

Polyporus属とその関連属の分子系統分類学的研究

誌名	日本菌学会会報 = Transactions of the Mycological Society of Japan
ISSN	00290289
著者名	早乙女, 梢
発行元	日本菌学会
巻/号	56巻2号
掲載ページ	p. 69-81
発行年月	2015年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



Polyporus 属とその関連属の分子系統分類学的研究

早乙女 梢

鳥取大学農学部附属菌類きのこ遺伝資源研究センター, 〒 680-8553 鳥取県鳥取市湖山町南 4 丁目 101

Phylogeny and taxonomy of *Polyporus* and allied genera

Kozue SOTOME

Fungus/Mushroom Resource and Research Center, Tottori
University, Minami 4–101, Koyama, Tottori 680-8553, Japan

(Accepted for publication September 15, 2015)

Polyporus (Basidiomycota, Polyporales) accommodates morphologically heterogeneous species and is divided into six infrageneric groups based on macromorphological characters. On the other hand, there are allied genera sharing same microscopic characters and the rotting type with *Polyporus*. Molecular phylogenetic analyses recognizes six major clades containing species of *Polyporus* and three allied genera. Five of six major clades were characterized by the morphological characters used to define infrageneric groups. It suggests that these morphological characters have phylogenetic significance and reveals the need for a taxonomic revision of *Polyporus* and its allied genera. A taxonomic study on group Favolus of *Polyporus* was conducted using phylogenetic and morphological methods. Species of two detected clades are distinguishable by the morphology of the pileus surface. One clade is characterized by species with hyaline to brown cutis, composed of hyaline to brown agglutinated generative hyphae, the other clade accommodates species with radially striate pileus, and lacks any distinct cutis of agglutinated hyphae. The former clade is proposed as *Neofavolus* gen. nov., typified by *N. alveolaris*, and the latter clade is segregated as the genus *Favolus*, typified by *F. brasiliensis*. Species of *Polyporus* s. l., *Favolus*, *Neofavolus* and *Echinochaete* in Japan are reviewed and listed in this article.

(Japanese Journal of Mycology 56: 69–81, 2015)

Key Words— *Echinochaete*; *Favolus*; *Neofavolus*; *Polyporus*; Taxonomy

はじめに

Polyporus 属は担子菌門ハラタケ綱タマチョレイタケ目に属し、タマチョレイタケ科のタイプ属である。「サルノコシカケ類」に代表されるような、比較的硬質な子実体を形成し、孔状～ヒダ状～迷路状の子実層托を有する「きのこ」は「多孔菌類」と呼ばれるが、本科には強力な木材腐朽力をもつ多孔菌類が多く所属する。つまり、本科の菌類は森林生態系における主要な分解者であり、近年では、バイオレミディエーションやバイオエタノール生産における利活用も期待されている。その中でも、*Polyporus* 属には、食用・薬用として利用される種 [*Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. 等] や生立木腐朽の原因菌 [*Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., *Polyporus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Thorn, Kotir. & Niemelä]

など、経済的に重要な種が含まれる (Schwarze et al. 2000)。

1980年代の後半以降、*Polyporus* 属は「子実体は有柄、傘肉は強靱な肉質～革質、子実体組織は骨格菌糸と結合菌糸が未分化な骨格結合菌糸から成る2菌糸型であり、担子胞子は円筒形で、白色腐朽を起こす」と特徴づけられてきた (Gilbertson and Ryvarden 1987; Núñez and Ryvarden 1995a)。しかし、他のタマチョレイタケ科属と比較しても、本属には子実体の肉眼的特徴が極めて多様な種が包括される。一方で、本属には、子実体の外形は異なるものの、顕微鏡的特徴や腐朽型が共通する「関連属」が存在する (Núñez and Ryvarden 1995a, 2001)。分類形質の評価や分類体系の再構築の上で、分子系統学的検討は有用であるが、タマチョレイタケ科所属種については限定的な研究しか行われておらず、本属や関連属が系

統を反映した分類群であるかは不明であった。さらに、わが国を含めたアジア地域におけるこれら菌群の分類学的研究は欧米地域に比べて遅れていることから、未記載種や複合種が多数存在することが予想される。

そこで、筆者はアジア産種を合わせた本属およびその関連属の分子系統関係の解明による分類学的評価と再構築を目指し、その分類学的研究に取り組んできた。

Polyporus 属の分類史

“*Polyporus*” という分類群名の使用は古く、Micheli (1729) により、子実体有柄で管孔を有する 14 種に対して用いられたのが最初である。しかし、この発表は菌類の学名が正式発表として認められる 1753 年 5 月 1 日より以前であるため (McNeill et al. 2012)、本属名の最初の有効発表は Adanson (1763) である。Fries (1821) は子実層托の形状を重要な分類形質と考え、いわゆる多孔菌類を概ね *Polyporus* 属と *Daedalea* 属の 2 属に分類し、子実体の全体形に関わらず、子実層托が孔口状である種を *Polyporus* 属とした。ここで用いられた属概念は非常に広いことから、本属には背着生～無柄～有柄な 130 種以上が含まれることになり、後の分類研究者は本属の細分化と再定義を行った。Karsten (1881) は子実層托の形状に加え、柄の有無、傘肉の肉質、傘表面の特徴および担子胞子の形状を重要視し、*Polyporus* 属を「子実体は有柄、柄は中心生、傘肉は肉質で地上生の種を含む属」と捉え、現在は *Boletus* 属や *Albatrellus* 属に扱われる種を置いた。一方で、近年 *Polyporus* 属に置かれる種のほとんどが該当する、「子実体有柄で、傘肉が革質の材上生の種」を Karsten (1881) は *Polyporus* 属に含めた。Quélet (1886) は Karsten (1881) による *Polyporus* 属の属概念を認めたが、“*Polyporus*” を使用せず、*Caloporus* 属を提唱した。また、*Polyporus* 属のうち、孔口が放射状に配列する種を *Cerioporus* 属、傘肉が革質の種を *Leucoporus* 属の 2 属に分類した。Patouillard (1887) は、「偏心生の柄を有し、柄表面が黒色の殻皮に被われる種」を *Leucoporus* 属に含め、*Polyporus* 属については Karsten (1881) の属概念に従った。Murrill (1904) は、「子実体は有柄、傘肉は革質～肉質な地上生もしくは材上生の種」を全て *Polyporus* 属に含め、*Caloporus* 属、*Cerioporus* 属、*Leucoporus* 属および *Melanoporus* 属をその異名とした。その後、Donk (1933) は *Polyporus* 属菌を「子実体は有柄で材上生の種 (しばしば、地中に菌核を形成する種も含む)」に限定した。1980 年代になると、これらに加えて菌糸組成をはじめとした顕微鏡的形態形質を分類形質として重視した分類

システムが浸透し、Gilbertson and Ryvarden (1987) や Núñez and Ryvarden (1995a) による本属概念が広く受け入れられるようになった (Niemelä and Kotiranta 1991; Ryvarden and Gilbertson 1994; Núñez and Ryvarden 2001)。このように、本属については複雑な分類学的再編が繰り返されたことから、多数の関連する属名が記載され、Ryvarden (1991) は *Polyporus* 属の異名として 11 属を記している。

