

日本産リトマスゴケ科地衣類の分類学的研究

—樹皮着生及び岩上生種—

Taxonomic Study on the Lichen Family Roccellaceae

(Lichenized Ascomycota) of Japan

— Corticolous and Saxicolous Species

2014.9

坂田 歩美

Ayumi SAKATA

目次

I. 序論	1
II. 研究史	3
III. 材料と方法	6
1. 材料	6
2. 形態観察	6
2.1 外部形態観察	6
2.2 内部形態観察	6
2.3 ヨード反応	6
3. 化学成分分析	7
3.1 呈色反応	7
3.2 薄層クロマトグラフィー (TLC) 分析	7
3.3 高速クロマトグラフィー (HPLC) 分析	8
4. 分子系統解析	8
4.1 デオキシリボ核酸 (DNA) 抽出	8
4.2 PCR による DNA 増幅	9
4.3 DNA の精製とシーケンシング	11
4.4 分子系統解析	11
IV. 結果と考察	14
1. 形態	14
1.1 地衣体	14
1.1.1 地衣体の外部形態	14
1.1.1.1 生育形	14
1.1.1.2 痂状・プラコディオイド・小囊状	15
1) 痂状	15
2) プラコディオイド	15
3) 小囊状	15
1.1.1.3 表面形状	15
1) 通常の痂状	15
2) 粉末状	16
3) 綿毛状	16
1.1.1.4 亀裂	16
1) 連続する	16
2) 半ば区画化する	17
3) 区画化する	17
1.1.1.5 地衣体の色	17
1.1.1.6 粉芽・裂芽	18

1.1.1.7	イボ状突起	18
1.1.1.8	プロタルス	18
1.1.2	地衣体の内部形態	18
1)	エピネクラルレイヤー	19
2)	皮層	20
3)	髄層	21
4)	下菌糸	21
1.1.3	共生藻	22
1.2	子器及び関連する構造	22
1.2.1	子器	22
1.2.1.1	子器の外部形態	22
1)	子器縁	22
2)	子器盤	23
1.2.1.2	子器の内部形態	23
1)	パラテシウム	23
2)	アンフィテシウム	24
3)	果托	24
4)	果殻	25
5)	果殻 (<i>Opegrapha</i> -type)	25
6)	果殻 (<i>Graphidastra</i> -type)	26
7)	果殻 (<i>Enterographa divergens</i> -type)	26
8)	ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドル	27
9)	ヒポテシウム	27
10)	子嚢下層	27
11)	子嚢層	28
12)	子嚢上層	28
13)	側糸状体	28
14)	子嚢	30
15)	子嚢胞子	30
1.2.2	ストロマ	31
1.2.2.1	ストロマの外部形態	32
1.2.2.2	ストロマの内部形態	3
3		2
1.3	粉子器	32
1.3.1	粉子器	32
1.3.2	粉子	32
2.	化学成分	45
2.1	従来の見解	45
2.2	日本産本科から検出された成分	46
2.2.1	同定成分	46
2.2.2	未同定成分	48
2.2.2.1	TLC で検出された未同定成分	48
2.2.2.2	HPLC で検出された未同定成分	48
2.3	日本産本科から検出された化学成分と分類形質	50

3. 分布・生態	59
3.1 分布	59
3.1.1 世界における地理分布	59
3.1.2 日本国内の分布	60
3.2 生態	62
3.2.1 生育基物など	62
3.2.2 その他	64
4. 分類	65
日本産樹皮着生及び岩上生リトマスゴケ科の属への検索表	66
日本産樹皮着生及び岩上生リトマスゴケ科の種への検索表	66
4.1 <i>Chiodecton</i> Ach. ヒヨウモンメダイゴケ属	69
4.2 <i>Cresponea</i> Egea & Torrente カシゴケ属	77
4.3 <i>Dichosporidium</i> Pat. フェルトゴケ属	92
4.4 <i>Enterographa</i> Fée クチナワゴケ属	98
4.5 <i>Graphidastra</i> (Redinger) Thor	117
4.6 <i>Opegrapha</i> Ach. キゴウゴケ属	124
4.7 <i>Roccellina</i> Darb. ヘリブトゴケ属	135
4.8 <i>Schismatomma</i> Flot. & Körb. ex A. Massal. メダイゴケ属	143
4.9 <i>Sclerophyton</i> Eschw. タツゴケ属	151
4.10 <i>Mazosia</i> A.Massal. フシアナゴケ属	157
4.11 日本産本科から除外する種	166
4.12 扱わなかった種	168
5. 子器における多様性	170
5.1 裸子器	171
(1) レカノラ型裸子器	171
[Lecanora-type (レカノラ=タイプ)]	172
[Parmelia-type (パルメリア=タイプ)]	172
<i>Schismatomma</i> -type (スキスマトンマ=タイプ)	172
<i>Mazosia</i> -type (マゾシア=タイプ)	173
<i>Graphidastra</i> -type (グラフィダストラ=タイプ)	173
(2) レキデア型裸子器	174
5.2 リレラ	174
<i>Opegrapha</i> -type (オペグラファ=タイプ)	176
<i>Enterographa anguinella</i> -type (エンテログラファアングイネラ=タイプ)	176
<i>Enterographa divergens</i> -type (エンテログラファディベルゲンズ=タイプ)	176
<i>Enterographa leucolyta</i> -type (エンテログラファリュウコリータ=タイプ)	177
<i>Sclerophyton</i> -type (スクレロフィトン=タイプ)	177
<i>Graphidastra</i> -type (グラフィダストラ=タイプ)	178
<i>Chiodecton</i> -type (キオデクトン=タイプ)	178
5.3 被子器	178

<i>Dichosporidium</i> -type (デイコスポリディウム=タイプ)	178
5.4 ストロマ	178
6. リトマスゴケ科 (<i>Roccellaceae</i>) の分子系統解析	187
6.1 本科の系統類縁関係	187
6.1.1 本科の系統類縁関係結果	187
6.1.2 本科の系統類縁関係の考察	189
6.2 形態形質と分子系統	190
6.2.1 形態形質と分子系統の結果	190
6.2.2 形態形質と分子系統の考察	192
V. 総括	195
VI. 謝辞	202
VII. 引用文献	203

付録 1. 検査標本 (Specimens Examined)

付録 2. 表 (Tables)

付録 3. 図 (Figures)

I. 序論

地衣類が菌類と藻類の複合体であることがSchwendener (1869)によって明らかにされ、20世紀には代表的な共生生物として知られていた。この共生現象は生物学の研究対象として注目された。その成果の一つとして、共生菌と共生藻を別々に分離培養する手法が確立された (Ahmadjian 1967, 山本・山田 1985, Tschermak-Woess 1988) が、その一方で、分離培養された共生菌と共生藻から地衣体を再合成することは部分的にしか成功していない (Ahmadjian 1966, 1967, Kinoshita *et al.* 1993, Yoshimura *et al.* 1990, 1994a, b)。地衣類の共生現象はいまだ、謎に包まれたままである。

地衣類は砂漠、極地、高山、温泉地などの特殊な環境に生育することから、耐高温乾燥性、耐塩性、耐酸性、耐寒性といった特性が注目されている (小杉他2012, 志賀他2004, 竹村他2005, 成田他2007)。重金属を集積する性質も知られ (Tuominen & Jaakkola 1973)、チェルノブイリの原発事故後に放射能雲が移動した経路上の地衣類から高濃度の放射性セシウムが検出されたとの報告もある (Seaward 1992)。地衣類が乾燥した光環境下で生き続けることができるのは、共生藻が特殊な光阻害防御機構を獲得したという報告も最近になってなされている。(小杉他 2012)。

その一方で地衣類は、大気汚染の影響を受けやすいことが認められている。19世紀後半には、パリにおいて都市化が地衣類の消滅に関係していることがNylander (1866) によって早くも指摘されている。そこで種によって大気汚染 (主に亜硫酸ガス) に対する耐性が異なる性質を利用して、地衣類を大気汚染の指標とする試みが広く世界で研究され、成果を挙げている (Bate *et al.* 1990, Fenton 1964, Gilbert 1970 a, b, 1986, Hawksworth & Rose 1976, LeBlanc & DeSloover 1970, LeBlanc & Rao 1966, 1973, Richardson 1992, Rose 1973など)。日本では、地衣類の分布や含有する化学物質の分析から地衣類を環境指標とする試みが少しずつなされている (梅津 1987, 岡崎 1987, 武田・相原 2008-2010, 中西 1979, 1982, 中川・小林 1990, 1991, 1995, 濱田・宮脇1998, 大村他2008, 杉山他1976)。

地衣類には、地衣成分あるいは地衣酸と呼ばれる二次代謝産物が細胞外に多量に蓄積することが知られている。今ではpH試験紙として知られるリトマス試験紙も、もともとはリトマスゴケ (*Rocella*) の地衣成分の“発酵”産物であるリトマスと呼ばれる染料を濾紙にしみこませたものである。リトマスは、産業革命時代に石油からアニリン色素が合成されるまでは、羊毛の青色染料として珍重され、経済的に重要な存在であった (Hale 1983, Smith 1921)。また、*Evernia prunastri* (L.) Ach.からの抽出物は、現在でも香水の原料として重要な位置を占めている (Hale 1983, Purvis 2000)。地衣類は民間薬としても各地で使われてきた。たとえばアイスランドなど北欧では、エイランタイ [*Cetraria islandica* (L.) Ach. subsp. *islandica*] が肺病や鼻や喉の炎症に効果があるとされ、ハーブティーとして利用されたり、錠剤で販売されている (Purvis 2000)。中国ではムシゴケ (*Thamnolia vermicularis* Schaer.) が解熱などの作用を持つ漢方薬として用いられていた (Wang 2012) という。日本ではエイランタイ [*Cetraria islandica* subsp. *orientalis* (Asah.) Kärnefelt], ナガサルオガセ (*Usnea longissima* Ach.), ヨコワサルオガセ (*Usnea diffracta* Vain.) が和漢薬として利用されていた (山本2000)。このように、地衣類は様々な形で利用されてきており、近年では以下のような薬理活性が数多く報告されている。抗腫瘍活性、抗酸化活性、抗菌活性、酵

素阻害（チロシナーゼ阻害，モノアミノキシダーゼ阻害）（Asahina & Shibata 1954, Burkholder *et al.* 1944, 橋本他2007, Luo *et al.* 2009, 2010, 川上他2012, 木下2006, Nishikawa *et al.* 1970, 小原他2006, Shibata *et al.* 1948, 1968, Shibata & Miura 1949, Takai *et al.* 1979, Takida *et al.* 1972, 山本2001, 2008). また，日本ではイワタケ[*Umbilicaria esculenta* (Miyoshi) Mink]やバンダイキノリ[*Sulcaria sulcata* (Lév.) Bystrek ex Brodo & D. Hawksw.]が食用とされ，中国雲南省でも多くの地衣類が食用として利用されている（Sato 1968, Wang 2013, Wang & Harada 2008). 従って，まだ我々の知らない価値が地衣類には無数眠っていると期待される。

近年では，生物多様性の問題が生物学の枠を超えて，社会的な問題として議論されるようになり，我々の生存が，生物多様性の恩恵を受けて維持されていることが広く認識されるようになりつつある。日本でこのことが広まったのは，2010年に名古屋で開催されたCOP10がきっかけであった。このとき締結された生物多様性条約（Convention on Biological Diversity）には，遺伝資源の利用及び利益配分を巡る問題が含まれていた。ある生物を利用して得られた利益に対し，原産国の権利を認めるものであった。これによって，国内の生物多様性を守り，明らかにすることは，基礎科学の立場からだけでなく，社会的，経済的に見ても重要な課題であることに疑いはなくなった。地衣類について述べるならば，それはまず，国内に産する地衣類の分類を明らかにすることに他ならない。

日本に産する地衣類に関する知見は，「日本産地衣類および関連菌類のチェックリスト」（原田他2004）にまとめられ，日本から1602種の記録があることが判明した。ウメノキゴケ属（*Parmelia*），ハナゴケ属（*Cladonia*），サルオガセ属（*Usnea*）などに代表される大型地衣類の分類は比較的古くからなされ（朝比奈 1950, 1952, Asahina 1956など），その概要は既に明らかにされている（吉村 1974）。その一方で，痲状地衣類には，実体がわかっていない科・属が多い。リトマスゴケ科（*Roccellaceae*）はそのような科の一つである。

リトマスゴケ科は関東平野以西の低地では高頻度で出現し，暖温帯を代表する要素である。しかも，岩上，樹皮上，生葉上など様々な基物に生育する。また，日本の海岸にはリトマスゴケ科（*Roccellaceae*）のイソクチナワゴケ（*Enterographa leucolyta*）などが優占する桃色帯と呼ばれる分布帯があることが知られている（原田2001）。このため，日本の地衣類の多様性を考えるうえで重要な存在である。

本科の幾つかの属については世界的なモノグラフが発表されているものの，東アジア産の標本はほとんど検討されることはなかった。日本においても断片的な情報しかない（朝比奈1964, Kashiwadani & Thor 1995, Nylander 1890, Thor 2002, 安田1925, Vaino 1921など）。そこで，本研究では日本産リトマスゴケ科（*Roccellaceae*）地衣類について，形態・化学成分を詳細に検討するとともに，分子系統解析を行い，分類の解明を試みた。

また，地衣類の重要な分類形質とみなされる子器の内部形態に関して，本科も含め研究者により組織の定義や用語の使い方が異なるため大きな混乱を招いていた。そこで，リトマスゴケ科以外とも比較しつつ，各組織を定義し，用語の統一を図る。更に，子器はほとんどの科内では概ね構造が同一であるのに対して，本科では子器の主要3型が見られるなど，極めて多様であること（Fig. IV 1-6）が特筆に値する。そこで，日本産本科における子器を詳細に観察，比較し，形態に基づく類型化を試みた。さらに，分子系統と子器の形態形質との関係を検討した。

II. 研究史

現在Roccellaceaeリトマスゴケ科に位置づけられる属のうち幾つかは既に19世紀前半には記載されていた。最も早かった属は18世紀末に記載された*Opegrapha* Humb. (1793)である。次いで、タイプ属である*Roccella* DC. (1805) (リトマスゴケ属) は19世紀に入っすぐに記載された。本属は樹状地衣であり、目立つことと経済的に重要であったリトマス (染料) の原料であったことから注目されていたものと見られる。19世紀前半に*Chiodecton* Ach. (1814), *Dirina* Fr. (1825), *Lecanactis* Eschw. (1824), *Sclerophyton* Eschw. (1824)などの痂状地衣も多数記載された。

20世紀の地衣分類体系の基礎を成す, “Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl., 8 Band.” の一部として発表されたZahlbruckner (1926) の論文において, 以下のとおり現在のリトマスゴケ科に位置づけられる多くの属がRoccellaceae, Chiodectonaceae, Lecanactidaceae, Graphidaceaeのいずれかの科の属として掲載された。Roccellaceaeには*Roccella*をはじめとする樹状の13属が含まれる。Chiodectonaceaeには, 現在ではモジゴケ科Graphidaceaeとされる*Glyphis*などとともに*Chiodecton*など12属が含まれ, このうち6属 (*Chiodecton*, *Enterodictyon*, *Mazosia*, *Minksia*, *Rotularia*, *Sclerophyton*) が現在のRoccellaceaeに位置づけられる。Dirinaceaeには*Dirina*など3属が含まれ, *Dirina*のみが現在Roccellaceaeに位置づけられる。Lecanactidaceaeには*Lecanactis*など5属が含まれ, 3属 (*Lecanactis*, *Pseudolecanactis*, *Schismatomma*) が現在Roccellaceaeに位置づけられる。一方, *Opegrapha* は外部形態の類似のため, Graphidaceaeモジゴケ科に位置づけられていた。さらにRabenhorst (1870)は*Bactrospora*に基づく単型科としてBactrosporaceaeを記載した。

このように現在のRoccellaceaeに関連する5つの科が知られていたが, 20世紀終わり頃からこれらが統一されていった。Eriksson & Hawksworth (1993)はBactrosporaceae, Chiodectonaceae, LecanactidaceaeをOpegraphaceaeの異名とし, DirinaceaeをRoccellaceaeの異名とした。Tehler (1994)とTehler & Egea (1997)は化学成分と形態形質に基づいた系統解析を実施し, 多くの属はRoccellaceaeに属し, *Lecanactis*, *Byssoporopsis*, *Opegrapha*, *Sagenidiopsis* はOpegraphaceaeに属すとし, *Chiodecton*, *Shismatomma*, *Syncesia*をそれ以外の科とすべきとした。その一方で, “Ascomycetes systematics: problem and perspectives in nineties” (Eriksson & Reynolds 1994) の中でTehlerがOpegraphaceaeとRoccellaceaeを一つの科にすべきと主張した。Grube (1998)はホシゴケ目Arthonialesの子嚢を形状の違いで区別し, Arthoniaceae, Chrysothrichaceae, Roccellaceaeを認め, Opegraphaceaeに属するとされた属 (*Lecanactis*, *Byssoporopsis*, *Opegrapha*, *Sagenidiopsis*など) をRoccellaceaeに移した。多くの研究者はこれらの概念に従い, Roccellaceaeのみを認めている (Hawksworth *et al.* 1995)。

近年は分子系統解析の結果に基づいた分類が試みられている。Nelsen *et al.* (2009)はDothideomycetaの分子系統解析を実施し, Roccellaceaeのみを認めた。Ertz *et al.* (2009)はホシゴケ目 (Arthoniales) 10属33種の分子系統解析を実施した結果, 本科は多系統であることを明らかにし, 本科を4つの集団に区別した。すなわち, *Opegrapha varia* group, *Roccella* group, *Enterographa* group, *Opegrapha vulgata* groupである。Ertz & Tehler (2011)はホシゴケ目 (Arthoniales) 132種の分子系統解析を実施した結果, ホシゴケ目 (Arthoniales) に5

つの科を認めた。即ち、従来からあるArthoniaceae, Crysothricaceae, Roccellaceaeに加え、新たにRoccellographaceae を記載し、Opegraphaceaeを再び認めた。彼らが Roccellographaceae とOpegraphaceaeに位置付けた属は、従来（例えばGrube 1998）はRoccellaceaeに属するとされていた属である。Ertz & Tehler (2011) とErtz *et al.* (2013) の系統解析の結果によると、多くの属 (*Arthonia*, *Arthothelium*, *Chiodecton*, *Hubbsia*, *Ingaderia*, *Lecanactis*, *Lecanographa*, *Llimonaea*, *Opegrapha*, *Roccellina*, *Schismatomma*, *Sclerophyton*) には側系統が認められるため、それぞれ多系統であることが明らかになった。Ertz & Tehler (2011) によると、形態的特徴と化学成分は科や属を定義する際にわずかにしか役立たないことが明らかになったが、このことはホシゴケ目 (Arthoniales) における異常なレベルの適応性 (plastiity) を示すとした。また、この高度なレベルの成因的相同 (homoplas) はホシゴケ目 (Arthoniales) が古いグループであり、とても長い時間をかけ平行進化した分類群を含むことを示すとした。Ertz *et al.* (2009) とErtz & Tehler (2011) は限られた属のみを扱い、形態を十分に検討していないことから、さらに検討をする必要がある。従って、本研究ではGrube (1998) の概念に従い、広義のRoccellaceaeを扱うこととした。

リトマスゴケ科の目への所属についても変遷があった。リトマスゴケ科はHysteriales (モジカビゴケ目) (Luttrell 1973, 吉村1974, Barr 1979) やOpegraphales (キゴウゴケ目) (Hawksworth *et al.* 1983, Hafellner 1988) に分類されることもあったが、Hafellner (1988)はOpegraphalesとArthonialesは近縁であると主張し、その後、Tehler (1990)は化学成分や形態からOpegraphalesとArthonialesを同一であるとした。現在、本科はソバカスゴケ目 (Arthoniales) に含める考えが広く受け入れられている (Grube 1998)。

本科の多くの属で世界的なモノグラフが発表された。Thor (1990)はヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) と関連する5属[*Ancistrosporella*, フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), *Erythrodictyon*, アシカゴケ属 (*Graphidastra*), *Streimannia*]について分類学的検討を実施し、6属28種を認めた。Thor (1990)はさらに、これら6属について化学成分と形態形質に基づいた系統解析を実施した。その結果、*Ancistrosporella*とフェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), *Erythrodictyon*と*Streimannia*, ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) と*Graphidastra*がそれぞれ姉妹群 (sister group) であることを明らかにした。これ以外にも以下の属で分類学的検討が実施され、モノグラフにまとめられた: *Bactrospora*, カシゴケ属 (*Cresponia*), *Dirina*, クチナワゴケ属 (*Enterographa*), *Lecanactis*, *Lecanographa*, ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*), *Plectocarpon*, *Sagenidiopsis*, メダイゴケ属 (*Schismatomma*), タツゴケ属 (*Sclerophyton*), *Sigridea*, *Synnesia* (Egea & Torrente 1993 a, b, 1994, Egea *et al.* 1995, Ertz *et al.* 2005, Sparrius 2004, Tehler 1983, 1993 a, b, 1997, Torrente & Egea 1989)。キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) の種数は多く、約300種の報告がある (Kirk *et al.* 2001)。そのため、世界中を網羅するモノグラフを検討することは困難で、地域や国ごとに検討されている (Dodge 1953, Redinger 1936, 1938, 1940, Torrente & Egea 1989, Vainio 1921, 1929など)。その中で、Ertz (2009a)とVainio (1921), Redinger (1936)は日本に関係がある地域の本属をまとめているため、日本産本属を検討するうえで重要な文献である。Vainio (1921)とRedinger (1936)はフィリピン産の標本に基づき、本属を検討した。Ertz (2009a)は汎熱帯生樹皮着生種を検討し、新種8種を含む42種を報告した。

日本産本科に関する知見が初めて発表されたのは1863年だった。すなわち、Nylander

(1863)が下田産の標本に基づき *Stigmatidium anguinellum* Nyl.[= *Enterographa anguinella* (Nyl.) Redinger]と、小笠原諸島 (Bonin) 産の標本に基づき *Opegrapha subsimilata* Nyl.を新種記載したのが始まりであった。その後、スウェーデンのヴェガ号の調査により Almquistが1879年に日本で収集した大量の標本を、Nylander (1890)が検討して著した“Lichenes Japoniae”の中で、現在本科に位置づけられる属4属 (*Bactrospora*, *Chiodecton*, *Dirina*, *Opegrapha*) が掲載された。Nylander (1890)が“*Chiodecton*”としている種は現在では *Enterographa* (Redinger 1938, Sparrius 2004などによる) に、“*Dirina*”は *Rooccellina* (Tehler 1983による) に位置づけられる。現在本科に位置づけられる種としては“*Lecidea premnea* Ach.”として掲載された“*Cresponea premnea* (Ach.) Egea & Torrente”を含めて、7種である。Vainio (1921)は“Lichenes ab. A. Yasuda in Japonia collecti”の中で、現在本科に位置づけられる2属 (*Chiodecton*, *Lecanactis*) を掲載した。彼が *Chiodecton* としている種は現在では *Schismatomma* (Tehler 1993による) に移されたが、*Lecanactis*の多くは *Lecideaceae* s. Lat.に位置づけられるため (Egea & Torrente 1994による)、現在本科に位置づけられる種は3種となる (坂田・原田 2011)。

日本の研究者としては安田 (1925) と朝比奈 (1931) が日本産地衣類について初めて検討し、その中で *Chiodecton* と *Lecanactis* の樹皮着生種と岩上生種を挙げた。安田 (1925) が *Chiodecton* としている種は現在では *Schismatomma* (Tehler 1993aによる) に、*Lecanactis* の多くは *Lecideaceae* s. lat.に除外され (Egea & Torrente 1994による)、3種が現在のリトマスゴケ科に位置づけられる。朝比奈 (1931) は東京を中心に静岡県 (駿河の国) から茨城県 (常陸) の地衣類を調べ、「日本地衣フローラノ資料 (I.)」を発表した。その中で *Chiodecton* としている種は現在では *Enterographa* (Redinger 1938, Sparrius 2004などによる) に位置づけられ、5種が現在のリトマスゴケ科に位置づけられる。近年では「日本地衣植物図鑑」(吉村 1974) において、*Lecanactis* と *Schismatomma* は *Lecanactidaceae* に、*Chiodecton*, *Mazosia*, *Opegrapha* は *Opegraphaceae* に位置づけられた。吉村 (1974) が *Chiodecton* としている種は *Schismatomma* (Tehler 1993aによる) に、*Lecanactis* としている種は *Cresponea* (Egea & Torrente 1993bによる) に移され、5種が現在のリトマスゴケ科に位置づけられる。Thor (2002) は日本及び台湾産の本科地衣類4属 (*Chiodecton*, *Dichosporidium*, *Graphidastra*, *Pulvinodecton*) を検討し、日本産として3属4種を認めた。Thor et al. (2000) が検討した日本産本科生葉上生地衣類の中には3属 (*Enterographa*, *Mazosia*, *Opegrapha*)、7種が掲載された。これらの他に、日本産本科は記載論文や地域ごとのフロラなどで扱われている (朝比奈 1964, Harada 1990, 1995, 原田1993, 原田他2007, Kashiwadani 1985, Kashiwadani & Thor 1995など)。世界的なモノグラフの中で日本産標本が検討される例も幾つかあった (Egea & Torrente 1993, 1994, Tehler 1983, 1993a, Thor 1990)。

2000年頃までに発見された日本産地衣類に関する文献情報は「日本産地衣類および関連菌類のチェックリスト」(原田他 2004) にまとめられ、この中でリトマスゴケ科として12属35種が認められた。本研究を着手するにあたり、関係する文献を更に詳細に検討し「日本産リトマスゴケ科地衣類目録」(坂田・原田 2011) としてまとめたところ、日本産リトマスゴケ科として9属28種が認められた。

II. 材料と方法

1. 材料

1988年から2013年にかけて千葉県をはじめとする全国各地で採集し、千葉県立中央博物館 (CBM) に保管されている標本を用いた (「付録1. 検査標本」).

2. 形態観察

外部形態と内部形態は以下の方法で観察した後、一部の標本についてはデジタルカメラで撮影した (Canon EOS Kiss digital か Canon 20D, Olympus E-PC5).

2.1 外部形態観察

乾燥標本を実体顕微鏡 (Olympus SZH) 下で観察し、記載した.

2.2 内部形態観察

実体顕微鏡下で乾燥標本からカミソリを用いてフリーハンドにて子器の縦断切片等を切り出し、GAW (グリセリン: エタノール: 水 = 1 : 1 : 1) で封入した後、電気ゴテで2-3秒間穏やかに熱し、気泡を除き、プレパラートを作製した. このGAW標品を生物顕微鏡 (Olympus CH40) 下で観察し、記載した. また必要に応じ、GAWで封入したプレパラートの封入液を水、アルコールの順に置き換え、最後にラクトフェノールコットンブルー (LPCB) で封入したプレパラートも作製した. また、子嚢胞子等の観察には、子器切片のGAWプレパラートの封入液をK液 (10% KOH水溶液) に置き換え5-60分程度静置した後、封入液を、水、アルコールの順に置き換え、最後にラクトフェノールコットンブルーで封入したプレパラートも作製した.

2.3 ヨード反応

実体顕微鏡下で作製した子器縦断切片を用いて、以下の3通り (I, GAW-I, KI) の方法によりプレパラートを作製し生物顕微鏡下でヨード反応を判定した (坂田他 2009).

- ① GAW-I: GAWで封入した切片を水、アルコールの順に置換し、最後にルゴール液で封入して反応を観察した.
- ② I: 切片をルゴール液で封入して反応を観察した.
- ③ KI: 切片をK液で封入し5-30分程度静置した後、封入液を水、アルコール、ルゴール液に置換して反応を観察した. 一部はLPCBで封入した切片を水、アルコールの順に置換した後、通常のKI反応の方法に従って封入して反応を観察した.

子嚢 (特に先端部) のヨード反応は地衣類の科 (や属など) を分ける分類形質として重視されている (Hafellner 1984 など). また、子嚢以外の子嚢層等のヨード反応も科・属あるいは種によって異なる場合もあり、分類形質として重要である. 地衣類の分類において、ヨード反応の判定にはI反応とKI反応が普遍的に用いられている (Baral 1987, Common 1991). I反応により濃青色に染まらない場合 (淡青色, 橙赤色など) でもKI反応により

青色・濃青色に染まる例が多数知られている。このため、両反応を実施することは重要である。GAW-I 反応は、形態観察した GAW 標品と同一切片でヨード反応を比較することができるという利点がある。I 反応と概ね同じ反応を示すが、やや色が薄い傾向がある。

3. 化学成分分析

3.1 呈色反応

以下の試薬を用いた。

K 液：5~10 %KOH 水溶液

C 液：塩素系の漂白剤（次亜塩素酸ナトリウム）

P：パラフェニレンジアミン（結晶）

実体顕微鏡下でカミソリとピンセットを用いて、乾燥標本から基物ごと地衣体を 5 x 5 mm 程度切り出し、K テストは K 液を試料に直接塗布し、数秒後に反応を判定した。C テストも C 液を用い同様に判定した。K, C テストとも実体顕微鏡下で反応を観察し、反応が不明な場合は試料に塗布した試薬を濾紙に吸収させ、濾紙の色で判定した。P テストはエタノールを含ませた極細面想筆で、パラフェニレンジアミンの結晶表面をなで、次いで試料に触れ、数秒後に反応を判定した。

3.2 薄層クロマトグラフィー（TLC）分析

TLC の分析方法は、原則として基本的に Culberson (1972) と Culberson & Johnson (1982) に従った。TLC プレートは Merck 社製、Kieselgel 60 F254 (0.2 mm, 20 x 20 cm) を用い、プレート的一端から 2 cm の位置を起点として 10-17 レーンを設定した。以下の標本を化学成分のコントロールとして各プレートのコントロールレーンに設定した。

Cladonia rangiferrina (L.) F.H.Wigg./ Harada 18 (CBM-FL-3788): protocetraric acid, fumarprotocetraric acid

Herpothallon furfuraceum G. Thor/ Schallert 96 (CBM-FL): confluentic acid

Parmelia laevior Nyl./ Harada 17843 (CBM-FL-9691): salazinic acid

Sterocaulon japonicum Th.Fr./ Kawana 20617 (CBM-FL-12718): atranorin, norstictic acid, stictic acid, menegazziaic acid, cryptostictic acid, constictic acid

Sterocaulon vesuvianum Pers./ Kawana 20617 (CBM-FL-12718): atranorin, norstictic acid, stictic acid, menegazziaic acid, cryptostictic acid, constictic acid

Sulcaria sulcata (Lév.) Bystrek ex Brodo & D.Hawksw./ Harada 1077 (CBM-FL-8265): atranorin, psoromic acid

Umbilicaria esculenta (Miyoshi) Mink/ Harada 674 (CBM-FL-6699): gyrophoric acid

実体顕微鏡下でカミソリとピンセットを用いて、乾燥標本から子器と地衣体を 5 mm x 5 mm 程度切り出し、試料とした。このとき、基物樹皮がなるべく混入しないよう努めた。試料をマイクロチューブに入れ、アセトンをスポイトで 2~3 滴加え 30 分程度静置した。

UV ランプを照射し、スポットを確認した。TLC プレートは以下の3種類の溶媒(A, B', C) で展開した。

- A. トルエン (toluene) : ジオキサン (dioxane) : 酢酸 (acetic acid) = 180 : 45 : 5 (230 ml)
- B'. ヘキサン (hexane) : メチル t-ブチルエーテル (methyl tert-butyl ether) : ギ酸 (formic acid) = 140 : 72 : 18 (230 ml)
- C. トルエン (toluene) : 酢酸 (acetic acid) = 170 : 30 (200 ml)

展開溶媒がプレートの下端より約 12 cm (起点から 10 cm) に達したら、タンクから取り出した。TLC プレートは自然乾燥させた後、色素を判定するために、加熱する前に TLC プレートをスキャナーでスキャンした。その後、10% 硫酸を噴霧後、120°C で加熱し、スポットを発色させてスキャナーでスキャンした。脂肪酸の検出が予測される場合は 250°C でさらに加熱した。加熱後はシリカゲル層が剥離しやすいため、カメラで撮影した。ごく淡いスポットまで検出するため、スキャン時は暗めに画像を取得し、Adobe®Photoshop 上でトーンカーブ (チャンネル: RGB) を操作し、画像を暗めに処理したうえで解析を行った。TLC プレートとスキャン画像のコントロール標本のスポットを直接比較し、同定したコントロール標本がない場合は Rf 値を求め、Huneck & Yoshimura (1996) の Rf 値と比較した。

3.3 高速クロマトグラフィー (HPLC) 分析

実体顕微鏡下でクラフトナイフを用いて、乾燥標本から子器と地衣体を 1×1 cm 程度切り出し、標本によっては子器 1 - 2 個程度を加え試料とした。このとき、基物樹皮がなるべく混入しないよう努めた。試料をマイクロチューブに入れ、アセトンを加え、一晩静置し、アセトンエキスを得た。得られたアセトンエキスを Shimadzu LC10AV を使用し、以下の条件で分析した。

カラム (column) YMC-Park ODS-A, 150 × 4.6 mm I. D., S-5 μm, 12 nm

流出溶媒 (solvent) MeOH: H₂O: H₃PO₄ = 80: 20: 1

流速 (flow rate) 1 ml/min.

カラム温度 (column temp) 40° C

検出器 (Photodiode array: PPA) SPP-M10AVP

検出波長 (detection wave length) 180 - 700 nm.

保持時間と UV スペクトルを Yoshimura *et al.* (1994) の保持時間と UV スペクトルと比較し、同定した。

4. 分子系統解析

4.1 デオキシリボ核酸 (DNA) 抽出

実体顕微鏡下でクラフトナイフを用いて、乾燥標本 (table III 4-2) から子器と地衣体を 1×1 cm 程度切り出し、標本によっては子器 1 - 2 個程度を加え試料とした。このとき、基

物樹皮がなるべく混入しないよう努めた。試料をマイクロチューブに入れ、アセトンを加え、一晩静置した。得られたアセトンエキスは化学成分分析に使用した。アセトンエキスを取り除いた試料は風乾燥させた後、multi-beads shocker（安井器械）を用いて、液体窒素中で10秒間2,000 rpmで遠心して、破碎した。DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen)を用いて、デオキシリボ核酸（DNA）を抽出した。

4.2 PCRによるDNA増幅

PCRはPCR Thermal Cycler Personal (Takara), GeneAmp 2700 (Applied Biosystems)を使用した。DNA抽出液を10倍希釈し、鋳型（template DNA）とした。

(1) mtSSU領域

プライマー

地衣菌のミトコンドリアのSSU領域を増幅させるため、以下の2つのプライマーを使用した。

mrSSU1 (5'-AGCAGTGAGGAATATTGGTC-3') (Zoller 1999)

mrSSU3R (5'-ATGTGGCACGTCTATAGCCC-3') (Zoller 1999)

反応液組成

template DNA	1	μl
10 × PCR buffer	1	μl
dNTP mix	0.8	μl
primer (10 μM) (mrSSU1)	0.2	μl
primer (10 μM) (mrSSU3R)	0.2	μl
ExTaq DNA polymerase (TaKaRa)	0.05	μl
H ₂ O	6.8	μl
total	10	μl

反応条件

以下の条件で反応させ、熱変性を94°Cで30回繰り返した。

initial		
denaturation	94 °C	5 min.
annealing	55 °C	30 sec.
extension	72 °C	1 min.
a final elongation	72 °C	7 min.

(2) ITS領域

プライマー

地衣菌の核リボソームのITS領域を増幅させるため、以下の2つのプライマーを使用し

た.

ITS1F (5'-CTT GGT CAT TTA GAG GAA GTAA-3') (Gardes & Bruns 1993)

ITS4A (5'-ATT TGA GCT GTT GCC GCT TCA-3') (Kroken & Taylor 2001)

反応液組成

template DNA	1 μ l
10 \times PCR buffer	1 μ l
dNTP mix	0.8 μ l
primer (10 μ M) (ITS1F)	0.2 μ l
primer (10 μ M) (ITS4A)	0.2 μ l
ExTaq DNA polymerase (TaKaRa)	0.05 μ l
H ₂ O	6.8 μ l
total	10 μ l

反応条件

以下の条件で反応させ、熱変性を 94°C で 30 回繰り返した.

initial		
denaturation	94 °C	5 min.
annealing	55 °C	30 sec.
extension	72 °C	1 min.
a final elongation	72 °C	7 min.

電気泳動

電気泳動は mtSSU と ITS で同じ条件で実施した.

器具

電気泳動槽： Mupid-2

落射式蛍光読取装置： Epi-Light UV FA500 (アイシン精機)

試薬

泳動バッファー (0.5 \times TBE buffer)

Tris	54 g
boric acid	27.5 g
0.5 M EDTA (ph 8.0)	20 ml
H ₂ O	900 ml

agarose
Loading Dye
ethidium bromide (100 ng/ml)

0.5 × TBE buffer を 10 倍希釈し，電気泳動槽（Mupid-2）に流し入れ，そこにアガロースゲルを沈めた．増幅した DNA を Loading Dye で染色し，ピペットでウェルに入れた．同一ゲルに分子量マーカーも入れた．その後，泳動した．泳動が終わったゲルは ethidium bromide で染色し，落射式蛍光読取装置の上に乗せて，撮影した．

4.3 DNA の精製とシーケンシング

精製には GFX PCR DNA and Gel Band Purification Kit (GE Healthcare) を使用し，キットの手順に従った．

シーケンシングは秋田県立大学バイオテクノロジーセンターに委託した（Biotechnology Center, Akita Prefectural University, Japan）．

また，得られた配列は DDBJ に登録した（AB76xxxx-YY）．

4.4 分子系統解析

ATSQ ver 5.2 (Genetyx Co., Tokyo, Japan)を用いて塩基配列をアセンブルした．アセンブルされた mtSSU 領域 DNA と Genbank に登録されているリトマスゴケ科 mtSSU 領域 DNA (table III 4-1) を CLUSTAL X ver 1.8 (Thompson *et al.* 1997)でアライメントした．系統樹作成には MEGA ver 6 (Tamura *et al.* 2013)を用いて，最尤法で，Tamura-Nei model (Tamura & Nei 1993)，レートは GTR+I+G モデルにより系統樹を作成した．ブートストラップ検定を 1000 回実施し，系統樹の信頼性を評価し，事後確率 70%以上を有意な枝とみなした．

Table III 4-1. 系統解析に用いた公共 DB に登録されているシーケンス

species	accession no.
<i>Arthonia cinnabarina</i>	EU704046
<i>Arthonia didyma</i>	EU704047
<i>Arthonia dispersa</i>	AY571383
<i>Arthonia radiata</i>	EU704048
<i>Arthonia rubrocincta</i>	GU327684
<i>Chiodecton natalense</i>	EU704051
<i>Cryptothecia assimilis</i>	GU327688
<i>Cryptothecia candida</i>	EU704052
<i>Dendrographa alectoroides</i>	GU327691
<i>Dendrographa leucophaea</i>	AY548811
<i>Dichosporidium boschianum</i>	GU327692
<i>Enterographa anguinella</i>	EU704054
<i>Enterographa crassa</i>	EU704056
<i>Enterographa crassa</i>	EU747080
<i>Enterographa crassa</i>	EU747081
<i>Enterographa crassa</i>	EU747082
<i>Enterographa hutchinsiae</i>	EU704057
<i>Enterographa hutchinsiae</i>	EU747083
<i>Erthrodictyon granulatum</i>	EU704058
<i>Lecanactis abientina</i>	AY548813
<i>Opegrapha atra</i>	EU704061
<i>Opegrapha bicolor</i>	EU704062
<i>Opegrapha calcarea</i>	EU704063
<i>Opegrapha calcarea</i>	EU704064
<i>Opegrapha calcarea</i>	EU704065
<i>Opegrapha lithyriga</i>	EU704068
<i>Opegrapha niveoatra</i>	EU704070
<i>Opegrapha ochrocheila</i>	EU704072
<i>Opegrapha ochrocheila</i>	EU704073
<i>Opegrapha rufescens</i>	EU704074
<i>Opegrapha varia</i>	EU704075
<i>Opegrapha vermicellifera</i>	EU704077
<i>Opegrapha viridis</i>	EU704078
<i>Opegrapha vulgata</i>	EU704080
<i>Opegrapha zonata</i>	EU747081
<i>Opegrapha zonata</i>	EU747084
<i>Roccella montagnei</i>	GU327700
<i>Schismatomma decolorans</i>	AY548816
<i>Schismatomma pericleum</i>	AY571390
<i>Schismatomma pericleum</i>	AY571390
<i>Strigula nemathora</i>	GU327701
<i>Strigula schizospora</i>	GU327702

Table III 4-2. 系統解析に用いた標本

species	coll.	coll. no
<i>Chiodecton congestulum</i>	Sakata	2425
<i>Cresponea japonica</i>	Sakata	1221
<i>Cresponea macrocarpoides</i>	Sakata	944
<i>Cresponea proximata</i>	Sakata	1223
<i>Enterographa anguinella</i>	Harada	27311
<i>Enterographa anguinella</i>	Sakata	461
<i>Enterographa anguinella</i>	Yamamoto	230427
<i>Enterographa divergens</i>	Sakata	807
<i>Graphidastra japonica</i>	Harada	27277
<i>Graphidastra japonica</i>	Sakata	695
<i>Graphidastra japonica</i>	Sakata	984
<i>Opegrapha bonplandii</i>	Sakata	2507
<i>Opegrapha varia</i>	Sakata	1162
<i>Opegrapha</i> sp.	Sakata	475
<i>Schismatomma ocellulatum</i>	Kawakami	120101-01
<i>Schismatomma ocellulatum</i>	Sakata	2271

IV. 結果と考察

1. 形態

1.1 地衣体

1.1.1 地衣体の外部形態 (thallus)

1.1.1.1 生育形 (growth form) (Fig. IV 1-1A & B)

本科の地衣体の生育形は属によって異なり、樹状 (fruticose)、痂状 (crustose) が知られる。ただし、*Roccellina* 属と *Roccellinastrum* 属の 2 属については、属内に樹状の種と痂状の種が混在する。また、このうち *Roccellina* には地衣体が痂状から樹状への、移行的な形態を示す (Tehler 1983), 亜樹状 (subfruticose) の地衣体が発達する種も知られている (Tehler 1983)。なお、リトマスゴケ科には独自の地衣体を作らない地衣上生 (lichenicolous) 種が *Enterographa*・*Lecanographa*・*Llimoniella*・*Mazosia*・*Opegrapha*, *Perigrapha*・*Plectocarpon*・*Sigridea* 属から知られており、日本からは *Enterographa mazosiae* R. Sant. ex Matzer & R. Sant., *Opegrapha lichenicola* G. Thor, Lücking & Tat. Matsumoto, *O. trassii* S. Kondratyuk & Coppins の報告がある (Coppins & Kondratyuk 1998, Diederich *et al.* 2010, Ertz 2005, Ertz *et al.* 2005, Follmann & Werner 2003, Thor *et al.* 2000)。以下の属は樹状であり、いずれも国内には産しない (Aptroot & Schumm 2011, Tehler 1993)。

Combea・*Coronoplectrum*・*Dendrographa*・*Dolichocarpus*・*Gorgadesia*・*Ingaderia*・*Pentagenella*・リトマスゴケ属 (*Roccella*)・ヘリブトゴケ属の一部 (*Roccellina*)・*Roccellinastrums* (一部)・*Roccellographa*・*Santessonina*・*Schizopelte*・*Simonyella*・*Siphula*

以下の 27 属は痂状とされ (Aptroot & Schumm 2011, Egea & Torrente 1993, 1994, 1995, Egea *et al.* 1995, Ertz 2009, Henssen & Thor 1998, Santesson 1952, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2008, 2010, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990, Torrente & Egea 1989, 1991), このうち日本産は 11 属である。

<日本産の属・種>ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*), カシゴケ属 (*Cresponea*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*), フシアナゴケ属 (*Mazosia*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*), タツゴケ (*Sclerophyton elgans*)

<日本に産しない属>*Ancistrosporella*, *Angiactis*, *Austrographa*, *Bactrospora*, *Dirina*, *Erythrodictyon*, *Lacanactis*, *Lecanographa*, *Llimonaea*, *Roccellinastrum* (一部), *Sagenidiopsis*, *Sagenidium*, *Sclerophytonmyces*, *Sigridea*, *Streimannia*, *Syncesia* (Aptroot & Schumm 2011, Egea & Torrente 1993, 1994, 1995, Egea *et al.* 1995, Ertz 2009, Henssen & Thor 1998, Santesson 1952, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2008, 2010, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990, Torrente & Egea 1989, 1991)

1.1.1.2 痂状 (crustose)・プラコディオイド (placodioid)・小囊状 (bullate)

日本産本科は全て痂状であるため、本項以後の形態に関する項目においては、痂状地衣のみを扱う。本科地衣類の地衣体としては (1) 通常の痂状 (crustose) か (2) プラコディオイド (placodioid), (3) 小囊状 (bullate) が知られる。以下にそれぞれの特徴について示す。

1) 痂状 (crustose) (Fig. IV 1-1C) : 本科のほとんどの属及び種の地衣体は周辺が裂片化すること (プラコディオイド) はなく、また、泡状となって伸長すること (小囊状) はない。以下の 21 属の地衣体が該当する。

<日本産の属・種> ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*), カシゴケ属 (*Cresponea*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*), フシアナゴケ属 (*Mazosia*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*), ヘリフトゴケ (*Roccellina niponica*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*), タツゴケ (*Sclerophyton elgans*)

<日本に産しない> *Angiactis*, *Austrographa*, *Bactrospora*, *Dirina*, *Erythrodecton*, *Lacanactis*, *Lecanographa*, *Llimonaea*, *Sclerophytonmyces*, *Sigridea*, *Syncesia* (Aptroot *et al.* 2008, Egea & Torrente 1993a, 1994, 1995, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990)

2) プラコディオイド (placodioid) : Kirk *et al.* (2001)によると、「(痂状地衣類の地衣体のうち), 円盤形で, 周辺部では放射状に裂片化する. (“of a crustose lichen thallus, disc-shaped with plicate lobes at the circumference”）」としている。Tehler (1983) の記載からすると, *Roccellina cerebriformis* (Mont.) Tehler, *R. flavida* Tehler, *R. mahuiana* (Follm.) Tehler, *R. nigricans* Tehler の地衣体はプラコディオイドである。地衣体がプラコディオイドの本科は日本から確認されていない。

3) 小囊状 (bullate) : Kirk *et al.* (2001)によると、「泡あるいは水疱のようなふくれを持っている ; (“having bubble-like or blister swellings”）」としている。明瞭に区画化した地衣体が最初は半球形からほぼ球形で, 後に多少とも伸長し, 時に枝分かれすることがある。Aptroot & Schumm (2011), Tehler (1983) の記載からすると, 以下の種及び属の地衣体は小囊状になる。 *Dirina massiliensis* Durieu, *D. catalinariae* Hasse, *Roccellina capensis* (Nyl. ex Stiz.) Tehler, *R. expectata* Tehler, *R. chalybea* Tehler, *R. nigrocincta* Tehler, *R. falklandica* (Zahlbr.) Tehler, *R. lutosa* (Zahlbr.) Tehler, *R. badia* Tehler, *Roccellinastrum epiphyllum* Henssen & Vobis. 地衣体が小囊状の本科は日本から確認されていない。

1.1.1.3 表面形状

本科のほとんどの属及び種は通常の痂状で, 一部の属及び種は粉末状 (leprose) か綿毛状 (byssoid) になる。

1) 通常の痂状 (Fig. IV 1-1B – D) : 本科のほとんどの属及び種の地衣体の表面は連続し, 多少とも緻密な組織からなり, 平滑かイボ状になる。以下の 21 属の地衣体は通常の

痂状で多少とも緻密な組織からなる。

<日本産の属・種>ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*), カシゴケ属 (*Cresponea*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*), フシアナゴケ属 (*Mazosia*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*), タツゴケ (*Sclerophyton elgans*)

<日本に産しない>*Angiactis, Austrographa, Bactrospora, Dirina, Erythrodictyon, Lecanactis, Lecanographa, Limonaea, Sclerophytonmyces, Sigridea, Syncesia* (Aptroot *et al.* 2008, Egea & Torrente 1993a, 1994, 1995, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990)

2) 粉末状 (leprose) : Kirk *et al.* (2001)によると、「(1) (地衣類の) 地衣体の表面か全体が完全に粉芽化する[“(of lichens), having the surface or the whole thallus entirely dissolved into soredia”]」としている。粉末状の地衣体は本科では日本に産しない。以下の種が粉末状になる。

Cresponea leprieuroides (Nyl.) Egea & Torrente, *Lecanographa insolita* Lendemer & K. Kundsén, *L. nothofagi* Kantvilas (Egea & Torrente 1993, Kantvilas 2004, Lendemer & Knidsén 2010)

3) 綿毛状 (byssoid) (Fig. IV 1-1E) : Kirk *et al.* (2001)によると、「(1) 綿のような；繊細な糸状のものからなる；floccose (“cotton-like; made up of delicate threads; floccose”)」。以下の6属の地衣体が綿毛状 (byssoid) である (Aptroot *et al.*, Egea *et al.* 1995, Tehler 1997, Tehler 1997, Thor 1990 の記載から判断)。

Angiactis, Ancistrosporella, Dichosporidium, Sagenidiopsis, Sagenidium, Streimannia, Syncesia

日本産本科地衣類においてはフェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) のみが綿毛状の地衣体を持ち、本属の地衣体は連続し、亀裂が一部あるいは全体に広がり、裂片化の傾向が認められる。

1.1.1.4 亀裂

本科のほとんどの属及び種の地衣体は連続し (continuous), 亀裂が入ると時に半ば区画化する (rimose) か区画化するとされる (areolate) (Egea & Torrente 1993, Sparrius 2004 など)。日本産本科地衣類においては、ほとんどの属の地衣体は連続し、亀裂が一部あるいは全体に広がる。しかし、明瞭に区画化しない。

1) 連続する (continuous) (Fig. IV 1-1C) : Ryan *et al.* (2002)によると、「亀裂がほとんどないか、明瞭な亀裂や区画を欠いている (“they have few or no distinct breaks or divisions.”)」。

日本産本科地衣類においては、ほとんどの属の地衣体は連続し、亀裂が一部あるいは全体に広がる。しかし、区画化しない。

<日本産の属・種>ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*), カシゴケ属 (*Cresponea*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*) 2種 (*E. anguinella* と *E. divergens*), フシアナゴケ属 (*Mazosia*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*), タツゴケ (*Sclerophyton elgans*)

<日本に産しない>*Angiactis, Austrographa, Bactrospora, Dirina, Erythrodictyon*, 日本産の *Graphidastra japonica* の地衣体は半ば区画するがその他の *Graphidastra* (アシカゴケ属), *Lacanactis, Lecanographa, Llimonaea, Sclerophytonmyces, Sigridea, Syncesia* (Aptroot *et al.* 2008, Egea & Torrente 1993a, 1994, 1995, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990).

2) 半ば区画化する (rimose) (Fig. IV 1-1D) : Kirk *et al.* (2001)によると、「(1) 亀裂 (2) (表面の楔形の), 亀裂;すべての方向に亀裂が入る」としているが、半ば区画化する (rimose) 日本産本科においては、アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) においては地衣体縁部では明瞭な亀裂が生じ概ね区画化するが、中央付近では概ね連続し区画化しない。イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) においては深い亀裂が入り、半ば区画する。

<日本産の属・種>アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*)

<日本に産しない>*Lacanactis, Lecanographa, Opegrapha, Syncesia* (Ertz 2009 a, b, Ertz & Sérusiaux 2009, Tehler 1997)

3) 区画化する (areolate) : Kirk *et al.* (2001)によると、「亀裂によって小さい区域に区画化された区画を持っている (“having division by cracks into small areas”）」としている。Ryan *et al.* (2002)の図に示されたとおり、縁部も中央部でも、亀裂により完全に区画化する。以下の属では知られている。

Bactrospora, Cresponea, Dirina, Lecanographa, Llimonaea (Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1993, Ertz 2009, Tehler 1983).

カシゴケ属 (*Cresponea*) は日本に産するが、その地衣体は区画化しない。

1.1.1.5 地衣体の色

日本産本科において、地衣体の色は概ね、灰緑色、灰褐色、褐灰色で時に桃色、紫色、褐色、緑色や黄色を帯びるか、もしくはごく淡い黄褐色。

1.1.1.6 粉芽 (soredia) ・裂芽 (isidia)

Kirk *et al.* (2001)によると、粉芽 (soredia) は「皮層のない共生藻細胞と菌糸の組み合わせで、外見は粉状の顆粒で、地衣類の栄養繁殖の能力を持っている (“a non-corticate combination of phycobiont cells and fungal hyphae having the appearance of a powdery granule, and capable of reproducing a lichen vegetatively.”)」。粉芽は、日本産種では *Enterographa leucolyta* にのみ認められる。この形質は種を分ける分類形質として有効ではあるが、欠くこともあるため、有無だけでは種を分けることは適切ではない。

裂芽 (isidia) は地衣類において、「皮層の突起の共生藻を含み、イボ状、円筒形、棍棒状、鱗状、珊瑚状、単一か分枝する；地衣体上に直接生じる（例えば、チヂレツメゴケ、*Pseudevernia furfuracea*）；粉芽化する場合がある（コナカブトゴケ）。（“a photobiont-containing protuberance of the cortex in lichens which may be warty, cylindrical, clavate, scale-like, coralloid, simple, or branched; occurring directly on the thallus (e.g. *Peltigera praetextata*, *Pseudevernia furfuracea*); may become sorediate (e.g. *Lobaria pulmonaria*) .”）。本科では *Dichosporidium nigrocinctum* (Ehrenb.: Fr.) G. Thor. のみから知られ、日本産種では認められない。

1.1.1.7 イボ状突起 (verrucae) (Fig. IV 4.8-4)

メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) においては皮層を欠き、シュウ酸カルシウムの結晶が詰まったイボが地衣体上に生じている (Sakata & Harada 2012)。Tehler (1993)は本種の地衣体上に粉芽塊を生じているが、イボ状突起を見誤ったものと思われる。

1.1.1.8 プロタルス (prothallus)

Kirk *et al.* (2001)はプロタルスを「地衣体の最初の共生藻も皮層もない菌糸のことであり、普通は痂状地衣に対して用いる [(of lichens), the first hyphae of the thallus to grow, usually used of a crustaceous lichen which has no Photobiont cells or cortex”]と定義しているが、形成される部位について触れていない。このため、本研究では Smith *et al.* (2009)による以下の定義を採用した。プロタルス (prothallus) は「藻類を欠く菌糸からなる最初の構造で、それから地衣化した地衣体が発達し、そして、しばしば地衣体や区画の縁に沿って見える (“initial structure of hyphae without algae from which a lichenized thallus develops, and often visible along the edge of the thallus or areoles”」。本研究で日本産本科を検討した結果、プロタルスはその有無と形状によって、以下3つのタイプに分けられた。

①プロタルスを欠く (Fig. IV 1-2A)。

②緻密で、地衣体の周辺を取り囲み、連続するか時に途切れ、暗褐色か概ね白色。種によっては不明瞭。連続する (continuous) か、半ば区画化する (rimose) 地衣体を有する本科地衣類にみられる (Fig. IV 1-2B & C)。

③綿毛状で、内側が概ね白色、外側が灰褐色。綿毛状 (byssoid) の地衣体を有する本科地衣類にみられる (Fig. IV 1-2D)。

1.1.2 地衣体 (thallus) の内部形態

日本産を含む多くの本科地衣類の地衣体は基物上生 (episubstratal)”で、時に“基物内

生 (endosubstratal)” の種がある。以下の属において地衣体が基物内生であることが知られている。いずれも日本には産しない。

Bactrospora, *Lecanographa*, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*)
(Egea & Torrente 1990, Egea *et al.* 1997, Ertz 2009, Sparrius *et al.* 2006, Tehler 1993, Torrente & Egea 1989)

日本産の地衣体は、ほとんどの部分は基物上に存在するため、基本的には“基物上生 (episubstratal)”である。しかし、基物内部に菌糸と藻類が分布することが確認された。従って本科は基本的には基物上生であるが、部分的な“基物内生 (endosubstratal)”であるといえる (Fig. IV 4.8-4)。

日本産を含む多くの本科地衣類の地衣体には層状構造が認められる。上から下の順に、エピネクラルレイヤー、皮層、髓層、下菌糸と配列する。エピネクラルレイヤーと下菌糸はほとんどの属で欠く。

1) エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Fig. IV 1-3): 髓層か皮層の上であり、地衣体の最外層をなし、共生藻細胞を欠く、菌糸が死んでいる層。Kirk *et al.* (2001)は、「地衣類の皮層中か近くにあって菌糸内腔が不明瞭で、死んだ菌糸からなる角質の層 (“a layer of horny dead fungal hyphae with indistinct lumina in or near the cortex of lichens)”」としている。日本産本科においては、皮層を欠きエピネクラルレイヤーがあるか、エピネクラルレイヤーは皮層の上にある。

本科においては、以下の属でエピネクラルレイヤーが確認されている (Egea & Torrente 1995, Thor 1990, Sakata & Harada 2013)。

Chiodecton, *Enterographa*, *Erythrodictyon*, *Graphidastra*, *Llimonaea*, *Streimannia*

日本産本科においては、多くの属ではエピネクラルレイヤーを欠くが、アシカゴケ (*G. japonica*) とクチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) では明瞭なエピネクラルレイヤーを確認できる。アシカゴケ属 (*Graphidastra*) においてエピネクラルレイヤーは属を分ける分類形質として有効である (Thor 1990)。クチナワゴケ属 (*Enterographa*) においては、種によってエピネクラルレイヤーの有無が異なり、属を分ける分類形質として有効ではない。

エピネクラルレイヤーとよく似た組織にエピコルテックス (epicortex) がある。Kirk *et al.* (2001)は、「あるウメノキゴケ科の地衣体の皮層の細胞の表面を覆う薄い多糖類のような層で、SEM で確認できる (“a thin polysaccharide-like layer over the surface of the cellular upper cortex in thalli of some Parmeliaceae visible by SEM)”」としている。明記していないが、エピネクラルレイヤーとは異なり、死んだ菌糸を含まないと読み取れるものと思われる。Tehler (1983)によると、本科ではヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) の一部の以下の種で明瞭なエピコルテックス (epicortex) があるとしている。日本産ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) には生じない。Tehler (1983)によると、以下の種がエピコルテックスを生じる。

Roccellina badia Tehler, *Roccellina franciscana* (Zahlbr. ex Herre) Follm., *Roccellina nigricnas* Tehler, *Roccellina suffruticosa* Tehler

2) 皮層 (cortex) (Fig. IV 1-4) : Kirk *et al.* (2001)は皮層を「多少厚い外側の覆い (“a more or less thick outer covering”)」と定義している。本科においては多くの属では皮層を欠き、以下の属は文献 (Aptroot *et al.* 2008, Egea & Torrente, Thor 1990, Torrente & Egea 1991a, b, Thor 1990) によると皮層を欠く。

Ancistrosporella, *Angiactis*, *Bactrospora*, ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*), *Erythroducton*, *Lecanactis*, *Lecanographa*, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), タツゴケ属 (*Sclerophyton*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*), *Sigridea*, *Streimannia*, *Syncesia*.

本科の皮層に関する情報は限られている。以下の属は文献 (Egea & Torrente 1993, 1994, Ertz 2009, Henssen & Thor 1997, Rogers & Hafellner 1987, Sparrius *et al.* 2010, Thor 1990) に皮層が記載されていない。

Austrographa, ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), カシゴケ属 (*Cresponea*), アシカゴケ属 (*Graphidastra*), *Lecanactis*, *Lecanographa*, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), コナダイゴケ (*Pulvinodecton*), *Sagenidiopsis*.

このうち、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), *Lecanactis*, *Lecanographa*, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては Aptroot *et al.* (2008) と Torrente & Egea (1991) によると、皮層を欠くとしているため、皮層の記載が省略されたものと考えられる。アシカゴケ属 (*Graphidastra*) の国外産の 3 種については皮層の有無は不明だが、日本産種のアシカゴケ (*G. japonica*) においては皮層を欠くことが、確認された。*Sagenidiopsis* は地衣体が綿毛状 (Rogers & Hafellner 1987) のため、皮層を欠くと考えられる。カシゴケ属 (*Cresponea*) においては、日本産本属を検討した結果、皮層を欠くことが認められた。

本科において皮層が確認されているのは以下の 7 属である (Aptroot *et al.* 2008, Tehler 1983, Torrente & Egea 1991, Tehler 1993b) の記載から判断)。

ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), *Dirina*, クチナワゴケ属 (*Enterographa*), *Llimonaea*, ヘブトゴケ属 (*Roccellina*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*), タツゴケ属 (*Sclerophyton*), *Sigridea*, *Syncesia*.

Torrente & Egea (1991) によると、*Llimonaea* の皮層は不規則に配列する菌糸からなり、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) とメダイゴケ属 (*Schismatomma*) は皮層を欠くか、不規則に配列する菌糸からなる皮層があるとし、クチナワゴケ属 (*Enterographa*) とタツゴケ属 (*Sclerophyton*) は皮層を欠くか不明瞭としている。Tehler (1993b) によると、*Sigridea* においては通常は皮層を生じ、時に欠き、不規則に配列する菌糸からなるとしている。

Tehler (1997) によると, *Synnesia* は通常は皮層を欠き, まれに生じ, 目立たず, 不規則に配列する菌糸からなる. Tehler (1983) によると, *Dirina* において, 皮層は明瞭で垂直に配列した菌糸からなり, *Roccellina* において皮層は明瞭か不明瞭, 不規則に配列した菌糸からなる. これらの記載からすると, 本科の皮層は不明瞭で菌糸は不規則に配列する傾向がある. 例外的に *Dirina* と *Roccellina* (一部の種) の皮層は明瞭で, *Dirina* においては垂直に配列する菌糸からなり異なる. Tehler (1983)によると, *Dirina* と *Roccellina* において, 皮層菌糸の配列は属を分ける分類形質として有効であるとしている. *Dirina* の皮層は明瞭で, たくさんの結晶を含み, 菌糸は無色だが, ゼラチン状物質と癒合し, 黄色を帯び, 菌糸は垂直に配列する (Tehler 1983). *Roccellina* の皮層は結晶を欠き, 菌糸は先端が褐色か無色で, 不規則に配列する (Tehler 1983).

本科においては属間では若干重なる部分もあるが, 皮層の有無が属によって異なり分類形質として有効である (Aptroot *et al.* 2008, Tehler 1983, Torrente & Egea 1991, Tehler 1993b などの文献から判断).

日本産本科地衣類において, 皮層はその有無と形状により 3 つのタイプに区別でき, 分類形質として有効であることが明らかになった. それぞれの特徴を以下に示す.

①明瞭な皮層を欠く (Fig. IV 1-4A) : 日本産を含む本科地衣類の多くの属で地衣体は明瞭な皮層を欠く. 日本産本科においては髓層の上に, 菌糸を概ね欠くか部分的に菌糸が認められるが, 層を形成しない. 日本産本科ではヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), カシゴケ属 (*Cresponea*), フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), アシカゴケ属 (*Graphidastra*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*), フシアナゴケ属に認められる.

②不明瞭な皮層 (Fig. IV 1-4B) : クチナワゴケ属においては皮層は髓層から明瞭に分化せず, 顕著な発達もせず, 概ね垂直に配列する菌糸からなる (Sakata & Harada 2013).

③明瞭な皮層 (Fig. IV 1-4C) : 日本産本科ではタツゴケ属 (*Sclerophyton*) のみに認められる. 皮層は髓層から明瞭に分化し, 顕著に発達する.

3) 髓層 (medulla) (Fig. IV 1-3 & 4) : 異層葉状地衣類では藻類層の下にある菌糸のみからなる層. 痂状本科では藻類層が髓層から明瞭に分化しない. 日本産を含む多くの本科地衣類の髓層の形態は概ね以下の通りである. 顕著な皮層は分化せず, 髓層と藻類層の区別はなく, 同層で, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は概ね垂直か不規則に配列し, わずかに分枝・癒合する. 共生藻はスミレモ科緑藻 (*Trentepohliaceae*), 生葉上生種ではスミレモ科緑藻 (*Trentepohliaceae*) か *Phycopeltis* (*Chroolepidaceae*) である (Santesson 1952, Sparrius 2004). シュウ酸カルシウム結晶は多くの属から報告されている. 日本産本科の痂状地衣類では髓層は属間で形態差が小さく, 分類形質として有効ではない. しかし, アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) とフェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) において, 髓層は概ね 2 層に分かれる傾向がある点で他属とは区別できる.

4) 下菌糸 (hypothallus) (Fig. IV 1-5) : 髓層の下にあり, 藻類細胞と結晶を欠き, 菌糸だけからなる層. Kirk *et al.* (2001)はプロタルス (prothallus) と下菌糸 (hypothallus) を区

別していない。Smith *et al.* (2009)は区別しており、本研究ではこれを採用した。日本産本科の痂状地衣類の地衣体はほとんどの属で下菌糸を欠く。フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) に生じ、形態は概ね以下の通りである。菌糸はゆるく、不規則に配列し、わずかに分枝し、線形、暗褐色、シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。日本産以外では *Ancistrosporella*, ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), *Sagenidiopsis* で確認されている (Egea *et al.* 1995, Thor 1990)。

1.1.3 共生藻 (photobionts)

日本産を含む本科において、樹皮着生と岩上生種の共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae), 生葉上生種の共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) か Phycopeltis (Chroolepidaceae) とされる (Santesson 1952, Sparrius 2004)。共生藻は地衣体内では本来とは異なる形態を示すことが多く正確な同定は困難であるが (Hale 1983 他), 地衣体内でも多少とも本来の特徴を残すため、大まかな同定がなされている (Poelt 1969 他)。それによるとスミレモ科は、細胞が多少とも円筒状で、長さ 10 – 20 μ m, これが1列につながる。日本産生葉上種 *Mazosia melanophthalma* の地衣体を観察した限りでは、藻細胞は互いにつながりシート状となり、地衣体断面では1層に見えることは、Poelt (1969)による Phycopeltis に関する記述と一致する。

1.2 子器及び関連する構造

1.2.1 子器

1.2.1.1 子器の外部形態 (Fig. IV 1-6)

基物表面に裸出して、円形から線形、線形では分枝し、時に樹状になる。日本産本科においてはカシゴケ属 (*Cresponea*) はレキデア型裸子器、ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) とメダイゴケ属 (*Schismatomma*) はレカノラ型裸子器である。アシカゴケ属 (*Graphidastra*) においては円形から線形で、時に枝分かれしてリレラとなる。クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*) においては基本的にリレラで、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては時に分枝し、クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*) においてはよく分枝し、時に樹状になる。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) とフェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) においてはストロマに子器が多数集合する。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) において、子器は円形から線形で、時に分枝し、フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) においては概ね円形。

1) 子器縁 (果殻・果托) (Fig. IV 1-6) : 子器縁とは、円形の裸子器においては子器の外側を取り囲み環状で、線形の裸子器においては子器の長軸両側に沿って両側を取り囲み、突出するなどして周りの地衣体などから区別できる部分。子器縁は果托か果殻、果殻に似た組織[果殻 (*Opegrapha*-type)]からなる。果托は地衣体より淡色か同色、果殻と果殻 (*Opegrapha*-type) は暗褐色から黒褐色で、外部形態では区別できない。日本産本科においてはカシゴケ属 (*Cresponea*) の子器縁は果殻で、黒褐色、子器の外側を取り囲み環状。

キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) において、子器縁は果殻 (*Opegrapha*-type) で、黒褐色、子器の長軸に沿って、その両側にある。アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・フシアナゴケ属 (*Mazosia*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) の子器縁は果托で、地衣体と同色、子器の外側を取り囲み環状。アシカゴケ属 (*Graphidastra*) においては若い子器では円形で果托は環状で、子器が伸長するとともに、線形になる。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)・クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*) においては明瞭な子器縁を欠く。

2) 子器盤 (Fig. IV 1-6) : 円形か線形、スリット状、平坦か窪む。日本産本科においてはカシゴケ属 (*Cresponea*)・フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)・フシアナゴケ属 (*Mazosia*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) においては概ね円形、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・アシカゴケ属 (*Graphidastra*) においては最初円形、後に長く伸びて線形になり、時に分枝する。クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*) においては線形、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては若い子器では幅がせまくスリット状、成熟すると幅が広がり線形になる。日本産本科においては、カシゴケ属 (*Cresponea*) とヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) の子器盤上に粉霜を生じる。カシゴケ属 (*Cresponea*) の若い子器においては子器盤は粉霜で完全に覆われ、子器が成熟するにつれて次第に消失し、粉霜の色は鮮黄色から黄褐色。分布状態とその変化は、種を区別する形質をとして有効であることが本研究 (坂田他 2009) によって明らかになった。ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) においては、通常は白色から灰白色の粉霜で覆われ、時に消失する。

1.2.1.2 子器の内部形態

子器縦断切片 (リレラにおいては横断切片) の観察は、特に痂状地衣の分類を考えるうえで重要な情報を提供することは広く知られている。本研究においても、この点を重視し、子器の切片を詳細に観察した結果、内部形態は科内で非常に多様であり、各組織の配列等が属を定義するうえで重要であることが明らかになった。このことについては、「IV 5 子器の形態における多様性」の項で詳細に述べる。一方、本項目では、子器の内部形態を構成する各組織について比較検討した結果をまとめた。

1) パラテシウム (*parathecium*) (Figs. IV 5-2, 3, 5, 7, 10 & 11) : Letrouit-Galinou (1968) によると、パラテシウムはペリベース (*peribase*) の先端から生じ、「二次的な側糸 (*secondary paraphyses*) を子嚢層側に、アンフィテシウムを外側に向かって生じる」。 *Lecanora megalocheila* (Hue) H. Miyaw. ・ハコネイボゴケ [*Bacidia hakonensis* (Müll. Arg.) Yasuda] (Fig. IV 5-10) を検討した結果、以下の通りであった。子器縦断面において、パラテシウムは子器の基部中央付近から左右対になって、上方 (あるいはやや外側) に向かって伸びる繊維状の菌糸の集合である。子嚢層側では側糸か側糸状体を生じる。外側に向かってはアンフィテシウムを生じ、ヒポテシウム付近の菌糸が固く癒合するため、ヒポテシウムの境界は不明瞭である。これが果殻あるいは果托になる。

日本産本科においてはカシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリブトゴケ (*Roccellina nipponica*)・

(*Schismatomma*) に認められた (Figs. IV 5-7 & 11).

Letrouit-Galinou (1968)はパラテシウムから、側糸を生じるとしている。本科において子嚢層内菌糸系は側糸ではなく側糸状体とされる (Ertz 2009, Thor 1990, Sparrius 2004, Tehler 1983 など) が、パラテシウムの形態的特徴はハコネイボゴケ (*B. hakonensis*) のもの (Fig. IV 5-10) とよく一致していることが明らかになった。

Tehler (1983)は *Dirina* と *Roccellina* においては薄い “parathecium (proper exciple)” があるとしているが、本科地衣類の多くの従来の研究 (Sparrius 2004, Ertz 2009, Tehler 1983 ほか) ではパラテシウムを記載していない。本研究において、ヘリプトゴケ (*R. nipponica*) にはパラテシウムが認められる (Fig. IV 4.7-3)。

2) アンフィテシウム (amphithecium) (Figs. IV 5-2, 3, 5, 7, 10 & 11) : Letrouit-Galinou (1968)によると、「パラテシウムが外側に向かって、アンフィテシウムの菌糸を生じ、これが癒合してアンフィテシウムを構成している。レカノラ型の種においては、その外見は地衣体のようにあり、藻類を含む。一方、レキデア型では藻類を欠き、地衣体状にならない」。レキデア型・ピアトラ型では藻類を欠き、果殻と呼ばれ、レカノラ型では共生藻を含み果托と呼ばれる (Miyawaki 1988)。本科地衣類の従来研究 (Ertz 2009, Sparrius 2004, Tehler 1983 ほか) ではアンフィテシウムを記載していない。Letrouit-Galinou (1968)の概念に基づき、*Lecanora megalocheila*・ハコネイボゴケ (*Bacidia hakonensis*) と日本産本科地衣類の子器縁部を比較検討した。*L. megalocheila*・ハコネイボゴケ (*B. hakonensis*) の縁部は子器の発生に伴い、パラテシウムから外側に向かって菌糸が生長し、菌糸は概ね噴水状に配列する傾向が見え、アンフィテシウムを形成する。カシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリプトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) においても同様に、菌糸は概ね噴水状に配列する傾向が見え、アンフィテシウムを形成する (Figs. IV 5-7 & 11)。アンフィテシウム (Figs. IV 5-7 & 11) はカシゴケ属 (*Cresponea*) においては共生藻を欠く、果殻であり、暗化する。ヘリプトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) においては共生藻細胞が分布する果托がある。

ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・フェルトゴケ (*D. boschianum*)・クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・フシアナゴケ属 (*Mazosia*)・キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*) においてはパラテシウムとアンフィテシウムを欠く。

3) 果托 (thalline margin) (Figs. IV 4.7-3, 4.8-5, 5-2, 3, 5 & 7) : Kirk *et al.* (2001)によると、「レカノラ型裸子器の地衣化した“果殻”，果殻の外側で (果殻は概ね退化するかもしれない)，通常は地衣体に似た構造をもつ (“lichenized excipular tissue of a lecanorine apothecium, external to an exciplum proprium (which may be much reduced), usually with a structure like that of the vegetative lichen thallus”)」。

Parmelia laevior Nyl.・*Lecanora imshaugii* Brodo・*L. megalocheila* (Hue) H. Miyaw. と日本産本科地衣類の子器縁部を検討した結果、果托とは共生藻細胞が分布する子器縁部とする。果托は由来の違いに基づき、地衣体由来の組織と子器由来の組織の2タイプに分けられる。

(1) 果托 (子器由来) : 菌糸がパラテシウムを起点に外側に向かって噴水状に配列し、

アンフィテシウムを形成する。そこには共生藻細胞が分布する。

Lecanora imshaugii と *L. megalocheila* (Fig. IV 5-5) に認められ、日本産本科地衣類においてはヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) に生じる (Figs. IV 4.7-3 & 4.8-5)。 *L. imshaugii* と *L. megalocheila* においては果托は暗化しない (Fig. IV 5-5)。ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) においてはパラテシウム周辺の果托は暗化する (Figs. IV 4.7-3 & 4.8-5)。

(2) 果托 (地衣体由来) : *Parmelia laevior* の縁 (Fig. IV 5-6) は内側から果殻、果托の順に配列する。果托は皮層、藻類層、髓層があり、菌糸の走行は髓層では不規則に配列し、皮層では概ね外側に伸び、網目状になる。 *P. laevior* の果托は明らかに *L. imshaugii* と *L. megalocheila*・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) の果托 (アンフィテシウム) (Figs. IV 5-5 & 7) とは菌糸の走行が異なり、地衣体のような明瞭な層状構造を形成するため、地衣体由来の組織と考えられる。

日本産本科地衣類においてはアシカゴケ (*Graphidastra japonica*) に生じる (Fig. IV 5-9)。

4) 果殻 (proper exciple) (Figs. IV 5-10, 11 & 18) : Kirk *et al.* (2001)によると、「地衣化した菌糸の裸子器の縁部を形成する地衣化していない外皮層 (excipular) 組織 (“non-lichenized excipular tissue forming the margins of an apothecium of a lichenized fungus”)」。 Henssen & Jahns (1974)によると、「子器の子嚢層の周りの保護層。系統発生は generative tissue に由来する」。 *Bacidia hakonensis* (Müll. Arg.) Yasuda の子器を検討した結果、果殻は、パラテシウムから外側に噴水状に伸びた菌糸から成るアンフィテシウムであり、共生藻細胞を欠き、外見上は子器縁部を形成する。日本産本科地衣類においては *Cresponea* (カシゴ属) とフェルトゴケ (*D. boschianum*) に生じる。

従来の研究によると、果殻は若干重なる部分もあるが、属によって菌糸が異なり分類形質として有効である (Egea & Torrente 1993 b, 1994 の記載から判断)。果殻は *Cresponea* (カシゴ属) と *Bactrospora* では菌糸が互いに硬く合着し、個々の菌糸を区別することが困難である (Egea & Torrente 1993 b, 1994)。 *Ancistrosporella*・*Lecanactis*・*Lecanographa*・*Sagenidium* では果殻菌糸は互いに硬く合着せず、個々の菌糸が判別でき、菌糸表面はイボ状突起がある (Egea & Torrente 1994)。

Schismatomma の果殻は、“carpocentre”を取り囲み、パラテシウムとして形成されるとされる (Tehler 1993)。日本産メダイゴケ [*S. ocellulatum* (Vain.) Tehler] を検討した結果、子器縁部には果殻を欠く。Tehler (1993)の“果殻”に一致すると考えられる。子嚢層とヒポテシウム周辺の組織には、ごくまれに共生藻細胞が分布することから、果托とみなすべきである。

果殻とされる組織は地衣類全体を見ると多様であり、異なる性質のものを含むと考えられる。そこで、本研究においては、裸子器とリレラの“果殻”について、比較検討した結果、ハコネイボゴケ (*Bacidia hakonensis*) 同様にアンフィテシウムに相当する果殻以外については以下のとおり、果殻 (*Opegrapha*-type), 果殻 (*Graphidastra*-type), 果殻 (*Enterographa divergens*-type) として区別した。

5) 果殻 (*Opegrapha*-type) (Figs. IV 1-7, 5 – 8, 12 & 13) : 日本産キゴウゴケ属

(*Opegrapha*)・クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*)・ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*) においては縁部に果殻 (アンフィテシウム) に似た組織を生じる。この組織はパラテシウムを欠くことが果殻 (アンフィテシウム) と異なる。そこで、これを果殻 (*Opegrapha*-type) と呼び区別する。キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) の果殻 (*Opegrapha*-type) の菌糸は概ね噴水状に配列し、一見アンフィテシウムのように見える。ムツキゴウゴケ (*O. varia*) の未熟な子器から成熟した子器までの様々な発生段階にある子器の縁部を観察した結果、パラテシウムから二次的に分化するアンフィテシウムとは異なり、果殻 (*Opegrapha*-type) は発生初期に見られる *carpocentrum* の上部に生じる *pericentral roof* と側部に生じる *circumcentral plexus* が直接生長した組織であることを認めた。そこで、これを果殻 (*Opegrapha*-type) と呼び区別する。

クチナワゴケ (*E. anguinella*) (Fig. IV 5-13) においては子器切片の周辺組織は GAW 標品と LPCB 標品では明瞭な果殻は認められないが、KI 反応で濃青色になることによって、周辺組織から区別できる菌糸組織がある。これはクチナワゴケ (*E. anguinella*) においては子器原基の一部が残存したものの可能性があり、*circumcentral plexus* が直接生長した組織と考えられる。

ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) (Figs. IV 5-8) においては横断面において果托の長軸と平行に配列し、縦方向に子嚢層上部付近から基物付近まで繋がる菌糸組織がある。この組織はアナイボゴケ科やマルゴケ科の外殻にも似ている。さらに、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)、モジゴケ科 (*Graphidaceae*)、スミイボゴケ属 (*Buella*)、*Lecidea* などの発生初期に見られる構造 *pericentral roof* によく似ている。*pericentral roof* はキゴウゴケ属 (*Opegrapha*)、モジゴケ科 (*Graphidaceae*) においては成熟しても“果殻”上部に残存し、スミイボゴケ属 (*Buella*)、*Lecidea* では成熟するにつれて消失する (Letrouit-Galinou 1968 による)。しかしながら、フシアナゴケ属 (*Mazosia*) においてはこれらの発生初期の状態が永続し、*pericentral roof* が直接生長したものと考えられる。

6) 果殻 (*Graphidastra*-type) (Figs. IV 5-9, 16 & 17) : 子器側方から下方の地衣体やストロマが二次的に暗化した組織で、アナイボゴケ科のヤマトアナイボゴケなどの子器の周辺で特によく発達する暗色の下層 (原田 2012) にも似ている。日本産本科地衣類において、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*) に生じる。

ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) の果殻 (*Graphidastra*-type) (Fig. IV 5-17) はストロマが二次的に暗化した組織で、アシカゴケ属 (*Graphidastra*) (Fig. IV 5-9) においては果托 (地衣体由来)、タツゴケ属 (*Sclerophyton*) (Fig. IV 5-16) においては地衣体が二次的に暗化した組織である。

7) 果殻 (*Enterographa divergens*-type) (Fig. IV 5-14) : マルミクチナワゴケ (*Enterographa divergens*) においては子器断面の GAW 標品と LPCB 標品では明瞭な果殻は認められないが、KI 反応で濃青紫色になることで、周辺組織から区別できる菌糸組織である。この果殻 (アンフィテシウム) に似た組織はパラテシウムを欠くことが果殻 (*Opegrapha*-type) と一致する。しかし、若い子器の横断面を観察した結果、未熟な子器の下方にある菌糸組織

に由来しているため、pericentral roof と circumcentral plexus などの子器原基の一部が残存したのではないと考えられる。

8) ヒポテシアルベースと “anchorage bundles” (Figs. IV 5-7 & 11) : Miyawaki (1988)によると、ヒポテシアルベースは「レキデア型とピアトラ型に共通な構造で、Sipman (1983)によって提案された apothecial base から導いた。ヒポテシアルベースはヒポテシウムと髓層の間の連絡経路である。パラテシウムか果托内の共生藻に囲まれる」。造囊糸の起点である。ヒポテシウムの中央部下方でパラテシウムを欠く部分で、その下方には “anchorage bundles” がある。Sipman (1983)によると、*Megalospora* の apothecium base の下には “anchorage bundles” があるとしている。“anchorage bundles” とは「薄い細胞壁で、膨れない菌糸が地衣体の髓層に通じる。そこでは、束の下に由来がたどれ、時に子器を通り越す。それらは宿主の樹皮組織を貫通する」としている (Sipman 1983)。日本産本科を検討した結果、ヒポテシウムがヒポテシアルベースから下方に生長した部分を本科では “anchorage bundles” とする。日本産本科の “anchorage bundles” は若い子器においては確認できるが、成熟した子器ではヒポテシウムと果殻と合着し、それらの組織との境界が不明瞭になる。“anchorage bundles” は属間では若干重なる部分もあるが、その有無が属によって異なり分類形質として有効である。ほとんどの属では明瞭な “anchorage bundles” を欠くが、カシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) においては生じる。

本科地衣類の多くの従来の研究 (Sparrus 2004, Ertz 2009, Tehler 1983 ほか) では “anchorage bundles” を記載していない。位置関係からすると、Tehler (1983) の “hypothecial extensions” が “anchorage bundles” に一致すると考えられる。

9) ヒポテシウム (hypothecium) (Figs. IV 5-7-18) : Kirk *et al.* (2001)によると、「子器の子囊下層の下にある菌糸の層 (“the hyphal layer under the subhymenium in an apothecium”)」。子器の発生に伴い、子囊下層の造囊糸は上方に生長するが、子囊下層下部において造囊糸の活性が低下し、コットンブルーで濃染しなくなる。この部分を指す。ヒポテシウムの発達が著しいと、ヒポテシウム上部は、子囊層であった部分であるため、側糸など垂直に伸張し、子囊層内菌糸系が残存する。このため菌糸は概ね垂直に配列する傾向が見える。日本産を含む本科においてもこれに一致する。

本科においては属間では若干重なる部分もあるが、色が属によって異なり分類形質として有効である (Sparrus 2004, Lücking 2009 など)。ほとんどの属は褐色から暗褐色で、クチナワゴケ属 (*Enterographa*)、フシアナゴケ属 (*Mazosia*)、*Sclerophytonomyces* は無色から淡褐色、タツゴケ属 (*Sclerophyton*) は無色から褐色。日本産本科においては属間では若干重なる部分もあるが、色が属によって異なり分類形質として有効である。日本産のほとんどの属では褐色から暗褐色、クチナワゴケ属 (*Enterographa*) においては生じる場合は無色、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) 3種・ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*)・タツゴケ (*Sclerophyton elegans*) では明瞭なヒポテシウムを欠く。

10) 子囊下層 (subhymenium) (Figs. IV 5-7-18) : Kirk *et al.* (2001)によると、「子囊層

の下にある生殖組織 (“generative tissue”) (“generative tissue below the hymenium”)。つまり、造囊糸が密に分布する組織を指す。造囊糸はコットンブルーで濃染するため、子器縦断切片のラクトフェノールコットンブルー標品で、造囊糸とこれを含む子囊下層は容易に区別できる。日本産本科においてもこれに一致する。本科地衣類の多くの従来の研究 (Sparrus 2004, Ertz 2009, Tehler 1983 ほか) では子囊下層を記載せず、子囊層あるいはヒポテシウムに含めていると考えられる。日本産本科を検討した結果、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) とフェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) においては、ヒポテシウムの多くの造囊糸は活性が低下するが、一部の造囊糸は機能を維持したままである。このため、子囊下層とヒポテシウムの境界が不明瞭で、明確に区別することはできない。しかし、ほとんどの属でこれらは概ね明瞭に区別できるので、ヒポテシウムと子囊下層を区別するべきだと考えている。

11) 子囊層 (hymenium) (Figs. IV 5-7-18) : Kirk *et al.* (2001)によると、子囊層は「子実体の胞子を生じる層 [“the spore-bearing layer of a fruit-body”]」。子囊層には側糸等の子囊層内菌糸系が充満し、その間に子囊が埋まる層で、時にゼラチン状物質を含む。子囊層内菌糸系は、その発生の違いにより側糸 (paraphyses)・側糸状体 (paraphysoid)・擬側糸 (pseudoparaphyses)・周糸 (periphyses)・擬周糸 (periphysoid) が区別される。どの種類を生じるかは、目などの上位分類群によって大きく異なり、本科では側糸状体である。子囊層は属間では概ね均一で分類形質として有効でない (Sparrus 2004, Tehler 1983, Thor 1990 などの記載から判断)。

12) 子囊上層 (epithecium) (Figs. IV 5-7-18) : Kirk *et al.* (2001)によると、子囊上層は「裸子器の表面にある組織であり、子囊より上に位置する側糸の先端部分の分枝によって形成される子囊層の表面の薄い層 (“tissue at the surface of an apothecium formed by the branching of the ends of the paraphyses above the asci”)」。本科の場合は側糸ではなく側糸状体によって形成され、上部で分枝・癒合し、概ね暗化した部分。日本産を含む本科においては概ねこれに一致する。*Dirina*・*Roccellina*・メダイゴケ属 (*Schismatomma*)・*Sigridea*・*Syncesia* においては属内で均一で、属を分ける分類形質として有効である (Tehler 1983, 1993a, b, 1997 の記載から判断)。 *Angiactis*・クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)・*Sclerophytonmyces* は種間に差があり、種を分ける分類形質として有効である。(Aptroot *et al.* 2008, Ertz 2009, Sparrus 2004 の記載から判断)。日本産本科はカシゴケ属 (*Cresponea*)・クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては種間に色の差があり種を分ける分類形質として有効である。

13) 側糸状体 (paraphysoid) (Figs. IV 1-8, IV 4.1-5E, 4.2-11A, 12A, 13A, 4.3-5E, 15, 17A, B, 4.3-5C, D, 4.6-5B, 4.6-10A, 4.6-15A, 4.7-5B, 4.8-7B, 4.9-5B, 4.10-5E) : Kirk *et al.* (2001)によると、「子囊の間にあるか子囊以前の組織であり、伸長し擬側糸に似る；しばしば離れてのみ隔壁ができ、癒合し、大変幅が狭い (“interascal or pre-ascal tissue stretching and coming to resemble pseudoparaphyses; often only remotely septate, anastomosing and very narrow”)」。Henssen & Jahns (1973)によると、「側糸状体は若い子囊果の generative tissue から生じ、後に、

特に原基の境界から生じる。それらは多少つよく網目状に分枝する。それらの先端は二次的に遊離するか、上を被う層に繋がったままである。多くの地衣類において、側糸状体は最初に現れる側糸である。多くの地衣類では、側糸状体が唯一の子嚢層内菌糸系である」。

Kirk *et al.* (2001)と Henssen & Jahns (1973)の概念に従い、日本産本科を検討した結果、本科の側糸状体は盛んに分枝・癒合するため、多くの属では網目状か概ね網目状である。下部では概ね無色で、上部では着色するか概ね無色で、細胞壁が肥大することがある。

子嚢層付近における側糸状体の分枝頻度、子嚢上層付近における肥大の有無は若干重なる部分もあるが、属によって異なり属を分ける分類形質として有効である (Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1993a, b, Egea & Torrente 1994, Ertz 2009, Henssen & Thor 1998, Lücking 2008, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Tehler 1983, 1993a, b, 1997, Thor 1990 の記載から判断)。

子嚢層付近ではほとんどの属では盛んに分枝する (Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1994, Ertz 2009, Henssen & Thor 1998, Lücking 2008, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Thor 1990 の記載から判断)。 *Ancistrosporella*, *Bactrospora*, *Chiodecton*, *Cresponea*, *Dirina*, *Graphidastra*, *Lecanactis*, *Roccellina*, *Sagenidium*, *Schismatomma*, *Sigridea*, *Syncesia* ではごくわずかに分枝するだけである (Egea & Torrente 1993a, b, 1994, Tehler 1983, 1993a, b, 1997, Thor 1990 の記載から判断)。日本産本科においても、属間では若干重なる部分もあるが、子嚢層付近の側糸状体の分枝頻度が以下のように属によって異なり分類形質として有効である。多くの属で盛んに分枝するが、カシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) では子嚢層付近ではわずかに分枝し、アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) では概ね単一で、ごくわずかに分枝する。

側糸状体は子嚢上層付近ではほとんどの属においては概ね肥大しない (Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1993b, 1994, Ertz 2009, Henssen & Thor 1998, Lücking 2008, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Thor 1990 の記載から判断)。しかし、 *Ancistrosporella*・*Erythrodictyon*・*Streimannia*・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・カシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・*Sagrindiopsis*・メダイゴケ属 (*Schismatomma*)、*Streimannia* においては先端部は肥大し、 *Dirina*, *Syncesia*・*Sigridea*・*Sagenidium* はわずかに肥大する (Egea & Torrente 1993a, Rogers & Hafellner 1987, Tehler 1983, 1993a, b, 1997, Thor 1990 の記載から判断)。日本産本科においてもこれに一致し、アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・カシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*) において、細胞壁の先端部が肥大し、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*)・フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)・フシアナゴケ属 (*Mazosia*) では概ね肥大しない。

以下の日本産の属においては、側糸状体先端の細胞壁が暗化することが確かめられた。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・カシゴケ属 (*Cresponea*)・ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)・メダイゴケ属 (*Schismatomma*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*)。一方、クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)・フシアナゴケ属 (*Mazosia*) では暗化しない。しかし、マルミクチナワゴケ (*E. divergens*)

とキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては側糸状体先端付近の子嚢層内ゼラチンが暗化して、一見、細胞壁が暗化しているように見える。

14) 子嚢 (Fig. IV 1-9) : Kirk *et al.* (2001)によると、「子嚢菌門の特徴である、典型的には嚢状の細胞であり、その中では(合核と減数分裂の後)“free cell formation”により(通常8個)の子嚢胞子が作られる[“the typically sac-like cell characteristic of Ascomycota (q. v.), in which (after karyogamy and meiosis) ascospores (generally 8) are produced by “free cell formation”]」。日本産本科においては概ね以下のとおりである。棍棒状。1子嚢中に8個の子嚢胞子が生じる。子嚢外壁(ectotunica)は薄く、I-, KI-。子嚢内壁(endotunica)は2層に分かれ、外層(outer layer)はI-, KI-, 内層(inner layer)はI+橙色から桃色, KI+青色, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚(apical plug)は顕著ではない。頂環(apical ring)は明瞭。オキュラーチャンバー(ocular chamber)は目立たない。頂嘴(apical nasse)を欠く。Torrente & Egea (1989)は本科の子嚢には複数のタイプがあるとしている。特にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては属内にも複数のタイプがあることを認めていた。Torrente & Egea (1989)は本科の子嚢は子嚢下部の形状、子嚢内壁のヨード反応、頂環の形状が属で異なり分類形質として有効であるとされている。しかし、Torrente & Egea (1989)の図と記載からは子嚢の違いは判別できない。そのため、科内で共通であるとしている Grube (1998)の考えに従った。日本産本科を検討した結果、すべての属の子嚢は棍棒状で、子嚢先端が顕著に肥厚せず、Grube (1998)の *Opegrapha*-type の図に概ね一致した。日本産本科では属間の形態差が小さく、概ね科内では均一で、分類形質として有効ではないが、*Opegrapha* sp.の子嚢は頂環上部のヨード反応が他とは例外的に異なった。

15) 子嚢胞子 (Figs. IV 1-10, 4.1-5B-D, 4.2-11C-F, 12C-F, 13-C-F, 4.3-5 C, D, 4.8-16, 17C-H, 4.3-5B, 4.6-5C-G, 4.6-10C-E, 4.6-15B-E, 4.7-5C-I, 4.8-7C, D, 4.9-5C, D, 4.10-5B-D) : Kirk *et al.* (2001)によると、「子嚢の中で“free cell formation”により作られる胞子 (a spore produced in an ascus by “free cell formation”)。』

本科の子嚢胞子の形は以下のように多様である。紡錘形 (fusiform), 針形 (acicular), 円柱形 (cylindrical), 楕円形 (ellipsoid), 双棍棒状 (biclavate), 精子細胞状 (sepermatoid), 鍵状 (hooked), “倒卵形 (obovate)”, 幅の狭い楕円形 (narrowly ellipsoid), 長円形 (oblong), 楕円紡錘形 (ellipsoid-fusiform), 披針紡錘形 (acicular-fusiform), 長円紡錘形 (oblong-fusiform), 長紡錘形 (elongate-fusiform) (Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1993a, b, 1994, Ertz 2009, Lücking 2008, Sparrius 2004, Tehler 1983, Tehler 1993a, b, 1997, Thor 1990 の記載から判断)。Thor (1990)は本属の子嚢胞子の形を“倒卵形 (obovate)”としているが、記載から判断すると、長さに比べ幅が狭いため披針形とすべきである。

本科の子嚢胞子は平行多室で、例外として *Sclerophyton muriforme* Sparrius は石垣状多室 (murfrom) である (Sparrius 2004)。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), ヘリフトゴケ属 (*Roccellina*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*), *Sigridea*, *Syncesia* は室数が4と、属内で均一で、他の属から区別する分類形質として有効である (Sparrius 2004, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990 などの記載から判断)。その他のほとんどの属においては、室数に種間で差があり種を分ける分類形質として有効である。子嚢胞子の大きさも同様に種を分ける分類

形質として有効な場合が多い。

日本産本科においても子嚢胞子の形状が多様であることが認められた。しかし、多くの属において子嚢胞子は披針形 (acicular) か紡錘形 (fusiform) である。さらにこれらの中間的な形状が認められる。これらを区別するために、Tehler (1993)が用いた披針紡錘形 (acicular-fusiform) を採用した。これらの形を区別するために、以下のとおり、直径と長さの比 (長さ/直径) を基準に、3つに区分した (Fig. IV 1-10)。

$9 \leq \text{披針形 (acicular)} \leq (20)$

$5 < \text{披針紡錘形 (acicular-fusiform)} < 9$

$3 \leq \text{紡錘形 (fusiform)} \leq 5$

この基準に従うと、ヒメカシゴケ (*Cresponea japonica*), カシゴケ (*C. proximata*), ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) において、子嚢胞子は紡錘形 (fusiform) である。カシゴケ (*C. proximata*) の子嚢胞子はまれに披針紡錘形 (acicular-fusiform) になる。マルミクチナワゴケ (*E. divergens*), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), ムツキゴウゴケ (*O. varia*), *Opegrapha* sp. において、子嚢胞子は披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は時に披針形 (acicular) になる。クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*), ニセカシゴケ (*Cresponea macrocarpoides*), *O. bonplandii* は披針紡錘形 (acicular-fusiform) か披針形 (acicular) の子嚢胞子が認められる。アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) の子嚢胞子は通常は披針形 (acicular) である。ヘリフトゴケ (*Roccellina niponica*) は概ね披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、先端が丸く、時に桿形 (bacilliform) に近い (Fig. IV 4.7-5C-I)。

それ以外では桿形 (bacilliform), 鎌形 (falcate), S字型 (sigmoid), 卵形 (oval) が認められる。ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) は鎌形 (falcate), フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては鎌形 (falcate) かS字型 (sigmoid) で、タツゴケ (*S. elegans*) においては概ね卵形 (oval) であった。

日本産本科においては、子嚢胞子は種間で形に差があり、種を分ける分類形質として有効である。

1.2.2 ストロマ

Kirk *et al.* (2001)によると、「栄養菌糸 (vegetative hyphae) のかたまりか基質で、時に“宿主”の組織か基物を含み、時に菌核 (sclerotium) のような形状で、その中に、あるいは上に胞子か胞子を作る子嚢果ができる “a mass or matrix of vegetative hyphae, with or without tissue of the host or substrate, sometimes sclerotium-like in form, in or on which spores or fruit bodies bearing spores are produced”」としている。本科以外では *Glyphis cicatricose* Ach.にも生じる (Nakanishi 1966)。日本産本科において、ストロマはフェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) とヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) に生じる (Figs. IV 4.1-1A-G & 4.3-1A-I)。この2種を検討した結果、ストロマとは「菌糸が集合し、マット状になった構造で、そこには共生藻細胞が分布し、必ず複数の子器が埋もれる」ことを確認した。*Chiodecton* (ヒョウモンメダイゴケ属), *Dichosporidium* (フェルトゴケ属), *Erythroducton*,

Pulvinodecton (コナダイゴケ属), 一部の *Roccellina* (ヘリブトゴケ属), *Streimannia* で認められる (Henssen & Thor 1998, Tehler 1993, Thor 1990). 本科において, ストロマの有無は属によって異なり, 属を分ける分類形質として有効である (Henssen & Thor 1998, Tehler 1993, Thor 1990 の記載から判断).

1.2.2.1 ストロマの外部形態 (Figs. IV 4.1-1A – G & 4.3-1A – I) : ヒョウモンメダイ (*Chiodecton congestulum*) とフェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) においては, ストロマは概ね円形, 時に楕円形になり, 地衣体より淡色で, 数個から多数の子器が埋もれる.

1.2.2.2 ストロマの内部形態 (Figs. IV 5-17 & 18) : ヒョウモンメダイ (*C. congestulum*) とフェルトゴケ (*D. boschianum*) においては, 皮層を欠き, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は上部では概ね垂直に配列し, 下部では多少とも不規則に配列する. 共生藻細胞の分布が両種で異なり分類形質として有効である. フェルトゴケ (*D. boschianum*) のストロマは上部にのみ共生藻細胞が分布するが, ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) においては共生藻が全体に分布する.

1.3 粉子器 (pycnidia) と粉子 (conidia)

1.3.1 粉子器 (pycnidia) (Fig. IV 1-11A & B)

Kirk *et al.* (2001)によると, 「しばしばフラスコ状の分生子器で菌糸組織からなり, 円形か縦に長い孔口があり, 内側表面は全面か部分的に粉子 (分生子) を生じる細胞で覆われる; 粉子器 (的な分生子器). “a frequently ± flask-shaped conidioma of fungal tissue with a circular or longitudinal ostiole, the inner surface of which is lined entirely or partially by conidiogenous cells; pycnidial conidioma”]. 本研究により日本産本科ではカシゴケ属 (*Cresponea*) 2 種 (*C. macrocarpoides*, *C. proximata*), イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*), アシカゴケ (*Graphidastrea japonica*) とメダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) のみから確認された. カシゴケ属 (*Cresponea*) 3 種とメダイゴケ (*S. ocellulatum*) の粉子器は暗色で, 地衣体上に列生あるいは散生する. 一方, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) とアシカゴケ (*G. japonica*) の粉子器は淡色の上に地衣体に完全に埋もれるため, 発見が困難である. 粉子器はイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) とアシカゴケ (*G. japonica*), メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては単室のもののみ, カシゴケ属 (*Cresponea*) 3 種においては最初単室, のちに多室化するものが観察された. 粉子器は均一で分類形質として有効ではない (Aptroot *et al.* 2008, Egea & Torrente 1993a, b, Egea & Torrente 1994, Ertz 2009, Sparrius 2004, Tehler 1983, 1993a, b, 1997, Thor 1990 の記載から判断).

1.3.2 粉子 (conidia) (Figs. IV 1-11C – E)

Kirk *et al.* (2001)によると, 「特殊化した運動性のない無性孢子 (遊走子) で, 通常は早落, 細胞質の分割 (子嚢孢子を参照) “free cell formation” (子嚢孢子を参照) によらない. “a specialized non-motile (cf. zoospore), asexual spore, usually caducous, not developed by cytoplasmic cleavage (cf. sporangiospore) or free-cell formation (cf. ascospore)”]. 本科の粉子の形

状は多様で桿形 (bacilliform), 楕円形 (ellipsoid), 糸状 (filiform), “鎌形 (sickle-shaped)”, “糸状 (thread-like)” (Egea & Torrente 1993b, Ertz 2009, Thor 1990, Sparrius 2004, Tehler 1983, Tehler 1993a, b, 1997 の記載). Tehler (1983)は *Dirina* と *Roccellina* の子嚢胞子の形状を “sickle-shaped” か “thread-like” としているが, これらは一般的な名称であるため, 本研究においては生物学用語である *falcate* と *filiform* にそれぞれ置き換える. Egea & Torrente (1993)によると, カシゴケ属 (*Cresponea*) の粉子を “oblong” としているが, 日本産本属においては桿形 (bacilliform) であった. カシゴケ (*Cresponea proximata*) の粉子について, Egea & Torrente (1993) は “oblong” しているが, その大きさは本研究による計測値と一致し, 桿形 (bacilliform) とすべきである.

粉子の形状は以下の属は属内で均一で属を分ける分類形質として有効である (Egea & Torrente 1993a, Tehler 1993b, 1997, Thor 1990 などの記載から判断). ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), アシカゴケ属 (*Graphidastara*), *Syncesia* においては糸状 (filiform), カシゴケ属 (*Cresponea*), フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), *Eerythroducton*, *Sigridia* は桿形 (bacilliform) であるとされている. 以下の属において, 形は属内で均一ではなく, 種を分ける分類形質として有効ではある (Egea & Torrente 1993b, Ertz 2009, Sparrius 2004, Tehler 1983, 1993a の記載から判断). *Bactrospora*, *Dirina*, クチナワゴケ属 (*Enterographa*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), ヘリプトゴケ属 (*Roccellina*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*), タツゴケ属 (*Sclerophyton*).

日本産本科では本研究により, カシゴケ属 (*Cresponea*) 2 種, イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) のみから粉子器が確認された. カシゴケ属 (*Cresponea*) 2 種の粉子は桿形 (bacilliform), メダイゴケ (*S. ocellulatum*) の粉子はソーセージ状 (allantoid), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) とアシカゴケ (*G. japonica*) の粉子は針形 (filiform). 日本産カシゴケ属 (*Cresponea*) においては粉子をニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とカシゴケ (*C. proximata*) から確認した. 両種の粉子の形状は桿形で一致し, 粉子の形状は種を分ける分類形質として有効ではなかった.

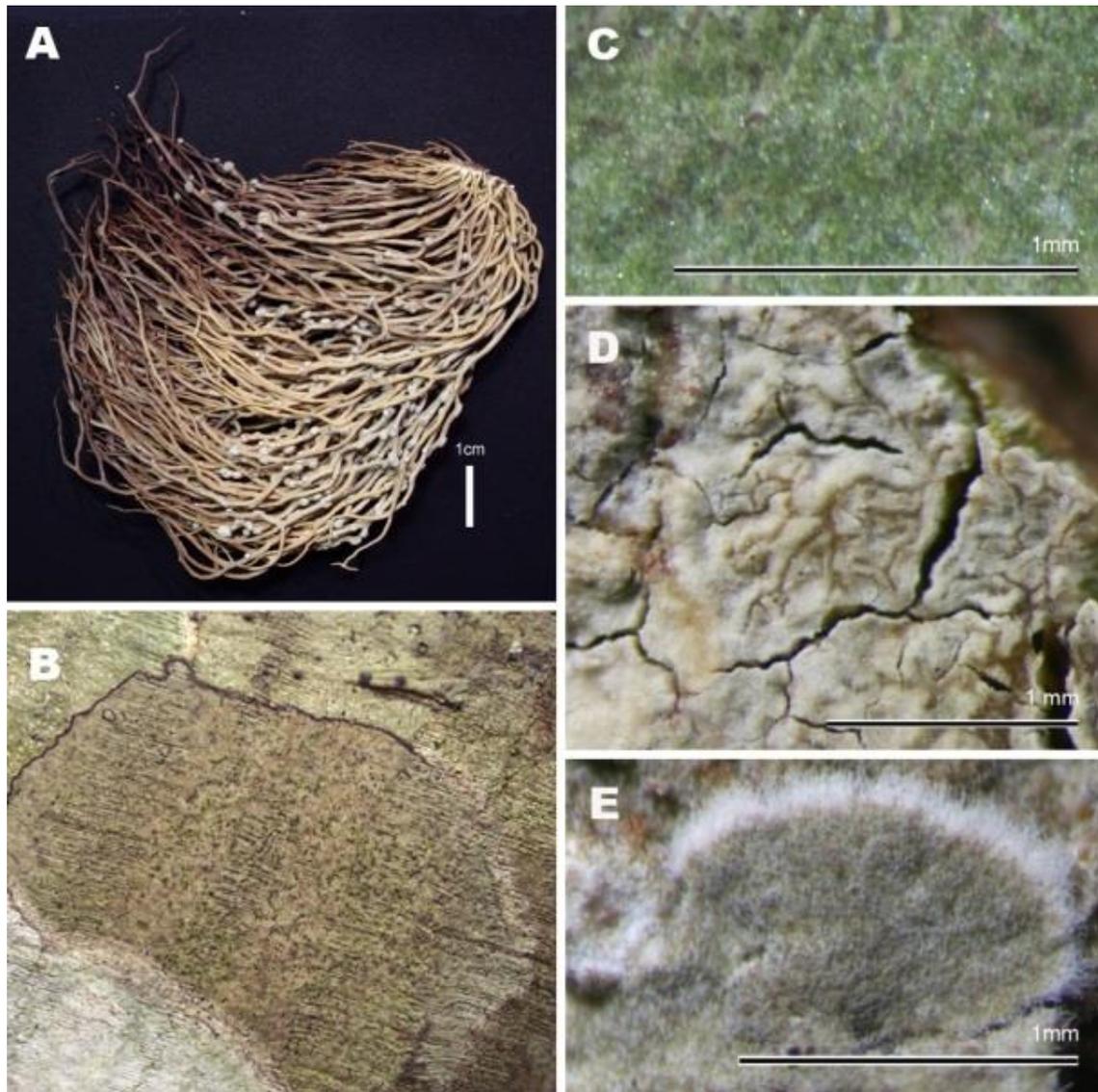


Fig. IV 1-1. 地衣体（生育形と痂状地衣体の表面の形状と亀裂）. A, 樹状. B, 痂状. C, 連続する地衣体. D, 半ば区画化する地衣体. E, 綿毛状. A-E, 乾燥標本. Growth forms and various crustose thalli. A, fruticose; B, crustose; C, continuous; D, rimose; E, byssoid. (A-E, air-dried material). A, *Roccella boergesenii* Vain. (CBM-FL-13543); B, *Enterographa divergens* (Sakata 2309); C, *Cresponea macrocarpoides* (Sakata 2312); D, *E. leucolyta* (Sakata 708) ; E, *Dichosporidium boschianum* (Harada *et al.* 22929).

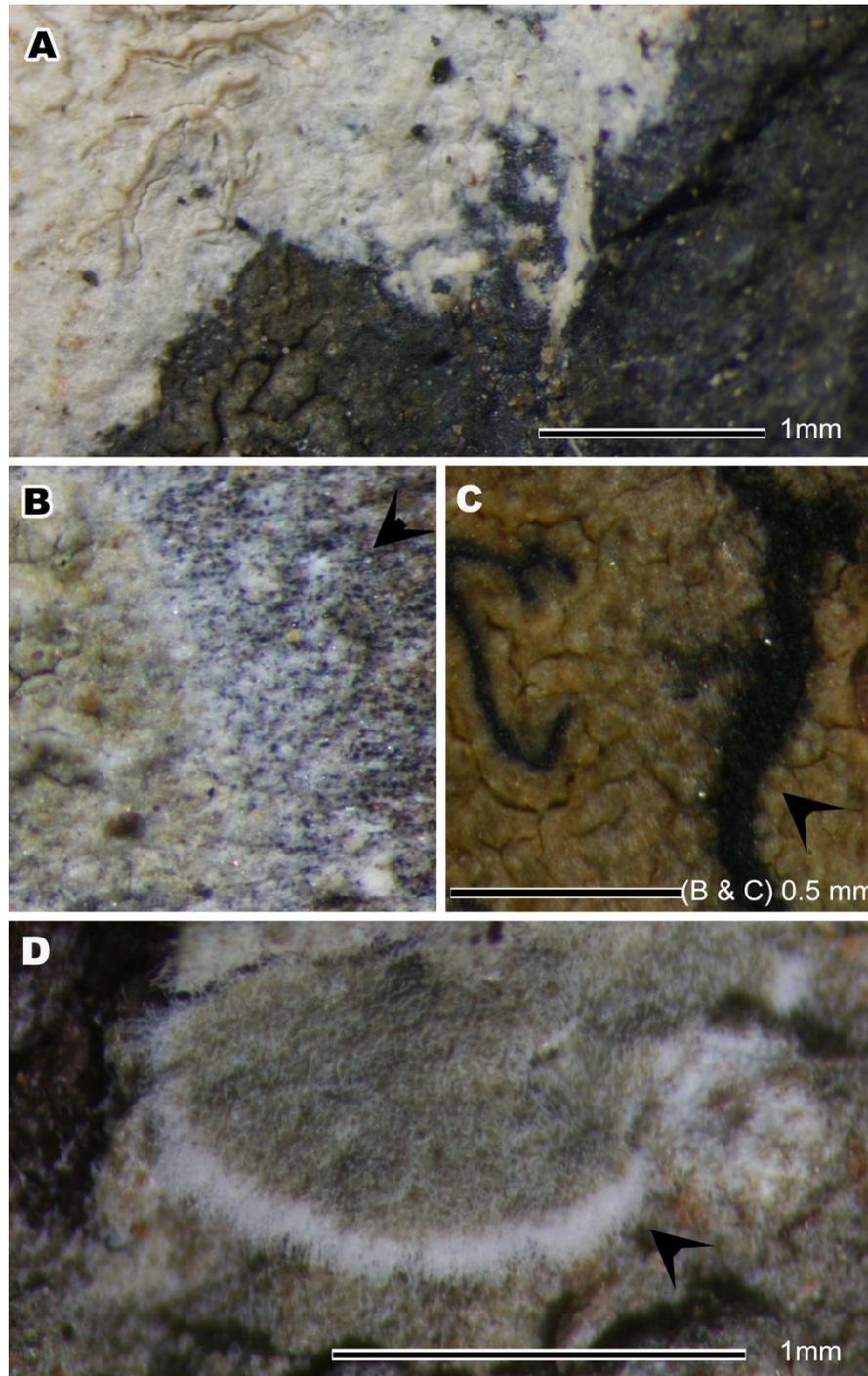


Fig. IV 1-2. プロタルス. A, 顕著なプロタルスを欠く. B, 白色のプロタルス. C, 暗褐色のプロタルス. D, 綿毛状のプロタルス. (A-G, 乾燥標本). プロタルスを矢頭で示す. Prothallus. A, thallus lacking prothallus; B, white prothallus; C, dark brown prothallus; D, byssoid prothallus. [A-G, air-dried material. A, *Enterographa leucolyta* (Sakata 434); B, *Enterographa anguinella* (Sakata 661); C, *Enterographa divergens* (Yoshikawa 24); D, *Dichosporidium boschianum* (Harada *et al.* 22929)].

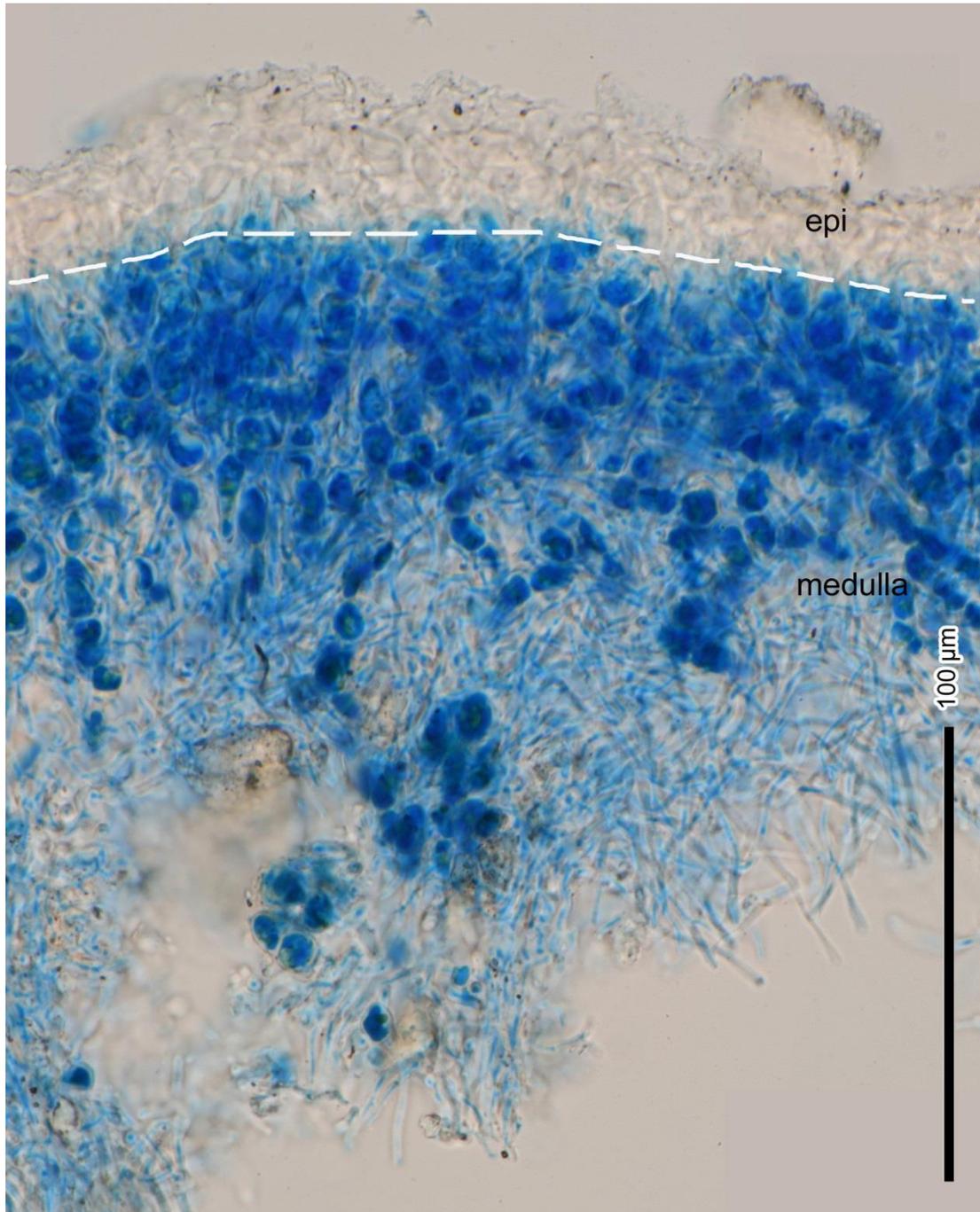


Fig. IV 1-3. エピネクラルレイヤー. (LPCB 標品). Epinecral layer (epi). [LPCB preparation; *Graphidastra japonica* (Harada 26201)].

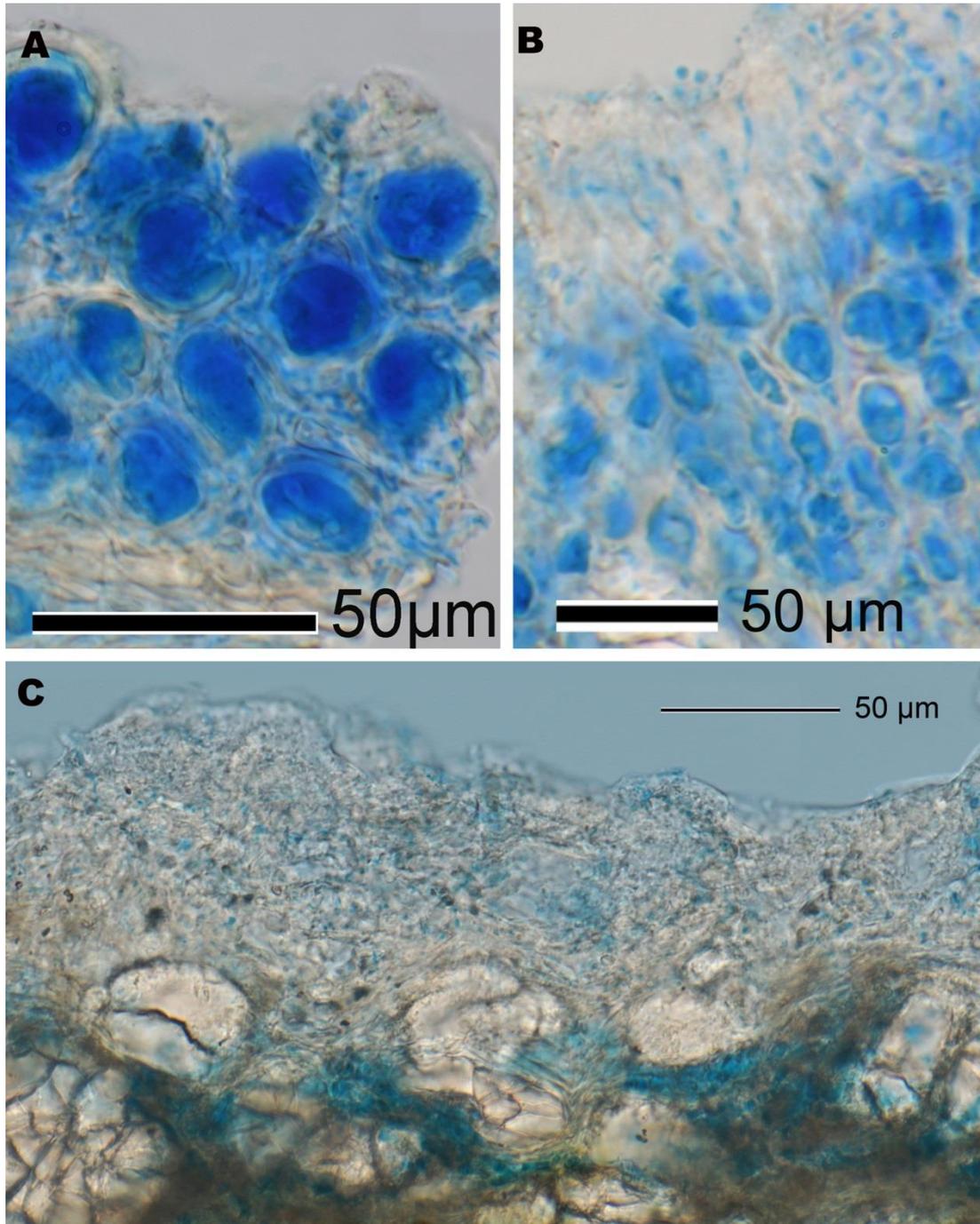


Fig. IV 1-4. 皮層. A, 皮層を欠く. B, 不明瞭な皮層. C, 明瞭な皮層. (A-C, LPCB 標品).
 Crotext. A, thallus lacking cortex; B, cortex indistinct; C, cortex distinct. [A-C, LPCB preparations.
 A, Harada 24298; B, Sakata 79; C, Harada 11165].

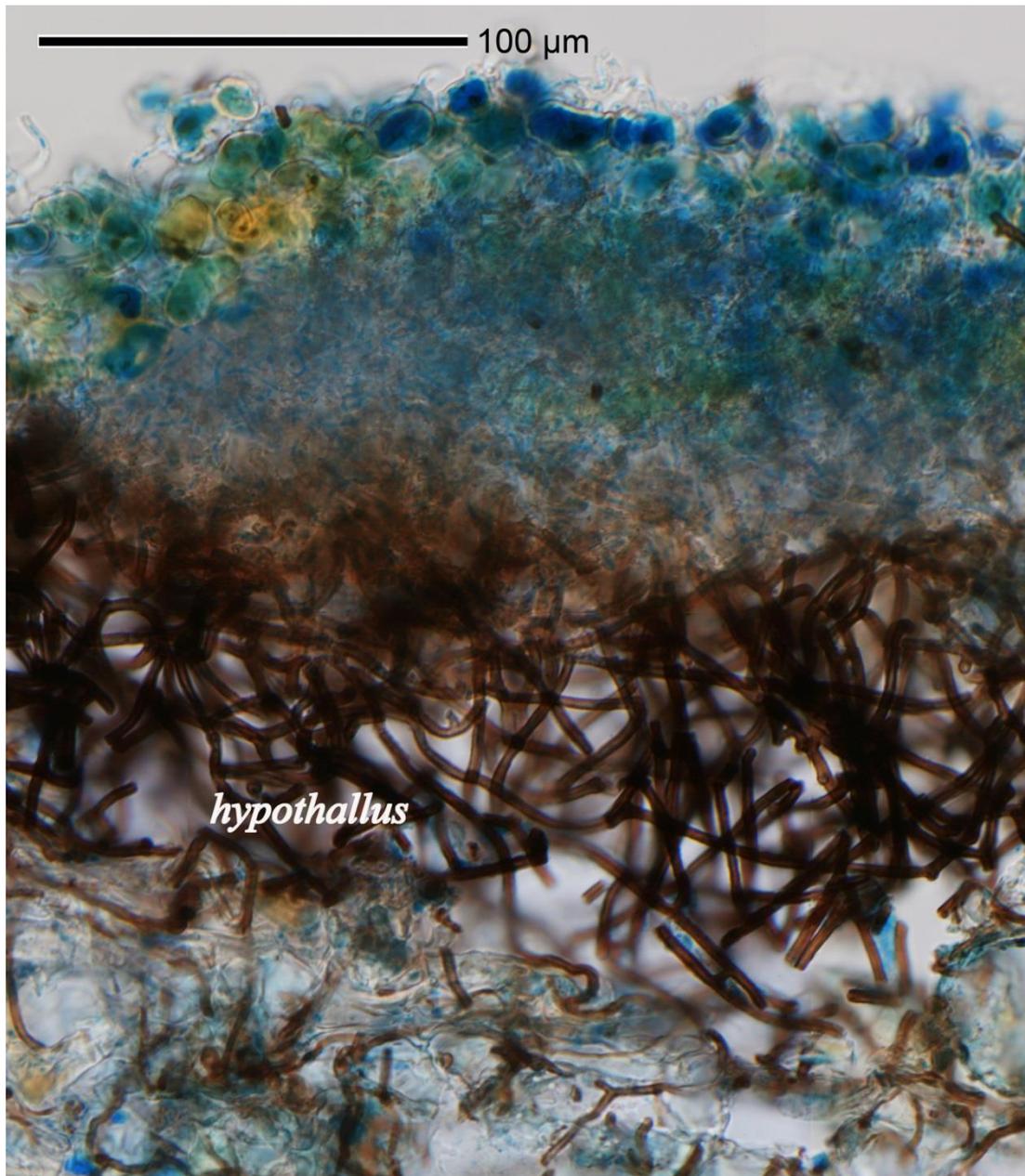


Fig. IV 1-5. 下菌糸. (LPCB 標品). Hypothallus. [LPCB preparation; *Dichosporidium boschianum* (Harada 22904)].

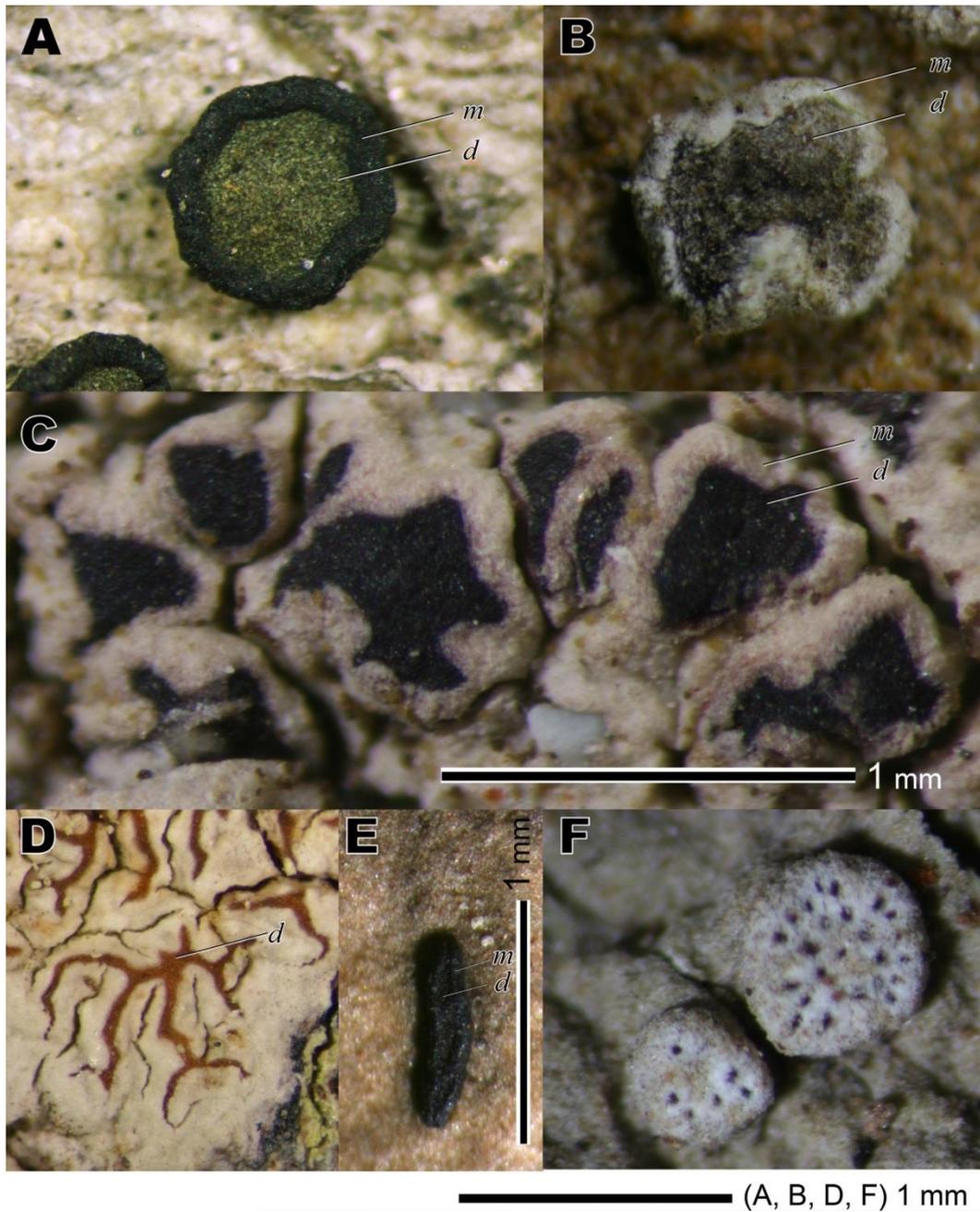


Fig. IV 1-6. 多様な子器. A, レキデア型裸子器. B, レカノラ型裸子器. C-E, リレラ. F, 被子器 (ストロマ). A, *Cresponea macrocarpoides*; B, *Roccellina niponica*; C, *Graphidastra japonica*; D, *Enterographa anguinella*; E, *Opegrapha varia*; F, *Chiodecton congestulum*. (A-F, 乾燥標本). (d), 子器盤; (m), 子器縁. Diverse ascomata. A, lecidine apothecium; B, lecanorine apothecium; C-E, lirellae; F, ascomata immersed in stroma. (d), disc; (m), apothecial margin. A, *Cresponea macrocarpoides*; B, *Roccellina niponica*; C, *Graphidastra japonica*; D, *Enterographa anguinella*; E, *Opegrapha varia*; F, *Dichosporidium boschianum*. (A-F, air-dried materials. A, Harada 12307; B, Sakata 990; C, Harada 26201; D, Sakata 64; E, Harada 23457; F, Harada 11050).

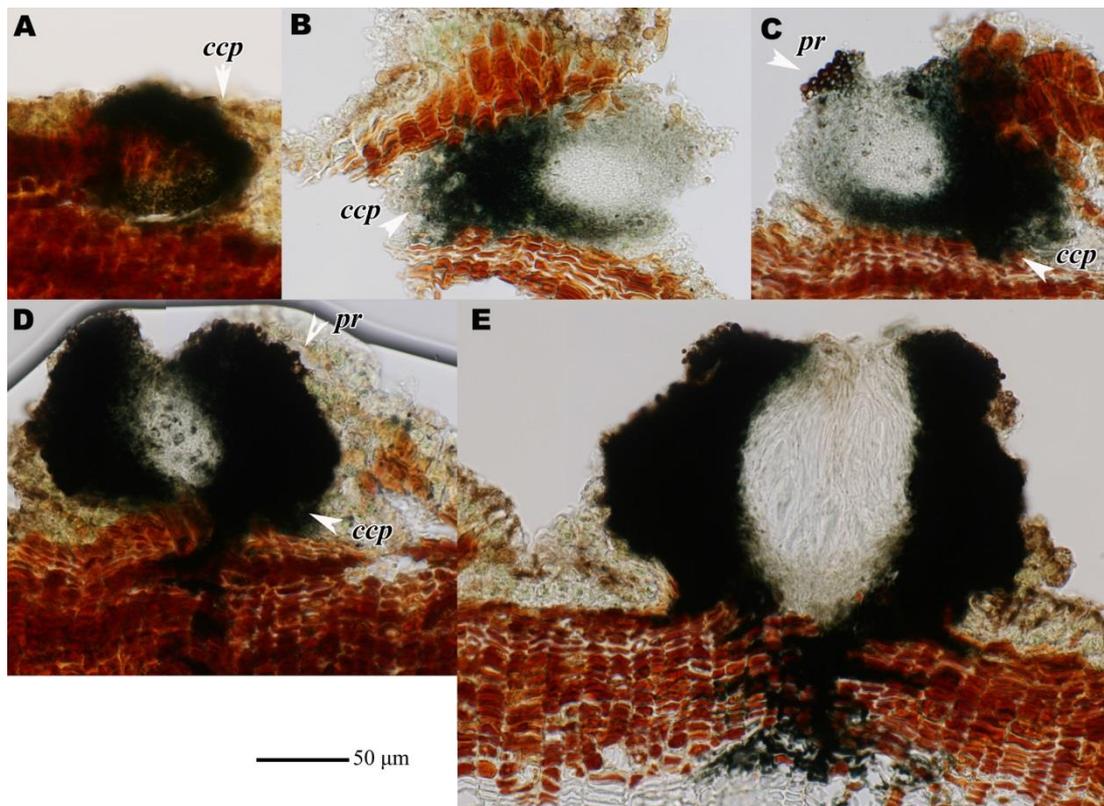


Fig. IV 1-7. *Opegrapha varia* の子器発生（子器の横断面）. A-D, 未熟な子器. E, 成熟した子器. (A-C, GAW 標品). Development of ascomata in *Opegrapha varia*. A-D, immature stages; E, mature stage. (ccp), circumcentral plexus; (pr), pericentral roof. (GAW preparations; Kawana 97120606).

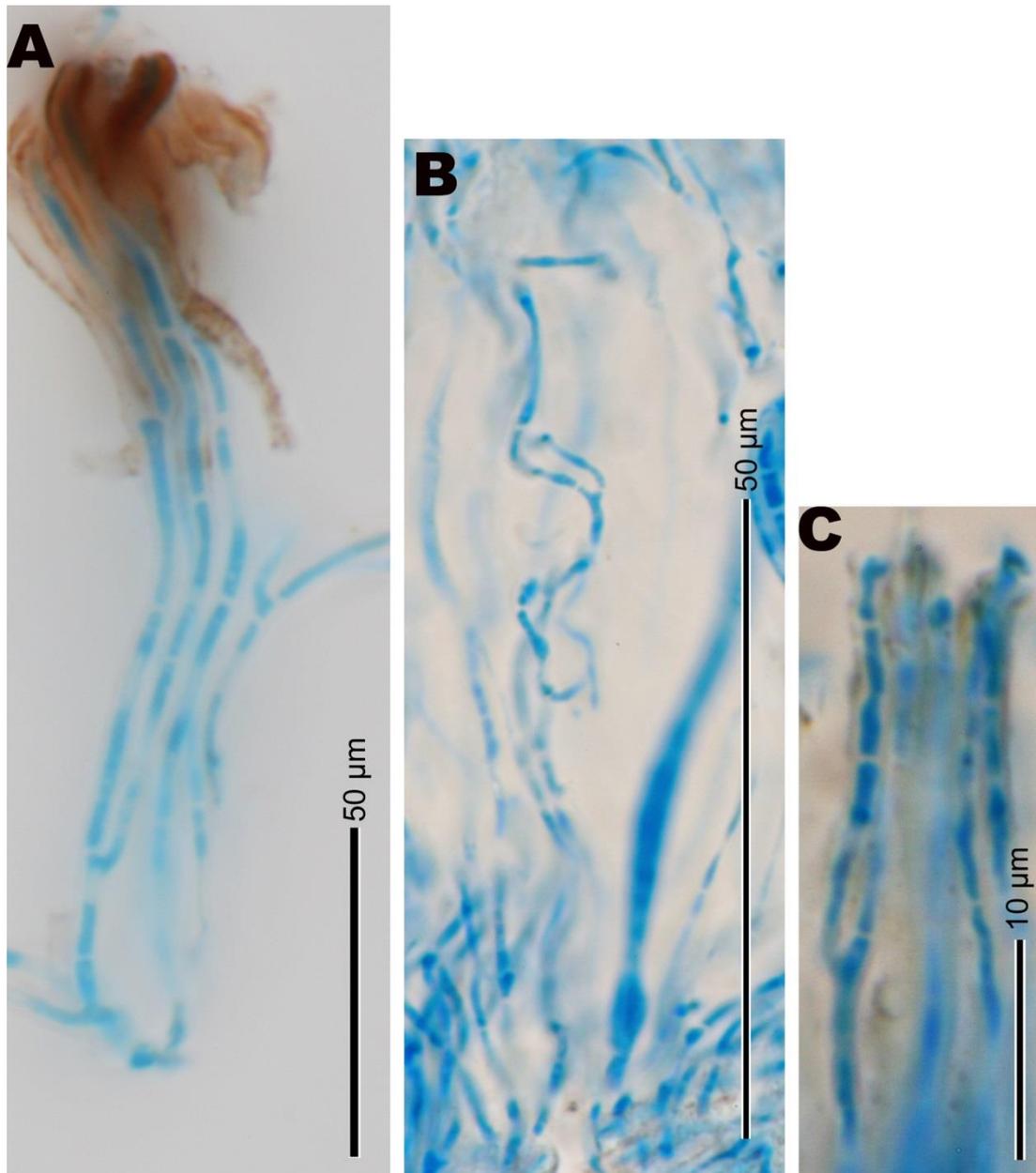


Fig. IV 1-8. 側糸状体. A, *Graphidastra japonica* の概ね単一で、先端の細胞壁が暗化する側糸状体. B, *Enterographa leucolyta* のよく分枝し、先端の細胞壁が暗化しない側糸状体. C, *Opegrapha varia* のよく分枝し、先端の細胞壁が暗化しない側糸状体と周囲の暗化した子嚢層ゼラチン. (A-G, LPCB 標本). Paraphysoids. A, sparsely branched paraphysoid with dark brown walls in *Graphidastra japonica*; B, repeatedly branched paraphysoid with colorless walls at the tops in *Enterographa leucolyta*; C, repeatedly branched paraphysoid with colorless walls surrounded by dark brown hymenial gelatin at the tips in *Opegrapha varia*. (A-C, LPCB preparation. A, Harada 26201; B, Sakata 709; C, Sakata 1157).

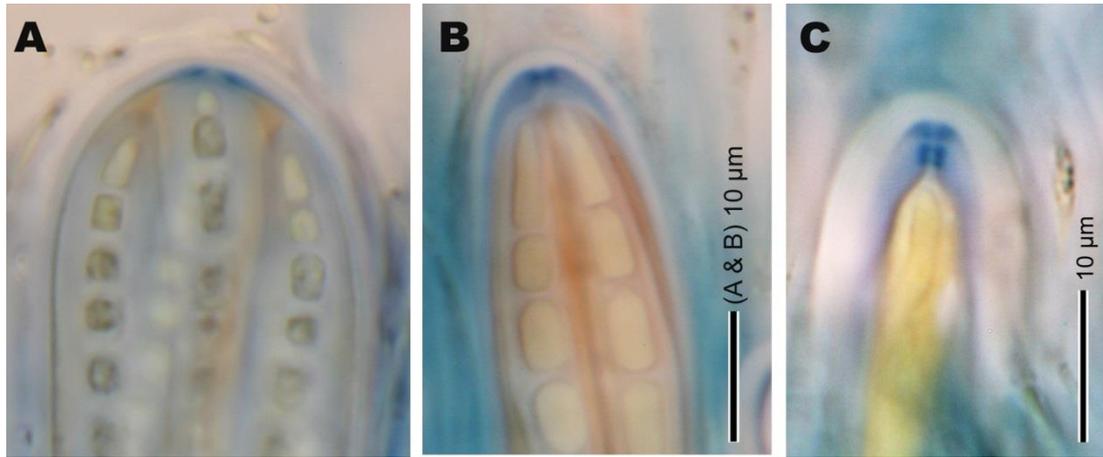


Fig. IV 1-9. 子嚢. A, 幅の広い子嚢. B, 幅の狭い子嚢. C, *Opegrapha* sp.の子嚢. (A-C, KI 標品). A, broad ascus (*Enterographa anguinella*); B, narrow ascus (*E. divergens*); C, ascus of *Opegrapha* sp. (KI preparations. A, Sakata 667; B, Sakata; C, Sakata & Harada 383).

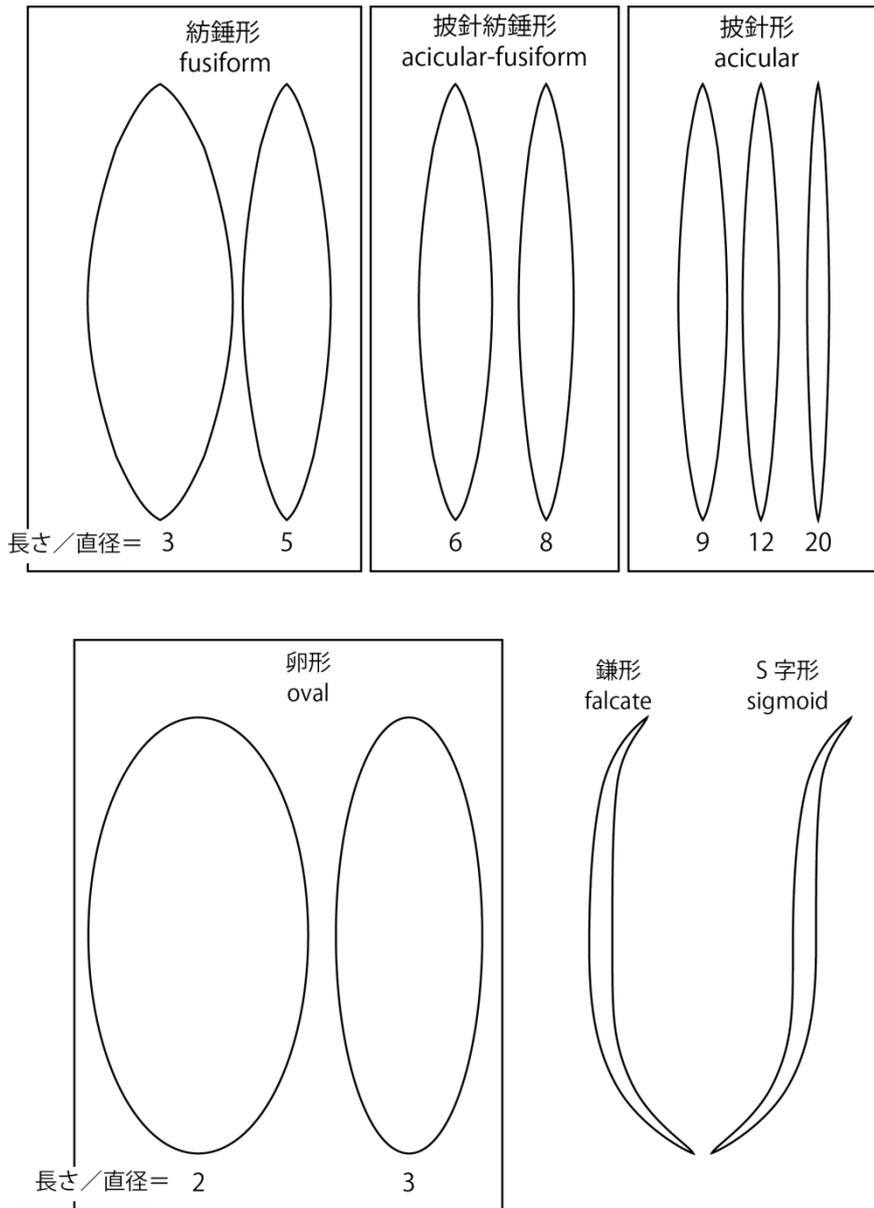


Fig. IV 1-10. 子嚢胞子の形. Shape of ascospores.

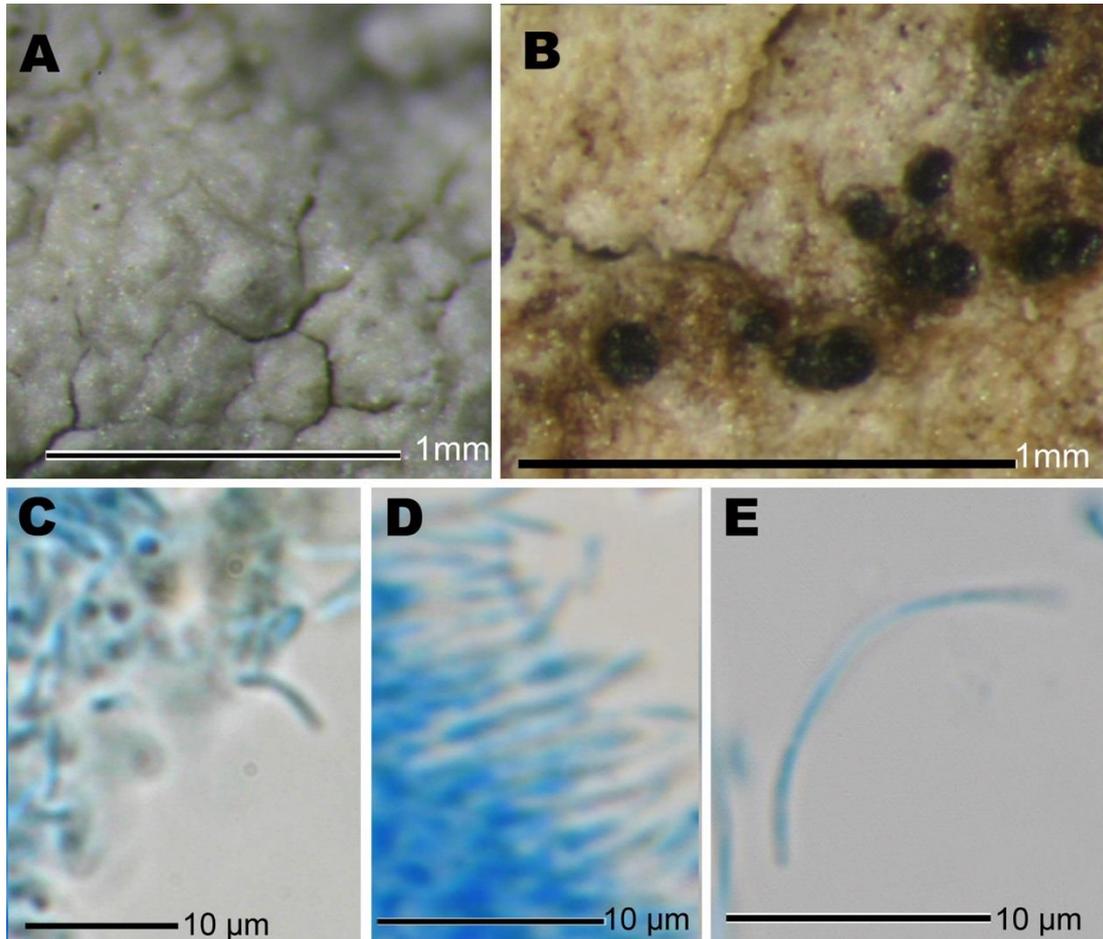


Fig. IV 1-11. 粉子器 (A & B) と粉子 (C & D). A, 淡色の粉子器 (*Enterographa leucolyta*). B, 暗色の粉子器 (*Schismatomma ocellulatum*). C, ソーセージ状の粉子 (*Schismatomma ocellulatum*); D, 桿形の粉子 (*Cresponea macrocarpoides*); E, 糸状の粉子 (*Graphidastra japonica*). (A & B, 乾燥標本; C-E, LPCB 標品). Pycnidia and conidia. A, pale pycnidia in *Enterographa leucolyta*; B, dark pycnidia in *Schismatomma ocellulatum*. C, allantoid conidia in *Schismatomma ocellulatum*; D, bacilliform conidia in *Cresponea macrocarpoides*; E, filiform conidia in *Graphidastra japonica*. (A-F, air-dried material; C-E, LPCB preparation. A, Sakata 1209; B & C, Harada 16712; D, Kawana 120403; E, Sakata 708).

2. 化学成分

2.1 従来の見解

従来の研究によると、本科から以下の成分が検出されている： atranorin, barbatic acid, confluent acid, conorstictic acid, consporomic acid, consimonyellin, erythrin, gyrophoric acid, isoerythrin, isousnic acid, lecanoric acid, lepranic acid, methyl gyrophorate, norstictic acid, obtusatic acid, placodiolic acid, protocetraric acid, psoromic acid, rhodocladonic acid, roccellic acid, salazinic acid, schizopeltic acid, squamatic acid, stictic acid, usnic acid, virensic acid, 2'-O-demethylpsoromic acid, 2-O-methylmicrophyllinic acid, 4-O-demethylbarbatic acid (Aptroot & Sparrius 2008, Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1994, Egea *et al.* 1995, Elix *et al.* 2011, Ertz 2009a, Follmann 2001, 2008, Henssen & Thor 1992, 1994, 1998, Kashiwadani & Thor 1995, Lücking 2008, Rogers & Hafellner 1987, Sparrius 2004, Tehler 1983, 1985, 1993, Thor 1990, 2002, 2007).

ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) とフェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), *Dirina*, *Erythrodictyon*, *Llimonaea*, コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*), *Sagenidiopsis*, メダイゴケ属 (*Schismatomma*), *Sigridea*, *Syncesia*において、以下に述べるように、単独あるいはその組み合わせが属を分ける分類形質として有効である。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) と *Erythrodictyon* においては全種から roccellic acid (Henssen & Thor 1998, Thor 1990 の記載から判断), フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) 全種から salazinic acid (Egea *et al.* 1995, Rogers & Hafellner 1987), *Sagenidiopsis* 全種から protocetraric acid (Egea *et al.* 1995, Rogers & Hafellner 1987), *Dirina* 全種と *Llimonaea* 全種から erythrin と lecanoric acid (Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1995 a, b, Tehler 1983, Torrente & Egea 1991), コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*) 全種から barbatic acid と rhodocladonic acid (Henssen & Thor 1998, Thor 2002), *Syncesia* 全種から psoromic acid, roccellic acid が検出されている (Tehler 1997)。メダイゴケ属 (*Schismatomma*) と *Sigridea* については、種ごとに記載されていないがメダイゴケ属 (*Schismatomma*) から roccellic acid, *Sigridea* から psoromic acid が検出されたとしている (Tehler 1993a, b)。

幾つかの化学成分は、単独あるいはその組み合わせが種を分ける分類形質として有効と考えられる (Aptroot *et al.* 2008, Egea & Torrente 1994, Follmann 2001, 2008, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2006, Tehler 1983, 1985, 1997, Thor 1990 などの記載から判断)。例えば, *Angiactis* においては, Aptroot *et al.* (2008) によると, *A. bermudensis* LaGreca からは未同定成分, *A. littoralis* (Kantvilas) Aptroot & Sparrius からは gyrophoric acid と lecanoric acid, *A. spinicola* Aptroot & Sparrius から erythrin, gyrophoric acid, methyl gyrophorate が検出される。アシカゴケ属 (*Graphidastra*) については Sparrius *et al.* (2006) と Thor (1990) によると, *G. byssiseda* (Müll. Arg.) G. Thor からは roccellic acid, *G. multififormis* (Mont. & Bosch) G. Thor から roccellic acid と protocetraric acid, *G. laii* Aptroot & Sparrius から confluent acid と protocetraric acid, 2-O-methylmicrophyllinic acid が検出される。

クチナワゴケ属 (*Enterographa*), ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*), タツゴケ属 (*Sclerophyton*), *Lecanactis*, *Lecanographa*, *Syncesia* においても化学成分は種を分ける分類形質として有効と考えられる (Egea & Torrente 1994, Follmann 2001, 2008, Sparrius 2004, Tehler 1983, 1985, 1997 などの記載から判断)。

カシゴケ属 (*Cresponea*), フシアナゴケ属 (*Mazosia*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においてはほとんどの種から化学成分は認められていないが, confluentic acid, gyrophoric acid, lecanoric acid, norstictic acid, psoromic acid, schizopeltic acid, 未同定脂肪酸, 色素が一部の種からのみ検出されていて, 種を分ける分類形質として有効な場合もある (Elix *et al.* 2011, Egea & Torrente 1993, Ertz 2009a, Kashiwadani & Thor 1995, Lücking 2008, 坂田他 2009などの記載から判断).

フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) においては, 同一種内に化学成分が異なるケモタイプが知られる. 一方で, 種間の違いはないため種をわける分類形質として有効ではない (Thor 1990, 2002の記載から判断). また, 種間のケモタイプを種内分類群として区別するのに値する差異は見だされていない.

2.2 日本産本科から検出された化学成分

2.2.1 同定成分

本研究によって, 日本産本科から以下の13種類の化学成分がTLCとHPLCによって確認された (Table. IV 2.2-1, Fig. IV 2.2.1-1 – 17, IV 2.2.2-1 – 22). 日本産本科において, 化学成分は属内で均一ではないため, 特定の化学成分の存在のみで属を特徴づけることはできないが, 種を分ける分類形質として有効である.

- 1) atranorin (Figs. IV 2.2.2-6 & 7) : カシゴケ (*Cresponea proximata*) とクチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) から確認された. Sakata 1223[カシゴケ (*C. proximata*)]と Sakata & Harada 461[クチナワゴケ (*E. anguinella*)]のみから HPLC で検出された. atranorin は 1 標本のみから検出するため, 他の地衣類由来であると考えられた. Egea & Torrente (1993) と Sparrius (2004)によると, 両種からは atranorin は検出されない.
- 2) confluentic acid (Figs. IV 2.2.1-5 – 7, IV 2.2.2-9 – 12) : マルミクチナワゴケ (*Enterographa divergens*) のみから確認された. Sparrius (2004)はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) から化学成分は検出されないとしているが, ほとんどの日本産標本から confluentic acid が検出された. 本属においてはマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) のみから検出されるため, 種を分ける分類形質として有効である.
- 3) gyrophoric acid (Figs. IV 2.2.1-8 & 11, IV 2.2.2-13 – 16 & 18) : イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) と *Opegrapha bonplandii* から確認された. イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) においては lecanoric acid と共に検出された. Ertz (2009a)によると, *Opegrapha bonplandii* からは化学成分は検出できなかったとしているが, 日本産標本から gyrophoric acid が検出された. 日本産クチナワゴケ属 (*Enterographa*) においてはイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) のみ, 日本産キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては *O. bonplandii* のみから検出されるため, それぞれの属において種を分ける分類形質として有効である.
- 4) lecanoric acid (Figs. IV 2.2.1-8, IV 2.2.2-13 – 16) : イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) のみから確認された. イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) においては gyrophoric acid と共に検出された. Sparrius (2004)の報告によるとイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は gyrophoric acid のみを含むとしているが, 日本産標本からはこのほかに lecanoric acid が認められた. 日本産クチナワゴケ属においてはイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) のみ

から検出されるため、種を分ける分類形質として有効である。

- 5) lichesterinic acid (Figs. IV 2.2.1-14 & 15, IV 2.2.2-21) : ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) のみから確認された。ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては protolichesterinic acid と roccellic acid が共に検出された。Tehler (1983)の報告によるとヘリブトゴケ (*R. niponica*) は roccellic acid のみを含むとしているが、ほとんどの日本産標本からはこのほかに lichesterinic acid と protolichesterinic acid が認められた。
- 6) protocetraric acid (Fig. IV 2.2.1-4) : フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) のみから確認された。フェルトゴケ (*D. boschianum*) は化学成分が標本によって異なり、protocetraric acid か salazinic acid を含む。Harada *et al.* 22904 と 22934 からは protocetraric acid, Harada *et al.* 22929 からは salazinic acid が確認された。
- 7) d-protolichesterinic acid (Figs. IV 2.2.1-14 & 15, IV 2.2.2-21) : ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) から確認された。ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては lichesterinic acid と roccellic acid が共に検出された。Tehler (1983)の報告によるとヘリブトゴケ (*R. niponica*) は roccellic acid のみを含むとしているが、ほとんどの日本産標本からはこのほかに lichesterinic acid と d-protolichesterinic acid が認められた。
- 8) psoromic acid (Figs. IV 2.2.1-5 & 17, IV 2.2.2-7 & 8) : クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) とタツゴケ (*Sclerophyton elegans*) から確認された。クチナワゴケ (*E. anguinella*) においては HPLC で 2'-*O*- psoromic acid が共に検出された。日本産クチナワゴケ属においてはクチナワゴケ (*E. anguinella*) のみから検出されるため、種を分ける分類形質として有効である。
- 9) 2'-*O*-demethylpsoromic acid (Figs. IV 2.2.1-5 & 17, IV 2.2.2-7 & 8) : クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) のみから確認された。本種においては psromic acid (psoromic acid) が共に検出された。TLC では確認できなかった。Sparrius (2004)の報告によるとクチナワゴケ (*E. anguinella*) は psromic acid (psoromic acid) のみを含むとしているが、日本産標本からはこのほかに 2'-*O*-demethylpsoromic acid が認められた。日本産本属においてはクチナワゴケ (*E. anguinella*) のみから検出されるため、種を分ける分類形質として有効である。
- 10) roccellic acid (Figs. IV 2.2.1-14 & 15, IV 2.2.1.15 & 16, IV 2.2.2-21) : ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) のみから確認された。ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては lichesterinic acid と protolichesterinic acid が共に検出された。roccellic acid は TLC で確認され、HPLC では検出できなかった。Thor (1990)のよると、ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) から roccellic acid が検出されるとしているが、日本産標本からは確認できなかった。
- 11) salazinic acid (Fig. IV 2.2.1-4) : フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) のみから確認された。フェルトゴケ (*D. boschianum*) は化学成分が標本によって異なり、protocetraric acid か salazinic acid を含む。Harada *et al.* 22904 と 22934 からは protocetraric acid, Harada *et al.* 22929 からは salazinic acid が確認された。
- 12) schizopeltic acid (Figs. IV 2.2.1-9, IV 2.2.2-17) : アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) のみから確認された。
- 13) stictic acid (Fig. IV 2.2.1-9) : アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) のみから確認され

た. TLC のみで確認され, HPLC では検出できなかった.

2.2.2 未同定成分

日本産本科からはTLCとHPLCによって多数の未同定成分が検出された (Table IV 2.2-3, Figs. IV 2.2.1-1-17, IV 2.2.2.1-2.2.2-21).

2.2.2.1 TLC で検出された未同定成分

TLCではヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) とマルミクチナワゴケ (*Enterographa divergens*), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) からその他7種類と未同定色素1種類が確認された (Table IV 2.2.2, Figs. IV 2.2.1-1 & 2, 2.2.1-5-8). ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においてはTLCの結果から未同定成分3種類, 未同定黄色色素が1種類確認された (Figs. IV 2.2.1-1 & 2). 未同定成分3のスポットはデプシド・デプシドーンが発色する120°C では発色せず, 250 °Cで加熱すると褐色のスポットとして検出できるため脂肪酸の1種と考えられる (Table IV 2.2.2, Figs. IV 2.2.1-1 & 2).

クチナワゴケ属 (*Enterographa*) においては, マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) から未同定成分が確認された (Fig. IV 2.2.1.5-2.2.1.8). 未同定成分4はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) のみから検出されるため, 日本産本属においては種を分ける分類形質として有効である. confluentic acidと共に検出され両者は, 硫酸による発色も同じであるため, その関連物質の可能性もある. イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) から2種類の未同定成分 (5 & 6) が検出された (Fig. IV 2.2.1-8). 硫酸による発色は全て黄色であることから, 相互に関係した物質の可能性もある. 未同定成分5, 6は日本産においては種を分ける分類形質として有効である. 溶媒B'では2スポットが確認されたが, AとCにおいては1スポットのみが確認された (Table IV 2.2-2., Fig. IV 2.2.1-8). 溶媒A, B', C間のスポットの相互関係については更に検討が必要である. これらはgyrophoric acidとlecanoric acidと共に検出されたが, 後者2成分のコントロールとして比較した*Umbilicaria esculenta* (Miyoshi) Minkからは未同定成分5が検出され, 未同定成分6は検出されなかった (Fig. IV 2.2.1-8).

2.2.2.2 HPLC で検出された未同定成分

HPLCでは日本産カシゴケ属 (*Cresponea*) 3種とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), アシカゴケ (*Graphisdastra japonica*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) から19種類の未同定成分が確認された (Table. IV 2.2.3, Figs. IV 2.2.2-2-6, 2.2.2-9-17, 21). 以下に未同定成分について示す.

未同定成分 (G1) は日本産本科の検査標本6属中4属で確認されたことから, 日本産本科に普遍的に分布する成分と考えられる (Table 2.2.3, Figs. IV 2.2.2-2, 2.2.2-4, 2.2.2-17, 2.2.2-21). 未同定成分 (G1) は検査した日本産本科6属12種の中で4属5種から検出された. ヒメカシゴケ (*C. japonica*) 標本1点中1点 (Sakata 1221), ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) 4点中2点 (Sakata 34, 1191), マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) 8点中1点 (Sakata 814), アシカゴケ (*G. japonica*) 3点中3点 (Harada 27277, Sakata 695, 984), ヘリブトゴケ (*R. niponica*) 2点中1点 (Sakata 990) から検出された. ヒメカシゴケ (*C. japonica*) (Sakata 1221), ニセ

カシゴケ (*C. macrocarpoides*) (Sakata 1191), アシカゴケ (*G. japonica*) (Harada 27277, Sakata 984), ヘリブトゴケ (*R. niponica*) (Sakata 990) からは微量に検出された。

クチナワゴケ属 (*Enterographa*) においてはマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) にはそれぞれ異なる未同定成分があり、クチナワゴケ (*E. anguinella*) からは未同定成分を確認できなかった。マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) に含まれる未同定成分3種類[未同定成分 (E3, E4, E5)]と本種含有主成分のconfluentic acidのPDAの波形を比較した結果、よく一致することから、関連物質と考えられる。この3成分は本種のみから検出されるため、日本産においては種を分ける分類形質として有効である。未同定成分 (E3) はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) の検査標本全てから (Fig. IV 2.2.2.9-12), 未同定成分 (E4, E5) はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) の検査標本8点中6点 (Harada 27562, 27568, Sakata 620, 629, 807, 985) から検出された (IV 2.2.2-9-12)。

イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) から未同定成分として、5種類[未同定成分 (E7, E8, E9, E10, E11)]が検出された (Figs. IV 2.2.2-13-16)。本種含有主成分のgyrophoric acidとlecanoric acidのPDAの波形と比較した結果、よく一致することから、関連物質と考えられる。gyrophoric acidとlecanoric acidの関連物質にはorsellinic acid, methyl orsellinate, 2,4-di-O-methyl orsellinic acid methylester, methyl β -orcinol carboxylate, methyl lecanorate, methyl gyrophorateがあるとされている (吉村・黒川1991)。これらの相対保持時間と比較した結果、E9はmethyl lecanorate, E7とE11はmethyl β -orcinol carboxylateに概ね一致する。そのため、E9はmethyl lecanorate, E7かE11がmethyl β -orcinol carboxylateと考えられる。E8とE10はこれらの相対保持時間と一致しないため、別の化学成分と考えられる。lecanoric acidが検出される全標本からはE8とE7が検出される。lecanoric acidが検出されない標本と比較して、E7が多く、E8が少ない傾向が認められる。一方、lecanoric acidが検出されない全標本からはE8と、E11が微量に検出される。lecanoric acidが検出される標本と比較して、E8が多い傾向が認められる。E9, E10, E11はlecanoric acidの有無の違いに差が認められなかった。これらは日本産本科においては、イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) にのみ認められることから、種を分ける分類形質として有効である。未同定成分 (E8) はイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) の検査標本全てから (Figs. IV 2.2.2-13-16), 未同定成分 (E7) は7点中5点 (Harada 27323, Sakata 969, 991, 1207, 1212) から (Figs. IV 2.2.2-13, 15, 16), 未同定成分 (E10) は7点中5点 (Sakata 437, 969, 1026, 1207, 1212) から (Figs. IV 2.2.2-13 & 14), 未同定成分 (E11) は7点中5点 (Harada 27323, Sakata 437, 991, 1026, 1207) から (Figs. IV 2.2.2-15 & 16), 未同定成分 (E9) は7点中3点 (Sakata 969, 1026, 1212) から (Figs. IV 2.2.2-13 & 14) 検出された。

カシゴケ属 (*Cresponea*) から7種類の未同定成分 (C1, C2, C3, C4, G1, C6, C5, C7) が検出された (Fig. IV 2.2.2-2 & 6)。未同定成分 (G1) は他属からも検出されているが、未同定成分 (C1, C2, C3, C4, C6, C5, C7) はカシゴケ属 (*Cresponea*) のみから検出された。未同定成分 (C2, C4) はニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とカシゴケ (*C. proximata*) から検出された (Figs. IV 2.2.2-3-6)。未同定成分 (C2) はニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とカシゴケ (*C. proximata*) の検査標本全てから、未同定成分 (C4) はニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) の4点中1点 (Sakata 1172), *C. proximata*の4点中3点 (Sakata 686, 1015, 1223) から検出された。未同定成分 (C1) はヒメカシゴケ (*C. japonica*) 検査標本1点中1点 (Sakata

1221)のみから検出 (Fig. IV 2.2.2-2) され, 日本産本属においては種を分ける分類形質として有効である. 未同定成分 (C3, C6, C5, C7) はカシゴケ (*C. proximata*) のみから検出された (Figs. IV 2.2.2-5 & 6). 従って, これらの成分は日本産本属においては種を分ける分類形質として有効である. 未同定成分 (C6) は検査標本4点中3点 (Sakata 686, 690, 1223) から, Sakata 686からは微量に検出された. 未同定成分 (C5, C7) はSakata 690のみから検出された. 未同定成分 (C3) はSakata 1223のみから検出された.

未同定成分 (R1) はヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) 検査標本2点中1点 (Sakata 982) のみから検出された (Fig. IV 2.2.2-21).

未同定成分 (G2, G3) はアシカゴケ (*Graphidastra japonica*) 検査標本3点中1点 (Sakata 984) のみから検出された. (Fig. IV 2.2.2-17).

2.3 日本産本科から検出された化学成分と分類形質

- 1) ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*): Thor (1990)によると, roccellic acid が検出されるとしているが, 日本産標本からは確認できなかった. ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) のみから TLC で未同定成分 (1, 2, 3) と未同定黄色色素が検出されるため, こられは日本産本科から本種をわける分類形質として有効であることが明らかになった. (Figs. IV 2.2.1-1 & 2).
- 2) カシゴケ属 (*Cresponea*): 日本産本属 (*C. japonica*, *C. macrocarpoides*, *C. proximata*) からは化学成分は認められていない (Egea & Torrente 1993 の記載から判断) が, 本研究においては HPLC で7種類の未同定成分 (C1, C2, C3, C4, G1, C6, C5, C7) が検出された. 未同定成分 (C1, C2, C3, C4, C6, C5, C7) はカシゴケ属 (*Cresponea*) のみから検出されたため, 日本産本科においては属を分ける分類形質として有効である. 未同定成分 (C1) はヒメカシゴケ (*C. japonica*) のみから検出され, 未同定成分 (C3, C6, C5, C7) はカシゴケ (*C. proximata*) のみから検出されたため, 日本産本属から種を分ける分類形質として有効であることが明らかになった.
- 3) フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*): Thor (1990, 2002)によると, 化学成分が標本によって異なり, 種内に4つのケモタイプが認められた. 1) protocetraric acid, salazinic acid と norstictic acid, 2) protocetraric acid, と salazinic acid, 3) protocetraric acid, 4) salazinic acid. 日本産本種においても protocetraric acid か salazinic acid を検出した. protocetraric acid と salazinic acid は日本産本科においては本種のみから検出されるため, 日本産本科から本種をわける分類形質として有効であることが明らかになった.
- 4) クチナワゴケ属 (*Enterographa*): クチナワゴケ (*E. anguinella*) からは Sparrius (2004) によると, psoromic acid が検出されるとしているが, 日本産では psoromic acid と共に 2'-*O*-demethylpsoromic acid, atranorin が検出された. atranorin は1標本のみから検出するため, 他の地衣類由来であると考えられた.

マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) からは Sparrius (2004) によると, 化学成分は検出されないとしているが, 日本産本種からは confluentic acid と TLC により未同定成分 (4), HPLC により未同定成分 (E3, E4, E5) が検出された.

イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) からは Sparrius (2004) によると, gyrophoric acid を検出するとしているが, gyrophoric acid と共に lecanoric acid, TLC により未同定成分 (5, 6),

HPLCにより未同定成分 (E7, E8, E9, E10, E11) が検出された。

日本産3種は含有する化学成分が異なるため、化学成分は日本産本属において種をわけ
る分類形質として有効である。

日本産本科においては2'-*O*-demethylpsoromic acidはクチナワゴケ (*E. anguinella*) のみ
から, confluentic acidと未同定成分 (4, E3, E4, E5) はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*)
のみから, lecanoric acid と未同定成分 (5, 6, E7, E8, E9, E10, E11) はイソクチナ
ワゴケ (*E. leucolyta*) のみから検出されるため, 日本産本科から本種をわけ
る分類形質として有効であることが明らかになった. psoromic acidはタツゴケ (*Sclerophyton elegans*)
から, gyrophoric acidは*Opegrapha bonplandii*からも検出され, 重なる部分もあるが日本産
本科から種をわけ
る分類形質として有効であることが明らかになった。

- 5) アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) : アシカゴケ (*G. japonica*) のみから schizopeltic acid と stictic acid, 未同定成分 (G2, G3) を検出するため, 日本産本科から本種をわけ
る分類形質として有効であることが明らかになった。
- 6) キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) : 日本産本属 (*O. bonplandii*, *O. varia*) からは化学成分
は認められていない (Ertz 2009a の記載から判断) が, 本研究においては *O. bonplandii*
から gyrophoric acid を検出した. 種をわけ
る分類形質として有効であることが明らかにな
った. gyrophoric acid はイソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) からも検出され,
重なる部分もあるが日本産本科から種をわけ
る分類形質として有効であることが明らかにな
った。
- 7) ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) : Tehler (1983)によると, roccellic acid のみが検出
されるとしているが, 日本産標本からは roccellic acid と共に lichesterinic acid と
protolichesterinic acid, HPLC により検出する未同定成分 (G1) と (R1) が認められた。
Tehler (1983)の報告から判断すると, ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) から lichesterinic acid
と protolichesterinic acid は検出されていないため, 本属から本種をわけ
る分類形質として
有効であることが明らかになった. 日本産本科においては roccellic acid, lichesterinic acid,
roccellic acid, 未同定成分 (R1) は本種のみから検出するため, 日本産本科から本種を
わけ
る分類形質として有効であることが明らかになった。
- 8) メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) : Tehler (1993)によると, 属ごとに記載して
いないが, roccellic acid が検出されるとしているが, 日本産標本からは化学成分は確認
できなかった。
- 9) タツゴケ (*Sclerophyton elegans*) : Sparrius (2004)によると, psoromic acid が検出され
るとしている. 日本産本種においても psoromic acid を検出し, Sparrius (2004)の結果と一
致した. psoromic acid はクチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) からも検出され, 重な
る部分もあるが日本産本科から種をわけ
る分類形質として有効であることが明らかにな
った。
- 10) ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*) : Lücking (2009)によると, 化学成
分は検出されないとしている. 日本産本種においても化学成分は検出されなかった。

Table IV 2.2-1. 本科から報告された化学成分

species	constituents	literature
<i>Chiodecton congestulum</i>	roccellic acid, yellow pigments (secalonic acid derivatives)	Thor 1990
<i>Cresponea macrocarpoides</i>	no substances	Egea & Torrente 1993
<i>Cresponea proximata</i>	no substances	Egea & Torrente 1993
<i>Dichosporidium boschianum</i>	protocetraric acid, salazinic acid, norstictic acid	Thor 1990, 2002
<i>Enterographa anguinella</i>	psoromic acid	Sparrius 2004
<i>Enterographa divergens</i>	no substances	Sparrius 2004
<i>Enterographa leucolyta</i>	gyrophoric acid	Sparrius 2004
<i>Mazosia melanophthalma</i>	unknown fatty acid	Lucking 2009
<i>Opegrapha bonplandii</i>	no substances	Ertz 2009
<i>Opegrapha varia</i>	no substances	Ertz 2009
<i>Roccellina niponica</i>	roccellic acid	Tehler 1983
<i>Schismatomma ocellulatum</i>	(roccellic acid)*	Tehler 1993
<i>Sclerophyton elegans</i>	psoromic acid	Sparrius 2004

*Tehler (1993)は種ごとに化学成分を記載していないが、本属は roccellic acid を含むとしている。

Table IV 2.2-2. TLC と HPLC で検出された成分

species	Aliphatic compounds		Aliphatic compounds		Aliphatic compounds		Depsides		Depsides		Depsides		Depsidones		Depsidones		Depsidones		Depsidones		Dibenzofuranes	
	lichesterinic acid	d-protolichesterinic acid	roccellic acid	atanorin	gyrophoric acid	lecanoric acid	confluent acid	protocetraric acid	psormic acid	2'-O -demethylpsoromic acid	salazinic acid	stictic acid	schizopeltic acid	unidentified substance 1	unidentified substance 2	unidentified substance 3	unidentified substance 4	unidentified substance 5	unidentified substance 6			
<i>Chiodecton congestulum</i>														m/-	m/-	m/-						
<i>Cresponea japonica</i>																						
<i>Cresponea macrocarpoides</i>																						
<i>Cresponea proximata</i>				-/m																		
<i>Dichosporidium boschianum</i>								M/-		M/-												
<i>Enterographa anguinella</i>				-/m				M/-	m'-													
<i>Enterographa divergens</i>							M														M	
<i>Enterographa leucolyta</i>					M	M															m	M
<i>Graphidastra japonica</i>													m'-	M/m								
<i>Mazosia melanophthalma</i>																						
<i>Opegrapha bonplandii</i>					m																	
<i>Opegrapha varia</i>																						
<i>Opegrapha sp.</i>																						
<i>Roccellina niponica</i>	M	M/m	M/m																			
<i>Schismatomma ocellulatum</i>																						
<i>Sclerophyton elegans</i>								M														

M:主要成分. m: 微量成分. -: 検出しなかった

Table IV 2.2-2. TLC と HPLC で検出された成分(続き)

species	unidentified substance C1	unidentified substance C2	unidentified substance C3	unidentified substance C4	unidentified substance C5	unidentified substance C6	unidentified substance C7	unidentified substance E3	unidentified substance E4	unidentified substance E5	unidentified substance E7	unidentified substance E8	unidentified substance E9	unidentified substance E10	unidentified substance E11	unidentified substance G1	unidentified substance G2	unidentified substance G3	unidentified substance R1	unidentified yellow pigment
	<i>Chiodecton congestulum</i>																			
<i>Cresponea japonica</i>	m															m				
<i>Cresponea macrocarpoides</i>		m		-/m													-/m			
<i>Cresponea proximata</i>		m	-/m	m'-	-/m	m'-	-/m													
<i>Dichosporidium boschianum</i>																				
<i>Enterographa anguinella</i>																				
<i>Enterographa divergens</i>								m	m'-	m'-						-/m				
<i>Enterographa leucolyta</i>											m'-	m	m'-	m'-	m'-					
<i>Graphidastra japonica</i>																m'-	-/m	-/m		
<i>Mazosia melanophthalma</i>																				
<i>Opegrapha bonplandii</i>																				
<i>Opegrapha varia</i>																				
<i>Opegrapha sp.</i>																				
<i>Roccellina niponica</i>																m'-			m'-	
<i>Schismatomma ocellulatum</i>																				
<i>Sclerophyton elegans</i>																				

M:主要成分. m: 微量成分. -: 検出しなかった

Table IV 2.2-3. TLC で検出された同定成分と未同定成分の Rf 値

chemistry	This study				Huneck & Yoshimura 1996		
	A	B'	C	color (H ₂ SO ₄ , 120 °C)	A	B'	C
confluentic acid	47	32	49	yellow	48	32	46
gyrophoric acid	24	40	26	yellow	24	42	24
lecanoric acid	29	43	23	yellow	28	44	22
lichesterinic acid	43	58	45	brown (250°C)*	-	-	-
protcetraric acid	5	18	7	gray	3	19	5
protolichesterinic acid	36	47	39	brown (250°C)*	35	46	37
psoromic acid	40	45	43	brown	36	46	41
roccellic acid	40	51	45	brown (250°C)*	42	-	48
salazinic acid	13	8	9	yellow	10	7	4
schizopeltic acid	43	23	46	purple	42	22	46
stictic acid	31	10	20	orange	32	9	18
unidentified substance 1	32	15	19	yellow	-	-	-
unidentified substance 2	29	9	18	yellow	-	-	-
unidentified substance 3	35	?	?	brown (250°C)*	-	-	-
unidentified substance 4	35	29	30	yellow	-	-	-
unidentified substance 5	36	47	23	yellow	-	-	-
unidentified substance 6	?	21	16	yellow	-	-	-
unidentified yellow pigment	40	34	26		-	-	-

*120°C では発色しなかった

Table IV 2.2-4. HPLC で検出された未同定成分の保持時間

unidentified substance	retention time	species
E11	2.237	<i>Enterographa leucolyta</i>
E7	2.388	<i>Enterographa leucolyta</i>
G1	2.630	<i>Cresponea japonica</i> , <i>Cresponea macrocarpoides</i> , <i>Enterographa divergens</i> , <i>Graphidastra japonca</i> , <i>Roccellina niponica</i>
E8	2.691	<i>Enterographa leucolyta</i>
C4	2.787	<i>Cresponea macrocarpoides</i> , <i>Cresponea proximata</i>
R1	3.149	<i>Roccellina niponica</i>
C3	3.238	<i>Cresponea proximata</i>
C5	3.255	<i>Cresponea proximata</i>
E9	3.406	<i>Enterographa leucolyta</i>
C6	3.661	<i>Cresponea proximata</i>
E10	3.816	<i>Enterographa leucolyta</i>
G2	4.045	<i>Graphidastra japonca</i>
C7	4.053	<i>Cresponea proximata</i>
C2	4.533	<i>Cresponea macrocarpoides</i> , <i>Cresponea proximata</i>
C1	4.555	<i>Cresponea japonica</i>
G3	5.025	<i>Graphidastra japonca</i>
E3	6.075	<i>Enterographa divergens</i>
E4	12.406	<i>Enterographa divergens</i>
E5	21.395	<i>Enterographa divergens</i>

Table IV 2.2-5. HPLC で検出されたイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) の同定成分と未同定成分の面積(%)

specimens		species	gyr	lec	E8	E11	E7	E9	E10
collector	no								
Sakata	437	<i>Enterographa leucolyta</i>	28.168	×	9.897	0.047			0.016
Sakata	1026	<i>Enterographa leucolyta</i>	21.004	×	8.759	0.103		0.227	0.071
Sakata	991	<i>Enterographa leucolyta</i> +S*	7.594	×	7.755	0.076	0.073		
Sakata	1207	<i>Enterographa leucolyta</i> +S	14.069	×	9.059	0.110	0.213		0.045
Sakata	1212	<i>Enterographa leucolyta</i>	14.608	1.381	4.938		1.346	0.155	0.132
Harada	969	<i>Enterographa leucolyta</i>	27.392	2.159	1.683		1.130	0.250	0.224
Harada	27323	<i>Enterographa leucolyta</i> +S	10.944	0.653	3.263	0.082	0.151		

* +S, sorediate specimens. gyr: gyrophoric acid. lec: lecanoric acid.

Table IV 2.2-6. Lecanoric acid および関連物質の相対保持時間

chemistry	RRt
orsellinic acid	2.56-2.87
methyl orsellinate	3.32-3.71
2, 4-di-O-methyl orsellinic acid methylester	3.4
methyl β -orcinol carboxylate	4.01-4.45
lecanoric acid	5
methyl lecanorate	5.85
gyrophoric acid	8.22
methyl gyrophorate	11.83

注) 吉村・黒川 (1990) のデータに基づき作成した

Table IV 2.2-7. HPLCで検出されたイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) の未同定化学成分の相対保持時間

Specimens	Species		gyrophric acid	lecanoric acid	E11	E7	E8	E9	E10
	Collector	no							
Sakata	437	<i>Enterographa leucolyta</i>	8.220		4.193		4.967		6.982
Sakata	1026	<i>Enterographa leucolyta</i>	8.220		4.200		4.966	6.186	6.999
Sakata	991	<i>Enterographa leucolyta</i> +S*	8.220		3.966	4.214	4.812		
Sakata	1207	<i>Enterographa leucolyta</i> +S	8.220		3.988	4.239	4.817		6.829
Harada	969	<i>Enterographa leucolyta</i>	8.038	5.000		4.149	4.723	6.011	6.825
Sakata	1212	<i>Enterographa leucolyta</i>	8.057	5.000		4.162	4.722	6.004	6.666
Harada	27323	<i>Enterographa leucolyta</i> +S	7.785	5.000	3.939	4.164	4.689		

* +S, soresiate specimens

注) lecanoric acidのRRtを5とした時の相対的な保持時間

注) lecanoric acidが検出されない標本についてはgyrophric acidのRRtを8.22とした時の相対的な保持時間を計算した

3. 分布・生態

3.1. 分布

3.1.1 世界における地理分布

日本に産する種の分布については、11の分布型が認められている (原田 2001). すなわち、1) 日本固有、2) 東アジア型分布、3) 東アジア・北米型分布、4) 東アジア・北米東部・ヨーロッパ型分布、5) 周極分布、6) 両極分布、7) 汎熱帯分布 (広義)、8) 旧熱帯分布、9) 東南アジア・オーストララシア型分布、10) 環太平洋分布、11) ヒマラヤ型分布. 本科は科としては世界の高緯度から低緯度まで広く分布し、汎存に当てはまる.

種ごとにみると、以下の7つに分けられる.

1) 日本固有: ヒメカシゴケ (*Cresponea japonica*) とアシカゴケ (*Graphidastra japonica*), *Opegrapha subdiaphora* Nyl., *Opegrapha* sp. が当てはまる.

2) 東アジア型分布: ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) とメダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) が当てはまる

この型の基本的な分布域は「ヒマラヤから中国南・中部を経て日本に至る地域」とされる (原田2001). 日本では冷温帯を中心に分布する種であるナメラカブトゴケ [*Lobaria orientalis* (Asah.) Yoshim.] が例に挙げられている (原田2001). これに対してメダイゴケ (*S. ocellulatum*) は日本と極東ロシアに分布し、基本型より北に偏る傾向がある. ヘリブトゴケ (*R. niponica*) は日本と台湾, 香港に分布し, 原田 (2001) が示したウスカワゴケ [*Tuckneraria pseudocomplicata* (Asah.) Randlane & Saag] の分布と似ている. 前者が海岸に産するのに対し, 後者は日本では主に亜高山帯に出現する点で異なる.

3) 東アジア・北米東部・ヨーロッパ型分布: ヒカゲキゴウゴケ (*Opegrapha gyrocarpa* Flot.) が当てはまる.

4) 周極分布: *Opegrapha zonata* Körb. が当てはまる.

5) 旧熱帯分布: ニセカシゴケ (*Cresponea macrocarpoides*) とマルミクチナワゴケ (*Enterographa divergens*), ムツキゴウゴケ (*Opegrapha varia*) が当てはまる.

6) 東南アジア・オーストララシア型分布: ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) とフェルトゴケ属 (*Dichosporidium boschianum*, *D. solediatum*), *Opegrapha bonplandii*, *O. subsimilata* Nyl., コナダイゴケ (*Pulvinodecton kurzii*) が当てはまる.

7) 汎熱帯: カシゴケ (*Cresponea proximata*) とクチナワゴケ (*Enterographa anguinella*), イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*), キゴウゴケ (*Opegrapha inaequans* Nyl.), タツゴケ (*Sclerophyton elegans*) は概ね汎熱帯分布を示すが, クチナワゴケ (*E. anguinella*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は分布域が広く, 全ての大陸に分布する.

※産地は以下の文献による

Aptroot 1999, Aptroot & Harrie 2001, Aptroot & Schumm 2011, Aptroot & Sipmann 2001, Aptroot & Sparrius 2008, Aptroot *et al.* 2007, 2013, Breuss & Brunnbauer 1997, CáCeres 2007, Egea & Torrente 1993, Egea *et al.* 1996, Elix 2007, Ertz 2009 a, b, Ertz & Diederich 2007, Etayo 1992, Follmann 2001, 2008, Henssen & Thor 1998, Jagadeesh *et al.* 2008, Joshi *et al.* 2011, Kalb 2004,

Kantvilas 2004, 2006, Kashiwadani & Thor 1995, Messuti & Ferraro 2002, Mies & Schultz 2004, Nylander 1868, 1888, 1890, 1891, Seaward & Aptroot 2009, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2006, Streimann & Sipman 1994, Tehler 1983, 1985, 1993, Tehler & Irestedt 2007, Thor 1990, 1993, 2002, 2007, Vaino 1929

3.1.2 日本国内の分布

(1) 植生帯と分布

原田 (2001)によると、日本は5つの植生帯に分けられる。すなわち、高山帯（ハイマツ林、高山荒原）、亜高山帯（亜寒帯）、山地帯（冷温帯）、丘陵帯（暖温帯）、亜熱帯である。本科全体としては、高山帯と亜高山帯を除く3つの植生帯（冷温帯、暖温帯、亜熱帯）に広く分布する。

1) 暖温帯では分布する種数が多く、以下の6属15種が認められた。ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*), カシゴケ属 (*Cresponea*) 3種 (*C. japonica*, *C. macrocarpoides*, *C. proximata*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*) 3種 (*E. anguinella*, *E. divergens*, *E. leucolyta*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) 6種 (*O. bonplandii*, *O. gyrocarpa*, *O. inaequans*, *O. subdiaphora*, *O. varia*, *Opegrapha* sp.), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*)。

これらの世界的な分布をみると、汎熱帯分布を示す種としてはカシゴケ (*C. proximata*), クチナワゴケ (*E. anguinella*), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), *O. inaequans* が、旧熱帯分布としてニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*), ムツキゴウゴケ (*O. varia*), 東南アジア・オーストララシア型分布としてはヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*), *O. bonplandii*, 東アジア・北米東部・ヨーロッパ型分布として *O. gyrocarpa*, 東アジア型分布としてヘリブトゴケ (*R. niponica*) が認められる。日本固有種としてはヒメカシゴケ (*C. japonica*) とアシカゴケ (*G. japonica*), *O. subdiaphora*, *Opegrapha* sp.が認められる。

2) 亜熱帯では分布する属数が多く、以下の7属10種が認められた。ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*), カシゴケ属 (*Cresponea*) 2種 (*C. macrocarpoides*, *C. proximata*), フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) 2種 (*D. boschianum*, *D. solediatum*), クチナワゴケ (*E. anguinella*), キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) (*O. subsimilata*, *O. varia*), コナダイゴケ (*Pulvinodecton kurzii*), タツゴケ (*Sclerophyton elegans*)。

これらの世界的な分布をみると、汎熱帯分布を示す種としてはカシゴケ (*C. proximata*), クチナワゴケ (*E. anguinella*), タツゴケ (*S. elegans*) が、旧熱帯分布としてニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とムツキゴウゴケ (*Opegrapha varia*), 東南アジア・オーストララシア型分布としてはヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*), フェルトゴケ (*D. boschianum*), マダラフェルトゴケ (*D. solediatum*), *O. subsimilata*, コナダイゴケ (*P. kurzii*) が認められる。亜熱帯には日本固有種は認められない。

3) 冷温帯では以下の3属4種が認められた。マルミクチナワゴケ (*E. divergens*), キゴウ

ゴケ属 (*Opegrapha*) 2種 (*O. gyrocarpa*, *O. zonata*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*).

これらの世界的な分布をみると, 旧熱帯分布を示す種としてはマルミクチナワゴケ (*E. divergens*), 東アジア・北米東部・ヨーロッパ型分布としてヒカゲキゴウゴケ (*O. gyrocarpa*), 周極分布として *O. zonata*, 東アジア型分布としてメダイゴケ (*S. ocellulatum*) が認められた.

(2) 海岸

イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) は海岸に特異的に分布する種である. このうち, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は国内での分布が最も広く, 北は宮城県までの太平洋岸と瀬戸内海, 東シナ海海岸に分布する. ヘリブトゴケ (*R. niponica*) は千葉県以西の太平洋岸と日本海, 瀬戸内海, 東シナ海海岸に分布し, アシカゴケ (*G. japonica*) は概ねこれと同じであるが, 千葉県, 愛媛県, 鹿児島県のみから知られている. 世界的な分布をみると, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は3種の中で最も分布域が広く, 汎熱帯域を中心に記録されている. ヘリブトゴケ (*R. niponica*) は日本と台湾・香港に至る比較的狭い地域に分布し, アシカゴケ (*G. japonica*) は日本固有種である.

※*O. gyrocarpa*, *O. inaequans*, *O. subdiaphora*, *O. subsimilata*, *O. zonata*, マダラフェルトゴケ (*D. solediatum*), コナダイゴケ (*Pulvinodecton kurzii*) は文献のデータに基づく (Henssen & Thor 1998, Kashiwadani & Thor 1995, Nylander 1888, 1890, 1891, Thor 2002).

3.2 生態

3.2.1 生育基物など

リトマスゴケ科は種によって様々な基物上に生育する。日本産種について標本と文献情報(※)を検討した結果、以下のとおり、岩上、樹皮着生、生葉上生、地衣上生種が確認された。

① 岩上生種：以下の4属6種が認められた。イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*)、アシカゴケ (*Graphidastra japonica*)、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) 3種 (*O. gyrocarpa*, *O. subdiaphora*, *O. zonata*)、ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*)。

日本産岩上生キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) 2種 (*O. gyrocarpa*, *O. zonata*) はKashiwadani & Thor (1995)によると、珪質の岩上に生育する。イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*)、アシカゴケ (*Graphidastra japonica*)、ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) は海岸の非石灰岩上に生育していた。

② 樹皮着生種：以下の8属16種が認められた。ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*)、カシゴケ属 (*Cresponea*) 3種 (*C. japonica*, *C. macrocarpoides*, *C. proximata*)、フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) 2種 (*D. boschianum*, *D. solediatum*)、クチナワゴケ属 (*Enterographa*) 2種 (*E. anguinella*, *E. divergens*)、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) 4種 (*O. bonplandii*, *O. inaequans*, *O. subsimilata*, *O. varia*, *Opegrapha* sp.)、コナダイゴケ (*Pulvinodecton kurzii*)、メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*)、タツゴケ (*Sclerophyton elegans*)。

林内から林縁の日陰あるいは半日陰の場所に生育する。主に常緑広葉樹と落葉広葉樹に着生し、まれに針葉樹にも着生する。

標本数が多いカシゴケ属 (*Cresponea*) 2種 (*C. macrocarpoides*, *C. proximata*) とクチナワゴケ属 (*Enterographa*) 2種 (*E. anguinella*, *E. divergens*)、ムツキゴウゴケ (*Opegrapha varia*) について樹種ごとの標本数を以下に示す。

ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*)： 常緑広葉樹(29) [マテバシ (1), ヤブツバキ (1), スタジイ (9), シラカシ (2), モチノキ(2), タブノキ (1), アカガシ (1), アラカシ (3), 樹種不明 (5)], 時に落葉広葉樹 (19) [イロハモミジ (1), ウリハダカエデ (1), その他カエデ属 (4), ハンノキ (1), ハンノキ属 (1), クヌギ (1), コナラ (2), ミズキ (2), ケヤキ (1), エノキ (2), 樹種不明 (3)]。

カシゴケ (*C. proximata*)： 常緑広葉樹 (57) [ヤブツバキ (4), スタジイ (9), ヤブニッケイ (2), カクレミノ (1), ヒメユズリノハ (8), モチノキ (14), ネズミモチ (7), タブノキ (2), ヤモモモ (1), アカガシ(1), シラカシ (3), ウバメガシ (4), その他コナラ属 (3), 樹種不明 (5)] に、時に落葉広葉樹 (15) [イロハモミジ (1), イヌシデ (1), エノキ(1), カシワ (1), ケヤキ (3), モモタマナ (1), イイギリ (7)], まれに常緑針葉樹 [モミ (1)]。

クチナワゴケ (*E. anguinella*)： 落葉広葉樹 (42) [イロハモミジ (3), カエデ属 (4), ハンノキ (1), イヌシデ (2), クリ (2), エノキ (4), シマトリネコ (1), イイギリ

リ (1), センダン (1), ヤマグワ (1), プラタナス (7), ウメ (1) ソメノヨシノ (1), コナラ (2), モモタマラ (1), ケヤキ (11)], 時に常緑広葉樹 (15) [スダジイ (1), ヤブニッケイ (1), ハマヒサカキ (1), ヒサカキ (4), イヌビワ (1), モチノキ (1), オオバキ (1), タブノキ (1), トベラ (1), アラカシ (1), シラカシ (1)], まれにヤシ (1) とタコノキ (1).

マルミクチナワゴケ (*E. divergens*): 常緑広葉樹 (38) [ヤブツバキ (2), スダジイ (1), ヤブニッケイ (3), ニッケイ (1), ユズリハ (1), ヒメユズリハ (1), ハマヒサカキ (2), ヒサカキ (10), モチノキ (4), シキミ (1), アラカシ (1), ウバメガシ (4), タブノキ (5), シロダモ (2)]か落葉広葉樹 (30) [カエデ (2), イロハモミジ (2), カエデ属 (10), ハンノキ属 (2), クリ (1), エノキ (1), イイギリ (1), センダン (1), ミズキ (2), ケヤキ (8)], まれに針葉樹[モミ (1)].

ムツキゴウゴケ (*Opegrapha varia*): 常緑広葉樹 (14) [アラカシ (4), クスノキ (1), スダジイ (4), マテバシイ (1), 樹種不明 (3)], 落葉広葉樹 (5) [ハンノキ (1), カエデ属 (1), ケヤキ (2), 樹種不明 (1)], 樹種不明 (1) .

カシゴケ属 (*Cresponea*) 2種 (*C. macrocarpoides*, *C. proximata*) は常緑広葉樹によく着生する傾向が認められる. カシゴケ (*C. proximata*) は, 57標本が常緑広葉樹であるのに対し落葉広葉樹が15点であり, 常緑広葉樹に着生する傾向が顕著に認められた. モチノキの点数が突出しており, ネズミモチが次いで多かった. ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) は, 29標本が常緑広葉樹であるのに対し落葉広葉樹が19点であり, 常緑広葉樹に着生する傾向が多少とも認められた. 樹種はスダジイの点数が比較的多かった.

クチナワゴケ属 (*Enterographa*) 2種 (*E. anguinella*, *E. divergens*) においては種によって着生する基物の傾向が異なった. クチナワゴケ (*E. anguinella*) は, 常緑広葉樹15点であるのに対して落葉広葉樹42点であり, 落葉広葉樹に着生する傾向が認められた. ケヤキの点数が突出して多かった. 本種は野外調査によって, 都市近郊でも生育することがわかっている. ケヤキの点数が突出して多いのはケヤキが都市部の公園や街路樹として植樹されることと一致する. マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は, 常緑広葉樹が38点であるのに対して落葉広葉樹が30点と同程度であり, 顕著な違いは認められなかった. 樹種は常緑広葉樹ではヒサカキ (10) が, 落葉広葉樹ではケヤキ (8) と種不明のカエデ属 (10) が多かった.

ムツキゴウゴケ (*Opegrapha varia*) は常緑広葉樹14点, 落葉広葉樹5点であり, ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) と概ね同じ傾向であった. 樹種はスダシイとアラカシが多かった.

以上のように, 標本点数が多い樹皮着生種について, 樹種別に標本点数を比較することにより, それぞれの種の生態的な傾向を捉えることができた.

③ 生葉上生種等: 本研究では扱わなかったが, 生葉上種として日本から以下の3属7種の記録がある. また, 地衣上生種として *Opegrapha trasii* S. Kondratyuk & Coppins の記録がある.

生葉上種: クチナワゴケ属 (*Enterographa*) 2種 (*E. mazosiae* R. Sant. ex Matzer & R. Sant.,

E. multiseptata R. Sant.), フシアナゴケ属 (*Mazosia*) 3種 [*M. bambusae* (Vain.) R. Sant., *M. melanophthalma* (Müll. Arg.) R. Sant., *M. phyllosema* (Nyl.) Zahlbr.], キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) 2種 (*O. lichenicola* G. Thor et al., *O. viridistellata* Sérus.).

3.2.2 その他

イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) は海岸に特異的に出現する。日本の海岸岩上にはリトマスゴケ科 (*Roccellaceae*) のイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) などが優占する桃色帯と呼ばれる分布帯があることが知られている (原田2001) が, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) 以外の2種も桃色帯の要素であることが明らかになった。

※*E. mazosiae*, *E. multiseptata*, *M. bambusae*, *M. phyllosema*, *O. gyrocarpa.*, *O. inaequans*, *O. lichenicola*, *O. subsimilata*, *O. trasii*, *O. viridistellata*, *O. zonata*, マダラフェルトゴケ (*D. solediatum*), コナダイゴケ (*Pulvinodecton kurzii*) は文献のデータに基づく (Coppins & Kondratyuk 1998, Henssen & Thor 1998, Kashiwadani & Thor 1995, Lücking 2008, Nylander 1888, 1890, 1891, Thor 2002, Thor et al. 2000) .

4. 分類

Roccellaceae Chev. リトマスゴケ科

Roccellaceae Chev., Flore générale des environs de Paris 1: 604. (1826); Zahlbruckner, in Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl., 8: 123-127 (1926); Poelt, in Ahmadjian & Hale, The lichens: 607 (1973); Henssen & Jahns, Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde: 399-402 (1974); Yoshimura, Lichen Flora of Japan in colour: 268 (1974); Barr, Mycologia 71: 945 (1979); Eriksson, Opera Bot. (60): 149-150 (1981); Hawksworth *et al.*, Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 7th ed.: 271 (1983); Hafellner, in Galum, CRC handbook of lichenology 3: 49 (1988); Eriksson & Hawksworth, Systema Ascomycetum 12: 53 (1993); Tehler, Can. J. Bot. 68: 2459-2460 (1990); Hawksworth *et al.*, Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 8th ed.: 571 (1995); Tehler, in Nash T. III (ed.), Lichen biology: 237 (1996); Tehler, Flora neotropica Monographs 74: 4 (1997); Grube, Bryologist 101: 377-391 (1998); Kirk *et al.*, Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 9th ed.: 571-572 (2001); Kirk *et al.*, Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 10th ed.: 605 (2008).

= Bactrosporaceae Rabenh., Krypt.-Fl. Sachsen 2: 60 (1870); Eriksson, Opera Bot. (60): 34-35 (1981).

= Chiodectionaceae Zahlbr., in Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil. I, 1*: 102 (1905); Zahlbruckner, in Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl., 8: 118-122 (1926); Eriksson, Opera Bot. (60): 41 (1981); Hawksworth *et al.*, Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 7th ed.: 271 (1983); Hafellner, in Galum, CRC handbook of lichenology, 3: 49(1988).

= Dirinaceae Zahlbr., in Engler A. & Prantl K., Natürl. Pflanzenfam. Teil. I, 1*: 105 (1905); Zahlbruckner, in Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 2 Aufl., 8: 122-123 (1926).

= Lecanactidaceae Stizenb., Ber. Tät. St Gall. naturw. Ges. 1862: 155 (1862); Zahlbruckner, in Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl., 8: 131-133 (1926); Poelt, in Ahmadjian & Hale, The lichens: 606 (1973); Henssen & Jahns, Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde: 402-403 (1974); Yoshimura, Lichen Flora of Japan in colour: 268-269 (1974); Eriksson, Opera Bot. (60): 78-79 (1981); Hafellner, in Galum, CRC handbook of lichenology, 3: 49 (1988).

= Opegraphaceae Stizenb., Ber. Tät. St Gall. naturw. Ges. 1862: 153 (1862); Poelt, in Ahmadjian & Hale, The lichens: 606 (1973); Henssen & Jahns, Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde: 405-406 (1974); Yoshimura, Lichen Flora of Japan in colour: 269-270 (1974); Barr, Mycologia 71: 945 (1979); Eriksson, Opera Bot. (60): 113-114 (1981); Hafellner, in Galum, CRC handbook of lichenology, 3: 49(1988); Hawksworth *et al.*, Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 7th ed.: 271 (1983); Eriksson & Hawksworth, Systema Ascomycetum 12: 53 (1993); Tehler, Can. J. Bot. 68: 2459-2460 (1990); Tehler, in Nash T. III (ed.), Lichen biology: 237 (1996); Tehler, Flora neotropica Monographs 74: 4 (1997).

本研究において、日本産樹皮着生及び岩上生リトマスゴケ科を検討した結果、10属23種を認めた。これらの属の中には、従来日本から記録のなかった *Graphidastra* (Sakata *et al.* 2014) と *Sclerophyton* の2属が含まれる。23種の中には、*Cresponea japonica* A. sakata & H.

Harada, *Graphidastra japonica* A. Sakata & H. Haradaの2新種が含まれ (坂田他 2009, Sakata *et al.* 2014), 日本新産の*Opegrapha bonplandii*と*Sclerophyton elgans*が含まれる. また, 子器の形態の多様性を詳細に比較するため, 生葉上生種の*Mazosia melanophthalma*を詳細に検討し, ここでも扱った.

日本産樹皮着生及び岩上生リトマスゴケ科の属の検索表

- 1a. 顕著なストロマを生じる 2
- 1b. 顕著なストロマを欠く 4
 - 2a. 子器は被子器 フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)
 - 2b. 子器は裸子器 (リレラを含む) 3
- 3a. 果托を欠く. 子嚢胞子は針形. 地衣体下部に子器原基が生じ, 最初に側糸状体ができる. 粉子器の孔口は1つ ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)
- 3b. 果托を生じる. 子嚢胞子は紡錘形. 地衣体上部に子器原基が生じ, 最初に子嚢ができる. 粉子器の孔口は2つ ヨナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*)
 - 4a. 子器は裸子器で円形 5
 - 4b. 子器は長く伸び, リレラとなる 8
- 5a. 子器はレキデア型で, 暗色の顕著な果殻があり, 縁部には共生藻細胞を欠く カシゴケ属 (*Cresponea*)
- 5b. 子器はレカノラ型で, 顕著な果殻を欠き, 縁部に共生藻細胞がある 6
 - 6a. 子器は *Graphidastra*-type で, アンフィテシウムを欠き, 果托は地衣体由来 アシカゴケ属 (*Graphidastra*)
 - 6b. 子器は *Schismatomma*-type で, 果托はアンフィテシウムからなる 7
- 7a. 子嚢胞子は幅が概ね一定. 子嚢層のヨード反応は I + 青色に赤色が混じる ヘリプトゴケ属 (*Roccellina*)
- 7b. 子嚢胞子は中央付近で幅が広く, 先端で細くなる. 子嚢層のヨード反応は I + 赤色 メダイゴケ属 (*Schismatomma*)
 - 8a. 暗色の顕著な果殻 (*Opegrapha*-type) が裸出する キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)
 - 8b. 暗色の果殻を欠くか, あっても顕著に裸出しない 9
- 9a. 子器縁部には明瞭な果托がある アシカゴケ属 (*Graphidastra*)
- 9a. 子器は地衣体にほぼ埋没し, 明瞭な子器縁部は分化しない 10
 - 10a. 子嚢下層より下に, 暗色の“果殻2”がある タツゴケ属 (*Sclerophyton*)
 - 10a. 子嚢下層より下に, 暗色の組織はない クチナワゴケ属 (*Enterographa*)

日本産樹皮着生及び岩上生リトマスゴケ科の種の検索表

- 1a. 顕著なストロマを生じる 2
- 1b. 顕著なストロマを欠く 5

2a. 子器は被子器	3
2b. 子器は裸子器 (リレラを含む)	4
3a. 粉芽を生じる. 亜熱帯の樹皮上に生育する	
..... マダラフェルトゴケ <i>Dichosporidium solediatum</i>	
3b. 粉芽を欠く. 亜熱帯の樹皮上に生育する ... フェルトゴケ <i>Dichosporidium boschianum</i>	
4a. 果托を欠く. 子嚢胞子は針形. 地衣体下部に子器原基が生じ, 最初に側糸状体ができる. 粉子器の孔口は1つ. 暖温帯から亜熱帯の樹皮か岩上に生育する	
..... ヒョウモンメダイゴケ <i>Chiodecton congestulum</i>	
4b. 果托を生じる. 子嚢胞子は紡錘形. 地衣体上部に子器原基が生じ, 最初に子嚢ができる. 粉子器の孔口は2つ. 亜熱帯の樹皮上生育する	
..... コナダイゴケ <i>Pulvinodecton kurzii</i>	
5a. 子器は裸子器で円形	6
5b. 子器はリレラで長く伸びる	11
6a. 子器はレキデア型で, 裸出する暗色の顕著な果殻があり, 縁部に共生藻細胞を欠く	7
6b. 子器はレカノラ型で, 裸出する暗色の顕著な果殻を欠き, 縁部に共生藻細胞がある	9
7a. 粉霜は子器盤のみならず子器縁部の頂部まで分布する. 子器縁部は常に薄い (0.03–0.05 mm). 子嚢層は薄い (38–58 μm). 子嚢胞子は小さく (15–24 \times 3–5 μm), 隔壁は (3–) 4–5. 暖温帯の樹皮上に生育する	
..... ヒメカシゴケ <i>Cresponea japonica</i>	
7b. 粉霜は子器盤のみに分布する. 子器縁部は常に厚い (0.08–0.13 mm) か, 最初薄いが後に厚くなる (0.03–0.13 mm). 子嚢層は厚い [(50–) 60–100 μm]. 子嚢胞子は大きく (25–55 \times 3–7 μm), 隔壁は5–11	8
8a. 子器が若いとき (直径約 0.5 mm まで), 子器縁部は厚く (0.08–0.13 mm), 著しく突出する. 子器が生長するにつれ粉霜は子器盤から一様に消失する. 子嚢胞子は (38–) 40–55 \times 3–5 μm , 隔壁は7–11. 子嚢上層は褐色から黄褐色. 暖温帯から亜熱帯の樹皮上に生育する	
..... ニセカシゴケ <i>Cresponea macrocarpoides</i>	
8b. 子器が小さいとき (直径約 0.5 mm まで), 子器縁部は薄く (0.03–0.05 mm), 著しく突出しない. 子器が生長するにつれ粉霜は子器盤の中央部から消失し, 子器縁部との境界付近に残る傾向がある. 子嚢胞子は 25–38 (–40) \times 5–7 μm , 隔壁は5–7 (–8). 子嚢上層は褐色から赤紫がかかった褐色. 暖温帯から亜熱帯の樹皮上に生育する	
..... カシゴケ <i>Cresponea proximata</i>	
9a. 子器は <i>Graphidastra</i> -type で, アンフィテシウムを欠き, 果托は地衣体由来. 暖温帯の海岸の岩上に生育する	
..... アシカゴケ <i>Graphidastra japonica</i>	
9b. 子器は <i>Schismatomma</i> -type で, 果托はアンフィテシウム	10
10a. 子嚢胞子は幅が概ね一定. 子嚢層のヨード反応は I+ 青色に赤色が混じる. 暖温帯の海岸の岩上に生育する	
..... ヘリプトゴケ <i>Roccellina niponica</i>	
10b. 子嚢胞子は中央付近で幅が広く, 先端で細くなる. 子嚢層のヨード反応は I+ 赤色. 冷温帯の樹皮上に生育する	
..... メダイゴケ <i>Schismatomma ocellulatum</i>	
11a. 暗色の顕著な果殻 (<i>Opegrapha</i> -type) が裸出する	12

- 11b. 暗色の果殻を欠くか, あっても顕著に裸出しない 19
- 12a. 子嚢胞子の隔壁は 11–12 (–13). 暖温帯の樹皮上に生育する *O. bonplandii*
- 12b. 子嚢胞子の隔壁は 3–6 13
- 13a. 岩上生種 14
- 13b. 樹皮上生種 16
- 14a. 粉芽塊を生じる 15
- 14b. 粉芽塊を欠く. 暖温帯の岩上に生育する *O. subdiaphora*
- 15a. 地衣体中にシュウ酸カルシウムの結晶を含む. confluentic acid を含む. 冷温帯の岩上に生育する *Opegrapha zonata*
- 15b. 地衣体中にシュウ酸カルシウムの結晶を欠く. schizopeltic acid か psoromic acid を含む. 暖温帯から冷温帯の岩上に生育する ヒカゲキゴウゴケ *Opegrapha gyrocarpa*
- 16a. 子嚢胞子は長さ 16–23 μm 17
- 16b. 子嚢胞子は長さ 25–30 μm 18
- 17a. 子嚢胞子は幅約 4 μm . 暖温帯の樹皮上に生育する ... キゴウゴケ *Opegrapha inaequans*
- 17b. 子嚢胞子は幅約 7 μm . 亜熱帯の樹皮上に生育する *Opegrapha subsimilata*
- 18a. 子嚢下層は I+ 赤色, 子器盤は最初, 狭く, 次第に広くなる. 子器縁は最初は厚く, 時に次第に薄くなる. 子嚢は幅の広い棍棒状. 亜熱帯から暖温帯の樹皮上に生育する ムツキゴウゴケ *O. varia*
- 18b. 子嚢下層は I+ 濃青色, 子器盤の幅は不均一. 子器縁の厚みは概ね均一. 子嚢は幅の狭い棍棒状. 暖温帯の樹皮上に生育する *Opegrapha* sp.
- 19a. 子器縁部には明瞭な果托がある. 暖温帯の海岸の岩上に生育する アシカゴケ *Graphidastra japonica*
- 19a. 子器は地衣体にほぼ埋没し, 明瞭な子器縁部は分化しない 20
- 20a. 子嚢下層より下に, 暗色の組織はない 21
- 20a. 子嚢下層より下に, 暗色の果殻 (*Graphidastra*-type) がある. 亜熱帯の樹皮上に生育する タツゴケ *Sclerophyton elagans*
- 21a. 子嚢胞子は外膜を生じる. 子嚢層は I+ 赤色から橙赤色 22
- 21b. 子嚢胞子は外膜を欠く. 子嚢層の側方に KI + 青紫色となる果殻 (*Enterographa divergens*-type) がある. 子嚢層は I + 青色. 暖温帯から冷温帯の樹皮上に生育する マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens*
- 22a. 子嚢胞子の隔壁は 4–5 (–6). 子嚢は幅が狭く, 10–15 μm . 子嚢上層は通常は無色. 子嚢層の側方に KI+ 青色か青紫色となる部分を欠く. gyrophoric acid と lecanoric acid を含む. 暖温帯の海岸岩上に生育する イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta*
- 22b. 子嚢胞子の隔壁は 7. 子嚢は幅 15–18 μm . 子嚢上層は淡赤褐色. 子嚢層の側方に KI + 青色となる果殻 (*Opegrapha*-type) がある. psoromic acid を含む. 亜熱帯から暖温帯の樹皮上に生育する クチナワゴケ *Enterographa anguinella*

4.1 *Chiodecton* Ach. ヒョウモンメダイゴケ属

Chiodecton Ach., Syn. meth. lich.: 108 (1814).

タイプ: *Chiodecton sphaerale* Ach., Syn. meth. lich.: 108 (1814) (selected by Clements & Shear 1931)

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.1-1A): 地衣体は痂状。本属の地衣体はおよそ次のような外部形態を示す (Thor 1990)。通常は基物に圧着し、基物表面を覆い、厚さは概して薄く、連続する。表面は平滑かイボ状。通常は黄色を帯びる。ほとんどの種では白色から褐色の粉霜で覆われ、粉芽塊・裂芽を欠く。プロタルスは通常は綿毛状、内側が淡褐色から白色、外側は褐色から淡褐色。日本産ヒョウモンメダイゴケにおいては、概ねこれに一致する。

Thor (1990) の記載から判断すると、地衣体は属内種間では若干重なる部分もあるが、基物の付着、地衣体の色、粉霜の有無、プロタルスは属内種間で差があり、分類形質として有効である。通常は基物に圧着するが、*C. papillosum* G. Thor, *C. hypochnoides* Nyl., *C. sublaevigatum* Krempelh., *C. thomense* G. Thor では基物にゆるく付着する。通常は黄色を帯びるが、黄色を帯びない種もあり、*C. colensoi* (Massal.) Müll. Arg. は緑色、灰色で緑を帯びるか、暗褐色、*C. minutulum* Müll. Arg. は緑灰色、*C. mucorinum* Zahlbr. は灰緑色、*C. natalense* Nyl. は緑灰色から褐灰色、*C. sphaerale* は緑灰色で時に赤色を帯びるか白色かクリーム色、*C. subordinatum* はクリーム色。ほとんどの種では白色から褐色の粉霜で覆われるが、*C. applanatum* G. Thor と *C. hypochnoides* Nyl., *C. malmei* G. Thor, *C. sphaerale* は粉霜を欠き、*C. minutulum* は明瞭な粉霜を欠く。プロタルスはほとんどの種にあるが、例外的に *C. flavovirens* Thor はプロタルスを欠き、*C. subordinatum* では他の地衣類と接するときのみ出現し、平滑で、黒色。

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.1-2): 日本産ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum* Nyl.) を検討したところ、概ね樹皮上生で、ほとんどは基物コルク層上に存在するが、部分的に樹皮内生であり、基物コルク層内部に菌糸と藻類が分布する。顕著な皮層は分化せず、髓層と藻類層の区別はなく、同層である。共生藻はスミレモ科緑藻。

1-2-1) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.1-2): ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては、繊維状の菌糸からなる。菌糸は不規則に配列し、絡み合い、時に分枝し、わずかに癒合する。共生藻は均一に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。Thor (1990) の記載から判断すると、属内では若干異なる部分もあるが、概ね均一で分類形質として有効ではない。

1-2-2) 下菌糸 (hypothallus): ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては、下菌糸を欠く。

2) 子器及び関連する構造

2-1) ストロマ

2-1-1) ストロマ (Fig. IV 4.1-1A-G) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては概ね円形, 時に楕円形になり, 直径0.5–1.5 mm, 地衣体より突出し, 基部がくびれ, 粉霜を欠き, 地衣体より淡色, 通常は10個以上の子器を含む. Thor (1990)によると, “ストロマ様の組織” (“stroma-like structure”)に“perithecioid”が複数埋没するとしている. Thor (1990)の“ストロマ様の組織” (“stroma-like structure”)は記載から判断するとヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) のストロマに一致すると考えられる. Thor (1990, 2007)と Henssen & Thor (1998)の記載からすると, 属内種間では若干重なる部分もあるが, 直径, ストロマに含まれる子器の数, 構造上の粉霜の有無は種間に差があり, 分類形質として有効である. Thor (1990) の記載から判断すると, 通常は直径0.5 – 1.9 mmだが, *C. applanatum*, *C. inconspicuum* Nyl., *C. minutulum*, *C. natalense* Nyl., *C. queenslandiae* Thorの5種においてはストロマが小さい傾向があり, 0.3 – 1.0 mm. 通常は10個以上の子器を含むが, *C. colensoi*と *C. queenslandiae*は子器の数が少なく5個以下, *C. applanatum*と *C. mucorinum*は5 – 10個である. 通常は粉霜を欠くが, 例外的に *C. inconspicuum* Nyl.と *C. subordinatum*はストロマ上の子器の周辺にだけ粉霜を生じる. 日本産ヒョウモンメダイゴケでは形状は概ね円形, 時に楕円形になり, 最初, 平滑だが, 次第に中央付近が盛り上がり, 直径0.5 – 1.5 mm, 粉霜を欠き, 通常は10個以上の子器を含む.

2-1-2) ストロマの内部形態 (Fig. IV 4.1-3) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては皮層を欠き, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は下方では不規則に配列し, 上方では概ね垂直に配列し, 時に分枝し, わずかに癒合する. 共生藻細胞はまばらに均一に分布する. 共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻. シュウ酸カルシウムを欠く. Thor (1990)の記載から判断すると, 属内では若干異なる部分もあるが, 概ね均一で分類形質として有効ではない.

Harada (1990) によると, *Chiodecton asahinae* Harada と *C. butyraceum* Zahlbr. において, 子嚢層下方の暗化した組織を“ストロマ”としているが, ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) を検討した結果, この暗化した組織を果殻 (*Graphidastra*-type) であることが認められた.

2-2) 子器

2-2-1) 子器の外部形態 (Fig. IV 4.1-1A–G) : Thor (1990)の記載からすると, 本属の子器は円形から線形, ストロマから突出する. 日本産ヒョウモンメダイゴケもこれに一致する. Thor (1990)の記載からすると, 属内種間では重なる部分も多いが, 子器の形状に差がある種があり, 分類形質として有効である. 子器は概ね円形で枝分かれしない. 例外的に, 以下の6種の子器は円形から長く伸びて線状になり, 枝分かれすることもある. *C. colensoi*, *C. congestulum* Nyl., *C. hypochnoides*, *C. montanum* G. Thor, *C. nucorinum*, *C. queenslandiae*. 日本産ヒョウモンメダイゴケでは通常は円形で, 次第に楕円形になり, 時に長く伸び線状になり, 幅0.03 – 0.2 mm, 長さ0.03 – 0.5 mm, 通常は枝分かれしないが, まれに不等長二又分枝する.

2-2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.1-3, 5-4b & 17) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては, 上から下へと順に子嚢上層, 子嚢層, 子嚢下層, ヒポテシウムが配列し, それらの側方と下方を果殻 (*Graphidastra*-type) が取り囲み, さらにその外側をストロマが

取り囲む。

2-2-2-1) 果殻 (*Graphidastra*-type) [proper excipulum (*Graphidastra*-type)] (Figs. IV 4.1-3, 5-4b & 17) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) を検討した結果, 子嚢層の側方と, ヒポテシウムの側方と下方 (境界は不明瞭) にあり, これは基物付近まで広がる暗色の組織が認められた. その上部 (子嚢層とヒポテシウムの側方) と下部 (ヒポテシウム下方) では走行が異なり, 上部では菌糸は概ね垂直に配列し, 下部では菌糸はいくぶん不規則に配列する. この暗色の組織における菌糸の走行はストロマと似ており, さらに, 両組織間の境界は時に不明瞭であることから, 隣接するストロマが二次的に暗化した組織と考えられる. *Graphidastra japonica* の果殻 (*Graphidastra*-type) と一致する.

Thor (1990) の記載と図から判断すると, “果殻” は子嚢層の側方にあり, 垂直に配列した菌糸からなる暗化した組織のみを “果殻” とし, 下方の菌糸が不規則に配列する組織を “ヒポテシウム” として区別している. Thor (1990) の “果殻” と “ヒポテシウム” 下部の菌糸は, その走行から判断すると, ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) の果殻 (*Graphidastra*-type) にあたるものと考えられる. Henssen & Thor (1998) は子器下部の暗化した組織を子嚢下層と “果殻” としているが, 記載から判断すると, この “果殻” はヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) の果殻 (*Graphidastra*-type) と一致すると考えられる.

2-2-2-2) 子嚢下層・ヒポテシウム・アンカレッジバンドル (Figs. IV 4.1-3, 5-4b & 17) : Henssen & Thor (1998) によると, 本属には暗化した子嚢下層があるとしている. ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) を検討した結果, 子嚢層直下の暗化した組織にはコットンブルーで濃染する造嚢糸が分布することから, Henssen & Thor (1998) のいうとおり子嚢下層とみなすべきである. 若い子器では子嚢層と果殻 (*Graphidastra*-type) によって囲まれた部分の全体に造嚢糸が分布し, つまり子嚢下層によって占められるが, 成熟した子器では子嚢下層の下方がコットンブルーで濃染しなくなり, ヒポテシウムへと変化していく. つまり子器の成長 (老化) につれ, ヒポテシウムは次第に厚くなる. 明瞭なアンカレッジバンドルを欠く.

Thor (1990) の記載からすると, Thor (1990) の “ヒポテシウム” は菌糸の走行から判断すると, ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) の子嚢下層とヒポテシウム, 果殻 (*Graphidastra*-type) を含むと考えられる.

2-2-2-3) 子嚢層・子嚢上層 (Figs. IV 4.1-II & 3) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては, 側糸状体は子嚢層ではわずかに分枝・癒合し, 無色で, 子嚢層は概して無色である. 子嚢上層付近では側糸状体は概ね肥大も分枝もせず, 細胞壁の特に外層が褐色に着色する. Thor (1990) は本属において子嚢上層と側糸状体の先端の色を概ね淡褐色から褐色で顆粒を含むとし, それぞれの種の記載では触れていない.

2-2-2-4) 子嚢 (Figs. IV 4.1-4 & 5A) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては棍棒状. 子嚢外壁 (ectotunica) は薄く, I-, KI-. 子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ, 外層 (outer layer) はI-, KI-, 内層 (inner layer) はI+桃色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) は明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. Thor (1990) の記載から判断すると, 属内では若干異なる部分もあるが, 概ね均一で分類形質として有効ではない.

2-2-2-5) 子嚢胞子 (Figs. IV 4.1-5B – D) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては、子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ、鎌形 (falcate)、先端は丸みを帯びる。色は無色、外膜 (perispore) を欠く。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれない。Thor (1990) の記載から判断すると、子嚢胞子の隔壁の数、形状と大きさは属内種間で若干重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効である。通常は子嚢胞子は“倒卵形” (注) だが、*C. natalense* Nyl., *S. pericleum* と *S. occultum* は双棍棒状から“倒卵形” (注)。通常は4室であるが、例外的に *C. mucorinum* Zahlbr. は6 – 8室、*C. natalense* Nyl. は4 – 7室。

(注) Thor (1990) は本属の子嚢胞子の形状を倒卵形としているが、記載から判断すると、長さ比べ幅が狭いため線形から針形とすべきである。ただし、最も太い箇所が中央部ではなく、子嚢先端方向に偏ることを強調し、“倒卵形” と呼んだものと思われる。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.1-1K-M) : Thor (1990) の記載から判断すると、種によって若干反応が異なり、ほとんどの種は子嚢層上部がI+青で、35 μmより下方ではすぐに赤から褐赤色に変わるが、*C. leptosporum* Müll. Arg., *C. minutulum* Müll. Arg., *C. mucorinum*, *C. natalense* Nyl., *C. thomense* Thor はI+濃青。日本産フェルトゴケでは、側糸状体がI+で青色、子嚢はI+橙赤色であることが確認された。そのため、側糸状体のみで構成される子嚢層上部は青く見える一方で、子嚢が大部分を占める子嚢層中～下部は全体的に橙赤色に見えることになる。

3) 粉子器

3-1) 粉子器の外部形態 : Thor (1990) の記載から判断すると、粉子器は2つの地衣体が接する境界に沿って、地衣体上に列生あるいは散生する。地衣体に埋没するか、わずかに突出し、表面は褐色から黒色。ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) においては、粉子器は未見。

3-2) 粉子器の内部部形態 : Thor (1990) は粉子器内部形態については記載していない。

3-2-1) 粉子 : Thor (1990) の記載から判断すると、粉子は小粉子のみ、糸状で単室、無色で、大きさは属内種間で重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効である。

化学成分

Thor (1990) によると、本属はroccellic acid と時に黄色色素 [secalonic acid の誘導体] や skyrin、未同定成分を含む。*C. colensoi* (Massal.) Müll. Arg., *C. congestulum*, *C. montanum*, *C. queenslandiae* Thor, *C. sublaevigatum* Krempelh. は roccellic acid の他に黄色色素を含む。*C. sublaevigatum* においては skyrin を TLC でトレースする。化学成分は概ね種間で均一で、分類形質として有効でない。

分布

属全体としては汎熱帯的な分布を示すが、種としては分布域が限られる。旧熱帯のみに分布するのは13種で、ほとんどの種はアジアのみに分布する。*C. papillosum* Thor はアジア (バングラデシュ) とアフリカ (マダガスカル) の両方に分布する。*C. congestulum* と *C.*

*leptosporum*は分布域が広く、南アジアからマレーシア、オーストラリア、東アジアにも分布する。新熱帯には*C. hypochnoides* Nyl., *C. inconspicuum* Nyl., *C. malmei* Thor, *C. sphaerale* Ach. と *C. subordinatum* Nyl.が分布する。

日本には本属としてはヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) 1種のみが分布する (Thor 2002, 本研究)。本種はアフリカを除いた旧熱帯に分布し、東アジア (台湾, 日本, 中国), オセアニア (フィジー, インドネシア, マレーシア, ボルネオ, パプア・ニューギニア), マレーシア周辺 (オーストラリアとニューカレドニア), インドシナ (タイ), 南アジア (インドとスリランカ) から確認されている。国内においては暖温帯と亜熱帯にあたる以下の地域から記録がある。千葉県, 三重県, 奈良県, 和歌山県, 大阪府, 広島県, 島根県, 熊本都県, 琉球列島 (石垣島, 西表島), 小笠原諸島 (父島)。日本における分布については文献①によるが、海外の情報は文献②による

文献① : (Harada 1990, Thor 1990, 2002). 文献② : (Aptroot & Sipman 2001, Etayo 1992, Henssen & Thor 1998, Kantvilas & Thor 1993, Nylander 1868, Streimann & Sipman 1994, Thor 1990, 2002, 2007).

生態

Thor (1990) によると、ほとんどの種は熱帯から亜熱帯、時に温帯にも分布し、通常は熱帯雨林か、滝か、湖や川の周辺などのよく湿った場所に生育する。通常、樹皮に着生するが、時に岩上に生育する。例外的に*C. flavovirens*は時に生葉上、*C. leptosporum*はまれに砂上にも生育する。日本産ヒョウモンメダイゴケは比較的乾燥した場所から水辺などの比較的湿った場所を好み、林内から林縁の半日陰の場所で、樹皮と岩上に生育する。

ノート

Thor (1990)とHenssen & Thor (1998) の記載からすると、本属の特徴として以下の形質が挙げられる。(1) 地衣体は痂状。表面は平滑かイボ状、時に顆粒状。ほとんどの種では白色から褐色の粉霜を有するが、粉霜を欠く種もある。粉芽塊・裂芽を欠く。(2) プロタルスは通常は綿毛状、内側が淡褐色から白色、外側は褐色。(3) 皮層を欠き、時に子器周辺の地衣体でエピネクラルレイヤーを生じる。(4) ストロマは直径0.3–1.9 mm。(5) 子器はストロマに複数埋没し、円形から線状。(6) 子器盤は褐色から黒色。(7) “果殻”とヒポテシウム、子囊下層は褐色。(8) 側糸状体は子囊層付近ではわずかに分枝し、直径 1–2 μm , 子囊上層付近では直径 1–4 μm , ゼラチン状、淡褐色から褐色、顆粒がある。(9) 子嚢胞子は隔壁が通常は3, まれに4以上の種もあり、通常“倒卵形”, まれに双棍棒状。(10) 粉子は糸状。本属は世界から18種が知られている (Henssen & Thor 1998, Thor 1990, 2007)。「日本産地衣類および関連菌類のチェックリスト」(原田他 2004)において、日本からは本属として*C. congestulum* Nyl.と*C. japonicum* Zahlbr. ex Asah.の2種が認められた。後者はその後ゴフンゴケ属 (*Herpothallon*)に移動された (Aptroot *et al.* 2009)。本研究の結果、*C. congestulum* 1種を確認した。

Thor (1990) の記載から判断すると、本属内の種を区別するのに以下の形質が挙げられる。地衣体の基物への付着、地衣体の色、地衣体上の粉霜の有無、プロタルス、ストロマの直径、含まれる子器の数、表面の粉霜の有無、子器の形状、子嚢胞子の形、大きさと隔壁、

子嚢層のヨード反応.

日本産ヒョウモンメダイゴケ属の種

Chiodecton congestulum Nyl. ヒョウモンメダイゴケ

(Figs IV 2.2.1-1, 2, 2.2.2-1, 4.1-1 – 65-4b & 17)

Chiodecton congestulum Nyl., Bull. Soc. Linn. Normandie, Ser. 2, 2: 106 (1868); Thor, Opera Bot. (103): 37 (1990).

= *Chiodecton asahinae* H. Harada, Hikobia 10: 377 (1990).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.1-1A) は痂状。基物に圧着し、薄く広がり、表面はイボ状、中央付近では連続し、地衣体縁部では円盤状か顆粒状になり、通常はごく淡い黄色、まれに緑色を帯び、粉芽・裂芽・粉霜を欠く。下菌糸 (Fig. IV 4.1-1A) は綿毛状、白色で、淡黄色を帯びる。プロタルス (Fig. IV 4.1-1A) は綿毛状、内側は淡灰褐色で、幅1–1.3 mm、外側は暗い褐色を帯びた灰色で、幅0.3 – 0.5 mm。ストロマ (子器が埋もれる) (Fig. IV 4.1-1A-G) は通常は散生し、時に2–3集合し癒合する。形状は概ね円形、時に楕円形になり、最初平滑だが、次第に中央付近が盛り上がり、直径0.5–1.5 mm、基部はくびれ、粉霜を欠き、地衣体より淡色、通常は10個以上の子器を含む。子器 (Fig. IV 4.1-1A-G) はリレラ、*Chiodecton*-type、ストロマに埋もれ、明瞭な子器縁を欠き、通常は円形で、次第に楕円形になり、時に長く伸び線状になり、幅0.03–0.2 mm、長さ0.03–0.5 mm、通常は枝分かれしないが、まれに不等長二分枝する。子器盤は先端が丸みを帯び、平滑、黒褐色、粉霜を欠く。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.1-2) は基本的には樹皮上生、基物コルク層まで菌糸と藻類が入り込み、部分的に樹皮内生、藻類層と髓層は分化しない。明瞭な皮層、エピネクラウレイヤーを欠き、繊維状の菌糸からなり、厚さ80–150 μm。菌糸は不規則に配列し、絡み合い、時に分枝し、概ね癒合しない。共生藻細胞は密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。菌糸は直径1–0.5 μm。菌糸壁は厚さ1–0.5 μm、表面は平滑。共生藻細胞は直径5–10 μm。ストロマ (Figs. IV 4.1-3 & 5-17) は繊維状の菌糸からなり、無色、果殻 (*Graphidastra*-type) と接すると多少褐色、厚さ50–120 μm。菌糸は下方では不規則に配列し、上方では概ね垂直に配列し、時に分枝し、概ね癒合しない。共生藻細胞が分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。菌糸は直径約0.5 μm、細胞壁は厚さ約0.5 μmで、表面はイボ状。共生藻細胞 (Fig. IV 4.1-3) は直径5–10 μm。果殻 (*Graphidastra*-type) (Figs. IV 4.1-3 & 5-17) はヒポテシウムの側方と下方と時に子嚢層の側方にあり、基物まで広がり、ヒポテシウムと互いに硬く合し、境界は不明瞭、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色、子嚢層側方では厚さ5–25 μm、子嚢下層下方では厚さ25–100 μm。菌糸は子嚢層側方とヒポテシウム側方では概ね垂直に配列し、ヒポテシウムの下方ではいくぶん不規則に配列する。菌糸は直径0.5–1 μm、細胞壁は厚さ約0.5 μm、暗褐色。ヒポテシウム (Figs. IV 4.1-3 & 5-17) は子嚢下層と果殻 (*Graphidastra*-type) と互いに硬く合着し、境界は不明瞭、若い子器では薄く、成熟するにつれて厚くなり、菌糸が互いに硬く癒合した

繊維菌糸組織からなり、暗褐色で、厚さ15–70 μm 、K反応で緑褐色。菌糸は概ね垂直に配列する。内腔は直径約1 μm 、細胞壁の厚さは約0.5 μm 。明瞭なアンカレッジバンドルを欠く。子囊下層 (Figs. IV 4.1-1I, J & 3, 5-17) は暗褐色、厚さ5–30 μm 、K反応で緑褐色。子囊層 (Figs. IV 4.1-1I, J & 3, 5-17) はごく淡い褐色、厚さ50–80 μm 。子囊上層 (Figs. IV 4.1-1I, J & 3, 5-17) は褐色、厚さ20–25 μm 。側糸状体 (Figs. IV 4.1-3 & 5E) は子囊層ではわずかに分枝・癒合し、ごく淡い褐色、内腔は直径0.5–1 μm 、細胞壁の厚さは0.5–1 μm 。子囊上層付近では概ね肥大も分枝もしない、内腔は直径約0.5 μm 、細胞壁の厚さは0.5–1 μm 、(特に外側は) 暗褐色から黒褐色 (Fig. IV 4.1-5E)。子囊 (Figs. IV 4.1-4 & 5A) は棍棒状で、50–60 \times 10–15 μm 。子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–。子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI–, KI–, 内層 (inner layer) はI+桃色, KI+淡青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は円筒形で、次第に幅の狭く、高さの低い円筒形になる。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子嚢胞子 (Fig. IV 4.1-5B-D) は1子嚢中に8個生じ、鎌形 (falcate) で、細胞の2つ目が最も太く、次第に細くなり、先端は丸みを帯び、28–30 \times 2–3 μm 、無色、平行多室、隔壁は3、細胞は円筒形、細胞壁の厚さは隔壁付近では厚く、隔壁間の中央部で均一で約0.5 μm 。明瞭な外膜 (perispore) を欠く。粉子は未見。

ヨード反応 (Fig. IV 4.1-1K–M) : 髓層I–, GAW-I–, KI– ; 果殻 (*Graphidastra*-type) I–, GAW-I–, KI– ; ヒポテシウムと子囊下層I+橙赤, GAW-I–, KI+淡青 ; 子囊層I+橙赤に青が混じる, GAW-I+青に黄が混ざる, KI+淡青から濃青 ; 子囊上層I+濃青, GAW-I+濃青, KI+濃青。子囊 : エピプラスト (epiplast) I+橙色, KI+赤 ; 子囊外壁 (ectotunica) I–, KI– ; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, KI+濃青 ; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, KI– ; 子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, KI+淡青。子嚢胞子 : I+弱い黄色 ; KI+弱い黄色。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-1, 2, & IV 2.2.2-1) : 日本産ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) から未同定成分 (1, 2, 3), 未同定黄色色素がTLCで検出された。Thor (1990) によると、本種からroccellic acidと secalonic acidの誘導体が検出されるとしている。本研究において、roccellic acidは検出できなかったが、未同定脂肪酸が検出された。未同定成分 (1, 2) のどちらかがThor (1990)で検出されたsecalonic acidの誘導体と考えられる。

分布 (Fig. IV 4.1-6) : アジア (日本, 台湾, 中国, インドネシア, タイ, マレーシア, ボルネオ, インド, スリランカ), オセアニア (フィジー, パプア・ニューギニア, オーストラリア, ニューカレドニア) (Aptroot & Sipman 2001, Etayo 1992, Henssen & Thor 1998, Kantvilas & Thor 1993, Nylander 1868, Streimann & Sipman 1994, Thor 1990, 2002, 2007) ; 本州 (千葉県, 三重県, 奈良県, 和歌山県, 大阪府, 広島県, 島根県), 九州 (熊本県), 琉球列島 (石垣島, 西表島), 小笠原諸島 (父島) (Harada 1990, Thor 1990, 2002, 本研究)。

生態 : 日本産ヒョウモンメダイゴケは比較的乾燥した場所から水辺などの比較的湿った場所を好み、林内から林縁の半日陰の場所で、樹皮上と岩上に生育する。

ノート : Thor (1990) の記載から判断すると、本種は以下の形質によって特徴付けられる。即ち (1) 地衣体は基物に圧着し、(2) 地衣体表面は平滑からイボ状、(3) 地衣体の色は

ごく淡い黄色で、緑色を帯び、(4) 粉霜があり、(5) プロタルスは内側が白色、外側が褐色、(6) ストロマは直径が0.6–1.9 mm、(7) それぞれに子器を10個以上生じ、(8) 粉霜を欠く、(9) 子器は円形から長く伸びて線状、(10) 子嚢胞子は“倒卵形”，(26–) 27–38(–42) × 2–3 μm、隔壁は3、(11) I+は青で、すぐに20–30 μm以下が淡褐赤色にかわり、(11) 粉子は(11–) 13–15(–16) × 約1 μm.

本種の子嚢胞子は多様で、子嚢胞子の大きさから4つのグループが認められる (Thor 1990). すなわち、インドとスリランカ産においては[(26–) 29–34(–37) × 2–3 μm], フィジー産[(31–) 32–35(–36) × 約 2 μm], オーストラリア北部産[(26–) 27–31(–35) × 2–3 μm], オーストラリア北部以外の産地[(30–) 32–38(–42) × 約 3 μm]. 日本産本種は4つのグループの中ではオーストラリア北部の集団に概ね一致する. Thor (2002) はその後、日本と台湾産本種を検討し、両地域の本種の子嚢胞子は(28–) 30–33(–37) × 約3 μmとした. これらは今回検討した日本産本種に概ね一致し、日本産本種の子嚢胞子は熱帯地域に分布する本種の子嚢胞子より短い傾向があることが認められた.

内部形態をThor (1990)の記載と比較した結果、若干の差異が見出された. まず、Thor (1990)は地衣体上には粉霜があるとしているが、日本産標本は粉霜を欠く (Fig. IV 4.1-1A). 子嚢はThor (1990)によると60–90 × 11–14 μmとしているが、日本産標本は50–60 × 10–15 μmと短い傾向がある. ヨード反応はThor (1990)によると、子嚢層上部がI+青で、35 μmより下方が淡褐赤色に変わるとしている. 日本産本種では側糸状体と子嚢のヨード反応が異なることを確認し、側糸状体がヨードで青色になり、側糸状体がのみで構成される子嚢層上部は青くなる (Fig. IV 4.1-1K). 子嚢が大部分を占める子嚢層下部は全体に橙赤色に見えることが確認された (Fig. IV 4.1-1K).

化学成分はThor (1990)によると、roccellic acidとsecalonic acidの誘導体を含むとしているが、日本産においてはroccellic acidを欠き、未同定成分 (1, 2, 3) が認められ、未同定成分 (1, 2) のいずれかがsecalonic acidの誘導体と考えられる. Thor (1990)は日本産標本を1点しか見ていない. そのため、必ずしも日本産本種の変異を代表していない可能性がある.

4.2 *Cresponea* Egea & Torrente カシゴケ属

Cresponea Egea & Torrente, Mycotaxon 48: 302 (1993).

タイプ： *Cresponea premnea* (Ach.) Egea & Torrente, Mycotaxon 48: 324 (1993). ≡ *Lecidea premnea* Ach., Lichenogr. Univ. 173 (1810). ≡ *Lecanactis premnea* (Ach.) Arnold, Flora 44: 664 (1861).

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Figs. IV 4.2-1A, 2A & 3A) : 地衣体は痂状. 本属内の多くの種において地衣体の形態は種間で差は小さく, 概ね以下のとおりであり (Egea & Torrente 1993 による), 日本産 3 種もこれに一致する. 基物表面を覆い, 厚さは概して薄く, 平坦で連続するか, 亀裂が一部あるいは全体に広がり, 時に部分的に地衣体が途切れる. 灰緑色で時に褐色を帯びるか, 灰褐色で時に緑や黄色を帯びるか, もしくはごく淡い黄褐色, 例外的に, *C. lepriuroides* (Nly.) Egea & Torrente の地衣体は顆粒状である (Egea & Torrente 1993).

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.2-4) : Egea & Torrente (1993) によると, “基物内生 (endosubstratal)” から “基物上生 (episubstratal)”. 日本産 3 種を検討したところ, 地衣体のほとんどの部分は基物コルク層上に存在するため, 基本的には樹皮上生である. しかし, 部分的に樹皮内生であり, 基物コルク層内部に一部の菌糸と藻類が分布することから, 部分的な樹皮内生といえる. 顕著な皮層は分化せず, 髓層と藻類層の区別もなく, 同層である. 共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻 (Fig. 4.2-4).

1-2-1) 皮層 (cortex)・エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Fig. IV 4.2-4) : 日本産 3 種においては, 皮層・エピネクラルレイヤーを欠く.

1-2-2) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.2-4) : 日本産 3 種においては, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は概ね垂直に配列し, わずかに分枝・癒合する. 共生藻細胞は均一に分布する. シュウ酸カルシウムの結晶を欠く. 日本産 3 種を検討した結果, 属内種間では概ね差がなく, 分類形質として有効でない.

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) : 日本産 3 種においては, 下菌糸を欠く.

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Figs. IV 4.2-1A–F, 2A–G & 3A–E) : Egea & Torrente (1993) の記載から判断すると, 本属の子器はおおよ次のような外部形態を示す. 子器はレキデア型の裸子器, 基物表面に裸出し, 無柄. 子器縁 (果殻) は黒く概して光沢があり, 子器盤より突出する. 最初は全縁であるが, 後に波打ち, あるいは歯状に切れ込む. 子器盤は最初窪むか平坦で, 後に時に平坦かやや盛り上がり, 黒色から暗褐色であるが, 若い子器では粉霜で完全に覆われ, 子器が大きくなるにつれて粉霜は徐々に消失し, 遂には完全に消失する. 粉霜の色は種により多少とも異なり, 鮮黄色から黄褐色, 青みがかった黄緑を示す. 子器外部形態は種間の差が小さく区別は困難であり, Egea & Torrente (1993) の検索表でもほとんど採用されていない. しかし, 本研究により, 粉霜の分布と消失のパターンが, 今回検討した日本産 3 種間で異なることが判った (坂田他 2009). これまでの知見 (Egea &

Torrente 1993) のとおり、ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides* (Zahlbr.) Egea & Torrente) (Fig. IV 4.2-2A–G) とカシゴケ (*C. proximata* (Nyl.) Egea & Torrente) (Fig. IV 4.2-3A–E) では粉霜は、原則として子器盤表面上に限られている。しかし、ヒメカシゴケ (*Cresponea japonica* A.Sakata & H.Harada) (Fig. IV 4.2-1A–F) では子器盤のみならず子器縁部の内側を覆い頂部まで達する。粉霜の消失パターンについては、ニセカシゴケでは子器盤上から一様に消失するのに対し、カシゴケでは子器盤の縁に沿って残る傾向が強く、ヒメカシゴケでは子器盤外縁から子器縁頂部にかけて残りやすい。他の種については今回検討していないが、類似の差が見出せる可能性がある。なお、ここで子器縁部 (apothecial margin) としたが、正確には果殻縁部 (proper margin) とは異なる。それは、特にヒメカシゴケで当てはまるが、子器盤の平板部分とは明らかにくびれている子器縁部は、果殻のみならず子囊上層 (そしてその下には子囊層) を含むことがあるからである。

子器の縁部の厚さは、種を区別する形質として有効であることが今回確認された。計測に当たっては、実体顕微鏡下 (約 40 倍) で乾燥状態の子器を真上から観察して行う。ニセカシゴケでは、縁部は厚さ 0.08–0.13 mm で、子器の大きさに関係なくほぼ同じ厚さである。カシゴケでは、縁部は厚さ 0.03–0.13 mm。子器が大きくなるにつれて、厚くなる傾向がある。ヒメカシゴケでは縁部の厚さは 0.03–0.05 mm。子器の大きさに関係なくほぼ同じ厚さである。一方、子器切片の GAW 標品等では、この違いを明確に認めることはできない。

子器縁部 (特に若い子器) の微妙な形態が種間で相違することが新たに確認された。ニセカシゴケでは、子器の縁部は他の種に比べ相対的に厚く、子器盤から顕著に突出し、子器盤との境界のくびれが顕著で、子器盤側にせり出す傾向があるので、小さい子器では子器盤は小さな深くぼみとなる。カシゴケとヒメカシゴケでは、縁部と子器盤平坦部分のくびれは明瞭ではあるが、縁部はニセカシゴケほどは突出せず、子器盤側にせり出すことはない。

日本産 3 種の子器は、子器盤が最初やや窪んでいるが、この状態では未成熟である (Figs. IV 4.2-1B–D, 2B–C & 3B–C)。子器盤がほぼ平坦になり成熟するのは、ヒメカシゴケでは子器の直径が約 0.3 mm から、ニセカシゴケとカシゴケでは直径約 0.5 mm からである (成熟か未成熟かの判定は、子器切片を作製し成熟した子囊の有無により確認した)。

近縁の *Lecanactis* およびキゴウゴケ属 *Opegrapha* との果殻の違いについて Egea & Torrente (1993) は以下のように述べている。カシゴケ属の縁部は光沢のある黒で、全縁か、細円鋸歯状、歯状になる場合もあり、縁部に粉霜は見られないが、子囊上層を粉霜が覆い、黄色から赤色を示す。粉霜 (黄色) は K+紫。一方、*Lecanactis* は子器の縁部は光沢がなく全縁、粉霜は白、灰色、褐色を示し、粉霜は K-で、子器盤だけでなく子器縁 (子器盤の周囲のみならず子器の外側も) も覆う。キゴウゴケ属の子器の縁部と表面はカシゴケ属に似るが、縁部と子器盤に粉霜を欠くことが異なる。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.2-5–7 & 5-3, 11) : 上から下へと順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウム、ヒポテシアルベース、アンカレッジバンドルが配列し、子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムの側方をパラテシウムが取り囲み、さらにその外側を果殻が取り囲む。

2-2-1) パラテシウム (*parathecium*) (Figs. IV 4.2-5-7 & 5-3, 11) : 日本産3種においては、子嚢層・子嚢下層・ヒポテシウム・果殻の側方にあり、明瞭に子嚢層・子嚢下層・ヒポテシウムから分化せず、暗褐色から黒褐色。日本産3種を検討した結果、属内種間では概ね差がなく、分類形質として有効でない。

2-2-2) 果殻 (*proper exciple*) (Figs. IV 4.2-5-7 & 5-3, 11) : 日本産3種のアンフィテシウムは、共生藻を欠くことから、果殻とみなすことができる。果殻はリング状、黒褐色で硬く、菌糸壁が厚く、互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなる。菌糸は概ね噴水状に配列する。結晶を欠く。

日本産3種を検討した結果、属内種間では概ね差がなく、分類形質として有効でない。

Egea & Torrente (1993)によると、本属の果殻は結晶を欠き、近縁属の *Lecanactis* では結晶があり、結晶の有無で本種と区別することができる。

2-2-3) ヒポテシウム (*hypothecium*)・ヒポテシアルベース (*hypothecial base*)・アンカレッジバンドル (*anchorage bundles*) (Figs. IV 4.2-5-7 & 5-3, 11) : 日本産カシゴケ3種を検討した結果、子嚢下層の下方にあり、暗化した浅い倒円錐形の組織をヒポテシウムとする。ヒポテシウムは菌糸が概ね垂直に配列する。ヒポテシウムの下方にあり、暗化した組織をアンカレッジバンドルとする。アンカレッジバンドルは菌糸が概ね不規則に配列する。ヒポテシウムとアンカレッジバンドルの境界をヒポテシアルベースとする。日本産3種においてはヒポテシアルベースは不明瞭。

Egea & Torrente (1993)の記載から判断すると、ヒポテシウム・ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドルは果殻とみなされていた。日本産3種を検討した結果、菌糸が概ね垂直に配列する組織をヒポテシウムとし、ヒポテシウム下方の菌糸が不規則に配列する組織をアンカレッジバンドルとした。

2-2-4) 子嚢下層 (*subhymenium*) (Figs. IV 4.2-5-7 & 5-3, 11) : 日本産3種においては、子嚢下層は薄い層で、コットンブルーで濃染する造嚢糸が密に分布する。Egea & Torrente (1993)によると、無色から褐色で、多少種によって色が異なるが分類形質として重視していない。日本産3種を検討した結果、属内種間では重なる部分も多いが、種間に差があり、分類形質として有効である。ヒメカシゴケとニセカシゴケは無色だが、カシゴケは上部では無色、下部では淡赤紫褐色。

2-2-5) 子嚢層 (*hymenium*)・子嚢上層 (*epihymenium*) (Figs. IV 4.2-5-7 & 5-3, 11) : 日本産3種においては、側糸状体は子嚢層ではわずかに分枝・癒合し無色であり、子嚢層は概して無色である。子嚢上層付近では側糸状体が肥大し、盛んに分枝し、細胞壁の特に外層が褐色等に着色する。子嚢上層では、側糸状体の菌糸表面あるいは菌糸間に黄色から橙色の顆粒が分布する。これは、外部形態では、粉霜に対応するとみられる。

Egea & Torrente (1993)によると、属内種間では若干重なる部分もあるが、子嚢上層の色は属内種間で差があり、分類形質として有効としている。日本産3種を検討した結果、Egea & Torrente (1993)のいうとおり、属内種間では若干重なる部分もあるが、子嚢上層の色は属内種間で差があり、分類形質として有効である。

Egea & Torrente (1993) は側糸状体先端部に *cap* (帽) があると述べているが、最外層の着色が頂部にとどまらず下方に延びるので、*cap* と呼ぶべきか疑問が残る。

2-2-6) 子嚢 (asci) (Figs. IV 4.2-8 – 10, 11B, 12B & 13B) : 日本産 3 種において、概ね以下のとおりである。棍棒状。子嚢外壁 (ectotunica) は薄く、I- , KI-。子嚢内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ、外層 (outer layer) は I- , KI-, 内層 (inner layer) は I+ 橙色から桃色, KI+ 青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。

Egea & Torrente (1993) の記載から判断すると、子嚢の大きさは属内種間では若干重なる部分もあるが、種間で差があり、分類形質として有効である。日本産 3 種を検討した結果、子嚢の大きさと子嚢内壁の内層の厚さは属内種間では若干重なる部分もあるが、種間で差があり、分類形質として有効である。ヒメカシゴケは 2 種と比較して、短く、細く (40 – 50 × 10 – 13 μm), ニセカシゴケとカシゴケはカシゴケが短い傾向はあるが、ほぼ同じ [ニセカシゴケ (63 – 80 × 13 – 18 μm), カシゴケ (55 – 75 × 13 – 20 μm)]。子嚢内壁の内層の厚さはヒメカシゴケでは他の 2 種より薄く目立たない。

2-2-7) 子嚢胞子 (ascospores) (Figs. IV 4.2-11C – F, 12C – F & 13C – F) : Egea & Torrente (1993) によると、子嚢胞子は 1 子嚢中に 8 個生じ、披針形 (acicular) か紡錘形 (fusiform), 披針紡錘形 (acicular-fusiform), まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯びる。色は無色、表面は平滑で、外膜 (gelatinous sheath) は認められない。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれない。子嚢胞子の大きさと隔壁の数は、属内種間では若干重なる部分もあるが、種間で差があり、分類形質として有効である。日本産 3 種を検討した結果、Egea & Torrente (1993) が指摘するとおり、種によって異なり分類形質として有効である。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.2-14) : 日本産 3 種は基本的には子嚢層は I + 赤, KI + 青の、ヘミアミロイドである。子嚢下層も類似の反応を示すが、子嚢層に比べると多少とも反応は弱い傾向にある。ただしニセカシゴケでは、I 反応において子嚢層と子嚢下層に不規則に青い縦筋が混じる (この箇所はアミロイドである)。GAW 標品から I 試験を行う GAW-I 反応も、I 反応と同様の結果を得るが、Fig. IV 4.2-14 に示すとおり、若干の差が認められる。

3) 粉子器

3-1) 粉子器 (pycnidia) の外部形態 (Fig. IV 4.2- 15A, B, E & F) : 日本産 3 種においては、粉子器は地衣体上に列生あるいは散生する。楕円形からほぼ球形で、地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、表面は暗褐色で粉霜はない。

3-2) 粉子器 (pycnidia) の内部部形態 (Fig. IV 4.2-15C & G) : 日本産 3 種においては、孔口は頂生し、内腔ははじめ単一であるが、後に不規則に分かれる。

3-2-1) 粉子 (conidia) (Fig. IV 4.2-15D & H) : 日本産 3 種においては、粉子は桿形で単室、無色。Egea & Torrente (1993) によると、属内種間で形態差は小さく、分類形質として有効でない。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-3 & IV 2.2.2-2 – 6)

Egea & Torrente (1993) と Elix & Gremmen (2011)によると、*C. leprieuroides* から lecanoric acid と gyrophoric acid, *C. sorediata* Elix, Øvstedal & Gremmen から usnic acid と isousnic acid, consimonyellin を検出したが、その他の種では TLC によって地衣成分を検出できなかったという。今回、日本産本属標本の全てが UV+黄色を示したことから、何らかの地衣成分を含むことが考えられるが、TLC によって同定できなかった。樹皮上に厚い地衣体が発達しないため分析用試料に樹皮片の混入を完全に防ぐことは困難であり、それに加え、UV による蛍光が概して弱かったことから恐らく地衣成分の濃度が低いと予想される。従って、TLC による地衣成分同定は極めて困難である。一方、HPLC ではカシゴケ属 (*Cresponea*) から 7 種類の未同定成分 (C1, C2, C3, C4, G1, C6, C5, C7) が検出された。

分布

カシゴケ属全体では、汎熱帯的な分布を示す。種としては広く分布するものと、分布域が限られるものがある。汎熱帯的に分布する種は 3 種で、*C. flava* (Vain.) Egea & Torrente, *C. leprieurii* (Mont.) Egea & Torrente と *C. proximata* (カシゴケ) (*C. leprieurii* はアフリカには分布しない)。旧熱帯にのみ分布するのは 7 種で、*C. flavescens* (Vain.) Egea & Torrente, *C. macrocarpoides* (ニセカシゴケ) はアジアあるいはオセアニアとアフリカの 2 つの地域からの報告がある。*C. plurilocularis* (Nyl.) Egea & Torrente はマレーシアからオーストラリア、ニュージーランドにかけて分布し、*C. leprieuroides* はそれよりやや東側で分布域がせまく、マレーシアとパプア・ニューギニアに分布する。その他の 3 種は以下の通り、ごく限られた地域の限られた地点から記録があるだけである。*C. apiculata* Egea et al. (パプア・ニューギニア), *C. litoralis* Elix, (オーストラリア北部), *C. japonica* (ヒメカシゴケ) (日本)。*C. melanocheloides* (Vain.) Egea & Torrente は新熱帯にのみ分布する。北大西洋岸には *C. chlorconia* (Tuck.) Egea & Torrente, *C. premnea* var. *premnea* と *C. premnea* var. *saxicola* (Leight.) Egea & Torrente の 2 種 3 分類群が分布する。このうち、*C. premnea* var. *premnea* はヨーロッパ側 (アフリカ北部を含む) のみに分布する。*C. sorediata* Elix et al. は南大西洋のゴフ島にのみ分布する。*C. follmanii* (Dodge) Egea & Torrente はチリのタイプ産地からの報告があるだけである。

カシゴケ属はマレーシアからオーストラリア東海岸に種数が多く、15 種中 7 種が分布し、本属の分布中心がある。マレーシア周辺にのみ分布する種は 4 種あり、このうち *C. plurilocularis* は分布域が広く、概ねマレーシア全域とオーストラリア東部からニュージーランドにかけて分布し、*C. leprieuroides* はマレーシアとパプア・ニューギニア、*C. apiculata* はパプア・ニューギニア、*C. litoralis* はオーストラリアにのみ分布する。

日本にはカシゴケ属は、ヒメカシゴケ (*C. japonica*)、ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とカシゴケ (*C. proximata*) の 3 種が分布する (坂田他 2009)。それぞれの世界的な分布はカシゴケ (*C. proximata*) はアフリカを除いて汎熱帯的に分布し、東アジア (台湾, 日本, 中国, 韓国), マレーシア (フィリピン, パプア・ニューギニア, サモア), 南インド (インド, スリランカ), オーストラリア, カリブ海周辺 (キューバ, ドミニカ, ジャマイカ, パラグアイ) とアメリカ合衆国から確認されている。ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) は旧熱帯に分布し、東アジア (日本・中国・台湾), パプア・ニューギニア, カメルーンから確認されている。ヒメカシゴケ (*C. japonica*) は日本にのみ分布する。カシゴケとニ

セカシゴケは 1990 年から 2013 年の調査と既存の報告によっては、千葉県以西の暖温帯、小笠原諸島・琉球列島から確認された。ヒメカシゴケは千葉県と静岡県から報告があり、今後の調査により 2 種同様に静岡県以西にも分布する可能性も考えられる。

日本における分布については本研究 (坂田他 2009, 坂田・原田 2011 を含む) によるが、海外の情報は次の文献による (Aptroot & Seaward 1999, Breuss & Brunnbauer 1997, Egea & Torrente 1993, Egea *et al.* 1996, 2004, Elix 2007, Kalb 2004, Kantvilas 2004, 2006, Joshi *et al.* 2011, Messuti & Ferraro 2002, Mies & Schultz 2004, Sakata & Harada 2010, Sakata *et al.* 2013)。

生態

Egea & Torrente (1993) によると、ほとんどの種は熱帯雨林の通常、湿った日陰の樹皮に着生するが、*C. premnea* var *saxicola* (Leight.) Egea & Torrente は岩上に生育する。日本産 3 種は水辺などの比較的湿った場所を好み、林内から林縁の日陰あるいは半日陰の場所で、樹皮に着生する。主に常緑広葉樹に着生するが、時に落葉広葉樹や、まれに常緑針葉樹でも見られる。カシゴケは海岸林で生育する傾向が認められるが内陸でも生育する。一方、ニセカシゴケは海岸林では確認されなかった。ヒメカシゴケは海岸あるいは内陸の神社・寺院の境内のイチヨウ、イヌマキとタブノキの樹幹上で確認された。

ノート

Egea & Torrente (1993) は、*Lecanactis* からカシゴケ属を新属として分離独立するとき、以下の 6 形質に着目した。子嚢果の縁部 (光沢・粉霜の有無等)、果殻の菌糸の表面、粉霜、子嚢の微細構造、子嚢胞子の形態、化学成分。本属内の分類においては、Egea & Torrente (1993) は亜属・節などの属内分類群を認めず、種を区別するのに以下のような形質を挙げた。子嚢の形と大きさ、子嚢胞子の大きさ、隔壁の数、側糸状体先端の細胞壁の色。日本産種についてもこれらの形質は有効であり、中でも子嚢胞子の大きさと隔壁数など内部形態的な形質によってのみ明確に種を区別することはできるが、本研究によって、これらに加え、以下の外部形態的形質が少なくとも日本産種の区別には有効であることを確認した (坂田他 2009)。(1) 粉霜の分布と消失のパターンと、(2) 若い子器の縁部の厚さなどの外部形態。

本属は世界から 15 種 1 変種が知られている (Egea & Torrente 1993, Egea *et al.* 1996, Elix 2007, Elix & Gremmen 2011, 坂田他 2009)。日本からは、このうちカシゴケ *C. proximata* (Nyl.) Egea & Torrente と *C. premnea* (Ach.) Egea & Torrente の 2 種の報告があったが、本研究の結果、前者を確認したほか、日本新産となるニセカシゴケ *C. macrocarpoides* (Zahlbr.) Egea & Torrente と、新種ヒメカシゴケ *C. japonica* A.Sakata & H.Harada の計 3 種を認めた。一方、*C. premnea* の報告については、証拠標本の再検討は今回行わなかったものの、原田他 (2004) が指摘するとおり誤同定に基づくものであり、日本には分布しないと考える。

日本産カシゴケ属の検索表

1a. 粉霜は子器盤のみならず子器縁部の頂部まで分布する。子器縁部は常に薄い(0.03–0.05

- mm). 子嚢層は薄い (38–58 μm). 子嚢胞子は小さく (15–24 \times 3–5 μm), 隔壁は (3–) 4–5. 暖温帯の樹皮上に生育する ヒメカシゴケ *Cresponea japonica*
- 1 b. 粉霜は子器盤のみに分布する. 子器縁部は常に厚い (0.08–0.13 mm) か, 最初薄いが後に厚くなる (0.03–0.13 mm). 子嚢層は厚い [(50–) 60–100 μm]. 子嚢胞子は大きく (25–55 \times 3–7 μm), 隔壁は5–11 2
- 2a. 子器が若いとき (直径約0.5 mmまで), 子器縁部は厚く (0.08–0.13 mm), 著しく突出する. 子器が生長するにつれ粉霜は子器盤から一様に消失する. 子嚢胞子は (38–) 40–55 \times 3–5 μm , 隔壁は7–11. 子嚢上層は褐色から黄褐色. 暖温帯から亜熱帯の樹皮上に生育する ニセカシゴケ *Cresponea macrocarpoides*
- 2b. 子器が小さいとき (直径約0.5 mmまで), 子器縁部は薄く (0.03–0.05 mm), 著しく突出しない. 子器が生長するにつれ粉霜は子器盤の中央部から消失し, 子器縁部との境界付近に残る傾向がある. 子嚢胞子は25–38 (–40) \times 5–7 μm , 隔壁は5–7 (–8). 子嚢上層は褐色から赤紫がかかった褐色. 暖温帯から亜熱帯の樹皮上に生育する カシゴケ *Cresponea proxinata*

日本産カシゴケ属の種

1. *Cresponea japonica* A.Sakata & H.Harada ヒメカシゴケ

(Figs. IV 2.2.1-3, 2.2.2-2, 4.2-1, 4A, 5, 8, 11, 14A, 16, 5-3 & 11)

C. japonica A.Sakata & H.Harada, in Sakata *et al.*, Lichenology 8: 97 (2009).

タイプ: JAPAN. Honshu. Chiba-ken. 【鹿野山, 5239-77】*, Futtsu-shi, Kami, Niiyama, Doujou-ji Temple [富津市上新山道場寺], 50 m elev., on trunk of *Ginkgo biloba*, 17 Oct. 1997, H.Harada, 18364 (CBM-FL-10282 — holotypus). (*: 【 】内は二万五千分の一地形図図幅名および二次メッシュコード)

外部形態: 地衣体 (Fig. IV 4.2-1A) は痂状. 基物に薄く広がり, 厚さは概して薄く, 表面は平坦で連続し, 部分的に亀裂が入り, ごく淡い灰褐色で時に黄色を帯びる. レキデア型の裸子器 (Fig. IV 4.2-1A–F) は, 基物表面に裸出し, 無柄で, 直径 0.3–0.8 mm (未成熟な子器の直径は 0.1–0.3 mm). 子器盤は窪むか, 平坦かわずかに盛り上がり, 黒色. 若い子器では青味がかかった黄緑色の粉霜に覆われる. 粉霜は子器盤平坦部分から子器縁部の頂部まで分布し (Fig. IV 4.2-1B & C), 子器が大きくなるにつれて, 子器盤から徐々に一様に薄くなり, 子器縁に残る場合がある (Fig. IV 4.2-D–F). 子器縁は黒く, 厚さ 0.03–0.05 mm (未成熟な子器を含む), 全縁か波打ち, しばしば歯状に切れ込む. 子器の縁部と子器盤との境界は顕著にくびれる. 粉子器は未見.

内部形態: 地衣体 (Fig. IV 4.2-4A) は樹皮上生, 皮層, 藻類層, 髓層は明瞭に分化せず, 繊維状の菌糸からなり, 無色, 厚さ 20–50 μm . 菌糸は垂直に配列し, 分枝・癒合する. 共生藻細胞は均一に分布する. シュウ酸カルシウムの結晶を欠く. 地衣体菌糸直径は 1–2

μm , 菌糸壁は厚さ約 $1\ \mu\text{m}$ で表面は平滑. 共生藻細胞は直径 $5 - 15\ \mu\text{m}$. 果殻 (Fig. IV 4.2-5) はリング状で, ヒポテシウムとヒポテシアルベース, アンカレッジバンドルと互い硬く合着するため, 境界は不明瞭で, 黒褐色で硬く, 菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 厚さ $25 - 50\ \mu\text{m}$. 菌糸は噴水状に配列し, 分枝・癒合する. 果殻の菌糸内腔は直径 $0.5 - 1\ \mu\text{m}$, 細胞壁の厚さは $3 - 10\ \mu\text{m}$, 細胞壁は菌糸内腔の周辺が透明, 外側は暗色. パラテシムは黒褐色で硬く, 菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 厚さ約 $5\ \mu\text{m}$. 菌糸は概ね垂直に配列し, わずかに分枝・癒合する. ヒポテシウム (Fig. IV 4.2-5) は菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 暗褐色から黒褐色, 厚さ $25 - 40\ \mu\text{m}$, K+ 緑褐色. 菌糸は概ね垂直に配列し, 分枝・癒合する. 菌糸の内腔は直径約 $0.5\ \mu\text{m}$, 細胞壁は厚さ約 $0.5\ \mu\text{m}$. ヒポテシアルベース (Fig. IV 4.2-5) は幅約 $100\ \mu\text{m}$. アンカレッジバンドル (Fig. IV 4.2-5) は菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 暗褐色から黒褐色. 菌糸は垂直に配列し, 分枝・癒合する. 菌糸内腔は直径 $1 - 2\ \mu\text{m}$, 細胞壁の厚さは約 $0.5\ \mu\text{m}$. 子囊下層 (Fig. IV 4.2-1L & M) は無色, 厚さ $25\ \mu\text{m}$. 子囊層 (Fig. IV 4.2-1L & M) は無色, 厚さ $38 - 58\ \mu\text{m}$. 子囊上層 (Fig. IV 4.2-1L) は暗褐色から暗灰褐色, 厚さ $10 - 13\ \mu\text{m}$. 側糸状体 (Figs. IV 4.2-1L & 11A) は子囊層ではわずかに分枝・癒合し無色, 内腔は直径 $1\ \mu\text{m}$, 細胞壁は厚さ $0.5\ \mu\text{m}$. 子囊上層付近では肥大し, 盛んに分枝し, 直径は $2 - 3\ \mu\text{m}$, 内腔は直径 $1 - 3\ \mu\text{m}$, 細胞壁は厚さ $1\ \mu\text{m}$. (特に外層は) 暗褐色から暗灰褐色. 子囊 (Figs. IV 4.2-8 & 11B) は棍棒状で $40 - 50 \times 10 - 13\ \mu\text{m}$. 子囊外壁 (ectotunica) は薄く, I-, KI-. 子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ, 外層 (outer layer) は I-, KI-, 内層 (inner layer) は I+ 橙色から桃色, KI+ 青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなり, 特に内層は最初からごく薄く, 成熟するにつれてより薄くなり, 目立たなくなる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) は明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期には, 幅の狭い円筒形で, 次第に概ね先の丸い円錐形になり, 成熟するにつれて浅くなり, 目立たなくなる. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. 子嚢胞子 (Figs. IV 4.2-1H-K & 11C-F) は1子嚢中に8個生じ, 紡錘形 (fusiform), まっすぐかやや曲がり, 先端は丸みを帯び, $15 - 24 \times 3 - 5\ \mu\text{m}$, 無色, 平行多室, 隔壁は (3-) 4-5, 細胞は円筒形, 細胞壁は隔壁付近で厚く隔壁間の中央部で厚さ $1\ \mu\text{m}$, 隔壁の厚さはほぼ均一で $0.5 - 1.0\ \mu\text{m}$.

ヨード反応 (Fig. IV 4.2-14A) は子囊下層 I+ 赤, GAW-I+ 赤, KI+ 濃青, 子囊層 I+ 赤, GAW-I+ 赤, KI+ 濃青, 子囊 I+ 赤, KI+ 青. 子囊: エピプラスト (epiplast) I+ 橙色, KI+ 赤; 子囊外壁 (ectotunica) I-, KI-; 頂環 (apical ring) I+ マゼンタ, KI+ 濃; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, KI-; 子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 橙色から桃色, KI+ 淡青. 子嚢胞子: I+ 淡黄; KI+ 黄.

化学成分 (Fig. IV 2.2.2-2): UV+ 黄色. TLC では特定の地衣成分を証明できなかった. HPLC で未同定成分 (C1, G1) が検出された. 未同定成分 (C1) はヒメカシゴケ (*C. japonica*) のみから検出された.

分布 (Fig. IV 4.2-16): 千葉県南部と静岡県伊豆半島南端で発見された (坂田他 2009). 生態: 暖温帯にある神社・寺院の境内のイチョウとイヌマキの樹幹上で確認された.

ノート: 本種は以下の形質によって特徴付けられる. (1) 粉霜は子器盤平坦部分のみならず子器縁部頂部まで広がり (Fig. IV 4.2-1B & C), 消失の仕方は子器盤から徐々に一様

に薄くなるが、子器縁部の内側に残る (Fig. IV 4.2-1F) 場合がある。(2) 子囊層の厚さは 38–58 μm 。(3) 子囊上層は暗褐色から暗灰褐色、子囊層と子囊下層は無色 (Fig. IV 4.2-1L)。

(4) 子囊 (Fig. IV 4.2-11B) は 40–50 \times 10–13 μm 。(5) 子囊胞子 (Fig. IV 4.2-11C-F) は小さく (15–24 \times 3–5 μm)、(6) 隔壁は (3–) 4–5。

既知のカシゴケ属の中では、以下の形質により *C. flava* (Vain.) Egea & Torrente が本種によく似る。即ち、子囊胞子が小さく [15–22 (–24) \times (4–) 4.5–5.5 μm]、隔壁が少なく [3–4 (–5)]、側糸状体先端部の“cap”は暗褐色 [いずれも Egea & Torrente (1993) による]。しかし、*C. flava* の子囊層は 70–85 μm [Egea & Torrente (1993) による] で明らかに厚く、子囊は 45–55 \times 13–17 μm [Egea & Torrente (1993) による] で明らかに太いことから、本新種とは明らかに異なる。

C. chloroconica (Tuck.) Egea & Torrente は子囊層が薄く (45–70 μm)、子囊が小さいこと (35–45 \times 10–12 μm) [いずれも Egea & Torrente (1993) による] から本種に似る。しかし、子囊胞子の大きさは 11–17 \times 3–4.5 μm と短く、隔壁は 3 [Egea & Torrente (1993) による] と少ないので明らかに区別できる。

日本産の3種は以下の形質により区別できる。(1) 若い子器の形態、(2) 粉霜の分布と消失のパターン、(3) 子囊上層・子囊層・子囊下層の色、(4) 子囊層の厚み、(5) 子囊、(6) 子囊胞子の大きさと(7) 隔壁数。まず、カシゴケ *C. proximata* は以下の形質によって本種とは異なる。粉霜は子器盤 (平坦部分) のみに限られ、中心部分が消失し、縁部に沿って残りやすい (Fig. IV 4.2-3A–E)。子囊下層は上部では透明であるが、下部では淡赤紫褐色から褐色、子囊層は無色であるが、淡赤紫褐色の縦縞が混じり、子囊上層は褐色から赤紫がかった褐色を示す (Fig. IV 4.2-3H)。子囊層は厚さ (55–) 60–75 μm と明らかに厚い。子囊 (Fig. IV 4.2-13B) は (50–) 55–75 \times 13–20 μm と明らかに大きい。子囊胞子 (Fig. IV 4.2-13C-F) は 25–38 (–40) \times 5–7 μm と明らかに大きく、隔壁は 5–7 (–8) と明らかに多い。次にニセカシゴケ *C. macrocarpoides* は以下の形質によって本種とは異なる。若い子器の縁部は厚く (0.08–0.13 mm)、子器盤より著しく突出する (Fig. IV 4.2-2B-D)。粉霜は子器盤 (平坦部分) に限られる。子囊上層は褐色から黄褐色 (Fig. IV 4.2-2I)。子囊 (Fig. IV 4.2-2J) 層の厚さは (50–) 60–100 μm で、明らかに厚い。子囊の大きさは 63–80 \times 13–18 μm で明らかに大きい (Fig. IV 4.2-12B)。子囊胞子 (Fig. IV 4.2-12C–F) は (38–) 40–55 \times 3–5 μm で明らかに長く、隔壁は 7–11 と明らかに多い。

本新種は、粉霜が子器盤平坦部分のみならず子器縁部まで広がる点で *Lecanactis* に似る。しかし後者の粉霜は白から褐色で、黄味を帯びない (Egea & Torrente 1993)。また、粉霜が子器の外側まで (つまり果殻表面全体に) 分布し、また子器切片においては果殻の菌糸は多少ともバラバラで、かつ透明の結晶を含むとされるが (Egea & Torrente 1993)、本新種ではカシゴケ属に典型的な、細胞壁が硬く癒合し厚くなる緻密な繊維菌糸組織であり、結晶を欠くので、カシゴケであることは明らかである。また、本種において子器縁部まで粉霜が分布するが、そこは果殻ではなく子囊上層、つまり子器盤の一部である可能性がある。子器断面 (Fig. IV 4.2-5) において、通常の子囊層・子囊上層側に三角形に突き出た、暗褐色に見える部分で、ほぼ黒色の果殻本体よりも淡色に見え、区別できる部分の表面が、上述の粉霜が分布する子器縁部に相当すると思われる。菌糸の癒合の度合いも弱く、子囊上層と果殻の中間的な印象を受ける。

本種の子嚢胞子には、比較的細胞壁が薄いもの (Fig. IV 4.2-1H & I) と、厚いもの (Fig. IV 4.2-1J & K) が認められる。厚いものでは、隔壁数が少ない傾向があることから、比較的未成熟な子嚢胞子と見られる。

2. *Cresponea macrocarpoides* (Zahlbr.) Egea & Torrente ニセカシゴケ (新称)

(Figs. IV 2.2.1-3, 2.2.2-3, 4, 4.2-2, 4C, 6, 9, 12, 14B, 15A – D, 16, 5-3 & 11)
Cresponea macrocarpoides (Zahlbr.) Egea & Torrente, Mycotaxon 48: 320 (1993); Sakata *et al.*, Lichenology 8: 102 (2009). ≡ *Lecanactis macrocarpoides* Zahlbr., Feddes Report. 31: 224 (1933).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.2-2A) は痂状。基物に薄く広がり、表面は平坦で連続するか、亀裂が一部あるいは全体に広がり、厚さは概して薄く、時に部分的に地衣体が途切れ、灰緑色で時に褐色を帯びるか、灰褐色で時に緑や黄色を帯びるか、もしくはごく淡い黄褐色。レキデア型の裸子器 (Fig. IV 4.2-2A – G) は、基物表面に裸出し、無柄で直径 0.5 – 1.0 mm (直径 0.1 – 0.4 mm では未成熟)。子器盤は平坦か盛り上がり、黒色。若い子器では子器盤上を鮮黄色から黄褐色の粉霜が覆うが、子器が大きくなるにつれて粉霜は徐々に薄くなり、時に完全に消失する。粉霜は子器盤のみに分布する。子器縁は黒く、厚さ 0.08 – 0.13 mm (直径 0.1 – 0.4 mm の未成熟の子器でも同様)、顕著に突出し、全縁か波打ち、しばしば歯状に切れ込む。子器盤と子器縁部の境界は顕著にくびれる。若い子器では、子器盤と縁部の境界のくびれは明瞭。粉子器 (Fig. IV 4.2-15A & B) は地衣体上に列生あるいは散生し、楕円形からほぼ球形で、地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、暗褐色からほぼ黒色で粉霜を欠く。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.2-4C) は樹皮上生、皮層、藻類層、髓層は明瞭に分化しない。皮層はまれに生じ、繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ 5 – 15 μm 。菌糸は水平に配列し、わずかに分枝・癒合する。皮層菌糸は直径約 2 μm 、菌糸壁は厚さ 1 – 2 μm で表面は平滑。髓層は繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ 30 – 80 μm 。菌糸は概ね垂直に配列し、わずかに分枝・癒合する。共生藻細胞は密に均一に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。髓層菌糸は直径約 2 μm 、菌糸壁は厚さ約 1 μm で表面は平滑。共生藻細胞は直径 5 – 10 μm 。果殻 (Figs. IV 4.2-6, 5-3 & 11) はリング状で、ヒポテシウムとヒポテシアルベース、アンカレッジバンドルと互い硬く合着するため、境界は不明瞭、黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、厚さ 50 – 90 (– 100) μm 。菌糸は噴水状に配列し、分枝・癒合する。果殻の菌糸内腔は直径 0.5 – 1 μm 、細胞壁の厚さは 3 – 10 μm 、細胞壁は菌糸内腔の周辺が透明、外側は暗色。パラテシム (Figs. IV 4.2-6, 5-3 & 11) は黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、厚さ約 5 μm 。菌糸は概ね垂直に配列し、わずかに分枝・癒合する。ヒポテシウム (Figs. IV 4.2-6, 5-3 & 11) は菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色から黒褐色、厚さ 25 – 40 μm 、K⁺ 緑褐色。菌糸は概ね垂直に配列し、分枝・癒合する。菌糸の内腔は直径約 0.5 μm 、細胞壁は厚さ約 0.5 μm 。ヒポテシアルベース (Figs. IV 4.2-6, 5-3 & 11) は幅約 100 μm 。アンカレッジバンドル (Figs. IV 4.2-6, 5-3 & 11) は黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色から黒褐色。菌糸は概ね垂直に配列する。菌糸内腔は直径 1 – 2 μm 、細

胞壁の厚さは約 0.5 μm . 子囊下層 (Fig. IV 4.2-2I & J) は無色, 厚さ 30–40 μm . 子囊層 (Fig. IV 4.2-2H & I) は無色, 厚さ (50–) 60–100 μm . 子囊上層 (Fig. IV 4.2-2H & I) は褐色から黄褐色, 厚さ 25–38 μm . 側糸状体 (Fig. IV 4.2-12A) は, 子囊層ではわずかに分枝・癒合し無色, 内腔は直径 1 μm , 細胞壁は厚さ 0.5–1 μm . 子囊上層付近では肥大し, 盛んに分枝し, 直径は 2–3 μm , 内腔は直径 1–2 μm , 細胞壁は厚さ 0.5–1 μm , (特に外層は) 褐色や黄褐色に変わる. 子囊 (Figs. IV 4.2-9 & 12B) は棍棒状で 63–80 \times 13–18 μm . 子囊外壁 (ectotunica) は薄く, I–, KI–. 子囊内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ, 外層 (outer layer) は I–, KI–, 内層 (inner layer) は I+桃色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) は明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期の段階で, 幅の狭い円筒形で, 次第に概ね先の丸い円錐形になる. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. 子嚢胞子 (Figs. IV 4.2-2K & 12C–F) は 1 子嚢中に 8 個生じ, 披針紡錘形 (acicular-fusiform) か披針形 (acicular), まっすぐか, やや曲がり, 先端は丸みを帯びるか細く, (38–) 40–55 \times 3–5 μm , 無色, 平行多室, 隔壁は 7–11, 細胞は円筒形, 細胞壁は隔壁付近で厚く隔壁間の中央部で厚さ 1.5–2.0 μm , 隔壁の厚さはほぼ均一で 0.5–1.0 μm . 粉子器 (Fig. IV 4.2-15C) の内腔ははじめ単一であるが, 後に不規則に分かれる. 粉子 (Fig. IV 4.2-15D) は桿形で単室, 無色. 約 4 \times 1 μm .

ヨード反応 (Fig. IV 4.2-14B) : 子囊下層は I+赤に青が混じる, GAW-I+青と赤, KI+濃青 ; 子囊層 I+赤, GAW-I+赤, KI+濃青 ; 子囊 I, KI+青. 子嚢 : エピプラスト (epiplast) I+淡橙, KI+オレンジ ; 子嚢外壁 (ectotunica) I–, KI– ; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, KI+濃青 ; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, KI– ; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+橙色から桃色, KI+ 淡青. 子嚢胞子 : I+弱い黄色 ; KI+弱い黄色.

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-3, IV 2.2.2-3, 4) : UV+黄色. TLC では特定の地衣成分を証明できなかった. HPLC で未同定成分 (C2, C4) が検出された.

分布 (Fig. IV 4.2-16) : 日本・台湾, オセアニア (パプア・ニューギニア), アフリカ (カメルーン) (Egea & Torrente 1993, Egea *et al.* 1996, Kalb 2004, 坂田他 2009, 坂田・原田 2011); 千葉県・静岡県・徳島・愛媛・宮崎・八丈島・小笠原諸島・琉球列島 (本研究) — 日本新産. 朝比奈が 1925 年に台湾において採集した標本に基づき *Lecanactis macrocarpoides* Zahlbr.として新種記載 (Zahlbruckner 1933) されたのが本種の唯一の記録であり, Egea & Torrente (1993) の本属モノグラフにおいても新たな産地は追加されなかったが, その後, パプア・ニューギニアとカメルーンから記録された (Egea *et al.* 1996, Kalb 2004). 本研究により, 本種が日本の暖温帯から亜熱帯にかけて広く分布していることが判明した. 今後の研究により, 東アジアにおいて広く発見されることが期待される.

生態 (括弧内の数字は標本数を示す) : 林内から林縁の日陰あるいは半日陰で, 樹皮に着生する. 樹種は普通, 常緑広葉樹 (29) [マテバシ (1), ヤブツバキ (1), スタジイ (9), シラカシ (2), モチノキ (2), タブノキ (1), アカガシ (1), アラカシ (3), 樹種不明 (5)], 時に落葉広葉樹 (19) [イロハモミジ (1), ウリハダカエデ (1), その他カエデ属 (4), ハンノキ (1), ハンノキ属 (1), クヌギ (1), コナラ (2), ミズキ (2), ケヤキ (1), エノキ (2), 樹種不明 (3)].

ノート：Egea & Torrente (1993) によると、本種は以下の形質によって特徴付けられる。即ち (1) 子嚢胞子の大きさは $40-55(-65) \times 3.5-5 \mu\text{m}$ 。(2) 隔壁は $7-10(-11)$ 。(3) 子器は直径 $0.2-1.0 \text{ mm}$ 。(4) 子嚢は $70-80 \times 15-18 \mu\text{m}$ 。(5) 側糸状体先端部の“cap”は暗褐色。日本産の標本では、(1) 子嚢胞子 (Fig. IV 4.2-12C-F) は $(38-40)-40-55 \times 3-5 \mu\text{m}$ 、(2) 隔壁 $7-11$ と、Egea & Torrente(1993) の記載と一致したが、Egea & Torrente (1993) で例外的な長さとしていた $55-65 \mu\text{m}$ の子嚢胞子は日本産標本では観察されなかった。(3) 子器の大きさは同一標本内でも様々な大きさが確認され、変異が大きいことから、種を分ける分類形質として用いることは困難であることが判明した。Egea & Torrente (1993) は子器の直径を $0.2-1.0 \text{ mm}$ としているが、日本産標本では、成熟した子器直径は約 $0.5-1.0 \text{ mm}$ であり、直径が 0.4 mm 以下では成熟していないことが明らかになった。(4) 日本産の標本の子嚢 (Fig. IV 4.2-12B) は $63-80 \times 13-18 \mu\text{m}$ と、Egea & Torrente (1993) の記載に示された範囲を完全に含むが、より細く、短い範囲まで変異が広がっていた。(5) 側糸状体先端部 (Fig. IV 4.2-12B) は、菌糸壁の外側を中心に褐色から黄褐色を呈していた。このように日本産標本は Egea & Torrente (1993) の記載とほぼ一致し、また他の種とは明らかに異なることから本種と同定した。

一方、内部形態について Egea & Torrente (1993) と更に比較し、若干の差異を見出した。まず、子嚢層について Egea & Torrente (1993) は厚さ $90-110 \mu\text{m}$ としているが、日本産本種では $60-100 \mu\text{m}$ と薄い傾向があり、中には例外的ではあるが $55 \mu\text{m}$ と明らかに薄い例も確認された。子嚢下層は Egea & Torrente (1993) では厚さ $25-40 \mu\text{m}$ 、淡褐色としているが、日本産標本では厚さは $30-40 \mu\text{m}$ とほぼ一致するが、色は無色 (Fig. IV 4.2-2I) であった。これらの差はいずれも軽微なものであり、しかも Egea & Torrente (1993) の記載がタイプ標本 1 点に基づくため必ずしも本種の変異を代表していない可能性がある。またこれらの差が、台湾と日本とで遺伝的に異なるためなのか、それとも気候条件等の差異により生じるのかを明らかにするためには、特に日本以外の標本を収集し検討する必要がある。

Egea & Torrente (1993) の論文の記載等を比較すると、本種は本属の中ではカシゴケ *C. proximata* に似ているが、以下の形質で差を見出すことができる。(1) 子嚢胞子の大きさと (2) 隔壁数、(3) 子器の直径、(4) 子嚢、(5) 側糸状体先端部の“cap”，(6) ヨード反応。カシゴケの (1) 子嚢胞子は $25-38(-40) \times 5-7(-7.5) \mu\text{m}$ と明らかに小さく細く、(2) 隔壁は $5-7(-8)$ と少なく、(3) 子器の直径は、 $0.2-1.5(-1.8) \text{ mm}$ と大きい傾向を示す。(4) 子嚢は $60-75 \times 16-24 \mu\text{m}$ であり、本種と比較して、短く、太い傾向が見られる。(5) 側糸状体先端部の“cap”は赤褐色で、色が異なる。(6) 子嚢下層のヨード反応は I+赤、一部 I+青であり、反応が異なる[いずれも Egea & Torrente (1993) による]。

これらの形質について、日本産標本で両種を比較した結果、Egea & Torrente (1993) を概ね支持した。また、今回、これらの形質以外にも、以下の形質が本種とカシゴケ、ヒメカシゴケ *C. japonica* で異なることが判った。(1) 若い子器の縁部の厚さ。(2) 比較的若い子器 (直径 0.04 mm 以下) の形態、(3) 粉霜の分布と消失パターン、(4) 子嚢層、子嚢上層、子嚢下層の色。(1) 若い子器 (直径 0.04 mm 以下) の子器縁はカシゴケ (Fig. IV 4.2-3B & C) では $0.03-0.05 \text{ mm}$ であるのに対し、本種 (Fig. IV 4.2-2B & C) では $0.08-0.13 \text{ mm}$ と厚い。カシゴケでは子器が大きくなるにつれて縁部が厚くなるのに対し、本種では子器が大きくなっても縁部の厚さはほぼ同じである。(2) ニセカシゴケの若い子器 (Fig. IV

4.2-2B & C) では、子器縁部が顕著に突出しており、子器盤側にわずかにせり出す。一方、カシゴケ (Fig. IV 4.2-3B & C) では、子器縁部はそれほど顕著には突出せず、子器盤側にせり出さない。(3) 本種 (Fig. IV 4.2-2B & C) では粉霜は子器盤にのみ限られ、徐々に一樣に薄くなり時に完全に消失する。カシゴケ (Fig. IV 4.2-3B & C) では粉霜は通常、本種と同様に子器盤のみに限られるが、中心部分が徐々に消失し、縁部に沿って残る傾向がある。(4) 本種 (Fig. IV 4.2-2I) の子囊上層は褐色から黄褐色、子囊層と子囊下層は無色に対して、カシゴケ (Fig. IV 4.2-3H) の子囊下層は上部では透明であるが、下部では淡赤紫褐色から褐色、子囊層は無色であるが、淡赤紫褐色の縦縞が混じり、子囊上層は褐色から赤紫がかかった褐色。

また、Egea & Torrente (1993) によると本種は *C. leprieurii* (Mont.) Egea & Torrente (1993) に似るとしているが、記載からは以下の形質で差を見出すことができる。*C. leprieurii* (Mont.) は子嚢胞子の大きさは、 $(34 -) 38 - 65 \times 5 - 7 \mu\text{m}$ 、隔壁は $(8 -) 9 - 14$ であり、本種に比べ長く、太く、隔壁が多い傾向があり、子器は大きく $(0.5 - 2.5 \text{ mm})$ 。子嚢は長く、太く $(82 - 95 \times 16 - 27 \mu\text{m})$ 、側糸状体先端部の“cap”は褐色か赤褐色で、色が異なる[いずれも Egea & Torrente (1993) による]。

3. *Cresponea proximata* (Nyl.) Egea & Torrente カシゴケ

(Figs. IV 2.2.1-3, 2.2.2-5, 6, 4.2-3, 4B, 7, 10, 13, 14C, 15E - H, 16 & 5-3)

C. proximata (Nyl.) Egea & Torrente, Mycotaxon 48: 328 (1993). \equiv *Lecidea proximata* Nyl., Ann. Sci. Bot., ser. 4, 19: 356 (1863); Sakata *et al.*, Lichenology 8: 108 (2009). = *Lecanactis macrocarpa* Zahlbr., Bot. Mag. Tokyo 41: 315 (1927).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.2-3A) は痂状。基物に薄く広がり、表面は平坦で連続するか、亀裂が一部あるいは全体に広がり、厚さは概して薄く、時に部分的に地衣体が途切れ、灰緑色で時に褐色を帯びるか、灰褐色で時に緑や黄色を帯びるか、もしくはごく淡い黄褐色。レキデア型の裸子器 (Fig. IV 4.2-3A-F) は、基物表面に裸出し、無柄で、直径 $0.5 - 1.5 \text{ mm}$ 。子器盤は平坦か盛り上がり、時には凹み、黒色から暗褐色。若い子器では子器盤上を青味がかかった黄緑、鮮黄色、黄褐色の粉霜が覆うが、子器が大きくなるにつれて、粉霜は通常子器盤にのみ分布し、中心部分で徐々に消失し、縁部に沿って残る傾向がある (Fig. IV 4.2-3A-F)。子器縁 (Fig. IV 4.2-3A-F) は黒く、厚さ $0.03 - 0.13 \text{ mm}$ (直径 $0.1 - 0.4 \text{ mm}$ の未成熟な子器では、縁部は $0.03 - 0.05 \text{ mm}$)、顕著には突出せず、全縁か波打ち、しばしば歯状に切れ込む。子器盤と縁部の境界はくびれる。粉子器 (Fig. IV 4.2-15E & F) は地衣体上に列生あるいは散生し、楕円形からほぼ球形で、地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、暗褐色からほぼ黒色で粉霜はない。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.2-4B) は基本的に樹皮上生、基物コルク層の深いところまで菌糸や共生藻が入り込み、部分的に樹皮内生、皮層、藻類層、髓層は明瞭に分化しない。皮層は時に生じ、繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ約 $5 \mu\text{m}$ 。菌糸は垂直に配列し、分枝・癒合する。皮層菌糸直径は約 $1 \mu\text{m}$ 、菌糸壁は厚さ $1 - 2 \mu\text{m}$ で表面は平滑。髓層は繊維状の菌糸からなり、厚さ $50 \mu\text{m}$ 以上。菌糸は垂直に配列し、わずかに分枝・癒合する。共生藻

細胞は密に均一に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。髓層菌糸は直径約 1 μm 、菌糸壁は厚さ約 0.5 μm で表面は平滑。共生藻細胞は直径 10–15 μm 。果殻 (Figs. IV 4.2-7 & 5-3) はリング状で、ヒポテシウムとアンカレッジバンドルと互い硬く合着するため、境界は不明瞭、黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、厚さ 50–90 μm 。菌糸は噴水状に配列し、分枝・癒合する。果殻の菌糸内腔は直径 0.5–1 μm 、細胞壁の厚さは 3–10 μm 、細胞壁は菌糸内腔の周辺が透明、外側が暗色となる。パラテシム (Figs. IV 4.2-7 & 5-3) は黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、厚さ約 5 μm 。菌糸は概ね垂直に配列し、わずかに分枝・癒合する。ヒポテシウム (Figs. IV 4.2-7 & 5-3) は菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色から黒褐色、厚さ 30–50 μm 、K+緑褐色。菌糸は垂直に配列し、分枝・癒合する。菌糸の内腔は直径約 2 μm 、細胞壁は厚さ 1–2 μm 。ヒポテシアルベース (Figs. IV 4.2-7 & 5-3) は幅約 100 μm 。アンカレッジバンドル (Figs. IV 4.2-7 & 5-3) は黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色から黒褐色。菌糸は垂直に配列する。菌糸内腔は直径 1–2 μm 、細胞壁の厚さは 1–2 μm 。子囊下層 (Fig. IV 4.2-3 G & H) は上部では透明であるが、下部では淡赤紫褐色から褐色、厚さ 20–38 μm 。子囊層 (Fig. IV 4.2-3G & H) は無色であるが、淡赤紫褐色の縦縞が混じり、厚さ (55–) 60–75 μm 。子囊上層は赤紫褐色から暗褐色、厚さ 10–30 μm 。側糸状体 (Fig. IV 4.2-13A) は、子囊層ではわずかに分枝・癒合し無色、内腔は直径 1 μm 、細胞壁は厚さ 0.5 μm 。子囊上層付近では肥大し、盛んに分枝し、直径は 2–5 μm 、内腔は直径 1–2 μm 、細胞壁は厚さ 1 μm 、(特に外層は) 褐色から赤紫がかかった褐色。子囊 (Figs. IV 4.2-10 & 13B) は棍棒状で (50–) 55–75 \times 13–20 μm 。子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–。子囊内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ、外層 (outer layer) は I–, KI–, 内層 (inner layer) は I+マゼンタ, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期の段階で、幅の狭い円筒形で、次第に概ね先の丸い円錐形になり、成熟するにつれて浅くなり、目立たなくなる。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子囊孢子 (Figs. IV 4.2-1J & 13C-F) は 1 子囊中に 8 個生じ、紡錘形 (fusiform)、まれに、披針紡錘形 (acicular-fusiform)、まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯び、25–38 (–40) \times 5–7 μm 、無色、平行多室、隔壁は 5–7 (–8)、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く隔壁間の中央部で厚さ 1.0 μm 、隔壁の厚さはほぼ均一で 0.5–1.0 μm 。粉子器 (Fig. IV 4.2-15G) 内腔ははじめ単一であるが、後に不規則に分かれる。粉子 (Fig. IV 4.2-15H) は桿形で単室、無色。4–5 \times 約 1 μm 。

ヨード反応 (Fig. IV 4.2-14C) : 子囊下層は I+赤, GAW-I+赤, KI+濃青 ; 子囊層 I+赤, GAW-I+赤, KI+濃青 ; 子囊 I, KI+赤。子囊 : エピプラスト (epiplast) I+淡橙, KI+橙 ; 子囊外壁 (ectotunica) I–, KI– ; 頂環 (apical ring) I+淡橙赤, KI+青 ; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, KI– ; 子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+淡橙赤, KI+ 淡青。子囊孢子 : I+弱い黄色 ; KI+弱い黄色。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-3, IV 2.2.2-5, 6) : UV+黄色。TLC では特定の地衣成分を証明できなかった。HPLC で未同定成分 (C2, C3, C4, G1, C6, C5, C7) が検出された。未同定成分 (C3, C6, C5, C7) はカシゴケ (*C. proximata*) のみから検出された。

分布 (Fig. IV 4.2-16) : 日本・台湾・中国・韓国・フィリピン・インド・スリランカ・サモア, オセアニア (パプア ニューギニア・オーストラリア), アメリカ (アメリカ合衆国・キューバ・ドミニカ・ジャマイカ・パラグアイ) (Egea & Torrente 1993, Egea *et al.* 1996, Breuss & Brunnbauer 1997, Messuti & Ferraro 2002, Kantvilas 2006, Joshi *et al.* 2011, 坂田他 2009) ; 千葉県・静岡県・和歌山県・兵庫県 (淡路島)・徳島県・宮崎県・小笠原諸島・琉球列島 (Egea & Torrente 1993, 坂田他 2009, 坂田・原田 2011, Sakata & Harada 2013).

生態 (かっこの中の数字は標本数を示す) : 林内から林縁の日陰あるいは半日陰の場所で, 樹皮着生する. 樹種は主として常緑広葉樹 (57) [ヤブツバキ (4), スタジイ (9), ヤブニッケイ (2), カクレミノ (1), ヒメユズリノハ (8), モチノキ (14), ネズミモチ (7), タブノキ (2), ヤモモモ (1), アカガシ (1), シラカシ (3), ウバメガシ (4), その他コナラ属 (3), 樹種不明 (5)] に, 時に落葉広葉樹 (15) [イロハモミジ (1), イヌシデ (1), エノキ (1), カシワ (1), ケヤキ (3), モモタマナ (1), イイギリ (7)], まれに常緑針葉樹 [モミ (1)].

ノート: Egea & Torrente (1993) によると, 本種は以下の形質によって特徴付けられる. 即ち (1) 子嚢胞子の大きさは $25-38(-40) \times 5-7(-7.5) \mu\text{m}$, (2) 隔壁は $5-7(-8)$, (3) 子器は直径 $0.2-1.5(-1.8) \text{mm}$, (4) 子嚢は $60-75 \times 16-24 \mu\text{m}$, (5) 側糸状体先端部の “cap” は赤褐色. 日本産の標本では, (1) 子嚢胞子 (Fig. IV 4.2-13C-F) は $25-38(-40) \times 5-7 \mu\text{m}$, 隔壁 $5-7(-8)$ と, Egea & Torrente (1993) の記載と一致した. (2) 子器 (Fig. IV 4.2-3A) は同一標本内でも様々な大きさが確認され, ニセカシゴケと同様に, 種を分ける分類形質として用いることは困難であることが判った. また, Egea & Torrente (1993) は子器の直径を $0.2-1.5(-1.8) \text{mm}$ としているが, 日本産標本は成熟した子器直径は約 $0.5-1.5 \text{mm}$ であり, 0.4mm 以下では成熟していないことが判った. (4) 日本産の標本の子嚢 (Fig. IV 4.2-13B) は $(50-)55-75 \times 13-20 \mu\text{m}$ と, Egea & Torrente (1993) の記載に示された範囲を完全に含むが, より細く, 短い範囲まで変異が広がっていた. (5) 側糸状体先端部 (Fig. IV 4.2-13A) の “cap” は, 菌糸壁の外側を中心に褐色から赤紫がかかった褐色を呈していた. このように日本産標本は Egea & Torrente (1993) の記載とほぼ一致し, また他の種とは明らかに異なることから本種と同定した.

更に, 内部形態について Egea & Torrente (1993) と比較し, 若干の差異を見出した. まず, 子嚢層について Egea & Torrente (1993) は厚さ $70-110 \mu\text{m}$ としているが, 日本産標本は $(55-)60-75 \mu\text{m}$ と, より薄い傾向が見られた. 子嚢下層は Egea & Torrente (1993) は淡褐色としているが, 日本産標本では, 上部は透明であるが, 下部では淡赤紫褐色から褐色を示す (Fig. IV 4.2-3H). これらの差異については, 再検討する必要がある.

少数の標本において, 子器縁が大きく波うち子器盤の形状が大きく変形した子器が観察された (Fig. IV 4.2-3F). これは, 古い子器から子嚢層が再生した子器とみられるが, 子器盤の縁部に沿って粉霜が濃く残る本種の特徴を良く示していた.

ニセカシゴケおよびヒメカシゴケとの違いは, それぞれの種の項に記した.

4.3 *Dichosporidium* Pat. フェルトゴケ属

Dichosporidium Pat., Champignons: 70 (1903).

タイプ: *Dichosporidium glomeratum* Pat. (1903)

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.3-1A) : 地衣体は綿毛状. Thor (1990) の記載から判断すると、概ね以下のとおりである。基物表面を覆い、裂片化の傾向がある。通常は灰色で時に黄緑や緑を帯びる。明瞭な粉霜を欠き、ほとんどの種では粉芽塊・裂芽を欠く。プロタルスは通常は綿毛状、内側が白く、外側が黒っぽい。日本産フェルトゴケ (*D. boschianum*) もこれに一致する。Thor (1990)の記載から判断すると、属内種間では若干重なる部分もあるが、地衣体の色と裂芽・粉芽の有無は属内種間で差があり、分類形質として有効である。*D. brunthaleri* (Zahlbr.) Thor は青緑を帯びることで他種と区別できる。*D. brunthaleri* と *D. nigrocinctum* は裂芽、*D. solediatum* Thor は粉芽塊を生じる。

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.3-2) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) を検討したところ、概ね樹皮上生で、ほとんどは基物コルク層上に存在するが、基物コルク層内部に下菌糸が分布し、部分的に樹皮内生である。皮層とエピネクラルレイヤーを欠く。髓層と藻類層の区別はなく、同層である。共生藻はスミレモ科緑藻。(Fig. 4.3-2)。Thor (1990)の記載からすると、属内では均一で分類形質として有効でない。

1-2-1) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.3-2) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、繊維状の菌糸からなり、通常は無色、下菌糸に接する最下層は多少とも褐色になる。菌糸は不規則に配列し、絡み合い、概ね分枝・癒合しない。共生藻細胞は上部にのみ分布し、下部では概ね欠く。共生藻は上部にのみ分布し、下部では概ね欠く。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。Thor (1990)の記載からすると、属内では均一で分類形質として有効でない。

1-2-2) 下菌糸 (hypothallus) (Fig. IV 4.3-2) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、下菌糸は暗褐色から黒褐色、繊維状の菌糸からなる。菌糸は不規則に配列し、絡み合い、時に分枝し、上部では癒合し、下部では概ね癒合しない。

2) 子器及び関連する構造 (Figs. IV 4.3-1J & 3)

フェルトゴケ (*D. boschianum*) においてはストロマに被子器が複数埋没する。

2-1) ストロマ

2-1-1) ストロマの外部形態 (Fig. IV 4.3-1A-I) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) において、ストロマは地衣体より突出し、概ね円形、時に楕円形になり、直径 0.3 – 0.7 mm、基部はくびれ、粉霜を欠き、地衣体より淡色で、通常は 5 – 20 個以上の子器を含む。Thor (1990) によると、“ストロマ様の組織” (“stroma-like structure”) に “perithecioid” が複数埋没するとしている。Thor (1990)の “ストロマ様の組織” (“stroma-like structure”) は記載から判断するとフェルトゴケ (*D. boschianum*) のストロマに一致すると考えられる。Thor (1990)の記載から判断すると、ストロマ [Thor (1990)によると “ストロマ様の組織”] は属内で均一であり、種を区別する分類形質として有効でない。

2-1-2) ストロマの内部形態 (Figs. IV 4.3-1J & 3) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、皮層を欠き、繊維状の菌糸からなる。菌糸は上部では概ね垂直で、下部では多少とも不規則に配列し、絡み合い、時に分枝・癒合する。共生藻細胞は上部にのみ分布し、下部では概ね欠く。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。Thor (1990)の記載から判断すると、ストロマ [Thor (1990)によると“ストロマ様の組織”] は属内では均一で分類形質として有効でない。

2-2) 子器

2-2-1) 子器の外部形態 (Fig. IV 4.3-1A-I) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) において、子器は被子器で、概ねストロマに埋もれ、頂部のみ裸出する。Thor (1990)の記載から判断すると、子器は属内では均一で分類形質として有効でない。

2-2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.3-3 & 5-18) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、上から下に子囊層 (子囊上層は子囊層と区別できない)、子囊下層の順に配列し、これらの側方を果殻が取り囲み、さらにその外側をストロマが取り囲む。

2-2-2-1) 果殻 (proper exciple) (Figs. IV 4.3-3 & 5-18) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) の果殻は子囊層の側方と、子囊下層の側方から下方にあり、黒褐色で硬く、菌糸壁が厚く、互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなる。菌糸は内側では概ね垂直で、外側では多少噴水状に配列する。結晶を欠く。Thor (1990)の記載から判断すると、果殻は属内では均一で分類形質として有効でない。

2-2-2-2) 子囊下層 (Figs. IV 4.3-1L & 3) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) を検討した結果、子囊層の下方の暗化した組織にはコットンブルーで濃染する造囊糸が分布することが確認された。従って、この組織は Henssen & Thor (1998)のいうとおり子囊下層とみなすべきである。Thor (1990) が“ヒポテシウム”としている組織は子囊下層のことだと考えられる。

2-2-2-3) 子囊層 (Figs. IV 4.3-1K, L & 3) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、側糸状体と子囊からなり、子囊層内ゼラチンがあり、油滴を欠く。側糸状体は子囊層ではよく分枝・癒合し、肥大せず、無色であり、子囊層は概して無色である。Thor (1990)の記載から判断すると、属内では均一で分類形質として有効ではない。

2-2-2-4) 子囊 (Figs. IV 4.3-4 & 5A) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、棍棒状。子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I-, KI-。子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI-, KI-, 内層 (inner layer) はI+桃色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。Thor (1990) の記載からすると、子囊の大きさは属内種間で若干重なる部分もあるが、種間で差があり、分類形質として有効である。

2-2-2-5) 子囊胞子 (Fig. IV 4.3-5B-D) : Thor (1990)の記載からすると、子囊胞子は1子囊中に8個生じ、双棍棒状か鍵状、双棍棒状では時に直角に曲がり、鍵状ではまっすぐ。フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、鎌形 (falcate) かS字型 (sigmoid), まっすぐか、やや曲がり、先端は概ね尖る。色は無色、表面は平滑で、外膜 (perispore) は認められない。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子囊胞子は隔壁の所でくびれない。Thor (1990)の記載から判断すると、種によって形状、

大きさ、室数が異なり分類形質として有効である。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.3-1M-O) : Thor (1990) の記載からすると、基本的には子嚢層は I+淡青色ですぐに淡赤色にかわり、KI+淡青色の、アミロイドで属内均一であるが、フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、日本産標本を検討した結果、I+赤のヘミアミロイドであった。

3) 粉子器

3-1) 粉子器の外部形態: Thor (1990) の記載からすると、粉子器は地衣体上に散生する。地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、楕円形で、表面は暗褐色で、粉霜を欠く。フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、粉子器は見つからなかった。

3-2) 粉子器の内部部形態: Thor (1990) は粉子器内部形態については記載していない。

3-2-1) 粉子: Thor (1990) の記載からすると、桿形 (bacilliform) で単室、無色、属内では均一で分類形質として有効ではない。

化学成分

Thor (1990)によると、ほとんどの種は protocetraric acid と salazinic acid を含むが、一部の種においては更に norstictic acid を含む。ただし、ほとんどの種において、一部の化学成分を含まないといったケモタイプ (化学変異) が認められている。

分布

フェルトゴケ属全体では汎熱帯的な分布を示すが、種としては分布域が限られる。概ねマレーシアとその周辺地域に分布し、一部の種は新熱帯やアフリカに分布する。アフリカを除いた旧熱帯に *D. boschianum* (Mont.) G. Thor, *D. constrictum* G. Thor, *D. microsporium* G. Thor, *D. solediatum* G. Thor が分布する。アフリカには *D. brunthaleri* (Zahlbr.) G. Thor と *D. latisporum* Thor & Henssen が分布する。新熱帯には *D. nigrocinctum* (Ehrenb.: Fr.) G. Thor が分布する。国内においてはフェルトゴケ (*D. boschianum*) とマダラフェルトゴケ (*D. solediatum*) の2種の報告があり、奄美大島・沖縄本島・西表島から記録がある (原田他 2009, Thor 2002, 2007)。

生態

Thor (1990)によると、本属はほとんどの種は暗く湿った熱帯雨林の樹木の基部か地上から高さ約 1 m までに着生するが、*D. boschianum* と *D. nigrocinctum* は時に岩上に生育する。フェルトゴケ (*D. boschianum*) においては、自然保護区に指定された森林の直径が比較的太い樹木で確認された (原田他 2009)。

ノート

Thor (1990) と Henssen & Thor (1998) の記載からすると、本属の特徴は以下のとおりである。(1) 地衣体は綿毛状、表面が平滑で時に鱗片状、粉霜を欠く。(2) プロタルスは綿毛状、内側が白く、外側が褐色。(3) ストロマに子器が複数埋没する。(4) 果殻は薄い。(5)

果殻と子嚢下層は暗褐色。(6) 側糸状体はよく分枝し、子嚢上層付近ではゼラチン状で、わずかに肥大する。(7) 子嚢胞子は双棍棒状か鍵状。(8) 粉子は桿形 (bacilliform)。

本属は世界から7種が知られている (Thor 1990, Henssen & Thor 1994)。「日本産地衣類および関連菌類のチェックリスト」(原田他 2004)によると、日本からは *Dichosporidium boschianum* (Mont.) G. Thor と *D. solediatum* G. Thor の2種の報告がある。本研究の結果、*D. boschianum* を確認した。

Thor (1990) の記載からすると、本属内の分類においては、種を区別するのに以下の形質を挙げられる。地衣体の色、裂芽・粉芽塊の有無、子嚢胞子の形状、大きさ、室数。

日本産フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) の検索表

- 1a. 粉芽を生じる。亜熱帯の樹皮上に生育する
.....マダラフェルトゴケ *Dichosporidium solediatum*
- 1b. 粉芽を欠く。亜熱帯の樹皮上に生育する
.....フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum*

日本産フェルトゴケ属の種

Dichosporidium boschianum (Mont.) Thor フェルトゴケ

(Figs. IV 2.2.1-4 & IV 4.3-1 - 6)

Dichosporidium boschianum (Mont.) Thor, Opera Botanica (103): 64 (1990). ≡ *Chiodecton boschianum* Mont., Sylloge generum specierumque cryptogamarum: 356 (1856).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.3-1A) は痂状。基物に薄く広がり、表面は綿毛状か鱗片状、中央付近では連続し、地衣体縁部では円盤状か、顆粒状になり、時にプラコディオイド、通常は灰褐色、緑色を帯び、粉芽・裂芽・粉霜を欠く。下菌糸は綿毛状、褐色を帯びた灰色。プロタルス (Fig. IV 4.3-1A) は綿毛状、概ね白色、0.1-1.5 mm。ストロマ (Fig. IV 4.3-1A-I) は通常は散生し、地衣体より突出し、概ね円形、時に楕円形になり、地衣体より淡色、直径 0.3-0.7 mm、粉霜を欠き、通常は5-20個以上の子器を含む。被子器 (Fig. IV 4.3-1A-I) は概ねストロマに埋もれ、被子器頂部は 0.03-0.05 mm、黒く裸出する。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.3-2) は厚さ 50-70 μm。エピネクラルレイヤーと皮層を欠く。髓層 (Fig. IV 4.3-2) は繊維状の菌糸からなり、通常は無色、下菌糸に接する最下層は多少とも褐色になり、厚さ 50-70 μm。菌糸は不規則に配列し、ゆるく絡み合い、概ね分枝・癒合せず、直径約 2 μm、細胞壁は厚さ約 1 μm、表面は平滑。共生藻細胞は髓層上部にのみ分布し、下部では概ね欠く。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。共生藻細胞は直径 15-20 μm。下菌糸 (Fig. IV 4.3-2) は暗褐色から黒褐色、繊維状の菌糸からなり、厚さ 20-100 μm。菌糸は不規則に配列し、ゆるく絡み合い、時に分枝し、概ねまっすぐ、直径

約 2 μm , 細胞壁は厚さ約 1 μm , 表面は平滑. ストロマ (Fig. IV 4.3-3) は繊維状の菌糸からなり, 無色, 下菌糸と接する付近は多少とも褐色, 厚さ 50–100 μm . 菌糸は上部では概ね垂直で, 下部では多少とも不規則に配列し, 絡み合い, 時に分枝・癒合し, 直径 2–3 μm , 細胞壁は厚さ約 1 μm で, 表面は平滑. 共生藻細胞は上部にのみ分布し, 下部では概ね欠く. シュウ酸カルシウムの結晶を欠く. 共生藻細胞 (Fig. IV 4.3-3) は 15–20 \times 5–8 μm . 果殻 (Figs. IV 4.3-3 & 5-18) は子嚢層の側方と子嚢下層の側方から下方にあり, 子嚢下層との境界は不明瞭, 菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 暗褐色, 厚さ 5–30 μm . 菌糸は内側では概ね垂直で, 外側では多少噴水状に配列し, 菌糸は直径約 2 μm , 細胞壁は厚さ 0.5–1 μm , 暗褐色. 子嚢下層 (Figs. IV 4.3-1K, L & 3) は上部では淡褐色, 下部は暗褐色で, 厚さ 25–50 μm , K+緑褐色. 子嚢層 (Figs. IV 4.3-1K, L & 3) は無色, 高さ 100–150 μm . 側糸状体 (Fig. IV 4.3-5E) は子嚢層ではよく分枝・癒合し, 肥大せず, 無色, 内腔は直径約 1 μm , 細胞壁の厚さは 1–2 μm . 子嚢 (Figs. IV 4.3-4 & 5A) は 60–80 \times 13–15 μm . 子嚢外壁 (ectotunica) は薄く, I-, KI-. 子嚢内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ, 外層 (outer layer) は I-, KI-, 内層 (inner layer) は I+桃色, KI+淡青色, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) はやや不明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) は最初細長い円筒形で, 次第に浅くなり円錐形になる. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. 子嚢胞子 (Fig. IV 4.3-5B–D) は 1 子嚢中に 8 個生じ, 鎌形 (falcate) か S 字型 (sigmoid), 45–55 \times 3–4 μm , 無色, 平行多室, 隔壁は 5–6, 細胞は円筒形, 細胞壁の厚さは隔壁付近では厚く, それ以外で約 0.5 μm . 明瞭な外膜を欠く (Fig. IV 4.3-5B–D). 粉子は未見.

ヨード反応 (Fig. IV 4.3-1M–O) : 髓層 I-, GAW-I-, KI- ; 果殻 I-, GAW-I-, KI- ; 子嚢下層 I+橙赤色, GAW-I+淡橙赤色, KI+淡青色 ; 子嚢層 I+淡橙赤色, GAW-I+淡橙赤色, KI+淡青色. 子嚢 : エピプラスト (epiplast) I+橙色, KI+橙色 ; 子嚢外壁 (ectotunica) I-, KI- ; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, KI+濃青色 ; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, KI- ; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, KI+ 淡青色. 子嚢胞子 : I+わずかに黄色 ; KI+わずかに黄色.

化学成分 (Fig. IV 2.2.1-4) : Thor (1990) によると, 本種の 32 標本中 20 標本から protocetraric acid, 12 標本から salazinic acid が TLC で検出された. Thor (2002) によると, protocetraric acid と salazinic acid を両方含む標本, これらとさらに norsticti acid を含む標本が確認されている. これらの研究において, 日本産標本がいずれのケモタイプであるかについては明記されていない. 日本産本種標本からは 2 点 (Harada et al. 22904 と Harada et al. 22934) から protocetraric acid が, 1 点 (Harada et al. 22929) から salazinic acid が TLC で検出された.

分布 (Fig. IV 4.3-6) : アジア (日本, 台湾, インドネシア, シンガポール, マレーシア, フィリピン, インド, スリランカ), オセアニア (フィジー, サモア, オーストラリア, ニューカレドニア) (Thor 1990) ; 奄美大島, 琉球列島 (沖縄本島, 西表島), 小笠原諸島 (父島) (原田他 2009, Thor 1990, 2002, 2007, 本研究)

生態 : 自然保護区に指定された森林の直径が比較的太い樹木で確認された (原田他 2009).

ノート : Thor (1990, 2002) の記載から判断すると, 本種の特徴は以下のとおりである.

(1) 地衣体は灰色で黄緑色を帯び、粉芽塊と裂芽を欠く。(2) ストロマは直径 0.3–0.7 mm.
(3) 髓層はシュウ酸カルシウムの結晶を欠く。(4) 子嚢胞子は“倒卵形”か鍵状, (55–) 58–67(–73) × 3–4 μm, 隔壁は 5–8。(5) protocetraric acid か salazinic acid, norstictic acid を含む。

Thor (1990)は本属の子嚢胞子の形状を倒卵形としているが、記載から判断すると、長さ比べ幅が狭いため線形から針形とすべきである。日本産フェルトゴケを検討した結果、子嚢胞子はわずかに曲がっており、鎌形 (falcate) か S 字型 (sigmoid) であった。子嚢内の子嚢胞子を観察すると、子嚢胞子は子嚢先端方向寄りが最も太いことが判った。Thor (1990)の“倒卵形”はこのことを強調したものと考えられる。子嚢胞子 (Fig. IV 4.3-5B–D) は沖縄本島産標本では 45–55 × 3–4 μm とやや短く、隔壁は 5–6 と少ない傾向があるが、その他の特徴が概ね Thor (1990)の記載に一致する。

本種から 4 つのケモタイプ (chemotypes) の報告がある (Thor 1990, 2002, Henssen & Thor 1998)。すなわち、protocetraric acid を含むケモタイプ、salazinic acid を含むもの、その両方を含むもの、それらに加え norstictic acid を含むものがある (Thor 1990, 2002, Henssen & Thor 1998)。沖縄本島産標本を検討した結果、2 点 (Harada et al. 22904 と Harada et al. 22934) から protocetraric acid, 1 点 (Harada et al. 22929) からは salazinic acid を TLC で検出し、2 つのケモタイプを認めた。2 つのケモタイプは外部形態と内部形態に差が認められず、Thor (1990, 2002)と Henssen & Thor (1998)のいうとおり、同一種内の化学変異とみなすべきである。

4.4 *Enterographa* Fée クチナワゴケ属.

Enterographa Fée, Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales, pp. XXXII & 57, pl. 1, fig. 6 (1824).

タイプ： *Enterographa crassa* (DC.) Fée, Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales 90, plate 1, fig. 6 (1824) . ≡ [*Opegrapha crassa* DC., Flore Française, 3 ed., 2: 312 (1805)]. ≡ *Stigmatidium crassum* (DC.) Duby, Bot. Gall. 2: 643 (1830). ≡ *Chiodecton crassum* (DC.) Zahlbr., in Egler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1(1*): 104 (1905).

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Figs. IV 4.4-1, 3A–H & 4A–H) : 地衣体は痂状. 日本産3種を含む本属内の多くの種の間では地衣体の形態差は小さく, 概ね以下のとおりである (Sparrus 2004の記載による). 基物表面を覆い, 厚さは概して薄く, 平坦で連続し, 時に区画化する. 表面は平滑からイボ状. 色は黄色, 白色, 灰緑色, 緑褐色, 灰色, 黄灰色, 黄緑色, 緑白色, クリーム色, 淡灰色など. ほとんどの種では粉芽塊・裂芽・粉霜を欠く. 日本産3種もこれに概ね一致する.

Sparrus (2004) の記載から判断すると, 属内種間では概ね均一であるが, 例外的に一部の種は地衣体の表面, 粉芽と粉霜の有無は属内種間で差があり, 分類形質として有効である. 地衣体表面は例外的に *E. zephyr* Sparrus では顆粒状になる. 粉芽塊は例外的に *E. soledata* Coppins & P. James. に生じる. 日本産イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) を検討した結果, 時に粉芽塊を生じることが認められた. 粉霜は例外的に *E. divergens* (Müll.Arg.) Redinger と *E. kalbii* Sparrus に生じる. 日本産マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) を検討した結果, 粉霜を欠くことが認められた. 日本産3種を検討した結果, 地衣体の色と亀裂は属内種間では重なる部分もあるが, 分類形質として有効である. クチナワゴケ (*E. anguinella*) は通常は淡黄褐色か淡灰色で緑褐色か桃色を帯びる. マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は通常は淡灰褐色だが, 時に緑褐色を帯びた淡灰色で, まれに淡褐色. イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は褐色を帯びた淡灰色か淡黄褐色. クチナワゴケ (*E. anguinella*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) の地衣体は亀裂が一部あるいは全体に広がるが, 区画化しない. イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は明瞭な亀裂が生じ, 半ば区画する.

プロタルスは樹皮着生・岩上着生種では通常は薄く, 黒色か灰色, 暗褐色, 時に欠く (Sparrus 2004の記載による). 生葉上種は通常は欠く. 日本産もこれに概ね一致する. Sparrus (2004)の記載から判断すると, 属内では均一で分類形質として有効でない. 日本産3種 (Figs. IV 4.4-1A, D, H, K & 3B) を検討した結果, プロタルスは属内種間では重なる部分もあるが, 分類形質として有効である. クチナワゴケ (*E. anguinella*) は通常は不明瞭. マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は通常は黒褐色, 地衣体より突出する. イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は通常は不明瞭, まれに褐灰色.

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.4-5–7) : 日本産3種を検討したところ, 地衣体のほと

んどの部分は基物コルク層上や岩上に存在するため、基本的には樹皮上生か岩石上生である。しかし、部分的に樹皮内生あるいは岩内生であり、基物コルク層や岩内部に一部の菌糸と藻類が分布することから、部分的な樹皮内生あるいは岩内生といえる。時に顕著な皮層は分化せず、髓層と藻類層の区別はなく、同層である。共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻。

1-2-1) 皮層 (cortex)・エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Figs. IV 4.4-5-7) : 日本産3種を含む本属内の多くの種の間では皮層の形態差は小さく、概ね以下のとおりである。皮層は繊維状の菌糸からなる。菌糸は垂直に配列し、わずかに分枝癒合する。時に皮層を欠く。エピネクラルレイヤーは時に皮層の上部にある。日本産3種を検討した結果、エピネクラルレイヤーは属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効である。クチナワゴケ (*E. anguinella*) は皮層の上部にエピネクラルレイヤーを生じ、マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は通常欠き、ごくまれ皮層の上部に生じる。

Sparrus (2004)によると、本属は皮層を欠くが、厚さ5-20 μm の“algae-free top-layer”があるとしている。日本産本属においてはSparrus (2004)の“algae-free top-layer”はGAWとLPCB標品を検討した結果、皮層に当たることが確認できた (Figs. IV 4.4-5-7)。

1-2-2) 髓層 (medulla) (Figs. IV 4.4-5-7) : 日本産3種においては、繊維状の菌糸からなる。菌糸は概ね垂直に配列し、わずかに分枝・癒合する。共生藻細胞は均一に分布するが、時に下部では概ね欠く。日本産3種を検討した結果、髓層の厚さと共生藻細胞の分布密度、シュウ酸カルシウムの有無は属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効である。髓層はクチナワゴケ (*E. anguinella*) においては厚さ30-75 μm , マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) においては厚さ50-150 μm , イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は厚さ100-400 μm と厚い。共生藻細胞は*E. anguinella*) においてはとても密に分布し、マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) においては密か粗密に分布し、イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) においては密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は通常はを含むが、クチナワゴケ (*E. anguinella*) は通常は欠き、ごくまれにこれを含む。

Sparrus (2004)によると、「本属の髓層はクリーム色で、しばしば、シュウ酸カルシウム (weddellite, $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)の結晶を含む」としている。日本産本属の地衣体断面を実体顕微鏡で観察した結果、ごく淡い白色であり、Sparrus (2004)の髓層の色は、地衣体断面を実体顕微鏡で観察した色であると考えられる。

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) : 日本産3種においては、下菌糸を欠く。

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Figs. IV 4.4-1, 3C-H & 4C-H) : 本属の子器はおおよそ次のような外部形態を示す[Aptroot *et al.* (2007, 2013), CáCeres (2007), Ertz (2009 a, b), Jagadeesh *et al.* (2008), Seaward & Aptroot (2009), Sparrus (2004), Sparrus *et al.* (2006)の記載による]。子器はリレラの裸子器で、通常はストロマを欠く。子器は通常は散生するかわずかに集合し、地衣体に概ね埋まり、炭化せず、通常は円形から長く伸びて線状になり、更に樹状になる。

子器縁は欠くか、わずかに発達し、子器縁が地衣体より淡色で、粉霜を欠く。子器盤は概ね平坦で、桃色あるいは褐色、赤褐色、黒色で、通常は粉霜を欠く。日本産もこれに概ね一致する。

Aptroot *et al.* (2007, 2013), CáCeres (2007), Ertz (2009 a, b), Jagadeesh *et al.* (2008), Seaward & Aptroot (2009), Sparrius (2004), Sparrius *et al.* (2006)の記載から判断すると、ストロマ、子器の形状、子器盤の色、子器盤上の粉霜の有無は属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効である。

ストロマは通常は欠くが、例外的に、以下の11種はストロマに子器が埋もれる。

E. aldabrensis Sparrius, *E. chiodectonoides* Cáceres & Lüicking, *E. compunctula* (Nyl.) Redinger, *E. diderichiana* Ertz, *E. inthanonensis* Sparrius, *E. kalbii* Sparrius, *E. micrographa* (Nyl.) Redinger, *E. pertusarioides* Groenhart ex Sparrius, *E. quassiaecola* Fée, *E. subquassiaecola* Cáceres & Lüicking, *E. subserialis* (Nyl.) Redinger.

子器は通常円形から線状だが、例外的に以下の5種では、線状から樹状に列生する。

E. compunctula, *E. elixii* Sparrius, *E. inthanonensis*, *E. sipmanii* Sparrius, *E. subserialis*.

子器盤は通常は粉霜を欠くが、例外的に*E. pertusarioides*, *E. subserialis*は粉霜を生じる。

日本産3種を検討した結果、Sparrius (2004)のいうとおり、子器の形状、子器盤の色は属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効である。子器の形状は特に先端の形状が分類形質として有効である。子器盤の色はクチナワゴケ (*E. anguinella*) は通常は赤褐色、マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は通常は暗褐色、イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は通常は淡桃褐色か、淡灰褐色から灰褐色。子器の形状はクチナワゴケ (*E. anguinella*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は通常は先端がとがり、マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) においては、通常は子器先端が丸みを帯びるが、子器の幅が細いか窪む時、まれにとがる。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.4-8 – 10, 5-4a & 13 – 15) : 上から下へと順に子囊上層, 子囊層, 子囊下層, ヒポテシウムと順に配列し, それらの側方を“果殻”か地衣体を取り囲む。

2-2-1) 果托 (Figs. IV 4.4-8 – 10, 5-4a & 13 – 15) : 日本産3種においては, 通常は地衣体と明瞭に区別できない。

2-2-2) 果殻 (*Opegrapha*-type と *Enterographa divergens*-type) [proper excipulum (*Opegrapha*-type) & (*Enterographa divergens*-type)] (Figs. IV 4.4-8 – 10, 5-4a & 13 – 15) : 日本産3種を検討した結果, 子器横断切片のGAW標品, LPCB標品では明瞭な果殻は認められなかった。クチナワゴケ (*E. anguinella*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) の子器切片のKI反応で, 濃い青か青紫になり, 周辺組織から区別できる菌糸組織が子囊層側方と子囊下層の下方に認められた (Figs. IV 4.4-8-10, 5-4a & 13-15)。この菌糸組織は周辺の地衣体に多少とも突出し, 厚さが不均一で, 無色で, 繊維状の菌糸からなり, 菌糸は垂直に配列し, まれに共生藻細胞を含む。KI反応を除けば周辺の地衣体から区別することは困難である。クチナワゴケ (*E. anguinella*) においては, I反応とKI反応で淡青色になり区別できる。発生初期の子器の縁部を観察した結果, パラテシウムから二次的に分化するアンフィテシウムとは異なり, carpocenterの側部に生じるcircumcentral plexusが直接生長した組織であるこ

とを認めた (Fig. IV 5-13). そのため, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) の果殻 (*Opegrapha*-type) に一致する. 一方, マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) においては, “果殻” は未熟な子器の下方にある菌糸組織に由来し, 残存した子器原基ではないことから, 果殻 (*Opegrapha*-type) から区別して, 果殻 (*Enterographa divergens*-type) と呼ぶ.

Sparrius (2004) では“果殻”について詳細な記述はないが, 記載から判断すると, 側糸状体が密に分布する子嚢層の最も外側のこと指すと考えられる.

2-2-2) ヒポテシウム・ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドル (Figs. IV 4.4-8 – 10, 5-4a & 13 – 15) : 日本産3種においては, ヒポテシウムは無色, 概ね倒円錐形, 繊維状の菌糸からなり. 菌糸は垂直に配列する.

日本産3種において, 明瞭なヒポテシアルベースとアンカレッジバンドルは認められなかった.

Aptroot *et al.* (2007, 2013), CáCeres (2007), Ertz (2009 a, b), Jagadeesh *et al.* (2008), Seaward & Aptroot (2009), Sparrius (2004), Sparrius *et al.* (2006)の記載から判断すると, 若干重なる部分もあるが, 属内種間に差があり, ヒポテシウムの色が分類形質として有効である. ほとんどの種でヒポテシウムは無色だが, *E. pertusarioides*は無色から淡褐色, *E. micrographa*は無色から橙褐色, *E. albopunctata*と*E. hutchinsiae*, *E. kalbii*は無色から淡い小麦色, *E. elixii*と*E. quassiaecola*は淡橙色, *E. elaborata*は淡い小麦色, *E. subserialis*は無色から小麦色, *E. inthanonensis*は小麦色から橙褐色, *E. compunctula*は橙褐色. 日本産3種においては, ヒポテシウムの有無は属内種間に差があり, 分類形質として有効である. クチナワゴケ (*E. anguinella*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) にはまれにヒポテシウムがあり, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) には通常ヒポテシウムがある (Fig. IV 4.4-10).

2-2-3) 子嚢下層 (Figs. IV 4.4-8 – 10, 5-4a & 13 – 15) : 日本産3種においては, 子嚢下層は薄い層で, コットンブルーで濃染する造嚢糸が密に分布する. 色の判定にはGAW標品を用いる. Sparrius (2004)では子嚢下層は記載されていない.

2-2-4) 子嚢層・子嚢上層 (Figs. IV 4.4-2, 3J & 4M) : 日本産3種においては, 子嚢層は側糸状体と子嚢, 子嚢層内ゼラチンがあり, 油滴を欠く. 側糸状体は子嚢層ではよく分枝・癒合し, 網目状, 無色で, 子嚢層は概して無色である. 子嚢上層は側糸状体と子嚢層内ゼラチンからなる. 子嚢上層付近では側糸状体は概ね肥大せず, よく分枝・癒合する.

Sparrius (2004)の記載から判断すると, 子嚢上層の色, 顆粒や結晶の有無は若干重なる部分もあるが, 属内種間で異なり概ね分類形質として有効である. 日本産3種においても, 子嚢上層の色と顆粒の有無は属内種間で異なり分類形質として有効である. クチナワゴケ (*E. anguinella*) において子嚢層内ゼラチンは淡赤褐色で, 顆粒を欠き, 子嚢上層は概して淡赤褐色, マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) においては淡褐色の子嚢層内ゼラチンと暗褐色から黒褐色の顆粒を含み, 子嚢上層は概して淡褐色から黒褐色. *E. leucolyta* (イソクチナワゴケ) においては子嚢層内ゼラチンは無色で, 顆粒を欠き, 子嚢上層は無色 (Figs. IV 4.4-2, 3J & 4M).

