

ラ ブ ール ベ ニ ア 菌 研 究 手 引

杉 山 恵 一*

A guide to the study of the Laboulbeniales

Keiich SUGIYAMA*

ラブールベニア菌は子のう菌綱中の特異な一目 (Laboulbeniales) を形成するもので、その全部の種類が節足動物の微小な外部寄生菌として知られている。寄主の大部分は昆虫であり、その中でも圧倒的に多いのは甲虫 (鞘翅目) である。昆虫のほかには、かなりの数のダニ類及びごく少数のヤスデ類が知られている。

ラブールベニア菌は、現在 4 科 115 属に分類されており、それらに属する種及び変種をあわせると 1700 あまりが全世界から知られている。本菌は寄生菌とはいえ寄主昆虫に及ぼす影響は顕著ではない。したがって、天敵としてこれを害虫駆除などに用いることは有望ではない。

昆虫等の体上に寄生したラブールベニア菌を肉眼で発見することはやや困難である。微小であることもさることながら、一見それらは寄主そのものの毛、剛毛等の突出物と区別出来ない場合が多いからである。

I ラブールベニア菌の特徴

ラブールベニア菌は以下の諸点で子のう菌綱の他の目の菌と明確に区別される。

1. 菌体は明瞭な個性をもち、定まった、あるいは比較的限られた数の細胞からなる。
2. 菌体の一端はいわゆる足 (foot) を形成し、寄主体上に固着している。ごく少数の種類では寄主体内にのびる吸器が確認されている。
3. 有性生殖は造精器から放出された単細胞、不動の精子が蔵果器の上に生じた受精毛に付着することによって開始される。
4. 胞子は二細胞より成り、紡錘形である。ゼラチン質の外被に包まれている。

II 形態及び科の分類

ラブールベニア菌の菌体は 1. 足 (foot) 2. 托 (receptacle) 3. 被子器 (perithecium) 4. 蔵精器 (antheridium) 及び 5. 付属体 (appendage) から成っている。托は菌の主体 (栄養体) であり、他のすべての器管はその上に生ずる。托は胞子が寄主体上で足を生じた後、縦横の細胞分裂がくり返されることによって形成される。胞子の長軸に対して横方向の分裂のみがくり返された場合には、*Filariomyces* 属にみられるように一列の細胞から成る糸状の托が形成され、縦横の分裂が組合わされた場合には *Zodiomyces*, *Euzodiomyces* 属などにみられるような巾広い托が形成される。

托を形成する細胞のうち、頂端に近い比較的少数の細胞は、もとの二細胞の胞子の上の細胞に起源をもち、大部分の器管を形成する下方の細胞は下の細胞に起源をもつ。前者を第一付属体 (primary appendage) と呼ぶ学者もあるが、多くの属では形態的に下方の細胞と区別しがたく、無理に付属体と名づける必要はないように思える。

付属体 (appendage) はしたがってややあいまいな概念であるが、いちおう、菌体の様々な部分からの糸状の突出物であると定義しておく。*Laboulbenia* 属のように托が上方で枝分れしている場合にはこれらの枝は付属体とは見なされない。単細胞の付属体は *Rickia* 属において顕著である。多細胞で枝分れない糸状の付属体は *Rhachomyces*, *Enathromyces* 属で顕著である。*Euzodiomyces* 属では付属体は糸状で時に分枝する。またこの属では造精器が付属体上に形成される。

被子器は多くの属で卵形、紡錘形、レモン形に近い形をしている。柄によって托と結ばれている。柄は数

* 静岡大学教育学部生物学教室 静岡市大谷836 Faculty of Education, Shizuoka University, 836, Oya Shizuoka

個から十数個の細胞から成り、かなりの属では托から突出するが、他のものでは托に密着し、一見被子器は無柄のように見える。被子器の本体は二重膜のふくろと、内部の造のう器、子のう等から成っている。ふつう頂端に一個の孔があり、成熟した胞子はこの孔から外部へ放出される。一個の子のう中に生ずる胞子数は通常4個である。内部で胞子が成熟すると子のうは消失し、胞子は被子器内に放出される。大部分の菌では被子器が透明であるため、内部に充満した胞子を外から観察することが出来る。

