

令和 2 年 5 月 27 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K15281

研究課題名(和文) 温暖化に伴うシベリアの樹木分布北上に寄与する菌根菌の解明

研究課題名(英文) Ectomycorrhizal fungi at northernmost treelines in northeastern Siberia: inoculum potentials contributing to the northern expansion of tree distributions

研究代表者

宮本 裕美子 (Miyamoto, Yumiko)

北海道大学・北極域研究センター・博士研究員

研究者番号：50770632

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：温暖化により森林分布の北上が予測されている北極域において、樹木の生育に不可欠な外生菌根菌種を特定することを目的とした。東シベリアの優占樹種カラマツ(*Larix cajanderi*)を対象に、成木と共生する菌群集と土壌中の孢子群集を調べた。その結果、カラマツ成木からは宿主特異的な菌種(ヌメリイグチ属・ショウロ属)が優占して確認された。ツンドラ帯の孢子群集からも同様の菌種が確認され、現在カラマツの生育していないツンドラ帯にもカラマツに特異的な菌種が埋土孢子として存在することが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では東シベリア広域のカラマツ林において現地調査を行った。結果、カラマツには宿主特異的なショウロ属やヌメリイグチ属が高い頻度で共生していることが明らかとなった。特にカラマツショウロ(*Rhizopogon laricinus*)は世界で初めてカラマツに共生するショウロ属の一種として新種記載され、学術的意義が高い。菌根菌は養水分吸収促進などの樹木の成長に重要な役割を持つ。温暖化によりカラマツが分布域を拡大する際には、宿主特異的な菌根菌との共生が重要であると考えられる。

研究成果の概要(英文)：Northernmost treelines in the Arctic regions are expected to expand into tundra under climate warming. I investigated ectomycorrhizal (EM) fungal species that may contribute to the northern expansion of larch trees (*Larix cajanderi*) in northeastern Siberia. Ectomycorrhizal fungal compositions were determined for mature trees and dormant spores in the soils. I found that *Larix*-specific EM fungi (*Suillus* and *Rhizopogon*) occurred at high frequencies on roots from mature trees. These fungal species were found in the bioassay experiments from tundra soils, indicating that dormant spores exist in tundra where currently no larch trees are present.

研究分野：森林生態学

キーワード：気候変動 菌根共生 北東シベリア 埋土孢子 タイガ林 ツンドラ ヌメリイグチ属 ショウロ属

1. 研究開始当初の背景

(1) 樹木はその成長に必要な養分の大部分を根で共生する「外生菌根菌」(以下、菌根菌)から吸収している。北半球の森林に優占するマツ科・カバノキ科などの主要樹種は適合する菌根菌種との共生関係なしでは、自然界で生存することができない。

(2) 高緯度地域は地球上でも特に気温上昇が著しい地域である。シベリアには広大なタイガ林が広がっており、気温の上昇に伴い寒冷林が北上することが予想されている。一方でツンドラ帯に樹木が侵入するためには、適合する菌根菌との共生が不可欠である。しかしツンドラ帯における菌根菌群集やその感染源についてはほとんど調査されていない。火山荒廃地や氷河後退域などの非森林帯では、樹木の侵入に菌根菌の胞子が感染源として重要な役割を果たすことが示唆されている。同様にツンドラ帯でも樹木分布域拡大の際に菌根菌の胞子が重要な感染源となることが予想される。

(3) 特定の菌種は休眠期間が長く、乾燥耐性のある胞子を生産し、土壌中に「埋土胞子バンク」を形成する。「埋土胞子バンク」を形成する菌種は、大量の胞子を分散し、地理的に広く分布する傾向がある。さらに、既往研究から胞子は宿主樹木の種子の発芽に誘発されて、菌根を形成することが示唆されている。よってツンドラ帯の土壌中にも菌根菌の胞子が休眠している可能性は高く、ツンドラ帯の土壌を用いて実生を育てることで、休眠胞子の菌種を特定できると着想した。

(4) 温暖化に伴う植生変化予測は国際的にも重要な課題である。森林北限やツンドラ帯においてどのような菌種が樹木と共生するのかを明らかにすることは、樹木分布域の拡大の可能性を評価する上で重要な知見である。

2. 研究の目的

(1) 本研究では、東シベリアの優占種であるカラマツ (*Larix cajanderi*) を対象に、森林境界からツンドラ帯においてどのような菌根菌種が胞子からカラマツに感染するのかを明らかにすることを目的とする。バイオアッセイ試験と分子解析を用いて、菌組成、菌根形成率、胞子の休眠可能期間、各菌種による実生の成長促進機能を明らかにする。

