

身近で活躍する有用微生物 環境と有用微生物2.

植物のリン吸収と生育を促進する共生微生物：菌根菌

いそ べ かつ のり
磯 部 勝 孝
Katsunori ISOBE

I. 菌根菌とは

植物の根には様々な微生物が住みつき、植物に様々な影響を与えている。その影響は必ずしも良いことばかりではなく、病原菌が住みついた場合には様々な病気を引き起こす。逆に良い影響をもたらす微生物として、最もよく知られているものに根粒菌がある。根粒菌は *Rhizobium* 属などの細菌で、この菌がマメ科植物の根に住みつくと根粒を形成して、植物が利用することができない大気中の窒素を固定して植物に供給する。窒素は肥料の三大要素と言われるほど植物の生育を左右する重要な元素のひとつで、作物を栽培する場合、生産者は必ずと言ってよいほど窒素肥料を施用する。ただし、ダイズ等のマメ科作物を栽培する際には根粒菌の働きがあるため、他の作物を栽培する場合に比べて窒素肥料の施用量は少なくてもよい。今回紹介する菌根菌 (mycorrhizal fungi) も根粒菌と同じように植物の根に住みついた場合、植物の生育を促進するなどの働きをする微生物である¹⁾。根粒菌が細菌であるのに対し、菌根菌

は真菌に分類される。さらに、根粒菌はマメ科植物にしか住みつくことができないのに対して、菌根菌は陸上の様々な高等植物の根に住みつくことができる。そして、菌根菌の中で作物生産などに活用されているのがアーバスキュラー (arbuscular) 菌根菌で、根に菌根菌が住みついた状態を菌根という。菌根には大きく2つに分けて内生菌根と外生菌根がある。内生菌根では菌糸が根の表皮細胞の内側にある皮層組織にまで侵入するが、外生菌根では菌糸が根の内部まで奥深く侵入することではなく、根の表面に付着して菌糸層や子実体を形成する。マツタケやトリュフなども外生菌根が形成する子実体のひとつである。内生菌根は共生関係を結ぶ植物の種類によって、ラン型菌根やツツジ型菌根などがあるが、最も一般的な菌根はアーバスキュラー菌根である。アーバスキュラーとは日本語にすると「樹枝状体」のことで (図1)、これは菌根が形成された際に菌が根の皮層組織に形成する特殊な器官である。植物と菌はこの器官で物資や水分のやりとりをしていて、菌根菌は植物から光合成産物を受け取る代わりに、植物へ水分やリンなどのミネラルを与えている^{1,2)}。

