

菌根菌は木を育て森を創る（後編）

—樹木を支える菌根菌—

投稿者：宮井 正彦

VI.陸上植物と菌類の共生の進化（主に根の共生菌根菌類）

1.菌類とは

「菌類」は動物との共通の祖先から 9～8 億年前に分岐し誕生した。（15 億年前との説??もある）と云う。八界説が唱えられた 2000 年頃までは、菌界は 4 門〔菌類の分類系統樹基部分類群①「ツボカビ門」②「接合菌門」高次分類群③「子囊菌門」④「担子菌門」〕に分類されていた。その後、分子系統解析により、菌類の分類は大きく変わった。分類系統樹の基部の分類群は、菌界に新たに「クリプト菌門」が加わったこと、ツボカビ門と接合菌門は多系統の寄せ集めとされ、解体されて「ツボカビ門」は 3 つの門に、「接合菌門」は 4 つの門に分けられた。菌根関与の高い「グロムス菌類」は接合菌類から独立して「グロムス門」に昇格した（「ケカビ門：グロムス亜門」とする説もある。）。分類系統樹の高次分類群は「子囊菌門」と「担子菌門」は、「門」内の「目」・「科」・「属」のレベルが大きく入れ替わっている。

現在名前のついた種は約 10 万種である（100 万種とも 1,000 万種あるともいわれる。）。研究の進んでいる「子囊菌門」約 64,000 種、「担子菌門」約 33,000 種、残りの 8 門で約 3,000 しかないことになる。他の門が少ないのは、菌類の分子系統樹の基部にあるそれらの菌類の研究が如何に遅れているかの証である。

2.菌根に関与する菌類たち

「菌根共生に関与する菌類」は、「外生菌根タイプ」は担子菌と一部の子囊菌で約 6,000 種、「グロムス門」は極めて共生機能の高い菌群の塊で、230 種が知られる。うち、アーバスキュラ菌根を形成するのは約 150 種である。この門には、菌糸の体内にシアノバクテリアを共生させている「ゲオシホン」という珍菌も含まれている。

3.菌根菌の 7 つのタイプ

「菌根菌」とは植物の根に感染して「菌根」と呼ばれる「共生器官」を形成する菌類である。

菌根菌には植物の根に感染する内部菌糸が形成する菌根の形態や構造等の違いのタイプにより 7 つに区分される。詳細は、表 3) 参照のこと。

① 「アーバスキュラ菌根」（グロムス菌類）単系統で進化

- ② 「内外生菌根」(子囊菌)
- ③ 「外生菌根」(担子菌類と一部の子囊菌類) 目・科・属・種レベルで多系統で進化
- ④ 「エリコイド菌根」(子囊菌類) 強酸・寒冷の悪環境での特異的進化
- ⑤ 「アーブトイド菌根」(担子菌類)
- ⑥ 「モノトロポイド菌根」(担子菌類)
- ⑦ 「ラン型菌根」(担子菌類)

* 「ハルシメジ型菌根」(担子菌類) がある。冬から春にかけて2ヶ月ほどサクラやウメの根に現れてキノコ(ハルシメジ)を形成すると消えてしまう。多くは半腐生生活をしているとされ、寄生共生と見なされている。食して食中毒したことがあったので、恨みで外した。(笑)

表3 菌根の基本型 2003 堀越・二井

	アーバスキュラー菌根	内外生菌根	外生菌根	エリコイド型菌根	アーブトイド型菌根	モノトロポイド型菌根	ラン型菌根
菌鞘の有無	—	+	+	—	+	+	—
ハルティヒネットの形成	—	+	+	—	+	+	—
皮層細胞内定着	+	+	—	+	+	+	+
細胞内の形態	樹枝状(嚢状)	樹枝状	—	コイル状	コイル状	棒状	コイル状
共生菌	グロムス	子囊菌	担子菌と一部の子囊菌	子囊菌	担子菌	担子菌	担子菌
宿主植物	殆どの陸上植物	マツ科 マツ属・カラマツ属	マツ科・ブナ科・ヤナギ科・カバノキ科・フトモモ科・フタバガキ科等	ツツジ科	イチヤクソウ科(旧ツツジ科)	ツツジ科シャクジョウソウ属	ラン科

