

菌根と植物の生活

塚 田 晴 朗

はじめに

わが国において、菌根は主にマツタケの増産といった面から取りあげられ、研究されてきた。しかし、世界的には菌根のはたらきそのものが広く研究されてきており、植物が生活していく上で菌根が重要なはたらきをしていることがわかってきた。最近になって、わが国でも熱帯林の再生に菌根のはたらきを利用しようという研究がはじめられた。当场でも北海道の造林樹種の菌根について、苗の生存や成長との関係を中心に調べている。ここでは菌根と植物の生活とをからめながら、菌根について紹介する。

菌 根 と は

菌根を簡単に定義するとつぎのようになる。

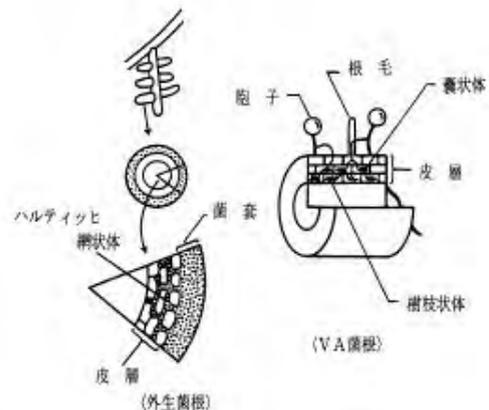
菌根：植物の根と糸状菌とが共生的に結びついているもの

菌根になると根のはたらきが変わるため、植物はさまざまに影響を受ける。

根に菌糸がどのように侵入しているかによって、菌根は外生菌根と内生菌根とに大別されている。しかし、その中間的な性質をもつ内外生菌根があるほか、より細かい分類もいくつかなされている。なお、菌根をつくる糸状菌をまとめて菌根菌とよんでいる。

外生菌根とは菌根菌の菌糸が短根（枝分かれしてできた短い根）を包み込んでいる菌根である（図参照）。ただし、根のごく先端部だけは菌糸におおわれていないので、根はのびることができる。菌糸が根の細胞の中には侵入しないので“外生”の名がついている。外生菌根はマツ科、ブナ科、ガバノキ科をはじめ多くの樹木にみられ、ほとんどがいわゆるキノコ類である担子菌類によってつくられる。菌糸のコートを菌套（きんとう）とよぶが、この部分にはふつう根毛がみられない。外生菌根の多くはサンゴ状、フォーク状、樹枝状など特徴的な形をしている。造林樹種に多くみられるため、早くから林業の分野で関心がもたれてきた。

内生菌根とは、菌根菌の菌糸が細胞の内部にまで侵入している菌根である。しかし、細胞壁が内側にへこみ菌糸が細胞に侵入しているようにみえる菌根もふつうは含めてよんでいる。これらの菌根はいずれも菌套をもたず、形も一般



菌根の模式図

の根とあまり変わらないため、見分けにくい。内生菌根はスギ、ヒノキなどの樹木のほか、広く草本、シダ、蘇苔類にもみられ、陸上植物種の8割をも占める菌根植物の大半は内生菌根をつくる種であるといわれている。菌糸が細胞内に侵入するタイプには、担子菌類や子囊菌類などによってつくられるランやツツジ科植物の内生菌根がある。細胞壁をへこませるタイプの内生菌根は、接合菌類の特定のグループによってつくられ、特有の構造である嚢状体（Vesicle）と樹枝状体（Arbuscule）との頭文字をとってVA菌根とよばれている（図参照）。近年、農業や果樹栽培などへVA菌根菌を利用しようという研究がさかんになっている。

菌根での植物と菌根菌との関係

菌根をもつ植物は、菌根からのびた細く長い菌糸束によって根毛より広い範囲から無機養分や水分が吸収できるため、リンのような土壤中で移動しにくい無機養分の摂取において有利になるといえる。一方、菌根菌は死んだ木を腐らせて栄養を得るような菌とはちがいで、必要な炭水化物のほとんどを生きた植物からもらっている。このような関係がうまく共生的にはたらくと、双方が利益を得ることになる。しかし、植物と菌根菌との関係もさまざまで、どちらかが寄生に近い生活をしている場合もある。一般に菌根菌は菌根をつくってはじめて繁殖器官である子実体（担子菌類であればキノコ）をつくり生活を完結できるが、一方の植物は条件さえそろえば自分の根だけでも生活できる場合が多い。しかし、画然条件下では菌根植物のほとんどが菌根によって養分や水分を吸収しており、実際には植物にとっても菌根菌は欠かせないものであるといわれている。

外生菌根にとくに依存した生活をする植物の属には、カラマツ属、トウヒ属、モミ属、ブナ属など、北半球冷温帯の主要林木の属があげられている。一般に外生菌根は厳しい環境に耐えられるといわれ、乾燥地、寒冷地、森林限界などに生育する樹種には外生菌根をつくるものが多い。このことから、過去の寒冷気候下において外生菌根をつくる樹種がより北方に広がり優占できたという説明がされている。いいかえれば、北方の樹種には外生菌根をつくり、それに依存して生活するものが多いといえる。

