

| | |
|-------------|---|
| 氏名 | 田 留 健 介 |
| 学位（専攻分野の名称） | 博 士（農学） |
| 学位記番号 | 乙 第 957 号 |
| 学位授与の日付 | 令和 4 年 4 月 20 日 |
| 学位論文題目 | Taxonomic studies of lichenicolous fungi in Japan |
| 論文審査委員 | 主査 教 授・博士（農学） 入 江 憲 治 教 授・博士（学術） 本 橋 慶 一 教 授・博士（農学） 高 根 務 教 授・博士（農学） 木 村 李 花 子 |

論文内容の要旨

1 章 日本産地衣生菌の分類学的研究の課題

地衣類は菌類と藻類の共生生物であり、世界で約 30000 種、日本で約 1600 種が確認されている。地衣生菌は、地衣類をおもな宿主とし、内生または寄生する菌群である。そのうち、寄生性のあるものは世界で約 2000 種が確認されており、日本からは約 150 種が報告されている。しかし、地衣生菌が重点的に研究されている海外諸国の報告と比較すると、地衣類の種数（宿主の種数）から見積もられる日本の地衣生菌の種数は 400 種近くと考えられ、国内の地衣生菌相は 40%程度しか分かっていないとされている。さらに、日本産既知種の多くは、海外の研究者によって明らかにされ、報告されたものである。したがって、国内の地衣生菌の生態および実態はほぼ不明確である。一方で、近年、地衣類や地衣生菌の応用面の研究から、抗菌作用のある有用な代謝産物が産出されることが報告されている。このことから、地衣生菌相の解明は新たな生物資源の開発につながると期待される。

しかしながら、応用研究の障壁となるのが種同定のための情報の少なさである。そこで本研究では、応用研究の基盤として、地衣生菌の野外・標本調査を実施し、日本産地衣生菌の形態的・解剖学的特徴を網羅的にまとめることを目的とした。

2 章 アカサビゴケ属, *Rusavskia* 属およびニクイボゴケ属の標本調査

日本産地衣生菌相解明の一環として、本研究では標本調査から着手した。調査は国立科学博物館に収蔵されている地衣類のアカサビゴケ属 *Xanthoria* と *Rusavskia* 属の標本 42 点、ニクイボゴケ属 *Ochrolechia* 標本 729 点を対象に行った。これら 3 属は、多様な地衣生菌の宿主として報告されている。はじめに、対象標本は実体顕微鏡で観察し、地衣生菌の有無を確認した。その後、確認された地衣生菌の切片によるプレパラート標本を作製し、微分干渉顕微鏡を用いて詳細構造を精査した。さらに作製した標本に、水酸化カリウム (K), ヨウ素・

ヨウ化カリウム液 (I) を加え、化学反応を観察することで、種の同定を試みた。また、観察された地衣生菌と同一種が、海外産のエキシカータ標本として国立科学博物館に収蔵されていた場合、両者の形態的比較を行った。

その結果、北海道で採集されたオオロウソクゴケモドキ (*Rusavskia elegans*) の標本から、日本新産種となる *Arthonia molendoi* が確認された。本標本上の *A. molendoi* の特徴は以下の通りである。黒色の子嚢果、大きさは 0.1–0.15 mm。子実層表面は褐色で K–, 子実下層まで薄茶色で I+ 赤色, K/I+ 青色。子嚢層を構成する菌糸は分枝し脈状。子嚢中の胞子は 8 個。子嚢胞子は 2 室、透明で、大きさ(9.7–)9.9–11.1(–12.0) × (3.6–)4.0–4.6(–5.0) μm であった。

ホシゴケ属 *Arthonia* は地衣類として生育する種と、寄生性のある地衣生菌として生育する種の 2 タイプが知られているが、後者の生活環を持つ日本産種は本種で 5 種となった。既知種との区別点は以下の通りである。本種と *A. almquistii* は子嚢果の色（後者はオリーブ色～褐色）が異なり、*A. almquistii* は、クボミゴケモドキ属 *Amygdalaria*, ケルベリエラ属 *Koerberiella*, ヘリトリゴケ属 *Porpidia*, およびバラゴケ属 *Trapelia* に寄生する。本種の子嚢胞子は、2 室であるのに対し、*A. graphidicola* は 3–4 室であり、熟すと褐色を帯びる点で区別され、モジゴケ *Graphis scripta* に寄生する。また、本種の子嚢層は褐色を帯びるが、*A. biatoricola* は透明であり、ツブミイボゴケ属 *Biatora* を宿主としている。本種の子嚢果は K に対して反応しないが、*A. lopingensis* は、K+ 紫色と変色する点が異なり、暖地性のモジゴケ類に寄生することが知られている。

