

# 糞生菌のはなし

吹春 俊光・寶田 浩太郎

## 1 糞の登場

約4億年前頃の地球、陸にあがった植物と菌類はまず陸上に菌根共生の森をつくり、菌根のパージョンアップをはかりながら、しだいに地球上の陸地を支配する森をつくりあげた。森の中では、林冠から土壌中までの様々な生息域で植物・菌類・動物がさらに多様化を果たし、実にさまざまな生物が暮らす現在の森林の姿となった。菌類と植物の共生体として地球に登場した森林は、さらに地球上の陸域で暮らす陸棲の動物をはじめとする多様な生物群を生み出すことになったのである。

そんな森の中で暮らす動物は、森の中で排泄をおこない、そこで寿命をまっとうする。その結果、森の中には日常的に動物の糞や遺体がとり残されることになる。つまり、そこに菌類のあらたな生息場所がうまれることになったのである。そこに二つのグループの菌類が登場した。まず第一にアンモニア菌類<sup>1)</sup>とよばれる菌群で、動物の排泄物(や死体)が分解の過程ではなつ毒物のアンモニア、それが周囲の土壌に影響(空き地化する等)をあたえ、それを契機に発生する菌群である。そして第二に、有機物に満ちた魅力的な資源である糞そのものを有効利用しようと、細菌から担子菌類までの様々な微生物がその利用にのりだした。それが今回ご紹介する糞生菌である。

同じ動物関連物質の分解の過程で発生するアンモニア菌と糞生菌なのだが、アンモニア

菌は動物の死体や糞など動物関連物質が分解する過程で、その周囲の土壌表面に見られる菌群であり糞から直接発生することはない。しかし糞から直接発生するのが糞生菌である。

## 2 糞生菌とは

動物の糞の上には独特の菌類が見られることは古くから知られており、多くの菌学者の興味をひいてきた。このような菌の中には土壌など他の環境や他の基質(栄養源)の上でも生息が確認されているものもあるが、多くの菌はその生活環の大部分を動物の糞に依存している。これらの菌を糞生菌(類)(coprophilous fungi、fimicolous fungi、Dung fungi)とよぶ<sup>3-9)</sup>。糞の中には動物が消化・吸収できなかった有機物や窒素をはじめ多くのミネラル成分が含まれており、加えて消化管の粘膜や消化管の付属腺の分泌物など、豊富な物質が存在する。その資源をめぐり、細菌、変形菌類、線虫類、ダニなどの動物、そして菌類が、糞の分解という役割を担いながら共同生活を営むのである。糞は動物が生息する地球上のあらゆる環境と場所で普遍的にみられる資源であり、その多様な環境におかれた糞の上で、様々な糞生菌がそれぞれ独自の暮らしを展開している。

典型的な糞生菌の生活環は次のようなものである<sup>9)</sup>(図1)。糞上で成長した糞生菌は、周囲に胞子を分散させる。胞子が周囲の草上に付着し(図2)、草とともに胞子は再度草食

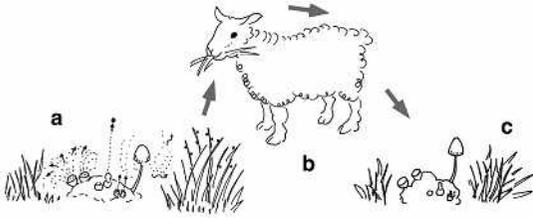


図1 糞生菌の生活

a: 糞の上には様々な糞生菌の子実体が生じ、それぞれ独特の方法で胞子を散布する。多くの胞子は表面に粘性があり周辺の草本類に付着し、動物に食べられるのを待つ。b: 動物に食べられた胞子は動物の消化管の中をとおり、消化管を通ることにより胞子の発芽は促進される。c: 多様な胞子を含んだ糞はふたたび地上に落とされ、その上で糞生菌が生育しきのこを作り、再度胞子散布をおこなうことになる。(Bell (1983)<sup>9)</sup> を改変)

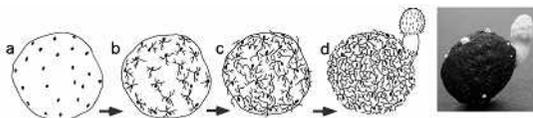


図3 糞生菌の成長

糞の表面や中には、すでに沢山の胞子が含まれており、糞が地上に排泄されたあと、胞子は発芽し、糞の限られた資源を効率よく利用する。a: 動物から排泄された時点で、すでに糞の内には既に胞子が存在。b. 胞子が発芽し一次菌糸が成長。c. 一次菌糸が互いに接合し二次菌糸となる。d: 二次菌糸が糞全体に増殖し担子菌の子実体原基が形成され子実体となる (Buller (1931)<sup>10)</sup>; Kendrick (2000)<sup>11)</sup> を改変)。

獣に食べられる。消化管内に取り込まれた糞生菌の胞子は、糞と共に環境中に放出され、そしてふたたび糞上で胞子から生活史をスタートし子実体を形成させる(図3)。多くの菌類では、動物の消化管内を通過することで、酵素などの作用により、多くの菌は胞子発芽が促進されることが知られている。最初から糞に胞子という散布体を含ませるのは、糞という資源を独占するための戦略だろう。消化管をとおることにより胞子発芽が促進される

