

菌根菌は木を育て森を創る（前編）

―樹木を支える菌根菌―

投稿者：宮井 正彦

前回は樹木を腐朽させる腐生菌がテーマであったが、今回は樹木を育み、森を育てる「菌根菌」の世界について紹介する。

I.はじめに

菌根菌は植物の根に感染して菌根と呼ばれる共生体を形成する菌類のグループである。現存する約 27 万種の陸上植物の 9 割以上が菌根菌と共生している。植物と菌類の相互作用において最も普遍的な共生関係である。地上の殆どの植物は、陸上植物として地上に上陸以来、現在に至るまでアーバスキュラ菌根（単系統）の共生の恩恵に依存している。また、現在の北半球の森林の多くは、温帯林を中心に、アジア熱帯林、北方林からツンドラに至るまで、外生菌根菌（多系統）にコントロールされ維持されている。緑豊かな地球の森林を創り、樹木を支えている菌根菌は樹木と違い、可視することができない生物である。菌類学者の研究によると、残念ながら、菌根菌の一部に絶滅の危機に瀕しているものや絶滅したものがでており、菌根菌類の保全の研究が始まっているという。植物と菌類の相互関係を中心に改めて「共生」について触れてみたい。

II.地球のバイオマス―陸上で優占する陸上植物

陸上は植物と菌類を中心にした微生物の世界である。約 4 億 8 千万年前（オルドビス紀）に原始的陸上植物が地上に上陸できたのはケカビ類やグロムス門に近い原始菌類との共生によると云われている。陸上植物と菌類は陸上で優占する植物として相互の共生・共進化により、現在に至っている（表 1）。地球のバイオマスの 73%は陸上生物に起因しており、陸上植物はその内の 66%を占めている。糸状菌（菌類）は非可視的で評価が難しいが、陸上バイオマスの 16%程度と評価され、併せると陸上のバイオマスの 9 割弱と見積もられている。一方、バクテリア（細菌）や原生生物は主に水中で進化し、現在に至っている。

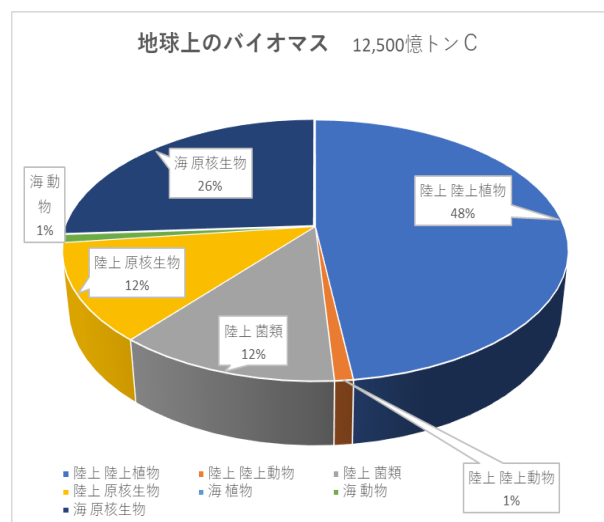


表 1) 東大奈良一秀氏の資料より抜粋

Ⅲ.「共生」とは（主に陸上植物の根と菌類の共生）

「共生」とは異なる生物が相互作用しながら一緒に生きている状態で、文字通り「共に生きる」ということである。生活環における**宿主**（共生される側：陸上植物）と**共生者**（菌類）との損得関係の全てを包括した概念のことである。（表2参照）

植物と菌類の相互作用 （表2）

		生物（菌類）		
植物（植物）	得：＋ 損：－	＋	－	0
	＋	相利1	寄生	偏利
	－	寄生2	競争・拮抗4	偏害・抑制
	0	偏利3	偏害・抑制5	中立6

1の例：アーバスキュラ菌根、外生菌根菌、内生菌、地衣類（菌⇄藻類）、根粒菌（細菌）等

2の例：植物寄生病原菌（天狗巣病・うどんこ病等の子囊菌、ナラタケ・さび病・紫紋羽病等の担子菌）

3の例：ラン型菌根菌、着生ランなど。自然界で害のない偏利という考え方を疑問視する研究者もいる。

4の例：病原菌と植物の*二次代謝産物の攻防（フラバノイド、フェニルプロパノイド、テルペノイド等）

5の例：3の例と同様に自然界での評価が困難。同様に中立の評価も困難である。

共生の関係は、普遍的な関係だけではない。生活環で絶えず変化するものでもある。例えば仲良く生活していたが食べ物が不足すると攻撃して食べる側に変化するなど、状況によりダイナミックに変わり得るものでもある。

