病原糸状菌の培地における栄養因子

三 沢 正 生*

Tadao MISAWA: Nutritional Factors for Phytopathogenic
Fungi on Culture Media

は し が き

植物病学の研究において病菌の栄養要求についての研究が、きわめて重要であることは論を待たない。Lewis²⁹⁾とGarber¹⁷⁾の“寄生の栄養均衡説”および“病原性の栄養抑制説”を引用するまでもなく、病菌が寄生し病原力を発揮するためには、寄主および寄主体上において、自己増殖あるいは生長のために栄養源を摂取しなければならぬ。栄養源の適、不適あるいは量の多少は、病菌の寄生に大きく影響するのは当然である。しかし寄主が単なる栄養供給者とのみ片付けるわけにはゆかぬであろう。

この意味において病菌の栄養生理面の研究はなおいっそうの精緻さが要求される。従来病菌培養は天然培地を通じて合成培地へと進むのが通例である。この過程において栄養要求についての多くの知識が集積され、また現になされつつある。わが国におけるこの方面の業績は、近年多く発表されているが、その全部を網羅することは紙数の制限上できないので主な病菌を中心に纏めることにする。

1. いもち病菌

イネいもち病菌 (*Piricularia oryzae* Cavara) については末松⁵⁶⁾、曾我⁵⁵⁾による報告を嚆矢とし培養上の諸性質に関しての報告は多い。しかしほとんどの報告は天然培地を使用しているものであり、培地成分にまで考察の及んだものはなかった。Satoh⁵³⁾、瀬戸⁵⁴⁾、吉井⁵³⁾の1931~36年の間に発表された研究から1940年の栃内、中野^{72,73)}の報告に至り、初めて合成培地による栄養生理学的研究が展開したといえることができる。

N 源 無機N源として本菌は $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_3\text{-N}$ を利用し得る^{53,54,72,73,83)}が、両者を比較すれば $\text{NO}_3\text{-N}$ をより良く利用するとされた^{72,73)}。しかしその後両イオンの利用には菌株により若干の差はあるが、一般的には生育に差がないと結論されている⁴⁵⁾。N源として $\text{NH}_3\text{-N}$ 単独添加培地では生育が不良であること

も事実である^{64,73)}。これは NH_3 イオンの吸収利用が速やかなため培地の pH が低下することが原因である⁶⁵⁾。したがって NH_3 イオンの選択吸収による培地 pH の低下を防止する処理、たとえば磷酸加里の緩衝作用の利用⁹⁾、緩衝作用の強い NH_3 の炭酸塩、磷酸塩の使用⁹⁾、炭酸石灰の添加、 NH_3 イオンと同速度で吸収されるコハク酸あるいはクエン酸などの有機酸の添加⁶³⁾を行えば菌糸の生育はむしろ $\text{NO}_3\text{-N}$ の場合を上回り、菌糸内の糖、蛋白、脂肪含有率にも差が認められない⁶⁵⁾。培地 pH の低下が生育を不良にさせる原因については、まだ充分明らかではないがその一因として培地 pH の状態が aspartic acid, glutamic acid 等の TCA cycle 中間代謝物の形成に影響し C₄-dicarboxylic acid の初期合成が低下するためとの推測が行なわれている⁹⁾。 $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_3\text{-N}$ とが共存する場合、まず $\text{NH}_3\text{-N}$ の吸収がありこれの消費後 NO_3 イオンの吸収が始まる⁶⁴⁾。すなわちイオンの選択吸収が行なわれる。*Aspergillus oryzae* などのように両イオンを同時に吸収することはない。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 培地では糖消費に対するN吸収および経済係数(生長量/糖消費量)は $\text{NH}_3\text{-N}$ 培地に比べ低いが、これは NO_3 の還元で糖が多く消費されるためと考えられる⁶⁴⁾。一般に本菌は $\text{NO}_2\text{-N}$ を利用し得ない^{43,72,83)}とされていたが、多数の菌株を使用しての実験から $\text{NO}_2\text{-N}$ を栄養源として利用する菌株には病原性の大きいものが多いことが明らかとなつた⁴⁵⁾。有機N源は本菌のN源としてきわめて良好である。菌糸には14種のアミノ酸が存在⁷⁴⁾するが、栄養源として各種のアミノ酸を利用する。報告^{43,72,74)}により各アミノ酸の利用度が必ずしも一致しないが、これは使用菌株、実験条件の相違によることが大きい。2塩基性アミノ酸は有効に利用されるが⁶⁸⁾、概括すれば asparagine, aspartic acid, arginine, alanine, proline, serine, glycine, histidine, glutamic acid はよく吸収され、生育も良好である。valine, threonine, isoleucine もかなり利用される⁴⁵⁾。phenylalanine, cystine, tryptophan などを利用し得るか否かは菌株によつて異なる⁴⁵⁾。

