

Erysiphe graminis DC. の form species 間の 和合性および form species 間交雑により 形成された子のう胞子の寄生力

日 浦 運 治

大麦のウドンコ病菌 *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*, 小麦のウドンコ病菌 *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* およびカモジグサのウドンコ病菌 *Erysiphe graminis* f. sp. *agropyri* はそれぞれ大麦, 小麦およびカモジグサだけにしか寄生せず, 交互接種ができない。Hiura (1962) はこれら互に共通の宿主を持たない form species 間でも相互に交雑し, 子のう殻を形成することを明らかにした。しかし, その実験では form species 間交雑によってできた子のう胞子をもとの宿主に接種できなかった。また, その実験に供試されたウドンコ病菌の培養は, すべて北米産のものであり, 供試した培養数も少なかった。そこで, 日本産の大麦, 小麦およびカモジグサのウドンコ病菌にさらにライ麦のウドンコ病菌も加えた多数の培養について, form species 間の交雑を試み, 1部の組み合わせでは, 形成された子のう胞子を宿主植物に接種することに成功した。これらの結果の1部は予報としてすでに報告したが (Hiura 1964), ここに, それらの結果を取纏めて報告する。

実験方法および材料

大麦のウドンコ病菌 (*hordei*) 10培養, 小麦のウドンコ病菌 (*tritici*) 9培養, カモジグサのウドンコ病菌 (*agropyri*) 9培養およびライ麦のウドンコ病菌 (*secalis*) 1培養を供試した。これらの培養はすべて分生胞子の単個培養である。*hordei* の10培養は日本の各地から採集されたものであり, *secalis* は信州大学農学部農場において採集されたものである。*tritici* および *agropyri* の培養はすべて倉敷近辺で採集されたものである。宿主として, 大麦は黒麦148号, 小麦は Little Club, カモジグサは *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* およびライ麦はベトクラーサーを使用した。

直径15 cm のポットにそれぞれの宿主植物を2本植えとし, 汚染を防ぐために, 2面ガラス, 他の2面および上面は白綿布を張った隔離用枠内で育苗した。第4葉が出はじめた時, 第3葉に本来の寄生菌係, すなわち, 大麦には *hordei* を, 小麦, カモジグサおよびライ麦にはそれぞれ *tritici*, *agropyri* および *secalis* を筆で接種する。3—4日後, 薄い菌叢が見えはじめた時, 交配しようとする培養の分生胞子を, 見え始めた菌叢上に筆で振りかけて交配した。交配すべき分生胞子は, あらかじめ試験管内の幼苗上に形成させて用意して置く。交配および子のう殻形成状況は, 交配後10日, 14日および20日目の3回観察記録した。それぞれの組み合わせについて2鉢ずつ, 最低2回, 組み合わせによっては5回以上反復した。実験は, 7時から19時までで20°~25°C, 19時から7時まで15°~18°Cに調節した温室内で, 年間を通じて行なった。

子のう殻が形成された葉は、交配後30日目に適當の大きさに切り取り、 $34^{\circ}\sim 36^{\circ}\text{C}$ で3日間乾燥させ、デシケーター中に保存した。子のう胞子の接種は次のようにした。まず、上面に2重のガーゼをかぶせた直径7 cm 高さ20 cm のガラス円筒内に接種しようとする幼植物を育生して置く。子のう殻をつけた乾燥葉をシャーレー中の吸水ろ紙上に置き、 $0^{\circ}\sim 5^{\circ}\text{C}$ の冷蔵庫内に5日間入れて置く。あらかじめ準備して置いたガラス円筒内の幼植物上に、低温で5日間吸水させた子のう殻をろ紙と共に吊り下げ、ろ紙が乾燥しないように、時々給水した。成熟した子のう殻の場合は、 $15^{\circ}\sim 25^{\circ}\text{C}$ の温室内では、3～5日後に子のう殻は裂開し、子のう胞子が自然に幼植物上に落下して接種される。子のう殻を幼植物上に吊してから10日後に子のう殻を取去り、幼植物上の発病状況を調査し、再びガラス円筒をかぶせ、14日および20日後に再度発病状況を調査した。取去った子のう殻は、低倍率の顕微鏡下で、裂開程度および子のう胞子形成量を調査した。

