

## ◇ 総説

## 実験室における地衣子嚢胞子の放出と発芽

山本 好和

秋田県立大学生物資源科学部 〒010-0195 秋田市下新城中野字街道端西241-7

地衣類を構成する菌類を培養するためには地衣子嚢胞子の単離培養は最も簡便な方法である。ここでは実験室における地衣子嚢胞子の放出と発芽の無菌操作実験手順を、また放出と発芽に影響を及ぼす種々の要因について解説した。胞子の効率的な放出には地衣体の採集時期が、また継続的に使用するためには-25℃以下で保存することが重要である。胞子発芽には通常寒天平板培地を用いればほとんどの種類で成功する。現在までに約500種類の地衣類の胞子培養が報告されている。

YAMAMOTO Yoshikazu. 2002. Discharge and germination of lichen ascospores in the laboratory. *Lichenology* 1(1): 11-22.

The separation culture of ascospores is a most useful method for culture *in vitro* of the mycobionts composing a lichen thallus. The aseptic experimental procedure of discharge and germination of lichen ascospores and various factors affecting discharge and germination are described. Collecting season is very important for spore discharge of temperate lichens. Lichen thalli stored at -25°C can be used for culture experiments. Use of water-agar medium gives successful spore germination for most species. Spore cultures of about 500 lichen species have been reported.

YAMAMOTO Yoshikazu. Faculty of Bioresource Sciences, Akita Prefectural University: Kaidobata-nishi 241-7, Shimoshinjo-nakano, Akita, 010-0195 JAPAN.  
E-mail: yyamamoto@akita-pu.ac.jp

キーワード: 地衣類, 子嚢胞子, 胞子放出, 胞子発芽, 操作手順, 保存温度, 培養温度, 培地, 保存期間, 採集季節

## はじめに

地衣類は菌類と藻類からなる共生生物である。地衣類を研究材料に共生、二次代謝や極限環境適応など様々な地衣類特有の機構を解明するために生理学的なあるいは生化学的な研究を進める場合、自然状態で生育する地衣体そのものを取り扱うのは、条件が種々複雑にからまりその解明が難しい。そこで、地衣類が共生生物と仮説された約100年も前から、地衣類を構成する菌類と藻類を分離培養し、菌類と藻類の生理学的、生化学的な研究を進めて『地衣類とは何か』という本質的な解明を図る試みが続けられてきた。また分離した菌類と藻類を再び合一させてライフサイクルを実験室的に再現しようとする試みも続けられてきた。地衣学にとって、地衣体から分離した菌類および藻類を研究することは、地衣体そのものを研究することと同程度に重要である。従って地衣類全体を明らかにするためには、全ての地衣から構成する菌類と藻類の分離培養が不可欠となる。

地衣類の生殖器官である子器から胞子を放出させ、適当な栄養培地（あるいは非栄養培地）を用いて無菌的に発芽させる試み（胞子培養方法）は、およそ100年前にさかのぼり、以後多くの研究者に多種多様の種類の地衣類から胞子の放出、発芽、培養が行われ、1960年代に Ahmadjian(1973, 1993)によってその方法は集大成された(図1)。すでに400種類を超える地衣菌の単離培養が報告されている。地衣類の胞子の放出および発芽に影響を及ぼす要因として、採集時期(Pyatt 1968, Ostrofsky & Denison 1980, Yamamoto *et al.* 1998)、培地pH(Christmas 1980, Ostrofsky & Denison 1980, Pyatt 1968, Yamamoto *et al.* 1998)、培養温度(Yamamoto *et al.* 1998)、培養温度(Garrett 1971)、培地(Pyatt 1968, Ostrofsky & Denison 1980, Belandria *et al.* 1989, Yamamoto *et al.* 1998)、培養明暗(Pyatt 1968, Yamamoto *et al.* 1998)、地衣成分(Whiton & Lawrey 1982, 1984)、大気汚染源(Pyatt 1969,

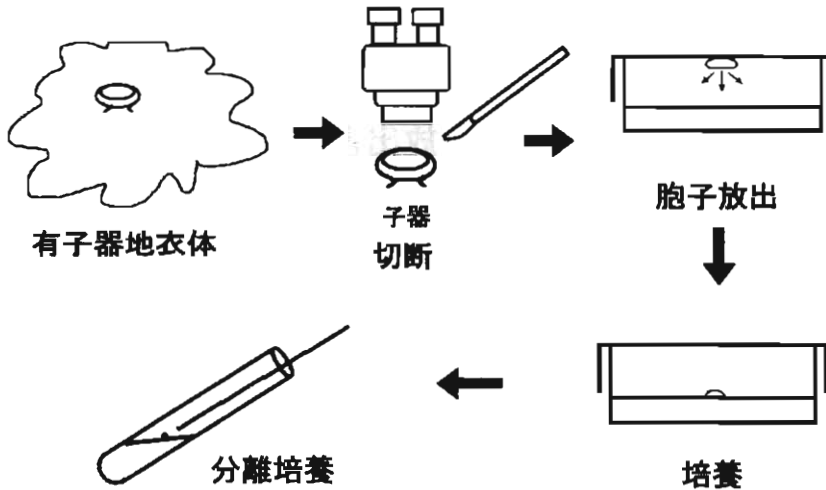


図1. 胞子発芽培養方法.

Belandria *et al.* 1989), 塩分(Ramkær 1978, Takahagi *et al.* 2000)などが知られている。総説としてはPyatt(1973)とAhmadjian(1993)の著がある。

Ahmadjian(1993)は多くの地衣子嚢胞子の放出発芽実験を行っているが、その実験から一般的に子器をつけている種類の半数が胞子を放出することが困難であり、さらにその半数の種類の胞子が発芽増殖できないと述べている。特に、緑藻を共生藻とする地衣よりもシアノバクテリアを共生藻とする地衣の方が胞子発芽の難しいことが知られている。

最近, Yoshimura *et al.* (2001)は“Protocol in Lichenology”の中で胞子発芽の方法を紹介している。

## 1. 胞子放出の方法

### 1.1 実験使用器具

クリーンベンチ, 透過型双眼実体顕微鏡, 倒立型顕微鏡または培養顕微鏡, インキュベーター, 滅菌済みメス1本, 寒天平板入りシャーレ1枚 (60 mm径), 滅菌済み空シャーレ1枚 (60mm径), 滅菌済みピンセット, 滅菌済みピペット, メスまたはナイフ

### 1.2 培養培地

寒天平板培地 (WA, Water-Agar medium)

寒天20g

蒸留水で1000mlにする

麦芽酵母エキス培地 (MY, Malt Yeast Extract medium) (Ahmadjian 1961)

麦芽エキス (Difco社製) 20g

酵母エキス (Difco社製) 2g

寒天 20 g

蒸留水で1000mlにする

リリーバーネット培地 (LB, Lilly-Barnett medium) (Lilly & Barnett 1951)

ブドウ糖 10.0g

L-アスパラギン 2.0g

リン酸-カリウム 1.0g

硫酸マグネシウム 0.5g

硝酸鉄 0.2mg

硫酸亜鉛 0.2mg

硫酸マンガン 0.1mg

チアミン塩酸塩 100µg

ビオチン 5µg

蒸留水で1000mlにする

### 1.3 実験材料

ジェランガム, アンバーライトXAD2, シリコングリース, 滅菌水(100 ml)

### 1.4 実験方法

子嚢地衣では普通お椀型の裸子器かドーム型の被子器を地衣体背面につける。子嚢胞子は大きさが数µmから200µm, 円形から長円形, 長針形の形状で, 1室から多室, 石垣状と多岐にわたっている。一方, 担子地衣ではきのこ型の子実体をつける。担子胞子は

