

2020 年 2 月 17 日

木材腐朽菌の多様性

—森の掃除屋さんのキノコたち—

投稿者： 宮井 正彦

○生物における菌類の位置づけ

従属栄養生物である「菌類」は、糸状菌体から分解酵素を分泌し、有機物を分解して低分子の糖にしてエネルギー源を吸収する生物である。

三ドメインの一つ真核生物（ユーカリヤ）の系統関係において、2012 年の学術論文によると、界の上位グループ分けでは、菌界はアメーバーなどの原生生物や動物に近い関係の「オピスコンタ」の単系統群に属する。従来の八界説の系統図と異なり、動物界とは同じ単系統の関係となり「バイコンタ」に属する植物界とは離れた系統群に位置する。菌類は現在約 10 万種が識別され種名がつけられているが、150 万種あるとも、1 千万種あるとも推定されている。10 万種のうち、キノコ（子実体）が出来るのは「担子菌門（約 3.3 万種）」と子囊菌門（約 6.4 万種）」に属する。この 2 門（生活相が 2 核共存体細胞であることからディカリア亜界ともいう）で菌類全体の 98%を占めている。残りの 2%は研究が進んでいないため種が少ないだけである。且つての「接合菌門」は多系統の集まりであることが解り、現在は解体され、所属した菌根菌類は新たに誕生した「グロムス門」に昇格されている。日本のキノコ（子実体が視覚で認識できるもの）の種類は、日本では 3,500 種程度だが、8,000 ～10,000 種を超えるとの推定もある。

○植物と菌類の関係について

植物と菌類の関係は多様である。植物の一次生産や分解の過程で、直接的・間接的に関与している。生態的機能は 5 に分けられる。①「内生菌（エンドファイト）」；陸上の殆どの植物において感染共生が認められ、植物の成長促進やストレス耐性による免疫効果等が知られている。②「菌根菌」；陸上植物の 9 割以上が菌根菌と共生している。③「病原菌」；既知の菌類約 10 万種の 3 割が病原菌として知られており、木材腐朽菌の一部にも分解且つ病原性菌がいる。（オニナラタケ、ナラ枯病菌、ニレ立枯病菌など）。④「地衣類」；菌類とシアノバクテリアや藻類との共生体で菌類の範疇として扱われている。⑤「分解菌（木材腐朽菌・落葉分解菌・根分解菌）」；有機物の無機化を担い生態系物質循環での不可欠な役割を果たす。「分解菌」のうち、特に「木材腐朽菌」に的を絞って紹介したい。

○木材の構造

木材を形成する樹木の細胞壁の主成分は針葉樹と広葉樹の違いや樹種の違いで成分や構

成比が多少異なるが、「セルロース」が約 50%、「ヘミセルロース」が 15～25%、「リグニン」は針葉樹 25～30%、広葉樹 20～25%程度である。これらの役割は鉄筋コンクリートに例えられ、「セルロース」が縦の鉄骨、「ヘミセルロース」が鉄骨を横に補強する鉄筋、「リグニン」はそれらを覆い保護補強するコンクリート役に例えられている。二次形成層の内側にある通導組織（仮道管や導管など）は通導の役割を終えると樹木の補強のために細胞壁にリグニン等を蓄積し木材を補強（木質化）する。完成部分が「心材」、その過程が「辺材」ということになる。心材部分を形成する際、抗菌物質のポリフェノールを多く含むことから心材の色調が特徴的に異なることが多い。つまり材木は樹木の高さ方向に伸びた通導組織が軸方向に向かい補強され年輪を形成しているものである。実に堅牢な構造である。因みにリグニンは褐色の物質で、セルロースは白色の物質である。

