

Rhizoctonia属菌およびR.solani種複合体の分類学の現況

誌名	日本植物病理學會報 = Annals of the Phytopathological Society of Japan
ISSN	00319473
著者名	国永,史朗
発行元	日本植物病理學會
巻/号	68巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 3-20
発行年月	2002年4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



Rhizoctonia 属菌および *R. solani* 種複合体の分類学の現況

国永 史朗¹*

KUNINAGA, S. (2002). Current situation of the taxonomy of the genus *Rhizoctonia* and the *R. solani* species complex. Jpn. J. Phytopathol. 68: 3-20.

Key words: *Rhizoctonia*, *Rhizoctonia solani*, taxonomy, anastomosis group, subgroup.

I. はじめに

分類は、分類群の認識から始まり、ついでそれらの間どのような関係があるかを探索し、その関係に基づいて体系を構築する作業である。

Rhizoctonia 属菌においては、この最初の作業段階から多くの困難があった。分類群の認識段階では当然ながら形態形質が重要なものとなる。ところが *Rhizoctonia* 属菌では形態に関する情報が極端に乏しいことから、原記載^{25, 26)} は自と極めて簡単なものでしかなかった。このため数多くの類似菌の紛れ込みがどうしても避けられなかった。本属の代表的な菌種である *R. solani* では、さらに病原性や宿主範囲などが分類基準に加味され、同一菌が異種として記載されたこともあり、分類学的な混乱が長く続いたことはよく知られている。1970年代に入り、*R. solani* の種の概念を明確にするため、既往の研究内容が再検討されて、その形態的特徴が整理された⁹⁸⁾。このことによりはじめて本菌種において本格的な分類作業が可能となり、次なる分類群間の関係を探る研究へと進展することになった。*R. solani* の分類学的な整理は、一方では非常に曖昧であった本属の概念を確立させる切掛けともなり、また他の *Rhizoctonia* 属菌の分類学を発展させる契機ともなった^{2, 3, 78, 81, 88, 107)}。

分類群間の関係を探る研究では、一般に形態形質以外の情報も用いることができる。*Rhizoctonia* 属菌では、主として菌糸融合とよばれる生理的形質が採用されてこの分類作業が進められている^{10, 87, 89, 94, 97)}。複合種とよばれる *R. solani* では、現在、この形質の導入により菌糸融合群という概念の基に、本菌種全体を統一的に把握できるようにな

った^{87, 97)}。近年になるとさらに DNA の分子形質も用いることができるようになり、より客観的な情報を土台として菌糸融合群間の遺伝的な関係が調べられている^{22, 55, 121)}。また進化の概念を受け入れることで進化経路の構築、いわゆる系統推定の解析も行われている^{7, 31)}。

本稿では最初に、最近、*Rhizoctonia* 属菌において 2, 3 の分類学的な見直しが行われたので、その内容をまず紹介する。続いて *R. solani* を中心として、その分類の現状について説明する。本菌の分類は菌糸融合による類別を基本とし、これにさまざまな分子生物学的な情報を加味するやり方で進められている状況を紹介したい。最後に、分類学の見地から菌糸融合による類別法の意義について私見を述べてみたい。なお、本属菌の分類に関しては、他にもすぐれた書籍^{107, 108)} や総説^{91, 121)} があるのでそれらも参照されたい。

II. *Rhizoctonia* 属の概念

Rhizoctonia 属の特徴は、本属の代表的な菌種である *R. solani* の形態的特徴⁹⁸⁾ を拠り所として、今日、Fig. 1 に示した 4 つの項目からなっている。すなわち、分岐は若い栄養菌糸の先端細胞の隔壁近くで起こる。分岐点に狭窄があり、分岐点近くに隔壁を形成する。ドリポア隔壁を有する。そして、カスガイ連結 (clamp connection)・分生胞子・外皮と内層に分化した菌核・根状菌糸束、これらをいずれも形成しないである。生越⁸⁸⁾ により提唱されたこの概念は、現在、多くの研究者により受け入れられている。

Rhizoctonia 属菌とされるものは完全世代からみると、今日、大きく 5 つに分類される⁸¹⁾。いずれも担子菌亜門の菌茸綱 (Hymenomycetes) に属し、*Thanatephorus* Donk,

¹ 北海道医療大学歯学部 (〒061-0293 北海道石狩郡当別町金沢1757) School of Dentistry, Health Sciences University of Hokkaido, Tohbetu, Hokkaido 061-0293, Japan

* Corresponding author (E-mail: kuninaga@hoku-iryo-u.ac.jp)

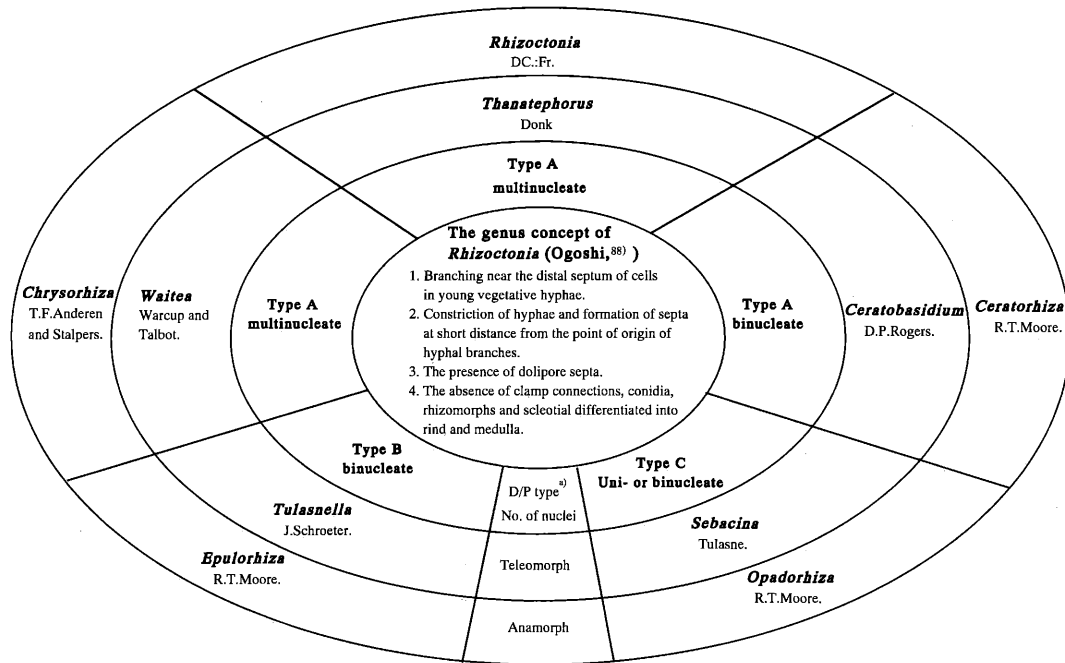


Fig. 1. The genus concept of *Rhizoctonia*, relationships between anamorph and teleomorph genera, and characteristics of dolipore/parenthesome (D/P) structure and number of nuclei. a) Type A: D/P septal apparatus with few, large perforations in the parenthesomes. Type B: D/P with imperforate or pauciperforate parenthesome. Parenthesomal margin often recurved. Central parenthesomal layer electron transparent, distal layers electron-dense. Type C: D/P with imperforate or pauciperforate parenthesome. Central parenthesomal layer electron-dense, distal layers electron transparent.

Ceratobasidium D.P. Rogers, *Waitea* Warcup and Talbot, *Tulasnella* J. Schroeter, *Sebacina* Tulasne である。担子菌類は担子器の形態から大きく2つに分けられるが、前4者は単室担子菌亜綱 (Holobasidiomycetidae) に属し、*Sebacina* 属だけは並列四室担子器 (シロキクラゲ型) を有することから多室担子菌亜綱 (Phragmobasidiomycetidae) に分類される。また、*Tulasnella* については担子器上囊 (epibasidium) の形態を問題にして多室担子菌類とする見解もある¹⁰⁹⁾。本属菌の担子器の形態はこのように単室担子器 (holobasidium) と多室担子器 (phragmobasidium) の中間的な特徴を有し、担子菌類の進化を考える上でも興味深い菌であるといえる。このことは後にまた触れることにする。

Thanatephorus, *Ceratobasidium*, *Waitea* に属する不完全世代の菌としては、たとえば *R. solani*, *R. fragariae*, *R. oryzae* などがそれぞれの代表的なものである。これらの3属に含まれる菌の多くのものは植物に寄生性を示す。*Tulasnella* と *Sebacina* はラン科植物の共生菌としても知られ、*R. repens* と *R. globularis* はそれぞれの代表的な不完全世代の菌である。

Ⅲ. *Rhizoctonia* 属菌の分類学的整理

1. 基準種の変更

Rhizoctonia 属の基準種 (type species) は、これまで *R. crocorum* (Pers.) DC. (すなわち紫紋羽病菌, *Helicobasidium purpureum* Pat. の不完全世代) とされていた。この菌は、1815年、罹病アルファルファ根部の菌を観察した菌類学者 DeCandolle²⁵⁾ によって命名記載されたものである。今日の本属の概念からすると、この菌は菌糸隔壁にドリボア構造をもたないことが分かっており、*Rhizoctonia* 属菌ではないと考えられている¹⁰⁷⁾。

このような理由により、基準種を *R. crocorum* から *R. solani* Kühn とする分類学的な見直しが行われた。そして最近、国際菌類分類委員会 (ICTF) のリゾクトニア分類委員会においてこの基準種の変更が正式に認められた¹¹⁰⁾。このことにより、*R. crocorum* は属名に *Thanatophyllum* Nees. が宛がわれ、*T. crocorum* (Pers) Nees. と変更になった¹¹⁰⁾。

2. 学名 *Rhizoctonia solani* の保存

この基準種の変更には一つ厄介な問題があった。*R. solani* は、1858年、ジャガイモ塊茎上の菌を観察した Julius Kühn⁴⁸⁾

によって命名記載されたものである。しかし、その標本はレクトタイプ (lectotype) に相当するものであり、正基準標本 (holotype) ではなかった¹¹⁰⁾。一方、この記載よりも12年早い時期に、Westendrop と Wallays により、カブの貯蔵腐敗から *R. solani* と同一種の菌が分離され、*R. napaeae* West. and Wall と命名記載されていた²⁾。こちらは正基準標本となっていた¹¹⁰⁾。このことは国際植物命名規約 (ICBN) からすれば明らかに *R. napaeae* の方が先権を有することを意味している。

今日、*R. solani* は植物病理学上の非常に重要な病原菌の一つとなっている。この学名を付した論文は1970年代までに4000編を有し、現段階ではおそらく膨大な数に上っているものと考えられる。農業上の重要性や論文の数を考慮すると、*R. napaeae* を採用した場合の混乱は計り知れないものがあると判断されて、*R. solani* が保存されることになり、基準種として採用されることになった¹¹⁰⁾。これにより、*R. solani* var *typica* Schulz (菌糸融合群第3群) が新たに選ばれた本菌の標本 (neotype) ということになる^{107, 110)}。

3. 完全世代の属名と不完全世代の属名の対応

本属菌では完全世代を異にするにもかかわらず、不完全世代の属名には共通して *Rhizoctonia* が使われている。たとえば、*Thanatephorus cucumeris* は *R. solani*, *Ceratobasidium cornigerum* は *R. candida*, *Waitea circinata* は *R. zeae*, そして *Tulasnella deliquescens* は *R. repens* という具合である。

このような状況は分類学的に好ましくない。このような理由から、近年、細胞隔壁のドリボア構造、細胞核数、菌核の形態、DNA RFLP 解析などの比較研究が行われて、完全世代と不完全世代の属名を対応させる分類学的な見直しがなされた^{3, 78, 109)}。

この見直し作業の当初は、まだ *R. crocorum* が基準種となっていた。このため、*Thanatephorus* と *Waitea* に対しては不完全世代として *Moniliopsis* Ruhland という属名が宛がわれた⁷⁸⁾。しかし、*Rhizoctonia* の属名はこれまで広く用いられてきたことや、この2つの完全世代の菌は多核であるという点において共通しているが、それ以外の形態では明らかに異なるなどの理由から、この属名はあまり採用されなかった¹⁰⁷⁾。

