

アーバスキュラー菌根菌とその利用

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	松崎, 克彦
発行元	養賢堂
巻/号	84巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 170-175
発行年月	2009年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



アーバスキュラー菌根菌とその利用

松崎 克彦*

〔キーワード〕：共生，菌根，リン酸，生育促進，生物防除

1. はじめに

植物の根圏には多くの微生物が棲息している。植物に有用な微生物もあれば、害を及ぼすものもある。植物の根に共生する菌類を菌根菌といい、中でもアーバスキュラー菌根菌（AM 菌，VA 菌根菌，VA 菌）は，80%もの植物に共生しており，宿主となる植物の養分吸収を助ける作用があり，作物生産や環境保護への応用が期待されている。

また，近年アーバスキュラー菌根菌の共生系は根粒菌の共生と共通のシグナル伝達経路を持つことが明らかになり，生命現象の基礎的な分野での研究が注目を浴びている（林ら 2006）．Nature 誌などにも新しい知見が続々報告され，急速に進展していることがうかがえる。

2. アーバスキュラー菌根菌（arbuscular mycorrhiza）とは

菌根（mycorrhiza）とは，菌（myco）と根（rhizo）からなる造語で，菌類と植物が共生している形態をあらわす。菌根は，菌類の根の組織への侵入する様式によって，菌糸が根の表皮組織へ侵入する内生菌根菌，菌糸が根の組織表面に厚い菌糸層を形成する外生菌根菌，その他ツツジやランに共生するものなど7つのタイプがある。内生菌根菌の中でもっとも普遍的なものがアーバスキュラー菌根菌である。

一般的なアーバスキュラー菌根菌と植物の根の模式図を図1に示す。アーバスキュラー菌根菌の胞子は40～800 μmあり，微生物としてはきわめて大きい（写真1）。胞子は適切な温度と水分があれば発芽し，菌糸を伸ばす。植物の根に遭遇すると，附着器（appressorium, 写真2）を作って根に侵入する。さらに菌糸は細胞間隙を伸長し，細胞内に侵入し細かく枝分かれした菌糸からなる樹枝状体（arbuscule,

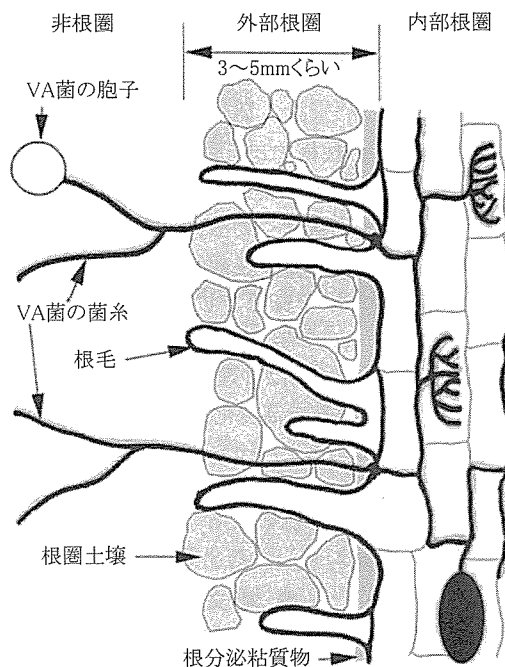


図1 アーバスキュラー菌根菌と植物の共生

写真3）を形成する。菌種によっては，のう状体（vesicle, 写真4）という球状に肥大した袋状の器官を作る。樹枝状体を通して菌と植物は物質交換をし，のう状体はリンの貯蔵場所となっている。このような特異的な器官を作ることから両者の頭文字をとってVA菌根菌と言われてきたが，Gigaspora属やScutellospora属のようにのう状体を作らない種類もあり，近年学会ではアーバスキュラー菌根菌が一般的な呼称となっている。