* 東北大学農学部

特に tryptophan の利用度には菌株間に大きな差がある。この差異はビタミン要求の差異と密接な関係がある⁴⁵⁾。L-amino acid はC源が充分にある培地では非常によく吸収利用されるが、寡少糖培地ではC源としても利用される。すなわちアミノ酸が脱アミノされ NH_3 とケト酸が生成される。L-glutamic acid と L-aspartic acid の消費量は NH_3 生成量と平行する。L-leucine での生育は前2者に劣るが、L-leucine がC源として利用される場合はケト酸すなわち α -keto-isocaproic acid を生ずる³⁵⁾。glutamic acid を唯一のNおよびC源とする条件下では、sucrose に比べC源1モル当りの生長量では glutamic acid が劣る。しかし炭素1グラム原子当りで見れば差はわずかにあるが、モル燃焼熱と生長量との比では差がない。したがってC源としてみれば sucrose と glutamic acid 間にはあまり大きな差があるとはいえない⁶⁸⁾。leucine などの中性アミノ酸は各種の菌の生長を阻害する傾向があるが、glutamic acid, aspartic acid が本菌の生長を良好ならしめるのは、それらの炭素が本菌に利用されやすいためである⁶⁸⁾。その他有機N源として peptone, acetoamide も利用し得るが、尿素の利用度は低い⁷²⁾。

C 源 本菌は単糖類として glucose, fructose, xylose, 二糖類では sucrose, maltose, lactose がC源として良好である^{44,45,72,74)}。そのうち sucrose, maltose が最も良い栄養源である。単糖類中C原子数からみれば C_6 のものが生育良好であり、次いで C_5 である。その他の炭素数のものはほとんど栄養源とはならない⁴⁴⁾。多糖類中 cellulose の利用度は低い⁸³⁾、澱粉は cellulose よりも利用される^{44,72)}。pectin の利用はよい⁸³⁾。高級アルコール類では mannite を利用し、glycerin はあまり利用しない^{44,45,72)}。

以上のことは一般的にいえることであるが菌株により利用程度に差異がある。多数の菌株間の比較において、どの菌株によつても全く利用されぬか、あるいはわずかに利用されるものは sorbose, inositol, inulin である。この3種の化合物と glycerin の利用度には、菌株間に明らかな差異が認められる⁴⁵⁾。TCA cycle に関連した有機酸は NH_3 イオンの吸収利用を容易にするとの報告⁹⁾ があるが、C源としての有機酸の利用度は全般的に低く、シュウ酸、酒石酸を利用する菌株は知られていない^{44,45)}。クエン酸、酢酸、コハク酸、乳酸などを利用し得る菌株はある^{44,50)}。

要するにC源として利用度の最も高いものは糖類であり、高級アルコール、有機酸類は良好でない。C源

の吸収は、菌糸の生長速度の早い時期に多く、生長速度はNイオンの吸収による培地 pH の変化に左右されるが、糖の吸収も培地 pH により影響される。経済係数は培養日数の経過とともに低下する。培養初期はエネルギーが体構成に、後期には生命維持に使用されていることを示す⁶⁴⁾。また通常の濃度組成培地では糖が生長の制限因子となる⁶⁴⁾。

生育因子 合成培地では本菌の生育が不良であり^{53, 54,72,73,83)}、イネわら煎汁の添加が生育を旺盛¹⁹⁾にすることが一般に経験されている。これはオリザニンによると推定され、また biotin も含有されていることが示された⁶¹⁾。その後さらに biotin, thiamine が生育因子として不可欠因子であることが明らかとなつた^{28, 43,62,66,74)}。最低必要量は biotin $0.004\mu\text{g}/10\text{ml}$ ⁷⁴⁾ thiamine $0.2\mu\text{g}/10\text{ml}$ ⁷⁴⁾ くらいである。しかし少数の菌株ではあるが、biotin あるいは thiamine どちらかの欠乏下で生育し得るものがある⁴⁵⁾。biotin, thiamine は不可欠因子であるが、thiamine は補助因子の性格である⁶⁶⁾。thiamine の要求度は、菌株によりかなり差があり、要求度から菌株を3群、すなわち必須群、不要群、nicotinic acid で代替し得る群にわけられる⁴⁵⁾。

biotin の前駆物質であるピメリン酸, desthiobiotin, 酸化物である biotinsulfone には biotin を代替する作用はない⁶⁶⁾。不飽和脂肪酸による biotin の代替も細菌では報告されているが、いもち菌にはその作用はない²⁴⁾。biotin 欠乏下では dimethylpyruvic acid が培地に蓄積する²⁵⁾。またコハク酸、酢酸、glutamic acid, aspartic acid の代謝が衰え、糖をC源とした場合 pyruvic acid, α -ketoglutaric acid, リンゴ酸、クエン酸、乳酸などの有機酸を多量に培地に形成する²⁴⁾。biotin の代謝に関する役割は未だ明らかではないが、Wood-Werkman 反応、蛋白、酵素生成^{12,34)}に関与し、また TCA cycle 上の各酸の代謝を促進して、間接的に α -ketoglutaric acid, glutamic acid の代謝にも関係するのであろう²⁴⁾。

biotin を生育上必要としない菌株は生合成も行なわないので、biotin 必須菌とは全く異なる代謝経路を持つと考えられる⁴⁵⁾。

thiamine は補助因子的ではあるが、一般的には biotin を伴なわなければ本菌は生育し得ない。しかし生育はしないが thiamine 単独下では糖の消費が増加する⁶¹⁾。thiamine 欠乏下では、亜ヒ酸の生育阻害時に見られるように有機酸が培地中に集積する。すなわち glutamic acid のアミノ基の離脱進行とともに α -

ketoglutaric acid が蓄積し、次いでこれが減少すると pyruvic acid が蓄積する⁶⁸⁾。

thiamine は thiazole 部と pyrimidine 部から構成されるが、各部分から thiamine を生合成し得るものと、両部存在しなければ生合成し得ぬもの、全く thiamine を生合成し得ぬものが知られている。いもち菌は両部分が存在しなければ thiamine を生合成し得ない⁷⁴⁾。ところが培養が進めば pyrimidine 部のみ与えれば生育可能であるとの報告がある⁴⁸⁾。

biotin, thiamine のごときビタミン以外に TCA cycle 構成に関与する酸およびこれらのアミノ化により容易に生ずる glutamic acid, aspartic acid などのアミノ酸は生長促進効果が高い。すなわち biotin, thiamine の存在は上記アミノ酸を無機N化合物よりもきわめて効率高く菌体構成に使用させる⁶⁴⁾。

