



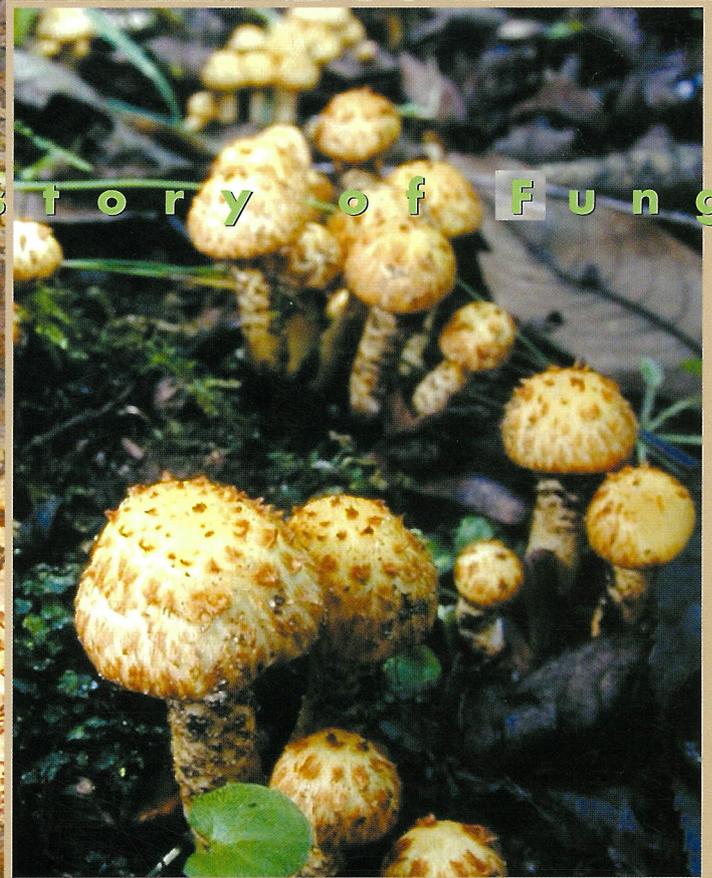
Title	きのこの自然史 : 企画展示 : Natural history of fungi
Author(s)	小林, 孝人; 高橋, 英樹
Issue Date	2004-03
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/47736">http://hdl.handle.net/2115/47736</a>
Type	book
File Information	Natural history of fungi.pdf



[Instructions for use](#)

# きのこのこの 自然史

Natural History of Fungi



小林孝人・高橋英樹 [編]

北海道大学総合博物館

# 「きのこの生命」写真展

撮影：小林孝人



*Boletellus emodensis* (Berk.) Sing.

キクバナイグチ 千葉県清澄



*Morchella deliciosa* Fr.

アシボソアミガサタケ 北海道札幌市



*Sarcoscypha coccinea* (Gray) Lamb.

ベニチャワンタケ 神奈川県



*Sparassis crispa* Wulf. : Fr.

ハナビラタケ 富士山二合目



*Laccaria bicolor* (Maire) P.D.Orton

オオキツネタケ 滋賀県朽木村



*Peziza sessilis* Sow.

チャワンタケの一種 神奈川県



*Xylobolus spectabilis* (Klotz.) Boiden

モミジウロコタケ 神奈川県



*Hyporhamma clavata* var. *calyculata*

ホソエノヌカホコリ 神奈川県神武寺



*Hygrocybe conica* (Scop. : Fr.) Kummer

アカヤマタケ 北海道支笏湖



*Tylopilus ballouii* (Peck) Sing.

キニガイグチ 神奈川県

企画展示  
きのこの自然史

北海道大学総合博物館

## 発刊によせて

さる2003年10月6日から11月1日にかけて、北海道大学総合博物館の第7回企画展示として「きのこの自然史」が開催されました。本図録はこの企画展示を契機として、きのこことそれを含む広い意味での菌類の多様性について“きのこ初心者”の方々にも分かりやすく紹介しようとするものです。

きのこは山菜や食材として、また最近では健康食品などにも利用される我々現代生活にも密着した生物です。それにも関わらず、きのこが植物なのか菌類なのかさえ知らない人も多く、その分類や生態に関しては、大変興味深いものが数多くあるにも関わらず、一部の研究者を除いて、ほとんど知られておりません。今回の企画展はキノコの生物分類学にスポットをあて、その分類研究の歴史や現状についての理解を深めていただくことを目的としたもので大変好評のうちに終了しました。展示期間中には、実物の標本や本物そっくりのレプリカの展示の他、「きのこの生命」写真展を開催しました。また10月10日には21世紀COE「新・自然史科学創成」事業・総合博物館セミナー「キノコの生態と分布」を開催し、千葉大学教育学部の鈴木彰教授には「アンモニア菌の生物地理的分布とその森林内での役割」、弘前大学農学生命科学部の原田幸雄教授には「キンカク菌（子のう菌類ビョウタケ目）の多彩な生活様式」の演題で興味深いお話をいただき、これもまた盛況でした。

本図録には上記セミナー関連の先生からの寄稿も含まれており、きのこを含む菌類の分類と生態を紹介する分かりやすい小冊子となったと思います。この試みが、皆様の自然に対する好奇心を少しでもかき立てる一助となれば幸甚です。今後とも北大総合博物館の展示やセミナー等の活動へのご協力をお願いいたします。

北海道大学総合博物館

館長 藤田正一

## 編集者の序

「きのこ」とは子囊菌類や担子菌類の肉眼的な大きさの子実体に対する通俗的な名称です。逆にこのような大型の子実体を形成する菌類を「きのこ」あるいは「きのこ類」とも呼んでいます。私たちはルーペで見える大きさの菌も「きのこ」と呼んで良いと考えています。

「きのこ」を含む菌類は、植物病理学や植物生理学、林学、また発酵や培養など多くの応用分野で研究対象となっている生物群です。一方でその分類学的研究は、陸上植物ほどには高いレベルに達していません。1930年代から1950年代に北大の伊藤誠哉・今井三子・大谷吉雄らの研究があるにもかかわらず、いまだ北海道においても学名が確定していない「きのこ」が多数あります。北海道大学は、昆虫や海藻の分類学においては日本の中でもトップクラスの研究蓄積がありますが、一方で北大における陸上植物の分類学は大きく停滞し、また菌類に至っては少数の研究者しか確保できていない状態です。本書でも紹介しているように、日本でも指折りの菌類標本庫 SAPA を持っている事とは、奇妙なアンバランスを感じます。

本図録がひとつの契機となって、菌類の分類や生態研究を目指す研究者やパラタクソノミストが増えることを期待します。また一般の方にも、きのこや菌類の研究の重要性を認識いただき、菌類研究への叱咤激励をいただければ幸いです。

「きのこの自然史」編集

北海道大学理学研究科  
新・自然史科学COE研究員

小林 孝 人

北海道大学総合博物館  
資料基礎研究系教授

高橋 英 樹

カラー・グラビア「きのこの生命」

発刊によせて

編集者の序

目次

北大の菌類標本庫－SAPA	高橋 英樹	1
きのことは何か	小林 孝人	3
アンモニア菌の生理・生態とその生物地理的分布	鈴木 彰	5
植物のモニリア病－子のう菌ビョウタケ目キノコの別の姿	原田 幸雄	13
キノコに付く昆虫の生活	佐藤 隆士	23
アセタケ属菌の新種・稀菌の紹介	小林 孝人	31
北大総合博物館植物標本庫蔵『蝦夷採葉草木図』に見る「きのこ」	高橋 英樹・小林 孝人	43
北大植物園・北大総合博物館に保管されているきのこのレプリカ	小林 孝人・高橋 英樹	46
きのこ分類研究の最前線－宮部・伊藤・今井の再検討	小林 孝人	48
マツタケのタイプ標本はどこに	小林 孝人	50
南米のキッタリア	辻井 達一	51
ラプラタ大学標本室訪問記	小林 孝人	52
きのこ ア・ラ・カルト	小林 孝人	54

## 北大の菌類標本庫—SAPA

高橋英樹



Holmgren et al (1990) のインデックスによると、北大の菌類標本庫はSAPAの国際略称を持ち、1876年創立(札幌農学校創設と同年)、全体で17万7千点の標本、宮部金吾(1860-1951)、伊藤誠哉(1883-1962)、村山大記らの重要なコレクションを含むとされる。

北大における菌学の基礎は、札幌農学校2期生の宮部金吾によって立てられた。いまだ植物学の細分化が進行する前であったこともあるが、宮部は植物分類学者でありながら、海藻学者、植物病理学者、菌学者でもあった(宮部金吾博士記念出版刊行会 1953)。宮部は1886-1889年にかけて米国ハーバード大学に留学し、ファーロー教授W. G. Farlowの下で水生菌Saprolegniaceaeの研究を行い、帰朝後も甜菜斑点病、種々の果樹病、小麦の銹病などの病原菌の研究を続けた。門下生にも多数の菌学者・植物病理学者が輩出した。その研究の一部を宮部金吾博士記念出版刊行会(1953)から挙げると、山田玄太郎によるリンゴ赤星病原菌*Gymnosporangium*、高橋良直のホップ露菌病菌*Peronoplasmopara*、三宅勉や伊藤誠哉による銹病菌*Puccinia*、本間ヤスのErysiphaceae、平塚直治の亜麻立枯病原菌*Fusarium*などがある。

宮部の菌学研究を引き継いだのが伊藤誠哉である。伊藤は『日本菌類誌』の刊行に心血を注ぎ、第1巻(1935)、第2巻第1-5号(1935-1959)、第3巻第1号(1964)を出版した。その後、第3巻第2号が1988年に、第3巻第3号が1995年に大谷吉雄により出版されている(村山1992)。なお、伊藤は1945年から5年間北大の総長も務めている。

SAPAには、上記の『日本菌類誌』の基になった標本群や多数のタイプ標本(新種記載の基になった標本)が含まれている。また日本産標本が多

いのは当然の事ながら、戦前の樺太や千島列島産標本をも含む点は特筆される。

SAPAの標本群の特徴を見る上で大谷(1991)の随想は大変興味深いので、以下に簡単に紹介する。大谷は北大の菌類標本庫のうち、ウドンコ菌科の標本についてのまとめを行った。日本全国、南樺太、千島、台湾のウドンコ菌科標本は2269点あり、その内1800年代の標本が512点、最も古い標本は宮部による1879年札幌で採集されたヨモギ上の菌*Erysiphe artemisiae*であるようだ。ウドンコ菌科では、宮部の採集標本が273点で全体の12%、数は一番多かった。その他の採集者としては山田玄太郎、澤田兼吉、平塚直治、平塚直秀、草野俊助、堀正太郎、南部信方、西田藤次、吉野毅一、伊藤誠哉、本間ヤスなどが挙げられている。また樺太・千島産標本として、樺太からは三宅勉、宮部金吾・宮城鐵雄などの標本があり、千島からは川上滝彌の国後島、館脇操・徳永芳男の新知島の標本などが確認されている。

このようにSAPAは多数のタイプ標本を含むこと、サハリン・千島列島・台湾など日本周辺の標本を含むことから、菌類標本庫としての質は日本でもトップクラスであり、特に菌学者にとってSAPAの標本は一度は検討を加えなければならないものとなっている。

確かにこの数年だけでも、森林総合研究所、農業生物資源研究所、農業技術研究機構、農業試験場、筑波大学、オレゴン州立大学など多数の研究機関の研究者により標本が利用されている。SAPAの標本が論文中に引用された、2001年以降の最近の研究論文を以下にリストしよう。

\* \* \*

Miyamoto, T. and Igarashi, T. (2001) *Gymnopus*

- piceipes* sp. nov. from Japan. Mycoscience 42:177-180.
- Kobayashi, T. (2002a) Type studies of the new species of *Pluteus* described by Seiya Ito and Sanshi Imai from Japan. Mycoscience 43: 411-415.
- Kobayashi, T. (2002b) Notes on the genus *Inocybe* of Japan: I. Mycoscience 43: 207-211.
- Kobayashi, T. (2002c) The Taxonomic studies of the genus *Inocybe*. Nova Hedwigia, Beiheft 124: 1-246.
- Kobayashi, T. (2003) Notes on the genus *Inocybe* of Japan: II. Mycoscience 44: 383-388.
- Nagao, H., Akimoto, M., Kishi, K., Ezuka, A. and Kakishima, M. (2003) *Exobasidium dubium* and *E. miyabei* sp. nov. causing *Exobasidium* leaf blisters on *Rhododendron* spp. in Japan. Mycoscience 44: 1-9.
- Tanaka, K. and Y. Harada. (2003) Pleosporales in Japan (1): the genus *Lophiostoma*. Mycoscience 44: 85-96.
- こともあり非力を承知でこの小文を引き受けた。文献等で弘前大学農学生命科学部の原田幸男教授には大変お世話になった。記して深謝する。

#### 引用文献

- Holmgren P. K., Holmgren, N. H. and L. C. Barnett. 1990. Index Herbariorum, Part I: The Herbaria of the World. New York Bot. Gard., Bronx.
- 宮部金吾博士記念出版刊行会 (編). 1953. 宮部金吾. 宮部金吾博士記念出版刊行会, 札幌.
- 村山大記. 1992. 伊藤誠哉. 北海道の自然と生物 (6): 101-105.
- 大谷吉雄. 1991. 北大のウドンコ菌標本を見て思うこと. 日本菌学会ニュース 1991-1 (16): 13-23.

\* \* \*

以上のうち、Kobayashi (2002a) の研究は、SAPA に保管されている伊藤誠哉・今井三子による *Pluteus* 属タイプ標本を、現代的な属内分類体系から再検討した研究であり、学術標本の価値を再認識させる研究と言える。

しかし現在の北大においては植物病理学・生理学、林学といった応用面での菌類研究者はいるものの、菌類分類学者が事実上確保できていない。ホイットカーの5界体系において、菌界は動物界、植物界と並んで重要な1生物界として認識されている。従来の形態学的研究に現代的な遺伝子研究を組み合わせることにより、新しい菌類体系学がSAPAを基礎にして発展することが期待される。

最後に、SAPAは長く農学部植物病理学講座により管理されてきたが、1999年に総合博物館が設立されたのに伴い、2000年に総合博物館に移管されたことを記しておく。著者は菌類を専門としていないが、現在総合博物館で管理されている

# きのことは何か

小林 孝 人



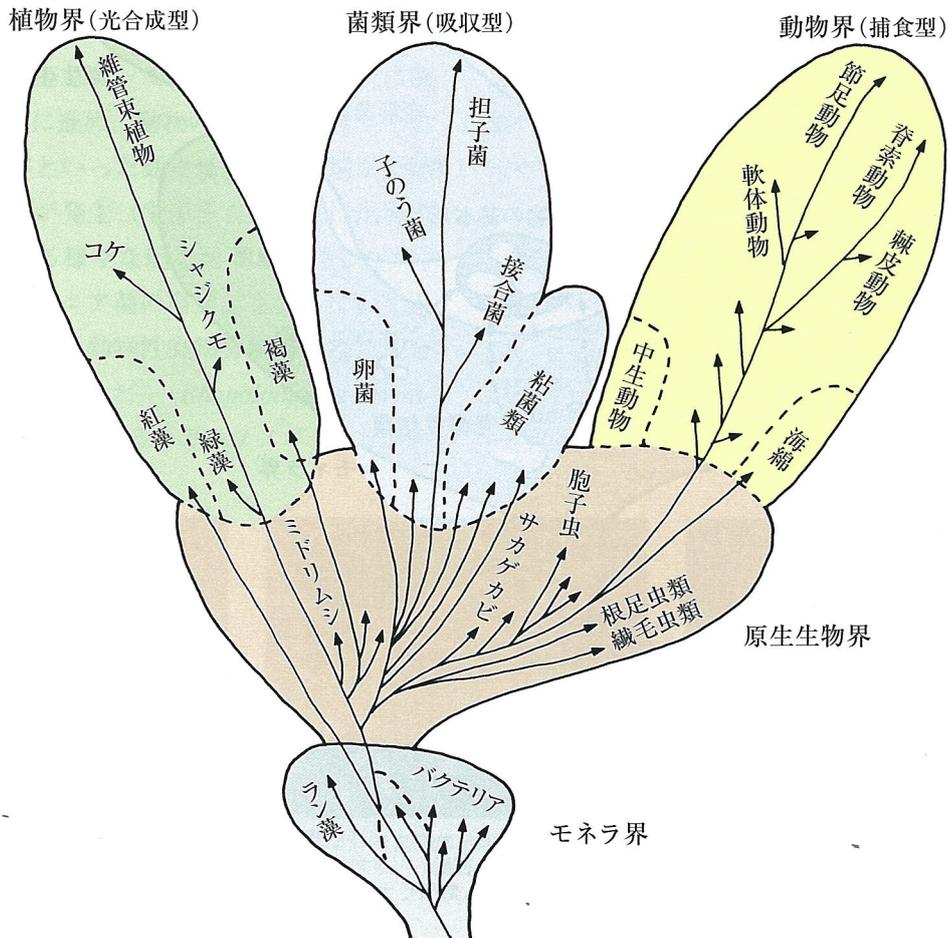
きのこと言えば「木の子」であり、樹木の子供としてこの名がつけられたのであろう。しかし、きのこは孢子で飛散し、葉緑素を欠いているので植物の一種とは現在は考えられていない。

きのこは菌類の一部というのが妥当な考えである。一般的には大型の子実体（孢子を作る器官で一般的にきのこを指す）を形成する菌類で、マツタケやナラタケのような担子菌類、チャワンタケ

やアマリガサタケのような子囊菌類しのうが代表的である。筆者は実体顕微鏡で十分観察できるミズタマカビのような接合菌類もきのこと呼べると考えている。

現在、生物分類学の教科書によく取り上げられる大分類は、ホイッタカーの五界説である。旧来は植物と動物の二界に分類されて来た。

ホイッタカーは植物界、菌類界、動物界、原生生物界、そしてモネラ界を設けた。モネラ界には

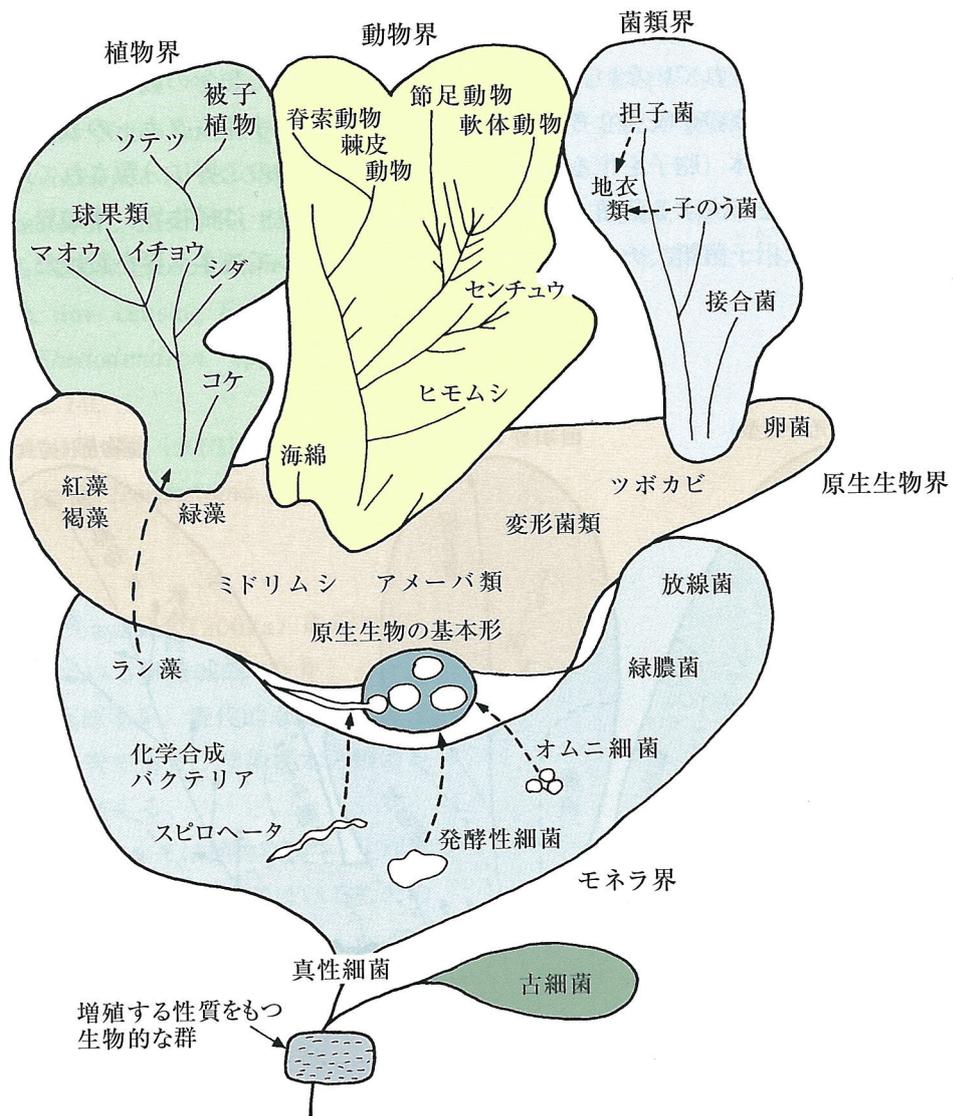


〔図1〕ホイッタカーの5界の略図（土居 1989 より改変）

単細胞で核膜を持たない原始的な生物が所属している。原生生物界には核膜があるが、単細胞である。菌類界には多くのきのこを含む担子菌、子囊菌があり、さらにかびの仲間とされている接合菌と卵菌も入っている。ここで、注目に値するのは粘菌類である。粘菌類は菌類に含まれているが、原生生物界と動物界の近くに画かれている。これ

は粘菌類が生活史の中で単核世代があり、変形体が原形質流動で動くことに注目したためである。

その後、マーグリスがホイッタカーの5界説を再検討した。この説によると卵菌やツボカビ、変形菌類が菌類界に所属せず、原生生物界に入っている。また地衣類が菌類界に入ることが明記された。



〔図2〕 マーグリスの5界の略図 (土居 1989 より改変)

# アンモニア菌の生理・生態とその生物地理的分布

鈴木 彰



## アンモニア菌とは

アンモニア菌(ammonia fungi)とは、京都大学の相良直彦博士(現、京都大学名誉教授)によって1975年に定義された化学生態菌群である\*1,1)。相良博士は、これらの生態菌群を、最初、便宜的に尿素菌(urea fungi)<sup>2)</sup>、次いで好タンパク菌(proteophilous fungi)<sup>2)</sup>と呼称することを1973年に提案したが、その後研究が進むにつれてその生態学的特性をより端的にあらわす呼称として、「アンモニア菌\*2」を用いることを提唱し、現在では広くこの呼称が使われるようになってきている<sup>1,3-5)</sup>。その後、相良博士等はアンモニア菌の生活場所に関する研究をさらに進め、動物の死体(写真1~4)や糞尿の分解跡といった動物性廃物が分解した跡にアンモニア菌が発生(生殖器官が地上に出現すること)している様々な例を数多く確認した<sup>4-6)</sup>。このようにアンモニア菌の自然誌を探っていく過程で、相良博士は、動物性廃物分解跡には、接合菌に属するトムライカビ(*Rhopalomyces strangulatus*)や担子菌に属するナガエノスギタケ(*Hebe-*



〔写真1〕イヌ死体分解跡に発生したザラミノヒトヨタケ(撮影:相良直彦、京都市内吉田山のアカマツ・コナラ林内。1984年7月10日)

