

受賞総説

Ophiocordycipitaceae 科に属する昆虫病原性糸状菌の 分類学的再編

(平成 28 年度日本微生物資源学会奨励賞受賞)

伴さやか

(独) 製品評価技術基盤機構・NBRC 〒292-0818 千葉県木更津市かずさ鎌足 2-5-8

Re-classification of family Ophiocordycipitaceae, the entomopathogenic fungi

Sayaka Ban

Biological Resource Center, NITE (NBRC), 2-5-8 Kazusakamatari, Kisarazu, Chiba 292-0818, Japan

はじめに

Ophiocordycipitaceae 科は子囊菌 Pezizomycotina 亜門 Sordariomycetes 綱 Hypocreales 目に属し、全世界的に分布し、菌類全体の中でも昆虫病原性の種数が最も多い分類群である。本科には、漢方薬の「冬虫夏草」という名称で有名な *Ophiocordyceps sinensis* や、免疫抑制剤・シクロスポリン (cyclosporine) が発見された *Tolyposcladium inflatum* も属することから、創薬・健康食品のシーズとして注目されるほか、害虫の防除を目的としたバイオコントロール資材として農業面でも期待される菌群である。本稿では、近年、本菌群について進められた分子生物学的手法に基づく分類学的再編を踏まえ、特に分類学的位置不明とされていた日本産種を中心に組み込んだ再分類について紹介したい。

分類体系の変遷

本科は、広義の *Cordyceps* 属 (*Cordyceps sensu lato*, 以下 *Cordyceps s.l.*) の再分類が行われた際に、その菌群が分割して新設された 3 科のうちの 1 つである (表 1)。 *Cordyceps s.l.* のテレオモルフの形態的特徴は、宿主昆虫の死骸から子座 (子実体) を伸ばし、成熟すると子囊殻を形成する。結実部は、子囊殻を形成する部分のことで、柄と明瞭に区別できる形 (タンポ形やツトノミ形、ハリタケ形、ツブタケ形) から、

柄を完全に喪失し、宿主体の表面を覆う菌体から直接子囊殻を生じるもの (トルビエラ形) までである (図 1)。その形成部位、形態、色彩、子座に対する子囊殻の位置 (表面に形成されると表生または裸生といい、内部に形成されると埋生、程度によって半埋生、または着衣表生という) と配列 (柄の中心軸に対して、垂直方向か斜めか) が種の判別基準となる。子囊殻の内部には、8 本の糸状 (針形) の子囊胞子を内包する子囊が形成され、子囊胞子は隔壁形成するか、細かく分割して部分胞子 (part-spore) になる (青木, 2003)。

核の rDNA 等の遺伝子配列に基づき、*Cordyceps s.l.* には 12 属以上のアナモルフが関連していることが示唆されていたが、Sung *et al.* (2007) の 5 遺伝子領域を用いた分子系統学的再分類によって、*Cordyceps s.l.* は 3 科 4 属に分割され、Ophiocordycipitaceae 科にはテレオモルフ属として *Ophiocordyceps*, *Elaphocordyceps*, アナモルフ属として *Hirsutella*, *Hymenostilbe*, *Tolyposcladium*, *Paraisaria*, *Syngliocladium*, *Haptocillium*, *Harposporium* が挙げられた。

この再編により、現在の科レベルの系統的分類を反映しているテレオモルフの形態的特徴が何であるかも浮かび上がった。Cordycipitaceae 科の *Cordyceps sensu stricto* (s.s.) は、子座の色が白色～明るい鮮やかな色合いで、柔らかい肉質か、ゆるく構成された海綿状の、棍棒形の子座をつくるのに対して、Clavicipitaceae 科 *Metarhizium* (旧 *Metacordyceps*)

E-mail: ban-sayaka@nite.go.jp

表1 *Cordyceps s.l.* 関連属のテレオモルフ-アナモルフ関係及び1菌=1学名に準じた統合名

科	テレオモルフの属名	アナモルフの属名	ICNメルボルン規約後 統合名	Sungら 種数	Index Fungorum
<i>Cordycipitaceae</i>	<i>Cordyceps s.s.</i> (1833)	<i>Isaria</i> (1794), <i>Beauveria</i> (1912), <i>Lecanicillium</i> (2001), <i>Simplicillium</i> (2001)	未定	45	566
	<i>Torrubiella s.s.</i> (1885)	<i>Gibellula</i> (1894)	未定	—	118
<i>Clavicipitaceae s.s.</i>	<i>Metacordyceps</i> (2007)	<i>Metarhizium</i> (1879), <i>Paecilomyces</i> <i>Metarhizium</i> , <i>Metapochonia</i> (1907), <i>Pochonia</i> (2001)	(2014), <i>Pochonia</i>	6	84
	<i>Conoideocrella</i> (2009), <i>Orbiocrella</i> (2009)	—	—	—	3
<i>Ophiocordycipitaceae</i>	<i>Ophiocordyceps</i> (1931)	<i>Hirsutella</i> (1892) <i>Hymenostilbe</i> (1931), <i>Paraisaria</i> (1983), <i>Syngliocladium</i> (1932)	未定 <i>Ophiocordyceps</i>	161	(223)*
	<i>Podocrella</i> (1928)	<i>Haptocillium</i> (2001)	<i>Drechmeria</i> (2015)	—	12
	<i>Elaphocordyceps</i> (2007)	<i>Harposporium</i> (1874)	<i>Harposporium</i>	—	37
		<i>Tolypocladium</i> (1971)	<i>Tolypocladium</i>	25	42
		<i>Purpureocillium</i> (2011)	<i>Purpureocillium</i>	—	4
		<i>Polycephalomyces</i> (1941)	—	17	
	所属位置不明			175	