担子柄の先端に通常4個外生的に生ずる。

実験方法を以下に記す。

- ① 地衣体から子器をメスカナイフで切り取る。
- ② クリーンベンチ内で滅菌済みシャーレにピペットで滅菌水を加える。
- ③ 切り取った子器を滅菌水に移し、30分から1時間浸漬し、ときおり振とうする。
- ④ シャーレ中の滅菌水を滅菌ピペットで取り除き、新たにピペットで滅菌水を注ぎ、子器を洗う。この洗浄を二度繰り返す。
- ⑤ 寒天平板培地入りシャーレの上蓋の内側に、シリコングリースを少量塗布し、子器を貼り付ける。
- ⑥ 15または20℃、暗所のインキュベーターに移す。
- ⑦ 倒立型顕微鏡または培養顕微鏡で胞子の放出を毎日1週間程度確認する。1週間経って、胞子の放出が確認できないシャーレは捨ててよい。(胞子の放出が多く、培地を埋め尽くすようであれば、クリーンベンチ内で未使用の培地入りシャーレとふたを取り替える。)
- ⑧ 寒天平板培地上に放出された胞子を確認できたシャーレについては、子器付きふたを取り替えてからインキュベーターに戻して培養する。
- ⑨ 倒立顕微鏡で胞子の発芽と菌糸の生長を観察する。
- ⑩ 地衣菌のコロニーが肉眼で確認できる程度になったら、透過型双眼実体顕微鏡下、滅菌済みメスでコロニーを切り取って、麦芽酵母エキス培地に移植し、15または20℃の暗所下インキュベーターで培養する。

留意しなければならない点は以下の通りである。胞子放出後、1週間で培地上に広がっている菌は、ほとんどコンタミ菌であると考えてよいので実験から除外する。コロニーを切り取る時、倒立型顕微鏡で細菌のコンタミがないかを確認する。種類によっては、細菌の汚染のために全滅することもあり、

## 2. 胞子放出に影響を及ぼす要因

### 2.1 採集時期

Pyatt(1969)は、温帯域である英国で採集した13種類の地衣類について胞子放出の時期を調べ、その結果10月から1月が最も良好な時期であることを報告した。また、Ostrowsky & Denison(1980)は、*Xanthoria polycarpa* (Hoffm.) Rieber の胞子放出

を調べ、夏には抑制されることを確かめた。このように海外では地衣類が季節により胞子放出に差異があることが明らかになっている。日本も温帯域で四季が明確であるので採集する季節が胞子の放出に及ぼす影響は大きくなることが想像される。図2には国内(近畿地方の標高1000m以下)で各季節に採集した以下の18種類についてその胞子放出を調べた結果を示す(Yamamoto *et al.*, 1998) :

*Arthonia cinnabarina* (DC.) Wallr., *Buellia stellulata* (Taylor) Mudd, シロコナモジゴケ (*Graphina soozana* Zahlbr.), カバイロイワモジゴケ (*Graphis cervina* Müll.Arg.), ホソモジゴケ (*Graphis tenella* Ach.), *Lecanora megalochella* (Hue) H.Miyaw., *Lecanora subimmersens* Vain., チャザクロゴケ (*Loxospora ochrophaea* (Tuck.) R.C.Harris), オオコゲボシゴケ (*Megalospora tuberculosa* (Fee) Sipman), クスレウチキウメノキゴケ (*Myelochroa entothelochroa* (Hale) Ellix & Hale), イワニクイボゴケ (*Ochrolechia parellula* (Müll.Arg.) Zahlbr.), テリハゴケ (ヒモウメノキゴケ, *Parmelia laevior* Nyl.), チリツメゴケ (*Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf), コフキツメゴケ (*P. pruinosus* (Gyeln.) Inumaru), ヘリトリゴケ (*Porpidia albocaerulescens* (Wulfen) Hertel & Knoph), ワチキクロボシゴケ (*Pyxine endochrysinus* Nyl.), ハマカラタチゴケ (*Ramalina crassa* (Dellse) Motyka), カワラキゴケ (*Stereocaulon commixtum* (Asahina) Asahina)

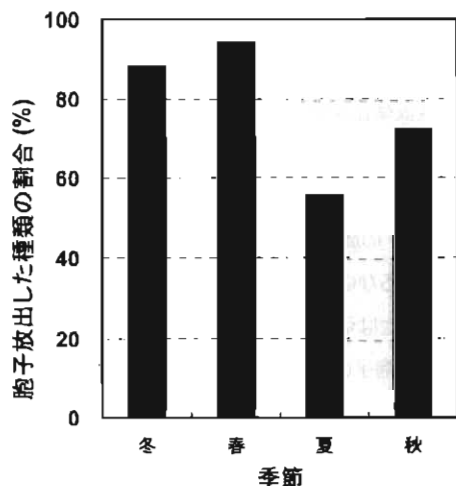


図2. 胞子放出に及ぼす採集季節の影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出した種類の割合を示す

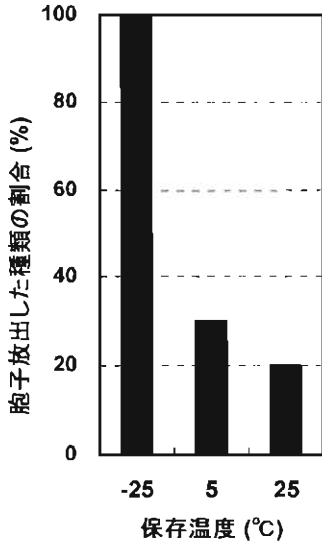


図3. 胞子放出に及ぼす保存温度の影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出した種類の割合を示す。

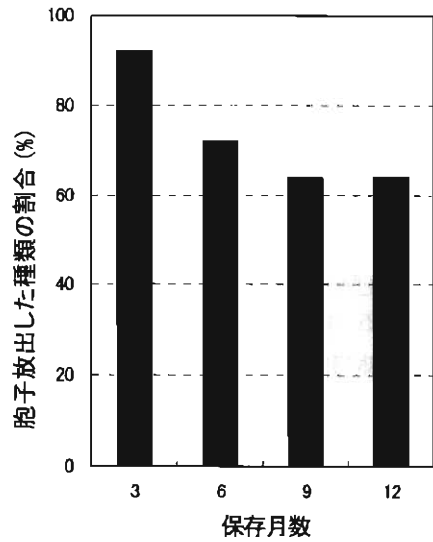


図4. 胞子放出に及ぼす-25°Cでの保存期間の影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出した種類の割合を示す。

春(3~5月)にはほとんどの地衣類が最も胞子放出に良好で次いで冬(12~2月), 秋(9~11月), 夏(6~8月)は約半数の種類のみ放出することが可能であった。全季節で胞子の放出が可能な種類でも, 夏はその数が最低であった。また時にはコフキツメゴケのように夏に子器が見つからない種類もあった。このように胞子の放出実験には夏から秋の時期に採集することを控えるべきであろう。

## 2.2 地衣体保存温度

地衣類を実験材料に用いる場合, 採集した地衣類がいつまで生きているのかは実験によっては大問題である。胞子の放出能力が地衣体そのものの生存に直接関連があるかは不明であるが, 生存指標の一つとして考えることは可能であろう。採集後, 地衣類を保存する温度が胞子の放出に及ぼす影響を調べた例は少ない。図3には採集後, -25, 5, 25°Cで3ヶ月保存した2種および6ヶ月保存した8種, 計10種類の地衣類の胞子放出を調べた結果を示す(Yamamoto *et al.* 1998)。

3ヶ月保存した2種: ホソモジゴケ (*Graphis tenella*), コフキツメゴケ (*Peltigera pruinosa*)

6ヶ月保存した8種: *Lecanora subimergens*, イワニクイボゴケ (*Ochrolechia parellula*), テリハゴケ (*Parmelia laevior*), チチレツメゴケ (*Peltigera praetextata*), ヘリトリゴケ (*Porpidia albocaerulescens*), ハマカラタチゴケ (*Ramalina crassa*), カワラキゴケ (*Stereocaulon commixtum*), アカサルオガセ (*Usnea rubescens*)  
-25°Cでは全種類が胞子を放出したが, 5°Cでは3種類, 25°Cでは2種類, ホソモジゴケ, ヘリトリゴケの地衣類のみが胞子を放出した。

