

地衣類 ～藻類との共生を選んだ菌類たち～

筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所
菅平菌学研究室（出川研）ポスドク
升本宙

地衣類(lichens)は非常に多様な存在であり、一言で説明するのはなかなか難しいですが、簡潔に説明するとすれば「藻類と共生する菌類の総称」であるといえます。本要旨では地衣類を構成する菌類と藻類について概説するとともに、私が博士課程の研究で扱った日本産の担子地衣類について解説したいと思います。

19世紀中頃まで、地衣類はシダ植物やコケ植物と並んで「隠花植物 (cryptogam)」の一角を占め、菌類とは異なる独立した存在であるとみなされていました。ところが、1860年代後半にスイスの植物学者 Simon Schwendener (1829–1919) が「地衣類は藻類を奴隷とする“菌類”である」という仮説（通称、二重仮説）を提唱したことにより、地衣類研究は一つの歴史的な転換点を迎えることとなりました。当時の著名な地衣類学者たちは Schwendener の仮説に強く反発したものの、有効な反証を提示することはできませんでした。その後、地衣類が菌類の仲間であるという考え方は少しずつ受け入れられるようになり、1952年に発行された国際植物命名規約 (ICBN; International Code of Botanical Nomenclature) (ストックホルム規約) において、「地衣類に与えられた学名は地衣類を構成する菌類に適用される」という見解が追加されました (Lanjouw et al. 1952)。また、同年にスウェーデンの地衣類学者 Rolf Santesson (1916–2013) が出版した葉上地衣類のモノグラフ (Santesson 1952) においても、地衣類は Nannfeldt (1932) が提唱した子嚢菌類の新しい分類体系の中に組み込まれています。そして、Gargas et al. (1995) による地衣類の包括的な分子系統解析の結果も踏まえ、現在では地衣類は完全に菌類の分類体系の中に組み込まれています。一方で、地衣類における菌類と藻類の関係性については現在でも様々な見解が存在しており、Schwendener の見方と同様にコントロールされた条件下で「菌類が藻類に寄生している」という見方 (Ahmadjian and Jacobs 1981) もあれば、ヒトの農業の営みのように「菌類が藻類を栽培している」という見方 (Dal Forno et al. 2020) もあります。いずれにせよ、地衣類において菌類と藻類は多かれ少なかれ共生的な関係にあるといえます。

「地衣類」という言葉は分類学的な名称ではなく、かつて「腹菌類 (gasteromycetes)」としてまとめられていた菌類の一群が現在の分類体系では菌類の様々な系統に散らばっているのと同様に、地衣類も、ある程度の分類群的な偏りはあるものの、菌類の様々な系統に散らばって存在しています。地衣類 (地衣化菌 lichenized fungi) は 2016 年の段階で約 2 万種

が知られており、そのうちの約 99%は子囊菌門、残る約 1%は担子菌門に所属しています (Lücking et al. 2017)。子囊菌門の中ではさらにチャワソクゴケ門の中のチャシブゴケ綱 (Lecanoromycetes)、ホシゴケ綱 (Arthoniomycetes)、ユーロチウム綱 (Eurotiomycetes)、ホソピンゴケ綱 (Coniocybomycetes)、リキナ綱 (Lichinomycetes)、ズキンタケ綱 (Leotiomycetes)、ロウソクゴケ綱 (Candelariomycetes) に、担子菌門の中ではハラタケ綱の中のアンズタケ目 (Cantharellales)、ハラタケ目 (Agaricales)、レピドストロマ目 (Lepidostromatales) に散らばって存在しています。ちなみに、チャシブゴケ綱、ホシゴケ綱、ホソピンゴケ綱、リキナ綱、ロウソクゴケ綱は全体あるいは大部分が地衣類で構成されています。