実 験 結 果

form species 間の和合性 第1表の *H*, *A*, *S*, および *T* はそれぞれ *hordei*, *agropyri*, *secalis* および *tritici* の培養を示し、大文字および小文字はそれぞれの form species 内における相対する2つの交配型 *Mt* および *mt* を示す。第1表に示したように、大麦(黒麦148号)に *hordei* (*H*₁ および *h*₄) を接種し、現われた薄い菌叢上に *hordei* 10 培養の分生胞子を振りかけてやると、子のう殻形成の有無によりそれぞれの組合わせを2つの群に分けられる。1つの群は、交配後7—10日目に白色緻密な菌叢が発達し始め、2週間後には淡褐色の小さな子のう殻が見え始め、20日後には正常の大きさの成熟した黒色の子のう殻を形成する。他の1つは、全く変化が起らない組合わせである。この結果から、form species *hordei* 内では、それぞれの培養の交配型を、*Mt* と *mt* の2つの群に明瞭に区別できる。ところが、カモシグサ (*Agropyron tsukushiense* var. *transiens*), ライ麦(ペトクサー) および小麦 (Little Club) にそれぞれ *agropyri* (*A*₁ および *a*₂), *secalis* (*S*₁) および *tritici* (*T*₁ および *t*₂) を接種し、それらの菌叢上に *hordei* の分生胞子を振りかけると、1つの組合わせを除いたすべての組合わせにおいて、7—10日後には、白色緻密な菌叢が発達し、*hordei* の培養の交配型を区別できない。しかし、14—20日後には *Mt* × *mt* の組合わせは子のう殻を形成するが、同じ交配型の組合わせ、*Mt* × *Mt* あるいは *mt* × *mt* には白色緻密な菌叢を形成するが子のう殻は形成されないから、子のう殻形成の有無により、それぞれの培養の交配型を区別することができる。すなわち、*hordei* と他の3つの form species—*agropyri*, *secalis* および *tritici* 間では、それぞれの form species 内の交配型に関係なく、どの組合わせにおいても菌糸接合が起こると考えられるが、子のう殻形成の有無に関しては、form species 内の交配型がそのまま form species 間にも通用する。*a*₂ × *h*₁₂ の組合わせでは全く反応が見られなかったが、さらに実験を繰り返せば、菌糸接合が起こるものと思われる。なお、*hordei* と3 form species—*agropyri*, *secalis* および *tritici* 間交雑の同じ交配型同士の組合わせには、しばしば白色緻密な菌叢中に色々の大きさの(大きいものは子のう殻よりやや大きい)白色菌核様の菌糸塊が形成された。これらはいつまでたっても子のう殻には発達しなかった。この菌核様菌糸塊を顕微鏡下で押しつぶして見ると、ゆるい偽柔組織となっているが、子のうの発達は認めら

れなかった。つぎに、*agropyri*, *secalis* および *tritici* の菌叢上に *agropyri*, *secalis* および *tritici* の分生胞子を振りかけた場合は、form species 内および form species 間交配共に、例外なく相対した交配型の組合わせにだけ交雑が起こり、白色緻密菌叢中に成熟

第 1 表 *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*, *agropyri*, *secalis* および *tritici* の培養を相互に交雑した場合の白色緻密菌叢および子のう殻形成状況

