

## 第7回 植物炭疽病菌 (2)

佐藤豊三<sup>1)\*</sup>, 森脇丈治<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup>独立行政法人農業生物資源研究所ジーンバンク 〒305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2

<sup>2)</sup>独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター北陸研究センター  
〒943-0193 新潟県上越市稲田 1-2-1

### Causal Fungi of Plant Anthracnose (2)

Toyozo Sato<sup>1)\*</sup>, Jouji Moriwaki<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup>National Institute of Agrobiological Sciences, 2-1-2 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8602, Japan

<sup>2)</sup>National Agriculture and Food Research Organization, National Agricultural Research Center,  
Hokuriku Research Center, 1-2-1 Inada, Joetsu, Niigata 943-0193, Japan

#### 1. はじめに

(1) で植物炭疽病菌は *Glomerella* 属 (有性時代) あるいは *Colletotrichum* 属 (無性時代) に所属する子のう菌系の真菌であり, 様々な植物にいわゆる「炭疽病」を引き起こすこととその代表的な形態を紹介した. この菌群は形態的再分類によりいくつかの集合種 (種複合体) が暫定的に認められてきたが (Sutton, 1992), 近年実用面から特異的病原性系統や隠蔽種などを区別する必要に迫られている. このような事情からより客観的, 科学的な分類体系の確立をめざし, ここ 10 年間ほど分子系統解析による形態分類の見直しが盛んに行われ, 世界的に種の再定義や整理が急速に進んでいる (Cannon *et al.*, 2000; Moriwaki *et al.*, 2002, 2003; Farr *et al.*, 2006; Correll, 2008; Johnston *et al.*, 2008). (1) に引き続き本稿では植物炭疽病菌の分類や最近の研究動向などについて概説する.

#### 2. 分類学的所属

炭疽病菌は子のう菌類の中ではどこに位置づけられているのであろうか? 現在 *Glomerella* 属はソルダリア綱 (Sordariomycetes), ボタンタケ亜綱 (Hypocreomycetidae), グロメラ科 (Glomerellaceae) に所属している (Kirk *et al.*, 2008). *Glomerella* 属のみを含むグロメラ科は子座

組織を持たず無性時代は決まって *Colletotrichum* 属であることから, ボタンタケ亜綱内の 5 目 (order) のどれにも当てはまらないユニークな科とされている (Zhang, 2006). 一方, *Colletotrichum* 属は, 不完全菌類の便宜的な分類体系では, 分生子果不完全菌綱 (Coelomycetes), メランコニウム科 (Melanconiaceae) に位置づけられる (小林ら, 1992).

#### 3. 属以下の分類の変遷

炭疽病菌の分類の歴史, 問題点や未検討種等については, Sutton (1992) あるいは小林 (1993) の詳細な総説がある. また, Sutton (1992) のモノグラフを基に初めて炭疽病菌の総覧検索表 (synoptic key) が作成され, 以前より *Colletotrichum gloeosporioides* (*Glomerella cingulata*) に誤同定されがちであった *Colletotrichum acutatum* の簡易同定法が開発された (佐藤, 1996, 1997). 本章ではその後 10 数年間の動向を含めて炭疽病菌の分類の変遷を概説する.

1900 年代中頃まで 100 年以上にわたり, 炭疽病菌には複数の属が当てられてきた. すなわち分生子層に剛毛を有する *Colletotrichum* Corda (1831), 剛毛がなく葉, 果実を加害する *Gloeosporium* Desm. & Mont. (1849) および茎, 枝を加害する *Myxosporium* Link (1825), また, 分生子層に剛毛を持ち鎌形の分生子を形成する *Vermicularia* Tode: Fries (1825) の 4 属である. 20 世紀前半まで多くの植物病原菌でそうであったように, これらの属においても古くから新た

