i> L.	オオバコ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11646	MUCC2481	○	-	-	○
<i>Pe. alta</i>	Plantaginaceae	<i>Plantago asiatica</i> L.	オオバコ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11723, KNUH247	D647	○	○	-	○
<i>Pe. alta</i>	Plantaginaceae	<i>Plantago asiatica</i> L.	オオバコ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11718, KNUH239	D639	-	○	-	○
<i>Pe. aparines</i>	Rubiaceae	<i>Galium spurium</i> L. var. <i>echinospermon</i> (Wallr.) Desp.	ヤエムグラ	東京都港区白金合 国立科学博物館付属自然教育園	2017. 12. 23	MUMH11598	MUCC2409	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i>	Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i> L.	バジル(メボウキ)	和歌山県岩出市西国分寺	2016年10月上旬採集を接	MUMH11578	MUCC2335	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i>	Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i> L.	メボウキ	茨城県	2014. 12. 12	MUMH11599	MUCC2374	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i>	Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i> L.	メボウキ	静岡県	2014. 12. 19	MUMH11600	MUCC2375	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i>	Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i> L.	メボウキ	千葉県	2014. 10. 14	MUMH11601	MUCC2376	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i>	Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i> L.	バジル(メボウキ)	静岡県袋井市	2016. 6	MUMH11628	MUCC2463	○	○	-	○
<i>Pe. belbahrii</i>	Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i> L.	バジル(メボウキ)	静岡県掛川市	2015. 9	MUMH11629	MUCC2464	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i> s.l.	Lamiaceae	<i>Coleus scutellarioides</i> (L.) Benth.	コリウス(キラランジソ)	千葉県袖ヶ浦市	2016. 8	MUMH11630	MUCC2465	○	-	-	○
<i>Pe. belbahrii</i> s.l.	Lamiaceae	<i>Coleus scutellarioides</i> (L.) Benth.	コリウス(キラランジソ)	長野県東御市	2007. 6. 1	MUMH11631	MUCC2466	○	-	-	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium cepa</i> L.	タマネギ	和歌山県紀の川市打田町	2017. 4. 18	MUMH11575	MUCC2332	-	-	-	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.	ネギ	石川県七尾市白浜町21-1(経度: 37.067359, 緯度: 136.868119)	2017. 6. 16	MUMH11588	MUCC2356	○	-	○	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.	ネギ(品種: 北の匠)	北海道北斗市稲里	定植: 2017. 5. 9	MUMH11590	MUCC2358	-	-	○	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.	ネギ	香川県綾歌郡綾川町		MUMH11592	MUCC2360	-	-	-	-
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.	ネギ	茨城県つくば市観音台	2013. 4. 9	MUMH11608	MUCC2383	-	-	-	-
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.	ネギ	熊本県合志市須屋2421 九州沖縄農業研究センター	2018. 4. 18	MUMH11644	MUCC2479	○	-	-	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L., <i>Allium cepa</i> L.	ネギ・タマネギ	兵庫県神戸市北区八多町附物226 (市民農園)	2013. 5. 1	-	DNG01*	○	-	○	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium cepa</i> L.	タマネギ	滋賀県大津市真野警門1丁目25 (N35°08'08.399E135°54'37.200)	2013. 5. 11	-	DNG02*	○	-	○	○
<i>Pe. destructor</i>	Amaryllidaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.	ネギ	静岡県掛川市	2018. 4. 16	MUMH11662	MUCC2497	○	○	-	○
<i>Pe. dianthicola</i>	Caryophyllaceae	<i>Dianthus caryophyllus</i> L.	カーネーション	北海道	凍結日不明	MUMH11604	MUCC2379	-	-	-	-
<i>Pe. effusa</i>	Amaranthaceae	<i>Spinacia oleracea</i> L.	ホウレンソウ	兵庫県	2012. 11. 15	-	DHR01*	○	-	○	○
<i>Pe. effusa</i>	Amaranthaceae	<i>Spinacia oleracea</i> L.	ホウレンソウ	奈良県橿原市四条町88 奈良県農業総合センター内圃場	2013. 5. 1	-	DHR03*	○	-	○	○
<i>Pe. manshurica</i>	Fabaceae	<i>Glycine max</i> (L.) Merr. subsp. <i>max</i>	ダイズ(品種: トヨムスメ)	北海道夕張郡長沼町東6線北15号 北海道立中央農業試験場	2017. 8. 29	MUMH11597	MUCC2365	○	-	-	○
<i>Pe. manshurica</i>	Fabaceae	<i>Glycine max</i> (L.) Merr. subsp. <i>max</i>	ダイズ(エダマメ)(種子)	北海道	2013	MUMH11632	MUCC2467	○	-	-	○
<i>Pe. stances</i>	Plumbaginaceae	<i>Limonium</i> sp.	スターチス	北海道	凍結日不明	MUMH11606	MUCC2381	○	○	○	○
<i>Pe. trigonotidis</i>	Boraginaceae	<i>Trigonotis peduncularis</i> (Trevir.) F.B.Forbes et Hemsl.	キュウリグサ(タビラコ)	茨城県つくば市遠東ゆかりの森	2017. 11. 16	MUMH11616	MUCC2391	○	-	-	○
<i>Pe. variabilis</i>	Amaranthaceae	<i>Chenopodium album</i> L. var. <i>centrorubrum</i> Makino	アカザ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11652	MUCC2487	○	-	-	○
<i>Pe. variabilis</i>	Amaranthaceae	<i>Chenopodium album</i> L.	シロザ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11653	MUCC2488	-	-	-	○
<i>Pe. variabilis</i>	Amaranthaceae	<i>Chenopodium album</i> L.	シロザ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11725, KNUH249	D649	-	-	-	○
<i>Pe. viciae</i>	Fabaceae	<i>Pisum sativum</i> L.	エンドウ	和歌山県日高郡印南町宮ノ前	2017. 4. 12	MUMH11576	MUCC2333	○	-	-	○
<i>Pe. viciae</i>	Fabaceae	<i>Pisum sativum</i> L.	エンドウ	和歌山県日高郡みなべ町山内	2017. 4. 20	MUMH11577	MUCC2334	○	-	-	○
<i>Peronospora</i> sp.	Rosaceae	<i>Rosa</i> sp.	バラ	茨城県石岡市	2013. 6. 14	MUMH11607	MUCC2382	○	○	○	○
<i>Peronospora</i> sp.	Papaveraceae	<i>Corydalis pallida</i> (Thunb.) Pers. var. <i>tenuis</i> Yatabe	ミヤマキケマン	長野県上田市菅平高原、菅平温泉36.536881, 138.311506	2017. 11. 6	MUMH11613	MUCC2388	-	-	-	○
<i>Peronospora</i> sp.	Papaveraceae	<i>Corydalis incisa</i> (Thunb.) Pers.	ムラサキケマン	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11651	MUCC2486	○	-	○	○
<i>Peronospora</i> sp.	Papaveraceae	<i>Corydalis incisa</i> (Thunb.) Pers.	ムラサキケマン	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11719, KNUH240	D640	-	○	○	○
<i>Peronospora</i> sp.	Papaveraceae	<i>Corydalis incisa</i> (Thunb.) Pers.	ムラサキケマン	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11722, KNUH246	D646	-	○	○	○
<i>Peronospora</i> sp.	Papaveraceae	<i>Corydalis raddeana</i> Regel	ナガミノソルケマン	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11654	MUCC2489	○	-	-	○
<i>Peronospora</i> sp.	Papaveraceae	<i>Corydalis raddeana</i> Regel	ナガミノソルケマン	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11721, KNUH245	D645	-	-	○	○

* 神戸大学中馬博士より提供を受けた冷凍サンプル

Table 1. 本研究により採集または譲渡されたサンプル

菌名	宿主植物科名	宿主植物学名	宿主植物和名	採集場所	採集年月日	標本番号	DNA番号	塩基配列データ						
								ITS	LSU	cox1	cox2			
Plasmopara														
<i>Pl. halstedii</i>	Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	ヒマワリ	千葉県館山市	2009. 4	MUMH11633	MUCC2468	-	○	-	○			
<i>Pl. halstedii</i>	Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	ヒマワリ	山梨県南都留郡山中湖村	2009. 8	MUMH11634	MUCC2469	-	○	-	○			
<i>Pl. halstedii</i>	Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	ヒマワリ	香川県三豊市	2011. 4	MUMH11635	MUCC2470	-	○	-	○			
<i>Pl. halstedii</i>	Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	ヒマワリ	愛知県豊橋市	2011. 6	MUMH11636	MUCC2471	-	○	-	○			
<i>Pl. halstedii</i>	Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	ヒマワリ	北海道石狩郡当別町	2011. 7	MUMH11637	MUCC2472	-	○	-	○			
<i>Pl. obducens</i> s. l.	Balsaminaceae	<i>Impatiens walleriana</i> Hook.f.	インパチエンス(アフリカホウセンカ)	島根県	2012. 4. 11	MUMH11605	MUCC2380	-	-	-	-			
<i>Pl. obducens</i> s. l.	Balsaminaceae	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	キツリフネ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11648	MUCC2483	-	-	-	○			
<i>Pl. obducens</i> s. l.	Balsaminaceae	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	キツリフネ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11728, KNUH252	D652	-	○	-	○			
<i>Pl. obducens</i> s. l.	Balsaminaceae	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	キツリフネ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11716, KNUH237	D637	-	○	-	○			
<i>Pl. orientalis</i>	Cucurbitaceae	<i>Sicyos angulatus</i> L.	アレチウリ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11655	MUCC2490	-	-	-	○			
<i>Pl. orientalis</i>	Cucurbitaceae	<i>Sicyos angulatus</i> L.	アレチウリ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11729, KNUH253	D653	-	○	-	○			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	ブドウ(品種: 巨峰)	三重県伊賀市	2017. 7. 18	MUMH11595	MUCC2363	-	○	-	○			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	ブドウ(品種: 巨峰)	愛知県長久手市岩作三ヶ峰1-1 愛知県農業総合試験場	2017. 9. 23	MUMH11610	MUCC2385	-	○	-	○			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	ブドウ(品種: シャインマスカット)	香川県三豊市 香川県府中果樹研究所	2017. 10. 12	MUMH11611	MUCC2386	-	-	-	○			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis coignetiae</i> Pulliat ex Planch.	ヤマブドウ	長野県上田市菅平高原 1278-294筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所内 掘水林付近36°31'26.0"N 138°20'53.3"E	2017. 10. 2	MUMH11612	MUCC2387	-	-	-	-			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	ブドウ(品種: ネオマスカット)	岡山県農林水産総合センター農業研究所圃場	2013. 7. 23	-	DBD01*	-	○	-	○			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	ブドウ(品種: ネオマスカット)	神戸大学中園場	2013. 11. 9	-	DBD02*	-	○	-	○			
<i>Pl. viticola</i>	Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	ブドウ	滋賀県湖南市	2018. 6. 25	MUMH11751	MUCC2656	-	-	-	○			
<i>Pl. wilsonii</i>	Geraniaceae	<i>Geranium thunbergii</i> Siebold ex Lindl. et Paxton	ゲンショウコ	長野県上田市真田町長信綱寺付近36°26'49.4"N 138°18'38.2"E	2017. 11. 5	MUMH11614	MUCC2389	-	○	-	○			
<i>Pl. wilsonii</i>	Geraniaceae	<i>Geranium thunbergii</i> Siebold ex Lindl. et Paxton	ゲンショウコ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11647	MUCC2482	-	○	-	○			
<i>Pl. wilsonii</i>	Geraniaceae	<i>Geranium thunbergii</i> Siebold ex Lindl. et Paxton	ゲンショウコ	日本	2018. 5. 26	MUMH11704	D624	-	○	-	○			
<i>Pl. wilsonii</i>	Geraniaceae	<i>Geranium</i> sp.	フウロソウ属の一種	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11726, KNUH250	D650	-	○	-	○			
<i>Pl. wilsonii</i>	Geraniaceae	<i>Geranium thunbergii</i> Siebold ex Lindl. et Paxton	ゲンショウコ	長野県上田市菅平高原	2018. 5. 28	MUMH11727, KNUH251	D651	-	○	-	○			
<i>Plasmopara</i> sp.	Geraniaceae	<i>Geranium carolinianum</i> L.	アメリカフウロ	茨城県つくば市遠東ゆかりの森	2017. 11. 16	MUMH11615	MUCC2390	-	○	-	○			
Pseudoperonospora														
<i>Ps. cubensis</i>	Cucurbitaceae	<i>Cucumis sativus</i> L.	キュウリ	和歌山県日高郡美浜町和田	2017. 4. 20	MUMH11579	MUCC2336	-	-	-	○			
<i>Ps. cubensis</i>	Cucurbitaceae	<i>Cucumis sativus</i> L.	キュウリ	和歌山県日高郡美浜町和田	2017. 4. 20	MUMH11580	MUCC2337	○	-	-	○			
<i>Ps. cubensis</i>	Cucurbitaceae	<i>Cucumis melo</i> L.	メロン	静岡県掛川市	2014. 10. 5	MUMH11638	MUCC2473	-	-	-	○			
<i>Ps. cubensis</i>	Cucurbitaceae	<i>Cucumis melo</i> L.	メロン	北海道東神楽町	2011. 9. 7	MUMH11663	MUCC2498	○	-	-	○			
<i>Ps. cubensis</i>	Cucurbitaceae	<i>Cucurbita pepo</i> L. 'Melo pepo'	ズッキーニ	静岡県掛川市	2018. 9. 18	MUMH11750	MUCC2655	-	-	-	○			

* 神戸大学中馬博士より提供を受けた冷凍サンプル

Table 2 *Hyaloperonospora* 属の分子系統樹で用いた供試菌 (GenBankより入手)

Pathogen	Host	Geographic origin	Voucher	GenBank accession no.		Reference
				ITS	cox2	
<i>H. arabidis-alpinae</i>	<i>Arabis alpina</i>	Austria	HV408-409 (WU)	AY531466		Lee et al. (2017)
<i>H. arabidis-glabrae</i>	<i>Arabis glabra</i>	Korea	KUS-F21788	MF784703	MF784663	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Armoracia rusticana</i>	Austria	HV1006-1008 (WU)	AY531406		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica campestris</i>	Korea	KUS-F13731	AY210985	MF784665	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica campestris</i>	Korea	KUS-F16040	AY210986	MF784666	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica campestris</i>	Korea	KUS-F19538	MF784705	MF784667	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica napus</i>	Germany	J1106/01 (TUB12465)	EU049254		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica napus</i>	Germany	J904/01 (TUB12441)	EU049216		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica narinosa</i>	Korea	KUS-F26445	JX401551		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica oleracea var. italica</i>	Korea	KUS-F22524	EU137726		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica rapa var. chinensis</i>	Korea	KSNUH378		MN072364	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Brassica rapa var. perviridis</i>	Japan		LC050224		
<i>H. brassicae</i>	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Spain	GG253 (MA-Fungi72986)	EU049277		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Spain	GG71 (MA-Fungi72991)	EU049278		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Raphanus sativus</i>	Korea	KUS-F14315	AY211000	MF784686	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Raphanus sativus</i>	Korea	KUS-F15363	AY211001	MF784687	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Raphanus sativus</i>	Korea	KUS-F13210		MF784688	Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Sinapis alba</i>	Germany	J2247/01 (TUB12435)	EU049211		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Sinapis alba</i>	Germany	MG1866	AY531403		Lee et al. (2017)
<i>H. brassicae</i>	<i>Sinapis alba</i>	Germany	MG1866		DQ365704	Göker et al. (2007)
<i>H. brassicae</i>	<i>Sinapis arvensis</i>	Germany	D19/7/97	EU049218		Lee et al. (2017)
<i>H. cardamines-enneaphyllos</i>	<i>Cardamine enneaphyllos</i>	Austria	HV2099 (WU)	KC495018	KC494978	Lee et al. (2017)
<i>H. cardamines-laciniatae</i>	<i>Cardamine diphylla</i>	USA	HV-PA10 (WU)	KC494994	KC494953	Lee et al. (2017)
<i>H. cardamines-laciniatae</i>	<i>Cardamine laciniata</i>	USA	WU 32371		KC494955	Voglmayr et al. (2014)
<i>H. dentariae-macrophyllae</i>	<i>Cardamine leucantha</i>	Korea	KUS-F17273		KC494974	Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine heptaphylla</i>	Italy	HV2935 (WU)	KC495005		Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine impatiens</i>	Korea	KUS-F21377		MF784674	Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine impatiens</i>	Korea	KUS-F23035	MF784712		Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine impatiens</i>	Korea	KUS-F23320		MF784676	Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine bulbifera</i>	Austria	HV2029 (WU)		KC494957	Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine impatiens</i>	Austria	WU 32388		KC494970	Voglmayr et al. (2014)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine heptaphylla</i>	Italy	WU 32383		KC494965	Lee et al. (2017)
<i>H. dentariae</i>	<i>Cardamine pentaphyllous</i>	Austria	WU 32389		KC494971	Lee et al. (2017)
<i>H. drabae</i>	<i>Draba nemorosa</i>	Korea	KUS-F15718	GU189409	MF784681	Lee et al. (2017)
<i>H. drabae</i>	<i>Draba nemorosa</i>	Korea	KUS-F17270		MF784682	Lee et al. (2017)
<i>H. erophilae</i>	<i>Erophila verna</i>	Germany	MG1961		DQ365705	Göker et al. (2007)
<i>H. erucae</i>	<i>Eruca sativa</i>	Korea	KUS-F24009 TYPE	GQ919015	MF784685	Lee et al. (2017)
<i>H. erucae</i>	<i>Eruca vesicaria</i> subsp. <i>sativa</i>	Argentina	RD2294		KY986680	Choi et al. (2018)
<i>H. erucastris</i>	<i>Erucastrum gallicum</i>	Germany	GLM-F110478 (JK-F0509)	KY986677	KF986681	Choi et al. (2017)
<i>H. erucastris</i>	<i>Erucastrum nasturtiiifolium</i>	Spain	GLM-F110479 (JK-F0894)		KT986682	Choi et al. (2017)
<i>H. teesdaliae</i>	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	Germany	J1186/01	AY531416		Göker et al. (2004)
<i>H. thlaspeos-arvensis</i>	<i>Thlaspi arvense</i>	Korea	KUS-F17271		MF784698	Lee et al. (2017)
<i>H. thlaspeos-arvensis</i>	<i>Thlaspi arvense</i>	Korea	KUS-F21722	MF784722	MF784700	Lee et al. (2017)
<i>H. thlaspeos-perfoliati</i>	<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	Germany	MG1879 (TUB12275)	AY531432		Lee et al. (2017)
<i>H. thlaspeos-perfoliati</i>	<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	Germany	MG17-9		DQ365711	Lee et al. (2017)
<i>H. tribulina</i>	<i>Tribulus terrestris</i>	Hungary	HV692 (WU)	AY531414		Göker et al. (2004)
<i>H. lobulariae</i>	<i>Lobularia maritima</i>	Germany	J3545/01	AY531410		Göker et al. (2004)
<i>H. lobulariae</i>	<i>Lobularia maritima</i>	Japan		AB898680		
<i>H. lunariae</i>	<i>Lunaria rediviva</i>	Austria	HV362 (WU)	AY531401		Göker et al. (2004)
<i>H. lunariae</i>	<i>Lunaria rediviva</i>	Austria	HV364		DQ365706	Göker et al. (2007)
<i>H. malyi</i>	<i>Cardamine graeca</i>	Greece	HV2895 (WU)	KC495022	KC494982	Lee et al. (2017)
<i>H. nasturtii-aquatici</i>	<i>Cardamine hirsuta</i>	Austria	HV2030 (WU)	KC495026	KC494986	Lee et al. (2017)
<i>H. nasturtii-aquatici</i>	<i>Cardamine pratensis</i>	Austria	HV2400 (WU)		KC494992	Lee et al. (2017)
<i>H. nasturtii-montani</i>	<i>Rorippa indica</i>	Korea	KUS-F22396	MF784717	MF784689	Lee et al. (2017)
<i>H. nasturtii-montani</i>	<i>Rorippa indica</i>	Korea	KUS-F23202		MF784690	Lee et al. (2017)
<i>H. nasturtii-palustris</i>	<i>Rorippa palustris</i>	Korea	KUS-F11409		MF784692	Lee et al. (2017)
<i>H. nasturtii-palustris</i>	<i>Rorippa palustris</i>	Korea	KUS-F23409	MF784720	MF784696	Lee et al. (2017)
<i>H. niessleana</i>	<i>Alliaria petiolata</i>	Germany	MG1843		DQ365707	Göker et al. (2007)
<i>H. norvegica</i>	<i>Draba nemorosa</i>	Korea	KUS-F21725		MF784684	Lee et al. (2017)
<i>H. norvegica</i>	<i>Draba nemorosa</i>	Korea	KUS-F21727	GU189411	MF784683	Lee et al. (2017)
<i>H. parasitica</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Korea	KUS-F18835		MF784669	Lee et al. (2017)
<i>H. parasitica</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	China	KUS-F22302	MF784706	MF784670	Lee et al. (2017)
<i>H. parasitica</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Japan		LC229573		
<i>H. rorippae-palustris</i>	<i>Rorippa palustris</i>	Austria	GLM46904	EU049235		Lee et al. (2017)
<i>Hyaloperonospora</i> sp.	<i>Cardamine scutata</i>	Korea	KUS-F19563	MF784714	MF784678	Lee et al. (2017)
<i>Hyaloperonospora</i> sp.	<i>Catolobus cf. pendulus (= Arabis pendula)</i>	Korea	KUS-F18194	AY211008	MF784679	Lee et al. (2017)
<i>Hyaloperonospora</i> sp.	<i>Catolobus cf. pendulus (= Arabis pendula)</i>	Korea	KUS-F18892	MF784715	MF784680	Lee et al. (2017)
<i>Hyaloperonospora</i> sp. (<i>Peronospora cf. cleomes</i>)	<i>Tarenaya hassleriana (= Cleome spinosa) *</i>	Korea	KUS-F25462	JQ301468		Lee et al. (2017)
<i>Hyaloperonospora</i> sp. (<i>Peronospora cf. cleomes</i>)	<i>Tarenaya hassleriana (= Cleome spinosa) *</i>	Korea	KUS-F25462	MF784721	MF784697	Lee et al. (2017)
<i>Perofascia lepidii</i>	<i>Lepidium virginicum</i>	Korea	KNUH33		MF784702	Lee et al. (2017)
<i>Pf. lepidii</i>	<i>Lepidium virginicum</i>	Korea	KUS-F17250		MF784701	Lee et al. (2017)
<i>Pf. lepidii</i>	<i>Lepidium virginicum</i>	Korea	KUS-F17311	MF784723		Lee et al. (2017)
<i>Pf. macaicola</i>	<i>Lepidium meyenii</i>	Korea	KUS-F28527 TYPE	KY986672		Choi et al. (2017)
<i>Pf. macaicola</i>	<i>Lepidium meyenii</i>	Korea	KUS-F28527		KY986667	Choi et al. (2017)

* 宿主科は *Tarenaya hassleriana* (フウチョウソウ科) を除き, 全てアブラナ科

Table 3 *Peronospora* 属内全体の系統樹で用いた供試菌 (GenBankより入手)

Pathogen	Host species	Host family	Geographic origin	Year	Voucher	GenBank accession no. ITS	Reference
<i>Pe. aestivalis</i>	<i>Medicago sativa</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	1999	WU 22872	AY198227	Voglmayr (2003)
<i>Pe. agrestis</i>	<i>Veronica chamaedrys</i>	Plantaginaceae (オオバコ科)	Austria	1999	WU 22873	AY198243	Voglmayr (2003)
<i>Pe. agrimoniae</i>	<i>Agrimonia eupatoria</i>	Rosaceae (バラ科)	Czech Republic		PA-A	KT285842	Petrželová et al. (2017)
<i>Pe. alchemillae</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	Rosaceae (バラ科)	Austria	2000	WU 22874	AY198303	Voglmayr (2003)
<i>Pe. alchemillae</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i>	Rosaceae (バラ科)	Germany		P2653	KT795474	Petrželová et al. (2017)
<i>Pe. alpicola</i>	<i>Ranunculus aconitifolius</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Germany	2000	WU 22875	AY198271	Voglmayr (2003)
<i>Pe. alsinearum</i>	<i>Stellaria media</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	1999	WU 22876	AY198279	Voglmayr (2003)
<i>Pe. alta</i>	<i>Plantago major</i>	Plantaginaceae (オオバコ科)	Austria	1999	WU 22877	AY198248	Voglmayr (2003)
<i>Pe. aparines</i>	<i>Galium aparine</i>	Rubiaceae (アカネ科)	Austria	1999	WU 22878	AY198300	Voglmayr (2003)
<i>Pe. apula</i>	<i>Papaver apulum</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Croatia		WU 32410	TYPE KJ651406	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. arborescens</i>	<i>Papaver rhoeas</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Austria	1999	WU 22880	AY198292	Voglmayr (2003)
<i>Pe. arborescens</i>	<i>Papaver rhoeas</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Austria		WU 22880	KJ651407	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. arenariae</i>	<i>Moehringia trinervia</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	2000	WU 22881	AY198280	Voglmayr (2003)
<i>Pe. argemones</i>	<i>Papaver argemone</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Germany		GLM 64084	TYPE KJ651415	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. arthurii</i>	<i>Oenothera biennis</i> aggr.	Onagraceae (アカバナ科)	Austria	2000	WU 22882	AY198284	Voglmayr (2003)
<i>Pe. arvensis</i>	<i>Veronica triloba</i>	Plantaginaceae (オオバコ科)	Austria	1999	WU 22883	AY198244	Voglmayr (2003)
<i>Pe. asperuginis</i>	<i>Asperugo procumbens</i>	Boraginaceae (ムラサキ科)	Austria	1999	WU 22884	AY198264	Voglmayr (2003)
<i>Pe. astragalina</i>	<i>Astragalus cicer</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	1999	WU 22885	AY198262	Voglmayr (2003)
<i>Pe. belbahrii</i>	<i>Ocimum basilicum</i>	Lamiaceae (シソ科)	Germany	2005	HOH: HUH 770	TYPE FJ394335	Choi et al. (2009)
<i>Pe. belbahrii s.l.</i>	<i>Solenostemon scutellarioides</i>	Lamiaceae (シソ科)	USA	2007	HOH: HUH 945	FJ394333	Choi et al. (2009)
<i>Pe. boni-henrici</i>	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)	Austria	2000	WU 22886	AY198286	Voglmayr (2003)
<i>Pe. bulbocapni</i>	<i>Corydalis cava</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Austria	1999	WU 22887	AY198272	Voglmayr (2004)
<i>Pe. calotheca</i>	<i>Galium odoratum</i>	Rubiaceae (アカネ科)	Austria	1999	WU 22888	AY198298	Voglmayr (2005)
<i>Pe. casparyi</i>	<i>Pseudostellaria davidii</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Korea		KUS-F18847	MF784750	Lee et al. (2018)
<i>Pe. chenopodii-polyspermi</i>	<i>Chenopodium polyspermum</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)	Austria	2000	WU 22891	AY198291	Voglmayr (2003)
<i>Pe. chrysosplenii</i>	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	Saxifragaceae (ユキノシタ科)	Austria	1999	WU 22892	AY198274	Voglmayr (2003)
<i>Pe. claytoniae</i>	<i>Claytonia virginica</i>	Portulacaceae (スベリヒユ科)	USA	2000	WU 22893	AY198281	Voglmayr (2003)
<i>Pe. conglomerata</i>	<i>Geranium molle</i>	Geraniaceae (フウロソウ科)	Austria	1999	WU 22894	AY198246	Voglmayr (2003)
<i>Pe. coronillae</i>	<i>Coronilla varia</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	1999	WU 22895	AY198265	Voglmayr (2003)
<i>Pe. corydalis</i>	<i>Corydalis speciosa</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Korea	1999	SMK15729	AY211016	Choi et al. (2003)
<i>Pe. corydalis</i>	<i>Corydalis ochotensis</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Korea			AF528561	
<i>Pe. corydalis</i>	<i>Corydalis speciosa</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Korea			AF528563	
<i>Pe. cristata</i>	<i>Mecconopsis cambrica</i>	Papaveraceae (ケシ科)	UK			DQ885375	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. destructor</i>	<i>Allium tuberosum</i>	Alliaceae (ヒガンバナ科)	Japan			AB021712	Voglmayr (2003)
<i>P. dianthicola</i>	<i>Dianthus caryophyllus</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Japan			AB675728	Kayamori et al. (2012)
<i>Pe. dicentrae</i>	<i>Dicentra canadensis</i>	Papaveraceae (ケシ科)	USA	2000	WU 22897	AY198273	Voglmayr (2003)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)	Korea	1998	SMK15610	DQ643876	Choi et al. (2007)
<i>Pe. elsholtziae</i>	<i>Elsholtzia splendens</i>	Lamiaceae (シソ科)	Korea	2003	KUS-F 19838	FJ527442	Choi et al. (2009)
<i>Pe. ervi</i>	<i>Vicia hirsuta</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	1999	WU 22898	AY198232	Voglmayr (2003)
<i>Pe. esulae</i>	<i>Euphorbia esula</i>	Euphorbiaceae (トウダイグサ科)	Austria	1999	WU 22899	AY198275	Voglmayr (2003)
<i>Pe. ficariae</i>	<i>Ficaria verna</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria		WU 32818	KM058095	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. flava</i>	<i>Linaria vulgaris</i>	Plantaginaceae (オオバコ科)	Austria	2000	WU 22900	AY198245	Voglmayr (2003)
<i>Pe. fulva</i>	<i>Vicia tetrasperma</i>	Fabaceae (マメ科)			HV840 (WU)	EF174891	García-Blázquez et al. (2008)
<i>Pe. grisea</i>	<i>Veronica beccabunga</i>	Plantaginaceae (オオバコ科)	Austria	2000	WU 22901	AY198241	Voglmayr (2003)
<i>Pe. grisea</i>	<i>Veronica serpyllifolia</i>	Plantaginaceae (オオバコ科)	Austria	2000	WU 22902	AY198242	Voglmayr (2003)
<i>Pe. hiemalis</i>	<i>Ranunculus acris</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria		WU 32819	KM058097	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. hiemalis</i>	<i>Ranunculus acris</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria	1999	WU 22922	AY198267	Voglmayr (2003)
<i>Pe. holostei</i>	<i>Holosteum umbellatum</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	1999	WU 22903	AY198283	Voglmayr (2003)
<i>Pe. illyrica</i>	<i>Ranunculus illyricus</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria	2000	WU 22904	AY198268	Voglmayr (2003)
<i>Pe. jagei</i>	<i>Stachys palustris</i>	Lamiaceae (シソ科)	Germany		FR0046042,1800-4	TYPE JQ031186	Thines & Kummer (2013)
<i>Pe. knautiae</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>	Dipsacaceae (マツムシソウ科)	Austria	2000	WU 22905	AY198302	Voglmayr (2003)
<i>Pe. kochiae-scopariae</i>	<i>Bassia scoparia</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)	Austria	1999	WU 22906	AY198290	Voglmayr (2003)
<i>Pe. lamii</i>	<i>Lamium purpureum</i>	Lamiaceae (シソ科)	Austria	1999	WU 22907	AY198261	Voglmayr (2003)
<i>Pe. lathyriana</i>	<i>Lathyrus latifolius</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria		HV1052 (WU)	EF174896	García-Blázquez et al. (2008)
<i>Pe. lotorum</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	2000	WU 22909	AY198266	Voglmayr (2003)
<i>Pe. manshurica</i>	<i>Glycine max</i>	Fabaceae (マメ科)	Japan,			AB021711	Voglmayr (2003)
<i>Pe. manshurica</i>	<i>Glycine soja</i>	Fabaceae (マメ科)	Korea	2000	SMK17669	AY211019	Choi et al. (2003)
<i>Pe. mayorii</i>	<i>Vicia cracca</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	1999	WU 22910	AY198231	Voglmayr (2003)
<i>Pe. meconopsidis</i>	<i>Mecconopsis cambrica</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Austria		WU 32422	KJ651419	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. meliloti</i>	<i>Melilotus officinalis</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	2000	WU 22911	AY198229	Voglmayr (2003)

Table 3 *Peronospora* 属内全体の系統樹で用いた供試菌 (GenBankより入手)

Pathogen	Host species	Host family	Geographic origin	Year	Voucher	GenBank accession no. ITS	Reference
<i>Pe. minor</i>	<i>Chenopodium album</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)	Austria	1999	WU 22890	AY198285	Voglmayr (2003)
<i>Pe. myosotidis</i>	<i>Myosotis arvensis</i>	Boraginaceae (ムラサキ科)	Austria	1999	WU 22912	AY198263	Voglmayr (2003)
<i>Pe. oblatipora</i>	<i>Potentilla paradoxa</i>	Rosaceae (バラ科)	Korea			KT795478	Petrželová et al. (2017), Choi et al. (2015)
<i>Pe. obovata</i>	<i>Spergula arvensis</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	2000	WU 22914	AY198288	Voglmayr (2003)
<i>Pe. odessana</i>	<i>Gymnospermium odessanum</i>	Berberidaceae (メギ科)	Ukraine		WU 32817 TYPE	KM058096	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. ornithopi</i>	<i>Ornithopus compressus</i>	Fabaceae (マメ科)			GG254 (MA-Fungi 69560)	EF174936	García-Blázquez et al. (2008)
<i>Pe. parva</i>	<i>Stellaria holostea</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	2000	WU 22915	AY198276	Voglmayr (2003)
<i>Pe. paula</i>	<i>Cerastium holosteoides</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	2000	WU 22916	AY198277	Voglmayr (2003)
<i>Pe. perillae</i>	<i>Perilla frutescens</i> var. <i>japonica</i>	Lamiaceae (シソ科)	Korea		KUS-F23101	EU513600	
<i>Pe. polygona</i>	<i>Polygonum aviculare</i>	Polygonaceae (タデ科)	Austria	1999	WU 22917	AY198282	Voglmayr (2003)
<i>Pe. potentillae</i>	<i>Potentilla aurea</i>	Rosaceae (バラ科)	Austria	2000	WU 22918	AY198238	Voglmayr (2003)
<i>Pe. potentillae</i>	<i>Potentilla nepalensis</i>	Rosaceae (バラ科)	Japan			AB772036	
<i>Pe. aff. potentillae</i>	<i>Duchesnea indica</i>	Rosaceae (バラ科)	USA	2000	WU 22919	AY198239	Voglmayr (2003)
<i>Pe. potentillae-anserinae</i>	<i>Potentilla anserina</i>	Rosaceae (バラ科)	Germany			KT795475	Petrželová et al. (2017), Choi et al. (2015)
<i>Pe. potentillae-reptantis</i>	<i>Potentilla reptans</i>	Rosaceae (バラ科)	Germany			KT795476	Petrželová et al. (2017), Choi et al. (2015)
<i>Pe. potentillae-sterilis</i>	<i>Potentilla sterilis</i>	Rosaceae (バラ科)	Germany			KT795473	Petrželová et al. (2017), Choi et al. (2015)
<i>Pe. pseudostellaria</i>	<i>Pseudostellaria palibiniana</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Korea		KUS-F18840	MF784745	Lee et al. (2018)
<i>Pe. pulveracea</i>	<i>Helleborus niger</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria	2000	WU 22920	AY198270	Voglmayr (2003)
<i>Pe. radii</i>	<i>Anthemis austriaca</i>	Asteraceae (キク科)	Austria	2000	WU 22921	AY198296	Voglmayr (2003)
<i>Pe. ranunculi</i>	<i>Ranunculus repens</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria			KM058101	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. aff. ranunculi</i>	<i>Ranunculus recurvatus</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	USA	2000	WU 22923	AY198269	Voglmayr (2003)
<i>Pe. romanica</i>	<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	2000	WU 22924	AY198228	Voglmayr (2003)
<i>Pe. rumicis</i>	<i>Rumex acetosa</i>	Polygonaceae (タデ科)	Austria	2000	WU 22925	AY198287	Voglmayr (2003)
<i>Pe. rumicis</i>	<i>Rumex acetosa</i>	Polygonaceae (タデ科)	Finland	1939		AF465758	Constantinescu & Fatehi (2002)
<i>Pe. salviae-officinalis</i>	<i>Salvia officinalis</i>	Lamiaceae (シソ科)	Germany	2007	HOH: HUH 961 TYPE	FJ394345	Choi et al. (2009)
<i>Pe. salviae-plebeiae</i>	<i>Salvia plebeia</i>	Lamiaceae (シソ科)	Korea	2004	BPI 877768; KUS-F 20206 TYPE	FJ527445	Choi et al. (2009)
<i>Pe. sanquisorbae</i>	<i>Sanguisorba officinalis</i>	Rosaceae (バラ科)	Germany			KT795477	Petrželová et al. (2017), Choi et al. (2015)
<i>Pe. sherardiae</i>	<i>Sherardia arvensis</i>	Rubiaceae (アカネ科)	Austria	1999	WU 22926	AY198301	Voglmayr (2003)
<i>Pe. silvatica</i>	<i>Galium sylvaticum</i>	Rubiaceae (アカネ科)	Austria	2000	WU 22927	AY198299	Voglmayr (2003)
<i>Pe. somniferi</i>	<i>Papaver somniferum</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Czech Republic		WU 32428 TYPE	KJ651428	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. sordida</i>	<i>Scrophularia nodosa</i>	Scrophulariaceae	Austria	1999	WU 22928	AY198247	Voglmayr (2003)
<i>Pe. sparsa</i>	<i>Rosa</i> sp.	Rosaceae (バラ科)	England		IMI344695	AF266783	Cooke et al. (2000)
<i>Pe. sparsa</i>	<i>Rosa multiflora</i>	Rosaceae (バラ科)	Korea	2002	SMK19410	AY608610	Choi et al. (2005)
<i>Pe. statices</i>	<i>Limonium</i> spp.	Plumbaginaceae (イソマンソ科)	Japan			LC099972	Shirai et al. (2016)
<i>Pe. stellariae-aquaticae</i>	<i>Stellaria aquatica</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Korea		KUS-F17326	MF784741	Lee et al. (2018)
<i>Pe. stellariae-uliginosae</i>	<i>Stellaria alsine</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Korea		KUS-F18827	MF784738	Lee et al. (2018)
<i>Pe. stigmaticola</i>	<i>Mentha longifolia</i>	Lamiaceae (シソ科)	Austria	2000	WU 22930	AY198295	Voglmatr (2003)
<i>Pe. tabacina</i>	<i>Nicotiana glauca</i>	Solanaceae (ナス科)	Austria	2000	WU 22931	AY198289	Voglmayr (2003)
<i>Pe. tetragonolobi</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	Fabaceae (マメ科)			HV1067	EF174897	García-Blázquez et al. (2008)
<i>Pe. tranzscheliana</i>	<i>Melampyrum pratense</i>	Orobanchaceae	Austria	2000	WU 22933	AY198294	Voglmayr (2003)
<i>Pe. trigonotidis</i>	<i>Trigonotis peduncularis</i>	Boraginaceae (ムラサキ科)	Korea	2002	SMK19287	AY608611	Choi et al. (2005)
<i>Pe. trivialis</i>	<i>Cerastium holosteoides</i>	Caryophyllaceae (ナデシコ科)	Austria	2000	WU 22939	AY198278	Voglmayr (2003)
<i>Pe. variabilis</i>	<i>Chenopodium album</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)			10CHE	FM863724	
<i>Pe. valerianellae</i>	<i>Valerianella carinata</i>	Valerianaceae (オミナエシ科)	Austria	1999	WU 22940	AY198293	Voglmayr (2003)
<i>Pe. viciae</i>	<i>Vicia angustifolia</i>	Fabaceae (マメ科)	Austria	1999	WU 22941	AY198230	Voglmayr (2003)
<i>Pe. cf. viciae</i>	<i>Pisum sativum</i>	Fabaceae (マメ科)	USA	2016		MF693897	Bourret et al. (2018)
<i>Pe. violacea</i>	<i>Knautia arvensis</i>	Dipsacaceae (マツムシソウ科)	Austria	2000	WU 22942	AY198297	Voglmayr (2003)
<i>Pe. violae</i>	<i>Viola arvensis</i>	Violaceae (スミレ科)	Austria	1999	WU 22943	AY198240	Voglmayr (2003)
<i>Pe. sp.</i>	<i>Aquilegia vulgaris</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	United Kingdom			KP995434	Denton et al. (2015)
<i>Pe. sp.</i>	<i>Chenopodium ambrosioides</i>	Amaranthaceae (ヒユ科)	Korea	2003	BPI877765 KUS-F20063	EF614958	Choi et al. (2008)
<i>Pe. sp.</i>	<i>Papaver</i> sp.	Papaveraceae (ケシ科)	Romania		K(M) 179240	KJ651432	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. sp.</i>	<i>Papaver dubium</i>	Papaveraceae (ケシ科)	Spain		MA-Fungi 27841	EU570198	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pseudoperonospora humuli</i>	<i>Humulus lupulus</i>	Cucurbitaceae (ウリ科)	Austria	1999	WU 22945	AY198304	Voglmayr (2003)
<i>Pseudoperonospora cubensis</i>	<i>Cucumis sativa</i>	Cucurbitaceae (ウリ科)	Austria	1999	WU 22944	AY198306	Voglmayr (2003)
<i>Pseudoperonospora urticae</i>	<i>Urtica dioica</i>	Urticaceae (イラクサ科)	Austria	2000	WU 22947	AY198307	Voglmayr (2003)
<i>Phytophthora nicotianae</i>			Australis			AF266776	Cooke et al. (2000)
<i>Phytophthora infestans</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae (ナス科)	Netherlands		IMI66006	AF266779	Cooke et al. (2000)
<i>Phytophthora litchii</i>	<i>Litchi chinensis</i>	Sapindaceae (ムクロジ科)			CBS 100.81	AY198308	Voglmayr (2003)

Table 4 *Peronospora* 属菌のcox1系統樹(Fig.11)およびcox2系統樹(Fig.12)で用いた供試菌(GenBankより入手)

Pathogen	Host	Geographic origin	Voucher	GenBank accession no.		Reference
				cox1	cox2	
<i>Pe. alpicola</i>	<i>Ranunculus aconitifolius</i>	Italy	F0514	KJ654137	KJ654286	Choi et al. (2015)
<i>Pe. alsinearum</i>	<i>Stellaria media</i>	Germany	GLM78867	KJ654107	KJ654256	Choi et al. (2015)
<i>Pe. alsinearum</i>	<i>Stellaria media</i>	Austria	WU:32433	KJ651277	KJ651340	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. apula</i>	<i>Papaver apulum</i>	Croatia	WU:32410	KJ651280	KJ651343	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. arborescens</i>	<i>Papaver rhoeas</i>	Austria	WU:22880	KJ651281	KJ651344	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. arenariae</i>	<i>Moehringia trinervia</i>	Germany	GLM75819	KJ654078	KJ654227	Choi et al. (2015)
<i>Pe. argemones</i>	<i>Papaver argemone</i>	Germany	GLM 64084	KJ651294	KJ651357	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. arthurii</i>	<i>Oenothera biennis</i>	Germany	GLM65689	KJ654081	KJ654230	Choi et al. (2015)
<i>Pe. atriplicis-hastatae</i>	<i>Atriplex hastata</i>	Germany	GLM67010	KP330605	KP330605	Choi et al. (2015)
<i>Pe. boni-henrici</i>	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	Austria	WU:22886	KJ651296		Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. boni-henrici</i>	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	Austria	GLM51002	KJ654051		Choi et al. (2015)
<i>Pe. boni-henrici</i>	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	Germany	AR 167		DQ365720	Göker et al. (2007)
<i>Pe. bulbocapni</i>	<i>Corydalis cava</i>	Germany	GLM64102	KJ654056		Choi et al. (2015)
<i>Pe. bulbocapni</i>	<i>Corydalis cava</i>	Austria	WU:22887	KJ651297	KJ651360	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. casparyi</i>	<i>Pseudostellaria davidii</i>	South Korea	KUS-F18847		MF784736	Lee et al. (2017)
<i>Pe. cerastii-anomali</i>	<i>Cerastium dubium</i>	Germany	F0233	KJ654129	KJ654278	Choi et al. (2015)
<i>Pe. cerastii-brachypetalii</i>	<i>Cerastium brachypetalum</i>	Germany	F0483	KJ654128	KJ654277	Choi et al. (2015)
<i>Pe. chenopodii-polyspermi</i>	<i>Chenopodium polyspermum</i>	Germany	GLM65733	KJ654053	KJ654202	Choi et al. (2015)
<i>Pe. chrysosplenii</i>	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	Austria	WU:22892	KJ651298	KJ651361	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. aff. claytoniae</i>	<i>Claytonia perfoliata</i>	USA	-		MF687310	Bourret et al. (2018)
<i>Pe. corydalis</i>	<i>Corydalis solida</i>	Austria	WU:32436	KJ651300	KJ651363	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. corydalis-intermediae</i>	<i>Corydalis intermedia</i>	Germany	GLM75786	KJ654057	KJ654206	Choi et al. (2015)
<i>Pe. cristata</i>	<i>Papaver hybridum</i>	Spain	WU:32419	KJ651302	KJ651365	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. cyparissiae</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>	Germany	GLM75877	KJ654061	KJ654210	Choi et al. (2015)
<i>Pe. destructor</i>	<i>Allium cepa</i>	Germany	GLM68988	KJ654046	KJ654195	Choi et al. (2015)
<i>Pe. dicentrae</i>	<i>Dicentra canadensis</i>	USA	WU22897	KM058102	KM058108	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Korea	KUS:F15680	KJ654151		Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Japan	DM81	KP330669	KP330669	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	USA	DML39	KP330679	KP330679	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Australia	VPRI22523	KP330664	KP330664	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Sweden	UPS	KP330677	KP330677	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Mexico	BPI788314	KP330676	KP330676	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	South Korea	KUS-F15680	KP330672	KP330672	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	USA	DML5	KP330681	KP330681	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Japan	DM65	KP330671	KP330671	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	USA	-	MF687308	MF687308	Bourret et al. (2018)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	China	HMAS57074	KP330666	KP330666	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	South Korea	KUS-F18809	KP330674	KP330674	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	South Korea	KUS-F18808	KP330673	KP330673	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Japan	J2	KP330670	KP330670	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Japan	DM22	KP330668	KP330668	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	USA	BPI788361	KP330686	KP330686	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	USA	DML2	KP330678	KP330678	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	USA	BPI788300	KP330683	KP330683	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Australia	VPRI30202	KP330663	KP330663	Choi et al. (2015)
<i>Pe. effusa</i>	<i>Spinacia oleracea</i>	Korea	KUS:F15680		KJ654300	Choi et al. (2015)
<i>Pe. esulae</i>	<i>Euphorbia esula</i>	Germany	GLM75975	KJ654062	KJ654211	Choi et al. (2015)
<i>Pe. farinosa f. sp. chenopodii</i>	<i>Chenopodium hybridum</i>	Germany	GLM62944	KJ654052	KJ654201	Choi et al. (2015)
<i>Pe. ficariae</i>	<i>Ficaria verna</i>	Austria	WU 32818	KM058103		Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. ficariae</i>	<i>Ficaria verna</i>	Germany	GLM63033	KJ654090	KJ654239	Choi et al. (2015)
<i>Pe. hiemalis</i>	<i>Ranunculus acris</i>	Austria	WU32819	KM058105		Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. hiemalis</i>	<i>Ranunculus acris</i>	Germany	MG 1544		DQ365724	Göker et al. (2007)
<i>Pe. holostei</i>	<i>Holosteum umbellatum</i>	Germany	GLM64080	KJ654069	KJ654218	Choi et al. (2015)
<i>Pe. illyrica</i>	<i>Ranunculus illyricus</i>	Austria	WU32790	KJ654155	KJ654304	Choi et al. (2015)
<i>Pe. kochiae-scopariae</i>	<i>Bassia scoparia ssp. densiflora</i>	Germany	GLM78023	KJ654048	KJ654197	Choi et al. (2015)
<i>Pe. lepigoni</i>	<i>Spergularia rubra</i>	Germany	GLM73623	KJ654104	KP330661	Choi et al. (2015)
<i>Pe. littoralis</i>	<i>Atriplex littoralis</i>	Sweden	BPI789214	KP330598	KP330598	Choi et al. (2015)
<i>Pe. meconopsidis</i>	<i>Mecconopsis cambrica</i>	Austria	WU:32422	KJ651307	KJ651370	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. meconopsidis</i>	<i>Papaver pavoninum</i>	Turkmenistan	K(M) 179241	KJ651310	KJ651373	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. minor</i>	<i>Atriplex patula</i>	Germany	GLM73462	KP330602	KP330602	Choi et al. (2015)
<i>Pe. obovata</i>	<i>Spergula arvensis</i>	Germany	GLM73399	KJ654102		Choi et al. (2015)
<i>Pe. obovata</i>	<i>Spergula arvensis</i>	Austria	WU34372		KP330651	Choi et al. (2015)
<i>Pe. odessana</i>	<i>Gymnospermium odessanum</i>	Ukraine	WU32817	KM058104	KM058110	Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. parva</i>	<i>Stellaria holostea</i>	Germany	GLM65627	KJ654106	KJ654255	Choi et al. (2015)
<i>Pe. paula</i>	<i>Cerastium semidecandrum</i>	Germany	GLM90782	KJ654049	KJ654198	Choi et al. (2015)
<i>Pe. polycarpi</i>	<i>Polycapton diphyllum</i>	France	WU33676	KP330620	KP330620	Choi et al. (2015)
<i>Pe. polygoni-convolvuli</i>	<i>Fallopia convolvulus</i>	Germany	H.YC-G1	KJ654119	KJ654268	Choi et al. (2015)
<i>Pe. pulveracea</i>	<i>Helleborus foetidus</i>	Germany	F0378	KJ654134	KJ654283	Choi et al. (2015)
<i>Pe. pulveracea</i>	<i>Helleborus niger</i>	Austria	WU22920	KM058107		Voglmayr & Korytnianska (2015)
<i>Pe. pseudostellaria</i>	<i>Pseudostellaria palibiniana</i>	South Korea	KUS-F18840		MF784732	Lee et al. (2017)
<i>Pe. ranunculi</i>	<i>Ranunculus repens</i>	Austria	WU:32439	KJ651320	KJ651383	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. saxifragae</i>	<i>Saxifraga granulata</i>	Germany	GLM75698	KJ654095	KJ654244	Choi et al. (2015)
<i>Pe. schachtii</i>	<i>Beta vulgaris</i>	USA	-	MF687309		Bourret et al. (2018)
<i>Pe. schachtii</i>	<i>Beta vulgaris subsp. vulgaris</i>	USA	DML17		KP330617	Choi et al. (2015)
<i>Pe. somniferi</i>	<i>Papaver somniferum</i>	Czech Republic	WU:32428	KJ651322	KJ651385	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. somniferi</i>	<i>Papaver somniferum</i>	-	-	KX242325		-
<i>Pe. stellariae-aquaticae</i>	<i>Myosoton aquaticum</i>	Korea	KUS-F17326		MF784728	Lee et al. (2017)
<i>Pe. stellariae-uliginosae</i>	<i>Stellaria alsine</i>	Korea	KUS-F18827		MF784725	Lee et al. (2017)
<i>Pe. tabacina</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>	Germany	H.YC-G3	KJ654154		Choi et al. (2015)
<i>Pe. tabacina</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>	-	-		MF981873	Blanco-Meneses et al. (2017)
<i>Pe. trivialis</i>	<i>Cerastium holosteoides</i>	Austria	WU32441	KJ651337	KJ651401	Voglmayr et al. (2014)
<i>Pe. trivialis</i>	<i>Cerastium fontanum</i>	Germany	MG 1803		DQ365733	Göker et al. (2007)
<i>Pe. variavilis</i>	<i>Chenopodium album</i>	Germany	GLM88917	KJ654050		Choi et al. (2015)
<i>Pe. variavilis</i>	<i>Chenopodium giganteum</i>	China	-	KT944074		-
<i>Pe. vernalis</i>	<i>Spergula morisonii</i>	Germany	GLM86230	KJ654103	KJ654252	Choi et al. (2015)
<i>Peronospora sp.</i>	<i>Spergularia marina</i>	Austria	WU33808	KP330656	KP330656	Choi et al. (2015)
<i>Peronospora sp.</i>	<i>Papaver sp.</i>	Romania	K(M) 179240	KJ651336	KJ651400	Voglmayr et al. (2014)
<i>Peronospora sp.</i>	<i>Papaver dubium</i>	Spain	MA:Fungi:27841	KJ651335		Voglmayr et al. (2014)
<i>Peronospora sp.</i>	<i>Papaver dubium</i>	Poland	K(M) 94856		KJ651398	Voglmayr et al. (2014)
<i>Peronospora sp.</i>	<i>Pseudostellaria davidii</i>	South Korea	KUS-F18847		MF784736	Lee et al. (2017)
<i>Peronospora sp.</i>	<i>Rumex thyrsiflorus</i>	Germany	GLM74510		KP330643	Choi et al. (2015)
<i>Pseudoperonospora cannabina</i>	<i>Cannabis sativa</i>	Austria	WU:32442	KJ651338	KJ651402	Voglmayr et al. (2014)
<i>Ps. cubensis</i>	<i>Echinocystis lobata</i>	Austria	WU:32443	KJ651339	KJ651403	Voglmayr et al. (2014)

