総 説

真菌の中での皮膚糸状菌

宇田川 俊 一

東京農業大学総合研究所

要 旨

不整子囊菌類ホネタケ目は *Aspergillus*, *Penicillium* のテレオモルフであるユーロチウム目と多くの点で対比される菌群である。本目には多数の皮膚糸状菌が含まれ、長らく医学的に関心が寄せられてきた。ホネタケ目には次の4科がある。

アルスロデルマ科は子嚢果壁の特徴、子嚢胞子の形態、*Chrysosporium*, *Microsporum*, *Trichophyton* に属するアレウロ型分生子の形成などに基づく均質な菌群である。

ギムノアスクス科は明色、菌糸のゆるい網目構造からなる子嚢果を形成し、円盤形、やや不規則な壁の子嚢胞子を内生する。ケラチン分解性とセルロース分解性の菌があり、分節分生子を形成する種がある。

ミクソトリクム科は暗色の子嚢果で、しばしば樹枝状の付属物を形成する。子嚢果壁は厚壁の菌糸が網目状になり、子嚢胞子は紡錘形、通常縦に筋がある。*Malbranchea*, *Oidiodendron* 属の分節型分生子がみられ、セルロース分解性を示す。

ホネタケ科の属は非常に多様性であり、とくに子嚢果壁に変化がみられる。*Aphanoascus*, *Arachnomycetes* は膜質の閉子嚢殻を形成する。*Amauroascus*, *Nannizzia* は単純な菌糸の網目構造である。一方、*Onygena* の子嚢果は柄があって、その先端部で菌糸が広がり球形の頭部になる高度に特殊化された形態となる。本科は通常凹点のある子嚢胞子とケラチン分解性を特徴としている。

Key words: 子囊菌類 (ascomycetes), 皮膚糸状菌 (dermatophyte), 分類 (taxonomy), ホネタケ目 (Onygenales)

はじめに

皮膚糸状菌 (*Microsporum*, *Trichophyton*) のテレオモルフ (有性時代) は *Arthroderma* 属 (= *Nannizzia*) で、子囊菌類のホネタケ目 (Onygenales) に所属する。このホネタケ目は4科36属90種から構成されていて¹⁾, *Aspergillus*, *Penicillium* などのテレオモルフが属するユーロチウム目 (Eurotiales) とともに閉鎖型子嚢果と一重壁子嚢 (または原生壁子嚢) を特徴とする不整子囊菌綱に含まれる (Table 1)。 *Arthroderma* でみられるように大部分のホネタケ目の子嚢果壁はゆるい網目状の菌糸からなり、しばしば複雑な形の付属物が壁の周縁から伸びる。子嚢はほぼ球形、8胞子を内生、成熟すると子嚢の膜は消失し、胞子の塊となる。子嚢胞子は1細胞、小型、明色、球形～卵形、楕円形になる。子嚢胞子の表面は平滑または全面に小孔がみられたり、網目状や筋状の隆起ができるなど多様である。

ホネタケ目菌類全体についての特徴は、そのアナモルフ (無性時代) にある。ユーロチウム目に属する真菌がフィアロ型の分生子を形成するのに対して、ホネタケ目ではアレウロ型および分節型分生子の形成を特徴とする。すなわち、属で示すと *Blastomyces*, *Chrysosporium*, *Geomyces*, *Histoplasma*, *Malbranchea*, *Microsporum*, *Myceliophthora*, *Oidio-*

dendron, *Sporendonema*, *Trichophyton* などである。

皮膚糸状菌を含めホネタケ目菌類の自然界における生態・分布としては、世界各地の土壌、植物遺体、動物の体毛、動物の糞などが主要であるが、その中で動物性の基質に発生する菌はケラチン分解性を、また植物性の基質にみられる菌はセルロース分解性を備えている。

