

	ハシモト アキラ
<b>氏 名</b>	<b>橋本 陽</b>
本籍（国籍）	北海道
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	連研第連研 686 号
学位授与年月日	平成 29 年 3 月 23 日
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当課程博士
研究科及び専攻	連合農学研究科 生物生産科学
<b>学位論文題目</b>	<b>全生活環に基づく子のう菌類の新たな分類体系構築（A new approach to the systematics of ascomycetes based on complete life cycle）</b>
学位審査委員	主査 弘前大学准教授 田中 和明 副査 佐野 輝男(弘前 教授),長谷 修(山形 准教授),磯貝 雅道 (岩手 准教授)

## 論文の内容の要旨

菌類は動物や植物に並ぶ主要な分類群の一つであるが、把握できている菌類の種数は全体のごくわずかであり、生物多様性の把握は不十分な状態である。この問題の原因の一つに菌類の分類学上の特殊性が存在する。菌類最大のグループである子のう菌類は、その生活環の有性世代と無性世代で、それぞれ異なる形態をもつ。子のう菌類の分類体系は伝統的に有性世代に基づき構築され、無性世代は重視されていない。しかしながら、系統群を正しく特徴付けるためには、有性世代と従来無視されてきた無性世代の両世代によって、科の枠組みを構築していく必要がある。そこで本研究では、(i) 未整理のままにある無性世代のみで知られる子のう菌類 (= 不完全菌類) の属および種を形態観察と分子系統解析に基づき整理すること、(ii) 菌類多様性調査から未発見の系統群を新たに見出すことで情報の乏しい科や属の形態および生態情報を充実させること、(iii) 有性世代によって特徴付けされてきた従前の科に無性世代の情報を加えることで、従前の科の概念の妥当性を再検討し、科を全生活環によって特徴付けることを目的とし、*Chaetosphaeria* 科 (ケトスファエリア目, フンタマカビ綱), *Lophiotrema* 科 (プレオスポラ目, クロイボタケ綱), *Melanomma* 科 (プレオスポラ目, クロイボタケ綱) について分類学的に再検討した。

*Chaetosphaeria* 科に所属する菌類は多様な無性世代の形態を有するものの、有性世代の形態には一様な共通性がみられることから単一属の *Chaetosphaeria* 属としてまとめられてきた。従前の *Chaetosphaeria* 科の科概念は主にモノネマ状の単純な無性世代をもつものとして認識されてきたが、本研究では *pseudolachnea* 様菌類のように分生子果を形成する複雑な形態的特徴をもつ無性世代の系統群も含まれることを明らかにし、無性世代の形態学的

特徴を科の系統情報に加えることの重要性を示すことができた。加えて、無性胞子の隔壁数を重視した *Pseudolachnea* 属 (1 隔壁) と *Pseudolachnella* 属 (3 隔壁以上) の属概念は、不十分であり、分生子殻の微細構造が属を区別する形態形質として有用であると考えられた。

*Lophiotrema* 科は *Lophiotrema* 属の単一属で構成される点で情報の乏しい科である。本科は当初トサカ状の孔口をもつ子のう果と柄が短い二重壁子のうによって特徴付けられる系統群として認識されてきた。分子系統解析に基づく後続の研究により乳頭突起状の子のう果孔口と分生子殻状の分生子果をもつ *Aquasubmersa* 属、スポロドキア状の分生子果 cap 細胞から下向きに伸長するアームをもつ手のひら状の無性胞子で特徴付けられる *Cryptocoryneum* 属、スポロドキア状の分生子果と二型性 (レンズ状と円筒形) 無性胞子をもつ *Hermatomyces* 属が本科に近縁であることが示唆されてきたが、それらの属の系統的な所属は明確にされていなかった。本研究では *Lophiotrema* 科は *Lophiotrema* 属と 5 つの新属を含むグループとして再定義され、本科のメンバーはトサカ状の孔口をもつ、もしくはもたない子のう果と分生子殻状の分生子果によって特徴付けられることを明らかにした。*Aquasubmersa* 科、*Cryptocoryneum* 科、*Hermatomyces* 科は無性世代の特徴に基づき狭義 *Lophiotrema* 科と区別された。従前のトサカ状の孔口のある子のう果を重視した *Lophiotrema* 科および属の概念は、有性世代の系統的有用性を過大評価したものであると考えられた。