*二次代謝産物：植物とその環境間の生態的な相互作用に影響を及ぼすものを云いフィトケミカルとも呼ばれる。病原菌が感染するとそれに対抗する抗菌物質が産出される。このように病原菌と植物攻防により共進している関係である。

今回は陸上植物の根と菌類の共進化のもとに確立した普遍的な関係を構築した絶対共生にある「菌根菌」を重点的に紹介したい。

多種多様な生物は、厳しい環境下、単独で生きている訳ではなく、様々な生物と関わりをもって進化してそれぞれの生態的地位を確立している。その中で最も進化した「究極の共生：共生者と宿主は一体化して、普遍的な相利関係にあり、一つの生物に近い生態を構築する絶対共生」と云われるのが、陸上最大のバイオマスである「陸上植物」：（生産者の特異性）とそれに次ぐ「菌類」：（**分解者の菌糸の特異性）のそれぞれの特異性で補い誕生したのが「菌根相利共生体」である。陸上植物が地上に進出できた最大の功労者であり、

幾多の絶滅的危機を凌ぐことができたのは「アーバスキュラ菌根」のお陰である。また現在の低緯度から高緯度にかけて広がる森林帯を支えているのも「外生菌根菌の菌糸ネットワーク」のお陰である。

尚、最近、注目されている植物と菌類の共生で注目されているものに「内生菌」がある。「エンドファイト」とも呼ばれている。「内生菌」には、植物に感染して棲む場所や光合成産物の提供を受ける一方で、「植物の成長促進」・「乾燥等や病原菌侵入等に対するストレス回避効果」などの「植物に対する免疫付与効果」があることが解ってきた。植物の地上部での研究が多く、多くは子嚢菌が関与している。植物の根圏においても、「根圏共生菌」や「根内生菌」の存在が確認されており、「根系での免疫力の付与効果」が認められている。これらの内生菌は「コケ類」から「被子植物」に至る全ての陸上植物に存在していることから、「アーバスキュラ菌根」と同様に、陸上植物の上陸時から関与してきた可能性が高い。

****菌糸の特異性：**標準的な植物の養分を吸収する細根の太さは2mm程度であり、菌類の菌糸は菌種を問わず10~2μである。同じ体積で円筒形と仮定すれば、菌糸の直径は1/200-1000で菌糸の長さは細根の4万~20万倍になる。土壌からのミネラルやみずを分解・吸収する活性面積（インターフェイス）は細根に比べてとてつもなく効率的で、根の届かない土壌固相細部に侵入できることも併せ、植物にとって強力な共生役を果たす。植物も養分吸収のために根酸等の分解酵素も分泌するが、菌糸の細胞外分解酵素分泌機能はさらに長けており、植物の必須であるP（リン）等は殆どの植物が菌類の吸収・供給に依存している。陸上植物の上陸当時は根系の機能は未発達であり、殆ど菌根菌に依存していたと考えられている。

IV.地球の5回の生命大絶滅の試練と生命体のリセット（陸上植物）

ダイナミックな地球は、地球規模の環境変動、地球規模の災害（隕石・小惑星の衝突など）により、生物を絶滅の危機にさらしてきた。陸上植物が陸に上がった4億8000万年前から現在に至るまでに、少なくとも5回の生物の絶滅の危機があった。

(1番目) はオルドビス紀の4億4000万年前である。原因について多々の説があるが定かではない。

(2番目) はデボン紀の3億6400万年前である。大規模な気象変動を起こした原因は超新星爆発影響による寒冷化説と火山噴火による寒冷化説の2説が定かでない。海中が酸素欠乏したようではある。種の75%が絶滅したと云われる。

