

クヌギの菌根に関する研究 —着生菌の季節的標徴について—

風間祥治・矢嶋征雄

緒 言

最近、野蚕（天蚕：*Antheraea yamamai*、柞蚕：*Antheraea pernyi*）糸の需要が高まり、その生産も増加している。野蚕の主な飼料はブナ科のクヌギ（*Quercus acutissima* Carruth.）である。クヌギは森林土壌でほとんど肥培管理はされなくとも充分生育する。これは森林内によくみられる現象、つまり、森林内には厚い腐植層があり、そこには多くの菌類が生息し有機質の分解にともなう植物との養分の授受に関与している。そして、その菌類のうち、ある種は樹木の細根に着き菌根（*Mycorrhiza*）を形成する。クヌギの場合についても細根には真白に菌糸がつき、菌との共生関係に起因するもの、あらわれであると思われる。

菌根に関する報告は比較的少なく、クヌギについて報告はない。しかし、クヌギと同じブナ科のクリ（*Castanea crenata* Sied. et Zucc.）の菌根についての報告²⁾はあり、松原はクリ樹における菌根菌の着生は生育を助長するものであり、共生的な関係にあると推論した。

本実験はクヌギの根面に生息する菌について根との生理、生態的關係を解明する一端として、菌の季節的標徴について調査したものであり、その結果を報告する。

供試材料および実験方法

クヌギの根は、本学部付属大室農場（長野県小県郡東部町）内に1973年に栽植された4年生のクヌギ幼樹より、1976年5月から12月まで毎月1回、深さ5 cmから10 cm程度にある菌糸の付着した細根を採取した。採取された根は水洗し包土を取り除き、Formalin acetic alcohol 液で固定し、切片はパラフィン法により厚さ12 μ に截切した。染色はStoughton's stain for bacteria and fungi法により複染色し、永久プレパラートとして菌根の横断面を顕鏡した。

調査は、1) 根の外側に着く菌糸鞘の（*fungal sheath*）の発達を見るため、菌糸鞘の厚さと根の中心から表皮までの径を測定しその割合を求めた。なお、菌糸鞘の厚さについては、菌糸が表皮細胞に密着し層積した部分を測定した。また、2) 菌糸の直径はその横断面で測定した。根の内部については、3) ハルテッヒネット（*Hartig net*）の形成度合、すなわち菌糸の表皮および皮層の細胞間隙への侵入程度を調べるため、表皮細胞を1、それに隣接する皮層細胞の第1層を2、次

に隣接する皮層細胞の第2層を3、としてその細胞間隙への菌糸の侵入値を求め、表皮および皮層の全層数に対する割合を求めた。また、4)青緑に染色された粒状物質の存在する細胞について表皮部および皮層部についてその細胞数を求めた。

1)~4)の値は20切片におけるものであり1)、3)については、1切片につき3視野、計60視野で測定した平均値である。また、クヌギ苗は内における菌と地温の相関をみるため、地中10cmにおける地温を毎月3回、午前9時に測定しその月の平均値とした。

結果および考察

菌糸はクヌギの細根の外側に層を成して生息している。そして、その菌糸鞘の厚さの根組織中心から表皮までの径に対する割合は、1年を通してほぼ $\frac{1}{5}$ 程度である(第1表, Plate 1.3.5.7)。また、クヌギの生長が活発化する5月、6月には菌糸鞘の発達の程度は低く、生長が緩慢となり、宿主の貯蔵養分の増す9月、10月には高い(第1表)。この消長は菌の生育が植物体の根の養分に関係することを示すものであり、菌はクヌギに対して栄養的な依存度が大きいものであると考えられる。また、5月、6月に腐植層内の無機物や水溶性有機質の何らかを細根に付着した菌が利用しているものであれば、菌糸そのものゝ生育も良くなるはずであり、菌糸の生長度の低いことから、その養分は宿主であるクヌギに供給しているものと考えられる(第1表)。

次に菌糸の直径は、宿主の生長に従って6月から9月に至って次第にその太さを増し、8月頃もっとも太くなる(第1表)。また、5月から9月までにおける菌糸の直径の肥大割合は0.15、菌糸鞘の増加割合は0.22となり、菌糸鞘の厚さを増す割合は菌糸自体の直径の増す割合より大きく、菌糸鞘の厚さが増すのは菌糸が太くなって菌糸層が厚くなる以上に菌糸数が増すものと思われる(第3表)。