*loma radicosum*)のようにアンモニア関連物質の処理では発生が確認されない真菌も若干種含まれていていることを確認し、これらの生態菌群を総称

- \*1: アンモニア水、または他の窒素化合物で、それ自体または分解によって塩基として作用するもの、あるいはアルカリを、非耕地土壌に突然与えたとき、その部分(地表)に特異的にまたは無処理部より豊富に遷移敵発生をする真菌群<sup>3)</sup>。
- \*2: 相良博士は、最初、「アンモニア菌類」と呼んでいたが、日本語には単複の概念が乏しく、口調(語呂)のうえからの理由から、1985年以降「アンモニア菌」と呼ぶことに統一した<sup>4)</sup>。



〔写真2〕イヌ死体分解跡に発生したアカヒダワカフサタケ(撮影:大作晃一、武蔵村山市のコナラが優占する林内。1996年9月12日)



〔写真3〕イヌ死体分解跡に発生したアシナガヌメリ(撮影:大作晃一、武蔵村山市のコナラが優占する林内。1996年9月12日)



〔写真4〕ハシブトガラスの死体分解跡に発生したアカヒダワカフサタケ(撮影:横山元、さいたま市内のナラ属樹種の優占林内。1998年8月25日)

称して「腐敗跡菌 (postputrefaction fungi)」と総称することを提案した<sup>7,8)</sup>。

ここでは、研究例も多く、菌類の辞書として有名な“Dictionary of the Fungi”にも第7版(1983)<sup>9, 10)</sup>以来収録され、広く使われてきた「アンモニア菌」と呼ばれる範疇に属する真菌に限り、以下、話を進めることにする。

アンモニア水や土壌をアルカリ条件にする、例えば尿素のようなアンモニア関連物質を林地に施与すると、最初、チギレザラミカビ (*Amblyosporium botrytis*) 等の不完全菌 (写真5)、次いでイバリスライカビ (*Ascobolus denudatus*) (写真6) やイバリチャワンタケ (*Peziza moravecii*) (写真7) 等のチャワンタケ類に属する子のう菌、しばらくしてイバリシメジ (*Tephrocybe tesquorum*) (写真8) やザラミノヒトヨタケ (*Coprinopsis phlyctidospora* / syn.: *Coprinus phlyctidosporus*) 等の小形の子実体を有する担子菌が発生する。これらはいずれも腐生性の真菌である。この後、通常はしばらく合間を置いて、アカヒダワカフサタケ (*Hebeloma vinosophyllum*) やアシナガヌメリ (*Hebeloma spoliatum*)、オオキツネタケ (*Laccaria bicolor*) (写真9) 等、主に外菌根性の担子菌が、通常、数年間にわたって発生する<sup>1, 3, 5, 6, 11-15)</sup>。そ

の後、施与地では徐々に元からその場所に生息していた真菌がアンモニア菌に置換わり、やがて施与地は元の真菌群集に戻る。前記の現象はあくまでも地表面に出現した生殖器官の出現順序のみに基づいたものであり、必ずしも栄養菌糸体 (コロニー) の増殖の順序に対応したものではない<sup>14, 15)</sup>。菌学分野では、このような生殖器官の一定の順序での発生を、しばしば「遷移」と呼ぶ<sup>16)</sup>。一群の植物群落が一つの方向に向かって不可逆的变化していくことをさす、植物生態学で用いられている「遷移」の概念とは異なったものである<sup>16)</sup>。アンモニア関連物質施与後にみられる、不完全菌 → 子のう菌 → 小形の担子菌という順序での発生は、厳密にいうと生殖器官の地上への出現開始順に基づくものであり、生殖器官消失順は必ずしもそれぞれの出現開始順と対応するものではない<sup>1, 3, 5, 6, 11-15)</sup>。また、施与時及びその後の気温が高いと各アンモニア菌の発生開始時期の差が縮まり遷移は不明確となる。いずれにせよ、これらの腐生性アンモニア菌の発生が完全に終了してから間隔をおいて大形の、主に外菌根性の担子菌の発生が始まる<sup>1, 3, 5, 6, 11-15)</sup>。まれに、ヒトヨタケ属のアンモニア菌が極少量、外菌根性の担子菌の発生時期になっても発生を続けることがあるが、発生量の



〔写真5〕 植木鉢に詰められたのち尿素施与 (10 mg /g 乾土) したアスペン (*Populus tremuloides*) のリターに発生したチギレザラミカビ (カナダ、アルバータ州内のエドモントン市近郊のアスペン林より採取したリターを使用。2001年5月31日に尿素施与を行い、10℃で培養し、2001年6月9日撮影)



〔写真6〕 植木鉢に詰められた尿素施与 (10 mg N/g 乾土) したロジポールマツ (*Pinus contorta* var. *latifolia*) のリターに発生したイバリスライカビ (カナダ、アルバータ州内のノージャック近郊のロジポールマツ林より採取したリターを使用。2001年5月18日に尿素施与を行い、25℃で培養し、2001年6月9日撮影)



〔写真7〕 尿素施与 (600g/m<sup>2</sup>) 区に発生したイバリチャワンタケ (千葉県安房郡内の清澄山のアカガシ・スダジイが優占する混交林。1984年4月3日に尿素施与を行い、同年5月16日撮影)



〔写真8〕 尿素施与 (600g/m<sup>2</sup>) 区に発生したイバリシメジ (千葉県安房郡内の清澄山のアカガシ・スダジイが優占する混交林。1984年4月3日に尿素施与を行い、同年5月28日撮影)

違いは一目瞭然であり、腐生性アンモニア菌、次いで菌根性アンモニア菌の発生がみられるという構図は普遍的といえよう。このため、不完全菌 → 子のう菌 → 小形の担子菌までの発生時期を、遷移前期 (サクセッション前期)、その後発生する大形の担子菌の発生時期を遷移後期 (サクセッション後期) と便宜的に呼び分けている<sup>3, 14)</sup>。リターとA層上部の土壤を容器中に入れて\*3、適切な濃度で尿素施与を行えば、遷移前期のアンモニア菌は腐生性であるため大部分の菌を発生させることが可能である<sup>1, 3)</sup> (写真5, 6)。換言すれば、遷移前期のアンモニア菌の調査は、リターを含む土壤さえ入手できれば、必ずしも野外での尿素等による施与実験を必要としない。一方、遷移後期のアンモニア菌の大部分は菌根性であるため、野外での尿素等での施与実験が不可欠となる<sup>1)</sup>。

草地や竹林内で同様の化学物質施与を行うと、林地と同等のアンモニア菌の遷移的発生がみられるが、遷移後期に属する外菌根菌性の真菌の発生はみられない<sup>1, 17)</sup>。化学物質施与時の気温や森林や草地の種類によって発生してくるアンモニア菌の菌種にある程度の違いが生じるものの、発生菌の遷移パターンは同様であり、発生菌の幾種かは共通である<sup>1, 3)</sup>。

\* 3 : 層状構造を維持する必要はない。

### アンモニア菌と他の生態菌群との関係

アンモニア菌として知られている真菌のなかには、イバリスイライカビ(写真6)やウシグソヒトヨタケ (*Coprinopsis cinerea* / syn.: *Coprinus cinereus*)、バフンヒトヨタケ (*Coprinopsis stercorea* / syn.: *Coprinus stercoreus*) 等のように糞上での発生が確認されており糞生菌 (coprophilous fungi) としても把握されるもの、チギレザラミカビ(写真5)のように糞上及び担子菌の子実体上での発生が確認されており糞生菌であると共に菌生菌 (fungicolous fungi) としても把握されるもの、オオキツネタケ(写真9)のように焼け跡での発生が確認されており焼け跡菌 (pyrophilous fungi, fire place fungi) としても把握されるもの等がある<sup>1, 3, 5)</sup> (図1)。

各生態菌群はそれぞれ各菌種の生育基物 (基質) の種類やストレスの種類 (結果的には生育基物の状態がストレスによって変化する) によって定義されたものであり、どのような範疇で菌群をまとめるかの切り口の違いであるため、各生態菌群を構成する菌種の一部に重複するものが存在していても不思議ではない (図1)。



〔写真9〕 尿素処理土壤に発生したオオキツネタケ (撮影: 吹春俊光、福島県双葉郡楢葉町木戸川溪谷大滝神社。1996年9月26日)

## アンモニア菌の生物地理的分布

アンモニア菌は、アンモニア水そのものあるいは尿素のように施与後速やかにアンモニア態窒素を生じ、かつ、土壌をアルカリ条件にする化学物質が存在し、一定以上の降雨量さえあれば、極めて高い頻度で発生する。また、施与後における各菌種の発生時期もほぼ特定可能である。このため、アンモニア菌は、限られた回数の野外調査によっても、それぞれの地点での菌相を高い確率で効率的に調査可能と考えられる。換言すれば、少ない調査回数で比較的正確な生物地理学的分布の調査が可能な生態菌群といえよう。

尿素はアンモニア菌に関する野外調査でもっとも利用実績の多い物質となっている<sup>1)</sup>。これは、顆粒状で販売されている肥料用のものが利用可能であるため、安価で取り扱いが容易であるうえ、安全かつ確実にアンモニア菌の発生を誘起することが可能であるからである。

アンモニア菌はその生態的な特性から考え、世界のあらゆる地域に分布していると予想される。アンモニア菌相に関する日本以外での研究は、台湾<sup>18)</sup>、ニュージーランド<sup>19, 20)</sup>、オーストラリアの南西部パース近郊<sup>19, 20)</sup>、ヨーロッパと北米の一部<sup>11)</sup>

で主に尿素施与実験によって進められてきたが、熱帯圏（インドネシアの一部での試行的な尿素処理実験が行われているが未報告）、南米、アフリカでの尿素施与実験はまったく行われていない。このように、アンモニア菌の分布調査の行われた地域は極限られたものといわざるを得ないのが現状である。

日本国内に限ってみると、野外でのアンモニア菌の化学物質施与実験は、相良博士が京都で始められた研究をかわきりに、その後、相良博士とその共同研究者等の調査によって、東北南部から西表島までに及んでいる<sup>1-6, 11-15, 17)</sup>が、北海道における野外での尿素施与実験は、筆者等が九州大学北海道演習林（足寄郡足寄町）で行ったものを除きまったく行われておらず、北海道内の冷温帯—亜寒帯での遷移後期のアンモニア菌相に関しては今後の研究課題である。

我々は、西オーストラリア州のパース近郊のユーカリ林内で行った尿素施与実験では、カンガルーの死体の周りに発生する好死肉菌 (ghoul fungus; sarcophilous fungus とほぼ同意) として有名な *Hebeloma aminophilum*<sup>21)</sup> の発生を確認した (写真 10)<sup>19)</sup>。好死肉菌は、実際に死肉中で増殖するわけではなく、死体分解後に残った骨の周りに発

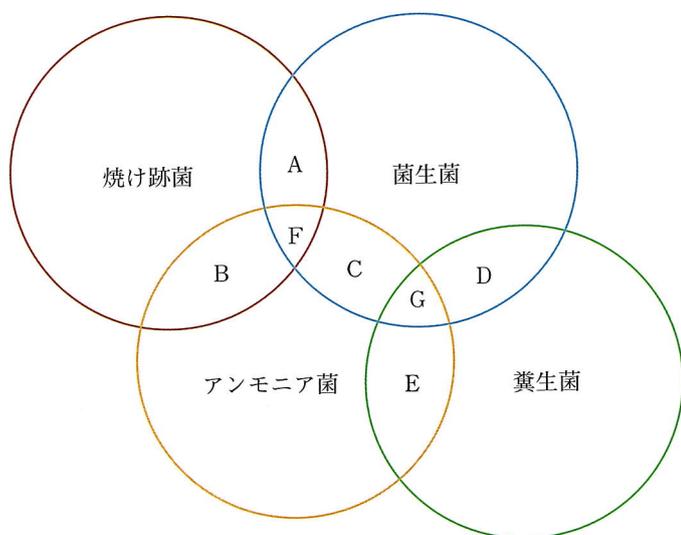


図1 アンモニア菌と他の生態菌群との関係  
各菌群（真菌群）中に含まれる菌種（真菌種）の多数にかかわらず各菌群の大きさを同一にして、各菌群間の関係の概念図を描いたもの。

アンモニア菌と焼け跡菌は腐生菌と菌根菌から構成されるが、糞生菌と菌生菌は腐生菌のみから構成される。このため、各菌群の構成菌種の重複部で菌根菌が含まれ得るのはBのみである。他の重複部はすべて腐生菌となる。

- A :
- B : 例：ザラミノヒトヨタケ、オオキツネタケ
- C :
- D :
- E : 例：イバリスイライカビ、ウシグソヒトヨタケ、バフンヒトヨタケ
- F :
- G : 例：チギレザラミカビ



〔写真10〕 尿素施与 (800g/m<sup>2</sup>) 区に発生した *Hebeloma aminophilum* (オーストラリア、西オーストラリア州内のパース近郊の *Eucalyptus marginata* と *E. calophylla* が優占するユーカリ林内。1997年6月30日に尿素施与を行い、翌年8月11日撮影)



〔写真11〕 尿素処理区に発生したザラミノヒトヨタケと近縁の *Coprinopsis* 種 (オーストラリア、西オーストラリア州内のパース近郊の *Eucalyptus marginata* と *E. calophylla* が優占するユーカリ林内。1997年5月8日に800g/m<sup>2</sup>の尿素処理を行い、同年6月30日撮影)

生する真菌である。恐らく一部の外菌根性のアンモニア菌につけられた呼称としてとらえることができるものと思われる。

筆者等は、現在まで尿素等のアンモニア物質施与や動物の死体分解跡で記録されたアンモニア菌とアンモニア菌と認識せず他の生態菌群のメンバーとして、別途、知られているアンモニア菌に属する菌種の採集記録に基づき、アンモニア菌の生物地理的分布を、1) 汎世界分布タイプ、2) 北半球分布タイプ、3) 東アジア分布タイプ、4) 東アジア・オセアニア分布タイプ、5) オーストラリア・ニュージーランド分布タイプ (暫定) (写真10、11)、6) オーストラリア固有タイプ (暫定) の6つに分けた<sup>19)</sup>。このアンモニア菌の生物地理的分布タイプは、あくまでも暫定的なものである。現在進行中の北米での尿素施与実験やインドを含むアジア大陸の各地、南米大陸、アフリカ大陸等での尿素施与実験が進めば大幅な再編が必要と予想されるが、より正確なアンモニア菌の生物地理的分布を解明するための調査ポイントの特定に大いに役立つものとなると考えている。

オーストラリア・ニュージーランドでの調査では、最初、北半球のザラミノヒトヨタケと同種と考えていた標本について、北半球の標本と担子胞子の表面構造に若干の違いをみいだしたため、再度、走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いた担子胞

子の形態観察、交配試験、ITS rDNA の塩基配列の比較検討を行ったところ、極めて近縁の別種であるとの結論を得た<sup>20)</sup>。現在、新種記載の準備をしている。汎世界分布タイプや北半球分布タイプのアンモニア菌のように広範囲に分布するものでは、交配試験やDNAレベルでの解析を進めれば、今回のようにいくつかの近縁種に分割される可能性も残っている。アンモニア菌の生物地理的分布を解明するには、分子系統レベルでの解析を含めた分類上の再検討も不可欠な研究課題の一つである。

### アンモニア菌の生理特性

アンモニア菌は化学生態菌群として定義されたものであり、生理特性から特徴づけた菌群 (真菌群) ではない。アンモニア菌は生理特性からみるといくつかグループに分別されるようである。

胞子発芽段階でみると、少なくとも中性から弱アルカリ条件下でアンモニア態窒素が存在すると発芽が誘起・促進される真菌と、pH条件には関わらずアンモニア態窒素が存在すると発芽が誘起・促進される真菌とから構成されているようである (表1)<sup>14)</sup>。栄養菌糸の生長段階でみると、好アンモニア性の真菌と耐アンモニア性の真菌から構成されているようである<sup>14)</sup>。また、栄養菌糸の生長に最適なpHは、遷移前期のアンモニア菌では

8-9、遷移後期のアンモニア菌では5-6である<sup>22)</sup>。生殖器官形成段階でみると暗黒下では、アンモニアや尿素が存在すると子実体形成が促進される例が、ウシグソヒトヨタケとバフンヒヨタケでそれぞれ報告されている<sup>23, 24)</sup>が、自然界で全暗黒条件は存在せず、野外におけるアンモニア菌の増殖や遷移的発生は、恐らく胞子の発芽段階と栄養生長段階の生理特性の組み合わせによって決定されているものと思われる<sup>14)</sup>。

野外では常にアンモニア関連物質が高濃度に存在しているわけではない。野外で各アンモニア菌が、アンモニア関連物質が高濃度に存在しない環境下でどのような形態で、また、どの程度の生物量(バイオマス)を有しているかは今後の重要な研究課題である。

### 生態系におけるアンモニア菌の役割

動物の死体や排泄物がバクテリア等によって分解されることによって局所的に高pHで高濃度のアンモニア態窒素が存在する場所が出現すると、それまでその場所に増殖していた真菌は死滅したり、増殖が抑制されたりする。アンモニア菌はそのような場所にいち早く増殖を開始するものと思われる。これに伴いアンモニア菌は、それまで増殖していた真菌に置換わって増殖を続け、その結果として窒素源を始めとする各種の物質の循環に寄与するものと考えられる。

アンモニア菌がもし存在しなければ、動物の死体や排泄物の分解跡のように局所的に高pHで高

濃度のアンモニア態窒素が存在する森林や草地内では、窒素や炭素等の物質循環がスムーズに進まないことになる。幸い、現在まで調査された場所では例外なく、アンモニア菌の存在が確認されており、森林や草地では、局所的に高pHで高濃度のアンモニア態窒素が存在する場所でも、換言すれば、高pHで高濃度のアンモニア態窒素による「攪乱」が生じて、それまでその場所に増殖していた真菌に置換わって腐生性及び外菌根性のアンモニア菌がすみやかに増殖することによって、遅滞なく窒素や炭素の物質循環が進むことが可能となっていると考えられる。

相良博士は、排泄物や死体として、アンモニア菌や腐敗菌に増殖の場を提供した動物は、それらの真菌や菌根を形成する植物等によって、汚物の後始末(吸収、固定、除去)してもらっているとみることができるととらえ<sup>6)</sup>、動物、菌類、植物等からなるこうした関係を「生息地循環共生」と呼び<sup>8)</sup>、これを生態系における極めて基本的な構造の一つとして位置付けている。

筆者は、カナダ中西部のエドモントン市近郊でアンモニア菌の調査中に気付いたことがある。カナダの北方林では、熊が秋に産卵のため遡上してくるサケを捕え、その一部を食べ残して林内に放置することが知られている。最近の研究によって、この放置されたサケの死体が、北方林の形成のための窒素源として極めて重要な役割を演じていることが判明した。このことは、カナダの北方林では、アンモニア菌が北方林の形成にも一役かって

表1 アンモニア菌の胞子の発芽条件

菌種	胞子の種類	NH <sub>4</sub> -N 濃度 (mM)			pH		
		最低	最適	最高	最低	最適	最高
遷移前期の菌							
チグレザラミカビ	分生子	10 以下	300	1000 以上	7	8	9 以上
イバリスイライカビ	子のう胞子	0.3 以下	100	100 以上	5 以下	8	11 以上
イバリチャワンタケ	子のう胞子	10 以下	10	100 以上	6 以下	9	11 以上
ザラミノヒトヨタケ	担子胞子	1	100	100 以上	5.5	8	9.5
ウシグソヒトヨタケ	担子胞子	10 以下	100	1000 以上	4	8	10
遷移後期の菌							
アシナガヌメリ	担子胞子	1	100	100 以上	4	8	9
アカヒダワカフサタケ	担子胞子	1	100	100 以上	4	8.0-8.5	8.5

Suzuki (1989)<sup>14)</sup>より一部改変

いることを示唆している。北海道でもヒグマによるサケの死体の放置が冷温帯林の形成に重要な役割を演じていることが予想され、アンモニア菌による同様の役割に関する研究の進展が期待される。

#### 引用文献

- 1 Sagara, N. (1975) Ammonia fungi — A chemoeological grouping of terrestrial fungi, *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 24: 205-276, pls. 7.
- 2 Sagara, N. (1973) Proteophilous fungi and fire-place fungi (A preliminary report). *Trans. Mycol. Soc. Japan*, 14: 41-46
- 3 相良直彦 (1976) アンモニア菌類の増殖 — “処理”による地上生菌類の実験生態学的研究、pp. 153-178、微生物の生態 (3) 増殖をめぐる、微生物生態研究会 (編)、学会出版センター、東京
- 4 相良直彦 (1985) 動物の遺体や排泄物の行方、pp. 75-78、現代生物学体系 12b (生態B)、沼田真 (監)、中山書店、東京
- 5 相良直彦 (1989) きのこと動物 — ひとつの地下生物学 —、築地書館、東京、185 p.
- 6 Sagara, N. (1995) Association of ectomycorrhizal fungi with decomposed animal wastes in forest habitats: a cleaning symbiosis? *Can. J. Bot.*, 73 (Suppl. 1): 1423 — 1433
- 7 相良直彦 (1997) アンモニア菌と腐敗跡菌、p. 55、朝日百科「キノコの世界」、椿啓介 (監)、朝日新聞社、東京
- 8 相良直彦 (2000) 動物ときのこの共生、pp. 284-289、きのこハンドブック、衣川堅二郎・小川真 (編)、朝倉書店、東京
- 9 Hawksworth, D. L., Sutton, B. C., Ainsworth, G. C. (1983) *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 7th edn., Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, 445 p.
- 10 Kirk, P. M., Cannon, P. F., David, J. C., Stalpers, J. A. (2001) *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 9th edn., CABI Publishing, Surrey, 655 p.
- 11 Sagara, N. (1992) Experimental disturbances and epigeous fungi, pp. 427-454, *In: The Fungal Community — Its Organization and role in the ecosystem —*, (eds. Carroll, G.C. and Wicklow, D.T.), 2nd edn., Marcel Dekker, New York
- 12 Fukiharu, T., Hongo, T. (1995) Ammonia fungi of Iriomote Island in the southern Ryukyus, Japan and a new ammonia fungus, *Hebeloma luchuense*. *Mycoscience*, 36: 425-430.
- 13 Yamanaka, T. (1995) Changes in soil conditions following treatment with a large amount of urea to enhance fungal fruitingbody production in a Japanese red pine forest. *Bull. Jap. Soc. Microbiol. Ecol.*, 10: 67-72
- 14 Suzuki, A. (1989) Analyses of factors affecting the occurrence and succession of the ammonia fungi, pp. 275-279, *In: Recent Advances in Microbial Ecology*, (eds., Hattori, T., Ishida, Y., Maruyama, Y., Morita, R.Y., Uchida, A.), Japan Scientific Societies Press, Tokyo.
- 15 Suzuki, A., Uchida, M., Kita, Y. (2002) Experimental analyses of successive occurrence of ammonia fungi in the field, *Fungal Diversity*, 10: 141-165
- 16 鈴木 彰 (2001) 菌類相の変動、pp. 71-98、新・土の微生物 (6)、日本土壤微生物学会 (編)、博友社、東京
- 17 Fukiharu, T., Sato, Y., Suzuki, A. (1997) The occurrence of ammonia fungi, and changes in soil conditions and decay rate of bamboo in response to application of a large amount of urea in a bamboo grove in Chiba Prefecture, central Japan. *Bull. Facul. Educ., Chiba Univ.*, 45 (III: Natural Sciences): 61-67
- 18 Wang, Y. — Z., Sagara, N. (1997) *Peziza urinophila*, a new ammonophilic discomycete. *Mycotaxon*, 65: 447-452
- 19 Suzuki, A., Fukiharu, T., Tanaka, C., Ohono, T., Buchanan, P. (2003) Saprobic and ectomy-

