

平成 21 年 5 月 27 日現在

研究種目：基盤研究 (B)  
 研究期間：2005～2008  
 課題番号：17405030  
 研究課題名 (和文) ニュージーランドにおける外来菌根菌のナンキョクブナ林侵入定着に関する研究  
 研究課題名 (英文) Studies on the exotic mycorrhizal fungus, invaded native forests of nothofagii in New Zealand.  
 研究代表者  
 田中 千尋 (TANAKA CHIHIRO)  
 京都大学・大学院農学研究科・准教授  
 研究者番号：60263133

研究成果の概要：本研究では、ニュージーランドにおいて同地固有種であるナンキョクブナ林において、外来菌根菌ベニテングタケの侵入・発生状況を調査するとともに、侵入の原因ならびに他森林生物に与える影響を明らかにしようとした。調査の結果、同地には複数の系統のベニテングタケが移入し、雑種化が進んでいること、人為的かく乱が著しいあるいは人工植栽地などを中心に分布拡大が進んでいること、古くから発生が認められるサイトでは、同地固有のキノコバエ種がベニテングタケを利用するようになってきていることが明らかになった。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005 年度	4,200,000	0	4,200,000
2006 年度	3,400,000	0	3,400,000
2007 年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2008 年度	2,400,000	720,000	3,120,000
年度			
総計	13,300,000	1,710,000	15,010,000

研究分野：菌学・植物保護・森林生物

科研費の分科・細目：農学・林学

キーワード：外来種, 適応, ベニテングタケ, ナンキョクブナ, 菌根菌, 宿主

## 1. 研究開始当初の背景

20 世紀初頭、ニュージーランドでは荒廃した国土の回復並びに木材資源の確保のため、ラジアータ松やカシなどの生育の早い外来有用樹種苗を外国から多数導入し植林に用いた。この際、多くの外来菌根菌がニュージーランドに侵入したと思われる。一方、ニュージーランドの原植生において、外生菌根性樹種は、ナンキョクブナ (*Nothofagus* spp.) や *Leptospermum scoparium*, *Kunzea ericoides* に限られている。これら植物は Gondwana 大陸で独自の進化を遂げたため、主に北半球から持ち込まれた外来菌根菌とは親和性を持たず、それらの宿主になり得ないものと思われていた。事実、外来菌根菌であるベニテ

ングタケ (*Amanita muscaria*) やヌメリイグチ属菌 (*Suillus* spp.) などは 1930 年頃には全島の植林地で見いだされるようになっていたが、ナンキョクブナを代表樹種とする原生林からの発生報告は残っていない。しかし、1990 年代になって、南島北部の Nelson Lake 国立公園内保護林のナンキョクブナ樹下でベニテングタケの発生が確認された。はじめはごくかぎられた区域における発生であったが、1997 年以降、急速に発生区域を拡大しつつある。また、同国立公園以外の保護林においてもベニテングタケの発生が認められるようになり、同菌がナンキョクブナに適応し、原生林に定着したものと考えられる。ナンキョクブナの原生林はニュージーランドの失わ

れつつある自然林の象徴であり、現在、自生地は保護林として保護管理されている。外来菌根菌の原生林への侵入は、菌根菌の本来のパートナーである外来樹種の原生林内への侵入を将来的に引き起こす可能性をはらんでおり、最終的には、原生林生態系の著しい変容を引き起こすことも十分考えられる。研究代表者の田中は、さまざまな菌類の分子遺伝学的・生化学的研究を長年にわたって行っており、近年は、テングタケ属菌の分子進化に関する研究を行ってきた。テングタケ属菌は森林樹木の代表的な外生菌根種であり、マツタケなどとは異なり腐生能が弱く、その宿主植物に対応して進化してきたといわれている。しかし、共進化を説明できるような具体的なデータは得られていない。研究代表者の田中は、このようなテングタケ属菌の進化に興味を持ち、日本産テングタケ属菌を用いリボソーム遺伝子の ITS 領域などの塩基配列を調べて分子系統解析研究を行ってきた。その結果、日本産テングタケ属菌約 70 種の系統関係を明らかにし、いくつかの新種・日本新産種の存在も明らかにした。また、汎世界的に分布するテングタケやベニテングタケについては東南アジア、他の東アジア、欧州、北米産の標本も供試し、更なる分析を行った。その結果、ベニテングタケ *Amanita muscaria* では大きくわけてユーラシア集団、ユーラシア高山型、北米集団に別れることなどが判明してきた。しかし、これらの地域集団間の遺伝的交流は見いだされず、隠蔽種なのか単に地理的要因で地域集団が規定されているのか不明であった。そのため、本菌が人為的に移入した南半球のベニテングタケの集団に興味をもち、標本の収集をおこなっていた。一方、海外研究協力者の Dr. P. Buchanan はニュージーランドの菌類相調査に長年従事しており、同国固有種菌類の研究だけでなくニュージーランドに侵入した外来菌類の動向にも深く注意していた。特に、ナンキョクブナ林に侵入した外来木材腐朽菌の生態を中心に、それらの菌類がナンキョクブナ林に及ぼす影響について研究を行っていた。その過程で、近年、ベニテングタケがナンキョクブナ林侵入し、その発生サイトならびに発生量が年々増えてきていることを見いだしていた。そこで、旧知の両者が話し合い、外生菌根菌のように単独では生活しがたい侵入生物が新天地でどのように適応定着し、固有の生態系に影響を与えるか、きのこを利用する昆虫相に詳しい研究者をメンバーに加え本研究調査を行った。