## 2.3 地衣体保存期間

2.2の結果より, -25°Cで保存すれば3ヶ月間あるいは6ヶ月間使用できることが示された。たとすれば, 採集した地衣類を-25°Cで6ヶ月以上保存した場合, その胞子放出能力はどのようになるのだろうか。次の25種類の地衣類を-25°Cで1年間保存した時, その胞子放出を3ヶ月毎に調べた結果を図4に示す(Yamamoto *et al.* 1998) :

*Arthonia cinnabarina*, *Buellia stellulata*, ヒメゼンニンゴケ (*Dibaeis absoluta* (Tuck.) Kalb & Gierl), シロコナモジゴケ (*Graphina soozana*), カバイロイワモジゴケ (*Graphis cervina*), ホソモジゴケ (*Graphis tenella*), *Lecanora subimergens*, *Lecidea* sp., ヤマトエビラゴケ (*Lobaria adscrip-*

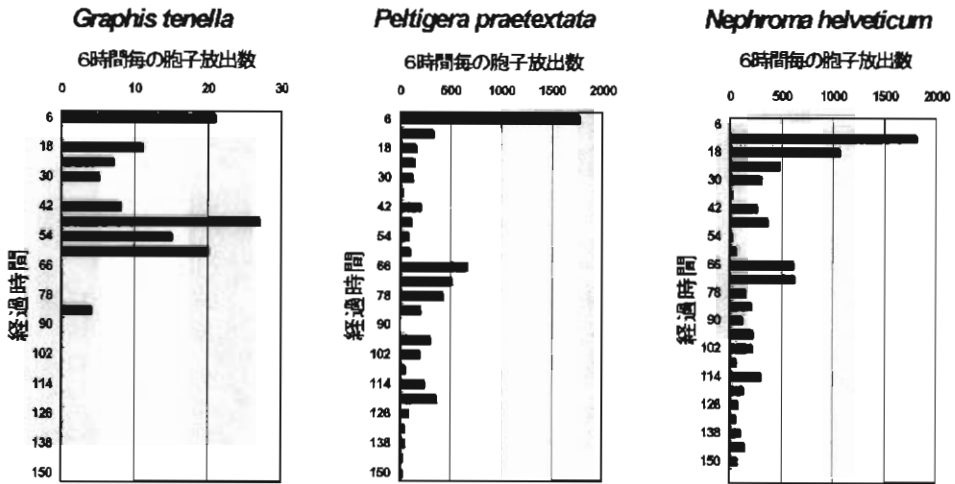


図5. 胞子放出の経過。横軸は6時間での胞子放出数を示す。

*turiens* (Nyl.) Hue), チャザクロゴケ (*Loxospora ochrophaea*), オオコゲボシゴケ (*Megalospora tuberculosa*), クズレウチキウメノキゴケ (*Myelochroa entotheiochroa*), ハガタウラムゴケ (*Nephroma tropicum* (Müll. Arg.) Zahlbr.), イワニクイボゴケ (*Ochrolechia parellula*), テリハゴケ (*Parmelia laevior*), ヒロハツメゴケ (*Peltigera aphthosa* (L.) Willd.), チチレツメゴケ (*Peltigera praetextata*), アカツメゴケ (*Peltigera rufescens* (Weis.) Humb.), ヒメツメゴケ (*Peltigera venosa* (L.) Baumg.), ヘリトリゴケ (*Porpidia albo-caerulescens*), ウチキクロボシゴケ (*Pyxine endochrysin*), ハマカラタチゴケ (*Ramalina crassa*), カワラキゴケ (*Stereocaulon commixtum*), オオキゴケ (*Stereocaulon sorediiferum*), アカサルオガセ (*Usnea rubescens*)

保存期間の経過とともにその胞子放出能力は低下するが、1年後でも試験した地衣類の約60%はその胞子放出能力を維持していることがわかった。

## 2.4 放出経過

図5には、ホソモジゴケ (*Graphis tenella*), チチレツメゴケ (*Peltigera praetextata*), チチレウラムゴケ (*Nephroma helveticum* Ach.) の3種類の地衣について暗所における6時間おきに胞子放出を調べた結果を示している (Yamamoto *et al.* 1998). Pyatt (1968) は, *Porpidia macrocarpa* (DC.) Hertel &

Schwab. の胞子放出を調べ、昼夜の放出リズムがあると報告しているが、試験した3種類について昼夜放出リズムが確認されない代わりに今回昼夜とは無関係のリズムがあることが示唆された。

## 3. 胞子発芽に影響を及ぼす要因

### 3.1 基本培地

胞子発芽に使用する培地は通常、純水寒天培地を用いることが多いし、また充分である (Ahmadjian 1993). それは麦芽酵母エキス培地やリリーバーネット培地などの栄養培地を用いると時折入り込む雑菌に汚染されたとき、雑菌の増殖が地衣菌よりはやく培地全体に広がるからである。また、寒天平板培地には種々の化合物を添加することでその影響を確認しやすいからでもある。今までも、糖分 (Belandria *et al.* 1989), 塩分 (Ramkær 1978, Takahagi *et al.* 2000), 天然抽出物 (Ostrowsky & Denison 1980), 地衣成分 (Whiton & Lawrey 1982, 1984), 大気汚染物質 (Pyatt 1969, Belandria *et al.* 1989) などの影響が調べられている。基本培地である寒天平板培地、リリーバーネット培地、麦芽酵母エキス培地の胞子発芽に及ぼす影響を次の国内産23種類の緑藻共生地衣について調べた結果を図6に示す：

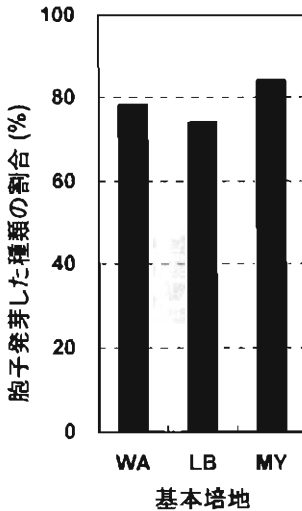


図6. 胞子発芽に及ぼす基本培地の影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出数の半数以上が発芽した種類の割合を示す。WA: Water-agar medium, LB: Lilly-Barnett medium, MY: Malt-yeast extract medium

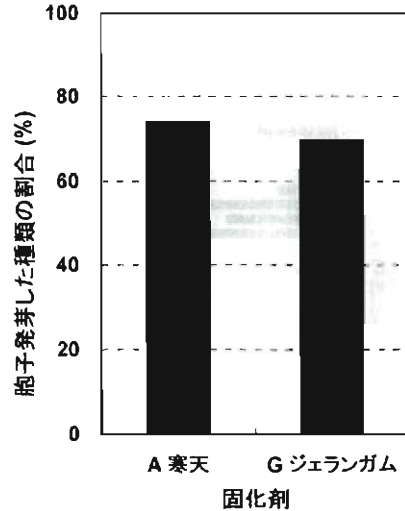


図7. 胞子発芽に及ぼす固化剤の影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出数の半数以上が発芽した種類の割合を示す。A: Lilly-Barnett agar-medium, G: Lilly-Barnett geranium-medium

*Arthonia cinnabarina*, *Buellia stellulata*, ヒメセンニンゴケ(*Dibaeis absoluta*), シロコナモシゴケ(*Graphina soozana*), カバイロイワモシゴケ(*Graphis cervina*), ホソモシゴケ(*Graphis tenella*), ツブミゴケ(*Gymnoderma insulare* Sharp & Yoshlm.), ヒメリボンゴケ(*Hypogymnia vittata* (Ach.) Gas.), *Lecanora megalochella*, *Lecanora subimergens*, *Lecidea* sp., *Letharia columbiana* (Nutt.) Thoms., チャザクロゴケ(*Loxospora ochrophaea*), オオコグボシゴケ(*Megalospora tuberculosa*), クスレウチキウメノキゴケ(*Myelochroa entothelochroa*), イワニクイボゴケ(*Ochrolechia parellula*), テリハゴケ(*Parmella laevior*), ヘリトリゴケ(*Porpidia albocaerulescens*), ウチキクロボシゴケ(*Pyxine endochrysin*), ハマカラタチゴケ(*Ramalina crassa*), カワラキゴケ(*Stereocaulon commixtum*), オオキゴケ(*Stereocaulon sorediiferum* Hue), アカサルオガセ(*Usnea rubescens*)

全体的には基本培地の影響はそれほど認められなかったが、ツブミゴケは寒天平板培地でのみ発芽し、またアカサルオガセでは、麦芽酵母エキス培地でのみ発芽が認められなかった(Yamamoto *et al.* 1998).

