

# 北米および「ヨーロッパ」に産する同種寄生性のマツのコブ病 菌類の核相交番,分類および命名について

誌名	財団法人日本きのこセンター菌蕈研究所研究報告 = Reports of the Tottori Mycological Institute
ISSN	03888266
著者	平塚, 保之
巻/号	10号
掲載ページ	p. 243-248
発行年月	1973年8月

## 北米および「ヨーロッパ」に産する同種寄生性のマツのコブ 病菌類の核相交番, 分類および命名について

平 塚 保 之\*

Yasuyuki HIRATSUKA\*: Nuclear cycle, taxonomy and nomenclature of autoecious pine stem rusts in North America and Europe.

### Abstract

This paper reviews and summarizes recent results of cytological and developmental studies of autoecious pine stem rusts in North America and Europe. Nuclear cycles of *Endocronartium harknessii* (J. P. MOORE) Y. HIRATSUKA (= *Peridermium harknessii* J.P. MOORE) and *E. pini* (PERS. emend KLEB.) Y. HIRATSUKA [= *Peridermium pini* (PERS.) LÉV. emend KLEB.] are compared with heteroecious species in *Cronartium* and the endocyclic nature of the life cycles of the autoecious species is discussed. Establishment of a genus (*Endocronartium*) for the autoecious species is defended against placing them with the parental genus (*Cronartium*) or including them in one of the existing endocyclic genera.

### ま え が き

マツ属 (*Pinus*) 植物の幹に寄生する銹菌はおよそ 20 種報告されているが, 世界各地においてマツ属植物の重要病害となっているものが多く, 地域によってはマツの造林上最も大きな障害となっているものも幾つかある。大半は *Cronartium* 属に属し, 不完全時代は *Peridermium* 属名で呼ばれている。大部分の種類は異種寄生性 (heteroecious) であり, 柄子世代 (spermatogonial state) と銹孢子世代 (aecial state) をマツ属植物上で過ごし, 夏孢子世代 (uredinial state) と冬孢子世代 (telial state) をブナ科 (Fagaceae), ゴマノハグサ科 (Scrophulariaceae), ユキノシタ科 (Saxifragaceae) などに属する植物の上で経過する完生型 (eu-form) である。

しかし, 1900 年代の初め頃より北米西部に分布し, 幾種類かの二葉マツに寄生し “western gall rust” と呼ばれている球形のコブを形成する *Peridermium harknessii* J. P. MOORE がマツからマツに直接感染することが知られていたが, この菌はコブを形成しない発疹性の *Cronartium coleosporioides* ARTH. (= *Peridermium stalactiforme* ARTH. & KERN) と中間寄主を同じくし, マツからマツに直接感染することができるだけでなく, ゴマノハグサ科の植物を中間寄主として異種寄生もするという意見が発表され長い間定説となっていた (MEINECKE 1920; POMERLEAU 1942)。しかし, 最近になってこの説に疑問が持たれるようになり, 接種試験や細胞学的研究の結果からこの種類はマツからマツに感染するだけで異種寄生はしないと認められるようになった (HIRATSUKA *et al.* 1966; OUELLETTE 1965; WAGENER 1964; ZALASKY & RILEY 1963)。またこの *P. harknessii* は北米西部だけではなく, 東部で “Woodgate-*Peridermium*” と呼ばれていたものも含めて *Pinus contorta* と *P. banksiana* の分布にしたがって北米大陸北部の太平洋岸から大西洋岸まで連続して分布していることが最近明らかになった (BOYCE 1957; HIRATSUKA & MARUYAMA 1968; van SICKLE & NEWELL 1968)。北米東部においてはブナ科の植物を中間寄主とする *Cronartium quercuum* MIYABE ex SHIRAI が同じ様なコブを形成することから多くの *P. harknessii* がこの種として誤って記録されてきた。

一方, ヨーロッパにおいてもコブを形成しない発疹性の *Cronartium flaccidum* (ALB. et SCHW.) WINT.

