

アカマツ林における菌根菌, マツタケの

微生物生態学的研究 I

マツタケのシロ

小 川 真⁽¹⁾

Makoto OGAWA : Microbial Ecology of Mycorrhizal Fungus,
Tricholoma matsutake ITO et IMAI (SING.) in Pine Forest I
 Fungal colony ('Shiro') of *Tricholoma matsutake*

要 旨 : マツタケの子実体は通常輪状発生し, 菌糸集団, シロは鈹質土層に環状に拡大成長する。シロの年成長幅は約 10cm である。シロ中心部は分解される菌糸や菌根を含み, 根が集中し, 土壌は乾燥する。この部分をイヤ地というが, その回復には 10 年以上を要することを認めた。シロの土壌断面上の形態は白色の菌糸によって識別され, 菌糸と菌根および土壌の状態によって 9 層に区分した。この層は菌糸集団の拡大に応じて変化する。層 I ~ III は菌糸・菌根の活性部位で, 層 IV 以降は崩壊部位となる。シロの形態には季節的な特徴が認められた。菌糸のみの成長期 (冬), 根の伸長期 (春), 菌糸・菌根の増大期 (梅雨季), シロの一時休止期 (夏), 子実体の発生による菌糸・菌根の分解離脱期 (秋) などが認められた。初夏に発生するハルマツタケはこのシロの成長異常によって起こる。

マツタケのシロには不明確な齢があり, 菌根形成期, シロ形成期, シロ拡大期, シロ衰退期が認められる。シロ形成初期については推定の域を出ない。シロ拡大期にはシロの重合が見られ, 重合によってより大きなシロとなり, ひさご状, 垂鈴状の変形がある。シロの拡大が有害な生物や障害物によって抑制されると, オンドウトリのような変形を生ずる。シロの消滅衰退は急速に進行し, 子実体の発生は線, 点状となる。シロの齢は林齢との相関が高く, 一般に 20 年前後でシロが形成されて, 70 年前後で衰退する。

目 次

序	80
I 調査地の概況	81
II 調査方法	84
III 調査結果と考察	84
1. 地表面から見たシロの形態	84
2. 側面から見たシロの形態	87
3. シロの形態の季節的变化	91
4. マツタケのシロの齢	102
文 献	111
Summary	112

序

‘シロ’という用語は古くからマツタケの発生する場所を指すものとして、主として関西以西の地でつかわれてきた。‘シロ’には多くの場合白の字をあてるが、これは地表面をはいだときに土壌が白く見えるためである。このほか、代、城などもあて字として用いられる。また、地方によってマツタケの発生する場所を‘トッパ’(取り場一富士山)、『ハタケ’(畠一富士山)、『コバ’(意味不詳)、『ツボ’(意味不詳)などと称する。いずれもマツタケの発生が永年にわたって定位置に認められることを示している。マツタケの子実体は環状、弧状、線状、点状、ひょうたん状などに発生するが、地中菌糸が正常に成長した場合の基本形は環状である。これを菌環、土俵ともいうが、衣川¹⁰⁾は子実体の環を茸輪と称する。これはヨーロッパにいう fairy ring や Hexenring に相当する。一方、‘シロ’は子実体のみを指すのではなく、古くから土壌中にある菌糸の存在をばくぜんと意識して使われてきたと思われる。

マツタケの‘シロ’の位置は、子実体の発生位置によって推定される。マツタケの子実体の発生型がさまざまに変化し、発生位置が年々わずかながら移動することは経験的に知られている。三根ら¹⁷⁾は群状、環状、ひさご状などのマツタケ発生位置図を描き、これらのなかには群状から環状になるもの、群状のままのもの、重合するものなどがあり、いずれの場合にも環の内部にはもはや子実体を発生しないことを確認した。犬飼・名越⁸⁾も発生位置図を描き、帯状、群状、弧状の発生はいずれも本来環状発生をしたシロが障害にゆきあって、部分的に菌糸が消失した結果できるものであり、また、環の中心近く発生するオドリマツタケは何らかの理由によって、以前菌糸の発育がなかった所に新しく菌糸層を生じたためにできるものとした。このほか、神(未発表)は青森県で10か年間、沢野²¹⁾は兵庫県で4か年、衣川¹⁰⁾は京都府で5か年間、浜田⁷⁾は京都市で20か年以上にわたって子実体発生位置をマークし、おのおの発生位置を作図した。現在ではマツタケの子実体発生位置だけでなく、一般高等菌類の発生位置もマークし、作図する方法が生態の研究やマツタケ山の施業に用いられている¹⁸⁾。

子実体発生位置の測定結果から、地中における菌糸の年成長量を推定し、シロの齢を判定し、シロ形成時や林齢との関係を求め、シロの林地における最適密度を考えることも試みられた。シロの年成長量については、浅田¹⁾はシロの移動、すなわち土壌中の菌糸の移動が0~1.5尺、千原²³⁾は0.2~0.6尺、ときに1尺以上も伸長すると報告した。犬飼ら⁸⁾は最大 19 cm、最小 1 cm、平均 11 cm とし、浜田⁷⁾は平均 15 cm、沢野²¹⁾は最大 22 cm、最小 2 cm、平均 13 cm とした。これらはいずれも子実体発生位置の2か年の間隔から算出したものである。菌糸は必ずしも放射状に年一定幅で伸長するとは限らず、子実体も菌糸層のある一定幅の上にランダムに発生することが多いために、子実体発生位置によって測定した年成長量は、実際の成長量の近似値である。一方、毎年子実体が近接して発生する場合は地下菌糸の生育が良好で、菌糸の生育が悪いときには毎年発生を見ないことが多い。シロの年成長量は通常 10~15 cm、ときに 15 cm 以上に達することもある。

子実体発生位置と菌糸の伸長との関係については、犬飼ら⁸⁾は菌糸層が春と秋に伸長し、子実体発生位置の移動分だけ成長するとし、衣川¹⁰⁾は菌糸が2~3年前に成長したところに子実体が発生するという。この子実体と地下菌糸との関係には不明な点が多い。

マツタケのシロが定位置に形成され、拡大成長することから、シロにも齢の存在が予測される。犬飼ら⁸⁾は年平均成長量で環の半径を割ってこれを求め、アカマツ林の林齢が25~45年の間にシロが形成さ

れ、50年以上ではシロの形成がなく、消失するとした。シロの齡の決定には、数多くの推定が含まれているために問題が多い。

シロが環状になり、内部がイヤ地化することから、シロの形態には規則性のあることが予測される。通常、シロの外部と内部というような大雑把な分け方がなされる。シロの形態について三村¹⁵⁾はマツタケの菌糸層が鉍質土層中にかたまりになって存在することを認め、増井¹³⁾もこれを確認した。犬飼⁹⁾は菌糸層が深さ 5~10 cm まで土層中に入るとし、衣川¹⁴⁾は A₀ 層の下、鉍質土層の性質によって深さが変化するという、シロ断面図を示した。これによると、菌糸層の深さはシロの先端で深さ 20 cm、シロ内部では徐々に浅くなる。

マツタケ以外の高等菌類にも、fairy ringやそれに類似した子実体の発生習性を示すものが多く、これらの菌もシロといえる菌糸集団を持っている。*Agaricus arvensis* の生態について BULLER⁵⁾が総説したが、この菌は草原に巨大な fairy ring を作り、環の内部では草が枯死し、枯死部に子実体を発生する。環の外縁では草がよく生育し、環内部でも草の生育が回復する²²⁾。LAWES¹²⁾は、菌糸の活性な部分ではアンモニア態窒素が増加し、草の生育が良好になるとした。この菌のシロの形態はマツタケのシロに類似し、A—B層に菌糸層を深く形成し、シロ内部で浅くなる。

Marasmius oreades についても *A. arvensis* と同様の現象が認められる⁴⁾⁹⁾²⁾¹⁶⁾。*Tricholoma nudum* も *M. oreades* と同様のシロを形成し、WARCUP²⁴⁾はこの両者を比較し、土層中に菌糸層が拡大するとその中から土層生息性菌が除かれることを見出した。これらはいずれも腐生性のつよい菌である。菌根菌の例としては *Cantharellus* sp. が増井¹⁴⁾によって観察された。このほかにも *Tricholoma* 属、*Ramaria* 属、*Cortinarius* 属、*Collybia* 属などの菌にも、同様のシロと称しうる菌糸層と菌糸層のまとまりが認められる。

マツタケのシロは本来複合的性格が強く、土層、アカマツなどの寄主、土層微生物などと切り離して考えることのできないものであり、マツタケもそのなかに組み込まれて生活する。したがって、マツタケのシロを理解し、微生物の生活単位としてシロを位置づけるためにはまず、シロの形態をとらえ、動きのあるものとしてシロの各構成要素を立体的に見なければならぬ。マツタケのシロの定義は後述することとするが、本章では狭義に使用し、菌糸層すなわちコロニーと同義に使用する。

本文ではシロの形態すなわち土層中の菌糸の状態に重点を置いて、地表面と側面とから見たシロの形態とシロの形態の季節的变化およびシロの齡について記述する。

I 調査地の概況

マツタケのシロの詳細な調査は、主として調査地 a—京都市左京区岩倉尼吹山、および調査地 b—京都府船井郡瑞穂町質美下において行なった。調査地 a の状況の詳細については後に述べる。ここに記述する結果の大部分は、調査地 b から得たものである。

調査地 a^{*1}: 詳細は後報

*1 調査地 a: 京都市左京区岩倉尼吹山。この調査地は京都市北郊にあり、低い丘陵の一部である。70~80年生アカマツ林で、古くからマツタケを多産したが、現在では最盛期を過ぎ、シロの数も少ない。下層植生は増加し、堆積腐植の量も近年増加した。土層は Er から Ba に移行している。ここでは浜田博士によってマツタケの発生位置、その他の生態調査が20数年にわたって継続されており、1966年以前にはシロの調査の多くがこの調査地でなされた(第IV報)。

調査地 b: 京都府船井郡瑞穂町質美下

本調査地は京都府中部のマツタケ多産地帯にある。調査は 1964 年から 1968 年にかけて行ない、シロの形態、形態の季節的变化、微生物相とその季節的变化、菌根とそのシロにおける分布などを、本調査地において重点的に調査した。

地 形: 調査地点のある尾根は東西にのびる主尾根から南北方向に出た支尾根の一部で、海拔 320m である。東西両斜面はアカマツ林からコナラークスギ林をへて水田に接し、谷には細流がある。マツタケは西斜面に発生し、東斜面には伐採跡に成林した幼齢林がある。傾斜角は 20~30 度で、急斜地と段状の平坦地が多い。

地質および土壌: 基岩は古生層、粘板岩で部分的に硬砂岩が互層をなす。マツタケのシロが現在密集している中腹斜面は衝行土のところが多く、平坦地では残積土の上に小角礫を含む崩積土が堆積している。

アカマツや雑木の成長がかなり良好であるために、堆積腐植の層はアカマツ林としてはやや厚く、L 層 1~2 cm, F 層 2~3 cm, H 層または H-A 層 1~2 cm となり、堆積腐植の分布はほぼ均一である。H または H-A 層には小角礫が多く、樹木の細根量も多いが、菌根や担子菌類の形成する菌糸束は少ない。表層における菌糸層の発達もほとんど認められない。A 層は 2~3 cm でやや暗褐色、ついで褐色の B 層となるが、その境界は不明りょうである。基岩は 70 cm の深さでは現われない。B 層は礫質壤土で孔けきにとみ、やや湿潤である。アカマツの根は深さ 10 cm までに多く、50 cm まで分布するが、それ以下ではほとんど認められない。上述の中腹斜面の土壌は Ba 型土壌であるが、尾根では Ba もしくは Er 型となり、斜面下部では Bb 型となる。

植 生: アカマツは天然更新で、50~60 年生、生育は比較的良好である。この林は従来採草地であり、アカマツ林としては初代林である。アカマツの樹高は 10~15m、枝下高 7~10m、胸高直径 12~27 cm、樹冠幅 3~4m である。立木密度は約 500 本/ha である。樹幹は細長く、上部に樹冠がついた樹形となるが、葉の密度が高いためにアカマツによって閉鎖されて、上層に空間が少ない。樹勢は良好で、上長成長も認められる。枯死木、被圧木は少ない。

下部植生については、中腹にはアカマツ以外の針葉樹は認められない。ネジキ、ホオノキ、ソヨゴ、アセビ、アベマキ、コナラ、ナツハゼなどが、樹高 2~6m で中層を形成しているが、落葉広葉樹の密度が常緑広葉樹のそれに比してやや高いために林内は明るい。下層にはヒサカキ、ツクバネウツギ、モチツツジ、コバノミツバツツジ、スルデ、ヤマウルシ、サカキ、ソヨゴ、リョウブなどがあり、地表にはイヌツゲ、カクミノスノキ、コバノミツバツツジのほふく枝、ヤマウルシの幼樹、サルトリイバラ、ツルアリドオシ、ツルリンドウ、ワラビ、ヤブコウジ、シュンラン、ノヤマノトンボソウ、コウヤボオキなどでまばらに分布する。中層、下層、林床の植生状態はアカマツ林としては密度が低く、林床には地衣や蘚苔類は認められない。植生型はアカマツ-コバノミツバツツジ型である。Fig. 1 にマツタケのシロ位置とアカマツその他の樹木の立木位置を示す。

マツタケのシロ: 調査地点の近くにはマツタケのシロが、半円から弧状を示して 8~9 個あり、30×30 m のコードラート内に 4~5 個が含まれる。最大のシロは半径約 3 m の弧状で、調査に使用した最小のシロは半径 2~2.1 m の環状である。この林内にあるシロの多くは半径約 3 m であり、年拡大成長量を 10~15 cm とすると、アカマツの林齢が 35 年前後から子実体の発生があったと推定される。この林分のように土壌条件が良好で、アカマツの生育が中位以上になる場合にはマツタケの発生時期もしくはシロ形成時期

がおくれ、シロ密度も多少低くなるのが通例であり、ここでも尾根よりにシロが集中し、斜面下部には少なくなっている。

他のアカマツ林に比して、半径の大きいシロが弧状にマツタケの子実体を発生させていることから、地下菌糸層の生育は良好で、拡大成長を阻害する要因も少ないと思われる。調査に使用したシロは環状で平坦地に形成されており、この林分内においてももっとも遅く形成されたものの一つである。

