

皇居吹上御苑のケカビ類

出川 洋介^{1*}・陶 山 舞¹・瀬戸 健介¹・中島 淳志¹・
森下 奈津子¹・細 矢 剛²・保坂 健太郎²

¹筑波大学菅平高原実験センター 〒386–2204 長野県上田市菅平高原 1278–294

* E-mail: degawa@sugadaira.tsukuba.ac.jp

²国立科学博物館植物研究部 〒305–0005 茨城県つくば市天久保 4–1–1

Mucoralean Fungi Collected at the Imperial Palace, Tokyo

Yousuke Degawa^{1*}, Mai Suyama¹, Kensuke Seto¹, Atsushi Nakajima¹,
Natsuko Morishita¹, Tsuyoshi Hosoya² and Kentaro Hosaka²

¹Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba,
1278–294 Sugadaira kogen, Ueda, Nagano 386–2204, Japan

* E-mail: degawa@sugadaira.tsukuba.ac.jp

²Department of Botany, National Museum of Nature and Science,
4–1–1 Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305–0005, Japan

Abstract. A total of 10 taxa of the Mucorales, and 2 taxa of the Asellariales were recorded in the floristic survey of Zygomycotan fungi in the Fukiage garden, the Imperial Palace. Among them, 2 species were undescribed and other 2 species (*Parasitella parasitica*, *Baltomyces stylax*) were newly reported to Japan. One of the undescribed species of the Mortierellales obtained in this study was recently described as *Mortierella thereuopodae* and the other species of the genus *Radiomyces* was treated as *R. sp.1*, here. The latter species belongs to the family Radiomycetaceae which has been only known from arid area in North America. This was the first record of the family Radiomycetaceae from temperate humid region. Actively reacted mating pairs of isolates were established for 4 species (*Gongronella butleri*, *Mucor inaequisporus*, *Rhizopus stolonifer*, *Phycomyces nitens*) of the Mucorales. They must be valuable materials for further infraspecific taxonomic and biogeographical studies of the mucoralean fungi in Japan. Biodiversity of mucoralean fungi in Fukiage garden is considered to be rich as the place harbors both of the tropical taxa (*Mucor inaequisporus*) and the boreal taxa (*Chaetocladium brefeldii*) at the same time. Many taxa of Zygomycota have interactions between other organisms like plants and animals, and their lives highly depend on the appropriate conditions of these surrounding living things. In the case of *Baltomyces stylax*, the fungus has been recorded from the digestive tracts of certain species of the Asellidae animals which may only inhabit in small streams in not polluted good environmental condition. Generally, for the preservation of microfungi, it is important to keep the whole ecosystem including the networks between the fungi and other organisms like their hosts or symbionts. Needless to say, further inventory analyses are also urgently needed for microfungi including Zygomycota.

Key words: Asellariales, Mortierellales, Mucorales, new to Japan, Zygomycota.

は じ め に

接合菌類は、原則として、菌糸が一次隔壁を欠く多核管状体をなし、内生的に形成される胞子嚢

胞子により無性生殖、接合胞子により有性生殖をすることで定義される原始的な菌類の一群である。従来、接合菌門 (Zygomycota) として認識されてきたが、近年の系統解析の結果、この菌群は

側系統群であることがわかり、門を認めずに門所属不明の4亜門（ケカビ亜門、ハエカビ亜門、キクセラ亜門、トリモチカビ亜門）からなるとする解釈もある。

前回の皇居生物相調査では、接合菌類として、ハエカビ亜門の *Erynia* 属の1未同定種、および *Basidiobolus* 属の1未同定種（*Amphoromorpha* 属として報告）（佐藤，2000）、キクセラ亜門のブラシカビ（*Coemansia*）属の2種（Kurihara and Tokumasu, 2000）、また、従来、接合菌類とみなされてきた、エクリナ目（現在は動物界のアモエビディオ動物門）の *Enterobryus* 属の1未同定種（佐藤，2000）とグロムス目（現在はグロムス門）の *Sclerocystis coremioides*（Degawa, 2001）の計6種がわずかに報告された限りで、ほとんど明らかにされてはいない。

現在、接合菌類には、世界から約1000種が知られ、その多くは汎世界的分布種と考えられているが、幾つかの分類群においては、暖温帯から熱帯域と、冷温帯から寒帯域に排他的に分布を異にする生態的同位種が存在すると考えられており、南北に長い日本列島には、その両群が生息する可能性が高い。接合菌類は種数的には小さな分類群であるが、植物や動物の遺体を分解する腐生菌に加え、動植物および菌類への寄生菌、動植物への共生菌も知られ、菌類に知られるほとんどの生活様式、栄養摂取様式が認められる生態的に多様な菌群である。

日本には約260種強の接合菌類が知られるが、このうち、腐生性で、培地上で容易に培養できるケカビ亜門（*Mucoromycotina*）ケカビ目（*Mucorales*）の菌類は、特に研究が進展しており、邦産として約100種が認められている。これらの培養菌株の多くはカルチャーコレクションに保管されていることから、タイプ標本のもととなった菌株（epi-type strain）を取り寄せて、比較検討をすることも可能である。ケカビ目の菌には、二つの交配型があり、これらは形態的に識別できないため、プラス（+）とマイナス（-）と称される。適切な培地上に、この二つの交配型の菌糸を対峙して接種すること（対峙培養法）により、各々のコロニーが接触した部分で接合胞子の形成を誘導できる。ただし、対峙培養の際に、種により、一定の栄養や、条件（明暗条件や温度条件）を要求するものもあり、未だ培養条件がわからず、接合胞子が未知の種も多い。また、外見上、良好な接合胞子が

形成されたように見えても、十分に成熟をして核融合や減数分裂を示さず、未熟な状態にあることもある。分子系統解析により隠蔽種の存在が示唆される例もあり、本来の交配反応や生殖隔離を検討して正確な種の実態を解明していくためには、各地より、その場に同所的に生育して有性生殖をおこなっていると考えられる良好な交配活性を持つ交配菌株対を多数確立することが強く望まれる。このためには、培養下でランダムな対峙培養を行って交配反応を誘導するばかりでなく、野外において天然基質上での接合胞子の形成を検出し、そこから交配菌株対を確立することも重要である。

ケカビ目の菌は主に、土壌やリター、動物糞など野外から有機物のサンプルを持ち帰り、これを湿室培養法、ベイトを用いた湿室釣菌法および、栄養の入った多様な寒天培地への直接接種法、土壌平板法、希釈平板法などで処理することにより検出でき、分離をして純粋培養を確立し種同定を行う。また、条件が整えば、野外において直接、動物糞、落果等を観察して、これらの基質上に発生している胞子嚢柄を検出、採集することもでき、発生基質ごと持ち帰り、湿室培養下で直接、そこに形成された胞子嚢から胞子を分離して検討を進められる。ケカビ目の種同定は、一定条件下での培養菌体に基づき、その無性生殖形態（胞子嚢柄、胞子嚢胞子、厚壁胞子、栄養菌糸体）、有性生殖形態（接合胞子）の観察により行う。また、ケカビ属や一部の属では、交配試験により種を判定する試みもある。

本調査では、ケカビ亜門を中心に、他の3亜門（ハエカビ亜門 *Entomophthoromycotina*、キクセラ亜門 *Kickxellomycotina*、トリモチカビ亜門 *Zoopagomycotina*）についても調査を行ったが、詳しい解析は実施していないため、その詳細な結果は別報に譲る。

調 査 方 法

2012年6月18日、10月12日および2013年7月30日の3回、皇居吹上御苑内において、落果や小動物とその糞などの野外採集と、土壌、リター等のサンプリングを行なった。サンプルは実験室に持ち帰ったのち、湿室培養法、湿室釣菌法（ミカン果肉、乾燥サクラエビをベイトとした）およびコーンミール寒天培地（CMA、ニッスイ）を用い

た直接接種法により培養し、ケカビ目菌の発生を誘導した。光学顕微鏡、実体顕微鏡下で観察された胞子嚢をCMA、ポテト・デキストロース寒天培地（PDA、ニッスイ）ほかの培地に分離培養し、分離菌株に基づいて種同定を行った。分離培養した菌株のうち、保存を要すものはNBRCに寄託した。また、可能な限り、それぞれの種について複数菌株を分離して交配試験を実施し、雌雄異株性の種については、同所由来の交配菌株対を確立しよう心掛けた。また、ケカビ目においては、種間、属間交雑をするものが知られ、有性生殖反応が途上まで進行する。これを用いて、可能なものについては、種間交雑により、プラス（+）マイナス（-）の性判定を行った。

結果と考察

接合菌類4亜門中、ケカビ亜門 *Mucoromycotina* には、現在、ケカビ目 *Mucorales*、クサレケカビ目 *Mortierellales*、アツギケカビ目 *Endogonales* の3目が含まれている。ケカビ目は、従来、胞子嚢（小胞子嚢）や接合胞子の形態的特徴により約10科前後に区分されてきたが、近年では、分子系統解析の結果を反映して、14科に再編成されている（Hoffmann *et al.*, 2013）。このうち、本報では、5科について報告する。残りの9科中、1) バックセラ科 *Backusellaceae*、2) ウンベロブシス科 *Umbelopsidaceae* については若干が認められたが詳細な同定は行っておらず、本報では扱わない。関東地方では夏季に多発する3) コウガイケカビ科 *Chonephoraceae* のコウガイケカビ *Choanephora* 属は確認できなかったが、同科に含まれる *Gilbertella pericaria* が認められた。また、動物糞生の4) ミズタマカビ科 *Pilobolaceae*、乾燥地などに多い5) ハリサシカビモドキ科 *Syncephalastraceae* も皇居には産する可能性が高いが、今回の調査では検出できなかった。従来のユミケカビ科 *Absidiaceae* の解体に伴い新設された、菌寄生性の6) レンタミケス科 *Lentamycetaceae*、高温性の7) リヒテイミア科 *Lichteimiaceae* および、熱帯性と考えられる8) ガマノホケカビ科 *Mycotyphaceae*、9) サクセナエア科 *Saksenaeaceae* については、いずれの種も検出できなかった。クサレケカビ目にはクサレケカビ科 *Mortierellaceae* 1科が含まれ、クサレケカビ属の複数種が認められた。アツギケカビ目にはアツギケカビ科 *Endogonaceae* 1科が含まれ、同科に

属する *Sphaerocreas* 属が前回までの調査で予備的に把握されているが（未発表）、詳細は別報に譲る。

この他、ハエカビ亜門については、ハエカビ目の *Conidiobolus* 属が認められたが、種同定には至っていない。キクセラ亜門には4目が含まれるが、うち、キクセラ目として、Kurihara and Tokumasu (2000) による *Coemansia* 属が再認められ、このほか *Ramicandelaber* 属が認められた。菌寄生性のディマルガリス目 *Dimargaritales* については確認できなかった。また節足動物消化管内に生息するハルペラ目 *Harpellales*、アセラリア目 *Asellariales* について、ハエ目（ユスリカ類、ガガンボ類）、カワゲラ目（オナシカワゲラ類）の幼虫および、トビムシ目、等脚目の節足動物を採取し、解剖により消化管を摘出して検討した。その結果、ハルペラ目は検出できなかったが、アセラリア目の2種が確認された。トリモチカビ亜門にはトリモチカビ目 *Zoopagales* の5科が含まれる。うち、エダカビ科 *Piptocephalidaceae* のエダカビ属 *Piptocephalis*、ハリサシカビ属 *Syncephalis* の複数種が認められたが、種同定には至っていない。

本報告では、今回の調査で明らかになったケカビ目菌5科8種、クサレケカビ目菌1科2種を報告する。このうち、雌雄異株性の4種については、交配菌株対の確立に成功した。また1種は雌雄同株性である。また、雌雄異株性の2種については、交配菌株の確立はできなかったが、条件的菌寄生性であり、その寄生性状についても観察を行った。また、アセラリア目アセラリア科の2種についても簡単に述べる。

Zygomycota 接合菌門 Mucoromycotina ケカビ亜門 Mucorales ケカビ目

Cunninghamellaceae クスダマケカビ科

従来、小胞子嚢胞子を形成することにより特徴付けられてきたクスダマケカビ *Cunninghamella* 属に対して提唱された科であるが、Hoffmann *et al.* (2013) の体系において、従来のユミケカビ科 *Absidiaceae* のユミケカビ *Absidia* 属、*Gongronella* 属他を含む単系統群をなす6属からなる科として再定義された。本調査では、クスダマケカビ属の *Cunninghamella echinulata*、*C. elegans* および、ユミケカビ属の *A. spinosa* ほか未同定の複数種が分離

された。本科の *Cunninghamella homothallica* は雌雄同株種で、半世紀前に、東京都の“Shirokane National Garden”（現国立科学博物館目黒自然教育園と推定される）の土壌より分離され記載された（Kominami *et al.*, 1952）。近年のクスダマケカビ属のモノグラフ（Zheng *et al.*, 2001）においても明瞭なステータスを有す種として扱われているが、原記載以後、再発見が無く、野外絶滅種（菌株はNBRC 他、世界各国の菌株保管施設に保存されている）とみなされている。皇居にも生息している可能性があると考え、本調査の際、留意したが、残念ながら再発見はできなかった。

1. *Gongronella butleri* (Lendn.) Peyronel & Dal Vesco, *Allionia* 2: 370 (1955).