本属はその正式発表時にタイプ種が指定されなかったことから、レクトタイプ種の指定についても解釈の相違があり、その混乱は現在も続いている。本属のレクトタイプ種として、これまでに以下の 4 種が提案されている 1) *Polyporus ulmi* Paulet (= *P. squamosus*) (Murrill 1903); 2) *Polyporus brumalis* (Pers.) Fr. (Clements and Shear 1931); 3) *Polyporus tuberaster* (Jacq. ex Pers.) Fr. (Donk 1933); 4) *Polyporus arcularius* Rostk. (Cunningham 1948)。最初に本属のレクトタイプ種の指定したのは Murrill (1903) である。しかし、彼の指定した *P. ulmi* は本属の初発表である Micheli (1729) や Fries (1821) の提唱した *Polyporus* 属に含まれないため認められない (McNeill et al. 2012: Art 9.2, 10.2, 10.5)。Clements and Shear (1931) は Fries (1821) の *Polyporus* 属における 1 亜属に相当する “*Polyporus* B. *Microporus* “tribus” I. *Mesopus*” の種から *P. brumalis* を指定した。Donk (1933) は、Micheli (1729) の *Polyporus* 属には *P. brumalis* が含まれないことから、Clements and Shear (1931) のレクトタイプ種の指定を無効として (McNeill et al. 2012: Art 9.2, 10.2, 10.5)、Micheli (1729) および Fries (1821) 双方の解釈による *Polyporus* 属に含まれている *P. tuberaster* をレクトタイプ種に指定した。その後、彼の選別は研究者に広く支持されてきた (Bondartsev and Singer 1941; 今関 1943; Bondartsev 1953; Overholts 1953; Cunningham 1965; Domański et al. 1967; Singer 1986; Gilbertson and Ryvarden 1987; Ryvarden 1991; Ryvarden and Gilbertson 1994; Núñez and Ryvarden 1995 a, 2001; Silveira and Wright 2005; Drechsler-Santos et al. 2008)。Cunningham (1948) によるレクトタイプの指定は命名規約上合法ではあるが、*P. tuberaster* や *P. brumalis* が優先権を持つ (McNeill et al. 2012: Art 11.5)。Krüger and Gargas (2004) は、規約上の *Polyporus* 属の認可手続きとしての発表が Fries (1821) であることから、Clements and Shear (1931) によるレクトタイプ指定は合法であり、*P. brumalis* が最も優先されるとの見解を示した上で、本種と近縁な *Lentinus* 属 (カワキタケ属) を *Polyporus* 属の異名とすべきとした。しかし、70 年以上も広く用いられてきたタイプ種の変更に伴う分類学的混乱は大き

いことから、便宜的に *P. tuberaster* をレクトタイプとして扱う事が多く (Sotome et al. 2008; Dai et al. 2014; Sathiya et al. 2015), 今後レクトタイプ種の保存が議論される可能性もある。

Núñez and Ryvardeen (1995a) は *Polyporus* 属の世界的なモノグラフの中で、32種を本属菌として認めた。ただし、彼らの採用した種概念はしばしば広く、*Polyporus tenuiculus* (P. Beauv.) Fr. や *Polyporus dictyopus* Mont. などの一部の種については、「複合種」(species complex) の可能性を示唆しつつも、分類学的な解決を先送りにした。Núñez and Ryvardeen (1995a) 以降、形態的形質に基づいて、ニュージーランド、アジア (中国・日本) や南米地域から *Polyporus* 属に8新種が記載されるとともに、1新組み合わせが提唱された (Dai 1996, 1999; Buchanan and Ryvardeen 1998; Boulet 2003; Ryvardeen and Iturriaga 2003, 2004; Gibertoni et al. 2004; Dai et al. 2007; Sotome et al. 2007)。

Polyporus 属および関連属の分子系統関係

Polyporus 属は肉眼的な形態が多様な種を包括してきた。そのため、Núñez and Ryvardeen (1995a) は、子実体の全体形、柄の特徴、傘肉の質感など主に肉眼的形質に基づき、以下の属内グループを設けた (表1): 1) Admirabilis グループ、2) Dendropolyporus グループ、3) Favolus グループ、4) Melanopus グループ、5) Polyporus グループ、6) Polyporellus グループ。このうち、Admirabilis グループを除く5グループは、独立属あるいは亜属として扱われた経緯のある菌群である (Pouzar 1966, Ryvardeen and Johansen 1980, Jülich 1981, Corner 1984, Singer 1986, 今関・本郷 1989, Ryvardeen and Iturriaga 2004, Silveria and Wright 2005)。その一方で、*Polyporus* 属には、菌糸型や担子胞子の形状などの顕微鏡的特徴や木材腐朽型が共通する「関連属」が存在する (表2)。関連属は、子実体の全体形や担子胞子の大きさなどで本属と区別されるが、各属の境界は必ずしも明確ではない。

分子系統学的研究から、子実層托がヒダ状の *Lentinus* 属と Polyporellus グループ種は近縁である事が示され (Hibbett and Donoghue 1995; Hibbett and Thorn 2001; Krüger and Gargas 2004), *Polyporus* 属が系統的にまとまった分類群ではない可能性が示唆された。しかしながら、これまでの先行研究では欧米地域産の限られた種のみが用いられており、また属内グループや関連属との間の詳細な系統関係については未検討であった。そこで、アジア産種を含めた詳細な系統関係の解明により、*Polyporus* 属と関連属の分類学的評価を試みた (Sotome

et al. 2008)。

本研究では日本、マレーシア、タイおよび欧米産の *Polyporus* 属 24 種 52 菌株と関連属 4 属 8 種 13 株を使用した。また、近縁属として、骨格菌糸と結合菌糸が未分化で樹枝状骨格菌糸を有して2~3菌糸型となる“Polyporoid Clade” (Binder et al. 2005) の6属7種7株も使用した。使用した菌株は、いずれも分離源となる証拠標本の由来や所在が明確で、標本の再検討が可能なものを選別した。分子系統解析の外群には Binder et al. (2005) を参考に *Trametes* 属および *Lenzites* 属の4種4菌株を用いた。核の LSU 領域 (nuclear-encoded large ribosomal RNA gene), RPB2 遺伝子 (RNA polymerase II second largest subunit) およびミトコンドリアの ATP6 遺伝子 [F(o) ATPase subunit 6] の分子系統解析を行った。系統樹の推定は最大節約法およびベイズ法で行った。分子系統解析の結果、支持の高い6つの大きなクレード (Clade 1-6) が検出された (図1)。検出されたクレードのうち、Clade 1 は Admirabilis グループ、Melanopus グループ、Polyporus グループに属する *Polyporus* 属5種、さらに関連属である *Datronia* 属および *Pseudofavolus* 属により構成され、また Clade 6 は Polyporellus グループ種と *Lentinus* 属種で構成された。一方で、残りの4つのクレードはいずれも *Polyporus* 属種のみで構成され、Clade 2 は Polyporus グループ種、Clade 3 は Melanopus グループ種、Clade 4 および Clade 5 は Favolus グループ種が含まれた。Dendropolyporus グループの唯一の構成種である *P. umbellatus* および Polyporus グループの *Polyporus udus* Jungh. はいずれのクレードにも含まれず、独立したクレードを形成した。以上のことから、*Polyporus* 属は多系統群であり、関連属を含めた分類学的再編成の必要性が示された。また、Clade 1 以外は、柄の位置 (中心生や側生など)、傘表面の構造、傘肉の肉質、柄の殻皮化の程度などの形態的形質がクレード毎に共通しており、これらが系統を反映することが示唆された。これらの形質の多くは、Núñez and Ryvardeen (1995a) による属内グループを定義する形質と共通していた。また、これらの形態的特徴は、多孔菌類の他属を定義する分類形質としても用いられており、検出された各クレードは属レベルの分類群に相当すると考えられた。

Favolus 属と新属 Neofavolus 属の設立

上記の研究結果から、*Polyporus* 属と関連属の分類学的再編成の必要性が示された。そこで、検出された6クレードのうち Favolus グループ種によって構成される2つのクレード (Clade 4 および Clade 5) に焦点を当て、

表 1. *Polyporus* 属の属内グループの形態的特徴と発生地 (Núñez and Ryvardeen, 1995a 改変)

