真菌の分類, 特に有性・無性世代の関係

椿 啓 介

筑波大学生物科学系

真菌類の分類に関する研究は余り派手なうごきはないうながら古くから着実に進められてきている。そのなかで、最近の多くの報告をみていると次のような特徴があらわれているように思える。すなわち、菌学関係の論文は、かつては新菌種の記載、地域的な分布、あるいは総括的なものとしてモノグラフが主流であつたが、最近、特に多くなつたものに系統関係の議論、分類体系の組み直し、更に有性世代と無性世代との解明に関する論文が増えている。すべて、培養技術の急速な進歩、遺伝学、生化学など諸分野の発展による結果であろう。以下に現在までのこれらの成果、ならびに現在広く認められている方向につき順にのべてみる。

菌類の系統に関しては、許建 (Hsen-Hsu, 1965)¹⁾が菌類を界 (Kingdom) として独立させる以前は、幾多の議論が出されたにせよ植物の下のものという認識におかれていたが、その後、Whittaker (1969)²⁾が、諸成書に紹介されて有名となつた生物界5区分表現図 (図1) を提出してから急にこの問題に議論がふえた感がある。すなわち、Whittaker は、生物は細菌および藍藻を主体とする Monera 界から Protista (原生動物) へと進み、これから Animalia (動物)、Plantae (植物)、菌類 (Fungi) の3区分が分れたとする考え方で、はじめて菌類を独立させることを認めたものである。この考え方は多くの波紋を生物学の諸分野にまきおこしたもので、動物および植物の解釈は旧来どおりで無理に菌類だけを離れたという説、動物と菌類、植物と菌類のそれぞれの差を無視しすぎたという説、植物により近いのは無視できないから植物の解釈を広くして菌類も含めるべきだという説などさまざまであるが、菌類を従来の植物とは区別して取り扱おうとする方向は定着したようである。また、逆に Allsopp (1969) は Chatton (1939) の説を採用し生物を Procaryota (原核生物) と Eucaryota (真核

図1 Whittaker の生物界5区分表現図

生物) に2大別すれば充分であるともしている。これは、現在までの諸説は生物の基本となるべき核相の問題を軽視して系統を論じすぎるという説で、これも強く支持されている。しかし、菌類を従来の“植物”という固定概念にはまらない分類群とする傾向は強まり、Whittaker の考え方は更に Margulis (1971) により検討され、Leedale (1937) は4界説を提唱、1974年には多界説も出した。ツボカビおよび変形菌を菌類から外し、接合菌を分化した線から子のう菌が分れ、担子菌に進んだという説である。Margulis³⁾は最近、更に菌類系統に関する大論文を提出し、接合性の原生動物祖先から菌類が分化した系統を考えた (図2)。同時に細胞共生説 (cell symbiosis theory) に立脚した生物全体の系統図を示し、ついで菌類全体の位置に対し新説を提唱した。その説によれば、従来は菌類に含まれているサカガカビ門* (Hyphochytridiomycota)、ツボカビ門 (Chytridiomycota)、卵菌門 (Oomycota) と、変形菌に入れられているネコブカビ門 (Plasmodiophoromycota)、アクラシア門 (Acrasiomycota)、ラビリンチュラム門 (Labyrinthuramycota)、変形菌門 (Myxomycota) をすべて菌類 (Fungi) から外

* この門は従来は綱として扱われている

Keisuke TUBAKI: Taxonomy of Fungi, Especially on the Perfect-Imperfect Connections, from the Institute of Biological Sciences, The University of Tsukuba, Sakura-mura, Ibaraki-ken, Japan.

図2 菌類系統に関する一考察 (Margulis, 1974より)

図3 Margulis の生物界5区分表現図

表1 生物界の分け方

古典的	Copeland 体系(1956)	Whittaker 体系(1969)	Whittaker を改変の Margulis 体系(1974)
Plantae	Monera	Monera	Monera
細菌類	細菌類	細菌類	細菌類
藍藻類	藍藻類	藍藻類	藍藻類
緑藻類	Protoctista	Protista	Protista
黄藻類	原生動物	原生動物	原生動物
褐藻類	緑藻類	黄藻類	緑藻類
紅藻類	黄藻類	Plantae	黄藻類
変形菌	褐藻類	緑藻類	褐藻類
菌類	紅藻類	褐藻類	紅藻類
コケ類	変形菌類	紅藻類	変形菌類
その他の植物	菌類	コケ類	有鞭毛の菌類
Animalia	Plantae	その他植物	Fungi
原生動物	コケ類	Fungi	無鞭毛の菌類
多細胞動物	その他植物	変形菌類	Plantae
	Animalia	菌類	コケ類
	多細胞動物	Animalia	その他植物
		多細胞動物	Animalia
			多細胞動物

