

内生菌根は、外生菌根と違って、根の形態に変化は生じないので、肉眼でその存在を認めることはできない。根を適当な方法で染色し、顕微鏡で観察をしてはじめてその存在を確認することができる。内生菌根の中で、もっとも普遍的なのがアーバスキュラー菌根である（第1章、口絵1・2）。アーバスキュラー菌根は、コケ植物、シダ植物、裸子植物、被子植物のきわめて広い範囲の植物種（維管束植物種の八割とも言われている）に、ケカビ門の一系統であるグロムス菌亜門あるいはケカビ亜門の菌が共生してできる菌根である。アーバスキュラー菌根では、樹枝状体（アーバスキュル、*arbuscule*）、嚢状体（ベシクル、*vesicle*）という特徴的な器官が根の皮層細胞層に形成される。以前は、これらの特徴的な器官の頭文字をとって、VA菌根菌と呼ばれていた（現在でも、そう呼ばれることはある）が、菌の種類によっては嚢状体を形成しない種もあることから、共通する形質の樹枝状体の形成を示すアーバスキュラー菌根菌という呼称が一般的になつてゐる。アーバスキュラー菌根菌は共生する相手の植物を選ばず性質（「宿主特異性」と呼ぶ）がきわめて低い。つまり、あるアーバスキュラー菌根菌はきわめて広範囲の植物種に共生することができる。

### 特定の植物と関係を結ぶ菌

特定の植物種に形成される内生菌根にはラン菌根、エリコイド（ツツジ型）菌根、アープトイド菌根、モノトロポイド菌根がある。

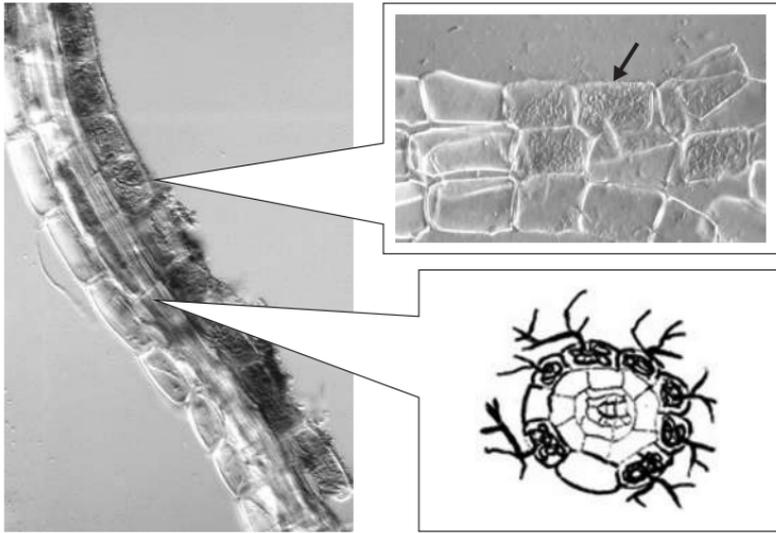


図2 ヤマツツジの細根（ヘアールート）の顕微鏡写真（左、右上）と根の断面（模式図）  
ツツジ科植物には内生菌根の一種であるエリコイド菌根が形成される。根の最表層の細胞に菌糸コイル（矢印）が充満している（提供／薄 史暁）

ラン菌根は、ラン科の植物にある種の担子菌や子囊菌が共生して形成されるきわめて特殊な菌根である。この菌根菌は、ランの根の皮層細胞の中に侵入し、細胞の中にとぐろを巻いたようなコイル状の菌糸を形成する（口絵5上・口絵6左上）。ラン菌根の特徴は、ランの種子の発芽段階にある。ランの種子はきわめて小さくて、種子の中にほとんど栄養分を貯蔵していない。そのため、この種子が発芽するときに、菌根菌が共生し、周辺の環境から吸収した養分を発芽したランへ供給することによって発芽後の生育を支える。これを共生発芽と言う（口絵5左下）。詳しくは第4章で述べる。

エリコイド（ツツジ型）菌根は、ツツジ目ツツジ科あるいはエパクリス科（オーストラリアを中心に南半球に分布）の植物に

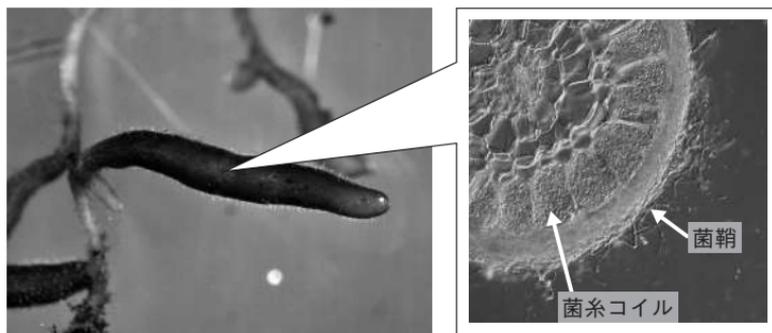


図3 ペニバナイチヤクソウ（ツツジ科）のアーブトイド菌根（左）とその横断面（右）  
根は菌鞘に覆われているが、根の皮層細胞にも菌糸が侵入し菌糸コイルを形成する  
（提供／橋本 靖）