2-2-5) 子嚢 (Figs. IV 4.4-12 – 14, 15A, B & 17A) : 日本産3種においては棍棒状. 子嚢外壁 (ectotunica) は薄く, I-, KI-. 子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ, 外層 (outer layer) はI-, KI-, 内層 (inner layer) はI+桃から桃橙, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつ

れて若干薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。Sparrus (2004)の記載から判断すると、子嚢の大きさは属内種間で若干重なる部分もあるが、種間に差があり、分類形質として有効である。日本産3種においても、属内種間で若干重なる部分もあるが、子嚢の幅は種間に差があり、分類形質として有効である (Figs. IV 4.4-15A, B & 17A)。

2-2-6) 子嚢胞子 (Figs. IV 4.4-16 & 17C-H) : 日本産本属3種において、子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ、紡錘形, ellipsoid-fusiformからacicular-fusiform, まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯びる。色は無色、表面は平滑。外膜 (perispore) は種によってある。平行多室で、細胞は円筒形、先端で長く、中央では短く、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれない。外膜 (perispore) は時にある。Sparrus (2004)の記載から判断すると、属内種間で若干重なる部分もあるが、種間に子嚢胞子は差があり、分類形質として有効である。日本産3種においても、属内種間で若干重なる部分もあるが、種間に差があり、分類形質として有効である。日本産3種において、クチナワゴケ (*E. anguinea*) は披針紡錘形 (acicular-fusiform) か披針形 (acicular), マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は披針紡錘形 (acicular-fusiform), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、時に披針形 (acicular) になる。大きさは概ね同じで、 $20-35 \times 3-5 \mu\text{m}$ の範囲にはいり、隔壁の数はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) では概ね同じで4-5(-6), 一方、クチナワゴケ (*E. anguinea*) では隔壁が多く7で2種と区別できる (Figs. IV 4.4-16 & 17C-H)。外膜 (perispore) がクチナワゴケ (*E. anguinea*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) で認められる (Figs. IV 4.4-16 & 17C-H)。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Figs. IV 4.4-18-20) : Sparrus (2004)の記載から判断すると、属内種間で若干重なる部分もあるが、種間に差があり、分類形質として有効である。日本産3種においても、属内種間で若干重なる部分もあるが、種間に差があり、分類形質として有効である。日本産3種はクチナワゴケ (*E. anguinea*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) において、子嚢層はI+赤, KI+青の、ヘミアミロイドである。子嚢下層も類似の反応を示す。マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) では、子嚢層はI+青, KI+青のアミロイド、子嚢がI+赤になり、子嚢層に不規則に赤い縦筋が混じる。GAW-Iテストも、I反応と同様の結果が得られる。

3) 粉子器

3-1)粉子器の外部形態 (Fig. IV 4.4-21A) : イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) においては、粉子器は地衣体上に散生する。半球形で、地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、表面は地衣体より若干淡い色で、粉霜を欠く。

3-2)粉子器の内部部形態 (Fig. IV 4.4-21B) : 孔口は頂生し、内腔ははじめ単一である。

3-2-1) 粉子 (Fig. IV 4.4-21C-E) : イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) においては、粉子は

糸状で単室，無色。Aptroot *et al.* (2007, 2013), CáCeres (2007), Ertz (2009 a, b), Jagadeesh *et al.* (2008), Seaward & Aptroot (2009), Sparrius (2004), Sparrius *et al.* (2006) の記載から判断すると，属内種間で若干重なる部分もあるが，種間に差があり，分類形質として有効である。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-5 – 8, 2.2.1-5 – 9, 2.2.2-7 – 16)

Sparrius (2004) によると，本属はconfluentic acid, erythrin, gyrophoric acid, norstictic acid, protocetraric acid, psoromic acid, 2'-O-demethylpsoromic acidを含む。Sparrius (2004)の記載から判断すると，化学成分は属内種間で若干重なる部分もあるが，種間に差があり，分類形質として有効である。

日本産本属3種において，TLCとHPLCによってクチナワゴケ (*E. anguinella*) からはpsoromic acidと2'-O-psoromic acid, atranorin, マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) からはconfluentic acid, TLCで未同定成分 (4), HPLCで未同定成分 (E4, E5, E6), イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) からはgyrophoric acidとlecanoric acid, TLCで未同定成分 (5, 6), HPLCで未同定成分 (E7, E8, E9, E10, E11) が検出された。3種の含有成分が種間で差があり，化学成分は分類形質として有効である。

分布

樹皮着生・岩上生クチナワゴケ属全体では，汎熱帯的な分布を示す。種としては広く分布するものと，分布域が限られるものがある。汎熱帯的に分布する種は6種で，クチナワゴケ (*E. anguinella*) と*E. compunctula*, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), *E. subserialis*, *E. pallidella*, *E. quassiaecola*. 旧熱帯にのみ分布するのは12種で，多くの種は分布域が狭いが，マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) はアジアとアフリカから報告がある。新熱帯にのみ分布するのは8種で，ごく限られた地域の限られた地点から記録があるだけである。大西洋岸には5種が分布する。このうち，*E. hutchinsiae*は大西洋両岸，*E. crassa*, *E. elaborata*, *E. pitardii*, *E. soredata*はヨーロッパ側 (アフリカ北部を含む) のみに分布する。

日本には樹皮着生・岩上生クチナワゴケ属は，樹皮着生種がクチナワゴケ (*E. anguinella*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) の2種，岩上生種はイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) の1種が分布する。それぞれの世界的な分布はクチナワゴケ (*E. anguinella*) は汎熱帯的に分布し，東アジア (日本，中国)，マレーシア (フィリピン，インドネシア，シンガポール，タヒチ，パプア・ニューギニア)，南インド (インド)，オセアニア (オーストラリア)，アフリカ (トーゴ，ソマリア，スリマン，ガボン)，アメリカ (アメリカ合衆国，メキシコ，ウルグアイ，ガテマラ，プエル・トリコ，エクアドル，ブラジル) から確認されている。マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は旧熱帯に分布し，東アジア (日本・台湾)，マレーシア (シンガポール，パプア・ニューギニア)，南インド (インド)，オセアニア (オーストラリア)，アフリカ (タンザニア) から確認されている。イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は汎熱帯に分布し，東アジア (日本・中国)，アメリカ (アメリカ合衆国 (セントポールアイランド)，エクアドル，ブラジル)，アフリカ (南アメリカ) に分布する。

1990年から2013年の調査と既存の報告によって，クチナワゴケ (*E. anguinella*) は岩手県

以西の温帯，小笠原諸島・琉球列島から確認された。マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) とイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は宮城県以西の温帯で確認されている。

日本における分布については本研究 (坂田・原田2014を含む) によるが，海外の情報は次の文献による (Aptroot *et al.* 2007, 2013, CáCeres 2007, Ertz 2009 a, b, Jagadeesh *et al.* 2008, Seaward & Aptroot 2009, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2006)。

生態

Sparrius (2004)などによると，主に熱帯や海岸の樹皮，岩上，生葉上，地衣上に生育する。日本産樹皮着生2種は林内から林縁の日陰あるいは半日陰を好む。クチナワゴケ (*E. anguinella*) はマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) より明るい場所に生育する傾向があり，クチナワゴケ (*E. anguinella*) は主に落葉広葉樹の樹皮上に生育する。一方，マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は常緑広葉樹にもよく生育する。岩上生のイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) は海岸の岩壁，岩礁上に生育する。

ノート

Sparrius (2004) の記載から判断すると，本属の特徴は以下のとおりである。(1) 地衣体は痂状，(2) シュウ酸カルシウムの結晶を含む。(3) 子器は点状か，しばしば長く伸び，リレラ。(4) “果殻”は不明瞭で目立たず，無色か褐色の顆粒を含む。(5) 子囊上層は小さな結晶を含み，(6) 側糸状体は子囊上層付近でわずかに肥大する。(7) ヒポテシウムは無色から淡褐色。(8) 子囊は“*Opegrapha*-type”。(9) 子嚢胞子は隔壁が3以上で，概ね紡錘形。(10) 粉子は棹形 (bacilliform) から糸状 (filiform)。

本属は世界中で53種が知られている (Aptroot *et al.* (2007, 2013), CáCeres (2007), Ertz (2009 a, b), Jagadeesh *et al.* (2008), Seaward & Aptroot (2009), Sparrius (2004), Sparrius *et al.* (2006))。このうち，24は樹皮着生で，2種は岩上生，5種は樹皮にも岩上にも生育し，土の上に1種，17種は生葉上，4種は他の地衣の上に生育する地衣生菌である。

「日本産地衣類および関連菌類のチェックリスト」(原田他2004)において，日本からは，樹皮着生種は*E. anguinella* (Nyl.) Redinger, *E. crassa* (DC.) Fée, *E. pallidella* (Nyl.) Redinger, *E. syncarpum* (Zahlbr.) Asah. の4種が認められた。日本からは2種が記載された。すなわち，静岡県産の標本に基づき，Nylander (1863)が*Stigmatidium anguinellum* Nyl.として記載し，後にRedinger (1938)によって本属に移された*E. anguinella* (Nyl.) Redingerと，宮城県産の標本に基づき，Zahlbruckner (1916)が*Haematomma syncarpum* Zahlbr.として記載し，後に朝比奈 (1964)によって本属に移された*Enterographa syncarpa* (Zahlbr.) Asahである。*E. syncarpum*はSparrius (2004)によって，*E. divergens*の異名にされた。樹皮着生種として2種の報告が追加された。*E. crassa* (DC.) Féeと*E. pallidella* (Nyl.) Redingerである。*E. crassa* (DC.) FéeはNylander (1890)によって*Stigmatidium crassum* Dub.として報告された。Vainio (1909)は日本産の標本に基づき，*Chiodecton pallidellum* var. *olivacea-alba* Vain.を記載し，後にSparrius (2004)によって*E. pallidella* (Nyl.) Redingerの異名とされた。*E. crassa* (DC.) Féeと*E. pallidella* (Nyl.) Redingerの報告については，証拠標本の再検討は今回行わなかったものの，誤同定に基づくものがあり，日本には分布しないと考えた。「日本産地衣類および関連菌類のチェックリスト」

によると、日本からは、岩上生種は*E. praepallens* (Nyl.) Redinger, *E. zonata* (KÖrb.) Källsten の2種の報告があった。*E. praepallens*は福岡県産の標本に基づきNylander (1890)が*Stigmatidium praepallens* Nyl.として新種記載したもので、後にRedinger (1938)によって本属に移された。*E. praepallens*はSparrus (2004)によって*E. leucolyta*の異名にされた。*E. zonata*はKashiwadani (1995)によって報告された。Sparrus (2004)によると、*E. zonata*は果殻が暗化することから本属からキゴウゴケ属に移されている。その後、Ertz *et al.* (2009)が本属を含むホシゴケ目の遺伝子系統解析をおこなった結果、本種を再び本属に戻すことを提案しているが、Sparrus (2004)に従い、本研究では本種を*Opegrapha zonata*として扱う。

本研究の結果、樹皮着生種として*E. anguinella* (Nyl.) Redingerと*E. divergens*の2種を、岩上生種として*E. leucolyta*を確認した。

Sparrus (2004)の記載から判断すると、本属内の種を区別するのに以下のような形質が挙げられる。(1) 着生基物。(2) 地衣体はの色。(3) 地衣体上の粉芽塊の有無。(4) 地衣体上の粉霜の有無。(5) ストロマの有無。(6) 子器の形状。(7) 子器盤の色。(8) 子器盤上の粉霜の有無。(9) ヒポテシウムの色。(10) 子嚢上層の色、顆粒や結晶の有無。(11) 子嚢の大きさ。(12) 子嚢胞子の大きさと隔壁の数。(13) 粉子の大きさ。(14) 子嚢層のヨード反応。(15) 化学成分。日本産3種を検討した結果、属内の種を区別するのに以下のような形質が挙げられる。Sparrus (2004)の記載のとおり、地衣体上の粉芽塊の有無、子器の形状、子嚢上層の色、子嚢の大きさ、子嚢胞子の隔壁の数、子嚢層のヨード反応、化学成分は分類形質として有効であった。それ以外に地衣体の亀裂、プロタルス、子器盤の先端の形状、エピネクラスレイヤーの有無、髓層の厚さと共生藻細胞とシュウ酸カルシウムの分布密度、“果殻”の有無、ヒポテシウムの有無、外膜の有無。

日本産樹皮着生及び岩上生クチナワゴケ属の検索表

- 1a. 子嚢胞子は外膜を生じる。子嚢層はI + 赤色から橙赤色 2
- 1b. 子嚢胞子は外膜を欠く。子嚢層の側方にKI + 青紫色となる果殻 (*Enterographa divergens*-type) がある。子嚢層はI + 青色。暖温帯から冷温帯の樹皮上に生育する マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens*
 - 2a. 子嚢胞子の隔壁は4–5 (–6)。子嚢は幅が狭く、10–15 μm。子嚢上層は通常は無色。子嚢層の側方にKI + 青色か青紫色となる部分を欠く。gyrophoric acidとlecanoric acidを含む。暖温帯の海岸岩上に生育する イソクチナワゴケ*Enterographa leucolyta*
 - 2b. 子嚢胞子の隔壁は7。子嚢は幅15–18 μm。子嚢上層は淡赤褐色。子嚢層の側方にKI + 青色となる果殻 (*Opegrapha*-type) がある。psoromic acidを含む。亜熱帯から暖温帯の樹皮上に生育する クチナワゴケ *Enterographa anguinella*

日本産樹皮着生と岩上生クチナワゴケ属の種

1. *Enterographa anguinella* (Nyl.) Redinger クチナワゴケ

(Figs. IV 2.2.1-5, 2.2.2-7, 4.4-1A – C, 2A, 5, 8, 12, 15A, C, D, 16A – E, 18, 22, 5-4a, 13)

Enterographa anguinella (Nyl.) Redinger, Feddes Rept. 43: 62 (1938) ; Harada, Hikobia 11: 235-237 (1993) ; Kashiw. & G. Thor, Mem. Ntl. Sci. Mus., Tokyo (34): 182 (2000); Sparrius, Bibl. Lichenol. 89: 25-27 (2004). ≡ *Stigmatidium anguinellum* Nyl., Ann Sci. nat. Bot., ser. 4, 19: 381 (1863) ; Nylander, Lich. Jap.: 402 (1890). ≡ *Chiodecton anguinellum* (Nyl.) Vain., Bot. Tidsskr. 29: 370 (1909); Asahina, Materials for a lichen flora of Japan. I: 73-74 (1931). ≡ *Opegrapha anguinella* (Nyl.) Ertz & Diederich, Mycological Research 113: 146 (2009).

タイプ : Japan Shimodah, corticolous, *sine dato*, collector unknown (H-NYL 4572-holotype), fide Sparrius 2004, not seen.

外部形態 : 地衣体 (Fig. IV 4.4-1A – C) は痂状. 基物に薄く広がり, 表面は通常は平坦で, まれにイボ状で, 連続し, 子器の周辺に不規則に深く亀裂が入り, 淡黄褐色か淡灰色で緑褐色か桃色を帯びる. 粉芽も裂芽も欠く. プロタルスは他の地衣体と接しない時, 白色か不明瞭, 他の地衣体と接する時は最初, 明瞭で, 通常は不明瞭になる. 子器はリレラ, *Enterographa anguinella*-type (Fig. IV 4.4-1A – C) は基物表面に裸出し, 散生し, 線状, まれに楕円形, 最初は枝分かれせず, 通常はすぐに不等長二叉分枝か等長二叉分枝し, 時に樹状になり, 長さ0.2 – 1.5 mm, 幅0.02 – 0.2 mm, 地衣体に埋もれ, 暗化する部分を欠く. 子器盤は最初, 狭いが, 次第に幅広くなり, 通常は先端が尖り, 窪むか平坦, 子器縁より低く, 明らかに通常の地衣体表面より高く, 赤褐色, 時に淡赤褐色, まれに暗赤褐色, 多少半透明, 長さ0.1 – 1.3 mm, 幅0.02 – 0.10 mm, 粉霜を欠く. 子器縁は不明瞭か, 周辺の地衣体よりわずかに高く, 時に顕著に突出し, 地衣体と同じ色, 厚さ0.02 – 0.15 mm. “果殻” はまれに露出し, 周辺より淡い色. 粉子器は未見.

内部形態 : 地衣体 (Fig. IV 4.4-5) は樹皮上生, 30 – 80 μm . 通常はエピネクラルレイヤー (Fig. IV 4.4-5) を生じ, 厚さ12 μm まで). 皮層 (Fig. IV 4.4-5) は繊維状の菌糸からなり, 無色, 厚さ5 – 12 μm . 菌糸は垂直に配列し, 分枝・癒合し, 直径約2 μm , 菌糸壁は厚さ0.5 – 1 μm で表面は平滑. 髓層 (Fig. IV 4.4-5) は繊維状の菌糸からなり, 厚さ30 – 75 μm . 菌糸は垂直に配列し, わずかに分枝し, 髓層菌糸は直径約2 μm , 菌糸壁は厚さ約0.5 – 1 μm で表面は平滑. 共生藻細胞はとても密なまれに分布する. シュウ酸カルシウムの結晶をまれに生じる (直径25 - 35 μm). 共生藻細胞はtrentepohlioid, 長さ8 – 18 μm , 幅5 – 15 μm . 果托 (Figs. IV 4.4-8, 5-4a & 13) は切片では子器と取り囲んでいる地衣体と区別できない. 果殻 (*Opegrapha*-type) (Figs. IV 4.4-8, 5-4a & 13) は通常は子囊層側方と子囊下層の下部に位置し, 地衣体に多少とも突出し, 繊維状の菌糸かなり, 無色, 厚さ10 – 25 μm . 菌糸は垂直に配列し, 分枝・癒合し, 直径約2 μm , 菌糸壁は厚さ0.5 – 1 μm . 共生藻細胞が分布する. 明瞭なヒポテシウムを欠く. 子囊下層 (Figs. IV 4.4-8, 5-4a & 13) は基物まで達し, 無色, 厚さ10 – 15 μm . 子囊層 (Figs. IV 4.4-8, 5-4a & 13) は無色の子囊層内ゼラチンで満たされ, 無色, 厚さ50 – 70 μm . 子囊上層 (Fig. IV 4.4-2A) は淡赤褐色で, 淡赤褐色の子囊層内ゼラチンを生じ, 厚さ10 – 35 μm , 顆粒を欠く. 側糸状体 (Fig. IV 4.4-15C & D) はよく分枝

癒合し、死んだ組織が時に混ざり、子嚢上層付近でも概ね肥大しない、子嚢層と子嚢上層で無色、内腔は直径約1 μm 、細胞壁は厚さ約0.5 μm 。子嚢 (Figs. IV 4.4-15A & 12) は棍棒状で、50–65 \times 15–18 μm 。子嚢外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–。子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI–, KI–, 内層 (inner layer) はI+桃橙色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなり、特に内層は最初からごく薄く、成熟するにつれてより薄くなり、目立たなくなる。薄いgelatinousで覆われる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期には、不明瞭か浅く、通常、次第に浅い円錐形になる。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子嚢胞子 (Figs. IV 4.4-16A-E) は1子嚢中に8個生じ、披針紡錘形 (acicular-fusiform) か披針形 (acicular), ellipsoid-fusiform to acicular-fusiform, まっすぐかやや曲がり、先端は丸みを帯び、25–35 \times 3–5 μm 、無色、平行多室、隔壁は7、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く隔壁間の中央部で厚さ0.5 μm 、隔壁の厚さはほぼ均一で0.5 μm 。外膜は平滑, LPCBで厚さ2–3 μm , KIで厚さ2–4 μm 。粉子は未見。

ヨード反応 (Figs. IV 4.4-18) : 皮層 I+ ごく淡い橙赤, GAW-I+ ごく淡い橙赤, KI+ ごく淡い青 ; 髓層 I+ 淡橙赤, GAW-I+ ごく淡い橙赤, KI+ 淡青 (菌糸内腔はI+ 淡橙赤, GAW-I+ ごく淡い橙赤, KI+ 淡青, 菌糸壁はI–, GAW-I–, KI–) ; 果殻 (*Opegrapha*-type) I+ 淡青, GAW-I+淡青, KI+ 青 (菌糸内腔はI+淡青, GAW-I+淡青, KI+ 濃青, 菌糸壁はI+淡青, GAW-I+ ごく淡い青, KI+ 青) ; 子嚢層 I+橙赤, GAW-I+ 淡黄から淡青, KI+ 淡青 (子嚢層内ゼラチンI+ ごく淡い橙赤, GAW-I+ ごく淡い橙赤, KI+ 淡青) ; 側糸状体内腔はI–, GAW-I–, KI+ blue, 菌糸壁はI+ 淡橙赤, GAW-I+ ごく淡い黄, KI+ ごく淡い青 ; 子嚢下層はI+ 淡橙赤, GAW-I+ 淡黄, KI+ 淡青。子嚢 : エピプラスト (epiplast) I+ 黄, GAW-I+ 淡黄, KI+ 淡橙赤に赤が混じる ; 子嚢外壁 (ectotunica) I–, GAW-I–, KI– ; 頂環 (apical ring) I+ マゼンタか桃橙色, GAW-I+ 弱いマゼンタか桃橙, KI+濃青 ; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, GAW-I–, KI– ; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 桃橙, GAW-I+ 桃色, KI+ 淡青。子嚢胞子 I+弱い黄色, GAW-I+弱い黄色, KI+ 淡黄 ; ペリスポア (perispore) I–, GAW-I–, KI–。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-5, 2.2.2-7) : 地衣体はK–, C–, PD+ 濃黄 ; UV+ 弱い黄色 ; Sparrisu (2004)によると, psoromic acidを含む。日本産本種からTLCによりpsoromic acid, HPLCによりpsoromic acidと 2'-O-demethylpsoromic acid, atranorinが検出された。atranorinは1標本のみから検出されたため、混ざりものと考えられた。

分布 (Fig. IV 4.4-22) : アジア (日本, ホンコン, フィリピン, インドネシア, シンガポール, インド), オセアニア (オーストラリア, タヒチ, パプア・ニューギニア), 南北アメリカ (アメリカ合衆国, メキシコ, ウルグアイ, ガテマラ, プエル・トリコ, エクアドル, ブラジル) アフリカ (トーゴ, ソマリア, スリマン, ガボン) (Aptroot & Sparrius 2008, Ertz *et al.* 2009, Jagadeesh *et al.* 2008, Sparrius 2004) ; 本州 (岩手県, 栃木県, 茨城県, 千葉県, 東京都, 静岡県, 和歌山県), 四国 (徳島県, 愛媛県), 九州 (鹿児島県), 伊豆諸島 (三宅島), 小笠原諸島 (母島, 父島) (朝比奈 1931, 原田 1993, 1996, 原田 & 川名 2002, 原田 1995, 石橋・原田 1994, Kashiwadani & Thor 2000, 川名・原田 1997, Nakamura 1939, Nylander 1863, 1890, Redinger 1938, 高橋 2008, 本研究)。

生態（かつこの中の数字は標本数を示す）：林内から林縁の日陰あるいは半日陰の場所で、樹皮着生する。樹種は主として落葉広葉樹（42）[イロハモミジ（2）、カエデ属（4）、ハンノキ（1）、イヌシデ（2）、クリ（2）、エノキ（4）、シマトリネコ（1）、イイギリ（1）、センダン（1）、ヤマグワ（1）、プラタナス（7）、ウメ（1）ソメノヨシノ（1）、コナラ（2）、モモタマラ（1）、ケヤキ（11）]、時に常緑広葉樹（15）[スダジイ（2）、ヤブニッケイ（1）、ハマヒサカキ（1）、ヒサカキ（4）、イヌビワ（1）、モチノキ（1）、オオバキ（1）、タブノキ（1）、トベラ（1）、アラカシ（1）、シラカシ（1）]、まれにヤシ（1）とタコノキ（1）。

ノート：日本産本種は以下の形質によって特徴付けられる。すなわち（1）地衣体は通常は平滑、まれにイボ状、淡黄褐色か淡灰色で緑褐色か桃色を帯びる。（2）プロタルスは他の地衣体と接しない時、白色か不明瞭；プロタルスは他の地衣体と接近する時、通常、消失する。（3）子器は線状、まれに楕円形、最初枝分かれせず、すぐに不等長二分枝か等長二分枝し、時に樹状になる。（4）子器盤は通常は先端が尖り赤褐色、時に淡赤褐色、まれに暗赤褐色。（5）地衣体には通常はエピネクラルレイヤーが発達する。（6）髄層は厚さ30–75 μm 、共生細胞がとても密に分布し、まれにシュウ酸カルシウムの結晶を含む。（7）果殻（*Opegrapha*-type）を生じる。（8）子囊上層は淡褐色で、淡褐色の子囊層内ゼラチンを含み、顆粒を欠く。（9）子囊は50–65 \times 15–18 μm 。（10）子囊胞子は披針紡錘形（*acicular-fusiform*）か披針形（*acicular*）、25–35 \times 3–5 μm 、8室で、（11）顕著な外膜がある。（12）子囊層はI+ 橙赤色。（13）psoromic acidと 2'-*O*-demethylpsoromic acidを含む。

Nylander (1890)の原記載と比較した結果、*E. anguinella* (as *Stigmatidium anguinellum* Nyl.) に一致し、Sparrus (2004)の本属モノグラフに掲載されている35種の中で、*E. anguinella*にもっとも合致するので、本種と同定した。

日本産*Enterographa anguinella*（クチナワゴケ）はSparrus (2004)の記載と比較し、日本産本種の子囊胞子はSparrus (2004)が記載する子囊胞子はより短く、隔壁が少ない (Figs. IV 4.4-16A-E)。Sparrus (2004)によると、本種の子囊胞子は(25–) 30–[40]–52 \times 2.3–[2.7]–3 μm 、隔壁は6–11、一方、日本産本種は25–35 \times 3–5 μm 、隔壁は7。さらに、外部形態と内部形態を比較した結果、若干の差異を見出した。（1）果托はSparrus (2004)によると、厚さ0.1–0.4 mm、一方、日本産は薄く、厚さ0.02–0.15 mm (Fig. IV 4.4-1B & C)。（2）地衣体はSparrus (2004)によると、厚さ100–200 μm 、一方、日本産は薄く、厚さ30–80 μm (Figs. IV 4.4-5)。（3）ヒポテシウムはSparrus (2004)によると、25–50 μm 、一方、日本産はヒポテシウムを概ね欠く (Figs. IV 4.4-8)。（4）子囊層は厚さ60–100 μm 、一方、日本産は薄く、厚さ50–70 μm (Fig. IV 4.4-2A)。（5）子囊上層はSparrus (2004)によると、褐橙色で、直径0.8 μm の結晶を含む、一方、日本産は淡赤褐色で結晶を欠く (Fig. IV 4.4-2A)。Sparrus (2004)の*E. anguinella* は日本産本種とは別種の可能性が考えられる。

Ertz & Tehler (2011)はホシゴケ目の遺伝子系統解析をおこなった結果、ガボン産の本種をキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) に移動することを提案している。日本産の本種と熱帯産の本種が別種の可能性が示唆され、日本産本種においても、遺伝子系統解析を別途実施する必要があるが、現状では、本種の所属はクチナワゴケ属とする。

Nylander (1890)が神奈川県（横浜）産の標本に基づき報告した*E. crassa* はおそらく本種

の誤同定と考えている。Nylander (1890)によると、神奈川産*E. crassa*の子嚢胞子は [長さ25–28 μm , 隔壁5–7]で, Sparrius (2004)の*E. crassa*の記載 [長さ30–(35)–38 μm , 隔壁4–6(–7)]より短い。一方, 日本産*E. anguinella*は[長さ25–35 μm , 隔壁7]で, 概ね一致する。しかし, Nylander (1890)は外部形態を記載していないので, *E. crassa* か*E. anguinella*に所属するかは結論できない。

2. *Enterographa divergens* (Müll. Arg.) Redinger マルミクチナワゴケ

(Figs. IV 2.2.1-6 – 7, 2.2.2-9 – 12, 4.4-1D – M, 2B – E, 6, 9, 11, 13, 15B, E, F, 16F – L, 19, 22, 5-4a, 14, Table IV.4.4-1)

Enterographa divergens (Müll. Arg.) Redinger, Feddes Repert. 43: 62 (1938) ; Sparrius, Bibl. LichenoBl. 89: 36-37 (2004). \equiv *Chiodecton divergens* Müll. Arg., Bull. Herb. Boissier 1: 62 (1893).

\equiv *Haematomma syncarpum* Zahlbr., Ann. Mycol. 14: 59-60 (1916). \equiv *Enterographa syncarpum* (Zahlbr.) Asah., J. Jpn. Bot. 39: 168-169 (1964).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.4-1D – M) は痂状。基物に薄く広がり, 表面はわずかにイボ状か, 時に平坦で連続するか, 亀裂が一部あるいは全体に広がり, 淡灰褐色, 時に緑褐色を帯びた淡灰色, まれに淡褐色。プロタルス (Fig. IV 4.4-1D, H, K) は他の地衣体と接しない時, 通常は不明瞭, 時にわずかから明らかに地衣体より突出し, 黒褐色, 幅 0.05–0.50 mm ; 他の地衣体と接する時は通常はわずかから明らかに地衣体より突出し, 黒褐色, 幅 0.05–0.50 mm。子器はリレラ, *Enterographa divergens*-type (Fig. IV 4.4-1D – M) は基物表面に裸出し, 集合し, 通常は線状, まれに楕円形, 最初は枝分かれせず, 通常はすぐに不等長二叉分枝し, まれに等長二叉分枝か樹状になり, 長さ 0.05–1.5 mm, 幅 0.03–0.25 mm, 地衣体に埋もれ, 暗化しない。子器盤は最初, 狭く, 次第に幅広くなり, 先端は丸みを帯び, 子器盤が狭いか窪む時, まれに先端がとがり, 突出するから平坦, 子器盤が広い時, まれに窪み, 暗褐色から黒褐色, まれに赤を帯び, 多少半透明, 長さ 0.05–1.5 mm, 幅 0.03–0.15 mm, 粉霜を欠く。子器縁は通常は不明瞭, まれにわずかに地衣体より突出し, 地衣体と同じ色。果殻はまれに露出し, 周辺より淡い色。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.4-6) は通常, 樹皮上生, 部分的に樹皮内生, 厚さ 60–180 μm 。エピネクラルレイヤーは通常は欠く, まれに生じ, 厚さ 5–10 μm 。皮層 (Fig. IV 4.4-6) は繊維状の菌糸からなり, 無色, 厚さ 25–30 μm , まれに未分化で概ね欠く。菌糸は概ね垂直に配列し, わずかに分枝・癒合し, 直径 1–2 μm , 菌糸壁は厚さ約 0.5 μm で表面は平滑。髓層 (Fig. IV 4.4-6) は繊維状の菌糸からなり, 無色, 厚さ 50–150 μm 。菌糸は概ね垂直に配列し, わずかに分枝・癒合し, 内腔は直径約 2 μm , 菌糸壁は厚さ 0.5–1 μm で表面は平滑。共生藻細胞は通常は密に分布し, まれに下部でいくぶん粗密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶 (25–100 \times 25–50 μm) を生じ, まれに小さなシュウ酸カルシウムの結晶 (2–5 \times 2–5 μm) を生じる。共生藻細胞は多少楕円形で, 長さ 7–15 μm で, 幅 5–13 μm (Fig. 2B)。果托 (Figs. IV 4.4-9, 5-4a & 14) は切片では区別できない。果殻 (*Enterographa*

divergens-type) (Figs. IV 4.4-9, 5-4a & 14) は通常は子嚢層の側方にあり、時に子嚢下層の下方にあり、地衣体は多少とも不規則に突出し、繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ 5–50 μm . 菌糸は概ね垂直に配列し、分枝・癒合し、内腔は直径約 2 μm , 菌糸壁は厚さ 0.5–1 μm . 共生藻を含む. ヒポテシウムを欠く、まれに生じ、無色、中央では厚さ 25–50 μm . 菌糸は概ね垂直に配列し、内腔は直径約 2 μm , 菌糸壁は厚さ約 1 μm . 子嚢下層 (Figs. IV 4.4-2 & 9) は時に基物まで広がり、無色からごく淡い褐色、厚さ 15–25 μm . 子嚢層 (Figs. IV 4.4-2 & 9) はごく淡い褐色か、無色の子嚢層内ゼラチンを含み、ごく淡い褐色から無色、厚さ 40–75 μm . 子嚢上層 (Figs. IV 4.4-2 & 9) は通常は淡褐色の子嚢層内ゼラチンと暗褐色から黒褐色の顆粒を含み、淡褐色から黒褐色、厚さ 15–50 μm . 側糸状体 (Fig. IV 4.4-15B, E & F) はわずかに分枝・癒合し、内腔は直径 2 μm , 子嚢層付近では無色からごく淡い褐色、子嚢上層付近では通常、淡褐色から褐色で、まれに橙赤色から赤褐色、細胞壁は厚さ約 0.5 μm . 子嚢 (Figs. IV 4.4-15B & 13) は棍棒状で、50–70 \times 10–13 μm . 子嚢外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–. 子嚢内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ、外層 (outer layer) は I–, KI–, 内層 (inner layer) は I+桃, KI+淡青、内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなり、成熟するにつれてより薄くなり、目立たなくなる. 薄い gelatinous で覆われる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) は明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期には、円筒形、通常、次第に浅い円錐形になる. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. 子嚢胞子 (Fig. IV 4.4-16F-L) は 1 子嚢中に 8 個生じ、披針紡錘形 (acicular-fusiform), まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯び、(20–) 25–30 (–33) \times 3–5 μm , 無色、平行多室、隔壁は(4–)5, 細胞は円筒形. 通常は細胞壁は厚さ約 1 μm , 明瞭なペリスポアを欠く. 粉子器は未見.

ヨード反応 (Figs. IV 4.4-13 & 19) : 皮層は I+淡橙黄, GAW-I–, KI+ごく淡い青; 髓層は I+淡橙黄, GAW-I–, KI+ごく淡い青 (菌糸内腔は I+ ごく淡い青, GAW-I+ ごく淡い青, KI+ 青, 菌糸壁 I+ pale 橙黄, GAW-I–, KI+ ごく淡い青); 果殻 (*Enterographa divergens*-type) は I+淡橙黄, GAW-I–, KI+ 濃紫青 (菌糸内腔は I+ ごく淡い青, GAW-I+ ごく淡い青, KI+ 濃紫青, 菌糸壁 I+淡橙黄, GAW-I–, KI+ 濃紫青); 子嚢層 I+ 青に黄から橙赤が混じる, GAW-I+ 淡青に黄がまじる, KI+ 青 (側糸状体内腔は I+ 青, GAW-I+ 淡青, KI+ 青, 菌糸壁 I+ 淡青, GAW-I+ ごく淡い青, KI+ 淡青); 子嚢下層 I+ 淡青, GAW-I+ 淡青, KI+ 淡青. 子嚢 : エピプラスト (epiplast) I+ 橙, GAW-I+ 橙, KI+ 淡橙赤に赤がまじる, 子嚢外壁 (ectotunica) I–, GAW-I–, KI–; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, GAW-I+ マゼンタ, KI+ 濃青; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, GAW-I–, KI–; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 桃, GAW-I+ 桃, KI+ 淡青. 子嚢胞子は I+ 弱い黄, GAW-I+ 弱い黄, KI+ 淡黄.

化学成分 (Figs. IV 2.2.2-9–12) : 地衣体は K–か K+淡黄, C–, PD–; Sparrisu (2004)によると、TLC で化学成分を検出できなかった. 日本産本種からは TLC により confluentic acid と未同定成分 (4), HPLC により confluentic acid と未同定成分 (E3, E4, E5) が検出された.

分布 (Fig. IV 4.4-22) : アジア (日本, 台湾, シンガポール, インド), オセアニア (オーストラリア, パプア・ニューギニア), アフリカ (タンザニア), (Jagadeesh *et al.* 2008,

Sparrus 2004) ; 本州 (千葉県, 宮城県, 静岡県), 四国 (愛媛県, 高知県), 九州 (鹿児島県) (朝比奈 1931, 1964, Zahlbruckner 1916, 本研究)

生態 (かっこの中の数字は標本数を示す) : 常緑広葉樹 (38) [ヤブツバキ (2), スダジイ (1), ヤブニッケイ (3), ニッケイ (1), ユズリハ (1), ヒメユズリハ (1), ハマヒサカキ (2), ヒサカキ (10), モチノキ (4), シキミ (1), アラカシ (1), ウバメガシ (4), タブノキ (5), シロダモ (2)]か落葉広葉樹 (31) [カエデ (2), イロハモミジ (2), カエデ属 (10), ハンノキ属 (1), ムクノキ (1), クリ (1), エノキ? (1), エノキ (1), イイギリ (1), センダン (1), ミズキ (2), ケヤキ (8)], まれに針葉樹[モミ (1)].

ノート : Sparrus (2004)の本属モノグラフに掲載されている 35 種の中で, *E. divergens* にもっとも合致するので, 本種と同定した. Sparrus (2004)の記載から判断すると, 本種の特徴は (1) 地衣体は明らかにイボ状. (2) 子器は “開く (divergent)”, 幅は多様, 短く枝分かれる. (3) 子囊上層は褐色の結晶がある. (4) 子嚢胞子は披針紡錘形 (acicular-fusiform), $20-(25)-30 \times 2.5-(3)-3.5 \mu\text{m}$, 隔壁は 5-7. しかしながら, 日本産本種は Sparrus (2004)の記載と多少異なる形質もある. 子嚢胞子は Sparrus (2004)によると, 隔壁が 5-7, 一方, 日本産では (4-) 5 と隔壁が少ない (Fig. IV 4.4-16F-L). Sparrus (2004)によると, 地衣成分は検出していないが, 日本産本種からは *confluent acid* を検出した (Figs. IV 2.2.2-9-12, 22 & 23). 子嚢層は Sparrus (2004)によると, ヨード反応で, 赤になるとしているが, 日本産ではヨード反応で青, 部分的に黄色から橙赤色になる (Figs. IV 4.4-13 & 19). 朝比奈 (1964) が記載した本種の異名である *E. syncarpum* (Zahlbr.) Asah. の子嚢層のヨード反応と日本産本種は概ね一致する. しかし, *E. syncarpum* は子嚢胞子の長さが $21 \mu\text{m}$ (朝比奈 1964 によると) で, 日本産本種より短い傾向がある.

日本産本種は以下の形質によって特徴付けられる. すなわち (1) 地衣体は通常は淡灰褐色, 時に緑褐色を帯びた淡い灰色. (2) プロタルスは他の地衣体と接しない時, 通常は不明瞭, 時に黒褐色; 他の地衣体と接する時, 通常は暗褐色. (3) 子器は通常は線状, まれに楕円形, 最初, 枝分かれせず, 通常はすぐに不等長二分枝し, まれに等長二分枝か樹状になる. (4) 子器盤は通常は先端が丸く, まれに子器盤が狭く窪む時, 先端が尖り, 通常は子器盤が突出するか平滑, まれに子器盤が広い時, 窪み, 暗褐色から黒褐色.

(5) 地衣体は通常はエピネクラルレイヤーを欠き, まれに生じる. (6) 髓層は厚さ $50-150 \mu\text{m}$, 共生藻細胞が密に分布し, 大きなシュウ酸カルシウムの結晶 ($25-100 \times 25-50 \mu\text{m}$) が散生する. (7) 果殻 (*Enterographa divergens*-type) を生じる. (8) 子嚢上層は淡褐色から黒褐色で, 淡褐色の子嚢層内ゼラチンと暗褐色から黒褐色の細かい顆粒を含む. (9) 子嚢は $50-70 \times 10-13 \mu\text{m}$. (10) 子嚢胞子は $(20-) 25-30 (-33) \times 3-5 \mu\text{m}$, (5-) 6 室で, (11) 顕著な外膜を欠く. (12) 子嚢層は I+青色 (部分的に黄色から橙赤色). (13) *confluent acid* を含む.

朝比奈 (1931) が千葉県 (成東) 産の標本に基づき報告した *E. crassa* はおそらく本種の誤同定と考えられる. 朝比奈 (1931) によると, 千葉県産 *E. crassa* の子器は図からすると明らかに Sparrus (2004)の *E. crassa* より, 子器が長く, 日本産 *E. divergens* によく似ている.

朝比奈 (1931) は子嚢胞子のサイズを記載していないので、*E. crassa* か *E. divergens* に所属するかは結論できない。

日本産本種標本の中には、形態的に多少異なる群が 3 グループあり、各グループの特徴を以下に示す。グループ A (Harada 13387, Kawana 32005, 82203, Sakata 73, 74, 313, 627, 628, 629 & 819) : 地衣体は通常、平滑で、深い亀裂が子器周辺に入り、浅い亀裂が子器周辺以外に広がり、通常、淡褐色か褐色を帯びた淡い灰緑色 (Fig. IV 4.4-1H-J)。他の地衣体と接しない時、プロタスルはしばしば、暗褐色 (Fig. IV 4.4-1H)。子器は通常は楕円形で、まれに線状、通常、枝分かれせず、典型的な日本産本種より短く、幅広い (長さ 0.2–0.8 mm, 幅 0.05–0.25 mm) (Fig. IV 4.4-1I & J)。髓層は厚く、130–300 μm 、小さなシュウ酸カルシウムの結晶 (2–5 \times 2–5 μm) が全体的に分布し、大きなシュウ酸カルシウムの結晶が散生し、共生藻細胞は上部で密、下部ではまばらになる (Fig. IV 4.4-11A)。子嚢上層は暗褐色か黒褐色 (Fig. IV 4.4-2D)。グループ B (Harada 15185 d, 22822, 27906 & 27907, Kawana 32032, 2012301 & 98072907, Sakata 617, 620, 814 & 844) : 地衣体はイボ状、不規則で浅い亀裂が入る (Fig. IV 4.4-1K)。他の地衣体と接しない時、プロタスルは通常は不明瞭になる傾向があり、まれに黒褐色 (Fig. IV 4.4-1K)。子器は通常は線状、まれに楕円形、通常は枝分かれせず、典型的な日本産本種よりわずかに長く、幅が狭い (長さ 0.05–1.5 mm, 幅 0.03–0.08 mm) (Fig. IV 4.4-1L & M)。髓層は小さなシュウ酸カルシウムの結晶 (2–5 \times 2–5 μm) が全体的に分布し、大きなシュウ酸カルシウムの結晶が散生し、共生藻細胞は上部で密、下部ではまばらになり、まれに全体的にまばらになる (Fig. IV 4.4-11B)。子嚢上層は橙赤色から赤褐色 (Fig. IV 4.4-2E)。グループ C (Harada 27562, 27563, 27564, 27566 & 27568) : 子嚢胞子の大きさは通常は 25–30 μm 、一方、グループ C はわずかに長く、長さ 28–33 μm 。ヨード反応は他の日本産本種より薄い色 (Fig. IV 4.4-19B)。

各グループと典型的な日本産本種の間を明らかにするため、遺伝子解析を実施した (Table IV 4.4-1)。菌の核リボソーム DNA (rDNA) の internal transcribed spacer (ITS) 領域の約 1.2 kbp-long PCR 生成物が千葉県産、愛媛県産、高知県産、鹿児島県産の標本 8 点から得られた。1159 bp のシークエンス (Sequences) を決定し、*Enterographa* rDNA の ITS 領域を初めて、DNA データベースに登録した。グループ A と B のシークエンス (Sequences) は典型的な日本産本種と一致し、一方、遺伝的な変異はグループ C の中でのみ確認した。グループ C の標本番号 Harada 27568 と Harada 27562 は同じ場所で採集され、rDNA の ITS1 and ITS2 の 1–2 の塩基が異なるが遺伝的差が小さく、同種である。

グループ A と B は典型的な本種とグループ C より、髓層に多くのシュウ酸カルシウムの結晶を含み (Fig. IV 4.4-11)、比較的明るい場所に生育する。そのため、形態の差異は生育環境の影響が考えられる。

3. *Enterographa leucolyta* (Nyl.) Redinger イソクチナワゴケ

(Figs. IV 2.2.1-8, 2.2.2-13–16, 4.4-3, 4, 7, 10, 14, 17, 20–22, 5-4a & 15) *Enterographa leucolyta* (Nyl.) Redinger, Feddes Repert. 43: 58 (1938) ; Sparrius, Bibl. LichenoBl. 89: 44 (2004). \equiv

Stigmatidium leucolyta Nyl., Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 81: 726 (1875).
≡ *Chiodecton leucolyta* (Nyl.) Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 2: 480 (1924).
= *Enterographa praepallens* (Nyl.) Redinger, Feddes Repert. 43: 61 (1938). ≡ *Stigmatidium praepallens* Nyl., Lichenes Japoniae: 84 (1890). ≡ *Chiodecton praepallens* (Nyl.) Vain., Bot. Tidsskr. 29: 370 (1909); Harada, J. Jpn. Bot. 70: 52 (1997); lectotypified by Harada.

外部形態：地衣体 (Figs. IV 4.4-3A & 4A) は痂状。基物に広がり、表面は通常は平滑で、まれにイボ状、連続するか、半ば区画化し、不規則で深い亀裂が入り、褐色を帯びた淡い灰色か淡黄褐色。粉芽塊 (Fig. IV 4.4-4B & I-K) は通常は欠く、時に生じ、通常は半球状、時に長く伸びる、長さ0.25–1.2 mm、幅0.03–1.25 mm、淡黄褐色。裂芽を欠く。プロタルス (Fig. IV 4.4-3A) は他の地衣体と接しない時、不明瞭；他の地衣体と接する時は通常は不明瞭、まれに地衣体と同じ高さ、褐灰色、幅0.05–0.10 mm。子器はリレラ、*Enterographa leucolyta*-type (Figs. IV 4.4-3C-H & 4C-H) は基物表面に裸出し、集合し、通常は最初線状、時に楕円形、最初は枝分かれせず、通常はすぐに不等長二叉分枝か等長二叉分枝し、時に樹状になり、長さ0.2–1.3 mm、幅0.05–0.4 mm、地衣体に埋もれ、暗化しない。子器盤は最初は狭く、次第に幅広くなり、通常は先端が尖り、通常は平滑、まれに窪み、通常はいくぶん子器縁と同じ高さ、時に子器縁より窪む、通常、淡桃褐色か淡灰褐色から灰褐色、時に淡黄褐色から黄褐色、多少半透明、長さ0.1–1.3 mm、幅0.02–0.35 mm、粉霜を欠く。子器縁は通常は不明瞭かわずかに地衣体より突出し、時に明らかに突出し、ごく淡い黄褐色から淡黄褐色、幅0.02–0.10 mm。粉子器 (Fig. IV 4.4-21A) は散生し、半球形、地衣体に埋没し、地衣体と同じ色、直径0.2–0.25 mm、粉霜を欠く。

内部形態：地衣体は (Fig. IV 4.4-7) は樹皮上生、部分的に樹皮内生、厚さ100–400 μm。エピネクラルレイヤーは通常は概ね欠く、まれに厚さ20–50 μm。皮層 (Fig. IV 4.4-7) は通常は概ね欠き、時に生じ、繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ20–50 μm。菌糸は概ね垂直に配列し、分枝・癒合し、内腔は直径1–2 μm、菌糸壁は厚さ約0.5 μmで表面は平滑。髄層 (Fig. IV 4.4-7) は繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ100–400 μm。菌糸は垂直に配列し、わずかに分枝・癒合し、内腔は直径1–2 μm、菌糸壁は厚さ約0.5 μmで表面は平滑。共生藻細胞は密に分布する。時に小さなシュウ酸カルシウムの結晶 (2–3×2–3 μm)、まれに大きなシュウ酸カルシウムの結晶 (15–30×10–15 μm) を含む。共生藻細胞は多少楕円形、長さ5–15 μm、幅5–10 μm。果托 (Figs. IV 4.4-10, 5-4a & 15) は未分化、切片では区別できない。果殻 (*Opegrapha*-type) と果殻 (*Enterographa divergens*-type) を欠く (Figs. IV 4.4-10, 5-4a & 15)。子囊下層は無色、中央付近で25–50 μm。ヒポテシム (Figs. IV 4.4-10, 5-4a & 15) は繊維状の菌糸からなり、無色、中央付近で厚さ25–50 μm。菌糸は垂直に配列し、分枝・癒合し、内腔は直径約1 μm、菌糸壁は厚さ約0.5 μm。子囊層 (Figs. IV 4.4-3J, K, 4M & N) は無色の子囊層内ゼラチンを含み、無色、厚さ60–100 μm。子囊上層 (Figs. IV 4.4-3J, K, 4M & N) は無色の子囊層内ゼラチンを含み、無色、厚さ10–50 μm。側糸状体は、よく分枝・癒合し、子囊上層付近でも概ね肥大しない、無色、内腔は直径約1 μm、細胞壁は厚さ約0.5 μm、無色。子囊 (Figs. IV 4.4-14 & 17A) は棍棒状で、55–70×10–15 μm；子囊外壁 (ectotunica) は薄く、子囊内壁 (endotunica) は成熟するにつれて次第に薄くなり、

gelatinousで覆われ、オキュラチャンバー (ocular chamber) は最初、円柱形、通常、浅い円錐形になる。子嚢胞子 (Fig. IV 4.4-17C-H) は1子嚢中に8個生じ、披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、時に披針形 (acicular)、まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯びるか細く、 $20-30 \times 3-4 \mu\text{m}$ 、無色、平行多室、隔壁は4-5 (-6)、隔壁の厚さはほぼ均一で約 $1.0 \mu\text{m}$ 。ペリスポアはLPCBで厚さ $1-2 \mu\text{m}$ 、KIで厚さ $2-3 \mu\text{m}$ 。粉子器 (Fig. IV 4.4-21B) は単室、粉子 (Fig. IV 4.4-21C-E) は針状 (filiform) で単室、無色、 $15-18 \times$ 約 $1 \mu\text{m}$ 。

ヨード反応 (Fig. IV 4.4-20) : 皮層はI+ 赤, GAW-I+ ごく淡い橙赤, KI+ 淡青; 髓層はI+ 赤, GAW-I+ ごく淡い橙赤, KI+ 淡青 (菌糸内腔はI+ 赤, GAW-I+ ごく淡い黄, KI+ ごく淡い青, 菌糸壁はI-, GAW-I-, KI-); ヒポテシウムI+ 橙赤, GAW-I+ 淡 橙赤, KI+ 濃青; 子嚢層I+ 橙赤から赤, GAW-I+ 淡橙赤, KI+ 青に橙赤が混じる (側糸状体内腔はI+ 橙赤, GAW-I+ ごく淡い黄, KI+ 青, 菌糸壁はI-, GAW-I-, KI-); 子嚢下層I+ 淡黄から淡橙赤, GAW-I+ 淡橙赤, KI+ 青. 子嚢: エピプラスト (epiplast) I+ 橙赤, GAW-I+ 橙, KI+ 淡橙赤, 子嚢外壁 (ectotunica) I-, GAW-I-, KI-; 頂環 (apical ring) I+ マゼンタ, GAW-I+ マゼンタ, KI+ 濃青; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, GAW-I-, KI-; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 桃, GAW-I+ 桃, KI+ 淡青. 子嚢胞子はI+ 弱い黄, GAW-I+ 弱い黄, KI+ 淡黄.

化学成分 (Figs. IV 2.2.2-13 - 16) : 地衣体はK-, C+赤, PD-; Sparrisu (2004)によると, gyrophoric acidを含む。日本産本種からTLCにより gyrophoric acidとlecanoric acid, 未同定成分 (5, 6) が, HPLCにより gyrophoric acidとlecanoric acid, 未同定成分 (E7, E8, E9, E10, E11) が検出された。

分布 (Fig. IV 4.4-22) : アジア (日本, 中国), アメリカ (アメリカ合衆国 (セントポールアイランド), エクアドル, ブラジル), アフリカ (南アフリカ) (Aptroot & Sparrius 2008, Sparrius 2004, 本研究); 本州 (宮城県, 千葉県, 静岡県, 和歌山県, 山口県), 四国 (愛媛県, 香川県, 高知県, 徳島県) 九州 (福岡県, 鹿児島県, 長崎県), 伊豆諸島 (八丈島) (Harada 1995, 1997, Harada & Kawana 2002, Kasiwadani *et al.* 2000, Nylander 1890, Redinger 1931, 本研究).

生態: 本種は海岸の飛沫帯上部から上の半日陰に優占し, 桃色帯を形成する。海岸の岩壁や岩礁上によく生育し, 北に面した垂直面を好む。飛沫帯上部より上方では*Caloplaca scopularis* (Nyl.) Lettau, 飛沫帯上部付近で*Verrucaria* sp. といっしょに生育することがある。

ノート: 日本産本種は以下の形質によって特徴付けられる。すなわち (1) 地衣体は通常は平滑, 半ば区画化し, まれにイボ状, 褐色を帯びた淡い灰色か淡黄褐色, 時に粉芽塊を生じる。 (2) プロタルスは他の地衣体と接しない時, 不明瞭; 他の地衣体接する時, プロタルスは通常は不明瞭, まれに褐灰色。 (3) 子器は最初長く伸びて線状, 時に楕円形で, 最初枝分かれず, 通常すぐに不等長二分枝か等長二分枝し, 時に樹状になる。 (4) 子器盤は通常は尖り, まれに窪み, 平滑, 通常は淡桃褐色か淡灰褐色, 時に淡黄褐色から黄褐色。 (5) エピネクラスレイヤーは通常は欠くが, 時に生じる。 (6) 髓層は厚さ $100-400 \mu\text{m}$, 共生藻細胞が密に分布し, 時に小さなシュウ酸カルシウムの結晶 ($2-3 \times 2-3 \mu\text{m}$), まれに大きなシュウ酸カルシウムの結晶 ($15-30 \times 10-15 \mu\text{m}$) を含む。 (7) 果殻

(*Opegrapha*-type) と果殻 (*Enterographa divergens*-type) を欠く。(8) ヒポテシウムを通常は生じる。(9) 子囊上層は無色、無色の子囊層内ゼラチンがあり、顆粒を欠く。(10) 子囊は $55-70 \times 10-15 \mu\text{m}$ 。(11) 子嚢胞子は披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、時に披針形 (acicular), $20-30 \times 3-4 \mu\text{m}$, 隔壁は4-5 (-6)。(12) 顕著な外膜がある。(13) 子囊層はヨード反応で橙赤色から赤色になる。(14) *gyrophoric acid* と *lecanoric acid* を検出する。

Sparrus (2004) の本属モノグラフに掲載されている35種の中で、*E. leucolyta* にもっとも合致するので、本種と同定した。

Sparrus (2004) の記載と日本産本種を比較し、粉芽塊の有無、子囊上層、粉子器、粉子の形質が異なった。日本産本種は時に、粉芽塊を生じるが、Sparrus (2004) によると本種は粉芽塊を欠く。子囊上層はSparrus (2004) によると、橙色の結晶がある。日本産本種は結晶を欠く (Figs. IV 4.4-3J & 4M) 。Sparrus (2004) によると、粉子器は直径 $0.1 \mu\text{m}$, 粉子は $20-25 \times 0.8 \mu\text{m}$, 一方、日本産本種の粉子器は大きく直径 $0.2-0.25 \text{ mm}$ (Fig. IV 4.4-21A), 粉子は短く $15-18 \times \text{約} 1 \mu\text{m}$ (Fig. IV 4.4-21C-E) 。内部形態と外部形態についてSparrus (2004) と更に比較し、若干の差異を見出した。地衣体はSparrus (2004) によると、灰緑色から灰紫色 (mauve), 一方、日本産本種は褐色を帯びた淡い灰色か、淡黄褐色 (Figs. IV 4.4-3A & 4A) 。子器はSparrus (2004) によると、幅 $0.1-0.2 \text{ mm}$, 日本産本種は幅広く、 $0.05-0.4 \text{ mm}$ (Figs. IV 4.4-3A-H & 4C-H) 。果托はSparrus (2004) によると、幅 $50 \mu\text{m}$, 日本産本種は薄く幅 $0.02-0.10 \text{ mm}$ (Figs. IV 4.4-3A-H & 4C-H) 。子囊はSparrus (2004) によると、 $35-60 \mu\text{m}$, 日本産本種ではわずかに長く $55-70 \mu\text{m}$ (Fig. IV 4.4-17C-H) 。Sparrus (2004) は *gyrophoric acid* のみを検出したが、日本産本種からは *gyrophoric acid* と *lecanoric acid* を検出した (Figs. IV 2.2.2-13-16) 。

Table IV 4.4-1. DDBJに登録したマルミクチナワゴケの ITS rDNA シークエンス

morphological group	Specimen		locality	GenBank
	collector	no.		Accession no.
	Sakata	807	Japan, Chiba-ken, Kimitsu-shi	AB764053
	Sakata	985	Japan, Ehime-ken, Uwajima-shi	AB764056
A	Sakata	629	Japan, Kagoshima-ken, Kimotsuki-gun, Kinkou-cho	AB764059
A	Sakata	819	Japan, Chiba-ken, Kamogawa-shi,	AB764054
B	Sakata	814	Japan, Chiba-ken, Kimitsu-shi	AB764055
B	Sakata	620	Japan, Kagoshima-ken, Kimotsuki-gun, Kinkou-cho	AB764058
C	Harada	27562	Japan, Kochi-ken, Shimanto-shi	AB764060
C	Harada	27568	Japan, Kochi-ken, Shimanto-shi	AB764057

4.5 *Graphidastra* (Redinger) G. Thor アシカゴケ属

Graphidastra (Redinger) G. Thor, Opera Bot. 103: 80 (1990).

タイプ: *Graphidastra multiformis* (Mont. & Bosch) G. Thor, Opera Bot. 103: 82 (1990). ≡
Dirina multiformis Mon. & Bosch, Sylloge generum specierumque cryptogamarum: 335 (1856).

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.5-1A): 地衣体は痂状. 本属内の多くの種においては地衣体の形態は種間で形態差は小さく, 概ね以下のとおりである (Thor 1990 の記載による). 基物表面を覆い, 厚さは概して薄く, 平坦かイボ状で, 粉霜を欠く. 日本産種もこれに一致する. Thor (1990) の記載から判断すると, 属内で均一で分類形質としては有効でない.

プロタルスはThor (1990)の記載によると, 不明瞭か綿毛状で内側が白色で外側が褐色. 日本産種もこれに一致し, プロタルスは不明瞭. Thor (1990) の記載から判断すると, 属内で均一で分類形質としては有効でない.

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.5-2): Thor (1990)の記載からすると, 通常は樹皮上生で, 時に岩上生. 日本産アシカゴケ (*G. japonica*) を検討したところ, 地衣体のほとんどの部分は岩石上であるが, 岩石内部に一部の菌糸と藻類が分布することから部分的な岩内生であることを確認した. エピネクラルレイヤーがあり, 皮層を欠き, 髓層と藻類層の区別はなく, 同層である. 共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻.

1-2-1) 皮層 (cortex)・エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Fig. IV 4.5-2): アシカゴケ (*G. japonica*) においては, 皮層を欠き, エピネクラルレイヤーがある. Thor (1990) は種ごとに記載していない.

1-2-2) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.5-2): アシカゴケ (*G. japonica*) においては, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は不規則に配列し, 絡み合い, 時に分枝し, 概ね癒合しない. 共生藻細胞は通常は上部に分布し, 下部では時に欠く. 時にシュウ酸カルシウムの結晶を含む. Thor (1990) の記載から判断すると, 属内で均一で分類形質としては有効でない.

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) (Fig. IV 4.5-2): アシカゴケ (*G. japonica*) においては, 下菌糸を欠く.

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Fig. IV 4.5-1A–F): Sakata *et al.* (2014) とThor (1990)によると, 本属の子器はレカノラ型の裸子器で, 基物表面に裸出し, 無柄, 基部でくびれ, 円形から長く伸び, 子器縁部は地衣体と同じ色, 子器盤は粉霜を欠く. Thor (1990) の記載から判断すると, 属内種間では若干重なる部分もあるが, 子器の形状が異なり, 分類形質として有効である.

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.5-1G, 3, 5-4b & 9): アシカゴケ (*G. japonica*) において

は、上から下へと順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムが配列し、それらの側方を果殻 (*Graphidastra*-type) と果托 (地衣体由来) が取り囲む。

2-2-1) 果托 (thalloid exciple) (Figs. IV 4.5-1G, 3, 5-4b & 9) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、果托は地衣体から顕著な分化は認められない。皮層を欠き、エピネクラルレイヤーがあり、繊維状の菌糸からなる。菌糸は不規則に配列し、絡み合い、時に分枝し、概ね癒合しない。共生藻細胞は通常は上部に分布し、下部では時に欠く。時にシュウ酸カルシウムを含む。

Thor (1990) の記載から判断すると、種間では大きな形態差はなく、分類形質として有効でない。

2-2-2) 果殻 (*Graphidastra*-type) [proper excipulum (*Graphidastra*-type)] (Figs. IV 4.5-1G, 3, 5-4b & 9) : アシカゴケ (*G. japonica*) を検討した結果、子囊層付近では概ね欠き、ヒポテシウムを取り囲み (境界は不明瞭)、基物付近まで広がる暗化した組織が認められた。ここでは菌糸は不規則に配列し、絡み合い、時に分枝・癒合する。菌糸の走行は果托と似ており、果托との境界は時に不明瞭であることから、隣接する果托が二次的に暗化した組織であると考えられる。アナイボゴケ科被果地衣類の外殻 (involucrellum) か、暗色の下層 (dark basal layer) (Harada 2012) にも似る。カシゴケ属 (*Cresponea*) の果殻 (アンフィテシウム) とは形態が著しく異なることから、果殻 (*Graphidastra*-type) と呼び区別する。この組織の特徴を明らかにし、果殻とみなすべきか判断をするためには詳細な発生学的な検討が必要である。

アシカゴケ (*G. japonica*) においては、隣り合う子器は時に下部で果殻 (*Graphidastra*-type) によって繋がる。この現象は他種では観察されない (Thor 1990, 2002, Sparrius *et al.* 2006)。ストロマをもつヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) とフェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)、エリスロデクトン属 (*Erythrodecton*)、コナダイゴケ属 (*Pulvinodecton*) では子器下部に暗化した組織が生じることが知られている (Henssen & Thor 1998)。Henssen & Thor (1998) によると、子器下部の暗化した組織を子囊下層と“果殻”としている。ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum* Nyl.) を検討した結果、“果殻”は果殻 (*Graphidastra*-type) と一致すると考えられる。

Thor (1990) によると、果殻は下部で厚く約 40 μm 、上部では薄く約 5 μm 、褐色、不規則に配列し、よく分枝する菌糸からなるとしている。この“果殻”は菌糸の走行から判断すると、アシカゴケ (*G. japonica*) の果殻 (*Graphidastra*-type) と一致すると考えられる。

2-2-4) ヒポテシウム (hypothecium) ・ヒポテシアルベース (hypothecial base) ・アンカレッジバンドル (anchorage bundles) (Figs. IV 4.5-1G, 3, 5-4b & 9) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、ヒポテシウムは倒円錐形で、暗褐色で、互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなる。菌糸は垂直に配列する。明瞭なヒポテシアルベースとアンカレッジバンドルを欠く。Thor (1990) の“ヒポテシウム”下部は果殻 (*Graphidastra*-type) と相同の組織と考えられる。

2-2-5) 子囊下層 (subhymenium) (Figs. IV 4.5-1G, 3, 5-4b & 9) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、子囊下層は薄い層で、コットンブルーで濃染する造囊糸が密に分布する。Thor (1990) は子囊下層を記載していない。

2-2-6) 子囊層 (hymenium) ・子囊上層 (epihymenium) (Fig. IV 4.5-1H & I) : アシカゴケ

(*G. japonica*) においては、子嚢層は側糸状体と子嚢からなり、子嚢層内ゼラチンと油滴を欠く。側糸状体は子嚢層ではごくわずかに分枝・癒合し、ごく淡い褐色であり、子嚢層は概してごく淡い褐色である。子嚢上層付近では側糸状体が肥大し、わずかに分枝し、細胞壁の特に外層が褐色か暗褐色に着色する。Thor (1990)の記載から判断すると、子嚢上層及び、側糸状体の先端の色をおおよそ褐色とし、種ごとに記載していない。

2-2-7) 子嚢 (asci) (Figs. IV 4.5-4 & 5A) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、棍棒状。子嚢外壁 (ectotunica) は薄く、I- , KI-。子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI- , KI-, 内層 (inner layer) はI+マゼンタ, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて若干薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。

2-2-8) 子嚢胞子 (ascospores) (Fig. IV 4.5-5B) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ、披針形 (acicular), まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯びる。色は無色、表面は平滑で、顕著な外膜 (perispore) は認められない。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれない。Thor (1990) と Sparrius *et al.* (2006) の記載からすると、子嚢胞子は種によって形状が異なり分類形質として有効である。すなわち、*G. byssiseda* (Müll. Arg.) Thor は双棍棒状、*G. multiformis* (Mont. & Bosch) Thor は精子細胞状、*G. laii* Aptroot & Sparrius の子嚢胞子は紡錘針形 (fusiform-acicular) である。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.5-1J-L) : Thor (1990) の記載から判断すると、基本的には子嚢層はアミロイド (I+青色, KI+青色) で属内均一であり、分類形質として有効でない。

3) 粉子器

3-1) 粉子器 (pycnidia) の外部形態 : Thor (1990) の記載から判断すると、粉子器は地衣体と地衣体が接する場所に散生する。地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、表面は褐色から暗褐色で粉霜はない。Thor (1990)の記載から判断すると、大きな差はなく、分類形質として有効でない。アシカゴケ (*G. japonica*) においては、完全に埋没し、外見からはわからない。

3-2) 粉子器 (pycnidia) の内部部形態 (Figs. IV 4.5-6A) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、孔口は頂生し、内腔は単一で楕円形。

3-2-1) 粉子 (conidia) (Figs. IV 4.5-6 & 7) : アシカゴケ (*G. japonica*) においては、粉子は糸状で単室、無色。Thor (1990)の記載からすると、大きさは属内種間で若干重なる部分もあるが、種によって、異なり分類形質として有効である。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-9, 2.2.2-17)

Thor (1990) と Sparrius *et al.* (2006) の記載から判断すると、*G. laii* Aptroot & Sparrius はconfluentic acid, 2-O-methylmicrophyllinic acid, protocetraric acidを含み、*G. byssiseda* (Müll.

Arg.) *G. Thor*はroccellic acid, *G. multiformis*からはroccellic acidとprotocetraric acidを含む。アシカゴケ (*G. japonica*) からはTLCによりschizopeltic acidとstictic acid, HPLCにより, schizopeltic acidと未同定成分 (G1とG2, G3) が検出された。Thor (1990) とSparrus *et al.* (2006) の記載から判断すると, 属内種間では若干重なる部分もあるが, 分類形質として有効である。

分布

アシカゴケ属(*Graphidastra*)はアジアを中心とする旧熱帯に分布する。*G. laii* Aptroot & Sparrusは東アジア (台湾) とインドシナ (タイ), *G. byssiseda*は南アジア (インドとネパール), *G. multiformis*は東アジア (台湾), 南アジア (インドとスリランカ), マレーシア (インドネシア, パプア・ニューギニアとフィリピン), メラネシア (タヒチと西サモア), オーストラリア東部に分布する (Thor 1990, 1993, Sparrus *et al.* 2006)。

G. japonica (アシカゴケ) は日本にのみ分布する。2010年から2012年の調査から本州では千葉県, 四国では愛媛県, 九州では鹿児島県に分布することを確認した。

生態

Thor (1990)によると, 本属3種は湿った亜熱帯雨林か熱帯雨林の主に樹皮上に着生するが, このうち*G. multiformis*は時に岩上にも生育する。*G. byssiseda*は植林のスギに着生していた (Thor 1990)。一方, 日本産の*G. japonica* (アシカゴケ) は, 海岸の北ないし北西向きの岩上に生育する。

ノート

Thor (1990, 2002) とSparrus *et al.* (2006) の記載から判断すると, 本属の特徴は以下のとおりである。(1) 子器縁部は地衣体と同じ色。(2) 地衣体にはエピネクラルレイヤーがあり皮層を欠く。(3) 果殻は下部で厚く約 40 μm , 上部では薄く約5 μm 。(4) ヒポテシウムは基物まで広がり, 黒色か暗褐色。(5) 子囊上層はわずかにゼラチン質で顆粒を含み, 褐色。(6) 側糸状体はほとんど分枝せず, 子囊層付近では直径約2 μm , 子囊上層付近では直径2–4 μm 。(7) 子嚢胞子は双棍棒状, 精子細胞状か紡錘針形 (fusiform-acicular)。(8) 子囊層はI+青色。本属は世界から3種が知られ, 日本からは未知であったが, 本研究により日本産*Graphidastra japonica* A. Sakata & H. Haradaを新種記載した (Sakata *et al.* 2014)。Thor (1990) の記載から判断すると, 本属内の種を区別するのに以下のような形質が挙げられる。地衣体の厚さ, 子器の形状, 子嚢胞子の形状と大きさ, 粉子の大きさ, 化学成分。

日本産アシカゴケ属の種

Graphidastra japonica A.Sakata & H.Harada アシカゴケ

(Figs. IV 2.2.1-9, 2.2.2-17, 4.5-1 – 8, 5-4b & 9)

Graphidastra japonica A.Sakata & H.Harada, Lichenology 12: 52 (2014).

タイプ: JAPAN. Honshu. Chiba-ken. 【銚子, 5340-46】*, Choshi-shi, Kimi-ga-hama, [銚子

市君ヶ浜], 10 m elev., on rock, 30 May 2010, H. Harada 26201 (CBM-FL-24716; holotypus). (*:

【 】内は二万五千分の一地形図図幅名および二次メッシュコード)

外部形態: 地衣体 (Fig. IV 4.5-1A) は痂状. 基物に薄く広がり, 半ば区画化し, 不規則に亀裂が広がり, 通常は表面に微細な凹凸があり (わずかに鮫肌状), 光沢を欠く, 淡黄褐色かごく淡い褐色で新鮮な標本では桃色を帯び, 標本庫で保管後はわずかに桃色か紫色を帯びる. 粉芽塊・裂芽・粉霜を欠く. プロタルスは不明瞭 (Fig. IV 4.5-1A). 裸子器はレカノラ型, *Graphidastra*-type (Fig. IV 4.5-1A-F) は, 通常は散生するが, 時に数個が集合し, 基物表面に裸出し, 無柄で, くびれない, 最初は楕円形で幅約 0.3 mm, すぐに広がり, いくぶん不規則な形になるか, 長く伸び, 長さ0.3 – 1.3 mm, 幅0.3 – 0.6 mm. 子器縁部 (Fig. IV 4.5-1B-F) は若い子器ではわずかに子器盤より突出し, 成熟するとほとんど子器盤と同じ高さになり, わずかに地衣体より淡い色, 厚さ0.05 – 0.3 mm. 子器盤は最初, 楕円形, すぐに長く伸び, 1方向か2方向に枝分かれるか, 放射線状になり, 平坦からわずかに突出し, 黒色, 長さ0.2 – 1.2 mm, 幅0.1 – 0.3 mm粉霜を欠く. 粉子器は目立たず, 散生し, 完全に地衣体に埋没する.

内部形態: 地衣体 (Fig. IV 4.5-2) は厚さ120 – 500 μm . エピネクラルレイヤー (Fig. IV 4.5-2) は通常は厚さ10 – 25 μm . 皮層を欠く. 髓層 (Fig. IV 4.5-2) は繊維状の菌糸からなり, 厚さ100 – 500 μm . 菌糸は不規則に配列し, 絡み合い, 時に分枝し, 概ね癒合せず, 内腔は直径1 – 2 μm , 細胞壁は厚さ0.5 – 1 μm , 表面は平滑. 共生藻細胞が密に分布し, 時に下部ではまばらになる. まれに, シュウ酸カルシウムの結晶 (25 – 50 \times 25 – 70 μm) を含む. 共生藻細胞は直径5 – 15 μm . 果托 (Figs. IV 4.5-3, 5-4b & 9) は通常は顕著であるが, 時に不明瞭, 地衣体から明瞭に区別できなく, 厚さ50 – 200 μm . 通常はエピネクラルレイヤー (厚さ15 – 25 μm) があり, 皮層を欠く. 髓層は繊維状の菌糸からなり, 厚さ40 – 200 μm . 菌糸は不規則に配列し, 絡み合い, 時に分枝し, 概ね癒合せず, 内腔は直径約2 μm , 細胞壁は厚さ0.5 – 1 μm で表面は平滑. 共生藻細胞が密に分布し, まれに下部ではまばらになる. 通常は大きなシュウ酸カルシウムの結晶 (50 – 100 \times 40 – 50 μm) を含む, まれに小さな結晶 (2 – 5 \times 2 – 5 μm) を含む. 共生藻細胞は直径5 – 13 μm . 果殻 (*Graphidastra*-type) (Figs. IV 4.5-3, 5-4b & 9) は暗褐色から褐色, 上部では薄く, 子囊層付近では概ね欠き, ヒポテシウムの方下にあり, ヒポテシウムとの境界は不明瞭, 基物まで達し, 癒合した繊維菌糸組織からなり, 厚さ50 – 200 μm 以上. 菌糸は不規則に配列し, 絡み合い, 時に分枝・癒合し, 内腔は直径約2 μm , 細胞壁は厚さ0.5 – 1 μm . ヒポテシウム (Figs. IV 4.5-3, 5-4b & 9) は暗褐色, 互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 中央付近では厚さ120 – 150 μm , K+緑褐色. 菌糸は概ね垂直に配列し, 分枝・癒合し, 内腔は直径1 – 2 μm , 細胞壁は厚さ0.5 – 1 μm . 子囊下層 (Fig. IV 4.5-1H & I) はごく淡い褐色, 厚さ20 – 35 μm . 子囊層 (Fig. IV 4.5-1H) はごく淡い褐色, 厚さ40 – 60 μm . 子囊下層 (Fig. IV 4.5-1H & I) は褐色から暗褐色, 15 – 25 μm . 側糸状体 (Fig. IV 4.5-5C & D) は子囊層付近ではごくわずかに分枝・癒合し, ごく淡い褐色, 内腔は直径1 – 2 μm , 細胞壁は厚さ0.5 – 1 μm . 子囊上層付近ではわずかに分枝し, 細胞壁は肥大し, 褐色から暗褐色, 内腔は直径1 – 2 μm , 細胞壁は厚さ1 – 2 μm . 子囊 (Figs. IV 4.5-4 & 5A) は棍棒状で50 – 60 \times 8 – 13 μm . 子囊外壁 (ectotunica) は薄く, I+橙色 (?), GAW-I+ 橙色 (?) か-, KI+淡青色. 子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ, 外層 (outer

layer) はI-, KI-, 内層 (inner layer) はI+マゼンタ, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) は明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期の段階で, 円筒形で, 成熟するにつれて浅くなり, 目立たなくなる. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. 子嚢胞子 (Fig. IV 4.5-5B) は1子嚢中に8個生じ, 披針形 (acicular), (25-) 28-33 × 2-3 μm, 無色, 平行多室, 隔壁は3, 細胞は円筒形, 細胞壁は通常は厚さ0.5-1 μm. 粉子器 (Fig. IV 4.5-6A) は楕円形, 内腔は単室. 粉子 (Figs. IV 4.5-6B & 7) は糸状, わずかに曲がり, 8-12 × 約1 μm, 無色, 単室.

ヨード反応 (Fig. IV 4.5-1J-L) : 髓層I+ごく淡い橙赤色, GAW-I+ごく淡い橙赤色, KI+ ごく淡い青色; 果殻 (*Graphidastra*-type) I-, GAW-I-, KI-; ヒポテシウムI-, GAW-I-, KI-; 子嚢下層I+ 青色, GAW-I+ 青色, KI+ 青色; 子嚢層I+ 青色だが, 部分的に黄色から橙赤色, GAW-I+青色だが, 部分的に黄色から橙赤色, KI+ 青色だが, 部分的に黄色から橙赤色. 子嚢: エピプラスト (epiplast) I+橙赤色, GAW-I+橙赤色, KI+橙赤色; 子嚢外壁 (ectotunica) I+橙赤色 (?), GAW-I+ 橙赤色 (?) 欠-, KI+淡青色; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, GAW-I+ 橙赤色, KI+濃青色; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, GAW-I-, KI-; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, GAW-I+ 淡橙赤色か桃橙赤色, KI+淡青色. 子嚢胞子: I+ごく淡い黄色, GAW-I+ごく淡い黄色, KI+淡い黄色.

化学成分 (Fig. IV 2.2.1-9, 2.2.2-17) : TLCにより schizopeltic acid と stictic acid が, HPLCにより schizopeltic acid と未同定成分 (G1 と G2, G3) が検出された.

分布 (Fig. IV 4.5-8) : 千葉県, 愛媛県, 鹿児島県から報告がある.

生態: 多少日陰になる海岸の岩上に生育する. ホロタイプは西側に面した岩上に, ヘリブトゴケ [*Roccellina niponica* (Nyl.) Tehler] とイソクチナワゴケ [*Enterographa leucolyta* (Nyl.) Redinger.] といっしょに確認された. 愛媛県においては北西に面した海岸の岩の斜面に常緑広葉樹 (*Quercus phillyraeoides*) と一緒に確認された. 鹿児島県では西に面した岩の上で, イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) といっしょに採集された.

ノート: Thor (1990) の記載から判断すると, 本種は以下の特徴から *Graphidastra* (Redinger) *G. Thor* に属する. (1) 地衣体は痂状. (2) “ascocarps apothecoid to lirelliform”, 円形, 単独. (3) エピネクラルレイヤーがあり, 皮層を欠く. (4) 果殻は不規則に配列し, よく分枝した菌糸からなり, 下部で厚く (厚さ約40 μm), 上部で薄く (厚さ約5 μm). (5) ヒポテシウムは上部では黒色で, 下部では暗褐色. (6) 子嚢上層は顆粒があり, 褐色. (7) 側糸状体はほとんど分枝せず, 子嚢層付近では直径約2 μm, 子嚢上層付近では直径2-4 μm. (8) 粉子は糸状で, 曲がる. (9) 子嚢層はヨード反応で青染. 子嚢胞子が Thor (1990) によって記載された2種と本種は形状が異なる. *G. byssiseda* は双棍棒状, *G. multiformis* は精子細胞状で, 本種の子嚢胞子は fusiform-acicular である. 本属で3番目に新種記載された *Graphidastra laii* Aptroot & Sparrius の子嚢胞子は fusiform-acicular (Sparrius *et al.* 2006) で, 本種の子嚢胞子と概ね一致し, 本種は *Graphidastra* である.

本種は *Lecanographa* Egea & Torrente にも以下の特徴を持つことで似ている (Egea & Torrente 1994). (1) 子器は単独, 円形から線形. (2) 果殻は結晶を欠く. (3) 子嚢胞子は長く伸びた紡錘形から円筒形. しかし, 以下の特徴から区別できる (Egea & Torrente 1994,

Ertz 2009). (1) 子器は子器盤と子器縁に粉霜を生じる. (2) 果托を欠く. (3) 果殻がよく発達する. (4) 側糸状体はよく分枝する. (5) 子嚢胞子は顕著な外膜 (gelatinous sheath) を有する. (6) 粉子は棹形.

また、本種は *Synceasia* Talyon にも以下の特徴を持つことで似ている (Tehler 1997). (1) 子器が線形. (2) 側糸状体はわずかに分枝する. (3) 子嚢胞子は紡錘形から線形の紡錘形. (4) 粉子は糸状, 曲がるかやや曲がる. (5) 子嚢層は I+ 青. しかしながら, *Synceasia* の地衣体は通常, tomentose で, まれに, 密集するか綿毛状になる (Tehler 1997). 一方, 本種は tomentose を欠き, 綿毛状でもなく, エピネクラルレイヤーを生じる. 子器盤はしばしば, “disc tomentum” と呼ばれる特有の短い毛で覆われる. *Syncesial* において, 子器はストロマの中に埋もれる (Tehler 1997). 本種において, 子器は通常は単独だが, 時に小さく集合するだけで, ストロマは作らない.

アシカゴケ属 (*Graphidastra*) の中で, 本種は以下の形質によって特徴づけられる. (1) 地衣体は痂状で, 半ば区画化し, 不規則に亀裂を生じ, 通常は表面に微細な凹凸があり (わずかに鮫肌状), 淡黄褐色かごく淡い褐色で新鮮な標本では桃色を帯び, 標本庫で保管後はわずかに桃色か紫色を帯びる. 粉芽も裂芽も欠く. (2) 子器 (Fig. IV 4.5-1A-F) は最初, 円形で直径約 0.3 mm だが, すぐに不定形となるか, 長く伸び, 長さ 0.3–1.3 mm, 幅 0.3–0.6 mm. (3) 粉子器は地衣体に完全に埋まり, 目立たない. (4) 子嚢層の厚さ (Fig. IV 4.5-1H & I) は 40–60 μm . (5) 子嚢 (Fig. IV 4.5-5A) は 50–60 \times 8–13 μm . (6) 子嚢胞子 (Fig. IV 4.5-5B) は紡錘針形 (fusiform-acicular), (25–) 28–33 \times 2–3 μm , 平行4室. (7) 粉子 (Fig. IV 4.5-7) は 8–12 \times 約 1 μm . (8) ヒポテシウムは K 反応で緑褐色 (Fig. IV 4.5-1M), (9) schizopeltic acid を含む (Fig. IV 2.2.1-9).

本種は披針形 (acicular) の子嚢胞子を持つことから最も *Graphidastra laii* Aptroot & Sparrius に似ている. しかしながら, *G. laii* は明らかに以下の特徴が異なる (Sparrius *et al.* 2006). (1) 子器は通常は円形から楕円形, まれに不規則に長く伸びるか, 二叉になり, くびれず, 長さ 0.1–0.3 mm, 幅 0.05–0.2 mm. (2) 粉子器は点状, 黒色. (3) 子嚢層は厚さ約 100 μm . (4) 子嚢は長く, 太く, 90–120 \times 20–30 μm . (5) 粉子は長く, 13–17 \times 約 0.8 μm . (6) ヒポテシウムは K 反応で黄色, 赤色の結晶を生じる. (7) confluentic acid, 2-O-methylmicrophyllinic, protocetraric acid を含む.

Graphidastra byssiseda と *G. multiformis* は roccellic acid 含むことと, 以下の通り子嚢胞子の形が明らかに異なる. すなわち, *G. byssiseda* (Müll.Arg.) Thor では双棍棒状 (Thor 1990), *G. multiformis* (Mont. & Bosch) Thor では精子細胞状 (Thor 1990, 2002) である. 2種は子嚢胞子以外でも子器, 子嚢層, 粉子が本種と異なる. *G. byssiseda* においては (1) 子器は散生し, 円形, 時に長く伸び線状で, 直径 0.6–1.3 mm. (2) 子嚢層は厚く, 厚さ 80–100 μm . (3) 粉子は長く, (9–) 12–15 (–17) \times 約 1 μm . *G. multiformis* においては (1) 子器は散生し, 通常は線状だが, 時に円形で, 直径 0.2–0.9 mm. (2) 子嚢層は厚く, 厚さ 70–90 μm .

4.6 *Opegrapha* Ach. キゴウゴケ属

Opegrapha Ach., Kongliga Vetenskaps Academiens Nya Handlingar 30: 97 (1809).

タイプ: *Opegrapha vulgata* (Ach.) Ach., Methodus Lichenum: 20 (1803) ≡ [*Lichen vulgatus* Ach.].
lectotype, Santesson 1952: 96

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Figs. IV 4.6-1A, 6A & 11A) : 地衣体は痂状. 本属内の多くの種の間では地衣体の形態差は小さく, 概ね以下のとおりである (Ertz 2009a による). 基物表面に概ね埋まり, 厚さは概して薄く, 平坦で連続するか, 区画化し, 色は白色か灰色, 紫灰色 (mauve-gray), 灰褐色, 暗褐色, 黄色, 緑褐色, 緑色. 時に粉芽があり, 裂芽・粉霜を欠く. プロタルスは概ね欠くか黒色. 日本産本属もこれに概ね一致する.

Ertz (2009a) の記載から判断すると, 地衣体は属内種間では重なる部分もあるが, 亀裂の有無, 表面, 色, プロタルスは種間で差があり, 分類形質として有効である.

日本産3種を検討した結果, これらの形態のうち地衣体の色のみが種間で異なった. *Opegrapha bonplandii*は淡黄色. ムツキゴウゴケ (*O. varia*)は褐色を帯びた淡緑色か灰褐色. *Opegrapha* sp.は淡灰褐色で黄緑色を帯びる. 亀裂, 表面, プロタルスは大きな差はなく, 分類形質として有効ではなかった.

1-2) 地衣体の内部形態 (Figs. IV 4.6-2, 7 & 12) : Ertz (2009a)の記載からすると, 基本的には“基物内生 (endosubstratal)”か“基物上生 (episubstratal)”. 日本産3種類を検討したところ, 地衣体のほとんどの部分は基物コルク層内に存在するため, 基本的には樹皮内生である. しかし, 基物コルク層より外側にも菌糸と藻類が分布することから, 部分的な樹皮上生といえる. 顕著な皮層は分化せず, 髓層と藻類層の区別はなく, 同層である. 共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻.

Ertz (2009a) の記載から判断すると, 属内種間では重なる部分もあるが, 種間で差があり, 分類形質として有効である.

1-2-1) 皮層 (cortex)・エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Figs. IV 4.6-2, 7 & 12) : 日本産3種においては, 皮層・エピネクラルレイヤーを欠く. Ertz (2009a)は本属の皮層については記載していない.

1-2-2) 髓層 (medulla) (Figs. IV 4.6-2, 7 & 12) : 日本産3種類においては, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は不規則に配列し, わずかに分枝・癒合する. 共生藻細胞は均一に分布する. シュウ酸カルシウムの結晶を欠く. Ertz (2009a)はほとんどの種では髓層については記載せず, 一部の種においては厚さのみを記載している. 日本産3種を検討した結果, 属内種間では重なる部分もあるが, 共生藻細胞の分布密度が異なり, 分類形質として有効である. *Opegrapha bonplandii*とムツキゴウゴケ (*O. varia*)は密に分布する. *Opegrapha* sp.は2種に比べてまばらに分布する.

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) : 日本産3種類においては, 下菌糸を欠く.

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Figs. IV 4.6-1A–F, 6A–J & 11A–E) : Ertz (2009a)の記載からすると、本属の子器はおよそ次のような外部形態を示す。子器はリレラの裸子器、基物表面から突出し、無柄、通常は線状、子器盤が幅広い時、丸みを帯びるか、長く伸び、枝分かれしないか、1–4に枝分かれ、時に放射線状になる。子器縁(果殻)は子器盤より突出する。子器盤は通常は細くスリット状。日本産もこれに概ね一致する。Ertz (2009a)の記載からすると、子器外部形態は属内種間で差が小さく、種間の区別は困難であるとしているが、Ertz (2009a)の記載から判断すると、ほとんどの種は概ね差はないが、一部の種では形状、子器縁の突出、子器縁と子器盤上の粉霜の有無が明らかに他種とは異なり、分類形質として有効である。日本産3種を検討した結果、形状、子器縁の形状は属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効である。*Opegrapha bonplandii*は時に不等長二叉分枝し、他の2種に比べ長さが短い傾向がある(長さ0.3–1.0 mm, 幅0.15–0.3 mm)、子器縁は厚さは概ね均一で厚く0.10–0.15 mm。ムツキゴウゴケ (*O. varia*)は通常は枝分かれせず、ごくまれに不等長二叉分枝し、他の2種に比べ長さが長く幅が狭い傾向がある(長さ0.2–2 mm, 幅0.1–0.25 mm)。子器縁は時に地衣体で部分的に覆われ、最初は厚く、厚さ0.05–0.1 mm、時に次第に薄くなり、厚さ0.02–0.03 mm。*Opegrapha* sp.は通常は枝分かれせず、ごくまれに枝分かれし、他の2種に比べ幅が広い傾向がある(長さ0.2–1.3 mm, 幅0.1–0.5 mm)。子器縁は概ね厚さが均一、*O. bonplandii*よりは薄く、ムツキゴウゴケ (*O. varia*)よりは厚い傾向があり、厚さ0.05–0.15 mm。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.6-6, 8, 13, 5-4a & 12) : 日本産3種においては、上から下へと順に子囊上層、子囊層、子囊下層、果殻 (*Opegrapha*-type) が配列し、子囊上層、子囊層、子囊下層の側方を果殻 (*Opegrapha*-type) が取り囲む。ヒポテシウムは確認できなかった。

2-2-1) 果殻 (*Opegrapha*-type) [proper excipulum(*Opegrapha*-type)] (Figs. IV 4.6-6, 8, 13, 5-4a & 12) : 日本産3種においては、子囊下層の下方と子囊上層、子囊層、子囊下層の側方には黒褐色で硬く、結晶を欠き、菌糸壁が厚く、互いに硬く癒合した繊維菌糸組織がある。菌糸は概ね噴水状に配列し、分枝・癒合する。菌糸が概ね噴水状に配列するため、一見アンフィテシウムのように見える。ムツキゴウゴケ (*O. varia*)の未熟な子器から成熟した子器までの様々な発生段階にある子器の縁部を観察した結果、この組織は、パラテシウムから二次的に分化するアンフィテシウムとは異なり、子器発生初期に見られる *carpocenter* の上部に生じる *pericentral roof* と側部に生じる *circumcentral plexus* が直接生長した組織であることを認めた。そこで、これを果殻 (*Opegrapha*-type) と呼び区別する。

Ertz (2009a)の記載から判断すると、果殻 (*Opegrapha*-type) 下部の有無は属内では重なる部分もあるが、属内種間で差があり概分類形質として有効である。日本産3種を検討した結果、種間では差はなく分類形質として有効ではない。

2-2-1) 子囊下層・ヒポテシウム・アンカレッジバンドル (Figs. IV 4.6-6, 8, 13, 5-4a & 12) : 日本産3種においては、子囊下層はコットンブルーで濃染する造囊糸が散生する。色の判定にはGAW標品においては色は無色から褐色。Ertz (2009a) は子囊下層を記載していない。日本産3種を検討した結果、色は属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効

である。 *Opegrapha bonplandii* は淡黄褐色で、ムツキゴウゴケ (*O. varia*) は淡い褐色から褐色、 *Opegrapha sp.* は淡緑褐色。明瞭なヒポテシウムとアンカレッジバンドルを確認できなかった。

2-2-4) 子囊層・子囊上層 (Figs. IV 4.6-6, 8, 13, 5-4a & 12) : 日本産3種においては、子囊層は側糸状体と子囊、子囊層内ゼラチンがあり、油滴を欠く。側糸状体は子囊層では分枝・癒合し、無色で、子囊層は概して淡色から無色である。Ertz (2009a) の記載から判断すると、子囊上層の色は属内種間で重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効である。日本産3種を検討した結果、子囊上層は子囊層内ゼラチンの色が種間で若干重なる部分もあるが、異なり分類形質として有効である。 *Opegrapha bonplandii* Fée において、子囊上層付近に淡褐色から褐色の子囊層内ゼラチンがある。ムツキゴウゴケ (*O. varia*) において、子囊上層付近に暗褐色の子囊層内ゼラチンがある。 *Opegrapha sp.* においては、子囊上層付近に褐灰色の子囊層内ゼラチンがある。

2-2-6) 子囊 (Figs. IV 4.6-4, 5A, 9, 10B, 14 & 15A) : 日本産3種において、概ね以下のとおりである。棍棒状。子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I- , KI-。子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI- , KI-、内層 (inner layer) はI+桃色、KI+青、内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。Ertz (2009a) の記載から判断すると、子囊の大きさは属内種間で重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効である。Torrente & Egea (1989) によると、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) には子囊が3タイプ (*vulgata*-type, *varia*-type, *calcarea*-type) が認められ、3タイプは子囊の形状、子囊内壁の内層のヨード反応、オキュラーチャンバーの形状が異なるとしている。日本産本属の子囊はTorrente & Egea (1989) の提案しているタイプとの相互の関係は確認できなかった。

日本産3種を検討した結果、種間では子囊の形状、頂環の形状が若干異なった。子囊は概ね分類形質として有効である。 *Opegrapha bonplandii* とムツキゴウゴケ (*O. varia*) は幅の広い棍棒状で、一方、 *Opegrapha sp.* は幅の狭い棍棒状であった。頂環は *O. bonplandii* とムツキゴウゴケ (*O. varia*) においては、一層で、 *Opegrapha sp.* は二層になる。

2-2-7) 子囊胞子 (Figs. IV 4.6-5C-G, 10C-E, & 15B-E) : 日本産3種においては、子囊胞子は1子囊中に8個生じ、披針紡錘形 (acicular-fusiform) か披針形 (acicular)、まっすぐかやや曲がり、先端は丸みを帯びる。色は無色、表面は平滑で、外膜 (perispore) を生じる。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子囊胞子は隔壁の所でくびれない。Ertz (2009a) の検索表から判断すると、子囊胞子の大きさと隔壁の数、外膜の有無は、属内種間で若干重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効である。日本産3種を検討した結果、Ertz (2009a) のいうとおり子囊胞子の大きさと隔壁の数は属内種間で若干重なる部分もあるが、異なり分類形質として有効である。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Figs. IV 4.6-1J-L, 6N-P & 11I-K) : 日本産3種は基本的には子囊層はI+橙色から赤色、KI+青色の、ヘミアミロイドである。子囊下層は *Opegrapha bonplandii* と *Opegrapha varia* においてはI+橙から赤、 *Opegrapha sp.* はI+濃青。Ertz (2009a) の記載から判断すると、子囊層の色は属内種間で重なる部分もあるが、種によ

って異なり分類形質として有効である。日本産3種を検討した結果、種間で若干重なる部分もあるが、子嚢下層のヨード反応は異なり分類形質として有効である。

3) 粉子器：日本産3種においては、確認できなかった。Ertz (2009a)によると、通常は隔壁を欠くが、*Ochrocheila-group*においては隔壁があり、種によって形は楕円形か桿形、鎌形と異なり、これらは分類形質として有効である。

化学成分

Ertz (2009a)によると、*Opegrapha. robusta* Vain.からはconfluentic acid, *O. semiatra* Müll. Arg.と*O. mozambica* Vain.からはnorstictic acid, *O. graphidiza* Nyl.と*O. medusulina* Nyl.からはpsoromic acidが検出され、粉芽を生じる種からgyrophoric acidやschizopeltic acid, 色素などが検出されたとしている。Ertz (2009a)によると、属内種間で若干重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効であるとしている。

分布

キゴウゴケ属全体では、汎熱帯的な分布を示す。種としては広く分布するものと、分布域が限られるものがある。世界中では300種の報告 (Kirk *et al.* 2001) がある。

生態

Ertz (2009a)によると、ほとんどの種は他の地衣類の上に生育し、樹皮や岩上、土などにも生育するとしている。日本産3種は水辺などの比較的湿った場所を好み、林内から林縁の日陰あるいは半日陰の場所で、樹皮に着生する。主に常緑広葉樹や常緑針葉樹に着生するが、時に落葉広葉樹でも見られる。

ノート

Ertz (2009a)の記載から判断すると、本属の特徴は以下のとおりである。(1) 子器はリレラ。(2) 地衣体は痂状で、皮層を欠く。(3) “果殻”は菌糸組織 (plectenchyma) は癒合し、暗褐色から黒褐色。(4) 側糸状体はよく分枝・癒合する。(5) 子嚢胞子は通常は紡錘形、まれに石垣状多室。

本属は世界から約300種が知られている (Kirk *et al.* 2001)。原田他 (2004)によると、日本からは、このうち樹皮生種は*O. varia* Pers., *O. subsimilata* Nyl., 岩上生種は*O. gyrocarpa* Flot., *O. subdiaphora* Nyl., 着生基物不明の*O. inaequans* Nyl.の報告があったが、本研究の結果、*O. varia*を確認したほか、日本新産となる*O. bonplandii* Féeの計2種を認めた。その他に、従来から報告がある種とは子嚢下層のヨード反応が明らかに異なる本属の一種を確認したが同定には至っていない。

Ertz (2009a)の記載からすると本属の種を区別するのに以下のような形質を挙げられる。地衣体上の粉芽塊の有無、子器の形状、子器盤上の粉霜の有無、“果殻”下部の有無、子嚢層内の油滴の有無、子嚢胞子の大きさ、隔壁の数、粉子器の室数と形状、子嚢層のヨード反応、化学成分。日本産種についてもこれらの形質は有効であった。

樹皮着生及び岩上生日本産キゴウゴケ属の検索表

- 1a. 子嚢胞子の隔壁は11–12 (–13). 暖温帯の樹皮上に生育する
 *O. bonplandii*
- 1b. 子嚢胞子の隔壁は3–6 2
- 2a. 岩上生種 3
- 2b. 樹皮上生種 5
- 3a. 粉芽塊を生じる 4
- 3b. 粉芽塊を欠く. 暖温帯の岩上に生育する *O. subdiaphora*
- 4a. 地衣体中にシュウ酸カルシウムの結晶を含む. confluentic acidを含む. 冷温帯の岩上に生育する *Opegrapha zonata*
- 4b. 地衣体中にシュウ酸カルシウムの結晶を欠く. schizopeltic acid か psoromic acid を含む. 暖温帯から冷温帯の岩上に生育する ヒカゲキゴウゴケ *Opegrapha gyrocarpa*
- 5a. 子嚢胞子は長さ16–23 μm 6
- 5b. 子嚢胞子は長さ25–30 μm 7
- 6a. 子嚢胞子は幅約4 μm . 暖温帯の樹皮上に生育する
 キゴウゴケ *Opegrapha inaequans*
- 6b. 子嚢胞子は幅約 7 μm . 亜熱帯の樹皮上に生育する *Opegrapha subsimilata*
- 7a. 子嚢下層はI+ 赤色, 子器盤は最初, 狭く, 次第に広がる. 子器縁は最初は厚く, 時に次第に薄くなる. 子嚢は幅の広い棍棒状. 亜熱帯から暖温帯の樹皮上に生育する ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia*
- 7b. 子嚢下層はI+ 濃青色, 子器盤の幅は不均一. 子器縁の厚みは概ね均一. 子嚢は幅の狭い棍棒状. 暖温帯の樹皮上に生育する *Opegrapha* sp.

日本産キゴウゴケ属の種

1. *Opegrapha bonplandii* Fée

(Figs IV 2.2.1-11 – 13, 2.2.2-18 – 20, 4.6-1 – 16 & 5-4a)

Opegrapha bonplandii Fée, Essai crypt. exot.: 19 (1824); Bibl. Lich. 102: 40 (2009). = *Opegrapha assidens* Nyl., Lich. Jap.: 112 (1890). = *Opegrapha delicatae* Vain., Bol. Soc. Brot., sér. 2, 6: 165 (1929).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.6-1A) は痂状. 基物に薄く広がり, 連続せず, 子器周辺のみを生じ, 通常は平滑, 不規則な亀裂が入り, 淡黄色. 粉芽・裂芽を欠く. プロタルスは不明瞭. 子器はリレラ, *Opegrapha*-type (Fig. IV 4.6-1A – F), 集合し, 線状か楕円形, 最初は枝分かれないが, 時に不等長二分枝し, 通常は先端は丸みを帯び, 長さ0.3–1.0 mm, 幅0.15–0.3 mm. 子器盤は通常は狭く, 幅は幅0.03–0.05 mm でほぼ均一, 暗褐色, 粉霜

を欠く。子器縁 (Fig. IV 4.6-1B – F) は黒褐色、顕著に突出し、頂部は丸みを帯び、厚さ 0.10–0.15 mm で概ね均一、粉霜を欠く。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.6-2) は樹皮上生、顕著なエピネクラルレイヤーと皮層を欠き、藻類層は髓層から分化しない。髓層は繊維状の菌糸からなり、無色、厚さ 40–50 μm 。菌糸は不規則に配列し、わずかに分枝・癒合し、内腔は直径約 1 μm 、菌糸壁は厚さ 0.5 μm で、表面は平滑。共生藻細胞は trentepohlioid, 直径 5–8 μm 。樹皮が混じる。共生藻細胞が均一に密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。果殻 (*Opegrapha*-type) (Figs. IV 4.6-3, 5-4a & 12) は子囊下層の下方と子囊上層、子囊層、子囊下層の側方にあり、暗褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、厚さ 25–50 μm 。菌糸は噴水状に配列し、分枝・癒合し、内腔は直径 1–2 μm 、細胞壁は厚さ 1–2.5 μm 。明瞭なヒポテシウム・アンカレッジバンドルは確認できなかった (Fig. IV 4.6-3)。子囊下層 (Fig. IV 4.6-1H & I) は淡黄褐色、厚さ 15–25 μm 。子囊層 (Fig. IV 4.6-1H & I) は無色の子囊層内ゼラチンを含み、無色、厚さ 50–55 μm 。子囊上層は概ね淡い褐色、部分的に褐色、淡褐色から褐色の子囊層内ゼラチンを生じ、厚さ約 20 μm 、顆粒を欠く。側糸状体 (Fig. IV 4.6-5B) は子囊層ではよく分枝・癒合し、無色、内腔は直径約 2 μm 、細胞壁は厚さ約 0.5 μm 。子囊上層付近では肥大しないか、わずかに分枝し、子囊層内ゼラチンが淡褐色から暗褐色、内腔は直径約 2 μm 、細胞壁は厚さ 0.5 μm 。子囊 (Figs. IV 4.6-4 & 5A) は幅の広い棍棒状で、50–55 \times 15–20 μm 。子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–。子囊内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ、外層 (outer layer) は I–, KI–, 内層 (inner layer) は I+マゼンタ, KI+青色、内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭、一層。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は初期は円錐形で、後に浅い円錐形を経て、更に浅くなり、目立たなくなる。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子囊胞子 (Fig. IV 4.6-5C-G) は 1 子囊中に 8 個生じ、披針紡錘形 (acicular-fusiform) か披針形 (acicular), まっすぐ、先端は丸みを帯び、30–40 \times 3–4 μm 、無色、平行多室、隔壁は 11–12 (–13), 細胞は円筒形、隔壁は厚さはほぼ均一で約 0.5 μm 。外膜は LPCB と KI で厚さ 1.5–2 μm 。粉子器は未見。

ヨード反応 (Fig. IV 4.6-1J-L)：髓層は I–, GAW-I–, KI–；果殻 (*Opegrapha*-type) は I–, GAW-I–, KI–；アンカレッジバンドルは I–, GAW-I–, KI–；子囊下層は I+ 橙色, GAW-I+ 橙色, KI+ 淡青色；子囊層 I+ 橙色, GAW-I+ 橙色, KI+ 淡青色。子囊: エピプラスト (epiplast) I+ 橙赤色から黄色, GAW-I+ 橙色から黄色, KI+ 橙色から黄色, 子囊外壁 (ectotunica) I–, GAW-I–, KI–；頂環 (apical ring) I+ マゼンタ, GAW-I+ マゼンタ, KI+ 青；子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, GAW-I–, KI–；子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 桃色, GAW-I+ 桃色, KI+ 淡青色。子囊胞子は I+ ごく淡い黄色, GAW-I+ ごく淡い黄色, KI+ 淡黄色。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-11–13, 2.2.2-18–20)：Ertz (2009a)によると、TLC によって検出できなかった。日本産本種から gyrophoric acid が検出された。

分布 (Fig. IV 4.6-16)：アジア (日本, タイ, マレーシア), アフリカ (ベナン, モザンビーク) (Ertz 2009a, Nylander 1890, Vaino 1929, 本研究)；千葉県。

生態：海岸のクロマツ林内のクロマツ樹幹上で確認された。

ノート：本種は Ertz (2009a) の記載からすると、本種は以下の形質によって特徴付けられる。即ち (1) 地衣体上に粉芽塊を欠く。(2) 子器は散生するか、2 – 10 個集合し、枝分かれしないか、まれに枝分かれする。(3) 子器盤上には粉霜を欠く。(4) “果殻” は子囊層の下方では連続する。(5) 子囊層は油滴を欠く。(6) 子嚢胞子は(31 –) 38.3 – 54.4 (– 64.5) × (3 –) 3.3 – 4.3 (– 5) μm, 隔壁は(7 –) 8 – 12。(7) 粉子は単室, 4.5 – 6 × 0.5 – 1 μm。(8) 子囊層はヨード反応で I+ 赤色。(9) 特定の地衣成分は検出されない。

日本産本種はこれに概ね一致するが、子嚢胞子 (30 – 40 × 3 – 4 μm) が短い傾向がある (Fig. IV 4.6-5C – G)。更に、その他の形質を Ertz (2009a) の記載と日本産本種で比較し、子器の長さ、子囊層の厚さ、子嚢の長さが若干異なることを確認した。子器は Ertz (2009a) の記載では長さ 0.5 – 2 (– 2.5) mm としているが、日本産本種では長さ 0.3 – 1.0 mm と短い傾向がある。子囊層は Ertz (2009a) の記載では無色で、厚さ 50 – 100 μm としているが、日本産本種では厚さは薄く 50 – 55 μm。子嚢の長さは Ertz (2009a) の記載では長さ 55 – 78 μm としているが、日本産本種では 50 – 55 μm と短い傾向がある (Figs. IV 4.6-4 & 5A)。しかし、これらの差によって日本産標本 Ertz (2009a) の *O. bonplandii* から明瞭に区別することはできないので、“本種” と同定した。ただし、日本産は標本は一点しか検討していないので、日本産個体群の変異を代表していない可能性がある。両郡の分類を明らかにするために、より多くの日本産本種標本を収集し、検討する必要がある。

日本産 3 種は以下の形質により互いに区別できる。(1) 子器の大きさと分枝。(2) 子器盤の幅。(3) 子器縁の幅。(4) 地衣体中の共生藻細胞の分布密度。(5) 子囊上層の色。(6) 子嚢胞子の大きさと、隔壁の数。(7) 子嚢の大きさと頂環。(8) 子囊下層のヨード反応。

Opegrapha varia は以下の形質によって本種とは異なる。子器は散生し、線状か楕円形、通常は枝分かれしないが、ごくまれに不等長二又分枝し、長さ 0.2 – 2 mm, 幅 0.1 – 0.25 mm と幅が広い傾向がある。子器盤は本種においては幅は概ね均一で狭く 0.03 – 0.05 mm だが、ムツキゴウゴケ (*O. varia*) は最初狭くて、時に次第に広くなり、0.01 – 0.2 mm。子器縁は本種は概ね均一で厚く、0.10 – 0.15 mm, *O. varia* においては最初厚く、0.05 – 0.1 mm, 次第に薄くなり、0.02 – 0.03 mm。子囊上層は本種においては概ね淡い褐色、部分的に褐色で、*O. varia* は暗褐色。子嚢胞子は本種より *O. varia* は明らかに短く、隔壁が少なく、25 – 30 × 約 5 μm, 隔壁は 4 – 6。子嚢は本種より *O. varia* は短く、40 – 50 × 15 – 18 μm。

Opegrapha sp. は以下の形質によって本種とは異なる。*Opegrapha sp.* の子器は散生し、線状か楕円形、通常、枝分かれしない、ごくまれに枝分かれ通常は長さ 0.2 – 1.3 mm, 幅 0.1 – 0.5 mm。子器盤は *Opegrapha sp.* は幅が不均一で、幅 0.05 – 0.35 mm。子器縁は *Opegrapha sp.* においてはやや薄い傾向があり、0.05 – 0.15 mm。共生藻細胞は本種では密に分布するが、*Opegrapha sp.* ではまばらに分布する。*Opegrapha sp.* の子囊上層は褐灰色から暗褐色。子嚢胞子は本種より *Opegrapha sp.* は明らかに短く、隔壁が少なく、25 – 30 × 4 – 5 μm, 隔壁は 3 – 5。子嚢は本種より *Opegrapha sp.* は幅が狭く、50 – 55 × 10 – 15 μm。子囊下層は I+ 青。

2. *Opegrapha varia* Pers. ムツキゴウゴケ

(Figs IV 2.2.1-12, 19, 4.6-6 – 10, 16, 5-4a & 12)

O. varia Pers., Neue Annal. Bot., I. Stück 1: 30 (1794); Torrente & Egea, Bibl. Lichenol. 102: 125 (1989); Kashiwadani & Thor, J. Jpn. Bot. 70: 313 (1995); Ertz, Bibl. Lichenol. 102: 128 (2009). ≡ *Alyxoria varia* (Pers.) Ertz & Tehler, Fungal Diversity 49: 53 (2011).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.6-6A) は痂状。基物に薄く広がり，連続し，概ね亀裂を欠き，通常は平滑，褐色を帯びた淡緑色か灰褐色で，粉芽・裂芽を欠く。プロタルスは不明瞭。子器はリレラ，*Opegrapha*-type (Fig. IV 4.6-6A-J)，散生し，線状か楕円形，通常は枝分かれしないが，ごくまれに不等長二叉分枝し，長さ 0.2–2 mm，幅 0.1–0.25 mm。子器盤は最初は狭く，次第に幅広くなり，幅は均一，幅 0.01–0.2 mm，通常は先端は尖り，平滑，子器縁部より窪み，黒褐色，粉霜を欠く。子器縁は時に地衣体によって部分的に覆われ，明瞭に突出し，頂部は丸みを帯び，黒褐色，最初は厚く，厚さ 0.05–0.1 mm，時に次第に薄くなり，厚さ 0.02–0.03 mm，粉霜を欠く。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.6-7) は樹皮上生，顕著なエピネクラルレイヤーと皮層を欠き，藻類層と髓層に分化しない。髓層 (Fig. IV 4.6-7) は繊維状の菌糸からなり，無色，厚さ 20–60 μm 。菌糸は不規則に配列し，わずかに分枝・癒合し，内腔は直径約 2 μm ，菌糸壁は厚さ 0.5 μm で平滑。樹皮が混じる。共生藻細胞が均一に密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。共生藻細胞は trentepohlioid，直径 8–10 μm 。果殻 (*Opegrapha*-type) (Fig. IV 4.6-8, 5-4b & 12) は子囊下層の下方と子囊上層，子囊層，子囊下層の側方にあり，黒褐色で硬く，菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり，側部では厚さ 25–30 μm 。菌糸は噴水状に配列し，分枝・癒合し，内腔は直径約 2 μm ，細胞壁の厚さは約 0.5 μm 。明瞭なヒポテシウム・アンカレッジバンドルは確認できなかった。子囊下層 (Fig. IV 4.6-6L & M) は淡褐色から褐色，厚さ 25–30 μm 。子囊層 (Fig. IV 4.6-6L & M) は淡褐色の子囊層内ゼラチンを含み，ごく淡い褐色，厚さ 50–55 μm 。子囊上層 (Fig. IV 4.6-6L & M) は暗褐色，暗褐色の子囊層内ゼラチンを生じ，厚さ 10–13 μm ，顆粒を欠く。側糸状体 (Fig. IV 4.6-10A) は，子囊層では分枝・癒合し，無色，内腔は直径約 2 μm ，細胞壁は厚さ約 1 μm 。子囊上層付近では分枝し，肥大しない，内腔は直径 2 μm ，細胞壁は厚さ 1 μm ，子囊層内ゼラチンが暗褐色。子囊 (Fig. IV 4.6-9 & 10B) は幅の広い棍棒状，40–50 \times 15–18 μm 。子囊外壁 (ectotunica) は薄く，I–，KI–。子囊内壁 (endotunica) は 2 層に分かれ，外層 (outer layer) は I–，KI–，内層 (inner layer) は I+マゼンタ，KI+青色，内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭，一層。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は最初不明瞭か円柱形，後に円柱形。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子囊胞子 (Fig. IV 4.6-10C–E) は 1 子囊中に 8 個生じ，披針紡錘形 (acicular-fusiform)，まっすぐ，先端は丸みを帯び，25–30 \times 約 5 μm ，無色，平行多室，隔壁は 4–6，細胞は円筒形，中央の細胞は先端部の細胞より大きく，隔壁の厚さはほぼ均一で 1–2 μm 。外膜は LPCB と KI で厚さ 1–2 μm 。粉子器は未見。

ヨード反応 (Fig. IV 4.6-6N-P)：髓層は I–，GAW-I–，KI–；果殻 (*Opegrapha*-type) は I–，GAW-I–，KI–；アンカレッジバンドルは I–，GAW-I–，KI–；子囊下層は I+ 赤色，GAW-I+ 赤色か黄色，KI+青色；子囊上層は I+ 赤色，GAW-I+ 赤色，KI+青色；子囊層は I+ 赤色，

GAW-I+赤色, KI+青色. 子嚢: エピプラスト (epiplast) I+ 橙色, GAW-I+ 橙色, KI+橙色, 子嚢外壁 (ectotunica) I-, GAW-I-, KI-; 頂環 (apical ring) I+ マゼンタ, GAW-I+橙赤色, KI+濃青色; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, GAW-I-, KI-; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 桃色, GAW-I+ 淡橙色か桃橙色, KI+ 淡青色. 子嚢胞子は I+ ごく淡い黄色, GAW-I+ごく淡い黄色, KI+ 淡黄色.

化学成分 (Fig. IV 2.2.1-12, 19) : Ertz (2009a)によると, TLC によって検出できなかった. 日本産本種を検討した結果, 同様に TLC によって検出できなかった.

分布 (Fig. IV 4.6-16) : アジア (日本, 台湾, 中国, インドネシア, インド, シンガポール, フィリピン), オセアニア (オーストラリア, フィジー, パプア・ニューギニア), アフリカ (アンゴラ, Bénin, ブルンジ, ケニア, ルワンダ, 南アフリカ, タンザニア, ザンビアレオニオン) (Ertz 2009, Kashiwadani & Thor 1995, 本研究); 本州 (青森県, 千葉県, 静岡県), 四国 (高知県), 九州 (宮崎県, 鹿児島県), 小笠原諸島 (母島) (Kashiwadani & Thor 1995, 本研究).

生態: 林内から林縁の日陰あるいは半日陰で, 樹皮に着生する. 樹種は普通, 常緑広葉樹 (14) [アラカシ (4), クスノキ (1), スダジイ (4), マテバシイ (1), 樹種不明 (3)], 落葉広葉樹 (5) [ハンノキ (1), カエデ属 (1), ケヤキ (2), 樹種不明 (1)].

ノート: 本種は Ertz (2009a)の記載によると以下の特徴がある. (1) 地衣体上に粉芽塊を欠く. (2) 子器は散生し, 楕円形か線状, 長く伸びるか, まれに丸みを帯びる. 枝分かれしないか, まれに枝分かれしない. (3) 通常は粉霜を欠くが, まれに子器縁や子器盤上に黄緑色の粉霜を生じる. (4) “果殻” は子嚢層の下方では連続する. (5) 子嚢層は油滴を欠く. (6) 子嚢胞子は(16-) 25.1–33.9(–44)×(4-) 4.7–6.1(–7.5) μm, 隔壁は(3-)5–6(–7). (7) 粉子は単室, 桿形, 3–5×1–1.5 μm. (8) 子嚢層はヨード反応で I+赤. (9) 特定の地衣成分は検出されなかった. 日本産本種はこれに概ね一致するが, 子器盤の幅, 子嚢層の厚さと色, 子嚢の長さ, 子嚢胞子の長さとは若干異なる. 子器盤は Ertz (2009a)の記載では幅(0.1-) 0.15–0.5 mm としているが, 日本産本種では幅 0.01–0.2 mm と狭い傾向がある (Fig. IV 4.6-6B-J). 子嚢層は Ertz (2009a)の記載では無色で, 厚さ 60–95 μm としているが, 日本産本種ではごく淡い褐色で, 厚さは薄く 50–55 μm (Fig. IV 4.6-6L). 子嚢の長さは Ertz (2009a)の記載では長さ 50–75 μm としているが, 日本産本種では 40–50 μm と短い傾向がある (Fig. IV 4.6-9 & 10B). 子嚢胞子は Ertz (2009a)の記載では(16-) 25.1–33.9(–44)×(4-) 4.7–6.1(–7.5) μm としているが, 日本産本種では 25–30×約 5 μm と短く, 幅が狭い傾向がある (Fig. IV 4.6-10C–E).

Opegrapha bonplandii は以下の特徴が本種とは異なる. *O. bonplandii* の子器は集合し, 線状か楕円形, 最初, 枝分かれしないが, 時に不等長二又分枝し, 長さは短い傾向があり, 長さ 0.3–1.0 mm, 幅 0.15–0.3 mm. 子器盤は本種においては最初狭く, 次第に広くなり, *O. bonplandii* 幅は概ね均一で狭く, 0.03–0.05 mm. 子器縁は本種は最初幅が広く, 次第に幅狭くなり, *O. bonplandii* は概ね均一で幅が広く, 0.12–0.15 mm. 子嚢上層は本種においては暗褐色, *O. varia* は概ね淡い褐色, 部分的に褐色で暗褐色. 子嚢は本種より *O. bonplandii* は幅が広く, 50–55×15–20 μm. 子嚢胞子は本種より *O. bonplandii* は明らかに長く, 隔壁が多く, 30–40×3–4 μm, 無色, 平行多室, 隔壁は 11–12(–13).

Opegrapha sp.と本種は子器の分枝，子嚢胞子と隔壁の数がよく似ているが，子器の大きさ，子器盤と子器縁，子嚢上層の色，子嚢の形状，頂環，子嚢下層のヨード反応が異なる。*Opegrapha* sp.の子器は本種より短く，幅広い傾向があり，長さ0.2–1.3 mm，幅0.1–0.5 mm. 子器盤の幅が不均一で，幅0.05–0.35 mm，一方，本種の子器盤は最初は狭く，次第に広くなる。子器縁は概ね均一で，本種よりも厚い傾向があり，0.05–0.15 mm. 子嚢上層は褐灰色から暗褐色。子嚢は本種より *Opegrapha* sp.は長さが短く，幅が広く，50–55 × 10–15 μm. 子嚢の頂環が異なる。子嚢下層は I+濃青色で，一方，本種は，子嚢下層は I+赤色。

3. *Opegrapha* sp.

(Figs IV 2.2.1-13, 20, 4.6-11 – 15, 16, & 5-4a)

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.6-11A) は痂状。基物に薄く広がり，連続し，通常は平滑で，亀裂を欠くが，時に不規則な亀裂が入り，淡灰褐色で黄緑色を帯びる。粉芽・裂芽を欠く。プロタルス (Fig. IV 4.6-11A) は時に生じ，幅0.05–0.1 mm，黒褐色。子器 (Fig. IV 4.6-11A–E) はリレラ，*Opegrapha*-type，散生し，線状か楕円形，通常は枝分かれしない，ごくまれに枝分かれ，通常は先端は丸みを帯び，長さ0.2–1.3 mm，幅0.1–0.5 mm. 子器盤は幅は不均一で0.05–0.35 mm，平滑，子器縁部より窪み，暗褐色，粉霜を欠く。子器縁 (Fig. IV 4.6-11B–E) は黒褐色，顕著に突出し，頂部は丸みを帯び，概ね厚さは均一で0.05–0.15 mm，粉霜を欠く。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.6-12) は樹皮上生，顕著なエピネクラルレイヤーと皮層を欠き，藻類層と髓層に分化しない。髓層 (Fig. IV 4.6-12) は繊維状の菌糸からなり，無色，厚さ25–100 μm. 菌糸は垂直に配列し，わずかに分枝・癒合し，内腔は直径1–2 μm，菌糸壁は厚さ約1 μmで平滑。樹皮がまざる。共生藻細胞がまばらに分布する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。共生藻細胞は trentepohlioid，直径5–10 μm. 果殻 (*Opegrapha*-type) (Fig. IV 4.6-13) は子嚢下層の下方と子嚢上層，子嚢層，子嚢下層の側方にあり，褐色で硬く，菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり，側部で厚さ25–50 μm. 菌糸は噴水状に配列し，分枝・癒合し，内腔は直径約2 μm，細胞壁は厚さ約0.5 μm. 明瞭なヒポテシウム・アンカレッジバンドルは認められなかった。子嚢下層 (Fig. IV 4.6-11G–H) は淡い緑褐色，厚さ20–30 μm. 子嚢層 (Fig. IV 4.6-11G–H) は無色の子嚢層内ゼラチンで満たされ，無色，厚さ50–55 μm. 子嚢上層 (Fig. IV 4.6-11G–H) は褐灰色から暗褐色で，褐灰色の子嚢層内ゼラチンを生じ，厚さ15–25 μm，顆粒を欠く。側糸状体 (Fig. IV 4.6-15A) は，子嚢層では分枝・癒合し，無色，内腔は直径約2 μm，細胞壁は厚さ約0.5 μm. 子嚢上層付近では分枝し，肥大しない，内腔は直径2–3 μm，細胞壁は厚さ約0.5 μm，子嚢層内ゼラチンは褐灰色。子嚢 (Fig. IV 4.6-14 & 15A) は幅の狭い棍棒状，50–55 × 10–15 μm. 子嚢外壁 (ectotunica) は薄く，I–，KI–. 子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ，外層 (outer layer) はI–，KI–，内層 (inner layer) はI+マゼンタ，KI+青，内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭，二層。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は最初は不明瞭か円柱形，後に円柱形。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子嚢胞子 (Fig. IV 4.6-15B–E) は1子嚢中に8個生じ，披針

紡錘形 (acicular-fusiform), まっすぐ, 先端は丸みを帯び, $25-30 \times 4-5 \mu\text{m}$, 無色, 平行多室, 隔壁は3-5, 細胞は円筒形, 隔壁は厚さはほぼ均一で $0.5-1 \mu\text{m}$. 外膜はLPCBとKIで厚さ $1-2 \mu\text{m}$. 粉子器は未見.

ヨード反応 (Fig. IV 4.6-11I-K): 髓層はI+橙赤, GAW-I+淡橙赤色, KI+淡青色; 果殻 (*Opegrapha*-type) はI-, GAW-I-, KI-; アンカレッジバンドルはI-, GAW-I-, KI-; 子囊下層はI+濃青色, GAW-I+青色, KI+濃青色; 子囊上層はI+赤色から橙赤色, GAW-I+赤色から橙赤色, KI+青色; 子囊層はI+赤色から橙赤色, GAW-I+赤色から橙赤色, KI+青色. 子囊: エピプラスト (epiplast) I+ 橙色から黄色, GAW-I+黄色, KI+橙色, 子囊外壁 (ectotunica) I-, GAW-I-, KI-; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, GAW-I+マゼンタ, KI+濃青色; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, GAW-I-, KI-; 子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, GAW-I+桃色, KI+淡青色. 子嚢胞子はI+ごく淡い黄色, GAW-I+ごく淡い黄色, KI+淡黄色.

化学成分 (Fig. IV 2.2.1-13, 20): TLCによって検出できなかった.

分布 (Fig. IV 4.6-16): 日本 (本研究); 千葉県, 徳島, 高知, 鹿児島県.

生態: 林内から林縁の日陰あるいは半日陰で, 主に広葉樹 (落葉・広葉ともに) 樹皮に着生する. 樹種は普通, 常緑広葉樹 (3) [シラカシ (1), スダジイ (1), 樹種不明 (1)], 落葉広葉樹 (4) [エノキ (3), ゴンズイ (1)], 朽木 (1).

ノート: 本種の特徴は以下のとおりである. (1) 地衣体上に粉芽塊を欠く (Fig. IV 4.6-11A). (2) 子器 (Fig. IV 4.6-11A-E) は散生し, 線状か楕円形, 通常は枝分かれしないか, ごくまれに枝分かれ, 長さ $0.2-1.3 \text{ mm}$, 幅 $0.1-0.5 \text{ mm}$. (3) 子器盤 (Fig. IV 4.6-11A-E) は幅が不均一, 幅 $0.05-0.35 \text{ mm}$, 粉霜を欠く. (4) 子器縁 (Fig. IV 4.6-11A-E) は概ね厚さが均一, 厚さ $0.05-0.15 \text{ mm}$, 粉霜を欠く. (5) 果殻 (*Opegrapha*-type) (Fig. IV 4.6-13) は子囊下層の下方では連続する. (6) 子囊上層は褐灰色から暗褐色. (7) 子囊層 (Fig. IV 4.6-11G) は油滴を欠く. (8) 子囊 (Fig. IV 4.6-14 & 15A) は幅の狭い紡錘形で, $50-55 \times 10-15 \mu\text{m}$, 子囊頂環は二層. (9) 子嚢胞子 (Fig. IV 4.6-15B-E) は披針紡錘形 (acicular-fusiform), $25-30 \times 4-5 \mu\text{m}$, 隔壁は3-5. (10) 子囊層 (Fig. IV 4.6-11I-K) はI+赤色から橙赤色, 子囊下層はI+濃青色. (11) 特定の地衣成分は検出されない. 本種はムツキゴウゴケ (*O. varia*) によく似ているが, 子器の大きさ, 子器盤と子器縁, 子囊上層の色, 子囊の形状, 頂環, 子囊下層のヨード反応が明らかに異なる. 詳細についてはムツキゴウゴケ (*O. varia*) を見よ.

4.7 *Roccellina* Dard. emend. Tehler ヘリブトゴケ属

Roccellina Dard., Biblioth. Bot. 9(45): 11 (1898); Tehler, Opera Bot. 70: (1983).

タイプ: *Roccellina cerebriformis* (Mont.) Tehler, Opera Bot. 70: 51 (1983) . ≡ [*Chiodecton cerebriformis* Mont., Ann. Sci. Nat. Bot. 3, ser., 18: 311 (1852)].

≡ *Lobodirina cerebriformis* (Mont.) Follm., Nova Hedwigia 14 (2+4): 234 (1967).

形態

1) 地衣体

1-1) 生育形: 本属の生育形は痂状から樹状, プラコディオイドなど多様である. Tehler (1983)の記載から判断すると, 日本産1種を含む本属内の多くの種において生育形は属内種間で差が大きく, 分類形質として有効であるが, 同一種間においても変異が大きい. 以下に種ごとの生育形を示す.

痂状: *R. badia* Tehler, *R. chilena* (Dodge) Tehler, *R. cinerea* (Müll.Arg.) Tehler, *R. conformis* Tehler, *R. corrugate* Follm., *R. jamesii* Tehler, *R. franciscana* (Zahlbr. ex Herre) Follm., *R. inaequabilis* Tehler, *R. limitata* (Nyl.) Tehler, *R. niponica* Tehler, *R. obscura* Tehler. *このうちヘリブトゴケ (*R. niponica*) は日本に産する.

小囊状から痂状: *R. capensis* (Nyl. ex Stiz.) Tehler, *R. exspectata* Tehler, *R. falklandica* (Zahlbr.) Tehler, *R. ochracea* Follmann, *R. nigrocincta* Tehler

小囊状か垂痂状から痂状: *R. chalybea* Tehler, *R. lutosa* (Zahlbr.) Tehler.

プラコデオイドから痂状: *R. flavida* Tehler.

プラコデオイド: *R. cerebriformis* (Mont.) Tehler, *R. mahuiana* (Follm.) Tehler.

プラコデオイドから垂痂状: *R. nigricans* Tehler.

垂痂状から痂状: *R. suffruticosa* Tehler, *R. terrestris* Tehler.

垂痂状: *R. accedens* (Nyl.) Tehler, *R. luteola* Follm..

樹状: *R. cumingiana* (Gay) Tehler, *R. hypomecha* (Ach.) Tehler, *R. mollis* (Hampe) Tehler, *R. portentosa* (Gay) Tehler.

1-2) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.7-1A): Tehler (1983)の記載からすると, 痂状種の地衣体は概ね以下のとおりである. 基物表面を覆い, 半ば区画化し, 表面は平滑かイボ状, 粉霜がある. 日本産ヘリブトゴケ (*R. niponica*) もこれに概ね一致するが, ヘリブトゴケ (*R. niponica*) は亀裂があるが, 区画化せず, 粉霜を欠く. Tehler (1983)の記載から判断すると, 痂状種の地衣体の形態は属内種間では, ほとんど区別ができないが, 粉芽塊の有無は分類形質として有効である [*R. badia* Tehlerと*R. cinerea* (Müll. Arg.) Tehler, *R. niponica*のみ粉芽塊を生じる]. ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては, 本研究では, 子器が脱落し, 髓層がむき出しになった部分が一見粉芽塊のように見え, 地衣体上には粉芽塊を欠くことを認めた. Tehler (1983)はタイプ標本1標本からヘリブトゴケ (*R. niponica*) の粉芽塊を確認しただけで, Tehler (1983)は子器が脱落し, 髓層がむき出しになった部分を見誤ったものと思われる.

1-3) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.7-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) を検討したところ、概ね岩上生で、ほとんどは岩上に存在するが、岩内に菌糸が分布し、部分的に岩内生である。顕著な皮層は分化せず、髄層と藻類層の区別はなく、同層である。共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻。

1-3-1) 皮層 (cortex) ・エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Fig. IV 4.7-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、顕著な皮層・エピネクラルレイヤー・エピコルテックスを欠く。Tehler (1983)によると、属内種間では若干重なる部分もあるが、種間で差があり、分類形質として有効であるとしている。Tehler (1983)はヘリブトゴケ属*Roccellina*の皮層を4タイプに分けた。すなわち、(1) 皮層は明瞭、菌糸は不規則に配列し、菌糸先端は褐色、エピコルテックスがある。(2) 皮層は不明瞭、菌糸は不規則に配列し、菌糸先端は褐色、エピコルテックスを欠く。(3) 皮層は明瞭、菌糸は不規則に配列し、菌糸先端は褐色、エピコルテックスを欠く。(4) 皮層は明瞭、皮層上部では菌糸が垂直に配列し、下部では不規則に配列し、菌糸先端は褐色、エピコルテックスを欠く。Tehler (1983)によると、本属のエピコルテックスは (A) 皮層の菌糸先端が溶けて層状になるか、(B) 皮層上方にゼラチン状の物質が堆積した層としている。前者 (A) は本研究におけるエピネクラルレイヤーにあたりと考えられる。

Tehler (1983)によると、ヘリブトゴケ (*R. niponica*) の皮層は (2) のタイプに属するとし、菌糸先端は数本が褐色になるとしている。日本産ヘリブトゴケ (*R. niponica*) を検討した結果、皮層を概ね欠き、時に菌糸が共生藻細胞より上部に数本突出し、突出した菌糸先端の色は通常は無色、ごくまれに褐色で、通常は菌糸は無色である。菌糸先端の色は検査した標本12点中10点は無色で、2点の標本の一部のみが褐色であった。Tehler (1983)はこの共生藻細胞より上部に突出し、まれに先端が褐色になる菌糸をみて、菌糸先端は数本が褐色になるとしたと考えられる。

1-3-2) 髄層 (medulla) (Fig. IV 4.7-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、繊維状の菌糸からなり、通常は無色、まれに下部で黄色。菌糸は不規則に配列し、わずかに分枝・癒合し、通常は無色、まれに先端が褐色になる。共生藻細胞は密に均一に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶が散生する。Tehler (1983)の記載から判断すると、属内種間では若干重なる部分もあるが、髄層の色は種間に差があり、分類形質として有効である。本属の多くの種において髄層は上部では白色で、下部では褐色から暗褐色。*R. suffruticosa* Tehler, *R. niponica* (Nly.) Tehler, *R. obscura* Tehler, *R. falklandica* (Zahlbr.) Tehler, *R. conformis* Tehlerの髄層は暗化しない。*R. badia* Tehlerでは通常は白色から白褐色、まれに白さび赤色、*R. lutosa* (Zahlbr.) Tehlerは下部が灰色から灰褐色、*R. chilena* (Dodg) Tehlerでは基物付近では褐色、*R. nigrocincta* Tehlerの髄層は通常は白色だが時にわずかに褐色、*R. limitata* (Nyl.) Tehlerは子器周辺で褐色になる。

1-3-3) 下菌糸 (hypothallus) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、下菌糸を欠く。

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Fig. IV 4.7-1A-I) : Tehler (1983)による本属の記載によると、ほとんどの種の子器は基物表面に裸出し、無柄、基部がくびれ、概ね円形。子器縁は全縁だが、成長すると時に波打つ。子器盤は灰色から黒色で、粉霜がある。日本産ヘリブトゴケ (*R.*

niponica) もこれに概ね一致する。Tehler (1983)の記載から判断すると、子器の外部形態は属内で均一で分類形質として有効ではないが、例外的に*R. cerebriformis*はストロマ様の構造に子器が埋れ、他種と明らかに区別できる。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.7-3 & 5-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、子器はレカノラ型で、上から下へと順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムが配列し、その側方をパラテシウムと果托 (アンフィテシウム) が取り囲む。

Tehler (1983)によると、本属の子器はほとんどの種は縁部に共生藻が分布し、レカノラ型の裸子器であるとしている。例外的に*R. cinerea*, *R. niponica* (ヘリブトゴケ), *R. obscura* はビアトラ型, *R. cerebriformis*はストロマ様の組織に子器が埋れるとしている。ヘリブトゴケ (*R. niponica*) の子器縁部を検討した結果、縁部にはアンフィテシウムがよく発達し、そこには共生藻が分布し、果托があり、レカノラ型であった。しかし、ごくまれに、子器縁部は概ね共生藻を欠き、一見ビアトラ型のように見える。ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、Tehler (1983)はこのような子器を見誤った可能性がある。ビアトラ型裸子器を生じるとされている他の2種の子器縁部については個別に検討する必要がある。

2-2-1) パラテシウム (parathecium) (Figs. IV 4.7-3 & 5-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、子囊層・子囊下層・ヒポテシウムの側方にあり、子囊層・子囊下層・ヒポテシウム・果托から明瞭に分化せず、暗褐色から黒褐色。

2-2-2) 果托 (thalloid exciple) [アンフィテシウム (amphithecium)] (Figs. IV 4.7-3 & 5-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、皮層を欠き、概ね繊維状の菌糸からなり、内側 (パラテシウム周辺) では暗褐色、外側では無色。菌糸は概ね噴水状に配列し、分枝・癒合する。共生藻細胞は内側では概ね欠き、外側ではまばらに分布する。共生藻はスミレモ科緑藻 (Trentepohliaceae)。シュウ酸カルシウムを欠く。Tehler (1983) の記載から判断すると、種間で大きな差はなく、分類形質として有効でない

2-2-3) 果殻 (proper exciple) (Figs. IV 4.7-3 & 5-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) を検討した結果、子囊層側部にはパラテシウムがあり、その外側 (下方) は暗化する。この暗化した組織の菌糸は噴水状に配列し、果托における菌糸の走行と似ている。両組織の境界は時に不明瞭であることから、この暗化した組織はパラテシウムに隣接する果托が二次的に暗化したものと考えられ、一方、カシゴケ属にみられる果殻はアンフィテシウムであり、ヘリブトゴケ (*R. niponica*) のアンフィテシウムは共生藻を含むため、果托と呼ばれる。

Tehler (1983) の記載と図によると、本属は薄い果殻をもち、*R. niponica* (ヘリブトゴケ) において、果殻は果托の側方にあり、淡色でゆるい組織としている。Tehler (1983)の“果殻”と本研究で検討したヘリブトゴケ (*R. niponica*) のパラテシウムと果托内側の暗化した組織は同じ組織と考えられる。

2-2-4) ヒポテシウム (hypothecium) ・ヒポテシアルベース (hypothecial base) ・アンカレッジバンドル (anchorage bundles) (Figs. IV 4.7-3 & 5-2) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、子囊下層の下方にあり、暗化した倒円錐形の組織をヒポテシウムとする。ヒポテシウムは菌糸が概ね垂直に配列する。ヒポテシウムの下方は暗化した果托に囲まれ、ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドルは認められなかった。

Tehler (1983)によると、ヒポテシウムは暗褐色、よく発達し、“hypothecial extensions” が

時に基物まで発達するとしている。Tehler (1983) の図からすると、“hypothecial extensions” はアンカレッジバンドルと同一の組織と考えられる。

2-2-5) 子嚢下層 (subhymenium) (Fig. IV 4.7-1K & L) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、子嚢下層は薄い層で、コットンブルーで濃染する造嚢糸が密に分布する。Tehler (1983)においては子嚢下層は記載されていない。

2-2-6) 子嚢層 (hymenium) ・子嚢上層 (epihymenium) (Fig. IV 4.7-1K & L) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、側糸状体と子嚢からなり、子嚢層内ゼラチンと油滴を欠く。側糸状体は子嚢層ではわずかに分枝・癒合し、ごく淡い褐色であり、子嚢層は概して無色からごく淡い褐色である。子嚢上層付近では側糸状体が肥大し、よく分枝し、細胞壁の特に外層が褐色に着色する。Tehler (1983)は子嚢上層及び、側糸状体の先端の色をおおよそ褐色とし、種ごとに記載していない。

2-2-7) 子嚢 (asci) (Figs. IV 4.7-4 & 5A) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、棍棒状。子嚢外壁 (ectotunica) は薄く、I- , KI-。子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI- , KI-、内層 (inner layer) はI+桃色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) はやや不明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。Tehler (1983)は子嚢を種ごとに記載していない。

2-2-8) 子嚢胞子 (ascospores) (Fig. IV 4.7-5C-I) : ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては、子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ、概ね披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、先端が丸く、時に桿形 (bacilliform) に近く、まっすぐか、やや曲がる。色は無色、表面は平滑で、外膜 (perispore) は認められない。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれない。Tehler (1983)の記載からすると、子嚢胞子の隔壁の数はすべての種で共通で3、形状と大きさは属内種間で若干重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効である。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.7-1M-O) : Tehler (1983)の記載から判断すると、基本的には子嚢層はI+青, KI+青のアミロイドで、属内均一である。

3) 粉子器

3-1)粉子器 (pycnidia) の外部形態 : Tehler (1983)の記載から判断すると、粉子器は地衣体上に集合する。地衣体に半ば埋没するか、地衣体からわずかに突出し、表面は黒褐色か暗褐色。*R. niponica* (ヘリブトゴケ) においては、粉子器はみつからなかった。

3-2)粉子器 (pycnidia) の内部形態 : Tehler (1983)は粉子器の内部形態については記載をしていない。

3-2-1) 粉子 (conidia) : Tehler (1983)の記載から判断すると、粉子は通常は小粉子のみを生じ、糸状か鎌形で単室、無色。しかし、*R. luteola* Follm.は小粉子と大粉子を生じ、大粉子は桿形である。

化学成分

Tehler (1983)によると, atranorin, erythrinとlecanoric acid, norstictic acid, psoromic acid, roccellic acid, schizopeltic acid, 未確認物質が検出される. Tehler (1983)の記載から判断すると, 属内種間で若干重なる部分もあるが, 種によって異なり分類形質として有効である.

分布

ヘリブトゴケ属全体では, 低緯度から中緯度に広がり汎熱帯的ではあるが, 主に海岸地方に分布をする. 種としては分布域が狭く, ごく限られた地域にのみ分布する. ほとんどの種は南米の西海岸に分布し, ペルーからチリにかけて種数が多い. ペルーからチリ中央部に*R. cerebriformis* (Mont.) Tehlerと*R. nigrocincta*, *R. terrestris* Tehler. チリ北部には*R. corrugate* Follmannと*R. flavida* Tehler, *R. nigricans* Tehler, *R. ochracea* Follmannが分布する. 多くの種はチリ北部からチリ中央部に分布する (*R. accedens* (Nyl.) Tehler, *R. chalybea* Tehler, *R. chilena* (Dodge) Tehler, *R. cumingiana*, *R. inaequalis* Tehler, *R. limitata* (Nyl.) Tehler, *R. luteola* Follm., *R. lutosa* (Zahlbr.) Tehler, *R. mahuiana* (Follm.) Tehler, *R. mollis*, *R. obscura* Tehler, *R. portentosa*, *R. suffruticosa* Tehler). それ以外では*R. falklandica* (Zahlbr.) Tehlerがアルゼンチン, *R. badia* Tehlerがエクアドル (ガラパゴス) と北ペルーに分布する. 南米以外では, 日本と中国に*R. nipponica* (Nyl.) Tehler, イエメン (ソコトラ島) に*R. cinerea* (Mull.Arg.) Tehler, 南アフリカから*R. capensis* (Nyl. Ex Stiz.) Tehlerと*R. hypomecha*, アセンション島 (南大西洋) から*R. jamesii* Tehler, オーストラリア (タスマニア) から*R. expectata* Tehler, アメリカ合衆国 (北米西海岸) には*R. franciscana* (Zahlbr. ex Herre) Follm.と*R. conformis* Tehlerが分布する.

日本にはヘリブトゴケの1種が分布し, 日本と中国に分布する (Aptroot & Sipman 2001, Tehler 1983). 1990年から2013年の調査と既存の報告から, 本州では千葉県, 静岡県, 島根県, 山口県, 四国では愛媛県, 高知県, 徳島県, 九州では長崎県, 鹿児島県に分布することを確認した.

日本における分布については (Nylander 1890, Kashiwadani 1985, Tehler 1983) によるが, 海外の情報は次の文献による (Aptroot & Sipman 2001, Aptroot & Schumm 2011, Follmann 2001, 2008, Tehler 1983, 1985, Tehler & Irestedt 2007).

生態

本属の多くの種は海岸の岩上の垂直面や崖に生育する. 海岸以外の岩上には*R. cinerea*, *R. nigricans*と*R. mahuiana*, *R. mollis*, *R. jamesii*, *R. ochracea*, *R. portentosa*, *R. terrestris*が生育する. その中でも, *R. mollis*と*R. ochracea*は砂漠にのみ生育する. この他, *R. terrestris*は砂上, *R. cinerea*は石灰岩上, *R. chilena*は海辺の低木上, *R. franciscana*は岩上と樹皮の両方に生育する. 日本産本属の*R. nipponica* (ヘリブトゴケ) は海岸の西か北西に面した崖や岩上の垂直面に生育する. 海外の情報は次の文献による (Follmann 2001, 2008, Tehler 1983, 1985, Tehler & Irestedt 2007).

ノート

Tehler (1983)の記載から判断すると, 本属の特徴は以下のとおりである. (1) 子器はレカノラ型かピアトラ型, 通常は子器盤上に粉霜がある. (2) 皮層菌糸は絡み合う. (3) ヒポ

テシウムは暗褐色，よく発達し，“hypothecial extensions”が時に基物まで発達する．(4) 側糸状体は子嚢層付近で分枝しないか，わずかに分枝し，子嚢上層付近では分枝し，絡み合い，肥大し，表面は平滑ではない(ornamented)．(5) 子嚢胞子は紡錘形か先の丸い紡錘形，隔壁は3．(6) 小粉子は糸状か鎌形．ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては検討した結果，これに概ね一致するが，Tehler (1983)は皮層があるとしているが，ヘリブトゴケ (*R. niponica*) においては明瞭な皮層を欠く．

ヘリブトゴケ属は世界で30種が知られている (Follmann 2001, 2008, Tehler 1983, 1985, Tehler & Irestedt 2007)．Tehler & Irestedt (2007)は 72LSUとRPB2を用いた系統解析の結果，*Roccella*と*Roccellaria*の4種[*Roccella tinctoria* var. *cumingiana* Gay in Mont.と*R. hypomecha* (Ach.) Zahlbruckner, *R. portentosa* Gay Darb., *Roccellaria mollis* (Hampe) Zahlbruckner]を本属に移動した．Tehler & Irestedt (2007)は形態的な検討を実施していないが，その後，Aptroot & Schumm (2011)が4種の内部形態を検討した．その図と記載から判断すると，4種は皮層を概ね欠くか，皮層があり，菌糸が不規則に配列し絡み合うなど*Roccellina*の特徴を示すことが確認できた．日本産としては，1種 (*Roccellina niponica*) が知られている．

Tehler (1983)の記載から判断すると，本属内の種を区別するのに以下のような形質が挙げられる．(1) 着生基物，(2) 生育形，(3) 粉芽塊の有無と大きさ，(4) プロタルスの有無，(5) 子器のタイプ，(6) 子器の突出具合，(7) 皮層の菌糸先端の色とエピコルテックス，(8) 髓層下部の色，(9) “hypothecial extension”の有無，(10) 子嚢胞子の大きさ，(11) 含有化学成分．

日本産ヘリブトゴケ属の種

Roccellina niponica (Nyl.) Tehler ヘリブトゴケ

(Figs IV 2.2.1-14, 22, 4.7-1 – 6 & 5-2)

Roccellina niponica (Nyl.) Tehler, Opera Bot. (70): 70 (1983); Kashiwadani, Mem. Ntl. Sci. Mus., Tokyo (18): 105 (1985); Harada et al., Newsletter Jpn. Soc. Lichenol. (82): 297 (2007). ≡ *Dirina niponica* Nyl., Lich. Jap.: 50 (1890).

タイプ：福岡県[Kyushu, Moji].

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.7-1A) は痂状．基物に薄く広がり，厚さは概して薄く，不規則な亀裂が入り，表面はイボ状で，通常は緑褐色を帯びた淡い灰色で，時に褐色を帯びた灰色，粉芽・裂芽・粉霜を欠く．プロタルスは，地衣体の縁が他の地衣体と接するとき生じ，通常は黒褐色，地衣体と同じ高さかわずかに地衣体より窪む，幅0.05–2 mm．裸子器はレカノラ型，*Schismatomma*-type (Fig. IV 4.7-1A-I) は，基物表面に裸出し，無柄で，直径0.3–1.3 mm．子器盤は平坦かわずかに盛り上がり，褐色を帯びた灰色，直径0.2–1.0 mm．粉霜は子器盤平坦部分に分布し，通常は淡灰色，まれに粉霜を欠く．子器縁 (Fig. IV 4.7-1A-I) は最初全縁，次第に強く波打ち，地衣体より淡く，厚さ0.1–0.3 mm．若い子器では子器盤より顕著に突出するが，成熟すると概ね子器盤と同じ高さで，顕著に突出しないが，時にわずかに突出する．粉子器は未見．

内部形態: 地衣体 (Fig. IV 4.7-2) は皮層とエピネクラルレイヤーを欠き、藻類層と髓層に分化しない。髓層は繊維状の菌糸からなり、通常は無色、まれに下部が黄色、厚さ80–110 μm 。菌糸は不規則に配列し、わずかに分枝・癒合し、通常は無色、まれに先端が褐色になり、内腔は約2 μm 、細胞壁は厚さ0.5–1 μm で、菌糸表面には通常は細かい顆粒 (直径1–2 μm) が散生する。共生藻が密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶が散生する。共生藻細胞は直径10–15 μm 。シュウ酸カルシウムの結晶は15–60 \times 20–50 μm 。果托 (Figs. IV 4.7-1J, 3 & 5-2) は顕著、カップ状、皮層を欠く、概ね繊維状の菌糸からなり、内側 (パラテシウム周辺) では暗褐色、外側では無色、厚さ80–150 μm 。菌糸は外側に向かって伸び、噴水状に配列し、分枝・癒合する。共生藻細胞は内側では概ね欠き、外側では通常はまばらに分布し、時に概ね欠く。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。果托菌糸内腔は直径約2 μm 、細胞壁は厚さ約1 μm で、菌糸表面は平滑かわずかにイボ状。共生藻細胞は10–20 \times 5–10 μm 。パラテシム (Figs. IV 4.7-1J, 3 & 5-2) は子囊層・子囊下層・ヒポテシウムの側方であり、黒褐色で硬く、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、厚さ5–10 μm 。子器縦断面においてパラテシウムの長軸に沿って菌糸は配列し、わずかに分枝・癒合する。ヒポテシウム (Figs. IV 4.7-1J, 3 & 5-2) は倒円錐形、菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色、中央付近では厚さ50–100 μm 、K+ 緑褐色。菌糸は垂直に配列する。菌糸内腔は直径 約2 μm 、細胞壁は厚さ約1–2 μm 、黒褐色。ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドルを欠く。子囊下層 (Fig. IV 4.7-1K & L) はごく淡い褐色、厚さ20–50 μm 。子囊層 (Fig. IV 4.7-1K & L) はごく淡い褐色、厚さ60–100 μm 。子囊上層 (Fig. IV 4.7-1K & L) は褐色から暗褐色、厚さ20–25 μm 。側糸状体は子囊層付近ではわずかに分枝癒合し、ごく淡い褐色、内腔は直径 約1 μm 、細胞壁は厚さ約0.5 μm 。子囊上層付近ではわずかに分枝し、肥大し、褐色。内腔は直径 約1 μm 、細胞壁は厚さ0.5–1 μm 。子囊 (Fig. IV 4.7-4 & 5A) は 70–85 \times 13–15 μm 、棍棒状、子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–。子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI–, KI–, 内層 (inner layer) はI+桃色, KI+淡青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) はやや不明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は円筒形で、通常は次第に浅くなる。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子嚢胞子 (Fig. IV 4.7-5C-I) は1子嚢中に 8個生じ、概ね披針紡錘形 (acicular-fusiform) で、先端が丸く、時に桿形 (bacilliform) に近く、わずかに曲がり、25–33 \times 4–5 μm 、無色、平行多室、隔壁は3、細胞は円筒形、細胞壁は通常は厚さ0.5–1 μm 。粉子器は未見。

ヨード反応 (Fig. IV 4.7-1M–O) : 髓層はI–, GAW-I–, KI– ; 果殻はI–, GAW-I–, KI– ; ヒポテシウムはI–, GAW-I–, KI– ; 子囊下層 I+青, GAW-I+青, KI+青 ; 子囊層 I+青だが、部分的に黄色から橙赤色, GAW-I+ 青だが、部分的に黄色から橙赤色, KI+青だが、部分的に黄色から橙赤色。子囊 : エピプラスト (epiplast) I+黄色から橙赤色, GAW-I+ 橙色, KI+橙色 ; 子囊外壁 (ectotunica) I–, GAW-I–, KI– ; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, GAW-I+ 橙赤色, KI+濃青 ; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I–, GAW-I–, KI– ; 子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, GAW-I+ 淡橙色か桃橙色, KI+淡青。子嚢胞子 : I+わずかに黄色, GAW-I+弱い黄色, KI+淡黄色。

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-14, 22) : Tehler (1983)によると、roccellic acidを含むとしている。日本産本種からTLCによりlichesterinic acid, protolichesterinic acid, roccellic acidが、HPLCに

より lichesterinic acid と protolichesterinic acid, 未同定成分 (G1 と R1) が検出された。

分布 (Fig. IV 4.7-6) : 日本と中国 ; 本州 (千葉県, 静岡県, 島根県, 山口県), 四国 (愛媛県, 高知県, 徳島県), 九州 (長崎県, 鹿児島県) (Aptroot & Sipman 2001, Kashiwadani 1985, Nylander 1890, Tehler 1983, 本研究)。

生態 : 海岸の西か北西に面した崖や岩上の垂直面に生育する。時に *Graphidastra japonica* A. Sakata & H. Harada や *Enterographa leucolyta* (Nyl.) Redinger と隣り合って生育する。

ノート : Tehler (1983) の記載から判断すると, 本種は以下の形質によって特徴付けられる。(1) 岩上生。(2) 痂状。(3) プロタルスを欠く。(4) 子器はビアトラ型で, 地衣体表面に裸出する。(5) 子器縁は最初は全縁だが, 次第に強く波打つ。(6) 皮層は多少不明瞭で, 先端が褐色の菌糸を数本含み, 厚さ 5–10 μm 。(7) 髓層下部は暗化しない。(8) 子嚢胞子は紡錘形, 24–29 \times 3–5 μm 。(9) ロッケラ酸 (roccellic acid) を含む。

本研究で検討した結果, 概ねこれに一致するが, (4) と (6) については一致しなかった。Tehler (1983) によると, *R. niponica* (ヘリブトゴケ) はビアトラ型であるとされる。しかし, *R. niponica* (ヘリブトゴケ) の子器の内部形態を詳細に検討した結果, 子器縁部には共生藻細胞が分布することが明らかになった (Figs. IV 4.7-1J, 3 & 5-2)。従って, 子器はビアトラ型ではなく, レカノラ型とすべきである。一部の標本では子器縁部のごく一部にのみ共生藻細胞が分布し, 一見ビアトラ型に見えることがある。Tehler (1983) はこのような子器のみを観察するため, ビアトラ型と見誤ったものと考えられる。また, Tehler (1983) は (6) 皮層は多少とも不規則で, 先端が褐色の菌糸を数本含むとしているが, 本研究により明瞭な皮層を欠き, 時に菌糸が共生藻細胞より上部に数本突出し, 突出した菌糸先端の色は通常は無色, ごくまれに褐色になることを確認した。菌糸先端の色は検査した標本 12 点中 10 点は無色で, 2 点の標本の一部のみが褐色で, 通常は菌糸は無色である。Tehler (1983) はこの共生藻細胞より上部に突出し, まれに先端が褐色になる菌糸をみて, 菌糸先端は数本が褐色になるとしたと考えられる。

さらに, Tehler (1983) と比較し, 若干の差異を見出した。Tehler (1983) によると, 地衣体の色は暗褐色から黄褐色であるとしているが, しかし, 日本産本種では通常は緑褐色を帯びた淡い灰色で, 時に褐色を帯びた灰色である。Tehler (1983) によると, タイプ標本には粉芽塊 (“Somewhat ambiguous punctiform to maculiform soralia) があるとしている。本研究では, ヘリブトゴケ (*R. niponica*) を 33 点検討した結果, 粉芽塊は全く認められなかった。子器が脱落し, 髓層がむき出しになった部分が一見粉芽塊のように見えた。Tehler (1983) はこれを粉芽塊と見誤ったものと思われる。

4.8 *Schismatomma* Flot. & Körb. ex A. Massal. メダイゴケ属

Schismatomma Flot. & Körb. ex A. Massal., Recherche sull'autonomia die licheni crostosi: 55 (1852).

タイプ： *Schismatomma pericleum* (Ach.) Branth & Rostr., Bot. Tidsskr. 3: 244 (1869).

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.8-2A) : 地衣体は痂状. 日本産1種を含む本属内の多くの種においては地衣体の形態は種間で差は小さく, 分類形質として有効でなく, 概ね以下のとおりである (Tehler 1993の記載による). 基物表面を覆い, 厚さは概して薄く, 平坦で連続する. 平滑か, 表面は微細な凹凸がある. 灰白色, 灰色, 灰褐色, 紫褐色 (本研究による), 灰緑色で時に褐色, 緑や黄色を帯びる. ほとんどの種では粉芽塊・裂芽を欠く. 例外的に *S. decolorans* (Turn. & Borr.) Clauzade & Vézda と *S. pericleum* (Ach.) Branth & Rostr. は粉芽塊を有する. Tehler (1993) によると *S. ocellulatum* (メダイゴケ) は時に粉芽塊を生じているが, 日本産標本を検討した結果 (Sakata & Harada 2012), 粉芽塊はなく, シュウ酸カルシウムの結晶が詰まったイボが地衣体上に生じており, Tehler (1993) はこれを見誤ったものと思われる.

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.8-4C) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては, 地衣体は樹皮上生で, 明瞭な皮層は分化せず, 髓層と藻類層に分化しない. 共生藻はスミレモ科緑藻.

1-2-1) エピネクラルレイヤー (epinecral layer) ・皮層 (cortex) (Fig. IV 4.8-4C) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては, エピネクラルレイヤー・皮層を欠く.

1-2-2) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.8-4C) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては, 藻類層は髓層から明瞭に分化しない. 菌糸は概ね垂直に配列し, わずかに分枝し, 線形. 共生藻はスミレモ科緑藻 (Trentepohliaceae). わずかにシュウ酸カルシウムの結晶を含む.

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては, 下菌糸を欠く.

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Fig. IV 4.8-2A–G) : 本属の子器はおよそ次のような外部形態を示す (Tehler 1993の記載による). 子器は基物表面に裸出し, 無柄, 基部はくびれず, 長く伸びるか円形. 子器縁部は目立たず, 常にわずかに発達するが, 成熟した子器ではしばしば消失する. 子器盤は盛り上がるか, ほとんど平坦で, まれに窪み, 黒色から暗褐色であるが, 通常は白色か灰白色の粉霜によって完全に覆われるが, 二次的に消失することも多く, なかには粉霜を欠く種もある. 日本産本属 (*S. ocellulatum*) はこれに概ね一致するが, 子器は基部でくびれ, 常に円形, 子器縁部は子器の真上から見ると目立たないが, 側部では発達する. Tehler (1993) は子器盤上の粉霜と子器の形状に属内種間で差を認め, 分類形質として有効であるとしている. *S. occultum* (Knight & Mitten) Zahlbr. と *S. graphidioides* (Leight.) Zahlbr. は粉霜を常に欠き, *S. pericleum* と *S. dirinellum* (Nyl.) Zahlbr. は子器が大きくなるにつ

れて粉霜は徐々に消失し、遂には完全に消失する。子器の形状は通常、円形であるが、*S. occultum*と*S. graphidioides*では楕円形から線状である。

本属とヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) の子器の外部形態はよく似ていて、区別することが難しい。Tehler (1993)の記載によると、本属の子器は基部がくびれず、縁部はわずかに発達するだけであるが、一方、ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) の子器はTehler (1983)の記載によると、地衣体との境界がくびれ、縁部はよく発達する。さらに、日本産本属とヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) を比較した結果、若い子器の縁部の形状が異なることがわかった。本属の若い子器の縁部は概ね子器盤と同じ高さで、顕著に突出しない (Fig. IV 4.8-2B) が、ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*) においては、縁部は子器盤より顕著に突出する (Fig. IV 4.7-1B & C)。また、同じレカノラ型のアシカゴケ (*Graphidastra*) においては、若い子器の縁部はわずかに突出し、縁部がよく放射線状に下部まで切れ込む (Fig. IV 4.5-1C) ため、本属とは明らかに異なる。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、子器はレカノラ型で、上から下へと順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウム、ヒポテシアルベース、アンカレッジバンドルが配列し、子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムの側方をパラテシウムと果托 (アンフィテシウム) が取り囲む。

2-2-1) パラテシウム (parathecium) (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、子囊層・子囊下層・ヒポテシウムの側方にあり、明瞭に子囊層・子囊下層・ヒポテシウム・果殻から分化せず、暗褐色から黒褐色。

2-2-2) 果托 (thalloid exciple) [アンフィテシウム (amphithecium)] (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) : *S. ocellulatum* (メダイゴケ) においては、皮層を欠き、繊維状の菌糸からなり、内側 (パラテシウム周辺) では暗褐色、外側では無色。菌糸は概ね噴水状に配列し、分枝・癒合する。共生藻細胞は内側では概ね欠き、外側では均一に分布する。共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻。シュウ酸カルシウムを欠く。Tehler (1993) の記載から判断すると、属内種間で共生藻の分布が多少とも異なるが、種間で大きな差はなく、分類形質として有効でない。

2-2-3) 果殻 (proper exciple) (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) : 先の研究で、メダイゴケ (*S. ocellulatum*) におけるヒポテシウム周辺の暗化した組織を果殻とした (Sakata & Harada 2012, Tehler 1993)。“果殻”における菌糸の走行は果托と似ており、さらに、両組織間の境界は時に不明瞭であることから、隣接する果托が二次的に暗化しただけで、“果殻”は欠くと考えられる。

2-2-4) ヒポテシウム (hypothecium) ・ヒポテシアルベース (hypothecial base) ・アンカレッジバンドル (anchorage bundles) (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) を検討した結果、子囊下層の下方にあり、暗化した倒円錐形の組織をヒポテシウムとする。ヒポテシウムは菌糸が概ね垂直に配列する。ヒポテシウムの下方にあり、暗化した組織をアンカレッジバンドルとする。アンカレッジバンドルは菌糸が概ね不規則に配列する。ヒポテシウムとアンカレッジバンドルの境界をヒポテシアルベースとする。

Tehler (1993) の記載から判断によると、通常、ヒポテシウムは暗褐色、よく発達し、時に基物まで発達する。Tehler (1993) のヒポテシウムは菌糸の走行から判断するとアンカレ

ツジバンドルのことを示していると考えられる。Tehler (1993)は本属のヒポテシムとアンフィテシウムを区別しない。Tehler (1993)によると、属内では均一で分類形質としては有効でないとしているが、Ertz & Diederich (2007)によると、地衣生菌の*S. physconiicola*では無色から淡褐色で他種と区別できる。

2-2-5) 子嚢下層 (subhymenium) (Figs. IV 4.8-3A, 5, 5-2 & 7) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、淡黄褐色である。Tehler (1993)は子嚢下層を子嚢層と区別せず、属内では均一で分類形質として有効でないとしている。

2-2-6) 子嚢層 (hymenium) ・子嚢上層 (epihymenium) (Figs. IV 4.8-3A, 5, 5-2 & 7) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、側糸状体は子嚢層ではわずかに分枝・癒合し無色であり、子嚢層は概して無色である。子嚢上層付近では側糸状体がわずかに肥大し、わずかに分枝し、細胞壁の特に外層が暗褐色に着色する。Tehler (1993)によると、子嚢上層と側糸状体の先端の色はおおよそ褐色であり、種ごとに記載せず、属内では均一で分類形質として有効でないとしている。

2-2-7) 子嚢 (asci) (Fig. IV 4.8-6A & 7A) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、棍棒状。子嚢外壁 (ectotunica) は薄く、I- , KI-。子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI- , KI-、内層 (inner layer) はI+桃色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) はやや不明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。Tehler (1993)によると子嚢の大きさは種間で多少とも異なるが、大きな差はなく、分類形質として有効でないとしている。

2-2-8) 子嚢胞子 (ascospores) (Fig. IV 4.8-7C & D) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ、紡錘形、まっすぐか、やや曲がり、先端は丸みを帯びる。色は無色、表面は平滑で、外膜 (perispore) は認められない。平行多室で、細胞は円筒形、細胞壁は隔壁付近で厚く、隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれない。Tehler (1993)によると、子嚢胞子の隔壁の数はすべての種で3、形状と大きさは若干重なる部分もあるが、種によって異なり分類形質として有効であるとしている。通常、子嚢胞子は紡錘形だが、*S. graphidioides*, *S. pericleum*と*S. occultum*はacicular fusiformで細長い (Tehler 1993)。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.8-3C - E) : Tehler (1993) とErtz & Diederich (2007) によると基本的には子嚢層はI+青色, KI+青色の、アミロイドで属内均一であるが、*S. physconiicola*はI+赤, *S. ocellulatum* (メダイゴケ), *S. dirinellum*と*S. rediunta* (Hasse) TehlerはI-である。Tehler (1993) は*S. ocellulatum* (メダイゴケ) はI-としているが、日本産標本を検討した結果、I+赤色のヘミアミロイドであった。

3) 粉子器

3-1) 粉子器 (pycnidia) の外部形態 (Fig. IV 4.8-8A) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては、粉子器は地衣体上に列生あるいは散生する。楕円形からほぼ球形で、地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没し、表面は暗褐色で粉霜はない。

3-2) 粉子器 (pycnidia) の内部形態 (Fig. IV 4.8-8B & D) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては, 孔口は頂生し, 内腔ははじめ単一であるが, 後に不規則に分かれる。

3-2-1) 粉子 (conidia) : メダイゴケ (*S. ocellulatum*) においては, 粉子はソーセージ状 (allantoid) で単室, 無色. Tehler (1993)によると, 本属は小粉子のみを有するとしているが, 日本産本属のメダイゴケで小粉子と大粉子の2種類を確認した (Sakata & Harada 2012). すなわち, 大粉子 (Fig. IV 4.8-8C) はソーセージ状 (allantoid), 単室, 無色, $5-8 \times 2.5-3 \mu\text{m}$. 小粉子 (Fig. IV 4.8-8E) はソーセージ状 (allantoid), 単室, 無色, $5-8 \times 1.5-2 \mu\text{m}$. Tehler (1993)によると, 小粉子は種によって大きさが異なり分類形質として有効である。

化学成分

Tehler (1993) によると, 本属は二次代謝産物として地衣成分はロッケラ酸 (roccellic acid) を含むとし, 種ごとに化学成分を記載していない. *S. decolorans*はatranorin) も含む. Aptroot & Sparrius (2008)によると, *S. spierii* Aptroot & Sparriusからはerythrinとgyrophoric acidが検出された. 今回, 日本産メダイゴケからTLCによって地衣成分は検出されなかった. 化学成分は概ね種間で均一で, 分類形質として有効でない。

分布

本属は主にヨーロッパの温帯に分布し, 一部の種は熱帯に分布する. *S. decolorans*と*S. graphidioides*はヨーロッパのみ, *S. pericleum*はヨーロッパと北アメリカに, *S. albocinctum* (Nyl.) Zahlbr.と *S. dirinellum*は地中海周辺とカナリア諸島に分布する. *S. rediunta*はアメリカ合衆国南部, *S. physconiicola*はメキシコ, *S. spierii*はブラジル, *S. occultum*はニュージーランドとオーストラリア, *S. ocellulatum* (メダイゴケ) は日本と極東ロシアに分布する (Tehler 1993, Ertz & Diederich 2007, Aptroot & Sparrius 2008).

S. ocellulatum (メダイゴケ) は日本では冷温帯に分布し, 1990年から2013年の調査と既存の報告から北海道, 本州では青森県か岩手県, 宮城 (あるいは岩手), 栃木県, 群馬県に分布することが確認された。

生態

Tehler (1993)によると, 本属は樹皮に着生し, 多少乾いた場所に生育する. Ertz & Diederich (2007)は*S. physconiicola*がハクフンゴケ属 *Physconia* (ムカデゴケ科) 上に生育する地衣生菌として報告している. *S. ocellulatum* (メダイゴケ) は林内から林縁の半日陰の場所で, 樹皮に着生する。

ノート

Tehler (1993) は, モノグラフの中でメダイゴケ属 (*Schismatomma*) の特徴として以下の特徴を挙げた. 樹皮着生, 地衣体は樹皮上生, 薄く, シュウ酸カルシウムの結晶を含み, 菌糸は不規則に配列する. 子器は小さく, 直径約0.5 mm, しばしば長く伸び, 子器縁部は顕著に発達しない. “パラテシウム” は菌糸組織, 菌糸はもつれ, 垂直に配列する. ヒポテシウムは暗褐色 (まれに淡色). 子嚢胞子は紡錘形かacicular-fusiform, 隔壁は3. 小粉子は桿形. roccellic acidを含む。

Tehler (1993)の“パラテシウム”は果托(アンフィテシウム)内側の暗化した部分のことである。

また、Tehler (1993)とErtz & Diederich (2007)の記載を検討した結果、本属内の種を区別するのに以下の形質が有効であることがわかった。粉芽塊の有無、子器の形状、子器盤上の粉霜、ヒポテシウムの色、子嚢胞子の大きさ、粉子の大きさ。

メダイゴケ属は世界で10種知られ (Tehler 1993, Ertz & Diederich 2007, Aptroot & Sparrius 2008), 日本産としては、かつて2種が知られていた。即ち、青森産の標本に基づき Zahlbruckner (1927)により記載された *Schismatomma caesitium* Zahlbr., 陸前(宮城県あるいは岩手県)産の標本に基づき Räsänen (1944)によって記載された *Schismatomma japonicum* Räsänen であった。また、群馬県産の標本に基づき Vainio (1921)によって記載された *Chiodecton ocellulatum* Vain. も、その後、本属に移されることになった。「原色日本地衣植物図鑑」(吉村1974)では、*Schismatomma caesitium*はスキスマトンマとして、*Chiodecton ocellulatum* はメダイゴケとされた。「日本産の地衣類および関連菌類のチェックリスト」(原田他 2004)においては、*S. japonicum*と*S. ocellulatum* [“*S. ocellulatum*”と誤記された]の2種が掲載され、*S. caesitium*は後者の異名とされた。しかしTehler (1993)は、これらの3者を同一種とし、*S. ocellulatum*を正名として採用した。本研究の結果、日本産本属としてTehler (1993)と同様に*S. ocellulatum*のみを認めた。

日本産メダイゴケ属の種

***Schismatomma ocellulatum* (Vain.) Tehler** メダイゴケ

(Figs. IV 2.2.1-16, 2.2.2-22, 4.8-1 – 9, 5-2 & 7)

Schismatomma ocellulatum (Vain.) Tehler, Opera Bot. (118): 21 (1993). ≡ *Chiodecton ocellulatum* Vain., Bot. Mag. Tokyo 35: 73 (1921). Type: Japan, Prov. Kozuke, Dec. 10, 1917, coll. Tsunoda, in herb. Yasuda no. 154 (TNS, isolectotype!). = *Schismatomma caesitium* Zahlbr., Bot. Mag. Tokyo 41: 315 (1927). Type: Japan, Mutsu, depart. Aomori, corticola, Faurie no. 6595 (W, holotype, not seen). = *Schismatomma japonicum* Räsänen, Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 20: 29 (1944). Type: Japonia, Prov. Rikuzen, ad corticem arboris, leg. 1908, A. Yasuda, s.n. (H, lectotype, not seen).

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.8-2A) は痂状。基物に薄く広がり、厚さは概して薄く、表面は平坦で連続し、紫褐色、灰緑色で褐色を帯びる、灰緑色で緑か黄色を帯びるか、ごく淡い灰褐色、粉芽も裂芽も欠く。イボ状突起 (Fig. IV 4.8-4A) は半球形かドーム形、通常は散生し、時に集合し、ほとんど地衣体と同じ色だが、しかし、いくぶん淡いか白色、直径0.01–0.03 mm。裸子器はレカノラ型、*Schismatomma*-type (Fig. IV 4.8-2A–G)、基物表面に裸出し、無柄で、直径0.4–0.8 mm。子器盤は平坦かわずかに盛り上がり、黒紫褐色か非常に暗い紫褐色。粉霜は子器盤平坦部分に分布し、通常、白灰色、まれに粉霜を欠く。子器縁 (Fig. IV 4.8-2A–G) はごく淡い灰褐色(地衣体より淡い)、厚さ0.03–0.08 mm、厚みは不均一、ほとんど子器盤と同じ高さ、顕著に突出しない。粉子器は (Fig. IV 4.8-8A) 地衣体上に列生あるいは散生し、半球形で、地衣体に半ば埋没するか、ほとんど完全に埋没

し、直径0.03–0.05 mm、暗褐色からほぼ黒色で粉霜を欠く。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.8-4C) は樹皮内生、皮層を欠き、藻類層と髓層は分化しない。線形の菌糸からなり、厚さ35–100 μm 。菌糸は概ね垂直に配列し、わずかに分枝する。共生藻が密に分布する。まれにまばらなシュウ酸カルシウムの結晶 (立方体、幅約3 μm) を生じる。菌糸直径は約1 μm 、菌糸壁は厚さ1–2 μm で、菌糸表面は通常、平滑かわずかにイボ状。共生藻細胞は直径15–25 μm 。イボ状突起 (Verrucae) (Fig. IV 4.8-4B) は概ね無色だが、表面付近では褐色で、線形の菌糸からなる。菌糸は分枝癒合し、網目状になる。シュウ酸カルシウムは明らかに上部で密に分布し、立方体、ほとんどが幅5–15 μm 。共生藻細胞は地衣体よりまばらに分布する。イボの菌糸直径は約1 μm 、菌糸壁は厚さ約1 μm 。果托 (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) はリング状、異なる子器だけでなく同一子器内でも厚さは不均一、線形の菌糸からなり、内側 (パラテシウム周辺) では暗褐色、外側では無色、下部では厚さ25–130 μm 、側部では厚さ25–90 μm 。菌糸は果托側部では外側に向かって伸び、噴水状に配列するが、中央付近では不規則に配列する。共生藻細胞が分布する。シュウ酸カルシウムの結晶は常に粗密か欠き、しかし、まれに非常に密で、概ね立方体、幅2–10 μm か長く伸び2–10 \times 7–15 μm 。共生藻細胞の大きさは地衣体と同じ大きさ。菌糸内腔は直径0.5–1 μm 、細胞壁は厚さ約1 μm で、菌糸表面は通常、平滑かわずかにイボ状。ヒポテシウム (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) は菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり、暗褐色か、暗赤紫色、いくぶん赤みを帯び、中央付近では厚さ35–60 μm 、K+ 緑褐色。菌糸は分枝・癒合し、垂直に配列する。ヒポテシウムの菌糸内腔は直径0.5–1 μm 、細胞壁は厚さ約0.5 μm 、黒褐色。ヒポテシアルベース (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) は幅30–50 μm 。アンカレッジバンドル (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) は暗褐色から黒褐色。菌糸は概ね垂直に配列する。菌糸内腔は直径1–2 μm 、細胞壁の厚さは約0.5 μm 。子囊下層 (Figs. IV 4.8-5, 5-2 & 7) は淡黄褐色厚さ25–50 μm 。子囊層 (Figs. IV 4.8-3A, 5, 5-2 & 7) は通常、無色で部分的に褐色のストリップ (側糸状体か過熟した子嚢胞子) を生じ、厚さ40–75 μm 。子囊上層 (Figs. IV 4.8-3A, 5, 5-2 & 7) は暗褐色、厚さ20–25 μm 。側糸状体 (Fig. IV 4.8-7B) は子囊層付近ではわずかに分枝癒合し、無色、直径約1 μm 。子囊上層付近ではわずかに分枝し、肥大し、直径2–3 μm 。子囊 (Fig. IV 4.8-6 & 7A) は55–75 \times 10–15 μm 、棍棒状、子囊外壁 (ectotunica) は薄く、I–, KI–。子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ、外層 (outer layer) はI–, KI–, 内層 (inner layer) はI+桃色, KI+青, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) はやや不明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は常に幅の狭い円筒形で、目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子嚢胞子 (Fig. IV 4.8-7C & D) は1子嚢中に8個生じ、紡錘形 (fusiform), わずかに曲がり、先端は丸みを帯び、23–28 \times 3–5 μm 、無色、平行多室、隔壁は3、細胞は円筒形、細胞壁は通常、厚さ0.5–1 μm 。粉子器 (Fig. IV 4.8-8B & D) の内腔は単一。大粉子 (Fig. IV 4.8-8C) はソーセージ状 (allantoid), 単室、無色、5–8 \times 2.5–3 μm 。小粉子 (Fig. IV 4.8-8E) はソーセージ状 (allantoid), 単室、無色、5–8 \times 1.5–2 μm 。

ヨード反応 (Figs. IV 4.8-3B – E & 6) : ヒポテシウムはI+濃青色, GAW-I (GAWを後にIに置き換える)+濃青色, KI+濃青色; 子囊層 I+濃赤色, GAW-I (GAWを後にIに置き換える)+赤色, KI+青色。子囊 : エピプラスト (epiplast) I+橙色, KI+橙色; 子囊外壁 (ectotunica) I–, KI–; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, KI+濃; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica)

I-, KI-; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, KI+淡青色. 子嚢胞子: I+ごく淡い黄色; KI+ごく淡い黄色.

