

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 23 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291084

研究課題名(和文) 生きる化石「接合菌類」の多様性から読み解く菌類の陸上進出と繁栄

研究課題名(英文) Terrestrialization of the kingdom Fungi deduced from the biodiversity of "living fossils" Zygomycota

研究代表者

出川 洋介 (DEGAWA, Yousuke)

筑波大学・生命環境系・助教

研究者番号：00311431

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,200,000円

研究成果の概要(和文)：真菌類(菌界)の進化過程を推定する上で重要な鍵を握る“生きた化石”ともいえる接合菌類について、温帯域～熱帯域でインベントリー調査を実施し、多数の未記載種、稀産種の発見に成功した。これらの新規材料の分離培養菌株を確立し、形態的形質の精査、分子系統解析を行うとともに、以下の検討により、菌類の陸上進出に関する理解を深めた。1) 動物との相互作用：キクセラ亜門における腸内外両生菌類の発見、2) 植物との相互作用：ケカビ亜門アツギケカビ目における菌根の起源の解析、3) 接合菌類の祖先群であるツボカビ門における系統分類学的検討および鞭毛基部装置構造の解析。

研究成果の概要(英文)：Inventory researches on "Zygomycota" were carried out at temperate to tropical regions of Japan and adjacent areas in Southeast Asia. Dynamic evolutionary process, especially focused on the "terrestrialization" of the kingdom Fungi was discussed based on the investigations on newly obtained following fungal materials; 1) taxa showing interaction with animals (new life style of Kickxellomycotina living both inside and outside of guts of arthropods hosts), 2) taxa showing interaction with plants (taxonomic and phylogenetic studies on Endogonales of Mucoromycotina indicating the origin of mycorrhizae and some possible interaction with bacteria), 3) taxa for considering the loss of flagella (phylogenetic and cytological investigations on Chytridiomycota as an ancestral taxon of Zygomycota, and some Entomophthoromycotina).

研究分野：菌類系統分類学

キーワード：接合菌類 系統分類 共生 進化 側系統群 陸上進出 生活史 自然史

1. 研究開始当初の背景

菌類進化の中央に位置する接合菌門が消失?: アメリカの菌類の系統解析プロジェクト AFTOL (All Fungal Tree of Life) により 2006 年までに菌類進化の大筋が明らかにされた。その結果、1) 菌類は動物と姉妹群をなすオピストコンタの一員であり、2) 原始的なツボカビ門の一部が上陸して接合菌門が生じ、そこから菌根性のグロムス門を介し子囊菌門、担子菌門が多様化した、という図式は、ほぼ定説となっている。翌 2007 年、英国菌学会報誌上で公表された新しい分類体系では“接合菌門”が消滅してしまった。古くから認められてきた“接合菌門”は、単系統群ではないとされ、4 亜門に解体されたのだ。これは何を意味するのか?

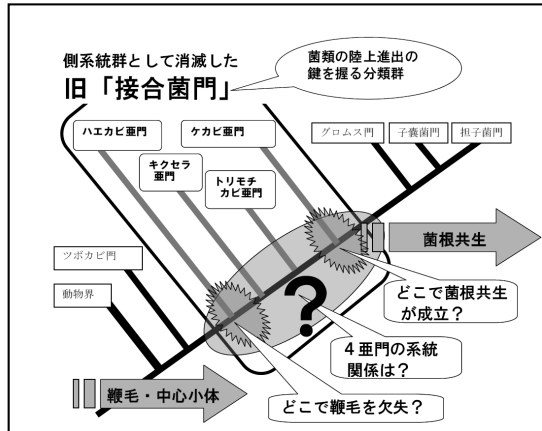
接合菌類にはその後、分化した菌類に必要な全要素が揃う: 接合菌類は約 1 千種を含む小さな分類群だが、他生物(植物、動物、菌類、プロチスタ、細菌)と相互作用(寄生・共生・腐生)し多様な生き方を示す。“二核菌”としてまとめられる子囊菌・担子菌類は約 9 万種を含み菌界全体の既知種数の約 9 割を占めるが、その爆発的な適応放散を支えた基本的体制(隔壁菌糸、射出機構)生活戦略(菌根共生、菌糸の分化による微小動物の捕食)は接合菌類の分類群中に既に認められる。