ニクイボゴケ属標本では、79 点で地衣生菌の寄生を確認し、これまでに 8 種を認めた。これらのうち、日本既知種である *Lichenodiplis lecanorae*, *Muellerella lichenicola* および *Sphinctrina tubaeformis* は、ニクイボゴケ属や近縁の属を含む様々な固着地衣類に寄生することが海外でも知られている。*Lichenodiplis anomala*, *L. ochrolechia*, *Sagediopsis campsteriana*, *Sclerococcum* cf. *pertusariicola*, *S. glaucomarioides* は日本新産種であった。国立科学博物館に収蔵されているニクイボゴケ属のすべての標本に対する地衣生菌の寄生率は 11% であった。海外からの報告によると、ニクイボゴケ属からは 28 種の地衣生菌が記録されているため、8 種という結果はかなり少ない。これは、日本の地衣類研究者の採集方法に関係していると考えられる。一般に、研究者が採集する場合、それぞれの種の特徴をよく表している個体を採集する。したがって、奇形しているものや変色した個体は採集しない。一方で、地衣生菌が寄生すると多少なりとも宿主個体に変化がおきるため、自然のうちに研究者が非寄生個体を選択して採集していたと考えられる。この結果から、野外調査による地衣生菌の探索の必要性が示唆された。

3章 山地帯～亜高山帯における野外調査

国内の地衣生菌相の解明に向けての野外調査として、2016年12月～2019年9月にかけて東日本の山地帯～亜高山帯で調査を行った。これは、高標高域の方が地衣生菌の種数が多いという海外の報告があるためである。調査対象地は雌阿寒岳（北海道 1499m）、赤岳（長野県 2899m）、北横岳（長野県 2480m）、妙法ヶ岳（埼玉県 1329m）である。

採集された地衣生菌標本は2章と同じ手順で種同定を行い、国外の分布も調べた。その結果、日本新産 8 種 *Abrothallus parmeliarum*, *Arthonia digitatae*, *Illosporium carneum*, *Lichenopuccinia poeltii*, *Ovicuculispora parmeliae*, *Reconditella physconiarum*, *Stigmidium subcladoniicola*, *Vouauxiella lichenicola*, 既知種 1 種 *Pyrenidium actinellum* を確認し、新種 1 種 *Pronectria japonica* を記載した。

Abrothallus parmeliarum は、子器が黒色で球形、未熟な時は緑色がかかったプルイナで覆われている。子囊上層は褐色～オリーブがかかった褐色、子囊層の上部は緑色、下部は透明、子囊下層は褐色～赤みがかかった褐色、子囊は棍棒状である。子嚢胞子は 2 室で表面にいぼがあり、褐色、大きさは(11.9-)12.4-14.2(-15.4) × (4.5-)4.9-6.2(-7.1) μm である。世界的には広くカラクサゴケ属 *Parmelia* を中心とした様々な葉状地衣に寄生することが知られており、日本産のものは、*Parmelia* cf. *adaugescens* に寄生していた。*Arthonia digitatae* は、子器は黒色で球状である。子囊上層は褐色～緑がかかった褐色、子囊層は透明、子囊層を構成する側糸は分枝し、部分的に結合する。側糸の上部はわずかにふくらみ、褐色をしている。側糸は非常に細く、幅(1.0-)1.2-1.8(-2.0) μm である。子囊はふくらんだ棍棒状で、K/I 反応は *Arthonia* タイプの青色になる。子嚢胞子は 2 室で透明、表面にいぼはなく、大きさは(8.5-)9.8-11.4(-11.9) × 3.9-4.9(-5.5) μm である。世界的にはハナゴケ属 *Cladonia* に寄生することが知られており、日本産のものは、ウロコハナゴケ *Cladonia squamosa* に寄生していた。*Illosporium carneum* は、宿主の地衣体表面にピンク色～オレンジ色の分生子座を形成し、形態は不定形。分生子柄や分生子形成細胞も不定形であり、分生子は球形～楕円形、大きさは(4.7-)5.3-6.7(-7.7) × (4.7-)4.3-6.1(-7.0) μm。本種は、世界的に広く分布しており、ツメゴケ属 *Peltigera* の上で見られる。日本産のものはフイリツメゴケ *Peltigera didactyla* に寄生していた。*Lichenopuccinia poeltii* は、宿主の地衣体表面に黒色の分生子座をつくる。分生子柄は分生子座の側面につくられ、透明である。分生子は、棍棒状で 3～4 室に分かれており、透明で、大きさは(18.1-)19.5-24.3(-29.3) × (5.4-)7.2-8.8(-9.5) μm。日本国内の標高の高い場所にも産することが分かった。本種は、海外の報告では様々なカラクサゴケ属 *Parmelia* を宿主としており、日本産はトゲナシカラクサゴケ *Parmelia fertilis* に寄生していた。*Ovicuculispora parmeliae* は、球体～楕円形で表面に剛毛状の菌糸を有したピンク色の子嚢殻である。子嚢内には大形胞子と小形胞子が入っており、この点为本種・本属の特徴である。子嚢内には大形胞子が 1 つに対し、小形胞子は 3～4 個入っていた。大形胞子は 2 室で透明、大きさは

