

( 続紙 1 )

京都大学	博士 ( 人間・環境学 )	氏名	杉山 賢子
論文題目	外生菌根菌の定着および分布拡大に対する宿主の影響評価 (The effects of host on the establishment and distribution range expansion of ectomycorrhizal fungi)		
(論文内容の要旨)			
<p>世界の温帯林やアジアの熱帯林はブナ科、マツ科、フタバガキ科などの樹種が優占しているが、本論文は、それら樹木の相利共生者である外生菌根菌に着目し、その分布を決めている要因の解明を目的としたものである。外生菌根菌は一般に、植物遺体を分解する腐生菌類と比べて狭い分布域をもつ傾向があるが、その理由は明らかではない。本論文は、外生菌根菌が宿主となる植物を選ぶ性質(宿主特異性)に着目し、外生菌根菌の分布が菌の宿主特異性や宿主の分布によってどのように制限されているかを検証した。</p> <p>本論文は6章によって構成されている。</p> <p>第1章では、これまでの知見を整理して、菌類生態学や菌類生物地理学における本論文の意義と目的を述べている。野外調査や接種実験を通して、外生菌根菌の宿主特異性を評価する試みはこれまで数多くなされており、個々の外生菌根菌種の宿主特異性についての知見は深まっている。その一方で、共生する宿主の違いや宿主特異性の違いが外生菌根菌の分布パターンに及ぼす影響については知見が乏しい。このような背景を踏まえ、「外生菌根菌の分布は、菌の宿主特異性や宿主樹種の分布によってどのように決まっているか?」というテーマの重要性を論じた。</p> <p>第2章では、マツ科とカバノキ科の両方と共生できる外生菌根菌の分布が宿主の分布による制限を受けているかどうかについて、日本の針広混交樹林における野外調査と日本国外において行われた先行研究の調査結果を対照させて検証を行っている。その結果、日本からの距離が近い国ほど、日本で確認された外生菌根菌種(OTU)がより多く分布しているが、同時に、マツ科・カバノキ科が分布している国では、日本と共通する外生菌根菌の種(OTU)の数が多くなっていることが示された。この結果は、宿主特異性が低いとされてきた外生菌根菌種であっても、宿主による強い分布制限を受けていることを示している。</p> <p>第3章と第4章では、「外生菌根菌と宿主の間での生物地理的背景の違いが共生可能性に影響を及ぼす」という仮説を立て、その検証を室内実験と野外調査からそれぞれ行っている。</p> <p>第3章では、日本在来樹種(コナラ・スダジイ・クロマツ)と外来樹種であるユーカリ2種に対して、日本在来の外生菌根菌を人工的に接種して、それらの感染可能性を検証した。その結果、ユーカリ2種にはほとんど外生菌根菌が感染しないことが示された。</p>			

同様に、第4章では、兵庫県神戸市王子動物園において、同地に植栽されたユーカリ樹種と、その周囲に生育している在来樹種の外生菌根菌を採取し、それら菌叢の分類単位 (OTU) を菌根菌の遺伝子配列データベースと照合して、どのような菌根菌がユーカリに感染しているかどうかを調査した。その結果、被子植物と裸子植物の両方に感染可能な外生菌根菌種を含め、在来の外生菌根菌はユーカリにはほとんど感染していないことが明らかになった。以上の結果から、系統的に多様な宿主と共生でき、宿主特異性が低いとされてきた外生菌根菌であっても、共生できない樹種が存在することが明らかになった。この原因としては、外生菌根菌と宿主の間で菌根共生が確立するためには、両者の間で生物地理的背景が類似し、長い共存時間をもっていることが必要なのではないかと考察した。

第5章では、日本列島全域に散らばる、15カ所のブナ林と12カ所のスダジイ林における外生菌根菌群集を調査し、その種 (OTU) 組成を地点間で比較することで、宿主の違いや気候・土壌などの非生物的要因が外生菌根菌群集構造に及ぼす影響を検証した。その結果、外生菌根菌群集の種組成と、それが環境勾配 (気候条件や土壌のC/N比) に対して示す応答特性が、ブナ林とスダジイ林の間で有意に異なっていることが示された。この結果は、宿主が気候条件や土壌などの非生物的要因への応答を介して間接的に外生菌根菌の生育に影響を与えていることを示唆している。

第6章では、本論文の各章を総括し、外生菌根菌の全球分布や局所的分布に宿主がどのような影響を及ぼしているかを考察した。従来、外生菌根菌の宿主特異性は単に菌の感染可能な宿主の系統幅として捉えられてきたが、本論文で示された結果から、外生菌根菌は、進化的な時間スケールにおいて同所的に共存したことがない樹種には容易に共生できないという性質をもつ可能性が明らかになった。以上のことから、外生菌根菌の全球分布を評価する上では、宿主の生物地理学的背景を考慮した上での宿主特異性の評価が、外生菌根菌の局所的分布を評価する上では、宿主樹種の直接的な影響だけでなく、非生物的要因が宿主を介して外生菌根菌群集に与える影響の評価が、重要であることが示唆された。

(論文審査の結果の要旨)