なお紫外線変異菌の1菌株は, biotin, thiamine 以外にさらに adenine を要求する。adenine は guanine その他の pyrimidine 塩基では代替できない^{74,75)}。その外 hypoxanthine を要求する変異菌もある。

2. イネごま葉枯病菌

イネごま葉枯病菌 (*Cochliobolus miyabeanus* (Ito et Kurib.) Drechsler) は各種の天然培地上で旺盛な生育を示し³⁸⁾, また Czapek, Richard, Hopkins 培地などでもよく生育する。したがって栄養生理の見地からの研究が比較的近年着手されたのも、これが理由のひとつであろう。

N 源 本菌は前述の通り Czapek, Richard, Hopkins などの無機培地上でよく生育する。これらの培地のN源は $\text{NO}_3\text{-N}$ あるいは $\text{NH}_3\text{-N}$ であるから、両種N源を利用し得る^{11,37,60,63,67)}と見なされる。しかし本来 $\text{NH}_3\text{-N}$ の同化は $\text{NO}_3\text{-N}$ の同化よりも速やかであることは NH_4NO_3 を添加した培地の pH 変化からも明らかである³⁹⁾。また $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ を添加した場合には NH_3 イオンの選択吸収のため培地が酸性化し、生育が抑制されるのは多数の糸状菌でみられる結果と同様である¹⁾。 $\text{NO}_3\text{-N}$ を使用すれば、還元された NO_2 が培地中に蓄積するが、この時期は菌糸の最大生長期とはほぼ一致する⁶³⁾。

有機N源として asparagine, aspartic acid, Na-glutamate が良く利用され、無機N源よりも吸収が早くかつ生育もよい。またアミド態の方がアミノ態よりも利用されやすい^{11,39)}。本菌には L-amino acid oxidase 活性が認められず、D-amino acid oxidase の活性はある。amino acid decarboxylase としては glut-

amic decarboxylase のみが認められるので、アミノ酸の同化には glutamic decarboxylase と3種の transaminase が関与しているであろう^{39,40,41)}。

C 源 xylose, glucose, fructose, sucrose などは良好なC源であるが, lactose, soluble starch は良好でない。arabinoseの利用は不良である。glycerin はほとんど利用しない⁶⁰⁾。C源の経済係数は複糖類の方が単糖類より大であり, lactose, sucrose は glucose, fructose より高い⁶⁰⁾。sucrose は糖度の高い場合すなわち5%濃度のときに生育がよいが, glucose の高濃度はむしろ生育が不良となる¹⁾。この理由として培地の殺菌条件も関連するであろう⁸⁾。sucrose は転化されて利用されるが、残存アルドース量が還元糖の半分に達せぬことから、本菌は fructose よりも glucose を好むといえる⁶³⁾。

菌株により経済係数が相違し⁵⁾, 糖消費量が異なる⁸⁾。また好適C源にも差があり、日本菌はアメリカおよびジャワ菌に比べ glycerin, mannite の利用の悪さが特徴である³⁷⁾。本菌は孢子形成系統と孢子非形成系統が明瞭であるが、孢子形成系統菌は糖の消費が大である²⁾。微量の Cu ($0.125\sim0.25\times10^{-4}$ モル) またはアゾ色素 ($10^{-4}\sim10^{-5}$ モル) の存在は生育を促進させ、glucose の利用を効果的にし経済係数を上昇させる^{8,6)}。

有機酸類もC源として利用される。コハク酸、フマル酸、リンゴ酸はC源となるが、クエン酸, pyruvic acid, α -ketoglutaric acid, oxaloacetic acid は利用されない³⁹⁾。アミノ酸をC源として利用する場合には L-proline が最良で arginine, glutamic acid, alanine がついで良好である。含硫アミノ酸は利用できない。

生育因子 本菌は thiamine, biotin を生育因子として必要とするという説¹⁰⁾と必要としないとする説とがある⁴⁾。必要説によれば、thiamine は 1.25 mg/l, biotin は 12.5 γ /l で充分であり、菌糸 1 g 当りの必要量は thiamine 60 γ , biotin 0.5 γ であると報告されている¹⁰⁾。しかし本菌が thiamine, biotin の存在の有無にさほど敏感でない印象が一般である。酵母抽出液は生育を促進するが、これは含有される有機態Nが主因であろう⁴⁾。

生育因子ではないが, Fe, Mn, Zn, Cu など微量元素の存在は生育を促進し¹⁰⁾, olive 油, vitamin A⁷¹⁾, rutin⁷⁸⁾ も促進すると報告されている。なお本菌菌糸中には D-mannite が多量に含有され、その含量はともに含有されている脂質の消長と平行的である