胞子の形は全種類を通じて、二細胞、紡錘形と一定している。このことはラブルベニア目が系統的に単一であることを示しているように思われる。胞子を形成する二細胞のうち一つは他より長く、最初足を形成するのはこの大形の細胞である。胞子はまた粘着性の物質に包まれており、寄主体上に付着しやすくなっている。胞子は被子器の内部の圧力により放出されるが、子のう菌の多くに見られるように強力で射出されるのではなく、比較的ゆるやかに放出されるようである。

造精器は、その構造の相異によってラブルベニア菌中の科を分けるものである。その一は精子を外生するもので、外生造精器と名づけられる。これは托上に生じた小枝状のもので、その先端の細胞が離脱して精子となる。このような造精器を持つ菌群をさらに托の大小でわけ、それぞれ *Zodionycetaceae*, *Ceratomycetaceae* の二科に分類する。他の一つは内生造精器である。これにトックリ状の器官であり、精子は内部に生じ、頂端の孔により外部に放出される。このような内生造精器はさらに、一個づつが離れて生ずる単純造精器 (simple antheridium) と多数が集合して一個をなす複合造精器 (compound antheridium) とに分けられる。前者を持つ菌群を *Loboulbeniaceae*, 後者を持つ菌群を *Peyritschiiellaceae* と二科に分類する。

Ⅲ 寄主との関係

先にも述べたように、ラブルベニア菌はすべて節足動物の外部寄生者である。そしてその寄主の大部分は昆虫であり他には少数のダニ類、一種類のヤスデが寄主として知られているに過ぎない。圧倒的に多くの被寄生種を含むものは鞘翅類である。その中でも、特に歩行虫科は寄生率の高いことで知られ、ハネカクシ科は寄生菌の属数が多いことで知られている。その他、キノコムシ科、ガムシ科、ゲンゴロウ科、ミズスマシ科、テントウダマシ科、ハムシ科、ゾウムシ科などの昆虫が寄主として知られている。鞘翅目以外では双翅目にかなりの寄主昆虫が含まれるが、その他の目では膜翅目のアリの数種、シロアリ目に1種が記録されている程度である。

ラブルベニア菌と寄主昆虫との関係で特筆すべきことは、各種各属の菌がかなり厳密な寄主選択性を有することである。通常一種類の菌の寄主選択範囲が一属の昆虫に、一属の菌群のそれは広くとも一科の昆虫に限られるようである。もちろん例外もあり、一種類の菌が数属あるいは2~3の科の昆虫にまたがるような場合も知られている。

ある菌では寄生の範囲がさらに狭く、一種類の昆虫の体上の特定の部位のみに寄生するような実例が知られている。このように厳密な選択寄生性の原因について研究することは意義のあることと思われる。

Ⅳ 研 究 史

ラブルベニア菌は1840年、フランスの昆虫学者である *Laboulben* 及び *Rouget* によりその存在を認められたが、明確に菌として記載されたのは1853年 *Montagne* 及び *Robin* によってであった。その後、数人の学者によって数種類の菌が発見命名された。

1873年 *Peyritsch* によって、それまでに発見された菌類は5属12種に分類され *Laboulbenia* 科が設立された。

ラブルベニア菌の研究が大きな発展をとげたのはアメリカの菌学者 *Thaxter* の業績である。1896年から1931年にかけて彼によって発表された5巻のモノグラフは本菌研究史上の金字塔とも云うべきもので、彼によって定められた分類の大綱は現在も大部分の学者によって踏襲されている。彼によって記載された菌は103属1260種にも及び、ラブルベニア菌の子のう菌として特徴も彼によって明確にされた。

その後数多くの学者によって、世界各地からラブルベニア菌が記載されたが、それらのすべてをあわせても、Thaxter によって記載された種類数の何分の一かに過ぎない。

我国におけるラブルベニア菌の研究もやはり Thaxter によって先鞭をつけられたものである。彼のモノグラフ中に6属18種2変種が日本産としてあげられている。

日本人学者としてラブルベニア菌に興味を抱いたのは石川恒春、岸田久吉、黒佐和義などであった。なかんずく石川は1912年以来精力的にこの菌の研究にとり組み多数の標本を作成したが残念にも、1966年 *Rickia* 属についての論文を発表された数年後に没せられた。岸田はダニ類の研究者として著名であるが、クワガタムシに寄生するダニに寄生するラブルベニア菌として *Dimeromyces* 属の一種を記載した、黒佐は昆虫及びダニの研究者であるが、飼育中のアオバアリガタハネカクシの体上に発生する *Laboulbenia* 属の一種について報告した。