4.陸上植物の上陸—アーバスキュラ菌根について

菌類と植物の歴史を辿るのは難しい。しかし、陸上植物が上陸した4億8000万年前より少し前の5億年前には、菌類は、シアノバクテリア(細菌)や藻類と共生し、地衣類として陸上に登場したといわれている。その後、菌類は陸上植物の根にも共生して上陸したと考えられている。根圏の周りでリターを分解し栄養源として生活していた原始的腐生菌のなかで、ケカビ類から分岐した有機態窒素の分解酵素を持たないものが進化して、根外菌糸で地中から養分(リン酸等の吸収)や水を吸収する一方、根の表面に付着器を形成した根内菌糸は、そこからさらに細い菌糸を伸ばし皮層細胞に侵入し、「樹枝状体(アーバスキュル)」(ときに、「嚢状体(ベスキュル)」の植物との養分交換場所インターフェイス)を細胞に*陷入し共生を始めた(*貫入ではなく陷入)。それにより植物は養分(ミネラル)と水分の吸収能力が飛躍的に改善し、そのお陰で水中から陸に上がることも出来たと考えられている。一方で、菌側も安定した光合成産物の供与と競争の少ない安全な生活環境を獲得することができる相利の絶対共生関係が誕生した。証として、4億年前の地層から、樹枝状体や嚢状体に類似した構造やケカビ類が形成する菌根に類似した構造の化石が見つかった。分子解析によると「グロムス門」はケカビに近い菌群から4億5000万年~3億6000

万年前に分岐して現在に至っていることが分っている。この頃に、陸の淡水の中で生活していた原始的陸上植物がアーバスキュラ菌根（祖先？）を形成して本当の陸上に上がったとされる。岩石基質であり有機物質が欠乏した地上に、有機物が含まれる土壌が徐々に形成されるようになっていった。

グロムス菌類はアーバスキュラ菌根と呼ばれる独特の菌根を形成する。子嚢菌や担子菌と異なり、菌糸には隔壁が無い多核菌糸体である。根の外に伸びた外部菌糸の先端に大きな厚膜の休眠性「孢子嚢胞子（グロメロ胞子）」（ときに0.8mmに達する）を形成する。

○**グロムス菌類（アーバスキュラ菌根）の特徴**を列挙すると以下の通りである。

- ①巨大な高エネルギーを保有した胞子は一早く、植物の根との共生を結び、速やかに菌糸ネットワークを築き他の菌糸の侵入阻止できる。
- ②厚膜の孢子嚢胞子は悪環境を幾度となく回避して現在に至っている。クローン胞子なので、単系で獲得した菌根の仕組みは、変わることなくクローンによる世代交代を繰り返し存続してきた。そのため、種の分化は極めて少ない。
- ③多核体の利点から宿主の特異性が低く殆どの植物（コケ～種子植物）と同時に菌根形成する事ができる。それ故に絶滅を逃れた植物と共に、幾多の植物相の絶滅の危機を乗り越えられた。
- ④宿主の特異性が低いと云えども、菌間、植物間での嗜好の差はある。構築した菌糸ネットワークでは同種の実生苗の生育の抑制や排除する傾向もある。この相性が多様な生態系を微妙にコントロールする要因ともなっている。
- ⑤一方で、アーバスキュラー菌根に依存しない被子植物がある。スイレン科、カヤツリグサ科・ナデシコ科・アブラナ科・アカザ科等である。スイレンやカヤツリグサの一部は再び水中に戻る進化中の植物とされ、水中に溶け込んだ養分利用により菌根の必要性がなくなった（低い）。カヤツリグサ科の一部の属では外生菌根共生に転換した。土壌の発達と分解分泌酵素や根の進化により、草本植物（ナデシコ科・アブラナ科・アカザ科）が共生を解消した。等諸説がある。

○**菌の定着戦略**

根外菌糸は分枝と吻合を繰り返し植物と植物間をつなぐ菌糸体のネットワークを構築するが、細胞壁が未発達で殆どないグロムス菌類は、子嚢菌や担子菌と異なり菌糸体の一部が損傷すると菌糸体の流転等のダメージが大きい。菌糸の断片化による無性生殖も行うことはできるが、担子菌等の外生菌根に比べると菌糸ネットワークの規模には限界がある。また、菌糸体の世代時間が短命であることから、胞子により繰り返し定着を図る「孢子定着戦略」をとっている。その厚膜胞子には休眠性がある。その休眠覚醒のコントロールをしている情報伝達物質は、「ストリゴラクトン」と云う植物ホルモン様物質である。植物体内のリン酸が不足すると地上部の分枝や成長を抑制しリン酸の消費を抑える一方、根からも分泌し、「アーバスキュラ菌根菌」の休眠中の胞子の覚醒と発芽を促し、菌根菌を誘導する情報伝達物質とされる。「孢子定着戦略」には実にマッチしている。