63). 本脂質は磷、窒素を含み アセトン不溶性である
67). 本菌は可溶性糖→D-mannite→貯蔵性多糖→脂質糖の順に代謝を行なっている⁶³⁾。

3. イネの菌核病菌

紋枯病菌(*Pellicularia sasakii* (Shirai) S. Ito)は、各種植物の煎汁培地上で生育し得るがニンジン煎汁培地でよく生育する。しかし麴汁培地上の方がさらに旺盛な生育をみせる。有機N源の存在、糖濃度の高いことが理由であろう⁶⁵⁾。合成培地では Waksman 培地での生育がよいのも、peptone が添加されているためである⁶⁵⁾。NH₃-N と NO₃-N の比較についての報告はないが、恐らく培地 pH の変化からみて NO₃-N を含む培地の方が生育に都合よいと考えられる。事実 NH₄NO₃ と KNO₃ の培地間には著しい生育差は認められていない⁶⁵⁾。

C源として多糖類では澱粉、糊精をよく利用するが、inulin は利用しない。inulin は分解してfructoseになるが、fructose はとくに良好なC源ではないこと、および本菌の inulase 活性の低いことが inulin の利用度を低くしている⁶⁶⁾。単糖類は複糖類の sucrose より良好な生育を与えるが、arabinose は利用し難い。mannite, gluconic acid も利用し難い⁶⁶⁾。また glucose, fructose よりも pectin をより良く利用するとの報告もある⁷⁶⁾。cellulose も分解利用するが^{76, 84)}、特に酸性培地で利用しやすい⁸⁴⁾。これは本菌の cellulase 活性と関係がある⁸⁴⁾。

C源としては、要するに利用度の順序は6炭糖>5炭糖>複糖>高級アルコールとなる傾向がある⁶⁶⁾。本菌の生育最適 pH は 6.6~7.4¹⁵⁾、あるいは 8.1³⁶⁾ と 4.0~4.5⁶⁶⁾ との3種の報告があるが、培地 pH によりC源の利用度に相違のある⁶⁶⁾ことがしからしめた理由であろう。したがってC源利用度の研究においては培地 pH との関係に、また生育最適 pH を見る場合には使用C源の種類に留意する必要がある。

合成培地にイネわら煎汁を添加すれば生育が非常に促進される。煎汁中の促進物質は活性炭で吸着され、灰分中には存在しない⁷⁶⁾。またビタミン類では thiamine, pantothenic acid は強く促進し、riboflavin, pyridoxine, p-aminobenzoic acid はわずかに促進する。しかし folic acid, nicotinic acid, biotin には促進作用が認められない。thiamine は 0.01γ/ml, pantothenic acid は 2.5γ/ml が飽和濃度である。thiamine, pantothenic acid の促進作用もイネわら煎汁には劣る⁷⁶⁾。煎汁中に含有される有機態Nなどの作用

も見逃すことはできない。

小粒菌核病菌 (*Leptosphaeria salvinii* Cattaneo, *Helminthosporium sigmoideum* Cav. var. *irregulare* Cralley et Tullis) は、N源として NO₃-N および NH₃-N のいずれも利用するが、NO₃-N 培地の方が生育がよい。NH₃-N 培地では NH₃ イオンの選択吸収による培地 pH の低下が生育を抑制するためである。NH₃ イオンと NO₃ イオンが共存する場合には、NH₃ イオンを先に吸収同化する。NO₃-N は利用できない³¹⁾。

有機態Nとして peptone は無機N源よりも利用度は高く³¹⁾、glutamic acid, aspartic acid も生育を促進する。またこれらのアミノ酸はC源としても利用される。glycine, L-leucine, DL-valine らの中性アミノ酸は利用できない³²⁾。生長に対するN消費量では、各種N源中 peptone が最小であるが、無機N源では KNO₃ が最小である³¹⁾。糖に対する経済係数は、N源の種類により異なるが、常に小球菌核病菌が高い値を示す。NO₃-N の利用には、NH₃-N の利用よりも多量の糖を消費するが³¹⁾、これは NO₃ の還元を用いられるためであろう。

両菌は、合成培地にイネわら煎汁を添加すれば生育がきわめて旺盛となる。すなわち煎汁中に生育促進因子が含有されていることを示す。thiamine, biotin も含有され、これらは不可欠生育促進因子である。しかも同時に必要とされる。飽和濃度は thiamine 1.5γ/ml, biotin 0.001~0.005 γ/ml であり、小球菌の方が biotin を多く必要とするが、thiamine については小球菌の方が要求度が低い。上記2種の生育因子以外に glutamic acid あるいは aspartic acid を補助因子として必要とする³²⁾。

4. 疫 病 菌

ジャガイモ疫病菌 (*Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary) の培養研究は、約 60 年前すなわち 1900 年にさかのぼるが、栄養要求に關しての研究は 1912 年に始まる。わが国におけるこの方面の研究は 1932 年²⁰⁾から行なわれたとみてよい。

N 源 無機N源一本菌は NO₃-N を利用し菌糸の生育は良好であるが^{51, 58)}、初期生育速度は遅い。NH₃-N 添加培地では初期生育は旺盛であるが、後半期に至り生育が停止し菌体が異常となる。NH₃-N 培地での生育の停滯は、本菌が有機酸を生成することおよび NH₃ イオンの選択的吸収のため培地 pH が急激に低下することが原因である^{49, 51)}。したがって pH の