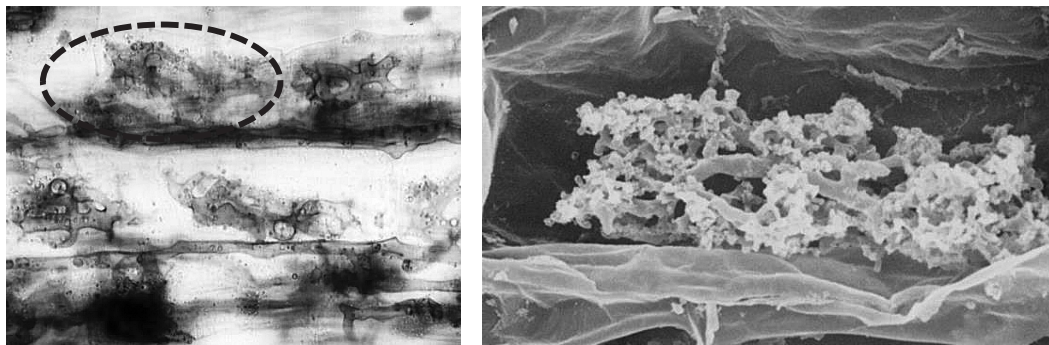


図1 アーバスキュラー菌根菌の樹枝状体
写真左 〰〰で囲んだ部分。写真右は拡大したもの。

II. 菌根菌と植物の関係

地球が誕生したのは今から約 46 億年前、そして地球に生命が誕生したのが約 40 億年前と考えられている。地球に誕生した生命（生物）は当初、海中のみに存在していたと考えられているが、その後 4 億 2 千万年前になるとはじめて陸上に植物が進出したと考えられている。陸上と海中では生活環境が大きく異なり、陸上に進出した植物は様々な困難に立ち向かわなくてはならなかった。例えば、それまで生活していた海中では重力に耐える必要はほとんどなかったが、陸上では重力に耐えるためにからだのつくりを強固にしなければならない。また、海中ではからだの表面から水分が奪われることはないが、陸上では積極的に水分を吸収し、さらにはからだの表面から水分が奪われないように乾燥に耐えるような手段をとる必要もある。そして、海中ではからだ全体で生命を維持するために必要な物質を摂取することができたが、陸上では生活に必要な物資を自ら積極的に吸収しなければならない。そこで、陸上に進出した植物は、土壌から水分や物資を吸収するために根を発達させたと考えられている。ただし、陸上に

進出し始めたばかりの植物の根は、現在の高等植物の根のように著しく分岐していたり、表面に根毛を発達させていたとは考えにくく、現在のコケ類の仮根のような大変貧弱な構造であったと考えられる。また、土壌も現在各地の畑等でみられるような細かい粒子で、しかもそこに有機物が豊富に含まれているような状況ではなく、大きな岩の固まりや石ばかりで水分や物資を保持できるような状況ではなかったと考えられる。そこで、陸上に進出したばかりの植物は、土壌から水分や物資を吸収しやすくするために根に菌根菌のような微生物を定着させたと考えられている。実際、Simon ら³⁾は約 4 億年前の植物の根に現在の菌根菌と類似する菌糸状の構造物を見出して、さらに Redecker ら⁴⁾は 5 億 1 千万年～4 億 4 千万年前のオルドビス紀の化石から現在の菌根菌の胞子と極めて類似する構造物を確認している。このようなことから、菌根菌は植物が陸上に進出して間もないころから植物の根に住みついたと考えられている（図 2）。マメ科植物が分化したのは約 7 千万年前と考えられているので、根粒菌がマメ科植物の根に住みつくようになったのも今から 7 千万年前以降となる。つまり、菌根菌が植物の根に住みつくようになったのは、根粒菌がマメ科植物の根に