菌類はどのように陸上化したか?: 化石情報が豊かな大型動植物で想定されている進化過程では 4 ~ 3 億年前、シルル紀からデボン紀にかけ、シダ植物の繁栄、昆虫や両生類の出現など相次ぐ生物の陸上進出が認められる。菌類の古生物学的情報は乏しいが遊走子を持つツボカビ類が陸上に進出し鞭毛を失い接合菌類が誕生し植物の根系に菌根が確立したのもこの頃だろう。その後 P/T、K/T 境界の大量絶滅を経て、恐竜等多くの生物が絶滅する。この後、種子植物の繁栄と並行して、二核菌の爆発的多様化が起きたのだろう。

生きる化石「接合菌類」: 原始的な動植物は絶滅を潜り抜け今に生きながらえている。既知の接合菌類の多くは早成長で糖を急速に資化する腐生性種だが、原始的な動植物に寄生・共生し深く関わる種も多い。また、接合菌類は二核菌類に比べ分類群間の遺伝的距離が極度に大きい。これらの事実は、接合菌類が、文字通り「生きる化石」に相当する菌類であることを示唆する。即ち接合菌類の進化過程には、菌界が推定 150 万種にも多様化した成因が読み取れるはずなのだ。

側系統群として消滅した“接合菌門”: 近年、「爬虫類」がやはり側系統群だと判明し分類群として認められなくなった。接合菌類も類似の進化的背景を持つ生物群と考えられる。しかし現在、4 亜門相互の系統関係は爬虫類のように解明されてはおらず、どれが最も古いのかも不明だ。つまり、「接合菌類の単系統性」が支持されないのと同時に、「接合菌類の側系統性」も決して支持されていない。つまり菌類進化過程の要に位置していなが

ら、その系統進化の道筋はきわめて曖昧な状態で保留されているのだ。



2. 研究の目的

菌界の進化過程を探る上で重要な鍵を握る“生きた化石”接合菌類について、1. 徹底した温帯～熱帯でのインベントリー調査を実施し、成果物に関し、2. 高精度の系統樹構築を行い各分類群の系統分類学的位置づけを解明する。また、その系統樹に肉付けをする菌類の陸上化に関わる進化的イベントを読み取る材料として以下を明らかにすることを本事業の目的とする。1) **接合菌類の祖先群であるツボカビ門の遊走子微細構造の解析**: 接合菌類における鞭毛の欠失を考察するために、祖先群であるツボカビ門の系統分類学的解析を行い遊走子の微細構造の比較から陸上進出に伴う鞭毛欠失というイベントについて考察する基礎情報を整える。2) **植物と接合菌類の相互作用の解析**: 植物の陸上進出を促進したと想定される「菌根」の起源に関し、接合菌類における詳細な実態を把握する。3) **動物と接合菌類の相互作用の解析**: 節足動物の腸内生分類群における動物との相互作用を解析し、系統分類学的位置づけを踏まえ陸上進出過程に関し考察する。

3. 研究の方法

(1) 総合的解析・接合菌類のインベントリー調査の実施、分子系統解析に有効な新規遺伝子の探索: 国内での一点集中インベントリー調査: 菌類の分類学的研究は欧州で先行しており、気候帯が欧州に類似するわが国の冷温帯中部山岳地帯でこれを実施することで既知種との照合が容易となる。更に方法論の改良により新規分類群の検出も目指す。国内の熱帯域インベントリー調査: 気候帯の異なる南西諸島の暖温帯照葉樹林と亜熱帯樹林において調査を実施。菌株・標本を収集する。国外の熱帯域インベントリー調査: 東南アジアにおいて、現地の研究者との共同研究体制を構築し、将来に渡り接合菌類の研究を推進できる基盤を作り、調査を開始する。
(2) 集中的解析 1. 接合菌類の祖先群である鞭毛菌類ツボカビ門の微細構造の解析: 接合菌類の祖先群と考えられるツボカビ門

