

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 6 月 8 日現在

機関番号：82617

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2009～2011

課題番号：21770097

研究課題名（和文） 共生関係から探る地衣類サルオガセ属の分類と進化

研究課題名（英文） Taxonomic and evolutionary studies in the genus *Usnea* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) focusing on the symbiotic relationship with photobiont.

研究代表者

大村 嘉人 (OHMURA YOSHIHITO)

国立科学博物館植物研究部・研究員

研究者番号：40414362

研究成果の概要（和文）：菌と藻の共生生物として知られる地衣類サルオガセ属について、菌・藻それぞれの分子系統樹を比較し、共生関係の特性や進化について考察を行った。サルオガセ属には3亜属2節の属内分類群が支持された他、それらの属内分類群のクレード内にもいくつかのクレードが認められた。サルオガセ属の共生藻については緑藻トレボウクシア属内の9つのクレードに所属することが明らかとなった。共生菌の属内分類群の中には、それらの藻類クレードと関連が見られたものがあった一方、異なる属内分類群が共通の藻類クレードを選択している場合もあった。サルオガセ属以外の地衣類も合わせて解析したところ、菌と藻の関係は、共種分化や地理的な違いによるものではなく、同じ環境内に分布している共通の共生藻を様々な地衣化菌類が選択的に利用している可能性が考えられた。

研究成果の概要（英文）：The symbiotic relationship between mycobiont and photobiont in the lichen genus *Usnea* was examined based on the molecular phylogenetic trees. Mycobiont clades were fundamentally consisted of 3 subgenera and 2 sections within the genus. Several clades were also found within the clades of infrageneric taxonomic groups. Photobionts of *Usnea* belong to 9 clades within the genus *Trebouxia*. Most of the infrageneric groups of the mycobiont select each particular clade of photobiont. However, some of mycobiont clades share a same photobiont clade. Further examinations of other lichen photobionts in addition to those of *Usnea* suggest that symbiotic relationship in lichens may be due to sharing and selection of common alga within the habitat rather than strict cospeciation or global geographical difference of algal partners.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
平成 21 年度	2,000,000	600,000	2,600,000
平成 22 年度	900,000	270,000	1,170,000
平成 23 年度	500,000	150,000	650,000
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生物多様性・分類

キーワード：進化、共生、地衣類、サルオガセ、トレボウクシア

1. 研究開始当初の背景

地衣類は、菌類と藻類の共生によって進化してきた生物であるにも関わらず、これまでの分類学的研究では、共生藻との関連がほとんど考慮されておらず、地衣体あるいは菌類そのものの形態および化学的形質だけが着目されてきた。近年、いくつかの分類群で菌類と藻類の対応関係が調査され、分類群ごとに共生藻の選択性が異なることが報告されるようになった。しかし、そのような共生藻選択性などを考慮して、地衣類の分類学的再検討を行った研究は全くなかった。

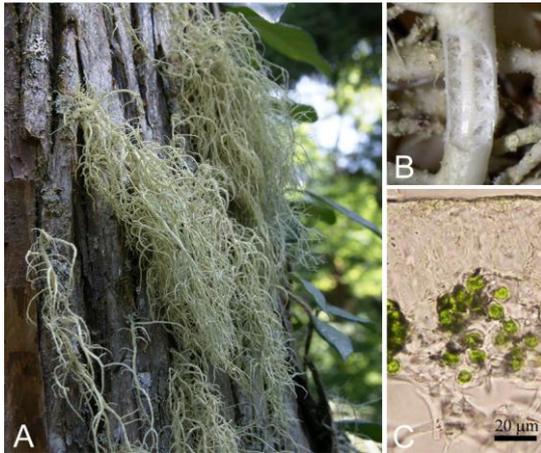


図1. サルオガセ属の特徴. A. 樹枝状の地衣体. B. 地衣体内部の中軸. C. 皮層および藻類層. 皮層にはウスニン酸が含まれる.

筆者はこれまでにサルオガセ属(図1)の形態・化学的特徴および菌側の分子系統解析に基づいて、本属内に3亜属2節の属内分類群を認めてきた。国内外のサンプルを増やして本属の菌側の系統解析を進めてきたが、従来の分類形質では明瞭に区別できないクレードも見出していた。一方、サルオガセを材料とした地衣体の再合成実験によると、本来のパートナーではない異種藻との組み合わせでは、正常な地衣体形成が起こらないことが報告されていた。これらのことから、分類群によって共生藻との組み合わせは決まっており、地衣類の生理的性質や形態形成などにも深く関係していることが考えられた。

