

地衣共生藻の多様性とその共生関係に関する研究*

竹下 俊治

広島大学大学院教育学研究科

The Diversity and Symbiosis of Lichen Photobionts

Shunji TAKESHITA

Graduate School of Education, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima 739-8524, Japan

要旨

第 I 章 序論

地衣類が菌類と藻類の共生によって成立した複合生物であるということは19世紀半ばから指摘され、実際に菌類と藻類を分離した研究も行われた。今日までの100年以上の間、共生藻について様々な知見が明らかにされてきたが、そこで得られた情報の多くは藻類学にのみ貢献してきたものであった。地衣類学、特に分類学分野では、研究は乾燥標本に基づいて行われてきたため、共生藻に関しては緑藻かシアノバクテリアかの区別には着目されたが、これは単に地衣体の色に関係するためであり、地衣類の種と共生藻の種との関係については重要視されず、未だ十分に研究されないままになっている。

このような状況をふまえ、地衣類における共生藻の多様性を解明し、地衣類の分類、生態における共生藻の意義を明らかにすることを目的として本研究を行った。研究を進めるに当たり、まず大型地衣類の主要な共生藻である *Trebouxia* 属について分類学的な再検討を行った。次に日本各地で採取した地衣類の共生藻についてその多様性を検討した。さらに、生育環境とのかかわりを検討するために海岸に着目し、そこに生育する地衣類の共生藻について研究を行った。ここで得られた知見は、近年脚光を浴びている遺伝子レベルでの地衣類の系統解析をはじめ、様々な分野へ重要な情報を与えるものと考えられる。

第 II 章 共生藻 *Trebouxia* 属の分類学的再検討

現在までにおよそ200種の地衣類から100種以上の藻類が共生藻として報告されてきた。そのうち最も高頻度で分離されるのは *Trebouxia* 属（トレボウクシア藻綱、緑藻類）であり、27種が報告されている。しかし、当初から *Trebouxia* 属に関する分類学的な研究は、命名規約上の誤りが多くあり、それは近年まとめられた *Trebouxia* 属の分類体系や気生藻類の検索図鑑でも完全に処理されないまま

広島大学総合科学部紀要IV理系編、第27巻(2001)

*広島大学審査学位論文

口頭発表日：2001年1月21日、学位取得日：2001年3月24日

放置され、現在に至っている。

本研究では、世界各地のカルチャー・コレクション (Culture Collection) に保存、継代培養されている基準藻株を入手し、また、日本各地で採取した地衣体試料から共生藻を分離・培養し、それらを用いて本属の分類学的再検討を行った。基準藻株は CCAP (Culture Centre of Algae and Protozoa, UK)、SAG (Sammulung von Algenkulturen, FRG)、UTEX (Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin, USA) から分与された 26 種 38 株、日本産地衣類の共生藻は 12 科 34 属 110 種の地衣体試料から分離・培養した *Trebouxia* 属 330 株を用いた。

本研究で見いだされた分類形質は、1) 栄養細胞の形態、2) 葉緑体およびピレノイドの形態、3) 生活史における自生孢子形成の有無とその形態である。栄養細胞の形には、球形、亜球形、楕円形、卵形、西洋梨形が認められた。*T. erici*, *T. glomerata*, *T. irregularis*, *T. pyriformis* は特に形態変異が著しく、栄養細胞の形は有効な分類形質ではなかった。葉緑体の形態は切れ込みの状態により、anticipata 型、arboricola 型、glomerata 型、jamesii 型、higginsiae 型の 5 型に分けることができた。これらは対数増殖期で非常に安定しており、有効な分類形質と言える。ピレノイドは、数およびデンブンの有無により 3 型が認められた。すなわち、ピレノイドが 1 個のもの、複数のもの、複数でかつデンブンを持つものである。ピレノイドの数は若い栄養細胞では全て 1 個であるため、生活史を通しての観察が必要である。生活史では自生孢子形成の有無により大別され、さらに自生孢子を形成するものには孢子囊群を形成するものとしめないものが存在することが分かった。

以上の分類形質により、*Trebouxia* 属を検討した結果、現在までに報告された 27 種は、4 種を除き、16 種 7 同種異名とするのが妥当であるとの結論に達した。*T. magna* は、葉緑体の形態的特徴により、本属ではなく *Dictyochloropsis* 属に属するべきと考える。本研究で検討できなかった 3 種については今後追求する必要がある。

第三章 共生藻の取り込みの多様性と特異性

かつては地衣類の共生関係は種特異的であり、頭状体や子実体を除く地衣体部分では、地衣類一種が共生できる藻類は必ず一種であると考えられていた。しかし現在では、一種の地衣類でも異なった地衣体では共生藻も異なる場合があることが明らかにされている。また、同種の藻類でも異なった地衣類の共生藻として出現することからも、地衣類の種と共生藻の種との関係は必ずしも一対一ではなく、実際には非常に多様であると言える。

そこで、日本産地衣類について地衣類の種と共生藻種の詳細を明らかにする目的で本研究を行った。その結果、ウメノキゴケ科 (Parmeliaceae) では、マツゲゴケ (*Rimelia clavulifera*) から *Trebouxia corticola*, *T. impressa* の 2 種が共生藻として分離されるなど、多様性が認められた。一方、地衣類の各属ごとに出現する頻度の高い共生藻種も見出され、主要な共生藻と補助的な共生藻の存在が示唆された。

