植物病原 *Fusarium* 属菌の系統学：その現状と将来への展望

青木 孝之^{1*}・Kerry O'Donnell²・David M. Geiser³

AOKI, T.^{1*}, O'DONNELL, K.² and GEISER, D.M.³ (2014). Systematics of key phytopathogenic *Fusarium* species: current status and future challenges.

Key words: biological species, morphological species, phylogenetic species, species complex, species limits, taxonomy

緒 言

Fusarium 属はカビ毒生産菌や農作物の病原菌を多く含み、系統学的には約 300 種からなるが多くは未記載である。土壌菌が多く、植物寄生菌、内生菌、病原菌にもなる。分類は形態など表現形質に基づいてきたが、種の境界を評価する多遺伝子領域の分子系統解析は、本属の種の多様性と系統関係に関する理解を革命的に変化させた。本属の植物病原性の群について、形態の並びに分子系統学的位置づけや研究例、今後の展望を概説する。

分子系統学は *Fusarium* 属の分類に革命を起こした

Fusarium 属はソルダリア綱ヒボクレア目ネクトリア科の子囊菌類で、Link が 1809 年に初記載し、Fries が 1821 年に認可名とした。菌類の二重命名法が廃止されるまで、*Gibberella* 等のテレオモルフ（有性時代）をもつ種でも、無性時代の *Fusarium* アナモルフの学名使用が命名規約上で認められていた。2011 年の国際植物学会での規約改正で、2013 年の 1 月 1 日以降、アナモルフとテレオモルフ学名両方の作成は国際藻類・菌類・植物命名規約の下で許されず、それら既存の学名は統合されることになった。

1997 年以前、*Fusarium* の系統学と分類学は菌株の培養下での表現形質に基づいていた。分類研究の最初の重要な進

展は Wollenweber and Reinking (1935) の「Die Fusarien」で、属の下に 16 節 65 種 55 変種 22 品種を認めて形態での識別法を示したが、細かい顕微鏡観察を要求し、ヨーロッパ以外では高度に細分した本分類法を多くの研究者は採用しなかった。Snyder and Hansen (1940, 1941, 1945) は種の同定は寒天培養の肉眼検査で可能にすべきとの前提で、本属を 9 種のみとする分類体系を表し、分類は過度に単純化された。未知材料の同定が容易で世界中の植物病理学者に受け入れられた。Booth (1971) は中間的分類法を提案、Gerlach and Nirenberg (1982) は Wollenweber and Reinking を 78 種に拡張、Nelson *et al.* (1983) は保守的に Snyder and Hansen を拡張した。

分離株間の交配実験に基づく生物学的種概念も分類に適用され、*F. solani* 種複合体に 7 つ、*F. fujikuroi* 種複合体に 13 の生物学的種が見いだされが、既知のテレオモルフを持つ分類群は全体の 4 分の 1 弱のみで成果は限定的であった。GCPSR (Genealogical Concordance Phylogenetic Species Recognition) による系統的種の識別 (Taylor *et al.*, 2000) は本属の系統分類に大きなインパクトを与え (O'Donnell and Cigelnik, 1997; O'Donnell *et al.*, 2000)、形態学的あるいは生物学的な種識別の利点や限界も客観的に評価する。形態学的な種識別はときに系統学的種の大半を区別するが、B 型トリコテセンのカビ毒生産菌のような新たに進化した群で

¹ 農業生物資源研究所遺伝資源センター (〒305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2) Genetic Resources Center, National Institute of Agrobiological Sciences, 2-1-2 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8602, Japan

² Bacterial Foodborne Pathogens and Mycology Research Unit, National Center for Agricultural Utilization Research, Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, Peoria, IL 61604-3999, USA

³ Department of Plant Pathology & Environmental Microbiology, The Pennsylvania State University, University Park, PA 16802, USA

*Corresponding author (E-mail: taoki@nias.affrc.go.jp)

この総説は先に Journal of General Plant Pathology の 80 巻 3 号の pp. 189 ~ 201 に掲載された総説 (<http://dx.doi.org/10.1007/s10327-014-0509-3>) の抄訳です。報文としてのプライオリティーは JGPP 掲載の総説にありますので、引用の際には本総説ではなく JGPP の総説を用いるようにご注意ください。

は、形態学的あるいは生物学的な種識別では系統学的種の大部分は区別できない (O'Donnell *et al.*, 2004; Sarver *et al.*, 2011). 属の下節は人為的で、分子系統学的に単系統な種複合体 (複合種) に置き換えられつつある。

大部分の植物病原菌は4つの種複合体に所属する

(1) *Fusarium fujikuroi* 種複合体: イネばか苗病, トウモロコシ赤かび病, マツ類漏脂胴枯病を生じ, トウモロコシ等の穀類をフモニシンカビ毒で汚染

本複合体の大半の種は, Synder and Hansen (1941) の9種システムで *F. moniliforme* として認識されていた. 他の分類体系では *Liseola* 節が対応し9種までが含まれた. 交配型テスター株の整備は本複合体の生物学的13種, *F. verticillioide*s, *F. sacchari*, *F. fujikuroi*, *F. proliferatum*, *F. subglutinans*, *F. thapsinum*, *F. nygamai*, *F. circinatum*, *F. konzumi*, *F. xylarioides*, *F. musae*, *F. temperatum*, *F. tuiense* の同定を可能にした (Leslie, 1995; Lima *et al.*, 2012). これらを *Gibberella fujikuroi* の交配群 A~L とする習慣は, *F. fujikuroi* のみが *G. fujikuroi* (有性時代) と同種となるため廃止された (Seifert *et al.*, 2003). イネばか苗病菌の *F. fujikuroi* とリュウキュウマツ漏脂胴枯病菌の *F. circinatum* に加えて, シンビジウム黄斑病菌の *F. fractiflexum*, オドントグロッサム黒点病菌の *F. guttiforme*, アロエ紫斑病菌の *F. phyllophilum*, ツルムラサキ紫斑病やトウモロコシ赤かび病菌の *F. proliferatum*, サトウキビしょう頭腐敗病菌の *F. sacchari*, トウモロコシ赤かび病菌の *F. verticillioide*s が日本産植物病原菌である. 有性生殖をする13菌種はすべてヘテロタリック (自家不和合) である.

