

【主論文の要約】

クロマツ海岸林の成立に関わる
外生菌根共生系の解明

名古屋大学大学院生命農学研究科

生物圏資源学専攻

生態システム保全学講座

森林保護学研究分野

中島寛文

2021年3月

1. はじめに

1-1. 日本における海岸林の役割

日本は海に囲まれた島国であり、海岸には砂丘（海岸砂丘）が発達している場所がある（成瀬 1989）。海岸砂丘地帯では、潮風、飛砂、津波等が非常に多く、人々が海岸砂丘を利用する上で、大きな障壁となっていた（村井ら 1992）。しかしながら、山林が国土の7割を占め、平野に乏しい日本において、人々は海岸砂丘を有効利用しようと、長い時間をかけ海岸林を造成してきた。こうして造成された海岸林は、今なお、防風、防砂、防潮、防霧といった防災機能を果たしている（e.g. Harada and Kawata 2004）。2011年に発生した東日本大震災以降、海岸林の持つ防災機能の重要性が再認識され（Tanaka 2012）、巨大津波により壊滅的な被害を受けた東北地方の海岸林を、より災害に強い海岸林として再生させる取り組みが行われている（東日本大震災に係る海岸防災林の再生に関する検討会 2012; 坂本 2015）。

その他にも、海岸林は、魚つき林として、また航行目標としての機能も持ち、更には、保健休養林として、人々のレクリエーションの場所にもなっている（村井ら 1992）。これらの海岸林の持つ多面的な機能は、公益的機能と呼ばれ、様々な公益的機能を持つ海岸林は、海岸地域において重要な役割を担っている。

1-2. クロマツと菌根共生

“白砂青松”と形容される事が多い日本の海岸林は、日本特有の美しい景観を示す言葉である。また、文字通り海岸林はクロマツによって造成されている場合

が多い。前述のように海岸地域の立地環境は、潮風、飛砂、津波だけに限らず、高温、土壌乾燥、過湿や耐水等にも見舞われ、植物の生育にとって極めて厳しい環境であると言える。それにも関わらず、クロマツは海岸地域において生育することができる。これは、クロマツが外生菌根菌という菌類と共生関係を形成しているからに他ならない。

クロマツに外生菌根菌が感染すると、外生菌根という器官を細根に形成し、クロマツから光合成産物の供給を受ける見返りとして、地中に根外菌糸を伸ばし、水や無機養分を吸収してクロマツに供給するだけでなく、土壌伝染病や環境ストレスに対するクロマツの耐性を高める (Marx 1969; Finlay and Read 1986; Bledsoe 1992; Buscot et al. 1992; Smith and Read 2008; van der Heijden et al. 2015)。つまり、両者は相利共生を営んでいる。この相利共生により、クロマツは、海岸地域特有の立地環境に適応し、更に自身の成長を促進させ、同時に外生菌根菌は、土壌中に菌糸を伸ばし、更に子実体を形成することで自身の分布域を広げている。すなわち、海岸地域においてクロマツが生育する上で、菌根菌との共生関係の構築が不可欠であると言える。

1-3. クロマツ海岸林における外生菌根菌

クロマツ海岸林に生育する菌根菌に関して、これまでに様々な研究が行われてきた (小川 1979; 松本ら 1995; 赤松・古川 1998; Matsuda et al. 2006; Taniguchi et al. 2007; Matsuda et al. 2009a, b; Obase et al. 2011; Matsuda et al. 2015; Nakashima et al. 2016; Abe et al. 2017; Matsuda et al. 2017; 中島ら 2018a, b; 松田・小長谷 2020)。具体的な内容としては、クロマツと共生する菌根菌相を調査したもの (e.g. 小川

1979), 菌根菌がクロマツの生育特性に与える効果を検証したもの (e.g. Nakashima et al. 2016), クロマツと共生する菌根菌自体の環境ストレス等への効果を調査したもの (e.g. Matsuda et al. 2006) が挙げられる。