\*Corresponding author

E-mail: sl043@affrc.go.jp

な宿主植物上で見つかるごとに新種が提案されてきた。このため1950年代中頃までには、4属を併せると1,000近くもの学名が乱立するに至った。von Arx (1957a) は、それらのうち約800種を無性時代の形態的再検討とともに完全時代との関係および病原性等により統合・整理し、*Colletotrichum* 属の11種12変種・型に再編した。それと並行して、命名法上の理由から *Gloeosporium* 属を廃棄し、その約740種をそれぞれ *Colletotrichum* 属をはじめとする他の適切な属に移し、あるいは異名として処理した (von Arx, 1957b)。なお、*Myxosporium* および *Vermicularia* 属は *Colletotrichum* 属より設立が古いが、いずれも命名規約上不適切な学名として破棄された (小林, 1993)。Sutton (1980) および von Arx (1981, 1987) は、その後報告された新種や *Colletotrichum* 属への転属種等を加えて新たな種検索表を公表した。小林 (1993) はそのうち25種を日本の既報種に挙げ、チャ炭疽病菌 (*Colletotrichum theae-sinensis*) を最小の分生子を持つ同属の独立種として認めた。また、Sutton (1980, 1992) は炭疽病菌が人工培地上で形成する付着器の形態を同菌類の分類・同定に利用できる形質として取り上げ、大半の種についてその形態を記述し、同属菌として暫定的に38種1変種7分化型を挙げた (Sutton, 1992)。分化型とは、形態的に識別できないが互いに異なる植物にしか病原性を持たない種内群を指し、学名の後に f. sp. (forma specialis の略) を前置きして斜体字で表示される (表1: 11)。菌類の学名データベース Index Fungorum によれば、これまでに *Glomerella* では100、*Colletotrichum* では670以上の学名 (分化型を含む種以下の taxon) が提案されたが、現在通用しているのは、前者がその2割ほどで後者は1割弱である。表1に我が国で確認されている種以下の分類群とその主な宿主植物を示す。なお、日本植物病名目録 (日本植物病理学会, 2000) には、コンニャク炭疽病菌 *Gloeosporium conjac* Hara やダリア炭疽病菌 *Gloeosporium dahliae* Hemmi など主に我が国で記載された *Gloeosporium* 属菌が10数種掲載されており、分類学的所属を再検討する必要がある。

DNA塩基配列の解読技術の飛躍的向上に伴い、1990年代後半から現在にかけて菌類の分類学においても、従来の形態・生理・生化学的形質に基づく分類群の定義が分子系統解析により検証・再検討されるようになり、炭疽病菌でも同様の研究が盛んに行われるようになった (Cannon *et al.*, 2000)。我が国では、主に農業生物資源ジーンバンクに集積されていた炭疽病

菌の様々な菌株を用いて体系的な分子系統解析が行われ、菌株の再同定とともに新種や種の統合などの提案がなされた (Moriwaki, *et al.*, 2002, 2003, 第4章参照)。現在、炭疽病菌による新病害の報告には、病原同定の傍証として分子系統解析の結果を添えることがほぼ定着している (Sato *et al.*, 2005; Tomioka *et al.*, 2008; 瓦谷ら, 2008)。今後も分子レベルの分類・同定がより一般化することが予想される (第5章参照)。

#### 4. 分子系統解析による再分類

炭疽病菌に関する分子系統解析は、他の菌類と同様に、まずリボソームRNA遺伝子スペーサー (rDNA-ITS) 領域に基づき行われた (Sherriff *et al.*, 1994, 1995; Latunde-Dada *et al.*, 1996; Sreenivasaprasad *et al.*, 1996; Moriwaki *et al.*, 2002; 森脇, 2005)。筆者らは rDNA-ITS 領域の塩基配列に基づく菌株のグルーピングを行い、それぞれをリボソームグループ (RG) とした (Moriwaki *et al.*, 2002)。他の研究者の仕事と合わせて以下のことが明らかになっている。(1) *C. gloeosporioides* は多系統であった (図1; RG4~7)。RG4はネオタイプ (Cannon *et al.*, 2000) を含む多くの菌株が該当する。(2) *C. gloeosporioides* の宿主特異的な種とされている3種 (イチゴ炭疽病菌 *Colletotrichum fragariae*, バナナ炭疽病菌 *Colletotrichum musae*, コーヒーノキ炭疽病菌 *Colletotrichum kahawae*) はアナモルフだけの種で、RG4とクレードをつくる (Buddie *et al.*, 1999; Sreenivasaprasad *et al.*, 1993)。(3) 一方で、*C. gloeosporioides* の宿主特異的種とされた4種 (ウリ科植物炭疽病菌 *Colletotrichum orbiculare*, インゲンマメ炭疽病菌 *Colletotrichum lindemuthianum*, マメ科牧草炭疽病菌 *Colletotrichum trifolii*, タチアオイ炭疽病菌 *Colletotrichum malvarum*) は *C. gloeosporioides* とは別のクレードをつくり (図1; RG7)、別種とすべきである。(4) *C. gloeosporioides* 型の分生子を形成し、マメ科植物に寄生する炭疽病菌は *C. trifolii*, *C. lindemuthianum*, *Colletotrichum destructivum* の3種であるが、*C. destructivum* はアブラナ科植物炭疽病菌 *Colletotrichum higginsianum*, ジギタリス炭疽病菌 *Colletotrichum fuscum*, アマ炭疽病菌 *Colletotrichum linicola* と異なったクレード (図1; RG3)をつくる。(5) *Colletotrichum boninense* RG5は、von Arx (1957a) や Sutton (1992) の定義する *C. gloeosporioides* の範疇に含まれるが、菌叢の色調や分生子の形態が特徴的であり、新種として命名記載した

