

# アーバスキュラー菌根菌をめぐる最近の話題

千葉大学園芸学部土壤学研究室 <sup>さ</sup>坂 <sup>も</sup>本 <sup>か</sup>ず <sup>の</sup>憲

## はじめに

植物の根に糸状菌の菌糸が入り込んだり、根の表面を菌糸が覆うことで形成される共生体を菌根 (Mycorrhiza) と呼ぶ。菌根を形成する糸状菌が菌根菌 (Mycorrhizal fungi) であり、高等植物の約 80% は菌根を形成するといわれている。菌根はその形態から大きく外生菌根 (Ectomycorrhiza) と内生菌根 (Endomycorrhiza) に区別され、菌と植物の種類の組み合わせや菌糸の侵入様式によってさらに細かく分類される。外生菌根は主に木本植物に形成され、マツタケ、ハツタケ、トリュフなどのキノコ類は外生菌根菌である。一方、農作物を含めた草本植物には内生菌根の代表的な種類であるアーバスキュラー菌根 (Arbuscular mycorrhiza) が形成される。アーバスキュラー菌根菌 (以下 AM 菌) は宿主植物に対し生育促進効果を示し、病原菌に対する抵抗性の付与も報告されていることから、生物肥料・生物農薬としての利用が期待されている。また微生物資材としては唯一、農水省の政令指定土壌改良資材として認定されている。

## I アーバスキュラー菌根菌の種類と機能

AM 菌は接合菌類 Glomales 目の 3 科 6 属に分類されており、これまで約 150 種が報告されている (表-1)。AM 菌はいわゆる絶対共生菌であり単生では増殖できない。宿主特異性が低いため広範囲な植物に共生できるが、アブラナ科やアカザ科植物には感染できない。AM 菌は土壌中に巨大な胞子を形成する (50~500  $\mu\text{m}$ )。胞子の発芽後菌糸が伸長し、根面に接触する。AM 菌は

やがて付着器 (appressorium) を形成し、根の内部へ内生菌糸を侵入させる。その後、根内に共生特異的な器官である樹枝状体 (Arbuscule) とのう状体 (Vesicle) を形成し、共生関係が成立する (図-1)。樹枝状体では菌根菌と宿主植物との間で物質交換が行われており、AM 菌は宿主からエネルギー源となる炭素化合物を得て、代わりに種々の無機養分を宿主に供給している。のう状体はその役割がいまだはっきりしていないが、脂質の顆粒が見られることから養分の貯蔵器官であると考えられている。なお Gigasporaceae 科の AM 菌はのう状体を形成しない。根からはさらに外生菌糸が土壌中に伸長し、菌糸の先端に新しい胞子が形成される。

AM 菌の植物生育促進効果は主に植物のリン酸吸収の促進であるとされている。すなわち土壌中でリン酸は大部分が不溶態のリン酸塩として存在し、土壌溶液中に

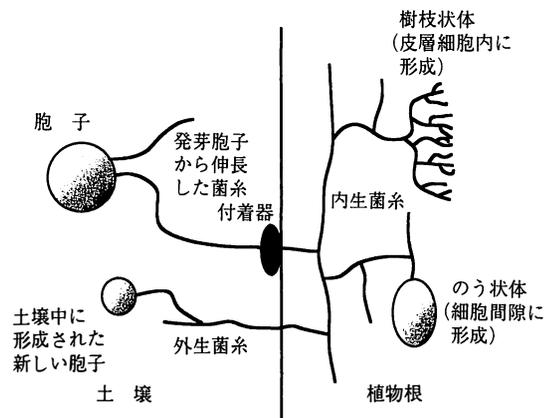


図-1 アーバスキュラー菌根の形成過程

表-1 接合菌類 Glomales 目の分類

Order (目)	Sub-order (亜目)	Family (科)	Genus (属)	菌根形態
Glomales	Glomineae	Glomaceae	<i>Glomus</i>	樹枝状体・のう状体
			<i>Sclerocystis</i>	?
	Gigasporineae	Gigasporaceae	<i>Acaulospora</i>	樹枝状体・のう状体
			<i>Entrophospora</i>	樹枝状体・のう状体
			<i>Gigaspora</i>	樹枝状体
			<i>Scutellospora</i>	樹枝状体

Current Research on Arbuscular Mycorrhizal Fungi. By Kazunori SAKAMOTO

(キーワード: アーバスキュラー菌根菌, 菌根形成, PCR 増幅, 分子系統, マメ科植物変異体, *ENOD* 遺伝子)

溶存しているリン酸濃度は極めて低い。植物根のリン酸吸収の律速は根面へのリン酸の移動であり、根面付近はしばしばリン酸欠乏に陥る。AM 菌は根内部から外生菌糸を広く土壤中に伸ばし、土壤溶液中のリン酸イオンを菌糸を通して吸収する。また菌糸は植物の根毛が侵入できない微小な土壤孔隙中に存在するリン酸も吸収できる。吸収されたリン酸は菌糸内の原形質流動の作用によって根内の内生菌糸に送られ、宿主植物に供給される。土壤のリン酸肥沃度が高まり植物のリン酸濃度が高いと AM 菌の感染は阻害される。これは宿主植物のリン酸濃度が高まると AM 菌の付着器の形成が阻害されるため (TAWARAYA et al., 1994) と考えられている。