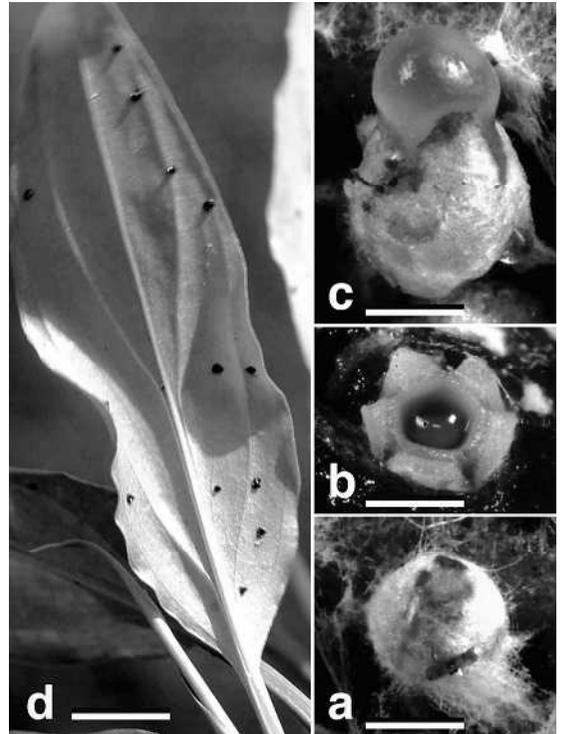


図2 タマハジキタケ属菌 (*Sphaerobolus* sp.) の胞子塊発射

タマハジキタケ *Sphaerobolus stellatus* は、糞上や堆肥の他、枯れ枝などの植物遺体上に発生し、直径1ミリ程度の子実体から数十センチから数メートルの高さに胞子塊(グレバ)を射出する。胞子塊は粘性をもち付近の植物の葉などに付着する。再度動物の消化管内に取り込まれ糞とともに排泄される。その胞子散布様式はふるくより菌学者の注目をあつめ、リンネ以前の菌学者 P.A.ミケリーによる著書「植物の新しい属 Nova Plantarum Genera」(1729年)にも詳しい図入で紹介されている。

a ~ c: 若い子実体(a)が成熟すると、丸い子実体頂部が裂開し、中に見える球状の胞子塊が(b)、層状となった外被内にある柵状組織の膨圧により発射され、胞子塊を包んでいた組織も外側に風船状に飛び出す。d: 発射された胞子塊は粘性があり周囲の植物の葉の表面に付着し草食動物に食べられるのを待つ。スケール: a - c: 1 mm, d: 2 cm。

のは、糞という特殊環境に適応した糞生菌が、糞という資源に出会ったときにのみ生活を開始するための創意工夫といえるだろう。そして糞上では、多様な菌が、接合菌類~子囊菌類~担子菌類と、ある程度秩序をもって遷移

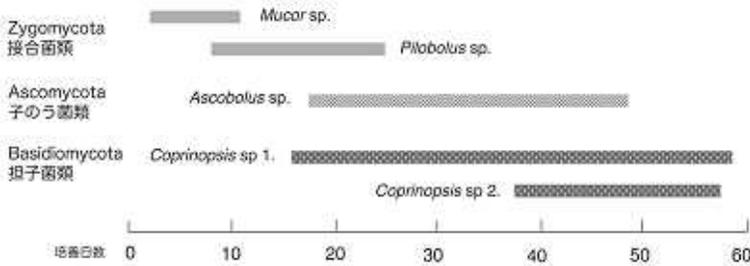


図4 糞生菌の遷移

糞上には様々な分類群の菌が順序よく発生する。各菌類が利用する糞の中の資源の遷移(糖など リグニンなど)が、発生する菌種の遷移に反映すると説明されている。しかし実際には遷移の初期から担子菌類ヒトヨタケ類などが見られる場合も多い。

表1 糞生菌類として知られる主な菌の分類学的位置

接合菌門	
ハエカビ目 Entomophthorales	
バシディオボルス科: バシディオボルス <i>Basidiobolus</i>	
キクセラ目 Kickxellales	
キクセラ科: プラシカビ <i>Coemansia</i>	
ケカビ目 Mucorales	
ケカビ科: マキエダケカビ <i>Helicostylum</i> , ヒゲカビ <i>Phycomyces</i>	
ミズタマカビ <i>Pilobolus</i> , エダカビ <i>Piptocephalis</i>	
子囊菌門	
ホネタケ目 Onygenales	
ギムノアスクス科: ギムノアスクス <i>Gymnoascus</i>	
アルトロデルマ科: アルトロデルマ <i>Arthroderma</i>	
フンタマカビ目 Sordariales	
ケダマカビ科: ケダマカビ <i>Chaetomium</i>	
コニオカエタ科: コニオカエタ <i>Coniochaeta</i>	
ラシオスファエア科: ボドスポラ <i>Podospora</i>	
フンタマカビ科: ボドソルダリア <i>Podosordaria</i> , ソルダリア <i>Sordaria</i>	
チャワワンタケ目 Pezizales	
アスコボルス科: スイライカビ <i>Ascobolus</i>	
アスコデスミス科: アスコデスミス <i>Ascodesmis</i> ,	
ヨードファナス <i>Iodophanus</i> , サッコボラス <i>Saccobolus</i>	
クロイボタケ目 Dothideales	
スポロルミア科: デリチア <i>Delitschia</i> , スポロルミエラ <i>Sporormiella</i>	
担子菌門	
ハラタケ目 Agaricales	
ハラタケ科: マグソヒトヨタケ <i>Coprinus</i>	
オキナタケ科: キオキナタケ <i>Bolbitis</i> , ヒカゲタケ <i>Panaeolus</i>	
ナヨタケ科: <i>Anellaria</i> ジンガサタケ, <i>Coprinellus</i> , <i>Coprinopsis</i> , <i>Parasola</i>	
モエギタケ科: キバフンタケ <i>Stropharia</i>	
ニセショウロ目 Sclerodermatales	
タマハジキタケ科: タマハジキタケ <i>Sphaerobolus</i>	