表1 日本産炭疽病菌とその宿主植物 (佐藤, 森脇, 2009: 表1より改変)

種名	宿主植物
*1 <i>Colletotrichum acutatum</i> J.H. Simmonds	リンゴ, ブドウ, ウメ, モモ, カキ, イチゴ, トマト等
*2 <i>C. boninense</i> Moriwaki, Toy. Sato & Tsukib.	ウメ, メロン, シンビジウム, カトレヤ, クンシラン等
*3 <i>C. capsici</i> (Syd.) E.J. Butler & Bisby	カボチャ, キク, ハイビスカス, トウガラシ, パパイア, スターチス, ポインセチア等
*4 <i>C. caudatum</i> Peck	センチピートグラス, ハリシバ, ノシバ, スズメノヒエ類
*5 <i>C. circinans</i> (Berk.) Voglino	ネギ, タマネギ
*6 <i>C. coccodes</i> (Wallr.) S. Hughes	ジャガイモ, トマト, トウガラシ, ナス等
7 <i>C. coffeanum</i> F. Noack	コーヒーノキ
8 <i>C. corchori</i> Pavgi & U.P. Singh	ツナソ
*9 <i>C. crassipes</i> (Speg.) Arx	アマリリス, アオキ
*10 <i>C. dematium</i> (Pers.) Grove	ダイコン, ヤブラン, ブナ, ナルコユリ等
11 <i>C. dematium</i> f. <i>spinaciae</i> (Ellis & Halst.) Arx	ホウレンソウ, テンサイ
*12 <i>C. destructivum</i> O'Gara	ニセアカシア, アカクローバ, シロクローバ, コマツナ, ストック, キンギョソウ, ホオズキ, オミナエシ等
*13 <i>C. echinocloae</i> Moriwaki & Tsukib.	栽培ヒエ
14 <i>C. elasticae</i> Tassi	インドゴムノキ
15 <i>C. euryae</i> Sawada	ヒサカキ
16 <i>C. fuscum</i> Laubert	ジギタリス
*17 <i>C. gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. & Sacc.	リンゴ, ブドウ, ウメ, モモ, カキ, イチゴ, クリ, マンゴー, グアバ, カンキツ, シクラメン等
18 <i>C. graminicola</i> (Ces.) G.W. Wilson	コムギ, トウモロコシ, チモシー, オーチャードグラス等
19 <i>C. hibisci</i> Pollacci	ケナフ
*20 <i>C. higginsianum</i> Sacc.	ハクサイ, コマツナ, カブ, ダイコン, ワサビ等
21 <i>C. hydrangeae</i> Sawada	アジサイ
22 <i>C. liliacearum</i> Ferr.	ユリ類, ギボウシ類, ハラン, エビネ等
23 <i>C. lilii</i> Plakidas ex Boerema & Hamers	オモト
*24 <i>C. lindemuthianum</i> (Sacc. & Magnus) Briosi & Cavara	インゲンマメ
25 <i>C. linicola</i> Pethybr. & Laff.	アマ
*26 <i>C. malvarum</i> (A. Braun & Casp.) Southw.	タチアオイ
27 <i>C. medicaginis-denticulatae</i> Sawada	パークローバ
*28 <i>C. musae</i> (Berk. & M.A. Curtis) Arx	バナナ
29 <i>C. nigrum</i> Ellis & Halst.	バラ
*30 <i>C. orbiculare</i> (Berk. & Mont.) Arx	メロン, カボチャ, スイカ, キュウリ, ガーベラ等
31 <i>C. panacicola</i> Nakata & S. Takim.	チョウセンニンジン
32 <i>C. pekkinensis</i> Katsura	ボウマ
33 <i>C. phaseolorum</i> S. Takim.	アズキ
34 <i>C. rhoinum</i> Tassi	ウルシ
*35 <i>C. sansevieriae</i> M. Nakamura & M. Ohzono	チトセラン
36 <i>C. sasicola</i> I. Hino & Katum.	ササ類
37 <i>C. sophorae-japonicae</i> Hara	エンジュ
38 <i>C. sublineolum</i> Henn.	モロコシ
*39 <i>C. theae-sinensis</i> (Miyake) Yamam.	チャ
40 <i>C. trichellum</i> (Fr.) Duke	キツタ類
*41 <i>C. trifolii</i> Bain	アカクローバ, シロクローバ, アルファルファ
*42 <i>C. truncatum</i> (Schwein.) Andrus & W.D. Moore	ダイズ, スイートピー, ネムノキ, クリスマスローズ類等
43 <i>C. villosum</i> Weimer	ヘヤリーベッチ
*44 <i>Glomerella cingulata</i> (Stoneman) Spauld. & H. Schrenk ( <i>C. gloeosporioides</i> )	カキ, ウメ, ナシ, イチゴ, チャ, イチジク, サザンカ, セイヨウナシ, ドラセナ, ポトス, シンビジウム等
*45 <i>G. glycines</i> Hori	コモンベッチ
46 <i>G. gossypii</i> Edgerton ( <i>C. gossypii</i> Southw.)	ワタ
47 <i>G. ricini</i> Hemmi & Matuo	ヒマ
48 <i>G. salicina</i> (Hara) Fukushi & Yamam.	コリヤナギ
*49 <i>G. tucumanensis</i> (Speg.) Arx & E. Müll.	サトウキビ, メダケ類