菌根菌相を把握する方法として、クロマツと共生関係を築く外生菌根菌の多くが子実体 (きのこ) を形成するので、子実体の観察は有効な手法の一つであるものの (小川 1979; 松本ら 1995; 松田 1999), 子実体を形成しない外生菌根菌が存在することから (e.g. Matsuda et al. 2015), 子実体の観察のみで菌根菌相を完全に把握することは不可能である。しかしながら、広域な面積の森林を網羅的に調査する上では、子実体観察は有効な手段であると言えるだろう。また、菌根自体の観察により、共生する菌根菌を調査する方法も行われているが、外生菌根は形態的特徴に乏しいため (松田・小長谷 2020), 正確な菌類の同定は難しい。近年では、分子生物学的手法の発達により、菌根の DNA を抽出し、塩基配列を調べることで、菌根から直接的に種の推定が可能になってきた。これらの手法の組み合わせにより、正確な菌根菌相の把握が可能となるだろう。菌根菌がクロマツの生育特性に与える効果は、共生する菌根菌種毎で異なっている可能性がある (e.g. Nakashima et al. 2016)。そのため、クロマツ海岸林の成立に関わる菌根菌を明らかにするには、調査対象の森林において、そこに存在する菌根菌相を把握することは重要である。

またクロマツ海岸林において、特に優占する外生菌根菌の存在が知られており、それは、*Cenococcum geophilum* という菌根菌である。*C. geophilum* は、宿主特異性をほとんど持たず、世界中の様々な生態系において、様々な宿主と共生関係を築いており (Trappe 1964; LoBuglio 1999), 海岸地域でのみ確認される菌根菌

というわけではない。しかしながら、多くの研究で海岸地域において *C. geophilum* が優占していることが明らかにされており (e.g. Obase et al. 2011), 日本のクロマツ海岸林でも *C. geophilum* は同様に優占している (e.g. Matsuda et al. 2009)。 *C. geophilum* のように優占する菌根菌は、クロマツ海岸林に与える影響が大きいと考えられる。

1-4. 海岸林が抱える問題

海岸林の主要構成種がクロマツであるために生じた大きな問題がある。それは、マツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus* Hope) が伝搬するマツノザイセンチュウ (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Bnhrer) Nickle) という線虫によって引き起こされるマツ材線虫病, 所謂, マツ枯れである (Kishi 1995)。マツ枯れ被害は, 1905 年頃に長崎県で初めて発生し, その後全国に広がり, 現在では北海道を除く 46 都府県で発生している (林野庁 2020)。マツ枯れ被害は減少傾向で, 2018 年では 35 万 m³ の被害だったものの, 依然として日本最大の森林病害虫被害である (林野庁 2020)。そして海岸林として造成されたクロマツ海岸林においても, クロマツの枯死被害が広がっている (村井ら 1992; Akema and Futai 2005)。マツ枯れによりクロマツ海岸林が失われると, 海岸林の持つ公益的機能が著しく低下し, 後背部の農耕地や人々の生活に甚大な被害をもたらす可能性がある。

愛知県の渥美半島におけるクロマツ海岸林において, マツ枯れ被害は深刻な問題となっており, 県や市の事業で薬剤 (スミパイン) の空中散布 (羽化したマツノマダラカミキリ成虫の駆除), 樹幹注入 (マツノザイセンチュウの増殖防止),

伐倒駆除 (樹幹内のマツノマダラカミキリ幼虫の駆除) 等の防除対策が実施されているものの、被害は沈静化していない。

1-5. クロマツ海岸林の現況

クロマツによって造成された海岸林は、現在までの長い年月の間で、マツ材線虫病による攪乱や広葉樹の侵入等による植生遷移を経て、多様な海岸林へと移り変わっていくと考えられる (e.g. Fujihara 1996)。愛知県のクロマツ海岸林においても、マツ枯れ跡地では、クロマツが更新している場所やしていない場所、他には土壌の発達に伴う広葉樹の侵入が認められる場所がある。このように多様化してきた海岸林では、そこに生育する菌根菌相も変わってきている可能性がある。そのため、どのような植生や環境で、どのような菌根菌相が発達しているかを明らかにできれば、様々な海岸林の成立を菌根菌側から説明できるかもしれない。

1-6. 海岸林再生に向けた取り組み

クロマツ海岸林のような単純林では、マツ枯れのような甚大な病虫害に対して非常に脆弱である。そのため、多様な海岸林の造成を進めている地域もある (e.g. 武田・金子 2007)。しかしながら、クロマツ以外の樹種で海岸林を造成する場合は、クロマツ海岸林より、公益的機能が劣る可能性がある (Taoda 1988; 村井ら; 1992; 近田 2001)。そのため、高度な公益的機能を必要とする海に近い場所では、クロマツによって造成された海岸林が最適であるだろう。

