

いもち病菌の分類とその現状

神戸大学農学部植物病理学研究室 土佐幸雄

はじめに

いもち病菌 *Pyricularia* spp. はイネいもち病の病原体として我々に極めて身近な存在であるが、その寄主範囲は本属菌全体として見ればイネ科植物を中心に実に広範囲に及んでいる (高坂・加藤, 1980 ; 山中, 1987)。その多様性ゆえに 19 世紀末以来の研究の過程で多くの種が記載され、その総数は 40 種にもものぼるといふ (八重樫, 1981 ; 2003)。しかし、文献上形態的に差異が明らかである種はそれほど多くはなく (高坂・加藤, 1980), *Pyricularia* 属菌の種をどのように分けるかは多くの論議を呼んできた。その混乱は、2002 年に COUCH and KOHN が DNA 塩基配列データのみに基づいて新種を記載するに及んで、さらに深まった感がある。本稿では、*Pyricularia* 属菌の種分類に関する最近の動向について概説する。

I イネ菌とメヒシバ菌を巡る歴史

Pyricularia 属菌として最初に記載されたのは、1880 年のメヒシバいもち病菌 (以下メヒシバ菌) *Pyricularia grisea* (COOKE) Sacc. である。一方イネ菌は、1892 年に CAVARA により *P. oryzae* CAVARA と命名された。以後、イネ菌がメヒシバ菌と異なるか否かなどについて論争が続いたが、NISHIKADO (1917) の論文により、メヒシバ菌を *P. grisea*, イネ菌を *P. oryzae* とすることで一応の決着を見、この見解が定着した。このあたりの歴史的経過については、高坂・加藤 (1980) に詳しく述べられているので、そちらを参照されたい。

1971 年、いもち病菌の分類における新たな展開の嚆矢となる報告が発表された。HEBERT (1971) によるメヒシバいもち病菌の完全世代の発見である。彼はこの teleomorph を *Ceratospheeria grisea* HEBERT と命名したが、BARR (1977), YAEGASHI and UDAGAWA (1978) は独立にこれらを *Magnaporthe grisea* に変更することを提唱した。YAEGASHI and UDAGAWA (1978) は、メヒシバ菌×メヒシバ菌のみならず、オヒシバ菌×オヒシバ菌、シコクビエ菌×シコクビエ菌、イネ菌×オヒシバ菌など様々な

交配から得られた teleomorph を観察しており、*M. grisea* という名はこれらイネ科植物いもち病菌全般の teleomorph に与えられた名称であると解釈された。

このような完全世代を巡る情報の蓄積のなか、イネ菌とメヒシバ菌は同種か別種かという問題を再び議論の俎上に載せたのは ROSSMAN et al. (1990) である。彼らは過去の文献からの情報をもとに、イネ菌 anamorph の正しい学名は、メヒシバ菌と同じ *P. grisea* であるとした。折しも、いもち病菌が糸状菌の DNA 解析のモデル生物として脚光を浴び始めており、その大きな流れの中、深い議論もなく世界中の分子生物学者・病理学者がこの見解に従うという状況になった。日本の学者の間では、イネ菌とメヒシバ菌はやはり違うという意見は根強くあったが、その考えに基づいてイネ菌を *P. oryzae* として論文を外国雑誌に投稿すると、レフェリーから ROSSMAN et al. の論文を根拠に学名記載の変更を要求されるという事態も起こった。

