

Bipolaris, Curvularia, Drechslera および *Exserohilum* 属糸状菌

— 分類・接種法および日本で発生する菌種 —

月星 隆雄

農業・食品産業技術総合研究機構 西日本農業研究センター

1. はじめに

Bipolaris, Curvularia, Drechslera および *Exserohilum* 属糸状菌は主にイネ科植物に寄生して、各種斑点性および葉枯性病害を引き起こす暗色線菌類であり、蠕虫形、紡錘形、勾玉形などの淡～濃褐色で偽隔壁を持つポロ型分生子（長さ約 20～300μm, 幅約 10～30μm）を形成する。分生子柄は分生子よりも濃く着色することが多く、単生あるいはグループで形成され、直形あるいは屈曲、概ねシンポジオ型に分生子を形成し、基部はやや肥大するなど形態は様々である。*Curvularia* 属以外は 19 世紀前半から *Helminthosporium* 属と総称され、当初は同じく蠕虫状の分生子を形成することから *Corynespora* 属も含まれていた。わが国では温暖多湿な気象条件もあり、イネ等の主要穀類にごま葉枯病などの重要病害を引き起こすため、明治時代から研究対象とされてきた。また、20 世紀初頭は日本の菌分類研究の黄金期で、1926 年（昭和元年）には西門義一（1926）がトウモロコシごま葉枯病菌の無性時代を初めて記載し、伊藤誠哉が *Drechslera* 属を創設するなど（Ito, 1930），著名な研究事例もある。その後研究が進み、*Bipolaris, Drechslera* および *Exserohilum* 属がそれぞれ *Cochliobolus, Pyrenophora* および *Setosphaeria* という形態的に大きく異なる子のう時代を持つことから、分生子形態の相違も整理されて 3 属として確立された（Sivanesan, 1987）。*Curvularia* 属については従来から *Bipolaris* 属の小型分生子を形成する菌群と形態的に類似していることが指摘されていたが、有性時代も *Cochliobolus* 属と形態的に極めて近い *Pseudocochliobolus* 属であることが多く（Tsuda et al., 1978），分子系統学的にも近縁であることが判明している。また、*Drechslera* 属からは 1990 年代に 3 隔壁で胞子が卵形～倒卵形のものを *Mariellottia* 属として分離独立させる提案も行われている（Shoemaker, 1998）。なお、*Helminthosporium* 属は消滅したわけではなく、世界で樹木腐朽菌を中心に 20 種ほど残されている。

病原菌としての生態については、4 属で概ね共通しており、風雨で飛散して植物体に付着した分生子が発芽し、発芽管先端に褐色～暗褐色に着色した付着器を形成して侵入菌糸を出し、これが植物組織内に侵入し、菌糸を進展させ病斑を形成し、20～30℃程度の温度条件と多湿条件下で病斑上に分生子柄および分生子を形成、分生子が風雨で飛散する。防除には従来からのチウラム剤やベノミル剤に加え、ジカルボキシミド剤、DMI 剤等の有効な薬剤があり、病害によっては抵抗性育種も進んでいる。しかし、従来マイナーであった本属菌による病害が地球温暖化等に伴って突如として大発生することもあり、薬剤耐性菌の出現、抵抗性打破などにより問題となることが多い。また、作物種あるいは病害の種類によっては有効な登録薬剤がない場合があり、防除が困難となることもある。そのため、的確な発生生態の把握とそれにに基づく薬剤防除技術の確立や抵抗性品種の開発が常に求められており、そのためには病原菌をコレクションしておくことは重要である。本稿では *Bipolaris, Curvularia, Drechslera* および *Exserohilum* 属糸状菌についての概論と種同定の方法や、病原力の検定法等について、NARO 農業生物資源ジーンバンクに登録された菌株を中心に紹介したい。

Takao Tsukiboshi [Western Region Agricultural Research Center, National Agriculture and Food Research Organization]

Bipolaris, Curvularia, Drechslera and *Exserohilum* species occurring in Japan.

MAFF Microorganism Genetic Resources Manual No.40 (2018)

本稿は平成 23～27 年度農業生物資源ジーンバンク事業の増殖・保存委託課題「農業生物資源ジーンバンク事業が保存する *Bipolaris, Curvularia, Drechslera* および *Exserohilum* 属菌の分類検証」の成果に基づく。

2. 分類

本稿で扱う属種はいずれも子のう菌類であるが、有性時代には種の類別に用いることができる形態的特徴が少なく、主に無性時代である分生子の形態で識別が可能であり、分生子基部細胞のへそ（分生子柄上の分生子痕に接着する部分）の有無、発芽様式（両極発芽、中間細胞発芽）等で分類される。なお、学名については、IBC2017により採択された国際藻類菌類植物命名規約（ICN 深圳規約 2018；Turland *et al.* 2018）の改定により、有性時代の学名の優先条項が削除されたため（青木・岡田 2017），子のう菌類の学名については、保存名、あるいは保護名措置が行われない限り、無性時代か有性時代のいずれかの学名を発表の優先権に従って選択・統合することとなり、本稿で扱う菌属についてはいずれも無性時代名を採用した。

Bipolaris R. A. Shoemaker：分生子は紡錘形～倒棍棒形（図 1D, E, F），淡褐色～暗褐色，直形しばしば湾曲する。へそは幅広、痕跡程度だが、まれに突出する（*B. micropus* など）。発芽は両極細胞から、ごくまれに中間細胞から生じる。基端細胞の発芽位置はへそのごく近傍で、発芽管は胞子長軸に沿ってほぼ平行に伸長する（図 2A）。隔壁は偽隔壁で、中間から基端、次に先端の順で形成される。分生子柄はやや折れ曲がることが多く、基部は平滑または疣状である。有性時代は主に *Cochliobolus* 型で、偽子のう殻内の子のう中に糸状・有隔壁の胞子を強くらせん形に卷いた子のう胞子を形成する。主に C4 型イネ科植物に寄生するが、C3 型イネ科植物に寄生することもある。日本での代表的な種としては、イネゴマ葉枯病菌、トウモロコシゴマ葉枯病菌、コムギ斑点病菌などがある。

Curvularia Boedijn：分生子は楕円形～紡錘形または洋梨形、淡褐色～暗褐色、しばしば強く湾曲し、へそは痕跡程度～突出し、中間細胞がしばしば膨潤して着色し、隔壁は 3 以上でしばしば厚化する。隔壁は中間から基端、次に先端の順で形成される。発芽は両極細胞から、基端細胞の発芽位置はへそのごく近傍で、発芽管は胞子長軸に沿ってほぼ平行に伸長する。分生子柄はしばしば折れ曲がり、基部は平滑ないし疣状である。有性時代は主に *Pseudocochliobolus* 型で、偽子のう殻は黒色の子座上に形成され、その内部の子のう中に糸状・有隔壁の胞子をらせん形にゆるく卷いた、あるいはほぼ平行に並んだ子のう胞子を形成する。イネ科植物の他、マメ科牧草やバラ類 ポプラ類など様々な植物に寄生する。日本での代表的な種としては、クローバ類汚斑病菌、シバカーブラリア葉枯病菌、ポプラ類すす病菌などがある。

Drechslera S. Ito：分生子は円筒形～倒棍棒形（図 1B, C, G），淡色～淡褐色，概ね直形だが、やや湾曲することもある。へそは幅広、痕跡程度で突出しない。発芽は全細胞からだが、種によっては中間細胞から発芽しない。基端細胞の発芽位置はへそと第一隔壁の概ね中間点で、発芽管は胞子長軸に沿って直角または斜め方向に伸長する（図 2B, C, D）。隔壁は基端から先端に向かって形成される。分生子柄は直線形かやや折れ曲がり、基部は平滑であることが多い。有性時代は *Pyrenophora* 型で、偽子のう殻内の子のう中に縦横隔壁をもつ、淡褐色～褐色の俵形の子のう胞子を形成する。主に C3 型イネ科植物に寄生する。日本での代表的な種としては、エンバク葉枯病菌、コムギ黄斑病菌、ライグラス網斑病菌などがある。

Mariellottia R. A. Shoemaker：分生子は倒卵形～卵形（図 2E），褐色，直形，2-3(-5) 隔壁であり。へそは幅広、痕跡程度であることが多い（Shoemaker, 1998）。発芽は基端細胞から、まれに先端細胞から生じ、中間細胞からは発芽しない。基端細胞の発芽位置はへそと第一隔壁の中間点であり、発芽管は 1-2 本で、胞子長軸に沿って直角または斜め方向に伸長する。隔壁は基端から先端の順で形成される。分生子柄はしばしば折れ曲がり、先端はのう状に膨れる。有性時代は不明である。*M. biseptata*, *M. triseptata* および *M. dematioidea* の 3 種が知られ、日本ではスイートバーナルグラス葉かび病（*M. dematioidea*）が報告されている。分子系統学的には、これら 3 種は *Drechslera* 属菌の内群となる。