筆者は1956年学位論文のテーマとしてこの菌の分類学的研究に着手した。前出の黒佐氏によって適切な助言、協力を受けつつ数年間に相当数の菌を採集した。前記のように石川氏は1968年に死去されたが、遺された標本及び採集記録すべては氏の子息により筆者に贈られた。このようにして入手された標本にもとずいて筆者は1973年16属58種を我国から記載した。

V 日本産ラブルベニア菌

現在我国から16属59種のラブルベニア菌が知られている。1972年までの既知種のうち筆者のモノグラフに再記載されなかったものは、岸田によって発見された *Dimeromyces* 属の一種であるが、これは原記載が簡単すぎていて種を確認できなかったこと、標本の所在が不明で、直接観察できなかったことからのぞいたものである。日本産7属7種のみ図説した(附図参照)。

日本産16属58種は次のようなものである。

日本産ラブルベニア菌

1. **Autoicomycetes** 属
A. japonicus THAX.
2. **Cantharomyces** 属
C. exiguus Thax., *C. japonicus* SUGIY.
3. **Chitonomyces** 属
C. bidessarius Thax., *C. intermedius* THAX., *C. japonensis* THAX., *C. melanurus* PEYR., *C. paradoxus* (Peyr.) THAX.
4. **Corethromyces** 属
C. javanus THAX.
5. **Dichomyces** 属
D. biformis THAX., *D. furcifer* THAX., *D. vulgatus* THAX.
6. **Dioicomycetes** 属
D. formicomi THAX.
7. **Enathromyces** 属
E. indicus THAX.
8. **Euzodiomyces** 属
E. lathrobii THAX.
9. **Filariomyces** 属
F. forficulae SHANOR
10. **Hydraeomyces** 属

H. halipli (Thax.) THAX.

11. **Kainomyces** 属

K. alutellae THAX.

12. **Laboulbenia** 属

L. agoni SUGIY., *L. anaplogenii* THAX., *L. borealis* SPEG., *L. brachionychi* THAX., *L. cafi* THAX., *L. celestialis* THAX., *L. cristata* THAX., *L. exiguus* THAX., *L. fasciculata* PEYR., *L. filifera* THAX., *L. flagellata* SUGIY., *L. intermedia* THAX., *L. ishikawai* SUGIY., *L. japonica* THAX., *L. nana* SUGIY., *L. nebriae* PEYR., *L. okumurai* SUGIY., *L. orientalis* THAX., *L. pheropsophi* THAX., *L. polyphaga* THAX., *L. proliferans* THAX., *L. proliferans* THAX. var. *divaricata* THAX., *L. pterostichi* THAX., *L. pusilla* THAX., *L. rougetii* MONT. et ROBIN., *L. rupae* SUGIY., *L. tachys* THAX., *L. vulgaris* PEYR., *L. yoshidai* SUGIY.

13. **Misgomyces** 属

M. dyschirii THAX.

14. **Peyritschiella**

P. clivina THAX.

15. **Rhachomyces** 属

R. ocypi SUGIY. *R. philonthinus* THAX.

16. **Rickia** 属

R. ancylopi THAX., *R. dichotoma* THAX., *R. episcaphae* ISHIK., *R. kawasakii* ISHIK., *R. lispinae* SUGIY., *R. mycetinae* SUGIY., *R. nipponensis* ISHIK., *R. tomari* THAX.

今後研究が進めば、日本産のラブルベニア菌の種類数は倍加すると思われる。1962年に発表された中部ヨーロッパ（ドイツ語圏）のラブルベニア菌のリストには160種あまりが挙げられている。昆虫類の豊富さから考えて、我国においてこれを上まわる種類数が発見されても不思議ではない。

VI 標 本 作 成

ラブルベニア菌の採集とは昆虫の採集をすることである。ただし、平均的寄生率は1パーセント以下であるから数多くの昆虫を採集する必要がある。ここでは比較的寄生率の高いものをあげておく。

1. ゴモクムシ類 (Carabidae)

この仲間は畑などの積草の下にごく普通であり、一日数百頭を採集することも不可能ではない。ただし、かたまっている場合には羽化直後のことが多く、寄生率が低いこともある。このようなものは土を入れた容器でイトミミズ等を餌として10日間程飼っておくと菌の発生がみられることが多い。同様の場所でナガゴミムシ属、ホンボシゴミムシ属の甲虫も採集出来、同様に寄生率は高い。以上の昆虫類には *Laboulbenia* 属のみが寄生する。