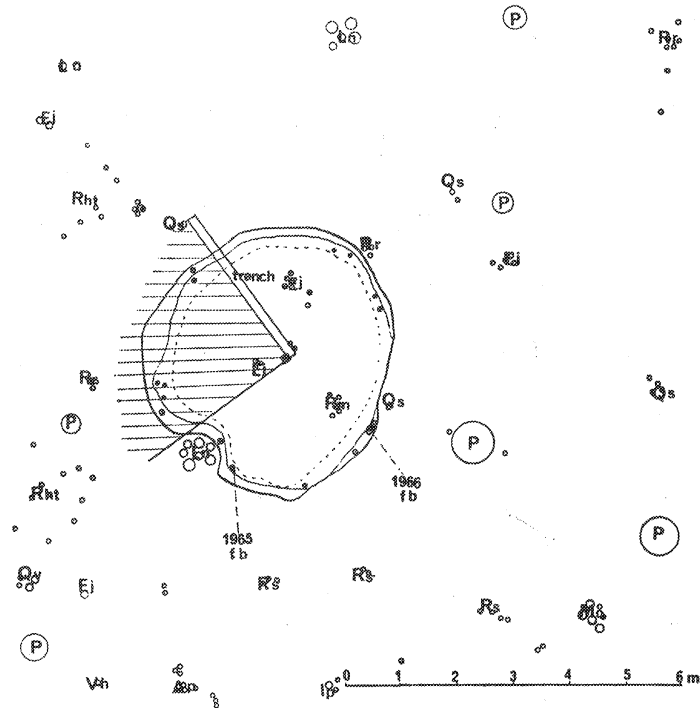


Fig. 1 調査地 b (京都府船井郡瑞穂町) において調査したマツタケのシロ (1966年12月8日)

このシロはマツタケの微生物生態に関する一連の研究に使用された。

1965 fb, 1966 fb : 1965年と1966年に発生したマツタケの位置、実線および点線は1か年間に成長した菌糸層の境界を示す。斜線部は根の分布調査位置を、Trench は1966年11月のシロ断面調査位置を示す。植物名とその略号は以下に示す。

P : *Pinus densiflora*, Qs : *Quercus serrata*, Qv : *Quercus variabilis*, Qa : *Quercus acutissima*, Mo : *Michelia obovata*, Ln : *Lyonia neziki*, Vo : *Vaccinium oldhami*, Vb : *Vaccinium bracteatum*, Ej : *Eurya japonica*, Ic : *Ilex crenata*, Ip : *Ilex pedunculosa*, Ap : *Acer palmatum*, Rs : *Rhus succedanea*, Rt : *Rhus trichocarpa*, Pj : *Pieris japonica*, As : *Abelia serrata*, Ea : *Epigaea asiatica*, Rr : *Rhododendron reticulatum*, Rm : *Rhododendron macrosepalum*, Es : *Evodiopanax septemlobus*, Pm : *Platanthera minor*, Pa : *Pteridium aquilinum*, Sc : *Smilax china*, Cv : *Cymbidium virescens*.

The 'Shiro' of *Tricholoma matsutake* in research area b (Kyoto Pref.), Dec. 8, 1966.

This 'Shiro' was used mainly for the investigations on the microbial ecology of *Tricholoma matsutake* which will be described in the series of these papers. 1965 fb, 1966 fb : fruit bodies occurring positions in 1965 and 1966.

P and other marks : *Pinus densiflora* and understory vegetations. Circular lines show the boundary of mycelial zones grown for a year.

調査地点の近辺には他の高等菌類の発生が少なく、1967年度にアミタケ、ヌメリイグチ、ニシキタケ、オオギタケ、ワサビカレバタケ、ハイイロナメアシタケ、キアブラシメジ、クサハリタケ、チャハリタケなどが認められたに過ぎない。マツタケの発生が最盛期にあたる林分では一般に他の高等菌類が少なく、ことにシロが密集する所では菌類の発生量が少なくなる傾向は、他の調査例によっても確認されている（マツタケ発生環境調査—林野庁未発表）。

後報する調査地 a との主な相違点は、a がアカマツの成長不良の老齢林で、マツタケの発生終期（シロ崩壊もしくは老化期）にあたり、調査地 b はアカマツの生育良好の壮齢林で、マツタケの発生最盛期（シロの拡大期）にあたることである。両地の環境条件を比較すると、a と b の双方に出現する高等植物の種はほぼ同一であるが、a では密度が高く、b では低い。林床植生は a では地衣、コバノミツバツツジが多く、b では全体に疎らである。土壌は a は乾性の Er 型が主で、b はやや湿性の Ba 型が主となる。気象条件では b は a に比して降雨、積雪がともに多く、やや低温湿潤である。

II 調査方法

シロの形態を調査するのに先だって、シロ位置を推定するために子実体発生位置に標識杭を立てた。これによってシロの年拡大成長量、シロの形態、シロの齡、シロの密度、シロの拡大成長の良否などが推測できる。ただし、この標識による方法は地下菌糸の状態を必ずしも正確に伝えるものではないので、詳細な地下菌糸の状態を知るためには部分的に堆積腐植の層をとり除いて菌糸層を露出させたり、シロ土壌の断面を作製したりする方法を用いなければならない。

地表面からシロの形態を観察する場合には A₀ 層を表層から順次除去し、白色の菌糸層を露出させ、菌糸や菌根の状態、土壌の变质状態、根の分布状態などを見て、シロの拡大方向や発育の良否を判定するための試料を採取した。側面からシロの形態を調査する場合には試孔をほって土壤断面を作製し、観察を行なった。試孔の位置はシロの中心点（正確には最初に菌根が形成され、シロが成立した点であるが、実際に決定することは困難であるために子実体の発生位置を数点選んで、環の 180 度距たった側に発生した子実体の発生位置と直線で結び、その直線が交わった点を仮中心点として代用する）を通る直線、または菌糸層の先端が描く弧に対する接線に直角にひいた線を基準線とし、子実体発生位置を通る所とした。

断面の作製は通常の土壤調査の場合と同様であるが、試孔の幅は通常約 70 cm、深さは約 50 cm、断面の幅は目的によって異なり、中心から先端までにいたる場合もあったが、通常約 100 cm とした。断面の作製や試料の採取は、微生物相の調査においては試料の汚染を避けるために入念に行なった。断面上において観察できないものは採集して、顕微鏡などによる観察を行なった。

III 調査結果と考察

1. 地表面から見たシロの形態

調査地 b において、1966 年 12 月 8 日に実施した観察結果について述べる。

A₀ 層の除去は図 1 の扇形斜線部分において行なった。L 層（落葉落枝層）は主としてネジキとアカマツの落葉からなり、約 2 cm の厚さで一様に堆積していた。調査年の秋に落葉したネジキの葉の下には前年落葉した F 層（粗腐植層）があり、その葉脈などの分解のおくれた部分から灰白色と橙色の細い菌糸束が上方に成長して新鮮落葉をとらえ、葉の裏面にコロニーを形成して分解を開始した。これらの菌はおそ

らく担子菌と思われるが、嘴状突起を欠き、分離培養後の菌糸の成長は不良で、低温においてのみ生育する。この菌は多くの広葉樹林に認められ、落葉分解の初期フロアを構成する(小川未発表)。シロの内外においてもこれらの菌は一樣に分布し、L層ではシロの内外における相違は認められなかった。

F層は浅く、厚さ約 1 cm で不均一に分布したが、シロの内外における量的な相違は不明りょうである。シロ内部のF層は多少乾燥しており、ヤマウルシ、ソヨゴ、イヌツゲ、サルトリイバラなど、小低木の根がこの層に多い。アカマツの細根はシロ外部にやや多く、内部には少なかった。シロ外部では白色や黄色の菌糸束や菌根(フォーク状)ならびに白色の菌糸塊が認められたが、シロ内部にはこれらのものがほとんどない。F層に対するシロの影響は不明りょうであった。

H層はシロの中心部分とシロ先端部分では暗褐色または黒色で、それにかこまれる中間部分(シロの中心から約 50 cm の位置に始まり、80~100 cm の位置までつづく)は淡灰黒色となる。この部分は乾燥しているが、H層の厚さはシロ内外で約 0.8 cm で、一樣に分布していた。灰黒色の中間帯にはシロ外部に比して細根が多く、菌糸が成長し、分解したと思われる微粉状構造が認められた。この層には菌糸束や菌糸は認められなかった。

H層を除去すると、白色の菌糸層(マツタケの菌糸集団)が現われ、シロ外部の暗褐色土壌と明りょうに区分された。白色菌糸層と子実体発生位置の関係および年成長量の見かけ上の変化を Fig. 2 に示す。

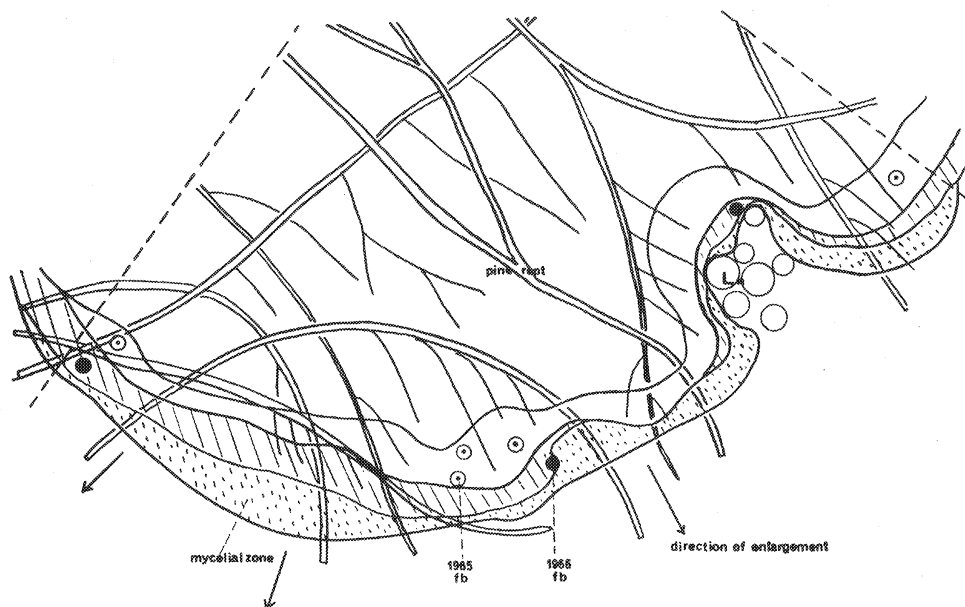


Fig. 2 シロの菌糸層、子実体発生位置、アカマツの根の位置関係、調査地 b, 1966年12月8日
菌糸層の見かけ上の成長幅は場所によってことなり、樹幹、岩石、根の不足などによって拡大が抑制される。アカマツの太い根はシロの中心に多く、菌根をもつ細根は周辺に集中する。

The positions of mycelium, fruit bodies occurring positions and the roots of pine tree in the 'Shiro', Research area b, Dec. 8, 1966.

The parts surrounded by lines show the mycelial zones grown for a year, and these widths vary irregularly. The enlargement of 'Shiro' was retarded by the existence of tree trunks and rocks. The larger roots were abundant in the center of 'Shiro', and the fine ones forming mycorrhiza directed outwards.

冬季にはシロ先端の菌糸が A 層の下に深く入る。子実体の発生位置は菌糸層の先端から 10~15 cm 内部にあるのがこの季節では通例であるが、衣川¹⁾も観察しているように、多いところでは 25 cm, 少ないところでは 3~5 cm へだたっていた。したがって、子実体は前年の秋以降、その年の秋までの間に成長した菌糸帯の上に発生し、必ずしも規則的な成長をせず、シロの先端は凹凸が激しいのが常である。このようになる原因のうち、もっとも大きいのは菌根の発達不良とシロの外部障害物の存在（拮抗菌や根や石礫など）であり、子実体の発生も当然地下菌糸の生育量の多少に支配される。1 本の子実体が孤立して発生した場合、その子実体が発生するのに要した菌糸層の表面積を見かけ上の菌糸層の変質によって判定すると 100~200 cm² となり、ほぼ完全に傘がひらいた場合の傘の表面積に相当した。体積は土壌や根や菌糸を含めて 1,500~2,000 cm³ であった。

シロ先端部の菌糸層上表の菌糸は夏から秋にかけて白色のマット状となるが、冬から春にかけては土壌の空けきに伸長した白色の不定形の菌糸束が認められた。子実体発生位置の近くで土壌の白色がもっとも強く、土壌は乾燥するが、シロの中心に向かうにつれて白色の度合は弱まり、中心近くでは明るい褐色となった。シロの内部には枯死した細根が多く、根の全量も外部土壌に比して明らかに増加しており、アカマツの根は細い根から太い根にいたるまで量的に増加した。

シロにおけるアカマツの根系の状態は Fig. 2 に示すとおりである。直径 5 mm 以上の太い根がシロの内部を横切って成長しており、シロの中心近くではことに多かった。直径 5~10 mm の根は屈曲し、多くの側根が脱落したあとを残していた。直径 10 mm 以上の根はシロの拡大方向とほぼ無関係に交錯するが、それ以下の根にはシロの拡大方向に沿って伸長したものが多く、ある根は成長方向を U 字形にかえており、ある根はシロ内部に向かって伸長したために枯死していた。このような根系の状態と後述する菌根の形態から、マツタケは特定のアカマツの根に着生するのではなく、シロのある位置に入ってきた根やシロが拡大していく位置に、すでにあった根から新しい根を発生させ、菌根化して利用することがわかる。また、シロの中心近くに太い根が多いことから、菌根形成やシロ形成は多数の菌根を作る能力を持った根が集中していた位置で起こるものと考えられる。

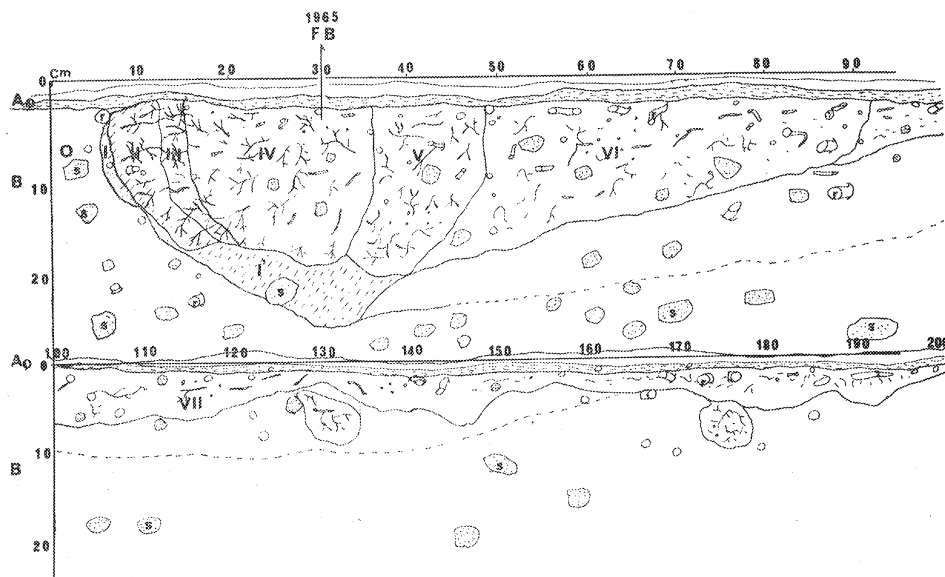
シロ内部の乾燥は著しく、菌糸や菌根が枯死して土壌が細粒化していた。このような状態がシロ内部のほぼ全面にわたって永年維持され、土壌その他の状態が規則的に同心円状に変質し、マツタケの活性を保った菌糸はシロの内部に逆行成長しえない。したがって、シロの内部をマツタケのイヤ地と称することができる。マツタケのシロの内部構造が、各種の立地条件下において形成された多くのシロについて共通であることから（別報一未発表）、ある林内にある数のシロが分布している場合、シロによって占有される面積をマツタケのシロの占有面積、もしくはイヤ地面積としてとらえることができる。マツタケの菌糸が活性な面積は林の面積に比してわずかな量にすぎないが、マツタケのような生活型を持つ菌については、イヤ地（影響を及ぼす領域）も十分考慮する必要がある、同様の傾向は多くの微生物についても無視しえないものと思われる。

