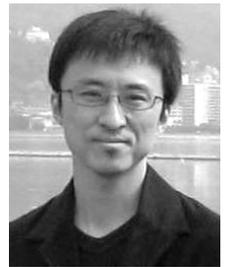


海岸林生態系を支える菌根菌

松田陽介

三重大学大学院生物資源学研究所 資源循環学専攻 森林生物循環学教育研究分野
〒514-8507 三重県津市栗真町屋町1577 Tel 059-231-9639 Fax 059-231-9684
E-mail: m-yosuke@bio.mie-u.ac.jp www.bio.mie-u.ac.jp/junkan/busshitsu/lab2/matsuda.htm

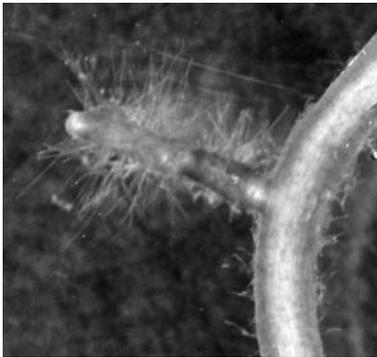


●はじめに

白砂青松と謳^{うた}われる海岸のマツ林は、いにしえより人々に親しまれてきた場所である。昔からの風景を今なお残す象徴的な場所の一つといえば、大方異論はないであろう。この日本人の海岸のマツに対する特別な想いを反映してか、時代を問わず関連の書物、記事には枚挙にいとまがない。そんな日本の原風景は、ここ数十年來のマツ材線虫病に起因するマツ枯損で変貌している。さらに、近年の地球温暖化によって被害地が拡大するのではと懸念されている。こうした問題解決の基本方針としては、病原体であるマツノザイセンチュウやその運び屋のマツノマダラカミキリの駆除とともに、マツの枯損跡地への材線虫抵抗性マツの植栽や生育する周辺環境の健全化などが挙げられる。この目的のために官公民のそれぞれが、あるいは連携して各地で保護保全活動に日々汗を流されていることと推察する。ここでは海岸におけるマツを対象として地上部の生育を支える地下部の実態、特にこれまでブラックボックスとして扱われることの多かったクロマツに共生する土壤菌^{注1)}、いわゆる外生菌根菌（以下、菌根菌）^{注2)}について論を進めたい。海岸林における菌根菌の分布や働き的一端を私の調査から得られ始めたデータに基づいて示し、これらの情報を既存の知見とどのようにつなげて、今後の海岸林再生への道に結び付けていくのかを考え

注1) 菌根共生系：植物の細根と土壤菌類の間で形成される共生体“菌根”を通した相互作用系のこと。現在、7種類の菌根に識別されている（アーバスキュラー菌根、外生菌根、内外生菌根、エリコイド菌根、アービュトイド菌根、モノトロポイド菌根、ラン菌根）。菌根を形成しないものは少なく、陸上植物の大部分には何らかの菌根が形成される。

注2) 外生菌根菌：主として樹木の細根に外生菌根という共生体を形成する土壤菌類で、担子菌類や子嚢菌類の仲間である。宿主となる樹種は、マツ科、カバノキ科、ブナ科などである。日本の森林に多く植栽されているスギ、ヒノキには従来の分類では接合菌類、最近の知見から Glomeromycota の仲間によるアーバスキュラー菌根の形成が知られている。



◀▲写真① クロマツ根系に見られる細根
左：非菌根（外生菌根菌による感染がなく、細根表面には根毛が見られる）
右：外生菌根（細根の周囲にはショウロの白色菌糸が取り巻いているため根毛は観察されない）