近年、マツ枯れに強いクロマツ海岸林を再生させるため、マツノザイセンチュ

ウに対して抵抗性を示す抵抗性クロマツが、各地で開発されている (戸田 2004)。例えば菌根菌を有効活用することで、抵抗性クロマツの生育特性を高めることができれば、より良い抵抗性クロマツの開発に繋がるだろう。

1-7. 本研究の目的と構成

クロマツ海岸林は様々な公益的機能を持ち、その存在の重要性はこれまで述べてきた通りである。加えて、クロマツ海岸林が成立する上では、菌根共生が不可欠である。しかしながら、クロマツ海岸林の再生において、菌根菌を活用した研究例はほとんどない。それは、菌根菌が宿主の生育特性に必ずしもプラスに働くわけではないということが知られているからかもしれない (松田・小長谷 2020)。そのため、宿主と菌根菌との共生関係については、更なる研究が求められている。そこで、本研究では、クロマツ海岸林が成立する上で、外生菌根菌との共生関係がどのように寄与しているかを明らかにすることを目的とした。

本研究の構成は以下のとおりである。第 2 章では、本研究における調査地の概況及び調査対象を示した。第 3 章では、クロマツ海岸林における外生菌根菌相を網羅的に把握するため、子実体の観察により評価し、また、外生菌根菌相に影響を与え得る植生構造や環境要因との関係性について調査した。第 4 章では、マツ枯れ跡地等において、クロマツが更新する場所、更新しない場所があることに着目し、実生における菌根菌の感染様式の違い (菌糸由来 or 孢子由来) が、実生更新に影響を与えるかどうかを評価した。第 5 章では、海岸地域で優占して確認される菌根菌の *Cenococcum geophilum* が、なぜ優占しているのかについて、マツ枯れ対策として散布されている薬剤 (スミパイン) の影響が関与してい

る可能性について検討した。第 6 章では、クロマツ海岸林を再生されるため植栽される抵抗性クロマツの生育特性に、菌根共生がどのような影響を与えているかについて調査した。最後に、第 7 章では、本研究結果を踏まえて、クロマツを中心とする海岸林や、その遷移により多様な海岸林へと移り変わって海岸林の成立において、菌根菌との共生関係の遷移や機能について考察した。

2. 調査地と材料

2-1. 調査地

調査は、愛知県田原市 (渥美半島) にある海岸林 (34°64'N, 137°05'E) で行われた。また、この 6 年間の年平均気温の平均値は 16.5°C、年間降水量の平均値は 1,646 mm であった。

調査地である海岸林は、海岸近くに広がっている約 340 ha、約 8 km の飛砂防備保安林と、その背後に約 100 ha、幅員 18 m の防風保安林から成り、主に 1960 年以降にクロマツによって造成された (村井ら 1992)。この海岸林は、後背に広がる農耕地を、伊勢湾からの強風等から保護する役割を果たしている (村井ら 1992)。マツ材線虫病 (マツ枯れ) によるクロマツの枯死の増加に伴い、防除対策として 1978 年から薬剤 (スミパイン) の空中散布や地上散布が実施され、被害木については、伐倒駆除が実施されてきた (村井ら 1992)。そのため、依然としてクロマツが優占するクロマツ海岸林であるが、マツ枯れ跡地等では、ウバメガシ、トベラ、ヒメユズリハやヤブニッケイ等の広葉樹が侵入発達している場所も各所で確認できる (村井ら 1992)。

2-2. 材料

2-2-1. クロマツ *Pinus thunbergii*

クロマツは、マツ科マツ属の樹種であり、潮風に強いことから、海岸地域に自生するか、もしくは、植栽され (鈴木・福田 2012)、日本の海岸林における主要な造成樹種の一つとなっている (村井ら 1992)。海岸林の防風効果、防潮機能や塩分捕捉機能は、針葉樹の中では特にクロマツで高く発揮されると言われており (石川 1988; 工藤 1988; 村井ら 1992; 星野・坂本 2014)、海岸林の持つ多面的な機能の中でも特に重要な防災機能を最大限に発揮させるには、クロマツが最適であると考えられている (Taoda 1988; 近田 2001)。

一方で、クロマツはマツノザイセンチュウに対し感受性が高いため (二井・吉野 1979)、海岸林のようなクロマツが優占する森林では、マツ枯れ被害が拡大しやすい。そのため、マツノザイセンチュウに対して抵抗性を示すクロマツ (抵抗性クロマツ) の開発が進められており (戸田 2004)、クロマツ海岸林の再生に活用されている。