Sungら(2007)の種数は*Cordyceps s.s.*から分割されたテレオモルフの属名か、所属位置不明とされた種数を示し、Index Fungorumの列は統合名の属の登録種数か、統合名が未定の場合は同じ行にあるテレオモルフとアナモルフ属の全ての種数を合計した(2016年7月現在)。**Ophiocordyceps*属の有効名数はSpatofora *et al.* (2015)から引用した。

属は、子座の質感は繊維質、色は白から紫、緑で乾燥すると一様に黒い色素が出る。Ophiocordycipitaceae科*Ophiocordyceps*属の子座は暗い色合い、糸状から針金状、棍棒状で硬く繊維質である。結実部の形は多様性に富み、子囊殻が斜生になる菌群を含む(Sung *et al.*, 2007)。

この流れの最中、2011年に改訂、翌1月に発効となった「植物、菌類および藻類の命名規約(ICN)」メルボルン規約では、それまでの菌類独特の二重命名の概念(ウィーン規約第59条)が撤廃されて、その種が冠した最も古い名前を優先する内容に改訂された(1菌=1学名の原則)(Gams *et al.*, 2012; Taylor, 2011; Hawksworth *et al.*, 2011; 岡田, 2011)。更には系統的な集団の中に含まれるタイプ種のうちで最も古い学名の属名を、その分類群種全てへ適用する考え方へ変更、主流となったため(Houbraken & Samson, 2011)、本菌群では、結果として新設されたばかりのテレオモルフ属が僅か数年で廃止され、より古いアナモルフ属名が統合名として復活することになった。分子生物学的系統に基づいた再編が進んでいた菌群にとっては、非常に大きな衝撃が走ったとって過言ではない。

他に、2016年8月現在までに*Podocrella*, *Drechmeria* (Spatofora *et al.*, 2015), *Purpureocillium* (Luangsa-Ard *et al.* 2011), *Polycephalomyces* (Kepler *et al.*,

2013)が系統的に本科に属することが認められている。

日本における分類研究の流れ

本邦における*Cordyceps s.l.*の分類学的研究は、1940~1960年代、国立科学博物館(以下、科博という)の小林義雄博士と学芸員でもあった清水大典氏を中心に、150種近くの新種(関連属を含む)が収集・記載され、合計約300種による体系が構築された(Kobayasi, 1982)。小林・清水のタイプ標本はほとんどが科博において保管されているが、再発見されたのは全体の半数程度で、更にそのほとんどがホルマリン液浸標本であったため、形態観察には適しているがDNAは化学的に分解されてしまっていて抽出できない状態であった(Sato *et al.*, 2010a, b, 2012)。その後、分類学研究者によって再採取される種が少なかったことで、2011年以降の分類体系では日本産種のうち約170種が分類学的位置不明種として残されていた。

坂根・伴(2011)は大阪府高槻市から丹後半島を中心に*Cordyceps s.l.*を採取し、標本と分離菌株を保存してきた。この活動において発見された*Ophiocordyceps*の3新種については別報(Ban *et al.*, 2014)を参照されたい。