(2) タイガ林および森林境界におけるカラマツの菌根菌群集を明らかにし、カラマツ林に優占する菌種を特定する。得られた結果から、カラマツ林土壌とバイオアッセイ試験により実生に見られた菌組成を比較する。

3. 研究の方法

調査地：ロシアのサハ共和国。北東シベリアのタイガ林 (北緯 60~62°)、タイガ-ツンドラ境界、ツンドラ帯 (北緯 70°) で実施した。

(1) バイオアッセイ試験：調査地で土壌を採取し 6 か月風乾した。50ml チューブに土壌を詰め、カラマツの種子を播種し、恒温室で 5 か月間育苗し、菌根菌を形成させた。形成された菌根菌を採取し、菌特異的プライマーを用いて菌根菌の ITS rDNA 領域を PCR 増幅し、ダイレクトシーケンスによって塩基配列を解読した。97%の相同性で OTU (種) を特定し、国際塩基配列データベース上の登録種と比較することで菌種を同定した。同様の試験を 24 か月風乾した土壌でも実施し、形成された菌根菌種を分子解析によって特定した。菌根菌の確認された苗数および根端数 (菌根形成率) を記録した。カラマツ苗の上部と下部の乾燥重量を測定した。

(2) カラマツ成熟林内の菌根菌調査：タイガ林および森林境界 (タイガ-ツンドラ境界) のカラマツ成木周辺から土壌を採取し、樹木根に形成された菌根菌を形態分類および上記の分子解析によって菌種を特定した。またカラマツ以外の根も多数含まれていたことから、菌種が確認された根端について制限酵素断片長多型 (RFLP) もしくは trnL 領域の PCR 増幅により、宿主を特定した。得られた結果から、生物群集の多変量解析を用いて、カラマツ成木の菌根菌群集がタイガ林と森林境界でどのように異なるか比較した。またカラマツとそれ以外の宿主との菌根菌の宿主嗜好性を解析した。

4. 研究成果

(1) ツンドラ帯における埋土孢子群集：ツンドラ帯で採取した土壌を用いてバイオアッセイ試験を行った結果、カラマツに特異的な菌根菌種であるヌメリイグチ属やショウロ属の菌種が確認された（論文発表予定のため具体的な種名は非公表）。また 24 か月風乾した土壌サンプルからもカラマツ苗に上記を含む複数の菌根菌種の感染が確認された。このことから、現在カラマツの分布していないツンドラ帯にもカラマツに特異的な菌根菌の孢子が分布していること、こうした埋土孢子は少なくとも 2 年は休眠し発芽能力を維持することが明らかとなった。

また、カラマツショウロと比較してヌメリイグチ属のほうが形成率が高く、多様な種が確認された。ショウロ属は地下にキノコを発生させ、動物により孢子が散布される。一方ヌメリイグチ属は地上部にキノコを発生させ、孢子は風散布される。このことから、より広範囲に孢子が散布され易いヌメリイグチ属の方がショウロ属よりも、ツンドラ帯におけるカラマツ実生の菌根感染により寄与することが考えられた。他にも幅広い宿主と共生する菌種（ケノコッカム、キツネタケ属など）による感染が確認された。

バイオアッセイ試験では一般的に菌根形成率が低く、菌根菌の形成されない実生も数多くあった。また菌種による実生の生育状況（地下部、地上部乾燥重量）に大きな差は見られなかった。

(2) カラマツ林における菌根菌群集：本研究では世界で初めてカラマツと共生するショウロ属の新種が発見され、カラマツショウロ (*Rhizopogon laricinus*) として新種記載された (Miyamoto et al., 2019)。カラマツショウロが東シベリアのカラマツ林に幅広く分布していることが明らかとなり、さらにその優占度がタイガ林から森林境界にかけての緯度にそって高く傾向が見られた。同様にカラマツに特異的なヌメリイグチ属も多数確認され、その相対優占度は森林境界で高い傾向が見られた。一方でカラマツと共生する菌根菌種数は、森林境界よりもタイガ林で高く、タイガ林では幅広い宿主と共生する菌種やその優占度が高くなった。

タイガ林に生育するカンバ類などの落葉広葉樹種には、宿主選好性の低い菌種が多数確認され、カラマツの菌群集とは有意に異なった。

(3) カラマツ林と埋土孢子の菌群集の比較：カラマツショウロは森林土壌のカラマツ根からは非常に多く確認されたのに対して、埋土孢子群集からはほとんど確認されなかった。また埋土孢子群集は森林土壌中の菌根菌群集よりも多様性が低かった。