た。

●海岸マツ林と菌根菌

日本の沿岸部約 34,000km の大部分にはクロマツが植栽されている。クロマツは水はけのよい痩せ地を好み、塩や乾燥ストレスに対して耐性を持つことから、10 世紀以降、津波や塩風、飛砂を防ぐために植栽されてきた。本格的に防災林として造成されるようになったのは 17 世紀に入ってからである。1905 年に長崎で発生したとされるマツ材線虫病は、今日でも北海道と青森県を除く都府県で発生しており、その被害は 1978 年のピーク時(243 万 m³) から減少傾向にあるが、2005 年には約 69 万 m³ の被害が確認されている。マツ材線虫病により防災林としての機能が低下したクロマツ林の維持・再生のために、材線虫病抵抗品種の植栽に期待が寄せられ、国を挙げての抵抗性品種の育種事業が展開されている。しかし、抵抗性品種であっても海岸地域特有の潮風・飛砂・乾燥といった過酷な環境では、植栽木のほとんどが枯死することも珍しくない。そこで、海岸林の再生において効果的なクロマツ苗の植栽技術の開発が必要とされている。クロマツの細根は通常、根毛が形成されず、外生菌根（以下、菌根）が形成される（写真①）。この菌根を形成する菌根菌の利用がその一つである。

菌根の見かけ上の特徴は、菌根菌の菌糸が細根全体を覆い、ちょうど刀を納める鞘のような構造“菌鞘”を形成する点にある。このため、菌根には根毛が見られない。菌根菌は菌鞘から土壤中に、細根の根毛よりもずっと長く細い菌糸を伸ばし、広域で高密な菌糸ネットを作り上げ、無機養分や水分を効率的に吸収することができる。こうして菌根菌は吸収したリンや窒素などの養分、水分を菌根を介して宿主樹木に供給している。一方で、樹木が菌根菌に光合成産物を供給する。この相互扶助的な菌根菌と樹木のかかわりのため、両者の関係は共生関係の一例として取り上げられる。

菌根を形成する菌類は 5,000 ～ 6,000 種に及び、ダグラスファー（米松）は 2,000 種もの菌根菌と共生関係にあると推定されている。単一樹種で構成される一見単調な林分であっても数十種の菌が共生しており、針広混交林では数百種にのぼると推定されている。これまでのところ、海岸マツ林におけるこの手の情報は主に子実体（キノコ）の発生調査によるものが多く、どのような菌が、実際に海岸に生育するマツと共生しているのかはよく



▲写真② 三重大学キャンパスから続く町屋海岸の風景

わかっていない。そこで著者は海岸に出かけて実際に土を掘ってみた。幸い、私の所属する三重大学は学内を歩いて行けば海へと続く、シーサイドキャンパスなのである（写真②）。

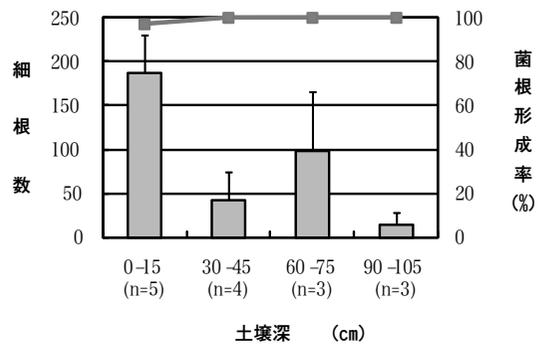
●クロマツ菌根の空間分布とその共生菌—キノコだけが菌根菌ではない

海岸の砂地に単木的に生育するクロマツ成木5本（平均 DBH30.2cm）を対象として、各立木の樹幹付近で土壌断面を作成した。そして4段階の土壌深；0-15cm, 30-45cm, 60-75cm, 90-105cm から土壌ブロックを採取した。その土壌 200ml からクロマツ根系を丹念に取り出し、細根部分を実体顕微鏡下で観察した。細根は外観から非菌根と菌根に大別し^{注3)}、菌根であればその外観的な色を記録するとともに、菌鞘表面などの形態的特徴を光学顕微鏡観察によって識別し、形態類別^{注4)}を行った。これを菌根タイプとするのだが、この場合、菌根をうまく識別することができても、どの菌根菌によって形成されているのかという分類学的な情報を得るに至らない場合が多い。そこで、類別した菌根タイプは DNA 解析として、ITS 領域^{注5)}の PCR-RFLP 解析^{注6)}、塩基配列解析を行った。