*Purpureocillium*属の新組み合わせの提案

1974年以前まで*Paecilomyces* section *Isarioidea*に

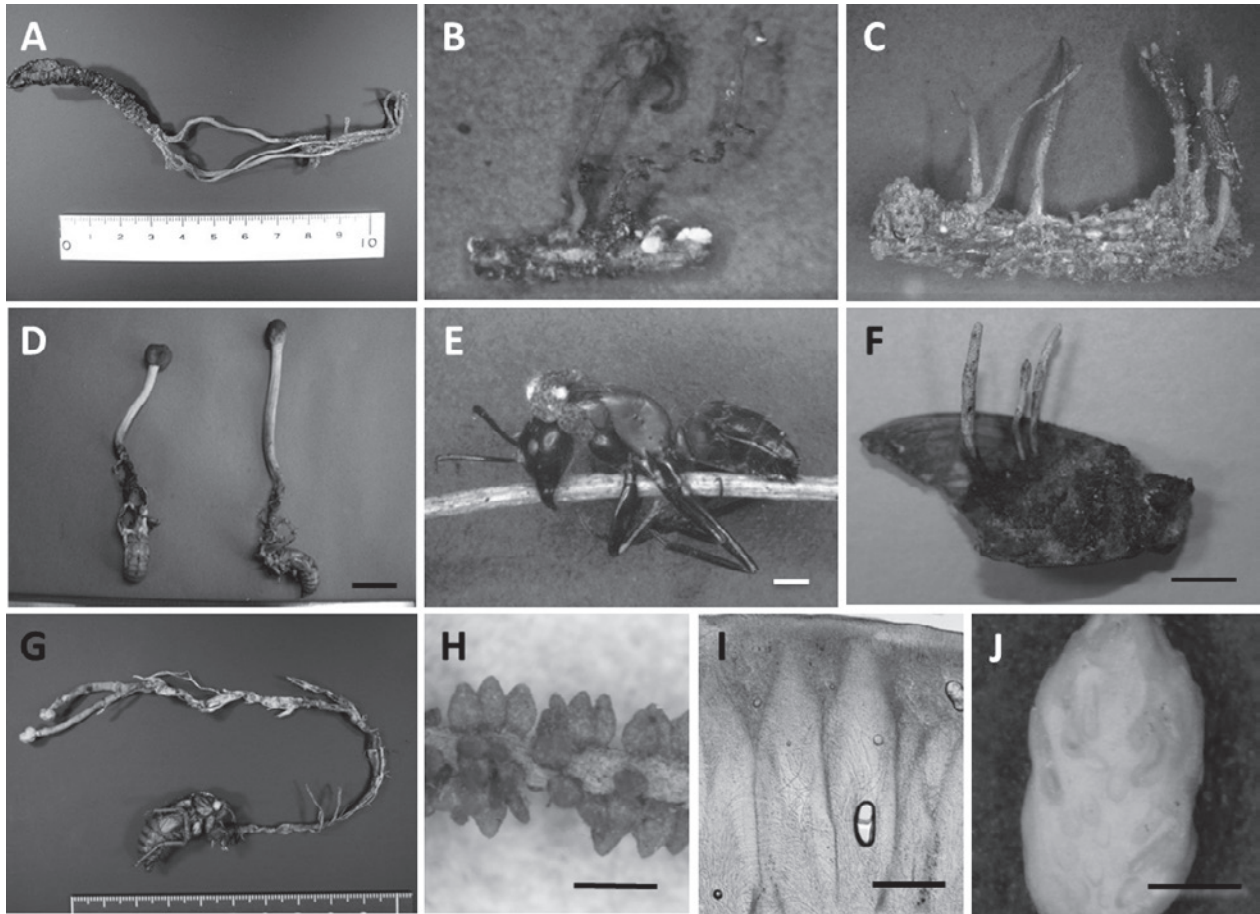


図1 Ophiocordycipitaceae 科の多様性

- A. *Ophiocordyceps macroacicularis* クロハリ形
 B. *Cordyceps* (s.l.) *rubrostromata* クビオレ形
 C. *O. appendiculata* ツトノミ形
 D. *O. heteropoda* タンポ形
 E. *O. pulvinata* トルビエラ形
 F. *Purpureocillium takamizusanense* 棍棒形
 G. *Polycephalomyces nipponicus* 不規則な亜球形 (タンポ形とされる)
 H. *O. macroacicularis* 表生の子囊殻
 I. *O. coenomyia* 埋生 (垂直) の子囊殻
 J. *O. tricentri* 埋生 (斜生) の子囊殻
 スケールバーは、D. 2 cm ; E. 1 mm ; F. 1 cm ; H, J. 500 μ m ; I. 200 μ m

属していた *Paecilomyces lilacinus* は、汎世界的に土壌に分布する腐生菌で、センチュウに対する微生物資材としても研究されている種であるが、本来の *Paecilomyces* 属 (Eurotiomycetes) とは綱 (class) が異なるとして、新設された属に *Purpureocillium lilacinum* として組み込まれた。他方、セミ成虫に寄生する *Isaria takamizusanensis* (セミノハリセンボン) は *Pur. lilacinum* に近縁であることは確認されていたが (Luangsa-Ard *et al.*, 2011), 一旦 *Paecilomyces*

farinosus (現在は *Isaria farinosa*; Cordycipitaceae 科) に統合されていた経緯もあり、その分類は保留されていた。本種は紫色の分生子を付けた虫ピン型のシンネマ (分生子束) を生じるアナモルフ種であるが、この標本を温室で追培養するとテレオモルフが生じた (共同研究者である東 勇太氏による実験)。また日本では稀に野外でもテレオモルフの発生が確認されている (佐藤ら, 2014)。この標本の子囊胞子から分離した菌株と、同じ個体上に残っていたシンネマ上の分生子、

加えて野外発生個体の子実体の DNA を比較したところ、三者とも同一種であることが確認された。このテレオモルフは、形態としては既知種 *Cordyceps ryogamimontana* (スズキセミタケ) と同一であった。そこで科博の *C. ryogamimontana* のホロタイプ標本 (ホルマリン液浸) を再確認したところ、翅の裏側に *I. takamizusanensis* の形態と同一の分生子形成細胞と分生子柄を発見することができた。こうしてテレオモルフ *C. ryogamimontana* とアナモルフ *I. takamizusanensis* が同種である、と裏づけられたため、近縁である *Purpureocillium* 属に組み込むこととし、より古い記載の種形容語を残し、新組み合わせの種名 *Purpureocillium takamizusanense* を提案した (Ban *et al.*, 2015)。その後、テレオモルフ *Cordyceps cylindrica* (アマミウスキクモタケ) に対するアナモルフ *Nomuraea atypicola* (クモタケ) も本属に組み替えられ、統合名が与えられた (Spatafora *et al.*, 2015)。なお、*Nomuraea* 属は昆虫病原菌の主要な属の1つであったが、タイプ種 *Nomuraea rileyi* を含む大部分が Clavicipitaceae 科 *Metarhizium* 属に組み込まれたため、再分類未完の一種を残してはいるものの、ほぼ消失した状態である。

Polycephalomyces 属の再分類

本属は、無色〜クリーム色で、先端が球状に膨れるシンネマをつくるアナモルフの属として記載された。

宿主はセミ幼虫や甲虫目の幼虫等や、しばしば他の *Ophiocordyceps* 属種等の子座に多重寄生することが知られる (Kobayasi, 1941)。この他菌への寄生性は重複感染、あるいは2菌で宿主昆虫を攻撃する共感染、または古くなった宿主菌の途中からか、覆い被さるよう出現することから二次感染ともいわれる。系統学的位置としては、*Ophiocordyceps* 属他を含む中心グループから明瞭に外側に位置し、2013年にテレオモルフ8種と統合された時点では科の位置は不明とされたが、今は Ophiocordycipitaceae 科に帰属する系統群として扱われる (Kepler *et al.*, 2013; Quandt *et al.*, 2014)。