	属内グループ					
	Polyporus グループ	Favolus グループ	Melanopus グループ	Polyporellus グループ	Admirabilis グループ	Dendropolyporus グループ
柄の位置, 特徴	中心生～側生	側生, 柄は短く, 表面に殻皮を欠く	偏心生～中心生, 表面は黒色の殻皮で覆われる	中心生, 柄表面に殻皮を欠く	側生, 柄は短い	中心生 (柄は分岐し, 多数の傘を形成)
傘の形	半円形, 腎臓形, 円形など	へら形～半円形～腎臓形	腎臓形, 円形, へら形など	円形	円形, 半円形, 不定形など	円形
傘肉	強靱な肉質, 厚い (5 cm まで)	肉質～革質, 薄い (5 mm まで)	革質, 薄い (1 cm まで)	肉質～強靱な肉質	肉質～強靱な肉質, 厚い (4.5 cm まで)	肉質, 薄い
担子胞子の 大きさ	大型, 10-20 × 4-8 μm	小型～中型, (4.5) 6-13 (14.5) × 2.5-5 μm	中型, 6-12 × 2.5-4 μm	中型, 6-8 × 2-3.5 μm	中型, 6-10 × 2.5-3.5 μm	中型, 7.5-10 × 3-4 μm
発生地	材上, もしくは地上 (菌核より発生)	材上	材上	材上	材上	材上, もしくは地上 (菌核より発生)
構成種	<i>P. austroafricanus</i> , <i>P. createrellus</i> , <i>P. radicans</i> , <i>P. squamosus</i> , <i>P. tuberaster</i> , <i>P. udus</i>	<i>P. alveolaris</i> , <i>P. grammocephalus</i> , <i>P. philippinensis</i> , <i>P. tenuiculus</i>	<i>P. badius</i> , <i>P. centroafricanus</i> , <i>P. dictyopus</i> , <i>P. guianensis</i> , <i>P. leprieurii</i> , <i>P. mikawae</i> , <i>P. nigrocristatus</i> , <i>P. tubaeformis</i> , <i>P. varius</i> , <i>P. virgatus</i>	<i>P. arcularius</i> , <i>P. brumalis</i> , <i>P. ciliatus</i> , <i>P. corylinus</i> , <i>P. meridionalis</i> , <i>P. rhizophilus</i> , <i>P. tricholoma</i>	<i>P. admirabilis</i> , <i>P. gayanus</i> , <i>P. pseudobetulinus</i>	<i>P. umbellatus</i>

各グループの重要な形態的特徴を太字でしめした。

表 2. *Polyporus* 属と関連属 (4 属) の形態的特徴, 発生地とタイプ種。

	属名				
	<i>Polyporus</i> 属	<i>Datronia</i> 属	<i>Echinochaete</i> 属	<i>Pseudofavolus</i> 属	<i>Lentinus</i> 属
子実体	一年生, 有柄	一年生, 背着生～半背着生	一年生, 有柄	一年生, 有柄	一年生, 有柄
柄の位置, 特徴	中心生～側生, 表面に殻皮を有するもしくは欠く	—	側生, 表面に殻皮を欠く	側生, 表面に殻皮を欠く	中心生, 表面に殻皮を欠く
傘肉	肉質～革質	繊維質	強靱な肉質	革質	革質
子実層托	孔状	孔状～迷路状	孔状	孔状	ヒダ状
菌糸組成	二菌糸型	二菌糸型	二菌糸型	二菌糸型	二菌糸型
発生地	材上, もしくは地上 (菌核より発生)	材上生	材上生	材上生	材上生
タイプ種	<i>Polyporus tuberaster</i> (Jacq. ex Pers.) Fr.	<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk	<i>Echinochaete brachypora</i> (Mont.) Ryvardeen	<i>Pseudofavolus cucullatus</i> (Mont.) Pat.	<i>Lentinus tigrinus</i> (Bull.) Fr.

さらに研究を進めた。

Favolus グループは, *Polyporus* 属の中では, 「柄は側生で表面に黒色の殻皮を欠き, 傘肉は強靱な肉質～革質である」ことで特徴づけられる (表 1). Núñez and Ryvardeen (1995a) は本グループに 4 種 [*Polyporus alveolaris* (DC.) Bondartsev & Singer, *Polyporus grammocephalus* Berk., *Polyporus philippinensis* Berk., *P. tenuiculus*] を

含めた。しかしながら, このうち *P. grammocephalus* および *P. tenuiculus* は, 子実体の色, 孔口の形や大きさ, クランプ結合の有無などが標本によって異なることから, 複合種であることが示唆されていた (Núñez and Ryvardeen 1995a)。さらに, 国内にはいずれの記載種とも形態的に一致せず, 未記載種と思われる Favolus グループ菌が存在するなど, 本グループには種レベルでの

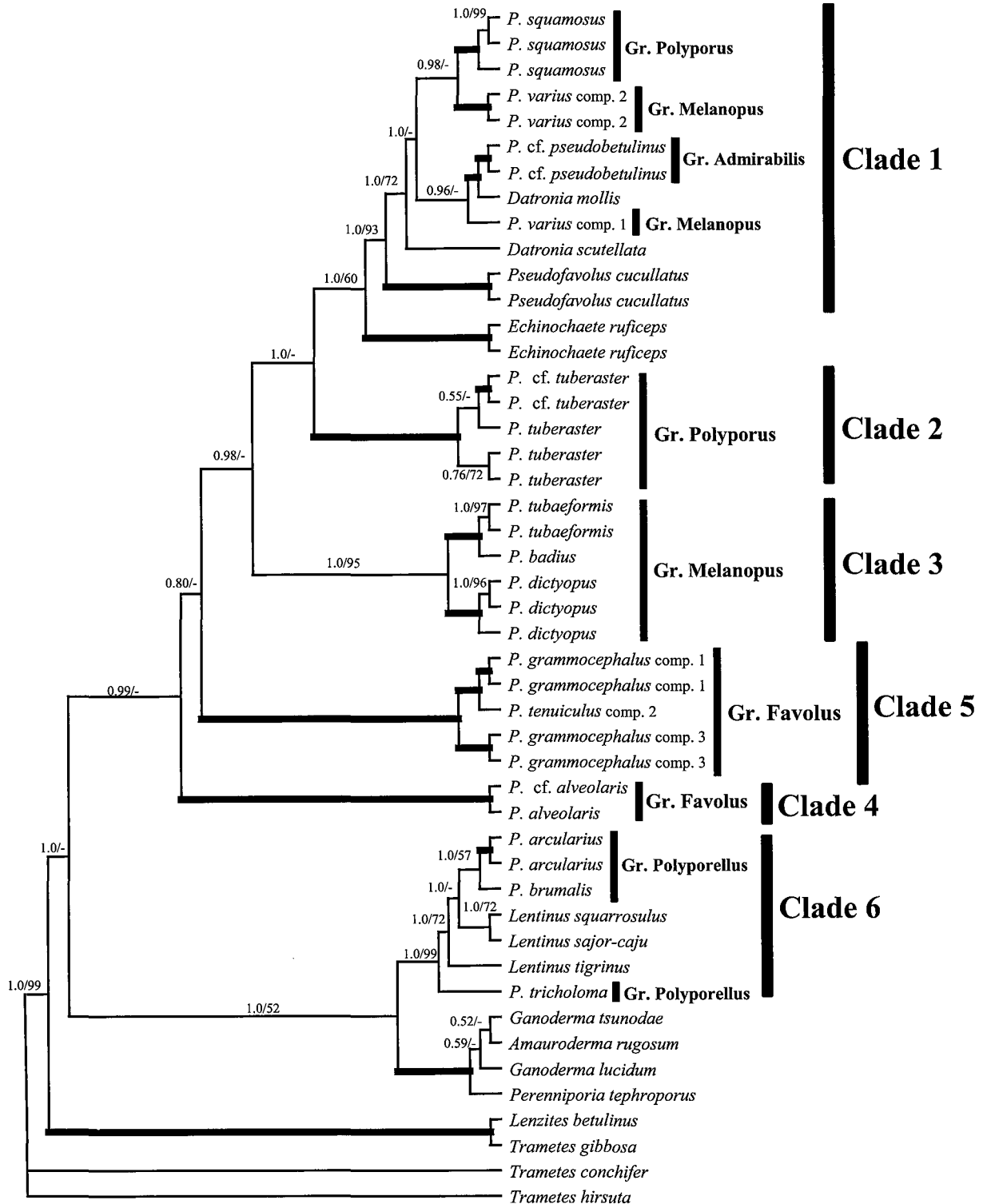


図1. RPB2 および LSU の2領域に基づくベイズ系統樹。枝の上の数値は信頼値を示し、左は事後確率値、右は最大節約法ブートストラップ値を表す。事後確率が1.0、最大節約法ブートストラップ値が100%の支持を得た枝は太線で示した (Sotome et al. 2008 から改変)。