1985年、カナダのアルバータ大学 Currah²⁾ はホネタケ目の分類体系を提唱し、アルスロデルマ科 (*Arthrodermataceae*)、ギムノアスクス科 (*Gymnoascaceae*)、ミクソトリクム科 (*Myxotrichaceae*)、ホネタケ科 (*Onygenaceae*) の4科に分類した (Table 1)。現在では、このシステムが広く採用されている^{1,3)}。

1. アルスロデルマ科

本科は *Arthroderma*, *Ctenomyces* の2属25種からなり、ケラチン分解性、ユビキノンはいずれもQ-9⁴⁾ である。最初に述べたように *Arthroderma* 属は皮膚糸状菌のテレオモルフであり、子嚢果は白色～淡黄色、子嚢果壁菌糸は垂鈴形の細胞からなり、先端にはしばしばコイル状の付属物をつけ、子嚢胞子は小型、円盤形、滑面である。現在では *Nannizzia* 属も移されている⁵⁾。

非病原性の種は土壌が生態上の中心であって、地上に落ちた動物の遺体、角、骨、羽毛、動物の糞、体毛、爪などケラチン性基質の分解に関与している。最近のケラチン分解菌の探索によると、京都の清水山で採集した野鳥の落ちた羽毛上に *Arthroderme crocatum* Udagawa et al.⁶⁾

別刷請求先: 宇田川俊一

〒156 東京都世田谷区桜丘 1-1-1
東京農業大学総合研究所

Table 1. Onygenales in major groups of ascomycetes and their distinguishing characters

Plectomycetes (cleistothecia; prototunicate asci)	Onygenales (anam.: aleuriconidia and arthroconidia)	Arthrodermataceae (teleomorphs of dermatophytes)
Pyrenomycetes (perithecia; unitunicate asci)		Gymnoascaceae
Discomycetes (apothecia; unitunicate asci)		Myxotrichaceae
Loculoascomycetes (ascostromata; bitunicate asci)		Onygenaceae (teleomorphs of <i>Blastomyces</i> , <i>Histoplasma</i> , etc.)
	Eurotiales (anam.: phialoconidia)	Trichocomaceae (teleomorphs of <i>Aspergillus</i> , <i>Penicillium</i> , etc.)
		Pseudeurotiaceae

の子嚢果が多数発生しているのが発見された。 *A. crocatum* は1986年に北海道の土壌から分離された非病原性、ホモタリック、 *Chrysosporium* 型のアナモルフをもつ *Arthroderma* である。 *Arthroderma* 属のタイプ種 *A. curreyi* Berk. はじめ *A. multifidum* Dawson, *A. cuniculi* Dawson, *A. tuberculatum* Kuehn など *Chrysosporium* または *Myceliophthora* 型のアナモルフをもつ菌にはこのように geophilic な菌は多い。 *Microsporum*, *Trichophyton* 型のアナモルフをもつ菌でも一般に geophilic から zoophilic, anthropophilic と進むにしたがって病原性とともヘテロタリックな種が多くなり、さらにはテレオモルフ形成がみられず、分生子形成能も悪くなり、菌糸状態で生活環のほとんどをすごすようになっていく。このような現象は人工培養を繰り返したときにも認められ、分化との関連性が示唆される。

Ctenomyces 属は現在まで1属1種であり、子嚢果壁菌糸は櫛型の付属物が特徴で、アナモルフは *Myceliophthora* 型である^{2,7)}。ニワトリの羽毛や糞、土壌から検出される。

2. ギムノアスクス科

本科は9属、約25種からなり、ケラチンまたはセルロース分解性、ユビキノ系は主に Q-10(H₂) である。その多くは *Arachniotus*, *Gymnascella* 属にみられるように黄色、橙色、赤色の子嚢果を形成し、子嚢果壁はゆるい網目状の菌糸からなり栄養菌糸と区別し難い。 *Gymnoascus* 属では子嚢果壁菌糸が厚壁で複雑な籠状に発達し、明確に栄養菌糸と区別される。また、単純な付属物ができる。本科では子嚢胞子は円盤形、平滑なものもあるが、しばしば赤道面に隆起があるものや円盤の表面に突起などができるものが多い (Fig. 1A)。アナモルフはときに形成し、分節型分生子を形成する。生態的には腐生菌で、リター、土壌、哺乳動物や爬虫類の糞から分離される。セルロース分解性の菌はユーロチウム目との系統的関連性が示唆されている。