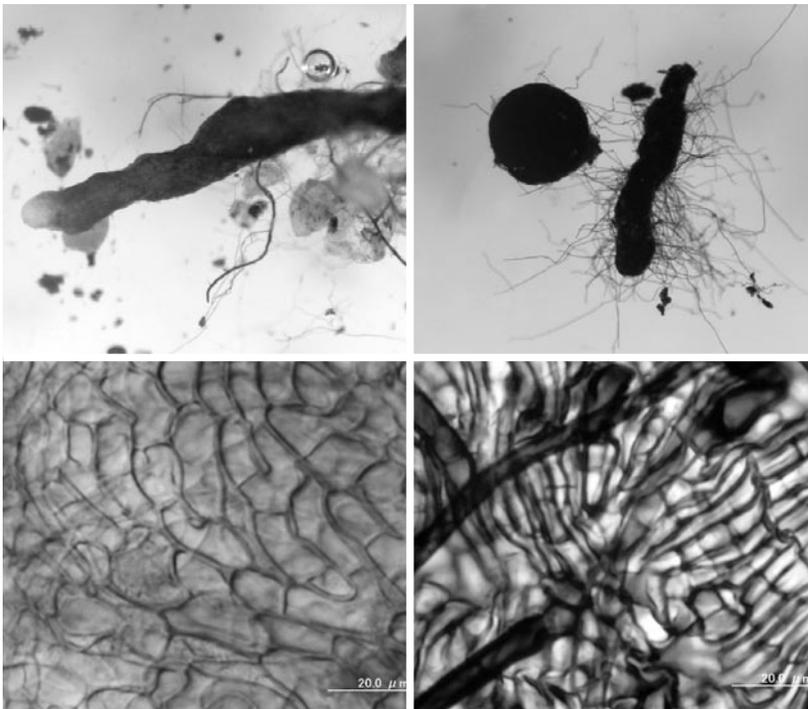
注3) 細根？菌根？：しばしば根、もしくは細根と外生菌根をどのように見分けるのか、という質問を受けることがある。写真①を見ていただくとその違いがわかりやすいのではないと思われる。実体顕微鏡を用いて細根を観察して、その表面に根毛が見られるものは外生菌根ではない。外生菌根であれば細根の表面に糸くずや綿毛のような覆いが見られたり、平滑な表面が観察されたりして根毛は見られない。海岸のクロマツ林の中層、林床にはトベラやササなどが繁茂することもあるが、それらは外生菌根を形成しないので、実体顕微鏡で両者の根の識別ができる。一度見慣れてしまえば、外生菌根であるかどうかを見分けるのは比較的容易であると思われる。

注4) 外生菌根の形態類別：外生菌根に定着する菌種を識別するための方法。菌鞘表面における菌糸の配列様式が主要な識別項目の一つ。体系立った図版には Agerer (1987-2006), Ingleby et al. (1990) などがある。

その結果、土壌から採取されたクロマツ細根は1,719根端で、そのうち菌根は98.8%であった。細根数もしくは菌根数の分布は土壌の深度が深くなるにつれて減少傾向を示したが、30cm以下から見出された細根はすべて菌根であった(図①)。これらのことは細根があればそのほとんどが菌根であり、土壌からの養水分の吸収はこの菌根を介して行われることを意味している。クロマツ細根に形成された菌根を顕微鏡観察とRFLP解析で大別すると全部で7タイプに類別された(写真



▲図① 異なる土壌の深さから採取された細根数とその中に占める外生菌根の割合



◀写真③ クロマツに形成された2種類の外生菌根とその菌鞘表面構造

左上: *Trichophaea* 菌根
左下: *Trichophaea* 菌根の菌鞘表面構造

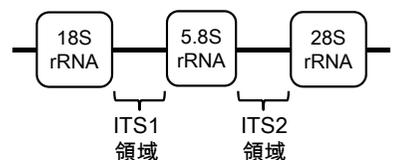
右上: *Cenococcum geophilum* 菌根とその菌核

右下: *C. geophilum* 菌根の菌鞘表面構造

*いずれの外生菌根も外生菌根菌の菌糸で覆われているため、根毛は見られない。

*菌鞘表面は菌糸状ではなく、細胞状の菌糸配列構造が見られる。

注5) Internal Transcribed Spacer (ITS) 領域: 核リボソームのスペーサー領域の一つ。この領域のデオキシリボ核酸 (DNA) 配列解析は、一般的に菌類の種レベルの識別に利用される。小サブユニット (18S rRNA) ~ 5.8S rRNA 領域までを ITS1 領域, 5.8S rRNA 領域~大サブユニット (28S rRNA) を ITS2 領域と呼ぶ。