参考: 宇田川・古谷 (1979)<sup>25)</sup>, Krug, Benny et al. (2004)<sup>6)</sup>

的に発生する<sup>4-9, 12)</sup>(図4、表1)。この遷移現象は、遊離の糖類を利用する菌類から、しだいにセルロースのような難分解性の基質を利用できる菌類へと遷移するのだと、栄養要求の面から説明されることもあるが、実態はそれほど単純ではなく、たとえば菌種間での捕食や寄生の関係、抗生物質による攻防などが知られており、実態はかなりややこしい事情があるらしい<sup>5)</sup>。

糞を排泄する動物により糞生菌相は異なるのだが、草食獣の糞生菌相はある程度似通っており、また多様性も高いことが知られている。このことは前述の動物の餌となる草の上に孢子を飛散・附着させる糞生菌の生活様式と深い関係があるだろう。糞生菌は温血動物と共に進化したとも考えられており<sup>4)</sup>、たしかにウマ、シカ、ウサギなど草食獣の糞には多様な糞生菌が見られ、次いで鳥の糞からも様々な菌が分離されている<sup>13)</sup>。しかしながら両生類(アズマヒキガエル)、昆虫(カブトムシ、クワガタ、イラガなど)など、多様な動物の糞からも糞生菌は発生するという<sup>14)</sup>。

糞は豊富な栄養資源である一方、糞生菌にとっては、いつかは沈没する小さな「島」のようなものでもある<sup>15)</sup>。その島から、いかに効率よく孢子を飛散・脱出させ、繁殖を成功させるか、その工夫の数々は、糞という環境への「適応度」と考えられるだろう。そして案の定、それぞれの糞生菌は、たいへん興味深い独特の孢子散布様式をもっている<sup>16-19)</sup>

(図2)。また、糞という非常に小型の限られた資源を効率よく利用するため、糞生菌は様々な工夫をおこなっている<sup>4, 15)</sup>。糞上に多くの菌種が存在するほど糞はゆるやかに分解し<sup>20, 21)</sup>、多様な菌がひとつの糞上でうまく生育・孢子形成をおこなう現象や、成長の遅い菌が抗菌物質を生産し他の菌の成長を調整する現象なども知られてる<sup>4, 5, 22)</sup>。糞上の菌は、限られた資源を有効に活用し、「沈みゆく島」

から孢子という散布体を無事脱出させるための様々な工夫をこらしているのである。ミクロコスモスとしての糞は菌類生態学の魅力的な材料であり、糞生菌の観察は菌類生態学の良い入門教材であるとも言われる所以である<sup>2)</sup>。

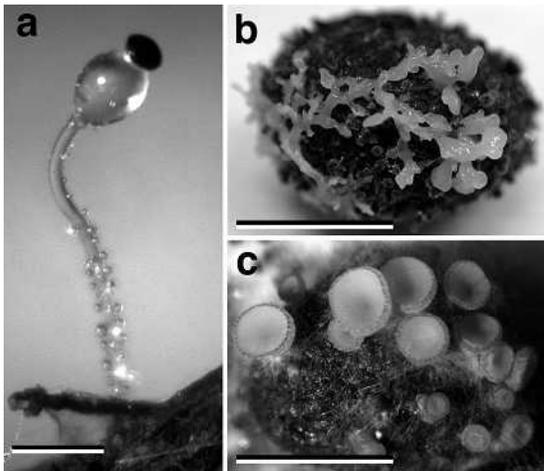


図5 糞生菌のいろいろ

a: ミズタマカビ属菌 (*Pilobolus* sp.)。代表的な糞生菌で、頭部には黒い扁平の孢子囊、その下に膨らんだ透明の孢子囊下囊、その下の孢子囊柄表面には水滴が見られ、孢子囊を光の方向に向けて射出する(長野県茅野市で採集されたウマの糞)。b: 糞上にあらわれた変形菌類の変形体(東京都八王子市で採集されたノウサギの糞)。c: 糞上に発生した子囊菌チャワンタケ目菌 (*Pseudombrophila* sp.)の子実体(千葉市動物公園で採集されたノウサギの糞)。スケール: a: 1 mm, b, c: 5 mm。

