

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 19 日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2014

課題番号：23580061

研究課題名(和文) 生物多様性獲得機構としての生物間相互作用の進化学的解析：植物寄生菌を材料にして

研究課題名(英文) Evolutionary analysis of biological interactions as mechanisms of biodiversity using plant parasites as materials

研究代表者

高松 進 (Takamatsu, Susumu)

三重大学・生物資源学研究科・教授

研究者番号：20260599

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：・アジア地域および南米で新たに発見された13新種，2変種を11編の論文として記載した．  
・総説において，うどんこ病菌の地理的起源，分子時計を用いた進化年代の解析，形態進化について論議した．また，  
Erysiphe属 およびGolovinomyces属 の網羅的系統解析を行いこれらの属の系統関係を初めて明らかにした．  
・日本およびアジア地域各国(中国，韓国，インド，インドネシア，タイ，イラン)の共同研究者と共にアジア地域に  
おけるうどんこ病菌の多様性を調査した．

研究成果の概要(英文)：(1) A total of 13 new species and 2 new varieties of powdery mildew fungi were described and published in 11 original papers.  
(2) Geographic origin, analysis of evolutionary timing using molecular clock and evolution of morphology of powdery mildew fungi were discussed in review articles. In addition, comprehensive phylogenetic analyses of the genera Erysiphe and Golovinomyces were conducted to reveal the phylogenetic relationships of species of these genera.  
(3) Biodiversity of powdery mildew fungi was investigated with collaborators in Asian countries like China, Korea, India, Indonesia, Thailand, and Iran.

研究分野：菌類分子系統進化学

キーワード：うどんこ病菌 多様性 進化 形態 分子系統 東南アジア 東アジア

### 1. 研究開始当初の背景

寄生者とその宿主という異なる生物がどのように影響しながら進化してきたのかという、生物間相互作用の進化的研究は生物学における魅力的な研究テーマの一つである。本研究課題の対象であるうどんこ病菌は、現在、世界で16属約700種が報告され、約1万種の被子植物上で感染が報告されている。その宿主にはムギ類、野菜類、果樹類、花卉類などの栽培植物が多く含まれており、作物の重要病害として農学の面からも多くの研究がなされてきた。本菌は植物の絶対寄生菌であり、常に生きた植物に寄生した状態のみ生存可能で、腐生的な生活環を有しない。このため、うどんこ病菌は一般に植物との関係が緊密でその進化は植物の進化と密接に関連しながら起こったと考えられている。したがって、うどんこ病菌は生物間相互作用の進化的解析に最適な研究材料である。

### 2. 研究の目的

現在地球上に存在することが知られている生物の種数は150万種を超える。菌類ではそのうち約7万種が記載されているが、実際には150万種程度が存在すると考えられており、これは昆虫類に次ぐ規模である。菌類がこのように多様化した一つの原動力として異なる生物間の相互作用が考えられるが、具体的にどのようなメカニズムで生物間相互作用が生物の多様化に結び付いているのかは明らかでない。本研究は、密接な生物間相互作用を持ちながら生存している植物寄生菌類であるうどんこ病菌とその宿主である植物をモデル生物として取り上げ、生物間相互作用がどのようにして生物多様性をもたらしてきたのかを解明することを目的に行う。

### 3. 研究の方法

(1)【**宿主への適応による形態多様性の獲得機構**】 これまでの研究により、木本植物寄生菌と草本植物寄生菌とで菌の形態、とくに閉子のう殻の付属系の形態が大きく異なることが明らかになった。この機構としてうどんこ病菌の宿主植物への適応進化の可能性を指摘してきた。しかし、木本植物寄生菌の中でも付属系形態は多様性に富むが、この機構についてはいまだ明らかでない。ここでは、宿主への適応による形態多様性の獲得機構についてさらに詳細な解析を行う。

(2)【**宿主特異性と遺伝的多様性の獲得機構**】 これまでの研究により、うどんこ病菌では宿主特異性が遺伝的多様化の引き金になることを示唆してきた。しかし、これはまだ一部のうどんこ病菌についての解析結果であり、すべてのうどんこ病菌について当てはまるかどうかは明らかでない。ここでは、宿主特異性と遺伝的多様性獲得機構について、さらに解明を進める。