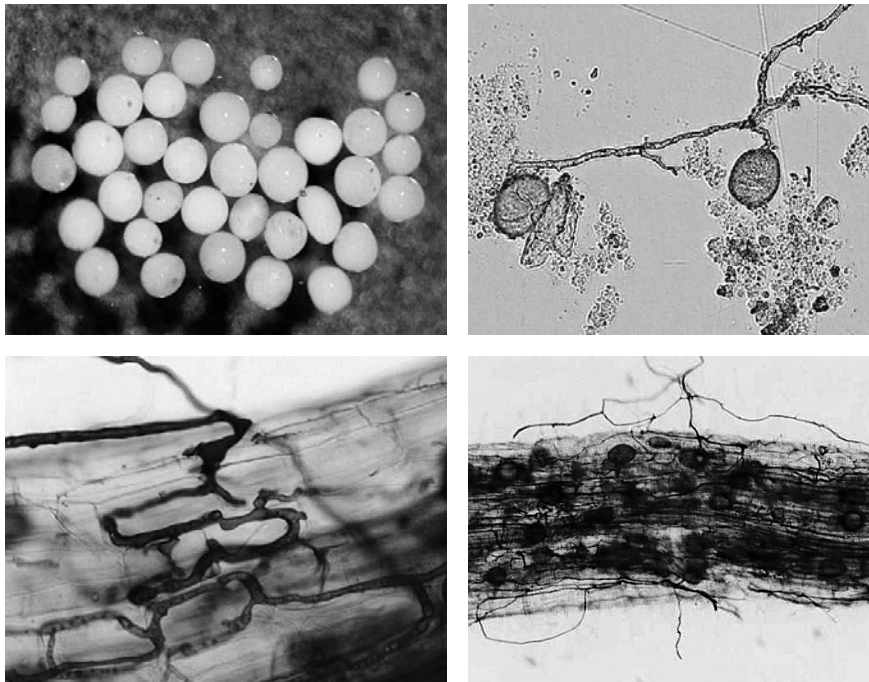


図 2 アーバスキュラー菌根菌の胞子（上段）と菌が根に感染した様子（下段）

胞子の直径は、 $50\mu\text{m}$ ～ $300\mu\text{m}$ 程で、大きなものは肉眼でも確認できる。

下段左は、菌糸が根に侵入する様子で、根全体に感染すると右のようになる。

住みつくようになるより遙か昔のことである。

Ⅲ. 植物が生育に必要な養分を吸収するには

植物は生育に必要な窒素やリン、カリウムなどの元素を土壌から根で吸収している。その吸収をより効率的に行うために分岐を多くし、さらに表皮細胞の一部を変形させて根毛を発達させて、土壌と接する面積を拡大している。一方、植物の生育に必要な元素は土壌中で移動しやすいものと移動しにくいものがある。例えば、窒素は土壌中の水分の動きなどによって拡散するので、比較的土壌中で移動しやすい元素のひとつである。このような元素は根の表面から離れて存在しても水分の動きなどによって根の表面近くに移動してくれば植物は吸収することができる。

一方、リンなどの元素は土壌中で移動しにくい元素で、さらにリンは土壌粒子に吸着されやすく植物の生育を制限する要因になりやすい⁵⁾。このような元素の場合、土壌中に存在しても根の表面から離れた場所に存在すると根では吸収することができない。例えば、トウモロコシの場合、吸収できるリンは根の表面からわずか 0.2mm の範囲でしかなく、それ以上根の表面から離れているリンは植物自身では吸収することができない。ところが、根の表面から離れたリンでもアーバスキュラー菌根菌が植物の根に住みつきの菌根を形成すると、根から土壌中に外生菌糸を伸ばして、根では吸収できない範囲のリンなどの元素を吸収して宿主植物に供給することがで

きる。アーバスキュラー菌根菌の外生菌糸は長いものでは 10cm 以上になることもあり、根と同じように所々で分岐もするので、この菌が外生菌糸を伸ばすと元素が吸収できる範囲は大幅に拡大する⁶⁾。特に、その効果はリンなどの土壌中で移動しにくい元素ほど大きい²⁾。さらに、アーバスキュラー菌根菌の外生菌糸は他の植物の根にも侵入することがあり、このような状態になると外生菌糸を通して植物間で物質のやりとりをすることも可能となる。

Ⅳ. 菌根菌が植物に与える影響

このように菌根菌が植物の根に住みつくと、外生菌糸によって根では吸収することができない範囲からも、リンをはじめとする様々な元素を吸収することができるようになる。その結果、植物の生育や収量が向上することが数多く報告されていて(図 3)、実際に作物生産や造園緑化の分野では菌根菌を含んだ資材が活用されている^{7,8)}。土壌中のリンはそのすべてが植物にすぐに吸収できる形態ではなく、植物が吸収できる形態のリンを可給態リンという。そして、アーバスキュラー菌根菌による宿主植物の生育促進は、土壌中の可給態リン含有量が低い方が効果は大きい^{9~11)}。これは土壌中の可給態リン含有量が高いと菌の根への住みつきの程度(以降、感染率という)が低下するとともに、植物の根だけでも生育に必要なリンを吸収できるからである。植物に対するアーバスキュラー菌根菌の影響は生育や収量の向上以外に、耐病性の向上も報告されている。この