## 2. 研究の目的

本研究では、ニュージーランドにおいて外来菌根菌ベニテングタケ(*Amanita muscaria*)が

同地固有種であるナンキョクブナ科樹種にどのようにして適応し、ナンキョクブナ林に侵入、分布を拡大しているのかを明らかにするとともに外来菌根菌の侵入により彼の地の生態系がどのような影響を受けるのかを調査する。

## 3. 研究の方法

(1) ニュージーランドにおけるベニテングタケ発生状況の現地調査。ナンキョクブナ林調査はニュージーランド北島 Taupo 国立公園ならびに、南島北部の国立公園(Nelson Lake 国立公園など)や、Arthur's Pass 周辺、Westport 周辺の保護林で行った。また、調査地間の道路沿いのナンキョクブナ林あるいは民家植栽のナンキョクブナについてもベニテングタケの発生の有無を確認し、GPS による位置の確認ならびに、子実体標本の採取、また一部の地点では菌根の採取を行った。さらに、ナンキョクブナ林以外、すなわちライジアータマツ、カラマツ、ダグラス・ファー、カバノキ等の外来樹種植栽林に発生したベニテングタケ子実体も比較のために採取した。子実体標本は、可動式標本乾燥機で乾燥後、形態観察並びに遺伝子解析に用いた。菌根はグルタルアルデヒド固定後、形態観察を行い、70%アルコールに保存した。

(2) 外来樹種林のベニテングタケ集団とナンキョクブナ林のベニテングタケ集団の遺伝的構造解析ならびに比較。ベニテングタケがニュージーランドの植林地で発見され長い時間が経過してからナンキョクブナ林で見いだされるようになったことから、ベニテングタケ集団に宿主域の異なる新たな系統が発生した可能性が考えられる。この可能性を調べるため、外来樹種林のベニテングタケ集団とナンキョクブナ林のベニテングタケ集団の遺伝的構造解析ならびに比較を地理的分化集団で塩基配列多型が明らかになっている rDNA(ITS)について、解析した。

(3) ベニテングタケ利用昆虫相の比較。子実体を採取後、底部に湿したパーミキュライトをいれたサンプル瓶に保存し、野外調査中、利用昆虫が死滅しないように管理した。野外調査終了後、Landcare Research CRI の Nelson 支所に運び、ペーパータオルを敷いた昆虫トラップ装置を用いて、約 1 か月間観察し、羽化昆虫を採集した。羽化昆虫は 70%のアルコールで固定して保存、同定、計数した。

(4) ベニテングタケ侵入地におけるきのこ相の比較。ベニテングタケ侵入地並びに未侵入地の菌類相変化の有無を明らかにするため、ニュージーランドでインベントリーが比較的整備されているアンモニア菌に着目し、比較を試みた。北島 Auckland 近郊地ならびに南島 Westport 近郊地で、ラジアータマツの

植栽林、マヌカ林、ナンキョクブナ林内にプロットを設け、2006年5月に尿素処理、あるいは2007年1月にフクロギツネ死体を林内土壌表面に放置し、それぞれのプロットで発生した菌を2007年5月に調査した。発生した子実体は採集後、乾燥標本にするか、あるいは分離培養を試みた。

