

第3章 形態学的観察および分類学的検討

本章では、日本産冠さび病菌 *Puccinia coronata* complex の分類学的形質の検討を目的とし、まず、精子・さび胞子世代宿主を明らかにするために担子胞子による接種試験を行った。次に、接種試験の結果得られた生活史における連続性の明らかとなった標本および野外より採集した標本を用いて、全胞子世代の形態学的比較検討を行った。そして、各胞子世代の形態の違いに基づき日本産冠さび病菌の類別を行うと共に、それらの分類学的取り扱いについて検討した。

1. 精子・さび胞子世代

日本産 *Puccinia coronata* complex の精子・さび胞子世代宿主としてクロウメモドキ (*Rhamnus japonica* Maxim.)、クロツバラ (*R. davurica* Pall. var. *nipponica* Mak.)、イソノキ (*R. crenata* Sieb. et Zucc.)、クマヤナギ (*Berchemia racemosa* Sieb. et Zucc.) およびヨコグラノキ (*B. berchemiaefolia* (Makino) Koidz.)、夏胞子・冬胞子世代宿主としてイネ科植物13属21種が報告されている (Hiratsuka and Kaneko, 1983; Hiratsuka et al. 1992)。本菌の生活史に関する研究は、Ito(1934)をはじめ、Morimoto(1969)、板倉(1970)、成田(1972)、Kakishima et al. (1979)、佐藤ら(1979)、柿島・佐藤(1983)、Hiratsuka and Sato(1984)、Hiratsuka et al. (1984)によって行われており、16種のイネ科植物上の菌について精子・さび胞子世代宿主が確認されている。しかしながら、精子・さび胞子世代における形態学的形質の分類基準としての有効性については明らかにされていない。

そこで本実験では、日本産冠さび病菌の精子・さび胞子世代における分類学的形質を検討することを目的とし、まず、野外より採集したイネ科植物上に寄生していた本菌冬胞子より生じさせた担子胞子を用いて、クロウメモドキ科

(Rhamnaceae)植物に接種試験を行い精子・さび胞子世代宿主を明らかにし、次に接種試験で得た標本および野外で採集されたクロウメモドキ科植物上の精子・さび胞子世代の乾燥標本を用いて形態観察を行った。そして、標本間での精子・さび胞子世代宿主および形態的形質を比較検討し、精子・さび胞子世代の類別を行った。

- 接種試験 -

1) 材料および方法

・ 供試菌

野外で採集したイネ科植物、すなわちエンバク、ヤマカモジグサ、ノガリヤス、ヤマアワ、ヒメノガリヤス、コウボウ、クサヨシ、コメガヤ、オニウシノケグサに寄生する冠さび病菌計38供試菌を用いた。供試菌冬胞子は宿主植物と共に採集し、供試するまで約5℃で保存した。供試菌の採集地、採集年月日については表1に示した。

・ 被接種植物

日本に広く分布し、本菌の精子・さび胞子世代宿主と考えられているクロツバラ、クロウメモドキ、クマヤナギ、また、北アメリカ・ヨーロッパにおいて重要な宿主植物とされる *R. cathartica*、さらにヨーロッパにおいて重要な宿主植物とされる *R. frangula*を用いた。この他に、日本に分布するヨコグラノキ、クロカンバ (*R. costata*)、外国産のクロウメモドキ属 (*Rhamnus*)植物5種についても供試した。これらの植物の分布地域、その入手先の詳細については表2に示した。

・ 接種方法

接種試験を行うに当たり、あらかじめ懸滴培養法(佐藤ら, 1983)により冬胞子の発芽試験を行い、良好に発芽し担子胞子を形成することを確認した。被接種植

物は接種前に水を噴霧してから葉表面のワックス質を除去した。約5mm角に切った冬胞子堆形成葉片を、胞子堆面が植物に接するようにして付着させた後、被接種植物をチャンバーに入れ約48時間加湿状態とした。その後、20℃・16時間明期のグロースチャンバーに移し、栽培管理しながら接種後の経過を観察した。

表1. 担子孢子接種試験に用いた供試菌

供試菌番号	宿主植物	採集地	採集年月日
A-1	エンバク	長野県南佐久郡南牧村	1988.5.7
A-2	"	長野県南佐久郡川上村	1991.4.21
A-3	"	埼玉県児玉郡上里町	1991.12.14
B-1	ヤマカモジグサ	茨城県つくば市筑波山	1988.4.1
B-2	"	長野県南佐久郡南牧村	1988.5.7
B-3	"	同 上	1989.3.16
B-4	"	同 上	1989.4.22
B-5	"	鳥取県岩美郡網代	1989.5.8
B-6	"	福島県岩瀬郡長沼町	1991.11.2
B-7	"	福島県会津若松市	1991.11.2
C-1	ノガリヤス	茨城県つくば市筑波山	1988.4.1
C-2	"	長野県南佐久郡川上村	1988.5.7
C-3	"	同 上	1989.3.16
C-4	"	福島県相馬郡飯館村	1991.11.4
C-5	"	長野県北佐久郡軽井沢町	1991.12.15
C-6	"	山梨県西八代郡下部町	1991.11.30
C-7	"	山梨県西巨摩郡早川町	1991.11.30
D-1	ヤマアワ	長野県南佐久郡南牧村	1987.4.14
D-2	"	同 上	1988.5.7
D-3	"	同 上	1989.4.22
D-4	"	同 上	1992.4.12
E-1	コウボウ	茨城県那珂湊市阿字ヶ浦	1987.3.20
E-2	"	同 上	1989.3.11
E-3	"	同 上	1991.3.20
F-1	クサヨシ	長野県南佐久郡南牧村	1987.4.29
F-2	"	同 上	1988.5.7
F-3	"	同 上	1989.4.22
F-4	"	同 上	1990.3.31
F-5	"	同 上	1991.3.30
F-6	"	同 上	1992.4.12
F-7	"	福島県相馬郡飯館村	1991.11.4
G-1	コメガヤ	長野県南佐久郡南牧村	1988.5.6
G-2	"	同 上	1991.12.15
G-3	"	同 上	1992.4.11
H-1	ヒメノガリヤス	長野県南佐久郡川上村	1991.3.30
H-2	"	長野県北佐久郡軽井沢町	1992.4.11
H-3	"	静岡県静岡市湯ノ島	1991.12.1
I-1	オニウシノケグサ	富山県中新川郡立山町	1990.11.11

表2. 担子孢子接種試験に用いた被接種植物

種名	分布	系統数 ¹⁾	採集地または入手先
<i>Rhamnus cathartica</i>	ヨーロッパ、西アジア アジア北部、北アフリカ	3	北京植物園 CLUJ-NAPOCA 植物園 フェーリヒ大学植物園
<i>R. cathartica</i> f. <i>dahuricaefolia</i>	不明	1	CLUJ-NAPOCA 植物園
<i>R. cathartica</i> var. <i>pubescens</i>	不明	1	Wilhelm-Pieck大学植物園
<i>R. costata</i>	日本(本州、四国)	1	Wilhelm-Pieck大学植物園
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	日本(本州)	2	長野県南佐久郡南牧村 北京植物園
<i>R. frangula</i>	中央アジア、ヨーロッパ、 北アフリカ、シベリア、コーカサス	2	東京都薬用植物園 国立科学博物館筑波実験植物園
<i>R. japonica</i>	日本(北海道、本州、 四国、九州)	2	東京都薬用植物園 長野県南佐久郡川上村
<i>R. parvifolius</i>	朝鮮半島、中国東北部、 シベリア、モンゴル	1	CLUJ-NAPOCA 植物園
<i>R. spathulifolius</i>	不明	1	Wilhelm-Pieck大学植物園
<i>R. tinctoria</i>	不明	1	フェーリヒ大学植物園
<i>R. utilis</i>	中国	1	北京植物園
<i>Berchemia</i> <i>berchemiaefolia</i>	日本(本州、四国、 九州)	1	国立科学博物館筑波実験植物園
<i>B. racemosa</i>	日本(北海道、本州、 四国、九州)、中国、 朝鮮半島、台湾	1	長野県南佐久郡南牧村

1) 採集地あるいは入手先の異なるものを1つの系統とした。

2) 結果

エンバク上の供試菌(A-1~A-3)を用いた結果、長野県南佐久郡川上村で採集された供試菌 A-2 についてのみ接種陽性の結果が得られた(表3-(1)~(3))。すなわち、A-2 を *R. cathartica* に接種した場合、接種後6日から14日で葉表面に精子器が形成され、接種後13日から16日で葉裏面にさび孢子堆が形成された(図版1-3)。また、同菌を *R. cathartica* f. *dahuricaefolia* に接種した場合、接種後6日から7日で葉表面に精子器が形成され、接種後15日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。供試菌 A-2 については、*R. cathartica*、*R. cathartica* f. *dahuricaefolia* に対し合計13回の接種試験を行い、9回接種陽性の結果を得ているが、そのうち6回については精子器の形成のみを認め、3回についてはさび孢子堆の形成を認めた。さらに、同菌を *R. tinctoria* に接種したところ、接種後8日で葉表面に精子器が形成された。しかし、その後さび孢子堆は形成されなかった。クロツバラ、クロウメモドキ、クマヤナギ、*R. frangula* に対しては全て接種陰性であった。

ヤマカモジグサ上の供試菌(B-1~B-7)を用いた結果(表3-(4)~(10))、供試菌 B-1 はクロツバラに対し接種陽性であり、接種後6日で葉表面に精子器が形成されたが、その後さび孢子堆は形成されなかった。B-2 をクロツバラに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。同菌をクロウメモドキに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後20日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。B-6 を *R. cathartica* に接種した場合、接種後8日で葉表面に精子器が形成され、接種後17日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。供試菌 B-3、B-4、B-5 および B-7 についてはいずれの接種試験においても接種陰性の結果であった。

ノガリヤス上の供試菌(C-1~C-7)を用いた結果(表3-(11)~(17))、供試菌 C-1 はクマヤナギとヨコグラノキに対し接種陽性であった。すなわち、接種後7日で主

に葉表面に精子器が形成され、接種後14日で主に葉裏面にさび胞子堆が形成された。C-2 をクマヤナギに接種した場合、接種後14日で葉表面に精子器が形成され、接種後20日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。C-6 については、クロツバラに接種した場合、接種後8日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。また、*R. cathartica* に接種した場合、接種後8日で葉表面に精子器が形成され、接種後15日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。供試菌 C-7 については、クロツバラに接種した場合、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。供試菌 C-3、C-4、C-5 についてはいずれの接種試験においても接種陰性の結果であった。

ヤマアワ上の供試菌(D-1~D-4)を用いた結果(表3-(18)~(21))、供試菌 D-1 をクロツバラに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後10日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。D-2 をクロツバラに接種した場合、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後10日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。D-4 をクロツバラとクロウメモドキに接種した結果、両者に対し接種陽性であった。すなわち、クロツバラに対しては、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。クロウメモドキに対しては、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後13日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。D-3 についてはいずれの接種試験においても接種陰性の結果であった。

コウボウ上の供試菌(E-1~E-3)を用いた結果(表3-(22)~(24))、供試菌 E-1 をクロツバラに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。E-2 については、クロツバラ、*R. cathartica*、*R. tinctoria* に対し接種陽性の結果であった。すなわち、クロツバラに接種した場合、接種後8日で葉表面に精子器が形成され、接種後16日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。*Rhamnus cathartica* に接種した場合、接種後7日から11日で葉表面に精子器が形成され、接種後18日から20日で葉裏面にさび胞子

堆が形成された。また、*R. tinctoria* に対する接種試験では、接種後7日に葉表面に精子器の形成が認められたものの、その後さび胞子堆の形成は認められなかった。供試菌 E-3 についてはいずれの接種試験においても接種陰性の結果であった。

クサヨシ上の供試菌(F-1~F-7)を用いた結果(表3-(25)~(31))、供試菌 F-1 をクロツバラに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され(図版 2-1)、接種後10日で葉裏面にさび胞子堆が形成された(図版 2-2)。F-2 をクロツバラに接種した場合、接種後4日から8日で葉表面に精子器が形成され、接種後11日から13日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。供試菌 F-3 については、クロツバラに接種した場合、接種後13日で葉表面に精子器が形成されたが、その後さび胞子堆は形成されなかった。*Rhamnus cathartica* に対しては、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。F-6 については、クロツバラに接種した場合、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後12日でさび胞子堆が形成された。*Rhamnus cathartica* に対しては、接種後9日で葉表面に精子器が形成されたが、その後さび胞子堆は形成されなかった。F-7 については、クロツバラに接種した場合、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後14日でさび胞子堆が形成された。供試菌 F-4、F-5 についてはいずれの接種試験においても接種陰性の結果であった。

コメガヤ上の供試菌(G-1~G-3)を用いた結果(表3-(32)~(34))、供試菌 G-3 をクロツバラに接種した場合、接種後7日から8日で葉表面に精子器が形成され、接種後15日から18日で葉裏面にさび胞子堆が形成された。G-1 および G-2 についてはいずれの接種試験においても接種陰性であった。

ヒメノガリヤス上の供試菌(H-1~H-3)を用いた結果(表3-(35)~(37))、供試菌 H-1 をクマヤナギに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後15日で葉裏面にさび胞子堆が形成された(図版 2-3)。また、クロカンバに接種

した場合、接種後8日から12日で葉表面に精子器が形成され、接種後16日から18日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。H-2 をクロツバラに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後12日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。同菌を *R. cathartica* に接種した場合、接種後6日で葉表面に精子器が形成され、接種後12日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。また、クロカンバに接種した場合、接種後7日で葉表面に精子器が形成され、接種後12日で葉裏面にさび孢子堆が形成された。なお、供試菌 H-3 についてはいずれの接種試験においても接種陰性の結果であった。

富山県で採集したオニウシノケグサ上の供試菌(I-1)については、いずれの接種試験においても結果は陰性であった(表3-(38))。

日本において冠さび病菌の精子・さび孢子世代宿主として報告のあるクロツバラ、クロウメモドキ、クマヤナギ、そして北アメリカ・ヨーロッパにおいて重要な宿主植物とされる *R. cathartica* および *R. frangula* に対する各供試菌の接種試験の結果を表4に示した。クロツバラに対して接種陽性を示したのは、ヤマカモジグサ上の供試菌 B-1、B-2、ノガリヤス上の C-6、C-7、ヤマアワ上の D-1、D-2、D-3、D-4、コウボウ上の E-1、E-2、クサヨシ上の F-1、F-2、F-3、F-6、F-7、コメガヤ上の G-3 およびヒメノガリヤス上の H-2 であった。クロウメモドキに対して接種陽性を示したのは、ヤマカモジグサ上の 供試菌 B-2、ヤマアワ上の D-4、コメガヤ上の G-3であった。クマヤナギに対して接種陽性を示したのは、ノガリヤス上の 供試菌 C-1、C-2、ヒメノガリヤス上の H-1 であった。外国産の *R. cathartica* に対して接種陽性であったのは、エンバク上の A-2、ヤマカモジグサ上の B-6、ノガリヤス上の C-6、コウボウ上の E-2、クサヨシ上の F-3、F-6、ヒメノガリヤス上の H-2 であった。*R. frangula* に対しては接種陽性を示した供試菌はなかった。

表3. 各供試菌の接種試験結果¹⁾(1)~(38)

(1)供試菌番号A-1、宿主植物：エンバク

供試植物	接種回数	接種結果
<i>Rhamnus davurica</i> var. <i>nipponica</i>	6	—
<i>R. japonica</i>	3	—
<i>R. cathartica</i>	5	—
<i>R. cathartica</i> f. <i>dahuricaefolia</i>	1	—
<i>R. cathartica</i> var. <i>pubescens</i>	1	—
<i>R. costata</i>	4	—
<i>R. frangula</i>	4	—
<i>R. spathulifolius</i>	1	—
<i>R. tinctoria</i>	1	—
<i>R. utilis</i>	1	—
<i>Berchemia racemosa</i>	4	—

(2)供試菌番号A-2、宿主植物：エンバク

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	5	—
<i>R. japonica</i>	2	—
<i>R. cathartica</i>	11	+
<i>R. cathartica</i> f. <i>dahuricaefolia</i>	2	+
<i>R. cathartica</i> var. <i>pubescens</i>	1	—
<i>R. costata</i>	2	—
<i>R. frangula</i>	3	—
<i>R. spathulifolius</i>	1	—
<i>R. tinctoria</i>	2	+ ²⁾
<i>R. utilis</i>	1	—
<i>B. racemosa</i>	4	—

2) 精子器のみが形成された。

(3)供試菌番号A-3、宿主植物：エンバク

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	1	—
<i>R. japonica</i>	1	—
<i>R. cathartica</i>	1	—

1) +：接種陽性，—：接種陰性。

(4) 供試菌番号B-1、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	2	+

(5) 供試菌番号B-2、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	2	+
<i>R. japonica</i>	1	+
<i>R. cathartica</i> var. <i>pubescens</i>	1	-
<i>R. costata</i>	1	-
<i>B. racemosa</i>	1	-

(6) 供試菌番号B-3、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	1	-
<i>R. tinctoria</i>	1	-

(7) 供試菌番号B-4、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	2	-
<i>R. cathartica</i>	3	-
<i>R. costata</i>	1	-
<i>R. frangula</i>	1	-
<i>R. tinctoria</i>	2	-
<i>B. racemosa</i>	1	-

(8) 供試菌番号B-5、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	1	-

(9) 供試菌番号B-6、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	-
R. cathartica	2	+
R. utilis	2	-
B. racemosa	2	-

(10) 供試菌番号B-7、宿主植物：ヤマカモジグサ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
R. cathartica	1	-

(11) 供試菌番号C-1、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	-
R. japonica	2	-
R. cathartica	1	-
R. costata	1	-
R. frangula	1	-
B. berchemiaefolia	2	+
B. racemosa	3	+

(12) 供試菌番号C-2、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
B. racemosa	1	+

(13) 供試菌番号C-3、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
R. japonica	1	-
R. cathartica	1	-
R. costata	1	-
B. racemosa	2	-

(14) 供試菌番号C-4、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
B. racemosa	1	-

(15) 供試菌番号C-5、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
R. cathartica	1	-
R. tinctoria	1	-
B. racemosa	2	-

(16) 供試菌番号C-6、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. cathartica	1	+
R. frangula	1	-
B. racemosa	1	-

(17) 供試菌番号C-7、宿主植物：ノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
B. racemosa	1	-

(18) 供試菌番号D-1、宿主植物：ヤマアワ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
B. racemosa	1	-

(19) 供試菌番号D-2、宿主植物：ヤマアワ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. japonica	1	-
R. frangula	1	-
B. racemosa	1	-

(20) 供試菌番号D-3、宿主植物：ヤマアワ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	3	-
R. cathartica	3	-
R. costata	2	-
R. frangula	2	-
R. tinctoria	3	-
B. racemosa	3	-

(21) 供試菌番号D-4、宿主植物：ヤマアワ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. japonica	1	+

(22) 供試菌番号E-1、宿主植物：コウボウ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	3	+
B. racemosa	1	-

(23) 供試菌番号E-2、宿主植物：コウボウ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	+
R. cathartica	2	+
R. cathartica f. dahuricaefolia	1	-
R. costata	1	-
R. frangula	2	-
R. tinctoria	1	+ ²⁾
B. racemosa	2	-

2) 精子器のみが形成された。

(24) 供試菌番号E-3、宿主植物：コウボウ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	3	-
R. japonica	2	-
R. cathartica	2	-
R. spathulifolius	1	-
R. tinctoria	1	-
B. racemosa	1	-

(25) 供試菌番号F-1、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
B. racemosa	1	-

(26) 供試菌番号F-2、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	5	+
R. cathartica	1	-
R. costata	2	-
B. racemosa	1	-

(27) 供試菌番号F-3、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. cathartica	2	+
R. cathartica f. dahuricaefolia	1	-
R. costata	2	-
R. frangula	3	-
R. parvifolius	1	-
R. spathulifolius	1	-
R. tinctoria	1	-
R. utilis	1	-
B. racemosa	2	-

(28) 供試菌番号F-4、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
R. frangula	1	-
R. tinctoria	1	-

(29) 供試菌番号F-5、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	-
R. cathartica	2	-
B. berchemiaefolia	1	-

(30) 供試菌番号F-6、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. japonica	1	-
R. cathartica	1	+

(31) 供試菌番号F-7、宿主植物：クサヨシ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. cathartica	1	-

(32) 供試菌番号G-1、宿主植物：コメガヤ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	-
R. frangula	1	-
B. racemosa	2	-

(33) 供試菌番号G-2、宿主植物：コメガヤ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	-
R. cathartica f. dahuricaefolia	1	-
R. tinctoria	1	-

(34) 供試菌番号G-3、宿主植物：コメガヤ

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	+
R. japonica	1	+
R. cathartica	2	-
R. frangula	1	-
R. spathulifolius	1	-
B. racemosa	1	-

(35) 供試菌番号H-1、宿主植物：ヒメノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	-
R. japonica	1	-
R. cathartica	2	-
R. costata	7	+
R. frangula	2	-
R. tinctoria	1	-
B. berchemiaefolia	2	-
B. racemosa	4	+

(36) 供試菌番号H-2、宿主植物：ヒメノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	1	+
R. cathartica	1	+
R. costata	1	+
B. berchemiaefolia	1	-
B. racemosa	1	-

(37) 供試菌番号H-3、宿主植物：ヒメノガリヤス

供試植物	接種回数	接種結果
R. davurica var. nipponica	2	-
R. cathartica	2	-
R. costata	2	-
B. racemosa	2	-