(3番目) ベルム紀の2億5000万年前の大量絶滅は地球の火山活動によると云われる。

(4番目) 三畳紀の2億年前の大量絶滅の原因は火山活動によると考えられている。

(5番目) 最新の絶滅は6500万年前であり、隕石によるとされている。

絶滅危機の度に、残された生命体は競争者からのストレスやプレッシャーから解き放されたことから、新たにリセットされた新しい環境で新しい生命爆発を起こして過去とは異なる生態系を形成し多様な生物進化を繰り返して現在に繋がっている。植物も同様に試練毎に、リセットの機会ととらえて、多様な種と生態系を産み出し進化を遂げて来た。陸上植

物が絶滅せず再生リセット出来たのは菌類の共生の支えが不可欠であった。特に「アーバスキュラ菌根」は陸上植物の誕生においても、幾度もの絶滅危機の脱出においても不可欠な共生パートナーであった。尚、現在の森林帯の形成と持続に関しては多系統で収斂進化した「外生菌根」の果たしている役割も大きい。

今は被子植物の時代であり、昆虫の時代・人類：ホモサピエンスの時代である。しかし、本当は、地球の生命体を操る「ウイルス（*VIRUS*）」の時代なのかも知れない・・・。

V.陸上植物の進化と栄枯盛衰の歴史

陸上植物は約 25～27 万種が現存する。多くの絶滅の犠牲の基に現在の植物がある。進化の過程で大別すると 5 群に分けられる。

1.「コケ類（約 1 万 8000 種。セン類・苔類・ツノゴケ類）」

祖先は前維管束植物である。維管束植物群と単系とは云えない。コケ群と他の維管束群との間に別の祖先群があったと考えられている。コケ類が陸上植物の起源植物とするには無理がある。コケ類は維管束が発達していないためリグニンはなく前駆物質のリグナンが存在する。アーバスキュラ菌との共生は続いている。

陸上植物の起源植物（絶滅）との間で既にアーバスキュラ菌根共生は存在していたと云う。

陸上植物が地上に上陸出来たのも、現在の陸上植物の繁栄があるのもアーバスキュラ菌根のお陰と云われる。コケをはじめ現存する陸上植物は一部の草本被子植物を除き絶対共生の関係にある。

2.「小葉類（約 1000 種ミズニラ類・イワヒバ類・ヒカゲノカズラ類）」

維管束植物としてリグニンを獲得して維管束が発達。1 本の維管束を小葉に獲得し現在に至る。祖先は単純な茎根（担根体？）しか持っていなかったが、維管束の進化とリグニンの獲得により、古生代のデボン紀に登場したシダ類や前裸子植物と共に巨大化（40m 程）してデボン紀の後期から石炭紀において地球最初の巨大の森林を形成したと云われる。しかし、地球規模の気候の大変動で巨大化が仇となり、後発の植物群との進化競争に破れ、絶滅と衰退の途を辿り小型化のものが残った。次世代のシダ類も同様な道を辿っている。

3.「シダ類（約 1 万種。トクサ類・薄囊シダ類・リュウビンタイ類・ハナヤスリ類・マツバラン類）」

マツバランを除くシダ類の群内で大葉植物に向け根・茎・葉の分化が生じた。茎の先端分裂組織は二又から頂芽優占の主軸分裂型へ変異し高木化を目指すものが出た。さらに現在に近い根・茎・葉の分化、モジュール構造（生長単位）と 2 次形成層を獲得した前裸子植

物は同型孢子から異型孢子へと進化して雌雄の性の確立をもたらした。最も進化した孢子葉植物として、デボン紀後半から石炭紀にかけ巨大化し大繁栄した。しかし、石炭紀後半からペルム紀になると頻発する火山活動による気象大変動に遭遇しペルム紀に大型化した前裸子植物は全滅した。小葉植物、シダ植物は小型の草本状態でかろうじて残った。

4. 「裸子植物（現存約 800 種。ソテツ類・イチョウ・針葉樹・グネツム類）」

配偶体（生殖体）が植物体（孢子体・複相 $2n$ ）に完全寄生する進化と生殖器官を孢子から種子（雄性孢子嚢を葯へ、雌性孢子嚢を胚心さらに胚珠へ）に代わる進化を遂げた種子植物のうち、最初に登場したのが裸子植物である。デボン紀 2 億 9000 万年前頃にはすでに誕生していた。繁殖体を種子に進化させたことでペルム紀の危機を乗り越えた裸子植物は三畳紀～ジュラ紀（2 億 5000 万年～1 億 3500 万年前）にかけて大繁栄し、種も多様化した。現在残っている裸子植物はジュラ紀にはすべて出現しており、球果類のマツの仲間はジュラ紀の 2 億年頃に登場した。