以上、これまで地衣類の分類ではほとんど考慮されてこなかった菌類と藻類の共生関係そのものに着目することによって、新たな分類形質の発見だけでなく、分子系統解析データをもとにした共生関係の進化についての知見も得られることが期待される。このような経緯から、本課題の着想に至った。

2. 研究の目的

日本を中心として、アジア、オーストラリア、北米、南極産のサルオガセ属を材料とし、共生菌および共生藻それぞれの分子系統樹

を核リボソーム遺伝子スペーサー領域(ITS rDNA)によって作成し、両者の対応関係について解析を行い、属内分類群や種ごとの共生関係の特性および進化について考察を行うことを目的とした。

3. 研究の方法

材料には、筆者採集による日本および台湾産標本、および国立科学博物館所蔵標本(オーストラリア、東南アジア、南極)、ならびに研究協力者から提供された北米および台湾産標本を用いた。サルオガセ属の菌と藻それぞれのITS rDNA塩基配列に基づく分子系統樹をNJ法およびベイズ法により作成し、共生菌と対応する共生藻を線で結んで共生関係を明らかにした。

形態観察は実体顕微鏡および生物顕微鏡によって行い、地衣類が生産する二次代謝産物(地衣成分)は薄層クロマトグラフ法(TLC)により検出した。

4. 研究成果

サルオガセ属における共生菌(mycobiont)と共生藻(photobiont)の対応関係について、図2に示した。藻類側の系統樹には、Genbankに登録されている地衣類共生藻トレボウクシア属のOTUも解析に加えた。

材料に用いたサルオガセ属サンプルは熱帯から極域地域まで広範囲にわたっているが、それらの共生藻はすべて緑藻トレボウクシア属に所属しており、おもに9つのクレードに含まれていることが示された。共生菌の属内分類群3亜属2節の他にも*U. strigosa*や*U. pygmoidea*の関連種が作るクレードなども分子系統樹によって支持された。それらの中で、ナガサルオガセ亜属(subgen. *Dolichousnea*)やウツロヒゲゴケ亜属(subgen.

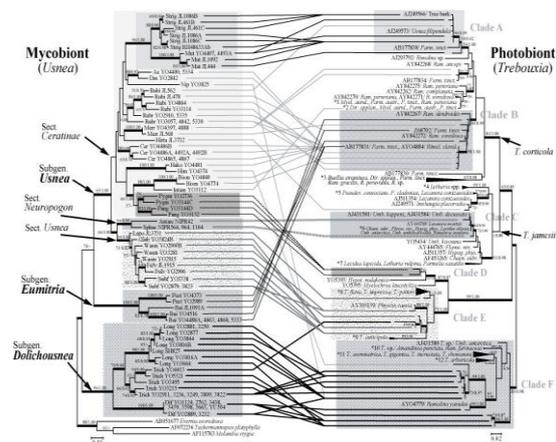


図2. 分子系統樹の比較によるサルオガセ属における菌(左側)と藻(右側)の対応関係。樹形はNJ法により作成し、太線の枝はNJ法50%以上およびベイズ法0.5以上。

Eumitria)、サルオガセ節 (sect. *Usnea*)、ナンキョクサルオガセ節 (sect. *Neuropogon*)、*U. strigosa* – *U. mutabilis* クレード、*U. pygmoidea* – *U. pangiana* クレードなどでは、特定の藻類クレードと関連が見られた一方、異なる属内分類群が共通の藻類クレードを選択している場合もあった (藻類クレード B をウツロヒゲゴケ亜属やバライロヒゲゴケ節の一部の種が選択; 藻類クレード F をナガサルオガセ亜属やバライロヒゲゴケ節の一部の種が選択) (表 1)。

表 1. サルオガセ属の属内分類群と共生藻の関係。クレード名は図 2 を参照。

属内分類群	共生藻
Subgen. <i>Usnea</i>	<i>Trebouxia</i>
Sect. <i>Usnea</i>	Clade E (<i>T. antici-</i> <i>pata</i> , <i>T. flava</i> , <i>T. im-</i> <i>pressa</i> , <i>T. potteri</i> が 含まれるクレード)
<i>U. strigosa</i> – <i>U.</i> <i>mutabilis</i> クレ ード	Clade A
<i>U. pygmoidea</i> – <i>U. pangiana</i> クレード	Clade D
Sect. <i>Neuropogon</i>	<i>T. jamesii</i>
Sect. <i>Ceratinae</i>	<i>Trebouxia</i>
Subgen. <i>Eumitria</i>	Clade B (<i>T. corticola</i>)
Subgen. <i>Dolichousnea</i>	Clade F (<i>T. arbori-</i> <i>cola</i> , <i>T. asymmetrica</i> , <i>T. gigantea</i> , <i>T. in-</i> <i>crustata</i> , <i>T. show-</i> <i>manii</i> が含まれるク レード)