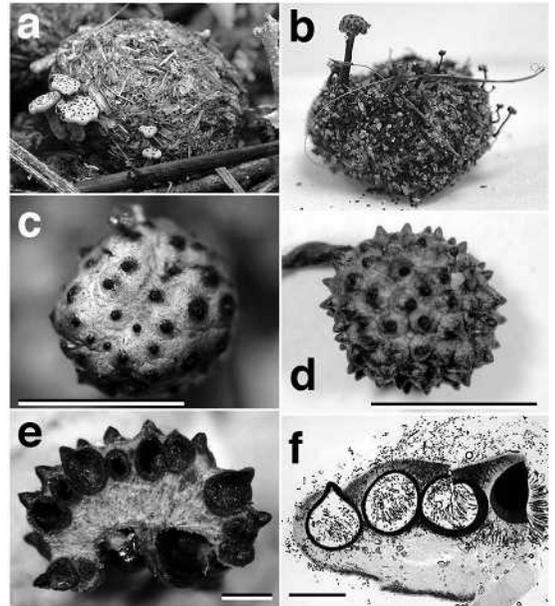


図6 糞生子囊菌ハチスタケ

ハチスタケ *Podosordaria jugoyasan* (Hara) Furuya et Udagawa はウサギの糞上に見られる稀菌として大正時代に原撰祐に発見され、戦後ウサギノミカキタケ *Poronia leporina* として発表されたが<sup>37)</sup>、冬虫夏草にも同様の和名があり、また新種であることが判明し、ハチスタケ *Poronia jugoyasan* Hara として記載され<sup>38)</sup>、Furuya & Udagawa (1976)<sup>44)</sup>により現在の属とされた。「はちす」はハスの古名であり、子座(stroma)に子囊殻が埋没する様がハスの実がハスの花托に埋もれている様に似ていることに由来する。また種小名について、原記載に「ウサギと月の昔話から取った」とあり、満月を意味する「十五夜」に愛称をつけたもの。写真撮影者の浅井郁夫氏によれば、従来希菌とされてきたが、晩秋～冬の時期に海岸のノウサギの糞上に頻度高くみられる普通種であるという。a, b: 子実体。c, d: 子座。e, f: 子座断面。場所と採集日: a: 茨城県、11月13日、b, c: 千葉県、10月30日、d, e: 千葉県、1月5日、f: 茨城県、12月29日。スケール: c, d: 1 cm, e, f: 2 mm。写真は全て浅井郁夫氏撮影。発生は全てノウサギの糞上。

### 3 糞生菌の種類と日本における研究

糞生菌の研究は300年程前から欧米を中心に進められ、いまだに新しい種類の菌類が続々と発見されている。前世紀末に出版された菌学書 *Sylloge Fungorum* には糞生菌として187属757種が記録されており<sup>23)</sup>、現在では変形菌門から5目8科22属(図5 b)、接合菌門から7目10科52属(図5 a)、子囊菌門(図5 c、6)から13目36科136属、担子菌門から6目14科27属(図7、8)の糞生菌が知られている<sup>6)</sup>。特に代表的な分類群を表1にあげたが<sup>25)</sup>、これはほんの一部である。糞生菌の多様な分類群や研究史については文献<sup>6-9、24-27)</sup>を参照してほしい。

日本における糞生菌の研究は戦後にはじまる。接合菌類<sup>28、29)</sup>、子囊菌類に属する糞生酵母菌類<sup>30、31)</sup>、子囊菌類チャワソウタケ目<sup>32-36)</sup>やクロサイワイタケ目<sup>37、38)</sup>(図6)、不完全菌

類<sup>39)</sup>にそれぞれ属する糞生菌が報告されてきた。しかし本分野における宇田川俊一博士菌類<sup>39)</sup>にそれぞれ属する糞生菌が報告されてと古谷航平博士の日本産糞生子囊菌類相の解明に関する貢献は非常に大きいものがある<sup>40-47)</sup>。しかし、依然として日本における糞生菌研究は、欧米に比べ遅れており、特に多くの種類が報告されている糞生子囊菌類に比べ、糞生担子菌類の情報は少ないようである。例えば、今関・本郷(1987)<sup>48)</sup>が図示した担子菌ハラタケ目491種のうち、糞生の表示があるものは15種だけである。実験室内の糞の培養(図9、10)に基づく糞生担子菌類相の研究も、日本でほとんどおこなわれておらず、多くの知見は野外での発生情報(図8)に基づくものである。ここでは、目立つ大型の子実体をつくる菌でありながら、意外と知見の少ない糞生担子菌類について、すこし詳しく紹介する。

