

(様式第 13 号)

学 位 論 文 要 旨

氏名: 菅原 遼

題目: *Hydnum* 属菌をモデルとした外生菌根性担子菌類の種分化要因の解明
(Elucidation of the speciation factor of *Hydnum* L. (Cantharellales)
as a model case for the ectomycorrhizal basidiomycetes)

外生菌根菌は複数の系統から平行進化した菌群であり、ハラタケ綱では特に高い種多様性がみられる。外生菌根菌の種多様性は、大陸間の移動にともなう地理的隔離 (Geml et al. 2006) や温帯以北に適応した緯度勾配 (Tedersoo et al. 2014; Looney et al. 2016), 宿主の遷移 (Sato et al. 2017), 子実体形態の変化 (Varga et al. 2019) などの要因により急激に増大したと考えられているが、その知見はいまだ乏しい。このような種分化を促す要因を特定することは、種を正しく認識したり、生息地での群衆構造を理解したりするうえで必要なだけでなく、本菌群の栽培化や森林再生のための利用、さらに遺伝資源として様々な分野で活用するうえでも重要である。本研究ではアンズタケ目に所属する *Hydnum* 属菌をモデルとした分類学的・進化的考察を行い、外生菌根菌の種分化を促す要因を解明することを目的とした。

第 2 章では、*Hydnum* 属菌の純粋培養法の確立と生活環の解明を行った研究成果をまとめた。*Hydnum* 属菌は組織分離が困難であるため、孢子発芽誘導物質を添加した培地上で単孢子分離を試みた。その結果、ゲランガムを添加した培地において高い孢子発芽率を示し、供試したすべての系統の純粋培養に成功した。一部の系統において自家交配試験と培養試験を行ったところ、いずれも四極性ヘテロタリズムの交配型を示し、無性世代を形成しなかった。また単核菌糸菌株とその交配株をアカマツ実生に接種したところ、いずれの株も同程度の菌根形成能力を持つことを明らかにした。これらのことから *Hydnum* 属菌は無性世代を欠き、個体群の拡大を外生菌根からの栄養菌糸生長と担子胞子の分散による菌根形成に依存すると推定された。

第 3 章は、国内から *Hydnum* 属子実体 222 標本を収集し、4 遺伝子 (nrDNA ITS, *tefl*, *rpb1*, *rpb2*) を対象に作成した分子系統樹、子実体の形態と発生環境、交配不和合性の組み合わせに基づく総合的な分類学的精査を行った結果である。これにより国内産 *Hydnum* 属標本は少なくとも 20 種と判断された。このうち 9 種は新種であることが判明し、すでに記載論文で発表した。また、既知の *Hydnum* 属菌は少なくとも 12 系統の亜属レベルのクレードに分か

れ、基部の亜属クレードは種多様性が低い傾向を示すことを明らかにした。

第4章および第5章では、現存する *Hydnum* 属菌および姉妹分類群の菌根性 *Sistotrema* 属菌の種の多様性が構築された要因を調査した。国内産 *Hydnum* 属および *Sistotrema* 属菌の配列を INSD/UNITE の登録配列とともに系統解析した結果、*Hydnum* 属は単系統性を示し、菌根性 *Sistotrema* 属菌は4つの属レベルのクレードに分けられた。各属クレードには計283種の系統学的種が含まれ、*Hydnum* 属において95種と最大であった。菌根形態においては菌根から発する菌糸束とマット状菌糸の有無に種間相違が認められ、マット状の菌糸体を欠く形態が本系統群における原始的な形質であると推定された。野外菌根の宿主情報からは大半の種が広範囲の樹種と菌根を形成することが示唆された。各菌種の分布地を比較した結果、熱帯地域よりも熱帯外において高い種多様性を示した。さらにクレードごとの多様化率の変化を推定した結果、*Hydnum* 属内でも種数の多い6つの亜属クレードの共通祖先において、種分化率の急激な増加が認められた。本系統群は、基部集団の特性と比べて、熱帯地域から熱帯外への進出、菌根から発するマット状菌糸の退化、柄と傘からなる子実体形態の獲得、担子胞子の大型化の傾向がみられたため、これらの要素は *Hydnum* 属内の種分化を促した要因であると結論づけられた。

Hydnum 属菌において観察された多様化要因は、いずれも菌根性担子菌類に共通する要素だと考えられる。柄と傘からなる子実体形態の獲得は孢子散布能力の拡大につながり、菌根菌のみならず腐生菌を含むハラタケ綱菌全体の種分化を促した要因としても知られている。またハラタケ目やベニタケ目菌をモデルとした研究では、熱帯内と比べて熱帯外での分布は地史的な環境変動にさらされることで種分化が促されることが報告されている。イグチ目およびベニタケ目菌では宿主範囲の拡大が種分化率を増加させることが報告されており、本研究でも多数の菌種が含まれる *Hydnum* 属と菌根性 *Sistotrema* 属菌の系統群は早期から広い宿主範囲をもっていたことが示唆された。さらに、本研究では担子胞子の大型化と菌根形態の変化が菌根性担子菌類の種分化を促すことを明らかにした。菌根性担子菌類の担子胞子は腐生菌と比較して大きい傾向にあり、大型の担子胞子は炭素貯蔵量を増大させることで生存期間を延ばし、さらに低温環境下での生存に有利に働く (Halbwachs et al. 2017)。また菌根から発する根外菌糸体と菌糸束の構造は養分吸収効率や有機物の分解能に影響する (Lilleskov et al. 2011)。これらの要因は生態的ニッチの許容性を増加させることで菌根性担子菌類の種分化の機会を増やしたと考えられる。