分子系統解析によって明らかになったウドンコカビ (子のう菌門, ウドンコカビ目) 表現形質の進化

高松 進^{1*}

TAKAMATSU, S.^{1*} (2014). Molecular phylogeny reveals phenotypic evolution of powdery mildews (Erysiphales, Ascomycota).

Key words: DNA シークエンス, ウドンコカビ科, 系統樹, 祖先形質, 派生形質

緒 言

ウドンコカビは被子植物の葉, 茎, 花, 果実などに白粉状のカビを生じる重要な植物寄生菌であり, 世界で 16 属, 約 900 種が知られている (Braun and Cook, 2012). すべての種は生きた植物に寄生することのみによって生存可能な絶対寄生菌であり, ウドンコカビの進化は宿主である植物の進化と密接に関係しながら起こったと考えられる. ウドンコカビのもう一つの特徴は, *Leveillula*, *Phyllactinia*, *Pleochaeta* および *Queirozia* の 4 属を除くすべての属が表皮寄生性を示すことである. 菌糸および分生子柄は宿主表面のみに存在し, 養分吸収器官である吸器のみを宿主表皮細胞に挿入する. ウドンコカビがなぜ, どのようにしてこのような特殊な寄生様式を獲得したのかを知ることは興味深い研究課題である. ウドンコカビはまた乾燥条件に強い. 植物寄生菌は通常孢子発芽から感染までの期間, 水滴あるいは湿潤状態を必要とする. しかし, ウドンコカビは比較的低湿度条件下でも発芽し, 植物に感染することができる.

これまでに報告された分子系統解析結果ではウドンコカビは明瞭な単系統群を形成し, このグループ内にウドンコカビ以外の生物が入ることはない (Mori *et al.*, 2000a, b; Wang *et al.*, 2006a, b). このことは, ウドンコカビがその祖先で 1 度だけ絶対寄生性という寄生様式を獲得し, その後その性質を失うことなく維持し続けてきたことを示唆している. これまでウドンコカビの系統関係や進化はおもに形態や宿主との関連性などから推察されてきた (Arnaud, 1921; Blumer, 1933; Braun, 1987, 1995; Katumoto, 1973; Neger, 1901;

Raymond, 1927). その議論の大部分は下記に示す性質のどちらが祖先的でどちらが派生的性質であるかに関するものであった. 例えば, (1) ウドンコカビの子実体である閉子のう殻中の子のう数 (1 個か複数か), (2) 子のう中の子のう孢子数 (8 個かそれよりも少ないか), (3) 付属糸の形態, (4) 分生子形成様式 (連鎖状に形成されるか 1 度に 1 個だけ形成されるか), (5) 寄生様式 (表皮寄生性か内部寄生性か) などである. これらの議論については Braun (1987, 1995), Takamatsu (2004) および Braun and Cook (2012) に述べられているのでここでは割愛する. この総説では分子系統解析に基づいた表現形質の進化について議論する.

付属糸形態の進化

大部分のウドンコカビは閉子のう殻の殻壁外層から伸長する“付属糸”と呼ばれる器官を形成する. 付属糸は菌の種類によって, 菌糸状, 剛毛状, 膨らんだ基部を持つ針状やこん棒状など様々な形状を示す. 先端部は単純であったり, 二又または三又分枝したり, 渦巻き状あるいは螺旋状に巻いたりする. このため, 付属糸の形態は Lévillé (1851) 以来 150 年以上にわたってウドンコカビの属や種を見分ける重要な形質と見なされてきた. ウドンコカビの系統・進化に関する従来の議論において, 単純な菌糸状の付属糸形態を最も祖先的と見なす点ですべての研究者は一致していた [Braun (1981, 1987, 1995), Braun and Cook (2012) および Takamatsu (2004) の総説を参照].

1 日に 1 個の分生子を形成 (*Pseudoidium* 型) し, 表皮寄生性を示すウドンコカビのグループは *Erysiphe* 連と呼ばれ,

¹ 三重大学大学院 (〒 514-8507 三重県津市栗真町屋町 1577) Graduate School, Mie University, 1577 Kurima-Machiya, Tsu-shi, Mie 514-8507, Japan

*Corresponding author (E-mail: takamatsu@bio.mie-u.ac.jp)

この総説は先に Journal of General Plant Pathology の 79 巻 4 号の pp. 218 ~ 226 に掲載された総説 (<http://dx.doi.org/10.1007/s10327-013-0447-5>) の抄訳です. 報文としてのプライオリティーは JGPP 掲載の総説にありますので, 引用の際には本総説ではなく JGPP の総説を用いるようにご注意ください.