Exserohilum Leonard & Suggs：分生子は紡錘形～倒棍棒形（図 1A），淡色～淡褐色，直形または湾曲することが多い。へそは著しく突出し、截断状だが、まれに目立たないこともある。発芽は両極細胞から、ごくまれに中間細胞から生じ、基端細胞の発芽位置はへそのごく近傍で、発芽管は胞子長軸に沿ってほぼ平行に伸長する（図 2A）。隔壁は概ね基端から先端に向かって形成される。分生子柄は折れ曲がることが多く、基部は平滑ないし疣状である。有性時代は *Setosphaeria* 型で、偽子のう殻内の子のう中に数個の横隔壁をもつ、淡褐色～褐色の紡錘形の子のう胞子を形成する。主に C4 型イネ科植物に寄生するが、世界的にはアカネ科（コーヒーノキ属）、アオイ科（ワタ属）、バショウ科（バナナ）など広い範囲の植物から分離される。日本で

の代表的な種としてはトウモロコシすす紋病菌、イヌビエ葉枯病菌などがある。最近 Hernández-Restrepo *et al.* (2018) により 9 遺伝子領域に基づいた種の再分類が行われ、幾つかの種は他属に移されるなどした。

***Helminthosporium* Link ex Fries :** 分生子柄はしばしば暗色大型の子座上に直立して单生あるいは叢生し、あまり折れ曲がらず、褐色～暗褐色、表面平滑で、先端および隔壁部に小孔を形成する。分生子は小孔から頂生、側生または輪生し、暗色、倒棍棒形あるいはくちばし形、直形または湾曲する。主に木材腐朽菌として知られる。日本での代表的な種としては *H. velutinum*, *H. gigasporum* などがある (Shirouzu & Harada 2004)。なお、転属がなされていない菌種（オオムギひょう紋病菌、キュウリ円葉枯病菌など）も本属に残されている。

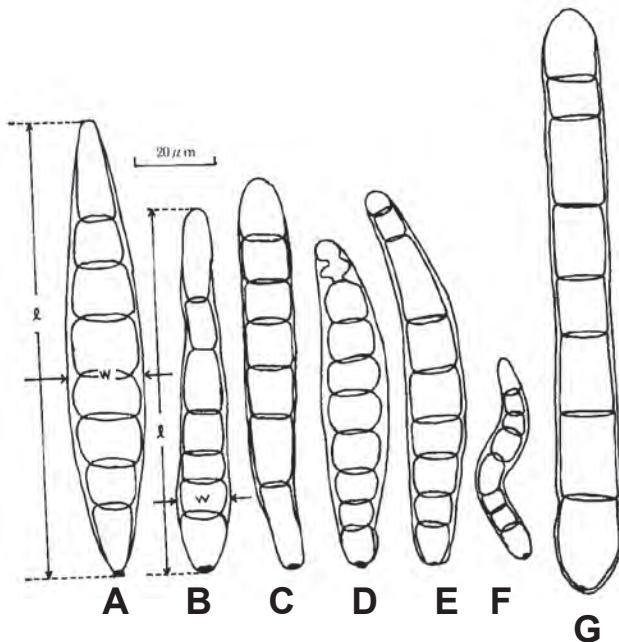


図1. 分生子の形態

A, B, C, G : 直形, D, E, F : 湾曲。
A : 紡錘形, B : 倒棍棒形, C : 棍棒形,
D : 倒卵形, E : 長楕円形, F : 蠕虫形,
G : 円筒形。

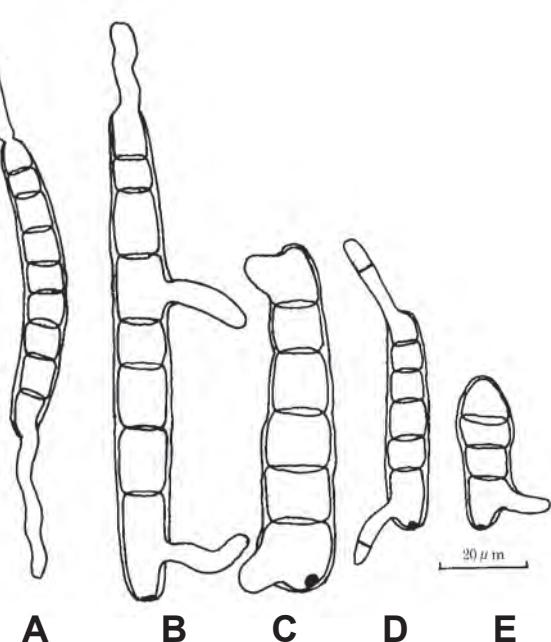


図2. 分生子の発芽様式

A : 両極細胞発芽、胞子長軸に平行,
B, C, D, E : 全細胞発芽、胞子長軸に直角。

西原 (1991) より引用

3. 培養

本菌群の分離および保存については微生物遺伝資源利用マニュアル(6)(月星, 1999)に詳述したので、参考にしていただきたい。最も一般的に用いられる培地はV8 ジュース培地 (V8 ジュース 200ml, CaCO₃ 3g, 寒天 15g/L) となる。V8 ジュースはキャンベル社製のものが世界的に用いられているが、他社の製品でも菌糸生育および胞子形成に大きな影響はないことが多い。本菌群の分離に適したジャガイモ煎汁 (PB) ベースの選択培地 (D-マンノース 1%, 寒天 1.5%, チオファネートメチル 100mg/L・PB, pH 4.8) も考案されている (Yamaguchi and Mutsunobu, 2010)。9cm プラスチックシャーレで菌叢が直径の半分程度まで伸長したところで、白金耳で菌糸を掻き取り、そのまま蓋をしてシールしないで BLB 蛍光灯 (30W 1本, 距離 30cm 程度) を用い 12 時間光周期で間欠照射を行うが、この間に光形態形成により、BLB 光に含まれる近紫外光 (波長域 310~390nm) 下で分生子柄の形成が誘導され、続く暗黒下で分生子形成が誘導される。なお、光が強すぎると BLB 光に含まれる青色光が分生子形成に阻害的に働くので、光を強くしすぎることが重要である。3-4 日この条件で培養すると、菌種・菌株にもよるが、コロニーが濃色化して大量の胞子が形成される。なお、分生子の形態は光照射 (特に照射時は 25°C 程度、暗黒時は 20°C 程度の変温条件) で変化し、種によつては暗黒下に比べて 25-30% 程度大型化するので、形態のチェックをする場合は注意が必要である (月星・佐藤, 1986)。形態を記録する際には、採集した植物体上に形成される分生子柄および分生子を観察すると、自

然条件に最も近い形態を観察できる。なお、トウモロコシごま葉枯病菌の場合、大型化した分生子は病原力も強くなり、単一胞子から形成される病斑の面積も増加する。

4. 接種

接種は無傷での噴霧接種が一般的で、胞子形成した平板培養に、展着剤としてTween20等（0.01-0.02%，50mlに1-2滴程度）を加えた滅菌水を注ぎ、滅菌した筆などで胞子を撫るように搔き取って、これを厚さ5mm程度に薄くした脱脂綿あるいは3-4重のガーゼで濾過する。胞子濃度はトーマ血球計算盤で、長さ概ね50μm以上の大型分生子なら約 10^4 個/mlに、それ以下の小型分生子なら約 10^5 個/mlに調整する。接種植物はイネ科なら3-5葉展開程度の幼苗が感染には適しているが、成植物とは反応が異なることもある。コンプレッサーとクロマト用噴霧器等を用い、全葉面が濡れる程度に噴霧した後は、暗黒下、100%相対湿度の環境下で8~16時間保った後に、25~30°Cの温室等に置き、接種後1週間程度で調査するのが一般的である。調査基準は斑点性病害の場合は病斑面積率によることが多く、各段階に評点を付けて調査する（図3）。