「子嚢菌との内外菌根菌」や「担子菌と一部の子嚢菌との外生菌根菌」との関係が誕生したのはこの頃だとされる。衰退の途にある裸子植物のなかで種の分化が今なお続いているのはマツ科（11 属 230～250 種）だけである。外生菌根菌担子菌との関わりが関与している可能性は高い。

しかし、遅れて登場した被子植物の台頭により、裸子植物はどんどん悪環境に追いやられ、衰退の一途を辿っている。絶滅した種は数知れず、現存の裸子植物は 800 種前後にまで激減した。例えば、イチョウ綱は殆ど氷河期に絶滅し、生き残ったイチョウも 1 綱 1 目 1 科 1 属 1 種となり、自然界では絶滅し、人の手で栽植されたものが残っている状態である。針葉樹のヒノキ科は 27 属あるが、その内 17 属が 1 属 1 種である。

5. 「被子植物（約 22～25 万種）は原始的被子植物群（8 目）から単子葉植物（11 目）、と真性被子植物（38～42 目）に分岐し進化中（ゲノム分析による）」

被子植物は裸子植物と共通の祖先から遅れてジュラ紀後期から白亜紀初期（1 億 4000～3500 万年前後に誕生した？

三畳紀という説：（被子植物は裸子植物の祖先から分岐したのではなく、裸子植物との共通の祖先から誕生した？？）

白亜紀後期の 1 億年前以降から現在にかけ繁栄と進化を続けている。現在最も進化（種の多様化）の過程にあるのが真性被子植物のキク科（約 950 属約 2 万種）と単子葉植物のラン科（約 700 属約 1 万 5000 種）だと云われる。陸上の寒冷化と乾燥からイネ科植物や草本化した植物も増えている。

○子房は飛躍の源

被子植物は、種子（胚珠）を 2 重の種皮を包んだ上に、さらに子房で包む進化を遂げたことが受精を安全且つ短縮したことが他の植物との生存競争を有利にした。例えば、現存の

裸子植物のイチョウでは受粉から受精完了に 2～3 ヶ月、マツでは約 1 年も要するのに、被子植物では数時間から数日あれば受精が完了できる。

○花の発達 昆虫を媒介にした繁殖

無駄の多い風媒花にくらべ現在の環境下では最も堅実な虫媒花による繁殖システムに進化したこと、さらに葉・茎の通導組織及・根系の進化も環境変化に適応した進化を遂げている。

現在の寒冷化と乾燥化した地球環境において、被子植物は裸子植物を凌駕し、繁栄を遂げている。

外生菌根菌の関与は裸子植物（マツ科のみ）では約 2 億年前から、被子植物では 1 億年前から始まった。特に、4600 万年前に始まった「新生代氷河時代（現在の氷河時代）」においては、外生菌根菌の菌糸と菌糸束進化によるネットワークに支えられて森林帯が形成されてきたと云っても過言ではない。

○北半球の森林帯

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」。

いずれの樹林帯も、外生菌根菌が関与する樹種を中心に森林帯を形成している。現在の森林は**共生菌根菌の菌糸ネットワーク**によって支配されているとも云える。現在の森林帯は、ツンドラ地帯；エリコイド菌根（子嚢菌）、タイガ；外生菌根（担子菌）、温帯林：外生菌根（担子菌と一部の子嚢菌）、アジアの亜熱帯～熱帯林；外生菌根とアーバスキュラー菌根、南半球の森林帯：アーバスキュラー菌根との関係によって成立している

進化の道を辿ると、陸上植物は光合成の為に、より高くより大きな樹冠形成に向けて挑戦してきた。陸上植物は、維管束の進化を礎に、葉の進化だけでも 7 回、茎・根でも 6 回、多様な系統で繰り返されてきた。巨大化しては、都度、地球のダイナミックな絶滅の試練に会い、リセットを強いられ現在に至っているのである。

—前編の終わり—2020 年 3 月 25 日