2-2-2. 外生菌根菌 Ectomycorrhizal fungi

菌根菌とは、植物の根に“菌根”と呼ばれる特有の構造を形成して共生関係を築く菌類の総称である。また、菌根菌が形成する菌根は、宿主に対して形成する菌根の形態的特徴や植物の分類群から7つのタイプ (外生菌根, アーバスキュラー菌根, 内外生菌根, エリコイド菌根, アーブトイド菌根, モノトロポイド菌根, ラン菌根) に区分される (Smith and Read 2008)。このうち、クロマツの根に形成されるのが外生菌根である。外生菌根は、宿主植物の細根表面が菌糸に覆われた

“菌鞘”と、皮層の細胞間隙に侵入した菌糸が形成する迷路状構造の“ハルティヒネット”の2つの構造を持っている。また、外生菌根を形成する菌類は、特に外生菌根菌と呼ばれ、主に担子菌門や子囊菌門に属しており、多くが子実体、所謂、きのこを形成する。

外生菌根菌は、約 5,000～6,000 種が存在すると見積もられており (Molina et al. 1992), マツ科, ブナ科, カバノキ科, ヤナギ科, フタバガキ科, フトモモ科, 一部のマメ科の樹木と共生する (Alexander and Högberg 1986, Agerer 1987-1998, Lee et al 1997, Smith and Read 2008)。これらの樹木の多くが森林生態系で優占するため、クロマツ海岸林を始め様々な森林において外生菌根はよく観察される。

外生菌根菌は、宿主植物と相利共生を築いており、宿主の養水分の吸収効率や病気や環境ストレスへの耐性を高め、見返りとして宿主から光合成産物を受け取っている (Smith and Read 2008)。

3. 結果と考察 (要約)

本研究では、クロマツ海岸林の成立において、菌根菌がどのように寄与しているかを明らかにすることを目的とした。そのために、まず (1) クロマツ海岸林における菌根菌相を子実体の調査により明らかにし、植生や環境との関係性を調査した。次に、(2) クロマツ実生の菌根菌への感染過程の違いが、実生の更新にどのように影響しているかを明らかにした。また、(3) 海岸地域における *Cenococcum geophilum* の優占性にマツ材線虫病対策として実施されている空中散布が影響しているかどうかを検証した。最後に、(4) 近年、マツ材線虫病に強

いクロマツ海岸林を再生するために海岸地域に植栽されている抵抗性クロマツの生育特性に、菌根菌が与える効果を明らかにした。これらの結果から、これからのクロマツ海岸林の維持・管理手法について、菌根共生と関連付けて考察した。

3-1. クロマツ海岸林における菌根性子実体群集

海岸クロマツ林の環境は、マツ材線虫病による攪乱や、松葉の堆積等による土壌の肥沃化によって変化してきた。このような環境の変化により、クロマツ海岸林における菌根菌相も変化する可能性がある。そこで、子実体観察によりクロマツ海岸林の菌根菌相を明らかにし、菌根菌相に植生構造や環境状況が与える影響を調査した。その結果、2016年1月から12月までの1年間の子実体観察により、8科10属19種の菌根性子実体を、計597個体確認した。菌根菌相は植生構造によって異なっており、クロマツの更新が活発に行われている場所では、冬から早春にかけて高頻度で発生したショウロの子実体が優占していることが分かった。ウバメガシがクロマツ海岸林に侵入し、発達していた場所では、1年間を通して高頻度で確認されたツチグリの子実体が優占していることも分かった。また、菌根菌相は土壌の状態によっても異なっており、キチチタケとアマタケの子実体は、とくに、土壌が発達した場所（土壌含水率が高く、土壌窒素含有量が大きく、リターが厚い）において、発生する子実体であることが分かった。以上のことから、植生や環境の変化に対応した子実体群集の時空間的な発生パターンは、クロマツ海岸林の遷移に応じて、菌根菌相が変化する可能性があることを示唆した。

