菌 に つ く 菌

橋 岡 良 夫 Yoshio HASHIOKA

岐阜大学農学部植物病理学研究室

菌につく菌として知られているものに、写真1に示したきのこに生えるヤグラタケ(櫓茸)がある。その図説は徳川時代に坂本浩然が著した“菌譜”にもでている。真菌植物学の開祖 de Bary は、1865~1870年に、ケカビにつく *Piptocephalis freseniana* と、白渋(うどんこ)病菌につく *Cicinnobolus cesati* とを菌寄生菌として記載している。しかし、菌間寄生の研究は、高等植物-寄生真菌の関係の主とした植物病理学の発達の蔭にかくされ、ごく少数の菌学者ないしは植物病理学者に関心をもたれていたにすぎなかった。それはまた、微生物の拮抗現象にもとづく抗菌性物質のはなばなしい研究の展開にとり残されたようでもある。1930年代に若干の注目をひいた菌間寄生が、1960年代の後半に至って、静かながらもふたたびわずかに顧られるようになったのは、合成農薬のかもしれない自然的、社会的問題に対する一つの対応としての生物的防除への期待によると思われる。したがって、菌間寄生に関する数篇の総合抄録^(3-6,16)なども、ここ10年以内にでたものである。しかも、それらの内容が寄生菌-宿主菌の組合せと、寄生現象の見かけ上の分類であって、まだ多くは記述的段階にあるのはやむをえない。

かびやきのこなどの真菌類のある種に、他の真菌が寄生する現象、すなわち菌間寄生 *Interfungus parasitism* を単に菌寄生 *Mycoparasitism* という場合も多いが、菌寄生は時に、高等植物に真菌が寄生する現象と、細菌、ウイルスなどの寄生とを区別するために用いられることもある。重複寄生 *Hyperparasitism* という表現は、多くは植物病理学で用いられ、高等植物に寄生している病原菌にさらに他の菌(主として真菌)が寄生する現象をさし、菌間寄生と同義に用いられる場合が多い。

筆者もまた、寄生真菌-宿主高等植物に関する研究のかたわら、菌間寄生を従的にとりあげてきたにすぎない。光学顕微鏡と電子顕微鏡を主たる研究手技としている筆者の解説が、本誌のもとに充分対応できると思われるが、むしろ読者諸賢の異なった視点からの示唆を期待するしだいである。

寄生菌-宿主菌の組合せと寄生の型式

菌間寄生における寄生菌と宿主菌との組合せには、互いにきわめて厳密に相手を限定するものから、宿主範囲がはっきりせず、きわめて広いものまで、多岐にわたっている。両者の関係は、真菌類の分類学とは大綱において相関しないが、部分的に相互選択のはっきりしている例も少なくない。たとえば、原始的な壺状菌 *Chytridium* 属の多くの菌種は水棲で、互いに1種か、せいぜいごく近縁の2~3種の間で寄生し合う。これは、むしろ共生というべきもので、人工培養にまだ成功していない。

高等植物の病原菌として重要な銹病菌と白渋病菌は、ともに絶対寄生菌として生きた緑色植物だけを侵すものであり、それらの人工培養は、はなはだ困難かまたはまったく成功していない。ただ、これら2群の植物病原菌には、それぞれ *Darluka* 菌と *Cicinnobolus* 菌が特異的に寄生し、これらの重複寄生菌は培養が可能である。

しかし、菌寄生菌の多くは培養が容易で、宿主選択性が低い。たとえば、朽木、落葉などに普遍的に発生するトリコデルマ菌の一種 *Trichoderma viride* (分類学的には集合種)は、分類学的には30種以上の菌を侵すことが

1: きのこに生えたきのこ——クロハツタケ(黒初茸, H) 子実体(傘が腐敗)上に群生したヤグラタケ(擔茸, P) *Asterophora Lycoperdoides*, 2: シイタケの傘(H)を腐らせた白色トリコデルマ *Trichoderma polysporum* (P), HSはシイタケの菌柄部, 3: マサキ(樹木)の白渋(うどんこ)病菌の菌糸(HH)に寄生し, 菌糸内菌糸(PH)として伸びて柄子殻(P)を作って分生孢子(PC)を飛散させている寄生者 *Cicinnobolus euonymi-japonici* 菌, (HC)は宿主白渋病菌の分生孢子, 4: 稲紋枯病菌菌糸(H)にからみつき, 侵入しているトリコデルマ *Trichoderma viride* 菌糸(P), cの黒三角は寄生者(P)の侵入菌糸に挿入されたために, 宿主(H)の菌糸細胞膜内側にできた Callosity (寄生菌の侵入部にできる宿主の抵抗反応物質と考えられている).