比較形態学並びに分子系統学的研究 (Nirenberg and O'Donnell 1998; O'Donnell *et al.*, 1998a) は本複合体が系統学的に50種以上を含むことを示した. 多くの種に *F. moniliforme* の学名が使われており, 本属の研究コミュニティの同意として本学名の使用停止が勧告された (Seifert *et al.*, 2003).

Fusarium fujikuroi によるジベレリン誘導性のイネ「馬鹿苗」病は, 成熟・開花前に倒伏する苗の異常伸長や淡黄色化, 根の発育阻害等の病徴を示す. 発病植物は苗床や本田で枯死し, イネ収量は著しく減少する. 本病は日本で堀 (1898) が, 台湾で藤黒 (1916) が初報告し, 藤黒を記念して澤田 (1917) はテレオモルフを *Lisea fujikuroi* と命名した. 伊藤 (1930) は転属して *G. fujikuroi* としたが, *G. moniliformis* も同種とした. Wollenweber and Reinking (1935) 等も同種としたが, Hsieh *et al.* (1977) の交配実験では *F. fujikuroi* (= *G. fujikuroi*) と *F. verticillioide*s (= *G. moniliformis*) が別の生物学的種と判明した.

植物ホルモンのジベレリン類はイネばか苗病の “*Gibberella*”

fujikuroi の分離株から初めて単離された. 澤田 (1912) はイネ苗の伸長が菌糸体の刺激によるとしたが, 黒澤 (1926) は菌の「毒素」が芽の徒長, 葉緑体の形成阻害, 根の生育抑制を起こすと報告し, 後に「毒素」の語を「成長促進物質」に換えた (黒澤, 1930). 藪田らはばか苗病菌の培養濾過物から純粋に近い非結晶性固体を得てジベレリン, さらに淡黄色結晶を得てジベレリン A, B と命名した (藪田, 1935; 藪田・林, 1939). 以降 Curtis and Cross による1954年のジベレリン酸命名等, 純粋なジベレリンは100点以上命名された (Phinney and West, 1960).

マツ類漏脂胴枯病は初め米国で, 次いでハイチ, 日本, 南アフリカなどで報告された (Correll *et al.*, 1991; Wingfield *et al.*, 2008). 病原菌は初め *F. lateritium* f. *pini*, 次に *F. moniliforme* var. *subglutinans*, *F. subglutinans* f. sp. *pini* と同定され, 形態と分子系統で *F. circinatum* として新種記載された (Nirenberg and O'Donnell, 1998; O'Donnell *et al.*, 1998a). 米国南東部, 西部, ハイチ, 日本, 韓国, 南アフリカ, チリ, スペイン, メキシコ, イタリア, ポルトガルに分布し (Wingfield *et al.*, 2008), 日本では鹿児島県奄美大島と沖縄県のリュウキュウマツで報告された (小林・村本, 1989; Aoki *et al.*, 2001).

トウモロコシ等穀物のフモニシンカビ毒汚染は主に *F. verticillioide*s による. フモニシン類は発癌性で, フモニシン B1 と B2 は “*F. moniliforme*” と同定された *F. verticillioide*s 菌株から単離された (Gelderblom *et al.*, 1988). 高産生菌は *F. verticillioide*s, *F. proliferatum*, *F. nygamai* で FUM 遺伝子クラスターにより主に B 系列のフモニシン B1, B2, B3, B4 を産生する. *F. oxysporum* FRC O-1890 株は C 系列のフモニシン C1, C2, C3, ヒドロキシフモニシン C1, イソフモニシン C1 を産生した. *F. dlamini*i, *F. napiforme*, *F. subglutinans*, *F. thapsinum* のフモニシン産生も報告されているが, それらの菌の産生遺伝子は未発見で, 現状では FUM 遺伝子クラスターは *F. fujikuroi* 種複合体内に散在して分布する (Proctor *et al.*, 2004).

(2) *Fusarium graminearum* 種複合体: ムギ類の赤かび病を生じ, 穀粒をトリコセシンカビ毒で汚染

ムギ類赤かび病は世界中で発生し, 経済的に破壊的で, 収量減だけでなく, デオキシニバレノール (DON) やニバレノール (NIV) 等のトリコセシンカビ毒やエストロゲン化合物で汚染する. 病原には *F. culmorum* や *F. cerealis*, *F. avenaceum*, *F. sporotrichioides*, *F. poae* 等も報告されるが, 単一種の *F. graminearum* が主原因と考えられてきた. GCPSR (Taylor *et al.*, 2000) を用いた一連の研究は, 本形態種が16以上の系統学的種 (隠蔽種) を含むことを示し (Aoki *et al.*, 2012c; O'Donnell *et al.*, 2000, 2004), 赤かび病原16菌種のク