こうした特徴により現在のアーバスキューラ菌根は、多種多様な植生環境を作っている。北半球の森林帯（含むアジアの熱帯雨林）でこそ、後発の外生菌根に圧されているが、乾燥地の草原帯や南半球の森林帯や熱帯林（外生菌根と棲分けて）では特異な多種多様な生態系の形成を担っている。尚、新生代に登場した草本は、アーバスキューラ菌根共生が殆どである。

5. ジュラ紀と菌類と菌根菌の進化

現在に近い土壤が形成されたのは、デボン紀の後期～石炭紀の終わりの2億9000万年前以降だとされる。石炭紀の終わりの2億9000万年前頃には、細胞隔壁をもった2核共存体子囊菌門と担子菌門も出揃った。担子菌の巨大な子実体（キノコ）を作るハラタケ綱も分岐した。リグニンを分解する白色腐朽菌が登場したのもこの時代であった。ジュラ紀の初期2億年前に登場した「マツ科」の植物には菌根菌の共生が見られた。子囊菌との「内外生菌根菌」と担子菌&子囊菌との「外生菌根菌」の2タイプが登場した。

6. 「内外生菌根菌」について

内外生菌根菌は内部菌糸を伸ばし、未発達な菌鞘様菌套と発達しないが菌糸が細胞壁の内側にまで侵入して活性面を大きくするための樹枝様のインターフェイス（菌と植物の養分・水の交換場所）を陥入する。外生菌根的形態と内生菌根菌的形態を併せ持つがアーバスキューラ菌根とは菌鞘・ハルティヒネットを造ることや外生菌根とは樹枝状細胞陥入する点の有無で形態が異なる。その生態は良く解っていない。子囊菌のチャワンタケの仲間の菌で宿主特異性が高くアカマツ属やカラマツ属に限定した宿主特異性の高い共生である。攪乱環境におけるパイオニア植物であるアカマツ属やカラマツ属の陽樹が、いち早く発芽・生育して競争を有利にするための共生だと考えられる。実生苗が発芽して2次根が発達する頃になると何時の間にか消えて、他の外生菌根菌に共生が遷移すると云われる。「パイオニア的な菌根菌」と云えるが明らかではない。ラン型菌根菌の初期タイプに類似している。

7. 「外生菌根菌」について

○外生菌根菌は担子菌類と一部の子囊菌

「*ディカリア」は、菌糸に隔壁もった2核共存体に進化した菌類のグループである。それにより有性生殖による種の一層の多様性を産み出す進化を遂げた。それが担子菌類と子囊菌の2門である。担子菌と一部の子囊菌が植物根に共生したのが「外生菌根」である。外生菌根菌は、担子菌を中心に6,000種以上があり、半分以上がキノコを造る。（世界の指数から推定すると日本のキノコの約30%の1200種程度がキノコをつくる外生菌根菌とみなされる。

*ディカリア；細胞隔壁をもった2核共存体（重相 n+n）の菌糸体を持つ、担子菌はクラ

ンプを持つものがある。有性生殖して子嚢菌は子嚢の中に孢子をつくり、担子菌は担子器の先に孢子をつくる

○外生菌根菌根の形態

外生菌根菌根は有機態窒素の分解酵素を持った根圏で生活していた腐生菌から進化したと考えられている。根内菌糸が表皮～皮層細胞間の間隙に菌糸で包む網目状境界面「ハルティヒネット」を細胞間隙に張り巡らし養分等の交換をする一方、植物の吸収根（細根）を菌糸で包む「菌鞘」を作り、ホルモン様物質を産出し、根の生育を促し、乾燥や病原菌からのストレスを緩和するとともに、変形した菌鞘部から根外菌糸を伸ばし養分吸収活動を行う。

○外生菌根菌」と植物（主に樹木）との関わり

「外生菌根菌」と植物（主に樹木）との関わりは、裸子植物のマツ科で始まり、以降被子植物の繁栄の時代を迎えても、樹木においては、北半球の森林帯の支えになっている。

プレートテクトニクス（プレート理論）によれば、マツの仲間が誕生した2億年頃には「超大陸パンゲア」は、北半球に「ローレシア大陸」、南半球に「ゴンドワナ大陸」に分かれたと云われる。マツの仲間は「ローレシア大陸」で誕生して現在の分布に至っている。マツとの関係で誕生した「外生菌根」も同様の進化の道を辿っていると考えられる。大陸移動による現在の地球の大陸配置において、「ローレシア大陸」由来の北半球の森林帯は外生菌根菌が関与する森林帯を形成している。