知られており, このような菌は拮抗菌としてとりあつかわれることもある。

菌間寄生における寄生菌-宿主菌の寄生の状態を分類すると⁽⁹⁾, すでに植物病理学において周知の高等植物を

宿主とする寄生真菌の寄生生活に相似している。

I. 活物寄生(絶対寄生を含む)——均衡菌間寄生
寄生菌は生きている宿主から栄養をとる。宿主は著し

く害されることなく両者は均衡を保つので、寄生が永続する。最も著しい場合（たとえば壺状菌 *Chytrid*）は特異的に共生し、人工培養は不能である。栄養摂取法を形態的にみて、さらに次のように分けることができる。

1) 直接(密着)寄生——寄生者が宿主の体に直接つく。

①無吸器型——宿主の体内に栄養吸収細胞を挿入しない。

a) 寄生者が接すると、宿主細胞に孔があいて、宿主原形質が寄生者細胞内に流入する。(寄生者 *Parasitella* 対 宿主ケカビ目 *Mucorales*)。

b) 寄生者は吸着胞 (buffer cell) で宿主につく (*Calcarisporium* 対 藻菌類)。

c) 寄生者菌糸が宿主内に (深傷を与えないで) 穿入して、菌糸内菌糸の状態である程度のバランスを保つので、宿主原形質の変質が遅くなる (*Cicinnobolus* 対 白渋病菌)。

②吸器型——宿主細胞内に寄生者が吸器様の細胞を挿入して栄養を吸収する (*Didymella* 対 麦立枯病菌)。

2) 間接(距離)寄生——寄生者と宿主がわずかに間をおいて対峙して互いに影響し合う。

①寄生者の生育が宿主の存在によって促進される。

a) 寄生者の発芽の促進 (*Piptocephalis* 対 藻菌類)。

b) 接触刺激による寄生者菌糸の宿主菌糸へのまといつき (立枯病菌 *Rhizoctonia solani* 対 種類の菌)。

c) 寄生者発芽管の趨向性によって、宿主細胞壁を穿孔して侵入する (*Piptocephalis* 対 ケカビ目菌)。

②宿主菌糸が逆に寄生者の方向に生長分枝する (*Calcarisporium* 対 *Physalospora*)。

③寄生菌が (宿主とは特定されない) 他菌の発芽生育を抑制 (トリコデルマ対 稲ゴマ葉枯病菌など)。

II. 殺生 (破壊的寄生)

寄生菌は宿主体に侵入後、あるいは侵入前にすでに宿主の細胞を破壊し、そのために著しく変性した、あるいは死んだ宿主細胞から栄養をとる。寄生者の菌糸はほとんど細胞壁だけになった宿主菌糸細胞内に、あるいはさらに細胞壁さえも溶離した宿主の残骸内に生存する。宿

主特異性は低く、宿主範囲が広い。強いて分ければ殺生にも次の2型がある。

1) 直接殺生——寄生者が宿主にまといついたり、あるいは侵入して菌糸内菌糸となってから宿主細胞が死ぬ (トリコデルマ属菌の一部の種の菌糸 対 稲紋枯病菌や立枯病菌; 立枯病菌 対 ケカビ目菌)。

2) 間接殺生——寄生者が宿主に接触しないうちに、近接しただけで宿主細胞が溶離したり、畸形になって死滅する。揮発性あるいは基質中を拡散する抗菌物質を寄生者がだすためである。このように、距離効果のある物質による場合、寄生の範ちゅうに入れるか、拮抗という概念でとり扱うかは、宿主特異性の程度によって決めるしかない (トリコデルマ 対 シイタケその他のキノコ)。

以上は、菌間寄生の一応の分類にすぎないので、実際には同一の寄生菌が、生活史のなかで上記分類の2つ以上の生活形態を移行する場合がある。前述の *Cicinnobolus* 菌は、宿主の白渋病菌の種を相当峻別し、高度に分化した純寄生に近い寄生を行なうが、宿主が死んだ後は殺生生活をして宿主の屍の上に自分の柄子殻をつくり、宿主を踏台にして自らの胞子を生産する (写真3)。

菌間寄生の電子顕微鏡像

寄生菌と宿主菌との接触場面を、光学顕微鏡と電子顕微鏡によって観察し⁽¹¹⁾、形態的に大きく2つに分けてみよう。1つは活物寄生——殺生のうち直接殺生の組合せにみられる型——で、寄生者は宿主細胞を害することを最も少なくして穿孔侵入し、宿主内にまん延する。他は間接 (距離) 殺生の場合で、両者が近接した時点で、宿主菌の細胞膜よりも細胞質が先に溶離しはじめる。しかし、寄生者の菌種によっては、穿孔型と溶菌型両方を示すことがある。トリコデルマ菌では、菌糸によって少数の例が穿孔型であり (写真4, 5, 6)、多数の菌糸が溶菌型 (写真7)を示すが、同一菌系でも寄生者と宿主が相接する緒戦は穿孔 (まといつき、宿主細胞切断など)を行ない (写真4)、後には溶菌型になる場合もある。