外生菌根菌は、温帯林や熱帯林で優占する樹種と地下部で相利共生関係を結ぶ菌類であり、森林生態系における重要な構成要素である。これら外生菌根菌の宿主は、マツ科やブナ科、カバノキ科、フタバガキ科など一部の系統に限定されており、さらに種によってはそれらの中の一部の系統群のみを宿主としている（宿主特異性が高い）ことが知られている。しかし、宿主特異性の違いが外生菌根菌の定着や分布拡大に与える影響についてはこれまでほとんどわかっていなかった。

6章で構成される本論文は、外生菌根菌の定着や分布拡大に対する宿主の影響を実証的に解明した研究である。

第1章では、外生菌根菌における宿主特異性について、これまでになされた先行研究の成果を丹念に整理し、外生菌根菌の分布パターンに対する宿主の影響を解明するためには、より実証的かつ詳細な検証が必要であることを論じている。

第2章では、国内のカバノキ科とマツ科樹種の混交する森林で行った野外調査の結果と、世界各地で行われた外生菌根菌相に関する先行研究の結果を比較し、宿主特異性の違いが全球分布にどのように影響しているかを定量的に評価している。その結果、カバノキ科とマツ科の両方に感染できる、宿主特異性の低い外生菌根菌種においても、宿主樹種の有無が、空間的な距離以上に、全球分布の決定に大きな影響を与えていることが示された。この結果は、系統的に全く異なる宿主を利用する、従来の見解では宿主特異性が低いと考えられていた外生菌根の分布にも、特定の科に属する宿主の存在が重要な役割を果たしていることを示す重要な発見である。

第3章では、生物地理的背景が大きく異なる、日本在来樹種（コナラ・スダジイ・クロマツ）とオーストラリア原産の外来樹種であるユーカリ2種に対して、日本在来の外生菌根菌を人工的に接種することにより、生物地理的背景の違いが宿主への感染率にどのような影響を及ぼすのかを実験的に検証している。様々な系統の日本在来樹種と共生可能な在来の外生菌根菌がオーストラリア原産のユーカリと菌根共生のパートナーになれないという発見は、菌根共生の成立には相互作用しあう長い時間が必要であることを示唆している。

第4章では、日本において外来樹種となっているユーカリ樹種と日本の在来樹種が同所的に生息する調査地において、双方の樹種から外生菌根菌を採取し、それぞれの樹種で得られた菌根菌種（OTU）の由来地域を菌根菌の遺伝子配列データベースで参照することにより推定して、在来の外生菌根菌がユーカリ樹種に感染しているかどうかを検証している。被子植物と裸子植物の両方に感染が可能で、これまでの見解では宿主特異性が低いとされてきた外生菌根菌種を含め、在来の外生菌根菌の大部分はユーカリ樹種に感染していないこと、ユーカリ樹種に感染していた外生菌根菌の大部分はユーカリの原産地を含む南半球あるいはユーカリ移植地に由来をもつことが示された。この解析から示された「外生菌根菌が特定の生物地理的背景をもつ宿主に対して特異性をもち得る」という発見は、植物と外生菌根菌の共進化の研究に新たな視点をもたらすに違いない。

第5章では、気候条件の異なる、日本列島各地のスダジイ林とブナ林において、外生菌根菌群集を調査し、環境条件の違いが外生菌根菌の種組成に及ぼす影響を森林間で比較した。その結果、ブナ林ではスダジイ林に比べて、外生菌根菌の種組成の地域間変異がより小さいことが示された。また、外生菌根菌の種組成の地域間変異をもたらす要因として、ブナ林では気候条件と土壌条件の違いが、シイ林では地域間の距離

と土壌条件の違いが重要であることが明らかになった。これらの結果は、宿主が異なる外生菌根菌群集の間では空間変異パターン及びその変異をもたらす要因が異なる可能性を示すものであり、宿主が非生物要因への応答を介して間接的に外生菌根菌の定着に影響を与えているという重要な知見であると見なすことができる。

第6章では、前章までの結果を総括し、外生菌根菌の定着及び分布拡大を宿主がどのように制限しているのかについて論じている。従来の研究では、外生菌根菌の宿主特異性は菌がどの程度系統的に多様な宿主に感染できるかという観点だけで評価されてきたが、この観点だけでは宿主による分布制限の実態は解明できないことを指摘している。すなわち、外生菌根菌には「特定の生物地理的背景をもつ宿主に対する特異性」があり、それが外生菌根菌の分布拡大の制限につながっているという論点である。また、本論文の結果から、宿主が非生物要因への応答を介して外生菌根菌の定着に影響を与えていることが明らかになり、宿主による間接的な影響を考慮する重要性についても論じている。

以上のように、本研究は、創意工夫に満ちた実験計画と、根系から膨大な菌根を採取し、次世代シーケンサーを駆使して膨大な数の遺伝子の配列を読み、遺伝子データベースからそのすべての種を同定するという緻密かつ最先端の実験・解析によって、これまでほとんど未知だった地下の菌根菌の分布パターンを初めて明らかにした研究として先駆的である。それに加えて、外生菌根菌の全球分布や日本列島内の分布が、それぞれの菌の宿主特異性によって強く制限されていることをはじめ実証的に明らかにしたものであり、生物地理学や群集生態学の分野において重要な貢献をもたらしたものと高く評価できる。

本論文が示す研究成果は、関連環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つである、生物多様性をもたらす機構の解明に貢献するものであり、本論文は同講座にふさわしい内容をそなえたものと言える。

よって、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、令和4年1月26日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、著作権に係る制約がなくなるまでの間、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日：令和 年 月 日以降