一方、「ゴンドワナ」大陸由来の南半球の森林帯には外生菌根菌は存在せず「アーバスキュラ菌根菌」の関与による森林帯が形成されている

被子植物の台頭により絶滅の危機に瀕している裸子植物の中で種が分化しているのはマツ科だけで外生菌根のお陰であると云われる。被子植物との外生菌根共生は1億年前頃から始まり、多系で進化させてきた。

○根外菌糸による土壌資源の探索様式

外生菌根では根内菌糸の形態や機能については殆ど同じだが、根外菌糸による土壌資源の探索様式には違いが見られ**5タイプ**に分けられている。

- 1 **接触タイプ**；ベニタケ科のベニタケ属・チチタケ属の菌根は平滑な菌鞘でそこから根毛状の短い菌糸を出し養分吸収する。隣り合う樹木とは根の接触感染である。その分外生菌根菌としては宿主特異性の低いタイプで数種の樹木と共生できる。定着（繁殖・分散・生存）戦略は「孢子定着」（樹木の根と外生菌根菌の間のシグナル物質についてはよく分かっていないが、アーバスキュラー菌根に類似するシステムがあると考えられている。根の近くでは孢子発芽率が高くなるとの実験例がある。）が基本である。
- 2 **短距離タイプ**；ヒメノガステル科ワカフサタケ属は菌根から根外菌糸を豊富にだすが菌糸束は作らない。菌糸ネットは小さい。「孢子定着」が多い。
- 3 **中距離タイプ**；キシメジ科キシメジ属、フウセンタケ科フウセンタケ属、テングタケ科、ヒドナンギウム科キツネタケ属等は菌根から根性菌糸束が伸びる。比較的大きな菌糸ネ

ットワークを形成する。環境により定着戦略は「孢子定着」する場合と「菌糸定着」（菌糸体が比較的長命なものは菌糸で分散定着する）する場合がある。

4 **長距離タイプ**；イグチ目ヌメリイグチ科、イグチ科、コツブタケ科コツブタケ属は根状菌糸束が発達しており、巨大な菌糸ネットワークを形成する。菌糸体の寿命が長く「菌糸定着」戦略をとる。

5 **おんぶタイプ**；イグチ目オオギタケ科オオギタケ属・クギタケ属は菌根を形成するが、その菌糸は他の菌根菌の根状菌糸束や菌鞘の内部に侵入して利用する。

菌根からの根外菌糸は、毛根の機能に徹する小規模なものから、樹木と樹木を菌糸で繋ぎ、林や森が形成できる巨大な菌糸ネットワーク造るもの等、様々である。

○外生菌根の宿主特異性は極めて高い。

主な宿主植物は「マツ科」「ブナ科」「カバノキ科」「ヤナギ科」「フトモモ科」「フタバガキ科」「一部のマメ科」である。全種子植物の 3%と極めて少ない。マツ科では宿主特異性で属や種に至るまでの限定する共生菌もいる。学者の中には外生菌根菌は「何でも屋さん」で、宿主特異性はあまりないという説もあるが、外生菌根菌の菌糸ネット形成の在り方からこの説は否定したい。

○森林帯を造る外生菌根のまとめ

菌類間の共生機能の差や樹木側の好みの強弱、菌糸の寿命の差の違い、菌種間の競争や棲分けがあり、単純なものではないが、現存する樹林構造から考察すると以下の通りである。

「長距離及び中距離タイプの外生菌根菌がそれぞれの宿主樹種を繋ぐ菌糸ネットワークを作る。複数の複雑にクロスした菌糸ネットワークに更に短距離の小エリア菌糸ネットが加わり、その上にダメ押しとして個々の樹根に接触タイプが菌根共生を補強する」と云った実に強力な念入りの「ネット構造」である。森林・森林帯は、この複雑な外生菌根の菌糸ネットワークがあったから成立した。「キノコは樹を育てて森を造り、森を守る」のである。現在の北半球の森林帯は誕生した（*前編 6 ページ現在の北半球の森林帯参照）。外生菌根菌の巧みな菌糸ネットワークは樹木の生育をコントロールし、樹木の構成をも支配している。

