Microbiol. Cult. Coll. **25**(1)：1-12, 2009

総　　説

Fusarium 属の分類法

青木孝之

（独）農業生物資源研究所　基盤研究領域　ジーンバンク　〒305-8602　茨城県つくば市観音台 2-1-2

Taxonomic System of the genus *Fusarium*

Takayuki Aoki
National Institute of Agrobiological Sciences, NIAS Genebank
2-1-2 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8602, Japan

はじめに

Fusarium 属は真菌類子のう菌門のボタンタケ目（肉座菌目，Hypocreales）に所属する菌群のアナモルフ（無性時代，体細胞分裂に基づく分生子を生じる時代）の一属である．いわゆる糸状菌類であり，典型的には，鎌形から円筒形の多隔壁分生子（無性胞子）がフィアライドと呼ばれる分生子形成細胞より連続的に生じることで形態的に属が特徴付けられる．

本属は 1809 年に Link により設立され，基準種は *Fusarium roseum* Link ex Gray, 1821 である．Link は *F. roseum* の標本を 3 点残したが，後年，それらが異なった菌を示すことが明らかにされたため，*F. roseum* は定義上複数種を含む曖昧名（nomen ambiguum）として扱われる．Gray は Link による 3 点の標本の内，1 点を *F. roseum* の正基準標本（ホロタイプ）として指定し直したことから，その後の研究で正基準標本に対応する *Fusarium sambucinum* Fuckel, 1869（保存名化提案中）が基準種として適切な名前であるとされる（Gams *et al.*, 1997）．*Fusarium sambucinum* の有性時代は子のう菌門ボタンタケ目の *Gibberella pulicaris*（Fr. : Fr.）Sacc. である．*Fusarium* 属には現状では 100 を越す種および変種が識別される．

Fusarium 属菌は真菌類であるため，命名規約としては国際植物命名規約（International Code of Botanical Nomenclature，略して ICBN）が該当する．ICBN では，複数の形態を有する菌類やアナモルフ（無性時代）を持つ菌類に対しては，有性時代の学名の他に，形態分類群の名前の発表や使用を保証している（第 1 条 3 項）．すなわち，同一の菌（あるいは菌種）に対して，複数の学名の使用が公式に認められており，それぞれの学名が見かけ上，別個の分類群であるかのように扱われる．すなわち，現状では *Fusarium* 属菌はアナモルフに対する形態分類群の名前の他に，本属菌が形成する *Gibberella* 属等の有性時代の学名もしばしば併せ持つ．

Fusarium 属菌は生態系において，土壌や水環境などごく普通に分離・検出されるが，植物病理学的には多犯性で，数多くの農作物に対する重要病害の病原菌として警戒される．カビ毒（マイコトキシン）を産生する菌種も多く，農業生産や食品衛生上からも重要であり，医学分野では本属菌による真菌症も知られる．

本属菌および関連糸状菌類の分類は現在，広範に見直しが行われつつあり，大規模な再構築期に当る．本稿では，これら *Fusarium* 属菌の分類体系について過去の歴史を含めて概説し，現在進められている *Fusarium* 属菌の分類の再構築の方向性を具体的な例を挙げて紹介したい．

Fusarium 属菌の分類研究の過去における流れ

Fusarium 属菌は経済的に重要であるにもかかわらず，主に形態に基づいた従来の分類法ではきわめて難しい研究対象であるとされてきた．糸状菌類の無性時代の分類では，長らく培養下を含めた形態的特徴に多くの基礎が置かれてきたが，*Fusarium* 属菌の個々の種や菌株は高い変異性を示すことから，分類形質とし

E-mail: taoki@nias.affrc.go.jp

ての形態的特徴の解釈をめぐって，学派間で意見対立と競合が伝統的に続いていた．その結果提案された分類体系も学派間で大きく異なり，分類における世界的な対立状態は，狭い種概念の Wollenweber & Reinking（1935）と広い種概念の Snyder & Hansen（1940, 1941, 1945）の 2 大学派の存在に象徴的に示される．すなわち，同一菌が異なる学名で呼ばれたり，異なる菌が同一学名にくくられるなど，分類体系の実際の利用者には混乱や困惑をもたらした．

まず，狭い種概念の Wollenweber・Reinking の分類体系について紹介したい．1809 年に Link が本属を設立して以来 1900 年代の初頭までに，顕花植物，隠花植物，動物，粗原料，土壌等から 600 以上の *Fusarium* 属の種が個別記載的に報告されていた．Wollenweber & Reinking（1935）はそれらを個別に精査し，16 節 65（基本）種 55 変種 22 品種にまとめ上げ，統一的に属を整理した．すなわち，ドイツ，ベルリンにおける Wollenweber・Reinking のモノグラフが *Fusarium* 属菌の近代的分類学の事実上の出発点である．Wollenweber・Reinking の分類では菌株の培養が重視されたが，形態学的に識別できるものは可能な限り識別して分類する立場であったことから，“スプリッター（splitter：種を細分する者）”と呼ばれた．認めた種数が多いため，形態的に類似した種をグループ化し，属と種の間に節（形態節，form section）を置いた．

Wollenweber 直系のドイツ学派（ベルリンにあるドイツ農林食糧省の研究所）は種を細分する Wollenweber の種概念を堅持・発展させ，Gerlach & Nirenberg（1982）の時点で 90 以上の種および変種を認めた．

一方，1940 年代に提案された，アメリカ，カリフォルニア大学の Snyder & Hansen（1940, 1941, 1945）の分類体系では，Wollenweber・Reinking による種数は実用上多すぎるとし，菌集落の色調や胞子の大きさ等の違いは培養による変異として種の同定基準から除外された. その種概念の広さからランパー（lumper：種を大括りする者）と呼ばれた．Wollenweber・Reinking の節にほぼ対応したわずか 9 種のみを認めたため，別名 9 種システム（the nine species system）とも呼ばれた．種以下の階級で, 寄主植物（host）に対する病原性に基づいて菌を区別するために分化型（forma specialis: f. sp.）の概念を採用した（分化型は国際植物命名規約外の区分である）．本分類体系は門下のペンシルバニア州立大学の Toussoun や Nelson に受け継がれた（Toussoun & Nelson, 1968, 1976）．種が少なく，種同定は簡単で，病原菌の区別にも便利なため，アメリカ，日本，韓国等，各国の植物病理学者に広く受け入れられた．わが国の植物病理学分野では Snyder & Hansen（1940, 1941, 1945）の分類体系に 1 種を追加して 10 種とする信州大学の松尾（Matuo, 1972）の分類体系も広く採用された．

これら両極端の中間に位置する分類体系も提案された．すなわち，第 3 のカナダ－イギリス系学派の分類体系（Gordon, 1944, 1952, 1954a, 1954b, 1956a, 1956b, 1959, 1960, 1965; Booth, 1971）と，第 4 のロシア系学派の分類体系である．カナダ－イギリス系学派の集大成とも言える Booth（1971）のモノグラフは 45 種 7 変種を認め，有性時代－無性時代の対応関係や分生子形成様式を分類形質として重視した．Wollenweber・Reinking とは異なった定義付けや種構成ではあるが，属と種の間に置く節も採用した．また，ロシア系学派を継承したイスラエルの Joffe（1974）は Booth と同様に中間的な種数・種概念を提案した．