図 3 アーバスキュラー菌根菌によるインゲンマメの生育促進
いずれもリン肥料は施用せず、左から 0, 240, 1200, 2400 胞子を接種した

菌が感染すると植物の耐病性が向上するのは免疫学的な機構によるものではなく、菌が根に定着したことによる植物の生育促進や物理的・生理学的な機構によることが大きい。例えば、アーバスキュラー菌根菌がトマトの根に感染するとトマト萎ちょう病菌の侵入が抑制されることがあるが、これは根の細胞の細胞壁にリグニンが蓄積することで病原菌の侵入が抑えられていることによる¹²⁾。また、同様にタマネギでは根の細胞壁が肥厚化し、土壤伝染性の *Pyrenochaeta* 属や *Phoma* 属の病原菌の侵入が阻害される¹³⁾。これらはいずれもアーバスキュラー菌根菌の根への定着による病原菌の物理的な防御である。さらに、アーバスキュラー菌根菌がダイズなどの根に感染すると、抗菌性の二次代謝産物であるファイトアレキシン (Phytoalexin) が蓄積され¹⁴⁾、さらに細菌や線虫に対して拮抗性のある天然有機化合物クメストロール (coumestrol) が産出されるが、これは生理学的な防御機構の一例である。このようにアーバスキュラー菌根菌が植物の根に感染すると宿主植物の生育が良好になるだけでなく、耐病性や耐乾性、耐塩性が向上することが数多く報告されていて^{15, 16)}、平成8年10月にはアーバスキュラー菌根菌を含んだ土壤改良資材が我が国でははじめて政令指定された⁷⁾。ただし、アーバスキュラー菌根菌は現在までに植物の根をなくしては大量に培養することが困難であり⁶⁾、この菌を含んだ資材を製造する際には、いかに効率よく接種源を作り出すかがポイントである。このような中、Kameoka ら¹⁷⁾は、*Paenibacillus validus* 由来の脂肪酸がアーバスキュラー菌根菌の菌糸の伸長と枝分かれに促進効果があることを明らかにし、この細菌とアーバスキュラー菌根菌の一種である *Rhizophagus irregularis* を共存させて培養することで、植物が存在しなくても新たな胞子を形成することに成功している。さらに Sugiura ら¹⁸⁾も脂肪酸によって菌糸の伸長が促進され新たな胞子が形成されることを明らかにしている。これらの実験結果は、アーバスキュラー菌根菌の培養法に新たな道を開くことになると思われる。

V. 作物生産で効率よく菌根菌を活用するには

アーバスキュラー菌根菌によって植物の生育をよ

り促進させるためにはこの菌の感染率を高めることが重要で、そのためには土壤中のアーバスキュラー菌根菌の密度を高めることがポイントのひとつである。畑などの土壤中には土着のアーバスキュラー菌根菌が生息していて、資材等によって外部から別の菌根菌を導入しない限り、作物生産ではこの土着の菌を活用することになる。先ほども述べたようにアーバスキュラー菌根菌は現状では、植物の根を介さないと大量に培養することができない。言い換えれば、胞子等の接種源を培養するにはこの菌が感染できる植物の根が必要といえる。実際、胞子を混入した土壤をポットに詰め、そこにオオムギやエンドウなどのアーバスキュラー菌根菌の宿主作物を栽培すると、何も栽培しなかった場合に比べ、胞子数は多くなることが明らかにされている (図4)。これは言い換えれば、畑などでは作物を栽培しない裸地の期間を長くしておくと、土壤中の菌の密度が低下することを意味する。さらに植物の根が存在してもアーバスキュラー菌根菌が感染しないアブラナ科、タデ科、カヤツリグサ科などの植物であれば裸地の時と同じように新たな胞子を形成することができず、菌の密度は低下する。このようなことから作物生産でアーバスキュラー菌根菌を効率的に活用するには常に植物の根を存在させ、土壤中の菌密度を保つことが重要である (図5)。

現在、アーバスキュラー菌根菌は300種ほどが知られているが、植物と個々の菌の間には緩やかな宿主親和性が存在すると考えられている。すなわち植物の種類により、よく根に感染する菌の種類が異な