*Melanomma* 科は有性世代の形態学的特徴と分子系統解析に基づき、*Melanomma* 属を含む 20 属から構成される生態的にも形態的にも多様なグループとして特徴づけられている。本科にはモノネマやシンネマの分生子果をもつ菌や分生子果不完全菌類など多様な形態の無性世代のグループが含まれる。本研究では、*Melanomma* 科は著しく発達した殻壁で構成される子のう果と aposphaeria 型の分生子果の無性世代で特徴付けられる *Melanomma* 属の単一のグループに限定されるべきであると結論づけた。*Mycodidymella* 属、*Petrakia* 属、*Pseudodidymella* 属、*Xenostigmina* 属は系統的に *Melanomma* 科に近縁であるが、葉上生、レンズ状で、子座基部が著しく発達した子のう果と mycopappus 型プロパギュールを無性世代にもつ点で、本科の基準属である *Melanomma* 属と明らかに異なる。これら 4 属を収容するために *Pseudodidymella* 科を設立した。*Pseudodidymella* 科内の属の境界線をシニアナモルフに基づき再定義した。*Alpinaria rhododendri* は *Melanomma* 科のメンバーとして見なされてきたが、本科には典型的ではない無色の細胞で構成された子のう果の基部と融合性の偽分生子殻をもつ点で、科の所属は不明なままであった。

本研究では全生活環に基づき子のう菌類の科概念を再構築することで、有性世代を過大評価したため見過ごされてきた科や、無性世代のみで構築される科、科概念が補強された科の事例を見出した。これらの結果は、有性世代に偏った従前の科の枠組みが不完全であることを示唆する。科の枠組みの情報に無性世代の形質情報を加えることで、系統的な情報を与えられてこなかった無性世代の形態情報からでも系統を推定できるようになり、

子のう菌類の進化の歴史を無性世代からも考察できる分類体系の基盤が構築されると考えられる。本研究では総計 114 菌株に対して SSU, ITS, LSU, *tefl*, *rpb2* 領域の 430 配列を新たに決定し, 4 新科, 9 新属, 32 新種, 2 新組み合わせを提唱した。

## 論文審査の結果の要旨

菌類は動物や植物に並ぶ主要な分類群の一つであるが, 把握できている菌類の種数は全体のごくわずかであり, 生物多様性の把握は不十分な状態である。この問題の原因の一つに菌類の分類学上の特殊性が存在する。菌類最大のグループである子のう菌類は, その生活環の有性世代と無性世代でそれぞれ異なる形態をもつ。子のう菌類の分類体系は伝統的に有性世代に基づき構築され, 無性世代は重視されていない。しかしながら, 系統群を正しく特徴付けるためには, 有性世代に加えて従来無視されてきた無性世代の両世代によって, 科の枠組みを構築していく必要がある。

そこで本論文では, (i) 未整理のままにある無性世代の形態のみが知られる子のう菌類の属および種を, 形態観察と分子系統解析に基づき整理すること, (ii) 菌類多様性調査から未発見の系統群を新たに見出すことで情報の乏しい科や属の形態および生態情報を充実させること, (iii) 有性世代によって特徴付けられてきた従前の科に無性世代の情報を加えること, を通じ, 従前の科の概念の妥当性を再検討し, 科を全生活環によって特徴付けることを試みた。研究対象群としては *Chaetosphaeria* 科 (ケトスファエリア目, フンタマカビ綱), *Lophiotrema* 科 (プレオスポラ目, クロイボタケ綱), *Melanomma* 科 (プレオスポラ目, クロイボタケ綱) を選定し, これらについて分類学的再検討を行った。