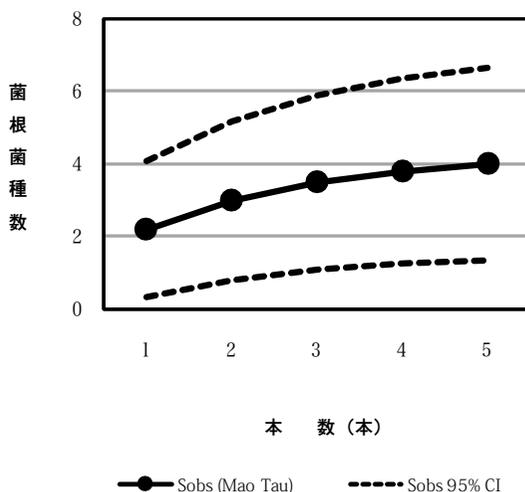
注6) Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP) 解析: 制限酵素断片長多型といい、特定の DNA 配列を認識して制限消化して作られる DNA バンドの大きさに基づいて多型を調べる方法。外生菌根菌の研究では、2~3種類の制限酵素を用いることが多い。

③)。そのうちの1タイプは、形態的特徴から *Cenococcum geophilum* と同定した。この菌は有性世代が知られていない形態種であるものの、日本はもとより世界の至る所の森林で見出される遍在種（希少種の反意語）である。それ以外の6タイプで塩基配列解析まで成功したものは、ベニタケ属や *Trichophaea* 属であることが示唆された。ベニタケ属はほかの海岸でリターの蓄積した所によく発生する馴染みの仲間である。*Trichophaea* 属はチャワンタケの仲間できノコの発生を未だ見たことがない。

調査した木の周辺にどのような子実体が発生するかを菌根の調査と同時期に1年間、30回ほど実施した。その結果、コツブタケという球形～卵形の子実体（写真④）を5本中1本の木の下で2個体見つけたにすぎなかった。しかし、この菌によって形成された菌根は先の調査では見出すことができなかった。菌根を直接調べることは宿主樹木との相互関係を把握するうえで有効であっても、すべての根を対象にすることは困難である。子実体の調査は、すべての菌が調査期間に子実体を発生させるとは限らない。そして、海岸という乾燥の激しい場所ではその傾向は大きいのではないかと思われる。しかしながら、調査地を荒らすことなく継続的な調査が可能で、図鑑があれば発生した子実体の属、運がよければ種まで特定することができる。そのためクロマツに定着する菌根菌を見出すには、菌根と子実体の両者の調査が必須であろう。



▲写真④ コツブタケ子実体



▲図② 累積外生菌根菌種数曲線
(調べるクロマツ本数が増えると関与する菌種数が増える)

●クロマツに共生する菌根菌の群集構造—海岸マツ林の菌根菌群集は単純か

形態的、分子的識別による菌根調査から、少なくとも7種の菌根菌がクロマツに定着していると示唆された。ただし、調べる細根数に限界があるので、どれくらいの菌がクロマツには定着しているのかを EstimateS というフリーソフト (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>) で推定した（図②）。調べるクロマツの本数が増えるにつれて検出される菌根菌種数は増加傾向を示すものの、その割合は緩やかで、4本～5本で頭打ちとなった。そして、5本を調べた場合の種数は4種、95%信頼限界では最大でも7種程度と推定された。調査する樹木本数を増やせば、関係する菌根菌種数が増加するのは、さまざまな森林生態系において知られている。しかしながら、推定された菌種数は、内地の森林生態系で報告

されたものに比べて極めて少ない。かつて、私自身がモミ林の10×30mの範囲で調べたときでも、菌種数の推定値は53種にのぼった。海岸で生育するクロマツに共生する菌根菌種はどこでも少ないものなのか？

今回対象とした5本のクロマツは相互に最低でも20mほど離れている。その個体ごとに検出された菌根菌種の類似性をSørensenの類似係数で算出した^{注7)}。すると0.33～0.80(平均0.55)であった。また、各個体からのデータを深さ別にまとめて土壌深度間の類似性を同様に計算すると、0.66～1(平均0.77)であった。個々の立木で見られた菌根菌の種構成の類似性は、異なる土壌の深さで見出されるものよりも低いようであった。このことは、菌根菌の分布が垂直的な方向よりも水平的な方向で多様であることを意味する。別の言い方をすれば、単木的に生育する海岸のマツは菌根菌にとって島状に存在する住み場所で、場所によって共生する種が異なるのかもしれない。