の系統分類学的検討を進め、遊走子の微細構造を比較解析する。また、接合菌門のうち、鞭毛の痕跡とみなされる“原中心体”を有すハエカビ目 *Basidiobolus* 属の材料収集をし、細胞分裂装置に関する情報蓄積を進める。

(3)集中的解析2．植物と接合菌類の相互作用

用の解析：本邦では正式な報告例が無く世界でも研究が停滞している、外生菌根形成報告例のあるケカビ亜門アツギケカビ目のインベントリー調査を進め、今日的手法により分類学的再整理を進める。また接種試験による菌根形成能の検討、および環境 DNA による植物体内からの検出についても試みる

(4)集中的解析2．動物と接合菌類の相互作用

用の解析：旧接合菌門に相当する4亜門のうちキクセラ亜門、ハエカビ亜門、トリモチカビ亜門の3亜門は主に動物との相互作用により多様化してきた菌群と考えられる。これらについて、系統分類学的検討、宿主との相互作用、生活史の解明を進める。そして、それらの陸上進出過程について考察する。

4．研究成果

(1)総合的解析．接合菌類のインベントリー調査の実施と分子系統解析に有効な新規遺伝子の探索

伝子の探索：国内調査は、菅平高原実験センターにおける定点調査を進めるとともに、本邦の冷温帯域、暖温帯域、亜熱帯域(屋久島、徳之島、奄美大島、沖縄島、久米島、石垣島、西表島)において調査を実施し、多数の接合菌類試料を得ることができた。国外に関しては、東南アジア熱帯域を対象とし、生物資源条約を尊重して現地において接合菌類の研究に携わる研究者の養成を介してインベントリー調査を実施する基盤整備を進めることに努めた。即ち、台湾(台北教育大学・台湾大学)、タイ(モンクット王立工科大学)、マレーシア(マレーシア科学大学)、インドネシア(ボゴール農科大学)では、訪問もしくは招聘により現地の研究者との共同研究体制を構築した。台湾、インドネシアでは現地の教員と提携し大学院生に接合菌類の多様性に関する課題を与え研究を開始した。

本事業の一環として得られた菌根形成性アツギケカビ目の材料を用い共同研究によりゲノム解読が進められ、目下、公表準備中である。また系統解析に有効な新規遺伝子領域として、Ribonuclease (RNase) T2 塩基配列の有効性をクサレケカビ目で検討した。

(2)集中的解析1．接合菌類の祖先群である

鞭毛菌類ツボカビ門の微細構造の解析：接合菌類の祖先群に相当するツボカビ門は遊走子を生じる菌界の最ベーサルクレードであり、近年、その高次分類体系の整理が急速に進展しつつあるが、いかに接合菌類が生じたかを探るためには、背景となるその系統分類学的整理が重要である。本事業では本邦産ツボカビ門の多くの純粋培養菌株が確保され、分子系統解析と微細構造観察に基づく、今日的手法により記載分類学的研究が進められ

た。その一環でツボカビ門既中でも著しく研究が遅れていたロプロミクス目の新規分類群を記載発表した。また困難なため研究が停滞してきた藻類寄生性分類群の二員培養株を確立し分子系統解析、微細構造観察を進めた結果、これらが分子情報のみにより認識されている未知クレードの実態に相当するものであることが判明し、現在、複数の新目を提唱する準備を進めている。祖先群であるツボカビ門の正確な系統関係が解明されれば、そのどこから接合菌類への道が開けたのか、正しい理解ができる。絶対寄生性の培養が困難な分類群等、解析の俎上に乗っていない新規分類群を更に検討していく必要がある。

また、接合菌類のうち鞭毛欠失イベントに関連して注目されてきたハエカビ亜門のバシジオボルス属の集中解析を実施した。本目は遊走子を生じないが、体細胞分裂時に紡錘極に“原中心小体”と称する構造が認められる。本事業では両生爬虫類の糞等より同属菌を約40菌株収集した。期間内に、これらの核分裂装置構造の解析を完了することはできなかったが、今後、検討を進める上で有益な試料が多数蓄積された。なお、本事業の期間中、国際菌学会(IMC10)シンポジウムにおいてキクセラ亜門にも同様な“原中心小体”が存在することが北米の研究グループにより公表された。今後バシジオボルス属と合わせてキクセラ亜門についても微細構造の観察を進め鞭毛欠失の過程について詳細な解析を進める必要がある。