しかしながら、ROSSMAN et al. (1990) をよく読むと、イネ菌をメヒシバ菌と同じとする根拠は、イネ菌がイネ科雑草菌と交雑可能であって雑種を残すことができるということに絞られる。ここで問題は、その事例として挙げたイネ科雑草菌の中にメヒシバ菌が入っていないことである。メヒシバ菌は *P. grisea* である、メヒシバ以外のイネ科雑草の菌も *P. grisea* である、そのメヒシバ以外のイネ科雑草菌とイネ菌は交雑性がある、ゆえにイネ菌は *P. grisea* である、という三段 (四段?) 論法に基づいているのである。実際には、イネ菌とメヒシバ菌は交雑不可能であって、両者の間には明瞭な生殖的隔離が存在する (八重樫, 1981)。ならば、どこで間違ったのか。第一段と第三段は間違いのない事実である。結局問題は、その第二段、すなわち、イネ以外のイネ科植物からの分離菌を *P. grisea* と決めつけてしまったことに帰着する。これは欧米の学者が陥りやすい陥穽であるように思われる。欧米の学者は、アワ、キビ、シコクビエなど雑穀に対するなじみがないためか、多様ないもち病菌菌株について議論するときも、まず rice isolates と (other) grass isolates に大きく 2 分してしまうことが多い。その (other) grass isolates の中には、メヒシバをはじめとする各種イネ科雑草分離菌はもちろん、アワ菌、キビ菌、シコクビエ菌等も含まれてしまうのである。こ

のような矛盾を孕んだまま、ROSSMAN et al. (1990) の考え方は1990年代の世界のいもち病研究者の間に定着していった。

II 栽培植物寄生菌群の概念の確立

このような流れに最初に異を唱えたのはKATO et al. (2000) である。彼らは様々な植物から分離されたいもち病菌菌株を用いて、それらの病原性、交配能、DNAプロフィールを精査した。その結果、イネ、キビ、アワ、シコクビエ、コムギ等主要栽培植物から分離された菌がすべてDNAレベルで極めて近縁で、交雑稔性において閉じた1群を形成することを見だし、これを栽培植物寄生菌群(CC group)と命名した。一方、メヒシバ菌を含む*Digitaria*属植物分離菌は、栽培植物寄生菌群とは遺伝的近縁度が極めて低く、生殖的に隔離された別の一群(DS group)を形成していた。以上の実験データ、ならびに両グループの分生孢子の形態に若干の差異が認められることを総合的に考慮した結果、KATO et al. (2000) は栽培植物寄生菌群を*P. oryzae*と呼称するのが妥当であるとした。この提案は次のような意味を包含している。(i) メヒシバ菌とイネ菌は別種である。(ii) メヒシバ菌の学名は*P. grisea*であるが、この学名の適用範囲はメヒシバとその近縁雑草菌を中心とした極めて狭い範囲に限られる。(iii) 逆に*P. oryzae*はイネ菌だけでなく、キビ菌、アワ菌、シコクビエ菌、コムギ菌等も含む。

ここで、注意しておかなければならない点の一つがある。栽培植物寄生菌群という名称は、主要栽培植物に寄生する菌を包含する群という意味であって、雑草に寄生する菌を排除するものではない。栽培植物に寄生する菌がその近縁雑草にも寄生するのは普通に認められる事象であるし、雑草の中には栽培植物に寄生する菌のUniversal susceptといえるものもある。さらに、1980年代にはコムギ菌、1990年代にはペレニアルライグラス菌というように新しい宿主特異的 subgroup がいもち病菌集団内に分化して経済的大被害を引き起こしたが、これらはいずれも栽培植物寄生菌群に属するものの、それまでに知られていた栽培植物寄生性宿主特異的 subgroup (イネ菌、アワ菌、キビ菌、シコクビエ菌等) から直接分化したものではないことをDNA fingerprintingの結果が示している(URASHIMA et al., 1999; Tosa et al., 2004)。おそらく栽培植物寄生菌群の mother population といえる集団が、現在も新しい宿主特異的 subgroup を進化させるポテンシャルを保持しつつ、我々の目につかない雑草の上で細々と生息しているのであろう。雑草から栽培植物寄生菌群に属する菌系が分離されることは、本菌群の概念

と矛盾するものではない。

このような視点に立てば、ROSSMAN et al. (1990) の論理展開の問題点が明らかとなる。彼らがイネ菌をメヒシバ菌と同種とする根拠として用いた交雑稔性に関する文献データは、栽培植物寄生菌群内で交雑可能であるということを示しているに過ぎなかったと考えられる。