### (3)【**地理的隔離による多様性獲得機構**】

これまでの研究において、北半球と南半球のうどんこ病菌の比較を行ってきた。ここでは、北米大陸と東アジアにおける、植物の隔離分布とそれらの植物に寄生するうどんこ病菌の多様性獲得機構について解明する。

### 4. 研究成果

(1) 新種うどんこ病菌の発見と記載 アジア地域および南米で新たに発見された以下に示す13新種、2変種を11編の論文として記載した。*Erysiphe kissiana* (1), *E. viburni-plicati* (6), *E. paracarpinicola* (20), *E. fernandoae* (24), *E. michikoeae* (24), *E. havrylenkoana* (25), *E. javanica* (28), *E. asiatica* (32), *E. monoperidiata* (32), *E. magnoliicola* (9), *E. japonica* var. *crispulae* (23), *E. prunastri* var. *japonica* (25), *Podosphaera photiniae* (1), *Setoidium castanopsidis* (19), *Pseudoidium javanicum* (21)。

(2) ウドンコカビ科の分子系統・進化的解析 これまでの研究で得られた成果を総説として日本菌学会が発行する国際誌 *Mycoscience* (17) および日本植物病理学会が発行する国際誌 *Journal of General Plant Pathology* (22) に掲載した。これらの総説において、うどんこ病菌の地理的起源、分子時計を用いた進化年代の解析、形態進化について論議した。また、*Erysiphe* 属 (2) および *Golovinomyces* 属 (16) の網羅的系統解析を行い、これらの属の系統関係を初めて明らかにした。これらの論文において、うどんこ病菌の形態が宿主に対する適応の結果収斂的に進化したことを明らかにした。

(3) 日本産うどんこ病菌の多様性解析 本邦未記録のうどんこ病菌および新寄主植物について、形態および分子系統解析結果とともに報告した(3, 4, 7, 30)。また、皇居吹上御苑に分布するうどんこ病菌を調査した(12)。40年前に新潟市で発見され *E. takamatsui* と命名されたハスうどんこ病菌の完全世代を40年ぶりに再発見し、詳細な形態観察と分子系統解析とともに報告した(8)。また、近年、日本各地や東南アジアで発生しているハスうどんこ病が本種によるものであることを明らかにした。2012年に発行された新モノグラフによって改訂されたうどんこ病菌の分類体系に基づいて日本産うどんこ病菌の学名の改訂を行った(29)。

(4) 日本以外のアジア地域におけるうどんこ病菌の多様性解析 アジア地域各国(中国、韓国、インド、インドネシア、タイ、イラン)の共同研究者と共にアジア地域におけるうどんこ病菌の多様性を調査した。その結果、中国ではこれまで有性世代が未発見であったクサノオウうどんこ病菌の有性世代を世界で初めて発見し、菌の種類を *Erysiphe*

*macleayae* と同定した(5) . 韓国では, ホオノキうどんこ病菌 *E. magnoliae* の分生子世代の形態および分子系統データを初めて報告した(18) . インドネシアでは, ジャワ島で *Cystotheca tjibodensis* を 90 年ぶりに再発見し, 分生子世代の形態と分子データを始めて報告した(26) . インドネシアとインドでタマリコのうどんこ病菌を初記載し, 形態と分子データから *Pseudoidium* aff. *neolycopersici* と同定した(10, 13) . インドで発見された *Ocimum basilicum*, *Brassica pekinensis*, *Crotalaria* sp.上のうどんこ病菌を形態および分子データと共に報告した(14) . タイで発見された 2 種うどんこ病菌を形態および分子データと共に報告した(15, 31) .

(5) その他 DNA バーコーディングを用いて DNA データから植物病原菌を同定するための基礎として, DNA データベースに登録されている ITS 領域のシーケンスデータと菌の種類との対応関係を整理した(11) . ヨーロッパでライラックに発生する 2 種うどんこ病菌の形態を詳細に観察し, 種を同定した . また, ハプロタイプ解析によって, これら 2 種うどんこ病菌のうち 1 種が北米原産, もう 1 種が東アジア原産であることを明らかにした(33) .