Ostrofsky & Denison(1980)は、*Xanthoria polycarpa*では麦芽エキス培地より寒天平板培地の

方が発芽し易いことを報告した。また, Belandria *et al.*(1989)は、グルコースが*Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb., *Lecidella elaeochroma* (Ach.) M.Choisy, イヌツメゴケ(*Peltigera canina* (L.) Willd.), *Physconia distorta*, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Usnea* sp.や*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.の胞子発芽を抑制することを報告した。このように純水寒天培地を用いれば充分発芽可能であり、培地に栄養分を加えることは種類によっては発芽が抑制されることが確かめられた。

### 3.2 固化剤

胞子発芽には通常寒天培地を用いることが多い。しかし、寒天はテングサの抽出物であり、混在する不純物が発芽を抑制することは充分考えられる。高等植物の培養では寒天を固化剤として用いた場合に充分な生長が見られないとき、微生物由来多糖類のジェランガム(商品名Gelrite)を用いた方がよいことがしばしば認められる。リリーバーネット培地に寒天またはジェランガムを固化剤とし、3.1で試験した23種類の地衣類の胞子発芽を調べた結果を図7に示す。全体的

には大きな差異は認められなかったが、ヒメセンニンゴケ(*Dibaeis absoluta*)、ヒメリボンゴケ(*Hypogymnia vittata*)や*Letharia columbiana*の胞子発芽に寒天は抑制的で、ジェランガムが有効であることがわかった。一方、オオコゲボシゴケ(*Megalospora tuberculosa*)は逆の結果を示し、残り19種類については固化剤による大きな差は認められなかった(Yamamoto *et al.* 1998)。

### 3.3 吸収剤

ツメゴケ属などシアノバクテリア共生地衣は緑藻共生地衣に比べて発芽しにくいことが知られている(Yamamoto *et al.* 1998)。例えば、ツメゴケ属の7種類では寒天平板培地でチレツメゴケのみが発芽した。胞子が発芽抑制物質を内蔵していることは他の菌類の胞子や植物の種子などでよくある現象であるので、培地に芳香族化合物の吸収性を示す樹脂(例えば、アンバーライト社製XAD2やXAD7など)を添加することによって、発芽抑制物質を吸収できれば胞子発芽の可能性が高まると考えられる。寒天平板培地に、アンバーライトXAD2を添加して、寒天平板培地では発芽しなかった次の6種類のツメゴケ属地衣類の胞子発芽を調べた。その結果、ヒロハツメゴケ、アカツメゴケ、ヒメツメゴケの3種類がアンバーライトXAD2添加培地で発芽することがわかった。しかし、ナガネツメゴケ、コフキツメゴケ、ヒラミツメゴケでは効果が認められなかった(Yamamoto *et al.* 1998)。このように、種による違いはあるものの発芽抑制物質を吸収することによって発芽率を高めることができることが確かめられた。実験に用いたのは以下の7種:

ヒロハツメゴケ(*Peltigera aphthosa*)、ナガネツメゴケ(*Peltigera dolichorhiza* (Nyl.) Nyl.)、ヒラミツメゴケ(*Peltigera horizontalls* (Huds.) Baumg.)、チレツメゴケ(*Peltigera praetextata*)、コフキツメゴケ(*Peltigera pruinosa*)、アカツメゴケ(*Peltigera rufescens*)、ヒメツメゴケ(*Peltigera venosa*)

### 3.4 培養温度

Ahmadjian(1993)はその総説の中で、胞子発芽は3から27℃の範囲で起きるが24℃が最適温度である

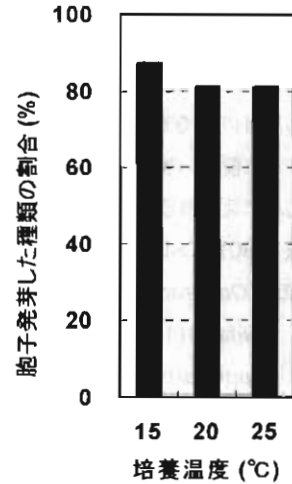


図8. 胞子発芽に及ぼす培養温度の影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出数の半数以上が発芽した種類の割合を示す。

と述べている。確かに、Ostrofsky & Denison(1980)は*Xanthoria polycarpa*の胞子発芽温度を調べ、10から20℃で発芽最適であることを報告した。しかし、これ以外に報告がなく、本当にAhmadjianの言葉通りであるのかを確認するために、以下の国内産16種類の地衣類の胞子発芽を15、20、25℃の3点で調べた。その結果を図8に示す。

*Arthonia cinnabarina*, *Buellia stellulata*, シロコナモシゴケ(*Graphina soozana*)、カバイロイワモシゴケ(*Graphis cervina*)、*Hypogymnia vittata*, *Lecanora subimmergens*, *Lecidea* sp., チャザクロゴケ(*Loxospora ochrophaea*)、クスレウチキウメノキゴケ(*Myelochroa entothoichroa*)、イワニクイボゴケ(*Ochrolechia parellula*)、テリハゴケ(*Parmelia laevior*)、ヘリトリゴケ(*Porpidia albocaerulescens*)、ウチキクロボシゴケ(*Pyxine endochrysin*)、ハマカラタチゴケ(*Ramalina crassa*)、カワラキゴケ(*Stereocaulon commixtum*)、オオキゴケ(*Stereocaulon sorediiferum*)。

80%以上の種類が15、20、25℃で発芽することがわかった。しかし、最適温度は種類によって異なり、例えば、シロコナモシゴケは15℃、ウチキクロボシゴケは25℃であり、その他の14種類は15、20と25℃ではほとんど差がなかった(Yamamoto *et al.* 1998)。

### 3.5 培地初発pH

培地初発pHとは、作製した培地を予めオートクレーブ前に0.1Nの水酸化ナトリウムや0.1Nの塩酸で所定に調整したpHの値を意味する。培地初発pHの胞子発芽に対する影響は、自然界における胞子の発芽環境を反映すると思われる。先に行われたPyatt(1968), Christmas(1980), Ostrofsky & Denison(1980)の実験結果では*Opegrapha atra* Pers. (pH4-8), *Pyrenula nitida*(pH4-5), *Xanthoria parietina*(pH6), *X. polycarpa*(pH4-8)がそれぞれ発芽pH範囲であった。下記の国内産11種類の地衣類の胞子発芽をpH5, 6, 7, 8の4点で調べた結果、pH5から7の間で試験した全種類が発芽し、図9に示すようにpH6で最も多くの種類が発芽した。pH7からアルカリ側では発芽が抑えられた。しかし、中にはカバイロイワモシゴケのように発芽がpHとは無関係の種類もあった(Yamamoto et al. 1998)