図2にアナモルフの特徴を模式図化して示すように、分生子形成様式は2パターン出現する。シンネマ先端で球形から扁平な亜球形に膨らんだ頭部は、錐状で細長いフィアロ型分生子形成細胞 (フィアライド) が密に生じ、分生子が大量に生じて粘性物質で覆われ、塊になっている。分生子は1細胞で亜球形である。これをAタイプ (Acremonium型) とする。タイプ種 *Polycephalomyces formosus* (シロサングタケ) は、分生子形成が認められるのはシンネマの頭部のみで、シンネマはよく分岐して樹状に展開する。一方、本属で2番目に記載された *Polycephalomyces ramosus* はシンネマ頭部にAタイプが生じるが、シンネマ側部には、基部が太く頸の長いアンブル形のフィアライド、1細胞で紡錘形の分生子が生じる。これをBタイプ

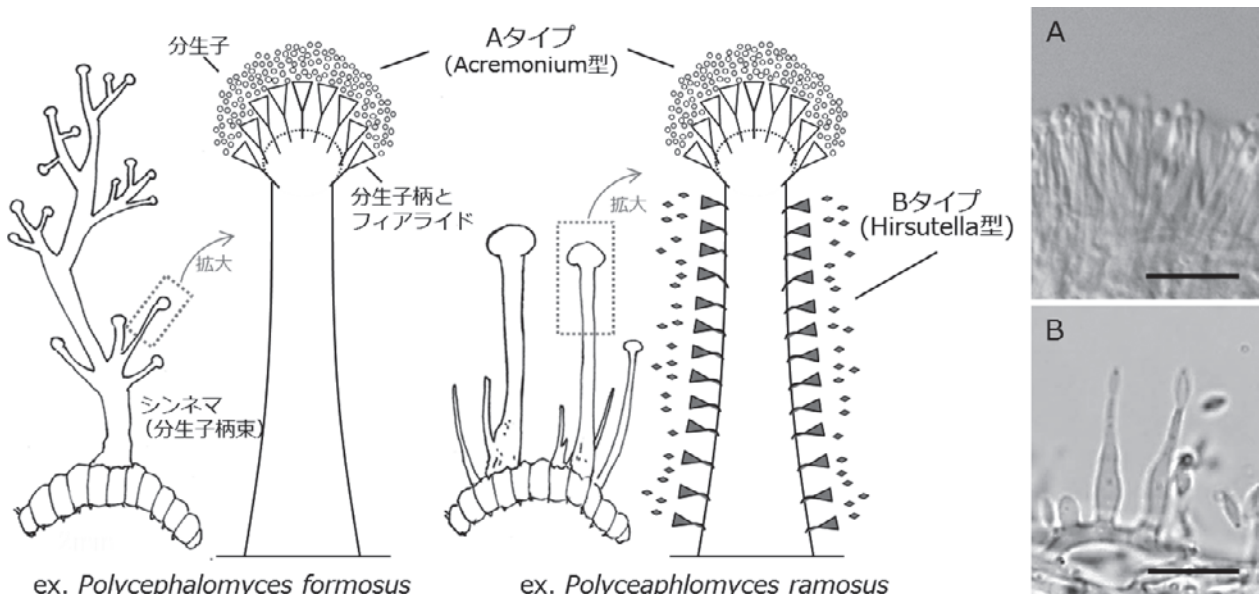


図2 アナモルフ *Polycephalomyces* 型の模式図
右の光学顕微鏡写真は、A: Aタイプ、B: Bタイプ。スケールバーは10 μ m

(Hirsutella 型) とする。また、シンネマはあまり分岐しないとされた。両種ともテレオモルフは未発見である。

小林博士の *Pol. formosus* と *Pol. ramosus* のホロタイプ標本は大戦中に失われ、後年 Seifert (1985) によってスリランカ産の標本がネオタイプ指定をされているが、これらの分離株や遺伝子情報は無い。そこで、

筆者らが日本から採集した計 50 の標本とその分離株を対象に、rDNA ITS から LSU D1/D2 領域を用いて最尤法により系統解析をした結果を図 3 に示す。各ノードについてブートストラップ値が >50% で支持され、かつ複数の標本や分離株を含むなど、種レベルと認識できる 14 クレードが認められた (図 3 で丸囲み数字で示す。クレード 3 は外部データのみ、まとも