レードは *F. graminearum* 種複合体として知られる。12 遺伝子座の DNA 塩基配列を結合した 16.3 kb のアラインメントデータの多領域系統解析は、本複合体の内部でアジア、北米、南米、オーストラリア、アフリカの群が分かれて進化したことを示唆する。分子形態等での種識別では、16 種の内の 6 種と 3～4 の種群のみが区別できた (Aoki *et al.*, 2012c; Sarver *et al.*, 2011)。本複合体の系統学的種の区別に形態学的な種識別が無効であることは、それらが最近進化したとする仮説的起源論と一致する (O'Donnell *et al.*, 2013)。ムギ類赤かび病原菌の多様性やカビ毒産生能、地理的分布を明らかにするため、分子と形態の比較解析が進められる。16 種の交配遺伝子はホモタリク (自家和合性) に対応した領域構造を持ち、自己稔性と示唆される。本複合体の近縁群である *F. pseudograminearum*, *F. cerealis*, *F. culmorum*, *F. lunulosporum* がヘテロタリクの領域構造を持っていることから、*F. graminearum* 種複合体は自己不稔の祖先から進化して生じた一群と思われる (O'Donnell *et al.*, 2004)。

本複合体の菌種はトリコテセンカビ毒とエストロゲン化合物を産生し、感受性植物への病原性因子となり、穀類を汚染してヒトや動物の食用に不適とする (Proctor *et al.*, 1995)。トリコテセン環の 8 位炭素のケト基 (カルボニル基) の有無でトリコテセン類は B 型または A 型と分類され (Kimura *et al.*, 2007)、本複合体菌種は B 型の DON と NIV、アセチル化誘導体の 3ADON と 15ADON を産生する (Ward *et al.*, 2002)。多くのトリコテセン生合成遺伝子は A 型産生菌の *F. sporotrichioides* と B 型産生菌の *F. graminearum* と *F. asiaticum* の生化学や遺伝学的研究で特定された。既知のトリコテセン遺伝子の内、*TRI101*, *TRI1*, *TRI16* 以外の 8 遺伝子、すなわち *TRI13*, *TRI4*, *TRI5*, *TRI6*, *TRI9*, *TRI10*, *TRI11*, *TRI12* は全て単一の遺伝子クラスターに局在する (Proctor *et al.*, 2009)。B 型産生菌の 3 つの型は (1) NIV 産生型、(2) 3ADON 産生型、(3) 15ADON 産生型と分類された。しかし、トリコテセン・クラスター上の 8 遺伝子から推測された系統関係は種の系統には対応しない (Ward *et al.*, 2002)。

本複合体の 3 種、*F. asiaticum* と *F. graminearum*, *F. vorosii* は日本でも記録され、地理的分布も明らかになった (Starkey *et al.*, 2007; Suga *et al.*, 2008)。*F. graminearum* は主に冷涼な北方域に、*F. asiaticum* は暖かい南方域に分布し、*F. vorosii* は現状では北海道のみで知られる。前 2 種は形態を含めた表現形質では区別できず、日本で本病原菌を正確に同定するには分子系統学的データが必須である (O'Donnell *et al.*, 2004)。Suga *et al.* (2008) は *F. graminearum* (3ADON 型と 15ADON 型) と *F. asiaticum* (NIV 型と 3ADON 型) の日本でのトリコテセン産生状況を明らかにした。

(3) *Fusarium oxysporum* 種複合体：萎凋病菌

本複合体は経済的に最も重要で、広域分布の植物病原菌である。世界中の土壌や植物に分布し、多くの宿主作物に萎凋や立枯れ、根腐病等を起こす。日本では 130 以上の宿主植物の病原菌である。*F. oxysporum* では 100 以上の分化型 (*forma specialis*: f. sp.) とレースが認識され、植物病理学での重要性を示す (Armstrong and Armstrong, 1981; Booth, 1971; Snyder and Hansen, 1940)。分化型の概念は Snyder and Hansen により *Fusarium* 属の種以下の分類へ、菌株の宿主植物への病原性に基づき導入された。英国エジンバラで 1964 年に開催の第 10 回国際植物学会議で分化型の分類は植物命名規約の適用外となったが、特に *F. oxysporum* と *F. solani* 両種複合体を扱う植物病理学者に分化型は広く採用された。

複数遺伝子の系統解析は本複合体の分化型の多くが単系統群でないことを明らかにした (Baayen *et al.*, 2000; O'Donnell *et al.*, 1998b)。バナナのバナナ病原菌の *F. oxysporum* f. sp. *cubense* は少なくとも 5 回独立して分化し、宿主への病原性の収斂的進化が示された。複数の独立機会に進化したと思われる他の分化型には f. sp. *asparagi*, f. sp. *dianthi*, f. sp. *gladioli*, f. sp. *lini*, f. sp. *opuntiarum*, f. sp. *vasinfectum* がある。本複合体内で発見された遺伝子や染色体の水平伝播 (Ma *et al.*, 2013) は、本複合体の宿主特異性が収斂進化するための手段となる可能性がある。

本複合体内で有性生殖は未発見であるが、*MAT1-1* 又は *MAT1-2* の交配型イデオモルフを持つ分離株が発見され (Arie *et al.*, 2000 ; Yun *et al.*, 2000)、隠れた有性生殖環の存在を示唆する。分化型の命名法は進化系統学的関係を不明確にするが、栄養体親和性群 (VCG) は多くの分化型で病原性レースの遺伝的関係を正確に反映すると思われる。同一 VCG の菌株は典型的に同一のクローン系統に属し、多くの領域が類似又は同一のハプロタイプをもつ (Kistler, 1997)。VCG 決定の標準的手法は、硝酸塩利用能欠損変異株 (*nit* 変異株) を用いて Puhalla (1985) が提唱した。Correll *et al.* (1987) は同法を改良し、Puhalla の体系での VCG 分析のため多くの研究者に採用され、30 以上の分化型で 125 以上の VCG が同定された。分化型番号を含む VCG の番号付けシステムの標準化も提唱された (Kistler *et al.*, 1998)。レースと VCG の関係では、f. sp. *apii* のレース 2 と f. sp. *vasinfectum* のレース 3 はそれぞれ単一の VCG であるが、f. sp. *melonis* と f. sp. *lycopersici* ではレースと VCG の関係が複雑で、f. sp. *lactucae* では 3 つのレースそれぞれが別個の VCG に対応する。