Fig. 1. Maximum parsimony tree of the tribe Erysipheae inferred from the nucleotide sequences of the rDNA ITS region. Numerals on the branches show bootstrap support values with 1000 replicates (only >50% is shown). (T): tree or shrub; (H): herbaceous plant

Fig. 2. Maximum parsimony tree of the tribe Cystothecae inferred from the nucleotide sequences of the rDNA ITS region. Numerals on and under the branches show bootstrap support values with 1000 replicates (only >50% is shown) and decay index, respectively.

明瞭な単系統群を形成する (Fig. 1). *Erysiphe* 連は *Erysiphe* 属 1 属から成り, *Erysiphe* 属は形態によって 5 つの節に分けられる. このうち少数の種しかない *Typhulochaeta* 節と *Californiomyces* 節を除くと, 付属糸形態により 3 つの大きな節に分けられる. すなわち, 付属糸先端部が数回二分岐する *Microsphaera* 節, 付属糸先端部が渦巻き状に巻く *Uncinula* 節, そして菌糸状で単純な *Erysiphe* 節である. *Erysiphe* 属の分子系統解析結果によると, *Microsphaera* 節と *Uncinula* 節はそれぞれ明瞭なグループを形成する. *Uncinula* 節は系統樹の基部側に位置し, *Microsphaera* 節は *Uncinula* 節の 1 部から派生的に生じている (Mori *et al.*, 2000a; Takamatsu *et al.*, 1999). このことは *Microsphaera* 型の付属糸形態が *Uncinula*

型の付属糸形態から派生して生じたことを示唆している. 一方, 菌糸状の付属糸を持つ種 (*Erysiphe* 節) は一つのグループを形成せず, 系統樹全体に散在した (Fig. 1; Takamatsu *et al.*, 1999).

この結果を解釈するには他のウドンコカビの系統解析が必要だった. 分生子と分生子柄内に明瞭なフィブリン体を持つ *Cystotheca* 連は明瞭な単系統群を形成する (Fig. 2). *Cystotheca*, *Podosphaera*, *Sphaerotheca* (現在は *Podosphaera* 属 *Sphaerotheca* 節) および *Sawadaea* の 4 つの属がこの連に所属する. *Podosphaera* 属は先端部が数回二分岐する付属糸を持ち, *Sphaerotheca* 属は菌糸状で単純な形態の付属糸を持つ. 分子系統解析により, *Podosphaera* 属と *Sphaerotheca* 属

Fig. 3. a Grouping of powdery mildews by parasitism [reprinted, by permission, from Smith (1900) and Arnaud (1921)]. b Molecular phylogenetic tree of the powdery mildews inferred from the combined data set of the 18S, 28S and 5.8S rDNA sequences. White and black branches indicate ecto-parasitic and endo-parasitic species, respectively.

が1つの単系統群を形成し、その単系統群が2つの亜系統群に別れることが明らかになった。その2つの亜系統群とも *Podosphaera* 属と *Sphaerotheca* 属の種が含まれた (Takamatsu *et al.*, 2000)。すなわち、分子系統解析は *Podosphaera* 属と *Sphaerotheca* 属という2つの属を支持しなかった。2つの亜系統群において *Podosphaera* 種は常に基部側に位置し、*Sphaerotheca* 種は派生的な場所に位置した。このことは *Sphaerotheca* 属が *Podosphaera* 属に似た祖先種から少なくとも2回にわたって別々に進化したことを示唆している。言い換えると、この系統群において菌糸状の付属糸形態が二又分岐状の付属糸形態から少なくとも2回にわたって別々に進化した。

Fig. 1 に戻ると、付属糸形態の同様な進化が *Erysiphe* 連でも起こっていることがわかる。一部の例外を除き *Uncinula*

型の付属糸形態を持つ種と *Microsphaera* 型の付属糸形態を持つ種は樹木あるいは低木などの木本植物に寄生し、菌糸状の付属糸を持つ種は草本植物に寄生する。このことは付属糸形態の進化が宿主植物に適応した結果であることを示唆している。なぜこのような適応進化が起こったのかに関する説明は Takamatsu (2004) で述べたのでここでは割愛する。これらの結果は菌糸状で単純な付属糸形態が最も祖先的であるという従来の進化仮説を否定するものであった。菌糸状の付属糸は宿主植物への適応としての収斂進化の産物であったのであろう。

寄生様式の進化

上記のように16属のウドンコカビのうち12属は表皮寄生性で、残りの4属、*Phyllactinia*, *Leveillula*, *Pleochaeta* および

Fig. 4. a Grouping of powdery mildews by the number of ascus per chasmothecium. b Molecular phylogenetic tree of the powdery mildews inferred from the combined data set of the 18S, 28S and 5.8S rDNA sequences. White and black branches indicate many asci and single ascus species, respectively.