クヌギ細根面に生息する菌糸は細根組織内部において赤松等と同様ハルテヒネットを形成する。ハルテヒネットの形成度合すなわち、表皮および皮層の細胞間隙への菌糸の侵入程度は、菌糸鞘の厚さの発達と同様、宿主の生長が活発化する5月から8月にはやゝ低く、生長が緩慢となり宿主の貯蔵養分を増す9月、10月、11月には高い(第2表)。また、菌糸は表皮の細胞間隙のほとんどに侵入しているが、皮層部の細胞間隙にはあまり侵入せず皮層の第1~2層の細胞間隙までである。しかも内皮から中心柱の繊維細胞内には全たく侵入せず、これは、菌が根を侵害するものでないことを示しており、また、菌糸の付着した根が十分に生育しうるものであり、菌糸とクヌギの根が共生的な関係にあるものといえる。

さらに、表皮または皮層細胞間隙で菌に周囲の全てを取り囲まれた細胞の多くはやゝ収縮して変形し、特に11月、12月の皮層細胞には著しく多くみられた(Plate 8)。しかし、5月~7月

の皮層細胞はほぼ同形大で整然とし(Plate 2、4、6)宿主の生長が盛んになると宿主細胞が活性化され侵入菌が衰退するかに思われるが、Masui³⁾によると、モミ(*Abies firma* Sieb. et Zucc.)にアンズタケが着生し菌根を形成した場合、根が生長を始めると菌糸鞘が破れるとしている。以上のようにクヌギの場合、菌糸が根部組織内に侵入した場合、皮層第1~2層の細胞間隙までであること、および、5月、6月には変形した細胞が見られないことは、クヌギの菌に対する防御反応の表らわれであり、菌と宿主であるクヌギの間に一定の秩序性が存在するものと考えられる。

また、菌糸に囲まれた皮層細胞のうち、細胞内にチオニンにより青緑色に染色された粒状物質がみられる。N. M. Semahanwa⁴⁾によると、クルミの感染細胞中にタンニン質が形成されるのに対し、感染されない皮層細胞中にはこれらが存在しない事実は、宿主植物の有する防御反応であるとし、著者がクヌギで観察した粒状物質も形態的に非常に類似しており、同氏が云うタンニン系物質の一種であると推定されたが断定はできなかった。

クヌギの場合、この粒状物質は菌糸により細胞の周囲全体を取り囲まれた細胞のうち、特定の細胞のみに存在したが、その細胞数は5月から12月まで変動が激しく、そのうち、5月、7月、9月、12月に多く観察され特に5月に最も多く観察された(第2表)。

しかし、宿主であるクヌギの菌に対する防御反応として生ずるある種の物質であるとする、菌糸鞘の厚さを増すと当然粒状物質含細胞数も増すものと思われたが、菌糸鞘の厚さ、および、粒状物質含有細胞数について両者を比較すると、菌糸鞘の厚さの割合はほぼ上昇の傾向を取るのに対し、粒状物質含有細胞数は6月を除き各時期に変動は多いものゝ必ず存在し、また、菌糸の発達とは無関係に存在した(第2表)。また、さらに皮層細胞間隙における菌糸の侵入度も各時期ともほぼ一定し、皮層第1層~2層細胞までの間隙にとどまり、粒状物質含有細胞数は地温の急に上昇した6月には全たくみられず、この頃の時期において宿主根部組織内に多く侵入するものと推測される。その後粒状物質含有細胞数は1~2ヶ月ごとほぼ定期的に多くみられる。このことから菌の組織内への侵入に対して示す宿主の防御反応に起因する何らかの物質であると思われ興味深い(第2表、Plate 6)。

クヌギ細根に密着する菌の同定は、ほ場において子実体の発生はみられず、また、顕微的にも孢子等もみられず正確にはなし得なかった。しかし菌糸の形態から全菌糸体に隔壁(Septum)がみられ、また、わずかではあるが嘴状突起(clamp connection)も観察され、担子菌(Basidiomycetes)のある種が共生するものと思われる。

以上の結果から、クヌギの根面に生息する菌は外生菌根であり、菌糸が根の細胞間隙に侵入するが、細胞内には入らず、従って、宿主植物により消化吸収されることはない。このことから、菌にだけ有益となり

寄生的であるかのようにみえるが、J. I. Rodale¹⁾によると、菌根菌は水分、無機物、および腐植等の分解で生じた可溶性有機物を宿主植物の根に移行させる作用があるとしており、また、小川⁵⁾によると、宿主植物の過剰に蓄積される糖を菌に消費させ、宿主の生理状態を健全に保つと同時に、細根の枝分れを盛んにすることにより吸収面積を広げ細根の寿命を長くしている。

これらのことより、クヌギと菌糸との相互の関係は、拘束性のない原始協同 (Proto cooperation) ではなく、相互関係には義務的である相利共生であると云える。よって、菌根は野蚕の飼料であるクヌギ林の造成および肥培管理上無視できないものである。

