

V A 菌 根 菌 と その 農 業 利 用 の 可 能 性 (1)

農林水産省草地試験場
土壌微生物研究室長 西尾道徳

はじめに

V A菌根菌が我が国でもようやく関心を持たれるようになった。1981年に土壌微生物研究会編「土の微生物」(博友社)が出版された。私事だが、私もこの本の編集に関与させて頂いた。そして、出版後に石沢修一氏(元神戸大学教授)が日本土壌肥科学会誌に書評を書かれ、そのなかで、「高等植物との関係では、前回の書になかった菌根にもふれてあるが、菌根でも内生菌根については、畑作物には普遍的にみられるとされているにもかかわらず、わが国の現状はさびしい限りである」と述べられた。V A菌根菌は内生菌根菌に入る。石沢氏は1977年に書かれた「微生物と植物生育」(博友社)でV A菌根菌を詳しく書かれている。私は、石沢氏の指摘を強烈的な印象として覚えている。当時、我が国では指摘のようにV A菌根菌はほとんど研究されていなかったのである。しかし、Mosse (1981) がまとめたように、当時世界的にV A菌根菌に関する報文数は急激に増加していたのである(表1)。

実験科学は観念的な意義や必要性に、具体的な現象の把握や手法の開発が伴ったときに発展する。我が国でV A菌根菌が今日関心を集めるようになった直接の契機は、林業試験場の小川 真氏の次の観察である。すなわち、木炭を海岸の松の保全のために土壌改良材として施用したところ、思いがけずショウロ(外生菌根菌)が沢山生えてきた。キノコの外生菌根菌によいのならと、ダ

表1 V A菌根菌に関する研究論文数
(Mosse, 1981)

期 間	論 文 数
1 9 3 0 — 3 4	1 4
1 9 3 5 — 3 9	2 2
1 9 4 8 — 5 2	1 7
1 9 5 3 — 5 7	4 3
1 9 5 8 — 6 2	5 6
1 9 6 3 — 6 7	4 0
1 9 6 8 — 7 2	1 0 0
1 9 7 3 — 7 8	2 0 0

イズに木炭を与えたら、内生菌根菌のV A菌根菌も著しく増殖して、施肥レベルが低くても、ダイズが立派に生育した。この小川氏の観察が1983年に新聞に掲載されたから、木炭という材料としての意外性もあって、我が国でもその顕著な生育促進効果ゆえに関心を集め始めたのである。私も、農水省のグリーン・エネルギー計画のなかで、小川氏のテーマの一部を引き継いで木炭の問題を牧草で研究するはめとなり、石沢氏の書評を思い出している次第である。

こうした経過ゆえに、V A菌根菌については石沢氏の著書とごく最近の岸 国平・大畑貫一編「微生物と農業」(全国農村教育協会, 1986年)を除くと、これまでのわが国の教科書にはあまり記述されていない。そこで、V A菌根菌の特性と今後の農業利用の可能性について簡単に紹介することにする。

V A菌根菌の形態的特徴

例えば、マツの細根は菌根菌の共生を受けなければ、細くて長い。これが菌の共生を受けると、親指のように太くて短く変形する。太くて短い根の養分や水の吸収機能は著しく低下すると思われるかもしれない。しかし、根から多数の菌糸が土壌に伸びて、根から遠く離れた部位の養分や水を吸収して、マツに供給する。それゆえ、やせ地に生えるマツは、菌根菌(マツタケ菌)の共生を受けるがゆえに立派に生育できるようになる。このように菌根菌の共生を受けた根を菌根(ミコリザ)、「その菌を菌根菌(mycorrhizal fungi)」とよぶ。

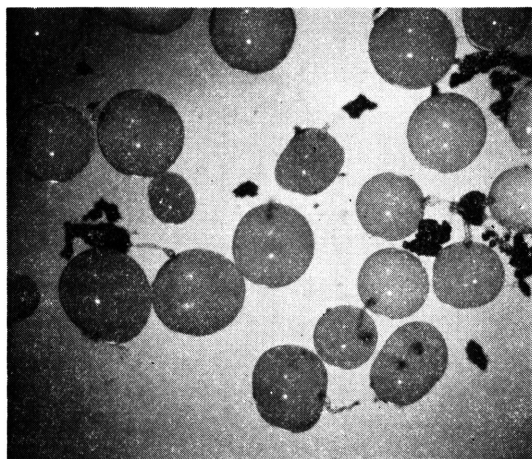
マツでは菌根菌は根を変形させると同時に、根の外側に菌糸がとぐろを巻いて菌鞘を形成し、根に侵入した菌糸は皮層の細胞間隙に充満する。しかし、皮層細胞のなかには決して突入しない。こうした菌根菌を外生菌根菌とよぶ。これに対して、植物の皮層細胞のなかに菌糸を突入させる菌根菌があり、これを内生菌根菌とよぶ。ランやツツジの菌根菌に加えて、V A菌根菌もこの仲間である。