≡ *Absidia butleri* Lendn., *Bull. Soc. bot. Genève*, 2 sér. 18: 181 (1926).

[Fig. 1]

吹上御苑内の森林土壌にきわめて多産した。スダジイ林はか、各所のやや乾燥気味の土壌や朽木を直接接種法で平板培養した際に高頻度に発生が認められた。栄養菌糸や孢子嚢柄が他のケカビ目に比較して一回り細く、繊細であり、孢子嚢や接合孢子のサイズも比較的小型である。顕著なアポフィシスを持つため、過去に *Absidia* 属として記載されたが、ストロンやリゾイドの分化は顕著ではなく、接合孢子形成時に *Absidia* 属に知られるような支持柄上の付属枝は生じない。

接合孢子：粗培養をした寒天平板上でもしばしば随所に接合孢子形成が認められたが、ここより複数の単孢子由来菌株を分離し、PDA 培地上で対峙培養を行い交配菌株が確立された。気中菌糸より接合枝が分化し、雌雄同型の配偶子嚢接合により球形で暗色の接合孢子を形成する。配偶子嚢はあまり強く膨潤することなく、融合後に大きく成長して接合孢子となる。成熟時、接合孢子嚢壁表面には顕著な円錐状突起が鋭く発達し、ほぼ黒色に着色する。Kominami *et al.* (1952) は、1942 年に東京都下明治神宮より分離した (+) 株と、1950 年に千葉から分離した (-) 株との間での接合孢子形成を報告している。

Mucoraceae ケカビ科

従来、ケカビ *Mucor* 属とその類縁菌を中心に、ユミケカビ *Absidia* 属、クモノスカビ *Rhizopus* 属などに加え、所属不明の多くの属が含まれてきた

大きな科であったが、Hoffmann *et al.* (2013) の体系では、4 種の遺伝子 (rDNA LSU, SSU, Actin, Efl-α) の統合系統解析に基づいて大幅な再整理がなされた。その結果、従来イトエダケカビ科とされてきたイトエダケカビ *Chaetocladium* 属、ミズタマカビ科とされてきた *Pilaira* 属、エダケカビ科とされてきた *Thamnidium* 属などを含む単系統群に対する計約 20 属を含む科として再定義されている。本調査では、ケカビ *Mucor* 属の *M. circinelloides*, *M. genevensis*, *M. hiemalis*, *M. inaequisporus*, *M. piriformis*, *M. plumbeus*, *M. racemosus*, *M. recurvus*, ツガイケカビ *Zygorhynchus* 属の *Z. moelleri*, および、*Chaetocladium* 属、*Parasitella* 属が分離されたが、以下、3 種について詳述する。

2. *Chaetocladium brefeldii* Tiegh. & G. Le Monn., *Annls Sci. Nat., Bot.*, sér. 5 17: 342 (1873).

[Fig. 2]

本属は他のケカビ目菌に対する菌寄生性の種である。腐生生育能も持ち、単独でもゆっくり成長して孢子形成に至るが、菌糸体の近くにケカビ目菌が存在すると、それを宿主として、その菌糸に本種のストロンが接触した部分で異常肥大成長を誘起し、吸器により栄養を摂取して、より旺盛に生育する。小孢子嚢孢子のサイズにより 2 種に識別され、いずれも低温性であるが、本調査では *C. brefeldii* が得られた。本種は、動物の糞に多く、東京都、長野県、大阪府等、本邦からの記録例も多い (Mikawa, 1979a)。今回の調査では、サクラエビおよびミカン果肉をベイトとして 5°C で長期低温培養した湿室培養下において、*Mucor piriformis* などに寄生して発生が認められた。本種は、雌雄異株性で、配偶子嚢や支持柄のサイズに著しい大小差が認められるが、*C. jonesii* では顕著な大小差がない。*C. jonesii* は、本邦では齋藤 (1902) により神奈川県三浦市三崎の沖合において空中落下菌として一度報告されたのみで以後、報告例が無いが、小田原市などで確認している (未発表)。

3. *Mucor inaequisporus* Dade, *Trans. Br. mycol. Soc.* 21(1): 25 (1937).

≡ *Mucor inaequisporus* f. *kaki* H. Nagan. & Hirahara, *Essays Stud. Fac. Hiroshima Jogakuin College* 16: 113 (1966).

[Fig. 3]

本種は、Dade (1937) により、アフリカ西岸の

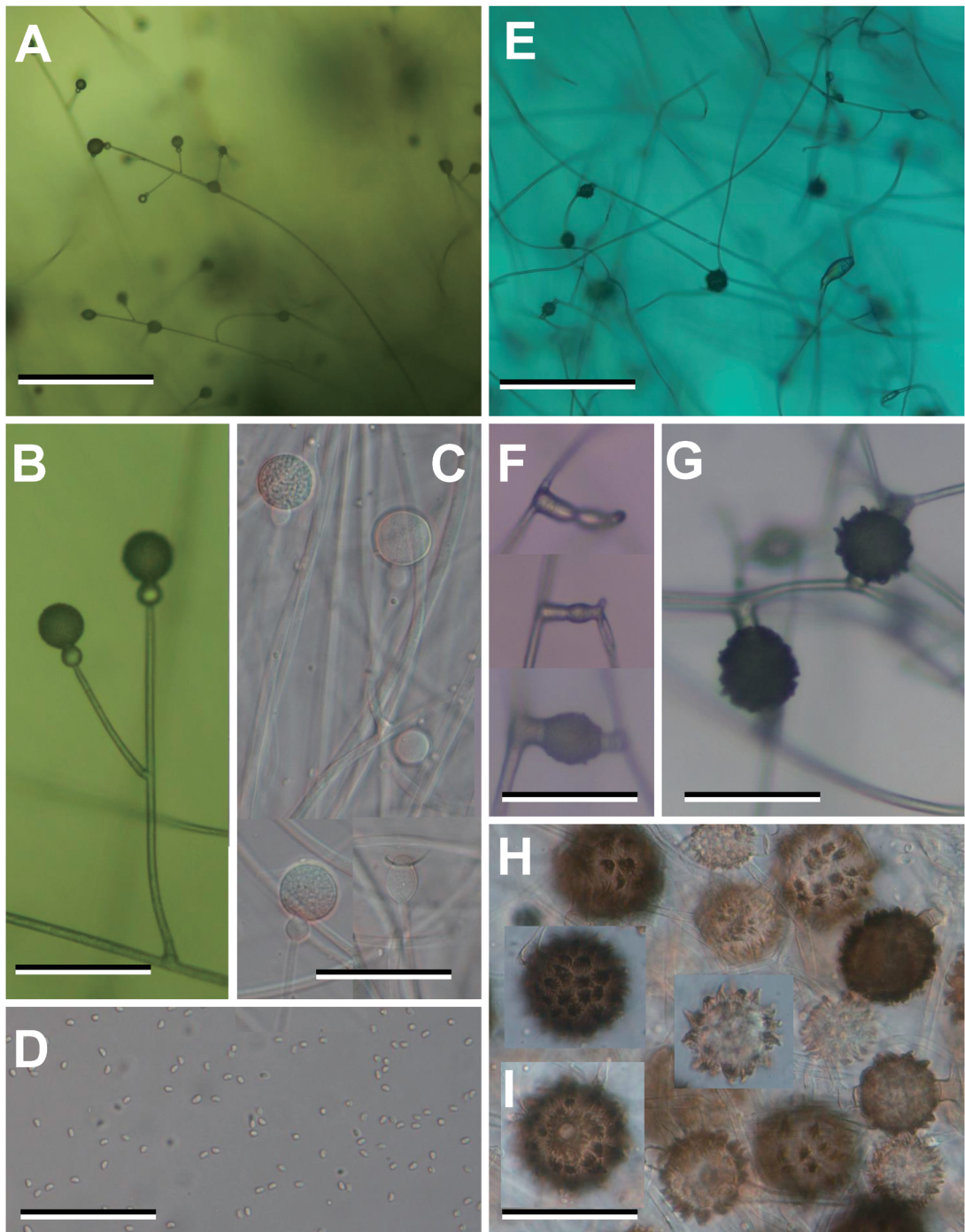


Fig. 1. *Gongronella butleri* (Lendn.) Peyronel & Dal Vesco. A, B, 胞子嚢柄と先端部のアポフィシスおよび胞子嚢. C, 胞子嚢および柱軸. D, 胞子嚢胞子. E, 対峙培養により気中菌糸間で誘導された原配偶子嚢および接合胞子. F, 原配偶子嚢の接着および配偶子嚢の接合による接合胞子の形成. G, 気中菌糸間に形成された成熟した接合胞子. 小さい支持柄を伴う. H, I, 疣状の鱗を伴う成熟した接合胞子. スケール, A, E = 200 μ m, B–D, F–I = 50 μ m.

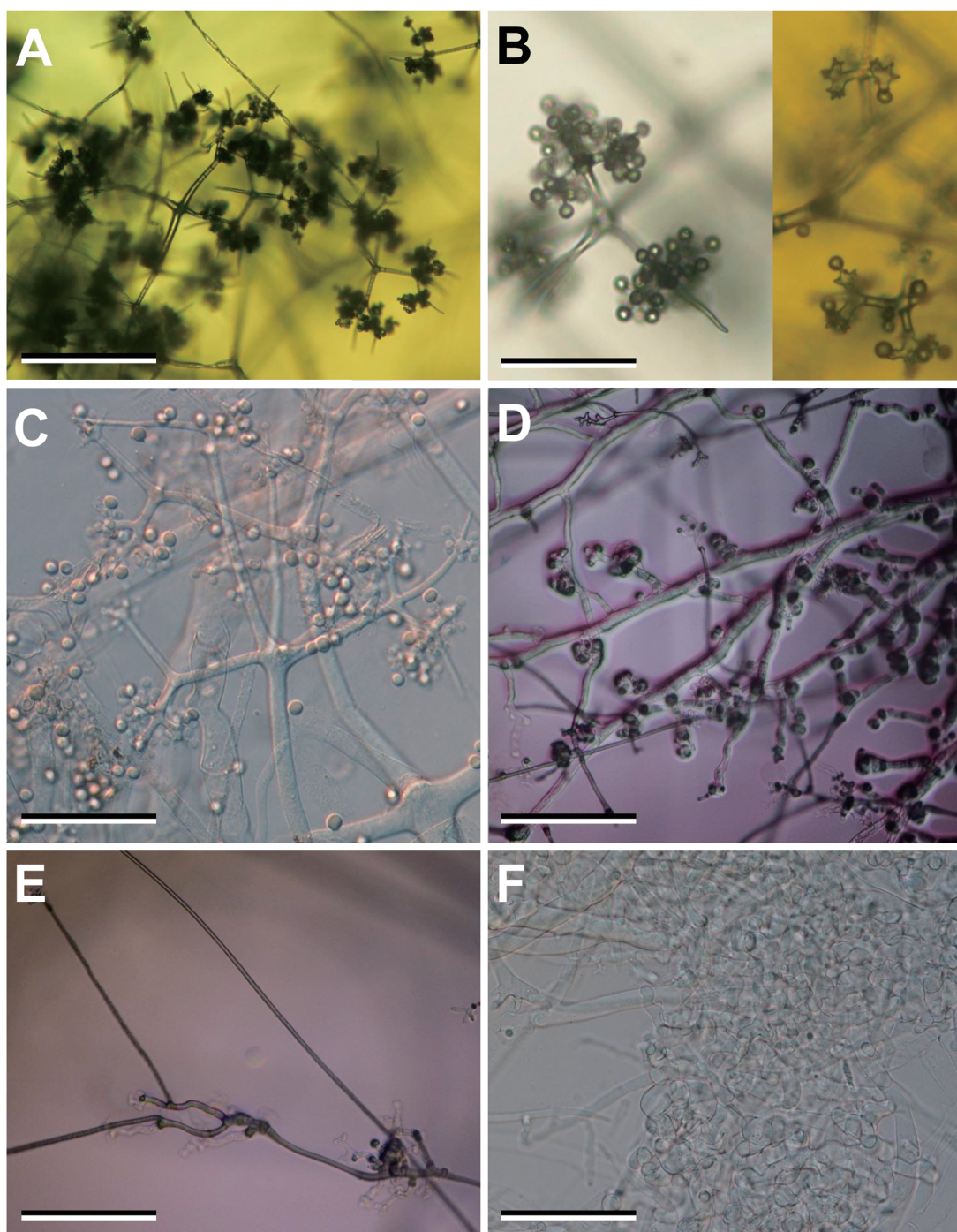


Fig. 2. *Chaetocladium brefeldii* Tiegh. & G. Le Monn. A, 小胞子囊柄の全景. B, 単胞子性小胞子囊を形成した小胞子囊柄. C, 同プレパラート像. D, 栄養菌糸. E, ストロムと培地への着地部分で分化した栄養菌糸. F, 宿主のケカビ属菌に対して形成された膨潤菌糸の錯綜部. A, B, D, E, 長焦点レンズによる光学顕微鏡像, C, F, プレパラート像 (乳酸による封入). スケール, A = 200 μ m, B–F = 50 μ m.