○木材腐朽菌について

主に樹木の木材の分解は「木材腐朽菌」と呼ばれる菌類が分解を担う。木材を構成する有機物は光合成により二酸化炭素と水と養分で出来たもので、これを菌類は分解し、再び二酸化炭素と水と養分に戻し放出させる。一部の物質は土壌中に残り有機物の豊富な土壌をつくり持続可能な森林・林形成の礎にもなっている。「木材腐朽菌」はまさに森の掃除屋さんであり、森の環境整備・再生屋さんでもある。高分子の難分解性のセルロース、ヘミセルロースを糖に分解して餌（エネルギー源）を得るために多様な進化を遂げてきた。最大の難関はリグニンの克服であろう。①「白色腐朽」（リグニンを分解除去する。リグニン・セルロース・ヘミセルロースを併せ分解する）。②「褐色腐朽」（リグニンをすり抜けてセルロース・ヘミセルロース分解し利用する）。③「軟腐朽」（他の菌類がリグニンを分解して利用しやすくなったセルロース・ヘミセルロースを分解し利用する）。植物性のプラスチックともいえるリグニンを分解する能力を獲得したのは、事実上この菌類（白色腐朽菌：リグニン分解菌）に限られている。さらには④「選択的リグニン分解」（リグニンのみを選択的に分解する菌もある。ウスキヒモカワタケの仲間）。①・②・④は主に担子菌類が担い、③は子囊菌と不完全菌が担っている。一部に例外もある。

尚、菌類の侵入場所、方法による分類もある。「根株（心材・辺材）腐朽菌」（根株の物理的あるいは昆虫等による傷口や罹病部及び根系接触部から感染して腐朽を起こす：ベッコウタケやナラタケ（白色腐朽）、ハナビラタケ（褐色腐朽）等）。「幹枝部（心材・辺材）腐朽菌」（幹や枝の傷口や罹病部から感染し腐朽を起こす：コフキサルノコシカケ（白色腐朽）、ホウロクタケ（褐色腐朽）等）。

○石炭の誕生と腐朽菌のリグニン分解機能獲得

古生代の石炭紀（3.6 億～2.9 億年前）では、白色腐朽菌がまだ出現していなかったため木材中のリグニンが分解されずに残り、その結果石炭が蓄積されたと考えられている。2012 年の科学雑誌「サイエンス」（東大鮫島等）はそれを裏付けた。分子時計解析から、白色腐

朽菌がリグニン分解機能を獲得したのは古生代石炭紀末期頃であると推定された。石炭紀からペルム紀にかけて起こった有機炭素貯蔵量の急激な減少に、キノコによるリグニン分解能力の獲得が関与しており、白色腐朽菌によるリグニン分解能力の進化が密接に関わっていることも明らかとなった。リグニン分解機能を有する仲間を含むハラタケ綱が分かれたのは約 2 億 9 千万年前と推定されたことから、最も古い白色腐朽菌の化石がこれまでペルム紀（約 2 億 6 千万年前）から見つかっていることからしても、この時代に白色腐朽菌のリグニン分解機能が獲得されたと考えられる。

写真 1 白色腐朽



リグニンが分解され白色に



リグニン分解には昆虫等微生物の役割も大きい

写真 2 褐色腐朽



セルロース等分解され残ったリグニンの色



針葉樹の褐色腐朽

写真 3 軟腐朽



湿潤な環境下分解が進みボロボロ

土壤養分を求め植物の根が腐朽部に侵入している。

○腐朽菌の辿った道 白色腐朽菌からの褐色腐朽菌へと分岐 分解酵素の多系進化

分子時計の解析により、2 億 9 千年頃に誕生した原始的「白色腐朽菌」は、その後、様々なリグニン分解酵素や多糖分解酵素を多系統（目レベル）で獲得を繰り返し進化した。一方では、白色腐朽菌から分岐した「褐色腐朽菌」はリグニンの分解酵素を欠損する方向にシフトを変えて、多糖分解酵素機能をさらに高めることで、多様な進化を繰り返したことが明らかになってきた。餌（従属栄養源）となる宿主がシダ植物・裸子植物（針葉樹）・被子植物（広葉樹）へと激動進化する環境下（針葉樹は裸子植物として 3 億 100 万年前に、広葉樹は被子植物として 2 億 1700 万年前に地球上に現れた）、石炭紀の終わりに誕生した白色腐朽菌が、広葉樹より前に現れた針葉樹ではなく、広葉樹を好んで分解するように進化したのが不思議だったが、白色腐朽菌から褐色腐朽菌への分岐が起きたのは針葉樹や広葉樹が地球上に現れた時期よりもずっと後であることが分子時計解析から示されたことから、その謎の一部は解けた。しかし、褐色腐朽菌が針葉樹を好んで分解するようになったのかは謎だった。