2. ミズギワゴミムシ類 (Carabidae)

清流の岸辺で砂利の下に生息する小型のゴミムシである。寄生菌は *Laboulbenia* 属のものであるが、数種の菌がいわゆる寄生部位選択性を示す。

3. ヨツボシテントウムシダマシ (Endomychidae)

畑地の積草下などで多量に採集できる甲虫である。鞘翅の表面にかなりの高率で *Rickia ancylopi* が発生する。

4. ミズスマシ類 (Gyrinidae)

場所によって高率に *Laboulbenia* 属が寄生している。寄生部位は常に鞘翅後縁である。

5. アオパアリガタハネカクシ (Staphilinidae)

草地などに多く、かなり高率に *Laboulbenia cristata* が寄生する。キュウリを餌としてかなりの期間飼育できる。多数を狭い容器で飼育しておくで菌の伝染、増加がみられるという。

寄主昆虫は採集と同時に殺虫管で殺してもさしつかえない。菌の細胞学的研究をくわしく行おうとするならば、70%アルコールで寄主ごと固定すれば良い。保存されている昆虫標本上でもラブールベニア菌が発見されるが、このようなものでも標本とすることができる。

ラブールベニア菌を寄主体からとりはずす作業は双眼顕微鏡下で行う。柄つき針の先端で菌の足を横から突くようにすると比較的容易にはずれる。

永久プレパラートのためのマウント液はラクトフェノール、ベルレーゼ液などが良い。標本は普通染色しない。菌体のもつ微妙な色あいが分類に用いられるためである。昆虫標本上より得られた乾燥した菌体でもマウントしてから数時間後には液を吸収して立派な標本になる。標本として一番困ることは、多量のゴミが付着したものである。付属体にはとくにゴミの付着が著しい。これをのぞくためには、寄主の体ごと洗剤液の中に漬けてゆすり、後に水洗する。