\* Northern Forest Research Centre, Canadian Forest Service, Edmonton, Alberta, Canada.

と呼ばれている種の中にマツからマツに感染するものが含まれており、通常 *Peridermium pini* (PERS.) LÉV. emend KLEB. として区別されている (KLEBAHN 1890)。この菌については KLEBAHN (1938) が胞子の発芽状態などを研究して興味ある結果を報告しているが、はっきりした結論を出すに至っていない。

これら異種寄生をせず、マツからマツに感染する種類は中間寄主を必要としないので、その分布が中間寄主植物の分布に限定されることがなく、また感染条件が異種寄生種と異なる点が多い。したがって森林保護の上からも基礎的な研究が必要とされているが、多くの解決すべき問題の中から次の三つをあげてみることができる。

1) 長期間を必要とするマツへの接種試験によらないで、胞子の発芽状態、核の行動などによって生活史を確実に予想することができるか、2) 異種寄生種においては核合一と減数分裂が中間寄主上の冬胞子と冬胞子から発芽してできた担子のう (basidium) の中で起こるが、同種寄生種の場合、核相交番はどうなっているか、3) 同種寄生種の核相交番が明らかになった場合、分類および命名の問題をどう解決したらよいか。

著者は上にあげたような問題を解明するためにカナダのアルバータ州にある国立の Northern Forest Research Centre を本拠として、北アメリカおよびヨーロッパのマツ属植物の幹に寄生する銹菌の研究を進めて来た。まだまだ多くの未解決の問題があるが、幾つかの興味ある結果を得ることができ、逐次報告して来た (HIRATSUKA 1968, 1969; HIRATSUKA & MARUYAMA 1968; HIRATSUKA *et al.* 1966)。本論文では現在までに発表して来た資料をもとにして問題をまとめると共に解説を加えて紹介することにした。

胞子および発芽管内の核の染色には主として塩酸ギムザ染色を使用した。結果を評価、比較するために、フォイルゲン染色も併用した。また 16 mm シネ撮影機による時差露出 (5~10 frame/min) を用いて干渉位相差顕微鏡による観察を行ない染色による結果を解釈する助けとした。マツ材中の菌糸の核の観察はマイクローム切片を鉄ヘマトキシリンで染色して行なった。