寄生菌の菌糸細胞が宿主菌糸細胞に侵入するに際しては、前者の先端が急に細まって後者の細胞壁を穿孔しつつ押し入り、細胞壁を通過して細胞質内に入ると同時に、侵入者の菌糸は正常の直径にもどる。そのため、寄生者の菌糸は、宿主細胞壁を通過するときに著しくくびれて

5: 稲ゴマ葉枯病菌糸細胞(H)に、オオボタシタケ *Hypocrea peltata* の分生胞子時代 *Acremonium* 菌糸(P)が、細くくびれて宿主菌糸細胞膜(HCW)を貫通して宿主細胞内に侵入中。Sは寄生者菌糸の隔膜, 6: 稲紋枯病菌糸細胞(H)をトリコデルマ菌 *Trichoderma viride* 菌糸細胞(P)が占拠し、宿主細胞質が空虚となり、宿主はかろうじて細胞膜(HCW)だけを保ち、寄生者が宿主菌糸内菌糸となった状態, 7: トリコデルマ(寄生者)の一菌糸(T(P)), 菌糸細胞が、シイタケ(宿主)菌糸(L(H))に接近しただけで、シイタケ細胞は細胞膜(LCW)をかろうじて残すだけで、寄生者の侵入なくして細胞質が崩壊溶離する状態を示す超薄切片像。TCWはトリコデルマ菌糸細胞膜。

みえる(写真5)。いったん宿主の体内に入った寄生菌が、宿主体内で細胞から細胞へと伸長移動する場合にも、同様のくびれが認められる。一般に、このくびれは病原真菌や菌根菌が高等植物体に侵入し、体内移動をする状態と同様である。

宿主菌糸の寄生者菌糸による切断は、トリコデルマ菌がよくおこす現象である。稲紋枯病菌の菌糸に *T. viride* の菌糸を接触させた場合、宿主菌糸の切断は隔膜部におこり、2層からなる菌糸細胞壁の外層がまず溶離し、内層はくずれずに各細胞の形骸を保ちつつ離れる。しかし、この溶離をひきおこすトリコデルマの抗菌物質が細胞内へ浸透するため、紋枯病菌の細胞質は崩壊して細胞内容は空虚となる。

トリコデルマのような殺生者が宿主菌糸内に入った場合は、宿主の原形質は比較的すみやかに変質崩壊し、超薄切片電顕像では、細胞内の諸小体が溶離して電子半透明化した原形質の状態を、著しく萎縮した原形質膜の残骸によってようやく推察できる程度になる。これに対して、宿主細胞内に入った寄生者の菌糸細胞では、いきいきとしてその輪廓細胞の内容物とともにシャープな像が得られる(写真6)。

さらに、溶菌物質を菌体外にだす菌寄生菌の場合、寄生菌細胞が接近した宿主菌(多くの場合、広範囲の菌が害されるので被害菌というほうが適当かもしれない)は、寄生者の侵入前に、まず細胞内容が溶離して電子透明となり、原形質膜が収縮しながらも残存する段階をへて、間もなく原形質膜も溶失し、細胞壁は外層から溶けながら隔膜構成部を含めて細胞の輪廓のみをかくらうじて保つが、ついには溶離する。このように、崩壊溶離した宿主細胞内では、寄生菌の細胞がいきいきとした像を示す(写真7)。

菌間寄生の生理

研究が今日なお現象記載の段階にある菌間寄生については、機構的説明が可能な事例はまだ局限されているので、ここには栄養の面と抗菌性とからみた寄生者-宿主関係を、一例ずつ記しておきたい。

活物菌寄生菌である *Calcarisporium parasiticum* と *Gonatobotrys simplex* は、*Physalospora*, *Botryoshaeria*, *Diplodia* などの数種の菌や *Alternaria*, *Cladosporium* (いずれも植物病原菌を含む不完全菌の属) を宿主とす

るもので、これらの菌間寄生については Barnett 一派⁽⁹⁾の研究がある。*C. parasiticum* は、他の活物寄生菌にも多くみられるように、胞子の発芽には水以外に、天然物が宿主菌による何らかの栄養源が必要である。宿主菌は寄生菌の発芽胞子に趨向性を示し、両者の接触部に寄生者の吸収細胞(buffer cell)が特徴的に認められる。寄生者、宿主ともに液体培養が可能であるが、宿主菌 *Physalospora obtusa* は寄生菌を入れると発育が悪くなる。CN 率の高い培養液では宿主の寄生者に対する抵抗性が増し、CN 率の低い状態は寄生者に有利である。宿主菌糸を細断してその温湯抽出物を入れたブドウ糖酵母エキス寒天培養基上で、寄生菌は宿主なしでながく生活する。同様の結果は、自然状態下で非寄生(免疫性)の他の菌 *Physalospora rhodina* のエキスでも得られた。