#### 5 . 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 33 件)

- (1)Takamatsu S, Siahaan SAS, Shinoda T, 2015. *Erysiphe kissiana* sp. nov.: first finding of sect. *Californiomyces* in Japan. *Mycoscience* (印刷中)(査読有) DOI:10.1016/j.myc.2015.03.002.
- (2)Takamatsu S, Ito H, Shiroya Y, Kiss L, Heluta V, 2015. First comprehensive phylogenetic analysis of the genus *Erysiphe* (Erysiphales, Erysiphaceae) I. The *Microsphaera* lineage. *Mycologia* (印刷中)(査読有) DOI:10.3852/15-007.
- (3)Meeboon J, Takamatsu S, 2015. Notes on powdery mildews (Erysiphales) in Japan: III. *Golovinomyces* and *Podosphaera*. *Mycoscience*56(2): 243-251. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2014.07.002
- (4)Meeboon J, Takamatsu S, 2015. Notes on powdery mildews (Erysiphales) in Japan: I. *Erysiphe* sect. *Erysiphe*. *Mycoscience* 56(2): 257-266. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2014.07.004
- (5)Jiang W, Liu S, An B, Wang L, Li Y, Takamatsu S, Braun U, 2015. Chasmothecia of *Erysiphe macleayae* on *Chelidonium majus* confirm species identification. *Mycoscience* 56: 132-135. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2014.04.008
- (6)Meeboon J, Takamatsu S, 2015. *Erysiphe*

- viburni-plicati* and *Podosphaera photiniae*, two new species of Erysiphales (Ascomycota) from Japan. *Mycoscience* 56: 14-23. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2014.01.010
- (7)Meeboon J, Takamatsu S, 2015. Notes on powdery mildews (Erysiphales) in Japan: II. *Erysiphe* sect. *Microsphaera*. *Mycoscience* 56: 230-236. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2014.06.007
- (8)Meeboon J, Takamatsu S, 2015. *Erysiphe takamatsui*, a powdery mildew of lotus: rediscovery of teleomorph after 40 years, morphology and phylogeny. *Mycoscience* 56: 159-167. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2014.05.002
- (9)Cho SE, Takamatsu S, Meeboon J, Shin HD, 2014. *Erysiphe magnoliicola*, a new powdery mildew on Magnolia. *Mycotaxon* 129: 153-161. (査読有) DOI:10.5248/129.153
- (10)Hidayat I, Meeboon J, Takamatsu S, 2014. First report of *Pseudoidium* aff. *neolycopersici* in Indonesia. *Australasian Plant Disease Notes* 9(1): 1-3. (査読有) DOI:10.1007/s13314-014-0139-9
- (11)Nilsson RH, Hyde KD, Pawlowska J, et al. (59人中49番目) 2014. Improving ITS sequence data for identification of plant pathogenic fungi. *Fungal Diversity* 67: 11-19. (査読有) DOI:10.1007/s13225-014-0291-8
- (12)高松 進・吉村智也 (2014) 皇居吹上御苑のウドンコカビとその宿主植物の調査. 国立科学博物館専報 (49): 127-134. (査読有)
- (13)Baiswar P, Ngachan SV, Braun U, Takamatsu S, Chandra S, Harada M (2013) Molecular characterization of *Oidium* sp. on *Solanum betaceum* in India. *Environment & Ecology* 31(3): 1364-1367. (査読有)
- (14)Baiswar P, Takamatsu S, Ngachan SV, Chandra S, Harada M (2013) Molecular and morphological characterization of three *Oidium* spp. on *Ocimum basilicum*, *Brassica pekinensis* and *Crotalaria* sp. from India. *Environment & Ecology* 31(3A): 1480-1485. (査読有)
- (15)Monkhung S, Takamatsu S, To-anun C (2013) Molecular and morphological characterization of *Phyllactinia cassiae-fistulae* (Erysiphaceae; Ascomycota) from Thailand. *African Journal of Biotechnology* 12(2): 109-114. (査読有)
- (16)Takamatsu S, Matsuda S, Grigaliunaite B (2013) Comprehensive phylogenetic analysis of the genus *Golovinomyces* (Ascomycota: Erysiphales) reveals close evolutionary relationships with its host plants. *Mycologia* 105(5): 1135-1152. (査読有) DOI:10.3852/13-046
- (17)Takamatsu S (2013) Molecular phylogeny reveals phenotypic evolution of powdery mildews (Erysiphales, Ascomycota). *Journal of General Plant Pathology* 79: 218-226. (査読有)