本複合体の分子系統学的構造は明らかにされてきたが、種レベルでの系譜を明らかにするには有意な遺伝子座がさ

らに必要である。11種の*Fusarium*の全ゲノム配列が利用可能で、種の研究用の遺伝子座セットを特定するため、これらデータの探索も可能である。分子系統学的研究は姉妹群の*F. foetens*等、類似菌種の識別に導いた。本種はベゴニア交雑種に病原性で、培養下での鼻を突く臭い等、*F. oxysporum*との表現形質の僅かな違いで記載された (Schroers et al., 2004)。一方、*F. redolens*や*F. hostae* (Geiser et al., 2001)はライラック様の臭気をもつ。日本では*F. foetens*はエラチオールベゴニア交雑種の株腐病菌である。*Fusarium redolens*と*F. udum*は*F. oxysporum*と共に*Elegans*節に分類されていたが、*F. redolens*は*F. hostae*と共に*F. redolens*種複合体に、*F. udum*は*F. fujikuroi*種複合体に移された。また、*F. nisikadoi*と*F. commune*、*F. miscanthi*は共に*F. nisikadoi*種複合体の一部で、*F. oxysporum*、*F. fujikuroi*両種複合体と近縁である (O'Donnell et al., 2013)。

(4) *Fusarium solani*種複合体：多様な宿主植物の株腐病または根腐病菌

*F. solani*は野菜、果実、花の病原菌として、ヒトや動物のフザリウム症の原因として報告されるが、本形態種は少なくとも60種からなる (Nalim et al., 2011; O'Donnell et al., 2008)。Wollenweber and Reinking (1935)がこの群を最初に*Martiella*節にまとめた時点で5種10変種4品種が識別された。Snyder and Hansen (1941)は*Ventricosum*節の種も含め、これら全てを*F. solani*とした。本複合体にはヘテロタリクスの7つの生物学的種が発見され、*Nectria haematococca*の交配群 (MP I-VII) (桜井・松尾, 1960)や*F. solani*の分化型 (Matuo, 1972)として認識された。後者はウリ類の株腐れや果実腐敗を生じる*F. solani* f. sp. *cucurbitae* レース1 (MP I)、サツマイモの株腐れの f. sp. *batatas* (MP II)、クワ芽枯病の f. sp. *mori* (MP III)、サンショウ胴枯病の f. sp. *xanthoxyli* (MP IV)、ウリ類の果実腐敗の f. sp. *cucurbitae* レース2 (MP V)、エンドウ莖葉腐敗病、クワ芽枯病等の f. sp. *pisi* (MP VI)、ニセアカシア枝枯病の f. sp. *robiniae* (MP VII)を含む。テレオモルフが未知の分化型も記載され、ジャガイモのEumartii wiltやトマト*Fusarium*株腐病の f. sp. *eumartii*、インゲンマメ根腐病の f. sp. *phaseoli*、ジャガイモ乾腐病やチューリップ球根腐敗病の f. sp. *radicola*、コショウ根腐病の f. sp. *piperis*、ダイズ急性枯死症 (SDS) の f. sp. *glycines*を含む。

多遺伝子領域による一連の分子系統解析は本複合体に生物地理学的な3つのクレードを明らかにし (Nalim et al., 2011; O'Donnell, 2000)、7つの生物学的種と分化型の大部分は血統学的に独立していた。単系統でない宿主特異的な分化型は f. sp. *cucurbitae* と f. sp. *phaseoli*、f. sp. *glycines* で、それぞれ2種、2種、4種を含む (Aoki et al., 2003, 2005, 2012a;

O'Donnell, 2000)。本複合体の大部分の種は未記載のままで、クレード3には医学的、植物病理学的な種が多い。*Fusarium solani*の名前で報告された菌が3つのクレードに分散し、*F. solani*の位置が定まるまでは本学名の使用を控えた方がよい。テレオモルフ属の*Neocosmospora*はクレード3に属し、基準種の*N. vasinfecta*は転属され*F. neocosmosporiellum*となった。*Nectria*属はアナモルフが*Tubercularia*である菌に限定され、*F. solani*種複合体の*N. haematococca*は*Haematonectria*属に転属された (Rossman et al., 1999)。さらに*H. haematococca*は*Neocosmospora haematococca*に組み替わり、アナモルフも*F. solani*とは別の*F. haematococcum*として記載された (Nalim et al., 2011)。同じクレード2の*F. kurunegalense*、*F. rectiphorus*、*F. mahasenii*、*F. kelerajum*も記載され、「*Acremonium*様分生子柄」上に多隔壁分生子を形成する。

全ての菌がクレード2に属するダイズSDSやインゲンマメ根腐病等の原因菌について、表現形質や系統学、植物病原性に関する研究が行われた (Aoki et al., 2003, 2005, 2012a, b)。これら病原菌は*F. solani*の分化型として、ダイズSDSの f. sp. *glycines*、インゲンマメ根腐病の f. sp. *phaseoli*、アズキ根腐病の f. sp. *adukicola*と報告されてきた。形態や分子系統の解析はそれらが7種からなることを明らかにし、内4種 (*F. tucumaniae*、*F. virguliforme*、*F. brasiliense*、*F. crassistipitatum*) がダイズSDS、2種 (*F. phaseoli*、*F. cuneirostrum*) がインゲンマメ根腐病、1種 (*F. azukicola*) がアズキ根腐病を生じる。これらはクレード2に共通の、形態を含んだ表現形質を持ち、それぞれは分生子と分生子柄の形態やDNA塩基配列データの系統解析で区別可能である。