すなわち，*Fusarium* 属菌の形態に基づく分類では，Wollenweber・Reinking のモノグラフの後，大きく 4 つの学派に分派してそれぞれが継承され，互いの間で分類学上の議論も行なわれた歴史的経緯が存在する．

分子系統時代における *Fusarium* 属菌の分類研究

20 世紀後半になり，種の再定義や新しい研究手法の導入が相次ぎ，これまで主に形態に基づいていた既存の分類体系の問題点が明らかにされてきた．遺伝子 DNA の塩基配列を基にした分子系統学的解析手法が分類研究に導入され，本属菌の菌種や菌株間の関係はもとより，対応する有性時代である子のう菌類内における本属菌の系統学的位置付けも原理的には可能となった．分子系統学的解析手法は，それまで使われてきた形態による分類形質やそれらに基づいた分類結果を進化・類縁関係から再検証し，多くの種内種（隠蔽種 cryptic species）の存在を明らかにするなど，*Fusarium* 属内に 300 を越す系統学的種の存在を指摘するようになった（O'Donnell *et al*., 2004a）．最近では分子系統学的種概念（O'Donnell, 1996）や分子系統学的解析に基づく種の識別法である GCPSR（Genealogical concordance phylogenetic species recognition; Taylor *et al*., 2000）が本属菌の分類研究の基礎に置かれてきている．すなわち，分子系統学的種概念に基づくと，本属の種の範囲は一般に過去に提案されたどの分類体系よりも「狭い」ものとなる．既存

の種に隠れた未定義の種が大量に存在することが容易に想定され，種の分割や定義の変更も含めて，新たに確認および記載報告される種（新種）は増加中である．本属菌は既存の種を含めて広範に再検討され，現時点で約 120 種が再認識されている．すなわち，1980 年代まで続いていた「種を大括りに扱うランパーか，種を細分して捉えるスプリッターか」という形態学的な意見対立には終止符が打たれたが，従来，種の定義を行なっていた表現形質（主に形態等）が明らかに不足し，*Fusarium* 属菌の種の実体と分類法の整合性の取り方という，より本質的な問題が生じている．また，*Fusarium* 属というアナモルフ（無性時代）の菌種について，子のう菌類の分類体系における位置付けについても分子系統によって確認されつつある．これまで，*Fusarium* 属菌の子のう菌類全体における位置付けは，時に見出される有性時代を通してのみ伺い知ることができた．分子系統学的な手法は有性時代の有無や発見，未発見とはかかわりなく本属菌の種や菌株を特定位置に位置付けることを可能にした．現状では，新たな分類体系の構築に向け個別の菌種について分類学的見直しが続けられており，*Fusarium* 属全体を包括する有効な分類体系は現在のところ存在しないと言うこともできる．しかし，分類を行う研究者の急速な世代交代も進んでおり，これまで扱われてきた形態に代表される表現形質に基づく分類体系を理解し，既知種を再解読して特定できる研究者が減少していることも分類体系を再構築する上での問題点として指摘される．

具体的に，分子系統時代における *Fusarium* 属菌の分類研究では以下のような事例が認められる：

1．これまで単一種と考えられてきた多くの形態種が複数の種内種（隠蔽種）を含んでいることが明らかにされ，詳細な比較形態学的研究に基づき，それらの新種としての記載が続けられている（Nirenberg & O'Donnell, 1998; Nirenberg *et al*., 1998; O'Donnell *et al*., 1998b, 2004b; Gams *et al*., 1999; Geiser *et al*., 2001; Aoki *et al*., 2001, 2003, 2005; Schroers *et al*., 2004; Starkey *et al*., 2007 等）．

2．形態的に類似しているということで *Fusarium* 属菌として考えられてきた菌種の一部は，分子系統学的な位置関係や形成される有性時代等から *Fusarium* 属菌とは別系統であると判明し，本属から除外された（例，*Fusarium nivale*=*Microdochium nivale* や *F. tabacinum*=*Plectosporium tabacinum*; Palm *et al*., 1995）．

3．形態的に類似した種をグループ化するために導入され，属と種の間に置かれた（形態）節についてそれらが系統関係を反映しない人為群であると指摘された（O'Donnell, 1997; O'Donnell & Cigelnik, 1997; O'Donnell *et al*., 1998a, 1998b; 青木 , 2001; Torzilli *et al*., 2002）．これらの節が異系統の種が混在した状態の多系統（polyphyletic）や，同系統の種が他の節へも分散した状態の偽系統（paraphyletic）であることが次第に明らかになった．研究の進んだ群については，節に代る系統群の呼称として，種複合体（species complex）の用語が用いられている（例，the *Gibberella fujikuroi* species complex，the *Fusarium oxysporum* species complex, the *Fusarium graminearum* species complex, the *Fusarium solani* species complex, the *Fusarium tricinctum/avenaceum* species complex, the *Fusarium incarnatum/equiseti* species complex 等 ; O'Donnell & Cigelnik, 1997, 1999; Nirenberg & O'Donnell, 1998; O'Donnell *et al*., 1998b, 2000b, 2004b; O'Donnell, 2000; species の語を省略して，complex の語のみを種名につけることもある）．

すなわち，種複合体として呼び直された（括り直された）菌群は研究が進んだ群であるが，その系統学的位置が不明のまま，古い形態的定義に基づいた状態で取り残されている *Fusarium* 属の種も存在する．70 種をアルファベット順に配列して現時点での分類の状況を示した暫定版マニュアルも出版されたが（Leslie & Summerell, 2006），今後，比較形態的研究と分子系統学的研究が対となって研究が進められ，分子系統と表現形質の両面からそれら菌種の帰属を定め直す方向に進むものと推測される．

このような状況の中で本属菌の分類研究を行なうには，過去の分類体系のうち，種の記載について詳細な情報を与えるモノグラフ，例えば Gerlach & Nirenberg（1982）等を暫定的な基礎と定め，発表論文等の最新知見や分子系統解析等のデータ等を重ね合わせながら進めていくのが良いと思われる．既知の 70 種を鳥瞰できる Leslie & Summerell（2006）には，残念ながら個々の種が示す形態形質である分生子や分生子柄等の大きさに関するデータを一切与えておらず，形態的特徴を含めた菌種情報を詳細に比較するためには他の記載文献を参照する必要がある．典型菌株を *Fusarium* 属菌の分類研究を行なっている研究機関や菌株保存施設（カルチャーコレクション）等から入手し，比較・検討することも重要である．また，DNA 塩基配列に基づいた分子系統解析を行なう場合

も，GenBank 等に登録された菌種のデータが必ずしも典型菌株のみに基づくものではないこと，誤同定菌株に基づいたデータや誤った解析データが含まれる可能性があることも留意しなければならない．菌学名の基礎の多くは菌株ではなく，基準標本（タイプ）に置かれていることも命名規約上の重要な事実である（代謝を停止させた菌株が命名規約上合法な基準標本として指定された事例も一部存在する）．