地衣類を構成する藻類は共生藻 (photobiont) と呼ばれています。ほとんど共生藻は真核生物の緑藻の *Trebouxia* 属や *Trentepohlia* (スミレモ) 属、もしくは原核生物のシアノバクテリア (藍藻) の *Nostoc* (ネンジュモ) 属や *Rhizonema* 属の仲間です。しかし、ユーロチウム綱のアナイボゴケ科 (Verrucariaceae) の仲間の地衣類の共生藻は特に多様であることが知られており、一部にはストラメノパイル (Stramenopile) という真核生物の一群に分類される黄緑藻 (Xanthophyceae) や褐藻 (Phaeophyceae) を共生藻とするものも知られています (Sanders et al. 2004; Thüs et al. 2011)。現在知られている共生藻の総数は 100~160 種程度と地衣化菌の総数と比べると二桁も少なく (Skaloud and Peksa 2010; Voytsekhovich 2013)、まだ記載されていない共生藻の多様性を考慮したとしても、一種の藻類が複数種の菌類と共生している状況となっています。地衣類において、菌類と藻類の共生関係は基本的に種レベルで 1 対 1 であるとされていますが、いくつかの例外も知られています。例えば、チャシブゴケ綱のツメゴケ科やキゴケ科の一部の仲間は緑藻とシアノバクテリアの両方と同時に共生することができ、ホシゴケ綱の *Lecanographa amylicata* は緑藻の *Trebouxia* 属と *Trentepohlia* 属のいずれとも共生することが知られています (Ertz et al. 2018)。地衣化菌は一部の例外を除いて野外では単独で存在しないのに対し、共生藻は分類群によって事情が異なり、*Trebouxia* 属や *Rhizonema* 属は野外では通常地衣化した状態でしか存在しませんが、*Trentepohlia* 属や *Nostoc* 属はしばしば自由生活もしています。共生藻の分類や生態は地衣化菌と比べてまだまだ未知の部分が多く、ここ 10 年の間でも、これまで地衣類の共生藻として知られていなかった分類群や新たな系統の藻類 (例: *Apatococcus*, *Heveochlorella*, *Vulcanochloris*) の報告が相次いでいます (Vančurová et al. 2015; Sanders et al. 2016; Zahradníková et al. 2017)。

私は博士課程の研究で担子菌門に所属する地衣類 (担子地衣類 basidiolichens) の分類学的な研究を行ってきました。担子地衣類には「きのこ」を形成するものが多く、シラウオタケ *Multiclavula mucida* はきのこ図鑑にも載っている代表的な仲間といえます。しかし、そのほかの担子地衣類についてはあまり知られていないのが現状です。ここでは、最近記載された種も含め、現時点で知られている日本産の担子地衣類 (3 目にまたがる 5 属 10 種) につ

いて概説します。

アンズタケ目：

コケノコダマタケ *Bryoclavula phycophila* (図 1A)

ごく最近記載された種で、現在のところ日本でのみ知られています (Masumoto and Degawa 2020a)。子実体は白色の棍棒状、高さは 2–4 mm と非常に小型で、湿った岩上のやや分解が進んだ蘚苔類上で見つかっています。本種は一見するとシラウオタケのようにみえますが、シラウオタケはもっぱら湿った朽木上に生え、子実体の高さが 1–2 cm になる点で異なります。本属はシラウオタケ属 *Multiclavula* とは系統的に離れており、独自に藻類と共生するようになったと思われます。まだ発見例は少なく、生態の解明にはさらなるサンプリングが必要といえます。

シラウオタケ *Multiclavula mucida* (図 1B)

湿った朽木上に白色で棍棒状の子実体を群生するよく知られた種で、南半球も含めて世界各国から報告があります。日本でもブナ帯を中心によく見られますが、より低地でも見つかっています。意外にも日本周辺の中国や韓国からの正式な報告はまだありません。生える朽木の種類に明確な傾向はないようで、針葉樹の朽木にも広葉樹の朽木にも生えます。子実体が枝分かれするなど、時に形態的な変異があるようですが、今のところ全て同種とされています。担子地衣類としては珍しく普通種といえますが、今後多くのサンプルを集めことで何か違いが見出されるかもしれません。

イワノシラツノ *Multiclavula petricola* (図 1C)

本種もごく最近記載された種で、現在のところ日本でのみ知られています (Masumoto and Degawa 2020b)。子実体は白色の棍棒状でコケノコダマタケに似ていますが、高さは 3–6 mm とわずかに大きい傾向があり、また、先端がより尖る傾向もあります。本種は亜高山帯針葉樹林内の湿った岩上で見つかり、岩上に生えるシラウオタケ属は現在のところ本種のみです。本種もまだ発見例が少なく、生態の解明にはさらなるサンプリングが必要です。

ネコノコンボウ *Multiclavula vernalis* (図 1D)

亜高山帯などの寒冷な場所の地上に橙色で棍棒状の子実体を形成します。日本では初夏 (特に梅雨の時期) に子実体がみられます (Masumoto and Degawa 2020c)。アンズタケ目の特徴の一つとして、担子器がしばしば 6–8 胞子性になることが知られており、シラウオタケ属のほかの仲間も一般的に担子器が 6 胞子性ですが、本種の担子器は 4 胞子性です。ヨーロッパや北米での記録が多いですが、南半球にも分布しています。日本では東北～中部山岳地域からの報告があります。

