

氏名	山 本 航 平
学位の種類	博士（農 学）
学位記番号	甲 第 7 5 号
学位授与の日付	平成29年3月20日
学位授与の要件	信州大学学位規程第5条第1項該当
学位論文題目	アツギケカビ目菌類の分類学的検討および菌根形成に関する研究
論文審査委員	主査 准教授 山田 明義 教授 福田 正樹 准教授 齋藤 勝晴 准教授 松島 憲一 助 教 出川 洋介 （筑波大学）

## 論 文 内 容 の 要 旨

維管束植物の根部に真菌類が感染・定着して形成される菌根は、陸上で最も普遍的な相利共生の一つであり、両者の間では細胞レベルの養分相互輸送システムが構築されている。その起源と進化過程は、陸上生態系の成立を解明するうえでも重要である。近年、ケカビ亜門のアツギケカビ目と陸上植物の祖先系統であるコマチゴケ綱との間で形成される *Mycothallus* (MT) 構造が、菌根共生の祖先系であるとする説が提唱された。この仮説を検証するためには、アツギケカビ目に関する分類学的検討や生物学的特性の解明が急務であるが、本目の分類学的検討や生物学的特性の解明は 20 世紀後半以降ほとんど進んでいなかった。本研究では、アツギケカビ目とその類縁の分類群を含めたケカビ亜門に関する分類体系を再構築すること、ならびにアツギケカビ目の MT 構造や菌根に関する知見を集積してそれらの進化について考察することを主な目的とした。

日本国内各地において、アツギケカビ目と推定される胞子果を探索した結果、アジアにおけるアツギケカビ目の新発見に至り、既知種 4 種と未記載種 5 種に同定された。4 遺伝子の分子系統解析の結果、アツギケカビ属の基準種である *Endogone pisiformis* を含む同型配偶子嚢接合型系統と、*E. lactiflua* などが属す異型配偶子嚢接合型系統が属レベルで異なることを明らかにし、後者の系統に対して新属 *Heterogamites* 属を提唱した。加えて、厚壁胞子を形成する 2 新種を含む系統に対して新属 *Melanochlamys* 属を提唱し、アツギケカビ目を再定義した。一方、アツギケカビ目に近縁なことが示唆されていた *Sphaerocreas* 属や *Densospora* 属に対して、厚壁胞子の形態的特徴や系統解析結果に基づき、新たに *Sphaerocreales* 目を提唱した。

*E. pisiformis* の単胞子分離法を確立し、得られた菌株について糖類の資化性を調査した結果、本種は二糖類を炭素源とした培地で成長量が最大となりインベルターゼ活性が示唆されたことから、腐生的な生態が推察された。また、*S. pubescens* の菌株を作出し、*E. pisiformis* や先行研究におけるアツギケカビ目および *Densospora* 属の栄養菌糸体と比較した結果、*Sphaerocreales* 目とアツギケカビ目では栄養菌糸体の特徴が異なる傾向があることを明らかにした。

国内の森林環境下においてアツギケカビ目の外生菌根を探索した結果、コナラ属が優占する 2 つの林分でアツギケカビ属の外生菌根を発見した。菌根は菌鞘とハルティヒネットを有し、菌根菌は *E. pisiformis* に近縁な系統に位置した。森林環境下でのアツギケカビ目の外生菌根の発見は、北半球では初の事例である。

アツギケカビ目の外生菌根菌種として報告されている *H. lactiflua* と *H. flammicorona* の胞子果をアカマツ無菌根実生に接種した結果、両種ともに外生菌根

と孢子果を形成した。これら *Heterogamites* 属の外生菌根は菌鞘を殆ど欠いていた。アツギケカビ属や *Sphaerocreales* 目の外生菌根と比較した結果、これらの菌鞘構造および根外菌糸の違いはそれぞれ、孢子果組織および栄養菌糸の構造を反映していることが示唆された。

国内各地で採集したコマチゴケの配偶体は、いずれも地下茎に MT 構造を形成しており、形態的に 3 タイプに識別された。このうち 2 タイプでは、地下茎表面から表皮細胞内に感染した菌糸が菌糸膨張を形成していたが、菌糸の太さや菌糸膨張の大きさが異なる点で識別され、それぞれアツギケカビ目と *Sphaerocreales* 目と分子同定された。また、残る 1 タイプはアーバスキュラー菌根に類似し、グロムス門と分子同定され、従来のケカビ亜門との特異的關係という概念を覆す重要な知見を得た。

コマチゴケ綱トロイブゴケ科の MT 形成に関して、日本産ヒメトロイブゴケを用いて観察した結果、コマチゴケ属と同様に菌糸膨張を伴う MT 構造が見られた。一方で、既知のトロイブゴケ属の場合と同様に、配偶体腹面の限られた個所から菌糸が感染しており、地下茎全面に不規則に感染するコマチゴケ属の場合とは異なった。よって、トロイブゴケ科の配偶体構造は、コマチゴケ科に比べ、特定の MT 菌との関係に適していると考えられた。