(30.4-)29.7-47.7(-54.4) × (11.1-)12.0- 22.1(-25.5) μm, 小形胞子は単室～2室で(4.9-)6.6-11.2(-12.1) × (2.3-)3.1-5.9(-6.6) μmである。本種は様々な地衣に寄生することが知られており, 日本産のものは, 国内で採集されたクロアシゲジゲジゴケ *Heterodermia japonica* に寄生していた。*Reconditella physconiarum* は, 黒色の子嚢殻で, 宿主地衣の子器側面や葉状体側面や腹面についている。子嚢殻内には分枝しない側糸があり, 子嚢は細長い棍棒状。子嚢胞子は楕円形で単室, わずかにいぼ状, 薄い褐色, 大きさは(16.1-) 16.9-19.1(-20.7) × (6.0-)6.1-7.3(-9.1) μm である。本種は主にハクフンゴケ属 *Physconia* に寄生することが知られていたが, 日本産のものは, ヒメゲジゲジゴケ *Anaptychia palmulata* に寄生しており, 宿主としては, 新記録であった。*Stigmatidium subcladoniicola* は, 黒色の非常に小さい子嚢殻を持ち, 子嚢殻から伸びた褐色の菌糸が宿主内部に入り込む。子嚢胞子は楕円形, 2室で透明, 大きさは(6.1-) 6.6-7.8(-8.0) × (2.3-)2.5-2.9(-3.3) μm である。ハナゴケ属 *Cladonia* の基本葉体に寄生することが知られ, 日本産のものはアカミゴケモドキ *Cladonia straminea* に寄生していた。*Vouauxiella lichenicola* は黒色の分生子果で, 宿主の地衣体に埋没～半埋没している。分生子は両端が平らな楕円形で緑色, 鎖状に連結しており, 個々の大きさは(4.7-)4.8-5.8(-7.1) × (2.0-)2.2-2.6(-3.0) μm である。本種はチャシブゴケ属 *Lecanora* に寄生することが知られているが, 日本産のものは宿主が奇形状態になっており, 宿主はゴイシゴケ様地衣類 *Lecideoid lichen* とした。*Pronectria japonica* は楕円形で宿主の地衣体に埋没したピンク色～オレンジ色をした子嚢殻を特徴としている。子嚢は棍棒状。子嚢胞子は細長く, 2室, 非常にまれに4室で透明, 大きさは(25.1-)27.2-32.0(-36.1) × (3.4-)4.2-5.2(-6.1) μm である。宿主はニクイボゴケ属 *Ochrolechia* で, 子器上や地衣体表面に散在していた。本種が属する *Pronectria* 属は宿主に埋没したピンク色の子嚢殻と, 透明な子嚢胞子を特徴としている。本属の中で, 本種は突出した大きさの子嚢胞子を有するのが特徴である。本種に次いで子嚢胞子が大きいのが *Pronectria tenuispora* であるが, それでも胞子の大きさは 22-28(-33) × 3.5-4(-4.5) μm である。また, 宿主はツメゴケ属 *Peltigera* である。子嚢胞子の大きさや宿主に違いから, 日本産のものを新種として記載した。