なお、マツタケのシロ内部には他の菌類の作る菌糸層、菌糸束、菌根などは認められなかったが、シロ外部にはおそらく *Hydnum* sp. のものと思われる白色の菌糸層が認められた。他の菌類のシロやそれらとマツタケのシロとの関係については別報する。場合によって、シロの外部を未感染部、シロ先端を活性菌根帯、シロ内部をイヤ地部分もしくは菌根崩壊帯などという¹⁹⁾。

1965年 11月 30日に調査地 bにおいて調査した結果を Fig. 3 に示す。土壌断面はシロの中心からシロの外布にかけて 280cm の幅に作製した。Fig. 3 の上段左はシロの先端、下段右がシロの中心で、シロの中心から先端までは 184 cm、1965年の子実体発生位置までは 160 cm であった。1965年の子実体発生は 9 月末から 10 月上旬までの約 15 日間であった。したがって、この状態は子実体発生後の状態である。

F層は厚さ 1~0.5 cm に堆積し、分布は不均一である。シロ内部ではやや乾燥し、シロ外部では湿潤で、他の菌の白色菌糸束が認められた。細根の量は少ない。

A層の発達は不良、腐植の混入は少なく褐色で、厚さ 3~4 cm、B層との境界は不明りようであった。A層、B層はともに小角礫を含み、湿潤、壤土であるが孔げきにとむ。B₁層は黄褐色を呈し、厚さ 30~40 cm で、C層に移行した。アカマツの細根はB層上部に多く、C層ではほとんど認められなかった。マ



0~Ⅶはシロの層位、1965 F Bは1965年10月の子実体発生位置を示す。シロは左に拡大成長し、Ⅰ~Ⅲでは菌糸、菌根の活性が高く、白色が強い。子実体発生に使われたⅣ以内では土壌が乾燥し、菌糸や菌根が分解する。イヤ地の回復は底部から進行する。シロの中心から先端までは約200cm。

0~VII: zones capable of being discerned by the features of mycelium, root and soil. The 'Shiro' was growing leftwards. The mycelium and mycorrhiza were active in zones I, II and III and decaying in zones IV, V, VI and VII. The distance from the edge to center was about 200 cm.

ツタケの菌糸層はH—A層の下からB層に形成されていた。土壤 pH4.5~5.0 で酸性である。

この季節のシロでは一般的にいて、菌糸の性状、菌根の形態および土壤の変質（主として乾燥、構造、色調などによる）における相違にもとづいて見かけ上7層^{*1}の区分が可能である。

層0：菌糸の影響を受けないシロ外部の未感染部を0とする。この層にはマツタケの菌糸層がなく、一般に土壤は湿潤で、シロ内部と明りょうに区別された。菌糸層の先端は菌糸の成長が均一であるために、未感染部と明りょうな一線を画しており、シロの影響は肉眼的にはおよんでいなかった。

層I：シロ先端では白色の不定形菌糸束が菌根をとまわずに伸長し、シロ先端の全縁にわたって幅2cm程度の層を形成していた。これを層Iとする。層Iは冬季にはA₁層の下から発達するためにシロの先端は流線型となる。類似した層が子実体発生位置の下に厚さ5~8cmで形成されていた。これを層I'とする。層Iや層I'内にある菌糸は白色で多少光沢があり、土壤の空けきを束状になって伸長するため、土壤はかたい塊状となる。この菌糸は空中菌糸や胞子や嘴状突起を形成せず、一定の太さを持ち、隔膜を作り、気胞にとむ。この部分や次の菌根を含む層を湿室に入れて放置すると、白色の空中菌糸が発生したが、この菌糸は細く、隔膜を欠くことから先述の土壤中の菌糸と異なっており、マツタケのシロから高頻度に出現する *Mortierella* sp. のものであると思われた。

層Iにあるこの先行菌糸は次の菌根層の菌糸とつながり、そこから栄養を供給されて伸長していると思われる。層IやI'が顕著に現われるのは、アカマツの根の成長が休止する秋から春へかけての期間に限られる。このことからマツタケの菌糸の成長は冬の低温下でも休止せず、成長に必要な栄養源は年間を通じてアカマツから供給されているといえる。

層IやI'では土壤の変質はほとんどなく、含水量や団粒構造にも大きな変化はないという（村田未発表）。また、小原²⁴⁾によれば、この層では細菌や放線菌が排除されない。

層II：後報の形成過程にある菌根（菌根発育段階—1^{*2}、すなわち、先端が菌に犯されず、白色である菌根）を含む層を層IIとする。この季節では層IIは幅4~6cm、シロの先端近くに多く、底部にはほとんど認められなかった。深さは17cmまで達した。

菌糸は層Iの場合と類似するが、菌糸の成長が旺盛なためにマット状になる。空中菌糸の発達はいくつか、土壤の大きな空けきが白色の光沢を持った絹糸状の菌糸で充満していた。

菌根はアカマツの根が成長を休止しているために菌糸のマットの中に形成され、太い若い根でも根冠部を残して全体が黒褐色となり、側根は先端まで黒変していた。アカマツの若い根のはほぼ全面に菌糸が着生するが、フォーク状の菌根に見られるようなマンツルの形成はなく、菌根は多汁質で、枯死した根はない。他の植物の根も正常に成長するが、草本性の植物の根に褐変したものが認められた。白色の菌糸は樹種のいかに問わず着生するが、アカマツの根のように分岐したり、黒変した根は他の植物には認められないことから、他の植物がマツタケに十分な基質を供給するほどの菌根を形成することはないといえる。

層IIでは土壤の乾燥がよわく、層Iに比して土壤はよりかたい塊状となった。層IIの量は子実体の発生

*1 層 zone：マツタケのシロに見られる層0~VIIを示すのに使用した層は通常用いられる土壤層位と異なり、シロの拡大成長にともなって断面上に現われる連続的な水平方向の変化を示すものとして用いた。

*2 菌根発育段階および分解段階：マツタケの形成する菌根は典型的なフォーク、コン棒状、樹枝、サンゴ状などの菌根と異なり、テングス状またはホウキ状となる。この形状は菌がアカマツの根の成長を刺激し、分岐徒長させ数年にわたって連続して菌根を形成するためである。したがって、菌根には形成初期のわかい段階から分解消失する過程が認められる（第II報）。

後にもっとも減少し、冬季には増加がほとんど認められないのが通例である。この層は春以降のシロの拡大成長のための Inoculum として保存されている。

層Ⅱについて菌根がもっとも発達した層Ⅲと層Ⅲ'が認められたが、これらの量は冬にはほとんどなく、幅 2~3 cm、深さ 19 cm で層Ⅳと連続していた。ここでは菌糸の成熟が進んでおり、これらの層は子実体発生前に最大量に達する。

層Ⅲ：層Ⅲの菌糸は空中菌糸を形成し、綿毛状となるが、このマットの中には細い隔膜のない白色菌糸や黒色または暗褐色の太い菌糸が混在する場合がある。層Ⅲにある菌根（菌根発育段階—2）は層Ⅱのものに比してやや細く、汁質であった。若い太い根では2次成長の開始によって菌糸をつけた根の表層が剥離し、側根では先端まで黒変した。菌糸のマットの内には菌根が多数形成され、根の全面が菌糸におおわれる。これに比して層Ⅲ'の特徴となる菌根では菌糸が根からはずれて、根の黒色がつよい。

他の植物の根には枯死しはじめたものがあり、若い吸収根の成長は認められなかった。土壌は層Ⅱに比して白色がつよく、乾燥しはじめ、土壌の細粒化がはじまった。また、菌糸のまんえんによって水を通さなくなり、層Ⅳ以内の不透水層につながる。

層Ⅲの発達の良否が子実体の発生量を左右し、後述のハルマツタケの発生も、この層が夏までに形成されるか否かによってきまる。層Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴなどの底部には層Ⅰ'があって、27 cm の深さまでシロが拡大したといえるが、層Ⅰ'の菌糸密度は低く、上部にある各層とは明りように区分された。

層Ⅳ：層Ⅳは子実体発生あとであり、ここでは菌糸の死滅と菌根の分解が始まる。層Ⅳは幅 19 cm、深さ 19~22 cm であったが、厳密には上下2層に分かれることがある。層Ⅰ'との境界はときに層Ⅱや層Ⅲに近い状態となり、アカマツの根が前方のみでなく下方にも伸長し、菌根を形成する場合のあることがわかる。ただし、その量は少なく、層Ⅴの底部には及んでいなかった。H—A層と層Ⅳとの境界にはアカマツの細根が多かった。これらの細根は菌糸層で成長を促進され、H—A層に入っても成長を続けたものであるが、大部分は枯死していた。菌根の成長が盛んな場合には、このように上下方向にも根が伸長する。

層Ⅳの菌糸は根から離れ、糸状から粉状に変化した。菌糸は内容物に乏しく、気胞が多く、萎縮したり断片状になり、全体として白色の微粉状態となった。糸状の菌糸は子実体発生後約1か月で粉状になる。この菌糸の形態の急激な変化にともなって、土壌は乾燥し、微粉状となる（土壌を水に浸すと浮遊する断片が増加した。アルコールやベンゾールなどの有機溶媒を加えなければ透水性は回復しなかった）。

層Ⅳの菌根（菌根分解段階—1）は枯死している。先端が成長している根では2次成長によって外皮が剥離し、樹皮の生じた根が多くなった。成長を停止した根でも基部から外皮が剥離するために赤味がかった根が増加した。

他の植物の根の大部分は枯死し、シロ内部で発根した根は認められない。

層Ⅴ：前年子実体の発生した層が層Ⅴである。先の層Ⅳまたは層Ⅴ以内を一般にイヤ地という。層Ⅴの幅は 12 cm、深さ 22 cm、底部には消失しかかった層Ⅰ'がわずかに認められた。

層Ⅴの菌糸は不定形の白色粉状であるが、分解が層内において必ずしも均一に進行しないために、部分的に層Ⅳに類似した構造が認められた。ここでは *Mortierella* sp. のものと思われる細い白色菌糸が多数認められた。

菌根は分解段階に入り、側根に形成された菌根では先端のみが黒変し、萎縮しており、太い根からはずれた根の断片が増加した。太い根には側根の脱落したあとが多く、枯死しはじめたものも認められた。根

はいずれも軟質になり、アカマツの根や土壌には刺激臭があった。この刺激臭は層Ⅳから先の菌根にはほとんどない。

他の植物の根も大部分枯死分解する。土壌は乾燥し、細粒状となり、水を通さなかった。シロの全体を通じて土壌の細粒化はもっとも著しく、灰白色がつよい。土壌は粗しょうになった。

層Ⅳと層Ⅴとはかなり明りょうに区分されるが、層Ⅴと層Ⅵとは判別が困難な場合も多く、シロ内部における層変化はシロの先端に比して漸進的である。層Ⅴ以内はイヤ地部分であり、ここでは未感染土壌への回復の程度によって3層に区分される。

層Ⅵ：層Ⅵは幅 45 cm、深さ 20 cm で、シロ内部に向かうにつれて浅くなった。層Ⅰ'の影響はほとんどないが、未感染土壌に比して底部はやや淡褐色であった。

菌糸や菌根として確認されるものはなくなり、アカマツの樹皮をつけた根が増加した。また、根の分解した繊維質の部分や有機物の断片も増加した。

土壌は層Ⅴに比して湿性となり、細粒化の程度も弱まるが、未感染土壌に比較すると不透水性や白色が強いなどの点で異なっており、アカマツや他の植物の若い根は認められなかった。この層における分解も同様ではなく、ところによって層Ⅴの状態が認められた。

層Ⅵ以内の層の表層がつよい白色に見える場合があるが、これはマツタケ以外の菌が点状に繁殖するためであり、この菌はときにH層にも上昇する。

層Ⅶ：このシロではシロの中心から 100 cm 以内を層Ⅶとする。イヤ地状態はかなり回復し、層Ⅵと区分された。ただし、このシロには完全にイヤ地の消失した土壌はない。

層Ⅶは 10～2 cm とシロの中心に近づくにつれて浅くなったが、底部からの回復が進行しているので明りょうに区分できなかった。シロの先端から 130 cm の点や 170 cm の点には分解のおくれた層が認められた。

層Ⅶではマツタケのものと認められる菌糸はなく、菌根もない。H—A層との境界では灰黒色が強く、シロの表層土壌に対する影響はシロの先端におけるよりも強い。アカマツの根では太いものが多く、他の植物の根は大部分枯死していた。ただし、樹種によってはネジキやヤマウルシのようにH—A層からふたたび侵入を始めている根もあった。

この層の土壌は未感染部に比してかなり白色が強く、細粒状構造がくずれて、土壌は粘りをおび、やや湿った状態となった。

マツタケのシロのイヤ地の回復は菌糸や菌根が量的に少ない底部から始まり、表層は変化しがたいのが通例である。これは不透水層の形成によって地表からの水の浸透が起こらず、後報するように微生物フロラの変化が、上表からは起こりにくいことによるものと考えられる。逆に底部では地表の乾燥によってB層やC層から水が上昇し、分解が進行しやすくなるものと思われる。

