

学 位 論 文 題 名

Taxonomy and ecology of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido

(北海道産ナラタケ類の分類と生態)

学位論文内容の要旨

ナラタケ(*Armillaria mellea* (Vahl: Fr.) Kummer)は1790年にVahlによって*Agaricus melleus*と命名された。その後1821年Friesは*Armillaria*族を創設し*Agaricus melleus*を含めた。また、Kummer(1871)とQuélet(1872)は*Armillaria*属を独立させたが、*Agaricus melleus*を含め、現在の*Armillaria mellea*になった。ナラタケは世界的に樹木の根腐れ病菌として樹木を枯死させることで莫大な被害を起こす植物病原菌としてよく知られている。日本では古くからスギやヒノキなどの人工造林地で大きな被害が現れ、北海道ではカラマツ造林地で被害が報告されてきた。また、ナラタケは無葉緑素のオニノヤガラやツチアケビなどのラン科植物との共生菌として、さらに子実体は北海道ではボリボリと呼ばれる優れた食用菌としても重要な菌類の一つでもある。古くからナラタケは子実体の形態的特徴と罹病木及び子実体から分離した菌株の培養特性及び病原性において様々な変異が知られていたが、分類学的には従来、ナラタケ一種とされてきた。しかし、Ullrich & Anderson(1978)は単孢子分離菌株の交配試験によってナラタケに互いに交配不可能な菌系が存在することを明らかにした。このような生殖的に隔離された菌株のグループは生物学的種と呼ばれている。この発見によって、それまで一つの種と考えられていたナラタケは複数の生物学的種の集合とみなされるようになり、菌株の間の性質の多様さを生物学的種の違いによって説明できる可能性が生じた。さらに各生物学的種ごとに子実体の形態に特徴があることも明らかにされ、分類学的再検討が行われつつある。現在までヨーロッパで5種、北アメリカで9種、オーストラリアで5種およびアフリカなどで世界的に30数種の生物学的種が報告されてきた。日本ではナラタケの生物学的種に関する研究が始まったばかりで、まだ分類学的体系化の確立がされていない状況である。したがって、本論文の目的は日本産ナラタケの生物学的種の分類学的体系化を確立することで、まず、北海道産のものに対して生物学的種の同定および生態的特徴を明らかにすることであった。

本学位論文の内容は9章で構成されており、各章別にまとめてみると、第1章では世界各地におけるナラタケの研究史及び研究の目的を記述した。

第2章では、北海道産のナラタケの不和合性グループの同定のため、子実体から分離した単孢子分離菌株の総当たり交配試験によって5つのヘテロタリックな不和合性グループを同定した。

第3章では子実体から分離した単孢子分離菌株が褐色の角膜菌叢をもち、また担子器の基部にclamp connectionを持っていないこと、さらに子実下層の菌糸が単核であることからホモタリックなナラタケの一種であることを明らかにした。従って、第2章と3章を通じて北海道では5つのヘテ

ロタリックな不和合性グループと1つのホモタリックな不和合性グループ、計6つのグループが存在していることを明らかにした。

第4章では、単孢子分離菌株の交配試験によって同定した6つの不和合性グループと更に学名が付いているテスター菌株との交配による生物学的種の同定を行った。その結果グループⅠは *A. ostoyae* (和名：ツバナラタケ)、グループⅡは *A. gallica* (和名：ヤワナラタケ)、グループⅢは新種の *A. jezoensis* (和名：コバリナラタケ)、グループⅣは *A. sinapina* (和名：ホテイナラタケ)、グループⅤは新種の *A. singula* (和名：ヒトリナラタケ)、またグループⅥは新亜種の *A. mellea subsp. nipponica* (和名：ナラタケ) と命名した。グループⅥの和名を除いた他の種の和名は子実体の形態、形質、発生状況などから付した新称である。*A. ostoyae* は大型のつばと発達した鱗片を持っていること、*A. gallica* は柔らかいかさを持っていること、*A. jezoensis* はかさに小針状の鱗片を持っていること、*A. sinapina* は茎の基部が膨らむこと、*A. singula* は単生すること、また *A. mellea subsp. nipponica* はかさの鱗片の発達が弱く、黄色-オリーブ色を呈することなど種ごとに異なる形態的特徴を持っていた。また、*A. mellea subsp. nipponica* は他の種と異なり担子器の基部に clamp connection を持っていないことが特徴である。