3. ミクソトリウム科

本科は4属、約18種からなり、いずれもセルロース分解性、ユビキノ系は主として Q-10(H₂)、ときに Q-9, Q-10 である。大部分が褐色から暗緑色の子嚢果を形成し、厚壁の子嚢果壁菌糸が網目状に発達する。付属物は単純に針状に伸びるか、複雑な樹枝状になり先端はとき

に鉤状に曲がる。子嚢胞子はほぼ紡錘形、その多くは縦方向に筋状隆起が並行する (Fig. 1B)。 *Gymnostellatospora* 属⁸⁾ では胞子の表面に翼状の隆起があり、 *Pseudogymnoascus* 属は平滑である。アナモルフは *Geomyces*, *Malbranchea*, *Oidiodendron* などに属する。低温環境の森林土壌によくみられ、紙、わら、繊維などセルロース性基質からも分離される。本科にはケラチン分解性を示すものがなく、ユーロチウム目菌類に系統的關係が深いものと考えられ、Currah⁹⁾ は本科をミクソトリウム目に格上げする考えを提案している。

4. ホネタケ科

本科は20属、約60種からなり、ケラチン分解性、ユビキノ系は Q-9, Q-10, Q-10(H₂) に分かれ、ホネタケ *Onygena corvina* Alb. et Schwein. も含まれる。ホネタケは高さ1~2.5cm、径1~2mmの白色~クリーム色、小型のきのこで、円柱状の柄と球形の頭部からなり、動物死骸の角、蹄、嘴、羽根などに生じた綿屑状の菌糸体から生える¹⁰⁾。北半球の温帯に分布し、本邦では1958年に山形県でフクロウの腐った嘴上に発見されたのが最初で、現在では北海道から愛知県まで散見されている。ホネタケは恐らく形態の上からはもっとも高度に分化した子嚢菌類の1つと考えられ、ユーロチウム目のカキノミタケ *Penicillioopsis*, マユハキタケ *Trichocoma* などと対比される。

本科にはこのようなきのこ状の子嚢果を形成する菌ばかりでなく、子嚢果がゆるい菌糸の網目からなるもの (*Amauroascus*, *Nannizziopsis*)、さらにこのような子嚢果が柄の上に形成されるもの (*Rollandina*)、子嚢果壁菌糸が厚壁、網目状で付属物ができるもの (*Auxarthron*, *Shanorella*)、子嚢果壁が膜質細胞からなる閉子嚢殻に発達するもの (*Aphanoascus*, *Arachnomycetes*) など多様である。子嚢胞子は球形、円盤形、または楕円形、多くの場合表面は網目状隆起ないし全面に小孔がみられる (Fig. 1C)。

本科には医真菌学分野でもっとも注目される病原真菌が含まれる。すなわち、 *Blastomyces*, *Emmonsia*, *Histoplasma* のテレオモルフ *Ajellomyces* が本科に位置するばかりでなく、テレオモルフが不明である *Coccidioides immitis* Rixford et Gilchrist についても最近の分子遺伝学的研究¹¹⁾ により本科の *Uncinocarpus reesii* Sigler et Orr に系統關係が深いことが示されている。

Fig. 1. Examples of ascospores of Gymnoascaceae, Myxotrichaceae and Onygenaceae.
 A. *Arachniotus trochleosporus* (Gymnoascaceae). B. *Myxotrichum ochraceum* (Myxotrichaceae).
 C. *Aphanoascus canadensis* (Onygenaceae). D. *Arachnomyces nodosetosus* (Onygenaceae).
 All scale bars = 2 μ m.