Ⅶ 日本産ラブールベニア菌の寄生昆虫

寄 主 昆 虫

ラブールベニア菌

1. 鞘 翅 目

ANTHICIDAE

Formicomus braminus

Dioicomycetes formicomi

CARABIDAE

Agonum sylphis

Laboulbenia agoni

Anisodactylus punctatipennis

Laboulbenia flagellata

Anisodactylus signatus

Laboulbenia filifera

Anisodactylus tricuspидatus

Laboulbenia intermedia

Anoplogeniis cyanescens

Laboulbenia anaplogeniis

Bembidion dolorosum

Laboulbenia vulgaris

Bembidion morawitzi

Laboulbenia vulgaris

Bembidion oxyglymma

Laboulbenia yoshidai

Bembidion poppii

Laboulbenia vulgaris

Brachinus scotomedes

Laboulbenia japonica, *L. orientalis*, *L. pusilla*

L. rougetii

Brachinus stenoderus

Laboulbenia rougetii

Chlaenius pallipes

Laboulbenia proliferans

Chlaenius posticalis

Laboulbenia exigua

Chlaenius variicornis

Laboulbenia exigua, *L. proliferans*

Clivina westwoodi

Peyritsiella clivinae

Diplocheila zeelandica

Laboulbenia proliferans var. *divaricata*

Diplous caligatus

Laboulbenia ishikawai

Drypta japonica

Laboulbenia celestialis

Dyschirius cheloscelis

Misgomycetes dyschirii

<i>Dyschirius glypturus</i>	<i>Misgomyces dischirii</i>
<i>Dyschirius hyogoensis</i>	<i>Misgomyces dischirii</i>
<i>Dyschirius ovicollis</i>	<i>Misgomyces dischirii</i>
<i>Harpalomimetes andrewesi</i>	<i>Laboulbenia intermedia</i>
<i>Nebria ochotica</i>	<i>Laboulbenia nebriae</i>
<i>Panagaeus japonicus</i>	<i>Laboulbenia brachionychi</i>
<i>Patrobus flavipes</i>	<i>Laboulbenia fasciculata</i>
<i>Pheropsophus occipitalis</i>	<i>Laboulbenia pheropsophi</i>
<i>Pheropsophus</i> sp.	<i>Enathromyces indicus</i>
<i>Pterostichus laetietylis</i>	<i>Laboulbenia okumurai</i>
<i>Pterostichus kawanoi</i>	<i>Laboulbenia pterostichi</i>
<i>Pterostichus uenoi</i>	<i>Laboulbenia okumurai</i>
<i>Tachys laetificus</i>	<i>Laboulbenia tachys</i>
<i>Tachys fuscicauda</i>	<i>Laboulbenia tachys</i>
<i>Tachys nanus</i>	<i>Laboulbenia nana</i>
<i>Trichotichnus congruus</i>	<i>Laboulbenia polyphaga</i>
<i>Trichotichnus longitarsis</i>	<i>Laboulbenia polyphaga</i>
CRYPTOPHAGIDAE	
unidentified species	<i>Rickia tomari</i>
DYTISCIDAE	
<i>Guignotus japonicus</i>	<i>Chitonomyces bidessarius</i>
<i>Hyphydrus paromoeus</i>	<i>Chitonomyces bidessarius</i>
<i>Laccophilus difficilis</i>	<i>Chitonomyces intermedius</i> , <i>C. paradoxus</i>
<i>Laccophilus</i> sp.	<i>Chitonomyces japonensis</i> , <i>C. melanurus</i>
ENDOMYCHIDAE	
<i>Ancylopus melanocephalus</i>	<i>Rickia ancylopi</i>
<i>Mycetina amabilis</i>	<i>Rickia mycetinae</i>
EROTYLIDAE	
<i>Episcapha gorhami</i>	<i>Rickia episcaphae</i>
<i>Tritoma nipponensis</i>	<i>Rickia nipponensis</i> , <i>R. kawasakii</i>
GYRINIDAE	
<i>Gyrinus japonicus</i>	<i>Laboulbenia borealis</i>
HALIPLIDAE	
<i>Peltodythes intermedius</i>	<i>Hydraeomyces halipli</i>
HYDROPHILIDAE	
<i>Berosus japonicus</i>	<i>Autoicomycetes japonicus</i>
PASSALIDAE	
<i>Cylindrocaulus patalis</i>	<i>Rickia dichotoma</i>
SCYDMAENIDAE	
undetermined species	<i>Corethromyces javanus</i>
STAPHILINIDAE	
<i>Carpelimus exiguus</i>	<i>Cantharomyces exiguus</i>

<i>Carpelimus sericatus</i>	<i>Canthoromyces japonicus</i>
<i>Eleusis coarctata</i>	<i>Kainomyces alutellae</i>
<i>Lathrobium</i> sp.	<i>Euzodiomyces lathrobii</i>
<i>Lispinus aper</i>	<i>Rickia lispinae</i>
<i>Megapaederus poweri</i>	<i>Laboulbenia cristata</i>
<i>Ocyopus scutiger</i>	<i>Rhachomyces ocyphi</i>
<i>Paederus fuscipes</i>	<i>Laboulbenia cristata</i>
<i>Paederus parallelus</i>	<i>Laboulbenia cristata</i>
<i>Philonthus amicus</i>	<i>Dichomyces furcifer</i>
<i>Philonthus micanticollis</i>	<i>Dichomyces biformis</i>
<i>Philonthus rectangulus</i>	<i>Dichomyces furcifer</i>
<i>Philonthus spinipes</i>	<i>Dichomyces vulgatus</i>
<i>Philonthus wüsthoffi</i>	<i>Rhachomyces philonthinus</i>
<i>Phucobius simulator</i>	<i>Laboulbeuia cafi</i>