低下を防止すれば $\text{NH}_3\text{-N}$ は良好な栄養源となろう。 $\text{NO}_3\text{-N}$ の場合初期生育速度の遅いことは、 $\text{NO}_3 \rightarrow \text{NH}_3$ への還元能力の弱さを示すことから、本菌はむしろ $\text{NH}_3\text{-N}$ が最も利用しやすい無機N源といえよう。なお $\text{NO}_3\text{-N}$ の利用度の高いことは他の *Phytophthora* 属菌と共通する性質である¹⁶⁾。 $\text{NO}_2\text{-N}$ は全く利用できない。

有機N源一概して無機N源に比べ有機N源の利用度は高く生育も旺盛である。ことに peptone, L-arginine, L-aspartic acid, L-glutamic acid, asparagine はきわめて良好なN源であり、容易に同化される⁵¹⁾。DL-alanine, L-cystine, glycine, L-leucine, L-methionine はわずかに利用するが、DL-serine, DL-threonine, L-tyrosine は全く利用できない。アミド類では asparagine に比べ glutamine の利用度が非常に低いのは L-glutamic acid の利用度が高い⁴⁹⁾ ことと対比して興味がある。*Phytophthora* 属には peptone の利用が高い傾向があり¹⁶⁾、本菌も同一傾向である。

C 源 C源として glucose の利用度は最も高く^{49, 50, 81)}、ついで sucrose である。glucose と同じ6炭糖ではあるが galactose での生育は悪く、fructose は全く同化利用できない。2糖類の maltose, lactose はわずかに利用する。多糖類の inulin は利用するが、soluble starch の利用度は小さい。高級アルコール類の報告例は少ないが、mannite を利用し glycerin は利用困難である⁵¹⁾。有機酸の利用度は悪い。コハク酸、リンゴ酸はわずかに利用する⁷⁷⁾。Henninger の報告¹⁸⁾では、コハク酸により生育が促進される結果である。

利用し得るC源培地間での本菌の生育経過はそれぞれ異なっているが、培養前期に生育旺盛な場合と後期に旺盛な場合とに分けられる。前者に属するC源は mannite, galactose, maltose であり、後者は glucose, sucrose である。

生育因子 本菌が thiamine を生育因子として必要とすることは堀²⁰⁾により推定され、Payette & Perrault⁴⁶⁾ により証明された。*Phytophthora* 属菌は thiamine を必須とすることも明らかにされている⁴⁷⁾。しかし thiamine 代謝についてはまだ不明の点がある。本菌に対するビタミン類の効果は thiamine 以外に認められず⁵¹⁾、ビタミンEが H_3 菌株の生育を特異的に促進するが、その効果は小さい⁸¹⁾。動、植物体に含有されると考えられる本菌の生育因子は、水溶性およびエーテル可溶性のものである。特にエーテル可

溶性のものの作用が強い。このうち牛肝臓中に含有される脂肪酸およびステリン類が生育因子の一種と考えられる⁵¹⁾。すなわち ricinolic acid, cholesterol, ergosterol はかなり作用が強い⁸¹⁾。

その他 *Phytophthora* 属4種につき Fe, Zn, Cu, Mn などの微量元素を必要とすることがすでに報告されている⁸⁰⁾。本菌も同様に微量元素として Fe, Zn, Mn, Mo を生育に必要とする⁵¹⁾。その最適濃度は FeCl_3 , ZnSO_4 —1/60000 モル, $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ —1/40000 ~1/80000 モル, $\text{MoO}_4\text{Na}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ —1/80000 ~1/100000 モルである⁸¹⁾。

5. *Fusarium* 属菌

アマの立枯病菌 (*Fusarium lini* Bolley) は、 $\text{NH}_3\text{-N}$ と $\text{NO}_3\text{-N}$ のいずれもよく利用する。これら無機N源よりも有機N源 (peptone, urea) 培地で生育がよい。アミド類も良好なN源であるが、中でも asparagine が最もよい⁷⁰⁾。チューリップ球根腐敗病菌 (*Fusarium oxysporum* (Schl.) Snyder et Hansen) は、N源として NaNO_3 を用いた場合 2g/l ~0.2g/l の濃度範囲では生育に差が認められない⁴²⁾。しかし Czapek 培地ではN濃度が高い方が概して生育がよい⁴²⁾。

Fusarium lini は、C源として glucose, inulin を用いた場合生育がよいが、sucrose, lactose では不良である。高級アルコールでは mannite をよく利用するが、glycerin は不良である⁷⁰⁾。有機酸はC源として不適当であるが、コハク酸は若干利用することができる。ラセミ酸をC源とすれば右旋性酒石酸を多く消費して、左旋性を培地に残す性質がある⁷⁰⁾。

Fusarium solani (Mart.) Snyder et Hansen の種内群分化には、C源利用について特色がある。C源として 44 種の化合物を比較したが、全菌株が利用するもの、form または race あるいは菌株間で利用度に特異性が見られるもの、全菌株が利用しないものの3群に化合物が分れる。acetone, methanol, adonitol, oxalate など7化合物はほとんどか、全く利用しない⁵²⁾。 β 群 (f. *solani*, f. *pisi*, f. *radicicola* race 2), γ 群 (f. *radicicola* race 1) は 21 種のC化合物を利用するが、 β 群はクエン酸と L-sorbose を全く利用しない。 α 群 (f. *cucurbitae*, f. *mori*, f. *xanthoxyli*) は利用するC化合物が少ない。 α 群の交配群Iは特に少ない。 δ 群 (f. *phaseoli*) も α 群に似て少ないが、酒石酸をよく利用する^{13, 52)}。以上種内群中にC源の利用に特徴のある相違があるが、通常の炭水化物すなわ