Gonatobotrys simplex は、上述の宿主(*Alternaria* など)なしでは普通の培養基による培養はできない。しかし、*Calcarisporium parasiticum* の菌糸エキスの1滴をブドウ糖酵母エキス培養基に入れると正常に生育する。このような生長素は、多くの子のう菌および不完全菌、少数の担子菌に存在するが、藻菌からは得られず、高等植物や動物にはない。この生長素を含む上記の多くの菌は、*G. simplex* の宿主となりうるはずであり、これらのエキスで寄生者を培養できるのであるが、自然界では宿主範囲がより限定されているのは、宿主細胞膜の透過性と関係があるのではなからうか。この生長素を活性炭に吸着させてピリジンで溶出し、乾物で1ppmの濃度にした培養基では *G. simplex* を培養できるが、ビタミンBなどで代替することはできない。従来、絶対寄生者であると信じられていたこれら2菌は、このビタミン様未知物質 mycotrophein に副次的添加物——*C. parasiticum* にはグルタミン酸、*G. simplex* には酵母エキス——を加えることによって、きわめて容易に純粋培養できる。

菌間寄生のうち、間接的殺生に関しては、宿主体を溶離させる寄生者の抗菌性物質の作用に注目しなければならない。ここには、筆者が電顕的研究などから扱ってきたシイタケ菌を害するトリコデルマ菌群の抗菌作用物質について紹介するが、もちろん菌間寄生現象の化学的説明とは距離がある。

戦後、トリコデルマ菌の抗菌物質に最初に注目したのは、英国 ICI 社の微生物研究所長(当時) Brian 一派である。彼らの目標は種子消毒などの農用抗菌物質にあった

ボタンタケ (*Hypocrea*) 各種の発育適温ならびにシイタケ菌糸に対する抗菌性

子のう孢子時代 <i>Hypocrea</i>	分生孢子時代	菌糸発育 適温 °C	生菌および エーテル抽出物 の抗菌力	生成抗菌物質		
				Gliotoxin	Tricho- dermin	Tricho- dermol
<i>H. schweinitzii</i> クロボタンタケ	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	28~36	強		++	++
<i>H. lutea</i>	<i>Gliocladium deliquescens</i>	28~32	強	+		
<i>H. peltata</i> オオボタンタケ	孢子様体 (<i>Acremonium</i> 型)	25~30	強		+++	++
<i>H. albo-fulva</i> (<i>H. sulphurea</i>)	<i>Trichoderma viride</i>	25~30	弱		+	++
<i>H. pseudostraminea</i> (<i>H. citrina</i>) キボタンタケ	<i>Verticillium</i> 型	25~30	強	+++		
<i>H. lactea</i>	<i>Trichoderma polysporum</i>	24~25	強		+	+
<i>H. pachybasioides</i>	<i>Trichoderma polysporum</i>	24~25	強		+	+

小松^(14,15), 石川⁽¹³⁾, Hashioka *et al.*⁽¹²⁾などによる。

が, Viridin と Gliotoxin の 2 物質を決定したのみで, 実用的見地から研究を中止した. 近年になって, 同様に実用的見地からふたたびこの菌群がだす抗菌物質の研究が再燃しつつあるが, 寄生者-宿主の関係を明らかにしたものに, シイタケの攻撃者としてのトリコデルマ諸菌種の抗菌物質についての石川⁽¹³⁾の研究がある.

ほだ木内のシイタケ菌糸を侵害するボタンタケ属 (*Hypocrea*) 菌, およびその関連または近縁種は, 小松らの調査^(1,14,15)によって約 20 種が知られており, そのうち全国的に発生率の高い *Trichoderma viride*, およびそれらの完全時代の知られたクロ (黒) ボタンタケ *Hypocrea schweinitzii*, キ (黄) ボタンタケ *H. citrina*, オオ (大) ボタンタケ *H. peltata* は, それぞれシイタケ侵害度が大きく, これらの菌の培養液から得たエーテル抽出物の抗菌作用も強い^(12,14). 石川⁽¹³⁾によれば, Weindling 培養液 (pH 3.5) で培養した培養液をエーテル抽出して中性, 酸性およびフェノール性各区分から抗菌性物質を検索すると, Gliotoxin を生成するボタンタケ群の *Hypocrea lutea*, *H. pseudostraminea*, *Gliocladium* 属の *G. virens*, *G. fimbriatum* と, Trichodermin および Trichodermol, またはそれらの物質のいずれか 1 つを生成する上記以外の菌 [オオボタンタケ, *T. polysporum* (白色トリコデルマ), クロボタンタケなど] とに 2 大別できることは興味深い (表). オオボタンタケはその形態が特異であり, シイタケに対する害作用も著しく, 同菌の培養液のエーテル抽出物から, 石川⁽¹³⁾はさらに新型抗菌物質として, 黄色色素 Hypochrysophanin を得ている. Dennis ら⁽⁷⁾も, Viridin および Gliotoxin は *Gliocladium* によって生産されるが, 他のトリコデルマはこれら 2 物質を生成しないといっている.