*前編の 6 ページ「現在の北半球の森林帯」（抜粋し掲載する）

寒帯「ツンドラ（ツツジ科のコケモモ・ガンコウラン）」、亜寒帯林「タイガ（針葉樹：マツ科のマツ属・トウヒ属・モミ属・カラマツ属&広葉樹；カバノキ科カバノキ属、ヤナギ科ハコヤナギ属）」、冷温帯林「ブナ科の落葉樹を中心に構成する夏緑樹林」、暖温帯林「ブナ科の常緑樹を中心に構成する照葉樹林」、アジアの熱帯～亜熱帯林「フタバガキ科を中心に構成するジャングル」。

○日本の外生菌根を形成する樹木とキノコの関係

日本の森林は戦後の造林によるスギ・ヒノキやカラマツの人工林（1000 万 ha） 林野（2500 万 ha）の約 4 割になっているが、里山を含む自然林（1500 万 ha）はそれなりにキノコを見つけることができる。「外生菌根をつくるキノコ（*表 4 参照）」は、担

子菌類のハラタケ綱のイグチ目・ベニタケ目の殆どとハラタケ目のうちのテングタケ科、ヌメリカサタケ科、キシメジ科キシメジ属、フウセンタケ科フウセンタケ属の殆ど、シメジ科の一部と、さらには、アンズタケ目・ロウタケ目・イボタケ目の一部がある。子囊菌類のビヨウタケ目やチャワソウタケ目の一部（セイヨウショウロ（トリュフ））もある。日本のキノコの 1200 種以上が菌根菌だと推定されている。

表4

日本の外生菌根を形成する樹木とキノコの関係ー日本のきのこ（本郷）

1 マツ科2針葉；アカマツ・クロマツ等

ハラタケ目	ヌメリガサ科	ヌメリガサ属	シモフリヌメリガサ			
	キシメジ科	キシメジ属	マツタケモドキ	シモコン	シロシメジ	ミネシメジ
			カキシメジ	アカゲシメジ	マツタケ	
	オオモミタケ科	モミタケ属	モミタケ			
	テングタケ科	テングタケ属	テングタケ	ツルタケ		
	フウセンタケ科	フウセンタケ属	キアブラシメジ	サザナミニセフウセンタケ	ササタケ	
オウギタケ科			オウギタケ属	オウギタケ		
イグチ目	ヌメリイグチ科	ヌメリイグチ属	アミタケ	チチアワタケ	ヌメリイグチ	
	ショウロ科	ショウロ属	ショウロ	ホンショウロ		
ベニタケ目	ベニタケ科	ベニタケ属	チチオハツ			
		チチタケ属	ハツタケ	アカハツ		

2 マツ科5針葉；ゴヨウマツ、ハイマツ等

ハラタケ目	キシメジ科	キシメジ属	マツタケ			
イグチ目	ヌメリイグチ科	ヌメリイグチ属	ゴヨウイグチ	ベニハナイグチ	ヌメリツバイグチ	ワタゲヌメリイグチ

3 マツ科モミ・ツガ・トウヒ（亜寒帯、亜高山帯針葉樹）

ハラタケ目	ヌメリガサ科	ヌメリガサ属	ヒメサクラシメジ	サクラシメジモドキ	フキサクラシメジ	クダアカゲシメジ
	キシメジ科	キシメジ属	マツタケ			
	オオモミタケ科	モミタケ属	モミタケ	オオモミタケ		
	フウセンタケ科	フウセンタケ属	オオウスムラサキフウセンタケ			
イグチ目	イグチ科	キクバナイグチ属	フサクギタケ			
			オオキノボリイグチ			
ベニタケ目	ベニタケ科	チチタケ属	アカモミタケ			

4 カラマツ林

ハラタケ目	ヌメリガサ科	ヌメリガサ属	キヌメリガサ			
	キシメジ科	キシメジ属	カラマツシメジ			
	テングタケ科	テングタケ属	ガンタケ			
	オウギタケ科	オウギタケ属	キオウギタケ			
イグチ目	ヌメリイグチ科	ヌメリイグチ属	シロヌメリイグチ	ハナイグチ	アミハナイグチ	
			アミハナイグチ	カラマツベニハナイグチ	ウツロベニハナイグチ	キノボリイグチ
ベニタケ目	ベニタケ科	チチタケ属	カラマツチチタケ			