海岸には単木的に生育するクロマツだけでなく、防風林として過密植栽されたクロマツ林もある。そうした場所で天然更新したクロマツ実生に定着する菌根菌種を上記と同様な形態やDNAで調べてみた。すると、前出の*C. geophilum*、ベニタケ属菌、*Trichophaea*属菌に加えてイボタケ科やロウタケ科などが見つかった。ここでも、子実体としてよく知られるコツブタケやショウロの仲間などは特定されなかった。海岸に生育するクロマツといってもその成立形態はさまざまである。クロマツはいったいどのような菌根菌と共生関係にあるか。地下部の調査は始まったばかりなのである。

●共生する菌根菌の働き—過酷な生育環境を支える菌根菌

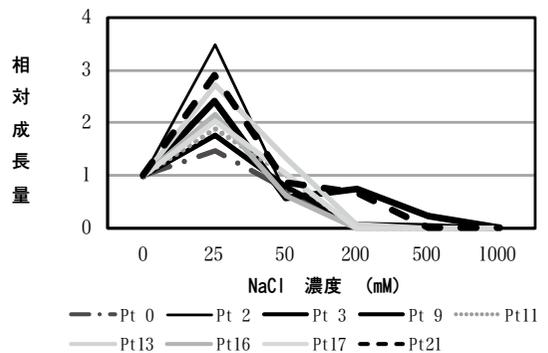
海岸に生育するクロマツには、内地の森林よりも関係する種数は少ないようであるが菌根菌が定着していた。菌根の形成によってクロマツはメリットを受けているのか？ 海岸地域は砂質土壌であるため乾燥・飛砂、そして塩濃度の高い潮風のような恒常的なストレスとともに、台風などによる高波や冠水など一時的ではあるが厳しいストレスに曝される。こうした海岸特有のストレスに対する菌根菌の働きを探ってみた。

海水はしょっぱい。塩化ナトリウム(NaCl)を主として約3%(500mM)の塩類が含まれているからだ。この塩類に対する菌根菌の耐性を実験的に調べた。用いたのは子実体としてよく海岸クロマツ林で見られたコツブタケである(前掲写真④)。異なるコツブタケ9個の菌株を0mM～1,000mMまでの塩化ナトリウムを添加した菌根菌用の培地で生育させた。いずれの菌株も塩化ナトリウム濃度の上昇に伴い相対成長量は減少した(図③)。その中で200mMでは一部の菌株はほかのものよりも生育が良好であった。このことからコツブタケの塩化ナトリウム耐性には種内変異があると考えられた。海水の半分ほどの塩

注7) 類似度指数：調べた地域の、群集の種組成がどれくらい似ているかを定性的、定量的に示す指数。当該種の存在の有無に基づいて算出されるJaccard(1902)の共通係数、Sørensen(1948)の類似係数とともに、種数と個体数を合わせて算出されるMorishita(1959)の C_λ やKimoto(1967)の C_π などが知られている。例えば、類似係数は $2c/(a+b)$ で示され、 c は両地域で出現した種数、 a, b はそれぞれ調査した地域A, Bで出現した種数。類似係数が1の場合、出現する種がすべて同じであり、0の場合には共通する種が全くないことを示す。

分があっても生育するような菌がクロマツの根に定着していれば、台風など一時的な攪乱を被った後であっても塩害などの回避を通してクロマツの生残に一役買っているかもしれない。

菌の個性は菌種、そして同種であっても菌株ごとにまちまちである。そのため、塩や乾燥に耐性のある菌根菌を見つけるためには、今後、多数の菌種、菌株を調べていく必要がある。そして、地域ごとに海岸マツ林の形態と生育環境が多様であるため、生息する菌根菌が異なるであろうし、最近では生物資源の遺伝的攪乱も問題となっている。したがって、各地域から最適な菌が選抜されるとよいと思われる。ただし、先に示したように、私の調査ではコツブタケはクロマツ菌根の調査からは見つからなかった。この状況がほかのマツ林に当てはまるかどうかは調査の余地があり、子実体の発生の多い種が、必ずしもその近くに生育する宿主樹木に多数の菌根を形成しているわけではないことが知られている。今後、植栽技術に菌根菌を効果的に利用していくためには、海岸マツ林における菌根の調査を通じた菌根菌群集の把握が必要だろう。