4章 文献調査による日本産既知種の形態的特徴

日本産既知種は, 同定結果として名前のみ報告されたものが多い。したがって, 各種の形態的特徴が不透明であるため, 今後の分類学的研究に支障が生じることが予想される。そこで, 日本産既知種として報告されている地衣生菌 142 種の形態的特徴について文献調査を行ない, 各種の種同定に関する形態的特徴などの情報を体系的にまとめた。その結果, これまで日本産地衣生菌とされてきた種の中には, 地衣生菌の概念から外れる(地衣生菌の定義は「地衣類に特化して寄生・内生する」であり, 地衣類以外にも着生するものや, 地衣類へ腐生的にはたらく菌類はこの定義から除外される)ものもあり, 世界的な地衣生菌チェックリ

ストから外れたものもあった。地衣生菌でなくなった種を以下に記す。*Agyrium rufum* は、腐生的な側面を持つとされ、*Chaenothecopsis sanguinea* は、樹木のナンキョクブナ属 *Nothofagus* 上から確認された。*Clathroporina japonica* は日本産地衣生菌とされているが、世界的なチェックリストには掲載されていない。*Epigloea soleiformis* は地衣生菌とされていたが、蘚苔類上からも発見され、厳密な地衣生菌ではなくなった。*Leptosphaeria akagiensis* は採集記録が極めて少なく、その実態は不透明であるが、記載文によると寄生的な側面と腐生的な側面をもつため、厳密な地衣生菌ではない。*Milospium planorbis* は朽木上からも記録があるため、地衣生菌から外されている。*Sarcogyne lapponica* は地衣類であることされ、世界的なチェックリストから外されている。*Stenocybe pullatula*, *S. septata* は寄生的な側面と腐生的な側面をもつため、厳密な地衣生菌ではない。

5章 総合考察

これまでの研究で日本新産 14 種、新種 1 種を記載した。また、本研究によって日本産地衣生菌 159 種の形態的・解剖学的特徴を整理した。日本産と海外産で形態的にわずかに差異がある種もあったが、これらは地域変異とみなされている。ただ、さらにサンプルを収集することで明らかな種間の差異と認められ、新種と見なされる可能性もあるため、継続的な研究が求められる。

野外調査によって見出した日本新産種の世界的な分布をみると、*Abrothallus parmiliarum* は、東アジア～西ヨーロッパのユーラシア大陸だけでなく、南北のアメリカ大陸でも記録があり、世界的に広く分布する種であることがわかった。*Arthonia digitatae*, *Reconditella physconiarum*, *Stigmidium subcladoniicola*, *Vouauxiella lichenicola* は、アジア～ヨーロッパを含むユーラシア大陸と北アメリカ大陸、あるいはハワイといった北半球で記録があった。一方で、*Illosporium carneum* は西アジア～ヨーロッパを含むユーラシア大陸の西側や北アメリカ大陸といった北半球だけでなく、南半球のニュージーランドにも記録があった。*Lichenopuccinia poeltii* はヨーロッパや北アメリカ大陸の高緯度地域に分布し、アジアからの記録はロシア産があるが、この記録はタイミルからであり当地域は北極圏に近い。したがって、東アジアからは初確認であり、日本国内の標高の高いところでは北半球高緯度域の地衣生菌が生育していることがわかった。*Ovicuculispora parmeliae* もユーラシア大陸～南北アメリカ大陸といった、広域の記録があるが、各地の子嚢胞子のサイズや形態に差異が見られ、内包種の存在が示唆される。

上述のように、日本国内には北半球の高緯度地域に分布する種や、南半球に分布する種が生育している。これは日本が南北に 3,000km に及ぶ細長い群島であり、山地帯、高山地帯、亜熱帯地域、冷温帯、落葉樹林、常緑樹林などさまざまな環境が存在するからである。したがって、国内には新産種だけでなく新種もまだあり、有用な新規の生物資源を有する可能性

があると考えられる。

審査報告概要

本研究は、日本産地衣生菌相について、標本調査および野外調査により、日本産種を体系的に整理し、形態学的特徴を明らかにする研究を行った。その結果、日本新産 14 種、新種 1 種を論文に記載し、日本産地衣生菌 159 種の形態的・解剖学的特徴を体系化し、東アジアでは初めて地衣生菌について網羅的にまとめ、応用研究の基盤を確立した。本研究は、これまで実態がはっきりしていなかった未利用生物資源である地衣生菌の活用が期待でき、熱帯アジアの生物多様性保全に寄与できると評価した。これらの研究成果等を詳細に検討した結果、審査委員一同は、博士（農学）の学位を授与する価値があると判断した。