5 ブナ、ミズナラ林

ハラタケ目	ヌメリガサ科	ヌメリガサ属	ブナヌメリガサ	サクラシメジ	アケボノサクラシメジ	
	テングタケ科	テングタケ属	ガンタケ			
ベニタケ目	ベニタケ科	チチタケ属	ケシロハツ			

6 カバノキ林

ハラタケ目	キシメジ科	キシメジ属	キシメジ	カキシメジ		
	テングタケ科	テングタケ属	ベニテングタケ			
	フウセンタケ科	フウセンタケ属	アブラシメジ	ササクレフウセンタケ	ツバフウセンタケ	
イグチ目	イグチ科	ヤマイグチ属	キンチャヤマイグチ	ヤマイグチ		
ベニタケ目	ベニタケ科	ベニタケ属	クサイロハツ			
		チチタケ属	カラハツタケ			

7 コナラ・クヌギ・クリ林

ハラタケ目	ヌメリガサ科	ヌメリガサ属	サクラシメジ			
	シメジ科	シメジ属	ホンシメジ	シャカシメジ		
	キシメジ科	キシメジ属	バカマツタケ	カキシメジ		
	テングタケ科	テングタケ属	タマゴタケ	テングタケ	ヘビキノコモドキ	
イグチ目	イグチ科	ヤマドリタケ属	ヤマドリタケモドキ	ムラサキヤマドリタケ		
		ヤマイグチ属	アカヤマドリ			
		アワタケ属	アワタケ			
		キイロイグチ属	キイロイグチ			
		キクバナイグチ属	キクバナイグチ			
ベニタケ目	ベニタケ科	チチタケ属	チチタケ	ツチカブリ		

8 シイ・カン常緑林

ハラタケ目	テングタケ科	テングタケ属	オニテングタケ			
イグチ目	イグチ科	キアミアシイグチ属	モエギアミアシイグチ			
		ニガイグチ属	ホオベニシロアシイグチ			
		キクバナイグチ属	アキノアシナガイグチ			
		ベニイグチ属	ベニイグチ			

8.被子植物の草本化とアーバスキュラー菌根

新生代（6500 万年以降）（になると寒冷化と乾燥化の傾向が進んだ。インドのユーラシヤ大陸衝突（4000 万年前）とそれに伴うヒマラヤ山脈の誕生、南極大陸からのオーストラリアの分離（3800 万年前）、南極大陸から南アメリカの分離（2000 万年前）、南アメリカと北アメリカが繋がり大西洋と太平洋の分断（350 年前）等、大陸や海流環境が激動して、大きく気象変動が起こった。乾燥による砂漠ベルト地帯の誕生や南極に氷床が誕生し約 3000 万年前から第 4 紀氷河時代に入り現在は最終間氷期である。

被子植物は樹木（木本）で進化し繁栄してきた。隆盛を誇る被子植物にとっても泣き所がある。長所が短所にもなる。光合成にとって効率的に進化した葉形は乾燥や寒冷に弱い。昆虫と結んだ生殖共生は花期が限られて適応環境が限定される。絶滅や適応移動したものが数多い。樹木は休眠種子の確保や季節間の変動に対し花芽の休眠性や落葉性の確保などの進化で凌いできた。裸子植物はさらに極地へ追いやられた。被子植物のうち、草本化して、種子、塊茎や地下茎を環境の安定した地中に潜り込ませ、乾燥や寒冷化を回避するものが誕生した。進化して樹木よりはるかに多種多様化した。特にイネ科植物は殆どが草本で風媒花に戻すことで、サバンナ、プレーリー・ステップ等の草原帯を形成してきた。草本を地下で支えたのがアーバスキュラー菌根である。後発の外生菌根と同時に共生したり、上手に棲分けたりして多様な生態系を維持している。

9. エリコイド（ツツジ）型菌根 ツンドラ地帯・亜高山帯の植生

ツンドラ地帯や亜高山帯の泥炭地など強酸性の極悪環境でツツジ科のスノキ属のコケモモやクロマメノキ等との間に誕生した菌根共生である。ツツジ科の学名 Ericaceae に因んでエリコイド菌根と名付けられたそうだ。エリコイド菌根菌は、子囊菌（ビョウタケ目）の中で、有機態窒素の分解酵素をもった腐生菌から進化したと考えられている。ツツジ科特有の非常に細い根（hair root）の皮層細胞の中にコイル状の菌糸を陥入させて栄養物の交換を行う一方、高い有機物分解機能を持った根外菌糸を伸ばし有機物分解によって炭素源も吸収している。無機栄養分を植物に供給する。自らの吸収では不足する炭素源は植物から補給を受ける。植物にとっても光合成が厳しい環境での炭素源の供給の負担軽減は大きな付加メリットである。厳しい環境で築き上げた相利の絶対共生である。最近の報告では、担子菌が関わるものもあるとのことである。未知の点が多い。

