

Hypomyces solani f. *mori* のヘテロタリズム

桜井 善雄*・松尾 卓見*

Yoshio SAKURAI and Takken MATUO: Heterothallism in *Hypomyces solani* f. *mori*.

(1959年9月20日受理)

クワを侵す *Hypomyces solani* (*Fusarium solani*) はすでに報告したように2つの群に分けられる^(18,19)。筆者らはこれらの各々に *Hypomyces solani* f. *mori* 及び *Hypomyces solani* f. *radicicola* race 2 なる名称を与えた^(20,21)。*Hypomyces Ipomoeae* (HALS.) WR. (*Hypomyces solani* の synonym) や *Hypomyces solani* f. *cucurbitae* がヘテロタリックであることはすでに DIMOCK⁽²⁾と SNYDER 及び HANSEN^(10,11,22) によつて明らかにされているが、筆者らもクワを侵す *H. solani* のヘテロタリズム 及び その交配型 (mating type) の因子構成について検討を行い、*H. solani* f. *mori* についてその概要を明らかにすることができたので、その結果を報告する。*H. solani* f. *radicicola* race 2 のヘテロタリズム 及び両菌の交配型の相互関係などについては後報にゆ

ずることとする。

参考菌 *Hypomyces solani* f. *cucurbitae* を御恵与下さつた California 大学 H. N. HANSEN 教授及び W. C. SNYDER 教授、並びに実験遂行上示唆を賜つた本学部の長島助教授に深謝の意を表す。又芽枯病被害桑条を採集、御送付願つた埼玉県蚕業試験場の柳沢技師並びに岩手県蚕業試験場の及川技師に対しても厚く感謝の意を表す。

供試培養系統

この実験に供試した培養系統は、本邦の各地で採集したクワ芽枯病病斑から単孢子分離した20培養系統と病斑上に形成された完全時代から単一子嚢孢子分離した20培養系統である。それらの由来を Table 1 に示す。

Table 1. Sources of strains examined

No. of strain	Locality collected	Date of collection
217-1*~24*, 225, 226, 232, 235, 237, 240, 241, 243	The farm, Fac. Text. & Seric., Shinshu Univ., Ueda City, Nagano Pref.	Apr.~Jun., 1956
245		
247, 249, 253	Sanada Town, Chiisagata County, Nagano Pref.	Jul., 1956
258	Matsumoto City, Nagano Pref.	Jul., 1956
265	Nakanojo, Ueda City, Nagano Pref.	Jul., 1956
311, 312, 313, 314, 332-1*, 332-2*	Midorigaoka, Ueda City, Nagano Pref.	Jul., 1956
431	Mizusawa City, Iwate Pref.	May, 1957
432	Kumagaya City, Saitama Pref.	Oct., 1958
	Konosu City, Saitama Pref.	Oct., 1958

* Strains from single ascospore. The others started from single conidium.

実 験 I

Table 1 にあげた 40 培養系統の中から、まず無作為的に 10 培養系統をえらび、混合培養又は対峙培養によつて、個体間雑性を示すかどうかを検討した。混合培養で

は組合せるべき 2 つの培養系統を 1 本の桑条培地に同時に植付け、対峙培養ではそれらを 1% 蔗糖加馬鈴薯煎汁寒天の平面培地上の両端に別々に植付け、いずれも実験室内の散光下においた。晩秋—早春を除き年間を通じて実験をくりかえした。植付後約 1 ヶ月経過すると、ある組合せでは桑条培地の表面又は平面培地上の対峙する 2 つのコロニーの接合線に沿つて、本菌に特有の子嚢殻を

* 信州大学繊維学部植物病理学研究室

形成した。結果を総括して Table 2 に示す。表中の+は成熟した子嚢殻が形成されたことを、-はそれが形成されなかつたことを意味する。

Table 2. Fertility of 10 strains of *Hypomyces solani* f. *mori* in mixed and opposed cultures

	232	258	217-4	217-11	217-24	235	245	217-5	217-9	217-19
232	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
258	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
217-4	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
217-11	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
217-24	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
235	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
245	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-
217-5	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
217-9	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
217-19	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-

+ Denotes the formation of mature perithecia.