(38) 供試菌番号I-1、宿主植物：オニウシノケグサ

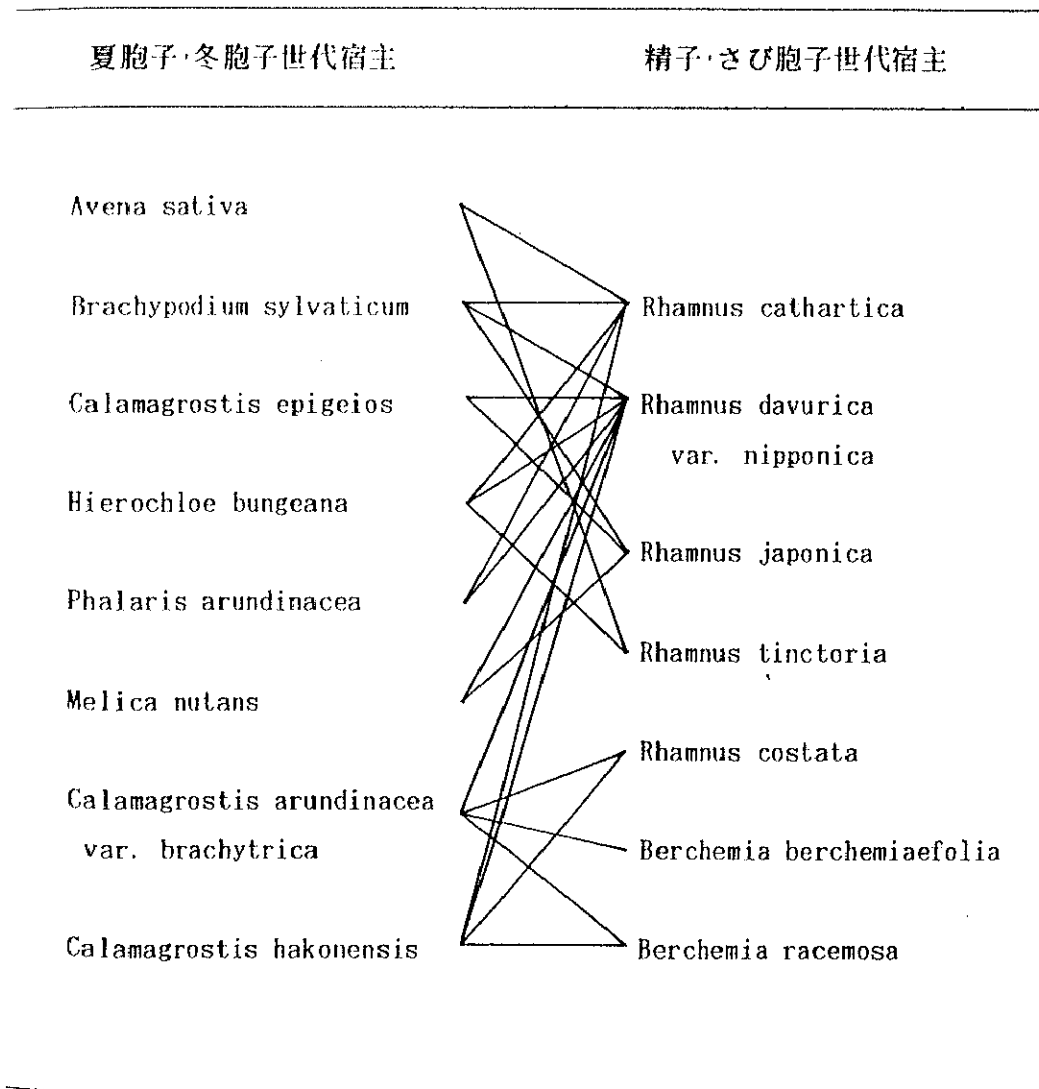
供試植物	接種回数	接種結果
<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	1	—
<i>R. japonica</i>	1	—
<i>R. cathartica</i>	1	—
<i>R. costata</i>	1	—
<i>R. frangula</i>	1	—
<i>R. parvifolius</i>	1	—
<i>R. tinctoria</i>	1	—
<i>B. racemosa</i>	1	—

表4. *Rhamnus davurica* var. *nipponica*(クロツバラ)、*R. japonica*(クロウメモドキ)、*Berberis racemosa*(クマヤナギ)、*R. cathartica*¹⁾、*R. frangula*に対する各供試菌の接種試験結果²⁾

		供 試 植 物				
供試菌番号	宿 主	<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>	<i>R. japonica</i>	<i>B. racemosa</i>	<i>R. cathartica</i>	<i>R. frangula</i>
A-1	<i>Avena sativa</i>	-(0/6) ³⁾	-(0/3)	-(0/4)	-(0/6)	-(0/4)
A-2		-(0/5)	-(0/2)	-(0/4)	+(9/13)	-(0/3)
A-3		-(0/1)	-(0/1)	* ⁴⁾	-(0/1)	*
B-1	<i>Brachypodium</i>	+(1/2)	*	*	*	*
B-2	<i>sylvaticum</i>	+(1/2)	+(1/1)	-(0/1)	*	*
B-3		-(0/1)	*	*	*	*
B-4		-(0/2)	*	-(0/1)	-(0/3)	-(0/1)
B-5		-(0/1)	*	*	*	*
B-6		-(0/2)	*	-(0/2)	+(1/2)	*
B-7		-(0/1)	*	*	-(0/1)	*
C-1	<i>Calamagrostis</i>	-(0/2)	-(0/2)	+(3/3)	-(0/1)	-(0/1)
C-2	<i>arundinacea</i>	-(0/1)	*	+(1/1)	*	*
C-3	var. <i>brachytricha</i>	-(0/1)	-(0/1)	-(0/2)	-(0/1)	*
C-4		-(0/1)	*	-(0/1)	*	*
C-5		-(0/1)	*	-(0/2)	-(0/1)	*
C-6		+(1/1)	*	-(0/1)	+(1/1)	-(0/1)
C-7		+(1/1)	*	-(0/1)	*	*
D-1	<i>Calamagrostis</i>	+(1/1)	*	-(0/1)	*	*
D-2	<i>epigeios</i>	+(1/1)	-(0/1)	-(0/1)	*	-(0/1)
D-3		-(0/3)	*	-(0/3)	-(0/3)	-(0/2)
D-4		+(1/1)	+(1/1)	*	*	*
E-1	<i>Hierochloa</i>	+(1/3)	*	-(0/1)	*	*
E-2	<i>bungeana</i>	+(2/2)	*	-(0/2)	+(2/2)	-(0/2)
E-3		-(0/3)	-(0/2)	-(0/1)	-(0/2)	*
F-1	<i>Phalaris</i>	+(1/1)	*	-(0/1)	*	*
F-2	<i>arundinacea</i>	+(3/5)	*	-(0/1)	-(0/1)	*
F-3		+(1/1)	*	-(0/2)	+(1/3)	-(0/3)
F-4		-(0/1)	*	*	*	-(0/1)
F-5		-(0/2)	*	*	-(0/2)	*
F-6		+(1/1)	-(0/1)	*	+(1/1)	*
F-7		+(1/1)	*	*	-(0/1)	*
G-1	<i>Melica nutans</i>	-(0/2)	*	-(0/2)	*	-(0/1)
G-2		-(0/1)	*	*	-(0/1)	*
G-3		+(2/2)	+(1/1)	-(0/1)	-(0/2)	-(0/1)
H-1	<i>Calamagrostis</i>	-(0/2)	-(0/1)	+(1/4)	-(0/2)	-(0/2)
H-2	<i>hakonensis</i>	+(1/1)	*	-(0/1)	+(1/1)	*
H-3		-(0/2)	*	-(0/2)	-(0/2)	*
I-1	<i>Festuca</i> <i>arundinacea</i>	-(0/1)	-(0/1)	-(0/1)	-(0/1)	-(0/1)

1) *R. cathartica* f. *dahuricaefolia*も含む。 2) +: 接種陽性, -: 接種陰性。 3) (接種陽性数/接種回数)。
4) *: 未接種。

表5. 接種試験で明らかとなった日本産冠さび病菌の夏孢子・冬孢子世代および精子・さび孢子世代における宿主関係



3) 考察

本接種試験により、これまで未確認であったクサヨシ、コウボウ、ヒメノガリヤスおよびエンバクを夏孢子・冬孢子世代宿主とする冠さび病菌の精子・さび孢子世代宿主を明らかにした(表5)。これにより、供試した冠さび病菌はいずれもクロウメモドキ科植物を精子・さび孢子世代宿主とすることが確認された。

日本において、クロウメモドキが冠さび病菌の重要な精子・さび孢子世代宿主の一つとして考えられ、これまで行われた接種試験でイワノガリヤス、アオカモジグサ、カモジグサ、*Agropyron trachycaulum*、エンバク、ヤマカモジグサ、*Elymus gigantea*、オオムギ、ホソムギ、ライムギ、コメガヤ上の菌がクロウメモドキに感染し、精子・さび孢子世代を形成することが報告されている(Ito, 1934; 成田, 1972; 佐藤ら, 1979; 柿島・佐藤, 1983)。今回の試験の結果、ヤマカモジグサ、コメガヤ上の菌がクロウメモドキに精子・さび孢子世代を形成することが確認された他、新たにヤマアワ上の菌もクロウメモドキに感染し精子・さび孢子世代を形成することが明らかとなった。クロツバラについては、コメガヤ、ヤマカモジグサ、ヤマアワ、オニウシノケグサ上の冠さび病菌が精子・さび孢子世代宿主とすることが報告されている(佐藤ら, 1979; 柿島・佐藤, 1983; Hiratsuka and Sato, 1984)。今回の試験では、新たにノガリヤス、コウボウ、クサヨシ、ヒメノガリヤス上の菌がクロツバラに精子・さび孢子世代を形成することが明らかとなった。クマヤナギについては、Kakishima et al. (1979)によってノガリヤス上の冠さび病菌が精子・さび孢子世代宿主とすることが報告されていたが、今回の試験ではノガリヤス上の菌の他に、ヒメノガリヤス上の菌もクマヤナギに感染し精子・さび孢子世代を形成することが明らかとなった。さらに、クロカンバに対しヒメノガリヤスを宿主とする2供試菌が接種陽性の結果を示した。クロカンバ上での精子・さび孢子世代の発生は、筑波大学川上演習林内(長野県南佐久郡川上村)において認められており、またその発生地付近においては冠さび病菌夏孢子・冬孢子世代の発生

がヒメノガリヤス上にも認められている。クロカンバはこれまで冠さび病菌の宿主として報告されていなかった植物であり、本菌の新宿主となる。

接種試験に用いた供試菌の中でクロウメモドキ属とクマヤナギ属の双方に精子・さび胞子世代を形成したのはヒメノガリヤス上の1供試菌(供試菌番号 H-1)のみであり、その他の供試菌はどちらか一方の属の植物にのみ精子・さび胞子世代を形成した。この結果は、日本産の冠さび病菌において精子・さび胞子世代の寄生性が異なる系統、すなわち宿主をクロウメモドキ属植物とするか、クマヤナギ属植物するかで異なる系統の存在を示唆させるものである。この点については今後さらに詳細に検討していく必要がある。

エンバクを夏胞子・冬胞子世代宿主とする冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主については、これまで成田(1972)がクロウメモドキを報告しているのみである。彼は、北海道で発生の認められたエンバク冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主を明らかにするため、野外より採集した本菌冬胞子より生じた担子胞子を用いてクロウメモドキに接種試験を行った。その結果、接種後9日から10日目に精子器の形成を認め、接種後17日から22日目にはさび胞子堆の形成を認めたことを報告している。しかしそれ以後、エンバク冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主についての明らかな報告はされていなかった。

しかしながら、本実験において、長野県南佐久郡川上村で採集されたエンバク上の供試菌 A-2 が *R. cathartica*, *R. cathartica* f. *dahuricaefolia* および *R. tinctoria* に感染し、精子・さび胞子世代あるいは精子世代を形成した。一方、クロウメモドキ、クロツバラ他のクロウメモドキ科植物に対しては精子・さび胞子世代の形成は認められなかった。このことは、これまでの報告(板倉, 1970)と合わせて考えると、エンバク上に寄生する冠さび病菌に対して感受性を持つクロウメモドキ科植物は日本には極めて少ないことを強く示唆させるものであり、本菌は夏胞子世代のみで生活史を繰り返しているものと考えられる。しかも、エンバ

クをはじめとするカラスムギ属植物を宿主とする冠さび病菌は他のイネ科植物に対してはほとんど感染しないことが接種試験によって明らかにされている(平塚・平塚, 1956; 成田, 1972)。従って、カラスムギ属以外のイネ科植物を夏孢子・冬孢子世代宿主とする冠さび病菌とは明らかに異なった生活史を有しており、遺伝的交換も非常に少ないものと考えられる。しかしながら、エンバク冠さび病菌の精子・さび孢子世代宿主については、成田(1972)の報告にも基づいてさらに詳細な調査を行う必要があるものとする。

クロウメモドキ、クロツバラ、クロカンバ、ヨコグラノキ、クマヤナギは、その分布の中心がアジアにあるとされている植物であり(上原, 1961; 大井・北川, 1983)、北アメリカやヨーロッパにおいて冠さび病菌の宿主としてこれらの植物が報告された例はない。クロウメモドキについては、中国においても冠さび病菌の精子・さび孢子世代宿主として報告されている(Wang and Wei, 1983)。一方、クマヤナギ属植物に関しては、アメリカ合衆国においてエンバク上の冠さび病菌が *B. scandens* (Hill) Trel. に精子・さび孢子世代を形成したとの報告がされている他(Dietz, 1926a, b)、中国においても *B. giraldiana* Schneid., *B. hopochrysa* Schneid. およびクマヤナギの4種が宿主植物として報告されている(Wang and Wei, 1983)。しかしながら、中国で報告されているネコノチチ属植物である *Rhamnella obovalis* Schneid. や、北アメリカで報告のあるグミ科植物は、日本では冠さび病菌の宿主として報告されていない。

本接種試験において、本菌の進化上の“primary host”として考えられている(Leppik, 1967) *R. cathartica* に対する寄生性が日本産の菌においても認められた。この植物は日本には分布しておらず、板倉(1970)による接種試験においても陽性の結果は得られていなかった。本実験において *R. cathartica* に寄生性を示した供試菌のうち、エンバク上の供試菌 A-2 を除く他の植物上の供試菌はクロウメモドキ、クロツバラ、クマヤナギといったアジア東部に分布の中心を持つ(上

原, 1961; 大井・北川, 1983) 植物にも寄生性を有し、現在日本においてはこれらの植物が本菌の主要な宿主となっていると考えられる。しかしながら、本実験により、日本産冠さび病菌にも *R. cathartica* に対する寄生性が認められたことは、この植物との接触のない日本産の菌も寄生性を有していることを示すものであり、本菌の寄生性の分化を考える上で重要な示唆を与えてくれるものと考えられる。すなわち、クロウメモドキ属植物、特に *R. cathartica*、*R. frangula*、*R. davurica* が冠さび病菌の進化上の“primary host”であり、これらの起源とされるユーラシア中南部から冠さび病菌もヨーロッパ、北アメリカそしてアジア東部へとその分布域を広げていったとする Leppik(1967)の考えに基づくと、現在、中国、日本で冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主となっているクマヤナギ属あるいはネコノチチ属植物、あるいは北アメリカで報告のあるグミ科植物は歴史的には比較的新しい宿主植物であると考えられる。

- 形態観察 -

1) 材料および方法

・観察標本

クロウメモドキ科(Rhamnaceae)植物に形成された本菌精子・さび孢子世代の標本52点を用いた。このうち9点は野外で採集したものであり30点は担子孢子による接種試験の結果得られたものである。また、13点は北海道大学農学部植物病理学教室標本庫より借用した野外採集標本である。

・観察方法

光学顕微鏡によるさび孢子の観察は、孢子をラクトフェノールで封入し作製したプレパラートを用いた。さび孢子の形態測定は画像解析装置(オリンパス CIA-102)を用いて行った。測定部位は孢子長径、短径、被膜の厚さである。走査型電子顕微鏡によるさび孢子表面構造および護膜細胞の観察は、両面粘着テープを貼った試料台上に孢子を付着させ、イオンコーター(エイコー IB-3型)で金蒸着した試料を走査型電子顕微鏡(日立 S-430型)で検鏡することで行った。さび孢子表面の疣状構造の密度の測定は、スケールを用いて $2.5 \times 2.5 \mu\text{m}$ 内の疣の数を数えることで行った。孢子堆の形態観察は、標本を -30°C 下で樹脂包埋し凍結させ、凍結ミクロトーム(サクラコールドトーム CM-50)で厚さ $15 \mu\text{m}$ の切片を作製した。それらを乳酸で封入しプレパラートを作製して行った。

2) 結果

精子器、さび孢子堆、護膜細胞の形態については、野外で採集されたクロツバラ、クロウメモドキ、イソノキ、クロカンバ、ネコノチチ、クマヤナギおよび担子孢子による接種試験で形成された *Rhamnus cathartica*, *R. cathartica* f. *dahuricaefolia*, クロツバラ、クロウメモドキ、クロカンバ、クマヤナギ、ヨコグラノキの各宿主植物、採集場所、接種源の違いに関わらず形態的差異は認められなかった。精子世代は主に宿主植物の葉表面に形成され、黄色病斑内に複数の精子器が群生する。精子器は表皮下に形成されフラスコ型であり、Hiratsuka and Cummins(1963)および Hiratsuka and Hiratsuka(1980)の精子器タイプの Type 4 であった(図版 3-1~5.)。さび孢子堆は主に葉裏面に群生して形成され、しゅう子腔型(Aecidium type)(Sato and Sato, 1984)であった(図版 3-1, 2, 6, 7)。周囲に護膜を有するカップ状の孢子堆内部にはさび孢子が鎖状に形成されていた。

さび孢子はいずれの標本も球形、亜球形あるいは多角形で、孢子の被膜は無色であり、表面構造は疣型(Verrucose)(Sato and Sato, 1982)であった。標本間でのさび孢子の大きさは、最も小型のもので $15.3-19.7 \times 12.9-16.6 \mu\text{m}$ (長径平均値 $17.2 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $15.1 \mu\text{m}$)(試料番号22)から、最も大型のもので $18.1-29.2 \times 12.7-22.6 \mu\text{m}$ (長径平均値 $23.7 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $17.3 \mu\text{m}$)(試料番号12)の孢子まで観察された(表6)。標本内の大きさの変異幅は、 $4 \mu\text{m}$ から $13 \mu\text{m}$ の範囲を持つものまで観察されたが、標準偏差においてはおよそ $1.5 \mu\text{m}$ という値であり、全体的に標本内での変異幅は小さかった。標本間で比較した場合、変異幅が有意に他と異なるものは認められなかった。観察標本全てについての孢子長径および短径の平均値を比較すると図1のようになる。宿主植物は異なるが接種源が同じものについては、形成されたさび孢子の大きさはほぼ等しい値であった(試料番号 2・3(T18)、4・5(T19)、7・8(T49)、14・15(T109)、17・18(T116))。しかし、試料番号 22-24 については、接種源(T142)が共通しているにも関わらず標本間で若干の差異が認め

られた。すなわち、クロツバラ上のさび孢子(試料番号 22)およびクロカンバ上のさび孢子(試料番号 24)の大きさはそれぞれ $15.3-19.7 \times 12.9-16.6 \mu\text{m}$ (長径平均値 $17.2 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $15.1 \mu\text{m}$)、 $14.8-20.1 \times 13.2-17.4 \mu\text{m}$ (長径平均値 $17.7 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $15.2 \mu\text{m}$)であるのに対し、*R. cathartica* 上に形成されたさび孢子(試料番号 23)の大きさは $18.7-27.2 \times 14.0-20.1 \mu\text{m}$ (長径平均値 $22.0 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $17.4 \mu\text{m}$)と前二者と比較しやや大型の孢子であった。また、試料番号 13(宿主: クロカンバ)および51(宿主: クマヤナギ)についても接種源(T84)は共通しているが形成されたさび孢子の大きさに違いが認められた。

さび孢子表面の疣の密度については、単位面積当りの平均個数が16.6個のものから47.5個という値を示す標本が認められた。宿主植物は異なるが接種源が同じものについては、形成されたさび孢子の疣の密度はほぼ等しい値であった。さび孢子表面の疣が最も密に形成されていたのは試料番号 1の *R. cathartica* f. *dahuricaefolia* 上の孢子であり、その値は37-59個/ $6.25 \mu\text{m}^2$ 、平均値47.5個/ $6.25 \mu\text{m}^2$ であった。このさび孢子はエンバク上に形成されていた冠さび病菌(冬孢子試料番号 8)に由来している(図版 4-1, 2)。また、試料番号 14-16はいずれも同じ地域で採集されたコウボウ上の冠さび病菌(冬孢子試料番号 109および110)に由来するさび孢子であるが、疣の密度はいずれも高い値(38.1個/ $6.25 \mu\text{m}^2$ 、42.6個/ $6.25 \mu\text{m}^2$ 、36.1個/ $6.25 \mu\text{m}^2$)を示していた(図版 4-3, 4)。さび孢子の疣の密度と標本数との関係について比較検討したところ、平均値30個/ $6.25 \mu\text{m}^2$ を境にして2つの集団の形成が認められた(図2)。

さび孢子被膜の厚さは、標本間での有意な差は認められなかった。さび孢子堆の周囲を覆う護膜細胞はひし形から不定形で、内壁には細疣が密生し外壁は平滑であったが、標本間での違いは認められなかった。

以上のように、精子・さび孢子世代の形態観察の結果、精子器、さび孢子堆、護膜細胞の形態およびさび孢子の被膜の厚さには標本間での差異はなく、また、さ

び胞子の大きさは標本間で連続しており、大きさに基づく類別はできないものと判断した。しかし、さび胞子世代はさび胞子表面の疣の密度の違いに基づき、以下の2グループに類別することができる。

グループ 1: 疣の密度小: $6.25 \mu\text{m}^2$ 当り 11-41個, 平均30個未満,

試料番号 2-13, 17-26, 32-51.

グループ 2: 疣の密度大: $6.25 \mu\text{m}^2$ 当り 37-60個, 平均30個以上.

試料番号 1, 14-16, 27-31, 52.