日本産の *Fusarium* 属菌のうち 40 種についてのヒストン H3（Histone H3）領域に基づいた分子系統樹を図 1 に示す．過去に用いられてきた節に対応する区分も括弧内に大文字書きで表示した．すなわち，これまで用いられてきた節の区分が分子系統学的に調和したものでないことはもはや明らかであると同時に，Wollenweber・Reinking の節にほぼ対応して 9 種を認めた Snyder・Hansen による 9 種システムも不合理であることとなる．

Fusarium 属菌の分類学的再編の実例

1. *Gibberella fujikuroi* 種複合体（species complex）における分類学的異動

過去に *Fusarium moniliforme*（Snyder・Hansen の 9 種システム等）として，あるいは *Liseola* 節の菌種として扱われてきた *Fusarium* 属菌の多くは現在では *Gibberella fujikuroi* 種複合体（the *Gibberella fujikuroi* species complex）にまとめられる．本種複合体は Nirenberg & O'Donnell（1998）および O'Donnell *et al.*（1998b）によって提唱された．旧来の分類では，厚壁胞子を欠き，細長く多細胞で，フットを持ったいわゆる“大分生子”と連鎖状あるいは擬頭状に生じる，主に単細胞の“小分生子”を形成し，淡いピンクあるいは淡紫色の菌集落を形成する菌種を *Liseola* 節に所属させたが，厚壁胞子を形成することで *Liseola* 節から除外されていた *Dlaminia* 節（Kwásna *et al.*, 1991）の菌種も，分子系統学的に同一群であることが明らかとなって本種複合体に含められるようになった．Nirenberg & O'Donnell（1998），O'Donnell *et al.*（1998b），Nirenberg *et al.*（1998）は本種複合体について比較形態学的および分子系統学的解析を行ない，既存の 17 種に加えて新種 12 種を記載して本種複合体に帰属させた．その後さらに新種記載された分を加えると本種複合体には現状では約 35 種が含まれる（表 1）．主要な菌種として，*F. verticillioides*（=*F. moniliforme*，狭義），*F. fujikuroi*，*F. proliferatum*，*F. sacchari*，*F. subglutinans* 等がある（日本産の代表的菌種を図 2 ～ 6 に描写した）．従来 Snyder・Hansen 等の分類体系で広い種概念でも用いられてきた *F. moniliforme* と *F. subglutinans* については分類学的な異動（種の分割）が著しい．また，*F. moniliforme* については，より古く命名規約上で優先権を持つ *F. verticillioides*（有性時代：*Gibberella moniliformis*）の異名であることが明らかとなり，その種名の使用停止が勧告されている（Seifert *et al.*, 2003）．近年，収穫後トウモロコシ粒等の fumonisin B_1 によるカビ毒汚染が世界的に問題となっており，カビ毒物質である“fumonisin”の名前は“*Fusarium moniliforme*”の学名に由来するが，その主原因菌の正当学名は *F. verticillioides* である．また，アジア地域におけるイネ馬鹿苗病の原因菌は *F. moniliforme* と呼び慣わされてきたが，*F. fujikuroi*（有性時代：*Gibberella fujikuroi*）が現行の分類では正しい学名となる．典型的な（狭義の）*F. subglutinans* についてもわが国での生息は不明である．*Fusarium subglutinans* として日本から報告されたリュウキュウマツ漏脂胴枯病の主原因菌は後に *F. circinatum*（有性時代：*Gibberella circinata*）と再同定された（Aoki *et al.*, 2001）．また，保存施設等に *F. subglutinans* として保存される菌株も *F. sacchari* や *F. concentricum* 等の別種として再同定される可能性が高い．

9 種のみを認めた Snyder・Hansen の分類体系では従来，本種複合体に対応するものとして *F. moniliforme* 1 種のみを認めてきた．しかし，*F. moniliforme* の内には生物学的種（交配群：Mating populations）が徐々に見出され，現状では A～Iの 9 つの交配群（MP-A～I）と対応する有性時代が明らかにされ，そのそれぞれが再分類された種と対応する（表 1）．本種複合体はその後，形態的にも分子系統学的にも 30 種以上に分割され，これら菌種が現在それぞれ別個の実体として研究されていることから，Snyder・Hansen による本種複合体を 1 種のみとする定義は不適切であったと判断される．

本種複合体の菌種の形態的特徴は，培養下で複数種の分生子（分生子座性分生子（“大分生子”）と気生分生子（同“小分生子”等）を形成することがあげられる．厚壁胞子を生じない種が多い．分生子の形態，分生子の連鎖・擬頭（分生子塊）の形成状況，ポリ・フィアライドの有無や多少，付属的な菌糸構造等が形態による種の分類形質となる．形態形質の形成には培養基条件だけでなく照明条件も重要で，ブラック・ライト（近紫外光）の照射も時に必要である（Nirenberg,