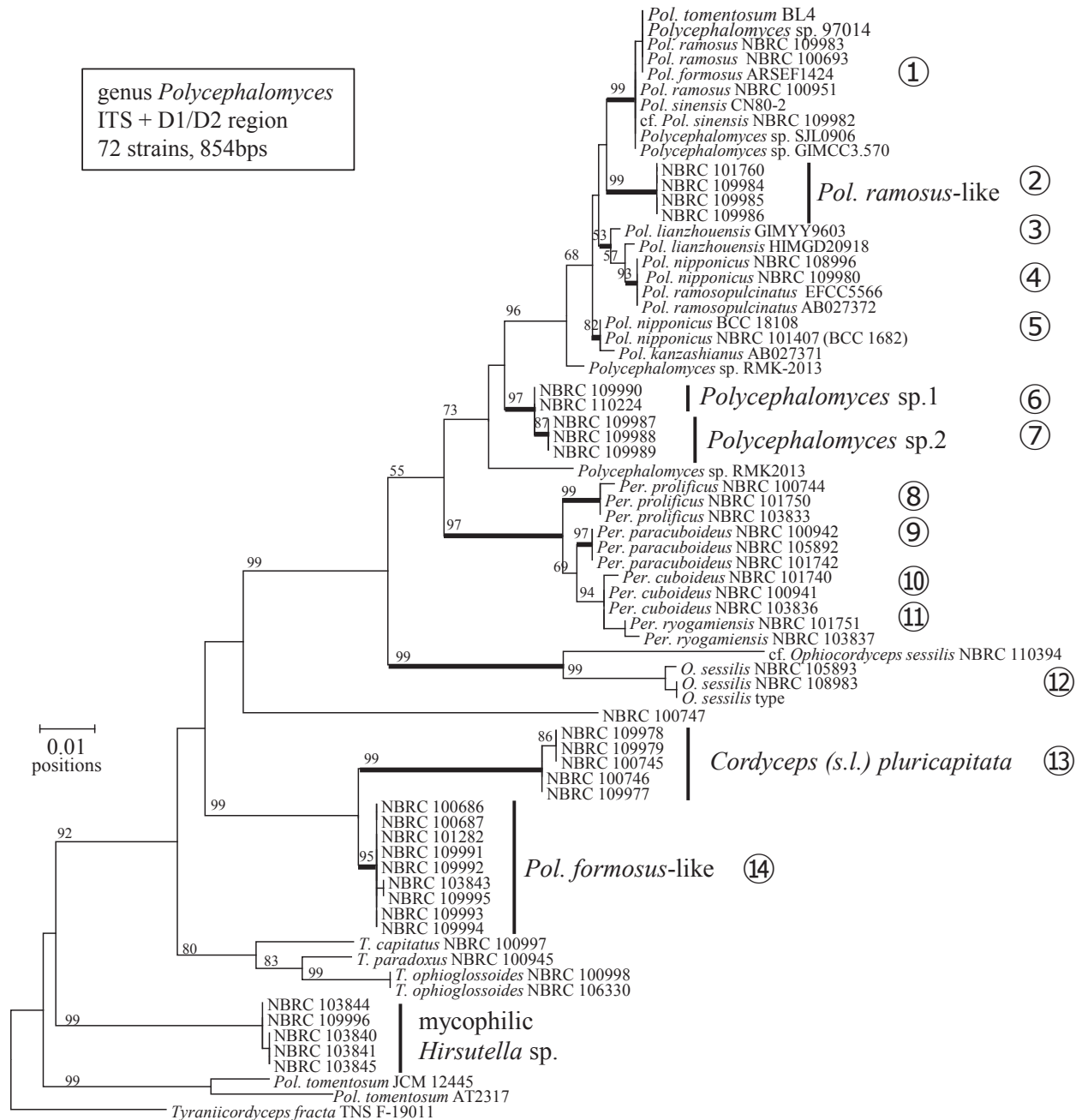


図 3 *Polycephalomyces* 属の系統関係

太線は、ブートストラップ値が >50% で、複数の標本または分離株を含むノードを示す。

でもないが、便宜上、番号を付けた)。筆者らが形態的特徴がほぼ *Pol. formosus* と一致するとして同定した標本は、全てクレード 14 にまとまった。各クレードの分生子形成様式に焦点をあてた形態観察結果を表 2 にまとめた。

Kepler *et al.* (2013) による 5 遺伝子領域を用いた再分類では、*Pol. formosus* はポーランド産の分離株 (ARSEF 1424) 1 つだけが用いられ、これがクレード 1 に位置した。他方、クレード 13 の *Cordyceps pluricapitata* (ウスキタンポセミタケ) はノードのブートストラップ値が低かったために本属から外され、図 3 で示すクレード 1~11 までが *Polycephalomyces* 属とされた。*Cordyceps pluricapitata* はアナモルフ未発見の種であったが、その部分胞子の培養株は培地上で *Polycephalomyces* 型のシンネマを形成する。

クレード 12 の *Ophiocordyceps sessilis* は、アリ生の *Ophiocordyceps pulvinata* に重複寄生し、子座の柄はなく、宿主上に直接、黒褐色の子嚢殻が生じ、子嚢胞子が細かく分断するタイプの新種として記載された (Kaitsu *et al.*, 2013)。筆者はベッコウハゴロモ (カメムシ目) に寄生していた *O. sessilis* から培養株を得て、シンネマは形成されないが、A タイプの分生子形成細胞と分生子を培地上で形成することを発見した。また、本種の系統学的位置としては現在の *Ophiocordyceps* 属からは離れるため、転属する必要があると示唆された。すると本属系統群の中では *O. sessilis* のみ、柄が形成されないトルビエラ形である。

この形態的特徴は、旧来 *Torrubiella s.l.* として分類されていたが、この特徴を持つ種を集めて系統樹にすると 3 科を跨いで散在し、これが系統を反映しない特徴であると結論づけられている (Johnson *et al.*, 2009)。*Ophiocordyceps sessilis* も同様に、*Polycephalomyces* 属の系統が派生した後に柄の形質を失った種と考えられた。

また、クレード 4 に位置する *Polycephalomyces nipponicus* (アブラゼミタケ) のアナモルフは、子座のしなやかで堅い柄の表面、結実部の下部に、スポロドキア状に分生子塊を形成していた。この分生子形成細胞及び分生子は A タイプのみであったが、その分離株 (NBRC 108996) は培地上で紡錘形の分生子 (B タイプ) を形成していた。この分離株は、部分胞子からの分離株 (NBRC 109980) と遺伝的に同一であった。Kobayasi (1939) は *Pol. nipponicus* の子座に発生し、シンネマをつくる *Hirsutella* 型のフィアライドと分生子を、そのアナモルフ *Isaria nipponica* (ハナアブラゼミタケ) として記載したが、今回観察された分生子は A、B タイプどちらも、この原記載の大きさと一致しなかった。一方、*Pol. nipponica* が採取された場所で採取され、宿主から柄までは *Pol. nipponica* と思しき個体だが、柄の先端には多数の、白色で粉をふいたようなシンネマを叢生に生じていた標本からの分離株 (NBRC 109996) は、系統学的位置が *Polycephalomyces* 属よりもかなり離れていた。いずれが真の *Isaria nipponica* であるか、そしてそれが