10. アーブトイド型菌根（イチヤクソウ型）菌根 外生菌根の変形か？

アーブトイド型菌根は、内外生菌根と同様に、根表に未発達な菌鞘を作り表層細胞に陥入して菌糸コイルを形成し養分交換する。他の菌根と同様、植物からは炭素源が、菌根菌からは無機栄養分が供給されていると考えられている。ツツジ科のマドロナ属 (*Arbutus*) から名付けられたらしいが、日本ではイチヤクソウ属で見られることから、「イチヤクソウ型

菌根」ともいわれている。林床の日陰で育つイチヤクソウの仲間は自らの光合成量では生存に不十分といわれている。菌根菌との栄養収支について未だ解明されていない。イチヤクソウはクロンキスト体系ではツツジ科イチヤクソウ属であったが、最新の APGIII 体系ではイチヤクソウ科イチヤクソウ属に独立し、ツツジ科には属さない。内外菌根と異なるのは菌根菌が子嚢菌ではなく、担子菌である。共生する担子菌は組み合わせる植物種によっては外生菌根を形成することが知られている。系統的には特殊化した外生菌根であるとの説もある。3者共生の可能性がある。これから解明されよう。菌根菌はベニタケ属のキノコである。

11. モノトロポイド型 (シャクジョウソウ型)菌根 3者共生による植物寄生

シャクジョウソウ科 *Monotropaceae* の学名からモノポイド型菌根と名付けられた。シャクジョウソウ、ギンリョウソウやアキノギンリョウソウは無葉緑植物である。その根に外生菌根を誘導し、皮層細胞に棒状の養分吸収器官を作らせ、生活に必要な栄養分は何もかも菌根菌から吸収する。「植物が菌に寄生」という関係である。モノトロポイド菌根を作る菌は一方で外生菌根菌である。つまりは、シャクジョウソウ科植物は菌根菌を介して樹木から養分を吸い取っている (3者共生) ことになる。モノトロポイド菌根は植物により菌根菌がおおよそ決まっている。ギンリョウソウ；ベニタケ科 (ベニタケ属・チチタケ属) のキノコ。アキノギンリョウソウ；ベニタケ属のキノコ。シャクジョウソウ；キシメジ属のキノコである。

12. ラン型菌根菌 腐生菌や病原寄生菌を操るランの菌根

ラン科は約 880 属 25,000 種以上からなる現在最も進化中の植物と云われる。そして、植物が生活する上で最も天敵となる感染力の強い病原菌、腐生菌や木材腐朽菌を菌根菌として菌寄生植物として進化中である。完全寄生に成功した無葉のランは沢山ある。

○.子育てに病原菌を操る菌根。(殆どのランに共通するラン型菌根)

ランの種子はダスト・シードと云われ非常に小さい。無胚乳種子の上、子葉も未発達のため自分で発芽するエネルギーさえ持ち合わせていない。菌との共生による子育て戦略をとっている。その相手が不完全菌の「*リゾクトニア属の菌類である。ランの種子が水を吸うとリゾクトニア菌がランの種子に感染し侵入しペロトンと呼ばれる養分吸収器官を形成する。本来ならば種子から養分を奪い取るのであるが、殆ど胚しかないランは酵素により栄養の詰まったペロトンを溶かして、発芽や成長の養分に逆利用する。さらに足りなくなると酵素によりペロトンを作らせ餌として食い尽くすのである。ラン初期生育が終わる頃には菌根関係は解消して次の菌根関係に遷移する。自然界ではそうは上手くいかない。種子が食べられることも多い。食ったり食われたりの関係でもある。ランにとっては絶対必要な共生だが、菌側にとっては任意共生なのである。

最近の研究ではリゾクトニア菌だけではなく腐生菌や木材腐朽菌も関わっていることが分

ってきた。

*リゾクトニア属；有性世代は担子菌類の数属に区分されている。リゾクトニア属の菌類は農作物の苗立ち枯れ病や根腐れ病を起こす土壌病害として恐れられている。かなりの頻度で土壌中～土壌表面に棲息している。感染力の強い菌ある。