地衣類ハナゴケ属では、共生藻には地理的なまとまりが生じているという報告もあることから、サルオガセ属の共生藻における地理的なまとまりについても調べてみた。しかし、北米産 *Usnea strigosa* に対応する藻類クレード (Clade A) の中に、日本産ウメノキゴケ *Parmotrema tinctorum* の共生藻も含まれていることから、サルオガセ属の共生藻には地理的なまとまりが生じておらず、広範囲に分散している共生藻を現地の共生菌が利用している実態が示唆された。このことは、南極産のナンキョクサルオガセ節の種が *T. jamesii* を共生藻としているが、系統的に異なる南極産や高山性の他属の地衣類 (イワタケ属 *Umbilicaria* など) の共生藻も *T. jamesii* であることから支持される。さらに、ウメノキゴケはサルオガセ属と共通の共生藻を持っていたことから、ウメノキゴケと同所的に生育する他属の地衣類についても共生藻を調べてみたが、ウメノキゴケ科の他の属だけでなくムカデゴケ科 (Physciaceae) やトリハダ

ゴケ科 (Pertusariaceae) など系統的に異なる分類群でも共通の遺伝子型の藻を共有している場合があった (図 3)。以上のように、地衣類における菌と藻の関係には地理的なまとまりや共種分化も確認されず、むしろ、ある生育環境に共通の共生藻を多様な地衣化菌類が利用している可能性が考えられた。

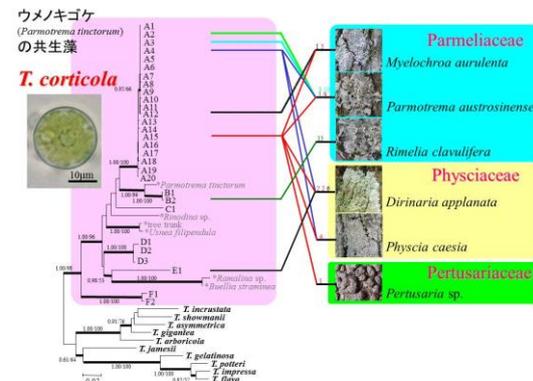


図 3. ウメノキゴケおよび同所的に生育する他の地衣類の共生藻との関係。ITS rDNA による分子系統樹 (左) と各遺伝子型に対応する他分類群の地衣類共生藻。

本課題を通して、サルオガセ属の多くの属内分類群や種で特定の共生藻を選択する傾向が確認されたが、その一方、選択性が高いものから低いものまで含まれていることも明らかになった。地衣類の共生藻選択性が進化の歴史の中でどのようにして確立してきたのかについては未開拓であり、興味深い研究分野である。同一属内に多様な共生藻選択性の分類群を含むサルオガセ属は分子進化の研究分野で今後研究展開されていくことが期待される。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 6 件)

- ① Ohmura, Y. A synopsis of the genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) in Taiwan. Mem. Natl. Mus. Nat. Sci, 査読無, (48), 2012, 91-137.
<http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/report.php?d=ohmura-y>
- ② Hosoya, T., Hosaka, K., Ohmura, Y. Preliminary mycobiota assesment on Kita-Iwojima Island, Ogasawara Islands. Mem. Natl. Sci. Mus., Tokyo, 査読無, (47), 2011, 405-410.
<http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/report.php?d=ohmura-y>
- ③ Ohmura, Y. Notes on eight threatened species of lichens in Japan. Bull. Natl. Mus.

- Nat. Sci., Ser. B, 査読有, 37, 2011, 57-61.
<http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/report.php?d=ohmura-y>
- ④ Kon, Y. & Ohmura, Y. Regeneration of juvenile thalli from transplanted soredia of *Parmotrema clavuliferum* and *Ramalina yasudae*. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B, 査読有, 36, 2010, 65-70.
<http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/report.php?d=ohmura-y>
- ⑤ Ohmura, Y. & Onimaru, K. Materials for the distribution of lichens in Japan (16) *Usnea filipendula* Stirt. J. Jpn. Bot., 査読有, 85, 2010, 190-192.
http://www.tsumura.co.jp/kampo/plant/085/085_03.html#p190
- ⑥ Ohmura, Y., Lin, C.-K., Wang, P.-H. Three sorediate species of the genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) new to Taiwan. Mem. Natl. Sci. Mus., Tokyo, 査読無, (46), 2010, 69-76.
<http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/report.php?d=ohmura-y>