交配が行なわれた宿主植物		大麦	カモジ グサ	ライ麦	小麦	大麦	カモジ グサ	小麦		
宿主植物上の培養		H ₁	A ₁	S ₁	T ₁	h ₄	a ₂	t ₂		
宿主上の菌叢に振りかけられた分生胞子の種類	<i>hordei</i>	H ₁	-	-*	-*	-*	+	+	+	
		H ₈	-	-*		-*	+	+	+	
		H ₆	-	-*		-*	+	+	+	
		H ₁₁	-	-*		-*	+	±	±	
		H ₁₄	-	-*	-*	-*	+	+	+	
		h ₄	+	±	+	±	-	-*	-*	
		h ₅	+	±		±	-	-*	-*	
		h ₉	+	+	+	+	-	-*	-*	
		h ₁₀	+	±		±	-	-*	-*	
		h ₁₂	+	±		±	-	-	-*	
		<i>agropyri</i>	A ₁	-	-	-	-	+	+	+
			A ₄	-	-		-	-*	+	+
	A ₅		-	-		-	+	+	+	
	A ₉		-	-		-	±	+	+	
	a ₂		+	+	+	+	-	-	-	
	a ₃		+	+		+	-	-	-	
	a ₆		+	+		+	-	-	-	
	a ₇		+	+		+	-	-	-	
	<i>secalis</i>	a ₈	±	+		+	-*	-	-	
		S ₁	-	-	-	-	-	+	+	
	<i>tritici</i>	T ₁	-*	-	-	-	±	+	+	
		T ₄	-*	-		-	+	+	+	
		T ₆	-	-		-	±	+	+	
		T ₇	-	-		-	±	+	+	
		T ₉	-	-		-	-*	+	+	
		t ₂	±	+	+	+	-*	-	-	
		t ₃	-*	+		+	-*	-	-	
		t ₆	-*	+		+	-*	-	-	
t ₈	+	+		+	-	-	-			

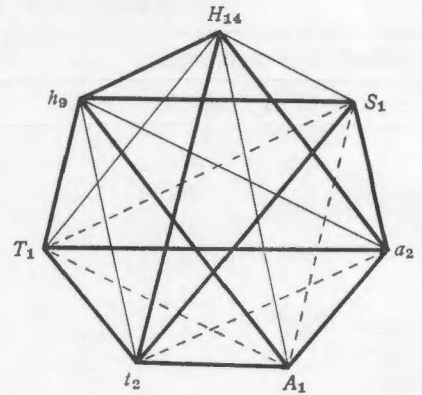
H, h=*hordei*, A, a=*agropyri*, S=*secalis*, T, t=*tritici*

+ = 白色緻密菌叢を形成し、子のう殻を形成する。

-* = 白色緻密菌叢を形成するが、子のう殻を形成しない。

-- = 反応なし。

した子のう殻を形成するが、同じ交配型同士の組み合わせには、なんの変化も認められなかった。すなわち、これら3つの form species 内および form species 間の和合性には、共通の遺伝子が関与していると考えられる。hordei の菌叢上に agropyri, secalis および tritici の分生胞子を振りかけると、agropyri, secalis および tritici の菌叢上に hordei の分生胞子を振りかけた場合と大体同じ傾向を示したが、相対した交配型の組み合わせでも、子のう殻を形成しない場合もあり、形成した場合もごく僅かの子のう殻であった。同じ交配型の組み合わせでは、なんら変化が起きない場合が多く、白色緻密菌叢が形成された場合も、その量は僅かであった。これらのことから、大麦葉上では、菌糸接合が起こり難く、また、起きてもその後の発達が悪いことがわかる。第1表の結果をわかり易くするため、4つの form species 間の和合性関係を図示すると第1図の通りである。agropyri, secalis および tritici の3つの form species 間の和合性には、それぞれの form species 内の和合性に関する交配型がそのまま通用し、相対した交配型間だけに菌糸接合が起こり、子のう殻が形成されるが、hordei と3つの form species 間では、form species 内の交配型には関係なく菌糸接合が起こる。しかし、子のう殻形成の有無に関しては、それぞれの form species 内の交配型が通用する。



H, T, A, S はそれぞれ交配型 M_i .

h, t, a はそれぞれ交配型 mt .