リン酸吸収以外の AM 菌の植物に対する機能として、①微量元素 (鉄, 銅, 亜鉛等) の吸収促進, ②マンガンやアルミニウムの過剰害軽減, ③水分の供給, ④病害抵抗性の付与等がある。①はリン酸吸収と同じメカニズムによると考えられているが, ②~④の作用のメカニズムはよくわかっていない。

以上のように AM 菌は様々な有用機能を持っているが, 我が国の生産現場における利用はそれほど進んでいないのが現状である。これは我が国の耕地が化学肥料の多量施用によってリン酸肥沃度が高く, AM 菌の感染が阻害されやすいことや, 日本人がよく消費しているアブラナ科やアカザ科の葉菜類に利用できないことなどが大きい。しかしいまだ生態系における AM 菌の生態や宿主との共生メカニズムが十分に解明されていないことも大きな要因である。以下, 生態系における AM 菌群集の多様性や共生メカニズムの解明に関連した最新トピックをそれぞれ紹介したい。

## II DNA 検出技術によるアーバスキュラー菌根菌の分子系統と多様性解析

AM 菌の分類は基本的に胞子の形態と構造に依存している。したがって AM 菌の分類・同定には詳細な胞子の形態観察が必要であり, その作業は熟練を要し難しい。また AM 菌は宿主との共生状態でしか増殖せず, 菌株の保存・増殖には労力と困難が伴う。そのため本菌の分子系統的な研究は遅れていた。しかし SIMON et al. (1993) は AM 菌の 18 SrDNA を特異的に PCR 増幅するプライマーをデザインし, それを用いていくつかの AM 菌の塩基配列を決定し, その系統関係を解析した (図-2)。その結果得られた分子系統樹は, MORTON and BENNY (1990) によって提案された分類体系とよく一致していた。塩基置換速度に基づくと, Glomales 目と類縁の *Endogone* 属との分化の時期は約 4 億年前と推定

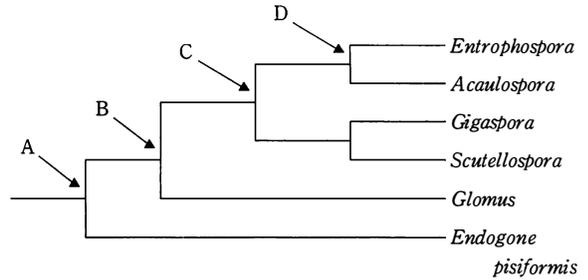


図-2 18 SrDNA の塩基配列に基づくアーバスキュラー菌根菌の分子系統樹 (SIMON et al., 1993 より改図)

A, 4.4~4.6 億年前; B, 3.5~3.7 億年前; C, 2.4~2.5 億年; D, 1.1~1.2 億年前

されること, また最古の陸上植物の根の化石には AM 菌に非常に類似した菌糸や胞子が見いだされていることから, SIMON et al. (1993) はアーバスキュラー菌根の起源は陸上植物の出現とほぼ同時期ではないかと推定している。

AM 菌の利用拡大を計る場合, 実際にどのような種類が植物根に共生しているかを調べることが重要である。AM 菌は純粋培養ができないために土壤中に形成される胞子によってフロラや多様性の調査が行われてきた。この方法はほとんど胞子を形成しない AM 菌や複数の胞子を形成する AM 菌の存在を考えると正確性に欠ける。ところが最近, 前述した PCR 法を用いて植物根中の AM 菌 DNA を特異的に増幅後 (SIMON et al., 1992), 塩基配列を調べることで, 実際に根に共生している種類を特定することが可能になり, 新しい展開が見られている。HELGASON et al. (1998) は英国の畑と森林の植物根の AM 菌フロラを調べ, 各菌株間の分子系統関係を明らかにした。それぞれ 100 以上の遺伝子クローンの塩基配列が調べられ, 畑はほぼ *Glomus mosseae* 類似の菌が圧倒的に優占している (>92%), 森林は *Acaulospora scrobiculata* 類似の菌が優占するものの, ほかに 3 種程度の菌が共生しており, 畑より多様性に富んでいることが判明した。我が国では今までに DNA 検出技術を用いた多様性解析はほとんど行われていない。今後作物別, 土壤型別, 地域別に AM 菌のフロラを詳細に解析し, 我が国における AM 菌群集の多様性を明らかにすることが望まれる。