化学成分 (Figs. IV 2.2.1-16 & 2.2.2-22): Tehler (1993)は種ごとに化学成分を記載していない. TLCとHPLCでは地衣成分は検出できなかった.

分布 (Fig. IV 4.8-9): 日本, ロシア (ウラジオストック周辺); 北海道・青森県・宮城県か岩手県 (陸前)・栃木県・群馬県 (Vaino 1921, Yasuda 1925, Zahlbruckner 1927, Räsänen 1944, Tehler 1993, 本研究).

生態 (括弧内の数字は標本数を示す): 林内から林縁の半日陰で, 樹皮に着生する. 樹種は普通, 落葉広葉樹(10) [ハウチワカエデ(1), ダケカンバ (1), ブナ (1), ミズナラ (6), 樹種不明 (1)], 常緑広葉樹(5) [サクラ属 (2), クマシデ属 (3)]. Tehler (1993)によるとマツ属, ハンノキ属, カバノキ属上に生育する.

ノート: 日本産本属標本とメダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) のアイソレクトタイプ (Fig. IV 4.8-1) と比較した結果, 全ての標本がメダイゴケ (*S. ocellulatum*) に一致した. 本種の特徴を以下に示す. (1) 子器盤にいつも灰白色の粉霜で覆われ, まれに粉霜が消失する (Fig. IV 4.8-2A-G). (2) 地衣体は粉芽塊を欠き, イボを生じる (Fig. IV 4.8-2A).

(3) 地衣体の菌糸 (Fig. IV 4.8-4C) は直径3-4 μm . (4) 果托 (Fig. IV 4.8-3A) は常にシュウ酸カルシウムの結晶を含むが, 地衣体にはシュウ酸カルシウムの結晶を欠く. (5) ヒポテシウム (Fig. IV 4.8-3A) は暗褐色か, 暗赤紫色. (6) 側糸状体 (Fig. IV 4.8-7B) の直径は約1 μm . (7) 子嚢胞子 (Fig. IV 4.8-7C & D) は23-28 \times 3-5 μm . (9) 大粉子 (Fig. IV 4.8-8C) はソーセージ状 (allantoid), 単室, 無色, 5-8 \times 2.5-3 μm , 小粉子 (Fig. IV 4.8-8E) はソーセージ状 (allantoid), 単室, 無色, 5-8 \times 1.5-2 μm .

本種を含め本属からは小粉子 (棹形, 曲がり, 単室, 無色, 5-7 \times 2 μm .) のみが知られていたが (Tehler 1993), 詳細な観察の結果, 本種は大粉子と小粉子を生じることがわかった. 小粉子は5-8 \times 2.5-3 μm , 大粉子は小粉子と比較して細いのが特徴で, 5-8 \times 1.5-2 μm . 小粉子と大粉子は異なる粉子器から生じるが, 外部形態では区別できない.

本種は地衣体上に時に粉芽塊があるとされていた (Tehler 1993). 一方, Zahlbruckner (1927)や, Vainio (1921), Räsänen (1944) は粉芽塊を記載していない. 我々の標本においては, 粉芽塊を欠くが, 地衣体上に常にイボを生じていた (Fig. IV 4.8-4B). イボの縦断面は一般的に定義される粉芽塊 (Kirk *et al.* 2001) とは異なり, シュウ酸カルシウムの結晶とわずかな共生藻細胞からなる. Tehler (1993)はこれを見誤ったものと思われる.

一方, 外部形態と内部形態についてTehler (1993) と更に比較し, 若干の差異を見出した. Tehler (1993)は, 常に, 子器盤には粉霜があるとしているが, しかし, 日本産本種ではまれに粉霜を欠く. ヒポテシウムはTehler (1993)は暗褐色としているが, 日本産本種ではいくつかの標本では暗赤紫色かいくぶん赤味を帯びる.

日本産としては, かつて2種が知られていた. 即ち, 青森産の標本に基づきZahlbruckner (1927)により記載された *Schismatomma caesitium* Zahlbr., 陸前 (宮城県あるいは岩手県) 産の標本に基づきRäsänen (1944)によって記載された*Schismatomma japonicum* Räsänenであった. また, 群馬県産の標本に基づきVainio (1921)によって記載された*Chiodecton ocellulatum* Vain.も, その後, 本属に移されることになった. 「原色日本地衣植物図鑑」(吉村1974)で

は, *Schismatomma caesitium*はスキスマトンマとして, *Chiodecton ocellulatum* はメダイゴケとされた. 「日本産の地衣類および関連菌類のチェックリスト」(原田他 2004)において, *S. japonicum*と*S. ocellulatum* [“*S. ocellatum*”と誤記された]の2種が掲載され, *S. caesitium*は後者の異名とされた. しかしTehler (1993)は, これらの3者を同一種とし, *S. ocellulatum*を正名として採用した.

4.9 *Sclerophyton* Eschw. タツゴケ属

Sclerophyton Eschw., Systema lichenum, genera exhibens rite distincta, pluribus novis adauca: 14 (1824).

タイプ : *Sclerophyton elegans* Eschw., Systema lichenum, genera exhibens rite distincta, pluribus novis adauca: 25 (1824).

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.9-1A) : 地衣体は痂状. 本属内の多くの種において地衣体の形態は種間で差は小さく, 概ね以下のとおりであり (Sparrus 2004による). 日本産タツゴケ (*S. elegans*) もこれに一致する. 基物表面を覆い, 厚さは概して薄く, 平坦で連続する. 表面は平滑からイボ状. 白色から淡黄色か淡灰色で, 例外的に *S. trinidadense* Sparrus は通常はクリーム色だが標本庫で保管後は褐色にかわる. ほとんどの種では粉芽塊・裂芽を欠き, 例外的に *S. aptrootii* Sparrus には粉芽塊を生じる.

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.9-2) : タツゴケ (*S. elegans*) においては, 地衣体のほとんどの部分は基物コルク層上に存在するため, 基本的には樹皮上生である. しかし, 部分的に樹皮内生であり, 基物コルク層内部に一部の菌糸と藻類が分布することから, 部分的な樹皮内生といえる. 顕著な皮層が分化し, 髓層と藻類層の区別はない. 共生藻はスミレモ科 (Trentepohliaceae) 緑藻.

1-2-1) 皮層 (cortex)・エピネクラルレイヤー (epinecral layer) (Fig. IV 4.9-2) : タツゴケ (*S. elegans*) においては菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり, 無色. 菌糸は概ね水平に配列し, 分枝・癒合する. エピネクラルレイヤーを欠く. Sparrus (2004)によると, 本属は皮層を欠くが, 厚さ5 – 20 μm の“algae-free top-zone”があるとしている. 日本産本属においてはSparrus (2004)の“algae-free top-zone”はGAWとLPCB標品を検討した結果, 皮層に当たることが明らかになった.

1-2-2) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.9-2) : タツゴケ (*S. elegans*) においては, 繊維状の菌糸からなる. 菌糸は上部では概ね垂直に配列し, 下部では多少不規則に配列し, わずかに分枝・癒合する. 共生藻細胞は均一に分布する. シュウ酸カルシウムの結晶を含む.

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) : タツゴケ (*S. elegans*) においては, 下菌糸を欠く.

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 : 子器の外部形態 : 本属の子器はおよそ次のような外部形態を示す (Sparrus 2004). 子器はリレラの裸子器で, 通常はストロマがあり, 子器は散生するかわずかに集合し, 地衣体に概ね埋まり, “炭化”せず, 円形から長く伸びて線状になり, 更に樹状になる. 子器縁は概ね欠くか, わずかに発達し, 子器縁が地衣体より淡色で, 粉霜を欠く. 子器盤は概ね平坦で, 桃色, 褐色, 赤褐色, 黒色で, 通常は粉霜を欠く. 日本産もこれに概ね一致する.

Sparrius (2004) の記載から判断すると、ストロマの有無、子器の形状、子器盤と子器縁の上の粉霜の有無には属内種間では重なる部分もあるが、分類形質として有効である。

子器は通常はストロマに埋もれるが、以下の種はストロマを欠き、子器が地衣体に埋もれる。 *S. aptrootii*, タツゴケ (*S. elegans*), *S. extenuatum* (Nyl.) Sparrius, *S. madagascariense* Sparrius, *S. murex* Egea & Torrente ex Sparrius, *S. trinidadense* Sparrius. 子器は通常は線状で長く伸びて樹状になるが、*S. madagascariense*, *S. seriale*, *S. trinidadense*, *S. vertex*は小さな子器が列生し、樹状に配列する。子器縁にはほとんどの種が粉霜を欠くが、例外的に*S. rostratum* Egea & Torrenteは子器縁に白色の粉霜を生じる。子器盤は通常は粉霜を欠くが、*S. desertorum*, *S. murex*, *S. muriforme*, *S. rostratum*, *S. vertex*は白色の粉霜を子器盤上に生じる。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.9-3a, 3b, 5-4b & 16) : タツゴケ (*S. elegans*) においては、上から下へと順に子囊上層、子囊層、子囊下層が配列し、子囊下層の下方と子囊層側方に果殻 (*Graphidastra*-type) がある。時に子囊層側方では果殻 (*Graphidastra*-type) を欠く。

2-2-1) 果托 (Figs. IV 4.9-3a, 3b, 5-4b & 16) : タツゴケ (*S. elegans*) においては、明瞭な果托が分化しない。

2-2-2) 果殻 (*Graphidastra*-type) [proper excipulum (*Graphidastra*-type)] (Figs. IV 4.9-3a, 3b, 5-4b & 16) : 日本産タツゴケ (*S. elegans*) を検討した結果、ヒポテシウムの下方と子囊層側方に位置する多少とも暗色で、周辺の地衣体に多少とも突出する組織が認められた。菌糸は子囊層側方では概ね垂直に配列し、ヒポテシウム下方では多少不規則に配列する。菌糸の走行は地衣体の構造と似ており、両組織との境界は時に不明瞭であることから、隣接する地衣体が二次的に暗化した組織であると考えられる。これは *Graphidastra japonica* の果殻 (*Graphidastra*-type) と一致する。

Sparrius (2004) の“果殻”はその位置関係からすると、日本産タツゴケ (*S. elegans*) の果殻 (*Graphidastra*-type) と一致すると考えられる。

Sparrius (2004) の記載によると、“果殻”は無色から暗褐色、K-かK+緑色、ほとんどの種は結晶を欠くが、*S. aptrootii*, *S. syncesioides*, *S. trinidadense*, *S. vertex*は結晶を含む。

2-2-2) ヒポテシウム・ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドル : タツゴケ (*S. elegans*) においては、明瞭なヒポテシウム・ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドルは認められなかった。Sparrius (2004) の記載によると、ヒポテシウムは無色から褐色、通常はK+緑色で、例外的に*S. desertorum*, *S. muriforme*, *S. stigmaticum*はK-, *S. trinidadense*はK-か、針形の結晶を生じ、*S. madagascariense*はK+赤色の結晶を生じる。

2-2-3) 子囊下層 (Fig. IV 4.9-1E & F) : タツゴケ (*S. elegans*) においては、比較的薄い層で、コットンブルーで濃染する造囊糸が密に分布する。Sparrius (2004) においては子囊下層は記載されていない。

2-2-4) 子囊層・子囊上層 (Fig. IV 4.9-1E & F) : タツゴケ (*S. elegans*) においては、

子嚢層には側糸状体と子嚢，子嚢層内ゼラチンがあり，油滴を欠く．側糸状体は子嚢層ではよく分枝・癒合し，ごく淡い褐色であり，子嚢層は概してごく淡い褐色である．子嚢上層付近では側糸状体がわずかに肥大し，まれに分枝し，細胞壁の特に外層が褐色に着色する．Sparrus (2004)の記載から判断すると，属内種間では重なる部分もあるが，子嚢上層の色と結晶の有無は分類形質として有効である．色は通常は褐色だが，以下の6種は色が異なり，*S. aptrootii*は暗橙褐色，*S. muriforme*は無色，*S. rostratum*は橙色，*S. syncesioides*は橙褐色，*S. vertex*は無色から橙色，*S. seriale*は無色から灰橙色か褐色．通常は結晶を生じるが，*S. extenuatum*，*S. fluorescens*，*S. madagascariense*，*S. trinidadense*，*S. seriale*は結晶を欠く．

2-2-5) 子嚢 (Figs. IV 4.9-4 & 5A) : タツゴケ (*S. elegans*) においては，棍棒状．子嚢外壁 (ectotunica) は薄く，I-，KI-．子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ，外層 (outer layer) はI-，KI-，内層 (inner layer) はI+マゼンタ，KI+青，内外層共に厚さは成熟するにつれて若干薄くなる．先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない．頂環 (apical ring) は明瞭．オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない．頂嘴 (apical nasse) を欠く．Sparrus (2004)の記載から判断すると，子嚢の大きさは属内種間では重なる部分もあるが，分類形質として有効である．

2-2-6) 子嚢胞子 (Fig. IV 4.9-5C & D) : タツゴケ (*S. elegans*) においては，子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ，卵形 (oval)，まっすぐ，先端は丸みを帯びる．色は無色，表面は平滑で，平滑な外膜 (perispore) で覆われる．平行多室で，細胞は円筒形，先端で長く，中央では短く，細胞壁は隔壁付近で厚く，隔壁の厚さはほぼ均一．子嚢胞子は隔壁の所でくびれない．Sparrus (2004)の記載から判断すると，形状，大きさ，室数は属内種間では重なる部分もあるが，分類形質として有効である．子嚢胞子は通常は楕円形だが，例外的に，*S. muriforme* Sparrusでは石垣状多室．

2-3) 子器切片におけるヨード反応 : Sparrus (2004)の記載からすると，基本的には子嚢層はI+青色，KI+青色，アミロイドで属内均一であるが，例外的に*S. muriforme*はI+赤色である．

3) 粉子器

3-1) 粉子器の外部形態 : Sparrus (2004)の記載によると，粉子器は散生し，地衣体に埋没する．検査したタツゴケ (*S. elegans*) 標本においては，粉子器は見つからなかった．

3-2) 粉子器の内部部形態 : Sparrus (2004)は粉子器内部形態については記載をしていない．

3-2-1) 粉子 : Sparrus (2004)の記載によると，粉子は桿形 (bacilliform) か糸状 (filiform) で単室，無色．Sparrus (2004)の記載から判断すると，属内種間では重なる部分もあるが，分類形質として有効である．

化学成分

Sparrus (2004)によると，本属はconnorstictic acid, lichexanthone, norstictic acid,

protocetraric acid, psoromic acid, stictic acid, 2'-*O*-demethylpsoromic acidを含む。Sparrius (2004)の記載から判断すると、化学成分は属内種間で若干重なる部分もあるが、種間に差があり、分類形質として有効である。

分布

タツゴケ属 (*Sclerophyton*) は主にカリブ海周辺及び南アメリカに分布し、一部の種がアフリカ、アジアに分布する。 *S. elegans* Eschw.と*S. seriale* (Ach.) Sparriusは汎熱帯的に分布する。種として広く分布するのはタツゴケ (*S. elegans*) のみで、他は分布域が限られる。 *S. seriale*はアフリカには分布しない。新熱帯にのみ分布するのは9種で、 *S. extenuatum* (Nyl.) Sparrius はカリブ海周辺、南アメリカ (ブラジル、ペルーとギアナ)、 *S. fluorescens* Sparriusと*S. vertex* Sparriusはカリブ海周辺とギアナ、 *S. murex* Egea & Torrente ex Sparriusと*S. rostratum* Egea & Torrenteはメキシコにのみ、 *S. stigmaticum* (Krempelh.) Sparriusはブラジルにのみ、 *S. syncesioides* Sparriusはギアナにのみ、 *S. desertorum* Sparriusと*S. muriforme* Sparriusはチリにのみ分布する。アフリカにのみ分布するのは*S. trinidadense* Sparrius (トリニダード・トバゴ共和国) と*S. madagascariense* Sparrius (マダガスカル)。 *S. aptrootii* Sparriusはパプア・ニューギニアにのみ分布する。日本には本属はタツゴケ (*S. elegans*) 1種が分布する (論文未発表)。世界的には東アジア (日本、中国)、マレーシア周辺 (パプア・ニューギニア、マレーシアとニューカレドニア)、南アジア (インド)、アメリカ合衆国、カリブ海周辺 (カメルーン、プエルトリコ、ジャマイカ、グアドループ)、ブラジル、南アフリカから確認されている。日本では小笠原諸島に分布する。

生態

Sparrius (2004)によると、熱帯と海辺に生育する。

ノート

Sparrius (2004)の記載からすると、本属の特徴として以下の形質が挙げられる。(1) 地衣体は痂状。(2) 皮層を欠く。(3) 子器は線状。(4) “果殻”は子囊層付近では不明瞭、子器下部では暗化する。(5) 子囊は*Opegrapha*-type。(6) 子嚢胞子は通常は楕円形、平行多室で隔壁が3、例外的に*S. muriforme*は石垣状多室。本属は世界から14種知られている (Sparrius 2004)。日本産本属としては、日本新産となるタツゴケ (*S. elegans*) のみが本研究によって確認された。

Sparrius (2004)の記載から判断すると、本属の種を区別するのに以下の形質が有効である。子器の形状、ストロマの有無、子器縁と子器盤上の粉霜の有無、“果殻”の結晶の有無、“ヒポテシウム”のK反応、子囊層のヨード反応、子嚢上層の色と結晶の有無、子嚢の大きさ、子嚢胞子の形状と大きさ、含有成分。

日本産タツゴケ属の種

Sclerophyton elegans Eschw. タツゴケ

(Figs. IV 2.2.1-17, 4.9-1 – 6, 5-4b & 16)

Sclerophyton elegans Eschw., Systema Lichenum: 25 (1824); Sparrius, Bibl. Lichenol. 89: 70 (2004)

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.9-1A) は痂状。基物に薄く広がり，通常は平滑で，不規則に浅い亀裂が子器周辺に入り，ごく淡い黄褐色で緑色か黄色を帯びる。粉芽・裂芽を欠く。プロタルス (Fig. IV 4.9-1A) は暗褐色で，地衣体より突出し，幅0.05 – 0.15 mm。ストロマを欠く。子器 (Fig. IV 4.9-1A-C) はリレラ，*Sclerophyton*-typeは散生し，線状，最初は枝分かれしないが，通常はすぐに不等長二叉分枝か等長二叉分枝し，樹状になり，長さ0.2 – 4 mm，幅0.03 – 0.08 mm，地衣体に埋もれる。子器盤は線状，最初は枝分かれしないが，通常はすぐに不等長二叉分枝か等長二叉分枝し，樹状になり，通常は先端は丸みを帯び，長さ0.2 – 3 mm，幅0.03 – 0.05 mm，平滑，暗褐色，粉霜を欠く。明瞭な子器縁 (Fig. IV 4.9-1B & C) は分化しない。粉子器は未見。

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.9-2) は厚さ80 – 150 μm 。皮層 (Fig. IV 4.9-2) は菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり，無色，厚さ25 – 85 μm 。菌糸は概ね水平に配列し，分枝・癒合し，内腔は直径約2 μm ，細胞壁は厚さ約0.5 μm ，表面は平滑。エピネクラルレイヤーを欠き，藻類層と髓層は分化しない。髓層 (Fig. IV 4.9-2) は繊維状の菌糸からなり，無色，厚さ55 – 120 μm 。菌糸は上部では概ね垂直に配列し，下部では多少不規則に配列し，わずかに分枝・癒合し，内腔は直径約2 μm ，細胞壁は厚さ約0.5 μm で表面は平滑。共生藻細胞はとても密に分布する。シュウ酸カルシウムの結晶 (直径25 – 70 μm) を含む。共生藻細胞はtrentepohlioid，長さ8 – 15 μm ，幅5 – 8 μm 。果殻 (*Graphidastra*-type) (Figs. IV 4.9-3a, 3b, 5-4b & 16) は子囊層の側方で概ね欠き，子囊下層の下部にあり，基物まで達し，菌糸が互いに硬く癒合した繊維菌糸組織からなり，暗褐色，厚さ5 – 30 μm ，結晶を欠く，K-。菌糸は子囊層付近では概ね垂直に配列し，子囊下層下方ではいくぶん不規則に配列し，わずかに分枝・癒合し，内腔は直径2 – 3 μm ，菌糸壁は厚さ約0.5 μm 。結晶を欠く。明瞭なヒポテシウム・ヒポテシアルベース・アンカレッジバンドルは認められなかった。子囊下層 (Fig. IV 4.9-1E & F) はごく淡い褐色，厚さ20 – 25 μm 。子囊層 (Fig. IV 4.9-1E & F) はごく淡い褐色の子囊層内ゼラチンを生じ，ごく淡い褐色から無色，厚さ50 – 75 μm 。子囊上層 (Fig. IV 4.9-1E & F) はごく淡い褐色から褐色，ごく淡い褐色の子囊層内ゼラチンを生じ，厚さ25 – 50 μm ，顆粒を欠く。側糸状体は子囊層付近ではよく分枝・癒合し，ごく淡い褐色，内腔は直径約2 μm ，細胞壁は厚さ0.5 – 2 μm 。子囊上層付近ではまれに分枝し，細胞壁の特に外層が褐色に着色し，内腔は直径約2 μm ，細胞壁は厚さ0.5 – 2 μm 。子囊 (Figs. IV 4.9-4 & 5A) は棍棒状，35 – 40 \times 10 – 15 μm 。子囊外壁 (ectotunica) は薄く，I-，KI-。子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ，外層 (outer layer) はI-，KI-，内層 (inner layer) はI+桃橙色，KI+青，内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなり，特に内層は最初からごく薄く，成熟するにつれてより薄くなり，目立たなくなる。先端部の肥

厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) は明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は不明瞭か円錐形。頂嘴 (apical nasse) を欠く。子嚢胞子 (Fig. IV 4.9-5C & D) は1子嚢中に8個生じ、卵形 (oval), まっすぐ, $12-15 \times 4-5 \mu\text{m}$, 先端は丸みを帯び、無色, 隔壁は3, 細胞は円筒形, 細胞壁は厚さ約 $1 \mu\text{m}$. 外膜は平滑, LPCBで厚さ約 $2 \mu\text{m}$. 粉子は未見.

ヨード反応 (Fig. IV 4.9-1G-I) : 髓層はI+ごく淡い青色, GAW-I+ ごく淡い青色, KI+ 淡青色; 果殻 (*Graphidastra*-type) はI-, GAW-I-, KI-; 子嚢層I+ 青色, GAW-I+ 淡青色, KI+ 青色; 子嚢下層I+ 青色, GAW-I+ 淡青色, KI+ 青. 子嚢: エピプラスト (epiplast) I+ 橙赤色から赤色, GAW-I+ 淡黄色, KI+ 淡黄色, 子嚢外壁 (ectotunica) I-, GAW-I-, KI-; 頂環 (apical ring) I+ マゼンタ, GAW-I+ マゼンタ, KI+ 濃青色; 子嚢内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, GAW-I-, KI-; 子嚢内壁内層 (inner layer of endotunica) I+ 桃色, GAW-I+ 淡桃色, KI+ 淡青色. 子嚢胞子はI+ ごく淡い黄色, GAW-I+ ごく淡い黄色, KI+ 淡黄色.

化学成分 (Fig. IV 2.2.1-17) : Sparrius (2004)によると, 本種はpsoromic acidを含む。日本産本種からpsoromic acidがTLCで検出された。

分布 (Fig. IV 4.9-6) : 日本, 中国, インド, マレーシア, オセアニア (オーストラリア, パプア・ニューギニア, ニューカレドニア), 南から北アメリカ (アメリカ合衆国, キューバ, ジャマイカ, Guadeloupeプエルトリコ, ブラジル) アフリカ (カメルーン, 南アフリカ) (Sparrius 2004, Archer 2006, 本研究); 小笠原諸島 (父島) (本研究).

生態: 樹皮に着生する。時にヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) と隣り合って生育する。

ノート: Sparrius (2004)の記載によると, 本種は以下の形質によって特徴付けられる。

(1) 地衣体は平滑, (2) 子器は樹状, (3) 子器縁は地衣体より淡色, (4) 子嚢胞子は楕円形, $12-17 \times 3.2-5.5 \mu\text{m}$, 隔壁は3, (4) psoromic acidを含む, (5) 粉子は糸状, $10-14 \times 0.7 \mu\text{m}$. 日本産標本はSparrius (2004)の記載に概ね一致するが, 若干の差異を見出した。子嚢胞子の長さがやや短い傾向がある。Sparrius (2004)は子器の幅を0.07-0.15 mmとしているが, 日本産標本では0.03-0.08 mmと幅が狭い傾向がある (Fig. IV 4.9-1A-C). Sparrius (2004)は, 子嚢層を60-125 μm , 子嚢上層を10-25 μm で顆粒を生じるとしているが日本産では子嚢層が50-75 μm と薄く, 子嚢上層は25-50 μm と厚く, 顆粒を欠く (Fig. IV 4.9-1E & F). 子嚢はSparrius (2004)によると長さ50-65 μm としているが, 日本産では35-40 μm と短かった (Fig. IV 4.9-5C & D). これらの差はいずれも軽微なものであり, 本種の変異の一部とみなすべきである。ヒポテシウムをSparrius (2004)は認めたが, これは果殻 (*Graphidastra*-type) とみなすべきである (Figs. IV 4.9-3a, 3b, 5-4b & 16). Sparriusによって示された図 (2004, Fig. 44) には果托が認められない。日本産では時にリレラ周辺の地衣体がわずかに盛り上がるが, 明瞭な果托を欠き, 横断面では果托が分化していない。そのため, リレラ周辺の地衣体がわずかに盛り上がった部分を果托と見誤ったものと思われる。

4.10 *Mazosia* A. Massal. フシアナゴケ属

Mazosia A. Massal., Neogenea Lich.: 9 (1854); Santesson, Symb. Bot. Upsal 12 (1): 108 (1952);
Lücking, Flora Neotropica Monograph 148: 154 (2008).

タイプ: *Mazosia rutula* (Mont.) A. Massal., Neogenea Lich.: 9 (1854). ≡ *Strigula rotula* Mont.,
in Sagra, Hist. Phys. Cuba, Bot., Pl. Cell.: 142 (1942)

形態

1) 地衣体

1-1) 地衣体の外部形態 (Fig. IV 4.10-1A): 地衣体は痂状。本属の地衣体はおよそ次のような外部形態を示す (Lücking 2008による)。地衣体は基物表面を覆い、厚さは概して薄く、平坦で連続する。表面は平滑。色は淡緑灰色、淡緑色、淡灰色、黄緑色、緑色か褐色を帯びた灰色。時にイボ状突起、放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges)、毛 (pilose) がある。ほとんどの種では粉霜を欠き、粉芽塊・裂芽を欠く。プロタルスは通常は欠く。日本産ハクテンフシアナゴケ [*M. melanophthalma* (Müll.Arg.) R. Sant.] においては、概ねこれに一致する。

Lücking (2008)の記載から判断すると、地衣体の以下の形質は属内では若干重なる部分もあるが種によって異なり分類形質として有効である: 色、イボ状突起の有無、大きさ、放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges) の有無、毛 (pilose) の有無、粉霜の有無、プロタルスの有無。地衣体の色は通常は淡緑灰色から灰色であるが、コクテンフシアナゴケ [*M. bambusae* (Vain.) R. Sant.] は褐色を帯びた灰色から緑褐色、*M. conica* Sérus. は褐色を帯びた緑色、*M. pilosa* Kalb & Vězda は褐色を帯びた灰色から緑灰色。イボ状突起はほとんどの種にあるが、ナメラフシアナゴケ [*M. phyllosema* (Nyl.) Zahlbr.], *M. paupercula* (Müll. Arg.) R. Sant., *M. pilosa*, *M. uniseptata* Lücking, *M. conica*, *M. soreidifera* Lücking & Matzer はイボ状突起を欠く。イボ状突起の直径は通常は 0.02 – 0.07 mm だが、*M. longispora* Lücking & Matzer, *M. praemorsa* (Stirt.) R. Sant., ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*), *M. dispersa* (Hedr.) R. Sant. は 0.05 – 0.13 mm, *M. tumidula* (Stirt.) Müll. Arg. は 0.1 – 0.15 mm と大きい。イボの色は通常は地衣体と同色かわずかに淡色であるが、*M. rubropunctata* R. Sant. では赤色から褐色、コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) では暗褐色から黒褐色である。放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges) は *M. rutula* (Mont.) A. Massal. に認められる。ほとんどの種は無毛だが、*M. pilosa*, *M. tenuissima* Lücking & Matzer, *M. uniseptata* は地衣体表面に毛 (pilose) を生じる。ほとんどの種は地衣体上に粉霜を欠くが、*M. dispersa* は粉霜を生じる。ほとんどの種はプロタルスを欠くが、コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*), *M. soreidifera*, *M. pseudobambusae* Kalb & Vězda は暗褐色のプロタルスを生じる。

日本産本属として知られる3種 (Lücking 2008, Thor et al. 2000) のうち、本研究ではハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) について標本を検討した。文献 (Lücking 2008) の報告を比較したところ、以下の形質が種を区別する形質として有効である: 地衣体の色、イボ状突起の有無、大きさ、色、プロタルスの有無。ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) の地衣体は淡緑灰色から淡緑色、イボ状突起があり、直径 0.05 – 0.1 mm,

色は地衣体より淡色で、一方、ナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) の地衣体は淡緑灰色から淡緑色、イボ状突起を欠き、コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) の地衣体は褐色を帯びた灰色から緑褐色、イボ状突起があり、直径0.02 – 0.05 mm、色は暗褐色から黒褐色 (Lücking 2008の記載からすると)。コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) はプロタルスがあり、ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) とナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) は欠く。以下の地衣体の内部形態の記載は原則として、日本産ハクテンフシアナゴケの観察に基づいている。

1-2) 地衣体の内部形態 (Fig. IV 4.10-2a & b) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては、地衣体は生葉上生で、顕著な皮層・エピネクラルレイヤーは分化せず、髓層と藻類層の区別はなく、同層である。共生藻は *Phycopeltis*。

1-2-1) エピネクラルレイヤー (epinecral layer) ・皮層 (cortex) (Fig. IV 4.10-2a) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては、エピネクラルレイヤー・皮層を欠く。

1-2-2) 髓層 (medulla) (Fig. IV 4.10-2a) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては、1層の共生藻細胞層が大部分を占め、繊維状の菌糸がその下部にある。菌糸は水平に配列し、分枝・癒合する。シュウ酸カルシウムの結晶を欠く。Lücking (2008)は髓層を種ごとに記載していない。

1-2-2) イボ状突起 (Fig. IV 4.10-2a) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては上から順に、1層の共生藻細胞層、繊維状の菌糸、半球形より扁平のシュウ酸カルシウムの結晶の塊の順に配列する。菌糸は概ね垂直に配列し、わずかに分枝・癒合し、内腔は直径約2 μm 、細胞壁は厚さ0.5 – 1 μm で、表面は平滑。共生藻細胞は8 – 10 \times 5 – 6 μm 。シュウ酸カルシウムの結晶は直径25 – 50 μm 。

1-2-3) 下菌糸 (hypothallus) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては、下菌糸を欠く。

2) 子器

2-1) 子器の外部形態 (Fig. IV 4.10-1A – C) : 本属の子器はおおよそ次のような外部形態を示す (Lücking 2008 による)。子器は“ゼオリン型”の裸子器、基物表面に裸出し、円形。子器縁は内側が白色、その他の部分は地衣体と同色。子器盤は緑を帯びた黒色から黒色で、粉霜を欠く。Lücking (2008)は本属の子器を“ゼオリン型”としているが、本研究においてハクテンフシアナゴケの子器を詳細に検討した。裸子器はレカノラ型の *Mazosia*-type (新称) として定義した (IV5.1を参照)。Lücking (2008)の記載からすると、本属の子器は基本的な形態は日本産ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) と共通しており、*Mazosia*-type と同一のタイプと考えられる。その他の形質は日本産本種においてはLücking (2008)と概ね一致した。

Lücking (2008)の記載から判断すると、種間で大きな差はなく、分類形質として有効ではない。

2-2) 子器の内部形態 (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては、子囊層の下に子囊下層が配列し基物に接する。これらの側方を果殻

(*Opegrapha*-type) が取り囲み, さらに, その外側を果托 (地衣体由来) が取り囲む. 子囊上層とヒポテシウムは認められない.

2-2-1) パラテシウム (*parathecium*) (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては欠く.

2-2-2) 果托 (地衣体由来) (*thalloid exciple*) (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては果殻 (*Opegrapha*-type) の外側にあり, 厚さは均一, 表層付近は地衣体と同様に1層の共生藻細胞層が配列し, 果殻 (*Opegrapha*-type) に接する内層はシュウ酸カルシウムの結晶が大部分を占める. 菌糸は子器縦断面においては果殻 (*Opegrapha*-type) の長軸と平行に配列する. Lücking (2008)の記載から判断すると, 種間で大きな差はなく, 分類形質として有効ではない.

2-2-3) 果殻 (*Opegrapha*-type) [*proper exciple (Opegrapha-type)*] (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては, 子囊層と子囊下層の側方を取り囲み, 厚さは均一, 黒褐色で硬く, 菌糸壁が厚く, 互いに硬く癒合した繊維菌糸組織が認められた. 菌糸は子囊層上部から基物付近まで繋がり, 子器中軸側に傾く. これは, カシゴケ属 (*Cresponea*) の果殻 (アンフィテシウム) とは形態が著しく異なり, Letrouit-Galinou (1968)の*pericentral roof*が直接生長した組織と考えられる (IV 5.1を参照). この特徴は, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) に見られる果殻 (*Opegrapha*-type) と一致する. 日本から報告があるコクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) とコクテンフシアナゴケ (*M. phyllosema*) の子器の構造はLücking (2009)の記載と図からすると, 基本的な構造は本種と一致し, 本タイプと考えられる.

Lücking (2008)の記載から判断すると, 果殻 (*Opegrapha*-type) は種間で厚さが多少とも異なるが, 大きな差はなく, 概ね分類形質として有効ではないが, 例外的に*M. uniseptata*では内側の色は淡色で, 他種とは明らかに異なる.

2-2-4) ヒポテシウム (*hypothecium*)・ヒポテシアルベース (*hypothecial base*)・アンカレッジバンドル (*anchorage bundles*) (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては, 明瞭なヒポテシウム・ヒポテシアルベースとアンカレッジバンドルは認められなかった.

2-2-5) 子囊下層 (*subhymenium*) (Fig. IV 4.10-1E & F) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) において, 子囊下層は薄い層で, コットンブルーで濃染する造囊糸が密に分布する. Lücking (2008)は子囊下層を記載していないが, Lücking (2008) のヒポテシウムが子囊下層と一致すると考えられる. Lücking (2008)の記載から判断すると, “ヒポテシウム”は属内種間では若干重なる部分もあるが, の色は属内種間で差があり, 分類形質として有効である. しかし, この“ヒポテシウム”は子囊下層を指すことは明らかである. コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*), *M. praemorsa*, *M. pseudobambusae*, *M. tumidula*は上部が淡褐色, 下部は暗色. *M. paupercula*, *M. rotula*, *M. rubropunctata*, *M. tenuissima*は無色から淡褐色. *M. uniseptata*は無色からくすんだ緑色. *M. phyllosema*は無色から淡黄褐色. *M. conica*, *M. dispersa*, ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*), *M. pilosa*は褐色. *M. longispora*はくすんだ褐色. 日本産3種において, 文献 (Lücking 2008) の報告を比較したところ, 色が区別する形質として有効である. ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) は褐色, 一方, ナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) は無色から淡黄褐色, コクテンフシ

アナゴケ (*M. bambusae*) においては上部は淡褐色，下部は暗褐色。

2-2-6) 子嚢層 (hymenium)・子嚢上層 (epihymenium) (Fig. IV 4.10-1E & F) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては，子嚢層から明瞭に区別できる子嚢上層は認められなかった。子嚢層は側糸状体と子嚢からなり，子嚢層内ゼラチンや油滴を欠く。側糸状体は分枝・癒合し，無色であり，子嚢層は概して無色である。Lücking (2008)の記載から判断すると，種間で大きな差はなく，概ね分類形質として有効でない。

ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては，後に中軸付近が硬化・暗化し，コルメラ (columella) を形成する例が観察された。この形質が本種の特徴であるか，あるいは本属に普遍的なのか判断するには更に検討する必要がある。

2-2-7) 子嚢 (asci) (Figs. IV 4.10-4 & 5A) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては，棍棒状。子嚢外壁 (ectotunica) は薄く，I-，KI-。子嚢内壁 (endotunica) は2層に分かれ，外層 (outer layer) はI-，KI-，内層 (inner layer) はI+桃色，KI+青，内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる。先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない。頂環 (apical ring) はやや不明瞭。オキュラーチャンバー (ocular chamber) は目立たない。頂嘴 (apical nasse) を欠く。Lücking (2008)の記載から判断すると，属内種間では重なる部分もあるが，大きさに種間で差があり，分類形質として有効である。日本産3種において，文献 (Lücking 2008) の報告を比較したところ，大きさが区別する形質として有効である。ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) は2種と比較して短く，細い傾向があり， $45 - 55 \times 8 - 12 \mu\text{m}$ ，一方，ナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) は2種と比較して長い傾向があり， $50 - 65 \times 10 - 14 \mu\text{m}$ ，コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) においては $45 - 60 \times 10 - 14 \mu\text{m}$ で，幅はナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) と一致し，長さは2種の中間的な値を示す。

2-2-8) 子嚢胞子 (ascospores) (Fig. IV 4.10-5B - D) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては，子嚢胞子は1子嚢中に8個生じ，紡錘形 (fusiform)，まっすぐか，やや曲がり，先端は丸みを帯びる。色は無色，表面は平滑で，外膜 (perispore) は認められない。平行多室で，細胞は円筒形，中央の細胞は他の細胞より大きい。細胞壁は隔壁付近で厚く，隔壁の厚さはほぼ均一。子嚢胞子は隔壁の所でくびれる。Lücking (2008)の記載から判断すると，子嚢胞子の隔壁の数，形状と大きさは若干重なる部分もあるが，属内種間で異なり分類形質として有効である。日本産3種において，文献 (Lücking 2008) の報告を比較したところ，子嚢胞子の大きさ，隔壁の数は概ね一致し，分類形質として有効ではない。

2-3) 子器切片におけるヨード反応 (Fig. IV 4.10-1G - I & 4) : ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては，子嚢層はI+橙赤色，KI+青色のヘミアミロイドである。Lücking (2008)の記載から判断すると，基本的には属内で均一である。

3) 粉子器

3-1) 粉子器 (pycnidia) の外部形態 : Lücking (2008)の記載によると，粉子器は通常は扁平な円錐形，直径 $0.15 - 0.25 \text{ mm}$ ，小粉子と大粉子を作る粉子器の区別はない。Lücking (2008)の記載から判断すると，ほとんどの種の粉子器は属内種間では概ね均一で，分類形

質として有効ではないが、例外的に*M. conica*の粉子器は2タイプあり、小粉子を作る粉子器は扁平な円錐形で直径0.05 – 0.1 mmと小さく、大粉子を作る粉子は顕著な円錐形で直径0.3 – 0.5 mm、高さ0.3 – 0.5 mmと大きい。本研究でハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) においては確認できなかった。

3-2) 粉子器 (pycnidia) の内部部形態 : Lücking (2008)の記載によると、地衣体に覆われ、結晶を含み、孔口から放射線状に配列する暗褐色の菌糸からなる。

3-2-1) 粉子 (conidia) : Lücking (2008)の記載によると、単室、無色で、小粉子と大粉子がある。小粉子はfusiform-ellipsoidで、大粉子はoblong-bacillar. Lücking (2008)の記載から判断すると、粉子は属内種間では概ね均一で、分類形質として有効ではない。

化学成分

Lücking (2008)によると、多くの種では地衣成分は検出できなかったが、以下の種からは化学成分が検出された。ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) と*M. dispersa*, *M. soreliifera*からは未同定脂肪酸。 *M. rubropunctata*の地衣体上のイボから未同定色素。 Aptroot & Sparrius (2008)によると、*M. praemorsa*と*M. rotula*, *M. tumidula*からpsoromic acidが検出された。ほとどの種から化学成分が検出されないため、化学成分は分類形質として有効でない場合が多いと考えられる。

分布

本属のほとんどの種は汎熱帯的に分布する。*M. longispora*, *M. praemorsa*, *M. rubropunctata*, *M. conica*, コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*), *M. pilosa*は新熱帯と旧熱帯の一部地域にのみ分布する。*M. soreliifera*, *M. tenuissima*, *M. tumidula*, *M. uniseptata*は新熱帯にのみ分布する (Lücking 2008)。

本属は日本では亜熱帯に分布し、3種報告がある。既存の報告によるとコクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) は石垣島と西表島、ナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) は石垣島に分布する。ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) (本研究の成果を含む) は本州では熊本県、屋久島、石垣島、西表島、小笠原から記録がある (Yoshimura & Kurokawa 1973, Yoshimura 1974, Thor *et al.* 2000)。

生態

Lücking (2008)によると、本属は主に生葉上に着生し、熱帯雨林に生育する。この他、コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) は生葉上と地衣上から、*M. adelphoparasitica* Matzerは地衣上に生育する地衣生菌として報告されている (Aptroot *et al.* 2003, Matzer 1996)。 *M. leptosticta* (Nyl.) Sparriusと*M. ocellata* (Nyl.) R. C. Harrisは樹皮着生する (Aptroot & Sipman 2001, Sparrius 2004)。日本産3種はいずれも生葉上生である。

ノート

ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*) を検討した結果とLücking (2008)の記載から判断すると、本属の特徴は以下のとおりである。地衣体は基物表面を覆い、厚さは概して

薄く、平坦で連続する。表面は平滑。色は淡緑灰色、淡緑色、淡灰色、黄緑色、緑色か褐色を帯びた灰色。時にイボ状突起、放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges), 毛 (pilose) がある。ほとんどの種では粉霜を欠き、粉芽塊・裂芽を欠く。プロタルスは通常は欠く。子器はレカノラ型 *Mazosia*-type, 果托は皮層・エピネクラルレイヤーを欠き、1層の共生藻細胞層があり、共生藻細胞は上部にのみ分布し、その下部に繊維状の菌糸とシュウ酸カルシウムの結晶が分布する。果殻 (*Opegrapha*-type) は子嚢層上部から基物付近まで繋がり、子器中軸側に傾き、暗褐色から黒褐色、硬く、菌糸が互いに癒合した繊維菌糸組織からなる。

フシアナゴケ属 (*Mazosia*) は世界で20種知られ (Aptroot et al. 2003, Lüicking 2008, Matzer 1996, Singh & Pinokiyo 2008, Sprius 2004), 日本産としては、以下の3種が知られている。コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*), ハクテンフシアナゴケ (*M. melanophthalma*), ナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) (Yoshimura & Kurokawa 1973, Yoshimura 1974, Thor et al. 2000)。

Lüicking (2008)の記載と検索表から判断すると、本属内の種を区別するのに以下のような形質が挙げられる。地衣体の色、地衣体上のイボの有無と色、大きさ、放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges) の有無、毛 (pilose) の有無、粉霜の有無、プロタルスの有無、子嚢の大きさ、子嚢胞子の大きさと隔壁の数、粉子器の形状である。日本産3種においては地衣体の色、地衣体上のイボの有無と色、プロタルスの有無、大きさ、子嚢下層の色、子嚢の大きさである (Lüicking 2008の記載から判断すると)。

日本産フシアナゴケ属の検索表

1. 地衣体はイボ状突起を欠く ナメラフシアナゴケ *M. phyllosema*
1. 地衣体にはイボ状突起がある 2
 2. イボは小さく(直径0.02 – 0.05 μ m), 暗褐色から黒褐色
コクテンフシアナゴケ *M. bambusae*
 2. イボは大きく(直径0.05 – 0.08 mm), 地衣体より淡い色
ハクテンフシアナゴケ *M. melanophthalma*

ナメラフシアナゴケとコクテンフシアナゴケはLüicking (2008)を参考にした。

日本産フシアナゴケ属の種

***Mazosia melanophthalma* (Müll.Arg.) R. Sant.** ハクテンフシアナゴケ

(Figs. IV 2.2.1-10, 4.10 – 6, 5-2 & 8)

Mazosia melanophthalma (Müll.Arg.) R. Sant., Symb. Bot. Upsal. 12 (1): 117 (1952); Lüicking, Flora Neotropica Monograph 103: 154 (2008). \equiv *Opegrapha melanophthalma* Müll.Arg., Flora

外部形態：地衣体 (Fig. IV 4.10-1A) は痂状. 基物上に薄く広がり, 亀裂を欠き, 表面は平滑, わずかに光沢があり, 淡黄褐色で緑色を帯び, イボ状突起があり, 毛 (pilose)・放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges)・粉芽塊・裂芽を欠く. イボ状突起は周辺の地衣体よりわずかに淡色, 半球形より扁平のドーム状, 直径0.05–0.08 mm. 裸子器はレカノラ型, *Mazosia*-type (Fig. IV 4.10-1B & C), 通常は単独だが, 時に少数が集まり, 直径0.3–0.6 mm, 最初は概ね半球形, 次第に円錐台 (circular truncated cone) になる. 子器盤は最初は概ね閉じているが, 後に開き, 直径0.2 mm以内, 中央付近では平坦, 黒褐色, 粉霜を欠く. 子器縁 (Fig. IV 4.10-1B & C) は地衣体よりわずかに濃色で, 黄褐色で緑を帯び, 幅0.1–0.2 mm. 粉子器は未見.

内部形態：地衣体 (Fig. IV 4.10-2a & b) は生葉のクチクラ上に生じ, 藻類層と髓層は分化しない. 明瞭な皮層とエピネクラルレイヤーを欠き, 1層の共生藻細胞層が大部分を占め, 繊維状の菌糸がその下部にあり, 無色, 厚さ10–25 μm . 菌糸は共生藻細胞と水平に配列し, 分枝・癒合し, 内腔は直径約2 μm , 細胞壁は厚さ0.5–1 μm で, 表面は平滑. 共生藻細胞は幅8–10 \times 高さ5–6 μm . シュウ酸カルシウムの結晶を欠く. イボ状突起は1層の共生藻細胞層が占め, 薄い菌糸層が配列し, 下部にはドーム形のシュウ酸カルシウムの層が配列し, 無色, 厚さ10–25 μm . 菌糸は概ね垂直に配列し, わずかに分枝・癒合し, 内腔は直径約2 μm , 細胞壁は厚さ0.5–1 μm で, 表面は平滑. 共生藻細胞は幅8–10 \times 高さ5–6 μm . シュウ酸カルシウムの結晶は直径25–50 μm . 果托 (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) は皮層・エピネクラルレイヤーを欠き, 1層の共生藻細胞層があり, 共生藻細胞は上部にのみ分布し, その下部に繊維状の菌糸とシュウ酸カルシウムの結晶が分布する. 無色, 厚さ10–25 μm . 菌糸 (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) は子器縦断面においては果殻 (*Opegrapha*-type) の長軸と平行し, わずかに分枝・癒合し, 内腔は直径約2 μm , 細胞壁は厚さ0.5–1 μm . 共生藻細胞は3–30 \times 3–25 μm . シュウ酸カルシウムの結晶は8–10 \times 5–6 μm . 果殻 (*Opegrapha*-type) (Figs. IV 4.10-3, 5-2 & 8) は子囊層上部から基物付近まで繋がり, 子器中軸側に傾き, 暗褐色から黒褐色, 硬く, 菌糸が互いに癒合した繊維菌糸組織からなり, 厚さ5–25 μm . 菌糸は側糸状体と概ね平行に配列し, 分枝・癒合し, 内腔は直径約2 μm , 細胞壁は厚さ約1 μm . 子囊下層 (Fig. IV 4.10-1E & F) は無色, 15–25 μm . 子囊層 (Fig. IV 4.10-1E & F) は無色, 厚さ60–80 μm , 後に中軸付近が硬化・暗化し, コルメラを形成することがある. 子囊上層 (Fig. IV 4.10-3) は子囊層から明瞭に分化しない. 側糸状体 (Fig. IV 4.10-5E) は分枝・癒合し, 子囊層上部においても肥大せず, 無色. 菌糸内腔は直径2–3 μm , 細胞壁は厚さ0.5 μm . 子囊 (Figs. IV 4.10-4 & 5A) は棍棒状, 45–55 \times 10–15 μm . 子囊外壁 (ectotunica) は薄く, I–, KI–. 子囊内壁 (endotunica) は2層に分かれ, 外層 (outer layer) はI–, KI–, 内層 (inner layer) はI+桃色, KI+青色, 内外層共に厚さは成熟するにつれて薄くなる. 先端部の肥厚 (apical plug) は顕著ではない. 頂環 (apical ring) は明瞭. オキュラーチャンバー (ocular chamber) はごく初期の段階では, 不明瞭か浅く, 通常は成熟するにつれて浅い円筒形になる. 頂嘴 (apical nasse) を欠く. 子囊胞子 (Fig. IV 4.10-5B-D) は1子囊中に8個生じ, 紡錘形 (fusiform), 18–25 \times 4–5 μm , 無色, 隔壁は3, 細胞は円筒形, 中央に位置する細胞はわずかに肥大し, 細胞壁の厚さは通常は1 μm .

ヨード反応 (Fig. IV 4.10-1G-I) : 地衣体 I+橙黄色, GAW-I+ごく淡い橙黄色, KI+ ごく淡い黄色; 果殻 (*Opegrapha*-type) I-, GAW-I-, KI-; 子囊下層I+ 橙赤色, GAW-I+ごく淡い橙黄色, KI+ ごく淡い青色; 子囊層I+橙黄色, GAW-I+淡橙黄色, KI+ 淡青色. 子囊: エピプラスト (epiplast) I+橙赤色, GAW-I+橙赤色, KI+青色; 子囊外壁 (ectotunica) I+橙色, GAW-I+ 橙色, KI+青色; 頂環 (apical ring) I+マゼンタ, GAW-I+橙赤色, KI+濃青; 子囊内壁外層 (outer layer of endotunica) I-, GAW-I-, KI-; 子囊内壁内層 (inner layer of endotunica) I+桃色, GAW-I+桃橙色, KI+青色. 子嚢胞子: I+ごく淡い黄色, GAW-I+ごく淡い黄色, KI+ごく淡い黄色.

化学成分 (Fig. IV2.2.1-10) : TLCによって地衣成分は検出されなかった.

分布 (Fig. IV2.2.1-6) : アジア (日本, 中国, フィリピン); オセアニア (オーストラリア); 南北アメリカ (アルゼンチン, ボリビア, ブラジル, コスタリカ, エクアドル, ガテマラ, ギアナ, 小アンチル, メキシコ, パラグアイ, プエルトリコ, パナマ, ペルー, ベネゼイラ, Windward Isl.) (Lücking & Matzer 1996, Lücking 2008, Santesson 1952, Thor *et al.* 2000, Yoshimura & Kurokawa 1973); 九州 (熊本), 屋久島, 琉球列島 (西表島, 石垣島), 小笠原諸島 (父島) (Thor *et al.* 2000, Yoshimura & Kurokawa 1973)

生態: 亜熱帯雨林の生葉上に生育する.

ノート: 日本産本種は以下の形質によって特徴付けられる. 即ち (1) 子嚢胞子は紡錘形 (fusiform), $18-25 \times 4-5 \mu\text{m}$, 隔壁が3, (2) 地衣体は淡黄褐色で緑色を帯び, イボ状突起があり, イボ状突起の色はわずかに地衣体より淡色で, 直径 $0.05-0.08 \text{ mm}$, 毛 (pilose)・放射線状に広がる稜 (rugose with radiate ridges)・粉芽塊・裂芽を欠く. (3) プロタルスを欠く. (4) 子嚢は $45-55 \times 10-15 \mu\text{m}$. (5) 粉子器は低い円錐形. Lücking (2008)の記載も概ねこれに一致するが, 子嚢胞子は $15-22 \times 3-5 \mu\text{m}$ と若干短い傾向があり, 地衣体の色は日本産本種では淡黄褐色で緑色を帯びるが, Lücking (2008)によると淡緑灰色から淡緑色であるとしている.

Lücking (2008)のヒポテシウムは子嚢下層のことを指すと考えられる. 子嚢下層 (“ヒポテシウム”) はLücking (2008)によると, 褐色, 厚さ $10-15 \mu\text{m}$ であるとしているが, 日本産本種では無色, 厚さ $15-25 \mu\text{m}$ と厚く, 色が異なる.

日本からフシアナゴケ属はハクテンフシアナゴケの以外に, コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) とナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) の2種が報告されている. そのうちコクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) はLücking (2008)の記載から判断すると, 以下の特徴が本種に似る. (1) 子嚢胞子は紡錘形, $15-25 \times 4-5 \mu\text{m}$, 隔壁は3, (2) 地衣体はイボ状突起があり, 毛を欠く. しかし, 以下の点が本種とは明らかに異なる. (1) 地衣体のイボ状突起は暗褐色から黒褐色で, 小さく直径 $0.02-0.05 \mu\text{m}$. (2) 暗褐色のプロタルスを生じる. (3) 子嚢はわずかに短く, 幅が広い [本種の子嚢は $45-55 \times 8-12 \mu\text{m}$, コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) の子嚢は $45-60 \times 10-14 \mu\text{m}$]. 一方, ナメラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) はLücking (2008)の記載から判断すると, 以下の特徴が本種に似る. (1) 子嚢胞子が $15-25 \times 4-5 \mu\text{m}$, 隔壁が3, (2) 地衣体は淡緑灰色, (3) プロタルスを欠く. しかし, 以下の特徴が本種とは明らかに異なる. (1) 地衣体はイボ状突起を欠き, (2) 子嚢は長く, 幅が広く, $45-55 \times 8-12 \mu\text{m}$. [(コクテンフシアナゴケ (*M. bambusae*) とナメ

ラフシアナゴケ (*M. phyllosema*) の記載はLücking 2008による)].

4.11 日本産本科から除外する種

1. *Bactrospora patellarioides* (Nyl.) Almq., Om de skandin. arten. slägt. *Schismatomma*, *Opegrapha*, och *Bactrospora*: 24 (1869). ≡ *Lecidea patellarioides* Nyl., Lich. Jap.: 69 (1890).

国内の記録： Nylander (1890) によって富士山（村山ロ一合目）から報告された。
ノート： Egea & Torrente (1993a)によると本種は地中海やマカロネシア（ヨーロッパや北アフリカに近接する島々）に分布することから，Nylander (1890)による日本からの報告は疑わしい。

2. *Cresponea premnea* (Ach.) Egea & Torrente, Mycotaxon 48: 324 (1993): *Lecidea premnea* Ach., Lichenogr. Univ. 173 (1810). ≡ *Lecanactis premnea* (Ach.) Arnold, Flora 44: 664 (1861)..

国内の記録： Nylander & Crombie (1884) と Nylander (1890) によって神奈川県（Yokohama）から報告された。

ノート： Egea & Torrente (1993) によると本種は東アジアには分布しないことから，日本からの記録は誤同定であると考えられる。また，本研究による詳細な調査によっても見つからなかったことから，日本産本科から除外した（坂田他2009）。

3. *Enterographa crassa* (DC.) Fée クチナワコゴケ. Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales 90, plate 1, fig. 6 (1824); Redinger, Feddes Repert 43: 59-61 (1938); Sparrius, Bibl. Lichenol. 89: 32-34 (2004). ≡ *Opegrapha crassa* DC., in Lam. & DC., Flore Française, 3 ed., 2: 312 (1805). ≡ *Stigmatidium crassum* (DC.) Duby, Bot. Gall.: 643 (1830); Nylander, Lich. Jap.: 402 (1890). ≡ *Chiodecton crassum* (DC.) Zahlbr., Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1, Abt. I*: 104 & 2 (1907); Asahina, Materials for a lichen flora of Japan. I: 72 (1931) .

国内の記録： Nylander (1890)によって横浜から，朝比奈 (1931)によって千葉から報告された。

ノート： Sparrius (2004)によると本種は西ヨーロッパと南西アフリカのみ分布することから，日本からの記録は誤同定であると考えられる。本研究により日本産クチナワゴケを検討したが，本研究による詳細な調査によっても見つからなかったことから，日本産本科から除外した（Sakata & Harada 2014）。

4. *Enterographa pallidella* (Nyl.) Redinger キミクチナワゴケ. Feddes Repert. 43: 61 (1938); Sparrius, Bibl. Lichenol. 89: 49-50 (2004). = *Chiodecton pallidella* var. *olivaceo-alba* Vain., Bot. Tidsskr. 29: 138 (1909).

国内の記録： Vainio (1909)が山口県産標本に基づき，*Chiodecton pallidellum* var. *olivaceo-alba*として記載し，その後，Sparrius (2004)によって，*Enterographa pallidea*の異名とされた。

ノート： Sparrius (2004)によると本種は汎熱帯的に分布する。本研究により日本産クチナワゴケを検討したが，本研究による詳細な調査によっても見つからなかったこ

とから、日本産本科から除外した (Sakata & Harada 2014).

5. *Lecanactis nakajii* Vain. ナカジイワボシゴケ. Bot. Mag. Tokyo 35: 69 (1921); Yasuda, Flechten Japans: 16-17 (1925).

国内の記録： Vainio (1921)によって鳥取産の標本に基づき新種記載された。安田 (1925) によって鳥取県、兵庫県、茨城県から報告された。

ノート： Egea & Torrente (1994)によると広義ゴイシゴケ科 (ヘリトリゴケ科) Lecideaceae s. lat. に属する。

6. *Lecanactis scotomma* (Nyl.) Vain. イワボシゴケ. Bot. Mag. Tokyo 35: 70 (1921); Yasuda, Flechten Japans: 14-15(1925). ≡ *Lecidea scotomma* Nyl., Lich. Jap.: 75 (1890).

国内の記録： Nylander (1890)によって長崎・箱根・富士山産の標本に基づき新種記載された。Vainio (1921) と安田 (1925)によって鳥取県から報告された。

ノート： Egea & Torrente (1994)によると広義ゴイシゴケ科 (ヘリトリゴケ科) Lecideaceae s. lat. に属する。

7. *Lecanactis scotommodes* Vain. ヒメシワボシゴケ. Bot. Mag. Tokyo 35: 70 (1921); Yasuda, Flechten Japans: 16 (1925).

国内の記録： Vainio (1921)によって群馬県産の標本に基づき新種記載された。安田 (1925)によっても群馬県から報告された。

ノート： Egea & Torrente (1994)によると広義ゴイシゴケ科 (ヘリトリゴケ科) Lecideaceae s. lat.に属する。

8. *Lecanactis subfarinosa* (C. Knight) Hellb. ヤマイワボシゴケ. Bit. Kongl. Svenska Vetensk. Åkad. 21(3), 13: 120 (1896); Vainio, Bot. Mag. Tokyo 35 : 69 (1921); Yasuda, Flechten Japans: 15-16 (1925).

国内の記録： Vainio (1921) と安田 (1925)によって千葉県から報告された。

ノート： Egea & Torrente (1994)によると、本種はニュージーランドのみに分布する。従って、日本からの報告は疑わしい。恐らく *Cresponea proximata* の誤認であろう。

9. *Lecanographa amylacea* (Ehrh. ex Pers.) Egea & Torrente シロイワボシゴケ. Bibl. Lichenol. 54: 122 (1994). = *Lecanactis illecebrosa* (Duf.) Fr., Syst. orb. Veg. 1: 288 (1825); Vainio, Bot. Mag. Tokyo 35: 70 (1921); Yasuda, Flechten Japans: 15 (1925).

国内の記録： vaino (1921)と安田 (1925)によって宮城県から報告された。

ノート： Egea & Torrente (1994)によると本種はヨーロッパに分布する。日本からの報告は疑わしい。

4.12 扱わなかった種

1. *Chiodecton leptosporum* Müll.Arg., Flora 65: 332 (1882).

国内の記録： オーストララシアを中心とした熱帯域にのみ知られる種であり国内から記録はなかったが (Thor 1990) , ごく最近になってリトマスゴケ科の分子系統のサンプルとして日本産本種が使用された (Ertz *et al.* 2014) . 産地の詳細は不詳だが, 国内では恐らく沖縄県先島諸島に生育する可能性が考えられる. 本研究において標本を得ることはできなかった.

2. *Dichospodium soreliatum* G. Thor マダラフェルトゴケ. Opera Bot. (103): 74-75 (1990).

国内の記録： 沖縄県 (西表島) (Thor 2002) .

ノート： 熱帯から亜熱帯にかけて産する種であり, 標本を得ることができなかった.

3. *Opegrapha* Ach. キゴウゴケ属. Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. 30: 97 (1809).

以下の5種は国内の岩上生ないし樹皮着生種として記録があるが, 本研究においては確実な標本を得ることができなかった.

Opegrapha gyrocarpa Flot. ヒカゲキゴウゴケ. Flora, Regensburg 8: 345 (1825); Kashiwadani & Thor, J. Jpn. Bot. 70: 312-313 (1995). 国内の記録： Kashiwadani & Thor (1995) によって青森県と岡山県から報告された.

Opegrapha inaequans Nyl. キゴウゴケ. Flora 49: 293 (1866); Nylander, Lich. Jap.: 83 (1890). 国内の記録： Nylander (1890) によって神奈川県 (箱根 “Yumoto”) から報告された.

Opegrapha subdiaphora Nyl. [オペグラファ スブディアフォーラ]. Lich. Jap.: 83-84 (1890). 国内の記録： Nylander (1890)によって山口県産の標本に基づき新種記載された.

Opegrapha subsimilata Nyl. [オペグラファ スブシミラータ]. Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 4., 19: 377 (1863); Nylander, Lich. Nov. Zeland.: 116 (1888); Nylander, Sert. Lich. trop. Lab. et Singap.: 35 (1891). 国内の記録： Nylander (1888, 1891) によって小笠原諸島から報告された.

Opegrapha zonata Körb. [オペグラファ ズナータ]. Syst. Lich. Germ.: 279 (1855). ≡ *Enterographa zonata* (Körb.) Källsten ex Torrenta & Egea, Bibl. Lichenol. 32: 198 (1989); Kashiwadani & Thor, J. Jpn. Bot. 70: 309-310 (1995). = *Verrucaria horistica* Leight., Lichen Flora of Great Britain, 2nd ed.: 451 (1871). 国内の記録： Kashiwadani & Thor (1995) によって富山県から報告された.

4. *Pulvinodecton kurzii* (Kremp. ex Nyl.) Henssen & G. Thor コナダイゴケ. Nord. J. Bot. 18(1): 115 (1998); Thor, J. Jpn. Bot. 77: 56-57 (2002). 国内の記録： Henssen & Thor

(1998)とThor (2002) によって沖縄県（西表島）から報告された。

ノート： 本種は熱帯から亜熱帯にかけて分布する種であり，本研究において標本を得ることができなかった。

5. 子器における多様性

地衣類の子器には裸子器, 被子器, リレラの3つの主要型があり (原田2013), 子器の形態は一般的に科内で比較的安定した形質であるため科以上の高次分類群の分類形質として有効であると考えられる. しかし, 本科 (Fig. IV 5-1) においては裸子器, 被子器, リレラの主要3型が認められ, 更に子器が集合し高次の構造ストロマを形成するものもあり, 極めて多様である (Henssen & Jahns 1974, Ozenda 1963). 子器の形態がこれほど多様な科は他に例がないことから, 本科は非常に特殊であり, 注目に値する. 本研究においては, 日本産本科[比較のため他目 *Lecanora*, *Parmelia*, ハコネイボゴケ (*Bacidia hakonensis*) も観察した]の子器の形態を詳細に観察し, 比較検討を試みた. その結果, 裸子器, 被子器, リレラの3主要型が認められたのに加え, ストロマを形成する属があることが認められた. このうち裸子器は更に幾つかの型, タイプに区別された. 概要は以下の通りである.

裸子器

(1) レカノラ型

[*Lecanora*-type (レカノラ=タイプ)]*

[*Parmelia*-type (パルメリア=タイプ)]*

Schismatomma-type (スキスマトンマ=タイプ)

Mazosia-type (マゾシア=タイプ)

[*Graphidastra*-type (グラフィダストラ=タイプ)]**

(2) レキデア型

リレラ

Opegrapha-type (オペグラファ=タイプ)

Enterographa anguinella-type (エンテログラファ アングイネラ=タイプ)

Enterographa divergens-type (エンテログラファ ディベルゲンス=タイプ)

Enterographa leucolyta-type (エンテログラファ リュウコリータ=タイプ)

Graphidastra-type (グラフィダストラ=タイプ)

Sclerophyton-type (スクレロフィトン=タイプ)

Chiodecton-type (キオデクトン=タイプ)

被子器

Dichosporidium-type (デイコスポリディウム=タイプ)

ストロマ

[*Chiodecton*-type (キオデクトン=タイプ)]**

[*Dichosporidium*-type (デイコスポリディウム=タイプ)]**

*リトマスゴケ科には認められない.

***Graphidastra*-type は基本的にはリレラだが, 若い子器は円形で果托があり, レカノラ型. *Chiodecton*-type の子器はリレラ, *Dichosporidium*-type の子器は被子器だが, 複数の子器が集合してストロマに埋もれる.

5.1 裸子器 (apothecium) (Figs. IV 5-2, 3, 5 – 11)

Kirk *et al.* (2001)によると、裸子器とは「カップ状か皿状の子嚢果実であり、そこでは成熟する時に子嚢層が裸出し、無柄か有柄 (“a cup-like or saucer-like ascomata in which the hymenium is exposed at maturity, sessile or stipitate, the stipes sometimes lichenized.”)」の子器がある。地衣類の裸子器は、縁部の構造と果殻の暗化の違いによって、3つの型が区別できる (Zahlbruckner 1926, Ozenda 1963, Yoshimura 1974)。すなわち、レカノラ型 (lecanorine)・レキデア型 (lecideine)・ビアトラ型 (biatorine) である。

リトマスゴケ科においては、多くの研究者が本科の子器を“apothecioid”とするのみでレカノラ型等の型については言及していない。例外的に Körber (1855)は *Lecanactis* と *Schismatomma* の子器を“pseudolecidina” (偽レキデア型) としている。また、Tehler (1983)は *Roccellina* の子器を“apothecioid” (裸子器様) でレカノラ型かビアトラ型とし、*Dirina* の子器を“apothecioid” (裸子器様) でレカノラ型としている。本研究において、日本産本科の子器を検討した結果、以下の属あるいは種の子器はレカノラ型及びレキデア型裸子器であることが明らかになった。

裸子器 レカノラ型： ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) (Sakata *et al.* 2014), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*), メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) (Sakata & Harada 2012)

裸子器 レキデア型： カシゴケ属 (*Cresponea*) (坂田他 2009)

(1) レカノラ型裸子器 (Lecanorine) (Figs. IV 5-2, 5 – 9) : Kirk *et al.* (2001)によると、「果托 (excipulum thallinum) をもつ」裸子器。レカノラ型 (Lecanorine) は「Systema Lichenum Germaniae」(Körber 1855)において既に使われており、Zahlbruckner (1926)に引き継がれ、その後も広く地衣学で用いられている。1970年前後には多くの地衣学者が子器の形態あるいは発生を研究し、ウメノキゴケ科 (Parmeliaceae), ハナビラゴケ科 (Pannariaceae) などの子器縁部に基づきレカノラ型裸子器について定義を試みた (Henssen & Jahns 1974, Ozenda 1963, 吉村 1974)。Ozenda (1963)によると、レカノラ型裸子器は子器縁に果殻があり、その外側を「見た目と構造が地衣体と同じ」果托が取り囲むとした。吉村 (1974)は「原色日本地衣植物図鑑」の中で子器のタイプ分けについて簡単に触れ、レカノラ型裸子器の縁部は果殻とその外側に果托を持つとし、果托は「共生藻を含んでおり、一般に地衣体と同じ色と構造を持っている」とした。Henssen & Jahns (1974)はレカノラ型裸子器の縁部は果殻を欠き、「地衣体から出来て、共生藻を含む。」果托があると定義した。Ozenda (1963)と吉村 (1974)の定義はParmeliaceaeなどの裸子器に一致する。ところが、レカノラ型の名前の由来となったチャシブゴケ属 (*Lecanora*) の子器は、果殻を欠き子器由来の果托を生じる (Miyawaki 1988など) 点で、Ozenda (1963)と吉村 (1974)の定義と一致しない。一方、Henssen & Jahns (1974)の定義は、チャシブゴケ属 (*Lecanora*) やウメノキゴケ科 (Parmeliaceae) の子器が当てはまらない。このように、研究者によって異なる地衣類を基準としたため、定義がまちまちであり、これらを全て包括しようとしたため、現在用いられているレカノラ型の概念 (例えばKirk *et al.* 2001) は広く、複数の異質のものを含んでいることは明らかである。しかも、名前の由来となったチャシブゴケ属 (*Lecanora*) を含め

て、十分に比較検討されているとは言い難い。そこで本研究において、レカノラ型裸子器を生じる代表的な仲間であるチャシブゴケ属 (*Lecanora*) やウメノキゴケ科 (*Parmeliaceae*) の子器の形態を比較検討するため、*Lecanora imshaugii* Brodo と *L. megalocheila* (以下チャシブゴケ属)、テリハゴケ (*Parmelia laevior* Nyl.) (以下ウメノキゴケ科) を材料にし、観察を行った。その結果、それぞれに基づき①*Lecanora*-type と②*Parmelia*-type を区別した。

①*Lecanora*-type (レカノラ=タイプ) (Figs. IV 5-2, 5) : *Lecanora megalocheila* を基準とする。子器は概ね円形、子器縁は地衣体と同色か淡色で、子器盤より突出する。内部断面において、果殻は認められない。果托は地衣体由来ではなく、アンフィテシウム (amphithecium) である。Miyawaki (1988) の図と記載からすると、日本産 *Lecanora subfusca* group に属する種の子器は、基本的な形態は *L. megalocheila* と共通しており、本タイプに属すると考えられる。

②*Parmelia*-type (パルメリア=タイプ) (Figs. IV 5-2, 6) : テリハゴケ (*Parmelia laevior*) を基準とする。子器は概ね円形、子器縁は地衣体と同色で、子器盤より突出する。縁部には果托と果殻がある。果托には地衣体と同様の層状構造 (皮層、髓層、藻類層) があり、また、地衣体と構造的に連続していることから、地衣体由来の組織と考えられる。子器縁部の名称は *Parmelia*-type においては Harada & Wang (2009) の概念を参考にした。Harada & Wang (2009) の図と記載からすると、*Melanelia olivacea* (L.) Essl., *Myelochroa irrugans* (Nyl.) Elix & Hale, *Sulcaria sulcata* (Lév.) Bystrek ex Brodo & D. Hawksw., *Oropogon asiaticus* Asah., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz の子器はテリハゴケ (*Parmelia laevior*) の子器と基本的な構造は一致し、本タイプに属することは明らかである。

本科の以下の属は、文献 (Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1995, Egea *et al.* 1995, Follmann & Werner 2003, Tehler 1983, 1993 a, b, Thor 1990) によると縁部に共生藻細胞が分布し、果托があることから、レカノラ型と考えられる : *Angiactis* · *Dirina* · *Graphidastra* · *Llimonaea* · *Mazosia* · *Roccellina* · *Sagenidiopsis* · *Schismatomma* · *Sigridea*。本研究において日本産本科を検討した結果、以下の属の子器はレカノラ型に属することが明らかになった : アシカゴケ属 (*Graphidastra*)、フシアナゴケ属 (*Mazosia*)、ヘリブトゴケ属 (*Roccellina*)、メダイゴケ属 (*Schismatomma*)。また、これらは *Lecanora*-type と *Parmelia*-type のいずれとも異なることから、新たに3タイプを認めた。すなわち、③*Schismatomma*-type、④*Mazosia*-type、⑤*Graphidastra*-type である。このうち、*Graphidastra*-type については、アシカゴケ属 (*Graphidastra*) ははじめ円形でレカノラ型であるが、伸長してリレラになるため、リレラの一タイプとした。以下にそれぞれのタイプの特徴を示す。

③*Schismatomma*-type (スキスマトンマ=タイプ) (Figs. IV 5-2, 7) : メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) を基準とする。子器は概ね円形、子器縁は地衣体より淡色で、子器盤より突出する。子囊層側方 (縁部) にはパラテシウムと果托があり、果殻を欠く。果托は地衣体由来ではなく、アンフィテシウム (amphithecium) で、パラ

テシウム周辺が暗化する。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムが配列する。パラテシウムの基部（中央部）に連続しない部分があり、ヒポテシウム下方にあることからヒポテシアルベースと呼ばれる。その下方にはアンカレッジバンドルがある。概ね、*Lecanora-type* に一致するが、パラテシウム周辺のアンフィテシウムが暗化することが異なる。日本産本科においてはメダイゴケ (*S. ocellulatum*) 以外では、ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) に認められる。

④ *Mazosia-type* (マゾシア=タイプ) (Figs. IV 5-2, 8) : ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*) を基準とする。円錐台 (circular truncated cone), 子器縁は地衣体と同色で、子器盤よりわずかに突出する。子囊層側方 (縁部) にはパラテシウムを欠き、果殻 (*Opegrapha-type*) があり、果托がある。上から順に子囊層、子囊下層が配列する。果托は地衣体由来の組織である。果殻 (*Opegrapha-type*) は子囊層上部から基物付近まで繋がり、子器中軸側に傾く。菌糸の走行は子器縦断面において、果托長軸と平行である点で、アンフィテシウムとは異なる。この構造はキゴウゴケ属 (*Opegrapha*), モジゴケ科, スミイボゴケ属 (*Buellia*), *Lecidea* などの子器発生初期に見られる構造 pericentral roof によく似ている。Letrouit-Galinou (1968)によると pericentral roof はキゴウゴケ属・モジゴケ科においては子器が成熟しても果殻上部に残存し、*Buellia*, *Lecidea* では成熟するにつれて消失するとしている。一方、ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*) においては、これらの発生初期の状態が永続しているものと考えられる。日本から報告がある *M. bambusae* (Vain.) R. Sant. と *M. phyllosema* (Nyl.) Zahlbr. は Lücking (2009)の記載と図からすると、基本的な構造は本種と一致し、本タイプと考えられる。

Lücking (2009)によると、本科フシアナゴケ属 (*Mazosia*) の子器を“ゼオリン型”としている。Kirk *et al.* (2001)によると、“ゼオリン型”裸子器は *Zeora* の子器に似た裸子器としている。*Zeora* という属名は現在では使われていないが、Körber (1855)は「Systema Lichenum Germaniae」の中で *Zeora* 属を認め、子器をゼオリン型 (zeorina) とした。*Zeora* は *Lecanora* の異名で、彼が扱った *Zeora* の種は現在では様々な科に移されている。以下の種はかつて *Zeora* 属とされていた : *Amandinea insperata*, *Aspicilia cinerea*, *Caloplaca ferruginea*, *Lecanora saligna*, *Trapelia coarctata*。このように基準となった *Zeora* 属はきわめて異質な種の集まりであり、子器の形態も多様であることから、この名に因んだ“ゼオリン型”を定義をすることは困難であり、使用すべきではないと考える。

⑤ *Graphidastra-type* (グラフィダストラ=タイプ) (Figs. IV 5-2, 9) : アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) を基準とする。子器は若い子器では円形でレカノラ型だが、伸長して線形になりリレラになる。詳細についてはリレラの項を見よ。地衣体由来の果托を生じることは *Parmelia-type* に一致するが、縁部に果殻を欠くことと、ヒポテシウム下方に地衣体由来の果托が二次的に暗化した組織の果殻 (*Graphidastra-type*) を生じることが異なる。日本産本科においてはアシカゴケ (*G. japonica*) のみに認められる。

(2) レキデア型裸子器 (lecideine) (Figs. IV 5-3, 10 & 11) : Kirk *et al.* (2001)によると、レキデア型は「果托を欠き、通常は果殻のみから構成される」裸子器であり、果殻が淡色のビアトラ型を含む。しかし、「Systema Lichenum Germaniae」(Körber 1855)やZahlbruckner (1926)においてレキデア型とビアトラ型は区別され、その後も広く地衣学で用いられている。1970年前後には多くの地衣学者が子器の形態を研究し、レキデア型裸子器についても定義を試みた。Ozenda (1963), 吉村 (1974), Henssen & Jahns (1974)においても概ね同じ概念を採用している。本研究ではこれらの概念に従い、レキデア型とは縁部に共生藻細胞を欠き、縁部が暗化する裸子器とし、縁部が淡色のビアトラ型を含まないものとする。

本科において以下の6属がレキデア型裸子器を形成するとされる。

Ancistrosporella, *Bactrospora*, カシゴケ属 (*Cresponea*), *Lacanactis*, *Lecanographa*, *Sagenidium* (Egea & Torrente 1993 a, b, 1994, Thor 1990, Torrente & Egea 1991の記載から判断)。

本科のレキデア型の子器の形は概ね円形であるが、*Ancistrosporella*と*Lecanographa*の子器は最初円形だが後に伸長し、リレラになる (Egea & Torrente 1994, Thor 1990の記載から判断)。本研究において日本産として認められたのはカシゴケ属 (*Cresponea*)のみである。他属については文献から十分な情報が得られなかったため、子器の構造の詳細は不明である。

カシゴケ属 (*Cresponea*) (Fig. IV 5-11)において、子器は概ね円形、子器縁は暗褐色から黒褐色で、子器盤より突出する。縁部はパラテシウムと果殻 (アンフィテシウム) があり、果托を欠く。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムが配列する。パラテシウムの基部はヒポテシアルベースと呼ばれる。その下方にはアンカレッジバンドルがある。本属の子器の構造はレキデア型のハコネイボゴケ (*Bacidia hakonensis*) (Fig. IV 5-10)に一致する。

Tehler (1983)は本科においては以下の3種がビアトラ型裸子器としている : *Roccellina cinerea* (Müll. Arg.) Tehler, ヘリブトゴケ (*R. niponica*), *R. obscura* Tehler. このうちヘリブトゴケ (*R. niponica*) (Fig. IV 4.7-3)を本研究において検討した結果、子器縁部には共生藻細胞が分布するレカノラ型であることが明らかになった。本種の一部の子器では、共生藻細胞が偏って分布するため切片によっては一見ビアトラ型に見えることがある。Tehler (1983)はこのような子器のみを観察したため、ビアトラ型と見誤ったものと考えられる。他に2種の子器縁部を詳細に検討する必要があるが、他の2種についてもヘリブトゴケ (*R. niponica*)と同様にレカノラ型である可能性がある。Kirk *et al.* (2001)によると、ビアトラ型は「レキデア型で、淡色か多少着色し、“やわらかな”裸子器としている。本研究においてレキデア型裸子器の項で述べたように、レキデア型とは区別することから、ビアトラ型は「縁部に共生藻細胞を欠き、かつ暗化しない」とする。

5.2 リレラ (*lirella*) (Figs. IV 5-4b, a, 9, 12 – 17)

Kirk *et al.* (2001)によると、「モジゴケ属 (*Graphis*) や*Hysterium*の長く、細い子器」。リレラは「Systema Lichenum Germaniae」(Körber 1855)において既に使われており、その後も広く地衣学で用いられている。本科の以下の15属及び種は子器が長く伸びリレラである : *Ancistrosporella*・*Angiactis*・*Austrographa*・ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*)・クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・*Lecanographa*・*Llimonaea*・

キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)・コナダイゴケ (*Pulvinodecton*)・一部の *Roccellina* [*R. crebriformis* (Mont.) Tehler]・メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) 以外のメダイゴケ属 (*Schismatomma*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*)・*Sclerophytonmyces*・*Syncesia* (Aptroot *et al.* 2008, Boom & Brand 2007, Egea & Torrente 1994, 1995, Egea *et al.* 1995, Elix & Archer 2010, Ertz *et al.* 2005, Follmann & Werner 2003, Henssen & Thor 1998, Sparrius 2004, Sparrius *et al.* 2010, Tehler 1983, 1993, 1997, Thor 1990, Torrente & Egea 1989, 1991)の記載から判断)。

Aptroot *et al.* (2008), Egea & Torrente (1994, 1995), Ertz *et al.* (2005), Henssen & Thor (1998), Sparrius *et al.* (2010), Tehler (1983, 1993, 1997), Thor (1990)の記載と図から判断すると、本科にはクチナワゴケ属 (*Enterographa*) やキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) のような裸出し、典型的な線形のリレラの他に以下の2つのタイプが認められる。

タイプ①： 最初は円形で後に伸長してリレラになる。Aptroot *et al.* (2008), Egea & Torrente (1994), Thor (1990), Tehler (1993)の図と記載から判断すると以下の属及び種がこれにあたり、円形の時レカノラ型かレキデア型に属すると考えられる。

レカノラ型： *Angiactis*・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) 以外のメダイゴケ属 (*Schismatomma*)

レキデア型： *Ancistrosporella*・*Lecanographa*

タイプ②： 子器はリレラで、ストロマに埋もれる。Egea & Torrente (1995), Elix & Archer (2010), Henssen & Thor (1998), Sparrius (2004), Tehler (1983, 1997), Thor (1990)の図と記載から判断すると以下の属及び種が、このタイプに属すると考えられる。

Austrographa・ヒヨウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*)・一部の *Enterographa* (*E. kalbii* Sparrius・*E. pertusarioides* Groenhart ex Sparrius)・一部の *Llimonaea* (*L. californica* と *L. crebriformis*)・コナダイゴケ (*Pulvinodecton*)・一部の *Roccellina* (*R. crebriformis*)・*Syncesia*。一部の *Sclerophyton* (*S. desertorum* Sparrius, *S. fluorescens* Sparrius, *S. stigmaticum* (Krempel.) Sparrius)。[※*L. californica* はストロマを生じる場合のみ子器はリレラで、ストロマを生じない場合は円形である (Egea & Torrente 1995 によると)]。

日本産本科を検討した結果、以下の属の子器はリレラであることが確認された (Figs. IV 4.1-1A – G, 4.4-1, 3A – H, 4C – H, 4.5-1A – F, 4.6-1A – F, 6A – J, 11A – E)：クチナワゴケ属 (*Enterographa*)・ヒヨウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・アシカゴケ属 (*Graphidastra*)・キゴウゴケ属 (*Opegrapha*)・タツゴケ属 (*Sclerophyton*)。これらの子器は、縁部の構造と子囊下層下方の構造の違いに基づき、次の7タイプに分けられた。① *Opegrapha*-type, ② *Enterographa anguinella*-type, ③ *Enterographa divergens*-type, ④ *Enterographa leucolyta*-type, ⑤ *Sclerophyton*-type, ⑥ *Graphidastra*-type, ⑦ *Chiodecton*-type。

Graphidastra-typeの基準となったアシカゴケ (*G. japonica*) の子器ははじめ若い子器は円形でレカノラ型でもあるが、後に伸長してリレラになるため、基本的にはリレラの一タイプとしたが、レカノラ型裸子器の項で他のレカノラ型とも比較した。*Chiodecton*-typeの基準となったヒヨウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) の子器はストロマに埋もれ、基本的にはストロマの一タイプとしたが、子器は円形から線形でリレラでもある。以下にそれぞれのタイプの特徴を示す。

他属については文献から十分な情報が得られなかったため、子器の構造の詳細は不明で

ある。

① *Opegrapha*-type (オペグラファ=タイプ) (Figs. IV 5-4a, 12) : ムツキゴウゴケ (*O. varia*) を基準とする。子器は長く伸び線形、子器は裸出し、子器縁は明瞭で暗褐色から黒褐色で、子器盤より突出する。子囊層側方(縁部)はパラテシウムを欠き、果殻 (*Opegrapha*-type) があり、果托を欠く。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層が配列する。日本産本科ではムツキゴウゴケ (*O. varia*) 以外に日本産キゴウ属 (*Opegrapha*) 2種で認められた。

本タイプは子器が裸出し、明瞭な暗色の子器縁がある点で、他の5つのタイプとは明らかに異なる。本タイプは子囊層側方に果殻 (*Opegrapha*-type) を生じ、ヒポテシウムを概ね欠く点で *Enterographa anguinella*-type と一致する。本タイプは子器縁が裸出し、黒褐色で、果殻 (*Opegrapha*-type) が暗化するのに対し、*Enterographa anguinella*-type の子器は地衣体に埋もれ、明瞭な子器縁を欠き、果殻 (*Opegrapha*-type) は暗化しない点で異なる。*Enterographa leucolyta*-type と *Sclerophyton*-type, *Graphidastra*-type, *Chiodecton*-type の4タイプは果殻 (*Opegrapha*-type) を欠く点で異なる。さらに、*Enterographa leucolyta*-type と *Sclerophyton*-type においては地衣体が、*Graphidastra*-type は果托が、*Chiodecton*-type は果殻 (*Graphidastra*-type) が子囊層側方を取り囲む点で異なる。

② *Enterographa anguinella*-type (エンテログラファ アングイネラ=タイプ) (Figs. IV 5-4a, 13) : クチナワゴケ (*E. anguinella*) を基準とする。子器は線形で地衣体に埋もれ、子器盤のみが裸出し、子器縁を概ね欠く。子囊層側方(縁部)はパラテシウムを欠き、果殻 (*Opegrapha*-type) があり、果托を欠き、地衣体がある。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層が配列し、明瞭なヒポテシウムを欠く。日本産本科ではクチナワゴケ (*E. anguinella*) にのみに認められた。

本タイプは地衣体に埋もれ、子器盤のみが裸出し、子器縁を概ね欠く点で *Enterographa divergens*-type と *Enterographa leucolyta*-type, *Sclerophyton*-type の3タイプによく似ている。しかし、本タイプは果殻 (*Opegrapha*-type) があり、果殻 (*Graphidastra*-type) と果殻 (*Enterographa divergens*-type), ヒポテシウムを欠くが、*Enterographa divergens*-type は果殻 (*Opegrapha*-type) を欠く点で異なり、*Enterographa leucolyta*-type は果殻 (*Opegrapha*-type) を欠き、ヒポテシウムを生じる点で異なり、*Sclerophyton*-type は果殻 (*Opegrapha*-type) を欠き、子囊下層下方に果殻 (*Graphidastra*-type) を生じる点で異なる。*Graphidastra*-type は子器縁が裸出し、果托があり、子囊層側方に地衣体由来の果托があり、ヒポテシウムの下方に果殻 (*Graphidastra*-type) を生じる点で異なる。*Chiodecton*-type はストロマに子器が埋もれ、子囊層側方に果殻 (*Graphidastra*-type) が接し、ヒポテシウムがある点で異なる。*Opegrapha*-type との比較は *Opegrapha*-type の項を見よ。

③ *Enterographa divergens*-type (エンテログラファ ディベルゲンズ=タイプ) (Figs. IV 5-4a, 14) : マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) を基準とする。子器は線形で地衣体に

埋もれ、子器盤のみが裸出し、子器縁を概ね欠く。子囊層側方（縁部）はパラテシウム・果殻（*Opegrapha*-type）・果托を欠き、果殻（*Enterographa divergens*-type）があり、果托を欠き、地衣体がある。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層が配列する。日本産本科ではマルミクチナワゴケ（*E. divergens*）にのみに認められた。

本タイプの子器は、地衣体に埋もれ、明瞭な子器縁を欠き、子囊層に地衣体が直接接する点が *Enterographa leucolyta*-type と *Sclerophyton*-type に一致する。しかし、本タイプは果殻（*Enterographa divergens*-type）があり、果殻（*Opegrapha*-type）と果殻（*Graphidastra*-type）、ヒポテシウムを欠くが、*Enterographa leucolyta*-type は果殻（*Enterographa divergens*-type）を欠き、ヒポテシウムを生じる点で異なり、*Sclerophyton*-type は子囊下層下方に果殻（*Graphidastra*-type）を生じる点で異なる。*Chiodecton*-type はストロマに子器が埋もれ、子囊層側方に果殻（*Graphidastra*-type）が接し、ヒポテシウムを生じる点で異なる。*Graphidastra*-type の子器縁は多少とも突出し、子囊層側方に地衣体由来の果托があり、ヒポテシウム下方に果殻（*Graphidastra*-type）を生じる点で異なる。*Opegrapha*-type と *Enterographa anguinella*-type との比較はそれぞれの項を見よ。

④ *Enterographa leucolyta*-type（エンテログラファ リュウコリータ=タイプ）（Figs. IV 5-4a, 15）： イソクチナワゴケ（*E. leucolyta*）を基準とする。子器は線形で地衣体に埋もれ、子器盤のみが裸出し、子器縁を概ね欠く。子囊層側方（縁部）はパラテシウム・果殻（*Opegrapha*-type）・果托を欠き、地衣体がある。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層、ヒポテシウムが配列する。ヒポテシウムは無色。日本産本科ではイソクチナワゴケ（*E. leucolyta*）のみに認められた。

本タイプの子器は、地衣体に埋もれ、明瞭な子器縁を欠き、子囊層に地衣体が直接接する点が *Sclerophyton*-type と一致する。しかし、本タイプは果殻（*Graphidastra*-type）を欠き、ヒポテシウムを生じるが、*Sclerophyton*-type は子囊下層下方に果殻（*Graphidastra*-type）を生じ、ヒポテシウムを欠く点で異なる。*Chiodecton*-type はストロマに子器が埋もれ、子囊層側方に果殻（*Graphidastra*-type）が接する点で異なる。*Graphidastra*-type の子器縁は多少とも突出し、子囊層側方に地衣体由来の果托があり、ヒポテシウム下方に果殻（*Graphidastra*-type）を生じる点で異なる。*Opegrapha*-type と *Enterographa anguinella*-type, *Enterographa divergens*-type との比較はそれぞれの項を見よ。

⑤ *Sclerophyton*-type（スクレロフィトン=タイプ）（Figs. IV 5-4a, 16）： タツゴケ（*S. elegans*）を基準とする。子器は線形、子器縁を概ね欠く。子囊層側方（縁部）はパラテシウム・果殻（*Opegrapha*-type）・果托を欠き、地衣体がある。上から順に子囊上層、子囊層、子囊下層が配列する。子囊下層下方には果殻（*Graphidastra*-type）を生じる。日本産本科ではタツゴケ（*S. elegans*）にのみ認められた。

本タイプは下方に果殻（*Graphidastra*-type）を生じる点が *Chiodecton*-type, *Graphidastra*-type の 2 タイプと一致する。しかし、本タイプは子器縁を概ね欠き、子囊層側方は地衣体に接するのに対して、*Graphidastra*-type は子器縁が裸出し、子囊層

側方には地衣体由来の果托を生じる点で異なる。 *Chiodecton*-type はストロマに子器が埋もれる点で異なる。 *Opegrapha*-type と *Enterographa anguinella*-type, *Enterographa divergens*-type, *Enterographa leucolyta*-type との比較はそれぞれの項を見よ。

⑥ *Graphidastra*-type (グラフィダストラ=タイプ) (Figs. IV 5-4b, 9) : アシカゴケ (*G. japonica*) を基準とする。若い子器は概ね円形でレカノラ型であるが、後に伸長し、線形になりリレラになる。子器縁は多少とも突出し、概ね地衣体と同色。子嚢層側方(縁部)はパラテシウム・果殻を欠き、果托がある。果托は地衣体由来の組織である。上から順に子嚢上層、子嚢層、子嚢下層、ヒポテシウムが配列する。ヒポテシウムは暗化し、側方・下方には果殻 (*Graphidastra*-type) がある。日本産本科ではアシカゴケ (*G. japonica*) にのみ認められた。本タイプの子器は最初は円形のレカノラ型で後にリレラになることから、本タイプは上述のタイプ①に属する。

本タイプは果殻 (*Graphidastra*-type) を生じる点で *Chiodecton*-type と *Sclerophyton*-type と一致する。しかし、本タイプは子器縁が裸出し、子嚢層側方には地衣体由来の果托を生じる点が他のタイプとは明らかに異なる。各タイプとの比較はそれぞれの項を見よ。

⑦ *Chiodecton*-type (キオデクトン=タイプ) (Figs. IV 5-4b, 17) : ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) を基準とする。ストロマに多数の子器が埋もれ、ストロマは概ね円形、顕著に突出し、地衣体より淡色、子器は円形から線形でストロマに埋もれ、子器盤のみが裸出し、子器縁を概ね欠く。子嚢層側方はパラテシウムを欠き、時に果殻 (*Graphidastra*-type) があり、果托を欠き、ストロマがある。上から順に子嚢上層、子嚢層、子嚢下層、ヒポテシウムが配列する。日本産本科ではヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*) にのみ認められた。本タイプと *Dichosporidium*-type は子器がストロマに埋もれることが一致する。本タイプは裸子器で果殻 (*Graphidastra*-type) を生じるが、しかし、*Dichosporidium*-type の子器は被子器で果殻を生じる点で明らかに異なる。本タイプは上述のタイプ②に属する。

5.3 被子器 (perithecium) (Fig. 5-18)

Kirk *et al.* (2001)によると、被子器とは「楕円形かフラスコのような、孔口のある子嚢果 (“a subglobose or flask-like ostiolate ascoma.”)」のことである。

Dichosporidium-type (デイコスポリディウム=タイプ) : フェルトゴケ (*D. boschianum*) を基準とする。フェルトゴケ (*D. boschianum*) において、子器はストロマに埋もれ、被子器頂部は裸出し、中央に子嚢層が位置し、下半分を子嚢下層がおおい、全体を果殻が取り囲み、さらにその外側をストロマが取り囲む。リトマスゴケ科においては、フェルトゴケ (*D. boschianum*) が被子器とされ (原田他 2009)、本研究においても日本産として認められたのはフェルトゴケ (*D. boschianum*) のみである。

5.4 ストロマ (stroma)

日本産フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) とヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton*

congestulum) を検討した結果、ストロマとは「菌糸が集合し、マット状になった構造で、そこには共生藻細胞が分布し、必ず複数の子器が埋もれる」こととした。本科の以下の属及び種は子器がストロマに埋もれる：*Austrographa*・ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)・一部の *Enterographa* (*E. kalbii* Sparrius・*E. pertusarioides* Groenhart ex Sparrius)・*Erythroducton*・一部の *Llimonaea* (*L. californica* と *L. cerebriformis*)・コナダイゴケ (*Pulvinodecton*)・一部の *Roccellina* (*Roccellina cerebriformis*)・一部の *Sclerophyton* (*S. desertorum*, *S. fluorescens*, *S. muriforme* Sparrius, *S. rostratum* Egea & Torrente, *S. seriale* (Ach.) Sparrius, *S. stigmaticum*, *S. syncesioides* Sparrius, *S. vertex* Sparrius)・*Streimannia*・*Synnesia* がある (Egea & Torrente 1995, Erz *et al.* 2005, Hafellner 1996, Henssen & Thor 1998, Sparrius *et al.* 2010, Tehler 1983, 1997, Thor 1990 の記載から判断)。

ストロマに埋もれる子器は通常は円形であるが、記載 (Egea & Torrente 1995, Erz *et al.* 2005, Henssen & Thor 1998, Sparrius *et al.* 2010, Tehle 1983, Thor 1990) から判断すると、子器が多少とも伸長してリレラ状となる種がある。すなわち、*Austrographa*・一部の *Enterographa* (*E. kalbii* Sparrius・*E. pertusarioides* Groenhart ex Sparrius)・一部の *Llimonaea* (*L. californica* と *L. cerebriformis*)・コナダイゴケ (*Pulvinodecton*)・一部の *Roccellina* (*R. cerebriformis*)・*Sclerophyton* (*S. desertorum*, *S. fluorescens*, *S. stigmaticum*)・*Streimannia*。 *L. californica* はストロマを生じる場合のみ子器はリレラであり、ストロマを生じない場合は円形である (Egea & Torrente 1995)。

日本産本科において、以下の属がストロマを生じる (Harada 1990, 原田他 2009, Thor 1990, 2002)：ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)・フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*)・コナダイゴケ (*Pulvinodecton*)。本研究において、ヒョウモンメダイゴケ (*C. congestulum*)・フェルトゴケ (*D. boschianum*) の子器の形態を検討した (Figs. IV 5-17 & 18)。その結果、子器縁部の構造の違いに基づき、*Chiodecton*-type と *Dichosporidium*-type を区別した。それぞれのタイプの特徴と詳細は *Chiodecton*-type (キオデクトン=タイプ) はリレラの項、*Dichosporidium*-type (デイコスポリディウム=タイプ) については被子器の項を見よ。

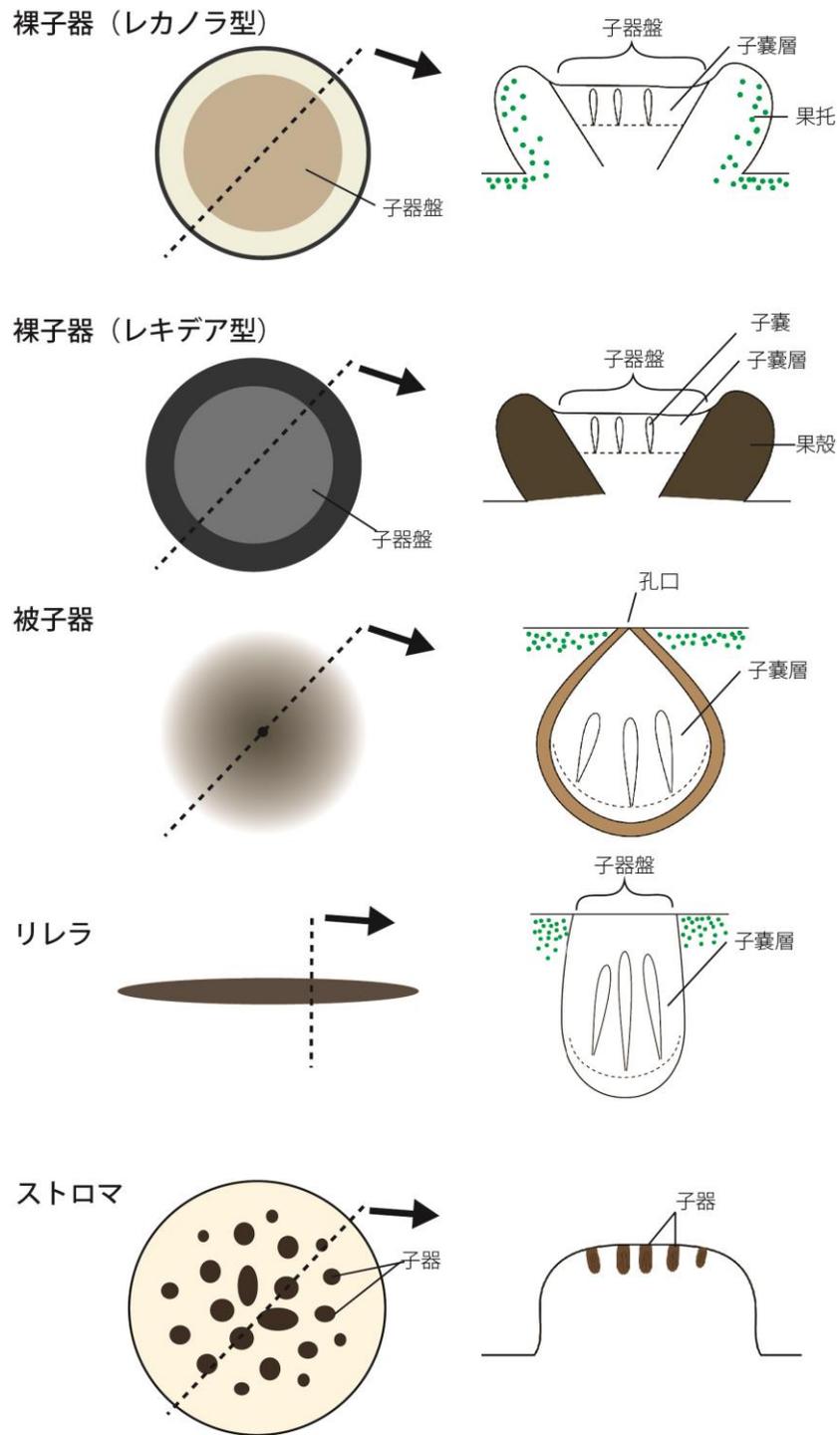
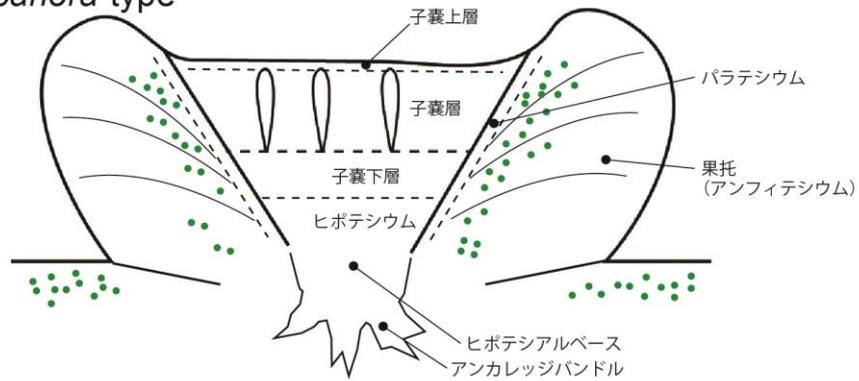


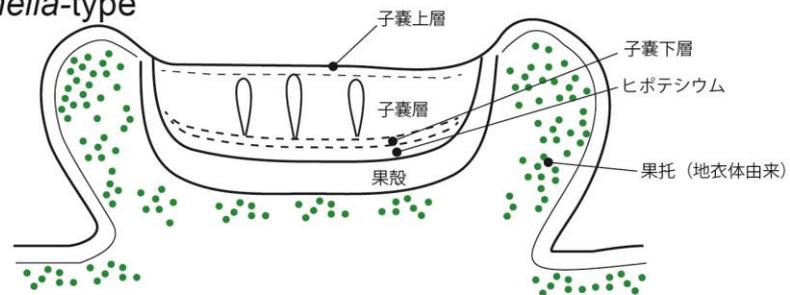
Fig. IV 5-1. 子器の多様性 (模式図) . 表面観と断面を示す. Diversity in ascomata (semidiagrammatic), showing surface view and sections.

レカノラ型

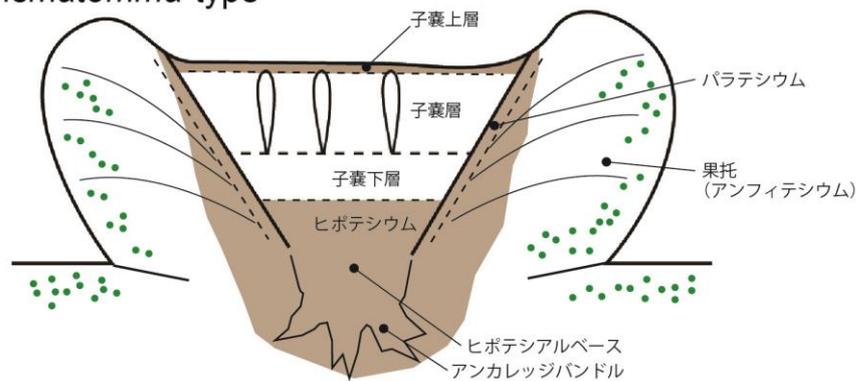
Lecanora-type



Parmelia-type



Schismatomma-type



Mazosia-type

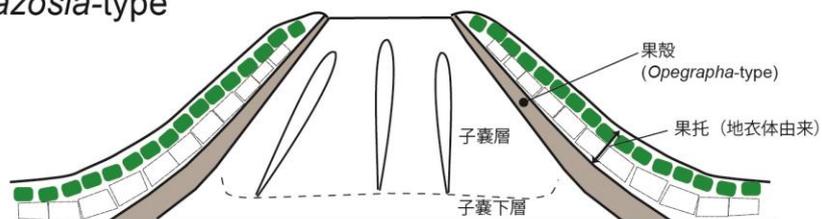
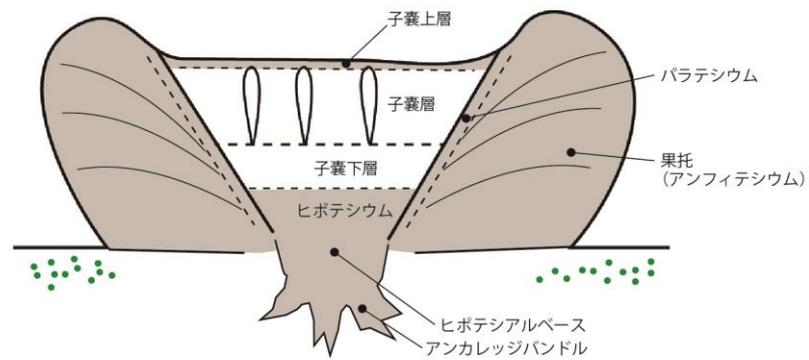


Fig. IV 5-2. レカノラ型裸子器の4タイプ(縦断面模式図). Four types of lecanorine apothecia (vertical sections, semidiagrammatic).

レキデア型



ビアトラ型

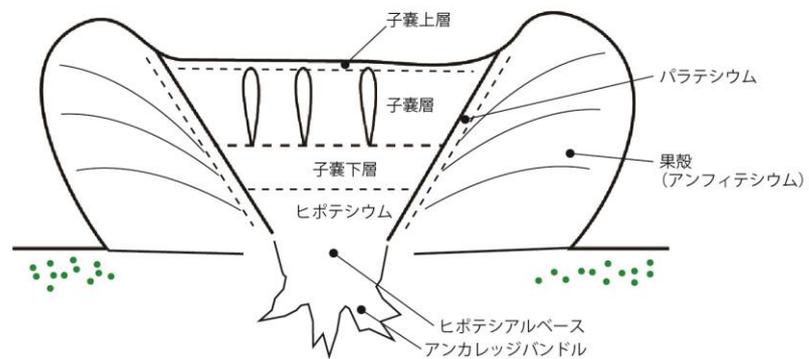
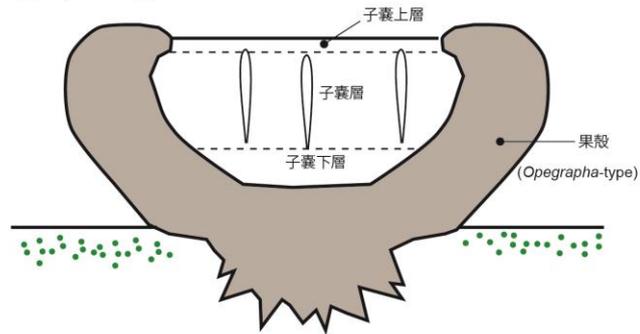


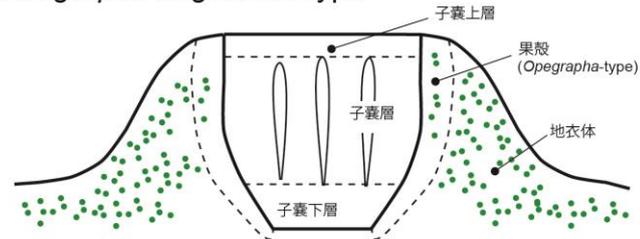
Fig. IV 5-3 レキデア型とビアトラ型裸子器（縦断面模式図）. Lecideine and biatorine apothecium (vertical section, semidiagramatic)

リレラ

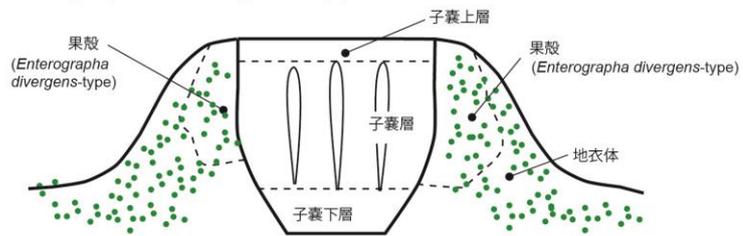
Opegrapha-type



Enterographa anguinella-type



Enterographa divergens-type



Enterographa leucolyta-type

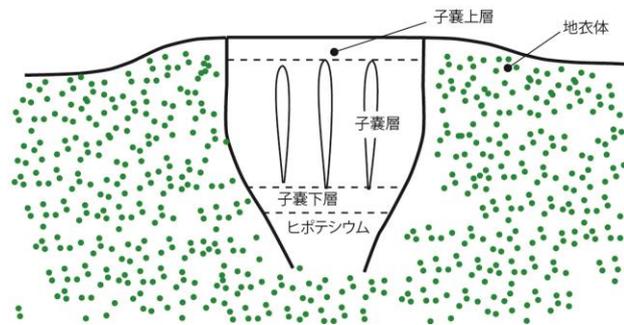
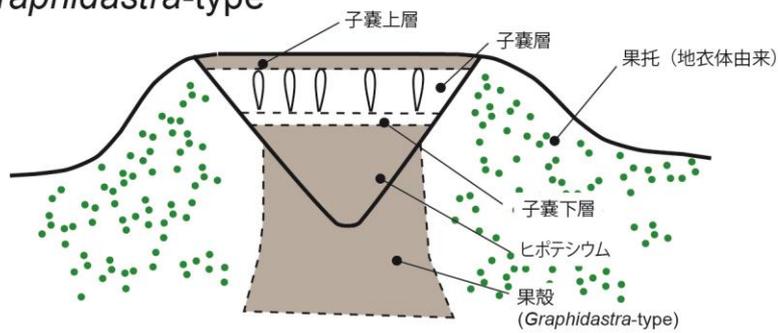


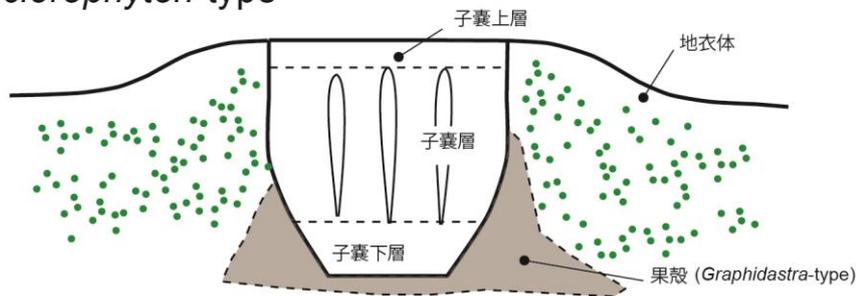
Fig. IV 5-4a. リレラ. 4タイプの横断面模式図を示す. Four types of lirellae (cross sections, semidiagrammatic).

リレラ

Graphidastra-type



Sclerophyton-type



Chiodecton-type

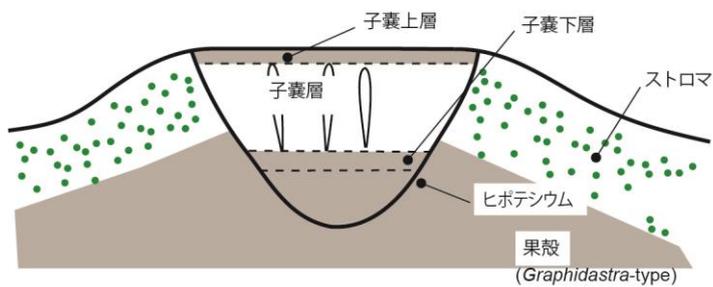


Fig. IV 5-4b. リレラ. 3タイプの横断模式図を示す. Three types of lirellae (cross sections, semidiagrammatic).

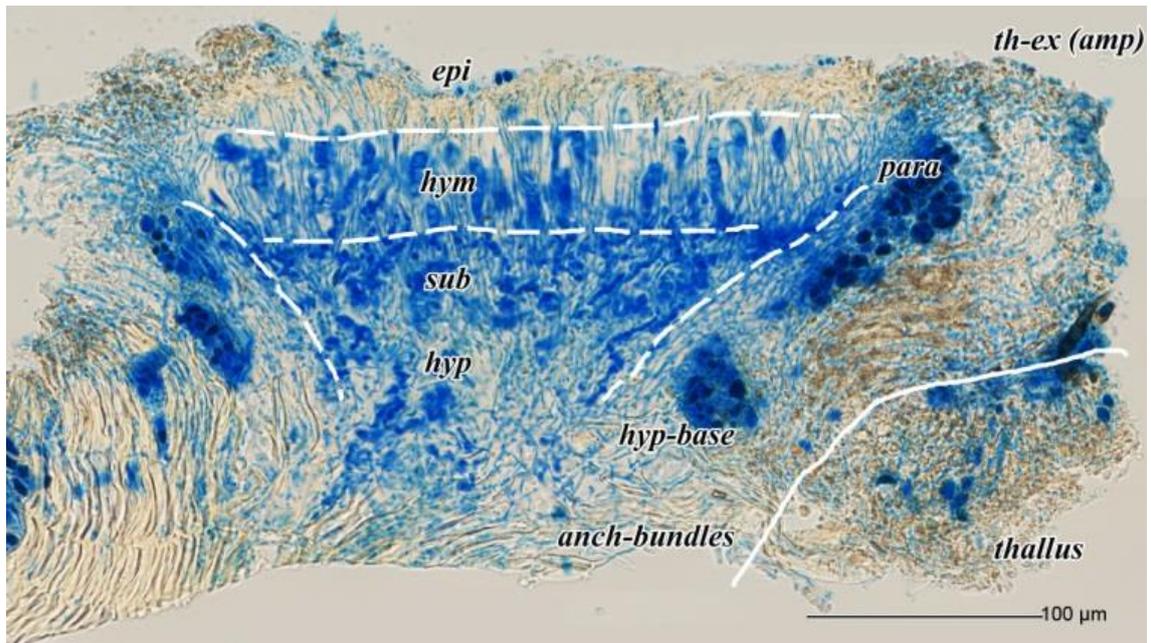


Fig. IV 5-5. *Lecanora megaloscheila* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Lecanora megaloscheila*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium ; (hyp), hypothecium ; (hyp-base), hypothecial base ; (anch-bundles), anchorage bundles ; (para), parathecium ; (th-ex), thalloid exciple. (LPCB preparation; Sakata 2536).

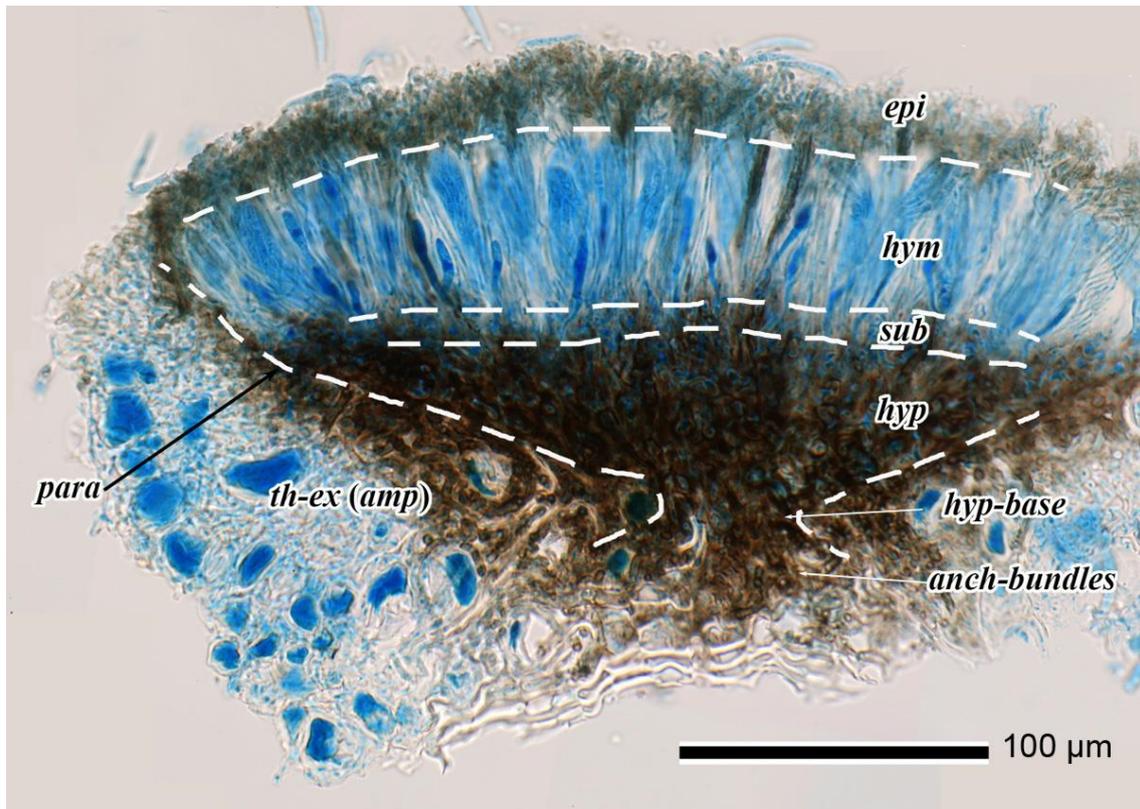


Fig. IV 5-7. メダイゴケ *Schismatomma ocellulatum* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Schismatomma ocellulatum*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; (hyp), hypothecium; (hyp-base), hypotheccial base; (anch-bundles), anchorage bundles; (para), parathecium; (amp), amphithecium; (th-ex), thalloid exciple. (LPCB preparation; Harada 24298).

6. リトマスゴケ科 (Roccellaceae) の分子系統解析

Torrente & Egea (1989)は、本科の子嚢と子嚢胞子には複数のタイプがあるとした。特にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては属内にも複数のタイプがあることを認めていた。その後、Ertz *et al.* (2009)と Ertz & Tehler (2011), Ertz *et al.* (2013)はリトマスゴケ科 (Roccellaceae) に位置づけられる多くの属が多系統であることを明らかにした。彼らはヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*), クチナワゴケ属 (*Enterographa*), *Llimonaea*, キゴウゴケ属 (*Opegrapha*), メダイゴケ属 (*Schismatomma*), タツゴケ属 (*Sclerophyton*) などの一部の種を系統解析に基づき、別の属に移した。これらの研究では日本産本科は一部の属及び種 (5 属 7 種) しか検討していなかった。そこで、本研究では日本産本科の分類体系を明らかにするため、新たに日本産の種 5 属 7 種を加え、最終的に日本産の種 7 属 13 種の mtSSU 領域の約 1400 塩基対を用いて分子系統解析を実施した。Ertz *et al.* (2009)で検討された海外産の 7 属 21 種と、Genbank に登録されている本科 2 属 4 種とソバカスゴケ科 (Arthoniaceae) 2 属 7 種も合わせて解析した。

6.1. 本科の系統類縁関係

6.1.1 本科の系統類縁関係結果 (Fig. IV.6-1)

最尤法による解析ではリトマスゴケ科 (Roccellaceae) は大きく 2 つのクレードに分かれるが、クレードはブートストラップ確率で有意に支持されなかった (Fig. IV.6-1)。ブートストラップ確率で有意に支持される 6 つのクレード (A, B, C, D, E, F) がリトマスゴケ科内に認められた。ソバカスゴケ科はクレード C にのみ認められた。

クレード A: 最尤法でブートストラップ確率 87% と高確率で支持された単系統群で、クチナワゴケ (*E. anguinella*) とキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) から構成された。日本産本科ではクチナワゴケ (*E. anguinella*) のみが位置づけられた。クレード内にはサブクレードが 3 つ (サブクレード A1, A2, A3) 認められた。

サブクレード A1 には、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) が位置づけられた。広義キゴウゴケ属 (*Opegrapha s. lat.*) の種は F 以外の全てのクレードに位置づけられたことから、多系統であることが示唆された。キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) のタイプ種の *O. vulgata* (Ach.) Ach. は本サブクレードに含まれるため、広義キゴウゴケ属 (*Opegrapha s. lat.*) で複数の属に分かれても、本サブクレードの種は狭義キゴウゴケ属 (*Opegrapha s. str.*) となる。

サブクレード (A2 と A3) にはクチナワゴケ (*E. anguinella*) が位置づけられた。A2 はガボン産、A3 は日本産の標本が位置づけられた。配列を比較した結果、ガボン産クチナワゴケ (Ertz 10027) は日本産と 88% 一致したが、本クレードに位置づけられた狭義キゴウゴケ属 (*Opegrapha s. str.*) の *O. vulgata*, *O. vermicellifera*, *O. niveoatra*, *O. lithyrga* とも 87-89% の一致がみられたため、日本産クチナワゴケ (*E. anguinella*) とは別種であることはもちろんであるが、別属である可能性も示唆された。Ertz *et al.* (2009)は系統解析に基づき、海外産の“クチナワゴケ (*E. anguinella*)”をキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) に移したが、この“クチナワゴケ (*E. anguinella*)”とキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) はブートストラップ確率で高確率に支持された単系統群を形成するため、この考えは妥当であると考えられた。一方、日本産クチナワゴケのクレードはこれらと姉妹群の関係にあり、キゴウゴケ属とは別属に

することが妥当とも考えられたが、その所属を決定するためにはクチナワゴケの近縁種を網羅的に比較する必要がある。このため、クチナワゴケ (*Enterographa*) は暫定的に *Enterographa* に含めることとした。

クレード B： 最尤法でブートストラップ確率 79%と高確率で支持された単系統群で、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) のみから構成された。日本産本科はムツキゴウゴケ (*O. varia*) と *O. bonplandii* が位置づけられた。クレード内には 3 つのサブクレード (B1, B2, B3) が認められた。サブクレード B1 は日本産 *O. bonplandii* のみから構成された。サブクレード B2 は *O. viridis* のみ、B3 は *O. varia*, *O. bicolor*, *O. ochrocheila* から構成された。

Ertz & Tehler (2011)は系統解析に基づき、サブクレード B2 と B3 の種群をキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) から分離し、*Zwackhia* 属、*Alyxoria* 属とした。Ertz & Tehler (2011)の提案を採用すると、日本産ムツキゴウゴケ (*O. varia*) は *Alyxoria* に位置づけられるが、その所属を決定するためには多くの近縁種を解析する必要がある。このため、日本産ムツキゴウゴケ (*O. varia*) は暫定的にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) とした。

日本産 *O. bonplandii* はキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) から別属に移動すべきと考えられた。Ertz & Tehler (2011)の解析に基づけば、*Zwackhia* 属に位置づけられるが、Ertz (2009)によると、*O. bonplandii* を含む子嚢胞子の隔壁が 7 以上とされている種及び標本の分類体系は再検討の必要があるとしている。そのため、暫定的にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) とした。

クレード C： 最尤法でブートストラップ確率 99%と高確率で支持された単系統群で、ソバカスゴケ科 (*Arthoniaceae*) と *Opegrapha atra* Pers., *O. calcarea* Turner ex Sm.から構成された。*Opegrapha atra* と *O. calcarea* の所属も再検討が必要であると考えられた。日本産本科はこのクレードには位置づけられなかった。

クレード D： 最尤法でブートストラップ確率 99%と高確率で支持された単系統群で、リトマスゴケ科のみで構成された。他のクレードより含まれる属数が多く、リトマスゴケ科のタイプ属であるリトマスゴケ属 (*Roccella*)、ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*)、*Dendrographa*、アシカゴケ属 (*Graphidastra*)、*Lecanactis*、キゴウゴケ属 (*Opegrapha rufescens* Pers.)、メダイゴケ属 (*Schismatomma*) の 7 属が認められた。日本産としてはヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*)、アシカゴケ (*Graphidastra japonica*)、メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) が含まれた。本クレードは大きく 2 つのサブクレード (D1 と D2) に分かれた。

サブクレード D1 はブートストラップ確率 99%と高確率で支持され、ヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) のみで構成された。ヒョウモンメダイゴケ属 (*Chiodecton*) の *C. natalense* はサブクレード D2 に位置づけられたことから、本属が多系統であることが示唆された。

サブクレード D2 はクレード D に位置づけられた 7 属 11 種のうちからヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) 以外のすべての種から構成された。クレード内においては、*Dendrographa* 属が有意に支持される単系統群を形成するが、それ以外は有意に支持された単系統群は認められなかった。このため、本サブクレードは多数の属が含まれるもの

の、これらの属の正当性を分子系統から裏付けることはできなかったため、それぞれの所属については暫定的に従来の分類に従った。

クレードE: 最尤法でブートストラップ確率 100%と高確率で支持された単系統群で、フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*), クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) を除くクチナワゴケ属 (*Enterographa*), *Erythrodecton*, *Opegrapha zonata* Kör.から構成された。日本産本科はフェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) が位置づけられた。クレード内にはサブクレードが3つ (E1, E2, E3) 認められた。

サブクレードE1には、*Erythrodecton granulatum* (Mont.) Thor (*Erythrodecton* のタイプ種) とフェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) が位置づけられた。2属の関係を明らかにするためには、それぞれの属の種数を増やし解析すべきと考えられたため、本研究ではこれらの種の所属は暫定的にそのままとした。

サブクレードE2にはマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) と *E. hutchinsiae* が位置づけられた。クチナワゴケ属 (*Enterographa*) のタイプ種である *E. crassa* (DC.) Fée はサブクレードE3に位置づけられたため、これらの2種は別属に移動すべきだと考えられた。しかし、Ertz & Tehler (2011)によると、*E. hutchinsiae* と *E. crassa* は高確率で支持された単系統群を形成するとしている。このため、マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) と *E. hutchinsiae* の位置づけは再検討が必要である。その所属については従来に従い、暫定的に *Enterographa* とした。

サブクレードE3には *Enterographa crassa* と *Opegrapha zonata* が位置づけられた。*E. crassa* はクチナワゴケ属 (*Enterographa*) のタイプ種である。*O. zonata* は Ertz et al. (2009)ではクチナワゴケ属 (*Enterographa*) に移された。日本産近縁種を加えた本研究においても両種はブートストラップ確率で高確率に支持された単系統群を形成するため、この考えは妥当であると考えられた。本研究ではクチナワゴケ属 (*Enterographa*) とキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) を網羅していないため、従来に従い、暫定的に *Opegrapha zonata* とした。

クレードF: ブートストラップ確率 82%と高確率で支持された単系統群で、カシゴケ属 (*Cresponea*) のみから構成された。本クレードは、他のクレード (A-E) と姉妹群の関係になることが認められた。カシゴケ属 (*Cresponea*) は分子進化学的に古い時代に分化していたことが示唆された。

クレードG: *Opegrapha* sp.は有意に支持された6つのサブクレードには所属しなかった。有意に支持される分枝も得られていないため、その所属は確定できないため、暫定的にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) とした。

6.1.2 本科の系統類縁関係の考察

クチナワゴケ属 (*Enterographa*) では *E. anguinella* は、クチナワゴケ属 (*Enterographa*) タイプ種を含む他とかけ離れていることが Ertz et al. (2009)と Ertz & Tehler (2011)によって主張されたが、本研究はそれを裏付けた。つまり、クチナワゴケ属 (*Enterographa*) が多

系統であることが示唆された。キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) はクレード A-G のうち F を除く全てに出現し、多系統であることが示唆された。従って、タイプ種とは別のクレードに位置づけられた種 (*E. anguinella*, *E. divergens*, *E. hutchinsiae*, *O. atra*, *O. bonplandii*, *O. viridis*, *O. varia*, *O. bicolor*, *O. ochrocheila*, *O. calcarea*, *O. rufescens*, *Opegrapha* sp.) は別の属に移すことが妥当と考えられる。本研究ではクチナワゴケ属 (*Enterogrpha*) の 53 種中 4 種、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) に至っては約 300 種中 14 種を検討したに過ぎない。これらの所属決定するためには解析する種数を増やすことだけでなく、日本産以外の種についても詳細に分類を再検討する必要がある。クレード A と B の中間的な形態形質を持つ種を見つけ、それらを複数追加して分析すべきだと考えられた。そのため、それらの所属については暫定的に従来の属のままとした。

クレード D と E には多くの属が含まれ、形態を含め、属の分類を詳細に再検討する必要がある。カシゴケ属 (*Cresponea*) は分子進化学的に古い時代に分化していたことが示唆された。

6.2 形態形質と分子系統

6.2.1 形態形質と分子系統の結果 (Table IV.6-1)

本科は子器の形態が多様であり、子器は属を分ける分類形質として有効であることが本研究によって明らかにされた。日本産本科の多様な子器を、形態に基づき、類型化を試みた結果、裸子器、被子器、リレラを認め、裸子器には 2 型 (レカノラ型、レキデア型) が認められた。さらに子器縁部など複数の形態形質を詳細に検討した結果、11 つのタイプに分けられた (第 5 章を参照)。そこで、これらの分類形質と系統との関係を検討した。結果は以下のとおりであった。なお、日本産本科を含まないクレード C については検討対象から除外した。*Opegrapha zonata* は、本研究では形態を検討していないので除外した。

(1) 子器の主要型と分子系統

裸子器はクレード D と F に認められ、クレード D においてはレカノラ型、クレード F はレキデア型であった。被子器はクレード E に、リレラはクレード A, B, D, E に認められた。リレラはレキデア型のクレード F のカシゴケ属 (*Cresponea*) を除く全てのクレードに認められたことから、共通の祖先が持っていた形質である可能性が高いと考えられた。レキデア型裸子器は分子進化学的に古い時代に進化していたことが示唆された。また、レカノラ型裸子器はクレード D に認められるが、このクレードにはリレラを生じる種が多数含まれる。さらに、このクレードに位置づけられたアシカゴケ (*Graphidastra japonica*) の若い子器は円形でレカノラ型であるが、やがて伸長しリレラとなり、両型の中間的な特徴を示す。そのため、本科においてはリレラからレカノラ型が分化したと考えられる。ストロマはクレード D と E に、被子器はクレード E にのみ認められるが、これらのクレードにはリレラを生じる種と混在した。そのため、本科においてストロマはリレラと関係した構造であることが考えられる。

リトマスゴケ科はそれぞれのクレード内で分化が平行的に進んだ結果、多様な子器を生じるようになったと考えられる。

(2)子器のタイプと分子系統

クレード A, B, F, G 内はそれぞれ単一の子器のタイプのみが認められた。クレード A にはリレラ *Enterographa anguinella*-type, クレード B と G にはリレラ *Opegrapha*-type, クレード F にはレキデア型裸子器を生じるカシゴケ属 (*Cresponea*) 3 種が位置づけられた。

クレード D には子器の 2 つの主要型 (リレラと裸子器) があり, 裸子器は *Schismatomma*-type と (*Graphidastra*-type) が, リレラも 2 タイプ (*Graphidastra*-type と *Chiodecton*-type) が認められた。所属する属数が多いだけでなく, 子器の形態も多様であることが明らかになった。

クレード E にはリレラ (*Enterographa divergens*-type) と被子器 (*Dichosporidium*-type) が認められた。

Opegrapha-type は 2 つのクレード (B と G) に位置づけられ, クレード D と E においては複数の子器のタイプが認められるため, 系統解析に基づく子器のタイプは本科内を大きく分けるのには有効ではないことが明らかになった。リレラ *Opegrapha*-type を除いて特定の子器のタイプは単一のクレードにのみ出現するため, 属を定義するのには有効であることが示唆された。

(3)その他の形態形質と分子系統 (Table IV.6.1)

クレード D においては, 子器の主要型とタイプが多様であることが明らかになったが, 本クレードにおいては, 以下の形態形質がクレード内で共通していることが分かった: 明瞭なヒポテシウムを生じ, 側糸状体が概ね単一で, 側糸状体先端の細胞膜が暗化し, 子嚢胞子は外膜を欠く。

これらの形質は, 他のクレードでは, 以下の通りであった。クレード F において, これらの形態形質はクレード D と共通であった。クレード A と B においては明瞭なヒポテシウムを欠き, 側糸状体はよく分枝し, 側糸状体先端の細胞膜が概ね暗化せず, 子嚢胞子は外膜を生じる。いずれの形質もクレード D と対立するものであった。クレード E においては明瞭なヒポテシウムを欠く, 側糸状体はよく分枝し, 側糸状体先端の細胞膜が概ね暗化せず, 子嚢胞子は外膜を欠く。子嚢胞子の外膜以外の形質はクレード D の特徴と対立するものであった。

このように, これらの形態形質はいずれのクレードにおいてもクレード内で共通していることが分かった。また, 一部のクレード間でも共通することも分かった。一方, 7 つのクレード全てをこれらの形質のみで裏付けることはできなかった。

Torrente & Egea (1989) は本科の子嚢と子嚢胞子には複数のタイプがあるとした。特にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては, 属内には 3 タイプの子嚢 (*calcareo*-type, *varia*-type, *vulgata*-type) を認めた。キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては, クレード A には *vulgata*-type の種, クレード C は *calcareo*-type の種, クレード D には *vulgata*-type の種のみが位置づけられた。一方, クレード B には 2 つのタイプ (*vulgata*-type と *varia*-type) の種が認められた。彼らの子嚢のタイプは複数のクレード間で共通するだけでなく, クレード B には 2 つのタイプが認められ, 系統を裏付けることができなかった。しかし, Torrente & Egea (1989) の図と記載からは子嚢の違いは判別できないため, 分子系統と比較しながら詳細に再検討することで, 子嚢の形態形質とタイプ分けを明確化することができると期待される。日本

産の種において、クレード G に位置づけられた *Opegrapha* sp. の子嚢は頂環のヨード反応が例外的に他とは異なったものの、クレード間で若干子嚢の幅が異なる傾向が認められる以外に大きな違いは認められなかった。

子嚢胞子については Torrente & Egea (1989) はキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) の形状や外膜の有無から 5 つのタイプ (*calcareo-type*, *rufescens-type*, *subelevata-type*, *varia-type*, *vulgata-type*) を認めた。子嚢と同様にクレード A には *vulgata-type* の種、クレード C は *calcareo-type* の種、クレード D には *rufescens-type* の種のみが位置づけられた。一方、本属の多くの属及び種が含まれるクレード B に 3 つのタイプ (*calcareo-type*, *varia-type*, *vulgata-type*) の種が認められた。このことは、本クレードでは子嚢胞子が多様化し、複数の亜群に分岐しつつあることを示唆するものと思われる。このクレードの種群については、Ertz & Tehler (2011) は系統解析に基づき、2 つのクレードを認め、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) から分離し、それぞれ *Zwackhia* 属、*Alyxoria* 属とした。*Zwackhia* 属に位置づけられた種は子嚢胞子が *vulgata-type* で共通するものの、*Alyxoria* 属の種は *calcareo-type* と *varia-type* に分かれた。*Zwackhia* 属と *Alyxoria* 属は再検討が必要であると考えられた。日本産において、子嚢胞子の形状は多くのクレードでクレード内に複数認められるため、子嚢胞子の形状だけでは系統を裏付けることはできなかった。外膜については複数のクレード間で共通する形態形質でもあることが認められるが、クレード内で単一なため、属を定義する形質として有効であることが示唆された。

6.2.2 形態形質と分子系統の考察

Ertz & Tehler (2011) によると、形態的特徴と化学成分は科や属を定義する際にわずかにしか役立たないとしている。多系統であることが明らかになったクチナワゴケ属 (*Enterographa*) とキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) を除いて、子器縁部など複数の形態形質を詳細に検討し定義した子器のタイプとヒポテシウム、側糸状体、子嚢胞子の外膜が属を分ける形態形質として有効だと考えられ、日本産本科においては複数の形態形質を組み合わせることで形態からも属を定義することが可能であることが示唆された。

これまでの本科の分類学的研究における形態観察は不正確であり、比較検討が十分ではなかったことが、分子系統を支持する形態形質が十分に見つかっていなかった一因である可能性が示唆された。従って、本研究と同様の形態観察を国外産のより多くの属、種に適用することは、本科の分類を解明するうえで重要であることが明らかとなった。

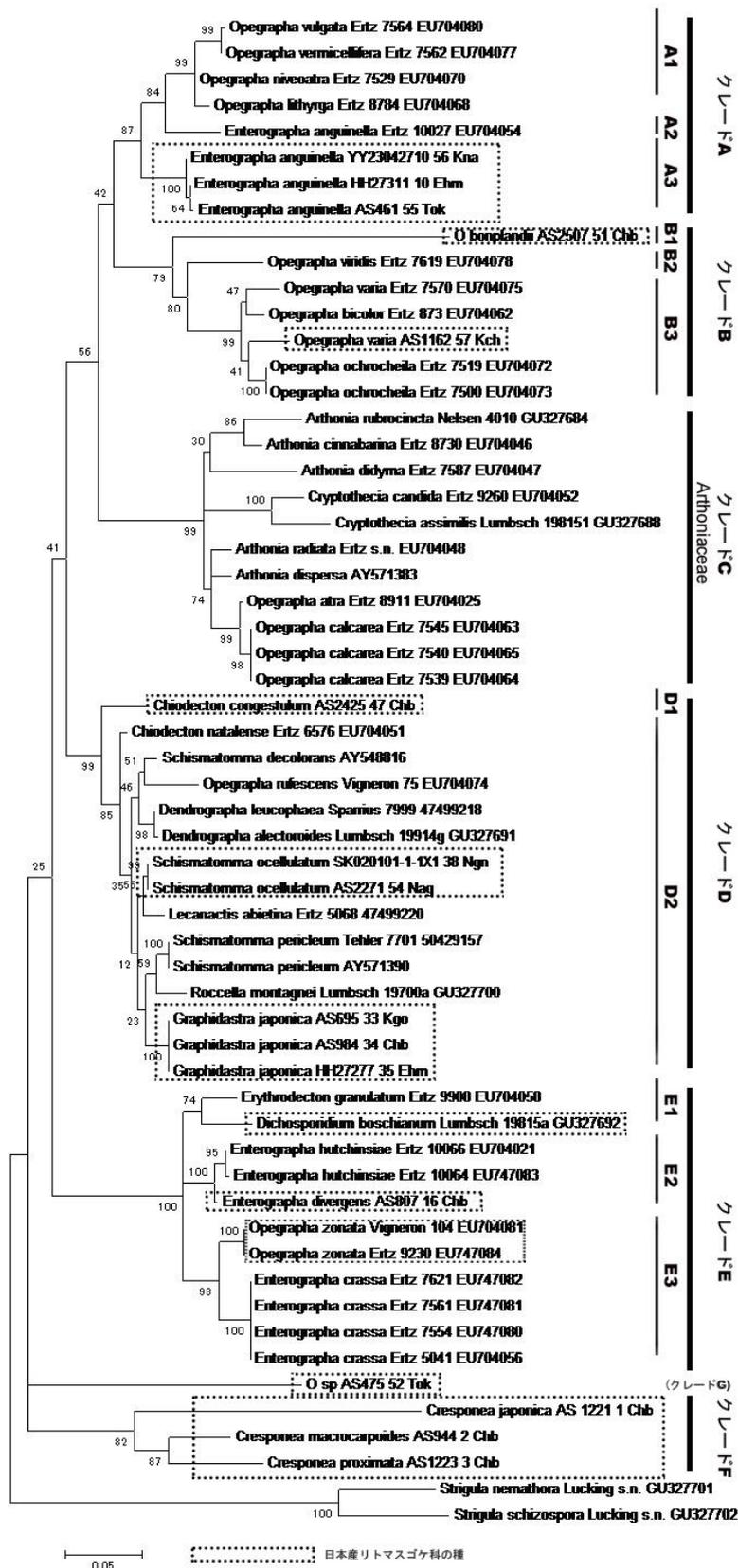


Fig. IV 6-1. リトマスゴケ科の系統樹。日本産7属13種の mtSSU 領域の約 1400 塩基対を用いて分子系統解析を実施した。Ertz *et al.* (2009)で検討された海外産の7属21種と、Genbankに登録されている本科2属4種とソバカスゴケ科 (Arthoniaceae) 2属7種も合わせて解析した。

Table IV 6-1. 形態形質と分子系統		子器		型		type		ストロマ		ヒポテシウム		側糸状体		先端の細胞壁の着色		子嚢の幅 (μm)		子嚢胞子		外膜	
ク	レ	種	主要型	型	type	ストロマ	ヒポテシウム	側糸状体	先端の細胞壁の着色	子嚢の幅 (μm)	子嚢胞子	外膜									
ド								分枝			形										
A		<i>Enterographa anguinella</i>	リレラ		<i>Enterographa anguinella</i> -type	-	-/+	よく分枝	-	15 - 18	披針紡錘形か、披針形	+									
B		<i>Opegrapha bonplandii</i>	リレラ		<i>Opegrapha</i> -type	-	-	よく分枝	-	15 - 20	披針紡錘形か、披針形	+									
B		<i>Opegrapha varia</i>	リレラ		<i>Opegrapha</i> -type	-	-	よく分枝	-	15 - 18	披針紡錘形	+									
D		<i>Chiodecton congestulum</i>	リレラ		<i>Chiodecton</i> -type	+	+	概ね単一	+	10 - 15	鎌形	-									
D		<i>Schismatomma ocellulatum</i>	裸子器	レカノラ型	<i>Schismatomma</i> -type	-	+	概ね単一	+	10 - 15	紡錘形	-									
D		<i>Graphidastra japonica</i>	リレラ (裸子器)	(レカノラ型)	<i>Graphidastra</i> -type	-	+	概ね単一	+	8 - 13	披針形	-									
E		<i>Dichosporidium boschianum</i>	被子器		<i>Dichosporidium</i> -type	+	-	よく分枝	-	13 - 15	鎌形かS字型	-									
E		<i>Enterographa divergens</i>	リレラ		<i>Enterographa divergens</i> -type	-	-/+	よく分枝	-	10 - 13	披針紡錘形	-									
F		<i>Cresponea japonica</i>	裸子器	レキデア型		-	+	概ね単一	+	10 - 13	紡錘形	-									
F		<i>Cresponea macrocarpoides</i>	裸子器	レキデア型		-	+	概ね単一	+	13 - 18	披針紡錘形か、披針形	-									
F		<i>Cresponea proximata</i>	裸子器	レキデア型		-	+	概ね単一	+	13 - 20	紡錘形, まれに披針紡錘形	-									
(G)		<i>Opegrapha</i> sp.	リレラ		<i>Opegrapha</i> -type	-	-	よく分枝	-	10 - 15	披針紡錘形	+									

V. 総括

1. 形態

本科を含め地衣類の特に内部形態に関する用語は分類群や研究者により異なるため、大きな混乱を招いていた。本研究では、日本産本科を詳細に観察し、既存の情報を含めて比較検討し、本科の形態用語の統一を初めて行った。

本科のレカナワ型裸子器とレキデア型裸子器を Letrouit-Galinou (1968) の概念に準拠し、初めて各組織を定義した。さらに、従来果殻とされていたものの中でレキデア型裸子器以外は、菌糸の走行と発生の違いから 3 タイプあることを初めて認め、本研究で新たに従来果殻とされていた組織を果殻 (*Opegrapha*-type), 果殻 (*Graphidastra*-type), 果殻 (*Enterographa divergens*-type) とした。果托についてはチャシブゴケ属 (*Lecanora*) の子器と比較した結果、これと同様に子器由来のアンプイテシウムであるものと、地衣体由来のものがあることを明らかにした。

Kirk *et al.* (2001) に従い、造囊糸が分布するためコットンブルーで濃染する層を子囊下層 (subhymenium) とし、ヒポテシウム (hypothecium) は子囊下層に由来するコットンブルーで濃染しない層をヒポテシウムとし、従来は混乱していた本科における概念を初めて統一した。その他の各形態についても、日本産本科における変異と特徴の詳細を明らかにした。

2. 化学成分

2.1 樹皮着生及び岩上生日本産本科の化学成分

本研究で日本産本科の化学成分を TLC と HPLC により分析した結果、12 成分が同定された。さらに、TLC により未同定成分 6 種類と未同定黄色色素、HPLC により未同定成分 19 種類が検出された。アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) は schizopeltic acid を含むことから、これを分類形質の一つとして評価し、新種記載した。

以下の成分と種の組み合わせが本研究で初めて確認された。クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) から 2'-*O*-demethylpsoromic acid, マルミクチナワゴケ (*Enterographa divergens*) から confluentic acid, イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) から lecanoric acid, *Opegrapha bonplandii* から gyrophoric acid, ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) から lichesterinic acid と protolichesterinic acid.

Thor (1990) はヒョウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) から未同定色素を認めているが、その詳細については示していなかった。しかし、本研究では初めて、未同定色素の TLC 画像と Rf 値を示した。さらに、他属についても多くの未同定成分を認め、それらの TLC 画像と Rf 値を初めて示した。TLC と HPLC で検出された未同定成分の相互の関係は確認できなかったが、今後、詳細に検討することで、未同定成分が同定されることが期待できる。

2.2 分類形質としての化学成分

日本産本科において種を分ける分類形質として以下の化学成分が有効であることが本研究で明らかになった。

confluent acid, gyrophoric acid, lecanoric acid, lichesterinic acid, roccellic acid, protocetraric acid, protolichesterinic acid, psoromic acid, salazinic acid, schizopeltic acid, stictic acid, 2'-*O*-demethylpsoromic acid, 未同定成分 (1-6, G1, C1-C3, C5-C7, E3-E11), 未同定黄色色素.

化学成分は Egea & Torrente (1993)によると, カシゴケ属 (*Cresponea*) のほとんどの種から認められず分類形質として注目されなかったが, 日本産本属 3 種 (*C. japonica*, *C. macrocarpoides*, *C. proximata*) の未同定成分は属や種を分ける分類形質として有効であることが初めて認められた.

フェルトゴケ属 (*Dichosporidium*) においては, 同一種内に化学成分が異なるケモタイプが知られていたが (Thor 1990, 2002), 今回, 日本産フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) においても確認され, 種内分類群として区別するのに値する差異は見だされなかったため, ケモタイプとして認めた.

多数の未同定成分が検出され, 日本産本科の化学成分研究の必要性を初めて示した.

3. 分布と生態

3.1 分布

本科は科としては世界の高緯度から低緯度まで広く分布する. 日本産の種の世界的な分布を原田 (2001) の分類型に基づき, 8 つの分類型に分けた. 日本産の多くの種は東南アジア・オーストララシア型分布と汎熱帯分布を示すことが初めて明らかになった.

日本においては本科全体としては, 高山帯と亜高山帯を除く 3 つの植生帯 (冷温帯, 暖温帯, 亜熱帯) に広く分布する. 暖温帯では 6 属 15 種と分布する種数が多く, さらに日本固有種 3 種 [ヒメカシゴケ (*C. japonica*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), *Opegrapha* sp.] が分布することを初めて明らかにした. 亜熱帯では分布する属数も多く, 7 属 10 種が認められた. 冷温帯では 3 属 4 種が認められた. 亜熱帯・冷温帯には日本固有種は分布しないことが初めて明らかになった.

3.2 生態

リトマスゴケ科は岩, 樹皮, 生葉, 地衣など様々な基物に生育する. 岩上生種として 4 属 6 種を認めた. このうち, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*), アシカゴケ (*Graphidastra japonica*), ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) は海岸に特異的に出現する. 日本の海岸岩上にはリトマスゴケ科 (*Roccellaceae*) のイソクチナワゴケ (*E. anguinella*) などが優占する桃色帯と呼ばれる分布帯があることが知られている (原田 2001) が, イソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) 以外の 2 種も桃色帯の要素であることが初めて明らかになった.

樹皮着生種として 8 属 16 種を認めた. 林内から林縁の日陰あるいは半日陰の場所に生育する. 主に常緑広葉樹と落葉広葉樹に着生し, まれに針葉樹にも着生する.

基物の樹種別に標本点数を比較することにより, それぞれの種の生態的な傾向を初めて捉えることができた. カシゴケ (*C. proximata*) は常緑広葉樹に着生する傾向が顕著に認められた. ニセカシゴケ (*C. macrocarpoides*) とムツキゴウゴケ (*Opegrapha varia*) は常緑広葉樹に着生する傾向が多少とも認められた. クチナワゴケ (*E. anguinella*) は落葉広葉樹に着生する傾向が認められた. マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) は, 常緑広葉樹と落葉

広葉樹で顕著な違いは認められなかった。

4. 分類

本研究で日本産本科の樹皮着生種と岩上生種を検討した結果、10属23種を認めた。このうち2種 (*Cresponea japonica*, *Graphidastara japonica*) は新種、3種 (*Cresponea macrocaropoide*, *Opegrapha bonplandii*, *Sclerophyton elegans*) は日本新産である。

カシゴケ属 (*Cresponea*) においては、粉霜の分布と若い子器の形が種を分ける分類形質として重要であることが初めて明らかになった。これによって、本属の種を外部形態によって区別できることを初めて明らかにした。

メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) は本種を含め本属からは小粉子 (microconidea) のみが知られていたが (Tehler 1993), 詳細な観察の結果、本種は大粉子と小粉子を生じることが初めてわかった。シュウ酸カルシウム結晶が詰まったイボが地衣体上に生じることが初めて明らかにした。これを Tehler (1993) が粉芽塊と見誤ったと推測した。

クチナワゴケ属 (*Enterographa*) において、地衣体の亀裂と地衣体中の共生藻細胞の分布密度、“果殻” が種を分ける分類形質として有効であることが明らかになった。日本産マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) 標本の中には形質にわずかな違いがある3つの集団が認められたが、集団間で ITS 領域の塩基配列は 99.8-100% 互いに一致し、遺伝的な違いは認められなかった。生育環境に基づく変形と考えられた。

キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては、子器縁の厚さ、地衣体中の共生藻細胞の分布密度、子嚢の形状と頂環が種を分ける分類形質として重要であることが初めて示された。

ヘリブトゴケ (*Roccellina niponica*) の子器を Tehler (1983) はビアトラ型としたが、共生藻が分布する果托であることからレカノラ型であることが初めて明らかにした。子器縁部はごくまれに、共生藻をほとんど欠き、一見ビアトラ型のように見えるため、Tehler (1983) はこれを見誤ったと考えられた。

本科においては形態形質が重要であるにもかかわらず、従来は必ずしも詳細な記載と図が示されていない。そこで本研究では、全種について詳細な記載を行い、初めて詳細な図を示した。

5. 子器の形態における多様性

本科の子器の形態は極めて多様であることが知られるが (Henssen & Jahns 1974, Ozenda 1963), 詳細な比較検討を行い、類型化を初めて行った。本研究において、裸子器、被子器、リレラの3主要型が認められたのに加え、ストロマを形成する属があることが認められた。このうち裸子器は更にレカノラ型とレキデア型が認められ、更にレカノラ型とリレラは、新たに幾つかのタイプに区別された。

レカノラ型は、地衣類の広範囲な分類群から知られることから、多様で異質なものを含むと考えられた。そこでチャシブゴケ属 (*Lecanora*) と *Parmelia* の子器を詳細に検討し、レカノラ型を定義し、更に亜型としてそれぞれに基づいて *Lecanora*-type と *Parmelia*-type を新たに認めた。日本産リトマスゴケ科をこれらと比較し、レカノラ型として *Schismatomma*-type, *Mazosia*-type を新たに区別した。同様にレキデア型の *Bacidia hakonensis* と比較して、カシゴケ属 (*Cresponea*) も同型であることを初めて認めた。リレラについて

は本科内のみで比較検討を行い、*Opegrapha*-type をはじめ7タイプを新たに認めた。
以上により、リトマスゴケ科における子器は、以下のとおり類型化できた。

裸子器

レカノラ型

- [*Lecanora*-type (レカノラ=タイプ)]*
- [*Parmelia*-type (パルメリア=タイプ)]*
- Schismatomma*-type (スキスマトンマ=タイプ)
- Mazosia*-type (マゾシア=タイプ)
- [*Graphidastra*-type (グラフィダストラ=タイプ)]**

レキデア型

リレラ

- Opegrapha*-type (オペグラファ=タイプ)
- Enterographa anguinella*-type (エンテログラファ アングイネラ=タイプ)
- Enterographa divergens*-type (エンテログラファ ディベルゲンス=タイプ)
- Enterographa leucolyta*-type (エンテログラファ リュウコリータ=タイプ)
- Graphidastra*-type (グラフィダストラ=タイプ)
- Sclerophyton*-type (スクレロフィトン=タイプ)
- Chiodecton*-type (キオデクトン=タイプ)

被子器

- Dichosporidium*-type (デイコスポリディウム=タイプ)

ストロマ

- [*Chiodecton*-type (キオデクトン=タイプ)]**
- [*Dichosporidium*-type (デイコスポリディウム=タイプ)]**

Lücking (2009)は本科フシアナゴケ属 (*Mazosia*) の子器をゼオリン型としたが、ゼオリン型という語を使用すべきではないことを明らかにした。本研究ではフシアナゴケ属 (*Mazosia*) の子器を、子器縁部の特徴からレカノラ型の *Mazosia*-type として新たに定義した。

*リトマスゴケ科には認められない

***Graphidastra*-type は基本的にはリレラだが、若い子器は円形で果托があり、レカノラ型。

Chiodecton-type の子器はリレラ、*Dichosporidium*-type の子器は被子器だが、複数の子器が集合してストロマに埋もれる。

6. リトマスゴケ科 (*Roccellaceae*) の分子系統解析

6.1 本科の系統類縁関係

Torrente & Egea (1989)は、本科の子嚢と子嚢胞子には複数のタイプがあるとした。特にキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては属内にも複数のタイプがあることを認めていた。

Ertz *et al.* (2009)と Ertz & Tehler (2011), Ertz *et al.* (2013)はリトマスゴケ科 (*Roccellaceae*)

に位置づけられる多くの属が多系統であることを明らかにしたが、日本産本科は一部の属及び種しか検討していなかった。そこで、本研究では日本産本科の分類体系を明らかにするため、新たに日本産の種 5 属 7 種を加え、最終的に日本産種 7 属 13 種の mtSSU 領域の約 1400 塩基対を用いて分子系統解析を実施した。Ertz *et al.* (2009) で検討された海外産の 7 属 21 種と、Genbank に登録されている本科 2 属 4 種とソバカスゴケ科 (Arthoniaceae) 2 属 7 種も合わせて解析した。アシカゴケ (*Graphidastra*) は本研究で分子系統解析が初めて実施された。

リトマスゴケ科内にブートストラップ確率で有意に支持された 6 つのクレード (A, B, C, D, E, F) が認められた。*Opegrapha* sp. は 6 つのサブクレードには所属しないだけでなく、単独で有意に支持される分岐も得られなかった。クチナワゴケ属 (*Enterographa*) はクレード A と E の 2 つのクレードに、広義キゴウゴケ属 (*Opegrapha* s. lat.) の種は F 以外の全てのクレードに位置づけられたことから多系統であることが示唆された。タイプ種とは別のクレード位置づけられた 12 種は別の属に移すことが妥当と考えられた。

クレード D と E には多くの属が含まれたが、各属は分子系統によって支持されなかったため、形態を含め、属の分類を詳細に再検討する必要があると示された。クレード F のカシゴケ属 (*Cresponea*) は分子進化的に古い時代に分岐していたことが示唆された。

本研究ではクチナワゴケ属 (*Enterographa*) の 53 種中 4 種、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) に至っては約 300 種中 14 種を検討したに過ぎない。これらを所属決定するためには単に解析する種数を増やすことに加え、クレード A と B の中間的な形態形質を持つ種を見つけ、それらを複数追加して分析すべきだと考えられた。そのためには、国外産種についても詳細な形態観察を行い、分類を再検討することが必要と考えられた。

6.2 形態形質と系統

形態が多様な本科の子器を 11 タイプに分けたが、このタイプをはじめとする子器の分類形質と系統との関係を検討した。

(1) 子器の主要型と分子系統

リレラはクレード F [レキデア型のカシゴケ属 (*Cresponea*) からなる] を除く全てのクレードに認められたことから、共通の祖先が持っていた形質である可能性が高いと考えられた。一方、レキデア型裸子器は分子進化的に古い時代に進化していたことが示唆された。レカノラ型裸子器はリレラを生じる種が多数含まれるクレード D に認められたが、このクレードにはさらに、レカノラ型とリレラの両型の中間的な特徴を示すアシカゴケ (*Graphidastra japonica*) が位置づけられるため、リレラからレカノラ型が分化したと考えられた。ストロマは、リレラを生じる種と系統的に近いことが多い。そのため、本科においてストロマはリレラと関係した構造であると考えられた。リトマスゴケ科はそれぞれのクレード内で分化が平行的に進んだ結果、多様な子器を生じるようになったと考えられた。

(2) 子器のタイプと分子系統

2 つのクレード (D と E) は、複数の子器のタイプが認められるため、子器のタイプは本科内を大きく分けるのには有効な形質ではないことが明らかになった。リレラの *Opegrapha*-type 以外の子器のタイプは単一のクレードにのみ出現するため、属を定義する

のには有効であることが示唆された。

(3)その他の形態形質と分子系統

クレード D においては、子器の主要型とタイプが多様であることが明らかになったが、本クレードにおいては、以下の形態形質がクレード内で共通していることが分かった：明瞭なヒポテシウムの有無、側糸状体の分枝、側糸状体先端の細胞膜の暗化、子嚢胞子は外膜の有無。側糸状体と分子系統との関係を検討したのは本研究が初めてである。これらの形態形質（あるいは対立形質）はいずれのクレードにおいてもクレード内で共通していることが初めて分かった。また、一部のクレード間でも共通することも分かった。一方、7つのクレード全てをこれらの形質のみで裏付けることはできなかった。

Torrente & Egea (1989)は本科の子嚢と子嚢胞子には複数のタイプがあるとしたが、キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) においては、そのタイプと系統の関係を裏付けることができなかった。しかし、Torrente & Egea (1989)の図と記載に不備があることから、分子系統と比較しながら詳細に再検討することで、子嚢の形態形質とタイプ分けを明確化することができると期待される。日本産の種において、子嚢の形質はクレード間で若干子嚢の幅が異なる傾向が初めて認められたが、これ以外に大きな違いは認められなかった。ただし、クレード G に位置づけられた *Opegrapha* sp.は、子嚢の頂環のヨード反応が他とは異なった。本科の分類系統を考えるうえで重要な存在である可能性がある。

キゴウゴケ属 (*Opegrapha*) の多くの種が含まれるクレード B において、複数の子嚢胞子のタイプが認められたことから、本クレードでは子嚢胞子が多様化し、複数の亜群に分岐しつつあることを示唆するものと考えられた。Ertz & Tehler (2011)は系統解析に基づき、このクレードの種群をキゴウゴケ属 (*Opegrapha*) から分離し、*Zwackhia* 属と *Alyxoria* 属とした。*Zwackhia* 属に位置づけられた種は子嚢胞子のタイプが共通するものの、*Alyxoria* 属の種は2つのタイプが認められたことから、再検討が必要であると考えられた。日本産種をみると、多くのクレードについてクレード内に子嚢胞子の複数のタイプが認められるため、子嚢胞子のタイプだけでは系統を裏付けることはできなかった。子嚢胞子の外膜はクレード内で共通する形質であり、属を定義する形質として有効であることが本科において初めて示唆された。

子器縁部など複数の形態形質を詳細に検討し定義した子器のタイプとヒポテシウム、側糸状体、子嚢胞子の外膜が多くを分ける形態形質として有効だと考えられ、日本産本科においては複数の形態形質を組み合わせることで形態からも属や亜群を定義することが可能であることが初めて示された。Ertz & Tehler (2011)は、形態的特徴と化学成分は科や属を定義する際にわずかにしか役立たないとしたが、それは形態形質を正確に観察し、比較検討していないためであると推測された。

7. まとめ

本研究はこれまでほとんど不明だった日本産リトマスゴケ科の分類を明らかにした。これによって、以下のような研究が可能になった。

序論で述べたとおり地衣類には、非常に多くの種類の地衣成分が知られ、それらから様々な薬理活性が報告されている。更に、我々の知らない様々な可能性が隠されているだ

ろう。本研究は、このような研究分野に対し、日本産リトマスゴケ科を新たな材料として提供することを可能にした。また、地衣類は大気汚染などの環境指標生物としても注目されているが、本科もその対象種として検討することが可能となった。日本では地衣類の生態学の研究はほとんど進んでいないが、例えば海岸などの特殊環境に生育する種について、その可能性が開けたといえる。

従来は、地衣類の分類群や研究者により、形態に関する用語の使い方が異なるため、大きな混乱を生じていた。一方、本研究では、統一された用語や基準に基づき詳細に記載し、属間を比較したため、違いを的確に示すことができた。この方法を、世界の本科に適用すれば、分類解明をより正確に進めることができるはずである。また、更に、他科、他目の分類群にも広げることにより、分類解明に加え、比較形態学の分野を発展させることが期待できる。

VI. 謝辞

千葉県立中央博物館原田浩博士からは、分類のテーマとしてリトマスゴケ科を教示いただき、地衣類の形態と分類について、また、研究方法、論文執筆について終始指導いただいた。秋田県立大学山本好和教授には、本論文を提出する機会を与えていただいた。また山本教授に加え、原光二郎博士、大学院生綿貫攻氏からは高速液体クロマトグラフィー分析と分子系統解析にご助言・ご指導頂いた。千葉県立中央博物館共同研究員の木下靖浩博士、吉川裕子氏からは、化学成分分析について助言いただいた。同吉川氏と同館ボランティア平山久美子氏には、標本作製に助力いただき、服部植物研究所高知分室吉村庸氏からは子器の形態について助言頂いた。小澤武雄（宇都宮市）、川上紳一（岐阜大学教授）、高橋雅彦氏（日立市）からは、標本を提供いただいた。

千葉県立中央博物館には、同館共同研究員として受け入れていただき、分類の研究を実施するため施設と収蔵される標本資料を使用させていただいた。高速液体クロマトグラフィー分析と分子系統解析は、秋田県立大学の施設を使用し実施させて頂いた。塩基配列解析は秋田県立大学バイオテクノロジーセンター（Biotechnology Center, Akita Prefectural University, Japan）にご協力頂いた。また、一部の野外調査は財団法人服部植物研究所の補助を受けて行われた。

本論文は、このように多くの皆様からの助力があつて初めて可能となった。感謝申し上げます。

VII. 引用文献

- Acharius E. 1803. *Methodus Lichenum*. 151 pp, + suppl. 1-52. Sectio prior, Stockholmiae
- Acharius E. 1809. Förteckning på de i Sverige växande arter af Läfvarnes familie 4. Kongl. Vetensk. Akad. Nya Handl. 30: 97-102.
- Acharius E. 1810. *Lichenographia Universalis*. 689 pp. Göttingen.
- Acharius E. 1814. *Synopsis methodica lichenum*. 392pp. Svanborg et Soc., Lundae.
- Ahmadjian V. 1966. Artificial reestablishment of the lichen *Cladonia cristatella*. *Science* 151: 199-201.
- Ahmadjian V. 1967. *The lichen symbiosis*. 152 pp. Blaisdell publishing company, Waltham.
- Aptroot A., Diederich P., Sérusiaux E. & Sipman H.J.M. 1997. Lichens and lichenicolous fungi from New Guinea. *Bibl. Lichenol.* 64: 1-220.
- Aptroot A., Ertz D., Lima E.L., Jesus K.A., Maia L.C. & Cáceres M.E.S. 2013. Two new species of Roccellaceae (Ascomycota: Arthoniales) from Brazil, with the description of the new genus *Sergipea*. *Lichenologist* 45: 627-634.
- Aptroot A., Ferraro L.I., Lai M.J., Sipman H.J.M. & Sparrius L.B. 2003. Foliicolous lichens and their lichenicolous ascomycetes from Yunnan and Taiwan. *Mycotaxon* 88: 41-47.
- Aptroot A., Saipunkaew W., Sipman H.J.M., Sparrius L.B. & Wolseley P. 2007. New lichens from Thailand, mainly micro-lichens from Chiang Mai. *Fungal Diversity* 24: 75-134.
- Aptroot A. & Schumm F. 2011. *An anatomical-microscopical atlas and guide with a worldwide key and further notes on some crustose Roccellaceae or similar lichens*. 375 pp. Herstellung und Verlag.
- Aptroot A. & Seaward M.R.D. 1999. Annotated checklist of Hongkong lichens. *Tropical Bryology* 17: 57-101.
- Aptroot A. & Sipman H.J.M. 2001. New Hong Kong lichens, ascomycetes and lichenicolous fungi. *J. Hattori Bot. Lab.* (91): 317-343.
- Aptroot A. & Sparrius L.B. 2008. Crustose Roccellaceae in the Galapagos Islands, with the new species *Schismatomma spierii*. *Bryologist* 111: 659-666.
- Aptroot A., Thor G., Lücking R., Elix J.A. & Chaves J.L. 2009. The lichen genus *Herpothallon* reinstated. *Bibl. Lichenol.* 99: 19-66.
- Aptroot A., Sparrius L., LaGreca S., Bungartz F. 2008. *Angiactis*, a new crustose lichen genus in the Roccellaceae, with species from Bermuda, the Galápagos Islands and Australia. *Bryologist* 111: 510-516.
- Archer A.W. 2006. Additional records from Australia 60. *Sclerophyton elegans* Eschw. *Australasian Lichenology* 59: 19.
- Arnold F. 1861. Die Lichenen des fränkischen Jura. *Flora* 44: 241-250, 257-268.
- 朝比奈 泰彦. 1931. 日本地衣フローラノ資料 (I.). 94pp., 23pls. 斎藤報恩会, 仙台.
- 朝比奈 泰彦. 1950. 日本之地衣 第一冊 ハナゴケ属. 255 pp., 18 pls. 広川書店, 東京.
- 朝比奈 泰彦. 1952. 日本之地衣 第二冊 ウメノキゴケ属. 162 pp., 23 pls. 資源科学研究所, 東京.