太線は白色緻密菌叢を形成し、子のう殻を形成する。

細線は白色緻密菌叢を形成するが子のう殻を形成しない。

破線は反応なし。

第1図 *Erysiphe graminis* f. sp. hordei (H, h), tritici (T, t), agropyri (A, a) および secalis (S) 間の和合性関係。

form species 間交雑において形成された子のう胞子の寄生力 実験方法で述べたように、15~25°Cで10日間多湿の状態に保った子のう殻をガラス円筒から取り出し、子のう殻の裂開程度および裂開していない子のう殻内の子のう胞子形成程度を調査した。それらの結果および幼植物の子のう胞子による発病程度は第2表の通りである。

カモジグサ上における $A_1 \times h_9$ の交雑から、かなり多数の子のう殻が形成された。子のう殻の外見は正常のものと変りないが、 $A \times a$ あるいは $H \times h$ の子のう殻が50%以上裂開しているのに対し、 $A_1 \times h_9$ では裂開したものが1%にも達しなかった。裂開していない子のう殻を押しつぶして見ると、かなり多数の子のうが形成されているが、子のう胞子は僅かしか形成されておらず、大麦およびカモジグサ共に発病しなかった。 $S_1 \times h_9$ および $T_1 \times h_9$ では裂開した子のう殻はさらに少なく、大部分の子のう殻は子のうを形成しておらず、従って子のう胞子の形成も稀であった。幼植物の発病は全然なかった。このように hordei と3つの form species—agropyri, secalis および tritici との交雑では外見は正常のかなり多数の子のう殻を得たが、子のう胞子は僅かしか形成されず、それによる幼植物への接種は遂に成功しなかった。 $a_2 \times S_1$ の子のう殻もほとんど裂開しなかった。殻

第 2 表 *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*, *agropyri*, *secalis* および *tritici* の 4 つの form species 間交雑において形成された子のう胞子の量およびそれらの寄生力

観察項目 交配 組合せ	交配が行な われた寄主 植物	子のう殻 形成程度	裂開した 子のう殻	子のうおよび子の う胞子形成程度	接種された 幼植物	発病程度
$A_1 \times h_0$	カモジグサ	中	稀	かなりの子のうを形成、子のう胞子は少ない	大 麦 カモジグサ	無 無
$S_1 \times h_0$	ライ麦	中	稀	稀	大 麦 ライ麦	無 無
$T_1 \times h_0$	小麦	中	稀	稀	大 麦 小麦	無 無
$a_2 \times S_1$	カモジグサ	中	稀	多数の子のうを形成、子のう胞子は稀	ライ麦	無
$S_1 \times t_2$	ライ麦	極多	中	多	小麦 ライ麦	中 極少
$A_1 \times t_2$	カモジグサ	多	多	多	小麦	多
$a_2 \times T_1$	カモジグサ	多	中	多	小麦 カモジグサ	中 中

内には正常の大きさの子のうが充満しておるにもかかわらず、子のう胞子はほとんど形成されておらず、従ってライ麦上の発病はなかった。この交雑では、多数の子のうが形成されるのであるから、さらに実験を繰返せば、おそらく感染が起こると考えられる。 $S_1 \times t_2$ では、 $T \times t$ の組合せよりも、より容易に、しかも多数の子のう殻が形成され、子のう胞子も多数形成された。小麦上にはかなり多数の発病があったが、ライ麦上には非常に僅かの、しかも貧弱な病斑しか生じなかった。親培養 S_1 は供試したライ麦をよく侵すにもかかわらず、 $S_1 \times t_2$ の子のう胞子は小麦をよく侵し、ライ麦を侵し得ないことは興味あることと思う。 $A_1 \times t_2$ および $a_2 \times T_1$ では 50% 近くの子のう殻が裂開し、多数の子のう胞子を形成し、小麦およびカモジグサ上にかなり多数の病斑を生じた。