- corrhizal ammonia fungi in the Southern Hemisphere, NZ J. Bot., 41: 391-406
- 20 Suzuki, A., Tanaka, C., Bougher, N. L., Tommerup, I. C., Buchanan, P. K., Fukiharu, T., Tsuchida, S., Tsuda, M., Oda, T., Fukada, J., Sagara, N. (2002) ITS rDNA variation of the *Coprinopsis phlyctidospora* (syn.: *Coprinus phlyctidoporus*) complex in the Northern and Southern Hemispheres. Mycoscience, 43: 229-238
- 21 Miller, O. K. Jr., Hilton, R. N. (1987) New and interesting agarics from Western Australia. Sydowia, 39: 126-137
- 22 Yamanaka, T. (2003) The effect of pH on the growth of saprotrophic and ectomycorrhizal ammonia fungi *in vitro*, Mycologia, 95: 584-589
- 23 Morimoto, N., Suda, S., Sagara, N. (1981) Effect of ammonia on fruit-body induction of *Coprinus cinereus* in darkness. Plant Cell Physiol., 22: 247-254
- 24 Morimoto, N., Suda, S., Sagara, N. (1982) The effect of urea on the vegetative and reproductive growth of *Coprinus stercoreus* in pure culture. Trans. Mycol. Soc. Japan, 23: 79-83

# 植物のモニリア病—子のう菌ビョウタケ目キノコの別の姿

原田 幸雄



## はじめに

果樹・林木などの葉・花・果実・新梢・細枝・短果枝を腐らせ、葉腐れ、花腐れ、新梢萎凋、先枯れ、短果枝腐れ（株腐れ）、幼果腐れ（実腐れ）、熟果腐れ（褐色腐敗）など一連の症状を特徴とする植物病害がある。このように症状は様々だが共通して腐敗組織上に白色、灰色、あるいは淡黄色の胞子堆（スポロドキア）を生じる。胞子堆の顕微鏡観察で、数珠状に連結したレモン形の分生子が認められる。これは分類学上不完全菌類の *Monilia* 属として取り扱われ、日本では古くからモニリア菌と呼ばれている。実は、モニリア菌は子のう菌類盤菌綱ビョウタケ目菌核病菌科 *Monilinia* 属のアナモルフ（分生子世代）に相当する。樹上に発生するモニリア病は植物病理学者の手を煩わせ、地上の小さなキノコは菌学者の研究分野となっている。しかし、この2つの世界は同一の菌群の別の姿なのだ。

筆者とモニリア菌との出会いは1962年に遡る。同年弘前大学農学部助手として赴任したとき照井陸奥生教授から与えられたのがリンゴモニリア病菌の人工培養のテーマだった。その研究は幸い徐々に進展したので成果をとりまとめ学位論文「日本産 *Monilinia* 属菌に関する研究」（1977）として公表した。その後もモニリア菌に関する研究を連続と続け最近、ウメに発生するモニリア菌の論文を久しぶりに自身で書き上げ投稿した。43年もモニリア菌と付き合いしてきたことになる。本稿では日本産モニリア病菌の各種類について、研究史、特徴、分類上の問題点などを中心に解説する。また、最後に筆者らが最近見出したモニリア菌上の菌生菌の2つの話題を追加した。

## モニリア菌の一般的性質

前述のように、モニリア菌は、ビョウタケ目の一群の小さなキノコ（子のう盤径5～10 mm位）の分生子世代である。それらのキノコは他の多くのものと共に *Sclerotinia* 属に包含されていたが1928年、Honey は *Sclerotinia* 属キノコのうち、*Monilia* 型分生子世代を有する種類のため *Monilia* + *Sclerotinia* の意で *Monilinia* 属を創設した。したがって、モニリア菌のテレオモルフ（完全世代）はモニリニアである。

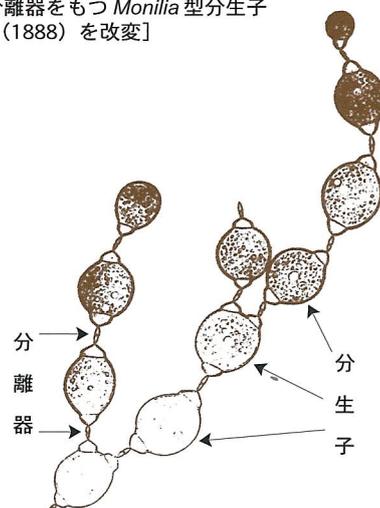
Honey はさらに *Monilinia* 属を2節に分割した。

有分離器節 (Disjunctoriae) ……分生子間に分離器がある

無分離器節 (Junctoriae) ……分生子間に分離器がない

分離器 (disjunctors) は分生子間に介在するごく小さな紡錘形の細胞（2細胞からなる）で、両端が細糸状に伸びてそれぞれ分生子に接続する（図1）。分生子の分離、分散上何らかの役割をになっ

〔図1〕 分離器をもつ *Monilia* 型分生子  
〔Woronin (1888) を改変〕



ていると考えられている。

*Monilinia* 属の既知種は約 30 種であるが、その大部分は有分離器節に、*M. fructigena*, *M. laxa* および *M. fructicola* の 3 種のみが無分離器節に属する。後 3 菌は果樹の灰星病菌として世界的によく知られている。図 2 に見られるように、両節の菌群は生活環が基本的に異なっているのみならず、培養性状 (原田、1977)、分子系統解析 (Holst-Jensen et al., 1997) においても大きな違いが見られる。両節は将来別属にされる可能性があり、その場合は *Monilinia* 属のタイプ種が無分離器節の *M. fructicola* であることから、有分離器節の種を包含する新しい属の創設が必要になると思われる。なお、*Monilinia* 属の専門書には Byrde & Willetts 著「The Brown Rot Fungi of Fruit」(1977)、Batra 著「World Species of *Monilinia* (Fungi)」(1991) がある。

## 日本産モニリア菌の種類

### I. 有分離器節

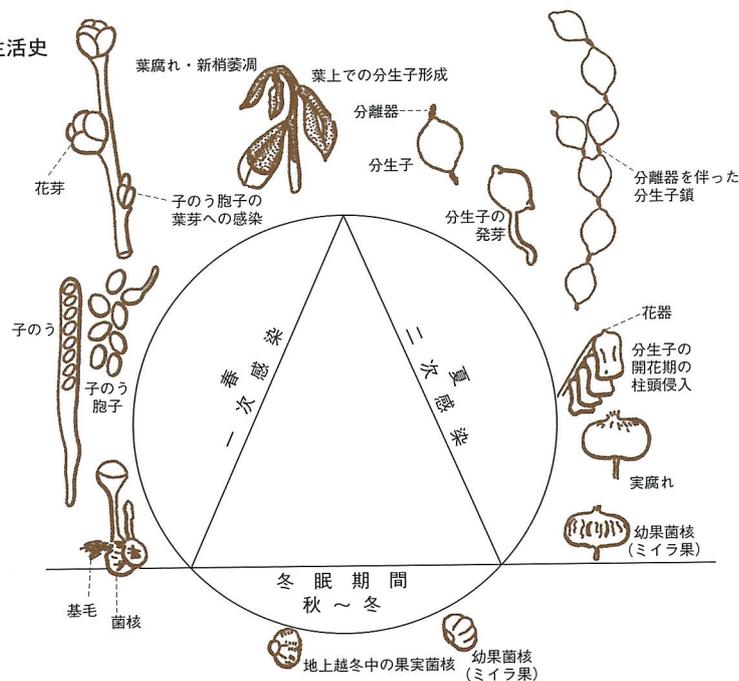
この群の種では共通して、早春子のう胞子が一次伝染源として宿主の若葉にクチクラ侵入して葉腐れを起こし、ここに生じた分生子が花粉と競合しながら開花中の花のめしべの柱頭から侵入し幼

果腐れ (実腐れ) を起こす。分生子が葉腐れを起こすことはない (図 2)。

- ① リンゴモニリア病菌 (写真 1-3)  
 学名 *Monilinia mali* (Takah.) Whetzel (1945)  
 ≡ *Sclerotinia mali* Takahashi (1915)

1894 年千石興太郎は北海道果樹協会報告第 9 号に「苹果および李のモニリア病」を発表したが、これは日本で果樹の病害にモニリア病の語が用いられた最初とみられている。このうち苹果のモニリア病は現在正式に「リンゴモニリア病」と呼ばれる。古く半澤 (1901a, b) は本病が北海道・青森県 (津軽) で流行していることを報告している。1914 年北海道余市の果樹園で病原菌の完全世代 (子のう盤) が発見されて、翌年 *Sclerotinia mali* Takah. と命名された。島善鄰 (よしちか) は 1920 年代から青森県、ついで北海道で本病の生態および防除を研究し、実腐れの発生が病原菌の柱頭侵入に起因することを明らかにし (1927)、人工受粉・薬剤散布による予防法を提唱した。1936 年英文で発表された島の論文「Studies on the young fruit-rot of apple-tree」は本病研究の金字塔として高く評価されている。青森県では 1930 年代から木村甚弥が中心となって本病の生態および防除法を研究し、成果は「リンゴモニリア病に関する研

〔図 2〕  
*Monilinia* 有分離器節の種の生活史  
 [Honey(1936)を一部改変]

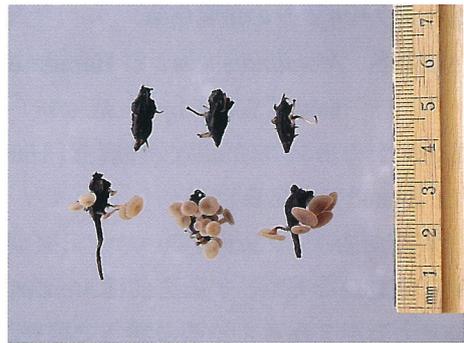




【写真1】リンゴモニリア病 葉腐れ



【写真2】リンゴモニリア病 実腐れ（左右2果は柱頭侵入による発病、中央の1果では腐敗は果そう軸から果梗を上昇中



【写真3】リンゴモニリア病菌 実腐れから発生する子のう盤

究」(1962)にまとめられた。リンゴ栽培の大敵モニリア病が克服されたのはこの頃である。なお前述の千石は札幌農学校の卒業生で、戦後の東久邇内閣の農商大臣(後農林大臣)を勤めた人、半澤は後に納豆博士として知られた東北帝国大学農科大学(現北大農学部)の応用菌学講座の初代教授、島は戦後伊藤誠哉の後を継いで北大学長となった。

② サクラ幼果菌核病菌 (写真4、5)

学名 *Monilinia kusanoi* (Henn. ex Takah.) Yamamoto (1951)

≡ *Sclerotinia kusanoi* Hennings ex Takahashi (1911)

本種の分生子世代は草野俊助が東京で採集したシナミザクラの葉腐れ標本(分生子世代)に基づ

き Hennings (1903) により記載された。子のう盤世代は高橋 (1911) が北海道でソメイヨシノの幼果菌核上に発見し、詳しく形態を記録している。東北地方ではウワミズザクラ、オオヤマザクラ、カスミザクラ、ミネザクラなど山野のサクラに普通に発生するほか、しばしばサクランボに被害をもたらす。ウワミズザクラ(ウワミズザクラ亜属)では春いち早く葉腐れが見られるのに、実腐れは確認されていない。このことはウワミズザクラ罹病葉上に形成された分生子はもっぱら他のサクラの実腐れの発生に参与することを示唆する。楠木ら(1984)は林業試験場浅川実験林(現多摩森林科学園)内のサクラ保存林における幼果菌核病の発生生態と防除について報告している。



【写真4】サクラ幼果菌核病 十六日桜の葉腐れ



【写真5】サクラ幼果菌核病菌 実腐れから発生する子のう盤

③ シウリザクラの葉腐病菌 (写真6、7)

学名 *Monilinia ssiori* Y. Harada & M. Sasaki (未発表)

アナモルフ *Monilia ssiori* Y. Harada & M. Sasaki (未発表)

筆者は以前シウリザクラ(ウワミズザクラ亜属)から分離したモニリア菌を前種 *Monilinia kusanoi* のアナモルフと考え、その学名で培養試験に供した(原田、1977)。しかし、その後の研究で青森県においてシウリザクラに発生するモニリア菌は他のサクラ上の *M. kusanoi* とは異なることに気づき、病原を *Monilia* sp. にとどめておいた(原田・佐々木、1989)。1989年、研究室の学生佐々木将人君が同菌の子のう盤世代を発見したのを契機に、形態および培養の面から、近縁種との比較検討を行った(原田・佐々木、1990)。その結果本菌は日本固有の未記録種であると考えられるので、上記の学名を用意し近く正式発表の予定である。なお北海道立林業試験場道南支場の秋本正信氏によれば、本菌は北海道(三笠市、追分町)でも発生が確認された。

④ ナナカマド葉腐病 (写真8)

学名 *Monilinia aucupariae* (Ludwig) Whetzel (1945)

≡ *Sclerotinia aucupariae* Ludwig (1892)

最初ヨーロッパから記録された種で、わが国では秋田県十和田湖発荷峠で初めて発見され原田・工藤(1976)によって報告された。青森県では岩木山で採集されたが、両県ではいずれも山岳地帯にのみ発生する。秋本正信氏は北海道の函館市、支笏湖(千歳市)、金山湖畔(南富良野町)、道立林試道北支場(中川町)でそれぞれ本菌の発生を確認しているという。

⑤ コケモモ菌核病菌 (写真9)

学名 *Monilinia urnula* (Weinm.) Whetzel (1945)

≡ *Peziza urnula* Weinmann (1832)

≡ *Sclerotinia urnula* (Weinm.) Rehm (1893)

Weinmann (1832) が初めて報告し、その後 Woronin (1888) が *Sclerotinia vaccinii* Woronin の学名で独自に報告した。本菌は大きな分生子(28-37 × 19-25 μm)を有し、分離器(長さ7.5-12 μm)の観察も容易である。白井・原(1927)



【写真6】シウリザクラ葉腐病 葉柄部に白色分生子堆の形成が見られる



【写真7】シウリザクラ葉腐病菌 実腐れから発生する子のう盤



【写真8】ナナカマド葉腐病 葉柄部に白色分生子堆の形成が見られる

および原 (1954) の菌類目録にも載っているが、産地が不明である。筆者は八甲田の大岳で初夏に新梢萎凋 (分生子世代) の標本を採集した。また秋に果実菌核を採集し、管理下で越冬させ子のう盤世代を確認した (原田、1977)。



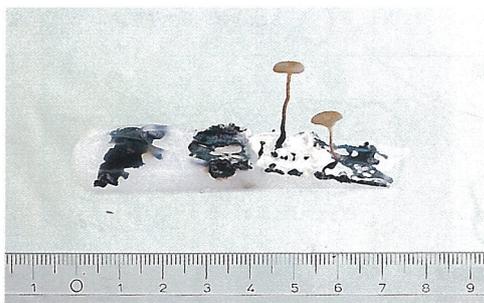
【写真9】コケモモ菌核病菌 萎凋新梢上に白色分生子堆の形成が見られる

⑥ ツルコケモモ菌核病菌 (写真10)

学名 *Monilinia oxycocci* (Woron.) Honey (1936)

≡ *Sclerotinia oxycocci* Woronin (1888)

ロシアで Woronin (1888) が初めて報告した。高層湿原のツルコケモモが宿主なのでわが国では近年思うように分布の調査ができない。1973年青森県西津軽郡のこげやち湿原で原田敏弘氏が初めて採集した (原田・工藤、1975)。本種では子のうがしばしば大小2型の子のう胞子を含み、8個の胞子のうち小型の4個は発芽能力を持たない。これは致死遺伝子の作用に起因するものと思われ、遺存種の隔離集団などにしばしば見られる現象である。本菌は試験管のジャガイモ・スクロース寒天上に黒色、不整形の菌核を生じ、これは低温下 (10℃) で比較的容易に子のう盤を生じる (原田、



【写真10】ツルコケモモ菌核病菌 ジャガイモ・スクロース寒天上に形成された菌核から発生した子のう盤

1977)。

⑦ ヤマツツジのモニリア病 (写真11)

学名 *Monilinia* sp. (未定)

2002年5月北海道支笏湖湖畔において *Monilia* 菌によるヤマツツジの葉腐れが発見され、その後7月には果実菌核 (実腐れ) が採集された (市橋ら、2003)。この菌核を管理下で越冬させ、2003年には子のう盤を得た (高橋・原田、2003)。文献上、ツツジ類 (*Rhododendron*) に寄生する *Monilinia* には3種あって、そのうち一種 (*M. alpina*) は異種寄生である。異種寄生は寄生菌が胞子世代によって感染宿主を変える現象で、さび菌類によく見られるが、その他の寄生菌では *Monilinia* 属にもう一例あるのみである。これまでの研究では、本菌は異種寄生種ではないと思われることと、形態上の類似から *M. azaleae* Honey に最も近いが、正確な同定には至っていない。なお異種寄生の *M. alpina* Batra (= *Sclerotinia rhododendri* Fischer) では、子のう胞子は *Vaccinium myrtillus* に葉腐れを起こし、ここに形成された分生子は *Rhododendron ferrugineum* あるいは *R. hirsutum* の花 (柱頭) に感染して果実に菌核を生じる。なおもう一例の *M. ledi* (Nawaschin) Whetzel (= *Sclerotinia heteroica* Woronin & Nawaschin) は分生子を *Ledum palustre* (イソツツジ) 上、子のう盤を *Vaccinium uliginosum* (クロマメノキ) の果実菌核上にそれぞれ生じる (Batra, 1991)。いずれも興味深い習性である。



【写真11】ヤマツツジモニリア病菌 実腐れから発生した子のう盤

II. 無分離器群

この群の種の基本的な生活環は、早春子のう胞子が一次伝染源として宿主の花器（花弁、めしべ、おしべ）に感染して花腐れを起こす〔花器が実際に腐る点で、柱頭侵入と異なる〕。また、花腐れの中の菌糸が進行して枝枯れを起こすことも多い。花腐れ上に生じた分生子が二次伝染源となって幼果、次いで熟果の果面から進入してそれぞれ腐敗果を生じる。地上に落下した被害熟果表層部に菌核が形成され、1～2冬経過後子のう盤を生じ、一次伝染源になる。この他、樹上で越冬した果実腐れ（ミイラ果）あるいは枝枯れ組織上に早春分生子が形成されて一次伝染源になることもある（図3）。

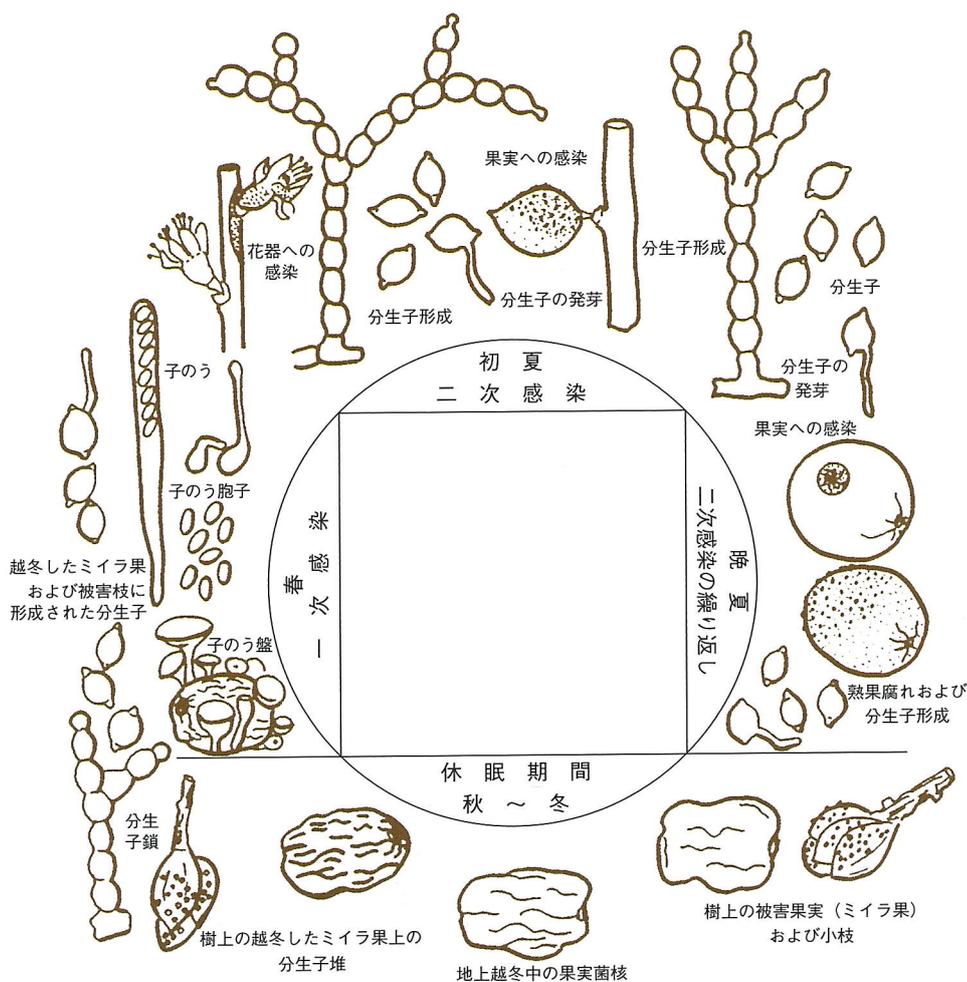
⑧ リンゴ灰星病菌

(写真 12)

学名 *Monilinia fructigena* (Aderh. & Ruhl.) Honey (1936)

≡ *Sclerotinia fructigena* Aderhold & Ruhland (1905)

本種の分生子世代は古くヨーロッパでナシの腐敗熟果上に *Torula fructigena* Persoon (1796) として記録された。ユーラシア大陸に広く分布して主に仁果類に発生する。日本ではリンゴ、ナシ、セイヨウナシ、マルメロ、ボケ、ビワ、ナナカマド、マタタビ、サルナシ、グミの果実に普通に見られるほか、稀にブドウ、ミザクラ、モモ上の発生も報告されている。いずれも果実では傷の部分から感染する。子のう盤世代の発生の記録は世界



〔図3〕 *Monilinia* 無分離器節の種の生活史 [Honey (1936) を一部改変]

で3、4例しかなく、わが国では青森県平賀町でのリンゴ園でリンゴ果実菌核上に採集されたのが唯一の例である (Batra & Harada, 1986)。

⑨ モモ灰星病菌 (写真13、14)

学名 *Monilinia fructicola* (Wint.) Honey (1928)

≡ *Ciboria fructicola* Winter (1883)

英名 American brown rot fungus の名が示すように北アメリカ原産と考えられている。モモ、ミザクラ、スモモのほか広く核果類に、また稀に仁果類に発生する。北アメリカで本菌によるモモの熟果腐敗は核果類の最も重要な病気の1つとされて注目されてきた。本種はヨーロッパには分布しない。わが国における本種の分布は秋田県下で採集されたミザクラ熟果菌核上の子のう盤標本に基づき照井・原田 (1966) によってはじめて確認さ

れたが、福島県・山形県ではそれ以前に発生していたらしい。落合 (1983) は福島県においてモモ灰星病を中心に本菌の生態ならびに防除について詳しく報告した。サクランボ (特にソメイヨシノ) のモニリア先枯れ病も本病に起因する (佐藤, 1972)。

⑩ アンズ灰星病 (写真15)

学名 *Monilinia laxa* (Aderh. & Ruhl.) Honey (1936)

≡ *Sclerotinia laxa* Aderhold & Ruhland (1905)