分類学的な問題があった。一方で、Krüger and Gargas (2004) や Sotome et al. (2011) は、Admirabilis グループの *P. pseudobetulinus* が *P. grammocephalus* と近縁であることを示しており、Favolus グループ以外の種が Clade 4 や Clade 5 に含まれる可能性があった。そこで、本研究では既知種および未同定の Favolus グループ種に加え、形態的に本グループに類似する *Polyporus* 属菌を用いた分子系統解析と形態的特徴の観察を行い、Clade 4 および Clade 5 の詳細な系統関係と特徴づけを試みた。また、アジア各地より記載された Favolus グループ種のタイプ標本の検討と比較により、種レベルでの分類学の問題の解決に取り組んだ (Sotome et al, 2013)。

分子系統解析には、LSU 領域および ITS 領域 (Internal transcribed spacer region) を使用した。外群には *Trametes orientalis* (Yasuda) Imazeki と *Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.) P. Karst. を用いた。

分子系統解析の結果、系統樹上には、Sotome et al. (2008) の Clade 4 と Clade 5 に相当する2つのクレード (Clade A および Clade B) が検出された (図2)。Clade A は *P. alveolaris*、日本産未同定種および Melanopus グループの *P. mikawae* で構成され、一方、Clade B には *P. grammocephalus* 複合種、*P. tenuiculus* 複合種と *P. pseudobetulinus* が含まれた。さらに、*P. grammocephalus* 複合種は2つのクレード、*P. tenuiculus* 複合種は3つのクレードに分割された。形態的特徴を検討した結果、Clade A に含まれる種は、傘表面は無毛あるいは鱗片を有し、無色～褐色の菌糸が凝着した表皮 (cutis) を有していた。これに対して、Clade B に含まれる種は傘表面に表皮を欠くかあるいは表皮は未分化で、*P. pseudobetulinus* を除き傘表面には多少とも放射状の繊維状紋を有するなど、傘表面の特徴と構造に差が見られた。

タイプ標本を検討した結果、*P. grammocephalus* 複合種の2クレードに含まれる標本は、それぞれ *Polyporus acervatus* Lloyd および *P. grammocephalus* Berk. のタイプ標本と形態的に一致した。また、*P. tenuiculus* 複合種に含まれる3クレードは、それぞれ *Favolus brasiliensis* (Fr.) Fr., *Laschia spathulata* Jungh., *Favolus roseus* Lloyd に相当した。*Favolus* 属のタイプ種である *F. brasiliensis* が Clade B (= Clade 5) に含まれることから、本クレードを *Favolus* 属とし、新組合せを含む6種 [*F. acervatus*, *F. brasiliensis*, *F. emerici*, *Favolus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Sotome & T. Hatt., *F. roseus*, *Favolus spathulatus* (Jungh.) Lév.] を認めた。この際、*P. grammocephalus* については、*F. grammocephalus* Lloyd が既に存在していることから、*Favolus* 属に組合せることはできない。従って、本種の学名としては *Favolus emerici*

(Berk. ex Cooke) Imazeki 用いるのが適当である (詳細は「日本産 *Polyporus* 属および関連属種」参照)。一方、Clade A (= Clade 4) に含まれる種に基づいて設立された属は存在しないことから、本クレードを示す属として新属 *Neofavolus* 属を設立した。タイプ種である *Neofavolus alveolaris* (DC.) Sotome & T. Hatt. および *Neofavolus mikawae* (Lloyd) Sotome & T. Hatt. の2新組合せを提唱するとともに、新種 *Neofavolus cremeoalbidus* Sotome & T. Hatt. を提唱した。

日本産 *Polyporus* 属および関連属種の探索と同定

Polyporus 属や関連属の国内産種を明らかにするため、国内各地で採集された標本について、詳細な形態学的検討および分子系統学的解析を行うとともに、種名を検討した。一部の国内既知種については、日本産報告の証拠標本 [国立研究開発法人森林総合研究所菌類標本庫 (TFM) および独立行政法人国立科学博物館菌類標本庫 (TNS) 所蔵] を再検討した。

モウソウチク類などのタケ類の根から特異的に発生する *Polyporus* 属菌を *Polyporus phyllostachydis* Sotome, T. Hatt. & Kakish. として新種記載した (Sotome et al. 2007)。本種は地上生、子実体は中心生で小型、未熟時の子実体全体は白色であるが、成熟時には、傘や柄表面に黒色～暗褐色の殻皮を発達させる特徴を持つ。

国内産 *Polyporellus* グループ種 (= Clade 6) を検討し、北海道で採集された *Polyporus longiporus* Audet, Boulet & Sirard を国内新産種として発表した (Sotome et al. 2009a)。それまで本種は、タイプロカリティーであるカナダからしか知られていなかった (Boulet 2003)。国内では北海道道央域に分布している。本種は、子実体は有柄、柄は中心生で、傘はまんじゅう型～平型、傘表面は黒褐色で無毛であり、孔口は細長く放射状に並ぶ。分子系統学的検討の結果、本種は日本を除くユーラシア大陸の温帯域に分布する *Polyporus ciliatus* Fr. と近縁であることが明らかになった。本研究の結果、国内には *P. arcularius*, *P. brumalis* に *P. longiporus* を加えた3種の *Polyporellus* グループ種が分布することが明らかになった。

Polyporus pseudobetulinus (= *Favolus pseudobetulinus*) はカナダ、ユーラシア大陸北部および日本 (北海道) の限られた地域に分布し、国内では絶滅危惧種 (絶滅危惧 I 類) として知られている。国内で *P. pseudobetulinus* として報告された標本を再検討したところ、本種および国内からは未記録である *Polyporus subvarius* C.J. Yu & Y.C. Dai の2種が混同されていた。国内では、両種とも北海道亜高山帯のみに分布し、側生した短い柄を有して子実