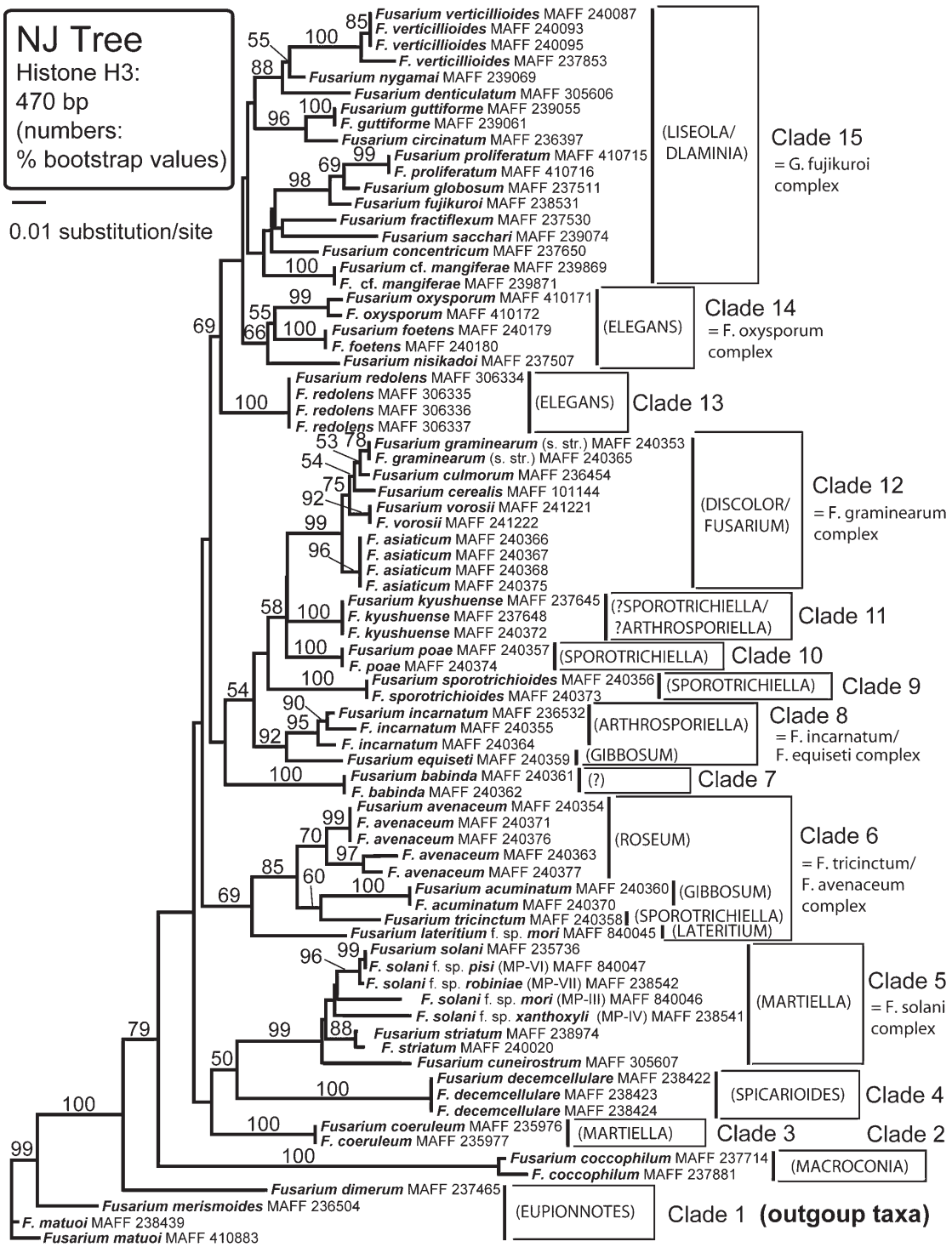

図 1　日本産の *Fusarium* 属菌 40 種についてのヒストン H3 領域に基づく分子系統樹

存在が再確認された日本産 *Fusarium* 属菌の 40 種についてヒストン H3 遺伝子領域の DNA 塩基配列（470 塩基対）に基づく，近隣結合（Neibour-Joining）法による分子系統樹を示す（枝上の数字は 1000 回繰り返しに基づくブート・ストラップ確率値）．日本産 *Fusarium* 属の供試菌種は大きなクレード（Clade）としておよそ 15 群（系統群）に分かれた．クレード 15 は他のクレードと比べ，高いブート・ストラップ確率値では支持されていない．現在用いられる種複合体の区分をクレードに対応させて表示した．また，かつて用いられた節に対応する区分も大文字のカッコ書きで示した．かつて同一の節に含められた菌種が異なったクレードへと分かれ，節が系統関係を反映しない区分であることを示す．

表 1　The *Gibberella fujikuroi*-species complex（種複合体）に含まれる *Fusarium* 属菌種

Fusarium verticillioides (Saccardo) Nirenberg (=*Gibberella moniliformis* Wineland, MP-A)*
(=*Fusarium moniliforme* Sheldon s. str. 狭義)
Fusarium sacchari (E.J. Butler) W. Gams (=*Gibberella sacchari* Summerell et Leslie, MP-B)
Fusarium fujikuroi Nirenberg (=*Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenweber, MP-C)
Fusarium proliferatum (Matsushima) Nirenberg ex Gerlach et Nirenberg
(=*Gibberella intermedia* (Kuhlman) Samuels, Nirenberg et Seifert, MP-D)(=*Fusarium annulatum* Bugnicourt)
Fusarium subglutinans (Wollenweber et Reinking) Nelson, Toussoun et Marasas
(=*Gibberella subglutinans* (E.T. Edwards) P.E. Nelson, Toussoun et Marasas, MP-E)
Fusarium thapsinum Klittich, Leslie, Nelson et Marasas (=*Gibberella thapsina* Klittich, Leslie, Nelson et Marasas, MP-F)
Fusarium nygamai Burgess et Trimboli (=*Gibberella nygamai* Klaasen et Nelson, MP-G)
Fusarium circinatum Nirenberg et O'Donnell (=*Gibberella circinata* Nirenberg et O'Donnell MP-H)
Fusarium konzum Zeller, Summerell et Leslie (=*Gibberella konza* Zeller, Summerell et Leslie, MP-I)
Fusarium acutatum Nirenberg et O'Donnell
Fusarium andiyazi Marasas, Rheeder, Lamprecht, Zeller et Leslie
Fusarium anthophilum (A. Braun) Wollenweber
Fusarium bactridioides Wollenweber
Fusarium begoniae Nirenberg et O'Donnell
Fusarium brevicatenulatum Nirenberg, O'Donnell, Kroschel et Andrianaivo
Fusarium bulbicola Nirenberg et O'Donnell
Fusarium concentricum Nirenberg et O'Donnell
Fusarium denticulatum Nirenberg et O'Donnell
Fusarium dlamini Marasas, Nelson et Toussoun
Fusarium fractiflexum T. Aoki, D'Donnell et Ichikawa
Fusarium globosum Rheeder, Marasas et Nelson
Fusarium guttiforme Nirenberg et O'Donnell
Fusarium lactis Pirotta et Riboni
Fusarium mangiferae Britz, Wingfield et Marasas
Fusarium napiforme Marasas, Nelson et Rabie
Fusarium phyllophilum Nirenberg et O'Donnell
Fusarium pseudoanthophilum Nirenberg, O'Donnell et Mubatanhema
Fusarium pseudocircinatum O'Donnell et Nirenberg
Fusarium pseudonygamai O'Donnell et Nirenberg
Fusarium ramigenum O'Donnell et Nirenberg
Fusarium sterilihyphosum Britz, Marasas et Wingfield
Fusarium succisae (Schroter) Saccardo
Fusarium udum Butler
Fusarium xylarioides Steyaert

*MP-A～Iは種複合体に識別された交配群（Mating Population）を示す.

1990; Nirenberg & O'Donnell, 1998; Nirenberg *et al*., 1998; Aoki & Nirenberg, 1999; Aoki *et al*., 2001）.

本種複合体の菌種の同定にはペプチド鎖伸長因子（translation elongation factor 1-*α*: TEF）や Histone H3 遺伝子領域等の DNA 塩基配列決定とその解析（BLAST 等）が現時点でも実用段階の効率性を有している.

2. *Fusarium graminearum* 種複合体（species complex）における分類学的異動

同様に，これまで *Fusarium graminearum* 1 種（Snyder・Hansen の 9 種システムでは *F. roseum* の一部）として扱われてきた *Fusarium* 属菌は現在では *Fusarium graminearum* 種複合体（the *Fusarium graminearum* species complex）として再検討が進められ，種の分割が進められた（表 2）. すなわち，旧来の *F. graminearum* については先ず，種内に認識されていた 2 つの個体群の内，ヘテロタリックの個体群（グループ 1）について *F. pseudograminearum*（有性時代：*Gibberella coronicola*）として新種記載が行なわれた（Aoki & O'Donnell, 1999a, 1999b）. その後，もう一方の個体群（グループ 2）についてもその分子系統学的内部構造が明らかにされ（O'Donnell *et al*., 2000a, 2004b; Ward *et al*., 2002），本種複合体を大括りの単一種としてはもはや放置できなくなったことに