V A菌根菌の場合は、マツのように菌根が変形することもなく、菌糸が根の外側にとぐろをまくこともない。従って、V A菌根菌が感染した根であるか否かは肉眼的には分らない。ただし、ある種のV A菌根菌の感染した

根は黄色化するとの記事もあるが、マツほどの明確な変化はない。

V A 菌根菌は下等なそう菌類のカビであり、マツタケ菌のような外生菌根の高等な担子菌類とは全く異なる種類である。現在9つの属に分類されている。土壌中にカビとしては驚くほど巨大な直径0.1~0.6mmの胞子を形成する。一般のカビの分生胞子が数ミクロンであるから、直径でその100倍前後は大きい。それゆえ、土壌からとり出せば、その存在は肉眼でも点として分る。写真1に胞子の例を示す。水分と温度があれば発芽して、太い菌糸を出してくる。通常の土壌中の糸状菌の菌糸の直径は

写真1 V A 菌根菌 (*Gigarospora* sp.) の胞子



3ミクロン程度だが、V A 菌根菌の菌糸は一般に8ミクロン前後はある。しかも、1つの胞子から1~2本の菌糸を出すのではなく、沢山の菌糸を伸ばしてくる。

菌糸は根の表面に到達すると、侵入する。図1に示すように表皮組織は通過するだけで、その内側の皮層組織の細胞間隙に菌糸を伸長させる。そして、菌糸の一端を皮層細胞の中に突入させて、細胞のなかで菌糸の先端を樹の枝のように細かく分岐させる。これを樹枝状体 (Arbuscule) とよぶ。このとき、菌糸は皮層細胞の細胞壁にある穴をあけて突入しているのではなく、細胞壁を内側に押し込んでいるのであって、厳密には細胞内に侵入はしていない。この点ではランヤツツジの菌根菌のように細胞内部に入ってしまふものとは異なる。菌糸の別の一端は皮層組織の細胞間隙を押し広げる形で、先端をふくらませて、のう状体 (Vesicle) を形成する。このように、特徴的な構造体である「Vesicle」と Arbuscule を形成する菌根菌なので、その頭文字をとってV A 菌根菌とよばれる。V A 菌根菌は中心柱には侵入しない。

樹枝状体は菌糸を細かく分岐させることによって、根細胞との接触面積を拡大している。この樹枝状体で、根と菌は物質の交換を行ない、根からは光合成産物である糖やアミノ酸等の供給を受け、菌からは後述するようにリンを供給している。それゆえ、両者が共に利益を受ける共生関係が成立する。のう状体は脂質の形の貯蔵物質を貯える。播種後1ヵ月程度の植物では無数の樹枝状体が認められても、まだ貯蔵するほど養分も豊富ではない