樋口（1999）は顕微鏡下，アーバスキュラー菌根菌の菌糸が伸び，根に侵入するところを映像でみごとに捉えている。

アーバスキュラー菌根菌は主にリン酸を土壌から吸収し，それを植物に供給することによって，宿主植物の生育を促進する。また，ある種の土壤病

*出光興産株式会社 アグリバイオ事業部（Katsuhiko Matsuzaki）

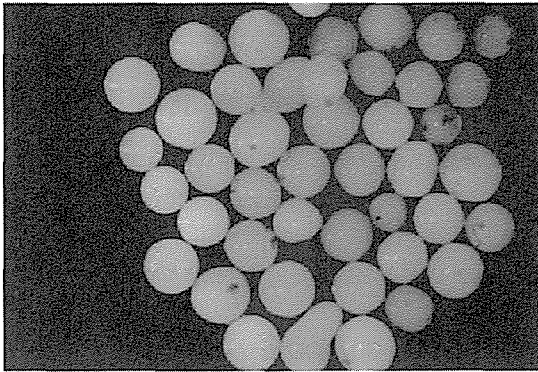
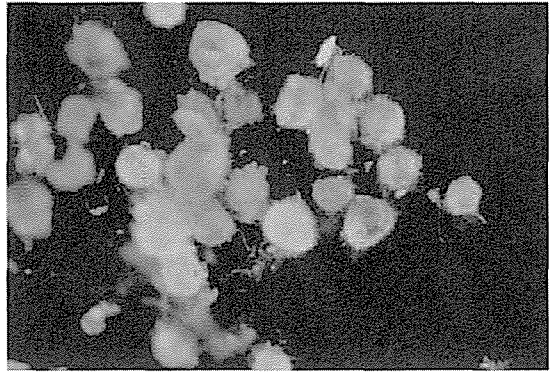
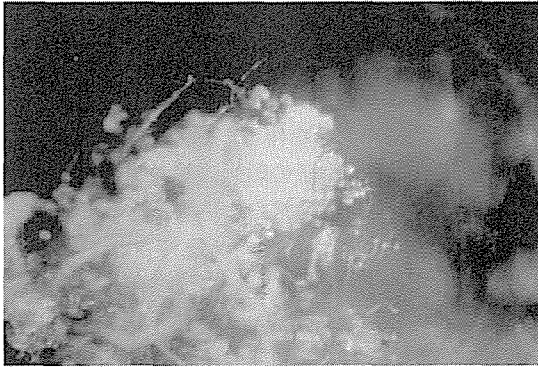
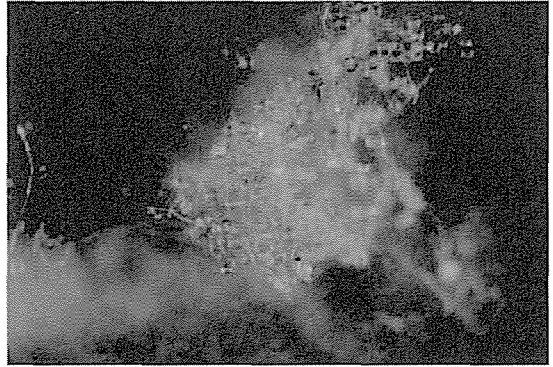
*Gigaspora ramisophora**Glomus mosseae**Glomus fasciculatum**Glomus* sp. R-10

写真1 アーバスキュラー菌根菌の孢子
(いずれも×40)

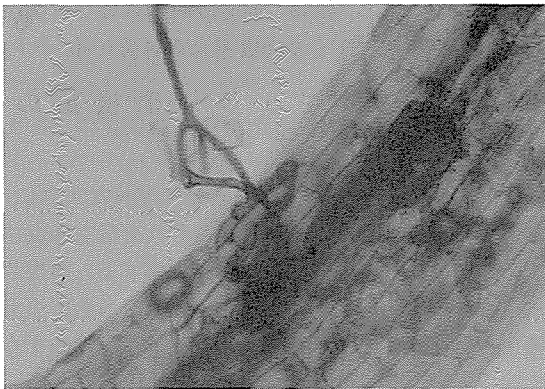


写真2 菌糸が付着器 (appressorium) を
形成し根に侵入しているところ

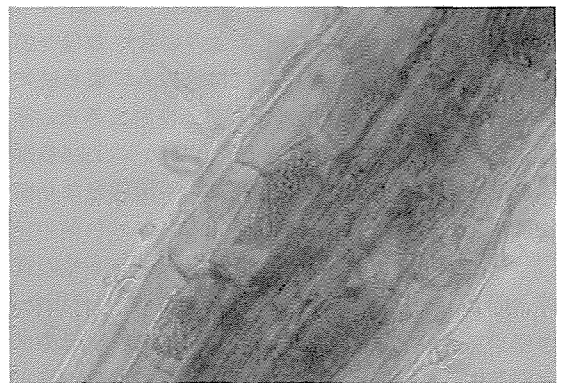


写真3 樹枝状体 (arbuscule)

