

樹木の生長を助ける外生菌根菌

東京大学アジア生物資源環境研究センター 宝月岱造

はじめに⁽¹⁾

そもそもの始まりは、グルメの話でもあったらしい。19世紀の終わり、当時高名な樹病学者であったA. B. Frankが国王の命令でトリュフの栽培研究を始めた。栽培研究はうまくいかなかったらしいが、そのおかげで、樹木の細根の先に菌糸が取り付いて作る独特の構造を詳しく調べることとなった。彼は、一連の研究の中で、この樹木の根と菌類による共生構造に菌根 (Mycorrhiza) という名を与え、それが森林樹木の根に普通に見られる構造であることを明らかにした。100年以上も前のことだが、彼はこの時すでに、菌根を形成する菌類が宿主樹木の生長を促進することを見出している。現在では、菌根にはいくつかのタイプがあることが解っている。このうち特に重要視され研究が進んでいるのは、VA菌根と外生菌根と呼ばれる菌根であるが、Frankが当初菌根と呼んだのは外生菌根であった。外生菌根を作る菌「外生菌根菌」による樹木の生長促進作用は、その後様々な樹木苗と様々な分離菌株を組み合わせた栽培実験で確認されている。また、そのメカニズムについても、近年の測定機器の発達に伴って、そのアウトラインが明らかになっている。本稿では、まず、外生菌根菌の概要を紹介し、更に外生菌根菌による樹木生長促進のメカニズムについて解説する。また、最後に、外生菌根菌の応用研究

についても触れておきたい。

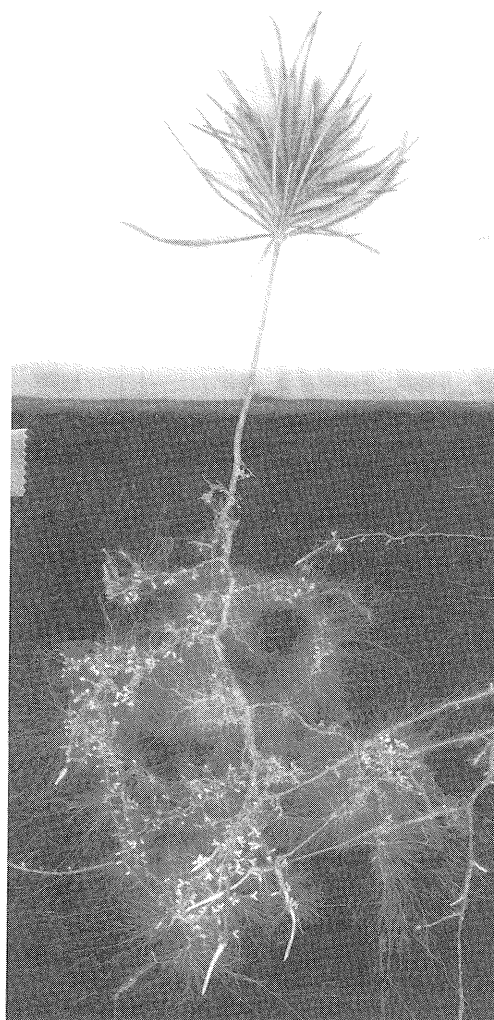


図-1 コツブタケが感染したアカマツ苗。二又分枝した外生菌根から多数の菌糸束が放射状に伸びている。呉炳雲博士提供。

外生菌根：樹木と菌類の共生体^(2,3)

現在までに同定されている外生菌根菌は、大多数が担子菌類で、キノコを作るものが多い。その他に、子囊菌類に属するもの、また、少数ではあるが、接合菌類に属するものが知られている。種は多様で、世界中でおよそ五千から六千種あると見積もられている。これらの菌は、植物の根に共生して外生菌根を形成するが、宿主となる植物は、全植物種のわずか3%程度といわれており、しかもほとんどが木本植物である。とはいえ、宿主には、マツ科、カバノキ科、ブナ科、フタバガキ科の樹種が含まれ、世界中の森林で優占している樹種の多数が外生菌根を形成する。従って、地球上の森林を構成する樹木数や森林面積からみると、外生菌根を形成する樹木がかなりの割合を占めていることになる。樹木と菌の共生系としては、メジャーなものと言って良い。