表 2 本研究における *Polycephalomyces* 属及びその関連属種の分生子形成のタイプ

クレード番号と種名	形成部位	フィア ライド	分生子 (30 反復以上計測; μm)	
			A タイプ 亜球形から楕円形	B タイプ 紡錘形
① <i>Pol. ramosus</i>	シンネマ	A, B	1.5–3.8 \times 1.1–2.1 (2.5 \times 1.6)	2.7–5.0 \times 1.1–2.9 (3.9 \times 1.7)
② <i>Pol. ramosus</i> -like			1.5–3.1 \times 1.1–2.1 (2.2 \times 1.6)	2.7–4.7 \times 1.1–2.1 (3.7 \times 1.6)
④ <i>Pol. nipponicus</i>			1.8–2.6 \times 1.1–2.2 (2.3 \times 1.9) [1.2–1.7 \times 1.0–1.3 (1.4 \times 1.1)]*	2.0–3.5 \times 0.9–1.8 (2.7 \times 1.2)*
⑥ <i>Polycephalomyces</i> sp.1	(テレオモルフ 型の) 柄の上	A	1.3–3.2 \times 1.2–1.7 (2.1 \times 1.5)	2.4–4.9 \times 1.0–1.8 (3.5 \times 1.4)
⑦ <i>Polycephalomyces</i> sp.2			[1.5–2.4 \times 1.3–1.9 (1.9 \times 1.6)]*	[2.0–3.3 \times 1.1–1.8 (2.8 \times 1.6)]*
⑧ <i>Per. prolificus</i>	培地上のみ	A, B	1.5–3.5 \times 1.1–1.8 (2.5 \times 1.4)*	
⑨ <i>Per. paracuboides</i>			1.3–1.9 \times 1.0–1.9 (1.8 \times 1.4)*	
⑩ <i>Per. cuboides</i>			1.9–3.7 \times 1.3–2.3 (2.7 \times 1.7)*	
⑪ <i>Per. ryogamiensis</i>			2.5–3.9 \times 1.0–1.4 (3.1 \times 1.2)*	
⑫ <i>Ophiocordyceps sessilis</i>	培地上のみ		1.5–3.3 \times 1.1–1.9 (2.3 \times 1.6)* ^{a)}	観察されず
⑬ <i>Cordyceps pluricapitata</i>			2.2–3.4 \times 1.2–2.2 (2.8 \times 1.7)	
⑭ <i>Pol. formosus</i> -like	シンネマ	A	1.4–3.8 \times 1.2–2.2 (2.7 \times 1.6)	
<i>Pol. tomentosus</i>			2.7–4.4 \times 1.9–2.9 (3.6 \times 2.3)	

*培養物での計測値, ^{a)} 亜球形と、やや長い楕円形が同所的に存在している。

Pol. nipponica と同種であるかどうかは議論の余地があると考えられた。

安定的に A タイプと B タイプ両方が認められるのはクレード 1, 2, 4 であった。クレード 1, 2 はどちらも *Pol. ramosus* と同定できる形態だったが、クレード 1 は宿主がチョウ目の幼虫またはコウチュウ目か他の *Ophiocordyceps* まで様々であったのに対し、クレード 2 は *Ophiocordyceps nutans* (ミミカキタケ, カメモシタケ) に多重寄生していた分離株のみで構成された。

クレード 6, 7 は地中に棲息する昆虫の幼虫から発生する未記載種で、これらも硬くしなやかに黄褐色の柄の上に、不定形の瘡蓋状の塊が生じ、そこにスポロドキア状に A タイプのフィアライドが形成され、分生子は A タイプか、A タイプと同所的に B タイプ両方を形成する。

クレード 8~11 の 4 種のアナモルフは主に培地上で観察され、ゆるく菌糸がまとまることはあっても、明瞭なシンネマは形成されない。分生子形成細胞は A, B 両タイプが観察されたが、分生子は A タイプのみだった (Ban *et al.*, 2009)。近年 *Perennicordyceps* 属として新属に組み替えられることが提案されている (Matočec *et al.*, 2014)。

B タイプ (紡錘形) の分生子の有無に注目すると、クレード 1~7 までは形成し、8~14 までは形成しないと、はっきりと系統を反映して二分することができた。しかし野外の宿主上での A タイプの分生子同士は種間でほとんど差がなく (最大で 0.8 μm の差)、更に、培地上に形成される場合、野外で採取されるものより小さくなる傾向が強いことから、分生子のみの特徴だけでは種レベルの判別ポイントにできない。

クレード 1~5 に関しては、複数の種が混在しているクレードもある。分生子のサイズによって分けられた種もあるが、A タイプの分生子の大きさはあてにならないと考え、菌学的な再整理を行う必要があると考えられた。また、*Ophiocordyceps* 属や *Tolyocladium* 属は宿主特異性が高く、宿主が目 (order) レベルで違えば寄生菌も別種として成立するものの、*Polycephalomyces* 属に限っては他の *Ophiocordyceps* 属種等に多重感染する特徴を踏まえ、菌の根元に付いている昆虫が本物の宿主なのか、中間に別菌を挟んでないかどうかを慎重に見極めなければならない。

