

氏名	かね 金	こ 子	あい 愛
学位(専攻分野)	博士 (人間・環境学)		
学位記番号	人博第118号		
学位授与の日付	平成13年3月23日		
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当		
研究科・専攻	人間・環境学研究科人間・環境学専攻		
学位論文題目	Responses of Hymenomycete Fruit-bodies to Light and Gravity: Growth Straight Downward in Light from Below (帽菌類子実体の光と重力に対する反応—真下からの光照射に対しては真下にまっすぐ成長する)		
論文調査委員	(主査) 教授 相良直彦 教授 池永満生 助教授 加藤 真		

### 論文内容の要旨

菌類は光合成を行わないが、その子実体(きのこ)の多くは光に反応し、光の方に向かって成長する(正の光屈性)。そして、孢子形成の開始後は、重力に逆らって上向きに成長する(負の重力屈性)。例えば横から光を照射すると、子実体は初めは横向きに成長し、後に柄を屈曲させ、上向きに成長する。また、子実体の柄が負の重力屈性を示すのに対し、子実層托(ひだや管孔など、孢子を形成する部位)は正の重力屈性を示す。子実体は、これらの屈性によって効率的に孢子を散布すると考えられている。

帽菌類(担子菌のハラタケ目とヒダナシタケ目)は、重力に対する反応から3つの型に分類できる。すなわち、ひだが重力に反応しないヒトヨタケ型、ヒトヨタケ以外のハラタケ類で、柄とひだの両方が重力に反応するハラタケ型、および重力屈性ではなく重力形態形成を示すサルノコシカケ型(硬質の多孔菌類)である。

本研究では、光を下から照射することによって、光屈性による成長方向を下向きにし、光屈性の後に発現すべき重力屈性による成長方向(上向き)と対立させたとき、子実体とその各部分(傘・ひだ・柄)はどのように成長するかを調べた。すなわち、培養容器をローテーター(回転器)上で水平方向に回転させることによって、培地下面から発生した子実体が光を下から均一に受けるようにした。

実験材料として、第2章では、森林の有機物(落葉落枝)に尿素を施与することによって発生させた地表生アンモニア菌のイバリシメジ(ハラタケ型)とヒトヨタケ類(ヒトヨタケ型)、第3章では、鋸屑培地に植菌することによって発生させた材上生(ざいじょうせい)木材腐朽菌のエノキタケ(ハラタケ型)、ブナシメジ(ハラタケ型)、およびヒラタケ(サルノコシカケ型とみなせる)、そして第4章では、大麦培地に発生させた深土生(しんどせい)腐敗跡菌のナガエノスギタケ(ハラタケ型)を使用した。

発生した子実体は、全種において、屈曲せず下向きにまっすぐ成長した(通常の子実体を上下逆にしたような外観であるので「逆さ子実体」と呼ぶ)。すなわち、孢子形成が開始されて以後の時期—他の場合なら負の重力屈性によって上向きに成長する時期—も、続けて下向きに成長した。孢子は正常に形成されたが、ひだが上向きなので、ほとんど散布されなかった。ただし、ヒラタケは後に脱分化・再分化し、新たにひだや子実体を形成し、孢子を散布する場合があった。

イバリシメジ、エノキタケ、ブナシメジ、およびナガエノスギタケ(以上ハラタケ型)の逆さ子実体の傘はしばしば膨張し、ふちが波うった。その時ひだは傘の低い方へ向かって倒れた(ひだの正の重力屈性)。また、柄はしばしば捻れた。ヒトヨタケ類(ヒトヨタケ型)ではこのような形態の変化は見られず、ひだも倒れなかった。ヒラタケ(サルノコシカケ型)の傘は波うたず、ひだは浅く、時に網目状になり、柄は時にらせん状になった。

逆さ子実体が生じたのは、その柄が垂直であり、垂直からの逸脱を検出する重力感知機構が働かなかったためであると考えられる。子実体が屈曲せずまっすぐ成長するのは、真上からの光照射によって真上に成長した場合と、本研究のように真下からの照射によって真下に成長した場合のみである。このように、重力が作用しているにもかかわらず、子実体が負の重力屈

性を示さず、胞子を散布できないのは、真下から光を照射した場合のみである。ただし、真下にまっすぐ成長している子実体も、負の重力屈性を示す潜在的な能力は保持していると考えられる。なぜなら、成長の途中で何らかの理由（柄の捻れや他の子実体による圧迫）で垂直から逸脱し、斜めになった子実体は上向きに屈曲したからである。

子実体の下向きの成長は、帽菌類すべてに共通の反応といえる。しかし、ハラタケ型に見られた形態的異常がヒトヨタケ型にはおこらず、また、ヒラタケでは形態形成そのものの異常や変化が見られた。

ナガエノスギタケの子実体は暗黒下でも子実体を形成し、その子実体は横からの光照射に対して光屈性を示さず、初めから負の重力屈性を示した。しかし、子実体の成熟には光照射が必要であった。本菌の反応は、地中の深い部分から発生するという野外での生活に適応したものと解釈できる。このように、すべての帽菌類は、その野外での発生場所（基物）を含む環境や、生活史の長さとその戦略などに応じて、子実体形成と胞子散布のために必要にして十分な反応能を有しているらしいと推察される。