Table 2 のように、供試した培養系統はいずれも約50%の個体間稔性を示し、217-4, 217-11, 217-24, 232及び258のグループと217-5, 217-9, 217-19, 235及び245の2グループに明瞭に分けられる。これらの各々のグループに属する培養系統は、自己のグループ内では自己不稔であるとともに個体間不稔であるが、異つたグループの間では245×258の組合せを除いてすべて個体間稔性を示している。

実 験 II

実験Iの結果から、*H. solani* f. *mori* は明らかにヘテロタリックであり、その交配型は2つのグループから成ることがわかる。しかし *H. solani* f. *cucurbitae* のヘテロタリズムに関する HANSEN 及び SNYDER (10,11,24) の報告によると、同菌の交配型の出現には性及び和合型の2組の因子が関与している。*H. solani* f. *mori* においても、このような2組の因子の存在を想定するならば、実験Iの方法では性因子の構成を明らかにすることは不可能である。そこで、更にその点を解明するため、上の実験に供試したもののうち8培養系統について、授精法によつて子嚢殻の形成を検討した。

実験方法は、供試培養系統を1%蔗糖加桑条皮煎汁寒天斜面に植付けて室内の散光下で約1ヶ月発育させたも

のを receptor とし、これらに donor として用いる相手の培養系統の大型分生胞子又は小型分生胞子の殺菌水懸濁液を注加し、余分の液をすて、再び室内の散光下において子嚢殻の形成を促す方法によつた。交配後1ヶ月又はそれ以上経過してから成熟した子嚢殻の形成を調査した。結果を Table 3 に示す。

Table 3. Analysis of donor's function and receptor's function of 8 strains of *Hypomyces solani* f. *mori*

R	D							
	232	258	217-4	217-24	235	245	217-5	217-9
232	-	-	-	-	+	+	+	+
258	-	-	-	-	-	-	-	-
217-4	-	-	-	-	+	+	+	+
217-24	-	-	-	-	+	+	+	+
235	+	+	+	+	-	-	-	-
245	-	-	-	-	-	-	-	-
217-5	+	+	+	+	-	-	-	-
217-9	+	+	+	+	-	-	-	-

D ; Strains used as donor, R ; strains used as receptor. + Denotes the formation of mature perithecia.

Table 3 のように、232, 217-4, 217-24, 235, 217-5 及び 217-9 の諸培養系統は、その組合せが和合的な場合には、donor としての機能及び receptor としての機能のいずれをももっているが、258 及び 245 は単に donor としての能力しかもっていない。

ここで、和合的な相手の子嚢殻原基を授精せしめる能力をM、又和合的な相手の spermatia を受けて成熟した子嚢殻を形成しうる能力をFとし、さらに、232, 258, 217-4 及び 217-24 のグループの和合型を+, 235, 245, 217-5 及び 217-9 の和合型を-で表すならば、Table 3 に示した8つの培養系統の因子構成は次のように表現することができる。

- 232, 217-4, 217-24.....MF+
- 258.....M+
- 235, 217-5, 217-9.....MF-
- 245.....M-

実験 III

実験IIによつて、Table 1 にあげた40培養系統のうち8つのものについて、本菌のヘテロタリズムの発現に關与する因子の構成が明らかにされた。残余のものについてもこれと全く同様の方法で解明することができる。しかしすでにMF+とMF-が明らかにされたので、これを標準として用い、他の培養系統をこれらと相互交配す

るならばその解明は一層容易となる。標準培養系統としては前実験で donor 及び receptor としての機能が割合敏感であつた 232, 217-24 (MF+) と 235, 217-5 (MF-) を供試した。実験方法の要は前実験と同様であるが、receptor の培養及び授精後の保管はすべて4面を2重の透明ガラスで張つた散光の入る定温器中で23°Cで行つた。実験結果を Table 4 a, b に示す。

Table 4 a. Analysis of mating types of 36 strains in *Hypomyces solani* f. *mori* by crossing with MF+ and MF- strains

R \ D	MF+		MF-	
	232	217-24	235	217-5
217-4	-	-	+	+
217-7	-	-	+	+
217-10	-	-	+	+
217-11	-	-	+	+
217-13	-	-	+	+
217-14	-	-	+	+
217-15	-	-	+	+
217-17	-	-	-	+
217-20	-	-	+	+
217-23	-	-	+	+
312	-	-	+	+
314	-	-	+	+
332-2	-	-	+	+
432	-	-	+	-
225	-	-	-	-
258	-	-	-	-
431	-	-	-	-
217-1	+	+	-	-
217-2	+	+	-	-
217-3	+	+	-	-
217-8	+	+	-	-
217-9	+	+	-	-
217-19	+	+	-	-
217-22	+	+	-	-
226	+	+	-	-
240	+	+	-	-
241	+	+	-	-
249	+	+	-	-
253	+	+	-	-
313	+	+	-	-
332-1	+	+	-	-
217-18	-	-	-	-
245	-	-	-	-
237	-	-	-	-
243	-	-	-	-
311	-	-	-	-

D; Strains used as donor, R; strains used as receptor. + Denotes the formation of mature perithecia.