第5章では、各生物学的種の分離菌株についての培地での培養特性を調べた。天然培地(MDA, YDA, PDA, PCDA)のなかのPDAとPCDAでは *A. sinapina*, *A. singula* と *A. mellea subsp. nipponica* が菌糸束の形成及び菌叢の成長が優れていた。また、ブナ、ミズナラ、シラカンバ、トドマツ、エゾマツ、カラマツの鋸屑培地では *A. gallica* を除いたすべての生物学的種が広葉樹の鋸屑培地で菌糸束の形成および菌叢の成長が優れていた。また、針葉樹ではカラマツの鋸屑培地で菌糸束の形成及び菌叢の成長が優れていた。樹木6種の樹皮抽出成分を入れた培地での培養特性は全ての生物学的種が抽出成分が入っていないコントロールより菌糸束の形成及び菌叢の成長が優れており、広葉樹よりはやや劣るが針葉樹の抽出成分の培地での成長も優れていた。とくに、本研究を通じて北海道で発見されたナラタケの生物学的種の新種あるいは新亜種は北海道の樹種の鋸屑及び樹皮抽出成分培地で他の生物学的種より優れた菌糸束の形成及び菌叢の成長が見られた。

第6章では、各生物学的種の樹木の材に対する腐朽能力を調べた。木粉寒天培地での菌叢の着色反応と木片に菌を接種し、木片の重量減少による腐朽能力を測定したが、*A. ostoyae*, *A. sinapina* と *A. singula* が比較的強い腐朽能力を持っていると判断された。

第7章では、無葉緑素のラン科植物であるオニノヤガラとツチアケビとの共生菌としてのナラタケの生物学的種の特徴について調べた。オニノヤガラとツチアケビの根茎の細胞内から菌を分離し共生関係を確かめた。また、分離菌株はテスター菌株との交配試験及びアイソザイムの分析により生物学的種を同定した結果 *A. mellea subsp. nipponica* を除いた全ての生物学的種がオニノヤガラの共生菌であり、その中 *A. gallica* と *A. singula* の分離頻度が高かった。また、ツチアケビからは *A. jezoensis* が分離された。また、分離菌株はオニノヤガラとツチアケビの根茎の成分を入れた培地で菌糸束の形成及び菌叢の成長が優れている特徴が見られた。

第8章では、担子菌のタマウラベニタケを侵害するナラタケの生物学的種の同定及び両菌間の相互関係を調べた。タマウラベニタケを侵害する菌として *A. gallica* と *A. jezoensis* が同定された。ナラタケの生物学的種とタマウラベニタケ菌との対置培養試験によって両菌の相互関係を明らかにした。

第9章は、総括である。本研究ではそれぞれ種の子実体の形態的特徴及び生態的特徴を明らかにし、将来ナラタケによる樹木の根腐病の防除及びナラタケの食用菌として、さらにラン科植物の人工栽培等の利用において、重要な基礎的資料を提供した。

学位論文審査の要旨

主査	教授	五十嵐	恒夫
副査	教授	木村	郁夫
副査	教授	寺澤	実
副査	助教授	矢島	崇

学位論文題名

Taxonomy and ecology of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido

(北海道産ナラタケ類の分類と生態)

