

菌類の被子植物/裸子植物特異的形質の探索的解析

中島 淳志

背景・目的

菌類の形質は著しく多様であり、中には特定の形態・生理・生化学的形質がその種の生活史を顕著に特徴づけている例もある。菌界を見渡すと、水生不完全菌類の孢子や、強い臭いを発して昆虫や動物を誘引するスッポンタケ類やトリュフ類、ニュージーランド・オーストラリアにおいて種子や果実に「擬態」するシクエストレート菌類、その他ミズタマカビやチャダイゴケ、ツチグリなど、特定の形質と生態的意義、特に散布における有用性に「一目瞭然」の関連が見て取れる例も多い。

一方、大多数を占める「コモン（普通）な形質」のバリエーションに生態的意義を見出すことは必ずしも容易ではない。すなわち、多くの菌類の共通構造である菌糸、子実体、孢子等の色、形状、表面性状などは系統により多様だが、各々が適応度にどのような正負の影響を及ぼすかの直観的把握は困難である。しかしながら、現在の形質プロファイルが進化の過程で自然選択された適応的な形質で構成されているという前提を踏まえると、一見意味のない、注目されてこなかった形質が実は重要である可能性も考えられる。

しかし、コモンな形質は、それを有する菌を一つずつ調べ、細かな比較を重ねていっても途方がない。全体的な傾向を巨視的・網羅的に把握することが必要と思われる。そこで、空間的/時間的分布における形質の「偏在」という観点で考えてみることにする。ある環境に特定の形質を共有する複数の種が偏在

しているならば、その形質はまさに当該環境に有利であることが想定される。さらにその構成種に系統的多様性があれば、形質の収斂進化あるいは汎系統的な普遍性が示唆され、確信度は一層高くなるであろう。

架空の例を挙げると、もし傘表面がビロード状の子実体が、ある樹種の材において有意に頻繁に認められるなら、「ビロード状」という一見有利とも不利ともつかない形態形質が、何らかのメカニズムでその基質における生存や繁殖に有利に働いている可能性がある。そのメカニズムが生息環境に関係するのか、材の成分や分解特性の影響か、あるいは昆虫など第三者との相互作用によるものか、という相関・因果関係は定かでなくとも、少なくともその解明に向けた手掛かりにはなりうるだろう。

また、ある「偏在」には複数の形質が複合的に作用しているかもしれない。翻って、ヒトゲノムが明らかになった今でも遺伝子疾患の解明は容易ではないが、それには多くの疾患の発現において、単一の遺伝子ではなく、複数の遺伝子が少しずつ影響し合っているという事実が関係している。しかし、そこから全ゲノムを対象に疾患の原因変異を網羅的に炙り出す、巨視的・網羅的な「ゲノムワイド関連解析 (GWAS)」という手法が生み出された。筆者は生物の形質に対しても、まさしくそれに類似のアプローチが必要ではないかと考えている。宿主/基質に対する特異性も、例えば「それを分解できる特定の酵素

を持っているから」生じるという単純なものではなく、むしろコモンな形質の積み重ねの結果ではないかと予想している。

ただし、俯瞰的に可視化できるレベルで「偏在」を明らかにするには「大量の点を打つ」必要がある。一人の人間が一生のうちに打てる「点」の数、すなわち野外観察や標本の検討、文献調査などの手段によって収集できる形質データは限られているだろう。しかし、現在その「点」は、オープンデータベース上の集合知として、誰もが即座に手に入れられる状態になりつつある。特に近年はゲノムデータが充実してきたことから、腐朽様式（白色・褐色・軟腐）や栄養摂取様式（腐生・共生・寄生）、子実体の肉眼的形態（ハラタケ型・サルノコシカケ型・コウヤクダケ型等）といった大まかな形質に関しては、遺伝子頻度との関連も網羅的に検討され始めている（Romero-Olivares et al., 2021）。しかし、解析対象となる形質の「解像度」には難があるのが現状である。形質データベースが未発達であり、遺伝子データベースの急速な発展に追いついていないからである。より高い解像度で網羅性のある解析を行うには、形質データベースの充実が必須である。筆者はその問題意識を持って長年データを収集してきたが、ようやく記載文情報から形質データを半自動で抽出する方法論が固まり、継続的な更新が軌道に乗りつつある（中島、2020）。