シロの各層の特徴を略記すると以下ようになる。

層Ⅰ 菌糸：白色糸状から束状。菌根：なし。土壌：かたい塊状、透水性大。形成期間：秋～冬。

層Ⅰ' 菌糸：層Ⅰと同様、ただし量的に少ない。菌根：なし。土壌：塊状、透水性大。シロの底部に形成され、消失は速い。

層Ⅱ 菌糸：白色糸状から束状。菌根：菌根発育段階1～2。土壌：かたい塊状、透水性やや不良、乾燥はない。春と秋に量が増加する。

層Ⅲ 菌糸：白色糸状から綿毛状。菌根：菌根発育段階3。土壌：層Ⅱに比してやや軟質，不透水性あり。春から秋に向かって増加し，子実体発生に使用される。

層Ⅳ 菌糸：白色綿毛状から断片。菌根：菌根発育段階3から菌根分解段階1。土壌：白色細粒状，乾燥し，不透水性大。

層Ⅴ 菌糸：白色微粉状，不定形。菌根：菌根分解段階1～2。土壌：白色細粒状，層Ⅳに比してやや湿性。

層Ⅵ 菌糸：なし。菌根：なし。土壌：白色うすく，細粒状，透水性やや回復，断片化した根その他の有機物が多い。

層Ⅶ 菌糸：なし。菌根：なし。土壌：淡褐色，透水性回復，アカマツの根の分解物が多い。

層Ⅷ 見かけ上未感染部0と異ならない。

時に，層Ⅰと層Ⅰ'を菌糸帯，層Ⅱと層Ⅲを活性菌根帯，層Ⅳ以内を崩壊菌根帯，層Ⅳ以内をイヤ地部分，などと名付ける¹⁹⁾。

3. シロの形態の季節的变化

2において記述したシロの形態は固定的なものではなく，シロを構成するマツタケの菌糸，アカマツの根，微生物相などの季節的な変化に応じて変形し，ことにシロ先端には顕著な変形が認められる。大きな変化がシロの形態に現われるのは根の成長と菌根の形成が休止する冬季，菌根が若い根に形成され，シロの拡大成長が始まる春季から夏季，子実体発生時前後の秋季などである。

シロの季節的变化を追跡するには方法上に問題があり，ここで行なったような断面を作製する方法は必ずしも望ましい結果を与えない。なぜなら，シロの切断によって断面の状態は変化し，同一断面を連続的に観察することができず，先述のようにシロの拡大成長もシロの全縁にわたって均一ではないからである。以下に述べる場合にも子実体発生位置，菌糸層の深さ，各層の幅などにずれを生じているが，これは1個のシロを種々の異なる場所で切断したためである。また，ここにあげる図は代表例に過ぎず，記述した内容は他の調査例を参考とした場合も含まれる。

a. 冬の状態

1966年2月11日に調査地bにおいて観察した断面を Fig. 4 に示す。

菌糸層の先端はH層から約2cm深く入り，流線型となる。層Ⅰは層Ⅱと明りように区分され，深さ約15cmまで半月型に拡大した。菌糸の束状発達は悪く，深さ15cmの位置に少量の活性な菌根が認められたが，このような状態は異常である。

子実体を前年(1965年)に発生した位置の下，深さ15から22cmの所には層Ⅰ'があったが，層Ⅰに比して菌糸量は少なかった。ここでは菌根の形成が年間を通じて認められないのが通例である。B層が浅い場合やB層土壌の緊密度が高い場合には，この層は形成されない。

層Ⅱは層Ⅲとほとんど判別しがたいほど類似し，秋の層Ⅱの大部分が層Ⅲに変化したが，菌根発育段階1～2の菌根は少量残存した。層Ⅰと層Ⅱの境界に菌根発育段階1の根が認められた。これは秋に成長した根に菌が侵入してできた菌根である。

子実体の発生に利用された層Ⅳではシロ内部に向かうほど菌糸や菌根の分解が進んでおり，層Ⅴの状態に近づく。H～A層との境界はやや湿性であったが，層Ⅳの内部は中心部ほど乾燥が著しい。深さ10cm以下の部分は秋とほとんど変わらず，分解の進行が止まり，層Ⅴ以内の部分でも分解はほとんど進まな

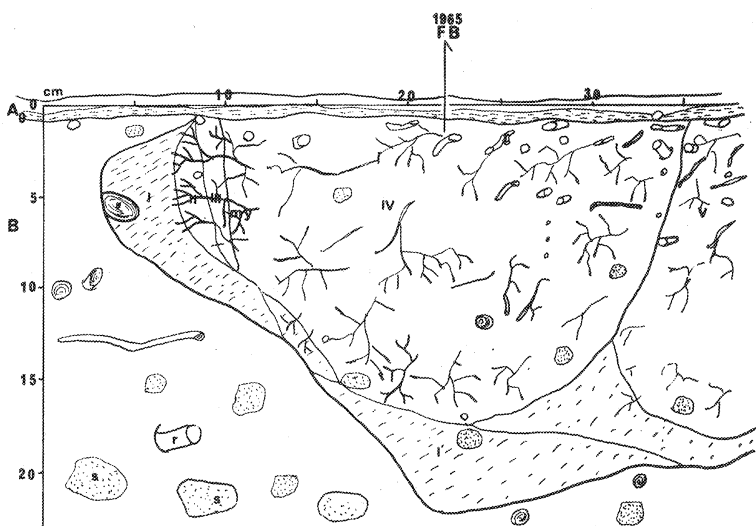


Fig. 4 シロの冬の状態, 調査地b, 1966年2月11日

I～Vはシロの層位を示す。シロは左に拡大し、先端に菌糸のみからなる層Iが底部には層I'が増加し、流線型になる。菌根の分岐成長は冬の低温によって休止するが、菌糸の成長は持続する。

The 'Shiro' in winter, Research area b, Feb. 11, 1966.

I～V: zones of the 'Shiro' was enlarging leftwards. The edge changed to the stream lined shape, and the zone I consisted of only mycelium increased. The development of mycorrhiza ceased under low temperature.

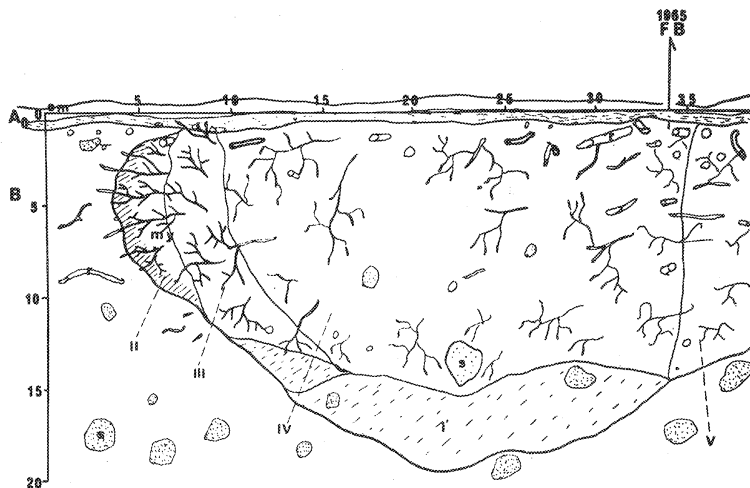


Fig. 5 シロの春の状態, 調査地b, 1966年4月11日

マツの主根は冬の層Iを貫通して成長し、菌根形成と菌糸の成長は3月に始まる。層IVでは菌糸や根の分解が進行する。

The 'Shiro' in spring, Research area b, Apr. 11, 1966.

The leaders of pine roots grew through the zone I in early spring, and mycorrhiza formation and mycelial growth started in March. The mycelial fragments and old mycorrhiza in the zone IV began to be decomposed gradually.

い。したがって、全体の特徴は2に述べた11月末の状態におけるものと大差がなかった。

冬季、林内はかなり湿潤となる場合があり、凍結することもある。降雪のある場合にはA₀層が圧結され、長期間湿潤となる。層Ⅰの乾燥は弱い、層Ⅲ以内は乾燥しており、これによって凍結が妨げられることもあると思われる。アカマツの根の成長は休止しており、層Ⅱにある菌根が春にふたたび成長を開始して伸長することから、アカマツの若い根の先端がマツタケ菌に犯されることがないのは、シロの拡大成長にとって重要なことである。

シロ内部のH—A層は湿潤となり、灰黒色に変化した、おそらく、この季節には上表からシロ内部に水分が浸透すると思われる。一般に低温では微生物の活性が低下するとされるが、調査時に10 cmの地温が5.5°Cで菌糸が成長をつづけている点から、菌類の活性は冬季にもさほど低下しないものと思われる。菌糸がアカマツの根を追い越して先行し、層Ⅰを作るのが冬の特徴である。

b. 春の状態

1966年4月11日に調査地bにおいて観察した断面をFig. 5に示す。

春季にはシロの先端がもっとも激しく変化した。冬季休止していた根はアカマツの上長成長が始まる約1.5か月前の3月ごろから成長を再開した。林内は湿潤状態から乾燥状態に移行し、気温や地温も上昇した。

冬季、層Ⅰと層Ⅱの境界にあったアカマツの根端は3月ごろから成長を始め、5月までには層Ⅰをつらぬいて未感染部に達した。層Ⅰの内部では伸長した根に菌が侵入し、菌根が多数形成された。この菌根の増加にともなって菌糸は束状に発達し、土壌は塊状となり、シロは拡大する。冬の層Ⅰは層Ⅱに移行した。

冬の層Ⅱでは菌糸の量が増加し、乾燥し、冬の層Ⅲのその後の変化が少ないために両者が同様の状態となり、結果的に層Ⅲは増加した。この層とH—A層との境界にはH—A層に向かって成長する根が認められた。層Ⅲの底部の層Ⅰ'にも菌根が形成される場合があり、そのときには層Ⅲの下に層Ⅱができることとなる。ただし、約20 cm以下の深さでは菌根の形成は認められなかった。

層Ⅳは冬の層Ⅲの変質によって多少増加したが、その大部分は冬の層Ⅳであり、冬から春へかけての変化が少なかった。この層のシロ内部に近い方では、層Ⅴへ連続的に変化しているために判別が困難であった。層Ⅳの分解は主として底部から進行した。

層Ⅴの状態も冬と異ならない。層Ⅴ以内ではさらに変化が少なく、冬の層Ⅴの下に残存していた層Ⅰ'が消失した程度である。シロ内部のH—A層にも変化が少なかったが、冬に比してより灰白色となった。

シロ全体の形は冬に比して先端の上方でふくらみ、流線型がうすれ、底部への発達が多少認められた。春の特徴は根が菌糸の成長にまさり、菌根の形成が活発に開始することである。菌糸の成長速度はその拡大量からみて、冬季と春季でほとんど変化しないように思われる。

c. 春から夏へ状態

1966年5月19日に調査地において観察した断面をFig. 6に示す。

菌糸層の先端は4月に比して前方へ5 cm拡大し、深さ12 cmに達した。シロの先端は層Ⅱとなり、菌糸の増加によって未感染土壌と明らかに区分された。層Ⅱの先端には菌根化しないアカマツの白色汁質の根端が約1 cm突出した。層Ⅱの菌糸の束状発達は良好で、太い褐色多汁質の菌根が多く、土壌はかたい塊状であった。4月の層Ⅱの量に比して多く、乾燥する。したがって、菌糸や根の成長に必要な水分の多くは、シロの外部からとり入れられると思われる。

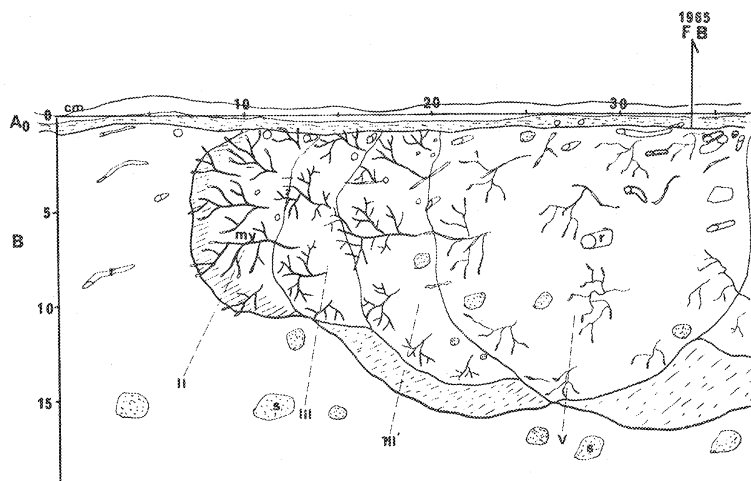


Fig. 6 シロの春から夏への状態, 調査地 b, 1966年 5月19日

シロ先端における菌糸と菌根の成長がさかんになり, 菌糸層は上下へ拡大する。菌糸の成熟した層 III' が現われ, 4月の層IVは層Vに変化する。

The 'Shiro' in May, from spring to summer, Research area b, May 19, 1966.

The mycelium and mycorrhiza were activated on the edge and they enlarged growing upwards and downwards. The zone III' with matured mycelium appeared. The zone IV in April changed to the zone V following to the progress of decomposition.

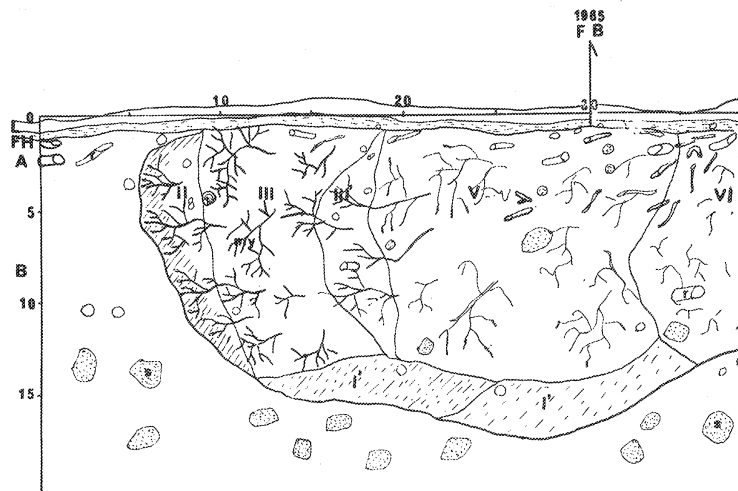


Fig. 7 シロの夏(梅雨季)の状態, 調査地 b, 1966年 6月24日

シロの先端で活性菌根の量が増加し, 菌根の分岐がさかんになる。層IIは減少し, 層IIIが増加、層IVは消失する。

The 'Shiro' in early summer, rainy season, Research area b, June 24, 1966.

The amount of active mycorrhiza with branched fine roots and mycelium increased in the edge. The zone II decreased and the zone IV disappeared.