- Asahina Y. 1956. Lichens of Japan. III. Genus *Usnea*. 129 pp., 24 pls. Res. Inst. Nat. Resources, Tokyo.
- 朝比奈 泰彦. 1964. 地衣類雜記 (s193) . 植物研究雜誌 39: 165-171.
- Asahina Y. & Shibata S. 1954. Chemistry of lichen substances. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- Baral H.O. 1987. Lugol's solution / IKI versus Melzer's reagent: hemiamyloidity, a universal feature of the ascus wall. Mycotaxon 29: 399-450.
- Barr M.E. 1979. A classification in the Loculoascomycetes. Mycologia 71: 935-957.
- Bate J. W., Bell J. N. B. & Farmer A. M. 1990. Epiphyte recolonization of oaks along a gradient of air pollution in south-east England, 1979-1990. Environmental Pollution 68: 81-99.
- Biazrov L.G., Gongalsky K.B., Pelgunova L.A. & Tiunov A.V. 2010. Carbon stable isotope composition ($\delta^{13}C$) of lichen thalli in the forests in the vicinity of the Chernobyl atomic power station. Radiatsionnaia Biologiia. Radioecologiia 50 (1): 98-105. (In Russian)
- Boom P.P.G. van den & Brand A.M. 2007. *Llimonaea soredata*, a new lichen (Ascomycota), widely distributed in western Europe. Lichenologist 39: 309-314.
- Branth J.S.D. & Rostrup E. 1869. Lichenes Daniae, eller Danmarks Laver. Med 2 Kobbertavler. Bot. Tidsskr. 3: 127-284. (not seen)
- Breuss O. & Brunnbauer W. 1997. Flechten aus Sri Lanka. Annal. Naturhist. Mus. Wien 99B: 727-735.
- Burkholder P.R., Evans A.W., McVeigh I. & Thornton H.K. 1944. Antibiotic activity of lichens. Proc., Ntn. Ac. Sci. (U. S. A.) 30: 250-255.
- Cáceres M.E.S. 2007. Corticolous crustose and microfoliose lichens of northeastern Brazil. Libri Bot. 22: 1-168.
- Common R.S. 1991. The distribution and taxonomic significance of lichenan and isolichenan in the Parmeliaceae (lichenized Ascomycotina), as determined by iodine reactions. I. Introduction and methods. II. The genus *Alectoria* and associated taxa. Mycotaxon 41: 67-112.
- Coppins B.J. & Kondratyuk S.Y. 1998. *Opegrapha trassii* sp. nov., a new lichenicolous fungus on *Heterodermia*. Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 32: 9-14.
- Culberson C.F. 1972. Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method. J. Chromatogr. 72: 113-125.
- Culberson C.F. & Johnson A. 1982. Substitution of methyl *tert.*-butyl ether for diethyl ether in the standardized thin-layer chromatographic method for lichen products. J. Chromatogr. 238: 483-487.
- Darbshire O.V. 1898. Monographia Rocelleorum. Bibl. Bot. 9(45): 1-102. (not seen)
- Dodge C. W. 1953. Some lichens from tropical Africa. Ann. Missouri Bot. Gard. 40: 271-401.
- Duby J.E. 1830. Synopsis plantarum in flora Gallica descriptarum. Botanicon Gallicum 2: 643. (not seen)
- Egea J.M., Sérusiaux E. & Torrente P. 1996. The lichen genus *Lecanactis* and allied genera in Papua New Guinea. Mycotaxon 59: 47-59.
- Egea J.M. & Torrente P. 1993a. *Cresponea* a new genus of lichenized fungi in the order

- Arthoniales (Ascomycotina). Mycotaxon 48: 301-331.
- Egea J.M. & Torrente P. 1993b. The lichen genus *Bactrospora*. Lichenologist 25: 211-255.
- Egea J.M. & Torrente P. 1994. El genero de hongos liquenizados *Lecanactis* (Ascomycotina). Bibl. Lichenol. 54: 1-205.
- Egea J.M., Torrente P. & Ryan B.D. 1995. *Melampilidium metabolum* belongs in *Bactrospora*. Mycotaxon 53: 57-61.
- Egea J.M., Torrente P. & Ryan B.D. 2004. *Cresponea*. In: Nash T.H. III, Ryan B.D., Diederich P., Gries C. & Bungartz F (eds.), Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region, Vol. 2, pp. 81-82. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe.
- Elix J.A. 2007. Four new crustose lichens (lichenized Ascomycota) from Australia. Australasian Lichenol. 60: 14-19.
- Elix J.A., Øvstedal D.O. & Gremmen N.J.M. 2011. A new species of *Cresponea* (Roccellaceae, Ascomycota) from Gough Island. Nova Hedwigia 92 (1-2): 133-136.
- Eriksson O.E. & Hawksworth D.L. 1993. Outline of the ascomycetes–1993. Systema Ascomycetum 12: 51-257.
- Eriksson O.E. & Reynolds D.R. 1994. Arthoniales, Dothideales, Opegraphales, Pyrenulales, and Verrucariales. In Hawksworth D.L. (ed.), Ascomycetes systematics: problem and perspectives in nineties, pp. 411-417. Plenum Press, New York.
- Ertz D. 2005. A world monograph of the genus *Plectocarpon* (Roccellaceae, Arthoniales). Bibl. Lichenol. 91: 1-155.
- Ertz D. 2009a. Revision of the corticolous *Opegrapha* species from the Paleotropics. Bibl. Lichenol. 102: 1-176.
- Ertz D. 2009b. A new species of *Enterographa*, *E. diderichiana* (Roccellaceae), from Zambia. Bryologist 112: 390-393.
- Ertz D., Christnach C., Wedin M. & Diederich P. 2005. A world monograph of the genus *Plectocarpon* (Roccellaceae, Arthoniales). Bibl. Lichenol. 91: 1-155.
- Ertz D. & Diederich P. 2007. The first lichenicolous species of *Schismatomma* (Roccellaceae), *S. physconiicola* sp. nov., from Mexico. Bryologist 109: 415-420.
- Ertz D., Miadlikowska J., Lutzoni F., Dessein S., Raspe O., Vigneron N., Hofstetter V. & Diederich P. 2009. Towards a new classification of Arthoniales (Ascomycota) based on a three-gene phylogeny focussing on the genus *Opegrapha*. Mycol. Res. 113: 141-152.
- Ertz D. & Sérusiaux E. 2009. A new species of *Lecanactis* (Arthoniales, Roccellaceae) from Madagascar. Lichenologist 41: 147-150.
- Ertz D. & Tehler A. 2011. The phylogeny of Arthoniales (Pezizomycotina) inferred from nucLSU and RPB2 sequences. Fungal Diversity 49: 47-71.
- Ertz D., Miadlikowska J., Lutzoni F., Dessein S., Raspe O., Vigneron N., Hofstetter V. & Diederich P. 2009. Towards a new classification of Arthoniales (Ascomycota) based on a three-gene phylogeny focussing on the genus *Opegrapha*. Mycol. Res. 113: 141-152.
- Eschweiler F.G. 1824. Systema lichenum, genera exhibens rite distincta, pluribus novis adaucta. 26 pp. Nürnberg.

- Ertz D., Tehler A., Irestedt M., Frisch A., Thor G. & van den Boom P. 2013. A large-scale phylogenetic revision of Roccellaceae (Arthoniales) reveals eight new genera. *Fungal Diversity*. doi : 10.1007/s13225-014-0286-5
- Etayo J. 1992. Adiciones al catálogo de líquenes de la isla de Madeira (Portugal). *Lazaroa* 13: 179-181.
- Fée A.L.A. 1824. Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales. I-CIV, 167 pp., 34 pls. Firmin didot père et fils, libraires, Paris.
- Fenton A.F. 1960. Lichens as indicators of atmospheric pollution. *Irish Naturalists' J.* 13: 153-159.
- Flotow J. von. 1825. Aus einem brieflichen Bericht des Hrn. Rittmeisters von Flotow an Hrn. Prof. Hornschuch und uns von letzterem für die Flora gütigst mitgeteilt. *Flora, Regensburg* 8: 337-350.
- Follmann G. 1967. Die Flechtenflora der nordchilenischen Nebeloase Cerro Moreno. *Nova Hedwigia* 14: 215-281.
- Follmann G. & Werner B.C. 2003. Lichenicolous fungi occurring on Roccellaceae (Arthoniales). I. New species from South America. *J. Hattori Bot. Lab.* (94): 261-292.
- Follmann G. 2001. An integrated key to, and a critical survey of the South American representatives of the lichen family Roccellaceae (Arthoniales). *J. Hattori Bot. Lab.* (90): 251-267.
- Follmann G. 2008. Two new crustaceous soil lichens (Arthoniales) from the Chilean Atacama Desert, South America. *Herzogia* 21: 25-39.
- Fries E. 1825. *Systema Orbis Vegetabilis. Primas lineas novae constrictiois periclitatur Elias Fries. Pars I. Plantae homonemeae*, pp. 1-369 (-374). Lundae.
- Gardes M. & Bruns T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular ecol.* 2: 113-118.
- Gilbert O.L. 1970a. Further studies on the effect of sulfur dioxide on lichens and bryophytes. *New Phytologist* 69: 605-627.
- Gilbert O.L. 1970b. A biological scale for estimation of sulfur dioxide pollution. *New Phytologist* 69: 629-634.
- Gilbert O.L. 1986. Field evidence for an acid rain effect on lichens. *Environ. Pollut. Ser. A* 40(3): 227-231.
- Grube M. 1998. Classification and phylogeny in Arthoniales (lichenized ascomycetes). *Bryologist* 101: 377-391.
- Hafellner J. 1988. Principles of classification and main taxonomic groups. *In: Galum M. (ed.), CRC Handbook of Lichenology*, 3: 41-52. CRC Press, Boca Raton.
- Hafellner J. 1984. Studien in Richtung einer natürlicheren Gliederung der Sammelfamilien Lecanoraceae und Lecideaceae. *Nova Hedwigia, Beiheft* 79: 241-371.
- Hale M.E. 1983. *The biology of lichens*. 190 pp. Edward Arnold, London.
- 濱田 信夫・宮脇 博巳. 1998. 大気汚染の生物指標としての地衣類. *日本生態学会誌* 48: 49-60.

- Harada H. 1990. *Chiodecton asahinae* Harada, a new lichen species from Japan. *Hikobia* 10: 377-382.
- 原田 浩. 1993. 千葉県産地衣類 (1) . 特筆すべき 3 種について. *Hikobia* 11: 235-238.
- Harada H. 1995. *Enterographa praepallens* (Lichenes, Opegraphaceae), an overlooked species of maritime lichen in Japan. *J. Jpn. Bot.* 70: 52-56.
- 原田 浩. 1996. 千葉市の地衣類—千葉市域における地衣類相とその保全—. 千葉自然環境調査会 (沼田眞代表) 編, 千葉市野生動植物の生育状況及び生態系調査報告書, pp. 365-378. 千葉市環境衛生局環境部, 千葉市.
- 原田 浩. 1997. イソクチナワゴケ (キゴウゴケ科) の分布と生態について. *ライケン* 10: 36-37.
- 原田 浩. 2001. 日本産地衣類の生物地理. *Bunrui* 1: 35-55.
- Harada H. 2012. Taxonomic study on the freshwater species of Verrucariaceae of Japan (2) . Genus *Verrucaria*. *Lichenology* 10: 97-135.
- 原田 浩・安斉 唯夫・木下 靖浩. 2007. 第 6 回観察会 (静岡県下田 ; 2007 年 9 月 15~16 日) で観察された地衣類. *日本地衣学会ニューズレター*(82): 295-297.
- 原田 浩・川名 興. 2002. 富津市 (千葉県) の地衣類相. *千葉中央博自然誌研究報告特別号* (5): 149-165.
- 原田 浩・岡本 達哉・吉村 庸. 2004. 日本産の地衣類および関連菌類のチェックリスト. *Lichenology* 2: 47-165.
- 原田 浩・高宮 宏・松下 晃子. 1995. 千葉県産の地衣類 (3). 東金市の地衣類. *千葉中央博自然誌研究報告特別号* (2): 161-166.
- Harada H. & Wang L.S. 2009. Taxonomic study on *Byrrioria* (lichneized Ascomycota, Parmeliaceae) of East Asia (3). Anatomy of apothecia in comparison with parmeliaceous lichens. *Lichenology* 8: 5-29.
- 原田 浩・山本 好和・佐藤 大樹. 2009. 沖縄本島ヤンバル地方の地衣フロラ (2) . *Lichenology* 8: 145-150.
- 橋本 敏弘・國土 直樹・矢野 華恵・吉川 和子・梅山 明美・在原 重信. 2007. 地衣類イワタケおよびハナゴケより得られる新規生理活性物質. *Lichenology* 6: 168.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C. & Pegler D.N. 1995. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*, 8th ed. 616 pp. CAB International, Wallingford.
- Hawksworth D.L. & Rose F. 1970. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature* 227: 145-148
- Hawksworth D.L., Sutton B.C. Bisby G.R. & Ainsworth G.C. 1983. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*, 7th ed. 445 pp. Commonwealth Mycological Institute, Kew.
- Hellbom P.J. 1896. *Lichenaea Neo-Zelandica seu Lichenes Novae Zeelandiae a Sv. Berggren annis 1874-1875 collecti, additis ceteris speciebus indidem huc usque cognitiss, breviter commemoratis.* *Bih. Kongl. Svenska Vetensk. Akad.* 21(3): 1-150.
- Henssen A. 1976. Studies in the developmental morphology of lichenized ascomycetes. *In* Brown D.H., Hawksworth D.L. & Bailey R.H. (eds.), *Lichenology: progress and problems*, pp. 107-137, pls. 1-20. Academic press, London.

- Henssen A. & Jahns H.M. 1974. Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde. 467 pp. G. Thieme Verlag, Stuttgart.
- Henssen A. & Thor G. 1994. Developmental morphology of the "Zwischengruppe" between Ascohymeniales and Ascoloculares. In: Hawksworth D.L. (ed.), Ascomycete Systematics. Problems and Perspectives in the Nineties. NATO Advanced Science Institutes Series, pp. 43-56. Plenum Press, New York.
- Henssen A. & Thor G. 1998. Studies in taxonomy and developmental morphology in *Chiodecton*, *Dichosporidium*, *Erythrodictyon* and the new genus *Pulvinodecton* (Arthoniales, lichenized Ascomycetes). Nordic J. Bot. 18: 95-120.
- Humboldt A von. 1793. Florae Fribergensis specimen. Berolini.
- Huneck S. & Yoshimura I. 1996. Identification of lichen substances. pp. 1-493. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- 石橋 みゆき・原田 浩. 1994. 大福山周辺の地衣類相. 市原市自然環境実態調査団 (編), 市原市自然環境実態調査報告書, pp. 265-270. 市原市環境部環境保全課, 市原市.
- Jagadeesh Ram T.A.M., Sinha G.P. & Singh K.P. 2008. New species and new records *Enterographa* (Roccellaceae) from India. Lichenologist 40: 415-418.
- Joshi Y., Nguyen T.T., Wang X.Y., Lőkös L., Koh Y. J. & Hur J.S. 2011. Contribution to the lichen mycota of South Korea. Mycotaxon 116: 61-74.
- Kalb K. 2004. New or otherwise interesting lichens II. Bibl. Lichenol. 88: 301-329
- Kantvilas G. 2006. On the identity of *Opegrapha inalbescens*, with new Australian records of *Cresponea*. Australasian Lichenol. 58: 33-37
- Kantvilas G. & Thor G. 1993. The lichen genus *Chiodecton* in Tasmania. Papers and Proc. Royal Soc. Tasmania 127: 39-41.
- Kantvilas G. 2004. A contribution to the Roccellaceae in Tasmania: new species and notes on *Lecanactis* and allied genera. Symb. Bot. Ups. 34(1): 183-203.
- Kashiwadani H. 1985. Lichens of Dohgo Island, the Oki Islands. Mem. Ntl. Sci. Mus., Tokyo (18): 95-106.
- Kashiwadani H. & Thor G. 1995. Northern circumpolar crustose lichens new to Japan. J. Jpn. Bot. 70: 303-321.
- Kashiwadani H. & Thor G. 2000. Lichens of the imperial palace ground, Tokyo. II. Mem. Natl. Sci. Mus., Tokyo (34): 171-195.
- 川上 寛子・遠藤 まり恵・原 光二郎・小峰 正史・山本 好和. 2012. 地衣類の抗酸化活性成分. Lichenology 10: 200.
- 川名 興・原田 浩. 1997. 袖ヶ浦市の地衣類相. 袖ヶ浦市史基礎資料調査報告 11 袖ヶ浦の植物, 袖ヶ浦市の植物と菌類, pp. 65-76. 袖ヶ浦市教育委員会, 袖ヶ浦市.
- 木下 薫. 2006. 地衣二次代謝産物の生物活性. Lichenology 5: 120.
- Kinoshita Y., Hayase S., Yamamoto Y., Yoshimura I., Kurokawa T., Ahti T. & Yamada Y. 1993. Morphogenetic capacity of the mycobont in *Usnea hirta* (lichenized ascomycete). Proc. Jpn. Academy 69B (1): 18-21.
- Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C. & Stalpers J.A. 2001. Ainsworth & Bisby's dictionary of the

- fungi, 9th ed. 655 pp. CAB International, Wallingford.
- 小杉 真貴子・菓子野 康浩・小池 裕幸・宮澤 淳夫・佐藤 和彦. 2012. 地衣と共生藻の乾燥応答の比較から明らかになった共生における藻側と菌側のアプローチ. *Lichenology* 10: 197-198.
- Körber G.W. 1855. *Systema Lichenum Germaniae. Die Flechten Deutschlands mikroskopisch geprüft, kritisch gesichtet, charakteristisch beschrieben und systematisch geordnet.* [i]-xxxiv, [1]-458, pls 1-14. Verlag von Trewendt V Granies, Breslau.
- Kroken S. & Taylor J.W. 2001. A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized. *Mycologia* 93: 38-53.
- Lamarck de & DeCandolle. 1805. *Flore Française, Troisième édition. Vol. I-IV.*
- LeBlanc F. & DeSloover J. 1970. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Can. J. Bot.* 48: 1485-1496.
- LeBlanc F. & Rao D.N. 1966. Reaction de quelques lichens et mousses epiphytiques a l'anhydride sulfureux dans la region de Sudbury, Ontario. *Bryologist* 66: 338-346.
- LeBlanc F. & Rao D.N. 1973. Effects of sulphur dioxide on lichen and moss transplants. *Ecology* 54: 612-617.
- Leighton W.A. 1871. *The lichen-flora of Great Britain, Ireland and the Channel Islands.* 470 pp. Shrewsbury.
- Letrouit-Galinou M. A. 1968. The apothecia of the discolichens. *Bryologist* 71: 297-327.
- Lücking R. 2008. Foliicolous lichenized fungi. *Flora Neotropica Monograph* 103: 1-866.
- Lücking R. & Matzer M. 1996. Ergänzungen und Verbesserungen zur Kenntnis der foliikolen Flechten-flora Costa Ricas. Die Familie Opegraphaceae (einschliesslich der Gattung *Mazosia*). *Nova Hedwigia* 63: 109-144.
- Luo H., Yamamoto Y., Kim J.A., Jung J.S., Koh Y.J., Hur J.S. 2009. Lecanoric acid, a secondary lichen substance with antioxidant properties from *Umbilicaria antarctica* in maritime Antarctica (King George Island). *Polar Biology* 32: 1033-1040.
- Luo H., Yamamoto Y., Liu Y., Jung J.S., Kahng H.Y., Koh Y.J., Hur J.S. 2010. The in vitro antioxidant properties of Chinese highland lichens. *J. Microbiol. Biotechnol* 20: 1524-1528.
- Luttrell E. S. 1973. IV A. Loculoascomycetes. In Ainsworth G.C, Sparrow F.K. & Sussman A.S. (eds.), *The fungi*, pp. 59-90. Academic Press, London.
- Massalongo A.B. 1852. *Ricerche sull'autonomia dei licheni crostosi e materiali pella loro naturale ordinazione.* xiv, 2-207 pp. Tip. Frizerio, Verona.
- Massalongo A. B. 1854. *Neagenea Lichenum.* 10 pp. Ramanzini, Verona.
- Matzer M. 1996. Lichenicolous Ascomycetes with fissitunicate asci on foliicolous lichens. x + 202pp. CAB International, Wallingford.
- Messuti M.I. & Ferraro L.I. 2002. Notes on two corticolous lichens from South America. *Mycotaxon* 82: 409-413.
- Miyawaki H. 1988. Studies on the *Lecanora subfusca* group in Japan. *J. Hattori Bot. Lab.* (64): 271-326.
- Montagne C. 1852. *Diagnoses physiologicae.* *Ann. Sci. Nat. Bot.* 3, ser., 18: 302-319.

- Montagne C. 1856. *Sylloge generum specierumque cryptogamarum*. Paris & London. (not seen)
- Müller J. [Argoviensis]. 1883. *Flora* 66: 348.
- Müller J. [Argoviensis]. 1893. *Lichenes Wilsoniani, seu lichenes a cl. rev. F.R.M. Wilson in Australiae prov. Victoria lecti*. *Bull. Herb. Boissier* 1: 33-65.
- 中川 吉弘・小林 禧樹. 1990. 着生地衣植物を用いた改良 IAP 法による大気汚染の評価. *大気汚染学会誌* 25(4): 233-241.
- 中川 吉弘・小林 禧樹. 1991. 着生地衣植物を用いた大気汚染評価法—反復平均法にもとづく改良 IAP 法の補強. *兵庫県立公害研究所研究報告* 23: 1-7.
- 中川 吉弘・小林 禧樹. 1995. 着生地衣植物による大気環境評価—10 年前との比較に見られる変化. *兵庫県立公害研究所研究報告* 27: 1-7.
- Nakamura M. 1939. *Plants of Shimotsuke [1]. Lichens*. *Amatores Herbarii* 7: 157-174.
- Nakanishi M. 1966. *Taxonomical studies on the family Graphidaceae of Japan*. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2 (Bot.)*, 11: 51-126.
- 中西 哲. 1979. 着生植物による大気汚染指標に関する調査. 大気汚染の植物に及ぼす影響に関する調査研究. 神戸市環境局公害対策部, pp. 20-57.
- 中西 哲. 1982. 相生地域の着生植物の調査, 環境緑化に関する調査報告書, pp. 7-52.
- 成田 朱望・高橋奏恵・原光二郎・小峰史・山本好和. 2007. 地衣類の耐凍性・耐高温乾燥性スクリーニング. *Lichenology* 6: 165.
- Nelsen M. P., Lücking R., Grube M., Milbatchou J. S., Muggia L., Plata E. R. & Lumbsch H. T. 2009. Unravelling the phylogenetic relationships of lichenised fungi in Dothideomyceta. *Studies in Mycology* 64: 135-144.
- Nishikawa Y., Tanaka M., Shibata S. & Fukuoka F. 1970. Polysaccharides of lichens and fungi. IV. Antitumor active O-acetylated pustulan-type glucans from the lichens of *Umbilicaria* species. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin (Tokyo)* 18: 1431-1334.
- Nylander W. 1863. *Lichenes*. In Triana J. & Planchon J. E. (eds.), *Prodromus florae Novo-Granatensis ou Énumération des plantes de la Nouvelle-Grénade avec description des espèces nouvelles*. *Ann. Sci. Nat., ser. 4 (Bot.)*, 19: 286-382.
- Nylander W. 1866. *Les lichens du Jardin du Luxembourg*. *Bull. Soc. Bot. France* 13: 364-372.
- Nylander W. 1866. *Collectio Lichenum ex insula Cuba*. *Flora* 49: 289-295.
- Nylander W. 1868. *Synopsis Lichenum Novae Caledoniae*. *Bull. Soc. Linn. Normandie, Ser. 2*, 2: 39-104.
- Nylander W. 1875. *Liste des Lichens recueillis par M. G. del' Isle, aux iles Saint-Paul et d'Amsterdam et description des espèces nouvelles*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., sér. D*, 81: 725-726.
- Nylander W. 1888. *Lichenes Novae Zelandiae*. 156 pp., Tab. 1. Paul Schmidt, Paris.
- Nylander W. 1890. *Lichenes Japoniae*. 122 pp. Paul Schmidt, Parisiis.
- Nylander W. 1891. *Sertum Lichenaear tropicae e Labuan et Singapore*. 48 pp. Paul Schmidt, Parisiis.
- Nylander W. & Crombie M. 1884. *On a collection of exotic lichens made in eastern Asia by the*

- late Dr. A. C. Maingay. J. Linn. Soc. Bot. 20: 48-69.
- 大村 嘉人・河地 正伸・太田良 和弘・杉山 恵一. 2008. 静岡市清水区におけるウメノキゴケの長期モニタリングと大気汚染の変遷. 大気環境学会誌 43(1): 47-54.
- 小原 知久・原 光二郎・小峰 正史・吉澤 結子・山本 好和. 2006. 地衣類の抗腫瘍活性. Lichenology 5: 132.
- 岡崎 淳. 1987. 大気汚染総合指標による千葉県の大気環境の評価(I). 千葉県公害研究所 研究報告 19(1): 13-24.
- Ozenda P. 1963. Lichens. In Zimmermann W. & Ozenda P. (eds.), Handbuch der Pflanzenanatomie. Encyclopedie of plant anatomy. Traité d'anatomie Végétale, VI, Teil 9: [I]-VII, 1-199. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.
- Patouillard N.T. 1903. Champignons. In Duss A., Énumération méthodique des champignons recueillis à la Martinique. Lons-le-Saunier. (not seen)
- Persoon C.H. 1794. Einige Bemerkungen über die Flechten: Nebst Beschreibungen einiger neuer Arten aus dieser Familie der Aftermoose. Ann. Bot. (Usteri) 7: 1-32.
- Poelt J. 1969. Bestimmungsschlüssel Europäischer Flechten. 757 pp. Verlag von J. Cramer, Lehre.
- Purvis W. 2000. Lichens. 112 pp. Smithsonian Institution press, Washington, D. C.
- Rabenhorst L. 1870. Kryptogamen-Flora von Sachsen, der Oberlausitz, Thüringen und Nordböhmen mit Berücksichtigung der benachbarten Länder. 2. Abt. Die Flechten. Mit zahlreichen Illustrationen, sämmtliche Flechten-Gattungen bildlich darstellend. XI, 406 pp. Kummer, Leipzig.
- Räsänen V. 1944. Lichenes novi, I. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 'Vanamo' 20: 1-34.
- Redinger K. 1936. Clavis Graphidearum Philippinensium secundum E. A. Vainio: Lich. Ins. Philipp. redacta. Annals Naturhistorische Museum Wien 47: 115-126.
- Redinger K. 1938. Restitution und kritische Revision der Flechtengattungen *Enterographa* und *Sclerophyton* Eschw. Feddes Repert. 43: 49-77, Taf. 243.
- Redinger K. 1940. Die Graphidineen der ersten Regnell'schen Expedition nach Brasilien 1892-94. IV. *Opegrapha*. Ark. Bot. 29A (19): 1-52, 2 Taf.
- Richardson D.H.S. 1992. Pollution monitoring with lichens. Richmond Publishing, Slough.
- Rogers R.W. & Hafellner J. 1987. *Sagenidiopsis*, a new genus of byssoid lichenized fungi. Lichenologist 19: 401-408.
- Rose F. 1973. Detailed mapping in south-east England. In Ferry B.W., Baddeley M.S. & Hawksworth D.L. (eds.), Air pollution and lichen, pp. 77-88. Athlone Press, London
- Ryan B.D., Bungartz F. & Nash T.H. III. 2002. Morphology and anatomy of the lichen thallus. In: Nash T.H. III, Ryan B.D., Gries C. & Bungartz F (eds.), Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region, Vol. 1, pp. 8-23. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe.
- Sakata A. & Harada H. 2010. Contributions to the lichen flora of the Mariana Islands, Micronesia (4). Genus *Cresponea* (Roccellaceae). Lichenology 9: 24-26.
- 坂田 歩美・原田 浩. 2011. 徳島県で採集された分布上興味深い地衣類 20種. Lichenology 10: 1-6.

- 坂田歩美・原田浩. 2011. 日本産リトマスゴケ科地衣類目録. *Lichenology* 10: 79-91.
- Sakata A. & Harada H. 2012. Taxonomic study on the lichen family Roccellaceae (lichenized Ascomycota, Arthoniales) of Japan (1). *Schismatomma ocellulatum*. *Lichenology* 10: 137-146.
- Sakata A. & Harada H. 2013. Contributions to the Lichen Flora of Yunnan and Adjacent Area, China (2). *Cresponea macrocarpoides* (Roccellaceae) as new for mainland China. *Lichenology* 11: 73-77.
- Sakata A., Harada H., Hara K. & Yamamoto Y. 2014. Taxonomic study on the lichen family Roccellaceae (lichenized Ascomycota, Arthoniales) of Japan (3). Corticolous species of *Enterographa*. *Lichenology* 12: 1-30.
- 坂田 歩美・原田 浩・佐藤 大樹. 2009. 日本産カシゴケ属地衣類の分類学的検討. *Lichenology* 8: 91-115.
- Sakata A., Harada H., Yamamoto Y. & Hara K. 2014. Taxonomic study on the lichen family Roccellaceae (Ascomycota, Arthoniales) of Japan (2). *Graphidastrea japonica* sp. nov. . *Lichenology* 12: 51-60.
- Santesson R. 1952. Foliicolous Lichens. I. *Symb. Bot. Upsal.* 12(1): 1-590.
- Sato M. 1968. An edible lichen of Japan, *Gyrophora esculenta* Miyoshi. *Nova Hedwigia* 16: 505-509.
- Schwendener S. 1869. Die algentypen der Flechtengonidien. Programm für die rectoratsfeier der Universität basel 4: 88-91.
- Seaward M.R.D. 1992. Lichens, silent witnesses of the Chernobyl disaster. 14pp. University of Bradford, Bradford.
- Seaward M.R.D. & Aptroot A. 2009. Checklist of lichens for the Seychelles group. *Bibl. Lichenol.* 99: 335-366.
- Shibata S. & Miura Y. 1949. Antibacterial effect of lichen substances, II: Studies on didymic acid and related compounds. *Jap. Med. J.* 2: 22-23.
- Shibata S., Ukita T., Miura Y. & Tamura T. 1948. On the relationship between antibacterial effects and chemical structure of usnic acid. *Jpn. Med. J.* 1: 152-155.
- Shibata S., Nishikawa Y., Tanaka M., Fukuoka F. & Nakanishi M. 1968. Antitumor activities of lichen polysaccharides. *Zeitschrift für Krebsforschung* 71: 102-104.
- 志賀 紀人・河原 秀久・山本 好和・伊村 智・神田 啓史・中嶋 裕之・小幡 斉. 2004. 地衣類由来の氷結晶コントロール物質の探索とその諸性質. *Lichenology* 3: 69.
- Singh K. P. & Pinokiyo A. 2008. New taxa of foliicolous lichens from eastern India. *Lichenologist* 40: 23-29.
- Sipman H.J.M. 1983. A Monograph of the Lichen Family Megalosporaceae. *Bibl. Lichenol.* 18: 1-241.
- Smith A. L. 1921. Lichens. i-iv, 464 pp. The Richmond Publishing, Cambridge.
- Sparrius L.B. 2004. A monograph of *Enterographa* and *Sclerophyton*. *Bibl. Lichenol.* 89: 1-141.
- Sparrius L., Elix J.A. & Archer A.W. 2010. *Austrographa*, a new genus in the Roccellaceae with three species from Australia. *Australasian Lichenology* 67: 23-28.

- Sparrius L.B., Saipunkaew W., Wolseley P.A. & Aptroot A. 2006. New species of *Bactrospora*, *Enterographa*, *Graphidastra* and *Lecanographa* from northern Thailand and Vietnam. *Lichenologist* 38: 27-36.
- Streimann H. & Sipman H.J.M. 1994. New lichen records from the island of New Britain in Papua New Guinea. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 39: 369-382.
- 杉山 恵一・黒川 道・岡田 巖太郎. 1976. 地衣類の大気汚染指標性に関する研究 : I. SO₂ 大気汚染とウメノキゴケの分布との相関性について. *日本生態学会誌* 26(4): 209-212.
- 高橋 雅彦. 2008. 日立市の地衣類. *茨城生物* (28): 2-6.
- Takai M., Uehara Y. & Beisler J. A. 1979. Usnic acid derivatives as potential antineoplastic agents. *J. Medical Chem.* 22: 1380-1384.
- 武田 麻由子・相原 敬次. 2008-2010. 神奈川県における地衣類の遺伝的多様性を活用した大気汚染診断. *神奈川県環境科学センター研究報告* (31): 92-93.
- 竹村 友伸・河原 秀久・小幡 斉. 2005. 食用地衣類由来の氷結晶制御物質の探索と機能解析. *Lichenology* 4: 130.
- Takida T., Funatsu M., Shibata S. & Fukuoka F. 1972. Polysaccharides of lichens and fungi. V. Antitumor active polysaccharides of lichen of *Evernia*, *Acarospora* and *Alectoria* spp. *Chem. Pharmaceut. Bull. (Tokyo)* 20: 2445-2449.
- Tamura K. & Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 10: 512-526.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A. & Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30: 2725-2729.
- Tehler A. 1983. The genera *Dirina* and *Roccellina* (Roccellaceae). *Opera Bot.* (70): 1-86.
- Tehler A. 1985. *Roccellina jamesii* Tehler sp. nov. and *Dirina insulana* (C.Tav.) Tehler (Roccellaceae) from Ascension Island. *Bryologist* 88: 131-134.
- Tehler A. 1990. A new approach to the phylogeny of Euascomycetes with a cladistic outline of Arthoniales focussing on Roccellaceae. *Can. J. Bot.* 68: 2458-2492.
- Tehler A. 1993a. The genus *Schismatomma* (Arthoniales, Euascomycetidae). *Opera Bot.* (118): 1-38.
- Tehler A. 1993b. The genus *Sigridea* (Roccellaceae, Arthoniales, Euascomycetidae). *Nova Hedwigia* 57: 417-435.
- Tehler A. 1994. The phylogeny of *Roccellina* (Roccellaceae), revisited. *Acta Bot. Fenn.* 150: 185-195.
- Tehler A. 1997. *Syncesia* (Arthoniales, Euascomycetidae) . *Flora neotropica* 74: 1-48.
- Tehler A. & Egea J. M. 1997. The phylogeny of *Lecanactis* (Opegraphaceae). *Lichenologist* 29: 397-414.
- Tehler A. & Irestedt M. 2007. Parallel evolution of lichen growth forms in the family Roccellaceae (Arthoniales, Ascomycota). *Cladistics* 23: 432-454.
- Thompson J. D., Gibson T. J., Plewniak F., Jeanmougin F. & Higgins D. G. 1997. The CLUSTAL-X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25: 4876-4882.

- Thor G. 1990. The lichen genus *Chiodecton* and five allied genera. *Opera Bot.* (103): 1-92.
- Thor G. 2002. The genera *Chiodecton*, *Dichosporidium*, *Graphidastra*, and *Pulvinodecton* (lichens) in Japan and Taiwan, with notes on certain species-rich old-growth forests. *J. Jpn. Bot.* 77: 47-58.
- Thor G. 2007. The genera *Chiodecton*, *Dichosporidium* and *Erythrodictyon* in Peninsular Malaysia. *Bibl. Lichenol.* 95: 543-548.
- Thor G., Lücking R. & Matsumoto T. 2000. The foliicolous lichens of Japan. *Symb. Bot. Upsal.* 32(3): 1-72.
- Torrente P. & Egea J.M. 1989. La familia Opegraphaceae en el area Mediterránea de la Península Ibérica y Norte de Africa. *Bibl. Lichenol.* 32: 1-282.
- Torrente P. & Egea J.M. 1991. *Llimonaea*, a new genus of lichenized fungi in the order Opegraphales (Ascomycotina). *Nova Hedwigia* 52: 239-245.
- Tschermak-Woess E. 1988. The algal partner. *In: Galum M. (ed.), CRC Handbook of Lichenology*, 1: 39-92. CRC Press, Boca Raton.
- Tuominen Y. & Jaakkola T. 1973. Absorption and accumulation of mineral elements and radioactive nuclides. *In Ahmadjian V. & Hale M. E. (eds.), The lichens*, pp. 185-223. Academic Press, New York and London.
- 梅津 幸雄. 1978. 着生こけ植物・地衣類植生による重工業都市の大気汚染図示. *日本生態学会誌* 28: 143-154.
- Vainio E.A. ("Wainio"). 1909. Lichenes. *In Schmidt J. (ed.), Flora of Koh Chang. Contributions to the knowledge of the vegetation in the Gulf of Siam. Part IX.* *Bot. Tidsskr.* 29: 104-152.
- Vainio E. 1921. Lichenes ab A. Yasuda in Japonia collecti, Continuatio I. *Bot. Mag. Tokyo* 35: 63-79.
- Vainio E. 1929. Lichenes Mozambici. *Boletim Soc. Broteriana, sér. 2*, 6: 144-179.
- 安田 篤. 1925. 日本産地衣類図説. I-VI, 118pp., 1-8, 25 pls. 齊藤報恩会, 仙台.
- 山本 好和. 2000. 地衣類の生物活性と生物活性物質. *植物の化学調節* 35: 169-179.
- 山本 好和. 2008. 地衣類の薬理活性. *Lichenology* 7: 190.
- 山本 好和・山田 康之. 1985. 地衣類の培養と物質生産. *組織培養* 11: 258-262.
- 吉村 庸. 1974. 原色日本地衣植物図鑑. 349 pp. 保育社, 大阪市.
- Yoshimura I., Kinoshita Y., Yamamoto Y., Huneck S. & Yamada Y. 1994. Analysis of secondary metabolites from lichen by high performance liquid chromatography with a photodiode array detector. *Phytochem. Anal.* 5: 197-205.
- Yoshimura I. & Kurokawa S. 1973. Nine lichens collected in the Yaeyama Islands, Ryukyu. *Mem. Ntl. Sci. Mus. Tokyo* (6): 77-84, pls. 9-10.
- Yoshimura I., Kurokawa T., Yamamoto Y. & Kinoshita Y. 1990. Thallus-formation of *Usnea rubescens* and *Peltigera praetextata* in vitro. *Bull. Kochi Gakuen College* (21): 25-36.
- Yoshimura I., Kurokawa T., Yamamoto Y. & Kinoshita Y. 1994a. In vitro development of the lichen thallus of same species of *Peltigera*. *Cryptogamic Bot.* 4: 314-319.
- Yoshimura I., Kurokawa T., Yamamoto Y. & Kinoshita Y. 1994b. Lichen substances in cultured

- lichens. J. Hattori Bot. Lab. (76): 249-261.
- Wang L.S. & Harada H. 2008. Ethnic uses of lichens in Yunnan (2). *Sulcaria sulcata*. *Lichenology* 7: 31-34.
- 王立松. 2013. 中国藥用地衣圖鑑. 176 pp. 上海科學技術出版, 上海世紀出版股份有限公司, 上海.
- Zahlbruckner A. 1903–1907. Lichenes. B. Spezieller Teil. *In* Engler A. & Prantl K. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1(1*): 49-249. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Zahlbruckner A. 1916. Neue Flechten – VIII. *Annal. Mycol.* 14: 45-61.
- Zahlbruckner A. 1924. *Catalogus lichenum universalis*, 2. 813 pp. Borntraeger, Leipzig.
- Zahlbruckner A. 1926. Lichenes. Spezieller Teil. *In* Engler A. and Prantl K. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., 8 Band. 260pp. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Zahlbruckner A. 1927. Additamenta ad lichenographiam Japoniae. *Bot. Mag. Tokyo* 41: 313-364.
- Zahlbruckner A. 1933. Flechten der Insel Formosa. I. *Feddes Repert.* 31: 194-224.
- Zoller S., Scheidegger C. & Sperisen C. 1999. PCR primers for the amplification of mitochondrial small subunit ribosomal DNA of lichen-forming. *Lichenologist* 31: 511–516.

付録 1 . 検査標本

Appendix 1. Specimens Examined

1. 検査標本 (リトマスゴケ科)

(*: < >内は二万五千分の一地形図図幅名および二次メッシュコード)

***Chiodecton congestulum* Nyl.** ヒョウモンメダイゴケ: **JAPAN. HONSHU. Chiba-ken.** <5240-51>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi/University Forest in Chiba, University of Tokyo, 310 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Jan. 2014, A. Sakata 2425 (CBM-FL-37179). **Shimane-ken.** <5132-60>*, Masuda-shi, Hikimi-cho, Hikimi, Ura-hikimi-cyo Gorge, 330 m elev., on rock, Oct. 2010, H. Harada 26256 (CBM-FL-30091). **Kyusyu. Miyazaki-ken.** <4731-42>*, Minami-naka-gun, Kitagou-cho, Inohae Gorge, 100 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Mar 2008, H. Harada 25374 (CBM-FL-23688). **OGASAWARA ISLANDS.** <4042-41>*, Chichi-jima Isl., Higashi-daira, 230 m elev., on bark of hardwood, July 1990, H. Harada 10837 (CBM-FL-1886); en route from Chuo-san to Hatsune-ura, 200 m elev., on bark of hardwood, July 1990, H. Harada 11050 (CBM-FL-2095). <4042-51>*, Ani-jima Isl., about 500 m southeast of Kita-futago-yama, 170 m elev., on bark of hardwood, July 1990, H. Harada 11001 (CBM-FL-2049).

***Cresponea japonica* A.Sakata & H.Harada** ヒメカシゴケ: **JAPAN. HONSHU. Chiba-ken.** <5340-50>*, Shiroy-shi, Ki, Washi Shrine, 15 m elev., on trunk of *Ginkgo biloba*, 14 Mar. 2007, H. Harada, 24443 (CBM-FL-23092; paratype). <5239-77>*, Futtsu-shi, kami, Niiyama, Doujou-ji Temple, 50 m elev., on trunk of *Ginkgo biloba*, Oct. 1997, Harada 18364 (CBM-FL-10282; holotype). <5240-52>*, Katsuura-shi, Katsuura, Toomi-misaki Shrine, 40 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, May 2010, A.Sakata, 46 (CBM-FL-24667). **Shizuoka-ken.** <5138-77>*, Kamo-gun, Minami-izu-cho, Yumi-ga-hama, 5 m elev., on trunk of *Podocarpus macrophyllus*, Sept. 2007, H. Harada, 24487 (CBM-FL-23136; paratype).

***Cresponea macrocarpoides* (Zahlbr.) Egea & Torrente** ニセカシゴケ: **JAPAN. HONSHU. Chiba-ken.** <5340-50>*, Shiroy-shi, Yata, 15 m elev., on trunk of *Alnus japonica*, Dec. 2007, H. Harada, 25169 (CBM-FL-23888). <5340-23>*, Tougane-shi, Ikojima, 5 m elev., on trunk of *Alnus* sp., by a paddy field, Feb. 1993, A. Matsushita, 601 (CBM-FL-3336). <5340-22>*, Tougane-shi, Tougane, 50 m elev., on trunk of *Castanopsis* sp., Feb. 1991, H. Harada, 11636 (CBM-FL-2535). <5340-10>*, Sodegaura-shi, Kuranami, Noda, Noda Shrine, 40 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, in forest, May 1996, H. Harada, 16193 (CBM-FL-7227). <5240-71>*, Ichihara-shi, Daifuku-yama, 260 m elev., on trunk of evergreen hardwood, June 1991, H. Harada, 11847 (CBM-FL-3583); 180 m elev., on trunk of *Castanopsis*, July 1991, H. Harada, 11928 (CBM-FL-3666). <5240-61>*, Isumi-gun, Ootaki-machi, Kotadai, Hie Shrine, 150 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Mar. 2000, T. Kawana, 31805 (CBM-FL-12951); Ichihara-shi, Daifuku-yama, Umegase-keikoku, 110 m elev., on trunk of *Acer* sp., Apr. 1992, H. Harada, 12307 (CBM-FL-3710); Itaya, 105 m elev., on trunk of *Cinnamomum japonica*, Dec. 2009, A. Sakata, 38 (CBM-FL-24608). <5240-60>*, between Kimitsu-shi & Futtsu-shi: Takagoyama (2km SSE of the summit), 250 m elev., on trunk of *Quercus serrata*, on forested ridge, Feb. 2002, H. Harada, 19870 (CBM-FL-14111); 250 m elev., on trunk of *Ilex integra*, on forested ridge, Feb. 2002, H. Harada, 19889 (CBM-FL-14130); Kimitsu-shi, Seiwa-kenmin-no-mori, 250 m elev., on bark of evergreen hardwood, on ridge, Mar. 1994, A. Matsushita, 766 (CBM-FL-4827); A. Matsushita, 767 (CBM-FL-4828); Kimitsu-shi, Toyofusa, 140 m elev., on trunk of *Quercus serrata*, Mar. 2002, T. Kawana, 2030816 (CBM-FL-14455); 130 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Mar. 2002, T. Kawana, 2031231 (CBM-FL-14504); Kimitsu-shi, Tabina, 100 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, Feb. 2002, T. Kawana, 2022621 (CBM-FL-14386). <5240-50>*, Kimitsu-shi, Toyofusa, 200 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Mar. 2002, T. Kawana, 2031704 (CBM-FL-14512). <5239-67>*, Kimitsu-shi, Takago-yama Hill (around Ishii-tarou), 200 m elev., on trunk of hardwoods, Apr. 2002, T. Kawana 2042954 (CBM-FL-15069); between Futtsu-shi and Kimitsu-shi: Takago-yama Hill (around the summit), 300 m elev., on trunk of *Camellia japonica*, Jan. 2002, H. Harada, 19696 (CBM-FL-13743); Futtsu-shi, Utougi, 150 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Oct. 1997, H. Harada, 18484 (CBM-FL-10399); 120 m elev., on trunk of *Quercus acuta*, by river, Nov. 1997, H. Harada, 18529 (CBM-FL-10549); Futtsu-shi, Sakurai: Kanou-san Hill, 280 m elev., on trunk of

Quercus acutissima, Jan. 2001, T.Kawana, 1010909 (CBM-FL-13470); Futtsu-shi, Higashi-oowada, Kougen-ji Temple, 40 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, June 1997, T.Kawana, 97061408 (CBM-FL-9041); Futtsu-shi, Toyooka, Shikumi, 90 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, in forest, July 1997, T.Kawana, 97071315 (CBM-FL-10604). <5239-57>*, Futtsu-shi, Shikoma, Okuizawa, 100 m elev., on trunk of *Swida controversa*, Nov. 1998, T.Kawana, 98112809 (CBM-FL-12240); Futtsu-shi, Toyooka, Hokkiri, 170 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, in forest along stream in gorge, Mar. 1999, T.Kawana, 99031403 (CBM-FL-12154); 80 m elev., on trunk of *Swida controversa*, June 1999, T.Kawana, 99060618 (CBM-FL-12354); Futtsu-shi, Yamanaka, Naidai, 260 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Dec. 1997, T.Kawana 97120607 (CBM-FL-10886), pro major p. <5239-56>*, Awa-gun, Kyonan-machi, Ookatabira, Bou-ga-yatsu, Shinpuku-ji Temple, 80 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, Apr. 1999, T.Kawana, 99040913 (CBM-FL-12133). <5239-37>*, Awa-gun, Chikura-machi, Komatsu, Komatsu-ji Temple, 50 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, Feb. 2000, T.Kawana, 20644 (CBM-FL-12739). **Shizuoka-ken.** <5238-36>*, (Izu Peninsula), Izu-shi, Oohira-kakinoki, 420 m elev., on trunk of *Acer* sp., in valley, Mar. 2006, H.Harada, 23572 (CBM-FL-21866). **SHIKOKU. Tokushima-ken.** <5034-54>*, Anan-shi, Fukui-cho, Ono, 70 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii* in forest along river, Sakata & Harada 469, 471, 472 & 473 (CBM-FL-30999, 31001, 31002 & 31003). <5034-65>*, Anan-shi, Tomioka-cho, Anan Park, 80 m elev., on trunk of *Quercus myrsinaefolia* in forested hilly area, Sakata & Harada 474 & 477 (CBM-FL-31004 & 31007). <5034-32>*, Kaifu-gun, Kiayo-cho, Gotanda, 4 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii* in flat land, Sakata & Harada 456 (CBM-FL-30987); on trunk of *Myrica rubra*, Sakata & Harada 458 (CBM-FL-30989); on trunk of *Lithocarpus edulis*, Sakata & Harada 460 (CBM-FL-30991). <5034-52>*, Naka-gun, Naka-cho, Kureyama, 310 m elev., on trunk of *Celtis sinensis* var. *japonica* by road in forested area, Sakata & Harada 384 (CBM-FL-30916). **Ehime-ken.** <5033-40>*, Kami-ukena-gun, Kuma-kogen-cho: Omogo-kei Gorge, 780 m elev., on trunk of *Acer rufinerve*, Mar. 2006, H.Harada, 23998 (CBM-FL-22453). **KYUSHU. Miyazaki-ken.** <4831-01>*, Higashi-morokata-gun, Aya-machi, Kawanaka, 150 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Mar. 2008, H.Harada, 25247 (CBM-FL-23561); 180 m elev., on trunk of *Acer* sp., Mar. 2008, H.Harada, 25360 (CBM-FL-23674); 200 m elev., on trunk of deciduous hardwood, Mar. 2008, H.Harada, 25306 (CBM-FL-23620); H.Harada, 25307 (CBM-FL-23621). **Kagoshima-ken.** <4630-77>*, Kimotsuki-gun, Kimotsuki-cho, Oriono, 140 m elev., on trunk of deciduous hardwood, Nov. 2011, H.Harada, 26656 (CBM-FL-31492). **Izu ISLANDS.** <5239-56>*, Hachijo Isl., 3 km ENE of the summit of Mihara-yama, 350 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Feb. 1992, H.Harada, 12244 (CBM-FL-2848). **OGASAWARA ISLANDS.** <4042-41>*, Chichi-jima Isl., Tatsumi-dani, about 400m southwest of Tsutsuji-yama, 240 m elev., on bark of hardwood, July 1990, H.Harada, 11202 (CBM-FL-2246). **RYUKYU ISLANDS.** <4028-12>*, Kunigami-son (Okinawa Is., Yanbaru), Mt. Nishime (700m NNE of the summit, 300 m elev., on fallen timber, Dec. 2005, H.Harada/Y.Yamamoto/H.Sato, 23245 (CBM-FL-21373).

***Cresponea proximata* (Nyl.) Egea & Torrente カシゴケ: JAPAN. HONSHU. Chiba-ken.** <5340-50>*, Shiroy-shi, Oritate, 20 m elev., on trunk of *Quercus myrsinaefolia*, Jan. 2007, H.Harada, 24326 (CBM-FL-22957); H.Harada, 24327 (CBM-FL-22958); Shiroy-shi, Kiyoto, Munakata Shrine, 20 m elev., on trunk of *Quercus acuta*, Feb. 2006, H.Harada, 23346 (CBM-FL-22684); on trunk of *Carpinus tschonoskii*, Feb. 2006, H.Harada, 23349 (CBM-FL-22687); Shiroy-shi, Ne, Choraku-ji Temple, 20 m elev., on trunk of *Quercus myrsinaefolia*, Dec. 2005, H.Harada, 23295 (CBM-FL-22635). <5340-01>*, Chousei-gun, Chounan-machi, Fukazawa, Yamanokami Shrin, 40 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Mar. 2000, T.Kawana, 30505 (CBM-FL-12823). <5240-63>*, Isumi-gun, Oohara-machi, Ozawa, 30 m elev., on trunk of *Ilex rotunda*, Nov. 1998, T.Kawana, 98111103 (CBM-FL-12042). <5340-00>*, Sodegaura-shi, Takinokuchi, Odaka Shrine, 50 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Dec. 1995, H.Harada, 15868 (CBM-FL-6462). <5240-52>*, Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara: Taibusa Headland, Myojin-zaki Point, 50 m elev., on trunk of *Daphniphyllum teijsmannii*, Nov. 2002, T.Kawana, 2112106 (CBM-FL-15574); Katsuura-shi, Nakajima, Suwa Shrine, 100 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Mar. 2000, T.Kawana, 31247 (CBM-FL-12936). <5240-60>*, Kimitsu-shi, Seiwa-kenmin-no-mori, 250 m elev., on dead-standing trunk of *Abies firma*, in forest on ridge, Oct. 1993,

A.Matsushita, 725 (CBM-FL-4691); Kimitsu-shi, Higashi-awakura, 120 m elev., on trunk of *Myrica rubra*, Dec. 1998, T.Kawana, 98122303 (CBM-FL-12073). <5240-50>*, Kamogawa-shi, Kami, Yakumo Shrine, 70 m elev., on trunk, Jan. 2000, T.Kawana, 10926 (CBM-FL-12470); on trunk of *Dendropanax trifidus*, Jan. 2000, T.Kawana, 10927 (CBM-FL-12471); Kamogawa-shi, Nishi, Nishi Shrine, 20 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Nov. 2002, T.Kawana, 2110901 (CBM-FL-15559); Kamogawa-shi, Takehira, Atago Shrine, 20 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Dec. 1999, T.Kawana, 99121913 (CBM-FL-12508); Kamogawa-shi, Minamikomachi, Kamo Shrine, 40 m elev., on trunk of *Ilex rotunda*, Mar. 1997, T.Kawana, 97032029 (CBM-FL-8762). <5239-77>*, Kimitsu-shi, Minoo, Yagumo Shrine, 20 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Aug. 1998, T.Kawana, 98080519 (CBM-FL-11949); Kimitsu-shi, Shouko, Hachiman Shrine, 60 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Aug. 1998, T.Kawana, 98081108 (CBM-FL-11971); Kimitsu-shi, Nishi-awagura, Hachiman Shrine, 40 m elev., on trunk of *Camellia japonica*, Apr. 2001, T.Kawana, 1041805 (CBM-FL-13458); Kimitsu-shi, Ooido, Suwa Shrine, 50 m elev., on trunk of *Camellia japonica*, Aug. 1998, T.Kawana, 98080602 (CBM-FL-15221). <5239-67>*, Futtsu-shi, Kojikoma, Suwa Shrine, 60 m elev., on trunk of *Daphniphyllum teijsmannii*, June 1999, T.Kawana, 99062615 (CBM-FL-12375); Futtsu-shi, Nashizawa, Takatsuka, 50 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Aug. 2000, T.Kawana, 82102 (CBM-FL-13593); Futtsu-shi, Nashizawa, Shippara, Hie Shrin, 150 m elev., on trunk of *Ilex integra*, May 2000, T.Kawana, 50512 (CBM-FL-13070). <5239-57>*, Futtsu-shi, Yamanaka, Naidai, 260 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Dec. 1997, T.Kawana 97120607 (CBM-FL-10886), pro minor p. sub *C. macrocarpoides*; Awa-gun, Tomiyama-machi, Arakawa, Yama Shrine, 130 m elev., on trunk of *Ilex rotunda*, Jan. 2000, T.Kawana, 12121 (CBM-FL-12572); Awa-gun, Tomiyama-machi, Heguri-naka, Tenjingou, 80 m elev., on trunk of *Ilex rotunda*, May 1997, T.Kawana, 97051114 (CBM-FL-9000); T.Kawana, 97051115 (CBM-FL-9001); Kamogawa-shi, Oohata, 50 m elev., on trunk of *Ilex rotunda*, May 2001, T.Kawana, 1052012 (CBM-FL-15620). <5239-47>*, Awa-gun, Miyoshi-mura, Masuma, 120m elev., on trunk of *Camellia japonica*, Jan. 2000, T.Kawana, 12904 (CBM-FL-12640); Miyoshi-mura, Shimo-takida, Takida Shrine, 30 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Mar. 1999, T.Kawana, 99033015 (CBM-FL-12227); Awa-gun, Miyoshi-mura, Kamihori, Suwa Shrine, 30 m elev., on trunk of *Ilex integra*, May 2000, T.Kawana, 51602 (CBM-FL-14293); Awa-gun, Wada-machi, Naka-mihara, Shoubun-ji Temple, 20 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, Jan. 2000, T.Kawana, 13042 (CBM-FL-12686). <5239-56>*, Awa-gun, Kyonan-machi, iwai-fukuro, Sengen Shrine, 50 m elev., on trunk of *Quercus dentata*, Aug. 1998, T.Kawana, 98081316 (CBM-FL-11982); on trunk of *Daphniphyllum teijsmannii*, Aug. 1998, T.Kawana, 98082302 (CBM-FL-11912); Aug. 1998, T.Kawana, 98082310 (CBM-FL-11916); on dead-standing tree trunk, Aug. 1998, T.Kawana, 98082312 (CBM-FL-11918); on dead-standing tree trunk, Aug. 1998, T.Kawana, 98082314 (CBM-FL-11920); on trunk of *Daphniphyllum teijsmannii*, Aug. 1998, T.Kawana, 98082309 (CBM-FL-11940); Futtsu-shi, Kanaya, 30 m elev., on trunk of *Daphniphyllum teijsmannii*, Nov. 1997, T.Kawana, 97110803 (CBM-FL-10782); on trunk of *Ilex integra*, Nov. 1997, T.Kawana, 97110804 (CBM-FL-10783). <5239-46>*, Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara: Taibusa Headland, 80 m elev., on trunk of *Celtis sinensis* var. *japonica*, Oct. 2000, T.Kawana, 101103 (CBM-FL-13415); Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara: Taibusa Headland, Myojin point, 60 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Dec. 2000, T.Kawana, 120403 (CBM-FL-14236); Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara, Taibusa Headland, 50 m elev., on trunk of *Ilex integra*, June 2000, T.Kawana, 61501 (CBM-FL-13103); Awa-gun, Tomiura-machi, Namuya, Kobama, 20 m elev., on bark of *Cinnamomum japonicum*, Apr. 1998, T.Kawana, 98042521 (CBM-FL-11206); Awa-gun, Tomiura-machi, Fukuzawa, Kinki Shrine, 40 m elev., on trunk of *Ilex integra*, July 1998, T.Kawana, 98072718 (CBM-FL-11393); on trunk of *Ilex rotunda*, July 1998, T.Kawana, 98072720 (CBM-FL-11394),. <5239-37>*, Awa-gun, Chikura-machi, Kawato, Kawato-seinen-kan, 30 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Feb. 2000, T.Kawana, 21121 (CBM-FL-12764); Tateyama-shi, Yamougi, Yamougi Shrine, 40 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Nov. 1997, T.Kawana, 97111416 (CBM-FL-10878). <5239-36>*, Tateyama-shi, Sunosaki, Sunosaki Lamphouse, 5 m elev., on trunk of *Cinnamomum japonica*, Sep. 2003, T.Kawana, 3092004 (CBM-FL-15607); Tateyama-shi, Kanamari, Jishou-in Temple, 40 m elev., on trunk of *Ilex integra*, Feb. 2000, T.Kawana, 22211 (CBM-FL-12781). <5239-26?>*, Awa-gun, Shirahama-machi, Takiguchi, Shimotachi-matsubara Shrine, 60 m elev., on bark at trunk base of *Zelkova serrata*, Feb. 2000, T.Kawana, 22223 (CBM-FL-12792). **Shizuoka-ken.** < 5138-77>*, Shimoda-shi, Touji, 20 m elev., on trunk of

Quercus phillyraeoides, Sep. 2007, H.Harada, 24490 (CBM-FL-23139); H.Harada, 24491 (CBM-FL-23140). <5138-76>*, Minamiizu-cho, Irou-zaki, 50m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Dec. 2008, H.Harada, 25627 (CBM-FL-23964), 25628 (CBM-FL-23965) & 25629 (CBM-FL-23966). **SHIKOKU. Tokushima-ken.** <5034-54>*, Kaifu-gun, Minami-cho, Tomagoe, 30 m elev., on trunk of *Quercus phillyraeoides* by road through coastal forest, Sakata & Harada 462 (CBM-FL-30993); Kaifu-gun, Minami-cho, Tainohama, 5 m elev., on trunk of *Euonymus japonicus* by road along sandy beach and coastal bush, Sakata & Harada 463 (CBM-FL-30994); on trunk of *Quercus phillyraeoides* at edge of coastal forest, Sakata & Harada 464 & 467 (CBM-FL-30995 & 30997). **KYUSHU. Miyazaki-ken.** <4831-01>*, Higashi-morokata-gun, Aya-machi, Kawanaka, 150 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Mar. 2008, H.Harada, 25246 (CBM-FL-23560); 170 m elev., on trunk of evergreen *Quercus*, Mar. 2008, H.Harada, 25210 (CBM-FL-23524); 180 m elev., on trunk of evergreen *Quercus*, Mar. 2008, H.Harada, 25340 (CBM-FL-23654); 200 m elev., on trunk of evergreen *Quercus*, Mar. 2008, H.Harada, 25308 (CBM-FL-23622). <4731-42>*, Minami-naka-gun, Kitagou-cho, Inohae Gorge, 130 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Mar. 2008, H.Harada, 25412 (CBM-FL-23726). <2次メッシュ不明>*, Kushima-shi (as Minami-naka-gun, Hukushima-mati), substratum not indicated (apparently on bark of hardwood), June 1955, Kurokawa s.n. (Lichenes Japoniae Exsiccati, ed. Y. Asahina, no. 234) (CBM-FL-58). **IZU ISLANDS.** <5239-56>*, Hachijo Isl., Hachijo-fuji (NE side), 70 m elev., on trunk of evergreen hardwood, Feb. 1992, H.Harada, 12163 (CBM-FL-2767). **OGASAWARA ISLANDS.** <4042-01>*, Haha-jima Isl., Miyuki-no-hama, 20 m elev., on trunk of hardwood, May 1990, H.Harada, 10555 (CBM-FL-1604); H.Harada, 10564 (CBM-FL-1613); Haha-jima Isl., Koushin-zuka, 100 m elev., on trunk of hardwood, May 1990, H.Harada, 10286 (CBM-FL-1337); 50 m elev., on trunk of hardwood, May 1990, H.Harada, 10355 (CBM-FL-1404); Haha-jima Isl., Nishi-ura, 50 m elev., on trunk of hardwood, May 1990, H.Harada, 10677 (CBM-FL-1727); Haha-jima Isl., Chibusa-yama, 20 m elev., on trunk of hardwood, May 1990, H.Harada, 10648 (CBM-FL-1698); H.Harada, 10652 (CBM-FL-1702). <4042-41>*, Chichi-jima Isl., Buta-kaigan, 3 m elev., on bark of hardwood, *Terminalia catappa*, July 1990, H.Harada, 11463 (CBM-FL-2504). **Rykyu Islands.** <4028-12>*, Kunigami-son (Okinawa Is., Yanbaru), Mt. Nishime (700m NNE of the summit), 300 m elev., on fallen timber, Dec. 2005, H.Harada/Y.Yamamoto/H.Sato, 23256 (CBM-FL-21384); Kunigami-son, Ginama (Okinawa Is., Yanbaru), plot YB08, 190 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Dec. 2005, H.Harada/Y.Yamamoto/H.Sato, 22967 (CBM-FL-21090).

***Dichosporidium boschianum* (Mont.) Thor** フェルトゴケ: **JAPAN. RYUKYU ISLANDS.** <3623-56>*, Kunigami-son (Okinawa Is., Yanbaru), Mt. Nishime Wildlife Protection Area, 370 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Dec. 2005, H.Harada/Y.Yamamoto/H.Sato 22904 (CBM-FL-21027); on trunk of *Elaeocarpus japonicus*, H.Harada/Y.Yamamoto/H.Sato 22929 (CBM-FL-21052); on tree trunk, H.Harada/Y.Yamamoto/H.Sato 22934 (CBM-FL-21057).

***Enterographa anguinella* (Nyl.) Redinger** クチナワゴケ: **JAPAN. HONSHU. Iwate-ken.** <5941-47>*, Shimohei-gun, Tarou-cho, Sannou, Sannou-iwa, 50 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Aug. 1997, H.Harada 17395 (CBM-FL-9243). **Ibaragi-ken.** <5540-64>*, Hitachi-shi, Suwa-bairinn, 50 m elev., on bark, May 2005, M.Takahashi mt050515-9 (CBM-FL-35560). **Chiba-ken.** <5340-51>*, Inzai-shi, Moroto, 23 m elev., on trunk of *Prunus x yedoensis* Dec. 2012, H.Harada & R.Harada 27894 (CBM-FL-34808) ; on trunk of *Zelkova serrata*, H.Harada & R.Harada 27903 (CBM-FL-34811). <5340-50>*, Shiroy-shi, Yata, 20 m elev., on trunk of *Carpinus tschonoskii*, Feb. 2006, H.Harada 23329 & 23332 (CBM-FL-22667 & 22670) ; on trunk of *Castanea crenata*, H.Harada 23364 & 23366 (CBM-FL-22702 & 22704) ; Ne, Shiroy-kido, around the Horse Racing School, 25 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Mar. 2007, H.Harada 24427, 24428 & 24431 (CBM-FL-23076, 23077 & 23080) ; Inzai-shi, Muzai, 15 m elev., on trunk of *Alnus japonica*, Dec. 2007, H.Harada 25177 (CBM-FL-23896). <5340-31>*, Chiba-shi, Chuo-ku, Aoba-cho, Aoba-no-mori-koen Park, 20 m elev., on trunk of *Platanus x acerifolia*, Feb. 2010, H.Harada 26166, 26167, 26168 & 26169 (CBM-FL-24582, 24583, 24584 & 24585) ; Aug. 2011, A.Sakata 480, 481 & 482 (CBM-FL-30584, 30585 & 30586) ; Wakaba-ku, Kanechika-cho, Konko-in Temple, 30 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Dec. 1994, H.Harada 15185 d

(CBM-FL5446). <5340-30>*, Chiba-shi, Inage-ku, Yayoi-cho, 20 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Apri. 2012, H.Harada 27276 (CBM-FL-35478). <5340-23>*, Tougane-shi, Takakura, 5 m elev., on trunk of *Quercus serrata*, Feb. 1993, A. Matsushita 614 (CBM-FL-3349). <5340-22>*, Chiba-shi, Yasashido-cho, Showa-no-mori Park, 80 m elev., on trunk of *Quercus serrata*, Nov. 1993, H.Harada 14077 (CBM-FL-4764). <5340-21>*, Chiba-shi, Izumi Natural Park, 30 m elev., on trunk of *Idesia polycarpa*, Sept. 1993, H. Harada 13936 (CBM-FL-4576). <5340-01>*, Chosei-gun, Chonan-machi, Yuya, 55 m elev., on trunk of *Melia azedarach*, Dec. 2010, A. Sakata & H. Harada 274 (CBM-FL-30330). <5340-00>*, Sodegaura-shi, Hayashi, Kumano Shrine, 60 m elev., on bark of *Prunus mume*, Dec. 1995, H.Harada 15914 (CBM-FL-6507); Yokota, Hie Shrine, 10 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, April 1998, T.Kawana 98041202 (CBM-FL-11192). <5339-57>*, Matsudo-shi, Sakae-cho, 3 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Mar. 2013, A.Sakata 1541 (CBM-FL-100285); Niju-isseiki-ga-oka, Kakinoki-cho, 19 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Mar. 2013, A.Sakata 1679 (CBM-FL-35621). <5240-71>*, Ichihara-shi, Kunimoto, 70 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Dec. 1992, H.Harada 13358 (CBM-FL-3741). <5240-61>*, Isumi-gun, Ootaki-machi, Yumigi, 200 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, March 2000, T. Kawana 32032 (CBM-FL-13004). <5240-52>*, Katsuura-shi, Hamakatsuura, Hachiman Headland, 30 m elev., on trunk of *Eurya japonica*, May 2010, A. Sakata 64 & 74 (CBM-FL-24685 & 24695); on twig of *Eurya japonica*, May 2010, A. Sakata 66 & 67 (CBM-FL-24687 & 24688). <5239-76>*, Futtsu-shi, Futtsu Park, 5 m elev., on trunk of *Morus australis*, Sept. 1996, T.Kawana 96093002 (CBM-FL-8330); 2 m elev., on trunk of *Celtis sinensis*, March 1997, T.Kawana 97030503, 97030601 & 97030603 (CBM-FL-8722, 8725 & 8727). <5239-67>*, Futtsu-shi, Kojikoma, Utougi, 130 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, Oct. 1997, H.Harada 18475 (CBM-FL-10390); Nashizawa, 30 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, Aug. 2000, T.Kawana 82203 (CBM-FL13606). <5239-66>*, Futtsu-shi, Takeoka, Tanakaigan, 2 m elev., on trunk of *Cinnamomum japonicum*, Jan. 2002, H.Harada 19774 (CBM-FL-13821). <5239-57>*, Futtsu-shi, Shikoma, 100 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, Feb. 2002, T.Kawana 2022504 (CBM-FL-14363). <5239-56>*, Futtsu-shi, Kanaya, 20 m elev., on trunk of *Ilex integra*, May 1997, T.Kawana 97051841 (CBM-FL-9015). <5239-46>*, Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara: Heguri-naka, 80 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Nov. 1999, T.Kawana 99110803 (CBM-FL-12432). **SHIKOKU. Tokushima-ken.** <5034-65>*, Anan-shi, Tomioka-cho, Anan Park, 80 m elev., on trunk of *Quercus myrsinaefolia*, Jul. 2011, A.Sakata & H.Harada 478 (CBM-FL-31008). <5034-32>*, Kaifu-gun, Kaiyo-cho, Gotanda, 4 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Jul. 2011, A.Sakata & H.Harada 457 (CBM-FL-30988); on trunk of *Acer sp.*, Jul. 2011, A.Sakata & H.Harada 461 (CBM-FL-30992). **Ehime-ken.** <4932-53>*, Uwajima-shi, Tsushima-cho, Kita-nada, Watasumi, 20 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, May 2012, H.Harada 27311 (CBM-FL-33824). **KYUSHU. Kagoshima-ken.** <4630-72>*, Makurazaki-shi, Hinokami-misaki-cho, 15 m elev., on trunk of *Eurya emarginata*, Nov. 2011, A. Sakata 692 (CBM-FL-31451). <4630-66>*, Kimotsuki-gun, Minamioosumi-cho, Shioiri, around the port of Nejime, 3 m elev., on trunk of a palm tree, Nov. 2011, A. Sakata 661 (CBM-FL-31421); Kinkou-cho, Hanaze, 190 m elev., on trunk of *Acer sp.*, Nov. 2011, A. Sakata 627, 628 & 629 (CBM-FL-31387, 31388 & 31389). <4630-64>*, Ibusuki-shi, NE shore of Unagi-ike Lake, 130 m elev., on trunk of *Fraxinus griffithii*, Nov. 2011, A. Sakata 667 (CBM-FL-31427); SW slope of Mt. Kaimon, 80 m elev., on trunk of *Celtis sinensis var. japonica*, Nov. 2011, A. Sakata 685 (CBM-FL-31444). <4630-63>*, Minami-kyushu-shi, Minamigumi, Bansho-bana, 5 m elev., on trunk of *Pittosporum tobira*, Nov. 2011, A. Sakata 688 (CBM-FL-31447). **OGASAWARA ISLANDS.** <3942-71>*, Haha-jima Isl., Chibusa-yama, 150 m elev., on trunk or aerial roots of *Pandanus boninensis*, May 1990, H. Harada 10597 (CBM-FL-1646). <4042-41>*, Chichi-jima Isl., Buta-kaigan, 3 m elev., on trunk or aerial roots of *Ficus microcarpa*, July 1990, H. Harada 11417 (CBM-FL-2458); on bark of *Terminalia catappa*, H. Harada 11454 (CBM-FL-2495). **RYUKYU ISLANDS.** <3623-56>*, Yaeyama-gun, Taketomi-cho, Sumiyoshi, Iriomote Isl., 20 m elev., on trunk of *Macaranga tanarius*, May 2011, A. Sakata 357 (CBM-FL-30791).

Enterographa divergens (Müll. Arg.) Redinger マルミクチナワゴケ: **JAPAN. HONSHU. Chiba-ken.** <5340-50>*, Shiroy-shi, Hiratsuka, 10 m elev., on trunk of *Celtis sinensis*, Nov. 2005, H.Harada 22822 (CBM-FL-22587); 20 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Dec. 2005, H.Harada, 23305

(CBM-FL-22644 ; Yata, 20 m elev., on trunk of *Castanea crenata*, Feb. 2006, H. Harada 23356 (CBM-FL-22694). <5340-31>*, Chiba-shi, Wakaba-ku, Kanechika-cho, Konko-in Temple, 30 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Dec. 1994, H. Harada 15185 d (CBM-FL5446). <5340-23>*, Tougane-shi, Ikojima, 5 m elev., on trunk of *Alnus sp.*, Feb. 1993, H. Harada 13386 & 13387 (CBM-FL-3227 & 3228) ; on trunk of *Cinnamomum okinawaense*, Feb. 1993, A. Matsushita 625 (CBM-FL-3360). <5340-21>*, Chiba-shi, Izumi Natural Park, XX m elev., on trunk of *Idesia polycarpa*, Sept. 1993, H. Harada 13936 (CBM-FL-4576). <5340-01>*, Chosei-gun, Chonan-machi, Yuya, 55 m elev., on trunk of *Melia azedarach*, Dec. 2010, A. Sakata & H. Harada 275 (CBM-FL-30331). <5340-00>*, Sodegaura-shi, Miguro, Azuma Shrine, 13 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, May 1996, H. Harada 16196 (CBM-FL-7230) ; Sodegaura-shi, Sanga, Goryo Shrine, 30 m elev., on trunk of *Abies firma*, June 1996, H. Harada 16257 (CBM-FL-7315). <5339-17>*, Sodegaura-shi, Sakado-ichiba, Sakado, Shrine, 10 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, May 1996, H. Harada 16176 (CBM-FL-7210) ; on trunk of *Aphananthe aspera*, May 1996, H. Harada 16186 (CBM-FL7220). <5339-07>*, Kisarazu-shi, Touka-ichiba, Hie Shrine, 10 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Dec. 2001, T. Kawana 1122701 (CBM-FL-14231). <5240-61>*, Isumi-gun, Ootaki-machi, Yumigi, 200 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, March 2000, T. Kawana 32032 (CBM-FL-13004) ; Tashiro Branch of Nishihata Elementary school, 120 m elev., on trunk of *Ilex integra*, March 2000, T. Kawana 32005 (CBM-FL-12985). <5240-60>*, Kimitsu-shi, Gohdai-bata, University Forest in Chiba, Univ. of Tokyo, 280 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Jan. 2012, A. Sakata 814 (CBM-FL-33180) ; 220 m elev., on trunk of *Quercus phillyraeoides*, Jan. 2012, H. Yoshikawa 24 (CBM-FL-33242) ; 280 m elev., A. Sakata 807 & 808 (CBM-FL-33173 & 33174). <5240-52>*, Katsuura-shi, Katsuura, Toomi-misaki, Shrine, 40 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, May 2010, H. Harada 26171 (CBM-FL-24637) ; Hamakatsuura, Hachiman Headland, 30 m elev., on teing of *Eurya japonica*, A. Sakata 65 (CBM-FL-24686) ; May 2010, A. Sakata 58, 59, 60, 61, 62, 71, 72, 73 & 74 (CBM-FL-24679, 24680, 24681, 24682, 24683, 24692, 24693, 24694, 24694 & 24695) ; on fallen tree, May 2010, A. Sakata 75, 76, 78 & 79 (CBM-FL-24696, 24697 & 24699) ; 20 m elev., on trunk of *Ilex integra*, May 2010, A. Sakata 55 (CBM-FL-24676) ; on trunk of *Camellia japonica*, May 2010, H. Harada 26179 (CBM-FL-24645) ; A. Sakata 50 (CBM-FL-24671). <5240-51>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi-yama/ University Forest in Chiba, 300 m elev., on trunk of *Acer amoenum*, Feb. 2011, A. Sakata 313 (CBM-FL-30449); Jan. 2011, A. Sakata 819 (CBM-FL-33185) ; 70 m elev., on trunk of *Acer sp.*, Jan. 2012, A. Sakata 844 (CBM-FL-33210). <5239-77>*, Kimitsu-shi, Ooido, Shrine, 40 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Aug., 1998, T. Kawana 98080607 (CBM-FL-11953) ; Sadamoto, Hachiman Shrine, 10 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Jan. 2000, T. Kawana 12701 (CBM-FL-12646). <5239-67>*, Futtsu-shi, Nashizawa, 30 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, Aug. 2000, T. Kawana 82203 (CBM-FL13606). <5239-66>*, Futtsu-shi, Oosawa, 50 m elev., on trunk of *Swida controversa*, Aug. 1998, T. Kawana 98081701 & 98081703 (CBM-FL-11983 & 11985); Takeoka, Tanakaigan, 2 m elev., on trunk of *Cinnamomum japonicum*, Jan. 2002, H. Harada 19775 (CBM-FL-13822) ; in the vicinity of Takeoka Fishery Harbor, 5 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, Jan. 2002, H. Harada 19776 (CBM-FL-13823). <5239-57>*, Futtsu-shi, Shikoma, 100 m elev., on trunk of *Acer palmatum*, Feb. 2002, T. Kawana 2022504 (CBM-FL-14363) ; Awa-gun, Tomiyama-machi, Heguri, Iyoga-take Hill, 320 m elev., on trunk of *Celtis sinensis* var. *japonica*, July. 1998, T. Kawana 98072907 (CBM-FL-11414).. <5239-47>*, Awa-gun, Miyoshi-mura, Ikeda, 50 m, elev., on trunk of *Illicium anisatum*, July 1998, T. Kawana 980728 (CBM-FL-11408) ; Miyoshi-mura, Shimotakida, Takida Shrine , 30 m elev., on trunk of *Zelkova serrata*, March 1999, T. Kawana 99033010 (CBM-FL-12222). <5239-46>*, Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara: Taibusu Headland, 50 m elev., on trunk of *Cinnamomum japonicum*, Jan. 2000, T. Kawana 12101 (CBM-FL-14009) ; 60 m elev., on trunk of *Neolitsea sericea*, Dec. 2000, T. Kawana 120405 (CBM-FL-14240) ; on trunk of *Neolitsea serices*, Jan. 2002, T. Kawana 2012301 (CBM-FL-14344) ; Myojin-zaki Point, 50m elev., on trunk of *Daphniphyllum teijsmannii*, Nov. 2002, T. Kawana 2112105 (CBM-FL-15573). **Shizuoka-ken.** <5138-76>*, Minami-izu-cho, Irou-zaki Point, 50 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, May 2012, H. Harada 25630 (CBM-FL-23967). <5138-70>*, Omaezaki-shi, Ikeshinden, Ooyama, Ooyama-fudoson, 55 m elev., on trunk of *Machilus thunbergii*, Jan. 2013, H. Harada 27906 & 27907 (CBM-FL-34815 & 34814). **SHIKOKU. Ehime-ken.** <4932-53>*, Uwajima-shi, Miura-nishi, Ozaki, 3 m elev., on trunk of *Quercus phillyraeoides*, May 2012, A. Sakata 985

(CBM-FL-34149) ; Tsushima-cho, Kita-nada, Watasumi shrine, 7 m elev., on trunk of *Daphniphyllum macropodum*, May 2012, A. Sakata 1016 (CBM-FL-34180). **Kochi-ken.** <4932-37>*, Shimanto-shi, Shimoda, Kushie, Michi-zaki Point, 30 m elev., on trunk of *Cinnamomum japonica*, May 2012, H. Harada 27562 (CBM-FL-34075) ; on trunk of *Eurya emarginata*, H. Harada 27563 & 27566 (CBM-FL-34076 & 34079) ; on trunk of *Ilex integra*. 2012, H. Harada 27564 & 27568 (CBM-FL-34077 & 34081). **KYUSHU. Kagoshima-ken.** <4630-66>*, Kimotsuki-gun, Kinkou-cho, Hanaze, 190 m elev., on trunk of *Acer* sp., Nov. 2011, A. Sakata 617, 620, 621, 623, 625, 626, 627, 628 & 629 (CBM-FL-31377, 31380, 31381, 31383, 31385, 31386, 31387, 31388 & 31389).

Enterographa leucolyta (Nyl.) Redinger イソクチナワゴケ: **JAPAN. HONSHU. Miyagi-ken.** <5841-04>*, Motoyoshi-gun, Utatsu-cho, Utatsu-zaki Point, 3 m elev., on rock in splash zone, Aug. 1997, H. Harada 17553 (CBM-FL-9401). **Chiba-ken.** <5340-51>*, Choshi-shi, Kimi-ga-hama, 3 m elev., on rocks, May 2010, H. Harada 26213 (CBM-FL-24728) ; 2 m elev., on seaside rock/partial shade, Apr. 2012, A. Sakata 969 & 970 (CBM-FL-33774 & 33775) ; Kurobae, 1 m elev., on vertical face of rocks at partly shaded sites in splash zone, Aug., 1993, H. Harada 13614 (CBM-FL-4255) ; Inuwaka, Senga-iwa, 5 m elev., on rocks, H. Harada 21243 (CBM-FL-16898) ; 10 m elev., on seaside rocks in shade in the supratidal zone, March 1998, H. Harada 18744 (CBM-FL-11109) ; Dec. 1998, H. Harada (CBM-FL-12027) ; Inubo-zaki Point, 5 m elev., on seaside rocks (sandstone), Dec. 2004, H. Harada 21244 (CBM-FL-16899). <5239-46>*, Awa-gun, Tomiura-machi, Tadara, Taibusu Headland, 5 m elev., on seaside rocks, Apr. 2000, T. Kawana 42401 (CBM-FL-14258). <5239-56>*, Futtsu-shi, Kanaya, Fudou-iwa, 10 m elev., on seaside rocks, Aug. 1998, T. Kawana 98082504 (CBM-FL-11929) ; 1.5 m elev., T. Kawana 98082507 (CBM-FL-11932) ; Nokogiri-yama Hill, 100 m elev., on rock by mountain path on slope, Feb., 1998 H. Harada 18702 (CBM-FL-10914). <5239-66>*, Futtsu-shi, Kanaya, Shibazaki, 2 m elev., on seaside rocks, Jan. 2002, H. Harada 19750 (CBM-FL-13797) ; 1 m elev., on seaside rocks, Jan. 2002, T. Kawana 2011501 (CBM-FL-13830). **Shizuoka-ken.** <5238-06>*, Kamo-gun, Matsuzaki-cho, Kumomi, Senganmon, 3 m elev., on seaside rocks, March 1995, H. Harada 15219 & 15225 (CBM-FL-5048 & 5054). <5238-07>*, Shimodashi, Tsumeki-zaki Point, 5 m elev., on seaside rock, March 1993, H. Harada 13395 (CBM-FL-3373) ; Susaki, Ebisu Is., 2 m elev., on seaside rocks in shade, Sept. 2007, H. Harada 24502 (CBM-FL-23151). **Wakayama-ken.** <5035-27>*, Higashi-mura-gun, Taijicho, Kajitori-zaki Point, 5 m elev., on seaside rocks in the supratidal zone, March 1996, H. Harada 16138 (CBM-FL-7121). <5238-07>*, Shimodashi, Tsumeki-zaki Point, 5 m elev., on seaside rock, March 1993, H. Harada 13395 (CBM-FL-3373) ; Susaki, Ebisu Is., 2 m elev., on seaside rocks in shade, Sept. 2007, H. Harada 24502 (CBM-FL-23151). **Yamaguchi-ken.** <5032-61>*, Ohshima-gun, Ohshima-cho, Tsunougi, Oshimaebana Point, 3 m elev., on basaltic rocks in splash zone, July 1996, H. Harada 16285 (CBM-FL-7373). <5130-07>*, Shimonoseki-shi, Yoshimo, Menosaki Point, 3 m elev., on basaltic rocks in splash zone, July 1996, H. Harada 16307 (CBM-FL-7395). <503273>*, Ohshima-gun, Touwa-cho, Yuu, Hokibana Point, 3 m elev., on basaltic rocks in splash zone, July 1996, H. Harada 16294 (CBM-FL-7382). **SHIKOKU. Tokushima-ken.** <5034-33>*, Kaifu-gun, Kaiyo-cho, Kashima, 2 m elev., on seaside rock in splash zone, Jul. 2011, A. Sakata & H. Harada 432, 433, 434, 435, 436 & 437, H. Harada & A. Sakata 26566 (CBM-FL-30963, 30964, 30965, 30966, 30967, 30968 & 31117) ; 3 m elev., H. Harada & A. Sakata 26567 (CBM-FL-31118). <5034-22>*, Kaifu-gun, Kaiyo-cho, Take-ga-shima I., 2 m elev., on seaside rock in splash zone, Jul. 2011, A. Sakata & H. Harada 450 (CBM-FL-30981) ; 4 m elev., H. Harada & A. Sakata 26585 (CBM-FL-31136). **Ehime-ken.** <4932-63>*, Uwajima-shi, Uwajima-shi, Yusu, Akegoe, 1 m elev., on rocks in the supratidal zone, May 2012, H. Harada 27288 (CBM-FL-33801) ; 3 m elev., H. Harada 27289 (CBM-FL-33802) ; 2 m elev., on rock/shade under trees on coastal cliff, A. Sakata 991, 992 & 995 (CBM-FL-34155, 34156 & 34159). <4932-53>*, Uwajima-shi, Tsushima-cho, Sone, 3 m elev., on rock/ shade in the supratidal zone, May. 2012, A. Sakata 1017 & 1024 (CBM-FL-34181 & 34188). <4932-44>*, Minami-uwa-gun, Ainan-cho, Misho-kikugawa, Murote, 2 m elev., on seaside rock/ shade in the supratidal zone, May. 2012, H. Harada 27635 (CBM-FL-34148) ; 3 m elev., on rock, A. Sakata 1215 & 1216 (CBM-FL-34378 & 34379). <4932-43>*, Uwajima-shi, Tsushima-cho, Arashi, 2 m elev., on seaside rock under tree, May 2012, H. Harada 27321 & 27323 (CBM-FL-33834 & 33836) ; 2 m elev., on rock/

shade under trees in the supratidal zone, May. 2012, A. Sakata 1026 (CBM-FL-34190). <4932-33>*, Minami-uwa-gun, Ainan-cho, Naka-ura, Nadamae, 1.5 m elev., on seaside rock under tree, in the supratidal zone, May. 2012, H. Harada 27622, A. Sakata 1209, 1210 & 1211 (CBM-FL-34135, 34372, 34373 & 34374) ; on rock in the supratidal zone, A. Sakata 1212 (CBM-FL-34375). **Kochi-ken.** <4932-25>*, Sukumo-shi, Sakanoshita, Shikazaki, 1.5 m elev., on rocks in the supratidal zone, May 2012, A. Sakata 1207 (CBM-FL-34370). **KYUSHU.** **Nagasaki-ken.** <5029-06>*, Kitamatsuura-gun, Fukushima-cho, Tai-no-hana Point, 3 m elev., on sandstone rocks in splash zone, Aug. 1996, H. Harada 16349 (CBM-FL-7437). <492964>*, Kitamatsuura-gun, Kosaza-cho, Kusudomari, 3 m elev., on sandstone rocks in partial shade in splash zone, Aug. 1996, H. Harada 16405 (CBM-FL-7493). **Kagoshima-ken.** <4730-11>*, Minami-satsuma-shi, Kasasa-cho, Koura, 2 m elev., on rocks shaded under trees, Nov. 2011, A. Sakata 709, 710, 711 & 712 (CBM-FL-31468, 31469, 31470 & 31471). <4631-60>*, Kimotsuki-gun, Kimotsuki-cho, Kishira, Hama, 2 m elev., on seaside rock/ partial shade in supratidal zone, Nov. 2011, A. Sakata 608, 610, 611 & 613 (CBM-FL-31368, 31370, 31371 & 31373). <4630-71>*, Minami-satsuma-shi, Bounotsu-cho, Tomari, Arasho, 2 m elev., on seaside rock (shade) in supratidal zone, Nov. 2011, A. Sakata 696, 698, 701, 704 & 708 (CBM-FL-31455, 31457, 31460, 31463 & 31467). <4630-54>*, Ibusuki-shi, Nagasakibana Point, 2 m elev., on seaside rocks, Nov. 2011, A. Sakata 678, 679 & 680 (CBM-FL-31437, 31438 & 31439) ; on twigs of evergreen shrub, *Cinnamomum dahmoides* in the supratidal zone, H. Harada 26851 (CBM-FL-31687) . **IZU ISLANDS.** Hachijo Isl., <4939-55>*, Nazumado (W side of Hachijo-fuji, 20 m elev., on rock, Feb. 1992, H. Harada 12174 (CBM-FL-2778).

Graphidastra japonica A.Sakata & H.Harada アシカゴケ: **JAPAN.** **HONSHU.** **Chiba-ken.** <5340-51>*, Choshi-shi, Kimi-ga-hama, 10 m elev., on rock, 30 May 2010, Harada 26201 (CBM-FL-24716 ; holotype); on seaside rock, 8 Apr. 2012, A. Sakata 975 & 984 (CBM-FL-33780 & 33789; paratype). **SHIKOKU.** **Ehime-ken.** <4932-63>*, Uwajima-shi, Miura-nishi, Ozaki, 3 m elev., on seaside rock, 10 May 2012, H.Harada 27277 (CBM-FL-33790, paratype). **KYUSHU.** **Kagoshima-ken.** <4630-71>*, Minami-satsuma-shi, Bounotsu-cho, Tomari, Arasho, 2 m elev., on seaside rock, 17 Nov. 2011, A. Sakata 695 & 697 (CBM-FL-31454 & 31456; paratype) .

Mazosia melanophthalma (Müll.Arg.) R. Sant. ハクテンフシアナゴケ: **JAPAN.** **OGASAWARA ISLANDS.** <4042-41>*, Chichi-jima Isl., Higashi-daira, 230 m elev., on leaves of hardwood, July 1990, H. Harada 10827 & 10850 (CBM-FL-1876 & 1899).

Opegrapha bonplandii Fée: **JAPAN.** **HONSHU.** **Chiba-ken.** <5340-46>*, Choshi-shi, Kimi-ga-hama, 5 m elev., on trunk of *Pinus thunbergii*, April 2002, H. Harada 19941 (CBM-FL-14549); 10 m elev., on trunk of *Alnus japonica* in coastal pine forest, Mar. 2014, A. Sakata 2507.

Opegrapha varia Pers. ムツキゴウゴケ: **JAPAN.** **HONSHU.** **Chiba-ken.** <5340-51>*, Inzai-shi, Muzai, 15 m elev., on trunk of *Alnus japonica* Dec. 2007, H.Harada 25171 (CBM-FL-23890). <5339-57>*, Matudo-shi, Iwae, 25 m elev., on trunk of *Zelkova serrata* Mar. 2013, A. Sakata 1620 (CBM-FL-35617); Niju-isseki-ga-oka, 19 m elev., A. Sakata 1678 (CBM-FL-35620). <5246-51>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi-yama/University Forest in Chiba, Univ. of Tokyo, 50 m elev., on trunk of *Lithocarpus edulis* Jan. 2012, H.Harada 27115 (CBM-FL-33112). <5240-61>*, Kamogawa-shi, /University Forest in Chiba, Univ. of Tokyo, 320 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii* Jan. 2013, A. Sakata 1506 (CBM-FL-35227). <5240-60>*, Kimitsu-shi, Oriki-zawa/University Forest in Chiba, Univ. of Tokyo, 130 m elev., on trunk of *Quercus glauca* Feb. 2012, H.Harada 27209 (CBM-FL-33447); 330 m elev., H.Harada 27228 (CBM-FL-33466); University Forest in Chiba, Univ. of Tokyo, 300 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, Dec. 2012, A. Sakata 1236 (CBM-FL-34516); 280 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, A. Sakata 1255 (CBM-FL-34535); 200 m elev., A. Sakata 1300 (CBM-FL-34580). <5239-57>*, Futtsu-shi, Yamanaka, Naidai, 260 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii* Dec. 1997, T. Kawana 97120606 (CBM-FL-10885). **Shizuoka-ken.** <5238-27>*, Izu-shi, Yugashima, Himuro, 670 m elev., on trunk of *deciduous hardwood*, March 2006, H.Harada 23457

(CBM-FL-21751). <5238-16>*, Nishi-izu-cho, Shirakawa, Shirakawa Gorge, 300 m elev., on trunk of *Acer* sp. Dec. 2008, H.Harada 25617 (CBM-FL-23954). <5138-77>*, Kamo-gun, Minami-izu-cho, Yumi-ga-hama, 5 m elev., on trunk of *Cinnamomum camphora* Sept. 2007, H.Harada 24488 (CBM-FL-23137). **SHIKOKU. Kochi-ken.** <4932-27>*, Tosa-shimizu-shi, along Kumomo R. / Mt. Yuzuriha (1.5 km S), 55 m elev., on trunk of *Quercus glauca*, May 2012, A.Sakata 1157 & 1162 (CBM-FL-34320 & 34325). **KYUSHU. Miyazaki-ken.** <4831-01>*, Higashi-morokata-gun, Aya-machi, Kawanaka, 150 m elev., on trunk of ever-green hardwood, Mar 2008, H.Harada 25231 (CBM-FL-23545). **Kagoshima-ken.** <4631-70>*, Kimotsuki-gun, Kimotsuki-cho, Uchi-no-ura, 90 m elev., on trunk of ever-green hardwood, Nov. 2011, H.Harada 26702 (CBM-FL-31538); A.Sakata 552 & 560 (CBM-FL-31312 & 31320). **OGASAWARA ISLANDS.** <4042-51>*, Haha-jima Isl., Nishi-ura, 50 m elev., on aerial roots of hardwood, Mar 1990, H.Harada 10727 (CBM-FL-1777).

Opegrapha sp.: JAPAN. HONSHU. Chiba-ken. <5240-60>*, Kimitsu-shi /University Forest in Chiba, Univ. of Tokyo, 200 m elev., on trunk of *Castanopsis sieboldii*, Dec. 2012, A.Sakata 1297 (CBM-FL-34577). <5340-10>*, Sodegaura-shi, Shimo-nitta, Hachiman Shrine, 20 m elev., on Fallen tree, March 1998, T.Kawana 98032904 (CBM-FL-11188). **SHIKOKU. Tokushima-ken.** <5034-65>*, Naka-gun, Naka-cho, Shiroishi, Kureyama, 310 m elev., on trunk of *Celtis sinensis*, Jul. 2011, A.Sakata & H.Harada 382, 383 & 385 (CBM-FL-30914, 30915 & 30917); Anan-shi, Tomioka-cho, Anan Park, 80 m elev., on trunk of *Quercus nyrsinaefolia*, Jul. 2011, A.Sakata & H.Harada 475 (CBM-FL-31005). **Kochi-ken.** <4932-27>*, Tosa-shimizu-shi, along Kumomo R./ Mt. Yuzuriha (1.5 km S), 55 m elev., on trunk of ever-green hardwood, May 2012, A.Sakata 1180 (CBM-FL-34343). **Kyusyu. Kagoshima-ken.** <4631-70>*, Kimotsuki-gun, Kimotsuki-cho, Mt. Kunimi (1 km S of the summit, along Hirose R.), 200 m elev., on trunk of *Euscaphis japonica*, Nov. 2011, H.Harada 26672 (CBM-FL-31508).

Roccellina niponica (Nyl.) Tehler ヘリブトゴケ: **JAPAN. HONSHU. Chiba-ken.** <5340-46>*, Choshi-shi, Kimi-ga-hama, 10 m elev., on rock, Fed. 1991, H. Harada 11599 & 11605 (CBM-FL-1295 & 1301); on seaside rock/ N-facing, shade, Apr. 2012, A. Sakata 973, 974, 976 & 977 (CBM-FL-33778, 33779, 33781 & 33782); 15 m elev., on seaside rock/ N-facing, partial shade, Apr. 2012, A. Sakata 982 (CBM-FL-33787); Ashikajima, 20 m elev., on vertical face of fragile sandstone outcrop by sea, Aug. 1993, H. Harada 13629 (CBM-FL-4270); xx m elev., on seaside rocks, May, 2002, H. Harada 19955 (CBM-FL-14562). **Shizuoka-ken.** <5238-07>*, Shimodashi, Susaki, Ebisu, 2 m elev., on seaside rock in shade, Sept. 2007, H. Harada 24501 & 24503 (CBM-FL-23150 & 23152). **SHIKOKU. Tokushima-ken.** <5034-33>*, Kaifu-gun, Kaiyo-cho, Kashima, 2 m elev., on seaside rock in splash zone, Jul. 2011, A. Sakata & H. Harada 429, 430 & 431 (CBM-FL-30960, 30961 & 30962). <5034-22>*, Kaifu-gun, Kaiyo-cho, Take-ga-shima I., 2 m elev., on seaside rock in splash zone, Jul. 2011, A. Sakata & H. Harada 441, 442, 446 & 447 (CBM-FL-30972, 30973, 30977 & 30978); 4 m elev., H. Harada & A. Sakata 26587 & 26588 (CBM-FL-31138 & 31139). **Ehime-ken.** <4932-63>*, Uwajima-shi, Uwajima-shi, Miura-nishi, 3 m elev., on rocks/ shade under trees on coastal cliff, May 2012, A. Sakata 987 (CBM-FL-34151 & 34154); A. Kawamata 1226 (CBM-FL-34384); Yusu, Akegoe, on seaside rock/ shade, H. Harada 27278 (CBM-FL-33800); A. Sakata 990 (CBM-FL-34154). <4932-44>*, Minami-uwa-gun, Ainan-cho, Misho-kikugawa, Murote, 3 m elev., on seaside rock/ shade under tree in the supratidal zone, May. 2012, H. Harada 27627 & 27631 (CBM-FL-34140 & 34144). <4932-43>*, Uwajima-shi, Tsushima-cho, Arashi, 2 m elev., on seaside rock under tree, May 2012, A. Sakata 1028 (CBM-FL-34191). **Kochi-ken.** <4932-25>*, Sukumo-shi, Sakanoshita, Shikazaki, 3 m elev., on rocks in the supratidal zone, May 2012, A. Sakata 1206 (CBM-FL-34369); 1.5 m elev., A. Sakata 1208 (CBM-FL-34371). **KYUSHU. Nagasaki-ken.** <492964>*, Kitamatsuura-gun, Kosaza-cho, Kusudomari, 3 m elev., on sandstone rocks in partial shade in splash zone, Aug. 1996, H. Harada 16404 (CBM-FL-7492). **Kagoshima-ken.** <4630-71>*, Minami-satsuma-shi, Bounotsu-cho, Tomari, Arasho, 2 m elev., on seaside rock (Shade) in supratidal zone, Nov. 2011, A. Sakata 702 & 703 (CBM-FL-31461 & 31462); H. Harada 26876 & 26877 (CBM-FL-31712 & 31713).

Schismatomma ocellulatum (Vain.) Tehler メダイゴケ: JAPAN. HONSHU. HOKKAIDO. <probably 6545-02 or 6445-72>*, N shore of Lake Furenko, Bekkai-cho, Notsuke-gun, 5 – 10 m, on bark of *Betula ermanii*, 1995, Thor 14424 (Lichenes minus cogniti Exsiccati, ed. by Kashiwadani TNS, no. 147) (CBM-FL-12294); <6442-27>*, Tokachi-shicho, Kamikawa-gun, Shimizu-cho, Satomiya, Mt. Tsurugi, 400 – 500 m., on bark of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, 1986, Harada 6619 (CBM-FL-27625); 500 – 600 m., Harada 6645 (CBM-FL-25845). HONSHU. Tochigi-ken. <5440-71>*, Haga-gun, Motegi-cho, Makinowanomiti, 140 m alt., on trunk of *Carpinus* sp., 2010, Ozawa 702 & 1048 (CBM-FL-30589 & 30593); ca. 190 m alt., Ozawa 1039 (CBM-FL-30591); ca. 140 m alt., on trunk of *Prunus* sp., Ozawa 1046 (CBM-FL-30592); ca. 190 m alt., on trunk of *Prunus* sp., Ozawa 1023 (CBM-FL-30590). <5539-23>*, Shioya-gun, Kuriyama-mura, Oku-kinu, en route from Kani-yu Spa to Oku-kinu Tunnel, 1400 m alt., on trunk of *Fagus crenata*, 1996, Harada 16694 (CBM-FL-7782); on trunk of *Acer japonica*, Harada 16712 (CBM-FL-7800). <5539-03>*, Nikko-shi, Chugu-hokora, 1400 m elev., on trunk of *Quercus crispula*, 2009, Harada 26114 (CBM-FL-24511); 1350 m elev., Harada 26135 & 26139 (CBM-FL-24532 & 24536). Gunma-ken. <5439-61>*, Seta-gun, Fujimi-mura, Mt. Akagi (around Lake Oh-numa), 1350 m elev., on trunk of deciduous hardwood, 2006, Harada 24298 (CBM-FL-22976). Nagano-ken. <5438-44>*, Karuizawa-machi, Mitsuishi, 1000 m elev., on trunk of *Quercus crispula*, Jan. 2011, Kawakami 11010101 (CBM-FL-30518); Kitasaku-gun, Karuizawamachi, Oiwake, 1000 m elev., on bark of *Castanea crenata*, Jan. 2012, Kawakami 120101-01 (CBM-FL-33767). <5438-62>*, Ueda-shi, Sugadaira-kogen: Sugadaira Montane Research Center, Tsukuba University, 1320 m elev., on trunk of *Picea abies*, Nov. 2013, Sakata 2271 (CBM-FL-36695); on trunk of deciduous hardwood, Nov. 2013, Sakata 2281 (CBM-FL-36708).

Sclerophyton elegans Eschw. タツゴケ: JAPAN. OGASAWARA ISLANDS. <4042-41>*, Chichi-jima Isl., Tatsumi-dai, about 700m southwest of Tsutsujiyama, 240 m elev., on bark of hardwood, July 1990, H. Harada 11165 (CBM-FL-2209); en route from Chuo-san to Hatsune-ura, 200 m elev., on bark of hardwood, July 1990, H. Harada 11050 (CBM-FL-2095).

2. 検査標本 (リトマスゴケ科以外)

(*: < >内は二万五千分の一地形図図幅名および二次メッシュコード)

Bacidia hakonensis (Müll. Arg.) Yasuda. ハコネイボゴケ: JAPAN. HONSHU. Chiba-ken. <5240-60>*, Kimitsu-shi, Oriki-zawa/Kiyosumi/University Forest in Chiba, University of Tokyo, 260 m elev., on rock, Feb. 2011, A. Sakata 310 (CBM-FL-30447).

Coenogonium pineti Lücking & Lumbsch. コツブダイダイサラゴケ: JAPAN. HONSHU. Chiba-ken. <5240-61>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi/University Forest in Chiba, University of Tokyo, 320 m elev., on branch of *Quercus glauca*, Jan. 2013, A. Sakata 1516 (CBM-FL-35237).

Lecanora imshaugii Brodo JAPAN. HONSHU. Chiba-ken. <5246-51>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi/University Forest in Chiba, University of Tokyo, 280 m elev., on trunk of *Quercus* sp., Jan. 2012, A. Sakata 763 (CBM-FL-33130); 260 m elev., on trunk of evergreen hardwood, A. Sakata 787 (CBM-FL-33154).

Lecanora megalochella (Hue) H. Miyaw. JAPAN. HONSHU. Chiba-ken. <5246-51>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi-yama/University Forest in Chiba, University of Tokyo, 260 m elev., on trunk of *Mallotus japonicus*, Jan. 2012, A. Sakata 773 (CBM-FL-33140); 50 m elev., on trunk of *Lithocarpus edulis*, A. Sakata 849 (CBM-FL-33215); 130 m elev., on trunk of deciduous hardwood, A. Sakata 838 (CBM-FL-33204). <5240-60>*, Kamogawa-shi, Kiyosumi/University Forest in Chiba, University of Tokyo, 275 m elev., on branch of *Quercus serrata*, Mar. 2014, A. Sakata 2532 (CBM-FL-37514); A. Sakata 2536 (CBM-FL-37518); 160 m elev., on trunk of *Acer* sp., A. Sakata 2541 (CBM-FL-37523).

Parmelia laevior Nyl. テリハゴケ: JAPAN. IZU ISLS. <4939-55>*, Hachijo Isl., Mihara-yama (2km NW of the summit), 70 m elev., on trunk of conifer, Cryptomeria japonica, Feb. 1992, H. Harada 12211 (CBM-FL-2815).

付録 2. 表

Appendix 2. Tables

Table III 4-1. 系統解析に用いた公共 DB に登録されているシーケンス

species	accession no.
<i>Arthonia cinnabarina</i>	EU704046
<i>Arthonia didyma</i>	EU704047
<i>Arthonia dispersa</i>	AY571383
<i>Arthonia radiata</i>	EU704048
<i>Arthonia rubrocincta</i>	GU327684
<i>Chiodecton natalense</i>	EU704051
<i>Cryptothecia assimilis</i>	GU327688
<i>Cryptothecia candida</i>	EU704052
<i>Dendrographa alectoroides</i>	GU327691
<i>Dendrographa leucophaea</i>	AY548811
<i>Dichosporidium boschianum</i>	GU327692
<i>Enterographa anguinella</i>	EU704054
<i>Enterographa crassa</i>	EU704056
<i>Enterographa crassa</i>	EU747080
<i>Enterographa crassa</i>	EU747081
<i>Enterographa crassa</i>	EU747082
<i>Enterographa hutchinsiae</i>	EU704057
<i>Enterographa hutchinsiae</i>	EU747083
<i>Erthrodictyon granulatum</i>	EU704058
<i>Lecanactis abientina</i>	AY548813
<i>Opegrapha atra</i>	EU704061
<i>Opegrapha bicolor</i>	EU704062
<i>Opegrapha calcarea</i>	EU704063
<i>Opegrapha calcarea</i>	EU704064
<i>Opegrapha calcarea</i>	EU704065
<i>Opegrapha lithyriga</i>	EU704068
<i>Opegrapha niveoatra</i>	EU704070
<i>Opegrapha ochrocheila</i>	EU704072
<i>Opegrapha ochrocheila</i>	EU704073
<i>Opegrapha rufescens</i>	EU704074
<i>Opegrapha varia</i>	EU704075
<i>Opegrapha vermicellifera</i>	EU704077
<i>Opegrapha viridis</i>	EU704078
<i>Opegrapha vulgata</i>	EU704080
<i>Opegrapha zonata</i>	EU747081
<i>Opegrapha zonata</i>	EU747084
<i>Roccella montagnei</i>	GU327700
<i>Schismatomma decolorans</i>	AY548816
<i>Schismatomma pericleum</i>	AY571390
<i>Schismatomma pericleum</i>	AY571390
<i>Strigula nemathora</i>	GU327701
<i>Strigula schizospora</i>	GU327702

Table III 4-2. 系統解析に用いた標本

species	coll.	coll. no
<i>Chiodecton congestulum</i>	Sakata	2425
<i>Cresponea japonica</i>	Sakata	1221
<i>Cresponea macrocarpoides</i>	Sakata	944
<i>Cresponea proximata</i>	Sakata	1223
<i>Enterographa anguinella</i>	Harada	27311
<i>Enterographa anguinella</i>	Sakata	461
<i>Enterographa anguinella</i>	Yamamoto	230427
<i>Enterographa divergens</i>	Sakata	807
<i>Graphidastra japonica</i>	Harada	27277
<i>Graphidastra japonica</i>	Sakata	695
<i>Graphidastra japonica</i>	Sakata	984
<i>Opegrapha bonplandii</i>	Sakata	2507
<i>Opegrapha varia</i>	Sakata	1162
<i>Opegrapha</i> sp.	Sakata	475
<i>Schismatomma ocellulatum</i>	Kawakami	120101-01
<i>Schismatomma ocellulatum</i>	Sakata	2271

Table IV 2.2-1. 本科から報告された化学成分

species	constituents	literature
<i>Chiodecton congestulum</i>	roccellic acid, yellow pigments (secalonic acid derivatives)	Thor 1990
<i>Cresponea macrocarpoides</i>	no substances	Egea & Torrente 1993
<i>Cresponea proximata</i>	no substances	Egea & Torrente 1993
<i>Dichosporidium boschianum</i>	protocetraric acid, salazinic acid, norstictic acid	Thor 1990, 2002
<i>Enterographa anguinella</i>	psoromic acid	Sparrus 2004
<i>Enterographa divergens</i>	no substances	Sparrus 2004
<i>Enterographa leucolyta</i>	gyrophoric acid	Sparrus 2004
<i>Mazosia melanophthalma</i>	unknown fatty acid	Lucking 2009
<i>Opegrapha bonplandii</i>	no substances	Ertz 2009
<i>Opegrapha varia</i>	no substances	Ertz 2009
<i>Roccellina niponica</i>	roccellic acid	Tehler 1983
<i>Schismatomma ocellulatum</i>	(roccellic acid)*	Tehler 1993
<i>Sclerophyton elegans</i>	psoromic acid	Sparrus 2004

*Tehler (1993)は種ごとに化学成分を記載していないが、本属は roccellic acid を含むとしている。

Table IV 2.2-2. TLC と HPLC で検出された成分(続き)

species	unidentified substance C1	unidentified substance C2	unidentified substance C3	unidentified substance C4	unidentified substance C5	unidentified substance C6	unidentified substance C7	unidentified substance E3	unidentified substance E4	unidentified substance E5	unidentified substance E7	unidentified substance E8	unidentified substance E9	unidentified substance E10	unidentified substance E11	unidentified substance G1	unidentified substance G2	unidentified substance G3	unidentified substance R1	unidentified yellow pigment
	<i>Chiodecton congestulum</i>																			
<i>Cresponea japonica</i>	m															m				
<i>Cresponea macrocarpoides</i>		m		-/m												-/m				
<i>Cresponea proximata</i>		m	-/m	m'-	-/m	m'-	-/m													
<i>Dichosporidium boschianum</i>																				
<i>Enterographa anguinella</i>																				
<i>Enterographa divergens</i>								m	m'-	m'-						-/m				
<i>Enterographa leucolyta</i>										m'-	m	m'-	m'-	m'-						
<i>Graphidastra japonica</i>																m'-	-/m	-/m		
<i>Mazosia melanophthalma</i>																				
<i>Opeggrapha bonplandii</i>																				
<i>Opeggrapha varia</i>																				
<i>Opeggrapha sp.</i>																				
<i>Roccellina niponica</i>																m'-			m'-	
<i>Schismatomma ocellulatum</i>																				
<i>Sclerophyton elegans</i>																				

M:主要成分. m: 微量成分. -: 検出しなかった

Table IV 2.2-3. TLC で検出された同定成分と未同定成分の Rf 値

chemistry	This study				Huneck & Yoshimura 1996		
	A	B'	C	color (H ₂ SO ₄ , 120 °C)	A	B'	C
confluentic acid	47	32	49	yellow	48	32	46
gyrophoric acid	24	40	26	yellow	24	42	24
lecanoric acid	29	43	23	yellow	28	44	22
lichesterinic acid	43	58	45	brown (250°C)*	-	-	-
protcetraric acid	5	18	7	gray	3	19	5
protolichesterinic acid	36	47	39	brown (250°C)*	35	46	37
psoromic acid	40	45	43	brown	36	46	41
roccellic acid	40	51	45	brown (250°C)*	42	-	48
salazinic acid	13	8	9	yellow	10	7	4
schizopeltic acid	43	23	46	purple	42	22	46
stictic acid	31	10	20	orange	32	9	18
unidentified substance 1	32	15	19	yellow	-	-	-
unidentified substance 2	29	9	18	yellow	-	-	-
unidentified substance 3	35	?	?	brown (250°C)*	-	-	-
unidentified substance 4	35	29	30	yellow	-	-	-
unidentified substance 5	36	47	23	yellow	-	-	-
unidentified substance 6	?	21	16	yellow	-	-	-
unidentified yellow pigment	40	34	26		-	-	-

*120°C では発色しなかった

Table IV 2.2-4. HPLC で検出された未同定成分の保持時間

unidentified substance	retention time	species
E11	2.237	<i>Enterographa leucolyta</i>
E7	2.388	<i>Enterographa leucolyta</i>
G1	2.630	<i>Cresponea japonica</i> , <i>Cresponea macrocarpoides</i> , <i>Enterographa divergens</i> , <i>Graphidastra japonca</i> , <i>Roccellina niponica</i>
E8	2.691	<i>Enterographa leucolyta</i>
C4	2.787	<i>Cresponea macrocarpoides</i> , <i>Cresponea proximata</i>
R1	3.149	<i>Roccellina niponica</i>
C3	3.238	<i>Cresponea proximata</i>
C5	3.255	<i>Cresponea proximata</i>
E9	3.406	<i>Enterographa leucolyta</i>
C6	3.661	<i>Cresponea proximata</i>
E10	3.816	<i>Enterographa leucolyta</i>
G2	4.045	<i>Graphidastra japonca</i>
C7	4.053	<i>Cresponea proximata</i>
C2	4.533	<i>Cresponea macrocarpoides</i> , <i>Cresponea proximata</i>
C1	4.555	<i>Cresponea japonica</i>
G3	5.025	<i>Graphidastra japonca</i>
E3	6.075	<i>Enterographa divergens</i>
E4	12.406	<i>Enterographa divergens</i>
E5	21.395	<i>Enterographa divergens</i>

Table IV 2.2-5. HPLC で検出されたイソクチナワゴケ (*E. leucolyta*) の同定成分と未同定成分の面積(%)

specimens		species	gyr	lec	E8	E11	E7	E9	E10
collector	no								
Sakata	437	<i>Enterographa leucolyta</i>	28.168	×	9.897	0.047			0.016
Sakata	1026	<i>Enterographa leucolyta</i>	21.004	×	8.759	0.103		0.227	0.071
Sakata	991	<i>Enterographa leucolyta</i> +S*	7.594	×	7.755	0.076	0.073		
Sakata	1207	<i>Enterographa leucolyta</i> +S	14.069	×	9.059	0.110	0.213		0.045
Sakata	1212	<i>Enterographa leucolyta</i>	14.608	1.381	4.938		1.346	0.155	0.132
Harada	969	<i>Enterographa leucolyta</i>	27.392	2.159	1.683		1.130	0.250	0.224
Harada	27323	<i>Enterographa leucolyta</i> +S	10.944	0.653	3.263	0.082	0.151		

* +S, sorediate specimens. gyr: gyrophoric acid. lec: lecanoric acid.

Table IV 2.2-6. Lecanoric acid および関連物質の相対保持時間

chemistry	RRt
orsellinic acid	2.56-2.87
methyl orsellinate	3.32-3.71
2, 4-di-O-methyl orsellinic acid methylester	3.4
methyl β -orcinol carboxylate	4.01-4.45
lecanoric acid	5
methyl lecanorate	5.85
gyrophoric acid	8.22
methyl gyrophorate	11.83

注) 吉村・黒川 (1990) のデータに基づき作成した

Table IV 2.2-7. HPLCで検出されたイソククナワゴケ (*E. leucolyta*) の未同定化学成分の相対保持時間

Specimens	Species		gyrophric acid	lecanoric acid	E11	E7	E8	E9	E10
	Collector	no							
Sakata		437 <i>Enterographa leucolyta</i>	8.220		4.193		4.967		6.982
Sakata		1026 <i>Enterographa leucolyta</i>	8.220		4.200		4.966	6.186	6.999
Sakata		991 <i>Enterographa leucolyta</i> +S*	8.220		3.966	4.214	4.812		
Sakata		1207 <i>Enterographa leucolyta</i> +S	8.220		3.988	4.239	4.817		6.829
Harada		969 <i>Enterographa leucolyta</i>	8.038	5.000		4.149	4.723	6.011	6.825
Sakata		1212 <i>Enterographa leucolyta</i>	8.057	5.000		4.162	4.722	6.004	6.666
Harada		27323 <i>Enterographa leucolyta</i> +S	7.785	5.000	3.939	4.164	4.689		

* +S, soresiate specimens

注) lecanoric acidのRRtを5とした時の相対的な保持時間

注) lecanoric acidが検出されない標本についてはgyrophoric acidのRRtを8.22とした時の相対的な保持時間を計算した

Table IV 4.4-1. DDBJに登録したマルミクチナワゴケの ITS rDNA シークエンス

morphological group	Specimen		locality	GenBank
	collector	no.		Accession no.
	Sakata	807	Japan, Chiba-ken, Kimitsu-shi	AB764053
	Sakata	985	Japan, Ehime-ken, Uwajima-shi	AB764056
A	Sakata	629	Japan, Kagoshima-ken, Kimotsuki-gun, Kinkou-cho	AB764059
A	Sakata	819	Japan, Chiba-ken, Kamogawa-shi,	AB764054
B	Sakata	814	Japan, Chiba-ken, Kimitsu-shi	AB764055
B	Sakata	620	Japan, Kagoshima-ken, Kimotsuki-gun, Kinkou-cho	AB764058
C	Harada	27562	Japan, Kochi-ken, Shimanto-shi	AB764060
C	Harada	27568	Japan, Kochi-ken, Shimanto-shi	AB764057

Table IV 6-1. 形態形質と分子系統

ク レ ー ド	種	子器		型	type	スト ロマ	ヒボテ シウム	側糸状体		子 囊 の 幅 (μ m)	子囊胞子	
		主要型	リレラ					分枝	先端の 細胞壁の 着色		形	外膜
A	<i>Enterographa anguinella</i>	リレラ	リレラ		<i>Enterographa anguinella</i> -type	-	-/+	よく分枝	-	15 - 18	披針紡錘形か、 披針形	+
B	<i>Opegrapha bonplandii</i>	リレラ			<i>Opegrapha</i> -type	-	-	よく分枝	-	15 - 20	披針紡錘形か、 披針形	+
B	<i>Opegrapha varia</i>	リレラ			<i>Opegrapha</i> -type	-	-	よく分枝	-	15 - 18	披針紡錘形	+
D	<i>Chiodecton congestulum</i>	リレラ			<i>Chiodecton</i> -type	+	+	概ね単一	+	10 - 15	鎌形	-
D	<i>Schismatomma ocellulatum</i>	裸子器	レカノラ型		<i>Schismatomma</i> -type	-	+	概ね単一	+	10 - 15	紡錘形	-
D	<i>Graphidastra japonica</i>	リレラ (裸子器)	(レカノラ型)		<i>Graphidastra</i> -type	-	+	概ね単一	+	8 - 13	披針形	-
E	<i>Dichosporidium boschianum</i>	被子器			<i>Dichosporidium</i> -type	+	-	よく分枝	-	13 - 15	鎌形かS字型	-
E	<i>Enterographa divergens</i>	リレラ			<i>Enterographa divergens</i> -type	-	-/+	よく分枝	-	10 - 13	披針紡錘形	-
F	<i>Cresponea japonica</i>	裸子器	レキデア型			-	+	概ね単一	+	10 - 13	紡錘形	-
F	<i>Cresponea macrocarpoides</i>	裸子器	レキデア型			-	+	概ね単一	+	13 - 18	披針紡錘形か、 披針形	-
F	<i>Cresponea proximata</i>	裸子器	レキデア型			-	+	概ね単一	+	13 - 20	紡錘形, まれに 披針紡錘形	-
(G)	<i>Opegrapha</i> sp.	リレラ			<i>Opegrapha</i> -type	-	-	よく分枝	-	10 - 15	披針紡錘形	+

付録 3. 図

Appendix 3. Figures

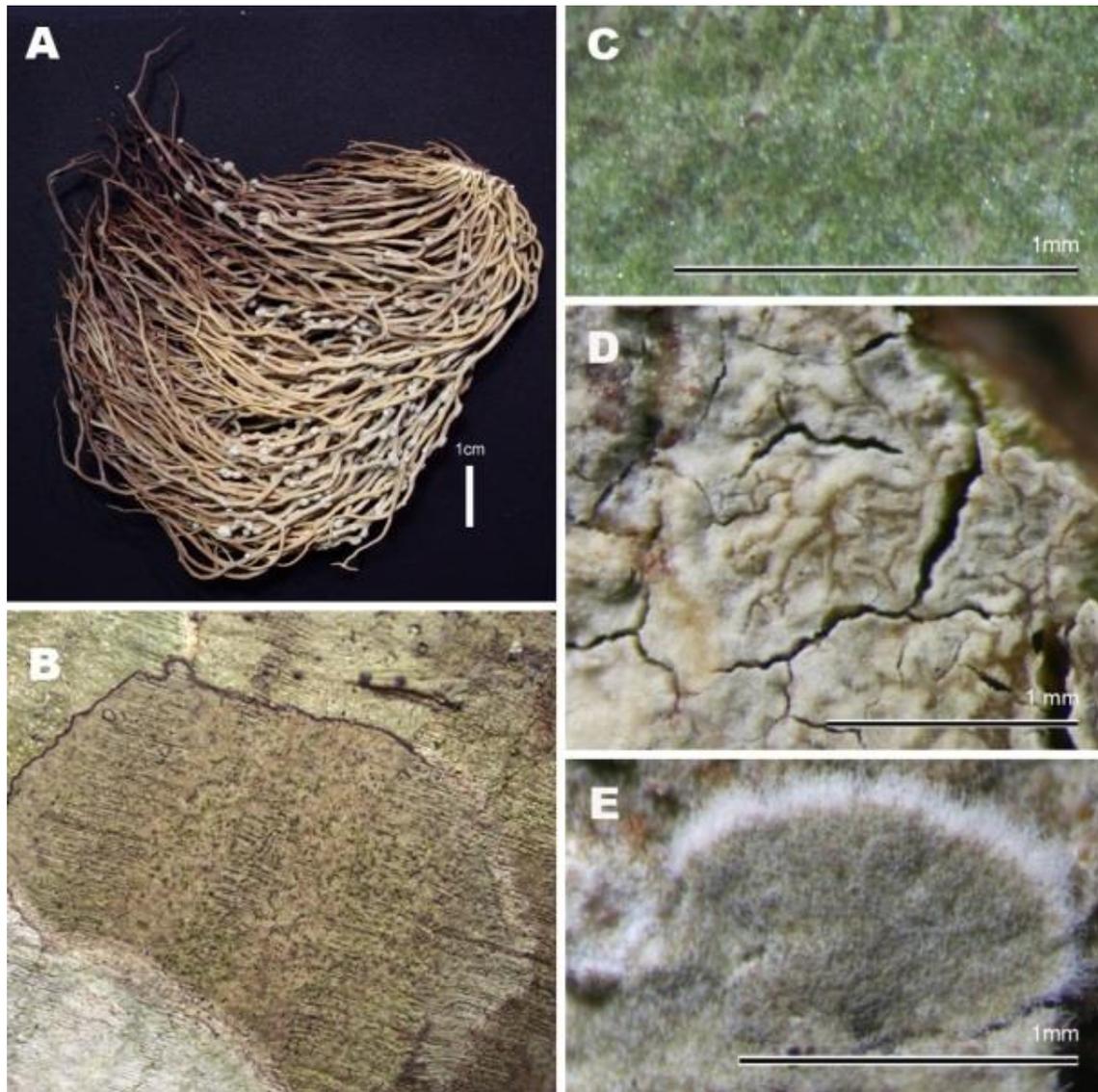


Fig. IV 1-1. 地衣体（生育形と痂状地衣体の表面の形状と亀裂）. A, 樹状. B, 痂状. C, 連続する地衣体. D, 半ば区画化する地衣体. E, 綿毛状. A-E, 乾燥標本. Growth forms and various crustose thalli. A, fruticose; B, crustose; C, continuous; D, rimose; E, byssoid. (A-E, air-dried material). A, *Rocella boergesenii* Vain. (CBM-FL-13543); B, *Enterographa divergens* (Sakata 2309); C, *Cresponea macrocarpoides* (Sakata 2312); D, *E. leucolyta* (Sakata 708) ; E, *Dichosporidium boschianum* (Harada *et al.* 22929).

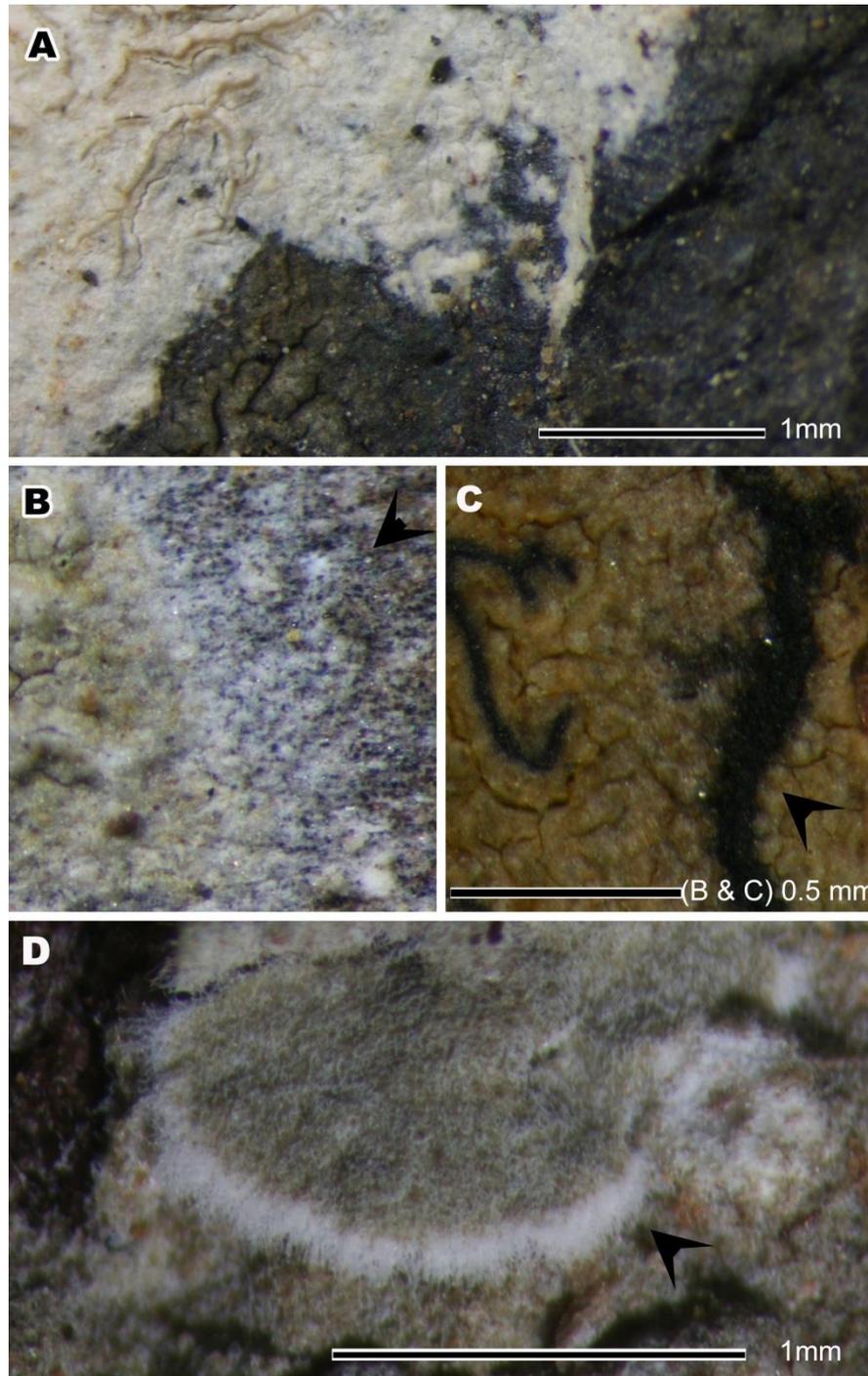


Fig. IV 1-2. プロタルス. A, 顕著なプロタルスを欠く. B, 白色のプロタルス. C, 暗褐色のプロタルス. D, 綿毛状のプロタルス. (A-G, 乾燥標本). プロタルスを矢頭で示す. Prothallus. A, thallus lacking prothallus; B, white prothallus; C, dark brown prothallus; D, byssoid prothallus. [A-G, air-dried material. A, *Enterographa leucolyta* (Sakata 434); B, *Enterographa anguinella* (Sakata 661); C, *Enterographa divergens* (Yoshikawa 24); D, *Dichosporidium boschianum* (Harada *et al.* 22929)].

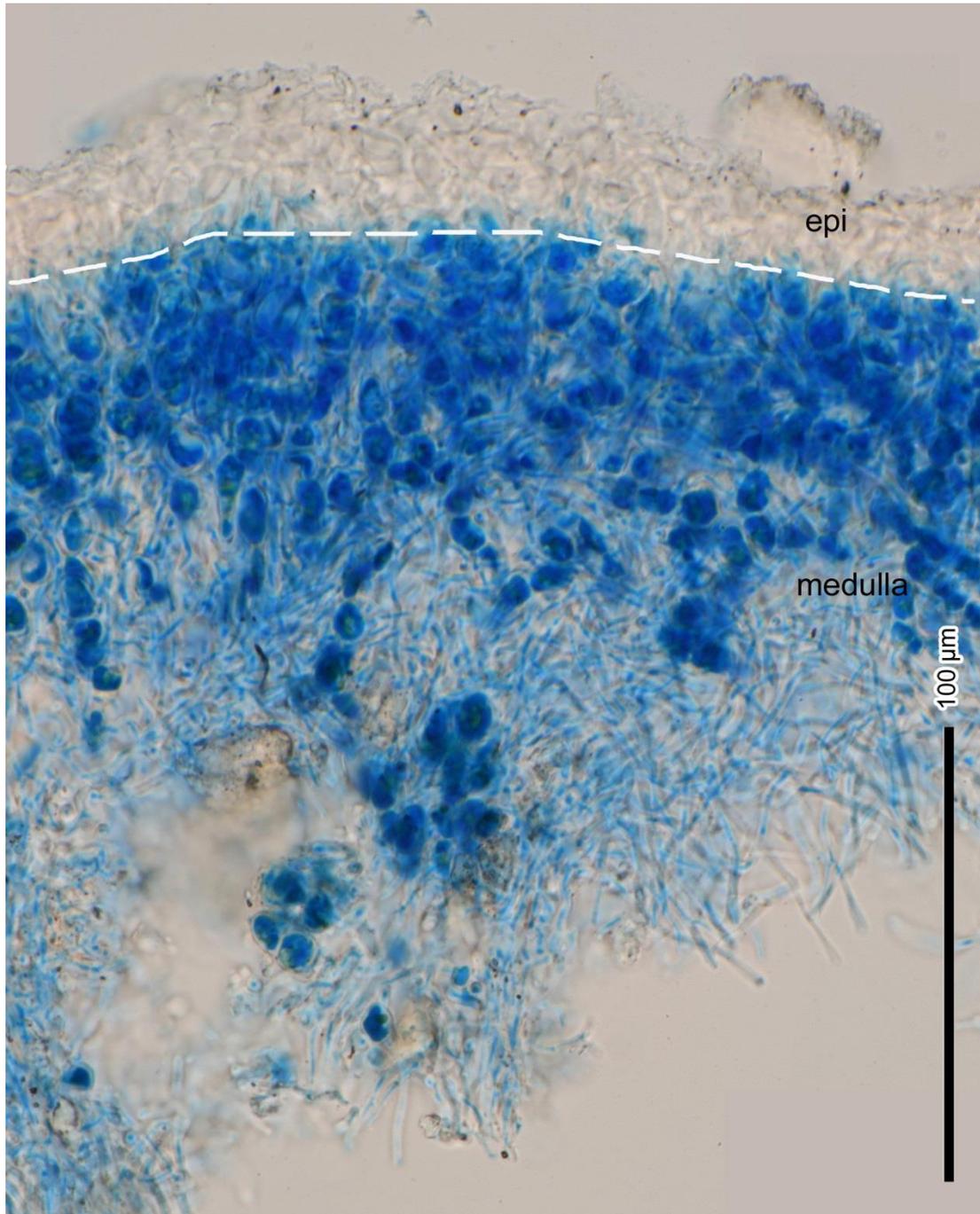


Fig. IV 1-3. エピネクラルレイヤー. (LPCB 標品). Epinecral layer (epi). [LPCB preparation; *Graphidastra japonica* (Harada 26201)].

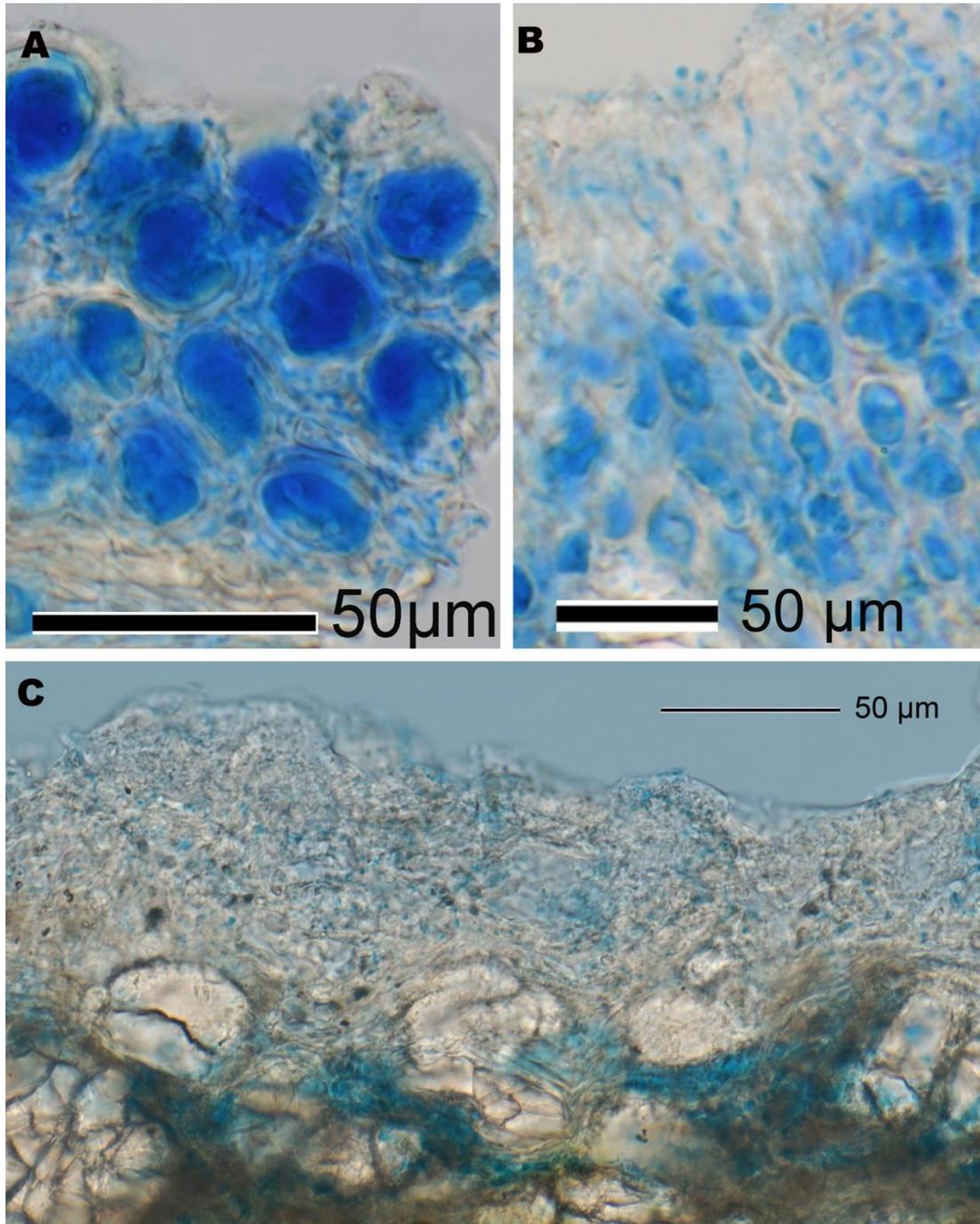


Fig. IV 1-4. 皮層. A, 皮層を欠く. B, 不明瞭な皮層. C, 明瞭な皮層. (A-C, LPCB 標品).
 Crotext. A, thallus lacking cortex; B, cortex indistinct; C, cortex distinct. [A-C, LPCB preparations.
 A, Harada 24298; B, Sakata 79; C, Harada 11165].

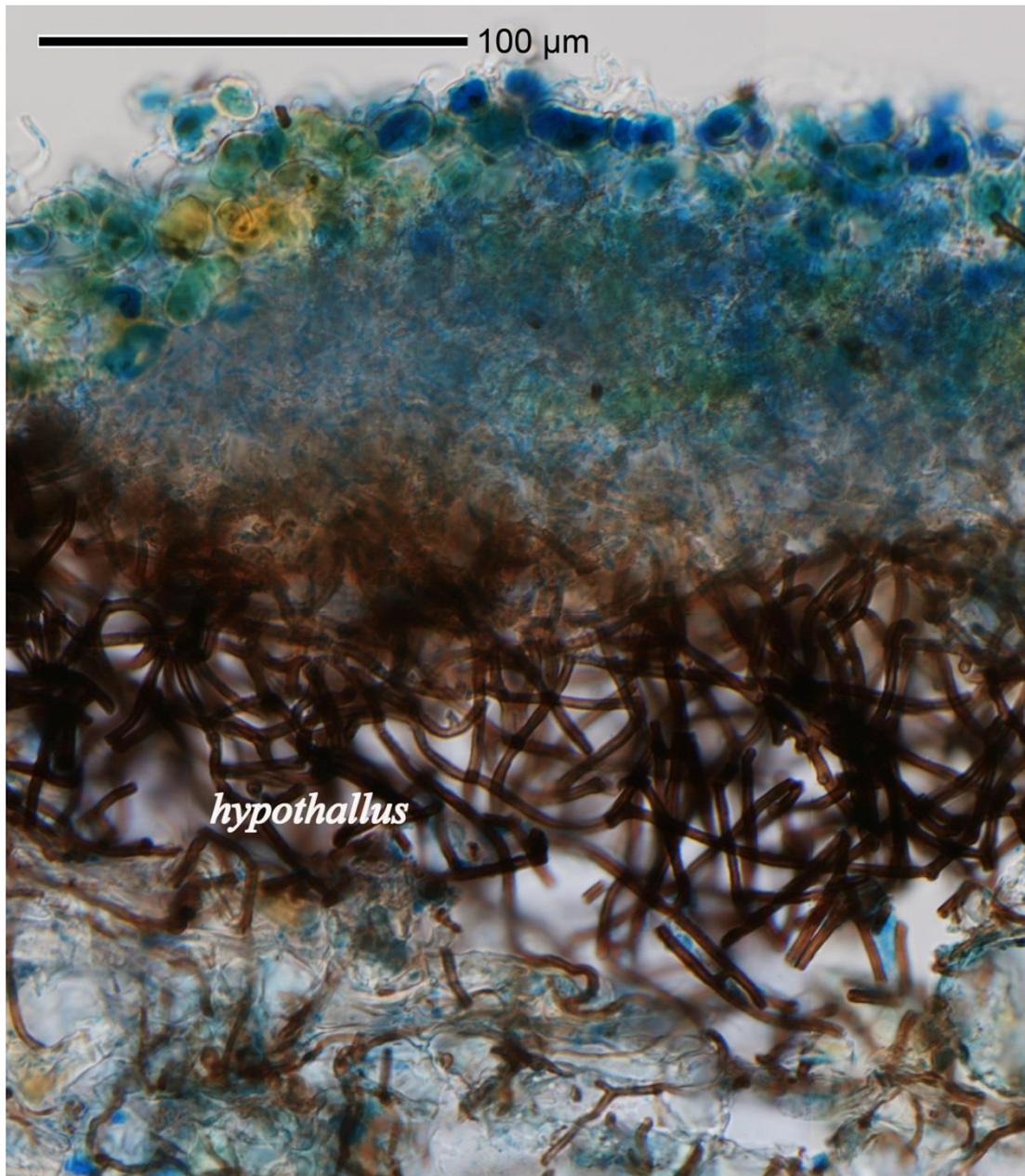


Fig. IV 1-5. 下菌糸. (LPCB 標品). Hypothallus. [LPCB preparation; *Dichosporidium boschianum* (Harada 22904)].

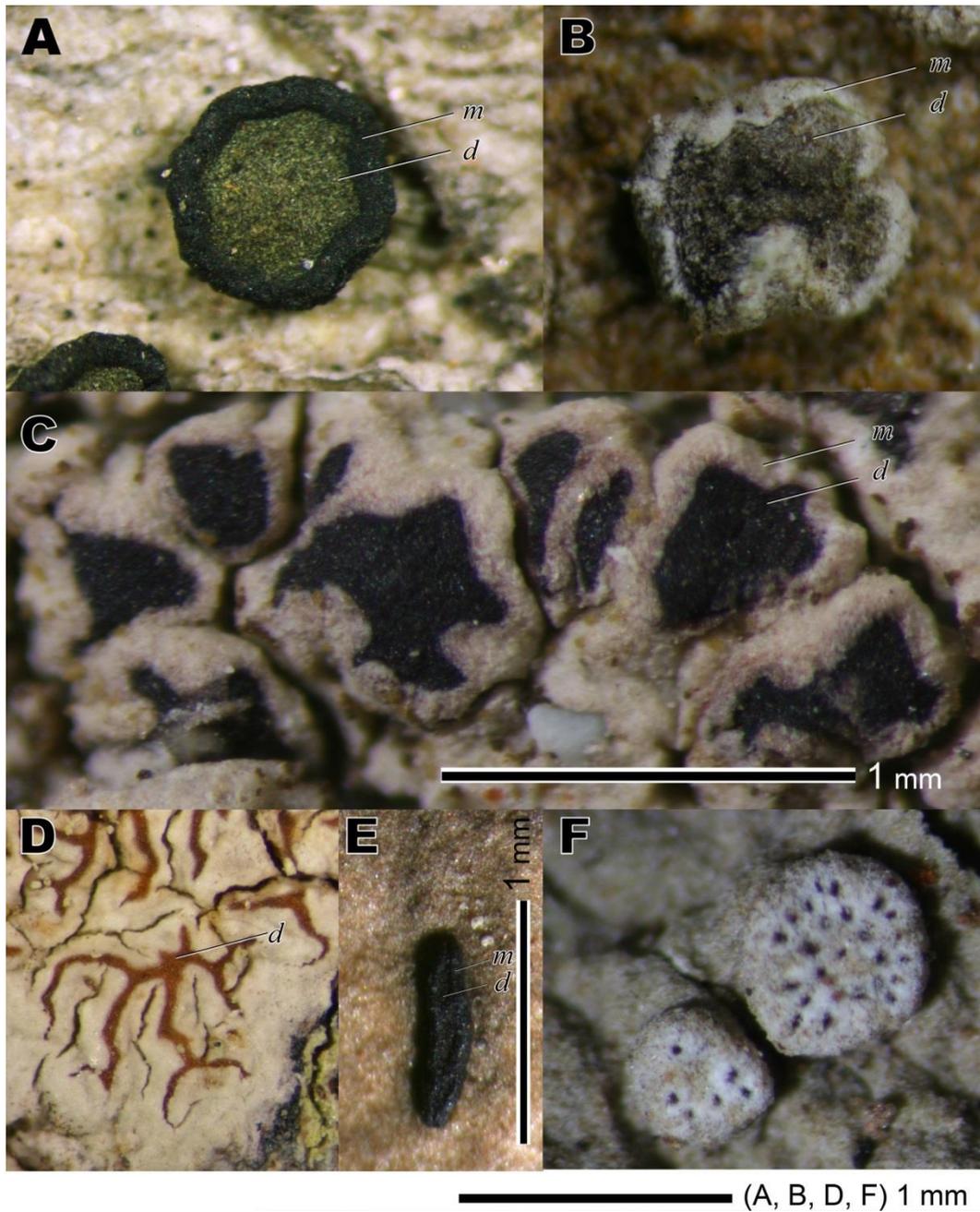


Fig. IV 1-6. 多様な子器. A, レキデア型裸子器. B, レカノラ型裸子器. C-E, リレラ. F, 被子器 (ストロマ). A, *Cresponea macrocarpoides*; B, *Roccellina niponica*; C, *Graphidastra japonica*; D, *Enterographa anguinella*; E, *Opegrapha varia*; F, *Chiodecton congestulum*. (A-F, 乾燥標本). (d), 子器盤; (m), 子器縁. Diverse ascomata. A, lecideine apothecium; B, lecanorine apothecium; C-E, lirellae; F, ascomata immersed in stroma. (d), disc; (m), apothecial margin. A, *Cresponea macrocarpoides*; B, *Roccellina niponica*; C, *Graphidastra japonica*; D, *Enterographa anguinella*; E, *Opegrapha varia*; F, *Dichosporidium boschianum*. (A-F, air-dried materials. A, Harada 12307; B, Sakata 990; C, Harada 26201; D, Sakata 64; E, Harada 23457; F, Harada 22929).

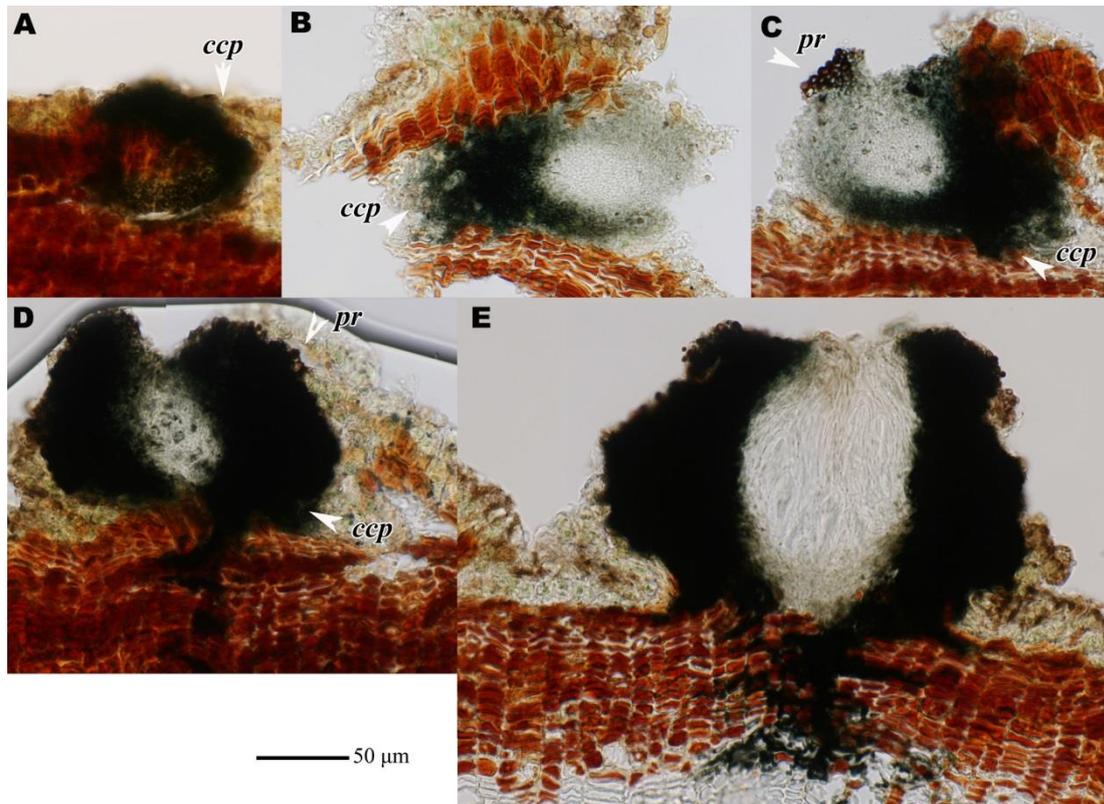


Fig. IV 1-7. *Opegrapha varia* の子器発生（子器の横断面）. A-D, 未熟な子器. E, 成熟した子器. (A-C, GAW 標品). Development of ascomata in *Opegrapha varia*. A-D, immature stages; E, mature stage. (ccp), circumcentral plexus; (pr), pericentral roof. (GAW preparations; Kawana 97120606).

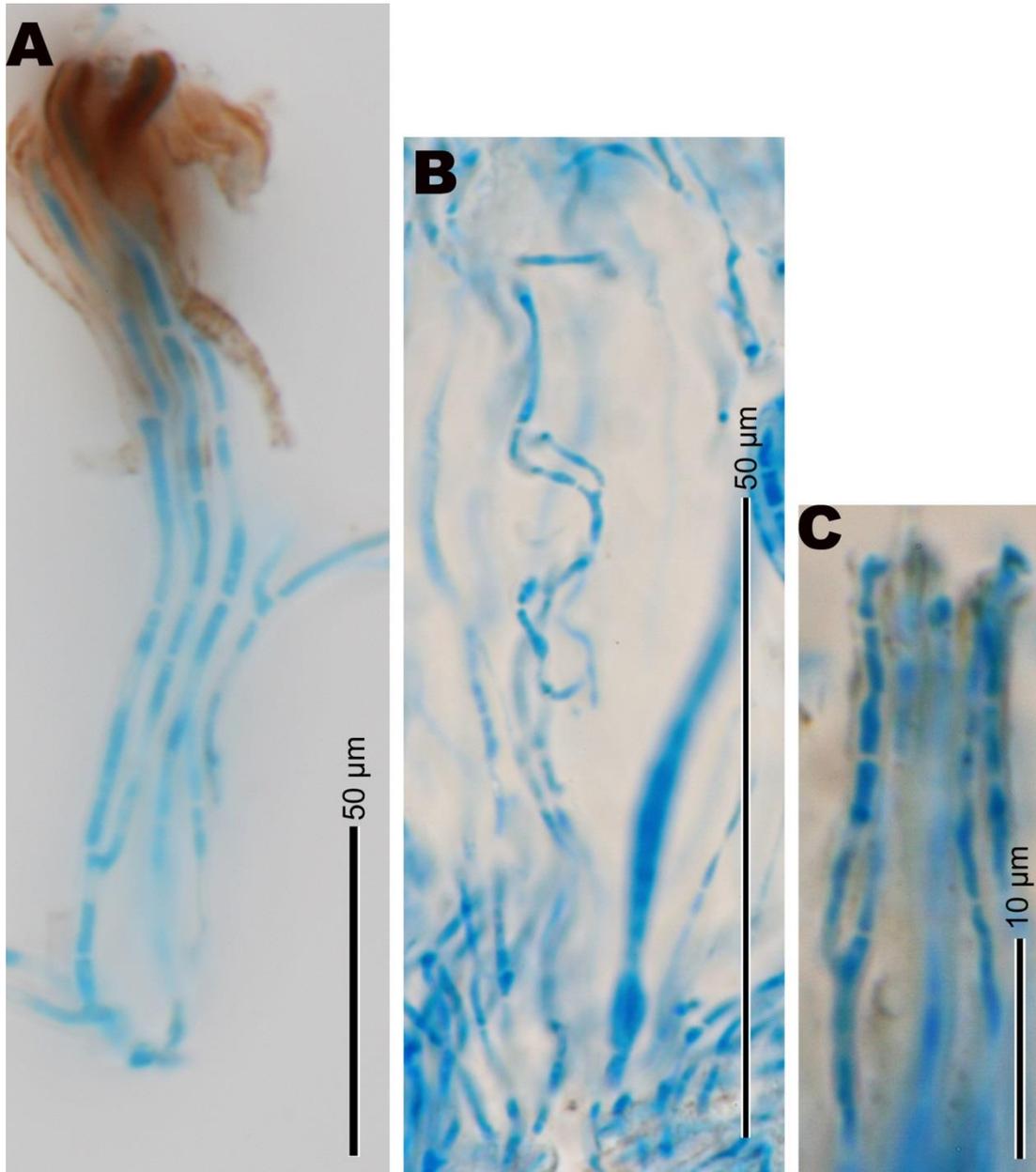


Fig. IV 1-8. 側糸状体. A, *Graphidastra japonica* の概ね単一で、先端の細胞壁が暗化する側糸状体. B, *Enterographa leucolyta* のよく分枝し、先端の細胞壁が暗化しない側糸状体. C, *Opegrapha varia* のよく分枝し、先端の細胞壁が暗化しない側糸状体と周囲の暗化した子嚢層ゼラチン. (A-G, LPCB 標本). Paraphysoids. A, sparsely branched paraphysoid with dark brown walls in *Graphidastra japonica*; B, repeatedly branched paraphysoid with colorless walls at the tops in *Enterographa leucolyta*; C, repeatedly branched paraphysoid with colorless walls surrounded by dark brown hymenial gelatin at the tips in *Opegrapha varia*. (A-C, LPCB preparation. A, Harada 26201; B, Sakata 709; C, Sakata 1157).

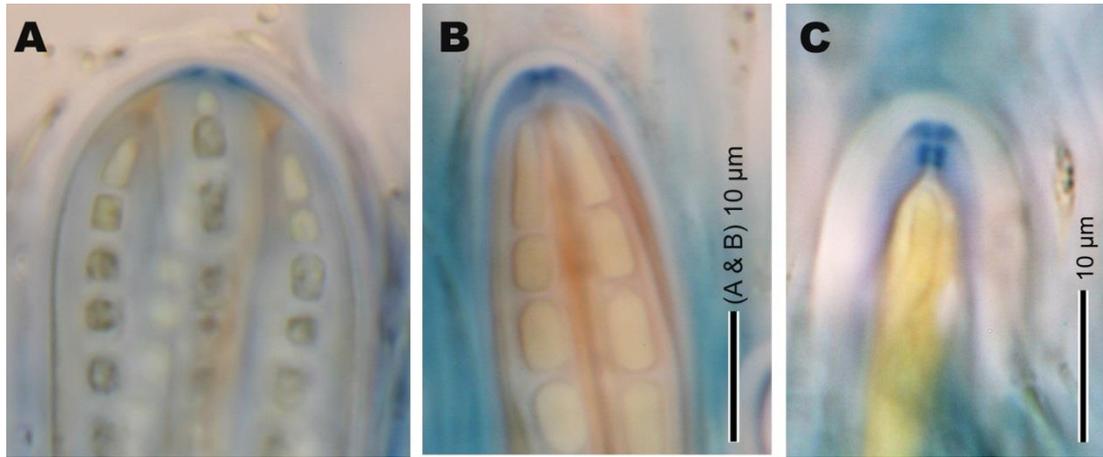


Fig. IV 1-9. 子囊. A, 幅の広い子囊. B, 幅の狭い子囊. C, *Opegrapha* sp.の子囊. (A-C, KI 標品). A, broad ascus (*Enterographa anguinella*); B, narrow ascus (*E. divergens*); C, ascus of *Opegrapha* sp. (KI preparations. A, Sakata 667; B, Sakata; C, Sakata & Harada 383).

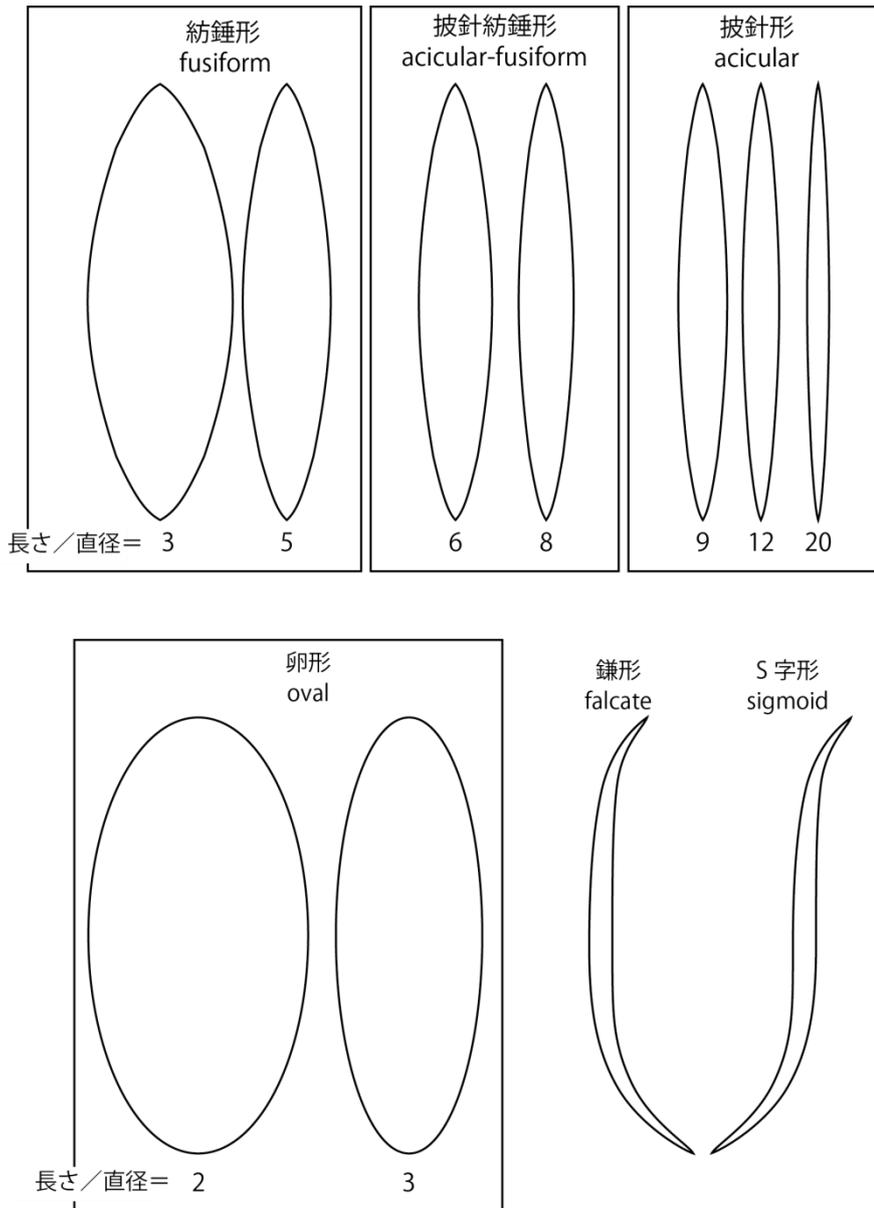


Fig. IV 1-10. 子囊胞子の形. Shape of ascospores.

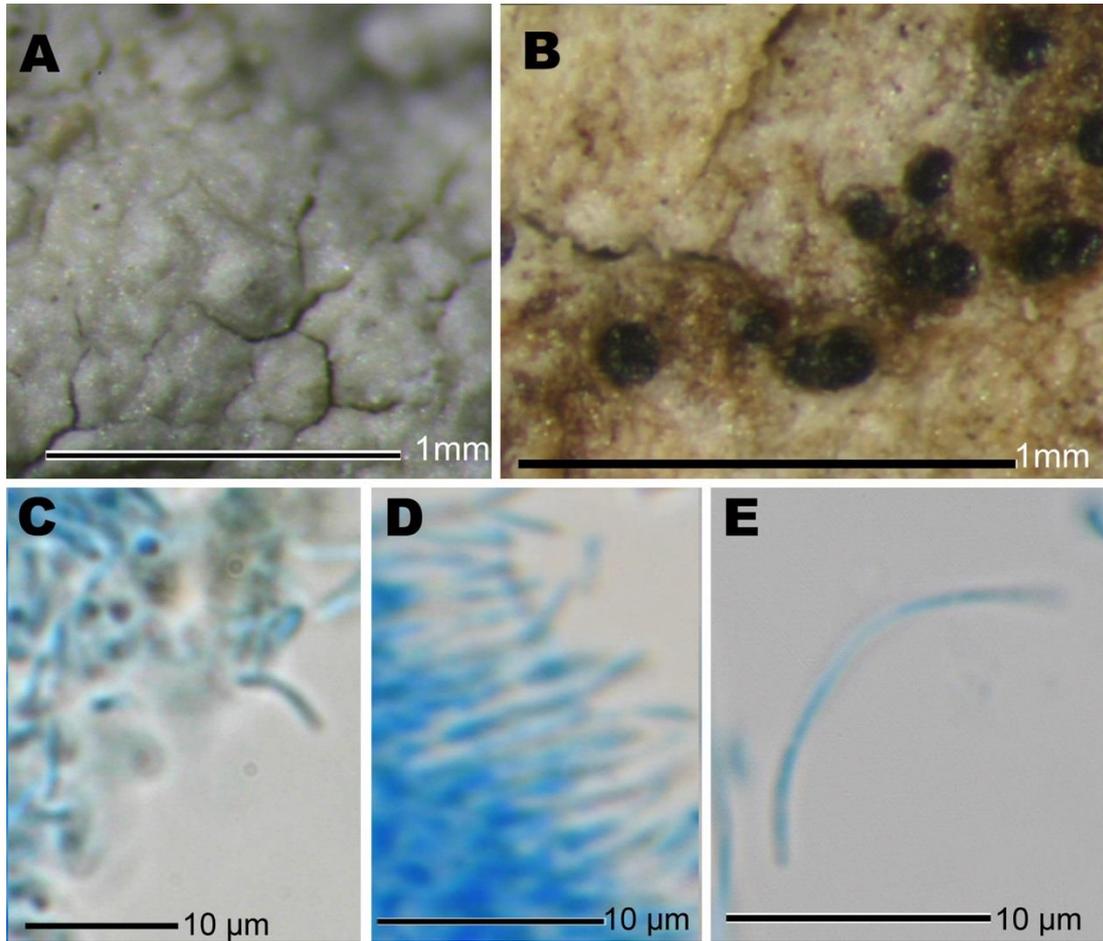


Fig. IV 1-11. 粉子器 (A & B) と粉子 (C & D). A, 淡色の粉子器 (*Enterographa leucolyta*). B, 暗色の粉子器 (*Schismatomma ocellulatum*). C, ソーセージ状の粉子 (*Schismatomma ocellulatum*); D, 桿形の粉子 (*Cresponea macrocarpoides*); E, 糸状の粉子 (*Graphidastra japonica*). (A & B, 乾燥標本; C-E, LPCB 標品). Pycnidia and conidia. A, pale pycnidia in *Enterographa leucolyta*; B, dark pycnidia in *Schismatomma ocellulatum*. C, allantoid conidia in *Schismatomma ocellulatum*; D, bacilliform conidia in *Cresponea macrocarpoides*; E, filiform conidia in *Graphidastra japonica*. (A-F, air-dried material; C-E, LPCB preparation. A, Sakata 1209; B & C, Harada 16712; D, Kawana 120403; E, Sakata 708).

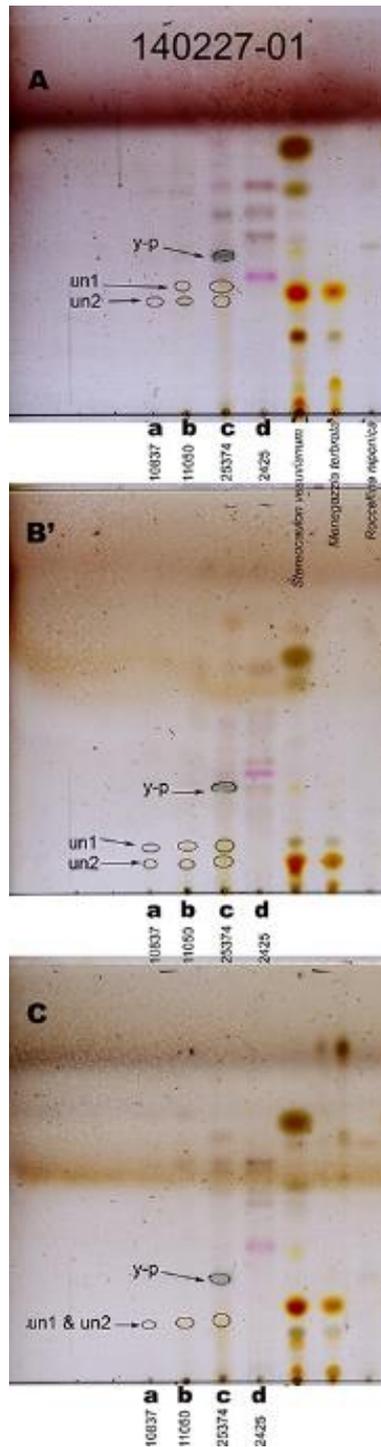


Fig. IV 2.2.1-1. ヒヨウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10 % 硫酸を噴霧後, 120 °C で加熱. y-p, 未同定黄色色素 ; un1, 未同定成分 1 ; un2, 未同定成分 2. (a, Harada 10837; b, Harada 11050; c, Harada 25374; d, Sakata 2425).

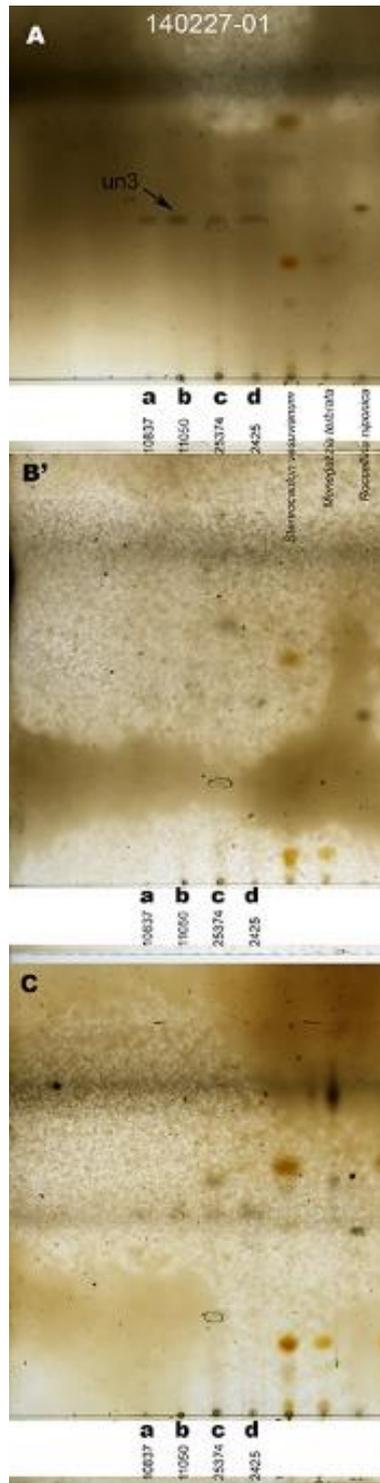


Fig. IV 2.2.1-2. ヒヨウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 250 °C で加熱. un3, 未同定成分 3. (a, Harada 10837; b, Harada 11050; c, Harada 25374; d, Sakata 2425).