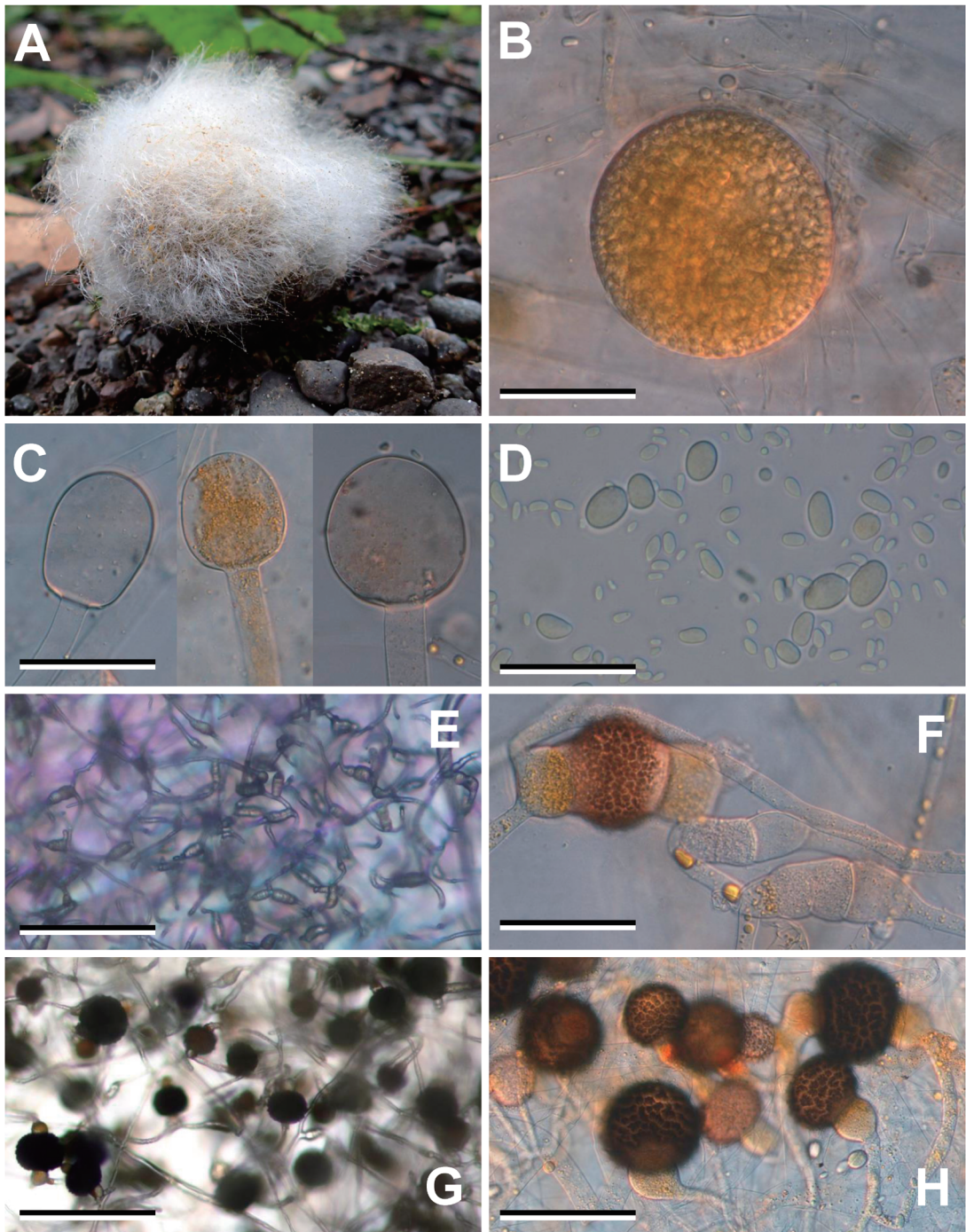


Fig. 3. *Mucor inaequisporus* Dade (NBRC 109798 × NBRC 109799). A, カキの落果上で胞子形成をしているコロニー. B, 胞子嚢. C, 柱軸. D, 著しくサイズが不均質な胞子嚢胞子. E, 対峙培養下の対線上で誘導された気中菌糸間の配偶子嚢接合. F, 接合初期の原配偶子嚢 (右の2個) および配偶子嚢接合をした若い接合子 (左). G, 成熟した接合胞子. H, 同プレパラート像. しばしばサイズの異なる支持柄を伴う. B-D, H, 光学顕微鏡像 (乳酸による封入), E, G, 長焦点レンズによる光学顕微鏡像. スケール, B-D, F, H = 50 μm , E, G = 200 μm .

ゴールドコーストにおいてウルシ科の果物モンビン (*Spondias monbin*) の落果より記載された。本邦からは、Naganishi and Hirahara (1966) により、広島県下のカキの落果上に検出され、新たな品種、*M. inaequisporus* f. *kaki* として記載された。これらの日本産株を含め、菌株間で、無性生殖形状に若干の変異が認められるが、交配試験では、ガーナ産のエビタイプ菌株、インドネシア産、日本産いずれの菌株間でも良好に接合胞子を形成することから、Schipper (1978a) によるケカビ属のモノグラフにおいては、同品種は、基準種の異名とされている。日本では、6～10月頃に、カキ、ウメ、アンズなどの未熟な落果上に旺盛な生育が認められる。生育当初、白い綿毛状だが、成熟につれ胞子嚢や胞子嚢柄は黄色身をおびるため、次第に全体に強く黄色みを呈する。また、本種の胞子嚢胞子は、種小名が示す通り、サイズや形状に著しい変異が認められ、単一の胞子嚢中に約 $5\text{--}7 \times 3\text{--}4 \mu\text{m}$ の小型の胞子から、最大で $83 \times 75 \mu\text{m}$ に達する大型胞子までがランダムに混在する。今回の調査では、2012年10月、2013年7月にカキの落果上に旺盛な発育が認められた。また10月の調査では、野外のカキ落果の裏面で、わずかに接合胞子形成も認められた。そこで、落果より複数菌株を分離して、交配菌株の確立に成功し、交配型が判明している *Mucor hiemalis* との交雑反応により、性判定をした。

接合胞子：PDA上で交配菌株対を対峙培養すると、双方のコロニーが幅広い領域で接触をし、強い黄色みを帯びた発色をした後に、培地表面近くの低い部位の気中において接合胞子形成が開始する。このため、本種の対線は、他種に比較して幅広くなる傾向がある。配偶子嚢は片方が他方より肥大することが多く、結果としてしばしば、著しい大小差を示す支持柄をとまなう。成熟した接合胞子は暗褐色からほぼ黒色の顕著な疣を被る。熱帯性の本種は、おそらく、落果上に接合胞子を形成し、冬季の低温期をしのぎ、翌年に発芽して再び増殖しているのではないかと推定される。

検討資料：交配菌株対 NBRC 109798 (+株) × NBRC 109799 (−株)

4. *Parasitella parasitica* (Bainier) Syd., Annls mycol. 1(4): 371 (1903).

≡ *Mucor parasiticus* Bainier, Annls Sci. Nat., Bot., sér. 6 19: 212 (1884).

[Fig. 4]

本種の外見は通常のケカビ属によく似ており、単独で腐生的にも生育できるが、細いストロンを分化し、他のケカビ目菌が近傍に存在すると、条件的寄生を示す菌寄生菌である。本種のストロンが宿主のケカビ目菌に接触すると、原配偶子嚢のような構造を形成する。これは、シキオスポア (sikyospore) と称される菌寄生に際するインターフェースの構造である。宿主菌糸上のシキオスポアの接触点の周囲からは、指状の菌糸突起が花びらのように並びシキオスポアを囲むように分化する。この様子は、あたかも、有性生殖過程のように見え、有性生殖のメカニズムを用いた寄生であろうと Burgeff (1924) により詳細な検討がなされた。本種は、*Absidia* 属の一部 (*A. glauca*) に対し寄生する際には、交配型が異なる相手にしか寄生しない。しかし、その後の検討で、ケカビ目およびクサレケカビ目の多くの種に対して、交配型と寄生との相関は見られなかった。その後、ドイツのイエナ大学で一連の遺伝学的研究が進められており (Wöstemeyer *et al.*, 1995), Burgeffが研究に用いた試料はブドウ畑に多産するものを分離して用いたのだというが (K. Voigt氏私信), 宿主となる他のケカビ類が反復して発生するような立地に多産するのであろう。今回の調査では、腐朽木の湿室培養下に発生が認められた。本種の外見はケカビ目とほとんど区別がつかないが、わずかにストロンを分化させるという点、および、粗培養下では、培養後期になると、宿主のケカビやクモノスカビ属の菌糸上に顕著なシキオスポアが発達し、ところどころに白い菌糸塊が目立つようになることで、その存在がわかる。このような寄生に伴う菌糸塊は前述の *Chaetocladium* 属やトリモチカビ目の *Syncephalis* 属によっても誘導されるが前者はより大型で、後者は菌糸塊より発する気中のストロンがずっと繊細なことで見分けができる。アジアからの報告例は少なく、日本新産種であるが、皇居のほか、関東、甲信越、北陸、近畿地方の柑橘類樹下、小動物の糞などから得られている (未発表)。本種は雌雄異株性であり、また *Mucor luteus* に対しては種間交雑反応を示すことから (Schipper, 1978b), 他菌株との対峙培養を行ったが、接合胞子の形成誘導には成功しなかった。

検討資料：NBRC 109800

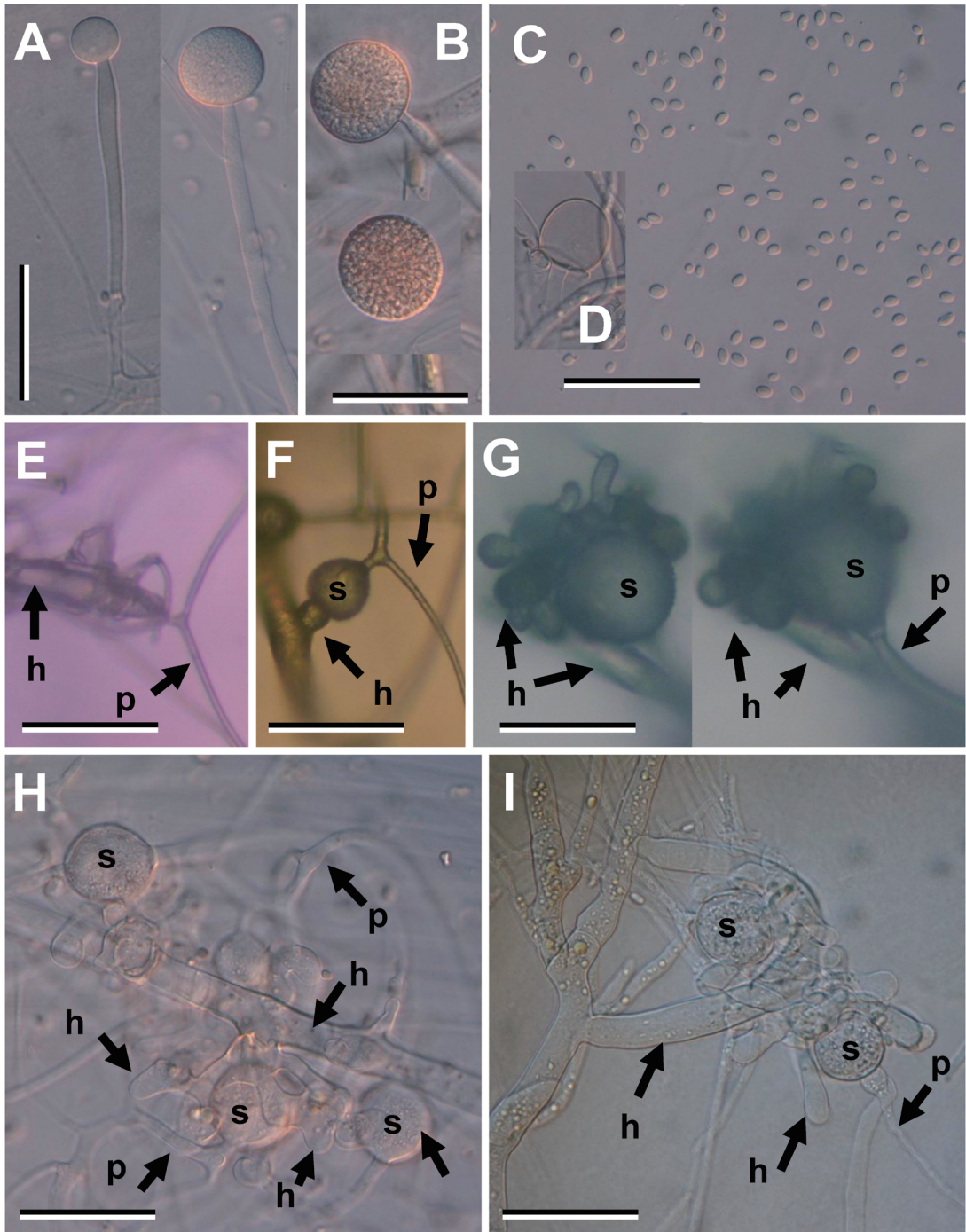


Fig. 4. *Parasitella parasitica* (Bainier) Syd. (NBRC 109800). A, 気中菌糸から分化した若い孢子囊柄. B, 孢子囊胞子を含む孢子囊. C, 孢子囊胞子. D, 柱軸. E-I, 宿主のケカビ属菌に対する寄生の様子. E, 宿主菌糸 (h) に屈性を示し, 各所で吸着した *P. parasitica* の気中菌糸 (p). F, 宿主のケカビ属菌 (h) に寄生して形成された *P. parasitica* のシキオスポア (s). G, 同, 宿主 (h) の菌糸が腕状の肥大生長をしてシキオスポアを囲む様子. H, I, 同プレパラート像. A-D, H, I, 光学顕微鏡像 (乳酸による封入), F, G, 長焦点レンズによる観察像. スケール A-I = 50 μ m.