図1 V A 菌根菌の模式図

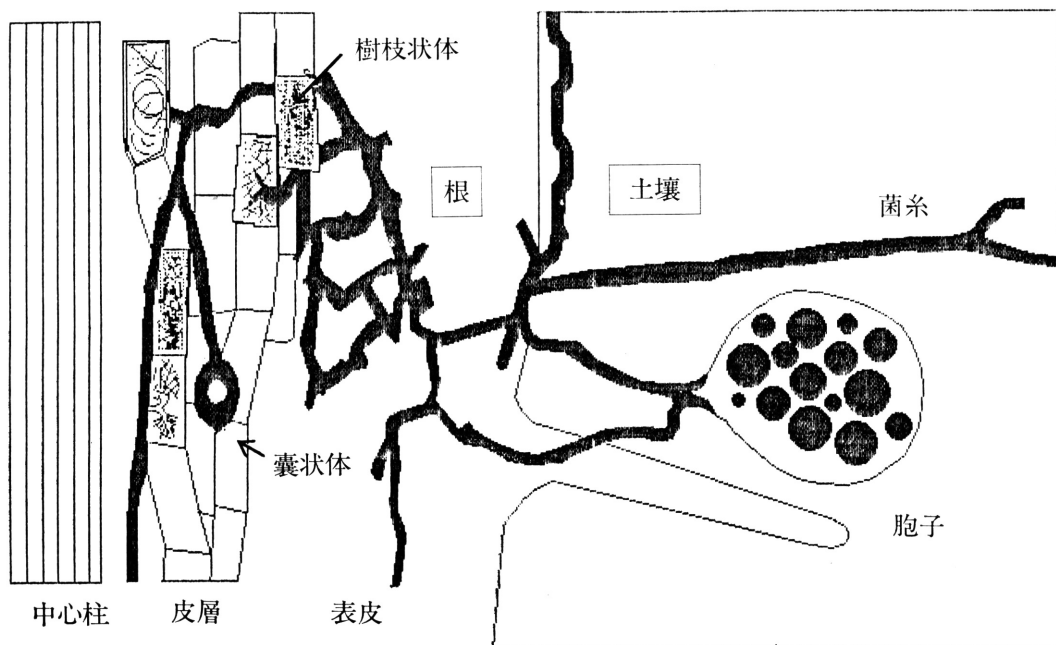
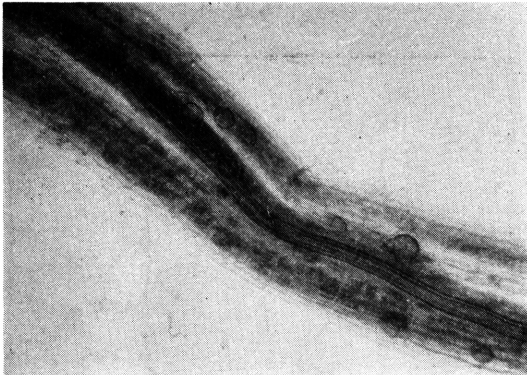


写真2 アルファルファ根に感染したVA菌根菌



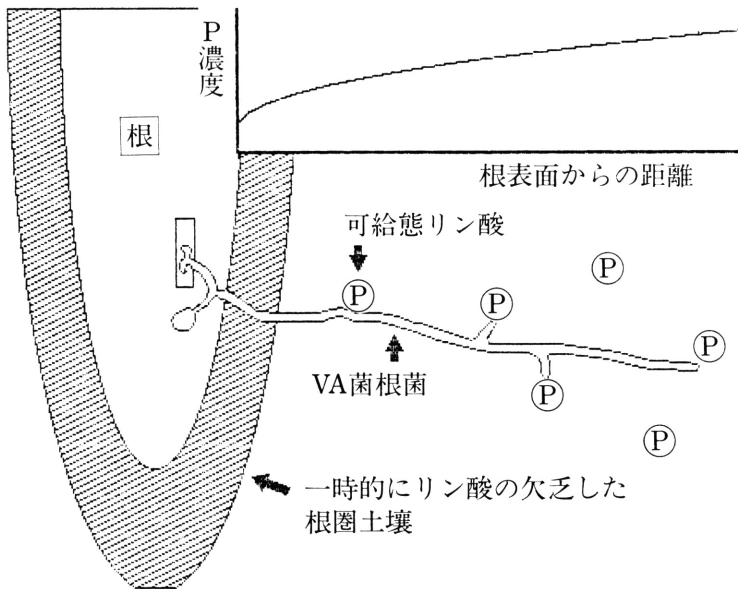
せいか、この状態はあまり認められない。これよりも後になると、この状態が沢山認められてくる。

根に感染したVA菌根菌の観察は、まず根を通常水酸化カルシウム溶液で煮て、根を透明化した後、トリパンプルーという青い色素で染色する。写真2はモノクロで黒色であるが、樹枝状体は青い四角の塊、この状態は黄緑の丸い脂質の塊を内蔵する青い袋としてみえる。施肥レベルの低い土壌の作物や野生の植物の根を観察すると、ギンリ菌根菌が感染していて、その量の大きさに驚かされる。

VA菌根菌の機能

リン酸イオンは土壌に吸着や固定されやすく、土壌中での移動速度が遅い。このため、植物の旺盛な生育に伴って、根から数ミリメートルの範囲内の根圏土壌のリン酸イオンが活発に吸収されても、その外側の土壌のリン