ある種の子囊菌や担子菌が共生して形成される（図2）。ツツジ科の学名エリカシアエ（Ericaceae）に「〜のようなもの」を意味するoidをつけてエリコイド（Ericoid）と呼ばれる。こうしたツツジ科の植物の根を観察すると、土壌の表層部分にヘアールートと呼ばれるきわめて細い根が発達していることがわかる。このヘアールートは皮層細胞の層が数層から構成されていて、その最表層部分の細胞にエリコイド菌根菌の菌糸がコイル状に充満している。

ツツジ科の植物は、肥沃度の低い痩せた土壌や、酸性土壌など普通の植物にとっては不良な土壌環境に適応していることが多い。たとえば、ヤマツツジやシャクナゲは山の尾根づたいの土壌層の薄い場所に生えていることが多い。英国グレートブリテン島の中央部ヨークシャー地方にはムーアと呼ばれる酸性土壌の痩せた荒野が広がっている。エミリー・ブロンテの小説『嵐が丘』の舞台になった場所だが、この荒地の主要植生はヒースとも呼ばれるツツジ科エリカ属の低木の植物だ。これらの植物にはエリコイド菌根が形成されており、

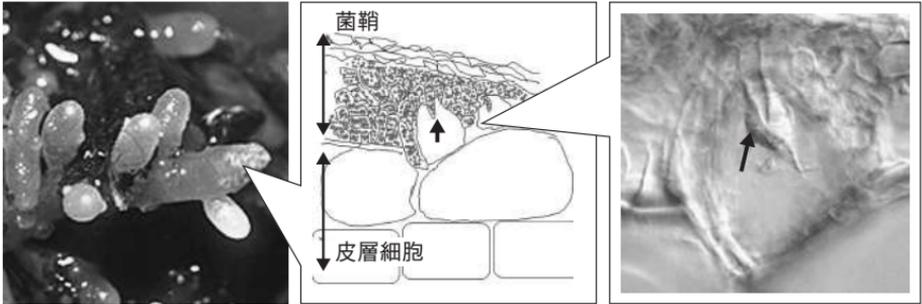


図4 無葉緑植物ギンリョウソウの根(左)と根に形成されたモノトロポイド菌根(中・右)  
 厚い菌鞘に覆われ、根の細胞にベグ状に菌糸が侵入している (矢印) (提供/山田明義)

表1 いろいろな菌根—菌と植物の組み合わせ

菌 根	植 物	菌	宿主特異性
アーバスキュラー菌根	コケ シダ 裸子植物 被子植物	グロムス菌亜門* ケカビ亜門	無～低 陸上植物の種の 70～80%
外生菌根	ブナ目、マツ科な どの木本	担子菌門 子囊菌門	有 種子植物種の3%
ラン菌根	ラン科	担子菌門 子囊菌門	有
エリコイド菌根 (ツツジ型菌根)	ツツジ科	子囊菌門 担子菌門	有
アーブトイド菌根	ツツジ科などの一部 (イチゴノキなど)	担子菌門 子囊菌門	有
モノトロポイド菌根	ツツジ科無葉緑植 物 (ギンリョウソ ウなど)	担子菌門	有

(\*グロムス菌門とされることもある)

酸性土壌で植物に害作用を示す重金属類の吸収を抑制することが知られていて、ツツジ科植物の不良環境の適応に重要な役割を果たしていると考えられている。

アーブトイド菌根は、ツツジ科のイチゴノキ属、クマコケモモ属、イチヤクソウ属の植物にある種の担子菌や子囊菌によって形成される特殊な菌根である。根は外生菌根のような形態を示し、根の外側に菌鞘が形成されるが、皮層の細胞内にも菌糸が侵入し、コイル状の形態を示す(図3・口絵8左上)。