Rhizopodaceae クモノスカビ科

我が国では発酵への応用のため古くよりクモノスカビ属の分類学的研究が進められ、多くの種が記載されてきた（例えばHanzawa, 1912, 1915; Inui *et al.*, 1965）。しかしSchipper (1984), Schipper and Stalpers (1984) は、形態的特徴、交配試験、温度適性により本属を大きく3群（*R. stolonifer* group, *R. oryzae*, *R. microsporus* group）に区分し、それまでに記載されていた大多数の種を大幅に統合整理した。このうち、近年の遺伝的解析により、種が再定義され、独立種として復活したものもある（たとえばAbe *et al.* (2007) による *R. delemere* など）。近年の系統解析の結果、これらは、大きく二つの系統群に区分されることが判明した（Liou *et al.*, 2001; O'Donnell *et al.*, 2001）。即ち、高温耐性を持つ *R. microsporus*, *R. oryzae* からなるグループと、比較的低温性の *R. stolonifer* グループである。形態的に識別されてきた *Syzygites* 属, *Sporodiniella* 属は、後者のグループと単系統群をなした。従来、これらの菌はケカビ科に置かれてきたが、Kirk (2012b) は、これらに対して新規にクモノスカビ科 Rhizopodaceae K. Voigt & P. M. Kirk を提唱した。近年の系統解析の結果を踏まえて、Zheng *et al.* (2007) はクモノスカビ属全種のモノグラフをまとめ、17種を認めている。本調査では、同属の基準種 *R. stolonifer*, *R. oryzae*, *R. microsporus* および *Syzygites megalocarpus* が認められた。なお、本種に類縁で雌雄同株性の *R. sexualis* は東京都下明治神宮より報告されており（Kominami *et al.*, 1952）、筆者らも都下、日比谷公園、高尾山、神奈川県、茨城県、北海道などから確認しているが（未発表）、今回の調査では検出できなかった。同種は、土壌や基質より通常の培養法により誘導されることはないが、5～6月頃に、野外のサクラ、クワ、カキ等の落果上に発生することが多いため、時期を変えて再調査をすることで検出される可能性が高いと考えられる。

5. *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Vuill., Revue mycol., Toulouse 24: 54 (1902).

[Fig. 5]

クモノスカビ属の基準種で、土壌や有機物に普遍的であるが、ときに農作物などに病害を起こすことも知られ、植物病原菌ともみなされている。10月12日の調査において、植栽のカジノキおよび自然植生下のムクノキの落果上に本種の胞子嚢

柄が旺盛に形成されているのが観察された。また、7月の調査では、ムクゲの落花上に胞子嚢柄の発生が確認されたが、これら以外に、土壌やリターを平板、湿室培養した際にも高頻度に多発した。しかし、天然基質上で直接、接合胞子が形成されているところは観察されなかった。屋外では、沼沢地で半ば水没した状態のサネカズラの落花上に接合胞子が形成されているものが観察されたことがあり（未発表）、有性生殖の誘導には高温度の条件が必要だと考えられる。

接合胞子：本種は雌雄異株性であるが、通常の培養条件では、適した交配菌株対を接種しても接合胞子が誘導されないことが多い。Blakeslee (1904, 1906, 1915) は本種の接合胞子形成条件について詳しく論じている。これらを参考にして改変した方法により接合胞子の誘導に成功した。即ち、適合する交配菌株対（胞子嚢胞子もしくは、前培養して約5mm角に切り出した菌糸体片）を径6cmのPDA培地（ニッスイ）の中央に5mm間隔で接種し、その上に、滅菌した大型カバーガラス（22cm角）をかぶせ、シャーレの縁部をパラフィルムで密閉して20℃で培養すると高確率で接合胞子形成に至った。また、エッペンドルフチューブの底部に約0.1mlの滅菌蒸留水を注ぎ、約5mm×10mmのPDA培地片上に各々の交配菌株の胞子嚢胞子を接種してチューブに入れ、20℃で培養すると、36時間以内に旺盛な形成が認められた。ただし、後者の方法については、エッペンドルフチューブの製品により、形成にはばらつきがみられ、製品ごとの密閉性との関連が推定され、更なる検討を要する。また、本種は、*Gilbertella persicaria* との間で、旺盛に属間交雑反応を示す（O'Donnell *et al.*, 1977）。反応は、本種の原配偶子嚢と、*G. persicaria* の配偶子嚢形成にまで進行するが、融合隔壁が消失せず成熟には至らない。この反応を利用して交配型の判定ができた。

検討資料：交配菌株対 NBRC 109929（+株）× NBRC 109930（-株）。

6. *Syzygites megalocarpus* Ehrenb., Sylv. mycol. berol. (Berlin): 25 (1818).

和名：フタマタケカビ

[Fig. 6]

本種は、野外の大型菌類の子実体に特異的に発生するケカビ目菌である。Kovacs and Sundberg (1999) によれば、アメリカでは担子菌類の22科

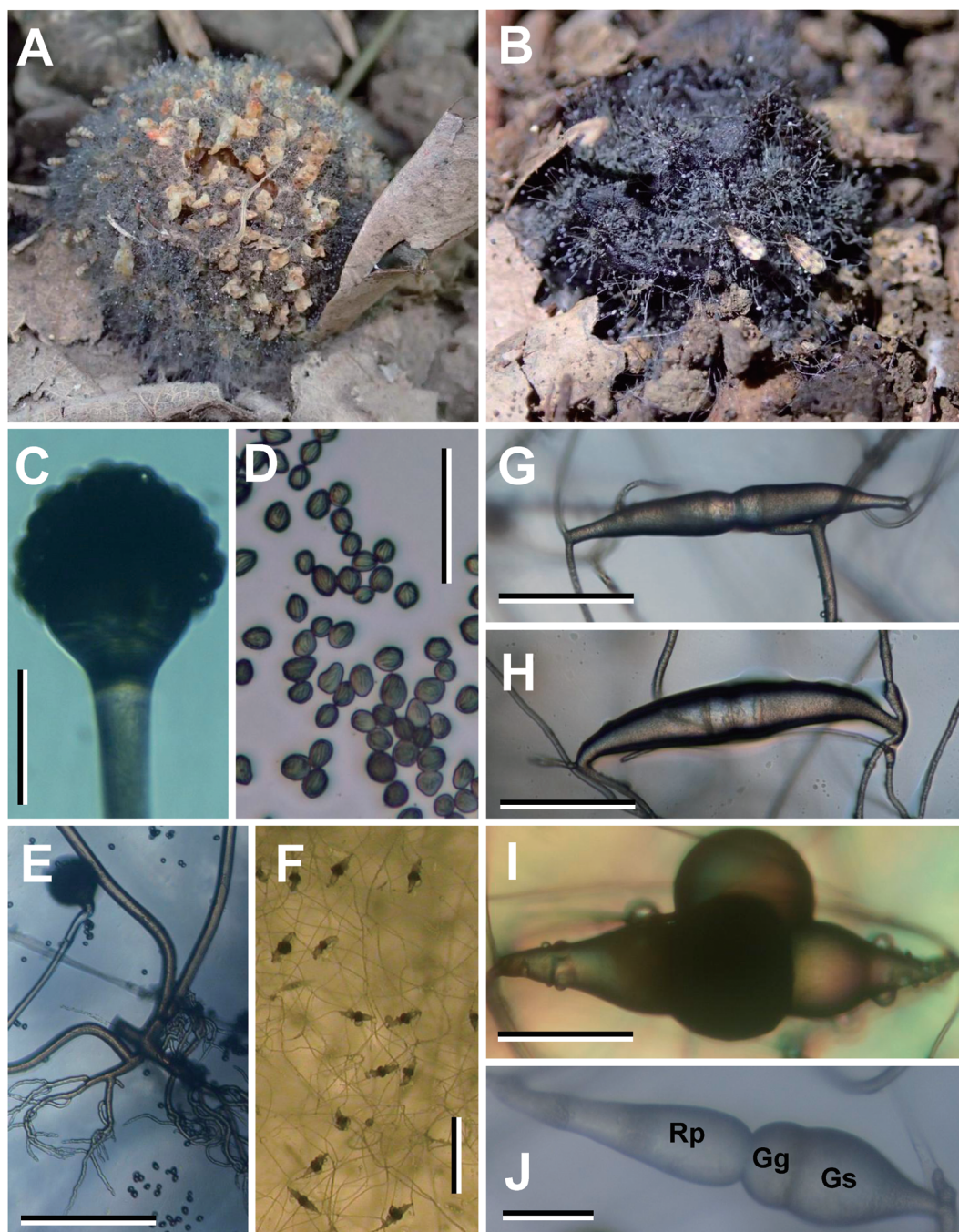


Fig. 5. *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Vuill. クモノスカビ (NBRC 109929+株×NBRC 109930-株). A, カジノキの落果上で胞子形成をしているコロニー. B, ムクノキの落果上で胞子形成をしているコロニー. C, 胞子嚢壁が溶解し胞子を散逸しつつある胞子嚢. D, 筋状の表面紋様を有す胞子嚢胞子. E, 胞子嚢柄基部に発達した仮根. F, 対峙培養下で誘導された接合胞子. G, 若い原配偶子嚢. H, 配偶子嚢隔壁により区画された配偶子嚢の接合による接合子の形成. I, 成熟した接合胞子. 大小の水滴を伴う. J, *Gilbertella persicaria* (+株) との交雑反応により誘導されたクモノスカビ (-株) の原配偶子嚢 (Rp) と *G. persicaria* の配偶子嚢 (Gg) および支持柄 (Gs). C, E, G-J, 長焦点レンズによる光学顕微鏡像. D, 光学顕微鏡像 (乳酸による封入), F, 実体顕微鏡像. スケール, C, D, J = 50 μ m, E, G-I = 200 μ m, F = 1 mm.

65 属、および子囊菌類のチャワタケ目およびビョウタケ目数種の子実体からの本種の発生が確認されており、宿主の種特異性はほとんど無いと考えられる。土壤平板法等、通常の培養方法で本種が出現することはほとんど無い。伊藤 (1936) は、時に味噌玉上にも見出されると報告しているが、これは極めて例外的なケースであろう。分離培養は容易であり、通常の栄養寒天培地 (CMA, MEA 等) の上で、孢子囊胞子が容易に発芽し生育する。本種は雌雄同株性で、培地中の糖濃度、光、通気性などの条件により、孢子囊柄、接合胞子の形成に偏りが認められ、古くから多くの生理学的な検討がなされてきたが、しばしば矛盾する結果もあった。Kaplan and Goos (1982) は、これらを再検証し、無性生殖構造の分化には光が重要だが、有性生殖構造の分化には光は関与せず、寧ろ、湿度条件が重要だと指摘している。本邦では田中延二郎による、明治20年11月および翌年10月に「まつだけ及び其同種属ノ一菌類ノ蓋部ニ生ジタルモノヨリ之ヲ得タリ、(中略)、吾邦ニ於テ此微ノ産スルコトアルヲ證明セントス」との記録が初認 (田中, 1889) となるが、産地は明記されていない。次いで、小南 (1908) が「昨年十月初旬當植物園ニ自生セルカンタレルス (*Cantharellus*) ニ属スル傘菌上ニ之ヲ分離シ得タリ」と報告しており、これは都下、小石川植物園からの記録と推定される。広く全国に分布すると推定されるが、正式な報告として記録に残るものは多くない。

接合胞子: 10月12日の調査において、野外で *Agaricus* sp. の古い子実体上に孢子囊柄が形成されているものが採集された。菌糸先端部より二分枝した接合枝より同型の配偶子囊が分化し、これらが接合して、接合胞子を生じる。Cutter (1942) はケカビ目の接合胞子形成および、その発芽時の核挙動を詳細に検討し、大きく4つのタイプがあることを明らかにした。このうち、本種は、第4のタイプで、配偶子囊および接合胞子 (接合子) 中では核融合や減数分裂は一切認められない単為的なものだという。Cutter (1942) は、形成後2週間を経た接合胞子において良好な発芽が起きることを報告している。本研究では、これを参考にして、室温下 PDA 培地上で形成後、5日を経た接合胞子をエッペンドルフチューブに取り出し、滅菌蒸留水で数回洗浄したのちに、素寒天培地上に置き、20°C で培養したところ、2週間後までに同調的に約80%の発芽が認められた。前例研究に

違わず発芽菌糸からは常に雌雄同株性の菌体を得られた。

Phycomycetaceae ヒゲカビ科

動物糞生のヒゲカビ *Phycomyces* 属に対して von Arx (1982) により提唱された科だが、トロフォシストを形成する点でミズタマカビ科に、あるいは、支持柄に付属枝を有す点でユミケカビ科に近縁と考えられてきた。Hoffmann *et al.* (2013) の体系では、ヒゲカビ属と形態的に酷似するハラタケ目菌の子実体寄生性のタケハリカビ *Spinellus* 属との単系統性が強く支持され、これら2属が本科に含められたが、他のいずれの科にも近縁ではなく、ラジオミセス科、ウンベロプロシス科などとともに、遺伝的に隔離されたケカビ目内の基部に位置する独立科のひとつとみなされている。

7. *Phycomyces nitens* (C. Agardh) Kunze in Kunze & Schmidt, Mykologische Hefte (Leipzig) 2: 113 (1823).