Table 5. *Plasmopara* 属と近縁属の系統樹に用いた供試菌 (GenBankより入手)

Pathogen	Host species	Host family	Geographic origin	Year	Voucher	LSU D1/D3	Reference
<i>Basidiophora entosporea</i>	<i>Conyza canadensis</i>	Asteraceae (キク科)	Austria	1999	HV 123	DQ365699	Göker et al. (2007)
<i>Brenua kellermanii</i>	<i>Iva xanthiifolia</i>	Asteraceae (キク科)	Moldova	1993	HV 2071	DQ365700	Göker et al. (2007)
<i>Bremia centaureae</i>	<i>Centaurea mollis</i>	Asteraceae (キク科)	Poland	1996	H.V. 2240 (KRAM)	EF553476	Voglmayr & Constantinescu (2008)
<i>Bremia lactucae</i>	<i>Cirsium oleraceum</i>	Asteraceae (キク科)	Austria	2000	HV 759	AY035507	Göker et al. (2007)
<i>Novotlenova scorzonerae</i>	<i>Scorzonera hispanica</i>	Asteraceae (キク科)	Austria	2005	H.V. 2165 (WU 27793)-holotype, UPS F-120879 isotype	EF553477	Voglmayr & Constantinescu (2008)
<i>Novotlenova scorzonerae</i>	<i>Scorzonera austriaca</i>	Asteraceae (キク科)	Austria	2005	WU 27793	KJ1654164	Choi et al. (2015)
<i>Paraperonospora leptosperma</i>	<i>Tripleurospermum perforatum</i>	Asteraceae (キク科)	Austria	2000	HV 383	DQ365712	Göker et al. (2007)
<i>Pa. tanacetii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>	Asteraceae (キク科)	Germany	2002	GLM-F73325	KJ1654165	Choi et al. (2015a)
<i>Pa. tanacetii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>	Asteraceae (キク科)	Finland	1962	HV2248	EF553473	Voglmayr & Constantinescu (2008)
<i>Pa. tanacetii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>	Asteraceae (キク科)	Finland	2002	GLM73325	KT249495	Choi & Thines (2015)
<i>Pa. minor</i>	<i>Chrysanthemum boreale</i>	Asteraceae (キク科)	Korea			EU287693	Choi et al. (2008)
<i>Pl. anemones-ranunculoides</i>	<i>Anemone ranunculoides</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Germany	2004	HOH HUH 583	AY250146	Choi et al. (2015)
<i>Pl. angelicae</i>	<i>Anemone ranunculoides</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria		HV295	AY250159	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. angelicae</i>	<i>Angelica archangelica</i>	Apiaceae (セリ科)	Norway		HV1099	AY250155	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. angelicae</i>	<i>Angelica sylvestris</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria		MG1816	AY178535	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. angustiterminalis</i>	<i>Xanthium strumarium</i>	Asteraceae (キク科)	Austria		HV562	EU743802	Voglmayr et al. (2009)
<i>Pl. angustiterminalis</i>	<i>Xanthium strumarium</i>	Asteraceae (キク科)	Bulgaria	2001	SOMF07198	EU743812	Choi et al. (2009)
<i>Pl. angustiterminalis</i>	<i>Xanthium strumarium</i>	Asteraceae (キク科)	Hungary	2004	HOH HUH 671	HM628738	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. australis</i>	<i>Luffa cylindrica</i>	Cucurbitaceae (ウリ科)	USA			KT159460	Wallace et al. (2016)
<i>Pl. australis</i>	<i>Luffa cylindrica</i>	Cucurbitaceae (ウリ科)	USA			KT159461	Wallace et al. (2016)
<i>Pl. baudysii</i>	<i>Berula erecta</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria		HV 571	EU826098	Duarte et al. (2014)
<i>Pl. baudysii</i>	<i>Berula erecta</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria		HV557	AY250147	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. chaetophylli</i>	<i>Anthriscus cerefolium</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria		HV262	AY250164	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. constantinescui</i>	<i>Impatiens capensis</i>	Balsaminaceae (ツリフネソウ科)	Germany	1999	MG 686	EF196867	Göker et al. (2007)
<i>Pl. densa</i>	<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Austria		MG2078	AY250177	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. densa</i>	<i>Euphrasia rostkoviana</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Austria		MG1823	AY250175	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. densa</i>	<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Germany		HV72	AY250176	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. densa</i>	<i>Rhinanthus minor</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Austria		HV232 (WU)	EF553464	Voglmayr & Constantinescu (2008)
<i>Pl. densa</i>	<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Germany	2001	HV988	AY250178	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. epilobii</i>	<i>Epilobium parviflorum</i>	Onagraceae (アカハナ科)	Austria		HV 2227 (WU)	EF553466	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. euphrasiae</i>	<i>Euphrasia rostkoviana</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Croatia	1987	HV 2227 (WU)	EF553467	Voglmayr & Constantinescu (2008)
<i>Pl. euphrasiae</i>	<i>Euphrasia rostkoviana</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Austria	1984	HV 2228 (WU)	EF553467	Voglmayr & Constantinescu (2008)
<i>Pl. euphrasiae</i>	<i>Euphrasia rostkoviana</i>	Orobanchaceae (ハマウツボ科)	Croatia	1987	H.V. 2227 (WU)	EF553466	Voglmayr et al. (2008)
<i>Pl. geranii</i>	<i>Geranium maculatum</i>	Geraniaceae (フウロソウ科)	USA	2000	(WU, HV6.4.P.P.)	AY035520	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. geranii</i>	<i>Geranium maculatum</i>	Geraniaceae (フウロソウ科)	USA	2003	(WU, PA5)	DQ148397	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. geranii-sylvatici</i>	<i>Geranium palustre</i>	Geraniaceae (フウロソウ科)	Norway	2002	(WU, HV2001)	DQ148399	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. geranii-sylvatici</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>	Geraniaceae (フウロソウ科)	Germany	2001	(WU, HV946)	DQ148400	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. halstedii</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Asteraceae (キク科)	Korea	2002	KUS-F18911	EU743813	Choi et al. (2009)
<i>Pl. halstedii</i>	<i>Gerbera jasmonii</i>	Asteraceae (キク科)				KC690148	Duarte et al. (2014)
<i>Pl. halstedii</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Asteraceae (キク科)	Germany	Laboratory strain	Ph 110a	HM628743	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. halstedii</i>	<i>Flaveria bidentis</i>	Asteraceae (キク科)	Bolivia		ARI79	AY178534	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. halstedii</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Asteraceae (キク科)	Germany		ARI51	AY035523	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. halstedii</i> s.l.	<i>Helianthus annuus</i>	Asteraceae (キク科)	Germany	2001	H.V. 926 (WU)	EF553469	Voglmayr et al. (2008)

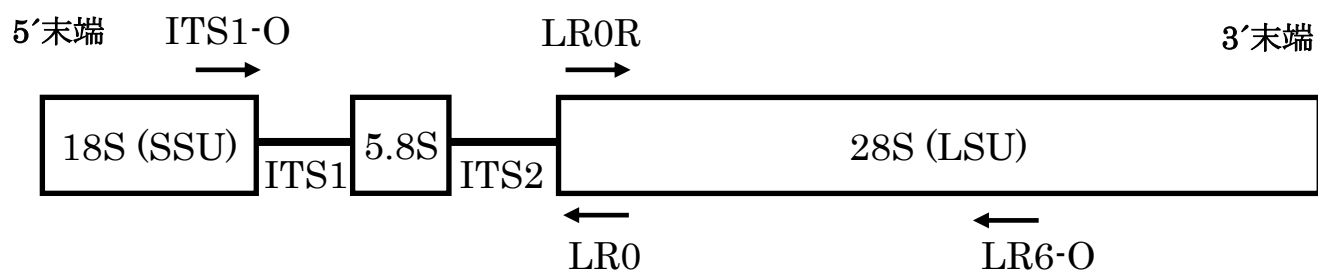
Table 5. *Plasmopara* 属と近縁属の系統樹に用いた供試菌 (GenBankより入手)

Pathogen	Host species	Host family	Geographic origin	Year	Voucher	cox2	LSU D1/D3	Reference
<i>Pl. invertifolia</i>	<i>Helichrysum bracteatum</i>	Asteraceae (キク科)	Brazil	2009	VIC 32069 TYPE	KC841909		Duarte et al. (2014)
<i>Pl. megasperma</i>	<i>Viola rafinesquii</i> Greene	Violaceae (スミレ科)	USA	2000	HV B.M. 4.4	DQ365755	AY035516	Göker et al. (2007)
<i>Pl. megasperma</i>	<i>Viola rafinesquii</i>	Violaceae (スミレ科)	USA		HVB.M.4.4.		AY035516	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. mei-toeniculi</i>	<i>Meum athamanticum</i>	Apiaceae (セリ科)	Germany		AR284		AY250160	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. muralis</i>	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	Vitaceae (ブドウ科)	Germany	2008	HOH HUH 1024 TYPE	FJ394346		Thines (2011)
<i>Pl. nivea</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>	Apiaceae (セリ科)	Germany	2000	MG 1829	DQ365756	AY250162	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. nivea</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>	Apiaceae (セリ科)	Germany	2000	HOH HUH 586	HM628761	AF119604	Göker et al. (2007)
<i>Pl. obtusens</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>	Apiaceae (セリ科)	Germany	2004	HOH HUH 586	HM628761		Schröder et al. (2011)
<i>Pl. obtusens</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria	2000	HV 306	DQ365757	AY250181	Göker et al. (2007)
<i>Pl. obtusens</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	Balsaminaceae (ツリフネソウ科)	Austria		HV306		AY250181	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. obtusens</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	Balsaminaceae (ツリフネソウ科)	Austria		HV306		EF196869	Voglmayr & Thines (2007)
<i>Pl. peucedani</i>	<i>Peucedanum palustre</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria		HV1090		AY250157	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. pimpinellae</i>	<i>Pimpinella sativa</i>	Apiaceae (セリ科)	Germany	2000	AR277	DQ365758	AY250154	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. pimpinellae</i>	<i>Pimpinella major</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria	2000	HV 634	HM628740	AY035519	Göker et al. (2007)
<i>Pl. pimpinellae</i>	<i>Pimpinella sp.</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria	2000	HV660		AY035519	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. pratensis</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	Austria	2000	(WU) HV473		AY250172	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. pratensis</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	Austria	2000	(WU) HV498	DQ148395	DQ148395	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. pusilla</i>	<i>Geranium pratense</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	Austria	2000	(WU) HV619		AY250168	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. pusilla</i>	<i>Geranium sibiricum</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	Austria	1999	(WU) HV140	DQ148402	DQ148402	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. pusilla</i>	<i>Geranium pratense</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	Germany	2000	MG 1861	AY035521	AY035521	Göker et al. (2007)
<i>Pl. pygmaea</i>	<i>Anemone ranunculoides</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Germany	1998	AR 86	DQ365759	AF119605	Göker et al. (2007)
<i>Pl. pygmaea</i>	<i>Anemone nemorosa</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	France		F2	DQ365761	AF119605	Göker et al. (2007)
<i>Pl. pygmaea</i>	<i>Hepatica nobilis</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria		AR387		AY250183	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. isopriri-thalictroidis</i>	<i>Isopyrum thalictroides</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria		AR387		AY250182	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. siegesbeckiae</i>	<i>Siegesbeckia glabrescens</i>	Ranunculaceae (キンポウゲ科)	Austria		HV266		AY035526	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. sii</i>	<i>Sium latifolium</i>	Asteraceae (キク科)	Korea	2005	KUS-F21312	EU743814	EU743805	Choi et al. (2009)
<i>Pl. skvortzovii</i>	<i>Abutilon theophrasti</i>	Apiaceae (セリ科)	Austria		HV550		AY035518	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. solidaginis</i>	<i>Solidago virgaurea</i>	Malvaceae (アオイ科)	Croatia		AR306		AY250179	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. wildemanniana</i>	<i>Solidago virgaurea</i>	Asteraceae (キク科)	Norway		HV1093, AR409		AY250144	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. wilsonii</i>	<i>Hypochoeris sp.</i>	Asteraceae (キク科)	China		Roki 1043, AR324		AY250180	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. wilsonii</i>	<i>Geranium nepalense ssp. thunbergii</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	USA	2003	HV2066 (SMK 19276)		DQ148406	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis vinifera</i>	Geraniaceae (ワウロソウ科)	Korea	2001	MG 1751	DQ365760	DQ148404	Voglmayr et al. (2006)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis vinifera</i>	Vitaceae (ブドウ科)	Germany	2000	WBI 1a	HM628745	AY035524	Göker et al. (2007)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis vinifera</i>	Vitaceae (ブドウ科)	Germany	2009	WBI 1a	HM628765	HM628765	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis vinifera</i>	Vitaceae (ブドウ科)	USA, NY	2006	Jla	HM628763	HM628763	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis aestivalis</i>	Vitaceae (ブドウ科)	USA, NY	2006	PvIa	HM628764	HM628764	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis aestivalis</i>	Vitaceae (ブドウ科)	USA, MA	1937	U360	HM628753		Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis vinifera</i>	Vitaceae (ブドウ科)	USA, TX	2007	TxIIIa	HM628771	HM628771	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis hybrida</i>	Vitaceae (ブドウ科)	USA, TX	2007	TxIVa	HM628770	HM628770	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis riparia</i>	Vitaceae (ブドウ科)	USA, NY	2006	Mla	HM628757	HM628772	Schröder et al. (2011)
<i>Pl. viticola</i>	<i>Vitis cf. cordifolia</i>	Vitaceae (ブドウ科)	United Kingdom	1874	U366	HM628758		Schröder et al. (2011)
<i>Pl. sp.</i>	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Asteraceae (キク科)	USA	2003	KUS-F23336	EU743816	EU743807	Choi et al. (2009)
<i>Pl. sp.</i>	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Asteraceae (キク科)	Hungary	2001	KUS-F23331	EU743820	EU743811	Choi et al. (2009)
<i>Pl. infestans</i>	<i>Tragopogon orientalis</i>	Asteraceae (キク科)	Austria		HV1049	AY250150	AY250150	Voglmayr et al. (2004)
<i>Pl. nicotianae</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae (ナス科)	USA		CBS 560.95	DQ365743	AF119602	Göker et al. (2007)
					CBS 305.29	DQ365750	DQ361241	Göker et al. (2007)

Table 6 PCR 法による DNA 増幅に用いたプライマーの塩基配列

Gene region	Primer name	Primer sequence (5'→3')	Reference
ITS rDNA	TS1-O	CGGAAGGATCATTACCAC	Bachofer (2004)
	LR0	GCTTAAGTTCAGCGGGT	Moncalvo et al. (1995)
LSU rDNA	LR0R	ACCCGCTGAACTTAAGC	Moncalvo et al. (1995)
	LR6-O	CGCCAGACGAGCTTACC	Riethmüller et al. (2002)
cox1 mtDNA	OomCox1-levup	TCAWCWMGATGGCTTTTTTCAAC	Robideau et al. (2011)
	OomCox1-levlo	CYTCHGGRTGWCCRAAAAACCAAA	Robideau et al. (2011)
cox2 mtDNA	Cox2-F	GGCAAATGGGTTTTCAAGATCC	Hudspeth et al. (2000)
	Cox2-R	CCATGATTAATACCACAAATTTCACTAC	Hudspeth et al. (2000)
	Cox2-RC4	TGATTWAYNCCACAAATTTCTCRCTACATTG	Choi et al. (2015a)

rDNA



mtDNA

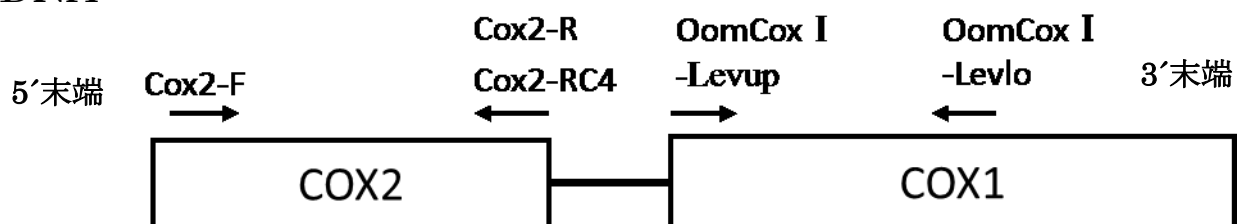


Fig. 1 使用したプライマーのアニーリング位置

Table 7 PCR 反応の条件

	ITS rDNA			LSU rDNA	
	Temperature	Time		Temperature	Time
Initial denaturation	95°C	4 min		95°C	4 min
Denaturation	95°C	40 sec	} 36 cycles	95°C	40 sec
Annealing	55°C	40 sec		54.5°C	40 sec
Elongation	72°C	1 min		72°C	1 min
Final elongation	72°C	5 min		72°C	5 min

cox1 or cox2 mtDNA			
	Temperature	Time	
Initial denaturation	95°C	4 min	
Denaturation	95°C	40 sec	} 40 cycles
Annealing	55°C	40 sec	
Elongation	72°C	1 min	
Final elongation	72°C	5 min	

第3章 結果

第1節 再検討した種の記載

本研究において再検討を行った *Peronosporaceae* 6 属 54 種を記載した。記載文、国内で知られている宿主、供試標本、国内におけるその種の記載文献、ノートを記した。宿主に関しては、勝本 (2010) に記載されている情報を引用したが、本研究により再検討した種は別途注釈した。尚、供試標本が収蔵されている機関名とその機関・コレクションコード (国際略号) を以下に明記した。

また、既知の *Peronosporaceae* 科 20 属の最新の検索表 (Thines et al., 2015) を以下に引用して示し、本研究により再検討を行った属名を太字で示した。

KPM-NC: 神奈川県立生命の星・地球博物館

MUMH: Mie University Mycological Herbarium

SAPA: 北海道大学総合博物館 菌類

TNS-F: 国立科学博物館 菌類コレクション

Key to the genera of downy mildews (cited from Thines. et al., 2015)

- 1 Sporangiohores unbranched (hyphal, club-shaped or cylindrical) 2
Sporangiohores branched multiple times 6
- 2 (1) Sporangiohores hyphal, undifferentiated; oospores 30–80 μm diam
. *Sclerophthora*
Sporangiohores club-shaped or cylindrical; oospores smaller 3
- 3 (2) Sporangiohores persistent 4
Sporangiohores evanescent 5
- 4 (3) Sporangiohores stout, immersed in the stomata, ultimate branchlets short, stout,
and hardly differentiated *Benua*
Sporangiohores slender, with an enlarged apex bearing sporangia on well-
differentiated ultimate branchlet *Basidiophora*
- 5 (3) Sporangiohores less than 60 μm in length, club-shaped, sporangia irregular lemon-
shaped, tapering towards apex and pedicel *Eraphthora*
Sporangiohores more than 60 μm in length, broadly club-shaped to cylindrical,
sporangia obovoid to oval *Baobabopsis*
- 6 (1) Sporangiohores evanescent 7

Sporangiophores persistent	8
7 (6) Sporangia produce zoospores; with an operculum	<i>Sclerospora</i>
Sporangia germinate with a germ-tube; without an operculum	<i>Peronosclerospora</i>
8 (6) Haustoria small, globose to pyriform	9
Haustoria large, digitate, globose, lobate or irregular	15
9 (8) Sporangiphores stout and irregularly branched, pedicels wider than 2 µm, broadening widely toward the apex	<i>Plasmoverna</i>
Sporangiophores slender, mostly regularly branched, pedicels less than 2 µm wide, not or only slightly broadening toward the apex	10
10 (9) Branching monopodial; branches arising at almost rectangular angles	<i>Plasmopara</i>
Branching sub-monopodial; branches not arising at rectangular angles	11
11 (10) Sporangia aggregated at slightly to conspicuously widened terminal branches	12
Sporangia not aggregated, usually 2–3 on the pedicels at the terminal branches	14
12 (11) Branching of the sporangiophores often subdichotomous, aggregation regular, end of terminal branches strongly widened, bearing 4–6 sporangia	<i>Bremia</i>
Branching of the sporangiophores usually sub-monopodial to monopodial, end of branches not strongly widened, aggregation of the sporangia irregular	13
13 (12) Aggregation of the sporangia pronounced, sporangia subglobose	<i>Protobremia</i>
Aggregation of the sporangia not always pronounced, sporangia ovoid to oval	<i>Novotelnova</i>
14 (11) Branches of the sporangiophores widening towards the ramifications, sporangia lacking distinct germination papilla	<i>Paraperonospora</i>
Branches of the sporangiophores not widening towards the ramifications, sporangia with germination papilla	<i>Plasmopara</i>
Not matching any of the above characteristics	15
15 (14) Sporangia coloured (grey, purple, olive, brown, black)	16
Sporangia hyaline, white to slightly yellow	17
16 (15) Sporangia produce zoospores; with a germination papilla	<i>Pseudoperonospora</i>
Sporangia germinating with a germ-tube; without a germination papilla	<i>Peronospora</i>
17 (15) Haustoria (globose / pyriform), large globose to lobate; ultimate branchlets	

sigmoid	<i>Hyaloperonospora</i>
Haustoria digitate or irregular; ultimate branchlets not sigmoid	18
18 (17) Haustoria irregular; intracellular mycelium present	<i>Poakatesthia</i>
Haustoria digitate; without intracellular mycelium	19
19 (18) Sporangia aggregated on dichotomous ultimate branches	<i>Graminivora</i>
Sporangia not aggregated	20
20 (19) Sporangiphores sympodial, branching at subacute to rectangular angles	
.	<i>Viennotia</i>
Sporangiphores determinate, branching at acute angles, often intertwined	
.	<i>Perofascia</i>

第 1 項 *Bremia* 属

Bremia Regel, Bot. Ztg. 1: 665, 1843

Type species: *Bremia lactucae* Regel

(cited from Regel, 1843) Chromista, Oomycota, Peronosporales. Parasitic on plants. Down mostly present on the under surface of host leaf, but also on petioles, stems or various parts of the inflorescences. Hyphae intercellular; haustoria intracellular, not branched, globose vesicle. Sporangiphores colorless, branching monopodial, appearing dichotomous, particularly when the trunk and branches are flexuous. Ultimate branchlets substraight, curved to sigmoid; tip swollen into an inverted drum-shaped vesicle, with sporangium-bearing extensions. Sporangia produced synchronously colorless, variously shaped, pore covered by a papilla. Resting organs present or absent; oogonia irregularly shaped, wall variously thickened and colored; oospores globose, plerotic or aplerotic, wall colorless, of uniform thickness.

1. *Bremia lactucae* Regel, Bot. Zeit. 1: 666, 1843

Symptoms causing discoloration of the leaves, pale green to yellow, later becoming brown, vein-limited. Down present on the under surface of host leaf and petioles, whitish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, solitary or fasciculate, felt-like. Haustoria not observed in this study. Conidiophores emerging through stomata, hyaline,

straight, (425–)466–650(–661) μm long; trunk straight, (180–)247–438(–439) μm long (n=20), 10–17 μm wide below the first branch, 7–13 μm wide above the base, basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 15 μm wide at the base, callose plugs occasionally present; branches dichotomous, but rarely trichotomous at the upper part, (4–)5–7 orders, callose plugs occasionally present. Ultimate branchlets mostly in pairs, rarely single, straight to slightly curved, (11.0–)13.4–20.4–27.3(–39.0) μm long (n=60); vesicles spherical to bowl-shaped, often confluent, 8–14 μm diam., bearing (3–)4–6 extensions with length of 4–8 μm long, tip of extension somewhat swollen or cup-like, about 1.5–2.0 μm wide. Conidia hyaline, rarely pale yellow, globose to subglobose, rarely ovoid, (17.4–)19.0–20.1–21.3(–23.0) μm long, (16.3–)17.6–18.6–19.7(–20.8) μm wide, with l/w ratio of (1.00–)1.03–1.08–1.12(–1.19) (n=30), greatest width median to submedian, tip and base round; pedicel absent, but rarely visible as very short conical, having thin-walled papilla. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Lactuca sativa* L. var. *capitata* L. (レタス)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Lactuca sativa* L. var. *capitata* L. (レタス), Mitoyo-cho, Kagawa Prefecture, Japan, 2017, by F. Nishimura, MUMH11591 (MUCC2359); Donan Agricultural Experiment Station, Tera-cho, Hokuto-shi, Hokkaido, Japan, 18 May 2018, by T. Misawa, MUMH11645 (MUCC2480); Yuki-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 24 Feb. 2008, by J. Nishikawa, MUMH11618 (MUCC2453); Yoshida-cho, Haibara-gun, Shizuoka Prefecture, Japan, 23 Feb. 2015, by J. Nishikawa, MUMH11619 (MUCC2454); Minamimaki-mura, Minamisaku-gun, Nagano Prefecture, Japan, 5 Spt. 2016, by J. Nishikawa, MUMH11620 (MUCC2455). On *Lactuca sativa* L. (リーフレタス), Tsuthiura-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 28 Oct. 2015, MUMH11603 (MUCC2378).

Literatures: 澤田 (1914)

Notes: *Bremia* 属菌はキク科の 40 属 200 種以上が宿主として知られる。澤田 (1914) により、亜科の Cichorioideae および Carduoideae から *B. elliptica* (on *Lactuca indica*), *B. microspore* (on *Ixeris* 属), *B. ovata* (on *Youngia* 属), *B. saussureae* (on *Hemistepta* 属), *B. sonchicola* (on *Sonchus* 属) の 5 種が新種記載された。続いて、Sydow (1923, 1938) により *B. centaureae* (on *Centaurea*), *B. tulasnei* (on *Senecio*), *B. lapsanae* (on *Lapsana*) が記載され、Ito & Tokunaga (1935) により *B. picridis* (on *Picris*), *B. taraxaci* (on *Taraxacum*) が記載された。しかし、その後 broad species concept に従い、それまで記載された種を *B. lactucae* の 1 種に統合することが提唱され (Yerkes & Shaw, 1959), 近年まで本種のみが用いられていた。しかし、近年、rDNALSU の D1/D2 領域や、cox2 領域の分子系統解析により、*Bremia* 属菌は過去に複数種のクレードから成ることが証明され、過去に記載された種が分子系統樹上でも明確に識別できることが示された。しかしながら、こ

これらの分子系統樹上で示された種は、形態的特徴にも差異があり、形態によっても識別できるのかを詳細に検討されていなかった。そのため、Choi et al. (2011) は、*B. lactucae*, *B. elliptica*, *B. microspora*, *B. ovata*, *B. sonchicola*, *B. saussureae* の再検討を行った結果、これら 6 種は形態的にも識別できることが証明された。しかしながら、系統樹上で示されたそれ以外の種に関しては検討が行われていないため、今後、正基準標本を用いた形態的特徴の詳細な再検討が必要である。

国内においては、これまで 9 種 (*B. centaureae*, *B. elliptica*, *B. lactucae*, *B. microspora*, *B. ovata*, *B. picridis*, *B. saussureae*, *B. sonchicola*, *B. Taraxaci*) が記載されている。しかしながら、*B. lactucae* はこれまで形態的特徴の詳細な記載が行われていないため、本研究では分子系統解析の結果を含めて詳細に記載した。cox2 領域の解析の結果、MUCC2359, MUCC2378, MUCC2480, MUCC2453, MUCC2454, MUCC2455 の塩基配列は全て一致し、BLAST 検索では海外産 *B. lactucae* と 100% 一致した。また、LSU 領域の塩基配列においても、MUCC2453, MUCC2454, MUCC2455 は BLAST 検索では海外産 *B. lactucae* と 100% の相同性を示した。また、形態観察の結果、日本産種は韓国産種とよく類似したが、分生子の大きさが日本産種の方がわずかに大きかった (長さ: (17.4–)19.0–20.1–21.3(–23.0) × (16.3–)17.6–18.6–19.7(–20.8) μm vs 14–21 × 14–19 μm)。また、*Lactuca sativa* var. *capitata* (レタス) と *Lactuca sativa* L. (リーフレタス) 上の菌の間に形態的差異は見られなかった。

2. *Bremia picridis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 14:32, 1935 (Fig. 2)

Symptoms visible as yellow, circular discolored spots on the leaves, sometimes covering large areas, circumscription unclear. Down present on the under surface of the host leaf and petioles, whitish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Haustoria not observed in this study. Conidiophores emerging through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, straight, (283–)411–550–689(–781) μm long; trunk straight, (134–)240–354–468(–513) μm long (n=20), 7.5–16 μm wide below the first branch, 6.5–16 μm wide above the base, basal end slightly swollen, up to 16 μm wide at the base, callose plugs often present; branches slender, subtle, straight at the under part, but slightly curved at the upper part, dichotomous, but rarely trichotomous at the first branching, (3–)4–7 orders, callose plugs frequently present. Ultimate branchlets mostly in pairs, rarely single, straight to slightly curved, (10.1–)11.5–27.7(41.8) μm long (n=30); vesicles spherical to bowl-like, rarely confluent, 8–13 μm diam., bearing 3–6 extensions with length of 4–9 μm long, tip of extension somewhat obtuse to swollen, or cup-like. Conidia hyaline, mostly globose to subglobose, ovoid, ellipsoidal, various in shape,

(14.0–)14.8–18.4(–22.8) μm long, (12.2–)13.0–15.8(–17.9) μm wide, with a l/w ratio of (1.01–)1.06–1.24(–1.32) (n=30), greatest width median to submedian, tip and base rounded, sometimes broadly rounded at the base; pedicel absent, but rarely visible as short conical, having thin-walled papilla. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Picris hieracioides* L. var. *japonica* Regel (コウゾリナ)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Picris hieracioides* L. var. *japonica* Regel (コウゾリナ), Obako, Souunkyo, Prov. Ishikari, 3 Aug. 1934, by Y. Tochinai & Y. Tokunaga, SAPA1399—Holotype.

Literatures: Ito & Tokunaga (1935); 伊藤 (1936); 澤田 (1914)

Notes: 本種は, Ito & Tokunaga (1935) により記載された. 本研究では正基準標本を用いて再検討した. 結果, 原記載 (Ito & Tokunaga, 1935) と概ね一致した. その他の *Bremia* 属菌と比較して, 本種は分生子柄が繊細であることが特徴である. また, 本種は分生子柄の末端小枝の先端の形態が皿状のものが多く見られたのに対し, 本研究で再検討したその他の *Bremia* 属菌の *B. lactucae* および *B. taraxaci* は深みのあるボウル状または球状のものが多く見られた. 本研究では, *Bremia* 属菌の 3 種のみを再検討したが, その他の *Bremia* 属菌の正基準標本を用いた再検討を行う必要がある.

3. *Bremia taraxaci* S. Ito & Tokun., Trans. Formosan Nat. Hist. Soc. 14:32, 1935 (Fig.)

Symptoms visible as yellow to yellow-green discoloration on the leaves, circumscription unclear. Down present on the under surface of the host leaf and petioles, whitish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, felt-like. Haustoria not observed in this study. Conidiophores emerging through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, straight to slightly curved, (267–)311–567(–721) μm long; trunk straight, (128–)161–350(–471) μm long (n=30), 9–15.5 μm wide below the first branch, 6.5–18 μm wide above the base, basal end somewhat swollen, up to 19 μm wide at the base, callose plugs rarely present; branches straight to curved, dichotomous, 3–8 orders, callose plugs rarely present. Ultimate branchlets mostly in pairs, rarely single, slightly curved to curved, (10.5–)13.4–27.6(–40.5) μm long (n=80); vesicles spherical to bowl-like, 6–13 μm diam., bearing 3–6 extensions with length of 3–10 μm long, tip of extension obtuse to somewhat swollen or cup-like. Conidia hyaline or pale olivaceous, mostly globose to subglobose, ellipsoidal, rarely ovoid, (15.3–)17.7–23.0(–25.5) μm long, (14.3–)15.4–19.6(–23.4) μm wide, with l/w ratio of (1.01–)1.06–1.25(–1.35) (n=25), greatest width median to submedian, tip and base rounded, sometimes broadly rounded at the base; pedicel absent,

but rarely visible as short conical; having thin-walled papilla. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Taraxacum vulgare* Schrenk., *Taraxacum ceratophorum* DC. (カンチヒメタンポポ), *Taraxacum platycarpum* Dahlst. (カントウタンポポ), *Taraxacum venustum* H.Koidz. (エゾタンポポ), *Taraxacum officinale* Weber ex F.H.Wigg. (セイヨウタンポポ), *Callistephus chinensis* (L.) Nees (アスター)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Taraxacum vulgare* Schrenk., Nopporo, Prov. Ishikari, Japan, 26 May 1929, by Y. Tokunaga, SAPA1398—Holotype. On *Taraxacum officinale* Web. var. *Genuinum* Koch., Chudai-Gard, 30 May 1927, by Araki, SAPA1274.

Literatures: Ito & Tokunaga (1935); 伊藤 (1936); 澤田 (1914).

Notes: 本種は Ito & Tokunaga (1935) により新種記載された。本研究では *Taraxacum vulgare* の正基準標本および *T. officinale* var. *genuinum* 上の一般標本を借用して再検討した。結果、両標本は本種の前記載 (Ito & Tokunaga, 1935) と概ね一致したが、分生子柄の枝が波状に屈曲する特徴が新たにわかった。また、分生子の色について、前記載では無色とあるが、本研究では淡いオリーブ色を帯びるものも確認できた。また、*Taraxacum vulgare* 上の菌と *T. officinale* var. *genuinum* 上の菌はよく類似した。その他の *Bremia* 属菌と比較して、本種は分生子柄の枝が力強く屈曲することが特徴と思われる。

本研究による標本調査では、Ito & Tokunaga (1935) で新種記載された本種と *B. picridis* の2種の正基準標本の所在を確認できたが、その他の澤田 (1914) で新種記載された4種の *Bremia* 属菌の正基準標本の所在については確かめることができなかった。*Bremia* 属菌の形態的特徴の研究は、十分に行われていないため、今後は、今回の調査で確認できなかった4種の正基準標本が国内の標本庫に存在するか調査し、見つけ出せた場合はこれら正基準標本を用いた再検討を行う必要がある。

第2項 *Hyaloperonospora* 属

Hyaloperonospora Constant., Nova Hedwigia 74: 324, 2002

Type species: *Hyaloperonospora parasitica* (Pers.) Constant.

(Cited from Constantinescu & Fatehi, 2002) Chromista, Oomycota, Peronosporales. Parasitic on plants. Down mostly present on the under surface of the host leaf, but also on stems or various parts of the inflorescences, white to greyish, but sometimes becoming yellowish in old herbarium specimens. Hyphae intercellular; haustoria intracellular, forming large, simple to lobate vesicle. Conidiophores colorless, branched in the upper part, branching monopodial, in two to more orders, first-order branches alternate, more or less divergent, branches ending in 2-3 elongated, typically strongly recurved but also curved to sigmoid ultimate branchlets. Conidiogenesis holoblastic. Conidia produced cynchronously, variously shaped, from almost globose to ellipsoidal, wall colorless, smooth; pedicel when present, slightly eccentrically inserted. Oogonia globose to irregular, brownish, with smooth to slightly wrinkled wall of uneven thickness; periplasm brownish; oospores aplerotic or plerotic, globose, yellowish, uninucleate, periplasm brownish.

4. *Hyaloperonospora erucae* Y.J. Choi & Thines, European Journal of Plant Pathology 151: 535–534, 2018 (Fig.)

Symptoms visible on leaves, but also stems. Down whitish, consisting of scattered conidiophores, felt-like. Haustoria not observed in this study. Conidiophores colorless, somewhat stout, straight to substraight, (280–)430–703(–848) μm long; trunk straight, (206–)303–526(–645) μm long (n=20), basal end slightly bulbous, and then up to 8–16 μm wide, more or less uniform in width, 8–14 μm wide above the base, 10–15 μm wide below the first branch, callose plugs very rarely present, branching mostly monopodially, sometimes dichotomous, in 6–9 orders at the upper part. Ultimate branchlets mostly in pairs, rarely single, recurved to sigmoid, (7.0–)12.8–24.0(–29.0) μm long (n=40), 2–3 μm wide at the base, becoming narrower towards the apex, apex obtuse. Conidia hyaline, subglobose to ovoid, (15.8–)17.5–23.3(–28.5) μm long, (13.0–)14.9–19.0(–21.4) μm wide, with l/w ratio of (1.04–)1.08–1.31(–1.40) (n=20), greatest width median, tip and base rounded; pedicel absent or visible as a scar. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Eruca vesicaria* (L.) Cav. subsp. *sativa* (Mill.) Thell. (ルッコラ)—Brassicaceae, アブラナ科

Specimens examined: On *Eruca vesicaria* (L.) Cav. subsp. *sativa* (Mill.) Thell. (ルッコラ), Namegata-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 4 Nov. 2008, by J. Nishikawa, MUMH11627 (MUCC2462).

Literatures: 佐藤ら (2004)

Notes: ルッコラ上のべと病菌は, Choi et al. (2017) により *H. erucae* として新種記載された. また, 国内ではルッコラ上のべと病菌は, 佐藤ら (2004) により, 分生子柄および分生子の形態的特徴から *Peronospora parasitica* として報告され, 現在も日本植物病名目録上では *Pe. parasitica* の旧分類体系に基づく学名が掲載されている.

本研究では, 分子系統解析と形態観察により日本産ルッコラ上の菌の再検討を行った. 分子系統解析の結果, ITS 領域および *cox2* 領域の両系統樹において海外産 *Eruca vesicaria* var. *sativa* 上の *H. erucae* と共にクレードを形成し, 形態的特徴も Choi et al. (2017) による原記載文と概ね一致したことから, *H. erucae* と同定した. また, 佐藤ら (2004) の接種試験の結果, ルッコラ上のべと病菌は, その他のアブラナ科植物には寄生せず, ルッコラにのみ寄生性を有することが示されており, 分子系統解析の結果と一致した. よって, 日本植物病名目録上での本病原菌名は *Hyaloperonospora erucae* への変更が望まれることが示唆された.

5. *Hyaloperonospora brassicae* (Gäum.) Göker, Voglmayr, Riethm., M. Weiss & Oberw., Canadian Journal of Botany 81 (7): 681, 2003

Symptoms present on the leaves, peduncles, and fruits, causing discoloration of tissues, or visible as clearly defined spots on the leaves. Down whitish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores colorless, stout, straight to slightly curved, 127–464 μm long; trunk straight, 71–362 μm long (n=20), basal end not differentiated or slightly bulbous, and then up to 19 μm wide, variable in width, 10–18 μm wide above the base, 10–26 μm wide below the first branch, callose plugs absent or very rarely present, branching upper part monopodial to dichotomous branched, rarely trichotomous at the first branch, 3–7 orders. Ultimate branchlets in pairs, rarely single, curved to recurved, but also sigmoid, 8–33 μm long (n=60), 2–4.5 μm wide at the base, becoming narrower towards the apex, apex obtuse. Conidia hyaline, subglobose to ovoidal, broadly ellipsoidal, (15.2–)22.4–26.2–30.1(–38.9) μm long, (10.4–)18.7–22.1–25.5(–31.9) μm wide, with l/w ratio of (1.00–)1.06–1.19–1.32(–1.66) (n=65), greatest

width median, tip and base rounded; pedicel absent or rarely slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Brassica juncea* (L.) Czern. (カラシナ), *Brassica oleracea* L. var. *capitata* L. (キャベツ), *Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck (ブロッコリー), *Brassica rapa* L. var. *glabra* Regel (ハクサイ), *Brassica rapa* L. var. *narinosa* (L.H.Bailey) Kitam. (ターサイ), *Brassica rapa* L. var. *nipposinica* (L.H.Bailey) Kitam. (ミズナ), *Brassica rapa* L. var. *perviridis* L.H.Bailey (コマツナ)—Brassicaceae, アブラナ科

Specimens examined: On *Brassica juncea* (L.) Czern. (カラシナ), Hamamatsu-shi, Shizuoka prefecture, Japan, 6 May 2005, by J. Nishikawa, MUMH11623 (MUCC2458); Hamamatsu-shi, Shizuoka prefecture, Japan, 23 Apr. 2010, by J. Nishikawa, MUMH11624 (MUCC2459); Hamamatsu-shi, Shizuoka prefecture, Japan, 25 Jun. 2013, by J. Nishikawa, MUMH11625 (MUCC2460). On *Brassica oleracea* L. var. *capitata* L. (キャベツ), Kisosaki-cho, Kuwana-gun, Mie Prefecture, Japan, 22 Jun. 2017, by A. Kakutani, MUMH11585 (MUCC2353); MUMH11586 (MUCC2354); MUMH11587 (MUCC2355); Kumamoto-shi, Kumamoto Prefecture, Japan, 2006, by Y. Watanabe, MUMH11742 (MUCC2647); Tsumagoi-mura, Ibaraki Prefecture, Japan, 2011, by Y. Watanabe, MUMH11743 (MUCC2648); Tsumagoi-mura, Ibaraki Prefecture, Japan, 2013, by Y. Watanabe, MUMH11744 (MUCC2649); Sakai-machi, Sashima-gun, Ibaraki Prefecture, Japan, 2014, by Y. Watanabe, MUMH11745 (MUCC2650); Tsumagoi-mura, Ibaraki Prefecture, Japan, 2018, by T. Murakami, MUMH11748 (MUCC2653); Tsunan-machi, Naka-uonuma-gun, Niigata Prefecture, Japan, 2018, by H. Fukada, MUMH11749 (MUCC2654). On *Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck (ブロッコリー), Kisosaki-cho, Kuwana-gun, Mie Prefecture, Japan, 10 Nov. 2017, by A. Kakutani, MUMH11617 (MUCC2392); Daitoro, Nakagawa-ku, Nagoya-shi, Aichi Prefecture, Japan, 6 Feb. 2018, MUMH11643 (MUCC2478); Kakegawa-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 22 Jan. 2005, MUMH11660 (MUCC2495); Kakegawa-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 24 Jan. 2005, MUMH11661 (MUCC2496); Sodegaura-shi, Chiba Prefecture, Japan, 2000, by J. Takebayashi, MUMH11740 (MUCC2645); Sodegaura-shi, Chiba Prefecture, Japan, 2006, by J. Takebayashi, MUMH11741 (MUCC2646); Imizu-shi, Kagoshima Prefecture, Japan, 2015, by H. Fukada, MUMH11746 (MUCC2651); Toyohashi-shi, Aichi Prefecture, Japan, 2017, by H. Fukada, MUMH11747 (MUCC2652). On *Brassica rapa* L. var. *glabra* Regel (ハクサイ), Kisosaki-cho, Kuwana-shi, Mie Prefecture, Japan, 28 Apr. 2017, by A. Kakutani, MUMH111584 (MUCC2324); MUMH11585 (MUCC2325); MUMH11586 (MUCC2326); MUMH11587 (MUCC2327); MUMH11588 (MUCC2328); MUMH11589 (MUCC2329); MUMH11590 (MUCC2330); MUMH11591 (MUCC2331). On *Brassica*

rapa L. var. *narinosa* (L.H.Bailey) Kitam. (ターサイ), Hamamatsu-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 25 Jan. 2013, by J. Nishikawa, MUMH11622 (MUCC2457). On *Brassica rapa* L. var. *nipposinica* (L.H.Bailey) Kitam. (ミズナ), Hamamatsu-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 21 May 2013, by J. Nishikawa, MUMH11626 (MUCC2461); Nasushiobara-shi, Tochigi Prefecture, Japan, 4 Aug. 2010, MUMH11659 (MUCC2494). On *Brassica rapa* L. var. *perviridis* L.H.Bailey (コマツナ), Hamamatsu-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, by J. Nishikawa, MUMH11621 (MUCC2456).

Literatures: Ito (1936); 佐藤ら (1991); 佐藤ら (2002); 佐藤ら (2004); 佐藤・堀内 (1999); 山内ら (2015); 山内・佐藤 (2017)

Notes: アブラナ科に寄生するべと病菌の分類に関しては論争が続けられてきた歴史があり, Choi et al. (2004) によると, アブラナ科に寄生する最初のべと病菌が Persoon (1796) により報告され, *Capsella bursa-pastoris* 上の *Botrytis parasitica* が記載された. その後, Fries (1849) により本種は *Peronospora* 属へ転属され, アブラナ科に寄生する菌は全て *P. parasitica* として扱われた. しかしながら, Gäuman (1918) は本種を異なる宿主毎に 52 種の *Peronospora* 属菌として分割し, *Brassica* 属および *Raphanus* 属等の菌は *Peronospora brassicae* の宿主として記載された. これに対し, Yorks & Shaw (1959) はアブラナ科に寄生する全ての *Peronospora* 属菌は *P. parasitica* の一種に統合することを提案した. その後, Constantinescu & Fatehi (2002) により, アブラナ科に寄生する *Peronospora* 属菌の ITS 領域を用いた分子系統解析および形態的特徴に基づく分類学的再検討が行われ, *Hyaloperonospora* 属と *Perofascia* 属が新設され, タイプ種 *H. parasitica* は *Capsella bursa-pastoris* をタイプ宿主とする菌として再記載された. その後, Göker et al. (2004) の LSU 領域を用いた分子系統解析に基づく再検討により, *P. brassicae* は *Hyaloperonospora* 属に転属された.

一方, 国内では, 近年では佐藤衛氏を中心に数多くの *Brassicae* 属, *Raphanus* 属の野菜に寄生するべと病菌が報告されてきたが (佐藤ら, 1991; 佐藤ら, 2002; 佐藤ら, 2004; 佐藤・堀内, 1999; 山内ら, 2015; 山内・佐藤, 2017), コマツナべと病菌が新学名 *Hyaloperonospora brassicae* として報告されている以外は, 伊藤 (1936) 等の旧分類体系に基づく記載文との比較により種同定され, 旧学名の *P. parasitica* や *P. brassicae* として報告・掲載されている. そのため, 新旧の学名が混同して用いられている.

本研究では, 複数の新鮮なアブラナ科のべと病菌の標本を用いて分子系統解析および形態観察により再検討を行った. 分子系統解析の結果, ITS 系統樹では, 供試した日本産すべての菌は, 海外産アブラナ科 *Armoracia rusticana*, *B. campestris* (*rapa*), *B. oleracea* var. *italica*, *B. napus* および既知の日本産コマツナ上の *H. brassicae*, 海外産フウチョウソウ科 *Tarenaya hassleriana* 上の *Hyaloperonospora* sp. と共に 90% の高い BS 値を得て同一クレードを形成した. しかしながら, *cox2* 系統樹では日本産 *B. rapa* の変種, *B. juncea* および *Tarenaya hassleriana* に寄生する菌は, 海外産アブラナ科 *B. campestris* (*rapa*) お

よび *B. rapa* subsp. *chinensis* 上の *H. brassicae*, フウチョウソウ科 *T. hassleriana* 上の *Hyaloperonospora* sp. と共に 80% の BS 値を得て同一クレードを形成したが, 日本産 *B. oleracea* の変種に寄生する菌は BS 値 64% で支持される単独の異なるクレードを形成し, *B. rapa* 等を含むクレードと姉妹群となった. また, 形態観察の結果, 韓国産 *H. brassicae* (Shin & Choi, 2006) と比較して, 日本産種は分生子柄の幅および末端小枝の基部の幅が太いという違いが見られた. また, *cox2* 系統樹上で異なる系統として示された *B. oleracea* の変種上の菌と, *B. rapa* の変種上の菌の形態を比較すると, *Brassica oleracea* の変種上の菌は, *Brassica rapa* の変種上の菌よりも分生子の l/w 比率が少し小さかった ((1.00–) 1.04–1.13–1.23 (–1.45) vs (1.04–) 1.12–1.25–1.38 (–1.66)). しかし, それ以外の形態に関してはよく類似した. そのため, 形態的な特徴に大きな差が見られないために別種とは判断しなかった. しかしながら, 既知の接種試験 (Sherrif & Lucas, 1990; Satou & Fukumoto, 1996) により, *B. oleracea* にのみ寄生性を有することから分化型 (f. sp.) として分けることはできると考えられる. また, 本研究により供試した *Brassica* 属上のべと病菌に関しては, 分子系統解析と形態観察に基づく結果から, 日本植物病名目録上の病原菌名を *H. brassicae* へ変更する必要があることが示唆された.