### 異種寄生種の核相交番

同種寄生種の核相交番を論ずる前に、異種寄生種の場合について考えてみたい。異種寄生をする *Cronartium*

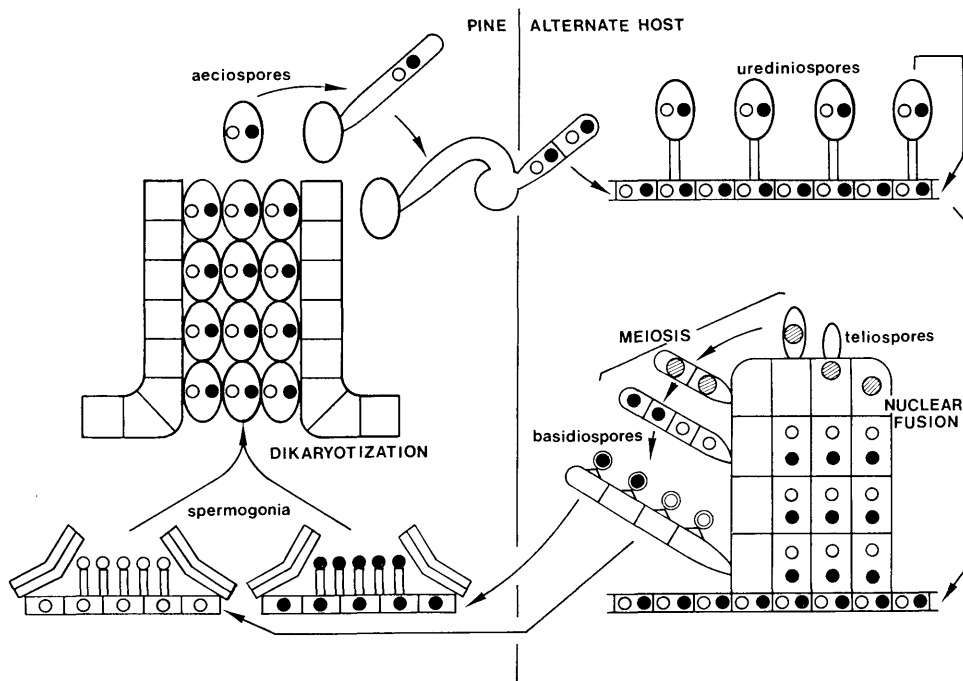


Fig. 1. Nuclear cycle of heteroecious pine stem rusts (*Cronartium* spp.).

属菌は大体同じ様な核相交番をすると考えられるが、とくに *C. ribicola* でよく調べられており (BULLER 1940; COLLEY 1918), これを要約してみると Fig. 1 のようになる。すなわち銹胞子は二核 (dikaryon) であり発芽して二個の核が発芽管に移動するが、後に附着器が形成されそこから侵入菌糸が生ずるまでは普通核分裂は起らない。すなわち発芽管は相当長くなるまで隔膜がなく、長さもまちまちである。この二核の発芽管が二核の菌糸体を冬孢子寄主中に形成することになる。この二核の菌糸体上にやはり二核の夏胞子ができる。この夏胞子は銹胞子と同様に発芽管に二個の核が移動し冬孢子寄主に再び感染して二核の菌糸体を形成する。したがって夏胞子での感染をくりかえしている場合には、胞子、発芽管、菌糸体共に二核性を保っているわけである。やがて二核の菌糸体に冬胞子が形成され、その中で核合一が起る。この複核 (diploid) の冬胞子が発芽すると担子のう (basidium) を形成するが、この中で減数分裂がおこり担子のうは四室に分かれてそれぞれが一核 (haploid) の小生子 (basidiospore) を形成する。この一核の小生子がマツ属植物上で発芽すると、組織に侵入して一核性の菌糸体を形成するが、その後二核化 (dikaryotization) が起りその結果二核の銹胞子ができる。この場合一番よく研究されている *C. ribicola* でもヘテロタリズムであるかホモタリズムであるかの確証はまだないが、著者の接種試験などの経験から少なくとも北米産の異種寄生種はヘテロタリズムであると考えている。

ここで大切な点は、マツから冬孢子寄主に感染するのは二核の銹胞子で、これが発芽、感染してやはり二核の菌糸体を形成すること、また冬孢子寄主からマツに感染する場合には一核の小生子によりやはり一核の菌糸体をマツ材中に形成することである。

この様な基本的な核相交番を念頭において銹胞子の発芽を調べてみると、*C. colesporioides*, *C. comandrae*, *C. comptoniae*, *C. flaccidum* などの銹胞子はほとんど二核であり、発芽管内に移動した後も附着器形成までは核分裂も隔膜形成も見られず予想と合致した (HIRATSUKA *et al.* 1966; HIRATSUKA 1969; POWELL & HIRATSUKA 1969)。

### 同種寄生種の核相交番

同種寄生種である北米産の *Peridermium harknessii* とヨーロッパ産の *P. pini* の胞子を発芽させた結果は前述の異種寄生種の場合とは様々な点で異なることが明らかとなった (HIRATSUKA 1968; HIRATSUKA *et al.*