## III マメ科植物変異体におけるアーバスキュラー菌根の形成

マメ科植物には根粒菌が共生し根粒が形成されるが, 根粒形成に関する分子機構の解析が進み, 宿主と根粒菌

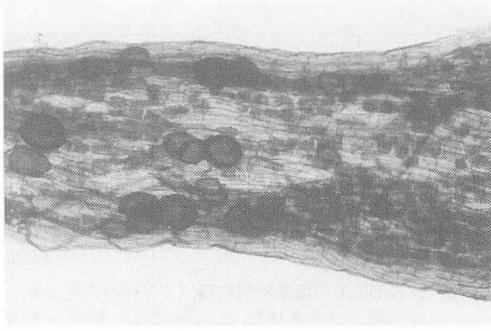


図-3 ダイズの根粒超着生変異体に多量に形成されたAM菌の樹枝状体とのう状体

との間に高度なシグナル伝達系が成立していることが明らかになっている。さらに近年、根粒形成に変異を持つマメ科植物変異体がアーバスキュラー菌根の形成についても変異を示すことが認められ、菌根共生系の分子機構を解明するうえでのモデル植物として注目されている。

エンドウとアルファルファの根粒非着生変異体 (non-nodulating mutant, *nod<sup>-</sup>*) で菌根を形成しない系統が発見され、*myc<sup>-</sup>* 変異体と呼ばれている (Duc et al., 1989; BRADBURY et al., 1991)。これらの系統ではAM菌の付着器形成以後の内生菌糸の伸長が阻害されていることが明らかとなっている。同様の *myc<sup>-</sup>* 変異体はマメ科のモデル植物であるミヤコグサでも確認されている (WEGEL et al., 1998; SENOO et al., 2000)。しかしダイズの *nod<sup>-</sup>* 変異体の中から *myc<sup>-</sup>* 変異体はまだ確認されていない (WYSS et al., 1990; SHIRIHARI et al., 2000)。またごく最近エンドウとアルファルファにおいて、旺盛な根粒形成を示す根粒超着生変異体 (hypernodulating mutant, *nod<sup>++</sup>*) の系統の一部が、やはり旺盛な菌根形成、特に樹枝状体を根内に多量に形成することが発見された (MORANDI et al., 2000)。同様のことは、著者らのグループがダイズの *nod<sup>++</sup>* 変異体から (SHIRIHARI et al., 2000)、またミヤコグサの *nod<sup>++</sup>* 変異体からも見いだされている (SOLAIMAN et al., 投稿中)。図-3にダイズの *nod<sup>++</sup>* 変異体の菌根形成の状態を示した。

最近根粒菌の感染初期において宿主植物で発現する初期ノジュリン遺伝子 (early nodulin gene, *ENOD*) である *ENOD40* や *ENOD12* などがアーバスキュラー菌根においても発現していることがエンドウやアルファルファで報告され (van RIJN et al., 1997; ALBRECHT et al.,

1998)、AM菌と根粒菌が部分的に共通の共生分子機構を持っていることが明らかにされた。また *ENOD* 遺伝子の一部はタバコなどの非マメ科植物にも存在していることが明らかになりつつあり、AM菌や根粒菌は元々植物が持っていた *ENOD* 遺伝子をうまく利用して共生システムを作りあげたのではないかと考えられている (van RIJN et al., 1997)。共生特異的な *ENOD* 遺伝子はアーバスキュラー菌根共生系におけるシグナル伝達系の解析を行う際の重要な鍵になるものと考えられ、今後の進展が期待される。

## おわりに

我が国ではアーバスキュラー菌根菌の研究者はあまり多くない。所属学会も土壤肥料関係、園芸関係、菌学関係など複数にわかれており、情報の交換がやりづらいのが悩みである。しかし最近、若手を中心に研究者が増えつつあり、菌根研究会 (事務局: 関西総合環境センター生物環境研究所, 宇治市) を中心とした研究集会が地域ごとに開かれるようになってきている。植物病害の分野でもアーバスキュラー菌根菌に興味を持っていただければ幸いである。なお菌根菌に関する様々な研究情報が得られるすばらしい Web site があるので、ぜひ一度訪れてみていただきたい (<http://mycorrhiza.ag.utk.edu/mycor.htm>)。

## 引用文献

- 1) ALBRECHT, C. et al. (1998): *Plant J.* 15: 605~614.
- 2) BRADBURY, S.M. et al. (1991): *New Phytol.* 119: 115~120.
- 3) DUC, G. et al. (1989): *Plant Sci.* 60: 215~222.
- 4) HELGASON, T. et al. (1998): *Nature* 394: 431.
- 5) MORANDI, D. et al. (2000): *Mycorrhiza* 10: 37~42.
- 6) MORTON, J. B. and G. L. BENNY (1990): *Mycotaxon* 37: 471~491.
- 7) SENOO, K. et al. (2000): *Plant Cell Physiol.* 41: 726~732.
- 8) SHIRIHARI, P. C. et al. (2000): *Mycorrhiza* (in press)
- 9) SIMON, L. et al. (1992): *Appl. Environ. Microbiol.* 58: 291~295.
- 10) ——— et al. (1993): *Nature* 363: 67~69.
- 11) SOLAIMAN et al.: submitted for publication in *J. Plant Research*
- 12) TAWAKAYA, K. et al. (1994): *Soil Sci. Plant Nutr.* 40: 667~673.
- 13) van RIJN, P. et al. (1997): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 5467~5472.
- 14) WEGEL, E. et al. (1998): *Mol. Plant-Microbe Interact.* 11: 933~936.
- 15) WYSS, P. et al. (1990): *Planta* 182: 22~26.