6. *Hyaloperonospora parasitica* (Pers.) Constant., Constantinescu & Fatehi, Nova Hedwigia 74 (3-4): 310, 2002

Symptoms visible on the leaves and stems. Down whitish, consisting of scattered conidiophores to dense, felt-like. Conidiophores colorless, stout, straight to slightly curved, (227–)257–412(–493) μm long; trunk straight, (122–)138–286(–370) μm long (n=20), basal end not differentiated or slightly bulbous, and then up to 19 μm wide, variable in width, 11–20 μm wide above the base, 9–21 μm wide below the first branch, callose plugs absent, branching dichotomous, in 3–7 orders at the upper part. Ultimate branchlets in pairs, rarely single, recurved to sigmoid, (7.0–)10.1–18.0(–22.0) μm long (n=45), 2–3 μm wide at the base, becoming narrower towards the apex, apex obtuse. Conidia hyaline, subglobose to ovoidal, to broadly ellipsoidal, (15.7–)20.9–27.4(–28.0) μm long, (15.4–)18.7–23.6(–25.6) μm wide, with l/w ratio of (1.01–)1.02–1.25(–1.47) (n=40), greatest width median, tip and base rounded; pedicel absent or very slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (ナズナ)—Brassicaceae, アブラナ科.

Specimens examined: On *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (ナズナ), Sugadaira-kogen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11650 (MUCC2485).

Literatures: Ito (1936); 山内・佐藤 (2017)

Notes: 国内では, *Capsella bursa-pastoris* のべと病菌は伊藤 (1936) により *Peronospora parasitica* として記載され, それ以降は, 山内・佐藤 (2017) によりナズナべと病の新称報告で病原菌名 *H. parasitica* として報告された. 本研究による分子系統解析の結果, *cox2* 領域の系統樹において, 海外産 *H. parasitica* と共にクレード (BS=100) を形成した. また, 形態的特徴も本種の原記載 (Constantinescu, 2002) と一致したことから本種と同定した.

7. *Hyaloperonospora nasturtii-palustris* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:31, 1935

Host: On *Rorippa palustris* (L.) Besser (スカシタゴボウ)—Brassicaceae, アブラナ科

Specimens examined: On SAPA1439—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: Constantinescu (1989)により

本研究では, 正基準標本を用いて再検討を行った. 古い年代に採集された標本であるため, 形態観察に用いることの出来る状態の菌体は少なかったが, 得られた形態的特徴の情報から, 原記載 (Ito & Tokunaga, 1935) と概ね一致した.

8. *Hyaloperonospora* sp.

Symptoms present on the leaves, peduncles, causing discoloration of tissues. Down whitish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores colorless, stout, straight to slightly curved, 136–425 μm long; trunk straight, 70–316 μm long (n=20), basal end not differentiated or slightly bulbous, and then up to 19 μm wide, variable in width, 14–19 μm wide above the base, 11–22 μm wide below the first branch, callose plugs absent or very rarely present, branching upper part monopodial to dichotomous branched, rarely trichotomous at the first branch, 3–7 orders. Ultimate branchlets in pairs, rarely single, curved to recurved, but also sigmoid, (10.0–)14.7–19.9–25.0(–30.0) μm long (n=30), 2.5–3.8 μm wide at the base, becoming narrower towards the apex, apex obtuse. Conidia hyaline, subglobose to ovoidal, broadly ellipsoidal, (16.7–)19.5–21.5–23.6(–26.0) μm long, (16.1–) 17.8–19.1–20.5 (–21.6) μm wide, with l/w ratio of (1.00–) 1.04–1.12–1.20 (–1.37) (n=30), greatest width median, tip and base rounded; pedicel absent or rarely slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis (セイヨウフウチョウソウ)—Capparaceae, フウチョウソウ科

Specimens examined: Literatures: On *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis (セイヨウフウチョウソウ), Tako-machi, Chiba Prefecture, Japan, 7 Jul. 2014, MUMH11602 (MUCC2377).

Literatures: 岩田 (1937)

Notes: 日本産 *Tarenaya hassleriana* 上の菌は、分子系統解析の結果、*Hyloperonospora* 属内全体の ITS 領域および *cox2* 領域の両系統樹において、*H. brassicae* と同クレードに含まれた。また、形態観察の結果、*H. brassicae* とよく類似したが、分生子の大きさに違いがみられたことから完全に同種として判断してよいか疑問に思い、海外産 *T. hassleriana* 上の菌 (Lee et al., 2017) と同様に、*Hyaloperonospora* sp. とするのが妥当と判断された。Choi et al. (2012) により初めて韓国産の *T. hassleriana* 上のべと病菌が報告され、アジアにおいては本宿主上のべと病菌は初報告であると述べられた。しかしながら、本研究の文献調査により、それ以前に岩田 (1937) により日本国内の *T. hassleriana* 上のべと病菌の発生報告がなされていたことが確認された。宿主の *T. hassleriana* は、ブラジルからアルゼンチン北部にかけての地域を原産とするが、そのべと病菌はルーマニアやポーランドのヨーロッパ地域 (Constantinescu & Fatehi, 2002) や、東アジアにおいて広く分布することが示唆された。

第3項 *Paraperonospora* 属

Paraperonospora Constant., Sydowia 41:84, 1989

Type species: *Paraperonospora leptosperma* (de Bary) Constant.

(cited from Constantinescu, O., Sydowia 41: 79-107, 1989). Oomycotina. – Plant parasitic. – Conidiophores erect, colourless or slightly yellowish, composed of a trunk and a branched part; branching dichotomous, sometimes trichotomous; all branches more or less broadening towards the distal part; dichotomous branches of different length; each branch ends in (1-)2-3(-4) μm long conical ultimate branchlets, having blunt, rounded or inflated tip. Conidia large, colourless to yellowish, ellipsoidal to broadly ellipsoidal, base round, tip round or slightly apiculate; basal pedicel short, slightly eccentric. – Oogonia irregular, thin-walled; oospores aplerotic, globose, with smooth, yellowish to brownish wall.

9. *Paraperonospora minor* (Savul. & Rayss) Constant., Sydowia 41: 93, 1989
on *Chrysanthemum morifolium*

Symptoms visible as spots on the leaves, pale yellow to brown, not effigurate, causing discoloration. Down hyoophyllous, whitish, consisting of scattered conidiophores, felt-like. Conidiophores hyaline, smooth, straight, (242.3-)319.6-437.8-556.0(-657.9) μm long; trunk straight, (138.0-)194.5-289.2-383.8(-463.2) μm long (n=21), basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 20 μm wide at the base, 8-18 μm wide below the first branch, callose plugs often present in trunk and branches; branches broadening upward, dichotomously, rarely monopodial or trichotomously branched 3-6 times. Ultimate branchlets straight to sub-straight, 2-3 at the tip of each branch, long-conical, up to 20 μm long when terminal, (5.8-)8.4-10.8-13.2(-15.3) μm when lateral (n=52), base ca. 2.5-5.0 μm wide, gradually tapering to ca. 1.5-2.0 μm below the truncate, rounded or slightly swollen tip, ca. 2.0-2.5 μm diam tip. Conidia hyaline to pale yellow, mostly broadly ellipsoidal, sometimes globose, ovate or ellipsoidal, (24.8-)31.2-34.3-37.5(-39.6) μm long, (16.9-)22.3-24.5-26.6(-29.5) μm wide, with the length to width ratio of (1.02-)1.27-1.40-1.54(-1.72) (n=60), broadest width median, rarely supra-median, tip round or sometimes flattened, base round, wall ca. 0.6 μm thick; pedicel 0.5-1.0 \times 1.0-1.8 μm . Resting organs not observed in this study.

Host: On *Artemisia tsuneoi* Tatew. et Kitam. (マシュウヨモギ), *Chrysanthemum morifolium* (キク) Ramat. (in this study)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Chrysanthemum morifolium* Ramat., Hanazono-cho, Kanazawa-shi, Ishikawa Prefecture, 19 Jun. 2017, by C, Morikawa, MUMH11589 (MUCC2357); Miyazaki-shi, Miyazaki Prefecture, 17 Apr. 2015, MUMH11609 (MUCC2384); Fujimoto, Tsukuba-shi, Ibaraki Prefecture, 5 Jun. 2018, by M, Stou, MUMH11657 (MUCC2492).

Literatures: 伊藤 (1936); 坂口ら (1980)

Notes: 国内ではキク科に寄生する *Peronospora* 属菌は、伊藤誠哉 (1936) により、*Pe. sulphurea* (宿主: *Altemithia vulgaris* (ヨモギ), *A. vulgaris* var. *kamtschatica* (エゾヨモギ), *A. japonica* (オトコヨモギ)), *Pe. danica* (宿主: *Chrysanthemum cinerariaefolium* (シロバナノムシヨケギク=ジョチュウギク)), *Pe. chrysanthemi-coronarii* (宿主: *C. coronarium* (シュンギク)), *Pe. helichrysi* (宿主: *Helichrysum bracteatum* (ムギワラギク)) の4種が記載された。その後、坂口ら (1980) により初めて *C. morifolium* (キク) のべと病菌が報告され、同じ *Chrysanthemum* 属を宿主とすることから、伊藤 (1936) により記載された *Peronospora danica* と同定された。それ以降、現在までキクべと病菌は、日本植物病名目録では *P. danica* として登載されている。一方、海外では *Pe. danica* は Gäumann (1923) により新種記載された後、Constantinescu (1989) により *P. danica* を含めた、キク科寄生の *Peronospora* 属菌の分類学的再検討が行われ、新たに *Paraperonospora* 属が設立された。これにより、*Pe. danica* は、*Pe. radii* de Bary. の synonym とされた。しかしながら、日本産キク科に寄生するべと病菌は再検討が行われておらず、旧学名が用いられ続けている。

そこで、本研究では新鮮な *C. morifolium* のべと病菌の標本を用いて、再検討を行った。分子系統解析の結果、LSU および *cox2* の両系統樹において、高い BS 支持率を得て *Paraperonospora* 属クレードに含まれた。また、LSU 系統樹では韓国産 *C. boreale* 上の *Pa. minor* と共に単系統群を形成した。しかしながら、現在 Genbank に登録されている *Paraperonospora* 属菌の塩基配列は、本研究の系統樹に含めた *Pa. leptosperma* (タイプ種), *Pa. tanaxaci*, *Pa. minor* の3種のみであるため、その他6種との系統関係は不明である。また、形態観察の結果、胞子のう柄の枝が上部に向かって幅広くなるという *Paraperonospora* 属の特徴が見られ、さらに *Pa. minor* の原記載文と概ね一致した。しかしながら、日本産種は原記載文と比較して分生子が大きいという違いが見られた ($(24.8-31.2-34.3-37.5(-39.6)) \times (16.9-22.3-24.5-26.6(-29.5)) \mu\text{m}$ vs $(21-25-30(-35)) \times (15-19-22(-24)) \mu\text{m}$)。また、韓国産種の分生子の大きさ ($(25-31(-35)) \times 20-23 \mu\text{m}$) と比較しても日本産種はより大きく、l/w 比率の値もより大きかった ($1.17-1.50$ vs $(1.02-1.27-1.40-1.54(-1.72))$)。このように分生子の大きさには違いが見られたが、その

他の形態は *Pa. minor* とよく類似したため、分子系統解析の結果と総合して、本菌は *Pa. minor* と同定した。よって日本植物病名目録上のキクベと病菌の学名を *Pa. minor* に変更する必要があることが示唆された。

また、これまで *Pa. minor* の宿主として *Achillea clusiana*, *Artemisia sieversiana*, *Artemisia tilesii*, *Artemisia vulgaris* (タイプ宿主)、*Nipponanthemum nipponicum* (= *Chrysanthemum nipponicum*) が記載されている (Constantinescu, 1989)。これらのうち、*A. tilesii* 上の菌は日本産の標本が供試されている。また、近年、韓国ではキクと同じく *Chrysanthemum* 属のキクタニギク (*C. boreale*) 上のべと病菌が *Pa. minor* として報告された (Choi et al., 2008)。しかしながら、これまでキク (*C. molifolium*) は *Pa. minor* の宿主として報告されていない。従って、本研究による再検討により、キクが *Pa. minor* の宿主に含まれることが新たに分かった。

10. *Paraperonospora minor* (Savul. & Rayss) Constant., Sydowia 41: 93, 1989
or *Paraperonospora leptosperma* (de Bary) Constant., Sydowia 41: 89, 1989
on *Chrysanthemum cinerariifolium*

Down hyoophyllous, whitish, consisting of scattered conidiophores, felt-like. Cnidiophores hyaline, smooth, straight, (227–)278–330–381(–415) μm long; trunk straight, (95–)158–214–269(–196) μm long (n=13), basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 14 μm wide at the base, 6–15 μm wide below the first branch, callose plugs often present in trunk and branches; branches broadening upward, dichotomously, rarely monopodial or trichotomously branched 3–7 times. Ultimate branchlets straight to sub-straight, often swollen at the base, 2–3 at the tip of each branch, long-conical, 22 up to μm long when terminal, (5.9–)7.5–10.0–12.3(–13.8) μm when lateral (n=28), base (2.58–)2.81–3.51–4.21(–5.16) μm wide, gradually tapering to 1.3–2.0 μm wide below the truncate, rounded or slightly swollen tip, up to ca. 2.0–2.5 μm diam tip. Conidia hyaline to pale yellow, mostly broadly ellipsoidal or ellipsoidal, (30.5–)31.3–33.3–35.2(–37.4) μm long, (16.8–)17.6–18.6–19.7 (–20.2) μm wide, with the length to width ratio of (1.61–)1.68–1.78–1.89(–1.93) (n=11), broadest width median or supra-median, tip round, sometimes becoming narrower towards the apex, base round, wall ca. 0.3 μm thick; pedicel 0.5–1.0 \times 1.0–2.5 μm . Resting organs not observed in this study.

Host: On *Tanacetum cinerariifolium* (Trevir.) Sch. Bip. (= *Chrysanthemum cinerariifolium*) (シロバナノムシヨケギク, ジョチュウギク) (this study)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Chrysanthemum cinerariifolium* (Trevir.) Vis., Kotoni, Ishikari, Japan, 27 Aug 1932, by S. Iwadare, SAPA1464.

Literatures: Ito (1936)

Notes: 伊藤 (1936) により *Chrysanthemum cinerariifolium* (シロバナノムシヨケギク) のべと病菌は, *Peronospora danica* として記載された. 一方, 海外ではキク科に寄生する *Peronospora* 属菌の再検討が行われ, *Pe. danica* は *Pe. radii* の異名に含められた (Constantinescu, 1989). しかしながら, 日本産標本の再検討は伊藤 (1936) 以降行われておらず, *Pe. danica* の学名が用いられ続けている. そこで本研究では, 北海道大学総合博物館 (SAPA) より借用した *Chrysanthemum cinerariifolium* (シロバナノムシヨケギク) 上の *Peronospora danica* と同定された一般標本を用いて詳細な形態観察により再検討を行った. 結果, 分生子柄が上部に向かって幅広くなる *Paraperonospora* 属の指標となる分類形質が観察されたため, 本属菌と同定した. しかしながら, 分生子柄の形態は, *Pa. minor* に類似する個体と, *Pa. leptosperma* の形態に類似する個体が, 同じ葉上に混在することが確認された. また, 供試標本は古く, DNA 塩基配列の取得が出来なかったため分子系統解析はできなかった. 今後は, *Chrysanthemum cinerariifolium* に寄生するべと病菌の複数の標本を用いた詳細な形態観察を行い, 新鮮な標本を用いた分子系統解析を含めた検討が必要である.

11. *Paraperonospora sulfurea* (Gäum.) Constant., Sydowia 41: 95, 1989
on *Artemisia vulgaris*

Symptoms visible on the leaves. Down present on the lower surface of the leaves. Cnidiophores hyaline, smooth, straight, (198–)255–488(–540) μm long; trunk straight, (115–)180–363(–420) μm long (n=15), basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 17 μm wide at the base, 10–15 μm wide below the first branch, 7–17 μm wide above the base, callose plugs often present in trunk and branches; branches broadening upward, dichotomously, rarely trichotomously branched 3–4 times. Ultimate branchlets straight to sub-straight, 2–3 at the tip of each branch, long-conical, up to 19 μm long when terminal, (4.8–)8.5–15.3(–19.2) μm when lateral (n=35), base ca. 3.0–5.0 μm wide, gradually tapering to ca. 1.6–1.8 μm below the truncate, rounded or slightly swollen tip, up to ca. 2.0 μm diam tip. Conidia hyaline to pale yellow, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, (25.0–)28.6–32.6–36.7(–39.7) μm long, (17.5–)19.3–21.3–23.4(–25.0) μm wide, with the length to width ratio of (1.13–)1.36–1.53–1.70(–1.81) (n=25), broadest width median or supra-median, tip and base rounded, wall ca. 0.3–0.6 μm thick; pedicel 0.6–1.0 \times 1.3–2.5 μm . Resting organs not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Artemisia vulgaris* (this study), *Artemisia indica* Willd. var. *maximowiczii* (Nakai) H.Hara (ヨモギ), *Artemisia japonica* Thunb. (オトコヨモギ), *Artemisia montana* (Nakai) Pamp. (ヤマヨモギ・エゾヨモギ)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Artemisia vulgaris*, Spporo, Hokkaido, Japan, 20 Jun. 1891, by K. Miyabe, SAPA1404.

Literatures: 伊藤 (1936)

Notes: 伊藤 (1936) により, *Artemisia vulgaris* var. *indica* (ヨモギ), *Artemisia vulgaris* var. *kamtschatica* (エゾヨモギ), *Artemisia japonica* (オトコヨモギ) 上のべと病菌が *Peronospora sulfurea* として記載された. しかしながら, 上述のように海外では *Paraperonospora* 属が新設され再検討が行われている (Constantinescu, 1989) のに対し, 日本産キク科に寄生する *Peronospora* 属菌は伊藤 (1936) 以降, 再検討が行われていない.

本研究では, 北海道大学総合博物館より借用した *Artemisia vulgaris* 上の *Peronospora sulfurea* と同定された標本を用いて詳細な形態観察により再検討した. 結果, 分生子柄が上部に向かって幅広くなるという *Paraperonospora* 属菌の特徴が観察され, さらに, 分生子柄の形態や, 分岐回数のおとんどが 2~3 回と少ない点が *Paraperonospora sulfurea* の原記載文 (Constantinescu, 1989) と一致したことから, 本種として同定した. これまで本種の宿主として *Artemisia vulgaris* は報告されていなかったことから, 本研究により, *Artemisia vulgaris* が宿主に含まれることが明らかとなった.

12. *Paraperonospora sulphrea* (Gäum.) Constant., Sydowia 41: 95, 1989
on *Helichrysum bracteatum*

Down present on the leaves. Cnidiophores hyaline or sometimes partly pale yellow same as conidia color, smooth, straight, (180–)268–325–381(–395) μm long; trunk straight, (112–)188–235–282(–310) μm long (n=22), basal end slightly bulbous, up to 16 μm wide at the base, 7–13(–17) μm wide below the first branch, callose plugs present in trunk and branches; branches broadening upward, dichotomously or sometimes trichotomously branched 1–4 times. Ultimate branchlets straight to sub-straight, 2–3 at the tip of each branch, long-conical, up to μm long when terminal, (4.7–)6.5–9.4–12.2(–17.2) μm when lateral (n=90), base (2.32–)3.17–4.01–4.86(–6.18) μm wide, gradually tapering to 1.0–1.8 μm below the truncate, rounded or slightly swollen tip, up to 2.5 μm diam tip. Conidia hyaline to pale yellow, broadly ellipsoidal when immature, ellipsoidal when mature, (22.1–)27.3–31.5–35.6(–41.7) μm long, (12.3–)17.0–19.7–22.4(–25.7) μm wide, width the length to width ratio of (1.16–)1.37–1.61–1.85(–2.25) (n=77), broadest width median, tip

round or slightly apiculate, base round, wall ca. 0.4 μm thick; pedicel 0.5–1.0 \times 1.5–2.0 μm . Resting organs not observed in this study.

Host: On *Helichrysum bracteatum* Willd. (ムギワラギク)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Helichrysum bracteatum* Willd., University Farm, Sapporo, Ishikari, Japan, 26 July 1932, by Y. Imai, SAPA1397—Holotype.

Literatures: Ito, (1936); Constantinescu, (1989)

Notes: 本種は, Ito & Tokunaga (1935) により日本産 *Helichrysum bracteatum* 上の正基準標本をもとに新種記載された. その後, Constantinescu (1989) によるキク科に寄生する *Peronospora* 属菌の再検討が行われ, *Pe. helichrysi* は *Paraperonospora sulphurea* の異名とされた. しかしながら, Constantinescu (1989) は *Pe. helichrysi* の正基準標本が手に入らなかったため, Ito & Tokunaga (1935) の原記載文のみを基にし, 分生子柄の分岐回数が一致するという理由から *Pa. sulphurea* の異名に含めている. そこで, 本研究では *Pe. helichrysi* の正基準標本を借用し, 再検討を行った. 結果, *Pa. sulphurea* の原記載と一致したことから, Constantinescu (1989) の記載は正しいことが確認された. また, 本種は他の *Paraperonospora* 属菌と比較して, 様々な分岐回数, 分岐パターンの分生子柄が見られることが特徴であることが分かった.

第4項 *Peronospora* 属

Peronospora 属菌は、宿主の科毎に並べて記載した。

Peronospora Corda, Icones Fungorum 1:20, 1837; emend. Constantinescu & Fatehi, Nova Hedwigia 74: 304, 2002

Type species: *Peronospora rumicis* Corda

(cited from Constantinescu & Fatehi, Nova Hedwigia 74: 291-338, 2002) Chromista, Oomycota, Peronosporales. Down mostly present on the under leaf surface of the host, but also on petioles, stems or various part of the inflorescences. Hyphae intercellular; haustoria intracellular, hyphal, often branched. Conidiophores colourless, branched in the upper part, branching monopodial, in two to more orders (appearing dichotomous, particularly when the trunk and branches are flexuous), branches more or less divergent, ending in 2-3, elongated, straight, curved to sigmoid ultimate branchlets. Callose plugs sometimes present in trunk and/or branches. Conidiogenesis holoblastic. Conidia produced synchronously, variously shaped; wall in shades of brown, surface verruculose to verrucose. Resting organs present or absent; oogonia irregularly shaped, wall variously thickened and coloured; oospores globose, plerotic or aplerotic, wall colourless, of uniform thickness.

Amaranthaceae (ヒユ科)

13. ***Peronospora variabilis*** Gäum., Mittheil. Naturf. Gesell. Bern: 62, 1919 (Fig.)

Symptoms visible as yellow, brown to dark brown spot on the leaves, vein-limited or unclear, sometimes covering large areas by coalescing. Down hypophyllous, grey to brownish-grey, consisting of agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores arising through stomata, fasciculate, hyaline, sometimes partly pale olivaceous color same as conidia, slightly thick, straight, (231-)248-290(-307) μm long; trunk straight, slightly thick, (127-)129-170(-202) μm long (n=20), variable in width, not differentiated or slightly bulbous, up to 20 μm wide at the basal and, 9-14 μm wide above the base, 9-13 μm wide below the first branch, callose plugs absent, with dichotomous branching 5-7 times at the upper part. Branches slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs,

but rarely in single, curved, (5.0–)7.8–15.3(–18.0) μm long (n=40), 3–4 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia olivaceous, obovoid to ellipsoidal, (26.0–)31.5–37.2(–40.5) μm long, (19.9–)20.6–24.4(–27.8) μm wide, with l/w ratio of (1.16–)1.35–1.70(–1.77) (n=35), greatest width median, tip rounded, becoming narrower towards the basal end, pedicel absent, but very rarely visible as a scar. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Chenopodium album* L. var. *centrorubrum* Makino (アカザ), *Chenopodium album* L. (シロザ)—Amaranthaceae, ヒユ科

Specimens examined: On *Chenopodium album* L. var. *centrorubrum* Makino (アカザ), Sugadaira-kougen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11652 (MUCC2487). On *Chenopodium album* L. (シロザ), Sugadaira-kougen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, MUMH11653 (MUCC2488).

Literatures: Ito (1936)

Notes: 国内では伊藤 (1936) により, *Chenopodium album* 上の本種が記載されている。本研究では, 新たに採集した *Chenopodium album* var. *centrorubrum* および *Chenopodium album* の標本を用いて, 形態観察および分子系統解析による再検討を行った。分子系統解析の結果, ITS 系統樹および *cox2* 系統樹において, 海外産 *P. variabiris* と共にクレード (BS=100%, 100%) を形成した。また, 形態観察の結果, 伊藤 (1936) の本種の記載文と概ね一致した。よって, 本種と同定した。

Amaryllidaceae (ヒガンバナ科)

14. *Peronospora destructor* (Berk.) Fr. Summa Veg. Scand. Sect. Post. 493, 1849

Symptoms visible as yellow spots on the leaves, sometimes covering large areas by discoloration, circumscription unclear. Down present on the surface of the leaves, grey to brownish-grey, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, hyaline to partly pale brown same as conidia color, straight, (230–)258–317–377(–441) μm long; trunk straight to sub-straight, thick, (123–)141–188–236(–295) μm long (n=20), variable in width, basal end slightly bulbous, 19 μm at the base, 10–20 μm wide below the first branch, callose plugs very rarely present in trunk and branches, upper part with sub-dichotomous or monopodial, rarely trichotomous branching (2–)4–5 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, sometimes single, sub-straight to slightly curved, (8.0–)10.8–19.6–28.5(–37) μm in long branches, (6.0–)6.1–12.4–18.8(–24) μm in short branches, with the longer one to shorter one ratio of (1.12–)1.31–1.64–1.98(–2.37) (n=40), 4–6 μm wide at the base,

becoming narrower towards the apex, apex truncate. Conidia brown, oblong or long-obovoid to long-limoniform, (35.3–)41.6–54.8–67.9(–73.7) μm long, (19.2–)21.4–25.7–30.0(–32.9) μm wide, with the length to width ratio of (1.64–)1.77–2.12–2.46(–2.89) (n=20), greatest width median, sometimes supra-median, tip mostly apiculate, sometimes round, base apiculate to sub-apiculate; pedicel sometimes present. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Allium fistulosum* L. (ネギ), *Allium cepa* L. (タマネギ), *Allium chinense* G. Don (ラッキョウ), *Allium x wakegi* Araki (ワケギ), *Allium tuberosum* Rottler ex Spreng. (ニラ), *Allium sativum* L. (ニンニク), *Allium schoenoprasum* L. var. *foliosum* Regel (アサツキ)—Amaryllidaceae, ヒガンバナ科

Specimens examined: On *Allium cepa* L. (タマネギ), Uchita-tyo, Kinokawa-shi, Wakayama Prefecture, Japan, 18 Apr. 2017, by T. Okamoto, MUMH11575 (CC2332). On *Allium fistulosum* L. (ネギ), Shirahama-machi, Nanao-shi, Ishikawa Prefecture, Japan, 16 June 2017, by C. Morikawa, MUMH11588 (MUCC2356); Inasato, Hokuto-shi, Hokkaido, Japan, 9 May 2017 (定植), by T. Misawa, MUMH11590 (MUCC2358); Ayauta-tyo, Ayauta-gun, Kagawa Prefecture, Japan, 2017, by F. Nishimura, MUMH11592 (MUCC2360); Kannondai, Tsukuba-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 9 Apr. 2013, MUMH11608 (MUCC2383); Siya, Koshi-shi, Kumamoto, Prefecture, Japan, 18 Apr. 2018, by K. Fujiwara, MUMH11644 (MUCC2479); Kakegawa-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 16 Apr. 2018, MUMH11662 (MUCC2497).

Literatures: Ito (1936); 日本植物病害大事典 509 (1998)

Note: Amaryllidaceae (ヒガンバナ科) の *Allium* 属に寄生する *Peronospora* 属菌は, *P. alliorum*, *P. destructor*, *P. fujitai*, *P. schleidenii* の 3 種が記載されている (Constantinescu, 1991). 後に *P. schleidenii* は *P. destructor* の異名とされた. 国内では, 様々な *Allium* 属植物から *P. schleidenii* が報告されている. 本研究では, 国内各地から収集した新鮮な *A. cepa*, *A. fistulosum* 上の菌を供試した. また, 分子系統解析の結果, ITS 領域, *cox1* 領域, *cox2* 領域において, 国内の様々な場所で採集された *Allium* 属上の菌の塩基配列は全て一致した. また, ITS 領域, *cox1* 領域, *cox2* 領域の全ての系統樹上において, 日本産種は既知の *P. destructor* と共にクレードを形成した. また, 形態観察の結果, 日本産種は韓国産 *P. destructor* の形態 (Shin & Choi, 2006) とよく類似したが, 日本産種は分生子がより大きく ((35.3–)41.6–54.8–67.9(–73.7) \times (19.2–)21.4–25.7–30.0(–32.9) μm vs 40–56(–66) \times 21–27.5 μm), l/w 比率の値もより大きいという違いが見られた ((1.64–)1.77–2.12–2.46(–2.89) vs (1.75–2.15)). 本種は, 他の *Peronospora* 属菌には類を見ないほど大きな分生子を形成することが特徴である.

15. *Peronospora fujitae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:30, 1935

Symptoms visible on the leaves. Down present on the leaves. Conidiophores arising through stomata, hyaline to partly pale brown same as conidia color, straight, (141–)204–270–336(–387) μm long; trunk straight to sub-straight, (71–)101–158–216(–257) μm long (n=25), variable in width, basal end slightly bulbous, 16 μm at the base, 7–15 μm wide below the first branch, callose plugs very rarely present in trunk and branches, upper part with dichotomous to sub-dichotomous branching 3–10 times. Branches sub-straight to slightly curved, mostly inward. Ultimate branchlets mostly in pairs, sometimes single, sub-straight to curved, sometimes sigmoid, (7.0–)8.6–13.3–17.9(–27.7) μm in long branches, (4.3–)5.9–8.9–11.9(–17.2) μm in short branches, with the longer one to shorter one ratio of (1.00–)1.21–1.50–1.79(–2.65) (n=200), (2.29–)2.60–3.00–3.41(–3.50) μm wide at the base, apex obtuse to sub-truncate. Conidia pale yellow to yellowish-brown, mostly broadly-ellipsoidal, sometimes sub-globose and ellipsoidal, (21.5–)26.2–29.0–31.8(–35.3) μm long, (13.9–)19.0–21.2–23.4(–25.9) μm wide, with the length to width ratio of (1.10–)1.20–1.37–1.55(–1.84) (n=100), greatest width median, tip round, base round or apiculate; pedicel sometimes present or visible as distinct scar at the point of attachment. Resting organs not observed.

Host: On *Allium victorialis* L. (ギョウジャニンニク)—Amaryllidaceae, ヒガンバナ科

Specimens examined: On *Allium victorialis* L. (ギョウジャニンニク), Zenibako-tôge, Shiribeshi, Japan, 1 June 1930, by K. Fujita, SAPA1444—Holotype.

Literatures: Ito (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: 本種は, Ito & Tokunaga (1935) により日本産の正基準標本を基にして新種記載された。以降, 正基準標本以外の採集記録は無い。本研究では正基準標本を用いて再検討を行った。 *P. destructor* と比較して, 分生子の形態が大きく異なり。色に関してもより強く黄色みを帯びた褐色であることが異なる。また, 本種は分生子柄が内側に向かって屈曲することが特徴である。また, 分生子柄の末端小枝の先端の形態は *P. destructor* とよく類似し, やや切形の個体が多く見られた。

Berberidaceae (メギ科)

16. *Peronospora achlydis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 14: 27, 1935

Symptoms visible as pale yellow to brown spots on the leaves, vein-limited or unclear,

sometimes covering large areas by coalescing. Down hypophyllous, whitish to greyish, consisting of scattered conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, sometimes pale yellow, smooth, straight, compact, (78–) 155–244 (–271) μm long; trunk straight, (36–) 65–134 (–174) μm long (n=25), variable in width, uniform or slightly bulbous, up to 10 μm at the basal end, 5–10 μm wide below the first branch with callose plugs rarely observed in trunk and branches, with monopodial or dichotomous branching 3–7 times at the upper part. Branches straight to slightly curved, mostly inward. Ultimate branchlets in pairs, but very rarely in single, straight to slightly curved, rarely sigmoid, (3.0–) 5.3–15.5 (–24.0) μm long, with the longer to shorter ratio of (1.00–)1.14–1.44–1.75(–2.73), (2.01–)2.40–2.75–3.10(–3.60) μm wide at the base (n=200), apex obtuse. Conidia pale yellow to hyaline, various in shape, mostly broadly ellipsoidal and obovoid, rarely globose to subglobose, (13.9–) 17.3–22.3 (–24.9) μm long, (12.0–) 13.0–16.2 (–18.9) μm wide, with a length to width ratio of (1.02–) 1.18–1.55 (–1.74) (n=65), greatest width median, rarely supra-median, mostly becoming narrower towards both ends, acute, sometimes rounded at the basal ends, with distinct scar at the point of attachment. Resting organs not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Achlys japonica* Maxim. (ナンブソウ)—Berberidaceae, メギ科

Specimens examined: On *Achlys japonica* Maxim. (ナンブソウ), Mt. Tengu, Ishikari, Japan, 21 June 1931, Y. Imai & K. Ishizuka, SAPA1450—Holotype.

Literatures: Ito & Tokunaga (1935); 伊藤 (1936)

Notes: 本種はメギ科寄生のべと病菌として初めて記載されたが、それ以来本種の発生報告はなく、ホロタイプのみが存在する。本研究においてホロタイプの再検討を行った結果、Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。しかしながら、分生子柄の分枝様式について、Ito & Tokunaga (1935)では二又分枝と記載されているが、本研究により単軸分岐もみられることが分かった。また、分生子の長径と短径の平均値について、Ito & Tokunaga (1935)では $18.87 \times 16.51 \mu\text{m}$ と記載されているのに対し、本研究では $19.8 \times 14.6 \mu\text{m}$ であり短径がやや小さい値となった。分生子の長径と短径の比率の範囲は、(1.02–)1.18–1.36–1.55(–1.74)と幅広い値が得られたが、これは球形から楕円形まで様々な形がみられたためと考えられる。近年、形態的特徴および複数遺伝子領域を用いた分子系統解析に基づき、メギ科に寄生する2種目の *Peronospora* 属菌となる *Gymnospermium odessanum* 上の *Peronospora odessana* が報告された (Voglmayr et al. 2015)。本種の宿主である *Achlys japonica* は日本と朝鮮半島を原産・生息地とする一方、*Gymnospermium odessanum* はウクライナ、モルドバ、ルーマニアの黒海周辺地域を生息地とし、珍しい地中植物であることが共通する。著者らは、Ito & Tokunaga (1935)の記載を基に、*P. achlydis* と *P. odessana* の形態比較を行

った結果, 前者は後者に比べて分生子が小さい(17–21 × 15–18 μm, mean = 18.87 × 16.51 μm vs. 20.0–29.5 × 15.5–22.5 μm, mean = 25.0 × 19.4 μm)ことから, 本種とは別種とされた (Voglmayr et al. 2015). 本研究においても同様の傾向が確認されたが, 加えて, *P. odessana* の分生子の色がわずかに茶色を帯びた黄色である (Voglmayr et al. 2015) のに対し, 本種はより純粋な黄色であることが明らかになった. 一方, 分生子柄の形態的特徴は類似している. 上述のように本種は現在までホロタイプ以外の発生報告はなく, 本研究でも塩基配列データが得られなかったため, *P. odessana* と本種との系統関係は不明である.

Boraginaceae (ムラサキ科)

17. *Peronospora trigonotidis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:28, 1935

Symptoms visible as brown spot on the leaves. Down hypophyllous, greyish, consisting of scattered conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, smooth, slender, delicate, straight, (252–)339–623(–679) μm long; trunk straight, (119–)204–417(–471) μm long (n=25), mostly uniform width, not differentiated or slightly bulbous, up to 20 μm at the basal end, 7–17 μm above the basal end, 7–17 μm wide below the first branch, callose plugs absent, with dichotomous branching 5–9 times at the upper part. Branches straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, straight, slightly curved to sigmoid, (4.2–)6.6–15.2(–36.0) μm in long branches, (2.4–)4.2–11.9(–28.4) μm in short branches, with the longer one to shorter one ratio of (1.00–)1.07–1.45–1.83(–2.61) (n=200), 1.5–2.5 μm wide at the base, apex mostly obtuse, rarely subtruncate. Conidia pale brown, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, rarely subglobose, (13.0–)19.5–22.8–26.2(–29.7) μm long, (10.4–)14.1–16.5–19.0(–22.4) μm wide, with the length to width ratio of (1.13–)1.23–1.38–1.52(–1.67) (n=100), greatest width median, base and tip rounded, pedicel slightly protruding or observed a scar at the point of attachment. Resting organs not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Trigonotis peduncularis* (Trevir.) F.B.Forbes et Hemsl. (キュウリグサ)—Boraginaceae, ムラサキ科

Specimens examined: On Iro-zaki, Izu, Japan, *Trigonotis peduncularis* Benth. (キュウリグサ), 18 Apr. 1934, by Y. Tokunaga, SAPA1435—Holotype; Toyosatoyukarinomori, Tohigashi, Tsukuba-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 16 Nov. 2017, by Y. Degawa, MUMH11616 (MUCC2391); Goshō-zawa, Odawara-shi, Kanagawa Prefecture, Japan, 3 May 2007, by Y. Degawa, KPM-NC0016111.

Literatures: Ito & Tokunaga (1935); Ito (1936)

Notes: Boraginaceae に寄生する *Peronopora* 属菌は 30 種が記載されている (Constantinescu, 1991). これらのうち, *Trigonotis* 属に寄生する種は, Ito & Tokunaga (1935) により日本産の正基準標本をもとに新種記載された本種のみである. 本種は日本以外に, 中国 (Pai, 1957), 韓国 (Shin & Choi, 2003, 2006) から報告がある. 宿主の *Trigonotis peduncularis* は, 東アジアにおいて一般的な野生植物であるためと考えられる (Shin & Choi, 2006). 本研究では, 正基準標本および一般標本を用いて再検討した. 原記載 (Ito & Tokunaga, 1935) と比較して, 分生子柄の長さの範囲が異った ((252–) 339–623 (–679) μm vs 350–800 μm). また, 韓国産種 (Shin & Choi, 2006), 中国産種 (Pai, 1957) と比較して概ね一致したが, 日本産種は分生子柄の幅がより太い. また, 同じく Boraginaceae の *Eritrichium pectinatum* 上の *Peronospora eritrichi* の正基準標本と比較して, 分生子柄の基部の形態がよく類似した. この特徴は, Boraginaceae に寄生する *Peronospora* 属菌に共通してみられる形質であるかも知れないので, 本研究で記載した以外の Boraginaceae に寄生する菌についても観察して確かめる必要がある.

また, 新鮮な標本 MUMH11616 (MUCC2391) を用いた ITS 領域の分子系統解析の結果, 海外産 *P. trigonotidis* と共にクレードを形成した.

18. *Peronospora eritrichi* S. Ito & Tokun., Transactions of the Sapporo Natural History Society 14 (1): 28, 1935

Symptoms visible on the leaves. Down consisting of conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, 101–367 μm long; trunk straight, 44–173 μm long (n=16), basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 17 μm wide at the base, 6.5–14.5 μm wide above the base, 8–13 μm wide below the first branch, callose plugs absent, with dichotomous branching times at the upper part. Ultimate branchlets, mostly in pairs, straight to slightly curved, (4.1–)6.4–9.8–13.3(–24.0) μm long (n=80), 2.5–5 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia yellow to yellowish orange, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, (15.8–)23.8–27.8(–33.5) μm long, (13.6–)18.4–21.5–24.7(–28.0) μm wide, with l/w ratio of (1.05–)1.16–1.29–1.42(–1.51) (n=36), greatest width median, tip and base rounded; pedicel slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Eritrichium pectinatum* DC. (タチミヤマムラサキ)—Boraginaceae, ムラサキ科

Specimens examined: On *Eritrichium pectinatum* DC. (タチミヤマムラサキ),

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: 本種は Ito & Tokunaga (1935) により旧満州地域の正基準標本をもとに新種記載さ

れた。本研究では借用した正基準標本を用いて再検討を行った。原記載 (Ito & Tokunaga, 1935) と概ね一致した。また、分生子柄の基部の形態が *P. trigonotidis* の正基準標本とよく類似した。

Caryophyllaceae (ナデシコ科)

19. *Peronospora cerastii-glandulosi* S. Ito & Tikun., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 14:23, 1935

Symptoms visible on the leaves. Down hypophyllous, consisting of conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline, smooth, straight, (165–)255–404(–468) μm long; trunk straight, (91–)141–244(–287) μm long (n=35), of mostly uniform width, basal end slightly bulbous, up to 15 μm at the basal end, 8–13 μm wide below the first branch, 7–12 μm above the base, callose plugs absent; upper part with dichotomous branching 3–9 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, sometimes in single, straight to slightly curved, (3.5–)5.2–7.5–9.8(–15.9) μm in long branches, (2.9–)3.9–5.4–6.9(–8.9) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (0.98–)1.10–1.25–1.40(–1.74) (n=230), c. 2.0–2.5 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia hyaline to pale yellow, mostly broadly ellipsoidal to ellipsoidal, sometimes ovate, (14.7–)20.1–23.1–26.0(–31.7) μm long, (11.4–)14.0–16.1–18.2(–20.8) μm wide, with a length to width ratio (1.10–)1.26–1.43–1.61(–1.76) (n=50), greatest width median, base and tip rounded; pedicel rarely present or visible as a distinct scar at the point of attachment. Resting organ not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Cerastium vulgatum* L. var. *glandulosa* Regel. (ミミナグサ)—Caryophyllaceae, ナデシコ科

Specimens examined: On *Cerastium vulgatum* L. var. *glandulosa* Regel. (ミミナグサ), Sapporo, Ishikari, Japan, 21 May 1928, by Y. Tokunaga, SAPA1441—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: *Cerastium* 属 (Caryophyllaceae) に寄生する *Peronospora* 属菌は 12 種が記載されている (Constantinescu, 1991). 本種は Ito & Tokunaga (1935) により、日本産正基準標本を基に新種記載された。本研究では正基準標本を借用して再記載した。Ito & Tokunaga (1935) の原記載と概ね一致した。

20. *Peronospora cucubali* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14: 23, 1935

Symptoms visible on the leaves. Down hypophyllous, consisting of conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline, smooth, straight, (189–)283–476(–599) μm long; trunk straight, (87–)154–309(–433) μm long (n=51), of mostly uniform width, basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 15 μm at the basal end, 7–13 μm wide below the first branch, 6–14 μm above the base, callose plugs absent; upper part with dichotomous branching 6–13 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, sometimes in single, straight to slightly curved, sometimes sigmoid, (4.3–)6.3–8.9–11.5(–16.2) μm in long branches, (3.0–)4.3–6.7–9.0(–15.0) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (1.01–)1.13–1.37–1.60(–2.11) (n=240), c. 2.0–3.0 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia hyaline to olivaceous-yellow, ellipsoidal to ovate, (15.7–)20.6–23.5–26.5(–31.8) μm long, (13.0–)14.7–16.5–18.3(–21.7) μm wide, with a length to width ratio (1.07–)1.26–1.43–1.60(–1.77) (n=75), greatest width median to supra-median, tip becoming narrower towards the apex, sometimes apiculate, base rounded; pedicel rarely present or visible as a distinct scar at the point of attachment. Resting organ not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Cucubalus baccifer* L. var. *japonicus* Miq. (ナンバンハコベ)—Caryophyllaceae, ナデシコ科

Specimens examined: On *Cucubalus baccifer* L. var. *japonicus* Miq. (ナンバンハコベ), Sapporo, Ishikari, Japan, 13 June 1930, by Y. Tokunaga, SAPA1447—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: *Cucubalus* 属 (Caryophyllaceae) に寄生する *Peronospora* 属菌は本種のみが記載されている (Constantinescu, 1991). 本種は Ito & Tokunaga (1935) により, 日本産正基準標本を基に新種記載された. 本研究では正基準標本を借用して再記載した. Ito & Tokunaga (1935) の原記載と概ね一致した.

21. *Peronospora stellariae-radiantis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:24, 1935

Symptoms visible on the leaves. Down hypophyllous, consisting of conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline, smooth, straight,

(112–)311–587(–739) μm long; trunk straight, (43–)164–366(–517) μm long (n=60), of mostly uniform width, basal end uniform or slightly bulbous, up to 16 μm at the basal end, 8–13 μm wide below the first branch, 7–14 μm above the base, callose plugs absent; upper part with dichotomous branching 3–15 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, sometimes in single, straight to slightly curved, sometimes sigmoid, (4.7–)6.3–12.6(–18.4) μm in long branches, (3.1–)4.8–10.7(–16.0) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (0.85–)1.02–1.25–1.47(–2.01) (n=200), 2.0–3.0 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia pale yellow, broadly ellipsoidal to ellipsoidal to obovoid, (13.3–)19.6–22.1–24.7(–29.7) μm long, (8.3–)13.3–15.5–17.5(–26.1) μm wide, with a length to width ratio (1.02–)1.25–1.44–1.64(–1.89) (n=120), greatest width median, base becoming narrower towards the end, tip rounded or becoming narrower towards the apex; pedicel sometimes present or visible as a scar at the point of attachment. Resting organ not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Stellaria radians* L. (エゾオオヤマハコベ)—Caryophyllaceae, ナデシコ科

Specimens examined: On *Stellaria radians* L. (エゾオオヤマハコベ), Otasu-no-mori, Shisuka-tyo, Shikka, Sachalin, Russia, 8 July 1993, by Y. Hoshino, SAPA1440—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: *Stellaria* 属 (Caryophyllaceae) に寄生する *Peronospora* 属菌は、8種が記載されている (Constantinescu, 1991). 本種は Ito & Tokunaga (1935) により、日本産正基準標本を基に新種記載された。本研究では正基準標本を借用して再記載した。Ito & Tokunaga (1935) の原記載と概ね一致した。

Fabaceae (マメ科)

22. *Peronospora desmodii* Miyabe, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.: 27, 1935

Host: On *Desmodium racemosum* DC. (ヌスビトハギ)—Fabaceae, マメ科

Specimens examined: On *Desmodium racemosum* DC., Maruyama, Sapporo, Ishikari, Japan, 28 Sep. 1934, by Y. Tokunaga, SAPA1446—Holotype.

Literatures: Miyabe (1935)

Notes: 本研究では本種の正基準標本を借用して観察を行ったが、菌体が少なく、形態的情報を得るために必要な量が得られなかったため、再検討できなかった。

23. *Peronospora manshurica* (Naumov) Syd. in Gäumann, Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 221, 1923

Symptoms visible as yellow to yellow-green, small spot on the leaves, vein-limited, but also whitish to yellowish resting organs on the surface the seeds. Down hypophyllous, whitish-grey, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, slender, straight, (463–)467–621(–767) μm long; trunk straight, (239–)272–388(–500) μm long (n=20), mostly uniform width, not differentiated or slightly bulbous, up to 10 μm wide at the base, 5–8 μm wide above the base, 6–10 μm wide below the first branch, callose plugs absent, with dichotomous branching 5–8 times at the upper part. Branches straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, but rarely in single, straight to substraight, (4.0–)4.7–10.6(–17.0) μm long (n=40), 2–3.5 μm wide at the base, becoming narrower towards the apex, apex sub-truncate. Conidia hyaline to pale olivaceous, subglobose to broadly ellipsoidal, (17.4–)19.8–24.9(–25.8) μm long, (16.0–)18.5–22.8(–23.3) μm wide, with l/w ratio of (1.01–)1.03–1.12(–1.22) (n=20), greatest width median, tip and base rounded, pedicel absent. Resting organs present on the surface of the seeds; oogonia globose to irregular, 32–47 μm diam. (n=20), wall smooth, hyaline to pale yellow, 2–5 μm thick; oospores plerotic, spherical, 19–28 μm diam. (n=20), pale yellow, wall 0.5–1.0 μm thick.

Host: On *Glycine max* (L.) Merr. subsp. *max* (ダイズ), *Glycine max* (L.) Merr. subsp. *soja* (Siebold et Zucc.) H. Ohashi (ツルマメ)—Fabaceae, マメ科

Specimens examined: On *Glycine max* (L.) Merr. subsp. *max* (ダイズ, 品種: トヨムスメ), Naganuma-tyo, Yubari-gun, Hokkaido, Japan, 29 Aug. 2017, by T. Yamana, MUMH11597 (MUCC2365); Hokkaido, Japan, 2013, by J. Nishikawa, MUMH11632 (MUCC2467).

