

要旨

植物寄生菌は、宿主植物に対して生物間相互作用をもたらすことで植物の進化を促す一方で、宿主植物の個体群動態に影響することで、植物種の共存や多様性の維持・促進に寄与するため、生態系において重要な役割を担っている。高緯度北極域に広がるツンドラは低温、短い無雪期間、少ない降水量および貧栄養な土壌といった生物の生存にとって厳しい環境である。植物寄生菌の生育は、このような環境によって強く制限されると考えられる。同時に、宿主植物もこれらの厳しい環境の影響を受け、矮小化や短い着葉期間といった形態・生態学的な特徴を有している。このため、寄生菌がツンドラ環境で生育するためには、北極の環境と同時にそのような特徴を持つ宿主植物にも適応しなければならない。しかし、北極環境における植物寄生菌のこれまでの研究では、簡易的な生育種の報告が主であり、基本的な生態学的特徴や、寄生菌がいかにして北極環境および宿主植物に適応しているかについてはほとんど不明である。

本研究では、高緯度北極域のノルウェー領・スバルバル諸島・スピッツベルゲン島において、キョクチャナギの寄生菌である *Rhytisma* 属菌を対象に調査を行った。キョクチャナギはスピッツベルゲン島において優占し、高い一次生産力を保持しているため、本生態系にとって重要な植物種である。このキョクチャナギを寄生菌として頻繁に確認できる種に *Rhytisma* 属菌がある。そこで、スピッツベルゲン島に生育する *Rhytisma* 属菌の分類学的および生態学的な特徴を明らかにすることで、本菌がツンドラ生態系において、その環境や宿主植物にどのように適応しているかについて解明することを本研究の目的とした。

キョクチャナギに寄生する *Rhytisma* 属菌の種同定のために、2章ではスピッツベ

ルゲン島の複数地点で採集された標本の形態および DNA 塩基配列の特徴を明らかにした。その結果、採取された *Rhytisma* 属菌の形態学的特徴および遺伝学的特徴は、既報種と異なっていたため、新種・*Rhytisma polaris* として報告した。

本菌の発生場所とそれを左右する環境要因について明らかにするため、3 章ではスピッツベルゲン島・ニーオルスンの氷河後退域において、*R. polaris* の空間的・時間的な発生の変動とそれに影響を与える環境要因の調査を行った。1-300m スケールの発生調査では、*R. polaris* の発生と地面の斜度および土壌水分量に有意な相関が認められた。したがって、斜度が小さいことで土壌水分量が多くなるような場所において、高頻度で *R. polaris* が発生していることが示された。10cm-1m スケールでの感染率調査では、感染率と感染落葉数に有意な相関が認められたことから、感染源である子実体の密度が発生率を決定していることが示唆された。また、2008 から 2013 年にかけて行った感染率の経年変化調査では、*R. polaris* は毎年同じ場所で繰り返し発生していることが明らかになった。

R. polaris の生態学的な特徴を明らかにするために、4 章では本菌の生活史において重要な発育段階である子実体成熟、孢子散布およびヤナギ葉上での子実体形成について注目し、それらの過程と環境要因との関係について調査した。その結果、*R. polaris* は温帯域に生育する近縁種と比較して、早い時期に子実体成熟を開始することで、雪解け後から *R. polaris* の子実体が成熟するまでの期間を著しく短くしていることが明らかになった。ヤナギ葉上での子実体形成では、*R. polaris* は近縁種と比較して 2 倍以上の速度で子実体を形成した。これは、*R. polaris* が宿主の短い着葉期間に適応した結果と考えられた。さらに、子実体成熟と孢子散布には雪解け後に液体の水の供給が必要であり、孢子の散布範囲は著しく狭いことが明らかになった。乾燥したツンドラ環境下では子実体成熟・孢子散布が可能な水分環境に恵まれた場所は限定され、孢子の散布範囲が狭いことも影響して、*R. polaris* は限られた狭い範