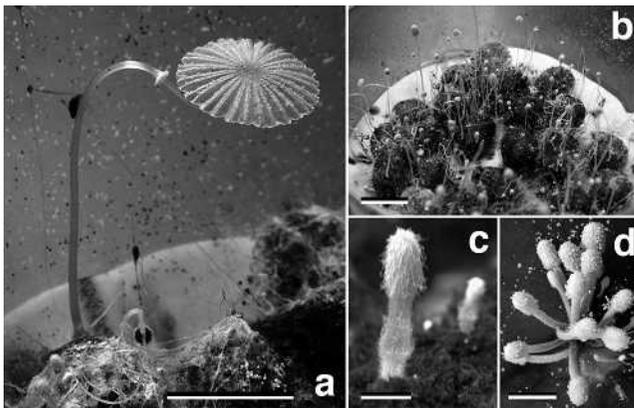


図7 担子菌類ヒトヨタケ類の糞生菌

ヒトヨタケ類は担子菌類の中で最も主要な糞生菌。a: ツバヒナヒトヨタケ *Coprinus ephemeroideus* は柄の途中にツバをもち幼菌は淡橙色の美しい担子菌で比較的広汎な草食獣の糞から発生し培養も容易。b: ヒトヨタケ類の未知種が大量に糞上に発生している様子。c、d: シラゲウシグソヒトヨタケ *Coprinopsis candidolanata* (c、糞上)と *Coprinopsis stercorea* トフンヒトヨタケ(d、培養子実体)は2005年に日本新産として報告された<sup>50)</sup>。大型の子実体をつくる担子菌類でも糞生菌からは未調査の種類が数多く発生する。全て八ヶ岳のニホンカモシカの糞上。スケール: a、b: 10 mm、c: 1 mm、d: 5 mm。



図8 ヒカゲタケ属 *Panaeolus* sp. (担子菌門、ハラタケ目)の糞生菌

シカ類などの糞は野外で大量にみられ、ときに大型の担子菌類の子実体もみられる。長野県茅野市、2004年10月13日。ニホンカモシカの糞上。

#### 4 糞生担子菌ヒトヨタケ類

ヒトヨタケ類(ハラタケ科の *Coprinus*、ナヨタケ科の *Coprinellus*、*Coprinopsis*、*Parasola*)をはじめとして、オキナタケ科(キオキナタケ *Bolbitius variicolor* など)や、モエギタケ科(トフンタケ *Psilocybe coprophila* など)に糞生菌がみられる(表1)。催幻覚成分シロシンやシロシピンを含有し、現在麻薬原料植物に指定されているワライタケ *Panaeolus papilionaceus*(オキナタケ科)やトフンタケなども糞生菌として知られている。ヒトヨタケ属 *Coprinus* の名はギリシャ語の「Kopros = 糞」に由来し、ヒトヨタケ類には糞生の生態をもつものが多くみられる。たとえば欧州産ヒトヨタケ類125種のうち40種が糞生であるといわれ<sup>49)</sup>、日本産の場合約40種のうち8種が糞生菌である<sup>48、50)</sup>。馬糞上に発生するマグソヒトヨタケ *Coprinus sterquilinus* や、牛糞上に発生するウシグソヒトヨタケ *Coprinopsis cinerea* など野外でよく見られるものもあるが、湿室分離法(図9、10)をおこなうと、未知種を含む多くの小型のヒトヨタケ類を観察することができる(図7)。ヒトヨタケ類の正確な同定・記載のためには、幼菌時の傘の被膜等の形態情報が必須であり、そのためには分離培養し培養子実体から形態の記載をおこなったほうがよいのだが、糞生菌の多くは通常的人工培地では担孢子発芽や子実体形成をおこなわないものも多いようです。そのため、まだ記載がとれていない未知の糞生ヒトヨタケ類もかなり多いと考えられている。

#### 5 糞生菌の観察・培養

糞生菌は比較的容易に発生させることができる。野外で採集した糞は、蒸れないよう紙袋などで持ち帰る。直ちに観察を開始しない場合には、室温・日陰にて十分に乾燥させ、通気のよい室内の暗所に保存する。数年間室温で保存したものでも糞生菌は発生するが、

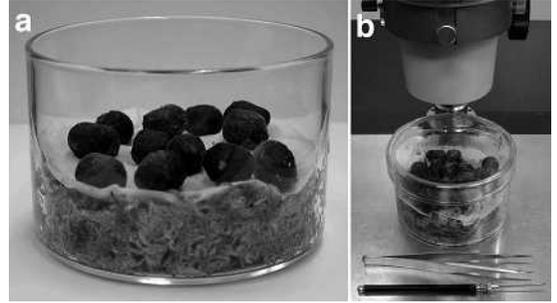


図9 湿室分離法と観察

a: 腰高シャーレにミズゴケを敷き、ろ紙を置き、十分量の水を入れオートクレーブ滅菌し湿室とする。ろ紙の上に糞を重ねるように糞を並べ、光のあたる窓辺などに置き観察する(直射日光はさける)。b: 発生してくる菌は、柄付針やピンセットを用いて実体顕微鏡下で菌を取り出し、顕微鏡観察や分離をおこなう。