\*: 農業生物資源ジーンバンクに菌株がある種, ボールド学名は通用種, その他は要検討種図の説明



(Moriwaki *et al.*, 2003). (6) *C. gloeosporioides* RG6 は, ジャガイモ煎汁寒天 (PDA) 平板培地上で長楕円形の分生子と子のう胞子を形成し, 形態的には *C. gloeosporioides* の範囲に入るが, 異なった系統である. より詳細な形態観察, 分子系統解析および病原性の調査が必要である. (7) *C. acutatum* (RG1) は, *C. gloeosporioides* 群 (RG4~7) とは明確に識別される. ホロタイプやパラタイプから DNA が抽出され, ITS 領域に基づく系統解析が行われており (Vinnere *et al.*, 2002), 2008 年にエピタイプが指定された (Than *et al.*, 2008). *C. acutatum* は, ITS 領域と  $\beta$  チューブリン遺伝子による系統解析および任意配列プライマー PCR 法 (arbitrarily primed PCR [=SSR-PCR]) から, 宿主植物や地理的分布などに対応した種内群 A1~A8 に分けられる (Sreenivasaprasad & Talhinhos, 2005; Talhinhos *et al.*, 2005). (8) 多犯性で鎌形の分生子を形成する *Colletotrichum dematium* は多系統であった (図 1; RG9~12). *Colletotrichum capsici* RG12 は, 分生子形態や宿主植物が重複するために, 識別が困難であるが, ITS 領域では明確に区別できる. *C. capsici* では, ホロタイプの形態を吟味し, エピタイプが指定されている (Shenoy *et al.*, 2007). (9) イネ科植物炭疽病菌 *Colletotrichum graminicola* および *Colletotrichum caudatum* は, 宿主植物ごとに異なる 6 つのグループ (RG14~19) となり, 6RG で 1 つのクレードとなる. RG14 はトウモロコシ炭疽病菌で, Sutton (1980) はトウモロコシ由来菌を *C. graminicola* とすべきであるとしている. また, 病原性や付着器の形態から, ソルガム炭疽病菌 *Colletotrichum sublineolum* (RG17), サトウキビ赤腐病菌 *Colletotrichum falcatum* (RG18) を独立させている (Sutton, 1980). 両種は分子系統解析によりトウモロコシ炭疽病菌と識別が可能である (Sherriff *et al.*, 1994, 1995). RG19 は特徴的な付属糸を持つ分生子を形成するイネ科植物炭疽病菌 *Colletotrichum caudatum* である. RG15 は寒地型牧草 (C3 植物) から分離された炭疽病菌で, Crouch *et al.* (2006) により *Colletotrichum cereale* として再定義された. RG16 はヒエ炭疽病菌およびメヒシバ炭疽病菌で, Moriwaki & Tsukiboshi (2009) はヒエ炭疽病菌を新種 *Colletotrichum echinocloae* として独立させた. (10) RG20 はチャ炭疽病菌 *C. theae-sinensis* である. 炭疽病菌の中では例外的にきわめて小型 (長径 4~6  $\mu\text{m}$ ) の分生子を形成する. ITS 領域の塩基配列は, 他の *Colletotrichum* 属菌よりも Diaporthales 所属菌の方

に相同性が高い. 最近, 梶谷ら (2009) は分生子の形態および限られた属間の分子系統解析に基づき, 本菌を *Phomopsis* 属に移すことを提案した. しかしその後, Moriwaki & Sato (2009) は詳細な形態学的検討とともに広範囲にわたる分子系統解析を行った結果, 本菌は *Apiognomonina* 属に最も近縁であることから, その無性時代に転属し *Discula theae-sinensis* を提案した.