寄生菌-宿主関係が非常に密接な活物寄生現象には,

物質的解釈を与えることは目下のところ困難であり, 筆者らの電顕的方法による細胞下微細形態学によつての判読にとどまる現状^(9,10)においては, すみやかに微細化学的方法をとり入れることが期待される. 現状では, 隔靴搔痒ながらも, 上記のような間接 (距離) 寄生について, 既知の抗菌物質の宿主細胞下微細構造への作用を, 寄生菌の作用と比較することによって, 次の前進が期待されよう.

しかし, このような定性的研究の見通しが得られただけの段階では, 自然環境下における生物間現象の解明や, ましてや実用問題の解釈には, まだ充分ではない. 従来, 微生物関係の著書論文に頻出する *Trichoderma viride* という菌は一大集合種としての学名であって, 従来の文献に同一種名で呼ばれている実物は, おそらくきわめて多様にわたっており, 文献の学名のみによる比較には問題がある. この菌群については, Rifai⁽¹⁷⁾ その他の分類や, 形態に関する電顕的形質⁽¹⁰⁾をも考慮すべきである. すでにのべたように, 抗菌物質はトリコデルマの菌種によって定性的に異なるばかりでなく, 同一菌種内の菌糸によって定量的に異なる. 厳密な意味での *T. viride* は, シイタケ菌に対するかぎり, 他種のトリコデルマより抗菌力は低く, さらにシイタケほだ場に存在する同種内の菌糸を比較すれば, 土壌, 落葉などに由来する菌糸はほだ木内から分離した菌糸に比して, その範囲を異にするそれぞれの発育最適温において最大となる (表). 宿主侵害力が比較的生化学的に解しうるトリコデルマのような間接寄生菌においても, その菌間寄生における寄生者-宿主関係は, 菌種菌糸の寄生性などの分化にまでたち入らねばならぬ複雑性があるとともに, 微妙な自然の機構にますます興味をそそられる.

菌間寄生による生産障害

諸種の微生物産業において、真菌はウイルス、細菌などとともにいわゆる汚染の原因となって生産の障害者となるが、目的菌とせり合う拮抗菌と、目的菌に宿主選択性を示す菌寄生菌とは、両者の区別が明瞭であるか否かを問わず、生産上の被害を警戒しなければならない。菌間寄生による生産障害の例として、世界の三大食用茸の栽培についてのべよう。

フクロタケ（袋茸）は、発育適温 30°C 内外の高温性の腐生菌で、熱帯アジアにおいて豊富な稲わらを栽培床として生産され、生鮮高級野菜として市場にでる。フクロタケ栽培上最大の害菌は白絹病菌であり、元来、広範囲の植物の地際部を侵して株全体の立枯をおこす多犯性の植物病原菌であるが、苗代、本田を通じて稲の害菌となり、稲わら上の菌核が、フクロタケ栽培床に混入することによって、きのこ生産の大障害の原因となるのである。

近年、世界のマッシュルーム市場に重要な存在となってきた台湾のマッシュルーム栽培床は、稲わらによるものであり、麦稈きゅう肥その他を用いる西欧の方式と異なる。しかし、栽培床に発生する 30 種内外の拮抗菌の菌種は洋の東西を問わず大差なく、栽培きのこに特異的に寄生者となる大害菌も同様であり、重要な寄生真菌は褐腐病菌 (*Mycogone perniciosus*)、腐爛病菌 (*Dactylium dendroides*)、褐点病菌 (*Spicaria* sp.) である。

以上の 2 大栽培きのこが純腐生的であるのに対して、シイタケは木材腐朽菌の性格があり、とくにブナ科の切断樹幹で、しかも生木と腐朽木との中間にあるほだ木を好むというデリケートな基質選択性がある。ほだ木にはカイガラタケなどサルノコシカケ科の材腐朽菌が発生してシイタケの拮抗者となることも多いが、シイタケ栽培に圧倒的打撃を与えるのは、分生孢子時代に *Trichoderma* 属、*Gliocladium* 属、*Cephalosporium* 属などの形質をそなえ、子のう孢子時代にボタンタケ (*Hypocrea*) 属に属する多種の菌であり、これらを便宜上トリコデルマ菌群と通称する。この菌群は元来、土壤菌として、また落葉などの腐生菌としても存在するのであるが、子のう孢子（完全）時代は土壤面には形成しないで、枯朽木上に出現する。シイタケほだ木の場合、トリコデルマ菌群は、シイタケ種菌を植菌する前の切断樹幹にはほとんど棲息せず、植菌後シイタケ菌糸がほだ木樹皮下をまん