考 察

Hiura (1962) は北米産のウドンコ病菌の培養について、小麦葉上で、小麦のウドンコ病菌 *tritici* と大麦のウドンコ病菌 *hordei* とを交雑すると、それぞれの form species 内における交配型には関係なく、*tritici* × *hordei* のすべての組合せに菌糸接合の結果生ずると考えられる、白色緻密な菌叢が発達するが、子のう殻は相対した交配型の組合せにだけ形成されることを観察した。本研究では、日本産のウドンコ病菌の培養について実験し、*hordei* と 3 つの form species—*agropyri*, *secalis* および *tritici* 間に、北米産の培養について観察されたと同様の関係があることを明らかにした。実験に使った *hordei* の大麦品種に対する病原性は、 h_0 を除くと、すべて北米産の *hordei* と顕著な差がある。また、日本産の *agropyri* は *Agropyron repens* を全然侵さないが、北米産の *agropyri*

は *A. repens* をよく侵した。このように、日本と北米の *Erysiphe graminis* の病原性は、それぞれ独自の分化をして来たものであり、現在も分化を続けていると考えられるが、和合性に関して全く同じ結果を示したことは注目すべきことと思う。

hordei と 3 つの form species—*agropyri*, *secalis* および *tritici* とを交雑すると、相対した交配型の組み合わせでは白色緻密菌叢が発達し子のう殻を形成するが、同じ交配型同士の組み合わせでも、白色緻密菌叢が発達し、しばしば菌核様の菌糸塊を形成した。この菌糸塊は子のう殻にはならなかった。このように白色緻密菌叢は、色々の組み合わせに発達したが、単独の培養には決して発達することがない。すなわち、白色緻密菌叢ができるためには、必ず 2 つの遺伝的に異なった菌糸が出合う必要がある。そこで、2 つの異なった菌糸が出合い菌糸接合後細胞質融合が起こり、2 核化が起こると白色緻密菌叢が発達するが、子のう殻が形成されるためには、2 核化された菌糸内に核融合が起こらなければならないと考える。*hordei* と 3 つの form species 間交雑においては、すべての組み合わせに白色緻密菌叢が発達するが、子のう殻は組み合わせの半数にしか形成されない。すなわち、菌糸接合に関与する遺伝子と核融合に関与する遺伝子は異なったものであり、*hordei* の菌糸接合に関与する遺伝子は 3 つの form species のそれと異なっているが、核融合に関しては 4 つの form species は共通の遺伝子を持っていると考えられる。さらに、*agropyri*, *secalis* および *tritici* の 3 つの form species 内および form species 間交雑においては、現在までのところ 1 つの例外もなく、白色緻密菌叢形成と子のう殻形成が常に一致するから、菌糸接合および核融合に関与する 2 つの遺伝子は同じ遺伝子座に位置しており、*agropyri*, *secalis* および *tritici* はこの 2 つの遺伝子を共通して持っていると考えられる。本研究では *hordei* と 3 つの form species 間交雑からは寄生力ある子のう胞子が得られなかったので、それらの子孫の和合性に関して実験できなかった。*agropyri* × *hordei* あるいは *tritici* × *hordei* の子孫の和合性について実験できれば、上述の推論が正しいか否かは自から明らかになるであろう。