## 5. 最近の研究動向など

2008 年 8 月, イタリアのトリノで第 10 回国際植物病理学会議 (ICPP 10 Torino) が開かれ, その pre-congress workshop の一つとして “*Colletotrichum* Diseases of Fruit Crops” が招集された. 丸 1 日を費やし 16 題の講演と 14 題のポスター発表を巡り熱い議論が交わされた. 分類関係では, “Are stable, consistent, reliable, and useful species names possible within *Colletotrichum*?” (Johnston *et al.*, 2008) および “Molecular and genetic tools for assessing specific, subspecific, and population level diversity in *Colletotrichum*.” (Correll, 2008) の講演があり, それぞれ最新の研究情報が提供された. 前者では, 広義の *C. gloeosporioides* は複数の遺伝子領域による分子系統解析により *C. boninense* 以外の 5 つのクレードに類別され, 集合種 (種複合体) であることが改めて示された. この研究成果はニュージーランドで得られたものであるが, アメリカ合衆国農務省農業研究所 (USDA-ARS) でも現在 *C. gloeosporioides* 種複合体の再分類が別途進められている (廣岡裕史氏, 私信). 一方, ICPP10 Torino のポスターセッションでは, 日本産炭疽病菌の古い乾燥標本を用いた形態観察と分子系統解析により意外な新知見が得られたとの発表がなされた. すなわち, 「ベニバナ炭疽病菌 *Colletotrichum carthami* (Fukui) Hori & Hemmi (1919) およびシュンギク炭疽病菌 *Colletotrichum chrysanthemi* Hori (Nom. Nud., 1924) の新種発表の基となった乾燥標本を検鏡するとともに, そこから rDNA の ITS 領域を抽出・増幅し得られた塩基配列を解析した. その結果, それらはいずれも *C. acutatum* (1968) の形態や塩基配列とほぼ一致したことから, *C. acutatum* および *C. chrysanthemi* はより記載の古い *C. carthami* の異名である.」と結論づけた (Uematsu *et al.*, 2008) この報告により, 現在果樹類をはじめ様々な作物の炭疽病菌として世界的に猛威を振るっている *C. acutatum* が, オーストラリアから新種発表される 40 年ほど前,

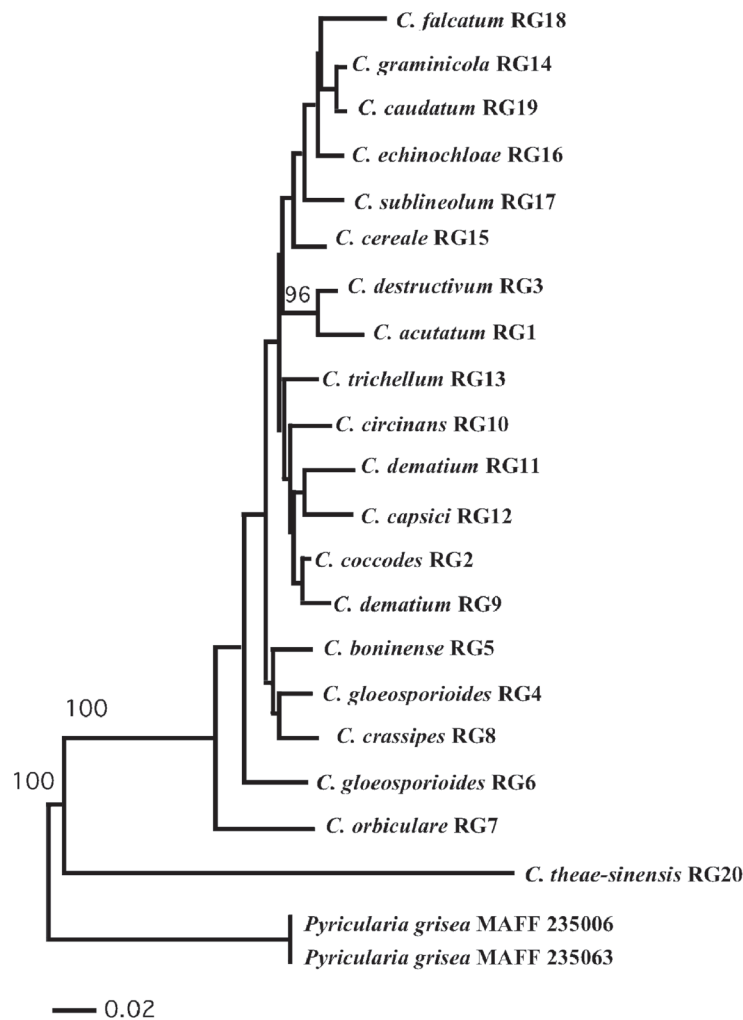


図1 植物炭疽病菌のITS2および28S rDNA D2領域に基づく近隣結合による分子系統樹。枝上の数字はブーツストラップ値(%)の90%以上の値を表す。

実は *C. carthami* としてすでに日本で報告されていたことが明らかになった。さらに、良好な状態で保存されている乾燥標本のDNAは、分子系統解析の材料としても十分利用できることが立証された。