Literatures: Ito (1936); 日本植物病害大事典 145 (1998)

Notes: 分子系統解析の結果, ITS 系統樹において *P. manshurica* のクレードに含まれた。また, *cox2* 領域の塩基配列を用いた BLAST 検索の結果, *P. manshurica* と 100% の相同性が示された。また, 日本産種の形態は, スイス産の *P. manshurica* の原記載 (Gäumann, 1923) と比較して分生子柄の分岐回数が多いが (5–8 times vs 3–5 times), それ以外の形態の計測値は原記載の範囲内であった。また, 韓国産 *P. manshurica* (Shin & Choi, 2006) と比較して, 分生子柄の分岐回数も類似し, その他の形態もよく類似する。よって, 日本産種は, スイス産種よりも韓国産種の形態によく類似することが分かり, 同じ東アジア地域に生息することに起因すると考えられる。

24. *Peronospora cf. viciae* Boerema & Verh., Netherlands Journal of Plant Pathology 85: 166, 1979

Symptoms visible on the leaves. Down hypophyllous, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores arising through stomata, hyaline, slightly thick, straight, 250–500 μm long; trunk straight, thick, 136–380 μm long (n=20), mostly uniform width, not differentiated or slightly bulbous, up to 13 μm wide at the base, 6–10 μm wide above the base, 7–11 μm wide below the first branch, callose plugs absent, with monopodial to dichotomous branching 4–9 times at the upper part. Branches slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, but rarely in single, straight to slightly curved, (5.0–)5.9–13.7(–22.0) μm long (n=40), 2.5–3.5 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia hyaline, pale yellow to olivaceous, ellipsoidal to obovoid, or limoniform, (18.9–)21.8–27.9(–30.7) μm long, (12.3–)14.5–17.7(–19.3) μm wide, with l/w ratio of (1.32–)1.42–1.66(–1.80) (n=30), greatest width median, tip and base rounded, pedicel absent. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Pisum sativum* L. (エンドウ)—Fabaceae, マメ科

Specimens examined: On *Pisum sativum* L. (エンドウ), Miyanomae, Inami-tyo, Hidakagun, Wakayama Prefecture, Japan, 12 Apr. 2017, by T. Okamoto, MUMH11576 (MUCC2333); Yamauchi, Minabe-tyo, Wakayama Prefecture, Japan, 20 Apr. 2017, by T. Okamoto, MUCC11577 (MUCC2334).

Literatures: 伊藤 (1936)

Notes: 国内において *Pisum sativum* のべと病菌は、伊藤 (1936) により *P. pisi* として記載されており、日本植物病名目録でも *P. pisi* として掲載されている。しかしながら、本研究による分子系統解析の結果、ITS 系統樹において、日本産 *Pisum sativum* 上の菌は海外産 *P. viciae* と共にクレードを形成したことから、本種と同定した。また、形態的特徴は、伊藤 (1936) の *Pisum sativum* 上の *P. pisi* とよく類似した。

Lamiaceae (シソ科)

25. *Peronospora belbahrii* Thines, Mycological Research 113:532-540, 2009

Symptoms visible as yellow to brown discoloration on the leaves, circumscription unclear,

sometimes covering large areas. Down hypophyllous, greyish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores arising through stomata, hyaline, rarely partly pale olivaceous color same as conidia, slightly thick, straight, 197–714 μm ; trunk straight, 123–469 μm ($n=20$), mostly uniform width, not differentiated or slightly bulbous, up to 16 μm wide at the base, 7–15 μm wide above the base, 9–16 μm wide below the first branch, callose plugs absent, with monopodial branching 4–6 times at the upper part. Branches slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, but rarely in single, straight to slightly curved, (4.6–)7.4–18.8(–28.1) μm long ($n=70$), 2–3 μm wide at the base, apex obtuse or truncate. Conidia olive-brown, ellipsoidal to obovoid, (23.0–)24.8–30.0(–33.4) μm long, (16.6–)18.0–21.8(–23.5) μm wide, with l/w ratio of (1.12–)1.23–1.53(–1.69) ($n=30$), greatest width median, tip and base rounded, pedicel absent. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Ocimum basilicum* L. (バジル, メボウキ), *Coleus scutellarioides* (L.) Benth. (コリウス, キランジソ)—Lamiaceae, シソ科

Specimens examined: On *Ocimum basilicum* L. (バジル), Nishikokubu, Iwade-shi, Wakayama Prefecture, Japan, Oct. 2016, by T. Okamoto, MUMH11578 (MUCC2335); Ibaraki Prefecture, Japan, 12 Dec. 2014, MUMH11599 (MUCC2374); Shizuoka Prefecture, Japan, 19 Dec. 2014, MUMH11600 (MUCC2376); Chiba Prefecture, Japan, 14 Oct. 2014, MUMH11601 (MUCC2377); Fukuroi-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, Jun. 2016, by Y. Makizumi, MUMH11628 (MUCC2463); Kakegawa-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, Sep. 2015, by Y. Makizumi, MUMH11629 (MUCC2464). On *Coleus scutellarioides* (コリウス), Sodegaura-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, Aug. 2016, by Y. Makizumi, MUMH11630 (MUCC2465); Tomi-shi, Nagano Prefecture, Japan, 1 Jun. 2007, by J. Nishikawa, MUMH11631 (MUCC2466).

Littratures: 佐藤ら (2015)

Notes: ITS 系統樹の結果, 本種は海外産 *P. belbahrii* のクレードに含まれた. さらに, *Ocimum basilicum* 上の菌から成るクレードと, *Coleus scutellarioides* 上の菌から成るクレードに分かれ, これらは姉妹群として示された. また, 形態観察の結果, *P. belbahrii* の原記載 (Thines et al., 2009b) とよく類似した. しかしながら, (Thines et al., 2009b) でも言及されているように, 日本産種においても, 系統樹上で分かれた *Coleus scutellarioides* 上の菌は *Ocimum basilicum* 上の菌よりも分生子の色がより明るいオリーブ色である点が異なっており, 系統樹の系統関係を支持するような形態的特徴の差異が見られた.

26. *Peronospora perillae* Miyabe, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.: 29, 1935

Host: On *Perolla frutescens* var. *crispa* Makino—Lamiaceae, シソ科

Specimens examined: On *Perolla frutescens* var. *crispa* Makino, Agric. Coll. Farm, Usunomiya, Prov. Shimotsuke, Japan, 16 Jun. 1926, by R. Kikuchi, SAPA1436—Holotype.

Literatures: Miyabe (1935)

Notes: 本研究では正基準標本を借用して観察を行ったが、葉上には菌体が見られなかったため、再検討できなかった。そのため、今後は新たに正基準標本を指定する必要がある。

Papaveraceae (ケシ科)

27. *Peronospora hylomeconis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:31, 1935

Symptoms visible on the leaves. Down hypophyllous, consisting of scattered to agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores hyaline, straight to slightly sinuous, (181–)200–319(–425) μm long; trunk straight or curved, (91–)112–172(–195) μm long (n=20), variable in width, basal end not differentiated, up to 12 μm at the basal end, 8–10 μm wide below the first branch, 7–11 μm wide above the base, callose plugs absent, with dichotomous branching 3–7 times at the upper part. Branches slightly curved. Ultimate branchlets in pairs or in single, straight to curved, (4.8–)6.9–13.5(–18.1) μm in long branches, (3.7–)4.7–10.3(–16.9) μm in short branches, with the longer one to shorter one ratio of (1.00–)1.16–1.60(–1.94), ca. 2.0–3.0 μm wide at the base (n=200), apex obtuse. Conidia yellowish-brown, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, (17.1–)21.5–26.5(–29.2) μm long, (13.4–)15.2–19.1(–22.9) μm wide, with the length to width ratio of (1.04–)1.25–1.56(–1.80) (n=85), greatest width median, base and tip rounded; pedicel absent but a scar visible at the point of attachment. Resting organs not observed in this study (see Ito & Tokunaga, 1935).

Host: On *Hylomecon japonica* Prantl. et Kündig. var. *typica* Makino (ヤマブキソウ)—Papaveraceae, ケシ科

Specimens examined: On *Hylomecon japonica* Prantl. et Kündig. var. *typica* Makino (ヤマブキソウ), Akabane, Musashi, Japan, 24 Apr. 1900, by N. Nambu & I. Uemura, SAPA1397—Holotype.

Literatures: Ito (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: 本研究では、本種の正基準標本を借用して再検討を行った。結果、Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。本種は、その他のケシ科寄生の *Peronospora* 属菌と比較

して分生子が大きいことが特徴である。

28. *Peronospora* sp. 1

Symptoms present on the leaves. Down hypophyllous, whitish to greyish, consisting of agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores emerging through stomata, hyaline, straight to slightly curved, 169–299 μm long; trunk 79–201 μm long (n=40), of almost uniform width or slightly widening towards the distal end, basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 12 μm at the base, 5–9 μm below the first branch, 5–10 μm above the base, callose plugs absent, branches curved to flexuous, dichotomously branched 5–8(–9) times. Ultimate branchlets in pair or single, slightly curved to sigmoid, (3–)5.75–10.2–14.8(–21) μm long (n=50), 2–3 μm wide at the base, apex obtuse. Conidia pale brown, (14.0–)17.2–19.2–21.3(–24.4) μm long, (12.4–)14.4–16.0–17.5(–19.4) μm wide, with l/w ratio of (1.08–)1.11–1.20–1.30(–1.48) (n=50), greatest width median, tip rounded, base rounded or narrowing towards the base; pedicel protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Corydalis incisa* (Thunb.) Pers. (ムラサキケマン), *Corydalis pallida* (Thunb.) Pers. var. *tenuis* Yatabe (ミヤマキケマン)—Papaveraceae, ケシ科

Specimens examined: On *Corydalis pallida* (Thunb.) Pers. var. *tenuis* Yatabe (ミヤマキケマン), Sugadaira-kogen, Sugadaira-sitsugen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, 6 Nov. 2017, by Y. Degawa, MUMH11613 (MUCC2388). On *Corydalis incisa* (Thunb.) Pers. (ムラサキケマン), Sugadaira-Kogen, Ueda-city, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11651 (MUCC2486).

Notes: 日本産 *Corydalis pallida* および *Corydalis incisa* 上の菌は, *Corydalis* 属に寄生する既知種とは大きな形態的差異は見られなかった. しかしながら, 分子系統解析の結果, ITS 領域, *cox1* 領域, *cox2* 領域の系統樹において, 共に同クレードを形成し, 既知種とは異なる単系統群として示されたことから, 本種を新種として記載した.

29. *Peronospora* sp. 2

Symptoms present on the leaves. Down hypophyllous, whitish to greyish, consisting of agglomerated conidiophores, dense, felt-like. Conidiophores emerging through stomata, hyaline, straight to slightly curved, 137–400 μm long; trunk 75–265 μm long (n=20), of almost uniform width or slightly widening towards the distal end, basal end not

differentiated or slightly bulbous, up to 12 μm at the base, 7–11 μm below the first branch, 6–11 μm above the base, callose plugs absent, branches slightly curved, dichotomously branched 6–9 times. Ultimate branchlets in pair or single, slightly curved to sigmoid, (3–)4.2–8.0–11.9(–21) μm long (n=60), 2.5–3.5 μm wide at the base, apex mostly truncate, but also obtuse. Conidia pale brown, (14.6–)17.4–19.4–21.3(–22.9) μm long, (13.0–)14.5–16.0–17.5(–21.5) μm wide, with l/w ratio of (1.01–)1.10–1.22–1.34(–1.47) (n=30), greatest width median, tip rounded, base rounded or narrowing towards the base; pedicel protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Corydalis raddeana* Regel (ナガミノツルケマン)—Papaveraceae, ケシ科

Specimens examined: On *Corydalis raddeana* Regel (ナガミノツルケマン), Sugadaira-Kogen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11654 (MUCC2489).

Notes: 日本産 *Corydalis raddeana* 上の菌は, *Corydalis* 属に寄生する既知種とは大きな形態的差異は見られなかった. しかしながら, 分子系統解析の結果, ITS 領域, *cox1* 領域, *cox2* 領域の系統樹において, 既知種とは異なる単系統群として示されたことから, 本種を新種として記載した. また, これまで *Corydalis raddeana* のべと病菌は報告が無いことから, 新宿主と思われる.

Plantaginaceae (オオバコ科)

30. *Peronospora agrestis* Gäum., Ann. Mycol. 16 : 198, 1918

Symptoms visible as greyish-brown spot on the leaves, circumscription unclear. Down hypophyllous, greyish, consisting of scattered conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, rarely partly pale olivaceous color same as conidia, smooth, slender, elaborate, straight, (194–)222–315(–371) μm long; trunk straight, (80–)119–189(–213) μm long (n=20), mostly uniform width, not differentiated or slightly bulbous, up to 13 μm at the basal end, 6–11 μm wide above the base, 7–10 μm wide below the first branch, callose plugs absent in trunk and branches, with monopodial or dichotomous branching 5–7(–8) times at the upper part. Branches slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, but rarely in single, straight to slightly curved, (3.0–)3.9–8.7(–12.0) μm long (n=40), 2–3 μm wide at the base, apex obtuse or truncate. Conidia pale olivaceous, ellipsoidal, (16.0–)18.1–22.2(–24.3) μm long, (11.7–)12.7–15.2(–17.1) μm wide, with l/w ratio of (1.13–)1.26–1.63(–1.94) (n=30), greatest width median, tip and base rounded, pedicel absent. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Veronica arvensis* L. (タチイヌノフグリ)—Plantaginaceae, オオバコ科

Specimens examined: On *Veronica arvensis* L. (タチイヌノフグリ), Sugadaira-kogen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11649 (MUCC2484); Sagamihara-shi, Kanagawa Prefecture, Japan, 20 Apr. 2007, by Y. Degawa, KPM-NC0014516.

Literatures: 伊藤 (1936)

Notes: 分子系統解析の結果, ITS 系統樹において海外産 *P. agrestis* と共にクレードを形成した. また, 形態的特徴も韓国産 *P. agrestis* (Shin & Choi, 2006) とよく類似したことから, 本種と同定した.

31. *Peronospora alta* Fuckel, Hedwigia 2 (15): 133, Fung. Rhen. no 39, 1863

Symptoms causing discoloration of the tissue, visible as yellow to brown on the leaves. Down hypophyllous, greyish to brownish, consisting of scattered conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, rarely pale olivaceous color same as conidia, smooth, straight, (302–)389–636(–696) μm long; trunk straight, (172–)238–440(–486) μm long (n=25), mostly uniform width, not differentiated or slightly bulbous, up to 21 μm at the basal end, 8–15 μm wide above the base, 8–16 μm wide below the first branch, callose plugs absent in trunk and branches, with monopodial, occasionally dichotomous branching (3–)5–7(–8) times at the upper part. Branches slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs or single, sigmoid to recurved, (5.0–)7.7–17.6(–22.0) μm long (n=40), 2.5–3.5 μm wide at the base, becoming narrower upward, apex obtuse. Conidia pale olivaceous to brown, ellipsoidal, (19.4–)24.2–30.2(–34.7) μm long, (17.8–)19.4–23.8(–27.1) μm wide, with l/w ratio of (1.03–)1.14–1.38(–1.49) (n=35), greatest width median, tip and base rounded, pedicel absent. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Plantago asiatica* L. (オオバコ), *Plantago camtschatica* Cham. ex Link (エゾオオバコ), カワリオオバコ, *Plantago depressa* Willd. (ムジナオオバコ)—Plantaginaceae, オオバコ科

Specimens examined: On *Plantago asiatica* L. (オオバコ), Sugadaira-Kogen, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11646 (MUCC2484).

Literatures: 伊藤 (1936)

Notes: 分子系統解析の結果, ITS 系統樹において海外産 *P. alta* と共にクレードを形成し

た。また、形態的特徴も韓国産 *P. alta* (Shin & Choi, 2006) とよく類似したことから、本種と同定した。

Rosaceae (バラ科)

32. *Peronospora ibarakii* S. Ito & Muray., Transactions of the Sapporo Natural History Society 17: 163, 1943

Host: On *Filipendura kamtschatica* Maxim. (オニシモツケ)—Rosaceae, バラ科

Specimens examined: On *Filipendura kamtschatica* Maxim. (オニシモツケ), Hariusu, Prov. Shiribeshi, Hokkaido, Japan, 7 Oct. 1942, Y. Ibaraki, SAPA1389—Holotype.

Notes: *Filipendura* 属 (Rosaceae) に寄生する *Peronospora* 属菌は、日本産の正基準標本をもとに本種のみが記載されている (Ito & Tokunaga, 1935)。本研究では本種の正基準標本を借用して再検討を試みたが、標本上には菌体が見られなかった。そのため、今後新たに基準標本を指定する必要がある。

33. *Peronospora* sp. 3

Symptoms visible as greyish-brown spot on the leaves, circumscription unclear. Down hypophyllous, greyish, consisting of scattered conidiophores. Conidiophores arising through stomata, solitary or fasciculate, hyaline, smooth, slender, straight, (232–)274–404(–438) μm long; trunk straight, (112–)167–277(–296) μm long ($n=20$), mostly uniform width, uniform or slightly bulbous, up to 10 μm at the basal end, 5–8 μm wide above the base, 5–10 μm wide below the first branch, callose plugs absent in trunk and branches, with mostly dichotomous, but rarely monopodial branching 5–7 times at the upper part. Branches straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs, but rarely in single, slightly curved, the longer one (4.4–)8.8–19.3(–26.8) μm long ($n=50$), the shorter one (2.9–)4.8–12.6(–20.0) μm long ($n=50$), with the longer/shorter ratio of (1.12–)1.28–2.11(–3.25), (1.24–)2.06–2.87(–3.37) μm wide at the base, apex obtuse. Conidia pale olivaceous brown, globose to subglobose, broadly ellipsoidal, ellipsoidal, (8.4–)14.8–20.6(–23.6) μm long, (7.8–)12.3–16.9(–20.8) μm wide, with l/w ratio of (1.00–)1.08–1.35(–1.62) ($n=85$), greatest width median, tip and base rounded, pedicel absent. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Rosa* sp. (バラ)—Rosaceae, バラ科

Specimens examined: On *Rosa* sp., Ishioka-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 14 March

2013, MUMH11607 (MUCC2382).

Literatures:

Notes: 国内におけるバラ科に寄生するべと病菌の記載は、勝本（2010）の目録では、日本植物病名目録ではバラ科のべと病は、バラべと病、ポテンティラベと病、ワレモコウべと病が登録されている。ポテンティラベと病菌は、柏森ら（2014）により報告され、本病原菌は形態観察結果と rDNA-ITS 領域の BLAST 検索が *Peronospora potentillae* と高い相同性を示したことから、*Peronospora potentillae* として同定報告されている。ワレモコウべと病菌は、柏森ら（2014）により報告され、病原菌は接種試験によりワレモコウに強病原性、バラに弱病原性を示したことから、*P. sparsa* として同定報告されている。しかしながら、バラべと病菌の報告は、河村・高橋（1950）と河合（1954）により病原菌名 *Peronospora sparsa* とされて病徴の記述はあるが、これまで病原菌の形態の記載および分子系統解析は行われていない。

Rosa sp. (バラ) のサンプルを用いて、現行の分類基準に従った形態観察および分子系統解析により海外産バラ科に寄生する *Peronospora* 属菌との比較を行った。形態観察の結果 (Table 8)、本菌はヨーロッパ産 *Rosa* 属上の *P. sparsa* と比較して、分生子柄の分岐回数が多かった。一方、韓国産 *Rosa* sp. 上の *P. sparsa* とは分岐回数が類似した。しかし、その他の形態については海外産種とよく類似し、形態のみでは識別が困難であることが分かった。また、分子系統解析の結果、*cox1* 領域および *cox2* 領域の両系統樹において、既知種とは異なる明瞭な単系統群として示された。よって、形態的特徴は海外産種と大きな差異は見られなかったが、分子系統解析の結果を考慮して、本種は新種と考えられる。

Rubiaceae (アカネ科)

34. *Peronospora aparines* (de Bary) Gäum., Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 5 (4): 246, 1923

Symptoms visible on the leaves. Down hypophyllous, whitish to greyish, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline to subhyaline, smooth, straight, (429–)471–537–603(–694) μm long; trunk straight to sub-straight, (238–)255–303–350(–418) μm long (n=21), of more or less uniform width, basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 15 μm at the base, 9–15 μm wide below the first branch, callose plugs absent; upper part with monopodial or sub-dichotomous branching 4–7 times. Branches sub-straight to slightly curved mostly outward, and suddenly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs or sometimes in single, straight to slightly curved, (4.91–)5.81–11.31–16.8(–37.57) μm in long branches,

(3.89–)4.73–8.57–12.41(–22.03) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (1.01–)1.03–1.35–1.66(–2.50) (n=100), (2.18–)2.37–2.66–2.95(–3.15) μm wide at the base (n=24), apex obtuse or sub-truncate to truncate. Conidia subhyaline to pale olivaceous, mostly broadly ellipsoidal and ellipsoidal, but subglobose when immature, (20.7–)23.4–26.2–28.9(–31.6) μm long, (17.0–)18.4–19.5–20.5(–22.0) μm wide, with a length to width ratio (1.09–)1.22–1.34–1.46(–1.60) (n=25), greatest width median, base round sometimes becoming narrower towards the basal end to acute, tip round; pedicel present or scar visible at the point of attachment. Resting organ not observed.

Host: On *Galium spurium* L. var. *echinospermon* (Wallr.) Desp. (ヤエムグラ), *Galium pseudoasprellum* Makino (オオバノヤエムグラ), *Galium spurium* L. var. *spurium* (トゲナシヤエムグラ)— Rubiaceae, アカネ科

Specimens examined: On *Galium spurium* L. var. *echinospermon* (Wallr.) Desp. (ヤエムグラ), Shirokanedai, Minato-ku, Tokyo, Japan, 23 December 2017, by Y. Degawa, MUMH11598 (MUCC2409).

Literatures: 伊藤 (1936)

Notes: 本研究では *Galium spurium* var. *echinospermon* の一般標本を用いて検討した。ITS 領域, *cox1* 領域, *cox2* 領域の分子系統解析の結果, 海外産既知の *P. aparines* と共にクレードを形成した。また, 形態観察の結果, 韓国産 *P. aparines* (Shin & Choi, 2006) とよく類似したことから, 本種として同定した

35. *Peronospora galii-trifidi* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:26, 1935

Symptoms visible on the leaves. Symptoms visible on the host leaves and stems. Down hypophylous and stems, whitish to brownish-grey, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline or sometimes pale olivaceous-yellow same as conidia color, smooth, straight, subtle, (261–)375–493–611(–685) μm long; trunk straight to sub-straight, (142–)198–292–387(–489) μm long (n=22), of more or less uniform width, basal end sometimes slightly bulbous, up to 15 μm at the base, 5.5–15 μm (mostly 8–12 μm) wide below the first branch, callose plugs sometimes present in trunk and branches; upper part with monopodial or sub-dichotomous branching 5–13 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs or sometimes in single, straight to slightly curved, (4.7–)6.1–9.9–13.6(–25.8) μm in long branches, (3.1–)4.3–7.0–9.6(–19.4) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (1.02–)1.21–1.43–1.66(–2.12) (n=200),

(1.74–)2.16–2.51–2.86(–3.32) μm wide at the base (n=150), apex obtuse. Conidia olivaceous-yellow, ellipsoidal to oblong, sometimes ovate and obovate, (16.0–)21.3–24.0–26.8(–31.8) μm long, (10.0–)11.7–13.7–15.6(–24.7) μm wide, with a length to width ratio (1.18–)1.51–1.77–2.03(–2.49) (n=100), greatest width median, rarely supra-median, base round or narrowing towards the basal, sometimes acute, tip round or narrowing towards the apex, sometimes acute; pedicel very rarely present or visible as a scar at the point of attachment. Resting organ not observed.

Host: On *Galium trifidum* L. (ホソバノヨツバムグラ)—Rubiaceae, アカネ科

Specimens examined: On *Galium trifidum* L. (ホソバノヨツバムグラ), Higashitaraika, Shikka, Sachalin, Russia, 23 July 1930, by H. Otani & Y. Imai, SAPA1443—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: 正基準標本を用いて再検討を行った。結果、Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。

36. *Peronospora hiratsukae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:25, 1935

Symptoms visible on the host leaves and stems. Down hypophyllous and stems, whitish to brownish-grey, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline to subhyaline, smooth, straight, (184–)226–303–381(–501) μm long; trunk straight to sub-straight, (76–)108–169–230(–307) μm long (n=28), of more or less uniform width, basal end slightly bulbous, up to 16 μm at the base, 6.5–13 μm wide below the first branch, callose plugs very rarely present in trunk and branches; upper part with monopodial or sub-dichotomous (dichotomous) branching 4–11 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs or sometimes single, straight to slightly curved, (4.8–)8.1–11.4–14.6(–19.8) μm in long branches, (3.0–)4.9–7.4–9.8(–14.3) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (1.03–)1.27–1.58–1.90(–2.62) (n=200), (2.0–)2.3–2.7–3.1(–3.6) (n=42) μm wide at the base (n=40), apex obtuse or sub-truncate. Conidia brownish-olivaceous, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, (16.7–)20.2–23.5–26.7(–28.3) μm long, (12.6–)13.9–15.6–17.3(–20.2) μm wide, with a length to width ratio (1.31–)1.36–1.50–1.64(–1.81) (n=24), greatest width median, base and tip round, sometimes tip becoming narrower towards the end; pedicel rarely present or visible as a scar at the point of attachment. Resting organ not observed.

Host: On *Galium brachypodium* Maxim. (キクムグラ)—Rubiaceae, アカネ科

Specimens examined: On *Galium brachypodium* Maxim. (キクムグラ), Mt. Teine, Ishikari, Japan, 28 June 1925, by N. Hiratsuka, SAPA1396—Holotype: Sounkyo, Ishikari, 19 Aug. 1925, by K. Miyabe, SAPA1395.

Literatures: Ito, S. & Tokunaga (1935); 伊藤 (1936)

Notes: 正基準標本を用いて再検討を行った。結果, Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。

37. *Peronospora hommae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:26, 1935

Symptoms visible on the host leaves and stems. Down hypophylous and stems, whitish to brownish-grey, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline or sometimes pale olivaceous same as conidia color, smooth, straight, (190.8–)274.0–358.3–442.6(–590.9) μm long; trunk straight to sub-straight, (59.6–)127.9–190.5–253.1(–388.2) μm long (n=85), of more or less uniform width, basal end sometimes slightly bulbous, up to 18 μm at the base, 7–14 μm (mostly up to 12 μm) wide below the first branch, callose plugs absent; upper part with monopodial or sub-dichotomous branching 4–9 times. Branches sub-straight to slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs or rarely in single, mostly straight to sub-straight, sometimes slightly curved, (5.4–)6.8–11.8–16.8(–43.3) μm in long branches, (3.3–)4.2–7.4–10.6(–24.89) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (1.17–)1.35–1.62–1.88(–2.32) (n=210), (1.9–)2.3–2.6–2.9(–3.3) μm wide at the base (n=60), apex obtuse or sub-truncate. Conidia brownish-olivaceous, ellipsoidal, sometimes subglobose to broadly ellipsoidal, (15.6–)23.1–26.7–30.3(–35.1) μm long, (12.5–)15.5–17.8–20.1(–23.1) μm wide, with a length to width ratio (1.10–)1.31–1.51–1.71(–1.98) (n=100), greatest width median, base and tip round; pedicel present or visible as a scar at the point of attachment. Resting organ not observed.

Host: On *Galium trifloriforme* Kom. (オククルマムグラ)—Rubiaceae, アカネ科

Specimens examined: On *Galium trifloriforme* Kom. (オククルマムグラ), Nopporo, Ishikari, Japan, 15 June 1929, by Y. Tokunaga, SAPA1391—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: 正基準標本を用いて再検討を行った。結果, Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。

38. *Peronospora sakamotoi* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:25, 1935

Symptoms visible on the host leaves and stems. Down hypophylous and stems, whitish to brownish-grey, consisting of scattered to agglomerated conidiophores. Conidiophores arising through stomata, singly or fascicle, hyaline, smooth, straight, (278–)387–465–543(–670) μm long; trunk straight to sub-straight, (112–)175–253–331(–406) μm long (n=25), of more or less uniform width, basal end not differentiated or sometimes slightly bulbous, up to 16 μm at the base, 6.5–13 μm (mostly up to 8–10 μm) wide below the first branch, callose plugs rarely present; upper part with monopodial or sub-dichotomous (dichotomous) branching 4–7 times. Branches under part straight, upper part slightly curved. Ultimate branchlets mostly in pairs or rarely in single, straight to slightly curved, (4.6–)7.4–11.4–15.4(–28.5) μm in long branches, (3.0–)4.7–7.7–10.7(–21.2) μm in short branches, with the longer to shorter ratio of (1.03–)1.22–1.51–1.80(–2.19) (n=200), (2.0–)2.5–2.9–3.3(–3.8) μm wide at the base (n=40), apex obtuse to sub-truncate. Conidia brownish-yellow, ellipsoidal, tip round sometimes becoming narrower towards the apex, base round, (20.6–)36.1–43.5–50.9(–56.0) μm long, (14.9–)19.2–21.9–24.5(–27.5) μm wide, with a length to width ratio (0.97–)1.64–2.00–2.36(–2.91) (n=65), greatest width median, base and tip round, sometimes base and tip becoming narrower towards the end; pedicel present or visible as a scar at the point of attachment. Resting organ not observed.

Host: On *Galium pseudoasprellum* Makino (オオバノヤエムグラ)—Rubiaceae, アカネ科

Specimens examined: On *Galium pseudoasprellum* Makino (オオバノヤエムグラ), Zenibako, Shiribeshi, Japan, 15 June 1929, by M. Sakamoto, SAPA1437—Holotype.

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: 正基準標本を用いて再検討を行った。結果, Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。

第 5 項 *Plasmopara* 属

Plasmopara J. Schröt. in Cohn., Kryptog.-Fl. Schlesien 3(1) Pilze 1: 236-237, 1886 ;
emend. Constantinescu, Voglmayr, Fatehi & Thines, Taxon 54(3):813-821, 2005

Type species: *Plasmopara nivea* (Unger) J. Schröt.

(cited from Constantinescu, O. et al., 2005) Chromista, Oomycota, Peronosporales.
Parasitic on plants. Hyphae intercellular; haustoria intracellular, as obpyriform, globose, or slightly elongated vesicles, often surrounded by a callose sheath. Down of sporangiophores mostly present on the lower leaf surface of the host, but sometimes also on other parts of the plant. Sporangiohores colorless, branched in the upper part, branching monopodially, in two to more orders; branches more or less divergent, ending in a number of elongated ultimate branchlets, newly formed wall closing the tip after sporangium discharge. Callose plugs usually present in trunk and/or branches. Sporangiohogenesis holoblastic. Sporangia produced synchronously, variously shaped; wall colorless, appearing smooth in light microscopy but showing various types of ornamentations in SEM; in the dehiscence apparatus inner layer of the wall is discontinued and replaced by the plug. Resting organs present or absent; oogonia irregularly shaped, wall variously folded, thickened and colored; oospores globose, plerotic or aplerotic, wall colorless, of uniform thickness.

39. *Plasmopara cimicifugae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Soc. 14:22, 1935

Symptoms present on the leaves. Down hypophyllous, consisting of scattered, sporangiophores. Haustoria not observed in this study. Sporangiohores arising through stomata, hyaline, slender, straight to slightly curved, 126–328 μm long; trunk slightly curved, 78–237 μm long, mostly uniform width, basal end slightly bulbous, up to 11 μm wide at the base, 5.5–8.5 μm wide above the base, 6–9.5 μm wide below the first branch, callose plugs absent. Branches monopodial, rarely trichotomous upper part of branch, of 2–4 times, primary-order branches alternate, very rarely trichotomous, 30–55 μm long, becoming wider towards the branch node, not constricted at the base, callose plugs absent Ultimate branchlets mostly in pairs, rarely single or trichotomous, straight to slightly curved, rarely slightly sigmoid, long-conical, (4.29–)6.2–9.54–12.8(–17.2) μm long (n=30), 2–4 μm wide at the base, 1.2–1.7 μm wide just below the tip, tip up to 2 μm

wide, tip often collapsed and cup-like shape, rarely truncate to obtuse. Sporangia hyaline, broadly ellipsoidal, (12.8–)16.6–19.1–21.7(–23.5) μm long, (11.9–)14.5–16.6–18.7(–19.6) μm wide, l/w ratio of (1.01–)1.09–1.15–1.21(–1.22) (n=25), greatest width median, base and tip rounded, wall c. 0.4–0.7 μm thick; papilla slightly visible as 2.5–5.0 μm diam, 0.4–0.8 μm thick plug; pedicel absent, but visible as a protruding or flat scar. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Cimicifuga foetida* L. var. *intermedia* Regel. (サラシナショウマ)—Ranunculaceae, キンポウゲ科

Specimens examined: On *Cimicifuga foetida* L. var. *intermedia* Regel. , Uenbetsu, Etorofu, the Kuril Islands, 24 July 1934, by M. Nagai (SAPA1442)—Holotype

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935)

Notes: Constantinescu et al. (2005)により, TEM および SEM を用いた超微細構造の観察に基づく *Plasmopara* 属菌の再検討が行われた. これにより *Plasmoverna* 属が設立され, 本属中にキンポウゲ科 (Ranunculaceae) に寄生する *Plasmopara* 属菌 7 種 (*Pl. pygmaea*, *Pl. anemones-dichotomae*, *Pl. anemones-ranunculoides*, *Pl. fusca*, *Pl. hellebori*, *Pl. isopyri-thalictroidis*) が転属された. しかし, 同じキンポウゲ科である *Cimicifuga foetida* L. var. *intermedia* Regel. に寄生する本種については観察されておらず, 転属処理もなされていない.

そのため, 本研究では Ito & Tokunaga (1935) により新種記載された本種の正基準標本を借用して再検討を行った. 結果, Ito & Tokunaga (1935) の原記載と概ね一致した. また, 末端小枝の先端の特徴を観察した結果, 先端は裂開したままの状態 (*Plasmoverna* 属の特徴) ではなく, ほとんどは真ん中が陥没したカップ状の *Plasmopara* 属菌によく見られる特徴を持っていた. また, 胞子のうの形態についても, 胞子柄の跡も *Plasmoverna* 属の特徴は見られなかった. よって, 本種は転属する必要は無く Ito & Tokunaga (1935) の記載どおり *Plasmopara* 属であると判断した. しかしながら, 観察した正基準標本は採集された年代が古いために塩基配列の取得が出来なかったため, 今後は新鮮な本種を採集し, 分子系統解析を行って海外産種と比較する必要がある.

40. *Plasmopara elatostematis* (Togashi & Onuma) S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:20, 1935

Host: On *Elatostema umbellatum* Bl. var. *involutum* Makino—Urticaceae, イラクサ科

Specimens examined: On *Elatostema umbellatum* Bl. var. *involutum* Makino, Mount Hayachine, Prov. Rikuchu, 7 Sept. 1929, by K. Togashi (SAPA1291) — Holotype; (SAPA1292)—Isotype?

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935); Mycotaxon 24:303 (1985)

Notes: 本研究では正基準標本を借用して再検討を行った。結果, Ito & Tokunaga (1935) の原記載と概ね一致した。

41. *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. & De Toni, Saccardo, Syll. Fung. 7: 242, 1888 (Fig.)

Symptoms . Down hypophyllous, whitish, consisting of agglomerated sporangiophores, felt-like. Haustoria not observed in this study. Sporangiohphores emerging through stomata, hyaline to olivaceous same as sporangia color, straight, (504–)601–988(–1109) μm long; trunk straight, (184–)215–652(–861) μm long (n=20) , basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 13 μm wide, 9–13 μm wide above the base, 8–12 μm wide below the first branch, callose plugs present. Branches on each sporangiophore, up to μm long, branching monopodial, of 4–8 orders, callose plugs present. Ultimate branchlets in groups of 2–4 arising from the base, straight to slightly curved, (4.4–)4.4–10.1(–14.0) μm long, 2.0–3.0 μm wide at the base (n=20) , tip truncate or cup-like. Sporangia hyaline to pale olivaceous, globose, subglobose, ovoid to ellipsoidal, variable in size and shape, (17.1)17.5–23.7–30.0(–41.9) μm long, (14.4–)16.2–19.2–22.2(–26.3) μm wide, l/w ratio (1.03–)1.05–1.22–1.38(–1.77), greatest width median or sub-median, tip rounded, base broadly rounded; pedicel absent or having a scar of attachment. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Helianthus annuus* L. (ヒマワリ), *Saussurea riederi* Herder subsp. *yezoensis* (Maxim.) Kitam. (キタアザミ)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Helianthus annuus* L. (ヒマワリ), Tateyama-shi, Chiba Prefecture, Japan, Apr. 2009, by Y. Makizumi, MUMH11633 (MUCC2468);

Literatures: 伊藤 (1936); 日本植物病害大事典 591 (1998)

Notes: 分子系統解析の結果, LSU 領域および *cox2* 領域の両系統樹において, 海外産 *Pl. halstedii* と共にクレードを形成した。また, 形態的特徴も韓国産 *Pl. halstedii* (Shin & Choi, 2006) とよく類似したことから, 本種と同定した。

42. *Plasmopara harae* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 161, 1943

Host: On *Cardiandra alternifolia* Siebold et Zucc. (クサアジサイ)—Hydrangeaceae, アジサイ科

Specimens examined: On *Cardiandra alternifolia* Siebold et Zucc. (Kusa-ajisai), Mount

Ontake, Prov. Musashi, Japan, 24 July 1942, by M. Hara, SAPA1293—Holotype; SAPA1294—Isotype?

Literatures: Ito & Murayama (1943)

Notes: 本研究では正基準標本を借用して再検討を行った。結果, Ito & Murayama (1943) の原記載と概ね一致した。

43. *Plasmopara miyakeana* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14: 20, 1935

Host: *Urtica thunbergiana* Siebold et Zucc. (イラクサ)—Urticaceae, イラクサ科

Specimens examined: 東京都芝区, *Urtica thunbergiana* Siebold et Zucc. (イラクサ), 1903年7月18日, T. Miyake (SAPA1323—Holotype)

Literatures: Ito & Tokunaga (1935)

Note: ホロタイプを借用して再検討を試みたが, 本標本上には菌体が見られなかったため, 観察が出来なかった。新たにタイプ標本を指定する必要がある。また, これまで本種はホロタイプ以外の採集記録および記載が無い。

44. *Plasmopara nakanoi* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 161, 1943

Host: *Corydalis incisa* (Thunb.) Pers. (ムラサキケマン)—Papaveraceae, ケシ科

Specimen examined: 京都府銀閣寺, *Corydalis incisa* (Thunb.) Pers. (ムラサキケマン), 1939年4月28日, T. Nakano (SAPA1297—Holotype; SAPA1298—Isotype)

Literatures: Ito & Murayama (1943)

Note: 本種は, Ito & Tokunaga (1935)により, 日本産標本を基にして新種記載された。本研究では正基準標本を用いて再検討を行った。結果, Ito & Tokunaga (1943) の原記載と概ね一致した。本種の採集記録は正基準標本のみである。

45. *Plasmopara obducens* s. l. (J. Schröt.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schles. 3(1): 238, 1886

Symptoms present on the leaves. Down hypophyllous, whitish, consisting of agglomerated sporangiophores, felt-like. Sporangiohophores emerging through stomata, hyaline, straight, (222–)241–447(–575) μm long; trunk straight, (92–)113–239(–338) μm long, mostly uniform width, basal end not differentiated or slightly swollen, up to 12 μm wide, 6–11 μm wide above the base, 6–10 μm wide below the first branch, callose plugs often present, mostly below the first branch. Branches monopodial, of (3–)4–6 orders,

callose plugs often present. Ultimate branchlets in groups of 2–3 arising from the base, straight to slightly curved, (4–)5.1–9.6(–13) μm long, 2.0–3.0 μm wide at the base (n=40), tip truncate or cup-like. Sporangia hyaline, (13.1–)14.2–15.7–17.2(–18.6) μm long, (10.1–)11.8–13.0–14.3(–15.0) μm wide, l/w ratio (1.00–)1.10–1.20–1.30(–1.47) (n=30), greatest width median or sub-median, tip rounded, base broadly rounded, pedicel visible as a scar.

Host: *Impatiens textorii* Miq. (ツリフネソウ), *Impatiens noli-tangere* L. (キツリフネ)—Balsaminaceae, ツリフネソウ科

Specimen examined: 長野県上田市菅平高原, *Impatiens noli-tangere* L. (キツリフネ), 2018年5月28日, MUMH11648, MUCC2483).

Literatures: 伊藤 (1936); Satou et al (2013)

Notes: これまで国内においては, ツリフネソウ科 *Impatiens* 属の *I. textorii*, *I. noli-tangere* 上の菌が *Pl. obducens* として記載または報告されている (伊藤. 1936; Satou et al., 2013).

本研究では, *Impatiens noli-tangere* 上のべと病菌の新鮮な標本を用いて検討した. 分子系統解析の結果, LSU 領域および *cox2* 領域の両系統樹において, 海外産 *Pl. obducens* と共にクレードを形成した. しかしながら, 形態的特徴は, *Impatiens* 属寄生の既知 *Plasmopara* 属菌である *Pl. obducens*, *Pl. destructor*, *Pl. velutina* と比較して, 日本産種は孢子のう柄の全体の長さに対する第一枝の長さの比率が小さかった. また, BLAST 検索の結果においても, 海外産 *Pl. obducens* とは数塩基異なった. よって, 本種は既知種とは異なる新種の可能性が示唆された.

46. *Plasmopara orientalis* Constant., Sydowia 54:130, 2002

Symptoms visible as dark brown spots on the leaves, vein-limited. Down hypophyllous, whitish, consisting of scattered to agglomerated sporangiophores, felt-like. Haustoria not observed in this study. Sporangioophores emerging through stomata, hyaline, straight, (250–)361–543(–592) μm long; trunk straight, (178–)226–369(–430) μm (n=20), basal end mostly somewhat swollen, rarely greatly swollen, up to 21 μm wide, 7–14 μm wide above the base, 6–14 μm wide below the first branch, callose plugs often present. Branches monopodial, very rarely trichotomous at the first branch, of 4–7 orders, callose plugs often present. Ultimate branchlets single or in groups of 2–4 arising from the base, straight to slightly curved, (2.4–)2.5–9.9(–13.3) μm long, 2.0–4.0 μm wide at the base (n=100), tip truncate or cup-like. Sporangia hyaline, rarely pale yellow, mostly ovoid, rarely subglobose to broadly ellipsoidal, (13.5–)13.8–15.8–17.8(–20.8) μm long,

(12.0–)12.7–14.0–15.3(–18.0) μm wide, l/w ratio (1.00–)1.06–1.13–1.19(–1.27) (n=30), greatest width mostly sub-median, rarely median, base and tip rounded, wall ca. μm thick; pedicel absent, but a flat scar visible; apical pore μm wide, μm thick plug. Resting organs not observed in this study.

Host: *Schizopepon bryoniifolius* Maxim. (ミヤマニガウリ)—Cucurbitaceae, ウリ科

Specimens examined: On *Schizopepon bryoniifolius* Maxim. (Miyamanigauri in Japan), SAPA. On *Sicyos angulatus* L. (アレチウリ), Sugadaira Kougen, Ueda-city, Prov. Nagano, 28 May 2018, MUMH11655 (MUCC2490).

Literatures: Constantinescu (2002)

Notes: 国内において、これまで *Sicyos angulatus* はべと病菌の宿主として報告されていない。よって、新宿主として記載する。

47. *Plasmopara petasitis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:21, 1935

Host: *Petasites giganteus* Fr. Schm. (オオブキ)—Asteraceae, キク科

Specimens examined: On *Petasites giganteus* Fr. Schm. (オオブキ), Nohoro, Hokkaido, Japan, 26 May 1929, by Y. Tokunaga (SAPA1296)—Holotype: Nohoro, Hokkaido, Japan, 28 May 1926, by I. Tanaka (SAPA1295)

Literatures: Ito & Tokunaga (1935); 大日本菌類誌 1:167 (1936)

Note: 本研究では正基準標本を借用して再検討を行った。結果、Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。

48. *Plasmopara phrymae* S. Ito & M. Hara in S. Ito & Murayama, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 162, 1943

Host: *Phryma leptostachya* L. (ハエドクソウ)—Phrymaceae, ハエドクソウ科

Specimens examined: on *Phryma leptostachya* L. (Haedokuso), Maruyama, Sapporo, Prov. Ishikari, 22 Aug. 1942, by M. Hara (SAPA1324 Holotype); (SAPA1325)—Isotype?

Literatures: Ito & Murayama (1943)

Note: ハエドクソウ科(Phrymaceae)に寄生する *Plasmopara* 属菌は、これまで本種以外報告はない。また、日本においてはホロタイプが採集されて以来、本種の発生報告は無い。本研究では、正基準標本の再検討を行った。結果、Ito & Tokunaga (1935)による原記載と概ね一致した。本種は、末端小枝が外側に向かって広がるように伸びることが特徴である。また、北海道大学総合博物館の菌類標本庫 (SAPA)における標本調査を行った結果、ホロタイプと採集年月日、採集者、宿主が同じ標本が1点見つかったが、標本袋にはアイソタイプ

の表記が無かった。

49. *Plasmopara pileae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:20, 1935

Host: *Pilea hamaoi* Makino (ミズ), *Pilea pumila* (L.) A.Gray (アオミズ) —Urticaceae, イラクサ科

Specimens examined: on *Pilea viridissima* Makino (Aomizu), Mount Kariyose, Prov. Musashi, 24 Sept. 1933, by T. Ogawa (SAPA1299)—Holotype

Literatures: 伊藤 (1936); Ito & Tokunaga (1935); Terui (1978)

Note: 本研究では正基準標本を借用して再検討を行った。結果, Ito & Tokunaga (1935)の原記載と概ね一致した。

50. *Plasmopara skvortzovii* Miura, Flora of Manchuria and East Mongolia 3: 40, 1930

Host: On *Abutilon avicennae* Gaertn. (イチビ)—Malvaceae, アオイ科

Specimens examined: On July 1917, by B. W. Skvortzow (SAPA1282)

Literatures: 三浦 (1928)

Note: 本種は, Malvaceae(アオイ科)に寄生する唯一の *Plasmopara* 属菌である。満州(中国)で初めて発見され, 三浦密成(1928)により記載された。本研究において, 北海道総合博物館菌類標本庫(SAPA)における標本調査を行った際, 本標本を発見したが, 標本袋には Holotype と記載されていなかった。しかしながら, 採集場所, 採集年月日, 採集者が原記載のタイプ標本と一致し, さらに形態のスケッチ画と共に標本袋が台紙に貼られて保管されていたことから, 本標本はタイプ標本であると思われる。本研究では, 本標本を用いて形態的特徴の再検討を行った。その結果, 原記載とほぼ一致し, *Plasmopara* 属のなかでは特徴的である, 末端小枝の基部が太く, 短いという形態的特徴を持つことが確認できた。

Plasmopara 属菌は, 種によって様々な形態的特徴を持つことが知られているが, 本種はその中でもとても特徴的な形態を持つ種であることが知られている。

51. *Plasmopara viticola* (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni in Saccardo, Syll. Fung. 7: 239, 1888

Syptoms visible as yellow-green to brown spots on the leaves, vein-limited. Down hypophyllous, whitish, consisting of scattered to agglomerated sporangiophores. Haustoria not observed in this study. Sporangiohphores hyaline, slender, straight, 332–870 μm long (n=20); trunk straight, mostly uniform width, basal end not differentiated

or somewhat swollen, up to 11µm wide, 6–11 µm above the base, 7–11 µm wide below the first branch, callose plugs frequently present, monopodially branched 3–5 orders at the upper part. Ultimate branchlets straight, 4–7 µm long (n=30), 1–2.5 µm wide at the base, narrowing towards the apex, tip truncate or cup-like. Sporangia hyaline, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, 13–20–34 µm long, 10–14–21 µm wide, l/w ratio 1.10–1.44–1.71 (n=70), greatest width median, tip rounded or flatted, base rounded or narrowing towards the base, pedicel slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: *Vitis vinifera* L. (ブドウ), ツタ, *Ampelopsis glandulosa* (Wall.) Momiy. var. *heterophylla* (Thunb.) Momiy. (ノブドウ), *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch. (ヤマブドウ), *Vitis ficifolia* Bunge (エビヅル), *Vitis ficifolia* Bunge f. *sinuata* (Regel) Sugim. (キクバエビヅル), *Vitis flexuosa* Thunb. (サンカクヅル), *Vitis labrusca* L. (アメリカブドウ)—Vitaceae, ブドウ科

Specimens examined: 三重県伊賀市, *Vitis vinifera* L. (ブドウ, 品種: 巨峰), 2017年7月18日, MUMH11595 (MUCC2363); 愛知県長久手市岩作三ヶ峰, 愛知県農業総合試験場, *Vitis vinifera* L. (ブドウ, 品種: 巨峰), 2017年9月23日, 三宅律幸 (MUMH11610, MUCC2385); 香川県三豊市香川県府中果樹研究所, *Vitis vinifera* L. (ブドウ, 品種: シャインマスカット), 2017年10月12日 (MUMH11611, MUCC2386); 長野県上田市筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所内 抛水林付近, *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch. (ヤマブドウ), 2017年10月2日 (MUMH11612, MUCC2387); 東京都豊島区巢鴨, *Vitis thunbergii* Sieb. Zucc. (エビヅル), 1901年10月11日, K. Yoshino (SAPA1306); 東京都, *Vitis flexuosa* (サンカクヅル), 1902年11月9日, S. Kusano (SAPA1310); 新潟県三島郡, *Ampelopsis heterophylla* (ノブドウ), 1903年9月9日, K. Yoshino (SAPA1311); 北海道札幌市, *Ampelopsis inconstans*, 1894年9月26日, K. Miyabe (SAPA1312); 北海道渡島国檜山郡北村, *Vitis coignetiae* (ヤマブドウ), 1905年9月1日, K. Miyabe (SAPA1314).

Literatures: 伊藤 (1936); 日本植物病害大事典 853 (1998)

Note: 本研究では, 栽培 *Vitis vinifera* 上の菌の新鮮な標本, および国内の標本庫より借用した様々な日本固有の野生ブドウ科植物上の菌の標本を用いて再検討を行った. 分子系統解析の結果, LSU 領域と *cox2* 領域の両系統樹において, 日本産 *Vitis vinifera* 上の菌は, 海外産 *Pl. viticola* と共にクレードを形成した. また, 形態的特徴は栽培 *Vitis vinifera* 上の菌は, 韓国産 *Pl. viticola* (Shin & Choi, 2006) と類似した. しかしながら, 日本固有の野生ブドウ科植物に寄生する菌は, 胞子のうの大きさが小さいものが見られた. 供試した野生ブドウ科植物に寄生する菌の標本は, 古いために塩基配列の取得が出来ず, 分子系統関係を調べる事が出来なかったため, 今後は新鮮な標本を採集して分子系統解析を行い, 系統的にも既知 *Pl. viticola* と異なるのかを調べる必要がある.