本記事では、菌類の壮大な形質地図を描くための予備的検討の一環として、「形質」と「生物相互作用（宿主）」の2つのデータベースを組み合わせ、菌類の従来検討されてこなかった諸形質の偏在を浮き彫りにすることを試みた。比較対象となる空間的分布には、菌類の主要な宿主/基質であり、長年にわたって大量のデータが蓄積されてきた「被子植物」と「裸子植物」を選定した。広葉樹と針葉樹では材の成分や構造が異なり、白色腐朽菌が前者、褐色腐朽菌が後者に多いことが知

られてきたが、近年は分子系統進化的アプローチにより、木材腐朽菌の多様化や宿主遷移の方向性に関する重要な知見が得られている（Krah et al., 2018）。しかし、高解像度の形質データを用いた比較解析は行われておらず、広葉樹/針葉樹特異的な形質に関する議論も、腐朽に関する酵素やそれらをコードする遺伝子ばかりが注目されている印象があったため、異なる視点を導入する価値があると考えられた。

生物相互作用データベースからの被子植物/裸子植物特異的菌類の抽出

Global Biotic Interactions (GloBI) データベースには様々な生物種間の相互作用データが集積され、オープンアクセスにより提供されている。Encyclopedia of Life の形質データベース「TraitBank」にも本データベースの内容が取り入れられており、菌類に関しては GBIF 由来の地理的分布データとともに主要な情報源の一つとなっている。

2021年1月17日から1月23日にかけて、GloBI データベースの API を用いて、事前に MycoBank から取得した現行学名（Current name）364,670 件を検索し、285,558 件の相互作用データを取得した。ここから相互作用の種類が「hasHost」「pathogenOf」「eats」「parasiteOf」「ectoparasiteOf」「hostOf」「livesOn」「preysOn」「livesInsideOf」「inhabits」「endoparasiteOf」「kleptoparasiteOf」「parasitoidOf」のレコードを絞り込み、ユニークな菌-宿主の組み合わせ 241,694 件を得た。さらに、宿主のスペルミスや分類欄の誤記などを適宜人手で修正したのち、「被子植物」「裸子植物」のいずれかに合致するデータに絞り込んだ。菌-被子植物の組み合わせ 163,793 件、菌-裸子植物の組み合わせ 17,118 件を得た。菌の種類は 37,224 種であった。

加えて、これに筆者作成の「大菌輪 Trait

Circus」データベース (2021年1月23日版) から「菌-出典-広葉樹林」「菌-出典-針葉樹林」の組み合わせ (それぞれ4,276件、2,774件) を加え、前者を「被子植物」、後者を「裸子植物」の宿主を示すものとして扱った。菌の種数は3,736種であった。このデータセットは日本語または英語の種々の図鑑や論文の記載文から、機械学習により半自動的に抽出・分類された形質情報を集積したもので、詳細は中島 (2020) にて報告済である。

両データセットを結合し、計 39,869 種を解析対象とした。Krah et al. (2018) の定義に従い、種ごとに結びつく裸子植物の宿主数 (NG) と被子植物の宿主数 (NA) から、宿主全体における裸子植物の割合 $【NG/(NG+NA)】$ を産出した。この値が 0.9 以上の菌を裸子植物のスペシャリスト (gymSP)、0.1 以下の菌を被子植物のスペシャリスト (angSP) とそれぞれ判定した。いずれにも当てはまらない「ジェネラリスト」(2,500種) は解析から除外した。また、データセットには卵菌類、変形菌類などの偽菌類も含まれており、接合菌類やツボカビ類のデータは乏しかったため、担子菌門 (12,231種) および子囊菌門 (23,605種) に絞り込み、これを最終的なデータセットとした。