III GCPSR の登場

2002年夏、いもち病菌の種名論争に一石を投じる論文が*Mycologia* に発表された。カナダトロント大学の菌学者KOHN (2000年アメリカ菌学会長) とその博士課程学生による論文で、イネ菌とその近縁菌はメヒシバ菌と別種であるのでメヒシバ菌*M. grisea* から分離し、新たな種*Magnaporthe oryzae* として記載するというものであった(COUCH and KOHN, 2002)。折しも、第3回国際イネいもち病会議の日本開催を1~2か月後に控えて、そのorganizing committee が最後のつめに入っていた。この論文のPDFファイルはすぐに全committee委員に配布され、大きな論議を呼び起こした。

この論文が出版されたとき、筆者はある共同研究のために3か月間の予定でペンシルベニア州立大学に滞在していた。早速読んでみたところ、彼らが*M. oryzae* とする菌株集団は、栽培植物寄生菌群と全く一致していることを知った。基本的な種の類別はanamorph に対してKATO et al. (2000) が主張したものと全く同じで、彼らの主張を受け入れれば、*M. oryzae* = *P. oryzae*, *M. grisea* = *P. grisea* という teleomorph-anamorph 間のすっきりした対応関係が成立することになる。しかし、この論文を読んだ際にかかなりの違和感が残った。形態的な記載がなく、DNAデータのみに基づいて新種を記載しているのである。実際彼らはその論文の中で、*M. oryzae* と *M. grisea* の間に形態的な差は認められなかったと述べている。ところが、ラボのボスKANGにこの点について意見を求めたところ、DNAデータのみで種を記載するのは、最近の北米における流れなのだという。そこで、菌類の分類について勉強直す必要があると思い、文献を漁り始めたところ、COUCH and KOHN (2002) の論文が、GCPSR (Genealogical Concordance Phylogenetic Species Recognition) という新しい種の認識理論に基づいていることを知った。この理論は、1990年代の様々な議論の末に熟成・確立されたもので、その集大成ともいべき総説が2000年に発表されていた(TAYLOR et al., 2000)。その総説を見ると、著者の1人GEISERの所属がペンシルベニア州立大学となっている。ぜひともその著者の話を聞きたいと思い、どこにいるのか調べたところ、

驚いたことに同じピルの同じ階にオフィスを構えていた。早速アポイントをとりディスカッションの時間をとってもらった。こうして、期せずして GCPSR の提唱者の 1 人から、その理論の成立過程、核心となる考え方、問題点、今後の展望などについて直接話を聞く幸運に恵まれた。

以下に、TAYLOR et al. (2000) の主張の概略をかいまんで説明する。…分類の究極の目標は theoretical species —これは具体的には evolutionary species (進化的種) を意味する— を分類・記載することであり、morphological species concept (形態的種概念), biological species concept (生物学的種概念), phylogenetic species concept (系統学的種概念) はすべてそのための手段—operational species—であると考えられる。そして三つの operational species の中で phylogenetic species が最も優れている。ただし、単純に DNA 塩基配列データ等に基づいて系統樹を書いただけでは、どの結節点が種に相当するのかわからない。そこで三つ以上の遺伝子で独立に系統樹を作成し、次にそれを重ね合わせる。そして樹形が concordance から conflict に転換する点を種の境界と認識する。この種の認識法を GCPSR と命名する。…

複数の遺伝子で系統樹を書いて、それらを比較・あるいは統合して種分化を考察するという試みは、これまでも数多くなされてきた。しかし、それらの研究者にとっての悩みの種は、遺伝子ごとに系統樹が異なってしまうことであった。そのような場合、「結局どの遺伝子で書いた系統樹が一番信頼できるか」という問いがなされるのが常であった。GCPSR では、「どの遺伝子で書いた系統樹が一番信頼できるか」という問いはナンセンスであって、その系統樹間の樹形の違いこそが、種を識別するための情報を提供していると主張する。遺伝子ごとに樹形が違ってくる集団というのは、遺伝子の交流が行われている単位、もしくは遺伝子の交流がなくなってからまだ十分な時間が経っておらず、多型が遺伝的浮動によって固定するに至っていない集団であると考えられる。そのような集団はすなわち種である。また、複数の遺伝子を使った系統解析に対してこれまでなされてきた代表的な批判の一つは「遺伝子を増やせば、どんどん細かく分かれていく。そうすると種の数が増やすにしたがって増えていく。そんなものはいったい意味があるのか」というものであったが、この批判に対しても GCPSR は明瞭に答えることができる。GCPSR では、conflict の集団内にいくら新たな遺伝子マーカーによる類別が加わっても conflict のままであるから、遺伝子を増やしていく