表6. さび胞子形態観察結果 (1)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地	採集日	長さ (μm)		短径 (μm)		被膜 (μm)		疣密度 (個数/5.25 μm ²) 範囲 (平均)
					範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)		
1	TSH-R1101	<i>Rhamnus cathartica</i> f. <i>dahuricaefolia</i>	接 種 (T8)	1992. 1. 7	16.0-24.0 (19.3)	13.1-19.0 (16.1)	0.7-1.4 (0.8)	37-59 (47.5)			
2	TSH-R1105	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	接 種 (T18)	1988. 9. 20	15.5-19.8 (18.0)	11.8-17.3 (15.5)	0.3-1.6 (1.2)	12-20 (17.5)			
3	TSH-R1106	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T18)	1988. 7. 20	15.2-21.7 (18.0)	12.3-16.7 (14.7)	1.1-2.4 (1.4)	14-23 (18.9)			
4	TSH-R1107	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T19)	1979. 7. 11	13.1-26.9 (19.6)	11.2-22.0 (16.3)	0.9-2.1 (1.4)	11-21 (15.6)			
5	TSH-R1108	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	接 種 (T19)	1979. 5. 12	16.4-24.5 (18.7)	14.1-18.9 (15.2)	1.0-2.0 (1.5)	13-21 (17.6)			
6	TSH-R1111	<i>R. cathartica</i>	接 種 (T31)	1992. 6. 21	19.9-24.3 (22.2)	13.6-21.0 (20.0)	1.0-1.6 (1.3)	25-33 (29.3)			
7	TSH-R1113	クマヤナギ (<i>Berchemia racemosa</i>)	接 種 (T49)	1988. 7. 13	15.5-23.3 (18.5)	13.7-22.4 (16.4)	0.7-1.5 (1.1)	17-24 (16.0)			
8	TSH-R1114	ヨコグラノキ (<i>B. berchemiaefolia</i>)	接 種 (T49)	1988. 7. 10	16.4-21.4 (18.7)	14.8-18.7 (16.9)	0.7-1.5 (1.1)	18-25 (19.6)			
9	TSH-R1115	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	接 種 (T50)	1988. 7. 20	17.3-25.7 (20.8)	14.6-19.5 (17.2)	0.3-1.7 (1.2)	17-23 (20.4)			
10	TSH-R1116	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	接 種 (T51)	1977. 5. 25	16.8-24.7 (19.4)	13.9-18.6 (16.2)	0.9-1.5 (1.2)	14-23 (19.4)			
11	TSH-R1118	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T77)	1988. 7. 7	19.5-26.9 (23.0)	17.0-22.5 (19.7)	0.3-1.5 (1.2)	18-31 (25.4)			
12	TSH-R1120	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T78)	1987. 6. 23	18.1-29.2 (23.7)	12.7-22.6 (17.3)	1.0-2.1 (1.5)	18-32 (23.5)			
13	TSH-R1123	クロカンバ (<i>R. costata</i>)	接 種 (T84)	1991. 11. 7	18.0-26.3 (21.3)	15.1-20.9 (17.9)	0.3-2.3 (1.7)	24-34 (23.4)			
14	TSH-R1127	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T109)	1988. 4. 20	16.6-21.4 (18.3)	13.8-18.5 (15.7)	0.6-1.1 (0.9)	35-44 (38.1)			
15	TSH-R1128	<i>R. cathartica</i>	接 種 (T109)	1988. 4. 20	14.5-21.5 (18.1)	13.1-18.5 (15.1)	0.5-1.2 (0.8)	37-50 (42.6)			
16	TSH-R1130	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T110)	1987. 6. 20	15.3-21.4 (18.3)	13.9-18.0 (15.8)	0.6-1.4 (0.9)	33-45 (36.1)			
17	TSH-R1132	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T116)	1978. 9. 11	14.1-22.4 (17.8)	11.3-18.3 (14.6)	0.3-2.2 (1.2)	15-26 (22.5)			
18	TSH-R1133	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	接 種 (T116)	1978. 8. 29	15.3-22.2 (17.9)	12.6-17.7 (14.8)	0.7-1.6 (1.1)	17-23 (20.3)			
19	TSH-R1136	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T123)	1989. 3. 30	17.1-24.3 (20.4)	13.7-19.8 (17.0)	0.6-1.2 (0.9)	16-35 (27.6)			
20	TSH-R1138	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接 種 (T124)	1987. 7. 24	19.1-24.7 (22.0)	16.5-22.4 (19.0)	0.6-1.5 (1.1)	15-32 (24.7)			
21	TSH-R1140	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	接 種 (T134)	1992. 6. 8	15.8-21.2 (18.2)	13.4-16.9 (15.2)	1.0-2.2 (1.4)	21-33 (25.9)			

1) TSH: 京大大学植物病理学及園学研究室標本庫, SAPA: 北海道大学農学部植物病理学教室標本庫. 2) 接種試験による結果得られた標本については“接種”とし、()内に接種種となった冬孢子(T)の観察標本番号を示した。

表6. さび胞子形態観察結果 (2)

試料 番号	標本所在地 ⁽¹⁾ 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地 ⁽²⁾	採集日	長径 (μm)		短径 (μm)		被膜 (μm)		疣密度 (個数/6.25 μm ²) 範囲 (平均)
					範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)			
22	TSH-R1142	クロツバラ (<i>R. davurica</i>)	接 壤 (T142)	1992. 6. 12	15. 3-19. 7(17. 2)	12. 9-16. 6(15. 1)	0. 8-1. 4(1. 1)	27-39(28. 7)			
		var. <i>nipponica</i>)									
23	ISH-R1143	<i>R. cathartica</i>	接 壤 (T142)	1992. 6. 12	18. 7-27. 2(22. 0)	14. 0-20. 1(17. 4)	0. 8-2. 0(1. 4)	21-37(28. 1)			
24	TSH-R1144	クロカンバ (<i>R. costata</i>)	接 壤 (T142)	1992. 6. 12	14. 8-20. 1(17. 7)	13. 2-17. 4(15. 2)	0. 8-1. 6(1. 1)	25-40(28. 2)			
25	TSH-R953	クロツバラ (<i>R. davurica</i>)	接 壤	1982. 6. 6	13. 7-20. 6(22. 2)	15. 7-21. 4(18. 8)	0. 9-1. 7(1. 3)	24-33(28. 6)			
		var. <i>nipponica</i>)									
26	SAPA-1	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	北海道	1937. 8. 12	17. 3-27. 3(22. 1)	13. 8-20. 5(16. 8)	0. 9-1. 9(1. 4)	27-41(32. 2)			
27	SAPA-2	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	北海道	1896. 6. 10	13. 0-20. 8(17. 2)	11. 1-16. 9(13. 7)	0. 8-1. 8(1. 3)	32-43(36. 7)			
28	SAPA-3	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	北海道	1895. 5. 20	14. 0-20. 9(17. 0)	10. 7-16. 1(17. 0)	0. 9-1. 7(1. 2)	31-53(39. 8)			
29	SAPA-4	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	北海道	1900. 6.	14. 3-20. 5(17. 3)	13. 0-17. 5(14. 9)	0. 9-1. 6(1. 2)	39-60(47. 5)			
30	SAPA-5	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	北海道	1897. 6. 11	15. 8-22. 8(18. 9)	13. 2-17. 8(15. 3)	0. 9-1. 5(1. 2)	30-44(38. 7)			
31	SAPA-6	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	青森県	1895. 6. 25	15. 1-20. 6(17. 8)	13. 2-17. 9(16. 0)	0. 9-1. 7(1. 2)	28-42(34. 6)			
32	SAPA-7	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	岩手県	1903. 6. 18	14. 8-22. 2(18. 4)	12. 4-20. 0(16. 3)	0. 8-1. 8(1. 3)	20-27(24. 6)			
33	SAPA-8	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	青森県	1897. 6. 19	17. 4-25. 2(20. 9)	15. 3-24. 4(19. 0)	1. 0-1. 9(1. 4)	16-29(21. 8)			
34	SAPA-9	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	栃木県	1895. 6. 26	17. 3-25. 1(20. 8)	15. 0-22. 7(18. 1)	0. 8-1. 9(1. 4)	18-29(22. 1)			
35	SAPA-10	イソノキ (<i>R. crenata</i>)	新潟県	1900. 7.	15. 1-23. 5(19. 5)	12. 5-19. 6(16. 1)	0. 9-2. 1(1. 4)	20-27(23. 3)			
36	SAPA-11	<i>Rhamnus</i> sp.	不 明	?	22. 4-31. 7(26. 3)	19. 0-28. 5(23. 1)	1. 5-2. 4(1. 9)	16-24(19. 5)			
37	SAPA-12	ネコノチ子 (<i>Rhamnella</i> <i>frangioides</i>)	熊本県	1908. 6. 11	18. 6-27. 5(23. 0)	13. 9-19. 0(16. 1)	1. 1-2. 2(1. 6)	14-28(21. 1)			
38	SAPA-13	<i>Rhamnus</i> sp.	不 明	?	15. 9-27. 4(21. 6)	13. 8-19. 9(17. 2)	1. 2-2. 8(1. 9)	19-29(24. 8)			
39	TSH-R954	クロカンバ (<i>R. costata</i>)	長野県	1889. 6. 22	16. 9-23. 6(19. 4)	13. 3-21. 8(17. 5)	0. 7-1. 4(1. 1)	28-41(28. 4)			
40	TSH-R955	クロツバラ (<i>R. davurica</i>)	長野県	1991. 7. 7	16. 7-23. 0(19. 9)	15. 4-18. 6(17. 0)	0. 6-1. 2(0. 6)	23-35(26. 7)			
		var. <i>nipponica</i>)									
41	TSH-R956	クロツバラ (<i>R. davurica</i>)	長野県	1991. 7. 9	18. 1-23. 8(20. 4)	15. 6-19. 9(17. 6)	0. 7-1. 5(1. 0)	23-33(28. 4)			
		var. <i>nipponica</i>)									
42	TSH-R957	クロツバラ (<i>R. davurica</i>)	長野県	1991. 7. 7	17. 8-22. 4(20. 0)	15. 3-19. 0(17. 4)	0. 8-1. 5(1. 1)	23-38(28. 6)			
		var. <i>nipponica</i>)									
43	TSH-R958	クロツバラ (<i>R. davurica</i>)	長野県	1991. 7. 7	16. 9-25. 0(21. 1)	14. 5-19. 9(16. 9)	0. 6-1. 2(1. 0)	19-37(23. 3)			
		var. <i>nipponica</i>)									
44	TSH-R959	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	長野県	1991. 7. 8	15. 2-22. 4(18. 2)	13. 8-18. 4(15. 1)	0. 7-1. 7(1. 1)	22-29(24. 7)			
45	TSH-R960	クロウメモドキ (<i>R. japonica</i>)	長野県	1991. 7. 8	15. 6-20. 1(17. 3)	12. 2-16. 3(14. 3)	0. 6-1. 2(0. 6)	19-34(28. 7)			
46	TSH-R961	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	長野県	1991. 7. 7	17. 1-25. 1(20. 2)	13. 7-20. 8(16. 6)	0. 9-1. 8(1. 2)	21-34(25. 7)			

表5. さび胞子形態観察結果 (3)

試料 番号	標本所在地 ⁽¹⁾ 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地 ⁽²⁾	採果日	長さ (μm)		短径 (μm)		被膜 (μm)		疣密度 (個数/6.25 μm ²) 範囲 (平均)
					範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)			
47	TSH-R1146	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接種 (T132)	1992. 8. 1	17. 2-24. 2(20. 5)	15. 6-20. 8(17. 6)	0. 8-1. 4(1. 0)	23-29(25. 1)			
48	TSH-R1149	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接種 (T128)	1992. 8. 1	17. 6-24. 5(21. 3)	17. 4-22. 7(19. 5)	0. 8-1. 6(1. 2)	25-31(26. 7)			
49	ISH-R1151	クロツバラ (<i>R. davurica</i> var. <i>nipponica</i>)	接種 (T82)	1992. 8. 1	18. 7-26. 8(21. 9)	17. 4-21. 9(19. 2)	0. 8-1. 6(1. 2)	23-35(27. 5)			
50	TSH-R1152	クロウメモドキ (<i>R. Japonica</i>)	接種 (T82)	1992. 8. 1	18. 6-27. 0(22. 8)	15. 9-23. 2(19. 7)	1. 0-1. 8(1. 4)	25-32(28. 5)			
51	TSH-R1124	クマヤナギ (<i>B. racemosa</i>)	接種 (T84)	1991. 5. 25	14. 6-19. 9(17. 0)	13. 4-17. 4(15. 3)	0. 7-1. 2(0. 9)	17-30(23. 3)			
52	TSH-R1102	<i>R. cathartica</i>	接種 (T8)	1992. 4. 25	17. 3-27. 5(22. 4)	15. 9-20. 5(18. 0)	0. 8-1. 4(1. 0)	38-50(44. 2)			

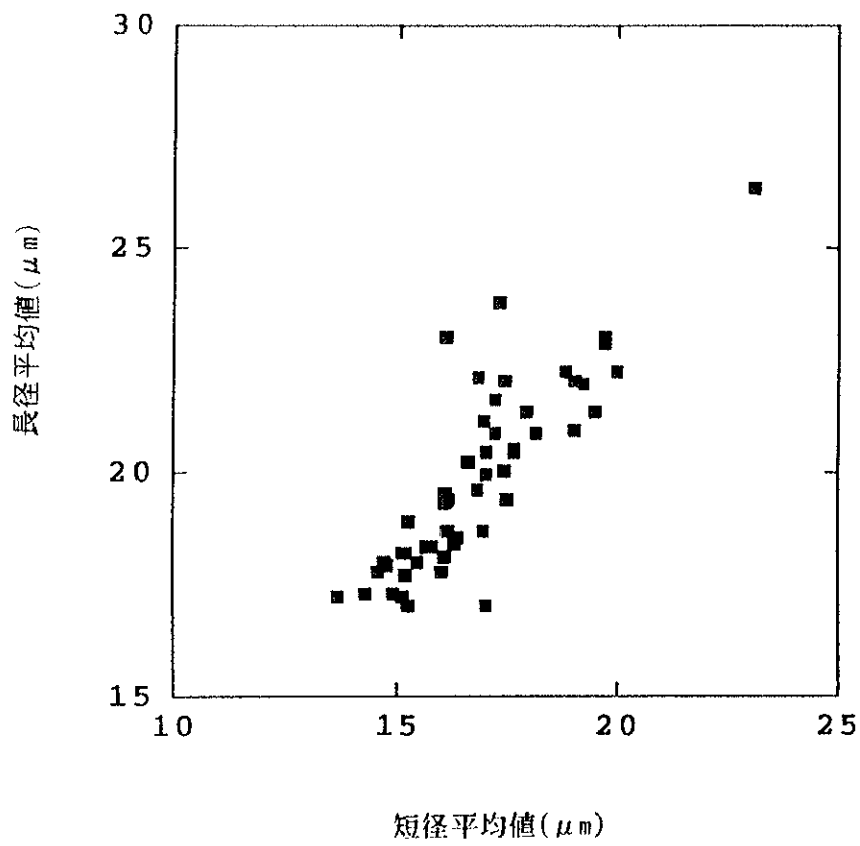


図1. さび孢子長径および短径平均値の比較
(1プロットは1標本を示す)

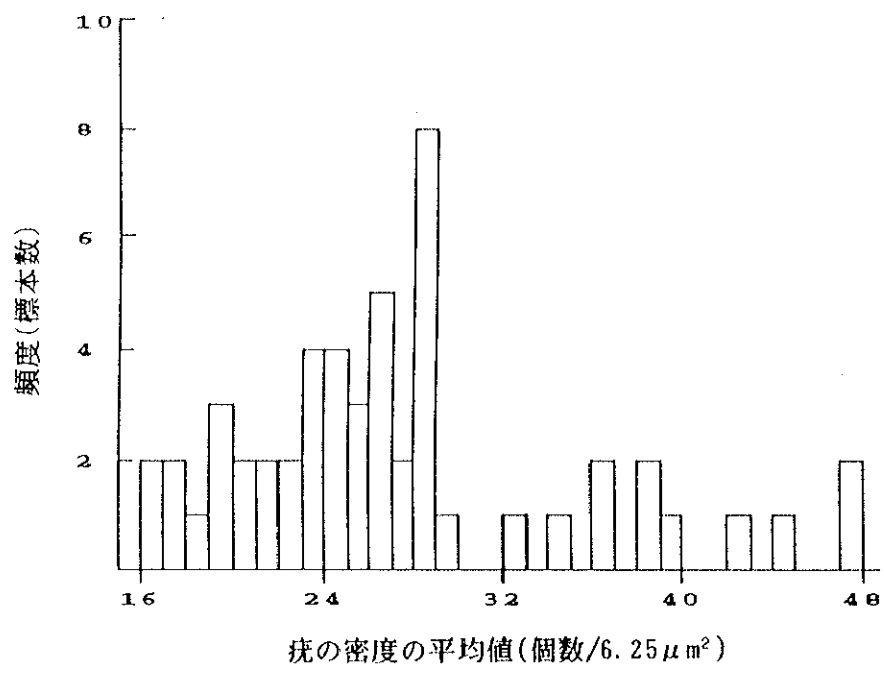


図2. さび胞子疣の密度の頻度

3) 考察

本研究において、さび孢子の形態を比較した結果、接種試験で得られた標本を基に比較した場合、大型であるものはヤマアワ、クサヨシをそれぞれ夏孢子・冬孢子世代宿主とする菌についてよく観察され、小型であるものはヤマカモジグサ、コウボウ、コメガヤをそれぞれ夏孢子・冬孢子世代宿主とする菌に観察されたが、他の植物上の菌ではそれらの中間的な大きさを示すものも多く、さび孢子の大きさ基づく明らかな類別はできなかつた。一方、さび孢子の表面構造については、いずれの標本も疣型(Verrucose)(Sato and Sato, 1982)であり、標本間において特に形態上の相違は認められなかつた。次に疣の密度について比較したところ、標本間で違いが認められたため詳細に検討したところ、単位面積当り37個から60個で平均30個以上のものと、単位面積当り11個から41個で平均30個未満のもの(図版 4-5~8)とで類別されうることが明らかとなった。特に、疣の密度が大きいものはエンバクおよびコウボウをそれぞれ夏孢子・冬孢子世代宿主とする菌であった(図版 4-1~4)。さらに、接種試験で得られた標本間で詳細に比較検討したところ、この形質が宿主植物の違いや環境要因の違いに影響されるとは考え難く、さび孢子表面の疣の密度は分類形質として用いることが可能であると考えられる。さび孢子表面の疣の密度については、日本産 *Coleosporium* 属菌の分類においても分類形質として用いられている(Kaneko, 1981)。

日本産冠さび病菌のさび孢子の表面に認められる疣状構造の形態については、Sato and Sato(1982)による Verrucose 型に相当し違いは認められなかつた。Savile(1973)はカヤツリグサ科(Cyperaceae)、イグサ科、イネ科を夏孢子・冬孢子世代宿主とする *Puccinia* および *Uromyces* 属菌152種のさび孢子の表面構造について観察している。そして、単純な疣状構造が孢子全面を覆う Type 1、大きさの異なる疣状構造が二帯に分かれている Type 2、単純な疣状構造の中に小型のプラグ様構造の疣を多数有する Type 3、単純な疣状構造(あるいは二帯に分かれる)の

中に大小のプラグ様構造の疣をわずかに有する Type 4、単純な疣状構造から大小の疣によって二帯に分かれ、さらにその中に大型のプラグ様構造の疣をわずかに有する Type 5 に類別している。Puccinia coronata については、R. alnifolia、R. cathartica、R. frangula、R. pumila、R. purshiana、Shepherdia 属植物上のさび胞子計30点について観察を行っている。その結果、ヨーロッパに分布するクロウメモドキ属植物上の菌については Type 1、北アメリカに分布するクロウメモドキ属植物上の菌については Type 2 が優占して認められるとしている。また、Shepherdia 属植物上の菌については Type 1 であるとしている。本研究における観察の結果、日本産の冠さび病菌については全て Type 1 であり、形態学的には北アメリカよりもヨーロッパに分布する菌に類似しているものと思われる。

2. 夏孢子・冬孢子世代

本実験では、日本産冠さび病菌の夏孢子・冬孢子世代における分類形質を検討することを目的とし、野外あるいは接種試験で得られた計199点の標本を用いて形態観察を行った。そして、それらの形態的形質の違いに基づき、夏孢子世代および冬孢子世代の類別を行った。

1) 材料および方法

・観察標本

夏孢子世代については54点の標本を用いた。このうちの10点は、担子孢子接種の結果得られたさび孢子による戻し接種の結果獲得したものである。冬孢子世代については145点の標本を用いた。このうち、北海道大学農学部植物病理学教室標本庫(SAPA)より借用した46点の標本には、Ito(1909)が命名記載した *Puccinia brevicornis*、*P. epigejos*、*P. hierochloae*、*P. pertenuis*、*P. rangiferina*のタイプ標本が含まれている。また、自然界での形態的変異や異なった環境条件下での形態的変異についても検討するため、同一採集地において1987年から1992年の間に継続的に採集した同一宿主上の標本や、夏孢子世代の発生が認められる罹病植物株を採集し、その後グロースチャンバー(20℃・16時間照明)にて維持管理し、その結果形成し得た冬孢子世代の標本についても観察を行った。

・観察方法

光学顕微鏡による夏孢子および冬孢子の観察は、胞子をラクトフェノールで封入し作製したプレパラートを用いた。夏孢子の発芽孔は、スライドガラス上で胞子を乳酸中に懸濁させ煮沸した後、ラクトフェノール・コットンブルーで染色し観察した。胞子堆の形態観察は、標本を-30℃下で樹脂包埋し凍結させ、凍結ミクロ

トーム(サクラコールドトーム CM-50)で厚さ15 μ mの切片を作製し、乳酸で封入しプレパラートを作製し行った。

走査型電子顕微鏡による孢子表面構造の観察は、両面粘着テープを貼った試料台上に孢子を付着させた後、イオンコーター(エイコー IB-3型)で金蒸着した試料を走査型電子顕微鏡(日立 S-430型)で検鏡することで行った。夏孢子表面の刺状構造の密度は、スケールを用いて5 \times 5 μ m内の刺の数を測定することで行った。孢子の各部分の形態測定は画像解析装置(オリンパス CIA-102)を用いて行った。夏孢子については長径、短径、被膜の厚さを、冬孢子については長径(冠状突起は除く)、最長冠状突起の長さ、上室・下室の長径と短径、先端部の被膜の厚さ、側部の被膜の厚さ、孢子柄の長さを測定した。さらに、先端の冠状突起数についても光学顕微鏡下で測定をおこなった。なお、冬孢子の測定部位については図3に示した。