Table 4 b. Analysis of mating types of 36 strains in *Hypomyces solani* f. *mori* by crossing with MF+ and MF- strains

D \ R	MF+		MF-	
	232	217-24	235	217-5
217-4	-	-	+	+
217-7	-	-	+	+
217-10	-	-	+	+
217-11	-	-	+	+
217-13	-	-	+	+
217-14	-	-	+	+
217-15	-	-	+	+
217-17	-	-	+	+
217-20	-	-	+	+
217-23	-	-	+	+
312	-	-	+	+
314	-	-	+	+
332-2	-	-	+	+
432	-	-	+	+
225	-	-	+	+
258	-	-	+	+
431	-	-	+	+
217-1	+	+	-	-
217-2	+	+	-	-
217-3	+	+	-	-
217-8	+	+	-	-
217-9	+	+	-	-
217-19	+	+	-	-
217-22	-	+	-	-
226	+	+	-	-
240	+	+	-	-
241	+	+	-	-
249	+	+	-	-
253	+	+	-	-
313	+	+	-	-
332-1	+	+	-	-
217-18	+	+	-	-
245	+	+	-	-
237	-	-	-	-
243	-	-	-	-
311	-	-	-	-

D; Strains used as donor, R; strains used as receptor. + Denotes the formation of mature perithecia.

Table 4 a, b において、217—4から432までの14培養系統はMF—の標準培養系統と相互に稔性を示し、又217—1から332—1までの14培養系統はMF+の標準培養系統と相互に稔性を示している。したがって、217—4~432はMF+、217—1~332—1はMF—である。これに対して、225, 258, 431, 217—18及び245はreceptorとしての能力をもっていないが、ただdonorとして作用させた場合のみ、225, 258, 431はMF—の標準培養系統を、又217—18, 245はMF+の標準培養系統を授精させる能力をもっている。したがって、これらはそれぞれM+及びM—とすることができる。237, 243及び311はいずれの場合にも標準培養系統と全く反応しない。ある2つの培養系統の交配によつてできた子孫の中にこのようなタイプが現われた場合は当然neuterとすべきであろうが、ここで問題にされている3培養系統はいずれも自然発生の病斑から分離されたものであるから、これをneuterとすべきか、あるいは他の繁殖集団に属する個体とすべきかは決定できない。なお、この実験の範囲内では、F+及びF—は発見できなかった。

Table 2~4の結果から筆者らがここで取扱つた*H. solani* f. *mori*の40培養系統について明らかにすることのできた交配型の因子構成と、その各々に属する培養系統数をまとめると次のようになる。

MF+	16	} 19
M+	3	
MF—	16	} 18
M—	2	
neuter 又は他の繁殖集団 に属するもの	3	
合計		40	

すなわち、MF+ : MF—, M+ : M—及び+ : —はいずれもほぼ1 : 1の割合に存在することがわかる。

F因子をもつ培養系統は明るい場所で培養されると、授精前にすでに子囊殻原基を形式する場合が多い。子囊殻原基は培養子座上又は管壁に沿つた菌糸上に直径0.1mm位の橙赤色の小点として肉眼でみえることもあるが、顕微鏡によらなければ発見できない場合もある。和合型の+、—のちがいは本菌の形態又は培養性質からは全く区別することができない。

なおTable 2~4には各々の組合せの子囊殻形成量を示していないが、その数は1試験管当たり数個のものから数百に及ぶものまで非常にまちまちであつた。しかし、そ

の多少は大体においてreceptorとして用いた培養系統の性質によるものようであつた。この点については引き続き検討中である。

結論及び考察

従来の研究報告によると、Ascomycetesにおけるヘテロタリズムは大体次のような2つのタイプに分けられるようである。

その第1のタイプは*Glomercella cingulata*にみられるようなヘテロタリズムである。同菌の交配型の相互関係は非常に複雑で、他の多くのヘテロタリックな糸状菌のように、2又は4のグループに分けることができない。WHEELER⁽²⁰⁾及びその共同研究者らの報告によると、このような交配型は、もともとホモタリックな野生型にそなわつている一連の遺伝子群の中のどれかが突然変異を起すことによつて生ずるもので、異つた交配型の間にみられる個体間稔性は、あたかも異つたvitaminを要求する菌株をminimal培地で同時に培養した場合にみられるmutualistic symbiosis⁽¹⁴⁾の如き現象とみなされている。