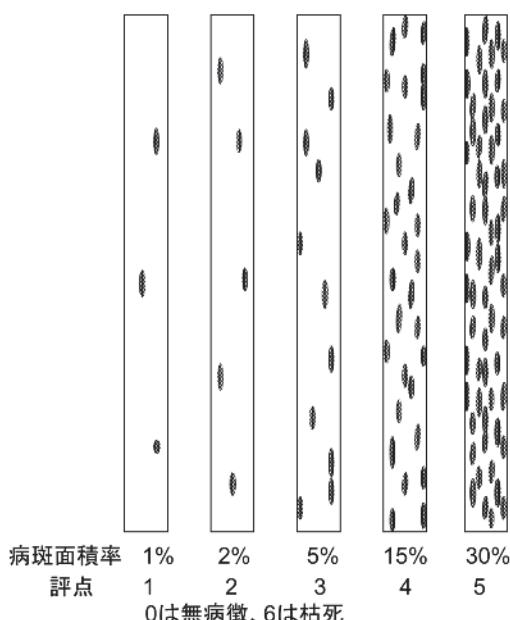


図3. イネ科植物の斑点性病害の調査基準の一例

本菌群の病原性については、病斑形成効率（病斑形成に至る接種胞子の割合）が問題にされることがあり、1植物当たりに噴霧する胞子懸濁液量を一定にして、病斑形成数を数えることが多いが、データとして安定させることは難しい。本菌群では分生子が比較的大型であるため、単胞子接種が可能であり、これにより病斑形成効率を測定できる。具体的には、1%程度の少し柔らかい素寒天を厚さ1mm程度に薄く分注した平板の中央部にシャーレの下からマークし、その部分にごく少量の胞子を載せる。この胞子を30-50倍程度の実体顕微鏡下で1個ずつガラス針（図4）を用いて分け、平板の周辺部にマークした部分に移していく（図5）。良いガラス針には胞子が吸い付いてくる。単胞子となっていることを実体顕微鏡下で確認後、マーク部分を三角メス等で切り出し、これを裏返して葉表面に密着させて接種する。十分に押しつけて密着させれば、接種後に高湿条件下においても寒天が落下することは少ない（落下したとしても高確率で感染は成立している）。調査は約1週間後に病斑数を数えて行い、病斑を楕円と見なして長径および短径をノギス等で測定、あるいは画像処理により面積測定して、単胞子由来の病斑面積を割り出すことも可能である。

胞子形成数を測定したい場合は、ポット上で病斑形成した葉をそのまま25°C程度の温室で12時間蛍光灯間欠照射下、引き続き12時間暗黒下に計24時間保ち、これをそっと室内に持ち出して、30分程度風乾させた後に1.5%の寒天片に付着させて、実体顕微鏡下で分生子を数える。寒天片は糊部分を取り除いたスティック糊本体に寒天を流し込んで、冷やし固めた後に2mm程度をせり上げながら胞子形成した病斑に押しつけ、胞子が付着した部分を両刃カミソリ刃で輪切りにして切り出して観察に供するとよい。小型分生子で形成数が多

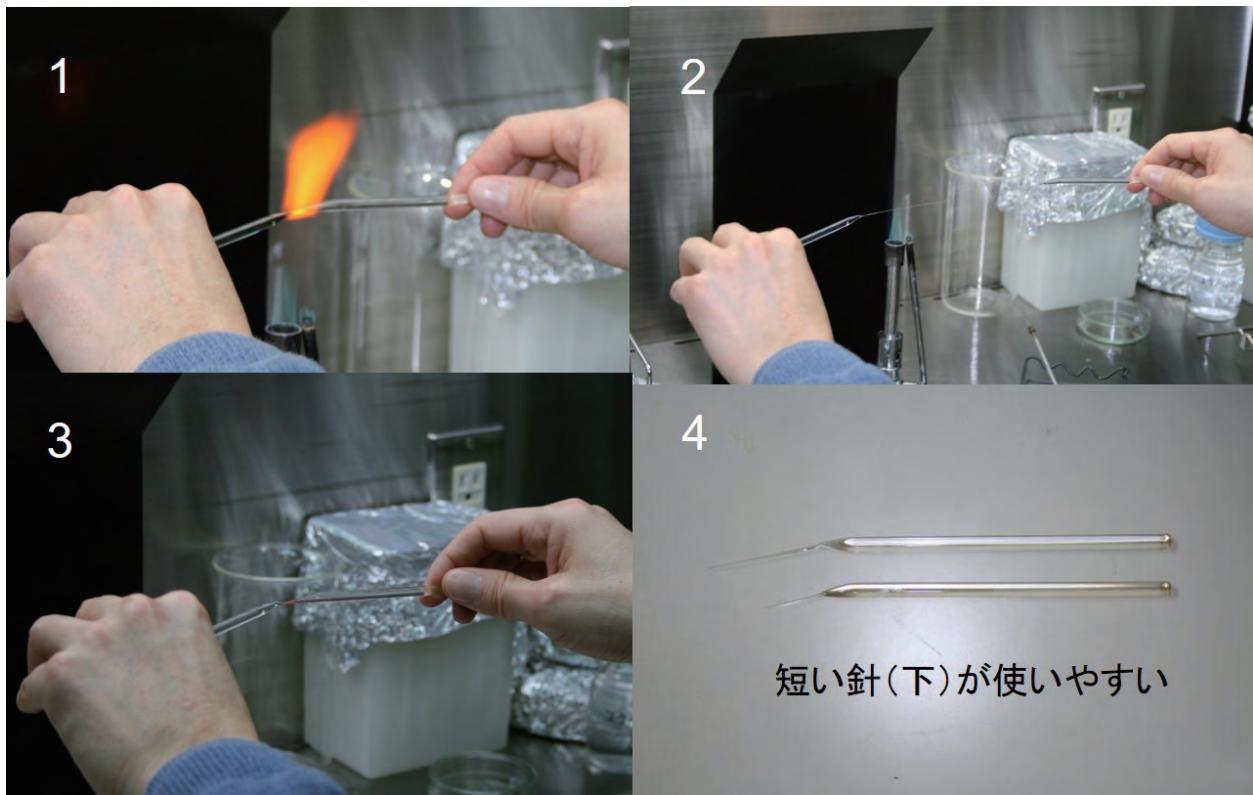


図4. 単胞子操作に適したガラス針の作成法

1: ガラス棒をバーナーで加熱, 2: 炎の外側で少し冷やしてから引き伸ばし, 3: 手前に交差させながら切らずに折って作成, 4: 先端部がギザギザ, 針先端部分の直径は 50-100μm 程度, 針部分の長さは 1cm 程度に短くする.

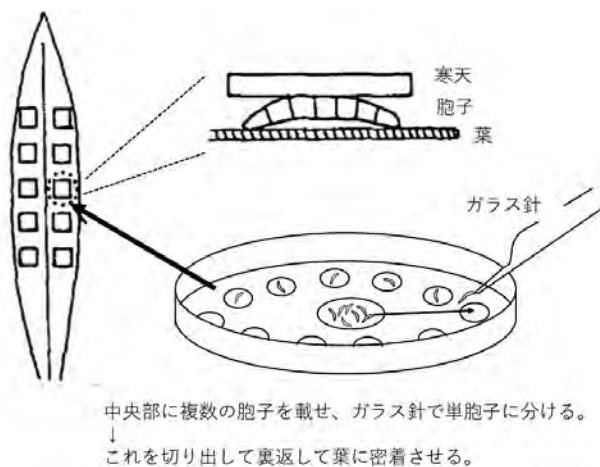


図5. 単胞子接種法の一例

月星・佐藤（1986）を改変.