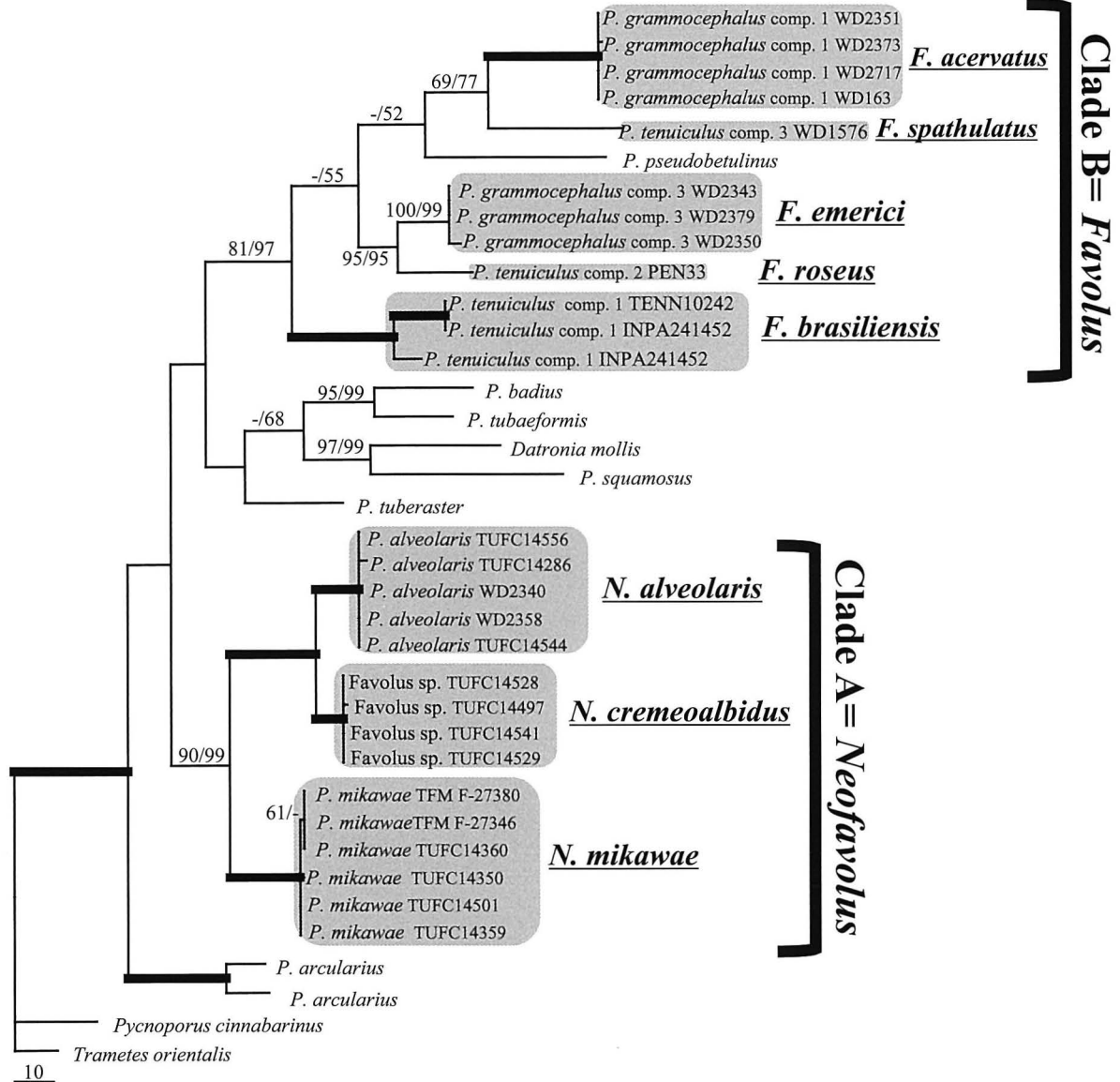


図2. LSU および ITS の2領域に基づく最大節約系統樹. 灰色は *Favolus* グループ種を示し、枝の信頼値を各枝の上に表した. 左は最大節約法ブートストラップ値, 右は最尤法ブートストラップ値を表す. 最大節約法ブートストラップ値および最尤法ブートストラップ値が共に100%の支持を得た枝は太線で示した (Sotome et al. 2013 から改変).

体の全体形は類似, 共にヤナギ属の生木あるいは枯死木上に発生する. しかし, *P. subvarius* は原菌糸にクラump結合を有し, 担子胞子は舟形である点で *P. pseudobetulinus* と区別可能であり, また系統的にも離れていることが明らかになった (Sotome et al, 2011). なお近年, *P. subvarius* は *Polyporus chosensiae* (Vassilkov) Parmasto の後続異名であることが明らかにされた (Zmitrovich et al. 2014).

関連属の1つである *Echinochaete* 属について, アジア産種の分類学的検討を行った. 国内を含むアジア産標本とタイプ標本との検討の結果, 従来国内で *Echino-*

chaete ruficeps (Berk. & Broome) Ryvarden と同定されてきた種は, 別種の *Echinochaete russiceps* (Berk. & Broome) D.A. Reid であることが明らかになった. また, 国内亜熱帯域より採集した未同定本属種を *Echinochaete maximipora* Sotome & T. Hatt. として新種記載した (Sotome et al. 2009b). 本種は, 子実体は側生, 傘表面は類白色, 孔口はハチノス型であり, 傘表面に先端がわずかに分岐する剛毛状菌糸をもつことで特徴づけられる. 本研究の結果, *Echinochaete* 属の種レベルでの形態質質として, 傘表面の剛毛状菌糸の形態および分岐の頻度, お

よび孔口の形態や大きさが重要であることが明らかになった。

日本産 *Polyporus* 属および関連属種

以下に、*Polyporus* 属 (広義)、*Favolus* 属、*Neofavolus* 属および *Echinochaete* 属の国内産種を示す。各種の国内における新産報告に関する情報を記すとともに、勝本 (2010) において和名が掲載されていない種については、新称の提唱を行った。

Polyporus *P. Micheli* ex Adans.: Fr., Fam. Pl. 2: 10, 1763. (タマチョレイタケ属)

以下の 14 種を国内に分布する *Polyporus* 属種として認める。

Polyporus arcularius (Batsch) Fr., Syst. Mycol. 1: 342, 1821. (アミスギタケ)

証拠標本は記されていないが、松村 (1904) が報告した。*Polyporus badius* (Pers.) Schwein., Trans. Am. phil. Soc., Ser. II, 4: 155, 1832. (アシグロタケ)

安田 (1912b) により *P. varius* (誤同定) として報告された。その後、川村 (1929) は、本種を *P. picipes* として報告した。

Polyporus brumalis (Pers.) Fr., Observ. mycol. 2: 255, 1818. (オツネンタケモドキ)

証拠標本は示されていないが、松村 (1904) が本種を報告、後に梅村 (1916) が愛知県 (三河国) 産標本に基づき和名サカズキタケとして報告したが、現在本種の和名としてはオツネンタケモドキが広く用いられている。

Polyporus dictyopus Mont., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. II 3: 349, 1835. (新称: アシグロタケモドキ)

Núñez and Ryvarde (1995b) により国内新産種として報告された。本種は国内では暖温帯～亜熱帯域に広く分布するが、形態的にも多様であり、複数種が混在している可能性がある [日本産の証拠標本については Núñez and Ryvarde (1995b) を参照]。

Polyporus leprieurii Mont., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. II, 13: 203, 1840. (ネツタイアシグロタケ)

小林・土居 (1970) が *Favolus hemicapnodes* (Berk. & Broome) Aoshima (無効名; = *Polyporus hemicapnodes* Berk. & Broome; 和名: ネツタイアシグロタケ) として報告した。*Polyporus hemicapnodes* はほぼ中心生で細長い柄を持つ標本に対して命名されたものであるが、一般に *P. leprieurii* の異名の 1 つとして扱われている (Núñez and Ryvarde 1995a; Núñez and Ryvarde 2001)。しかし、本種には形態的に多様なものが包括されており、今後分

子系統解析を含む分類学的検討が必要である。

Polyporus longiporus Audet, Boulet & Sirard, Les champignons des arbres: 530, 2003. (新称: エゾアミメタケ)

カナダより新種として記載された種で (Boulet 2003), カナダ中部～南東部, 北海道の道央地域 (江別市や石狩市) において分布が確認されている [日本産の証拠標本については Sotome et al. (2009a) を参照]。

Polyporus phyllostachydis Sotome, T. Hatt. & Kakish. Mycoscience 48: 43, 2007. (新称: タケノアシグロタケ)

茨城県内の暖温帯地域で採集された標本に基づき、新種として発表された [日本産本種の証拠標本については Sotome et al. (2007) を参照]。本種はモウソウチクの根上に子実体を形成する (Sotome et al. 2007)。

Polyporus choseniae (Vassilkov) Parmasto, Folia cryptog. Estonica 5: 35, 1975. = *Polyporus subvarius* C.J. Yu & Y.C. Dai, Ann Bot Fennici 44: 142, 2007. (新称: エゾカンバタケモドキ)

タイプ標本を含めた標本との形態的特徴の比較や分子系統解析により、国内において *P. pseudobetulinus* とされていたものには、*P. subvarius* が混同されていたことが明らかになった (Sotome et al. 2011)。後に、*P. subvarius* は *P. choseniae* の後続異名であることが明らかにされた (Zmitrovich et al. 2014) [日本産本種の証拠標本については Sotome et al. (2011) を参照]。

Polyporus squamosus (Huds.) Fr., Syst. Mycol. 1: 343, 1821. (アミヒラタケ)