本複合体の既知種の多くはヘテロタリクにテレオモルフを形成し、クレード3では*F. solani* / *N. haematococca*のMP I ~ VIIの生物学的種が、クレード2では*F. tucumaniae*が、クレード1では*F. illudens*と*N. plagianthi*が該当する。*Fusarium striatum*や*F. neocosmosporiellum*等のホモタリク種は本複合体内で独立に進化したと思われる。

(5) 他の植物病原性フザリウム

*Fusarium avenaceum*は形態的特徴で*Roseum*節に分類されてきたが (Wollenweber and Reinking, 1935)、近年の分子系統解析では*F. tricinctum*種複合体に置かれる (O'Donnell et al., 2013)。本種は多くの穀物や豆類、野菜類の立枯れ、根腐れ、茎腐れ、果実腐敗の原因となるが、腐生菌とも報告され、生態的にムギ類赤かび病に随伴する。日本で*F. avenaceum*はアカクロローバやアルファルファの根頭腐敗病、イネやアワ、トウモロコシの苗立枯病、エンドウ立枯病、ムギ類やチモシーの赤かび病等、多くの病原として記録される。

Fusarium lateritium 種複合体の *F. lateritium* は樹木の病原菌で、枝枯病、胴枯病、葉斑、果実腐敗等の原因である。形態が類似した *F. sarcochroum* や *F. stilboides*, コーヒー萎凋病菌の *F. xylarioides* は本種と共に伝統的に *Lateritium* 節に置かれていたが、分子系統データにより *F. xylarioides* は *F. fujikuroi* 種複合体に移された (Geiser *et al.*, 2005)。表現形質で *F. lateritium* と同定された日本産分離株はマツ類やスギ、ニセアカシヤ、ネムノキの苗立枯病、クワ芽枯病、ニセアカシヤ枝枯病、ケイトウ立枯病の原因菌を含む。

今後の展望

Fusarium の系統分類は分子系統学により非常に発展したが、系統学的知見に基づく総括はまだ完成していない。利用可能なデータは大量蓄積され、信頼できる同定法が強く求められる状況で、インターネットでアクセスできる電子データベース等は、利用者に必要なツールとして役立つであろう。ゲノム・データは対数的に集積し、近い将来、本属菌の植物病理学上重要な全種について完全長のゲノム・データが整うと期待される。恩恵の一つは、近縁度や種の境界推定を改善する有益な遺伝子領域がさらに見つかることである。多量のデータは *Fusarium* の系統分類に第二の分子革命を促すだろうが、データの取得技術はその取扱い技術より速く改良されている。特に多数の分類群を扱う場合、系統学的データ・セットの解釈のため、計算や分析法上で解決すべき点はまだ多い。21 世紀での *Fusarium* の系統分類学の総括には、多遺伝子領域に基づく系統樹や種の記載、生態学や病理学、生理学的情報の他、正確で信頼できる種同定のためのインターネット・ツールや比較ゲノム解析、利用者間の情報交換も含むであろう (Park *et al.*, 2011)。

新たな命名規約 (メルボルン規約 2012) の下で、菌類の二重命名法は 2013 年 1 月 1 日より廃止された。この日付以降テレオモルフをもつ *Fusarium* のようなホロモルフ菌類では、一つの学名のみが適用可能で、以前に発表されたアナモルフとテレオモルフの学名は先取権を競う。アナモルフ学名の *Fusarium* Link 1809 はテレオモルフ学名の *Gibberella* Sacc. 1877 と競合する。テレオモルフ属の *Cyanonectria*, *Albonectria*, *Geejayessia*, *Haematonectria* は *Fusarium* 属と関連し、*Neocosmospora* や他の *Fusarium* 属の種と共に単系統群を作る (O'Donnell *et al.*, 2013)。植物病理学者等の強力な支持により、Geiser *et al.* (2013) は競合するテレオモルフ学名の代わりに *Fusarium* 学名の統一的使用を提案した。その論拠は *Fusarium* 属が単系統群となることにある。このアナモルフ学名はテレオモルフの学名全てを併せた以上に多く使われ、有性時代は 20%未満の *Fusarium* に知られるの

みである。*Fusarium* の学名はテレオモルフ学名より半世紀以上も前に発表されている。*Fusarium* 属の範囲についての解析結果 (O'Donnell *et al.*, 2013; Geiser *et al.*, 2013) は、*F. dimerum*–*F. ventricosum* 種複合体又は *F. albidum* 種複合体が本属内で最初に分化した系統であるとし、どちらの仮説も、植物病理学や医学上で重要な *Fusarium* 属菌全てを実際上含むように属を区切る。本提案は属の概念を有効に取り扱うが、本属には約 1500 の種小名があり、順に仕分けして系統学的に正しい「1 菌 1 学名」の *Fusarium* 属を構築することは気の遠くなる作業である。菌株を正確に同定するため、*Fusarium* の分子同定専用設計されたウェブ・サイト、*Fusarium*-ID (Geiser *et al.*, 2004; Park *et al.*, 2011) と *Fusarium* MLST (O'Donnell *et al.*, 2010) の利用が推奨される。