Queirozia は内生菌糸を持つ内部寄生性である (Fig. 3a). この4属のうち, *Phyllactinia*, *Pleochaeta* および *Queirozia* は半内部寄生性で, 菌糸体の大部分は表生し, 表生菌糸から分生子柄を生じる. 内生菌糸は気孔から侵入し柔細胞に吸器を形成するが, その以上は伸長しない. *Leveillula* のみが真性の内生菌糸を生じ, この内生菌糸から分生子柄を生じ, 気孔を通して植物体外へと伸長する. どちらの寄生様式が祖先的かについて異なる意見が述べられてきた. Arnaud (1921) と Katumoto (1973) は内部寄生性の *Leveillula* が最も祖先的で, そこから半内部寄生性が進化し, 最後に表皮寄生性が現れたと考えた. 一方, Raymond (1927), Blumer (1933) および Braun (1987) は内部寄生性を乾燥適応として進化した派生形質であると考えた.

分子系統解析の結果, 内部寄生菌は *Phyllactinia* 連としてまとまる明瞭な単系統群となった (Fig. 3b; Mori *et al.*, 2000a).

このことは内部寄生性がウドンコカビの進化の歴史の中で1回のみ生じた派生形質であることを示唆している. さらに詳細に解析すると, *Pleochaeta* と *Queirozia* は *Phyllactinia* 連の基部側に位置し, その一部から *Phyllactinia* 属が派生し, さらに *Phyllactinia* 属の一部から *Leveillula* 属が進化したことが明らかになった (Takamatsu *et al.*, 2008). *Leveillula* 属の種数およびその宿主植物数は, 地球上の他の地域に比べ西・中央アジアおよび地中海地域で極めて多い (Amano, 1986; Hirata, 1968; Palti, 1988). このことは *Leveillula* 属の地理的起源がこれらの地域であることを示唆する (Amano, 1986; Hirata, 1968; Takamatsu, 2013). 西・中央アジアから地中海にかけての地域は地球上で最も乾燥した地域であり, このことは内部寄生性が乾燥適応の結果生じたという Raymond (1927) や Braun (1987) の仮説を支持している.

Fig. 5. a Grouping of powdery mildews by conidiogenesis (Drawing by Jamjan Meeboon). b Molecular phylogenetic tree of the powdery mildews inferred from the combined data set of the 18S, 28S and 5.8S rDNA sequences. White and black branches indicate species of *Euoidium*-type and *Pseudoidium*-type, respectively.

閉子のう殻中の子のう数

ウドンコカビは閉子のう殻中の子のう数によって大きく2つのグループに分けられる。*Cystotheca* と *Podosphaera* (*Sphaerotheca* を含む) の2属は閉子のう殻中に1個の子のうを有する。残り14属の閉子のう殻内には複数の子のうが含まれる (Fig. 4a)。Neger (1901) は菌糸状の付属糸を持ち閉子のう殻中に1個の子のうを持つ *Sphaerotheca* 属 (現 *Podosphaera* 属 *Sphaerotheca* 節) がウドンコカビで最も祖先的であると考えた。一方、他の菌学者達 (Jaczewski, 1927; Blumer, 1933; Braun, 1987) は菌糸状の付属糸と複数の子のうを有する *Erysiphe* 様の菌を最も祖先的と考えた。分子系統解析により、複数子のうが祖先的形質で、単数子のうは複数子のうから派生的に生じた派生形質であることが明らかになった (Fig. 4b; Mori *et al.*, 2000a)。Fig. 4b で単数子のう形質は単系統ではなく側系統になっているが、Kishino-Hasegawa テスト (Kishino and Hasegawa, 1989) では単数子のう形質の単系統性は有意に棄却されないため、この形質が1回の進化によって生じたと考える方が妥当であろう。最近、単数子のうを持つ種が *Erysiphe* 属 *Microsphaera* 節にも存在することが明らかになった (Shiroya *et al.*, 2008)。このことは子のう数の単数化が *Erysiphe* 属でも少数例ながら起こったことを示唆している。