外生菌根は、樹木の細根そのものに比べると太く、また形態自体も独特のものが多く、地面を掘って根を調べるだけで比較の見つけや

すい。まず、外生菌根菌が共生したアカマツ苗の全体像を頭に入れておこう。図-1は、外生菌根菌コツブタケ属の分離株を人工的に感染させたアカマツ苗である。地下部が観察し易いように平箱内で栽培してある。根のあちこちに二又分枝した菌根が出来ており、そこから菌糸の束が四方八方に広がっているのが見える。根に菌根が出来てそこから菌糸が土壤中に広がるという基本的な構成は、外生菌根菌の共生系に共通に見られるものである。

一方、外生菌根自体の形態や色などの細部は、共生する樹種や菌種によって異なっている。図-2左と右は、同一のコツブタケ属の外生菌根菌株をアカマツとシラカンバの芽生えに接種して出来た外生菌根で、宿主樹木の違いで、同一の菌株から異なる形態の外生菌根が出来た例である。二又分枝しているものとしていないものと言う具合に、それぞれ形態がかなり異なる。また図-2左と中は色が異なるが、それぞれ外生菌根菌コツブタケと未同定菌をアカマツ芽生えに接種して出来た外生菌根である。菌種の違

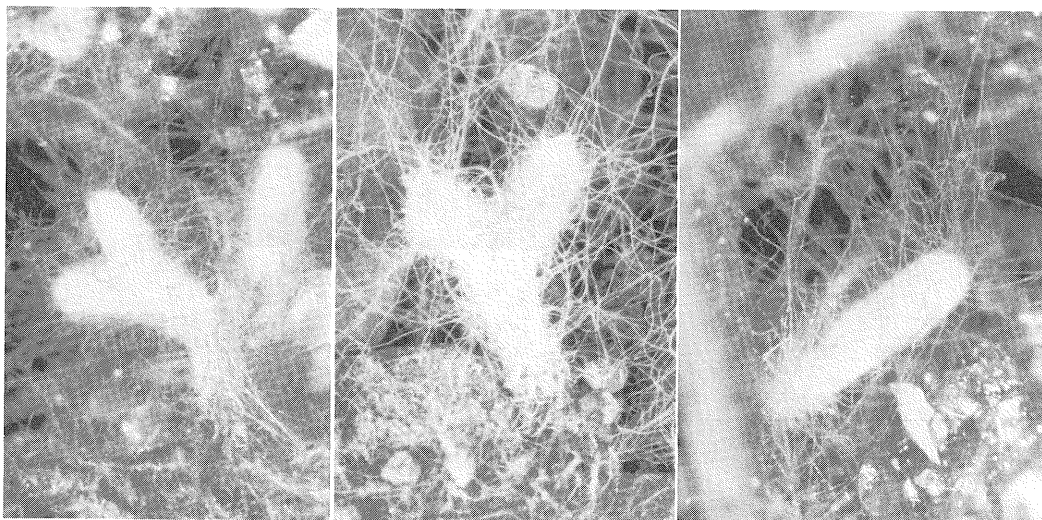


図-2 外生菌根。左は、アカマツ苗にできたコツブタケ属の外生菌根。黄色く、通常二又分枝する。中は、アカマツ苗にできた未同定菌T01の外生菌根。白く、通常二又分枝する。右は、シラカンバ苗にできたコツブタケの外生菌根。黄色く、通常分枝しない。呉炳雲博士提供。

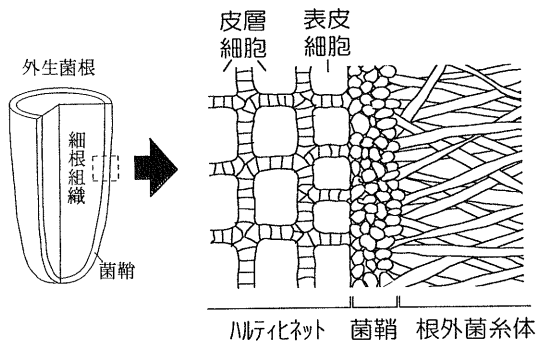


図-3 外生菌根菌の内部構造の模式図。

いで、同一宿主樹種に異なる色の外生菌根が出来た例である。一般に、菌鞘の様子や色などの外見は菌によって決まるようである。ただし、同じ宿主と菌種でも、新しい菌根と古い菌根とで見た目が異なることもある。