その後、前述したように基準種の変更が行われ、属名として *Rhizoctonia* が保存されたことから、この属名を使用することが可能となり、結果として Fig. 1 に示したように属名の対応関係がまとめられた^{3, 78, 109)}。つまり *Thanatephorus* の不完全世代にのみ *Rhizoctonia* DC. の属名を宛が

う。そして、*Ceratobasidium* には *Ceratorhiza* R. T. Moore, *Waitea* には *Chrysorhiza* T. F. Andersen and Stalpers, *Tulasnella* には *Epulorhiza* R. T. Moore, また *Sebacina* には *Opadorhiza* R. T. Moore をそれぞれ宛がうことが提案された。最近報告されたドリボア隔壁のかっこ体 (parenthesome) の形状比較の研究によっても、この分類学的な見直しが支持された⁸¹⁾。今後は、論文ではこのような対応関係で属名が記載されていくものと考えられる。

IV. 担子菌類における *Rhizoctonia* 属菌の系統関係

近年の分子系統学的研究により、担子菌類の中での本属菌の占める位置や本属菌間の系統関係が明らかになりつつある^{9, 116, 124)}。Fig. 2 は、*Rhizoctonia* 属菌の 18S rDNA の塩基配列データと、すでに登録されている他の担子菌のデータとを用いて作成した系統樹である。その結果、解析した *Rhizoctonia* の3属は、シロキクラゲ属 (*Tremella*) やキクラゲ (*Auricularia*) などの多室担子菌亜綱と、ベニキクラゲ類 (*Dacrymycetes*)、チチタケ属 (*Boletus*) や *Athelia* 菌などの単室担子菌亜綱との境界にちょうど位置していることが示された。このようなことから、*Thanatephorus* やベニキクラゲ類を共にヘテロ担子菌類 (多室担子菌類) とする見解もある¹¹⁶⁾。

R. solani の完全世代の属名はさまざまに変遷した歴史

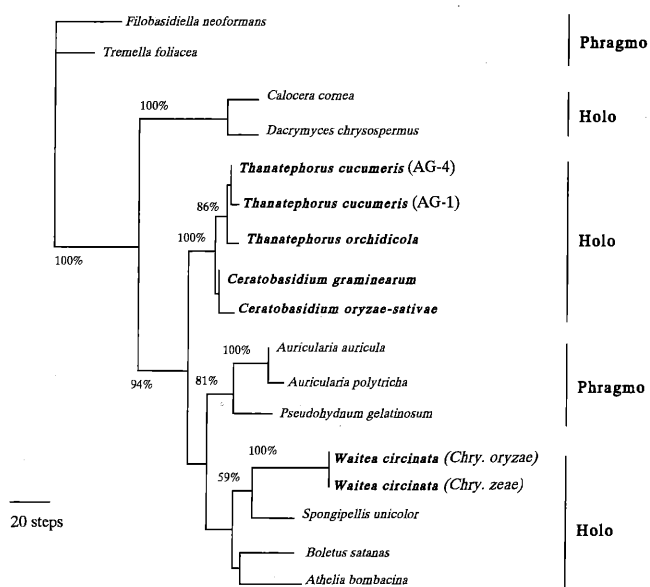


Fig. 2. Most parsimonious tree resulting from analysis of 18S rRNA gene sequence from fungi of *Thanatephorus*, *Ceratobasidium*, *Waitea* and the other fungi of hymenomycetous basidiomycetes. The percentages on the branches represent the proportion of 1000 bootstrap replications.

がある。*Corticium*, *Hypochnus*, *Botryobasidium*, *Pellicularia*, *Thanatephorus*, *Ceratobasidium* とたびたび変更され、現在は *Thanatephorus* となっている¹¹⁷⁾。このように属名が変遷したのは本菌種自体の概念が曖昧であったこともあるが、担子菌の中でこのような位置にあるため、学者によってその分類的位置付けに関しての見解が異なっていたこともその理由と考えられる。

Thanatephorus と *Ceratobasidium* はいずれも *Ceratobasidiales* に属し、*Waitea* は *Botryobasidiales* に分類される⁸¹⁾。この系統樹からも、前2属は互いに近縁な関係にあり、*Waitea* はこれらとは明らかに離れていることが示された。このような結果は rDNA の 28S コード領域や rDNA-ITS 領域の解析データにより構築された系統樹によっても同様に示されている^{31, 41)}。

Tulasnella 属菌については、18S rDNA での塩基置換が大きく、ここでは系統解析に加えなかった。本属菌に関しては、rDNA の 28S¹²⁴⁾ や 5S³²⁾ の部分でも塩基置換の大きいことが知られている。この理由は明らかではないが、いずれにせよ本属菌の rDNA 領域ではかなりの速い割合で塩基の変異が起きているのは確かのようなのである。*Sebacina* 属菌については、最近、*S. vermifera* Warcup & Talbot が用いられ分子系統の研究が報告された。それによると、この菌は *Exidiales* の仲間ではなく、これとは系統的に明らかに離れた一つの独立したグループを形成することが示された¹²⁴⁾。

以上のことは、さらなる分子系統学的研究は必要であるが、*Tulasnella* と *Sebacina* は他の3つの *Rhizoctonia* 属の菌とは系統的に明らかに異なることを示唆している。このような分子系統学的な知見は、菌核形成の有無、担子器の形状、ドリボア隔壁・かっこ体の形状 (Fig. 1: D/P type A と type B/C) などの点から *Rhizoctonia* 属菌は大きく2つに分けられる事実とよく一致している^{3, 79, 81, 118)}。

このような形態的および分子形質の特性から、*Tulasnella* と *Sebacina* を *Rhizoctonia* 属の仲間から除外することが考えられる。さらにもう一步踏み込んで、*Waitea* もこの仲間から除外して、*Thanatephorus* と *Ceratobasidium* だけを *Rhizoctonia* 属菌とすることも考えられる。

V. *Rhizoctonia solani* 複合種の分類

1. 菌糸融合による類別群には2つの概念が含まれている

R. solani の特徴として、Fig. 1 に示した *Rhizoctonia* 属の事項の他に、若い菌糸細胞は多核(3核ないしそれ以上)であること、菌糸幅はおおよそ 6-10 μm であること、褐色の色素を産生すること、そして完全世代の形態は

Thanatephorus であることがあげられる。

本菌種の中には、病理的、生理的、あるいは生態的に異なる種々のものが存在し、古くから種内群類別に関する研究が数多く行われた^{27, 37, 68, 122)}。わが国では渡辺・松田¹²²⁾による系統類別に関する研究が有名である。しかしながら、それまでの類別研究ではどうしても主観的、恣意的な傾向を完全には排除できない面のあることが否めなかった。このような状況の下で、1969年 Parmeter⁹⁷⁾により、また1972年生越⁸⁷⁾により菌糸融合の有無による種内群類別法が導入された。その後、この類別法は菌糸融合群 (AG: Anastomosis Group) という概念の基に、*Rhizoctonia* の研究者に広く受け入れられていった。このように広く支持された理由として考えられるのは、(1) これに勝るような客観的な方法が他になかったこと。(2) 本菌の菌糸幅は他の菌と比較して広く、菌糸融合の観察が容易であったこと。(3) 菌糸融合の現象は遺伝的に何らかの関係をもつ菌の間でのみ起き、関係のない菌の間では起きないという、いわばそこには“遺伝子交換の場”という魅力的な仮説が含まれていたこと。(4) 菌糸融合群はそれまでの類別研究により明らかにされていた系統群¹²²⁾ と基本的にほぼ一致したこと、などが挙げられる。このうち (4) が最も大きな理由になると考えられる。

理由の (4) において、ほぼと表現したのはこの類別法だけではすべてを説明できない系統群の存在があったからである。現在、このような菌糸融合だけでは類別できない系統群は、サブグループ(亜群)あるいは培養型(cultural type)とよばれ、AGの数字の後に併記するやり方で記載されている。したがって、菌糸融合による類別群には、菌糸融合群という概念の他にそれとは異なる概念で類別されるサブグループが含まれていることになる。

サブグループは、さらにその識別の仕方の面から大きく2つに分けることができる。1つは菌糸融合の頻度により区別されるもので、AG-2のサブグループ(AG-2-1やAG-2-2など)がこれに相当する。もう一つは、培養形態や病原性などの違いにより区別されるもので、AG-2以外のAG内に存在するサブグループがこれに該当する。これらのサブグループは菌糸融合の現象では区別できないものであり、したがってそれ自体としては厳密な意味ではAGではない。

また、AG-2-2のサブグループの中にはさらに培養型(IIIB, IV, LP)とよばれる系統群が存在する。これらも培養形態や病原性などで分けられ、菌糸融合では区別できないものである。したがって、これらの仲間もそれ自体AGであるとはいえない。

菌糸融合による類別法が導入された当初は、5つのAG (AG-1~AG-5) と5つのサブグループ (AG-1 IA, AG-1 IB, AG-2-1, AG-2-2 IIIB, AG-2-2 IV) のみであった。その後30年の間に、新たなAGやサブグループが追加され、今日AGは13に、サブグループの数は20に上っている (Table 1)。

2. 菌糸融合の類別法を評価したさまざまな研究

このように菌糸融合による類別は、最初からAGとサブグループという異なる概念を抱えての出発であった。またこの類別群の中には、複数のAGとまたがって菌糸融合を行う、いわゆる bridging group (AG-BI, AG-6, AG-8, AG-11) とよばれる特異な菌群の存在があった。したがって、菌糸融合の現象によって認識される類別群とは一体何か。その生物群としての意味は何か。この類別法に関しては多くの検討しなければならない課題が山積していた。た

とえば (1) AG とは一体何か。 (2) 同一 AG 内にあるサブグループとされるものは一体何か。 (3) 菌糸融合の頻度によって類別される AG-2 のサブグループとは一体何か。 (4) AG-2-2 に存在する培養型とは一体何か。 (5) bridging group とされるものは一体何かなどである。

1970年代の半ば頃から現在に至るまで、さまざまな生化学的・分子生物学的研究によりAGの遺伝的な関係が検討されたが、いずれの試みも以上の問題を解明することを目的とするものであったといえる。今日、かなりの部分に解答が与えられ、この類別法のもつ生物学的意味が論議されている^{22, 40, 54, 55, 91, 121}。また、近年、菌糸融合の反応カテゴリーという新たな概念が提唱され^{12, 15}、菌糸融合現象それ自体が持つ意味についても論議が加えられている。

これまでの研究結果は、この類別法をさらに複雑なものにするのではなく、むしろ菌糸融合群とサブグループから

Table 1. List of anastomosis groups and subgroups in the *Rhizoctonia solani* species complex, with information about methods for subgrouping, pectic zymogram patterns, and thiamine requirement

Anastomosis group	Subgroup	Methods employed to define subgroup within each of AG ^{a)}						Zymogram group ^{b)}			Thiamine requirement
AG-1	IA	C	P	D	FA	rDS					Autotrophic
	IB	C	P	D	FA	rDS					Autotrophic
	IC	C	P	D	FA	rDS					Autotrophic
	ID	C	P		FA		rDR				Autotrophic
AG-2	1	C	P	D	FA	rDS	rDR	AF/AR	PCP	ZG5, ZG6	Autotrophic
	2 IIIB	C	P	D	FA	rDS	rDR	AF/AR	PCR	ZG4, ZG10	Auxotrophic
	2 IV	C	P	D	FA	rDS	rDR	AF/AR	PCR	ZG4, ZG10(?)	Auxotrophic
	2 LP	C	P		FA	rDS	rDR	AF/AR	PCR		?
	3	C	P		FA	rDS	rDR	AF/AR	PCR		Auxotrophic
	4					rDS		AF/AR	PCR		?
	BI	C		D		rDS		AF/AR	PCR		Auxotrophic
AG-3	PT	C	P	D	FA	rDS				ZG7	Autotrophic
	TB	C	P	D	FA	rDS					Autotrophic
AG-4	HG-I	C		D	FA	rDS				ZG8	Autotrophic
	HG-II	C		D	FA	rDS					Autotrophic
	HG-III	C			FA	rDS	rDR				Autotrophic
AG-5											Auxotrophic
AG-6	HG-I	C		D		rDS					Autotrophic
	GV	C		D		rDS					Autotrophic
AG-7											Autotrophic
AG-8										ZG1-1~ZG1-5	Autotrophic
AG-9	TP			D							Autotrophic
	TX			D							Auxotrophic
AG-10										ZG9	?
AG-11										ZG3	Auxotrophic
AG-12											?
AG-13											?