52. *Plasmopara wilsonii* Voglmayr, Fatehi & Constant., Mycol. Res. 110(6): 633-645, 2006

Syptoms present on the leaves. Down hypophyllous, whitish, consisting of scattered to agglomerated sporangiophores. Haustoria not observed in this study. Sporangioophores hyaline, slender, (149-)162-273(-311) μm long; trunk straight to slightly curved, (78-)109-197(-234) μm long (n=20), mostly uniform width, basal end not differentiated or somewhat swollen, up to 11 μm wide, 5-12 μm above the base, 6-11 μm wide below the first branch, callose plugs often present. Branches 21-72 μm long, branching monopodial, very rarely trichotomous at the first branch, of 3-5 orders, callose plugs sometimes present. Ultimate branchlets straight, (10.0-)12.2-20.4(-23.0) μm long when axial, (6.0-)6.5-9.7(-11.0) μm long when abaxial, 2-3 μm wide at the base, narrowing towards the apex, tip somewhat swollen. Sporangia hyaline to pale yellow, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, (15.6-)19.8-23.9-27.9(-41.1) μm long, (14.3-)18.1-21.0-24.0(-31.3) μm wide, l/w ratio (1.00-)1.05-1.13-1.21(-1.46) (n=100), greatest width median or sub-median, base and tip rounded, pedicel slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: On *Geranium thunbergii* Siebold ex Lindl. et Paxton (ゲンノショウコ)—Geraniaceae, フウロソウ科

Specimens examined: On *Geranium thunbergii* Siebold ex Lindl. et Paxton (ゲンノショウコ), Sanada-machi, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 5 Nov. 2017, by Y. Degawa, MUMH11614 (MUCC2389); Sugadaita-highland, Ueda-shi, Nagano Prefecture, Japan, 28 May 2018, MUMH11647 (MUCC2482), MUMH11726 (KNUH250) (D654), MUMH11727 (KNUH251) (D651); Sagami-hara-shi, Kanagawa Prefecture, Japan, 21 Apr. 2007, by Y. Degawa, KPM-NC0014532.

Notes: 国内における Geraniaceae(フウロソウ科)に寄生する *Plasmopara* 属菌は, *Geranium erianthum* DC. (チシマフウロ)および *Geranium nepalense* L. (フウロソウ(ゲンノショウコ)) (現: *Geranium thunbergii*) 上の *Pl. pusilla* の記載がある(伊藤, 1936).

本研究では, 新鮮な *Geranium thunbergii* の標本を用いて再検討を行った. 分子系統解析の結果, LSU 領域と *cox2* 領域の両系統樹において, *G. thunbergii* 上菌は既知の海外産 *Pl. wilsonii* と同クレードに含まれた. また, 形態観察の結果, 胞子のう柄は幅の細い簡単な構造と, 胞子のうの形態が *Pl. wilsonii* の原記載と一致した. 以上の結果から, *G. thunbergii* 上の *Pl. wilsonii* を日本新産種として記載する.

しかしながら、MUMH11647の葉上からは *Pl. wilsonii* の胞子のう柄の形態と一致する個体と、*G. carolinianum* 上に見られた未記載種と思われる個体とが混在していた。海外の先行研究により、Geraniaceae 上の *Plasmopara* 属菌は同宿主の同じ葉上から複数種が生息することが知られている (Voglmayr et al., 2006)。本研究により、日本においては *G. thunbergii* 上には *Pl. wilsonii* と未記載種が存在することが明らかとなった。

53. *Plasmopara* sp.

Syptoms present on the leaves. Down hypophyllous, whitish, consisting of scattered to agglomerated sporangiophores. Haustoria not observed in this study. Sporangio­phores hyaline, (204–)222–346(–381) μm long; trunk straight to slightly curved, (126–)140–184–228(–261) μm long (n=20), basal end not differentiated, 6–11 μm above the base, 7–12 μm wide below the first branch, callose plugs usually present. Branches arborescent structure, 21–76 μm long, branching monopodial, of 3–5 orders, callose plugs usually present. Ultimate branchlets straight, (10.0–)13.1–21.5(–28.0) μm long, 2–5 μm wide at the base, narrowing towards the apex, tip obtuse. Sporangia hyaline to pale yellow, broadly ellipsoidal to ellipsoidal, (17.8–)19.2–21.6–24.0(–29.7) μm long, (16.1–)18.2–20.0–21.9(–25.7) μm wide, l/w ratio (1.00–)1.01–1.07–1.13(–1.23) (n=100), greatest width median, base and tip rounded, pedicel slightly protruding.

Host: On *Geranium carolinianum* L. (アメリカフウロ)—Geraniaceae, フウロソウ科

Specimens examined: On *Geranium carolinianum* L. (アメリカフウロ), Yukari-no-mori, Tōhigashi, Tsukuba-shi, Ibaraki Prefecture, Japan, 16 Nov. 2017, by Y. Degawa, MUMH11615 (MUCC2390).

Notes: 古くから、Geraniaceae に寄生する *Plasmopara* 属菌は複数存在することが指摘されてきた歴史があり、Constantinescu(2004)により、*Geranium* 属上の *Plasmopara* 属菌 4 種の新基準標本が指定された。Voglmayr et al. (2006)により、Geraniaceae に寄生する *Plasmopara* 属菌の分子系統解析を含めた再検討が行われ、5 種が検索表と共に記載された。

本研究では、これまで国内においてべと病菌の報告が無かった *G. carolinianum* 上の菌を用いて分子系統解析および形態観察を行った。形態観察の結果、胞子のう柄の形態は *Pl. geranii* の形態に類似したが、胞子のうの l/w 比率は本種の方が小さい点が異なった ((1.07–)1.19–1.36(–1.5) vs (1.00–)1.01–1.07–1.13(–1.23))。また、LSU 領域および *cox2* 領域の分子系統解析の結果、両系統樹において既知種とは異なる単系統として示された。よって、分子系統解析及び形態観察結果より、本種を Geraniaceae に寄生する *Plasmopara* 属菌の新種として同定した。

第6項 *Pseudoperonospora* 属

Pseudoperonospora Rostov., Ann. Inst. Agron. Moscou, 9: 47 (1903).

=*Peronoplasmopara* (Berl.) Clint., Rep. Conn. Agric. Exp. Sta. 1904: 334 (1905).

Type species: *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. & M.A. Curtis) Rostov.

(cited from Choi & Shin, 2006) Chromista, Oomycota, Peronosporales. Parasitic on plants. Hyphae intercellular. Down mostly present on the lower surface of the host, greyish-brown or violet-brown. Sporangiphores colorless, branching monopodial, branched at acute angle. Callose plugs absent or present in the trunk and/or branches. Sporangia produced synchronously, oval, obovoidal, subglobose to ellipsoidal; in the dehiscence apparatus inner layer of the wall is discontinued and replaced by the plug; germination indirect by discharging the zoospores. Resting organs absent or present; oogonia irregularly shaped, colored; oospores globose, plerotic or aplerotic, wall colorless, of uniform thickness.

54. ***Pseudoperonospora cubensis*** (Berk. & M.A. Curtis) Rostovzev, Ann. Inst. Agron. Moscow 9:47, 1903 (Fig.)

Symptoms visible as yellow to yellow-green to brown spots on the leaves, vein-limited. Down hypophyllous, greyish, consisting of scattered sporangiphores. Sporangiphores emerging through stomata, hyaline, straight, slender, 219–530 μm long; trunk straight, 123–370 μm long (n=20), 5–7 μm wide below the first branch, 5–7 μm wide above the base, with almost uniform width, basal end not differentiated or slightly bulbous, up to 8 μm wide at the base, callose plugs absent, branching monopodial or dichotomously, 3–5 orders. Ultimate branchlets in pairs or single, straight to slightly curved, 4–15 μm long, 1.5–2.5 (n=20) μm wide at the base, apex obtuse to sub-truncate. Sporangia olivaceous brown to brown, ellipsoidal, 22.3–25.6–30.5 μm long, 13–16.9–24.1 μm wide, with l/w ratio of 1.15–1.52–1.86 (n=30), greatest width median, tip rounded, base rounded to narrowing towards the base; pedicel slightly protruding. Resting organs not observed in this study.

Host: キュウリ *Cucumis sativus* L., メロン *Cucumis melo* L., マクワウリ *Cucumis melo* L. var. *makuwa* Makino, ズッキーニ *Cucurbita pepo* L. 'Meloepo', スイカ *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai, カボチャ, シロウリ *Cucumis melo* L. var.

utilissimus (Roxb.) Duthie et Fuller 'Albus', トウガン *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn., ユウガオ *Lagenaria siceraria* (Molina) Standl. var. *hispida* (Thunb.) H.Hara, ヘチマ *Luffa aegyptica* Mill., ゴキヅル *Actinostemma tenerum* Griff., ポンキン, ニガウリ(ツルレイシ) *Momordica charantia* L., キカラスウリ *Trichosanthes kirilowii* Maxim. var. *japonica* (Miq.) Kitam.—Cucurbitaceae, ウリ科

Specimen examined: On *Cucumis sativus* L. (キュウリ), Wada, Mihama-cho, Hidaka-gun, Wakayama Prefecture, Japan, 20 Apr. 2017, MUMH11579 (MUCC2336); MUMH11580 (MUCC2337). On *Cucumis melo* L. (メロン), Kakegawa-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 5 Oct. 2002, MUMH11638 (MUCC2473); Higashikagura-cho, Hokkaido, Japan, 7 Sept. 1999, MUMH11663 (MUCC2498). On *Cucurbita pepo* L. (ズッキーニ), Kaegawa-shi, Shizuoka Prefecture, Japan, 18 Sep. 2018, MUMH11750 (MUCC2655).

Literatures: 伊藤 (1936); 日本植物病害大事典 206 (1998)

Notes: 新鮮な *Cucumis sativus*, *Cucumis melo*, *Cucurbita pepo* 上の菌の標本を用いて検討を行った. 形態観察の結果, *Cucumis sativus* 上の菌, *Cucumis melo* 上の菌, *Cucurbita pepo* 上の菌は共に形態がよく類似したが, 胞子のうの色に少し違いが見られた. *Cucumis sativus* 上の菌の胞子のうは全てオリーブ色を帯びる暗い茶褐色であったが, *Cucurbita pepo* 上の菌では明るい茶褐色の胞子のうが多く見られ, *Cucumis melo* 上の菌では橙色を帯びる明るい茶褐色が多く見られた. 胞子のう柄等のその他の形態に関しては, 韓国産 *Ps. cubensis* (Shin & Choi, 2006) とよく類似した.

55. *Pseudoperonospora humuli* (Miyabe & Takah.) G.W. Wilson, mycologia 6:194, 1914

Host: On *Humulus lupulus* L. var. *lupulus* (ホップ), *Humulus scandens* (Lour.) Merr. (カナムグラ)—Cannabaceae アサ科

Specimens examined: On *Humulus lupulus* L., Sapporo, Hokkaido, Japan, 3 Aug. 1905, by Y. Takahashi, SAPA1300—Holotype; Zenibako, Shiribeshi, Hokkaido, Japan, Aug. 1905, by J. Hanzawa, SAPA1301—Isotype?.

Literatures: Ito (1936); Miyake & Takahashi (1906)

Notes: *Humulus lupulus* のべと病菌は Miyabe & Takahashi (1906) によって日本において初めて発見され, *Peronoplasmopara humuli* として新種記載された. その後, Wilson (1914) により *Pseudoperonospora* 属へ転属された. 本研究では, 本種の正基準標本を借用して再検討を行った. 結果, Miyabe & Takahashi (1906) の原記載と概ね一致した. また, 同じくウリ科に寄生する *Pseudoperonospora* 属菌である *Ps. cubensis* の形態と比較すると, 胞子のうの色に違いが見られ, *Ps. cubensis* と同じくオリーブ色を帯びる茶褐色ではあったが, 本種はくすみがかっていた.

Table 8 日本産Rosa sp.上の菌と海外産既知のバラ科寄生Peronospora属菌との形態比較

	P. sparsa (Francis 1981)	P. sparsa (Smith et al. 2014)	P. sparsa (Shin & Choi 2006) 韓国産	P. rubi (Mordue 1989)	P. potentillae-anserunae (Gäumann 1923) 原記載	P. potentillae-reptantis (Gäumann 1923) 原記載
分生子柄の長さ	400-600	295-620	400-650	200-300 (-650)	400-900	400-600
分生子柄の幅	4-6	4-6	10-15 (基部18μmまで)	5-8	5-7	5-8
分岐回数	3-4	3-4	6-7	4-6	3-7	4-6
末端小枝の長さ	12-16	5-23	8-20 (-35)	10-15	8-45	10-40
	淡褐色	-	オリーブ色～淡褐色	-	わずかに褐色	わずかに黄色
分生子の形	round or 卵形	やや 楕円形～卵形	やや 垂球形～広楕円形	-	広楕円形	広楕円形
分生子の長さ	18-24	14-22	20-25	18-21-24	(8-) 13-15.26-17 (-23)	(11-) 17-18.59-21 (-26)
分生子の幅	16-20	11-18	15-22	14-17-20	(8-) 11-13.6-15 (-20)	(9-) 15-16.06-19 (-23)
分生子の長さ/ 幅の比率	-	-	1.05-1.3	-	-	-

第 2 節 分子系統解析の結果

第 1 項 日本産ベト病菌各属内の系統関係

1. *Hyaloperonospora* 属

Hyaloperonospora 属内の系統関係を把握し、本研究により得られた日本産種の系統樹内での位置および近縁種を確かめるために、海外産種を含めた *Hyaloperonospora* 属内全体の分子系統樹を作成した。Lee et al. (2017) を参考にし、リボソーム DNA の ITS 領域およびミトコンドリア DNA の *cox2* 領域を用い、最尤法により系統樹を作成した。

ITS 領域の分子系統解析には、本研究により得た日本産 26 配列 (Table 1) に、GenBank から入手した海外産 *Hyaloperonospora* 属菌 43 配列、既知の日本産コマツナ上の *H. brassicae* (LC050224) およびアリッサム上の *H. lobulariae* (AB898680) (Table 2) を加え、外群を含めて計 73 タクサの 1165 サイトから成るデータセットが作成された。外群には、Constantinescu & Fatehi (2002) により本属に最も近縁であると示された *Perofascia* 属から、*Perofascia lepidii* (MF784723) および *Perofascia macanicola* (KY986672: タイプ由来) を用いた。最尤法により作成した系統樹は Fig. 2 に示した。ITS 領域の系統樹の結果から、アブラナ科のキャベツ (*Brassica oleracea* var. *capitata*), ブロッコリー (*B. oleracea* var. *italica*), ハクサイ (*B. rapa* var. *glabra*), コマツナ (*B. rapa* var. *perviridis*), ターサイ (*B. rapa* var. *narinosa*), ミズナ (*B. rapa* var. *nipposinica*), カラシナ (*B. juncea*) およびフウチョウソウ科のクレオメ (*Tarenaya hassleriana*) は、海外産 *Armoracia rusticana*, *B. campestris*, *B. oleracea* var. *italica*, *B. napus* 上の *H. brassicae* および *Tarenaya hassleriana* 上の *Hyaloperonospora* sp., 既知の日本産 *B. rapa* var. *perviridis* 上の *H. brassicae* と共にクレード (BS=90%) を形成した。また、ルッコラ (*Eruca vesicaria* subsp. *sativa*) 上の菌 (MUCC2462) は、海外産 *H. eruciae* とクレード (BS=100%) を形成した。

cox2 領域の分子系統解析には、本研究により得た日本産 33 配列 (Table 1) に、GenBank から入手した海外産 *Hyaloperonospora* 属菌 46 配列 (Table 2) を加え、外群を含めて計 82 タクサの 509 サイトから成るデータセットが作成された。外群には、Constantinescu & Fatehi (2002) により本属に最も近縁であると示された *Perofascia* 属から、*Perofascia lepidii* (MF784701, MF784702) および *Perofascia macaicola* (KY986667: タイプ由来) を用いた。最尤法により作成した系統樹は Fig. 3 に示した。*cox2* 領域の系統樹の結果から、本研究により得た全てのアブラナ科キャベツ (*Brassica oleracea* var. *capitata*) およびブロッコリー (*B. oleracea* var. *italica*) に寄生する菌は共にクレード (BS=64%) を形成し、その内に、11 配列 (MUCC2353, MUCC2354, MUCC2355, MUCC2478, MUCC2649, MUCC2650, MUCC2651, MUCC2652, MUCC2653, MUCC2654, DCB01) は共にサブク

クレード (BS=60%) を形成した。アブラナ科のハクサイ (*B. rapa* var. *glabra*), コマツナ (*B. rapa* var. *perviridis*), ターサイ (*B. rapa* var. *narinosa*), ミズナ (*B. rapa* var. *nipposinica*), カラシナ (*B. juncea*) およびフウチョウソウ科のクレオメ (*Tarenaya hassleriana*) は, 海外産 *B. rapa* subsp. *chinensis*, *B. campestris* 上の *H. brassicae* および *T. hassleriana* 上の *Hyaloperonospora* sp. とともにクレード (BS=80%) を形成し, キヤベツおよびブロッコリー上の菌から成るクレードと姉妹群となった。また, ルッコラ (*Eruca vesicaria* subsp. *sativa*) 上の菌 (MUCC2462) は, 海外産 *H. erucae* とクレード (BS=90%) を形成した。ナズナ (*Capsella bursa-pastoris*) 上の菌 (MUCC2485) は, 海外産 *H. parasitica* とクレード (BS=100%) を形成した。

2. *Peronospora* 属

最初に, *Peronospora* 属内の系統関係を把握し, 本研究により得られた日本産種の系統樹内での位置および近縁種を確かめるために, 海外産種を含めた *Peronospora* 属内全体の分子系統樹を作成した。rDNA の ITS 領域に基づく *Peronospora* 属と関連属菌の系統関係を調べた先行研究 (Voglmayr, 2003) を参考にし, 本研究においても ITS 領域を用いて最尤法により系統樹作成を行った。

系統樹に用いた *Peronospora* 属菌のデータセットは, 本研究により得た日本産 31 配列 (Table 1) に, GenBank から入手した Voglmayr (2003) の系統樹データセット中の *Peronospora* 属菌 61 配列, 既知の日本産 *P. destructor* (AB021712), *P. potentillae* (AB772036), *P. dianthicola* (AB675726), *P. statices* (LC099972) の 4 配列, およびタイプ由来の配列を含むその他 47 配列 (Table 3) を加えて作成した。結果, 外群を含めて計 149 タクサの 1074 サイトから成るデータセットが作成された。外群には, 先行研究 (Voglmayr, 2003) を参考にし, べと病菌と同じく Peronosporaceae 科に属する疫病菌の *Phytophthora* 属菌から *Ph. infestans* (AF266779), *Ph. nicotianae* (AF266776), *Ph. litchii* (AY198308) の 3 配列を選び, さらに *Peronospora* 属に近縁である *Pseudoperonospora* 属菌から *Ps. cubensis* (AY198306), *Ps. humuli* (AY198304), *Ps. urticae* (AY198307) の 3 配列を選び, これら計 6 配列を用いた。Voglmayr (2003) のデータセットのうち, 論文中でも述べられている通り, マメ科 *Trifolium* 属を宿主とする *P. trifolii-alpestris* (AY198237), *P. trifolii-hybrid* (AY198235), *P. trifolii-minoris* (AY198233), *P. trifolii-pratensis* (AY198236), *P. trifolii-repentis* (AY198234) の塩基配列内には複数のインサクション領域が存在し, そのためにアライメントが困難であったため, 本研究ではこれら 5 配列はデータセットから除外した。また, バラ科を宿主とする *Pe. oblatipora* (KT795478) の塩基配列内にも複数の目立ったインサクション領域が見られたが, アライメントには支障がなかったため, 本種に関してはこれらのインサクション領

域を含めてデータセットに用いた。最尤法により作成した系統樹は、全体の図を Fig. 4 に、拡大した系統樹の基部を Fig. 5 に、系統樹の末端部を Fig. 6 に示した。

ITS 領域における系統樹 (Fig. 4; Fig. 5; Fig. 6) の結果から、バラ科、マツムシソウ科、シソ科、ハマウツボ科、アカネ科、ムラサキ科、マメ科、オミナエシ科、スマレ科、オオバコ科、ゴマノハグサ科、フウロソウ科、ケシ科、イソマツ科、タデ科、ヒガンバナ科、スベリヒユ科、ナデシコ科、ヒユ科、ナス科、トウダイグサ科、ユキノシタ科、キンポウゲ科、メギ科の計 24 科に寄生するべと病菌の系統関係を把握し、本研究で得られた日本産種の系統的位置を明確にすることができた。海外の先行研究 (Voglmayr, 2003; Göker et al., 2009) と同様に、種は植物科毎にクレードを形成したが、系統樹の末端ではキンポウゲ科、ナデシコ科、ケシ科、オオバコ科等、複数の宿主植物科から成るクレードを形成した。

日本産種も海外産種と同様に、宿主植物の科に従って系統が分かれることが示された。バラ (*Rosa* sp.) 上の菌 (MUCC2382) はバラ科を宿主とするクレード内に、*P. sparsa*, *P. potentillae-anserinae*, *P. potentillae-reptantis* とともにサブクレード (BS=72%) を形成した。アカネ科寄生の菌から成るクレードは、ハマウツボ科、シソ科、バラ科、マツムシソウ科寄生の菌 (folicolous downy mildews: 花器でのみ胞子形成するべと病菌) から成るクレードと姉妹群を形成し、アカネ科ヤエムグラ (*Galium aprium* var. *echinospermon*) 上の菌 (MUCC2409) は、海外産 *P. aparines* とサブクレード (BS=88%) を形成した。マメ科、ムラサキ科、オミナエシ科に寄生する菌はともにクレードを形成した。そのクレード内では、マメ科ダイズ (*Glycine max* subsp. *max*) 上の 2 サンプル (MUCC2365, MUCC2487) は、GenBank に登録されている日本産ダイズ上の *P. manshurica* (AB021711) および海外産 *Glycine soja* 上の *P. manshurica* とクレード (BS=100%) を形成した。マメ科エンドウ (*Pisum sativum*) 上の 2 サンプル (MUCC2333, MUCC2334) は、BLAST 検索により *P. cf. viciae* と塩基配列が 100%一致し、系統樹においても本種とクレードを形成した。一方、*P. viciae* とは数塩基異なった。また、ムラサキ科キュウリグサ (*Trigonotis peduncularis*) 上の菌 (MUCC2409) は、海外産 *P. trigonotidis* と共にクレード (BS=100%) を形成し、マメ科 *Astragalus cicer* 上の *P. astragalina* とは姉妹群を形成した。オオバコ科タチイヌノフグリ (*Veronica arvensis*) 上の菌 (MUCC2484) は、*P. arvensis*, *P. grisea*, *P. agrestis* から成るオオバコ科クレード内に、海外産 *P. agrestis* と 89%の高い BS 支持率を得てサブクレードを形成した。シソ科バジル (*Ocimum bacilicum*) 上の 6 サンプルは、タイプ由来の *P. belbahrii* とクレードを形成した。シソ科コリウス (*Coleus scutellanoides*) 上の菌 (MUCC2465, MUCC2466) は、海外産 *Coleus scutellanoides* 上の *P. belbahrii* とクレード (BS=98%) を形成し、*Ocimum bacilicum* 上の *P. belbahrii* とは姉妹群となった。オオバコ科オオバコ (*Plantago asiatica*) 上の菌の 2 サンプル (MUCC2481, D647) は、海外産 *Plantago major* 上の *P. alta* とクレード (BS=100%) を形成したが、その内側にサブクレード (BS=90%) ととして示された。イソマツ科スターチス (*Limonium* sp.) 上の菌は、既知の日本産スターチス上の菌 (LC099972) とクレードを形成し、ヒガンバナ科寄生

の *P. destructor* とタデ科寄生の *P. polygoni* から成るクレードの基部に位置した。国内の様々な場所から収集したヒガンバナ科のネギ (*Allium fistulosum*) およびタマネギ (*Allium cepa*) 上の菌は全て配列が一致し、既知の GenBank に登録されている日本産ニラ (*Allium tuberosum*) 上の *P. destructor* とクレード (BS=100%) を形成した。ヒユ科アカザ (*Chenopodium album*) 上の菌は、BLAST 検索により海外産 *P. variabilis* と %の相同性を示し、系統樹上では本種とクレード (BS=100%) を形成した。また、ヒユ科ホウレンソウ (*Spinacia oleracea*) 上の 2 サンプル (DHR01, DHR03) は、海外産 *Spinacia oleracea* 上の *P. effusa* とクレード (BS=72%) を形成した。また、ケシ科 *Corydalis* 属上の菌とトウダイグサ科上の *P. esulae* がクレードを形成した。そのクレード内に、ムラサキケマン (*Corydalis incisa*) 上の菌の 3 配列 (MUCC2486, D640, D646) は共に独立したサブクレード (BS=86%) を形成し、ナガミノツルケマン (*Corydalis raddeana*) 上の菌 (MUCC2489) に関しても、既知の *Corydalis speciosa* および *Corydalis ochotensis* 上の *P. corydalis* から成るクレードとは異なる単系統群として示された。

上記の *Peronospora* 属内全体の ITS 領域を用いた系統解析の結果から、本研究で得た種の塩基配列のうち、より詳細な系統解析が必要な種に関しては、さらに近縁な海外産種の配列を増加した ITS 系統樹を作成し、卵菌類の種を識別するために有効な (Hudspeth et al., 2000; Choi et al., 2015a) 種バーコード領域であるミトコンドリア DNA の *cox1* 領域および *cox2* 領域を用いた系統樹の作成を行った。

バラ科クレードの系統解析

バラ科に寄生する *Peronospora* 属菌は、形態的差異による種の境界決定が困難であり、分類については現在も論争が続いているが、近年、この問題の解決のために分子系統解析が有効であることが示された (Petrželová, et al., 2017)。そこで、本研究においても、ITS 領域、*cox1* 領域、*cox2* 領域の複数遺伝子領域を用いた詳細な分子系統解析を行うことで、日本産バラ上菌と海外産バラ科上菌との比較を行った。

ITS 領域の分子系統解析には、本研究により得られたバラ上菌の塩基配列データ (MUCC2382) (Table 1) に、GenBank から入手したバラ科上の *Peronospora* 属菌を含む Petrželová et al. (2017) のデータセット 34 配列、および既知の日本産のポテンティラ (*Potentilla nepalensis*) 上の *P. potentillae* (AB772036) を加え、外群を含めて計 38 タクサの 771 サイトから成るデータセットを作成した。最大節約法による系統解析では、ギャップは missing data として扱い、ステップ数 318 の最大節約系統樹が 5 個作成された。これら 5 個の中のひとつの系統樹を Fig. 7 に示した。系統樹の信頼性を示す CI 値は 0.648536, RI 値は 0.824268, RC 値は 0.606537 であった。最尤法により得られた系統樹は Fig. 8 に示した。2 種類の方法で作成した系統樹の樹形を比較すると、*P. oblatiispora* (KT795478) と *P. knautiae* (AY198302) の位置が異なっていた。*P. oblatiispora* (KT795478)

は、最大節約系統樹では内群の最も基部に位置したのに対して、最尤系統樹ではバラ科を宿主とする菌のクレードの基部に位置した。 *P. knautiae* (AY198302) は、最大節約系統樹ではアカネ科クレードの基部に位置したのに対して、最尤系統樹では *floicolous downy mildews* のクレードの基部に位置した。 また、最尤系統樹ではバラ科を宿主とする菌のクレード内に、 *Sanguisorba officinalis* 上の *P. sparsa* から成るサブクレードを形成したが、最大節約系統樹では形成されなかった。 ITS 領域を用いた系統解析の結果、最大節約系統樹と最尤系統樹の両系統樹において、日本産バラ上の菌 (MUCC2382) はバラ科を宿主とするクレード内に、 *Rosa mutiflora* 上の *P. sparsa*, *Potentilla reptans* 上の *P. sparsa*, *Potentilla anserina* 上の *P. potentillae-anserinae*, *Potentilla reptans* 上の *P. potentillae-reptantis* とともにサブクレードを形成した。 また、既知の日本産ポテンティラ (*Potentilla nepalensis*) 上の *P. potentillae* (AB772036) は、両系統樹において海外産 *Potentilla sterilis* 上の *P. potentillae-sterilis* とクレードを形成した。 日本産ワレモコウ (*Sanguisorba officinalis*) 上の *Peronospora* sp. (AB689681) は、最尤系統樹では海外産 *Sanguisorba officinalis* 上の *P. sparsa* とサブクレードを形成した。

cox1 領域の分子系統解析には、本研究により得たバラ上菌の塩基配列データ (MUCC2382) (Table 1) に、GenBank から入手した Petrželová et al. (2017) のデータセットのバラ科上 *Peronospora* 属菌 12 配列と外群 *Pseudoperonospora humuli* (KJ140931), *Ps. cubensis* (KJ140922) を加え、計 15 タクサの 660 サイトから成るデータセットを作成した。 最大節約法による系統解析では、ギャップは missing data として扱い、ステップ数 158 の最大節約系統樹が 1 個作成され、この系統樹を Fig. 9 に示した。 系統樹の信頼性を示す CI 値は 0.829268, RI 値は 0.890052, RC 値は 0.771754 であった。 最尤法により得られた系統樹は Fig. 9 に示した。 2 種類の方法で作成した系統樹の樹形を比較すると、 *P. potentillae-sterilis* (KJ654088) の位置が異なり、最大節約系統樹では *P. agrimoniae* クレードの姉妹群となったが、最尤系統樹では *P. agrimoniae* クレードの基部に位置した。 cox1 領域を用いた系統解析の結果、バラ上の菌 (MUCC2382) は最大節約系統樹と最尤系統樹の両系統樹において、 *P. sparsa*, *P. rubi*, *P. potentillae-anserinae*, *P. potentillae-reptantis*, *P. sanguisorbae*, *P. alchemillae* とともにクレードを形成し、その基部に位置し、独立した単系統群であることが示された。 また、BLAST 検索の結果による塩基配列の相同性は、 *P. rubi* (KJ654093), *P. potentillae-reptantis* (KJ654087), *P. sanguisorbae* (KJ654138), *P. alchemillae* (KJ654124) の塩基配列と 97% (21 塩基違い), *P. sparsa* (MG552673) と 96% (22 塩基違い) であった。 このことから、日本産バラ上菌の cox1 領域の塩基配列は既知の海外産バラ科上菌とは一致せず、異なることが分かった。

cox2 領域の分子系統解析は、本研究で得たバラ上の菌の塩基配列データ (MUCC2382) に、GenBank から入手した Petrželová et al. (2017) のデータセットの *Peronospora* 属菌 12 配列と外群 *Pseudoperonospora humuli* (KJ140790), *Ps. cubensis* (KJ140848) を加え、計 15 タクサの 549 サイトから成るデータセットを作成した。 最大節約法による系統解

析では、ギャップは *missing data* として扱い、ステップ数 163 の最大節約系統樹が 1 個作成され、この系統樹を Fig. 10 に示した。系統樹の信頼性を示す CI 値は 0.745763, RI 値は 0.861751, RC 値は 0.703147 であった。最尤法により得られた系統樹は Fig. 10 に示した。2 種類の方法で作成した系統樹の樹形は一致した (Fig. 10)。cox2 領域を用いた系統解析の結果、バラ上の菌 (MUCC2382) は最大節約系統樹と最尤系統樹の両系統樹において *P. sparsa*, *P. rubi*, *P. potentillae-anserinae*, *P. potentillae-reptantis*, *P. sanguisorbae*, *P. alchemillae* とともにクレードを形成し、その基部に位置する独立した単系統群であることが示され、cox1 領域の分子系統解析と同様の結果が得られた。また、BLAST 検索の結果による塩基配列の相同性は、*P. sanguisorbae* (DQ365729) と 97% (20 塩基違い), *P. rubi* (KJ654242) と 96% (22 塩基違い), *P. potentillae-reptantis* (KJ654236) と 96% (23 塩基違い), *P. sparsa* (MG552674) と 96% (26 塩基違い), *P. sanguisorbae* (KJ654287) および *P. alchemillae* (KJ654273) と 95% (27 塩基違い) であった。このことから、日本産バラ上の菌の cox2 領域の塩基配列は既知の海外産バラ科上の菌とは一致せず、異なることが分かった。

末端クレード (ケシ科, イソマツ科, タデ科, ヒガンバナ科, スベリヒユ科, ナデシコ科, ヒユ科, ナス科, トウダイグサ科, ユキノシタ科, キンポウゲ科, メギ科, オオバコ科から成る) の系統解析

本研究および先行研究 (Voglmayr, 2003) の ITS 領域に基づく *Peronospora* 属内全体の系統解析により示された, ケシ科, イソマツ科, タデ科, ヒガンバナ科, スベリヒユ科, ナデシコ科, ヒユ科, ナス科, トウダイグサ科, ユキノシタ科, キンポウゲ科, メギ科, オオバコ科に寄生する菌から成る末端のクレード (Fig. 6) に含まれる種におけるミトコンドリア DNA の cox1 領域および cox2 領域を用いた系統解析を行った。

ケシ科に寄生する *Peronospora* 属菌は形態的特徴のみで種を識別することが困難であるため, Voglmayr et al. (2014) は *Papaver* 属上の *P. arborescens* において cox1 領域および cox2 領域の複数遺伝子領域を用いた分子系統解析を行った結果, 同一とされていた種が宿主毎に異なる単系統群として示され, 新種記載された。そこで, 本研究においても cox1 領域および cox2 領域の系統解析を行い, ケシ科 *Corydalis* 属のミヤマキケマン, ムラサキケマンおよびナガミノツルケマン上のべと病菌の多様性を見出すことを目的とした。

cox1 領域の分子系統解析には, 本研究で得たケシ科, ヒユ科, ヒガンバナ科上の菌の 11 配列に, GenBank から入手した 75 配列 (Table 4) を加え, 外群を含めて計 88 タクサの 650 サイトから成るデータセットを作成した。外群には, Voglmayr et al. (2014) を基に, *Pseudoperonospora cannabina* (KJ651338) と *Ps. cubensis* (KJ651339) を用いた。最尤法により得られた系統樹は Fig. 11 に示した。cox1 領域の系統樹の結果から, 国内の様々な場所から収集したヒガンバナ科のネギ (*Allium fistulosum*) およびタマネギ (*Allium cepa*)

上の菌 (MUCC2356, MUCC2358, DNG01, DNG02) は全て配列が一致し, 海外産 *Allium cepa* 上の *P. destructor* とクレード (BS=100%) を形成した. また, ケシ科 *Corydalis* 属上の菌は共にクレードを形成し, その内でムラサキケマン (*C. incisa*) 上の菌 (MUCC2388) およびミヤマキケマン (*C. pallida*) 上の菌 (MUCC2486, D640, D646) は, 共に独立したクレード (BS=100%) を形成し, 既知の *Corydalis* 属上の菌の *P. corydalis* および *P. corydalis-intermediae* とは異なる系統群であることが分かった. ナガミノツルケマン (*C. raddeana*) 上の菌 (D645) においても, 既知種とは異なる単系統群として示され, ムラサキケマンおよびミヤマキケマン上の菌から成るクレードと姉妹群を形成した. また, ホウレンソウ (*Spinacia oleracea*) 上の菌は, 様々な国から採集された *P. effusa* から成るクレード (BS=98%) に含まれた.

cox2 領域の分子系統解析には, 本研究で得たケシ科, ヒユ科, ヒガンバナ科, イソマツ科上の菌の 17 配列に, GenBank から入手した 78 配列 (Table 4) を加え, 外群を含めて計 97 タクサの 508 サイトから成るデータセットを作成した. 外群には, Voglmayr et al. (2014) を基に, *Pseudoperonospora cannabina* (KJ651402) と *Ps. cubensis* (KJ651403) を用いた. 最尤法により得られた系統樹は Fig. 12 に示した. cox2 領域の系統樹の結果から, 国内の様々な場所から収集したヒガンバナ科のネギ (*Allium fistulosum*) およびタマネギ (*Allium cepa*) 上の菌 (MUCC2332, MUCC2356, MUCC2358, MUCC2497, DNG01, DNG02) は全て配列が一致し, 海外産 *P. destructor* とクレード (BS=100%) を形成した. しかしながら, 海外産種とは数塩基の差異が見られた. また, ケシ科ムラサキケマン (*C. incisa*) 上の菌 (MUCC2388) およびミヤマキケマン (*C. pallida*) 上の菌 (MUCC2486, D640, D646) は, 共に独立したクレード (BS=100%) を形成し, キンポウゲ科に寄生する種から成るクレードと姉妹群を形成した. ナガミノツルケマン (*C. raddeana*) 上の菌 (MUCC2489, D645) も独立したクレード (BS=100%) を形成した. ムラサキケマンとミヤマキケマンの菌から成るクレードおよびナガミノツルケマン上の菌から成るクレードは, 既知のケシ科 *Corydalis* 属上の *P. corydalis* および *P. corydalis-intermediae* とは離れたところに位置し, 異なる系統群であることが示された. また, 日本産ホウレンソウ上の菌の 2 配列 (DHR01, DHR03) は数塩基異なっていたが, とともに様々な国から採集された *P. effusa* から成るクレード (BS=60%) に含まれた.

3. *Plasmopara* 属と関連属菌

Plasmopara 属と関連属菌の分子系統解析には, rDNA の LSU (D1/D2) 領域およびミトコンドリア DNA の cox2 領域の塩基配列に基づく最尤系統樹を作成した. *Plasmopara* 属を含め, 洋ナシ形の吸器を持つ属は, rDNA ITS 領域の塩基配列内に同一の塩基配列から成る繰り返し領域が存在し, そのために ITS 領域を用いた系統解析は困難であることが知ら

れている (Thines, 2007). そのため, 海外における *Plasmopara* 属菌の系統解析には主に LSU 領域が用いられており, GenBank へ登録されている配列数も多い. そこで, 本研究においても, LSU 領域を用いた.

LSU 領域の分子系統解析には, 本研究により得た日本産 *Plasmopara* 属菌の 16 配列および *Paraperonospora* 属菌の 3 配列 (Table 1.) に, GenBank から入手した *Plasmopara* 属菌 (タイプ種 *Pl. nivea* を含む) 52 配列および関連属菌 15 配列 (Table 5) の塩基配列データを加え, 外群 2 配列を含めた計 88 タクサの 636 サイトから成るデータセットを作成した. 外群には, Voglmayr et al. (2004) を参考にし, *Phytophtho infestans* (AF119602) と *Ph. nicotianae* (DQ361241) を用いた. 作成した最尤系統樹は Fig. 13 に示した. LSU 領域の塩基配列に基づく系統解析の結果, 海外の先行研究 Voglmayr et al. (2004) と同様に, 各属毎にクレードを形成し, *Plasmopara* 属菌は単系統群として示された. キク科ヒマワリ (*Helianthus annuus*) 上の 5 サンプル (MUCC2468, MUCC2469, MUCC2470, MUCC2471, MUCC2472) は, 海外産 *Helianthus annuus* 上の *P. halstedii* と共にクレード (BS=100%) を形成した. しかしながら, そのクレード内に日本産種のみから成るサブクレード (BS=98%) を形成し, 海外産 *P. halstedii* とは姉妹群として示された. また, フウロソウ科ゲンノショウコ (*Geranium thunbergii*) 上の菌 (MUCC2389, MUCC2482) は, 海外産 *G. nepalense* ssp. *thunbergii* および *G. carolinianum* 上の *P. wilsonii* とクレード (BS=100%) を形成した. 一方, フウロソウ科アメリカフウロ (*G. carolinianum*) 上の菌 (MUCC2390) は, フウロソウ科クレードの基部に位置し, 単系統群として示された. ブドウ科の栽培ヨーロッパブドウ (*Vitis vinifera*) 上の菌 (MUCC2363, MUCC2386, DBD01) は, USA 産およびヨーロッパ国産の栽培 *V. vinifera* 上の *P. viticola* と共にクレード (BS=90%) (*P. viticola* クレード 1) を形成した. しかしながら, そのクレード内に日本産種のみから成るサブクレード (BS=96%) を形成した. また, *P. viticola* クレード 1 は, USA 産の *P. viticola* 固有種から成るクレード (*P. viticola* クレード 2) と姉妹群となった. USA 産の野生 *V. riparia* 上の *P. viticola* は, *P. viticola* 全体のクレードの最も基部に位置した. ウリ科アレチウリ (*Sicyos angulatus*) 上の菌 (MUCC2490) は, アオイ科 *Abutilon theophrasti* 上の *P. skvortzovii* と姉妹群を形成し, 独立した単系統群として示された. ツリフネソウ科キツリフネ (*Impatiens noli-tangere*) 上の菌 (MUCC2483) は, 海外産 *Impatiens noli-tangere* 上の *P. obducens* と共にクレード (BS=78%) を形成したが, 海外産種とは数塩基の違いが見られた. また, キク (*Chrysanthemum morifolium*) 上の菌 (MUCC2357, MUCC2384, MUCC2492) は, *Paraperonospora* 属クレードに属し, 海外産 *Paraperonospora minor* と共にクレード (BS=98%) を形成した.

cox2 領域の分子系統解析には, 本研究により得た日本産 *Plasmopara* 属菌 23 配列および *Paraperonospora* 属菌 3 配列 (Table 1.) に, GenBank から入手した *Plasmopara* 属菌 (タイプ種 *P. nivea* を含む) 25 配列およびその関連属菌の 9 配列 (Table 5) の塩基配列データを加え, 外群 2 配列を含めた計 67 タクサの 508 サイトから成るデータセットを作成し

た. 外群には, Voglmayr et al. (2004) を参考にし, *Phytophthora infestans* (DQ365743) と *Ph. nicotianae* (DQ365750) を用いた. 最尤法により得られた系統樹は Fig. 14 に示した. *cox2* 領域の塩基配列に基づく分子系統解析の結果, *Plasmopara* 属菌は単系統群として示されず, *P. australis* が内群の最も基部に位置する異なるクレードとして示された. しかしながら, その他の関連属菌に関しては, 各属毎にクレードを形成した. キク科ヒマワリ (*Helianthus annuus*) 上の 5 サンプル (MUCC2468, MUCC2469, MUCC2470, MUCC2471, MUCC2472) は, 海外産 *Helianthus annuus* 上および *Gerbera jasmonii* 上の *P. halstedii* と共にクレード (BS=100%) を形成した. しかしながら, *G. jasmonii* 上の *P. halstedii* は, *H. annuus* 上 *P. halstedii* とは数塩基異なるところに位置した. ウリ科アレチウリ (*Sicyos angulatus*) 上の菌 (MUCC2490, D653) は, *P. obducens* クレードと姉妹群となり, 独立したクレード (BS=100%) として示された. ツリフネソウ科キツリフネ (*Impatiens noli-tangere*) 上の菌 (MUCC2483, D637, D652) は, 海外産 *Impatiens noli-tangere* 上の *P. obducens* とクレード (BS=100%) を形成したが, 数塩基の違いがみられた. フウロソウ科ゲンノショウコ (*Geranium thunbergii*) 上の菌 (MUCC2389, MUCC2482_2, D624, D650, D651) は, フウロソウ科クレード内に, 独立したクレード (BS=100%) を形成した. 一方, アメリカフウロ上の菌 (MUCC2390) およびゲンノショウコ上の菌 (MUCC2482) は, フウロソウ科クレードの基部に位置し, 独立したクレード (BS=100%) を形成した. ブドウ科の栽培ヨーロッパブドウ (*Vitis vinifera*) 上の菌 (MUCC2363, MUCC2385, MUCC2386, MUCC2656, DBD01, DBD02) は, USA 産およびヨーロッパ産の栽培 *V. vinifera* 上の *P. viticola* と共にクレードを形成した. しかしながら, USA 産の *P. viticola* 固有種のクレードおよび USA 産の野生 *Vitis* 属種上の *P. viticola* とは異なる系統であることが示された. また, キク (*Chrysanthemum morifolium*) 上の菌 (MUCC2357, MUCC2384, MUCC2492) は, *Paraperonospora* 属クレード (BS=84%) 内に, 単独のクレード (BS=92%) として示された.