*Buellia stellulata*, カバイロイワモシゴケ(*Graphis cervina*), *Lecanora subimmersens*, オオコゲボシゴケ(*Megalospora tuberculosa*), クスレウチキウメノキゴケ(*Myelochroa entotheiochroa*), イワニクイボゴケ(*Ochrolechia parellula*), テリハゴケ(*Parmelia laevior*), ヘリトリゴケ(*Porpidia albocaerulescens*), ウチキクロボシゴケ(*Pyxine endochrysin*), ハマカラタチゴケ(*Ramalina crassa*), カワラキゴケ(*Stereocaulon commixtum*)

## 4. 胞子培養された地衣類

表1に現在までに胞子培養が確認された地衣類をリストアップした。調査した限りにおいて61科135属478種類の地衣類の子嚢胞子に由来する培養株が確立されている(主にCrittenden et al. 1995のデータと秋田県立大学, 日本ペイント, 高知学園短期大学でのデータを集成)。

## 5. 胞子培養の応用

### 5.1 地衣菌による成分生産

胞子由来地衣菌を培養してその地衣成分生産を調べた報告は多い。例えば, *Cladonia cristatella*(Yamamoto et al. 1996)によるcristazarin類,

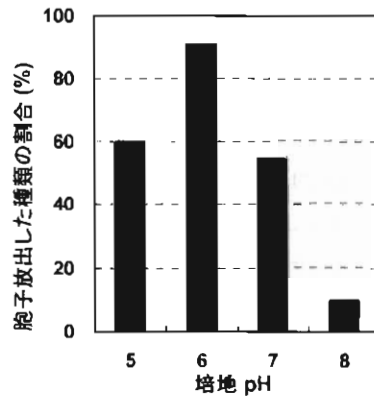


図9. 胞子発芽に及ぼす培地初発pHの影響。縦軸は試験した種類総数の中で胞子放出数の半数以上が発芽した種類の割合を示す。

ヤマヒコノリ(*Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz, Miyagawa et al. 1993), ヤマトキゴケ(*Stereocaulon japonicum* Th. Fr., Miyagawa et al. 1997)やハナサルオガセ(*Usnea orientalis* Mot., Kon et al. 1997)によるdibenzofuran類, セイタカアカミゴケ(*Cladonia graciliformis* Zahlbr., Ejiri et al. 1975b), *Graphis desquamescens* (Fee) Hale & Wirth. (Miyagawa et al. 1994)によるgraphisquinone, モシゴケ(*Graphis scripta* (L.) Ach., Miyagawa et al. 1994)によるgraphenone, *Graphis scripta* (L.) Ach. var. *pulverulenta* (Tanahashi et al. 1997)によるgraphislactone類, ザクロゴケ(*Haematomma*)の仲間(Miyagawa et al. 2001)によるazaanthraquinone類などのような異常代謝産物, ショクダイゴケ(*Cladonia crispata* (Ach.) Flot., Ejiri et al. 1975a)やミヤマキゴケ(*Stereocaulon curtatum* Nyl., Hamada & Ueno 1990)によるdepside類, ハマカラタチゴケモドキ(*Ramalina siliquosa* (Huds.) A. L. Sm., Hamada 1991)によるUsnic acidなどのような通常の地衣成分がある。一方, 地衣体からも地衣菌を誘導培養することができるが, 胞子由来地衣菌と地衣体由来の地衣菌で成分の違いを明確に確かめた報告はない。



表1. 胞子由来地衣菌株 (主にCrittenden *et al.* 1995のデータと秋田県立大学, 日本ペイント, 高知学園短期大学でのデータを集成)。

科	属	数	種名
ASCOMYCOTA			
Acarosporaceae	<i>Acarospora</i>	4	<i>A. citrina</i> , <i>A. fuscata</i> , <i>A. sinopica</i> , <i>A. smaragdula</i>
	<i>Sarcogyne</i>	1	<i>S. simplex</i>
Agyriaceae	<i>Xylographa</i>	1	<i>X. abletina</i>
Arthoniaceae	<i>Arthonia</i>	8	<i>A. cinnabarina</i> , <i>A. ilicina</i> , <i>A. lecideella</i> , <i>A. radiata</i> , <i>A. rubella</i> , <i>A. spadicea</i> , <i>A. stenographella</i> , <i>A. vinosa</i>
	<i>Arthothelium</i>	1	<i>A. macrothecum</i>
Arthopyreniaceae	<i>Arthopyrenia</i>	5	<i>A. antecellans</i> , <i>A. carneobrunneola</i> , <i>A. nitescens</i> , <i>A. punctiformis</i> , <i>A. ranunculospora</i>
	<i>Melanotheca</i>	1	<i>M. cruenta</i>
	<i>Microthella</i>	1	<i>M. albidella</i>
	<i>Mycomicrothella</i>	2	<i>M. leuckertii</i> , <i>M. minutula</i>
	<i>Tomasella</i>	2	<i>T. eschweileri</i> , <i>T. gelatinosa</i>
Bacidiaceae	<i>Bacidia</i>	6	<i>B. incompta</i> , <i>B. chlorantha</i> , <i>B. friesiana</i> , <i>B. laurocerasi</i> , <i>B. leucophyllina</i> , <i>B. sabuletorum</i>
	<i>Cliostomum</i>	1	<i>C. griffithii</i>
	<i>Lecania</i>	1	<i>L. erysibe</i>
	<i>Squamarina</i>	1	<i>S. cartilaginea</i>
	<i>Tephromela</i>	1	<i>T. atra</i>
Baeomycetaceae	<i>Baeomyces</i>	4	<i>B. eteromorphus</i> , <i>B. placophyllus</i> , <i>B. roseus</i> , <i>B. rufus</i>
Brigantiaeaceae	<i>Brigantiaea</i>	2	<i>B. ferruginea</i> , <i>B. leucoxantha</i>
Buelliaaceae	<i>Buellia</i>	10	<i>B. disciformis</i> , <i>B. erubescens</i> , <i>B. lauricassiae</i> , <i>B. parasema</i> , <i>B. polyspora</i> , <i>B. punctata</i> , <i>B. schaeferi</i> , <i>B. stellulata</i> , <i>B. stillingiana</i> , <i>B. subdisciformis</i>
Caliciaceae	<i>Calicium</i>	3	<i>C. abletinum</i> , <i>C. quercinum</i> , <i>C. viride</i>
Candelariaceae	<i>Candelariella</i>	2	<i>C. aurella</i> , <i>C. vltellina</i>
Capnodiaceae	<i>Echinothecium</i>	1	<i>E. reticulatum</i>
Catillariaceae	<i>Catillaria</i>	1	<i>C. atropurpurea</i>
Chrysothricaceae	<i>Chrysothrix</i>	1	<i>C. chrysopteralma</i>
Cladoniaceae	<i>Cladia</i>	2	<i>C. aggregata</i> , <i>C. schizopora</i>
	<i>Cladonia</i>	43	<i>C. bellidiflora</i> , <i>C. borealis</i> , <i>C. boryi</i> , <i>C. caespiticia</i> , <i>C. capitata</i> , <i>C. ariosa</i> , <i>C. cervicornis</i> , <i>C. chlorophaea</i> , <i>C. coccifera</i> , <i>C. crispata</i> , <i>C. cristatella</i> , <i>C. declivens</i> , <i>C. evansi</i> , <i>C. fimbriata</i> , <i>C. floerkeana</i> , <i>C. furcata</i> , <i>C. graciliformis</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. incrassata</i> , <i>C. macrophylla</i> , <i>C. macilentata</i> , <i>C. nemoxyna</i> , <i>C. ochrochlora</i> , <i>C. papillaria</i> , <i>C. pleurota</i> , <i>C. polycarpoides</i> , <i>C. ramulosa</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. sarmentosa</i> , <i>C. scabruscula</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>C. southlandica</i> , <i>C. squamosa</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>C. subcarlosa</i> , <i>C. subdigitata</i> , <i>C. submultiformis</i> , <i>C. subtenius</i> , <i>C. tenuicaulis</i> , <i>C. unclalis</i> , <i>C. verticillata</i> , <i>C. vulcani</i> , <i>C. vulcanica</i>
	<i>Metus</i>	1	<i>M. conglomeratus</i>
	<i>Thysanothecium</i>	1	<i>T. scutellatum</i>
Coccotremataceae	<i>Coccotrema</i>	1	<i>C. cucurbitula</i>
Collemataceae	<i>Leptogium</i>	1	<i>L. burgessii</i>
Coniocybaeae	<i>Chaenotheca</i>	3	<i>C. chrysocephala</i> , <i>C. ferruginea</i> , <i>C. furfuracea</i>
	<i>Sclerophora</i>	1	<i>S. gracillima</i>
Dactylosporaceae	<i>Dactylospora</i>	1	<i>D. parasitica</i>
Diploschistaceae	<i>Diploschistes</i>	7	<i>D. actinostomus</i> , <i>D. caesioplumbeus</i> , <i>D. muscorum</i> , <i>D. oceanicus</i> , <i>D. ocellatus</i> , <i>D. sanwicense</i> , <i>D. scruposus</i>
Fuscideaceae	<i>Fuscidea</i>	1	<i>F. lightfootii</i>
Graphidaceae	<i>Glyphis</i>	2	<i>G. cicatricosa</i> , <i>G. lepida</i>
	<i>Graphina</i>	5	<i>G. bipartita</i> , <i>G. ruiziana</i> , <i>G. soozana</i> , <i>G. subvirginalis</i> , <i>G. virginalis</i>
	<i>Graphis</i>	13	<i>G. afzelli</i> , <i>G. anfractuosa</i> , <i>G. caesiella</i> , <i>G. cervina</i> , <i>G. cognata</i> , <i>G. connectans</i> , <i>G. desquamescens</i> , <i>G. ellegans</i> , <i>G. immersa</i> , <i>G. fibrata</i> , <i>G. lineola</i> , <i>G. tenella</i> , <i>G. scripta</i>
	<i>Phaeographina</i>	2	<i>P. fulgurata</i> , <i>P. quasslaecola</i>
	<i>Phaeographis</i>	8	<i>P. asteriformis</i> , <i>P. dendritica</i> , <i>P. dendroides</i> , <i>P. exaltata</i> , <i>P. hawaiiensis</i> , <i>P. leucophella</i> , <i>P. smithii</i> , <i>P. substellata</i>
	<i>Sarcographa</i>	1	<i>S. rechingeri</i>
	<i>Sarcographia</i>	1	<i>S. sandwicensis</i>
Gyalectaceae	<i>Pachyphiale</i>	1	<i>P. carneola</i>
Haematommataceae	<i>Haematomma</i>	3	<i>H. collatum</i> , <i>H. faurlei</i> , <i>H. puniceum</i>
	<i>Loxospora</i>	1	<i>L. ochrophaea</i>
Hymeneliaceae	<i>Aspicilia</i>	2	<i>A. contorta</i> , <i>A. verrucigera</i>
	<i>Hobsonia</i>	1	<i>H. christiansenii</i>
	<i>Megaspora</i>	1	<i>M. verrucosa</i>
Hypogymniaceae	<i>Hypogymnia</i>	4	<i>H. mundata</i> , <i>H. physodes</i> , <i>H. tavaresii</i> , <i>H. vittata</i>
Icmadophilaceae	<i>Dibaeis</i>	3	<i>D. absoluta</i> , <i>D. baeomyces</i> , <i>D. holstii</i>
	<i>Icmadophila</i>	1	<i>I. ericetorum</i>