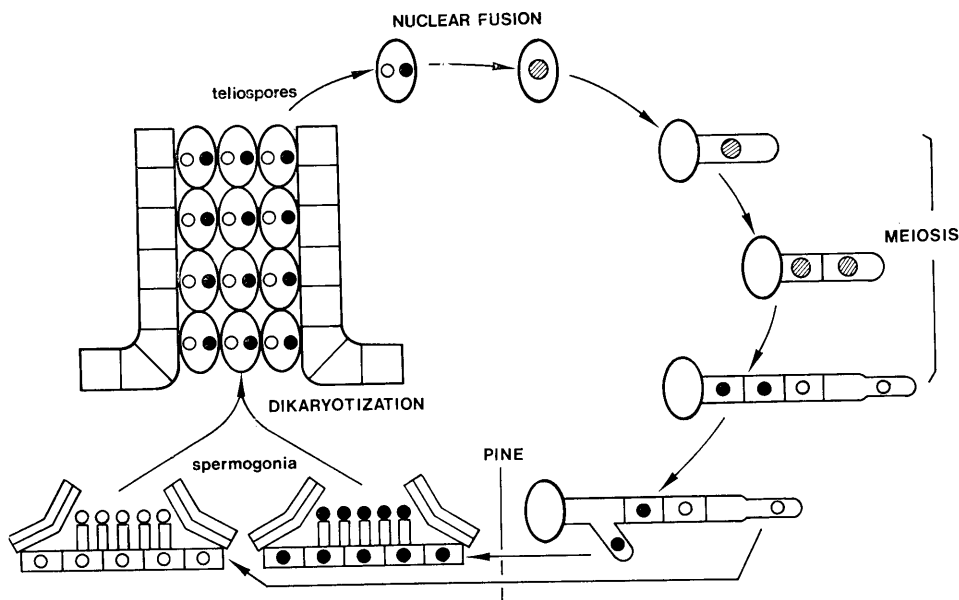


Fig. 2. Nuclear cycle of autoecious pine stem rusts (*Endocronartium* spp.)

1966)。結果をまとめてマツ材中の菌糸体の核の様子と共に両種に共通する点をあげてみると下記ようになる。

- 1) マツ材中の菌糸は一核性であった。
- 2) 胞子の若いものは二核のものが大多数であったが、発芽直前になると一核となるものが多くなる。すなわち核合一が起っていることが想像される。
- 3) 発芽直後から発芽管の中でさまざまな核分裂像がみられる。多くの場合は2回分裂して4個の核になる。
- 4) 隔膜の形成がみられ、多くの発芽管は4個の細胞に区分され、それぞれ1個ずつの核をもつが、3あるいは5個の細胞に分かれるものもある。
- 5) しばしばそれぞれの細胞区分から分岐が起り一つの核がその先端部に移動する。
- 6) 小生子様のものは形成されない。

この様な結果から同種寄生種の *P. harknessii* と *P. pini* の両者は小生子は形成しないが、核合一と減数分裂が胞子の発芽前後に起こっていることがわかる。したがって隔膜のある発芽管は担子のうと考えることができる。そうするとこれらの種は内生型 (endo form) の生活史をもっていることと結論することができる (Fig. 2)。内生型の生活史は銹菌の生活史の中でも小生型と共に最も簡単なものであり、銹胞子の様な形態をもつ胞子が発芽して通常の発芽管ではなく担子のうの生ずるものである (平塚 1955; JACKSON 1931)。 *P. harknessii* も *P. pini* も発芽管の形態や核の状態が異種寄生種と比べて異常であることは報告されていたが (ANDERSON & FRENCH 1955a, 1955b; KLEBAHN 1938; TRUE 1938)、胞子内の核の観察が困難であること、また典型的な小生子を形成しないことなどから、これらの菌が内生型であることが見すごされて来たと考えられる。

小生子を形成しない担子のうは銹菌においては例を知らないが、黒穂菌類の中には小生子を形成しない種類も多く、*Ustilago* 属の幾つかの種においては小生子を形成するものと、分岐するだけで小生子を形成しないものが同一種内にあることも知られている (FISCHER & HOLTON 1957)。