圃に毎年生育していると推測でき、これは3章の調査結果と一致した。

R. polaris によるキョクチャナギへの影響を明らかにするために、5章ではキョクチャナギの光合成生産と栄養分の移動に与える影響を調査した。その結果、*R. polaris* に感染したヤナギ葉において、*R. polaris* の子実体に覆われた範囲の光合成活性は無くなるが、それ以外の範囲の活性は健全葉と同等であることが明らかとなった。この結果に基づいてモデル計算を行ったところ、*R. polaris* が感染した葉は、健全葉と比較して、着葉期間を通して約9%の純生産量の損失があることが推定された。また、*R. polaris* に感染することで落葉の際にヤナギから失われる窒素・炭素量は、健全葉と比較して窒素で約7倍、炭素で約4倍になることが明らかになり、本菌の感染はキョクチャナギの物質の収支に小さくない影響を与えていることが示唆された。

総合考察（6章）では、以上の結果を踏まえ、北極ツンドラ生態系におけるキョクチャナギに寄生する *R. polaris* の適応性について考察した。北極域の環境は、生育期間の短さと少ない降水量という2つの大きな制約を *R. polaris* に与えていた。そして、*R. polaris* は雪解け前から子実体成熟と速い子実体形成を行うことで、無雪期間および宿主のフェノロジーが短い環境下でも一年で生活史を完結させることを可能にしていた。また、本菌の子実体成熟と孢子散布には液体の水が必要であったが、降雨の少ない北極環境下では、降雨からの水分供給のみではそれらの生育段階が達成できず、次世代を残せないと考えられた。そのため、本菌の生育には、降雨以外の水分の供給、具体的には雪解け水の利用が必要であり、雪解け水が安定的に供給される場所で毎年繰り返し生育していることが示唆された。同じヤナギ個体に毎年繰り返し発生することは、宿主植物に対して継続的に負の影響を与えることになり、それによって宿主が弱ってしまえば自らの生育場所を失ってしまう可能性が考えられた。しかしながら、*R. polaris* は経年的な観測でも宿主植物のシュート数に

影響を与えていないことから、同じヤナギ個体に毎年繰り返し発生する分布様式を可能にしていると考えられる。

北極域は近年、気候変動が顕著であることから世界的に注目されている。しかしながら、生態系において重要な役割を担う植物寄生菌の研究はほとんど行われていない。北極生態系の多様性評価や保全に向けて、そこに生育する植物寄生菌についてさらなる研究が必要である。

Abstract

Plant pathogens play an important role in ecosystems because they prompt the evolution of plants by inducing host-pathogen co-evolutions and/or enhance plant species diversity by influencing the structure of plant communities. In the High Arctic tundra, plant pathogens have to cope with not only the harsh environmental conditions (notably: low temperatures, a short snow-free season, low precipitations and nutrient-poor soils), but also with the host plants' specific features. Indeed, in this extreme environment plants are dwarf and have short growth periods. However, past studies of plant pathogens in the High Arctic mainly consisted in species identifications only. It remains unknown today whether the ecological features described for these pathogens reflect adaptations to the environment and/or to the host plant. In this study, we clarified the taxonomical and ecological features of the parasitic fungi *Rhytisma* sp. on *Salix polaris* (polar willow) and aimed to elucidate the adaptations of *Rhytisma* to tundra environments and host plants.

This study was conducted Spitsbergen Island, Svalbard, Norway (77°N-79°N). The genus *Rhytisma* (Ascomycota) is known to cause tar spot disease to woody plants. *S. polaris* is a dominant dwarf shrub species and has a high primary production compared with other vascular plant in this area. *Rhytisma* sp. was the most common parasitic fungus on this willow.

To identify *Rhytisma* sp. on *S. polaris*, we collected specimens from 5 regions on Spitsbergen Is. and determined their morphological and molecular features. We found that the characteristics of these specimens distinctly differed from that of other published *Rhytisma* species, based on both of morphological and molecular feature. Therefore, we identified these specimens as a new species, *Rhytisma polaris*.