内生菌根に依存して生活する植物でとくに有名なのはランの仲間である。樹木では、モクレン属の樹種が養分や水分の吸収をほぼ完全に内生菌根に依存しており、もともと細根をもたないことなどが知られている。

菌根菌のさまざまな影響

菌根ができると養分や水分の吸収力が変わるため、植物の生活はさまざまな影響を受ける。不利な条件下で生育できたり、また菌根菌の有無や種類のちがいが植物同士の関係に影響することもある。殺菌した土壌上では優劣がはっきりしなかった草本2種間の関係が、VA菌根菌の導入によって変わり、一方の種が優勢になったという報告もある。このように菌根菌と関連して植物同士の関係が変わるなら、植生の構成などにも菌根菌の影響がでることになる。

植物同士の関係に菌根菌がかかわっていることを示す例に、北西ヨーロッパのカーナ（ツツジ科の植物で1属1種）のヒースについて調べられたものがある。これらのヒースの多くは、放牧などにより人為的に広がった植生として知られる。ヒースでは樹木の更新が悪く植林も成功しないことが多いが、この原因としてカーナの根に共生する内生菌の分泌する物質があげられている。この物質がほかの樹木と共生する菌根菌にとって有害であるため、樹木が生育しにくいのだという。なお、ある種のカンバやマツはこのヒースでも生育できるが、それらの樹種の菌根菌はこの物質に対して強い耐性を示すことが知られている。

菌根は養分や水分の吸収を助けるほかに、土壤病害から植物を守るはたらきをもつ。外生菌根では菌套が直接病原菌の侵入を防いでいる。また、さらにヒダハタケ菌のように抗菌物質を分泌し、ほかの菌を追い払う場合もある。なお、菌套は吸収した養分の貯蔵庫としてもはたらくほか、寒さや乾燥の害から根を守るはたらきもある。このような点から、たとえ養分や水分の吸収に有効でない場合であっても、外生菌根をつくることは植物にとって有益であるといわれている。菌套のはたらきはもたないが、内生菌根もさまざまな理由で土壤病害の回避にかかわっており、農作物への応用も検討されている。

菌根はまた、植物の金属毒への耐性にも関係があるとされ、熱帯地方のアルミニウム過多土壤や鉱山のボタ山などに生育する植物と菌根菌との関係が調べられている。

このほか、内生菌根の菌糸が土壤を結びつけて安定させることが、砂地に生育する草本の養分や水分の円滑な吸収を促しているという報告もある。

菌根菌の散布と感染

いわゆるカビが条件さえあれば生きてくるように、菌根菌もさまざまに散布され植物に感染する機会をうかがっている。

外生菌根菌に多い担子菌類の胞子は、適当な条件があたえられると発芽し、まず菌糸細胞内に核を一つずつもつ一枚菌糸となる。発芽には樹木の根の分泌物が必要な場合が多い。これらの菌糸のうちの和合性のあるもの同士が会おうと、一方の菌糸細胞の核がもう一方の菌糸細胞内に入り、二つの核をもつ細胞ができる。この細胞が分裂をくり返して二核菌糸となり、樹木の根に感染して菌根をつくる。一般に菌根となるのは短根であり、ブナ、マツ、カンバなどの稚苗では三次根（2回枚分かれしてできた根）が生ずると菌根ができることが知られている。

キノコにできた外生菌根の胞子は、風や水によって運ばれるほか花粉のように虫についたり、また動物に食べられることによっても運ばれる。たとえば、ナメクジにキノコとともに食べられた胞子は消化されずに排泄され、むしろ発芽しやすくなることが知られている。このほか、土といっしょに菌根菌の菌糸や胞子がかぼれることもある。

V A 菌根菌は、土の中に糸状菌としてはかなり大きな胞子をつくることで有名である。胞子から発芽した菌糸は、寄主となる植物の根に出会うと、すぐその中に侵入し菌根をつくる。新しい胞子は土の中で菌糸の先端につくられる（図参照）。このようにV A 菌根菌はふつう無性

繁殖的にふえているが、その生活すべてがよくわかっているわけではない。地中の胞子は小動物、鳥、虫などに食べられ排泄されることによって、あるいは直接その活動によって地上に運びだされ散布される。地上に出た胞子は、風などにも飛ばされやすくなる。1981年のセントヘレンズ山の噴火にともない広く火山灰が積もり、植生が一掃されたが、ジリス（北米西部にすむ小動物で、地中にトンネルを掘る）がもとの表土を掘り出した所ではVA菌根菌がもどり、植生の回復がすすんだという。

このように菌根菌はさまざまな形で散布され、植物に菌根をつくる。しかし、植物がもともと極端に少ない地域であったり、何らかの原因で菌根菌が一掃されていたりしないかぎり、生育している植物に合った菌根菌がすでにすんでいるのがふつうである。このため、新たな菌根菌が菌根をつくって定着するには、感染できる植物があって、環境条件（ほかの微生物なども含む）が適当であるのに加え、すでにすんでいる菌根菌といっしょに暮らせるかどうか、あるいはそれらの菌根菌に打ち勝てるかどうか問題となる。