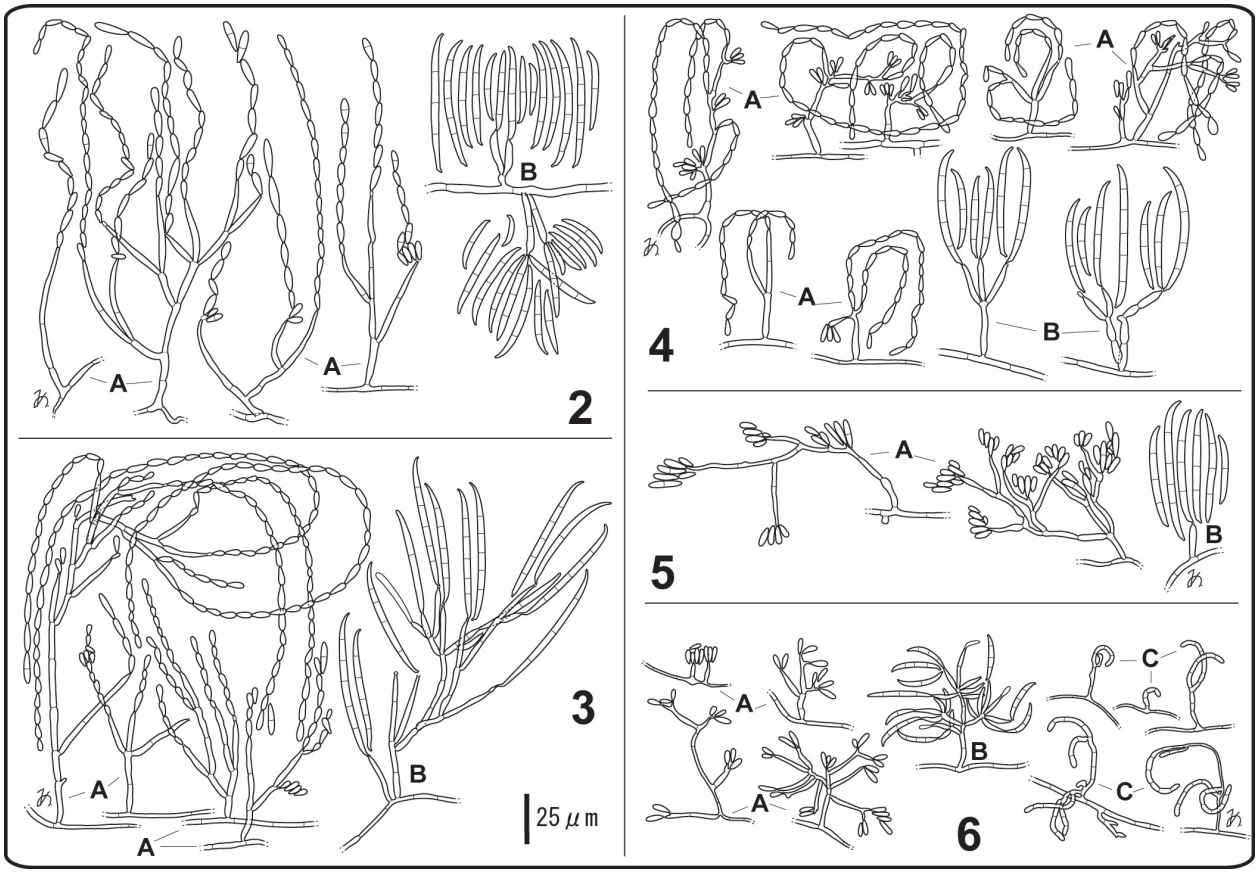

図 2-6　*Gibberella fujikuroi* 種複合体の日本産代表的菌種

図 3 のスケールはすべての図に共通．2：*Fusarium verticillioides*（= 狭義の *F. moniliforme*）（A：モノ・フィアライドのみを形成する気生分生子柄といわゆる“小分生子”の長い連鎖，B：分生子座性分生子柄と形成された多細胞鎌型のいわゆる“大分生子”），3：*Fusarium fujikuroi*（A：モノ・フィアライドとポリ・フィアライドを形成する気生分生子柄と“小分生子”の長い連鎖，B：分生子座性分生子柄と多細胞鎌型の“大分生子”），4：*Fusarium proliferatum*（A：モノ・フィアライドと高頻度でポリ・フィアライドを形成し，分生子形成部位をプロリファレートする気生分生子柄と“小分生子”の長い連鎖，B：分生子座性分生子柄と多細胞鎌型の“大分生子”），5：*Fusarium sacchari*（A：モノ・フィアライドとポリ・フィアライドを形成，あるいは分生子形成部位をプロリファレートするやや倒伏した気生分生子柄と“小分生子”の擬頭 B：分生子座性分生子柄と多細胞鎌型の“大分生子”），6：*Fusarium circinatum*（A：モノ・フィアライドとポリ・フィアライドを形成する直立した気生分生子柄と“小分生子”の擬頭，B：細かく分枝した分生子座性分生子柄と多細胞鎌型の“大分生子”，C：コイル状で有隔壁の不稔の菌糸構造）．

表 2　The *Fusarium graminearum*-species complex（種複合体）に含まれる *Fusarium* 属菌種

Fusarium graminearum Schwabe s. str.（狭義）（第 7 系統）
Fusarium austroamericanum T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell（第 1 系統）
Fusarium meridionale T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell（第 2 系統）
Fusarium boothii O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser（第 3 系統）
Fusarium mesoamericanum T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell（第 4 系統）
Fusarium acaciae-mearnsii O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser（第 5 系統）
Fusarium asiaticum O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser（第 6 系統）
Fusarium cortaderiae O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser（第 8 系統）
Fusarium brasilicum T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell（第 9 系統）
Fusarium gerlachii T. Aoki, Starkey, Gale, Kistler et O'Donnell
Fusarium vorosii B. Tóth, Varga, Starkey, O'Donnell, Suga et T. Aoki
Fusarium aethiopicum O'Donnell, Aberra, Kistler et T. Aoki

よる．グループ 2 個体群内の異なる分子系統群（系統学的種）はまず 9 つが明らかにされ，当初，これらは第 1 ～第 9 系統（lineage）と番号で表示されてきた（表 2；O'Donnell *et al*., 2000a, 2004b）．しかし，多数の菌株を研究材料とし，MAT 遺伝子領域やハウスキーピングの 11 遺伝子領域について DNA 塩基配列（約 14,000 塩基対分）を決定し，GCPSR（Taylor *et al*., 2000）による解析を行なったところ，これら系統群はそれぞれ別個の種と捉え直してよいと判断された（O'Donnell *et al*., 2000a, 2004b）．

表現形質についても精密に系統群間の比較検討を行なったところ，9 つの系統群は分生子の大きさと形態に基づいて 6 グループにのみ区分された（図 7 のⅠ～Ⅵ）．すなわち，9 つの系統群は分子系統学的には識別・区分が可能であったが，形態的な表現形質のみですべてを有効に定義づけることは不可能であった．そこで，これら各系統群に特異的な DNA 塩基配列を基礎に 8 つの新種を設立した（O'Donnell *et al*., 2004b）．すなわち本種複合体の典型菌種である *F. graminearum* s. str.（狭義：第 7 系統）に加えて，*F. austroamericanum*（第 1 系統），*F. meridionale*（第 2 系統），*F. boothii*（第 3 系統），*F. mesoamericanum*（第 4 系統），*F. acaciae-mearnsii*（第 5 系統），*F. asiaticum*（第 6 系統），*F. cortaderiae*（第 8 系統），*F. brasilicum*（第 9 系統）の 8 種が新たに *Fusarium* 属の種として分割，再認識された（表 2）．Starkey *et al*.（2007），O'Donnell *et al*.（2008）はこれら 9 種に加えて *F. gerlachii* と *F. vorosii*，*F. aethiopicum* の 3 種を追加記載し，現時点で 12 種が本種複合体の菌として認識される（表 2，図 7）．