核合一とそれに引続く核分裂の過程における染色体の数とその行動などについては他の菌の場合などと比較検討して別の機会に発表する予定である。

ここで *P. harknessii* と *P. pini* の胞子をどう呼ぶかという問題が起こって来る。内生型のいわゆる銹胞子は担子のうを生ずるものであるから定義上冬胞子と呼ばれるべきものであり、銹胞子が冬胞子のように発芽すると見るべきではなく、銹胞子の様な形態をした冬胞子と考えるのが妥当であると思う。これを表現するのに CUMMINS (1959) は内生型の胞子を accioid teliospore (銹胞子型冬胞子) と呼んでいるが、LAUNDON (1967) などは telial aeciospore (冬胞子型銹胞子) と形態を重視して呼ぶべきであるとして反対意見をもっており現在論議的となっている。著者はこの場合不完全菌属の形態との関係も考慮して peridermioid teliospore (*Peridermium* 型冬胞子) と呼ぶことを提案しているが、別報に他のケースと共に胞子命名の問題について著者の意見が論じてあるのでそれを見ていただきたい (HIRATSUKA 1973)。

### 同種寄生種の分類と命名

このようにマツからマツに感染する同種寄生種の生活史が内生型であるということになると、幾つかの分類上また命名上の問題が起こって来る。先ず *P. harknessii* と *P. pini* は共に完全菌属であるので不完全菌属として設定された *Peridermium* 属にとどめておくことが無理となる。ここでの問題は *Peridermium* 属のタイプ種が *P. pini* であることから命名規約を厳密に適用すると *Peridermium* を *Cronartium* 属の銹胞子のような冬胞子をもつ内生型種の属とすべきであり、いわゆる *Peridermium* で呼ばれている他の大半の種を新しい属を設立して移さねばならぬことになる。この場合多くの不便が生ずるので、新しいタイプで *Peridermium* を不完全菌属として conserve する手続が現在とられている、そうすると *Peridermium* が以前と同じ様に不完全菌属として認められることになる。

それではどの完全菌属に入れるかという問題となるが、次の三つの場合が考えられる。1) *Cronartium* 属としてあつかい *Cronartium* の記載を改定して2種類の完全時代を含む属とする。2) すでに確立されている内生型菌の属 (*Endophyllum*, *Kunkelia*, *Kulkarniella* など) の種とする。3) 新しい属を創設してその中に

入れる。

第一の *Cronartium* 属の種として取あつかうという意見は、内生型の菌がいずれも完生型あるいは類生型の菌が生活史を短縮してできたもので、すべてその由来した元の親種 (parental species) があるという考えから来ている。この考えから内生型種を親種と同じ属に入れるのが自然であるとし、本来関係の深い内生型種と親種を別の属にすると分類が不自然となり近縁の菌がはなれた所におかれるという不利があるとしている。この内生型属を廃止して親種の属を使用すべきであるという立場をとっている代表的な菌学者は CUNNINGHAM (1930, 1931), JØRSTAD (1934), LAUNDON (1967) などである。その他の学者の大半は内生型属を認めている (CUMMINS 1959; 平塚 1955, など)。

しかし、この内生型の種を親属に入れるという立場にも幾つかの問題がある。すなわち、内生型種の親属がいつも確実に類推できるとはかぎらないし、多くの場合には不可能である。例えば *Endophyllum* 属のタイプ種である *E. sempervivi* (ALB. et SCHW.) DE BARY をとって見ると、はっきりとした親属は不明であり、親属となるべきものは *Puccinia*, *Uromyces* をはじめとする同じ型の銹孢子堆をもつ多くの属のどれかということになり選択が困難となる。また *Endophylloides*, *Dietelia*, *Puccinosira* といった属もあきらかに形態上銹孢子世代からきた冬孢子世代をもっているが、これらの場合にはいわゆる親属を見つけたことは不可能と思われる。この様に考えてみると *P. harknessii* や *P. pini* の場合の様に親属が明らかな時だけ親属を使用するというシステムでは一貫性がなくかえって混乱を起すことになる。