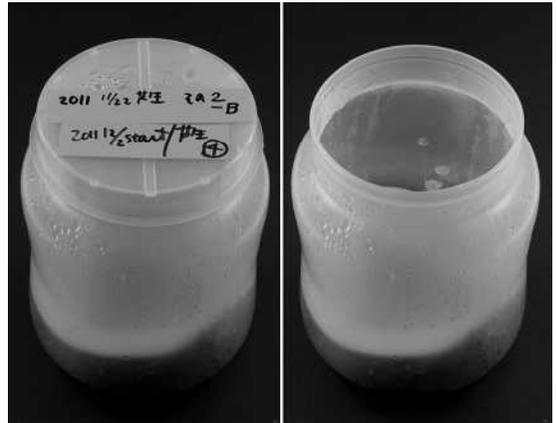


図10 きのか栽培瓶を利用した湿室培養

広口の栽培瓶にミズゴケと濾紙をひいて、十分量の水をいれてオートクレーブ滅菌して安価な湿室をつくることもできる。

変形菌類・接合菌類などは見られなくなり、担子菌類などの発生も少なくなるようである。

糞生菌の観察と分離は、湿室分離法<sup>3、8、51、52)</sup>(図9)が適している。たとえば腰高シャーレを用いた湿室の中に、適量の水ゴケを詰め、その上に炉紙を1枚置き、水を加え、全体をオートクレーブ滅菌したものをを用いる。腰高シャーレは高価であるため、オートクレーブ可能で安価な、広口のきのか栽培瓶も利

用できる(図10)。大型のペットボトルを切って用いる方法もある<sup>27)</sup>。

乾燥した状態の糞は数分間、または数時間滅菌水中に浸潤し、水分を十分に含ませる。水分を含ませた糞試料を、炉紙上に重ならないよう数個をまとめて並べ蓋をする。糞の培養温度は室温で十分であるが、培養温度・期間によって、発生する菌の種類が変わること<sup>53)</sup>、遷移開始時期や発生期間がかわること(図10)<sup>50)</sup>などが知られている。光の条件は必須だが、直射日光は避けなければならない。注意しないといけないのは、糞には菌ばかりでなく、ダニなどのいろいろな動物も生息しているため、いろいろな培養をおこなっているインキュベータを共用しないほうが安全である。

糞生菌の発生は、室温に置くと開始数日後から約2ヶ月継続する。糞上に発生する糞生菌は、必要に応じて分離培養し分類的な調査をおこなう。糞上には同所的に多数の菌が存在するため、単離作業は意外に難しく分離には細心の注意と技術が必要である。また、分離した糞生菌の培地上での培養は、容易な菌種もあるが、通常の培地で子実体を形成しないものも多い。また担子胞子や子嚢胞子の発芽が容易でない種も多く、胞子から分離する場合、フェノール、フェノール化合物、酢酸ソーダ等で胞子表面を化学処理し胞子の発芽を促進させることもある<sup>3, 24, 25)</sup>。

人為的に飼育され飼料で飼育される家畜や動物園の糞(ウマ、ウシ、ヒツジ、ヤギ、ウサギ等)にも糞生菌は発生するが種類は平凡

で、珍奇な菌類の発生はあまり期待できない。糞生菌の生活環(図1)を考えると、当然ながら野外で多様な食料を得ている野生動物の糞の方が多様で新規の菌が期待できる。野生のニホンジカやカモシカ、ノウサギ等の糞は、大量に採集することができ、不潔感が少なく、扱いやすく、室内に容易に持ち帰ることができ、菌も発生させやすいという利点がある。野外でも大量に排泄された場所であれば大型の担子菌類が見られるが(図8)観察できる季節が限定される。ホンドタヌキは「タヌキの溜め糞」といわれるように、野外の特定の

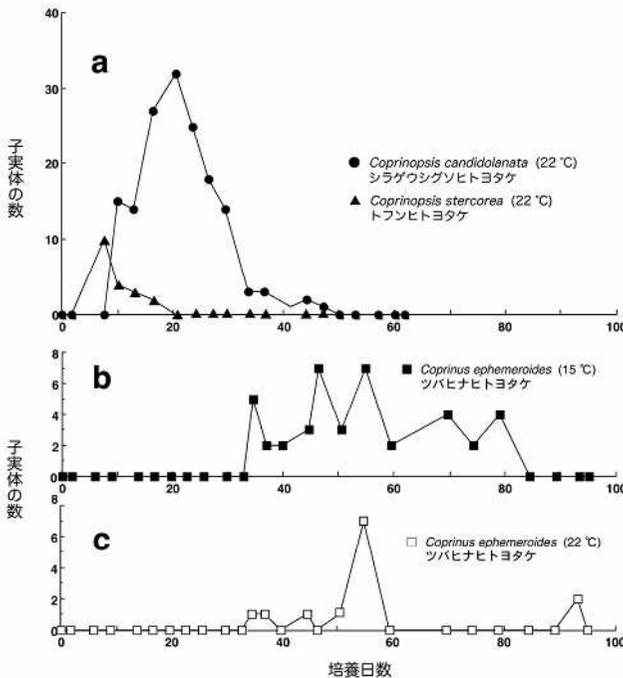


図11 糞生担子菌ヒトヨタケ類の発生時期や種類と培養温度<sup>50)</sup>

糞を約10個入れ培養した結果。a: 2種のヒトヨタケ類が同じ糞上に時期をずらしで発生。b, c: 糞の種類や培養温度が異なると発生消長も変化(a, b: 八ヶ岳で採集したニホンカモシカの糞, c: 千葉県で採集したニホンジカの糞)。