レピドストロマ目：

アリノタイマツ *Sulzbacheromyces sinensis* (図 1E)

本種には従来 *Multiclavula clara* の学名が充てられていましたが、私が調べた範囲では東アジアに広く分布する *Sulzbacheromyces sinensis* と同種との結果が得られています。*Multiclavula clara* は Berkeley and Curtis (1869) によって中米のキューバの標本をもとに記載されましたが、原記載以降の確かな報告を欠いており、詳細が不明な種となっています。したがって、これまで日本でアリノタイマツとされてきた種は *S. sinensis* と考えるのが妥当と思われます。子実体は棒状でシラウオタケ属の仲間に類似していますが、アンズタケ目とは離れたレピドストロマ目に位置します。レピドストロマ目は最近認識された分類群で、アテリア目と近縁な関係にあるとされています (Hodkinson et al. 2014; Sulisty et al. 2020)。日本では西日本から南西諸島にかけて分布しており、中国、台湾、韓国、フィリピンからも報告があります (Liu et al. 2017; Liu et al. 2019)。

ハラタケ目：

フランネルゴケ *Dictyonema moorei* (図 1F)

ケットゴケ属 *Dictyonema* の菌類は糸状のシアノバクテリアを共生藻とし、子実体よりも繊維状の地衣体が目立ちます。フランネルゴケの子実体は背着性とされていますが、形成は稀です。地衣体は岩上や蘚苔類上に広がるのみで、ケットゴケのように立ち上がって屋根瓦状に重なることはありません。フランネルゴケはフィンランドの地衣類学者 William Nylander (1822–1899) によって *Leptogidium moorei* の名前で記載されましたが、記載に用いられたタイプ標本は 1879 (明治 12) 年にフィンランド人の探検家 Nils Adolf Erik Nordenskiöld (1832–1901) の率いるヴェガ号が北東航路の開拓のため日本に寄港した際に、乗組員であったスウェーデンの地衣類学者であり医師でもある Ernst Almquist (1852–1946) が “Mourayama” という場所で採集したものです (Nylander 1890; Henssen 1963)。ケットゴケ属の仲間は一般に汎熱帯性とされていますが、フランネルゴケは例外的に分布域が広く、ハワイや韓国でも見つかっているようです (Dal Forno et al. 2017)。日本ではこれまでに東北から九州にかけて報告があります。

ケットゴケ *Dictyonema sericeum* (図 1G)

ケットゴケの地衣体は毛羽立った円形をしており、岩上や地上、樹皮上で屋根瓦上に重なるため、外観は半円形にみえます。縁部は白色を呈し、子実体 (子実層) は地衣体の裏側に形成されます。フランネルゴケよりも暖かい地域を好み、日本では関東以南に分布しています。ケットゴケ属の仲間はしばしば形態的な識別が困難であるもの

の、遺伝的な多様性は非常に高いことが知られており、*Dictyonema sericeum* も実際は複合種でいくつかの系統に分かれると推測されています (Lücking et al. 2013)。従って、日本産のケツゴケに対して *D. sericeum* の学名を充てるのが適切であるかどうか今後検証する必要があるといえます。

アオツブヒナチャガサ *Lichenomphalia meridionalis* (図 1H)

アオウロコタケ属 *Lichenomphalia* の仲間は傘と柄と垂生のひだをもつヒダサカズキタケ型 (omphaloid) の子実体を形成します。本種の子実体は小型で、傘の直径が 3.5–9 mm、柄の長さは 5–10 mm です。子実体は道路脇の地上に生え、子実体の周辺土壌には直径 20–80 μm で小球状の地衣体が多数存在しています。アオウロコタケ属の仲間の多くは寒冷な環境に分布しますが、本種は比較的温暖な環境に分布しており、これまでに地中海沿岸諸国からよく報告されています (Barrasa et al. 2009)。しかし、子実体が小型で目立たないため、実際はもっと広域に分布している可能性があり、つい最近では中央ヨーロッパのハンガリーからの報告もあります (Nagy et al. 2020)。日本では長野と山梨からの報告 (Masumoto et al. 2019) のみですが、同様にもっと広域に分布している可能性もあります。

アオウロコタケ *Lichenomphalia hudsoniana* (図 1I)

子実体は朽木上や蘚苔類上に生え、傘は黄色、柄は白色です。子実体周辺の基質上には直径 1–5 mm の鱗状の地衣体が多数形成されます。本種は古くから地衣体のみが先に認識され、*Coriscum viride* の名前で知られていましたが、Gams (1962) および Poelt and Oberwinkler (1964) によって *Omphalina* 型の「きのこ」との関連性が認識されました。北半球の寒冷地を中心に広く分布しており、日本では北海道～本州に分布がみられます。