5. 形態による種同定

本菌群は分生子柄および分生子を形成し、様々な形態的特性を持つことから形態によって種同定を行うことができる。具体的には分生子柄の色、長さ、幅、基部の膨らみ、折れ曲がり具合、分生子痕の配置など、分生子では基部のへそ（突出、非突出）、色（わら色、淡褐色、黄褐色、明褐色、褐色、濃褐色、黒褐色など）、形（円柱形、棍棒形、長楕円形、楕円形、紡錘形、舟形、勾玉形、両端あるいは一端に向かい漸尖など）、長さ、幅、偽隔壁数、基部および先端部細胞の形（楕円形、円形、蛇頭形、尖頭形、鈍頭形など）、発芽様式（両極、中間細胞、へそ直近から長軸に沿って、へそから離れて長軸に垂直になど）、二次分生子（分生子から直接分生子柄および分生子形成）の有無が指標となる（西原、1991）。ただし、前述したように胞子形態は培養条件

い場合は、単一病斑部分のみを切り出して、素寒天を分注したシャーレ内で寒天に 1 病斑を含む葉の一端を斜めに差し込む形で保持し、そのまま光間欠照射処理を行った後、病斑部分をそのまま 1ml 程度の蒸留水（Tween20 を 0.01-0.02% 添加）を入れた短いガラス試験管に入れ、小型超音波洗浄機で 1 分間程度振りながら処理し、血球計算盤で胞子濃度を計測して、単位病斑面積当たりの胞子形成数を算出することもできる。

によって大きく変わるので、注意が必要である。可能なら自然条件下で形成された器官を観察・記録することが望ましい。

種同定のための文献としては、Ellis (1971; 1976) および Sivanesan (1987) が定番だが、いずれも今では入手困難であるが、*Bipolaris* および *Curvularia* 属については最近総説が発表された (Manamgoda *et al.*, 2014, https://www.researchgate.net/publication/269288426_The_genus_Bipolaris : オープンアクセス)。しかし、本菌群の新種は現在でも発表され続けているため、形態の観察はもちろん必要だが、下記に述べるDNA配列解析に基づく分子系統による種同定が一般的である。

その他、本菌群には交配型を決定する2遺伝子 (MAT1-1, MAT1-2) があることから (Turgeon *et al.*, 1993), 培地上で人工交配して交雑した場合に同種とする方法もあり、生態的な種隔離の概念からすればこちらの方が遺伝子配列に基づく種よりも正当であるとも言える。しかし、交配型とは別の雌雄性の不和合や偽子のう殻や子のう形成を阻害する遺伝的要因もあるため、同種でも交配しない場合があり、また *B. sorghicola* 等のように有性時代が知られていない種もあり、交配のみによって種を決定することはできない。交配の方法については微生物遺伝資源利用マニュアル (6) (月星, 1999) を参照していただきたい。

既知の全ての種と形態的に異なり、後述するDNA解析でも既知種とは明瞭に異なるクラスターに属するとなれば、新種として記載する必要が出てくる。最近まで新種記載に必要な形態的特徴を記述するためにはラテン語を用いなければならなかったが、2011年のIBCで採択された、国際藻類・菌類・植物命名規約 (ICN) メルボルン規約 2012では、記載にラテン語が必須でなくなり、電子ジャーナルでの発表も有効となり、英語で種の特徴 (鑑別形質) を記載すれば良いことになった。記載にはホロタイプ (正基準標本)、可能ならアイソタイプ (副基準標本、ホロタイプの分割標本あるいは複製標本) やパラタイプ (従基準標本、採集地や採集日が異なる標本) を指定することが必要だが、いずれも胞子等を十分に形成した乾燥標本 (植物体、平板培養など) 等となり、標本受け入れ機関 (国立科学博物館、農研機構農業環境変動研究センターなど) に寄託して、標本番号を付けてもらい、これを論文に記載する。また、菌株自体もできるだけタイプ由来株として微生物ジーンバンクに寄託する。学名はラテン語で付けることになるが、造語であっても種名の性は属名に合わせなければならない (勝本, 1996)。新学名の提案には、その学名と (タイプ指定を含む) 関連命名情報をマイコバンク (<http://www.mycobank.org/>) 等に登録し、発表論文の記載にその登録番号 (識別子) を明記することが2013年以降義務づけられた。

6. 塩基配列の相同性による種同定

本菌群のDNA抽出については特に注意する点はなく、市販の植物用等のDNA抽出キットで問題なく抽出可能である。ただし、*Exserohilum* 属についてはCTAB法を用いないとDNAが得られない菌株があった。抽出用の菌体としては平板培養を掻き取った菌糸が一番扱いやすい。分類は主にrRNA遺伝子-ITS配列により、PCRはWhite *et al.* (1990) によるITS1 (5'-TCCGTAGGTGAAACCTGGCGG-3') とITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') のペアプライマーを用いると、450-550bp程度のPCR産物がいずれの属種からも良好に増幅される。Berbee *et al.* (1999) によるGPDH (グリセロールアルデヒド-3-リン酸デヒドロゲナーゼ) 遺伝子も本菌群の分類によく用いられ、gpd1 (5'-CAACGGCTTCGGTCGCATTG-3') とgpd2 (5'-GCCAAGCAGTTGGTTGTGC-3') のペアプライマーにより500-600bp程度のPCR産物が増幅される。なお、この他にもβ-チューブリン、アクチン、カルモデュリン等の遺伝子配列も分類に用いられることがあるが、現段階ではITSとGPDH遺伝子でグループ分けできない場合はほぼ同種と考えて良い。他菌群では種同定に用いられることがある18S rRNA遺伝子large subunit配列は、本菌群では属識別に用いられることが多い。

増幅されたPCR産物は市販のDNA精製キットで処理した後に、塩基配列解析を行う。解析は外注すればよく、forwardとreverseの2解析でITS1+5.8S rRNA遺伝子+ITS2の完全長が得られる。解析プライマーとしてはITS4の方がより長くきれいな塩基配列波形が得られることが多いので、簡易に種を識別するときはITS4のみの解析で済ませることもできる。この場合、波形データを確認しながら安定した波形が得られている配列のみについてBLAST検索を行う。種判別の目安としては、ITS配列全長を用いた場合、概ね99%以

上の相同性でほぼ同種, 97% 以下の相同性で確実に別種, 98% 前後は概ね別種となる. GPDH 配列についても同様である.

7. 系統樹の作成とその解釈

系統樹を作成する場合は, ITS4 等による reverse 配列の逆相補配列を GeneStudio 等のフリー遺伝子情報ソフトウェアによって作成し, ITS1 等による forward 方向の塩基配列と組み合わせて完全長の ITS 配列とし, これらを FASTA 形式として Clustal W (DDBJ, <http://clustalw.ddbj.nig.ac.jp/index.php?lang=ja>) で解析する方法が最も簡便である. 外群 (out group) としては *Alternaria alternata* 等, 本菌群と適当な遺伝距離をもつ属種が適している. ただし, 種によっては配列に大きな欠損があつたり, 逆に重複があつたりするため, これらをどのように扱うかで樹形が変わるので, 注意が必要である. 論文にするような厳密な系統樹を描く場合は, 上述のソフトウェアでアラインメントをしっかりと取る必要がある. 詳しい方法については三中ら (2006) を参考にすると良い. Clustal W のデフォルトで解析すれば近隣結合法による系統樹となり, TreeView 等のフリーソフトウェアで表示できる. 表示した系統樹を WMF 形式などの画像ファイルとして保存すれば, パワーポイントでブートストラップ値 (0-100%, 通常は 70% 以上で信頼) や遺伝距離 (0.01 で塩基配列置換 1%) を書き入れるなどの加工ができる. 解析用の FASTA ファイルを作成する上で重要なのが, 基準種データである. ネット上には NCBI や DDBJ も含め信用できないデータが溢れしており, これらを排除するためには CBS 保存菌株などから取ったデータを使うか, 論文として著されている配列を基準として用いることが大切である. 図 6 に筆者が用いている本属種の基準種 ITS 配列データを用いた系統樹を示すが, まだ配列情報を用いた論文となっていない種もあり, その場合は微生物ジーンバンク公開配列データなどから, 経験上最も信頼できるデータを用いている. 本属菌の基準種データを FASTA 形式でまとめたファイルが必要な際は, 著者にお問い合わせ頂きたい.

本属種では ITS あるいは ITS+GPDH で描いた系統樹は概ね形態と良く一致しており, 近縁グループに属した種は形態的にも類似し, 寄主植物も近縁であることが多い. 系統樹では *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechslera*, *Exserohilum* 属が ITS 配列のみで明瞭なクラスターを形成し, 分類的にも全く異なることが分かる. 類縁的には *Bipolaris* 属は *Curvularia* 属とごく近縁であり, 次に *Exserohilum* 属と近縁で, *Drechslera* および *Mariellottia* 属とはやや遠縁である. *Bipolaris* 属は *Cochliobolus* 型の有性時代を持ち, 大型分生子 (long conidia) *Bipolaris* グループとも呼ばれたことがあり, 概ね長さ 50 μm 以上の分生子を形成する. 最近 ITS, GPDH および TEF (菌糸伸長因子) の 3 遺伝子配列による再分類が行われ, NARO ジーンバンク菌株も参照されている (Manamgoda *et al.*, 2014). *Curvularia* 属はイネ科以外にもわが国ではサボテン, トマト, 樹木など様々な植物に病害を起こし, 海外ではヒトの日和見感染菌としても報告されているが, いわゆる小型分生子 (short conidia) *Bipolaris* グループと形態的に類似しており, 系統樹でも両者は *Curvularia* クラスターに混在する. 前述したように *Pseudocochliobolus* 型の有性時代を当てる, あるいはアクチン遺伝子等を併用して両者を分ける試みもされたが, 2017 年の第 19 回国際植物科学会議で採択された ICN 深圳規約 2018 により, 本属菌を含む子のう菌類の学名は発表の優先権に従って決められ (青木・岡田, 2017), ITS, GPDH および TEF 配列の解析によって多くの 小型分生子 *Bipolaris* 属が *Curvularia* 属に移されたこともあり (Dimuthu *et al.*, 2015; Tan *et al.*, 2018), この菌群は *Curvularia* 属としてまとめると決着した. 図 6 の系統樹でも Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/Index.htm#TopOfPage>) に従い, 一部の未検討種を除き *Curvularia* 名を採用している. *Drechslera* 属については他の 3 属種と比較しても, 分生子の発芽様式が異なるなど特徴的な菌群である. *Mariellottia* 属は系統樹上の位置としてはまとまっているが, *Drechslera* 属内に含まれる形となり, 分子系統解析により *Drechslera* 属に統合されると考えられる.