摘 要

クヌギの細根面に生息する菌について、その生理、生態的關係の一端を解明する目的を持ち、1976年5月から12月において菌糸および宿主との関係を調査し次の結果を得た。

1. 細根表皮の外周を取り巻く菌糸鞘の発達は5月、6月に低く、9月、10月に高い。また、菌糸の太さは8月に $2.7\mu\sim 4.6\mu$ (平均 3.7μ) で最も太くなるが、菌糸鞘の厚さは菌糸自体の太さを増す以上に菌糸数が増加し、総体的な菌糸層の厚さを増す。

2. Hartig net の形成度は、5月から8月に低く、9月から11月に高い。また、菌糸は主に皮層第1層から2層程度の細胞間隙に侵入し、一定の秩序性がある。

3. 菌糸で包囲された細胞の一部に粒状物質が形成され、宿主の菌糸に対する防御反応に起因する何らかの物質であると推定された。

4. 菌糸には隔壁および嘴状突起が観察され、担子菌の一種が共生するものと思われる。

第1表 季節別菌糸鞘の増加および菌糸の肥大状況 (600x)

調査月別 測定項目	菌糸鞘の厚さ d (μ)	根の中心から表皮 までの径、 ℓ (μ)	菌糸鞘の厚さ 割合 (d/ ℓ)	菌糸の直径 (μ)
5	20.9	120.8	0.173	1.9~3.4 (2.7)
6	12.6	92.0	0.137	2.7~3.3 (3.0)
7	18.5	84.9	0.218	2.7~3.5 (3.1)
8	17.8	106.6	0.167	2.7~4.6 (3.7)
9	19.4	91.5	0.212	2.5~3.8 (3.2)
10	19.3	86.9	0.222	2.0~3.8 (2.9)
11	15.4	86.0	0.179	2.0~3.3 (2.7)
12	17.3	81.0	0.214	2.0~3.3 (2.7)

註：() 値は平均値

第2表 Hartig netの形成状況および皮層細胞内粒状物質含有細胞数

調査項目 月別 (10cm地温)	細胞間隙侵 入値 (P)	表皮・皮層細胞内 侵入値 (Q)	Hartig netの 形成度 (P/Q)	粒状物質含有細 胞数 (600x)
5 (11.4℃)	1.37	5.42	0.252	272
6 (17.7)	1.87	5.69	0.328	0
7 (16.7)	1.68	5.18	0.324	193
8 (20.8)	1.66	5.34	0.310	57
9 (17.5)	2.03	5.75	0.353	126
10 (12.0)	1.85	5.50	0.336	95
11 (6.5)	1.83	5.10	0.358	44
12 (3.7)	1.77	5.32	0.332	183