第4章でも述べたように、イネ科植物炭疽病菌(RG14~19)は宿主植物ごとに形態や病原性、リボソームグループが異なっており、各RGはそれぞれ種として独立させる方向にある。Crouch *et al.* (2006)は、イチゴツナギ亜科 Pooideae (芝草やムギ類等)の炭疽病菌である *C. cereale* Manns (1909) を復活させた。rDNA-ITS, 交配型遺伝子 (MAT1-2), manganese-type superoxide dismutase 遺伝子 (SOD2) を用いた分子系統解析により、トウモロコシ炭疽病菌とは明確に区別できることによる。一方、形態による両種の識

別は難しく、トウモロコシ炭疽病菌の分生子の長径が13.0~44.0  $\mu\text{m}$  であるのに対して *C. cereale* は6.0~33.8  $\mu\text{m}$  である。また、付着器の面積は、トウモロコシ炭疽病菌が136.7~1,027  $\mu\text{m}^2$  で、*C. cereale* は63.8~315.6  $\mu\text{m}^2$  であり、いずれも重複している。Crouchらは、日本産イネ科植物炭疽病菌株についても分子系統解析を進めており、C3植物由来菌を *C. cereale* と同定し、ススキやオヒシバ由来の菌をそれぞれ新種と考えている(私信)。他方、筆者らは米国のCrouchらとは別に国内のイネ科炭疽病菌の再検討を進めており、その一環として2007年栃木県で発生した飼料用ヒエ (*Echinochloa utilis*) の炭疽病から *Colletotrichum* 属菌を分離した。この菌は広義の *C. graminicola* と形態が一致するが、先端が強く湾曲し

短い (長径 18.0 ~ 22.2  $\mu\text{m}$ ) 分生子を形成すること、ヒエにのみ強い病原性を示すこと、培養至適温度が低く 1 日あたりの菌叢生育速度が遅い点でトウモロコシ由来の *C. graminicola* とは明らかな違いがみられた。さらに、rDNA-ITS, MAT1-2 および SOD2 配列に基づく分子系統解析では、同菌のみでクレードを形成し、独立した種を構成することが示された。これらの諸特性からこの菌を新種であると判断し、*C. echinocloae* と命名記載した (Moriwaki & Tsukiboshi, 2009)。

つい最近開催されたアジア菌学会議 (AMC 2009) では、“Advancing the understanding of *Colletotrichum*” と題したシンポジウムが生まれ、現存する菌株を用いた分子系統解析に基づき、近年発表された新種を加えた *Colletotrichum* 属菌の種構成について再検討が行われた。その結果選定された使用されるべき炭疽病菌の種名 (Names in current use) は、近々学術雑誌 “Fungal Diversity” で公表される予定である。

50 年あまり前、von Arx の思い切った整理・統合により炭疽病菌の分類群は激減したが、以上のように、分子系統解析により科学的、客観的な根拠に基づく新種の提案や異名の復活が相次いでいる。*Fusarium* 属菌で推定されているほど多くはないにしても (青木, 2009; 青木ら, 2008)、今後この菌群でもさらに分類群が増えることが予想される。

## 6. おわりに

現在、農業生物資源ジェンバンクでは *Colletotrichum* 属約 20 種の 550 菌株以上および *Glomerella* 属菌 3 種の約 70 菌株が配布対象として公開されている (表 1)。そのおよそ 7 割は rDNA-ITS 領域などの塩基配列に基づく分子系統解析により最新の分類学的位置づけが終わっている。今後、残る 200 株あまりの未検討菌株についても順次調査を進め、再同定・再分類を実施していく予定である。新たな炭疽病の病原菌を分離したが、形態と分子の両面からの確かな同定・分類を行いたいという方がおられれば、当ジェンバンクの比較対照菌株をご利用になるか、筆者らにご一報頂きたい。また、第 5 章で紹介した pre-congress workshop in ICPP 10 Torino の電子版要旨集 (約 2MB) をご希望の方は筆者宛に送付先の電子メールアドレスを連絡頂くか、以下の窓口にご知らせ願いたい。