層Ⅲの内部に連続的な変化が現われ、シロ先端に近い方を層Ⅲ、シロの中心に近い方を層Ⅲ'として区分できた。

層Ⅲでは側根の菌根化が進み、根と菌糸の量が増加した。ここは冬の層Ⅰに相当する部分である。空中菌糸の形成が始まり、土壌は層Ⅱに比して乾燥した。

層Ⅲ'では側根の徒長が進み、細菌根が増加し、空中菌糸が形成され、乾燥が強く、土壌は粒状となった。この層は前年の秋、シロの先端に形成された層Ⅱである。Fig. 6 の例ではこの層の量がかなり多いが、通常こん跡程度にすぎない。

冬と異なって、層Ⅱや層Ⅲの下に層Ⅰ'ができることはない。春以降層Ⅰ'の形成はなくなる。これは冬に層Ⅰ'であった部分にも菌根が形成され、層Ⅱや層Ⅲに移行するためである。垂直方向に向かって伸長した根は弱く、大部分の根は深さ 15 cm 程度の位置で成長を停止した。

冬季の層Ⅳは層Ⅴに、層Ⅴは層Ⅵに移行したが、これらの変化は先端の変化に比して緩慢である。前年の子実体発生跡の層Ⅴでは分解が進行して乾燥が著しいために、この季節には菌根の活性な部分と分解が始まった部分とが明りょうに区分され、活性菌根帯、崩壊菌根帯などの区分の仕方も可能となる。

シロの先端に近いH—A層内には、菌糸層から上方に向かって成長するアカマツの若い根が増加した。層Ⅱや層Ⅲの上のH—A層では灰白色がつよい。

この季節には菌根の形成が盛んになり、菌根の発育段階が明りょうに区分される。菌糸の成長も活発となり、シロの拡大成長にとって重要な時期である。層Ⅳと層Ⅰ'が減少または消失する。

1966年6月24日に調査地bにおいて、Fig. 6 の断面を約 20 cm 削りとった断面の観察結果を Fig. 7 に示す。

菌糸や根の成長が増大し、シロは5月に比して約 3 cm 前方に拡大し、シロの先端は深さ 15 cm に達した。5月から6月へかけての1か月間の菌糸成長量は約 3 cm であった。シロ先端の上方への拡大が起こったために、流線型の形態はきえた。シロは冬からこの季節までに前方へ約 10 cm、下方へ約 5 cm 拡大した。

層Ⅱは層Ⅲが増加したために減少し、シロの前面にわずかに帯状に残った。若い太い根は菌糸層の中に認められたが、先端は白色で成長が続いていた。層Ⅱの菌糸や菌根の状態は5月の例と大差がなかった。

層Ⅲでは主根の成長低下によって側根の菌根化が進むために、細い菌根の量とそれにとまなう菌糸の量とが急速に増加した。空中菌糸も増加し、土壌の乾燥や細粒化も進行した。層Ⅲ'との区別は不明確であった。層Ⅲは底部も拡大し、この季節以降層Ⅲの量は増加した。

層Ⅲ'では層Ⅲに比して空中菌糸が多く、菌根は細い。6月の断面ではこの層の量が少なかったが、ハルマツタケの発生する場合などにはかなりの量に達する。層Ⅲ'は菌糸が成熟した層である。

層Ⅳ以内には顕著な変化は認められなかった。前半の子実体発生位置の下では徐々に分解が進行し、層Ⅴに移行した。分解は底部から進行したが、分解速度が不均一なために、ところどころで層Ⅳに近い状態が見られた。

H—A層やシロの中心近くでは別種の菌が出現したり、小動物が入ることもある。他の植物の根も成長を始め、ヤマウルシやネジキの吸収根がシロの中心近くの表層に出現する。

5月から6月にかけてシロの成長はもっとも盛んとなり、梅雨期の雨量の多少がシロの発育に大きな影響を及ぼす。この季節に降雨の多かった1964年には、5月にアカマツの若い根が良好な発育を示し、6月

には菌糸層の拡大量が増加したが、降雨の少なかった 1967 年にはアカマツの根の成長が悪く、5 月と 3 月のシロの状態がほとんど変わらず、シロの成長が停止したことを示した。

5～6 月の降雨量もしくは有効な土壌水分量はシロの発育を左右し、子実体発生にも関係する。ことに乾燥の激しいアカマツ林ではこの季節の雨量が重要な要因となる。

d. 夏の状態

1966 年 7 月 15 日に調査地 b において観察したシロの断面を Fig. 8 に示す。

6 月に比して菌糸層はかなり拡大した。冬の状態からは前方へ 10～15 cm、下方へ 5～8 cm 広がった。シロの先端では菌糸が H—A 層の中まで上昇し、流線型は完全に消え、深さ 10～15 cm の所でも菌糸が前方に拡大したために、シロの先端は弧状になった。夏には地表温度の上昇によって表層での菌糸の成長速度が低下し、B 層土壌中での成長が増加する。

層 II は鎌形になり、菌糸は束状で密度が高まり、菌根はアカマツの主根の成長低下により、根端近くまで菌根化した側根が発生した。菌糸の成長速度は根の成長速度とほぼ同程度もしくは根の成長速度が低くなるために、層 II の先端では菌糸の量が多く、1 cm 程度根に先行する場合もある。

層 III では側根の分岐伸長がはげしく、菌糸は束状から綿毛状になり、それにともなって土壌は乾燥し、細粒化した。

層 IV の量は少なく、菌糸は綿毛状で、菌根は分解しはじめた。層 V 以内の状態にはほとんど変化が認められなかったが、5 月に層 IV であった所の大部分が完全に層 V の状態に移行した。6 月に残存していた層 I' でも菌根が形成され、わずかな部分を残して層 III に加わった。

7 月から 8 月にかけて、活性な菌根の量は最大に達し、見かけ上菌糸層は成熟しはじめた。

シロの先端の H—A 層には浅い白色の菌糸層が形成されたが、この中に菌根はなく、分離すると *Mortierella* sp. が出現した。

夏の林内は乾燥がはげしく、マツタケの発生する尾根沿いでは草本性植物が枯死することもある。乾燥のために未感染土壌とシロ内部の判別が困難になることもあるが、このような極度の乾燥状態ではシロ内部は逆に湿性となる。シロ内部の水分量は、年間を通してかなり安定していると思われる。

e. 子実体発生前の状態

1966 年 8 月 28 日に調査地 b において観察したシロの断面を Fig. 9 に示す。この季節までにマツタケの菌糸は最大量に達し、成熟する。

1966 年、この地方では 9 月 15～16 日に地温が 19℃ に低下し、子実体原基が誘発され、9 月 29 日に子実体を発生した。したがって、この状態は子実体形成直前の状態であるといえる。

菌糸層は H—A 層の境界や底部へも拡大し、層 II は幅 3～5 cm、深さ 17 cm となった。菌糸は層 II においても束状から綿毛状に変化した。菌根の量は増加し、細い菌根が多くなった。

層 III は上部で幅 15 cm、下部で幅 10 cm、深さ 17 cm となり、年間を通じて最大量となった。菌糸は綿毛状で土壌の空げきに充満し、菌根は成長限界に達して細い。土壌は乾燥し、軟質となった。層 I' が層 III の下に幅 3～4 cm 形成され、ここでは菌糸がやや束状であった。

冬に層 IV であった位置は層 V に変化し、層 V であった所は層 VI に変化した。シロ内部の変化は夏に急速に進行する。

図に示す杭の位置は、前年 (1965 年) に子実体が発生した所であり、子実体発生に利用された範囲は層

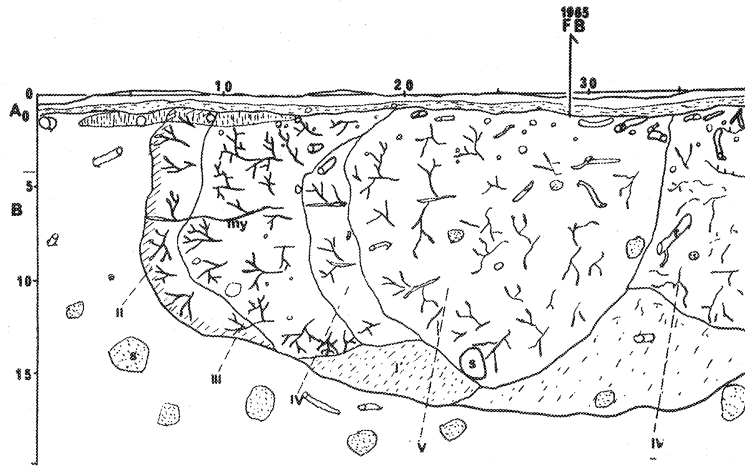


Fig. 8 シロの夏の状態, 調査地 b, 1966年 7月15日

主根の伸長が休止し, 菌根の分岐がさかになる。菌糸層は A₀ 層直下まで上昇。シロの分解が進行し, 6月に層 III' であった部分は層 IV にかわる。

The 'Shiro' in mid summer, Research area b, Jul. 15, 1966.

The growth of leaders ceased transiently in this season, but the branching and formation of fine mycorrhiza on pine roots continued. The decomposition of mycelium and mycorrhiza progressed in the inner part of the 'Shiro'. The zone III' in June changed to the zone IV.

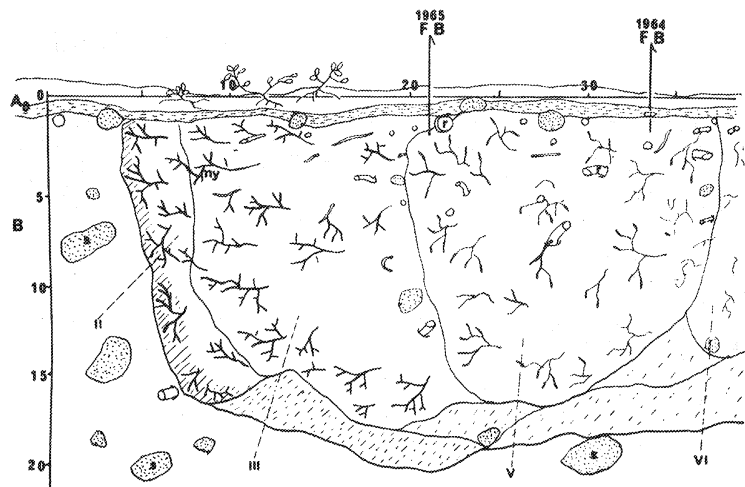


Fig. 9 子実体発生前のシロの状態, 調査地 b, 1966年 8月28日

根の成長は休止する。活性な菌糸と菌根が最大量に達し, 子実体発生に使われる層 III が増加し, 菌糸は成熟する。

The 'Shiro' before the fruit body formation, Research area b, Aug. 28, 1966.

The growth and development of root stopped apparently. The amount of active mycorrhiza and mycelium reached to its maximum, and the zone III with matured mycelium which will be utilized for the fructification increased.

Vである。1966年の子実体発生は層Ⅲの部分に起こるが、この層Ⅲは前年の秋、子実体発生時にシロの先端に残存した部分と、その後成長して加わった部分および根の成長開始以後に新たにできた部分から成りたっている。したがって、子実体発生はこの層Ⅲの上表面の全面に起こる可能性があり、先の1965年の発生位置が層表面の2点にわかれていることも、これを裏付ける。

この状態から原基形成までの間に、地表近く(H—A層)では厚い白色菌糸のマットが層Ⅲからシロの先端にかけて広がった。所によってこの菌糸のマットは、黄色から褐色の斑点状になった。この菌糸のマットから分離すると種々の菌が得られた。この白色菌糸のマットはマツタケの菌糸ばかりから成っているとはいえない。

子実体形成時にいたるまでの間、土壌中の菌糸は成長を続けたが、根の成長が休止し、シロの先端にわずかな層Ⅰが形成された。

地温が19°C以下に低下すると、H—A層に白色菌糸の厚いマットができ、その上表面(層Ⅲの上表面)に白色の菌糸塊、すなわち子実体原基が形成された。この菌糸塊は初め白色、後頂部が褐変し、高さ1~2cmで子実体の形を示した。菌糸配列は規則的で、菌糸の結合は強く、汁質である。子実体原基は層Ⅲの上表面全面に発生するのではなく、特定の場所に集中しがちであり、多数の原基のうち子実体となって生育を完了するものはごくわずかである。成長した子実体の基部近くには枯死した原基がしばしば認められた。

原基形成後、子実体が成長するにつれて、空中菌糸の量が増加し、層Ⅲと層Ⅲ'とでは菌根は枯死し、土壌の乾燥と細粒化が急速に進行した。

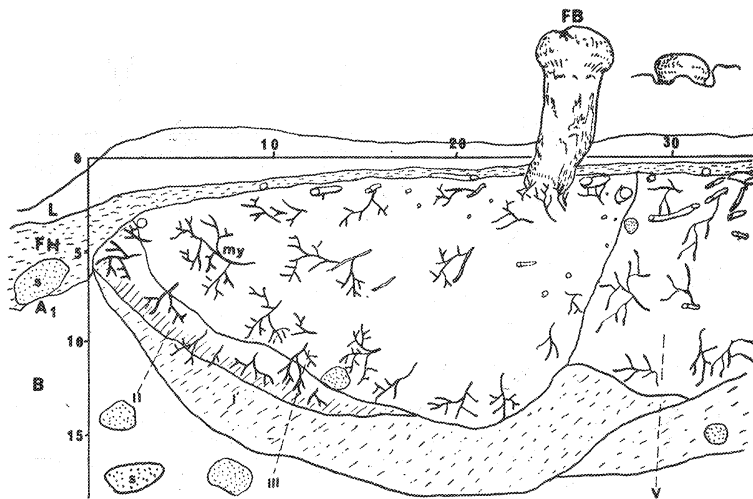


Fig. 10 子実体発生時のシロの状態, 調査地b, 1966年10月4日

子実体原基形成後2週間を経過し、層Ⅲでは土壌の乾燥と細粒化が進む。層Ⅱは減少し、先端に層Ⅰの形成と根端の成長が認められる。

The 'Shiro' at the fruit body occurring time, Research area b, Oct. 4, 1966.

