

アミガサタケは腐生菌か、菌根菌か？

林 智絵

この投稿文を目にする頃は、寒さも和らぎ春の訪れを感じさせる陽気となっていようか。そろそろアミガサタケが出始めるかな、ワクワクしている方もいるに違いない。

馴染みの深いアミガサタケだが、その生態は解明されていないことが多い。わたしは、放送大学の卒業論文のテーマに、その謎のひとつであるアミガサタケの栄養様式を選んだ。

今年の千葉菌類談話会のスライド会で、その研究成果を発表させていただいたが、改めてここに報告させていただこうと思う。

また、会場より貴重な質問をいくつかいただいたが、不甲斐なく上手に答えられなかった点が多々あり、それらもまとめて書き記したい。

きのこの生活様式には、「腐生」と「共生」がある。前者に属する生活様式のきのこは、木材や落葉落枝などを分解し利用する「腐生菌（腐朽菌）」とされ、後者に属するきのこは、共生する植物の根の表面に菌鞘を形成し、その根の細胞の外側まで菌糸を侵入させ、そこで栄養の授受を行うとされている「菌根菌（外生菌根菌）」と、生きた植物や昆虫類などに寄生し栄養を獲得している「寄生菌（活物寄生菌）」に大別される。

スライド会の会場で、アミガサタケは腐生菌、菌根菌、どちらだと思いかと尋ねたところ、どちらとも、会場の2割程度の手が挙がった。

（これは、わたしにとって意外な結果であ

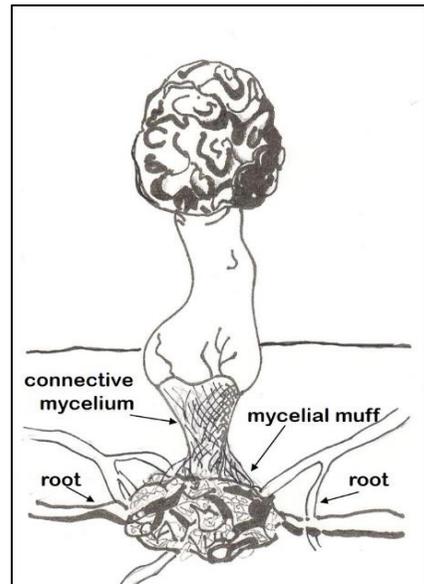


図1. 菌糸マフ (mycelial muff) の模式図
(Bucot & Roux, 1987) より改編

った。研究を始める前は、アミガサタケは腐生菌であると思っていたからだ。）

はたしてアミガサタケは、腐生菌または菌根菌、どちらなのであろうか。

Buscot & Roux (1987) は、*Morchella rotunda*の子実体基部下に、イボタノキ属の樹木 (*Ligustrum valagare*) の若い根を取り囲む地下の菌糸システムである菌糸構造と、複数の植物の根を *M. rotunda* が連結している構造があることを発見し、それぞれを菌糸 (mycelial

muff) (図1)、“mycorrhizal bridge”と名付けた。これらの知見から、アミガサタケは、植物と相互作用を有しており、腐生菌とは違う生活環を持っていると推測した。

その後、Lakhanpal et al. (1991)は、*M. esculenta*、*M. conica*、*M. delicaosa*でも同様の構造が認められると報告し、菌根菌である可能性を示唆した。

続いて、Dahlstrom et al. (2000)は、純粹培養したアミガサタケ (*M. esculenta sensu lato*) と *M. elata sensu lato* の菌糸を使って、人工的にマツ科 (Pinaceae) の4種の苗木の根にそれぞれ接種したところ、その苗木の根に菌根の形態が認められたことにより、明確に菌根菌であるとした。

これらの研究報告をうけ、いまでは海外の文献や論文では、アミガサタケを菌根菌 (または外生菌根菌) とするものが多い (Roberts & Evans, 2013)。

そこで、千葉県内3か所、10数本のアミガサタケの子実体基部下を掘り起こし調査した。その結果、すべてのアミガサタケの子実体基部下には、多くの植物の根が存在しており (図2)、土壌だけを丁寧に取り除くと、菌糸マフ様の構造と mycorrhizal bridge 様の構造が確認された。



図2. イチョウの樹木付近のアミガサタケの子実体を土壌ごと掘り起こしてみると、その子実体基部下には、多くの植物の根が存在していた。

表1. リグニン分解能の定性試験 (バーベンダム反応)