第5章では、上記のような下向きの成長を含む帽菌類子実体の成長様式を、力学の「平衡」の概念から統一理論的に考察した。真上から照射した場合、子実体は真上にまっすぐ成長し、成長方向を変えない。たとえ横向きに倒しても、重力屈性によって上向きに成長する。つまり、上向きの成長は「安定な平衡」状態にあると言える。それに対し、下からの照射によって下向きに成長している子実体は、わずかに斜めに傾いただけでも上向きに屈曲する。つまりそれは「不安定な平衡」状態にあり、垂直からの逸脱によって、「安定な平衡」へ移行（＝遷移）しうる。子実体の成長方向は最終的には上向きかまたは下向きのいずれかであり、そのポテンシャルは、上向きのとき最小となり、下向きのとき極小（局所的な最小、上向きのときより値は大きい）となると言える。

#### 論文審査の結果の要旨

菌類は光合成を行わないが、光に反応する。申請者の研究成果は、帽菌類（担子菌のハラタケ目とヒダナシタケ目）の子実体（きのこ）を光によってまっすぐ下向きに成長させることを実現し、帽菌類全般の光と重力に対する反応様式を包括的に理解できたことである。

申請者は、光が真下から照射されるという、自然界ではほとんどあり得ない状況下に子実体を置くことによって、その潜在的な性質を調べた。従来、帽菌類の子実体の光屈性に関する研究の多くは、横から、または斜め上・斜め下から光を当てる実験であった。本研究のように真下から光を照射する実験は、ヒダナシタケ目については若干行われていたが、ハラタケ目については行われていなかった。本研究は、その空白領域に光を当てたものである。申請者はローテーター（回転器）を使用して培地を水平方向に回転させ、光の横方向の成分を相殺し、その結果、平均して下から一様な光を照射することを可能にした。ローテーターやクリノスタットは従来、垂直方向に回転させて重力の作用を打ち消し、疑似無重力の状態を作り出すのに使用されてきたが、本実験のように光の方向を垂直に調整する使用法は例がない。

申請者は、実験材料として、森林表土の有機物層に尿素を施与することによって発生する地表生アンモニア菌のイバリシメジとヒトヨタケ類（第二章）、鋸屑培地の使用によって発生する材上生（ざいじょうせい）木材腐朽菌のエノキタケ、ブナシメジ、およびヒラタケ（第三章）、そして大麦培地の使用によって発生する深土生（しんどせい）腐敗跡菌のナガエノスギタケ（第四章）を使用した。このように申請者は、様々な分類群に属し、様々な生態を持つ種を使用することによって、帽菌類全般について包括的な展望を得ようとした。また、これらの培地は固形で不透明であることに着目し、宙づりにして下から光を照射する実験に利用した。中でも、森林有機物に尿素を施与する実験系の使用は、全く新しい発想である。

その結果、第二章で使用したイバリシメジとヒトヨタケ類の子実体は、重力の作用下にありながら重力屈性を示さず、真下にまっすぐ成長した。そして、その子実体では重力屈性は潜在化しているという結論を得た。

第三章で使用したエノキタケ・ブナシメジ・ヒラタケは、前章で使用した地表生の菌と異なり、空中の材上に発生する菌である。本章では、この生態の違いが子実体の成長や反応の違いとして示されるかどうかを調べている。その結果、基本的には前章と同じことが見られ、前章の結論はハラタケ目を広く覆うものとなった。なお、使用した菌の一種ヒラタケは、サルノコシカケ（ヒダナシタケ目）と同様の形態形成を示すこともわかった。ヒラタケは、近年、菌糸型や遺伝子分析から、ハラタケ目よりむしろサルノコシカケに近いと考えられるようになったが、その説が、形態形成の面からも裏付けられたと

言える。さらに、生理学や遺伝学の研究材料にハラタケ目の例としてよく用いられるヒトヨタケ類が、ハラタケ目の中ではむしろ異端的であることも指摘している。

第四章で使用したナガエノスギタケは、光の届かない地中深所のモグラの排泄所跡に菌根を形成し、そこから長い柄を上へ伸ばして地表にカサを形成する菌であるが、その子実体を地表へ導く要因は何かを調べた。その結果、この菌は横からの光照射に対しても光屈性を示さず、暗黒下でも子実体形成を行い、負の重力屈性のみを有することを見出した。しかもその重力屈性は、先に研究した諸種では担子孢子形成開始後に発現するのに対して、子実体形成の初めから発現した。これらの性質は、地中深所に菌糸増殖の場をもち、地表に子実体を完成させるという生態適応に並行して生じた生理適応であると解釈している。

第五章では、子実体の成長という生物現象に、「平衡」という物理学的概念を適用し、モデル化した。その結果、子実体がまっすぐ下向きに成長している状態は、「不安定な平衡」に対応すると解釈した。本研究の理論モデルは、室内実験で容易に確認・証明できるという特長がある。

このように申請者は、用いたすべての菌種に共通して、地球の重力が作用しているにも関わらず重力屈性が発現せず、子実体が真下にまっすぐ成長する場合を見出し、さらにその状態が「不安定な平衡」であると考えた。また、分類上の位置や生態の異なる多様な菌種を扱うことによって、帽菌類全般の、光と重力に対する反応の様式について展望を得た。そして、帽菌類の子実体は、それぞれの種の野外での生活場所や生活様式に応じて、必要かつ十分な反応（光屈性や重力屈性）を示す能力を有するという見通しを得ている。これらの成果は、菌類学に新たな知見をもたらすだけでなく、他の生物の環境への反応の仕方や適応の可能性についての議論にも資すると考えられ、高く評価できるものである。

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、平成13年1月19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。