チャサカズキタケ *Lichenomphalia umbellifera* (図 1J)

子実体は朽木上に生え、傘と柄はやや赤みがかった褐色で朽木上に生えます。地衣体はアオツブヒナチャガサと同様に小球状で、基質である朽木上に多数形成されます。本種もアオウロコタケと同様、地衣体のみが *Botrydina vulgaris* の名前で古くから認識されていましたが、Gams (1962) および Poelt and Oberwinkler (1964) によって *Omphalina* 型の「きのこ」との関連性が認識されました。南半球を含め世界的に広く分布しており、日本では北海道～本州に分布がみられます。

引用文献：

Ahmadjian V, Jacobs JB (1981) Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella* Tuck. Nature 289: 169–172. <https://doi.org/10.1038/289169a0>

Barrasa JM, Esteve-Ravents F, Rico VJ (2009) *Lichenomphalia meridionalis* comb. nov., a common and frequently misidentified species in south-western Europe. Lichenologist 41(2): 203–207. <https://doi.org/10.1017/S0024282909008147>

Berkeley MJ, Curtis MA (1868) Fungi Cubenses (Hymenomycetes). (Continued.) Journal of the Linnean Society, Botany 10: 321–341. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1868.tb00648.x>

Dal Forno M, Bungartz F, Yáñez-Ayabaca A, Lücking R, Lawrey JD (2017) High levels of endemism among Galapagos basidiolichens. Fungal Diversity 85(1): 45–73. <https://doi.org/10.1007/s13225-017-0380-6>

Dal Forno M, Lawrey JD, Sikaroodi M, Gillevet PM, Schuettepelz E, Lücking R (2020) Extensive photobiont sharing in a rapidly radiating cyanolichen clade. Molecular Ecology: mec.15700. <https://doi.org/10.1111/mec.15700>

Ertz D, Guzow-Krzemińska B, Thor G, Łubek A, Kukwa M (2018) Photobiont switching causes changes in the reproduction strategy and phenotypic dimorphism in the Arthoniomycetes. Scientific Reports 8(1): 4952. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23219-3>

Gams W (1962) Die Halflechten *Botrydina* und *Coriscium* als Basidiolichenen. Österreichische Botanische Zeitschrift 109: 376–380.

Gargas A, DePriest PT, Grube M, Tehler A (1995) Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. Science 268: 1492–1495. <https://doi.org/10.1126/science.7770775>

Henssen A (1963) Eine Revision der Flechtenfamilien Lichinaceae und Ephebaceae. Symbolae Botanicae Upsalienses 17(1): 1–155.

Hodkinson BP, Moncada B, Lücking R (2014) Lepidostromatales, a new order of lichenized fungi (Basidiomycota, Agaricomycetes), with two new genera, *Ertzia* and *Sulzbacheromyces*, and one new species, *Lepidostroma winklerianum*. Fungal Diversity 64(1): 165–179.

<https://doi.org/10.1007/s13225-013-0267-0>

Lanjouw J, Baehni C, Merrill ED, Rickett HW, Robyns W, Sprague TA, Stafleu FA (1952) International code of botanical nomenclature adopted by the Seventh international botanical congress, Stockholm, July 1950. *Regnum Veg* 3: 1–228.

Liu D, Goffinet B, Ertz D, De Kesel A, Wang X, Hur JS, Shia H, Zhanga Y, Yanga M, Wang L (2017) Circumscription and phylogeny of the Lepidostromatales (lichenized Basidiomycota) following discovery of new species from China and Africa. *Mycologia* 109(5): 730–748. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1406767>

Liu D, Wang XY, Wang LS, Maekawa N, Hur JS (2019) *Sulzbacheromyces sinensis*, an unexpected basidiolichen, was newly discovered from Korean Peninsula and Philippines, with a phylogenetic reconstruction of genus *Sulzbacheromyces*. *Mycobiology* 47(2): 191–199. <https://doi.org/10.1080/12298093.2019.1617825>

Lücking R, Dal-Forno M, Lawrey JD, Bungartz F, Holgado Rojas ME, Hernández M, Marcelli MP, Moncada B, Morales EA, Nelsen MP, Paz E, Salcedo L, Spielmann AA, Wilk K, Will-Wolf S, Yáñez A (2013) Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139: 1–38. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.139.1.1>

Lücking R, Hodkinson BP, Leavitt SD (2017) The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera. *The Bryologist* 119(4): 361–416. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>

Masumoto H, Ohmura Y, Degawa Y (2019) *Lichenomphalia meridionalis* (Hygrophoraceae, lichenized basidiomycota) new to Asia. *Opuscula Philolichenum* 18: 379–389.

