

高等菌類の無性生殖器官の多様性と系統・分類に対するその意義

岡田 元

独立行政法人理化学研究所バイオリソースセンター 微生物材料開発室

菌類（菌界）に限ったことではないが、大きな生物群を簡潔に定義することは極めて難しい。分子系統学的データを重視した最新の菌類の分類体系においても、新たな生物群が従来の菌類の仲間に加わり、さらに下等菌類(basal Fungi)と呼ばれる菌群の高次分類体系が大変革された(Hibbett et al. 2007)。今回は、Hibbett らが提唱した亜界 Dikarya に含まれる、いわゆる高等菌類のみについて言及する。また、その高次分類体系は、下等菌類のものとは比べて大きな変更は少なく、また、理解を容易にするために、今回用いる分類体系は長年利用されてきた伝統的なものを主に用いることとする。

1980年代後半頃までは、菌類は鞭毛菌類・接合菌類・子囊菌類・担子菌類・不完全菌類に大別され、それぞれに綱や亜門などの高次分類階級が与えられてきた。伝統的に、前者 2 群を下等菌類(lower fungi; 菌糸は基本的に隔壁を欠く)、後者 3 群を高等菌類(higher fungi; 菌糸は隔壁を有す)と呼ぶ。このうち、高等菌類の子囊菌類と担子菌類は有性胞子である子嚢胞子と担子胞子によりそれぞれ特徴付けられるが、同時に無性生殖を行うものもある。一方、同じく高等菌類として扱われる不完全菌類は無性生殖のみにより増殖するが、その内訳は、1) 有性生殖器官が判明していないもの、2) 既に消失したもの、3) もともと無性生殖しか行わないもの、と考えられる。しかし、不完全菌類は形態（無性生殖器官の外部形態や隔壁・細胞壁の微細構造）や生活史などから、子囊菌類または担子菌類と密接な関係があると長年考えられてきた。そして、1990年代半ばより、核リボゾーム DNA (rDNA)などの分子系統解析に基づいて、高次分類としては、不完全菌類は子囊菌門または担子菌門に組み込まれた。今回は、カビや酵母として我々の生活になじみ深い、いわゆる“不完全菌類”を中心にして、以下に示す観点から、その無性生殖器官の形態的多様性と系統・分類に対するその意義について平易に概説する。なお、生理・生態などの形態以外の領域に関しても多様性が存在するが、特に、カビの生態に関して平易にまとめた椿 (1995) は一読に値する。また、菌類に関する網羅的でより詳しい解説は Wessels & Meinhardt (1994), Kirk et al. (2001) などを参照されたい。

子実体（分生子果）と無性胞子（分生子）の多様性とその意義：

不完全菌類の古典的な分類・同定指標として特に重要なものは分生子果と分生子である。分生子果とは分生子を形成する子実体で、分生子殻・分生子層・分生子柄束・分生子座などに区分される。また、分生子は孢子嚢胞子や厚膜胞子以外の不動・脱落性の無性胞子である。これらの形態的特徴を用いた不完全菌類の古典的分類システムが、P. A. Saccardo (1882-1931) により提唱された「Saccardo 体系」である。この体系では、不完全菌綱を分生子殻不完全菌目・分生子層不完全菌目・モニリア目・無胞子不完全菌目に分類した。さらに、モニリア目は体細胞の状態（酵母状/糸状）と形態・分生子果の形態・分生子柄の着色の程度により、6つの科に細分された。これらの目や科は、1970年頃の不完全菌類の分類体系において目として引き継がれ、さらに新たな3綱（分生子果不完全菌綱、不完全酵母菌綱、糸状不完全菌綱）が設立された。Saccardo 体系では、さらに、分生子の形と隔壁の入り方（「Saccardo の胞子型」と呼ぶ）に基づいて、各々の科を7つのセクションに細分した。また、分生子が無色～淡色ま