gymSP は 2,842 種、angSP は 32,994 種であった (図 1-1, 図 1-2)。ハラタケ綱およびシロキクラゲ綱の各科には、一部の例外を除き、gymSP と angSP が両方含まれていた。大多数が angSP > gymSP であったが、ヌメリイグチ科、シヨウロ科、ラツパタケ科、マツバハリタケ科、ニンギョウタケモドキ科、アミロロールティシウム科、ヌメリガサ科など少数の科では gymSP > angSP であり、オウギタケ科は全種が gymSP であった。ガマノホタケ科はほぼ全種が angSP であった。アカキクラゲ綱では gymSP と angSP の種数がほぼ同等であった。また、サビキン綱、クロボキン綱、エキソバシディウム綱はほぼ全種が angSP であったが、

サビキン綱におけるプクシニアストラム科、ギムノスポランジウム科では gymSP が比較的多く、後者は gymSP > angSP であった。

子囊菌門ではほぼ全ての科で angSP が大多数を占めた。ウメノキゴケ科、ハナゴケ科、オフィオストマ科、ツチダンゴ科などごく一部の科が gymSP > angSP であり、angSP > gymSP であるが gymSP が比較的多かった科にはリテイズマ科、ピロネマキン科、ビョウタケ科などがあった。

マッチングペアの比較による gymSP/angSP 特異的形質のマイニング

次に、このデータセットを形質データと統合し、gymSP/angSP に結びつく形質の頻度から各々に特異的な形質を検討した。系統の違いによる影響を最小限に抑えるため、可能な限り系統的距離が近い gymSP と angSP をマッチングし、より少ない gymSP に数を合わせた上で比較した。

gymSP/angSP のうち「大菌輪 Trait Circus」データセットに収載されている種のみを抽出した。gymSP は 933 種、angSP は 2,500 種であった。次に、gymSP の各種について、最も系統的に近い angSP を選択し、マッチングペアとした。具体的には、同属に angSP がある場合はその中から、無ければ同科、さらに無ければ同目の angSP の中からランダムに 1 種を選択した。同目に angSP が無ければ照合不能として解析から除外した。最終的に、925 件の gymSP-angSP の組み合わせを得た (635 件を属、215 件を科、75 件を目で照合)。内訳は担子菌門 823 種、子囊菌門 102 種であり、担子菌門のほぼ全種 (816 種) がハラタケ綱の種であった。

579 種類の形質の一つずつについて、gymSP における有無と angSP における有無をクロス集計した。Trait Circus データベースの各形質は「傘_色_褐」のように「要素_属性_値」の形をとっているが、今回は対象の形質と同