○ランの遷移先の菌根は3パターンに分けられる。

1 外生根菌を介した寄生パターン

サカネランやギンランなどのランはイボタケやベニタケの仲間の外生根菌に寄生する。イボタケやベニタケの仲間と外生根菌の関係にある樹木にサカネランは炭素化合物まで全養分を依存し、ギンランは部分依存している。

2 木材腐朽菌を介した寄生パターン

ツチアケビやオニノヤガラなどのランは木材腐朽菌のナラタケに炭素化合物の供給まで完全に依存している全依存する寄生ランである。芽生えの頃までは、ツチアケビはトンビマイタケ（木材腐朽菌）に寄生する。オニノヤガラはクヌギタケ属（腐生菌）の腐生菌に寄生している。

3.腐生菌と直接菌根形成した寄生パターン

タシロランはヒトヨタケ属の腐生菌とサイハイランはナヨタケ属コキララタケの腐生菌と菌根形成する。タシロランは全依存でサイハイランは部分依存だが依存率は高い。ラン科では多系統群で光合成を止める進化が20回あまり起きたという。同じパターンであっても寄生依存度に大きな違いがみられる。また、ランが進化中であること、ランと菌類が共進中であることも理解できる。

VII.終わりに

植物の生産した光合成による炭素がどの程度菌根に供給されるかは、環境や生育ステージ、季節によりかなりの違いがある。ヒノキなどは冬場の不活性時のアーバスキュラー菌根は殆ど見られないと云う。資料を探ってみると、全炭素生産量の15%説、20%以下説、24%以下説、10～30%説等多々あり定かでない。樹木医テキストでは**5～30%**となっているのでこれを採用しておく。

今回、菌根菌をテーマにしたのは、現役リタイヤー後、さる企業のキンコンキンの開発普及に携ったことや、東大の奈良一秀先生の講演を拝聴する機会があったことから、自分なりに樹木と菌根菌の関係を整理みようとして試みた次第である。地球環境の推移から陸上植物、そして菌類。それを踏まえての菌根菌と余りにも広げすぎて纏まりのないものになってしまった。さらには、菌根菌を甘く過剰に評価し過ぎたきらいもある。それだけに誤解や間違いもあると思う。是非とも、ご指摘やご批判とご指導を賜りたい。

現在の化学肥料を大量に投入した土壌では菌根菌は活動せず、弱体・退化していると云う。また、裸子植物の中で最も種の多様化しているマツ科においても一部のマツの種の菌根菌側に絶滅の危機が迫っているという。例えば「ヤクタネショウロ」と「ヤクタネゴヨウ」

の関係や「トガサワラショウロ」と「トガサワラ」の関係において菌のバイオマスの縮小とそれに伴う隔離から外生根菌の近親交配が進み菌根菌側の衰退が著しくて絶滅の危機が懸念されていると云う。また、マツタケは菌の衰退のためか収量は激減し、マツタケを絶滅あるいは絶滅危惧種指定の県が多い。マツ山がマツノザイセンチュウにより甚大被害に晒されているが、マツの菌根菌の衰退が被害を助長している可能性も高い。

因みに環境省の2019レッドリストによると、日本の野生生物約9万種のうち絶滅危惧種は3676種である。内訳は、動物1410種、植物が2204種、菌類が僅か62種となっていて余りにも少なすぎる。可視することができないだけに菌類の絶滅の危機が懸念される。「森を見て樹木を見るついでにキノコを観察」して、森と菌類の安全を確認いただきたい。毒キノコもあるが美味しいキノコも沢山ありますよ。

以上

参考資料 以下の本や資料を参考にさせて頂きました。

- ・講演会「樹木を陰で支える菌根菌」奈良一秀
- ・菌根菌の活かし方 佐藤敏明等
- ・新菌類図鑑 今関六也等
- ・植物と菌類 30 講 岩槻邦男
- ・菌類の不思議 国立科学博物館編
- ・キノコとカビの生態学 深澤遊
- ・日本のきのこ 山と溪谷社
- ・きのこ 本郷次雄等
- ・原色野生ラン 橋本保等
- ・菌類・細菌・ウイルスの多様性と系統 岩槻邦男等
- ・菌類生態学 大園亨司
- ・植物の多様性と系統 岩槻邦男等
- ・植物の科学 荒木崇等
- ・生物進化と多様性の科学 長谷部光康・深津武馬等
- ・生物の環境の科学 加藤和弘等
- ・ダイナミックな地球 大森聡一
- ・土の100の不思議 日本林業協会

—後編終わり (完) —2020.3/25