謝 辞

著者らは *Fusarium* 属の培養菌株と関連する植物病原菌の情報を提供された多くの同僚と個人、菌株保存施設に感謝します。

引用文献

- Aoki, T., O'Donnell, K. and Ichikawa, K. (2001). *Fusarium fraxiflexum* 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., Homma, Y. and 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. and 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: 162–183.
- Aoki, T., Scandiani, M.M. and O'Donnell, K. (2012a). Phenotypic, molecular phylogenetic and pathogenic characterization of *Fusarium crassistipitatum* sp. nov., a novel soybean sudden death syndrome pathogen from Argentina and Brazil. *Mycoscience* 53: 167–186.
- Aoki, T., Tanaka, F., Suga, H., Hyakumachi, M., Scandiani, M.M. and O'Donnell, K. (2012b). *Fusarium azukicola* sp. nov., an exotic azuki bean root-rot pathogen in Hokkaido, Japan. *Mycologia* 104: 1068–1084.
- Aoki, T., Ward, T.J., Kistler, H.C. and O'Donnell, K. (2012c). Systematics, phylogeny and trichothecene mycotoxin potential of *Fusarium* head blight cereal pathogens. *Mycotoxins* 62: 91–102.
- Arie, T., Kaneko, I., Yoshida, T., Noguchi, M., Nomura, Y. and Yamaguchi, I. (2000). Mating-type genes from asexual phytopathogenic ascomycetes *Fusarium oxysporum* and *Alternaria*

- alternata*. Mol. Plant-Microbe Interact. 13: 1330–1339.
- Armstrong, G.M. and Armstrong, J.K. (1981). Formae speciales and races of *Fusarium oxysporum* causing wilt disease. In *Fusarium: Disease, Biology, and Taxonomy* (Nelson, P.E., Toussoun, T.A. and Cook, R.J., eds.). pp. 391–399, Pennsylvania State University Press, University Park.
- Baayen, R.P., O'Donnell, K., Bonants, P.J.M., Cigelnik, E., Kroon, L.P.N.M., Roebroek, E.J.A. and Waalwijk, C. (2000). Gene genealogies and AFLP analyses in the *Fusarium oxysporum* complex identify monophyletic and nonmonophyletic formae speciales causing wilt and rot disease. Phytopathology 90: 891–900.
- Booth, C. (1971). The genus *Fusarium*. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey.
- Correll, J.C., Klittich, C.J.R. and Leslie, J.F. (1987). Nitrate nonutilizing mutants of *Fusarium oxysporum* and their use in vegetative compatibility tests. Phytopathology 77: 1640–1646.
- Correll, J.C., Gordon, T.R., McCain, A.H., Fox, J.W., Koehler, C.S., Wood, D.L. and Schultz, M.E. (1991). Pitch canker disease in California: pathogenicity, distribution, and canker development on Monterrey pine (*Pinus radiata*). Plant Dis. 75: 676–682.
- 藤黒興三郎 (1916). 稲馬鹿苗病に就て. 台湾農事報 121: 5–12.
- Geiser, D.M., Juba, J.H., Wang, B. and Jeffers, S.N. (2001). *Fusarium hostae* sp. nov., a relative of *F. redolens* with a *Gibberella* teleomorph. Mycologia 93: 670–678.
- Geiser, D.M., del Mar Jiménez-Gasco, M., Kang, S., Makalowska, I., Veeraraghavan, N., Ward, T.J., Zhang, N., Kuldau, G.A. and O'Donnell, K. (2004). FUSARIUM-ID v. 1.0: a DNA sequence database for identifying *Fusarium*. Eur. J. Plant Pathol. 110: 473–479.
- Geiser, D.M., Ivey, M.L., Hakiza, G., Juba, J.H. and Miller, S.A. (2005). *Gibberella xylarioides* (anamorph: *Fusarium xylarioides*), a causative agent of coffee wilt disease in Africa, is a previously unrecognized member of the *G. fujikuroi* species complex. Mycologia 97: 191–201.