Ascomycetesのヘテロタリズムの第2のタイプにおいては、その交配型は2又は4のグループに分けられる。中でも、性的には雌雄同体であるが和合型のちがひによつて、グループ内不稔でグループ間では相互に稔性を示す2つのグループに分けられるものが多い。*Neurospora sitophila*及び*N. crassa*⁽⁶⁾, *Sclerotinia Gladioli*⁽⁸⁾, *Hypomyces Ipomoeae*⁽¹⁾, *Venturia inaequalis*⁽¹³⁾, *Ceratostomella fimbriata*⁽¹⁷⁾及び*Endoconidiophora phagacearum*⁽¹²⁾などの諸菌がこのタイプの代表的なものである。*Neurospora tetrasperma*^(6, 2)及び*Pleurocybe anserina*^(7, 1)の如く、しばしば2核を含む大型の子囊胞子を形成し、見かけ上ホモタリックの如く行動する菌も原則的にはこのタイプとみることができる。又、ヘテロタリズムの解析が対峙培養に類似した方法によつて行われているため、2群に分類されているそれらの交配型がすべて相互に稔性を示すかどうかは明らかでないが、*Erysiphe cichoracearum*⁽²⁷⁾, *Ceratostomella ulmi*^(25, 22), *C. multiannulata*⁽³⁾, *Cochliobolus heterostrophus*⁽¹⁶⁾及び*Trichometesphaeria turcina*⁽¹⁰⁾などの諸菌も大體このタイプに属するものようである。しかしこれらの菌では、その性型がいずれも雌雄同体であるため、交配型の因子構成における性因子と和合型因子の関係が明確にされていない場合が多く、中には和合型

のちがい性をのちがいとして記載している例もみられる。

これに対し、HANSEN 及び SNYDER^(10,11,24)及び EL-ANI⁽⁹⁾による *Hypomyces solani* f. *cucurbitae* のヘテロタリズム及び性の遺伝に関する研究では同菌の交配型の中に上述の諸菌にみられるようなちがった和合型をもつ雌雄同体のほか単性の交配型も明らかにされ、和合型因子と性因子とは各々独立に遺伝して同菌のヘテロタリズムの成立に関与していることが解明された。これらの結果から SNYDER 及び HANSEN⁽²⁴⁾はかかる2種のヘテロタリズムを和合型ヘテロタリズム (compatibility heterothallism) 及び性ヘテロタリズム (sex heterothallism) と呼んで区別している。同氏らの見解は ascomycetes におけるヘテロタリズムの概念を一段と明確にしたものといえよう。

筆者らが本論文で取扱った *Hypomyces solani* f. *mori* も MF+ と MF- を基本的な交配型とする点において、ヘテロタリックな ascomycetes の通性によく似ている。しかし自然界から分離した本菌の培養系統の中に、わずかではあるが単性の交配型が発見されたことは、上記の *H. solani* f. *cucurbitae* と同じく、本菌においても2種類のヘテロタリズムが相伴つて生起していることを示すものである。

H. solani f. *cucurbitae* と *H. solani* f. *mori* とは形態的には同一種であり、病原性のちがいによつて form が区別されている^(20,21)。これら両菌が上述の如く同一のヘテロタリズムの機構をもつとすれば、それら各々の交配型の相互関係は当然問題となるところである。結論的にいえばこれらの間の相互交配は成立しない。このことについては *H. solani* f. *radicicola* race 2^(20,21) 及び *F. solani* の他のメンバーも加えて、改めて報告するつもりである。

摘 要

クワを侵す *Hypomyces solani* f. *mori* のヘテロタリズム及びその交配型の因子構成を解明した。実験には、本邦の各地で採集したクワ芽枯病斑及びその上に形成された同菌の完全時代から分離した40の単胞子培養系統を供試した。