英名の Apricot brown rot fungus あるいは Blossom blight brown rot fungus の名が示すように、アンズが特に罹り易く、顕著な花腐れ・枝枯れ症状を特徴とする。ユーラシア大陸原産と見られているが、北アメリカ西部から中部、ニュージーランド、オーストラリアなどにも分布する。前種と



〔写真12〕 *Monilinia fructigena* によるリンゴ灰星病 熟果腐れ



〔写真13〕 *Monilinia fructicola* によるサクランボ灰星病 熟果腐れ



〔写真14〕 *Monilinia fructicola* の子のう盤 ジャガイモ・スクロース寒天培地上に形成された菌核から発生



〔写真15〕 *Monilinia laxa* によるオヒョウモモ灰星病 花腐れ

並んで核果類の灰星病菌として知られる。わが国の植物病理学教科書に出てくる *Monilia cinerea* Bonorden (1851) は本菌のアナモルフの異名の1つである。日本で確認されている宿主はアンズ、ウメ (特に果実の大きなアンズ系)、モモ (稀)。この他、北海道でオヒョウモモに発生する (横井・原田、1998)。本種の子のう盤世代はわが国では確認されていない。

⑪ ウメ灰星病菌 (写真 16)

学名 *Monilia mumecola* Harada, Sasaki & Sano (未公表)

= *Monilia prunicola* Harada & Sasaki (2002)  
[裸名]

1982年頃から大分県のウメ生産地で灰星病による被害が拡大した (中尾、1992)。顕著な花腐れ・枝枯れをとともなう点でアンズの灰星病菌 *Monilinia laxa* による被害かと思われたが、アンズ系のウメではなく竜峡、信濃小梅、白加賀などいわゆる小梅 (純系ウメ) が特に罹り易い点で疑問が残った (原田ら、1990)。既知灰星病菌との比較培養試験で、本病菌の菌そう性状は *M. laxa* にやや似るが、菌糸生育や孢子形成の適温、分生子の発芽性状などでいずれの菌とも異なった。また接種リング熟果の腐敗性状も独特であった。これらの結果に基づき、最近筆者らは本病菌を新種として記載し、論文を投稿中である。これまで大分県と和歌山県で本種が採集されているが、子のう盤世代は未発見である。



〔写真 16〕  
*Monilia mumecola* による  
ウメ灰星病 先枯れ

## モニリア菌上の菌生菌

他の菌に寄生したり、他の菌と密接に関係して生活する菌類を菌生菌という。英語では mycoparasites あるいは fungicolous fungi と呼んでいるようである。筆者はモニリア菌に関係する2種の菌生菌を見出したが、共にモニリア菌と同じ菌核病菌科の仲間であった。

① *Lambertella* 菌の菌生作用

青森、秋田両県のリング園でリング熟果菌核上に褐色子のう孢子をもつ子のう盤がしばしば採集された。当初リング灰星病菌 *Monilinia fructigena* の完全世代かと思われたが、着色した子のう孢子 (*M. fructigena* では子のう孢子は無色) と分生子世代を欠くことから、*Lambertella corni-mariss* von Höhnelt (チャイロミ菌核病菌) と同定された (Terui, Kudo & Harada, 1969)。その後の研究で *M. fructigena* に犯された熟果が地上に放置され、菌核化する過程で *L. corni-mariss* の感染を受け、*M. fructigena* の菌核まで *Lambertella* 菌の菌核に置き換わったものであることが実験的に証明された (原田・佐々木、1990)。顕微鏡下で *L. corni-mariss* の菌糸が *M. fructigena* の菌糸内に侵入し、寄生する場面が観察された。*L. corni-mariss* は抗生物質 Lambertellin を生成することが報告されているが、最近筆者らは同様に菌生菌の性質を持った別の *Lambertella* 菌が新規抗生物質 Lambertellol を生成することを見出した (Murakami et al, 2003)。

② *Ciborinia* 菌の菌生作用

リングモニリア病菌 *Monilinia mali* による実腐れには、分生子の柱頭侵入によって生じたものと、腐敗果そう軸 (いわゆる株腐れ) 組織中のモニリア菌菌糸がそれまで健全な隣接幼果の果梗を果実部へと上昇することによって生じるものとの2通りがある (写真2参照)。前者の実腐れは、実験室内で追熟処理後、低温 (0~7℃) 下に保つと約3ヵ月半からほぼ確実に子実体原基の発芽が見られ、徐々に発芽して成熟子のう盤 (径5-10mm) になる。一方、柱頭侵入によらない後者の実腐れでは、一般に *M. mali* の子のう盤形成は不良であ

るが、さらに低温下に保つと果梗の基部から中央部にかけて黒色子座性の菌核が発達し、ここからやや小形（径2—4mm）の子のう盤を生じることがある（原田・市橋、2002）。この子のう盤の子のう胞子をジャガイモ・スクロース寒天培地に分離培養すると、黒色、円盤状の子座性菌核を生じ、分生子を形成しない点で菌核病菌科 *Ciborinia* 属の一種と判断された。寒天培地上で *Ciborinia* 菌と *M. mali* を対峙培養すると、*Ciborinia* の菌そうの方が生育優勢でしばしば *M. mali* の菌そう部に侵入し、ここに自身の菌核を形成した。また顕微鏡下で *Ciborinia* の菌糸が *M. mali* の菌糸内に貫入し寄生する現象が確認された（市橋、2003）。本菌はリンゴモニリア病菌に侵されたリンゴ果梗組織あるいはその中に潜むモニリア菌の菌糸を栄養源として繁殖し、ここに菌核を形成するものと思われる。

#### 引用文献

- Batra LR (1991)  
World species of *Monilinia* (Fungi) : Their ecology, biosystematics and control. J. Cramer, Berlin.
- Batra LR & Harada Y (1986)  
A field record of apothecia of *Monilinia fructigena* in Japan and its significance. *Mycologia* 78:913-917
- Byrde RJW and Willetts HJ (1977)  
The brown rot fungi of fruit. Their biology and control. Pergamon, Oxford.
- 半澤洵 (1901a)  
果樹に流行する「モニリア病」に就て 北海道農会報 1 (4) :13-20, (5) 6-16, (6) 39-46
- 半澤洵 (1901b)  
弘前地方ニ發生セル苹果ノ花くされ病 札幌農学会報 2:178-181
- 半澤洵 (1904)  
再び果樹の「モニリヤ」病に就て 北海道農会報 5 (56) :631-635
- 原攝祐 (1954)  
日本菌類目録. 日本菌類学会
- 原田幸雄 (1977)  
日本産 *Monilinia* 属菌に関する研究 弘大農報 27:30-109
- 原田幸雄・市橋裕香子・澤絃子・佐野輝男 (2002)  
ウメの新しい灰星病菌 *Monilia prunicola* について 日植病報 68:59
- 原田幸雄・工藤哲男 (1975)  
モニリア菌によるナナカマドおよびツルコケモモの新病害 森林防疫 24:30-31
- 原田幸雄・佐々木将人 (1989)  
サクラ幼果菌核病菌とシウリザクラ葉腐病菌 (新称) の培養試験 日植病報 53:378
- 原田幸雄・佐々木将人 (1990)  
リンゴ灰星病菌 *Monilinia fructigena* の菌核に対するチャイロミ菌核病菌 *Lambertella cornimaris* の寄生現象 菌蕈研報 28:275-285
- 原田幸雄・佐々木将人 (1990)  
シウリザクラ葉腐病菌 (*Monilia* sp.) の完全世代について 日植病報 56:112
- 原田幸雄・佐々木将人・中尾茂夫 (1990)  
大分県に発生したウメ灰星病の病原菌について 日植病報 56:387
- Holst-Jensen A, Kohn LM, Jakobsen KS and Schumacher T (1997)  
Molecular phylogeny and evolution of *Monilinia* (Sclerotiniaceae) based on coding and noncoding rDNA sequences. *Amer J Bot* 84:686-701
- Honey EE (1928)  
The monilioid species of *Sclerotinia*. *Mycologia* 20:127-157
- Honey EE (1936)  
North American species of *Monilinia*. I. Occurrence, grouping, and life histories. *Amer J Bot* 23:100-106
- 市橋裕香子・原田幸雄 (2002)  
リンゴモニリア病被害幼果 (実腐れ) の果梗上に発生する一盤菌について 日本菌学会第 46

- 回大会 (信州) 講演要旨集 :43
- 市橋裕香子 (2003)  
リンゴモニリア病被害幼果 (実腐れ) の果梗部に発生する一盤菌 *Ciborinia* sp. について 弘前大学大学院農学研究科 修士論文
- 市橋裕香子・佐野輝男・原田幸雄 (2003)  
ヤマツツジのモニリア病 (新称) 日植病報 69:27
- 木村甚弥 (1962)  
りんごモニリア病に関する研究 青森県りんご試験場報告 6:1-87
- 楠木学・陳野好之・小林享夫・薬袋次郎・林弘子・緑川卓爾・岩田善三 (1984)  
サクラ幼果菌核病の発生生態と防除に関する研究 林試研報 318:1-15, Plates 1-4
- Muramaki T, Morikawa Y, Hashimoto M, Okuno T and Harada Y (2004)  
Lambertellos A and B, novel 3, 4-dihydronaphthalen-1 (2H) -ones with spirobutenolide produced by *Lambertella* sp. 1346. *Organic Letters* 6: 157-160
- 中尾茂夫 (1992)  
新しいタイプのモニリア病菌によるウメの病害—大分県での発生事例— 今月の農業 1992年1月号 :92-95、1 図版
- 佐藤邦彦 (1972)  
近年発見された新病害と新しい型の被害 VI. サクラのモニリア先枯病の病原菌の種名 森林防疫 21:24-28
- 千石興太郎 (1894)  
苹果及び李のモニリア病 北海道果樹協会報告 9:37-43
- 島善鄰 (1927)  
リンゴ実腐病の柱頭侵入に就きて 農業および園芸 2:233-238
- Shima Y (1936)  
Studies of the young fruit-rot of apple-tree. *J Fac Agric Hokkaido Imp Univ* 39:143-270, Plates III-IX
- 白井光太郎・原攝祐 (1927)
- 日本菌類目録 養賢堂
- 高橋良直 (1911)  
本邦薔薇科諸果樹の「モニリヤ」病 宮部博士記念論文集 :135-155, Plates XIII-XIV
- 高橋良直 (1915)  
苹果花腐病及実腐病ニ就キテ 植物学雑誌 29:217-223
- 高橋由紀子・原田幸雄 (2003)  
ヤマツツジモニリア病菌の完全世代 日本植物病理学会東北部会講演発表
- 照井陸奥生・原田幸雄 (1966)  
果樹類の本邦新灰星病菌について 日植病報 32:291-294, Plate I
- Terui M, Kudo T and Harada Y (1969)  
A brown-spored discomycete collected on mummified apples in Japan. *Trans Mycol Soc Jpn* 9:131-136
- 横井美和・原田幸雄 (1998)  
オヒョウモモの灰星病 (新称) について 日植病報 64:581-582
- Woronin M (1888)  
Über die Sclerotienkrankheiten der Vaccinieen-Beeren *Mem Acad Imp Sci St Petersburg* VII:36 (6) :1-49, Tafeln I-X

## キノコに付く昆虫の生活

佐藤隆士



### キノコに付く昆虫とは

キノコにつく昆虫は数多い。キノコに付くとひとくちに言っても、さまざまな昆虫がキノコの色々な部位を利用している。その利用目的もキノコを餌とするためだけでなく、交尾場所や隠れ家（シェルター）、さらには生き餌を捕えるための「狩り場」としてというように多様である。個々のキノコ上ではこれらの昆虫によって食うもの一食われるもの、種間競争、種内競争などさまざまな生物間関係が成り立っており、この生物系がキノコの発生から崩壊、消失するまでの時間経過に伴って推移してゆく。また、このようにしてキノコ上に形成される昆虫群集は、異なる種類のキノコ間だけでなく、隣り合った同種のキノコ間でも同じではない。キノコを中心とした複雑で多様な生物系は、実に興味深い研究対象なのである。

さて、キノコを利用する生物は、生活上、キノコを必須とする生物群とキノコを必ずしも必要としない生物群にわけることができる。前者は、幼虫の餌（繁殖場所）としてキノコの菌糸や胞子を必須とする昆虫群で、これらの昆虫にとって、キノコは生活の基盤そのものである。一方、後者の例としては動物の糞や樹液、腐った果実や動物遺体などに集まる種類が資源利用の選択肢の一つとしてキノコを採餌場としたり、崩壊しかけたキノコを摂食している場合があげられよう。本項ではキノコを必須とする昆虫（以下、キノコ食者もしくはキノコ食昆虫と記す）の生活の概要について述べ、実際の野外での生態について著者が実際に扱っているオオキノコムシ類をもとに紹介したい。

### キノコを利用する昆虫類

昆虫と菌類は関りが深く、約30ある昆虫の目（Order）の中の約半数から菌食性の種が知られている。その中には不完全菌類の菌糸（いわゆるカビ）を食べるものやその胞子を食べる多種多様な昆虫、自ら菌園を作って特定の菌の「栽培」を行っているハキリアリ類やキノコシロアリ類、共生菌を運び菌が蔓延した木材を食べるアンブローシアキクイムシやキバチ類、幼虫期に菌類によって分解が進んだ木材と菌糸を食べるクワガタムシ、地衣類を食べるコケガ類、ウドンコ病菌を食べるキイロテントウやシロホシテントウなどなど数え上げれば切りはない。これらの詳細については他書に譲るとして、人に身近な存在であるキノコを食べている昆虫類に絞って見てみよう。

キノコを専門に利用する昆虫は、カMEMシ、ハエ、コウチュウ、チョウ目などに代表される。とはいえ、キノコを利用するカMEMシ目やチョウ目昆虫では、ヒラタカMEMシ類や一部のハネナガウンカ類、そしてアツバ類やヒロズコガ類など、各グループのなかでもかなりの少数派であるのに対し、ハエ目とコウチュウ目にはキノコ食者の種類が数量ともに豊富であり、いずれにもキノコ食に特化した科が複数含まれている。ハエ目では糸角類、短角類ともにキノコ食の種が多く、特にショウジョウバエ類で生活史の解明や群集生態学的研究が進められている。しかし、もう一方の雄であるキノコ食コウチュウ目昆虫をはじめとする菌食性昆虫に関する研究は、植食性や捕食性昆虫と比較して概して進んでおらず、多くのグループでは基礎的知見も少ない。

## 昆虫のキノコの利用様式の違い

さて上記したようなキノコ食昆虫のキノコの利用様式は種によって様々である。ツツキノコムシ類のように主に硬いキノコを食べるグループもあれば多くのハエ目昆虫のように柔らかいキノコと硬いキノコを食べる種を含むグループもある。また、多様なキノコを利用できる（広食性）種がある一方で、スッポンタケだけを利用するシリグロオオケシキスイのごく限られたキノコ種に特化した種もいる。さらに、同じキノコ内でもキノコの利用部位にはキノコ食者間で違いがある。甲虫ではデオキノコムシ類は胞子を、ツツキノコムシ類やオオキノコムシ類は菌糸部や子実托を積極的に摂食する。こうしたキノコの利用部位の違いはキノコ上の昆虫群集相の遷移に影響を及ぼす。胞子食者はキノコが胞子を放出している時期に訪問し、菌糸を食べる虫は幼虫の発育や成虫の摂食に適したキノコの発育段階を選択する。そして、キノコが崩壊すると、そこに繁殖する酵母を摂食する昆虫や腐食した菌糸を好む糞虫などの腐食者、さらにはキノコ上で成長しきった各種昆虫の幼虫を狙うハサミムシやエンマムシ類、アリ類などが訪れ、キノコは完全に消失する。また、キノコの利用部位の違いは寄主幅にも関係しているようである。例えば、デオキノコムシ類のような胞子食者は硬いものから柔らかいものまで様々なキノコを利用するが、硬いキノコを食べるツツキノコムシ類などは硬いキノコの中でも種によって選り好みをするというように比較的寄主範囲が狭い傾向がある。

## なぜキノコを餌とするのか

キノコは発生場所が空間上に散在するうえに、発生時期が限られるため、その利用者にとって予測しにくい資源である。特にハラタケ目に属するような軟質菌の場合は発生後すみやかに消失する。それでは、なぜ、昆虫はわざわざ利用困難なキノコを利用するのであろうか。これに関してはキノコの栄養価の高いことや消化効率が良いことなどが指摘されている。昆虫は体を構築するため、そして体を維持するために炭素、窒素、燐、硫黄、無機塩その他が必須である。その中の炭素は多くの基質に豊富なのにに対し、窒素の含有率は基質ごとのばらつきが大きい。また、生きた植物体は消化阻害物質などによる化学防衛を行っており、利用するための対処法が必要である。落ち葉や木材は発生時期を選ばず豊富に存在するが、その主成分はセルロース・ヘミセルロースなどの消化し難い物質であり消化にコストがかかる。このため、植食者では窒素源の豊富な季節や防衛能の低い新芽の時期に繁殖時期を合わせたりすることで、朽木などを食べる昆虫では大量に摂食することや微生物によって消化を互助してもらうことなどで対処したりすることが知られる。その点、菌類には比較的豊富な窒素や必須栄養素が存在しており、栄養価豊富な菌糸が一度に大量に出現するキノコは昆虫にとって利用の困難さを補ってもあまりあるほど魅力的な資源なのかもしれない。



クロチビオオキノコムシ *Tritoma niponensis* の交尾。  
キノコは昆虫に餌としてだけでなく様々な用途に利用される。キノコは菌食性昆虫の交尾の場所としても重要な役割を果たしている。

## キノコ食昆虫の生活史に対する疑問

しかし、たとえ栄養的なメリットがあるとしても、予測困難で限られた不安定な資源であるキノコを利用するためにはそれ相応の戦略が必要不可欠である。疑問点を整理してみると、1. いかにして寄主を発見するのか？、2. 限られた資源をいかにして利用するのか？（加えて、軟質菌の場合には短期間での餌消失に対していかにして対処するのか？）、3. 発生時期の予測が困難なキノコに対してどのようにして年間のスケジュールを調節しているのか？ 4. 種間競争はどうなっているのか、などがあげられよう。これらの疑問に答えようとする研究は決して多くないが、以下にいくつかの答えとなりそうなデータをあげてみる。

### 1. 寄主発見

昆虫の生活環は、長距離移動が可能な成虫期と、発育にかかわる卵から蛹まで（バッタやカメムシなど不完全変態のものでは卵から幼虫まで）の期間に大別される。キノコ食昆虫の寄主発見は成虫の問題である。キノコバエ類、ツツキノコムシ類、オオキノコムシ類など各種キノコ食昆虫では成虫がキノコの匂いに誘引されること、そして狭食性の種が特定のキノコ種に特異的な匂いに対し選択的に誘引されることが知られており、キノコ食昆

虫の寄主探索と寄主選択にはキノコ臭が関与しているケースが多いと考えられる。自身の経験では、体長3mm程度のニホンホソオオキノコムシ *Dacne japonica* のマーク虫が放飼地点から500m離れたキノコのトラップ上に飛来したのを観察したことがある。この小さな昆虫は遠距離からのキノコの匂い探索だけで寄主を発見したのであろうか。キノコの匂いのみならず広域から近距離までの各種の刺激を使い分けている可能性など、昆虫のキノコ探索メカニズムは未だ検討の余地のある興味深いテーマである。

### 2. 限られた資源の利用法

限られた資源の利用法は昆虫の全ステージにかかわる問題であり複雑である。キノコのように空間上にパッチ状に分断している餌間の移動は飛翔能力を持たない幼虫には困難である。そこで、パッチ間の移動は主に移動能力の高い成虫によって行われ、幼虫は産下された限られた餌資源を利用する。まず、成虫の特徴から見てみると、キノコ食昆虫の多くでは成虫が特定のキノコに集中分布する傾向があることが知られており、特定のキノコに対する集中的な産卵もしばしば起きているようである。キノコのように空間上に散在している餌ではその中でも発見しやすいものに集中しやすい傾向があるのかもしれないが、これは仮説の域



コナラの枯れ木から発生したウスヒラタケに集まるデオキノコムシ類。このグループは主に各種キノコの胞子を食べるので硬質菌から軟質菌まで新鮮なキノコ上でよく見られる。近くに寄るとすばやく飛び立つ。菌類の胞子の分散者なのかそれとも胞子を食べてしまうただの厄介者なのかその詳細については今後の研究の進展が期待される。

を出ない。次に、幼虫は一つのキノコという限られた餌の中で同居者と共に餌を利用することとなる。限られた餌を摂食する昆虫の幼虫の競争形態には競合する他者を排除して餌資源を独占する方法と、限られた餌を他者と共に消費する方法があり、キノコと同じく分断かつ限られた餌資源であるマメや新芽や花部のみを食べるマメゾウムシ類や、各種チョウ類では餌をめぐる幼虫同士が殺し合いをする例が知られる。キノコ食のハエ目昆虫の多くやセモンホソオオキノコムシ *Dacne picta* では後者の例が知られるが、この傾向がキノコ食昆虫に一般的な傾向かどうかは今後さらに知見の蓄積が必要である。他に、キノコ食昆虫の生態として注目されるものとして、親による子供のケアがある。報告されているのはオオキバハネカクシ類や熱帯のオオキノコムシなど一部の種であり生態的な研究もほとんど進んでいないが、ケアの意義が外敵に対するものなのか、それとも同種他個体による攻撃回避や餌の確保のためなのかなど、非常に興味深いところである。

以上、予測しがたい資源であるキノコと昆虫側の生態の問題については、寄主キノコの特性とともにも考察される必要がある。キノコ食のショウジョウバエ類では早期に消失するキノコを利用する種類では幼虫期の発育期間が短く、成虫が大卵・少産で飢餓耐性能力が高いのに対し、長持ちするキノコを利用する種では逆の傾向を持つことが知られている。寄主とするキノコの持つ発生予測性、発生期間、硬さなど多くの要因が利用する昆虫の生活史全体に複雑に影響しあうのだろう。この複

雑に絡み合った問題の解決には、次世代の餌の発見効率などに関する野外での地道なデータ収集が必要である。

### 3. 生活史スケジュール

予測困難なキノコの発生に対するキノコ食昆虫の生活史スケジュールの同調機構の問題も、ショウジョウバエ類で最も研究が進んでいる。ショウジョウバエ類の休眠は成虫・幼虫・蛹期間に認められるが、キノコ食者の多くは成虫休眠である。昆虫の餌消失に対する対処法には移動・分散により新たな資源を探索する動的方法と発生場所近辺で定着して不適な季節をやり過ごす静的な方法がある。後者は「休眠」による所が大きく、昆虫は種によって卵から成虫まで様々なステージに休眠することで、年間スケジュールを調整する。卵や幼虫での休眠は、休眠覚醒後に発育のための餌資源が必要となる一方で成虫での休眠は覚醒後すぐに移動が可能である点が大きく異なる。このため、腐生菌などのような発生場所や発生時期の予測が困難なキノコを利用する昆虫と木材腐朽菌のように発生場所が比較的特定されかつ高確率での発生が予測されるキノコを利用する昆虫では、休眠可能なステージに違いがある可能性がある。しかし、比較的発生予測が可能なキノコを利用する昆虫においてもキノコが発生しなかった場合に備えた移動分散期が生活史の中に組み込まれている必要があるだろう。キノコ食昆虫では成虫休眠を利用して成虫時に長生きし、その高い移動能力と寄主探索能力によってキノコの発生時期と生活史の同調を行うことが、最も適応的とも考えられるが、実