図2 根の周辺における可給態リン酸の分布とVA菌根菌による可給態リンの吸収の模式図



酸イオンが直ぐには拡散してこない。従って、一時的に根圏土壌はリン酸欠乏となり、植物の生育が制限されやすい。

根に感染したVA菌根菌は菌糸を土壌に伸長させる。その長さは根から数センチメートルに達し、菌糸の総延長は1cmの根当り1mにも達するという。図2のようにVA菌根菌の菌糸はリン酸欠乏となった根圏土壌を突破して、その先の根単独では吸収できない部位のリン酸イオンを吸収する。VA菌根菌は根単独の場合に比べると、土壌との接触面積、つまり、リン酸イオンの吸収可能面積を著しく拡大すると同時に、菌糸は根よりもリン酸イオンへの親和性が高いといわれている。これらの理由から、可給態リンレベルの低い土壌ではVA菌根菌の感染していない根に比べて感染している根では、リンの吸収能力が著しく高まる。菌糸に吸収されたリン酸イオンはポリリン酸の顆粒となって液胞に包まれて、細胞質流動によって樹枝状体に運ばれる。そこでポリリン酸は酵素的に解離されて根細胞に移される。

VA菌根菌の感染によって顕著なリン酸の吸収促進が生ずるのは、リン酸イオンの土壌中での移動速度が遅くて、根の表面ではリン酸イオン濃度が低く、非根土壌では高いという極端な濃度勾配が生ずるからである。これに対して、硝酸イオンのように移動速度が高くて、直ぐに根圏土壌に補給されてくるものでは、根が直接吸収できるので、VA菌根菌自体によってその吸収能力が高まることはない。リン酸と同様に移動速度が遅いために、VA菌根菌自体が吸収能力を著しく高めるイオンとして、亜鉛と銅が確認されている。イオウやアンモニウムについてもVA菌根菌の直接的な吸収促進が多少はあろうといわれているが、明確ではない。

ここで注意すべきことは、リン酸が植物生育を制限している土壌では、VA菌根菌のいない場合に比べている場合には、リン酸の吸収促進に伴って植物生育が著しく促進される。そして、根の生育も旺盛となるので、根がより深くかつ広く伸長してくるので、根独自の養分吸収能力が著しく高まってくることである。それゆえ、硝酸イオンでもカリウムイオンでも、あらゆる養分の吸収量が増加してくる。つまり、VA菌根菌の感染によって吸収量が直接増加してくるのは、リン酸、亜鉛、銅であ

ここで注意すべきことは、リン酸が植物生育を制限している土壌では、VA菌根菌のいない場合に比べている場合には、リン酸の吸収促進に伴って植物生育が著しく促進される。そして、根の生育も旺盛となるので、根がより深くかつ広く伸長してくるので、根独自の養分吸収能力が著しく高まってくることである。それゆえ、硝酸イオンでもカリウムイオンでも、あらゆる養分の吸収量が増加してくる。つまり、VA菌根菌の感染によって吸収量が直接増加してくるのは、リン酸、亜鉛、銅であ

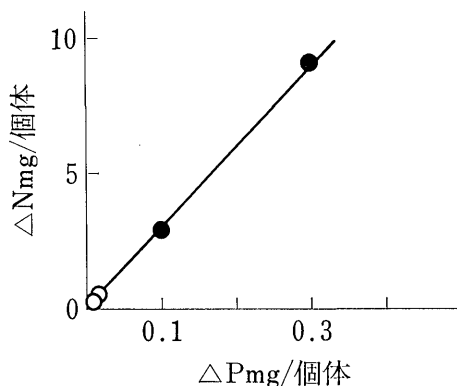
り、これが引きがねになって根の吸収能を増加させて、間接的に吸収量が増加してくるのが、チッソ、カリウム等の他の養分である。

V A菌根菌が感染すると、菌糸が同時に水も吸収して植物に供給するので、植物の耐乾性が増すとの見解もあるが、定かではないようである。

V A菌根菌の吸収するリンの形態に注意を払う必要がある。V A菌根菌は植物根単独でも吸収できるリン、つまり、いわゆる可給態リンを吸収する。しばしばV A菌根菌が難溶性のリンを溶解して吸収するとの記述があるが、基本的には誤りである。難溶性のリンを溶解する微生物はリン溶解菌と総称される全く別の菌群である。難溶性リンといってもその内容は様々であるが、わが国の黒ボク土に多量に蓄積している難溶性リンをV A菌根菌が活発に吸収することはできない。もしもそれができるなら、溶リンの多量施用による土壤改良技術が普及する以前においては、現在よりもわが国の畑には可給態リンが乏しくて、逆にV A菌根菌が多かったはずだから、V A菌根菌の活躍によって畑作物や牧草は豊かな蓄積リンを利用して立派に生育したはずである。ところが、ご承知のように事態は全く逆で、リン資材の多量施用によって土壤生産力が飛躍的に高まったことから分るように、黒ボク土の難溶性リンにはV A菌根菌は無効といわざるをえない。もっとも可給態リンといってもその溶解度には差があり、どの形態のリンまでをV A菌根菌が吸収できるかは厳密には分らず、なお論議の多いところである。