a) C: Cultural type, P: Pathogenicity, D: DNA-DNA hybridization, FA: Whole-cell fatty acid composition, rDS: rDNA-ITS sequence analysis, rDR: rDNA-ITS RFLP analysis, AF/AR: Hyphal anastomosis frequency/categories of hyphal anastomosis, PCR: PCR analysis

b) Pectic zymogram-pattern group (MacNish *et al.*^{70, 71})

なる現行の分類体系のあり方を強く支持するものであり、またその妥当性を浮き彫りにするものであった。そこで、ここではこの類別法を評価したさまざまな研究についてその概要を紹介することにする。

1) 菌糸融合の反応カテゴリーの研究：菌糸融合の現象において、対峙した菌株の菌糸が接触する部分で様々な反応が起きることは古くから知られていた^{29, 73, 97, 126, 127}。菌糸融合の反応カテゴリーという概念は、それまでに観察されていた融合反応にさらに遺伝的な要素を加味させたものであり、4つのカテゴリー (C3, C2, C1, C0) からなっている^{12, 15, 70}。

C3は菌糸細胞の融合に続いて原形質の連絡が起きるが、細胞死が生ぜず、融合部分の菌糸の幅はほとんど変わらないのが特徴である。(Fig. 3A)。C2は菌糸の細胞壁や膜が接触融合し、続いて原形質の連絡が起き、細胞の死が広い範囲で生じ、融合部分の菌糸の幅は通常よりも狭くなる。(Fig. 3B)。C1は菌糸の細胞壁や膜が接触するのみで、原形質連絡は起きず、接触した部分では狭い範囲で細胞死が生じる。(Fig. 3C)。C0は菌糸融合の反応がまったく起きない場合である。以上の反応は、いずれも光学顕微鏡で観察することができる。

C3あるいはC2反応は、通常、同一AGに属する菌株の間で観察される。C3は遺伝的に同一の、つまりクローン個体間に生じる体細胞和合性 (vegetative compatibility) 反応であると考えられている。また、C2は同一AGに属する遺伝的に互いに異なる個体間に生じる体細胞不和合性 (vegetative incompatibility) 反応であると考えられている。したがって、*R. solani*のAGには体細胞の和合性グループも不和合性グループも含んでいるということになる。一般に、他の担子菌においては互いに菌糸融合のできる菌株群を体細胞和合性グループと表現することが多いので、区別して考えなければならない。*R. solani*ではC2反応の場合でも異核共存体 (heterokaryon) を形成することから、体細胞不和合性と交配の機構はそれぞれ異なるものであると考えられている⁴²。

C1反応の遺伝的関係についてはまだ不明な部分が多い。しかしながら、この反応は同一AGの菌株間ではほとんど観察されないことから、C1反応を示すもの同士は基本的には遺伝的に異なるものと考えられている。現在、この反応はbridging groupの融合と、AG-2のサブグループ間の融合において多く観察されている。したがって、さらに議論は必要であるが、現在のところはbridging groupやAG-2のサブグループの示す融合行動は、必ずしも遺伝的な関係を示唆するものではないと考えられている。

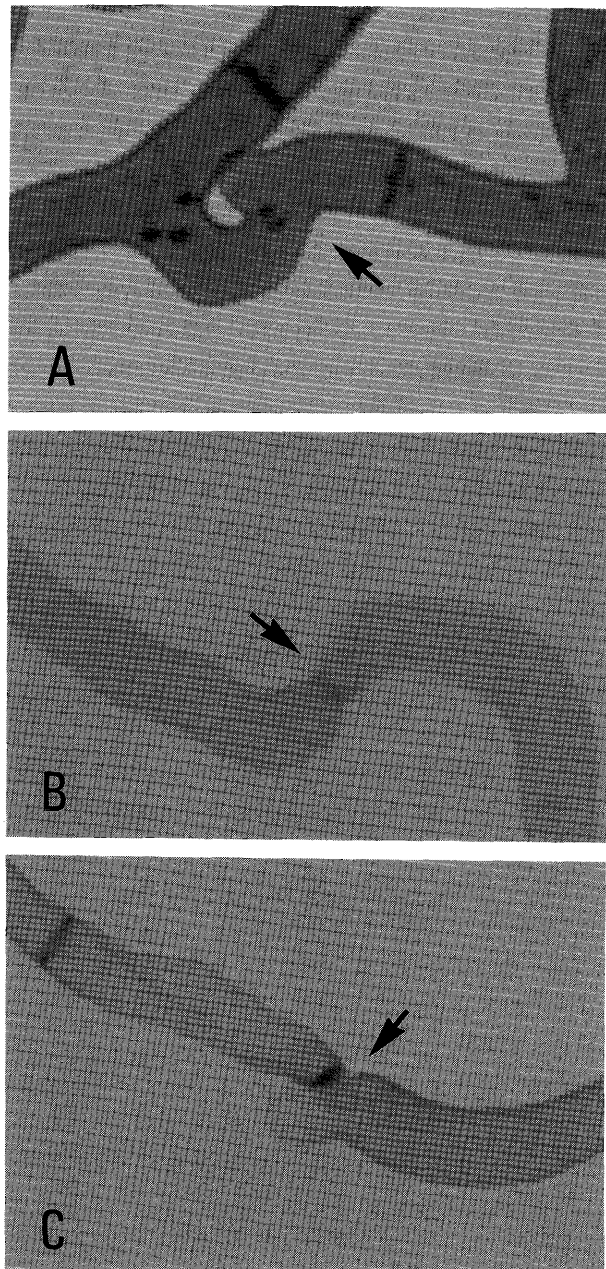


Fig. 3. Categories of hyphal anastomosis reactions in *Rhizoctonia solani*. Arrow indicates a point of hyphal anastomosis. A: C3=Fusion of wall and membrane, diameter of anastomosis point nearly equal hyphal diameter, anastomosing and adjacent cells not die. B: C2=Wall fusion obvious, diameter of anastomosis point less than hyphal diameter, anastomosing and adjacent cells always die. C: C1=Contact between hyphae, occasionally one and both anastomosing and adjacent cells die. (by the courtesy of Dr. D. E. Carling, Univ. of Alaska-Fairbanks).

最近, AG-BI と AG-2 間で融合反応カテゴリーが詳細に観察された¹⁸⁾. その結果, AG-BI, AG-2-1, AG-2-2 の間では, C1 反応の他に, C2 反応も観察されることがわかった. このことから, C2 反応を示すものを少なくとも同一 AG に類別すべきであるという考えから, AG-BI を AG-2 に組み入れ, AG-2 BI と表記が変更された¹⁸⁾.

2) 生化学的および分子生物学的な研究: AG とは一体何か. この問題は最初に免疫学的研究¹⁾ やタンパク質・アイソザイムの電気泳動の研究^{74,100)} により検討された. その結果, 同一の免疫グループや電気泳動パターングループは AG と大略一致することが示された. やがて, AG の遺伝的な実体が決定的なものになったのは1980年代に行われた遺伝子解析の研究によってである. DNA-DNA 分子交雑法^{53,55,119)} は, 同一 AG 内のもは高い DNA 類似度 (homology) を示し, 異なる AG 間のもは低い値を示すことを明らかにし, 各 AG はそれぞれ遺伝的に独立した個体群であることを証明した.

同一 AG 内のサブグループ間の遺伝的類縁性の問題については, さまざまな遺伝子解析法 (DNA-DNA 分子交雑⁵⁵⁾, DNA RFLP³⁹⁾, rDNA RFLP^{66,120)}, rDNA-ITS RFLP^{43,44,63-65,99,105)}, rDNA-ITS 領域の塩基配列比較^{8,57,58)} が駆使されて, またさらにはアイソザイム解析^{61-63,106)} や菌体の脂肪酸組成の比較^{72,99,111-115)} などの手

法が用いられて詳細に検討された. これらの研究は, 同一 AG 内には遺伝的に異なるさまざま個体や個体群が存在することを示したが, 基本的には既存のサブグループと矛盾しないことを明らかにした. 一方, これらの研究過程において既存のサブグループとは明らかに異なる個体群の存在も明らかにされ, それらは新たなサブグループとして, あるいは培養型として記載された^{18,38,43,55,58,99)}. 現在は DNA-DNA 分子交雑, rDNA-ITS RFLP 解析, 脂肪酸組成の比較, rDNA-ITS 領域の塩基配列比較の手法は, いずれもサブグループをより客観的に識別する重要な類別手段であると考えられている.

AG-2 のサブグループや bridging group とは一体何か. この問題に関しては, rDNA-ITS 領域の塩基配列比較による研究^{7,8,31,57,59,102-104)} によっていくつかの知見が得られた. Fig. 4 は, rDNA-ITS の塩基配列データによって描かれた AG およびサブグループ間の関係を示す系統樹である. このことより, 同一 AG 内のサブグループは明らかに遺伝的に近い関係にあること, また同様に AG-2-2 内の培養型も相互に非常に近縁な関係にあることが確認された. 一方, AG-2 についてはサブグループ同士は必ずしも遺伝的に近縁な関係にはないことが示された. また bridging group もこれと融合する AG とは必ずしも遺伝的に近い関係を示さないことが明らかとなった.

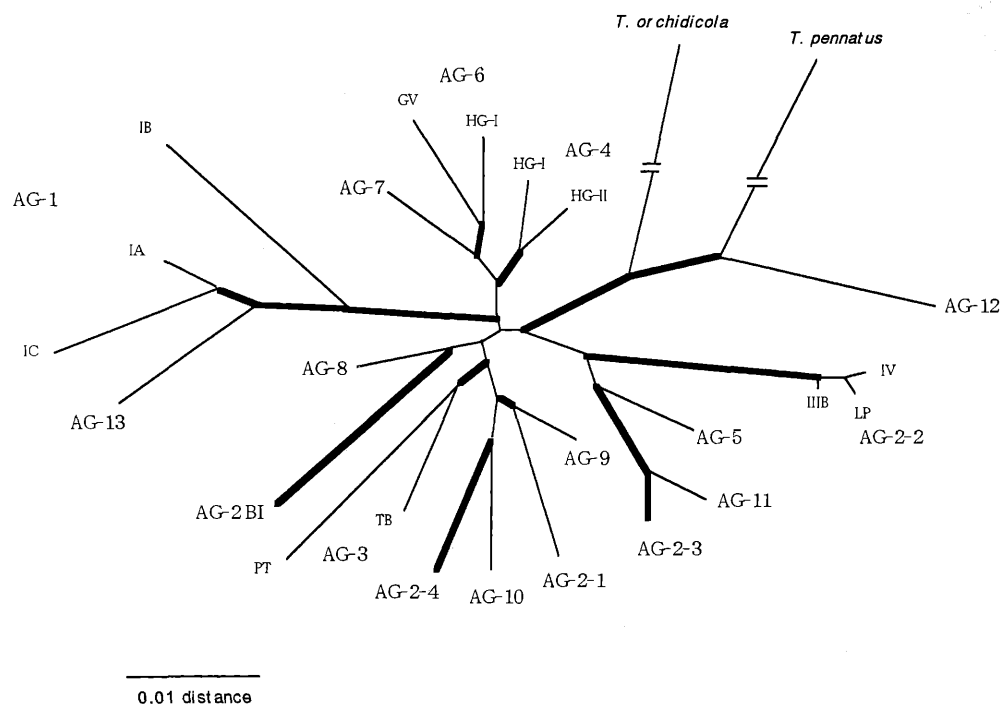


Fig. 4. Neighbor-joining analysis of sequences of the ITS-5.8S rDNA regions from isolates of different anastomosis groups in *Rhizoctonia solani*. Bootstrap percentage >50% based on 1000 replications is shown over thickened branches.

現在, rDNA-ITS 領域の塩基配列比較法は, サブグループの識別はもとより AG の識別にも応用でき, 菌糸融合による類別法を補助する最も有効な手段であると考えられている⁵⁷⁾. 特に, AG-2 のサブグループ類別では重要な手法の1つとなっている^{18, 102-104)}. 現在, この DNA 領域でデザインされた特異的プライマーを用いた PCR 診断法^{18, 41, 75, 104)} が開発されている. この手法は塩基配列の解読を必要とせず, 利便性の上でも期待されるものである.