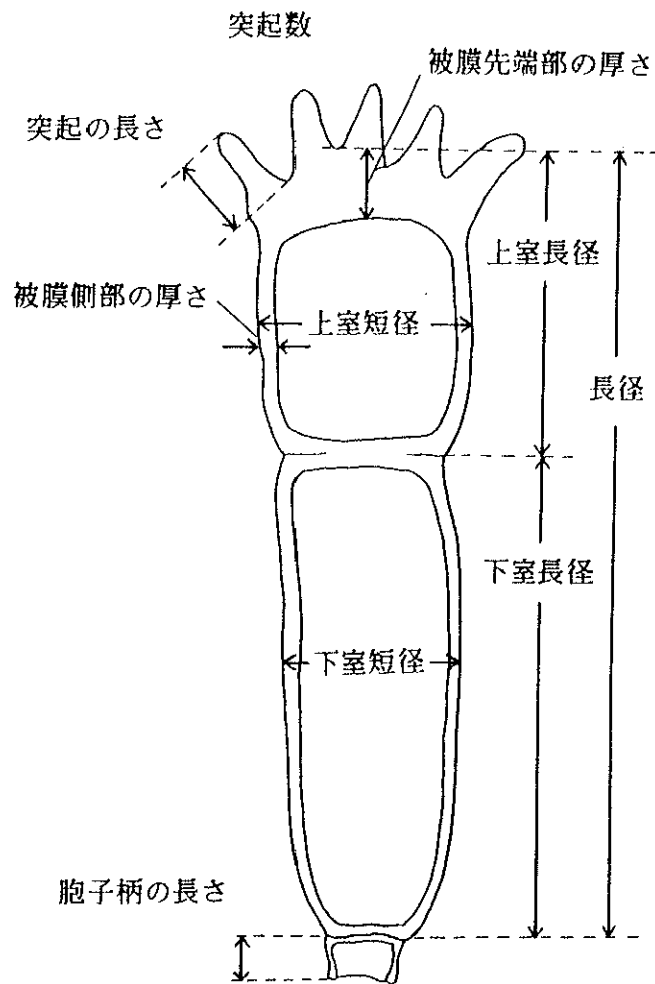


図3. 冬胞子の測定部位

2) 結果

・夏孢子世代

夏孢子堆の形成位置はほとんどの標本上では葉表面に形成されていた。しかし、夏孢子堆が葉の両面に形成されているものもクサヨシ上の標本で認められた。また、葉裏および葉鞘に夏孢子堆を形成するものがエンバク上の標本で認められた(図版 1-1)。夏孢子堆は表皮下に形成され、裂開すると黄色で円形あるいは長楕円形となり、多くの標本では孢子堆中に周辺糸状体が認められた(図版 5-2, 3)。その形状は棍棒形あるいは長棍棒形であったが、クサヨシ上の標本には隔壁を有する糸状体やノガリヤス上の標本には頭状の糸状体も観察された。一方、エンバク上の標本では夏孢子堆の周辺糸状体はほとんど認められなかった(図版 5-1)。

夏孢子は全ての標本で球形または亜球形で刺状の表面構造を有していた。孢子の大きさについては、最小のもので $12.4-21.8 \times 9.9-19.3 \mu\text{m}$ (長径平均値 $15.8 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $13.7 \mu\text{m}$)(試料番号 38)から、最大のもので $26.2-38.0 \times 18.4-29.7 \mu\text{m}$ (長径平均値 $30.7 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $24.5 \mu\text{m}$)(試料番号 25)の孢子が観察された(表7)。標本内での最大値と最小値の差が最も大きいもので $15 \mu\text{m}$ (試料番号 31)であり、小さいもので $4 \mu\text{m}$ (試料番号 51)であったが、多くは $10 \mu\text{m}$ 前後の変異であり、標準偏差は1から $3 \mu\text{m}$ という値であった。観察標本全てについての孢子長径および短径の平均値を比較すると図4のようになり、夏孢子の長径が $30 \mu\text{m}$ 以上に達し、その平均値が $20 \mu\text{m}$ 以上であったものは、主にエンバク、ノガリヤス、ヤマアワ上の標本に認められた。一方、夏孢子が小型で、長径の平均値が $20 \mu\text{m}$ 以下であるものは、ヤマカモジグサ、コメガヤ上の標本に認められ、大きさにより次のように2つのグループに類別された。

夏孢子の大きさによる類別

・夏孢子小型： $13.8-24.4 \times 9.9-22.1 \mu\text{m}$ 、長径平均 $20 \mu\text{m}$ 未満、短径平均 $17 \mu\text{m}$

未満.

試料番号 13-20, 26, 41-43, 48

・夏孢子大型: $16.0-38.0 \times 13.9-30.2 \mu\text{m}$, 長径平均 $20 \mu\text{m}$ 以上, 短径平均 $17 \mu\text{m}$ 以上.

試料番号 1-12, 21-25, 27-40, 44-47, 49-54.

夏孢子の被膜の厚さおよび孢子表面の刺状構造の形状と密度については、標本間で差異は認められなかった。夏孢子の発芽孔は不明瞭で非常に観察し難く、全ての標本について詳細に検討することはできなかったが、観察した標本においては全て散在していた。その数については、1孢子当り最大14個の発芽孔を有するものがエンバク上の標本の夏孢子に認められた(試料番号 11)。多くの標本では1孢子当り4-10個の発芽孔が観察された。

以上のように、夏孢子世代の形態観察の結果、標本間での差異が認められたのは夏孢子の大きさと夏孢子堆中の周辺糸状体の有無であったが、この2つの形質に基づいて標本を類別すると以下ようになる。

グループ 1: 周辺糸状体ないかあるいまれ, 夏孢子大型

試料番号 1-11

グループ 2: 周辺糸状体あり, 夏孢子大型

試料番号 12, 21-25, 27-36, 39, 40, 44, 45, 47, 49, 50

グループ 3: 周辺糸状体あり, 夏孢子小型

試料番号 13-20, 26, 37, 38, 41-44, 46, 48

表7. 夏孢子形態観察結果 (1)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地	採集日	長径 (μm)		短径 (μm)		被膜 (μm)	
					範圍 (平均)	範圍 (平均)	範圍 (平均)	範圍 (平均)		
1	TSH-R1103	エンバク (<i>Avena sativa</i>)	接 種 (A1, T8)	1992.3.20	18.9-30.8(23.4)	17.0-27.9(21.0)	0.8-1.7(1.2)			
2	TSH-R962	エンバク (<i>A. sativa</i>)	鹿児島県	1933.6.12	20.0-27.3(23.5)	13.9-19.7(17.6)	1.0-1.8(1.3)			
3	TSH-R963	エンバク (<i>A. sativa</i>)	埼玉県	1992.4.30	21.0-29.5(23.5)	17.7-22.4(20.1)	0.8-1.7(1.1)			
4	TSH-R964	エンバク (<i>A. sativa</i>)	茨城県	1991.7.1	20.8-32.5(28.0)	19.3-28.7(24.3)	1.2-2.5(1.8)			
5	SAPA-14	エンバク (<i>A. sativa</i>)	北海道	1907.10.6	21.7-33.5(27.2)	17.2-28.5(22.6)	0.8-2.5(1.6)			
6	SAPA-15	エンバク (<i>A. sativa</i>)	熊本県	1904.7.2	20.7-30.0(24.3)	17.0-24.7(21.3)	1.2-2.9(2.1)			
7	SAPA-16	カラスムギ (<i>A. fatua</i>)	不 明	1903.5.27	18.7-26.9(24.3)	18.7-24.3(21.3)	1.3-2.9(1.8)			
8	SAPA-17	エンバク (<i>A. sativa</i>)	北海道	1907.10.27	19.5-30.8(24.7)	16.9-30.2(22.3)	0.9-2.6(1.6)			
9	TSH-R965	エンバク (<i>A. sativa</i>)	長野県	1988.9.24	20.1-29.2(24.3)	16.6-23.7(19.7)	0.6-1.9(1.1)			
10	TSH-R966	エンバク (<i>A. sativa</i>)	長野県	1989.10.7	20.0-28.4(25.0)	18.5-23.8(21.0)	0.7-1.9(1.3)			
11	TSH-R967	エンバク (<i>A. sativa</i>)	東京都	1987.5.27	22.4-35.1(28.4)	17.6-27.2(23.0)	0.9-2.1(1.4)			
12	TSH-R968	コヌカグサ (<i>Agrostis alba</i>)	長野県	1991.9.19	17.2-24.5(20.9)	15.1-21.3(17.6)	1.0-1.7(1.3)			
13	TSH-R1109	ヤマカモジグサ (<i>Brachypodium sylvaticum</i>)	接 種 (A4, T19)	1979.7.21	15.7-23.7(19.3)	13.0-19.3(15.7)	0.8-1.8(1.3)			
14	TSH-R969	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1991.10.24	15.9-21.0(18.1)	11.0-16.7(13.9)	0.8-1.7(1.1)			
15	TSH-R970	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1990.3.17	17.4-22.7(19.6)	11.8-17.0(14.4)	0.6-1.3(1.1)			
16	TSH-R971	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1990.3.17	15.8-20.2(17.9)	12.8-15.9(14.6)	0.8-1.3(1.1)			
17	TSH-R972	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	福島県	1991.11.2	16.0-20.6(18.4)	11.7-15.7(13.3)	0.7-1.2(0.9)			
18	TSH-R973	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1989.9.25	15.1-21.5(17.5)	12.2-15.9(13.8)	0.9-2.0(1.3)			
19	TSH-R974	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1991.10.3	13.8-24.4(17.5)	11.5-15.3(13.6)	0.6-2.3(1.3)			
20	TSH-R1117	ノガリヤス (<i>Calamagrostis arundinacea</i>)	接 種 (A10, T51)	1977.9.2	14.8-20.1(18.1)	12.8-18.7(16.2)	0.7-2.1(1.4)			
21	TSH-R975	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i>)	福島県	1991.11.2	26.1-29.8(27.7)	17.6-19.8(18.3)	1.2-1.8(1.5)			
22	TSH-R976	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i>)	山梨県	1991.11.30	20.9-30.6(26.3)	15.4-26.1(20.8)	0.6-1.4(0.9)			
23	TSH-R977	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i>)	山梨県	1991.11.30	22.8-32.0(27.7)	18.8-26.8(23.5)	0.6-1.8(1.1)			
24	TSH-R978	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i>)	山梨県	1991.11.30	20.3-32.5(26.5)	16.9-25.7(20.3)	0.6-1.5(1.1)			

1) TSH: 筑波大学植物病理学及菌学研究室標本庫, SAPA: 北海道大学農学部植物病理学教室標本庫. 2) 接種試験による結果得られた標本については“接種”とし、()内に接種源となった夏孢子(A)あるいは夏孢子(U)の観察標本番号およびその由来となる冬孢子(T)の標本観察番号を示した。

表7. 夏孢子形態観察結果 (2)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地 ²⁾	採集日	長径 (μm)		短径 (μm)		被膜 (μm)	
					範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)		
25	TSH-R1155	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	接 種 (U9)	1989.9.7	26.2-38.0(30.7)	18.4-29.7(24.5)	1.2-2.7(1.8)			
26	TSH-R979	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	茨城県	1989.9.25	14.8-20.5(17.5)	12.9-19.0(15.0)	0.7-2.0(1.3)			
27	TSH-R980	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	長野県	1989.10.7	24.5-37.0(30.5)	19.2-29.5(24.7)	1.0-2.7(1.7)			
28	TSH-R1119	ヤマアワ (<i>C. epigeios</i>)	接 種 (A11, T77)	1989.3.20	18.5-31.2(25.3)	15.6-23.8(20.5)	0.9-2.5(1.5)			
29	TSH-R1121	ヤマアワ (<i>C. epigeios</i>)	接 種 (A12, T78)	1988.6.29	17.5-30.8(23.7)	13.9-23.7(19.4)	0.8-2.6(1.5)			
30	TSH-R981	ヤマアワ (<i>C. epigeios</i>)	長野県	1992.4.30	22.6-30.1(25.8)	19.0-23.8(21.7)	0.9-1.9(1.2)			
31	SAPA-18	ヤマアワ (<i>C. epigeios</i>)	北海道	1895.8.8	20.6-35.4(29.0)	18.5-31.1(24.2)	1.2-4.0(2.2)			
32	TSH-R982	ヤマアワ (<i>C. epigeios</i>)	長野県	1991.10.3	21.2-31.5(26.3)	19.0-24.6(21.8)	0.9-2.2(1.5)			
33	ISH-R1125	ヒメノガリヤス (<i>C. hakonensis</i>)	接 種 (A13, T84)	1991.12.5	18.1-23.3(20.8)	17.1-20.8(19.1)	1.0-2.2(1.7)			
34	ISH-R983	ヒメノガリヤス (<i>C. hakonensis</i>)	福島県	1991.11.3	21.1-28.9(25.0)	18.2-24.2(21.4)	1.0-1.7(1.3)			
35	ISH-R984	ヒメノガリヤス (<i>C. hakonensis</i>)	茨城県	1991.10.3	22.2-33.1(26.2)	18.8-25.0(21.5)	1.0-2.5(1.6)			
36	TSH-R985	オニクシノケグサ (<i>Festuca arundinacea</i>)	茨城県	1991.10.3	18.8-27.8(23.1)	15.3-20.8(18.4)	0.6-2.3(1.4)			
37	ISH-R1129	コウボウ (<i>Hierochloa bungeana</i>)	接 種 (A14, T109)	1989.4.20	21.1-28.4(23.8)	16.0-20.8(17.5)	0.9-1.8(1.2)			
38	ISH-R1131	コウボウ (<i>H. bungeana</i>)	接 種 (A16, T110)	1987.7.1	17.6-29.5(22.6)	15.6-21.0(18.2)	0.6-2.0(1.1)			
39	ISH-R986	コウボウ (<i>H. bungeana</i>)	茨城県	1990.3.10	20.8-31.4(23.6)	15.0-21.2(18.0)	0.7-1.6(1.2)			
40	ISH-R987	コウボウ (<i>H. bungeana</i>)	茨城県	1989.9.12	18.7-26.5(22.4)	15.2-19.9(18.1)	0.7-1.8(1.1)			
41	TSH-R1134	コメガヤ (<i>Melica nutans</i>)	接 種 (A17, T116)	1978.10.23	14.7-21.3(17.0)	12.3-16.9(14.7)	0.4-2.1(1.2)			
42	TSH-R988	コメガヤ (<i>M. nutans</i>)	富山県	1990.11.11	16.5-23.2(19.7)	12.7-18.0(15.8)	0.7-1.4(1.1)			
43	TSH-R989	コメガヤ (<i>M. nutans</i>)	鳥取県	1989.5.8	13.7-20.4(17.4)	12.4-16.2(14.4)	0.7-2.1(1.1)			
44	TSH-R1137	クサヨシ (<i>Phalaris arundinacea</i>)	接 種 (A19, T123)	1989.5.18	19.6-35.2(22.1)	13.8-22.1(18.4)	0.8-2.1(1.3)			
45	TSH-R990	クサヨシ (<i>P. arundinacea</i>)	長野県	1989.10.7	20.0-26.5(23.5)	18.0-22.0(19.6)	0.7-2.1(1.3)			
46	TSH-R991	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	富山県	1990.11.10	19.0-22.9(20.6)	16.0-19.5(17.7)	0.7-1.4(1.0)			
47	TSH-R992	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	山梨県	1991.11.30	22.9-31.1(27.1)	17.7-25.8(22.2)	0.7-1.5(1.1)			
48	TSH-R993	ヤマカモグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1991.10.31	14.6-19.7(17.8)	12.9-16.9(14.2)	0.5-1.1(0.9)			
49	TSH-R994	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	茨城県	1991.10.31	18.6-30.9(24.0)	15.8-26.8(20.3)	1.0-1.5(1.3)			
50	TSH-R995	ヒメノガリヤス (<i>C. hakonensis</i>)	長野県	1991.9.6	20.3-29.4(24.0)	17.0-23.1(20.4)	0.7-1.5(1.0)			

表7. 夏孢子形態観察結果 (3)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地 ²⁾	採集日	長径 (μm)		短径 (μm)		波膜 (μm)	
					範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)	範囲 (平均)		
51	TSH-R1147	クサヨシ (<i>P. arundinacea</i>)	接 種 福 島 種	1992.8.1	20.0-23.7(21.7)	17.6-21.4(19.7)	0.7-1.4(1.1)			
52	TSH-R996	クサヨシ (<i>P. arundinacea</i>)	接 種 福 島 種	1991.11.4	16.0-26.8(22.2)	14.7-19.5(17.1)	0.7-1.5(1.1)			
53	TSH-R1150	クサヨシ (<i>P. arundinacea</i>)	接 種 福 島 種	1992.8.7	19.6-23.5(21.3)	16.7-21.5(19.1)	0.7-1.4(1.1)			
54	TSH-R1153	ヤマアヲ (<i>C. epigeios</i>)	接 種 福 島 種	1992.8.7	21.3-27.7(24.5)	18.8-24.4(21.6)	0.9-1.6(1.2)			

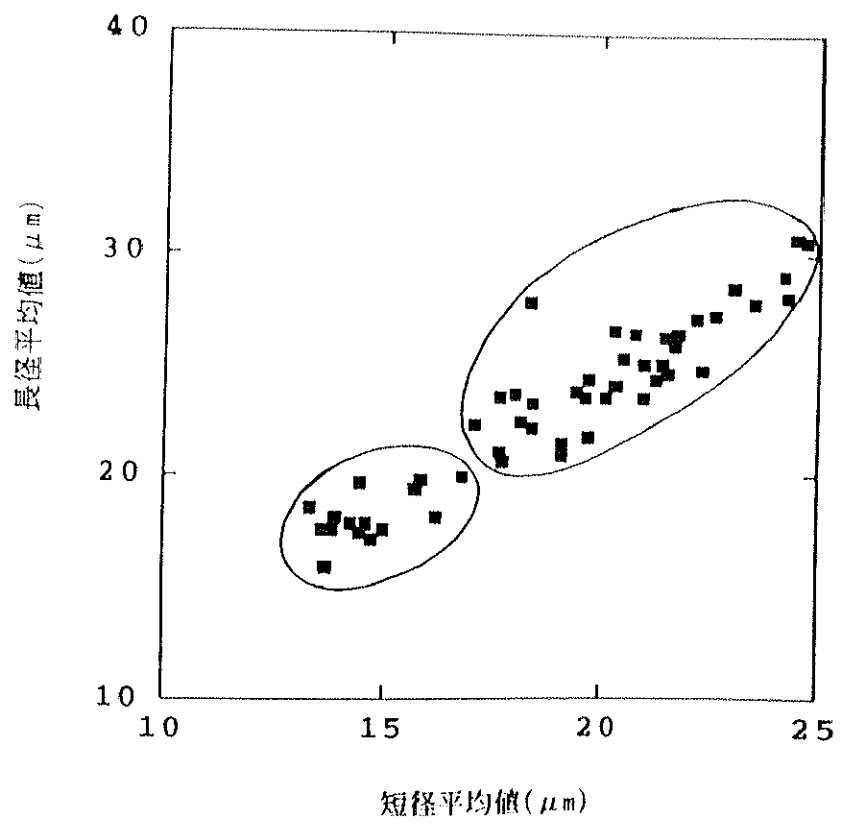


図4. 夏胞子長径および短径平均値の比較
(1プロットは1標本を示す)

・冬胞子世代

エンバク、アオカモジグサ、コヌカグサ、ヤマカモジグサ、ノガリヤス、ヤマアワ、オニノガリヤス、ヒメノガリヤス、イワノガリヤス、オニウシノケグサ、コウボウ、ネズミムギ、コメガヤ、クサヨシ、ハネガヤを宿主とする計145点の標本について観察を行った。

冬胞子堆の形成位置はアオカモジグサ、コヌカグサ、ヤマカモジグサ、ヤマアワ、オニウシノケグサ、コウボウ、ネズミムギ、コメガヤ、ハネガヤ上の標本は主に葉表面で、エンバク(図版 1-2)、ノガリヤス、オニノガリヤス、ヒメノガリヤス、イワノガリヤス上の標本は主に葉裏面であった。また、クサヨシ上の標本では葉表面および裏面にはほぼ同様に冬胞子堆の形成が認められた。冬胞子堆は楕円形から長楕円形、あるいは線状に形成され、褐色から黒褐色であった。

成熟時の冬胞子堆の状態を観察したところ、多くの標本では裸出していたが、エンバク上の標本は表皮下に形成されていた。冬胞子堆中の周辺系状体については、エンバク上の標本に系状体が顕著に観察され、それによって冬胞子堆は仕切られた状態で形成されていた(図版 6-1)。また、クサヨシあるいはオニウシノケグサ上の標本の冬胞子堆にも周辺系状体が認められるものがあったが、それは極めてわずかであった。その他の標本では周辺系状体は認められなかった(図版 6-2, 3)。

冬胞子の大きさについては、最小のものでは $27.7-44.3 \times 10.3-17.5 \mu\text{m}$ (長径平均値 $35.9 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $12.4 \mu\text{m}$)(試料番号 121)から、最大のもので $48.7-105.6 \times 9.5-18.1 \mu\text{m}$ (長径平均値 $80.4 \mu\text{m}$ 、短径平均値 $14.7 \mu\text{m}$)(試料番号 72)のものまで観察された(表8)。冬胞子の短径については標本間での有意な差異はなかったが、長径については標本間で差異があり、また、多くの標本で変異に幅があった。最も小型であった冬胞子長径は $14.0 \mu\text{m}$ であり、ヤマカモジグサ上の標本に認められた(試料番号 19)。また、長径が $114.0 \mu\text{m}$ の胞子が観察され、さらに変異

幅が $60\mu\text{m}$ を超え、標準偏差が $16.1\mu\text{m}$ と最も大きな値を示したものはヤマアワ上の標本に観察された(試料番号 75)。また、長径平均値が $70\mu\text{m}$ を超える冬胞子はノガリヤス、ヤマアワ、ヒメノガリヤスなどのノガリヤス属(*Calamagrostis*)植物上の標本に認められた。冬胞子の長径については多くの標本で変異が幅広いものであったが、長径が短くその変異の幅も狭いものも認められた。観察した全ての標本について、冬胞子の長径平均値と変異幅の関係を示すと図5のようになり、冬胞子長径平均値が $34.9\mu\text{m}$ から $44.1\mu\text{m}$ で、変異幅が $14.7\mu\text{m}$ から $29.0\mu\text{m}$ のものが1つの集団を形成し、それらの多くはコメガヤ上の標本であった。その集団を小型とし、それ以外の長径平均値が $44.2\mu\text{m}$ から $80.4\mu\text{m}$ で、変異幅が $17.7\mu\text{m}$ から $66.3\mu\text{m}$ の集団を大型とすると、冬胞子は次のような2つのグループに類別された。

冬胞子の大きさによる類別

- ・冬胞子小型： $26.5-56.7\times 10.3-20.6\mu\text{m}$ ，長径平均値 $34.9-44.1\mu\text{m}$ ，変異幅 $14.7-29.0\mu\text{m}$ 。

試料番号 45, 92, 113-121.