これらの種の内，*F. graminearum* s. str.（狭義：第 7 系統）と *F. asiaticum*（第 6 系統），*F. vorosii* が日本産として確認された．*F. vorosii* は形態的にその分生子座性分生子（いわゆる“大分生子”）が *F. graminearum* s. str. と *F. asiaticum* に比べてより太く直線的であるが，高頻度で分離される *F. graminearum* s. str. と *F. asiaticum* の形態的差異はほとんど観察されず，表現形質による両者の識別は不可能である．すなわち，TEF や Histone H3 遺伝子領域等の DNA 塩基配列決定が種の同定には必須となる．過去に *F. graminearum*（広義）として記録された日本産を含めた該当菌の分類については再検討が必要である．

本種複合体の各種に対応した有性時代（*Gibberella* 属菌）の関連付けについては，*F. graminearum* s. str. の有性時代である *Gibberella zeae*（ホモタリック）を除き定まっていない．

おわりに

Fusarium 属および関連糸状菌類の分類は現在，大規模な再構築期にあたる．分子系統学的種概念等の導入により，*Fusarium* 属菌の種概念は結果的に最も細かく分類を行っていたスプリッターのドイツ・システムも越えたさらに狭い概念へと導かれつつあり，再確認および記載された種数も増加中である．すなわち，*Fusarium* 属全体を包括する有効な分類体系は現在のところ存在しない．本稿では，*Fusarium* 属の分類法についてその現状について解説したが，議論の結果として定まった分類法についてではなく，基本的には，現在進行形で議論される分類法の進みつつある方向についての概略を紹介したような形である．現在もなお，新たな分類体系の構築に向け個々の菌種について分類学的見直しが続けられる状況にあり，この個別の流れがいつの時点で最終的にまとまった形に収束していくのか，*Fusarium* 属の一分類研究者として残念ながら現状では明確にお答えすることはできない．しかしながら，筆者自身が知るここ 20 年程度の本属菌の分類研究の流れ全体を振り返ると，当初はほぼ形態的形質のみに基づいた主観的な種概念と言ってもよい状況から，遺伝子 DNA の塩基配列の解析データも含めたより客観的な方法論に分類研究自体が改変されてきたように感じている．*Fusarium* 属菌を正確に分類・同定するためには現状でも明らかに専門家の協力が必要であり，本稿を読まれた研究者の方が *Fusarium* 属の分類や同定を実施してみたいと感じるかどうかは筆者にはわからない．しかし，自分自身で行っている分類手法の使用実感としては，少なくとも菌種の同定のプロセスについては徐々に専門家のみの学問領域ではなくなり，初学者であってもよりアプローチがしやすい分野に変りつつあると思われる．遺伝子 DNA の塩基配列やその解析結果に関する情報を含めて，個々の種に関する定義等，本稿に含めなかった詳細についてはすでに発表された論文等を参照されたい．また，*Fusarium* 属菌の分類の基礎試料として比較可能な典型菌株の整備と提供は，分類研究を進める研究機関や菌株保存施設で徐々に進められてはいるが，現状では個別の研究グループ単位での取り組みであり，研究分野全体の組織立ったものとはなっていない．現状では研究目的とする *Fusarium* 属の菌種に応じて，それを得意とする研究機関や菌株保存施設に個別に依頼して