ち sucrose, glucose, starch, mannose などについては利用度に差異はない⁵²⁾。

6. その他の病菌

N 源 スギ赤枯病菌 (*Cercospora cryptomeriae* Shirai) は $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$ ともに利用するが, $\text{NH}_4\text{-N}$ NO_3 では生育しない。10 種のアミノ酸中, 大半のものでは生育がよく特に DL-tyrosine ではよく生育する。しかし L-leucine, L-cystine での生育は劣る⁵⁹⁾。ネギ黒腐菌核病菌 (*Sclerotium cepivorum* Berk.) は前述の病菌と同様 $\text{NH}_3\text{-N}$ と $\text{NO}_3\text{-N}$ の両者を利用するが, 共存する NH_4NO_3 の場合に最も生育がよい⁷⁷⁾。ダイズ黒痘病菌 (*Sphaceloma glycines* Kurata et Kuribayashi) は $\text{NO}_3\text{-N}$ よりも $\text{NH}_3\text{-N}$ をよりよく利用する。無機 N よりも有機 N の方が利用度が高く L-proline, glutamic acid, histidine など 8 種のアミノ酸でよい生育を示す²⁷⁾。Pellicularia filamentosa (Pat.) Rogers は, $\text{NO}_3\text{-N}$ をよく利用するが, さらに $\text{NO}_2\text{-N}$ をも利用することは特色的である。本菌の菌株 (race) のうち, phenylalanine の利用度の低いものは, histidine および tryptophan の両者あるいは一方をあまり利用しない。また f. sasakii 型には $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ および cysteine の利用度の低いものが多い⁷⁾。白紋羽病菌 (*Rosellinia necatrix* (Hart.) Berlèse) は無機 N 源では生育が悪く, peptone では最もよく生育する。アミノ酸中 glycine, arginine はわずかに利用されるに過ぎない⁷⁹⁾。タバコ黒色根腐病菌 (*Thielaviopsis basicola* (Berk. et Br.) Ferraris) は, $\text{NO}_3\text{-N}$ を利用しない。 $\text{NH}_3\text{-N}$ は培地 pH の酸性化を防止するため CaCO_3 を添加すればよく利用する。しかしアミノ酸, アミド類の方が生育はよい。ことに DL-alanine, L-glutamic acid, asparagine では菌糸の生長が旺盛である。本菌の 1 系統は, N 源として $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ を使用した場合, 固体培地では生育するが, 液体培地では生育し得ない⁸⁰⁾。ナン黒星病菌 (*Venturia* spp.) は Currie, Henneberg 氏合成培地によく生育し, $\text{NH}_3\text{-N}$ を概してよく利用する。 $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ の利用度は高い。 $\text{NO}_2\text{-N}$ は利用できない⁸²⁾。ムギ角斑病菌 (*Selenophoma donacis* (Pass.) Sprague et A. G. Johnson) は合成培地上での生育は一般に不良である。これは有機栄養源の必要を示している。無機 N 源としては, $\text{NO}_3\text{-N}$ を最も利用し, $\text{NO}_2\text{-N}$ は利用しない。glutamic acid, histidine など 6 種のアミノ酸の利用度はよい¹⁴⁾。ソラマメ褐斑病菌 (*Stagonospora carpathica* Baeumler) は, $\text{NO}_2\text{-N}$ を

よく利用する特徴がある。cystine の利用は低い²²⁾。リンゴモニリヤ病菌 (*Sclerotinia mali*) は無機栄養源だけでは十分な生育ができない。peptone を含有する培地ではよく生育し得る⁶⁹⁾。

C 源 *Cercospora cryptomeriae* は hexose は利用しやすいが, pentose は利用し難い⁵⁹⁾。このことは Pellicularia filamentosa でも同様である。またこの菌は di- および poly saccharide の利用度が悪い傾向がある。f. sasakii 型には maltose を利用し難い菌株が多い⁷⁾。Rosellinia necatrix は単糖類ことに glucose, fructose, galactose を利用するが, xylose の利用は少ない。複糖, 多糖の利用は単糖に劣る⁷⁹⁾。Sphaceloma glycines は 6 炭糖中 D-galactose をわずかに利用するが, L-sorbose, melibiose, lactose などは利用しない²⁷⁾。D-glucose, maltose はとくに利用する²⁷⁾。Venturia spp. は maltose, glucose, sucrose などを好み, soluble starch は利用しない⁸²⁾。Selenophoma donacis は glucose, sucrose の利用はよいが, 高級アルコールの mannite, glycerin の利用は困難である¹⁴⁾。Stagonospora carpathica は, 5 炭糖では arabinose, 6 炭糖では fructose, 高級アルコールでは mannite をよく利用する²²⁾。サクラサルノコシカケ (Phellinus pomaceus (Pers.) Quel.) は C 源として cellulose を使用し得るが, lignin は利用できない。しかし適応処理を行えば lignin を分解利用することが可能となる⁵⁷⁾。