害や乾燥ストレスに対する植物の抵抗性を高める作用が知られている。そのため、野菜などの育苗段階でアーバスキュラー菌根菌を接種することにより、リン酸肥料の節減や健全な苗づくりが可能となるため、農業資材「VA 菌根菌資材」として実用化

されている。「VA 菌根菌資材」は農林水産省が進める環境保全型農業に活用できるため、1996年多くの試験例を集めたうえ、地力増進法に定める政令指定土壌改良剤として認められた。こういった資材は微生物では初めてであり、活性等の品質表示が義務づ

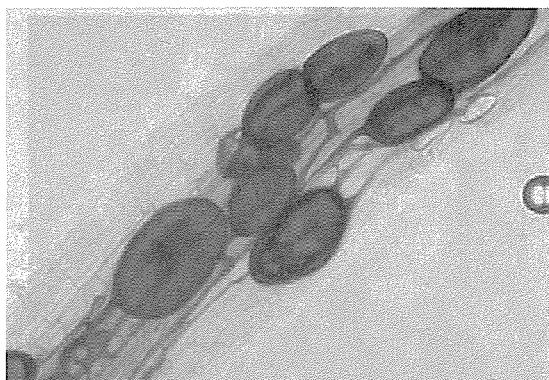


写真4 のう状体 (vesicle)

けられ管理されたものとなっている。さらに、最近では本菌を用いた荒廃地や乾燥地帯の緑化修復への応用も進んでいる。

3. 肥料としてのリン酸について

リン酸は窒素、カリウムと並んで植物の3大栄養素の一つであるが、土壌粒子に強く吸収される性質があるため施肥による利用率はきわめて低い。したがって、植物のリン酸吸収を促進するアーバスキュラー菌根菌との共生関係は、多くの作物にとってきわめて重要なものとなっている。

地力増進法の基本指針によれば、普通畑地では土壌の種類にもよるが、必要リン酸量は乾土 100 g 当たり P_2O_5 として 10~75 mg (褐色土、黄色土等の場合)、10~100 mg (黒ボク土の場合) となっている。しかしながら、リン酸には多投入による植物への害が少ないため、従来過剰投入されてきた。高度集約的な施設園芸では指針をはるかに上回る圃場が見受けられる。多投入しても、不溶態となり植物に利用されにくいのは変わらない。

リン酸肥料の原料はリン鉱石であるが、多くの資源と同じように、局在しており、中国、アメリカ、モロッコ、ロシア、チュニジア、ブラジル、ヨルダンの7カ国で8割以上、中国は約1/4を占めている。リン鉱石の埋蔵量は180億tと推定され、現在の年間生産量1.47億tから、可採年数は約120年となるが、食料増産に向けての増産を考えると、石油より短いという説もある(数値はUSGSのHPによる)。そのリン鉱石は、他の資源と同じように、資源ナショナリズムの高まりとともに急騰している。余剰汚泥や製鋼スラグから回収等の技術革新が期待さ

れるが、貴重な資源の有効な利用が望まれている。

4. アーバスキュラー菌根菌の菌学的性質

アーバスキュラー菌根菌は、かつては接合菌類 (Zygomycota)、Glomales 目に分類されていたが、近年の分子系統学的研究により本菌類群は、門 (phylum) レベルでの見直しが必要とされ Glomeromycota に分類された (Schuessler ら 2001)。

Archaeosporales, Paraglomerales, Diversisporales の3目からなり、その後 Diversisporales は Glomerales を分けて4目になり、現在10属からなる (Redecker 2008)。その特徴は、①共生菌で植物というパートナーが必要であること、②根に樹枝状体をつくり、宿主である植物と物質交換する、③層状の壁をもった巨大で多核の胞子を作る、④菌糸に隔壁がないことである。従来、胞子の形態に基づいて約150種が報告されているが、通常の微生物と違って菌の維持には大変な労力がかかるため維持されているかどうかはわからず、どれくらいの種が存在するのかよくわかっていないのが現状である。