[木材学会誌 Vol. 65, No. 4, p. 173–188 (2019)] によれば、1031 種の白色腐朽菌と 126 種の褐色腐朽菌についてその樹種選択性情報から進化系統樹の分子時計解析をした結果によると、白色腐朽菌では 51% が広葉樹を、17% が針葉樹を、32% が両樹種を分解する宿主となることが確認され、褐色腐朽菌では 27% が広葉樹を、39% が針葉樹を、44% が両樹種を分解する宿主であることが確認された。確かに白色腐朽菌は広葉樹を分解する傾向があるが、褐色腐朽菌は、両方を宿主とする菌の割合が 44% と針葉樹を宿主とする割合に比べて高く、樹種選択性は腐朽菌が属する目によって全く異なることが明らかにされた。まず、針葉樹を分解する白色腐朽菌が起源となり、その後に広葉樹も分解するように進化したと予測された。約 1 億 2000 万年前の広葉樹（被子植物）の多様化と種類の爆発的増

加を契機として、白色腐朽菌も解酵素メカニズムやその制御機構において多系の収斂進化遂げて増加したことが分子時計解析により示された一方、褐色腐朽菌は広葉樹のみを分解する白色腐朽菌のなかから広葉樹のみを分解する褐色腐朽菌へと遷移し、その後に針葉樹も分解できるように進化したとされる。つまり、褐色腐朽菌は広葉樹分解菌として発生したが、後に広葉樹を分解することが制限される何等かの環境にさらされたことがあり、針葉樹も分解する方向へと進化が促進されたと云うのがゲノム解析に基づく説である。謎の一部は解けるが、白色腐朽から褐色腐朽へ、または広葉樹から針葉樹分解への遷移について、なぜそのような進化したのかは明確に示されていない。

また、何を求めて、必要以上に「リグニン」の分解に「白色腐朽菌」が固執するのか？小生には疑問である。多大な投資をするには、リグニン分解から得られる何らかのメリットが必要な筈である。もしかすると、白色腐朽菌にとってリグニンは宝の山かも知れない……。謎は残る。ところで、リグニンの分解には、能力差こそあるが、一部のバクテリアや子囊菌にも分解能力をもつものがあることを付記しておく。

○枯れ木（コナラ・クヌギ）の木口（断面）を覗く

枯れ木の断面を見ると木の内部で繰り広げられている木材腐朽菌の餌（エネルギー源）の勢力争いのコロニーが見られる。そして、コロニー同士衝突した場所には勢力境界を示す「**帯線**」（バリアー）が出来る。菌類により生成されるメラニン様物質からなり、菌種により色や帯の太さは異なる。この構造は立体的に広がり「**腐朽カラム**（カラムとは筒状の意で菌糸を伸ばしコロニーを立体的筒状に形成することを指す）」となり垂直方向に並ぶ。菌種によっては腐朽カラムの内部の含水量を調整するものもある。腐朽カラムの木材量・体積がどれだけの胞子を生産し繁殖出来るかの決め手になる。まさに菌同士の餌を求めた領土争いの戦場なのである。とは云え、菌類だけでは木材の腐朽分解は出来ない。気象等の物理的・化学的環境要因や、シロアリ・キクイムシ・ゴミムシ等の昆虫やセンチュウ等の微生物及びバクテリアの直接的・間接的関与があって木材の腐朽・無機質への還元は可能なのである。腐朽菌類間の競争においても絶えず段階的に水平方向の棲み分けや勢力争い、垂直的な菌「**菌類遷移**」が行われ腐朽分解に至っている。腐朽分解菌には樹種による嗜好性や個性があり、様々な性質の菌類が次々定着しては入れ替わり腐朽カラムが移り変わるのである。菌類の遷移の様子に関する研究報告（2008年）によると**6**のステージに分けている。ステージ①：糖依存の先手必勝の内生菌（主に子囊菌）定着段階⇒ステージ②：材分解力のある内生菌の定着による辺材に腐朽カラム形成段階⇒ステージ③；空中からの腐朽菌胞子（二次資源獲得菌類）の定着腐朽段階⇒ステージ④；地中から菌糸（ベッコウタケ・ナラタケ等）による定着腐朽段階⇒ステージ⑤；子囊菌の無性世代やケカビ等の定着軟腐朽段階⇒ステージ⑥；菌根性菌への遷移段階（分解の最終段階）である。