ホダ木から脱出したニホンホソキノコムシ *Dacne japonica* の成虫。春早くからシイタケ上で見られる。シイタケの害虫として著名である。



際には異なる生活史を持つ物も多い。この休眠（定着）か、探索か、その生活史適応の詳細については今のところ仮説の域を出ないが、今後詳細な研究が行われるべきであろう。

#### 4. 種間競争

キノコ食昆虫間の種間競争は、分断化された資源を利用する昆虫群集の維持機構研究のモデルとしてショウジョウバエ類を含むハエ目昆虫を中心に盛んに研究が進められてきた。その中心となるのが集中分布モデルである。これは、「分断化された同一の餌資源を利用している複数種がなぜ共存維持できるのか」という疑問に対して、「それぞれの種（競争に強い種も）が空間上に孤立する特定のパッチに集中する傾向があるため、その他のパッチが他種にとって（競争に弱い種など）の逃げ場となり、競争排除が起こらないのではないか」とする仮説である。空間上で分断化されたキノコとこれを利用するキノコ食昆虫群集はこの仮説検証の良い材料であり、研究が行われてきた。その結果、キノコ食昆虫が特定のキノコに対して集中分布する傾向にあること、キノコ食昆虫の集中分布傾向は複数種の共存にかなり有効であること、発生時期の違いやキノコ内での摂食部位などの資源利用の相違も共存機構としては無視できないことなどが指摘され、一連の研究から菌食昆虫のニッチ幅、種間関係、種内競争など基礎的知見が蓄積された。

この群集生態学的視点からのキノコ食昆虫研究は、「日陰者」であったキノコと昆虫という系に多くの注目を集め、キノコ食ハエ目昆虫に関する

基礎的知見を飛躍的に蓄積した点で意義深い。しかし、なぜ個々の種が集中分布する傾向にあるのか、そしてなぜ利用部位に違いがあるのか、そしてそもそもハエ目昆虫にとってどの程度の資源量で競争排他が生じるのかなど、群集構成種それぞれの生態的知見を必要とする疑問が数多く残されている。また、その他の大半のキノコ食昆虫の生態にいたってはほとんど未知に等しいと言ってもよい。

#### 食菌性甲虫—オオキノコムシの場合—

キノコ食昆虫の中でも特にキノコ食コウチュウ目昆虫に関する研究はほとんど進展していない。そのようなキノコ食昆虫のなかでもマイナー分野であるキノコ食甲虫の具体的な生活を著者が実際に扱っているオオキノコムシ類をもとに紹介したい。オオキノコムシ科は代表的なキノコ食甲虫であり、全世界の約2500種あまりのほぼすべてがキノコ上で繁殖することが知られる。この科はコウチュウ目の中で分類体系が混乱しているヒラタムシ上科の中でも形態的によくまとまっており、キノコ食に特化したことで適応放散した可能性が考えられる。この科に属する昆虫のうち比較的生態的知見が揃っているのは、害虫化した種である。その代表が、シイタケ害虫のセモンホソオオキノコムシ *Dacne picta*（以下セモンと略す）とニホンホソオオキノコムシ *D. japonica*（ニホン）である。実はキノコ害虫はキノコ食昆虫の研究上、障害となる「寄主キノコの確保が難しい」という問題を解決できるため、詳細な生態調査には絶好

セモンホソオオキノコムシ *Dacne picta* の成虫。シイタケなど柔らかいキノコを食べる。柔らかいキノコは予期せぬ消失をすることがあるため、利用する昆虫には幼虫期間に食べた餌の量の違いによる成虫サイズのばらつきが見られることがある。



なのである。そして、これら2種は同属近縁でありながら、それぞれの特性や生活史はまったく異なっており、キノコ食昆虫の生活史適応を考察するのに、非常に示唆的である。以下に両種の生態を説明したい。

まず両種の寄主であるシイタケは春・秋の2回の発生を行い、夏の間は発生しない。この発生消長に対する両種の年間スケジュールの相違について見てみよう。セモンは、晩春から秋にかけて年数回の発生を行い、成虫と幼虫で越冬する。シイタケのない夏期にはヒラフスベなどに対して寄主転換をしているようである。一方のニホンは早春から初夏にのみ一回繁殖し、幼虫は夏までにシイタケを摂食して新成虫となる。この新成虫は生殖休眠の状態ですべて夏眠したのち、秋発生のシイタケ上で交尾・摂食のみを行ったのち成虫越冬し、翌年春に産卵を行うという主に年1回の発生を行う。このようにニホンは春のキノコ発生にあわせた繁殖を行うことで確実にシイタケ上での繁殖を行っているが、セモンではまったく異なる。また、生活史以外の両種の大きな違いとして成虫の飢餓耐性と飛翔能力があげられる。セモンでは飢餓耐性は低いですが飛翔能力は高い。一方のニホンは、飢餓耐性能力は高いがあまり高頻度には飛翔しない(一部が長距離の飛翔を行う)。両種は高い飛翔能力—寄主探索(分散)と、高い飢餓耐性能力(定着)というまったく異なる方法で、キノコ発生に

対処しているようだ。両種はシイタケなどの軟質の木材腐朽菌を寄主としており、キノコはある程度の期間は一定場所より発生する。このため、ニホンは春、同一場所より発生する春発生のキノコを確実に利用した後、発生場所周辺に定着するという比較的安定した生活を営んでいる一方で、セモンはキノコ自体が不安定でかつキノコ上での競合種が多い時期に、新たな寄主を次々に探索する生活を送っているようだ。しかし、セモンにおいても夏以降に発育開始した幼虫はキノコの発生木周辺で休眠幼虫として越冬して翌年までその場に留まることから、本種は高い寄主探索能力を持つ成虫と移動能力の低い幼虫という2つの越冬形態で翌年春の不確定なキノコ発生に対して対処しているのかもしれない。このように生活史の異なるセモンとニホンでは、キノコ発生の安定性によって受ける影響も異なる。シイタケが春と秋に一定量、確実に発生するシイタケ圃場ではニホンの年次ごとの発生消長は安定しているが、夏にシイタケを利用できないセモンの発生消長は不安定である。ところが一般にはセモンはかなり普遍的な種でニホンはまれな種であるとされる。移動・分散による動的な生活史と、定着という静的な生活史では安定した資源の有無といった環境の違いがそれぞれの種の適応度に大きく影響するようである。

その他、日本には軟質菌もしくは硬質菌を利用する約100種のオオキノコムシ類が生息している。



カラタケの中のカタモンオオキノコムシ *Aulacochilus japonicus* の蛹と成虫。硬いキノコを食べる昆虫の代表的なもの。本種は太い幹から細い落枝まで樹種を選ばず発生するカラタケを寄主とするためか都市部でも良く見られる。しかし、キノコ食昆虫の保全生物学的研究は日本では、ほとんど行われていない。



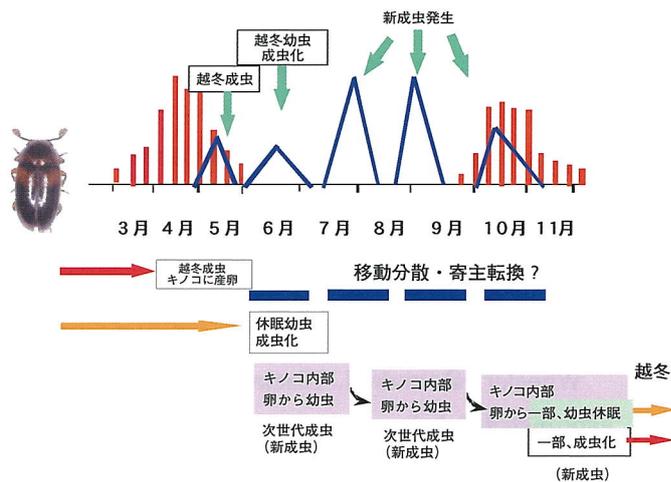
この多くが上記2種とはまた異なる生活史適応でキノコ利用している可能性は想像に難くない。また、軟質菌にしてもシイタケよりはるかに発生期間が短いヒラタケ類を専門に利用するヨツボシオオキノコムシ、ホソチビオオキノコムシ、アオバチビオオキノコムシの幼虫発育、種間競争などは興味深い。そして、カワラタケなどの硬質菌を利用するクロチビオオキノコムシ、カタモンオオキノコムシ、アカハバビロオオキノコムシなどは都市部などでもかなり普遍的に生息する上に個体数も多い。また、セモンやニホンと同じ *Dacne* 属には硬質菌を利用する種もいくつか存在しており、生活史研究上、種間比較を行える絶好の材料である。

## 今後の展望

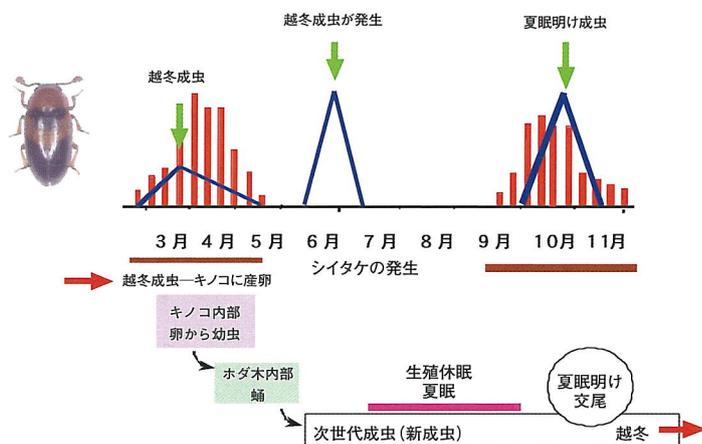
キノコ食昆虫の生態については、これまでショウジョウバエ類が中心であった。これはキノコ食のみならずショウジョウバエ類に関する基礎的知見の蓄積が北海道大学を核とする先見の明を持った指導者たちによって精力的に推進されてきたことが大きかった。一方、甲虫類ではほとんど系統だった研究が進められておらず、未開の分野というてよい。このような現状にあるキノコ食昆虫について今後の進展が期待されるいくつかの事例を挙げてみたい。

キノコ—昆虫の関係ではキノコ食昆虫による孢子分散の可能性が指摘されている。実際にコナダニ類やある種のショウジョウバエに摂食された孢子が発芽能を持つことが知られており、昆虫その他によるキノコからの孢子分散があることは事実のようだ。しかし、風や雨などによる分散様式との分散効率や分散場所、分散後の孢子生存率などの比較がなされた上で初めてキノコ—昆虫間相互作用に関する議論が可能となる。孢子食のショウジョウバエ類などではキノコ形態と昆虫の口器形態に相互対応が認められ、キノコ種—孢子食昆虫種の間に対応関係があり、共進化の可能性が疑われている。なんらかの標識でラベルした孢子の追跡調査が可能になれば面白い結果が得られるかもしれない。また、キノコとキノコ食昆虫群集、そしてキノコ食昆虫に依存する生物に関する保全生物学的観点からの研究も、行われはじめている。キノコ食昆虫がもともと限りある餌を利用していることから考えてみても、環境変動による影響を受けやすいことは容易に予想されるが、実際に環境の分断化などによってキノコ食昆虫に依存する高次捕食者、キノコ食昆虫、キノコの順に多様性が減少することがすでに報告されている。この問題は今

セモンホソオオキノコムシのシイタケ圃場周辺での生活史



ニホンホソオオキノコムシの生活史



後より一層精力が傾けられるべきであろう。

そして不可欠なことはキノコ食昆虫にとっての「寄主キノコ」に関するデータの蓄積である。キノコ食昆虫では幼虫が利用できるキノコから成虫が得られることがしばしばある。この点、甲虫類では「寄主」に関する記載があいまいであり、成虫が利用していた「寄主」、それより重要な幼虫が発育可能な繁殖場所としての「寄主」の区別が不明瞭であったり、専門家を介さず「寄主キノコの同定」がなされる例が多々あるなどといったような基礎的な段階での混乱が多かった。もちろんキノコ食昆虫種と利用キノコ種とのきちんと対応づけがなされているグループもあるが、キノコ食昆虫の研究の進展にはキノコの専門家と共同でこれらの基礎的知見を蓄積する努力が重要なのである。

これまで多くの菌関係者にとってキノコに付くムシは邪魔者であり、昆虫関係者にとってのキノコは材料であった。しかし、両関係者の提携は、昆虫から見たキノコ、キノコから見た昆虫、菌—昆虫間の相互作用など両サイドからの学際的研究を進展させ、互いの研究をより深い実りあるものへと昇華させるに違いない。それを介するのが野外における分解者のシンボルであるキノコであれば面白いと思う。

#### 参考文献

- Ashe, J.S. (1986) *Sociobiology*, 12: 315-320.
- Atkinson, W.D. and Shorrocks, B. (1981) *J. Anim. Ecol.*, 50: 461-471.
- Atkinson, W.D. and Shorrocks, B. (1984) *Am. Nat.*, 124: 336-351.
- Grimaldi, D. and J. Jaenike (1984) *Ecology*, 65: 1113-1120.
- Guevara, R., A. M. Rayner and S. Reynolds (2000) *Physiol. Entomol.*, 25: 288-295.
- Heatwole, H. and A. Heatwole (1968) *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 61: 18-23.
- Kimura, M. (1980) *Evolution*, 34: 1009-1018.
- Klimaszewski, J. and S. B. Peck (1987) *Can. J. Zool.*, 65: 542-550.
- Martin, M. M. (1979) *Biol. Rev.*, 54: 1-21.
- Newton, A. C., E. Holden, L. M. Davy, S. D. Ward, L. V. Fleming, R. Watling (2002) *Biol. Conserv.*, 107: 181-192.
- Nicholson, A.J. (1954) *Aust. J. Zool.*, 2: 9-65.
- Sato, T., K. Nakamuta and T. Nakashima (1998) *Appl. Entomol. Zool.*, 33: 223-226.
- Sato, T. and A. Suzuki (2001) *Appl. Entomol. Zool.*, 36: 189-197.
- Sato, T., N. Shinkaji and H. Amano (2004) *Appl. Entomol. Zool.*, 39 (in press) .
- Thunes, K. H., Midtgaard, F. and Gjerde, I. (2000) *Biodiversity and Conserv.*, 9: 833-852.
- Toquenaga, Y. and K. Fujii (1991) *Res. Popul. Ecol.*, 33: 129-139.
- Southwood, T. R. E. (1997) *J. Anim. Ecol.*, 46: 337-365.
- Toda, M. J. and Kimura, M. T. (1997) *J. Anim. Ecol.*, 66: 154-166.
- Toda, M. J., Kimura, M. T. and N. Tuno (1999) *J. Anim. Ecol.*, 68: 794-803.
- 都野展子 (2001) *日本生態学会誌*, 51: 73-86.
- Tuno, N. (1998) *Ecological Research*, 13: 7-15.
- Tuno, N. (1999) *Ecological Research*, 14: 97-103.
- Wheeler, Q. and M. Blackwell (1984) *Fungus-Insect Relationships*. Columbia University Press, New York.
- Wilding, N., N. W. Collins, P.M. Hammond and J.F. Webber (1989) *Insect-Fungus Interactions*. Academic Press, London.

## アセタケ属菌の新種・稀菌の紹介

小林 孝 人



アセタケ属菌の分類についての筆者のモノグラフ (Kobayashi, 2002) に新種として発表したアセタケ属菌を各論レベルで紹介する (表1)。また、その後の論文 (Kobayashi, 2003) に載せた新種 *Inocybe ovoidea* Takahito Kobayashi も取り扱う。筆者が新種発表した菌ではないが珍し

いアセタケ属菌も紹介する。更に、今回は筆者の研究によるアセタケ属の属内の新分類体系を紹介する (表2)。筆者が設立した三つの新亜属 *Leptocybe* Takah. Kobay., *Pertenuis* Takah. Kobay., *Tenuicystidia* Takah. Kobay. についても解説する。

[表1] アセタケ属 (*Inocybe*) 菌の学名・和名と所属する亜属

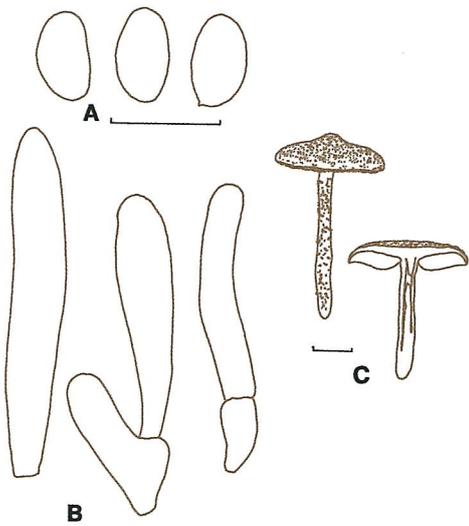
学名・和名		亜属
<i>Inocybe gymnocarpa</i> f. <i>ellipsoidea</i> Takahito Kobayashi	マルミノトマヤタケ	<i>Inosperma</i>
<i>I. transiens</i> Takahito Kobay.	イロカワリトマヤタケ	<i>Inosperma</i>
<i>I. leptocystis</i> Atk.	ハクマクシスチジアタケ	<i>Tenuicystidia</i>
<i>I. lageniformis</i> Takahito Kobay.	クビナガシスチジアタケ	<i>Inocibium</i>
<i>I. flocculosa</i> Sacc.	オチバトマヤタケ	<i>Inocibium</i>
<i>I. monochroa</i> J. Favre	フジトマヤタケ	<i>Inocibium</i>
<i>I. pseudoreducta</i> Stangl & Glowinski	カブラトマヤタケ	<i>Inocibium</i>
<i>I. ovoidea</i> Takahito Kobay.	タマゴトマヤタケ	<i>Inocibium</i>
<i>I. hinoana</i> Y. Yukawa & K. Katumoto	サイコクタマアセタケ	<i>Inocibium</i>
<i>I. pseudoasterospora</i> var. <i>capitata</i> Takah. Kobay.	キュウトウトマヤタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. lutea</i> Yos. Kobayasi & Hongo	キイロアセタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. fastuosa</i> Takahito Kobay.	オオトマヤタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. pachypleura</i> Takahito Kobay.	マクアツトマヤタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. pachydermica</i> Takahito Kobay.	マクアツシスチジアタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. clavata</i> Takahito Kobay.	コンボウシスチジアタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. chrysochroa</i> Takahito Kobay. & Courtec.	コガネトマヤタケ	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>I. acutata</i> Takahito Kobay. & Nagas.	アシナガトマヤタケ	<i>Leptocybe</i>
<i>I. leptoderma</i> Takahito Kobay. & Nukada	コイムラサキアセタケ	<i>Pertenuis</i>

*Inocybe gymnocarpa* f. *ellipsoidea* Takahito Kobayashi

[和名：マルミノトマヤタケ (小林新称)] 図1・2  
 第一の亜属の *Inosperma* Kühner に所属する (表1)。胞子の表面が平滑で、縁シスチジアが薄膜なことが特徴である。Kühner (1980) は胞子が決してこぶ状にならないことと、ひだの側面にメチュロイド (厚膜シスチジア) を欠くことで *Inosperma* 亜属を作った。後に Kuyper (1986) が *Inosperma* 亜属を分割し、*Mallocybe* Kuyper 亜属を作った。しかし、Kühner (1988) は *Mallocybe* 亜属を受け入れていなく、このグループを *Inosperma* 亜属に所属する *Dulcamarae* 節に入れている。筆者もキューナー博士の考えに同意し、*Mallocybe* 亜属を *Inosperma* 亜属から分割しない考えである。



〔図1〕 *Inocybe gymnocarpa* f. *ellipsoidea* Takahito Kobay., 子実体



〔図2〕 *Inocybe gymnocarpa* f. *ellipsoidea* Takahito Kobay., [正基準標本], A: 胞子 (スケール: 10  $\mu$ m), B: 縁シスチジア (スケール: 10  $\mu$ m), C: 子実体 (スケール: 10 mm)

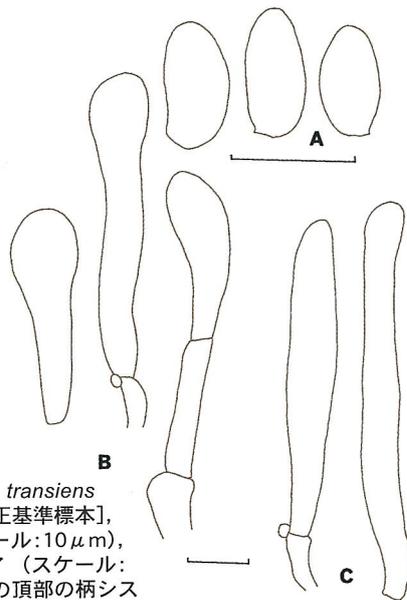
*Inocybe transiens* Takahito Kobay.

[和名：イロカワリトマヤタケ (小林新称)] 図3・4

*Inocybe transiens* イロカワリトマヤタケは、胞子の表面が平滑で縁シスチジアが薄膜なので *Inosperma* 亜属に所属する。近縁種 *Inocybe fastigiata* (Schaeff.: Fr.) Quél. オオキヌハダトマヤタケも同様な顕微鏡的特徴を持ち、肉眼的にもかさの表面と柄の色が異なるのみで判別が難しい。しかし、肉眼的呈色反応を用いると明確に同定できる。*Inocybe transiens* の柄の表面が KOH (5%) で赤色に変色する。筆者は *I. transiens* を神奈川県七沢と千葉県千葉市で計二回採集し KOH (5%) の反応を観たが同様であった。対して *I. fastigiata* の柄の表面は KOH (5%) で変色しない。筆者はこの特徴を重視し *I. transiens* の新種記載を行った。



〔図3〕 *Inocybe transiens* Takah. Kobay., 子実体 (柄の表面が KOH で赤変しているのに注意)

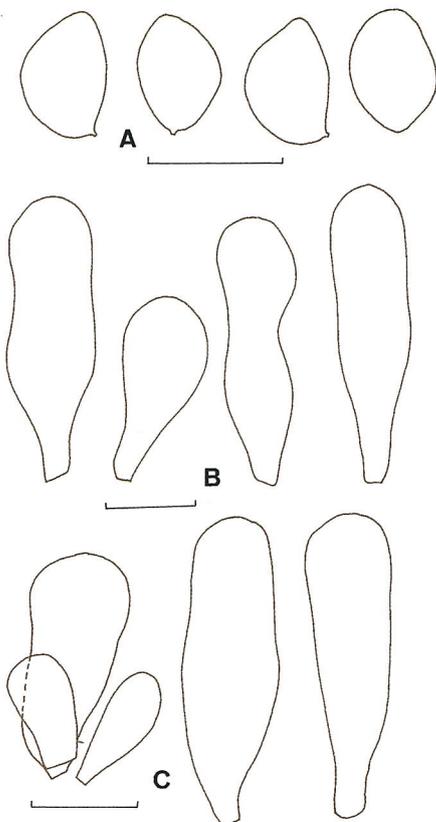


〔図4〕 *Inocybe transiens* Takah. Kobay., [正基準標本], A: 胞子 (スケール: 10  $\mu$ m), B: 縁シスチジア (スケール: 10  $\mu$ m), C: 柄の頂部の柄シスチジア (スケール: 10 mm)

*Inocybe leptocystis* Atk.