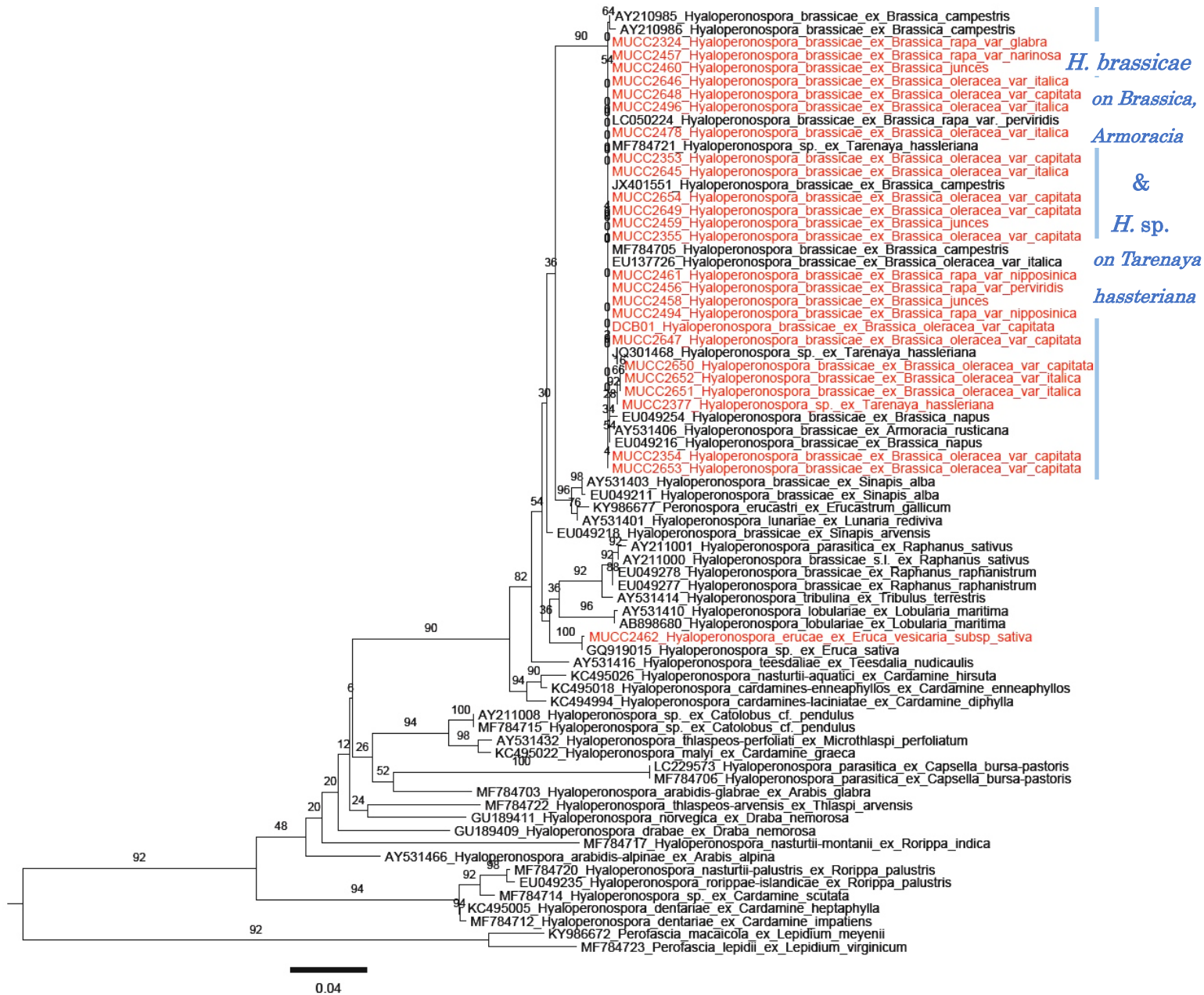


Fig. 2 *Hyaloperonospora* 属内の ITS 領域の最尤系統樹

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得た配列名を赤色で示した。

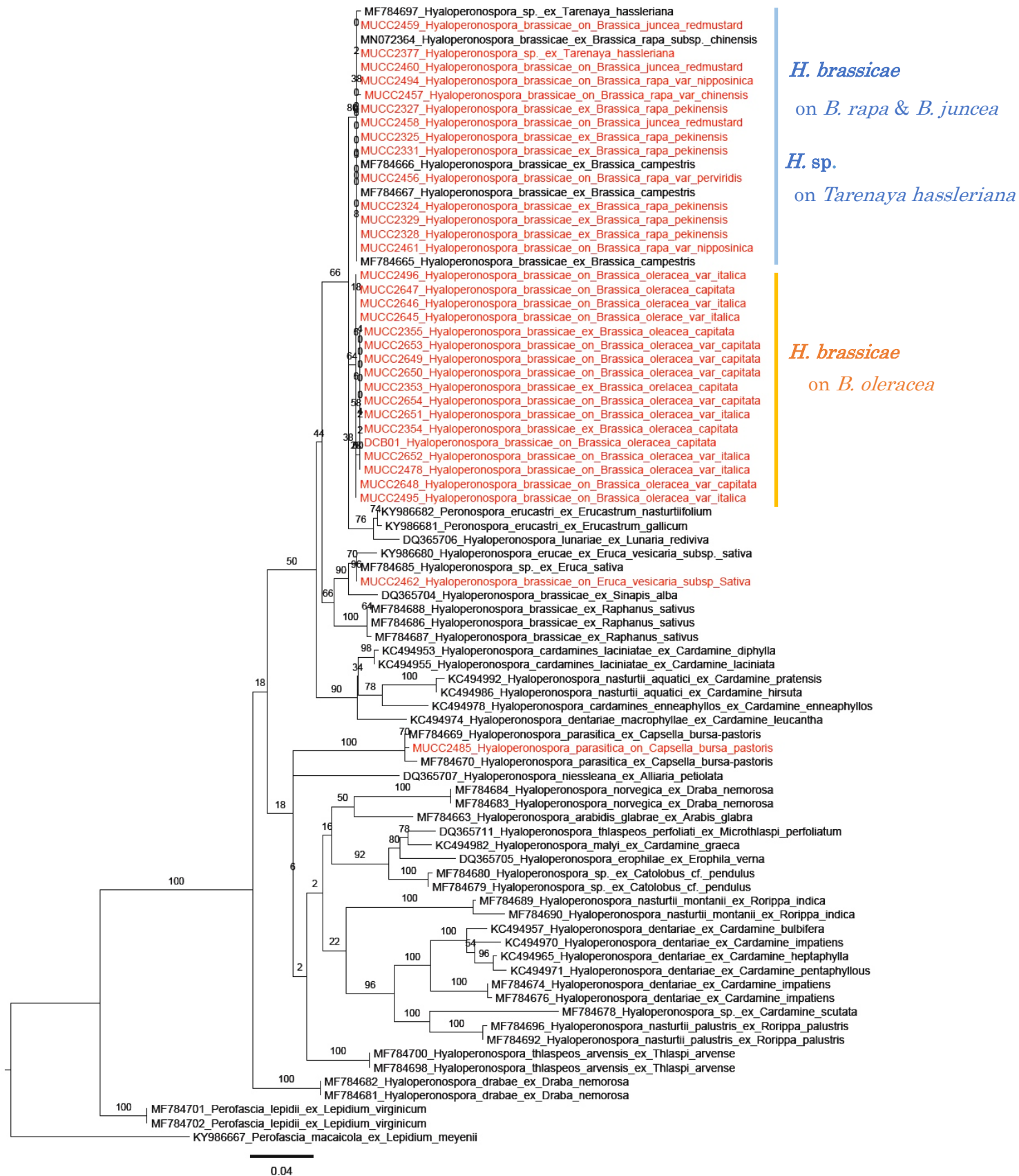


Fig. 3 *Hyaloperonospora* 属内の *cox2* 領域の最尤系統樹

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得た配列名を赤色で示した。

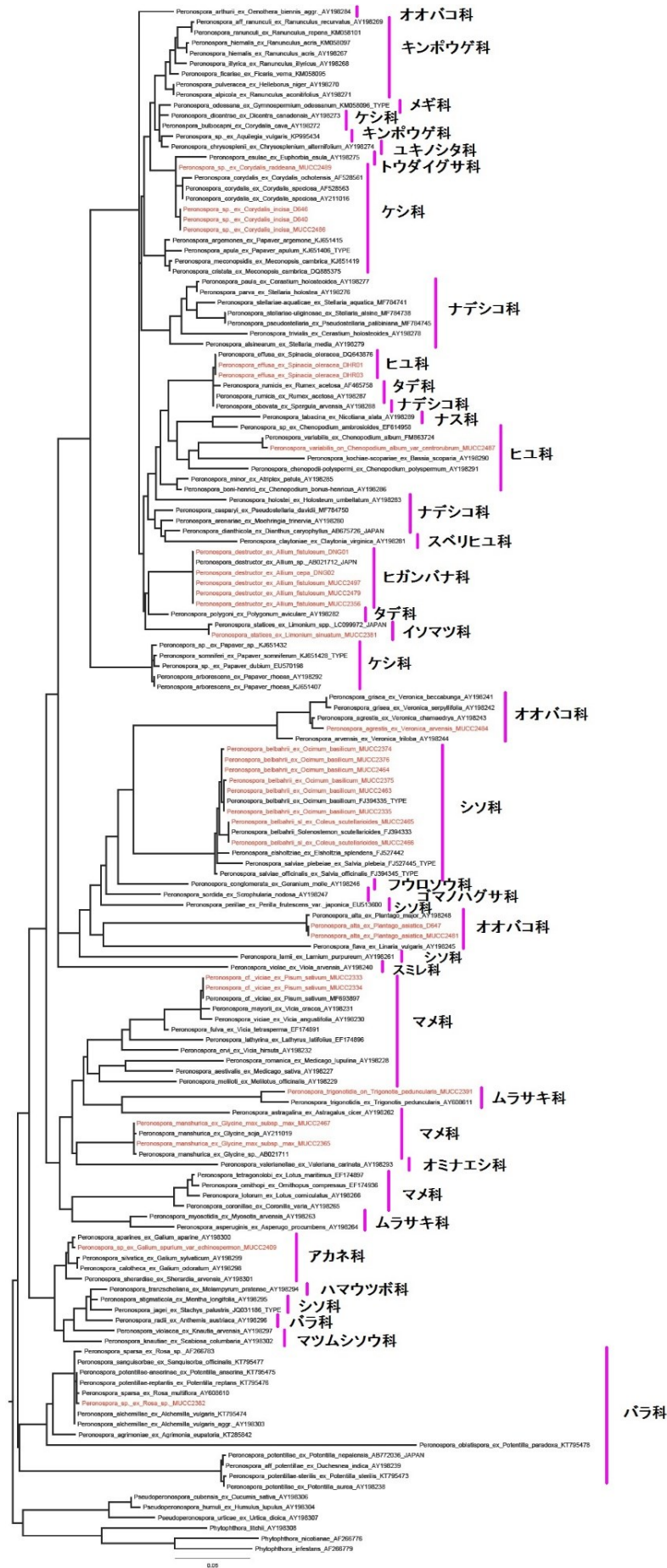


Fig. 4 *Peronospora* 属内全体の ITS 系統樹の概観

本研究により得られた配列は赤色で示した。

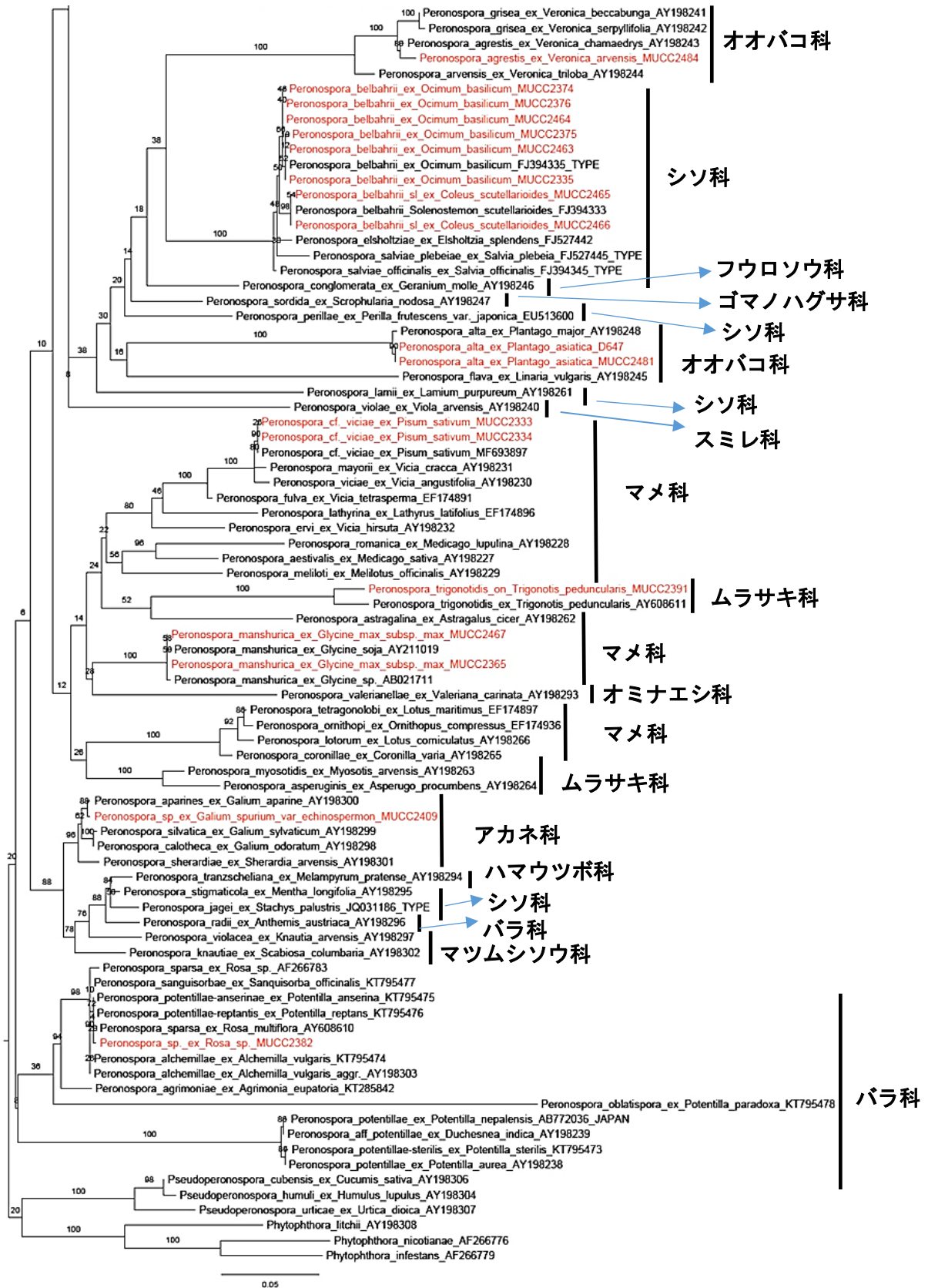


Fig. 5 *Peronospora* 属内全体の ITS 系統樹 (Fig. 4) の基部

各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得られた配列名を赤色で示した。

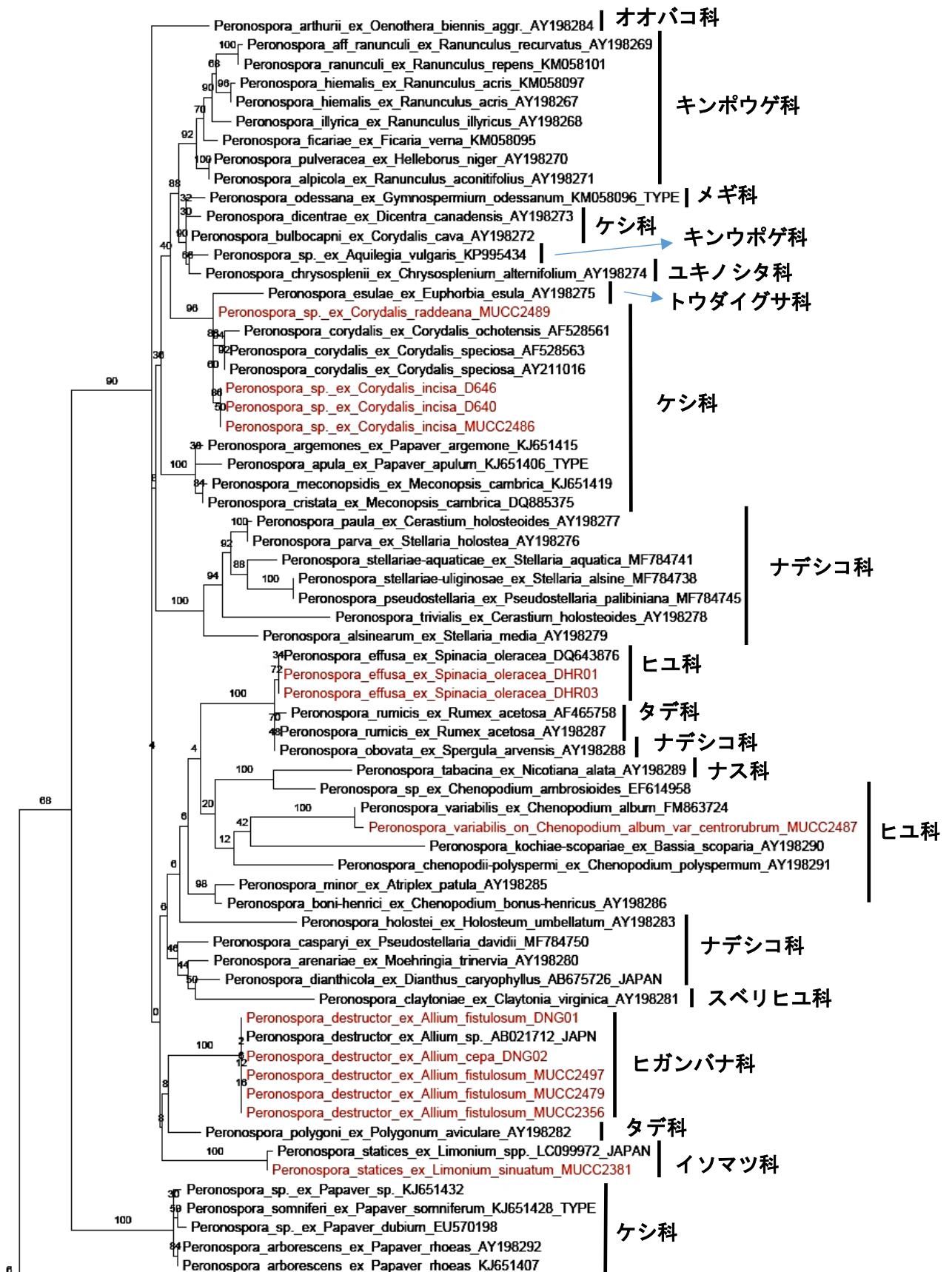


Fig. 6 *Peronospora* 属内全体の ITS 系統樹 (Fig. 4) の末端

各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得られた配列名を赤色で示した。

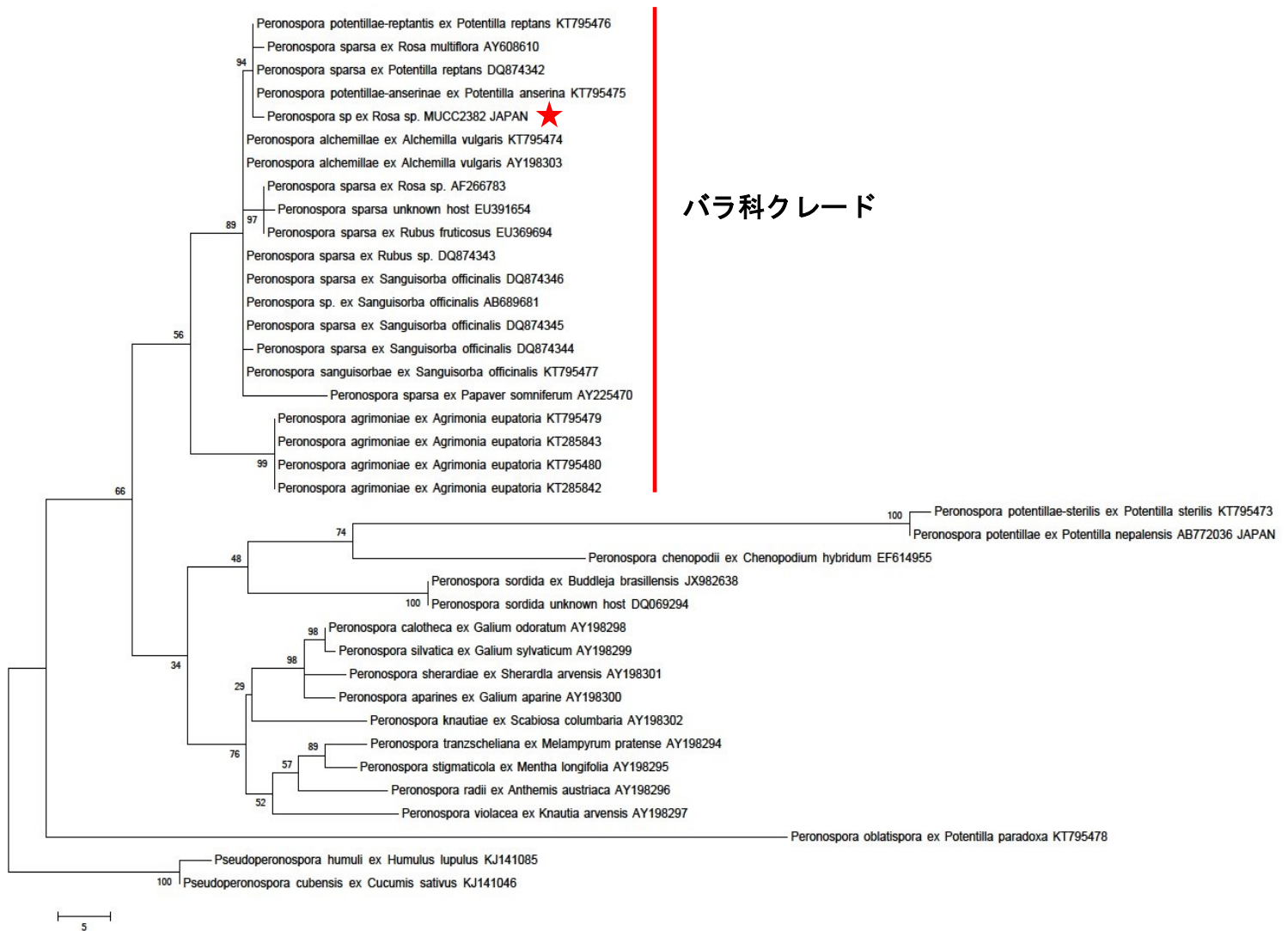


Fig. 7 バラ科に寄生する *Peronospora* 属菌の ITS 領域の最大節約系統樹

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得たバラ上の菌を赤色の星マークで示した。CI 値は 0.648536, RI 値は 0.824268, RC 値は 0.606537 であった。

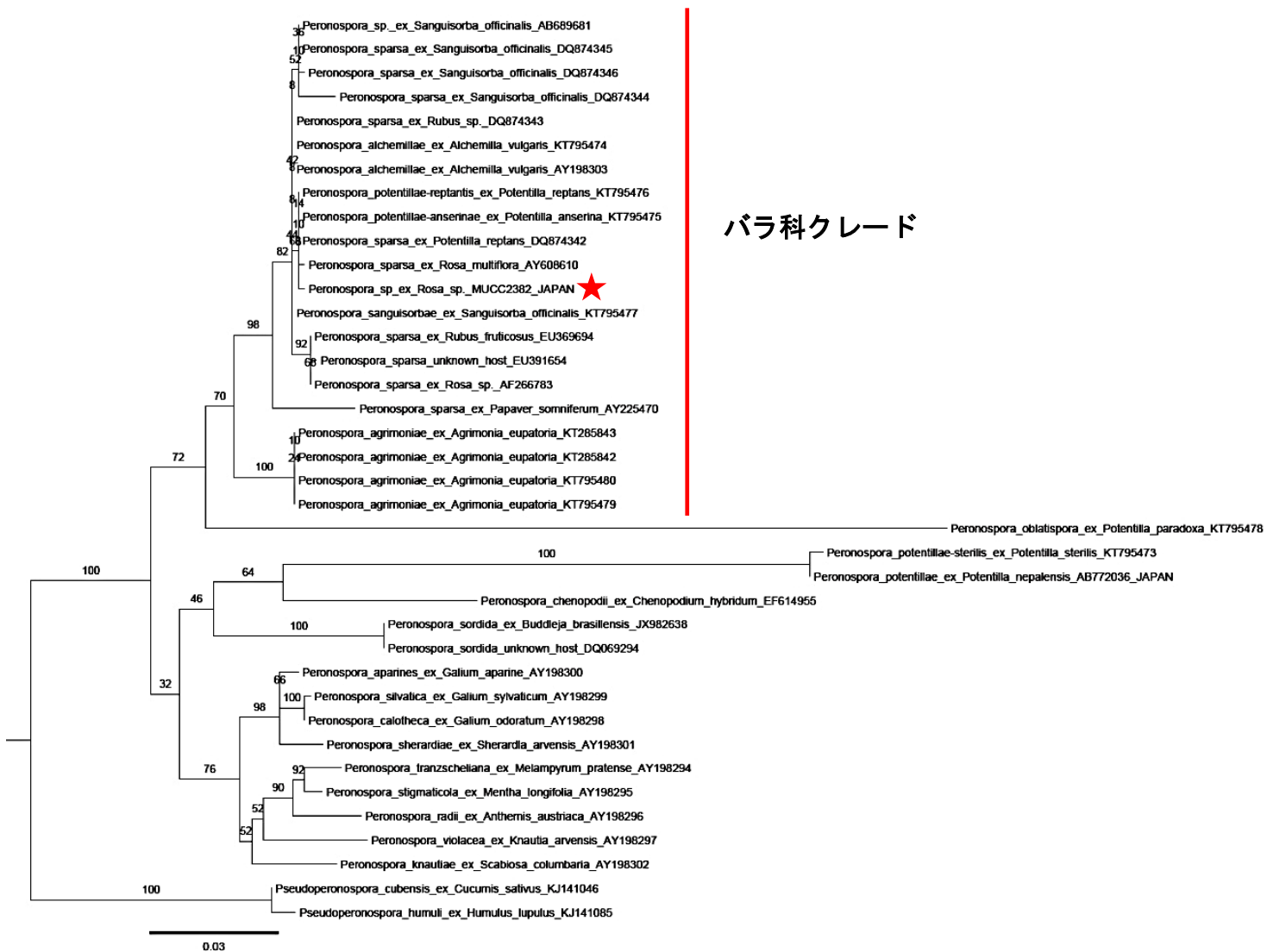


Fig. 8 バラ科に寄生する *Peronospora* 属菌の ITS 領域の最尤系統樹

各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得たバラ上の菌を赤色の星マークで示した。

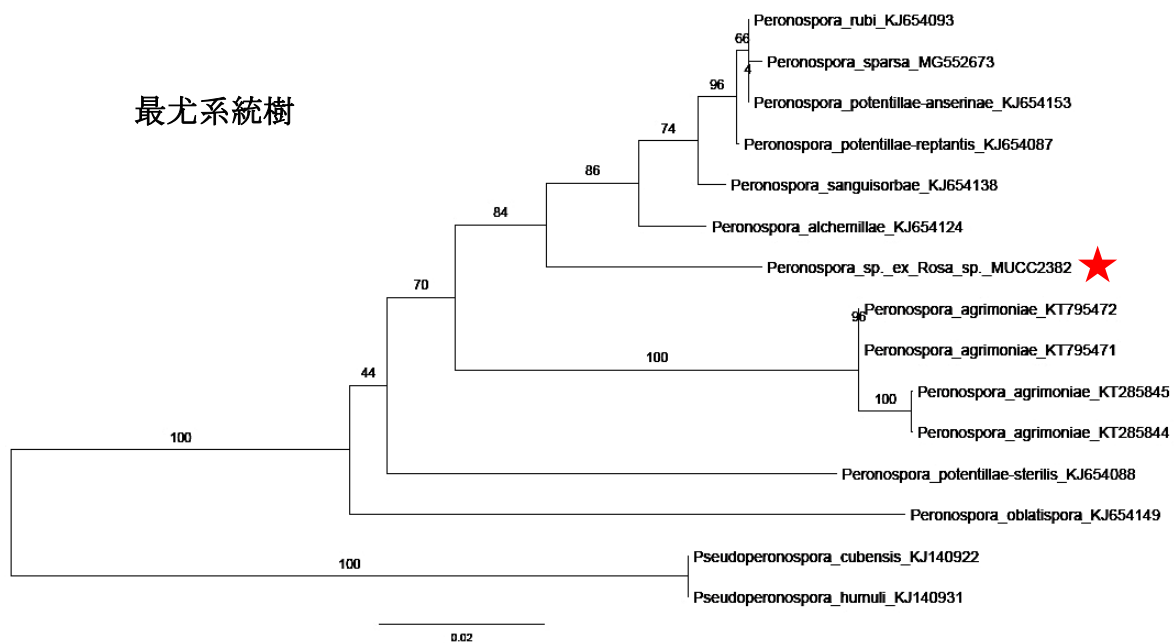
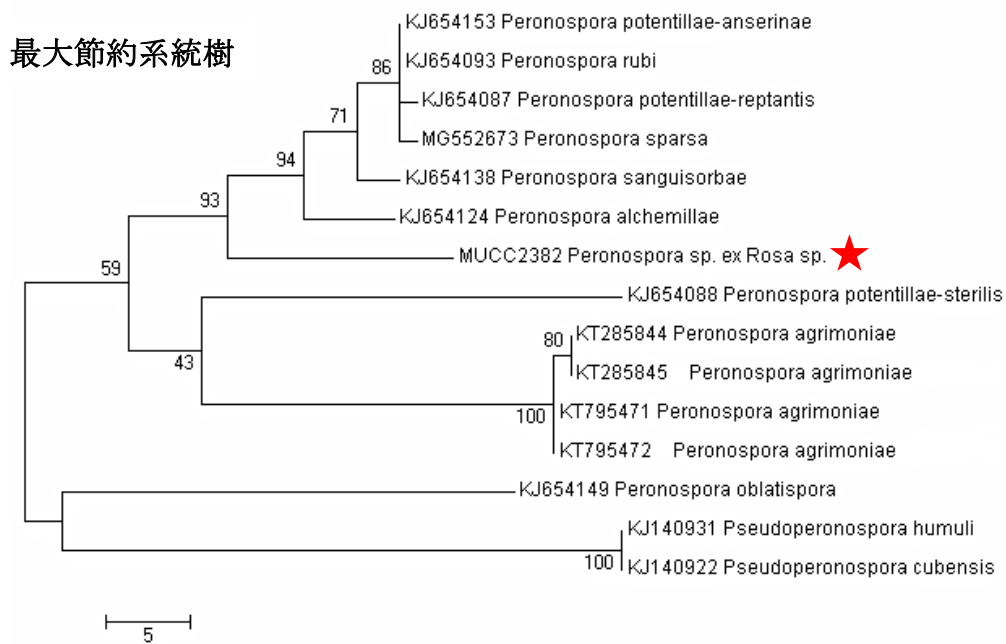


Fig. 9 バラ科に寄生する *Peronospora* 属菌の *cox1* 領域の最大節約系統樹と最尤系統樹
 系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得たバラ上の菌は赤色の星マークで示した。最大節約系統樹における CI 値は 0.829268, RI 値は 0.890052, RC 値は 0.771754 であった。

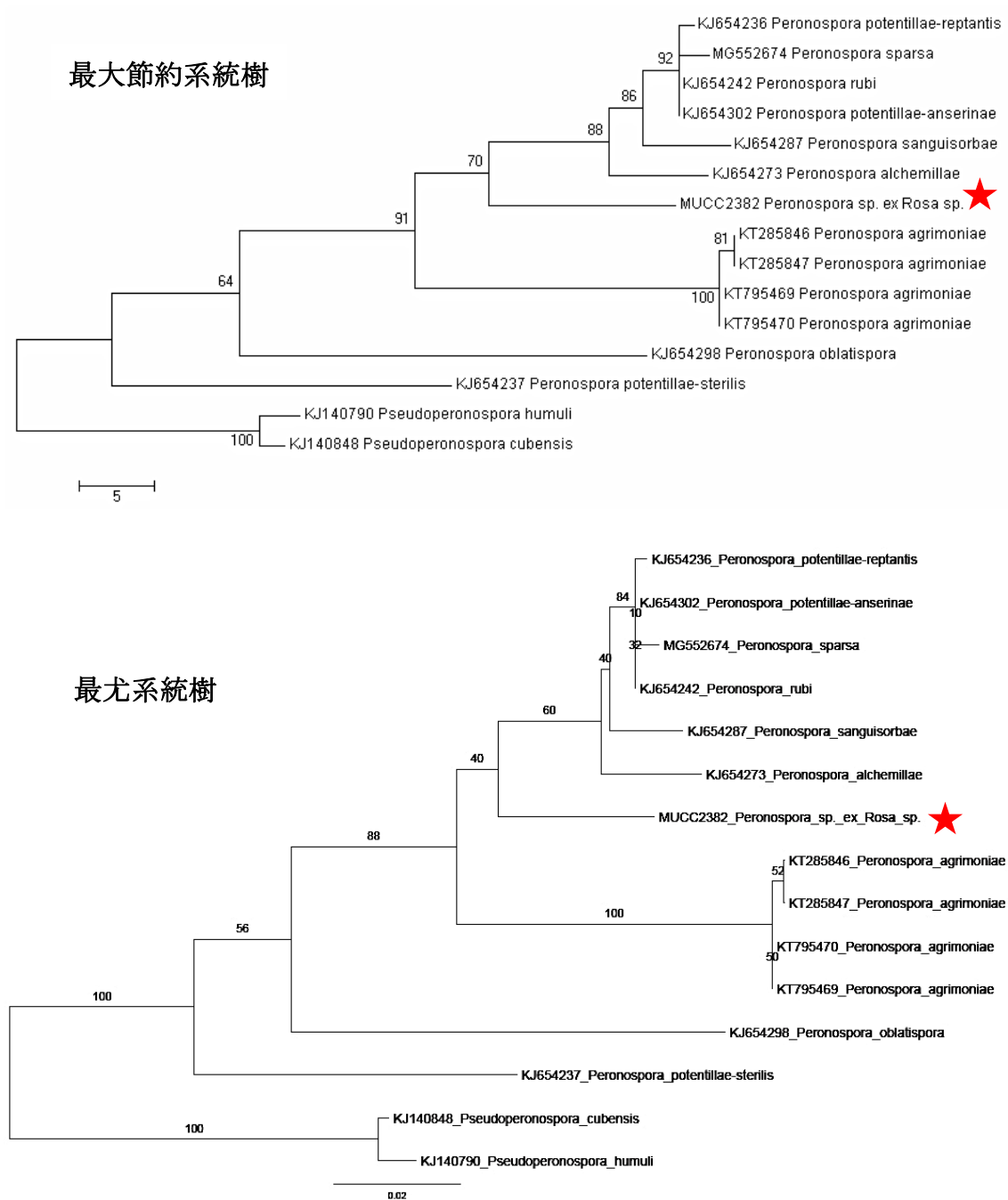


Fig. 10 バラ科に寄生する *Peronospora* 属菌の *cox2* 領域の最大節約系統樹と最尤系統樹
 系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得たバラ上の菌は赤色の星マーク
 で示した。最大節約系統樹における CI 値は 0.745763, RI 値は 0.861751, RC 値は 0.703147 であった。

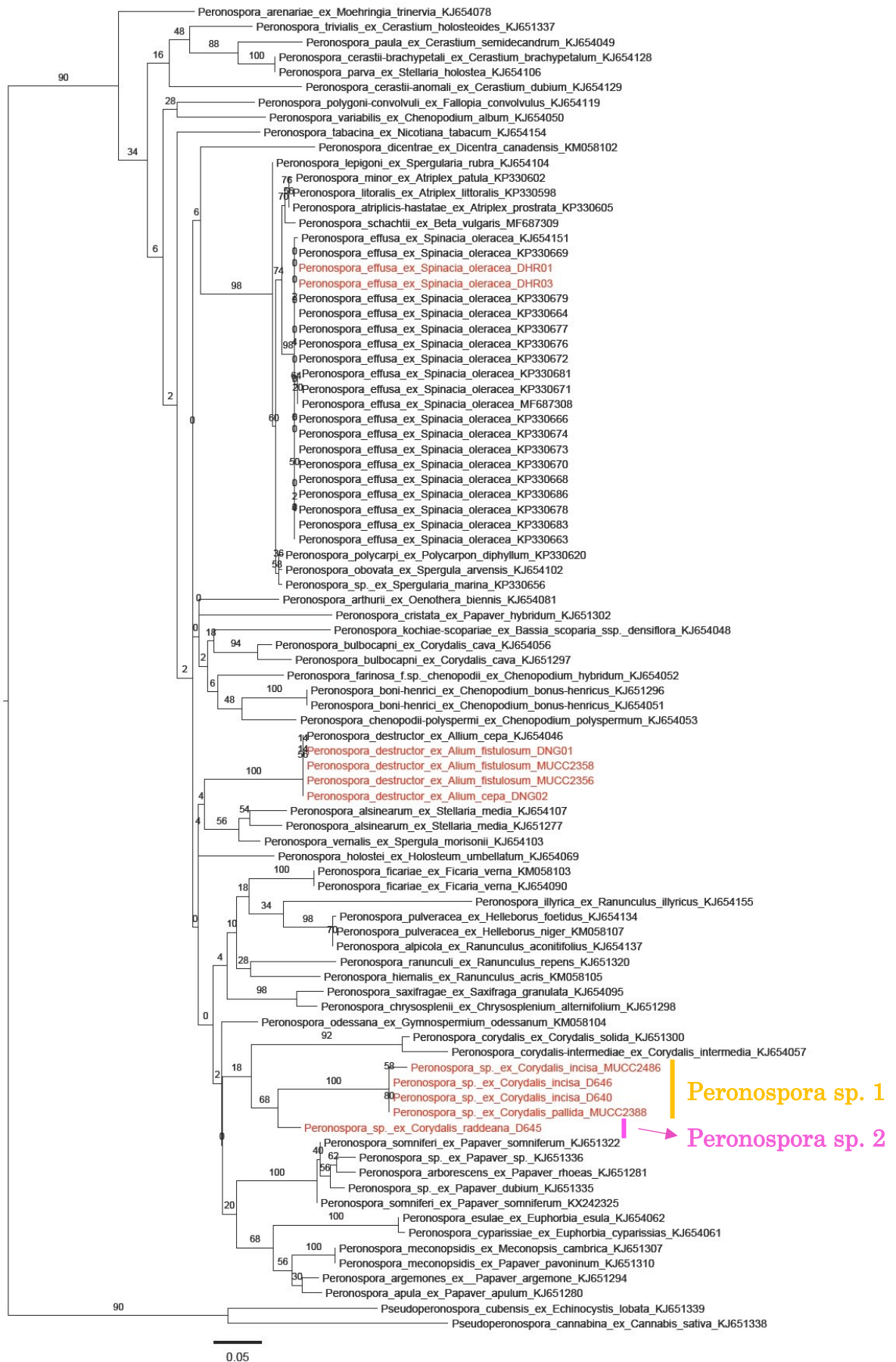


Fig. 11 *Peronospora* 属菌の *cox1* 領域の最尤系統樹

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値(%)を示し、本研究で得た配列を赤色で示した。

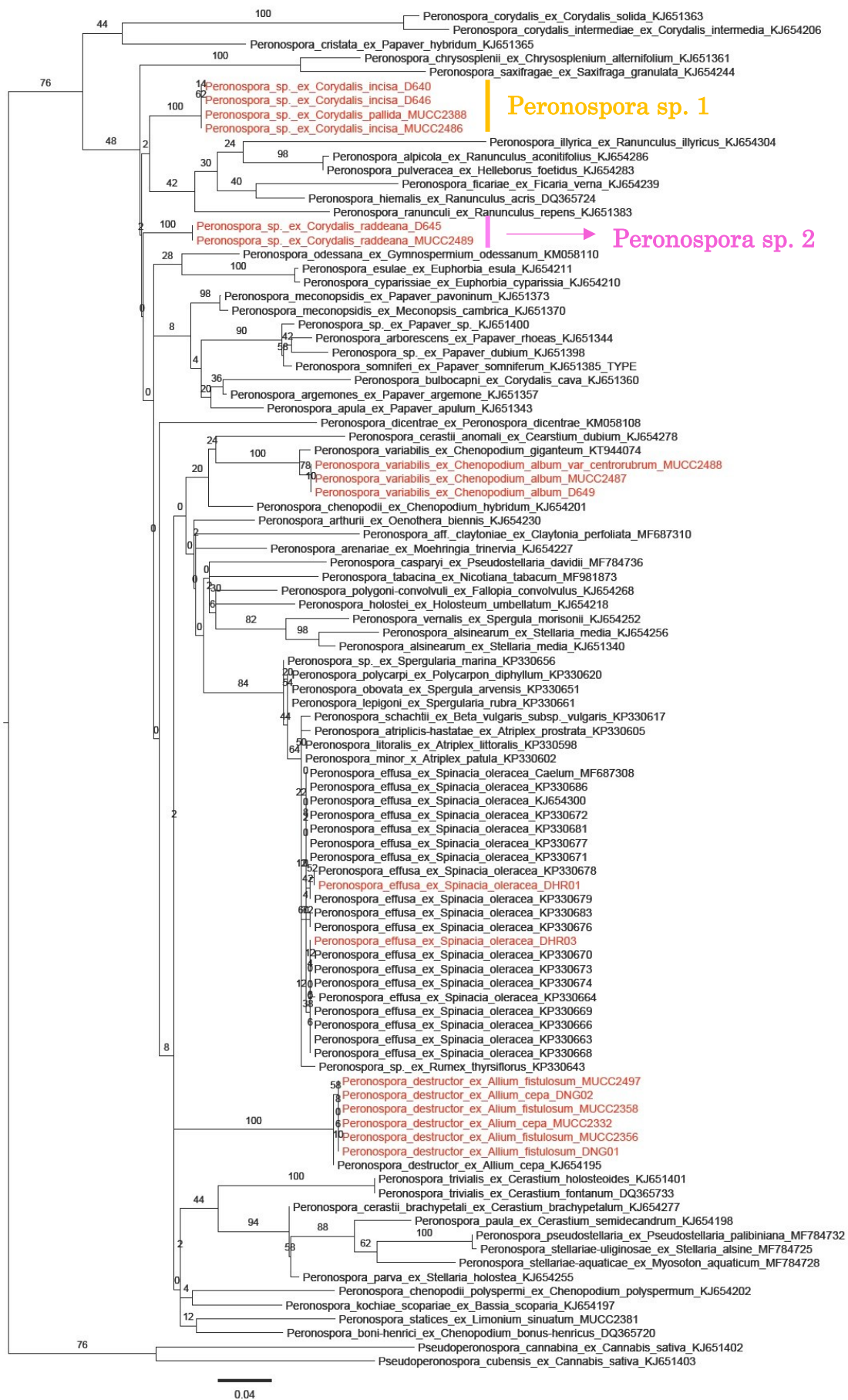


Fig. 12 *Peronospora* 属菌の *cox2* 領域の系統樹

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究で得た配列を赤色で示した。

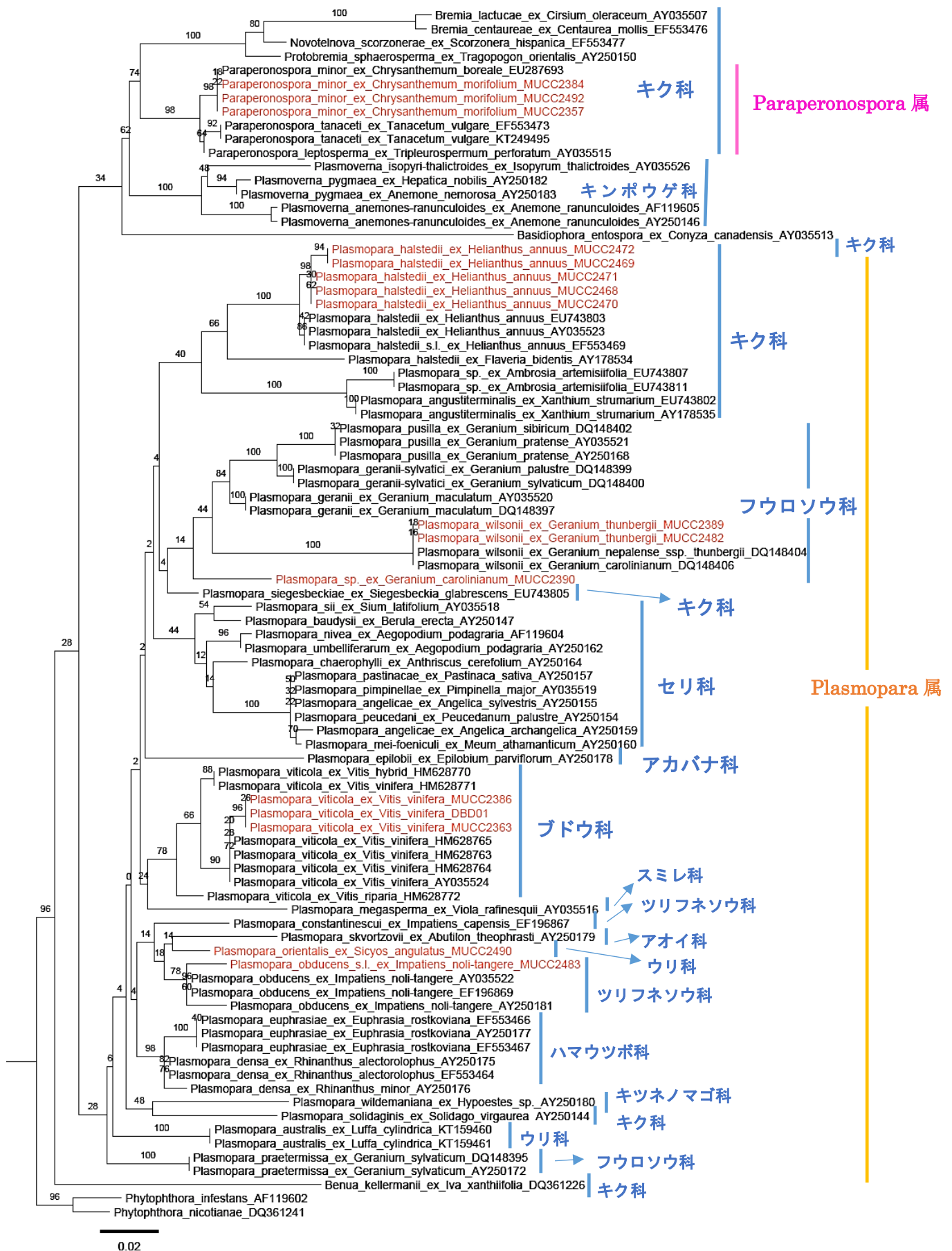


Fig. 13 LSU領域に基づく *Plasmopara* 属とその関連属の最尤系統

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究で得られた配列を赤色で示した。スケールバーは塩基置換数を示した。

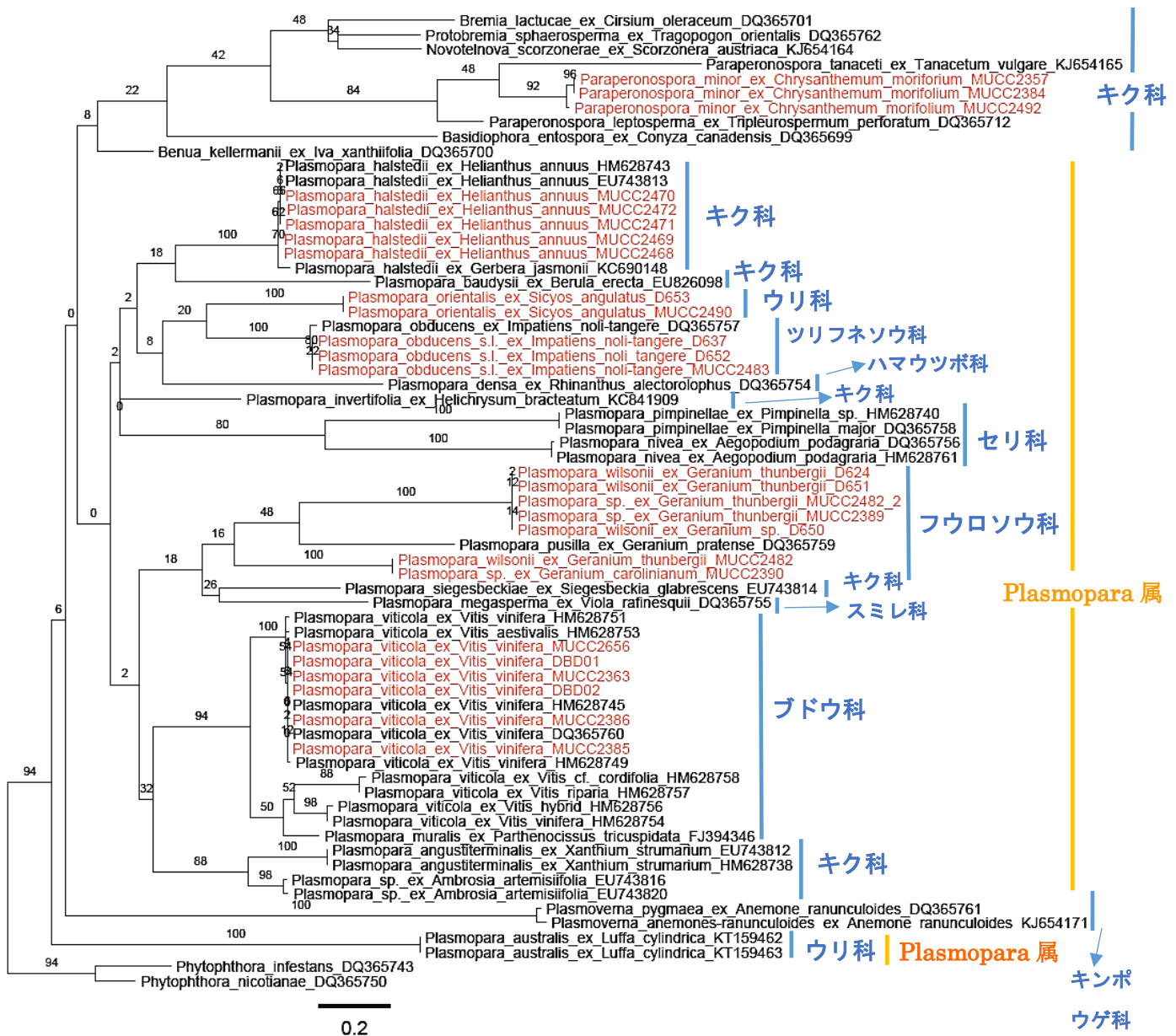


Fig. 14 *cox2* 領域に基づく *Plasmopara* 属とその関連属の最尤系統樹

系統樹の各枝の上部にブートストラップ値 (%) を示し、本研究により得られた配列を赤色で示した。

第4章 考察

Hyaloperonospora 属菌の考察

アブラナ科に寄生するべと病菌の分類に関しては論争が続けられてきた歴史があり、Choi et al. (2004) によると、アブラナ科に寄生する最初のべと病菌が Persoon (1796) により報告され、*Capsella bursa-pastoris* 上の *Botrytis parasitica* が記載された。その後、Fries (1849) により本種は *Peronospora* 属へ転属され、アブラナ科に寄生する菌は全て *P. parasitica* として扱われた。しかしながら、Gäuman (1918) は本種を異なる宿主毎に 52 種の *Peronospora* 属菌として分割し、*Brassica* 属および *Raphanus* 属等の菌は *Peronospora brassicae* の宿主として記載された。これに対し、Yorks & Shaw (1959) はアブラナ科に寄生する全ての *Peronospora* 属菌は *P. parasitica* の一種に統合することを提案した。その後、Constantinescu & Fatehi (2002) により、アブラナ科に寄生する *Peronospora* 属菌の ITS 領域を用いた分子系統解析および形態的特徴に基づく分類学的再検討が行われ、*Hyaloperonospora* 属と *Perofascia* 属が新設され、タイプ種 *H. parasitica* は *Capsella bursa-pastoris* をタイプ宿主とする菌として再記載された。その後、Göker et al. (2004) の LSU 領域を用いた分子系統解析に基づく再検討により、*P. brassicae* は *Hyaloperonospora* 属に転属された。一方、国内では、近年では佐藤衛氏を中心に数多くの *Brassicae* 属、*Raphanus* 属の野菜に寄生するべと病菌が報告されてきたが (佐藤ら, 1991; 佐藤ら, 2002; 佐藤ら, 2004; 佐藤・堀内, 1999; 山内ら, 2015; 山内・佐藤, 2017)、コマツナべと病菌が新学名 *Hyaloperonospora brassicae* として報告されている以外は、伊藤 (1936) 等の旧分類体系に基づく記載文との比較により種同定され、旧学名の *P. parasitica* や *P. brassicae* として報告・掲載されている。そのため、新旧の学名が混同して用いられている。

本研究ではアブラナ科の *Brassica oleracea* var. *capitata* (キャベツ)、*B. oleracea* var. *italica* (ブロッコリー)、*B. rapa* var. *glabra* (ハクサイ)、*B. rapa* var. *perviridis* (コマツナ)、*B. rapa* var. *narinosa* (ターサイ)、*B. rapa* var. *nipposinica* (ミズナ)、*B. juncea* (カラシナ) および、フウチョウソウ科の *Tarenaya hassleriana* (セイヨウフウチョウソウ) に寄生する菌の分子系統解析および形態観察を行い、再検討した。

Hyaloperonospora 属内の分子系統解析の結果、ITS 系統樹では、供試した日本産すべての菌は、海外産アブラナ科 *Armoracia rusticana*、*B. campestris* (*rapa*)、*B. oleracea* var. *italica*、*B. napus* および既知の日本産コマツナ上の *H. brassicae*、海外産フウチョウソウ科 *Tarenaya hassleriana* 上の *Hyaloperonospora* sp. と共に 90% の高い BS 値を得て同一クレードを形成した。しかしながら、cox2 系統樹では日本産 *B. rapa* の変種、*B. juncea* および *Tarenaya hassleriana* に寄生する菌は、海外産アブラナ科 *B. campestris* (*rapa*) および *B. rapa* subsp. *chinensis* 上の *H. brassicae*、フウチョウソウ科 *T. hassleriana* 上の

*Hyaloperonospora sp.*と共に 80%の BS 値を得て同一クレードを形成したが、日本産 *B. oleracea* の変種に寄生する菌は BS 値 64%で支持される単独の異なるクレードを形成し、*B. rapa* 等を含むクレードと姉妹群となった。先行研究 (Choi et al., 2004; Lee et al. 2017) による *Hyaloperonospora* 属の ITS 領域に基づく分子系統解析の結果、*B. campestris*(*rapa*) と *B. oleracea* 上の菌は同一のクレードとして示されたが、本研究においても同様の結果となった。一方、*cox2* 領域に基づく *Hyaloperonospora* 属内の系統樹を基にした先行研究 (Lee et al., 2017) はあるが、*B. oleracea* 上の菌は解析が行われておらず、GenBank にも塩基配列が登録されていない。そのため、本研究の *cox2* 領域を用いた系統解析の結果から、*B. oleracea* の変種に寄生する菌は、*B. rapa* の変種および *B. juncea*, フウチョウソウ科 *Tarenaya hassleriana* に寄生する菌から成るクレードとは異なる系統であることが初めて明らかとなり、*H. brassicae* において寄生性の分化が起こっていることが推測された。海外では Sherrif & Lucas (1990) の接種試験により *B. campestris* (*rapa*) 上の本種は *B. oleraceae* 上の本種とは異なる宿主範囲を持つことが示され、国内においても Satou & Fukumoto (1996) による接種試験の結果、ブロッコリーと病菌は *B. oleracea* のブロッコリー、カリフラワー、キャベツにのみ特異的な寄生性を有することが示されており、本研究による *cox2* 領域の分子系統解析の結果は既知の接種試験の結果と一致することが証明された。これにより、先行研究 (Choi et al., 2015; Hudspeth et al., 2002) で示された通り、*cox2* バーコード領域は種内系統群の識別に有効なことが本研究においても証明された。しかしながら、GenBank に登録されている *H. brassicae* の *cox2* 領域の塩基配列は数少なく、本研究の系統樹のデータセットに含めた宿主以外の宿主上の菌との系統関係は不明である。また、佐藤ら (2004) による接種試験の結果、ルッコラ上菌はその他のアブラナ科に対しては病原性を示さず、ルッコラにのみ特異的な寄生性を示すことが証明されているが、本研究の ITS 系統樹、*cox2* 系統樹の結果においても日本産ルッコラ上菌は海外産 *H. erucae* と共に独立したクレードとして示され、佐藤ら (2004) の接種試験の結果と一致することが分かった。