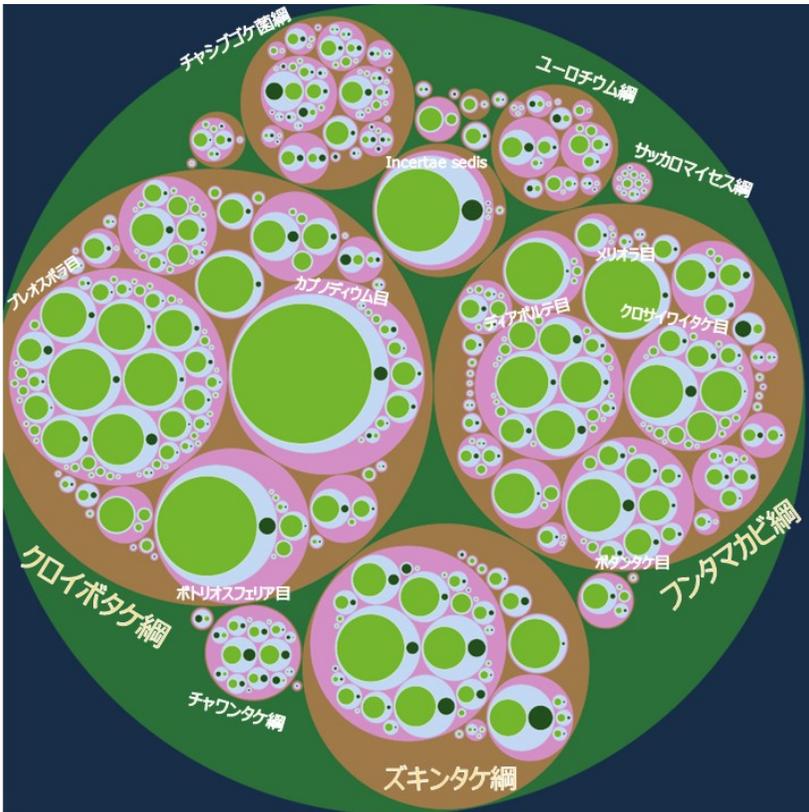
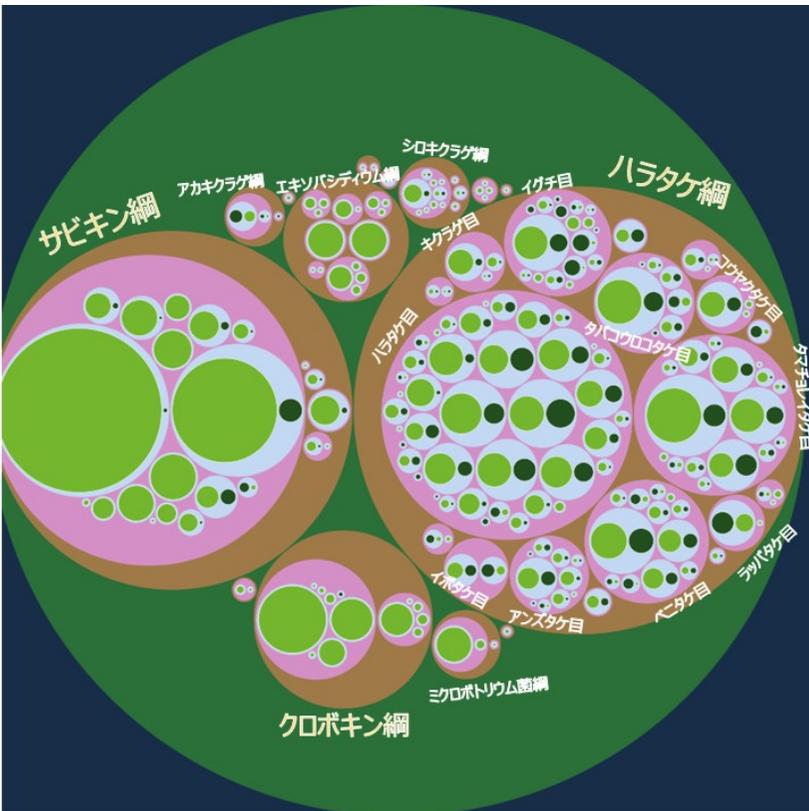


図1-1, 1-2

gymSP/angSP の分類階級 (門、綱、目、科) に基づくサークルパッキング。図1-1 (上) が子囊菌、図1-2 (下) が担子菌。水色の円が科を表す。その中で黄緑色の円 (●) が angSP、濃い緑色の円 (●) が gymSP を表し、円の大きさは種数を反映している。



じ「要素_属性」を含む種に絞り込んで集計した。例えば「傘_色_褐」の場合は「傘_色」の形質を一つでも有する種に絞り込んだ上で、「gymSP かつ【傘_色_褐】あり」「gymSP かつ…なし」「angSP かつ…あり」「angSP かつ…なし」の4値を求め、2×2のクロス表を作成した。各クロス表で独立性の検定(カイ二乗検定またはFisherの正確確率検定[5未満の値を含む場合])を行い、5%水準で有意にgymSPまたはangSPが多かった形質を抽出した。マッチングを10回繰り返してそれぞれ上記の解析を実施し、9回以上有意であった形質を採用した。