しかし、通常の肥料で与えるリンや、通常の抽出法で定義される可給態リンが多少はないと、V A菌根菌による生育促進効果は生じない。つまり、V A菌根菌は可給態リンを作り出すのではなく、低濃度で土壌中に分散している可給態リンを効率的に収集して運ぶ役割を行なっ

図3 粉炭施用で土着V A菌根菌の感染率を異ならせたアルファルファにおける根粒菌接種に伴う莖葉中のN吸収量の増加とP吸収量の増加の関係 (西尾・岡野：未発表)



ているのである。低品位リン鉱石をV A菌根菌と施用すると、作物のリン吸収量が増加する。この理由として、低品位リン鉱石中にわずかながら存在する溶けやすいリンやリン溶解菌の溶解したリンを、菌糸が鉱石に密着して集めてくるからとされており、フッソと結合して極端に溶解度の低下したリンをV A菌根菌が溶解することは全く証明されていない。

さて、V A菌根菌の感染によってリンの吸収量が増加すると、別の微生物作用、すなわち空中窒素固定も高まる。というのは、根粒バクテリアがマメ科作物の根に共生して根粒を形成し、空中窒素を固定する。この反応にもリンが不可欠なので、リンが不足していると低く抑制されてしまう。多少の可給態リンは存在するが、なお作物生育を制限している条件では、V A菌根菌が感染してリンの吸収量が増加すると、その増加量に比例して空中窒素固定量も増加する(図3)。

V A菌根菌の活動条件

V A菌根菌は水生植物、アブラナ科、タデ科、アカザ科、カヤツリグサ科等の植物を除く陸生の草本植物や樹木に共生し、全陸生植物の4/5に共生するといわれている。宿主特異性は低く、同一の菌が多数の植物に共生できる。野生の植物にはこの菌が沢山感染しており、この菌の感染していない植物はむしろ例外ともいえる。一般には、根の分岐や根量の少ないマメ科作物の方が、根の多いイネ科作物よりもV A菌根菌への依存度が高いといわれている。とはいえ、イネ科作物でもV A菌根菌に依存している。

V A菌根菌は好気性菌なので酸素を必要とする。そして、胞子の発芽段階で最も重要なのは温度と水である。適度の水分と温度があれば胞子は発芽してくる。蒸溜水に寒天だけを溶かした寒天平板に胞子をのせて、25~30°Cで培養すれば、数日で発芽してくる(写真3)。胞子中の貯蔵養分が多いので、かなり菌糸を伸ばして、次の胞子のごく初期段階までは形成する。しかし、そこで生育が停止してしまう。人工培地の上でV A菌根菌を人工培養することは、世界中で多数の人に試みられているが、まだ成功していない。この点が不思議といえば不思議である。植物病原菌の絶対寄生菌といわれるものには胞子の発芽に、根からの分泌物を必要とするものがある。しかし、V A菌根菌は根なしで、寒天の上で発芽だけは簡単にできる。それなのに人工培養できない。これに成功すれば、V A菌根菌を根粒菌と同様に寒天の上で大量に培養して普及に移すことが可能となる。

昨年来日したオーストラリアのBowen氏によると、一般に発芽に要する温度はGlomus属とAcaulospora属では適温が20~25°C、最低必要温度が10~18°Cの

間、上限が約30°C。そして、Gigaspora属はこれよりも全体に高い温度を必要とする。【いずれにせよ、10°C以下では発芽しない。湛水状態が長く続くとVA菌根菌は死滅する。しかし、水田は常時湛水されているわけではないので、VA菌根菌もいることはいる。とはいえ、水田の跡にダイズを栽培するときには、VA菌根菌が少ないので、接種効果が高いことが台湾の人達によって認められている (Kuo and Huang, 1982)。