3) rRNA 遺伝子を用いた分子系統学的研究: 近年, rRNA のコード領域 (18S, 28S) が広範な生物間の系統比較に適した分子時計として盛んに用いられている. *R. solani* ではこの分野の研究はまだ浅いが, この分子時計を使った AG 間の系統解析に関する研究がいくつか報告されている^{31, 60, 121)}.

Fig. 5 は, 18S と 28S の結合データを基に描かれた系統樹である. その結果, AG-1, AG-4, AG-6, AG-7, AG-12 については, それぞれ単系統群 (monophyletic group) であることが明らかにされた. 一方, その他の菌群である AG-2, AG-3, AG-5, AG-8, AG-9, AG-10, AG-11 はひとつのクラスターを形成 (95% bootstrap) し, 多系統群 (polyphyletic group) であることが示された.

また, AG-2 のサブグループについては, この系統樹の上でも必ずしも互いに近縁な関係にはないことが示唆され

た. さらに bridging group も同様にこれと菌糸融合を行う AG とは系統的に近い関係をもたないことが示唆された. このことは rDNA-ITS 塩基配列比較および融合反応カテゴリーの研究結果ともよく一致している. しかし, これらの関係はあくまでも rDNA の解析に基づくものである. DNA の進化速度はその分子種ごとに異なることが知られており, これらの結果をさらに確証するためにも他の分子種での研究が必要であると考えられる.

3. 菌糸融合による類別の現状

以上の研究により明らかにされたことを, 最初に挙げた問題点と対応させてまとめると次のようになる. (1) 菌糸融合群は遺伝的に独立した菌株の集団である. (2) AG-1, -3, -4, -6, -8, -9 にはそれぞれ遺伝的に分化した菌株群が存在し, それらは各 AG のサブグループと一致する. (3) 菌糸融合頻度によって類別される AG-2 のサブグループは互いに遺伝的に異なり, その遺伝的な関係は異なる AG 間の違いほどに隔たっている. (4) AG-2-2 には遺伝的に分化した菌株群が存在し, それらは培養型の分化とよく一致する. (5) 菌糸融合の bridging 行動は, 必ずしも遺伝的な関係を示唆するものではない.

以上の知見を踏まえて, 菌糸融合による類別は現在次のように行われている. 最初に, 菌糸融合の観察を行い, 融合反応が C2/C3 あるいは C0 であるかを確認する. AG-2 以外の AG については, この最初の作業によってほとんどの場合, 菌群の決定が可能である. 続いて AG 内のサブグループの類別は, 培養型や病原性のほかに, Table 1 に示したいくつかの客観的な評価法 (Table 1) を用いて行われている. 一方, AG-2 のサブグループについては, 最初の菌糸融合の観察で, 融合頻度と共に融合の反応カテゴリーの確認を行う必要がある. 同一サブグループでは C2 反応が多く, C1 は少ない. 一方, 異なるサブグループ間では C1 反応が多く, 逆に C2 は少ない傾向を示す. これにより最初の基礎的な知見を得て, ついで Table 1 に示したさまざまな評価法を用いて最終的にサブグループの決定がなされている.

それでは次に, AG 毎にその類別の現況を紹介することにする. なお, ここではこれまでの研究結果に基づき AG-2 の各サブグループをそれぞれ独立した AG として, また AG-2-2 内の培養型をこの AG のサブグループとしてそれぞれ取り扱うことにする.

AG-1: AG-1 IA (sasakii type), AG-1 IB (web blight type), AG-1 IC (microsclerotial type) と最近記載された AG-1 ID⁹⁹⁾ の4つのサブグループからなる. これらのグループはいずれも菌糸融合頻度からは区別できないが,

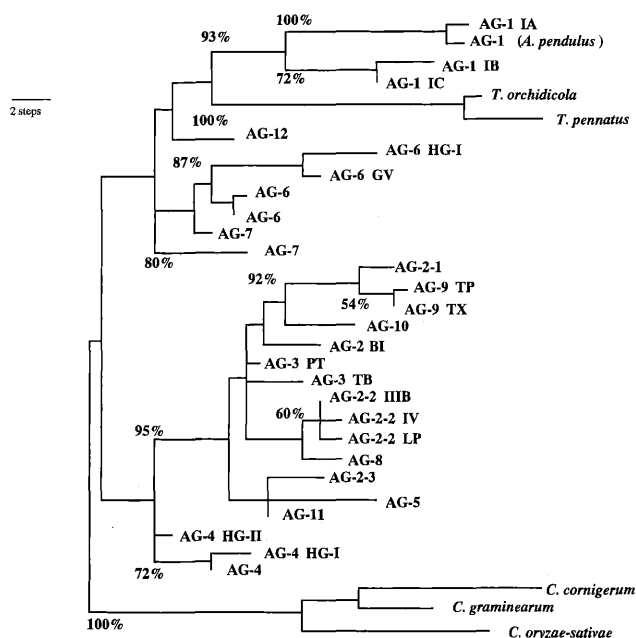


Fig. 5. Phylogenetic relationships in the *Rhizoctonia solani* complex based on the 18S and 28S rRNA gene sequences. The percentages on the branches represent the proportion of 1000 bootstrap replications.

培養型, 病原性, 菌核の形状から比較的容易に識別することができる. 現在は, これに DNA-DNA 分子交雑⁵⁵⁾, rDNA-ITS RFLP 解析^{65, 99)}, rDNA-ITS 塩基配列比較^{31, 57)} の手法を加味して類別が行われている. 脂肪酸組成の比較では, IC と ID は区別できるが⁹⁹⁾, IA と IB は区別することができない^{111, 114)}. 最近, 中米の地域などで発生したインゲンのくもの巢病 (web blight) の病原菌は, 培養型や rDNA-ITS RFLP 解析において既存のサブグループと異なることが示され³⁰⁾ (Godoy-Lutz 私信), 類別研究の進展が待たれる. 一方, *Rhizoctonia* 属菌には *Aquathanatephorus pendulus* と同定された菌が存在する¹¹⁸⁾. 不完全世代の形態は *R. solani* とは区別できないが, 完全世代の形態が異なるために新たな属の基に分類されたものである. 近年, レクチンの生化学的な研究や免疫学的比較⁴⁵⁾, また rDNA-ITS 塩基配列比較 (著者未発表) から, 本菌は AG-1 IA に属する可能性が示唆された. 完全世代の形態は形成条件により異なることが知られている²⁸⁾. *A. pendulus* の完全世代は加湿条件下で形成, 観察されており, 本菌の完全世代の形態については再検討が必要である.

AG-2-1: 菌糸融合の頻度だけでは類別が難しい菌群の一つである. 最近, この菌群の類別研究において混乱が見られた. オランダで発生したチューリップの bare patch 菌は, 菌糸融合頻度では明確に類別できないため, rDNA-ITS RFLP 解析やペクチンのアイソザイム比較などが行われ, AG-2-t として記載された^{105, 106)}. その後, rDNA-ITS 塩基配列比較が行われ, 本菌は AG-2-1 に属することが判明した¹⁸⁾. また, イタリアとフランスで発生したタバコの Crown rot 病原菌 (Nt-isolates) の類別でも同様の混乱があった. この菌はチアミン非要求性で, この点は非要求性である AG-2-1 と一致したが, AG-2-1 とは低い融合頻度 (しかし 融合反応はほとんど C2 を示す¹⁸⁾.) を示した. 一方, チアミン要求性である AG-2 BI と高い融合頻度 (しかしほとんど C1 である¹⁸⁾.) を示した⁸⁶⁾. このことから類別は困難を極めたが, 最終的に rDNA-ITS 塩基配列比較により AG-2-1 に属することが明らかにされた⁵⁹⁾. このようなことから本菌群の類別では, 菌糸融合頻度や rDNA-ITS の RFLP 解析のみでは誤った判断を下す可能性があり, 融合反応カテゴリーの観察¹⁸⁾, rDNA-ITS 塩基配列比較^{18, 103, 104)} や脂肪酸組成比較⁷²⁾ を行う必要がある. また PCR 診断^{18, 104)} も有効な手段の一つであると考える. 本菌群は, わが国ではアブラナ科低温性の系統群¹²²⁾ として知られている. しかし, 諸外国からの分離株には必ずしも低温性ではなく, また培養型においてもわが

国のものとは異なるものがある. サブグループの類別研究はまだ十分には行われていないが, 本菌群は遺伝的に多様な菌株からなるグループであることには間違いない.

AG-2-2: 3つのサブグループ, IIIB (sheath blight of mat rush), IV (root rot sugar beet), LP (large-patch on warm-season turfgrass)³⁸⁾ からなっている. これらのグループは菌糸融合頻度や反応カテゴリーでは区別することはできない. 一般に培養性質, 病原性や生態的性質^{4, 91, 122)} から区別できるが, 難しい場合も多い. したがって, 現在は, 脂肪酸組成比較^{72, 112)}, rDNA-ITS RFLP 解析^{38, 63)}, rDNA-ITS 塩基配列比較^{57, 103)}, PCR 診断^{18, 104)} などの手法を用いて類別が行われている. 本菌群は, これらの手法や菌糸融合頻度⁹¹⁾, 融合反応カテゴリー¹⁸⁾, チアミン要求性⁹¹⁾ などにより他の AG-2 と区別することができる.

AG-2-3: わが国の水田転換畑に発生したダイズの葉腐病を起こす菌群として最初に記載された⁸⁴⁾. チアミン要求性や病原性の違いおよび rDNA-ITS RFLP 解析⁴³⁾, rDNA-ITS 塩基配列比較¹⁸⁾ から, 他の AG-2 と区別することができる. PCR 診断¹⁸⁾ による類別も可能である. AG-2-1 とは高頻度で融合するが, ほとんど C1 反応を示すことがわかっている¹⁸⁾. 現在のところ海外での分布は知られていない.

AG-2-4: 最も新しい菌群である¹⁸⁾. 米国ジョージア州のトウモロコシやニンジンから分離された菌株群に対して設けられた¹⁸⁾. これまで AG-2-2 Corn と記載されていたものである¹¹²⁾. 菌糸融合の頻度は他の AG-2 とは著しく低く, また融合が認められてもいずれも融合反応カテゴリーは C1 を示すのが特徴である¹⁸⁾. また AG-10 と融合 (C1 反応) を行うことが知られている¹⁸⁾. 本菌群は, 菌糸融合頻度, 融合反応カテゴリー, rDNA-ITS 塩基配列比較および PCR 診断により他の AG-2 と区別することができる¹⁸⁾.

AG-2 BI: これまで AG-BI とされ, bridging group として最初に記載されたものである⁵⁰⁾. 前述したように融合反応カテゴリーの研究により菌群が改名された¹⁸⁾. 他の AG-2 の菌群とは菌糸融合頻度や融合反応カテゴリーにより基本的に区別することができる. しかし, AG-2-1 や AG-2-2 とは融合反応では区別が難しい場合があるので, rDNA-ITS 塩基配列比較および PCR 診断を行う必要がある¹⁸⁾. この菌群は AG-3 や AG-6 と菌糸融合を行うが⁵⁰⁾, この場合いずれも C1 反応を示すことがわかっている¹⁸⁾. 現在のところわが国以外での分布は知られていない.

AG-3: 現在 2つのサブグループ, AG-3 PT (Potato type) と AG-3 TB (Tabacco type) からなっている⁵⁸⁾.