3年ほど前から、近くの切り倒された「クヌギ」・「コナラ」・「ウワミズザクラ」の木材の分解に伴う菌類の遷移の観察を続けている。機会があれば、是非、報告したい。

写真4 伐採半年後のコナラの切株の断面（さいたま市） ステージ①



形成層とコルク層が分離。但し、辺材と心材が識別できる。年輪幅も密で、堅牢な構造であることが解る。まず、糖依存の内生菌やススカビ等子囊菌が木口や形成層から分泌した養分を狙い繁殖している。この後、形成層とコルク層の間にヒイロタケ等の赤い菌糸やスエヒロタケが次のステップで見られた。その後、肉薄の子実体のハカワラタケ、ケシワウロコタケ、シカタケ、カワラタケが観察された。

写真5 3年後のコナラの切株の断面 腐朽カラムと帯線 ステージ②～③



数種の菌類によるコロニーと「**帯線**」が目立つ。辺材は殆ど白色腐朽菌と褐色腐朽菌が凌ぎあって勢力争いをしている。菌糸が蔓延し木部の劣化がひどい。心材には抗菌物質の存在は見ら堅牢にはみられるが、心材にも帯線が認められる。「ハウロクタケ」が見られることから褐色腐朽菌が先に心材に侵入を始めたようである。枯れ木の側面には、キノコが発生。白色腐朽菌の「ヤケイロタケ」「クジラタケ」褐色腐朽菌の「ハウロクタケ」等の肉厚な大型の子実体が観察された。

○身近で見られる良く似た腐朽分解キノコたち

写真) ☆ハウロクタケ（褐色腐朽）



☆クジラタケ（白色腐朽）



1年生だが時には子実層を重ね多年生になる 1年生 管孔が均一に揃うのが特徴

写真) ☆オオチリメンタケ（白色腐朽）



☆チリメンタケ（白色腐朽）



1年生 寒地系である。傘表面に毛被がある
毛被に緑藻がよく付いている。

関東では、オオチリメンとチリメンのどちらも見ることができる。

1年生 南方系 毛被なし

写真) ☆カワラタケ（白色腐朽）



☆ヤケコゲロタケ（白色腐朽）



環紋が実に多様である 子実層は白い

子実層が焼け焦げた様に灰黒色である

写真) ☆ダイダイタケ（白色腐朽）



☆ネンドタケ（白色腐朽）



どちらもタバコウロコタケ科のキノコで剛毛体の違いで観察するとよい。ダイダイタケの
写真の奥はレンガタケ（ミヤマトンビマイ科の針葉樹の白色腐朽）である。ネンドタケは

ネンドタケモドキに近い傘表皮が毛被状の発達したタイプや、写真のようにツルツルしているもの、あるいは、傘肉の厚いタイプや肉薄のダイダイタケに近いタイプなど多様である。

写真) ☆コフキササルノコシカケ (オオミノコフキタケ?) (白色腐朽)



上：盛んに茶色の胞子を飛散させている。 粉吹きと云われる所以の状態の子実体。
左下：直径 30 c m 超えの子実体の傘側 右下：子実層側 白い菌糸で管孔を埋めている

関東の平地では殆どが孢子サイズの大きいオオミノコフキタケと云われる。寒地系のコフキサルノコシカケは山岳地帯でないと見られないとされている。孢子確認はしていない。

写真) ☆ベッコウタケ (根株心材腐朽 白色腐朽) 1 年生



幼菌 鮮黄色である。地際部に発生 成菌 まさに鼈甲色を呈している。
最も根返り倒木の危険をもった要警戒のキノコである。

写真) ☆ナラタケ (白色腐朽)

☆ナラタケモドキ (白色腐朽)



柄にツバがある。黒い菌子束が発達する。 柄にはツバがない。

寄生、殺生。腐朽力を持ったキノコである。但し、殺生力は閉鎖系でのみ起こる現象である。美味しいキノコであり、生物界で最も巨大な生物（オニナラタケ）に例えられるナラタケは菌糸束により地下に巨大なネットワークをつくる。