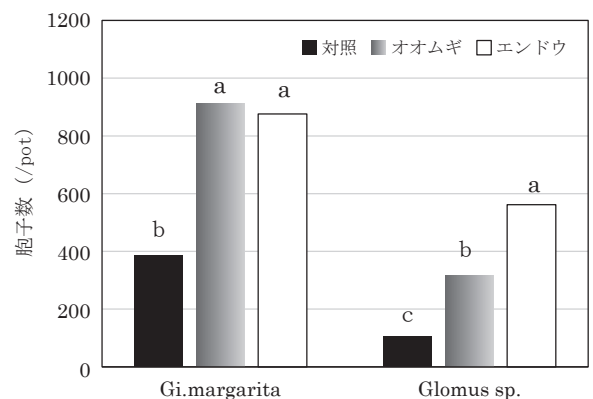


図4 オオムギやエンドウを栽培することによるアーバスキュラー菌根菌の胞子数の維持効果の事例
各菌で同一アルファベット間には5%レベルで有意差がないことを示す
Gi: *Gigaspora*

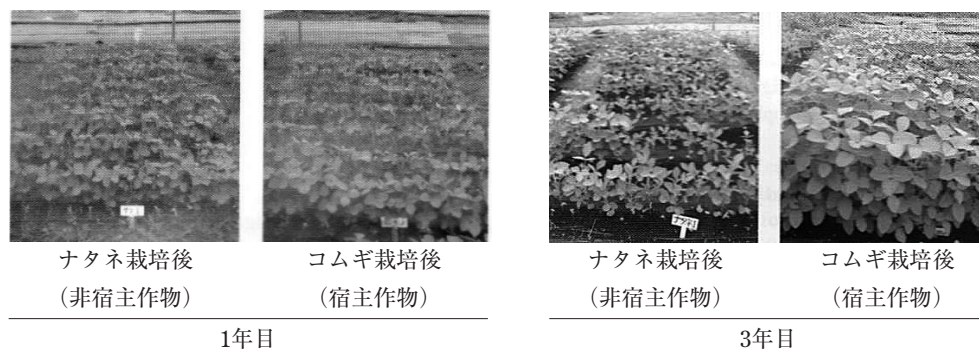


図5 アーバスキュラー菌根菌の非宿主作物（ナタネ）、宿主作物（コムギ）栽培後のダイズの生育の違い

非宿主作物のナタネを栽培し続けると、宿主作物のコムギを栽培し続けた場合に比べダイズの生育が悪くなる。

表1 接種した菌の違いがインゲンマメのリン吸収と生育に及ぼす影響

試験区	地上部リン吸収量 (mg/g)	葉面積 (cm ² /pot)	地上部乾物重 (g/pot)
無接種	5.00 d	75.9 d	1.02 c
<i>Gi. ram</i>	7.65 d	99.6 c	1.02 c
<i>Gi. mar</i>	10.60 c	120.9 b	1.38 bc
<i>Gl. cal</i>	21.31 a	212.4 a	2.34 a
<i>Gl. fas</i>	14.85 b	135.6 b	1.65 b
<i>Gl. mos</i>	17.55 b	212.7 a	2.43 a
<i>Gl. sp.</i>	10.36 c	123.0 b	1.32 bc

各調査項目で同一アルファベット間には5%レベルで有意差がないことを示す。

Gi. ram : *Gigaspora ramisporophora*, *Gi. mar* : *Gigaspora margarita*, *Gl. cal* : *Glomus caledonium*, *Gl. fas* : *Glomus fasciculatum*, *Gl. mos* : *Glomus mosseae*, *Gl. sp.* : *Glomus* sp. をそれぞれ1000孢子接種したことを示す(なお、菌の学名は実験を行った1999年当時のもの)。

る。さらに菌の種類によって土壌からリンなどの元素を効率的に吸収する菌と、植物の根には感染するがリンなどの元素をあまり宿主植物に供給しない菌が存在する。表1は、6種類の菌をインゲンマメ栽培の際に接種した時のリン吸収と生育状況の違いである。この表で明らかなように、同じ数だけ孢子を接種してもインゲンマメのリン吸収量と生育状況は大きく異なる。これと同じような現象は様々な作物で報告されている。このように、菌と植物の組み合わせによって宿主植物の生育は大きく異なり、作物生産でこの菌を活用するには最も効率的な植物と菌の組み合わせを考えることも重要である。さらに最近の研究では同じダイズの根でも栽培されている地域によって根に感染しているアーバスキュラー菌根菌の種類が異なり、北海道と神奈川で栽培されているダイズを比較した場合、神奈川で栽培されているダイズの方がより多くの菌が感染していて、*Gigasporasea* 科 (*Gigaspora* 属と *Scutellospora* 属) の菌は北海道のダイズの根には感染していないこと