	タンニン酸	没食子酸	α -ナフトール	グアヤコール
アミガサタケ ¹⁾	+	+	判定不能	+
アミガサタケ ²⁾	+	+	判定不能	+
ヒラタケ	+	+	+	+

1) アミガサタケ ; *M. esculenta sensu lato*

2) アミガサタケ ; *M. esculenta* (NBRC33132)

* α -ナフトール添加培地においては、アミガサタケの菌糸体の生長がないため判定不能とした。

さらに、これらの構造を確認したアミガサタケの子実体から分離培養した菌糸株を用いて、その生理特性を確認した。菌根性きのこは、一般に腐生性のきのここと比べ、培養が困難な菌種が多いといわれているが、アミガサタケに関しては、PDA培地において良好な生長を示し、比較的培養が容易であることがわかった。

また、白色腐朽菌がもつ特徴的な菌体外酵素であるリグニン分解酵素を有することも確認した (表1)。

これは、アミガサタケは、腐生生活にも適しているという可能性を示唆している。これらの知見により、アミガサタケは、腐生性を有する条件的菌根菌と推測した。

アミガサタケに宿主特異性はあるのか？

アミガサタケはイチョウやサクラの樹木付近に発生すると耳にするが、実際はどうなのだろうか、という質問をいただいた。

きのこの宿主特異性には、ハナイグチのようにカラマツのみと共生する高い特異性を示す菌種もあれば、20種かそれ以上の樹種と共生するベニテングタケのように低い特異性を持つ菌種もあるなど多様である (堀越, 2016)。

わたしも、質問と同様の疑問を持っており、千葉県内9か所で子実体発生環境とその植生を調べたことがある (表2)。たしかにイチョウの樹木付近での発生も確認したが、そのほか様々な樹種の樹木付近でも確認されているの

表 2. 千葉県内で採集したアミガサタケ類の子実体の発生がみられた植生

No.	菌種	子実体の発生がみられた植生	採集場所	採集年月日
1	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	マテバシイが優占する広葉樹の雑木林	千葉市美浜区	2016. 4. 2
2	<i>Morchella</i> sp.	公園内 付近にモミジ	佐倉市	2016. 4. 26
3	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	公園内 付近にマテバシイ、クヌギなど	千葉市美浜区	2016. 4. 24
4	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	広葉樹の雑木林 付近にイチヨウ	成田市	2017. 4. 13
5	<i>Morchella</i> sp.	公園内 草地 付近にコナラ	千葉市緑区	2017. 4. 16
6	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	広葉樹の雑木林 付近にサツキツツジ	千葉市中央区	2017. 4. 18
7	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	マテバシイが優占する広葉樹の雑木林	千葉市美浜区	2017. 4. 23
8	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	千葉大学西千葉キャンパス構内の中庭 付近にイチヨウ	千葉市稲毛区	2017. 4. 24
9	<i>Morchella esculenta sensu lato</i>	公園内 付近にケヤキ	佐倉市	2017. 4. 29

で、どうやら特にイチヨウに対して、高い宿主特異性があるとはいえないようだ。

また、特記すべきは、イチヨウは、内生菌根菌であるアーバスキュラー菌と共生することが知られていることだ。

とはいえ、内生菌根菌と共生する樹木付近にだけ発生するかと思えば、そうではないようである。マテバシイやクヌギなどの外生菌根菌と共生することが知られている樹木付近でも発生を確認している。

アミガサタケの発生環境をみると、実に多様でなかなか掴みどころがないように思える。もしかしたら、まだ知られていない新しい共生関係を、植物と築いているのかもしれない。

アミガサタケの栄養源はどこから？

前記のように、典型的な菌根性きのこは、菌根を形成し、そこで植物と栄養の授受が行われていると一般にいわれており、宿主への依存性の高い菌根性きのこは、腐生性を退化または消失している菌種が多いことが知られている(小川, 1992)。

ところが、アミガサタケの生理的特性を調べてみると、腐生性を有することがわかり、それでは植物とどんな栄養のやり取りが行われているのか、ずっと疑問に思っていた。

陸上生態系の炭素循環における菌根菌の役割を定量的に解明するために、放射性の C^{14} あるいは安定同位体の C^{13} で標識した CO_2 を用いて、宿主植物に光合成を行わせ、これらの同位元素の植物体内、菌根菌の菌糸体、根からの分布有機物、および放出 CO_2 中における分布を調べ、宿主の総生産あるいは純生産に占める菌根菌の消費分を明らかにする方法がある(堀越, 2014)。