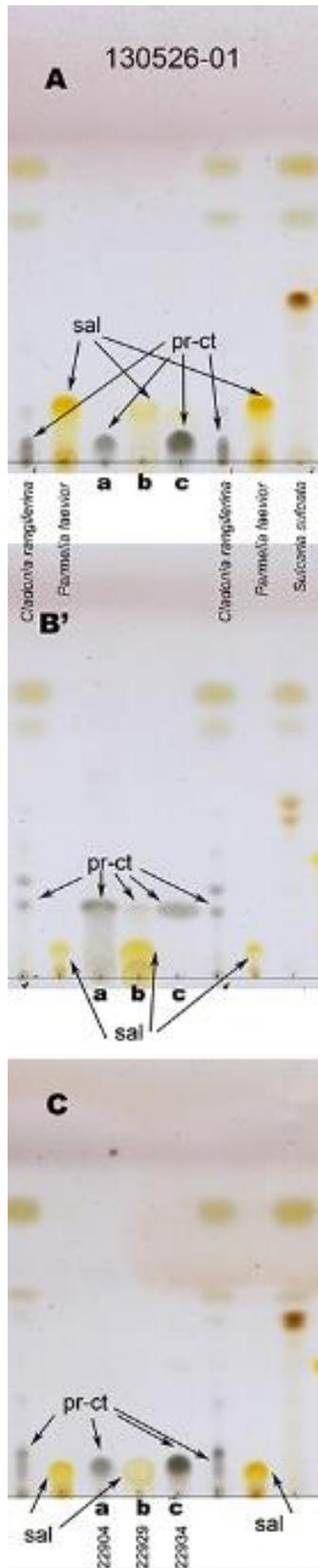


Fig. IV 2.2.1-4.フェルトゴケ (*Dichosporidium boschianum*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C).

10 % 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. pr-ct, protocetraric acid ; sal, salazinic acid. (a, Harada *et al.* 22904; b, Harada *et al.* 22929; c, Harada *et al.* 22934).

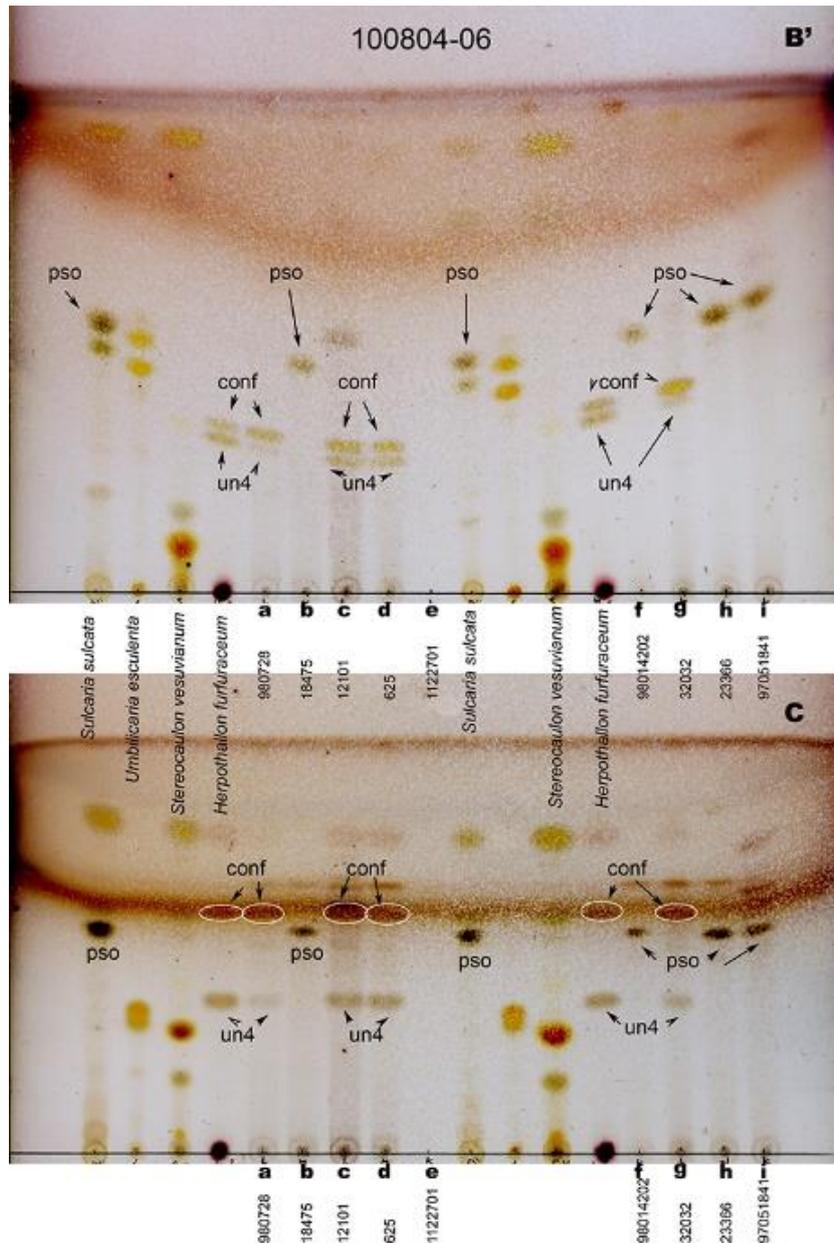


Fig. IV 2.2.1-5. クチナワゴケ (*Enterograppha anguinella*) とマルミクチナワゴケ (*E. divergens*) の TLC 像 (溶媒 B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°C で加熱. conf, confluentic acid ; pso, psromic acid ; un4, 未同定成分 4. a, c-e, クチナワゴケ (*E. anguinella*) ; b, f, h & i, マルミクチナワゴケ (*E. divergens*) (a, Kawana 980728; b, Harada 18475; c, Harada 12101; d, Matushita 625; e, Kawana 1122701; f, Kawana 98014202; g, Kawana 32032; h, Harada 23366; i, Kawana 97051841).

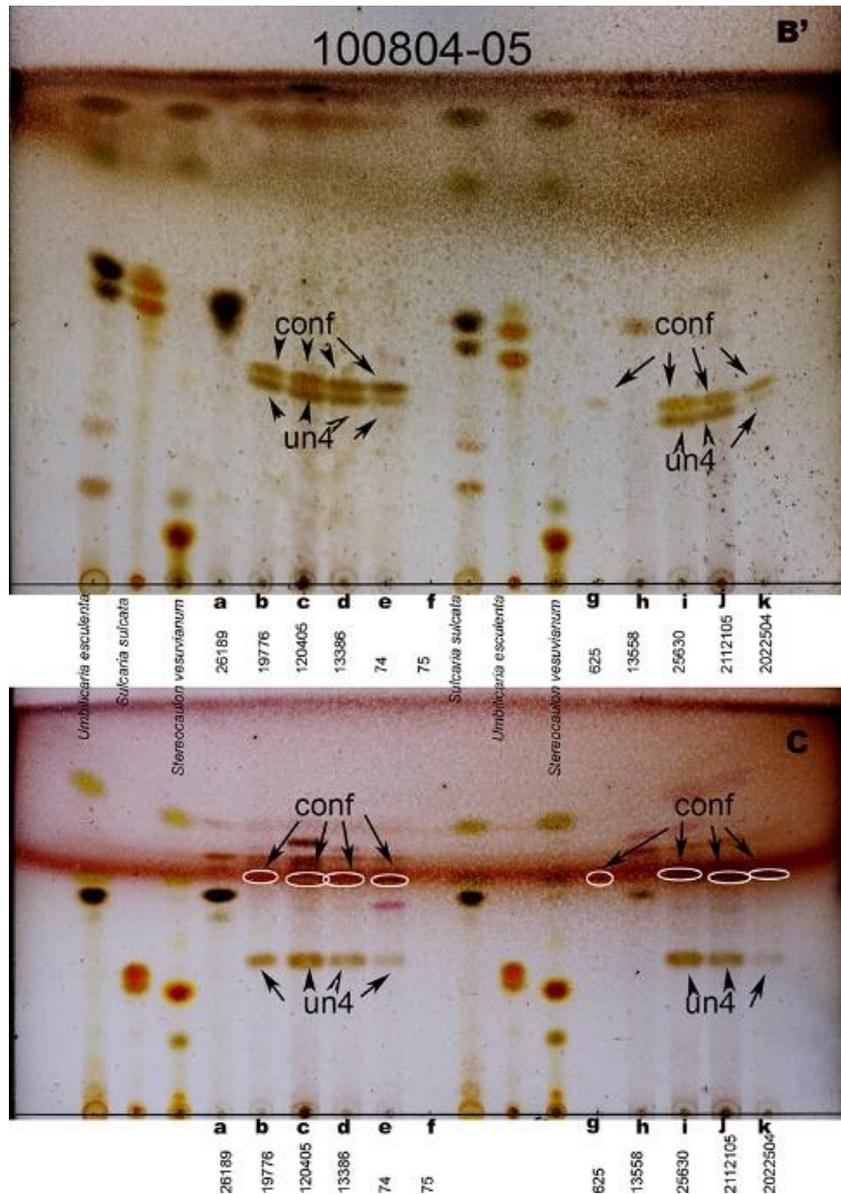


Fig. IV 2.2.1-6. マルミクチナワゴケ (*Enteroglyphis divergens*) の TLC 像 (溶媒 B', C).

10 % 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. conf, confluentic acid ; un4, 未同定成分 4. (a, Harada 26189; b, Harada 19776; c, Kawana 120405; d, Harada 13386; e, Sakata 74; f, Sakata 75; g, Matushita 625; h, Harada 13558; i, Harada 25630; j, Kawana 2112105; k, Kawana 2022504).

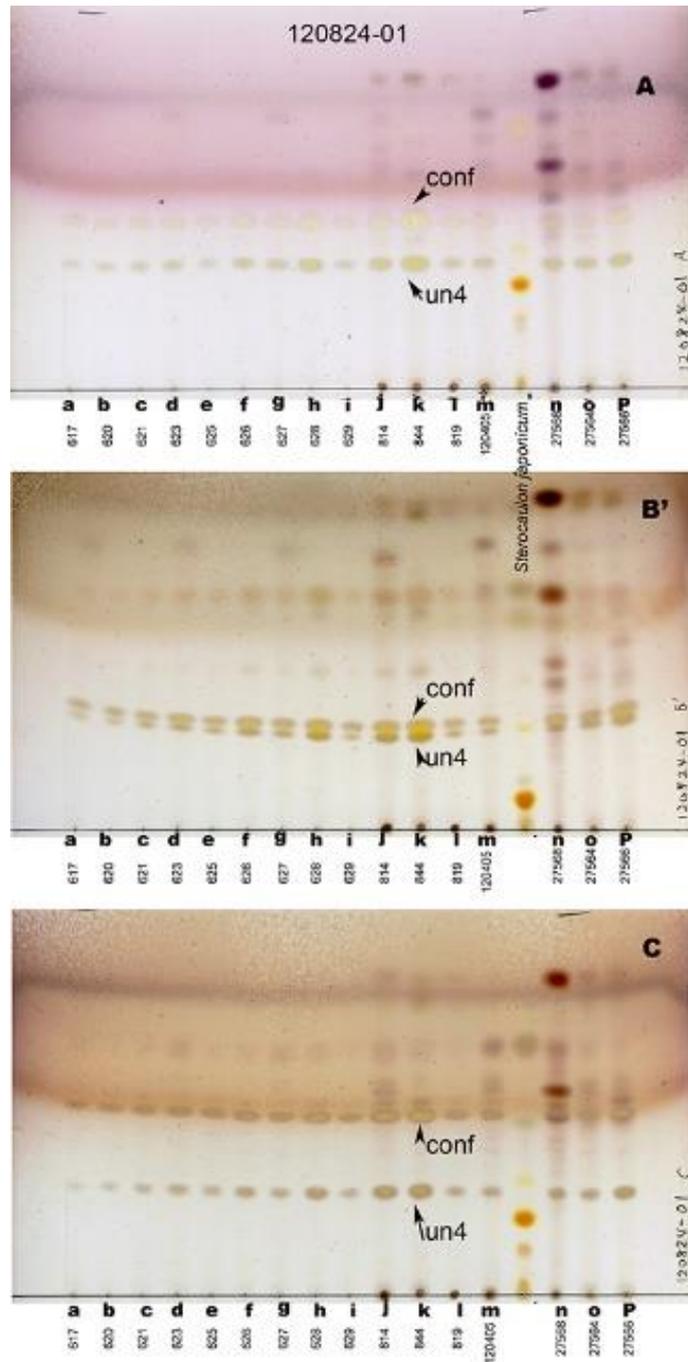


Fig. IV 2.2.1-7. マルミクチナワゴケ (*Enteroglypha divergens*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10 % 硫酸を噴霧後, 120°C で加熱. conf, confluentic acid ; un4, 未同定成分 4. (a, Sakata 617; b, Sakata 620; c, Sakata 621; d, Sakata 623; e, Sakata 625; f, Sakata 626; g, Sakata 627; h, Sakata 628; i, Sakata 629; j, Sakata 814; k, Sakata 844; l, Sakata 819; m, Harada 120405; n, Harada 27568; o, Harada 27564; p, Harada 27566).

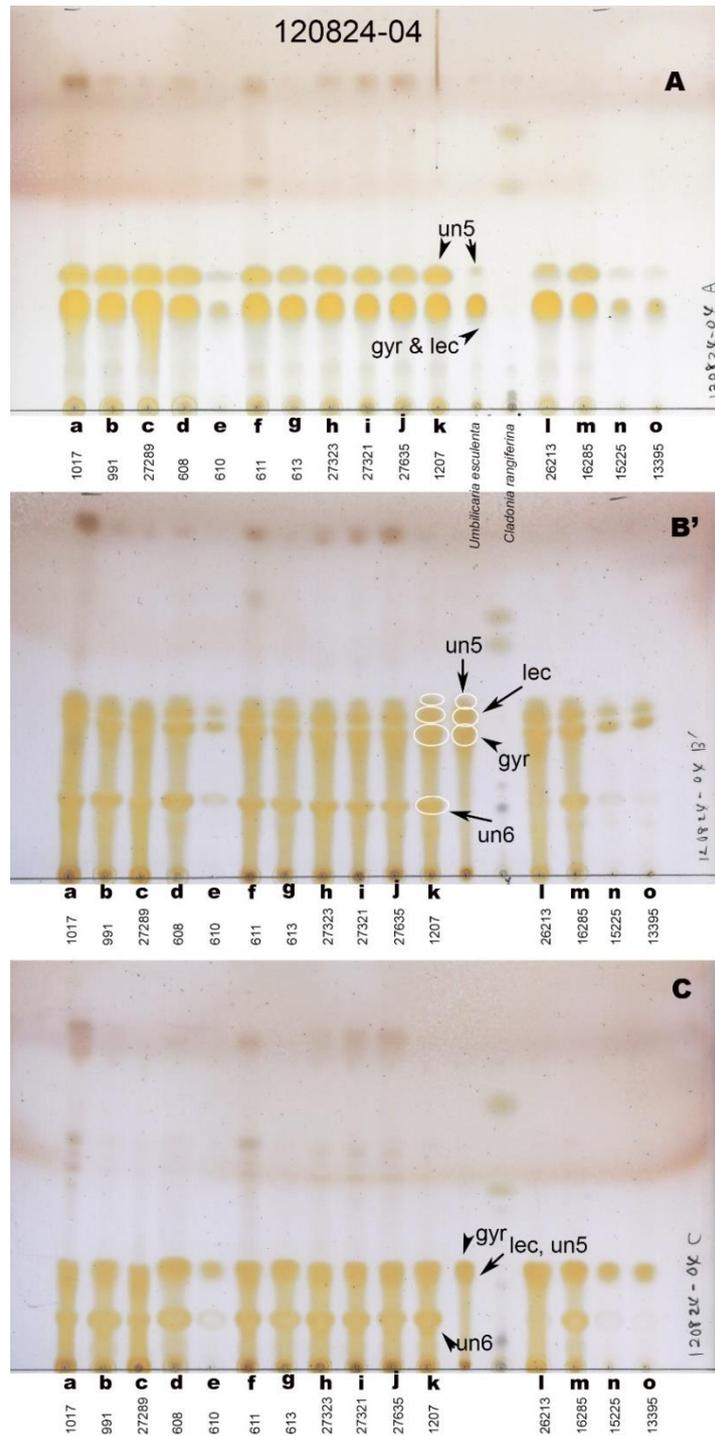


Fig. IV 2.2.1-8.イソクチナワゴケ (*Enteroglypha leucolyta*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C).
 10 % 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. gyr, gyrophoric acid ; lec, lecanoric acid ; un5, 未同定成分 5 ; un6, 未同定成分 6. (a, Sakata 1017; b, Sakata 991; c, Harada 27289; d, Sakata 608; e, Sakata 610; f, Sakata 611; g, Sakata 613; h, Harada 27323; i, Harada 27321; j, Harada 27635; k, Sakata 1207; l, Harada 26213; m, Harada 16285; n, Harada 15225; o, Harada 13395).

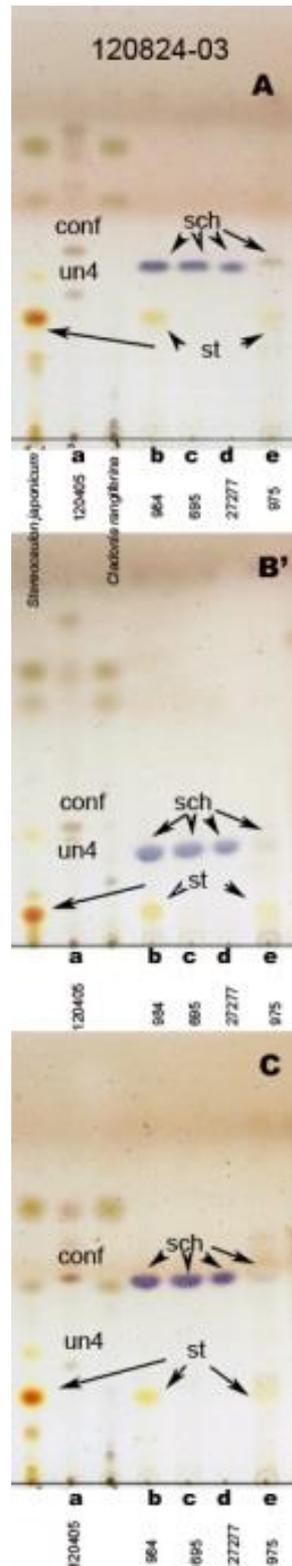


Fig. IV 2.2.1-9. マルミクチナワゴケ (*Enterograppha divergens*) とアシカゴケ (*Graphidastra japonica*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. conf, confluentic acid; sch は schizopeltic acid; st, stictic acid; un4 は未同定成分 4. a, マルミクチナワゴケ (*E. divergens*); b, アシカゴケ (*G. japonica*). (a, Harada 120405; b, Sakata 984; c, Sakata 695; d, Harada 27277; e, Sakata 975).



Fig. IV 2.2.1-10. ハクテンフシアナゴケ (*Mazosia melanophthalma*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°C で加熱. (a, Harada 10827; b, Harada 10850).

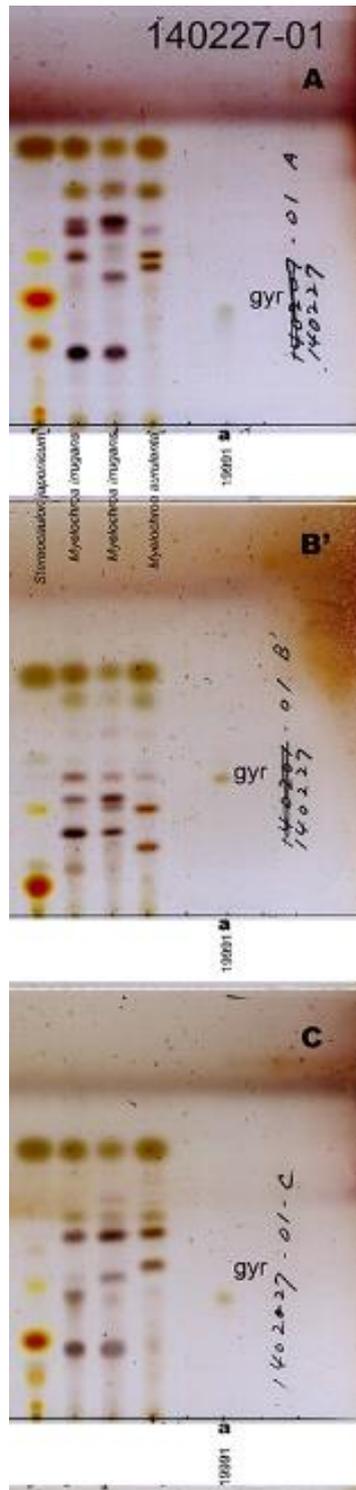


Fig. IV 2.2.1-11. *Opegarapha bonplandii* の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. gyr, gyrophoric acid. (a, Harada 19991).

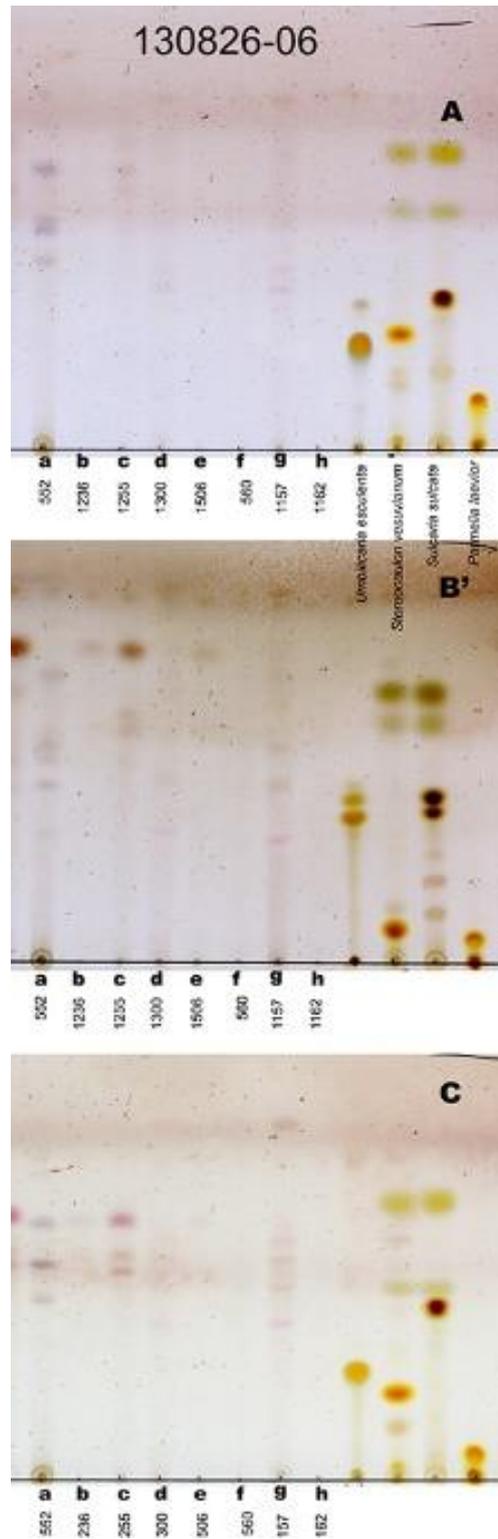


Fig. IV 2.2.1-12. ムツキゴウゴケ (*Opegarapha varia*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. (a, Sakata 927; b, Harada 20304; c, Harada 27242; d, Sakata 552; e, Sakata 1236; f, Sakata 1255; g, Sakata 1300; h, Sakata 1506; i, Sakata 560; j, Sakata 1157; k, Sakata 1162).

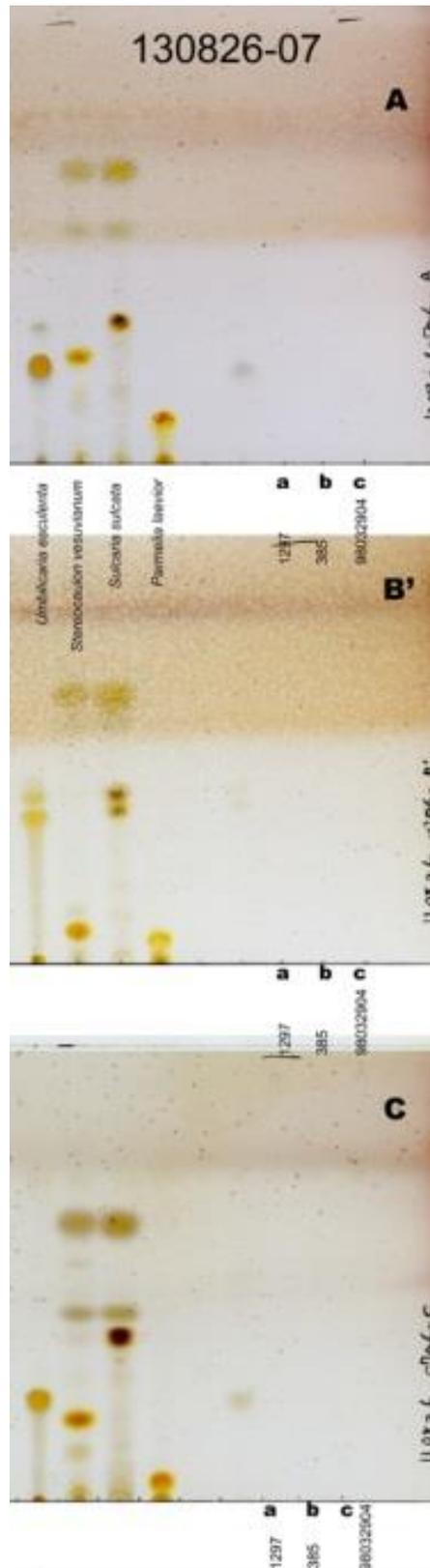


Fig. IV 2.2.1-13. *Opegarapha* sp.の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10 % 硫酸を噴霧後, 120°C で加熱. (a, Sakata 1297; b, Sakata & Harada 385; c, Kawana 98032904).

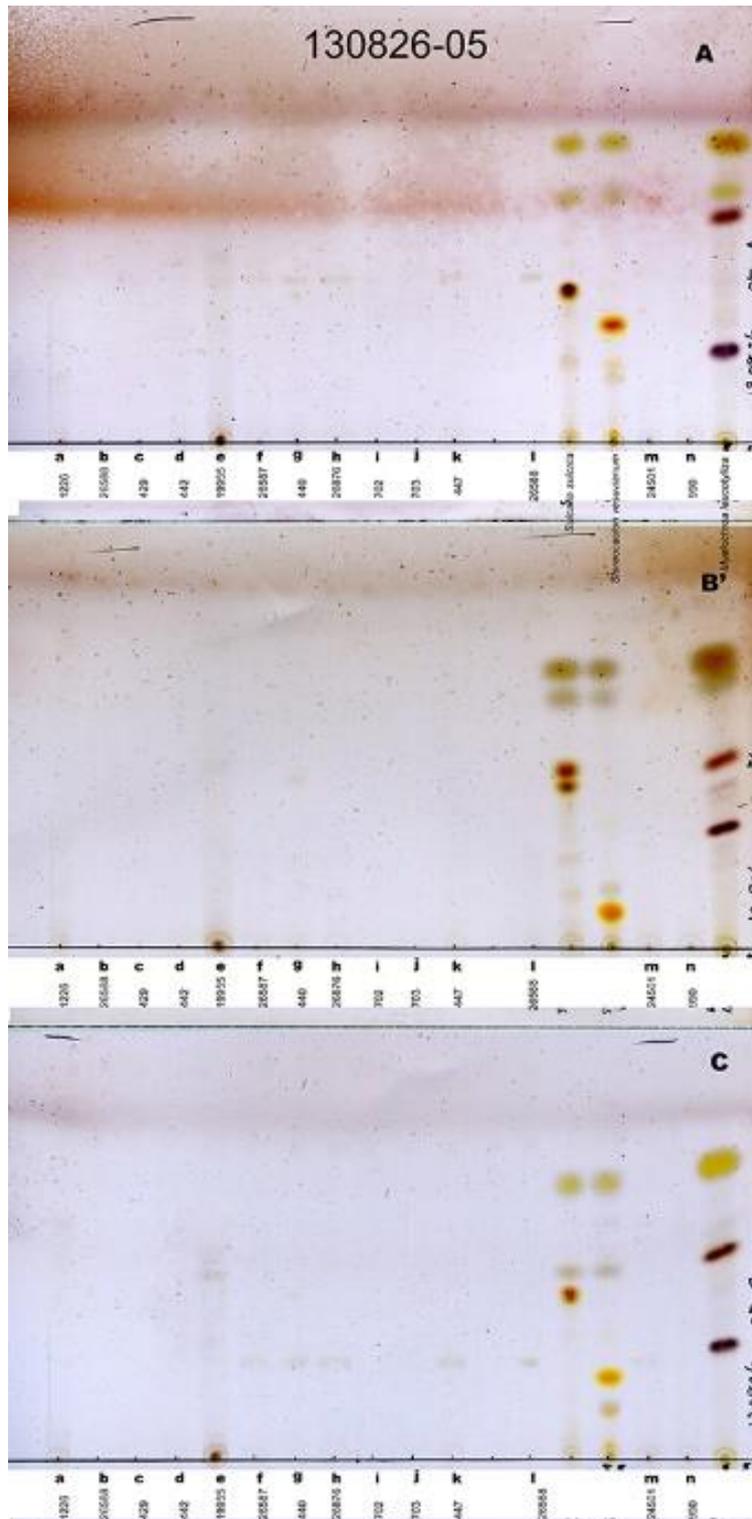


Fig. IV 2.2.1-14. ヘリフトゴケ (*Roccellina niponica*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. (a, Sakata 1226; b, Harada 26588; c, Sakata & Harada 429; d, Sakata & Harada 442; e, Harada 19955; f, Harada 26557; g, Sakata & Harada 440; h, Harada 26876; i, Sakata 702; j, Sakata 703; k, Sakata & Harada 447; l, Harada 26588; m, Harada 24501; n, Sakata 990).

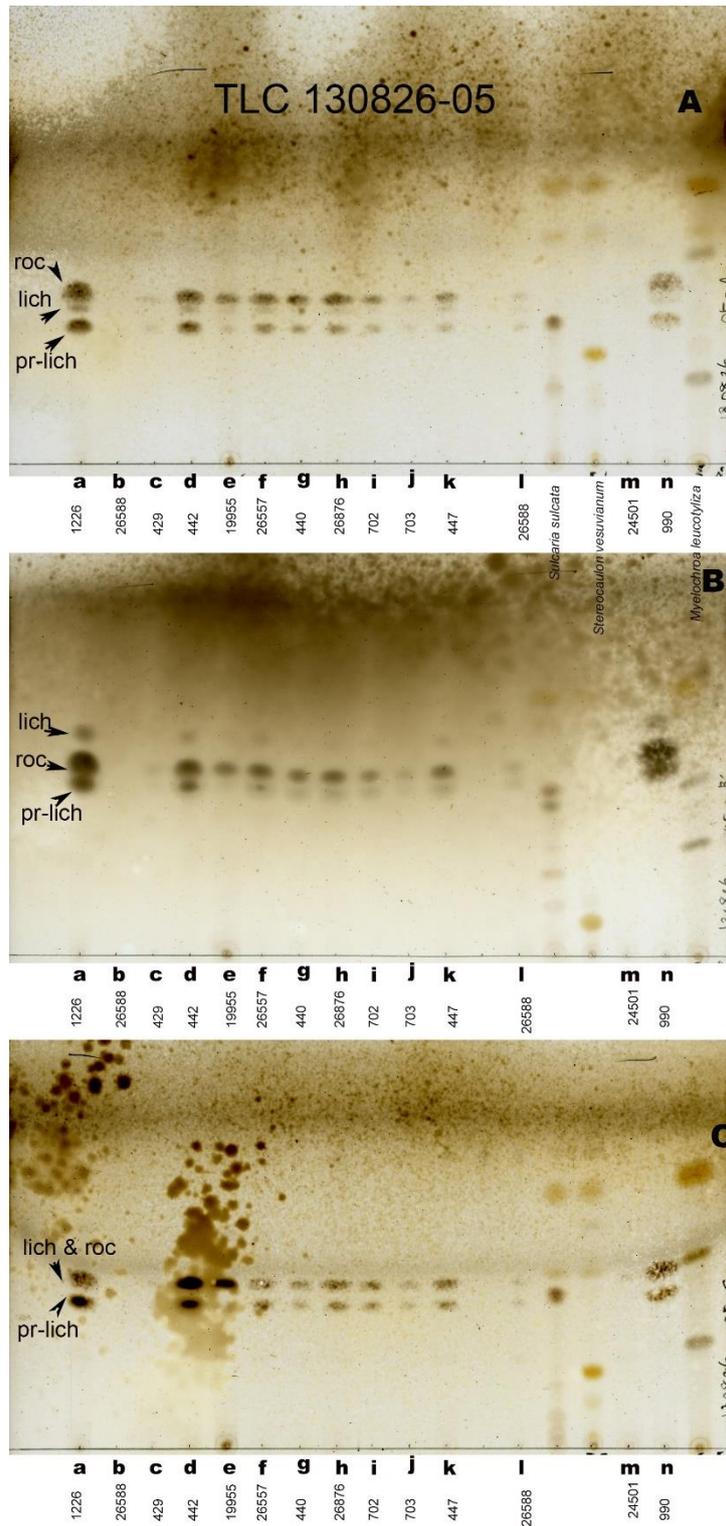


Fig. IV 2.2.1-15. ヘリフトゴケ (*Roccellina niponica*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 250°C で加熱. lich, lichesterinic acid ; pr-lich, protolichesterinic acid ; roc, ロッケラ酸. (a, Sakata 1226; b, Harada 26588; c, Sakata & Harada 429; d, Sakata & Harada 442; e, Harada 19955; f, Harada 26557; g, Sakata & Harada 440; h, Harada 26876; i, Sakata 702; j, Sakata 703; k, Sakata & Harada 447; l, Harada 26588; m, Harada 24501; n, Sakata 990).

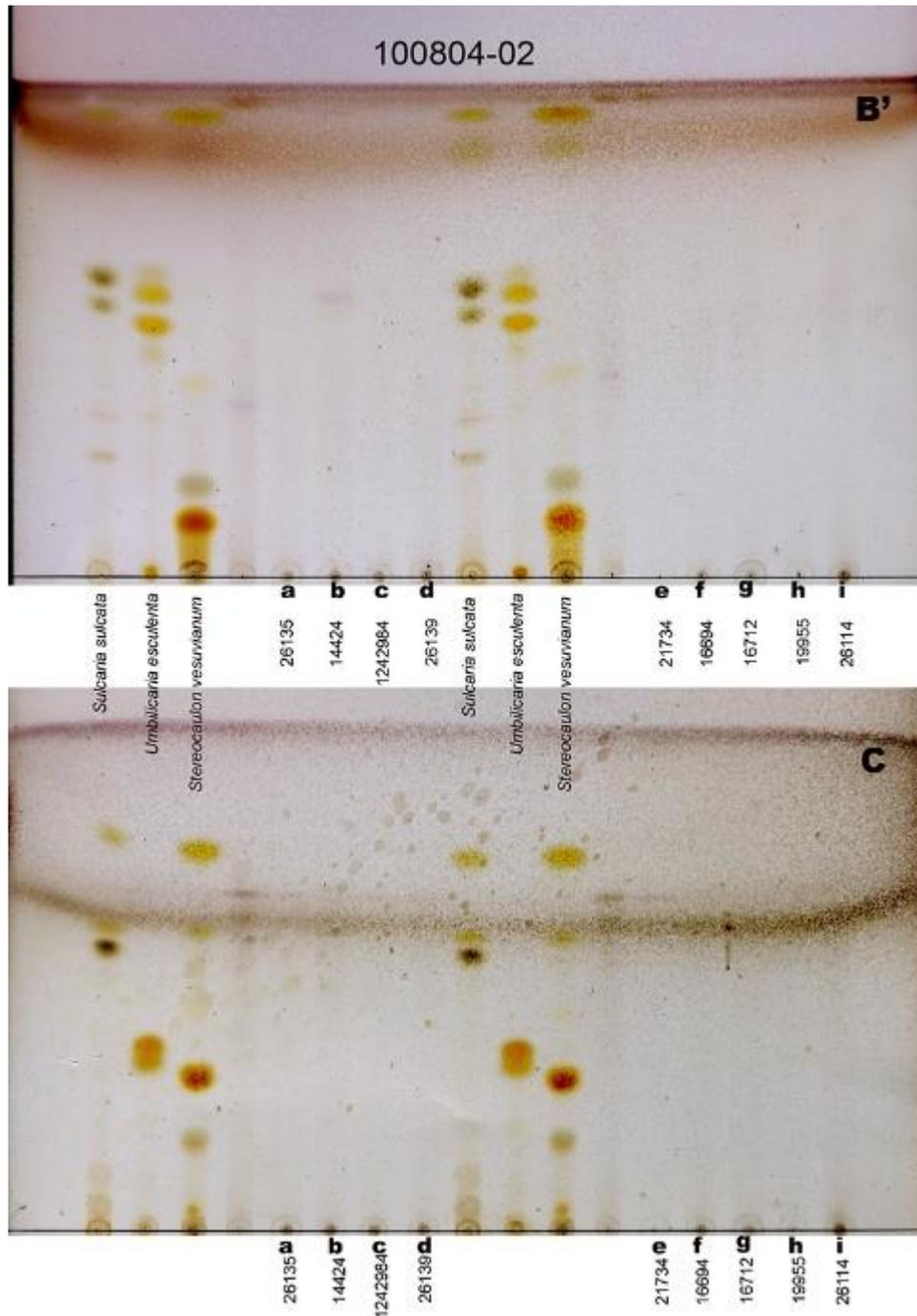


Fig. IV 2.2.1-16.メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) の TLC 像 (溶媒 B', C). 10 % 硫酸を噴霧後, 120°Cで加熱. (a, Harada 10605; b, Harada 26135; c, Harada 14424; d, Kawana 1242984; e, Harada 26139; f, Harada 11605; g, Harada 21734; h, Harada 16694; i, Harada 16712; j, Harada 19955; k, Harada 26114).



Fig. IV 2.2.1-17. タツゴケ (*Sclerophyton elegans*) の TLC 像 (溶媒 A, B', C). 10% 硫酸を噴霧後, 120°C で加熱. psa, psomic acid. (a, Harada 11165).

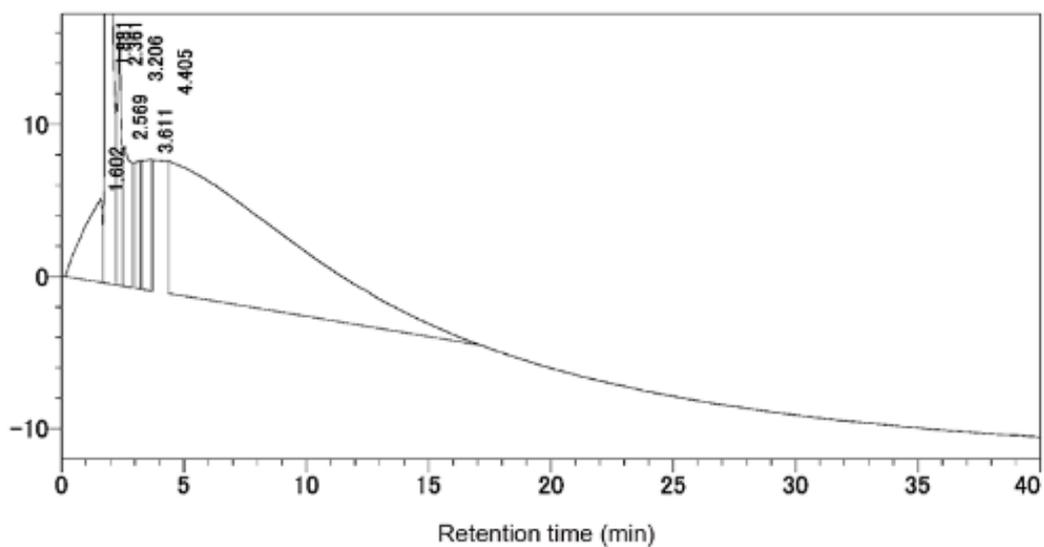


Fig. IV 2.2.2-1. ヒヨウモンメダイゴケ (*Chiodecton congestulum*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 2425).

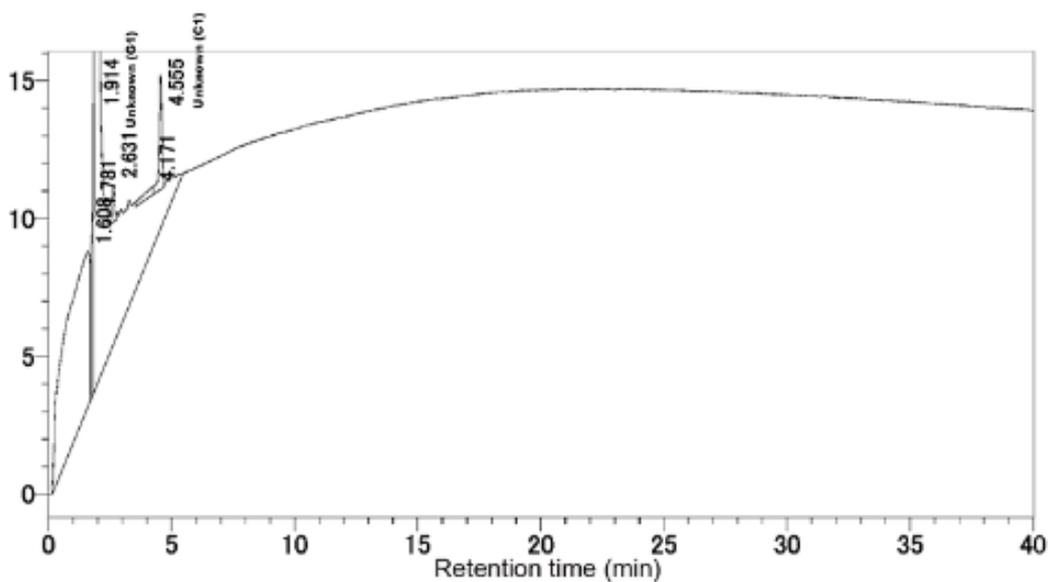


Fig. IV 2.2.2-2. ヒメカシゴケ (*Cresponea japonica*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 1221).

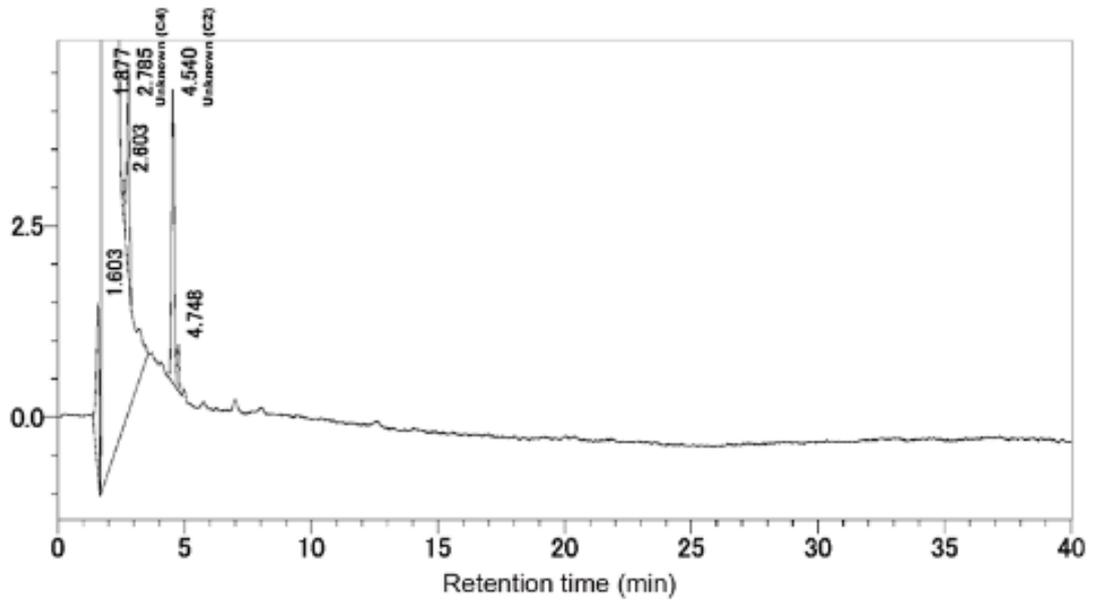


Fig. IV 2.2.2-3. ニセカシゴケ (*Crespponea macrocarpoides*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 1172).

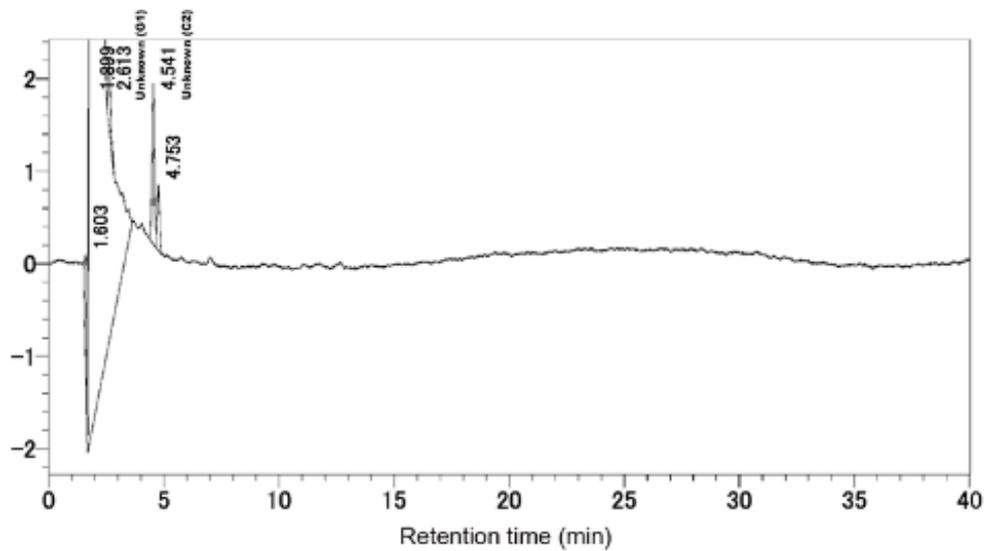


Fig. IV 2.2.2-4. ニセカシゴケ (*Crespponea macrocarpoides*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 1191).

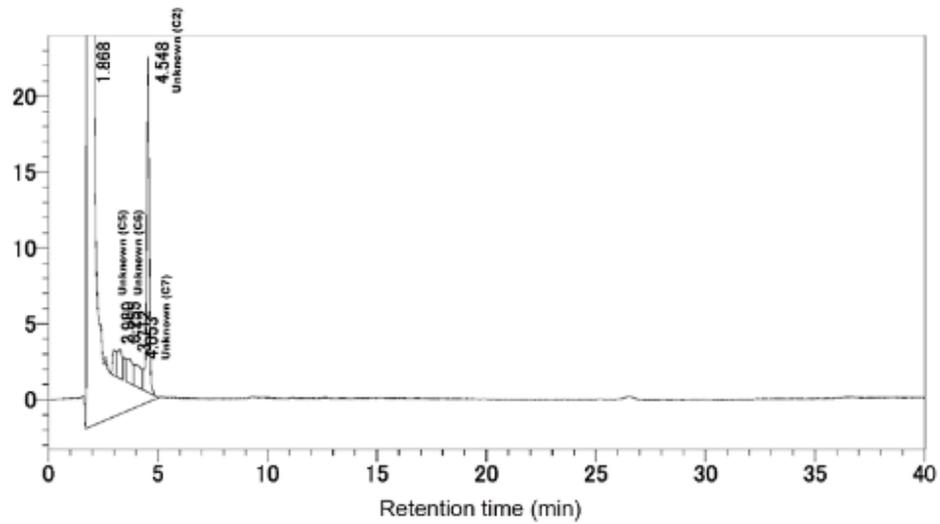


Fig. IV 2.2.2-5. カシゴケ (*Cresponea proximata*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 690).

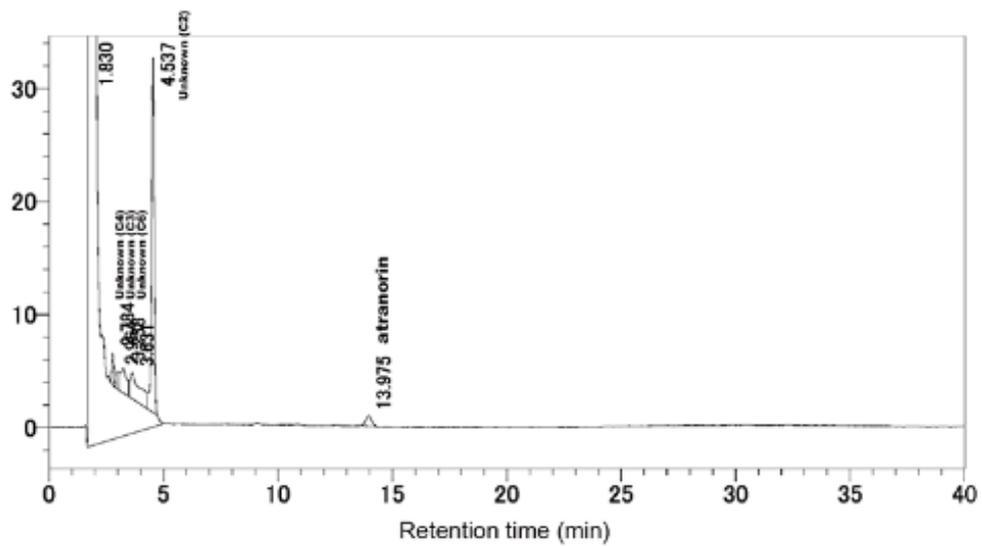


Fig. IV 2.2.2-6. カシゴケ (*Cresponea proximata*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 1223).

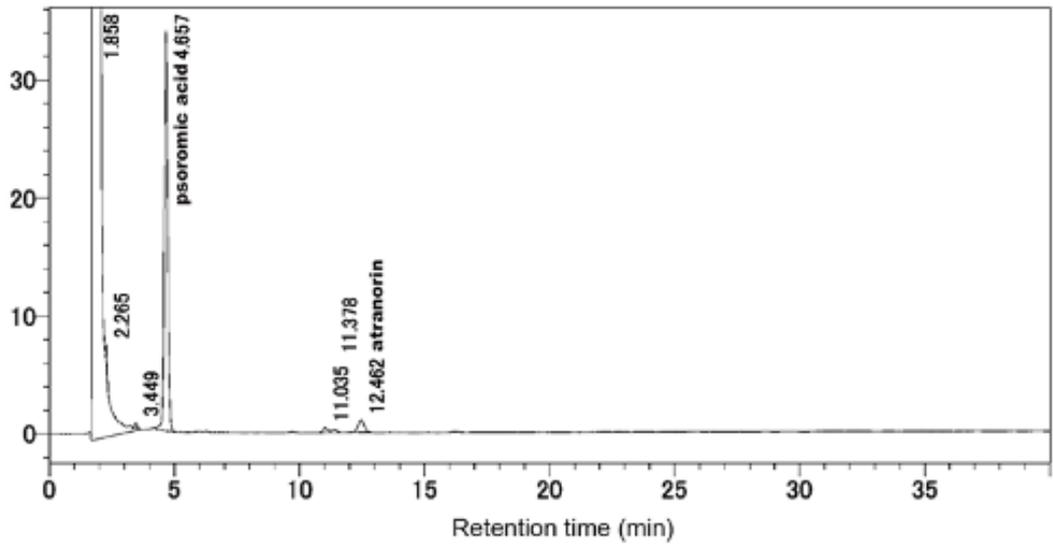


Fig. IV 2.2.2-7. クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 461).

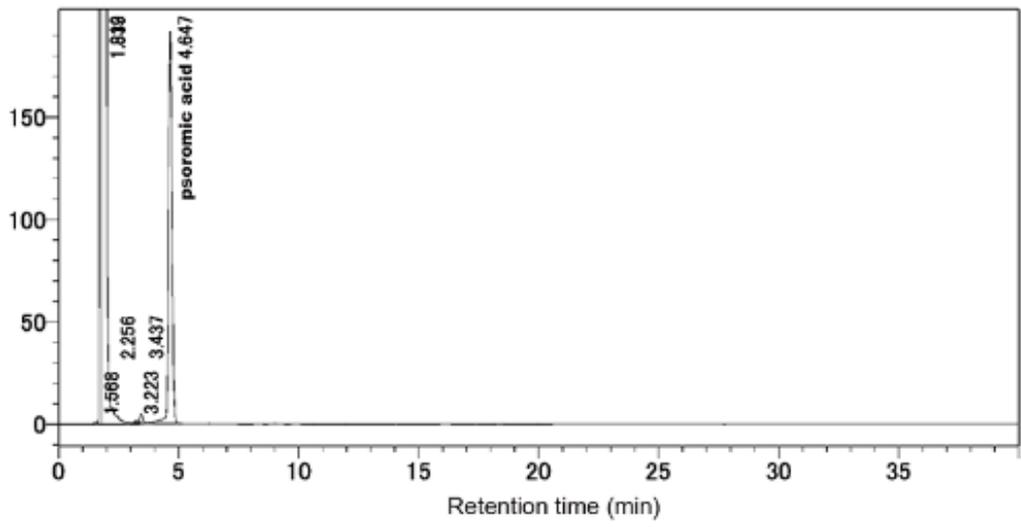


Fig. IV 2.2.2-8. クチナワゴケ (*Enterographa anguinella*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Yamamoto 23042710).

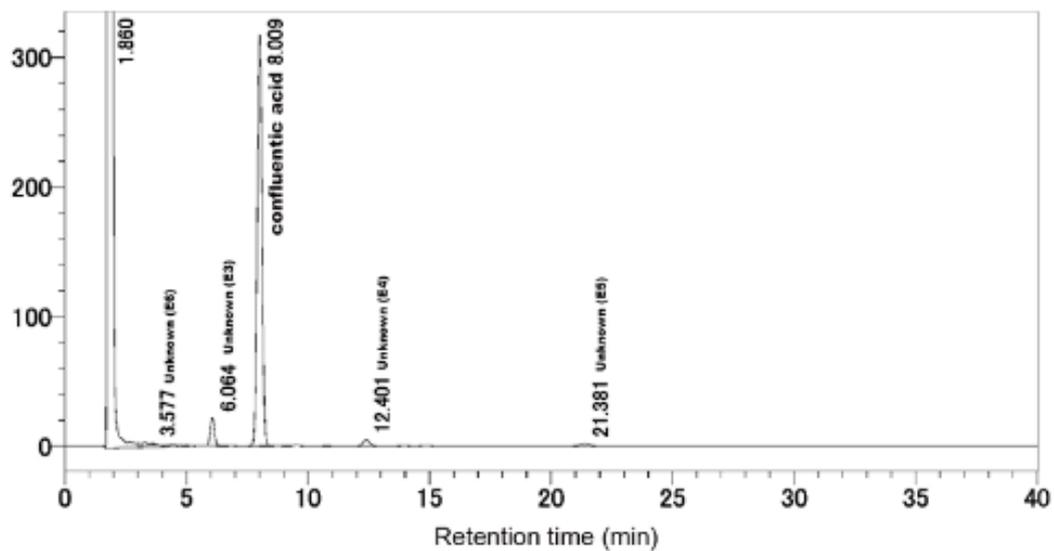


Fig. IV 2.2.2-9. マルミクチナワコゴケ (*Enterograpta divergens*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 807).

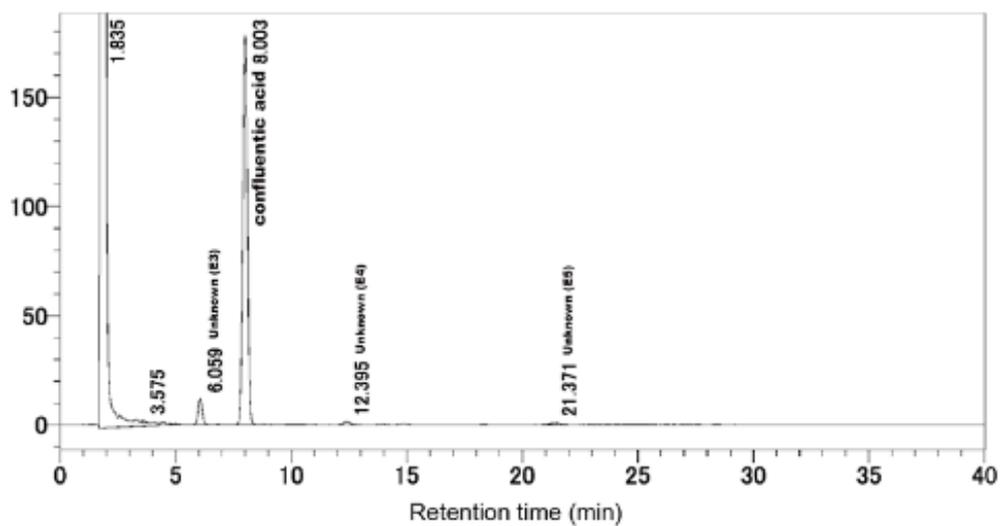


Fig. IV 2.2.2-10. マルミクチナワコゴケ A (*Enterograpta divergens*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 629).

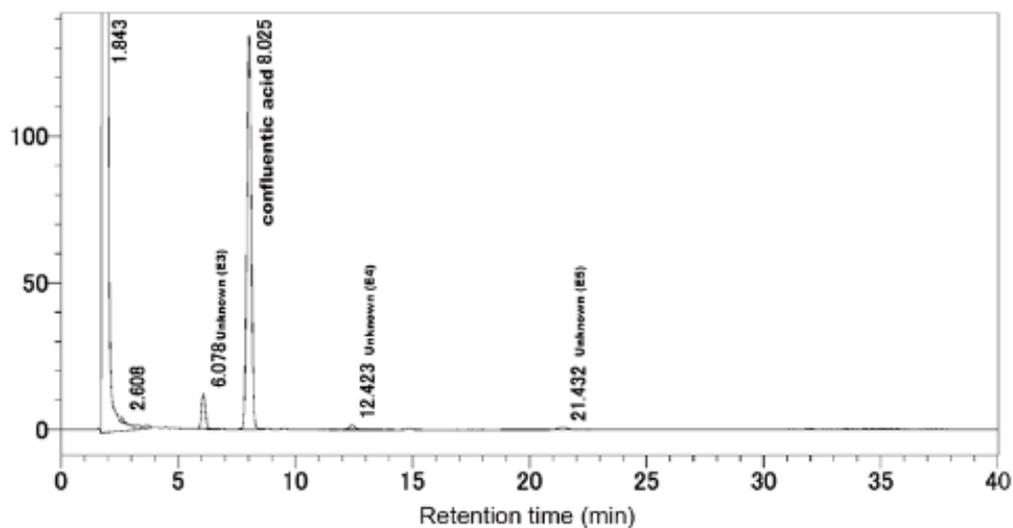


Fig. IV 2.2.2-11. マルミクチナワコゴケ B (*Enterographa divergens*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). Sakata 620

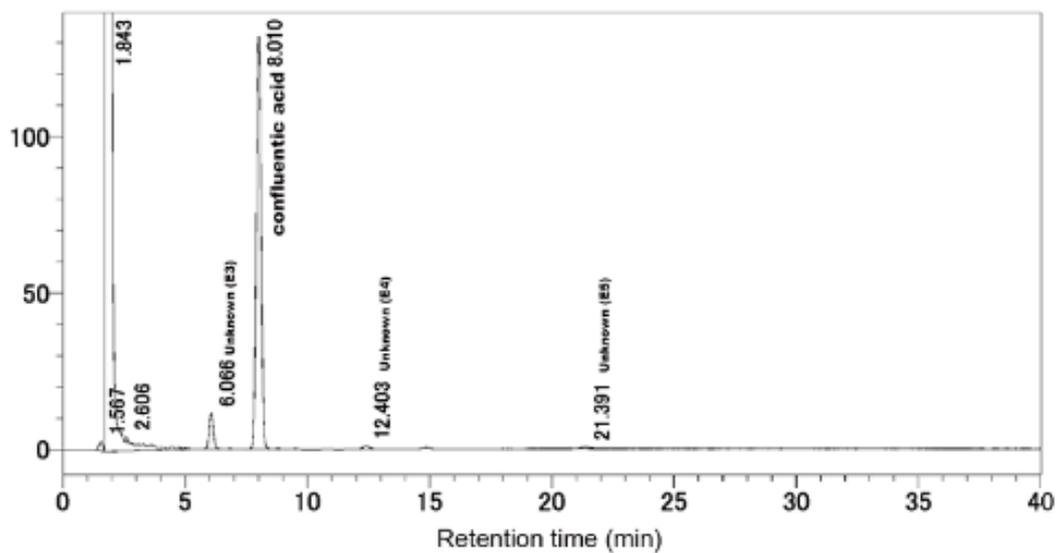


Fig. IV 2.2.2-12. マルミクチナワコゴケ C (*Enterographa divergens*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Harada 27562).

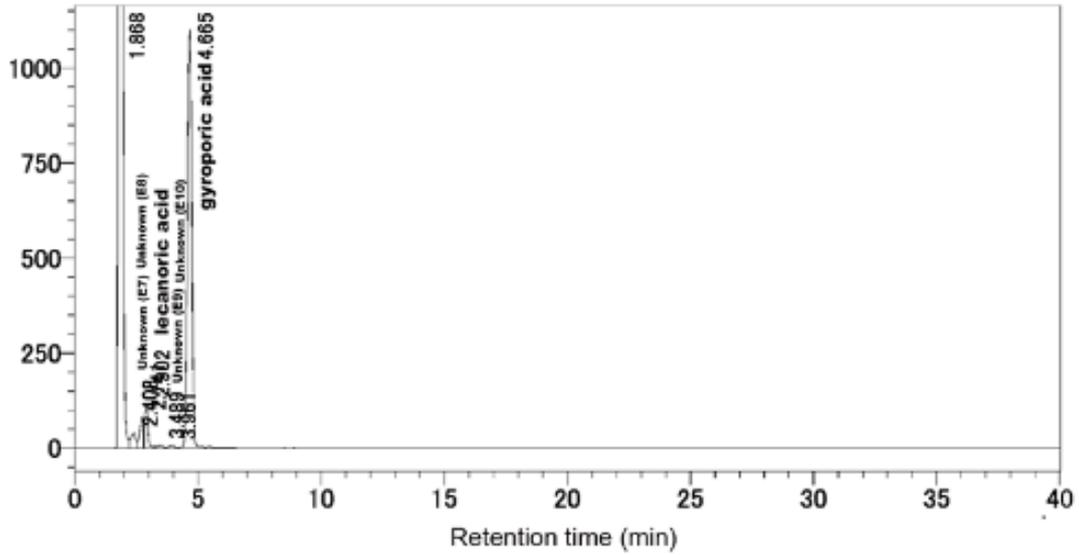


Fig. IV 2.2.2-13. イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 969).

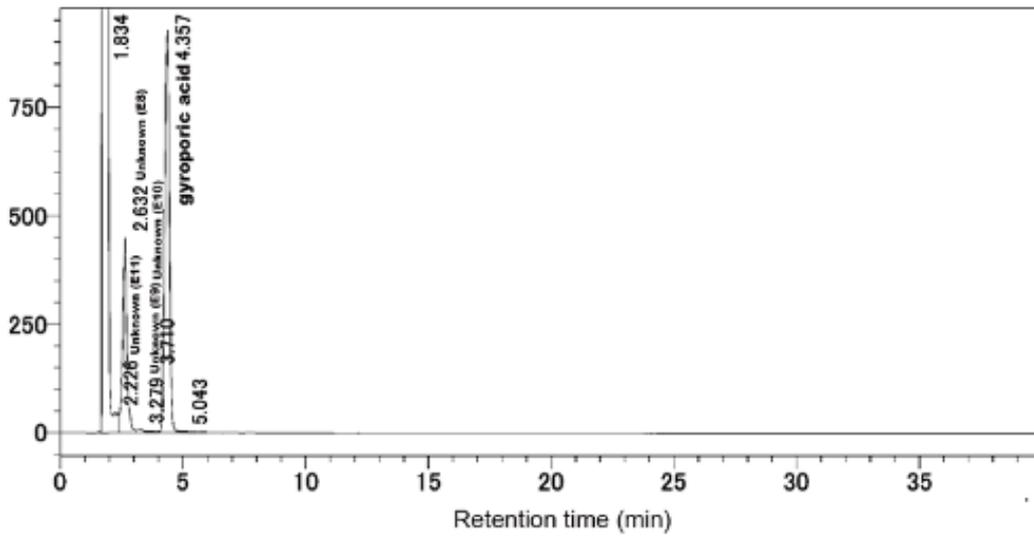


Fig. IV 2.2.2-14. イソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 1026).

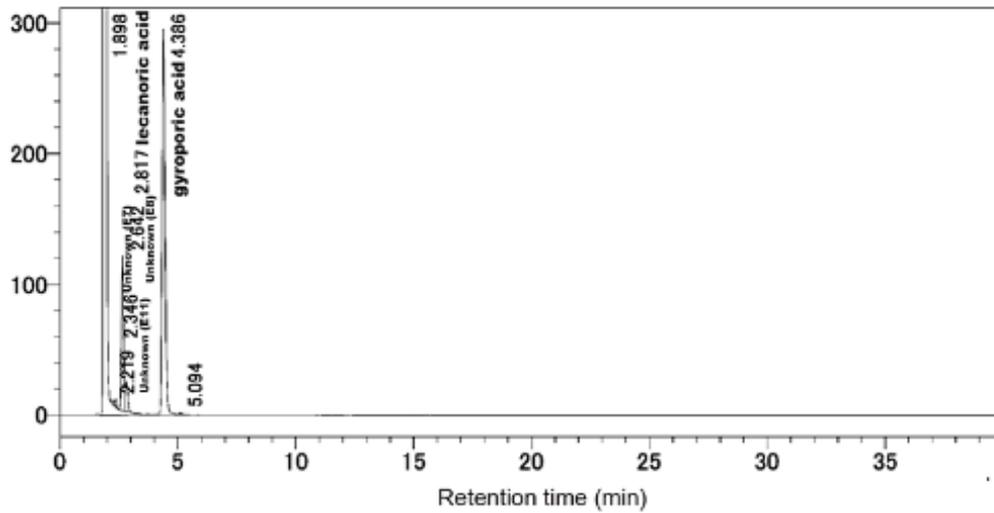


Fig. IV 2.2.2-15. 粉芽塊を生じるイソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Harada 27323).

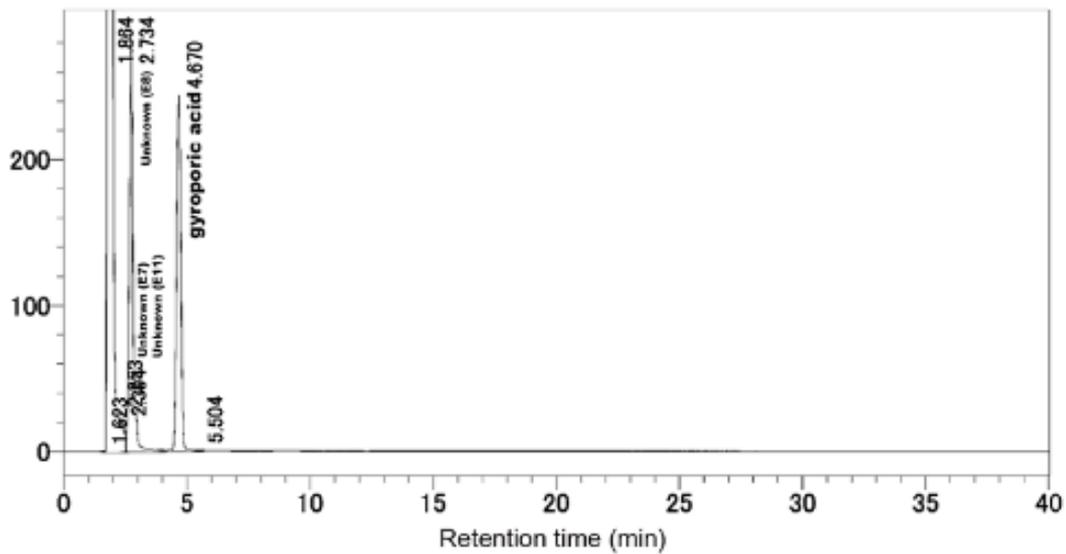


Fig. IV 2.2.2-16. 粉芽塊を生じるイソクチナワゴケ (*Enterographa leucolyta*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 991).

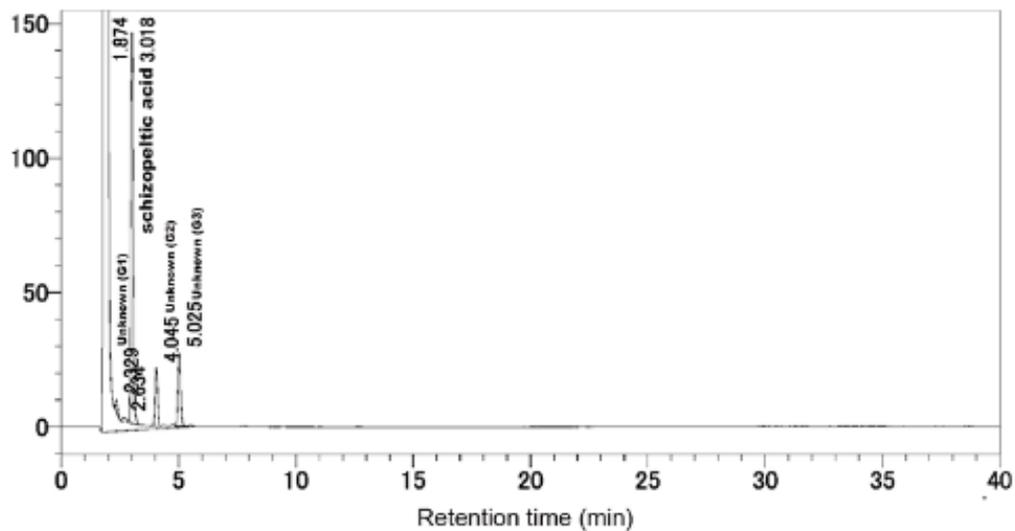


Fig. IV 2.2.2-17. アシカゴケ (*Graphidastra japonica*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 984).

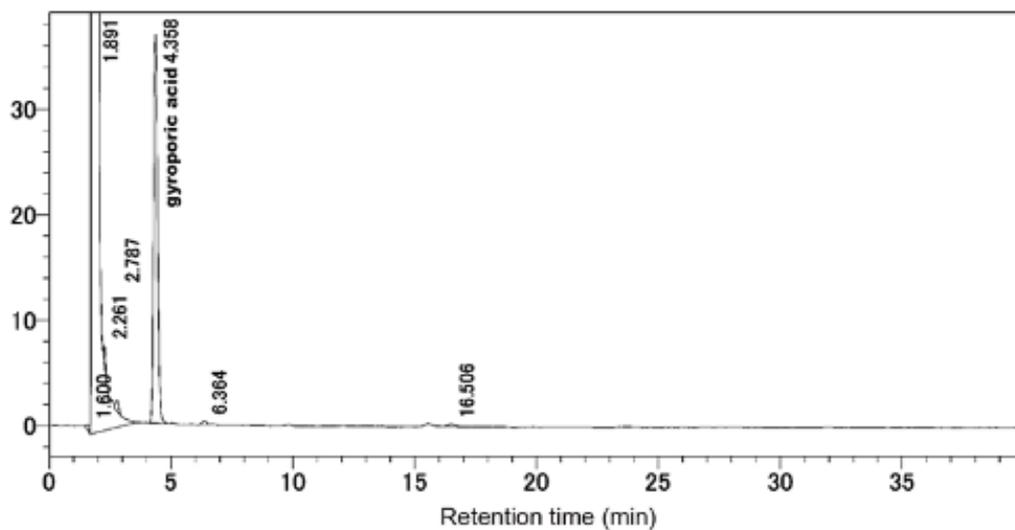


Fig. IV 2.2.2-18. *Opegrapha bonplandii* の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 2507).

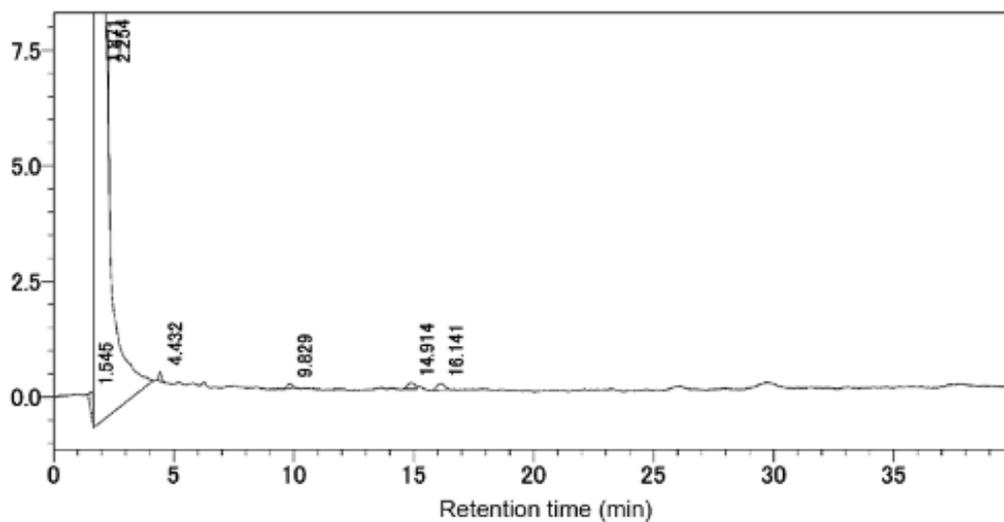


Fig. IV 2.2.2-19. *Opegrapha varia* の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 1162).

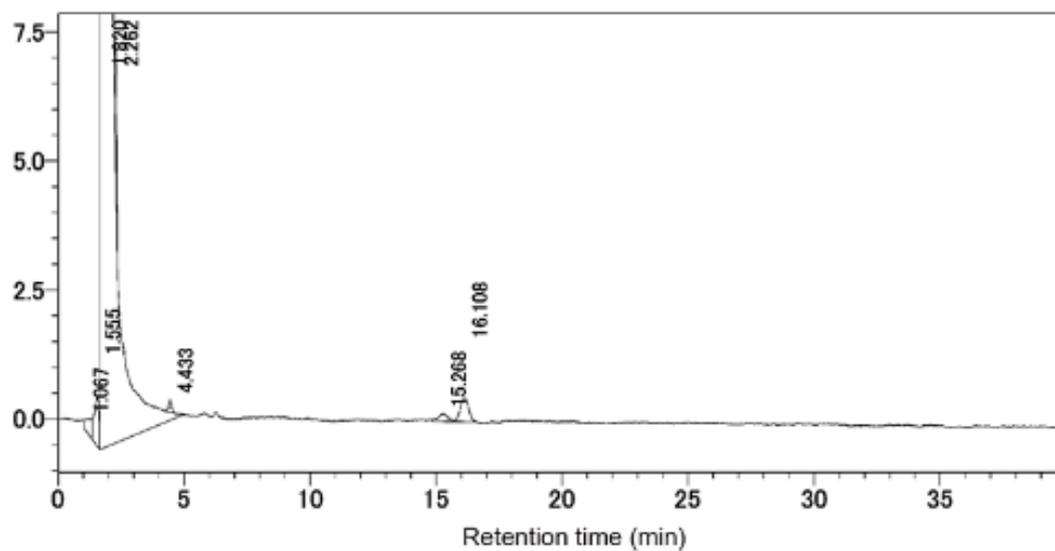


Fig. IV 2.2.2-20. *Opegrapha* sp. の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 475).

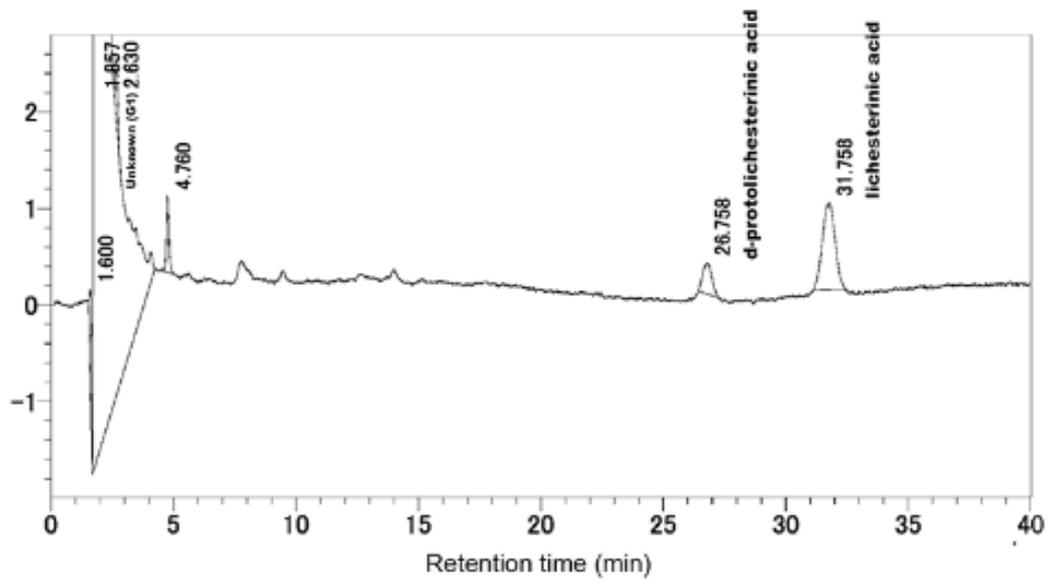


Fig. IV 2.2.2-21. ヘリフトゴケ (*Roccellina niponica*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 990).

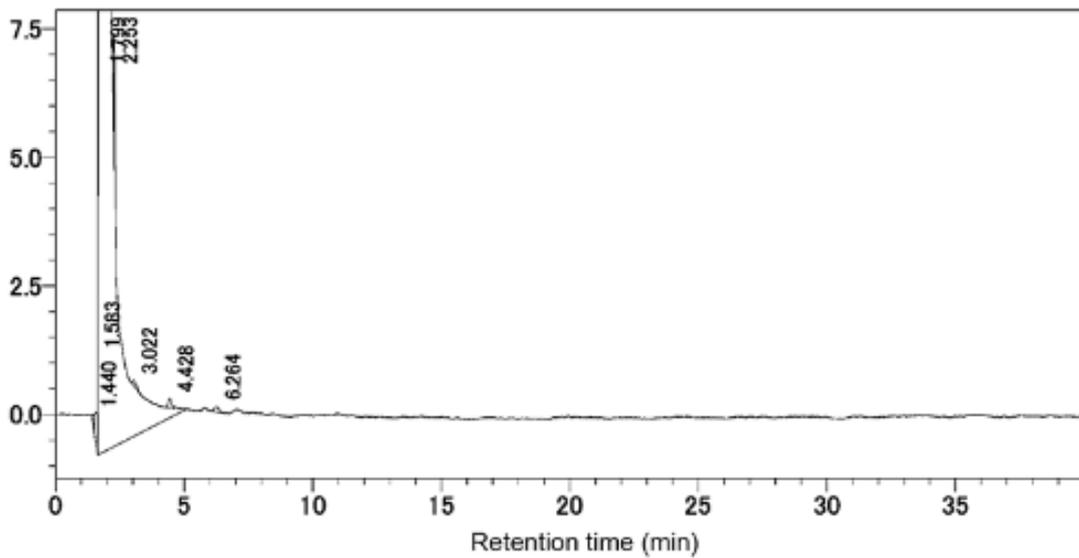


Fig. IV 2.2.2-22. メダイゴケ (*Schismatomma ocellulatum*) の含有成分の HPLC プロファイル (254 nm). (Sakata 2271).

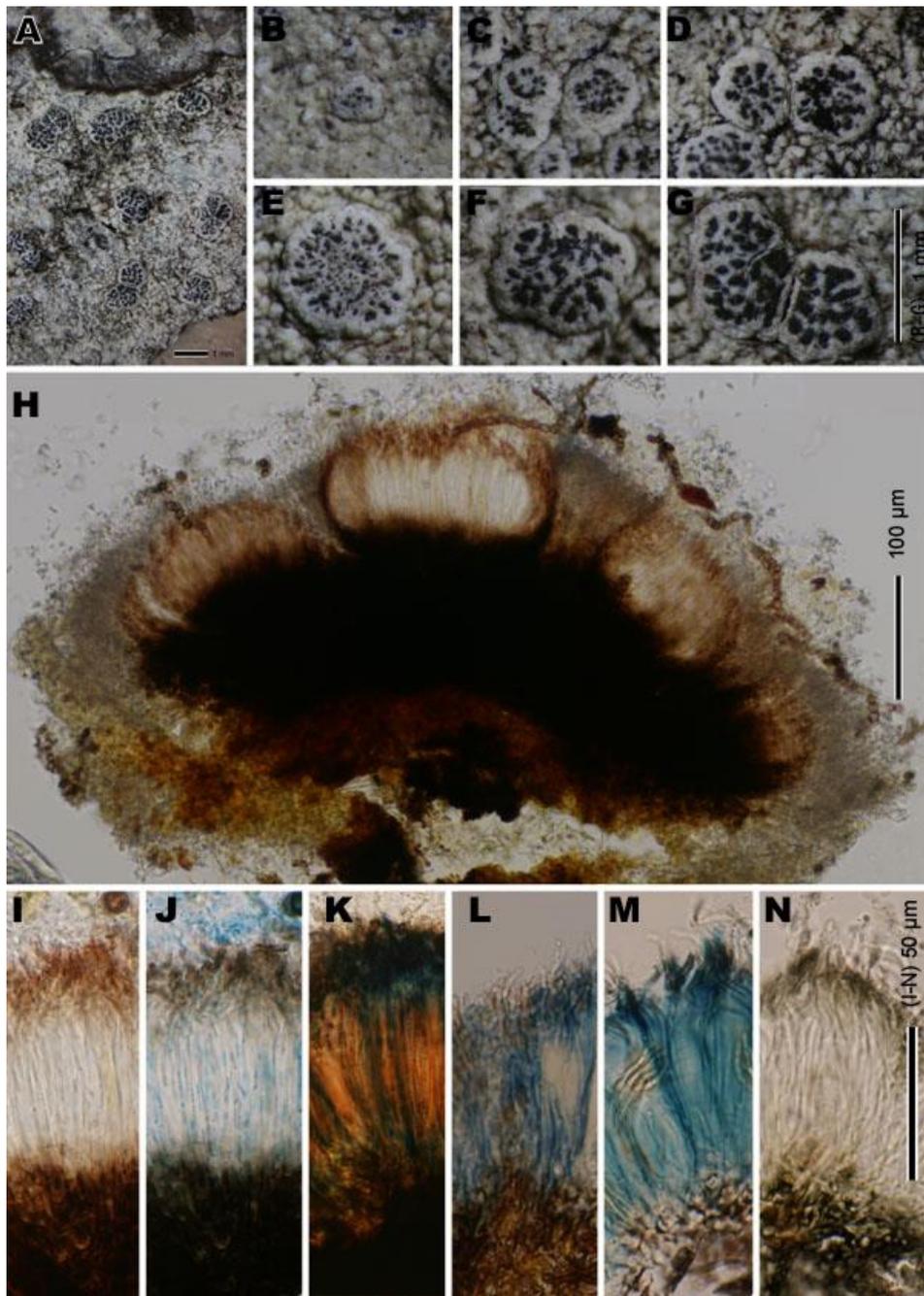


Fig. IV 4.1-1. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum*. A, 地衣体と子器. B-G, 子器. H, 子器縦断面 (GAW 標品). I-N, 子器縦断面の一部の GAW 標品 (I), LPCB 標品 (J), ヨード反応[(I 標品 (K), GAW-I 標品 (L), KI 標品 (M)], K 反応 (N) を示す. A, habit; B-G, apothecia; H, vertical section of apothecium; I-N, parts of vertical sections of apothecia, showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-G, air-dried material; H & I, GAW preparation; J, LPCB preparation; K, I preparation; L, GAW-I preparation; M, KI preparation; N, K preparation). (A-N, Harada 11050).

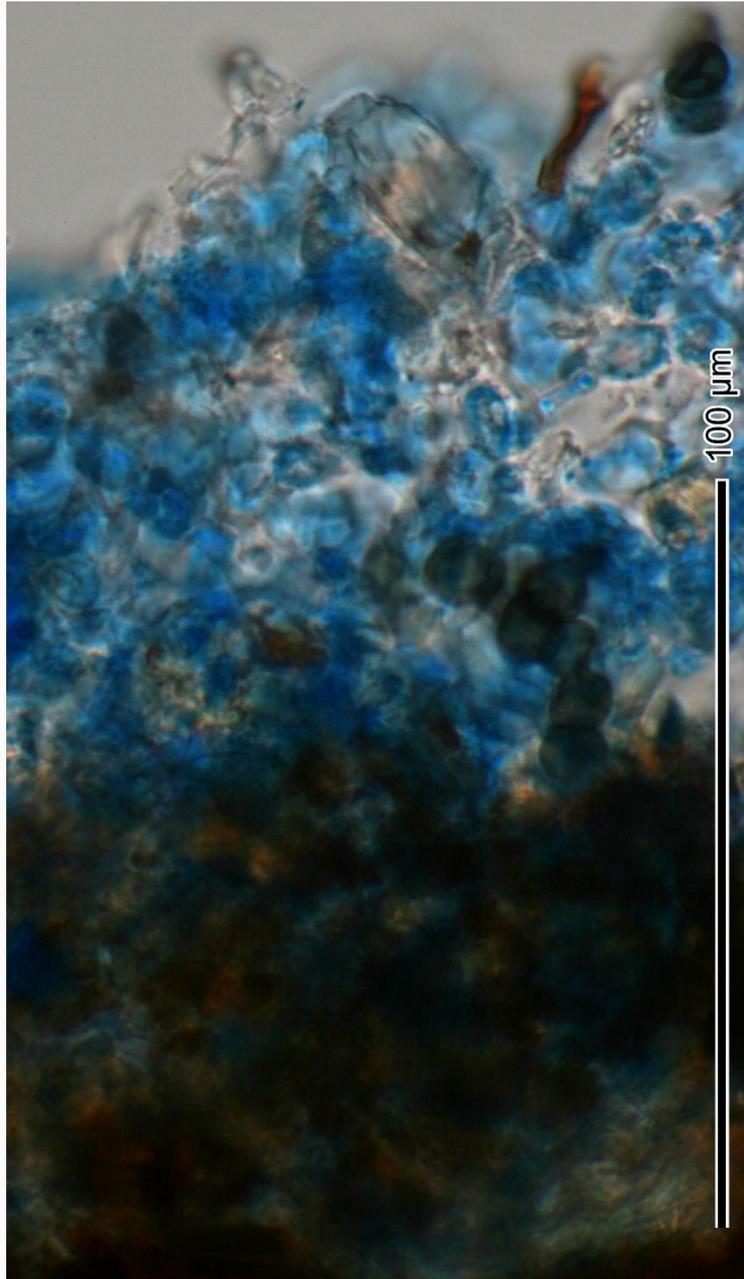


Fig. IV 4.1-2. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum* の地衣体縦断面 (GAW 標品). Vertical section of thallus in *Chiodecton congestulum* (LPCB preparation). (Harada 11050).

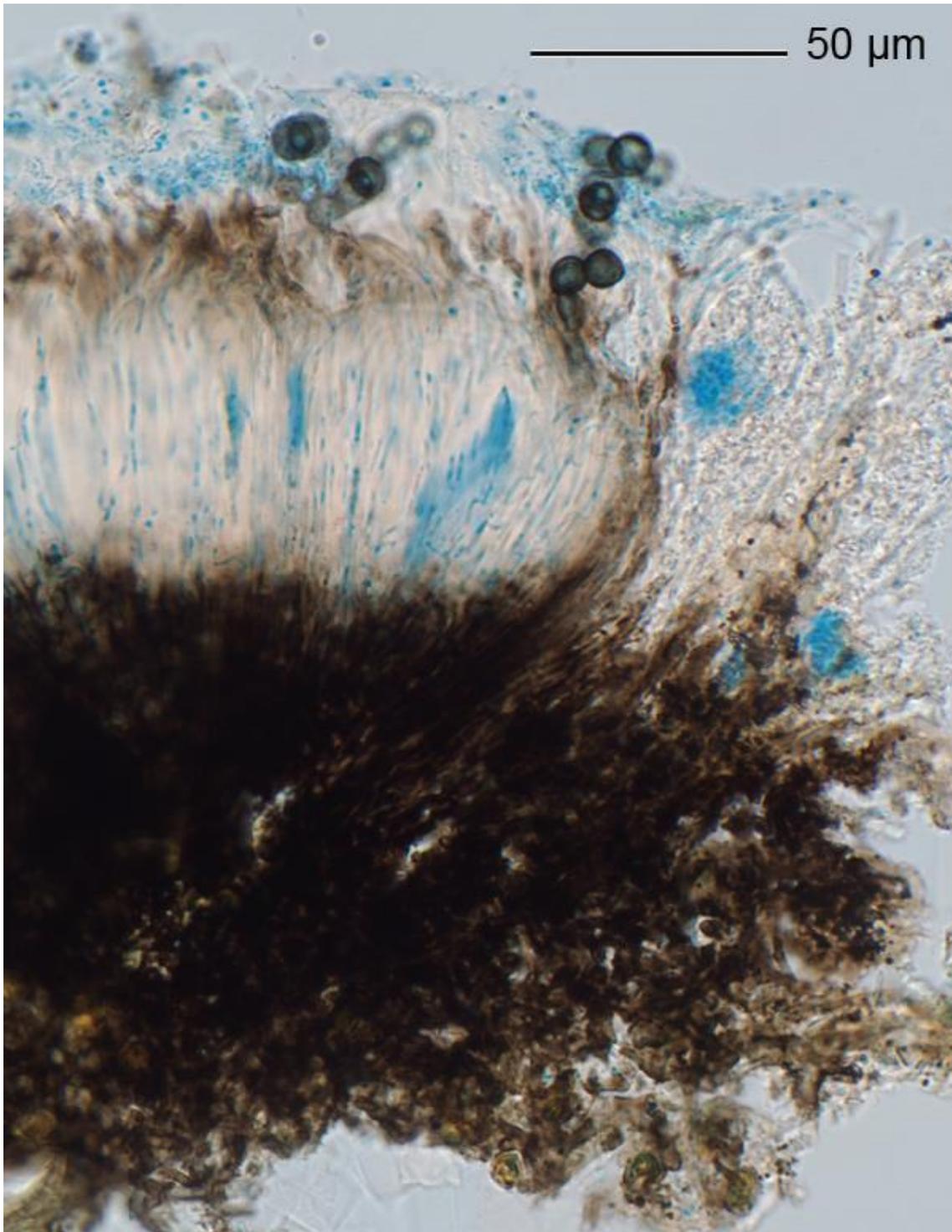


Fig. IV 4.1-3. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum* 子器縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Chiodecton congestulum*. (LPCB preparation; Harada 11050).

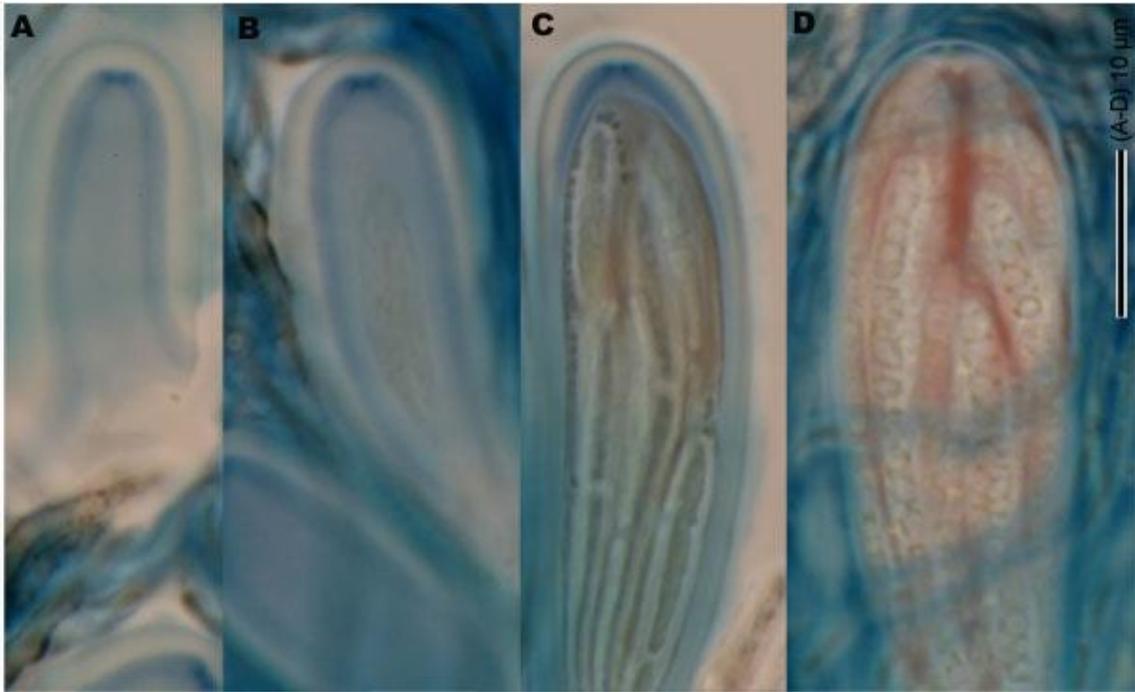


Fig. IV 4.1-4. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum* の子嚢の KI 反応.
Asci of *Chiodecton congestulum* showing KI reactions. (Harada 11050).

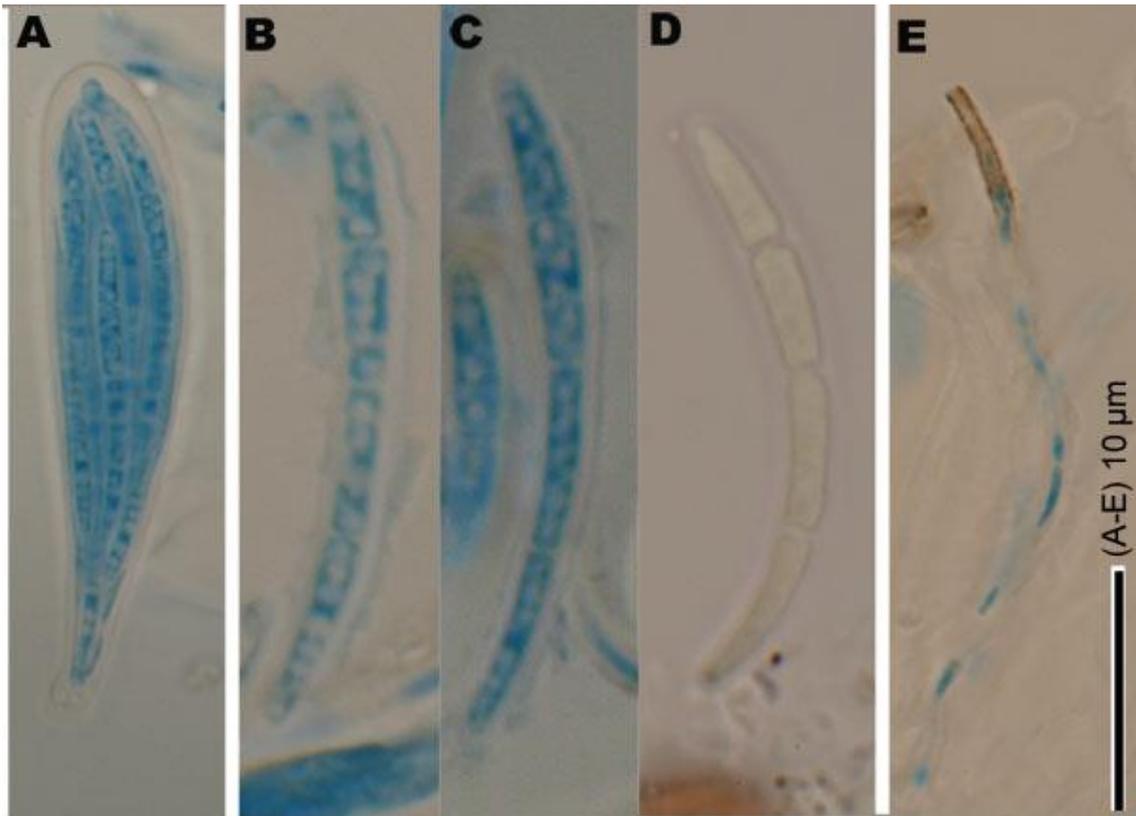


Fig. IV 4.1-5. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum* の子嚢, 子嚢胞子, 側糸状体. A, 子嚢. B-D, 子嚢胞子. E, 側糸状体 (A-C & E, LPCB 標品 ; D, KI 標品. A-F, Harada 11050). Ascus, ascospores and paraphysoids of *Chiodecton congestulum*. A, ascus; B-D, ascospores; E, paraphysoids (A-C & E, LPCB preparations; D, KI preparation). (A-F, Harada 11050).

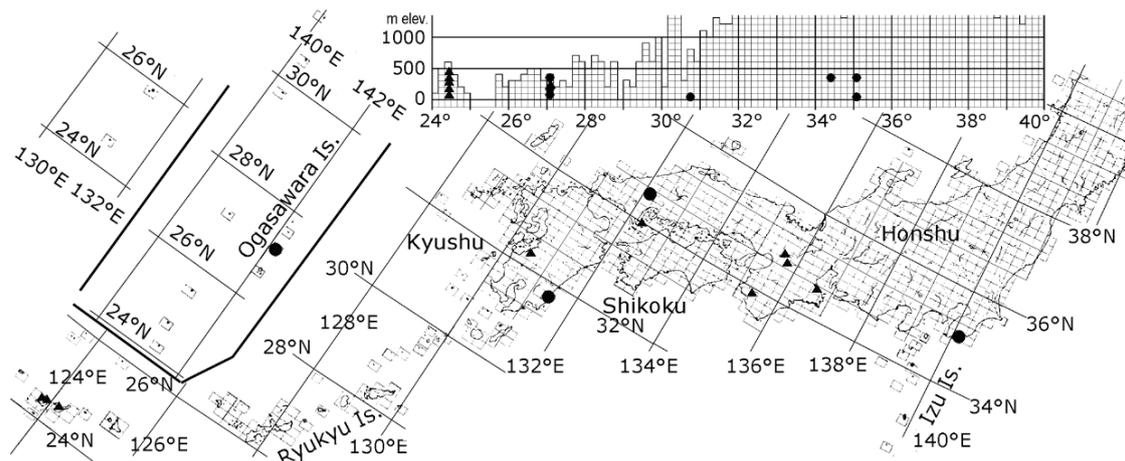


Fig. IV 4.1-6. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum* の国内における分布.
 ● : 検査標本. ▲ : 文献のみの情報. Distribution of *Chiodecton congestulum* in Japan. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

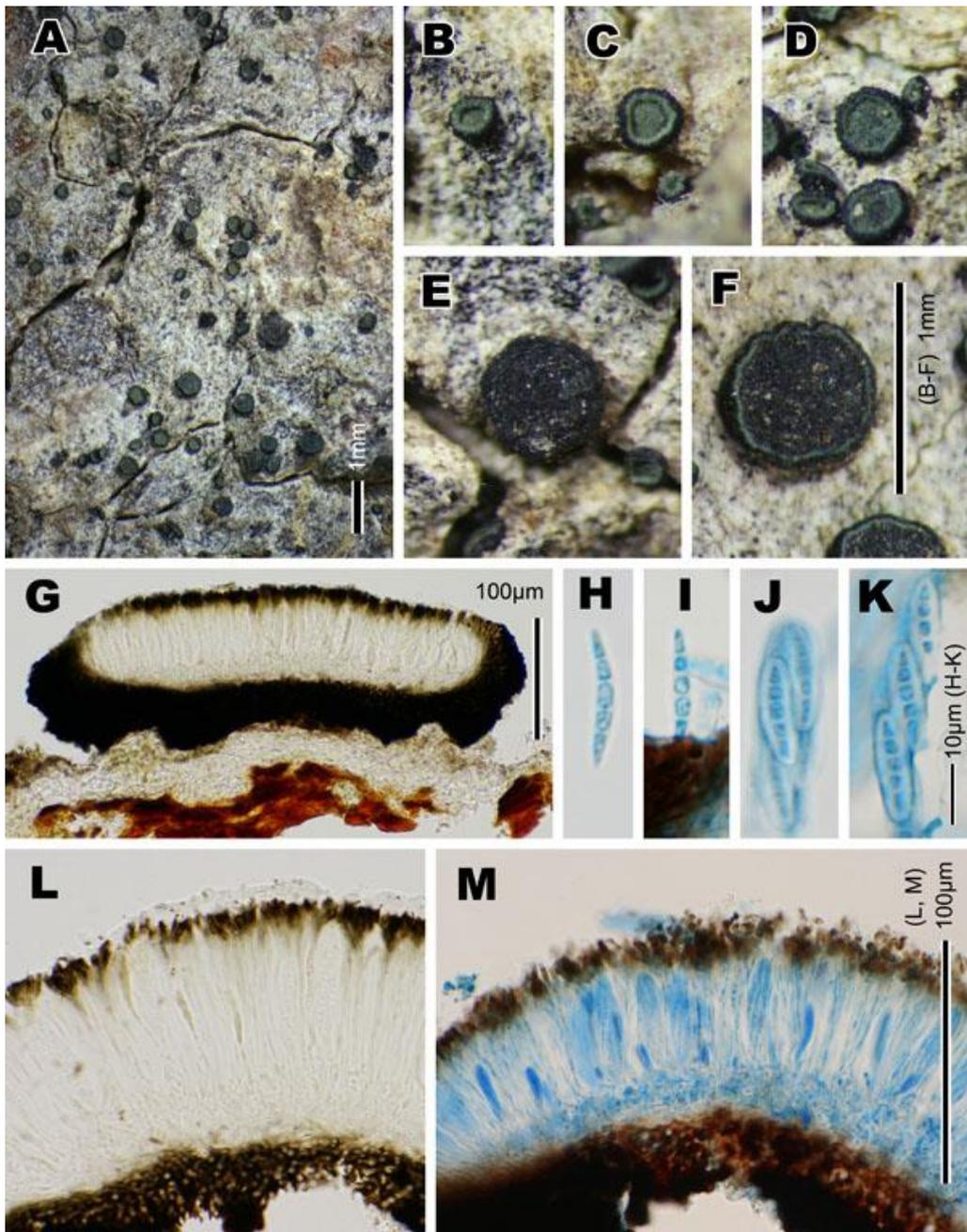


Fig. IV 4.2-1. ヒメカシゴケ *Cresponea japonica* sp. nov. A, 乾燥標本. B-F, 子器. G, 子器縦断面 (GAW 標品). H-K, 子嚢胞子 (LPCB 標品). L & M, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (L) と LPCB 標品 (M) で示す. *Cresponea japonica* sp. nov. A, habit; B-F, apothecia; G, vertical section of apothecium; H-K, ascospores; L & M, part of vertical section of apothecia showing apothecium, hymenium and subhymenium. (A-F, air-dried material; G & L, GAW preparations; H-K & M, LPCB preparations. A-L, holotype)

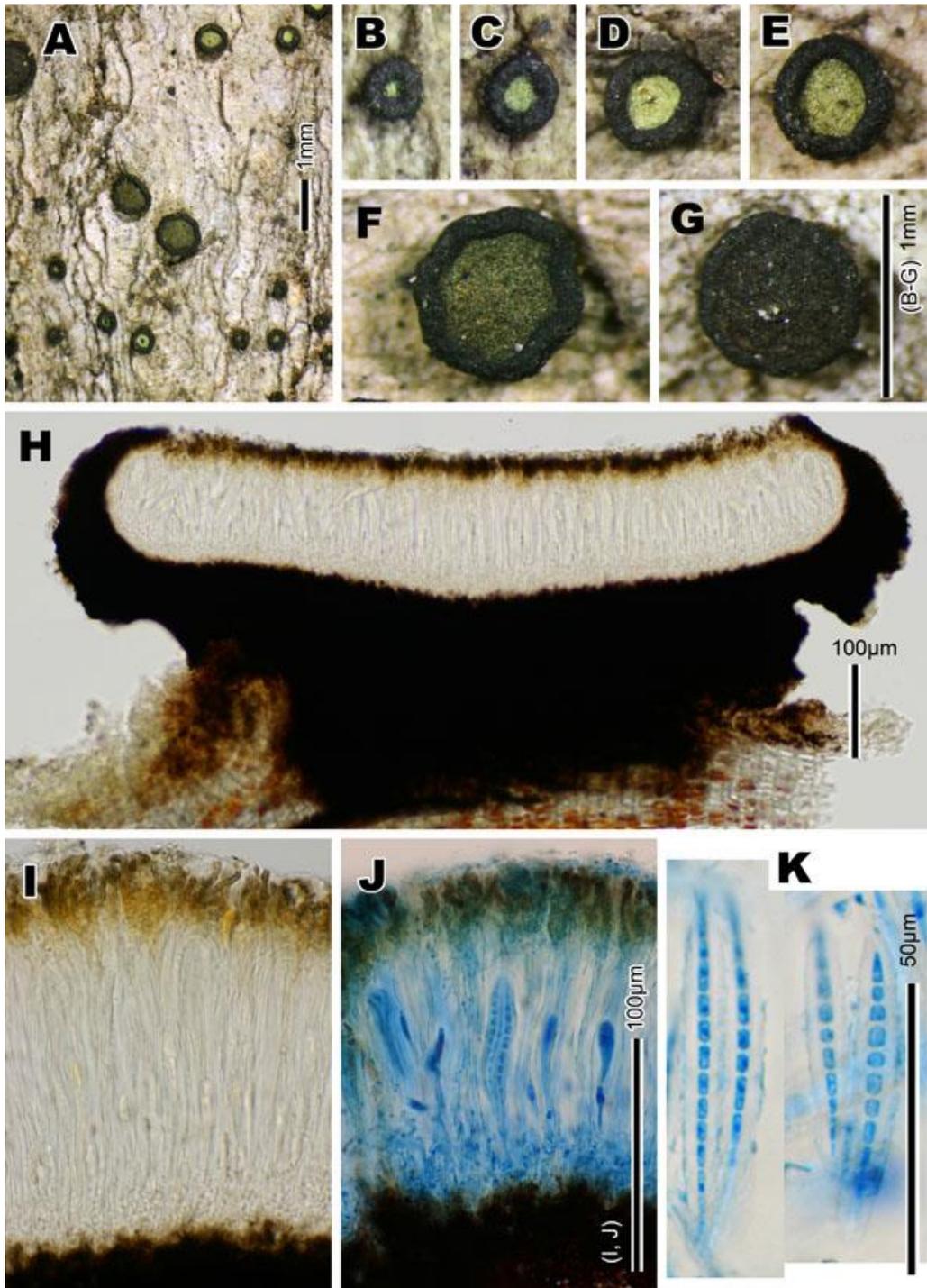


Fig. IV 4.2-2. ニセカシゴケ *Cresporea macrocarpoides*. A, 乾燥標本. B-G, 子器. H, 子器縦断面 (GAW 標品). I & J, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (I) と LPCB 標品 (J) で示す. K, 子嚢胞子 (LPCB 標品). A, habit; B-G, apothecia; H, vertical section of apothecium; I & J, part of vertical section of apothecia showing apothecium, hymenium and subhymenium; K, ascospores. (A-G, air-dried material; H & I, GAW preparations; J & K, LPCB preparations. A-K, Harada 12307.)

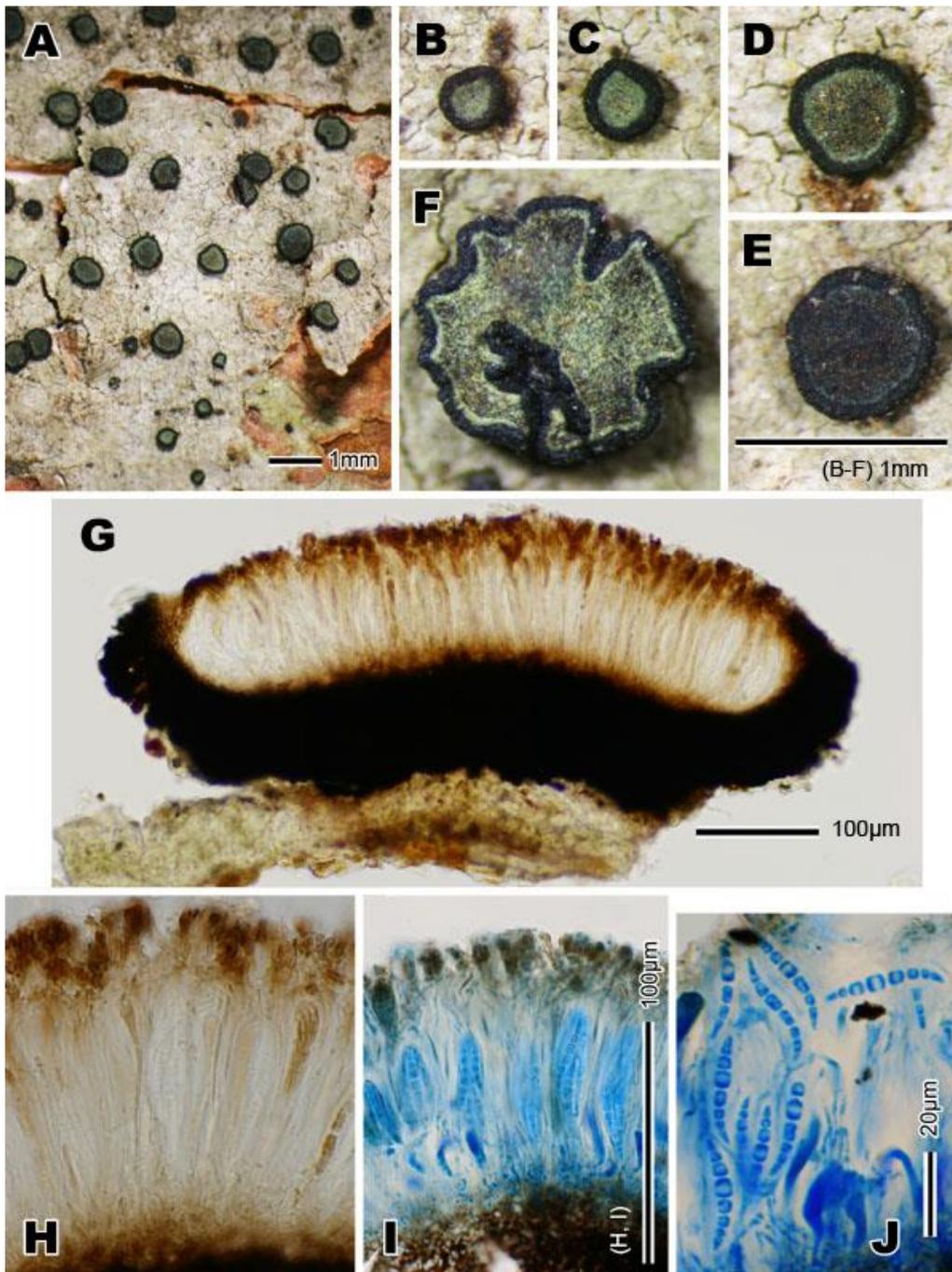


Fig. IV 4.2-3. カシゴケ *Cresponea proximata*. A, 乾燥標本. B-E, 子器. G, 子器縦断面. H & I, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (H) と LPCB 標品 (I) で示す. J, 子嚢胞子. A, habit; B-E, apothecia; G, vertical section of apothecium; H & I, part of vertical sections of apothecia showing epithecium, hymenium and subhymenium; J, ascospores. (A-E, air-dried material; G & H, GAW preparations; I & J, LPCB preparations. A-E, G-J, Kawana 98080519; F, Kawana 2112106)

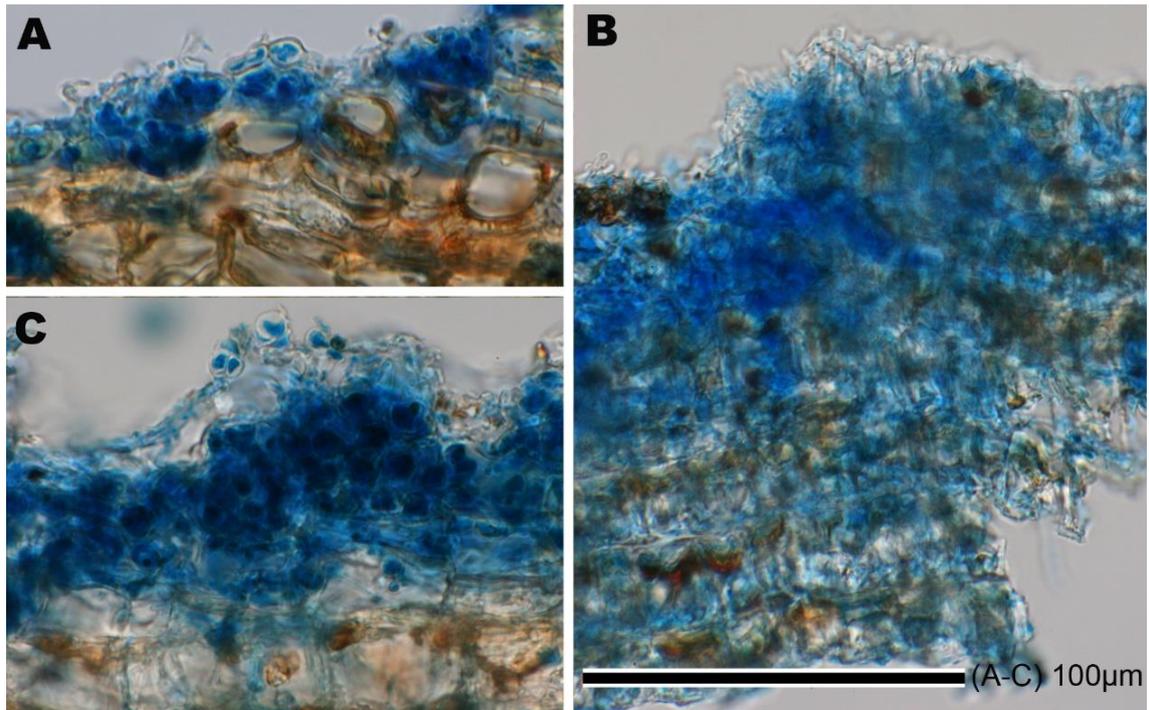


Fig. IV 4.2-4. カシゴケ属 (*Cresponea*) の地衣体縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of thalli in *Cresponea* (LPCB preparations). A, ヒメカシゴケ *Cresponea japonica* (Sakata 46) ; B, カシゴケ *C. proximata* (Kawana 9808519); C, ニセカシゴケ *C. macrocarpoides* (Kawana 12904).

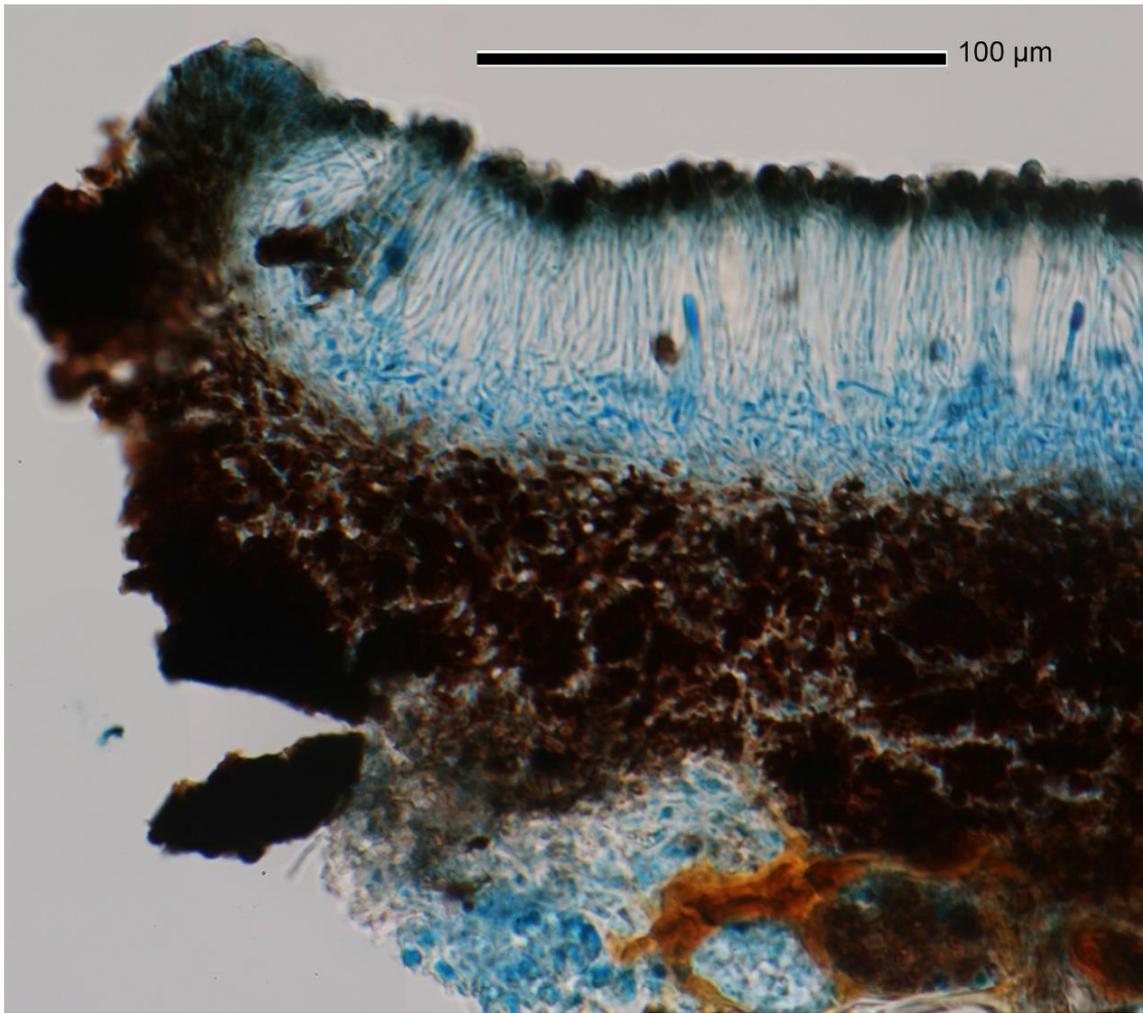


Fig. IV 4.2-5. ヒメカシゴケ *Cresponea japonica* 子器縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Cresponea japonica* (LPCB preparations). (Harada 23130).

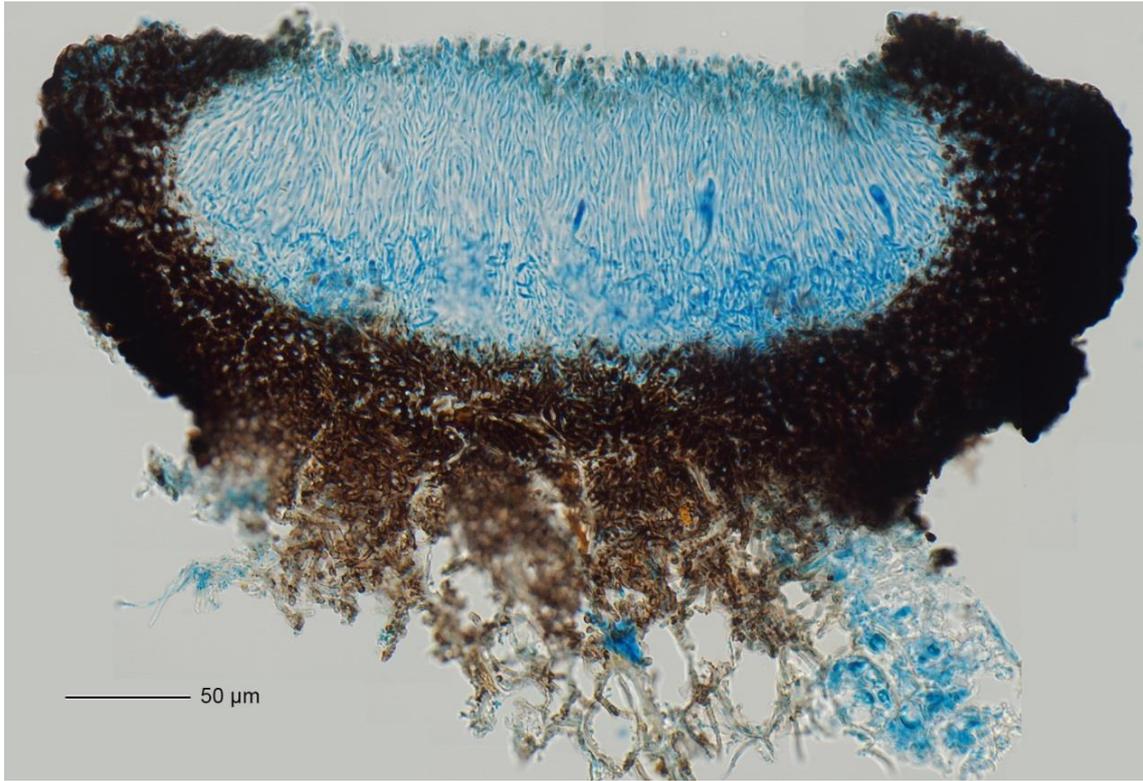


Fig. IV 4.2-6. ニセカシゴケ *Cresponea macrocarpoides* 子器縦断面(LPCB 標品).
Vertical section of apothecium in *Cresponea macrocarpoides* (LPCB preparations). (Sakata 36).

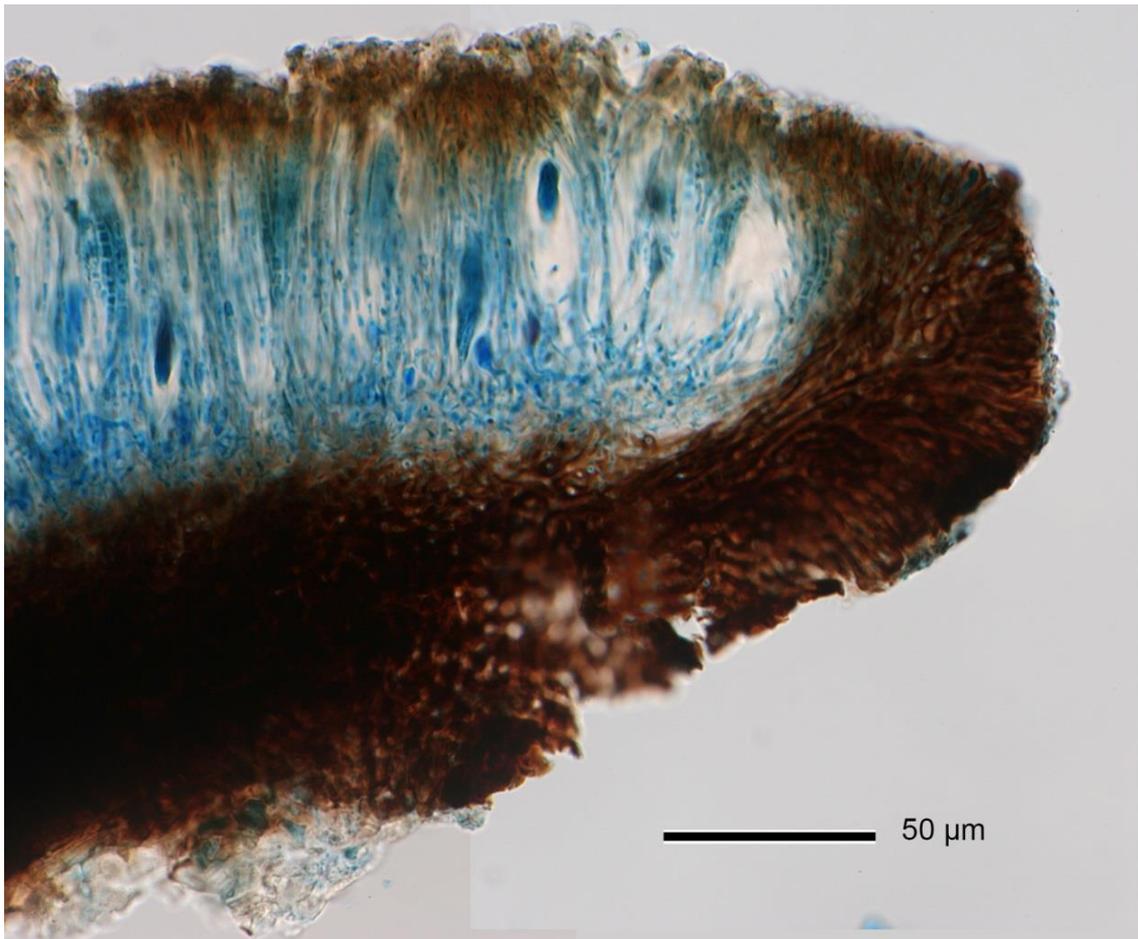


Fig. IV 4.2-7. カシゴケ *Cresponea proximata* 子器縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Cresponea proximata* (LPCB preparations). (Harada 11971).

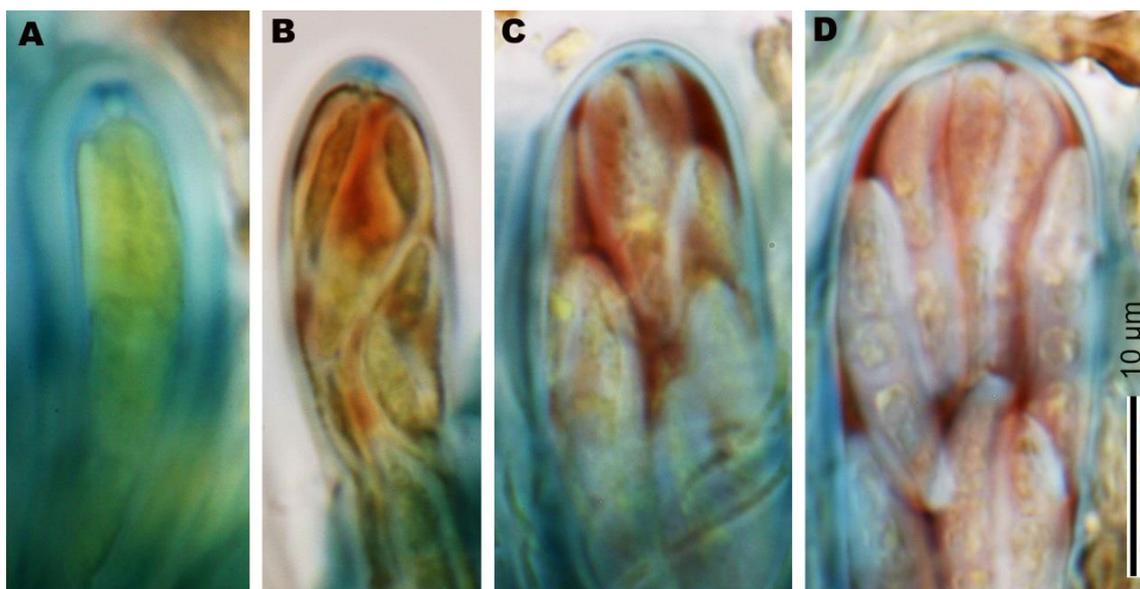


Fig. IV 4.2-8. ヒメカシゴケ *Cresponea japonica* 子嚢の KI 反応. Asci of *Cresponea japonica* showing KI reactions. (Harada 23136).

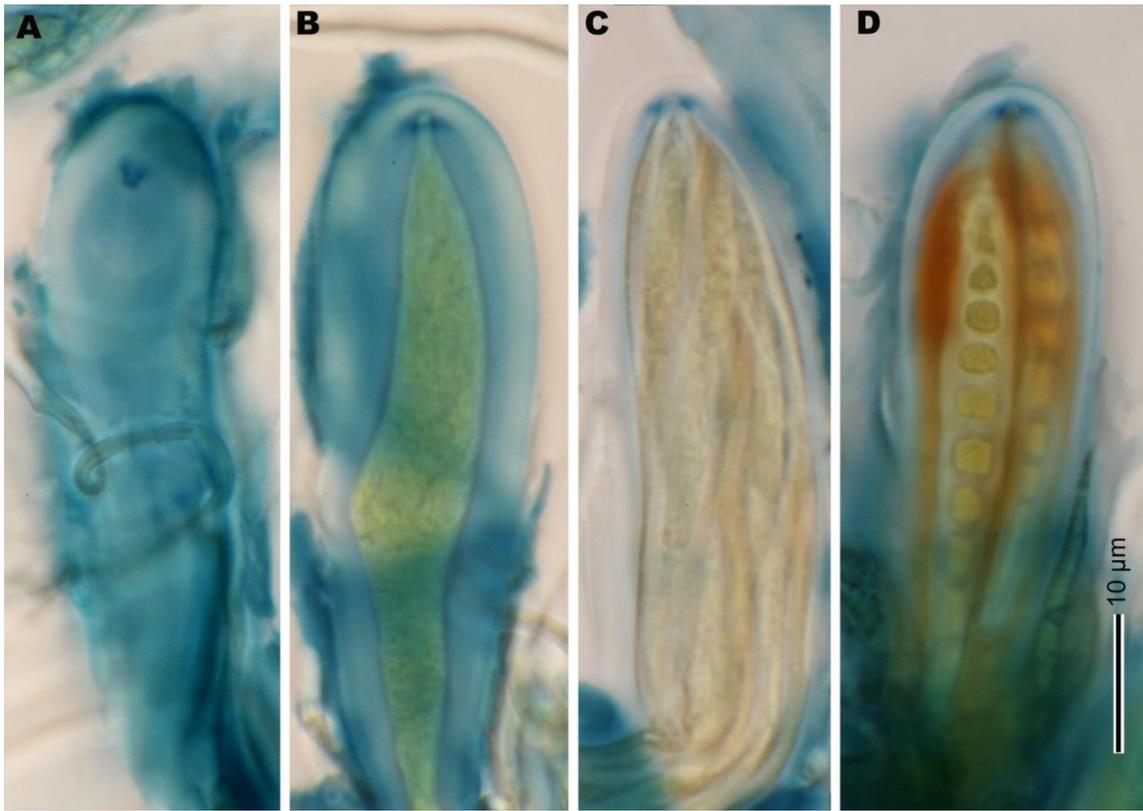


Fig. IV 4.2-9. ニセカシゴケ *Cresponea macrocarpoides* 子嚢の KI 反応. Asci of *Cresponea macrocarpoides* showing KI reactions. (Harada 18529).

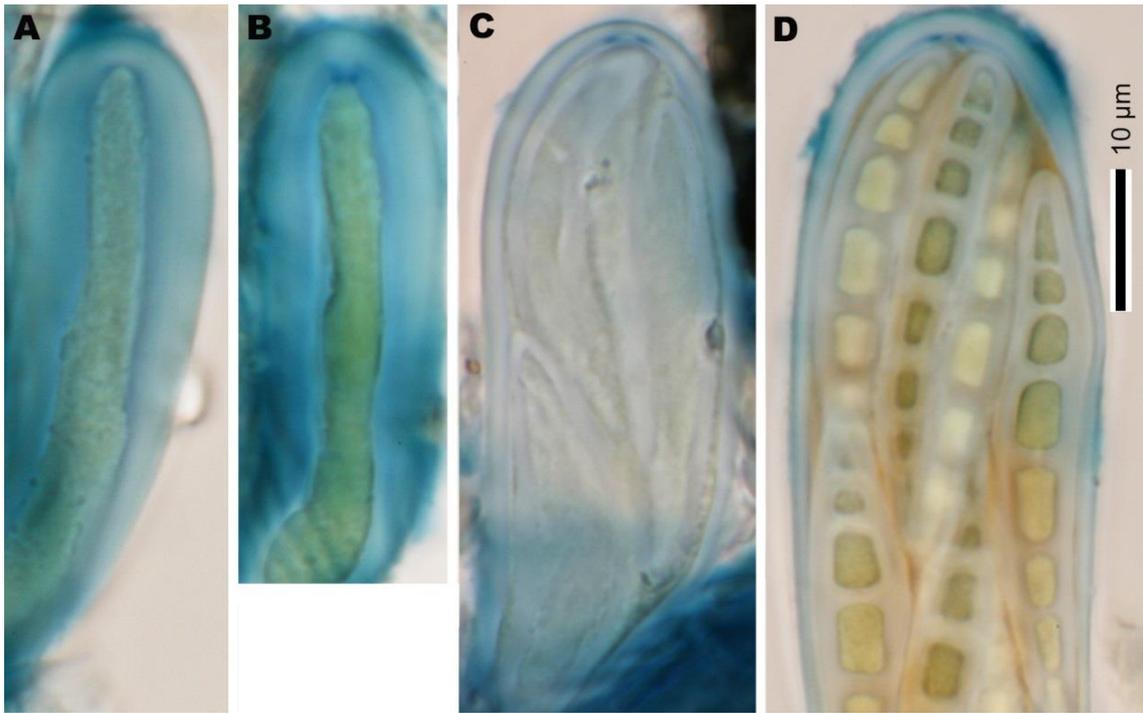


Fig. IV 4.2-10. カシゴケ *Cresponea proximata* 子嚢の KI 反応. Asci of *Cresponea proximata* showing KI reactions. (Kawana 82102).

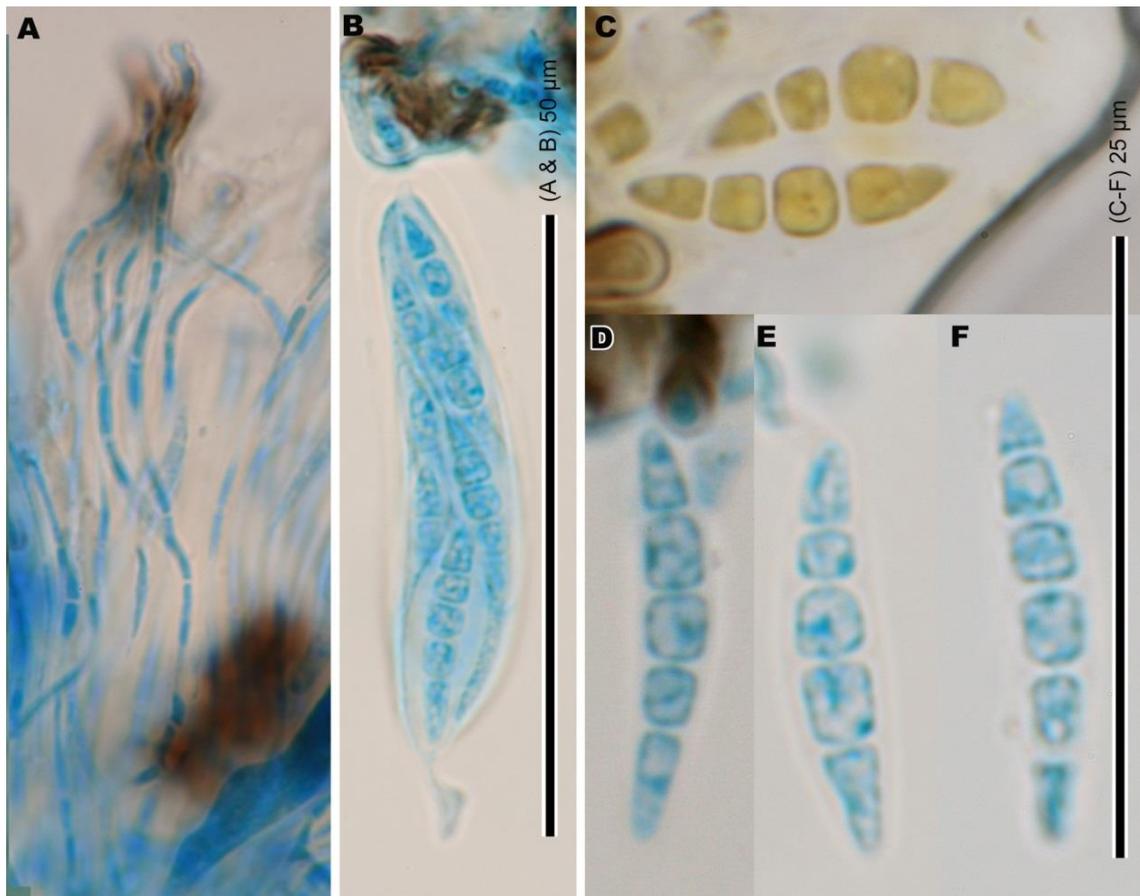


Fig. IV 4.2-11. ヒメカシゴケ *Cresponea japonica*. A, 側糸状体 (LPCB 標品). B, 子囊 (LPCB 標品). C-F, 子嚢胞子 (C, KI 標品 ; D-F, LPCB 標品). Anatomy of *Cresponea japonica*. A, paraphysoids ; B, ascus; C-F, ascospores. (A, B & D-F, LPCB preparations; C, KI preparation. A-F, Harada 1028).

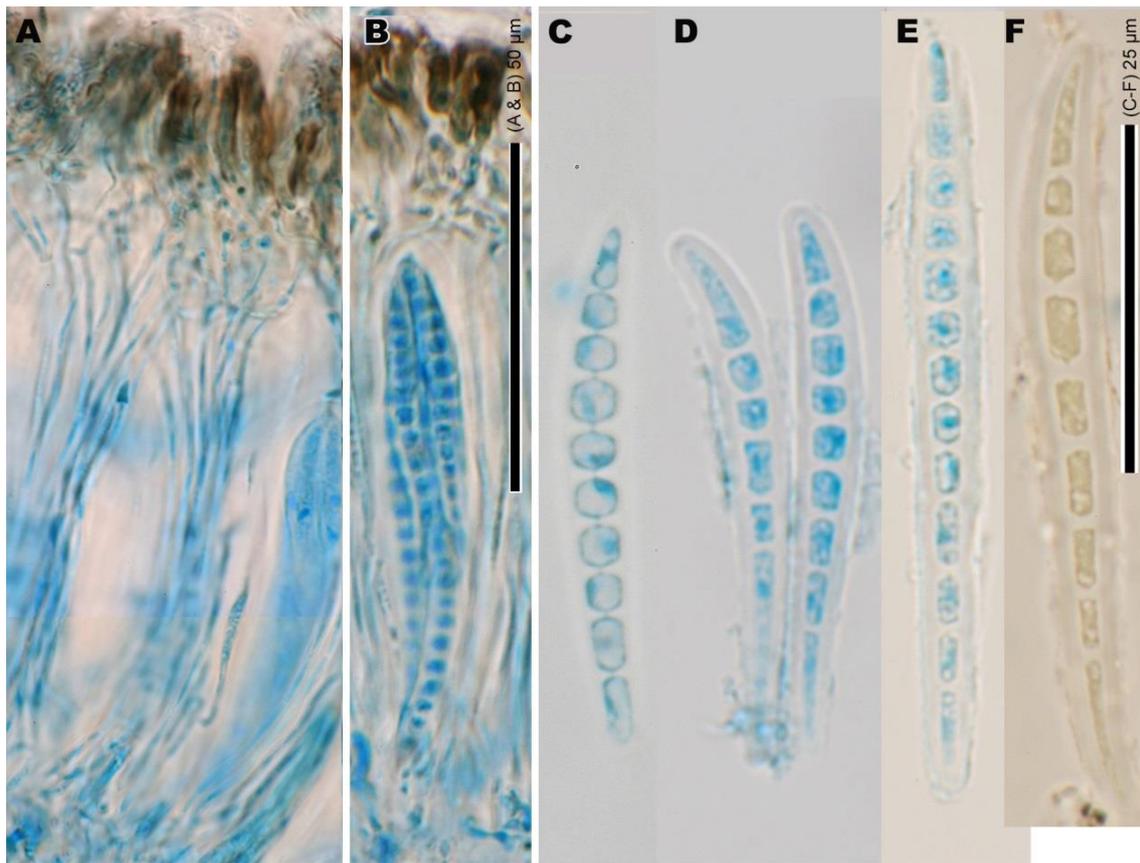


Fig. IV 4.2-12. ニセカシゴケ *Cresponea macrocarpoides*. A, 側糸状体 (LPCB 標品). B, 子嚢 (LPCB 標品). C-F, 子嚢胞子 (C-E, LPCB 標品; F, KI 標品). Anatomy of *Cresponea macrocarpoides*. A, paraphysoids ; B, ascus; C-F, ascospores. (A -E, LPCB preparations; F, KI preparation. A-F, Harada 3710)

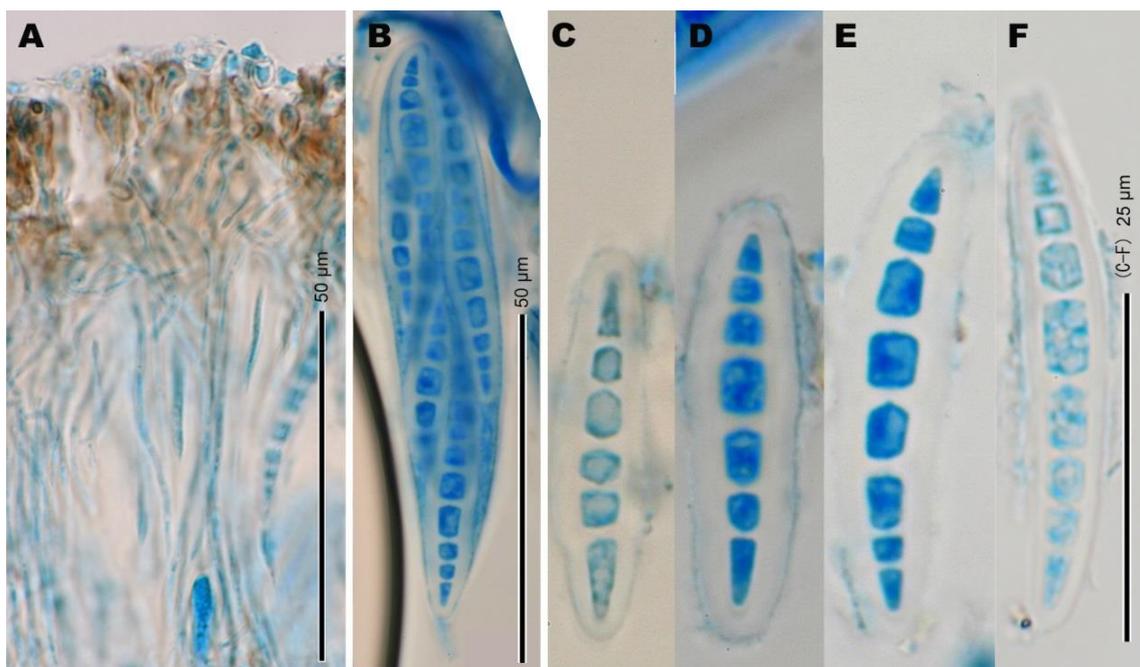


Fig. IV 4.2-13. カシゴケ *Cresponea proximata*. A, 側糸状体 (LPCB 標品). B, 子嚢 (LPCB 標品). C-F, 子嚢胞子 (C, KI 反応 ; D-F, LPCB 標品). Anatomy of *Cresponea proximata*. A, paraphysoids ; B, ascus ; C-F, ascospores. (A, B & D-F, LPCB preparations; C, KI preparation. A, Harada 11949; B-E, 82102)

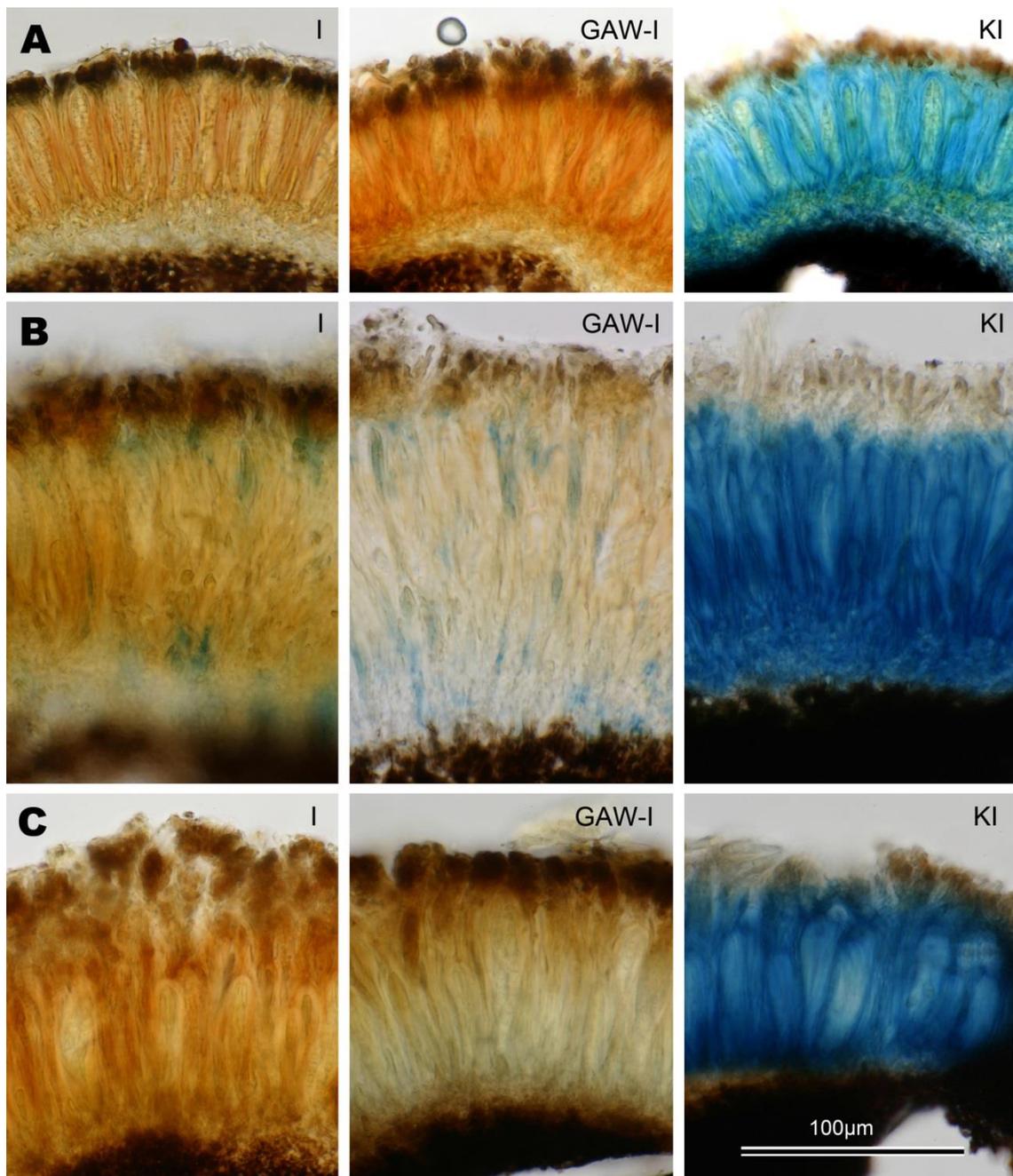


Fig. IV 4.2-14. 子器切片におけるヨード反応 (I, GAW-I, KI 標品). A, ヒメカシゴケ *Cresponea japonica*. B, ニセカシゴケ *C. macrocarpoides*. C, カシゴケ *C. proximata*. Iodine reactions of hymenium etc. in *Cresponea*. (I, GAW-I, KI preparations). A, *Cresponea japonica*; B, *C. macrocarpoides*, C, *C. proximata*. (A, Harada 18364 (holotype); B, Harada 12307, C, Kawana 9808519).

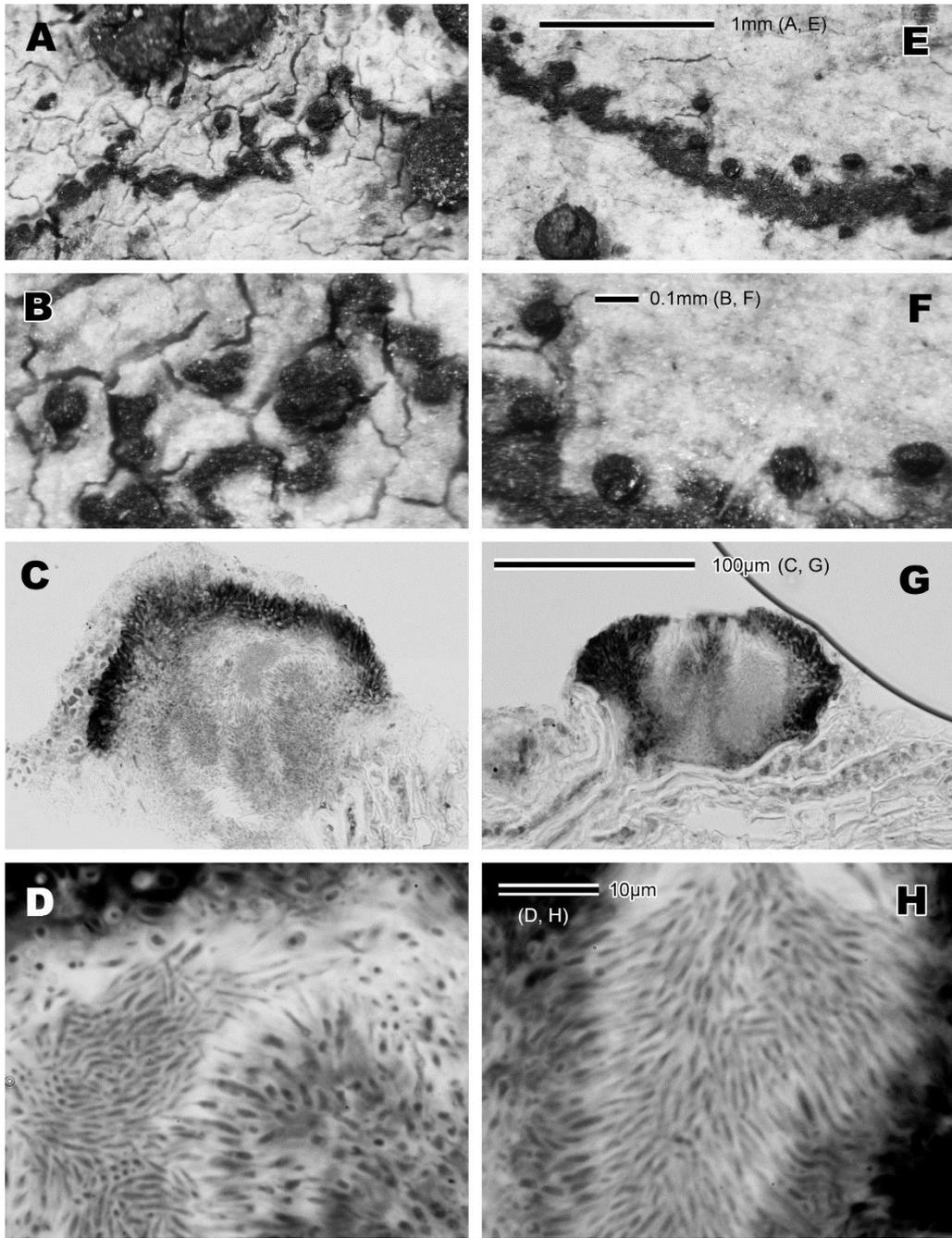


Fig. IV 4.2-15. ニセカシゴケ *C. macrocarpoides* とカシゴケ *C. proximata* の粉子器と粉子. A-D, ニセカシゴケ; E-H, カシゴケ. A, B, E & F, 乾燥標本における粉子器外観. C & G, 粉子器縦断面 (LPCB 標品). D & H, 断面の一部拡大図 (LPCB 標品). Pycnidia and conidia of *Cresponea macrocarpoides* and *C. proximata*. A, B, E & F, habit (air-dried material); C & G, vertical sections of pycnidia (LPCB preparations); D & H, close-up of vertical sections of pycnidia, showing bacillar conidia (LPCB preparations). (A-D; Kawana 99040913 and E-H; Kawana 120403). ;

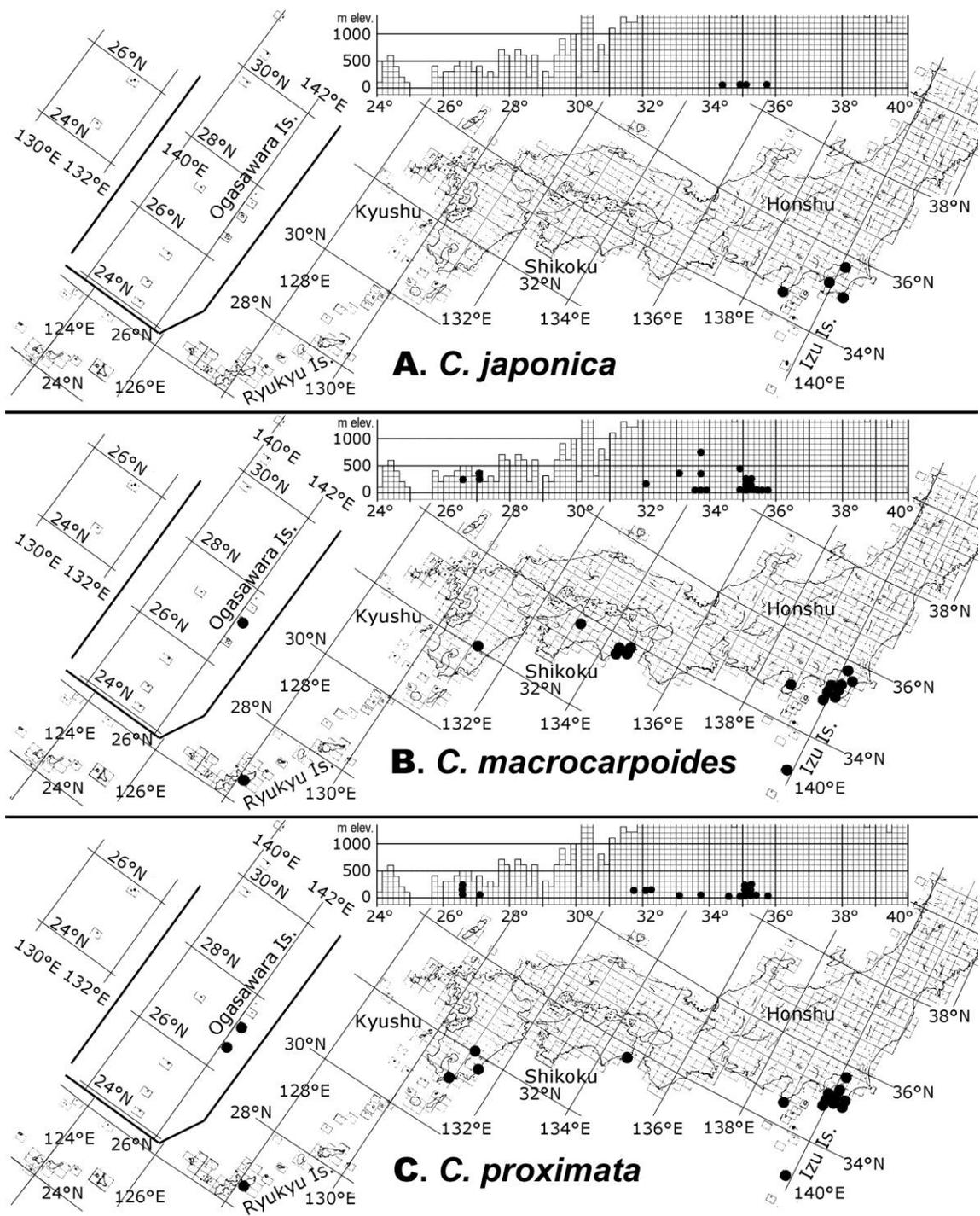


Fig. IV 4.2-16. カシゴケ属 (*Cresponea*) の国内における分布. A, ヒメカシゴケ *C. japonica*. B, ニセカシゴケ *C. macrocarpoides*. C, カシゴケ *C. proximata*. Distribution of *Cresponea* in Japan. A, *C. japonica*. B, *C. macrocarpoides*. C, *C. proximata*.

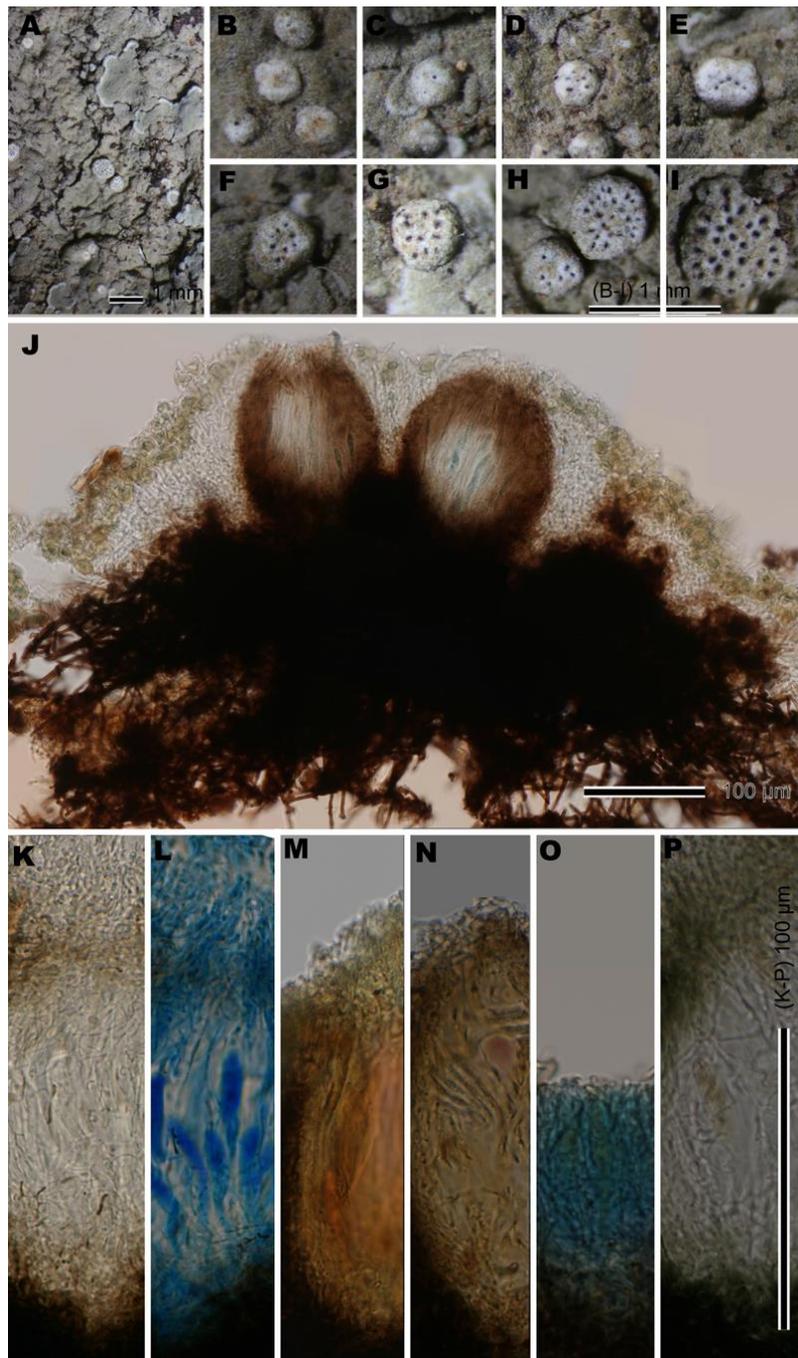


Fig. IV 4.3-1. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum*. A, 乾燥標本. B-I, ストロマと子器. J, 子器縦断面 (GAW 標品). K-P, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (K) と LPCB 標品 (L), ヨード反応 (M, I 標品 ; N, GAW-I 標品 ; O, KI 標品), K 標品 (P) で示す. *Dichosporidium boschianum*. A, habit ; B-I, stromata with perithecia ; J, vertical section of stroma with two perithecia ; K-P, parts of hymenia, in GAW (K), LPCB (L), I (M), GAW-I (N), KI (O), and K preparations (P). (A-I, air-dried material ; J & K, GAW preparations). (A-J, Harada 22929; K-P, 22904) .

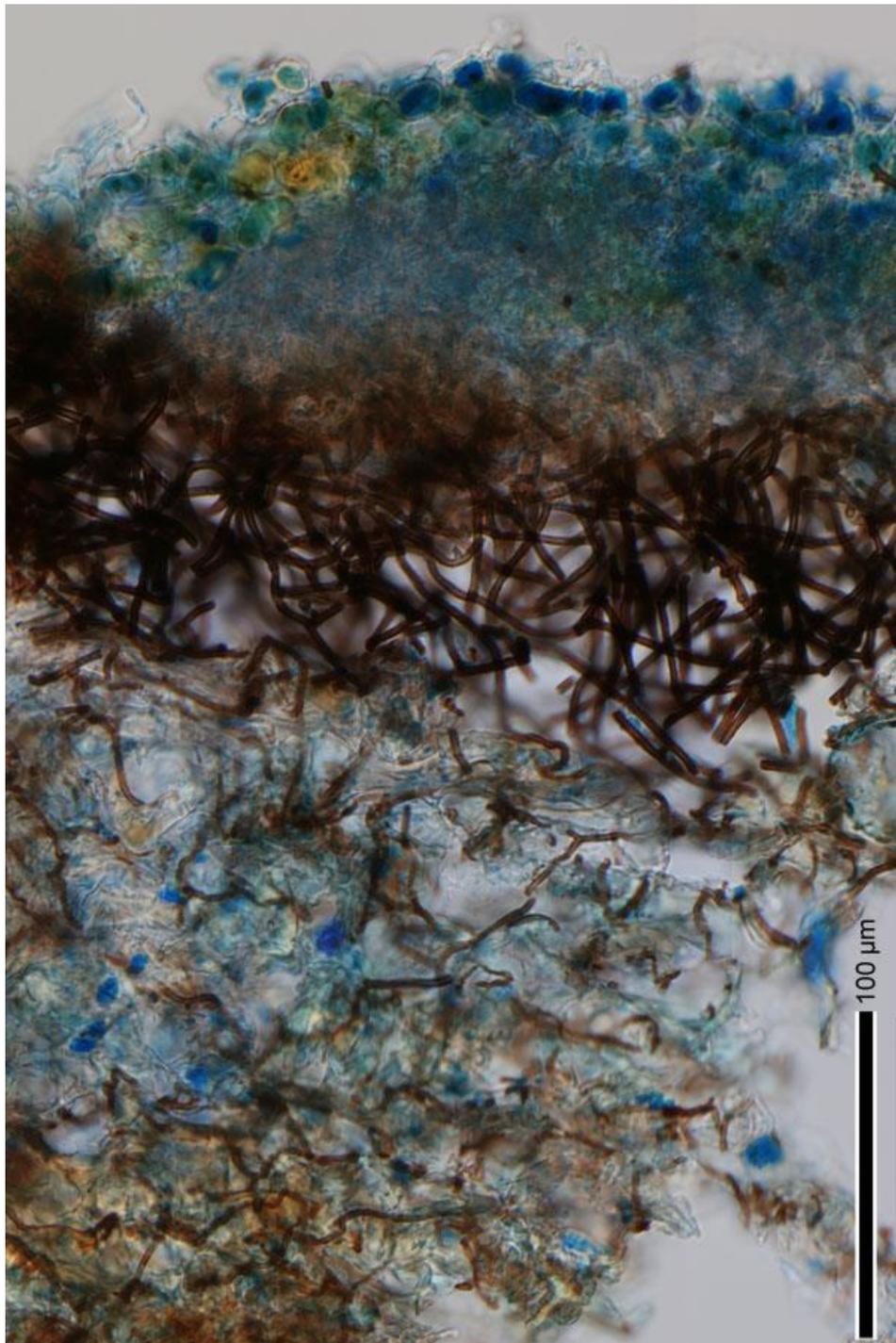


Fig. IV 4.3-2. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum* の地衣体縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Dichosporidium boschianum* (LPCB preparation). (Harada 22904).