第二に、それでは既成の内生型属のいずれかに両種を属せしめるという解決法はどうかであろうか。現在一般に認められている内生型属は *Endopyllum*, *Kunkelia*, *Kulkarniella* の3属であるが、いずれも *Cronartium* 属の銹孢子堆のような冬孢子堆をもったものではない。これらの属に *P. harknessii* と *P. pini* を加えると非常に不自然な属となるのでこの解決は望ましくないと思われる。

今まで論じて来たようなことを考慮した結果、筆者は第三の、新しい属を設定するという解決がこの場合一番妥当であるという結論に達した。すなわち定義上 *Cronartium* 属の銹孢子堆様の銹孢子型冬孢子堆をもつ菌に限定して、*Cronartium* 属との関係も表現する意味で *Endocronartium* という新属を設定した (HIRATSUKA 1969)。*E. harknessii* (J. P. MOORE) Y. HIRATSUKA (= *P. harknessii*) が基本種 (type species) であり、*P. pini* は *E. pini* (PERS. emend KLEB.) Y. HIRATSUKA となる。しかしこの解決法にも問題がないわけではない。例えば同じ種の胞子が条件によって異なる発芽をするというような中間型のものが見出された場合に内生型属と親属が違う場合命名が困難となるであろう。ただこの様な場合には内生型種を親属に入れていても問題となるわけである。元来複雑でしかも時間と共に生活史が変化し得る銹菌類の分類、命名にははっきりと割り切れない場合がどうしても残る。個々の場合だけでなく全体として見た場合により多くのケースを混乱なしに解決でき、しかも自然分類の上からも無理のないものが望ましい。

マツの幹に生ずる同種寄生性の銹菌はアジアではまだ報告されていないが、よく調査してみると異種寄生種として一応報告されているものの中にあるいは存在しているのではないかと想像される。

本稿の主要部分である研究を行なうにあたって、当研究所の人々、特に助手の Mr. P. J. MARUYAMA と研究員の Dr. J. M. POWELL の両氏に負う処が多く感謝する。また Prof. F. ROLL-HANSEN (Norway), Mr. J. GREMMEN (Netherlands), Mr. A. KLINGSTROM (Sweden) の諸氏にはそれぞれの地での採集ならびに実験の便宜をはかっていただき、Dr. R. S. PETERSON (U. S. A.), Dr. G. B. CUMMINS (U. S. A.), Dr. W. G. ZILLER (Canada), Dr. D. B. O. SAVILE (Canada), Dr. G. LAUNDON (New Zealand), 平塚直秀博士諸氏には分類および命名上の問題についての相談にあづかっていただいた、これらの方々に謝意を表す。また著者が銹菌の研究を志すに至る手引をしてくれた父、平塚直秀博士の古稀の記念論文集にこの小論文をのせていただいたことを心から感謝する。