これらは菌糸融合頻度では区別することはできない。本菌群はジャガイモの黒あざ病菌として知られ、*Rhizoctonia* 属の基準種はこの菌群に属する。これまで遺伝的に均質なグループであると考えられていた。しかし近年、南アフリカや米国において発生したタバコ斑点病 (*Rhizoctonia* leaf spot of tobacco) から AG-3 に属する菌株が分離された。これらの菌は培養型、病原性、脂肪酸組成の研究¹¹³⁾ や、DNA-DNA 分子交雑や rDNA-ITS 塩基配列比較の研究⁵⁸⁾ から、ジャガイモの黒あざ菌とは明らかに異なることが判明し、AG-3 TB として分類された⁵⁸⁾。この2つを識別する PCR 診断法⁵⁸⁾ が報告されている。わが国ではトマトおよびナスの病害からも AG-3 菌が報告されている^{24, 46)} が、これらの類別は不明である。

AG-4: 現在、3つのサブグループ: AG-4 HG-I (Homogeneous group-I)⁵¹⁾, AG-4 HG-II⁵¹⁾, AG-4 HG-III¹¹⁵⁾ からなる。これらは菌糸融合頻度からは区別することはできない。現在、培養型、病原性、脂肪酸組成の比較¹¹⁵⁾, DNA-DNA 分子交雑⁵¹⁾, rDNA RFLP 解析¹²¹⁾, rDNA-ITS 塩基配列比較^{8, 31, 57)} により類別されている。AG-4 HG-I と HG-III は気候的に温暖な地域に、また AG-4 HG-II は比較的冷涼な地域にそれぞれ分布する傾向が示されている^{8, 115)}。わが国では AG-4 HG-I は本州に、AG-4 HG-II は北海道に多く分布している (著者未発表)。現在のところ AG-4 HG-III の分布はわが国では知られていない。本菌群は特徴的な培養型 (菌糸幅、細胞核数、菌核不形成)、完全世代の形態 (sterigmata の長さ) と数) を有することから、*T. cucumeris* と区別して、*T. praticola* と分類されたことがある⁴⁷⁾ が、現在は *T. cucumeris* とされている¹¹⁷⁾。近年の rDNA による分子系統学的な研究³¹⁾ や表形法による研究⁸⁰⁾ によりやはり *T. cucumeris* とは明らかに異なるという結果が得られている。本菌群のサブグループの分類の取り扱いが問題として残されているが、この菌群は独立種として分類すべきであると考えられる。

AG-5: 現在のところサブグループの存在は知られていない。世界的に広く分布しているが、一般に寄生性が弱く、土壌から分離されることが多い⁹¹⁾。また、ランからも分離されている⁹¹⁾。土壌分離菌を遺伝学的に比較するような研究が、世界的にあまり行われていないために、サブグループが知られていないのかもしれない。本菌群は、菌糸融合においてこの群と bridging するものはこれまで知られていないので、菌糸融合のみで容易に類別することができる。

AG-6: 現在 AG-6 HG-I (Homogeneous group I) と AG-6 GV (Genetic variation) の2つのサブグループから

なっている⁵²⁾。これらは培養型や DNA-DNA 交雑法から区別できるが、菌糸融合頻度では区別することはできない^{50, 52)}。最初、わが国の未耕地土壌から分離され、腐生性の強い菌として記載された⁴⁹⁾。しかしその後、米国⁷⁶⁾、南アフリカ⁷⁷⁾、タンザニア⁷⁷⁾ から寄生性を示す本菌群菌株が分離されている。近年、小麦の Crater disease を起こす本菌群菌株が分離され、これらは AG-1 や AG-4 と融合する (いずれも C1 である) bridging 菌であることが知られている⁷⁷⁾。また、この病原菌は既存のサブグループとは異なる培養型を有し⁷⁷⁾、さらに遺伝的な比較が必要である。本菌群は興味深いことに *Ceratobasidium* 属の菌群 AG-F と融合することが知られている¹²⁷⁾ が、現在はそれ以上のことは何もわかっていない。しかし、rDNA の系統解析では両群は近縁な関係にあることが示唆されており³¹⁾、興味深い。

AG-7: わが国のダイコン栽培跡地から分離され菌に対して最初に記載された菌群である³⁶⁾。わが国の分離株は比較的病原性が弱いとされたが、その後、台湾⁶⁷⁾、インドネシア⁸³⁾、米国のアーカンサス州やインディアナ州⁵⁾ からは寄生性をもつ本菌群菌株が分離されている。本菌群の中には、AG-4 と培養型において非常に類似するものがある⁵⁾ が、菌糸融合の観察を行えば誤った類別をすることはないと考えられる。現在、脂肪酸組成の比較から地理的変異を示すものがあることが報告されており⁶⁾、さらに DNA レベルからの比較研究が待たれる。

AG-8: 南オーストラリアとニューサウスウェールズで発生した小麦の bare patch の病原菌に対して最初記載された菌群である^{85, 101)}。その後、英国⁸²⁾、および米国の太平洋側北西部⁹²⁾ からも本菌群菌株の分離が報告された。現在のところわが国での分離はまだない。本菌群も bridging group の一つであるが、その融合はいずれも C1 であることが知られている (Carling, 私信)。オーストラリアの研究者^{20, 69-71)} が中心となりペクチンのアイソザイムパターン比較が試みられ、これまでに5つの Zymogram Groups {ZG1-1, ZG1-2, ZG1-3, ZG1-4, ZG1-5 (これは最初 ZG2 とされていた)} が報告されている (Table 1)。アイソザイム比較法は個体群構造の研究⁷¹⁾ に応用されているが、その他に関しては ZG の生物学的な意味は不明である。現在のところ ZG 間において rDNA-ITS 塩基配列の違いは認められていない (著者未発表)。

AG-9: 現在、AG-9 TX (Thiamine auxotrophic) と AG-9 TP (Thiamine prototrophic) の2つのサブグループからなっている¹¹⁾。これらは菌糸融合頻度では区別できないが、チアミン要求性、DNA-DNA 分子交雑から区別する

ことができる^{11,13)}。同一 AG 内にチアミン要求性において異なるものが存在するのは、現在のところこの菌群だけである。最初、米国アラスカ州の畑作物や土壌から分離された¹¹⁾が、その後カナダ¹²⁵⁾や米国オレゴン州⁹²⁾にも分布することが示されている。わが国での分離は現在のところまだ知られていない。

AG-10: 米国のアイダホ州, オレゴン州, ワシントン州の小麦や大麦およびそれらの根圏土壌から分離された菌に対して設けられた菌群である⁹²⁾。その後, オーストラリアからも分離されている⁷¹⁾。本菌群は bridging group の 1 つであり, AG-2-4 と C1 反応を示すことが知られている¹⁸⁾。わが国での分離例はまだない。

AG-11: 西オーストラリアのルーピンや小麦から, また米国アーカンサス州のイネや大豆から分離された菌に対して設けられた菌群で¹⁴⁾, 多犯性である。完全世代は *T. cucumeris* であることが確認されている。本菌群は, AG-2-1, AG-2 BI, および AG-8 とともに菌糸融合を行う bridging group の一つであるが, いずれも反応は C1 であることが知られている¹⁴⁾。わが国での分離報告はない。

AG-12: オーストラリアのラン科植物 (*Pterostylis acuminata*) および腐葉土から分離された菌に対して記載された菌群である¹⁷⁾。ラン科植物の菌根からは *T. cucumeris* とは異なるいくつかの種が分離されている¹²⁸⁾が, 現在のところ本菌群の完全世代はまだ観察されていない。

AG-13: 最近記載された菌群である。米国の綿花の根部から分離された菌に対して設けられた¹⁶⁾。綿花の胚軸や根に寄生性を示す。脂肪酸組成の比較や rDNA-ITS 塩基配列比較から, 明らかに他の菌群と異なることがわかっている。

VI. *Ceratobasidium* 属菌および *Waitea* 属菌の分類

1. *Ceratobasidium* 属菌の分類

本属菌は, 菌糸細胞が 2 核 (まれに単核ないし 3 核もある) であり, 菌糸幅が狭い (およそ 4-7 μm) という形態的特徴を有する。植物病原菌のほかに腐生性のものも多く含まれている。その種類も多く, また形態的にも区別が難しいことから, 本属菌においても菌糸融合による類別研究が行われている。

わが国と北米の分離菌株において, それぞれ独立して菌糸融合による類別研究が行われた。わが国では 17 の菌群 (AG-A から AG-S, なお AG-J と AG-M についてはその後カスガイ連結を有することが判明したのでここから除外された。)^{89, 90, 95, 107)} が記載され, 北米では 7 の菌群

(CAG-1 から CAG-7)¹⁰⁾ が報告された。その後, 両国の菌群間で異同が調べられ, 現在 *Ceratobasidium* の菌糸融合群は Table 2 のようにまとめられている。

これらの菌群について rDNA RFLP 解析¹²⁰⁾, rDNA-ITS RFLP 解析²¹⁾ やアイソザイム解析²³⁾ により遺伝的な関係が調べられ, *R. solani* と同様に, 本属菌の各 AG も明らかに遺伝的に異なることが確かめられている。

AG-I と AG-N 以外の菌群については完全世代の形態が研究され, ほとんどの担子器は *Ceratobasidium* 型の球形～亜球形を示すことが観察されている。しかしながら *C. cornigerum* と分類同定されたものもあるが, 多くの AG では分類が難しく, 種の同定が保留されている^{90, 107)}。

AG-B については, 培養型や菌糸融合頻度から, さらに AG-Ba, AG-Bb, AG-Bo のサブグループが設けられている⁸⁹⁾。本属の類別においてもサブグループの概念を含む分類体系となっている。これらのサブグループは rDNA-ITS RFLP 解析やアイソザイム解析により明らかに異なることが示されている^{21, 23)}。また, 完全世代の形態観察から Ba, Bb, Bo は, それぞれ *C. setariae*, *C. oryzae-sativae*, *C. cornigerum* として分類されている^{33, 96)}。一方, Ba と Bb の完全世代についてはそれぞれ *C. oryzae-sativae*, *C. setariae* とする報告もある⁹⁶⁾。いずれにしろ AG-B のサブグループとされるものはそれぞれ別種に相当することになると, AG-B の菌群は分類学上のどの位置に相当するものなのか興味が持たれる。

最近, rDNA の ITS と 28S の塩基配列データから *Ceratobasidium* 属菌の系統関係が調べられた³¹⁾。その結果, AG-A と AG-Bo; AG-Ba と AG-Bb; AG-D と CAG-1; AG-F と CAG-5; AG-L と AG-O はそれぞれ単系統群であることが示された。また, CAG-3, -4, -5, -6, -7, AG-F は他の *Ceratobasidium* とよりも, むしろ *Thanatephorus* とより系統的に近いことが示された。

近年, *Ceratobasidium* 型の完全世代の形態を有し, 核数が 1 個からなる菌が分離されている^{34, 35)}。この菌での系統解析が待たれるが, いずれにしても *Ceratobasidium* 属菌は *R. solani* 以上に系統的に多様な個体群からなる集団であると考えられる。

2. *Waitea* 属菌の分類

W. circinata には *Chrysorhiza oryzae* と *C. zeae* の不完全世代に属する 2 種がある。前者はイネ赤色菌核病菌として, 後者はイネやアワの褐色小粒菌核病菌として知られている。いずれの菌も多核細胞で, 菌そうは淡黄褐色, 桃色あるいは赤褐色を呈し, 特徴のある桃色から赤褐色の球状の菌核を形成する。本属菌でも菌糸融合による類別が行わ

Table 2. List of anastomosis groups in *Ceratobasidium* spp., with information about rDNA RFLP patterns, isozyme patterns, anamorphs, and teleomorphs

AG ^{a)}	CAG ^{b)}	Group based on rDNA RFLP pattern ^{c)}	Fragment size (kb) of 25 S rDNA ^{c)}	Group base on isozyme analysis ^{d)}	Anamorphs	Teleomorphs
AG-A	CAG 2	VII	1.4	III, IV	<i>Ceratorhiza candida</i> , <i>C. fragariae</i>	<i>Ceratobasidium cornigerum</i>
AG-Ba		III	1.8	IIb	<i>C. fumigata</i> ^{e)}	<i>C. setariae</i> ^{e)}
AG-Bb		V	1.4	IV	<i>C. oryzae-sativae</i> ^{e, f)}	<i>C. oryzae-sativae</i> ^{e)} , <i>C. setariae</i> ^{f)}
AG-Bo		VII	1.4	IIb, III, IV		<i>C. cornigerum</i>
(others)						
AG-C		I	1.4/1.8	I, IV	<i>C. globularis</i>	<i>C. cornigerum</i>
AG-D	CAG 1	II	1.4/1.8	IIa, IIb, IV	<i>C. cerealis</i>	<i>C. graminearum</i>
AG-E	CAG 3, CAG 6	VII	1.4	IIa, IIb	<i>C. muneratii</i>	<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-F	CAG 4	I, VII	1.4, 1.4/1.8	IIb		<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-G		IV	1.4	I	<i>C. fragariae</i>	<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-H		I	1.4/1.8			<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-I		I	1.4/1.8	IIb	<i>C. fragariae</i>	Unknown
AG-K		VII	1.4	III, IV		<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-L		VII	1.4			<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-N						Unknown
AG-O		VII	1.4	I, IIb		<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-P						<i>C. cornigerum</i>
AG-Q		VI	1.4			<i>C. cornigerum</i>
AG-R	CAG 5	I	1.4/1.8	IIb		<i>Ceratobasidium</i> sp.
AG-S	CAG 7	VII	1.4			<i>Ceratobasidium</i> sp.