たは暗色の場合とで、それぞれのセクション名の前に接頭語をつけて区別した。分生子果・分生子柄・分生子の形態を基にした Saccardo 体系が系統をほとんど反映しない人為的なものであることは古くから指摘されていたが、同定などの実用目的からその基本体系は長年使用された。

分生子のでき方（分生子形成様式）の多様性とその意義：

「Hughes 体系」は Saccardo 体系に代わる新分類体系として Hughes (1953) により発表された。彼は“分生子自体の形成様式や、分生子形成細胞や分生子柄の伸長（貫生）様式が、天然基質と培地において変わることのない安定した性質である”と考え、分生子形成様式を類型化し、糸状不完全菌綱を 8 セクションに分類した。また、限定的ではあるが、分生子形成様式が系統関係を推測する際に有効な場合もある。この Hughes 体系は後の多くの研究者により改良され、現在もなお不完全菌類の新分類群を発表する際*にはその形成様式の記述が求められる。しかし、分生子形成様式が多形性を示す菌群（黒色酵母や青変病菌など）の存在や、rDNA 解析が明らかにした分生子形成様式の収斂現象などを考慮すると、Hughes 体系も系統を反映しているとは言えない。

*: 高次分類に関して不完全菌類は該当する子囊菌門と担子菌門に吸収されたが、属や種以下の学名は国際植物命名規約第 59 条により保護され（二重命名法）、先取権の原則に則って使用されている。

有性時代と無性時代の関係（テレオモルフ-アナモルフ関係）と菌類分子系統・分類学：

不完全菌類を培養して有性時代（テレオモルフ）を誘導できることはごく希である（テレオモルフが判明した時点で、不完全菌とされてきたものは該当する子囊菌または担子菌として扱われる）。この有性-無性の関係は現実的には天然基質上において時間的／空間的に同時または別々に出現する異なる形態の菌類を培養し、その培養性状などから、それぞれを同じ菌の生活史上の異なる部分と確認することにより初めて証明される。テレオモルフ-アナモルフ関係は 19 世紀より明らかにされ、子囊菌類/担子菌類と不完全菌類の系統関係を論じる際に最も重視されてきた。しかし、1 つのテレオモルフが複数のアナモルフをもつ多型的菌種の存在や、形態的にほとんど区別できない同じアナモルフ属が系統的に異なる子囊菌類／担子菌類の複数の高次分類群にまたがる収斂の事例が知られているために、高等菌類の系統関係を論じる際にはテレオモルフ-アナモルフ関係を注意深く検討する必要がある。

一方、菌類のうち酵母でいち早く導入された分子系統学的手法が、糸状菌類では経済上重要な *Aspergillus/Penicillium* 属などにおいて 1980 年代後半頃から使われ始めた。現在では、rDNA 以外の複数の遺伝子を用いた分子系統解析が菌類では主流となっている。大小の分類学的再検討が様々な菌群で進行中であるが、特に、テレオモルフが分からない不完全菌類の系統・分類には必須な手法である。

核染色の有効性：

一般的に、菌類の菌糸は単相・多核(ホモカリオンまたはヘテロカリオン)である。しかし、子囊菌類の造囊糸、担子菌類の二次菌糸、そして一部の不完全菌類の菌糸と分生子は、1 細胞当たり 2 核を含む。前者 2 群における核の挙動から、高等菌類に対して亜界 Dikarya が設立された。最近では蛍光顕微鏡と DAPI などの色素が簡便に使い、核染色が極めて容易になったため、核に関する情報が菌類分類学にとって実用的なものになってきた。担子菌系不完全菌類などの例を紹介する。

参考文献

Hibbett et al. (2007) *Mycol Res* 111:509-547. Kirk et al. (2001) *Dictionary of the fungi*, 9th ed. CABI.
椿 啓介 (1995) *カビの不思議*. 筑摩書房. Wessels & Meinhardt, eds (1994) *The Mycota*, vol 1. Springer-Verlag (全 12 巻 ; 第 2 版も継続出版中).