和名: ヒゲカビ

[Fig. 7]

本属には二種が認められており、孢子囊胞子のサイズにより識別されている (Benjamin and Heselstine, 1959)。伊藤 (1936) によれば、本種の報文中の初記録は、東京都下、小石川界隈の米屋の糠から発生したものだとされているが、北海道大学総合博物館には、1800年代に宮部金吾により採集された石狩郡 (現札幌市) の味噌玉より発生した標本が現存しており、これが本邦の最古の標本と考えられる (未発表)。また、白井 (1925) は植物妖怪考の中で、稲荷明神に供えた赤飯に発生したものが吉兆とされる宝珠の紋様だと推定しており、元禄御豊奉行日記などに登場する縁の下に発生した人髪などの正体がこれだろうとする説 (大瀧, 1998) もあり、我が国では古くから認識されてきたものではないかと考えられる。加藤 (1954) は東北地方より、また、Mikawa (1979b) は杉並区、文京区のネズミの糞、八丈島の森林土壌より検出しており、近年では、神奈川県小田原市で、5種の哺乳類の糞からの発生が認められている (出川・酒井, 2004)。本属のもう一種、*P. blakesleeana* は、現在までに、Matsushima (1975) により奈良公園のシカの糞より一度のみ分離報告されている。本調査では、吹上御苑内の二ヶ所 (紅葉山・中道灌) においてホンダヌキの溜め糞が認めら

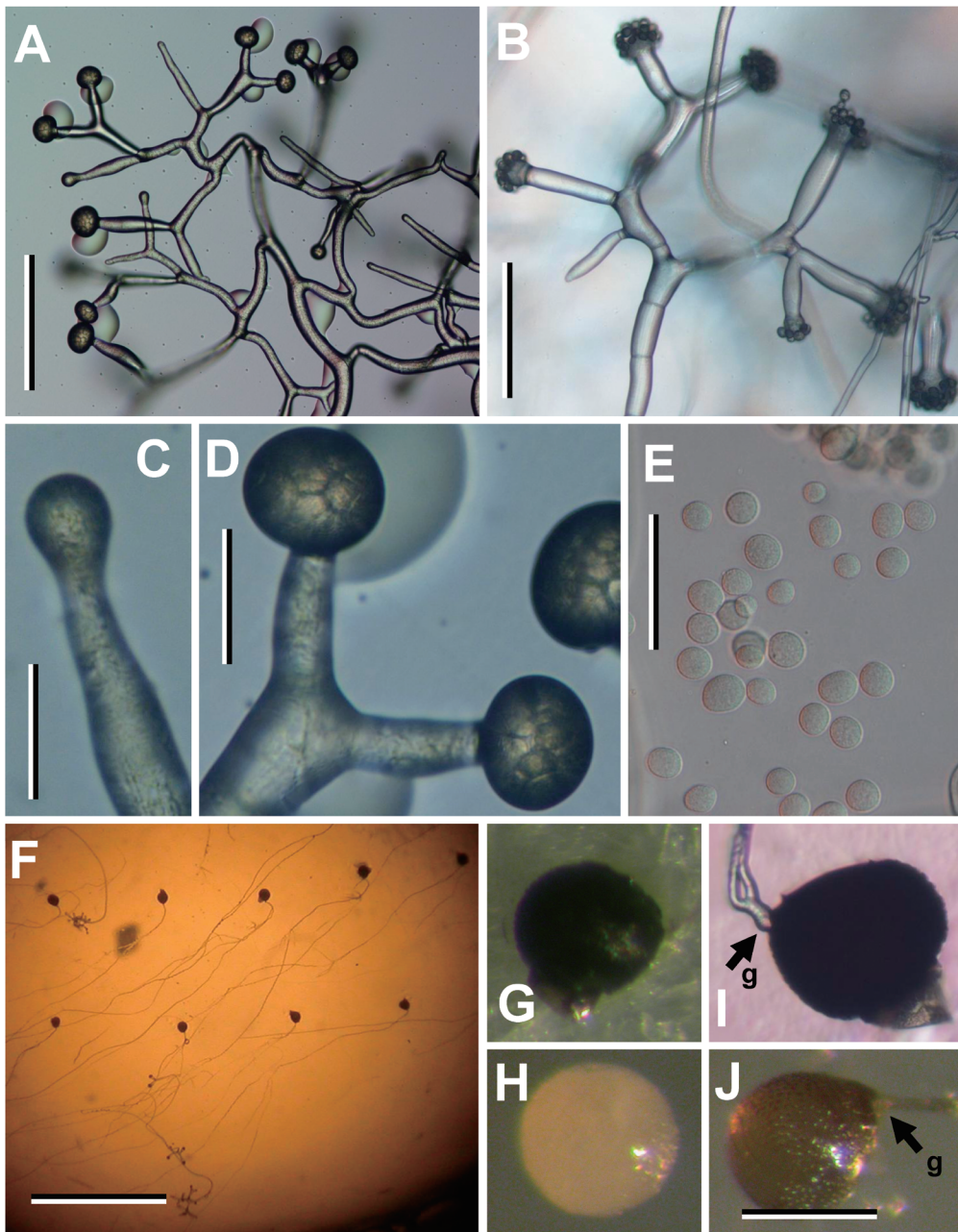


Fig. 6. *Syzygites megalocarpus* Ehrenb. フタマタケカビ. A, 二叉分枝を繰り返す若い胞子嚢柄. B, 先端部の胞子嚢壁が成熟して溶解し胞子嚢胞子を散逸しつつある胞子嚢柄. C, 胞子嚢柄先端部の胞子嚢形成初期の膨潤. D, 若い多胞子性胞子嚢. 胞子嚢胞子は内生的に形成される. E, 微小な疣を伴う粗面の胞子嚢胞子. F, 素寒天培地上に並べて接種した洗浄処理後の成熟接合胞子の発芽の様子. 発芽した菌糸は光に対して屈性を示すため、いずれもが左下方向に向かって平行して伸長、一部は先端に胞子嚢を形成. G, 濾紙片地上に置いた接合胞子嚢壁を伴う接合胞子. H, 同、接合胞子嚢壁を除去した接合胞子. 色素はなくほぼ白色. I, 接合胞子嚢壁を伴う接合胞子より発芽 (g) した様子. J, 接合胞子嚢壁を除去した接合胞子よりの発芽 (g) の様子. 接合胞子嚢壁は発芽時には褐色に着色している. A-E, 長焦点レンズによる光学顕微鏡像, F-J, 実体顕微鏡像. スケール, A, B=200 μ m, C-E=50 μ m, F=3 mm, G-J=100 μ m.

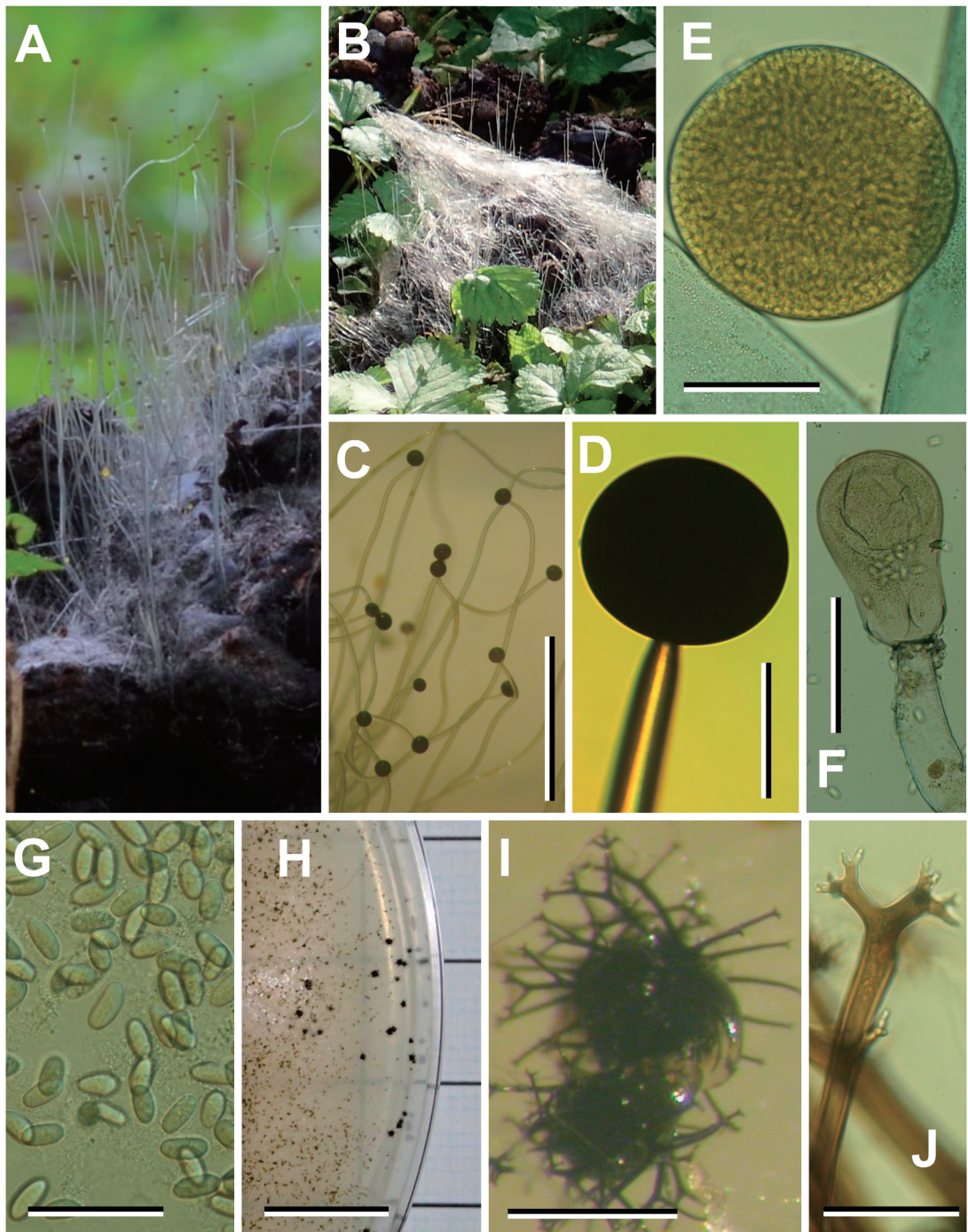


Fig. 7. *Phycomyces nitens* (C. Agardh) Kunze ヒゲカビ (NBRC 109801×NBRC 109802). A, 道灌堀脇のタスキの溜糞に発生したコロニー. 高さ15cmほどに達する. B, 同コロニー. 胞子嚢柄の発生が繰り返された結果, 糞表面に倒伏した胞子嚢柄の菌糸が錯綜した状態. C, 培養下で形成された胞子嚢柄. D, 胞子嚢. E, 多数の胞子嚢胞子を含む胞子嚢のプレパラート像. F, 胞子嚢胞子が散逸した後の胞子嚢柄先端部に残る柱軸. G, 胞子嚢胞子. H, 対峙培養下で培地の縁部に形成された接合胞子. 他の微小な点は丈の低い胞子嚢柄. I, 付属枝に囲まれた成熟した黒色の接合胞子と透明な支持柄. I, 先端部分が二叉分枝を繰り返す接合胞子の付属枝. スケール, C, I=500 μ m, D-F=200 μ m, G, J=50 μ m, H=1cm.