We investigated a pattern of occurrence of *R. polaris* and examined the environmental factor which affected the pattern. We measured frequency of *R. polaris* occurrence at 1-300m and 10-100cm scale on a glacier foreland. At 1-300m scale, the occurrence correlated with slope angle and soil water content. We suggest that *R. polaris* is likely to occur where slope angle is low and soil moisture is high. At 10-100cm scale, the occurrence correlated

significantly with the number of fallen leaves which were infected by *R. polaris* last year. We hence propose that *R. polaris* may likely occur at the same place as the previous observation year. We also investigated the change of occurrence rate (incidence) from 2008 to 2013. We found that the high incidence observed in 2008 on a specific area remained high at that area over the following years, and that the area with a low incidence measured in 2008 maintained a lower incidence in every year.

To clarify the ecological features of *R. polaris*, we investigated three important growth stages of the life cycle: ascostroma maturation, spore dispersal and ascostroma development. We found that *R. polaris* was able to mature ascostroma quicker after snowmelt than its related *Rhytisma* species growing in the temperate zone. This original process observed in *R. polaris* seemed to stem from its ability to starting to mature ascostroma before the snow cover in the previous year. *R. polaris* could also develop ascostroma more rapidly than related *Rhytisma* species on the host leaves. These features are likely to reflect an adaptation to the host shorter leaf period.

Another intriguing ecological characteristic of *R. polaris* is that it needs liquid water for ascostroma maturation and spore dispersal. Because the tundra environment is characterized by low precipitations in the growing season, *R. polaris* may likely use snowmelt water for ascostroma maturation and spore dispersal. In addition, we clarified that the spore dispersal range was very short (about 2-3m). The combined characteristics that *R. polaris* both needs snowmelt water and cannot disperse spore widely would imply that its spatial distribution is narrow and strongly limited from one year to the following. As a matter of fact, this conclusion conforms to our previous result that spatial patterns of occurrence of *R. polaris* were highly consistent between years.

To clarify the effect of *R. polaris* on its host plant, we investigated its influence on the photosynthetic activity, the primary production and the nutrient dynamics of *S. polaris*. In the leaves infected by *R. polaris*, the photosynthetic activity in the part covered with ascostroma fell below detectable levels, but the activity of the other parts were similar to healthy leaves. Based on the results of photosynthetic activity, we estimated the primary production of *S. polaris* by a model. We found that on average, an infected leaf loses 9% production compared with a healthy one. Regarding the nutrient dynamics, infected leaves

lost 7 times more nitrogen and 4 times more carbon than healthy leaves. Year-round effects of *R. polaris* on the host were investigated from the change in the number of *S. polaris* shoots due to differences of *R. polaris* incidence from 2008 to 2013. The number of shoots on high incidence plots didn't decrease significantly compared with low incidence plots. We thus concluded that year-round effects is not severe, such as to cause host plant dead.

Finally, we discuss the specific adaptation of *R. polaris* to the Arctic ecosystem based on all the results we presented. It is considered that both the short leaf period of host plant and low precipitation in the Arctic tundra strongly affect the life cycle of *R. polaris*. By starting ascostroma maturation earlier and developing ascostroma rapidly, *R. polaris* was able to complete their life cycle within the short leaf period of the host plant. Moreover, the fact that the fungus relies on snowmelt water constrained its inter-annual distribution, and it is suspected that such a repetitive occurrence pattern may severely affect the host plant. However, we did not observe any dead *R. polaris* even in higher incidence conditions. Then, *R. polaris* was able to keep the spatial pattern.

The High Arctic is getting much attention now because of a rapid and severe local climate change. Although it is known that plant pathogens are able to affect plant community composition, studies on plant pathogen in the Arctic region are still currently too scarce, especially regarding the ecological features of the pathogens and/or their effects on host plant. In order to clarify the High arctic ecosystem structure and to predict the response of this ecosystem to ongoing changes, we highlight here a need for further studies about plant pathogens in the High Arctic.