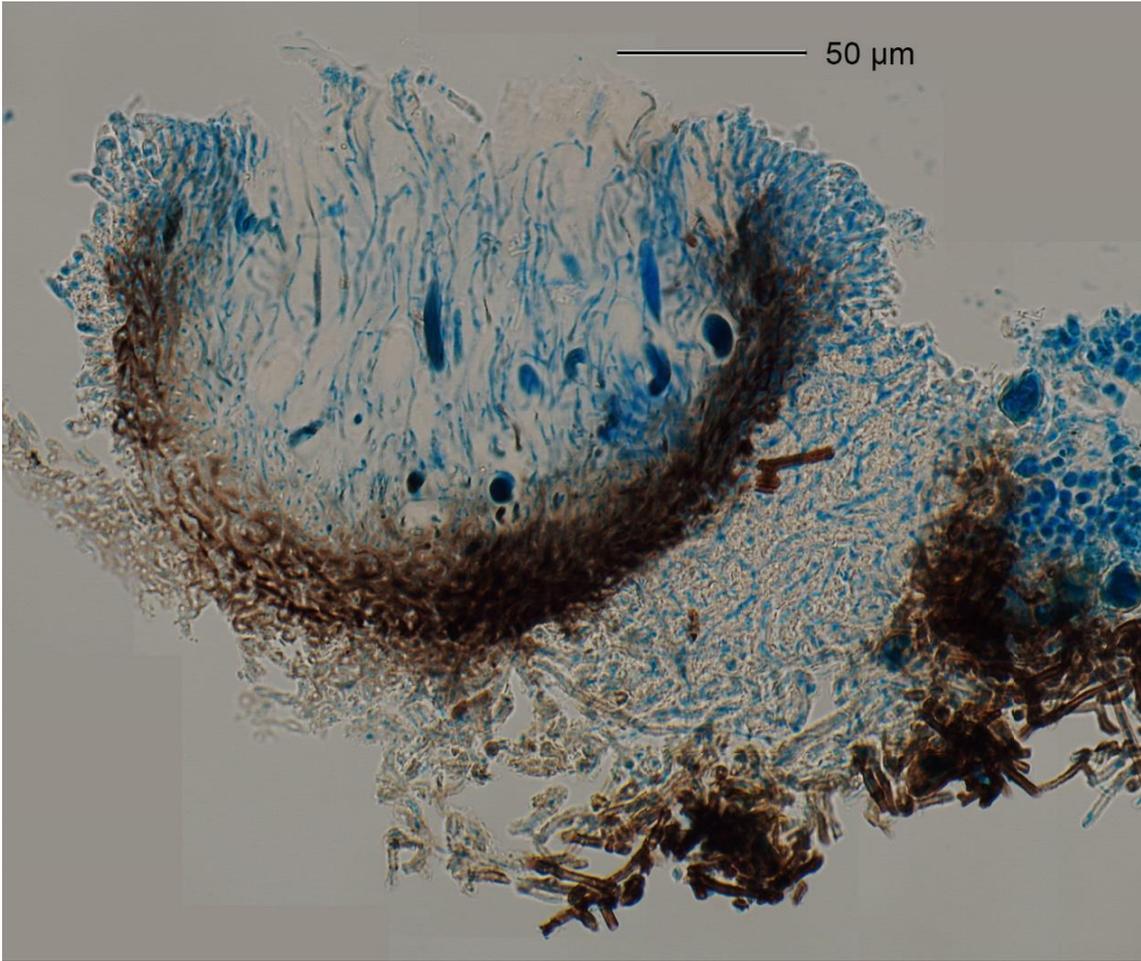


Fig. IV 4.3-3. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum* の子器縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of perithecium in *Dichosporidium boschianum* (LPCB preparation). (Harada 22934).

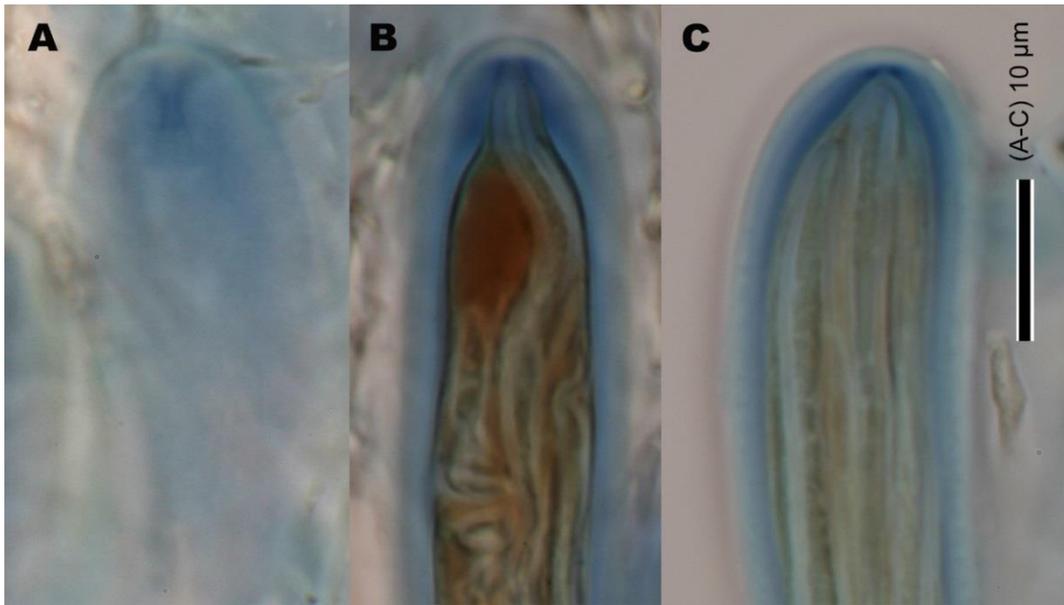


Fig. IV 4.3-4. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum*. 子囊の一部を KI 反応で示す. Vertical section of asci in *Dichosporidium boschianum*, showing KI reactions. (Harada 22904).

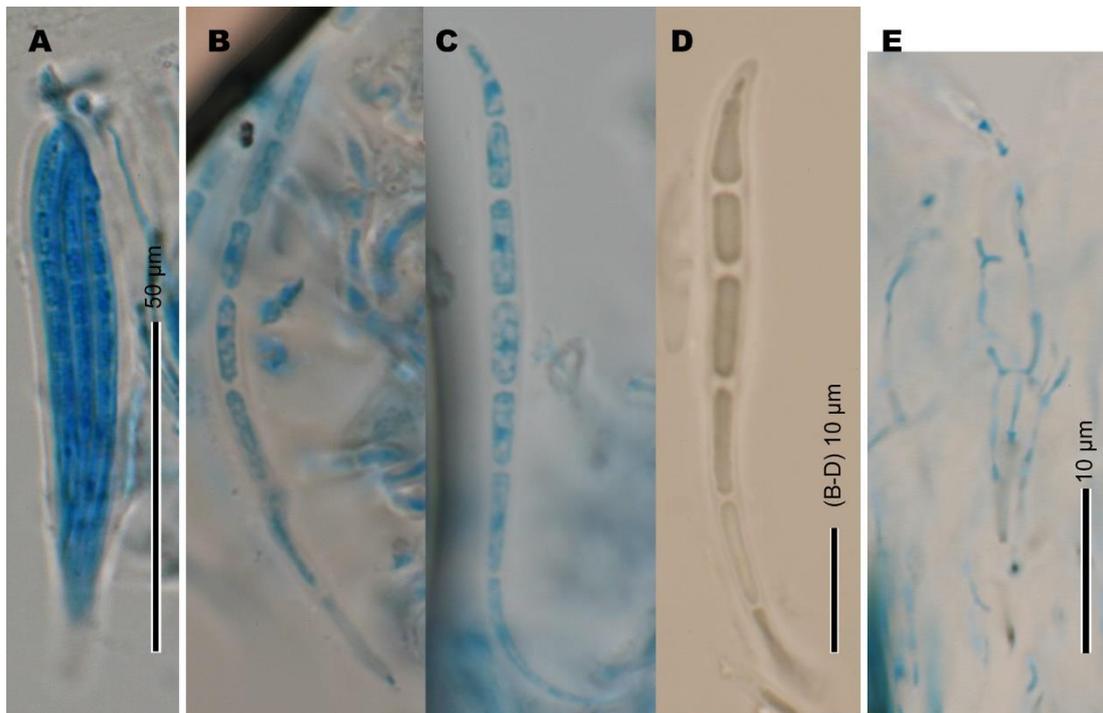


Fig. IV 4.3-5. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum*. A, 子囊. B-D, 子嚢胞子. E, 側糸状体 (A-C & E, LPCB 標品; D, KI 反応). Anatomy of *Dichosporidium boschianum*. A, ascus ; B-D, ascospores, E, paraphysoids (A-C & E, LPCB preparations; D, KI preparation) (A -D, Harada 22904 ; E, Harada 22934).

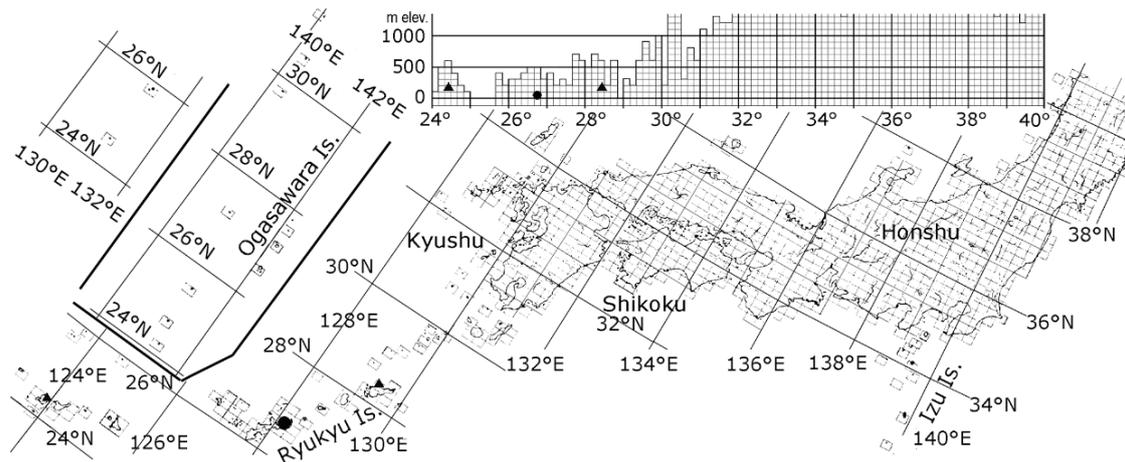
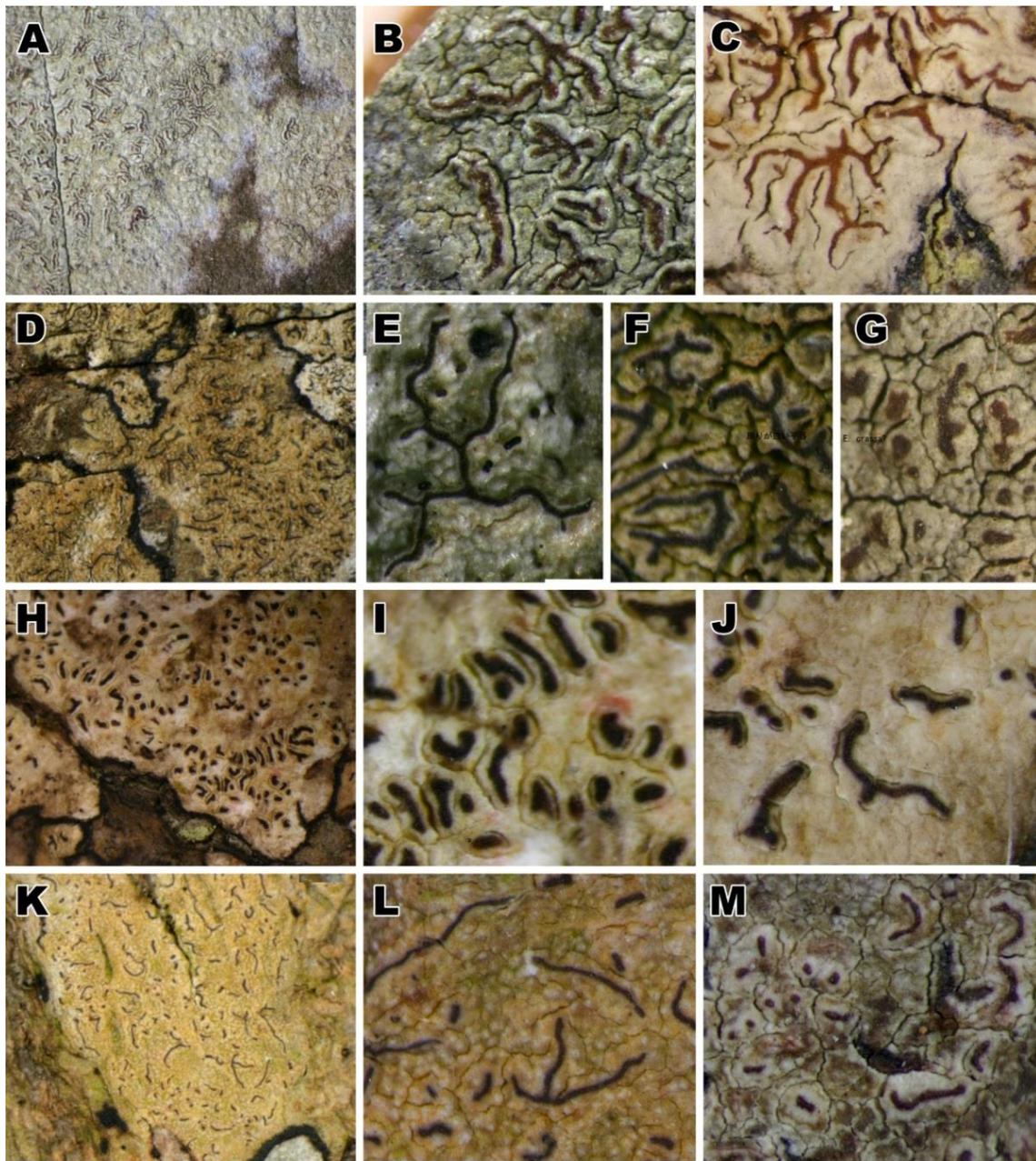


Fig. IV 4.3-6. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum* の国内における分布.
 Distribution of *Dichosporidium boschianum* in Japan. ●, 検査標本. ▲, 既知の報告.



— (A, D, H & K) 1mm

— (B, C, E-G, I, J, L, & M) 1 mm

Fig. IV 4.4-1. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* とマルミクチナワゴケ *E. divergens*. A-C, クチナワゴケ *E. anguinella* ; D-G, *E. divergens* ; H-J, *E. divergens* グループ A ; K-M, *E. divergens* グループ B. (A-M, 乾燥標本). Habits of *Enterographa anguinella* and *E. praepallens*. A-C, *Enterographa anguinella* ; D-G, *E. divergens* ; H-J, *E. divergens* group A ; K-M, *E. divergens* group B. (A & B, Sakata 661; C, Sakata 64; D & E, Sakata 807; F, Sakata 626; G, Harada 16257; H-J, Sakata 313; K & L, Sakata 844; M, Kawana 32032).

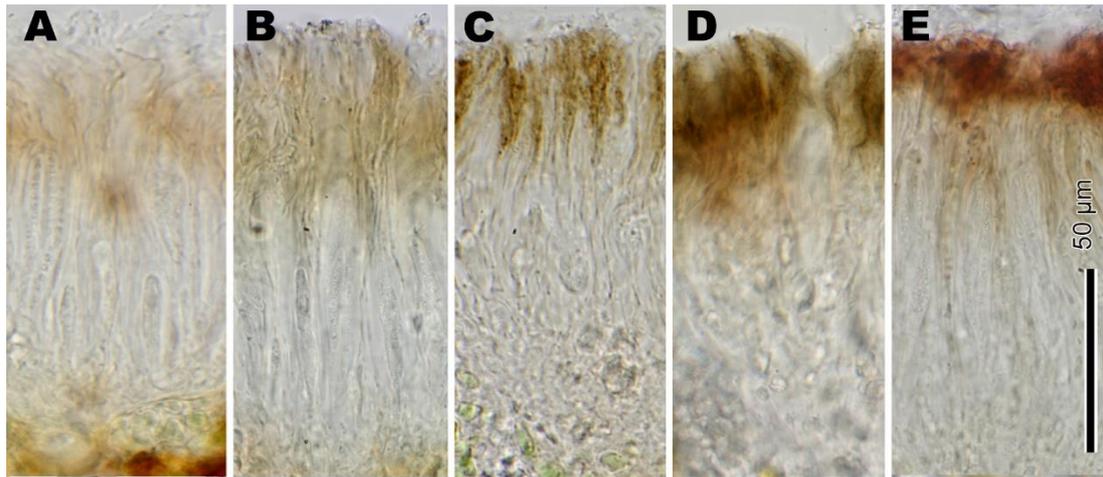


Fig. IV 4.4-2. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* とマルミクチナワゴケ *E. divergens* の子器縦断面部分(子嚢層付近) (GAW 標品). A, クチナワゴケ *E. anguinella*; B-E, マルミクチナワゴケ *E. divergens* (D, グループ A; E, グループ B). Parts of vertical sections of lirellae in *Enterographa anguinella* and *E. divergens*, showing apothecium, hymenium and subhymenium (GAW preparations). A, *E. anguinella*; B-E, *E. divergens* (D, group A; E, group B). (A, Sakata 64; B, Kawana 2022504; C, Sakata 58; D, Sakata 313; E, Kawana 32032).

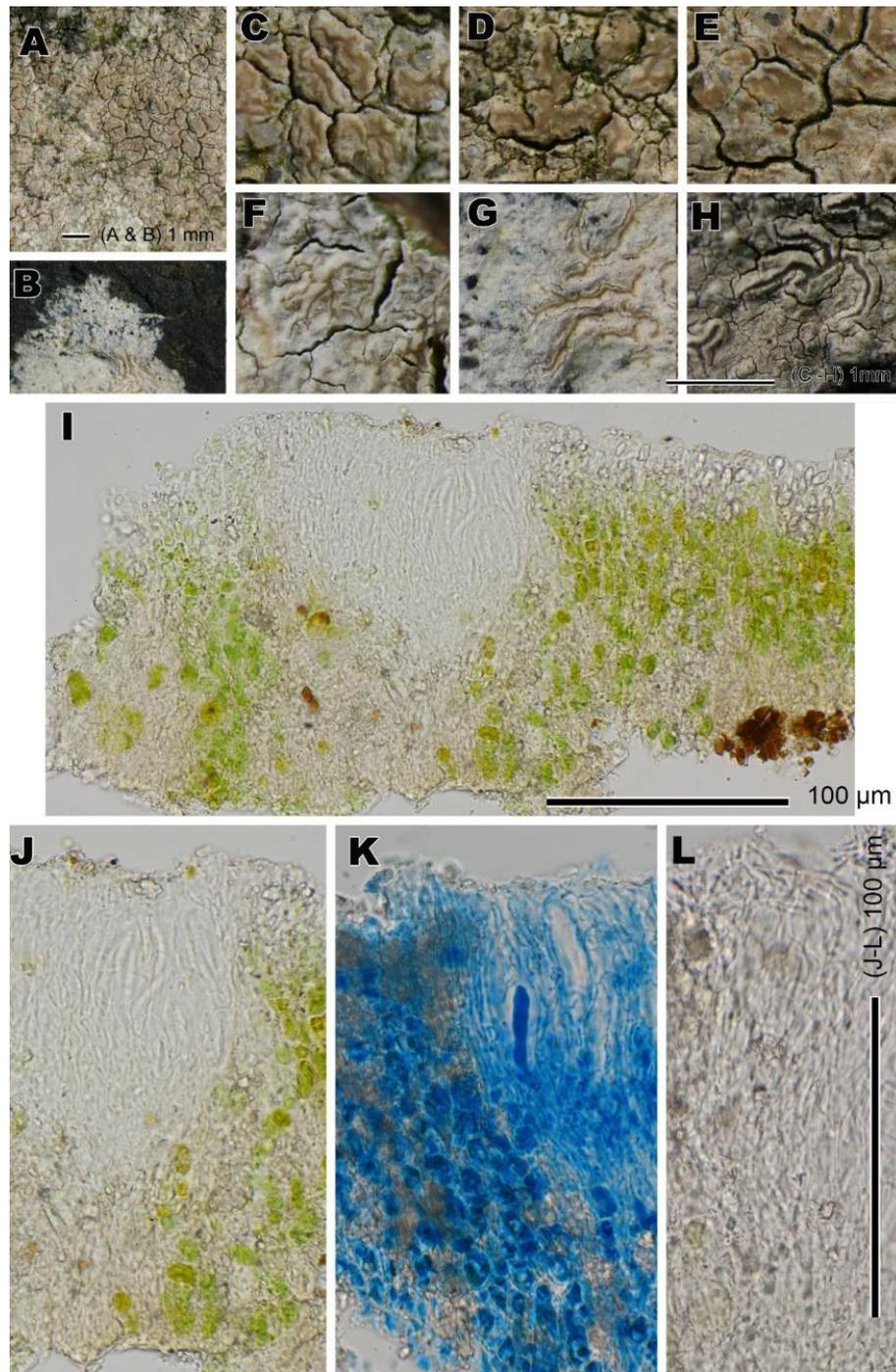


Fig. IV 4.4-3. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta*. A & B, 地衣体と子器 ; C-H, 子器 ; I, 子器縦断面 (GAW 標品) ; J-L, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (J) と LPCB 標品 (K), K 標品 (L) で示す. *Enterographa leucolyta*. A & B, habit; C-H, lirellae ; I, cross section of lirella and surrounding thallus; J-L, part of cross section of lirella showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-H, air-dried materials; I & J, GAW preparation; K, LPCB preparation ; L, K preparation. A, C-E, Sakata 969; B & G, Sakata & Harada 434; F, Sakata 708; H, Sakata 1212; I & J, Sakata 698; K, Sakata 712; L, Sakata 709).

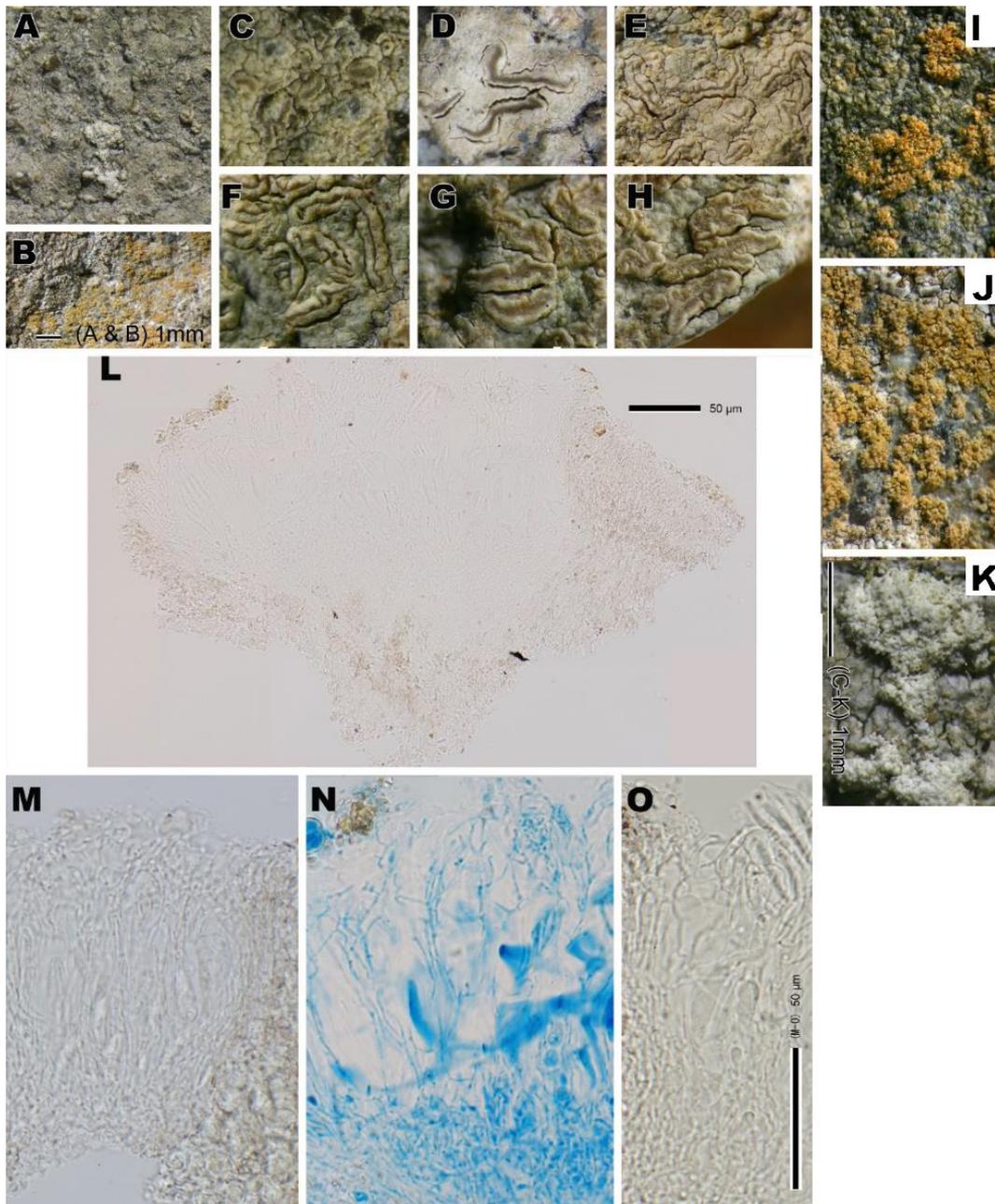


Fig. IV 4.4-4. 粉芽を生じるイソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta*. A & B, 地衣体と子器. C-H, 子器. I-K, 粉芽塊. L, 子器横断面 (GAW 標品). M-O, 子器横断面の一部を GAW 標品 (M) と LPCB 標品 (N), K 反応 (O) でしめす. Soraliate form of *Enterographa leucolyta*. A & B, habit ; C-H, lirellae; I-K, soralia; L, cross section of lirella; M-O, part of cross section of lirella showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-K, air-dried materials; L & M, GAW preparations; N, LPCB preparation; O, K preparation. A, C, K, L & N, Sakata 991; B & J, Harada 27321; D, Harada 27635; E, I & O, Sakata 1017; F-H, Harada 27622; M, Sakata 1024).

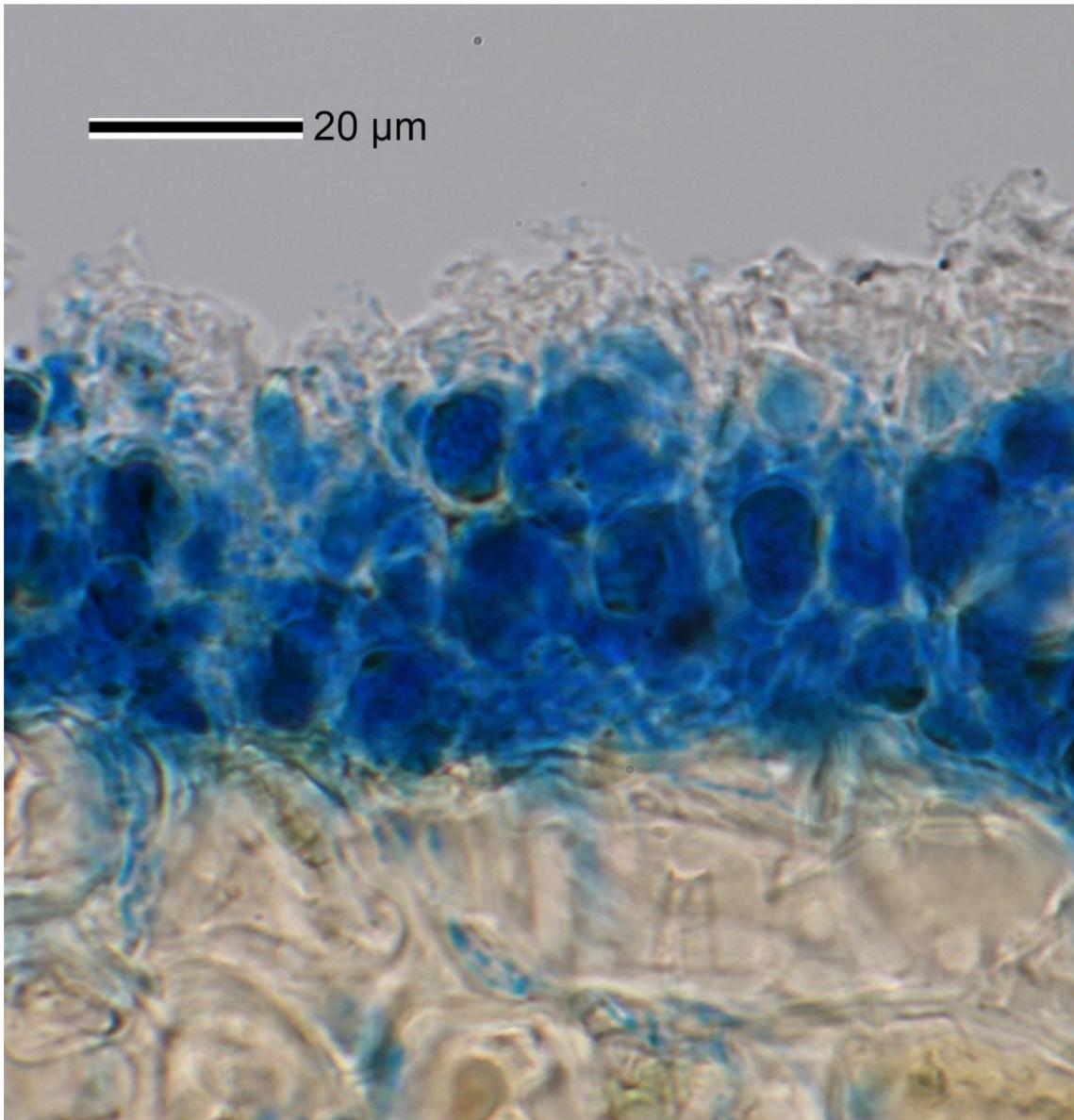


Fig. IV 4.4-5. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* の地衣体縦断面 (LPCB 標品).
Vertical section of thallus in *E. anguinella* (LPCB preparation). (Sakata 64).

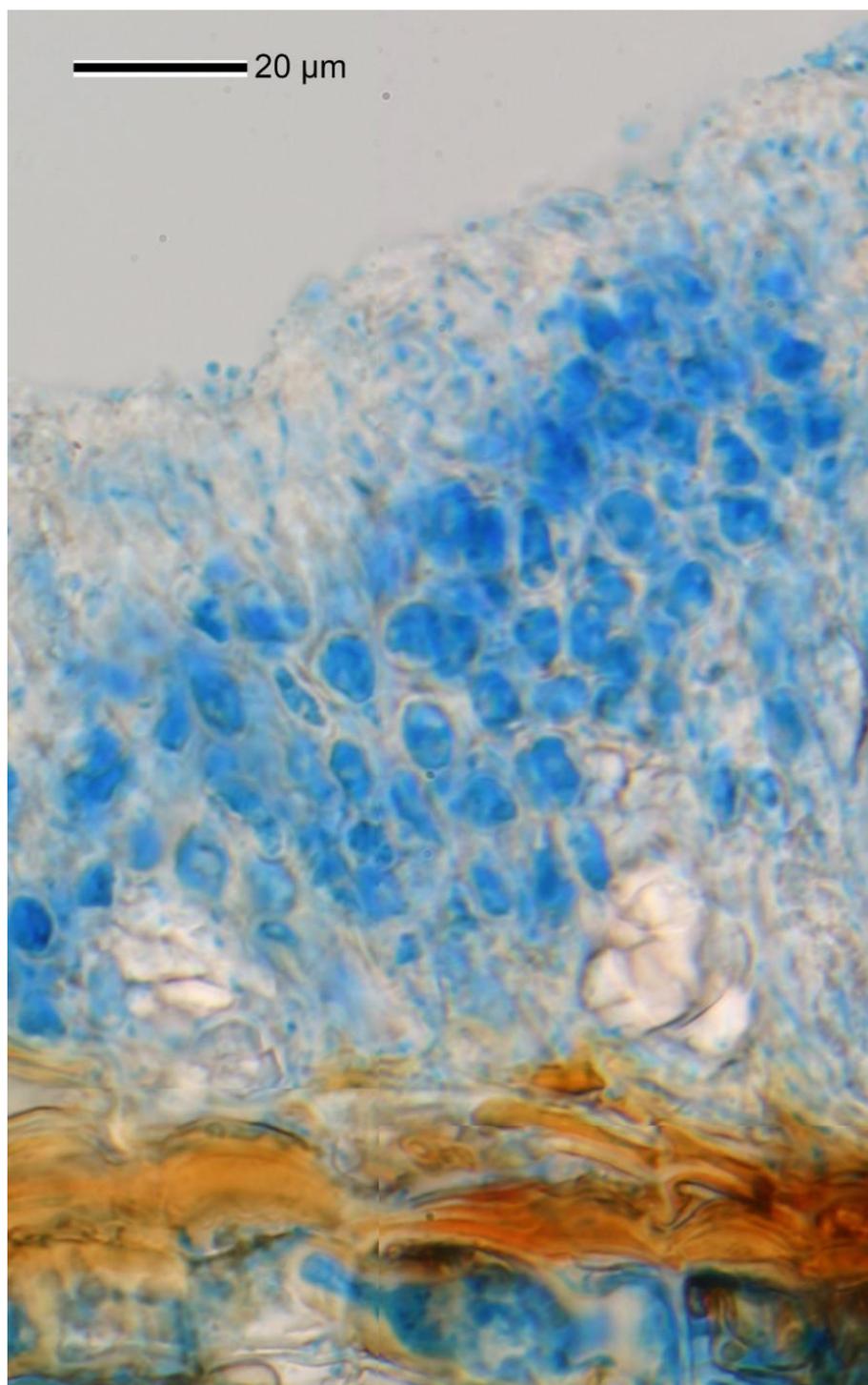


Fig. IV 4.4-6. マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens* の地衣体縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *E. divergens* (LPCB preparation). (Sakata 79).

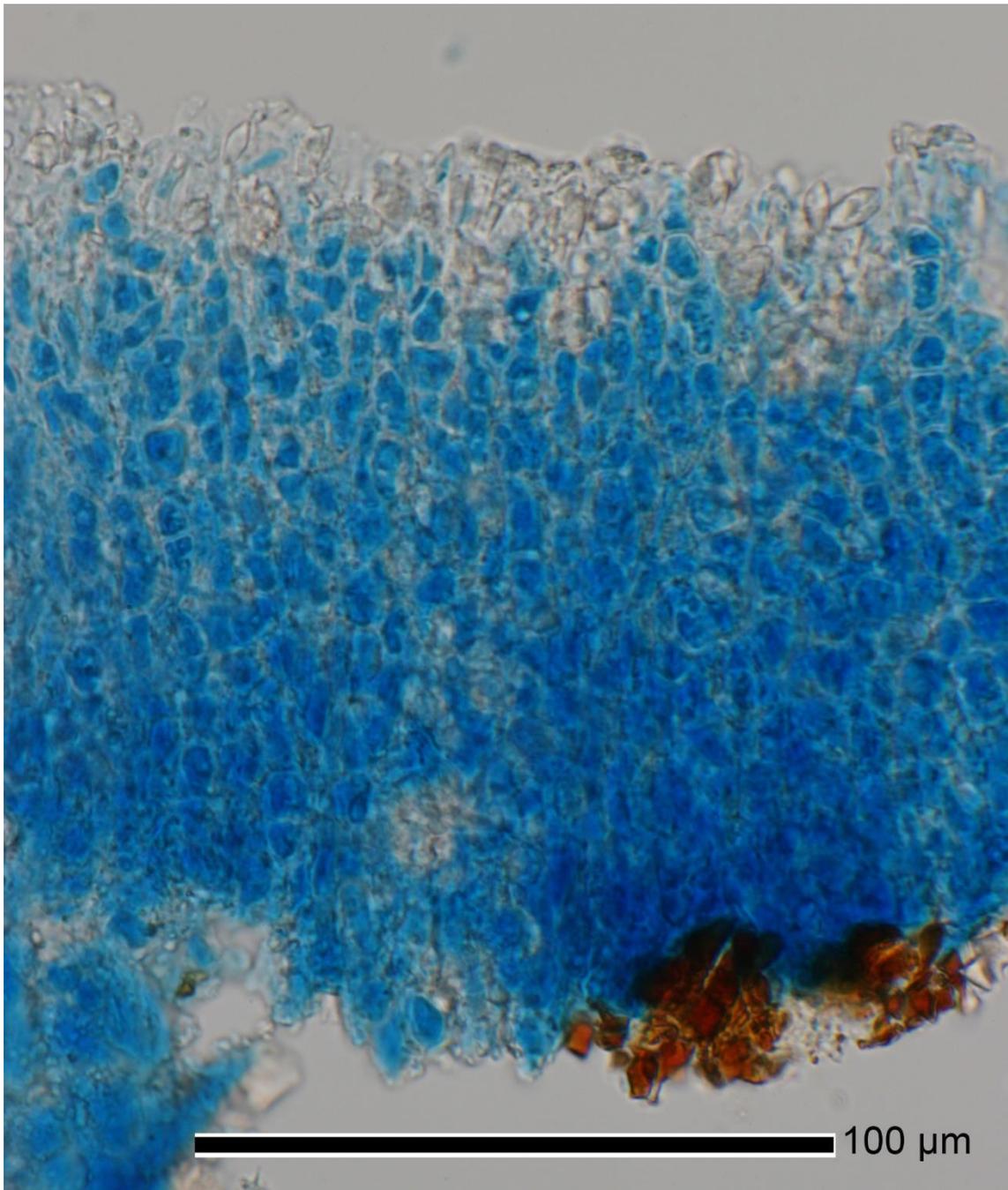


Fig. IV 4.4-7. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta* の地衣体縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Enterographa leucolyta* (LPCB preparation). (Sakata 698).

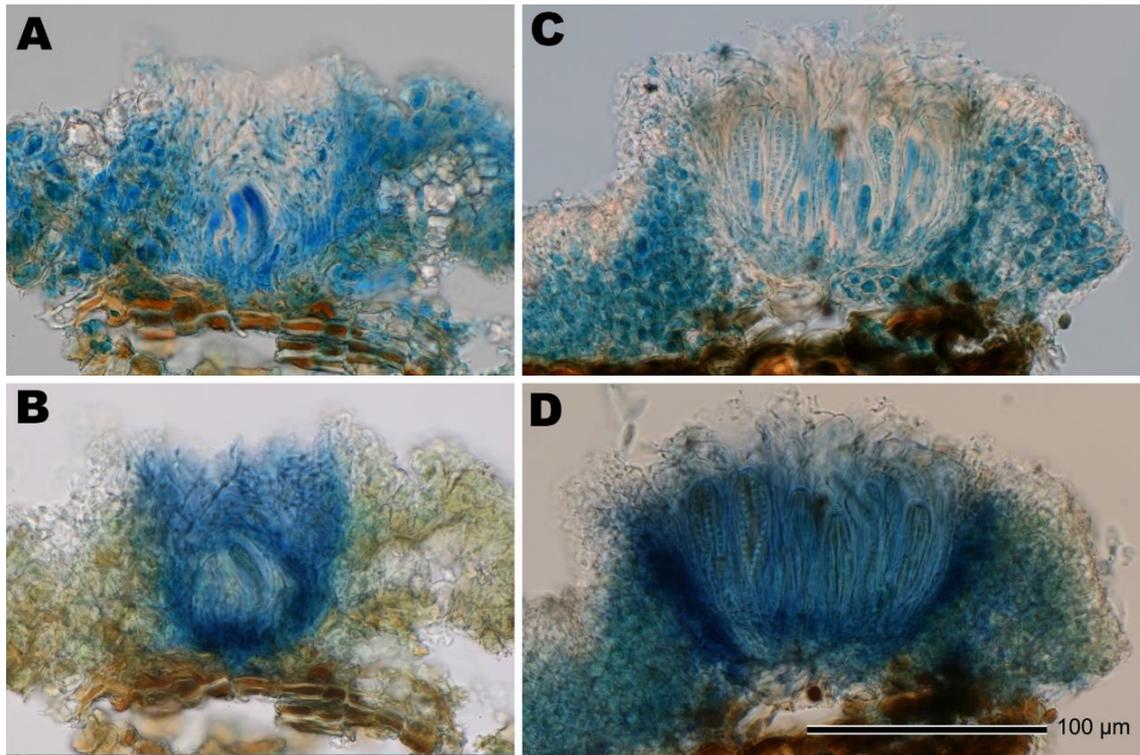


Fig. IV 4.4-8. イソクチナワゴケ *Enterographa anguinella* の若い子器 (A & B) と成熟した子器 (C & D) 横断面. (A & C, LPCB 標品; B & D, LPCB を KI に置き換えた子器切片). B, KI 反応で, 残存した子器原基が他の部分より濃く染まった. C & D, “果殻 1” は LPCB 標本では確認できなかったが, KI 反応で他の部分より濃く染まった. Cross sections of immature (A & B) and mature (C & D) apothecia of *Enterographa anguinella* in LPCB (A & C) then treated with KI (B & D). B, the remnants of ascomatal primordium are stained obviously deeper than the remainder parts in KI preparation. C & D, “Proper exciple1” is indistinct in LPCB (C), but readily distinguishable by deep blue color in KI preparation (D). (A & B, Harada 25177; C & D, Sakata 64).

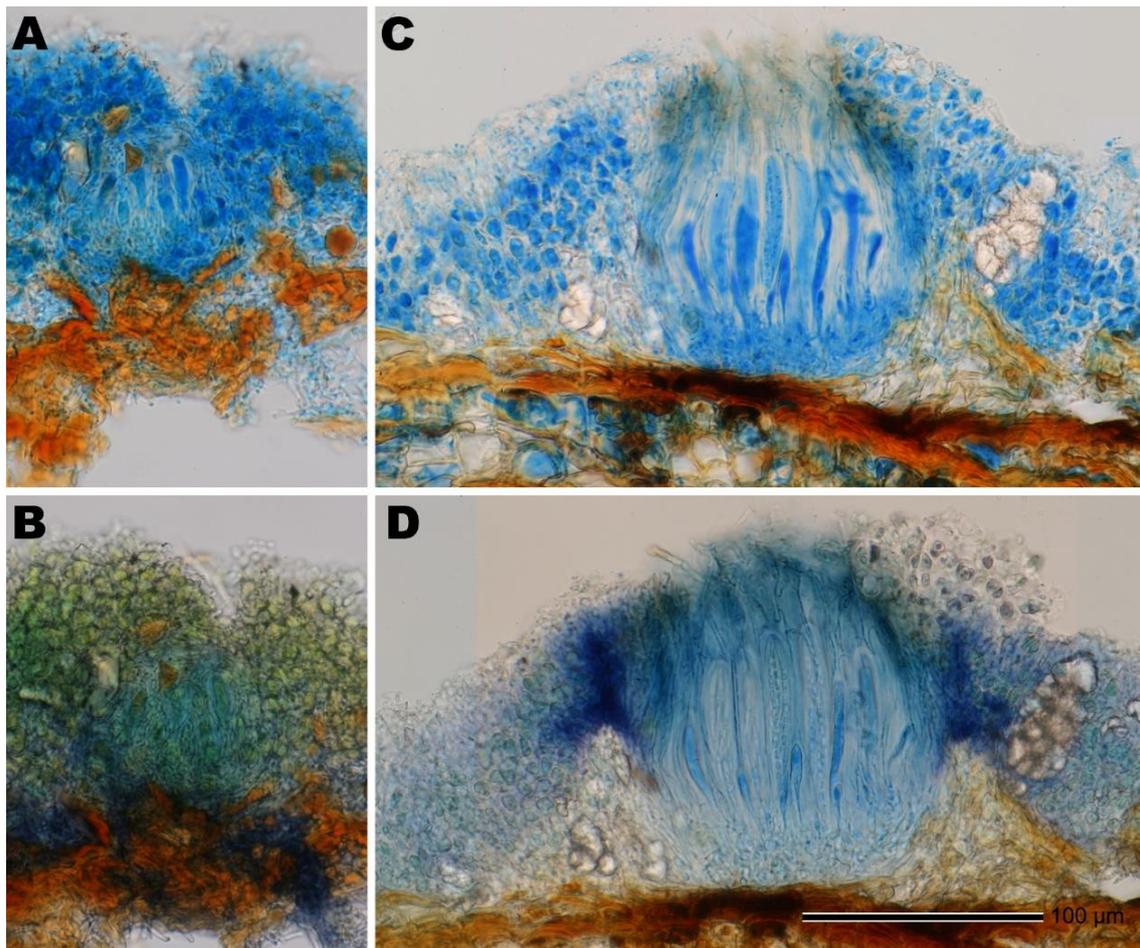


Fig. IV 4.4-9. マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens* の若い子器 (A & B) と成熟した子器 (C & D) 横断面. A & B, 残存した子器原基は LPCB 標品 (A) では確認できないが, KI 反応 (B) により他の部分より濃く染まった. C & D, “果殻 3” は LPCB 標本 (C) では確認できなかったが, KI 反応 (D) により他の部分より濃く染まった. (A & C, LPCB 標品 ; B & D, LPCB を KI に置き換えた子器切片). Cross sections of immature (A & B) and mature (C & D) lirellae of *Enterographa divergens* in LPCB (A & C) then treated with KI (B & D). B, the area surrounding the base of ascoma was stained obviously deeper than the remainder parts in KI preparation. C & D, “Proper exciple3” is indistinct in LPCB (C), but readily distinguishable by deep blue color in KI preparation (D). (A & B, Harada 16257; C & D, Sakata 79).

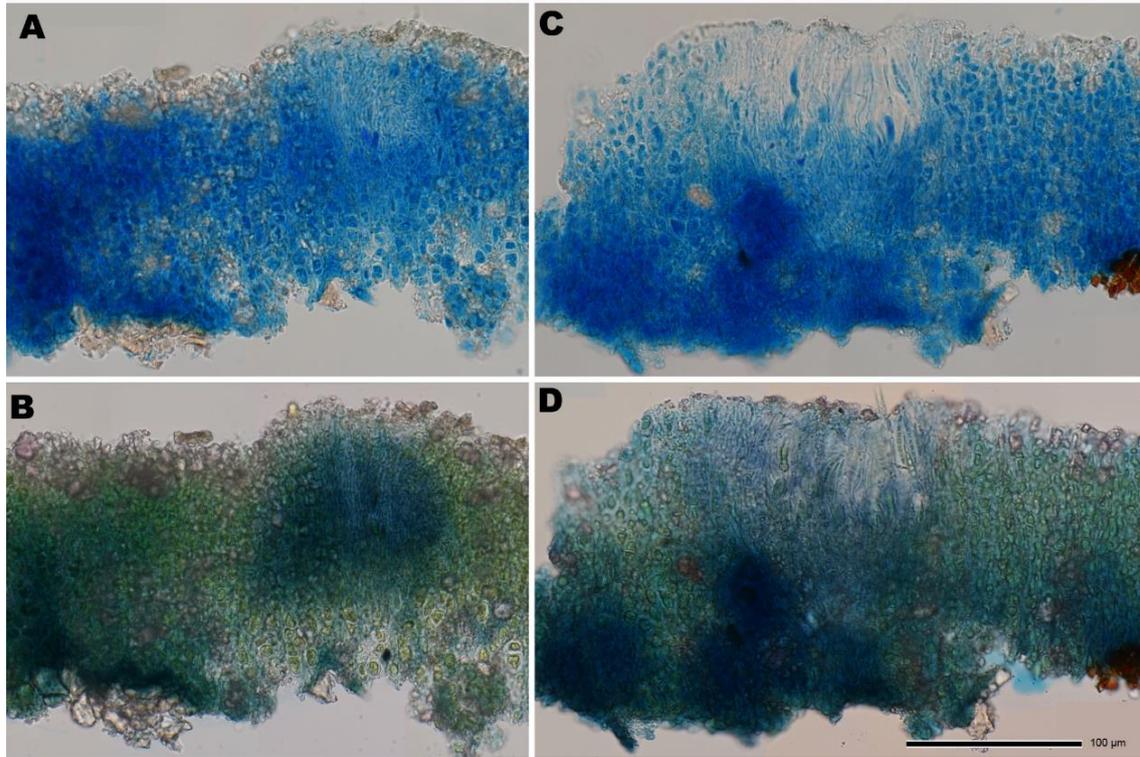


Fig. IV 4.4-10. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta* の若い子器 (A & B) と成熟した子器 (C & D) 横断面. (A & C, LPCB 標品 ; B & D, LPCB を KI に置き換えた標品). Cross sections of immature (A & B) and mature (C & D) lirellae of *Enterographa leucolyta* in LPCB (A & C) then treated with KI (B & D). (Sakata 698).

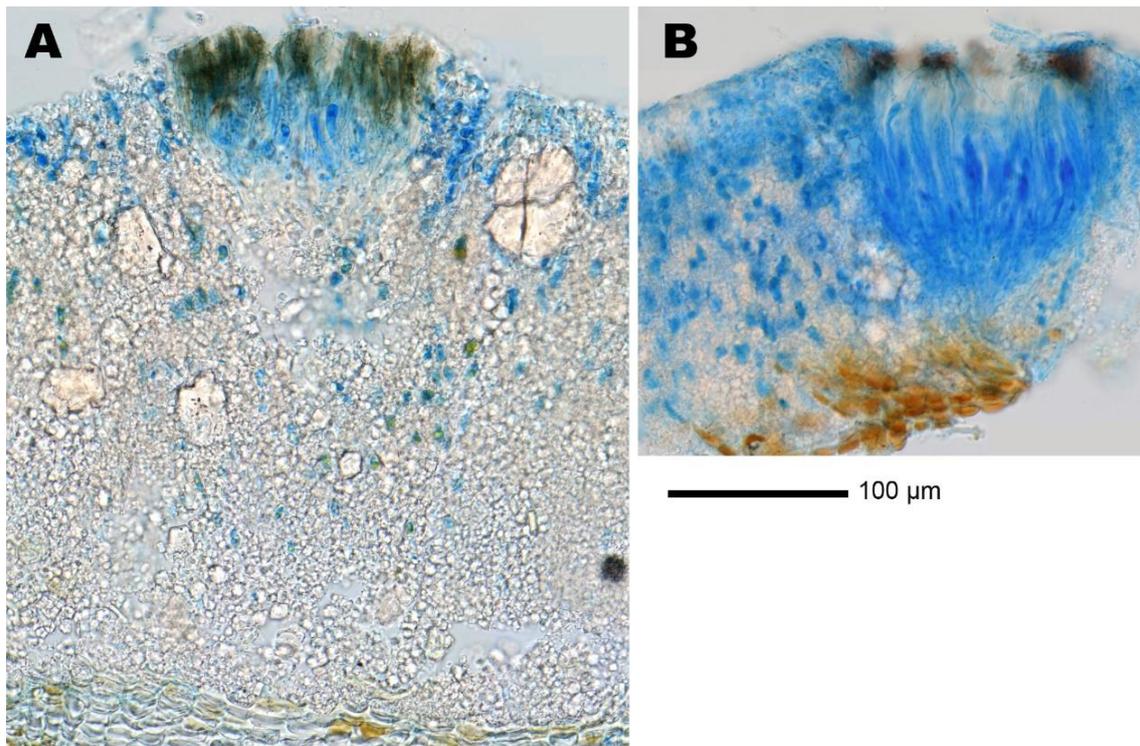


Fig. IV 4.4.-11. マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens* グループ A と B の子器とその周辺の地衣体の断面 (LPCB 標品). 地衣体中に多量のシュウ酸カルシウムが認められた. Cross sections of lirellae and surrounding thalli in *Enterographa divergens* groups A (A) and B (B). There are large amounts of calcium oxalate crystals in the thalli. (LPCB preparations. A, Sakata 313; B, Kawana 32032).

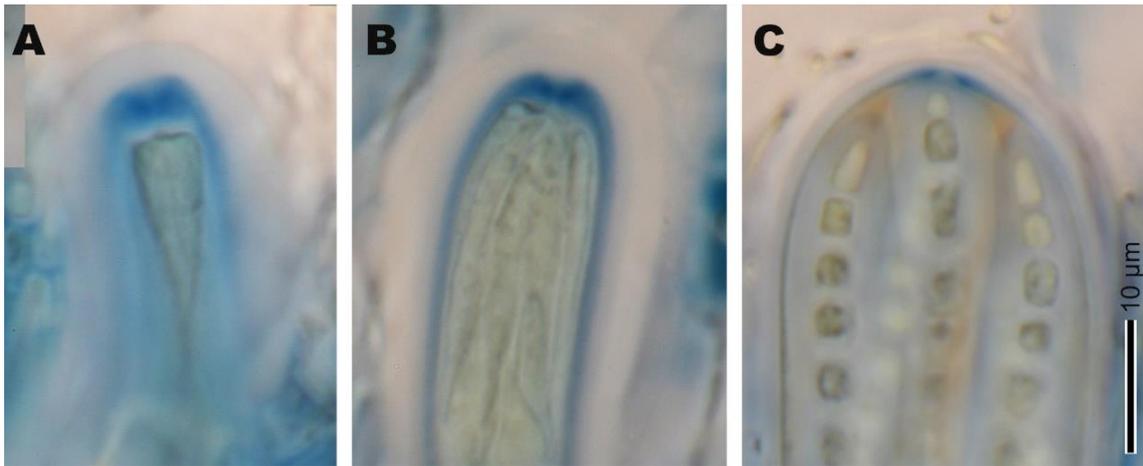


Fig. IV 4.4-12. マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens* の子嚢の KI 反応. Asci of *Enterographa divergens* showing KI reactions. (A & C, Sakata 79; B, Sakata 667)

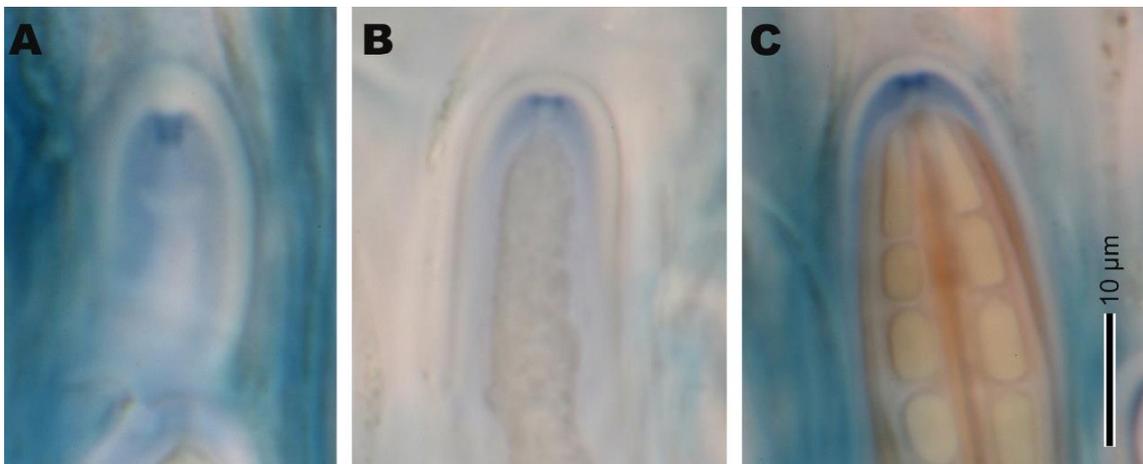


Fig. IV 4.4-13. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* の子嚢の KI 反応. Asci of *Enterographa anguinella* showing KI reactions. (A-C, Sakata 275)

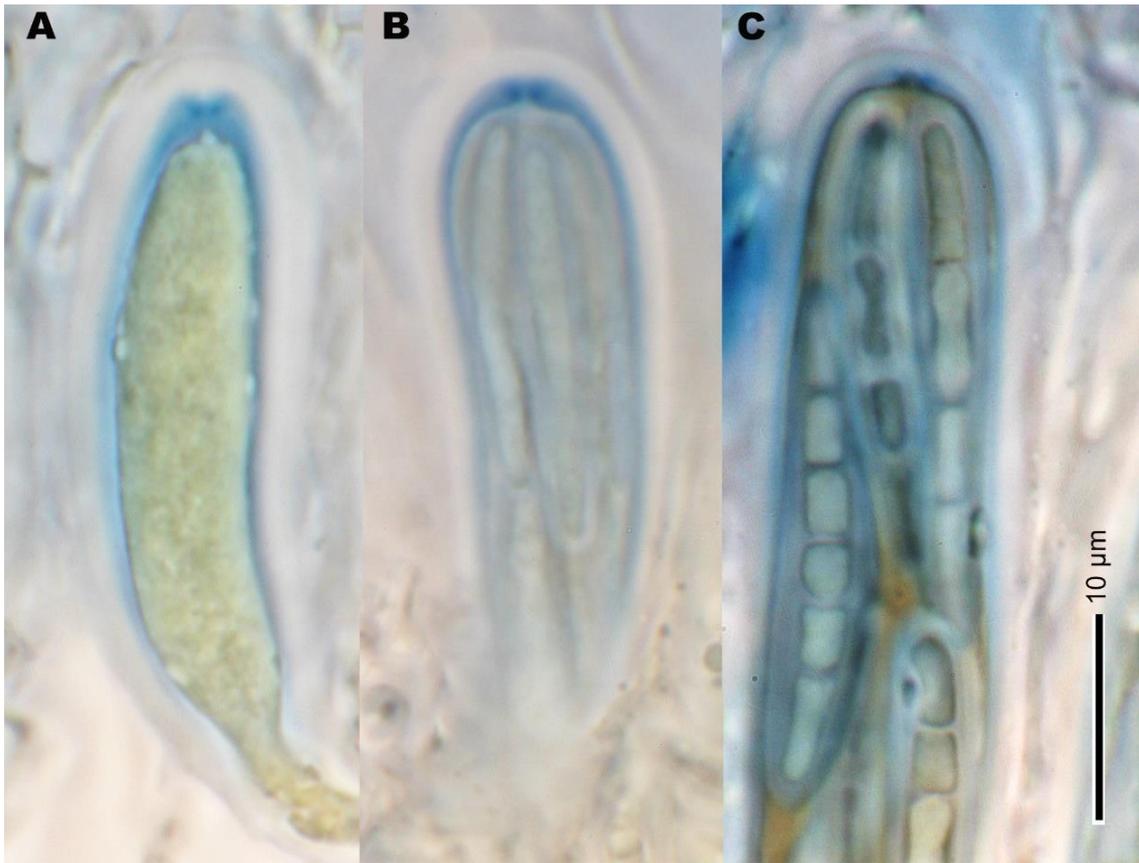


Fig. IV 4.4-14. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta* の子嚢のKI反応. Asci of *Enterographa leucolyta* showing KI reactions. (A-C, Sakata 991)

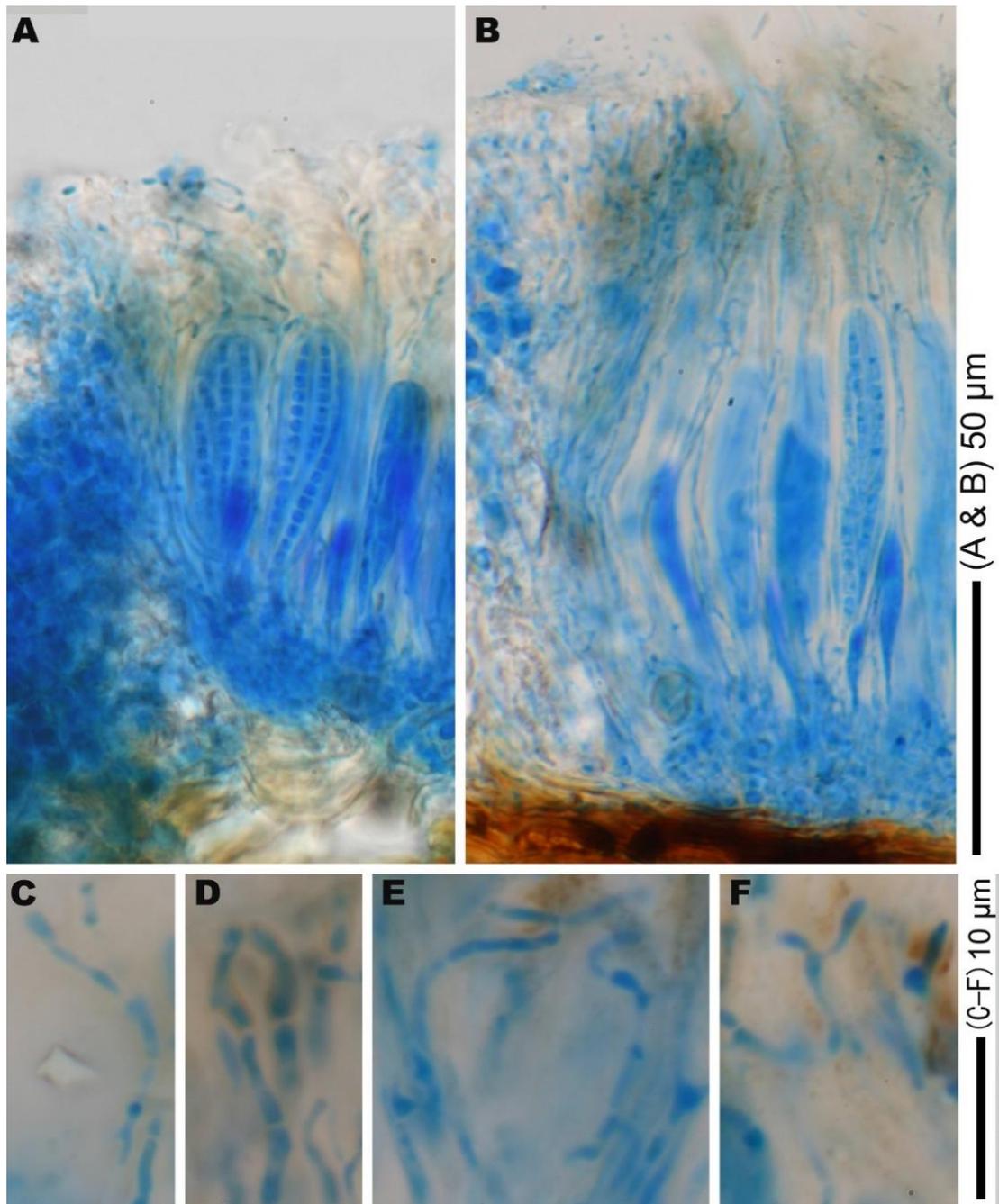


Fig. IV 4.4-15. クチナワゴケ *E. anguinella* (A, C & D) とマルミクチナワゴケ *E. divergens* (B, E & F) の側糸状体と子嚢. A & B, 子器の横断面中の側糸状体と子嚢; C-F, 側糸状体の先端付近 (A & B, LPCB 標品; C-F, LPCB 押しつぶし標品). Paraphysoids and asci in *Enteroglyphis anguinella* (A, C & D) and *E. divergens* (B, E & F). A & B, paraphysoids and asci in cross sections of apothecia; C-F, apical parts of paraphysoids (A & B, LPCB preparations; C-F, squash preparations in LPCB). (A, Sakata 64; C & D, Sakata 481; B, Sakata 79; E & F, Sakata 78)

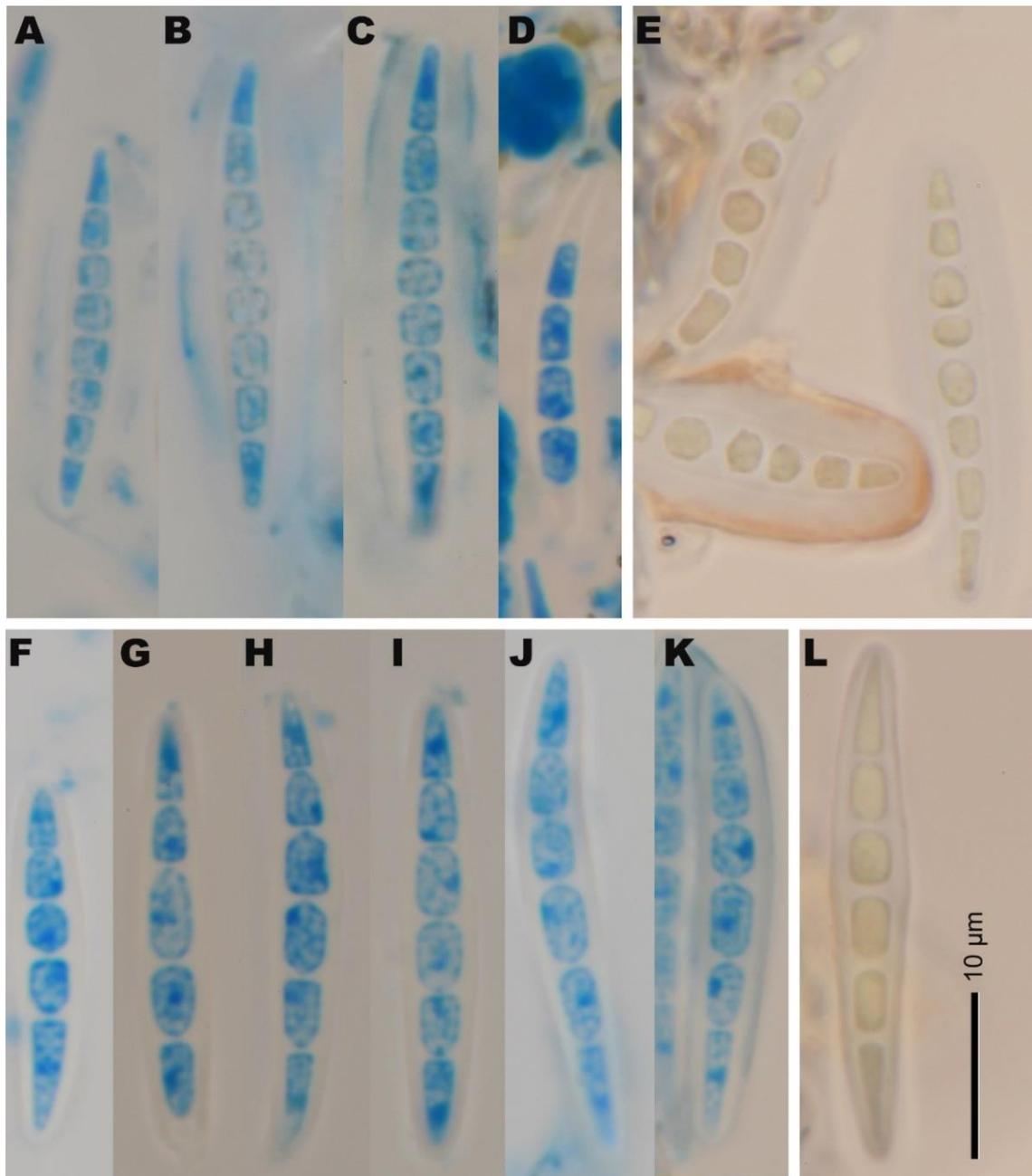


Fig. IV 4.4-16. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* とマルミクチナワゴケ *E. divergens* の子嚢胞子. A-E, クチナワゴケ *E. anguinella* においては明瞭な外膜が認められた; F-L, マルミクチナワゴケ *E. divergens* においては明瞭な外膜が認められなかった (A-D & F-K, LPCB 標品; E & L, KI 標品). Ascospores of *Enterographa anguinella* and *E. divergens*. A-E, *E. anguinella*, with a distinct perispore; F-L, *E. divergens*, lacking a distinct perispore (A-D & F-K, LPCB preparations; E & L, KI reaction). (A-E, Sakata 481; G & I-L, Sakata 275; F & H, Sakata 78)

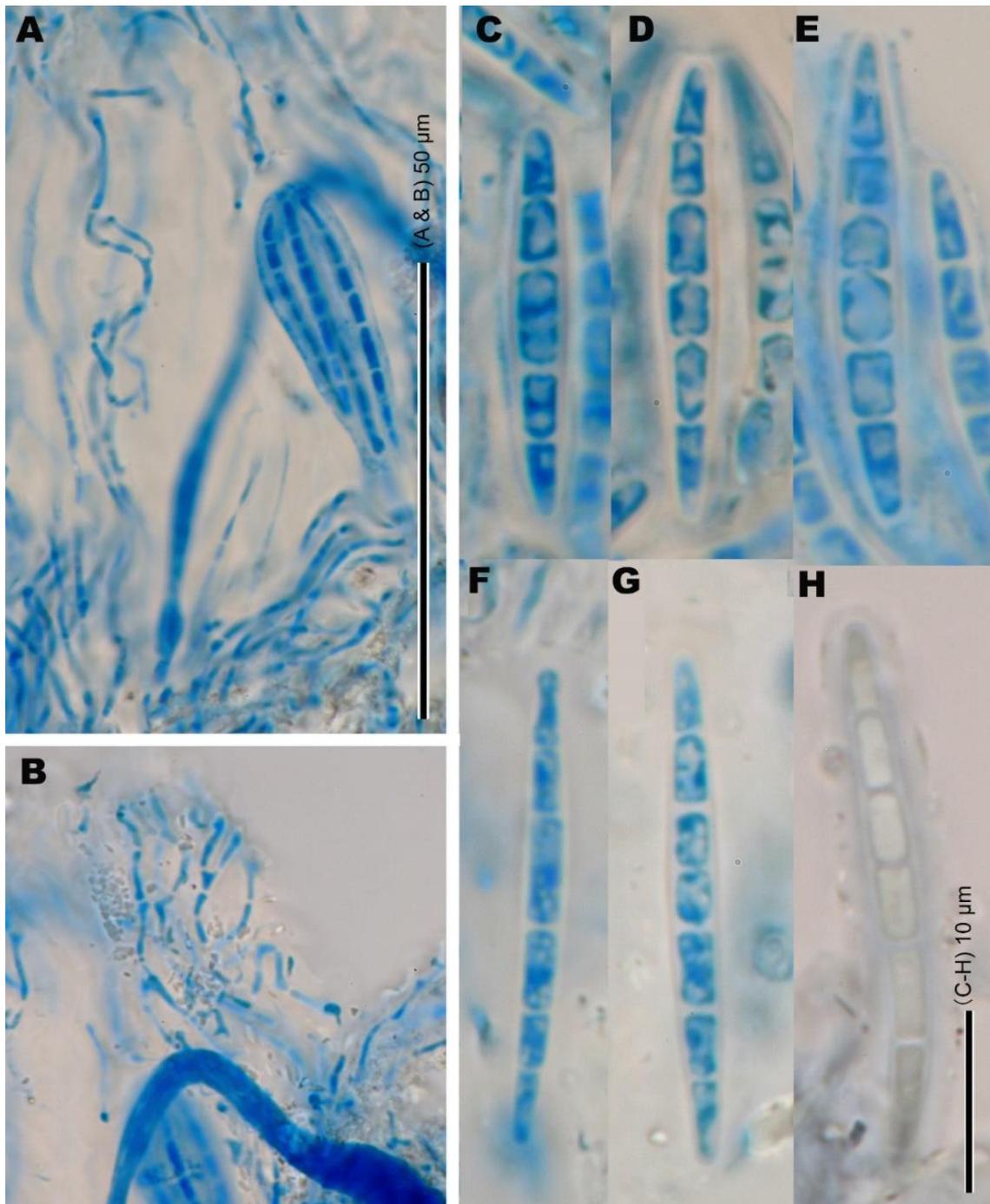


Fig. IV 4.4-17. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta* の子嚢と側糸状体, 子嚢胞子 (A-G, LPCB 標品; H, KI 標品). C-H, 子嚢胞子に明瞭な外膜が認められた. Asci, paraphysoid and ascospores of *Enterographa leucolyta* (A-G, LPCB preparations; H, KI reaction) . C-H, ascospores with a distinct perispore. (A, B, F-H Sakata 709; C-E, Kawana 98082507)

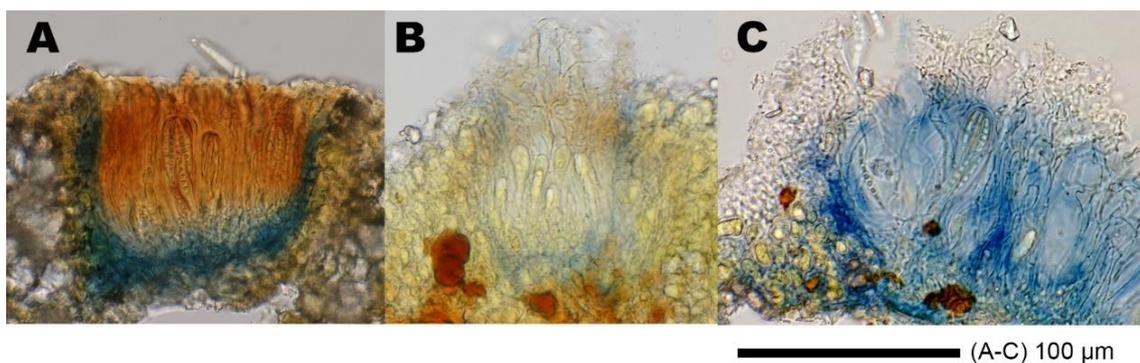


Fig. IV 4.4-18. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* の子器切片におけるヨード反応. (A, I 標品 ; B, GAW-I 標品 ; C, KI 標品). Iodine reactions of cross sections of lirellae in *Enterographa anguinella* (A, I preparation; B, GAW-I preparation; C, KI preparation) . (A, Sakata 461; B, Harada 26169; C, Sakata 64).

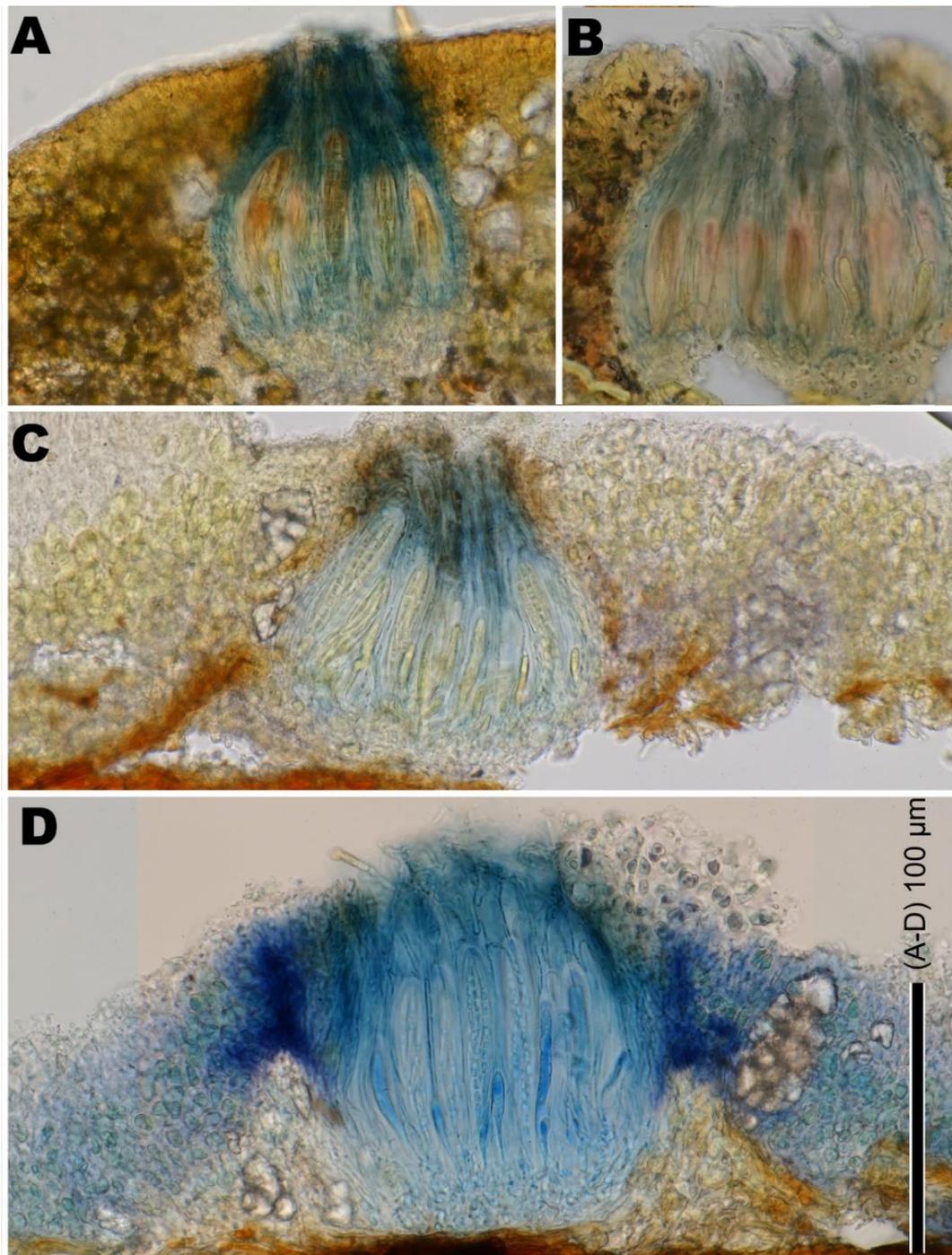


Fig. IV 4.4-19. マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens* の子器切片におけるヨード反応. A & B, I 標品 ; C, GAW-I 標品 ; D, KI 標品. 子嚢胞子が長い傾向が認められるグループ C (B) はヨード反応が淡い. Iodine reactions of cross sections of lirellae in *Enterographa divergens*. A & B, I preparations; C, GAW-I preparation; D, KI preparation. Iodine reactions is paler in the group C (B) with longer range of ascospores gives paler reactions in KI preparation. (A, Kawana 32032; B, Harada 27568; C, Sakata 62; D, Sakata 79).

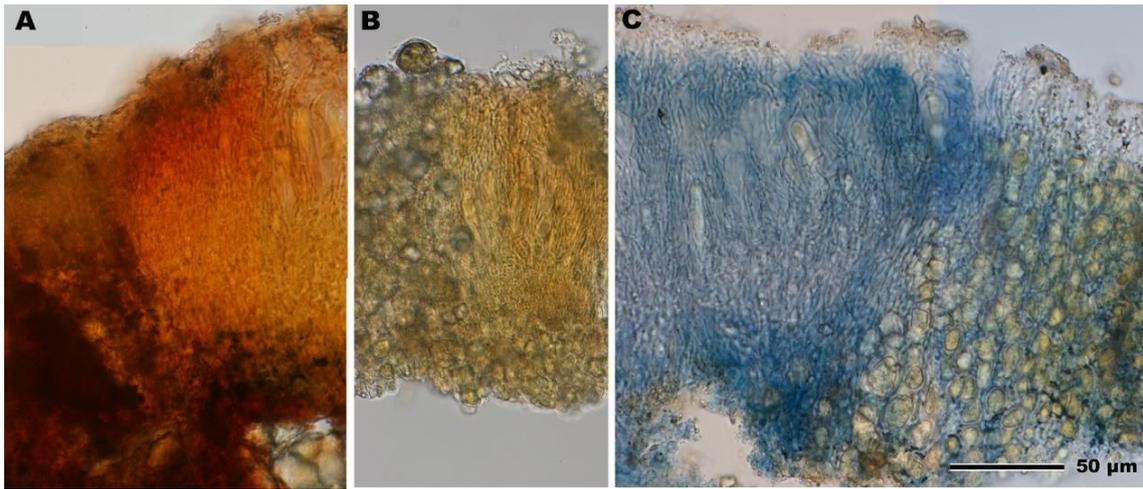


Fig. IV 4.4-20. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta* の子器切片におけるヨード反応. A, I 標品 ; B, GAW-I 標品 ; C, KI 標品. Iodine reactions of cross sections of lirellae in *Enterographa leucolyta*. A, I preparation; B, GAW-I preparation; C, KI preparation . (A, Sakata 969; B, Sakata 679; C, Sakata 969).

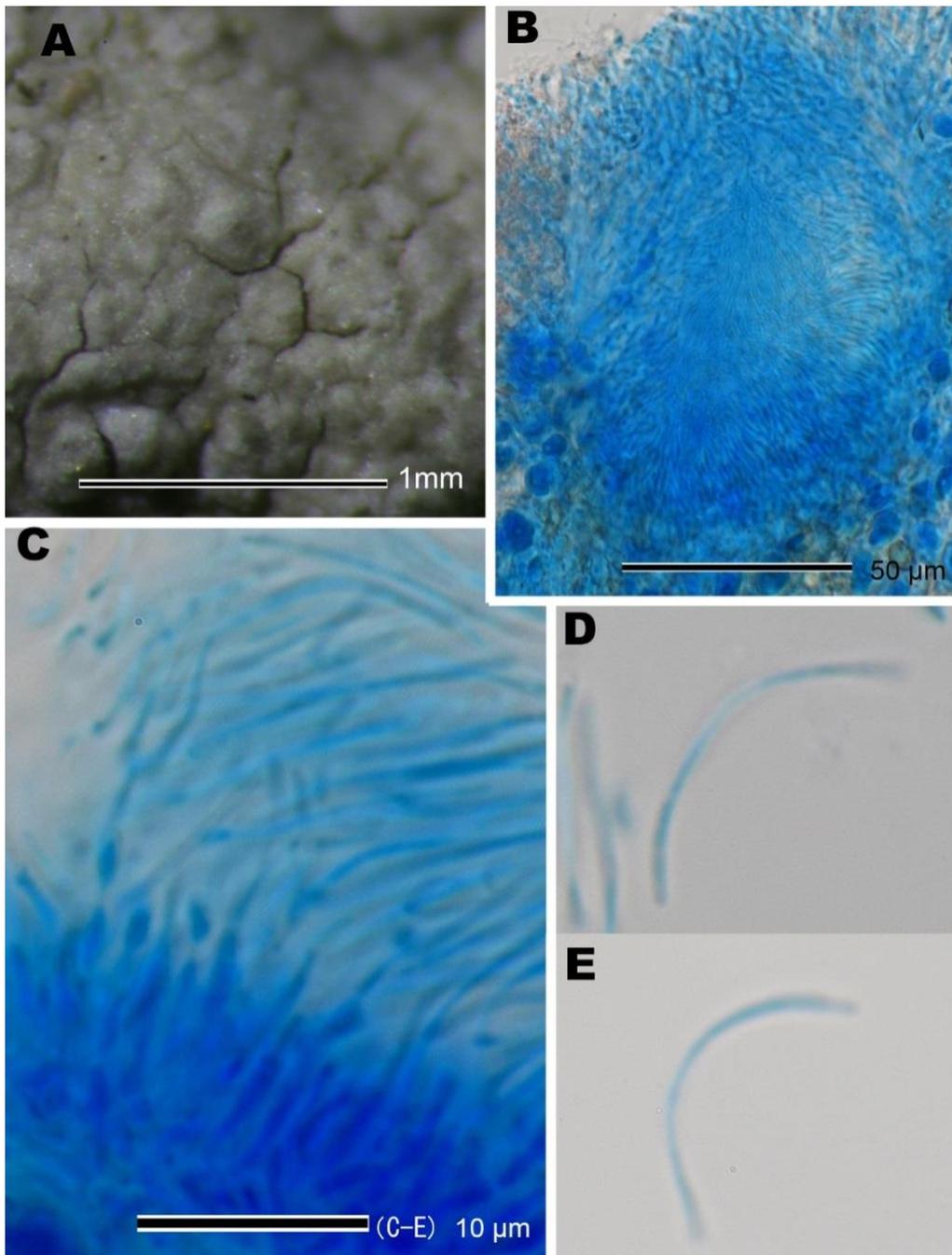


Fig. IV 4.4-21. イソクチナワゴケ *Enterographa leucolyta* の粉子器と粉子. A, 粉子器外観 (乾燥標本); B, 粉子器縦断面 (LPCB 標品); C, 断面の拡大図 (LPCB 標品). D & E, 粉子 (LPCB 標品). Pycnidia and conidia of *Enterographa leucolyta*. A, habit; B, vertical section of pycnidium; C, close-up of vertical section of pycnidium, showing conidia; D & E, conidia. (A, air-dried material; C-E, LPCB preparations). (A, Sakata 1209; B & C, Sakata 711; D & E, Sakata708).

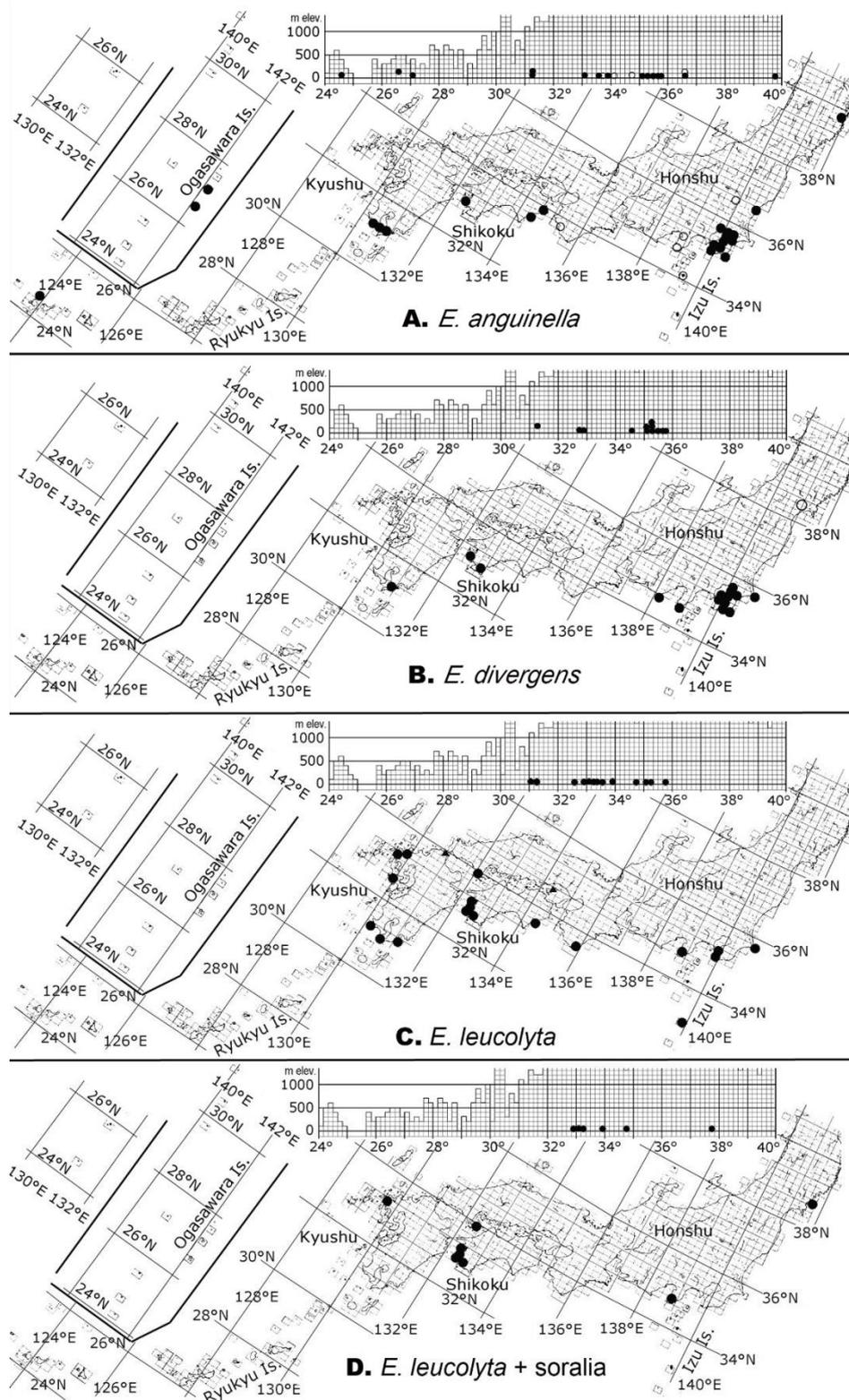


Fig. IV 4.4-22. クチナワゴケ属 *Enterograpta* の国内における分布. Distribution of *Enterograpta* in Japan. ●, 検査標本; ○, 既知の報告. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

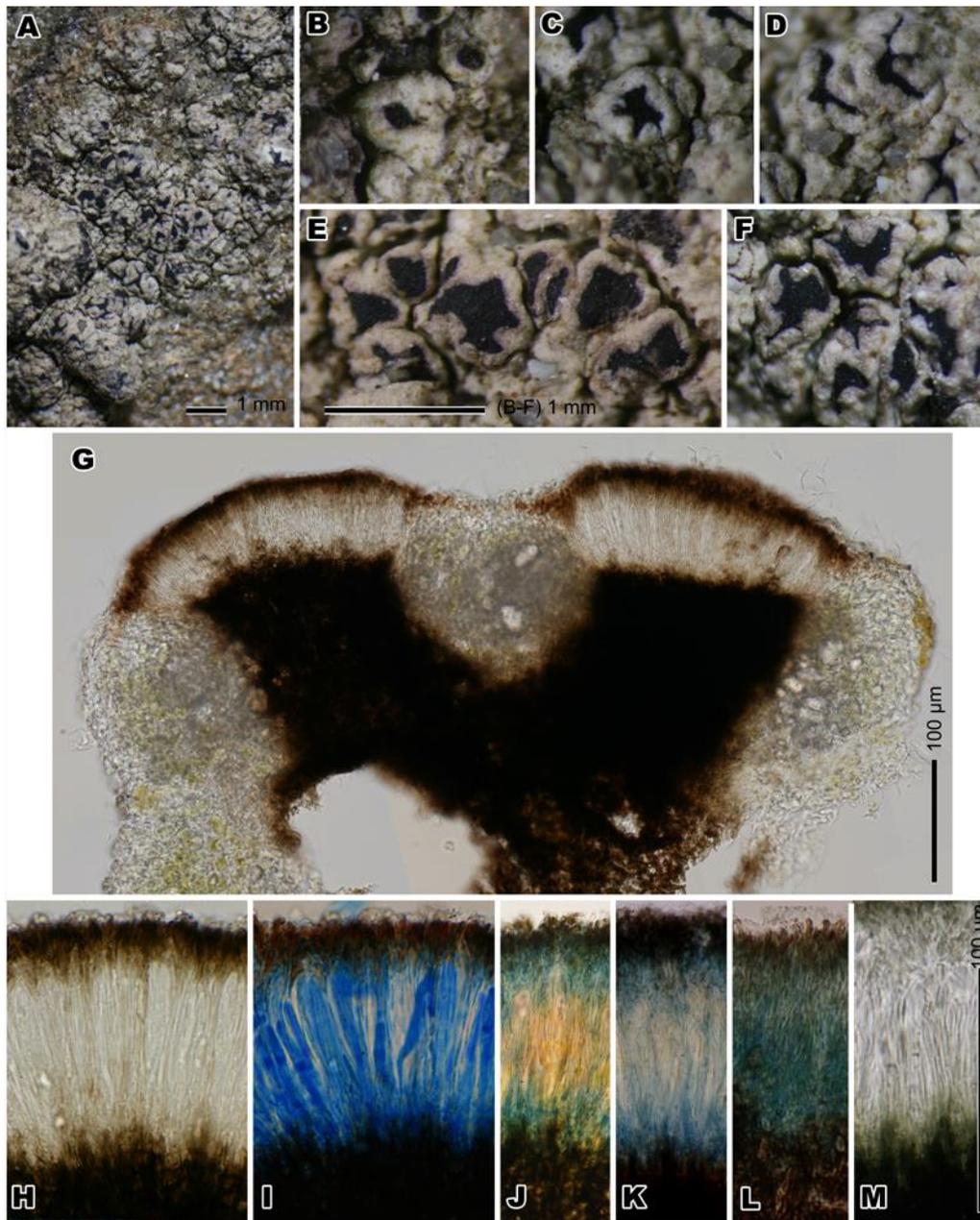


Fig. IV 4.5-1. アシカゴケ *Graphidastra japonica*. A, 乾燥標本. B-F, 子器. G, 子器縦断面 (GAW 標品). H-M, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (H) と LPCB 標品 (I), ヨード反応 [(J, I 標品 ; K, GAW-I 標品 ; L, KI 標品), K 標品 (M)] で示す. A, habit ; B-F, apothecia ; G, vertical section of apothecium ; H-M, parts of vertical sections of apothecia showing epithecium, hymenium and subhymenium in various mounting media. (A-F, air-dried material; G & H, GAW ; I, LPCB preparations ; J, I reactions ; K, I+GAW reactions ; L, K reactions ; M, K reactions. (A-M, holotype)

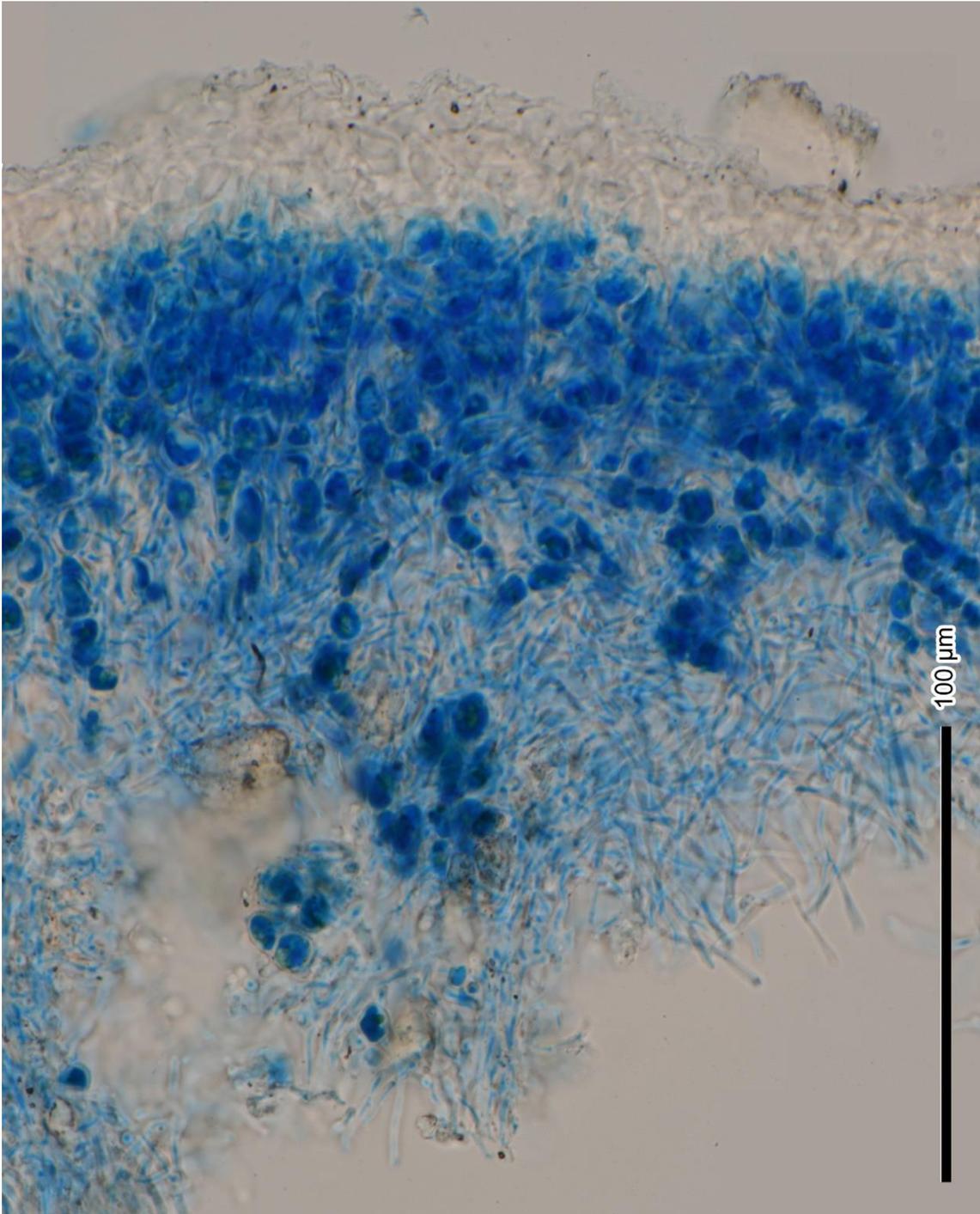


Fig. IV 4.5-2. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の地衣体縦断面 (LPCB 標品).
Vertical section of thallus in *Graphidastra japonica* (LPCB preparation; holotype) .

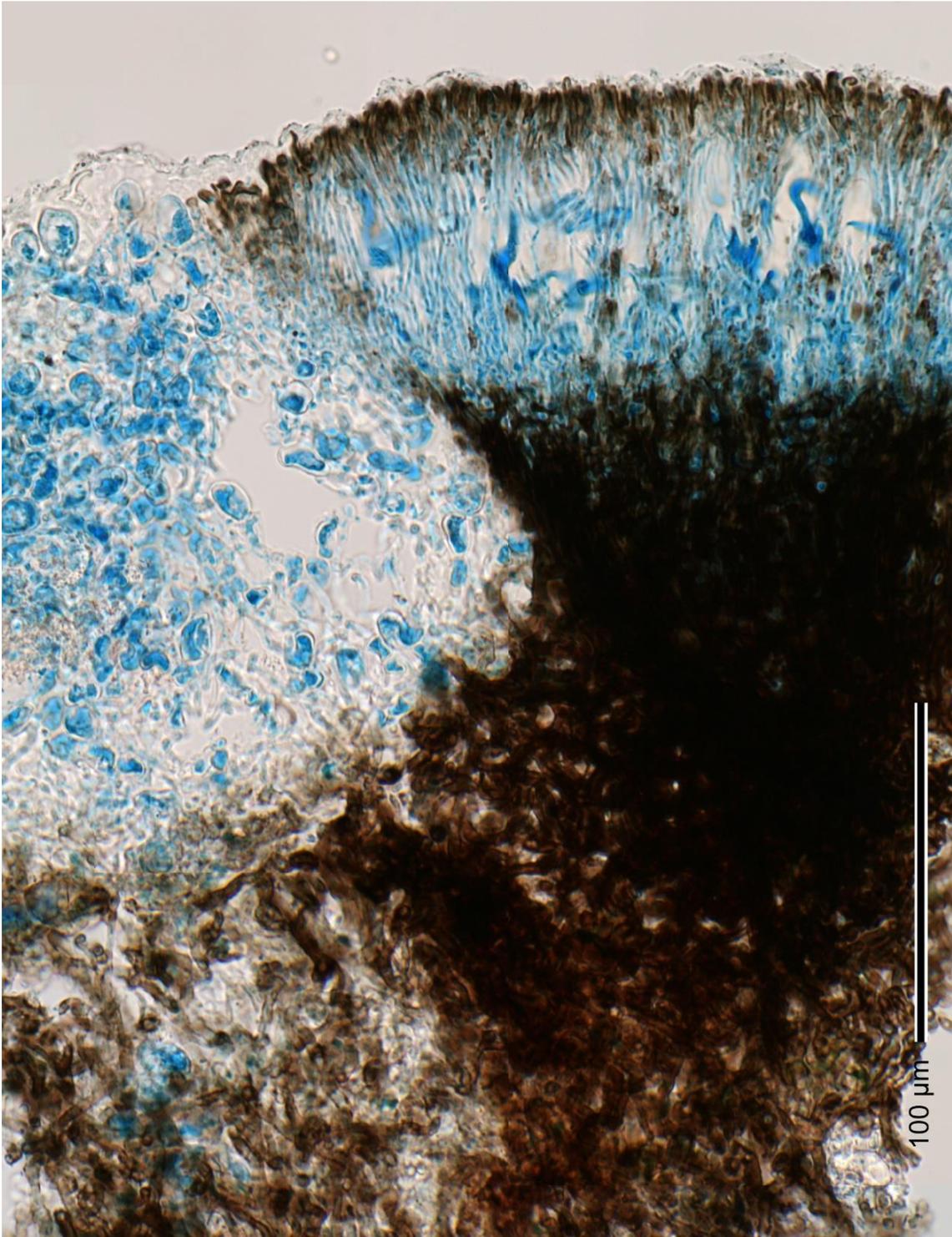


Fig. IV 4.5-3. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の子器縦断面(LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Graphidastra japonica*. (LPCB preparation; holotype).

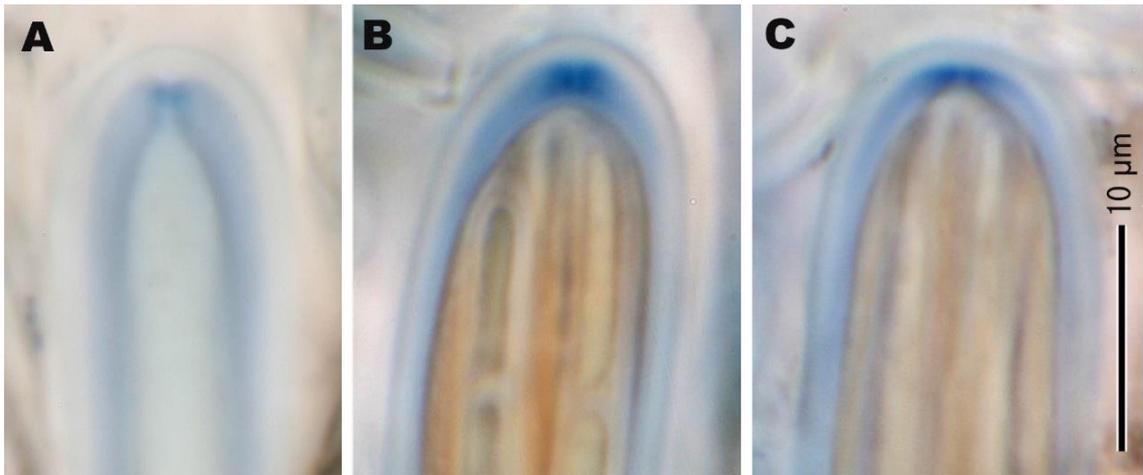


Fig. IV 4.5-4. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の子嚢の KI 反応. Asci of *Graphidastra japonica*, showing KI reactions. (holotype).

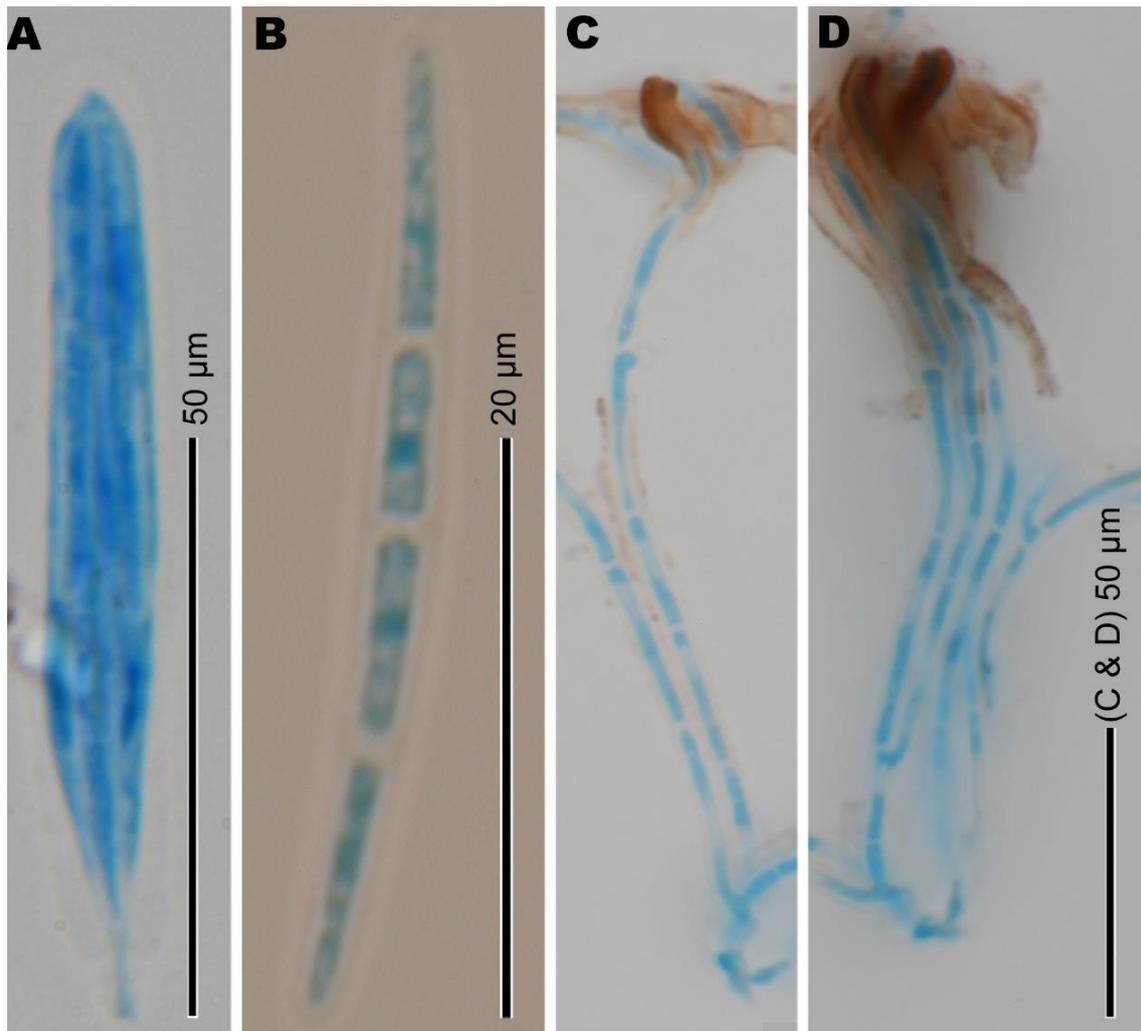


Fig. IV 4.5-5. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の子嚢・子嚢胞子・側糸状体. A, 子嚢; B, 子嚢胞子; C & D, 側糸状体. (A-C, LPCB 標品). Anatomy of *Graphidastra japonica* A, ascus; B, ascospore; C & D, paraphysoids. (A-D, LPCB preparations; holotype)

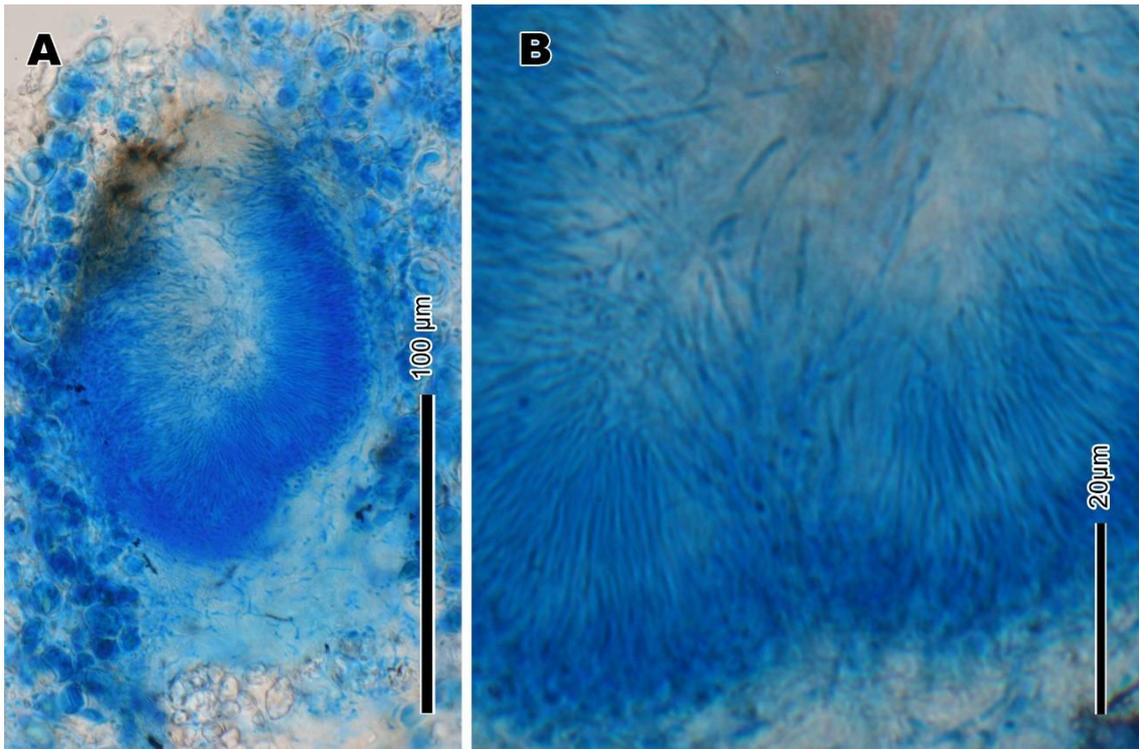


Fig. IV 4.5-6. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の粉子器と粉子. A, 粉子器縦断面.
B, 断面の拡大図. (A & B, LPCB 標品). Pycnidia and conidia of *Graphidastra japonica*. A,
vertical section of pycnidium; B, part of vertical section of pycnidium, showing bacillar conidia,
(A & B, LPCB preparations ; holotype)

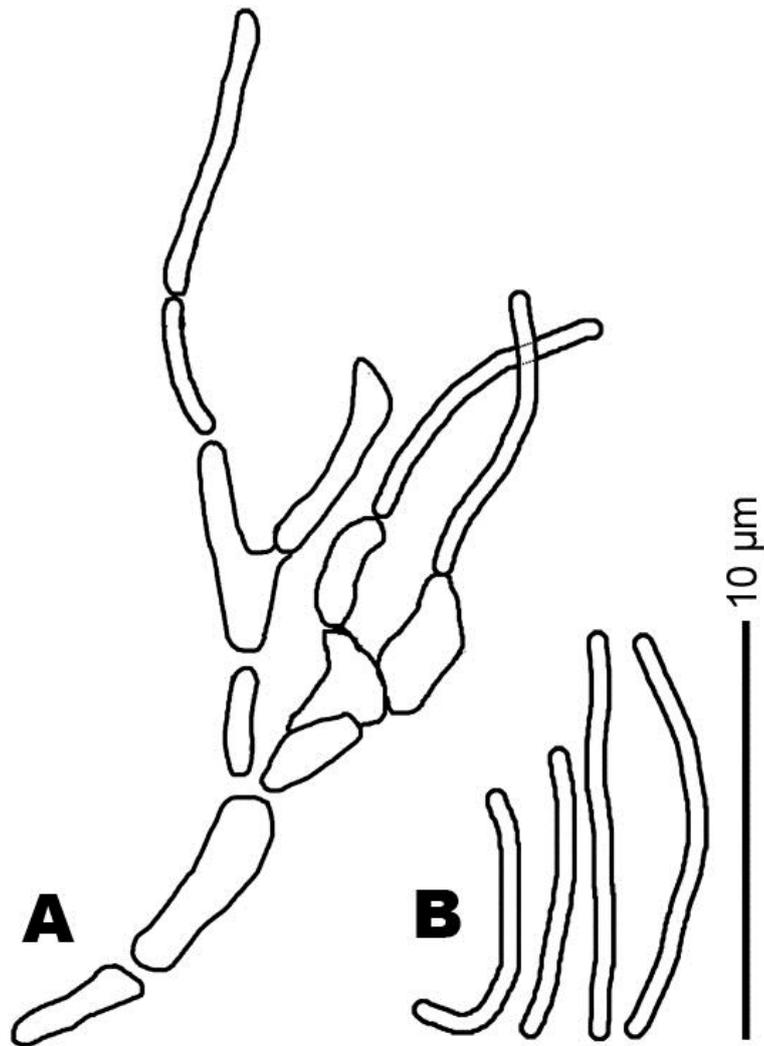


Fig. IV 4.5-7. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の粉子柄と粉子. A, 粉子柄と粉子; B, 粉子. (A & B, LPCB 押しつぶし標品). Conidiophores and conidia of *Graphidastra japonica*. A, conidiophores and conidia; B, conidia (A & B, LPCB preparations; holotype).

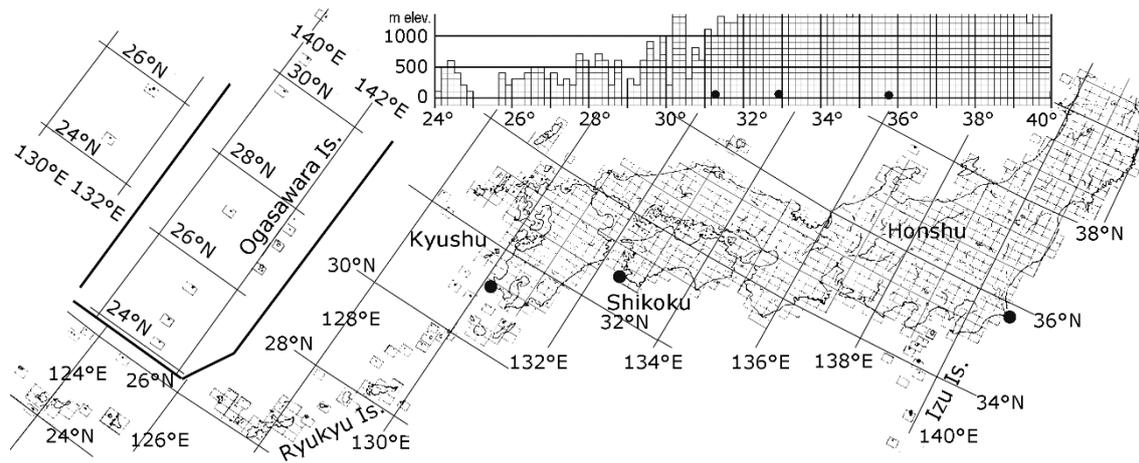


Fig. IV 4.5-8. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の国内における分布. Distribution of *Graphidastra japonica* in Japan. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

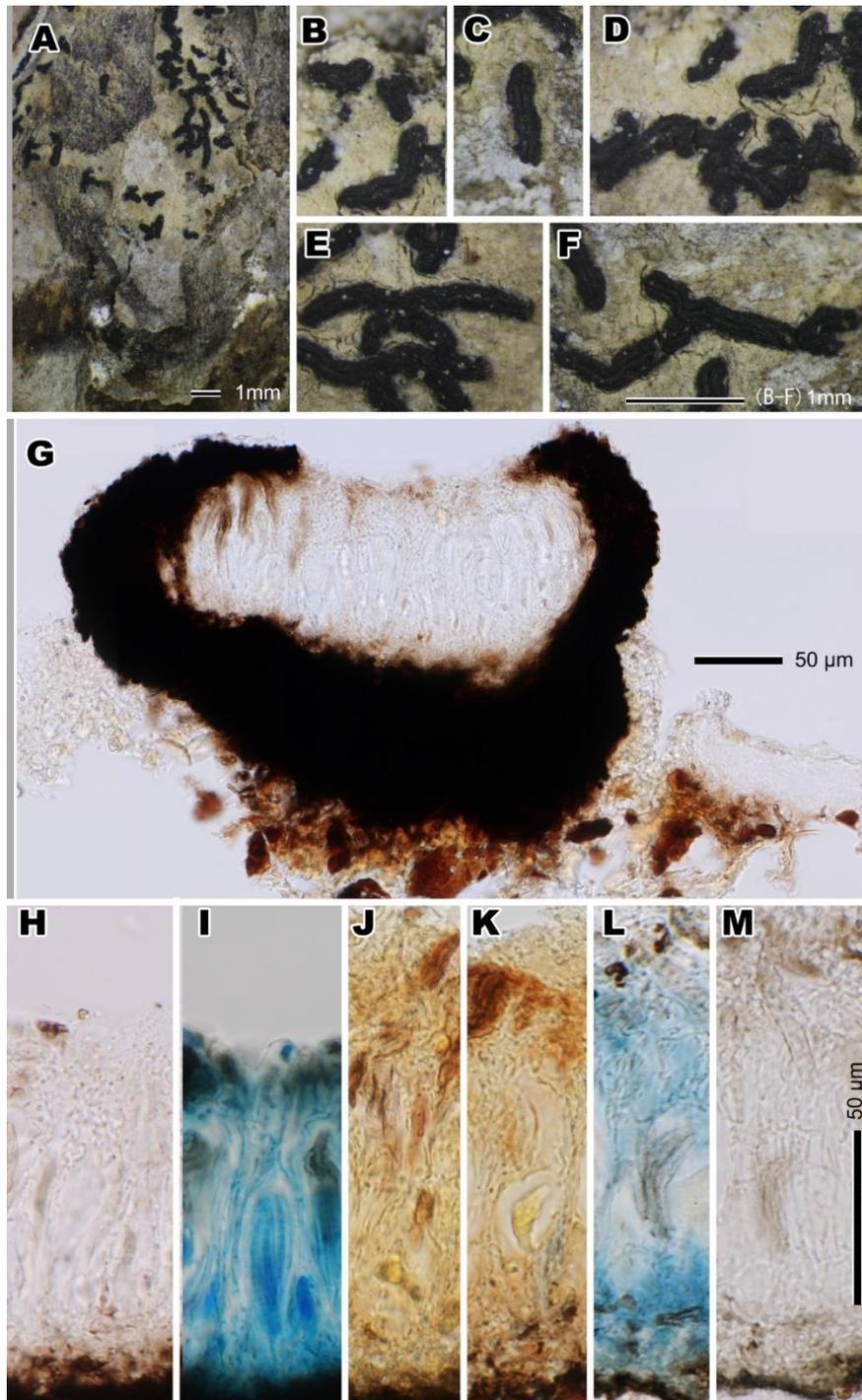


Fig. IV 4.6-1. *Opegrapha bonplandii*. A, 地衣体と子器. B-F, 子器. G, 子器横断面. H-M, 子器横断面の一部. A-F, 乾燥標本 ; G & H, GAW 標品 ; I, LPCB 標品 ; J, I 標品 ; K, GAW-I 標品 ; L, KI 標品 ; M, K 標品. *Opegrapha bonplandii*. A, habit; B-F, lirellae; G, cross section of lirella; H-M, parts of cross sections of lirellae, showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-F, air-dried material; G & H, GAW preparations ; I, LPCB preparation; J, I preparation; K, GAW-I preparation ; L, KI preparation; M, K preparation. Harada 19941) .

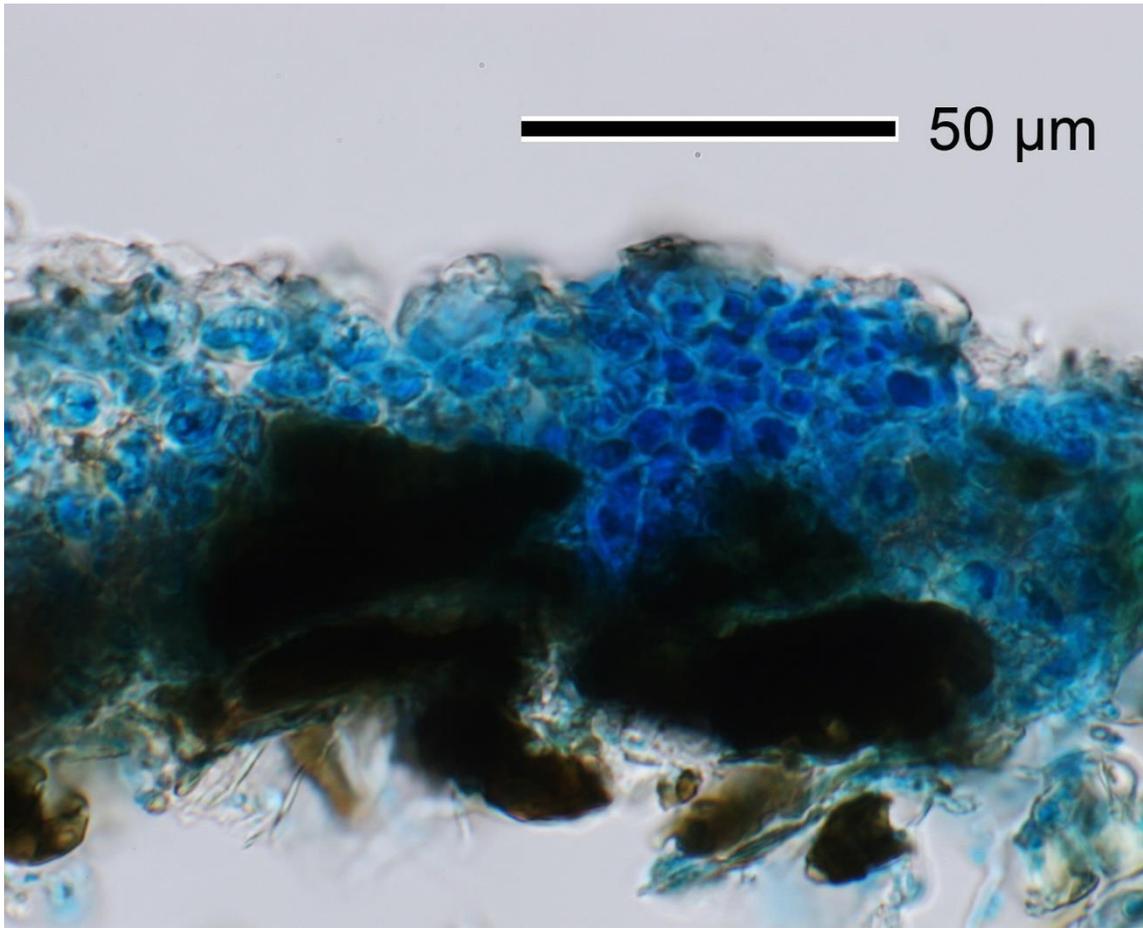


Fig. IV 4.6-2. *Opegrapha bonplandii* の地衣体縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Opegrapha bonplandii*. (LPCB preparation; Harada 19941).

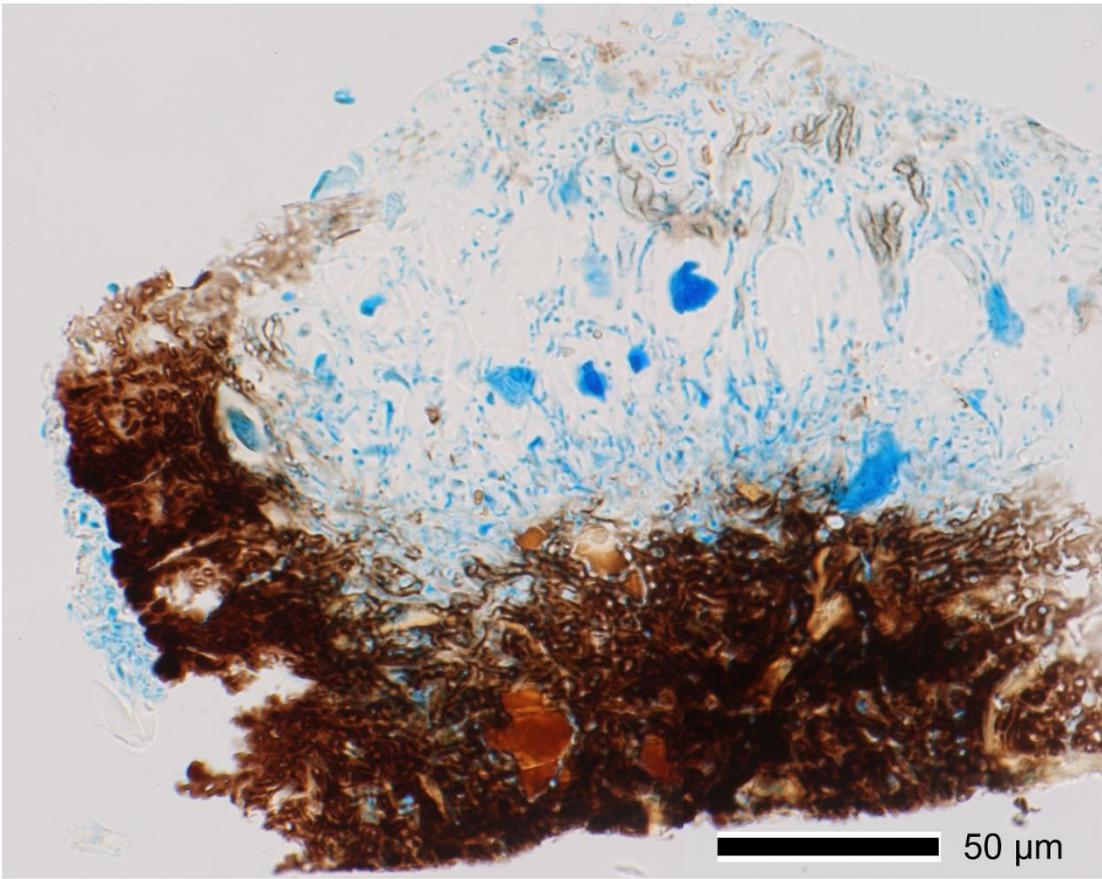


Fig. IV 4.6-3. *Opegrapha bonplandii* の子器横断面. (LPCB 標品). Cross section of lirella in *Opegrapha bonplandii*. (LPCB preparation; Harada 19941).

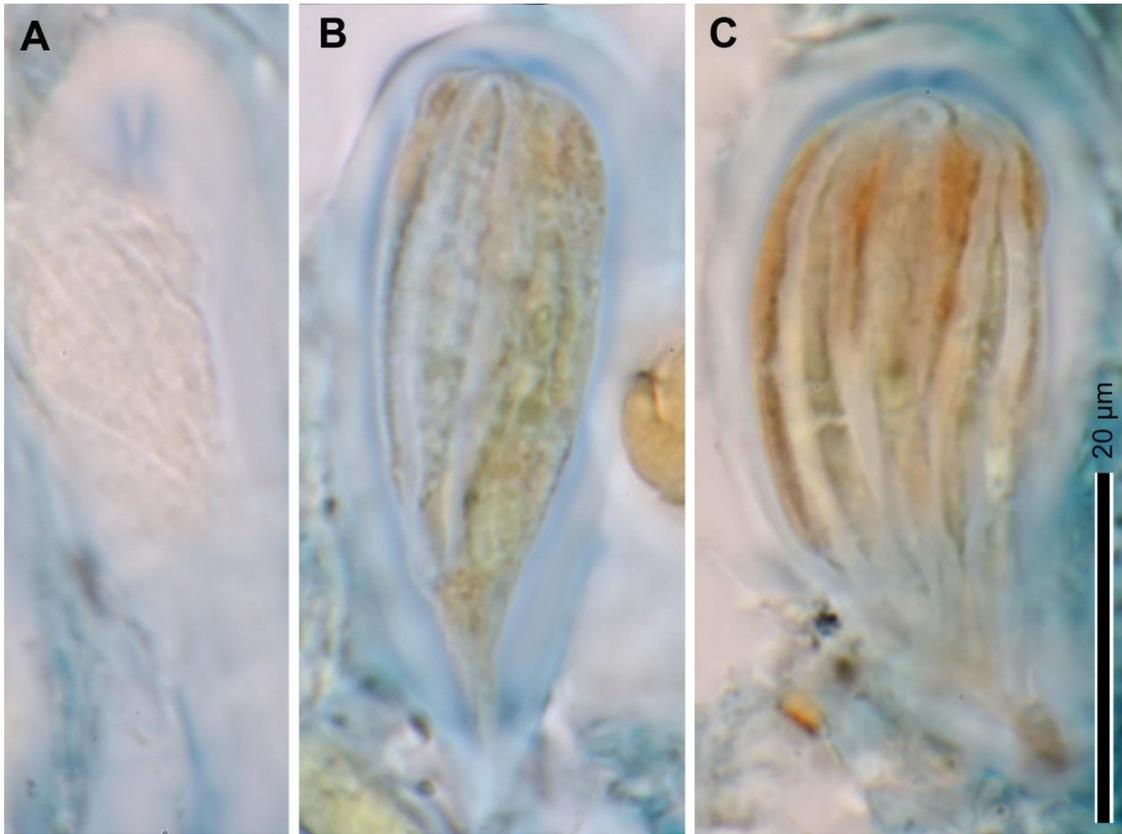


Fig. IV 4.6-4. *Opegrapha bonplandii* の子嚢の KI 反応. Asci of *Opegrapha bonplandii*, showing KI reactions. (Harada 19941).

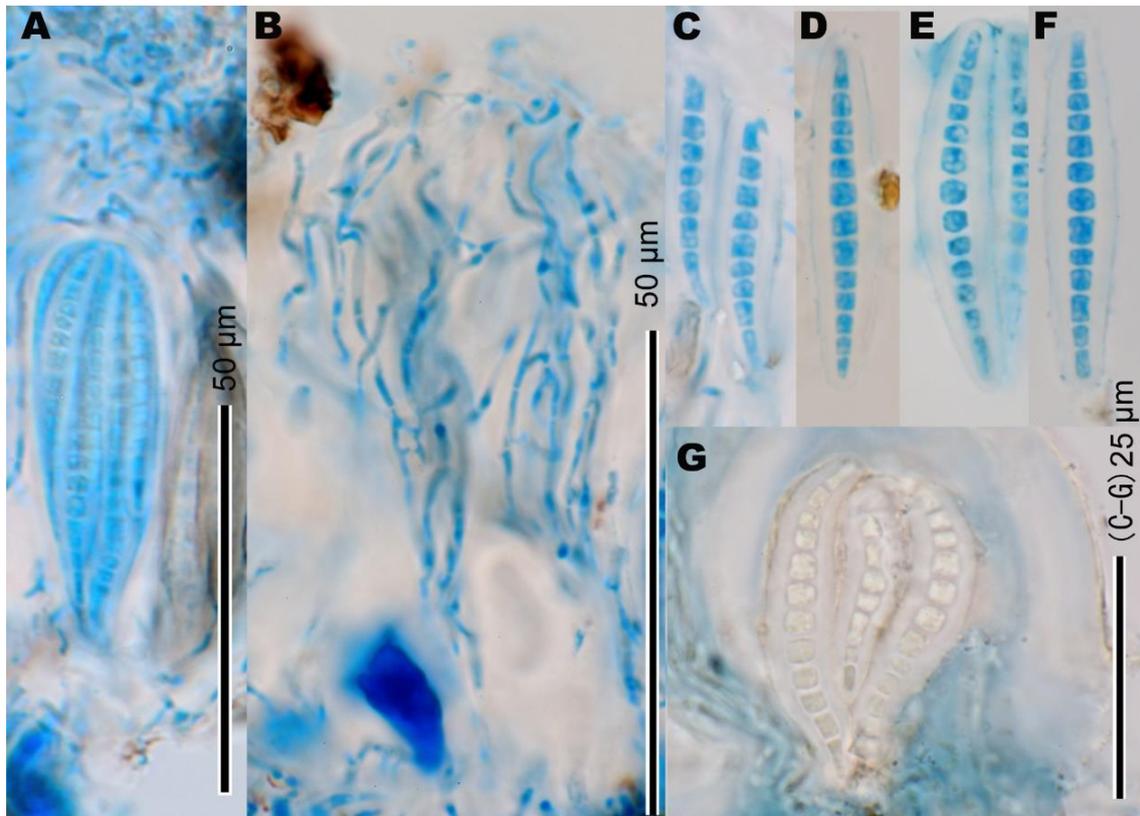


Fig. IV 4.6-5. *Opegrapha bonplandii* の子嚢・子嚢胞子・側糸状体. A, 子嚢. B, 側糸状体. C-G, 子嚢胞子. (A-F, LPCB 標品; G, KI 標品). Anatomy of *Opegrapha bonplandii*, showing asci, ascospores and paraphysoids. A, ascus; B, paraphysoids; G, ascospores. (A-F LPCB preparations; G, KI reactions. Harada 1994).

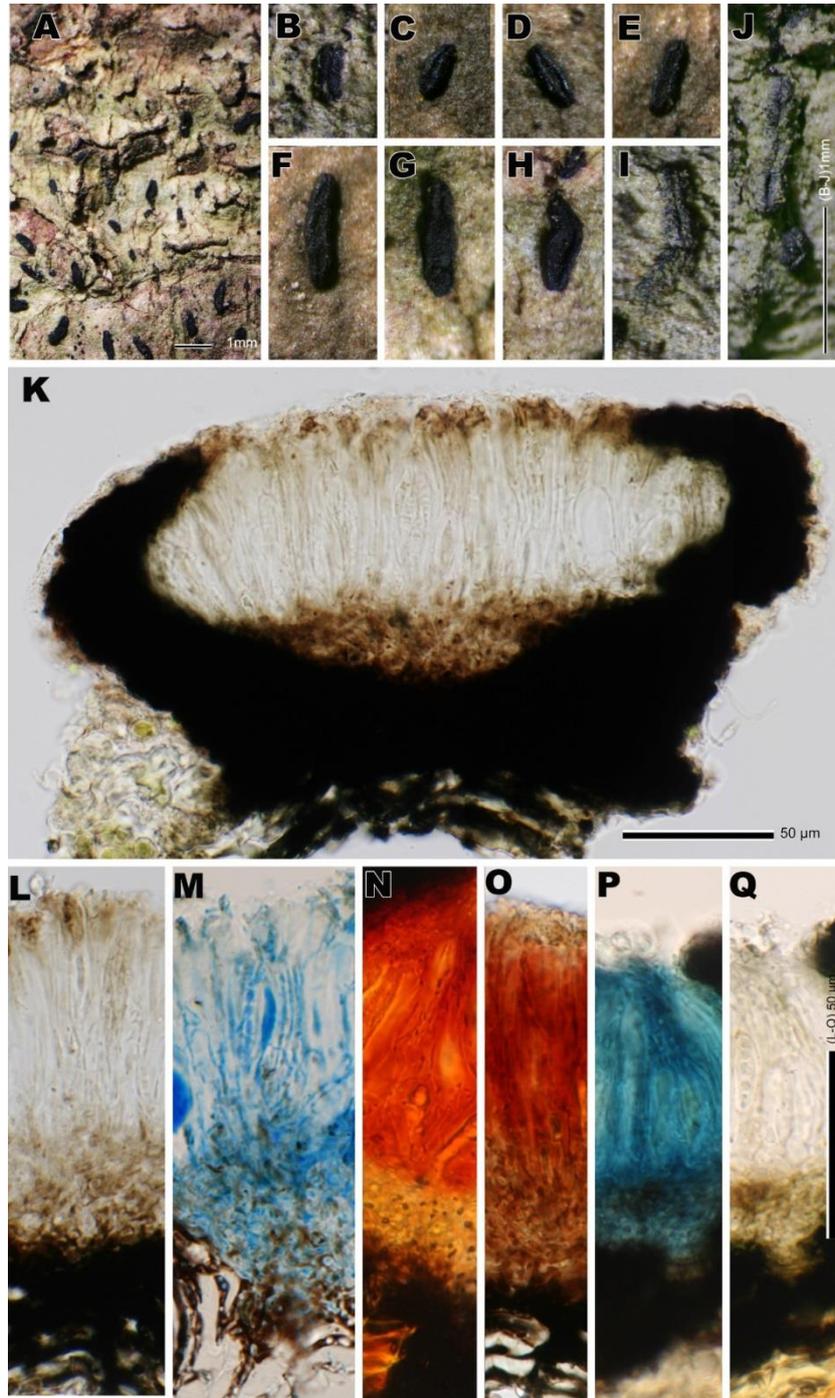


Fig. IV 4.6-6. ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia*. A, 地衣体と子器. B-J, 子器. K, 子器横断面. L-Q, 子器横断面の一部. (A-J, 乾燥標本 ; K & L, GAW 標品 ; M, LPCB 標品 ; N, I 標品 ; O, GAW-I 標品 ; P, KI 標品 ; Q, K 標品). *Opegrapha varia*. A, habit; B-J, lirellae ; K, cross section of lirella; L-Q, parts of cross sections of lirellae, showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-J, air-dried material; K & L, GAW preparations; M, LPCB preparation; N, I preparation; O, GAW-I preparation; P, KI preparation; Q, K preparation. A, B, G-M, Sakata 1157; C-F, P & Q, Harada 23457; N, Kawana 97120606).

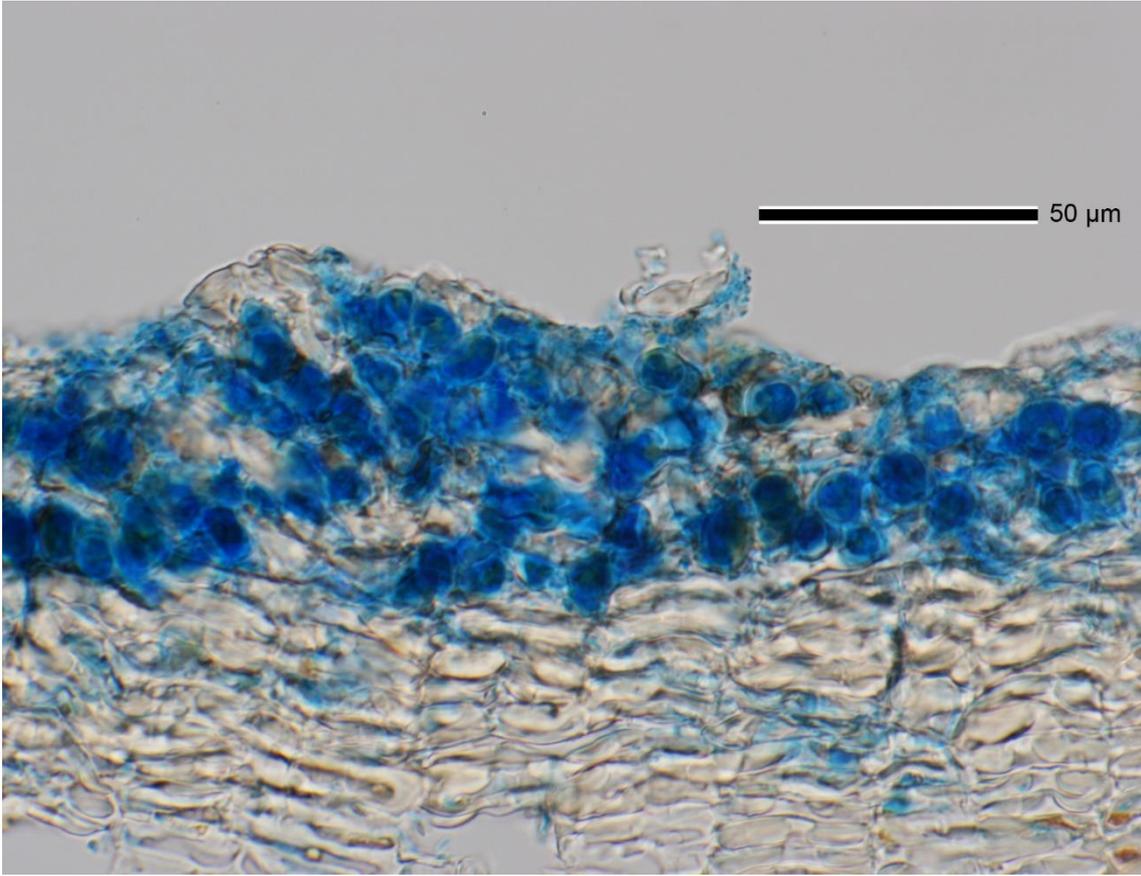


Fig. IV 4.6-7. ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia* の地衣体縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Opegrapha varia*. (LPCB preparation; Sakata 1157).

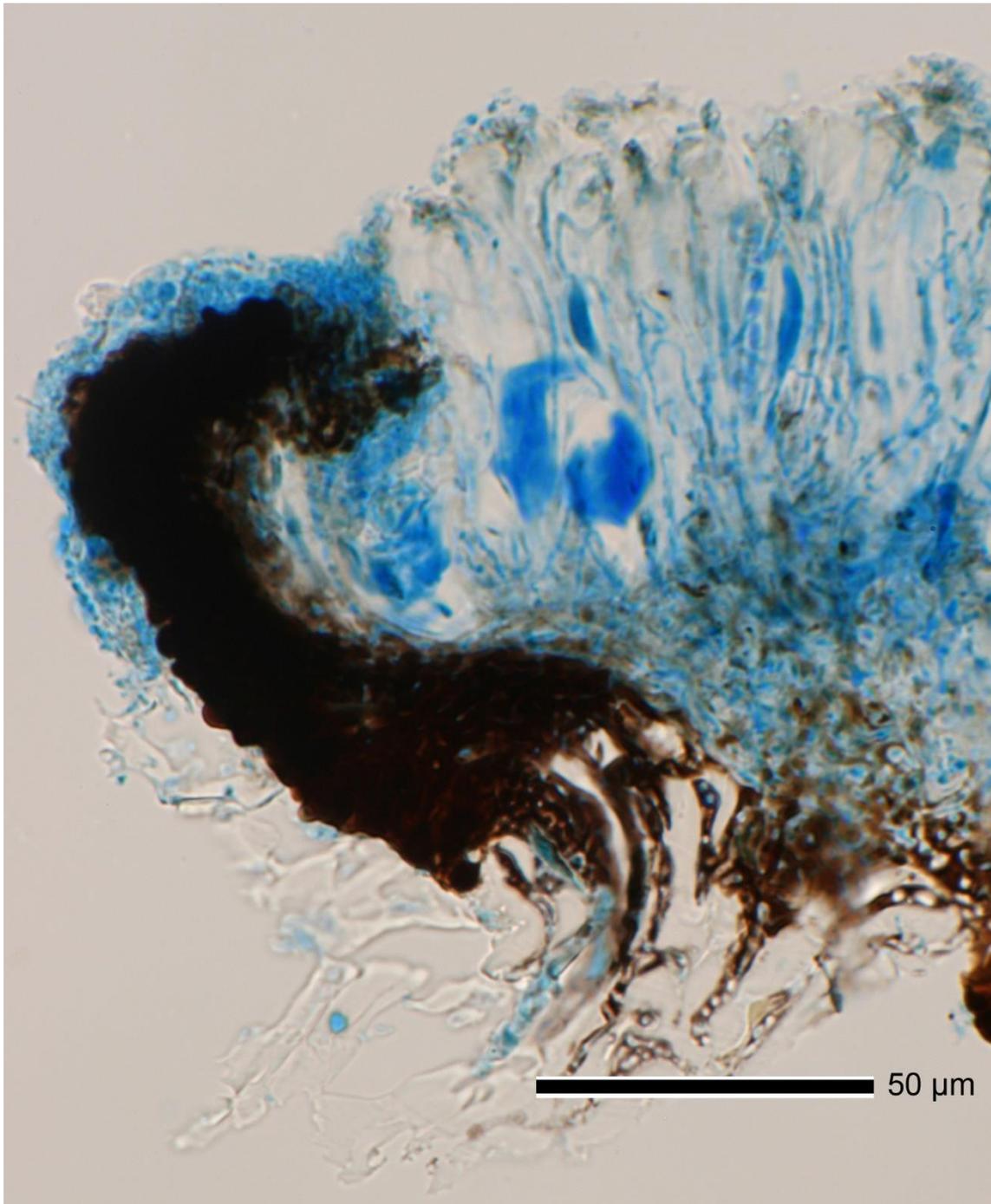


Fig. IV 4.6-8. ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia* の子器横断面. (LPCB 標品). Vertical section of lirella in *Opegrapha varia*. (LPCB preparation; Sakata 1157).

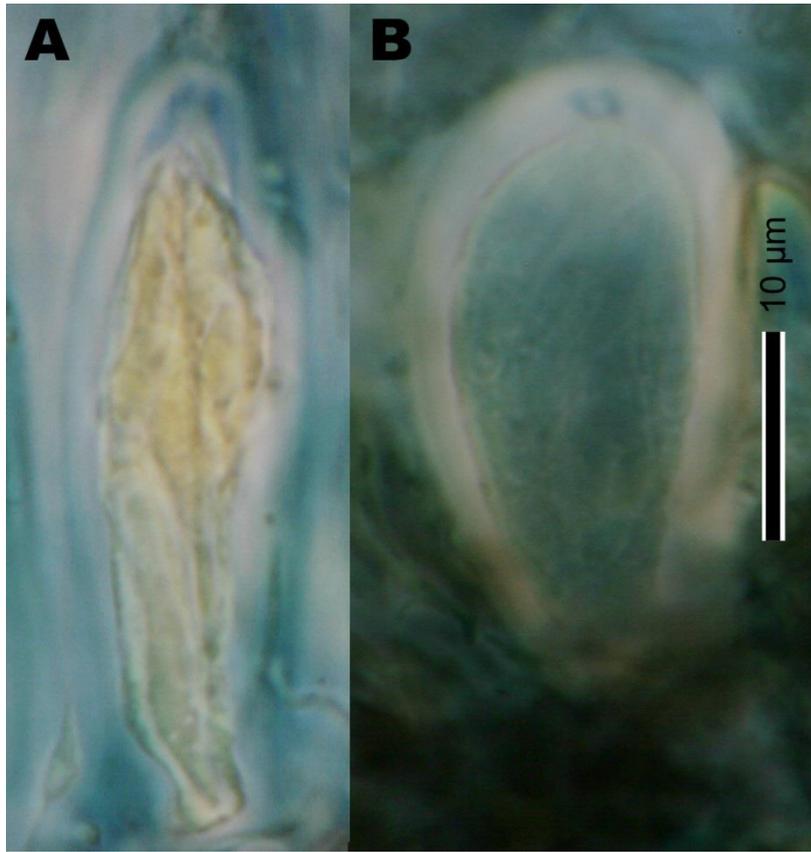


Fig. IV 4.6-9. ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia* の子嚢の KI 反応. Asci of *Opegrapha varia*, showing KI reactions. (Sakata & Harada 1157).

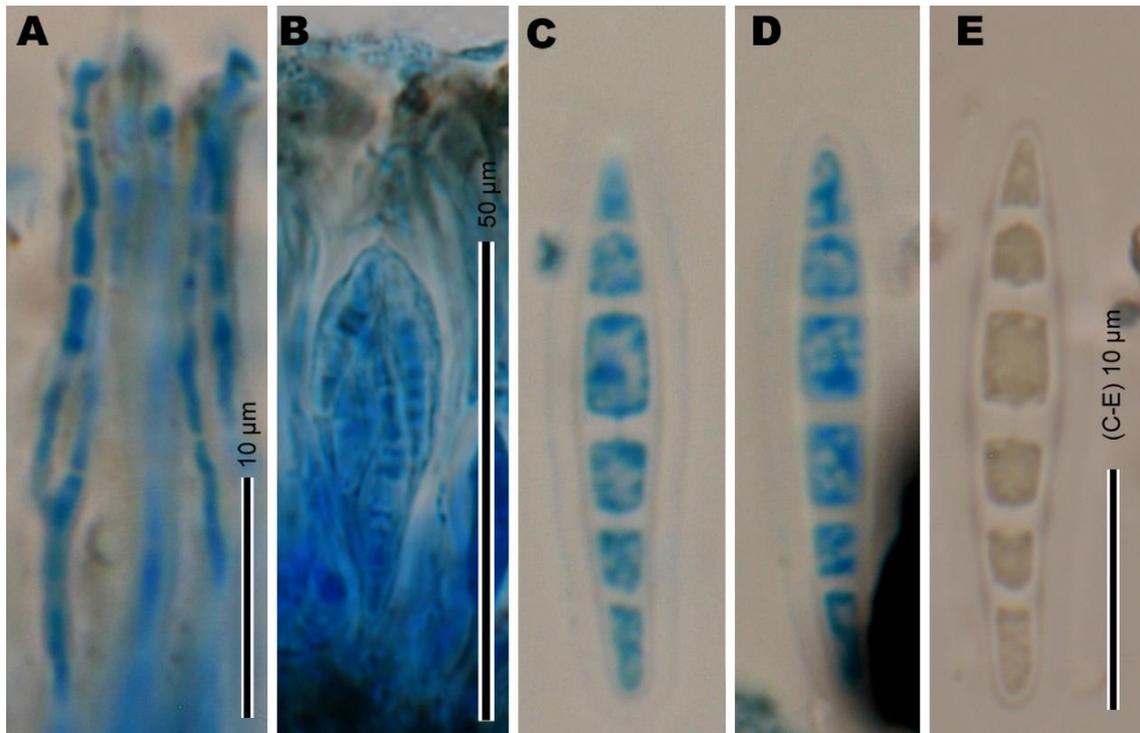


Fig. IV 4.6-10. ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia* の子嚢・子嚢胞子・側糸状体. A, 側糸状体. B, 子嚢. C-E, 子嚢胞子. (A-D, LPCB 標品; E, KI 標品). Anatomy of *Opegrapha varia*, showing ascus, ascospores and paraphysoids. A, paraphysoids; B, ascus; C-E, ascospores. (A-D, LPCB preparations; E, KI preparation. Sakata 1157).

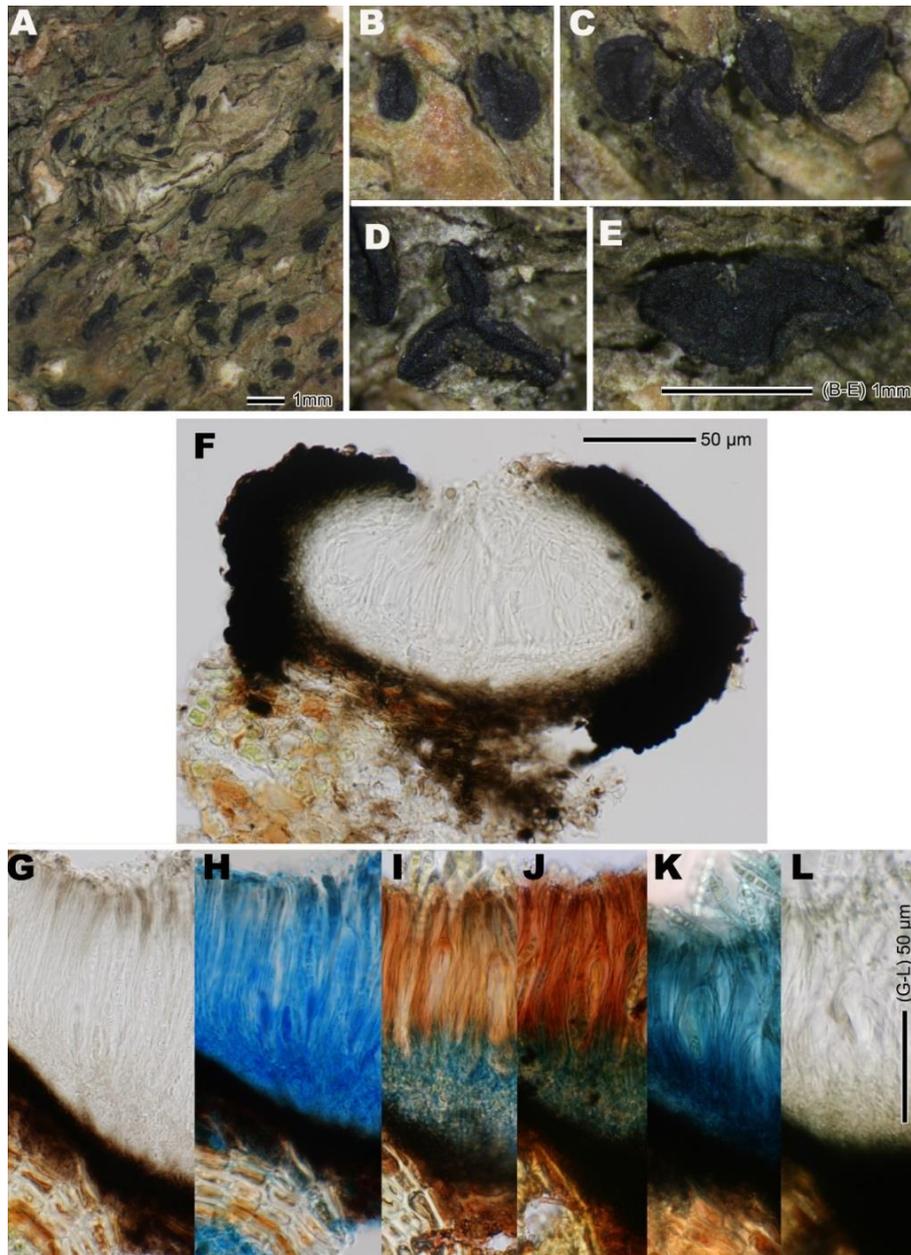


Fig. IV 4.6-11. *Opegrapha* sp. A, 地衣体と子器. B-E, 子器. F, 子器横断面. G-L, 子器横断面の一部. (A-E, 乾燥標本 ; F & G, GAW 標品 ; H, LPCB 標品 ; I, I 標品 ; J, GAW-I 標品 ; K, KI 標品 ; L, K 標品). *Opegrapha* sp. A, habit; B-E, lirellae; F, cross section of lirella; G-L, parts of cross sections of lirellae, showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-E, air-dried material; F & G, GAW preparations; H, LPCB preparation; I, I preparation; J, GAW-I preparation; K, KI preparation; L, K preparation. A-C & F-L, Sakata & Harada 383; D & E, Sakata & Harada 385).

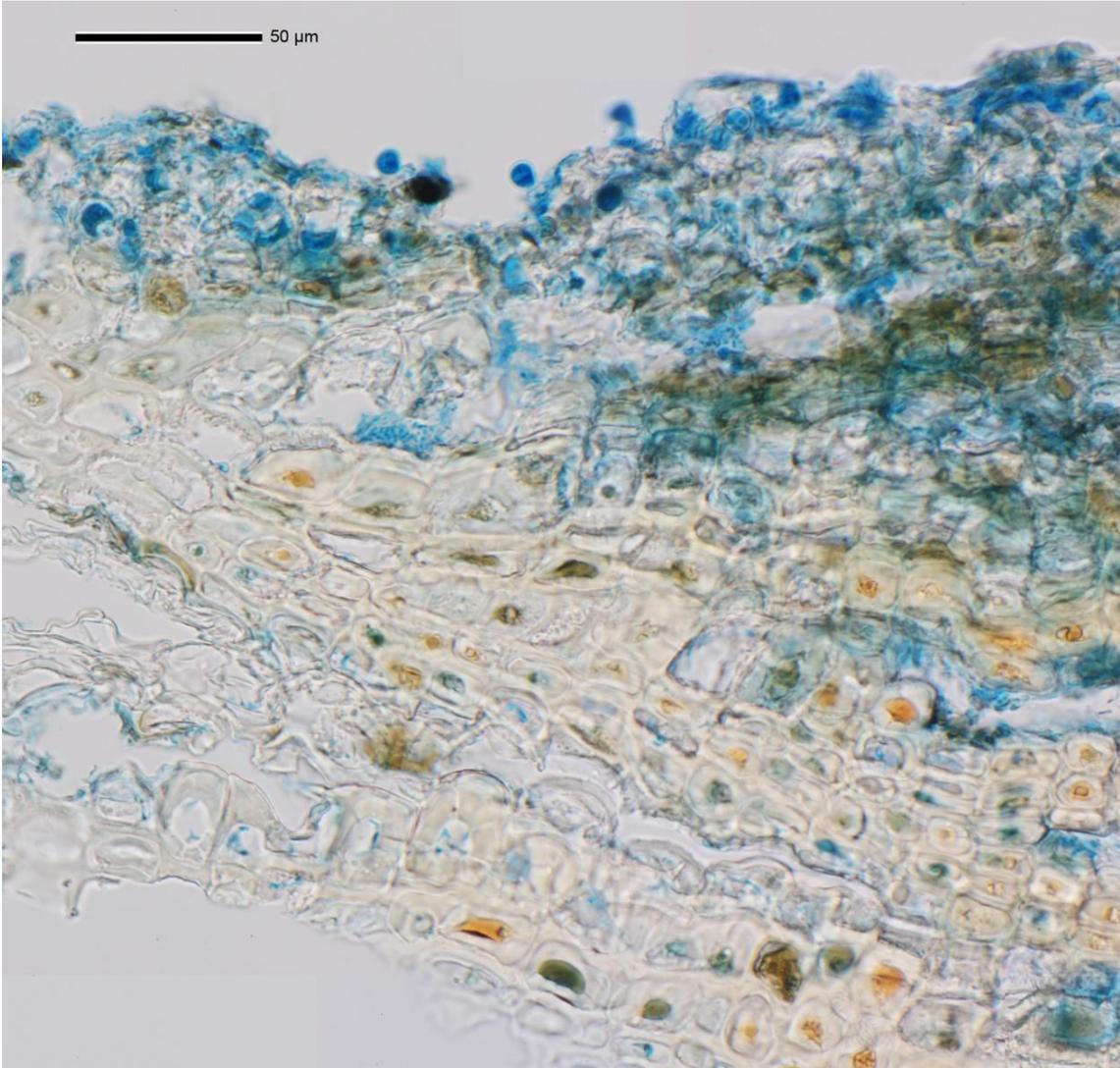


Fig. IV 4.6-12. *Opegrapha* sp.の地衣体縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Opegrapha* sp. (LPCB preparations ; Sakata & Harada 385) .

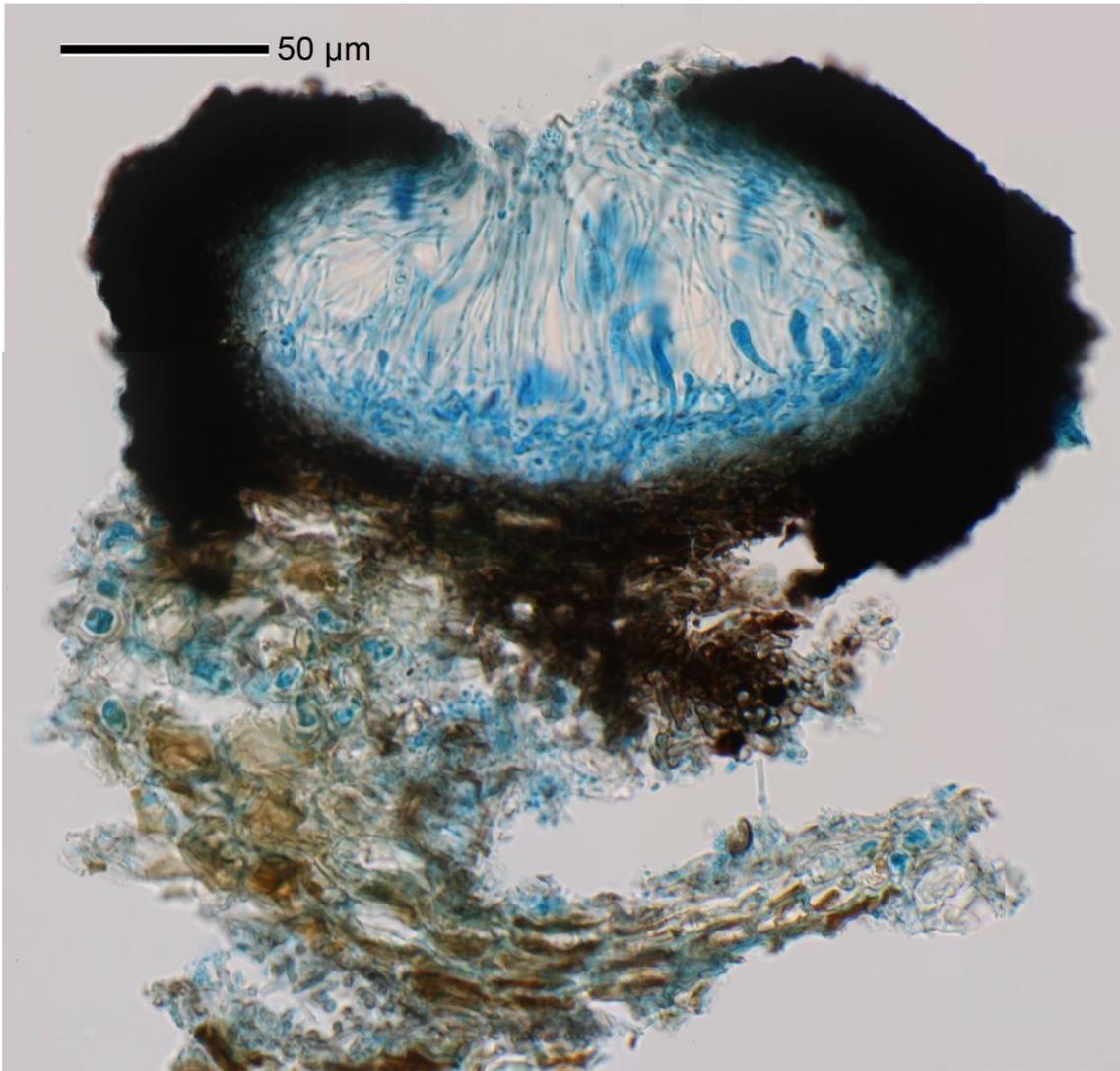


Fig. IV 4.6-13. *Opegrapha* sp. の子器横断面. (LPCB 標品). Cross section of lirella in *Opegrapha* sp. (LPCB preparation; Sakata & Harada 385).

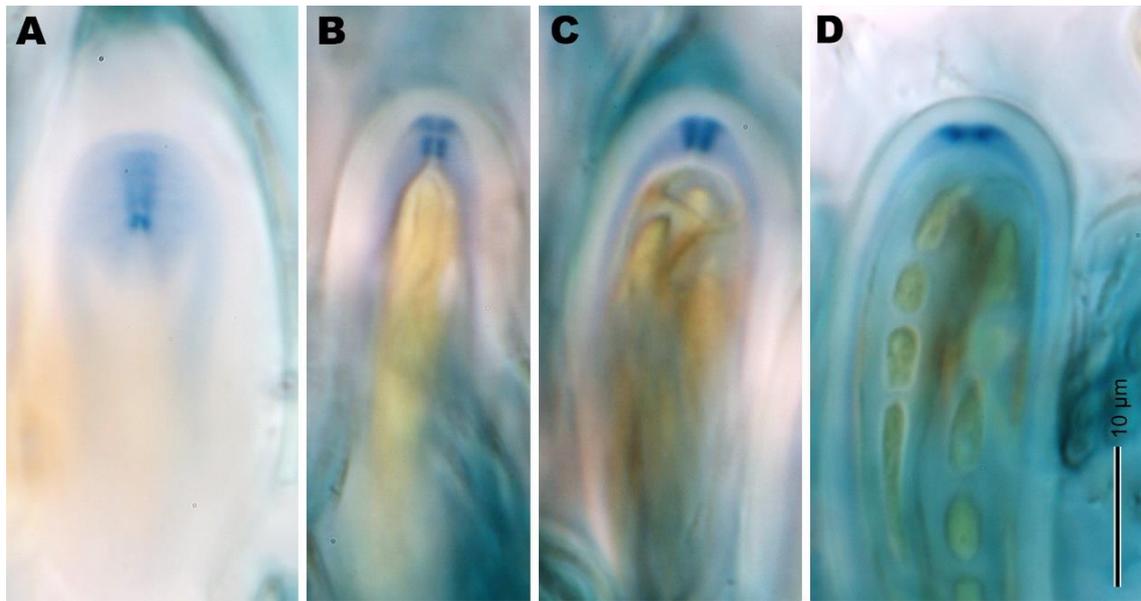


Fig. IV 4.6-14. *Opegrapha* sp. の子嚢先端部の KI 反応. Apical parts of asci in *Opegrapha* sp., showing KI reactions. (Sakata & Harada 383).

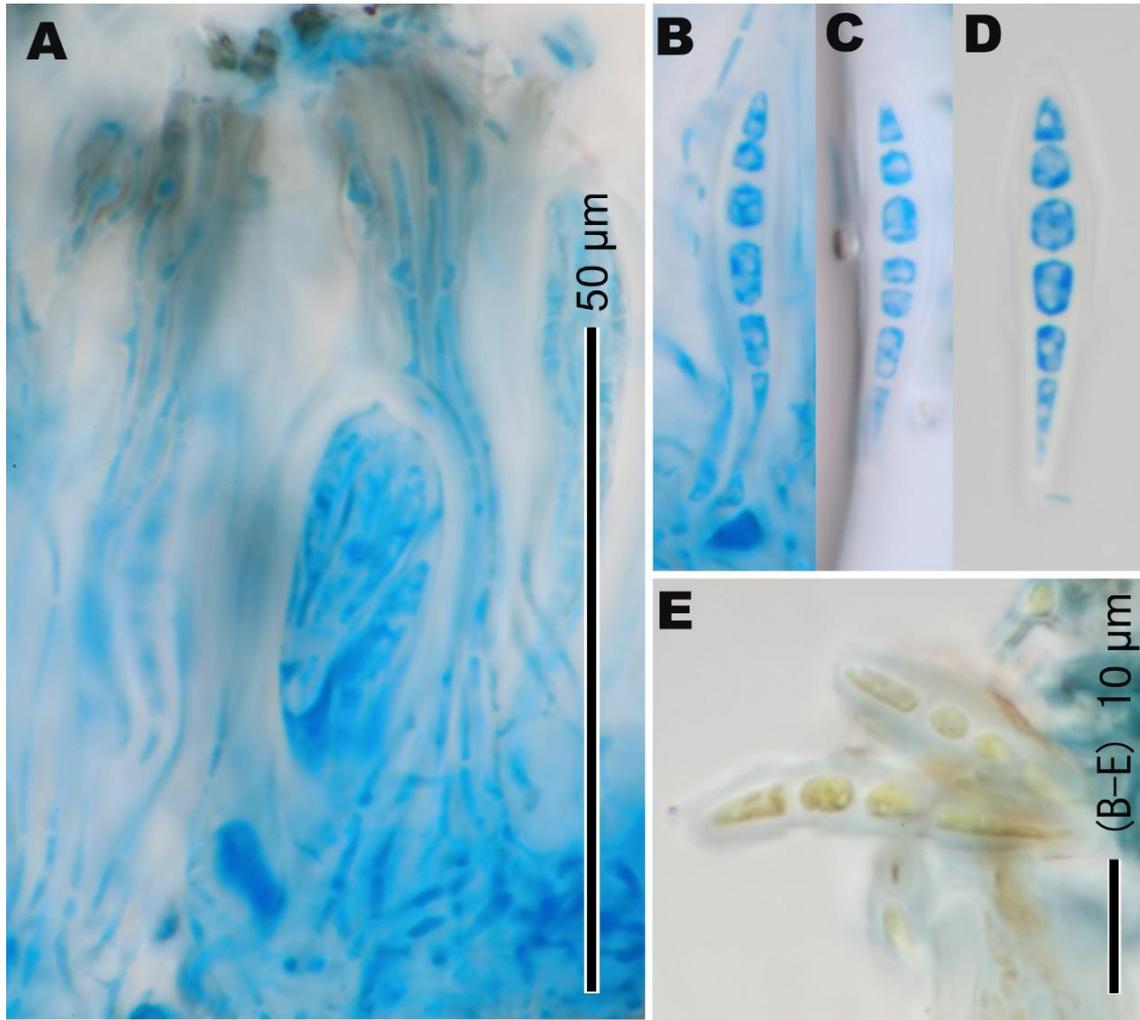


Fig. IV 4.6-15. *Opegapha* sp. の子嚢・子嚢胞子・側糸状体. A, 子嚢と側糸状体. B-E, 子嚢胞子. (A-D, LPCB 標品 ; E, KI 標品). Anatomy of *Opegapha* sp., showing ascus, ascospores and paraphysoids. A, ascus and paraphysoids; B-E, ascospores. (A-D, LPCB preparations; E, KI preparation . Sakata & Harada 383).