し、原生生物界 (Protista) に入れてしまったことである。したがって菌類には運動性のある遊走細胞をもつ菌群は全くふくまれないことになる。更に特徴ある点は、地衣類を Mycophycophyta として全く菌類の中に入れてしまったことである。この説はすぐ採用されるものでもないが、ひとつの傾向として図で示しておく (図3)。以上の諸説を比較してなればと表1の如くなる。菌類の系統を論ずるばかりでなく、菌類とは何かという議論

にも発展してきたわけである。

さて、以上のように諸説が出てくると学問の進歩とはいえ、いささか混乱気味であるので、現在、問題はあるにせよ最も広く採用されている菌類分類体系を Ainsworth⁴⁾により代表例を示して下に各門、亜門の特徴をのべる。

菌類 Fungi

I. 変形菌門(変形菌類, Myxomycota; Myxobionta)

体構造はアメーバ状、偽変形体あるいは変形体をつくり、粘菌類ともよばれる

例: *Dictyostelium*, *Labyrinthula*, *Ceratomyxa*, *Physarum*, *Stemonitis*, *Plasmodiophora*, etc.

II. 真菌門 (真菌類, Eumycota, Mycobionta)

体構造はアメーバ状でも変形体状でもない。典型的には菌糸状、単細胞のこともある。

1. 鞭毛菌亜門 (鞭毛菌類, Mastigomycotina)

栄養体は単細胞、あるいは菌糸状、運動性をもつ孢子である遊走細胞 (遊走子など) あるいは配偶子をもつ。

例: *Allomyces*, *Blastoclada*, *Achlya*, *Aphanomyces*, *Saprolegnia*, *Leptomit*, *Lagenidium*, *Pythium*, etc.

2. 接合菌亜門 (接合菌類, Zygomycotina)

栄養体は菌糸状、基本的に隔壁を欠く。有性生殖の結果、接合子 (接合孢子) *zygospore* を形成し、運動性のある孢子はもたない。

例: *Absidia*, *Circinella*, *Mucor*, *Phycomyces*, *Rhizopus*, *Choanephora*, *Mortierella*, *Zoopage*, *Basidiobolus*, *Entomophthora*, etc.

3. 子のう菌亜門 (子のう菌類, Ascomycotina)

栄養体は菌糸状で隔壁を有するか、あるいは単細胞。有性生殖の結果、子のう *ascus* を形成し、なかに子のう孢子 *ascospore* をもつ。

例: *Endomyces*, *Endomycopsis*, *Saccharomyces*, *Taphrina*, *Arthroderma*, *Gymnoascus*, *Eurotium*, *Talaromyces*, *Claviceps*, *Gibberella*, *Sordaria*, *Sclerotinia*, *Pyronema*, *Peziza*, *Tuber*, etc.

4. 担子菌亜門 (担子菌類, Basidiomycotina)

栄養体は菌糸状で隔壁を有し、菌糸にかすがい連結 *clamp-connection* を備えることが多く、隔壁は *dolipore* 構造が多い。有性生殖の結果、担子器 *basidium* 上に担子孢子 *basidiospore* を外生する。

例: *Ustilago*, *Tremella*, *Fomes*, *Lenzites*, *Amanita*, *Agaricus*, *Rhodospodium*, *Filobasidiella*, etc.

5. 不完全菌亜門 (不完全菌類, Deuteromycotina; Fungi Imperfecti)