4億年前のデボン紀初期の植物 *Aglaophyton major* の化石からアーバスキュラー菌根菌が共生したと思われる菌糸や樹枝状体が見つかっており (Remy ら 1994)、植物が地上に進出した早い時期に共生という道を選択し、植物の養分吸収に重要な役割を果たして生き続けてきた菌と考えられている。

5. アーバスキュラー菌根菌の性質とその利用

アーバスキュラー菌根菌は、先に述べたように、主にリン酸を土壌中から吸収し、それを宿主に供給することによって、宿主の成育を促進する。菌根菌は宿主より光合成産物の供給を受け、菌糸を広く土壌中へ伸ばす。リン酸は土壌粒子に吸着されやすく、土壌中での移動速度も遅い。そのため根毛のある範囲のリン酸しか吸収できないが、アーバスキュラー菌根菌の菌糸は数cmから10数cm伸びてリン酸の吸収できる範囲を広げているのである。他にリン酸以外で亜鉛等のミネラルの吸収促進、乾燥ストレス耐性の向上、病害抵抗性の向上などがある。

乾燥ストレスに対する抵抗性向上も、水分を吸収する根圏域を広げているからと考えられている。病

害に対する抵抗性向上は、菌根菌との共生がある種の病原菌に対して自己防御機能を高めていることが知られている。病原菌の種類によってはかえってその病気を広げてしまう例も報告されている(小林1990)。アーバスキュラー菌根菌をうまく利用することによりリン酸肥料や病害防除剤の低減や乾燥地での作物生産に利用することに期待されている。

(1) アーバスキュラー菌根菌による生育促進

写真5はイチゴ苗の根に共生した *Gigaspora margarita* の孢子と網目状に広がった菌糸で、このように肉眼で観察される場合もある。共生した根の多くは外見からはわからない。通常は根を染色し、顕微鏡で観察してはじめてその存在を確認できる。写真6は *Gigaspora margarita* の共生したイチゴの根と無接種の根で、共生した根は細根が増えている。アーバスキュラー菌根菌との共生によりびっしりと張り巡らされた菌糸が土壌から効率よく養水分の吸収を行うようになり、生育や開花の促進、増加が観察される。共生による細根の発達他他の作物でも観察されている(磯部ら2002)。アブラナ科やアカザ科の植物はアーバスキュラー菌根菌の非共生作物で、細根が発達した植物である。進化の過程で根を発達させることによりアーバスキュラー菌根菌との関係を絶つ選択をしていったのであろうか。

アーバスキュラー菌根菌は、土壌の可溶性リン濃度の低いときにその作用がおおいに現れる。逆に、土壌中の可溶性リン酸濃度の高い場合には作物にとってアーバスキュラー菌根菌の助けを借りる必要がなく、このような場合には共生が阻害されことがある。

アーバスキュラー菌根菌は宿主1個体と共生するわけではなく、同時に多くの個体の根は菌根菌を通じて菌糸のネットワークで繋がれる。そのため圃場では作物の生育が揃うという現象が見られ、たとえばネギにおいて顕著である。これは高い経済的効果を生むことができる。また、アーバスキュラー菌根菌はほとんど宿主特異性を欠いているため、多様な植物と共生できる。しかも同時に異種の植物と共生できる。ある植物群落の中で、多種多様な植物が地下では菌根菌の菌糸によって結ばれているということが普通に起こっているのである。



写真5 イチゴと共生している *Gigaspora margarita* 菌糸と孢子が観察できる

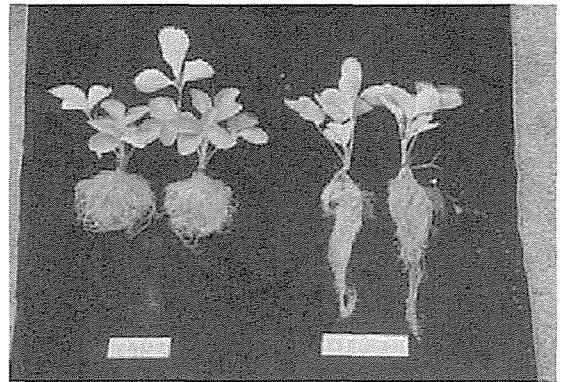


写真6 *G. margarita* を接種したイチゴの根(左)と無接種の根(右)