次に、*Hyaloperonospora* 属菌の多様性と宿主植物との関係について考察した。*Brassica* 属とその近縁属の分子系統解析 (Arias & Pires, 2016) では、*B. rapa* および *B. juncea* はともにクレードを形成し、*B. oleracea* と姉妹群を形成することが示された。この結果は、本研究の *cox2* 系統樹でのそれら宿主上のべと病菌の系統関係と一致した。また、*Raphanus* 属上の *H. brassicae* と *Sinapis* 属上の *H. brassicae* は、*B. rapa* や *B. oleracea* 上の *H. brassicae* クレードの外側に位置したが、同様に宿主の系統樹 (Arias & Pires, 2016) においても、*Raphanus* 属、*Sinapis* 属は *B. rapa* および *B. oleracea* から成るクレードの外側に位置した。その他のアブラナ科各属上の菌に関しても、宿主の系統関係と類似した。しかしながら、アブラナ科植物の系統関係が菌の系統関係と完全には一致しないことから、アブラナ科植物上で系統関係に沿って共に進化したわけではないように思われる。よって、宿主の系統分化が *Hyaloperonospora* 属菌の系統に何らかの要因で影響している可能性、すなわ

ち共種分化の可能性が示された。べと病菌の宿主のほとんどは、近年に進化して生じた植物科であり、これらは特有の二次代謝産物を生産する。そのため、宿主植物の二次代謝産物が絶対寄生性を伴うべと病菌の進化に関連していると考えられている (Dick, 2002)。このことと、*B. rapa* 上の *H. brassicae* は *B. oleraceae* を含めたその他のアブラナ科植物を侵すことが出来る一方、*B. oleraceae* 上の *H. brassicae* は *B. oleracea* にしか寄生しないこと (Sherrif & Lucas, 1990; Satou & Fukumoto, 1996) を考えると、元々は多犯性だった *H. brassicae* の中から、*B. oleraceae* の二次代謝産物にのみ特異性を有するように分化した種が生じたと考えられる。つまり、独自の寄生性を獲得し、宿主転換に伴って種分化していることが示唆された。上述のように *Hyaloperonospora* 属の宿主はアブラナ科に限定されるが、例外としてフウチョウソウ科、ハマビシ科が知られており、これら 3 科の植物は共通して二次代謝産物のグルコシノレートを生産することが知られている (Constantinescu & Fatehi, 2002)。このグルコシノレートは昆虫や病原微生物を防御する役割を持ち、病原菌や昆虫に対して毒性を持つとされている。よって、*Hyaloperonospora* 属菌はグルコシノレートに耐性を獲得することで、アブラナ科、フウチョウソウ科、ハマビシ科の植物に対して寄生性を獲得し、それにより宿主跳躍が可能となることで宿主範囲を拡大した属とも考えられる。また、アブラナ科植物は種によって様々な種類のグルコシノレートを生成することから、このことが *Hyaloperonospora* 属菌の種多様性を生むことに関連しているのかも知れない。上述のことから、*Hyaloperonospora* 属菌は宿主植物の系統関係に従って分化した (共進化) のではなく、独自の寄生性を獲得することで宿主転換し、それに伴い種分化していることが考えられる。つまり、アブラナ科植物の種分化の後を追うように、それらに寄生するべと病菌も種分化していることが推測される。そして、その背景には植物の二次代謝産物が関与している可能性がある。また、*cox2* 領域の塩基配列を比較すると、*B. oleracea* に寄生する菌の塩基配列内には、*B. rapa* を含むクレードの菌とは異なる共通のサイトが 5 箇所見出されたが、これらの変異は、異なる寄生性を獲得した結果生じた遺伝的な変異かもしれない。このように、他の病原菌が宿主として寄生できない植物に宿主範囲を拡大し、ニッチを独占できるようになることは、べと病菌の生存戦略であり、進化の要因と考えられる。そのため、卵菌類の最大の 700 種以上にまで種を多様化することに成功している要因であると思われる。今後は、宿主として知られているアブラナ科植物の分化時期と、それらの菌の分化時期が同時期に起こっているかどうかを確かめるために、分子時計を用いて比較し、詳細な検討を行う必要がある。また、*B. oleracea* にのみ寄生性を有する *H. brassicae* に関しては、*B. rapa* 上の菌と比較して形態的な特徴に大きな差が見られなかったために新種とは判断しなかった。しかしながら、*B. oleracea* にのみ寄生性を有することから分化型 (*f. sp.*) として分けることはできると考えられる。

Peronospora 属菌の考察

バラ科に寄生するべと病菌の分類は、いまだ確定しておらず、宿主毎に別種とするべきとする研究者がいる一方で、**broad species concept** に従って同科に寄生する菌はすべて 1 種あるいは 2 種に統合するべきとする研究者もいる (Petrželová et al., 2017)。また、近年、複数遺伝子領域を用いた分子系統解析により、*P. sparsa* または *P. agrimoniae* の学名が混同して用いられていた *Agrimonia eupatoria* 上の菌が、独立した 1 つの種 *P. agrimoniae* であることが分かっている。バラ科のべと病菌は種間で形態的特徴が類似する点が多いため、形態的特徴は種の境界を決定するために十分ではなく、複数遺伝子領域を用いた分子系統解析が種の識別に用いられている。

一方、国内におけるバラ科に寄生するべと病菌は、伊藤 (1936) により *P. agrimoniae* (宿主: *Agrimonia japonica* (キンミズヒキ)), *P. potentillae-reptantis* (宿主: *Potentilla spina* (オキジムシロ)), *P. sanguisorbae* (宿主: *Sanguisorba officinalis* var. *carnea* (エゾワレモコウ)) の 3 種が記載されて、日本植物病名目録 (2020) では、バラべと病、ポテンティラべと病、ワレモコウべと病が病名として掲載されている。ポテンティラべと病菌は、柏森ら (2014) により、rDNA-ITS 領域の塩基配列が *Pe. potentillae* と高い相同性を示したこと、および形態観察の結果から、*Pe. potentillae* として同定され、接種試験によりワレモコウに強病原性を示し、バラに弱病原性を示したことから、*Pe. sparsa* として同定・報告されている。バラべと病の発生報告は、河村・高橋 (1950) 以降、病原菌名を *Pe. sparsa* として数多くあり、病徴が記録しているが、現行の分類基準での形態観察の詳細な記録はない。そこで、現行の分類基準に従った形態観察および複数遺伝子領域を用いた分子系統解析により、海外産種との比較を行うことで、日本産バラべと病菌の正確な種同定を試みた。

日本産菌は、ITS 領域の最大節約系統樹および最尤系統樹においては、既知の海外産と共にクレードを形成したのに対し、*cox1* 領域および *cox2* 領域の最大節約系統樹および最尤系統樹では、既知のバラ科のべと病菌とは異なる独立した単系統群を形成した。*cox1* 領域および *cox2* 領域の塩基配列は、既知の海外産バラ科上の菌とは 20 塩基の違いが見られた。また、形態観察の結果、日本産菌および韓国産 *P. sparsa* (Choi & Shin, 2006) は、ヨーロッパ産バラ科上の菌 (Petrželová et al., 2017) と比較して、分生子柄の分岐回数が多かった。しかしその他の形態に大きな違いは見られなかった。よって、形態的には既知種との識別は困難であったが、分子系統解析では明瞭な単系統群として示されたことから、日本産 *Rosa* sp. 上の菌は新種であると判断した。これまで、*Rosa* 属寄生のほとんどが *P. sparsa* として記載・報告されているが、本研究により、*P. sparsa* の中には隠蔽種が存在することが証明された。*cox1* 領域および *cox2* 領域は *Rosa* 属寄生の菌の隠蔽種を調べるために有効であることが示された。そのため、これまで形態的特徴や宿主種に基づき *Pe. sparsa* として同定されてきた *Rosa* 属の菌についても *cox* 領域を用いた分子系統解析が進むと、日本以外の国からも異なる隠蔽種が見いだされる可能性が考えられる。

ケシ科 *Corydalis* 属に寄生する *Peronospora* 属菌は、*P. bulbocapni*, *P. corydalis*, *P. corydalis-intermediae* の 3 種が記載されている (Constantinescu, 1991)。国内においては、

伊藤 (1936) により, *P. bubocapni* (宿主: *C. ambigua* (エゾノエンゴグサ), *C. pallida* (ミヤマキケマン)), *P. corydalis-intermediae* (宿主: *C. incisa* (ヤブケマン)) の 2 種が記載されている. ケシ科に寄生する *Peronospora* 属菌は形態的特徴のみで種を識別することが困難であるため, 近年, Voglmayr et al. (2014) は *Papaver* 属上の *P. arborescens* において *cox1* 領域および *cox2* 領域の複数遺伝子領域を用いた分子系統解析を行った結果, 同一とされていた種が宿主毎に異なる単系統群として示され, 新種記載された.

そこで本研究においても, 複数遺伝子領域を用いた分子系統解析および形態観察に基づき, ケシ科 *Crydalis* 属の 3 種 *C. pallida*, *C. incisa*, *C. raddeana* のべと病菌の標本を用いて分類学的検討を行った. 分子系統解析の結果, ITS 系統樹, *cox1* 系統樹, *cox2* 系統樹において, 日本産 *C. incisa*, *C. pallida*, *C. raddeana* 上の菌は, 既知種とは異なる単系統群であることが分かった, さらに, *C. incisa* および *C. pallida* 上の菌は同じ系統群であることが分かった. 特に *cox1* 系統樹および *cox2* 系統樹では, 高い BS 支持率を得てこれらは明瞭な単系統群であることが証明された. 一方, 形態観察の結果, *C. incisa* および *C. pallida* 上の菌は, *C. raddeana* 上の菌と比較して分生子柄の上部 (枝) が波状により強く屈曲するという違いが見られたが, その他の形態はよく類似した. また, 海外産既知と比較しても, 形態的に大きな差は見られなかった. よって, 形態的には識別は困難であるが, 分子系統樹上では単系統群として示されたことから, 本研究では *C. incisa* および *C. pallida* 上の菌は *Peronospora* sp. 1, *C. raddeana* 上の菌は *Peronospora* sp. 2 の載種として記載した. また, これまで *C. raddeana* のべと病菌は知られていないため, 新宿主と思われる.

そこで, なぜ今回, 新種・新宿主が見いだされたのかについて, 宿主植物との関係に着目して考察した. 既知の *P. corydalis* および *P. corydalis-intermediae* の原記載の宿主の原産地はヨーロッパ地域であり, *P. bulbocapni* の原記載の宿主の原産地は北アメリカである. 一方, 本研究で見いだされた新種の宿主の原産地については, *C. raddeana* は極東ロシア・中国の北部・東部・東アジアであり, *C. incisa* は中国中央部・東部・東アジアであり, *C. pallida* は日本・樺太であり, 既知種の宿主の原産地とは地理的に離れた地域であることが分かった. このことから, 宿主植物の原産地の違いがべと病菌の種の多様性に関連していることが考えられた. 先行研究では, シソ科 *Salvia* 属寄生の *Peronospora* 属菌は分子系統樹上で宿主毎に種が分かれたが, それらの宿主の原産地が異なることが, これらの種の多様性に関連していると指摘されており (Choi et al., 2009), 本研究でも同様のことが言えるのではないかと推測された. 薬効などに利用される植物は貿易で世界に広がって栽培されるが, 商業的に利用されない野生植物は原産地に留まり, そこで独自に進化し, 多様性が生じる. そのため, それらの宿主に寄生するべと病菌も宿主と共に原産地に留まり, 独自に進化し, 多様性が生じるものと推測した. *Corydalis* 属はケシ科最大の属であり, 世界で約 465 種が知られ, 特に東アジアでは種の多様性に富み, 固有種も多く生育する (Jiang et al. 2018). よって, 日本を原産地とする *Corydalis* 属種も多く知られており, そのため, それらに寄生するべと病も多様性に富んでいると考えられ, 今回 2 種の新種が見いだされたものと考察

された。また、日本産の複数の正基準標本を調査・再検討した結果、他国では報告が無い種や、正基準標本のみが存在する種が複数あり、それらの宿主は日本固有の植物で、特定の地域にしか生育しない植物も含まれていた。したがって、今後、日本固有の様々な植物に寄生するべと病菌の調査を進めることで、さらに多くの新種が見いだされる可能性がある。

Plasmopara 属菌とその関連属について

Plasmopara 属とその関連属の分子系統解析の結果、LSU 系統樹では各属毎に単系統群を形成したが、cox2 系統樹では属間の系統関係を示すことには適していないことが示されており (Thines et al., 2008), 本研究においても *Plasmopara* 属の *Pl. australis* が別クレードを形成し、単系統群とはならなかった。

フウロソウ科 *Geranium thunbergii* (ゲンノショウコ) 上の菌は、両系統樹において、海外産 *G. thunbergii* subsp. *nepalense* および *G. carolinianum* 上の *Pl. wilsonii* と共に単系統群を形成した。また、形態観察の結果、*Pl. wilsonii* の原記載と一致したことから、*Pl. wilsonii* と同定した。これまで国内において、フウロソウ科の *Plasmopara* 属菌は *G. erianthum* (チシマフウロ) および *G. nepalense* (フウロソウ) 上の *Pl. pusilla* が記載されている (伊藤, 1936) が、それ以降は記載されておらず、*Pl. wilsonii* の記載もない。よって、本種を日本新産種として記載した。また、*G. carolinianum* (アメリカフウロ) 上の菌は、両系統樹においてフウロソウ科クレードの基部に位置し、既知のフウロソウ科上の菌とは異なる独立した単系統群として示された。また、BLAST 検索の結果、塩基配列の相同性は LSU 領域では *Pl. geranii* と 22 塩基違いで 97% 一致した。系統樹上でも既知のフウロソウ科の菌の中では *Pl. geranii* が最も近縁な種として示された。また、形態観察の結果においても、胞子のう柄の形態が *Pl. geranii* とよく類似した。しかしながら、胞子のうは *Pl. geranii* よりも L/W 比率が小さく ((1.07) 1.19–1.36 (–1.5) vs (1.00–) 1.01–1.13 (–1.23)), 歪球形が多く見られた。従って、分子系統解析および形態観察の結果を総合し、本種は新種として記載した。また、長野県で採集した *G. thunbergii* (MUMH11647: DNA no. MUCC2482) の標本上には、*Pl. wilsonii* のみならず、*G. carolinianum* 上の未記載種の胞子のう柄の形態と一致する個体が混在していることが分かった。そのため、MUMH11647 標本の未記載種と思われる個体が見られた病斑上から菌を掻き取って DNA 抽出し、取得した塩基配列 (MUCC2482_2) を cox2 系統樹の解析に含めた結果、*G. carolinianum* 上の未記載種と共にクレードを形成した。このことから、同一の未記載種が *G. thunbergii* 上にも存在することが分かった。フウロソウ科に寄生する *Plasmopara* 属菌の再検討 (Voglmayr et al., 2006) が行われた際、海外では同じ宿主を持つ *Pl. praetermissa* および *Pl. geranii-sylvatici* は、同じ植物標本上に存在する場合があることが発見されている。同様に、日本国内においては *G. thunbergii* 上に *Pl. wilsonii* と未記載種の 2 種が混在して生息する場合は

あることが分かった。今後は、アメリカフウロ上にも *Pl. wilsonii* が生息するするのかどうか等を調べる必要がある。

ウリ科に寄生するべと病菌はすべて *Pl. australis* として記載されてきたが、Constantinescu (2002) による再検討がなされ、*Schizopepon bryoniaefolius*, *Schizopepon dioicus*, *Echinocystis lobate* 上の本種は形態が異なるとして、これらの宿主上の菌は新たに *Pl. orientalis* として新種記載された。一方、国内ではウリ科のべと病菌は、伊藤 (1936) により *Schizopepon bryoniaefolius* (ミヤマニガウリ) のべと病菌が *Pl. australis* として記載された。しかしながらその後、Constantinescu (2002) の再検討の際に北海道産の本種の標本が供試され、*Pl. orientalis* として記載された。本研究では、これまで国内で採集記録のなかった *Sicyos angulatus* (アレチウリ) のべと菌を採集し、再検討を行った。結果、本菌は両系統樹において *Plasmopara* 属クレードに含まれた。また、海外産ウリ科 *Luffa cylindrica* (ヘチマ) 上の *Pl. australis* とは系統的に離れて位置し、ツリフネソウ科 *Impatiens noli-tangere* 上の *Pl. obducens* と姉妹群を形成することが明らかとなった。一方、同じくウリ科を宿主とする *Pl. orientalis* の塩基配列は登録されていないため、本種との比較はできなかった。しかしながら、ウリ科を宿主とする *Plasmopara* 属菌との形態比較を行った結果、*Pl. orientalis* の原記載 (Constantinescu, 2002) と一致したことから、本種を *Pl. orientalis* と同定した。ウリ科の系統関係と進化について調べた研究 (Renner & Schaefer, 2016) では、*Echinocystis* 属および *Sicyos* 属は *Sicyoeae* 族に含まれる一方、*Schizopepon* 属は *Schizopeponeae* 族に含まれ、両族は姉妹群となることが分かっている。*Schizopepon* 属は東アジアを起源とするため、その寄生菌である *Pl. orientalis* も東アジアが起源であると考えられており、これまで極東ロシア、中国、韓国、日本からの報告がある (Constantinescu, 2002; Choi & Shin, 2006)。一方、*Pl. australis* の最も一般的な宿主である *Sicyos angulatus* は北アメリカ原産であるため、*Pl. australis* も北アメリカ原産とされている (Constantinescu, 2002)。日本国内では、*Schizopepon bryoniifolius* は在来生物であるが、*Sicyos angulatus* は 1952 年に静岡県で見出され、現在では東北以南で普通に見られる帰化植物となっている (清水ら, 2001)。*Sicyos angulatus* のべと病菌はこれまで報告が無かったことから、おそらく、在来の *Schizopepon bryoniifolius* 上に元々生息していた *Pl. orientalis* が、帰化植物として国内に入ってきた *Sicyos angulatus* に感染し、国内において宿主範囲を拡大したものと考えられる。*Schizopepon bryoniifolius* は薬用植物として利用されている一方、*Sicyos angulatus* は河川敷などに大群落をつくるほか、飼料作物の畑などでは大発生して問題になっている帰化植物である (清水ら, 2001)。そのため、*Sicyos angulatus* が *Pl. orientalis* の感染源となり、*Schizopepon bryoniifolius* のべと病被害を促進させる要因となる可能性がある。

栽培ブドウ (*Vitis vinifera*) の菌は、両系統樹においてアメリカ産およびドイツ産の栽培ブドウ上の *P. viticola* とクレードを形成した。*Pl. viticola* は、北アメリカ原産であり、原産地の野生の *Vitis* 属種と共に共進化したと考えられ (Schröter, 2011)、1870 年代初めか

ら世界的に流行し、甚大な被害を及ぼしてきた。 *Pl. viticola* の 1 種が引き起こしていると考えられてきたが、近年、Schröter (2011) による複数遺伝子領域を用いた系統解析により、 *Pl. viticola* の種内に 1) ヨーロッパ産 *Vitis vinifera* を宿主とする系統、 2) アメリカ固有の系統、 3) 北アメリカ産の野生 *Vitis* 属を宿主とする系統の 3 系統が存在することが明らかにされた。本研究により、日本産栽培ブドウの異なる品種（巨峰、ネオマスカット、シャインマスカット）上の *Pl. viticola* は、全てヨーロッパ系統であることが分かった。国内におけるブドウ栽培が本格的に開始されたのは、明治時代の始め頃からアメリカ、フランスなどから多くの品種が導入されるようになってからであり（佐藤，2017），おそらく、この頃からこの系統も宿主のブドウと共に海外から国内に侵入したと思われる。日本固有の野生ブドウ科植物のべと病菌は、すべて *Pl. viticola* として記載されている（伊藤，1936）が、その後再検討が行われてい。そこで本研究では、博物館より借用した 1880 年代～1990 年代に採集された日本固有の野生ブドウ科植物の *Pl. viticola* の標本を用いて形態観察に基づく再検討を行った。結果、栽培ブドウの菌と比較して、大きさや L/W 比率に違いがあるものが見られた。また、標徴に関しても違いが見られ、栽培ブドウ上の本種は胞子のう柄が密集するのに対し、野生ブドウ科上の本種は胞子のう柄が疎生した。また、岩田（1942）は、ブドウおよびエビヅルのべと病菌は、それぞれエビヅルおよびブドウをよく侵害して胞子形成したが、ノブドウは両菌に対して何ら反応を示さなかったとしていて、宿主範囲の違いが知られている。しかしながら、借用した標本からは、類別に有効な DNA 塩基配列が取得出来なかったため、今後は、日本固有の野生ブドウ科の新鮮な標本を採集し、栽培ブドウ上の菌との分子系統関係を調べる必要がある。

摘要

本研究では国内の標本庫に収蔵されているべと病菌の標本を調査し、詳細な形態観察を行い、現行の分類基準に従った分類学的再検討を行った。加えて、日本各地から収集した新鮮な標本を用いて、これらの形態的特徴の記載と複数遺伝子領域に基づく分子系統解析を行って海外産種と比較し、種の多様性を調べた。結果、再検討を行った 6 属 54 種のべと病菌から新種 5 種、新宿主 2 種、日本新産種 1 種、日本新宿主 1 種を見いだした。また、海外産種と同様に、日本産種も宿主と密接に関連し、一部は共種分化していることが示唆された。

また、標本調査の結果、国内の標本庫には過去に採集された正基準標本を含む数多くのべと病菌の標本が良好な状態で保存されていることが確認できた。一方で、一部の正基準標本は菌体が見られなかったものが有り、それらの標本に関しては、今後新たにタイプ標本を指定する必要があることが示唆された。

本研究により、複数の新種、新宿主等を見出すことができ、日本産べと病菌は種の多様性に富んでいることが明らかにされた。また、今後、日本固有の植物に寄生するべと病菌の調査を進めれば、さらなる新種が見いだされる可能性が示唆された。

日本産べと病菌の目録

日本産べと病菌の目録を作成した。勝本（2010）の「日本産菌類集覧」を基にし、近年に報告された種を書き加えた。尚、本研究において再検討・記載した種は、学名の前に○印で示した。また、近年用いられている Synonym に関しては勝本（2010）に倣い、矢印で示した。

***Basidiophora* 属**

Basidiophora Rose & Cornu, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 5(2): 84, 1869.

Type species: *Basidiophora entospora* Rose & Cornu

1. ***Basidiophora entospora*** Roze & Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 5, 11:84, 1869.

Host: On *Erigeron annuus* (L.) Pers. (ヒメジヨオン), *Erigeron canadensis* L. (ヒメムカシヨモギ), *Erigeron acris* L. var. *kamtschaticus* (DC.) Herder (ムカシヨモギ)—Asteraceae, キク科

Literatures: 伊藤 (1936); 勝本 (2010)

***Bremia* 属**

Bremia Regel, Bot. Ztg. 1: 665, 1843.

Type species: *Bremia lactucae* Regel

2. ***Bremia centaureae*** Syd. & P. Syd., Mycoth. Germ. n.1891, 1923.

Host: On *Cyanus segetum* Hill (ヤグルマギク), オオヤグルマギク—Asteraceae, キク科

Literatures: 伊藤 (1936); 日本植物病害大事典 (1998); 勝本 (2010)

3. ***Bremia elliptica*** Sawada, Bot. Mag. Tokyo 28:139, 1914.

Host: On *Lactuca indica* L. (アキノノゲシ), *Pterocypsela elata* (Hemsl.) C. Shih (ヤマニガナ)—Asteraceae, キク科

Literatures: 伊藤 (1936); 勝本 (2010)

4. ○***Bremia lactucae*** Regel, Bot. Zeit. 1:666, 1843.

Host: On *Lactuca sativa* L. var. *capitata* L. (レタス) [サラダナ]—Asteraceae, キク科

Literatures: 勝本 (2010)

5. *Bremia microspora* Sawada, Bot. Mag. Tokyo 28:139, 1914.

Host: On *Ixeris stolonifera* A.Gray (ジシバリ), *Ixeridium dentatum* (Thunb.) Tzvelev subsp. *dentatum* (ニガナ)—Asteraceae, キク科

6. *Bremia ovata* Sawada, Bot. Mag. Tokyo 28:139, 1914.

Host: On *Youngia japonica* (L.) DC. (オニタビラコ)—Asteraceae, キク科

7. ○*Bremia picridis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 14:32, 1935.

Host: On *Picris hieracioides* L. subsp. *japonica* (Thunb.) Krylov (コウゾリナ)—Asteraceae, キク科

8. *Bremia saussureae* Sawada, Bot. Mag. Tokyo 28:139, 1914.

Host: On *Hemistephia lyrata* (Bunge) Fisch. et C.A.Mey. (キツネアザミ)—Asteraceae, キク科

9. *Bremia sonchicola* (Schltdl.) Sawada, Trans. Formosan Nat. Hit. Soc. 15:206, 1925.

Host: On *Sonchus oleraceus* L. (ノゲシ), *Sonchus brachyotus* DC. (ハチジョウナ)—Asteraceae, キク科

Literatures:

10. ○*Bremia taraxaci* S. Ito & Tokun., Trans. Formosan Nat. Hit. Soc. 14:32, 1935.

Host: On *Taraxacum vulgare* Schrenk., *Taraxacum ceratophorum* DC. (カンチヒメタンポポ), *Taraxacum platycarpum* Dahlst. (カントウタンポポ), *Taraxacum venustum* H.Koidz. (エゾタンポポ), *Taraxacum officinale* Weber ex F.H.Wigg. (セイヨウタンポポ), *Callistephus chinensis* (L.) Nees (アスター)—Asteraceae, キク科

Graminivora 属

Graminivora Thines & Göker, Mycol. Res. 110:651, 2006.

Type species: *Graminivora graminicola* (Naumov) Thines & Göker

11. *Graminivora graminicola* (Naumov) Thines & Göker, Mycol. Res. 110:652, 2006.

≡*Bremia graminicola* Naumov, Bull. Soc. Mycol. Fr. 29:275 (1913). (大日本菌類誌 1:216, 1936)

Host: *Arthraxon hispidus* (Thunb.) Makino (コブナグサ)—Poaceae, イネ科

***Hyaloperonospora* 属**

Hyaloperonospora Constant., Nova Hedwigia 74:324, 2002.

Type species: *Hyaloperonospora parasitica* (Pers.) Constant.

12. ***Hyaloperonospora barbareae*** (Gäum.) Göker, Riethm., Voglmayr, M. Weiss & Oberw., Mycological Progress 3 (2): 89, 2004.

Host: On *Barbarea orthoceras* Ledeb. (ヤマガラシ)—Brassicaceae, アブラナ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:225 (1936)

Note: 勝本謙 (2010)より

13. ○***Hyaloperonospora brassicae*** (Gäum.) Göker, Voglmayr, Riethm., M. Weiss & Oberw., Canadian Journal of Botany 81 (7): 681, 2003.

Host: On *Brassica rapa* L. var. *glabra* Regel 'Pe-tsai', *Brassica oleracea* L. var. *capitata* L. (キャベツ), *Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck (ブロッコリー)

Literatures:

14. ○***Hyaloperonospora erucae*** Y.J. Choi & Thines, European Journal of Plant Pathology 151 (2): 553–554, 2018.

Host: On *Eruca vesicaria* (L.) Cav. subsp. *sativa* (Mill.) Thell. (ルッコラ)

Literatures:

15. ○***Hyaloperonospora parasitica*** (Pers.) Constant., Constantinescu & Fatehi, Nova Hedwigia 74 (3-4): 310, 2002.

Host: On *Brassica oleracea* L. var. *capitata* L. (キャベツ), *Raphanus sativus* L. (ダイコン), *Brassica rapa* L. var. *rapa* (カブ), *Brassica rapa* L. var. *glabra* Regel (ハクサイ), *Brassica rapa* L. var. *nipposinica* (L.H.Bailey) Kitam. (ミズナ), *Brassica rapa* L. var. *chinensis* (L.) Kitam. (タイサイ), *Brassica juncea* (L.) Czern. (カラシナ), *Brassica rapa* L. var. *perviridis* L.H.Bailey (コマツナ), *Brassica rapa* L. var. *oleifera* DC. (ナタネ), *Brassica napus* L. var. *napobrassica* (L.) Rchb. (ルタバガ), *Brassica oleracea* L. var. *acephala* DC. f. *tricolor* Hort. (ハボタン), *Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck (ブロッ

コリー), *Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L. (カリフラワー), キサラギナ[タアサイ], カイラン, *Eruca vesicaria* (L.) Cav. subsp. *sativa* (Mill.) Thell.(ルッコラ), レッドアジアンマスタード, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (ナズナ), オオナズナ—Brassicaceae, アブラナ科. On *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis (セイヨウフウチョウソウ) [クレオメ]—Cleomaceae, フウチョウソウ科.

Literatures:

***Paraperonospora* 属**

Paraperonospora Constant., Sydowia 41:84, 1989.

Type species: *Paraperonospora leptosperma* (de Bary) Constant.

16. ***Paraperonospora chrysanthemi-coronarii*** (Sawada) Constant., Sydowia 41:87 (1989).

Host: On *Xanthophthalmum coronarium* (L.) P.D.Sell (シュンギク)—Asteraceae, キク科

Literatures:

Note: 勝本謙 (2010) より

17. ***Paraperonospora helichrysi*** (Togashi & Egami) J. F. Tao, J. Yunnan Agric. Univ. 6:132 1991.

Host: On *Xerochrysum bracteatum* (Vent.) Tzvelev (ムギワラギク)—Asteraceae, キク科

Literatures: 伊藤 (1936); Constantinescu (1989)

18. ○ ***Paraperonospora minor*** (Savul. & Rayss) Constant., Sydowia 41: 93, 1989.

Host: *Artemisia tsuneoi* Tatew. et Kitam.(マシユウヨモギ), *Chrysanthemum morifolium* Ramat. (キク) (this study)—Asteraceae, キク科

Literatures: 伊藤 (1936); Constantinescu (1989)

19. ***Paraperonospora sulfurea*** (Gäum.) Constant., Sydowia 41: 95, 1989.

Host: On *Artemisia indica* Willd. var. *maximowiczii* (Nakai) H.Hara (ヨモギ), *Artemisia japonica* Thunb. (オトコヨモギ), *Artemisia montana* (Nakai) Pamp. (ヤマヨモギ・エゾヨモギ)—Asteraceae, キク科

***Peronosclerospora* 属**

Peronosclerospora (S. Ito) Hara in Shirai & Hara, List of Japanese Fungi 3rd ed. 247, 1927.

Type species: *Peronosclerospora sacchari* (T. Miyake) Hara

20. *Peronosclerospora miscanthi* (T. Miyake) C.G.Shaw, Mycologia 70: 596, 1978.

Host: On *Saccharum officinarum* L.(サトウキビ(しらが病)), *Miscanthus floridulus* (Labill.) Warb. ex K.Schum. et Lauterb. (トキワススキ)—Poaceae, イネ科

21. *Peronosclerospora sacchari* (T. Miyake) Hara, in Shirai & Hara, List of Japanese Fungi 3rd ed. 247 (1927) ["257"].

Host: On *Saccharum officinarum* L. (サトウキビ(べと病))—Poaceae, イネ科

Peronospora 属

Peronospora Corda, Icones Fungorum 1:20 (1837); emend. Constantinescu & Fatehi, Nova Hedwigia 74: 304, 2002.

Type species: *Peronospora rumicis* Corda

22. *Peronospora achlydis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 14:27 (1935).

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:200 (1936)

Host: On *Achlys japonica* Maxim. (ナンブソウ)—Berberidaceae; メギ科

Peronospora affinis [non Rossman] sensu Shirai → *Peronospora chelidonii*

23. *Peronospora agrestis* Gäum., Ann. Mycol. 16: 198 (1918).

=*Peronospora verna*

Host: On *Veronica arvensis* L. (タチイヌノフグリ)—Plantaginaceae, オオバコ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:215 (1936)

24. *Peronospora agrimoniae* Syd., in Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 289 (1923).

Host: On *Agrimonia pilosa* Ledeb. (キンミズヒキ)—Rosaceae, バラ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:203 (1936)

25. *Peronospora akatsukae* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 17:163 (1943).

Host: On *Plantago asiatica* L. (オオバコ)—Plantaginaceae, オオバコ科

26. *Peronospora alchemillae* Otth, Mitteil. Naturf. Ges. Bern 1868:65 (1868).

Host: On *Alchemilla japonica* Nakai et H.Hara (ハゴロモグサ)—Rosaceae,バラ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:234 (1936)

27. *Peronospora alliariae-wasabi* Gäum., Beih. Bot. Centralbl. 35 (1): 519 (1918).

Host: On *Eutrema japonicum* (Miq.) Koidz. (ワサビ)—Brassicaceae, アブラナ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:231 (1936); 日本植物病害大事典 369 (1998)

Peronospora alsinearum [non Casp.] sensu Hennings → ***Peronospora media***

28. *Peronospora alta* Fuckel, Hedwigia 2 (15): 133, Fung. Rhen. no 39 (1863).

Host: オオバコ *Plantago asiatica* L., エゾオオバコ *Plantago camtschatica* Cham. ex Link, カワリオオバコ, ムジナオオバコ *Plantago depressa* Willd.—Plantaginaceae; オオバコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:216 (1936)

29. *Peronospora aparines* (de Bary) Gäum., Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 5 (4): 246 (1923)

Host: ヤエムグラ *Galium spurium* L. var. *echinospermon* (Wallr.) Desp., オオバノヤエムグラ *Galium pseudoasprellum* Makino, トゲナシヤエムグラ *Galium spurium* L. var. *spurium*—Rubiaceae; アカネ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:189 (1936)

30. *Peronospora arborescens* (Berk.) de Bary, Monatsber d. Kgl. Preuss Akad. d. Wissensch. Berlin: 308-333 (1855).

Host: ケシ *Papaver somniferum* L., チシマヒナゲシ —Papaveraceae; ケシ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:201 (1936) -“(Berk.) de Bary”; 日本植物病害大事典 620 (1998)-“(Berk. de Bary)”

31. *Peronospora arenariae*

Host: オオヤマフスマ *Arenaria lateriflora* L., タチハコベ *Arenaria trinervia* L.—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:179 (1936)

32. *Peronospora astragali* Syd. in Gäumann, Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz 5 (4): 188 (1923).

Host: カラフトモメンヅル *Astragalus schelichovii* Turcz. [樺太の記録]—Fabaceae; マメ科

Literatures: 札幌博会報 17:163 (1943)

Peronospora barbareae Gäum. → *Paraperonospora barbareae*

33. *Peronospora belbahrii* Thines, Mycological Research 113:532-540 (2009).

Host: バジル[メボウキ] *Ocimum basilicum* L., コリウス[キラレンジソ] *Coleus scutellarioides* (L.) Benth.—Lamiaceae; シソ科

34. *Peronospora borealis* Gäum., Svensk Bot. Tidskr. 12: 444 (1918).

Host: エゾキシタソウ *Galium boreale* L. var. *kamtschaticum* (Maxim.) Maxim. ex Herder—Rubiaceae; アカネ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:189 (1936)

35. *Peronospora bothriospermi* Sawada, Rept. Gov. Res. Inst. Dept. Agric. Formosa 27: 54 (1927).

Host: ハナイバナ *Bothriospermum zeylanicum* (J.Jacq.) Druce—Boraginaceae; ムラサキ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:210 (1936)

Peronospora brassicae Gäum. → *Hyaloperonospora parasitica* → *Hyaloperonospora brassicae*

36. *Peronospora bulbocapnii* Berk., Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 370 (1885).

【誤適用】

Host: ミヤマキケマン *Corydalis pallida* (Thunb.) Pers., エゾエンゴグサ—Papaveraceae; ケシ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:222 (1936)

37. *Peronospora calotheca* de Bary in Rabenhorst, Herb. mycol. 2nd ed. no. 673 (1858).

Host: クルマバソウ *Galium odoratum* (L.) Scop., クルマバモドキ *Galium maximoviczii* (Kom.) Poped.—Rubiaceae; アカネ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:188 (1936)

38. *Peronospora camelinae* Gäum.,

Host: アマナズナ *Camelina alyssum* (Mill.) Thell.—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 農業及園芸 15:2026 (1940)

Peronospora cannabina Otth → *Pseudoperonospora cannabina*

Peronospora capparidis Sawada (nom. Inval.) → *Hyaloperonospora parasitica* →

Hyaloperonospora sp.

39. *Peronospora cardamines-laciniatae* Gäum., Beih. Bot. Centralbl. 35 (1): 523 (1918).

Host: オオバタネツケバナ *Cardamine regeliana* Miq.—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:229 (1936)

40. *Peronospora cerastii-glandulosi* S. Ito & Tikun., Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc. 14:23 (1935).

【誤適用】 *Peronospora trivialis*

Host: ミミナグサ *Cerastium fontanum* Baumg. subsp. *vulgare* (Hartm.) Greuter et Burdet var. *angustifolium* (Franch.) H.Hara—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:180 (1936);

41. *Peronospora chelidonii* Miyabe in Sydow & P. Sydow, Fungi Exot. Exsicc. no. 356 (1921).

≡ *Peronospora chelidonii* Miyabe in Jacz., Opredel. Gribov. Soversh. Griby (Diplodin. Stad.) Vol.1, Fikomits. 148 (1931)-nom. Superfl.

Host: クサノオウ *Chelidonium majus* L. subsp. *asiaticum* H. Hara—Papaveraceae, ケシ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 (1936)

Peronospora chelidonii Miyabe in Jacz. (nom. Superfl.) → *Peronospora chelidonii*

Miyabe in Sydow & P. Sydow

Peronospora chenopodii Casp. (p. p.) → *Peronospora variavilis*

Peronospora chrysanthemi-coronarii (Sawada) S. Ito & Tokun. → *Paraperonospora chrysanthemi-coronarii*

42. *Peronospora chrysosplenii* Fuckel, Fungi Rhenani Exsiccati Cent. XV-XVI 15-16: 24, Fung. Rhen. no 1509 (1865).

Host: ネコノメソウ *Chrysosplenium grayanum* Maxim., ヤマネコノメソウ
Chrysosplenium japonicum (Maxim.) Makino, カラフトネコノメソウ—Saxifragaceae;
ユキノシタ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:202 (1936)

43. *Peronospora cleomes* Tsukam. & Katsuki, Ann. Phytopathol. Soc. Jpn 24:27 (1959).
[“cleometi”]

Host: セイヨウフウチョウソウ *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis—Cleomaceae; フウ
チョウソウ科

44. *Peronospora clinopodii* Terui, Ann. Phytopathol. Soc. Jpn 44: 524 (1978).

Host: ミヤマトウバナ *Clinopodium micranthum* (Regel) H. Hara var. *sachalinense* (F.
Schmidt) T. Yamaz. et Murata—Lamiaceae, シソ科

Peronospora corydalis [non de Bary] sensu Sydow & P. Sydow → *Peronospora
bulbocapni*

45. *Peronospora corydalis-intermediae* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 82
(1923).

Host: ヤブケマン[ムラサキケマン] *Corydalis incisa* (Thunb.) Pers.—Papaveraceae, ケシ
科

Peronospora cubensis

46. *Peronospora cucubali* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:23 (1935).

Host: ナンバンハコベ *Silene baccifera* (L.) Roth var. *japonica* (Miq.) H. Ohashi et H.
Nakai—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:178 (1936)

Peronospora cyperi

47. *Peronospora danica* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 128 (1923).

Host: *Tanacetum cinerariifolium* (Trevir.) Sch. Bip. ジョチュウギク[シロバナムシヨケギク], *Chrysanthemum morifolium* Ramat. キク—Asteraceae; キク科

Literatures: 大日本菌類誌 1:218 (1936); 日本植物病害大事典 571 (1998)

48. *Peronospora dentariae* Rabenh., Fung. Eur. 2:86 (1859).

Host: *Cardamine impatiens* L. ジャニンジン, *Cardamine scutata* Thunb. タネツケバナ—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:228 (1936)

49. *Peronospora dentariae-macrophyllae* Gäum., Beih. Bot. Centralbl. 35, 1 Abt. 523 (1918).

Host: *Cardamine leucantha* (Tausch) O.E.Schulz コンロンソウ—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:230 (1936)

50. *Peronospora desmodii* Miyabe in S. Ito & Tokunaga, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:27 (1935).

Host: *Amphicarpaea bracteata* (L.) Fernald subsp. *edgeworthii* (Benth.) H. Ohashi var. *japonica* (Oliv.) H. Ohashi ヤブマメ, *Hylodesmum podocarpum* (DC.) H. Ohashi & R. R. Mill subsp. *oxyphyllum* (DC.) H. Ohashi & R. R. Mill var. *japonicum* (Miq.) H. Ohashi ヌスビトハギ, *Dumasia truncata* Siebold et Zucc. ノササゲ—Fabaceae, マメ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:205 (1936)

51. *Peronospora destructor* (Berk.) Fr. Summa Veg. Scand. Sect. Post. 493 (1849).

≡ *Peronospora schleidenii* Unger, Bot. Zeit. 5:315 (1847). (大日本菌類誌 1:220)

Host: *Allium fistulosum* L. ネギ, *Allium cepa* L. タマネギ, *Allium chinense* G. Don ラッキョウ, *Allium* x *wakegi* Araki ワケギ, *Allium tuberosum* Rottler ex Spreng. ニラ, *Allium sativum* L. ニンニク, *Allium schoenoprasum* L. var. *foliosum* Regel アサツキ—Amaryllidaceae; ヒガンバナ科

Literatures: 日本植物病害大事典 509 (1998)

52. *Peronospora drabae* Gäum., Beih. Bot. Centralbl. 35, 1 Abt. 524 (1918).

Host: *Draba nemorosa* L. イヌナズナ—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:230 (1936)

53. *Peronospora ducometii* Siemaszko & Jank., Yearbook. Agric. Sylv. Sci. Poznan 21: 6 (1929).

≡ *Peronospora fagopyri* I. Tanaka, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 13:205 (1934)-nom. Illegit. non Elenev ex Jacz. & P. A. Jacz. (1932). (大日本菌類誌 1:192, 1936)

Host: *Fagopyrum esculentum* Moench ソバ—Polygonaceae; タデ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:192 (1936)

54. *Peronospora effusa* (Grev.) Rabenh., Klotzsch, Herb. myc.: no. 1880 (1854).

Host: *Spinacia oleracea* L. ホウレンソウ—Amaranthaceae; ヒユ科

Literatures: 日植病報 51:443 (1985); 日本植物病害大事典 333 (1998)

55. *Peronospora farinose* (Fr.) Fr., Summa vegetabilium Scandinaviae 2: 493 (1849).

Host: *Beta vulgaris* L. var. *cicla* L. フダンソウ, *Beta vulgaris* L. テンサイ—Amaranthaceae; ヒユ科

Literatures: 日本植物病害大事典 330 (1998)

56. *Peronospora flava* Gäum., Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz 5 (4): 151 (1923).

Host: *Linaria japonica* Miq. ウンラン[樺太の記録?]—Plantaginaceae; オオバコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:214 (1936)

57. *Peronospora fujitae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:30 (1935).

Host: *Allium victorialis* L. ギョウジャニンニク—Amaryllidaceae; ヒガンバナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:221 (1936)

58. *Peronospora galii-veri* Gäum., Svensk Bot. Tidskr. 12:444 (1918).

Host: *Galium verum* L. カワラマツバ—Rubiaceae; アカネ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:192 (1936)

Peronospora helichrysi Togashi & Egami → *Paraperonospora helichrysi*

59. *Peronospora hiemalis* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 111 (1923).

【誤適用】 *Peronospora ficariae*

Host: *Ranunculus japonicus* Thunb. ウマノアシガタ, *Ranunculus acris* L. ミヤマキンポウゲ—Ranunculaceae; キンポウゲ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:198 (1936)

60. *Peronospora hiratsukae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:25 (1935).
Host: *Galium kikumugura* Ohwi キクムグラ—Rubiaceae; アカネ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:190 (1936)
61. *Peronospora hommae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:26 (1935).
Host: *Galium japonicum* Makino クルマムグラ—Rubiaceae; アカネ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:191 (1936)
62. *Peronospora hylomeconis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:31 (1935).
Host: *Hylomecon japonica* (Thunb.) Prantl et Kündig ヤマブキノウ—Papaveraceae; ケシ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:224 (1936)
63. *Peronospora ibarakii* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 163 (1943).
Host: *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. オニシモツケ—Rosaceae;バラ科
64. *Peronospora iwatensis* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 162 (1943).
Host: *Trautvetteria caroliniensis* (Walter) Vail var. *japonica* (Siebold et Zucc.) T. Shimizu モミジカラマツ—Ranunculaceae; キンポウゲ科
65. *Peronospora kochiae* Gäum., Mittheil. Naturf. Gesell. Bern: 64 (1919).
Host: *Bassia scoparia* (L.) A. J. Scott ホウキギ—Amaranthaceae; ヒユ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:196 (1936)
66. *Peronospora lamii* A. Braun in Rabenh., Mycological Herb., Edn 2: no. 325 (1857).
Host: *Lamium album* L. var. *barbatum* (Siebold et Zucc.) Franch. et Sav. オドリコソウ, *Galeopsis bifida* Boenn. チシマオドリコソウ, *Lamium amplexicaule* L. ホトケノザ, *Salvia plebeia* R. Br. ユキミソウ[ミゾコウジュ]—Lamiaceae; シソ科
Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:211 (1936)
67. *Peronospora lapponica* Lagerh., Bot. Notiser: 49 (1888).
Host: *Euphrasia maximowiczii* Wettst. タチコゴメグサ—Orobanchaceae; ハマウツボ科

Literatures: 伊藤, 大日本菌類誌 1:213 (1936)

68. *Peronospora lathyri-palustris* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 192 (1923).

Host: *Lathyrus quinquenervius* (Miq.) Litv. レンリソウ, *Lathyrus palustris* L. var. *pilosus* (Cham.) Ledeb. エゾノレンリソウ—Fabaceae; マメ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:185 (1936)

Peronospora leptosperma [non de Bary] sensu Sydow & P. Sydow → ***Paraperonospora sulfurea***

69. *Peronospora lotorum* Syd. in Gäumann, Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 199 (1923).

Host: *Lotus corniculatus* L. var. *japonicus* Regel ミヤコグサ—Fabaceae; マメ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:206 (1936); 日本植物病害大事典 307 (1998)

70. *Peronospora manshurica* (Naumov) Syd. in Gäumann, Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 221 (1923).—Fig.

【誤適用】 *Peronospora viciae*

Host: ダイズ *Glycine max* (L.) Merr. subsp. *max*, ツルマメ *Glycine max* (L.) Merr. subsp. *soja* (Siebold et Zucc.) H. Ohashi—Fabaceae; マメ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:205 (1936); 日本植物病害大事典 145 (1998)

71. *Peronospora media* Gäum., Mittheil. Naturforsch. Gesell. Bern: 183 (1920).

【誤適用】 *Peronospora alsinearum*

Host: *Stellaria media* (L.) Vill. ハコベ—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:181 (1936)

72. *Peronospora mesembryanthemi* Verwoerd, Ann. Univ. Stellenbosch 2 (1): 17 (1924).

Host: *Lampranthus spectabilis* (Haw.) N.E.Br. マツバギク—Aizoaceae; ハマミズナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:233 (1936); 日本植物病害大事典 629 (1998)

73. *Peronospora minor* (Casp.) Gäum., Mitteil. Naturf. Gesell. Bern 1918: 62 (1918).

Host: *Atriplex fera* (L.) Bunge コハマアカザ—Amaranthaceae; ヒユ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:194 (1936)

74. *Peronospora nasturtii-montani* Gäum., Beih. Bot. Centralbl. 35 (1): 528 (1918).

Host: *Rorippa indica* (L.) Hiern イヌガラシ—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:231 (1936)

75. *Peronospora nasturtii-palustris* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:31 (1935).

Host: *Rorippa palustris* (L.) Besser スカシタゴボウ—Brassicaceae; アブラナ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:232 (1936)

Peronospora nivea Unger → *Plasmopara nivea*

76. *Peronospora palustris* Gäum., Ann. Mycol. 16 (1-2): 198 (1918).

Host: *Veronicastrum japonicum* (Nakai) T. Yamaz. var. *japonicum* クガイソウ—Plantaginaceae; オオバコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:216 (1936)

Peronospora parasitica (Pers.:Fr.) Fr. → *Hyaloperonospora parasitica*

77. *Peronospora parva* Gäum., Landwirtsch. Jahrb. Schweiz: 467 (1926).

Host: *Stellaria fenzlii* Regel シラオイハコベ—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:184 (1936)

78. *Peronospora pedicularis* Palm (1911).

Host: *Pedicularis resupinata* L. シオガマギク [樺太産の記録?]—Orobanchaceae; ハマウツボ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:214 (1936)

79. *Peronospora perillae* Miyabe in S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:29 (1935).

Host: *Perilla frutescens* (L.) Britton var. *crispa* (Benth.) W. Deane シソ—Lamiaceae; シソ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:212 (1936)

Peronospora pisi

80. *Peronospora radii* de Bary, Hedwigia 3(no. 9): 138 (1864).