栄養体は菌糸状で隔壁を有するか、あるいは単細胞。有性生殖はおこなわれないがパラセキシアルティを示すものはある。

以上は現在一般に用いられている体系で、かつて藻菌類 *Phycomycetes* とよばれた分類群は鞭毛をもった遊走細胞の有無で、それぞれ鞭毛菌類と接合菌類に分けられている。また、一読してわかるように生殖器官の形質によりまず区別されているので、菌糸のみしか形成しない菌株の分類はこの体系をすぐ当てはめることはできない。このような *sterile* な株は新分離株ではしばしば見られ同定に苦慮するところであるが、次のような試みにより何らかの生殖細胞 (子のう孢子、分生子など) を形成させなくては分類位置の決定は不可能である。すなわち、各種培地上の培養 (時として $1/2 \sim 1/10$ 濃度にうすめることも有効)、ストローや葉片など滅菌した天然物上での培養、光照射下 (継続または断続) の培養、寒天培養ブロックを滅菌水中に投入、培養温度の変更、長期間培養 (3~6ヶ月)、その他各種の方法が考えられる。要は自然条件下での状態を考えることで、それでも何の器官も形成しないばあいは菌糸の隔壁の光学顕微鏡下あるいは透過電顕下における状態をしらべることも役に立つ。かすがい連結があればもちろん担子菌類に入るが、隔壁に *delipore* 構造があれば担子菌である可能性はすこぶる高くなる。有孔隔壁は *Plasmodesmata-type*, *Simple-septum type*, *dolipore-type*, *dolipore-parenthesome type* と分れている。

最近には特に医真菌の対象としてどんな分類群が出現するか予断を許さないところがあるので、大凡の見当をつける一助として次のような各分類群の相互関係を紹介しておく。

真菌……

鞭毛のある遊走細胞を形成……鞭毛菌類 *Mastigomycotina*

鞭毛は単毛、後端で尾型

……ツボカビ綱 *Chytridiomycetes*

……, 前端で羽型

……サカゲカビ綱

Hyphochytridiomycetes

……は双毛、尾型で等長

……変形菌、ネコブカビ綱

Plasmodiophoromycetes

表 2 コウジキン目における有性無性世代の相互関係

AL……アレウロ型分生子；AT……分節型；BLS……出芽型，分生子柄は Radula 型；

PH……フィアロ型；ALAN……アレウロ型で annellation をともなう．

MISC……その他

属 名	分生子世代の属名	分生子型
<i>Actinodendron</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
	<i>Oidiodendron</i>	AT
<i>Ajellomyces</i>	<i>Blastomyces</i>	AL
	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Amorphotheca</i>	<i>Cladosporium</i>	BL
<i>Amauroascus</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Anizopsis</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Apinisia</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Arachniotus</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
	<i>Oidiodendron</i>	AT
<i>Arachnotheca</i>	<i>Geotrichum</i>	AT
<i>Arthroderma</i>	<i>Trichophyton</i>	AL
	<i>Microsporum</i>	AL
	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Ascoclavatia</i>		AT
<i>Backusia</i>	<i>Basipetospora</i>	AT (meristem)
<i>Byssosascus</i>	<i>Oidiodendron</i>	AT
<i>Byssochlamys</i>	<i>Paecilomyces</i>	PH
<i>Cephalotheca</i>	<i>Sporothrix</i>	BLS
	<i>Tritirachium</i>	BLS
	<i>Paecilomyces</i>	PH
<i>Chaetosartorya</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Cleistothelebolus</i>		BL
		AT
<i>Coccidioides</i>		AT
<i>Cryptendoxyla</i>	<i>Chalara</i>	PH
<i>Ctenomyces</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Dichlaena</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Dichotomomyces</i>	<i>Polypaecilum</i>	ALAN
<i>Edyuilla</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Eleutherascus</i>		BLS
<i>Emericella</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Emericellopsis</i>	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Emmonsella</i>	<i>Histoplasma</i>	BL
		AL
<i>Ephemeroascus</i>	<i>Verticillium</i>	PH
<i>Eupenicillium</i>	<i>Penicillium</i>	PH
<i>Europhium</i>	<i>Verticicladiella</i>	BLS
<i>Eurotium</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Fennellia</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Gymnoascus</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL

表 2 の続き

属 名	分生子世代の属名	分生子型
<i>Hamigera</i>	<i>Penicillium</i>	PH
<i>Hapsidospora</i>	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Heleococcum</i>		MISC
<i>Hemicarpenteles</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Keratinophyton</i>	<i>Trichophyton</i>	AL
<i>Kernia</i>	<i>Scopulariopsis</i>	ALAN
<i>Levispora</i>	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Leucothecium</i>		AT
<i>Lilliputia</i>	<i>Cladobotryum</i>	MISC
<i>Microthecium</i>		PH
<i>Myxotrichum</i>	<i>Oidiodendron</i>	AT
<i>Monascus</i>	<i>Basipetospora</i>	AT(meristic)
<i>Mycoarachis</i>	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Nannizzia</i>	<i>Microsporium</i>	AL
<i>Neosartorya</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Neta</i>		BLS
<i>Nigrosabulum</i>	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Onygena</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
		AT
<i>Penicilliopsis</i>	<i>Penicillium</i>	PH
<i>Petromyces</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Pleuroascus</i>		AT
<i>Pseudoeurotium</i>	<i>Sporothrix</i>	BLS
	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Pseudogymnoascus</i>	<i>Sepedonium</i>	AL
	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Rollandina</i>	<i>Chrysosporium</i>	AL
<i>Sagenoma</i>	<i>Acremonium</i>	PH
<i>Sartorya</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Sclerocleista</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Shanorella</i>		AL
<i>Sporophormis</i>	<i>Aspergillus</i>	PH
<i>Talaromyces</i>	<i>Penicillium</i>	PH
	<i>Paecilomyces</i>	PH
<i>Thermoascus</i>	<i>Paecilomyces</i>	PH
	<i>Polypaecilum</i>	AL(AN?)
<i>Thielavia</i>	<i>Sepedonium</i>	AL
	<i>Chrysosporium</i>	AL
	<i>Acremonium</i>	AL
<i>Xylogene</i>		AT
<i>Xenophiala</i>		AT
<i>Zophiella</i>	<i>Humicola</i>	AL
<i>Warcupoella</i>	<i>Aspergillus</i>	PH

……………，尾型と羽型で等長

……卵菌綱 Oomycetes

鞭毛細胞なし

菌糸に隔壁なし……接合菌類 Zygomycotina

……………あり，有性生殖をおこなう。

減数分裂は子のう内でおこなわれ，子のう胞子を形成……………子のう菌類 Ascomycotina

減数分裂は担子器でおこなわれ，担子胞子を外生……………担子菌類 Basidiomycotina

有性生殖は不明……不完全菌類 Deuteromycotina

また，これらの菌類の一般性状ならびに他の生物分類群との関係は三浦²³⁾により詳しくのべられてある。

以上が真菌分類の大要であるが，現在は表現型 phenotype が分類の対象となっていて，遺伝型 genotype は除かれている。生物個体の区別法は技術の進歩とともに限りなく生れてくるが，個体の区別が種の区別にすぐ適応できるわけでは決してなく，区別のみが分類学の目的でない点を充分注意して菌類にむかいたい。

次に有性世代と無性世代との関係である。前にのべたように無性世代しか知られていない分類群は不完全菌類とよばれているが，このなかには 1) 雌雄異体で接合型が遭遇する機会のないばあい，2) 接合型が遭遇しても

有性生殖をおこなう条件に欠けたばあい，3) 雌雄同体でありながら同じく有性生殖の条件に欠けたばあい，4) 全く有性生殖の機能をもたないか，失ったもの，の4つのばあいが考えられる。生物としてそれぞれの生き方があつて少しも差支えないが，分類学的には有性器官の形成が重要な分類基準となるのでまず上にのべた諸操作によりその形成を促進させるべくつとめている。もし，不完全菌であると思つた種に培養の結果で有性世代が判明したり，あるいは子のう菌を培養して無性世代の名前(不完全菌としての)が判明したばあい，そこに有性—無性両世代の関係が証明されるわけである。この関係は不完全世代からみると“逆も真ならず”にあり，すべてに統一のとれたものではないが，現在の不完全菌分類の面から首をかしげたくなる関係の報告もまれにあり，純培養の技術，両世代の学名の採用などにつき，あくまで慎重を期さねばならない。分生子型および有性・無性の相互関係の考え方についてはすでに本誌⁹⁾にのべてあるので省略し，ここでは現在判明している有性—無性両世代の関係を子のう菌の特に匠真菌に關係の深い不整子のう菌類 Plectomycetes のコウジキン目 Eurotiales からえらび出してまとめておき，御参考に供することとする(表2)。この表に示したように，コウジキン目では分生子