表1(続き)

科	属	数	種名	
Lecanoraceae	<i>Lecanora</i>	36	<i>L. achroella</i> , <i>L. bolcana</i> , <i>L. caesiorubella</i> , <i>L. campestris</i> , <i>L. cenisia</i> , <i>L. chlorotera</i> , <i>L. cinerofusca</i> , <i>L. cinerea</i> , <i>L. collocarpa</i> , <i>L. confusa</i> , <i>L. conizaeoides</i> , <i>L. dispersa</i> , <i>L. flavovirens</i> , <i>L. gangaleoides</i> , <i>L. hageni</i> , <i>L. hybocarpa</i> , <i>L. hypoptoides</i> , <i>L. imshaugii</i> , <i>L. intricata</i> , <i>L. iseana</i> , <i>L. jamesii</i> , <i>L. cf. laevis</i> , <i>L. megalocheila</i> , <i>L. muralis</i> , <i>L. nigromarginata</i> , <i>L. nipponica</i> , <i>L. pulcaris</i> , <i>L. pulverulenta</i> , <i>L. rubina</i> , <i>L. rupicola</i> , <i>L. strobilina</i> , <i>L. subfusca</i> , <i>L. cf. symmicta</i> , <i>L. subimmergens</i> , <i>L. sulphurata</i> , <i>L. varia</i>	
	<i>Lecidella</i>	4	<i>L. elaeochroma</i> , <i>L. sendaiensis</i> , <i>L. stigmata</i> , <i>L. subincongrua</i>	
	<i>Pleopsidium</i>	1	<i>P. chlorophanum</i>	
Lichinaceae	<i>Rhizoplaca</i>	1	<i>R. chrysoleuca</i>	
	<i>Lichina</i>	1	<i>L. confis</i>	
Lecideaceae	<i>Amygdalaria</i>	1	<i>A. pelobotryon</i>	
	<i>Hypocenomyce</i>	3	<i>H. australis</i> , <i>H. foveata</i> , <i>H. scalaris</i>	
Lobariaceae	<i>Lecidea</i>	19	<i>L. atrocinerea</i> , <i>L. auriculata</i> , <i>L. confluens</i> , <i>L. crustulata</i> , <i>L. cyana</i> , <i>L. dducens</i> , <i>L. erratica</i> , <i>L. fuscoatra</i> , <i>L. fuscocinerea</i> , <i>L. hasseii</i> , <i>L. lactea</i> , <i>L. lapicida</i> , <i>L. lithophila</i> , <i>L. orosthea</i> , <i>L. pantherina</i> , <i>L. phaeops</i> , <i>L. plana</i> , <i>L. uliginosa</i> , <i>L. vernalis</i>	
	<i>Lobaria</i>	3	<i>L. adscripturiens</i> , <i>L. discolor</i> , <i>L. virens</i>	
	<i>Pseudocyphellaria</i>	2	<i>P. aurata</i> , <i>P. crocata</i>	
Megalosporaceae	<i>Megalospora</i>	4	<i>M. campylospora</i> , <i>M. papillifera</i> , <i>M. pruinata</i> , <i>M. tuberculosa</i>	
Monoblastaceae	<i>Anisomeridium</i>	2	<i>A. biforme</i> , <i>A. tuckerae</i>	
Mycoblastaceae	<i>Mycoblastus</i>	2	<i>M. cf. affinis</i> , <i>M. sanguinarius</i>	
Mycocaliciaceae	<i>Phaeocalicium</i>	1	<i>P. praecedens</i>	
	<i>Stenocybe</i>	1	<i>S. pullatula</i>	
Nephromataceae	<i>Nephroma</i>	2	<i>N. helveticum</i> , <i>N. tropicum</i>	
Odontotremataceae	<i>Skyttea</i>	1	<i>S. nitschkei</i>	
Opegraphaceae	<i>Bactrospora</i>	1	<i>B. cf. myriadea</i>	
	<i>Opegrapha</i>	4	<i>O. herbarum</i> , <i>O. lichenoides</i> , <i>O. ochrocheila</i> , <i>O. rufescens</i>	
Pannariaceae	<i>Sclerophyton</i>	1	<i>S. inscriptum</i>	
	<i>Erioderma</i>	1	<i>E. pulchrum</i>	
Parmeliaceae	<i>Cetraria</i>	2	<i>C. islandica</i> , <i>C. nigricans</i>	
	<i>Cetrelia</i>	1	<i>C. olivetorum</i>	
	<i>Dactylina</i>	1	<i>D. ramulosa</i>	
	<i>Flavocetraria</i>	2	<i>F. cuculata</i> , <i>F. nivalis</i>	
	<i>Flavoparmelia</i>	1	<i>F. rutidota</i>	
	<i>Melanelia</i>	4	<i>M. elegantula</i> , <i>M. exasperata</i> , <i>M. olivacea</i> , <i>M. stygia</i>	
	<i>Myelochroa</i>	1	<i>M. entotheiochroa</i>	
	<i>Neofuscelia</i>	2	<i>N. pulla</i> , <i>N. verrucella</i>	
	<i>Parmelia</i>	10	<i>P. acetabulum</i> , <i>P. centrifuga</i> , <i>P. cumberlandica</i> , <i>P. erumpens</i> , <i>P. laevior</i> , <i>P. omphalodes</i> , <i>P. saxatilis</i> , <i>P. sulcata</i> , <i>P. tenuirima</i> , <i>P. tillacea</i>	
	<i>Parmotrema</i>	2	<i>P. tinctorum</i> , <i>P. xanthinum</i>	
	<i>Pleurosticta</i>	1	<i>P. acetabulum</i>	
	<i>Relicina</i>	1	<i>R. limbata</i>	
	<i>Rimelia</i>	1	<i>R. reticulatum</i>	
	<i>Tukermannopsis</i>	3	<i>T. ciliaris</i> , <i>T. halei</i> , <i>T. sepincola</i>	
	<i>Xanthoparmelia</i>	5	<i>X. australasica</i> , <i>X. conspersa</i> , <i>X. elixii</i> , <i>X. mexicana</i> , <i>X. tasmanica</i>	
	Peltigeraceae	<i>Peltigera</i>	3	<i>P. leucophlebia</i> , <i>P. polydactyla</i> , <i>P. praetextatata</i>
	Pertusariaceae	<i>Ochrolechia</i>	4	<i>O. pallenscens</i> , <i>O. parella</i> , <i>O. parellula</i> , <i>O. trocophora</i>
<i>Pertusaria</i>		17	<i>P. albescens</i> , <i>P. corallina</i> , <i>P. flavicans</i> , <i>P. gibberosa</i> , <i>P. hymenea</i> , <i>P. hymeneloides</i> , <i>P. leloplaca</i> , <i>P. multipuncta</i> , <i>P. norstictica</i> , <i>P. oculata</i> , <i>P. paratuberculifera</i> , <i>P. pertusa</i> , <i>P. subobductans</i> , <i>P. tetralthalamia</i> , <i>P. texana</i> , <i>P. trachythallina</i> , <i>P. velata</i>	
Physciaceae	<i>Anaptychia</i>	1	<i>A. ciliaris</i>	
	<i>Dirinaria</i>	1	<i>D. applanata</i>	
	<i>Heterodermia</i>	1	<i>H. obscurata</i>	