延するにしたがって、ほだ木切口、種菌植孔などの傷口から侵入する。寄生者がシイタケ菌糸を食い物とするので、拮抗菌というよりは菌寄生菌として考察すべきものであろう。それらの抗菌性についてはすでにのべた。

ほだ木上のシイタケ菌糸を好んで発生するトリコデルマ菌群は約 20 種^(1,12,14,15) が知られており、それぞれ分生孢子時代と子のう孢子時代の生活史や形態から区別され、さらに発育温度などの生理的性質によっても異なる小群に細別できる(表)。このような菌種の分類学的区別は、栽培ほだ場における諸菌の発生生態と関連があり、栽培法や害菌の予防対策には必須な知識である。

たとえば、子のう孢子（完全）時代名クロボタンタケ（黒釘茸）は、分生孢子（不完全）時代は暗緑のトリコデルマで最も普遍的に発生し、盛夏の高温期に、栽培的にはほだ木が直射日光に過多に当たってほだ木の温度が上昇するような条件下に頻発し、ほだ木材内のシイタケ菌糸の発育を阻害する。分生孢子時代が白色であるトリコデルマ菌は、春秋の中温期、梅雨・秋霖の多湿下で特徴的に多発し、その害は著しい。子のう孢子時代オオボタンタケと称する大形の種は、その分生孢子時代は肉眼的に顕著なかびにならない性質があり、関東以南のおおむね太平洋側に発生する暖地型の菌種である。発生頻度は必ずしも高くないが、その強い抗菌力のため、本菌の発生したほだ場は局部的に全滅するような打撃をうける。さらに、これらトリコデルマ菌群はほだ木内でシイタケ菌糸の発育を阻止し、すでにまん延したシイタケ菌糸を侵蝕するのみならず、ほだ木面に発生したシイタケ子実体（きのこ）の傘、ひだ、柄などにも菌寄生して、緑色系、白色系などの肉眼的にも見わけられるカビ（トリコデルマ）におおわれて朽ちる(写真 2)。

わが国のシイタケの生産は、乾茸で年 10 万 kg、約 350 億円が林産物として、それとほぼ同額の生茸が野菜市場に出されている。乾茸の輸出は 3 千万ドルに達し、輸出農林産物中、単品では米に次ぐ額となっている。この日本の伝統的産業のトリコデルマ菌群による被害程度は、まだ累年統計的数字としてはでていないが、年により、地域により重大な問題となっていることは確かである。

菌間寄生と植物真菌病の生物的防除

筆者はかつて植物病原菌を宿主とする菌寄生菌を、選択的にではあるが宿主菌の分類学的配列にしたがって列

挙げた⁽⁹⁾。それによると、研究論文としては多岐多数にわたるものの、生物防除の効果をあげた顕著な例は意外に少ないようである。トリコデルマ属菌については、Weindling⁽¹⁹⁾による立枯病菌などの土壌病原菌に対する寄生性の実験以来、日本でもタバコ白絹病の予防策として、堆肥などにトリコデルマ菌胞子を混入した実験なども行なわれ、また分生胞子など、菌体そのものに増量剤を加えてトリコデルマ粉剤とした市販生物農薬も出現した。しかし、その応用の場面では、合成殺菌剤の効果がすぐれない土壌伝染病害であったためか、複雑な生態系の中のことであるから必ずしも顕著な効果があるとはいえないようである。

近年、植物病害の生物防除の研究は再燃の機運にある。1973年スイスで行なわれた、農作物および木材の菌寄生菌による生物防除の見とおしに関する国際シンポジウム⁽¹⁸⁾の植物体地上部への応用関係の諸報告をみると、それらの多くが果樹であることは欧州の農業事情によるものであるが、利用されている菌の大半がトリコデルマ群であることが注目される。たとえば、李(すもも)など果樹のせん定時に、鋏傷口に *Trichoderma viride* 菌をつけておくことによって、その後の銀葉病の発生を抑制できた。トリコデルマは治病的に、つまり発病後に散布しても、梨の銀葉病やオランダ榆の立枯病に有効であった。トリコデルマ以外の菌でも、杏(あんず)の *Eutypa armeniacae* による傷口からの感染が、せん定時に *Fusarium lateritium* を散布することによって減少するなどの例が報告されている。松の樹幹を侵す材腐朽菌マツノネクチタケ(松根朽草)の感染を防ぐために、腐朽菌のコウヤクタケ科のカミカワタケ(紙皮茸)の繁殖芽体を前もって松の株につける方法も効果があると認められた。

発病後に菌を使って病害防除に効果のある例としては、ネクトリア菌によるリング枝上の病斑からの胞子の飛散を、トリコデルマ菌の散布によって抑制することで枝枯をかなり減少させたことがあげられる。その他、普通の畑作物でも、地上部散布に有効に應用できる菌寄生菌についての若干の報告がある。