#### 4. 研究成果

(1) 2005年から2006年に実施した現地調査の結果、ベニテングタケのナンキョクブナ林への侵入サイトは、遊歩道脇や道路整備工事などの人為的影響を受けている場所が極めて多いことが明らかとなった。さらに、侵入地点と非侵入地点のナンキョクブナの菌根種数を比較したところ、侵入地点では5種類程の菌根しか認められなかったのに対し非侵入地点では10種以上の菌根が認められた。ベニテングタケ侵入定着には、何らかの生態的攪乱が誘因となっていることが示唆された。なお、ナンキョクブナの菌根についての過去の研究がほとんどなく、また、ニュージーランドの菌根菌相についてもまだ十分に解明されていない。菌根形態による共生菌の詳細な分類同定ならびに人為的影響による菌根菌相の変化を証明するためには、共生菌の分離研究ならびにインベントリーの構築が必要である。インベントリー構築についてはニュージーランド側においても強く認識しており、Dr. Ian Dickieを中心に現在作業が進められている。本研究成果をふまえ、新たな共同プロジェクトの立案を行っている。また、ニュージーランドでは景観ならびに生態的配慮から原植生を構成する樹種を用いて公園や路側の植栽をしばしば行なっている。このような場所のナンキョクブナ植栽樹において頻繁にベニテングタケの発生が認められた。植栽木のナンキョクブナはナーセリーによって育苗されており、ナーセリーにおけるベニテングタケ感染ならびに移植による生育地の拡大の可能性も考えられた。

(2) ナンキョクブナ林ラジアータマツ植林地、カバノキ植林地、ナンキョクブナ原生林、ナンキョクブナ植栽下で採取されたベニテングタケ集団の遺伝子構成の解析から、ニュージーランドには少なくとも、ユーラシア型ならびに北米の遺伝的地域集団に属する系統が移入していることが明らかになった。また、解析したサンプルの過半数において異なる地域集団間のヘテロ接合体であり、彼の地でこれら地域集団の雑種化が進んでいることが明らかになった。したがって、ベニテングタケにおいて明らかにされていた地域集団は隠蔽種ではなく、同一種内の系統群であることが明らかとなった。また、本研究の結果、ナンキョクブナに生育するベニテングタケ

に共通した特異的な形質や遺伝的集団は認められず、ベニテングタケ集団にナンキョクブナを宿主とする新たな系統が発生した可能性は否定された。

(3) ベニテングタケを利用する昆虫相の調査を行った。その結果、外来性のショウジョウバエ *Drosophila busckii* や同国固有種のキノコバエ *Mycetophila fagi* が、子実体を利用していることが明らかとなった。ベニテングタケは有毒成分として昆虫に高い毒性を有するイボテン酸を含有するため、このような菌の子実体を利用する昆虫はきわめて限られている。現在まで、ショウジョウバエ類やノミバエ類が明らかになっているだけである。*Mycetophila fagi* の検出頻度は、ベニテングタケが古くに移入したと考えられている地域で高く、さらには、ニュージーランド在来種のきのこでイボテン酸を含有するものは知られていない。したがって、*Mycetophila fagi* はベニテングタケがニュージーランドに移入後、適応した可能性が示唆された。

(4) 以前の共同研究プロジェクトの結果、ニュージーランドのナンキョクブナ林には同国並びにオーストラリア固有種である外生菌根菌 *Hebeloma aminophilum* が生息し、尿素刺激で発芽することが明らかとなっている。したがって、尿素刺激により、ベニテングタケ侵入地並びに未侵入地における他の外生菌根菌の生息状況の変化が明らかにできるものと期待した。しかしながら、本研究では、調査期間中に *Hebeloma* 属菌子実体は得られなかった。しかしながら、同じく外生菌根性である *Laccaria* 属菌については子実体が得られたので、現在同定ならびにデータ解析を進めている。また、腐生性アンモニア菌である *Coprinopsis* 属菌では北半球に広く分布するザラミノヒトヨタケ *Coprinopsis phlyctidospora* (担子孢子粗面) が同国から初めて見つかるとともに、未知種 *C. cf. phlyctidospora* (担子孢子表面は平滑) が分離された。本未知種は、ニュージーランドならびにオーストラリア固有種と考えられ、また、同地域の優先種的なアンモニア菌である *C. aff. phlyctidospora* phylogenetic group B (担子孢子粗面) と系統的に最も近縁であり、また、我が国南西諸島で見いだされている *C. aff. phlyctidospora* (担子孢子有刺粗面) とも高い類縁性を示し、アンモニア菌性 *Coprinopsis* 属菌の系統地理学研究的重要な資料となる可能性がある。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計3件)