a) Ogoshi *et al.*^{89, 90)}, Oniki *et al.*⁹⁵⁾, Sneh *et al.*¹⁰⁷⁾b) Burpee *et al.*¹⁰⁾c) Cubeta *et al.*²¹⁾d) Damaj *et al.*²³⁾e) Gunnell and Webster³³⁾f) Oniki *et al.*⁹⁶⁾

れており、現在2つの菌群が記載されている⁹⁴⁾。菌糸融合の有無と頻度により、WAG-O (Waitea Anastomosis Group-Oryzae) と WAG-Z (Waitea Anastomosis Group-Zeae) に類別されている。同一菌群内の菌株間では高い頻度で融合が起きるが、異菌群間では菌株の組み合わせによっては菌糸融合が起こることが観察されている。現在、本属菌ではほとんど遺伝学的な研究はなされていない。

VII. *R. solani* の菌糸融合群による類別法の意味

R. solani は種複合体 (species complex) であるといわれる。それではその「種」に相当するものは AG なのか、サブグループなのか。それともそれ以外のものなのか。これは菌糸融合による類別の意味を考える上で、常に発せられてきた質問である。

DNA 分子形質を用いたこれまでの研究は、AG あるいはサブグループは遺伝的に明らかに独立した個体群、つまり種であることを強く示唆している^{54, 55, 121)}。このような根拠に基づき、生越⁹¹⁾ は、*R. solani* の AG 内のサブグ

ループを intraspecific group (ISG) とよぶことを提唱した。しかし、AG は分類学的な種として正式にはまだ認知されていないなどの理由により、その後この用語は取り下げられた⁹³⁾。確かに、*R. solani* のすべての AG を形態的特徴のもとで区別することはできない。糸状菌の種の概念は、依然として形態の不連続性によって認識される、伝統的な形態的種概念 (morphological species concept) に基づいているのである。

「種」をどのように認識すればよいのか。このことは、どのような目的で種を認識するのかが異なってくると思われる。したがって、ここでは2つの立場から、つまり識別のためという観点と生物進化の単位のためという観点から、それぞれ種を考えることにしたい。

あくまでも生物の識別のために種を認識するのであれば、当然ながら外部形態や生理的特徴が重要なものとなるであろう。この点については本菌の場合は、菌糸融合という生理的形質が最も有効であり、かつ実用的なものであると考えられる。したがって、識別のためという目的ならば

この形質によって認識される AG こそが、種であるとなすことができるであろう。現在、植物病名目録の書籍において本菌の病害の部分には AG の記載がなされていないものが多い。識別という観点からすればやはり AG は明記すべきであると考えられる。

一方、種を生物の進化の単位として認識するのであれば、まず一番に生殖的隔離の有無を認識することが重要であろう。担子菌類では *Intersterility group* が生物学的種 (biological species) として認知されている。*R. solani* の場合、菌糸融合が起きなければ遺伝的要素の移行が起きないと仮定するならば、確かに各 AG あるいはサブグループは少なくとも潜在的な遺伝的交流集団であると考えられる。しかし、本菌の自然分離株は通常、多核体 (coenocyte) であり、カスガイ連結を形成しないなどの理由から交配に関する研究は非常に遅れている。また実際に遺伝的交流を証明するのは難しいのも事実である。生物学的種という概念は一般に最も広く受け入れられているものであるが、動物と違い植物ではそのままあてはめられないことが多いのである。

近年、分子系統学的種概念 (molecular phylogenetic species concept) が提唱されている¹⁹⁾。この概念では単系統群を種として認めている。単系統群とは祖先を共有する系統群で、種に個体群の歴史における単系統性を要求する考えである。この概念を援用するならば、前述した分子系統学的知見から少なくとも AG-1, AG-4, AG-6, AG-7 および AG-12 はそれぞれ独立した種として認識することができるであろう。

他にもさまざまな進化の単位としての種概念が知られている。しかし、ここではこれ以上一義的な概念に囚われずに、多元的な基準から種を捉えることにしたい。生物学的な意味で種をどのようにして理解するかという問題は、対象とする生物の種分化の様式と切り離して考えることはできない⁵⁶⁾。そこで *R. solani* はどのように分化しているのかという総合的な観点から種を考えてみることにする。元来、本菌は森林、草原などの未耕地土壌に生存していたものがそのまま畑地化した土壌に侵入した、いわば土着の菌であるといわれている。生活の場が畑地へと変化することにより、それぞれの生態的地位に適応し、分化が生じたものと推測することができる。その分化の要因として、一つは病原性であり、菌のもつ生育温度反応の違いであり、また土質なども考えられる。一般に、本菌は多犯性の菌であると考えられているが、AG やサブグループというレベルで見た場合、必ずしもそうとは言えないところがある。実際に、同一圃場に異なる数種の AG やサブグループが

存在する場合、季節の違いにより活動するものが異なることや、ある作物の病害発生に関与するものが時期により異なることが知られている^{91, 123)}。このことはそれぞれの AG やサブグループの生活の場は、寄主選択性および発病や生存に必要な生育温度反応の違いなどの生物学的な属性によってその条件を異にし、自然条件がこれらの個体群分化を生じさせる選択的機構の一つの場面を担っていることを示唆している。これはまた生態的隔離が各 AG やサブグループにおいて起きていることを推測させる。同一 AG 内にサブグループの中間的な性質をもつ菌、つまり雑種に相当する菌が現在のところ発見されていないのは、このような隔離機構がはたらいっているためであるかもしれない。以上のように考えると、*R. solani* の現実的生態的地位 (realized niche) を占める実体は、少なくともサブグループ (サブグループの知られていないものは AG) であり、それらこそが種に該当するものであると結論することができる。

今後は、遺伝子解析技術の応用により種分化の研究は、記述の段階から機構を解明する段階へ発展することが考えられる。種分化機構に関する研究の進展によって *R. solani* の菌糸融合による類別群とは何かという問題に対し、現在より一層明快に答を提供することができるようになることを期待したい。

VIII. おわりに

以上、*Rhizoctonia* 属菌の分類学的研究の動向について、そして *R. solani* の菌糸融合による類別の現状を中心に紹介した。また、この類別法は他の *Rhizoctonia* 属菌にも採用されており、その状況についても簡単に触れた。

分類学は、多様性を認識するための学問であるといわれる。まさに、*R. solani* の分類は、本菌種を構成するメンバーの多様性とユニークさをどのようにして認識していくかの作業であった。現在、その認識作業は菌糸融合の有無を基礎として、それに分子分類学のさまざまな研究手法を組み合わせた形で行われている。菌糸融合の類別法が導入されてから、AG の新たな発見がいくつか報告されたが、それ以上にサブグループの発見が多くなされている。それは分子生物学的な技法の発展と無縁ではないであろう。分類学も時代の落とし子なのである。これから分子形質の情報はこの類別研究のサブグループという概念において益々大きな比重を占め、結果としてサブグループの記載は今後もさらに増えていくものと考えられる。

しかしながら、ここで確認しておきたいのは、この類別において菌糸融合の観察がまず行われていなければ、

DNA レベルからの知見の存在は危ういという点である。つまり、菌糸融合の現象というフィルターを最初に通すことで、はじめて分子形質のもつ情報にいろいろな発見があることを忘れてはならない。菌糸融合群とサブグループを同時に認識し、区別できる手法が開発されるまで、当分はこのような手順で類別作業が行われていくものと考えられる。

最後に AG の表記の仕方について、細かな点であるが触れてみたい。論文の中では、たとえばハイフンのない「AG 1」と、ハイフンのある「AG-1」の 2 種類が見られる。これはこの類別法を最初に報告した 2 つの論文で、それぞれこのような表記がなされていたことに起因していると考えられる。最近発表された *R. solani* に関する書籍や論文の計 100 件において、この表記の仕方を調査したところ、ハイフンのない前者の表記のものが 33%、ハイフンのある後者のものが 67% であった。またサブグループの記載でも、たとえば「AG 1-IA」と「AG-1 IA」などさまざまなものがあり、この表記でもしばしば不統一がみられる。本稿では、菌糸融合による類別法は AG とサブグループという互いに異なる概念を含むものであるという観点から、「AG-1 IA」という AG とサブグループとを離れた表記法を採用した。いずれにしろ、今後 AG とサブグループの併記の表記の仕方に統一したものが必要と考える。

同様な表記の違いは、*Ceratobasidium* 属菌の場合にも認められる。たとえば「AG-A」と「CAG2」は同一菌群である。こちらの場合は、菌群の表記のみならず数字の不一致もあるので改善が強く望まれる。

引用文献

- Adams, Jr. G.C. and Butler, E.E. (1979). Serological relationships among anastomosis groups of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 69: 629-633.
- Andersen, T.F. and Stalpers, J.A. (1994). A check-list of *Rhizoctonia* epithets. *Mycotaxon* 51: 437-457.
- Andersen, T.F. (1996). A comparative taxonomic study of *Rhizoctonia* sensu lato employing morphological, ultrastructural and molecular methods. *Mycol. Res.* 100: 1117-1128.
- Aoyagi, T., Kageyama, K. and Hyakumachi, M. (1998). Characterization and survival of *Rhizoctonia solani* AG2-2 LP associated with large patch disease of zoysia grass. *Plant Dis.* 82: 857-863.
- Baird, R.E., Carling, D.E. and Mullinix, B.G. (1996). Characterization and comparison of isolates of *Rhizoctonia solani* AG-7 from Arkansas, Indiana, and Japan, and select AG-4 isolates. *Plant Dis.* 80: 1421-1424.
- Baird, R.E., Gitaitis, R.D., Carling, D.E., Baird, S.M., Alt, P.J. and Mullinix, B.G. (2000). Determination of whole-cell fatty acid profiles for the characterization and differentiation of isolates of *Rhizoctonia solani* AG-4 and AG-7. *Plant Dis.* 84: 785-788.
- Boidin, J., Mugnier, J. and Canales, R. (1998). Taxonomie moleculaire des Aphyllphorales. *Mycotaxon* 66: 445-491.
- Boysen, M., Borja, M., del Moral, C., Salazar, O. and Rubio, V. (1996). Identification at strain level of *Rhizoctonia solani* AG4 isolates by direct sequence of asymmetric PCR products of the ITS regions. *Curr. Genet.* 29: 174-181.
- Bruns, T.D., Vilgalys, R., Barns, S.M., Gonzalez, D., Hibbett, D.S., Lane, D.J., Simon, L., Stickel, S., Szaro, T. M., Weisburg, W.G. and Sogin, M.L. (1992). Evolutionary relationships within the fungi: Analyses of nuclear small subunit rRNA sequences. *Molec. Phylog. Evol.* 1: 231-241.
- Burpee, L.L., Sanders, P.L., Cole, H., Jr. and Sherwood, R.T. (1980). Anastomosis groups among isolates of *Ceratobasidium cornigerum* and related fungi. *Mycologia* 72: 689-701.
- Carling, D.E., Leiner, R.H. and Kebler, K.M. (1987). Characterization of a new anastomosis group (AG-9) of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 77: 1609-1612.
- Carling, D.E., Kuninaga, S. and Leiner, R.H. (1988). Relatedness within and among intraspecific groups of *Rhizoctonia solani*: A comparison of grouping by anastomosis and DNA hybridization. *Phytoparasitica* 16: 209-210.
- Carling, D.E. and Kuninaga, S. (1990). DNA base sequence homology in *Rhizoctonia solani* Kühn: Inter- and intragroup relatedness of anastomosis group-9. *Phytopathology* 80: 1362-1364.
- Carling, D.E., Rothrock, C.S., MacNish, G.C., Sweetingham, M.W., Brainard, K.A. and Winters, S.W. (1994). Characterization of anastomosis group 11 (AG-11) of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 84: 1387-1393.
- Carling, D.E. (1996). Grouping in *Rhizoctonia solani* by hyphal anastomosis reaction. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 37-47, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Carling, D.E., Baird, R.E., Kuninaga, S. and Gitaitis, R.D. (1999). Characterization of anastomosis group (AG) 13 of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 89: S11 (Abstr.).
- Carling, D.E., Pope, E.J., Brainard, K.A. and Carter, D.A. (1999). Characterization of mycorrhizal isolates of *Rhizoctonia solani* from an orchid, including AG-12, a new anastomosis group. *Phytopathology* 89: 942-946.
- Carling, D.E., Kuninaga, S. and Brainard, K.A. (2002). Hyphal anastomosis reactions, and rDNA-ITS sequences and virulence levels among subsets of *Rhizoctonia solani* anastomosis group-2 (AG-2) and AG-BI. *Phytopathology*