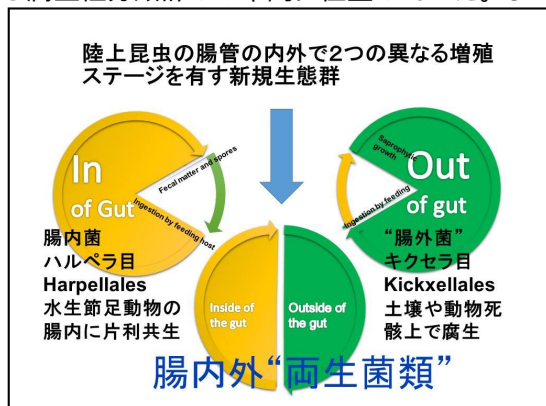
(3)集中的解析2．植物と接合菌類の相互作用

用の解析：旧接合菌門相当の4亜門のうち、ケカビ亜門が最も派生的な位置を占めることは分子系統解析に基づきほぼ確定しつつある。この亜門のアツギケカビ目は菌根形成能を有すが、同目より分離され独立したグロムス門のアーバスキュラー菌根が農業上の要請から旺盛に研究される一方で、外生菌根形成能を持つ残りのアツギケカビ目の系統分類学的検討や菌根の解析は著しく停滞してきた。本事業では徹底したフィールド調査によりアツギケカビ目の材料(接合孢子囊果)が安定して得られるようになった。この中には従来グロムス門 *Glomus* 属に属すと考えられてきたが、新規材料に基づいて系統解析をした結果アツギケカビ目であると判明した *Sphaerocreas* 属も含まれていた。また実験室内でのアツギケカビ属の外生菌根形成にも成功した。一部の種は、腐生能を持つため分離菌株が確立され共同研究者らによりゲノム解析も進められている。一方、イギリスの菌根研究者らにより原始的なタイ類の内生菌の環境配列が解析され、アツギケカビ目が含まれていることが指摘され、グロムス門より古い菌根形成者としてアツギケカビ目は菌根の起源に関する鍵を握るのではないかと大きな注目を集めた。この環境配列に基づく新規クレードの実態が、先述の *Sphaerocreas* 属菌であることが新たに本

業で判明した。さらに本事業では、これらの植物共生能の獲得に内生細菌が関与した可能性についても検討し、予備的な成果を得ている。

(4)集中的解析2・動物と接合菌類の相互作用

用の解析：従来の接合菌門に相当する4亜門のうち、ケカビ亜門以外の3つの亜門の系統的關係は未だ解明していない。その一因は、これら3亜門の系統分類学的研究が遅れていること、とりわけ動物との相互作用を示す分類群の培養が困難なことにある。本事業では、これら3亜門の系統分類学的検討を進め、特に、キクセラ亜門において動物との関わりを踏まえた重要な新知見を得ることができた。キクセラ亜門には腸内生の分類群と腐生の分類群とが含まれる。従来の平板法により検出できなかった新規・稀産のキクセラ目分類群の多くは、特定節足動物の生息地に多産したことから、それらの糞を培養したところ、高頻度に特定の菌が出現することがわかった。例としてハサミムシ目について述べる。ハマベハサミムシの糞より生息地が不明だった一稀産既知種が、また、ヒゲジロハサミムシの糞より未記載属相当の菌が高頻度で検出された。これら2種は富養培地上では酵母状増殖を示し、貧栄養条件下で菌糸生育を示した。また両種とも孢子嚢胞子の一端に特徴的な冠状構造を有した。これらは安定して糞から検出されるため、宿主動物を解剖し消化管を検討したところ両種とも前腸の壁面に孢子が付着し腸内で酵母状に増殖する様子が確認された。即ち、これらの菌は動物の消化管内で腸内菌として生育し腸内孢子を形成する。腸内孢子は糞とともに腸外に排出され、貧栄養条件下で発芽し孢子嚢柄を伸長して孢子嚢胞子を形成する。孢子嚢胞子は、再び宿主動物に摂食されると腸内に取り込まれ孢子端の冠状構造により腸内に付着し再び腸内孢子を形成するという生活史を送ることが判明した。同様な生活史を示す新規分類群が他の昆虫からも相次いで発見された。これらを宿主動物の腸内と腸外とで異なる生活ステージを同時に有する新たな生態群、“動物腸内外両生菌類”と称すことにした。これら腸内外両生菌類の分子系統解析を進めた結果、いずれも、水生昆虫の腸内生分類群と、陸上の土壌や脊椎動物の糞に生育する腐生性分類群との中間に位置していた。ま