3-2. クロマツ実生の更新に関わる菌根菌

菌根共生は宿主植物の成長や生残に不可欠であるとともに、宿主植物同士が地下部で菌根菌の菌糸によって繋がること（菌根菌ネットワーク）で、菌糸を通して栄養等のやり取りが植物間で可能であることが知られている。近年、実生更新においても、菌根菌ネットワークの存在は有効に作用することが明らかとなってきた。そこで、クロマツ海岸林において、菌根菌ネットワークがどのように実生更新に貢献しているかを明らかにするため、既に菌根菌ネットワークを構築していると考えられる成木からの距離を変えてクロマツ種子を播き、実生の菌根菌の感染状況と生育特性が成木からの距離に応じて異なるかを調査した。その結果、成木近くで育ったクロマツ実生は、成木が感染している菌根菌と一致していた。一方で成木から離れると、成木とは異なる菌根菌が実生に感染することが分かった。成木から離れた場所において、実生に多く感染していた菌根菌ショウロ、コツブタケ、*T. ellisii* は、おそらく孢子由来で実生に感染したと考えられる。また、とくにこの3菌根菌種については、実生の成長や生残に対し、正の効果をもたらすことが分かった。以上のことから、菌根菌ネットワークに繋がることが、必ずしもクロマツ実生の更新を促進するわけではない可能性があることが示唆された。

3-3. 海岸地域で優占する菌根菌

クロマツと共生する菌根菌の一種である *Cenococcum geophilum* は、様々な環境ストレス等に対し耐性を持っており、海岸地域において優占していることが知られている。また、とくに日本のクロマツ海岸林では、マツ材線虫病予防のため

め、スミパインと呼ばれる殺虫剤（有効成分：フェニトロチオン）を毎年大量に散布しているため、*C. geophilum* の優占性に対して何らかの影響を及ぼしている可能性がある。そこで、スミパインを散布している場所と散布していない場所において、野外のマツ実生における *C. geophilum* の感染状況を調査した。その結果、スミパインを散布している場所で育ったクロマツ実生の *C. geophilum* の感染割合は、散布していない場所の実生よりも有意に高いことが分かった。また、スミパインを添加した寒天培地上における *C. geophilum* の菌糸伸長量を調査した。この際、クロマツ海岸林でよく確認される菌根菌種であるショウロ、コツブタケを比較対象として用いた。その結果、スミパインの添加量を増やすほど、全3菌根菌種の菌糸伸長量は減少した。しかしながら、菌糸伸長量の低下割合は、*C. geophilum* において最も小さかった。以上のことから、*C. geophilum* のスミパインに対する高い耐性は、継続的にスミパインが散布される日本のクロマツ海岸林において、*C. geophilum* が優占する要因の一つとなっている可能性が示唆された。

3-4. 菌根菌が抵抗性クロマツの生育特性に与える効果

日本のクロマツ海岸林では、マツ材線虫病に強い海岸林を造成するため、様々な地域でマツノザイセンチュウに耐性を示す抵抗性クロマツが開発されている。全ての抵抗性クロマツは、同種であるにも関わらず、異なる生理特性を示す。そこで、4品種のクロマツ（抵抗性品種：3品種、非抵抗性品種：1品種）の成長量と生残率、及び共生する菌根菌を調査した。その結果、同所的に植栽して、約2年経過したにも関わらず、各品種の菌根の構成は、有意に異なっていた。とくに、

白色の菌根を多く持つ抵抗性クロマツは、品種に関わらず、高い成長量と生残率を示した。白色菌根の DNA を調べた結果、白色菌根には、ツチグリ属、アテリア科、イグチ科、イボタケ科の菌根菌が含まれていることが分かった。以上のことから、種内の生理的適応は、菌根の構成や特定の菌根菌によって影響を受ける可能性があることが示唆された。

本研究を通して、① 菌根菌相は植生や土壤環境によって変化する可能性があること、② クロマツ実生の更新には、ショウロ、コツブタケ、*T. ellisii* の 3 菌根菌種が有効である可能性があること、③ マツ材線虫病対策である薬剤の空中散布が、*C. geophilum* を海岸地域で優占させている一因である可能性があること、④ 抵抗性クロマツの生理特性は菌根の構成や特定の菌根菌種により高められることが明らかとなった。

クロマツ海岸林の手入れや管理をしなければ、海岸林は、徐々にクロマツ以外の広葉樹に置き換わっていくであろう。しかし、クロマツに備わる高い公益的機能を発揮させるためにクロマツ海岸林を維持していくには、広葉樹林化への遷移を止める必要があり、それにはクロマツの生育に有利な菌根菌の活用が有効かもしれない。

現在のところ、クロマツ海岸林の再生において、菌根菌を活用した研究例は少ないが、本研究により、クロマツ海岸林再生に寄与する菌根菌、今後も海岸地域で優占すると考えられる菌根菌が明らかとなった。今後、クロマツ海岸林の再生の場面で、これらの菌根菌が実際に活用され、その効果の検証が行われることが望まれる。