- 92: 43–50.
19. Cracraft, J. (1990). Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In Speciation and its consequences. (Otte, D. and Endler, J.A., eds.). pp. 28–59, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
 20. Cruickshank, R.H. (1990). Pectic zymograms as criteria in taxonomy of *Rhizoctonia*. Mycol. Res. 94: 938–946.
 21. Cubeta, M.A., Echandi, E., Abernethy, T. and Vilgalys, R. (1991). Characterization of anastomosis groups of binucleate *Rhizoctonia* species using restriction analysis of an amplified ribosomal RNA gene. Phytopathology 81: 1395–1400.
 22. Cubeta, M.A., Vilgalys, R. and Gonzalez, D. (1996). Molecular analysis of ribosomal RNA gene in *Rhizoctonia* fungi. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 81–86, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
 23. Damaj, M., Jabaji-Hare, H. and Charest, P.-M. (1993). Isozyme variation and genetic relatedness in binucleate *Rhizoctonia* species. Phytopathology 83: 864–871.
 24. 伊達寛敬・岡本康博・鬼木正臣 (1984). *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk によるトマト葉腐病 (新称) について. 近畿中国農研 76: 12–16.
 25. De Candolle, A.P. (1815). Mémoire sur les rhizoctones, nouveau genre de champignons qui attaque les racines, des plantes et en particulier cell de la luzerne cultivée. Mémi. Mus. d'Hist. Nat. 2: 209–216.
 26. Duggar, M. (1915). *Rhizoctonia crocorum* (pers) DC. and *R. solani* Kühn (*Corticium vagum* B. & C.) with notes on other species. Ann. Missouri Bot. Garden 2: 403–458.
 27. Exner, B. (1953). Comparative studies of four *Rhizoctonia* occurring in Louisiana. Mycologia 45: 698–719.
 28. Flentje, N.T. (1956). Studies on *Pellicularia filamentosa* (Pat.) Rogers. I. Formation of the perfect stage. Trans. Brit. Mycol. Soc. 39: 343–356.
 29. Flentje, N.T. and Stretton, H.M. (1964). Mechanisms of variation in *Thanatephorus cucumeris* and *T. praticolus*. Aust. J. Biol. Sci. 17: 686–704.
 30. Godoy-Lutz, G., Arias, J., Steadman, J.R. and Eskridge, K.M. (1996). Role of natural seed infection by the web blight pathogen in common bean seed damage, seedling emergence, and early disease development. Plant Dis. 80: 887–890.
 31. Gonzalez, D., Carling, D.E., Kuninaga, S., Vilgalys, R. and Cubeta, M.A. (2001). Ribosomal DNA systematics of *Ceratobasidium* and *Thanatephorus* with *Rhizoctonia* anamorphs. Mycologia 93: 1138–1150.
 32. Gottschalk, M. and Blanz, P.A. (1985). Untersuchungen an 5S ribosomalen Ribonucleinsäuren als Beitrag zur Klärung von Systematik und Phylogenie der Basidiomyceten. Zeitschrift für Mykologie 51: 205–243.
 33. Gunnell, P.S. and Webster, R.K. (1987). *Ceratobasidium oryzae-sativae* sp. Nov., the teleomorph of *Rhizoctonia oryzae-sativae* and *Ceratobasidium setariae* com nov., the probable teleomorph of *Rhizoctonia fumigata* comb nov. Mycologia 79: 731–736.
 34. Hall, G. (1986). A species of *Rhizoctonia* with uninucleate hyphae isolated from roots of winter wheat. Trans. Br. Mycol. Soc. 87: 466–471.
 35. Hietala, A.M., Sen, R. and Lilja, A. (1994). Anamorphic and teleomorphic characteristics of a uninucleate *Rhizoctonia* sp. Isolated from the roots of nursery grown conifer seedlings. Mycol. Res. 98: 1044–1050.
 36. 本間義久・山下洋子・石井正義 (1983). ダイコン畑から分離した *Rhizoctonia solani* Kühn の新しい菌糸融合群 (第 7 群). 日植病報 49: 184–190.
 37. Houston, B.R. (1945). Cultural types and pathogenicity of isolates of *Corticium solani* Kühn. Phytopathology 35: 371–393.
 38. Hyakumachi, M., Mushika, T., Ogiso, Y., Toda, T., Kageyama, K. and Tsuge, T. (1998). Characterization of a new cultural type (LP) of *Rhizoctonia solani* AG2-2 isolated from warm-season turfgrasses, and its genetic differentiation from other cultural types. Plant Pathology 47: 1–9.
 39. Jabaji-Hare S.H., Meller, Y., Gill, S. and Charest, P.M. (1990). Investigation of genetic relatedness among anastomosis groups of *Rhizoctonia solani* using cloned DNA probes. Can. J. Pl. Pathol. 12: 393–404.
 40. Jabaji-Hare S. (1996). Biochemical methods. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 65–71, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
 41. Johanson, T., Turner, H.C., McKay, G.J. and Brown, A.E. (1998). A PCR-based method to distinguish fungi of the rice sheath-blight complex, *Rhizoctonia solani*, *R. oryzae* and *R. oryzae-sativae*. FEMS Microbiol. Lett. 162: 289–294.
 42. Julian, M.C., Debets, F. and Keijer, J. (1996). Independence of sexual and vegetative incompatibility mechanisms of *Thanatephorus cucumeris* (*Rhizoctonia solani*) anastomosis group 1. Phytopathology 86 566–574.
 43. Kanematsu, S. and Naito, S. (1995). Genetic characterization of *Rhizoctonia solani* AG-2-3 by analyzing restriction fragment length polymorphisms of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 61: 18–21.
 44. Keijer, J., Houterman, P.M., Dulleman, A.M. and Korsman, M.G. (1996). Heterogeneity in electrophoretic karyotype within and between anastomosis groups of *Rhizoctonia solani*. Mycol. Res. 100: 789–797.
 45. Kellens, J.C. and Peumans, W.J. (1991). Biochemical and serological comparison of lectins from different anastomosis groups of *Rhizoctonia solani*. Mycol. Res. 95: 1235–1241.
 46. 小玉孝司・堀本圭一・生越 明 (1982). *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk (*Rhizoctonia solani*) AG-3 によるナス褐色斑点病 (新称). 日植病報 48: 356–357. (講要).

47. Kotila, J.E. (1929). A study of a new spore-forming *Rhizoctonia*, *Corticium praticola*. *Phytopathology* 19: 1059-1099.
48. Kühn, J.G. (1858). Die Krankheiten der Kulturegewächse, ihre Ursachen und ihre Verhütung. Gustav Bosselmann, Berlin.
49. 国永史朗・横沢菱三・生越 明 (1978). 未耕地土壌から分離される *Rhizoctonia solani* Kühn の菌糸融合による類別. 日植病報 44: 591-598.
50. 国永史朗・横沢菱三・生越 明 (1979). *Rhizoctonia solani* Kühn の菌糸融合群第6群とBI群の諸性質. 日植病報 45: 207-214.
51. Kuninaga, S. and Yokosawa, R. (1984). DNA base sequence homology in *Rhizoctonia solani* Kühn. IV. Genetic relatedness within AG-4. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 50: 322-330.
52. Kuninaga, S. and Yokosawa, R. (1984). DNA base sequence homology in *Rhizoctonia solani* Kühn. V. Genetic relatedness within AG-6. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 50: 346-352.
53. Kuninaga, S. and Yokosawa, R. (1985). DNA base sequence homology in *Rhizoctonia solani* Kühn. VI. Genetic relatedness among seven anastomosis groups. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 51: 127-132.
54. 国永史朗 (1986). *Rhizoctonia solani* の理化学的性質による類別. 植物防疫 40: 137-142.
55. Kuninaga, S. (1996). DNA base sequence complementary analyses. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 73-80, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
56. 国永史朗 (1997). *Rhizoctonia solani* における進化と適応. 土と微生物 50: 5-12.
57. Kuninaga, S., Natsuaki, T., Takeuchi, T. and Yokosawa, R. (1997). Sequence variation of the rDNA ITS regions within and between anastomosis groups in *Rhizoctonia solani*. *Curr. Genet.* 32: 237-247.
58. Kuninaga, S., Carling D.E., Takeuchi, T. and Yokosawa, R. (2000). Comparison of rDNA-ITS sequences between potato and tobacco strains in *Rhizoctonia solani* AG-3. *J. Gen. Plant Pathol.* 66: 2-11.
59. Kuninaga, S., Nicoletti, R., Lahoz, E. and Naito, S. (2000). Ascription of Nt-isolates of *Rhizoctonia solani* to anastomosis group 2-1 (AG-2-1) on account of rDNA-ITS sequence similarity. *J. Plant Pathol.* 82: 61-64.
60. 国永史朗・横沢菱三 (2001). 18S および 28S リボソーム RNA 遺伝子解析に基づく *Rhizoctonia solani* 菌糸融合群間の系統関係. 日植病報 67: 162-163. (講要)
61. Laroche, J.P., Jabaji-Hare, S.H. and Charest, P.-M. (1992). Differentiation of two anastomosis groups of *Rhizoctonia solani* by isozyme analysis. *Phytopathology* 82: 1387-1393.
62. Liu, Z.L., Nickrent, D.L. and Sinclair, J.B. (1990). Genetic relationships among isolates of *Rhizoctonia solani* anastomosis groups-2 based on isozyme analysis. *Can. J. Plant Pathol.* 12: 376-382.
63. Liu, Z.L. and Sinclair, J.B. (1992). Genetic diversity of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 2. *Phytopathology* 82: 778-787.
64. Liu, Z.L., Domier, L.L. and Sinclair, J.B. (1993). ISG-specific ribosomal DNA polymorphism of the *Rhizoctonia solani* species complex. *Mycologia* 85: 795-800.
65. Liu, Z.L. and Sinclair, J.B. (1993). Differentiation of intraspecific groups within anastomosis group 1 of *Rhizoctonia solani* using ribosomal DNA internal transcribed spacer and isozyme comparisons. *Can. J. Plant Pathol.* 15: 272-280.
66. Liu, Z.L., Domier, L.L. and Sinclair, J.B. (1995). Polymorphism of genes coding for nuclear 18S rRNA indicates genetic distinctiveness of anastomosis group 10 from other groups in the *Rhizoctonia solani* species complex. *App. Env. Microb.* 61: 2659-2664.
67. Lo, C.T., Tu, C.C. and Tsai, W.H. (1990). Anastomosis groups and pathogenicity of *Rhizoctonia* spp. from carnation. *Plant Prot. Bull. (Taiwan)* 32: 158-161.
68. Luttrell, E.S. (1962). *Rhizoctonia* blight of tall fescue grass. *Plant Dis. Reptr.* 46: 661-664.
69. MacNish, G.C., Carling, D.E. and Brainard, K.A. (1993). Characterization of *Rhizoctonia solani* AG-8 from bare patches by pectic isozyme (zymogram) and anastomosis techniques. *Phytopathology* 83: 922-927.
70. MacNish, G.C. and Sweetingham, M.W. (1993). Evidence of stability of pectic zymogram groups within *Rhizoctonia solani* AG-8. *Mycol. Res.* 97: 1056-1058.
71. MacNish, G.C., Carling, D.E., Sweetingham, M.W. and Brainard, K.A. (1994). Anastomosis group (AG) affinity of pectic isozyme (zymogram) groups (ZG) of *Rhizoctonia solani* from the Western Australian cereal-belt. *Mycol. Res.* 98: 1369-1375.
72. Matsumoto, M. and Matsuyama, N. (1999). Grouping of isolates in AG 2 of *Rhizoctonia solani* by total cellular fatty acid analysis. *Mycoscience* 40: 35-39.
73. Matsumoto, T., Yamamoto, W., and Hirane, S. (1932). Physiology and parasitology of the fungi generally referred to as *Hypochnus sasakii* Shirai. I. Differentiation of the strains by means of hyphal fusion and culture in differential media. *J. Soc. Trop. Agric.* 4: 370-388.
74. Matsuyama, N., Moromizato, Z., Ogoshi, A. and Wakimoto, S. (1978). Grouping *Rhizoctonia solani* Kühn with non-specific esterase zymograms. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 44: 652-658.
75. Mazzola, M., Wong, O.T. and Cook, R.J. (1996). Virulence of *Rhizoctonia oryzae* and *R. solani* AG-8 on wheat and detection of *R. oryzae* in plant tissue by PCR. *Phytopathology* 86: 354-360.
76. Mazzola, M. (1997). Identification and pathogenicity of *Rhizoctonia* spp. Isolates from apple roots and orchard soils. *Phytopathology* 87: 582-587.
77. Meyer, L., Wehner, F.C., Nel, L.H. and Carling, D.E. (1998). Characterization of the crater disease strain of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 88: 366-371.
78. Moore, R.T. (1987). The genera of *Rhizoctonia*-like fungi: *Ascorhizoctonia*, *Ceratorhiza* gen. nov., *Epulorhiza*