〔学会発表〕(計 14 件)

- ① 大村嘉人. 地衣類サルオガセ属の DNA バーコーディングに向けて. 日本植物分類学会, 2012 年 3 月 22-25 日, 吹田.
- ② 細矢剛・保坂健太郎・奥山雄大・大村嘉人・樋口正信・門田裕一・齋藤由紀子. プナ林を中心とした菌類・植物共生網の解析. 日本植物分類学会. 2012 年 3 月 22-25 日, 吹田.
- ③ Kono, M., Ohmura, Y. & Satta, Y. Gene expression in dry and wet thalli of *Usnea bismolliuscula*. International Association for Lichenology. 2012 年 1 月 9-13 日. Bangkok.
- ④ Roca-Valiente, B., Divakar, P. K., Ohmura, Y. & Crespo, A. *Parmotrema tinctorum* and *P. pseudotinctorum* (Parmeliaceae, Ascomycota) two supported species. International Association for Lichenology. 2012 年 1 月 9-13 日. Bangkok.
- ⑤ Divakar, P. K., Lumbsch, T., Wedin, M., Bjerke, J., McCune, B., Kauff, F., Roca-Valiente, B., Nuñez-Zapata, J., Del-Prado, R., Ruibal, C., Amo de Paz, G., Cubas, P., Ohmura, Y., Leavitt, S., Kristin Kolstø, T., Elix, J. A., Esslinger, T. L., Ahti, T., Benatti, M. N., Buaruang, K., Candan, M., Clerc, P., Egan, R. S., Gavilán, R., Gueidan, C., Hawksworth, D. L., Hur, J.-S., Kantvilas, G., Mattsson, J. E., Miadlikowska, J., Molina, M. C., Millanes, A., Nelsen, M., Randle, T., Rico, V. J., Saag, A., Schmitt, I., Sipman, J. M. H.,
- Sohrabi, M., Thell, A., Truong, C., Upreti, D. K. & Crespo, A. Multilocus phylogeny and classification of Parmeliaceae (Ascomycota) derived from PARSYS-10. International Association for Lichenology. 2012 年 1 月 9-13 日. Bangkok.
- ⑥ Clerc, P., Herrera-Campos, M. A., Ohmura, Y. & Truong, C. Towards a world checklist of the genus *Usnea* Adans. International Association for Lichenology. 2012 年 1 月 10 日. Bangkok.
- ⑦ 時澤味佳・竹下俊治・大村嘉人・半田信司・柏谷博之・山崎博史. 岩石内でコロニーをつくる緑藻 *Myrmecia biatorellae* (Chlorococcaceae, Chlorophyta). 日本植物学会. 2011 年 9 月 17-19 日. 東京.
- ⑧ Kono, M., Ohmura, Y. & Satta, Y. Identification of genes expressed in lichen-symbiosis. Society for molecular biology and evolution. 2011 年 7 月 26-30 日. 京都.
- ⑨ 半田信司・大村嘉人・坪田博美・山本真紀・中原-坪田美保. 多様な環境から単離したトレボウクシア藻綱スチココックス属(*Stichococcus*) 数種の形態と系統. 日本藻類学会第 35 回大会. 2011 年 3 月 27-28 日. 富山大学 (富山県).
- ⑩ Ohmura, Y. Evolution of lichens and the relationship with photobionts. East Asian Botany, International Symposium 2011. 2011 年 3 月 19 日. 筑波大学 (茨城県).
- ⑪ 半田信司・大村嘉人・溝渕綾・川村宗弘・吉村和正・阿野裕司. 山口県秋芳洞の照明下にみられる気生藻類群落の多様性. 生物系三学会中国四国支部合同大会. 2010 年 5 月 15-16 日. 山口大学 (山口県).
- ⑫ 溝渕綾・半田信司・大村嘉人・中野武登. 大気中を浮遊する珪藻類. 日本珪藻学会第 31 回大会. 2010 年 5 月 8-9 日. 東京学芸大学 (東京都).
- ⑬ 大村嘉人, 鬼丸和幸. 87 年ぶりに日本で再発見された地衣類ナガヒゲサルオガセ. 日本植物分類学会. 2010 年 3 月 26 日. 愛知教育大学 (愛知県).
- ⑭ 半田信司, 大村嘉人. 菌と藻の共生体『地衣類』の秘密は天空にある! ? - 大気中に浮遊する藻類からの考察 -. 植物分類学関連学会連絡会共催シンポジウム. 2009 年 9 月 20 日. 山形大学 (山形県).

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大村嘉人 (OHMURA YOSHIHITO)

国立科学博物館植物研究部・研究員

研究者番号: 40414362