生育因子 *Cercospora cryptomeriae*, *C. pini-densiflorae* は, thiamine を必須としないが, 供給されれば生育が促進される。Robbins の分類による self sufficiency または partial sufficiency に属するようである⁵⁸⁾。Selenophoma donacis¹⁴⁾ および Sphaceloma glycines²⁷⁾ は thiamine のみを生育因子とする。前者は 0.0025 ppm, 後者は 50—100 $\mu\text{g/l}$ を必要とする。thiamine 構成部分の内 pyrimidine 部の合成能が欠如している。培養初期すなわち lag phase 間に thiazole 部が合成され, pyrimidine 部との結合が行なわれる。oxy-thiamine は thiamine の代用をしない²⁷⁾。Rosellinia necatrix は, ニンジン煎汁により生育が促進され, 促進性物質は温水あるいは 85 % アルコールで抽出される。また biotin, thiamine, ビタミン B₃ は初期生育を促進するが, その作用はニンジン含有物に劣る⁷⁹⁾。

Penicillium digitatum は柑橘皮成分により生育が促進される。本成分は耐乾, 耐熱性で, 水, 80 % メタノール, 80 % アセトンにより抽出されるが詳細は不明で

ある³³⁾。

紫紋羽病菌 (*Helicobasidium monpa* Tanaka) は, Czapek および Waksman 培地で生育し得るが²¹⁾, biotin, thiamine を添加すればよく生育する。biotin が不可欠因子であるか否かは明瞭でないが, thiamine は不可欠である。biotin, thiamine が存在すれば L-glutamine をよく利用し, さらに ascorbic acid が添加されれば asparagine も同等に利用する²³⁾。

結 び

以上現在まで報告された病菌の栄養生理についての成果のあらましを述べた。いうまでもなく前述のように栄養生理の研究は, 病菌寄生時の栄養摂取行動の解明および代謝生理すなわち病原力を理解するための基礎となるものであり, 非病原性糸状菌の栄養生理との比較検討は広く寄生現象解明の一助となるであろう。しかし培地上の性質が直ちに寄生時の生理を示す証明がない以上, はたして人工培地上の生理が, 組織内の生理に直結するか否かは疑問の点が多い。寄主細胞の正常生理, 被侵害時の生理の研究進展とあいまち, Host-parasite interaction における寄生菌の行動の解明が切に望まれる。このためには (1) 培養技術の問題——培地 pH の変動・ガス分圧・成分濃度変化・寒天あるいは水などの媒体・培地殺菌法と成分変化などの諸問題。(2) 菌体生理の問題——分子あるいはイオン吸収およびその選択性・培地上の菌糸生長および培地成分濃度変化および代謝産物集積との関係・蛋白その他の生合成・生育因子の作用機作・栄養と代謝産物生産など解決すべき問題が多い。これらはいずれも病菌の生化学の進歩に待つところが多いが, 生化学の研究はまた培養を離れては成立しないものであり, 相互に関連して進歩するものであろう。

引用文献

1. 赤井重恭 (1933). 植物病害研究 2 : 257-278.
2. 赤井重恭・田中正生 (1953). 日植病報 17 : 86.
3. 赤井重恭・安盛博 (1954). 日植病報 19 : 11-14.
4. Akai, S. & M. Tanaka (1954). Mem. Coll. Agr., Kyoto Univ. 69 : 13-29.
5. 赤井重恭・上山昭則 (1955). 日植病報 20 : 29-30.
6. Akai, S. & S. Ito (1955). Jubilee Pub. in Commemoration of 60th Birthdays of Prof. Tochinali & Prof. Fukushi 24-27.
7. 赤井重恭・小倉寛典・佐藤徹 (1960). 日植病報 25 : 125-130.
8. 赤井重恭・上山昭則 (1961). 植物病害研究 7 : 23-33.
9. Appa Rao, A. (1956). Experimentia 12 : 215-216.
10. 浅田泰次 (1956). 日植病報 21 : 68-70.
11. 浅田泰次 (1959). 植物病害研究 6 : 109-113.
12. Chambers, E. H. & Delwiche, E. A. (1954). Jour. Bact. 68 : 131-132.
13. Cochrane, J. C., V. W. Cochrane, F. G. Simon & J. Spaeth (1963). Phytopath. 53 : 1155-1160.
14. 道家剛三郎 (1961). 麦角斑病の防除に関する研究. 農業改良資料 118 : 1-81.
15. 遠藤 茂 (1935). 宮崎高農学術報告 8 : 1-11.
16. 藤川 隆 (1961). 大分農試報告 2 : 1-106.
17. Garber, E. D. (1956). Amer. Naturalist 90 : 183-194.
18. Henniger, H. (1959). Phytopath. Zeit. 34 : 285-306.
19. 平田栄吉 (1961). 日植病報 26 : 40-42.
20. 堀 正侃 (1932). 病虫害雑誌 22 : 193-201.
21. 伊藤一雄 (1949). 林試報告 43 : 1-126.
22. 糸井節美 (1955). 日植病報 19 : 120-124.
23. 笠井久三・荒木隆男 (1957). 農技研報 C 8 : 29-35.
24. 香月裕彦 (1955). 日化誌 76 : 941-944.
25. Katsuki, H. (1955). Jour. Amer. Chem. Soc. 77 : 4686-4687.
26. 菊地忠夫 (1948). 植物病害研究 3 : 18-42.
27. 倉田 浩 (1960). 農技研報 C 12 : 1-153.
28. Leaver, F. W., Leal, J. & Brewer, C. R. (1947). Jour. Bact. 54 : 401-408.
29. Lewis, R. W. (1953). Amer. Naturalist 87 : 273-281.
30. Lopatecki, L. E. & W. Newton (1956). Canad. Jour. Bot. 34 : 751-757.
31. 三沢正生・加藤 盛 (1955). 日植病報 19 : 125-128.
32. 三沢正生・加藤 盛 (1955). 同上 20 : 65-69.
33. 宮川経邦 (1958). 同上 23 : 193-198.
34. Moat, A. G. & Lichstein, H. C. (1954). Arch. Biochem. Biophys. 48 : 300-309.
35. 中村幸彦・下村得治 (1953). 農化誌 27 : 694-699.