表3 *Aspergillus* 属における sterigma の状態(1段あるいは2段)と有性世代との相関性

genus	<i>Aspergillus</i> -state	sterigma
<i>Eurotium</i>	<i>A. amstelodami</i> , <i>A. carnyi</i> , <i>A. chevalieri</i> , <i>A. cristatus</i> , <i>A. echinulatus</i> , <i>A. halophilus</i> , <i>A. heterocaryoticus</i> , <i>A. mangini</i> , <i>A. leucocarpus</i> , <i>A. medius</i> , <i>A. montevidensis</i> , <i>A. niveo-glaucus</i> , <i>A. pseudoglaucus</i> , <i>A. repens</i> , <i>A. ruber</i> , <i>A. tonophilus</i>	single
<i>Chaetosartorya</i>	<i>A. cremeus</i> , <i>A. chrysellus</i> , <i>A. stromatoides</i>	double
<i>Dichlaena</i>	<i>A. ornatus</i> -group	single
<i>Edyulla</i>	<i>A. athecus</i>	single
<i>Emericella</i>	<i>A. aurantiobrunneus</i> , <i>A. fructiculosus</i> , <i>A. heterothallicus</i> , <i>A. nidulans</i> , <i>A. niveus</i> , <i>A. rugulosus</i> , <i>A. quadrilineatus</i> , <i>A. rugulosus</i> , <i>A. striatus</i> , <i>A. unguis</i> , <i>A. violaceus</i> , <i>A. varicolor</i>	double
<i>Fennellia</i>	<i>A. flavipes</i>	double
<i>Hemicarpenteles</i>	<i>A. paradoxus</i> , <i>A. acanthosporus</i>	single
<i>Neosartorya</i>	<i>A. auratus</i> -group, <i>A. aureolus</i> , <i>A. fischeri</i> , <i>A. quadrinecta</i> , <i>A. stramenius</i>	single
<i>Petromyces</i>	<i>A. alliaceus</i>	double
<i>Sclerocleista</i>	<i>A. ornatus</i> , <i>A. citrisporus</i>	single
<i>Warcupiella</i>	<i>A. spinulosus</i>	single

世代の名はいろいろあつてもアレウロ型、分節型とフィアロ型に集中していることがわかる。特にギムノアスキス科はアレウロ型分生子、コウジキン科はフィアロ型分生子にかたまる傾向が強いことがわかる。各分生子型の本質面の解釈に間違いや考え方の差もおこり得るので問題はなお残されているがコウジキン目における相互関係は他の目と明らかな差がある。ある子のう菌の属にふくまれる菌種の分生子型が例外的に同属の他の多数の菌種と異なるばあい、すくなくとも純培養自体の疑問と分生子型決定への疑問が生じ、あるばあいは子のう菌としての同定自体に疑問がもたれ、慎重に再検討を要しよう。

また、有性・無性の関連性を検討するばあい、分生子世代の調査は正確な純培養を用いておこなうと同時に一方では分生子世代の同定に用いられる基準も見直す必要がある。*Aspergillus* ですでに示したように(1971)⁷⁾、梗子 sterigma (正確にはフィアライド phialide) が直接頂のうから出るか、あるいは頂のう上の短枝から出るか、いわゆる、梗子が一段か二段かは、従来、*Aspergillus* の同定のため便利な基準とされているがその各 *Aspergillus* の有性世代をならべてみると、単に同定用に便利なばかりでなく、実は案外系統を反映している形質であることがわかる。現在まで報告されている *Aspergillus* の有性世代とならべて表3に示す。表に示したように、ある子のう菌属に対応する分生子世代の *Asper-*

gillus 菌種の数に差があつても、有性世代からみると、分生子世代の各 *Aspergillus* では梗子の一段か二段かが一定していて例外はまずない。分生子世代自体の詳細な検討が必要である良い例といえよう。

すべての有性・無性両世代の関係を示す紙面はないが、今秋、カナダ Kananaskis において第2回国際不完全菌会議があり、この相互関係の検討に主題がおかれている。その結果がいずれ発表されようが現在のひとつの大きい研究方向を示すものである。

文 献

- 1) Hsen-Hsu, H.: The major groups of living being: a new classification. *Taxon*, **14**: 254—261, 1965.
- 2) Whittaker, R. H.: New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, **163**: 150—168, 1969.
- 3) Margulis, L.: Five-kingdom classification and the origin and evolution of cells. *In* *Evolutionary Biology* **7**: 45—78, 1974.
- 4) Ainsworth, G. C.: *Dictionary of the Fungi*, CMI, Kew., 1971.
- 5) 三浦宏一郎: 山岸編, 植物系統分類の基礎, 北隆館, 1974.
- 6) 椿 啓介: 不完全分類における諸問題. *真菌誌*, **12**: 3—8, 1971.
- 7) 椿 啓介: 菌類. 井上編, 植物系統進化学, 筑地書館, 1974.
- 8) 寺川博典: 菌類の系統進化, 東大出版会, 1978.