- Geiser, D.M., Aoki, T., Bacon, C.W., Baker, S.E., Bhattacharyya, M.K., Brandt, M.E., Brown, D.W., Burgess, L.W., Chulze, S., Coleman, J.J., Correll, J.C., Covert, S.F., Crous, P.W., Cuomo, C.A., De Hoog, G.S., Di Pietro, A., Elmer, W.H., Epstein, L., Frandsen, R.J.N., Freeman, S., Gagkaeva, T., Glenn, A.E., Gordon, T.R., Gregory, N.F., Hammond-Kosack, K.E., Hanson, L.E., del Mar Jiménez-Gasco, M., Kang, S., Kistler, H.C., Kuldau, G.A., Leslie, J.F., Logrieco, A., Lu, G., Lysøe, E., Ma, L.-J., McCormick, S.P., Migheli, Q., Moretti, A., Munaut, F., O'Donnell, K., Pfenning, L., Ploetz, R.C., Proctor, R.H., Rehner, S.A., Robert, V.A.R.G., Rooney, A.P., bin Salleh, B., Scandiani, M.M., Scaufflaire, J., Short, D.P.G., Steenkamp, E., Suga, H., Summerell, B.A., Sutton, D.A., Thrane, U., Trail, F., Van Diepeningen, A., VanEtten, H.D., Viljoen, A., Waalwijk, C., Ward, T.J., Wingfield, M.J., Xu, J.-R., Yang, X.-B., Yli-Mattila, T. and Zhang, N. (2013). One fungus, one name: Defining the genus *Fusarium* in a scientifically robust way that preserves longstanding use. Phytopathology 103: 400–408.
- Gelderblom, W.C.A., Jaskiewicz, K., Marasas, W.F.O., Thiel, P.G., Horak, R.M., Vleggaar, R. and Kriek, N.P.J. (1988). Fumonisin—novel mycotoxins with cancer-promoting activity produced by *Fusarium moniliforme*. Appl. Environ. Microbiol. 54: 1806–1811.
- Gerlach, W. and Nirenberg, H.I. (1982). The genus *Fusarium* – a pictorial atlas. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem 209: 1–406.
- 堀正太郎 (1898). 稲ノ馬鹿苗試験. 農商務省農事試験場, 農事試験成績 12: 110–119.
- Hsieh, W.H., Smith, S.N. and Snyder, W.C. (1977). Mating groups in *Fusarium moniliforme*. Phytopathology 67: 1041–1043.
- 伊藤誠哉 (1930). 稲病害瑣談. 日植病報 2: 276–277.
- Kimura, M., Tokai, T., Takahashi-Ando, N., Ohsato, S. and Fujimura, M. (2007). Molecular and genetic studies of *Fusarium trichothecene* biosynthesis: pathways, genes, and evolution. Biosci. Biotechnol. Biochem. 71: 2105–2123.
- Kistler, H.C. (1997). Genetic diversity in the plant-pathogenic fungus *Fusarium oxysporum*. Phytopathology 87: 474–479.
- Kistler, H.C., Alabouvette, C., Baayen, R.P., Bentley, S., Brayford, D., Coddington, A., Correll, J., Daboussi, M.-J., Elias, K., Fernandez, D., Gordon, T.R., Katan, T., Kim, H.G., Leslie, J.F., Martyn, R.D., Migheli, Q., Moore, N.Y., O'Donnell, K., Ploetz, R.C., Rutherford, M.A., Summerell, B., Waalwijk, C. and Woo, S. (1998). Systematic numbering of vegetative compatibility groups in the plant pathogenic fungus *Fusarium oxysporum*. Phytopathology 88: 30–32.
- 小林享夫・村本正博 (1989). リュウキュウマツの新病害, 漏脂胴枯病. 森林防疫 38: 169–173.
- 黒澤英一 (1926). 稲馬鹿苗病の分泌物に関する実験的研究 (予報). 台湾博物学会会報 16(87): 213–227.
- 黒澤英一 (1930). 稲馬鹿苗病菌並に類似菌の培養浸出液に対する稲苗の徒長現象に就いて. 台湾博物学会会報 20: 218–239.
- Leslie, J.F. (1995). *Gibberella fujikuroi*: available populations and variable traits. Can. J. Bot. 73 (suppl. 1): S282–S291.
- Lima, C.S., Pfenning, L.H., Costa, S.S., Abreu, L.M. and Leslie, J.F. (2012). *Fusarium tupiense* sp. nov., a member of the *Gibberella fujikuroi* complex that causes mango malformation in Brazil. Mycologia 104: 1408–1419.
- Ma, L.-J., Geiser, D.M., Proctor, R.H., Rooney, A.P., O'Donnell, K., Trail, F., Gardiner, D.M., Manners, J.M. and Kazan, K. (2013). *Fusarium* Pathogenomics. Ann. Rev. Microbiol. 67: 399–416.
- Matuo, T. (1972). Taxonomic studies of phytopathogenic fusaria in Japan. Rev. Plant. Protec. Res. 5: 34–45.
- Nalim, F.A., Samuels, G.J., Wijesundera, R.L. and Geiser, D.M. (2011). New species from the *Fusarium solani* species complex derived from perithecia and soil in the Old World tropics. Mycologia 103: 1302–1330.
- Nelson, P.E., Toussoun, T.A. and Marasas, W.F.O. (1983). *Fusarium* species. An illustrated manual for identification. The Pennsylvania State University Press, University Park.
- Nirenberg, H.I. and O'Donnell, K. (1998). New *Fusarium* species and combination within the *Gibberella fujikuroi* species complex. Mycologia 90: 434–458.
- O'Donnell, K. and 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. and Nirenberg, H.I. (1998a). Molecular systematics and phylogeography of the *Gibberella fujikuroi* species complex. Mycologia 90: 465–493.