- ・冬胞子大型： $(14-)26.1-100.0(-114)\times 7.8-26.8\mu\text{m}$ ，長径平均 $44.2-80.4\mu\text{m}$ ，変異幅 $17.7-66.3\mu\text{m}$ 。

試料番号 1-44, 46-91, 93-112, 122, 123-145.

冬胞子先端の冠状突起数および最長突起の長さについて測定した結果、突起が長く伸長しときには分岐するものが観察された。その最長突起の長さは最大で $30\mu\text{m}$ 以上に達し平均値は $12\mu\text{m}$ 以上であり、ノガリヤスあるいはヒメノガリヤス上の標本に認められた(試料番号 36, 42, 47, 50, 61, 62, 66, 84, 89-91, 93, 137, 140, 142, 143)(図版 8-3, 4)。また、突起が短く先端が鈍頭で、突起数の少ないものも認められ、それらの突起の長さは最大で $11\mu\text{m}$ であり、イワノガリ

ヤス、クサヨシ上の標本に認められた(試料番号 78, 92, 94-98, 122-132, 135) (図版 7-3, 4)。さらに、多数の突起を有するものも認められ、最大18個の突起を有する冬胞子も観察された。なお、それらはアオカモジグサ、ヤマカモジグサ上の標本に顕著に認められた(試料番号 12, 16-35, 37-41, 118, 119, 134)(図版 8-1, 2)。また、クサヨシ、ヤマカモジグサ、ノガリヤスおよびヒメノガリヤス上に寄生する冠さび病菌冬胞子について、継続的に採集あるいはグロースチャンパー内で形成させた冬胞子の冠状突起の形態について比較した結果、それぞれの標本間で有意な形態的変異は認められず、冠状突起の形態は安定していた(表9~12)。

観察した全標本についての突起数と最長突起の長さの平均値の比較を行ったところ、図6に示した4つの集団(A-D)が認められた。集合Aは最長突起が長く突起数は中程度のグループ、集合Bは最長突起の長さは中程度で突起数の多いグループ、集合Cは最長突起が短くその数も少ないグループ、集合Dは最長突起および突起数が共に中程度のグループである(図版 7-1, 2)。また、集合Aに含まれるのはノガリヤスあるいはヒメノガリヤス上の標本であり、集合Bにはヤマカモジグサ上の多くの標本が含まれ、集合Cにはイワノガリヤスおよびクサヨシ上の標本が全て含まれている。集合Dにはヤマカモジグサ、アオカモジグサ、イワノガリヤスおよびクサヨシを除いた植物上の標本が含まれている。すなわち、冬胞子の冠状突起の形態に基づくと、次の4つのグループに類別される。

冬胞子冠状突起の形態による類別

- ・冬胞子最長突起の長さ5.8-31.2 μm 、平均12.3-22.0 μm 、突起数1-11個、平均4.3-6.9個 (集合A)。

試料番号 36, 42, 47, 50, 61, 62, 66, 84, 89-91, 93, 137, 140, 142,

143.

- ・冬胞子最長突起の長さ2.0-15.7 μ m, 平均5.3-8.2 μ m. 突起数1-18個, 平均8.0-11.3個 (集合B).

試料番号 12, 16-35, 37-41, 134.

- ・冬胞子最長突の長さ1.2-11.0 μ m, 平均3.3-6.0 μ m. 突起数0-10個, 平均3.8-5.8個 (集合C).

試料番号 78, 94-98, 122-132, 135.

- ・冬胞子最長突起の長さ1.8-19.6 μ m, 平均5.6-11.4 μ m. 突起数0-15個, 平均4.3-7.7個 (集合D).

試料番号 1-11, 13-15, 43-46, 48, 49, 51-60, 63-65, 67-77, 79-83,

85-88, 92, 99-117, 120, 121, 133, 136, 138, 139, 141,

144, 145.

冬胞子の上室および下室の長さを測定した結果、標本間で類別されうる有意な違いは認められなかった。冬胞子長径の場合と同様に変異は大きく、上室、下室の長さが等しいものから、下室が上室よりもかなり長いものが認められた。特に上室と下室の差が目立つものはノガリヤスあるいはヤマアワ上の標本に認められた(試料番号 63, 67, 73, 79, 141, 143)。それらは、冬胞子の長径の長さにおいても他に比較し大型であった。また、冬胞子長径と上室と下室の比率との関係を示すと図 7のようになり、相関係数を求めたところ $r=0.554$ という値を示した。すなわち、この2つの形質にはかなり連関があるものと考えられるが、分類形質としての有効性についてはさらに詳細に検討する必要があると考える。

冬胞子先端部および側部被膜の厚さ、胞子柄の長さについては標本間で有意な差異は認められなかった。

以上、冬胞子世代の形態観察の結果、標本間で明らかな差異が認められた冬胞子冠状突起の形態、冬胞子の大きさ、冬胞子堆中の糸状体の有無、胞子堆の形成

状態に基づいて標本を類別すると以下ようになる。

グループ 1: 冬胞子大型, 最長突起の長さおよび突起数中程度, 糸状体なし,

胞子堆裸出

試料番号 13-15, 43, 44, 46, 48, 49, 51-60, 62-83, 85-88, 99-112,

133, 136, 138, 139, 141, 144.

グループ 2: 冬胞子小型, 最長突起の長さおよび突起数中程度, 糸状体なし,

胞子堆裸出

試料番号 45, 92, 113-121.

グループ 3: 冬胞子大型, 最長突起の長さおよび突起数中程度, 糸状体あり,

胞子堆表皮下

試料番号 1-11.

グループ 4: 冬胞子大型, 最長突起の長さ短く, 突起数少ない, 糸状体なし,

胞子堆裸出

試料番号 94-98, 122-132, 135, 145.

グループ 5: 冬胞子大型, 最長突起の長さ中程度, 突起数多い, 糸状体なし,

胞子堆裸出

試料番号 12, 16-35, 37-41.

グループ 6: 冬胞子大型, 最長突起は長く, 突起数中程度, 糸状体なし, 胞子堆

裸出

試料番号 36, 42, 47, 50, 61, 62, 66, 84, 89-91, 93, 137, 140, 142,

143.

表8. 冬孢子形態観察結果 (1)

試料 ¹⁾ 標本所在地 ¹⁾ 番号 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地	採集日	長さ(μm)		短径(μm)		突起長(μm)		突起数(個)		先端(μm)		被膜(μm)		孢子柄(μm)	
				範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)			
1	エンバク (<i>Avena sativa</i>)	長野県	1989. 5. 9	34. 4-61. 9(49. 9)	13. 1-20. 9(16. 1)	2. 5-12. 6(6. 8)	3-10(5. 6)	2. 2-5. 6(3. 6)	0. 7-2. 2(1. 3)	1. 7-2. 2(1. 3)							
2	エンバク (<i>A. sativa</i>)	長野県	1988. 11. 11	36. 3-71. 1(49. 9)	13. 1-21. 4(16. 4)	4. 0-17. 5(8. 5)	3-12(6. 6)	2. 0-6. 2(3. 8)	0. 7-1. 8(1. 3)	2. 9-12. 5(6. 5)							
3	エンバク (<i>A. sativa</i>)	東京都	1987. 5. 27	41. 5-68. 6(54. 2)	12. 2-21. 8(16. 9)	4. 4-11. 5(8. 1)	4-10(6. 7)	1. 9-5. 3(3. 8)	0. 6-2. 0(1. 3)	2. 8-12. 7(7. 1)							
4	エンバク (<i>A. sativa</i>)	北海道	1986. 6. 8	39. 7-66. 8(48. 6)	14. 6-20. 9(18. 0)	4. 0-12. 6(8. 2)	2-10(5. 8)	2. 0-4. 3(3. 4)	0. 7-2. 0(1. 3)	0. 3-9. 0(4. 3)							
5	エンバク (<i>A. sativa</i>)	北海道	1938. 8. 19	37. 8-69. 7(49. 8)	12. 5-23. 0(16. 7)	2. 3-19. 9(10. 3)	2-12(7. 0)	2. 0-5. 3(3. 4)	0. 9-2. 4(1. 6)	0. 5-3. 5(4. 0)							
6	エンバク (<i>A. sativa</i>)	北海道	1938. 8. 12	33. 8-70. 4(48. 7)	13. 0-23. 5(16. 3)	2. 2-17. 5(8. 6)	2-10(5. 4)	2. 2-5. 2(3. 5)	0. 8-2. 4(1. 5)	0. 3-15. 2(6. 6)							
7	エンバク (<i>A. sativa</i>)	茨城県	1991. 7. 1	47. 4-81. 8(66. 5)	12. 4-23. 5(18. 4)	4. 3-17. 2(10. 2)	1-11(6. 0)	1. 9-4. 4(2. 7)	1. 2-2. 5(1. 8)	0. 9-12. 9(6. 3)							
8(A-2)	エンバク (<i>A. sativa</i>)	長野県	1991. 4. 21	35. 2-62. 7(49. 2)	13. 4-25. 2(17. 3)	2. 3-9. 4(5. 8)	2-9(6. 0)	1. 6-4. 5(2. 8)	0. 9-2. 4(1. 6)	1. 3-10. 9(5. 7)							
9	エンバク (<i>A. sativa</i>)	鹿児島県	1933. 6. 12	32. 7-62. 7(49. 6)	12. 8-20. 7(17. 8)	2. 1-11. 7(6. 0)	3-13(6. 6)	2. 0-5. 4(3. 8)	0. 9-2. 6(1. 7)	2. 0-9. 9(5. 0)							
10	エンバク (<i>A. sativa</i>)	鹿児島県	1931. 7. 16	26. 7-66. 3(44. 2)	12. 7-26. 1(16. 1)	3. 4-12. 6(7. 3)	3-11(5. 4)	2. 0-4. 8(3. 1)	1. 0-2. 6(1. 8)	2. 6-10. 5(5. 5)							
11 ²⁾	エンバク (<i>A. sativa</i>)	埼玉県	1992. 4. 30	28. 3-63. 5(48. 0)	14. 5-25. 1(19. 0)	2. 8-10. 8(6. 1)	1-8(4. 9)	1. 3-5. 6(2. 8)	0. 9-2. 5(1. 6)	0. 9-13. 2(6. 5)							
12	アオカモジグサ (<i>Agropyron racemiferum</i>)	青森県	1896. 11	34. 1-76. 5(48. 3)	9. 7-18. 2(14. 5)	2. 7-10. 8(6. 3)	3-15(8. 8)	1. 7-3. 8(2. 7)	0. 5-1. 8(1. 1)	0. 5-3. 3(3. 4)							
13	コヌカグサ (<i>Agrostis alba</i>)	長野県	1990. 8. 31	32. 9-67. 0(45. 3)	14. 9-22. 8(17. 6)	4. 3-12. 6(7. 7)	6-14(7. 5)	2. 0-4. 7(3. 1)	0. 3-2. 1(1. 5)	0. 9-9. 4(4. 5)							
14	コヌカグサ (<i>A. alba</i>)	長野県	1991. 9. 19	28. 4-59. 9(50. 2)	14. 3-20. 4(17. 8)	4. 6-19. 4(9. 4)	1-15(7. 6)	1. 5-4. 6(3. 2)	0. 9-2. 4(1. 6)	1. 5-20. 5(7. 5)							
15	コヌカグサ (<i>A. alba</i>)	茨城県	1991. 7. 23	38. 6-60. 3(50. 4)	14. 5-21. 8(17. 8)	3. 3-9. 8(6. 4)	3-10(6. 2)	1. 4-4. 8(2. 5)	1. 2-2. 3(1. 6)	2. 0-15. 8(7. 4)							
16(B-1)	ヤマカモジグサ (<i>Brachypodium sylvaticum</i>)	茨城県	1988. 4. 1	30. 0-71. 6(45. 8)	12. 2-17. 9(15. 2)	3. 8-12. 0(6. 9)	1-15(7. 6)	1. 5-4. 2(2. 6)	0. 5-2. 0(1. 1)	2. 7-11. 2(5. 6)							
17(B-4)	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1989. 4. 22	40. 1-71. 2(53. 1)	10. 2-17. 0(13. 5)	4. 4-11. 5(7. 4)	4-15(9. 8)	1. 9-4. 1(2. 8)	0. 6-1. 8(1. 1)	2. 3-10. 0(5. 6)							
18(B-2)	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1988. 5. 7	37. 1-68. 9(51. 5)	10. 2-16. 7(12. 9)	4. 5-14. 0(8. 2)	4-15(9. 8)	1. 5-4. 7(2. 8)	0. 6-1. 7(1. 2)	0. 3-9. 0(4. 3)							
19	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1979. 3. 6	14. 0-67. 0(46. 3)	7. 1-20. 3(16. 2)	0. 9-9. 5(6. 4)	4-18(10. 7)	1. 4-5. 5(3. 1)	0. 6-1. 9(1. 1)	1. 5-9. 4(5. 4)							
20	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1991. 3. 30	37. 2-65. 9(51. 0)	11. 8-20. 9(14. 7)	4. 2-13. 5(8. 0)	3-18(10. 9)	1. 4-4. 2(2. 9)	0. 9-2. 1(1. 4)	0. 6-10. 2(5. 4)							
21 ²⁾	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1991. 10. 24	36. 4-62. 9(46. 2)	14. 5-22. 5(17. 1)	3. 9-11. 9(7. 3)	4-17(10. 0)	1. 4-3. 7(2. 4)	1. 0-2. 8(1. 5)	1. 4-11. 0(5. 2)							
22	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	静岡県	1991. 11. 30	35. 8-61. 1(47. 3)	12. 2-17. 7(14. 5)	3. 6-9. 0(6. 1)	4-16(8. 5)	1. 4-3. 5(2. 4)	0. 8-1. 9(1. 3)	2. 4-10. 9(5. 3)							
23	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1990. 3. 17	42. 1-71. 5(52. 5)	12. 0-20. 0(15. 7)	4. 1-15. 7(7. 3)	3-15(9. 6)	1. 4-6. 1(3. 1)	0. 8-2. 0(1. 3)	4. 4-14. 3(7. 1)							
24	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1990. 3. 17	33. 5-66. 7(46. 2)	11. 8-18. 9(14. 2)	3. 7-10. 8(6. 4)	2-14(8. 7)	1. 5-6. 2(3. 3)	0. 6-2. 5(1. 2)	1. 7-11. 7(6. 3)							
25	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1990. 3. 17	27. 6-78. 0(55. 1)	10. 6-17. 7(14. 3)	3. 4-11. 8(7. 4)	2-14(8. 3)	1. 7-4. 8(2. 8)	0. 8-2. 2(1. 2)	0. 9-11. 4(7. 0)							
26	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1990. 3. 17	34. 8-68. 3(54. 2)	11. 2-18. 5(15. 3)	2. 0-9. 9(6. 2)	4-14(9. 3)	1. 9-4. 1(2. 8)	0. 8-2. 2(1. 4)	0. 9-11. 9(7. 2)							
27	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	茨城県	1991. 10. 31	35. 2-60. 0(53. 6)	14. 1-18. 8(16. 1)	4. 2-10. 1(6. 8)	2-14(8. 6)	2. 4-5. 0(3. 4)	0. 8-2. 0(1. 4)	0. 8-8. 0(4. 6)							
28	ヤマカモジグサ (<i>B. sylvaticum</i>)	長野県	1990. 3. 30	35. 4-80. 4(53. 3)	10. 8-18. 1(13. 7)	3. 4-10. 6(5. 6)	5-15(9. 6)	2. 2-5. 3(3. 1)	0. 3-2. 1(1. 4)	2. 5-11. 1(5. 3)							

1) TSH: 京波大学植物病理学及薬学研究室標本庫 SAPA: 北海道大学農学部植物病理学教室標本庫 2) グロースチャンパン内において形成させたもの。3) 夏孢子(U04)を接種し形成させたもの。

4) Type標本 46: *Puccinia pectinensis* S. Ito. 47: *P. transitoria* S. Ito. 73: *P. epigeios* S. Ito. 95: *P. brevicornis* S. Ito. 107: *P. hieirochloae* S. Ito.

5) ()は担孢子子による接種試験での供試番号。

表8. 冬型干草堆製法結果(2)

試料番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物(学名)	採集地	採集日	莖径(μm)		莖長(μm)		莖長数(個)		先端(μm)		莖膜(μm)		穂子柄(μm)	
					範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)				
29	TSH-R1032	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	長野県	1990. 3. 30	38.5-62.5(50.1)	11.0-17.0(15.7)	2.7-10.4(6.9)	3-12(7.3)	2.0-5.9(3.4)	0.3-1.7(1.2)	2.2-3.3(5.2)					
30	TSH-R1033	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	長野県	1990. 3. 30	33.5-69.9(48.3)	12.3-17.3(14.1)	2.3-10.0(6.5)	4-14(8.5)	1.3-4.3(2.0)	0.3-2.1(1.5)	2.3-1.1(5.2)					
31(B-6)	TSH-R1112	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	福島県	1991. 11. 2	33.9-75.0(52.3)	10.0-16.2(13.0)	2.3-12.1(7.2)	3-14(8.5)	1.5-3.9(2.4)	0.3-1.3(1.2)	2.3-3.7(5.3)					
32(B-7)	TSH-R1034	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	福島県	1991. 11. 2	35.1-69.2(48.6)	11.5-19.4(15.3)	3.4-13.1(6.1)	5-17(11.3)	1.5-4.3(2.7)	0.3-2.0(1.4)	1.7-3.5(5.5)					
33	TSH-R1035	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	福島県	1991. 11. 2	35.3-62.4(48.2)	11.0-19.9(14.4)	3.1-10.3(6.4)	6-19(10.2)	1.4-4.9(2.9)	0.5-2.3(1.3)	1.1-10.3(5.3)					
34	TSH-R1036	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	福島県	1991. 11. 4	27.3-66.5(45.5)	11.9-18.2(14.6)	2.1-12.9(7.3)	2-18(9.5)	1.3-4.1(2.5)	0.3-1.9(1.3)	1.3-9.7(5.0)					
35	TSH-R1037	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	静岡県	1991. 12. 1	43.0-65.9(59.3)	11.3-20.1(14.9)	2.3-9.2(6.9)	5-16(10.1)	1.5-4.1(2.7)	0.3-2.1(1.4)	1.0-9.7(5.5)					
36	TSH-R1038	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	神奈川県	1993. 10. 22	41.0-79.9(66.2)	11.0-15.9(13.1)	3.7-25.0(16.9)	2-7(4.5)	2.1-5.9(3.9)	0.3-2.3(1.6)	1.0-7.2(4.1)					
37	TSH-R1039	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	山形県	1962. 9. 24	38.6-62.3(51.1)	11.8-20.0(15.0)	4.1-9.3(6.5)	3-12(8.4)	1.4-2.5(2.4)	0.3-1.9(1.4)	1.3-6.5(3.3)					
38	TSH-R1040	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	高知県	1966. 10. 14	29.3-64.1(48.0)	11.3-15.7(13.5)	3.1-7.7(5.3)	4-14(8.5)	0.9-2.6(1.6)	0.5-1.5(1.1)	1.0-5.4(2.1)					
39	TSH-R1041	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	不明	1959. 10. 15	47.7-67.2(63.3)	11.3-17.4(13.3)	4.8-12.5(7.3)	4-15(8.9)	1.4-2.4(2.2)	0.3-1.7(1.3)	1.7-5.3(3.4)					
40	TSH-R1042	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	茨城県	1992. 4. 18	33.0-71.1(48.5)	10.6-17.2(14.9)	4.0-9.4(6.4)	4-13(8.2)	1.5-3.3(2.4)	0.3-2.3(1.4)	2.4-10.4(6.9)					
41	TSH-R1043	ヤマカモジグサ (B. sylvaticum)	長野県	1992. 4. 11	29.3-70.0(50.6)	12.3-15.6(14.0)	4.3-12.5(7.4)	3-16(10.6)	1.4-2.6(2.5)	0.3-2.0(1.3)	2.7-12.9(7.3)					
42	TSH-R1044	ノカリヤス (Callamagrostis arundinacea var. brachytricha)	長野県	1989. 4. 22	43.6-97.3(62.5)	11.5-21.5(15.3)	6.1-22.9(13.9)	2-9(4.5)	2.0-5.1(3.6)	0.7-2.0(1.3)	2.5-9.5(5.2)					
43	TSH-R1045	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1989. 5. 25	31.8-69.1(54.9)	9.7-15.9(13.6)	4.5-12.2(8.5)	2-12(6.9)	1.3-4.2(3.0)	0.7-1.6(1.1)	0.5-9.4(4.1)					
44	SAPA-22	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	東京都	1899. 10. 23	31.4-64.7(49.4)	11.5-13.6(13.3)	4.3-15.2(8.9)	2-11(5.5)	2.0-4.7(3.1)	0.5-2.0(1.1)	1.3-5.3(3.1)					
45	SAPA-23	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	東京都	1909. 10. 16	29.0-53.6(44.1)	12.0-20.3(16.0)	4.3-19.0(10.1)	4-8(6.0)	1.3-5.0(2.9)	0.5-2.2(1.1)	1.2-4.3(2.2)					
46**	SAPA-24	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	神奈川県	不明	35.5-72.5(57.5)	7.3-16.4(12.7)	5.0-15.3(8.9)	2-3(5.0)	2.0-4.5(2.9)	0.5-2.0(1.2)	0.7-3.8(3.1)					
47**	SAPA-25	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	岩手県	1905. 10. 29	52.1-85.5(70.1)	11.1-13.0(15.4)	5.2-23.9(14.9)	2-10(5.9)	2.5-5.5(4.3)	0.7-2.4(1.5)	0.5-15.4(6.6)					
48	SAPA-26	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	不明	1910. 3.	43.1-85.3(64.9)	9.9-16.9(12.1)	3.1-14.3(8.3)	3-7(4.5)	1.9-5.2(3.3)	0.5-2.7(1.4)	0.5-11.4(5.6)					
49(C-1)	TSH-R563	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1988. 4. 1	36.3-60.9(59.3)	9.3-15.4(12.3)	4.3-10.7(6.7)	1-10(5.5)	1.5-4.2(2.5)	0.5-1.8(1.1)	2.0-3.1(4.9)					
50(C-2)	TSH-R564	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	長野県	1988. 5. 7	53.6-90.5(74.9)	9.2-17.1(12.1)	9.5-29.0(17.3)	2-10(5.5)	2.5-8.2(4.4)	0.4-1.7(1.1)	1.7-10.3(5.1)					
51	TSH-R1046	ノカリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1977. 3. 26	41.2-77.3(63.4)	10.0-18.8(13.5)	4.4-10.8(7.4)	1-9(4.9)	1.5-5.0(3.2)	0.5-1.8(1.1)	1.2-10.1(4.5)					