場所に排泄するので、運良く溜め糞場を発見できればよい観察場所となる。ときに糞の周囲の土壌から、糞から直接発生しないアンモニア菌類<sup>1, 2)</sup>がみられることもあるが、冒頭にのべたように、これは糞生菌ではない。

発生の具合をまず観察するためには、身近な馬の厩舎などから手に入る馬糞などを利用するのもよい。牛糞は水分が多く通気性が悪くやや扱いにくい。それ以外の、クマ、イタチ、テン、ネズミ類、ニホンキジ、カブトムシ、クワガタ類、イラガ類など多様な糞からも興味深い糞生菌を観察することができるという<sup>14)</sup>。さらに詳しい糞生菌の分離・培養法に関しては様々な文献<sup>8, 24, 25, 27, 51, 52, 54, 55)</sup>を参照してほしい。

糞生の菌類は、依然として未知種も多く、接合菌類や子囊菌類など、糞に生じるどれかの分類群に明るい人が身近にいれば、比較的短期の研究で未知の菌種が容易に得られる材料である。特異な生活をしているため未知の代謝産物なども期待できる、いろいろな意味で期待できる有望な菌群と考えられる。

本稿は、著者の一人である東邦大学理学部生物の竇田浩太郎氏（現在、東京農業大学第一高等学校勤務）が、千葉県立中央博物館で実施した卒業研究「日本産糞生菌の生態と分類」（2005）が元になったものである。また、「微生物生態学への招待」（二井一禎編、京都大学出版会、2012年3月）の第5章の原稿に文献を加え改稿したものである。

#### 引用文献

- (1) 相良直彦 (1989) 『きのこ動物』築地書館, 東京.
- (2) 吹春俊光 (2009) 『きのこの下には死体が眠る』技術評論社, 東京.
- (3) 古谷航平 (2008) 「3.5 糞生菌類の世界: その巧みな生活」『国立科学博物館叢書9 菌類のふしぎ 形とはたらきの驚異の多

様性』(国立科学博物館編) pp.135-140 東海大学出版, 東京.

- (4) Webster, J. (1970) Presidential Address, coprophilous fungi. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, **54**: 161-180.
- (5) Dix, N. J. and Webster, J. (1995) *Fungal Ecology*. Chapman & Hall, London, UK.
- (6) Krug, J.C. and Benny, G.L. et al. (2004) Coprophilous fungi. pp. 467-499. In Mueller, G. M., Bills, G. F. and Foster, M. S. (eds.), *Biodiversity of Fungi*, Elsevier Academic Press, Burlington, USA.
- (7) 宇田川俊一 (1978a) 「糞生菌類」『菌類図鑑 (上)』(宇田川俊一他編) pp.63-69 講談社サイエンティフィク, 東京.
- (8) Furuya, K. (1990) Coprophilous fungi as microbial resources. 『三共研究所年報』, **42**: 1-31.
- (9) Bell, A. (1983) *Dung fungi an illustrated guide to Coprophilous fungi in New Zealand*, Victoria Univ. Press, Wellington, NZ.
- (10) Buller, A.H.R. (1931) *Researches on Fungi 4*. Longmans Green and Co., London, UK.
- (11) Kendrick, B. (2000) *The Fifth Kingdom* (3rd edn). Focus Publishing, Newburyport, USA.
- (12) Richardson, M.J. (2002) The coprophilous succession. pp. 101-111. In Hyde, K.D. and Gareth Jones, E.B. (eds.) *Fungal Diversity vol. 10 Fungal succession*, Fungal Diversity Press, Yunnan, P.R.China.
- (13) Richardson, M.J. (2001) Diversity and occurrence of coprophilous fungi. *Mycol. Res.*, **105**: 387-402.
- (14) 横山元 (2007) 糞生菌.  
<http://tititake.sakura.ne.jp/gen3/co>