菌根の発達と移り変わり

菌根菌は植物の根の内部や土の中に多くの菌糸をのびし、同じ根系上での菌根の更新や増殖、ほかの根系への感染を図っている。

外生菌根菌の菌糸は、根の表皮や皮層部の細胞のすき間に網状に広がっていく。この網状の菌糸はハルティッヒ網状体とよばれ、菌根菌と植物との物質のやりとりの場としてはたらくため、菌根の発達程度を示す指標にされている（図参照）。このような根の内部の菌糸とともに、土の中へも多くの菌糸がのびる。根の先端がのびて新しい根ができると、菌根内部やその周辺の菌糸によって新たな感染が図られる。もとの部分の菌根は根が木質化すると古びてしまい、捨てられていく。つまり、外生菌根は常に新しくできた短根の先端近くにつくられ、1年から数年で絶えず更新されているのである。ただし、根の成長に菌糸の成長が追いつけないような場合、連続した感染ができないこともあるという。

VA菌根菌でも同様に、根の内部の菌糸と土の中にのびた菌糸とによって新しい根への感染がすすむ。VA菌根菌は外生菌根菌のようなハルティッヒ網状体はつくらず、樹枝状体や嚢状体をつくっていく（図参照）。樹枝状体は菌根菌と植物とが物質をやりとりする場であることがわかっている。嚢状体は貯蔵器官としてはたらくと考えられている。

外生、内生にかかわらず土の中にのびた菌根菌の菌糸は、ほかの根系にも菌根をつくっていくため、菌糸によって植物同士がつながっていることも多い。この菌糸を通じて植物の間で物質のやりとりがおこなわれているかどうか興味もたれている。

このように菌根菌の菌糸は菌根を発達させ、ふやしていく。しかし、1つの植物の根系に1種の菌根だけがふえていくわけではなく、さまざまな理由により複数種の菌根菌が菌根をつくっていることもめずらしくない。また、外生菌根で調べられた例からは、樹木の成長などともない菌根菌が遷移していくこともわかってきた。樹木では、発芽当初と成林後とは環境や樹

体の状態が大きく変わるため、このような遷移が起こる場合が多いといえる。実際、外生菌根菌には新しい更新地にすぐに侵入できるパイオニア的な菌根菌とか、後から現れる菌根菌とかに位置づけられているものもある。ある菌根菌が遷移上のどのような場面に現れるかはその菌根菌の特性、すなわち胞子の発芽性質、菌糸の成長速度、水分や栄養の好み、土壤微生物との“競争力や協調性などが関係している。

菌根をとりまく環境

一般に特定の生物同士の共生は、限られた条件下で営まれている。植物と菌根菌との共生である菌根でも同様であり、双方に影響する条件の変化にともない共生関係も一様ではなく、根系上で優占する菌根菌が変わってしまう場合もある。菌根菌と植物との関係には、土壤の性質、栄養分、水分、温度、光などのほか、複雑で多様な微生物相が影響をあたえている。自然界ではこれらが組み合わさり、さまざまな状況が生まれる。そして、多様な菌根菌の中から状況にあった菌根菌が菌根をつくる。植物が変動の大きな自然環境の中で生育していくためには、このような形で臨機応変に菌根がつくられることが重要であるといわれている。

菌根菌と微生物相との関係は複雑でとらえにくい。詳しいことはよくわかっていない。しかし、ほかの微生物の影響で菌根菌が消えていく例や、パートナーとなる微生物がいてはじめて菌根が十分にはたらく例などが知られており、微生物相が重要な環境条件の一つであることはわかってきている。

一般に、外生菌根のできやすい条件には、窒素やリン酸が多すぎず肥沃でないこと、土壤の通気性がよいこと、土壤が弱酸性であること、適度に明るい場所であることなどがあげられている。しかし、実際には菌根菌の種類によって好む条件もさまざまに異なっている。

V A 菌根も一般には、窒素やリン酸が多くない場所で発達がよいとされている。土壤は乾燥気味の方がよいという。

おわりに

以上、菌根について紹介したが、まだよくわからないことが多い。たとえば、外生菌根から菌根菌を特定すること一つにしても十分解決できていない。しかし、多くの要因が菌根菌と植物との関係に影響をあたえており、複雑な状況をつくり出していることが少しずつわかってきている。樹木の成長促進などに野外で菌根菌を利用しようという場合、この点は重要である。野外では微生物相をも含め、環境条件が均質でないため、ある菌根菌の活動や樹木への影響も一様ではないからである。同様に、広くさまざまな菌根菌がすんでいるという点もまた重要である。もともと菌根菌がすんでいる場所では、その共生の実態が新たな菌根菌導入の必要性や導入の効果を検討するときの基準となるからである。

このような点を踏まえ、当科では野外での実用に即した形でエゾマツ外生菌根などの研究をすすめていきたいと考えている。

(森林微生物科)