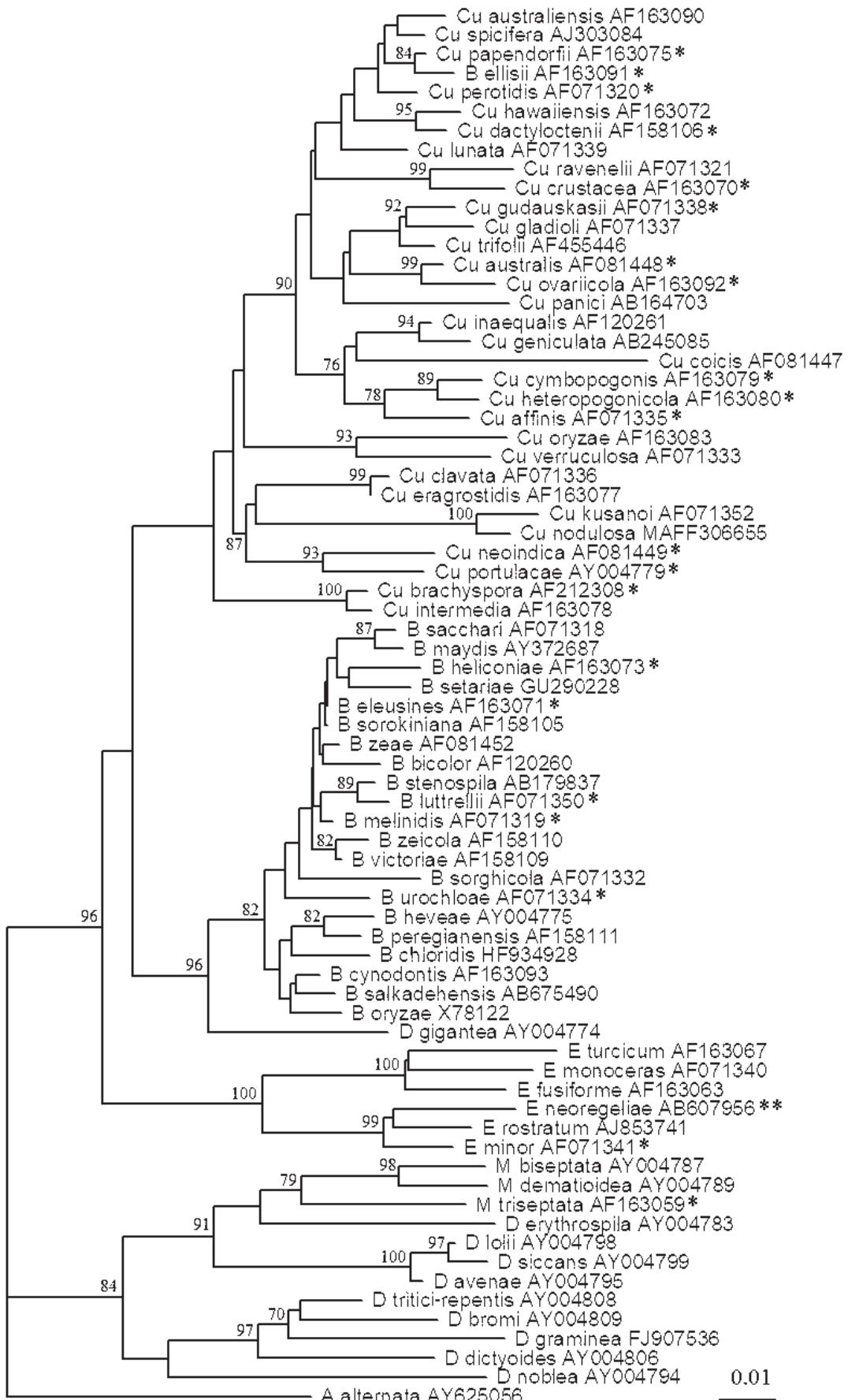


図 6. rRNA 遺伝子 -ITS 配列による *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechslera*, *Mariellottia* 属の近隣結合系統樹
OTU 名は属種名およびアクセッショ番号. 数字はブートストラップ値. スケールバーは遺伝距離. 外群 :
Alternaria alternata. * : 日本未報告種, ** : 植物検疫で報告された種.

8. 日本で採集された *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechslera* および *Exserohilum* 属菌

日本で採集され、微生物ジーンバンクに登録された本菌群を中心に、微生物遺伝資源利用マニュアル(6)(月星、1999)で解説した著名な病原菌以外を解説する。

1) *Curvularia lunata* (Wakker) Boedijn

Curvularia 属の基準種であり、日本ではアワ、モロコシ（ソルガム）の縁葉枯病菌およびイネにせいもち病菌として広く報告されているが、環境中からも普通に採取され、食品汚染菌やアレルギー原因菌として報告されることもある。病原性は概ね弱く、ほんやりした葉枯れ等の病徴になることが多い。微生物ジーンバンクでは MAFF 235533～235536 等が登録されている。サトウキビ斑点病菌としても報告され（西ら、2008）、分生子柄は直立、淡褐色～褐色、長さ 86-130μm、やや屈曲した先端部に 1-3 個の分生子を形成する。分生子は淡褐色から褐色、紡錘形から橢円形で、しばしば湾曲し、16-23 × 8-12μm、へそは突出せず、2-3 隔壁、第 3 細胞が肥大して濃色となることがある（図 7）。

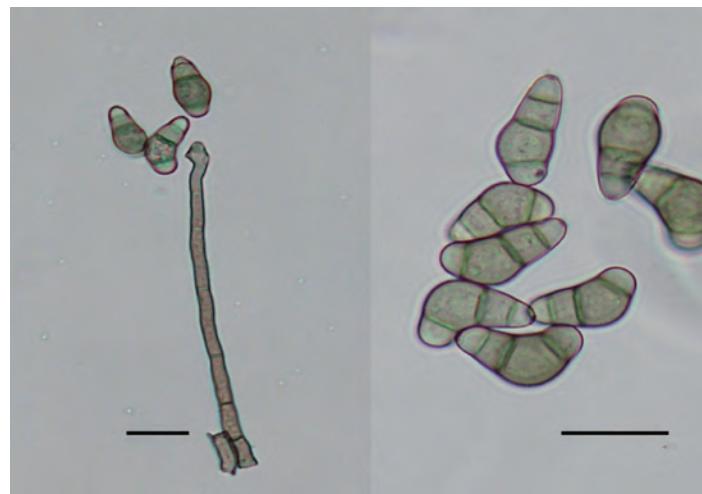


図 7. サトウキビ斑点病菌

左：分生子柄と分生子、右：分生子、ITS Accession: AB292481.
bar: 20μm.

2) *Curvularia panici* W. H. Chung & Tsukiboshi

新種として記載した種 (Chung and Tsukiboshi, 2005)。沖縄県名護市のハイキビ (torpedograss, *Panicum repens* L.) から分離され、分生子柄は直立、直線形または折れ曲がり、まれに分岐、上部は膝折れ状。表面は平滑またはわずかに疣状である。分生子は直形または紡錘形、中央部細胞は幅広、淡褐色から褐色、両極細胞は中間細胞よりも淡色であることが多く、わずかに突き出したへそを基部に持ち、中央部および基部細胞では表面はわずかに疣状となる。発芽管は両極あるいは基部細胞のへそごく近傍から長軸に沿って抽出する。通常 6-8 隔壁であるのが大きな特徴で、通常 3-4 隔壁である他の *Curvularia* 種とは大きく異なる（図 8）。形態的には *Cu. heteropogonica* (Sivan.) Alcorn や *Cu. oryzae-sativae* Sivan. と類似するが、いずれよりも分生子が大幅に長い。しかし、系統樹では明らかに *Curvularia* クラスターに属する。



図 8. *Curvularia panici* 分生子

ITS Accession: AB164703. bar: 20μm.