36. 中田覚五郎・河村栄吉 (1939). 農事改良資料 139 : 15-16.
37. Nisikado, Y. (1927). Ann. Phytopath. Soc. Japan 2 : 14-25.
38. 西門義一 (1928). 大原農研特別報告 4 : 1-384.
39. 奥 八郎 (1958). 高峯研報 10 : 234-240.
40. Oku, H. (1959). Shokubutsu Byogai Kenkyu, Kyoto 6 : 104-108.
41. Oku, H. (1959). Shokubutsu Byogai Kenkyu, Kyoto 6 : 126-131.
42. 小倉寛典・森本徳右衛門 (1962). 高知大学術報告 11, 自然科学II(9) : 1-55.
43. 大谷吉雄 (1952). 日植病報 17 : 9-15.
44. 大谷吉雄 (1953). 同上 17 : 119-120.
45. 大塚一止 (1961). 新潟大教育学部紀要 3(2) : 1-116.
46. Payette, P.A. & C. Perrault (1944). Canad. Jour. Res. 22 : 127-132.
47. Richard, B.H. & M. Aragaki (1963). Phytopath. 53 : 1194-1197.
48. Sadasivan, T.S. & C.V. Subramanian (1954). Trans. Brit. Mycol. Soc. 37 : 426-430.
49. 酒井隆太郎 (1955). 日植病報 19 : 141-145.
50. 酒井隆太郎 (1959). 同上 24 : 154-160.
51. 酒井隆太郎 (1961). 北農試報告 57 : 1-158.
52. 桜井善雄・松尾卓見 (1961). 日植病報 26 : 118-124.
53. Satoh, S. (1931). Shokubutsu Byogai Kenkyu, Kyoto 1 : 3-20.
54. 瀬戸房太郎 (1936). 日植病報 5 : 308-316.
55. 曾我慶英 (1918). 病虫雑 5 : 120-124.
56. 末松直次 (1916). 植物学雑誌 30 : 122.
57. 高井省三 (1955). 植物病害研究 5 : 119-125.
58. 高井省三 (1957). 日林会誌 39 : 361-363.
59. 高井省三 (1959). 林試報告 111 : 43-50.
60. 田中寛康 (1956). 植物病害研究 5 : 165-170.
61. 田中正三・香月裕彦 (1951). 日化誌 72 : 231-232.
62. 田中正三・香月裕彦 (1951). 同上 72 : 285-287.
63. 田中正三・依田篤信 (1952). 同上 73 : 8-10.
64. 田中正三・香月裕彦・香月文子 (1952). 日植病報 16 : 103-106.
65. 田中正三・香月裕彦・香月文子 (1952). 同上 17 : 54-56.
66. 田中正三・香月裕彦 (1953). 日化誌 74 : 85-88.
67. 田中正三・依田篤信 (1953). 同上 74 : 584-587.
68. 田中正三・森脇垂果 (1955). 日植病報 20 : 54-58.
69. 照井陸奥生・原田幸雄 (1963). 弘前大農学部報告 9 : 1-6.
70. Tochinai, Y. (1920). 日植病報 1 : 22-33.
71. Tochinai, Y. (1932). Jour. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. 32 : 71-105.
72. Tochinai, Y. & T. Nakano (1940). Jour. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. 44 : 183-229.
73. 柄内吉彦・中野富雄 (1940). 日植病報 10 : 110-118.
74. 富沢長次郎 (1953). 日植病報 17 : 113-118.
75. 富沢長次郎 (1956). 農技研報 C 6 : 111-122.
76. 内野一成・豊田 栄 (1958). 日植病報 23 : 4-5.
77. 若井田正義 (1962). 宇都宮大農学術報告 5 : 13-24.
78. 脇本 哲・碓 弘毅・吉井 甫 (1960). 九大学芸雑誌 17 : 395-402.
79. 渡辺文吉郎 (1963). 農林技術会議指定試験 3 : 1-110.
80. 山口洋一 (1957). 日植病報 22 : 204-210.
81. Yamamoto, M. & J. Tanino, (1961). Shokubutsu Byogai Kenkyu, Kyoto 7 : 7-22.
82. 山本省二・田中彰一 (1962). 園試報告 B (1) : 163-171.
83. 吉井 甫 (1936). 日植病報 6 : 199-204.
84. 吉村彰治 (1955). 九州農業研究 15 : 62-64.
85. 吉村彰治・田原敬治 (1959). 北陸病虫研報 7 : 75-79.
86. 吉村彰治・田原敬治 (1959). 同上 7 : 80-82.