[和名：ハクマクシスチジアタケ(小林新称)] 図5

このきのこは胞子が平滑で薄膜な縁シスチジアを持つため、前出の *I. gymnocarpa* f. *ellipsoidea* マルミノトマヤタケに近縁である。しかし、*Inocybe leptocystis* ハクマクシスチジアタケは側シスチジアを有する点でマルミノトマヤタケと異なる。カイパー博士はハクマクシスチジアタケを *Inocybe* 亜属に入れた。しかし、彼の分類の根拠とされている系統解析は13種のアセタケ属 (*Inocybe*) 菌のみから成り、ハクマクシスチジアタケを分析していない。また、パプア・ニューギニアから報告された新種 *Inocybe conicoalba* Horak も薄膜な側シスチジアを有し、ハクマクシスチジアタケは *Inocybe* 亜属の例外的な菌ではない。よって、筆者は薄膜な側シスチジアの有無を重視し、新亜属 *Tenuicystidia* Takah. Kobay. 亜属を設けた。*Tenuicystidia* 亜属は平滑な胞子と薄膜な側シスチジアと縁シスチジアによって特徴づけられる。



〔図5〕 *Inocybe leptocystis* Atk., A: 胞子 (スケール:10 μm), B: 側シスチジア (スケール:20 μm), C: 縁シスチジア (スケール:20 μm)

*Inocybe lageniformis* Takah. Kobay.

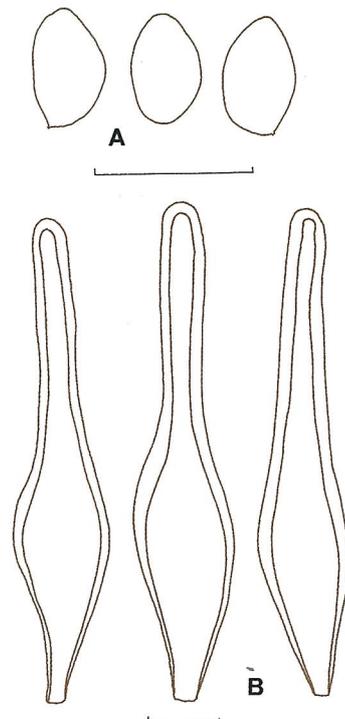
[和名：クビナガシスチジアタケ (小林新称)]

図6・7

第三の亜属、*Inocibium* 亜属は胞子が同様に平滑だが、側シスチジアが厚膜なアセタケ属菌が所属する。Singer (1962) は胞子が平滑なアセタケに限定し、縁シスチジアと側シスチジアが厚膜な菌を所属させた。*Inocybe lageniformis* クビナガシスチジアタケは典型的な厚膜のシスチジアを有し、胞子も平滑である(図7)。側シスチジアの頸部が長いのが本菌の和名の由来である。



〔図6〕 *Inocybe lageniformis* Takah. Kobay., 子実体



〔図7〕 *Inocybe lageniformis* Takah. Kobay., [正基準標本], A: 胞子 (スケール:10 μm), B: 側シスチジア (スケール:10 μm)

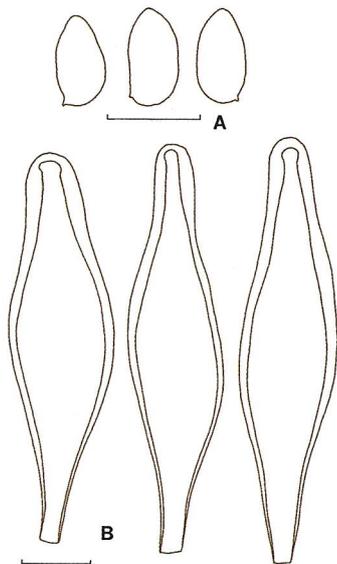
***Inocybe flocculosa* Sacc.**

[和名：オチバトマヤタケ (今井)] 図8・9

北大の研究者であった今井三子博士が日本で最初に発表したきのこである。山梨県からの報告である。和名はImai (1939) によってつけられた。また、1930年代と論文は大変古いが、筆者が証拠標本を調べたところ、同定を現在も使われている学名の *Inocybe flocculosa* と確認することができた。標本の保存状態も良く、厚膜なシスチジアや平滑な胞子を顕微鏡観察することができた。筆者らは1993年に *Inocybe flocculosa* を西日本から再発見し報告した (Kobayashi & Hongo, 1993)。その後、筆者は札幌市、朽木村、富士山、穂高町そして高尾山で採れた標本から本菌が日本で広く分布していることを見出した (Kobayashi, 2002)。



〔図8〕 *Inocybe flocculosa* Sacc., 子実体



〔図9〕 *Inocybe flocculosa* (Berk.) Sacc., A: 胞子 (スケール: 10 $\mu$ m), B: 側シスチジア (スケール: 10 $\mu$ m)

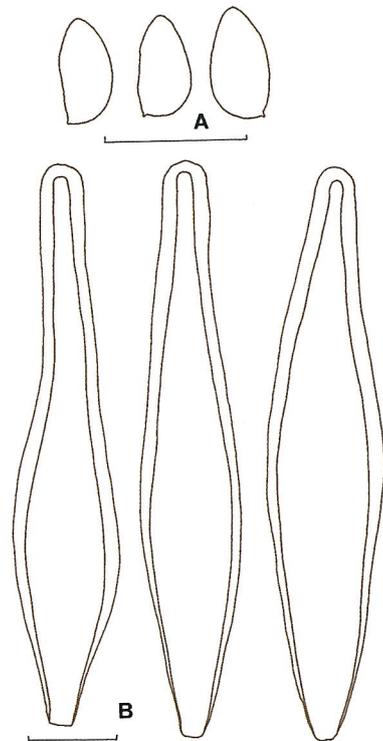
***Inocybe monochroa* J. Favre**

[和名：フジトマヤタケ (小林新称)] 図10・11

スイスの高山に発生するきのこをファールブが多数報告している (Favre, 1955)。その中から、日本新産のアセタケが見つかった。フジトマヤタケ *I. monochroa* である。採集したのは富士山の三合目で、ヨーロッパで高山に生えるきのこが日本でも同様に高山で採れたのが興味深い。分類上では側シスチジアが厚膜で、胞子が平滑なためオチバトマヤタケ *Inocybe flocculosa* に近縁である。



〔図10〕 *Inocybe monochroa* Favre, 子実体



〔図11〕 *Inocybe monochroa* Favre, A: 胞子 (スケール: 10 $\mu$ m), B: 側シスチジア (スケール: 10 $\mu$ m)

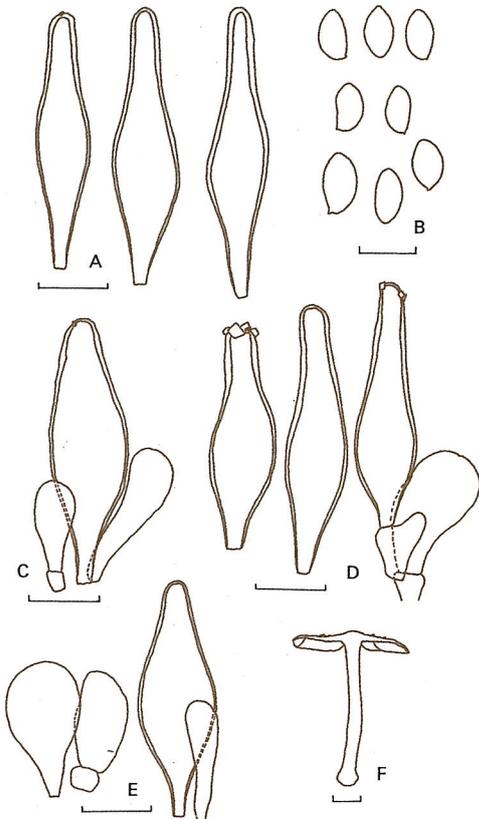
*Inocybe pseudoreducta* Stangl & Glowinski

[和名：カブラトマヤタケ (小林孝人)] 図 12・13

顕微鏡的に特異な形質の無い、このアセタケの最大の特徴は柄の基部に球根状膨大部を持つことである。胞子が平滑で厚膜シスチジアを持つ。柄シスチジア（柄の表面に存在するシスチジア）は柄の表面全体を覆っている。この特徴から、本菌は *Inocibium* 亜属 *Splendentes* 節に所属する。



[図 12] *Inocybe pseudoreducta* Stangl & Glowinski, 子実体



[図 13] *Inocybe pseudoreducta* Stangl & Glowinski. A. 側シスチジア. B. 胞子. C. 縁シスチジア. D. 柄の頂部の柄シスチジア. E. 柄の基部の柄シスチジア. F. 子実体. (スケール: A, C-E: 20  $\mu$ m; B: 10  $\mu$ m; F: 10 mm)

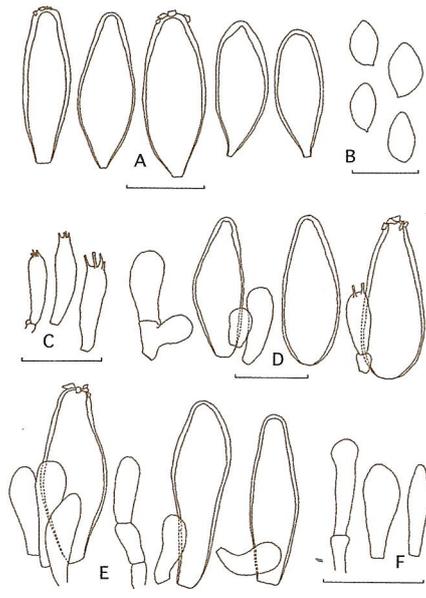
*Inocybe ovoidea* Takah. Kobay.

[和名：タマゴトマヤタケ (小林孝人)] 図 14・15

札幌市旭山記念公園で採集し、顕微鏡で調べたところ新種と分った。*Inocibium* 亜属の *Tardae* 節に所属する。胞子は平滑で厚膜シスチジアを持つ。柄の全面が粉状であり、従来はルーペで観て粉に見えるのは厚膜な柄シスチジアのためと考えられてきた。しかし、タマゴトマヤタケ *Inocybe ovoidea* は柄シスチジアを頂部にしか持たず、特殊である。柄の頂部以外は *Cauloparacystidia* (柄の表面にある、薄膜で小型の細胞) が覆っている。欧州に発生する近縁種、*Inocybe langei* R. Heim は胞子や側シスチジアの特徴はタマゴトマヤタケ *Inocybe ovoidea* と同様だが柄シスチジアが柄のほぼ基部まで下降する点と、かさの表皮に立ち上がる菌糸を持つ点で異なる。



[図 14] *Inocybe ovoidea* Takah. Kobay., 子実体



[図 15] *Inocybe ovoidea*. [基準標本]. A: 側シスチジア. B: 胞子. C. 担子器. D: 縁シスチジア. E: 柄の頂部の柄シスチジア. F: 柄の基部のパラシスチジア. (スケール: A, C-F: 20  $\mu$ m; B: 10  $\mu$ m)

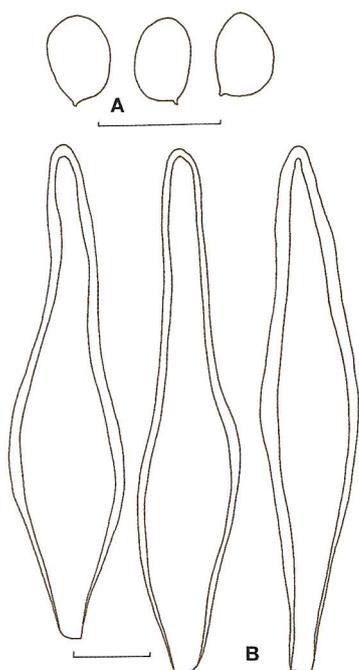
*Inocybe hinoana* Y. Yukawa & K. Katumoto

[和名：サイコクタマアセタケ] 図16・17

子実体が黄色で、胞子が平滑な菌である。類似するアセタケ属菌に *Inocybe sphaerospora* Yos. Kobayasi [和名：タマアセタケ (小林義雄)] がある。両者は大変近縁で新種発表の時の原記載で異同を論ずるのは困難で、タイプ標本を探したところサイコクタマアセタケのタイプ標本は保存されていた。この標本を顕微鏡観察したところ、サイコクタマアセタケの胞子はより大型で、縦横比が大きかった。形状もタマアセタケの胞子が球形に近いのに対し、サイコクタマアセタケは垂球形から楕円形であり、異なりがあった。シスチジアの特徴は同様であった。



[図16] *Inocybe hinoana* Y. Yukawa & Katumoto, 胞子及び側シスチジア



[図17] *Inocybe hinoana* Y. Yukawa & Katumoto, A: 胞子 (スケール: 10 μm), B: 側シスチジア (スケール: 10 μm)

*Inocybe lutea* Yosio Kobayasi & Hongo in Y. Kobayasi

[和名：キイロアセタケ (小林義雄)] 図18-20

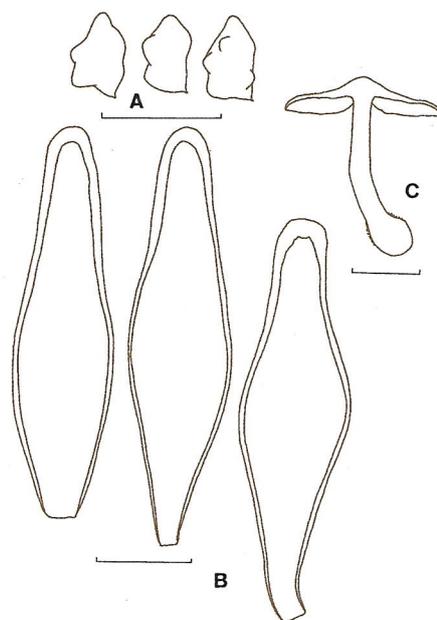
本稿で最初に紹介する、胞子がこぶ状のアセタケである。和名の通り真黄色のきのこで、欧州では本当にアセタケ属に所属するのか疑問を呈する人もいる。しかし、肉眼的には柄の上部に典型的なくもの巢膜を有し (図19)、胞子が褐色で厚膜なシスチジアを持つことにより、アセタケ属に所属することに間違いはない。柄シスチジアはくもの巢膜より上部にしか無いので、顕微鏡で調べると柄の頂部にしか存在しない。この特徴により *Inocybe* 亜属の *Inocybe* [= *Cortinatae*] 節に所属する。



[図18] *Inocybe lutea* Y. Kobayasi & Hongo, 子実体



[図19] *Inocybe lutea* Y. Kobayasi & Hongo, くもの巢膜



[図20] *Inocybe lutea* Yosio Kobayasi & Hongo, A: 胞子 (スケール: 10 μm), B: 側シスチジア (スケール: 10 μm), C: 子実体 (スケール: 10 mm)

*Inocybe pseudoasterospora* Kühner & Boursier var. *capitata* Takah. Kobay.

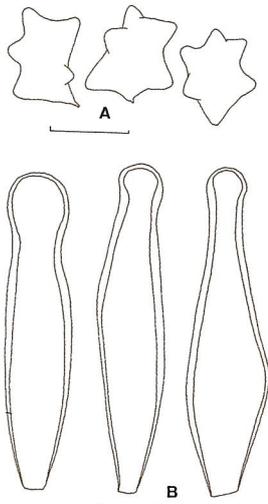
[和名：キュウトウトマヤタケ (小林新称)]

図 21・22

基準種である *Inocybe pseudoasterospora* var. *pseudoasterospora* が発表されたのは 1932 年のことである。その後 1997 年にこの標本が筆者のもとに持ち込まれた。両者は胞子の形質において大変類似している。ほぼ星形の形状で、大きさも *I. pseudoasterospora* var. *pseudoasterospora* が  $9.2 - 10 - 13 \times 7.2 - 10$  (11.5)  $\mu\text{m}$ ; *I. pseudoasterospora* var. *capitata* が  $10.0 - 13.0 \times 7.3 - 11.5 \mu\text{m}$  と一致している。ところが、シスチジアは *I. pseudoasterospora* var. *pseudoasterospora* が便腹状なのに対し、*I. pseudoasterospora* var. *capitata* が球頭を持つ便腹状で異なっている。本菌は *Inocybe* [= *Clypeus*] 亜属 *Cortinatae* 節に所属する。



〔図 21〕*Inocybe pseudoasterospora* Kühn. & Bours. var. *capitata* Takah. Kobay., 子実体



〔図 22〕*Inocybe pseudoasterospora* Kühner & Boursier var. *capitata* Takah. Kobay., A: 胞子 (スケール:  $10 \mu\text{m}$ ), B: 側シスチジア (スケール:  $10 \mu\text{m}$ )

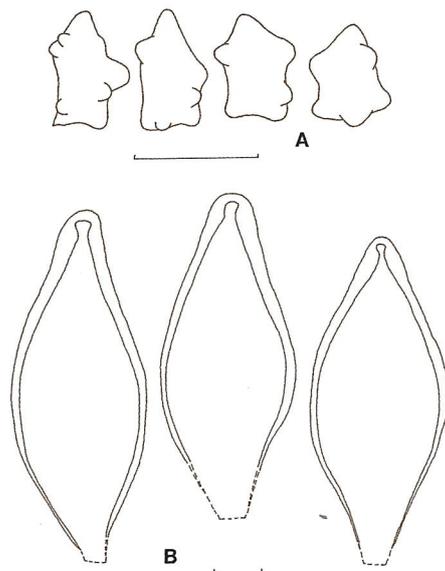
*Inocybe fastuosa* Takah. Kobay.

[和名：オオトマヤタケ (小林孝人)] 図 23・24

従来、*Marginatae* 節に所属するアセタケは柄シスチジアが柄の頂部から基部まで全面に存在すると考えられてきた。しかし、Singer (1986) はこの節に柄シスチジアが下部から中部までしか下降しない菌も入るとしている。オオトマヤタケ *I. fastuosa* は Singer (1986) の修正に対し典型的で、*Marginatae* 節に所属する。産地は東京の世田谷である。



〔図 23〕*Inocybe fastuosa* Takah. Kobay., 子実体



〔図 24〕*Inocybe fastuosa* Takah. Kobay., A: 胞子 (スケール:  $10 \mu\text{m}$ ), B: 側シスチジア (スケール:  $10 \mu\text{m}$ )

*Inocybe pachypleura* Takah. Kobay.

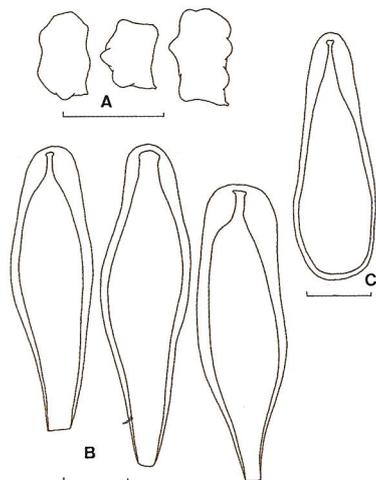
[和名：マクアツトマヤタケ (小林新称)]

図25・26

和名の由来はジスチジアの頂部が極端に肥厚することである。胞子は弱いこぶ状で、柄シスチジアは柄の表面の全面にある（柄の基部まで下降する）。これらの特徴から *Inocybe* [= *Clypeus*] 亜属 *Marginatae* 節に所属する。肉眼的には、かさの表面の鱗片を欠き、柄は上下同大で顕著な特徴がない。このきのこも同定に顕微鏡観察が必要である。



〔図25〕 *Inocybe pachypleura* Takah. Kobay., 子実体



〔図26〕 *Inocybe pachypleura* Takah. Kobay., [正基準標本], A: 胞子(スケール:10 $\mu$ m), B: 側シスチジア(スケール:10 $\mu$ m), C: 縁シスチジア(スケール:10 $\mu$ m)

*Inocybe pachydermica* Takah. Kobay.

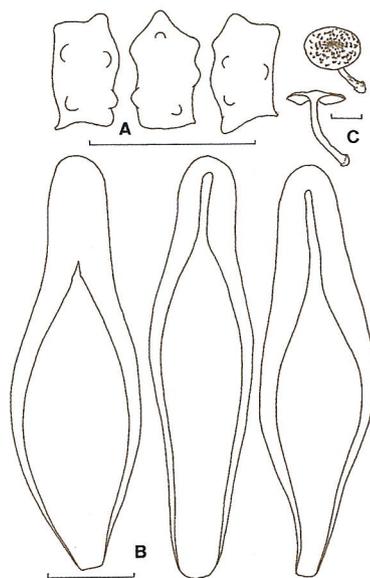
[和名：マクアツシスチジアタケ (小林新称)]

図27・28

埼玉県産の新種である。胞子は弱いこぶ状で厚膜シスチジアを持ち、柄シスチジアは基部まで下降する。これらの特徴は *Inocybe* 亜属 *Marginatae* 節に典型的な物である。同様に *Inocybe* [= *Clypeus*] 亜属 *Marginatae* 節に所属するマクアツトマヤタケ *I. pachypleura* Takah. Kobay. は、胞子・シスチジアの特徴は酷似している。しかし、マクアツシスチジアタケ *I. pachydermica* はかさの表面に圧着した鱗片を持ち、柄の基部に凹頭の膨大部を有する点で異なる。



〔図27〕 *Inocybe pachydermica* Takah. Kobay., 子実体



〔図28〕 *Inocybe pachydermica* Takah. Kobay., [正基準標本], A: 胞子(スケール:10 $\mu$ m), B: 側シスチジア(スケール:10 $\mu$ m), C: 子実体(スケール:10 mm)

***Inocybe clavata* Takah. Kobay.**

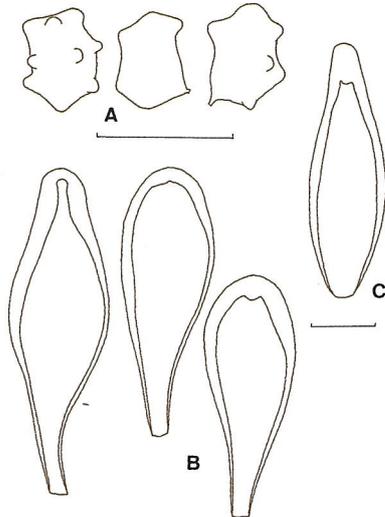
[和名：コンボウシスチジアタケ (小林新称)]

図29・30

外形はミナカタトマヤタケ *Inocybe glabrodisca* P. D. Ortonに類似している。両者は、かさの表面が放射状に裂け、柄の基部に凹頭の膨大部を持っている。しかし、筆者がミナカタトマヤタケのタイプ標本を英国のキュー植物園で調べさせていただいたところ、側シスチジアは常に頸部の長い便腹状であった。コンボウシスチジアタケ *Inocybe clavata* のシスチジアは棍棒状で異なっている。両者とも *Inocybe* [= *Clypeus*] 亜属 *Marginatae* 節に所属する。



〔図29〕 *Inocybe clavata* Takah. Kobay. 子実体



〔図30〕 *Inocybe clavata* Takah. Kobay., [正基準標本], A: 胞子, B: 側シスチジア, C: 縁シスチジア (スケール: A-C:10 $\mu$ m)

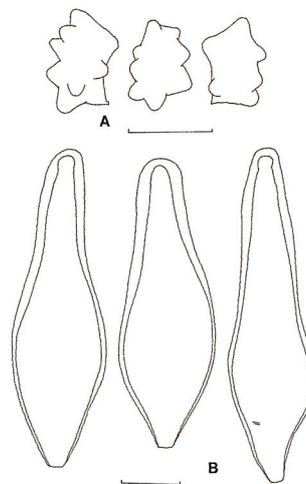
***Inocybe chrysochroa* Takah. Kobay. & Courtec.**

[和名：コガネトマヤタケ (小林孝人)] 図31・32

本菌も *Inocybe* [= *Clypeus*] 亜属 *Marginatae* 節に所属する。柄シスチジアは柄の基部まで下降し、典型的である。コンボウシスチジアタケ *Inocybe clavata* に近いが、胞子のこぶが顕著でシスチジアは便腹状である。欧州ではこのグループの菌として *Inocybe mixtilis* (Britz.) Sacc.が知られている。大変古い学名で、欧米の研究でも解釈が様々であり混乱してきた。しかし、Stangl (1984)によりネオタイプが指定された。このネオタイプの記載文と比較すると、コガネトマヤタケ *I. chrysochroa* は、より短く淡色の厚膜シスチジアを持ち、パラシスチジア (*Paracystidia*) が大変豊富で、香りを欠くことで異なっている。



〔図31〕  
*Inocybe chrysochroa*  
Takah. Kobay. & Courtec.,  
子実体(幼菌)



〔図32〕 *Inocybe chrysochroa* Takah. Kobay. & Courtec., A: 胞子 (スケール:10 $\mu$ m), B: 側シスチジア (スケール:10 $\mu$ m)

*Inocybe acutata* Takah. Kobay. & Nagas.