(表2) が明らかになっている¹⁹⁾。また、立脇ら²⁰⁾はトウモロコシの種子を畑に播く際に土壌を耕起すると *Glomeraceae* 科に感染が減少し、逆に *Acaulosporaceae* 科に感染する割合が増加し、土壌を耕すだけでも根に感染する菌相が変化することを明らかにしている。これらのことから、根に感染するアーバスキュラー菌根菌の種類は、植物種の違いのほか、地域や土壌環境の変化によっても影響が及ぶと言える。したがって、作物を栽培する際に生産者が行う施肥や土壌の耕うんなど、土壌環境に変化を与える栽培管理は土壌や根に感染するアーバスキュラー菌根菌の密度や菌相に影響を与えている可能性がある。したがって、作物生産でこの菌を効率的に活用するには、土壌中の菌密度を高めると同時に菌の種類を豊富にして、どのような作物を栽培しても親和性のある菌種をより多く存在させること、さらに土壌中のアーバスキュラー菌根菌の密度や菌相にできるだけ影響を及ぼさない栽培法についても検討することが重要である。

表2 神奈川県と北海道で栽培されているダイズの根に感染しているアーバスキュラー菌根菌

サイト	神奈川県						北海道			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Glo1	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
2	●	●	●	●	●	●	●			
3			●			●	●			●
4	●		●			●				
5								●	●	●
6			●	●	●	●				
7		●	●							
8	●	●	●	●	●		●	●	●	●
9				●	●	●				
10	●		●	●	●		●			●
11			●			●	●			
12		●	●		●	●			●	
13		●	●			●	●	●	●	
Giga1						●				
2		●			●	●				
3			●		●	●				
Scu1	●	●	●			●				
2	●		●	●	●	●				
Aca1	●	●				●				
2	●	●								
3									●	
4										
Div1	●									
Pra1	●			●					●	
Un-k						●				
数	11	10	14	8	9	15	7	4	7	5

●はそのOTUの菌が確認されたことを示す
 [] で囲んだOTUがGigasporasea科の菌

おわりに

植物の根に菌根菌が感染することはかなり昔から知られていたが、菌根菌の感染によってさまざまな元素の吸収量が増加し、それによって植物の生育が良くなることは1957年にMosse¹⁾がNatureに報告するまでは知られていなかった。Mosse¹⁾が発見する以前も作物は菌根菌によるリンをはじめとする様々な元素の吸収や生育促進などの恩恵を受けていたが、農業の近代化に伴う化学肥料の普及や農業機械の導入などによって、アーバスキュラー菌根菌によるリン吸収とそれに伴う生育促進効果は小さくなっていると考えられる。現在、リン肥料のほとんどはリン鉱石を原料として製造されているが、世界中に埋蔵されているリン鉱石は近い将来枯渇することが懸念されている^{21, 22)}。リン鉱石が枯渇した場合、作物生産では新たな作物へのリンの供給方法を考えないと、現在のような収量レベルで作物を生産するこ

とは困難になると推察される。幸いなことに、畑などの土壌には長年のリン肥料の施肥によって多大なリンが蓄積している。特に我が国の畑土壌の多くは、施用したリン肥料をアルミニウムや鉄、カルシウムなどと固定化する特性が強い火山灰性土壌なので、リンの蓄積量が顕著である。そして、今回ご紹介したアーバスキュラー菌根菌はこのリンを吸収することができることから、今後の作物生産においてはこの菌によるリン吸収と作物の生育促進は益々重要になってくると考える。