This profile was examined two weeks later after primordia formation. The desiccation of soil and destruction of soil aggregates were observed in the zone Ⅲ, and the changes from the zone Ⅲ to the zone Ⅲ' could be recognized. The amount of the zone Ⅱ decreased, and the formation of the zone Ⅰ started on the edge. The newly growth of root tips initiated.

f. 子実体発生時の状態

1966年10月4日に調査地bにおいて観察したシロの断面を Fig. 10 に示す。

子実体は高さ 8.3 cm, じくの太さ 1.8 cm のつぼみである。この大きさから、子実体は9月20日以前に原基が形成され、約2週間を経たものと思われる。シロの概形は微地形の変化によって多少ゆがんでいるが、季節的特徴には変化がなかった。

シロ先端には層Ⅰが発達した。これは層Ⅲの下層Ⅰ'と連続しており、菌糸の成長が子実体形成の前後にもつづいていることを示していた。冬に向かうに従って、シロ前面の層Ⅰの発達が良好となり、層Ⅰ'と層Ⅰは区分されるようになった。

層Ⅱは層Ⅰと逆に上部で幅広く、下部で細い。この層は所によっては層Ⅲと区分できないほど少なくなることがある。アカマツの根冠以外、根は黒化し、主根の先端から数mmの所まで側根が発生した。菌糸は層Ⅲに比して多少束状となった。

層Ⅲでは菌糸が綿毛状から断片状となり、菌根には外皮の剥離したものが増加した。この傾向はシロ内部に近いほど激しく、層Ⅲの全域にわたって菌根は細くなり、根と菌糸が遊離しはじめた。土壤の乾燥は子実体の成長につれて、子実体の基部から周辺に及び、白色粉状体が増加し、土壤の細粒化も進行した。子実体が成長しきったときには層Ⅲは層Ⅳに変化する。この変化は急速である。

層Ⅴからシロ内部への変化も徐々に進行し、この季節には層Ⅳ、層Ⅴ、層Ⅵなどの相違が明りようとなるために、一見シロに年輪状構造ができるように見える。

地表(H—A層)に発達した白色菌糸のマットも子実体が成長するにつれて消失し、H—A層が灰白色に変化した。A₀層には変化が乏しい。

子実体発生時のシロの形態(内部構造)は他の季節に比して単純となる。各層において激しい変化が認められ、とくに層Ⅲではほぼ1か月間に多量の菌糸が子実体形成に利用され、枯死するものと思われる。子実体が発生しなかった場合でも層Ⅲの変化は徐々に進行し、菌糸は消滅する。

この状態が先述の11月の状態に移行し、1年間の成長が完了する。

g. ハルマツタケ発生時の状態

ハルマツタケの発生条件については衣川¹¹⁾が考察している。マツタケの子実体も他の多くのきのこ類の場合と同様、春と秋に発生することがある。梅雨期から夏に発生するマツタケをハルナバ、サマツ、ツユマツタケ、ミドリマツタケなどと称する。

ハルマツタケの発生時期は九州、四国、中国地方などの温暖な地域では、3月下旬以降から6月上旬まで(発生期は春に2回あるともいう)、近畿地方では6月中旬から7月上旬、長野では6月下旬から7月中旬までとなる。富士山や北海道のように寒冷な地域では7、8月にマツタケが発生し、9月まで連続するために発生期は年一度となる。

子実体発生期が2度あり、同一のシロで近接して2度子実体が発生した場合にはハルマツタケがシロの内部に、アキマツタケが外側になる。両者の発生位置のずれは数cmから10cm程度である。したがって、ハルマツタケとアキマツタケは全く同一のものであり、環境条件の差によって異なる時期に発生したものとしてさしつかえない。

1966年6月24日、調査地bの調査地点から約30cm距たった所にあるシロに発生した、ハルマツタケの発生位置と菌糸層を Fig. 11 a, b に示す。この位置の近くでは前年の秋にも子実体を発生した。

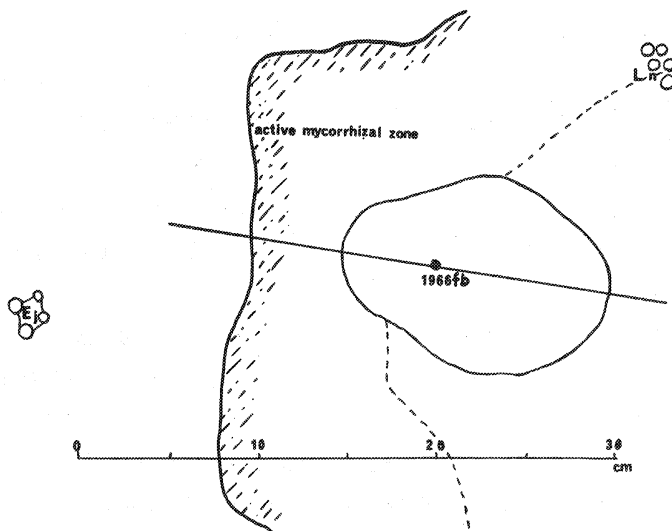


Fig. 11, a. ハルマツタケ発生時の状態, 調査地 b, 1966年 6 月 24 日

1966 fb : ハルマツタケ発生位置, Ln, Ej : ネジキ, ソヨゴ, 子実体発生に使われた実線でかこまれた部分はシロの中にあり, その80%近くは通常の層Ⅳから層Ⅴに含まれている。試溝は直線にそってほられた。

The 'Shiro' at the fruit body occurring time in summer, Research area b, Jun. 24, 1966.

1966 fb : fruit body occurring position in summer. The trench for observation was dug along the linear line. The part surrounded by circular line was utilized for the fruit body formation. About 80% of this part belonged to the zone IV and V in normal case. Ln : *Lionia nejikii* Ej : *Eurya japonica*

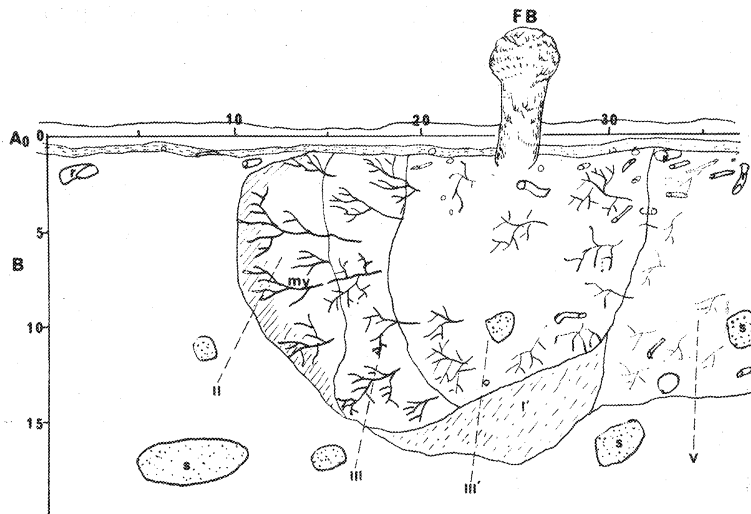


Fig. 11, b. ハルマツタケを発生したシロの断面, 調査地 b, 1966年 6 月 24 日

秋にマツタケを発生する正常な場合に比して層Ⅱ, 層Ⅲと層Ⅲ'の量が多く, 子実体を発生した層Ⅲ'は層Ⅲおよび分解の進行した層Ⅴと明りょうに区別される。

The profile of 'Shiro' occurring fruit body in summer, Research area b, Jun. 24, 1966.

The amount of the zone II, III and III' in this case were more abundant than that in the normal cases in fall. The zone III' was discerned from the zone III and V by decaying mycorrhiza.

子実体は高さ 5 cm, じくの太さ約 1.5 cm のつぼみで, 6 月 10 日前後に原基が形成されたと思われる。

地表面から, ハルマツタケの発生位置と菌糸層との関係を観察したのが Fig. 11, a である。発生位置から菌糸層の先端まで 15 cm, 発生に利用された部分(乾燥程度, 菌糸, 菌根などによって判定)の約 80% は昨秋発生に利用された部分に食い込んでいた。秋の発生状態に比して, 子実体発生に利用された部分は少なく, シロの先端には菌糸が束状となった部分も残存していた。地表にはマット状の菌糸が少なく, 未成熟もしくは枯死した子実体原基は全く認められなかった。

ハルマツタケの発生位置を通る直線 (Fig. 11, a に示した) に沿って試溝をほり, 観察したシロの断面を Fig. 11, b に示す。

先に示した図 7 (6 月の状態) と比較すると, 層 II の形態は異ならない。層 III は幅 3~4 cm でその下にわずかに層 I' があつた。子実体発生に利用されるのは 6 月の層 III' で, この内部構造は 10 月の子実体発生時の状態と同様であつた。層 III' は幅 13 cm, 深さ 15 cm, 底部に層 I' をつけていた。6 月の正常な状態では層 III' はわずかで, 層 III とあわせても幅 10 cm 程度であつたが, ハルマツタケの発生するときには層 III と層 III' との幅が 17~18 cm となつた。地表から見た場合, 層 III' は層 V の中に食い込んでおり, 子実体の発生位置もシロ内部に近く寄っていることから, ハルマツタケの発生に利用された層 III' は前年の秋に子実体の発生に関与せず, 残存した部分か, 前年の秋までの成長がこの部分でおくれ, 秋以降

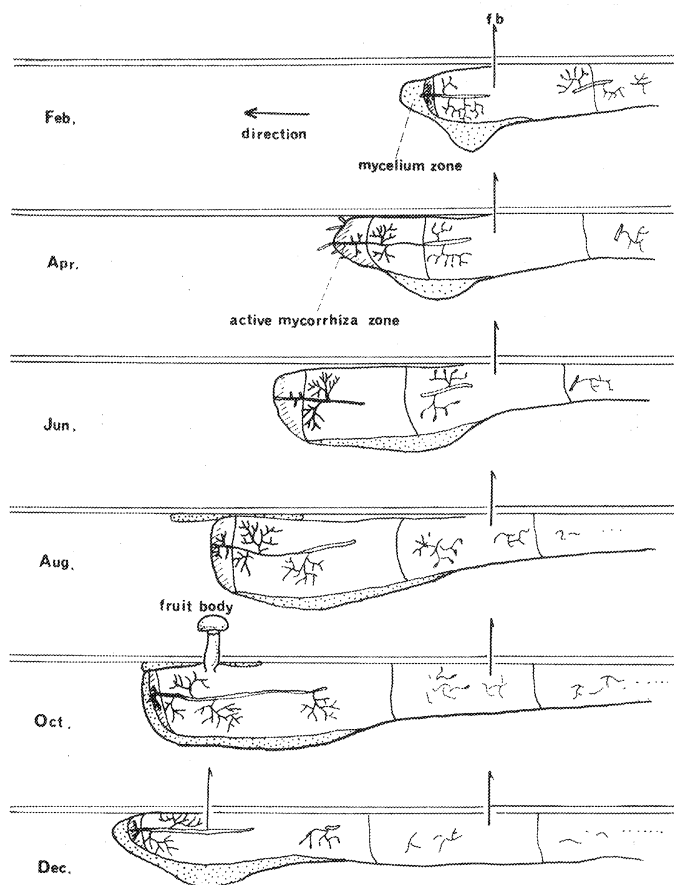


Fig. 12 シロの拡大とその季節的変化, 関西地方

点部分は層 I と I', 斜線部分は層 II を示す。黒色の根は活性菌根, 細い根は分解される菌根, シロ先端の白い根は主根を示す。菌糸の成長は年間を通じて持続するが, マツの根の成長は季節的にことなり, シロの拡大は両者の順調な成長による。

Enlargement of 'Shiro' and its seasonal variation in Kansai district.

Dotted parts represent zone I and I' and shadowed part zone II. Black roots mean active mycorrhizae, fragmented fine roots the decaying ones and white roots on the front the leaders of pine root respectively. The mycelium continues to grow through a year, but the root growth varies according to seasons.

に急速に成長した部分かのいずれかであると思われる。いずれにしても、ハルマツタケは菌糸の成長のサイクルのずれによって生ずるものであり、子実体発生に好都合な環境条件になったとき、菌糸が子実体を発生しうる量に達し、質的にも成熟しておれば、どこでも子実体発生は可能であろう。このような傾向は他の菌類にも認められる。

シロの季節的变化を要約するために模式を Fig. 12 に示す。

冬：菌糸のみの層Ⅰが先行し、シロの先端は土壤中に深く入って、流線型となった。根の成長は休止し、菌根の量は減少する。

春：根が成長をはじめ、層Ⅰを貫通して、シロの先端に若い根が現われる。菌根が形成され、量的に増加し、菌糸量も増加する。

夏：梅雨期の6月から根の伸長成長が低下し、側根の分岐とその菌根化が進む。シロは深さが最大となり、A₀層の境界にまで上昇する。

秋：子実体発生直前に菌糸と菌根の量が最大となり、子実体発生に必要な菌糸量がこの季節までに蓄積される。根の成長は休止する。子実体発生によって土壤は乾燥し、細粒化が著しくなる。活性菌根を持った層はもっとも減少し、シロ先端に層Ⅰが残る。子実体発生以後、菌糸や菌根は分解するが、その進行速度はシロ先端の変化に比しておそい。

ハルマツタケの発生はシロの異常発育により、梅雨期その他に見られるものであり、アキマツタケと異質なものではない。

季節的な変化は主として、菌糸の発育と菌根の発育および分解段階によって特徴づけられるが、これらの変動は土壤構造、シロの微生物相などにも大きな影響を与える(後報)。

菌糸の成長速度は季節によってほとんど変わらず、質的变化が大きい。菌糸は根から離れて成長することも可能であり、ことに層Ⅰ'の形成は、土壤中における菌糸と根の環境条件に対する要求が異なっていることを暗示する。

アカマツの根の成長は季節によって異なり、成長と休止、主根と側根の生育時期の相違などが認められる。マツタケの菌糸は、このような根の成長の季節的变化と調和を保って菌根を形成し、年間を通じて共生関係にある。

一方、シロ内部(イヤ地部分)の変化と回復は緩慢であるが、この緩慢さが逆にシロ内部を安定した状態に保ち、シロが崩壊するのを防止する。

マツタケの生活は土壤中における連続的な菌糸の成長と菌根の形成およびシロ内部の安定によって保たれる。マツタケの新たに成長する菌糸は、それ以前に成長した菌糸から由来し、連続する菌根から基質を供給されて、絶えず拡大成長することができる。マツタケのシロが環状に拡大成長するためのもっとも必須な条件は、菌糸が放射状に広がる性質をもち、それをささえる基質の供給がたえず、シロが微生物相として安定状態にあることである(後報)。

4. マツタケのシロの齢

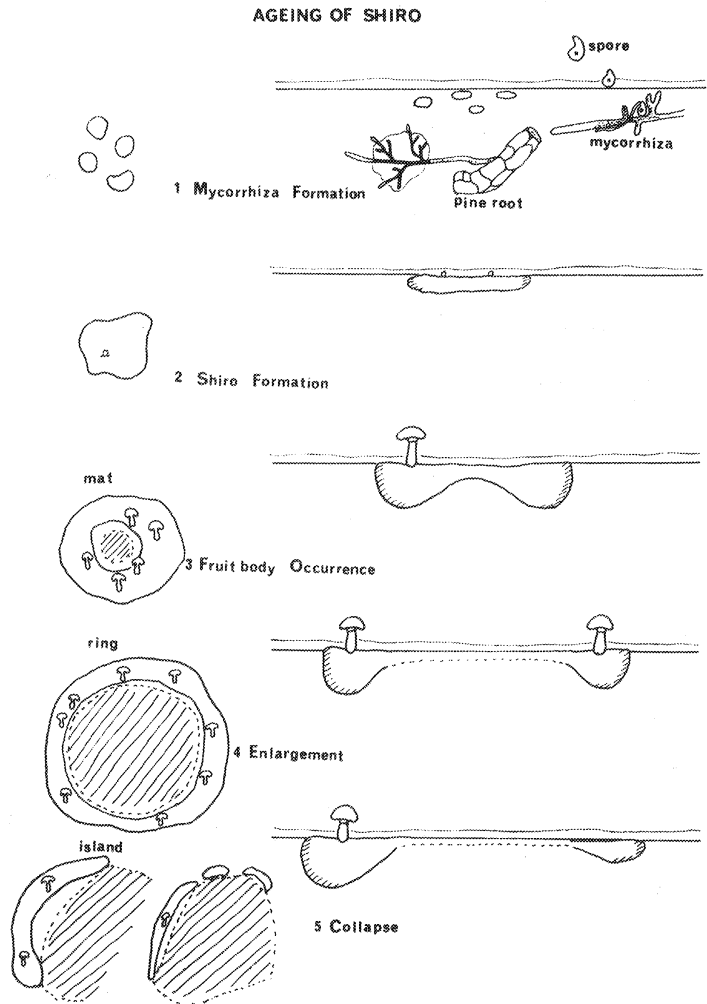
アカマツの林齢とマツタケのシロの形成が相関関係を持っていることは経験的にも知られている。シロは菌根の形成にはじまり、固定した領域を形成し、種々の条件によって変形しながら拡大成長し、それを取りまく環境の悪化にともなって消滅する。このようなシロの生育状態を、一定地点で長期間観察しつづけることは不可能であり、とくに菌根形成やシロ形成などの子実体発生前の状態を知ることはできない。

Fig. 13 シロの齢 (シロ成長過程)

1. 菌根形成期：胞子が着生，成長し，若い菌根ができる。2. シロ形成期：菌根と菌糸の小集団ができる。3. 4. シロ拡大期：3では子実体が群生，4では環状発生する。シロの中心はイヤ地化する。5. シロ衰退期：子実体は線または点状に発生し，シロはきれて島状になる。

Ages of 'Shiro'

1. Mycorrhiza forming period. The propagules attach and grow along root tips forming mycorrhizae. 2. 'Shiro' forming period. The mycelial mat with mycorrhiza is formed. 3, 4. 'Shiro' enlarging period. The sporocarps are occurring from small colony, gregariously in 3rd stage. 5. 'Shiro' collapsing period. The sporocarps occur on line or solitarily on small colonies remaining like islands.