## 引用文献

1. ANDERSON, G. W. & FRENCH, D. W. (1965a). Differentiation of *Cronartium quercuum* and *Cro-*

- nartium coleosporioides* on the basis of aeciospore germ tubes. *Phytopathology* **55**: 171~173.
2. ANDERSON, G.W. & FRENCH, D.W. (1965b) Western gall rust in the Lake States. *Forest Sci.* **11**: 139~141.
  3. BOYCE, J.S. (1957) The fungus causing western gall rust and Woodgate rust of pines. *Forest Sci.* **3**: 225~234.
  4. BULLER, A.H.R. (1950) *Researches on fungi VII.* The University of Toronto Press, Toronto.
  5. COLLEY, R.H. (1918) Parasitism, morphology and cytology of *Cronartium ribicola*. *J. Agr. Res.* **15**: 626~631.
  6. CUMMINS, G.B. (1959) *Illustrated genera of rust fungi.* Burgess Publishing Company, Minneapolis, Minn.
  7. CUNNINGHAM, G.H. (1930) Terminology of the spore forms and associated structures of the rust fungi. *N. Z. J. Sci. Technol.* **12**: 123~128.
  8. ——— (1931) *The rust fungi of New Zealand.* John McIndoe, Dunedin.
  9. FISCHER, G.W. & HOLTON, C.S. (1957) *Biology and control of the smut fungi.* The RONALD Press Co., New York.
  10. 平塚直秀 (1955) 植物锈菌学研究. 382 pp. 笠井出版社, 東京.
  11. HIRATSUKA, Y. (1968) Morphology and cytology of aeciospores and aeciospore germ tubes of host-alternating and pine-to-pine races of *Cronartium flaccidum* in northern Europe. *Can. J. Bot.* **46**: 1119~1122.
  12. ——— (1969) *Endocronartium*, a genus for autoecious pine stem rusts. *Can. J. Bot.* **47**: 1493~1495.
  13. ——— (1973) The nuclear cycle and the terminology of spore states in Uredinales. *Mycologia* **65**: 432~443.
  14. ——— & MARUYAMA, P.J. (1968) Identification of *Peridermium harknessii* in eastern Canada on the basis of nuclear condition of aeciospore germ tubes. *Plant Dis. Repr.* **52**: 650~651.
  15. ———, MORF, W. & POWELL, J.M. (1966) Cytology of the aeciospores and aeciospore germ tube of *Peridermium harknessii* and *P. stalactiforme* of the *Cronartium coleosporioides* complex. *Can. J. Bot.* **44**: 1639~1643.
  16. JACKSON, H.S. (1931) Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the Uredinales. *Mem. Torrey Bot. Club* **18**: 1~108.
  17. JØRSTAD, I. (1934) A study on Kamtchatka Uredinales. *Skr. Utgitt Norske Vidensk-Akad. Oslo I. Mat. Naturvid. Kl.* (1933) **9**: 1~182.
  18. KLEBAHN, H. (1890) Neue Untersuchungen und Beobachtung über die Blasenroste der Kiefern. *Hedwigia* **29**: 27~35.
  19. ——— (1938) Offene Fragen und neue Beobachtungen über die rindebewohnenden Blasenroste der Kiefern nebst Bemerkungen über einige andere Rostpilze. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz* **48**: 369~410.
  20. LAUNDON, G.F. (1967) Terminology in the rust fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **50**: 189~194.
  21. MEINECKE, E.P. (1920) Facultative heteroecism in *Peridermium cerebrum* and *Peridermium harknessii*. *Phytopathology* **10**: 279~297.
  22. OUELLETTE, G.B. (1965) *Cronartium stalactiforme* on *Pinus banksiana* (Jack pine) in Quebec. *Plant Dis. Repr.* **49**: 909.
  23. POMERLEAU, Rene. (1942) The spherical gall rust of jack pine. *Mycologia* **34**: 120~122.
  24. POWELL, J.M. & HIRATSUKA, Y. (1969) Nuclear condition and germination characteristics of the aeciospores of *Cronartium comandrae* and *C. comptoniae*. *Can. J. Bot.* **47**: 1961~1963.
  25. TRUE, R. (1938) Gall development on *Pinus sylvestris* attacked by the Woodgate *Peridermium* and morphology of the parasite. *Phytopathology* **28**: 24~26.
  26. VAN SICKLE, G.A. & NEWELL, W.R. (1968) Occurrence of *Peridermium harknessii* of the *Cronartium coleosporioides* complex confirmed in the Maritime Provinces. *Plant Dis. Repr.* **52**: 455~458.
  27. WAGENER, W.W. (1964) "Facultative heteroecism". Was it demonstrated in *Peridermium harknessii* in 1919~1920? *Mycologia* **56**: 782~785.
  28. ZALASKY, H. & RILEY, C.G. (1963) Infection tests with two caulicolous rusts of jack pine in Saskatchewan. *Can. J. Bot.* **41**: 459~465.