その結果、14種類の形質でgymSP、16種類の形質でangSPに対して、それぞれサンプリングを繰り返しても安定して有意な偏りを認めた(図2-1, 図2-2)。肉眼的形質ではangSPで子実体に「粘性」を有し、傘の形状が「扁平」で、表面が「毛状」で、柄が「屈曲」するものが多かった。色の偏りはほぼ全ての形質で有意ではなかったが、gymSPで子実層托および肉が「黒」、グレバが「黄」、angSPで子囊盤が「白」のものが多かった。gymSPでは子実体が「散生」するものが多かった一方、angSPでは「群生」および「束生~叢生」するものが多かった。gymSPには「苦味・酸味・辛味」があるものが多かった。顕微鏡的形質では、胞子の装飾はangSPで「畝状」「網目状(子囊胞子)」が多く、側シスチジアはgymSPで「棍棒形」が多く、傘表皮はgymSPで「平行菌糸被」が多かった。生息環境および基質では、gymSPは「コケ」「石灰岩地帯」「山地」「沿岸域」に多く、angSPは「落葉」に多かった。

考察と今後の展望

まず、抽出されたgymSP/angSPをサークルパッキングで可視化したところ(図1-1, 図1-2)、分類群毎にgymSP/angSPの比率が大きく異なっていた。担子菌、子囊菌ともに大多数の科が被子植物に偏っていたのに対し、ハ

ラタケ綱の各科では比較的両者が均等に分布していた。すなわち、ハラタケ綱の科レベルには被子植物/裸子植物への特異性をほぼ認めなかった。その進化的背景を明らかにするには、ハラタケ綱の祖先系統が被子植物と裸子植物のどちらを宿主としていたか、種分化の過程で被子-裸子間のホストシフトがどの程度起こってきたかなどを推定する必要があると考えられ、その結果が出るまで明確な仮説は立てられない。しかし、少なくともハラタケ綱の各下位分類群において被子植物と裸子植物にそれぞれ特異性を示す種がある程度ずつ存在するという事は重要な知見であり、両者の比較により特異性の違いに関わる形質を浮き彫りにするという本解析の目的において都合がよい結果となった。

マッチングペアのサンプリングを繰り返しても一貫して有意な偏りを認めた14種類(gymSP)および16種類(angSP)の形質の中には、肉眼的形態(傘の形状や表面性状、子実層托・グレバの色)、顕微鏡的形態(傘表皮の構造)、子実体の発生様式(群生、束生~叢生、散生)、子実体の味、生息環境/基質等が含まれた。これらの「コモンな形質」の差異には、gymSP/angSP特異的な、何らかの内的・外的要因が影響している可能性がある。しかしながら、特定された形質を眺めても、やはり直ちに個別の因果関係を考察することは困難であり、フィールドでの経験からの連想も(少なくとも筆者には)ままならない。深入りした考察を行うには判断材料が足りないため、今回は一覧を示すにとどめることとする。今後研究が進み、何らかの解答が得られることを期待したい。

また、先行研究の知見と照らし合わせると、例えば広葉樹に発生する材生息菌の胞子がより大きく、より細長いことが明らかになっているが(Purhonen et al., 2020)、今回の解析には胞子のサイズは含まれず、形状についてはangSPとgymSPの間で(angSPの担子胞

