

(様式第3号)

学 位 論 文 要 旨

氏名: 折原 貴道

題目: Systematics of the *Leccinum*-related sequestrate fungi (*Boletaceae*, *Boletales*) with emphasis on Japanese taxa

(日本産分類群を主とする、ヤマイグチ属 (イグチ目イグチ科) に近縁なシクエストレート菌の系統分類)

シクエストレート菌 (sequestrate fungi) とは、大型の子実体を形成する菌類のうち、子実層が外皮に部分的もしくは完全に被われ、自力での胞子の射出散布ができない点により特徴づけられる菌である。子囊菌門に含まれるトリュフ類が一般的に広く知られているが、シクエストレート菌は子囊菌門、担子菌門を問わず、きのこを形成する菌類の様々な系統で収斂的に進化していることが知られている。すなわち、菌類の普遍的な形態の一つと考えられ、菌類の形態進化を考える上で重要なグループである。日本国内においても、ショウロ *Rhizopogon roseolus* などをはじめ数十種が知られているが、それらの報告はごく散発的であり、日本産シクエストレート菌の多様性の実態はまだ明らかになっていない。

菌類の高次分類群のうち、シクエストレート菌の多様性の高いグループはいくつか知られているが、担子菌門に含まれる、イグチ目イグチ科もそのうちの一つである。本学位論文は、イグチ科の中でも *Leccinum* (ヤマイグチ属) および *Leccinellum* 属に近縁とされるシクエストレート菌の2属 (*Octaviania* および *Chamonixia* 属) に着目し、日本産の分類群に特に重点を置いて行われた、それらの分子系統、分類、生物地理および進化に関する研究を総合したものである。

Chapter 1 においては、序論として、シクエストレート菌についての概説を行い、*Octaviania* 属と *Chamonixia* 属の分類学上の歴史について記述した。続く Chapter 2 では、日本固有種である *Octaviania columellifera* (ジャガイモタケ) に焦点を当て、本種の分類学的再検討を行った。日本産 *Octaviania* 属菌はこれまで3種が知られていたが、そのうち *O. columellifera* と *O. asterosperma sensu Yoshimi & Doi* (クラマノジャガイモタケ) は形態的識別点が不明確であり、長らく混同されてきた。本研究では、核rDNA ITS領域および大サブユニット (LSU) を用いた分子系統解析およびオーセンティック標本に基づく比較形態学的検討を行い、*O. asterosperma sensu Yoshimi & Doi* が真の *O. asterosperma* ではなく、*O. columellifera* の誤同定であったと結論づけた。同時に、タイプ標本指定の無かった *O. columellifera* のレクトタイプ指定を行った。さらに、分子系統解析の結果、本種はイグチ科内において、他の *Octaviania* 属菌や *Leccinum* 属菌と系統的に離れた、*Xerocomus chrysenteron* species complex (キッコウアワタケ混合種) とごく近縁であることが明らかになり、本種に対して新属 *Heliogaster* Orihara & Iwase および新組み合わせ *H. columellifer* (Kobayasi) Orihara & Iwase を提案した。

Chapter 3 においては、その他の日本産 *Octaviania* 属菌を主な対象として、*Octaviania* 属の系統分類学的研究を行った。核rDNA LSU および翻訳伸長因子 *EF-1 α* 遺伝子を用いた系統解

析の結果、日本産標本は12の種レベルの系統に分かれることが示され、それらは形態的にいずれの既知種にも合致しなかった。そのうちの4系統は形態的・生態的に識別が極めて困難であったが、LSUと*EF-1a*の結合データセット系統樹とITS領域データセットの系統ネットワーク解析のいずれにおいても、各系統の単系統性は強く支持された。また、*Octaviania* 属クレードは3つのクレードに大別されることが、ベイズ推定および最尤法のいずれにおいても強く支持された。これらの結果に基づき、新亜属*Parcaea* および*Fulvopoglobus* を設立し亜属による分類体系を提案するとともに、日本産11新種を新たに記載した。また、北米産*O. nigrescens sensu Singer & A.H. Smith* に対して置換名*O. zelleri* を提案した。考察では、特徴的な分布パターンを示す日本産の複数種について、それらの生物地理について検討を加えた。

続いて、Chapter 4 では、アジアおよびオーストラレーシア産の*Chamonixia* 属菌の系統分類学的研究を行った。これらの地域に産する本属菌は、タイプ種を含む欧米の種と担子孢子や子実体の形態が異なり、系統学的な検討が期待されていた。核rDNA ITSおよびLSUデータセットを用いた系統解析の結果、これらは欧米産*Chamonixia* spp.と同様に*Leccinum*, *Leccinellum* および*Octaviania* と近縁であったものの、後者とは単系統クレードを形成せず、新規の系統群であることが明らかになった。そこで、これらアジアおよびオーストラレーシア産の種に対して新属*Rossbeevera* T. Lebel & Orihara を記載した。筆者は日本産2新種 (*R. eucyanea* Orihara, *R. griseovelutina* Orihara) および1新組み合わせ (*R. bispora* (B.C. Zhang & Y.N. Yu) T. Lebel & Orihara) を発表した。

次に、*Rossbeevera* 属および近縁と考えられる分類群を対象にした、より多数の標本および5つのDNA領域を用いた分子系統解析と形態学的検討をChapter 5において行った。その結果、新たに日本産・中国産標本からなる3系統の*Rossbeevera* 属菌が発見されたほか、日本産・中国産標本からなる*Rossbeevera* 属の姉妹系統の存在が明らかになった。この系統の菌は担子孢子や子実体の無性基部の形態において前者と明確に異なり、これらは祖先形質推定によっても支持された。このことから、本系統に対し新属*Turmalinea* Orihara & Maekawaと日本産3新種1新亜種の提案を行った。本属に含まれる中国産1系統の分類は保留とした。新たに確認された*Rossbeevera* 属菌3系統についてもそれぞれ新種記載を行った。さらに、*Rossbeevera* および*Turmalinea* 属菌のITS2領域にはミニサテライト様の長大な挿入配列が存在しており、これらが属レベル・種レベル・亜種レベルの識別に有用であることが示された。

続くChapter 6 では、核およびミトコンドリア6領域 (5.8S, ITS2, nLSU, *EF-1a*, *ATP6*, mtSSU rDNA) のマルチジーン・データセットに基づく、*Leccinum* 属, *Leccinellum* 属およびこれらに近縁なシクエストレート菌からなるクレード (ヤマイグチ類クレード) の包括的な系統解析を行うとともに、形態的に極めて多様であるこれらの菌を関連付ける特徴として、ヤマイグチ類クレード内の複数のグループにおいて確認されたITS領域内のミニサテライト様挿入配列に着目し、比較検討を行った。その結果、挿入配列の存在位置は属または亜属によってITS1、5.8S-ITS2間、もしくはITS2と多様であったにもかかわらず、繰り返し配列の中にABHGAAAAGYGの配列が共通して存在していた。このことから、これらの挿入配列は共通の起源を有しており、クレード内の系統分化の過程において5.8S領域を挟んで転移したトランスポゾンに由来するものであると考えられた。ITS領域内のトランスポゾンは極めて特異な例であり、これらの多様化がヤマイグチ類クレードの系統分化に影響を与えていることが推察された。

これらの一連の研究によって、日本産分類群を中心に3新属、2新亜属、19新種、1新亜種、2新組み合わせおよび1新置換名が提案され、東アジアにおける*Leccinum* 属に近縁なシクエストレート菌の、分子系統を基盤とし多面的な評価基準に基づく分類体系が構築された。それと共に、これらの菌の著しい多様性とユニークな進化過程が示された。