地上(空中)部・地下(土壌内)部への応用を通じて、寄生者側にトリコデルマ(近縁の *Gliocladium* などを含めて)属を用いた実験報告が世界的に圧倒的に多いのはなぜであろうか。前述の1930年代に行なわれた Weindling⁽¹⁴⁾の研究が先入主的に働いていること、供試菌が

普遍的で入手しやすく、培養増殖が容易で多量の分生胞子を得やすいこと、散布後、胞子の環境抵抗性が強く、樹上あるいは土壌面(内)などで安定であること、などが推察される。実際、この属の分生胞子は小形ながら多数形成され、乾重1グラムにおよそ1億の胞子が含まれていて乾燥にも耐え、樹枝上などでも微小集落をつくりやすい可能性がある。しかし、より本質的には、トリコデルマ菌群には病原菌の生物防除への適性が、他の重複寄生菌群に比べてより多くそなわっているためではなかろうか。それを明確に指摘することは困難ではあるが、この菌群のやや広い宿主範囲、すなわち同菌の宿主選択性のゆるさによる応用範囲の広さ、——おそらく好(宿主)菌性よりも抗菌性によって特徴づけられる性質——によるであろうことは、この菌群の菌種菌系の抗菌力と生産抗菌物質(表)からうかがえよう。

そうはいっても、もともと生物防除は生物間のせり合い、作物栽培環境における菌の優占力など、きわめて微妙な問題点を含み、生態的に複雑な要因がからむ。たとえば、*Phomopsis* 菌によるキュウリ根黒腐病は、欧米における施設園芸の大病害であり、栽培のつど、温室土壌を消毒してその直後に播種しなければならない。しかし、別に有機質に富んだ病土を5~7日ビニール袋に入れて保湿した後、この病土を栽培床に入れておくと、根黒腐病の発生が相当減少する。これは袋に保湿中に *Gliocladium* 菌が発生繁殖するためであり、保湿土の混入は病原菌寄生菌の大量の胞子をキュウリ栽培床に混入することとなって、根黒腐病菌の敗退となるのである。この場合、腐植に富んだ土を保湿しなければ、攻菌力ある *Gliocladium* は実力を発揮しえないのである。

*

真菌の寄生によっておこる高等動・植物の伝染病は、それぞれ植物病学、獣・人医学の重要な研究対象であるが、同じく真菌-高等植物関係にあっても、共生現象、たとえば菌根についてはあまり注目が集まらない。真菌は藻類と共生して地衣植物を構成するが、これにおける宿主-寄生者の接触場面は、形態的に高等植物の絶対寄生病である銹病や白渋病のそれと比べて、より簡単ではあるが相似である。地衣には、ときには子のう菌や不完全菌が寄生して Parasymbiosis(寄共生)の状態になるが、これは高等植物上の銹病菌または白渋病菌に、*Dar-*

luca または *Cicinnobolus* が重複寄生した状態と相似である。真菌が真菌に共生ないし寄生した状態には、地衣・菌根現象から高等植物の絶対寄生病から破壊殺生病にわたる広範なパターンの宿主-寄生者関係が認められ、寄生者の宿主体侵入機構において、侵入後の両生物間の物質代謝転流、細胞原形質の対応、宿主の抵抗性の機作などは相似にとどまらず、相同の場面が少なくないであろう。

菌間寄生現象の応用場面としては、菌寄生菌を用いる土壌伝染性植物病害の防除の手がかりが 1930 年代に、菌寄生菌の生産する抗菌物質の利用の考えが 1940 年代に、それぞれ台頭しながらも、久しく低迷状態にあった。近年、合成農薬を基調とする植物防疫の方法論が一つの転機に達して、生物防除への顧慮がわずかながらも再燃のきざしをみせてきた。生物防除が着実な効果をあげるには、単に残留毒性、薬害など、合成農薬の欠陥を補うのみならず、寄生菌の宿主選択効果、宿主病原菌の増殖にともなう寄生菌の自殖など、生物独特の機能が効果的に生態系のなかで発揮されなければならない。したがって、菌間寄生の研究も、電子顕微鏡から広大な生態系にいたるまで展開される必要がある。

生物農薬においても、合成農薬の薬害にも比すべき副次的問題がある。植物の不定性病害は、植物が幼・老齡、生育不適環境下などで、本来の病原菌でない菌に侵されるためにおこる条件的疾病である。たとえば、トリコデルマ菌群のなかには、貯蔵球根の腐敗、寒冷地苗代の稲苗立枯病などをおこす菌系あるいは機会がある。菌寄生菌の増殖利用では、このような場面も忘れてはならない。