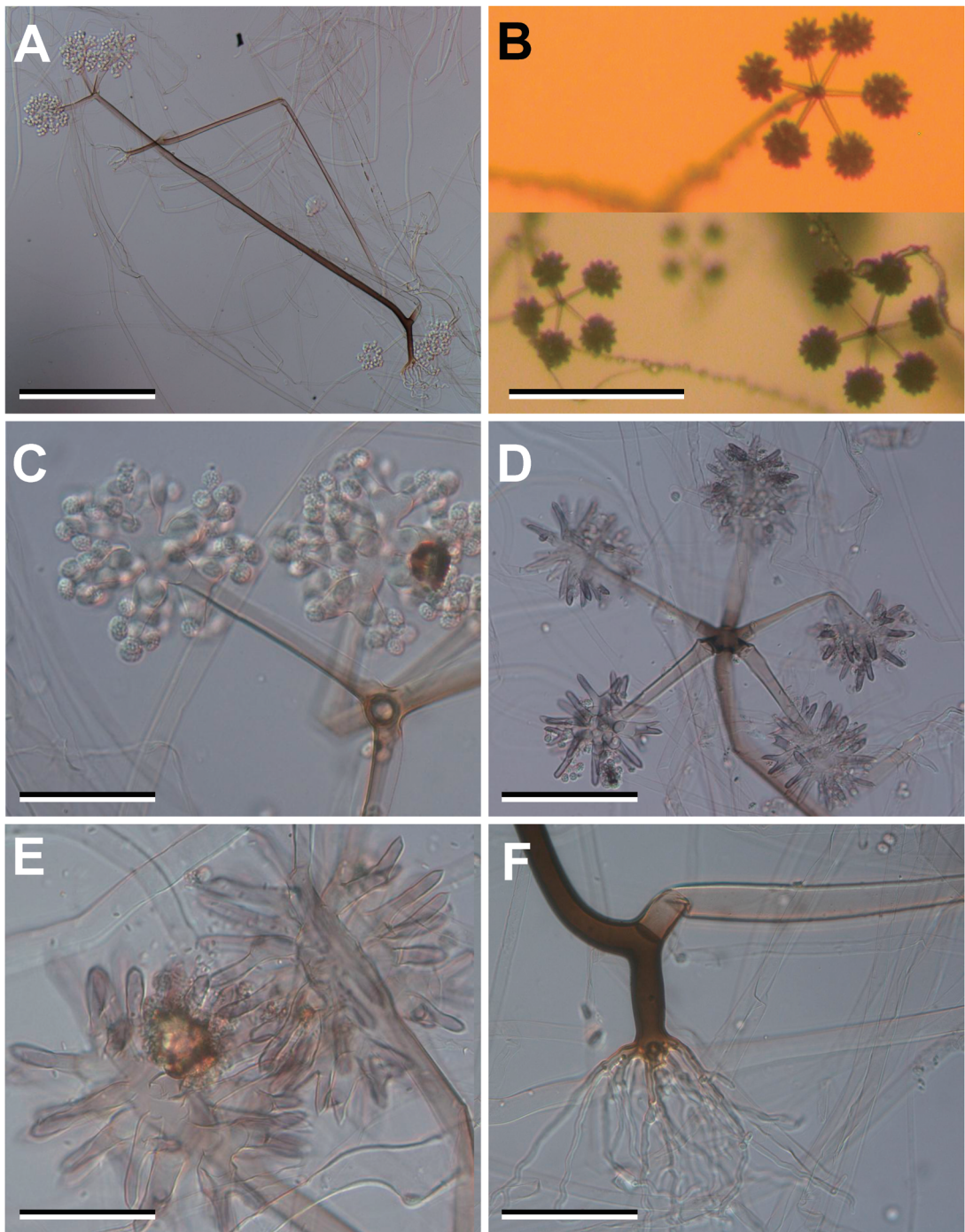


Fig. 8. *Radiomyces* sp. (NBRC 109922 エピタイプ予定菌株). A, 胞子嚢柄の全景. B, 胞子嚢柄先端部. 4から6本の放射状分枝を示す. C, 離脱前の若い多胞子性の小胞子嚢を伴った胞子嚢柄先端部の稔性枝. D, 小胞子嚢が脱落した後、紫褐色に着色した稔性枝. E, 同拡大像. しばしば二分枝をする. F, ストロノ先端の着地部分に顕著な房状の仮根を伴い直立した胞子嚢柄（強く暗褐色に着色）の基部. A, C-F, 光学顕微鏡像（乳酸による封入）. B, 透過光による実体顕微鏡像. スケール, A=200 μ m, B=500 μ m, C, D=100 μ m, E, F=50 μ m.

れ、10月12日の調査当日に双方の現地において良好な状態の胞子囊柄の形成が見られた。皇居では1990年代半ばよりタヌキの目撃情報が増え、2000年以降、溜め糞が確認され、その食性について詳細な報告がある（酒向ほか、2008）。今後本菌とタヌキの生態の関わりについて更に詳細な検討を進めることが期待される。

接合胞子：採集したサンプルを詳細に観察し、5℃、15℃で湿室培養を行ったが、糞上に直接、接合胞子の形成は無かった。そこで、多菌株を分離し、対峙培養を行ったところ、同所由来の交配菌株対の確立に成功した。0.5% Gerbar Agar（径6cm）上に2cm間隔で+-の菌株を接種し、アルミフイルで包んで暗条件としたものを15℃下で培養したところ、5日間で培地の縁部において良好な接合胞子形成が認められた。

検討資料：交配菌株対 NBRC 109801×NBRC 109802。および接合胞子を形成したプレートの乾燥標本（TNS-F-57722）。

Radiomycetaceae ラジオミケス科

本科の菌類は、放射状に分枝した胞子囊柄上の小胞子囊の形成、付属枝を伴う明色の接合胞子形成により特徴付けられ、従来、インド（ゴラクプール）からの一報告例を除き、北米大陸のカリフォルニアやメキシコの砂漠など乾燥気候下からのみ知られてきた。3種が知られるが、いずれもネズミ、トカゲ、カエルなどの動物の糞および乾燥地の土壌から得られ、高温耐性を示す（Benny and Benjamin, 1992）。Hoffmann *et al.* (2013) の体系では、やはり高温性のサクセナエア科 *Saksenaeaceae* と単系統群をなし、ケカビ目の基部に位置する独立のグループとみなされている。本調査により、新たに本科の菌が日本（東アジア）の温帯域にも分布すること、また、それが節足動物の糞生菌として検出されたということは特筆に値する。

8. *Radiomyces* sp.

[Fig. 8]

2013年7月30日の調査の際に採集された唇脚綱動物（ムカデ類）のオオゲジ（*Thereuopoda clunifera*）（ゲジ目 *Scutigermorphra*, ゲジ科 *Scutigeridae*）の糞を素寒天培地上に接種した際に出現した。接種後、2日目以後に、糞より旺盛にストロンを分化し、走出したストロンが寒天培地に接触した各地点より著しい房状の仮根を伴って胞子囊柄を生じ

た。仮根、胞子囊柄は成熟に伴い、強く褐色に着色する。胞子囊柄の先端には、*Radiomyces* 属の既知種に知られるような顕著なベシクルを持たないまま放射状に分枝をし、4～6本の短枝を形成する。この短枝の末端が棍棒状に膨潤し、その表面に、二又に分枝した6～8個の稔生枝を生じる。稔生枝上に約10個の球形の小胞子囊を形成し、個々の小胞子囊は透明で長楕円形の胞子囊胞子を複数含むが、しばしば、分割せずに小胞子囊のまま脱落する。胞子の発芽率は極めて低い。胞子囊柄がベシクルを欠くこと以外の点では、*Radiomyces* 属に類似しているが、同属の既知の3種とはその分枝の形状、小胞子囊の胞子含有数が異なることで明瞭に識別される。また既知の3種はすべて雌雄同株性だが、本株では現在までに接合胞子の形成は認められていない。同一の特徴を有す菌株が、神奈川県二宮町、藤沢市、茨城県つくば市、栃木県佐野市、沖縄県国頭村のオオゲジの糞からも得られ、対峙培養を実施したが接合胞子形成の誘導には成功しておらず、雌雄異株である可能性がある。現在、本菌株を基準標本として、記載論文を準備中である。

検討資料：NBRC 109922（エビタイプ予定菌株）。

Mortierellales クサレケカビ目

Mortierellaceae クサレケカビ科

従来、クサレケカビ科はケカビ目の一員とされてきたが、栄養菌糸体が菌糸融合を示すこと、胞子囊が柱軸を欠くこと、接合胞子壁が着色しないこと（一部の種では、接合胞子が厚い菌糸被膜を伴うこと）などの特徴は、他のケカビ目菌類には認められない特徴で、予てより異質なグループであると認識されてきた。これらの特徴を持つ狭義のクサレケカビ科に対して Cavalier-Smith (1998) はクサレケカビ目を提唱した。一方、永らくクサレケカビ科に含められていたが、上記の特徴を持たず、よりケカビ目に近い特徴を持つ種群はウンベロプシス科 *Umbellopsidaceae* としてケカビ目内に位置付けられている。近年の系統解析に基づく研究では、さらにクサレケカビ目に対して独立亜門 *Mortierellomycotina* を提唱する意見もあるが、ここではケカビ亜門の1目として扱う。世界から1科6属約100種が知られる。うち、最大の *Mortierella* 属について、従来は、胞子囊柄の分枝様式に基づいて9節が設けられてきた（Gams, 1977）。

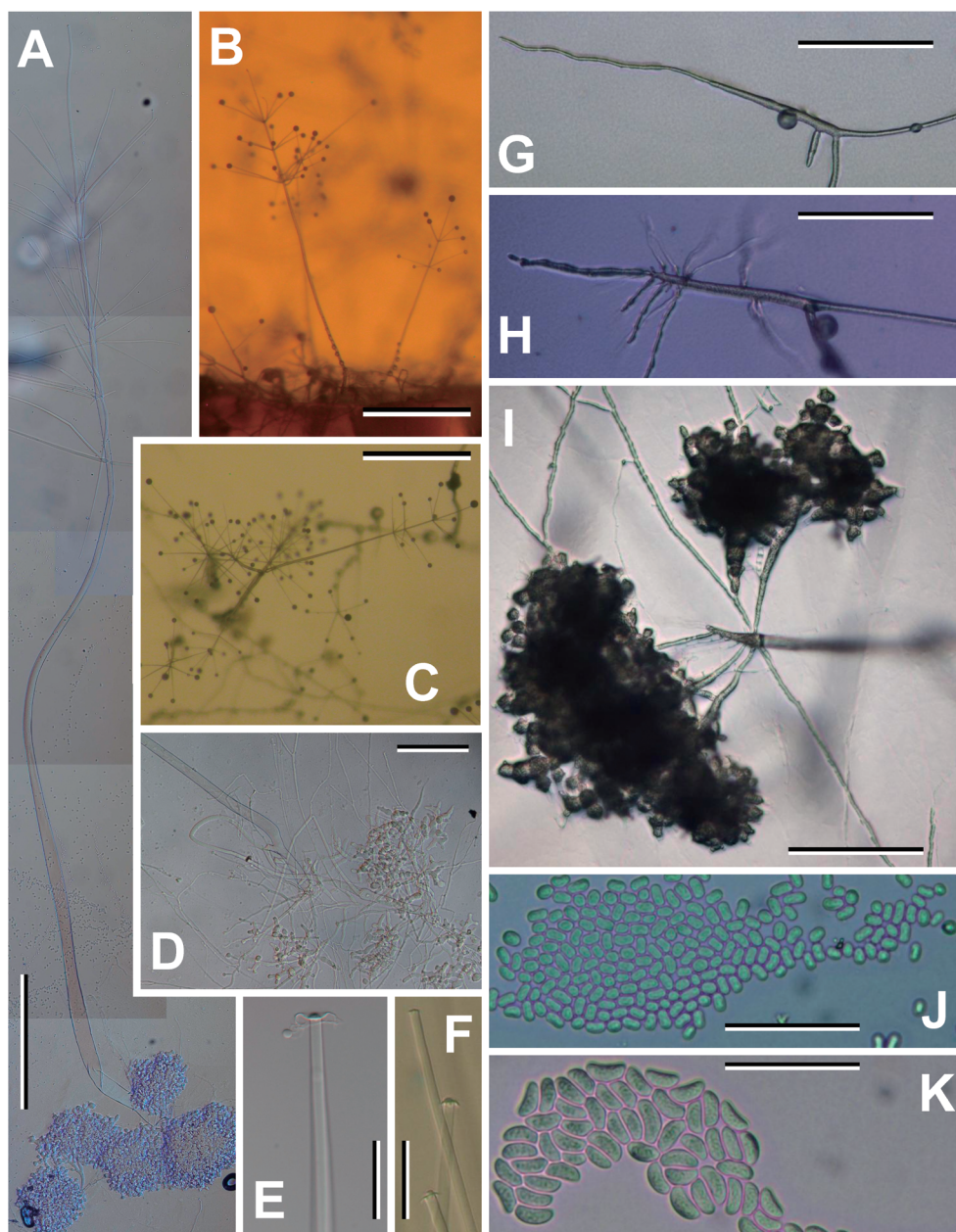


Fig. 9. A–G, *Mortierella theaeuopodae* (NBRC 109920 エピタイプ株). K, *Mortierella chienii*. A, 頂端部以下、6か所のノードで放射状の輪生分枝を示す胞子囊柄の全景。基部は厚壁胞子塊より発している。B, 輪生分枝を示す胞子囊柄と各分枝先端部の胞子囊。C, 輪生した分枝上で再度、輪生が繰り返された胞子囊柄。D, ストロンにより繋がる若い胞子囊柄基部の仮根と厚壁胞子塊。E, 胞子囊胞子が散逸した後の胞子囊主軸の先端部。柱軸は顕著ではなく胞子囊壁の基部が襟として残存。F, 輪生分枝の先端部。G, ストロン先端部の培地表面への着地部分。H, 着地部分より仮根を分化しつつあるストロン先端部。手前に向かって次のストロンが伸びている。I, ストロン先端部から伸長した仮根の先に連鎖状に形成された厚壁胞子の房状の塊。J, 短円筒形の胞子囊胞子。K, *Mortierella chienii* の半月形の胞子囊胞子。A, D–F, J, K, 光学顕微鏡像（乳酸コットンブルー、乳酸による封入）。B, C, 実体顕微鏡像。G–I, 長焦点レンズによる光学顕微鏡像。スケール, A=500 μ m, B, C=1mm, D=100 μ m, E, F=20 μ m, G–K=50 μ m。