(2) 土着アーバスキュラー菌根菌の利用

先に述べたように、ほとんどの作物がアーバスキュラー菌根菌と共生できるが、アブラナ科とアカザ科の作物は共生できない。マメ科やユリ科の作物は根毛があまり発達しておらず、アーバスキュラー菌根菌の効果が発現しやすい作物である。畑作の場合、連作障害を避けるため、さまざまな作物を交互に作付ける輪作体系をとる。こういった作付け体系のなかで、菌根が共生しやすい作物と非共生作物を組み合わせることが、アーバスキュラー菌根菌をうまく使う有効な手段であることが、わが国の大規模畑作地帯である北海道で唐沢ら(2002, 2004)の研究で明らかになってきた。トウモロコシやダイズの前作にはナタネやテンサイのような菌根菌の非共生作物を作付けるより、コムギ、バレイショ、ヒマワリといった共生作物を作付けした方が、トウモロコシやダイズの収量がよい結果を得た。前作に共生

作物を作付けしたことにより、アーバスキュラー菌根菌の菌密度が上がり後作に影響を及ぼしたものである。非共生作物を作付けした場合には、ソルゴーのような共生植物を緑肥作物として導入することによって、翌年の後作物のアーバスキュラー菌根菌共生と生育を改善できた。

また、この輪作体系のなかで、ダイズのリン酸肥料の減肥について検討し、非共生作物の栽培跡でリン酸を減肥すると、ダイズの収量が低下する場合はあるのに対して、共生作物の栽培跡ではリン酸肥料を2/3または1/3に減らしても収量の低下は認められなかった。アーバスキュラー菌根菌を利用することでリン酸肥料の減肥が可能になることを示している。

(3) アーバスキュラー菌根菌による植物の生体防御

アーバスキュラー菌根菌が共生した植物が土壌病害を抑制することが多くの研究で示されている(小林 1990, 1992, Azcon-Aguilar and Barea 1996, 松原 2003)。一方で、地上部病害を抑制するということとはほとんどない。

アーバスキュラー菌根菌による病害抑制の機構には、共生により宿主植物が病原菌に対して防御機能を高めていることが知られている。植物と病原菌によりさまざまな報告があるが、共生根でのフェノール物質の産生、ファイトアレキシンの蓄積、あるいはリグニン化による組織の強化などがあげられる。病原菌より先に菌根菌が宿主の根に定着することで、感染の場と栄養分を先に確保する。そのためには病原菌より先に菌根菌が定着していなければならない。松原らは菌根菌の共生したアスパラガスの根に立枯病菌が感染し、ペクチンとズベリン含量の増加を認めている。菌根菌との共生が植物に抵抗性を誘導させ、細胞の物理的強化を図ったことを示している(Matsubara ら 1999, 2003)。

菌根菌共生系における植物の防御反応は、菌根菌以外の根圏微生物でも報告されており、併用して相互作用を検討している例もある(Chandanie ら 2006)。菌種の組合せによっては地上部病害も有意に抑制したという。

水久保はアーバスキュラー菌根菌 *Glomus* sp. R-10 とセンチュウ寄生菌 *Pasturia* を併用することにより、トマトのサツマイモネコブセンチュウを

各々単独で処理するより、茎葉重、果実重が改善され、根の被害も軽減されることを報告している(水久保 2002)。

アーバスキュラー菌根菌の定着とセンチュウの密度抑制についての報告は多いが、メカニズムは解析されてはおらず、病原菌と同じように、次のようなことが考えられている(Azcon-Aguilar and Barea 1996)。①菌根が共生した根からの浸出物が根圏にセンチュウの侵入に影響する別の対抗微生物を産生させる、②フェノール、ファイトアレキシシン、ホルモンのような化合物を生成しセンチュウの摂食活動に影響する、③根の組織の空間での競合、④寄生植物の栄養収支が改善される。水久保は *Pasturia* 菌によりセンチュウの密度低下が起こること、アーバスキュラー菌根菌は *Pasturia* 菌のセンチュウ感染を妨げず、根での雌数が少なく、土壌中の2期幼虫密度が少なかったことより、菌根の形成がセンチュウの根への侵入と発育を阻害した可能性を指摘している。