2. 革 翅 目

LABIIDAE

*Labidura japonica**Filariomyces forficulae*

VII 文

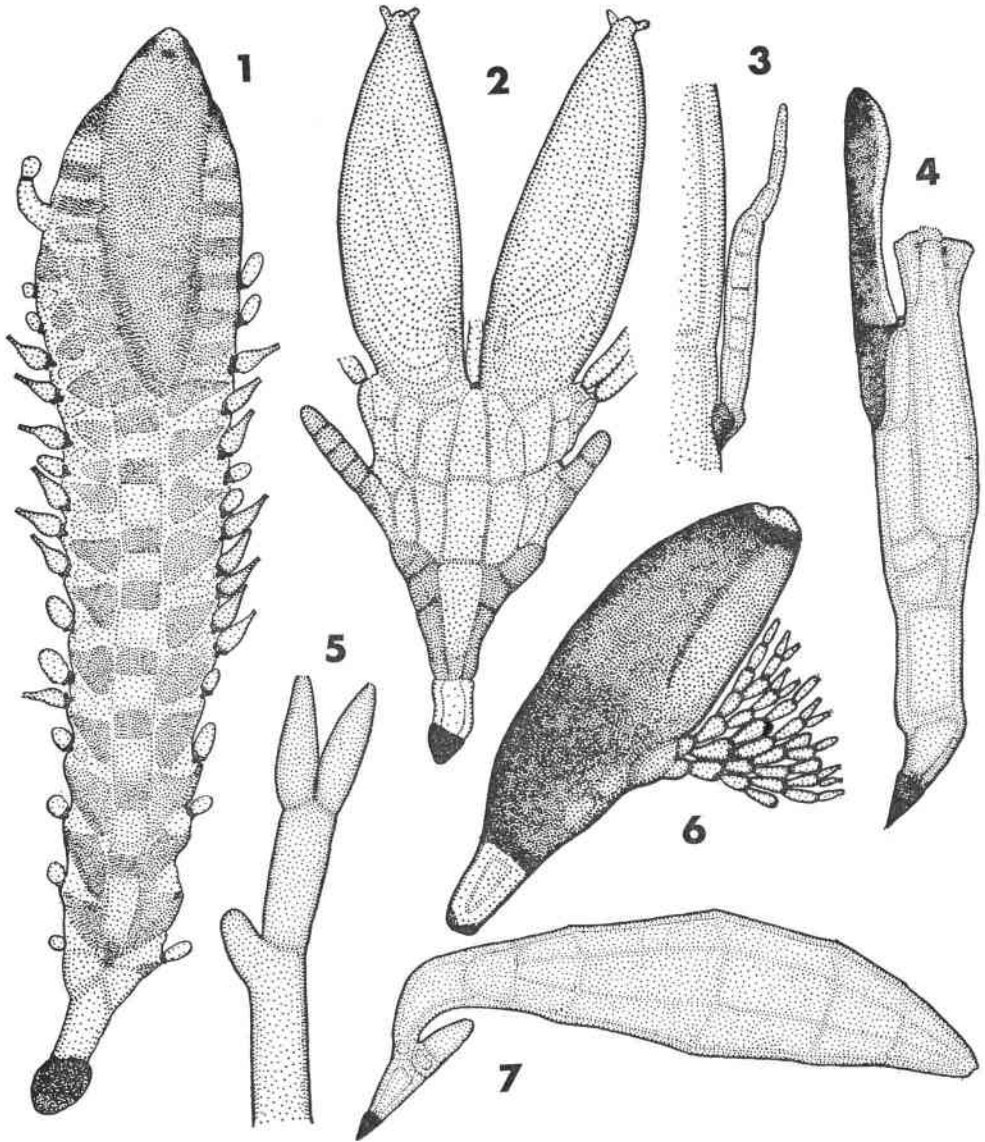
献

現在まで知られた日本産ラブールベニア菌は一種をのぞいて、筆者のモノグラフに記載図示されている。これは GINKGOANA 誌 (アカデミア書店発行) 第2巻として発表され (1973), 表題は Species and Genera of the Laboulbeniales in Japan である。普通種は大部分記載したつもりであるが、自ら新種発見の意気にもえるむきは、直接 Thaxter のモノグラフを入手することをおすすめしたい。最近復刻版が出たので入手はさほど困難ではない。表題は Contribution towards a monograph of Laboulbeniales Part I より V で、原論文は Memoir of American Academy of Arts and Science 誌の12 (1896), 13(1908), 14 (1924), 15 (1926), 16 (1931), の各巻として発表された。その他の文献は少数の種類を発表されたものが大部分であるので、専門家を志す人以外にはとりあえず必要ないであろう。

Summary

The order Laboulbeniales is a fungus group belonging to Ascomycetes. All species of this fungus group are minute exoparasites of Arthropoda, especially of insects. The present paper introduces fundamental knowledges necessary for the study of this fungus group.

日本産ラブールベニア菌



- 図 1. *Rickia ancylopi* THAX. × 670
 図 2. *Dichomyces vulgatus* THAX. × 560
 図 3. *Filariomyces forficulae* SHANOR の発芽した胞子 × 1000
 図 4. *Chitonomyces intermedius* THAX. × 560
 図 5. *Euzodiomyces lathrobii* THAX. の単純造精器 (先端に2箇) × 1130
 図 6. *Laboulbenia japonicum* THAX. × 200
 図 7. *Dioicomyces formicomi* THAX. × 270