3) *Curvularia verruculosa* Tandon & Bilgrami ex M.B. Ellis

2002 年 2 月に沖縄県石垣市でローズグラス (rhodesgrass, *Chloris gayana* Kunth) に発生した。病徴は葉に褐色、長さ 1-2mm の短線状の病斑を形成し、西原 (1981) が病原菌を *Curvularia* sp. として報告した褐点病と判定した。ローズグラス (品種: カタンボラ, カロイド) に接種して褐点病徴の再現を確認した。分生子柄は大きさ 69-286 × 4-6μm、分生子は淡褐色～褐色、湾曲、橢円形～紡錘形、中間細胞は膨大し、表面粗

(疣状), へそ沈在, 大きさ $27\text{-}33 \times 11\text{-}15\mu\text{m}$, 2-3隔壁であり (図 9), 分子系統と合わせて同定した (MAFF 306632, 306659).



図 9. *Curvularia verruculosa* の噴霧接種病徵（左）および分生子（右）

bar: 20μm.

4) *Bipolaris peregrianensis* Alcorn

2003 年 10 月に鳥取市湖山池でバミューダグラス (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) から採集した。分生子柄は $40\text{-}199 \times 5\text{-}8\mu\text{m}$, 分生子は淡褐色～オリーブ褐色, 強く屈曲し, $55.0\text{-}102.2 \times 11.5\text{-}22.4\mu\text{m}$, 5-7偽隔壁である (図 10)。交配により黒色, 亜球形, 裂口 $100\text{-}125\mu\text{m}$, 高さ $375\text{-}500\mu\text{m}$, 幅 $275\text{-}362.5\mu\text{m}$ の偽子のう殻を形成し, 子のうは無色, 棍棒形, $125\text{-}222.2 \times 24.6\text{-}31.6\mu\text{m}$, 子のう胞子は無色, 糸状, $140.9\text{-}195.4 \times 4.0\text{-}7.1\mu\text{m}$ で, らせん状に固く卷いて形成される。病原性を確認し, バミューダグラス斑点病菌 (新称) として登録した (MAFF 306664 および 306665)。

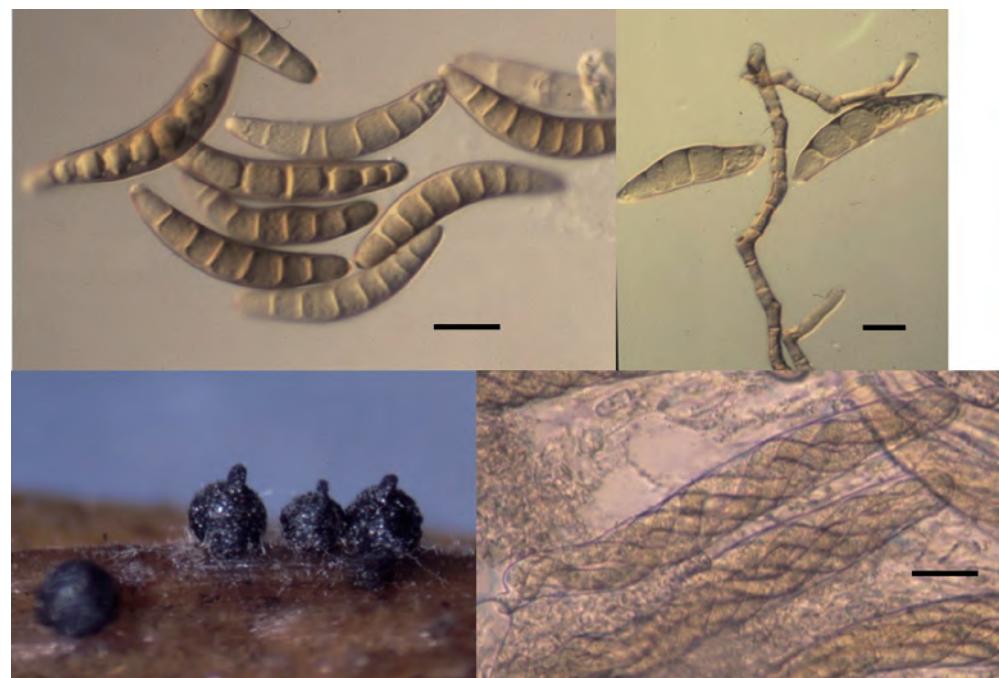


図 10. *Bipolaris peregrianensis* の分生子（左上）、分生子柄および分生子（右上）、交配により形成された偽子のう殻（左下）、子のう（右下）

bar: 20μm.

5) *Bipolaris zae* Sivanesan

当初ソルガム紫斑点病菌 (*B. sorghicola*, MAFF 511385) およびトウモロコシ北方斑点病菌 (*B. zeicola*, MAFF 511431) として登録した菌株を, その後の形態および rRNA 遺伝子 -ITS 領域の解析により, *B. zae* と再同定した。ソルガムおよびトウモロコシに対しては小型スポット状の病斑を形成するだけで, 病原性は判然としない。上記菌株も付隨的に分離されたと考えられる。分生子は黄褐色～褐色, 倒棍棒形～紡錘形, 長さ

50-225 μ m, 6-14 偽隔壁, 先端に向かって漸尖することが多い(図 11)。海外ではパールミレットおよびトウモロコシ等の病原菌として報告されているが, 日本では病原菌としての報告はない。2008 年には新潟県でオーチャードグラスおよびリードカナリーグラスから分離された(未報告)。本菌は rRNA 遺伝子 -ITS 塩基配列による分子系統解析では *B. bicolor* (Mitra) Shoemaker の近縁に位置する。



図 11. *Bipolaris zeae* の分生子

bar: 20 μ m.

6) *Bipolaris heveae* (Petch) Arx

春または秋に関東地方の日本シバ (*Zoysia japonica*

Steud.) およびバミューダグラスに発生する褐条葉枯病の病原糸状菌で, 主に葉身に暗褐色, 長さ 2-5mm, 幅 0.5-1mm 程度の条斑を形成する(図 12)。多発すると, 葉は黄化・枯死する。芝地ではパッチ症状を示す。分生子柄は淡褐色~褐色, 65~223.2 × 5.2~10 μ m, 分生子は暗オリーブ色, 長楕円形, わずかに湾曲し, 大きさ 77.5-131.3 × 11.3-23.2 μ m, 6-13 偽隔壁である。日本産の菌株同士を交配させて有性時代も初めて形成させ(Tsukiboshi et al. 2005), 形態的特徴および ITS 配列から海外で発生するゴムノキ斑点病菌 *B. heveae* (日本では栽培がないため, 未発生) と同定し, 同一菌がシバにも病原性を持つと結論した。しかし, ITS 系統樹ではシバ菌とゴムノキ菌は同一クラスターに属したが, GPHD などの複数の領域を解析しておらず, 両者は別種である可能性もある。MAFF 712272~712276 が登録されている。



図 12. *Bipolaris heveae* の病徵 (左), 分生子 (右)

bar: 20 μ m.

7) *Bipolaris salkadehensis* Ahmadpour & Heidarian

イランでミクリ (*Sparganium erectum* L.) およびカヤツリグサ科の *Cladium mariscus* (L.) Pohl から分離され, 当初形態から *B. sorokinianana* と考えられたが, 形態および系統樹の解析により *B. cynodontis* に近縁の新種 *B. salkadehensis* と命名された(Ahmadpour et al., 2012)。微生物ジーンバンク登録 *B. sorokinianana* 株の見直しを行ったところ, 西原(1991)がヤマカモジグサ (*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv.) から分離した MAFF 305400 および 510977 株がこれに相当することが判明し, 同菌として再同定した。分生子柄は淡褐色~褐色, 225-590 μ m, 基部がやや膨らみ, 分生子は淡褐色~濃褐色, 長楕円形~

紡錘形または倒棍棒形、直形ないしはわずかに曲がり、表面平滑、両端細胞はやや淡色で、明瞭な隔壁で区切られることがあり、4-10偽隔壁、大きさ $32-93 \times 12-15\mu\text{m}$ 、へそはわずかに突出することがある（図 13）。従来 *B. sorokiniana* には形態的変異が多いと言われていたが、別種が含まれていたことになる。



図 13. *Bipolaris salkadehensis* (左), *B. sorokiniana* (右) の分生子
bar: 20μm.