- O'Donnell, K., Kistler, H.C., Cigelnik, E. and Ploetz, R. (1998b). Multiple evolutionary origins of the fungus causing Panama disease of banana: Concordant evidence from nuclear and mitochondrial gene genealogies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 95: 2044–2049.
- O'Donnell, K. (2000). Molecular phylogeny of the *Nectria haematococca*–*Fusarium solani* species complex. *Mycologia* 92: 919–938.
- O'Donnell, K., Kistler, H.C., Tacke, B.K. and Casper, H.H. (2000). Gene genealogies reveal global phylogeographic structure and reproductive isolation among lineages of *Fusarium graminearum*, the fungus causing wheat scab. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 97: 7905–7910.
- O'Donnell, K., Ward, T.J., Geiser, D.M., Kistler, H.C. and Aoki, T. (2004). 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.
- O'Donnell, K., Sutton, D.A., Fothergill, A., McCarthy, D., Rinaldi, M.G., Brandt, M.E., Zhang, N. and Geiser, D.M. (2008). Molecular phylogenetic diversity, multilocus haplotype nomenclature, and in vitro antifungal resistance within the *Fusarium solani* species complex. *J. Clin. Microbiol.* 46: 2477–2490.
- O'Donnell, K., Sutton, D.A., Rinaldi, M.G., Sarver, B.A.J., Balajee, S.A., Schroers, H.-J., Summerbell, R.C., Robert, V.A.R.G., Crous, P.W., Zhang, N., Aoki, T., Jung, K., Park, J., Lee, Y.-H., Kang, S., Park, B. and Geiser, D.M. (2010). Internet-Accessible DNA sequence database for identifying fusaria from human and animal infections. *J. Clin. Microbiol.* 48: 3708–3718.
- O'Donnell, K., Rooney, A.P., Proctor, R.H., Brown, D.W., McCormick, S.P., Ward, T.J., Frandsen, R.J.N., Lysøe, E., Rehner, S.A., Aoki, T., Robert, V.A.R.G., Crous, P.W., Groenewald, J.Z., Kang, S. and Geiser, D.M. (2013). Phylogenetic analyses of *RPB1* and *RPB2* support a middle Cretaceous origin for a clade comprising all agriculturally and medically important fusaria. *Fungal Genet. Biol.* 52: 20–31.
- Park, B., Park, J., Cheong, K.-C., Choi, J., Jung, K., Kim, D., Lee, Y.-H., Ward, T.J., O'Donnell, K., Geiser, D.M. and Kang, S. (2011). Cyber infrastructure for *Fusarium*: three integrated platforms supporting strain identification, phylogenetics, comparative genomics and knowledge sharing. *Nucleic Acids Res.* 39: D640–646.
- Phinney, B.O. and West, C.A. (1960). Gibberellins as native plant growth regulators. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11: 411–436.
- Proctor, R.H., Hohn, T.M. and McCormick, S.P. (1995). Reduced virulence of *Gibberella zeae* caused by disruption of a trichothecene toxin biosynthetic gene. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 8: 593–601.
- Proctor, R.H., Plattner, R.D., Brown, D.W., Seo, J.-A. and Lee, Y.-W. (2004). Discontinuous distribution of fumonisin biosynthetic genes in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycol. Res.* 108: 815–822.
- Proctor, R.H., McCormick, S.P., Alexander, N.J. and Desjardins, A.E. (2009). Evidence that a secondary metabolic biosynthetic gene cluster has grown by gene relocation during evolution of the filamentous fungus *Fusarium*. *Mol. Microbiol.* 74: 1128–1142.
- Puhalla, J.E. (1985). Classification of strains of *Fusarium oxysporum* on the basis of vegetative compatibility. *Can. J. Bot.* 63: 179–183.
- Rossmann, A.Y., Samuels, G.J., Rogerson, C.T. and Lowen, R. (1999). Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes). *Stud. Mycol.* 42: 1–248.
- 桜井善雄・松尾卓見 (1960). *Fusarium solani* の種内群に関する研究 (第1報) 種内における交配群及び大型分生孢子形態群の存在について. 信州大学繊維学部研究報告 10: 21–32.
- Sarver, B.A.J., Ward, T.J., Gale, L.R., Broz, K., Kistler, H.C., Aoki, T., Nicholson, P., Carter, J. and O'Donnell, K. (2011). Novel *Fusarium* head blight pathogens from Nepal and Louisiana revealed by multilocus genealogical concordance. *Fungal Genet. Biol.* 48: 1096–1107.
- 澤田兼吉 (1912). 本島農作物の病害. 台湾農事報 63: 9–17.
- 澤田兼吉 (1917). 台湾菌類資料. 台湾博物学会会報 7(32): 128–135.
- Schroers, H.J., Baayen, R.P., Meffert, J.P., de Gruyter, J., Hoofman, M. and 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: 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. and Waalwijk, C. (2003). The name *Fusarium moniliforme* should no longer be used. *Mycol. Res.* 107: 643–644.
- Snyder, W.C. and Hansen, H.N. (1940). The species concept in *Fusarium*. *Amer. J. Bot.* 27: 64–67.
- Snyder, W.C. and Hansen, H.N. (1941). The species concept in *Fusarium* with reference to section *Martiella*. *Amer. J. Bot.* 28: 738–742.
- Snyder, W.C. and 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., Kistler, H.C., Geiser, D.M., Suga, H., Tóth, B., Varga, J. and O'Donnell, K. (2007). Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity. *Fungal Genet. Biol.* 44: 1191–1204.
- Suga, H., Karugia, G.W., Ward, T., Gale, L.R., Tomimura, K., Nakajima, T., Miyasaka, A., Koizumi, S., Kageyama, K. and Hyakumachi, M. (2008). Molecular characterization of the *Fusarium graminearum* species complex in Japan. *Phytopathology* 98: 159–166.
- Taylor, J.W., Jacobson, D.J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D.M., Hibbett, D.S. and Fisher, M.C. (2000). Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genet. Biol.* 31: 21–31.
- Ward, T.J., Bielawski, J.P., Kistler, H.C., Sullivan, E. and 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.
- Wingfield, M.J., Hammerbacher, A., Ganley, R.J., Steenkamp, E.T.,

- Gordon, T.R., Wingfield, B.D. and Coutinho, T.A. (2008). Pitch canker caused by *Fusarium circinatum*—a growing threat to pine plantations and forests worldwide. *Australasian Plant Pathol.* 37: 319–334.
- Wollenweber, H.W. and Reinking, O.A. (1935). *Die Fusarien, ihre Beschreibung, Schadwirkung und Bekämpfung*, Paul Parey, Berlin.
- 薮田貞治郎 (1935). 稲の馬鹿苗病菌の生化学. 農業及園芸 10(1): 17–22.
- 薮田貞治郎・林武 (1939). 稲馬鹿苗病菌の生化学 (第 2 報) 稲馬鹿苗病菌の生産する稲苗を徒長せしむる物質 Gibberellin に就いて. 農化誌 15: 257–266.
- Yun, S.H., Arie, T., Kaneko, I., Yoder, O.C. and Turgeon, B.G. (2000). Molecular organization of mating type loci in heterothallic, homothallic and asexual *Gibberella/Fusarium* species. *Fungal Genet. Biol.* 31: 7–20.