図-3は、外生菌根の細部の構造を、模式的に示したものである。一般に外生菌根の構造は、細根の細胞間に菌糸が繁殖して出来る「ハルティネット」、細根の表面を覆う「菌鞘」、土壤中に広がる「根外菌糸体」の三つの部分に分けて考えられている。これまでの研究から、このような外生菌根の構造は、次の様なプロセスで形成されることが解っている。土壤中の外生菌根菌の菌糸が生長して、新たに形成されつつある宿主樹木の細根に出会うと、菌糸は表皮細胞の隙間から細根の内部に入り込んで増殖し、細胞間隙を埋め尽くすことになる。これらの菌糸によるネットワークが、発見者の名前に因んで「ハルティヒネット」と呼ばれるものである。

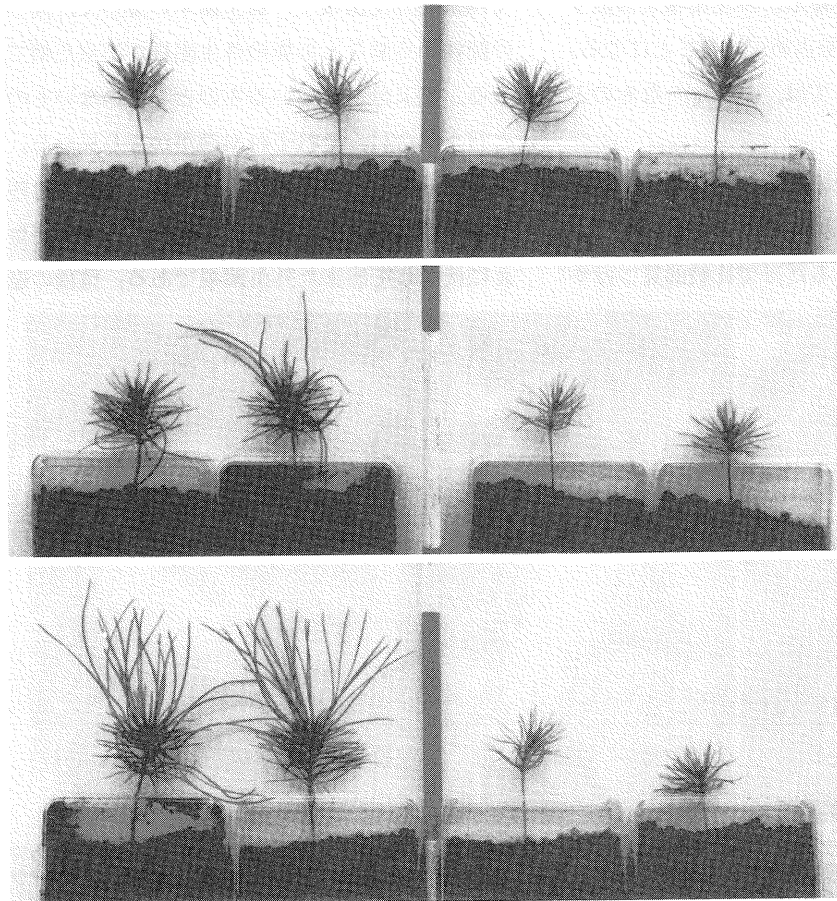


図-4 コツブタケのアカマツ苗生長促進効果。奈良一秀氏提供。

このハルティヒネットは、広葉樹の場合は、表皮細胞間に留まり、皮層細胞間には入り込まない場合が多いが、針葉樹の場合は、それより深く入り込んで表皮細胞に加え皮層細胞の間にまで達する。一方、菌糸は細根の表面でも増殖して細根表面を覆い尽くし、菌糸でできた鞘を作る。これらの鞘状の菌糸部分が「菌鞘」である。更に、菌根表面から土壤中へと菌糸が伸びて、周辺に菌糸体が発達する。これらの菌糸体が「根外菌糸体」である。根外菌糸体は、菌種によって様々な形態をとる。コツブタケ属の様に、菌糸が束になった菌糸束を土壤中に伸展させるものも多い。

根外菌糸体は、別の細根に出逢うと、同様のプロセスで新たな外生菌根を作り、そこからまた新たな根外菌糸体を発達させることになる。

外生菌根菌の生長促進作用^(2,3,4)