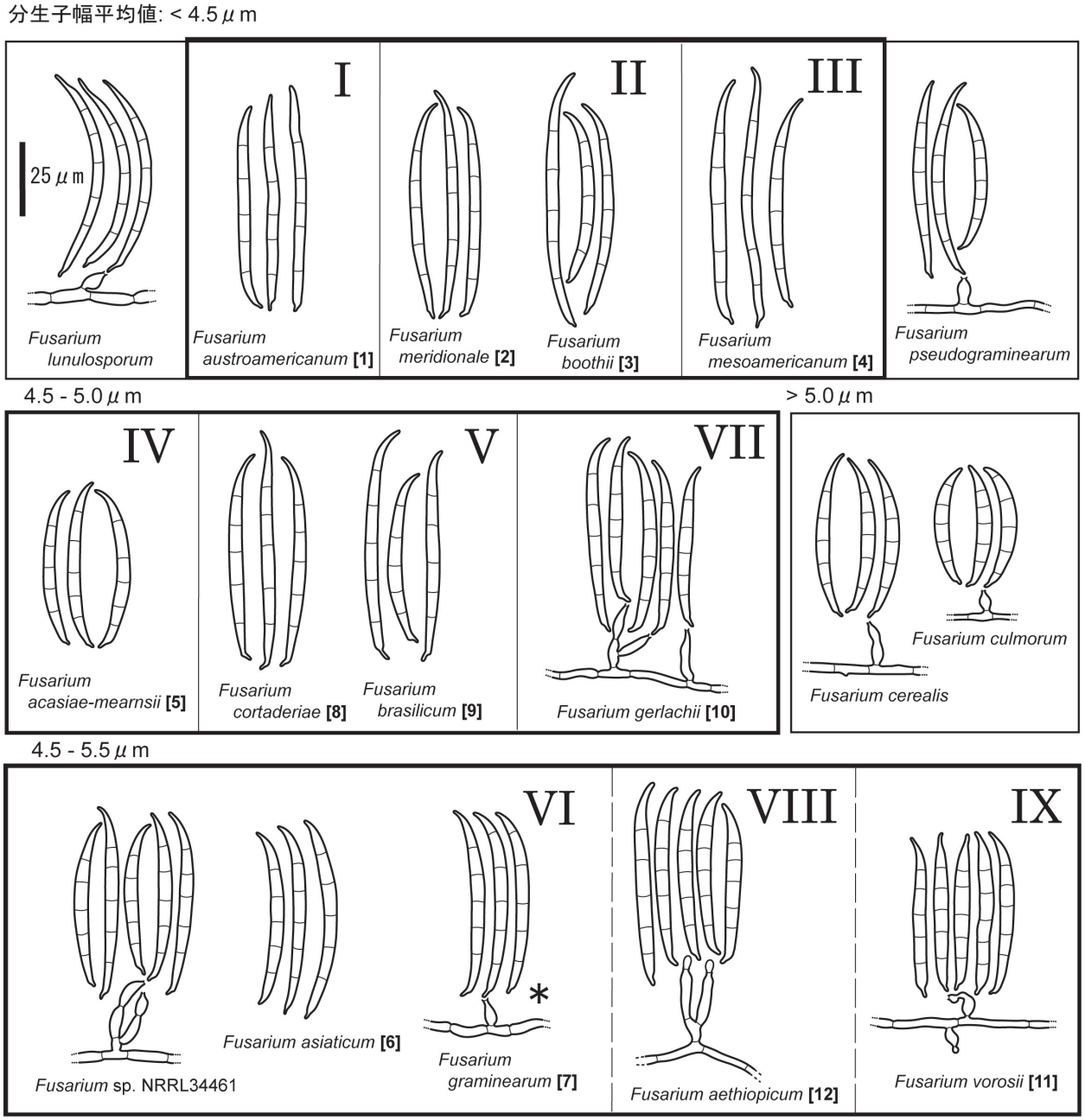

図 7　*Fusarium graminearum* 種複合体に含まれる菌種および近縁菌種が形成する典型的な分生子形態の比較

太枠内が同種複合体に含まれる菌種で，他は近縁菌種；分生子の形態を大きさ順に配列．

Fusarium graminearum 種複合体の菌種として，分子系統学的に当初識別された *F. graminearum* s. str.（狭義：第 7 系統，*F. graminearum* の典型で＊で表示），*F. austroamericanum*（第 1 系統），*F. meridionale*（第 2 系統），*F. boothii*（第 3 系統），*F. mesoamericanum*（第 4 系統），*F. acaciae-mearnsii*（第 5 系統），*F. asiaticum*（第 6 系統），*F. cortaderiae*（第 8 系統），*F. brasilicum*（第 9 系統）の 9 種とさらに追加記載された *F. gerlachii*，*F. vorosii*，*F. aethiopicum* の 3 種の計 12 種が現在識別・区分される（角括弧内に系統番号を記述）．ローマ数字はそれぞれ分生子の大きさ，曲がり方，最大幅の位置，先端部の突出の程度から区別できる形態群であるが，計 12 種に対して 9 つの形態群のみが区別され，形態的な表現形質のみですべての種を定義づけることは不可能である．太枠の外に示した *F. cerealis*, *F. culmorum*, *F. lunulosporum* と *F. pseudograminearum* は同種複合体の近縁種であり，*F. pseudograminearum* は過去に *F. graminearum* のグループ 1 個体群と呼ばれるなど，これらも *F. graminearum* 種複合体の菌種としばしば混同されていた．

入手・利用すべきである．現状で *Fusarium* 属菌の分類研究と菌株保存に取り組んでいる組織としては，NRRL や FRC（アメリカ），CBS（オランダ），BBA（ドイツ），MRC（南アフリカ），MAFF（日本）等があげられる．

文　献

青木孝之（2001）．フザリウム属菌および関連子嚢菌類の分類．日植病報　**67**(3): 235-247.

Aoki, T. & Nirenberg, H.I. (1999). *Fusarium globosum* from subtropical Japan and the effect of different light conditions on its conidiogenesis. Mycoscience **40**: 1-9.

Aoki, T. & O'Donnell, K. (1999a). Morphological and molecular characterization of *Fusarium pseudograminearum* sp. nov., formerly recognized as the Group 1 population of *Fusarium graminearum*. Mycologia **91**: 597-609.

Aoki, T. & O'Donnell, K. (1999b). Morphological characterization of *Gibberella coronicola* sp. nov., obtained through mating experiments of *Fusarium pseudograminearum*. Mycoscience **40**: 443-453.

Aoki, T., O'Donnell, K., Homma, Y. & Lattanzi, A.R. (2003). Sudden-death syndrome of soybean is caused by two morphologically and phylogenetically distinct species within the *Fusarium solani* species complex −*F. virguliforme* in North America and *F. tucumaniae* in South America. Mycologia **95**: 660-684.

Aoki, T., O'Donnell, K. & Ichikawa, K. (2001). *Fusarium fractiflexum* sp. nov. and two other species within the *Gibberella fujikuroi* species complex recently discovered in Japan that form aerial conidia in false heads. Mycoscience **42**: 461-478.

Aoki, T., O'Donnell, K. & Scandiani, M.M.(2005). Sudden Death Syndrome of soybean in South America is caused by four species of *Fusarium*: *Fusarium brasiliense* sp. nov., *F. cuneirostrum* sp. nov., *F. tucumaniae*, and *F. virguliforme*. Mycoscience **46**(3): 162-183.

Booth, C. (1971). The Genus *Fusarium*, CMI, Kew, Surrey.

Gams, W., Klamer, M. & O'Donnell, K. (1999). *Fusarium miscanthi* sp. nov. from *Miscanthus* litter. Mycologia **91**(2): 264.

Gams, W., Nirenberg, H.I., Seifert, K.A., Brayford, D. & Thrane, U. (1997). Proposal to conserve the name *Fusarium sambucinum* (Hyphomycetes). Taxon **46**: 111-113.

Geiser, D.M., Juba, J.H., Wong, B. & Jeffers, S.N. (2001). *Fusarium hostae* sp. nov., a relative of *F. redolens* with a *Gibberella* teleomorph. Mycologia **93**: 670-678.

Gerlach, W. & Nirenberg, H.I. (1982). The genus *Fusarium* −a pictorial atlas. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirtsch. Berlin-Dahlem **209**: 1-406.

Gordon, W.L. (1944). The occurrence of *Fusarium* species in Canada. I. Species of *Fusarium* isolated from farm samples of cereal seed in Manitoba. Can. J. Bot. **22**, Sec. C: 282-286.

Gordon, W.L. (1952). The occurrence of *Fusarium* species in Canada. II. Prevalence and taxonomy of *Fusarium* species in cereal seed. Can. J. Bot. **30**: 209-251.

Gordon, W.L. (1954a). The occurrence of *Fusarium* species in Canada. III. Taxonomy of *Fusarium* species in the seed of vegetable, forage, and miscellaneous crops. Can. J. Bot. **32**: 576-590.

Gordon, W.L. (1954b). The occurrence of *Fusarium* species in Canada. IV. Taxonomy and prevalence of *Fusarium* species in the soil of cereal plots. Can. J. Bot. **32**: 622-629.

Gordon, W.L. (1956a). The occurrence of *Fusarium* species in Canada. V. Taxonomy and geographic distribution of *Fusarium* species in soil. Can. J. Bot. **34**: 833-846.

Gordon, W.L. (1956b). The Taxonomy and habitat of the *Fusarium* species in Trinidad, B.W.I. Can. J. Bot. **34**: 847-864.

Gordon, W.L. (1959). The occurrence of *Fusarium* species in Canada. VI. Taxonomy and geographic distribution of *Fusarium* species on plants, insect, and fungi. Can. J. Bot. **37**: 257-290.

Gordon, W.L. (1960). The taxonomy and habitat of *Fusarium* species from tropicall and temperate regions. Can. J. Bot. **38**: 643-658.

Gordon, W.L. (1965). Pathogenic strains of *Fusarium oxysporum*. Can. J. Bot. **43**: 1309-1318.

Joffe, A.Z. (1974). A modern system of *Fusarium* taxonomy. Mycopathol. Mycol. Appl. **53**: 201-228.

Kwásna, H., Chełkowski, J. & Zajkowski, P. (1991). Grzyby (Mycota), tom XXII. Sierpik (*Fusarium*), Polska Akademia Nauk, Flora Polska, Warzawa-Kraków.