農家の圃場レベルでは、土壌や栽培環境、病害の症状や規模、気象条件などさまざまな複雑な要因から、接種効果が必ずしも明確に現れないこともあり、総合防除の一環として今後さらなる研究開発が望まれる。

(4) 緑化への利用

火山の噴火した堆積地、鉱山跡地、採土跡地、干拓地、新たに道路を敷設した時の法面などでは土壌養分が貧弱であるうえに酸性土壌であるため、植物の再生には時間がかかる。このような環境にも時間の経過とともにススキのようなパイオニア植物が入り込んでくる。根にはアーバスキュラー菌根菌が確認されるようになり、その根圏では諸微生物との栄養共生により貧栄養環境に適用していく。こういったケースでは表土にアーバスキュラー菌根菌を接種することにより植生の回復を速やかにさせることができる。雲仙普賢岳の植生の回復には植物の種子にアーバスキュラー菌根菌を組み込んだバッグがヘリコプターから撒布された(丸本ら 1999)。このような現場は僻地が多く、航空機を用いることから航空緑化工法と呼ばれている。三宅島では菌根菌だけでなく根粒菌や根圏細菌も積極的に活用する方法が試みられている(Yamanaka ら 2005)。

6. 終わりにーアーバスキュラー菌根菌の可能性ー

秋山らはアーバスキュラー菌根菌の宿主認識物質として、マメ科植物の指標植物であるミヤコグサの根分泌物から精緻な機器分析とバイオアッセイを駆使してストリゴラクトンを見出している (Akiyama ら 2005) . ストリゴラクトンは根寄生性植物の種子発芽促進物質として 40 年以上前から知られていた物質であった。さらに、このストリゴラクトンは植物の枝分かれを抑えるホルモンでもあることが最近判明した (Umehara ら 2008) .

分枝することはより多くの花や実をつけるため、養分が必要なことから、地下部の養分が多いかどうかをストリゴラクトンが伝えて、分枝するかどうか決める役割を果たしていると考えられる。植物はリン酸の少ない状況で、ストリゴラクトンを作りアーバスキュラー菌根菌を呼び寄せる。その戦略を、根寄生雑草は逆手にとって宿主を見つけることに利用しているわけである。根寄生雑草はアフリカで大きな問題となっている。ホスト、アーバスキュラー菌根菌、寄生雑草の作用メカニズムを明らかにしていくことは世界の食糧確保の鍵になると思われる。

食糧とエネルギーとの取り合いが起こり、また、自給率の低下、担い手の高齢化等々農業を取り巻く状況は厳しいものがある。農業も環境にやさしいものでなければならない。これまで価格的に難しかったアーバスキュラー菌根菌を予め定着させた共生苗が一部で供給されるようになった。食の安全、安心を求めている差別化もはじまっている。