分生子形成様式

ウドンコカビは分生子の形成様式によって二つのグループに大別される。一つのグループは *Erysiphe* 属と内部寄生菌が所属するグループで、1日に1個の分生子のみが形成されるグループ (*Pseudoidium* 型)。もう一つは連鎖状に分生子を形成する、すなわち1日に数個の分生子が分生子柄上に形成され、連なって成熟するタイプ (*Euoidium* 型) である (Fig. 5a; Braun and Cook, 2012)。Blumer (1933) と Heluta (1981) は *Euoidium* 型を祖先形質と見なし、Braun (1987) は *Pseudoidium* 型を祖先形と考えた。分子系統解析の結果、*Euoidium* 型が祖先形質で、*Pseudoidium* 型はあとで出現したことが明らかになった (Fig. 5b; Mori *et al.*, 2000a)。Fig. 5b は *Pseudoidium* 型が *Erysiphe* 連に至る系統と *Phyllactinia* 連に至る系統の2回、別々に生じたことを示唆している。しかし、*Golovinomyces* 連 (*Euoidium* 型) を含むこれら3つの連の分岐順序はこの解析からは不明瞭であり、この問題を明らかにするためにはさらに詳細な解析が必要であろう。

形質進化のまとめ

上記の結果を総合してウドンコカビの形質進化の歴史を Fig. 6 のようにまとめることができる。この図からウドンコカビの進化にある種の方向性があることが示唆される。すな

Fig. 6. Summary of phenotypic evolution of powdery mildews

Fig. 7. Drawings of powdery mildews illustrated by Tulasne and Tulasne (1861). This is close to the putative ancestral feature of the powdery mildews. a Teleomorph. b Anamorph.

わち、繁殖体数の減少である。例えば *Cystotheca* と *Podosphaera* に至る系統で複数子のうから単数子のうへの子のう数の減少が起こった。複数子のうタイプのグループでは、子の中の子のう胞子数の減少（8個からそれより少ない数へ）が *Erysiphe* 連、*Golovinomyces* 連および *Phyllactinia* 連へ至る系統で起こった。*Golovinomyces* 連と *Phyllactinia* 連では子のうあたりの子のう胞子数は2個まで減少した。分生子世代では、*Euoidium* 型（連鎖型）から *Pseudoidium* 型（単生型）への分生子形成様式の進化が *Erysiphe* 連と *Phyllactinia* 連へ至る系統で起こった。興味深いことに、閉子のう殻中の子のう数の減少は子のう中の子のう胞子数の現象が起こった系統とは異なる系統で起こっている。ウドンコカビの進化の過程で繁殖体数の減少が起こった理由は明らかでない。

ウドンコカビの祖先形質

形質進化を共通祖先へと逆にたどることによりウドンコカビの祖先形質を推察することが可能である。Tulasne and Tulasne (1861) によって発表されたスケッチ (Fig. 7) は今

回推察されたウドンコカビの祖先形質に似ている。多少の推察を交えながら復元した祖先形質は以下になるであろう。完全世代では、大型の閉子のう殻の肩部からうず巻き状に巻いた先端部をもつ付属糸が多数伸長する。閉子のう殻内には8個の子のう胞子を持った子のうが多数含まれる。分生子世代では、分生子は連鎖状に形成され (*Euoidium* 型)、明瞭なフィブリン体を持たなかったであろう。寄生様式は表皮寄生であったと考えられる。

謝 辞

本稿を草するにあたり有益な助言を賜った Martin-Luther 大学の Uwe Braun 博士に感謝する。本研究の一部は科研費 基盤 C (23580061) の助成を受けて行った。