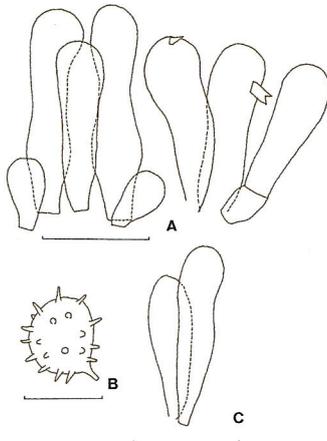
[和名：アシナガトマヤタケ (小林孝人)]

図 33・34

アシナガトマヤタケ *I. acutata* は胞子が針状 (多角形) な点で *Inocybe* 亜属に近いが、縁シスチジアが薄膜で異なっている。Singer (1986) は胞子が平滑なアセタケに対して縁シスチジアが薄膜か厚膜かで二つの亜属に分けている、すなわち *Inosperma* 亜属と *Inocibium* 亜属である。しかし、胞子が多角形なアセタケは一つの亜属、*Inocybe* [= *Clypeus*] 亜属に所属させられており、矛盾している。Singer (1986) もこの問題に気づいており、脚注に最終的には別の亜属を認めるべきだと述べている。筆者は縁シスチジアが薄膜で側シスチジアを欠き、胞子が多角形のアセタケ属菌に対し *Leptocybe* 亜属を作った (Kobayashi, 1993)。この新亜属にアシナガトマヤタケ *I. acutata* とニセアシボソトマヤタケ *I. casimiri* Velen. を所属させた。



〔図33〕 *Inocybe acutata* Takah. Kobay. & Nagas., 子実体



〔図34〕 *Inocybe acutata* Takah. Kobay. & Nagasawa, A: 縁シスチジア (スケール: 20  $\mu$ m), B: 胞子 (スケール: 10  $\mu$ m), C: 柄の頂部の柄シスチジア (スケール: 20  $\mu$ m)

*Inocybe leptoderma* Takah. Kobay. & Nukada

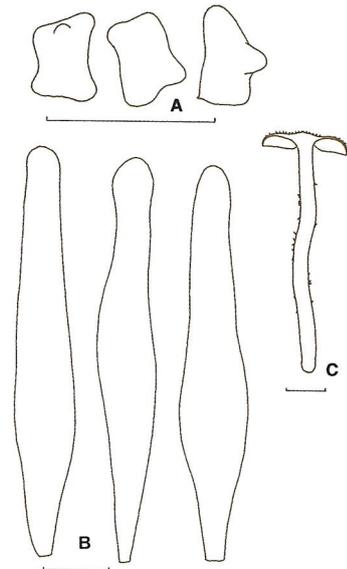
[和名：コイムラサキアセタケ (額田、山本、横山)]

図 35・36

岡山産と愛媛産の標本に基づき新種記載した。コイムラサキアセタケ *I. leptoderma* はアシナガトマヤタケ *I. acutata* に薄膜な縁シスチジアを持つことによって類似するが、薄膜な側シスチジアの存在によって異なる。また、コイムラサキアセタケはこの特徴によって *Leptocybe* 亜属とも異なる。米国に産する *Inocybe tahquamenonensis* D. E. Stuntz も近縁で薄膜の側シスチジアを持っており、コイムラサキアセタケが単なる例外ではないことが分かった。そこで筆者が新亜属 *Pertenuis* を作った。薄膜な側シスチジアと多角形な胞子で特徴付けられる。



〔図35〕 *Inocybe leptoderma* Takah. Kobay. & Nukada., 子実体



〔図36〕 *Inocybe leptoderma* Takah. Kobay. & Nukada, [正基準標本], A: 胞子 (スケール: 10  $\mu$ m), B: 側シスチジア (スケール: 10  $\mu$ m), C: 子実体 (スケール: 10mm)

## アセタケ属内の分類体系

アセタケ属の亜属の研究は Kühner (1980) が *Inosperma* 亜属を作り、アセタケ属を *Inosperma* 亜属と *Inocybe* 亜属に分割したのに始まる。この亜属は Singer (1986) に受け入れられている。

Singer (1986) は更に *Inocibium* (Earle) Singer 亜属を設けアセタケ属を3つの亜属で構成させた (表2)。Kobayashi (1993) はアシナガトマヤタケの論議のとおり、Singer (1986) の *Inocybe* 亜属から *Inocybe acutata* と *Inocybe casimiri* Velen. を独立させ、*Leptocybe* 亜属を設けた。その後、Koba-

yashi (2002) は *Inocybe leptoderma* コイムラサキアセタケ、*Inocybe tahquamenonensis* D. E. Stuntz、*Inocybe magnifica* (E. Horak) Garrido、*Inocybe leptophylla* G. F. Atk.、*Inocybe parcecoacta* Grund & D. E. Stuntz、そして *Inocybe corneri* (E. Horak) Garrido の薄膜な側シスチジアを持つアセタケ属菌をまとめ、*Pertenuis* 亜属に所属させた (表2)。胞子が平滑なアセタケ属菌にも同様なシスチジアの多様性が見られる。本稿で紹介した *Inocybe leptocystis* ハクマクスチジアタケは薄膜な側シスチジアを持つ (図5)。この菌のために新亜属、*Tenuicystidia* 亜属を設けた (表2)。

[表2] アセタケ属の亜属

Singer (1986)	Kobayashi (2002)
<i>Inosperma</i>	<i>Inosperma</i>
<i>Inocibium</i>	<i>Inocibium</i>
<i>Inocibium</i>	<i>Tenuicystidia</i>
<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]	<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]
<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]	<i>Leptocybe</i>
<i>Inocybe</i> [= <i>Clypeus</i> ]	<i>Pertenuis</i>

## 引用文献

- Favre, J. 1955. Les champignons supérieurs de la zone alpine du parc national suisse. Rés. Rech. scient. entrepr. Parc Nat. Suisse 5: 1-212. +11 pl.
- Imai, S. 1939. *Studia Agaricacearum Japonicarum*. 1. The Botanical Magazine (Tokyo) 53: 392-399.
- Kobayashi, T. 1993. A new subgenus of *Inocybe*, *Leptocybe* from Japan. Mycotaxon 48: 459-469.
- Kobayashi, T. 2002. The taxonomic studies of the genus *Inocybe*. Nova Hedwigia, Beiheft 124: 1-246.
- Kobayashi, T. 2003. Notes on the genus *Inocybe* of Japan II. Mycoscience 44: 383-388.
- Kobayashi, T. & T. Hongo. 1993. *Inocybe flocculosa* rediscovered in Japan. Trans. Mycol. Soc. Japan 34: 507-510.
- Kuyper, T. W. 1986. A revision of the genus *Inocybe* in Europe. 1. Subgenus *Inosperma* and the smooth-spored species of subgenus *Inocybe*. Persoonia Suppl. 3: 1-247.
- Kühner, R. 1980. Les Hyménomycètes agaricoides. Bull. mens. Soc. linn. Lyon 49 (no spéc.): 1-1027.
- Kühner, R. 1988. Diagnoses de quelques nouveaux *Inocybes* récoltés en zone alpine de la Vanoise (Alpes françaises). Documents mycologiques 19 (Fascicules n° 74): 1-27.
- Singer, R. 1962. The Agaricales in Modern Taxonomy, 2nd ed., Vaduz.
- Singer, R. 1986. The Agaricales in Modern

Taxonomy, 4th ed., Koenigstein. 981 pp. +88 pls.  
Stangl, J. 1984. *Inocybe mixtilis* (Britz.) Sacc. Int.  
J. Mycol. Lichenol. 1 (3) : 327-334.

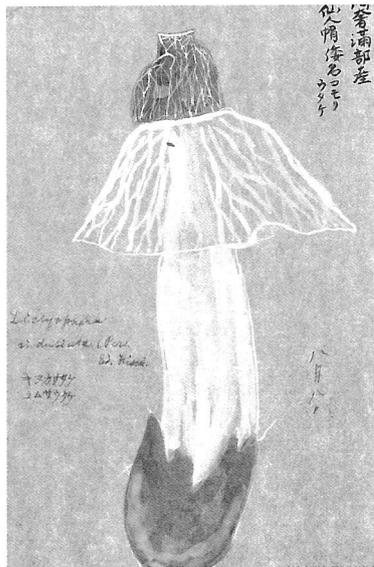
## 北大総合博物館植物標本庫蔵 『蝦夷採薬草木図』に見る「きのこ」

高橋 英樹・小林 孝人

標記の図書が、植物標本関係の内容だという事もあり、最近、北大図書館から総合博物館に移管された。『蝦夷採薬草木図』は洪江長伯著、谷元旦画により寛政11年(1799)に出された江戸時代における北海道の植物の(一部動物・昆虫、海藻などを含む)写生図であり、宮部金吾による学名記入がある。北大の『草木図』は宮部金吾のメモによると「白井光太郎所蔵の写本より予科生原田三夫をして写せしむ」とある。234種の植物が記載されているとされる(山岸1988)が、詳しい調査はまだおこなわれていない。今回は、この写生図の中から「きのこ」(便宜上、地衣類も含む)を紹介する。以下が『草木図』中に含まれる6種の「きのこ」の記載である。

- 1 (草木図通し番号35):「阿奢満部産、仙人帽倭名コモリウタケ[あるいはコウモリタケか]」とあり、さらに鉛筆で「八月八日、*Dictyophora indusiata* キヌカサタケ、コムサウタケ」の追記がある。
- 2 (草木図通し番号146):「ポロイマニ産、石耳」とあり、さらに鉛筆で「*Gyrophora esculenta Miyoshi*、イハタケ」の追記がある。
- 3 (草木図通し番号147):「三石レップ産、栗木耳、ヤムカルシ、此栗木耳也」とあり、さらに鉛筆で「六月四日、*Polyporus sulphureus* (Bull.)Fr.、マスタケ」の追記がある。
- 4 (草木図通し番号199):「トベニカルシ」とあり、さらにインクで「(志240) イタヤノ林中或ハ樹上ニ生ズ夷人亦其毒ヲ知ラ不敢食背白面赫褐色、*Russula*」の追記がある。
- 5 (草木図通し番号なし、上記図の左上):「ヲチコツカルシ」、さらにインクで「*Russula delica* Fr.、シロハツ」の追記、鉛筆で「(志ノ62)」の追記がある。
- 6 (草木図通し番号なし、上記図の左下):「ケ子カルシ」さらにインクで「*Russula alutacea* Pers. ?、アカネタケ?」とあり、鉛筆で「(志62)」の追記がある。

以上の記載と写生図について考察しよう。



〔図1〕マクキヌガサタケ



〔図2〕イワタケ



〔図3〕マスタケの老菌？

### 1. マクキヌガサタケ

〔図1〕

宮部によりキノガサタケと同定されているが、最近の見解ではキノガサタケは熱帯を中心に分布する種で、菌網が地面に接するほど長く垂れ下がる。北方のものは菌網が全長の約半分かそれより短いマクキヌガサタケとされる。これからすると本図もマクキヌガサタケ *Dictyophora duplicata* Fisch. (スッポンタケ科) と同定するのがよいだろう。阿奢満部は現在の長万部と思われる。33-34番には同じく8月8日長万部産のオクトリカブトの図がある。近い場所で採集されたのであろう。中華料理に使われるキノガサタケの近縁種で、風味や口当りは同じでスープなどの食用になるという。和名のコモリウタケは確認できない。コウモリタケは *Albatrellus dispansus* (Lloyd) Canf. et Gilbn. (ニンギョウタケモドキ科) の和名になっている。

### 2. イワタケ

〔図2〕

本図の前後は三石産なので、ポロイマニも日高地方ではないかと思われるが地点は特定できない。月日は記載されていない。近縁のものが数種北海道に分布するが、多くが高山産なので、本図は山地に産する通常のイワタケ *Umbilicaria esculenta* (Miyoshi) Mink. (イワタケ科) と思われる。古くから食用として利用される地衣類 (菌類と藻類との共生体)。

### 3. マスタケ

〔図3〕

宮部の同定はマスタケ (タコウキン科) とするが、本図のきのこの色全体は白色で描かれており、表面が朱紅色~鮮黄色とされるマスタケとは違う印象を受ける (古い子実体の可能性もある)。色からはブナハリタケ (エゾハリタケ科) などに似ているようにも見える。同じ月日の6月4日の日高産とされる写生図は前後に多く、ハマナス、オオバナノミミナグサ、エゾノハナシノブ、シナノキ、キジカクシ、アキグミ、ミヤコグサ、エゾノシモツケソウ、バイカモなどがある。アイヌ名「ヤムカルシ」のうち、「カルシ」はきのこの総称で、その前に生える木の名前を付けるという。「ヤムカルシ」は「クリノキに生えるキノコ」の意とされる (知里 1976)。

### 4. カヤタケ属菌とクロハツの類縁種

〔図4〕

右上のきのこはカヤタケ属 *Clitocybe* に所属すると考えられる。ホテイシメジ *C. clavipes* (Pers. ex Fr.) Kummer に肉眼的特徴は似ている。左下に描かれたきのこはクロハツ *Russula nigricans* (Bull.) Fr. (ベニタケ科) を思わせるが、ニセクロハツやクロハツモドキなどの近縁種があり本図のみからでは正確に同定できない。クロハツは

食用にされるが生食すると有毒、近縁の後2種は有毒とされ誤認されやすいとされる。日時はなく、アイヌ名「トベニカルシ」のうち、topeniはイタヤカエデの意とされる（知里1976）。

5. シロハツ類似菌とアカネタケ類似菌 [図5]

宮部の同定はシロハツ（ベニタケ科）とあるが、高橋（1991）では北海道からシロハツを報告していない。近縁の、ヒビワレシロハツ *Russula alboareolata* Hongo、ケシロハツ *Lactarius vellereus* (Fr.) Fr. などの可能性がある。日時の記載はなく、アイヌ名「ヲチコツカルシ」の「ヲチコツ」の意味は不明。

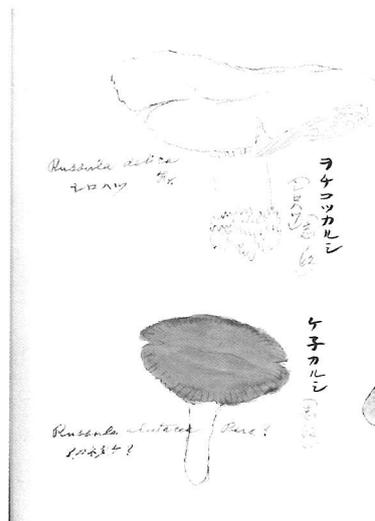
下のきのこの宮部の同定はアカネタケ？とあり、*Russula alutacea* (Pers. ex Fr.) Fr. アカネタケかもしれない。ドクベニタケ *Russula emetica* (Schaeff. ex Fr.) S. F. Gray（ベニタケ科）などにも似るが特定できない。アイヌ名「ケネカルシ」は知里（1976）によると、「ハンノキに生えるキノコ」の意で、ヒラタケとされる。しかしヒラタケは自然状態では倒木などに重なり合って生え、本図のようには柄が明瞭でないのが普通と思う。

\* \* \*

以上、際立った特徴を持つ種類以外は、きのこの写生図からの同定は困難である。しかしアイヌ名が具体的にどの植物と対応するかを明らかにするためには、アイヌ名が付いた植物の乾燥標本や写生図が最も確かな出発点になることは間違いない。アイヌ名が付いた上記4種類のきのこは、アイヌ民族によって何らかの利用がされていた可能性があり、民族植物学的観点からもこれら4種類のきのこの正確な同定が期待される。



[図4] カヤタケ属の一種(右上)とクシロハツの類似菌(左下)



[図5] シロハツ(右上)とアカネタケ(左下)

引用文献

知里真志保. 1976. 知里真志保著作集 別巻 I 分類アイヌ語辞典植物編・動物編. 平凡社, 東京.  
 高橋郁男. 1991. 北海道キノコ図鑑. 亜璃西社, 札幌.  
 山岸喬. 1988. 蝦夷地の幕府採薬の任務とその史料. 札幌医史学会編『蝦夷地の医療』, 125-137. 北海道出版企画センター, 札幌.

## 北大植物園・北大総合博物館に 保管されているきのこのレプリカ

小林 孝人・高橋 英樹

北大植物園に歴史のある古いレプリカが、そして北大総合博物館に最近作られたレプリカが保管されている。写真を示し、紹介する。

### 北大植物園のレプリカ

いつの時代に製作されたものか記録が残っていない。伊藤誠哉・今井三子の時代のものとも推測される蠟製のレプリカ（模型）。

#### 1 タマゴテングタケ *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link

〔図1〕

本菌の所属するテングタケ属は今井三子によってよく研究されたが、筆者らの知る限りタマゴテングタケの日本産の初報告は川村清一が行った。この菌の和名も川村がつけたとされている。後に白井光太郎、今井三子、そして今関六也・本郷次雄らによって受け入れられている。

#### 2 イッボンシメジ *Entoloma sinuatum* (Bull. ex Fr.) Kummer

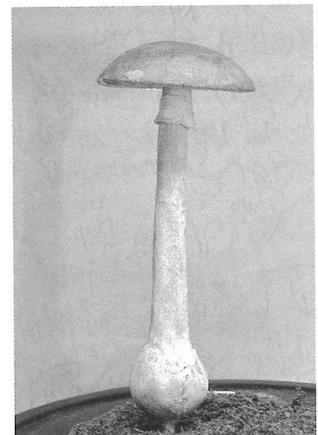
〔図2〕

猛毒なことが知られるこのきのこには、ガラスケースにそのことが記述されている。今井三子のハラタケ目のモノグラフに本菌は載っていないのでその後で作成されたレプリカかも知れない。

#### 3 ウスタケ *Gomphus floccosus* (Schw.) Sing.

〔図3〕

普通種であり、中国・ヨーロッパ・北アメリカにも産する。このきのこも有毒である。北大総合博物館に今井三子収集のウスタケの液浸標本が残されている。北海道にも普通に見られる菌と考えられる。



〔図1〕

## 北海道大学総合博物館所蔵のキノコのレプリカ

現代的な技術で製作されたキノコのレプリカ（模型）。生のキノコから型をとって製作される。本体は数種類のワックスを調合して作られるという。京都の西尾製作所による。

### 1 キイロアセタケ *Inocybe lutea* Yos. Kobayasi & Hongo in Kobayasi

〔図4〕

関西では普通に見られる菌である。筆者らの知るところでは北海道からの正式な報告はない。新種にしたのは小林義雄・本郷次雄である。和名キイロアセタケは小林義雄による。生態写真と所属について、36ページも参照されたい。

### 2 バカマツタケ *Tricholoma bakamatsutake* Hongo

〔図5〕

マツタケの近縁種で、マツタケと同じキシメジ属に入っている。マツタケ同様食用になる。しかし、バカマツタケは広葉樹林に発生し、かさの周辺部が淡色～ほとんど無色である。また、香りがマツタケより強いと言う。



〔図2〕



〔図3〕



〔図4〕



〔図5〕

## きのこ分類研究の最前線— 宮部・伊藤・今井の再検討

小林 孝人



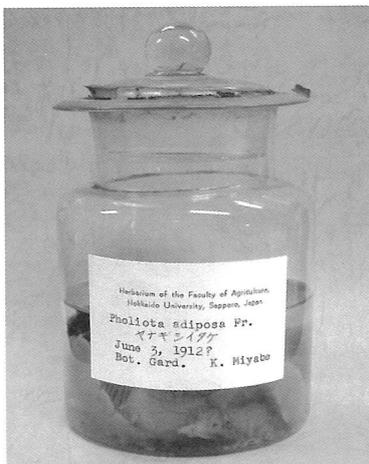
宮部金吾博士の胸像(北海道大学農学部)

北大菌類学のパイオニア、宮部金吾先生(1860～1951)の残した大型きのこの標本が北海道大学総合博物館に残されている。

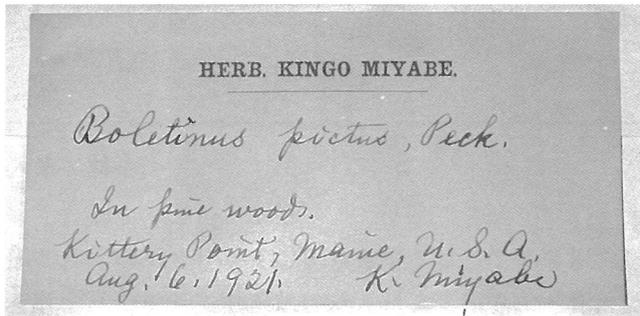
筆者は宮部金吾の採集した菌二点を観察した。一点はヌメリスギタケ *Pholiota adiposa* (Batsch ex Fr.) Kummer で、北大植物園で1912年春に採集されたものである。標本は液浸(この標本はフォルマリンに浸けてある)で、かさの表面に強い粘性と反り返る鱗片がある。これらは典型的なスギタケ属菌の特徴である。顕微鏡的には、黄褐色で表面が平滑な胞子を持ち、縁シスチジア(ひだの縁にある異型細胞)は紡錘形で細胞壁は薄壁であった。

二点目はベニハナイグチ *Suillus pictus* (Peck) A. H. Smith & Thiers で、アメリカからの採集品であるが、日本にも産する。宮部金吾の採集日は1921年と古いが、乾燥標本は顕微鏡観察ができる状態で保存されていた。胞子は狭紡錘形で大きき  $10.5 - 11.8 \times 3.5 - 4 \mu\text{m}$  と1989年出版の今関・本郷著の図鑑の記載に一致する。所属について、もとはアミハナイグチ属 *Boletinus* に入っていて、宮部金吾も *Boletinus pictus* (Peck) Peck を使っていた。現在ではヌメリイグチ属 *Suillus* に所属させられている。

伊藤誠哉先生と今井三子先生は小笠原諸島(Bonin Islands)の菌類調査を1936年に行い、多数のきのこを記録した。証拠標本が北海道大学総合博物館に保存されている。筆者はこれらの採集品の中からウラベニガサ属(*Pluteus*)に注目した。今井三子は北海道産ハラタケ目のモノグラフでも数点のウラベニガサ属菌を報告している。ウラベニガサ属菌は常に類球形の胞子を持つことで特徴づけられる。伊藤・今井の残した標本は全て胞子が類球形で1900年代前半に報告されたものだが同定は正確であった。シスチジアは多様で、ダイドウベニヒダタケ(*Pluteus daidoi* S. Ito & S. Imai)は典型的な鉤状突起のある厚壁シスチジアを有する(図1)。



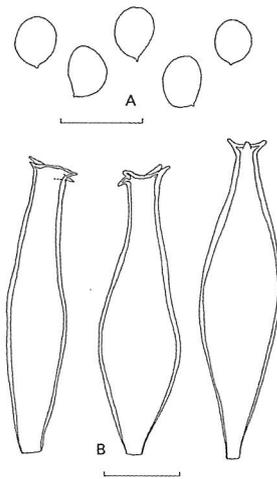
フォリオータ アデイポーサ *Pholiota adiposa* の液浸標本  
(北海道大学総合博物館所蔵)



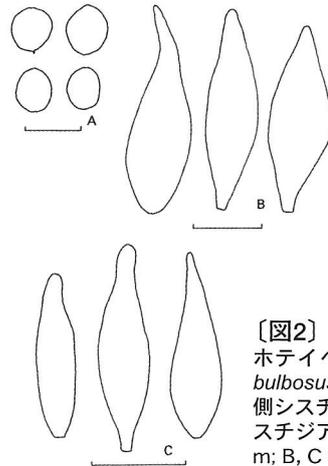
ベニハナイグチ *Suillus pictus* の標本ラベル  
(北海道大学総合博物館所蔵)

ホテイベニヒダタケ (*Pluteus bulbosus* S. Imai) とマチダベニヒダタケ (*Pluteus machidai* S. Ito & S. Imai) は薄壁の側シスチジア (図2、3) を有することでダイドウベニヒダタケと異なる。

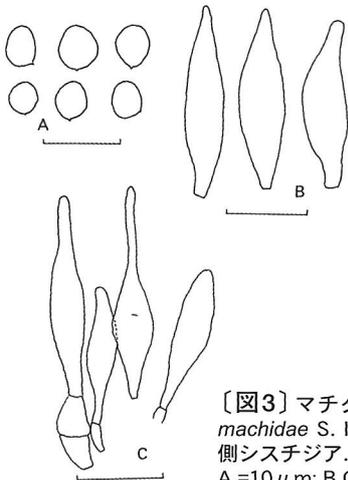
フサベニヒダタケ (*Pluteus horridilamellus* S. Ito & S. Imai) は以前、所属不明とされていたが、かさの表皮細胞が肥厚する特徴 (図4) により新節フサベニヒダタケ節 (*Horridus* T. Kobayashi) を提案した。



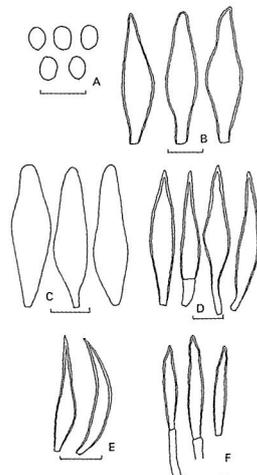
〔図1〕  
ダイドウベニヒダタケ (*Pluteus daidoi* S. Ito & S. Imai). A. 胞子. B. 側シスチジア. スケール: A = 10  $\mu$ m; B = 20  $\mu$ m.