菌間寄生現象を生産経済との関連でみると、その応用の評価は生産経済の対象によってまったく異なってしまう。顕著な例をあげれば、果樹、茶、桑などの木本作物の樹幹地際部に寄生して、朽木病をおこすナラタケの防除にトリコデルマ菌を用いる場合は、他に適切な防除策にとばしいこの菌害には最も期待できる防除法となろう。しかし、対象がナラタケと同じくマツタケ科のシイタケの栽培では、既述のようにトリコデルマは最も恐るべき害菌となって莫大な経済的損失の原因となっている。同じ菌が人間にとって害菌であるか益菌であるかのアセスメントは、総合的になされなければならない。

このようなことは、もとより社会経済的矛盾にすぎず、自然の生態系ではなんの矛盾もない菌間寄生現象として展開し、流転しているのである。たとえば、トリコデル

マ菌群内菌種菌系、それらの發育生理、抗菌性、宿主選択性など、研究が進むにつれて、矛盾や疑問は徐々に氷解し、矛盾なき生態系の相をうかがうことができるようになる。菌間寄生をいかに利用するか、研究を通じて自然に教えを乞うべきである。

文 献

- 1) 有田郁夫：菌草研報，9，36 (1971)。
- 2) T. T. Ayers: *Mycologia*, 27, 235 (1935)。
- 3) H. L. Barnett: *Mycologia*, 56, 1 (1964)。
- 4) H. L. Barnett: *Ann. Rev. Microbiol.*, 17, 1 (1964)。
- 5) H. L. Barnett & F. L. Binder: *Ann. Rev. Phytopath.*, 11, 273 (1973)。
- 6) M. G. Boosalis: *Ann. Rev. Phytopath.*, 2, 363 (1964)。
- 7) C. Dennis & J. Webster: *Transact. Brit. Mycol. Soc.*, 57, 25 (1971)。
- 8) C. W. Emmons: *Bull. Torrey Bot. Club*, 57, 421 (1930)。
- 9) Y. Hashioka: *Forsch. Gebiet Pflanzenkrankh. Kyoto*, 8, 179 (1973)。
- 10) Y. Hashioka: *Rept. Tottori Mycol. Inst.*, 10, 473 (1973)。
- 11) Y. Hashioka & T. Fukita: *ibid.*, 7, 8 (1969)。
- 12) Y. Hashioka, H. Ishikawa, M. Komatsu & I. Arita: *ibid.*, 1, 9 (1961)。
- 13) 石川久雄，沖妙，沢田房江：菌草研報，10，637(1973)。
- 14) M. Komatsu: *Rept. Tottori Mycol. Inst.*, 6, 18; 29 (1968)。
- 15) M. Komatsu & Y. Hashioka: *ibid.*, 4, 11 (1964); 5, 1 (1966)。
- 16) M. F. Madelin, G. C. Ainsworth & A. S. Sussman: *The fungi*, 3, 253 (1968)。
- 17) M. A. Rifai: *Myc. Pap. Commonw. Mycol. Inst.*, 116, 1 (1969)。
- 18) Stat. Fédér. Recherch. Agronom. Lausanne: *Perspectives in Biological Control of Parasitic Fungi in Cultivated Plants and Wood*, 1973, p.97。
- 19) R. Weindling: *Phytopath.*, 22, 837 (1932)。

<プロフィール>.....

志 知 均 (Hitoshi Shichi) 昭和 7 年 12 月 20 日生<略歴>1955 年名古屋大学農学部農芸化学科卒業/1961 年米国立フォルニア大学 (バークレー) 理学部生化学科博士課程卒業/1962 年名古屋大学勤務/1963 年東京大学勤務/1967 年米国立衛生研究所勤務、現在にいたる<研究テーマと抱負>1) 生化学的 (あるいは生物物理学的) 手法により視覚の分子メカニズムを解明し、感覚一般に共通したモデルを組み立てるのを研究の目的としています。2) 視覚感覚にかぎらず、他の energy transduction を伴う生体膜反応一般に興味をもっております<趣味>読書、音楽

橋岡 良夫 (Yoshio Hashioka) 明治 44 年 6 月 20 日生<略歴>昭和 10 年台北帝国大学理農学部生物学科卒業/11 年台中農試ならびに台湾總督府農試技師 (戦後 中国側留用)、引揚後、24 年農学博士、農林省北陸農試技官などを経て、27 年より岐阜大学農学部教授 (植物病学)、現在にいたる。この間、数次の国連 FAO コンサルタントとして、また文部省在外研究などによって、熱帯稲作病理と疫学、ならびに熱帯菌学の研究に従事<研究テーマと抱負>いもち病菌属などを材料とする電顕真菌学 (超ミクロ) と植物疫学 (マクロ) との結びつき。野生真菌の馴化とシステム栽培に興味<趣味>植物培養 (自宅ミニ植物園園丁)