安田 (1913) によって愛知県 (三河国) 産標本に基づき和名チャウチワタケとして報告された。現在は和名としてアミヒラタケが広く用いられている。

Polyporus tuberaster (Jacq. ex Pers.) Fr., Observ. mycol. 1: 121, 1815. (タマチョレイタケ)

白井・三宅 (1917) によって、*P. tuberaster* var. *japonica* Shirai (和名: タマチョレイ) として報告された。

Polyporus tubaeformis (P. Karst.) Ryvarde & Gilb., Syn. Fung. 7: 578, 1993. (新称: アシグロジョウゴタケ)

本種はヨーロッパおよび東アジアに分布する。国内からは千葉県、福島県、長野県および新潟県産の標本に基づいて報告された (Núñez and Ryvarde, 1995b)。国内の暖温帯地域産集団、冷温帯産集団およびヨーロッパ産集団が同一種に属するかについては、更なる検討が必要である [日本産本種の証拠標本については Núñez and Ryvarde (1995b) を参照]。

Polyporus umbellatus (Pers.) Fr., Syst. mycol. 1: 354, 1821. (チョレイマイタケ)

Shirai (1905) は、「猪苓」と呼ばれる本種の菌核に関する薬用効能や生態的情報と共に、新種 *Polyporus chul-*

ing Shirai として本種を報告した。

Polyporus varius (Pers.) Fr., Syst. Mycol. 1: 352, 1821.
(キアシグロタケ)

長年に渡り、*P. varius* の学名は *P. badius* に対して誤適用されてきた (安田 1912b; Yasuda 1917; 川村 1929; 今関 1943)。本来の *P. varius* は、伊藤 (1955) によって *Polyporellus varius* (Pers.) P. Karst. (和名: キアシグロタケ) として報告されたものであり、これが国内からの最初の報告になる。今関・本郷 (1957) は、本種を *Polyporus elegans* Fr. として掲載した。

除外種および疑問種

Polyporus admirabilis Peck, Bull. Torrey bot. Club 26: 69, 1899.

Núñez and Ryvarden (1995b) は日本新産種として本種を報告したが、形態的特徴および分子系統的検討を行ったところ、その証拠標本は *F. acervatus* であった (Sotome et al. 2013)。従って、本種の国内における分布は疑問である。

Polyporus ciliatus Fr., Observ. mycol. 1: 123, 1815

Núñez and Ryvarden (2001) により日本国内に分布することが示唆されたが、証拠標本の明記がなく、また本種と同定可能な標本が採集されていないことから除外した。

Polyporus melanopus (Pers.) Fr., Syst. mycol. 1: 347, 1821.

Núñez and Ryvarden (2001) により日本国内に分布することが示唆されたが、証拠標本の明記がなく、また本種と同定可能な標本が採集されていないことから除外した。

Polyporus udus Jungh., Tijdschr. Nat. Gesch. Physiol. 7: 289, 1840.

暖温帯 (大分県) で採集された 1 標本に基づき、国内新産種として報告された (Núñez and Ryvarden, 1995b)。しかし、その証拠標本の形態学的特徴は、本種のタイプロカリティーであるインドネシアを含めた東南アジア熱帯地域で採集される標本と完全には一致しない。さらに、国内産の *P. udus* と同定された標本には、系統的に異なる複数種が混在している。従って、ここでは疑問種とした。

Favolus Fr., Elench. Fung. 1: 44, 1828. (新称: スジウチワタケ属)

Favolus 属の和名として従来「ハチノスタケ属」が用いられてきた (今関 1943; 伊藤 1955; 今関・本郷 1957)。しかし、ハチノスタケは本属に含まれず、本属の和名として用いるのは適切でないことから新たに和名を提唱した。国内産本属種として、以下の 4 種が認められる (So-

tome et al., 2013)。

Favolus acervatus (Lloyd) Sotome & T. Hatt., Fungal Diversity 58: 254, 2013. (スジウチワタケモドキ)

国内亜熱帯域に分布する *F. emeric* (= *P. grammacephalus*: スジウチワタケ) と混同されてきたが、本種は関東以南の暖温帯域に分布し、両種は子実体の色やクランプ結合の有無により区別できる。従来、本種に対して *Polyporus emeric* Cooke の学名が用いられてきた。しかし、タイプ標本検討の結果、この学名はスジウチワタケに対して用いるべきであることが明らかになった (Sotome et al., 2013)。

Favolus emeric (Berk. ex Cooke) Imazeki, Bull. Tokyo Sci. Mus 6: 95, 1943. (スジウチワタケ)

安田 (1916) によって小笠原産標本に基づき *Polyporus guilfoylei* Berk. & Broome として報告されたが、この学名は誤適用である (Sotome et al., 2013)。本種の学名としては *P. grammacephalus* Berk. が広く用いられてきた。しかし、異なるタイプ標本に基づいた *Favolus grammacephalus* Lloyd が既に存在していることから、これを *Favolus* 属に組合せることはできない。従って、本種の学名としては、最も基礎異名が古い *F. emeric* (基礎異名: *Polyporus emeric* Berk. ex Cooke) に基づいた *F. emeric* を用いるのが適当である。

Favolus pseudobetulinus (Murashk. ex Pilát) Sotome & T. Hatt., Fungal Diversity 58: 260, 2013. (カンバタケモドキ)

Núñez and Ryvarden (1995b) により国内から初めて報告された。本種はフィルム状の剥離し易い表皮が傘表面を覆うこと、原菌糸はクランプ結合を欠くことにより、類似種の *P. subvarius* と区別できる (Sotome et al. 2011)。
Favolus spathulatus (Jungh.) Lév., Annl. Sci. Nat. Bot. sér. 3, 2: 203, 1844. (ミナミアシグロタケ)

青島・大宜味 (1974) により、石垣島・西表島から九州の暖温帯にかけて分布することが示唆された。本種は近年、*P. tenuiculus* として扱われてきた種である。アジア産および中南米産の *P. tenuiculus* について分類学的検討を行った結果、*P. tenuiculus* は複合種を形成していることが明らかになった。タイプ標本の検討や文献情報などから、国内産種の学名には *F. spathulatus* を適用した (Sotome et al. 2013)。

Neofavolus Sotome & T. Hatt. Fungal Diversity 58: 249, 2013. (ハチノスタケ属)

本属には、以下の 3 種が含まれる。

Neofavolus alveolaris (DC.) Sotome & T. Hatt., Fungal Diversity 58: 250, 2013. (ハチノスタケ)

安田 (1912a) により、本種の異名である *Favolus europaeus* Fr. として報告された。

Neofavolus cremeoalbidus Sotome & T. Hatt., Fungal Diversity 58: 250, 2013. (新称：ヤマトハチノスタケ)

国内暖温帯 (奈良県) で採集された標本に基づき、新種として報告した (Sotome et al. 2013) [日本産本種の証拠標本については Sotome et al. (2013) を参照]。

Neofavolus mikawae (Lloyd) Sotome & T. Hatt., Fungal Diversity 58: 251, 2013. (ミカワタケ)

愛知県 (三河国) で採集された標本に基づき、新種として記載された (Lloyd, 1915). 本種は、柄の基部に褐色の殻皮を持つことが特徴とされていたが (Lloyd 1915; 安田 1915; Núñez and Ryvarden 1995a, 2001), これは誤りである。国内暖温帯に広く分布する。

Echinochaete D.A. Reid, Kew Bull. 17: 283, 1963. (サビハチノスタケ属)

国内には以下の2種が分布する。

Echinochaete maximipora Sotome & T. Hatt., Mycol. Progr. 8: 126, 2009. (新称：フルイサビハチノスタケ)

西表産標本に基づいて新種として記載された (Sotome et al. 2009b). 本種は西表島および石垣島に分布する [日本産本種の証拠標本については Sotome et al. (2009b) を参照]。

Echinochaete russiceps (Berk. & Broome) D.A. Reid, Kew Bull. 17: 285, 1963. (サビハチノスタケ)

国内では *E. ruficeps* として扱われてきたが、タイプ標本を検討の結果、*E. russiceps* であることが明らかになった (Sotome et al. 2009b). 国内では、暖温帯～亜熱帯域に広く分布する。

除外種および疑問種

Echinochaete brachypora (Mont.) Ryvarden, Bull. Jard. Bot. natn. Belg. 48: 101, 1978

Núñez and Ryvarden (2001) により、沖縄県での分布が示唆されているが、証拠標本がないため除外種とした。

Echinochaete ruficeps (Berk. & Broome) Ryvarden, Norw. J. Bot. 19: 231, 1972

青島・阿部 (1983) が国内暖温帯産標本に基づいて報告したが、その証拠標本を検討した結果、*E. russiceps* の誤同定であることが明らかになった (Sotome et al. 2009b).