さて、VA菌根菌の活動は根に共生するゆえ、植物生育と密接に関係している。温度や水分以外にも光条件が重要である。すなわち、日照量の不足する条件や短日条件では、植物の光合成が低下して、根への有機物の転流が少なくなるゆえ、根からの有機物の供給量も低下し、VA菌根菌の感染率も低下する。このように、秋播きの冬作物では一般に温度と光条件がVA菌根菌に適していない。事実、東京農工大学の平田教授らは、コムギで冬期間はVA菌根菌の感染が全く認められず、感染は4月末から急上昇することを観察している。

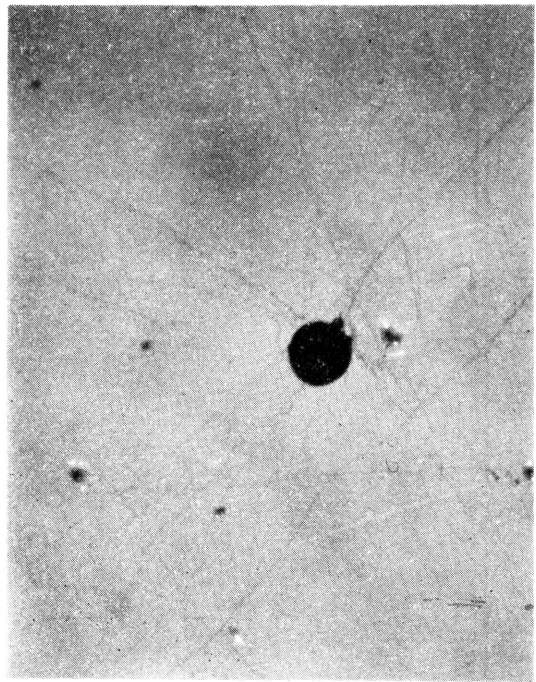
VA菌根菌の活動条件として重要な別の要因は土壤の可給態リン酸のレベルである。結論的にいえば、多少なればいけないが、過剰に可給態リン酸が存在すると、VA菌根菌の存在によって返って減収になってしまう。アメリカのGrahamらの研究(1981)によると、リン酸欠乏の根では遊離の糖やアミノ酸の量が増加し、かつ根の透過性が増す結果、これらの根からの分泌量が増加する。このため、VA菌根菌の土壤中での発芽や増殖が促進されて、根への感染率が高まるという。そして、土壤中にある程度の可給態リン酸が存在すれば、VA菌根菌がそれを効率的に収集して供給するので、根のリン酸欠乏もなくなって、根からの分泌物も減少するという。一方、可給態リン酸が著しく高い土壤では、根圏土壤で一時的にリン酸欠乏が生ずることもなく、根が直接リン酸を吸収して活発な生育を持続する。このような条件下では、VA菌根菌の感染率が低下するが、感染していれば根から有機物を収奪する一方となって、収量は返って低下する。つまり、根圏土壤が一時的にリン酸欠乏になって、可給態リン酸が生育の制限要因になっているときのみ、VA菌根菌の感染するプラス効果があるのである。ただし、菌の集められるリン酸がある程度なければ、菌の貢献もまたないわけである。それゆえ、可給態リン酸レベルの極端に低い土壤では、多少の化学肥料のリンを施用してVA菌根菌を接種すると、その効果が明瞭になる。

では、可給態リン酸の適正範囲はどの位であろうか。これに対する明確な数値はないが、参考になるものとしてアメリカのYostとFoxの研究(1979)がある。彼らは、ダイズで菌根菌の感染していない個体と土着のVA菌

根菌の感染した個体の生育をいろいろなリンレベルと比較した。その結果、オルセン法とブレイ工法による $P_2O_5/100g$ 乾土がそれぞれ21.3と16.5mg以上になると、VA菌根菌感染による生育促進が消失することを認めた。そして、生育促進効果の明確な濃度範囲は、オルセン法で3.4~10mg、ブレイ工法で0.7~6.4mg/100g 乾土であったという。こうした数値は作物の種類や土壌のタイプで異なるであろう。

こうした数値をみると、現在の我国の可給態リン酸の富化した耕地でVA菌根菌を活用することは、かなり難しいと予想される。むしろ可給態リン酸の乏しい林地や草地では活用しうる場であろう。いずれにせよ、VA菌根菌の活用にあたってはリン酸濃度の問題を念頭に入れておく必要がある。

写真3 寒天上で発芽したVA菌根菌の孢子



謹 賀 新 年

1987

今年もどうぞ宜敷く
 お願い申し上げます
 チッソ旭肥料株式会社