	<i>Phaeophyscia</i>	1	<i>P. endococclina</i>	
	<i>Physcia</i>	7	<i>P. adscendens</i> , <i>P. aipolia</i> , <i>P. millegrana</i> , <i>P. orbicularis</i> , <i>P. phaea</i> , <i>P. semipinnata</i> , <i>P. stellaris</i>	
	<i>Physciella</i>	1	<i>P. denigrata</i>	
Porpidiaceae	<i>Pyxine</i>	2	<i>P. endochrysinia</i> , <i>P. eschweileri</i>	
	<i>Rinodina</i>	6	<i>R. dissa</i> , <i>R. exigua</i> , <i>R. luridescens</i> , <i>R. micronatula</i> , <i>R. roboris</i> , <i>R. subglaucescens</i>	
	<i>Porpidia</i>	9	<i>P. albocaeerulescens</i> , <i>P. cinereoatra</i> , <i>P. crustulata</i> , <i>P. flavicunda</i> , <i>P. grisea</i> , <i>P. hydrophila</i> , <i>P. cf. lowiana</i> , <i>P. macrocarpa</i> , <i>P. platycarpoides</i>	
Psoraceae	<i>Psora</i>	1	<i>P. decipiens</i>	
Pyrenulaceae	<i>Anthracotheicum</i>	2	<i>A. albescens</i> , <i>A. sandwicense</i>	
	<i>Pyrenula</i>	16	<i>P. anomala</i> , <i>P. athallina</i> , <i>P. chlorospila</i> , <i>P. cruenta</i> , <i>P. emesa</i> , <i>P. glaziovii</i> , <i>P. laevigata</i> , <i>P. macrospora</i> , <i>P. nitida</i> , <i>P. occidentalis</i> , <i>P. punctella</i> , <i>P. punctifera</i> , <i>P. rockii</i> , <i>P. sandwicensis</i> , <i>P. sessilis</i> , <i>P. sublatteritia</i>	

表1(続き)

科	属	数	種名
Ramalinaceae	<i>Ramalina</i>	22	<i>R. americana</i> , <i>R. callicalls</i> , <i>R. celastri</i> , <i>R. complanata</i> , <i>R. conduplicans</i> , <i>R. crassa</i> , <i>R. decipiens</i> , <i>R. dilacerata</i> , <i>R. ecklonii</i> , <i>R. farinacea</i> , <i>R. fastiglata</i> , <i>R. fraxinea</i> , <i>R. implectens</i> , <i>R. lacera</i> , <i>R. nervulosa</i> , <i>R. roesleri</i> , <i>R. siliquosa</i> , <i>R. sinensis</i> , <i>R. stenospora</i> , <i>R. subbreviscula</i> , <i>R. subcomplanata</i> , <i>R. subpusilla</i> , <i>R. yasudae</i>
Rhizocarpaceae	<i>Rhizocarpon</i>	6	<i>R. arcticum</i> , <i>R. badloatrum</i> , <i>R. eupetraeoides</i> , <i>R. lavatum</i> , <i>R. obscuratum</i> , <i>R. umbilicatum</i>
Sphaerophoraceae	<i>Bunodophoron</i>	1	<i>B. diplotypum</i>
Stereocaulaceae	<i>Sphaerophorus</i>	1	<i>S. fragilis</i>
	<i>Pilophorus</i>	1	<i>P. clavatus</i>
Stictidaceae	<i>Stereocaulon</i>	12	<i>S. alpinum</i> , <i>S. curtatum</i> , <i>S. commixtum</i> , <i>S. dactylophyllum</i> , <i>S. japonicum</i> , <i>S. octomerellum</i> , <i>S. paschale</i> , <i>S. ramulosum</i> , <i>S. sasakii</i> , <i>S. soreidiferum</i> , <i>S. vesuvianum</i> , <i>S. vulcani</i>
	<i>Conotrema</i>	1	<i>C. urcelatum</i>
Strigulaceae	<i>Porina</i>	1	<i>P. sandwicensis</i>
	<i>Stigula</i>	2	<i>S. jamesii</i> , <i>S. taylorii</i>
Teloschistaceae	<i>Caloplaca</i>	14	<i>C. cerina</i> , <i>C. chalybaea</i> , <i>C. citrina</i> , <i>C. crenularia</i> , <i>C. ferruginea</i> , <i>C. festiva</i> , <i>C. flavorubescens</i> , <i>C. haematites</i> , <i>C. holocarpa</i> , <i>C. isidiigera</i> , <i>C. leptoplisma</i> , <i>C. lobata</i> , <i>C. saxicola</i> , <i>C. wrightii</i>
	<i>Teloschistes</i>	1	<i>T. chrysophthalmus</i>
Thelenellaceae	<i>Xanthoria</i>	8	<i>X. aureola</i> , <i>X. calcicola</i> , <i>X. candelaria</i> , <i>X. ectaneoides</i> , <i>X. elegans</i> , <i>X. fallax</i> , <i>X. mandschulica</i> , <i>X. parietina</i>
	<i>Julella</i>	1	<i>J. fallaciosa</i>
Thelotremaaceae	<i>Leptotrema</i>	1	<i>L. compunctum</i>
	<i>Phaeotrema</i>	1	<i>P. rockii</i>
Trepellaceae	<i>Thelotrema</i>	2	<i>T. lepadinum</i> , <i>T. subtile</i>
	<i>Placynthiella</i>	1	<i>P. uliginosa</i>
Trypethellaceae	<i>Trapelia</i>	2	<i>T. coarctata</i> , <i>T. involuta</i>
	<i>Trapeliopsis</i>	1	<i>T. granulosa</i>
Umbilicariaceae	<i>Trypethellum</i>	1	<i>T. mastoideum</i>
	<i>Lasallia</i>	1	<i>L. papulosa</i>
Usneaceae	<i>Umbilicaria</i>	4	<i>U. arctica</i> , <i>U. cylindrica</i> , <i>U. hyperborea</i> , <i>U. proboscidea</i>
	<i>Evernia</i>	1	<i>E. esorediosa</i>
Verrucariaceae	<i>Letharia</i>	2	<i>L. columbiana</i> , <i>L. vulpina</i>
	<i>Usnea</i>	8	<i>U. articulata</i> , <i>U. ceratina</i> , <i>U. diffracta</i> , <i>U. florida</i> , <i>U. rubescens</i> , <i>U. rubiginea</i> , <i>U. scabrata</i> , <i>U. strigosa</i>
Incertae sedis	<i>Dermatocarpon</i>	2	<i>D. fluviatile</i> , <i>D. miniatum</i>
	<i>Muellerella</i>	1	<i>M. pygmae</i>
BASIDIOMYCOTA	<i>Normandina</i>	1	<i>N. pulchella</i>
	<i>Polyblastica</i>	1	<i>P. cruenta</i>
Dictyonemataceae	<i>Verrucaria</i>	2	<i>V. macrostoma</i> , <i>V. viridula</i>
	<i>Clypeococcum</i>	1	<i>C. hypocnomyceacea</i>
Dictyonemataceae	<i>Endococcus</i>	1	<i>E. rugulosus</i>
	<i>Mycoglaena</i>	1	<i>M. myricae</i>
Totals (61)	(135)	478	