8) *Drechslera gigantea* S. Ito

日本ではイネ眼紋病菌およびシバ環紋病菌として知られ、関東以北で発生が多い（本藏, 2008）。シバでの病斑は楕円形から紡錘形、大きさ $5 \times 2\text{mm}$ 程度で、中央部灰白色、周縁部暗褐色の明瞭な環紋になる（図 14）。分生子に際立った特徴があり、長さ $300\mu\text{m}$ 以上に達することがある。円柱形の分生子から *Drechslera* 属とされているが、分子系統を見ると *Bipolaris* 属と同じグループとなる。しかし、他の *Bipolaris* とは全く異なるクラスターとなり、新属を立てる必要があると考えられる。分生子は直形～円柱形、平滑、無色～ごく薄いわら色、3-6偽隔壁、大きさ $200-390 \times 15-30\mu\text{m}$ である。*Bipolaris* sp. として再同定されて、MAFF 305582-305585 が登録されている。



図 14. *Drechslera gigantea* の病徵 [シバ環紋病 (上)] と分生子 (下)
bar: 50μm.

9) *Drechslera bromi* (Diedicke) Shoemaker

北海道等で発生し、スムースブロムグラス褐斑病菌として知られる（月星, 2005）。葉身および葉鞘上に褐色、紡錘形、 $5-10 \times 1-3\text{ mm}$ 、周囲に黄色のハローを形成する病斑を形成し、圃場の広い範囲で発生して被害は大きいことが多い（図 15）。分生子柄は黄褐色、 $100.8-220.6 \times 7.6-13.4\mu\text{m}$ 、分生子は半透明～淡黄褐色、真直、円柱形、 $82.3-213.5 \times 16.5-20.7\mu\text{m}$ 、4-8隔壁である。MAFF 306641 が登録されている。



図 15. *Drechslera bromi* の病徵 [スムースプロムグラス褐斑病 (左)] と分生子 (右)
bar: 50μm.

10) *Drechslera catenaria* (Drechsler) S. Ito

静岡県で葉枯パッチ症状を示すベントグラスから採集され、ドレクスレラ葉枯病（新称）として報告された。海外では主にベントグラス類の他、スズメノテッポウ類、チモシー類で発生することが知られている。分生子柄はオリーブ色～褐色、概ね単生、 $60-200 \times 5-8\mu\text{m}$ 、分生子は淡色～淡褐色、倒棍棒形～紡錘形、 $30-200 \times 14-18\mu\text{m}$ 、1-10 偽隔壁、先端に向かって漸尖し、二次分生子を形成または鎖生することがある（図 16）。分子系統ではコムギ黄斑病菌 *D. tritici-repentis* と近縁である。



図 16. *Drechslera catenaria* の分生子 (一部鎖生) bar: 20μm.

11) *Exserohilum monoceras* (Drechsler) K.J. Leonard & Suggs

ヒエ類に葉枯病を引き起こし、九州から北海道まで各地で採集され、微生物ジーンバンクに登録されている。病徵は植物種によって暗紫色斑点から長い紡錘形となる。分生子柄は主に単生、褐色～暗褐色、長さ $300\mu\text{m}$ 以下、幅 $6-9\mu\text{m}$ 、分生子は真直またはわずかに曲がり、紡錘形、両極に向かって漸尖し、淡～濃わら色、平滑、4-10 偽隔壁を有し、大きさ $60-150 \times 16-25\mu\text{m}$ で、へそは突出する（図 17）。MAFF 305405, 305452 等が登録されている。

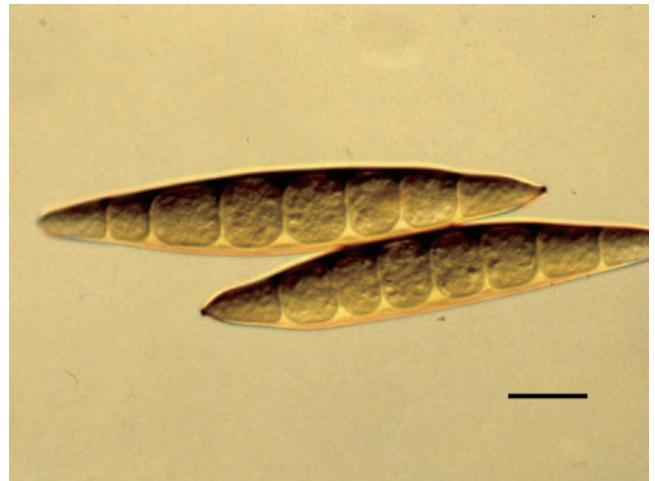


図 17. *Exserohilum monoceras* の分生子
bar: 20μm.

12) *Exserohilum neoregeliae* Sakoda & Tsukiboshi

2006 年にオランダから輸入したパイナップル科の観葉植物ネオレゲリア (*Neoregeria carolinae* (Beer) L.B. Smith) から植物検疫の過程で分離され (Sakoda and Tsukiboshi, 2011), 葉枯病菌として報告された。病斑は初め褐色, 紡錐形の小斑点だが, 後に葉脈に沿って長く伸び, 長さ 5-10cm, 幅 1-2cm, 周縁部が黒褐色, 内部が褐色となる。分生子柄はシンポジオ型に伸長し, 概ね単生, 褐色~濃褐色, 長さ 340 μm 以下, 離脱痕が先端部に密生する。分生子は直またはわずかに曲がり, 全体的に淡褐色~褐色, 長倒棍棒形, 基部細胞の形状は尖頭形, 先端部は細長く伸びることがあり, 6-20 の偽隔壁を有し, 大きさ 80.5-285 × 12.5-27 μm で, 基部細胞を隔てる壁は濃色化せず, へそは突出する (図 18)。形態的には *E. rostratum* に類似しており, 分子系統的には *E. minor* にも近縁である。

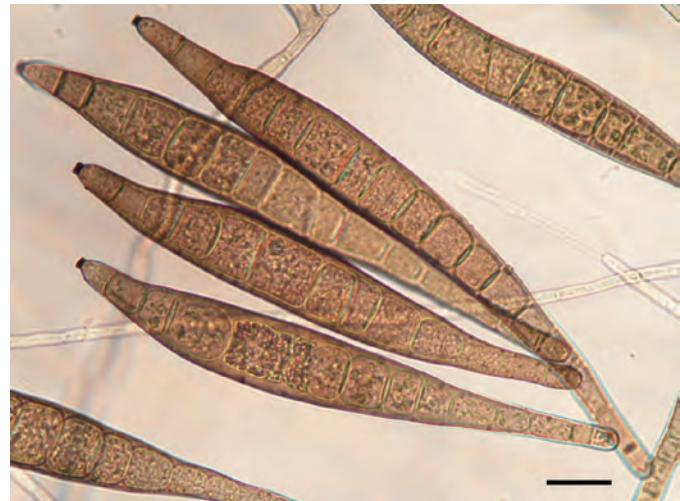


図 18. *Exserohilum neoregeliae* の分生子

原図：追田琢也氏（横浜植物防疫所）。

bar: 20 μm .

13) *Exserohilum rostratum* (Drechsler) K.J. Leonard & Suggs

世界的に C4 型イネ科植物から普通に分離され, 日本でもトウモロコシ, ソルガム, ローズグラスなどから分離されるが, 特に沖縄地方では様々な植物から分離される (月星, 2003)。しかし, トウモロコシやソルガムに接種しても微小斑点しか形成されず, これらの植物では病原性のない隨伴菌と考えられる。ブルーパニック (*Panicum antidiotiale* Retz.) やスイッチグラス (*Panicum virgatum* L.) のパニカム類で「ごま葉枯病」として非公式にリスト化されている (飼料作物病害図鑑, <http://www.naro.affrc.go.jp/org/nilgs/diseases/dtitle.html>)。分生子柄は単生, オリーブ褐色, 長さ 200 μm 以下, 幅 5-8 μm , 分生子は直またはわずかに曲がり, 長楕円形~長倒棍棒形~くちばし状, 基部細胞は濃色で厚い隔壁により区切られ, オリーブ褐色~褐色, 平滑, 18 以下の偽隔壁を有し, 大きさ 15-200 × 7-29 μm で, へそは突出する (図 19)。微生物ジーンバンク登録株のうち, 農研機構畜産研究部門那須研究拠点で古くから *Bipolaris* あるいは *Helminthosporium* 種として保存してきた幾つかの菌株は, 形態および ITS 配列の精査により本種と再同定されている。MAFF 306635~306639 等が登録されている。



図 19. *Exserohilum rostratum* の分生子

bar: 20 μm .