表3. 冬孢子形態観察結果 (3)

試料番号	標本所在地 ¹⁾ 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地	採集日	長さ (μm)		短径 (μm)		突起長 (μm)		突起数 (個)		先端 (μm)		初環 (μm)		孢子柄 (μm)	
					範囲	(平均)	範囲	(平均)	範囲	(平均)	範囲	(平均)	範囲	(平均)	範囲	(平均)	範囲	(平均)
52	TSH-R1047	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1991. 4. 9	41. 1-75. 4(61. 1)	10. 7-16. 1(13. 1)	5. 0-13. 6(8. 6)	2-3(5. 5)	1. 7-5. 0(2. 7)	0. 9-1. 9(1. 3)	0. 7-6. 7(3. 4)							
53	TSH-R1048	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	山梨県	1991. 11. 30	42. 9-82. 9(61. 4)	11. 5-29. 5(15. 5)	5. 0-13. 3(11. 1)	2-12(6. 3)	1. 5-4. 3(3. 2)	0. 3-1. 7(1. 3)	0. 8-5. 1(3. 4)							
54	TSH-R1049	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1990. 3. 17	39. 3-78. 2(61. 7)	9. 1-19. 7(14. 7)	4. 3-12. 2(8. 5)	3-12(6. 3)	1. 4-5. 0(3. 5)	0. 3-2. 3(1. 4)	1. 4-9. 9(4. 3)							
55	TSH-R1050	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1990. 3. 17	42. 7-86. 7(66. 4)	10. 7-17. 1(13. 3)	3. 3-12. 3(8. 5)	3-11(7. 3)	2. 0-4. 9(3. 1)	0. 3-1. 7(1. 2)	1. 9-9. 9(6. 1)							
56	TSH-R1051	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1990. 3. 17	38. 3-78. 2(60. 6)	11. 2-17. 0(14. 2)	3. 6-13. 6(7. 5)	2-11(6. 5)	1. 9-2. 9(3. 1)	0. 3-2. 0(1. 3)	1. 7-8. 9(4. 9)							
57	TSH-R1052	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1990. 3. 17	44. 3-72. 5(59. 0)	13. 3-21. 9(16. 7)	5. 9-15. 5(8. 5)	2-11(6. 3)	1. 9-4. 3(3. 3)	0. 9-2. 2(1. 5)	1. 9-9. 5(5. 4)							
58	TSH-R1053	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1990. 3. 17	42. 9-88. 7(65. 5)	10. 3-17. 2(14. 0)	2. 5-11. 9(7. 5)	2-9(4. 5)	2. 5-5. 4(3. 8)	0. 9-2. 0(1. 4)	3. 5-15. 9(9. 0)							
59	TSH-R1054	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	長野県	1990. 3. 30	29. 3-64. 4(47. 5)	11. 2-18. 3(15. 3)	4. 3-10. 1(6. 8)	3-12(6. 6)	2. 2-4. 2(3. 2)	0. 3-2. 4(1. 4)	2. 3-8. 2(5. 0)							
60	TSH-R1055	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	長野県	1990. 3. 30	35. 4-80. 2(49. 8)	10. 9-19. 7(14. 5)	3. 9-12. 3(7. 7)	2-13(6. 5)	2. 0-5. 3(3. 3)	1. 0-2. 0(1. 5)	1. 5-3. 4(5. 4)							
61	TSH-R1056	ヒメノガリヤス (C. hakonensis var. brachytricha)	長野県	1990. 3. 30	38. 7-83. 6(54. 9)	12. 7-17. 6(14. 8)	10. 3-25. 7(16. 7)	3-10(6. 4)	2. 5-5. 8(4. 0)	1. 0-2. 5(1. 6)	1. 0-3. 5(4. 3)							
62	TSH-R1057	ヒメノガリヤス (C. hakonensis var. brachytricha)	長野県	1990. 3. 30	39. 1-73. 0(57. 1)	9. 2-15. 7(12. 5)	8. 2-23. 9(14. 0)	2-9(5. 2)	2. 5-5. 5(4. 5)	0. 3-2. 3(1. 4)	0. 9-9. 6(5. 8)							
63	TSH-R1058	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	長野県	1990. 3. 30	54. 3-90. 7(77. 4)	10. 2-18. 1(14. 9)	5. 4-15. 2(10. 1)	1-9(5. 3)	2. 0-6. 2(3. 6)	1. 0-2. 5(1. 6)	1. 4-14. 5(6. 4)							
64	TSH-R1059	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	福島県	1991. 11. 2	44. 6-80. 3(65. 2)	11. 1-18. 5(13. 9)	4. 3-13. 1(8. 2)	1-11(6. 2)	2. 3-5. 0(3. 2)	0. 3-2. 0(1. 4)	3. 4-10. 9(7. 4)							
65	TSH-R1060	オニノガリヤス (C. sigas)	福島県	1991. 11. 3	52. 2-80. 9(63. 5)	10. 2-16. 1(12. 9)	5. 1-16. 2(8. 9)	2-10(5. 4)	1. 5-4. 7(3. 1)	0. 8-2. 1(1. 5)	1. 2-13. 3(6. 3)							
66(C-4)	TSH-R1061	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	福島県	1991. 11. 4	53. 4-88. 1(74. 0)	8. 9-17. 2(13. 5)	13. 0-31. 2(22. 0)	3-10(6. 9)	1. 5-8. 7(3. 9)	0. 9-2. 1(1. 5)	1. 2-10. 2(4. 7)							
67(C-6)	TSH-R976	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	山梨県	1991. 11. 30	46. 6-93. 0(70. 1)	12. 6-19. 4(16. 0)	4. 7-16. 1(9. 3)	3-11(7. 4)	2. 0-6. 6(4. 9)	0. 9-2. 5(1. 4)	0. 9-13. 5(6. 5)							
68(C-7)	TSH-R977	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	山梨県	1991. 11. 30	48. 6-91. 6(69. 3)	12. 5-21. 3(16. 7)	4. 1-18. 9(11. 4)	4-11(7. 0)	1. 9-5. 3(3. 4)	0. 9-2. 3(1. 5)	2. 2-10. 6(6. 5)							

表8. 冬孢子形態観察結果(4)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物(学名)	採集地	採集日	長さ(μm)		短径(μm)		突起長(μm)		突起数(個)		先端(μm)		被膜(μm)		孢子柄(μm)	
					範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)			
59	TSH-R978	ノガリヤス (C. arundinacea)	山梨県	1991.11.30	50.1-88.3(73.8)	11.1-18.5(15.3)	5.0-19.6(11.4)	2-9(5.3)	2.5-5.7(4.2)	0.3-2.1(1.4)	0.5-3.5(4.5)							
70	TSH-R1062	ノガリヤス (C. arundinacea var. brachytricha)	茨城県	1992.4.18	42.2-78.1(61.8)	11.1-18.2(13.3)	4.1-12.3(7.3)	3-10(5.3)	1.2-4.3(2.9)	1.0-2.2(1.5)	2.4-7.7(5.1)							
71(D-3)	TSH-R1063	ヤマアワ (C. epigeios)	長野県	1989.4.22	45.2-87.3(64.4)	11.9-19.1(15.5)	4.4-12.1(3.0)	2-9(5.5)	2.0-5.3(3.4)	0.7-2.7(1.3)	0.9-3.9(4.5)							
72	SAPA-27	ヤマアワ (C. epigeios)			48.7-105.5(80.4)	9.5-18.1(14.7)	2.3-3.7(5.5)	1-10(5.5)	2.2-5.3(4.0)	0.5-1.9(1.1)	1.0-14.1(5.4)							
73 ¹⁾	SAPA-28	ヤマアワ (C. epigeios)	北海道	1894.10.10	46.3-92.5(66.9)	12.0-19.4(15.3)	4.0-17.3(8.4)	2-11(5.1)	2.4-5.3(3.3)	0.5-1.3(1.2)	1.2-3.5(4.9)							
74	SAPA-29	ヤマアワ (C. epigeios)	北海道	1907.10.8	41.5-100.1(70.0)	11.5-20.2(15.2)	2.1-12.0(5.3)	1-9(4.9)	2.5-5.3(3.3)	0.4-2.3(1.2)	0.3-5.9(5.1)							
75	SAPA-30	ヤマアワ (C. epigeios)	北海道	1907.10.16	49.3-114.9(77.2)	12.2-18.5(14.9)	3.7-11.2(7.2)	2-11(6.7)	2.3-5.4(3.5)	0.5-2.1(1.1)	0.9-3.5(5.3)							
76	SAPA-31	ヤマアワ (C. epigeios)	北海道	1928.4.22	44.7-100.0(66.0)	13.0-18.5(15.9)	3.5-10.4(5.5)	2-9(5.1)	1.3-4.5(3.2)	0.5-2.2(1.2)	0.7-3.4(4.7)							
77(D-2)	TSH-R566	ヤマアワ (C. epigeios)	長野県	1988.5.7	38.2-71.5(58.0)	12.5-20.0(15.7)	4.3-13.5(8.8)	2-11(5.7)	2.1-5.8(3.4)	0.5-1.9(1.3)	0.7-11.2(5.5)							
78(D-1)	TSH-R1122	ヤマアワ (C. epigeios)	長野県	1987.4.14	39.1-76.5(58.0)	10.3-19.4(13.1)	2.0-11.0(5.3)	2-9(5.2)	1.9-5.0(3.4)	0.5-2.0(1.4)	0.3-7.5(4.7)							
79	TSH-R1064	ヤマアワ (C. epigeios)	長野県	1990.5.18	37.0-103.3(79.5)	10.5-20.1(14.4)	5.4-15.7(10.3)	2-11(6.0)	2.0-5.7(3.7)	0.3-2.2(1.4)	1.7-9.3(5.0)							
80	TSH-R1065	ヤマアワ (C. epigeios)	長野県	1990.11.29	44.7-79.4(61.4)	11.9-17.9(14.5)	3.4-12.3(7.3)	2-3(5.0)	2.1-5.0(3.5)	0.3-2.3(1.5)	0.7-9.7(4.3)							
81 ²⁾	TSH-R1066	ヤマアワ (C. epigeios)	茨城県	1992.4.30	50.9-95.7(73.1)	10.0-15.2(13.0)	2.9-11.0(6.8)	2-3(4.3)	1.7-5.1(3.2)	0.3-2.1(1.4)	0.5-9.1(4.3)							
82(D-4)	TSH-R1154	ヤマアワ (C. epigeios)	長野県	1992.4.12	55.2-109.0(79.5)	13.0-20.7(15.2)	6.4-15.7(10.4)	3-11(6.2)	1.9-5.2(3.4)	1.0-2.4(1.5)	1.1-3.7(5.1)							
83	SAPA-32	オニノガリヤス (C. gigas)	東京都	1904.10.25	33.2-58.6(48.1)	10.0-19.5(15.1)	3.3-11.8(7.7)	4-9(6.1)	1.4-5.1(2.7)	0.4-1.9(1.2)	1.2-5.6(2.3)							
84(H-1)	TSH-R1126	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	長野県	1991.3.30	42.4-73.0(57.1)	10.0-15.5(12.9)	5.9-20.7(13.9)	2-10(5.7)	2.0-5.5(3.7)	0.3-2.2(1.5)	0.4-7.5(4.7)							
85	TSH-R1067	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	茨城県	1990.3.17	46.0-84.0(63.7)	10.2-15.0(12.4)	2.3-12.4(7.9)	3-10(5.5)	1.4-5.3(3.4)	0.3-1.9(1.2)	1.7-9.3(5.2)							
86	TSH-R1068	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	茨城県	1990.3.17	38.3-61.3(54.1)	10.5-15.2(12.9)	3.5-11.2(7.8)	2-9(5.2)	1.9-4.5(3.1)	0.9-1.9(1.3)	1.2-9.2(5.0)							
87	TSH-R1069	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	福島県	1991.11.3	45.0-62.7(55.2)	10.3-15.5(12.7)	3.3-13.2(7.4)	3-11(6.6)	2.0-5.7(3.2)	0.7-2.1(1.3)	0.9-9.3(5.0)							
88	TSH-R1070	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	福島県	1991.11.3	41.7-57.7(55.2)	10.2-15.3(13.1)	2.5-11.7(7.2)	3-13(6.8)	1.4-5.4(3.3)	0.8-2.5(1.5)	1.9-11.0(4.3)							
89	TSH-R1071	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	山梨県	1991.11.30	47.5-89.0(71.9)	10.9-18.7(13.9)	9.8-29.0(18.2)	1-3(4.3)	1.5-4.5(3.0)	0.9-1.9(1.4)	3.3-11.5(5.6)							
90(H-3)	TSH-R1072	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	静岡県	1991.12.1	35.7-77.2(58.9)	10.4-15.3(13.1)	5.3-24.9(15.3)	3-9(5.7)	1.3-5.0(3.2)	0.3-2.2(1.3)	0.5-10.5(5.9)							
91 ³⁾	TSH-R1156	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	茨城県	1992.4.30	37.4-58.2(51.1)	11.1-17.5(14.0)	5.3-22.0(12.7)	1-5(4.3)	2.2-3.3(3.5)	0.3-2.5(1.4)	0.5-3.2(3.8)							
92	TSH-R1073	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	山梨県	1991.10.12	35.9-52.2(43.2)	9.3-14.4(11.5)	1.5-10.2(5.8)	2-9(5.9)	1.4-3.9(2.3)	0.9-1.7(1.3)	0.9-4.2(2.0)							
93	TSH-R1074	ヒメノガリヤス (C. hakonenensis)	長野県	1992.4.11	45.6-75.5(57.2)	10.5-15.1(12.3)	3.9-20.0(14.3)	3-5(5.4)	2.0-5.8(3.2)	0.7-1.7(1.2)	2.0-3.4(4.7)							
94	SAPA-33	イワノガリヤス (C. langsdorffii)	不明	不明	31.0-50.7(48.6)	10.5-17.4(14.1)	1.5-5.7(3.3)	2-7(4.4)	1.7-5.3(3.3)	0.4-3.5(1.0)	0.9-5.5(2.7)							
95 ¹⁾	SAPA-34	イワノガリヤス (C. langsdorffii)	北海道	1907.9.29	37.9-57.3(50.9)	12.4-20.1(15.2)	2.1-7.4(4.0)	1-7(4.2)	2.0-5.5(3.4)	0.5-1.2(1.1)	0.3-4.7(2.2)							
96	SAPA-35	イワノガリヤス (C. langsdorffii)	北海道	1920.11.1	35.7-74.4(52.3)	12.1-19.9(15.5)	2.1-8.9(4.6)	2-3(4.3)	2.0-6.3(3.8)	0.7-1.9(1.2)	0.7-2.5(5.0)							
97	SAPA-36	イワノガリヤス (C. langsdorffii)	北海道	1995.10.28	37.6-68.9(53.1)	12.2-21.7(16.9)	2.9-8.0(5.2)	1-3(3.8)	1.5-5.0(3.4)	0.6-2.2(1.3)	0.4-3.3(3.9)							
98	SAPA-37	イワノガリヤス (C. langsdorffii)	北海道	1897.11.7	38.8-66.9(55.5)	10.7-20.4(16.1)	1.9-7.3(4.0)	1-3(5.0)	1.9-5.0(3.4)	0.7-1.9(1.2)	0.3-5.9(4.1)							
99	TSH-R1075	オニウシノケグサ (Festuca arundinacea)	富山県	1990.11.11	33.4-59.2(53.2)	12.7-24.3(15.9)	3.7-12.3(8.7)	4-10(6.4)	2.8-6.2(4.2)	0.3-2.1(1.4)	0.9-11.0(4.9)							
100(I-1)	TSH-R1076	オニウシノケグサ (F. arundinacea)	富山県	1990.11.11	34.0-74.2(59.2)	14.5-22.2(17.9)	4.4-9.7(7.4)	2-9(6.9)	2.4-6.5(4.2)	0.9-4.9(1.6)	0.7-12.4(5.4)							