高次の地衣類の分類群について見ると、レカノラ目 (Lecanorales) に属する地衣類のほとんどが *Trebouxia* 属を共生藻としていた。ウメノキゴケ科の共生藻はすべて *Trebouxia* 属であり、ハナゴケ科 (Cladoniaceae) では *Trebouxia* 属の中でも特定のグループに限られていた。また、モジゴケ科 (Graphidaceae) の共生藻は *Prinzina lagenifera* ただ 1 種のみであった。このように、分類階級は一致しないものの、地衣類の分類群それぞれに対応する共生藻が存在することが分かった。地衣類と共生できる緑藻類の多くはトレボウクシア藻綱 (*Trebouxiophyceae*) に属しており、これらの意味で、共生菌が共生藻を選択する際には特異性を示していると言える。

第IV章 地衣類の生育環境と共生藻

地衣類は熱帯から極地、海岸から高山、砂漠といった様々な環境のもとで生育できる。それゆえ地衣類はすぐれた環境適応能力をもつと言われている。本研究ではこれら様々な環境のうち、海岸に着目し、そこに生育する地衣類の着生位置と共生藻種との関係について検討することを目的として行った。

本研究では、島根県江津市および山口県上関町において海岸の岩壁から地衣類6属9種を採取し、共生藻を分離・培養した。その結果、得られた *Trebouxia* 属 6種のうち *T. glomerata* の1種を除いて全て生活史において自生孢子を形成する種であった。*Trebouxia* 属の中で、自生孢子を形成するものは海水培地でも生育可能であり、また、*T. glomerata* が分離された *Cladonia floerkeana* は岩壁の最上部で採取され、本調査地ではもっとも海水の影響を受けにくい場所であった。これらのことから、海岸の岩に着生する地衣類の分布には、共生藻の塩分濃度耐性が関与していることが示唆された。地衣類の着生位置と共生藻種との関係を見ると、山口県上関町よりも島根県江津市の方が、高さによる共生藻種の違いが顕著であり、共生藻の帯状分布的な現象を確認することができた。この現象は、共生藻種による塩分濃度耐性の違いが要因の一つとして予想される。先に述べた共生藻の選択に対する特異性も合わせ、地衣類の分布が決定される要因に共生藻が関与していると言える。

気生藻の中には、地衣類の共生藻として報告されるものもあるが、多くの場合それらは気生藻として優占的に出現することはなく、他の気生藻のコロニーに混在するかたちで分離されるに過ぎない。例外的に *Dictyochloropsis* 属、*Stichococcus* 属、*Printzina lagenifera* の各藻類は単独でコロニーを形成ことがあるが、そのような環境下では、それらの藻類を共生藻とする地衣類は生育していない。つまり、共生菌と共生藻が共生状態になり、地衣体が形成されるのは、少なくともその藻類が単独で生育するには決して良好ではなく、共生菌による援助を必要とする環境であると考えられる。

第V章 総合考察

本研究で明らかにされた共生藻に対する多様性と特異性は、地衣類の生活環と非常に密接に関係している。高い多様性を持つ地衣共生菌は、自身に適した共生藻を高い確率で得ることができ、極度に特異性を示す地衣共生菌の場合は、共生藻を獲得できる確率は低くなる。しかし、共生菌にとって最適ではない藻類種と共生した場合、完全な地衣体を形成できないことが既に示されており、多様性を示す共生菌が必ずしも有利ではない。つまり、共生藻に対する多様性は、高い確率で共生藻を獲得することに有利であり、共生菌が示す特異性は、地衣体を確実に形成させることに有利な性質であると言える。

地衣体の形態形成における共生藻の関与については、現在までほとんど言及されることはなかった。本研究では、*Myelochroa irrugans* の同種異名とされる *M. crassa* および *M. subaurulenta* のそれぞれの共生藻種が異なることが明らかにされた。また、形態的に類似していることが以前から指摘されている *Rimelia clavulifera* と *R. reticulata* の共生藻種が異なっていることも本研究により判明した。これらから、地衣体の形態や地衣成分における変異や相違はそれぞれの共生藻種の違いに関係していることが示唆された。実験的に地衣体を再合成させた際、共生藻種によって地衣体の形成率や形態、地衣成分の合成に差異が生じることは既に知られているが、野外の地衣体試料について共生藻種との関係を示したのは本研究が初めてである。

このように、同種でありながら地衣体の形態変異が著しく分類学的に混乱しているもの、あるいは

微妙な形態の違いや地衣成分によって別種とされているものでは、共生菌が同一種でも共生藻種が異なることでその変異が生じている可能性がある。現在の命名規約では、共生藻種に関わらず地衣類の種名は菌類に与えられる。しかし、地衣個体が遺伝的に異なる幾つかの菌類と藻類から構成された複雑な複合体であった場合や、菌類と藻類の特定の組み合わせによって特有な形態的、生理的、生態的特徴を示すなら、地衣類を命名規約上の種とは別の、たとえば植物社会学における群落分類のような概念によって分類することも可能であろう。そのためには、個々の共生菌や共生藻を分類学、系統学、生理学的に詳細に検討することがまず必要である。

現在、地衣類学では分子生物学的手法を用いた研究が盛んに行われており、地衣類が示す高度な環境耐性を遺伝子レベルで解明し、有用遺伝子として他の植物へ導入しようとするプロジェクトも開始されている。これらの研究において共生藻の存在は非常に重要な意味を持っており、本研究の成果は今後の地衣類学において共生藻を視野に入れた新たな展開をもたらすと考える。