Leslie, J.F. & Summerell, B.A. (2006). The *Fusarium* Laboratory Manual, Blackwell Pub., Ames.

Matuo, T. (1972). Taxomonic studies of phytopathogenic fusaria in Japan. Rev. Plant. Protec. Res. **5**: 34-45.

Nirenberg, H.I. (1990). Recent advances in the taxonomy of *Fusarium*. Stud. Mycol. **32**: 91-101.

Nirenberg, H.I. & O'Donnell, K. (1998). New *Fusarium* species and combination within the *Gibberella fujikuroi* species complex. Mycologia **90**: 434-458.

Nirenberg, H.I., O'Donnell, K., Kroschel, J., Andrianaivo, A.P., Frank, J.M. & Mubatanhema, W. (1998). Two new species of *Fusarium*: *Fusarium brevicatenulatum* from the noxious weed *Striga asiatica* in Madagascar and *Fusarium pseudoanthophilum* from *Zea mays* in Zimbabwe. Mycologia **90**: 459-464.

O'Donnell, K. (1996). Progress towards a phylogenetic classification of *Fusarium*. Sydowia **48**: 57-70

O'Donnell, K. (1997). Phylogenetic evidence indicates the important mycotoxigenic strains Fn-2, Fn-3, Fn-2B and Fn-M represent a new species of *Fusarium*. Mycotoxins (Tokyo) **45**: 1-10.

O'Donnell, K. (2000). Molecular phylogeny of the *Nectria haematococca-Fusarium solani* species complex. Mycologia **92**: 919-938.

O'Donnell, K. & Cigelnik, E. (1997). Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus *Fusarium* are nonorthologous. Mol. Phylo. Evol. **7**: 103-116.

O'Donnell, K. & Cigelnik, E. (1999). A DNA sequence-based phylogenetic structure for the *Fusarium oxysporum* complex. Phytoparasitica **27**: 69.

O'Donnell, K., Cigelnik, E. & Casper, H.H. (1998a). Molecular phylogenetic, morphological, and mycotoxin data support reidentification of the Quorn mycoprotein fungus as *Fusarium venenatum*. Fungal Genet. Biol. **23**: 57-67.

O'Donnell, K., Cigelnik, E. & Nirenberg, H.I. (1998b). Molecular systematics and phylogeography of the *Gibberella fujikuroi* species complex of *Fusarium*. Mycologia **90**: 465-493.

O'Donnell, K., Geiser, D.M. & Aoki, T. (2004a). Species recognition and identification of agriculturally important fusaria: current status and future prospect, Proceedings of The 10th International Congress for Culture Collections (Tsukuba, 14 Oct. 2004, Symposium), p. 233-238.

O'Donnell, K., Kistler, H.C., Tacke, B.K. & Casper, H.H. (2000a). Gene genealogies reveal global phylogeographic structure and reproductive isolation among lineages of *Fusarium graminearum*, the fungus causing wheat scab. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **97**: 7905-7910.

O'Donnell, K., Nirenberg, H.I., Aoki, T. & Cigelnik, E. (2000b). A multigene phylogeny of the *Gibberella fujikuroi* species complex: Detection of additional phylogenetically distinct species. Mycoscience **41**: 61-78.

O'Donnell, K., Ward, T.J., Aberra, D., Kistler, H.C., Aoki, T., Orwig, N., Kimura, M., Bjørnstad, Å. & Klemsdal, S.S. (2008). Multilocus genotyping and molecular phylogenetics resolve a novel head blight pathogen within the *Fusarium graminearum* species complex from Ethiopia. Fungal Genet. Biol. **45**: 1514-1522.

O'Donnell, K., Ward, T.J., Geiser, D.M., Kistler, H.C. & Aoki, T. (2004b). Genealogical concordance between the mating type locus and seven other nuclear genes supports formal recognition of nine phylogenetically distinct species within the *Fusarium graminearum* clade. Fungal Genet. Biol. **41**: 600-623.

Palm, M.E., Gams, W. & Nirenberg, H.I. (1995). *Plectosporium*, a new genus for *Fusarium tabacinum*, the anamorph of *Plectosphaerella cucumerina*. Mycologia **87**: 397-406.

Schroers, H.J., Baayen, R.P., Meffert, J.P., de Gruyter, J., Hooftman, M. & O'Donnell, K. (2004). *Fusarium foetens*, a new species pathogenic to begonia elatior hybrids (*Begonia*×*hiemalis*) and the sister taxon of the *Fusarium oxysporum* species complex. Mycologia **96**(2): 393-406.

Seifert, K.A., Aoki, T., Baayen, R.P., Brayford, D., Burgess, L.W., Chulze, S., Gams, W., Geiser, D., de Gruyter, J., Leslie, J.F., Logrieco, A., Marasas, W.F.O., Nirenberg, H.I., O'Donnell, K., Rheeder, J., Samuels, G.J., Summerell, B.A., Thrane, U. & Waalwijk, C. (2003). Mycological Research News: The name *Fusarium moniliforme* should no longer be used. Mycol. Res. **107**(6): 643-644.

Snyder, W.C. & Hansen, H.N. (1940). The species concept in *Fusarium*. Amer. J. Bot. **27**: 64-67.

Snyder, W.C. & Hansen, H.N. (1941). The species concept in *Fusarium* with reference to section *Martiella*. Amer. J. Bot. **28**: 738-742.

Snyder, W.C. & Hansen, H.N. (1945). The species concept in *Fusarium* with reference to *Discolor* and other sections. Amer. J. Bot. **32**: 657-666.

Starkey, D.E., Ward, T.J., Aoki, T., Gale, L.R., Kisler, H.C., Geiser, D.M., Suga, H., Tóth, B., Varga, J. & O'Donnell, K. (2007). Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity. Fungal Genet. Biol. **44**: 1191-1204.

Taylor, J.W., Jacobson, D.J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D.M., Hibbett, D.S. & Fisher, M.C. (2000). Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. Fungal Genet. Biol. **31**: 21-31.

Torzilli, A.P., Balakrishna, S., O'Donnell, K. & Lawrey, J.D. (2002). The degradative activity of a lichenicolous *Fusarium* sp. compared to related entomogenous species. Mycol. Res. **106** (10): 1204-1210.

Toussoun, T.A. & Nelson, P.E. (1968). A Pictorial Guide to the Identification of *Fusarium* Species According to the Taxonomic System of Snyder and Hansen, Pennsylvania State University Press, University Park.

Toussoun, T.A. & Nelson, P.E. (1976). A Pictorial Guide to the Identification of *Fusarium* Species According to the Taxonomic System of Snyder and Hansen, second edition. Pennsylvania State University Press, University Park.

Ward, T.J., Bielawski, J.P., Kistler, H.C., Sullivan, E. & O'Donnell, K. (2002). Ancestral polymorphism and adaptive evolution in the trichothecene mycotoxin gene cluster of phytopathogenic *Fusarium*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99**: 9278-9283.

Wollenweber, H.W. & Reinking, O.A. (1935). Die Fusarien, ihre Beschreibung, Schadwirkung und Bekämpfung, Paul Parey, Berlin.

（担当編集委員：笠井文絵）