Masumoto H, Degawa Y (2020a) *Bryoclavula phycophila* gen. et sp. nov. belonging to a novel lichenized lineage in Cantharellales (Basidiomycota). *Mycological Progress* 19(7): 705–714. <https://doi.org/10.1007/s11557-020-01588-2>

Masumoto H, Degawa Y (2020b) *Multiclavula petricola* sp. nov. (Cantharellales, Basidiomycota), a new clavarioid and lichenized fungus growing on rocks. *Mycoscience* 61(4): 155–159. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2020.03.004>

Masumoto H, Degawa Y (2020c) *Multiclavula vernalis* (Cantharellales) new to Japan. Japanese Journal of Mycology 61: 19–25. <https://doi.org/10.18962/jjom.jjom.R01-08>

Nagy J, Németh C, Dima B, Papp V (2020) *Lichenomphalia meridionalis*, an agaricoid basidiolichen species new to Central Europe. Herzogia 33(1): 25–33. <https://doi.org/10.13158/heia.33.1.2020.25>

Nannfeldt JA (1932) Studien über die morphologie und systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten discomyceten. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Ser IV 8: 1–368.

Nylander W (1890) Lichenes Japoniae. Paul Schmidt, Paris.

Poelt J, Oberwinkler F (1964) Zur Kenntnis der flechtenbildenden Blätterpilze der Gattung *Omphalina*. Plant Systematics and Evolution 111(4): 393–401.

Sanders WB, Moe RL, Ascaso C (2004) The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): Thallus organization and symbiont interaction. American Journal of Botany 91(4): 511–522. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.4.511>

Sanders WB, Pérez-Ortega S, Nelsen MP, Lücking R, de los Ríos A (2016) *Heveochlorella* (Trebouxiophyceae): a little-known genus of unicellular green algae outside the *Trebouxiales* emerges unexpectedly as a major clade of lichen photobionts in foliicolous communities. Journal of Phycology 52(5): 840–853. <https://doi.org/10.1111/jpy.12446>

Santesson R (1952) Foliicolous lichens. I. A revision of the obligately foliicolous, lichenized fungi. Symbolae Botanicae Upsalienses 12: 1–590.

Skaloud P, Peksa O (2010) Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). Molecular Phylogenetics and Evolution 54(1): 36–46. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.09.035>

Sulistyo BP, Larsson KH, Haelewaters D, Ryberg M (2020) Multigene phylogeny and taxonomic revision of Atheliales s.l.: Reinstatement of three families and one new family, Lobuliciaceae fam. nov. Fungal Biology. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.11.007> (in press)

Thüs H, Muggia L, Pérez-Ortega S, Favero-Longo SE, Joneson S, O'Brien H, Nelsen MP, Duque-Thüs R, Grube M, Friedl T, Brodie J, Andrew CJ, Lücking R, Lutzoni F, Gueidan C (2011) Revisiting photobiont diversity in the lichen family Verrucariaceae (ascomycota). *European Journal of Phycology*, 46(4): 399–415. <https://doi.org/10.1080/09670262.2011.629788>

Vančurová L, Peksa O, Němcová Y, Škaloud P (2015) *Vulcanochloris* (Trebouxiales, Trebouxiophyceae), a new genus of lichen photobiont from La Palma, Canary Islands, Spain. *Phytotaxa* 219(2): 118–132. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.219.2.2>

Voytsekhovich A (2013) Lichen photobionts: the origin, diversity and relationships with mycobiont. Lambert Academic Publishing, Saarbrücken. (In Russian)

Zahradníková M, Andersen HL, Tønsberg T, Beck A (2017) Molecular evidence of *Apatococcus*, including *A. fuscideae* sp. nov., as photobiont in the genus *Fuscidea*. *Protist* 168(4): 425–438. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2017.06.002>

図版



図1：日本産の担子地衣類（5属10種）。A: コケノコダマタケ *Bryoclavula phycophila*, B: シラウオタケ *Multiclavula mucida*, C: イワノシラツノ *Multiclavula petricola*, D: ネコノコンボウ *Multiclavula vernalis*, E: アリノタイマツ *Sulzbacheromyces sinensis*, F: フランネルゴケ *Dictyonema moorei*, G: ケットゴケ *Dictyonema sericeum*, H: アオツブヒナチャガサ *Lichenomphalia meridionalis*, I: アオウロコタケ *Lichenomphalia hudsoniana*, J: チャサカズキタケ *Lichenomphalia umbellifera*。