表8. 冬絶干形態観察結果(5)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物(学名)	採集地	採集日	長径(μm)		短径(μm)		突起長(μm)		突起数(個)		先端(μm)		横膜(μm)		絶干時(μm)	
					範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)		
101	TSH-R1077	オニウシノケグサ (F. arundinacea)	高山県	1990.11.11	26.1-52.7(50.7)	14.4-23.3(17.9)	4.1-13.7(7.4)	2-10(5.9)	1.9-3.0(3.7)	0.5-2.4(1.4)	0.4-12.5(4.6)							
102	TSH-R1078	オニウシノケグサ (F. arundinacea)	茨城県	1991.3.4	45.3-72.5(60.6)	12.5-26.3(19.2)	3.4-12.0(6.4)	2-9(5.9)	1.3-5.1(3.1)	0.3-2.4(1.5)	2.4-11.3(5.5)							
103	TSH-R1079	オニウシノケグサ (F. arundinacea)	長野県	1991.3.30	37.2-66.6(54.2)	12.3-21.9(17.0)	4.2-11.1(7.4)	3-10(5.9)	2.1-5.2(3.9)	0.3-2.3(1.5)	0.5-2.1(5.5)							
104	SAPA-38	コウボウ (Hierochloa bungeana)	北海道	1928.11.4	34.3-72.7(56.4)	9.5-20.0(14.3)	3.3-13.5(8.1)	2-10(5.6)	1.9-5.2(3.4)	0.9-2.2(1.3)	1.2-3.2(4.5)							
105	SAPA-39	コウボウ (H. bungeana)	不明	1930.3.25	32.7-60.2(48.3)	10.3-24.9(17.2)	3.6-16.7(8.3)	3-9(5.6)	1.9-5.4(3.4)	0.7-2.3(1.4)	0.7-9.3(5.3)							
106	SAPA-40	コウボウ (H. bungeana)	北海道	1997.9.29	39.3-83.5(57.2)	10.1-19.5(14.0)	3.2-17.5(9.9)	2-9(4.9)	1.3-4.5(3.1)	0.7-2.3(1.4)	0.6-9.3(4.6)							
107*	SAPA-41	コウボウ (H. bungeana)	北海道	1989.9.24	39.4-89.3(53.3)	10.4-18.3(14.5)	3.3-17.3(10.5)	2-11(6.2)	2.3-5.1(3.5)	1.1-2.3(1.7)	0.7-7.2(2.9)							
108	SAPA-42	コウボウ (H. bungeana)	不明	1930.5.23	38.7-80.3(54.2)	11.1-21.3(15.9)	1.3-14.3(8.7)	3-14(3.3)	1.3-5.4(3.3)	1.0-3.9(1.5)	0.7-11.3(4.5)							
109(E-2)	TSH-R569	コウボウ (H. bungeana)	茨城県	1989.3.11	44.1-83.2(64.4)	13.6-24.5(17.5)	4.3-13.3(9.4)	2-9(4.9)	2.3-5.3(3.7)	0.9-2.2(1.4)	1.0-12.9(7.5)							
110(E-1)	TSH-R568	コウボウ (H. bungeana)	茨城県	1987.3.20	44.6-77.1(60.0)	12.5-20.9(16.2)	1.2-11.3(8.3)	2-12(7.1)	1.4-4.5(3.0)	0.9-2.5(1.6)	0.7-14.6(6.6)							
111	TSH-R1080	コウボウ (H. bungeana)	茨城県	1990.3.10	34.1-67.0(46.9)	13.3-21.3(17.5)	4.4-14.2(7.8)	0-10(6.0)	2.1-5.5(3.3)	0.8-2.4(1.4)	0.6-10.9(5.3)							
112	TSH-R1081	ネズミムギ (Lolium multiflorum)	山口県	1975.4.8	35.0-67.6(55.4)	11.2-17.5(14.8)	5.7-14.4(8.6)	3-10(6.1)	1.9-5.5(3.3)	1.0-2.3(1.5)	1.9-10.2(5.5)							
113(G-1)	TSH-R572	コメガヤ (Melica nutans)	長野県	1988.5.7	26.5-53.3(43.2)	12.9-18.6(16.8)	4.6-13.7(7.5)	1-15(8.4)	1.4-4.4(3.1)	0.7-1.3(1.2)	1.3-3.9(4.9)							
114	SAPA-43	コメガヤ (M. nutans)	不明	1930.5.5	33.9-54.7(43.7)	13.1-18.5(15.2)	2.5-10.9(7.4)	2-10(5.9)	2.0-4.7(3.1)	0.9-1.9(1.4)	2.5-3.7(5.3)							
115	SAPA-44	コメガヤ (M. nutans)	北海道	1970.5.6	27.6-52.1(42.1)	10.9-17.6(14.3)	2.7-10.4(6.2)	2-10(5.4)	1.6-4.1(2.7)	0.6-2.3(1.4)	1.0-11.0(4.7)							
116	TSH-R1195	コメガヤ (M. nutans)	長野県	1980.5.4	28.0-50.1(39.2)	10.5-17.0(14.8)	4.9-13.0(7.8)	2-12(7.4)	1.4-4.0(2.7)	0.7-1.7(1.1)	0.5-7.3(3.3)							
117(G-2)	TSH-R1082	コメガヤ (M. nutans)	長野県	1991.12.15	30.5-45.2(37.9)	12.3-17.5(15.1)	3.3-8.9(6.1)	2-13(6.9)	1.0-3.5(2.2)	0.8-1.3(1.2)	2.5-11.1(5.3)							
118	TSH-R1083	コメガヤ (M. nutans)	長野県	1989.4.22	33.5-51.3(43.3)	14.0-19.5(16.7)	5.1-11.9(7.2)	3-12(6.8)	1.3-3.9(2.6)	0.3-2.2(1.3)	0.3-9.3(5.1)							
119	TSH-R1084	コメガヤ (M. nutans)	長野県	1990.11.29	29.9-56.7(43.9)	12.3-18.7(15.6)	4.5-10.5(7.0)	3-14(7.6)	1.9-4.8(3.1)	0.3-2.4(1.6)	1.5-8.4(5.1)							
120	TSH-R988	コメガヤ (M. nutans)	高山県	1990.11.11	31.1-54.7(44.0)	13.0-20.0(16.5)	2.3-13.3(5.8)	1-8(5.1)	1.3-5.2(3.4)	0.9-2.2(1.5)	0.9-3.3(6.0)							
121	TSH-R1085	コメガヤ (M. nutans)	新潟県	1934.12.15	27.7-44.3(35.9)	10.3-17.5(12.4)	2.6-8.5(5.3)	4-11(7.3)	1.4-3.7(2.4)	0.6-1.8(1.2)	0.9-8.5(3.2)							
122(F-3)	TSH-R571	クサヨシ (Phalaris arundinacea)	長野県	1989.4.22	31.3-64.6(47.6)	12.7-23.2(17.1)	1.6-8.9(5.1)	0-8(3.9)	1.1-4.3(2.3)	0.6-1.8(1.2)	0.3-14.2(5.3)							
123(F-2)	TSH-R570	クサヨシ (P. arundinacea)	長野県	1988.5.7	28.2-65.9(46.0)	13.2-21.1(16.6)	1.2-7.9(4.7)	0-9(4.1)	1.6-4.9(3.1)	0.4-2.2(1.4)	0.9-10.7(5.6)							
124(F-1)	TSH-R1139	クサヨシ (P. arundinacea)	長野県	1987.4.29	25.4-68.4(45.4)	12.9-22.5(17.3)	3.0-8.0(5.2)	0-7(4.1)	1.2-4.7(2.8)	0.7-2.0(1.2)	1.2-3.9(4.2)							
125(F-4)	TSH-R1086	クサヨシ (P. arundinacea)	長野県	1990.3.31	38.5-73.4(52.0)	13.7-21.0(17.3)	3.1-8.3(5.7)	1-10(4.2)	1.6-4.5(2.9)	1.2-2.5(1.6)	0.9-10.4(5.7)							
126	TSH-R1087	クサヨシ (P. arundinacea)	長野県	1990.11.29	33.4-63.5(45.2)	12.3-17.3(15.6)	2.5-7.7(4.3)	1-5(4.0)	1.2-3.7(2.6)	0.9-2.1(1.5)	1.1-10.2(5.1)							
127	TSH-R1088	クサヨシ (P. arundinacea)	福島県	1991.11.3	34.6-57.3(48.1)	14.0-22.0(18.9)	2.1-3.6(4.6)	2-8(4.7)	1.5-4.5(3.1)	1.1-2.5(1.6)	1.7-10.8(6.3)							
128(F-7)	TSH-R996	クサヨシ (P. arundinacea)	福島県	1991.11.4	37.7-67.3(51.3)	12.3-21.5(17.0)	3.1-10.7(5.3)	3-8(5.2)	1.6-5.2(2.9)	1.0-2.2(1.5)	2.3-16.9(7.5)							
129	TSH-R1089	クサヨシ (P. arundinacea)	長野県	1990.5.18	30.5-64.4(46.0)	16.9-23.5(19.4)	3.3-7.1(4.9)	1-7(4.0)	1.3-4.2(2.6)	1.1-2.3(1.6)	1.4-10.5(4.1)							
130	TSH-R1090	クサヨシ (P. arundinacea)	山梨県	1962.9.13	34.6-62.7(51.2)	14.5-20.2(17.9)	2.0-7.3(4.7)	2-9(4.7)	1.3-4.4(2.4)	1.0-2.6(1.5)	2.0-3.1(4.1)							
131*	TSH-R1091	クサヨシ (P. arundinacea)	茨城県	1991.3.19	37.4-63.1(50.5)	14.2-20.4(17.7)	2.8-6.7(4.5)	2-7(4.6)	1.5-3.0(2.2)	0.8-2.5(1.4)	1.9-9.0(4.4)							
132(F-6)	TSH-R1148	クサヨシ (P. arundinacea)	長野県	1992.4.12	38.2-78.6(59.3)	14.0-19.7(16.4)	3.1-9.3(6.0)	2-8(5.1)	1.3-5.4(2.7)	0.9-2.7(1.7)	0.6-10.6(6.1)							
133	SAPA-45	ハネガヤ (Stipa effusa)	岩手県	1905.10.29	38.9-91.0(58.3)	13.0-20.0(15.4)	4.8-20.2(10.5)	0-9(4.8)	2.2-5.0(3.5)	1.0-2.7(1.4)	0.4-14.3(4.7)							

表8. 冬孢子形態観察結果 (6)

試料 番号	標本所在地 及び標本番号	宿主植物 (学名)	採集地	採集日	長さ (μm)		短径 (μm)		突起長 (μm)		突起数 (個)		先端 (μm)		被膜 (μm)		孢子柄 (μm)	
					範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)	範囲(平均)		
134(G-3)	TSH-R1141	コメガヤ (<i>M. nutans</i>)	長野県	1992. 4. 11	22.2-59.3(47.0)	12.3-23.3(15.4)	2.1-3.7(5.3)	3-17(3.7)	1.7-3.3(2.5)	0.3-2.5(1.6)	2.3-19.4(5.0)							
135	SAPA-46	不明	北海道	1928. 4. 22	35.0-74.7(56.5)	12.6-21.9(17.2)	2.4-3.4(5.5)	1-7(4.1)	2.0-4.3(2.3)	0.6-2.4(1.2)	1.7-7.2(4.2)							
136	TSH-R1092	<i>Calamagrostis</i> sp.	長野県	1991. 12. 15	30.7-72.3(52.7)	12.3-13.3(15.1)	2.7-3.2(5.7)	3-14(7.4)	1.5-4.4(2.3)	0.3-1.3(1.3)	1.1-5.0(3(5.6)							
137(C-5)	TSH-R1093	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	長野県	1991. 12. 15	35.3-64.4(50.5)	3.7-14.7(12.0)	7.3-24.9(12.0)	2-9(5.3)	1.7-4.3(2.0)	0.5-1.5(1.1)	2.4-3.2(5.3)							
138	TSH-R1094	<i>Calamagrostis</i> sp.	長野県	1990. 11. 29	37.2-60.7(51.9)	12.5-25.5(17.3)	3.5-13.3(7.4)	3-9(5.6)	2.1-3.5(3.3)	1.0-2.3(1.5)	0.9-12.9(5.6)							
139	TSH-R1095	<i>Calamagrostis</i> sp.	富山県	1990. 11. 10	35.4-56.1(53.0)	13.4-21.4(17.2)	3.7-10.4(5.3)	3-9(5.0)	2.2-3.9(2.3)	0.5-2.1(1.5)	2.9-17.9(5.3)							
140	TSH-R1096	<i>Calamagrostis</i> sp.	富山県	1990. 11. 10	50.4-75.0(63.2)	10.0-20.3(13.1)	6.4-21.3(13.1)	2-11(5.1)	1.3-5.3(3.2)	0.3-2.1(1.4)	1.4-11.1(5.4)							
141	TSH-R1097	ノガリヤス (<i>C. arundinacea</i> var. <i>brachytricha</i>)	山梨県	1991. 11. 30	46.3-91.6(69.2)	13.0-19.3(15.3)	4.5-16.7(9.3)	3-11(6.6)	2.1-3.1(3.5)	0.3-2.0(1.4)	0.7-13.5(5.4)							
142(H-2)	TSH-R1145	ヒメノガリヤス (<i>C. hakonensis</i>)	長野県	1992. 4. 11	46.0-82.6(64.5)	11.3-18.2(13.7)	6.5-25.4(16.9)	2-10(5.0)	1.7-4.1(2.3)	1.0-2.1(1.5)	2.3-10.2(5.5)							
143	TSH-R1098	<i>Calamagrostis</i> sp.	長野県	1992. 4. 11	53.3-92.7(73.4)	10.0-14.5(12.9)	10.5-21.3(16.1)	1-3(4.3)	2.0-3.7(3.4)	0.3-1.9(1.2)	3.7-12.4(8.4)							
144	TSH-R1099	ヤマアワ (<i>C. epigeios</i>)	長野県	1991. 3. 30	45.6-87.2(68.0)	11.5-13.5(15.4)	3.7-11.7(7.3)	2-10(5.3)	1.3-3.3(2.3)	1.1-2.0(1.5)	3.4-9.9(5.4)							
145(F-5)	TSH-R1100	クサヨシ (<i>P. arundinacea</i>)	長野県	1991. 3. 30	39.3-63.9(48.0)	15.0-23.0(18.5)	2.3-7.5(4.5)	3-8(4.7)	1.3-3.5(2.7)	1.0-2.1(1.5)	3.7-8.7(5.9)							

表9. 長野県南佐久郡川上村筑波大学川上演習林において採集されたヤマカモジグサ上の冠さび病菌冬胞子の形態比較

観察標本番号	標本番号	採集日	長径(平均) ¹⁾	突起の長さ(平均) ¹⁾	突起数(平均) ²⁾
18	TSH-R559	1988. 5. 7	37. 1-68. 9(51. 5)	4. 5-14. 0(8. 2)	4-16(9. 8)
17	TSH-R561	1989. 4. 22	40. 1-71. 2(53. 1)	4. 4-11. 5(7. 4)	4-15(9. 8)
28	TSH-R1031	1990. 3. 30	35. 4-80. 4(53. 3)	3. 4-10. 6(5. 6)	5-15(9. 6)
29	TSH-R1032	1990. 3. 30	28. 4-49. 3(39. 1)	3. 7-10. 4(6. 9)	3-13(7. 8)
30	TSH-R1033	1990. 3. 30	33. 5-59. 9(48. 8)	3. 8-10. 0(6. 5)	4-14(8. 6)
20	TSH-R1027	1991. 3. 30	37. 2-65. 9(51. 0)	4. 2-13. 5(8. 0)	3-18(10. 9)
41	TSH-R1043	1992. 4. 11	29. 3-70. 0(50. 6)	4. 8-12. 5(7. 4)	3-16(10. 6)
21 ³⁾	TSH-R969	1991. 10. 24	36. 4-62. 9(46. 2)	3. 9-11. 9(7. 3)	4-17(10. 0)

1) 単位: μm . 2) 単位: 個. 3) グロースチャンバー内において形成させた冬胞子.

表10. 茨城県筑波山において採集されたヤマカモシグサ上の冠さび病菌冬胞子の形態比較

観察標本番号	標本番号	採集日	長径(平均)	突起の長さ(平均)	突起数(平均)
19	TSH-R1110	1979. 3. 6	14. 0-67. 0(46. 3)	0. 9-9. 5(6. 4)	4-13(10. 7)
16	TSH-R558	1988. 4. 1	30. 0-71. 6(45. 8)	3. 8-12. 0(6. 9)	1-15(7. 6)
23	TSH-R970	1990. 3. 17	42. 1-71. 5(52. 5)	4. 1-15. 7(7. 3)	3-15(9. 6)
24	TSH-R971	1990. 3. 17	33. 5-66. 7(46. 2)	3. 7-10. 8(6. 4)	2-14(8. 7)
25	TSH-R1029	1990. 3. 17	27. 6-78. 0(55. 1)	3. 4-11. 8(7. 4)	2-14(8. 3)
26	TSH-R1030	1990. 3. 17	34. 8-58. 3(44. 2)	2. 0-9. 9(6. 2)	4-14(9. 3)
27	TSH-R993	1991. 10. 31	35. 2-50. 0(43. 6)	4. 2-10. 1(6. 8)	2-14(8. 6)
40	TSH-R1042	1992. 4. 18	33. 0-71. 1(48. 5)	4. 0-9. 4(6. 4)	4-13(8. 2)

1) 単位: μm . 2) 単位: 個.

表11. 長野県南佐久郡川上村筑波大学川上演習林において採集されたノガリヤスおよびヒメノガリヤス上の冠さび病菌冬胞子の形態比較

観察標本番号	標本番号	宿主植物	採集日	長径(平均) ¹⁾	突起の長さ(平均) ²⁾	突起数(平均) ²⁾
50	TSH-R564	ノガリヤス	1988.5.7	58.6-90.5(74.9)	9.6-29.0(17.3)	2-10(5.5)
42	TSH-R1044	ノガリヤス	1989.4.22	43.6-87.3(62.5)	6.1-22.9(13.9)	2-9(4.5)
61	TSH-R1056	ヒメノガリヤス	1990.3.30	38.7-83.6(54.9)	10.3-25.7(16.7)	3-10(6.4)
62	TSH-R1057	ヒメノガリヤス	1990.3.30	39.1-73.0(57.1)	8.2-23.9(14.0)	2-9(5.2)
84	TSH-R1126	ヒメノガリヤス	1991.3.30	42.4-73.0(57.1)	6.9-20.7(13.9)	2-10.(5.7)
91 ³⁾	TSH-R1156	ヒメノガリヤス	1992.4.30	37.4-58.2(51.1)	5.8-22.0(12.7)	1-8(4.3)

1) 単位: μm . 2) 単位: 個. 3) 観察標本番号84の冬胞子より生じた担子胞子を用いた接種試験から、精子世代、さび胞子世代、夏胞子世代を経て、再び形成し得た冬胞子.

表12. 長野県南佐久郡南牧村筑波大学八ヶ岳演習林第5林班において採集されたクサヨシ上の冠さび病菌冬孢子の形態比較

観察標本番号	標本番号	採集日	長径(平均) ¹⁾	突起の長さ(平均) ¹⁾	突起数(平均) ²⁾
124	TSH-R1139	1987.5.9	25.4-53.4(41.4)	3.0-8.0(5.2)	0-7(4.1)
123	TSH-R570	1988.5.7	28.2-65.9(46.0)	1.2-7.9(4.7)	0-9(4.1)
122	TSH-R571	1989.4.22	31.3-64.6(46.6)	1.6-8.9(5.1)	0-8(3.9)
125	TSH-R1086	1990.3.31	38.5-73.4(52.0)	3.1-9.3(5.7)	1-10(4.2)
126	TSH-R1087	1990.11.29	33.4-57.4(45.2)	2.5-7.7(4.3)	1-6(4.0)
145	TSH-R1100	1991.3.30	39.8-63.9(48.0)	2.8-7.5(4.5)	0-8(4.0)
132	TSH-R1148	1992.4.12	38.2-78.6(59.3)	3.1-9.3(5.0)	2-8(3.1)
131 ³⁾	TSH-R1091	1991.9.19	37.4-63.1(50.5)	2.8-6.7(4.5)	2-7(4.6)

1) 単位: μm . 2) 単位: 個. 3) グロースチャンパー内において形成させた冬孢子.

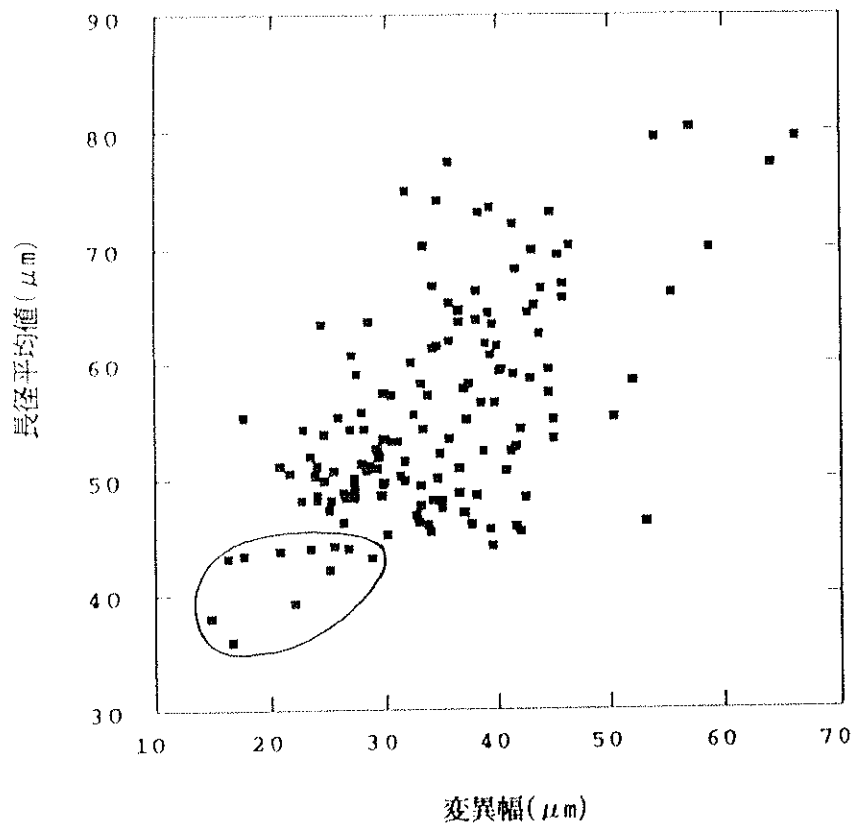


図5. 冬胞子長径平均値および変異幅の関係

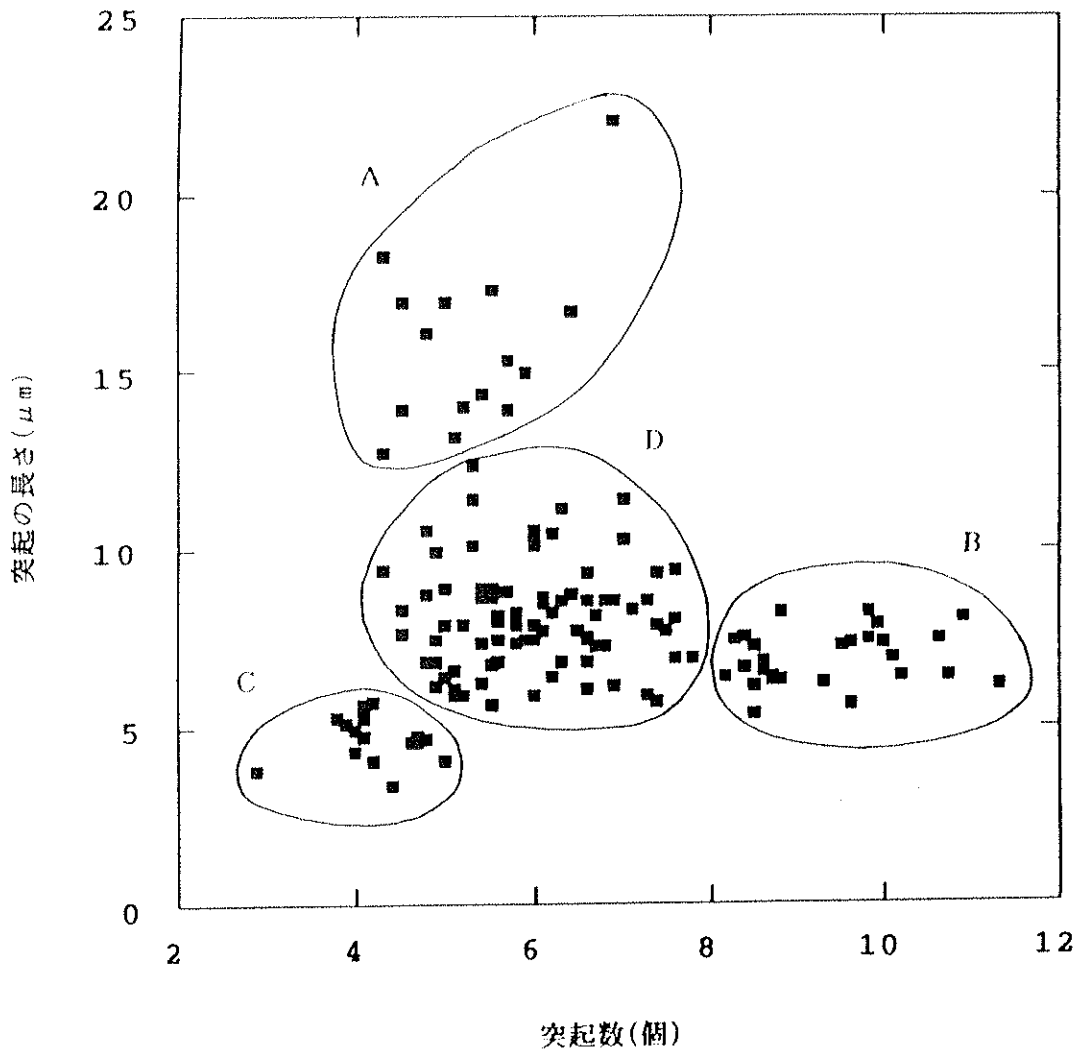


図6. 冬胞子冠状突起数および最長突起の長さの関係
(1プロットは1標本を示す)