- ① Tuno, N., Takahashi, K., Yamashita, H., Osawa, N. and Tanaka, C. Tolerance of *Drosophila* flies to ibotenic acid poisons in mushrooms. *J. Chem. Ecol.*, 3: 311-317. (2007). [査読有]
- ② 吹春俊光. きのこと物語-きのこにもある外来種問題. *グリーンパワー* 335: 33.(2006). [査読無]
- ③ Yamashita, H., Tanaka, C., Nakayama, H., Tuno, N. and Osawa, N. New host recorded for three scuttle flies, *Megaselia flava*, *M. kanekoi*, and *M. gotoi* (Diptera: Phoridae), on the poisonous fungus *Amanita ibotengutake* (Agaricales: Amanitaceae). *Entomol. Sci.*, 8: 223-225. (2005). [査読有]

[学会発表] (計6件)

- ① Fukiharuru, T. and Shimizu, K. Two new *Coprinopsis* ammonia fungi from Japan and New Zealand. The 5th meeting of east Asia for collaboration on edible fungi, 2008年9月18-19日, 福岡市
- ② 吹春俊光, 清水公德, Doug Cairns, Phil Knightbridge, 田中千尋, 大澤直哉, 門脇浩明, 都野展子, Peter K. Buchanan, Peter R. Johnston ニューゼーランド南島 Westport 近郊のフクロギツネ死体放置跡で採集されたアンモニア菌. 日本きのこ学会第11回大会, 2007年9月19-20日, 旭川市.
- ③ Tuno, N. Tolerance of *Drosophila* flies to ibotenic acid poisons in mushrooms. 4th Asia-Pacific Conference on Chemical Ecology, 2007年9月10-14日, つくば市.
- ④ 田中千尋・吹春俊光ほか 菌類にもある外来種と絶滅危惧種問題. 日本菌学会公開講演, 2006年11月23日, 東京都.
- ⑤ Suzuki, A., Tanaka, C., Fukiharuru, T., Buchanan, P. K. and Sagara, N. Saprobic and ectomycorrhizal ammonia fungi in New Zealand. The New Zealand Fungal Symposium 29-30 Aug., 2006 Auckland, New Zealand
- ⑥ Tanaka, C. and Oda, T. Molecular phylogeny and biogeography of some *Amanita* species. The Mycological Soc. of America / The Mycological Soc. of Japan Joint Meeting 2005 30 Jul.-5 Aug., 2005, Hilo, Hawaii, USA

[図書] (計3件)

- ① 吹春俊光, 技術評論社, きのこと下には死体が眠る. (2009) p. 228.
- ② 田中千尋・奥野哲郎, 京大出版会, 植物を病気から守る. 21世紀の農学 第3巻 (佐久間正幸 編) (2007)
- ③ 津田盛也・田中千尋, 裳華房, 菌蕈類テングタケ属の形態進化と分子進化. 菌類・細菌・ウイルスの多様性と系統 (杉山純多 編) (2005) pp.293-294.

6. 研究組織

(1)研究代表者

田中 千尋 (TANAKA CHIHIRO)  
京都大学・農学研究科・准教授  
研究者番号: 60263133

(2)研究分担者

大澤 直哉 (OSAWA NAOYA)  
京都大学・農学研究科・講師  
研究者番号: 10221821

(3)連携研究者

都野 展子 (TUNO NOBUKO)  
金沢大学・自然科学研究科・准教授  
研究者番号: 60295102

吹春 俊光 (FUKIHARU TOSHIMITSU)  
千葉県立中央博物館・分館海の博物館・首席研究員  
研究者番号: 50250147

研究協力者

Peter Buchanan  
Landcare Research CRI, Team Leader of Biosystematics

Peter Johnston  
Landcare Research CRI, Mycologist

Richard Toft  
Landcare Research CRI, Entomologist

Ian Dickie  
Landcare Research CRI, Mycorrhizal Ecologist

門脇 浩明 (KADOWAKI KOHMEI)  
School of Biol. Sci., University of Auckland