た、これら腸内外両生菌類が生息していたハサミムシ目等の昆虫は、水中から陸上に進出した直後に放散したと考えられる多新翅類に属している。即ち、水生昆虫の腸内から、陸上に進出したての昆虫腸内を介し、キクセラ目の菌が次第に陸上環境へと適応をしていった過程を読み取ることができるのである。今後、他の多新翅類昆虫についても検討を広げ、更にキクセラ亜門内のより正確な系統關係の解明に努めていく所存である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計14件)

1. Seto, K. and Y. Degawa, 2015. *Cyclopsomyces plurioperculatus*: a new genus and species of Lobulomycetales (Chytridiomycota, Chytridiomycetes) from Japan. *Mycologia* 107: 633-640. DOI: 10.3852/14-284. (査読有り)
2. Yamamoto, K., Degawa, Y., Hirose, D. and A. Yamada, 2015. Morphology and phylogeny of four *Endogone* species and *Sphaerocreas pubescens* collected in Japan. *Mycological Progress* 14, DOI 10.1007/s11557-015-1111-6. (査読有り)
3. Degawa, Y., Hosoya, T., Hosaka, K., Hirayama Y., Saito, Y. and Y-J. Zhao, 2015. Rediscovery of *Roesleria subterranea* from Japan with a discussion of its infraspecific relationships detected using molecular analysis. *Myckeys*, 9: 1-9. (査読有り)
4. Itagaki, T., Hirose, D., Motoyoshi, N., Kobayashi, H. and N. Inokuchi, 2015. Ribonuclease (RNase) T2 of zygomycetes, *Mortierella* species. *Mycoscience*, 56: 523-529. (査読有り)
5. 出川洋介, 陶山舞, 瀬戸健介, 中島淳志, 森下奈津子, 細矢剛, 保坂健太郎, 2014. 皇居吹上御苑のケカビ類. *Mem. Natl. Mus. Nat. Sci.*, Tokyo, 国立科博専報 (49): 147-169. (査読無し)
6. Degawa, Y., Ohsawa, K., Suyama, M., N. Morishita, 2013. *Mortierella thereuopodae*, a new species with verticillate large sporangiophores, inhabiting fecal pellets of Scutigeromorpha. *Mycoscience*, 55: 308-313. dx.doi.org/10.1016/j.myc.2013.11.004. (査読有り)
7. Degawa, Y. 2013. *Verrucocephalum*, a new nematophagous genus in the Helicocephalidaceae. *Mycoscience*, 55: 144-148. dx.doi.org/10.1016/j.myc.2013.07.002 (査

- 読有り)
8. 瀬戸健介, 稲葉重樹, 出川洋介, 2013. 日本新産のサヤミドロモドキ (*Monoblepharis*) 属菌 2 種について. 日本菌学会報, 54: 27-31. (査読有り)
 9. Hirose, D., Degawa, Y., Yamamoto, K. and Y. Yamada, 2013. *Sphaerocreas pubescens* is a member of the Mucoromycotina closely related to fungi associated with liverworts and hornworts. *Mycoscience*, 55:221-226. (査読有り)
 10. Takahashi, H., Taneyama, Y., and Y. Degawa, 2013. Notes on the boletes of Japan 1. Four new species of the genus *Boletus* from central Honshu, Japan. *Mycoscience*, 54:458-468. (査読有り)
- ほか 4 件

[学会発表](計 28 件)