まずこれらの中から無作為的に少数の培養系統をえらび、混合培養、対峙培養及び授精法によつて相互交配し、子嚢殻形成を検討した。その結果、これらの培養系

統は2種の和合型 (+, -) に分けられ、更に6つの雌雄同体 (MF+3, MF-3) 及び2つの単性雄 (M+, M-) の存在が明らかにされた。次に MF+ と MF- の各2培養系統を標準とし、これらと相互交配することによつて残余の培養系統の交配型を解析した。これらの実験結果を総合して、供試した40培養系統は MF+ 16, MF- 16, M+ 3, M- 2 及びどの交配型とも反応しないもの3から成ることがわかつた。

以上の結果から、*Hypomyces solani* f. *mori* は一般に雌雄同体で和合型ヘテロタリズムを示すが、少数のものは単性であつて、部分的には性ヘテロタリズムも相伴つて生起していることが明らかである。

引用文献

- (1) AMES, L. M. : Mycol., 26, 392—414 (1934)
- (2) COLSON, B. : Ann. Bot., 48, 211—224 (1934)
- (3) DAVIDSON, R. W. : Mycol., 32, 644—645 (1940)
- (4) DIMOCK, A. W. : 同上., 29, 116—127 (1937)
- (5) DODGE, B. O. : J. Agric. Res., 34, 1019—1042 (1927)
- (6) ———— : Mycol., 20, 226—234 (1928)
- (7) DOWDING, E. S. : Ann. Bot., 45, 1—14 (1931)
- (8) DRAYTON, F. L. : Mycol., 26, 46—71 (1934)
- (9) EL-ANI, A. S. : Amer. J. Bot., 41, 110—113 (1954)
- (10) HANSEN, H. N. & SNYDER, W. C. : 同上., 30, 419—422 (1943)
- (11) ———— & ———— : Nat'l. Acad. Sci. Proc., 32, 272—273 (1946)
- (12) HEPTING, G. H., TOOLE, E. R. & BOYCE, Jr. J. S. : Phytopath., 42, 438—442 (1952)
- (13) KEITT, G. W. & PALMITER, D. H. : Amer. J. Bot., 25, 338—345 (1938)
- (14) LILLY, V. G. & BARNETT, H. L. : Physiology of the fungi, 1—464, (1951), 1st ed., McGRAW-HILL BOOK CO.
- (15) NELSON, R. R. : Phytopath., 47, 191—192 (1957)
- (16) ———— : 同上., 49, 159—160 (1959)
- (17) OLSON, E. O. : 同上., 39, 548—561 (1949)
- (18) 桜井善雄・松尾卓見 : 信大繊維報, 7, 18—24 (1957)
- (19) ————・小木曾章・松尾卓見 : 日蚕雑, 27,

- 147—148 (1958)
- (20) ———・松尾卓見：日植病報，24，26 (1959)
- (21) ———・———：同上，投稿中
- (22) SHAFER, T. & LIMING, O. N. : Phytopath., 40, 1035—1042 (1950)
- (23) SNYDER, W. C. & HANSEN, H. N. : Amer. J. Bot., 28, 738—742 (1941)
- (24) ——— & ——— : Phytopath., 44, 338—432 (1954)
- (25) SWINGLE, R. U. : 同上., 26, 925—927 (1936)
- (26) WHEELER, H. E. : 同上., 44, 342—345 (1954)
- (27) YARWOOD, C. E. : Science, 82, 417—418 (1935)

Summary

This paper deals with the heterothallism in *Hypomyces solani* f. *mori*, one of the causal fusaria of the "bud blight" of mulberry trees. 40 Strains, derived from various localities in Japan and started from single ascospore or conidium, were used in the experiment.

Firstly, the inter-fertility among 10 strains, which were chosen at random from 40 strains, were

examined by means of mixed and opposed cultures. By this experiment, 10 strains were divided into 2 groups (+ and -). Secondly, 8 strains of them were crossed reciprocally by spermatizing each of them with the conidia of the opposite strain. The result of this experiment demonstrated 6 hermaphrodites (3 MF+ and 3 MF-) and 2 unisexual males (M+ and M-). The mating types of all the other strains were analysed by crossing with MF+ and MF- strains, which were obtained in the above experiment. In the results, 40 strains examined proved to consist of 16 MF+, 16 MF-, 3 M+, 2 M- and 3 non-reactive strains.

From these facts, it is concluded that many strains of *Hypomyces solani* f. *mori* are hermaphroditic and show the compatibility heterothallism, but a few are unisexual and sex heterothallism may occur simultaneously.

(Laboratory of Phytopathology and Mycology, Faculty of Textile and Sericulture, Shinshu University)