DOI:10.1007/s10327-013-0447-5  
(18)Takamatsu S, Cho SE, Meeboon J, Shin HD (2013) Revisiting *Erysiphe magnoliae* with morphological and molecular data. *Sydowia* 65(1): 13-20. (査読有)  
(19)Meeboon J, Hidayat I, Takamatsu S (2013) *Setoidium castanopsidis*, a new species of anamorphic *Cystotheca* (Ascomycota, Erysiphales) from Indonesia. *Mycoscience* 54: 274-278. (査読有)  
DOI:10.1016/j.myc.2012.10.004  
(20)Meeboon J, Takamatsu S (2013) *Erysiphe paracarpinicola*: a new species of *Erysiphe* sect. *Uncinula* on *Carpinus cordata* (Betulaceae). *Mycoscience* 54 (3): 210-216. (査読有)  
DOI:10.1016/j.myc.2012.08.008  
(21)Meeboon J, Hidayat I, Takamatsu S (2013) *Pseudoidium javanicum*, a new species of powdery mildew on *Acalypha* spp. from Indonesia. *Mycoscience* 54 (3): 183-187. (査読有) DOI:10.1016/j.myc.2012.08.006  
(22)Takamatsu S (2013) Origin and evolution of the powdery mildews (Ascomycota, Erysiphales). *Mycoscience* 54: 75-86. (査読有)  
DOI:10.1016/j.myc.2012.08.004  
(23)Meeboon J, Takamatsu S (2013) Molecular phylogeny reveals the presence of cryptic speciation within *Erysiphe japonica* (= *Typhulochaeta japonica*), a powdery mildew on *Quercus* spp. *Mycoscience* 54: 69-74. (査読有)  
DOI:10.1016/j.myc.2012.07.003  
(24)Meeboon J, Divarangkoon R, Takamatsu S (2013) Two new species of *Erysiphe* sect. *Uncinula* (Erysiphales): *Erysiphe fernandoae* and *E. michikoeae*. *Mycoscience* 54: 2-7. (査読有)  
DOI:10.1016/j.myc.2012.06.001  
(25)Meeboon J, Takamatsu S (2013) *Erysiphe havrylenkoana* and *E. prunastri* var. *japonica*: a new species and a new variety of *Erysiphe* sect. *Uncinula* (Erysiphaceae, Ascomycota). *Mycological Progress* 12: 277-282. (査読有)  
DOI:10.1007/s11557-012-0832-z  
(26)Meeboon J, Hidayat I, Kramadibrata K, Nurcahyanto D, Siahaan SAS, Takamatsu S (2012) *Cystotheca tjibodensis* (Erysiphaceae, Ascomycota): rediscovery in Java after 90 years and first finding of anamorph. *Mycoscience* 53(5): 386-390. (査読有)  
DOI:10.1007/s10267-011-0176-6  
(27)Khodaparast SA, Takamatsu S, Harada M, Abbasi M, Samadi S (2012) Additional rDNA ITS sequences and its phylogenetic consequences for the genus *Leveillula* with emphasis on conidium morphology. *Mycological Progress* 11: 741-752. (査読有)  
DOI:10.1007/s11557-011-0785-7  
(28)Meeboon J, Hidayat I, Takamatsu S (2012) *Erysiphe javanica* sp. nov., a new tropical powdery mildew from Indonesia. *Mycotaxon* 120: 189-194. (査読有) DOI:10.5248/120.189