9. おわりに

Bipolaris, *Curvularia*, *Drechslera* および *Exserohilum* 属菌は日本では病原菌としてきわめて重大な被害を引き起こす事例は多くないが, 形態的に興味深く, 分生子が大型であるため扱いやすい菌群であることから, 古くからモデル菌として生理・生態的性質が研究されてきた。各種環状ペプチドなど宿主特異的毒素の产生でもよく知られている。最近では全ゲノムが解読された菌種もあり, 1970 年代に米国で大発生した *B. maydis* race T のような重大な事例に備え, さらに研究が進むことが期待される。

10. 引用文献

- Ahmadpour, A., Heidarian, Z., Donyadoost-Chelan, M., Javan-Nikkahah, M. and Tsukiboshi, T. (2012). A new species of *Bipolaris* from Iran. *Mycotaxon* 120: 301-307.
- 青木孝之・岡田元 (2017). 第19回国際植物科学会議 (IBC2017, Shenzhen) で採択された国際藻類・菌類・植物命名規約 (ICN; 深圳規約) の改正点. *日菌報* 58: 59-66.
- Berbee, M. L., Pirseyedi, M. and Hubbard, S. (1999). *Cochliobolus* phylogenetics and the origin of known, highly virulent pathogens, inferred from ITS and glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase gene sequences. *Mycologia* 91:964-977.
- Chung, W. H. and Tsukiboshi, T. (2005). A new species of *Curvularia* from Japan. *Mycotaxon* 91: 49-54.
- Dimuthu, S. M., Rossman, A. Y., Casleburys, A. L., Chukeatirote, E. and Hyde, K. D. (2015). A taxonomic and phylogenetic re-appraisal of the genus *Curvularia* (Pleosporaceae): human and plant pathogens. *Phytotaxa* 212: 175-198.
- Ellis, M. B. (1971). Dematiaceous Hyphomycetes. CMI, Kew, pp 1-608.
- Ellis, M. B. (1976). More dematiaceous Hyphomycetes. CMI, Kew, pp 1-507.
- Hernández-Restrepo, M., Madrid, M., Tan, Y. P., da Cunha, K. C., Gené, J., Guarro, J. and Crous, P. W. (2018). Multi-locus phylogeny and taxonomy of *Exserohilum*. *Persoonia* 41: 71-108.
- 本藏良三 (2008). *Drechslera gigantea* (イネ眼斑病菌) の仙台平野における分布と宿主植物. 宮城大学食産業学部紀要 2: 51-56.
- Ito, S. (1930). On some new ascigerous stages of the species of *Helminthosporium* parasitic on cereals. *Proc. Imp. Acad.* 6: 352-355.
- 勝本謙 (1996). 菌学ラテン語と命名法. 日本菌学会関東支部 1-399.
- Manamgoda, D. S., Rossman, A. Y., Castlebury, L. A., Crous, P. W., Madrid, H., Chukeatirote, E. and Hyde, K. D. (2014). The genus *Bipolaris*. *Stud. Mycol.* 79: 221-288.
- 三中信宏 (2006). 系統樹思考の世界：すべてはツリーとともに. 講談社 1-296.
- 西菜穂子・牟田辰朗・中村正幸・竹牟禮穂・月星隆雄 (2008). *Curvularia lunata* によるサトウキビ斑点病 (新称). *日植病報* 74: 118-120.
- 西原夏樹 (1981). ローズグラス (*Chloris*) の病害. イネ科牧草病害編. 農林水産研究文献解題 8: 409-412. 農林統計協会.
- 西原夏樹 (1991). 日本産イネ科牧草のヘルミントスピリウム病. 草地試験研究資料 2: 1-127.
- 西門義一 (1926). 日本産禾本科植物の「ヘルミントスピリウム」病に関する研究. 大原農業研究所特別報告 4: 1-384.
- Sakoda, T. and Tsukiboshi, T. (2011). *Exserohilum neoregeliae* sp. nov., a new pathogen of *Neoregelia carolinae*. *Mycotaxon* 118: 213-218.
- Shirouzu, T. and Harada, Y. (2004). Notes on species of *Helminthosporium* and its allied genera in Japan. *Mycoscience* 45: 17-23.
- Shoemaker, R. A. (1998). *Mariellottia*, a new genus of cereal and grass parasites segregated from *Drechslera*. *Can. J. Bot.* 76: 1558-1569.
- Sivanesan, A. (1987). Graminicolous species of *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechslera*, *Exserohilum* and their teleomorphs. *Mycol. Pap.* 158: 1-261. CAB International, Wallingford, UK.
- Tan, Y. P., Crous, P. W. and Shivas, R. G. (2018). Cryptic species of *Curvularia* in the culture collection of the Queensland Plant Pathology Herbarium. *MycoKeys* 35:1-25.
- Tsuda, M., Ueyama, K. and Nishihara, N. (1978). *Pseudocochliobolus lunatus* (R.R. Nelson & F.A. Haasis). *Mycologia* 69: 1118.
- 月星隆雄・佐藤徹 (1986). トウモロコシゴマ葉枯病菌 *Bipolaris maydis* Shoem. の分生胞子の形態および病原力に及ぼす光の影響. 草地試研報 33: 50-56.
- 月星隆雄 (1999). イネ科植物寄生性 *Drechslera*, *Bipolaris*, *Exserohilum* 属菌. 微生物遺伝資源利用マニュアル 6: 1-29.
- 月星隆雄 (2003). 沖縄県でのイネ科植物寄生性 *Bipolaris*, *Curvularia*, *Exserohilum* 属菌の収集, 微探取報 15: 21-28.

- 月星隆雄 (2005). 北海道でのイネ科植物寄生性
Bipolaris, *Drechslera*, *Exserohilum* 属菌の収
集. 微探収報 17: 1-6.
- Tsukiboshi, T., Chung, W. H. and Yoshida, S. (2005).
Cochliobolus heveicola sp. nov. (*Bipolaris*
heveae) causes brown stripe of bermudagrass
and Zoysia grass. Mycoscience 46: 17-21.
- Turgeon, B. G., Boelmann, H., Ciuffetti, L. M.,
Christiansen, S. K., Yang, G., Schafer, W.
and Yoder, O. C. (1993). Cloning and analysis
of the mating type gene from *Cochliobolus*
heterostrophus. Mol. Gen. Genet. 238:270-
284.
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R.,
Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen,
P. S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z.,
Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro,
A. M., Prado, J., Price, M. J. and Smith,
G. F. (eds.) (2018). International Code of
Nomenclature for algae, fungi, and plants
(Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth
International Botanical Congress Shenzhen,
China, July 2017. Regnum Vegetabile 159.
Glashütten: Koeltz Botanical Books. DOI
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- White, T. J. Bruns, T., Lee, S. B. and Taylor, J.
(1990). Amplification and direct sequencing
of fungal ribosomal RNA genes for
phylogenetics. In: Gelfand, M., Sninsky, D.
and White, T. (eds.) PCR protocols: a guide
to methods and applications. Academic, San
Diego, pp 315-322.
- Yamaguchi, K. and Mutsunobu, M. (2010). A simple
selective medium for the primary isolation
of *Bipolaris*, *Drechslera* and *Exserohilum*
species. Bull. Minamikyushu Univ. 40A:55-
58.

遺伝資源センター資料

平成 30 年 12 月

December, 2018

微生物遺伝資源利用マニュアル（40）

2018 年 12 月 24 日 印刷

2018 年 12 月 25 日 発行

編 集 国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構
遺伝資源センター

発行者 加藤 浩

Genetic Resources Center
National Agriculture and Food Research Organization
〒 305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2
<http://www.gene.affrc.go.jp/>

Bipolaris, Curvularia, Drechslera および *Exserohilum* 属糸状菌

－ 分類・接種法および日本で発生する菌種 －

月星 隆雄

農業・食品産業技術総合研究機構 西日本農業研究センター

目 次

1. はじめに.....	1
2. 分類.....	2
3. 培養.....	3
4. 接種.....	4
5. 形態による種同定.....	5
6. 塩基配列の相同性による種同定.....	6
7. 系統樹の作成とその解釈.....	7
8. 日本で採集された <i>Bipolaris, Curvularia, Drechslera</i> および <i>Exserohilum</i> 属菌	9
9. おわりに.....	14
10. 引用文献.....	15

2018年12月

編 集 国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構 遺伝資源センター
発行者 加藤 浩



この印刷物は、印刷用の紙へ
リサイクルできます。