1. 出川洋介(2016) コウマクノウキン門の自然史. 第三回コンタ研究会, 静岡県下田市筑波大学下田臨海実験センター, 2016年3月24-25日.
2. 山本航平・出川洋介・山田明義(2015) 国内より得られたアツギケカビ属の3未記載種. 第59回日本菌学会年次大会一般講演, 沖縄県那覇市ぶんかテンプス館, 2015年5月16日.
3. 陶山舞・出川洋介(2015) カマドウマ科昆虫から得られたキクセラ目菌の多様性. 第59回日本菌学会年次大会一般講演, 沖縄県那覇市ぶんかテンプス館, 2015年5月17日.
4. 出川洋介・瀬戸健介・陶山舞・岩本祥明・山田宗樹(2015) ゲジ目動物の糞生菌と推定される *Radiomyces* 属(ケカビ目)の未記載種. 第59回日本菌学会年次大会一般講演, 沖縄県那覇市ぶんかテンプス館, 2015年5月17日.
5. 瀬戸健介・出川洋介(2015) 珪藻寄生性ツボカビ(ツボカビ門ツボカビ綱)の1新属. 第59回日本菌学会年次大会一般講演, 沖縄県那覇市ぶんかテンプス館, 2015年5月17日.
6. Degawa, Y. (2015) Biodiversity of Zygomycota. Department of Biology, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Bogor Agricultural University, IPB (Institut Pertanian Bogor, Indonesia), 2-9 Sept., 2015.
7. Degawa, Y. (2015) Three new species of the genus *Radiomyces* (Mucoromycotina). Symposium: Diversity, Phylogeny and Systematics, Asian Mycological Congress 2015, Goa University, Goa, India. 7-10 Oct., 2015.
8. 出川洋介(2015) 謎の腸内胞子が語ること - 昆虫腸内生真菌類の自然史 -. シンポジウム“共生の進化に迫る:オルガネラから謎の腸内胞子まで”. 日本微生物生態学会第30回大会, 茨城県土浦市亀城プラザ, 2015年10月19日. (招待講演)
9. 出川洋介(2015) 昆虫腸内菌の生き様に学ぶ. 第47回バイオミメティクス市民セミナー, 北海道札幌市北海道大学人文・社会科学総合教育研究棟/W102, 2015年11月7日. (招待講演)
10. Songsak Wattanachaisaereekul, K. Seto and Y. Degawa (2015) Phylogenetic position of a new mycoparasitic mucoralean fungus growing on fallen fruits of *Actinidia arguta*. 山岳科学共同学位プログラム第1回学術集会, プチホテルゾントック, 長野県上田市菅平高原, 11月28日.
11. 瀬戸健介・出川洋介(2015) 中部山岳地域の湖沼に産する藻類寄生性ツボカビの分類学的研究. 山岳科学共同学位プログラム第1回学術集会, プチホテルゾントック, 長野県上田市菅平高原, 11月28日.
12. 瀬戸健介・出川洋介(2014)日本産カッパミセス(ツボカビ門フタナシツボカビ目)の分類学的研究. 第58回日本菌学会年次大会一般講演, 石川県小松市サイエンスヒルズ小松, 2014年5月.
13. 陶山舞・出川洋介(2014)不完全菌類 *Sphondylocephalum verticillatum* は接合菌類であった. 第58回日本菌学会年次大会一般講演, 石川県小松市サイエンスヒルズ小松, 2014年5月.
14. 出川洋介・大沢和弘・瀬戸健介(2014)バッタ目昆虫の「腸内外両生菌類」. 第58回日本菌学会年次大会一般講演, 石川県小松市サイエンスヒルズ小松, 2014年5月.
15. 大沢和弘・瀬戸健介・出川洋介(2014)キクセラ目菌類の昆虫腸内への適応と進化に迫る. 第58回日本菌学会年次大会一般講演, 石川県小松市サイエンスヒルズ小松, 2014年5月.
16. 山本航平・出川洋介・山田明義(2014)日本産コマチゴケ(*Haplomitrium mnioides*)の地下茎に内生する菌類の同定. 第58回日本菌学会年次大会一般講演, 石川県小松市サイエンスヒルズ小松, 2014年5月.
17. 高島勇介・出川洋介・成澤才彦(2014)接合菌および子囊菌類における菌類内生バクテリアの検出率について. 環境微生物系学会合同大会, 静岡県浜松市アクトシティ浜松コンgresセンター, 2014年10月.
18. 山本航平・出川洋介・廣瀬大・山田明義(2014)菌根共生の祖先を探る—ケカビ亜門に見る植物-菌類共生系の多様性—. 環境微生物系学会合同大会, 静岡県浜松市アクトシティ浜松コンgresセンター, 2014年10月.
19. 柴小菊・瀬戸健介・出川洋介・稲葉一男(2013) ツボカビ類遊走子と動物精子鞭毛運動の比較解析. 日本動物学会第84回