引用文献

- Akiyama, K., K. Matsuzaki and H. Hayashi 2005. Plant sesquiterpens induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435:824-827.
- Azcon-Aguilar, C. and J.M. Barea 1996. Arbuscular-mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457-464.
- Chandanie, W.A., M. Ito, M. Kubota and M. Hyakumachi 2005. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and plant growth promoting fungus *Phoma* sp. on their root colonization and disease suppression of cucumber (*Cucumis sativus* L.) Annual Report of Interdisciplinary Research Institute of Environmental Sciences 24:91-101.
- Matsubara, Y., Y. Uetake and R.L. Peterson 1999. Entry and colonization of *Asparagus officinalis* roots by arbuscular mycorrhizal fungi with emphasis on changes in host microtubules. *Canadian Journal of Botany* 77:1159-1167.
- Matsubara, Y., N. Hasegawa and N. Ohba 2003. Relation between fiber and pectic substances in root tissue and tolerance to Fusarium root rot in *Asparagus* plants infected with arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 72:275-280.
- Redecker, D. 2008. Glomeromycota. Arbuscular mycorrhizal fungi and their relative(s) <http://tolweb.org/Glomeromycota>
- Remy, W., T.N. Taylor, H. Haas and H. Kerp 1994. Four hundred-million-year old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:11841-11843.
- Schuessler, A., D. Schwarzott and C. Walker 2001. A new phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution *Mycological Research* 105:1413-1421.
- Umehara, M., A. Hanada, S. Yoshida, K. Akiyama, T. Arite, N. Takeda-Kamiya, H. Magome, Y. Kamiya, K. Shirasu, K. Yoneyama, J. Kyojuka and S. Yamaguchi 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455:195-200.
- United States Geological Survey, Mineral Commodity Summaries, January 2007.
- Yamanaka, T., A. Akama, C.-Y. Li and H. Okabe 2005. Growth, nitrogen fixation and mineral acquisition of *Alnus sieboldiana* after inoculation of Frankia together with *Gigaspora margarita* and *Pseudomonas putida*. *Journal of Forest Research* 10:21-26.
- 磯部勝孝・村上学・立石亮・野村和成・井上弘明・坪木良雄 2002. アーバスキュラー菌根菌の感染がインゲンマメの根の形態に及ぼす影響. 日本作物学会記事 71:91-95.
- 唐澤敏彦 2002. アーバスキュラー菌根菌からみた輪作－生産性を高め、環境条件にあった適切な輪作順序とは？－. 化学と生物 40:640-642.
- 唐澤敏彦 2004. 輪作におけるアーバスキュラー菌根菌の動態と作物の生育に関する研究. 北海道農業研究センター研究報告 179:1-71.
- 小林紀彦 1990. VA 菌根菌による病害防除. 農業有用微生物. 梅谷敏二・加藤肇共編. 養賢堂, 東京. p151-168.
- 小林紀彦 1992. VA 菌根菌による土壌病害の抑制. 農耕と園芸 47:69-71.
- 地力増進法, 昭和59年法律第34号(平成11年改正法律第186号).
- 林誠・今泉(安楽)温子・川口正代司 2006. 共生シグナルの受容と共通シグナル伝達経路の分子遺伝学的解明. 蛋白質 核酸 酵素 51:1030-1037.
- 樋口源一郎 1999. 菌と植物の共生, VA 菌根菌を探る(映像). 樋口生物科学研究所.
- 松原陽一 2003. AM 菌による土壌病害の生物防除事例. 拮抗微生物による作物病害防除. 全国農村教育協会, 東京. p184-192.
- 丸本卓哉・河野伸之・江崎次夫・岡部宏秋 1999. 火山灰荒廃地の菌根菌利用による植生復元. 土と微生物 53:81-90.
- 水久保隆之 2002. アーバスキュラー菌根菌 *Glomus* sp. とセンチウ天敵細菌バズツリアの併用によるサツマイモネコブセンチュウの防除. 今月の農業 (10):41-45.
- アーバスキュラー菌根菌の基本的情報
- 小川真 1987. 作物と土をつなぐ共生微生物. 農山漁村文化協会, 東京.
- 斎藤雅典・上田哲也・俵谷圭太郎 1992. VA 菌根菌の分類と生理. 日本土壌肥科学会誌 63:103-113.
- 斎藤雅典 1992. 菌根菌の観察, 分離と同定. 新編土壌微生物実験法. 土壌微生物研究会編. 養賢堂, 東京. p297-311.
- 斎藤雅典 2001. 継代培養によるアーバスキュラー菌根菌の保存. 微生物遺伝資源利用マニュアル(9). 農業生物資源研究所.
- 斎藤雅典 2004. 陸上植物と菌根菌の共進化. 化学と生物 42:252-257.
- 斎藤雅典 2004. 菌根の共生機構, 分子レベルからみた植物の耐病性. 植物細胞工学シリーズ 19. 秀潤社, 東京. p49-56.
- 江沢辰広・斎藤勝晴・青野俊裕 2004. アーバスキュラー菌根菌における物質代謝と輸送. 日本土壌肥科学会誌 75:737-746.