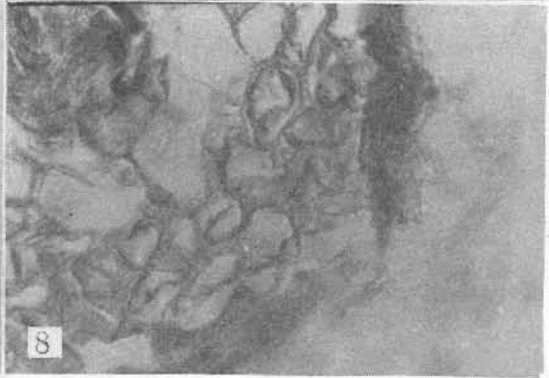
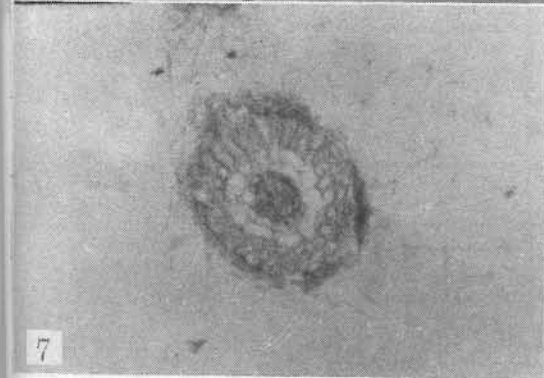
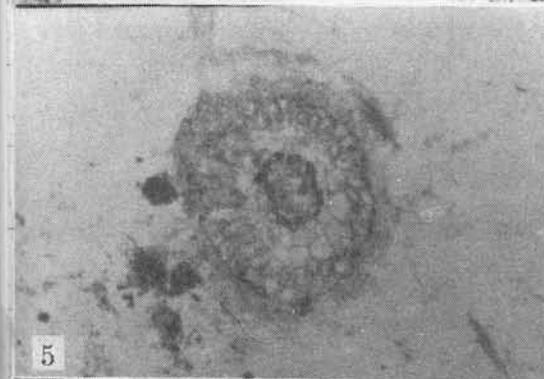
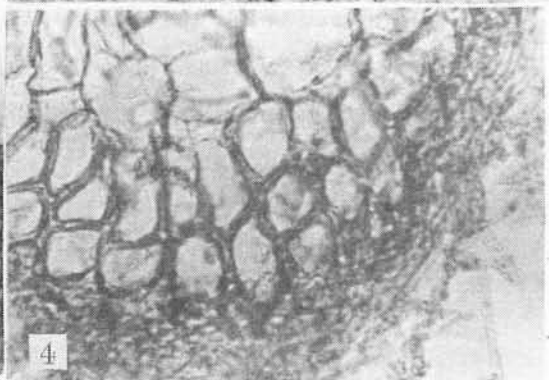
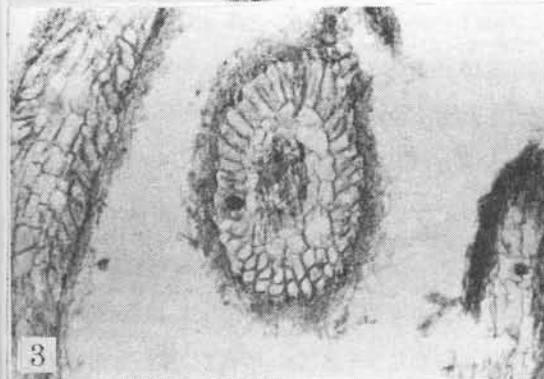
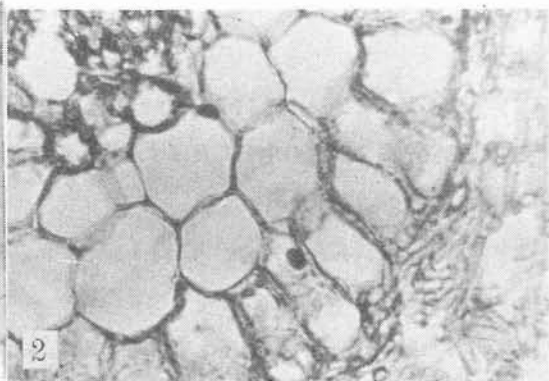
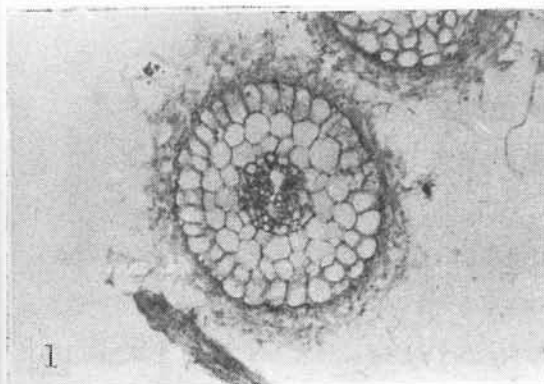
第3表 菌糸および菌糸鞘の生長度

$$\frac{\text{9月の菌糸の直径} - \text{5月の菌糸の直径}}{\text{9月の菌糸の直径}} = 0.15 \text{ (菌糸の肥大割合)}$$

$$\frac{\text{9月の菌糸鞘の割合} - \text{5月の菌糸鞘の割合}}{\text{9月の菌糸鞘の割合}} = 0.22 \text{ (菌糸鞘の増加割合)}$$

写 真 説 明

- Plate 1・5月7日に採取したもの、菌糸鞘は比較的薄い(100x)
- Plate 2・上記の拡大(400x)、菌糸は表皮細胞間隙に侵入
- Plate 3・7月20日に採取したもの(100x)
- Plate 4・上記の拡大(400x)、菌糸は表皮および皮層第1層~2層の細胞間隙に侵入
- Plate 5・9月7日に採取したもの(100x)
- Plate 6・上記の拡大(400x)、粒状物質が細胞内に存在する(矢印)
- Plate 7・12月22日に採取したもの(100x)
- Plate 8・上記の拡大(400x)、表皮および皮層細胞の変形



引 用 文 献

- 1) J. I. Rodale; Mycorrhiza. Pay Dirt. (1975) 37-45
- 2) 松原茂樹; 栗樹の生育に及ぼす菌根の影響に関する研究. 東京都農業試験場研究報告 (1957) № 2
- 3) Masui, K.; Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Series B. 2, 16 (1962)
- 4) N. M. Semahanwa, O. P. Mazur; Mycorrhiza on walnut (*J. regia* L.) and conditions of its formation. I. Z. V. Akad. Nank mold. SSR. Ser. biol. (1968) 4, 517-529
- 5) 小川真; 高等植物の菌根, 土壤微生物実験法. (1975) 395-407. 養賢堂