引用文献

- Amano, K. (1986). Host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi. Japan Scientific Societies Press, Tokyo.
- Arnaud, G. (1921). Étude sur les champignons parasites. Ann. Épiphyt. 7: 1–115.
- Blumer, S. (1933). Die Erysiphaceen Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. Beitr. Krypt.-Fl. Schweiz. 7: 1–483.
- Braun, U. (1981). Taxonomic studies in the genus *Erysiphe* I. Generic delimitation and position in the system of the Erysiphaceae. Nova Hedwigia 34: 679–719.
- Braun, U. (1987). A monograph of the Erysiphales (powdery mildews). Beih. Nova Hedwigia 89: 1–700.
- Braun, U. (1995). The powdery mildews (Erysiphales) of Europe. G. Fischer Verlag, Jena.
- Braun, U. and Cook, R.T.A. (2012). Taxonomic manual of Erysiphales (powdery mildews), CBS Biodiversity Series No 11. CBS, Utrecht.
- Heluta, V.P. (1981). Mesto roda *Podosphaera* Kunze v sheme vozmozhnykh filogeneticheskikh vzaimosvyazey rodov muchnistorosnyanykh gribov. Novosti. Sist. Vyssh. Nizsh. Rast. 1979: 200–209.
- Hirata, K. (1968). Notes on host range and geographic distribution of the powdery mildew fungi. Trans. Mycol. Soc. Jpn. 9: 73–88.
- Jaczewski, A.A. (1927). Karmanny opredelitel' gribov. Vyp. 2. Muchnistorosnyanye griby. Mikologicheskaya Laboratoriya Imeni Professora A.A. Jaczewskogo, Gosudarstvennogo Instituta Opytnoy Agronomii, Leningrad.
- Katamoto, K. (1973). Notes on the genera *Lanomyces* Gäum. and *Cystotheca* Berk. et Curt. Rept. Tottori Mycol. Inst. 10: 437–446.
- Kishino, H. and Hasegawa, H. (1989). Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea. J. Mol. Evol. 29: 170–179.
- Léveillé, J.H. (1851). Organisation et disposition méthodique des espèces qui composent le genre Erysiphé. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 3 15: 109–179.
- Mori, Y., Sato, Y. and Takamatsu, S. (2000a). Evolutionary analysis

- of the powdery mildew fungi using nucleotide sequences of the nuclear ribosomal DNA. *Mycologia* 92: 74–93.
- Mori, Y., Sato, Y. and Takamatsu, S. (2000b). Molecular phylogeny and radiation time of Erysiphales inferred from the nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycoscience* 41: 437–447.
- Neger, F.W. (1901). Beiträge zur Biologie der Erysipheen. *Flora* 88: 333–370.
- Palti, J. (1988). The *Leveillula* mildews. *Bot. Rev.* 54: 423–535.
- Raymond, J. (1927). Le blanc du chêne. *Ann. Epiphyt.* 13: 94–129.
- Shiroya, Y., Nakashima, C. and Takamatsu, S. (2008). *Erysiphe monascogera* sp. nov., an unusual powdery mildew fungus found on fruits of *Styrax japonica*. *Mycoscience* 49: 199–206.
- Smith, G. (1900). The haustoria of the *Erysiphaceae*. *Bot. Gaz.* 29: 153–184.
- Takamatsu, S., Hirata, T., Sato, Y. and Nomura, Y. (1999). Phylogenetic relationships of *Microsphaera* and *Erysiphe* section *Erysiphe* (powdery mildews) inferred from the rDNA ITS sequences. *Mycoscience* 40: 259–268.
- Takamatsu, S., Hirata, T. and Sato, Y. (2000). A parasitic transition from trees to herbs occurred at least twice in tribe Cystothecaceae (Erysiphaceae): evidence from nuclear ribosomal DNA. *Mycol. Res.* 104: 1304–1311.
- Takamatsu, S. (2004). Phylogeny and evolution of the powdery mildew fungi (Erysiphales, Ascomycota) inferred from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycoscience* 45: 147–157.
- Takamatsu, S., Inagaki, M., Niinomi, S., Khodaparast, S.A., Shin, H.D., Grigaliunaite, B. and Havrylenko, M. (2008). Comprehensive molecular phylogenetic analysis and evolution of the genus *Phyllactinia* (Ascomycota: Erysiphales) and its allied genera. *Mycol. Res.* 112: 299–315.
- Takamatsu, S. (2013). Origin and evolution of the powdery mildews (Ascomycota, Erysiphales). *Mycoscience* 54: 75–86.
- Tulasne, L.R. and Tulasne, C.C. (1861). *Selecta fungorum carpologia* 1. Paris.
- Wang, Z., Binder, M., Schoch, C.L., Johnston, P.R., Spatafora, J.W. and Hibbett, D.S. (2006a). Evolution of helotialean fungi (Leotiomycetes, Pezizomycotina): a nuclear rDNA phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.* 41: 295–312.
- Wang, Z., Johnston, P.R., Takamatsu, S., Spatafora, J.W. and Hibbett, D.S. (2006b). Toward a phylogenetic classification of the Leotiomycetes based on rDNA data. *Mycologia* 98: 1065–1075.