さて、本題に入ろう。この様な外生菌根が樹

木の細根に形成されると、樹木の生長が促進される。一例を挙げよう。図-4は、アカマツの苗木に、コツブタケ属の外生菌根菌株を接種したものとしなかったものの、2ヶ月後、4ヶ月後の比較である。接種していないものに比べて、明らかに接種したものの方が、時間とともに良く生長していることが解る。個体当たりの光合成量を測ってみても明らかに接種した方が大きくなっている。また、個体当たりの養分含量を分析すると、接種した方の養分含量が多くなっていた(図-5)。特に、リンの含量がぬきんで増えていることに注目しておいて欲しい。

外生菌根菌の接種による生長促進効果は、何もアカマツとコツブタケ属に限ったことではなく、様々な樹木と菌種で確認されている。恐らく多くの樹木と外生菌根菌との相互作用に広く共通する共生機能と言えるだろう。とはいえ、このような生長促進効果は、ほとんどの場合、芽生えや苗木といった比較的若い植物で確認され

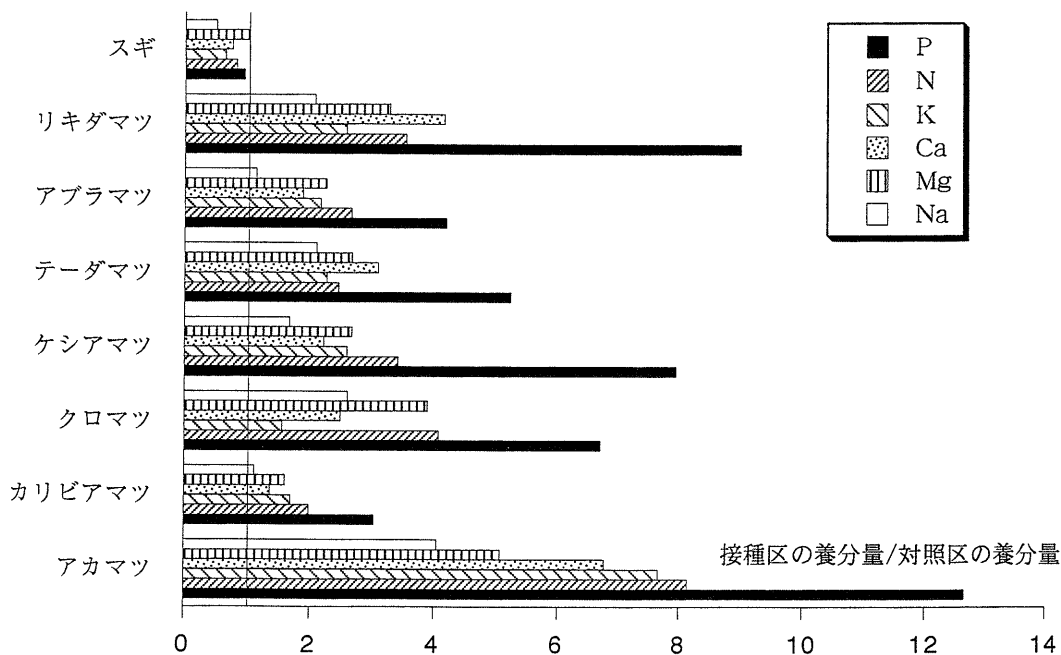


図-5 コツブタケ接種後4ヶ月のマツ苗の養分含量比。

ている点には注意が必要である。実際の森林生態系での外生菌根菌の共生機能を考える上で最も重要なのは、成木の生長への影響である。大きい樹木で実験的に調べることは難しいが、それでも、孢子や培養菌糸を接種源とした苗畑や造林地での接種試験も少数ながら行われている。これらのケースでは、外生菌根菌を接種することによって樹木の生育や生存率が高まることが確認されている。例えば、ユーカリにコツブタケを接種したところ4年2ヶ月で30%、また、ユーカリにテングタケ属の一種を接種したところ7年で80%生長が増えたという報告もある。一方で接種効果は、時間と共に減少するという報告もある。ただ、これらの研究では、対照の設定が完全ではないため（菌根が全く出来ていない成木を長期間育てることはほとんど不可能）、結果の評価が難しい点に注意すべきである。

今後、成木での外生菌根菌の生長促進作用を、より正確に評価できる方法を考案することが必要であろう。

生長促進作用のメカニズム^(2,3)

