

氏 名 増本 翔太

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1679 号

学位授与の日付 平成26年3月20日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 高緯度北極・スピッツベルゲン島の *Rhytisma* 属菌に関する生態学的研究

論文審査委員 主 査 教授 伊村 智
教授 小達 恒夫
准教授 内田 雅己
准教授 東條 元昭 大阪府立大学
元教授 小島 覚 富山大学

論文内容の要旨
Summary of thesis contents

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、寄生菌がいかん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*

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

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* は限られた狭い範囲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 によるキョクチヤナギへの影響を明らかにするために、5 章ではキョクチヤ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ヤナギの物質の収支に大きな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ヤナギに寄生する *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と考えられた。同じヤナギ個体に毎年繰り返し発生することは、宿主植物に対して大きな負担を与えてしまいかねないが、*R. polaris* は宿主植物に与える負の影響を小さく抑えることで、この発生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。

本論文では、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目的としている。

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り、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、寄生菌がいかん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った。

本論文は四部構成となっており、それぞれ1) 同定、2) 生態分布、3) 生活史、4) 宿主への影響となっている。

1) 同定では、キョクチャナギに寄生する*Rhytisma*属菌の種同定のために、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ている。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*として報告された。

2) 生態分布では、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、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ている。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している。

3) 生活史では、*R. polaris*の生態学的な特徴を明らかにするために、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ている。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*は限られた狭い範囲に毎年生育していると推測でき、これは2) 生態分布の調査結果と一致した。

4) 宿主への影響では、*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、キョク

(Separate Form 3)

チヤ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ている。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倍であることが明らかとなった。

総合考察では、以上の結果を受けて、北極ツンドラ生態系におけるキョクチヤナギに寄生する*R. polaris*の適応性について考察されている。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と考えられた。同じヤナギ個体に毎年繰り返し発生することは、宿主植物に対して大きな負担を与えてしまいかねないが、*R. polaris*は宿主植物に与える負の影響を小さく抑えることで、この発生様式を可能にしていると考えた。

本論文では、スピッツベルゲン島に生育する*Rhytisma*属菌の分類学的位置を明らかにするとともに、詳細な生態学的特徴を解明しており、極めて重要な研究であると言える。特に、本菌がツンドラ生態系において、その環境や宿主植物に対応している状況が克明に解明されており、植物寄生菌研究においては大きなブレイクスルーを果たしていると評価された。

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が、本研究は極めて貴重で価値あるものと考えられた。

なお、本研究のうち、1) 同定の部分の内容は国際英文学術誌(Mycol Progress)に投稿され、すでに出版されている。

以上のことから、本論文は極域科学専攻の学位論文に値するものと認められた。