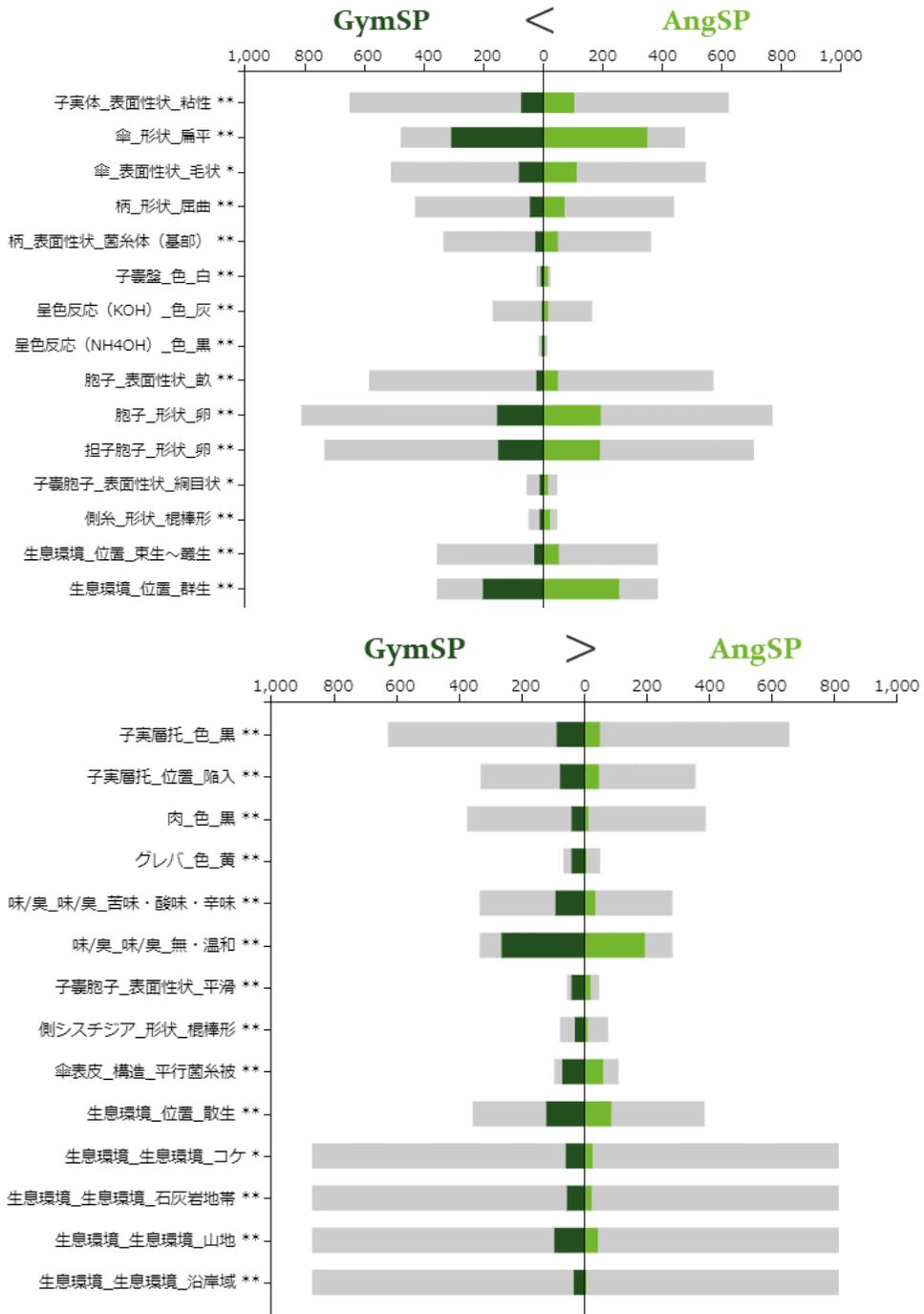


図2-1, 2-2

gymSP/angSP のマッチングペア解析で有意な偏りが見られた形質の一覧。図2-1(上)が gymSP < angSP、図2-2(下)が gymSP > angSP。*は p < 0.05、**は p < 0.01 を表す。左右の灰色の棒は対象形質と同一の要素-属性を有する種数、左の棒(黒)は gymSP、右の棒(緑)が angSP のそれぞれ対象形質を有する種数を示す。