<http://www.gene.affrc.go.jp/contacts.php>

## 文 献

- 青木孝之 (2009). *Fusarium* 属菌の分類法. 日本微生物資源学会誌 **25**: 1-12.
- 青木孝之, 佐藤豊三, 澤田宏之, 永井利郎, 富岡啓介, 廣岡裕史, 遠藤眞智子 (2008). フザリウム属菌における種概念について, 日本菌学会第 52 回大会講演要旨集, p. 19.
- Arx, J.A. von (1957a). Die Arten der Gattung *Colletotrichum* Cda. Phytopathol. Z. **29**: 413-468.
- Arx, J.A. von (1957b). Revision der zu *Gloeosporium* gestellten Pilze. Verh. K. ned. Akad. Wet., afd. Natuurk., Tweede Sect. **51** (3): 1-153.
- Arx, J.A. von (1981). The genera of fungi sporulating in pure culture, third edition. J. Cramer, Vaduz.
- Arx, J.A. von (1987). Plant pathogenic fungi, J. Cramer, Berlin.
- Buddie, A.G., Martinez-Culebras, P., Bridge, P.D., Garcia, M.D., Querol, A., Cannon, P.F. & Monte, E. (1999). Molecular characterization of *Colletotrichum* strains derived from strawberry. Mycol. Res. **103**: 385-394.
- Cannon, P.F., Bridge, P.D. & Monte, E. (2000). Linking the past, present, and future of *Colletotrichum* systematics, In Prusky, D., Freeman, S. & Dickman, M.B. (eds.), *Colletotrichum*. Host Specificity, Pathology, and Host-Pathogen Interaction, p. 1-20, APS Press, St. Paul.
- Correll, J.C. (2008). Molecular and genetic tools for assessing specific, subspecific, and population level diversity in *Colletotrichum*, In *Colletotrichum* Diseases of Fruit Crops. Summaries of Invited Papers, Pre-congress workshop at the ICPP10, p. 8-9.
- Crouch, J.A., Clarke, B.B. & Hillman, B.I. (2006). Unraveling evolutionary relationships among the divergent lineages of *Colletotrichum* causing anthracnose disease in turfgrass and corn. Phytopathology **96**: 46-60.
- Farr, D.F., Aime, M.C., Rossman, A.Y. & Palm, M.E. (2006). Species of *Colletotrichum* on Agavaceae. Mycol. Res. **110**: 1395-1408.
- Johnston, P., Dodd, S., Park, D., Massey, B., Charuchinda, B., Waipara, N. & Buckley, T. (2008). Are stable, consistent, reliable, and useful species