モノトロポイド菌根は、ギンリョウソウなどのツツジ科の無葉緑植物に形成される菌根で、菌根菌は担子菌である。モノトロポイド菌根は、皮層細胞内にくさびを打ちこんだようなベゲ状に侵入している菌糸と厚い菌鞘で特徴づけられる(図4・口絵8下)。無葉緑植物は、光合成をしないので、自分で炭素化合物を合成することができず、土壌から炭素化合物を吸収している。そのため、「腐生植物」と呼ばれることがあるが、植物が腐生性の微生物のように土壌有機物を分解して利用しているわけではないので、この用語は不正確である。この植物の根に共生しているモノトロポイド菌根菌が炭素化合物を植物へ供給しているのである。そのため、「菌従属栄養植物」という言葉が使われる。これらの菌根については第6章で詳しく述べる。

それぞれの菌根における植物種と菌の組み合わせを表1にまとめておく。

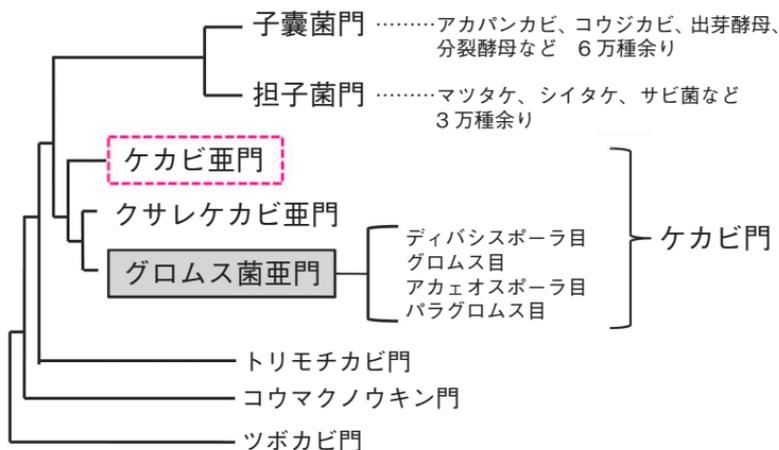


図6 ゲノム配列にもとづく菌類の系統関係 (\*3)

既知の菌類の多くの種は子嚢菌門、担子菌門に含まれる。ケカビ門の中に位置づけられているグロムス菌亜門は4目12科に分かれ、約300種が報告され、1種をのぞき、すべてアーバスキュラー菌根を形成する。グロムス菌門として独立した門 (phylum) とすべきとの意見も根強くある (\*4)

その後、菌類のゲノム解読が進み、ゲノム全体を比較する方法により、二〇一六年にケカビ門の中のグロムス菌亜門として位置づけられている (図6<sup>\*3</sup>)。しかし、グロムス菌門という独自の系統とすべきとの意見も根強くある。グロムス菌亜門には、現在では四目二科三〇以上の属と約三〇〇種が記載されている<sup>\*4</sup>。しかしながら、記載されている種の情報<sup>\*4</sup>は不十分なものが多く、また、カルチャーコレクションに維持されている菌株はそのうちのごく一部である。いずれにしろ、グロムス菌亜門に属する菌は、ジオシフォンという地衣を形成する一種をのぞき、すべてアーバスキュラー菌根菌である。このことは菌類の進化の初期の段階、つまり植物が陸上へ進出した四億三〇〇万年前にアーバスキュラー菌根菌の先祖は植物との共生の道を歩み、そ

の後も植物と共生しつつ、この系統を維持してきたと考えられている（序章）。

また、二〇一八年、グロムス菌亜門と近縁の**ケカビ亜門**の菌類がアーバスキュラー菌根を形成することが発見された。この菌が形成するアーバスキュラー菌根と形態的に類似する化石も発見され、この菌の菌根共生の進化が注目されている（第5章）。

一方、植物の根からDNAを抽出し、そこから根に共生しているアーバスキュラー菌根菌の遺伝子をPCR法で増幅して調べることによって、植物の根に共生しているアーバスキュラー菌根菌の種類を推定できるようになった。個々のアーバスキュラー菌根菌を分離して調べなくても、根から抽出したDNAから菌根菌の種類を調べることができるので、こうしたDNAにもとづく菌根菌の種類に関する情報は爆発的に増え、膨大なデータがDNAデータベースに蓄積されている。データベースから推定されるヴァーチャルな分類基準は四〇〇以上に区分されるが、それらの地球上での地理的な分布の違いはきわめて小さく、世界中どこでもアーバスキュラー菌根菌の菌相は似ていることが示されている\*<sub>5</sub>。これが、アーバスキュラー菌根菌が進化的に古く、大陸移動などで地理的な隔離が起こる前に世界中に広がったためなのか、風や水による移動なのか、あるいは、物の輸送など人間の活動によるものなのかは、今後の研究を待たなければならぬ。

※——「ヴァーチャル」と言われているのは、DNAの塩基配列情報のみで、菌そのものの分離培養をとまなっていないからである。