子の「閉形」を除き)有意な偏りを認めなかった。これは本解析では広葉樹/針葉樹ではなく被子植物/裸子植物を対象とし、材生息菌だけではなく菌根菌や落葉生息菌も含まれたことが影響したのかもしれない。サブグループ解析に十分なデータを今後さらに収集する必要があるだろう。また、本解析で考慮できなかった要因に地理的分布がある。菌類の子実体の明度は栄養摂取様式や地理的分布の影響を受けることが知られており、外生菌根菌は腐生菌よりも暗色で、寒冷地や寒い月に発生する子実体はより暗色であることが示されている (Krah et al., 2019)。そのような知見を追試するためには、GBIF のオカレンスデータ等も取り入れる必要があるだろう。

Purhonen et al. (2020) は材生息菌の宿主特異性における子実体および胞子の形態の重要度を検討したが、そのような事例は同研究が初だと述べた。また、Krah et al. (2018) は白色腐朽菌と褐色腐朽菌の系統進化を考察するにあたり、米国農務省 (USDA) の菌-宿主データベースに加え、腐朽様式を含む形質データセットを利用した。ここ 30 年来の分子系統学的手法の進歩とデータの蓄積により、菌類の系統進化はますます精細に明らかになってきたが、次の段階として、進化モデルを背景にした上で分類・生態・進化等に関する諸問題と機能形質の相関が検討されるようになり、形質ビッグデータの重要性は今まさに高まっているように思われる。

大菌輪 Trait Circus データベースは現在のところ収載分類群にかなりのバイアスがあり、利用可能な出典数の影響できのこよりカビの情報量が乏しいほか、特にさび菌や黒穂菌、地衣類などはほぼ全くカバーできていない。また、「広葉樹 (林)」と「針葉樹 (林)」を収集している一方、草本は現在のところ「草地」しか収集していないため、今回の解析には使用できなかった。しかしながら、他のデータベースに収載されていない、解像度

の高い形質を検討可能であることは大きな強みだと考えている。

例えば、子実体の味のような官能的形質と宿主特異性を結びつけた研究は今のところみられないが、味の違いは成分を反映するため、gymSP で「苦味」などが有意に多かったという結果は、裸子植物宿主における適応度向上に特定の成分が役割を果たす可能性を示すかもしれない。また、胞子のサイズや形状、装飾や粘性の有無などは、散布に直接関わる要因であり、子実体の発生様式や肉眼的形態にも基質の特性や宿主、ベクター等との相互作用が反映されている可能性がある。

筆者はその一つ一つに検証の価値があると考えるが、ただ一つを調べるにも膨大なコストを費やすのが現実である。研究者にとっても学生にとっても資源は有限であり、1-2 年で成果を上げなければいけないのは一種の「賭け」であることは筆者自身痛感してきた。形質データベースを用いた探索的解析には、研究対象の選択肢を広げるとともに、注目すべき事象を明確化する効果も期待している。

引用文献

- Krah, F.S., Bässler, C., Heibl, C. et al. (2018). Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi. *BMC Ecology and Evolution*, 18, 119.
- Krah, F.S., Büntgen, U., Schaefer, H. et al. (2019). European mushroom assemblages are darker in cold climates. *Nature Communications*, 10, 2890.
- 中島淳志. (2020). アマチュアがつくる菌類形質データベース: 記載文からの自動形質情報抽出と Web アプリ上でのデータ可視化. *ニッチェ・ライフ*, 8, 19-26.
- Purhonen, J., Ovaskainen, O., Halme, P., et al. (2020). Morphological traits predict host-tree specialization in wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecology*, 46, 100863.
- Romero-Olivares, A.L., Morrison, E.W., Pringle, A. et al. (2021). Linking Genes to Traits in Fungi. *Microbial Ecology*, <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01687-x>