文 献

- 1) Mosse B, Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples. Nature. 1957; 179: 922-924.
- 2) Hatting M.J, Gray L.E, and Gerdemann J.W, Uptake and translocation of ³²P-labeled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. Soil Sci. 1973; 116: 383-387.
- 3) Simon L, Bousquet J, Lévesque R.C, et al. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence

- with vascular land plants. *Nature*. 1993; **363**: 67.
- 4) Redeckere D, Kodner R, and Grahamet L, Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*. 2000; **289**: 1920-1921.
 - 5) Vance C.P, Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. *Plant Physiol*. 2001; **127**: 390-397.
 - 6) 斎藤雅典. 植物共生微生物・VA菌根菌の培養は可能か? *Microbes and Environments*. 1999; **14**: 179-184.
 - 7) 伴資英. VA菌根菌資材の政令指定について. *土と微生物*. 1998. **51**: 80.
 - 8) 丸本卓哉・河野伸之・江崎次夫・岡部宏秋. 火山灰荒廃地の菌根菌利用による植生復元. *土と微生物*. 1999; **53**: 81-90.
 - 9) Amijee F, Stribley D.P, and Tinker P.B, The development of endomycorrhizal root systems VIII. Effects of soil phosphorus and fungal colonization on the concentration of soluble carbohydrates in roots. *New Phytol*. 1993; **123**: 297-306.
 - 10) 俵谷圭太郎・国井芳彦・我妻忠雄. Arbuscular菌根菌の接種とリン酸の施与が黒ボク土におけるホワイトクローバーとタマネギのリン吸収と生育に及ぼす影響. *土肥誌*. 1995; **66**: 48-53.
 - 11) 磯部勝孝・坪木良雄. インゲンマメ栽培におけるArbuscular菌根菌の利用に関する研究：有効態リン含有量がArbuscular菌根菌の感染に及ぼす影響と菌株間での生育の比較. *日作紀*. 1997; **66**: 374-380.
 - 12) Dehne H.W, Schönbeck F, and Baltruschat H, The influence of endotrophic mycorrhiza on plant diseases. 3. Chitinase-activity and ornithine-cycle. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*. 1978; **85**: 666-678.
 - 13) Becker W.N, Quantification of onion vesicular-arbuscular mycorrhizae and their resistance to *Pyrenochaeta ter-*
restris. PhD thesis, University of Illinois, Urbana. 1976; PP72.
 - 14) 松崎克彦. アーバスキュラー菌根菌とその利用. *農業および園芸*. 2009; **84**: 170-175.
 - 15) Pozo M. J, and Azcon-Aguilar C, Unraveling mycorrhiza induced resistance. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2007; **10**: 393-398.
 - 16) Augé R.M, Toler H.D, and Saxton A.M, Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza*. 2015; **25**: 13-24.
 - 17) Kameoka H, Tsutsui I, Saito K, et al. K. Stimulation of asymbiotic sporulation in arbuscular mycorrhizal fungi by fatty acids. *Nat. Microbiol*. 2019; **4**: 1654-1660.
 - 18) Sugiura Y, Akiyama R, Tanaka S, et al. Myristate can be used as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *PNAS*. 2020; **117**: 25779-25788.
 - 19) Isobe K, Maruyama K, Nagai S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal community structure in soybean roots: comparison between Kanagawa and Hokkaido, Japan. *Advances in Microbiology*. 2011; **1**: 13-22.
 - 20) 立脇祐哉・肥後昌男・磯部勝孝. 南関東での冬作物管理の違いや耕起の有無が後作トウモロコシに感染するアーバスキュラー菌根菌の群衆構造に及ぼす影響. *土と微生物*. 2021; **75**: 23-31.
 - 21) 黒田章夫・滝口昇・加藤純一 他. リン資源枯渇の危機予測とそれに対応したリン有効利用技術開発. *Journal of Environmental Biotechnology*. 2005; **4**: 87-94.
 - 22) 杉山茂. 枯渇資源リンを理解してもらうために. *PHOSPHORUS LETTER*. 2018; **91**: 3-5.