- gen. nov., *Moniliopsis*, and *Rhizoctonia*. Mycotaxon 29: 91-99.
79. Moore, R.T. (1996). The dolipore/parenthesome septum in modern taxonomy. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 13-35, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
 80. Mordue J.E.M., Currah, R.S. and Bridge, P.D. (1989). An integrated approach to *Rhizoctonia*: Cultural, biological and numerical techniques. Myco. Res. 92: 78-90.
 81. Muller, W. H., Stalpers, J. A., Van Aelst, A. C., Van der Krift, T. P. and Boekhout, T. (1998). Field emission gun-scanning electron microscopy of septal pore caps of selected species in the *Rhizoctonia* s.l. complex. Mycologia 90: 170-179.
 82. Murray, D.I.L. (1981). *Rhizoctonia solani* causing barley stunt disorder. Trans. Br. Mycol. Soc. 76: 383-395.
 83. Naito, S., Mohamad, D., Nasution, A. and Purwanti, H. (1993). Soil-borne disease and ecology of pathogens on soybean roots in Indonesia. JARQ 26: 247-253.
 84. Naito, S. and Kanematsu, S. (1994). Characterization and pathogenicity of a new anastomosis subgroup AG-2-3 of *Rhizoctonia solani* Kühn isolates from leaves of soybean. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 60: 681-690.
 85. Neate, S.M. and Warcup, J.H. (1985). Anastomosis grouping of some isolates of *Thanatephorus cucumeris* from agricultural soils in South Australia. Trans. Br. Mycol. Soc. 85: 615-620.
 86. Nicoletti, R., Lahoz, E., Kanematsu, S., Naito, S. and Contil, R. (1999). Characterization of *Rhizoctonia solani* isolates from tobacco fields related to anastomosis groups 2-1 and BI (AG 2-1 and AG BI). J. Phytopathol. 147: 71-77.
 87. 生越 明 (1972). *Rhizoctonia solani* Kühn の菌糸融合による類別. 日植病報 38: 117-122.
 88. Ogoshi, A. (1975). Grouping of *Rhizoctonia solani* Kuehn and their perfect stages. Rev. Plant prot. Res. Jpn. 8: 98-103.
 89. Ogoshi, A., Oniki, R., Sakai, R. and Ui, T. (1979). Anastomosis grouping among isolates of binucleate *Rhizoctonia*. Trans. Mycol. Soc. Jpn. 20: 33-39.
 90. 生越 明・鬼木正臣・荒木隆男・宇井格生 (1983). わが国と北米で報告された2核 *Rhizoctonia* の菌糸融合群と各群の完全世代について. 日菌報 24: 79-87.
 91. Ogoshi, A. (1987). Ecology and pathogenicity of anastomosis and intraspecific groups of *Rhizoctonia solani* Kühn. Ann. Rev. Phytopathol. 25: 125-143.
 92. Ogoshi, A., Cook, R.J. and Bassett, E.N. (1990). *Rhizoctonia* species and anastomosis groups causing root rot of wheat and barley in the Pacific Northwest. Phytopathology 80: 784-788.
 93. Ogoshi, A. (1996). Introduction-The genus *Rhizoctonia*. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 1-9, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
 94. 鬼木正臣・生越 明・荒木隆男・酒井隆太郎・田中澄人 (1985). *Rhizoctonia oryzae* および *R. zeae* の完全世代と *Waitea circinata* の菌糸融合. 日菌報 26: 189-198.
 95. 鬼木正臣・小林堅志・荒木隆男・生越 明 (1986). Binucleate *Rhizoctonia* の新しい菌糸融合群 AG-Q による芝草の新病害について. 日植病報 52: 850-853.
 96. 鬼木正臣・生越 明・荒木隆男 (1986). イネ科植物の菌核病菌3種の完全世代, *Ceratobasidium setariae*, *C. cornigerum* および *C. gramineum*. 日菌報 27: 147-158.
 97. Parmeter, J.R. Jr., Sherwood, R.T. and Platt, W.D. (1969). Anastomosis grouping among isolates of *Thanatephorus cucumeris*. Phytopathology 59: 1270-1278.
 98. Parmeter, J.R.Jr. and Whitney, H. S. (1970). Taxonomy and nomenclature of the imperfect state. pp. 7-19. In Parmeter J.R.Jr. (ed.) *Rhizoctonia solani*, Biology and Pathology. Univ. of California Press, California.
 99. Priyatmojo, A., Escopalao, V.E., Tangonan, N.G., Pascual, C.B., Suga, H., Kageyama, K. and Hyakumachi, M. (2001). Characterization of a new subgroup of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 1 (AG-1-ID), causal agent of a necrotic leaf spot on coffee. Phytopathology 91: 1054-1061.
 100. Reynolds, M., Weinhold, A.R. and Morris, T.J. (1983). Comparison of anastomosis groups of *Rhizoctonia solani* by polyacrylamide gel electrophoresis of soluble proteins. Phytopathology 73: 903-906.
 101. Rovira, A.D., Ogoshi, A. and McDonald, H.J. (1986). Characterization of isolates of *Rhizoctonia solani* from cereal roots in South Australia and New South Wales. Phytopathology 76: 1245-1248.
 102. Salazar, O., Schneider, J.H.M., Julian, M.C., Keijer, J. and Rubio, V. (1999). Phylogenetic subgrouping of *Rhizoctonia solani* AG-2 isolates based on ribosomal ITS sequences. Mycologia 91: 459-467.
 103. Salazar, O., Julian, M.C., Hyakumachi, M. and Rubio, V. (2000). Phylogenetic grouping of cultural types of *Rhizoctonia solani* AG 2-2 based on ribosomal ITS sequences. Mycologia 92: 505-509.
 104. Salazar, O., Julian, M.C. and Rubio, V. (2000). Primer based on specific rDNA-ITS sequences for PCR detection of *Rhizoctonia solani*, *R. solani* AG-2 subgroups and ecological types, and binucleate *Rhizoctonia*. Mycol. Res. 104: 281-285.
 105. Schneider, J.H.M., Salazar, O., Rubio, V. and Keijer, J. (1997). Identification of *Rhizoctonia solani* associated with field-grown tulips using ITS rDNA polymorphism and pectic zymograms. Eur. J. Pl. Pathol. 103: 607-622.
 106. Schneider, J.H.M., Schilder, M.T. and Dijst, G. (1997). Characterization of *Rhizoctonia solani* AG-2 causing bare patch in field grown tulips in the Netherlands. Eur. J. Pl. Pathol. 103: 265-279.
 107. Sneh, B., Burpee, L.L. and Ogoshi, A. (1991). Identification of *Rhizoctonia* Species. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
 108. Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G. (1996). *Rhizoctonia* species: Taxonomy, molecular biology.

- ogy, ecology, pathology and disease control. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
109. Stalpers, J.A. and Andersen, T.F. (1996). A synopsis of the taxonomy of teleomorphs connected with *Rhizoctonia* s.l. In *Rhizoctonia* species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G., eds.). pp. 49–63, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
110. Stalpers, J.A., Andersen, T.F. and Gams, W. (1998). Two proposals to conserve the names *Rhizoctonia* and *R. solani* (*Hyphomycetes*). *Taxon* 47: 725–726.
111. Stevens Johnk, J. and Jones, R.K. (1992). Determination of whole-cell fatty acids in isolates of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA. *Phytopathology* 82: 68–72.
112. Stevens Johnk, J. and Jones, R.K. (1993). Differentiation of populations of AG-2-2 of *Rhizoctonia solani* by analysis of cellular fatty acids. *Phytopathology* 83: 278–283.
113. Stevens Johnk, J., Jones, R.K., Shew, H.D. and Carling, D.E. (1993). Characterization of populations of *Rhizoctonia solani* AG-3 from potato and tobacco. *Phytopathology* 83: 854–858.
114. Stevens Johnk, J. and Jones, R.K. (1994). Comparison of whole-cell fatty acid compositions in intraspecific groups of *Rhizoctonia solani* AG-1. *Phytopathology* 84: 271–275.
115. Stevens Johnk, J. and Jones, R.K. (2001). Differentiation of the homogeneous groups of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 4 by analysis of fatty acids. *Phytopathology* 91: 821–830.
116. Swann, E.C. and Taylor, J.W. (1993). Higher taxa of basidiomycetes: An 18S rRNA gene perspective. *Mycologia* 85: 923–936.
117. Talbot, P.H.B. (1970). Taxonomy and nomenclature of the perfect state. In *Rhizoctonia solani*, Biology and Pathology. (Parmeter, J.R. Jr., ed.). pp. 20–31, Univ. California Press.
118. Tu, C.C. and Kimbrough, J.W. (1978). Systematics and phylogeny of fungi in the *Rhizoctonia* complex. *Bot. Gaz. (Chicago)* 139: 454–466.
119. Vilgalys, R. (1988). Genetic relatedness among anastomosis groups in *Rhizoctonia solani* as measured by DNA/DNA hybridization. *Phytopathology* 78: 698–702.
120. Vilgalys, R. and Gonzalez, D. (1990). Ribosomal DNA restriction fragment length polymorphisms in *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 80: 151–158.
121. Vilgalys, R. and Cubeta, M.A. (1994). Molecular systematics and population biology of *Rhizoctonia*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 32: 135–155.
122. 渡辺文吉郎・松田 明 (1966). 畑作物に寄生する *Rhizoctonia solani* Kühn の類別に関する研究. 指定研究 (病害虫) 第7号.
123. 渡辺文吉郎・松田 明 (1971). わが国における *Rhizoctonia solani* Kühn の系統. 植物防疫 25: 389–396.
124. Weiß, M. and Oberwinkler, F. (2001). Phylogenetic relationships in Auriculariales and related groups: hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycol. Res.* 105: 403–415.
125. Yang, J., Kharbanda, P.D., Wang, H. and McAndrew, D.W. (1996). Characterization, virulence, and genetic variation of *Rhizoctonia solani* AG-9 in Alberta. *Plant Dis.* 80: 513–518.
126. 横山和成・生越 明・宇井格生 (1983). *Rhizoctonia solani* の菌糸融合に関する研究 I. 完全融合の光顕的観察. 日菌報 24: 329–340.
127. Yokoyama, K. and Ogoshi, A. (1986). Studies on hyphal anastomosis of *Rhizoctonia solani*. IV. Observation of imperfect fusion by light and electron microscopy. *Trans. Mycol. Soc. Jpn.* 27: 399–413.
128. Zelmer, C.D., Cuthbertson, L. and Currah, R.S. (1996). Fungi associated with terrestrial orchid mycorrhizas, seed, and protocorms. *Mycoscience* 37: 439–449.