## 引用文献

- Ahmadjian V. 1961. Studies on lichenized fungi. *Bryologist* 64: 168-179.
- Ahmadjian V. 1973. Methods of isolation and culturing lichen symbionts and thalli. In Ahmadjian V. & Hale M.E. (eds.), *The lichens*, pp. 653-660. Academic Press, New York.
- Ahmadjian V. 1993. The mycobiont (fungal symbiont). In *The lichen symbiosis*, pp. 8-15. John Wiley & Sons, New York.
- Belandria G., Asta J. & Nurit F. 1989. Effects of sulphur dioxide and fluoride on ascospore germination of several lichens. *Lichenologist* 21: 79-86.
- Chrismas M. 1980. Ascospore discharge and germination in *Xanthoria parietina*. *Lichenologist* 12: 403-406.
- Crittenden P. D., David J. C., Hawksworth D. L. & Campbell F. S. 1995. Attempted isolation and success in the culturing of a broad spectrum of lichen-forming and lichicolous fungi. *New Phytol.* 130: 267-297.
- Ejiri H. & Shibata S. 1975a. Squamatic acid from the mycobiont of *Cladonia crispata*. *Phytochemistry* 14: 2505.
- Ejiri H., Sankawa U. & Shibata S. 1975b. Graciliformin and its acetates in *Cladonia graciliformis*. *Phytochemistry* 14: 277-279.
- Garrett R. M. 1971. Studies on some aspects of ascospore liberation and dispersal in lichens. *Lichenologist* 5: 33-44.
- Hamada N. 1991. Environmental factors affecting the content of usnic acid in the lichen mycobiont of *Ramalina siliquosa*. *Bryologist* 94: 57-59.
- Hamada N. & Ueno T. 1990. Lecanoric acid from the mycobiont of the lichen *Stereocaulon curtatum*. *Phytochemistry* 29: 678-679.
- Kon Y., Kashiwadani H., Wardlaw J. H. & Ellix J. A. 1997.

- Effects of culture conditions on dibenzofuran production by cultured mycobionts of lichens. *Symbiosis* 23: 97-106.
- Lilly V. G. & Barnett H. L. 1951. *Physiology of the fungi*. 464 pp. (p.464). McGraw-Hill, New York.
- Miyagawa H., Hamada N. & Ueno T. 1993. Hypostrepsiric acid, a new dibenzofuran from the cultured lichen mycobiont of *Evernia esorediosa*. *Phytochemistry* 34: 589-591.
- Miyagawa H., Hamada N., Sato M. & Ueno T. 1994. Pigments from the cultured lichen mycobionts of *Graphis scripta* and *G. desquamescens*. *Phytochemistry* 36: 1319-1332.
- Miyagawa H., Yamashita M. & Hamada N. 1997. Hypostrepsiric acid from a cultured lichen mycobiont of *Stereocaulon japonicum*. *Phytochemistry* 46: 1289-1291.
- Moriyasu Y., Miyagawa H., Hamada H., Miyawaki H. & Ueno T. 2001. 5-Deoxy-7-methylbostrycoidin from cultured mycobionts from *Haematomma* sp. *Phytochemistry* 58: 239-241.
- Ostrofsky A. & Denison W. C. 1980. Ascospore discharge and germination in *Xanthoria polycarpa*. *Mycologia* 72: 1171-1179.
- Pyatt F. B. 1968. An investigation into conditions influencing ascospore discharge and germination in lichens. *Rev. Bryol. Lichenol.* 36: 323-329.
- Pyatt F. B. 1969. Studies of the periodicity of spore discharge and germination in lichens. *Bryologist* 72: 48-53.
- Pyatt F. B. 1973. Lichen propagules. In Ahmadjian V. & Hale M. E. (eds.), *The lichens*, pp. 117-145. Academic Press, New York.
- Ramkær K. 1978. The influence of salinity on the establishing phase of rocky shore lichens. *Bot. Tidsskrift* 72: 119-123.
- Takahagi T., Yamamoto Y., Kinoshita Y. & Yamada T. 2000. Influence of NaCl concentrations on spore germination and hyphal growth of lichens. *J. Hattori Bot. Lab.* (88): 247-255.
- Tanahashi T., Kuroishi M., Kuwahara A., Nagakura N. & Hamada N. 1997. Four phenolics from the cultured lichen mycobiont of *Graphis scripta* var. *pulverulenta*. *Chem. Pharm. Bull.* 45: 1183-1185.
- Whiton J. C. & Lawrey J. D. 1982. Inhibition of *Cladonia cristatella* and *Sordaria fimicola* ascospore germination by lichen acids. *Bryologist* 85: 222-226.
- Whiton J. C. & Lawrey J. D. 1984. Inhibition of crustose lichen spore germination by lichen acids. *Bryologist* 87: 42-43.
- Yamamoto Y., Matsubara H., Kinoshita Y., Kinoshita Y., Koyama K., Takahashi K., Ahmadjian V., Kurokawa T. & Yoshimura I. 1996. Naphthazarin derivatives from cultures of the lichen *Cladonia cristatella*. *Phytochemistry* 43: 1239-1242.
- Yamamoto Y., Kinoshita Y., Takahagi T., Kroken S., Kurokawa T. & Yoshimura I. 1998. Factors affecting discharge and germination of lichen ascospores. *J. Hattori Bot. Lab.* (85): 267-278.
- Yoshimura I., Yamamoto Y., Nakano T. & Finnie J. 2001. Isolation and culture of lichen photobionts and mycobionts. In Kranner I., Becknett R. & Varma A. (eds.), *Methods In Lichenology*, pp. 3-33. Springer-Verlag, Heidelberg.

(Submitted 13 March 2002 / Accepted 14 May 2002)