に従って種の数が増えることはあっても、増えることはありえないのである。

このように DNA 塩基配列を根拠として種を識別するようになると、teleomorph 名と anamorph 名を併記する現分類システムの是非が大きな問題となる。DNA 塩基配列は完全世代でも不完全世代でも不変であるし、厳密に遺伝子交流を指標にして種の境界を決めるならば、不完全世代で別種であるのに完全世代で同種であるというのは不自然である。現実には、両分類システムを統合しようという動きは大きな流れとなりつつある (CANNON and KIRK, 2000)。

COUCH and KOHN (2002) の論文は、このような長い時間をかけた理論的構築と昨今の流れに依拠したものであった。彼らはこのような基盤の上に立って、メシバ菌とイネ菌の teleomorph に形態的差異が認められないにもかかわらず、DNA 塩基配列に基づいて新種を記載したのである。teleomorph と anamorph の種境界を一致させたのは、両分類システム統合へ向けての準備ともいえる。なお、この論文は、GCPSR を適用して実際に種を記載した第 2 番目の例として、菌学者の間でも注目度は高いようである (GEISER, 私信)。

IV GCPSR は万能か

COUCH and KOHN (2002) のデータは非常にクリアなものであった。しかし、それゆえに一部の読者にはイネ科植物いもち病菌がすべて *P. oryzae* と *P. grisea* に分かれるという誤解を与えたようである。実際には、そのクリアさは供試菌株の選択の仕方によるところが大きかった。そこで筆者らは、いもち病菌の全体像を明らかにするため、できるだけ多様な菌株を包含するように選定されたイネ科植物いもち病菌、ミヨウガ菌、ヒメクグ菌計約 100 菌系を用いて、GCPSR 解析を行った (データ未発表)。その結果、形態的に別種であることが明らかかなヒメクグ菌、ミヨウガ菌、タケ・ササ菌、マコモ菌は、DNA 系統樹上でも明らかに別種とわかるクラスターを形成した。しかし、その他の菌 (イネ科植物に寄生し形態的には区別が困難である) の枝分かれを見ると、concordance から conflict への転換点と見られる結節点が 2 段階存在した。こうなるとどちらが種の境界か断定不可能である。そこで、交雑親和性の情報を用いて下位 (末端に近い方) の結節点を種の境界と判断した。そうすると、*P. oryzae*, *P. grisea* と並んで、少なくともあと二つ種が存在することが判明した。

GCPSR の理論は非常によく組み立てられているが、実際にそれを応用しようとする、必ずしも理論どおり

にはいかない。理論は確立しているが、それを実際にどのような手法で適用するか、その手法論がまだ開発途中であるといってもいいかもしれない。現在筆者は、GCPSRを基本としつつも、交雑親和性、形態を総合的に考慮して種の境界を決定すべきであると考えている。今、北米では、まずGCPSRで種を分け、次にそれぞれの種がもつ特異的形質を探するという実験の進め方をよく見る。その場合の形質は必ずしも形態でなくてもよい。そのような進め方をする学者は、「DNAで分けられた種間の形質の違いは必ず見つかる」という。その楽観論が正しいかどうかは今後の検証を待たねばならないが、少なくとも、DNAで認識した種を必ず形態・形質で authorize するという方向性は望ましいと考える。

おわりに

以上のような観点に立ち、再びイネ菌とメヒシバ菌の問題を眺めてみる。残された問題としては次の2点が挙げられる。第一に、KATO et al. (2000) はメヒシバ菌がイネ菌よりやや slender であると述べたが、供試菌系数が少なく統計的に有意差を示すには至っていない(加藤、私信)。世界各地から十分な数のメヒシバ菌を集め、統計的に有意差が出るかどうか調べる必要がある。第二に、メヒシバ菌の type specimen は *Digitaria sanguinalis* から分離した菌であるが、長田 (1993) によれば、日本のメヒシバは *D. ciliaris* である。*Digitaria* 属植物分離菌は植物の種にかかわらずすべて同じなのか、検討の必要がある。