供試した大麦のウドンコ病菌の培養 *hordei* はカモシグサや小麦を侵すことができなかった。それにもかかわらず、カモシグサや小麦の葉上で *hordei* の分生胞子が *agropyri* や *tritici* と交雑し、子のう殻を形成した。寄生できない植物上で、どのようにして菌糸接合が起こり、核が増殖して行くかということは極めて興味ある問題である。Moseman ら (1965) は、はじめ小麦葉に *tritici* を接種し、発育した菌叢上に *hordei* を接種すると、小麦葉上に僅かながら *hordei* の分生胞子が形成されることを明らかにした。この結果から、Moseman らは、*tritici* に感染することにより、小麦葉中に生理的变化が起こり、ウドンコ病菌が栄養を吸収し易い状態になるため、元来は *hordei* に対して抵抗性の小麦も、感受性になるのであろうと推論した。本実験で寄生力のある子のう胞子が得られた form species 間交雑は、宿主植物が比較的近縁関係にある *agropyri* × *tritici* および *secalis* × *tritici* の組み合わせであり、宿主植物が遠縁にある *agropyri* × *hordei* あるいは *secalis* × *hordei* は、仮定された遺伝子型からすれば当然総性でなければならないが、厳密な意味では不総であった。Moseman らの推論をかりると、カモシグサやライ麦は、それぞれ *agropyri* や *secalis* に感染することにより *tritici* の核が増殖し、子のう胞子を形成することができる状態にまで、生理的に変化するが、*hordei* の核が増殖し、子のう胞子を形成するに十分な状態にまでは変化しないと云えないであろうか。*Hordei* と 3 つ

の form species 間の交雑には、遺伝的阻止作用がどこにあるかはともかくとし、生殖的隔離があることは事実である。しかし、Hardison (1944) は *Agropyron repens* から分離したある培養は、いくつかの大麦品種を非常によく侵したと報告している。それゆえ、*hordei* と *agropyri* の間に絶対的な生殖的隔離があるとは考えられない。今後さらに実験を繰返す必要があると思われる。

摘 要

日本産の *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*, *agropyri*, *secalis* および *tritici* を、それぞれ一方の親培養しか寄生できない植物上で交配させ、form species 間の和合性を試験した。*agropyri*, *secalis* および *tritici* の3つの form species 間では、それぞれの form species 内における交配型がそのまま form species 間にも通用するが、*hordei* と他の3つの form species 間では、form species 内における交配型には関係なく、すべての組合せに菌糸接合が起こった。しかし、この場合も、子のう殻形成の有無に関しては、それぞれの form species 内の交配型が通用した。これらの結果は、北米産の *Erysiphe graminis* の form species 間の和合性関係と完全に一致した。以上の結果から、菌糸接合と子のう殻形成に必要な核融合とに関与する遺伝子は異なったものであり、この2つの遺伝子は同じ遺伝子座に位置している。そして、供試した4つの form species は核融合に関しては共通の遺伝子を持っているが、菌糸接合に関しては、*hordei* の遺伝子と他の3つの form species のそれは異なったものであることを推論した。*agropyri* × *tritici* および *secalis* × *tritici* からの子のう胞子によって、カモジグサあるいは小麦の幼植物に発病させることができたが、宿主植物が遠縁にある組合せ、すなわち、*hordei* と他の3つの form species との組合せでは、僅かながら子のう胞子が形成されたが、それらによる接種実験は不成功であった。

ライ麦のウドンコ病菌は信州大学農学部教授貝原弘道氏の御厚意によって入手できた。*Agropyron repens* および *A. tsukushiense* var. *transiens* は国立遺伝学研究所の坂本寧男博士から分譲いただいた。厚く御礼申し上げる。

文 献

- Hardison, J. R. 1944. Specialization of pathogenicity in *Erysiphe graminis* on wild and cultivated grasses. *Phytopathology* 34 : 1—20.
- Hiura, U. 1962. Hybridization between varieties of *Erysiphe graminis*. *Phytopathology* 52 : 664—666.
- Hiura, U. 1964. Pathogenicity of the haploid progeny cultures from crosses between cultures of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* and *Erysiphe graminis* f. sp. *agropyri* (Preliminary Note) *Ber. Ohara Inst. landwirts. Biol.* 12 : 131—132.
- Moseman, J. G., Scharen, A. L. and Greeley, L. W. 1965. Propagation of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* on barley and *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* on wheat. *Phytopathology* 55 : 92—96.