こうして属の全体を俯瞰してから改めてタイプ種 *Pol. formosus* を再考すると、クレード 14 の分生子のサイズ平均値は *Pol. formosus* の原記載 (1.5-3 \times 1-1.5 μm) からややずれているが、その他の特徴は全

て一致しており、また、フィアライドも分生子も A タイプのみという *Pol. formosus* の特徴は、クレード 14 以外には見当たらない。そしてクレード 14 がタイプ種だとするならば、本属の範囲を 1~14 まで広げ、*Perennicordyceps* 属は廃止、統合した方が安易でわかりやすい。今後、ネオタイプ標本を取り寄せて再調査し、記載の修正、種の転属及び新種記載を進める予定である。

Ophiocordyceps 属と今後

表 1 を見返すと、アナモルフ *Hirsutella* 属とテレオモルフ *Ophiocordyceps* 属について統合名が未定であるが、アナモルフが発見された時に種小名が付けられた例が少ないこと、*Hirsutella* 属種の大半が再採取されていないこともあり、統合名の採択に向けた深掘りされた論議はまだ行われていない。課題となる再採取は熱中症と闘いながらの体力勝負だが、日本の多様性の高さを楽しみながら、更なる分類研究を続けていきたい。

謝 辞

本研究は、「丹後の自然を楽しむ会」の坂根 健氏、故・加藤 進氏、大熊俊夫氏、伊藤忠義氏と、東 勇太氏、佐々木史氏、大竹茂夫氏、山本航平氏、嶋田友久氏、栗原裕子博士、升屋勇人博士他から数多くの生の標本の提供を受けて始まり、そして鳥取大学農学部附属菌類学のご遺伝資源研究センターの中桐 昭教授 (元 NBRC) のご指導のもと進められました。科博での小林標本のリフレクション作業においては、細矢剛博士に大変お世話になり、その場で森林総合研究所の佐藤大樹博士、オレゴン州立大学 J.W. Spatafora 教授、Gi-Ho Sung 博士、R. Kepler 博士といった冬虫夏草類の分類研究者に出会えたことは、故・小林博士が引き合わせてくれた縁のように幸運に感じています。また、千葉大学の宍戸雅宏教授、宇佐見俊行准教授、野村昌史教授、中牟田潔教授、雨宮良幹特任教授他指導陣に加え、多忙な中で人材を大学へ送り出し、日々支えてくれた NBRC のご一同に厚く御礼申し上げます。

文 献

- 青木襄児 2003. 改訂昆虫病原菌の検索, p. 91-94, 全国農村教育協会, 東京.
- Ban, S., Azuma, Y., Sato, H., Suzuki, K. & Nakagiri, A. 2015. *Isaria takamizusanensis* is the anamorph