DNA データ、交雑親和性、形態、すべてを総合的に考慮したとき、栽培植物寄生菌群が1種、メヒシバ菌がこれとは異なる1種であることは疑いの余地のないよう

に思われる。筆者は、イネ菌を含む栽培植物寄生菌群を *M. oryzae* (anamorph *P. oryzae*)、メヒシバ菌を *M. grisea* (anamorph *P. grisea*) とする考え方を採用したい。メヒシバいもち病菌、イネいもち病菌が記載されてから既に100年以上になる。3世紀にまたがって100年以上続けられた種名論争というのは、あまり例がないのではなかろうか。いもち病菌が提供してくれる学問的トピックスの多様さと深さに感歎する思いである。

本稿を執筆するに当たり、元神戸大学教授加藤肇博士、農業生物資源研究所林長生博士には、多くの有益なご助言を頂いた。ここに心より感謝申し上げる。

引用文献

- 1) BARR, M. E. (1977) : *Mycologia* 69 : 952 ~ 966.
- 2) CANNON, P. F. and P. M. KIRK (2000) : *Studies in Mycol.* 45 : 19 ~ 25.
- 3) COUCH, B. C. and L. M. KOHN (2002) : *Mycologia* 94 : 683 ~ 693.
- 4) HEBERT, T. T. (1971) : *Phytopathology* 61 : 83 ~ 87.
- 5) KATO, H. et al. (2000) : *J. Gen. Plant Pathol.* 66 : 30 ~ 47.
- 6) 高坂渾爾・加藤 肇 (1980) : イネのいもち病と抵抗性育種 (山崎義人・高坂渾爾編著), 博友社, 東京, p. 47 ~ 93.
- 7) NISHIKADO, Y. (1917) : *Ohara Inst. Landw. Forsch. Ber.* 1 : 171 ~ 218.
- 8) 長田武正 (1993) : 日本イネ科植物図譜, 平凡社, 東京, 777 pp.
- 9) ROSSMAN, A. Y. et al. (1990) : *Mycologia* 82 : 509 ~ 512.
- 10) TAYLOR, J. W. et al. (2000) : *Fungal Gen. Biol.* 31 : 21 ~ 32.
- 11) TOSA, Y. et al. (2004) : *Phytopathology* 94 : 454 ~ 462.
- 12) URASHIMA, A. S. et al. (1999) : *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 65 : 429 ~ 436.
- 13) 八重樫博志 (1981) : 東北農試研報 63 : 49 ~ 125.
- 14) ——— (2003) : 世界におけるいもち病研究の軌跡 (浅賀宏一他編), 日本植物防疫協会, 東京, p. 7 ~ 10.
- 15) YAEGASHI, H. and S. UDAGAWA (1978) : *Can. J. Bot.* 56 : 180 ~ 183.
- 16) 山中 達 (1987) : 稲いもち病 (山中 達・山口富夫編著), 養賢堂, 東京, p. 37 ~ 49.

世界におけるいもち病研究の軌跡

—21世紀の研究発展をめざして—

浅賀宏一・加藤 肇・山田昌雄・吉野嶺一 編 B5判 261頁
定価 9,975 円税込み (本体 9,500 円) 送料 340 円

1971年以降に世界で発表された稲いもち病の関係論文延べ6,000件以上を分類別に収録し、その分野の専門家に研究内容の概論を執筆いただきました。巻末には「日本植物病理学会」のいもち病関係の講演要旨も収録してあります。いもち病研究に不可欠な書です。

お申し込みは直接当協会へ、前金(現金書留・郵便振替)で申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。

社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込 1-43-11

郵便振替口座 00110-7-177867 TEL(03)3944-1561(代) FAX(03)3944-2103 メール: order@jppa.or.jp