終わりに

形態的に多様な種から構成されていた広義の *Polyporus* 属と関連属の分子系統関係の解明により分類学的再評価を行い、本属および関連属の分類学的再編成の必要性を明らかにした。また、新たな分類形質として「傘表面の特徴と構造」を新たに採用し、2クレードを *Favolus* 属および *Neofavolus* 属として *Polyporus* 属から分割した。日本を含む東～東南アジア地域に分布する広義の *Polyporus* 属や関連属について種レベルでの分類学的研究に取り組み、これまでに3新種および4新組合せを提唱した。これまでの一連の研究成果は、主要な木質リターの分解者であり、且つ生物資源として重要な生物群である多孔菌類の属や種概念の確立や多様性の解明に貢献するものと考えられる。一方で、広義の *Polyporus* 属とその関連属の分類学的再編成はまだ完了しておらず、また前述の通り本属のレクトタイプ種に関する課題も残っている。今後は、これらの課題に取り組み、系統を反映した分類形質に基づく属および種概念の確立を進め、多孔菌類の新規分類システムの構築に貢献したいと考える。

謝 辞

本研究の大半は筑波大学大学院在学中に取り組んだものである。終始ご指導ご鞭撻を賜りました国立研究開発法人森林総合研究所 服部力博士に厚く御礼申し上げます。筑波大学大学院にて、博士取得までご指導いただきました柿寫眞先生、山岡裕一先生に御礼申し上げます。研究遂行にあたり、太田祐子博士、根田仁博士、升屋勇人博士、佐橋憲生博士、田端雅進博士、並びに国立研究開発法人森林総合研究所微生物領域の方々にご指導と励ましをいただきました。博士号取得後は、公益財団法人発酵研究所の若手研究者助成に採択頂き、独立行政法人国立科学博物館 細矢剛博士、保坂健太郎博士のご厚意の下、本研究を継続することができました。現在は、鳥取大学農学部附属菌類きのこ遺伝資源研究センターにて、研究を継続させていただいております。最後に、全国の数多くのきのこ愛好家の方々より標本送付などのご助力を頂きました。皆様方に厚くお礼申し上げます。なお、本研究の一部はJSPS特別研究員奨励費07J02260の助成を受けたものです。

摘 要

Polyporus 属 (タマチョレイタケ目) には、形態的に多様な種が含まれていた。一方で、本属には、顕微鏡的

特徴や腐朽型が共通する「関連属」が存在した。本属および関連属の分類学的再評価を目的とし、これらの詳細な系統関係を解明した。分子系統解析の結果、本属および関連属は6クレードに分割され、うち2クレードには本属種に加えて関連属種が含まれており、これらの属の分類学的再編成の必要性が示された。5クレードについては、柄の位置、傘肉の質感、柄の殻皮化の程度など、従来属内グループを定義するのに用いられた形態的形質によって、概ね特徴づけることができた。*Polyporus* 属(広義)の分類学的再編成の一環として、2クレードを対象に詳細な研究を行った。その結果、1クレードを*Favolus* 属として6種を認め、もう1クレードについては新属*Neofavolus* 属を提唱、1新種を含む3種を所属させた。また、日本産*Polyporus* 属(広義)、*Favolus* 属、*Neofavolus* 属および*Echinochaete* 属の詳細と種リストを示した。

引用文献

- Adanson, M (1763) Familles des plantes. Les champignons. Fungi. Sect. V. Paris
- 青島清雄・阿部恭久 (1983) *Echinochaete*(サビハチノスタケ属)について。日本菌学会第27回大会講演要旨集 p. 61
- 青島清雄・大宜味朝 (1974) 沖縄におけるヒダナシタケ目菌類の分布。国立科博専報 7: 85-88
- Boulet B (2003) Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord. Les Publications du Québec, Québec
- Binder M, Hibbett DS, Larsson K-H, Larsson E, Langer E, Langer G (2005) The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (Homobasidiomycetes). System. Biodivers. 3: 1-45
- Bondartsev AS (1953) The Polyporaceae of the European USSR and Caucasia (translated from Russian). Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem
- Bondartsev AS, Singer R (1941) Zur Systematik der Polyporaceen. Annales Mycologici 39: 43-65
- Buchanan PK, Ryvarden L (1998) New Zealand polypore fungi (Aphyllphorales): three new species and a new record. NZ J Bot 36: 219-231
- Clements FE, Shear CL (1931) The Genera of Fungi. H.W. Wilson, New York
- Corner EJH (1984) Ad Polyporaceas II. *Polyporus*, *Mycobonia*, and *Echinochaete*. Nova Hedwig Beih 78: 1-129
- Cunningham GH (1948) New Zealand Polyporaceae 3. The genus *Polyporus*. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Bulletin 74: 1-39
- Cunningham GH (1965) Polyporaceae of New Zealand. New Zealand Department of Industrial Research Bulletin 164: 1-304
- Dai Y-C (1996) Changbai wood-rotting fungi 5. Study on *Polyporus mongolicus* and *P. tubaeformis*. Ann Bot Fenn 33: 153-163
- Dai Y-C (1999) Changbai wood-rotting fungi 11. Species of *Polyporus sensu stricto*. Fungal Sci 14: 67-77
- Dai Y-C, Yu C-J, Wang H-C (2007) Polypores from eastern Xizang (Tibet), western China. Ann Bot Fenn 44: 135-145
- Dai Y-C, Xue H-J, Vlasák J, Rajchenberg M, Wang B, Zhou L-W (2014) Phylogeny and global diversity of *Polyporus* group *Melanopus* (Polyporales, Basidiomycota). Fungal Diversity 64: 133-144
- Domański S, Orłás H, Skirgiełto A (1967) Fungi. Polyporaceae II (pileatae) Mucronoporaceae II (pileatae) Ganodermataceae, Bondarzewiaceae, Boletopsidaceae, Fistulinaceae (Grzyby), revised ed. Translated from Polish, Foreign Scientific Publications Department of the National Center for Scientific, Technical, and Economic Information, Warsaw, 1973
- Donk MA (1933) Revision de Niederlandischen Homobasidiomycetes. Aphyllphoraceae II. Meded Bot Mus Herb Rijks Univ Utrecht 9: 1-141
- Drechaler-Santos ER, Ryvarden L, Wartchow F, Cavalcanti MAQ (2008) *Polyporus elongoporus* (Aphyllphorales, Poriaceae) sp. nov. Synopsis Fungorum 25: 38-43
- Fries EM (1821) Systema Mycologicum 1: 1-520
- Gibertoni TB, Ryvarden L, Cavalcanti MAQ (2004) Studies in Neotropical polypores 18. New species from Brazil. Synopsis Fungorum 18: 44-56
- Gilbertson RL, Ryvarden L (1987) North American polypores, vol 2. Fungiflora, Oslo
- Hibbett DS, Donoghue MJ (1995) Progress toward a phylogenetic classification of the Polyporaceae through parsimony analyses of mitochondrial ribosomal DNA sequences. Can J Bot 73 (Suppl. 1): S853-S861
- Hibbett DS, Thorn RG (2001) Basidiomycota: Homobasidiomycetes. In: McLaughlin FJ, McLaughlin EG, Lemke PA, eds. Systematics and Evolution. Berlin,