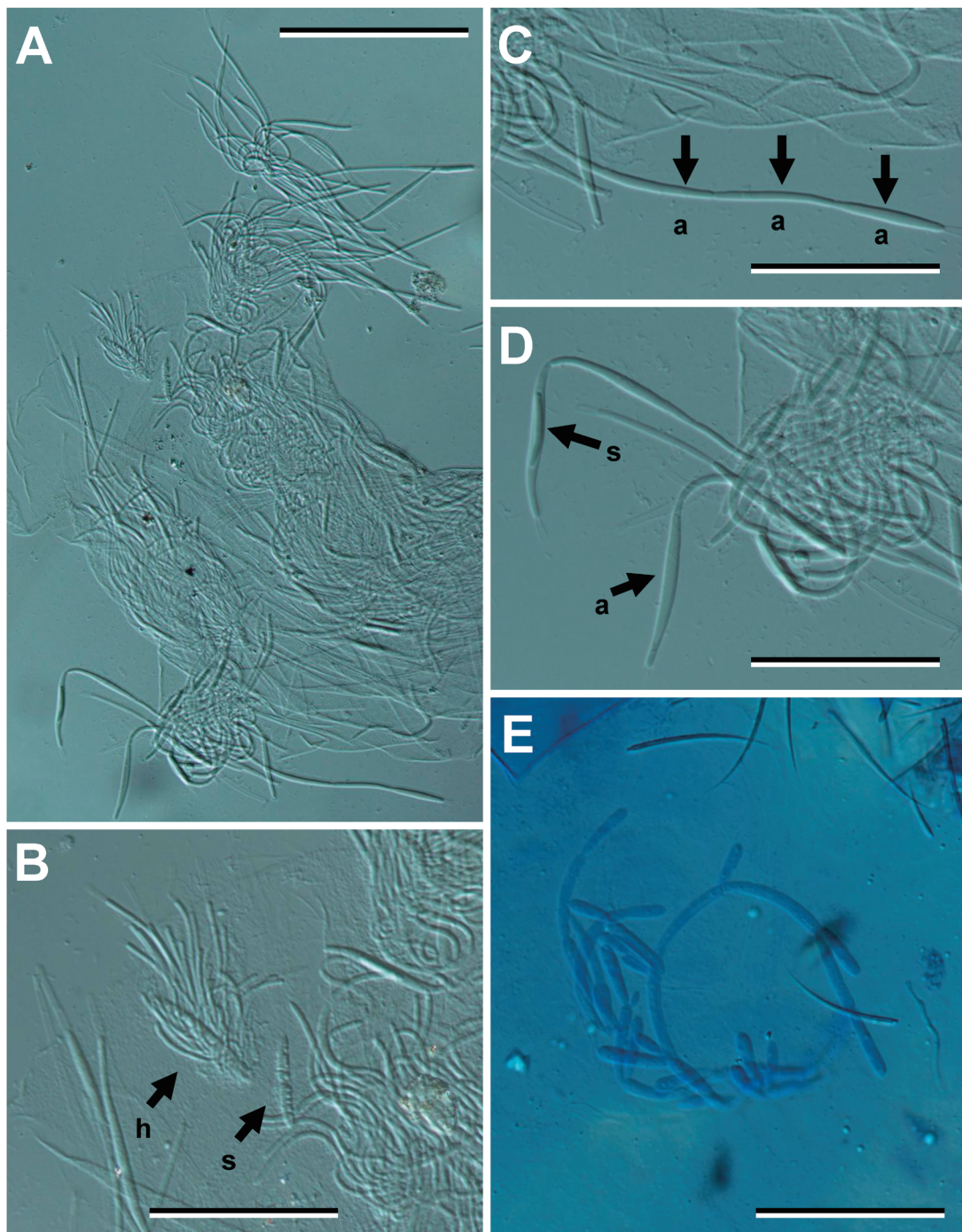


Fig. 10. A–D, *Baltomyces stylax* Cafaro. E, *Orchesellaria mauguioi* Manier. A, 摘出したミズムシ科 (Asellidae) 等脚目宿主動物の後腸のクチクラに付着した *B. stylax* の複数の菌体の全景. B, クチクラに付着し、細かく分裂して多細胞化した小孢子嚢胞子 (s) と、分裂した各区画より菌糸を伸ばした若い菌体 (h). C, 菌糸末端に直列して形成された3個の若い分節胞子 (a). D, 若い分節胞子 (a) と成熟して内部に1個の小孢子嚢胞子 (s) を含む分節胞子. E, 摘出したトビムシ目昆虫の後腸のクチクラ上に付着した *O. mauguioi* の菌体と分節胞子. A–D, 乳酸により封入, E, 乳酸コットンブルーにより封入した光学顕微鏡像. スケール, A = 100 μ m, B–E = 50 μ m.

土壌やリターに広く普遍的に分布し、貧栄養を好む腐生菌であるが、一部は、動物死骸や菌類子実体等、特定の基質を嗜好する傾向がある。本調査では、*M. alpina*, *M. ambigua*, *M. elongata*, *M. exigua*, *M. gamsii*, *M. hyalina*, *M. rostafinskii*, *M. zychae* が確認されたが、以下の二種について詳述する。

9. *Mortierella chienii* P.M. Kirk, Index Fungorum 2: 1 (2012).

= *Mortierella umbellata* C. Y. Chien, Mycologia 64(1): 99 (1972).

= *Mortierella formosanensis* C. Y. Chien, nom. nud.

[Fig. 9K]

本種はChien (1972) によりジョージアの土壌より分離され、*M. umbellata* として記載されたが、近年、Kirk (2012a) により、同種名はBonordenによる*Hydrophora umbellata*の後続異名になると指摘され、新たに発見者のC.-Y. Chien (簡秋源) 氏に因んで、*M. chienii* と改名された。原記載では、胞子囊柄は頂部で一回のみ傘の骨状に分枝を示すものとして記載され、胞子囊胞子は、半月型～三日月型をなす特徴的な種である。倍脚綱動物(ヤスデ類)の生息地に多産し、その死骸基質を嗜好して分解する腐生菌と考えられ、関東地方の照葉樹林などで動物活性の高い場所の土壌にサクラエビなどのベイトを用いて釣菌法を施すことにより比較的、高頻度に発生が見られる。湿室培養下等、天然基質上では旺盛な胞子囊柄形成が認められ、通常は、原記載にある頂部での分枝に加え、その下に何段かのノードを形成し、複数の輪生枝を生じる。寒天培地上での栄養菌糸体の生育は極めて旺盛だが、胞子囊柄形成誘導は概して困難である。Degawa and Tokumasu (1998) は倍脚綱(キシャヤスデ)、および十脚綱動物(サクラエビ)の死骸を用いた培地上で、寒天培地内部での埋生的な接合胞子形成を誘導し、顕著な異型配偶子囊接合により、接合胞子とほぼ同大の大型で球形の支持柄を一個伴う接合胞子を明らかにした。今回の調査では、倍脚綱動物の生息する森林土壌より、湿室釣菌法により複数菌株が得られたが、これらの対峙培養による接合胞子形成誘導には成功しなかった。

10. *Mortierella thereuopodae* Degawa, <http://dx.doi.org/10.1016/j.myc.2013.11.004>.

[Fig. 9A–J]

2013年7月30日の調査で吹上御苑内の建造物の物陰から得られた唇脚綱動物(ムカデ類)のオオゲジ(ゲジ目ゲジ科)の糞を回収して貧栄養培地上に接種したところ、接種後5日以後に、上記の*Radiomyces* sp.とは別に、糞より長く伸長するストロンが認められた。こののち、このストロンが寒天培地上に着地した部位より伸長したところに厚壁胞子塊を生じ、遅れて、そこから直立する胞子囊柄が形成された。これらの胞子囊柄は輪生枝を生じるという点で*M. chienii*によく似ていた。しかし、本種は寒天培地上での胞子形成が極めて良好であり、1) 輪生枝の数はしばしば30本を超え、*M. chienii* よりもはるかに大型で高さ4mmに達すること、また、2) 輪生枝の各枝から再度、輪生を複数回繰り返すこと、さらに、3) 胞子囊胞子は*M. chienii*のように半月型ではなく短円筒形であることにより、同種とは明瞭に区別された。加えて、本種はストロンが寒天培地表面に着地した地点から、培地中や培地表面に短菌糸を伸長し、そこから放射状に分枝した菌糸末端に著しいこぶ状の厚壁胞子を連鎖状に形成をして塊をなした。*M. chienii*はこのような厚壁胞子を形成せず、この厚壁胞子の形状は、むしろ*Mortierella* 属の*M. zychae*, *M. simplex*などが形成するものに類似していた。しかし、前者の胞子囊柄は基部での仮軸分枝を示し、後者の胞子囊柄は非分枝性で、全く異なる。本菌株のほかにも、同一のものが神奈川県藤沢市および沖縄県国頭郡で採集されたオオゲジの糞からも得られた。これらの分離菌株のrDNA ITS領域の系統解析の結果、該当する既知種は無く、唇脚綱動物、特にゲジ目のオオゲジと深く関わりを持つ生態的特徴を有す未記載種と判断されたことから、本調査で得られた資料を基準標本として新たに*M. thereuopodae*として記載発表をした(Degawa et al., 2013)。

検討資料: NBRC 109920 (エビタイプ菌株)、およびホロタイプ標本 (TNS-F-57723)。

付 記

Kickxellomycotina キクセラ亜門

Asellariales アセラリア目

Asellariaceae アセラリア科

アセラリア目は等脚目の甲殻類およびトビムシ目昆虫の消化管内に偏利共生をする腸内共生菌で、分節胞子を形成することにより特徴付けられ

る。永らく接合胞子の形成が知られなかったが、近年、等脚目に生息する種で球形の接合胞子の形成が発見された (Valle and Cafaro, 2008)。現在までに分子系統解析は実施されていないが、菌糸の隔壁孔に特徴的な腔所が存在し、それがハルペラ目やキクセラ目のものに酷似することなどの理由から、キクセラ亜目に含まれている。我が国では、等脚目のフナムシの消化管に生息する *Asellaria ligiae* (Lichtwardt et al., 1987)、オカダンゴムシに生息する *A. armadillidii* (Saikawa et al. 1997)、ミズムシ類に生息する *A. aselli* (佐藤, 1993)、およびトビムシ目ツチトビムシ類の昆虫の消化管に生息する *Orchesellaria mauguioi* (Degawa, 2009) の4種が報告されている。今回の吹上御苑での調査で、2種が確認されたことからここに付記する。

11. *Baltomyces stylax* Cafaro, Mycologia 91: 517 (1999).

[Fig. 10A-D]

日本新産種。分節胞子は緩く湾曲する細長い被針形で、直列して形成され、成熟時に内部に細長い胞子嚢胞子状の胞子を内生する。この内生する胞子が腸壁にそのまま付着し、短径方向にいくつもの隔壁を生じて細かく分裂し、それぞれ区画化された細胞から菌糸を叢生して、その先端に再び分節胞子を形成するという特徴的な挙動を示す。接合胞子は見つかっていない。これらの性質は他のアセラリア目菌とは著しく異なり、また近年、この胞子嚢胞子状の胞子は付属糸を有することが判明し再記載されたが (Oman and White, 2012)、現在、暫定的にアセラリア目に含まれている。本種は、Cafaro (1999) により、北米ルイジアナ州ニューオリンズの湿地帯に生息する淡水生の等脚目動物、*Caecidotea obtusa* の後腸より新属新種として記載された。その後、Oman and White (2012) は、北米のさらに4州において止水のみならず流水中に生息する *Caecidotea* 属の複数種からも本種を確認し、本種は従来、想定されていた以上に広く分布するものではないかと述べている。今回の調査では、皇居吹上御苑内の流水中のミズムシ類の後腸に比較的普通に付着していることが判明した。本邦では、このほか、神奈川県下の複数箇所、茨城県 (田邊雄彦氏私信) において、予備的に本種が確認されているが (いずれも未発表)、いずれの産地も、清浄な水質を保つ小規模な湧水地であり、汚染された河川などに多産する外来種のミズ

ムシ類には生息が認められない傾向がある。今回の調査では、宿主の詳細な種同定は行っていないが、おそらく在来種であるものと推定され、宿主とともにその生息環境が保全されることが望ましい。今後、国内での分布や生態についての詳細な検討が必要である。

12. *Orchesellaria mauguioi* Manier, Revue Ecol. & Biol. Sol 1: 448 (1965).