以上のほかにもあまり知られていないが、病原真菌が含まれる属に *Aphanoascus*, *Arachnomyces* がある。 *Aphanoascus* 属はかつて *Keratinophyton* と呼ばれていた菌が移され、現在12種に及んでいる¹²⁾。閉子嚢殻は黄褐色～暗褐色、全体を綿毛状の菌糸が覆い、子嚢胞子は淡褐色～暗褐色、円盤形、赤道面に隆起のある種もあり、表面は網目状隆起または全面に小孔がみられる。アナモルフは *Chrysosporium*, *Malbranchea* に属する。日本各地の土壤に分布する *A. fulvescens* (Cooke) Apinis はときにヒトの体部白癬や頭部白癬の原因として報告されている。

Arachnomyces nodosetosus Sigler et Abbott は1990年にカナダで成人女性の足指の爪と皮膚に黒癬を起こす病原菌として報告された *Onychocola canadensis* Sigler¹³⁾ のテレオモルフで、1994年に発見、記載された¹⁴⁾。閉子嚢殻は暗褐色～赤褐色、長い付属物を生じ、その先端は鉤状に曲がる。子嚢胞子は赤褐色、円盤形、滑面である (Fig. 1D)。 *O. canadensis* はニュージーランドからも記録され、臨床株間の交配試験の結果、子嚢殻が形成された。著者らは最近エジプトの土壤から本種を分離したが、この株は交配試験を行わなくても高塩培地上で多数の子嚢殻を形成した (未発表)。 *Arachnomyces* について Abbott ら¹⁵⁾ は子嚢胞子が滑面であり、ケラチン分解性がみられない

との理由からギムノアスクス科に位置づけているが、著者は従来からの扱いどおりホネタケ科とした。

ホネタケ科には非病原性ではあるが強いケラチン分解性を示す菌として、 *Apinisia*, *Arachnotheca*, *Ascoclavatia*, *Brunneospora*, *Byssomygena*, *Nannizziopsis*, *Neogymnomycetes*, *Renispora*, *Shanorella*, *Uncinocarpus* などがある。一方、同じく非病原性で、かつケラチン分解性が弱い菌に *Amauroascus*, *Auxarthron*, *Bifidocarpus*, *Polytolypa*, *Spiromastix* があり、これらの属は von Arx¹⁶⁾ の設けたアマウロアスクス科 *Amauroascaceae* としてホネタケ科から除外すべきであろう。

ま と め

1) 皮膚糸状菌のテレオモルフは不整子嚢菌類ホネタケ目のアルスロデルマ科に属する *Arthroderma* で、きわめて均質な菌群を構成している。

2) 基本型は地上に落ちている動物性基質を分解する腐生菌である。ホネタケは形態的に高度に分化したきのこである。

3) 皮膚糸状菌は生きた動物に寄生するに至った進化型で進化とともに有性生殖を失い、その終点はヒトからヒトへと生活する (arthropophilic) 菌である。

4) ホネタケ科については、多様な属を整理することが今後の課題であるが、皮膚糸状菌とも関係深く、しかも *Blastomyces*, *Histoplasma*, *Coccidioides* といった重要な病原体がいずれも本科に集中していることは注目される。