本論文は9章で構成され、図83、表30、引用文献154、総頁数200頁の英文論文である。別に参考論文6篇が添えられている。

ナラタケ(*Armillaria mellea* (Vahl: Fr.) Kummer)は世界的に広く分布し、樹木を枯死させる重大な病原菌として、また無葉緑素のラン科植物との共生菌として、さらに子実体は優れた食用菌として知られる重要な菌類の一つである。分類学的には従来ナラタケ一種とされてきたが、近年単胞子分離菌株の交配試験によって互いに交配不可能な菌系が存在することが明らかとなり、ナラタケは複数の生物学的種の集合とみなされ、分類学的再検討が行われつつある。現在までヨーロッパで5種、北アメリカで9種、オーストラリアで5種およびアフリカなど世界的に30数種の生物学的種が報告されてきた。日本ではナラタケの生物学的種に関する研究が始まったばかりで、まだ分類学的体系化の確立がされていない状況である。したがって、本論文では日本産ナラタケの生物学的種の分類学的体系化をめざし、まず北海道産ナラタケの生物学的種の同定および生態的特徴を明らかにすることに努めた。

1. 世界各地域におけるナラタケの研究史について論述した。

2. 北海道内13地域から112菌株を分離し、子実体から分離した単胞子分離菌株の総当り交配試験によって5つのヘテロタリックな不和合性グループを同定した。

3. 子実体から分離した単胞子分離菌株が褐色の角膜菌叢をもち、また担子器の基部にclamp connectionを持っていないこと、子実下層の菌糸が単核であることからホモタリックなナラタケの一種が存在することを明らかにした。

4. 交配試験によって同定した6つの不和合性グループと学名が付いているテスター菌株との交配による生物学的種の同定を行い、グループⅠは*A. ostoyae* (和名:ツバナラタケ)、グループⅡは*A. gallica* (和名:ヤワナラタケ)、グループⅢは新種の*A. jezoensis* (和名:コバリナラタケ)

、グループIVはA. sinapina (和名:ホテイナラタケ)、グループVは新種のA. singula (和名:ヒトリナラタケ)、またグループVIは新亜種の A. mellea subsp. nipponica (和名:ナラタケ)と命名した。グループVIの和名を除いた他の種の和名は子実体の形態、形質、発生状況などから付した新称である。また、各生物学的種の形態的特徴を明らかにした。

5. 各生物学的種の培養特性を天然培地(MDA,YDA,PDA,PCDA)とブナ、ミズナラ、シラカンバ、トドマツ、エゾマツ、カラマツの鋸屑培地で調べた。PDAとPCDAではホテイナラタケ、ヒトリナラタケ、ナラタケが、広葉樹の鋸屑培地ではヤワナラタケを除くすべての種が、また針葉樹の鋸屑培地ではカラマツ培地で、菌糸束の形成及び菌叢の成長が優れていた。この研究を通じて北海道で発見されたナラタケの生物学的種の新種あるいは新亜種は、北海道の樹種の鋸屑及び樹皮抽出成分培地で他の生物学的種より優れた菌糸束の形成及び菌叢の成長を示した。

6. 樹木の材に対する腐朽能力を木粉寒天培地での着色反応と木片の重量減少から、ツバナラタケ、ホテイナラタケ、ヒトリナラタケが比較的強い腐朽能力を持っているとした。

7. 無葉緑素のラン科植物であるオニノヤガラ(Gastrodia elata)とツチアケビ(Galeola septentrionalis)の根茎から菌を分離し、テスター菌株との交配試験及びアイソザイムの分析により生物学的種を同定した結果ナラタケを除いた全ての生物学的種がオニノヤガラの共生菌であり、その中ヤワナラタケ、ヒトリナラタケの分離頻度が高かった。また、ツチアケビからはコバリナラタケが分離された。

8. 担子菌のタマウラベニタケ(Rhodophyllus abortivus)を侵害する菌として、ヤワナラタケ、コバリナラタケが同定され、対置培養試験でタマウラベニタケとの相互関係を明らかにした。

以上のように本研究は、北海道に産するナラタケの生物学的種が新種2、新亜種1を含めて6種あることを確認し、子実体の形態的特徴及び生態的特徴を明らかにし、分類学的体系化への展望をひらいた。将来ナラタケによる樹木の根腐病の防除及びナラタケの食用菌として、さらにラン科植物の人工栽培等の利用において、重要な基礎的資料を提供したもので高く評価される。

よって審査員一同は、最終試験の結果と合わせて、本論文の提出者 車 柱榮は博士(農学)の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。