したがって，ここではシロの形態と子実体の発生習性にもとづいて，シロの形成から消滅にいたる過程を推測することとする。シロの成長過程の模式を Fig. 13 に示す。

A. シロ形成期

成長過程の第1段階は菌根の形成である。子実体から生産される胞子の寿命は短く⁷⁾，遠距離の分散には適さない性質をマツタケは備えている。胞子が林内に飛来し，土壤に達して発芽するとしても，その発芽率は低く，菌根を形成しうる若いアカマツの根に達するのはさらに困難であろう。ことに子実体の発生する秋には根の成長が悪いのが通例である。また，たとえ根面に達して胞子が発芽し，一時的に菌根を形成した場合でも，他の微生物との競争があり，なかでも他の菌根性菌の存在の有無は重大な問題である。さらに一時，菌根となった根がその後も成長を持続しうるか否かという点でも，困難な問題が多い。マツタケの場合，菌根形成率はかなり低いとするのが妥当のようである。もっとも，胞子の分散および受容体となる幼齡アカマツの根の生理や生態についてもほとんど研究例がなく，菌根の形成に成功した例もないのが現状である。シロの生態から推測して，シロが形成されるためには土壤の有機物含量が低く，土壤表

層に寄主の若い根が多数分布し、その若い根に寄生、または共生する微生物が、寄主の根圏に少ないことなどが必要であると考えられる。

これらの菌根が集合してコロニーを形成し、その量が子実体発生にとって十分となる時期が第 2 段階、すなわちシロ形成期である。シロ形成のためにはいったん菌根となったアカマツの根の成長が持続し、菌根形成が他の根にも伝染しなければならない。シロ形成の初期には菌糸層は地表に浅く広がり、成長するにしたがって土壤中に深く入る傾向がある。したがって、シロが形成後安定するためには、土壤条件が良好でなければならない。この第 1 と第 2 の段階を含めてシロ形成期と称し、前者を菌根形成期として後者と区別する場合もある。いわばこれらの段階は、アカマツ林に対するマツタケの感染期であるともいえる。

B. シロ拡大期

第 3 段階はシロが子実体を発生しながら、拡大成長するシロの拡大期である。一般にはこの段階に達してはじめてシロの存在が確認される。したがって、Fig. 13 の 1 と 2 は推測の域をでない。

子実体が発生しはじめても、消失することが多く、たとえば調査地 b に隣接する若齢林などでは数本子実体を発生して消えるシロが多い。また、シロが形成されたとしても、子実体発生を行わないものもあると思われる。シロとして拡大成長できるものはシロ形成段階にあった多数のコロニーのなかから環境条件によって淘汰され、さらに少数となる。シロがアカマツ林内において局地的に集中して形成され、均一に分布しないことは経験的に知られているが、これは根の分布、拮抗微生物の存在、土壤条件などの環境条件がシロの淘汰に大きく関与しているためであると思われる。

子実体の発生は、シロ拡大の初期には数本が孤生または群生する型となり、シロ拡大期に至ると、群生する。若齢林では 1 本のみ発生した所や 5 ～ 6 本が 50×50 cm 程度の方形ワク内に発生した所があり、このような場合にはイヤ地部分が認められないのが常である。菌糸層は不定形コロニーの中心では浅く、環状にシロが拡大しない。おそらく、多数の菌根がある地域に集中形成され、小コロニーが重合してシロが形成される場合が多いと考えられる。菌根形成からこの段階にいたるには菌根の形態から見て、おそらく 3 ～ 5 年を要するであろう。いったん、このような集団が形成されると、外部の土壤に対する働きかけ、たとえば菌根による微生物排除作用などが強まり²⁰⁾、拡大のもととなる菌体量も増加するために成長速度は加速度的に高まり、安定状態に達するものと考えられる。

第 4 段階はシロの最盛期である。シロが孤立する場合は正円を描いて子実体を発生し、シロ内部がイヤ地化する。シロが集合した場合には重合が起こり、蛇行線状やひさご状や弧状や亜鈴状になる。この過程ではシロの変形が多く、シロが正円を描いて拡大成長するのはむしろまれである。また、他の微生物との拮抗や根の成長不良などが原因となって、多くのシロが弧状に子実体を発生し、消滅に向かう。この段階のシロの変形と正常なシロにおけるシロの年輪について例をあげる。

a. シロの変形—重合

シロが近接して 2 個形成され、重合する過程の模式を Fig. 14, A に示す。シロの重合はこの段階に限って見られるものではなく、すべての段階においてシロが接した場合に認められる現象である。

近接して 2 個のシロが形成されると、成長するに及んで接触する。両者は接触する前から相互に影響しあう。Fig. 15, A, B に、シロが重合した場合の子実体発生位置を示す。A は調査地 a において 2 個のシロが、B は長野県下のアカマツ林において 3 個のシロが重合した場合である(いずれも 1964 年の発生状態)。A の場合には、子実体の発生量が接触によって増加しなかったが、一般には接触によって通常の倍量近く

Fig. 14 シロの変形, A. シロの重合, B. オンドウトリ

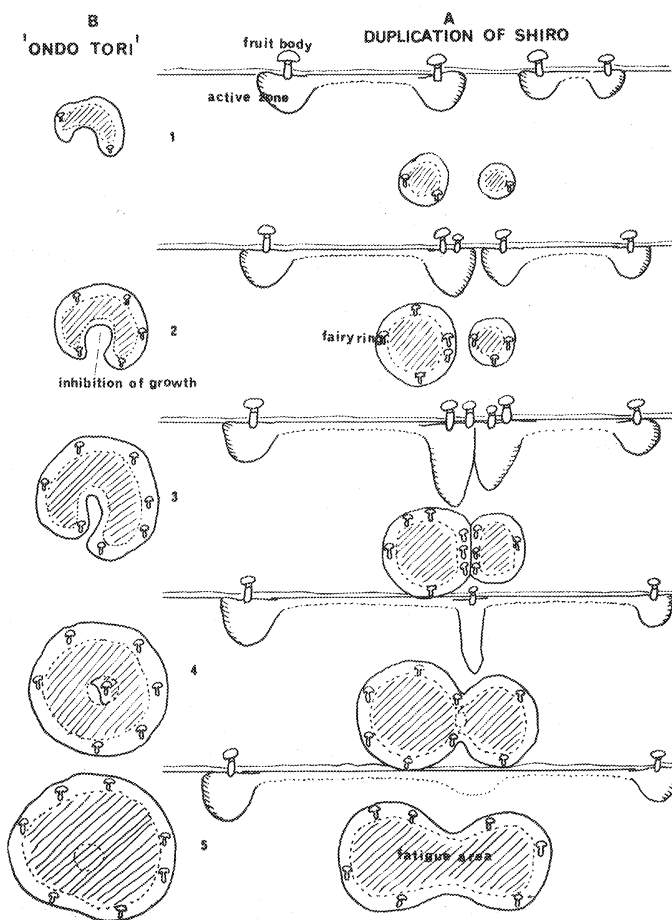
2つのシロが接触すると境界に子実体を多量に発生させ、後融合してひょうたん状になる。シロの成長が若い時になんらかの障害物によって阻止されると、シロの中心近くに子実体を発生するが、これをオンドウトリという。

Deformation of 'Shiro'

A. Duplication,

B. 'Ondo-tori'

The sporocarps occur abundantly on the boundary of two 'Shiro' attached with each other, and then it changes to pegan like shape after conjugation. A few sporocarps occur in the center of 'Shiro' when the normal enlargement have been inhibited by some obstacles at the young stage.



の子実体が発生することが多い。2個のシロの接点から約 30 cm 距たった地点でシロの断面を観察した結果が Fig. 16 である。両者の間隔は約 11 cm, 一方のシロでは調査時が 11 月であったため、シロの先端に層 I が発達し、菌糸はシロの底部に向かって異常なほど多量に成長していた。調査地 a における一般例に比して約 5 cm 深かった。他方のシロの勢力は弱く、菌糸の成長が悪化し、層 I も少ない。他の例の場合にもシロが接触しはじめると、菌糸の前方への成長が抑制され、底部への拡大成長が大きくなり、シロが完全に接触すると、2個のシロの境界では菌糸層が厚くなる。これが接触点で多数の子実体を発生させる原因であると思われる。

B では 3 個のシロが合体しはじめており、接触点に多数の子実体が発生した。3 個のうち 2 個は完全に接していないが、接触前から子実体の発生量は増加していた。勢いの良いシロが重合した場合には、接触前から接触後にかけて 3 ~ 4 年間狭い地域に多量の子実体が発生することがある。シロが完全に接触すると子実体は減少し、直線状に発生し、翌年には全く発生しなくなる、シロが接触しても交互に相手方のイヤ地部分まで入ることはない。A の場合にはひさご状になり、ついで長楕円形となり、円形となる。B の場合には壺鈴状となり、円状となる。

シロが重合した場合にも接点に子実体を全く発生しない場合や、多数発生する場合があり、遺伝的形質

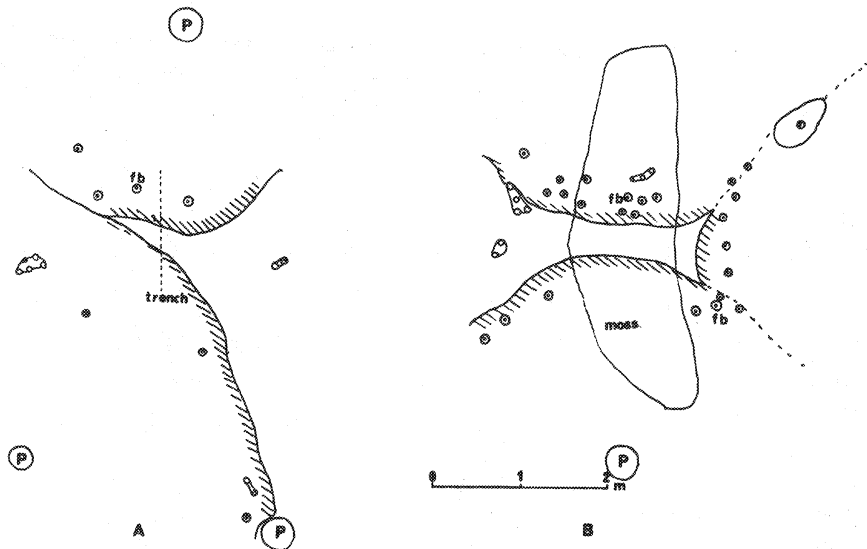


Fig. 15 A, B. A. シロの重合 B. 3つのシロの重合

fb : 子実体発生位置, P : アカマツ立木位置, 斜線部分はシロの先端を示す。2つまたは3つのシロが接近するとシロの拡大速度は低下し, 子実体の発生量がふえる。

A. Duplication of 'Shiro' B. Triplication of 'Shiro'

fb : Fruit body occurring position. P : pine tree. Shadowed parts represent the active mycorrhizal zones. Many sporocarps were produced on the margin of each colony, and the growths of mycelial mats were retarded.

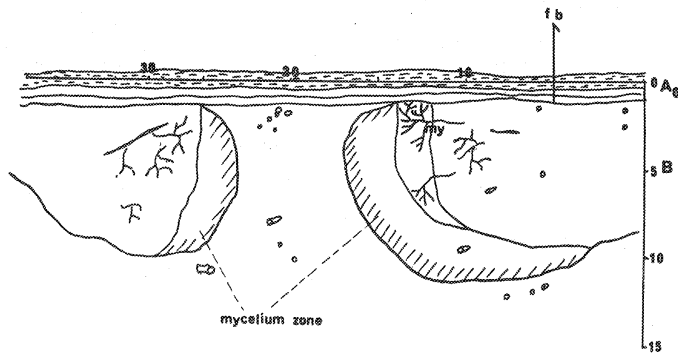


Fig. 16 重合した2つのシロの断面, 調査地a, 1967年11月

fb : 子実体発生位置, my : 菌根, mycelial zone : 層I, シロ先端には層Iが多く形成され, シロの拡大は相互に抑制される。ことに右側のシロでは通常より菌糸層が深く, 菌根の量も多い。

'Shiro' profile in duplication, Research area a, Nov. 1967.

fb : fruit body occurring position, my : mycorrhiza, mycelial zone : the zone I consisted of mycelium only. There were formed thick zone, zone I, on the margin of both 'Shiro' s, and the enlargements were depressed with each other. The mycelial zone in right side grew more deeply than in normal one, and its mycorrhizal mass increased also comparatively.