5) ギムノアスクス科、ミクソトリクム科は基本的にセルロース分解菌からなり、皮膚糸状菌よりもユーロチウム目菌類に系統的な関係が深いものと思われる。

文 献

- Hawksworth DL, Kirk PM, Sutton BC, Pegler DN: Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 8th ed, p.321, CAB International, Wallingford, UK, 1995.
- Currah RS: Taxonomy of the Onygenales: Arthrodermataceae, Gymnoascaceae, Myxotrichaceae and Onygenaceae. *Mycotaxon* **24**: 1-216, 1985.
- Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M: Introductory Mycology, 4th ed, p.299-306, John Wiley, New York, 1996.
- Takizawa K, Okada K, Maebayashi Y, Nishimura K, Miyaji M, Fukushima K: Ubiquinone system of the form-genus *Chrysosporium*. *Mycoscience* **35**: 327-330, 1994.
- Weitzman I, McGinnis MR, Padhye AA, Ajello L: The genus *Arthroderma* and its later synonym *Nannizzia*. *Mycotaxon* **25**: 505-518, 1986.
- Udagawa S, Kubo H, Shibaki H: A new species of *Arthroderma* from Japanese soil. *Mycotaxon* **33**: 283-289, 1988.
- 久保 等: 北海道における土壌中の好角質性真菌の分布—特に *Nannizzia otai* の土壌からの分離について—。真菌誌 **27**: 230-238, 1986.
- Udagawa S, Uchiyama S, Kamiya S: *Gymnostellatospora*, a new genus of the Myxotrichaceae. *Mycotaxon* **48**: 157-164, 1993.
- Currah RS: Peridial morphology and evolution in the prototunicate ascomycetes. In *Ascomycete Systematics: Problems and Perspectives in the Nineties* (Hawksworth DL ed), p.281-293, Plenum, New York, 1994.
- 大谷吉雄: 日本菌類誌, 第三巻子の菌類, 第二号ホネタケ目・ユーロチウム目・ハチノスカビ目・ミクロアスクス目・オフィオストマキン目・ツチダンゴキン目・ウドンコキン目, p.3-33, 養賢堂, 1988.
- Pan S, Sigler L, Cole GT: Evidence for a phylogenetic connection between *Coccidioides immitis* and *Uncinocarpus reesii* (Onygenaceae). *Microbiology* **140**: 1481-1494, 1994.
- Cano J, Guarro J: The genus *Aphanoascus*. *Mycol Res* **94**: 355-377, 1990.
- Sigler L, Congly H: Toenail infection caused by *Onychocola canadensis* gen. et sp. nov. *J Med Vet Mycol* **28**: 405-417, 1990.
- Sigler L, Abbott SP, Woodgyer AJ: New records of nail and skin infection due to *Onychocola canadensis* and description of its teleomorph *Arachnomyces nodosetosus* sp. nov. *J Med Vet Mycol* **32**: 275-285, 1994.
- Abbott SP, Sigler L, Currah RS: Delimitation, typification, and taxonomic placement of the genus *Arachnomyces*. *Syst Ascomycetum* **14**: 79-85, 1996.
- Von Arx JA: A re-evaluation of the Eurotiales. *Persoonia* **13**: 273-300, 1987.

Taxonomical Outline of Dermatophytes in the Ascomycetes

Shun-ichi Udagawa

Nodai Research Institute, Tokyo University of Agriculture
1-1-1 Sakuragaoka, Setagaya-ku, Tokyo 156

Onygenales, plectomycetous ascomycetes, is a group that has many parallels with Eurotiales (teleomorphs of *Aspergillus* and *Penicillium*). This order has many dermatophytic fungi and has long been of medical interest. It has the following four families:

The Arthrodermataceae comprise a homogenous group based on ascospore morphology, peridial characteristics, and in having an aleurioconidial anamorphic state in the genera *Chrysosporium*, *Microsporium* and *Trichophyton*.

The Gymnoascaceae includes members which have brightly colored ascomata with or without simple appendages, ascomatal peridium of a loose hyphal network, oblate ascospores with a slightly irregular wall and keratinolytic or cellulolytic activity. Unnamed arthroconidia are present in some species.

The Myxotrichaceae is characterized by dark-colored ascomata with or without dendroid appendages, ascomatal peridium of a thick hyphal network, fusoid ascospores that are usually longitudinally striate, arthroconidia (genera *Malbranchea* and *Oidiodendron*), and cellulolytic properties.

Genera of the Onygenaceae exhibit a remarkable diversity, notably in the construction of ascomatal peridium. *Aphanoascus* and *Arachnomyces* have a cleistothecium with a membranaceous peridium. *Amauroascus* and *Nannizzia* have a loose network of simple peridial hyphae, while highly specialized ascomata of *Onygena* have a stalk, the hyphae of which are spread out at the apex to form a globose head. The family is usually characterized by pitted ascospores and at least some ability to degrade keratin.