わたしの疑問に対する回答は、この方法により得られるのでは、と考えていたところに、会場から、2016 年にそのような実験の結果が報告されたと貴重な情報をいただいた(Hobbie et al., 2016)。

さっそく、その論文を読んでみると、どうやらアミガサタケは、光合成産物を利用していないらしい。換言すれば、この研究により、アミガサタケは腐生性を有することが、科学的に証明されたといえよう。

わたしは、子実体の形成時だけ、植物と共生し、その光合成産物を栄養として受け取っているのではないかと予想していたのだが、それは間違いである可能性が高くなった。

それでは腐生菌といってもいいのではないかと、という意見も会場からいただいた。

たしかに、「腐生菌」の定義は、植物などの遺体を分解し、栄養源として生活する菌類であることから、アミガサタケを腐生菌としても間違いだとはいえない。

しかし、それならば、アミガサタケの子実体基部下に菌糸マフやmycorrhizal bridgeを形成し、植物との相互作用を示唆させる点は、どう解釈すればいいのだろうか。

一般に、植物の根に菌根を形成するなど形態的な共生関係が認められる菌類を「菌根菌」の定義としていること、また菌根菌のカテゴリの中には腐生性を残している種も認められることなどから、アミガサタケを「条件的菌根菌」としたが、アミガサタケのように腐生性を残しつつ植物と共生する菌類の生理の詳細が明らかになれば、新しいカテゴリーが必要となるかもしれない。

実は、アミガサタケの人工栽培についての質問があるかもしれないと思い、関連資料を用意していたが、結局それは出さず仕舞で終わったので、最後に少しだけ触れたい。

100年以上も前から研究されてきているアミガサタケの人工栽培だが、最近になって、ちらほらと成功したという話を聞く。しかし、そのメカニズムは、明確に解明されていないようだ。さりとて、謎の多いアミガサタケの生態が徐々に解明されるにつれ、人工栽培の技術の確立も現実的となってくるだろう。それは、案外、遠くない未来であるとわたしは思っている。

しかしながら、まったくアミガサタケの生態の謎を解くには、謎が謎を呼ぶようで、一筋縄ではいかないと、つくづく実感している。

今年もまた、アミガサタケを探して彷徨いて、実験をしては、文献を調べては、頭を悩ませる日々が続くそう。でも、それが醍醐味。

早く春が来ないかと、アミガサタケとの出会いを今から心待ちにしている。

スライド会において質問や意見をいただいたことは、わたしにとって、これからの研究を推し進める動力となりました。

ここに改めて感謝の念を表します。
ありがとうございました。

(引用文献)

- Buscot, F., Roux, J. (1987) Association between living roots and ascocarps of *Morchella rotunda*. Transactions of the British Mycological Society, **89**, 249-252.
- Dahlstrom, J. L., Smith, J. E., Weber, N. S. (2000) Mycorrhiza-like interaction by *Morchella* with species of the *Pinaceae* in pure culture synthesis. Mycorrhiza, **9**, 279-285.
- Hobbie, E. A., Rice, S. F., Weber, N. S., Smith, J. E. (2016) Isotopic evidence indicates saprotrophy in post-fire *Morchella* in Oregon and Alaska. Mycologia, **108**, 638-645.
- 堀越孝雄 (2014) 菌根, pp. 173-184, 日本菌学会 (企画) 柿島 眞・徳増 征二 (編), 菌類の生物学—分類・系統・生態・環境・利用—, 共立出版, 東京.
- 堀越孝雄 (2016) 生態系菌類学: 腐生栄養菌類, および植物と菌類の相利共生, pp. 341-381, Moore D., Robson D. G., Trinci P. J. (著), 堀越孝雄・清水公德・白坂憲章・鈴木彰・田中千尋・服部 力・山中高史 (訳), 現代菌類学大鑑, 共立出版, 東京.
- Lakhanpal, T. N., Shad, O. S., Sagar, A. (1991) Mycorrhiza: A possible deterrent in artificial cultivation of morels. Current Science, **60**, 277-375.
- 小川 眞 (1992) 共生菌, pp. 128-134, 古川久彦 (編), きのご学, 共立出版, 東京.
- Roberts, P., Evans, S. (2013) (*Morchella esculenta*) Morel, p. 656, *In The book of fungi*. Ivy Press, Lewes.