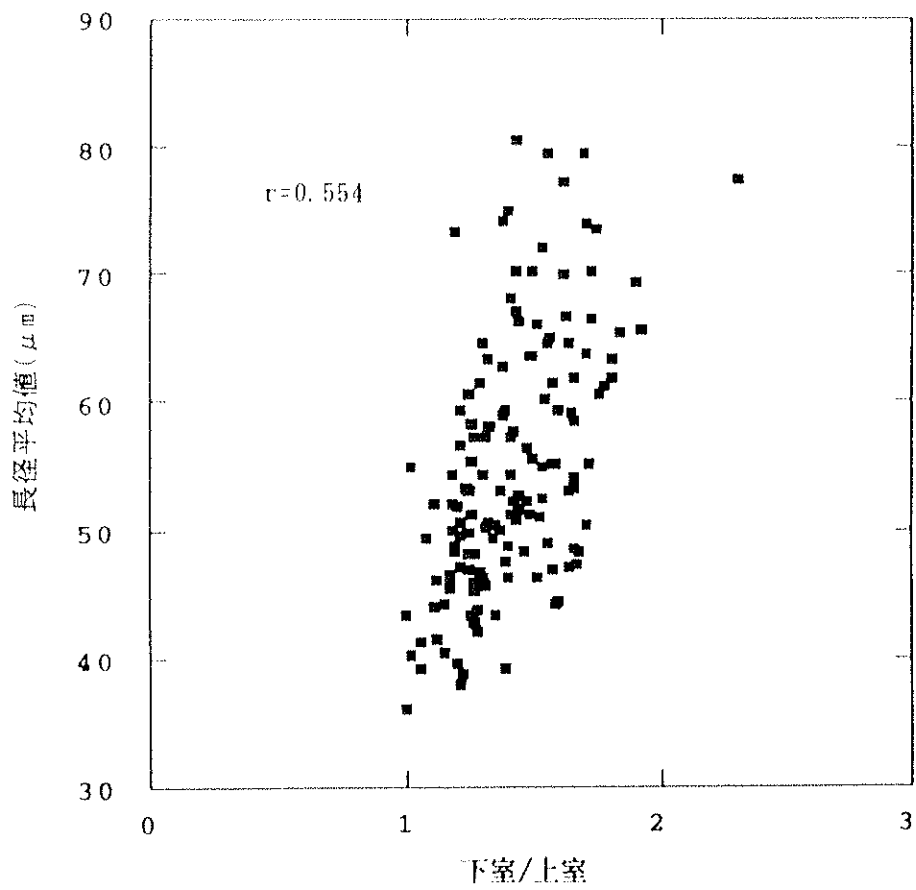


図7. 冬孢子長径および上下室の比率の関係

3) 考察

夏孢子世代については11種のイネ科植物上の54点の標本について検討した結果、夏孢子の大きさや夏孢子堆中の周辺糸状体の有無において標本間で差異が認められ、それに基づき2つのグループに類別した。Cummins(1956)は夏孢子堆中における糸状体の有無を分類形質の1つとして重視しているが、本研究においても糸状体が顕著に認められるものと、明らかにその数が少ないものが認められた。そして、夏孢子堆中に周辺糸状体が無いかあるいはまれであるという形態的特徴は、エンバクを宿主とする冠さび病菌に多く認められた。夏孢子の発芽孔については、観察した標本において全て散在しており、その数についてはエンバク上の標本に多数の発芽孔が認められたが、その他の宿主植物上の標本の発芽孔はエンバク上のものと比較し少なかった。夏孢子の発芽孔の数の違いについては、Cummins(1971)も分類形質の1つに取り上げており、発芽孔数が多いという特徴を *P. coronata* var. *avenae* の形態的特徴としている。本研究における結果からも夏孢子の発芽孔が多いという特徴はカラスムギ属植物を宿主とする冠さび病菌の形態的特徴の1つであると推察されたが、冠さび病菌の夏孢子の発芽孔は一般に不明瞭であり、全ての標本について観察し比較することができなかつたため類別形質としては用いることはできないものと判断した。

夏孢子の大きさについては、野外で採集されたものと接種試験によって得られたものとを比較検討したところ標本内で安定した形質と判断された。夏孢子が小型であったものは、特にヤマカモジグサとコメガヤ上の冠さび病菌に顕著に認められ、標本内での変異も小さく安定した形質であると思われる。

冬孢子世代については15種のイネ科植物上の145点の標本について検討した結果、冬孢子の大きさ、冬孢子冠状突起の形態、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無、成熟時の冬孢子の状態において標本間で差異が認められ、それに基づき6つのグループに類別した。本研究では冠さび病菌の特徴的な形態である冬孢子先端部の冠状突

起に特に着目し、145点の乾燥標本全てについてその長さや突起数を測定し比較検討した。その結果、図6に示したように冠状突起の形態において異なる4集団が認められ、その中でも特に、集合B(最長突起の長さは中程度で突起数の多い)と集合C(最長突起が短くその数も少ない)に含まれる標本の宿主についてはかなり共通性が認められた。この結果は、冬孢子冠状突起の分類形質としての有効性を検討する上でも無視できない対応関係であると考えられる。また、冠状突起の形態の安定性を検討するために、グロースチャンパー内で夏孢子世代より形成させた冬孢子世代の標本、あるいは同一採集地において継続的に採集した同じ植物上の標本についても比較検討した結果、冬孢子の冠状突起は安定した形態的形質であることが確認された。

冬孢子の長径において小型としたグループに含まれる標本はコメガヤ上のものが多く、それらは標本内での大きさの変異も小さいものであった。一方、大型としたグループに含まれる標本は、一般に標本内での変異が大きく標本間での境界も明確ではなかった。Ito(1909)および伊藤(1950)による分類では冬孢子の大きさを分類形質として最も重視しているが、本研究における結果より、冬孢子の大きさは種の分類形質としては必ずしも十分な形態的形質ではないと思われる。

また、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無と成熟時の冬孢子堆の状態について標本間で比較した結果、糸状体が存在しさらに成熟時において冬孢子堆が表皮下に覆われるものはエンバク上の標本に認められ、その他の植物上の標本では糸状体は認められず、また成熟時において冬孢子堆は裸出していた。Cummins(1971)は、*P. coronata* var. *avenae* の形態的特徴として、冬孢子堆に周辺糸状体があることと冬孢子堆が表皮に長く覆われることを記載し、その宿主としてカラスムギ属植物をあげている。本研究においてはカラスムギ属植物であるエンバク上の標本にそのような形態的特徴が認められ、それは Cummins の分類における *P. coronata* var. *avenae* の記載とかなり類似するものであった。しかしながら、

周辺糸状体の有無については Gaeumann(1959)、Urban(1966)は必ずしも安定した
ものではないことを指摘している。従って、日本産冠さび病菌におけるその形態
的形質の安定性についても、さらにエンバクおよびその他のカラスムギ属植物上
のより多くの標本について詳細に調査する必要があるものと思われる。

3. 日本産冠さび病菌の類別および分類学的取り扱いについての検討

(1) 日本産冠さび病菌の類別

精子・さび孢子世代の形態を比較した結果、精子器、さび孢子堆、さび孢子の大きさ、さび孢子の被膜の厚さについては標本間での違いは認められなかった。しかし、さび孢子表面の疣の密度については標本間で違いがみられ、それに基づきさび孢子世代を2グループに類別した。

夏孢子世代については、夏孢子の被膜の厚さおよび夏孢子の表面構造における標本間での明らかな違いはなかった。また、夏孢子の発芽孔は不明瞭で観察が困難であったため、それに基づく類別はできなかった。しかし、夏孢子の大きさおよび夏孢子堆中の周辺糸状体の有無については標本間で違いが認められ、それらに基づき夏孢子世代を3グループに類別した。

冬孢子世代については、冬孢子短径、冬孢子上室および下室の長径、側部および先端部の被膜の厚さ、孢子柄の長さについては標本間で違いは認められなかった。しかし、冬孢子長径、冬孢子冠状突起の形態、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無、成熟時の冬孢子堆の状態については標本間で違いが認められ、それらに基づき冬孢子世代を6グループに類別した。次に、各孢子世代間におけるグループの関係を、接種試験で得られた連続性の確認された標本をもとに検討した結果、日本産冠さび病菌は8タイプに類別された(表13)。各タイプの形態的特徴は、タイプ1からタイプ5は冬孢子の冠状突起の数、最長突起の長さが中程度、タイプ6は冠状突起の長さが短く、その数も少ない、タイプ7は冠状突起の長さは中程度であるが突起数が多い、タイプ8は冠状突起数は中程度であるが突起が長く伸長するという特徴を有する。さらに、冬孢子の冠状突起の形態では突起数および最長突起の長さがいずれも中程度であるタイプ1からタイプ5については、まず、タイプ1から3とタイプ4、5ではさび孢子の疣の密度が異なり、タイプ1、2とタイプ3では夏孢子

の大きさが異なる。また、タイプ1と2では冬胞子の大きさが異なり、タイプ5と6では夏胞子堆中の周辺糸状体の有無、冬胞子堆中の周辺糸状体の有無、成熟時における冬胞子堆の状態において異なるものである(表14, 15)。

(2)分類学的取り扱いについての検討

次に、1)さび胞子表面の疣の密度、2)夏胞子の大きさ、3)夏胞子堆中の周辺糸状体の有無、4)冬胞子の大きさ、5)冬胞子冠状突起の形態、6)冬胞子堆中の周辺糸状体の有無、7)冬胞子堆成熟時の状態の違いに基づき類別した日本産冠さび病菌8タイプの分類学的取り扱いについて検討した。

冬胞子冠状突起の形態観察の結果、形態に異なるものが認められた。冠状突起の違いに基づき類別した4グループの中で、冠状突起数が少なく最長突起が短いという形態的特徴を有するグループは、冬胞子堆は成熟時に裸出し周辺糸状体が無く、冬胞子が大型であり、夏胞子堆に周辺糸状体を有し、夏胞子が大型で、さび胞子表面の疣の密度が低いという形態的特徴との連関が認められた。また、冠状突起数が多いという形態的特徴は、冬胞子堆は成熟時に裸出し周辺糸状体が無く、冬胞子が大型であり、夏胞子堆に周辺糸状体を有し、夏胞子が小型で、さび胞子表面の疣の密度が低いという形態的特徴と連関があり、また、最長突起が長いという形態的特徴は、冬胞子堆は成熟時に裸出し周辺糸状体が無く、冬胞子が大型であり、夏胞子堆に周辺糸状体を有し、夏胞子が大型で、さび胞子表面の疣の密度が低いという形態的特徴と連関しているなど、冠状突起の形態は他の形態的形質とも相関が認められた。また、冬胞子冠状突起の形態は種内で安定していることが、継続的に採集した標本あるいはグロースチャンバー内で形成し得た標本の観察より明らかとなった。さらに、冬胞子冠状突起数が少なく最長突起が短いという特徴を持つ菌は、クサヨシあるいはイワノガリヤス上に、冠状突起数が多いという特徴を持つ菌はヤマカモジグサ上に特異的に認められ、また、最長突起が

長いという形態的特徴を持つ菌はノガリヤスあるいはヒメノガリヤス上に多く認められ、冠状突起の形態と宿主との対応関係も示唆された。これらのことから、冬胞子の冠状突起の形態は冠さび病菌を分類する上で最も有効な形態的形質であり、種の分類形質として用いることが適当であると考えられる。

さび胞子表面の疣の密度、夏胞子の大きさ、冬胞子の大きさのそれぞれの形態について類別されるグループが認められたが、各々のグループ間における大きさの重複は大きく、種の分類形質とすることは不適当と判断し、上記の形態は種以下の分類形質として用いるのが妥当であると考えられる。Ito(1909)および伊藤(1950)の分類では、冬胞子の大きさの違いを重視し冠さび病菌を種に分けているが、本研究での結果、冬胞子の大きさで類別されるグループ間での重複は比較的大きく、種の分類形質としては用いられないものと判断した。

また、夏胞子堆および冬胞子堆中の周辺糸状体の有無、成熟時における冬胞子堆の状態については、これらの形態において他と区別されたのはエンバクあるいはカラスムギを宿主とする冠さび病菌であり、その他の植物上の標本間では有意な差異は認められなかった。胞子堆中における糸状体の存在については、進化的に古い形態的形質とする意見があり(Savile, 1976)、さび菌の分類形質として注目すべき形態の一つと考える。しかしながら、世界の広い地域で栽培されているエンバクあるいは野生のカラスムギ属植物に寄生する冠さび病菌に関する形態学的な研究では、夏胞子堆あるいは冬胞子堆中の周辺糸状体の有無が必ずしも安定した形質ではない、との見解を示している報告もある(Gacumann, 1959; Urban, 1966; Savile, 1984)。したがって、成熟時における冬胞子堆の状態も併せ、上記の形質については日本におけるエンバク上の冠さび病菌およびそれ以外のカラスムギ属植物上の冠さび病菌についてもさらに検討する必要があるものと考え、現段階においては種以下の分類形質として用いるのが妥当であると判断した。

Cummins(1971)による分類では、夏胞子世代の形態を分類形質として重視してお

り、冠さび病菌については夏胞子の大きさ、夏胞子の発芽孔数、夏胞子堆中の糸状体の有無で異なるものが変種として扱われている。本研究では、上述したように夏胞子堆中の周辺糸状体の有無、夏胞子の大きさによって類別されるグループが認められたが、これらの形態を Cummins による分類と同様に種以下の分類形質として用いることとした。また、夏胞子の発芽孔については、不明瞭で観察し難く全ての標本での比較が困難であり分類形質として用いることは不適切と判断した。一方、夏胞子の被膜の厚さおよび表面構造については標本間での有意な差異は認められなかった。

以上のように、冬胞子冠状突起の形態を種の分類形質として用い、また、さび胞子表面の疣の密度、夏胞子の大きさ、夏胞子堆周辺糸状体の有無、冬胞子の大きさ、成熟時の冬胞子堆の状態、冬胞子堆中の糸状体の有無については種以下の分類形質として用いることが妥当であると判断した。そしてそれに基づき、類別した8タイプと既知種のタイプ標本などとの詳細な検討の結果、タイプ1-5を *P. coronata*、タイプ6を *P. brevicornis*、タイプ7を *P. himalensis*、タイプ8を *P. rangiferina* とした。さらに、*P. coronata* としたタイプ間(1-5)では、冬胞子の大きさ、冬胞子堆の糸状体の有無、胞子堆の形成状態、さび胞子表面の疣の密度、夏胞子の大きさ、夏胞子堆中の糸状体の有無において違いがあり、それらについては *P. coronata* の変種として以下のように分類整理した。すなわち、タイプ1を *P. coronata* var. *coronata*、タイプ2を var. *erikssonii*、タイプ3を var. *epigejos*、タイプ4を var. *himalensis*、タイプ5を var. *avenae* とした(図8)。以上のように4種4変種に分類整理した日本産冠さび病菌についての記載は第4章に示した。

表13. 各孢子世代のグループによる冠さび病菌の類別¹⁾

孢子世代	タイプ							
	1	2	3	4	5	6	7	8
さび孢子世代	1	1	1	2	2	1	1	1
夏孢子世代	3	3	2	2	1	2	3	2
冬孢子世代	1	2	1	1	3	4	5	6

1) 数字は各孢子世代における類別グループを示す。

表14. 日本産冠冠さび病菌 *Puccinia coronata* complex の各タイプの形態的特徴(1)

世代および形質	タイプ1	タイプ2	タイプ3	タイプ4	タイプ5	タイプ6	タイプ7	タイプ8
精子器	Type4	Type4	Type4	Type4	Type4	Type4	Type4	Type4
さび胞子堆	Aecidium型	Aecidium型	Aecidium型	Aecidium型	Aecidium型	Aecidium型	Aecidium型	Aecidium型
さび胞子の大きさ	15.5-23.3 X13.7-22.4	14.1-22.4 X11.8-18.3	18.1-29.2 X12.7-22.6	14.5-21.5 X13.1-18.5	16.0-24.0 X13.1-19.0	17.1-24.7 X13.7-22.7	13.1-26.9 X11.2-22.0	18.0-26.3 X15.1-20.9
被膜の厚さ	0.7-1.6	0.8-2.2	1.0-2.1	0.5-1.2	0.7-1.4	0.6-1.5	0.8-2.0	0.8-2.3
イボの密度 (個数/6.25 μ m ²)	17-26	15-33	18-35	33-50	37-59	15-35	11-33	21-40

夏胞子の大きさ	14.8-24.5 X12.8-21.3	13.7-23.2 X12.3-18.0	17.5-35.4 X13.9-31.1	17.3-31.4 X15.0-26.5	18.7-35.1 X13.9-30.2	15.0-26.8 X13.8-22.1	15.7-23.7 X13.0-18.3	18.1-29.4 X17.1-23.1
被膜の厚さ	0.7-2.1	0.4-2.1	0.9-4.0	0.9-1.8	0.7-2.9	0.8-2.1	0.8-1.8	1.0-2.2
発芽孔の数と位置	5-7, 散在	5-7, 散在	5-9, 散在	5-7, 散在	6-14, 散在	4-8, 散在	5-10, 散在	5-7, 散在
夏胞子堆周辺	あり	あり	あり	あり	なし	あり	あり	あり
糸状体の有無								
II. III								
冬胞子の大きさ	28.0-88.7 X7.8-25.5	26.5-56.7 X10.3-20.6	37.0-114.0 X9.5-21.8	32.7-91.0 X9.6-24.6	26.7-81.8 X12.2-26.1	26.4-78.6 X10.6-23.5	27.3-85.9 X7.1-22.8	35.7-90.5 X8.7-21.5
突起の長さ	2.3-19.0	2.3-13.8	2.1-19.6	3.2-20.2	2.1-18.9	1.2-10.7	2.0-19.4	5.8-31.2
突起の数	1-14	1-15	1-11	0-12	1-12	0-10	1-18	2-11
冬胞子堆周辺	なし	なし	なし	なし	あり	なし	なし	なし
糸状体の有無								
冬胞子堆の 成熟時の状態	裸出	裸出	裸出	裸出	表皮下	裸出	裸出	裸出

表15. 日本産冠さび病菌 *Puccinia coronata* complex の各タイプの形態的特徴(2)

形質	タイプ							
	1	2	3	4	5	6	7	8
冬孢子冠状突起の形態								
さび孢子表面								
夏孢子大きさ	小型	小型	大型	大型	大型	大型	小型	大型
夏孢子堆周縁糸状体の有無	有	有	有	有	無	有	有	有
冬孢子大きさ	大型	小型	大型	大型	大型	大型	大型	大型
冬孢子堆中央の周縁糸状体の有無	無	無	無	無	有	無	無	無
冬孢子堆の成熟時	裸出	裸出	裸出	裸出	表皮下	裸出	裸出	裸出

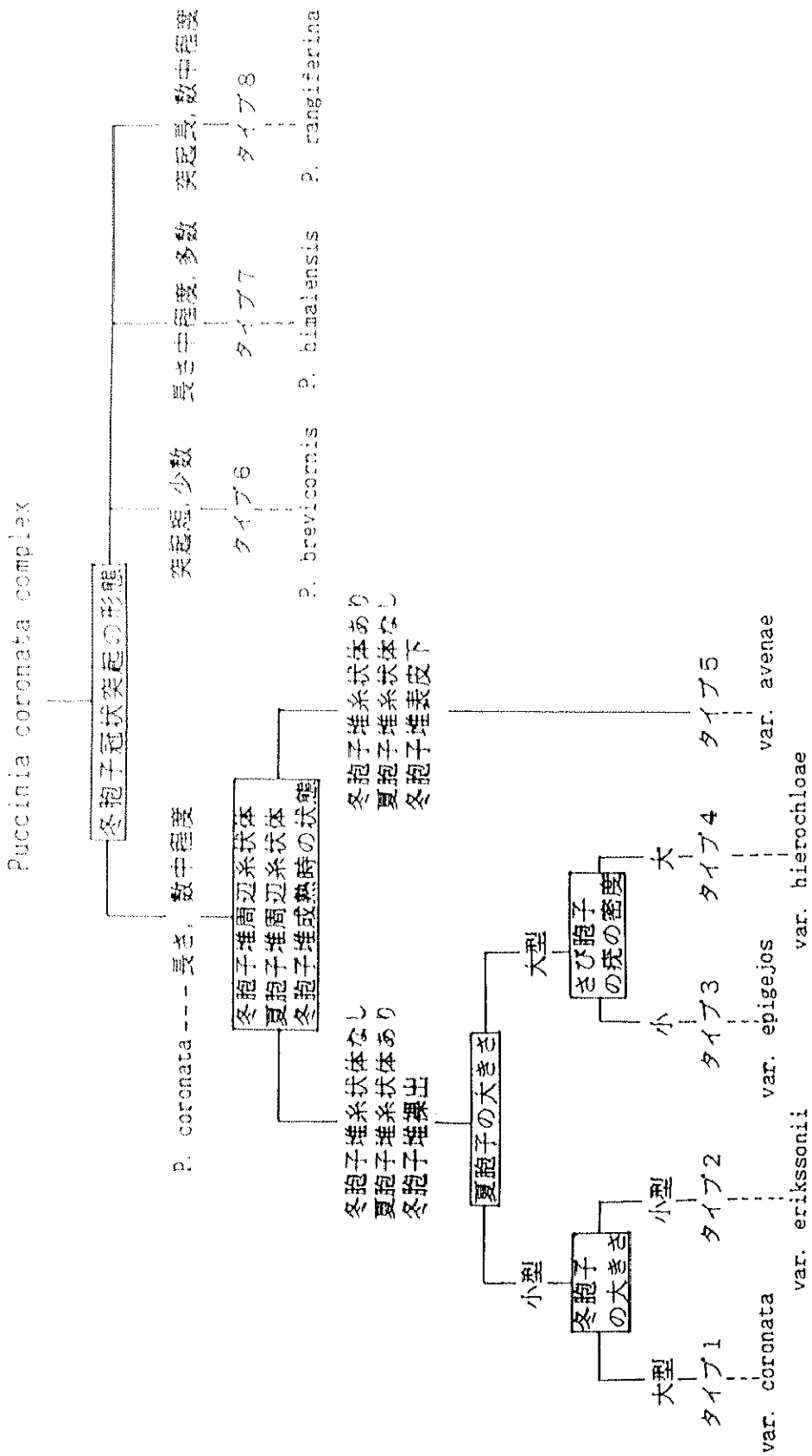


図8. 日本産冠さび病菌の各タイプの分類学的取り扱い