結果として, 全生活環に基づき子のう菌類の科概念を再構築することにより, 有性世代を過大評価したため見過ごされてきた科 (新科 *Pseudodidymella* 科) や, 無性世代のみで構築される科 (新科 *Cryptocoryneum* 科および *Hermatomyces* 科), 科概念が補強された科 (*Chaetosphaeria* 科), などの事例が見い出された。これらの結果は, 有性世代に偏った従前の科の枠組みが不完全であることを示唆した。加えて, 科の枠組みの情報に無性世代の形態情報を加えることで, 系統的な情報を与えられてこなかった無性世代の形態情報からでも系統を推定できるようになり, 子のう菌類の進化の歴史を無性世代からも考察できるような分類体系の基盤が構築できると考えられた。

以上のように, 本論文は有性および無性生殖の世代からみた子のう菌類の新たな分類体系を提案している。総計 114 菌株に対して SSU, ITS, LSU, *tefl*, *rpb2* 領域の 430 配列を新たに決定し, 4 新科, 9 新属, 32 新種, 2 新組み合わせを提唱することで, 菌類系統分類学に寄与した。

本審査委員会は, 「岩手大学大学院連合農学研究科博士学位論文審査基準」に則り審査した結果, 本論文を博士 (農学) の学位論文として十分価値のあるものと認めた。

学位論文の基礎となる学術論文

### 主論文

1. **Hashimoto A** et al. (2015) Molecular taxonomy of *Dinemasporium* and its allied genera. *Mycoscience* 56: 86–101.
2. **Hashimoto A**, Sato G, Matsuda T, Matsumura M, Hatakeyama S, Harada Y, Ikeda H, Tanaka K (2015) Taxonomic revision of *Pseudolachnea* and *Pseudolachnella* and establishment of *Neopseudolachnella* and *Pseudodinemasporium* gen. nov. *Mycologia* 107: 383–408.
3. **Hashimoto A**, Matsumura M, Hirayama K, Yonezawa H, Tanaka K (2016) Taxonomy and phylogeny of *Cryptocoryneum* (Pleosporales, Dothideomycetes). *Mycological Progress* 15: 45 (1–12). doi:10.1007/s11557-016-1186-8

### 参考論文

1. Hirayama K, **Hashimoto A**, Tanaka K (2014) A new species, *Lophiostoma versicolor*, from Japan (Pleosporales, Dothideomycetes). *Mycosphere* 5: 411–417.
2. Ariyawansa HA et al. (**Hashimoto A** 29 番目/130 名) (2015) Fungal diversity notes 111–252—taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. *Fungal Diversity* 75: 27–274.
3. Liu JK et al. (**Hashimoto A** 57 番目/78 名) (2015) Fungal diversity notes 1–110: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal species. *Fungal Diversity* 72: 1–197.
4. Raja HA et al. (**Hashimoto A** 7 番目/8 名) (2015) Minutisphaerales (Dothideomycetes, Ascomycota): a new order of freshwater ascomycetes including a new family, Minutisphaeraceae, and two new species from North Carolina, USA. *Mycologia* 107: 845–862.
5. Tanaka K et al. (**Hashimoto A** 7 番目/12 名) (2015) Revision of the Massarineae (Pleosporales, Dothideomycetes). *Studies in Mycology* 82: 75–136.
6. Thambugala, KM et al. (**Hashimoto A** 10 番目/14 名) (2015) Towards a natural classification and backbone tree for Lophiostomataceae, Floricolaceae, and Amorosiaceae fam. nov. *Fungal Diversity* 74: 199–266.
7. Hyde KD et al. (**Hashimoto A** 81 番目/112 名) (2016) Fungal diversity notes 367–490: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. *Fungal*

*Diversity* 80: 1–270.

8. Li GJ et al. (**Hashimoto A** 46 番目/142 名) (2016) Fungal diversity notes 253–366: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. *Fungal Diversity* 78: 1–237.
9. Wijayawardene NN et al. (**Hashimoto A** 19 番目/22 名) (2016) Taxonomy and phylogeny of dematiaceous coelomycetes. *Fungal Diversity* 77: 1–316.