外生菌根菌による宿主樹木の生長促進効果はどのような仕組みで現れるのだろうか。外生菌根菌と宿主植物との間に養分の交換が行われており、それが生長促進効果の基になっていることが、様々な成分分析実験や放射性同位元素を用いたトレーサー実験によって、明らかになっている。生長促進に寄与するのは、養分の中でも特に菌から樹木に供与されるリン酸だとされている。これは、外生菌根を形成した樹木苗ではリンの含量が特異的に多くなること、放射性同位元素³²Pを含むリン酸を根外菌糸体に与えると菌根を通して樹木へと移動することを主な根拠にしている。一般に森林土壌ではリン酸は大

半が不溶化されており、樹木は十分量のリン酸を土壌から直接吸収できない。外生菌根菌が共生することによって、不足しがちで樹木の生長を制限するリン養分が、外生菌根菌からリン酸の形で供与され、生長がその分促進されるものと考えられている。リンに比べて研究が進んでいないが、外生菌根菌から宿主樹木へ供与される養分としては、窒素養分も知られている。

菌から宿主樹木へのリン酸供与のメカニズムは次のように考えられている（図-6）。まず

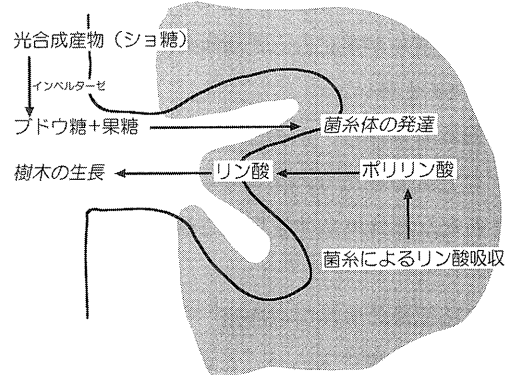


図-6 外生菌根菌の養分交換機構の模式図。

土壌中のリン酸を根外菌糸体の菌糸が吸収する。吸収されたリン酸は、菌糸細胞の液胞内にポリリン酸の形で蓄積される。これらのポリリン酸は、菌糸内を菌根へと運搬されるものと予想されているが、詳しいメカニズムは解っていない。ポリリン酸は、菌根で再びリン酸へと分解された後、ハルティヒネットの菌糸細胞から分泌され、根の細胞がそれを再吸収する。こうした過程を経て、樹木のリン酸吸収量が增大する。

ところで、菌糸がリン酸を吸収するときには、菌糸は有機酸や分解酵素を土壌中に分泌して、可溶性のリン酸はもとより不溶性リン酸や有機態リン酸をも可溶化して吸収するともいわれている。実際、ある種の外生菌根菌は、土壌中に菌糸マットを作り、そこでは土壌中の不溶性無