[Fig. 10E]

本種は、ツチトビムシ類の後腸にホールドファストにより付着し、分枝した菌糸体から円筒形の分節胞子を生じる。吹上御苑内の小流の水際の照葉樹リターより得たツチトビムシ類の解剖により、後腸より若い分節胞子を伴う菌体を確認された。Degawa (2009) は、神奈川県小田原市の花壇の土壌および相模原市の相模川河岸の砂質土壌に生息するツチトビムシ類 *Isotomurus* sp. より本種を検出し、宿主が脱皮をした際に、本種の菌体も後腸のクチクラに付着したまま脱皮殻とともに排出され、その脱皮殻の上で分節胞子が発芽をして菌糸を直立し、その先端に気中性の二次胞子を形成することを報告した。この二次胞子は基部で付属細胞と連結しており、付属細胞の先端には外生の長い付属糸があり二次胞子と一緒に離脱する。この外生付属糸をとまなう胞子複合体は、ハルペラ目の *Orphella* 属において認められるものに似る。温帯の湿った場所に生息するツチトビムシ類の腸内には本種は広く分布している可能性があるが、宿主動物が微小で、解剖が困難であるために、調査例は少なく、国内ではほとんど未調査である。本属には他に3種が知られるが、いずれも本邦からは確認されていない。

考 察

本報で報告した12種のうち、1新種、1未記載種を含む4種は日本新産種であった。唇脚綱のオオゲジの糞より発見された2種は、同様な検討を行うことで、今後、日本各地でも検出される可能性がある。特にその1種が属すラジオミケス科は、従来、北米の砂漠地帯に分布する分類群と考えられていたが、本調査により温帯域にも分布をしていることが初めて明らかになった。

既報告種のうち、*Mucor inaequisporus* は熱帯性 (Schipper, 1978a)、*Chaetocladium brefeldii* は寒帯性 (Kirk, 1987; Benny and Benjamin, 1976) の分類

群と考えられ、その他の種は温帯を中心に広く分布するコスモポリタン種と考えられる。*M. inaequisporus*は屋外では、6-10月頃にのみ発生がみられる。他方、*C. brefeldii*は、長期の低温培養により誘導されたものだが、おそらく屋外では冬季に発生しているのだろう。このように、ケカビ目から見ると、東京都に位置する吹上御苑は、気候的に熱帯性、寒帯性両群が重複する生息地であると見なすことができる。今後、定量的な検討も行っていけば、温暖化に対応する変化などをモニターしていくことも可能であろう。また、南北に長い本邦では、気候帯に応じてコスモポリタン種の種内に隠蔽種が分化している可能性があり、今後、遺伝的解析や交配反応による生殖隔離の検討も進める必要がある。既報告種6種のうち、雌雄異株性の4種については、同所的に生息している交配活性の強い交配菌株対が確立された。列島の中央部に位置し環境の保全が保証された生息地に由来する交配菌株対は、今後の研究に多いに活用されるものと期待される。

現在、接合菌類は絶滅危惧種の対象生物群としては扱われていない。しかし、例えば、本調査で確認された*Baltomyces stylax*は清浄な小流に生息するミズムシ科動物の消化管の絶対共生菌であり、宿主の生存が危ぶまれば共生菌も運命を共にし絶滅の危機に瀕す。このように、高い宿主特異性を持つ種はもとより、微小菌類の多くは他の生物と密接な関わりを持って生活している。その多様性の保全には、特定種のみ注目するのではなく、種間の相互関係を断ち切らぬよう、その種を取り巻く生息環境を丸ごと保全する必要がある。それ以前に、微小菌類の多様性は未だその実態把握が遅れており、まずは火急にその解明を目指す必要がある。微小菌類の検出、解析には地道な労力を要し未だ本邦のインベントリー調査は十分ではなく本調査の成果も氷山の一角である。今後、このような自然史調査が更に継続して活発に進められることを切に願う。

謝 辞

本報告をまとめるにあたり、調査にご協力いただいた宮内庁庭園課の矢藤光三氏をはじめとする職員各氏、菌株の保管にご協力下さった製品評価技術基盤機構NBRCの稲葉重樹博士、伴さやか博士に厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- Abe, A., Oda, Y., Asano, K., and T. Sone, 2007. *Rhizopus deleamar* is the proper name for *Rhizopus oryzae* fumaric-malic acid producers. *Mycologia*, **99**: 714-722.
- Benjamin, C. R., and C. W. Hesseltine, 1959. Studies on the genus *Phycomyces*. *Mycologia*, **51**: 751-771.
- Benny, G. L., and R. K. Benjamin, 1976. Observations on Thamniaceae (Mucorales). II. *Chaetocladium*, *Cokeromyces*, *Mycotypha*, and *Phascolomyces*. *Aliso*, **8**: 391-424.
- Benny, G. L., and R. K. Benjamin, 1992. The Radiomycetaceae (Mucorales; Zygomycetes). III. A new species of *Radiomyces*, and cladistic analysis and taxonomy of the family; with a discussion of evolutionary ordinal relationships in Zygomycotina. *Mycologia*, **83**: 713-735.
- Blakeslee, A. F., 1904. Sexual reproduction in the Mucorineae. *Proceedings of American Academy of Arts and Science*, **40**: 205-319.
- Blakeslee, A. F., 1906. Zygospore germination in the Mucorineae. *Annals of Mycology*, **4**: 1-128.
- Blakeslee, A. F., 1915. Zygospore and *Rhizopus* for class use. *Science*, **42**: 768-770.
- Burgeff, H., 1924. Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen I. Botanische Abhandlungen, **4**: 1-135.
- Cafaro, M. J., 1999. *Baltomyces*, a new genus of gut-inhabiting fungus in an Isopod. *Mycologia*, **91**: 517-519.
- Cavalier-Smith, T., 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Review*, **73**: 203-266.
- Chien, C.-Y., 1972. *Mortierella umbellata*, a new species from Georgia. *Mycologia*, **64**: 99-102.
- Cutter, V. M. jr., 1942. Nuclear behaviour in the Mucorales I. The Mucor pattern. Bulletin of the Torrey Botany Club, **69**: 480-508.
- Dade, H. A., 1937. New Gold coast fungi. I. *Transactions of the British Mycological Society*, **21**: 16-28.
- Degawa, Y. and S. Tokumasu, 1998. Zygospore formation in *Mortierella umbellata*. *Mycological Research*, **102**(5): 593-598.
- Degawa, Y., 2001. *Sclerocystis coremioides* (Glomales, Zygomycetes) new to Japan, collected from Mikurajima Island and the Kanto districts. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, (37): 119-123.
- 出川洋介・酒井きみ, 2004. 小田原市入生田におけるヒゲカビ(接合菌綱ケカビ目)の記録. 神奈川自然誌資料, (25): 75-78.
- Degawa, Y., 2009. Secondary spore formation in *Orchesellaria mauguii* (Asellariales, Trichomycetes) and its taxonomic and ecological implications. *Mycoscience*, **50**:

- 247–252.
- Degawa, Y., Ohsawa, K., Suyama, M., and N. Morishita, 2013. *Mortierella thereuopodae*, a new species with verticillate large sporangiophores, inhabiting fecal pellets of Scutigeromorpha. *Mycoscience*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.myc.2013.11.004>.
- Gams, W., 1977. A key to the species of *Mortierella*. *Persoonia*, **9**: 381–391.
- Hanzawa, J., 1912. Studien über einige *Rhizopus*-Arten. *Mycologisches Centralblatt*, **1**: 406–409.
- Hanzawa, J., 1915. Studien über einige *Rhizopus*-Arten. *Mycologisches Centralblatt*, **5**: 230–246, 257–281.
- Hesseltine, C. W., 1957. The genus *Syzygites* (Mucoraceae). *Lloydia*, **20**: 228–237.
- Hoffmann, K., Pawlowska, J., Walther, G., Wrzosek, M., de Hoog, G. S., Benny, G. L., Kirk, P. M. and K. Voigt, 2013. The family structure of the Mucorales: a synoptic revision based on comprehensive multigene-genealogies. *Persoonia*, **30**: 57–76.
- 乾 環, 1900. ひげかび (*Phycomyces nitens* Agardh.) ニ就テ. 植物學雜誌, **14**: 144–145.
- Inui, T., Takeda, Y., and H. Iizuka, 1965. Taxonomic studies on genus *Rhizopus*. *The Journal of General and Applied Microbiology*, **11**(Suppl.): 1–121.
- 伊藤誠哉, 1936. 大日本菌類誌, 第一巻, 藻菌類. 養賢堂, 東京.
- 加藤君雄, 1954. 本邦のヒゲカビについて. 北陸の植物, **3**(4): 84–87.
- Kirk, P. M., 1987. Distribution of Zygomycetes — the tropical connection. Aspects of tropical mycology. ed. by S. Isaac *et al.*, pp. 91–102. British Mycological Society, University Press, Cambridge.
- Kirk, P. M., 2012a. Nomenclatural novelties. *Index Fungorum*, **2**: 1.
- Kirk, P. M., 2012b. Nomenclatural novelties. *Index Fungorum*, **11**: 1.
- 小南 清, 1908. スポロチニア, グランデスニ就テ. 植物學雜誌, **22**(261): 343–345.
- 小南 清, 1909. ひげかび. 植物學雜誌, **23**(270): 329.
- Kominami, K., Kobayasi, Y., and K. Tubaki, 1952. Enumerations of the moulds of Japan. II. Species of Mucorales. *Nagaoa*, **1**: 14–24.
- Kovacs, R. L., and W. J. Sundberg, 1999. *Syzygites megalocarpus* (Mucorales, Zygomycetes) in Illinois. *Transactions of Illinois State Academy of Science*, **92**: 181–190.
- Kurihara, Y. and S. Tokumasu, 2000. Two species of the genus *Coemansia* (Zygomycota, Kickxellales) isolated from soils at the Fukiage gardens of the Imperial Palace, Tokyo. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, (34): 205–209.
- Lichtwardt, R. W., 1987. Trichomycetes of Japan. *Transaction of Mycological Society of Japan*, **28**: 359–412.
- Liou, G.-Y., Chen, C.-C., Yuan, G.-F., and C.-Y. Chien, 2001. A taxonomic study of the genus *Rhizopus* by isozyme patterns. *Nova Hedwigia*, **72**: 231–239.
- Liu, X.-Y., Huang, H. and R.-Y., Zheng, 2001. Relationships within *Cunninghamella* based on sequence analysis of ITS rDNA. *Mycotaxon*, **80**: 77–95.
- Matsushima, T., 1975. Icones Microfungorum a Matsushima Lectorum. 186–209. The Nippon Printing and Publishing Co., Osaka.
- Mikawa, T., 1979a. A taxonomic study on Japanese sporangiferous Mucorales (3). *Journal of Japanese Botany*, **54**: 78–85.
- Mikawa, T., 1979b. A taxonomic study on Japanese sporangiferous Mucorales (5). *Journal of Japanese Botany*, **54**: 193–203.
- Naganishi, H. and S. Hirahara, 1966. On a *Mucor* sp. found in fallen unripe persimmon. *Essays & Studies by Faculty of Hiroshima Jogakuin College*, **16**: 109–120.
- O'Donnell, K., Ellis, J. J., Hesseltine, C. W. and G. R. Hooper, 1977. Morphogenesis of azygospores induced in *Gilbertella persicaria* (+) by imperfect hybridization with *Rhizopus stolonifer* (–). *Canadian Journal of Botany*, **55**: 2721–2727.
- O'Donnell, K., Lutzoni, F. M., Ward, T. J. and G. L. Benny, 2001. Evolutionary relationships among mucoralean fungi (Zygomycota): evidence for family polyphyly on a large scale. *Mycologia*, **93**: 286–296.
- Oman, S. J. and M. M. White, 2012. Extended studies of *Baltonomyces styrax* in Idaho and expanded distribution of this isopod gut fungus in USA. *Mycologia*, **104**: 313–320.
- 大瀧 保, 1998. ヒゲカビ (*Phycomyces*) 余話. 日本菌学会報, **39**: 195–197.
- 齋藤賢道, 1902. 本邦産けかび族菌類 (*Mucorineae*) ニ就テ. 植物學雜誌, **16**: 67–71.
- 齋藤賢道・岡崎義一, 1938. 東洋産菌類知見 (第4報) 黴類 (第3). 醸造學雜誌, **16**: 15–21.
- Saikawa, M., Sugiura, K. and H. Sato, 1997. Electron microscopy of two trichomycetous fungi attached to the hindgut lining of pill bugs. *Canadian Journal of Botany*, **75**: 1479–1484.
- 酒向貴子・川田伸一郎・手塚牧人・上杉哲郎・明仁, 2008. 皇居におけるタヌキの食性とその季節変動. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A*, **34**(2): 63–75.
- 佐藤大樹, 1993. *Asellaria aselli* (Asellariales) の微細構造 II. 日本菌学会大会講演要旨集, (37): 101.
- 佐藤大樹, 2000. 吹上御苑産虫生菌類. 国立科学博物館専報, (34): 211–216.

- Schipper, M. A. A., 1978a. On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species. *Studies in Mycology*, **17**: 1–52.
- Schipper, M. A. A., 1978b. On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella*. *Studies in Mycology*, **17**: 52–71.
- Schipper, M. A. A., 1984. A revision of the genus *Rhizopus*. I. The *Rhizopus stolonifer*-group and *Rhizopus oryzae*. *Studies in Mycology*, **25**: 1–19.
- Schipper, M. A. A., and J. A. Stalpers, 1984. A revision of the genus *Rhizopus*. II. The *Rhizopus microsporus*-group. *Studies in Mycology*, **25**: 20–34.
- 白井光太郎, 1925. 赤飯ニ毛ヲ生ズ. 植物妖異考, pp. 246–248. 岡書院, 東京.
- 田中延二郎, 1889. *Sporodinia Aspergillus* Scop. ト称スル 黴ノ接合生殖 (第十六版図入). 植物學雜誌, **33**: 392–395.
- Valle, L. G. and M. J. Cafaro, 2008. First report of zygo-spores in Asellariales and new species from the Caribbean. *Mycologia*, **100**: 122–131.
- Wöstemeyer, J., Wöstemeyer, A., Burmester, A. and K. Czempinski, 1995. Relationships between sexual processes and parasitic interactions in the host-pathogen system *Absidia glauca* — *Parasitella parasitica*. *Canadian Journal of Botany*, **73** (Suppl. 1): S243–S250.
- Zheng, R.-Y., and G.-Q. Chen, 2001. A monograph of *Cunninghamella*. *Mycotaxon*, **80**: 1–75.
- Zheng, R.-Y., Chen, G.-Q., Huang, H. and X.-Y. Liu, 2007. A monograph of *Rhizopus*. *Sydowia*, **59**(2): 273–372.