- Germany: Springer-Verlag: The Mycota VII: 121 – 168
 今関六也 (1943) 日本産サルノコシカケ科の諸属. 東京
 科学博物館研究報告 6: 1 – 111
- 今関六也・本郷次雄 (1957) 原色日本菌類図鑑. 保育社,
 大阪
- 今関六也・本郷次雄 (1989) 原色日本新菌類図鑑 II. 保
 育社, 大阪
- 伊藤誠哉 (1955) 日本菌類誌 第 2 卷 第 4 号. 養賢堂,
 東京
- Jülich W (1981) Higher taxa of Basidiomycetes. *Bibl My-
 col* 85: 1 – 485
- Karsten PA (1881) *Enumeratio Boletinearum et Polypo-
 rearum Fennicarum, systemate novo dispositarum.*
Revue mycologique, Toulouse 3: 16 – 19
- 勝本謙 (2010) 日本産菌類集覧. 日本菌学会関東支部,
 千葉
- 川村清一 (1929) 日本菌類図説: 原色版. 大地書院, 東
 京
- 小林義雄・土居祥兌 (1970) 対馬の高等菌類. 国立科博
 専報 3: 375 – 379
- Krüger D, Gargas A (2004) The basidiomycete genus
Polyporus—an emendation based on phylogeny and
 putative secondary structure of ribosomal RNA mole-
 cules. *Feddes Repert* 115: 530 – 546
- Lloyd CG (1915) *Mycological Writings* 4. *Letter* 54: 1 – 8
- 松村任三 (1904) 帝国植物名鑑 上卷 隠花部. 丸善, 東京
- McNeill J, Barrie FR, Buck WR, Demoulin V, Greuter W,
 Hawksworth, DL, Herendeen PS, Knapp S, Marhold
 K, Prado J, Prud'homme van Reine WF, Smith GE,
 Wiersema JH, Turland NJ (eds) (2012) *International
 Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants
 (Melbourne Code)* adopted by the Eighteenth In-
 ternational Botanical Congress Melbourne, Australia,
 July 2011 (electronic ed.), Bratislava, International
 Association for Plant Taxonomy.
- Micheli PA (1729) *Nova Plantarum Genera. Florentiae.*
- Murrill WA (1903) A historical review of the genera of the
 Polyporaceae. *The Journal of Mycology* 9: 87 – 102
- Murrill WA (1904) The Polyporaceae of North America
 VI. The genus *Polyporus*. *Bull Torrey Bot Club* 31:
 29 – 44
- Niemelä T, Kotiranta H (1991) Polypore survey of Finland
 5. The genus *Polyporus*. *Karstenia* 31: 55 – 68
- Núñez M, Ryvarden L (1995a) *Polyporus* (Basidiomycoti-
 na) and related genera. *Synopsis Fungorum* 10: 1 –
 85
- Núñez M, Ryvarden L (1995b) Polypores new to Japan 1.
 Species of *Polyporus*, with a note on *P. hartmanni*.
Mycoscience 36: 61 – 65
- Núñez M, Ryvarden L (2001) *East Asian Polypores Vol. 2.*
Synopsis Fungorum 14: 170 – 522
- Overholts LO (1953) *The Polyporaceae of the United
 States, Alaska, and Canada.* The University of Michi-
 gan Press, Ann Arbor
- Patouillard NT (1887) *Les Hyménomycètes d'Europe.*
*Anatomie générale et classification des champignons
 supérieurs.* Paul Klincksieck, Paris
- Pouzar Z (1966) *Studies in the taxonomy of the Polypores*
 II. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 1: 356 – 375
- Quélet L (1886) *Enchiridion Fungorum in Europa Media
 et praesertim in Gallia Vigentium.* Octavii Dion, Paris
- Ryvarden L (1991) *Genera of polypores nomenclature
 and taxonomy.* *Synopsis Fungorum* 5: 1 – 363
- Ryvarden L, Gilbertson RL (1994) *European polypores*
 part 2. *Synopsis Fungorum* 7: 394 – 743
- Ryvarden L, Iturriaga T (2003) *Studies in neotropical
 polypores 10. New polypores from Venezuela.* *Mycol-
 ogy* 95: 1066 – 1077
- Ryvarden L, Iturriaga T (2004) *Studies in Neotropical
 polypores 21. New and interesting species from Ven-
 ezuela.* *Synopsis Fungorum* 18: 68 – 75
- Ryvarden L, Johansen I (1980) *A preliminary polypore
 flora of East Africa.* *Fungiflora*, Oslo
- Sathiya SJS, Nagy LG, Justo A, Grand EA, Redhead S,
 Hibbett DS (2015) *Phylogenetic relationships and
 morphological evolution in Lentinus, Polyporellus and
 Neofavolus, emphasizing southeastern Asian taxa.*
Mycologia 107: 460 – 474
- Schwarze FW, Engels J, Mattheck C (2000) *Fungal
 strategies of wood decay in trees.* Springer-Verlag,
 Berlin
- Silveria RMB, Wright JE (2005) *The taxonomy of Echino-
 chaete and Polyporus s. str. in South America.* *Mycotax-
 on* 93: 1 – 59
- Singer R (1986) *The Agaricales in modern taxonomy, 4th
 ed.* Koeltz Scientific Books, Koenigstein
- Shirai M (1905) *On a medically, economically and vegeta-
 ble-pathologically interesting fungus chu liny (Polypo-
 rus Chu ling nov. sp.) (Preliminary note.).* *Bot Mag
 Tokyo* 19: 91 – 59
- 白井光太郎・三宅市郎 (1917) *日本菌類目録.* 東京出版社,
 東京

- Sotome K, Akagi Y, Lee SS, Ishikawa NK, Hattori T (2013) Taxonomic study of *Favolus* and *Neofavolus* gen. nov. segregated from *Polyporus* (Basidiomycota, Polyporales). *Fungal Diversity* 58: 245 – 266
- Sotome K, Hattori T, Kakishima M (2007) *Polyporus phyllostachydis* sp. nov. with notes on other rhizophilic species of *Polyporus*. *Mycoscience* 48: 42 – 46
- Sotome K, Hattori T, and Ota, Y (2011) Taxonomic study on a threatened polypore, *Polyporus pseudobetulinus*, and a morphologically similar species, *P. subvarius*. *Mycoscience* 52: 319 – 326
- Sotome K, Hattori T, Ota Y, Kakishima M (2009a) Second report of *Polyporus longiporus* and its phylogenetic position. *Mycoscience* 50: 415 – 420
- Sotome K, Hattori T, Ota Y, Lee SS, Vikineswary S, Abdullah N, Kakishima M (2009 b) Taxonomic study on Asian *Echinochaete* (Polyporaceae, Basidiomycota) and description of *E. maximipora* sp. nov. *Mycological Progress* 8: 123 – 132
- Sotome K, Hattori T, Ota Y, To-anun C, Salleh B, Kakishima M (2008) Phylogenetic relationships of *Polyporus* and morphologically allied genera. *Mycologia* 100: 603 – 615
- 梅村甚太郎 (1916) 菌類既報 (4). *植物学雑誌* 30: 103 – 105
- 安田篤 (1912a) 菌類雑記 (7). *植物学雑誌* 26: 148 – 149
- 安田篤 (1912b) 菌類雑記 (10). *植物学雑誌* 26: 298 – 300
- 安田篤 (1913) 菌類雑記 (15). *植物学雑誌* 27: 117 – 118
- 安田篤 (1915) 菌類雑記 (42). *植物学雑誌* 29: 235 – 237
- 安田篤 (1916) 菌類雑記 (49). *植物学雑誌* 30: 66 – 68
- Yasuda A (1917) Thelephoraceae, Hydnaceae und Polyporaceae von Japan. *Bot Mag Tokyo* 31: 42 – 63
- Zmitrovich IV, Malysheva VF, Kosolapov DA, Bolshakov SY (2014) Epitypification and characterization of *Polyporus choseniae* (Polyporales, Basidiomycota). *Mycology and Phytopathology* 48: 224 – 230