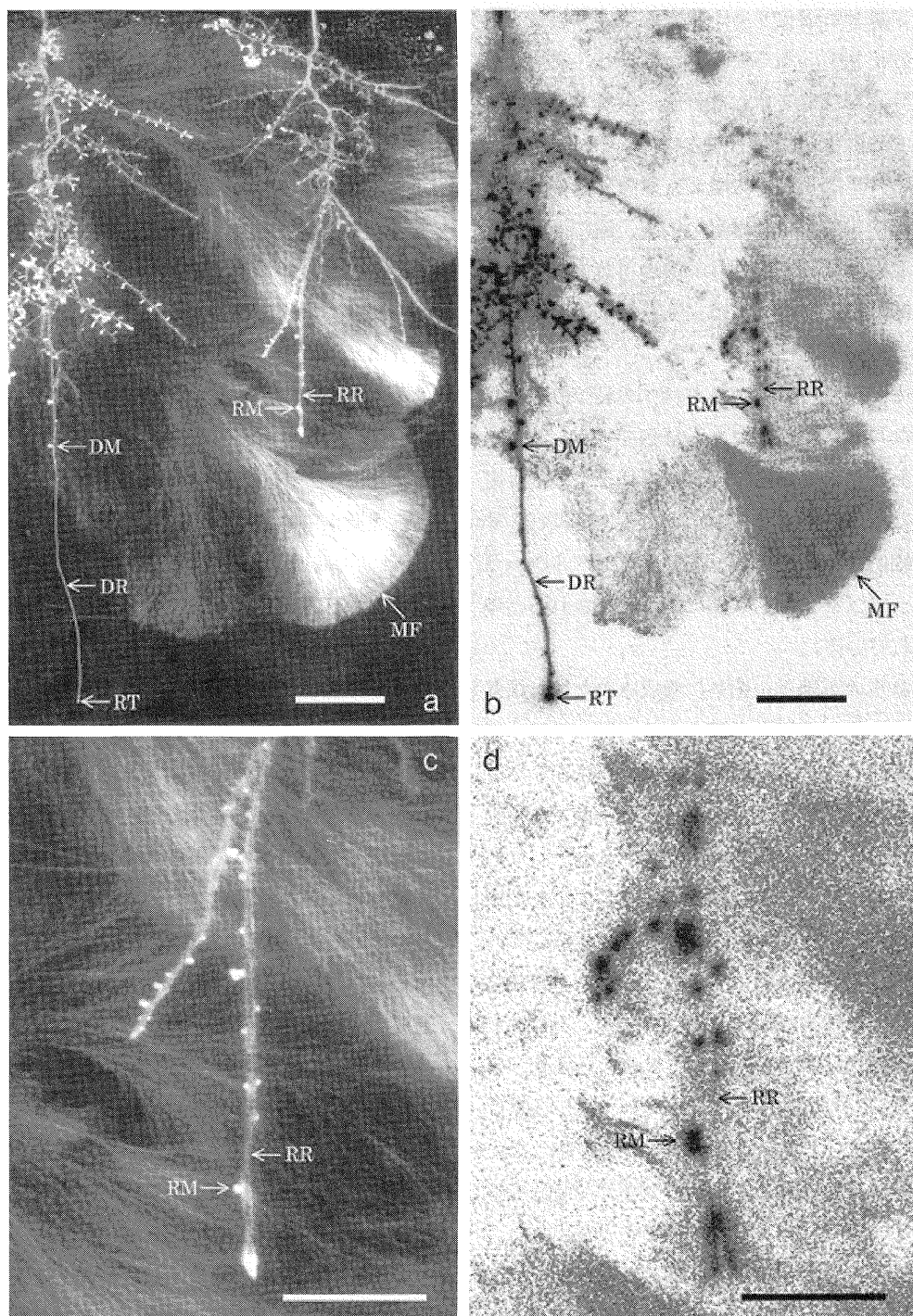


図-7 アカマツ-未同定菌T01共生系における光合成産物の移動。a, cは写真；b, dはオートラジオグラフ（3日目）。DM：標識苗の菌根。DR：標識苗の根。RT：標識苗の根端。RM：非標識苗の菌根。RR：非標識苗の根。MF：根外菌糸体の先端。a, bのスケールは2 cm。c, dのスケールは1 cm。¹⁴Cは、菌糸を通して非標識苗の菌根(RM)まで移動したが、非標識苗の根(RR)および地上部への移動は見られなかった。

機リン酸を可溶化するシュウ酸等の有機酸を大量に分泌していることが解っている。また、DNA等、リン酸を含む高分子を分解する酵素を分泌する外生菌根菌も知られている。しかし、全ての外生菌根菌が大量の有機酸分泌や分解酵素分泌を示すわけではないので、菌によるリン酸吸収過程での不溶性リン酸の可溶化について一般的なことを言うには、もう少し検討が必要であろう。

一方、菌根では、菌から根へのリンの移動だけでなく光合成産物である糖類の根から菌への移動も起こっている。光合成を通して葉で生産された糖は、恐らく蔗糖の形で根に運ばれ、そこで細胞間隙に分泌されているインペルターゼによってブドウ糖と果糖に加水分解されると考えられている。

それらの単糖は、菌糸に吸収された後、根外菌糸体全体に運ばれ利用される。図-7は、樹木が光合成によって二酸化炭素から生産した有機物が、共生する外生菌根菌へと移動する様子を、放射性同位元素を利用してトレースしたものである^(5,6)。この実験では、先ず布の上に未同定菌T01に感染したアカマツ苗と感染していないアカマツ苗を並べて置き、しばらく育成して根外菌糸体を発達させた。その後、光合成によって葉から $^{14}\text{CO}_2$ を2時間だけ取り込ませ、イメージングプレートを用いたオートラジオグラフィ法で ^{14}C -光合成産物の行方を追跡した。この方法を用いると、同一サンプルで時間を追ってオートラジオグラフを得ることが出来る。その結果、葉から根、外生菌根、根外菌糸体へと光合成産物が供給されるのが観察された。光合成産物の菌糸体への移動はかなり早く、しかも菌糸体全体にわたって広がっていることも解る。