- names possible within *Colletotrichum*? In *Colletotrichum Diseases of Fruit Crops. Summaries of Invited Papers, Pre-congress workshop at the ICPP10*, p. 1-7.
- 梶谷裕二, 吉岡哲也, 奥田 充 (2009). チャ炭疽病菌 (*Colletotrichum theae-sinensis*) は *Phomopsis* 属菌か? 日植病報 **75**: 187.
- 瓦谷光男, 西村昭雄, 森脇丈治, 富岡啓介, 佐藤豊三, 岡田清嗣, 中曾根渡 (2008). *Colletotrichum destructivum* によるシソ炭疽病 (新称). 日植病報 **74**: 335-339.
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W. & Stalpers, J.A. (2008). Dictionary of the Fungi, ninth edition. CAB International, Waningford.
- 小林享夫 (1993). *Colletotrichum* 属—植物炭そ病菌—。防菌防黴誌 **121**: 215-224.
- 小林享夫, 勝本 謙, 我孫子和雄, 阿部恭久, 柿島眞 (1992). 植物病原菌類図説, 全国農村教育協会, 東京.
- Latunde-Dada, A.O., O'Connell, R.J., Nash, C., Pring, R.J., Lucas, J.A. & Bailey, J.A. (1996). Infection process and identity of the hemibiotrophic anthracnose fungus (*Colletotrichum destructivum*) from cowpea (*Vigna unguiculata*). Mycol. Res. **100**: 1133-1141.
- 森脇丈治 (2005). 植物病原菌の分子系統樹—そのシステムと見方—(3)炭疽病菌. 植物防疫 **59**: 240-243.
- Moriwaki, J., Tsukiboshi, T. & Sato, T. (2002). Grouping of *Colletotrichum* species in Japan based on rDNA sequences. J. Gen. Plant Pathol. **68**: 307-320.
- Moriwaki, J., Sato, T. & Tsukiboshi, T. (2003). Morphological and molecular characterization of *Colletotrichum boninense* sp. nov. from Japan. Mycoscience **44**: 47-53.
- Moriwaki, J. & Sato, T. (2009). A new combination for the causal agent of tea anthracnose: *Discula theae-sinensis* (I. Miyake) Moriwaki & Toy. Sato, comb. nov. J. Gen. Plant Pathol. DOI 10.1007/s10327-009-0183-z.
- Moriwaki, J. & Tsukiboshi, T. (2009). *Colletotrichum echinochloae*, a new species on Japanese barnyard millet (*Echinochloa utilis*). Mycoscience **50**: 273-280.
- 日本植物病理学会 (2000). 日本植物病名目録, 日本植物防疫協会, 東京.
- 佐藤豊三 (1996). 炭疽病菌の分類の問題点と同定法. 植物防疫 **50**: 273-280.
- 佐藤豊三 (1997). 多犯性炭疽病菌 *Colletotrichum acutatum* の諸特性と同定法. 四国植物防疫研究 **32**: 1-19.
- 佐藤豊三, 森脇丈治 (2009). 植物炭疽病菌 (1). 日本微生物資源学会誌 **25**: 27-32.
- Sato, T., Muta, T., Imamura, Y., Nojima, H., Moriwaki, J. & Yaguchi, Y. (2005). Anthracnose of Japanese radish caused by *Colletotrichum dematium*. J. Gen. Plant Pathol. **71**: 380-383.
- Sherriff, C., Whelan, M.J., Arnold, G.M., Lafay, J.F., Brygoo, Y. & Bailey, J.A. (1994). Ribosomal DNA sequence analysis reveals new species groupings in the genus *Colletotrichum*. Exp. Mycol. **18**: 121-138.
- Sherriff, C., Whelan, M.J., Arnold, G.M. & Bailey, J.A. (1995). rDNA sequence analysis confirms the distinction between *Colletotrichum graminicola* and *C. sublineolum*. Mycol. Res. **99**: 475-478.
- Shenoy, B.D., Lam, W.H., Jeewon, R., Hyde, K.D., Bhat, D.J. & Taylor, P.W.J. (2007). Morphological characterization and epitypification of *Colletotrichum capsici* (Glomerellaceae, Sordariomycetes), the causative agent of anthracnose in chilli. Fungal Divers. **27**: 197-211.
- Sreenivasaprasad, S., Brown, A.E. & Mills, P.R. (1993). Coffee berry disease pathogen in Africa: genetic structure and relationship to the group species *Colletotrichum gloeosporioides*. Mycol. Res. **97**: 995-1000.
- Sreenivasaprasad, S., Mills, P.R., Meehan, B.M. & Brown, A.E. (1996). Phylogeny and systematics of 18 *Colletotrichum* species based on ribosomal DNA spacer sequences. Genome **39**: 499-512.
- Sreenivasaprasad, S. & Talhinas, P. (2005). Genotypic and phenotypic diversity in *Colletotrichum acutatum*, a cosmopolitan pathogen causing anthracnose on a wide range of hosts. Mol. Plant Pathol. **6**: 361-378.
- Sutton, B.C. (1980). The Coelomycetes, IMI, Kew.
- Sutton, B.C. (1992). The genus *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum*, In Bailey, J.A. & Jeger, M.J. (eds.), *Colletotrichum: Biology, Pathology and*



- Control, p. 1-26, CAB International, Waningford.
- Talhinhas, P., Sreenivasaprasad, S., Neves-Martins, J. & Oliveira, H. (2005). Molecular and phenotypic analyses reveal association of diverse *Colletotrichum acutatum* groups and a low level of *C. gloeosporioides* with olive anthracnose. *Appl. Environ. Microbiol.* **71**: 2987-2998.
- Than, P.P., Shivas, R.G., Jeewon, R., Pongsupasamit, S., Marney, T.S., Taylor, P.W.J. & Hyde, K.D. (2008). Epitypification and phylogeny of *Colletotrichum acutatum* J.H. Simmonds. *Fungal Divers.* **28**: 97-108.
- Tomioka, K., Moriwaki, J. & Sato, T. (2008). Anthracnose of *Polygonatum falcatum* caused by *Colletotrichum dematium*. *J. Gen. Plant Pathol.* **74**: 402-404.
- Uematsu, S., Kageyama, K., Moriwaki, J. & Sato, T. (2008). Re-identification of *Colletotrichum (Gloeosporium) carthami* (Fukui) Hori et Hemmi and *C. chrysanthemi* Hori based on morphological and molecular characteristics of relevant herbarium specimens. *J. Plant Pathol.* **90** (2, Supplement): 438.
- Vinnere, O., Fatehi, J., Wright, S.A.I. & Gerhardson, B. (2002). The causal agent of anthracnose of *Rhododendron* in Sweden and Latvia. *Mycol. Res.* **106**: 60-69.
- Zhang, N. (2006). An overview of the systematics of the Sordariomycetes based on a four-gene phylogeny. *Mycologia* **98**: 1076-1087.

(担当編集委員：青木孝之)