〔図2〕  
ホテイベニヒダタケ (*Pluteus bulbosus* S. Imai). A. 胞子. B. 側シスチジア. C. 柄の下部のシスチジア. スケール: A = 10  $\mu$ m; B, C = 20  $\mu$ m.



〔図3〕  
マチダベニヒダタケ (*Pluteus machidai* S. Ito & S. Imai). A. 胞子. B. 側シスチジア. C. かさの表皮. スケール: A = 10  $\mu$ m; B, C = 20  $\mu$ m.



〔図4〕  
フサベニヒダタケ (*Pluteus horridilamellus* S. Ito & S. Imai). A. 胞子. B. 厚膜な側シスチジア. C. 薄膜な側シスチジア. D. 緑シスチジア. E. 柄の基部のシスチジア. F. かさの表皮. スケール: A = 10  $\mu$ m; B-F = 20  $\mu$ m.

## マツタケのタイプ標本はどこに

小林 孝人

日本人に特に食用きのことして愛されているマツタケの学名は旧来混乱してきた。混乱に終止符を打ったのは伊藤誠哉先生と今井三子先生の研究で、種小名が *matsutake* と命名された。

マツタケの最初の報告はシュレーター (Schroeter) によって1886年に原記載がなされた。すなわちアガリクス・エドデス シュレーター *Agaricus edodes* Schroeter である。しかし、この学名は既に他の種類のきのこに使われており、無効になってしまった。先に使ったのは大航海時代の分類学者バークレイ Berkeley である。彼はアガリクス・エドデス バークレイ *Agaricus edodes* Berkeley を1878年にリンネ・ソサイアティーの雑誌に新種記載していた。

伊藤・今井はこのような混乱した分類を整理するために、マツタケをアルミラリア・マツタケ イトウ & イマイ *Armillaria matsutake* S. Ito & S. Imai として新名を付けた。植物学雑誌に掲載された1925年の論文である。その時の証拠標本と考えられる山梨産マツタケの乾燥標本が、北海道大学総合博物館に残されている。顕微鏡観察してみると、胞子は広楕円形で大きさ  $5.5 - 8.4 \times 4.8 - 6.7 \mu\text{m}$  で、ほぼ無色と1959年の伊藤誠哉著日本菌類誌及び1987年の今関・本郷著原色日本新菌類図鑑の記述と一致する。標本が北海道大学総合博物館に残っていなければ、新たな分類学上の混乱をおこしたかも知れない。このように標本の整理・保存は学問上極めて重要であり、大学博物館の使命である。

さて、この標本はタイプ標本であろうか。残念ながら植物命名規約では古い学名のタイプがタイプ標本になる。つまり、アガリクス・エドデス シュレーター *Agaricus edodes* Schroeter の証拠標本がタイプである。

他に北大総合博物館に保存されているマツタケの標本に、朝鮮産のものがある。採集者は舘脇先生である。アカマツ林に発生したと記録されている。学名も伊藤・今井先生がつけた *Armillaria matsutake* S. Ito & S. Imai が使われている。

なお、伊藤・今井はマツタケがナラタケ属 *Armillaria* に所属するとしたが、後にシンガー Singer がキシメジ属 *Tricholoma* に所属を移した。現在は *Tricholoma matsutake* (S. Ito & S. Imai) Singer と呼ばれている。

## 南米のキッタリア

辻井 達一

南アメリカの植物には他の大陸とまったく異なった種類が分布するが、一方では植物地理学的にオーストラリアやアフリカとの古いつながりを示す種類の存在でも知られる。

ナンキョクブナ (*Nothofagus*) はその代表的な例で、ニューギニア、タスマニア、ニュージーランドそしてアフリカに現生および花粉化石の分布をみる。

植生的にも北半球の北部では針葉樹がもっとも北に生育するのに対して、それに対応する南アメリカの南端部では常緑広葉樹を交える広葉樹林がむしろ優勢である。その主要な部分を占めるのがナンキョクブナ林である。

キッタリア *Cyttaria* 属は小さな子実体をつくる種類で多くはこのナンキョクブナに着生する。キッタリア・ダーウイニー (*Cyttaria darwinii*) は、しばしば着生するナンキョクブナに大小の瘤を形成し、その瘤の表面に直径1cmほどの白い球形の多数の子実体が並ぶのがみられる。瘤は大小あり、球形のものが多いが、やや細長く紡錘形になったものもみられた。

南部パタゴニア地方の先住民ヤーガン族やオウナ族は、昔からこの子実体を食糧としていた。パタゴニア地方の探検者もしばしばこのキノコについて言及している。

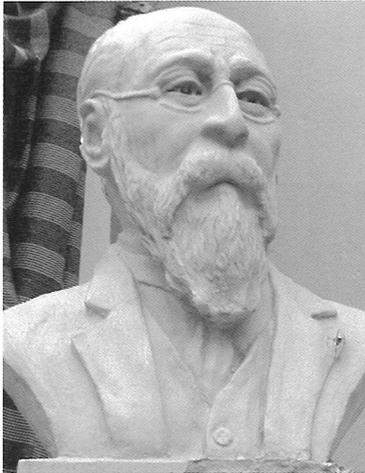
生で噛んでみると、やや固いスポンジ状で、普通のマッシュルームよりも強い弾力性がある、滑らかな舌触りである。しかし、たとえばスープに入れて煮てもほとんど味が付かない。だから食べても美味しいとは言えない。名が知られている割にはあまり紹介されないのも無味であることによるのではないか。

1965年12月から1966年5月に掛けて北大パタゴニア計画の第一次調査隊としてパタゴニアでももっとも南にあるナバリノ島まで達したが、そこのナンキョクブナ林で多くのキッタリアを採集した。



## ラプラタ大学標本室訪問記

小林 孝人



日本で宮部金吾らが活躍していた頃、地球の反対側のアルゼンチンで活躍した菌学者がいた。カルロス・スペガティーニ (Carlos Spegazzini) である。

カルロス・スペガティーニはイタリアのバイロ (Bairo) で、1858年4月20日に生まれた。イタリアで植物学の研究を始め、ピエール・アンドレア・サッカルドという優れた先生の下で特に菌学を研究した。1879年に彼はアメリカ大陸へ渡ることを決意し、ブラジルへ渡航したが、そこでは伝染病が蔓延しており上陸することができなかった。そこで彼は旅行を続け、アルゼンチンのブエノス・アイレスにやって来た。1880年にブエノス・アイレスの自然史研究室に参加した。1881年にパタゴニアとティエラ・デル・フエゴを採集するために、ボーズ遠征とともに採集旅行をし、461点の新種の菌類とともに1108種を採集した。後に彼は作物学、化学そして薬学の学部の教授に任命された。スペガティーニの最初の標本は国の農業省の標本室と彼の個人の標本庫に保管された。これらの標本は彼の生涯に渡って増大し、アルゼンチン各地の採集旅行の間に、約4000点の新種を記載・図示し、加えて180の新属を作った。彼の巨大な菌学研究はアルゼンチンに加えて、ブラジル、チリ、パラグアイ、ウルグアイを含み、そしてコスタリカ、日本、カナリー諸島、セネガル、プエルトリコ、キューバの沿岸も含む。植物学においては、サボテン科、ラン科、アカシアそしてアルゼンチンのイネなど顕花植物の論文そして古植物学についての研究までである。彼の知性、知識、天分そして勤勉は205本の著作物として花開き、ラプラタの5人の科学者の1人と見なされている。

彼は1926年7月1日に亡くなった。スペガティーニの家をラプラタ博物館に寄贈し、植物学研究科に彼の名前を入れるように要望した。この寄贈には全ての彼の標本、書籍そして科学器具も含まれていた。

現在もスペガティーニが寄贈した家が研究所として使われており、彼の記載した菌類の標本と書籍が残されている。図書室には今井三子によって北大紀要に掲載されたハラタケ目のモノグラフも納められていた。当時も北大とラプラタ博物館は交流があったのではないかと推察される。

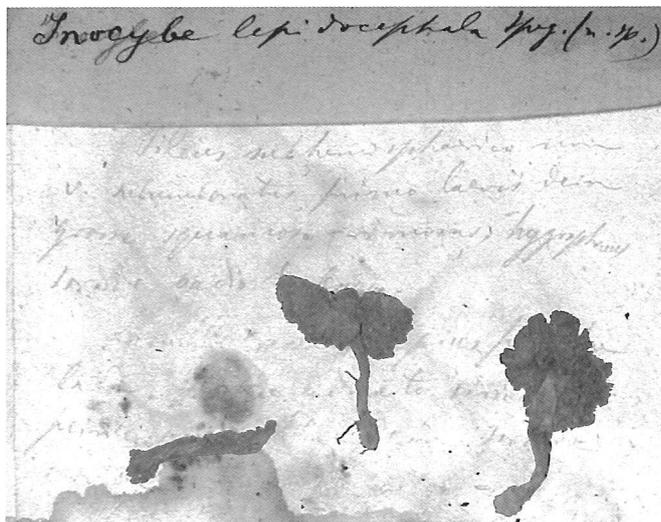
筆者は2003年3月にアルゼンチンのラプラタ博物館を標本観察やフィールドワークのために訪問した。探していたスペガティーニやシンガーの標本は研究科内の一室に保存されていた。スペガティーニは広く菌類を研究し多くの新種を報告している。アセタケ属菌については約10種の新種を記載し、証拠標本(タイプ標本)が残されている。

イノシイベ・レピドケファラ (*Inocybe lepidoccephala* Speg.) は1899年にラプラタからスペガティーニによって新種記載された菌である。証拠標本の保存状態は良く、顕微鏡観察ができた。その胞子は多角形で弱いこぶを有する。側シスチジア(ひだの側面の異形細胞)は厚壁で、形状は先端に突起のある紡錘形である。しかし、これらの形質はイノシイベ・クルヴィペス (*Inocybe curvipes* P. Karst.) に一致する。イノシイベ・クルヴィペスは1890年に発表されているので、優先権は後者にある。残念ながらイノシイベ・レピドケファラは同物異名となり使つかうことはできない。

イノシイベ・プラテンシス (*Inocybe platensis* Speg.) はアセタケ属菌としては珍しく薄壁な側シスチジアが存在し、胞子が平滑である。筆者はこのようなユニークな形質を持つ菌をテヌイシスチジア (*Tenuicystidia* T. Kobayashi) 亜属に分類している。この亜属にこれまで2種のアセタケ属菌が知られていた。イノシイベ・プラテンシスは第3の菌である。同亜属のイノシイベ・レプトシスチス (*Inocybe leptocystis* Atkinson) は担子器が4孢子性で、2孢子性のイノシイベ・プラテンシスと異なっている。



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PL  
MUSEO - INSTITUTO SPEGAZZINI  
COLECCIONES MICOLÓGICAS  
No. 18669.  
*Inocybe lepidoccephala* Speg.  
La Plata, IX-1888.  
Leg. C. Spegazzini



## きのこ ア・ラ・カルト

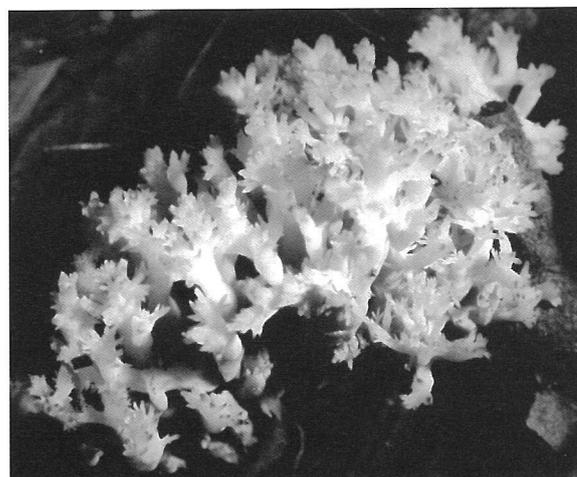
小林 孝人

### 1 アルゼンチンのきのこ

アルゼンチンに訪問中、ラプラタに近いペレイラ・イラオラ公園 (Parque Pereyra Iraola) に採集へ行く機会があった。きのこシーズンではなかったが、思ったより多くのきのこを採集できた。日本との共通種では、キララタケ *Coprinus micaceus* (Bull. ex Fr.) Fr. を採集できた。日本では北大構内でも普通にみられる。



キララタケ



カレエダタケ

また、日本にも産するカレエダタケ *Clavulina cristata* (Fr.) Schroet. が採れた。筆者のアルゼンチン産カレエダタケは小型であったが日本産のカレエダタケは高さ 8cm にも達するという。胞子は楕円形、ほぼ無色、表面は平滑である。

ヒメヒガサヒトヨタケ *Coprinus plicatilis* (Curt. ex Fr.) Fr. も採集した。日本と同様に道ばたに発生していた。

種小名まで同定できなかった菌にコガサタケ属の一種 *Conocybe* sp. があった。柄が折れやすく、この特徴からコガサタケ属に所属すると考えられるがシスチジアは待ち針状 (便腹状で頭部に球状の膨大部がある) でなく、典型的でない。



ヒメヒガサヒトヨタケ



コガサタケ属の一種

## 2 日本のきのこ

スイスでボレと呼ばれ、日本でも知られるようになった食用きのこはヤマドリタケである。

日本で一般にヤマドリタケと言われてきたきのこはヤマドリタケモドキと言われている。写真のきのこは札幌市の旭山記念公園に発生したヤマドリタケモドキである。筆者は日本産の本菌を試食したことがあるが、なかなか美味であった。

ヌメリツバタケも食用きのこで、汁物に合うと言う。写真は藻岩山の沢地で撮影した。分類上はツエタケに近縁である。

アルゼンチンの採集記でも紹介したキララタケの北大キャンパス内の写真である。外部形態は同様である。キララタケも食用になる。ただし、ひだが液化する前の若いきのこのみである。



ヤマドリタケモドキ



ヌメリツバタケ



キララタケ



ホンシメジ

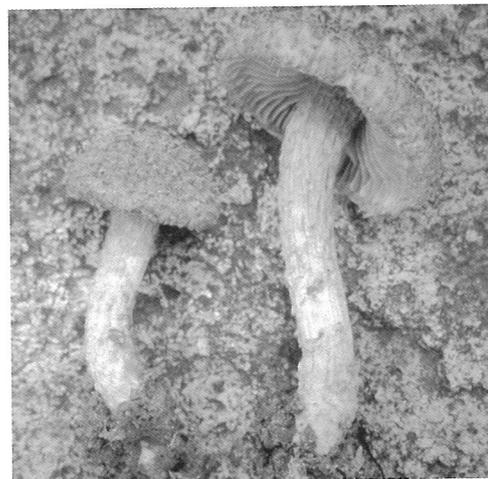
シメジという名前で栽培されているきのこはヒラタケだった。ヒラタケは柄がかさの中心につかないので、区別できる。その後、近縁な属に入るブナシメジをホンシメジと称して栽培するようになった。このきのこは、かさの大理石模様を持つことで異なっている。写真に示すきのこは正真正銘のホンシメジである。定山溪で2003年の9月に撮影した。

このトガリツキミタケの写真は札幌市旭山記念公園で撮影したものである。かさの表面が黄色いことと黒変性がないことでアカヤマタケと異なる。グラビアの「きのこの生命」に出品したアカヤマタケは支笏湖周辺で撮影した物で、くらべて観てほしい。

ヒカゲクロトマヤタケは旭山記念公園のドイツウヒ林で撮影した。外来種かも知れない。この菌は典型的にはシスチジアが褐色である。採集した標本のシスチジアはほぼ無色であるが、カイパー博士の研究書によるとこの色の形質は分類学上重要でないとのことである。



トガリツキミタケ



ヒカゲクロトマヤタケ



ニオイワチチタケの近縁種

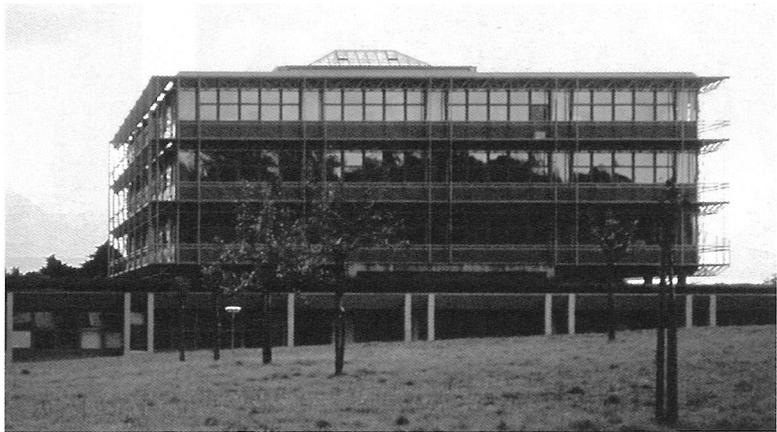
「ニオイワチチタケの近縁種」は未同定である。筆者はニオイワチチタケを関西で採集したことがあるが、この採集品より小型であった。今関先生と本郷博士によると日本での分布は本州から九州に限られており、旭山記念公園で採集された標本が正確にニオイワチチタケであるとする。北海道新産である。

### 3 ヨーロッパのきのこ

ワサビカレバタケ <sup>コリピア</sup> <sup>ペロナータ</sup> *Collybia peronata* を、ローザンヌ大学の温室の中で採集した。ヨーロッパのきのこシーズンの9月に撮影した。日本にも分布する。食毒は以前の図鑑類に明記されていなかったが、最近の図鑑で有毒とされた。辛みもあり、試食はしないこと。

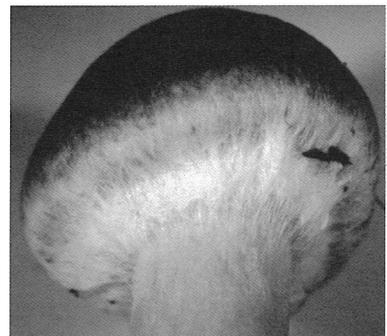


ワサビカレバタケ



ローザンヌ大学の生物学研究棟

スイス産の <sup>イノシイベ</sup> <sup>キューネリ</sup> <sup>シュタングル</sup> <sup>ヴェゼルスキー</sup> *Inocybe kuehneri* Stangl & Veselsky の写真である。このきのこは日本からは報告されていない。写真では、かさの色が暗く見えるが実際にはもう少し明るい茶色である。もう一枚の写真は若いきのこで、ひだを覆うクモの巣膜を写したものである。このクモの巣膜はフウセンタケ科のきのこに観られるもので、アセタケ属 *Inocybe* の多くの菌が有している。しかし、アセタケ属菌にも、クモの巣膜を欠く菌があり分類学上様々な議論がなされてきた。筆者はクモの巣膜を欠くアセタケ属菌を別の節に入れるキューナー博士の説を受け入れている。



イノシイベ・キューネリのクモの巣膜



イノシイベ・キューネリ



イノシイベ・キューネリの塩化水素の肉眼的呈色反応（きのこの肉を切り出して薬品を滴下）

また、筆者は欧州のアセタケ属菌の生標本に塩化水素の肉眼的呈色反応を調べた。イノシイベ・キューネリの反応は赤変した。筆者はこのような肉眼的呈色反応の観察結果を分類に応用している。

<sup>イノシイベ</sup> <sup>テリフェーラ</sup> <sup>キューナー</sup> *Inocybe terrifera* Kühner もアセタケ属に所属する菌である。日本からの採集記録はない。カイパー博士の研究によると <sup>イノシイベ</sup> <sup>スプレンドレンス</sup> <sup>ハイム</sup> *Inocybe splendens* Heim と同じだという。しかし、この標本は、かさの表面が放射状にさげず、柄は赤色を呈している。イノシイベ・スプレンドレンスとは異なるようだ。



イノシイベ・テリフェーラ



アセタケ属の一種

筆者は <sup>イノシイベ</sup> <sup>ヒルテラ</sup> <sup>ブレサドーラ</sup> *Inocybe hirtella* Bresadola と呼ばれていたアセタケ属菌をスイスで採集した。この菌はキューナーやカイパーによってイノシイベ・ヒルテラと言われ、欧州では定説になっていた。しかし、筆者がブレサドーラの本菌のタイプ標本（新種の証拠標本）を顕微鏡観察したところ大型の胞子を持ち、異なっていた。この研究結果を筆者のモノグラフ（分類学の研究書）に明記して、他の研究者にも分るようにしてある。

著 者

五十音順

- 
- 小林 孝人 北海道大学大学院理学研究科 COE 研究員
- 佐藤 隆士 森林総合研究所東北支所  
日本学術振興会特別研究員
- 鈴木 彰 千葉大学教育学部教授 (千葉大学大学院自然科学研究科教授)
- 高橋 英樹 北海道大学総合博物館教授
- 辻井 達一 元北海道大学農学部教授・附属植物園園長
- 原田 幸雄 弘前大学農学生命科学部教授

きのこの自然史

Natural History of Fungi

北海道大学総合博物館

2004年3月 発行

理学博士 小林 孝 人  
理学博士 高 橋 英 樹 [編]

北海道札幌市北区北10条西8丁目 TEL 011-706-2658

発行所 旭図書刊行センター  
札幌市西区発寒1条4丁目2-11  
電話 011-666-4040

印刷所 北大印刷

©Hokkaido University Museum

ISBN4-8611-018-1 C1645