(4) ツンドラ植生の影響：ツンドラ帯の低木ヤナギや矮性カンバからも多数の菌種が確認された。森林境界のカラマツと比較して菌群集は有意に異なった。しかし適合する菌種も複数見られた。よって、こうした低木などにすでに生息している菌根菌種が、カラマツがツンドラ帯に侵入する際の重要な菌根感染源となる可能性が示唆された。

(5) 総括：バイオアッセイ試験によって、ツンドラ帯にもカラマツの成長に重要な宿主特異的な菌根菌種の孢子が存在し、発芽能力を保っていることが明らかとなった。しかしそうした種の菌根形成率が低かったことから、ツンドラ帯に分布している孢子量が少ないか、もしくは分布に偏りがある可能性、さらに孢子の発芽率が低い可能性が考えられた。この場合、カラマツがツンドラ帯へ分布域を拡大する際に、宿主特異的な菌根菌孢子が主要な感染源ではない可能性がある。しかしバイオアッセイ試験は室内のコントロールされた環境下で実施しており、実際のフィールドの環境を反映していない。このことから、埋土孢子の役割割りについてはフィールドでのさらなる検証が必要と考えられた。

一方で、ツンドラ帯に生育する低木ヤナギや矮性カンバの根から、カラマツと適合する菌種が確認されており、こうした菌種がカラマツ実生の菌根菌感染源となり得る。しかし、森林境界におけるカラマツの生育には宿主特異的な菌種が重要である傾向が示唆されているが、ツンドラ植生にはそうした菌種は共生しない。本研究結果から、ツンドラ帯ではカラマツ特異的な菌種による菌根感染が制限されていることが推測された。温暖化により樹木分布が北上する可能性が指摘されているが、土壌中に適合する菌根菌が不在した場合、樹木の分布域拡大を制限する要因になるかもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Miyamoto Yumiko, Terashima Yoshie, Nara Kazuhide	4. 巻 24
2. 論文標題 Temperature niche position and breadth of ectomycorrhizal fungi: Reduced diversity under warming predicted by a nested community structure	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Global Change Biology	6. 最初と最後の頁 5724-5737
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/gcb.14446	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yumiko Miyamoto, Trofim C. Maximov, Atsuko Sugimoto, Kazuhide Nara	4. 巻 60
2. 論文標題 Discovery of Rhizopogon associated with Larix from northeastern Siberia: Insights into host shift of ectomycorrhizal fungi	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mycoscience	6. 最初と最後の頁 274-280
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.myc.2019.03.003	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Miyamoto, Y., Narimatsu, M., Nara, K.	4. 巻 33
2. 論文標題 Effects of climate, distance, and a geographic barrier on ectomycorrhizal fungal communities in Japan: A comparison across Blakiston's Line	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Fungal Ecology	6. 最初と最後の頁 125-133
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.funeco.2018.01.007	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 1件／うち国際学会 4件）

1. 発表者名 Miyamoto Y, Maximov T, Sugimoto A.
2. 発表標題 北極圏森林境界の菌根宿主選択性
3. 学会等名 第131回日本森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Miyamoto Y, Sato H, Sugimoto A, Maximov T, Kononov A.
2. 発表標題 Soil respiration responses to temperature and moisture in a taiga forest of eastern Siberia
3. 学会等名 Xth International Symposium on C/H2O/Energy balance and climate over boreal and arctic regions with special emphasis on eastern Eurasia, and Sustainable Development of the North (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮本裕美子・Maximov Trofim・杉本 敦子
2. 発表標題 北東シベリア森林北限におけるカラマツ外生菌根菌の埋土孢子群集
3. 学会等名 菌根研究会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miyamoto Yumiko, Kononov Alexander, Maximov Trofim, Sato Hisashi, Sugimoto Atsuko
2. 発表標題 Climatic factors influencing soil respiration fluxes in a taiga forest of northeastern Siberia, revealed by 9 years of field measurements
3. 学会等名 Japan Geoscience Union Meeting 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 宮本裕美子
2. 発表標題 気候変動と土壤微生物の種多様性
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮本 裕美子、Kononov Alexander、Maximov Trofim、杉本 敦子
2. 発表標題 東シベリア永久凍土上のダフリアカラマツ外生菌根菌群集と宿主特異性
3. 学会等名 第130回日本森林学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miyamoto, Y., Sato, H., Kononov, A., Sugimoto, A., Maximov, T.
2. 発表標題 Potential impact of permafrost thaw on carbon dynamics in forest soils projected by a vertically stratified process-based model
3. 学会等名 International Conference on Cryopedology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Miyamoto, Y., Sato, H., Kononov, A., Sugimoto, A., Maximov, T.
2. 発表標題 Estimating carbon stock and greenhouse gas emissions from forest soils in the permafrost regions of northeastern Siberia
3. 学会等名 JpGU-AGU Joint Meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----