- pro.htm
- (15) Wicklow, D.T. (1992) The coprophilous fungal community: an experimental system. pp. 715-728. In Carroll, G.C. and Wicklow, D.T. (eds.) *The Fungal Community* (2nd ed.). Marcel Dekker, Inc., New York, USA.
- (16) Buller, A.H.R. (1933) *Researches on Fungi 5*. Longmans Green and Co., London, UK.
- (17) Buller, A.H.R. (1934) *Researches on Fungi 6*. Longmans Green and Co., London, UK.
- (18) Ingold, C.T. (1971) *Fungal spores their liberation and dispersal*, Oxford Univ. Press, London, UK.
- (19) Ingold, C.T. (1972) Presidential address Spaerobolus: The story of a fungus. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, **58**: 179-195.
- (20) Wicklow, D.T. and Yocom, D.H. (1981) Fungal species number and decomposition of rabbit faeces. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **76**: 29-32.
- (21) Wicklow, D.T. (1981) The coprophilous fungal community: mycological system for examining ecological ideas. pp. 47-76. In Wicklow, D.T. and Carroll, G.C. (eds.) *The Fungal Community*. Marcel Dekker, Inc., New York, USA.
- (22) Harper, J.E. and Webster, J. (1964) An experimental analysis of the coprophilous fungus succession. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, **47**: 511-530.
- (23) Furuya, K., Udagawa, S. (1972a) Coprophilous Pyrenomycetes from Japan I. *J. Gen. Appl. Microbiol.* **18**: 433-454.
- (24) 古谷航平 (1986) 「糞生菌類」『微生物の分離法』(山里一英編) pp. 238-246 R&D プランニング, 東京.
- (25) 宇田川俊一・古谷航平 (1979) 「糞生菌類の世界 動物の糞に生える菌類」『遺伝』, **33** (10): 76-83.
- (26) Bell, A. (2001) *An illustrated guide to the coprophilous Ascomycetes of Australia*, CBS, Utrecht, The Netherlands.
- (27) Doveri, F. (2004) *Fungi fimicoli Italici*, A.M.B., Trento, Italy.
- (28) Indoh, H. (1962) Notes on Japanese Mucorales 1. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **3**: 24-28.
- (29) Indoh, H. (1965) Notes on Japanese Mucorales 2. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **5**: 60-64.
- (30) Soneda, M. (1959) Studies on animal-dung inhabiting yeast. *Nagaoa*, **7**: 1-24.
- (31) Soneda, M. (1962) An additional paper on animal-dung inhabiting yeasts and on the symbiosis with an amoeba. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **3**: 36-42.
- (32) Otani, Y. and Kanzawa S. (1970a) Notes on coprophilous Discomycetes in Japan I. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **10**: 117-126.
- (33) Otani, Y. and Kanzawa S. (1970b) Notes on coprophilous Discomycetes in Japan II. *Trans. Mycol. Soc. Jpan*, **11**: 43-48.
- (34) Otani, Y. (1973) Notes on coprophilous Discomycetes in Japan. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **14**: 31-40.
- (35) Minoura, K., Yamada, K. (1976) Note on coprophilous Discomycetes in Japan (1). *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **17**: 321-326.
- (36) Minoura, K., Matsumura, E. and Morinaga, T. (1978) Note on coprophilous Discomycetes in Japan (II). *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **19**:

- 355-361.
- (37) 原撰祐 (1959) ウサギの糞に生える菌 2 種. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **2** (1): 12.
- (38) 原撰祐 (1960) 菌類雑録. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **2** (4): 15-16.
- (39) Tubaki, K. (1954) Studies on the Japanese Hyphomycetes I. Coprophilous group. *Nagaoa*, **4**: 1-20.
- (40) Udagawa, S., Furuya, K (1972) Coprophilous Ascomycetes from Japan X. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **13**, 49-56
- (41) Furuya, K., Udagawa, S. (1972b) Coprophilous Pyrenomycetes from Japan II. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, **18**, 455-467
- (42) Furuya, K., Udagawa, S. (1973) Coprophilous Pyrenomycetes from Japan III. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **14**, 7-30
- (43) Udagawa, S., Furuya, K (1974) Coprophilous Ascomycetes from Japan XIII. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **15**, 206-214
- (44) Furuya, K., Udagawa, S. (1976) Coprophilous Pyrenomycetes from Japan IV. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **17**, 248-261
- (45) Udagawa, S., Furuya, K (1977) Coprophilous Ascomycetes from Japan XV. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **18**, 302-311
- (46) Udagawa, S., Muroi, T. (1979) Coprophilous Pyrenomycetes from Japan V. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **20**, 453-468
- (47) Udagawa, S., Muroi, T. (1981) Coprophilous Ascomycetes from Japan XVI. *Trans. Mycol. Soc. Japan*, **22**, 11-26
- (48) 今関六也・本郷次雄 (1987) 『原色日本新菌類図鑑 (I)』 保育社, 大阪.
- (49) Uijé C.B. (2005) 1. *Coprinus*. pp. 22-109. In Noordeloos, M.E., Kuyper, TH.W. and Vellinga, E.C. (eds.) *Flora Agaricina Neerlandica 6*, CRC Press, Boc Raton, USA.
- (50) Fukiharu, T., Takarada, K., Hosoya, T. and Kinjho, N. (2005) Three *Coprinus* species occurred on the animal dung collected at Yatsugatake range, central Honshu, Japan. *Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo, Ser. B*, **31**: 117-126
- (51) 宇田川俊一 (1978b) 「E. 糞生菌類の採集・分離・観察」『菌類図鑑 (下)』 (宇田川俊一他編) pp.1211-1213 講談社サイエンティフィク, 東京.
- (52) 森永力 (1983) 「3.5 糞生菌類」『菌類研究法』 (青島清雄・椿啓介他編) pp. 135-138 共立出版, 東京.
- (53) Wicklow, D.T. and Moore, V. (1974) Effect of incubation temperature on the Coprophilous fungal succession. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **62**: 411-415.
- (54) 古谷航平 (1984) 『R & D Report 46 微生物の探索・分離・育種』シーエムシー出版, 東京.
- (55) 古谷航平・内藤敦他 (1979) 「土壌子の菌類の選択的分離法から見た土壌菌と糞生菌の関係」『土と微生物 (土壌微生物研究会編)』, 21: 1-9.