Host: *Achillea alpina* L. var. *longiligulata* H. Hara ノコギリソウ, *Achillea ptarmica* L. subsp. *macrocephala* (Rupr.) Heimerl エゾノコギリソウ—Asteraceae; キク科
Literatures: 大日本菌類誌 1:234 (1936)

81. *Peronospora ranunculi* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 116 (1923).
Host: *Ranunculus silerifolius* H. Lév. var. *glaber* (H. Boissieu) Tamura キツネノボタン, *Ranunculus repens* L. ハイキンポウゲ—Ranunculaceae; キンポウゲ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:199 (1936)

82. *Peronospora sakamotoi* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:25 (1935).
Host: *Galium pseudoasprellum* Makino オオバノヤエムグラ—Rubiaceae; アカネ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:190 (1936)

83. *Peronospora sanguisorbae* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 297 (1923).
Host: *Sanguisorba officinalis* L. エゾワレモコウ—Rosaceae; バラ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:204 (1936)

Peronospora schachtii Fuckel → *Peronospora farinosa*

Peronospora schleidenii Unger → *Peronospora destructor*

84. *Peronospora sepium* Gäum., Beitr. Kryptogamenfl. Schw. 5 (4): 220 (1923).
Host: *Vicia sepium* L. コモンベッチ[カラスノエンドウ]—Fabaceae; マメ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:187 (1936)

85. *Peronospora sparsa* Berk., Gardeners' Chron. (London), Ser. 1, 14:308 (1862).
Host: *Rosa* sp. バラ—Rosaceae; バラ科
Literatures: 河合・園芸病害篇 553 (1954); 日本植物病害大事典 1004 (1998)

Peronospora spinaciae laubert → *Peronospora effusa*

86. ○*Peronospora statices* Lobik, Materialy po floristicheskim i faunisticheskim obsledovaniyam Terskogo okruga: 18 (1928).
Host: スターチス [ハナハマサジ] *Limonium sinuatum* (L.) Mill. —Plumbaginaceae; イソマツ科

87. *Peronospora stellariae-aquaticae* Sawada, sec. Sawada 1927, Descript. Cat.

Formosa Fungi: 58 (1925).

Host: *Stellaria aquatica* (L.) Scop. ウシハコベ—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:183 (1936)

88. *Peronospora stellariae-radiantis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.

14:24 (1935).

Host: *Stellaria radicans* L. エゾオオヤマハコベ—Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:183 (1936)

89. *Peronospora stellariae-uliginosae* Sawada, sec. Sawada 1927, Descript. Cat.

Formosa Fungi: 59 (1925).

Host: *Stellaria uliginosa* Murray var. *undulata* (Thunb.) Fenzl ノミノフスマ—

Caryophyllaceae; ナデシコ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:183 (1936)

Peronospora sulfurea Gäum. → *Paraperonospora sulfurea*

Peronospora swinglei Ellis & Kellerm. → *Peronospora lamii*

90. *Peronospora takahashii* S. Ito & Murayama., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17:162

(1943).

Host: *Cochlearia officinalis* L. subsp. *oblongifolia* (DC.) Hultén トモシリソウ—

Brassicaceae; アブラナ科

91. *Peronospora trifolii-arvensis* (Thüm.) Syd. in Gäumann Beitr. Kryptogamenfl.

Schw. 5 (4): 210 (1923).

Host: *Trifolium arvense* L. シャグマハギ—Fabaceae; マメ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:235 (1936)

92. *Peronospora trifoliorum* de Bary, Ann. Sci. Nat. Bot. 20: 117 (1863).

Host: *Trifolium pratense* L. アカクローバ, *Trifolium repens* L. シロクローバ, *Medicago sativa* L. アルファルファ—Fabaceae; マメ科

Literatures:

93. *Peronospora trigonotidis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:28 (1935).

Host: *Trigonotis peduncularis* (Trevir.) F.B.Forbes et Hemsl. タビラコー—Boraginaceae; ムラサキ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:210 (1936)

Peronospora trivialis [non Gäum.] sensu Shirai & Hara → *Peronospora cerastii-glandulosa*

94. *Peronospora variabilis* Gäum., Mittheil. Naturf. Gesell. Bern: 62 (1919).

【誤適用】 *Peronospora effuse*

Host: *Chenopodium album* L. var. *centrorubrum* Makino アカザ, *Chenopodium album* L. シロザ—Amaranthaceae; ヒユ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:195 (1936)

Peronospora verna Gäum. → *Peronospora agrestris*

95. *Peronospora viciae* (Berk.) Casp., Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1855: 330 (1855).

Host: *Vicia faba* L. ソラマメ, *Vicia hirsuta* (L.) Gray スズメノエンドウ, *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. カスマグサ—Fabaceae; マメ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:186 (1936)–“(Berk.) Gäum.”; 日本植物病害大事典 135 (1998)

96. *Peronospora viciae* f. sp. pisi Boerema & Verh., Netherlands Journal of Plant Pathology 85: 166 (1979).

Host: *Pisum sativum* L. エンドウ—Fabaceae; マメ科

Literatures:

97. *Peronospora viciae-sativae*

Host: *Vicia sepium* L. コモンベッチ, *Vicia sativa* L. subsp. *nigra* (L.) Ehrh. ヤハズエンドウ—Fabaceae; マメ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:187 (1936)

98. *Peronospora violae* de Bary, Ann. Sci. Nat. Bot. 20: 125 (1863).

Host: *Viola mandshurica* W.Becker スミレ, *Viola grypoceras* A.Gray var. *grypoceras* タチツボスミレ, *Viola langsdorfii* Fisch. ex DC. subsp. *sachalinensis* W. Becker オオバタチツボスミレ, *Viola vaginata* Maxim. スミレサイシン, *Viola brevistipulata* (Franch. et Sav.) W. Becker subsp. *brevistipulata* オオバキスミレ—Violaceae; スミレ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:207 (1936); 日本植物病害大事典 643 (1998).

Peronospora viticola (Berk. & M. A. Curtis) Casp. → *Plasmopara viticola*

Peronospora wasabiae Hara → *Peronospora alliariae-wasabi*

99. *Peronospora yamadana* Togashi in S. Ito & Tokunaga, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:26 (1935).

Host: *Thalictrum tuberiferum* Maxim. ミヤマカラマツ—Ranunculaceae; キンポウゲ科
【注記】 Constantinescu (

Literatures: 大日本菌類誌 1:199 (1936)

***Plasmopara* 属**

Plasmopara J. Schröt. in Cohn., Kryptog.-Fl. Schlesien 3(1) Pilze 1: 236-237 (1886); emend. Constantinescu, Voglmayr, Fatehi & Thines, Taxon 54(3):813-821, 2005.
Type species: *Plasmopara nivea* (Unger) J. Schröt.

100. *Plasmopara alpine* (Johanson) A. Blytt, Christiana Videnskabs-Selskabs Forhandling 1896 (6): 18 (1896).

101. *Plasmopara australis* (Speg.) Swingle, Journal of Mycology 7 (2): 118 (1892).

102. *Plasmopara cimicifugae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Soc. 14:22, 1935
Host: サラシナショウマ *Cimicifuga simplex* (DC.) Wormsk. ex Turcz.—(Ranunculaceae; キンポウゲ科)
Literatures: 大日本菌類誌 1:156 (1936);

Plasmopara cubensis (Berk. & M. A. Curtis) Humphrey → *Pseudoperonospora cubensis*

103. *Plasmopara densa* (Rabenh.) J. Schröt., Kryptogamen-Flora von Schlesien 3-1(2): 239 (1886).
Host: エゾコゴメグサ *Euphrasia maximowiczii* Wettst. var. *yezoensis* (H.Hara) H.Hara ex T.Yamaz.—Orobanchaceae; ハマウツボ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:160 (1936)
104. *Plasmopara elatostematis* (Togashi & Onuma) S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:20 (1935).
Host: ウワバミソウ *Elatostema involucratum* Franch. et Sav.—Urticaceae; イラクサ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:161 (1936); Mycotaxon 24:303 (1985)
105. *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. & De Toni, Saccardo, Syll. Fung. 7: 242 (1888).
Host: ヒマワリ *Helianthus annuus* L., キタアザミ *Saussurea riederi* Herder subsp. *yezoensis* (Maxim.) Kitam. —Asteraceae; キク科
Literatures: 大日本菌類誌 1:165 (1936); 日本植物病害大事典 591 (1998)
106. *Plasmopara harae* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 161 (1943).
Host: クサアジサイ *Cardiandra alternifolia* Siebold et Zucc. —Hydrangeaceae; アジサイ科
- Plasmopara helichrysi* (Togashi & Egami) J.F. Tao, Acta Mycologica Sinica 6 (2): 72 (1987).
107. *Plasmopara miyakeana* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14: 20 (1935).
Host: イラクサ *Urtica thunbergiana* Siebold et Zucc. —Urticaceae; イラクサ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:161 (1936)
108. *Plasmopara nakanoi* S. Ito & Muray., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 161 (1943).
Host: ムラサキケマン *Corydalis incisa* (Thunb.) Pers. —Papaveraceae; ケシ科
109. *Plasmopara nivea* (Unger) J. Schröt., Krypt.-Fl. Schles. 3(1): 237 (1886).
Host: ミツバ *Cryptotaenia canadensis* (L.) DC. subsp. *japonica* (Hassk.) Hand.-Mazz., パセリ *Petroselinum crispum* (Mill.) Fuss, ハマボウフウ *Glehnia littoralis* F.Schmidt ex Miq., サワゼリ *Sium suave* Walter, シヤク *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. subsp.

sylvestris, ハナウド *Heracleum sphondylium* L. var. *nipponicum* (Kitag.) H. Ohba, オオカサモチ *Pleurospermum uralense* Hoffm., ホソバセンキュウ *Ostericum maximowiczii* (F. Schmidt) Kitag., エゾオオバセンキュウ *Angelica genuflexa* Nutt., エゾボウフウ *Aegopodium alpestre* Ledeb., エゾノシシウド *Coelopleurum gmelinii* (DC.) Ledeb., エゾノヨロイグサ *Angelica sachalinensis* Maxim. var. *sachalinensis*, マルバトウキ *Ligusticum scothicum* L., ヤブジラミ *Torilis japonica* (Houtt.) DC., エゾニユウ *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim., オナガヤブニンジン *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb. var. *montana* Makino, シムラニンジン *Pterygopleurum neurophyllum* (Maxim.) Kitag., チシマニンジン *Tilingia ajanensis* Regel, セントウソウ *Chamaele decumbens* (Thunb.) Makino, ヤブニンジン *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb.—Apiaceae; セリ科
Literatures: 大日本菌類誌 1:159 (1936); 日本植物病害大事典 457 (1998)

110. *Plasmopara obducens* (J. Schröt.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schles. 3(1): 238 (1886).

Host: ツリフネソウ *Impatiens textorii* Miq., キツリフネ *Impatiens noli-tangere* L.—Balsaminaceae; ツリフネソウ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:163 (1936)

111. *Plasmopara orientalis* Constant., Sydowia 54:130 (2002).

【誤適用】 *Plasmopara australis*

Host: ミヤマニガウリ *Schizopepon bryoniifolius* Maxim.—Cucurbitaceae; ウリ科
供試標本:

Literatures:

112. *Plasmopara petasitis* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:21 (1935).
[“petasitidis”]

Host: オオブキ *Petasites japonicus* (Siebold et Zucc.) Maxim. —Asteraceae; キク科

Literatures: 大日本菌類誌 1:167 (1936)

113. *Plasmopara phrymae* S. Ito & M. Hara in S. Ito & Murayama, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17:162 (1943).

Host: ハイドクソウ *Phryma leptostachya* L. subsp. *asiatica* (H. Hara) Kitam.—Phrymaceae; ハエドクソウ科

114. *Plasmopara pileae* S. Ito & Tokun., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 14:20 (1935).

Host: ミズ *Pilea hamaoi* Makino, アオミズ *Pilea pumila* (L.) A.Gray —Urticaceae;イラクサ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:162 (1936)

115. *Plasmopara pusilla* (de Bary) J. Schröt., in Cohn, Krypt.-Fl. Schles. 3(1): 237 (1886).

Host: フウロソウ(ゲンノショウコ) *Geranium thunbergii* Siebold ex Lindl. et Paxton, チシマフウロ *Geranium erianthum* DC.—Geraniaceae;フウロソウ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:157 (1936)

Plasmopara pygmaea (Unger) J. Schröt. → *Plasmoverna pygmaea*

116. *Plasmopara viticola* (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni in Saccardo, Syll. Fung. 7: 239 (1888).

Host: ブドウ *Vitis vinifera* L., ツタ, ノブドウ *Ampelopsis glandulosa* (Wall.) Momiy. var. *heterophylla* (Thunb.) Momiy., ヤマブドウ *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch., エビヅル *Vitis ficifolia* Bunge, キクバエビヅル *Vitis ficifolia* Bunge f. *sinuata* (Regel) Sugim., サンカクヅル *Vitis flexuosa* Thunb., アメリカブドウ *Vitis labrusca* L.—Vitaceae; ブドウ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:164 (1936); 日本植物病害大事典 853 (1998)

117. *Plasmopara wilsonii* Voglmayr, Fatehi & Constant., Mycol. Res. 110(6): 633-645 (2006).

Host: ゲンノショウコ *Geranium thunbergii* Siebold ex Lindl. et Paxton—Geraniaceae フウロソウ科

Plasmoverna 属

Plasmoverna Constant., Voglmayr, Fatehi & Thines, Taxon 54:818 (2005).

Type species: *Plasmoverna pygmaea* (Unger) Constant., Voglmayr, Fatehi & Thines

118. *Plasmoverna alpina* (Johanson) Constant., Voglmayr, Fatehi & Thines, Taxon 54:818 (2005).

≡ *Plasmopara alpina* (Johanson) Rosenbaum, Gihang. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 28: 3, (1903). (大日本菌類誌 1:169, 1936)

Host: コカラマツ *Thalictrum minus* L. var. *kemense* (Fr.) Trelease—(Ranunculaceae; キンポウゲ科)

119. *Plasmoverna anemones-dichotomae* (Benna) Constant., Voglmayr, Fatehi & Thines, Taxon 54:818 (2005).

Host: フタマタイチゲ *Anemone dichotoma* L.—(Ranunculaceae; キンポウゲ科)

120. *Plasmoverna pygmaea* (Unger) Constant., Voglmayr, Fatehi & Thines, Taxon 54:818 (2005).

≡ *Plasmopara pygmaea* (Unger) J. Schröt., Kryptogamen-Flora von Schlesien 3-1(2): 239 (1886). (大日本菌類誌 1: 167, 1936; 日本植物病害大事典 615, 1998)

Host: ニリンソウ *Anemone flaccida* F. Schmidt, フクジュソウ *Adonis ramosa* Franch., ヒメイチゲ *Anemone debilis* Fisch. ex Turcz., キクザキイチゲ *Anemone pseudoaltaica* H. Hara, ウラベニイチゲ , エゾトリカブト *Aconitum sachalinense* F. Schmidt subsp. *yezoense* (Nakai) Kadota—(Ranunculaceae; キンポウゲ科)

Pseudoperonospora 属

Pseudoperonospora Rostov., Ann. Inst. Agron. Moscou, 9: 47 (1903).

= *Peronoplasmopara* (Berl.) Clint., Rep. Conn. Agric. Exp. Sta. 1904: 334 (1905).

Type species: *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. & M.A. Curtis) Rostov.

121. *Pseudoperonospora actinostemmatis* (Sawada) Hara, List of Japanese Fungi 287 (1954). [“actinostemmae”]

≡ *Peronoplasmopara actinostemmatis* Sawada, Trans. Formosan Nat. Hist. Soc. 21: 338 (1931) “actinostemmae”.

Host: ゴキヅル *Actinostemma tenerum* Griff. —(Cucurbitaceae; ウリ科)

122. *Pseudoperonospora cannabina* (G.H. Otth) Curzi, Riv. Patol. Veg. 16: 229 (1926).

≡ *Peronospora cannabina*

Host: アサ *Cannabis sativa* L.—Cannabaceae; アサ科

Literatures: 大日本菌類誌 1:172 (1936); 日本植物病害大事典 204 (1998)

Notes: 勝本謙(2010)より

123. *Pseudoperonospora celtidis* (M.B. Waite) G.W. Wilson, Bull. Torrey Bot. Club 34: 415 (1907). – Fig.

Host: エノキ *Celtis sinensis* Pers. – (Cannabaceae; アサ科)

124. *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. & M.A. Curtis) Rostovzev, Ann. Inst. Agron. Moscow 9:47, 1903.

Host: キュウリ *Cucumis sativus* L., メロン *Cucumis melo* L., マクワウリ *Cucumis melo* L. var. *makuwa* Makino, ズッキーニ *Cucurbita pepo* L. 'Melopepo', スイカ *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai, カボチャ, シロウリ *Cucumis melo* L. var. *utilissimus* (Roxb.) Duthie et Fuller 'Albus', トウガン *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn., ユウガオ *Lagenaria siceraria* (Molina) Standl. var. *hispida* (Thunb.) H.Hara, ヘチマ *Luffa aegyptica* Mill., ゴキヅル *Actinostemma tenerum* Griff., ポンキン , ニガウリ(ツルレイシ) *Momordica charantia* L., キカラスウリ *Trichosanthes kirilowii* Maxim. var. *japonica* (Miq.) Kitam. – (Cucurbitaceae; ウリ科)

Literatures: 大日本菌類誌 1:173 (1936); 日本植物病害大事典 206 (1998)

Pseudoperonospora elatostematis (Togashi & Onuma) Horner → *Plasmopara elatostematis*

Pseudoperonospora elatostematis (Togashi & Onuma) Hara (nom. superfl.) → *Plasmopara elatostematis*

125. *Pseudoperonospora humuli* (Miyabe & Takah.) G.W. Wilson, mycologia 6:194 (1914).

≡ *Peronoslasmpara humuli* Miyabe & Takah., Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 1:153 (1906).

Host: *Humulus lupulus* L. var. *lupulus* ホップ, *Humulus scandens* (Lour.) Merr. カナムグラ – Cannabaceae; アサ科

Literatures:

126. *Pseudoperonospora urticae* (Lib. Ex Berk.) E. S. Salmon & W. N. Ware, Ann. Appl. Biol. 12:141 (1925).

Host: *Urtica thunbergiana* Siebold et Zucc. イラクサ, オオバイラクサ – Cannabaceae; アサ科

Literatures: 伊藤 (1936)

Sclerophthora 属

Sclerophthora Thirum., C.G. Shaw & Naras., Bulletin of the Torrey Botanical Club 80: 299 (1953)

Type species: *Sclerophthora macrospora* (Sacc.) Thirum., C.G. Shaw & Naras., Bulletin of the Torrey Botanical Club 80: 299 (1953)

Sclerophthora macrospora (Sacc.) Thirum., C.G. Shaw & Naras., Bulletin of the Torrey Botanical Club 80: 299 (1953)

Host: イネ, オオムギ, コムギ, エンバク, ライムギ, トウモロコシ, ソルガム, テオシント, モロコシ, レッドトップ, ベントグラス, トールオートグラス, オーチャードグラス, ライグラス, リードカナリーグラス, ジュズダマ (黄化萎縮病), ヨシ, メヒシバ, ニワホコリ, カゼクサ, ススキ, スズメノテッポウ, チガヤ, チカラシバ, アシカキ, ヌメリグサ, オオイチゴツナギ, カモジグサ, トダシバ, イヌビエ, ノビエ, コヌカグサ, ウシノシッペイ, サイトウガヤ, ヌカキビ, ムツオレグサ, クサヨシ

Literatures: 勝本 (2010)

Sclerophthora rayssiae R. G. Kenneth, Kaltin & I. Wahl var. *zeae* Payak & Renfro, Phytopathology 57: 395 (1967)

Host: トウモロコシ (褐条べと病), メヒシバ

Literatures: 勝本 (2010)

Sclerospora 属

Sclerospora J. Schröt., Hedwigia: 86 (1879)

Type species: *Sclerospora graminicola* (Sacc.) J. Schröt., Kryptogamen-Flora von Schlesien 3-1(2): 236 (1886)

Sclerospora graminicola (Sacc.) J. Schröt., Kryptogamen-Flora von Schlesien 3-1(2): 236 (1886)

Host: アワ, チモシー (しらが病), パールミレット (しらが病), エノコログサ, キンエノコロ, オオアワガエリ, トウモロコシ, サトウキビ, テオシント

Literatures: 勝本 (2010)

Sclerospora macrospora Sacc. → *Sclerophthora macrospora*

Sclerospora maydis (Racib.) E. J. Butler → *Peronosclerospora maydis*

Sclerospora miscanthi T. Miyake → *Peronosclerospora miscanthi*

Sclerospora oryzae Brizi → *Sclerophthora macrospora*

Sclerospora sacchari T. Miyake → *Peronosclerospora sacchari*

謝辞

本研究を行うにあたり、ご指導いただいた中島千晴教授に感謝いたします。また、貴重なサンプルを提供して頂いた帯広畜産大学の中馬いづみ准教授、筑波大学の出川洋介准教授、農業関連施設等の多くの皆様に厚く御礼申し上げます。また、北海道大学総合博物館、国立科学博物館の標本庫での調査の際、お世話になりました方々に御礼申し上げます。また、長野県での標本採集の際にアドバイスを頂きました韓国 Kunsan National University の Young-Joon Choi 博士、菌類研究家の皆様に御礼申し上げます。最後に、研究室での研究生活は辛い思いをしたことがほとんどでしたが、どんな時も私のことを信じてくれて、味方になってくれて、励まし続けてくれた家族や友人がいてくれたから頑張ることができました。心から感謝いたします。

引用文献

- Bachofer, M. (2004) Molekularbiologische Populationsstudien an *Plasmopara halstedii*, dem Falschen Mehltau der Sonnenblume. PhD thesis, University of Hohenheim, Stuttgart.
- Blanco-Meneses, M., Carbone, I. & Ristaino, J. B. (2017) *Molecular Ecology* 27(10): 1–15.
- Bourret, T. B., Choudhury, R. A., Mehl, H. K., Blomquist, C. L., McRoberts, N. & Rizzo, D. M. (2018) Multiple origins of downy mildews and mito-nuclear discordance within the paraphyletic genus *Phytophthora*. *PLoS ONE* 13(3): 1–23.
- Choi, Y.-J., Beakes, G., Glockling, S., Kruse, J., Nam, B., Nigrelli, L., Ploch, S., Shin, H.-D., Shivas, R.G., Telle, S., Voglmayr, H. and Thines, M. (2015a) Towards a universal barcode of oomycetes – a comparison of the *cox1* and *cox2* loci. *Molecular Ecology Resources* 15: 1275–1288.
- Choi, Y.-J., Hong, S.-B. & Shin, H.-D. (2003) Diversity of the *Hyaloperonospora parasitica* complex from core brassicaceous hosts based on ITS rDNA sequences. *Mycological Research* 107(11): 1314–1322.
- Choi, Y.-J., Hong, S.-B. & Shin, H.-D. (2007) Re-consideration of *Peronospora farinosa* infecting *Spinacia oleracea* as distinct species, *Peronospora effuse*. *Mycological Research* 111: 381–191.
- Choi, Y.-J., Kiss, L., Vajna, L. & Shin, H.-D. (2009) Characterization of a *Plasmopara* species on *Ambrosia artemisiifolia*, and notes on *P. halstedii*, based on morphology and multiple gene phylogenies. *Mycological Research* 113(10): 1127–1136.
- Choi, Y.-J., Klosterman, S. J., Kummer, V., Voglmayr, H., Shin, H.-D. & Thines, M. (2015) Multi-locus tree and species tree approaches toward resolving a complex clade of downy mildews (Straminipila, Oomycota), including pathogens of beet and spinach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 86: 24–34.
- Choi, Y.-J., Kruse, J. & Thines, M. (2018) *Hyaloperonospora erucae* sp. nov. (Peronosporaceae; Oomycota), the downy mildew pathogen of arugula (*Eruca sativa*). *European Journal of Plant Pathology* 151: 549–555.
- Choi, Y.-J., Park, J. H., Lee, J. & Shin, H.-D. (2018) *Bremia itoana* (Oomycota, Peronosporales), a Specialized Downy Mildew Pathogen on an East Asian Plant, *Crepidiastrum sonchifolium* (Asteraceae). *Mycobiology* 46 (4): 416–420.
- Choi, Y.-J., Park, M. J. & Shin, H.-D. (2018) Downy mildew outbreak on *Chrysanthemum boreale* caused by *Paraperonospora minor*. *Plant Pathology* 57(6): 1176.
- Choi, Y.-J., Shin, H.-D. & Thines, M. (2009) Two novel *Peronospora* species are associated

- with recent reports of downy mildew on sages. *Mycological Research* 113: 1340–1350.
- Choi, Y.-J. & Thines, M. (2015) Host Jumps and Radiation, Not Co-Divergence Drives Diversification of Obligate Pathogens. A Case Study in Downy Mildews and Asteraceae. *PLoS ONE* 10 (7): 1–21.
- Choi, Y.-J., Thines, M., Runge, F., Hong, S.-B., Telle, S. & Shin, H.-D. (2011) Evidence for high degrees of specialisation, evolutionary diversity, and morphological distinctiveness in the genus *Bremia*. *Fungal Biology* 115 (2): 102–111.
- Choi, Y.-J., Thines, M., Choi, I.-Y. & Shin, H.-D. (2017) *Mycological Progress* 16: 857–864.
- Chupp, C. (1940) Further Notes on Double Cover–Glass Mounts. *Mycologia* 32: 269–270.
- Constantinescu, O. (1989) *Peronospora* complex on Compositae. *Sydowia* 41: 79–107.
- Constantinescu, O. (1991) An annotated list of *Peronospora* names. *Thunbergia* 15: 1–110.
- Constantinescu, O. (1996) *Paraperonospora apiculata* sp. nov.. *Sydowia* 48(1): 105–110
- Constantinescu, O. (1998) A revision of *Basidiophora* (Chromista, Peronosporales). *Nova Hedwigia* 66(1–2): 251–265
- Constantinescu, O. and Fatehi, J. (2002) *Peronospora*-like fungi (Chromista, Peronosporales) parasitic on Brassicaceae and related hosts. *Nova Hedwigia* 74: 291–338.
- Constantinescu, O. & Negrean, (1983) Check-list of Romanian Peronosporales. *Mycotaxon* 16: 537–556.
- Constantinescu, O., Voglmayr, H., Fatehi, J. & Thines, M (2005) *Plasmoverna* gen. nov., and the taxonomy and nomenclature of *Plasmopara* (Chromista, Peronosporales). *TAXON* 54(3): 813–821.
- Cooke, D. E. L., Drenth, A., Duncan, J. M., Wagels, G. & Brasier, C. M. (2000) A molecular phylogeny of *Phytophthora* and related Oomycetes. *Fungal Genetics and Biology* 30: 17–32.
- Corde, A. C. I. (1837) *Icones Fungorum Hucusque Cognitorum*. J. G. Calve, Praga.
- Denton, G. J., Beal, E. J., Kilty, A., Denton, J. O., Choi, Y.-J. & Thines, M. (2015) Characterisation and risk assessment of the emerging *Peronospora* disease on *Aquilegia*. *Mycological Progress* 14: 69.
- Dick, M. W. (2002) Towards and Understanding of the Evolution of the Downy Mildews. *Advances in Downy Mildew Research*. pp. 1–58. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.

- Duarte, L. L., Choi, Y.-J. & Barreto, R. W. (2013) First report of downy mildew caused by *Plasmopara halstedii* on *Gerbera jamesonii* in Brazil. *Plant Disease* 97(10): 1382.
- Gäumann, E. (1918) Über die Formen der *Peronospora parasitica* (Pers.) Fries. Ein Beitrag zur Speziesfrage bei den parasitischen Pilzen. *Botanische Centralblatt, Beihefte, Germany*. 35: 395–533.
- Gäumann, E. (1923) Beiträge zu einer monographie der Gattung *Peronospora* Corda. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, *Germany* 5(4): 1–260.
- Göker, M., García-Blázquez, G., Voglmayr, H., Tellería, M. T. & Martín, M. P. (2009) Molecular Taxonomy of Phytopathogenic Fungi: A Case Study in *Peronospora*. *PLoS ONE* 4(7): 1–14.
- Göker, M., Riethmüller, A., Voglmayr, H., Weiss, M. & Oberwinkler, F. (2004) Phylogeny of *Hyaloperonospora* based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer sequences. *Mycological Progress* 3(2): 83–94.
- Göker, M., Voglmayr, H., Riethmüller, A. & Oberwinkler, F. (2007) How do obligate parasites evolve? A multi-gene phylogenetic analysis of downy mildews. *Fungal Genetics and Biology* 44: 105–122.
- Göker, M., Voglmayr, H., Riethmüller, A., Weiss, M. & Oberwinkler, F. (2003) Taxonomic aspects of *Peronosporaceae* inferred from Bayesian molecular phylogenetics. *Canadian Journal of Botany* 81(7): 671–683.
- García-Blázquez, G., Göker, M., Voglmayr, H., Martín, M. P., Tellería, M. T. & Oberwinkler F. (2008) Phylogeny of *Peronospora*, parasitic on Fabaceae, based on ITS sequences. *Mycological Research* 112: 502–512.
- Hall, G. S. (1996) Modern approaches to species concepts in downy mildews. *Plant Pathology* 45: 1009–1026.
- Hall, T. A. (1999) Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- 堀 正太郎 (1893) 日本農業植物病害論. *植物学雑誌* 7 (76) : 151–155.
- Hudspeth, D. S. S., Nadler, S. A. & Hudspeth, M. E. S. (2000) A COX2 Molecular Phylogeny of the *Peronosporomycetes*. *Mycologia* 92(4): 674–684.
- 稲葉忠興・守中 正・浜屋悦次 (1986) 日本におけるキュウリ及びマスクメロンべと病菌のレース. *農業環境技術研究所報告* 2: 35–43.
- 井澤弘一・小山田光男 (1987) オカヒジキ(*Salsola komarovii* Iljin)べと病の新発生. *北日本病害虫研究会報* 38: 48–50.
- 板野秀次郎 (1934) 關東産の露菌 (*Peronospora*) . *日本植物病理学会報* 4 (1–2) : 89–92.

- Ito, S. (1913) Kleine Notizen über parasitische Pilze Japans. 植物学雑誌 27 (323): 217–223.
- 伊藤誠哉 (1936) 大日本菌類誌 第一卷藻菌類. p. 147-242. 養賢堂. 東京.
- Ito, S. & Murayama, D. (1943) Notae Mycologicae Asiae Orientalis IV. Transactions of the Sapporo Natural History Society 17 (3–4): 160–172.
- Ito, S. & Tokunaga, Y. (1935) NOTAE MYCOLOGICAE ASIAE ORIENTALIS I. Transactions of the Sapporo Natural History Society 14 (1): 11–33.
- 伊藤陽子・竹内妙子・松下陽介・築尾嘉章 (2008) 我が国でも発生が認められたコリウスベと病 (新称) . 日本植物病理学会会報 74 (1): 34.
- 勝本 謙 (2010) 日本産菌類集覧. 日本菌学会関東支部.
- 河合克己・大谷廣直 (1931) 南樺太採集菌類目録. 札幌博物学会会報 11 (4): 227–242.
- 栢森美如・佐々木 純・堀田治邦・佐藤 衛. (2013) *Peronospora potentillae* によるポテンティラベと病(新称)および *P. sparsa* によるワレモコウベと病. 日本植物病理学会会報 (79 (3): 182.
- Katoh, K. & Standley, D. M. (2013) MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. Molecular Biology and Evolution 30 (4): 772–780.
- Kayamori, M., Sasaki, J., Matsui, R., Shinmura, A., Horita, H. & Satou, M. (2012) First report of downy mildew of carnation caused by *Peronospora dianchicola* in Japan. Journal of General Plant Pathology 78: 364–367.
- Kozlov, A. M., Darriba, D., Flouri, T., Morel, B. and Stamatakis, A. (2019) RAxML-NG: A fast, scalable, and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. Bioinformatics 35 (21): 4453–4455.
- Kumar, A. & Manga, V. K. (2012) Pearl millet downy mildew: challenges and prospects. pp. 139–177. Rev. Plant Pathol. Vol. 5. Indian Society of Mycology and Plant Pathology Scientific Publishers. India.
- Kumar, S., Stecher, G., and Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology and Evolution 33: 1870–1874.
- Lee, J. S., Lee, H. B., Shin, H.-D. & Choi, Y.-J. (2017) Diversity, phylogeny, and host-specialization of *Hyaloperonospora* species in Korea. Mycobiology 45(3): 139–149.
- Lee, J. S., Shin, H.-D., Lee, H. B. & Choi, Y.-J. (2017) Taxonomy and Phylogeny of *Peronospora* Species (Oomycota) Parasitic to *Stellaria* and *Pseudostellaria* in Korea, with the Introduction of *Peronospora casparyi* sp. nov. Mycobiology 45(4): 263–269.

- 三澤知央・佐藤 衛・安岡眞二・松下陽介・埋橋志穂美・佐藤豊三・山内智史・白川 隆
(2014) *Peronospora destructor* (Berkeley) Caspary ex Berkeley によるニラベ
と病 (新称) . 北日本病虫研報, 65: 68-71.
- 三浦密成 (1928) 満蒙植物誌 3, 隠花植物・菌類. p.28-54. 南満洲鉄道興業部農務課 産業
資料 第 27.
- 宮部金吾・高橋良直 (1907) ほっふの新病原菌 ペロノプラズモパラ ヒューミユリーに就
て. Transactions of the Sapporo Natural History Society 1 (2): 149-155.
- 三宅市郎 (1913) Studien über chinesische Pilze. 植物学雑誌 27 (314): 37-44.
- 三宅市郎 (1914) Ueber chinesische Pilze. 植物学雑誌 28 (327): 37-56.
- Moncalvo, J.-M., Wang, H.-H., & Hseu, R.-S. (1995) Phylogenetic relationships in
Ganoderma inferred from the internal transcribed spacers and 25S ribosomal
DNA sequences. Mycologia, 87(2): 223-238.
- 永井政次・島村光太郎 (1933) 千島國後島採集菌類に就て. 札幌農林学会報 25.
- 南部信方 (1904) 東京附近ノ寄生菌類ニ就テ. 植物学雑誌. 18 (203): 1-3.
- 日本植物病理学会 (2020) 日本植物病名目録 (日本植物病理学会編). 日本植物防疫協会,
東京.
- 西原夏樹・石井 耕 (1986a) *Sclerophthora rayaseae* var. *zeae* によるトウモロコシベと病
のわが国における発生 について. 日本植物病理学会報 52 (1): 101.
- 西原夏樹・石井 耕 (1986b) 千葉に発生したアルファルファベと病. 日本植物病理学会報
52 (1): 101.
- Park J. H., Thines, M., Lee, H. B., Shin, H.-D. & Choi, Y.-J. (2018) *Bremia polycephala*
and *Bremia sawadae* spp. nov. (Peronosporaceae; Oomycota), parasitic to
Northeast Asian Asteraceae. Nova Hedwigia 107 (3-4): 303-314.
- Pai, C. K. (1957) Notes on the Peronosporaceae in Northeastern China. Acta
Phytopathologica Sinica 3(2): 137-154.
- Peterson, A.B. & Rosendahl, S. (2000) Phylogeny of the Peronosporomycetes (Oomycota)
based on partial sequences of the large ribosomal subunit (LSU rDNA). Mycol.
Res 104: 1295-1303.
- Petrželová, I., Choi, Y.-J., Jemelková, M., Doležalová, I., Kruse, J., Thines, M., & Kitner,
M. (2017) Confirmation of *Peronospora agrimoniae* as a distinct species. Eur
J Plant Pathol. 147- 887-896.
- Regel, E. (1843) Beiträge zur Kenntnis einiger Blattpilze. Botanische Zeitung 1: 665-
667.
- Riethmuller, A., Voglmayr, H., Göker, M., Weiß, M. and Oberwinkler, F. (2002)
Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and
related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences.

Mycologia 94(5): 834–849.

- Robideau, G. P., de Cock, A.W. A. M., Coffey, M. D., Voglmayr, H., Brouwer, H., Bala, K., Chitty, D. W., Désaulniers, N., Eggertson, Q. A., Gachon, C. M. M., Hu, C. H., Küpper, F. C., Rintoul, T. L., Sarhan, E., Verstappen, E. C. P., Zhang, Y., Bonants, P. J. M., Ristaino, J. B., & Lévesque, C. A. (2011) DNA barcoding of oomycetes with cytochrome c oxidase subunit I and internal transcribed spacer. *Molecular Ecology Resources* 11; 1002–1011.
- Rostovzev, S. J. (1903) Beiträge zur Kenntnis der Peronosporareen. *Annales de l'Institut agronomique de Moscou* 9: 30–55.
- Runge, F., Telle, S., Ploch, S., Savory, E., Day, B., Sharma, R. & Thines, M (2011) The inclusion of downy mildews in a multi-locus-dataset and its reanalysis reveals a high degree of paraphyly in *Phytophthora*. *IMA FUNGUS* 2(2): 163–171.
- 佐藤 衛 (2000) アブラナ科野菜に発生するべと病菌の寄生性分化に関する研究. *日本植物病理学会報* 66: 70-71.
- 佐藤 衛・福本文良 (1996a) キャベツおよびブロッコリー (*Brassica oleracea*) から分離したべと病菌 (*Peronospora parasitica*) の宿主範囲. *日本植物病理学会報* 62: 393-396.
- 佐藤 衛・福本文良 (1996b) ハクサイ,カブ (*Brassica campestris*) およびダイコン (*Raphanus sativus*) から分離したべと病菌 (*Peronospora parasitica*) の宿主範囲. *日本植物病理学会報* 62(4): 402-407.
- 佐藤 衛・萩原康彰・石井正義・福本文良 (1991) ブロッコリーべと病 (新称). *関西病虫害研究会報* 33: 67-68.
- 佐藤 衛・堀内誠三 (1999) カリフラワーのべと病 (新称). *日本植物病理学会報* 65: 639–642.
- 佐藤 衛・堀内誠三・山内智史 (1999) 幼苗を用いたハウレンソウ品種のべと病抵抗性の判定方法. *北日本病虫研究会報* 50: 60–61.
- 佐藤 衛・堀内誠三・山内智史 (2002) コールラビべと病(新称). *北日本病虫研報* 53: 77–79.
- 佐藤 衛・堀内誠三・山内智史 (2002) ハウレンソウべと病菌の新レースに抵抗性を持つ品種の探索. *北日本病虫研究会報* 53: 46–48.
- 佐藤 衛・堀内誠三・山内智史 (2003) 2000～2002年に国内で分離されたハウレンソウべと病菌のレース. *北日本病虫研究会報* 54: 58–59.
- 佐藤 衛・植松清次・深見理子・鈴木幹彦・山内智史 (2015) 千葉県および静岡県で発生した *Peronospora belbahrii* によるメボウキ (バジル) べと病 (新称). *日本植物病理学会報* 81 (3): 213.
- 佐藤 衛・植松清次・蓮見瑠子・西 和文・窪田昌春・築尾嘉章 (2009) *Peronospora knautiae* によるスカビオサ (セイヨウマツムシソウ) べと病 (新称). *関東東*

- 山病虫害研究会報, 56: 63-64.
- 佐藤 衛・植松清次・西 和文・窪田昌春 (2004) *Eruca vesicaria* ssp. *Sativa* (ルッコラ) および *Brassica juncea* (cernua group) (レッドアジアンマスタード) に発生したべと病 (新称). 日本植物病理学会報 (平成 16 年度日本植物病理学会大会講演要旨) 70(3): 214.
- Satou, M., Sugawara, K., Nagashima, S., Tsukamoto, T. & Matsushita, Y. (2013) Downy mildew of busy lizzie caused by *Plasmopara obducens* in Japan. *Journal of General Plant Pathology* 79: 205–208.
- 澤田兼吉 (1914) ブレミア屬(*Bremia*)ノ種類ニ就テ. 植物学雑誌 28 (326): 74-84.
- 澤田兼吉 (1916) 菠薐草露菌病と雑草との関係. 台湾総督府農事試験場. 第 101 号.
- 澤田兼吉 (1919) 農事試験場特別報告. 第 19 号 台湾産菌類調査報告 第 1 編
- 澤田兼吉 (1922) 台湾総督府中央研究所農業部報告. 第 2 号 臺灣産菌類調査報告 第 2 編.
- 澤田兼吉 (1925) 台湾博物学会会報 p. 79–80.
- 澤田兼吉 (1927) 台湾総督府中央研究所農業部報告. 第 27 号 臺灣産菌類調査報告 第 3 編.
- 澤田兼吉 (1928) 台湾総督府中央研究所農業部報告. 第 35 号 臺灣産菌類調査報告 第 4 編
- 澤田兼吉 (1937) 台湾総督府中央研究所農業部報告. 第 61 号 臺灣産菌類調査報告 第 6 編.
- Schröter, J. (1879) *Hedwigia* 18: 86.
- Schröter, J. (1886) Ueber die mycologischen Ergebnisse einer Reise nach Norwegen. *Jahr Schles Gesellsch f. vaterl Cultru* 63: 208–213.
- Schröder, S., Telle, S., Nick, P. & Thines, M. (2011) Cryptic diversity of *Plasmopara viticola* (Oomycota, Peronosporaceae) in North America. *Organisms Diversity & Evolution* 11: 3–7.
- Shin, H.-D. & Choi, Y.-J. (2003) A first checklist of Peronosporaceae from Korea. *Mycotaxon* 86: 249–267.
- Shin, H.-D. & Choi, Y.-J. (2006) Peronosporaceae of Korea. *Plant pathogens of korea* 12. National Institute of Agricultural Science and Technology. Suwon, Korea.
- Shirai, M. & Hara, K. (1927) A list of Japanese fungi hitherto known. 1–448.
- Shirai, K., Nishiwaki, Y., Kobayashi, S. & Satou, M. (2016) First report of downy mildew of statice caused by *Peronospora statices* in Japan. *Journal of General Plant Pathology* 82: 212–215.
- 白井光太郎 (1897) 寄生菌ヨリ起ル粟ノ病害ニ就テ. 植物学雑誌 11 (122): 115–119.
- 白井光太郎 (1905) 日本菌類目録. 日本園芸研究会, 東京.
- 白井光太郎 (1917) 日本菌類目録. 東京出版社, 東京.
- 白井光太郎 (1927) 日本菌類目録. 養賢堂, 東京.
- Spencer, M. A. & Dick, M. W. (2002) Aspects of Graminicolous Downy Mildew Biology: Perspectives for Tropical Plant Pathology and Peronosporomycetes Phylogeny.

P.63–81. Tropical Mycology vol. 2, Micromycetes.

- 菅原 敬・松館綾子・伊藤陽子・生井恒雄 (2008) クリスマスローズに発生したべと病および炭疽病 (新称) . 日本植物病理学会会報 74(3): 181.
- Swastika, D. K. S., Kasim, F., Sudana, W., Hendayana, R., Suhariyanto, R. K., Kecuk, R., Gerpacio, R. V. & Pingali, P. L. (2004) Maize in Indonesia: Production Systems, Constraints, and Research Priorities. International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). Mexico.
- 田中延次郎 (1888) 雑録. 植物学雑誌 2 (17): 143–147.
- 田中延次郎 (1890a) 一昨年ノ夏東京近傍ニ於テ夥シク發生シタルきうり葉病菌ノ種名ニ就テ. 植物学雑誌 4 (35): 38–40.
- 田中延次郎 (1890b) 菌類採集案内第二報. 植物学雑誌 4 (42): 298–299.
- 田中延次郎 (1890c) 本邦産ちゝみ科 (Peronosporæ) 菌ニ就テ. 植物学雑誌 4 (44): 380–381.
- 田中延次郎 (1890d) 日本菌類図説 第一巻.
- Tanaka, I. (1934) EINE NEUE ART DES FAISCHEN MEHLTAUPILZES AUF DEM BUCHWEIZEN. Transactions of the Sapporo Natural History Society 13(3): 203–206.
- Tanaka, T. (1919) New Japanese Fungi. Notes and Translations: VI. Mycologia 11 (2): 80–86.
- 谷名光治・伊達寛敬・粕山新二 (2008) ラークスパー(チドリソウ)に寄生していたべと病菌 (*Peronospora* sp.). 岡山県農試研報 26: 73-75.
- Telle, S. & Thines, M. (2012) Reclassification of an enigmatic downy mildew species on lovegrass (*Eragrostis*) to the new genus *Erapthora*, with a key to the genera of Peronosporaceae. Mycological Progress 11: 121–129.
- 照井陸奥生 (1930) 利尻、禮文兩島に於ける菌類採集目録補遺. 札幌博物学会会報 11 (3): 157–163.
- 照井陸奥生 (1978) 阿闍羅山産べと病菌 2 種. 日本植物病理学会報 44 (4): 523–524.
- Thines, M. (2011) Recent outbreaks of downy mildew on grape ivy (*Parthenocissus tricuspidata*, Vitaceae) in Germany are caused by a new species of *Plasmopara*. Mycological Progress 10(4): 415–422.
- Thines, M (2014) Phylogeny and evolution of plant pathogenic oomycetes—a global overview. European Journal of Plant Pathology 138 (3): 431–447.
- Thines, M. & Choi, Y.-J. (2016) Evolution, Diversity, and Taxonomy of the Peronosporaceae, with focus on the Genus *Peronospora*. Phytopathology 106: 6–18.

- Thines, M., Göker, M., Spring, O. & Oberwinkle, F. (2006) A revision of *Bremia graminicola* Mycological Research 110(6): 646–656.
- Thines, M., Göker, M., Oberwinkler, F. & Spring, O. (2007) A revision of *Plasmopara penniseti*, with implications for the host range of the downy mildews with pyriform haustoria. Mycological Research 111(12): 1377–1385.
- Thines, M. & Kummer, V. (2013) Diversity and species boundaries in floricolous downy mildews. Mycological Progress 12: 321–329.
- Thines, M., Telle, S., Choi, Y.-J., Tan, Y. P. & Shivas, R. G. (2015) *Baobabopsis*, a new genus of graminicolous downy mildews from tropical Australia, with an updated key to the genera of downy mildews. IMA Fungus 6 (2): 483–491.
- Thines, M., Voglmayr, H. & Göker, M. (2009) Taxonomy and phylogeny of the downy mildews (Peronosporaceae). Oomycete Genetics and Genomics: Diversity, Interactions, and Research Tools. p47–75. Wiley-VCH. Weinheim, Germany.
- Thirumalachar, M. J., Shaw, C. G. & Narasimhan, M. T. (1953) The sporangial phase of the downy mildew *Elensine coracana* with a discussion of the identity of *Sclerospora macrospora* Sacc. Bulletin of the Torrey Botanical Club 80: 299–307.
- 富樫浩吾 (1926) Notes on Some Parasitic Fungi of Japan.. 盛岡高等農林學校學術報告 第 9 号. p. 17. 盛岡高等農林学校.
- Togashi, K. & Onuma, F. (1934) A list of parasitic fungi collected on Mt. Hayachine, Iwate prefecture.. pp.2–5. 盛岡高等農林学校學術報告 第 17 号. 盛岡高等農林学校.
- 月星隆雄・吉田重信・篠原弘亮・對馬誠也 (2002) 日本野生植物寄生・共生菌類目録. 農業環境技術研究所 (農業環境技術研究所資料 第 26 号).
- Voglmayr, H. (2003) Phylogenetic relationships of *Peronospora* and related genera based on nuclear ribosomal ITS sequences. Mycological Research 107(10): 1132–1142.
- Voglmayr, H. & Choi, Y.-J. (2014) Multigene phylogeny, taxonomy and reclassification of *Hyaloperonospora* on *Cardamine*. Mycological Progress 13: 131–144.
- Voglmayr, H. & Constantinescu, O. (2008) Revision and reclassification of three *Plasmopara* species based on morphological and molecular phylogenetic data. Mycological Research 112(5): 487–501
- Voglmayr, H., Fatehi, J. & Constantinescu, O. (2006) Revision of *Plasmopara* (Chromista, Peronosporales) parasitic on Geraniaceae. Mycological Research 110 (6): 633–645.
- Voglmayr, H. & Korytnianska, V. G. (2015) *Peronospora odessana* sp. nov., a downy mildew pathogen of a Tertiary relict species, *Gymnospermium odessanum*.

- Mycological Progress 14 (36).
- Voglmayr, H., Montes-Borrego, M. & Landa, B. B. (2014) Disentangling *Peronospora* on *Papaver*. Phylogenetics, Taxonomy, Nomenclature and host range of downy mildew of Opium Poppy (*Papaver somniferum*) and related species. PLoS ONE 9(5): 1–17.
- Voglmayr, H., Riethmüller, A., Göker M. & Weiss, M. (2004) Phylogenetic relationships of *Plasmopara*, *Bremia* and other genera of downy mildew pathogens with pyriform haustoria based on Bayesian analysis of partial LSU rDNA sequence data. Mycological Research 108 (9): 1011–1024.
- Voglmayr, H. & Thines, M. (2007) Phylogenetic relationships and nomenclature of *Bremiella sphaerosperma* (Chromista, Peronosporales). Mycotaxon 100: 11–20.
- Wallace, E., Choi, Y.-J., Thines, M. & Quesada-Ocampo, L. M. (2016) First report of *Plasmopara* aff. *australis* on *Luffa cylindrica* in the United States. Plant Disease 100(2): 537.
- 山内智史・佐藤 衛 (2017) *Hyaloperonospora parasitica* によるナズナベと病 (新称) の発生. 関東東山病害虫研究会報 64: 47–49.
- 山内智史・佐藤 衛・佐藤文生・白川 隆 (2015) *Hyaloperonospora brassicae* によるコマツナベと病(新称). 関東東山病害虫研究会報 62: 40–43.
- Yerkes, W. D. & Shaw, C. G. (1959) Taxonomy of the *Peronospora* species on Cruciferae and Chenopodiaceae. Phytopathology 49: 499–507.
- 吉永虎馬 (1902) 土佐國産菌類第二報. 植物学雑誌 16 (179):1–7.
- 吉永虎馬 (1904a) 土佐國産寄生菌類第三報. 植物学雑誌 18 (204): 27–37.
- 吉永虎馬 (1904b) 相摸國三崎東京帝國大學臨海實驗所附近産苔類并寄生菌類目録. 植物学雑誌 18 (213): 216–220.
- 吉野毅一 (1905a) 肥後國産菌類. 植物学雑誌 19 (220): 87–103.
- 吉野毅一 (1905b) 肥後國産菌類. 植物学雑誌 19 (224): 199–222.
- Yu, Y.-N., Zhuang, W.-Y., Liu, X.-J., Ma, G.-Z., Li, J.-L., Yin, G.-Y., Yang, Z.-S., Tao, J.-F., Shen, Y.-Z., Zhang, Z.-Y., Wang, Y.-X. & Liu, Y.-L. (1998) Flora Fungorum Sinicorum. Vol. 6. Peronosporales. Science Press, Beijing, China.
- 善 正二郎・菖蒲 信一郎 (2017) 2016年の佐賀県におけるタマネギベと病の発生状況と今後の防除対策について. 植物防疫 = Plant protection 71(4): 264–268.