▲図③ 異なる塩化ナトリウム (NaCl) 濃度に対するコツブタケ 9 菌株の相対成長 (各菌株の相対成長は、0mM NaCl の生育を 1 とし示した)

●今後の展望—マツ材線虫病とどう付き合うか？

マツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウの絶妙な組み合わせによって引き起こされる材線虫病が、日本の海岸林を脅かす続けて久しい。この病気に対する対処法はすでに確立されていると思われるが、今なおその猛威を振るう状況は、そうした処置を適切に行うことがいかに困難かを物語っている。その中で今後、菌根研究が健全な海岸マツ林の維持、存続に貢献できることの一つは、植栽するクロマツの定着、生存を高める生物資材としての菌根菌の探索と利用だろう。現在遂行している地下部の菌根調査から見出される菌根菌の中に、将来、生物資材として有望な菌根菌が選抜されることを期待している。

海岸には空き地、もしくは材線虫病による枯損跡地が目立つ所もある。そうした場所にクロマツ苗を植栽し、管理していくことは、その成長を介した二酸化炭素の吸収・貯留源の新たな創出に寄与できるのではないかと。そして、その植栽、管理を地元の子どもを含めた住民にも求めて海岸林の現状を肌で感じてもらうこと、危機感を持ってもらうことが、今後の海岸林の保護、保全活動の基礎につながると期待される。

海岸を舞台にクロマツを主役としてその舞台裏で活躍する菌根菌について述べてきた。その舞台には林床植物が脇役として待機している。海岸という、一般的な植物には比較的厳しい生息場所であるが、ここでよく見られるランが知られている。ランの仲間には最近になってその共生菌 (ランの根にも菌根菌によってラン菌根が形成される) が、樹木に共生するものと同じ菌根菌種であることがわかってきた。したがって、クロマツとラン、そしてその両者を結ぶ菌根菌の 3 者間関係が成立している可能性がある。地上部からは単調に見える海岸の植生も、奥山や里山と同様に、われわれのまだ知らない複雑な生物間相互

作用系が潜在している。2010年には名古屋で生物多様性条約会議の開催が決まっている。これを機に一人でも多くの方が、海岸のマツや植物に目を向け、その植物とかかわるさまざまな生物とその営みを解き明かしてくれることを期待している。

見慣れた海岸マツ林の風景が年々マツ材線虫病により失われていく姿を目の当たりにすると、なんとも心さみしいものである。先人が積み上げてきた科学に裏打ちされた知識に新たな情報を少しでも付け加えていくことが、今の私たちにできることである。そして、その情報を今日的な海岸林の意義と結び付けて地域住民に理解してもらうことが、健全な海岸林の維持存続への近道かもしれない。菌根掘りが白砂青松の風景を次世代に伝えていくための一歩になると信じて、今後も気候風土が多岐にわたる日本のさまざまな海岸マツ林に足を伸ばしていきたい。

本稿に対する意見を谷川東子氏（森林総研関西）からいただいた。本研究の一部は科学研究費補助金による（17780121, 19688008）。記して感謝の意を表する。

《参考文献》

- 二井一禎（2003）マツ枯れは森の感染症—森林微生物相互関係論ノート。文一総合出版
木元新作・武田博清（1989）群集生態学入門。共立出版
松田陽介・伊藤進一郎（2005）森林における外生菌根のはたらき。森林科学 45：32-39
奈良一秀（2008）菌根菌による植生遷移促進機構。攪乱と遷移の自然史、「空き地」の植
物生態学（重定南奈子・露崎史朗編著）p95-p111, 北海道大学出版
小川 真（2007）炭と菌根でよみがえる松。築地書館
佐橋憲生（2004）菌類の森。東海大学出版会
Smith SE, Read DJ（2008）Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed. Academic Press, NewYork
注：（世界中で読まれる菌根の教科書）

（まつだ ようすけ）