(29)高松 進 (2012) 2012 年に発行される新モノグラフにおけるうどんこ病菌分類体系改訂の概説. 三重大学大学院生物資源学研究所紀要 38:1-73. (査読有)  
(30)藤岡佳代子, 高松 進, 野村幸彦 (2011) 日本産うどんこ病菌の記録: 8 種植物上の完全世代およびカンサイタンポポ上の分生子世代. 日本菌学会会報 52:54-61. (査読有)  
(31)Monkhung S, To-anun C, Takamatsu S (2011) Molecular approach to clarify taxonomy of powdery mildew on Chilli plants caused by *Oidiopsis sicula* in Thailand. *International Journal of Agricultural Technology* 7(6):1801-1808. (査読有)  
(32)Divarangkoon R, Meeboon J, Monkhung S, To-anun C, Takamatsu S (2011) Two new species of *Erysiphe* (Erysiphales, Ascomycota) from Thailand. *Mycosphere* 2(3): 231-238. (査読有)  
(33)Seko Y, Heluta V, Grigaliunaite B, Takamatsu S (2011) Morphological and molecular characterization of two ITS groups of *Erysiphe* (Erysiphales) occurring on *Syringa* and *Ligustrum* (Oleaceae). *Mycoscience* 52(3):174-182. (査読有)  
DOI:10.1007/s10267-010-0088-x

〔学会発表〕(計 19 件)

(1)Takamatsu S, J. Meeboon, I. Hidayat and S. A. S. Siahaan (2013) Adaptive evolution of powdery mildews to tropical environment. International Symposium on Tropical Fungi, Bogor, Indonesia, September 10-11, 2013  
(2)Takamatsu S. (2013) Evolution of the powdery mildew fungi (Erysiphales): phenotype, evolutionary dating and geographic origin. Abstract of Asian Mycological Congress 2013, Beijing, China, August 19-23, 2013  
(3)Meeboon, J., C. To-anun, S. Monkhlang, R. Divarangkoon and S. Takamatsu (2011) A tropical powdery mildew genus *Brasiliomyces* occurred at least twice during the evolution of the Erysiphales. International Union of Microbiological Societies 2011 Congress, 札幌コンベンションセンター(北海道・札幌市), September 6-10, 2011.  
(4)Takamatsu S. and Y. Seko (2011) Molecular evidences in support of the recent migration of a powdery mildew (Erysiphaceae) of lilacs into Europe from Asia. International Union of Microbiological Societies 2011 Congress, 札幌コンベンションセンター(北海道・札幌市), September 6-10, 2011.  
(5)Khodaparast, S.A. and S. Takamatsu (2011) Additional rDNA ITS sequences and its phylogenetic consequences for the genus *Leveillula*. Abstract of Asian Mycological Congress 2011, Incheon, Korea, August 7-11, 2011  
(6)Meeboon, J., I. Hidayat, K. Kramadibrata, D. Nurcahyanto, S. A. S. Siahaan, and S. Takamatsu

(2011) Ninety years rediscovery of *Cystotheca tjibodensis* (Erysiphaceae, Ascomycetes) in Java and first finding of its anamorph. Abstract of Asian Mycological Congress 2011, Incheon, Korea, August 7-11, 2011

(7) Takamatsu, S. and Y. Seko (2011) Molecular evidences reveal recent migration of a lilac powdery mildew (*Erysiphe syringae-japonicae*) into Europe from East Asia. Abstract of Asian Mycological Congress 2011, Incheon, Korea, August 7-11, 2011

〔図書〕(計3件)

(1) 秋田修, 高松進, 他 42 名「菌類の生物学」(日本菌学会企画, 柿島 眞・徳増征二編), 共立出版(共著) 2014. pp.473 (p37-50).

(2) 会見忠則, 高松進, 他 170 名「菌類の事典」(日本菌学会編), 朝倉書店(共著) 2013. pp.717 (p12-17, 385-388).

(3) 大園亨司, 高松進, 他 18 名「シリーズ現代の生態学 1 1 微生物の生態学」(日本生態学会編), 共立出版(共著) 2011. pp.264 (p35-54).

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

高松 進 (TAKAMATSU, Susumu)

三重大学・大学院生物資源学研究科・教授

研究者番号: 20260599