- of *Cordyceps ryogamimontana*, warranting a new combination, *Purpureocillium takamizusanense* comb. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **65**: 2459–2465.
- Ban, S., Sakane, T. & Nakagiri, A. 2014. Three new species of *Ophiocordyceps* and overview of anamorph types in the genus and the family Ophiocordycipitaceae. *Mycol. Prog.* **14**: 1–12.
- Ban, S., Sakane, T., Toyama, K. & Nakagiri, A. 2009. Teleomorph-anamorph relationships and reclassification of *Cordyceps cuboidea* and its allied species. *Mycoscience* **50**: 261–272.
- Gams, W., Baral, H.O., Jaklitsch, W.M., Kirschner, R. & Stadler, M. 2012. Clarifications needed concerning the new Article 59 dealing with pleomorphic fungi. *IMA fungus* **3**: 175–177.
- Hawksworth, D.L., Crous, P.W., Redhead, S.A., Reynolds, D.R., Samson, R.A., Seifert, K.A., Taylor, J.W., Wingfield, M.J., Abaci, O., Aime, C., Asan, A., Bai, F.Y., de Beer, Z.W., Begerow, D., Berikten, D., Boekhout, T., Buchanan, P.K., Burgess, T., Buzina, W., Cai, L., Cannon, P.F., Crane, J.L., Damm, U., Daniel, H.M., van Diepeningen, A.D., Druzhinina, I., Dyer, P.S., Eberhardt, U., Fell, J.W., Frisvad, J.C., Geiser, D.M., Geml, J., Glienke, C., Gräfenhan, T., Groenewald, J.Z., Groenewald, M., de Gruyter, J., Guého-Kellermann, E., Guo, L.D., Hibbett, D.S., Hong, S.B., de Hoog, G.S., Houbraken, J., Huhndorf, S.M., Hyde, K.D., Ismail, A., Johnston, P.R., Kadaifciler, D.G., Kirk, P.M., Kõljalg, U., Kurtzman, C.P., Lagneau, P.E., Lévesque, C.A., Liu, X., Lombard, L., Meyer, W., Miller, A., Minter, D.W., Najafzadeh, M.J., Norvell, L., Ozerskaya, S.M., Oziç, R., Pennycook, S.R., Peterson, S.W., Pettersson, O.V., Quaedvlieg, W., Robert, V.A., Ruibal, C., Schnürer, J., Schroers, H.J., Shivas, R., Slippers, B., Spierenburg, H., Takashima, M., Taşkın, E., Thines, M., Thrane, U., Uztan, A.H., van Raak, M., Varga, J., Vasco, A., Verkley, G., Videira, S.I., de Vries, R.P., Weir, B.S., Yilmaz, N., Yurkov, A. & Zhang, N. 2011. The Amsterdam Declaration on fungal nomenclature. *IMA Fungus* **2**: 105–112.
- Houbraken, J. & Samson, R.A. 2011. Phylogeny of *Penicillium* and the segregation of Trichocomaceae into three families. *Stud. Mycol.* **70**: 1–51.
- Johnson, D., Sung, G.H., Hywel-Jones, N.L., Luangsa-Ard, J.J., Bischoff, J.F., Kepler, R.M. & Spatafora, J.W. 2009. Systematics and evolution of the genus *Torrubiella* (Hypocreales, Ascomycota). *Mycol. Res.* **113**: 279–289.
- Kaitsu, Y., Shimizu, K., Tanaka, E., Shimano, S., Uchiyama, S., Tanaka, C. & Kinjo, N. 2013. *Ophiocordyceps sessilis* sp. nov., a new species of *Ophiocordyceps* on *Camponotus* ants in Japan. *Mycol. Prog.* **12**: 755–761.
- Kepler, R., Ban, S., Nakagiri, A., Bischoff, J., Hywel-Jones, N., Owensby, C.A. & Spatafora, J.W. 2013. The phylogenetic placement of hypocrealean insect pathogens in the genus *Polycephalomyces*: an application of One Fungus One Name. *Fungal Biol.* **117**: 611–622.
- Kobayasi, Y. 1939. On the genus *Cordyceps* and its allies on cicadae from Japan. *Bull. Biogeogr. Soc. Jpn.* **9**: 145–176.
- Kobayasi, Y. 1941. The genus *Cordyceps* and its allies. *Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku, Sect B.* **5**: 53–260.
- Kobayasi, Y. 1982. Keys to the taxa of the genera *Cordyceps* and *Torrubiella*. *Trans. Mycol. Soc. Japan* **23**: 329–364.
- Luangsa-Ard, J., Houbraken, J., van Doorn, T., Hong, S.B., Borman, A.M., Hywel-Jones, N.L. & Samson, R.A. 2011. *Purpureocillium*, a new genus for the medically important *Paecilomyces lilacinus*. *FEMS Microbiol. Lett.* **321**: 141–149.
- Matočec, N., Kušan, I. & Ozimec, R. 2014. The genus *Polycephalomyces* (Hypocreales) in the frame of monitoring Veternica cave (Croatia) with a new segregate genus *Perennicordyceps*. *Ascomyceteorg* **6**: 125–133.
- 岡田 元 2011. 多型的生活環をもつ高等菌類における二重命名法と統一命名法の概略と最近の動向. 平成23年度日本菌学会関東支部年次大会講演要旨集: 3–13.
- Quandt, C.A., Kepler, R.M., Gams, W., Araújo, J.P.M., Ban, S., Evans, H.C., Hughes, D., Humber, R., Hywel-Jones, N., Li, Z., Luangsa-ard, J.J., Rehner, S.A., Sanjuan, T., Sato, H., Shrestha, B., Sung, G.-H., Yao, Y.-J., Zare, R. & Spatafora, J.W. 2014.

- Phylogenetic-based nomenclatural proposals for *Ophiocordycipitaceae* (*Hypocreales*) with new combinations in *Tolyocladium*. *IMA Fungus* **5**: 121-134.
- 坂根 健, 伴さやか 2011. 大阪府高槻市周辺に発生した冬虫夏草. 大阪市立自然科学博物館研究報告 **65**: 77-89.
- Sato, H., Ban, S., Masuya, H. & Hosoya, T. 2010a. Reassessment of type specimens of *Cordyceps* and its allies described by Dr. Yosio Kobayasi preserved in the mycological herbarium of the National Museum of Nature and Science (TNS). Part 1: the genus *Torrubiella*. *Mycoscience* **51**: 154-161.
- Sato, H., Ban, S., Masuya, H. & Hosoya, T. 2010b. Reassessment of type specimens of *Cordyceps* and its allies described by Dr. Yosio Kobayasi, preserved in the National Museum of Nature and Science. Part 2: *Cordyceps* (*Elaphocordyceps*) on *Elaphomyces*. *Mycoscience* **51**: 387-390.
- Sato, H., Ban, S., Masuya, H. & Hosoya, T. 2012. Reassessment of type specimens of *Cordyceps* and its allies, described by Dr. Yosio Kobayasi and preserved in the mycological herbarium of the National Museum of Nature and Science (TNS). Part 3: *Cordyceps* s. l. on Cicadidae. *Mycoscience* **53**: 402-408.
- 佐藤大樹, 伴さやか, 山崎勇人, 宮本卓也 2014. 茨城県で採集されたスズキセミタケ近似種の記録. 茨城県自然博物館研究報告 **17**: 19-23.
- Seifert, K.A. 1985. A monograph of *Stilbella* and some allied hyphomycetes. *Stud. Mycol.* **27**: 1-235.
- Spatafora, J.W., Quandt, C.A., Kepler, R.M., Sung, G.-H., Shrestha, B., Hywel-Jones, N.L. & Luangsa-ard, J.J. 2015. New 1F1N Species Combinations in *Ophiocordycipitaceae* (*Hypocreales*). *IMA Fungus* **6**: 357-362.
- Sung, G.-H., Hywel-Jones, N.L., Sung, J.-M., Luangsa-ard, J.J., Shrestha, B. & Spatafora, J.W. 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. *Stud. Mycol.* **57**: 5-59.
- Taylor, J.W. 2011. One Fungus = One Name: DNA and fungal nomenclature twenty years after PCR. *IMA Fungus* **2**: 113-120.