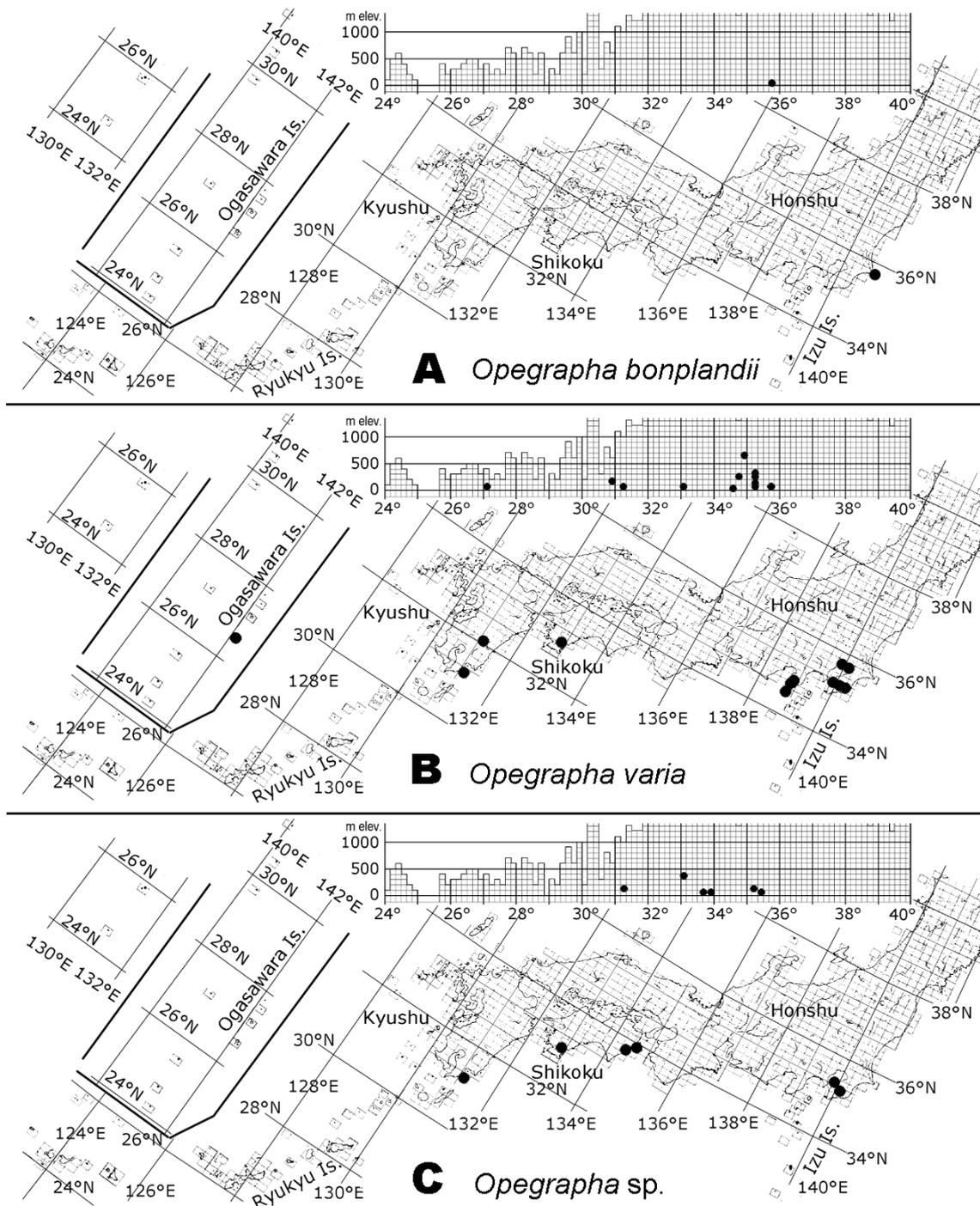


Fig. IV 4.6-16. キゴウゴケ属 *Opegrapha* の国内における分布. A, *Opegrapha bonplandii*. B, ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia*. C, *Opegrapha* sp. Distribution of three species of *Opegrapha* in Japan. A, *Opegrapha bonplandii*; B, *Opegrapha varia*; C, *Opegrapha* sp. ●, 検査標本; ▲, 既知の産地. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

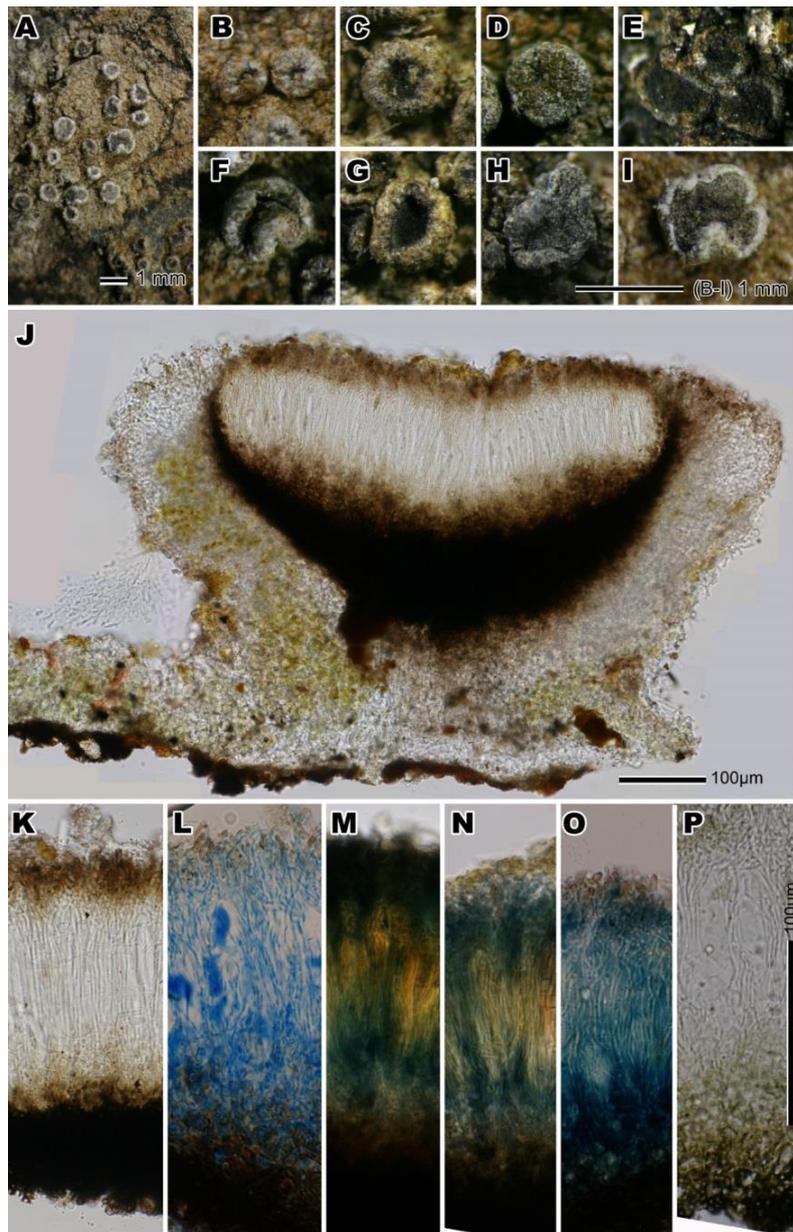


Fig. IV 4.7-1. ヘリフトゴケ *Roccellina niponica*. A, 乾燥標本. B-I, 子器. J, 子器縦断面 (GAW 標品). K-P, 子器縦断面の一部を GAW 標品 (K) と LPCB 標品 (L), ヨード反応 (M, I 標品 ; N, GAW-I 標品 ; O, KI 標品), K 標品 (P) で示す. *Roccellina niponica*. A, habit; B-I, apothecia ; J, vertical section of apothecium; K-P, parts of vertical sections of apothecia, showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-I, air-dried materials; J & K, GAW preparations; L, LPCB preparation; M, I preparation; N, GAW-I preparation ; O, KI preparation; P, K preparation. A, B, F, I, L, O & P, Sakata 990; C & G, Sakata 431; D, Sakata 1208; E, Sakata 976; H & K, Sakata 982; J, Sakata 980; M & N, Harada 27287).

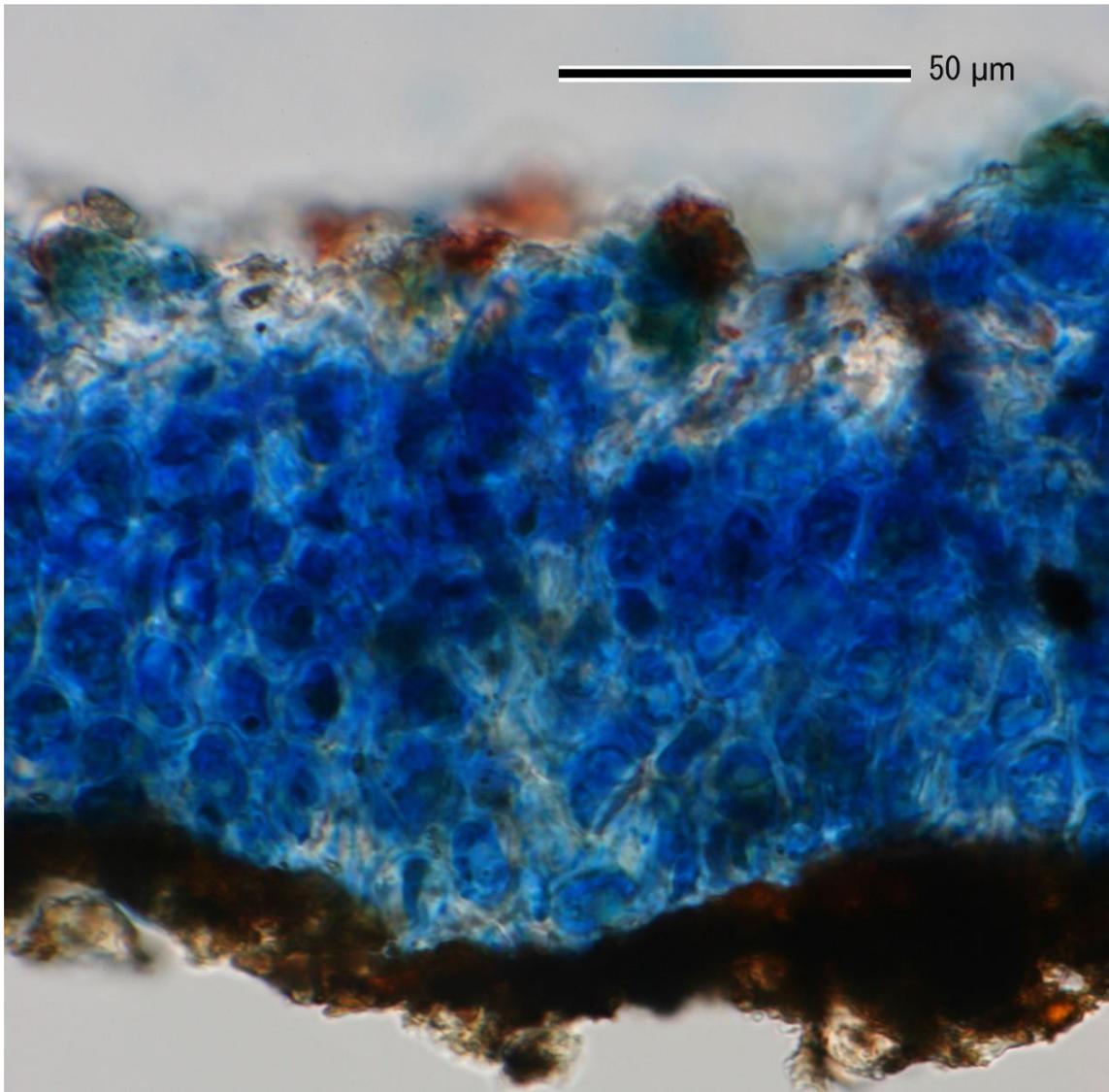


Fig. IV 4.7-2. ヘリフトゴケ *Roccellina niponica* の地衣体縦断面 (LPCB 標品).
Vertical section of thallus in *Roccellina niponica*. (LPCB preparation; Sakata 990).

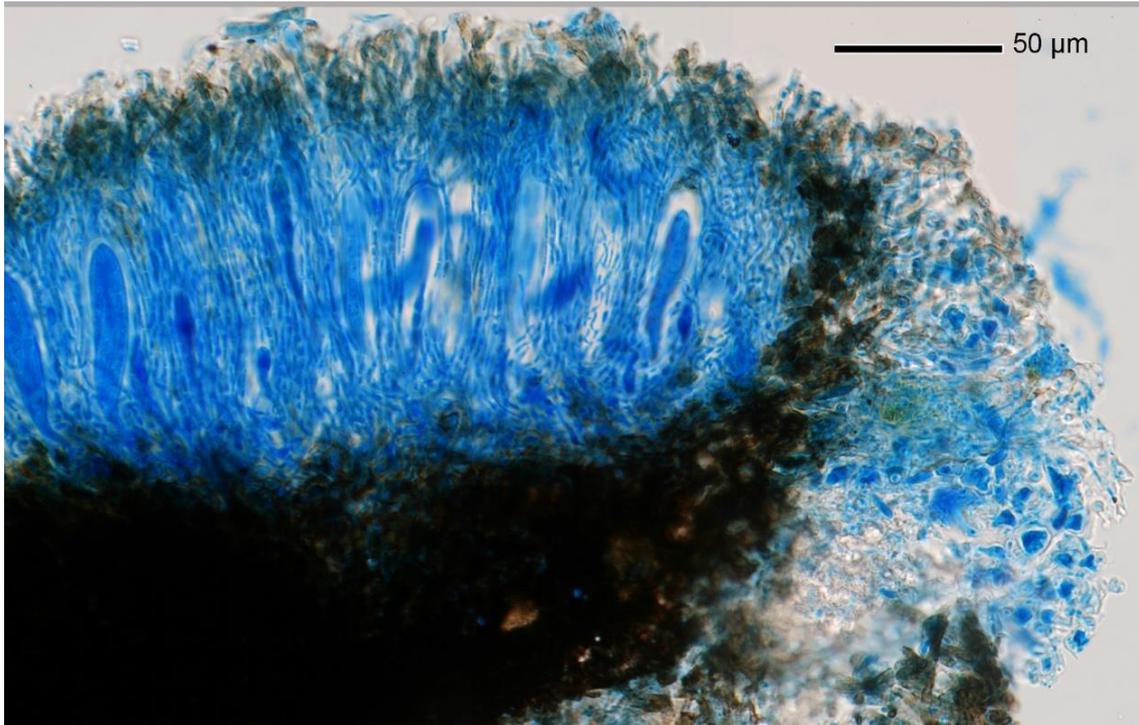


Fig. IV 4.7-3. ヘリフトゴケ *Roccellina niponica* の子器縦断面 (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Roccellina niponica*. (LCPB preparation; Sakata 1028).

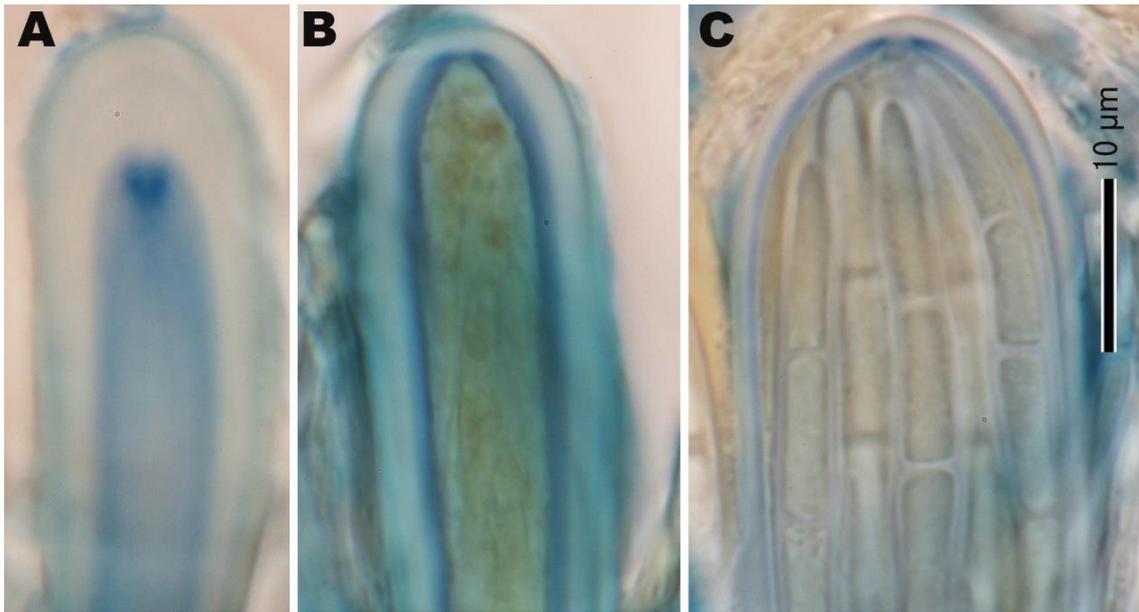


Fig. IV 4.7-4. ヘリフトゴケ *Roccellina niponica* の子嚢の KI 反応. Apical parts of asci in *Roccellina niponica*, showing KI reactions. (A, Harada 27631; B & C, Harada 16404).

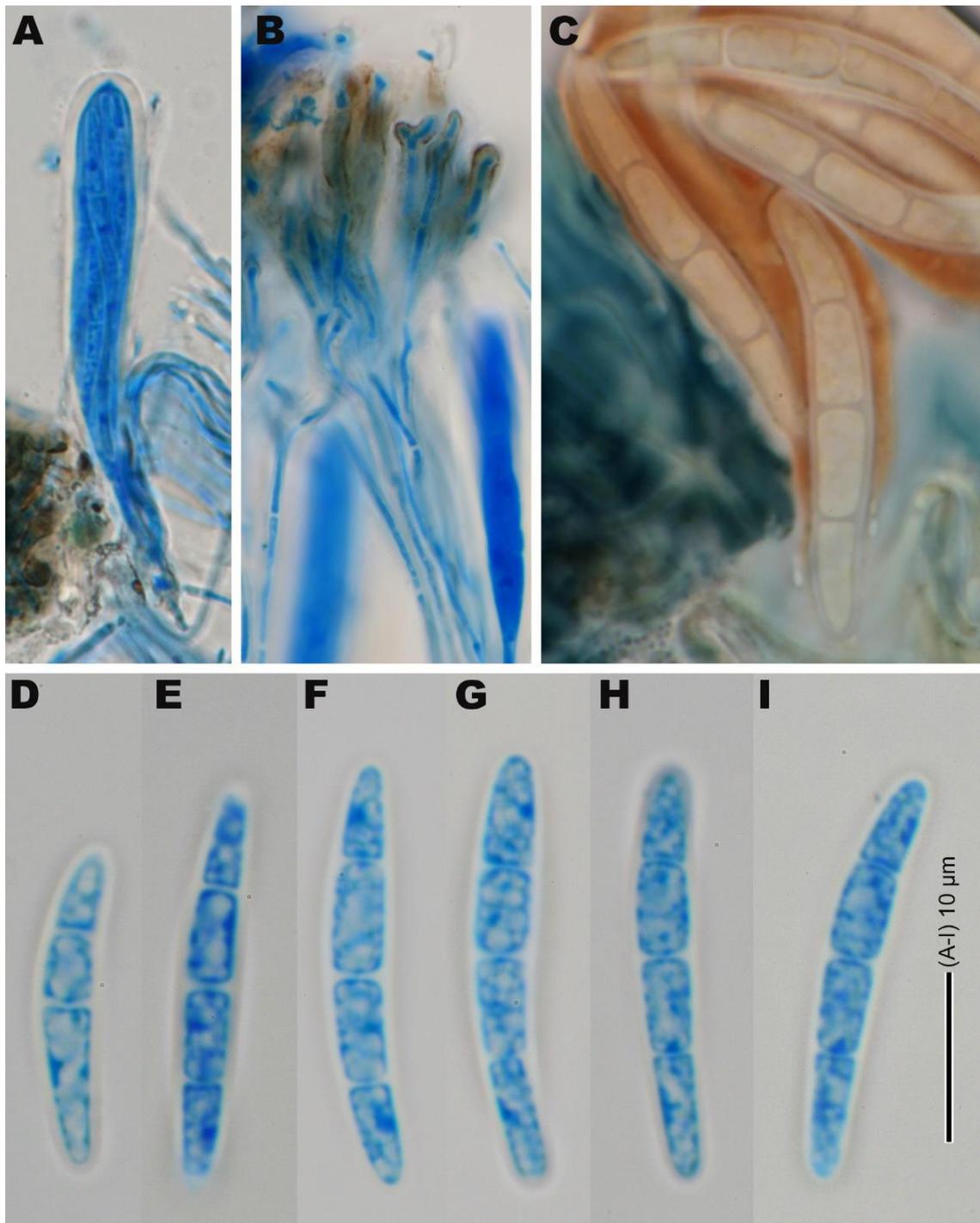


Fig. IV 4.7-5. ヘリフトゴケ *Roccellina niponica* の子嚢・子嚢胞子・側糸状体. A, 子嚢 (LPCB 標品). B, 側糸状体 (LPCB 標品). C-I, 子嚢胞子. (A, B, D-I, LPCB 標品 ; C, KI 標品). Anatomy of *Roccellina niponica*, showing asci, ascospores and paraphysoids. A, ascus; B, paraphysoids; C-I, ascospores. (A, B & D-I, LPCB preparations; C, KI preparation. A -I, Sakata 982).

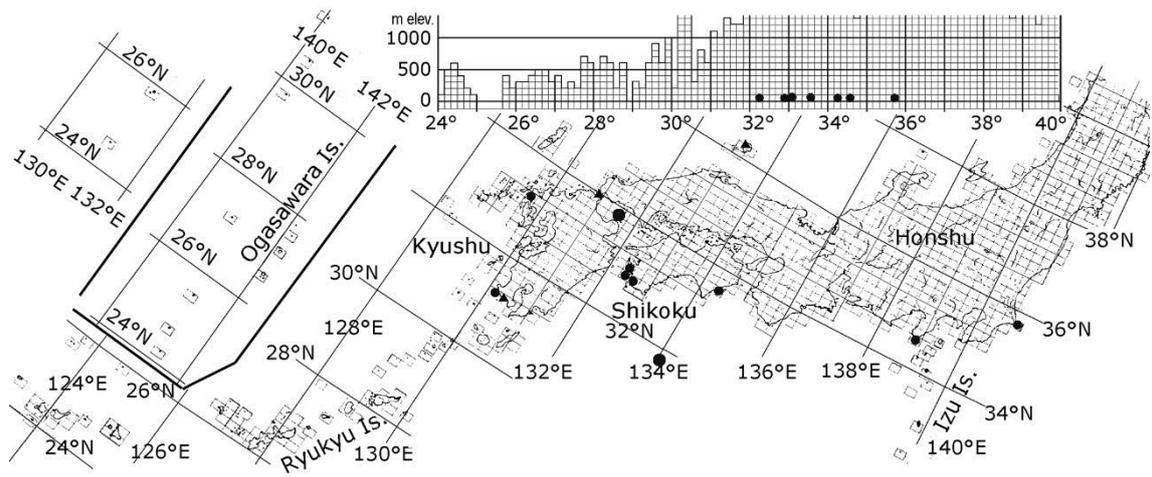


Fig. IV 4.7-6. ヘリブトゴケ *Roccellina niponica* の国内における分布. Distribution of *Roccellina niponica* in Japan. ●, 検査標本 ; ▲, 既知の報告. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

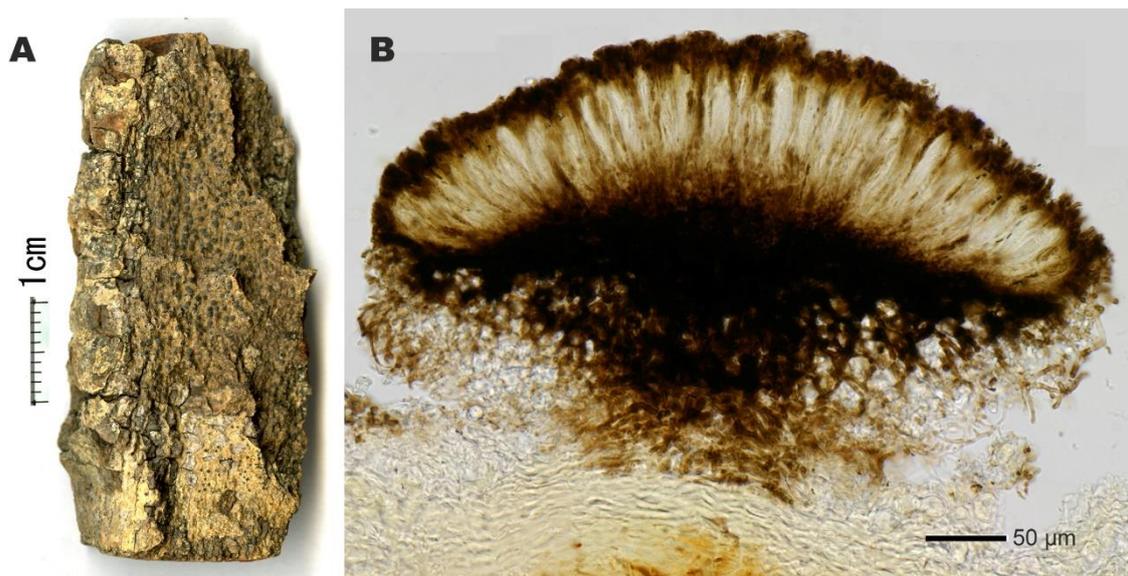


Fig. IV 4.8-1 *Chiodecton ocellulatum* のアイソレクトタイプ. A, 乾燥標本. B, 子器の縦断面 (GAW 標品). Isolectotype of *Chiodecton ocellulatum*. A, habit ; B, vertical section of apothecium (GAW preparation).

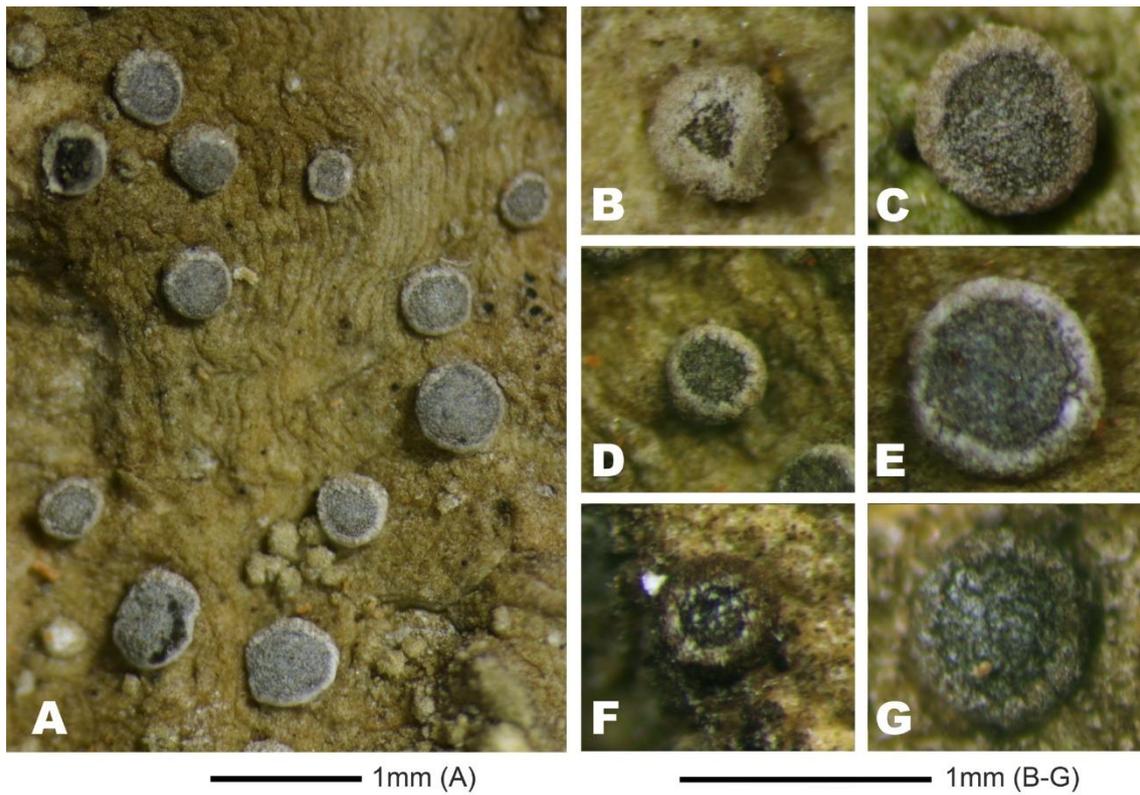


Fig. IV 4.8-2 メダイゴケ *Schisatomma ocellulatum* の外部形態. A, 乾燥標本. B-G, 子器. External morphology of *Schisatomma ocellulatum*. A, habit ; B-G, apothecia. (A-G, air-dried material). (A, D & E, Harada 24298; B & C, Harada 26114; F & G, Thor 14424).

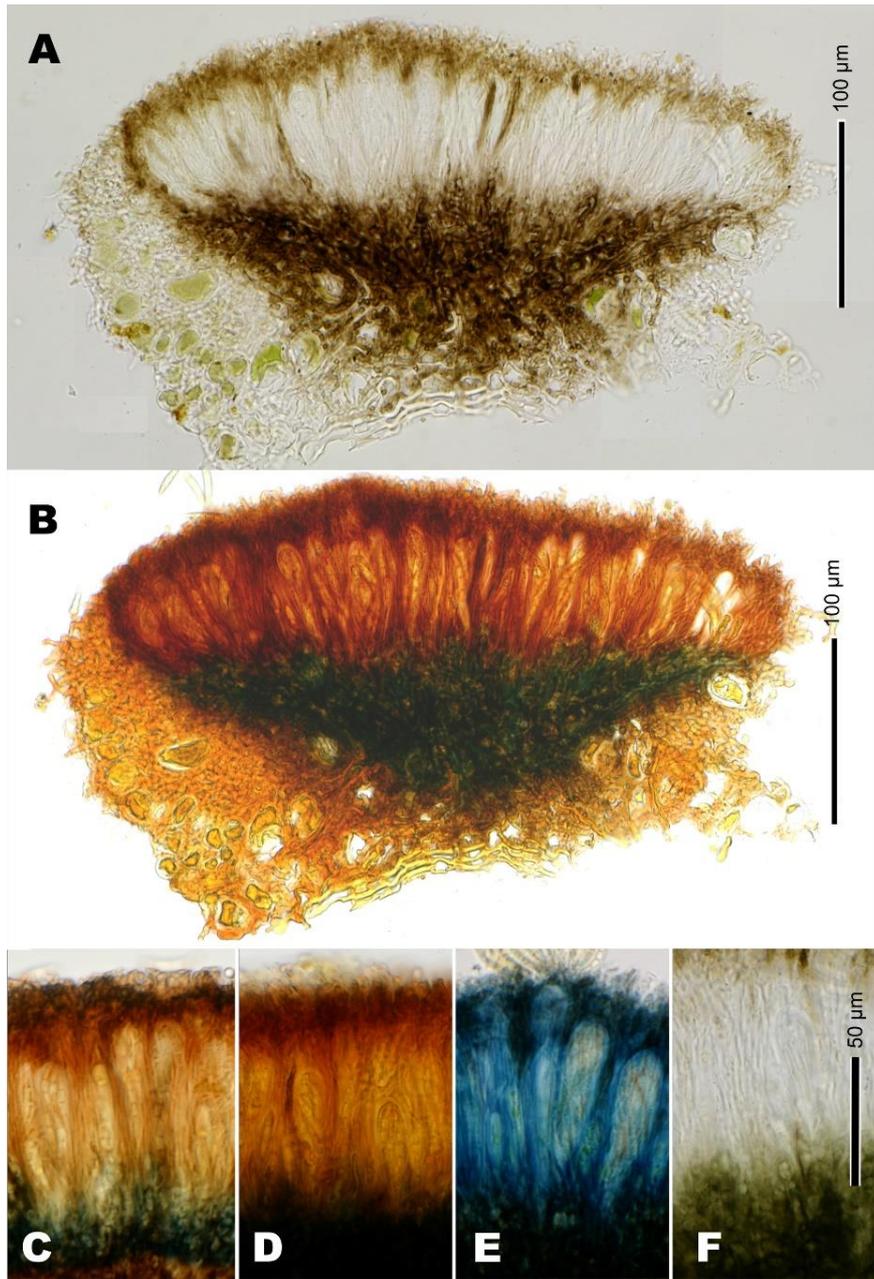


Fig. IV 4.8-3 メダイゴケ *Schismatomma ocellulatum* の子器縦断面とヨード反応・K 反応. A & B, 子器縦断面 (A, GAW 標品 ; B, I 反応). C-F, 子器縦断面の一部のヨード反応 (C, I 標品, GAW-I 標品 ; E, KI 標品) と K 反応 (F). Vertical sections of apothecia in *Schismatomma ocellulatum*, showing iodine and K reactions A & B, vertical section of apothecium; C-F, vertical section of apothecium showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A, GAW preparation; B & C, I preparations ; D, GAW-I preparation; E, KI preparation; F, K preparation. A, B & E, Harada 24298; C, Harada 26298; D, Harada 26125; F, Harada 26114).

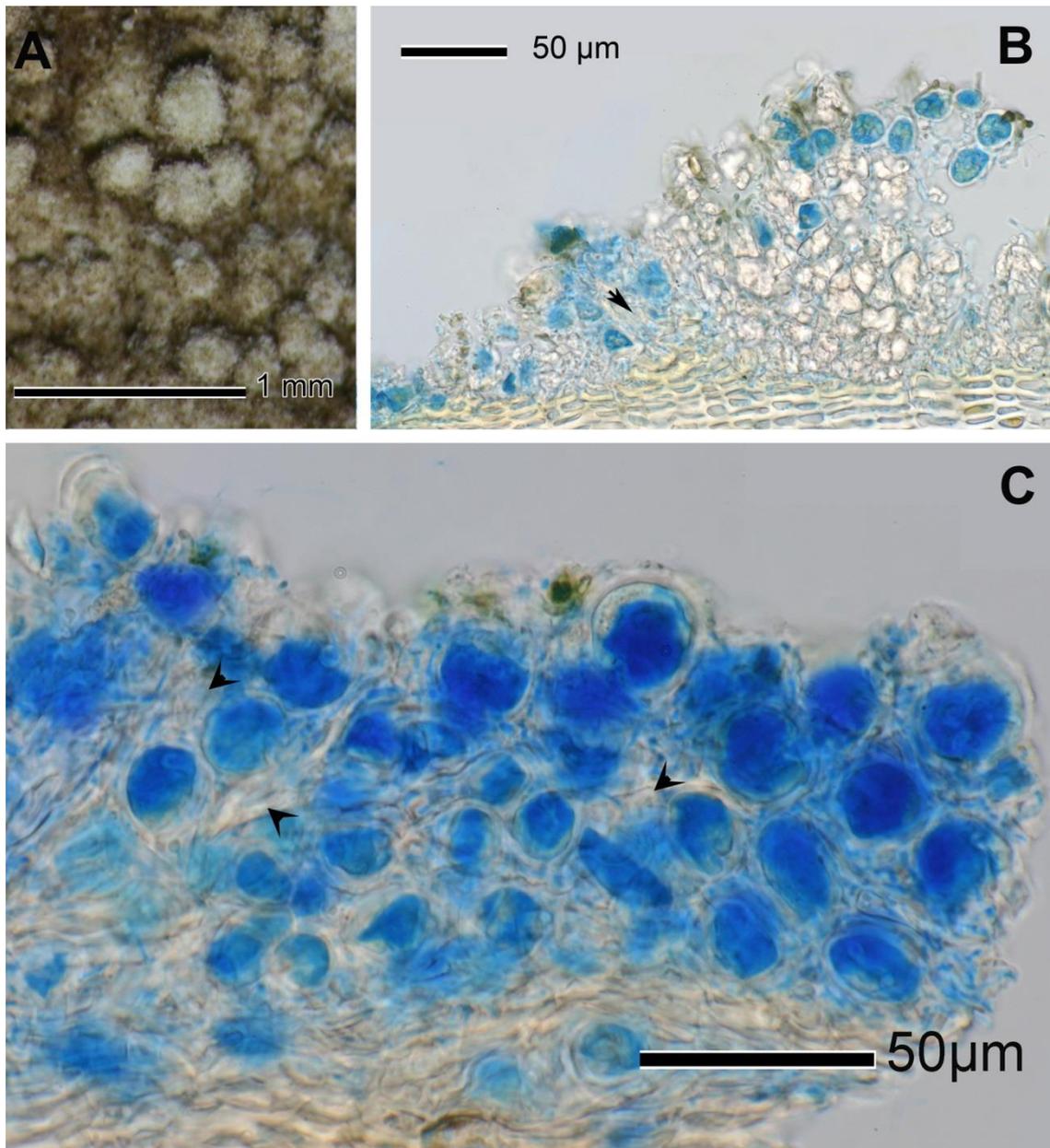


Fig. IV 4.8-4. メダイゴケ *Schimatomma ocellulatum* の地衣体の構造. A, イボ状突起. B, イボ状突起縦断面. C, 地衣体縦断面の一部. 樹皮片 (矢頭) が地衣体内に分布しており, 部分的に樹皮内生であることが分かる. (A, 乾燥標本; B & C, LPCB 標品).
 Vegetative structures of *Schimatomma ocellulatum*. A, a close-up of the thallus, showing soralium-like verrucae; B, vertical section of verruca; C, vertical section of thallus. (A, air-dried material; B & C, LPCB preparations. A & B, Harada 16715; C, Harada 24298).

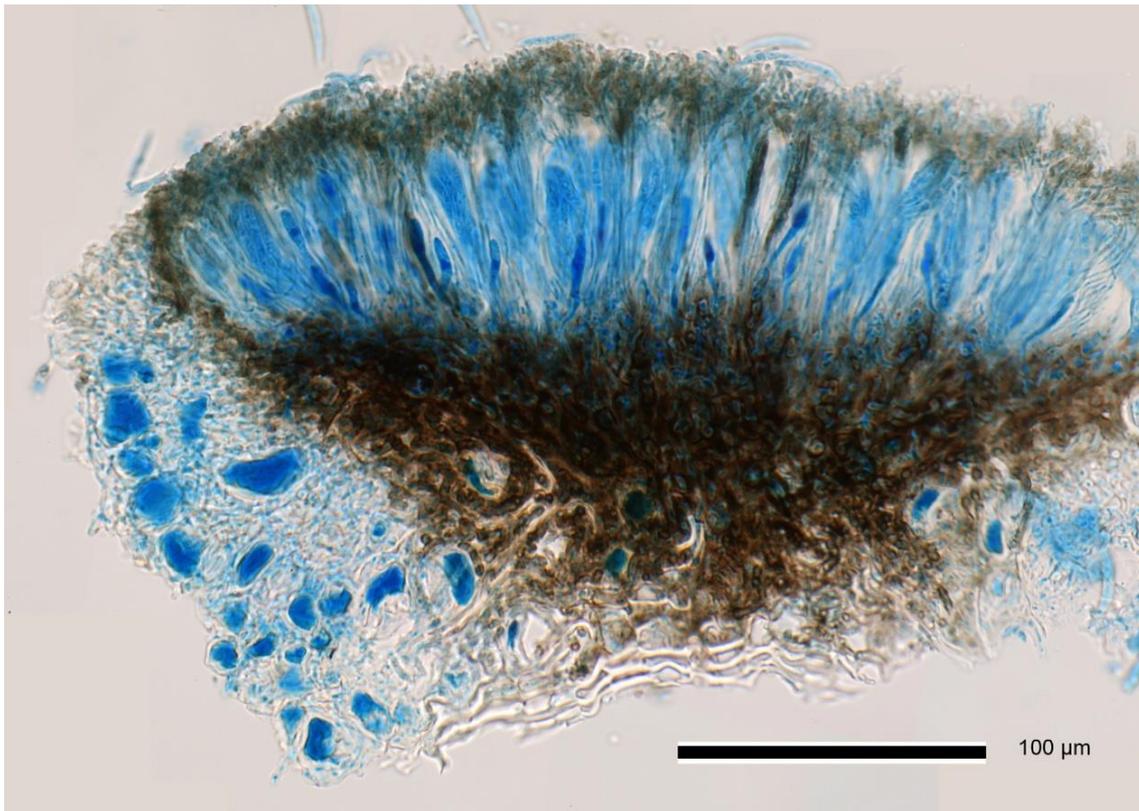


Fig. IV 4.8-5. メダイゴケ *Schisatomma ocellulatum* の子器縦断面 (LPCB 標品).
Vertical section of apothecium in *Schisatomma ocellulatum*. (LPCB preparation; Harada 24298).

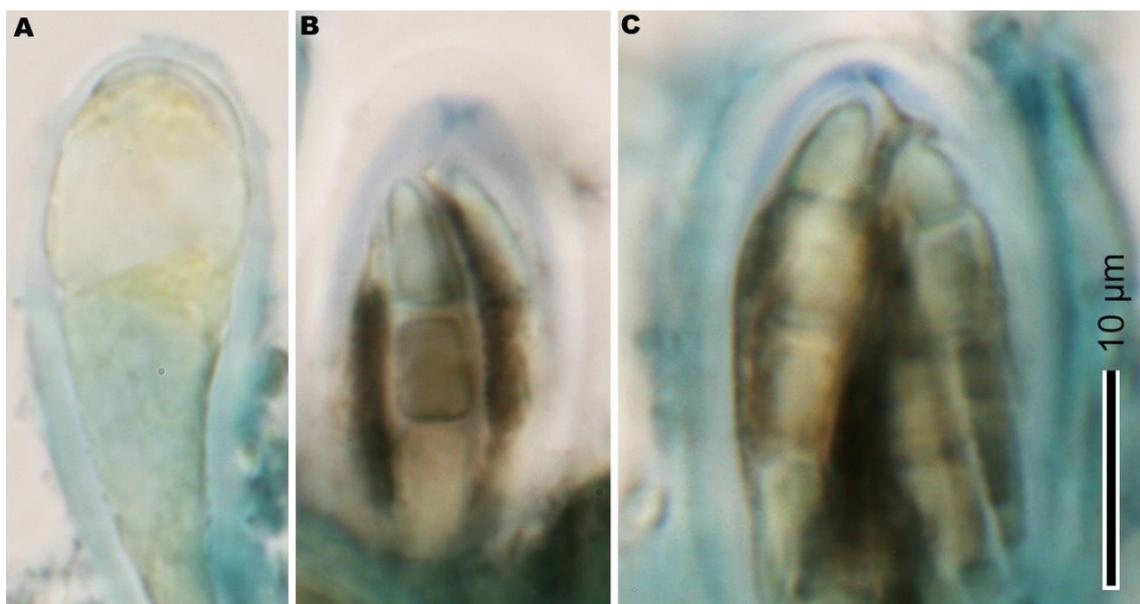


Fig. IV 4.8-6. メダイゴケ *Schizatomma ocellulatum* の子嚢先端部の KI 反応.
Apical parts of asci of *Schizatomma ocellulatum*, showing KI reactions. (A-C, Kawakami 120101).

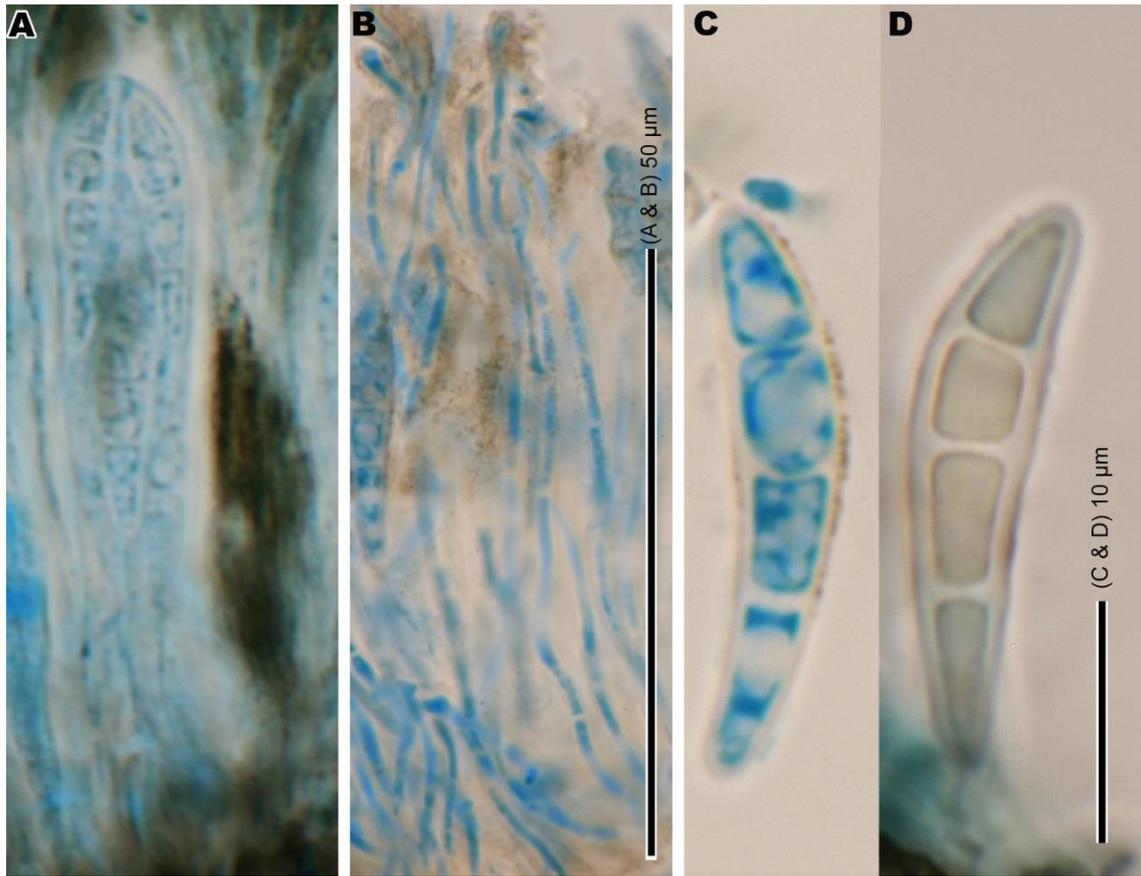


Fig. IV 4.8-7. メダイゴケ *Schismatomma ocellulatum* の子嚢・子嚢胞子・側糸状体.

A, 子嚢. B, 側糸状体. C & D, 子嚢胞子. (A-C, LPCB 標品 ; D, KI 標品). Anatomy of *Schismatomma ocellulatum*, showing ascus, ascospores and paraphysoids. A, ascus; B, paraphysoids; C & D, ascospores. (A-C, LPCB preparations; D, KI preparation. A-D, Kawakami 120101).

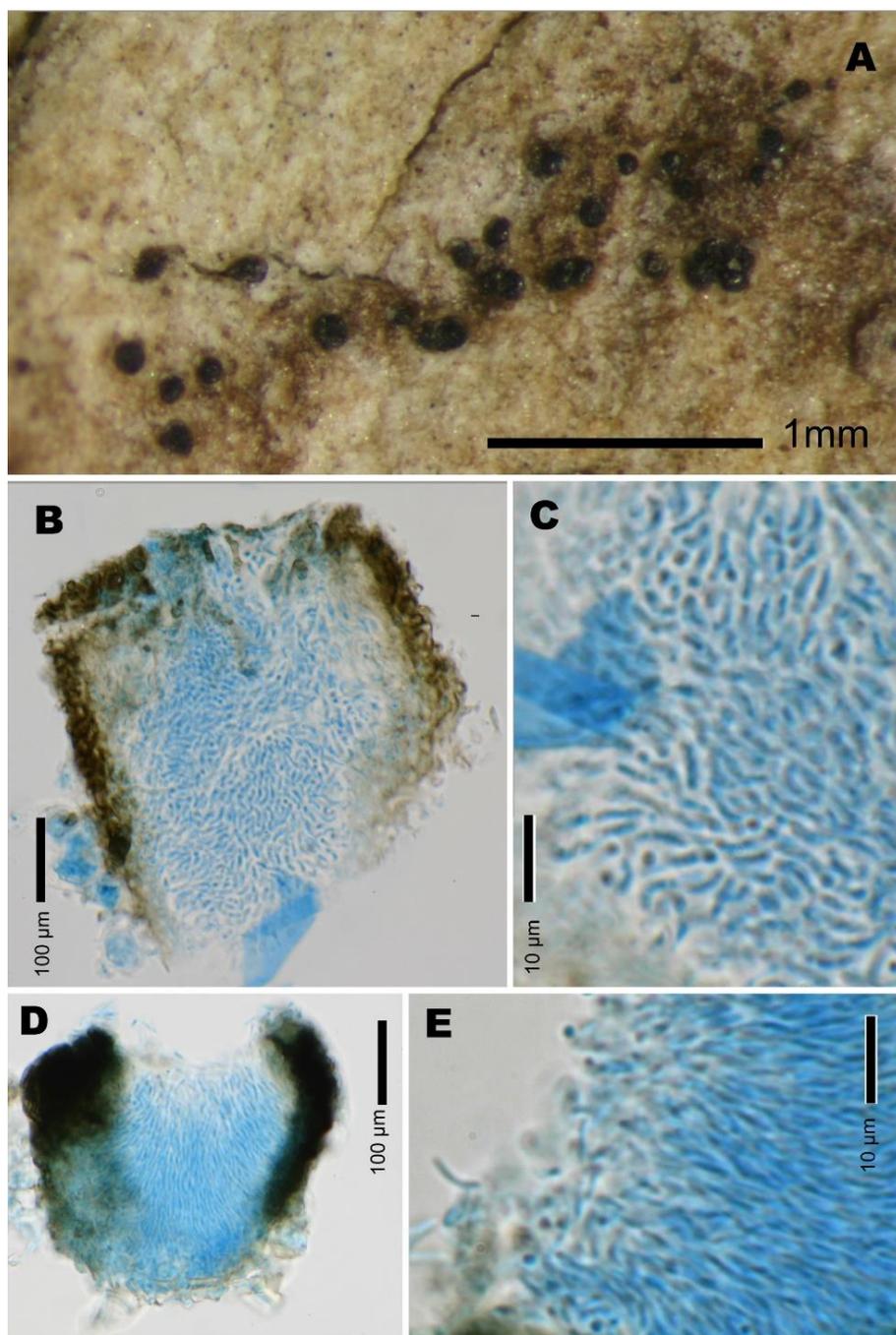


Fig. IV 4.8-8. メダイゴケ *Schismatomma ocellulatum* の粉子器と粉子. A, 地衣体上に集合する粉子器. B & D, 粉子器縦断面 (LPCB 標品). C, 小粉子 (LPCB 標品). E, 大粉子 (LPCB 標品). Pycnidia and conidia of *Schismatomma ocellulatum*. A, habit ; B & D, vertical sections of pycnidia; C, microconidia ; E, macroconidia. (A, air-dried material; B-E, LPCB preparations. A-E, Harada 16712).

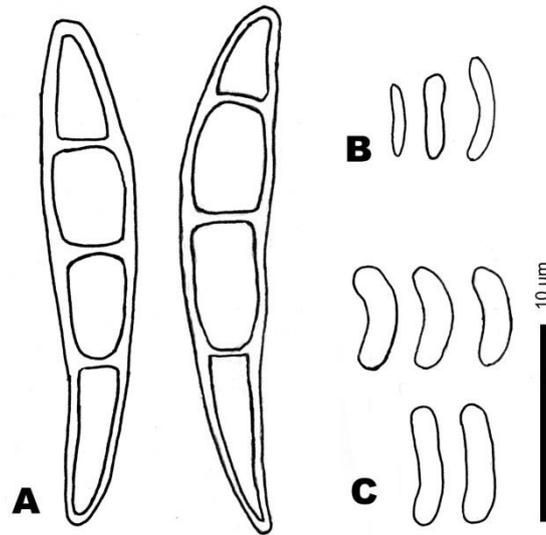


Fig. IV 4.8-9. メダイゴケ *Schisatomma ocellulatum* の子嚢胞子と粉子. A, 子嚢胞子. B, 小粉子. C, 大粉子. (A-C, 押しつぶし LPCB 標品). Ascospore and conidia of *Schisatomma ocellulatum*. A, ascospore; B, microconidia; C, macroconidia. (A-C, squash preparations in LPCB. A, Harada 24298; B & C, Harada 16712).

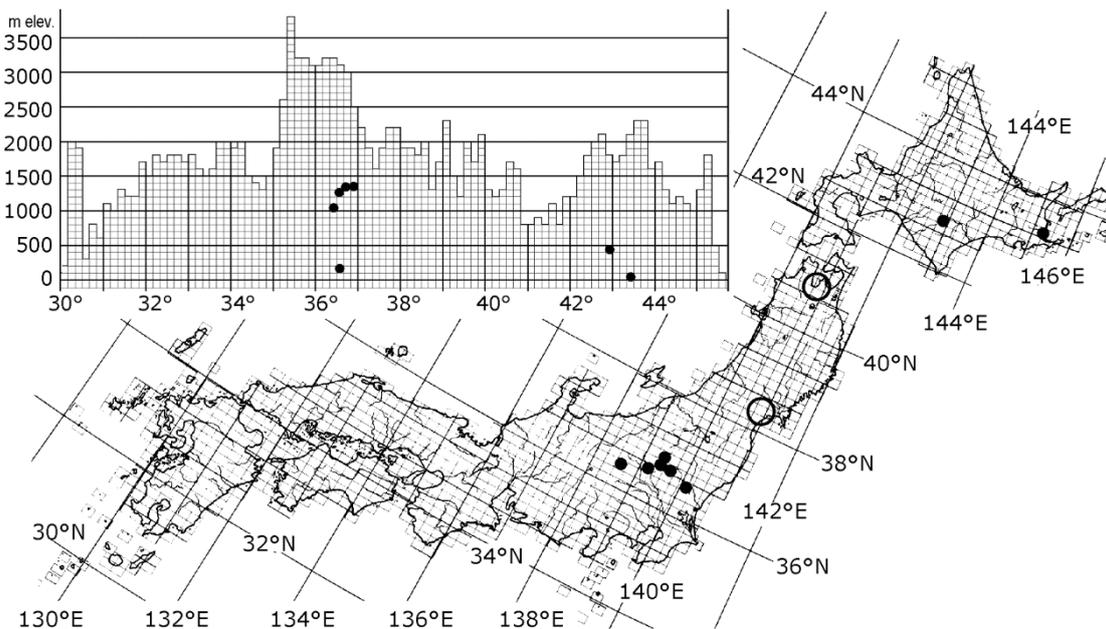


Fig. IV 4.8-10. メダイゴケ *Schisatomma ocellulatum* の国内における分布. Distribution of *Schisatomma ocellulatum* in Japan. ●, 検査標本; ○, 既知の報告. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

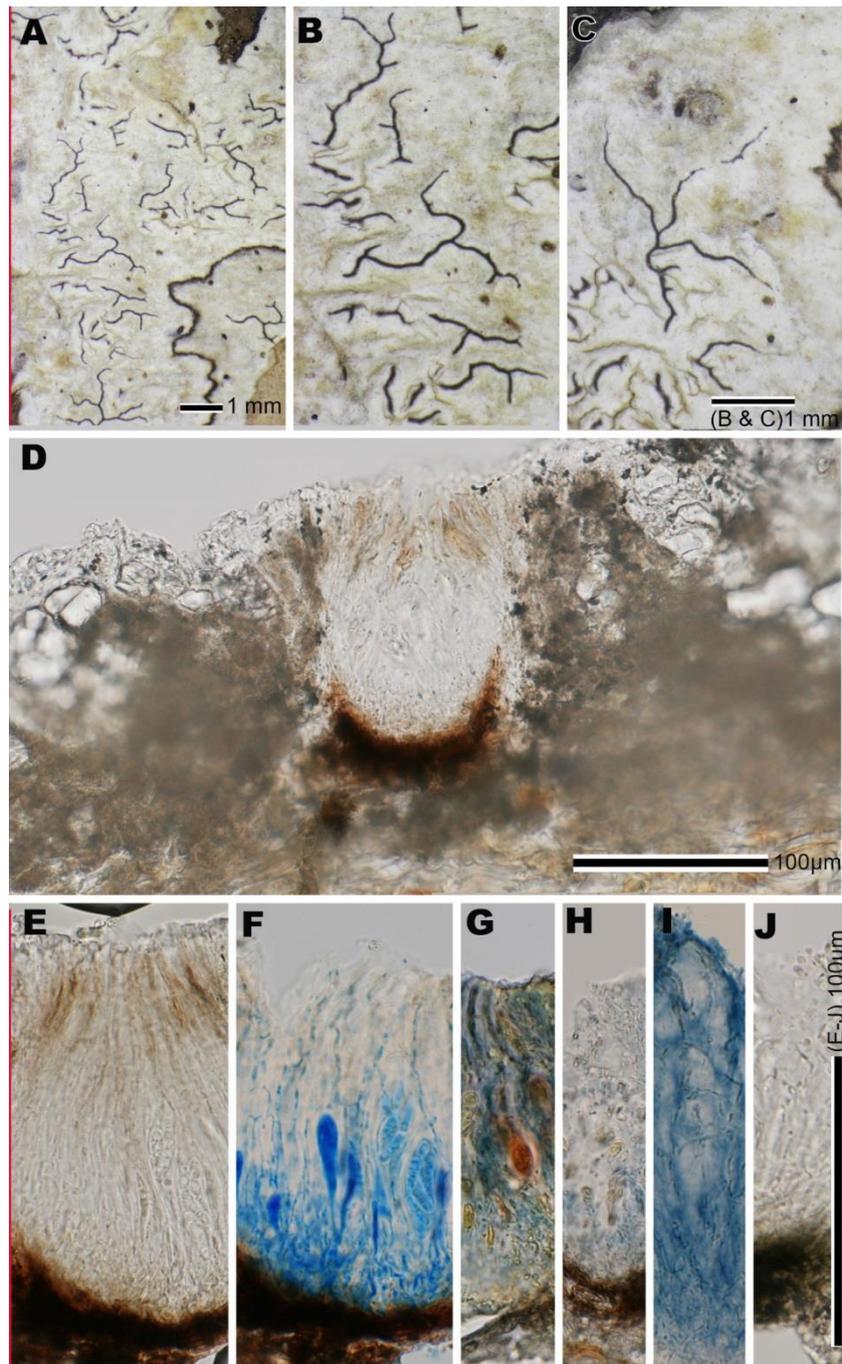


Fig. IV 4.9-1. タツゴケ *Sclerophyton elegans*. A-C, 地衣体と子器. D, 子器横断面. E-J, 子器横断面の一部. A-C, 乾燥標本 ; D & E, GAW 標品 ; F, LPCB 標品 ; G, I 標品 ; H, GAW-I 標品 ; I, KI 標品 ; J, K 標品. *Sclerophyton elegans*. A, habit; B & C, lirella; D, cross section of lirella; E-J, cross sections of lirella, showing epithecium, hymenium and subhymenium. (A-C, air-dried material; D & E, GAW preparations; F, LPCB preparation; G, I preparation; H, GAW-I preparation; I, KI preparation; J, K preparation. A-J, Harada 11165).

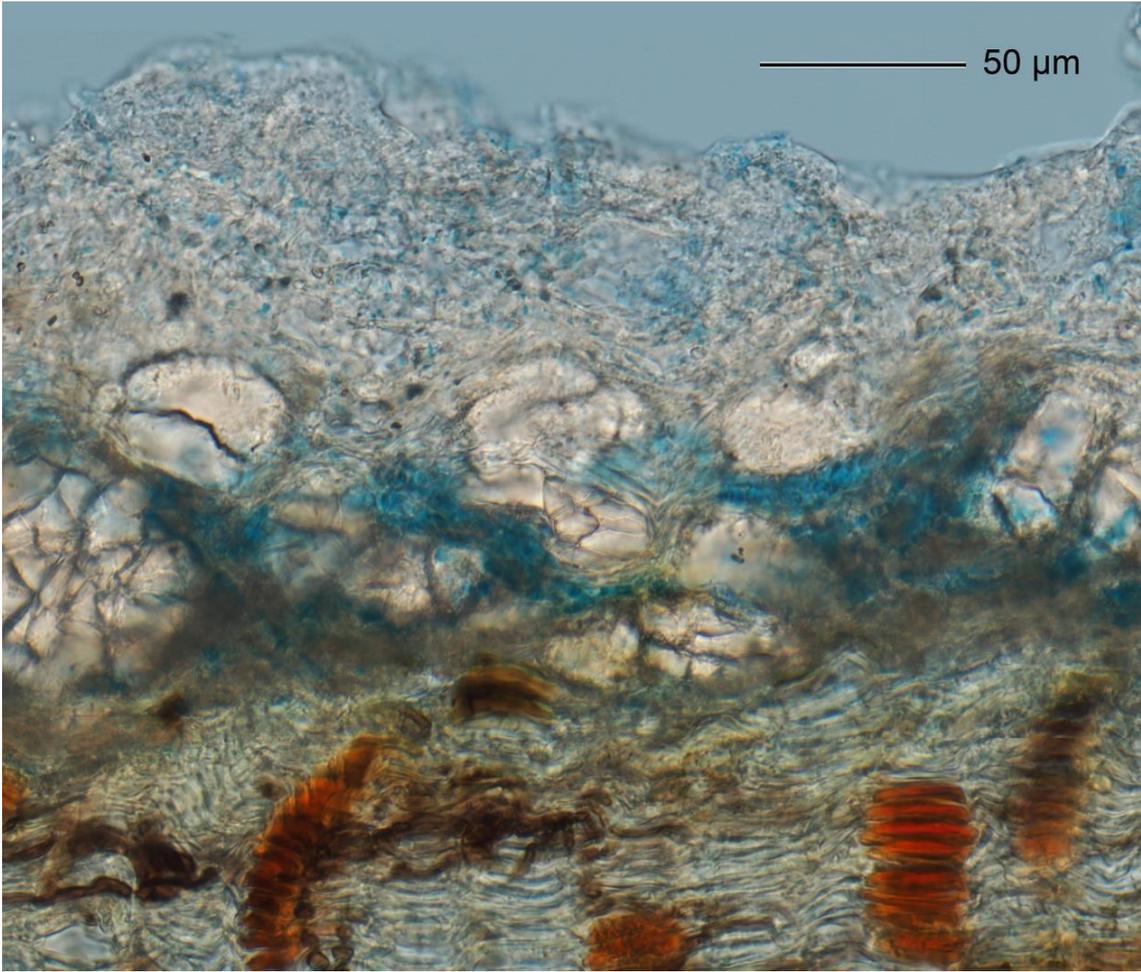


Fig. IV 4.9-2. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の地衣体縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Sclerophyton elegans*. (LPCB preparations ; Harada 11165)

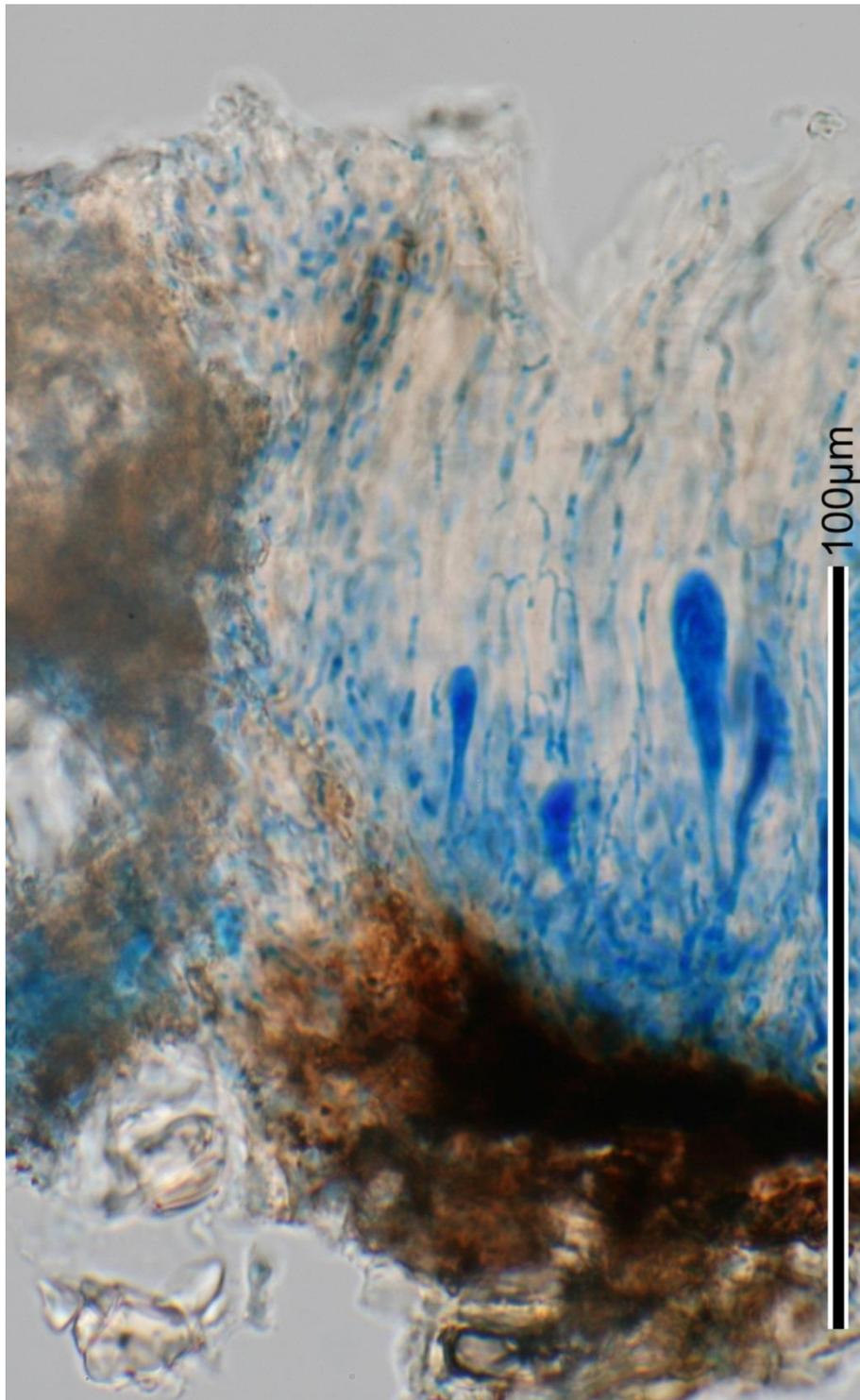


Fig. IV 4.9-3a. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の子器横断面. (LPCB 標品). Cross section of lirella in *Sclerophyton elegans*. (LPCB preparation; Harada 11165) .

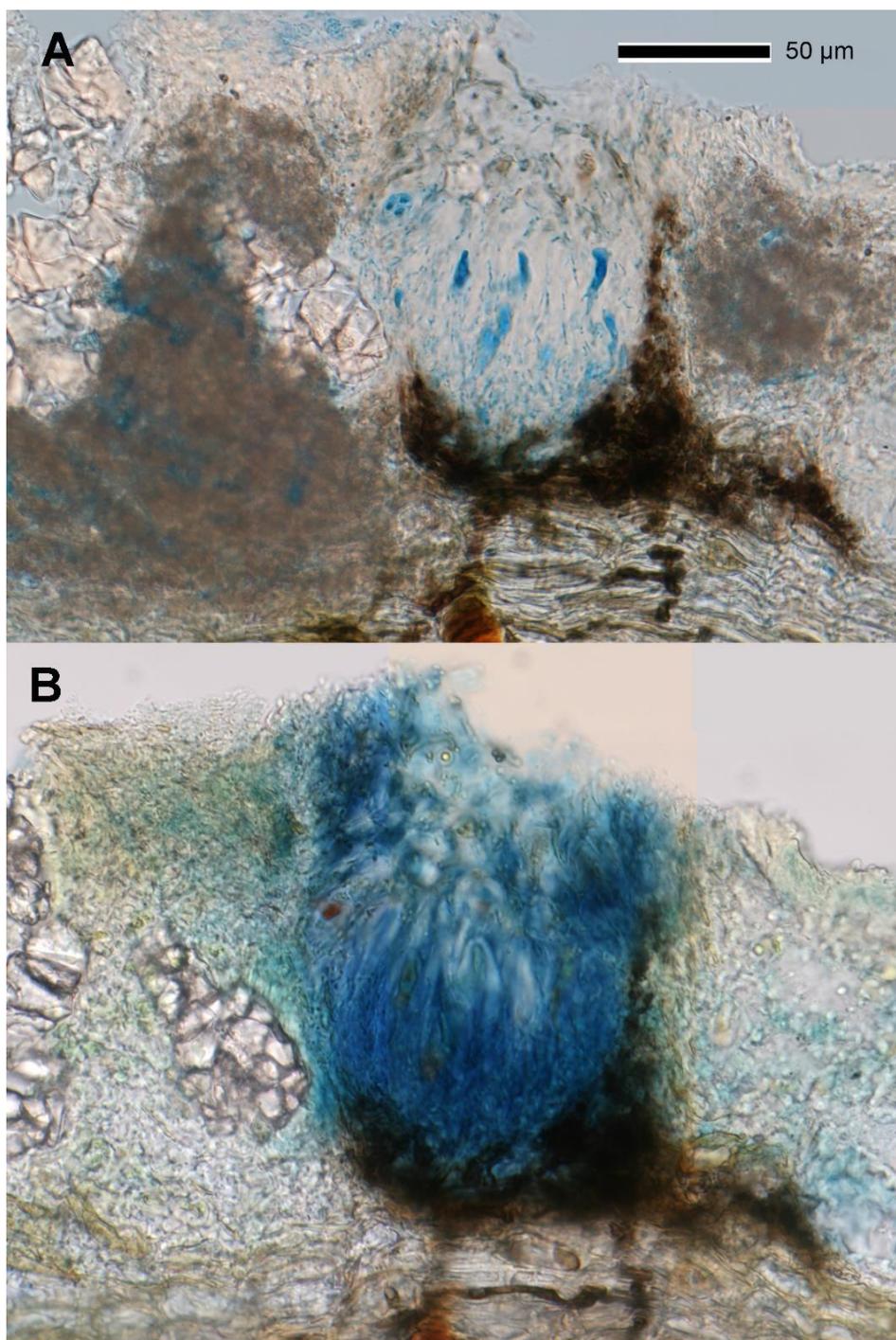


Fig. IV 4.9-3b. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の成熟した子器の横断面. (A, LPCB 標品 ; B, LPCB を KI に置き換えた標品). Cross section of mature lirella in *Sclerophyton elegans*. (A, LPCB preparation; B, KI preparation after pretreatment with LPCB. A & B, Harada 11165).

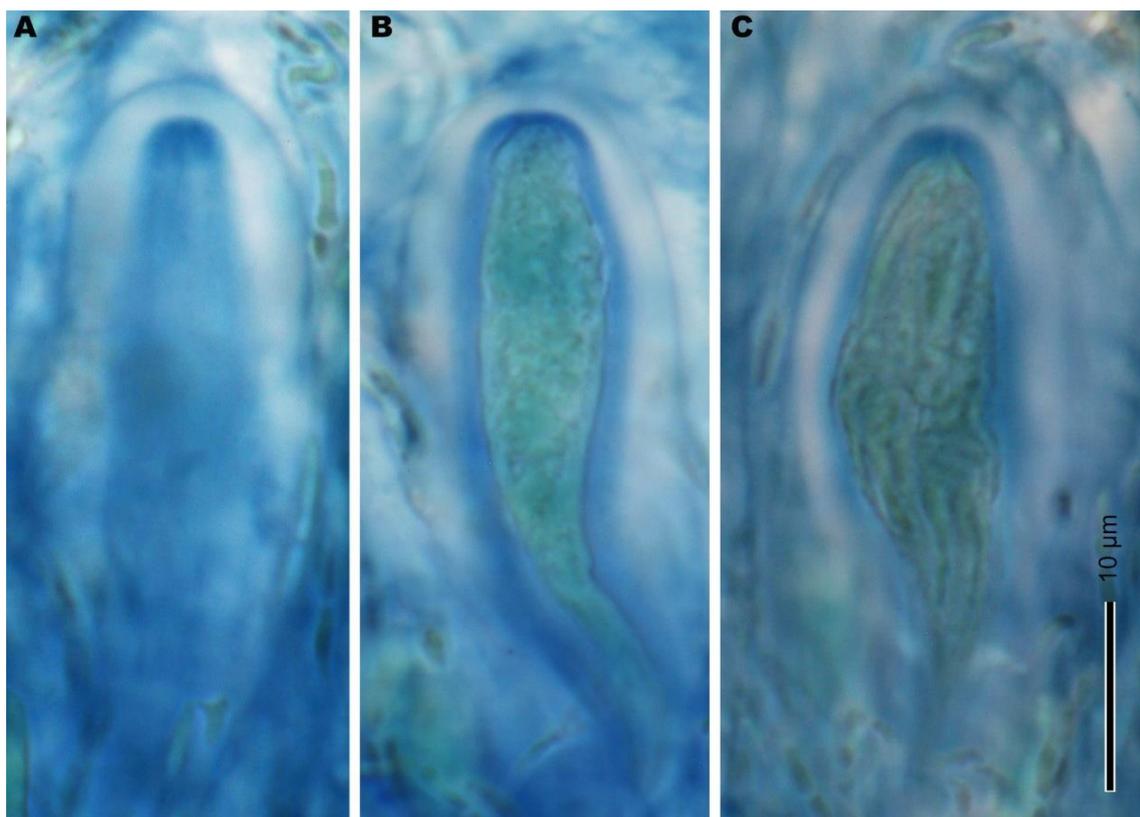


Fig. IV 4.9-4. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の子嚢の KI 反応. Asci of *Sclerophyton elegans*, showing KI reactions. (A -C, Harada 11165) .

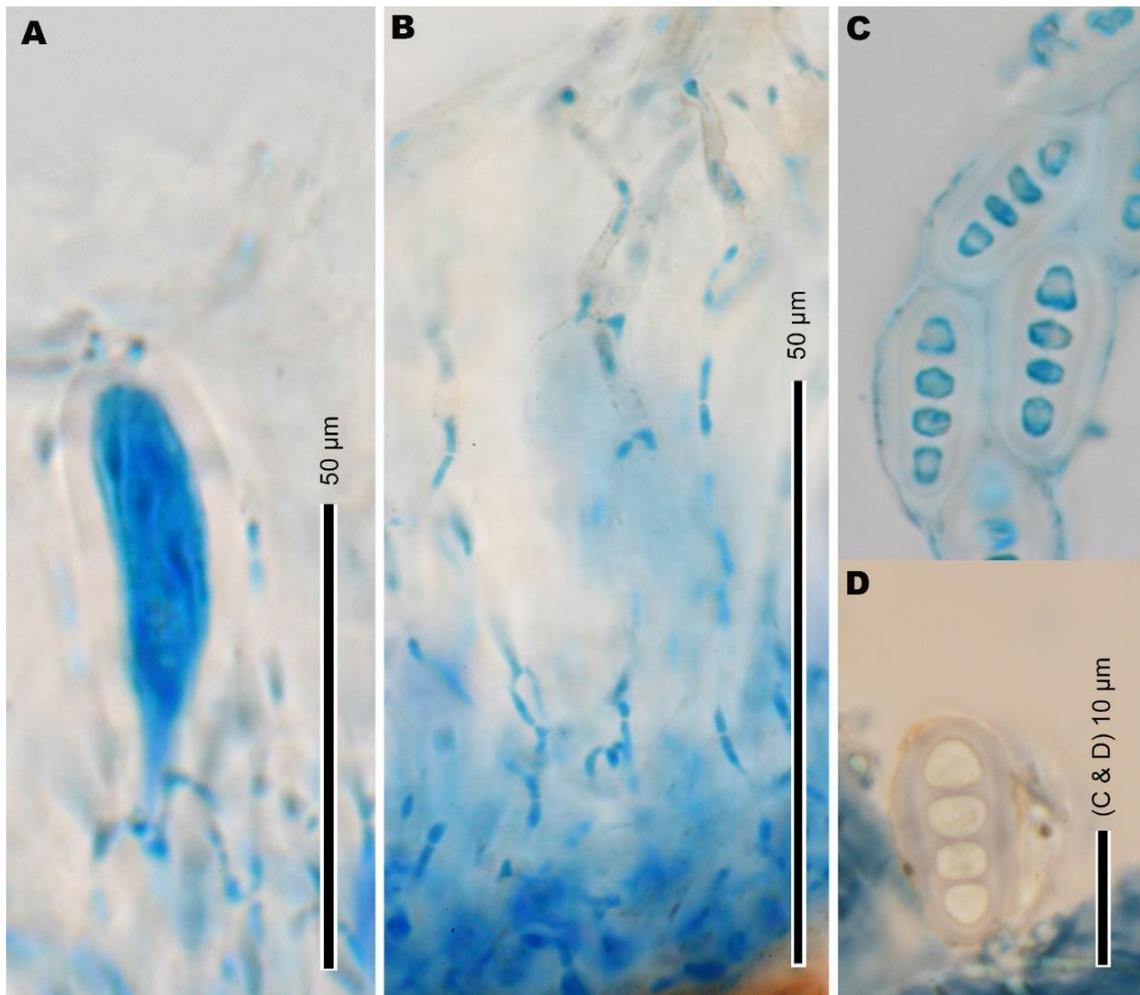


Fig. IV 4.9-5. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の子嚢・子嚢胞子・側糸状体. A, 子嚢. B, 側糸状体. C & D, 子嚢胞子. (A-C, LPCB 標品 ; D, KI 標品). Anatomy of *Sclerophyton elegans*, showing ascus, ascospores and paraphysoids. A, ascus; B, paraphysoids; C-E, ascospores. (A-C, LPCB preparations; D, KI preparation. A -D, Harada 11165).

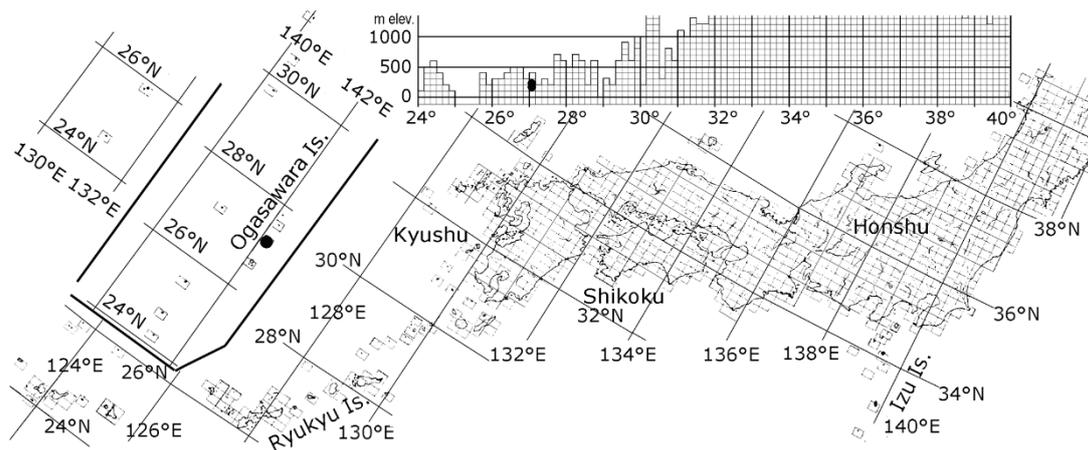


Fig. IV 4.9-6. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の国内における分布. Distribution of *Sclerophyton elegans* in Japan. ●, 検査標本 ; ▲, 既知の報告. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

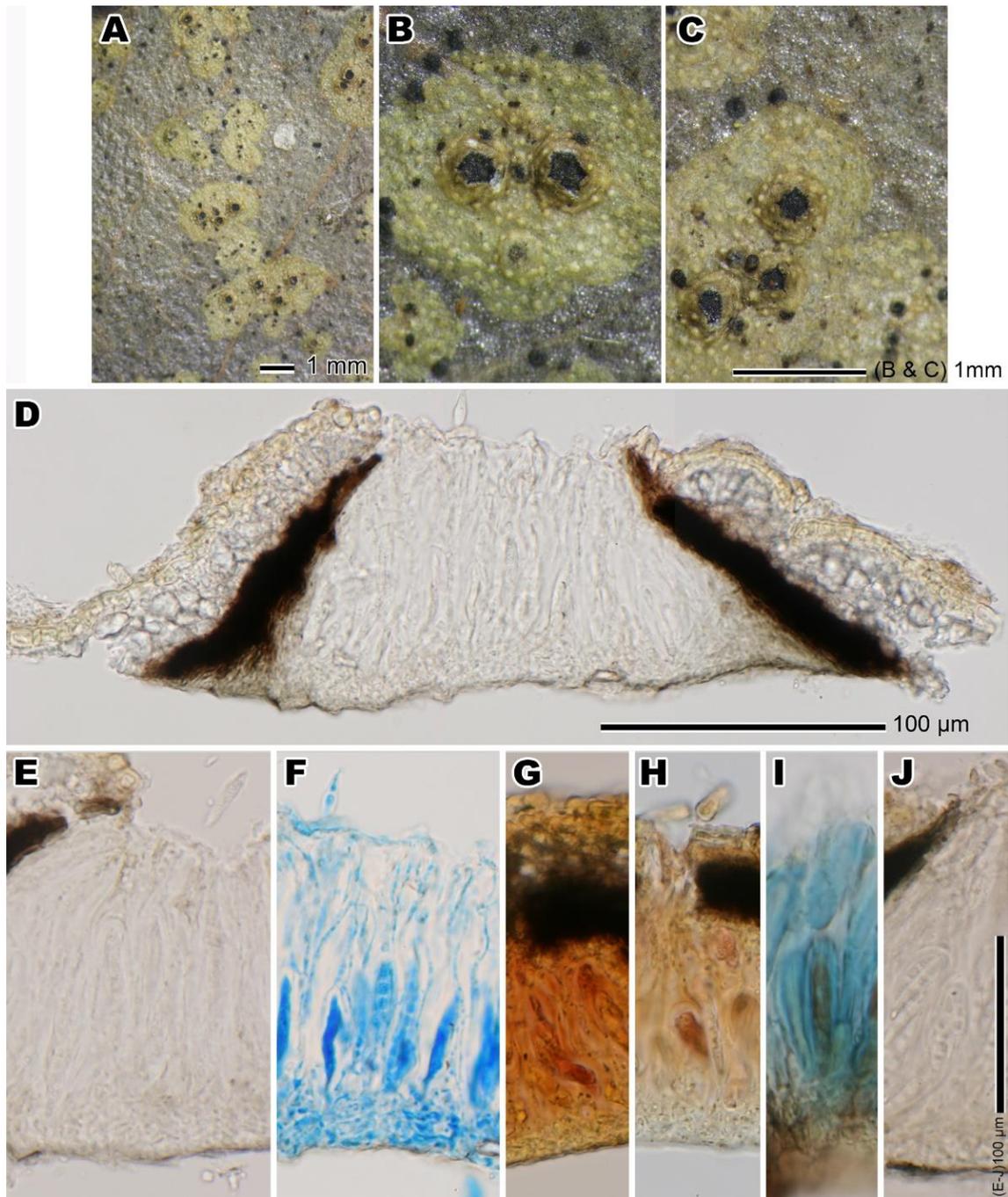


Fig. IV 4.10-1. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma*. A-C, 地衣体と子器. D, 子器縦断面. E-J, 子器縦断面の一部. A-C, 乾燥標本 ; D & E, GAW 標品 ; F, LPCB 標品 ; G, I 標品 ; H, GAW-I 標品 ; I, KI 標品 ; J, K 標品. *Mazosia melanophthalma*. A, habit; B & C, apothecia ; D, vertical section of apothecium; E-J, parts of vertical sections of apothecia, showing epithelium, hymenium and subhymenium. (A-C, air-dried material; D & E, GAW preparations; F, LPCB preparation; G, I preparation; H, GAW-I preparation; I, KI preparation; J, K preparation. A-F & I, Harada 10850; G & H, J, Harada 10827).

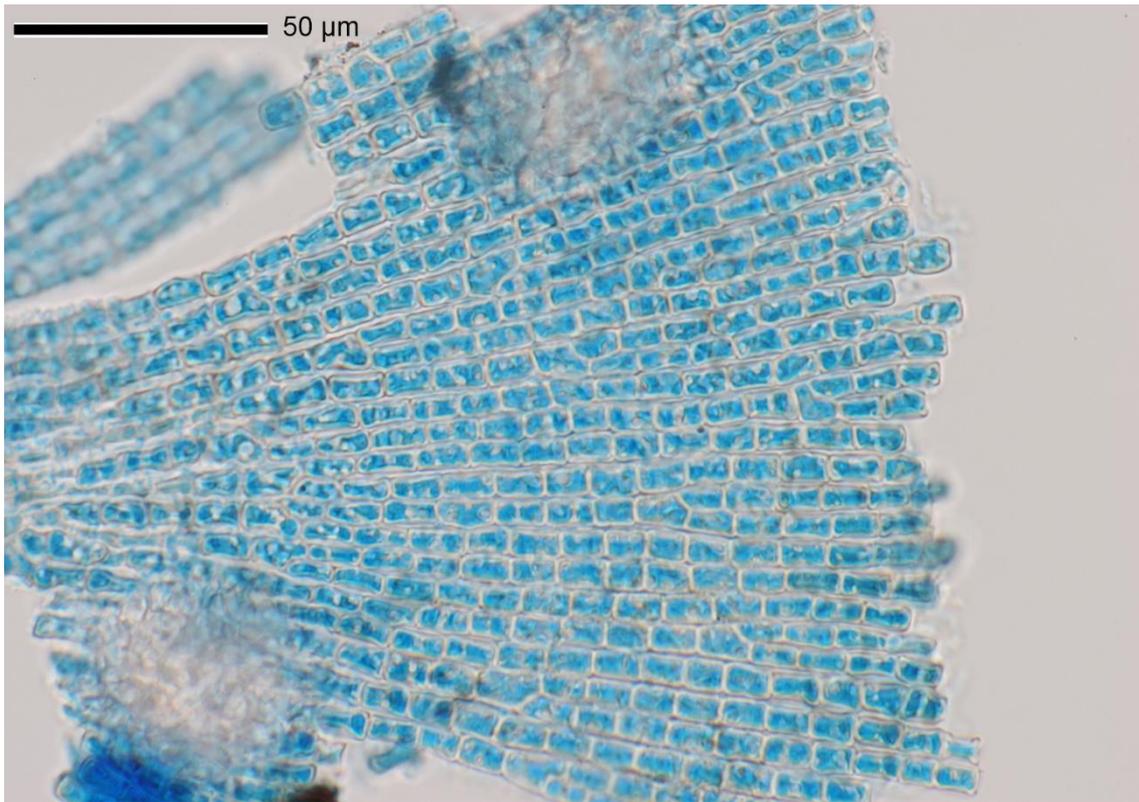


Fig. IV 4.10-2a. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma* の地衣体. (LPCB 標品). Thallus of *Mazosia melanophthalma*. (LPCB preparation; Harada 10827).



Fig. IV 4.10-2b. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma* の地衣体縦断面.
(LPCB 標品). Vertical section of thallus in *Mazosia melanophthalma*. (LPCB preparation;
Harada 10827).

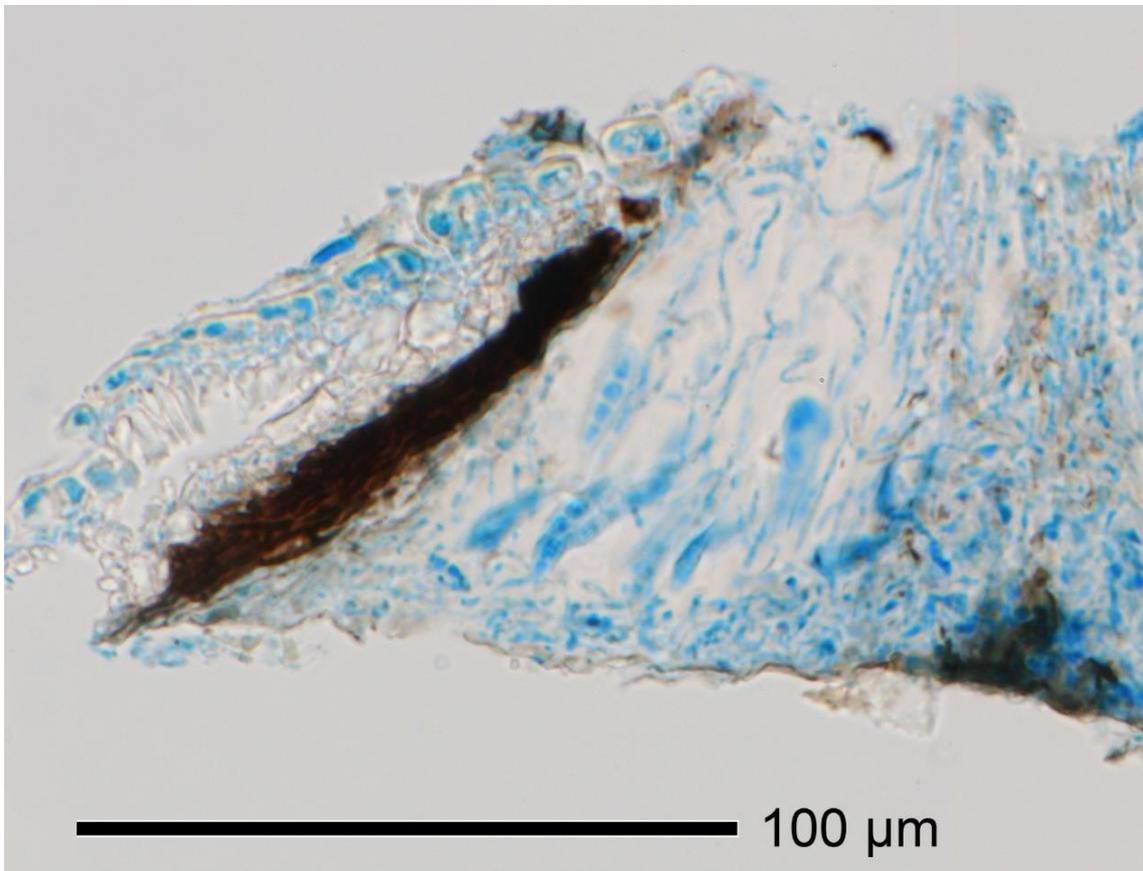


Fig. IV 4.10-3. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma* の子器縦断面.
(LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Mazosia melanophthalma*. (LPCB
preparation; Harada 10850).

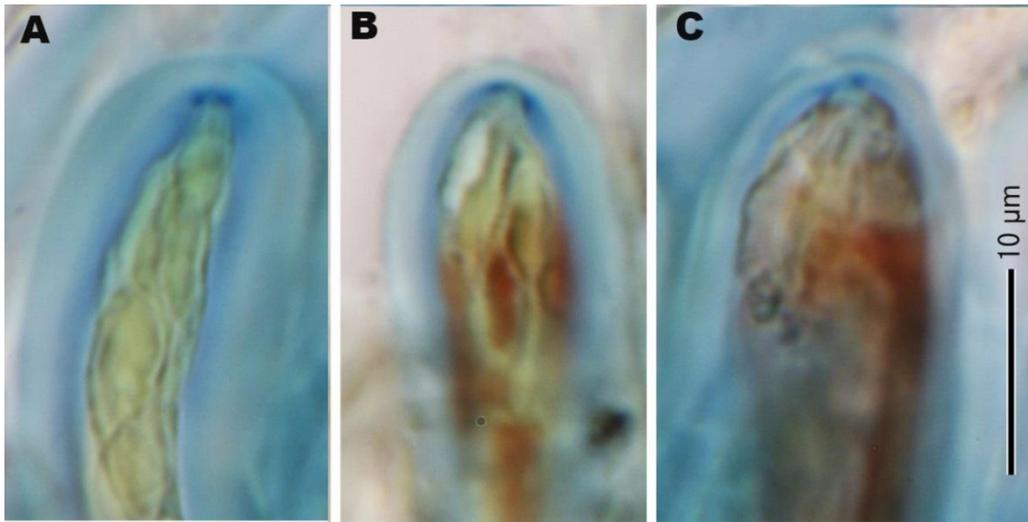


Fig. IV 4.10-4. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma* の子嚢先端部.
 (A-C, KI 標品). Apical parts of asci in *Mazosia melanophthalma*. (A-C, KI preparations ;
 Harada 10850).

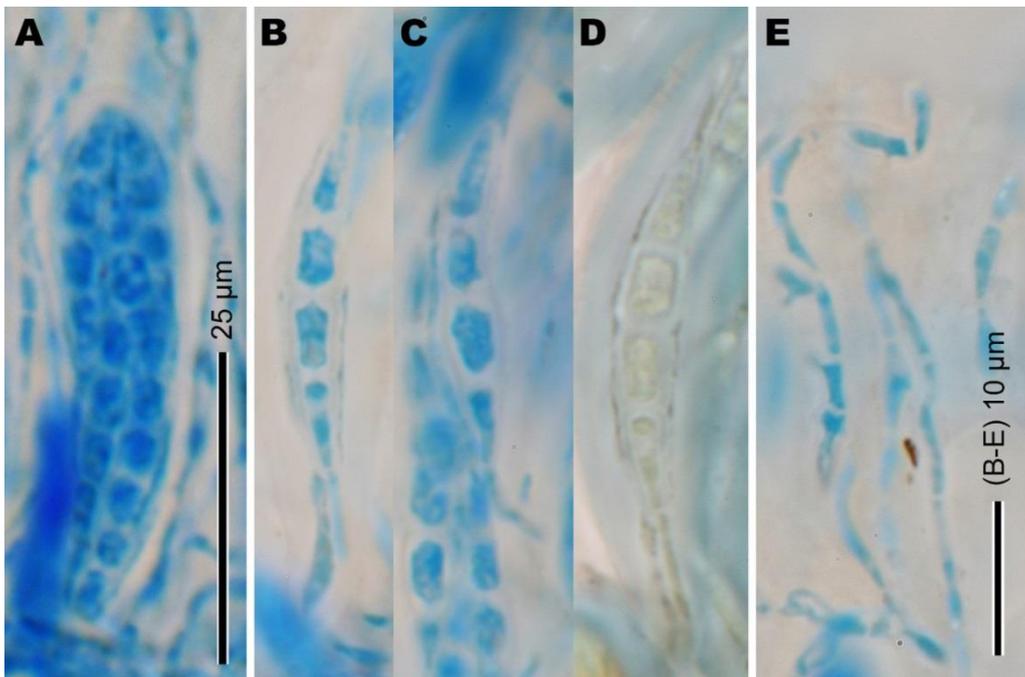


Fig. IV 4.10-5. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma*. A, 子嚢. B-D,
 子嚢胞子. E, 側糸状体. (A-C, & E, LPCB 標品 ; D, KI 標品反応). Anatomy of *Mazosia
 melanophthalma*, showing ascus, ascospores and paraphysoids. A, ascus; B-D, ascospores; E,
 paraphysoids. (A-C & E, LPCB preparations; D, KI preparation. A-E, Harada 10850).

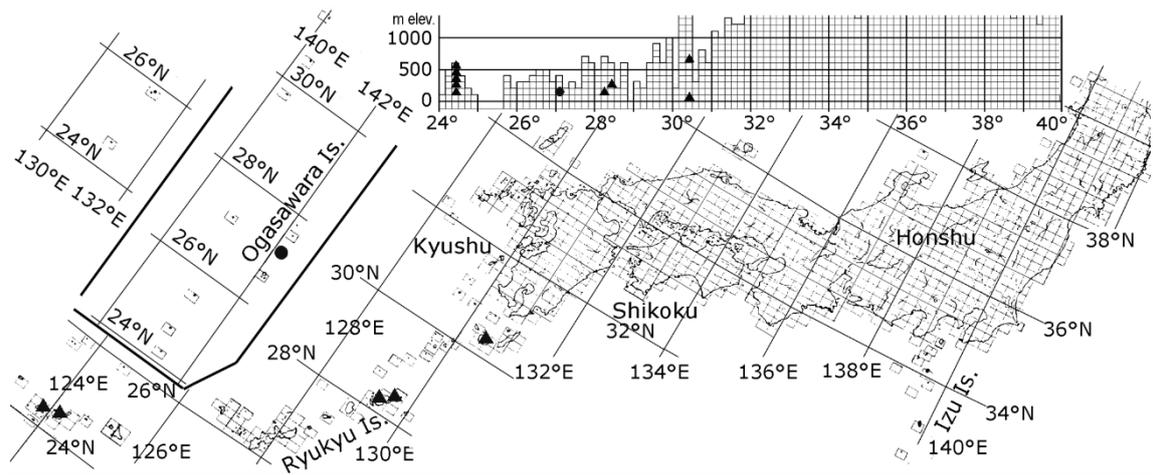


Fig. IV 4.10-6. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma* の国内における分布. Distribution of *Mazosia melanophthalma* in Japan. ●, 検査標本; ▲, 既知の産地. Using the map originally produced by The Laboratory of Plant Taxonomy and Ecology, Hiroshima University.

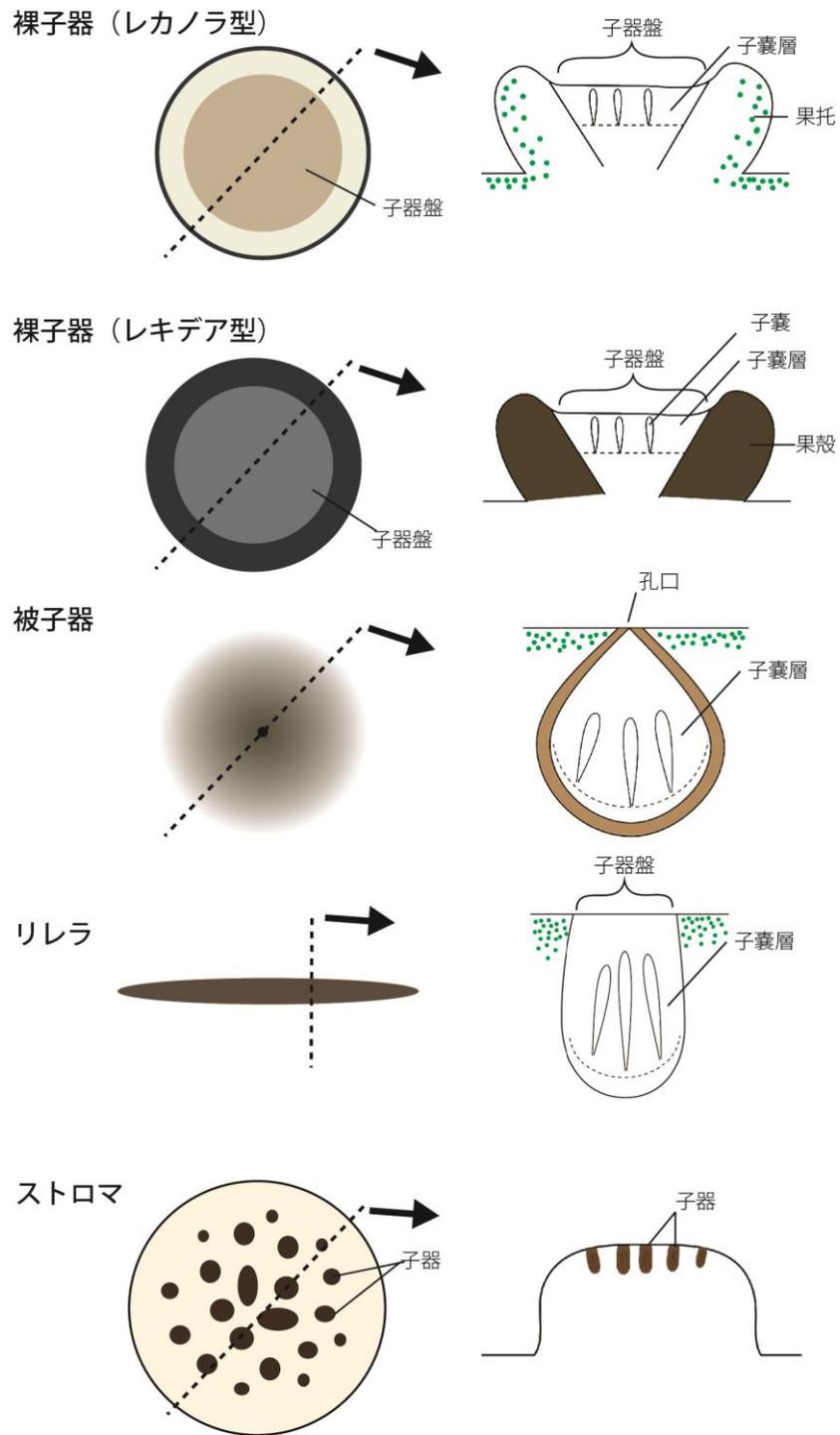
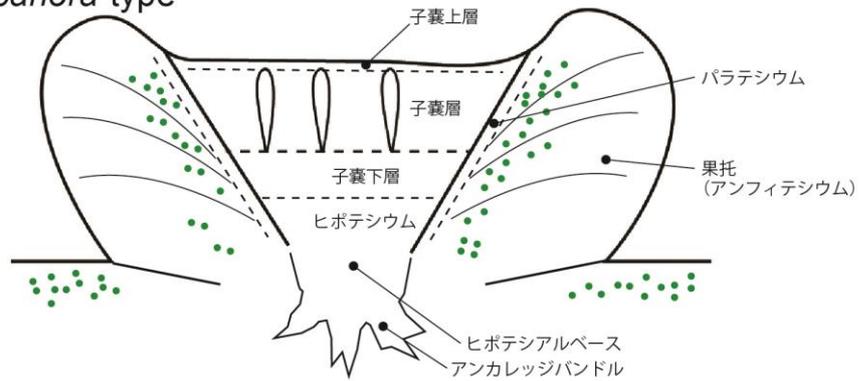


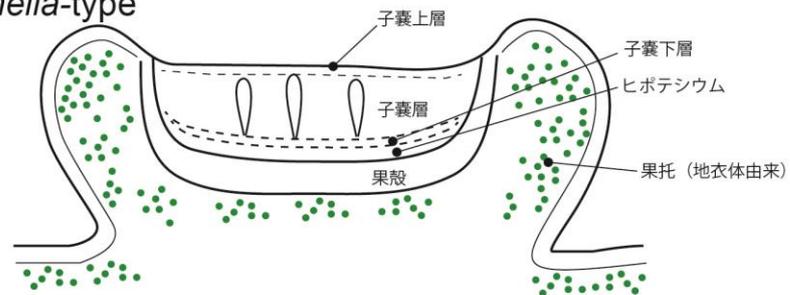
Fig. IV 5-1. 子器の多様性 (模式図) . 表面観と断面を示す. Diversity in ascomata (semidiagrammatic), showing surface view and sections.

レカノラ型

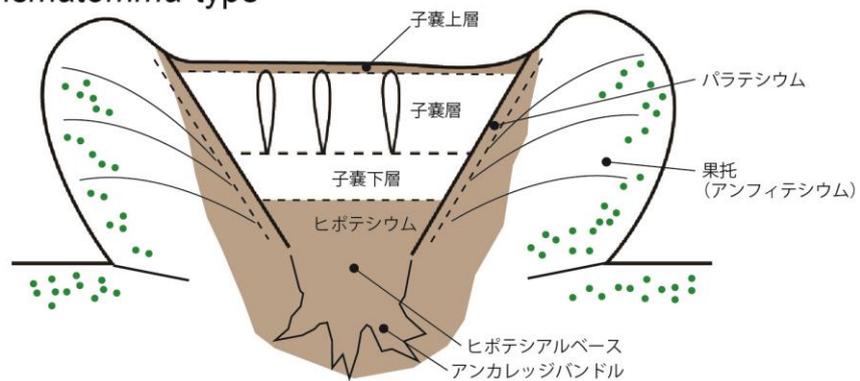
Lecanora-type



Parmelia-type



Schismatomma-type



Mazosia-type

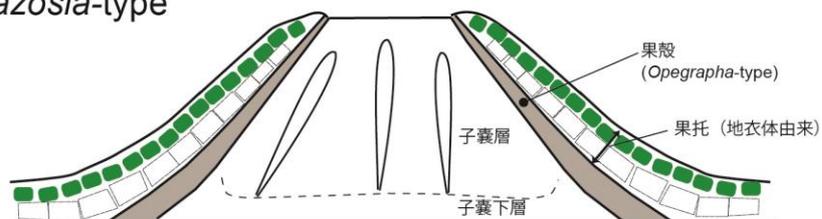
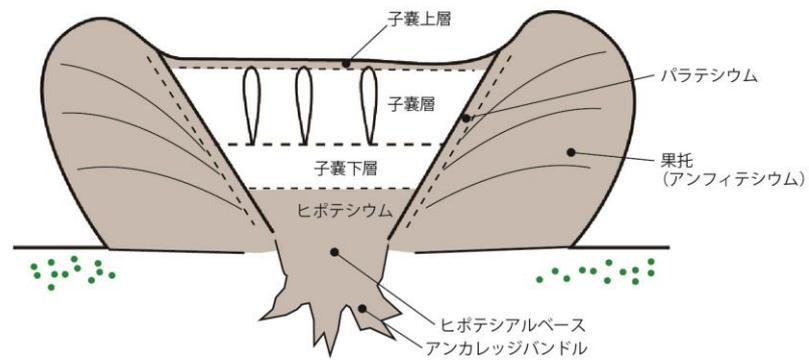


Fig. IV 5-2. レカノラ型裸子器の4タイプ(縦断面模式図). Four types of lecanorine apothecia (vertical sections, semidiagrammatic).

レキデア型



ビアトラ型

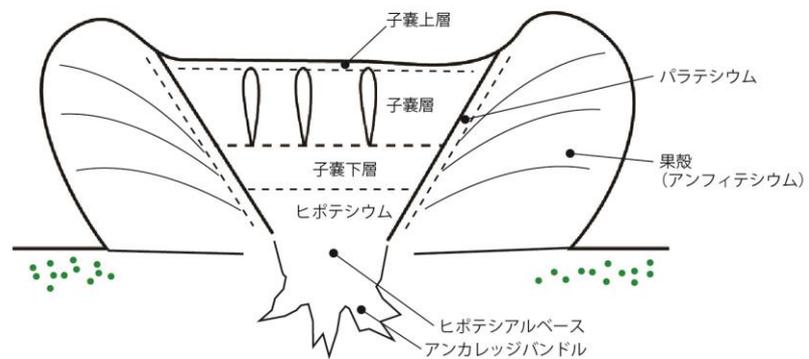
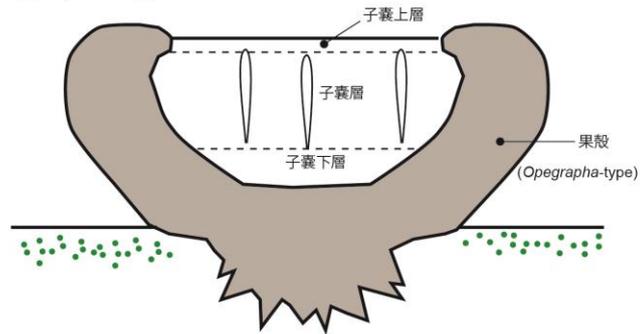


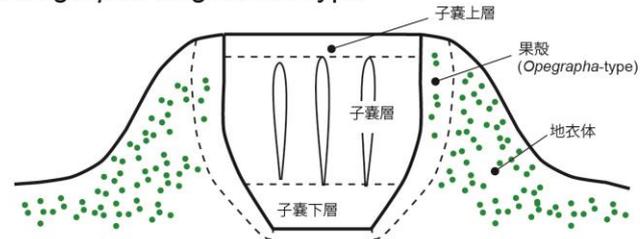
Fig. IV 5-3 レキデア型とビアトラ型裸子器（縦断面模式図）. Lecideine and biatorine apothecium (vertical section, semidiagrammatic)

リレラ

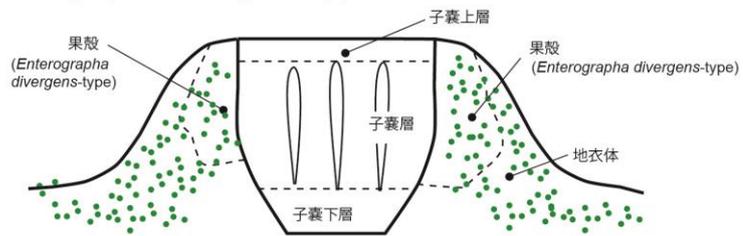
Opegrapha-type



Enterographa anguinella-type



Enterographa divergens-type



Enterographa leucolyta-type

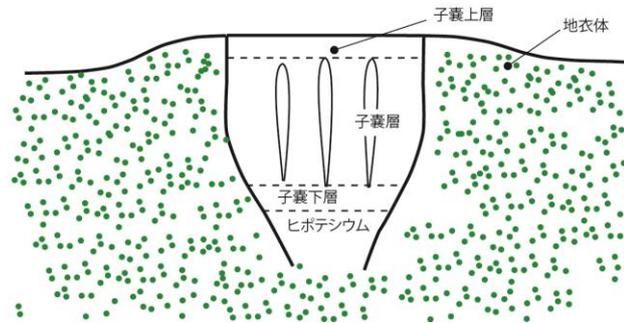
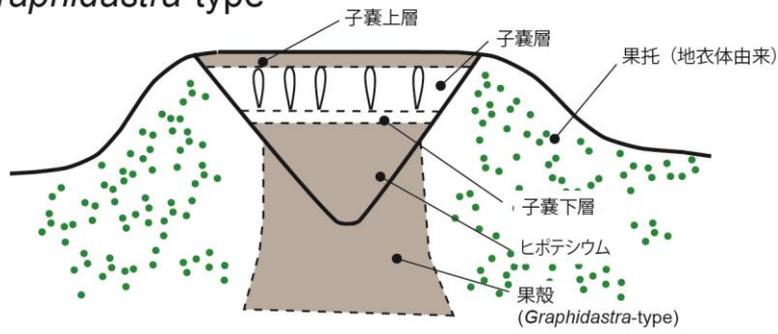


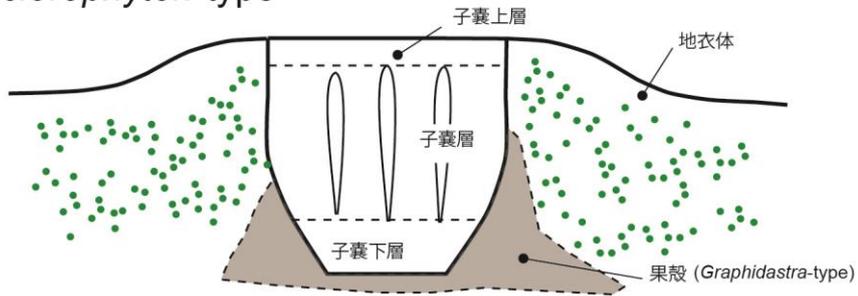
Fig. IV 5-4a. リレラ. 4タイプの横断面模式図を示す. Four types of lirellae (cross sections, semidiagrammatic).

リレラ

Graphidastra-type



Sclerophyton-type



Chiodecton-type

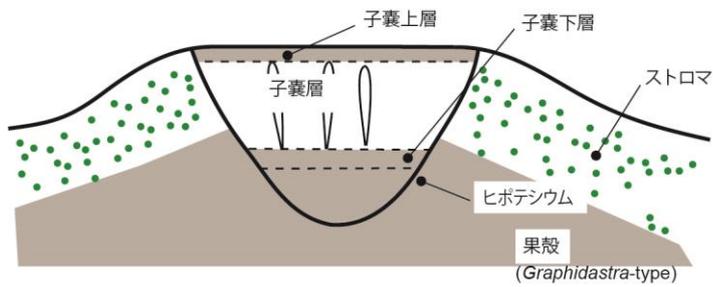


Fig. IV 5-4b. リレラ. 3タイプの横断模式図を示す. Three types of lirellae (cross sections, semidiagrammatic).

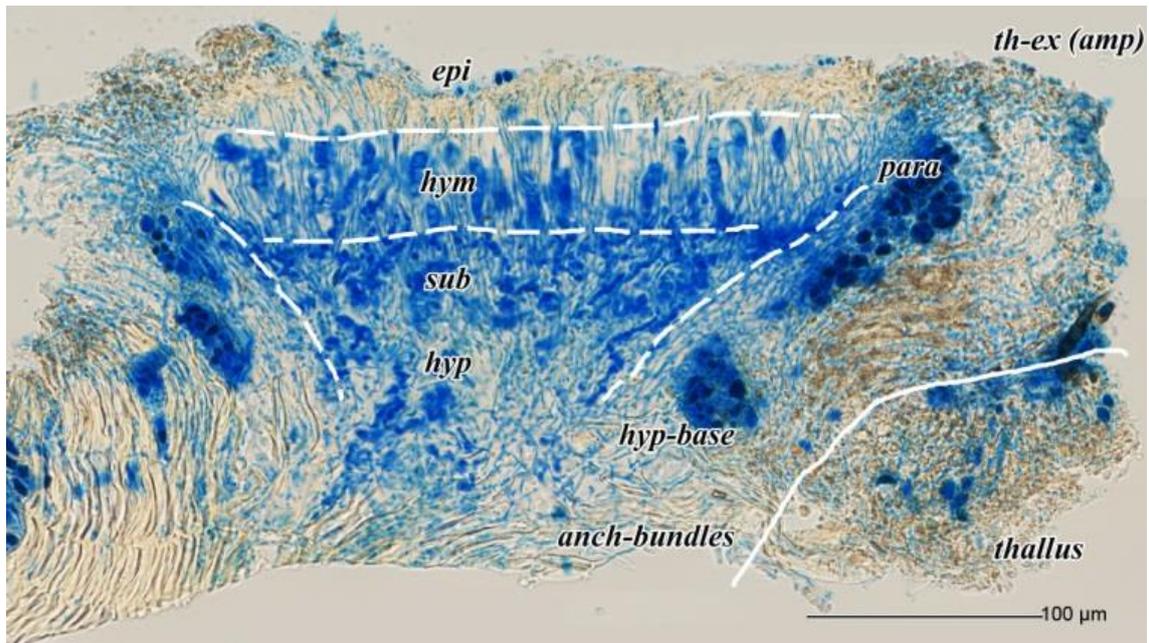


Fig. IV 5-5. *Lecanora megaloscheila* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Lecanora megaloscheila*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium ; (hyp), hypothecium ; (hyp-base), hypothecial base ; (anch-bundles), anchorage bundles ; (para), parathecium ; (th-ex), thalloid exciple. (LPCB preparation; Sakata 2536).

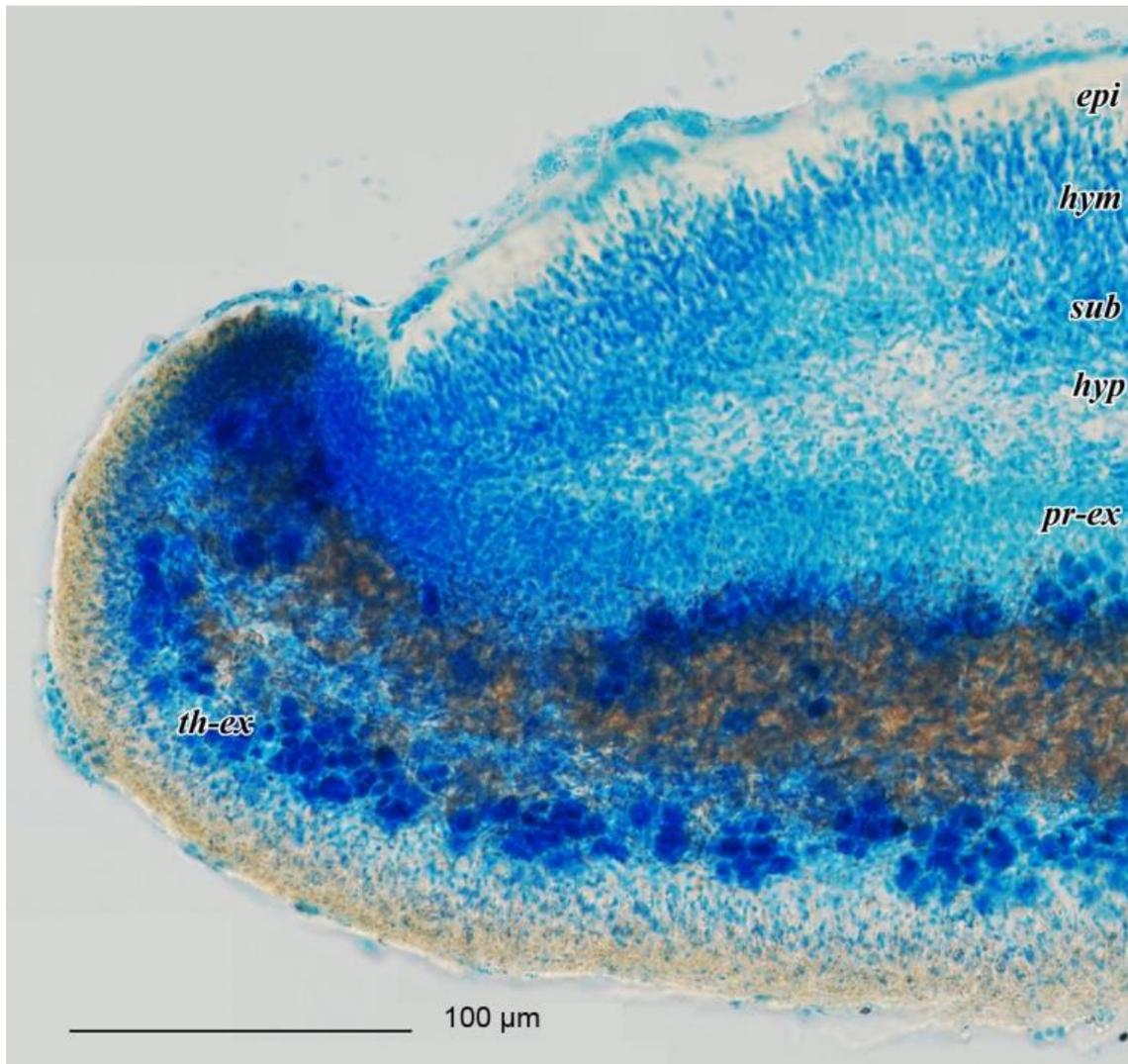


Fig. IV 5-6. *Parmelia lavior* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Parmelia lavior*. (*epi*), epithecium; (*hym*), hymenium; (*sub*), subhymenium; (*hyp*), hypothecium; (*pr-ex*), proper exciple; (*th-ex*), thalloid exciple. (LPCB preparation; Harada 12211).

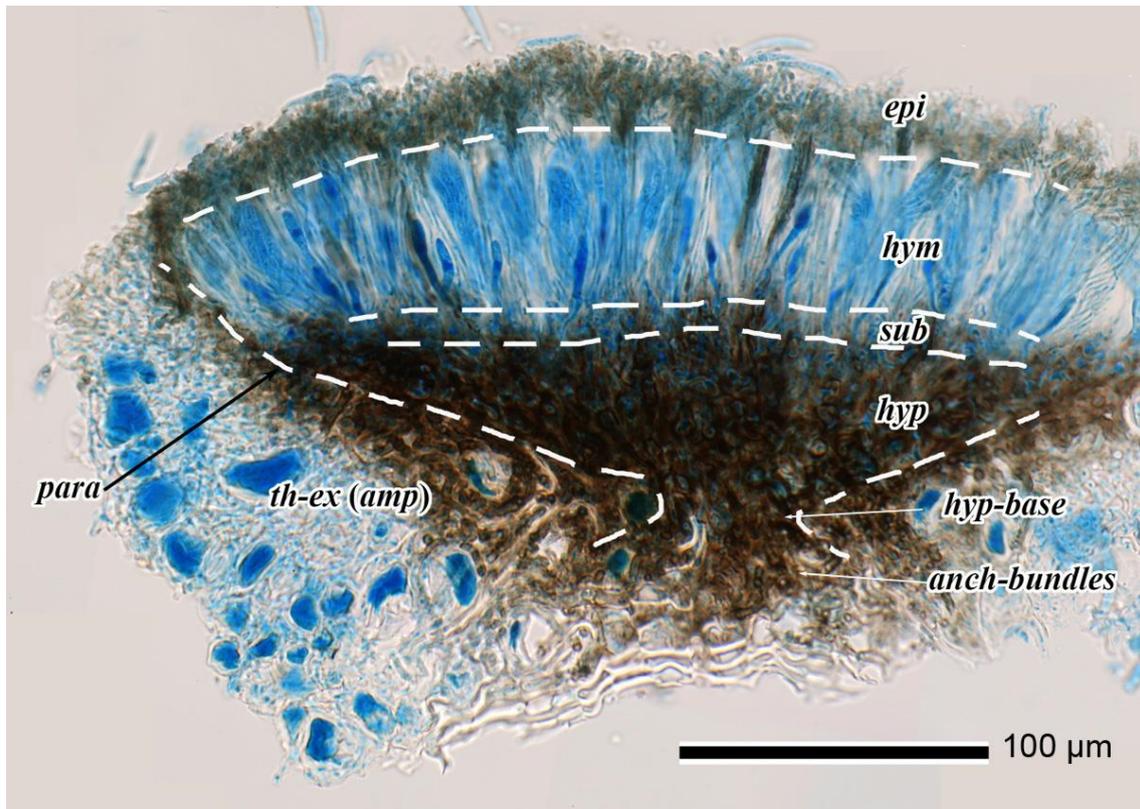


Fig. IV 5-7. メダイゴケ *Schismatomma ocellulatum* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Schismatomma ocellulatum*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; (hyp), hypothecium; (hyp-base), hypothecial base; (anch-bundles), anchorage bundles; (para), parathecium; (amp), amphithecium; (th-ex), thalloid exciple. (LPCB preparation; Harada 24298).

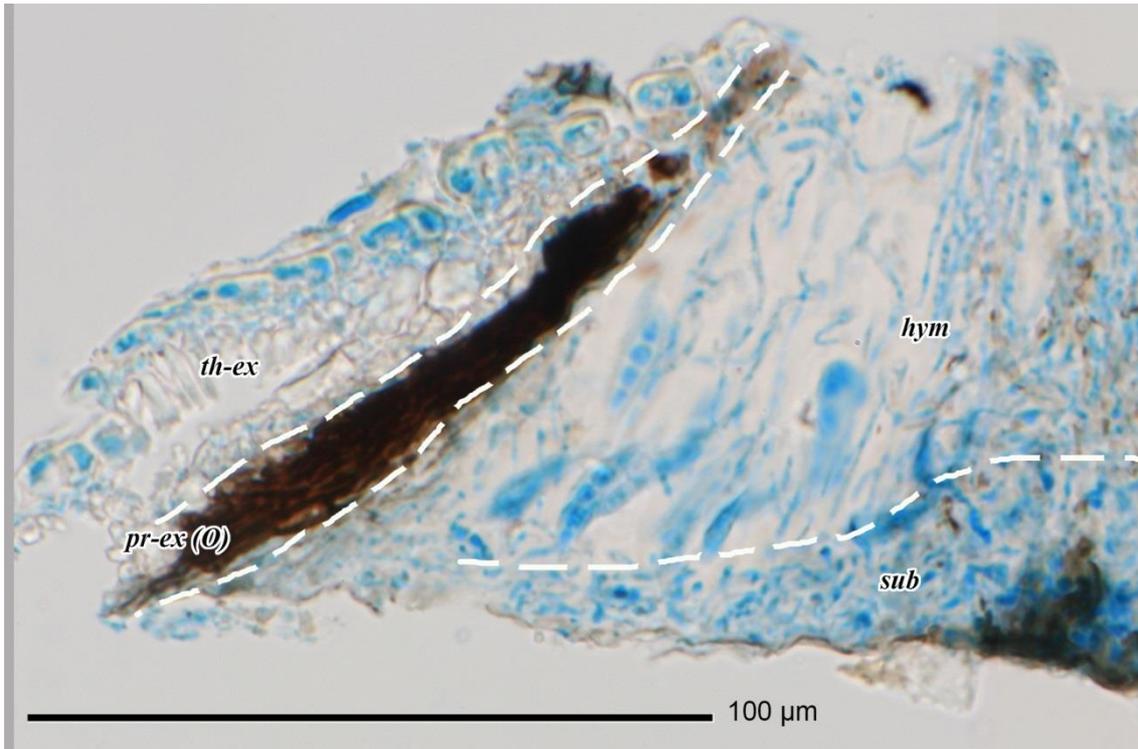


Fig. IV 5-8. ハクテンフシアナゴケ *Mazosia melanophthalma* の子器縦断面. (LPCB 標品).
Vertical section of apothecium in *Mazosia melanophthalma*. (hym), hymenium; (sub),
subhymenium; [pr-ex (O)], proper exciple (*Opegrapha*-type); (th-ex), thalloid exciple. (LPCB
preparation; Harada 10850).

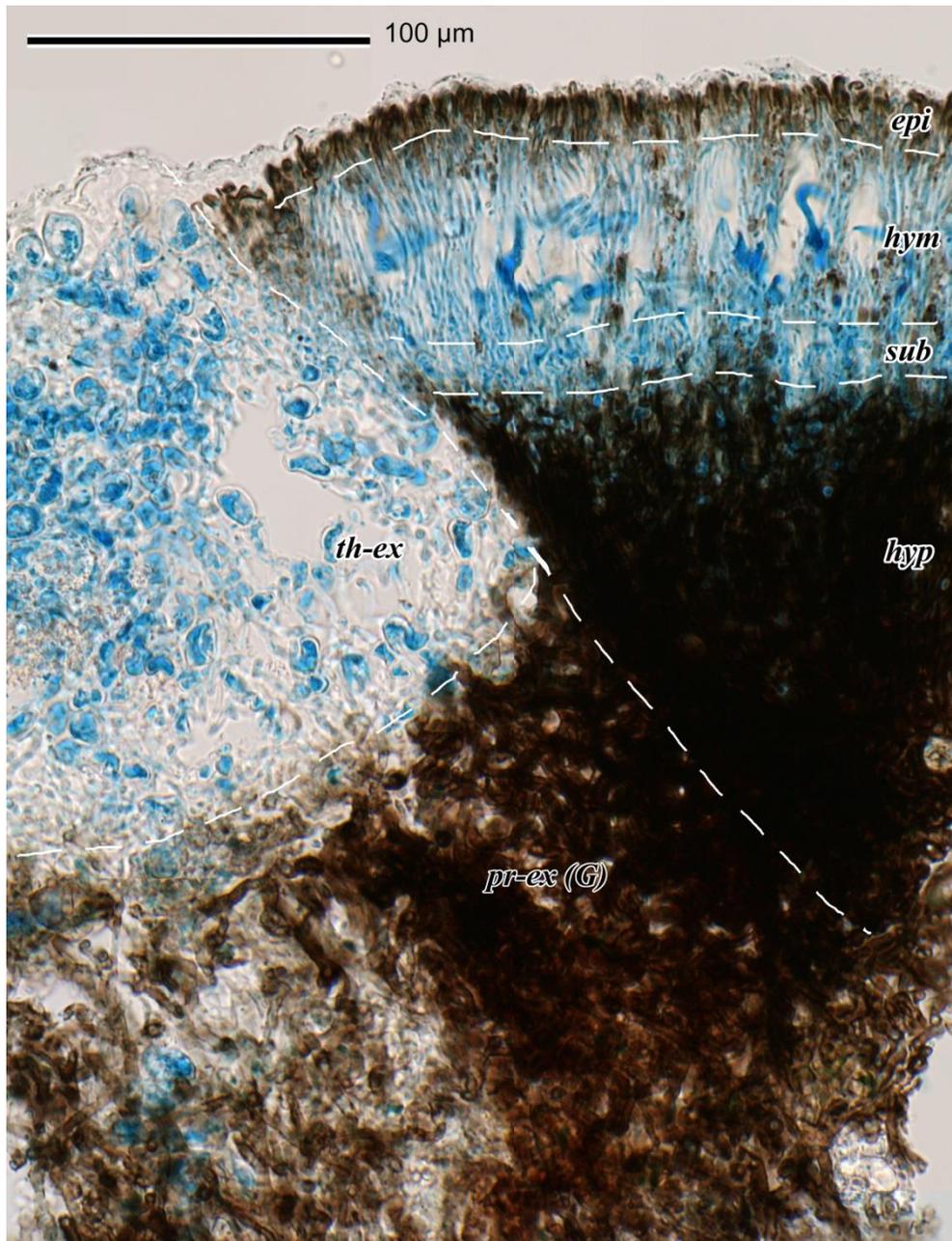


Fig. IV 5-9. アシカゴケ *Graphidastra japonica* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Graphidastra japonica*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; (hyp), hypotheccium; [pr-ex (G)], proper exciple (*Graphidastra*-type); (th-ex), thalloid exciple. (LPCB preparation; holotype).

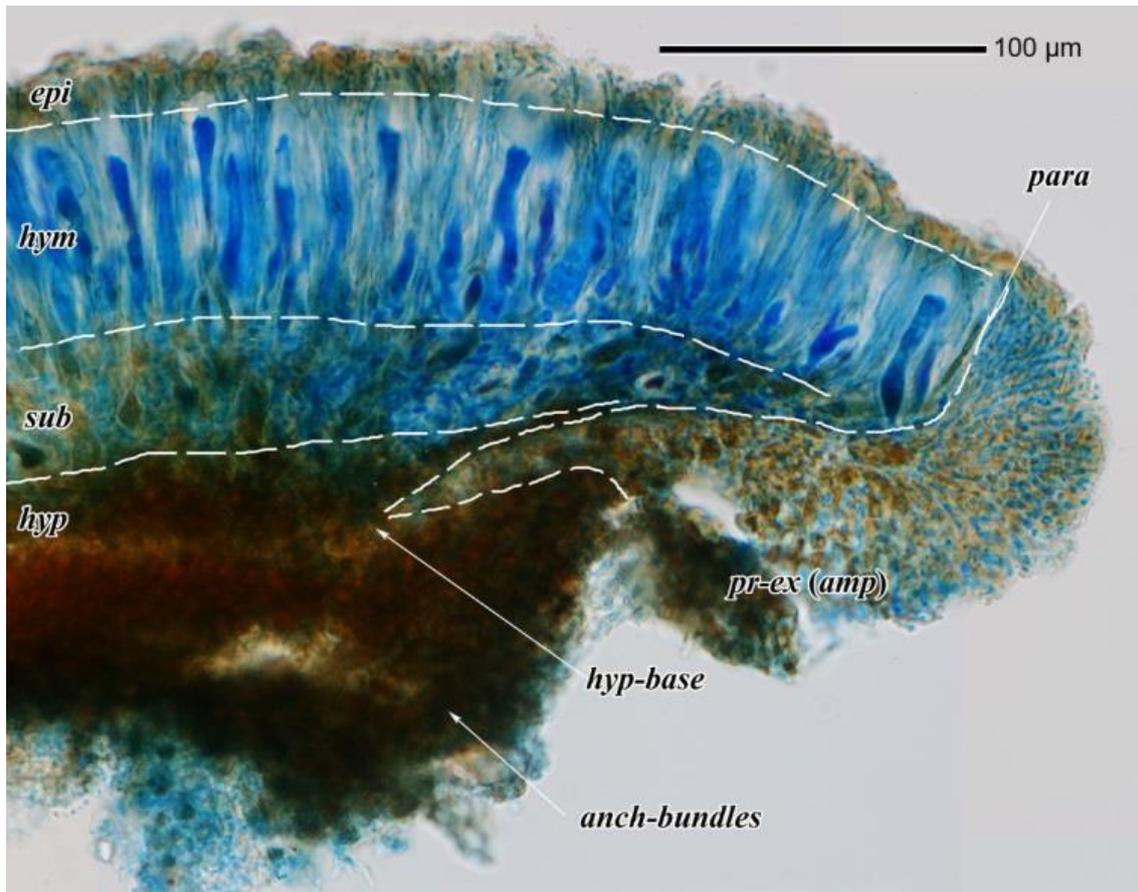


Fig. IV 5-10. ハコネイボゴケ *Bacidia hakoensis* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Bacidia hakonensis*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; (hyp), hypothecium; (hyp-base), hypothecial base; (anch-bundles), anchorage bundles; (para), parathecium; [pr-ex (amp)], proper exciple. (LPCB preparations; Sakata 310).

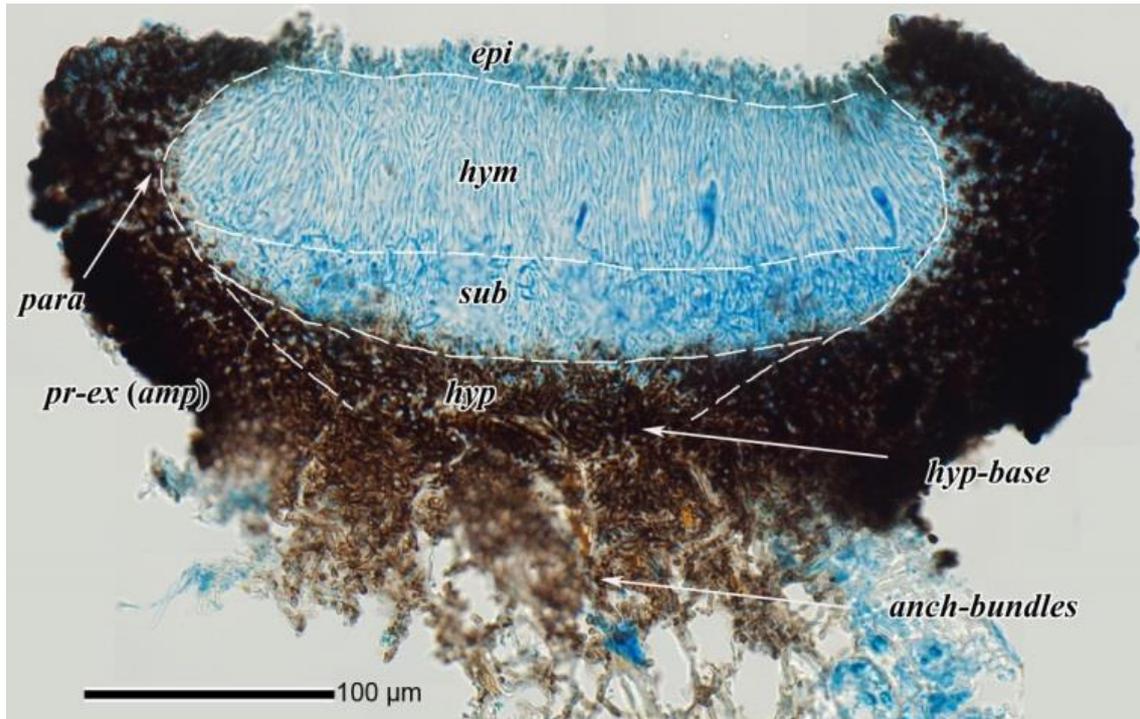


Fig. IV 5-11. ニセカシゴケ *Cresponea macrocarpoides* の子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium in *Cresponea macrocarpoides*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; (hyp), hypothecium ; (hyp-base), hypothecial base; (anch-bundles), anchorage bundles; (para), parathecium ; [pr-ex (amp)], proper exciple. (LPCB preparations ; Sakata 36).

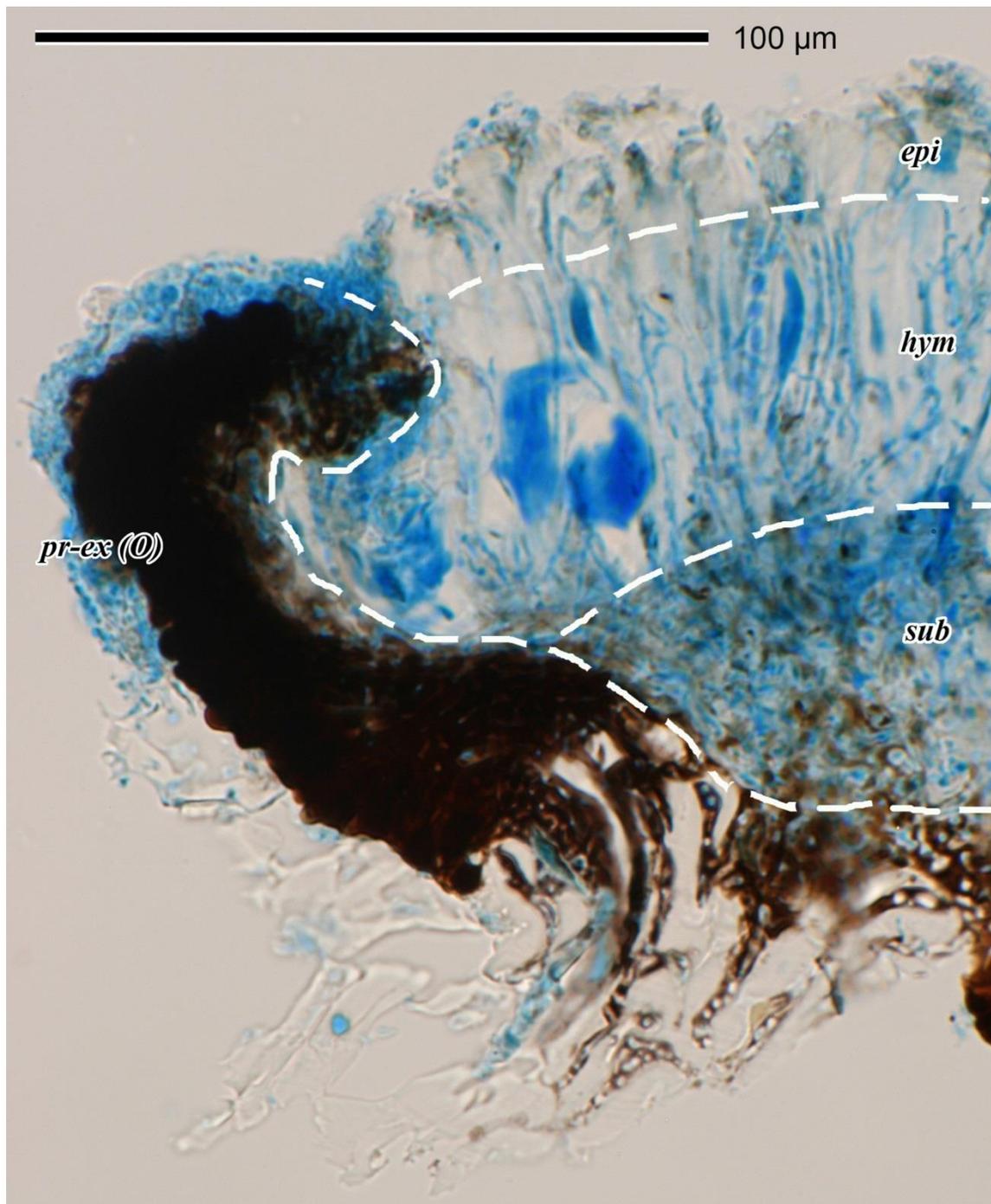


Fig. IV 5-12. ムツキゴウゴケ *Opegrapha varia* の子器横断面. (LPCB 標品). Cross section of lirella in *Opegrapha varia*. (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; [pr-ex (O)], proper exciple (*Opegrapha*-type). (LPCB preparation; Sakata 1157).

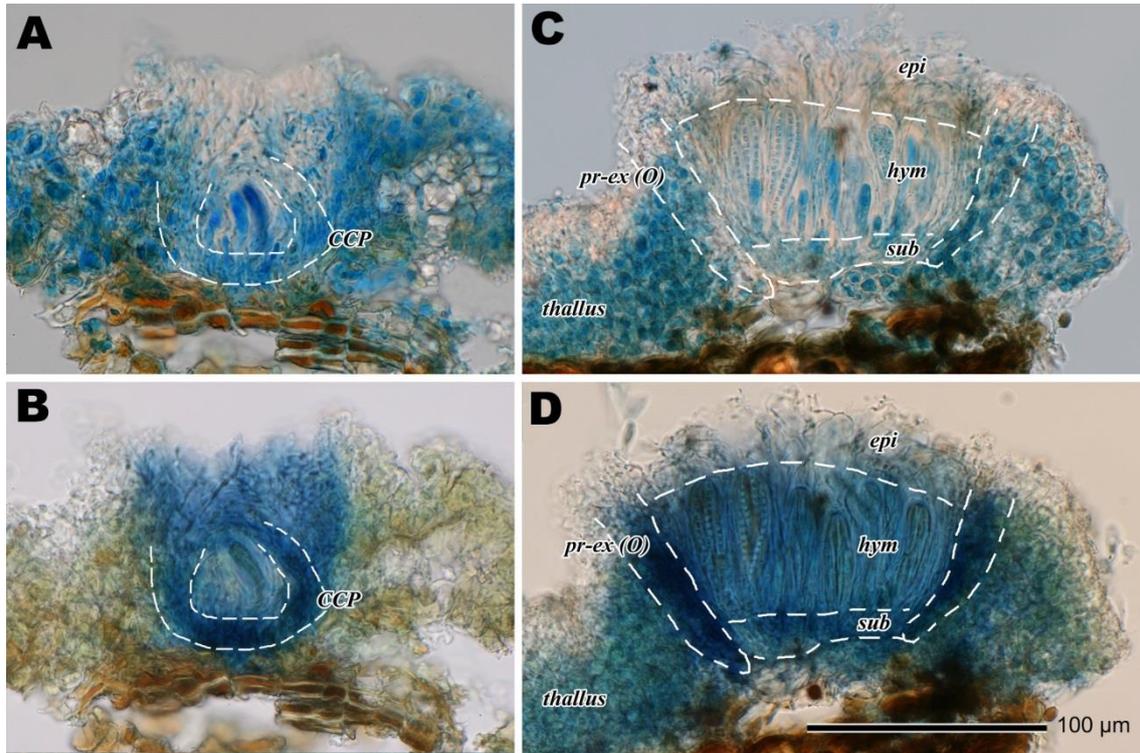


Fig. IV 5-13. クチナワゴケ *Enterographa anguinella* の若い子器 (A & B) と成熟した子器 (C & D) 横断面. (A & C, LPCB 標品 ; B & D, LPCB を KI に置き換えた子器切片). 残存した子器原基は若い子器の LPCB 標品 (A) では確認できないが, KI 標品 (B) では他の部分より濃く染まった. 果殻 (*Opegrapha*-type) は成熟した子器の LPCB 標品 (C) では確認できなかったが, KI 反応 (D) で他の部分より濃く染まった. Cross sections of immature (A & B) and mature (C & D) lirellae of *Enterographa anguinella*. LPCB preparations (A & C) were used for KI tests (B & D). The remnants of ascomatal primordium were not obvious in LPCB preparation (A), but stained obviously deeper than the remainder parts in KI preparation (B). Proper exciple (*Opegrapha*-type) is indistinct in LPCB (C), but readily distinguishable by deep blue color in KI preparation (D). (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; [pr-ex (O)], proper exciple (*Opegrapha*-type); (ccp), circumcentral plexus. (A & B, Harada 25177; C & D, Sakata 64).

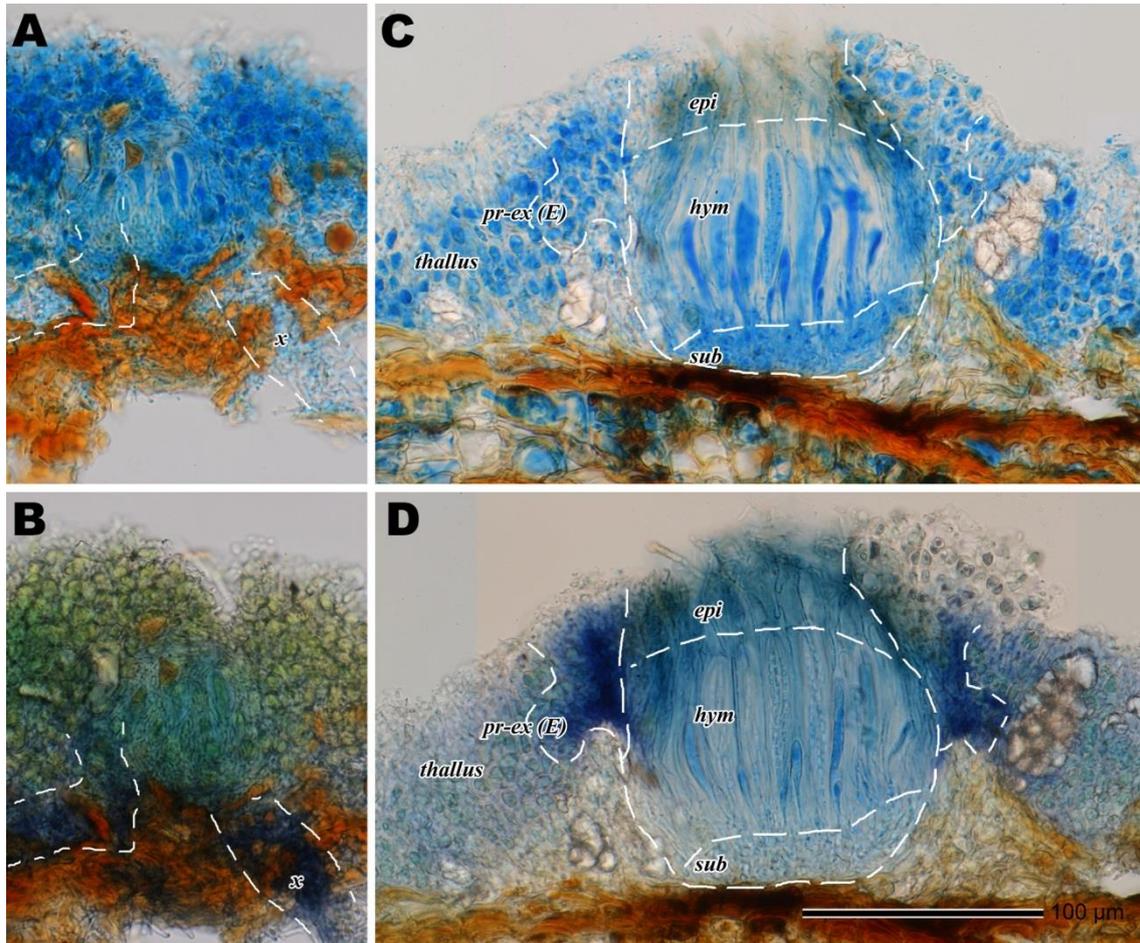


Fig. IV 5-14. マルミクチナワゴケ *Enterographa divergens* の若い子器 (A & B) と成熟した子器 (C & D) 横断面. 若い子器の LPCB 標品 (A) では子器の基部周辺に特別な構造は確認できないが, KI 反応 (B) により他の部分より濃く染まった. 果殻 (*Enterographa divergens*-type) は成熟した子器の LPCB 標本 (C) では確認できなかったが, KI 反応 (D) により他の部分より濃く染まった. (A & C, LPCB 標品; B & D, LPCB を KI に置き換えた子器切片). Cross sections of immature (A & B) and mature (C & D) lirellae of *Enterographa divergens*. LPCB preparations (A & C) were used for KI tests (B & D). The area surrounding the base of ascoma was stained obviously deeper than the remainder parts in KI preparation (B), but not obvious in LPCB preparation (A). Proper exciple (*Enterographa divergens*-type) is indistinct in LPCB (C), but readily distinguishable by deep blue color in KI preparation (D). (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; proper exciple (*Enterographa divergens*-type); (x), the area deeply stained in KI. (A & B, Harada 16257; C & D, Sakata 79).

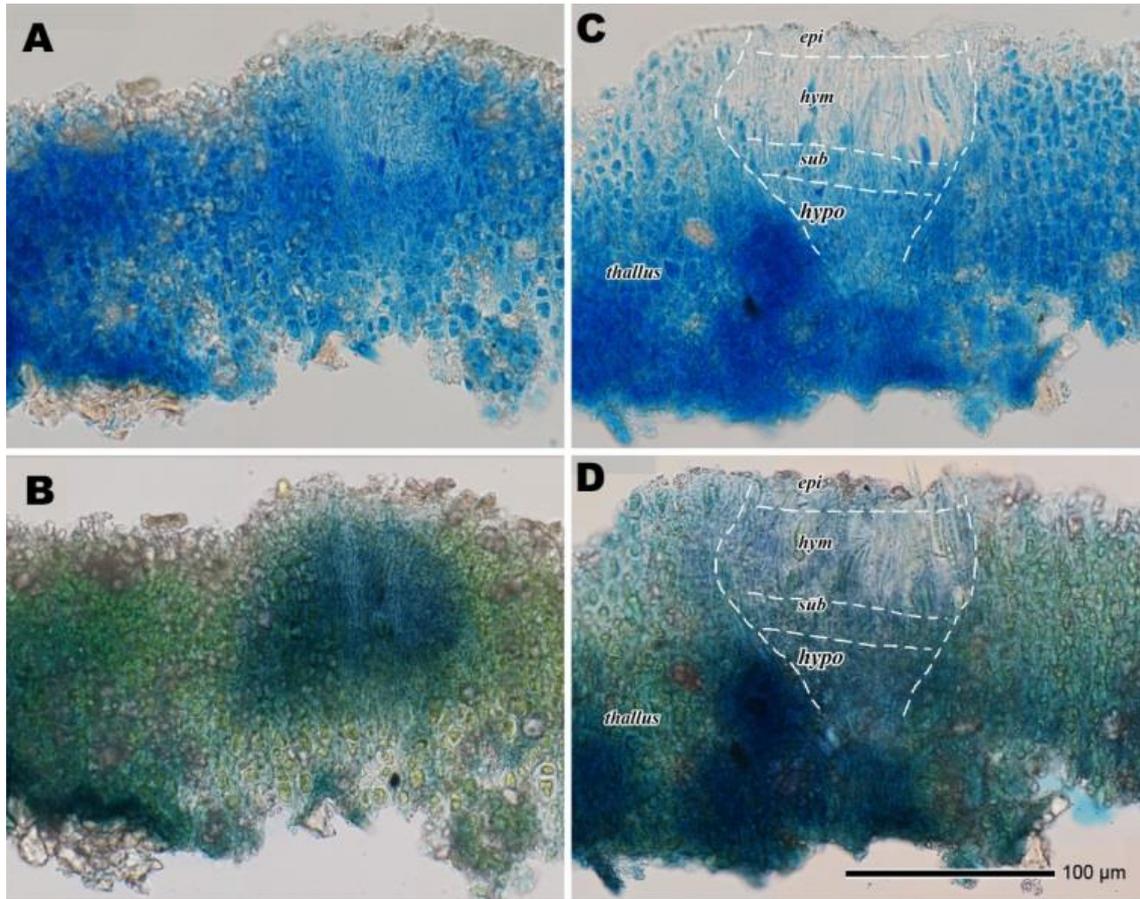


Fig. IV 5-15. イソクチナワゴケ *Enterograppha leucolyta* の若い子器 (A & B) と成熟した子器 (C & D) 横断面. (A & C, LPCB 標品 ; B & D, LPCB を KI に置き換えた標品). Cross sections of immature (A & B) and mature (C & D) lirellae of *Enterograppha leucolyta*. LPCB preparations (A & C) were used for KI tests(B & D). (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium. (Sakata 698).

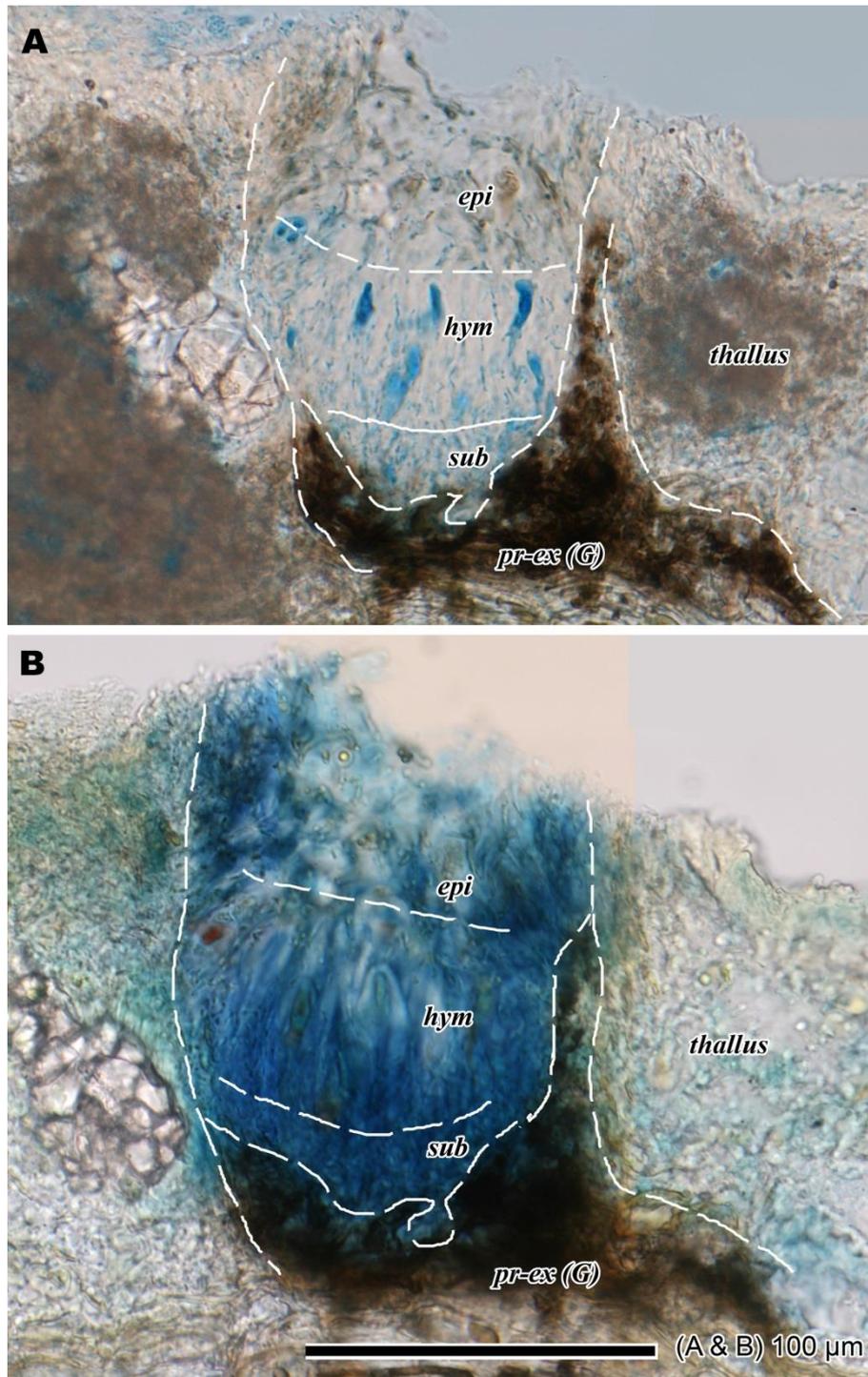


Fig. IV 5-16. タツゴケ *Sclerophyton elegans* の成熟した子器の横断面. (A, LPCB 標品 ; B, LPCB を KI に置き換えた標品). Cross section of mature lirella in *Sclerophyton elegans*. LPCB preparation (A) was used for KI test (B). (epi), epithecium; (hym), hymenium; (sub), subhymenium; [pr-ex (G)], proper exciple (*Graphidastra*-type). (Harada 11165).

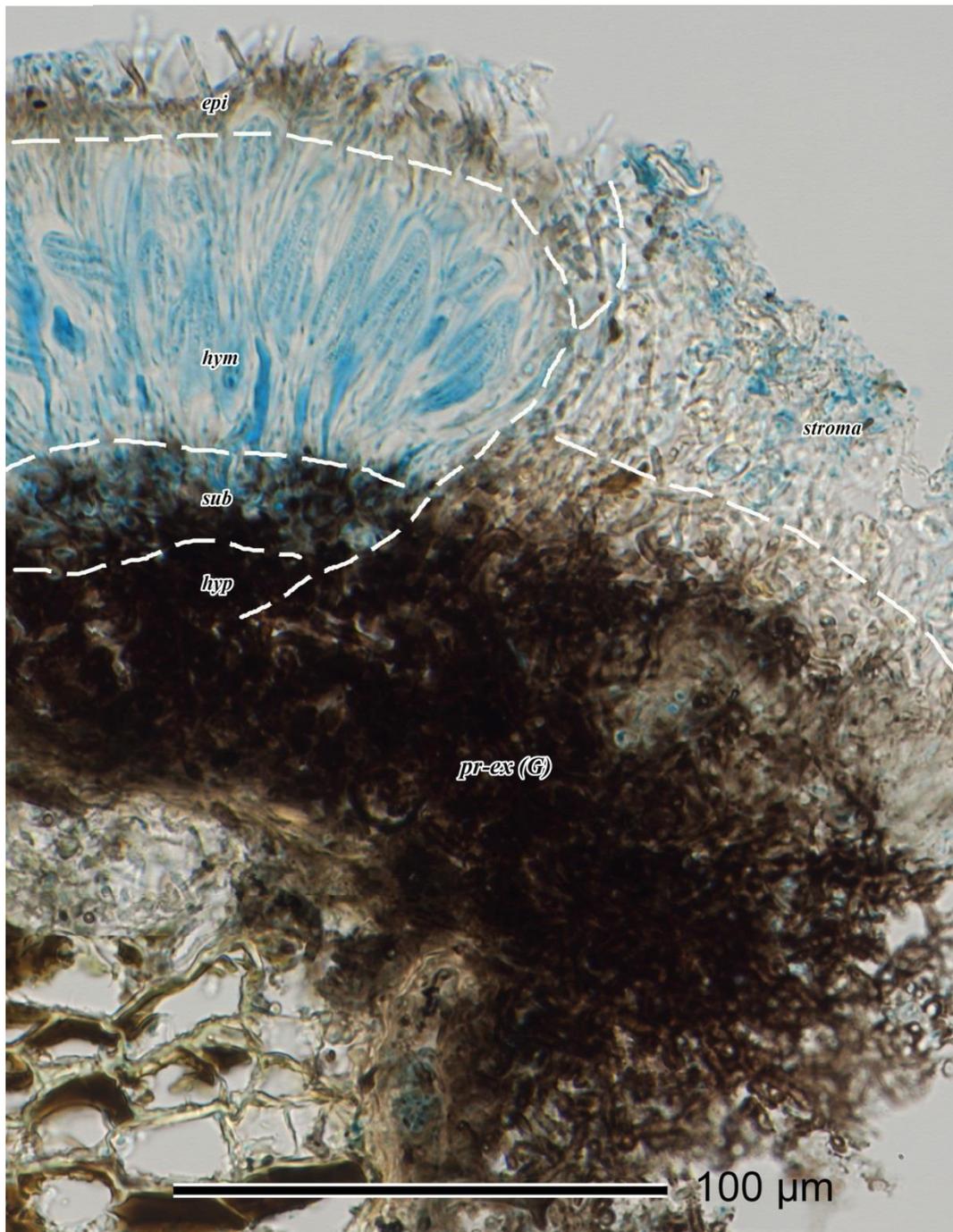


Fig. IV 5-17. ヒヨウモンメダイゴケ *Chiodecton congestulum* 子器縦断面. (LPCB 標品). Vertical section of apothecium immersed in stroma in *Chiodecton congestulum*. (*epi*), epithecium; (*hym*), hymenium; (*sub*), subhymenium; (*hyp*), hypothecium; [*pr-ex (G)*], proper exciple (*Graphidastrea*-type). (LPCB preparation; Harada 11050).

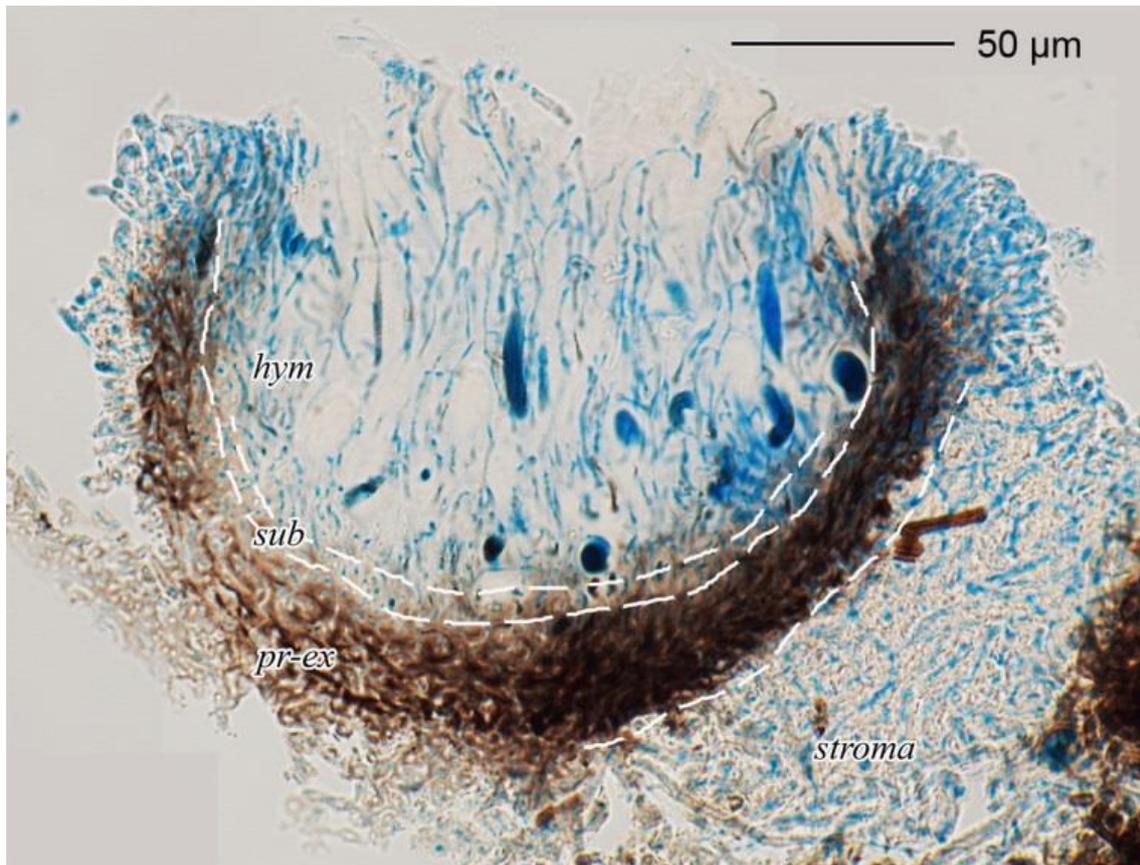


Fig. IV 5-18. フェルトゴケ *Dichosporidium boschianum* の子器縦断面. (LPCB 標品).

Vertical section of perithecium immersed in stroma in *Dichosporidium boschianum*. (hym), hymenium; (sub), subhymenium; (hyp), hypothecium; (pr-ex), proper exciple. (LPCB preparation ; Harada 22934).

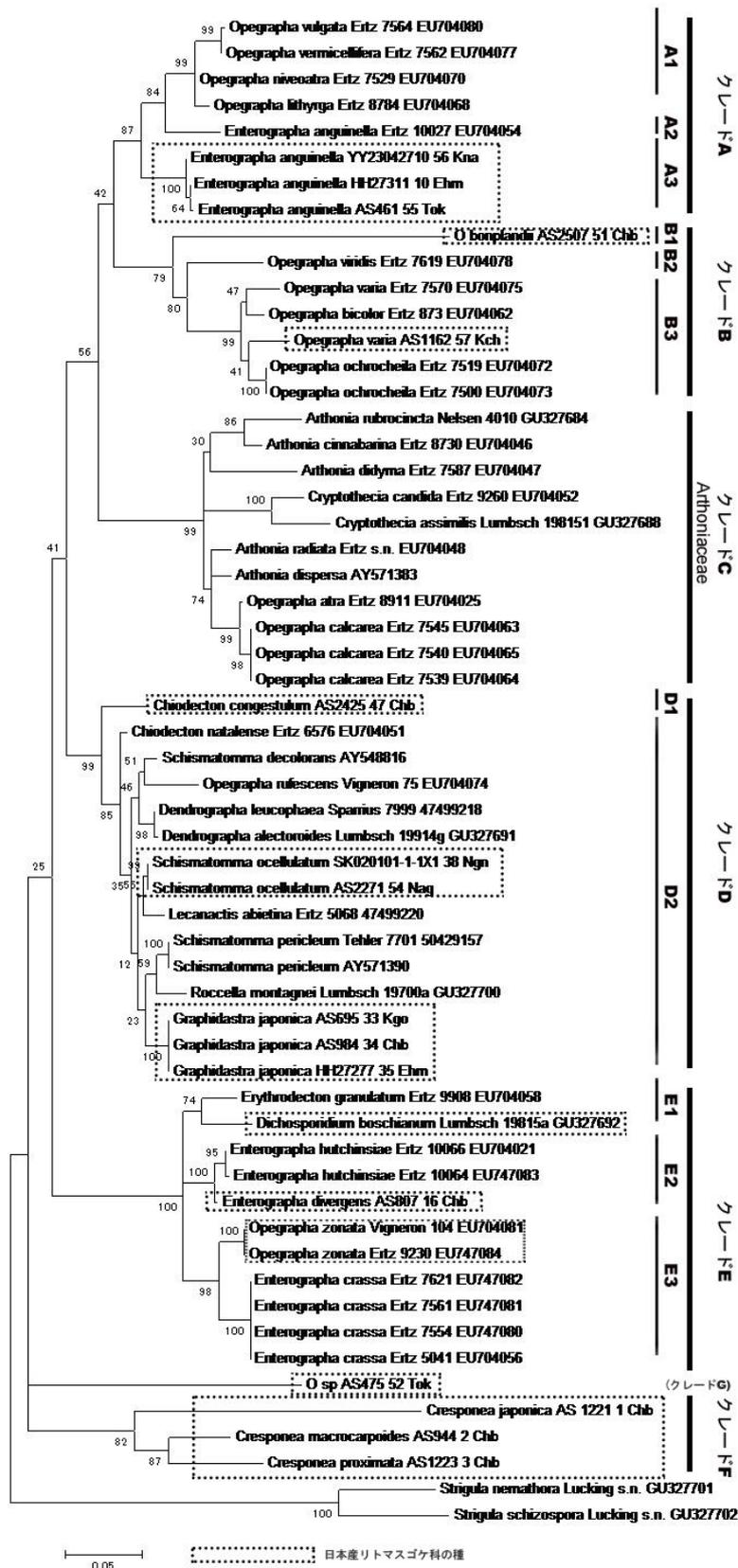


Fig. IV 6-1. リトマスゴケ科の系統樹。日本産7属13種の mtSSU 領域の約 1400 塩基対を用いて分子系統解析を実施した。Ertz *et al.* (2009)で検討された海外産の7属21種と、Genbankに登録されている本科2属4種とソバカスゴケ科 (Arthoniaceae) 2属7種も合わせて解析した。