- 大会, 岡山県岡山市岡山大学, 2013年9月26日-28日.
20. 瀬戸健介・出川洋介(2013) 菅平高原より分離されたロブロミセス目(ツボカビ門)の未記載種1種について. 第57回日本菌学会年次大会一般講演, 東京都世田谷区東京農業大学, 2013年6月9日.
 21. 山本航平・出川洋介・廣瀬大・山田明義(2013) *Endogone* 属の系統学的検討ならびに *E. pisiformis* および *E. incrassata* の分離培養. 第57回日本菌学会年次大会一般講演, 東京都世田谷区東京農業大学, 2013年6月8日.
 22. 陶山舞・稲葉重樹・出川洋介(2013) 昆虫糞より分離された *Basidiobolus* 属の未記載種. 第57回日本菌学会年次大会一般講演, 東京都世田谷区東京農業大学, 2013年6月9日.
 23. 出川洋介(2013) カマドウマ科昆虫の腸管内にトリコミクス様ステージをもつキクセラ目の一新属. 第57回日本菌学会年次大会一般講演, 東京都世田谷区東京農業大学, 2013年6月9日.
- ほか5件

〔図書〕(計3件)

1. 柿島眞ほか編, 出川洋介, 2014. 菌類の生物学 分類・系統・生態・環境・利用 . 分担執筆 pp.238-254「第9章昆虫と菌類, ハエカビ類」. 共立出版.
2. 巖佐庸ほか編, 出川洋介, 2013. 岩波生物学辞典. 分野別編集者. 生物分類表. 菌界 pp.1601-1628. 岩波書店, 東京.
3. 鈴木彰ほか編, 出川洋介, 2013. 菌類の事典. 分担執筆 pp.21-22「接合菌門」, pp.100-101「接合菌門の無性生殖器官」. 朝倉書店.

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:

国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等
・本研究事業の成果検討研究会のサイト。
<http://dgw-sugadaira.jimdo.com/data/>
・日本菌学会関東支部会で実施した接合菌ワークショップ「接合菌類の多様性」の報告。
<http://www.mycology-jp.org/~kb-msj/workshop/H27workshop.html>
・本研究成果の一端を発表した「第88回バイオeカフェ」のウェブサイト
<http://gm-edu.sakura.ne.jp/wp-content/uploads/caffe88.pdf>
・本研究成果の一端を発表したシンポジウムの概要を掲載したウェブサイト
<https://www.kahaku.go.jp/event/2014/12smpoBio30/>
・本研究成果の一端を発表した「市民セミナー」の概要に関するウェブサイト
<http://www.museum.hokudai.ac.jp/lifelongeducation/article/343/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

出川 洋介 (DEGAWA, Yousuke)
筑波大学・生命環境系・助教
研究者番号: 00311431

(2) 研究分担者

河合 忍 (KAWAI, Shinobu)
神奈川大学・理学部・研究員
研究者番号: 00409989

山田 明義 (YAMADA, Akiyoshi)
信州大学・農学部・准教授
研究者番号: 10324237

廣瀬 大 (HIROSE, Dai)
日本大学・薬学部・准教授
研究者番号: 20513922

星野 保 (HOSHINO, Tamotsu)
国立研究開発法人産業技術総合研究所・
材料化学領域機能化学研究部門・バイオ変換グループ長
研究者番号: 60357944

細矢 剛 (HOSOYA, Tsuyoshi)
国立科学博物館・植物研究部・菌類藻類研究グループ長
研究者番号: 60392536

(3) 連携研究者

()