○木材腐朽菌の種類の一覧

木材腐朽菌の腐朽部位と腐朽型					日本緑化センター（緑化樹木腐朽病害ハンドブックの資料より身近な菌種を抜粋）						
No	菌種名	腐朽部位		腐朽型		No	菌種名	腐朽部位		腐朽型	
		根株	幹	白色	褐色			根株	幹	白色	褐色
1	アイカワタケ（ヒラフスベ）		○		○	40	シロアメタケ		○	○	
2	アオゾメタケ		○		○	41	シロカイメンタケ		○		○
3	アズマタケ	○		○		42	シワタケ		○	○	
4	アナタケsp		○	○		43	スエヒロタケ		○	○	
5	アミヒラタケ		○	○		44	チヂレタケ		○	○	
6	アラゲカワラタケ		○	○		45	チャアナタケ		○	○	
7	アラゲキクラゲ		○	○		46	チャアナタケモドキ		○	○	
8	ウサギタケ		○	○		47	チャカイガラタケ		○	○	
9	ウスバタケ		○	○		48	ツガサルノコシカケ		○		○
10	ウズラタケ		○	○		49	ツヤウチワタケ		○	○	
11	ウチワタケ		○	○		50	ツヤウチワタケモドキ		○	○	
12	エビウラタケ		○	○		51	ツリガネタケ		○	○	
13	オオチリメンタケ		○	○		52	ツリバリサルノコシカケ	○		○	
14	オオミコブタケ	○		○		53	ナラタケ	○		○	
15	オシロイタケ		○	○		54	ナラタケモドキ	○		○	
16	オニカワウソタケ	○		○		55	ニクウスバタケ		○	○	
17	カイガラタケ		○	○		56	ニレサルノコシカケ	○		○	
18	カイメンタケ	○			○	57	ヌメリスギタケモドキ		○	○	
19	カシサルノコシカケ		○	○		58	ネンドタケ		○	○	
20	カタウロコタケ		○	○		59	ネンドタケモドキ		○	○	
21	カタオシロイタケ		○		○	60	ハカワラタケ		○	○	
22	カワウソタケ		○	○		61	バライロサルノコシカケ		○		○
23	カワラタケ		○	○		62	ヒイロタケ		○	○	
24	カンゾウタケ		○		○	63	ヒトクチタケ		○	○	
25	カンバタケ		○		○	64	ヒラタケ		○	○	
26	キコブタケ		○	○		65	ベッコウタケ	○		○	
27	クジラタケ		○	○		66	ホウロクタケ		○		○
28	クリタケ	○		○		67	マゴジャクシ	○		○	
29	クロサルノコシカケ		○		○	68	マスタケ		○		○
30	コガネコウヤクタケ	○		○		69	マツオウジ		○		○
31	コフキサルノコシカケ		○	○		70	マンネンタケ	○		○	
32	コブサルノコシカケモドキ		○	○		71	ミダレアミタケ		○	○	
33	コルクタケ		○	○		72	ムサシタケ	○		○	
34	サガリハリタケ		○	○		73	モミサルノコシカケ		○	○	
35	サビアナタケ		○	○		74	ヤキフタケ		○	○	
36	シイサルノコシカケ		○	○		75	ヤケコゲタケ		○	○	
37	シハイタケ		○	○		76	ヤナギマツタケ		○	○	
38	シュタケ		○	○		77	ヤニタケ		○	○	
39	シロアミタケ		○	○		計		14	63	64	13

参考にした資料)

- ・緑化樹木腐朽病害ハンドブック 日本緑化センター
- ・キノコとカビの生態学 深沢 遊 著
- ・菌類生態学 大園 亨司 著
- ・植物と菌類 岩槻 邦男 著

- ・菌類のふしぎ 国立科学博物館
- ・植物の多様性と系統 岩槻等 著
- ・菌類・細菌・ウイルス 岩槻等 著
- ・ゲノム情報解析で明らかとなった多様な木材腐朽菌の起源と進化：堀・吉田・五十嵐・鯨島
- ・枯死木分解に関わる菌類群集の動態と機能 深沢 遊 著

以上