外生菌根菌は一般に土壤中の有機物を利用する能力が弱く、宿主樹木からの糖の供与によって、ようやくその生長が支えられていると考えられている。言い換えると、外生菌根菌の根外菌糸体は、樹木からの糖の供与によって初めて発達できるのである。従って、外生菌根菌による樹木の生長促進は、樹木から菌へ供与される糖によって根外菌糸体が発達することと、その根外菌糸体によって吸収されるリン酸が樹木へ供与されることが相乗的に働くことによってもたらされると見ることが出来る。

生長促進作用の応用⁽⁶⁾

Frankの時代から半世紀ほど経って、林業関係者の注目を外生菌根菌に集める出来事が起こった。1930年代に、オーストラリアで、大規模なマツの植林プロジェクトが展開された。植林プロジェクトでは、先ず植林地近くに苗畑を作り、そこで植林用のマツ苗を作る方法がとられたが、新しく作った苗畑では、苗の生長ははかばかしくないのが常であったらしい。当時育苗を担当していた技術者は、いろいろな工夫を凝らしていたが、どうしても上手く行かなかった。

そんなある日、試しに古い苗畑の土を新しく造成した苗畑に入れてみた。果たして、苗はすくすく育ったのである。その後、成功の原因が、古い苗畑に潜んでいた外生菌根菌の効果であることが明らかになった。こうして、外生菌根菌の生長促進効果が、林業関係者の間に広く知れわたることとなったのである。

その後、外生菌根菌の生長促進効果を育苗や造林に利用しようと、同様の試験が試みられてきた。古い苗畑の土を入れたり、キノコを刻んで土に鋤き込んだり、胞子を撒いたり、様々な試みが多数行われ、オーストラリアと同様の効

果があちこちから報告されている。また、外生菌根菌の人工接種による応用的な道も模索され、欧米では、宿主域が広く生長促進作用が大きいコツブタケ菌株の培養菌糸から製造した接種源が販売されている。しかし、実際には、それらの接種源はそれほど広く使われているわけではない。接種源の菌が、比較的短時間で淘汰されてしまうことや、すでに外生菌根菌が生息する場所では、コストに見合うほど接種効果が顕著に表れないこと等が理由であろう。育苗や造林への外生菌根菌の利用が本格的に行われるようになるには、多分何かしらのブレイクスルーが必要である。取り敢えず、貧栄養の荒地等では外生菌根菌の効果は明らかなので、当面はそのような場所での効果的な接種法を追求していくことが重要かも知れない。

参考文献

1. アレン MF「菌根の生態学」(中坪孝之, 堀越孝雄訳) 共立出版 1995
2. Smith SE, Read DJ (1997) Mycorrhizal symbiosis. 2nd edition. Academic Press.
3. 宝月岱造 (1998) 森林生態系の隠れた役者—樹木と外生菌根菌の共生系—。蛋白質核酸酵素43 (7) : 1246-1253.
4. Kuek C (1994) Issues concerning the production and use of inocula of ectomycorrhizal fungi in increasing the economic productivity of plantations. In Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry, ed. Robson et al., Kluwer Acad. Publ.
5. Wu B, Nara K, Hogetsu T (2001) Can ¹⁴C-labeled photosynthetic products move between *Pinus densiflora* seedlings linked by ectomycorrhizal mycelia? New Phytol. 149 : 137-146
6. Wu B, Nara K, Hogetsu T (2002) Spatiotemporal transfer of carbon-14-labelled photosynthate from ectomycorrhizal *Pinus densiflora* seedlings to extraradical mycelia. Mycorrhiza 12:83-88

日本帰化植物写真図鑑

清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七／編著 B6判 548頁 本体価格 4,300円

●帰化植物630余種を1,700余点のカラー写真で紹介。飼料作物畑の雑草害と対策も解説

ヒエという植物

本書は、ヒエの植物としての側面、農耕地の雑草としての側面、食料としての側面など、多面的にヒエを解説した。15人の専門家が分担執筆。

藪野友三郎／監修
山口 裕文／編集
A5判 208ページ
本体 3,500円

全国農村教育協会
<http://www.zennokyo.co.jp>

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL03-3833-1821 FAX03-3833-1665