についても考慮しなければならない問題があると思われる。また、上述のように、野外の巨大なシロは必ずしも単一のシロから出発したのではなく、重合して大きくなった可能性も高い。したがって、ある林内に現存するシロの大きさの変異の幅が大きいという理由によって、その林内におけるシロ形成年代の幅が広いと考えることはできない。

b. シロの変形—‘オンドウトリ’

子実体がシロの中心近くに数本発生する場合を盆踊りの音頭取りに見たてて‘オンドウトリ’などと俗称する。その模式を Fig. 14, B に示す。‘オンドウトリ’の例は浜田(未発表)の測定した A ring (調査地 a のシロ) に見られる。シロの拡大期初期にシロの成長方向に、岩石、拮抗微生物、他の植物の根や株、またはアカマツの根の不足などの正常な拡大成長を阻害する要因があったときには、シロは波紋の拡大と同様にそこを避けて広がる。したがって、成長の遅い部分はそのままの状態で休止するか、後になって成長を再開するために他の部分に比して湾入する。このような部分以外の、正常に拡大する部分は外側で融合して完全円をつくり、成長のおくれた部分をつつみこむようになる。そのためにシロには外周の活性菌根の環と中心近くの島状の活性菌根の集団が形成されることとなり、子実体の発生にも異常が現われる。このような‘オンドウトリ’の例は極端な場合であるが、シロの成長のひずみはシロの成長過程のすべてに認められる。ある場合には子実体の発生位置が、前年よりシロの内側になることもあり、ある場合にはシロの一部が完全に消滅することもある。成長のひずみは、岩石地や微地形の複雑なところによく多い。‘オンドウトリ’はこのような成長のひずみによって起こる現象であり、イヤ地の回復によってシロの中心に新しいシロができることはない。なぜなら‘オンドウトリ’が発生する期間は1～2年にすぎず、その後の拡大成長は認められないからである。

c. シロの年輪

1965年11月に調査地 a において観察した断面を Fig. 17 に示す。ここでは1963, 1964 および1965年

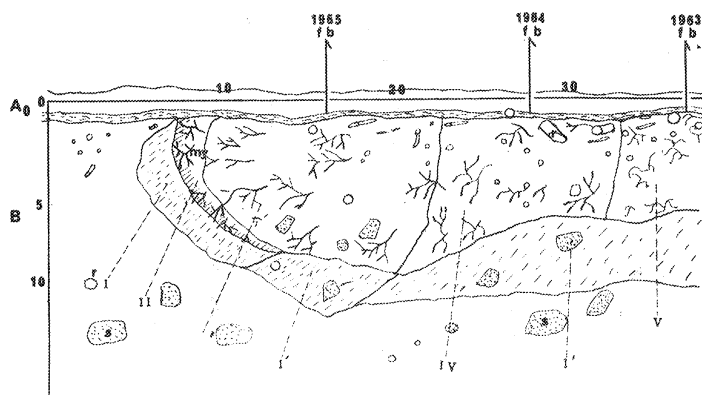


Fig. 17 シロの年輪, 調査地 a, 1965年11月13日

fb 1965, 1964, 1963 : おのおのその年に発生した子実体の位置。シロが正常に発達していると、子実体発生位置はほぼ等間隔となり、シロの層が規則的に変化する。子実体発生に使用された層は年ごとに識別され、年輪に類似した構造がシロの先端近くに認められる。

Age ring of 'Shiro', Research area a, Nov. 13, 1965.

fb 1965, 1964, 1963 : fruit body occurring position in each year. Sporocarps occurred at constant distances through three years when the 'Shiro' had enlarged normally. The zones used for fruit body production in each year could be discerned each other according to several features on soil properties and root decaying, and the regular zonation like age ring was recognized.

の子実体発生位置が確認されていた。1965 年の子実体発生位置の下は層Ⅲから層Ⅳに移行をはじめ、菌根は分解段階Ⅰに達した。シロの先端の状態は先述の 11 月の例とほぼ同様であった。1964 年に子実体を発生した層は層Ⅴになり、菌根は先端のみ黒色で菌糸は認められなかった。ここでは 1965 年に子実体を発生した層Ⅳより土壌の細粒化と乾燥が著しかった。1963 年に子実体を発生した部分は、1964 年の部分に比して土壌の細粒化や乾燥が弱まり、菌根の分解が著しかった。1963 年の位置からシロ内部では明りょうな年変化が現われなかったが、菌根の分解残物の量やアカマツの根の状態によって数か年分を判別することもできた。

規則的な季節的变化をくりかえして、シロが正常に拡大成長した場合には、上記のような年輪に類似した特徴がシロに現われるが、シロ内部における分解過程が緩慢であるために、多年にわたる年輪を追跡することは不可能である。子実体の発生位置は、必ずしもその年に利用される層上の一定の位置にあるとは限らず、ある幅の中を前後するので、子実体発生位置の移動を地下菌糸層の年変化の厳密な代表値とすることはできない。したがって、子実体発生位置を各年ごとに結んだ線は、年輪を正確に伝えるものではない。また、ハルマツタケが発生する場合に見られるように、地下の菌糸層もかならずしも規則的には拡大せず、成熟の段階もずれる場合がある。

土壌中における環境変化は地上部よりも少なく、マツタケの年成長量は主としてアカマツの根の伸長量に支配され、季節的变化において述べたように、土壌中の菌糸が年間を通じて徐々に成長することから、シロの年輪は不明りょうとならざるをえない。このようなシロの年輪は、シロが正常な場合は規則的かつ連続的となるが、異常成長をした場合には不連続となって現われる。

C. シロ衰退期

第 5 段階は、種々の環境要因の変化によってシロが消失する衰退期である。一般に子実体の発生は短い線状や点状となるが、地下菌糸は子実体を発生しなくても急速には消滅せず、条件の良好な場合にはまれに子実体を発生させることがある。老齢林の場合には子実体の発生習性が不規則になり、気象条件のいかんによって子実体発生量が大きく変化する。

調査地 a における衰退期のシロを Fig. 18 に示す。菌糸の活性部分は A のように島状に残存していた。B は A₀ 層を除いた状態であるが、菌糸や菌根の活性部分は少なく、シロの先端でも菌糸層の白色はうすかった。アカマツの太い根は縦横に分布していたが、菌根の形成された跡も、若い根も認められなかった。シロの先端は不連続となり、数年前から拡大成長が停止したところが多かった。子実体の発生量は急激に低下し、シロの衰退が数年間で急速に進行したと思われる。

老化衰退したシロの断面を Fig. 19 に示す。調査時はシロの成長が旺盛な 6 月であるにもかかわらず、層Ⅱと層Ⅲの量が少なく、菌根量もシロ下部への菌糸の拡大も少なかった。6 月までのシロの成長は他のシロの 3 月から 4 月への状態と変わらず、衰退原因が根の不足によることは明らかであった。

菌根からは腐生性菌が多数分離され、土壌からも、*Trichoderma* や *Penicillium* がシロ内部においても高頻度に出現した。このようなシロの成長不良が長くつづくと、シロ内部の微生物相も変化し、菌根形成や菌糸の成長のための条件がたとえ良好になっても、シロが復活しない場合が多い。

人為的にシロを切断した場合にも、類似の衰退が認められる。Fig. 20 に示す例は 1965 年 11 月に試孔をほり、根や菌糸を完全に切断した近く（試孔から約 20 cm の位置）に 1967 年 10 月子実体が群生した場合である。試孔は 1 年間土壌でうめ立てられてはいたが、シロの中心まで及んでおり、深さが 50cm 以

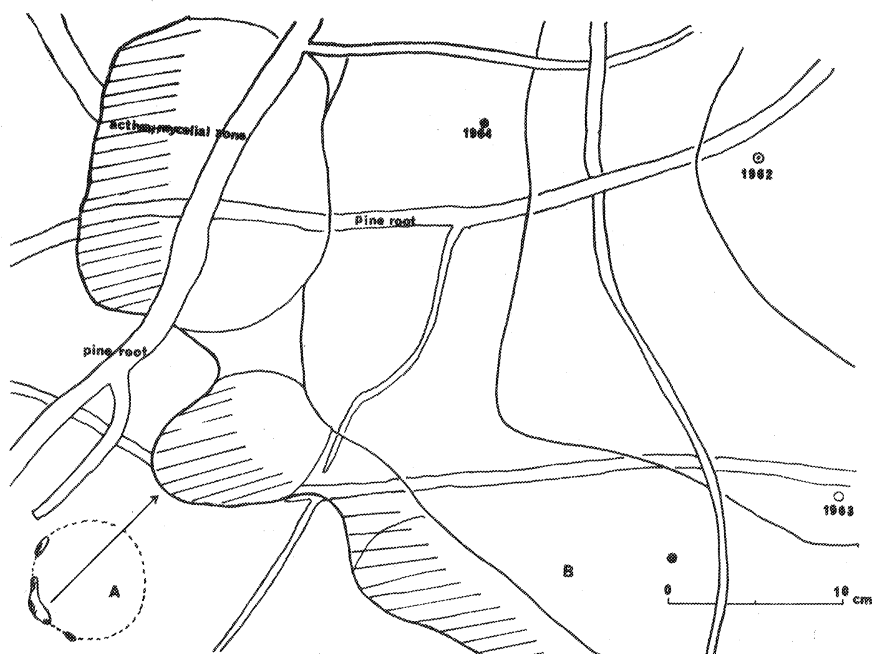


Fig. 18 衰退期のシロ, 調査地 a, 1965年 6 月

●○○は子実体発生位置を, 斜線部は活性の高い菌糸層を示す。BはAの一部を拡大したものである。活性な部分は島状に残り, 他の部分では菌糸が消失する。

'Shiro' in the collapsing period, Research area a, Jun. 1965

●○○: fruit body occurring positions. Shadowed parts show the zone with active mycelium and mycorrhiza. B is a part of A enlarged. The active mycorrhizal zones remained like island, and the mycelium disappeared from the other parts of this 'Shiro'.

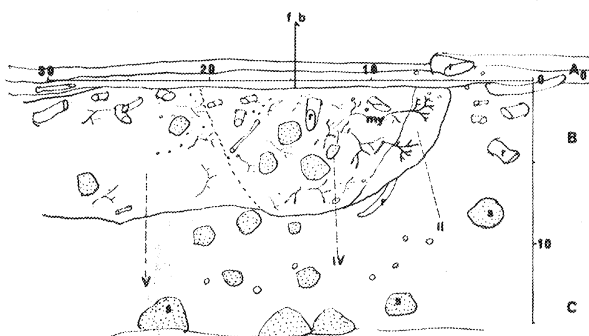


Fig. 19 老化衰退したシロの断面, 調査地 a, 1965年 6 月

子実体は前年に発生。シロの拡大成長の旺盛な6月でも層Ⅲはなく, うすい層Ⅱが層Ⅳに直結する。老化したシロの特徴は下方への菌糸成長がないことと, 菌根形成が貧弱になることである。

Profile of the collapsing 'Shiro', Research area a, Jun. 1965.

fb: fruit body occurring position in 1964. Even in June there were no active mycorrhiza and mycelium, the zones I and III, and the zone II continued to the zone IV directly. This 'Shiro' was characterized by no downwards growth and poor mycorrhiza formation.

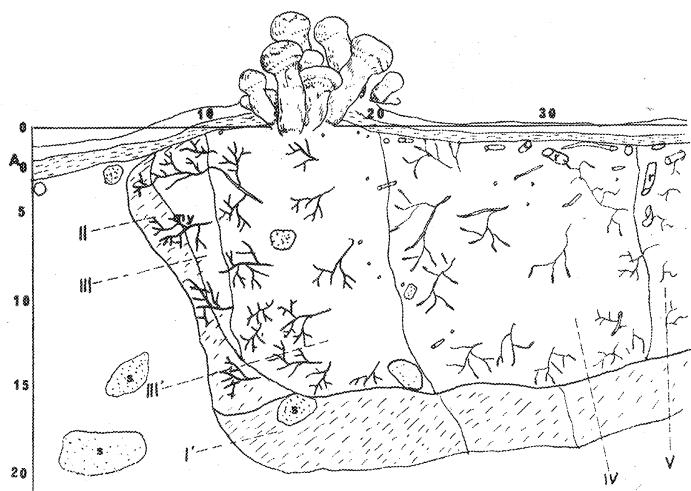


Fig. 20 切断されたシロの断面，調査地 b，1967年10月10日

シロの一部を1年前にほりとり，土を埋めもどした場所に子実体が群生した。ここでは層ⅡとⅢが少なく，層Ⅲ'も子実体の数に比して少ないことからシロには横の連絡のあることがわかる。子実体は成熟することなく腐った。

Profile of 'Shiro' disturbed by cutting, Research area b, Oct. 10, 1967.

The sporocarps occurred gregariously at the place where a part of the 'Shiro' was dug out for investigation and buried again one year ago. There were a little active zones, the zone II and III, and thin zone III'. Most of sporocarps rotted down before maturation.

上であるためにシロの横のつながりは一方向に限られていた。

8本の子実体はほぼ一点から接して発生し，成長しきらずに腐敗した。菌糸層の発達の子実体の量に比して悪く，シロの先端には層Ⅰや活性菌根が認められなかった。層Ⅲ'の幅は約 10 cm で，その上に子実体が発生した。

正常に成長するシロを切断するとこのような異常が認められるが，土壤中の微生物相の動きやシロの形態的特徴はシロが老化衰退するときのものに類似する。

また，子実体を発生するのに要する栄養源が，子実体発生位置の周辺でのみ供給されるのではなく，横方向にも連絡があり，シロが統一体として働いている様子がこの切断によって起こる子実体発生の異常現象に認められる。

一方，アカマツ林を伐採すると，マツタケが伐採の翌年にも発生する。それを“イキリバエ”と称するが，このことから根や菌糸には栄養源の貯蔵能力があり，地上部の死滅や根の切断が菌にまで影響を及ぼすのに時間がかかることがわかる。

シロは老化衰退すると種々の切れ方をする。その原因の1つは林齢が高くなって，若い根の量が減少することであり，その際のきれ方は Fig. 18 のようになる。他の1つはマツタケと拮抗する微生物が繁殖し，シロを侵害する場合であり，このときのきれ方はシロの消失部分が大きく湾入し，回復しない状態である。シロの一部が種々の原因によって破壊されると，シロの内部や横方向からの消失も進行し，シロの消滅が急速になる。シロの消失状態からその原因を推察することも重要である。

シロの齢とシロ密度の子実体の発生位置と関連づけてとらえることは，林内微生物相の研究や広域のマツタケに関する生態学的調査などにとって必要なことからである。

以上の結果を要約すると以下ようになる。マツタケのシロにはシロ形成期、シロ拡大期およびシロ衰退期とよべる齢がある。シロ形成期には菌根形成期と子実体発生前のシロの合体にはじまるシロ形成初期があり、このときのアカマツの林齢は一般に10~20年である。シロ拡大期には子実体の発生が認められ、孤生や群生から環状発生に移行する段階をシロ拡大初期とする。初期にはシロは不安定な状態にあって消失しやすい。環状発生をするシロは安定度が高いが、成長過程において重合や消失などの異常を示す。シロ密度の高い場合には重合が起こり、シロは蛇行線状の不定形、ひさご状、亜鈴状などになり、シロ密度の低い場合は環状となる。環境条件に障害の多い場合には、“オンドウトリ”のような子実体の異常発生や弧状発生が認められる。シロが正常に拡大成長を示す場合には、年輪に類似した特徴が現われる。このときのアカマツ林齢は一般に30~60年である。

シロ衰退期には子実体が短い線状や点状に発生し、子実体の発生量が年によって大きくことなる。衰退の原因はアカマツの若い根の減少、イヤ地面積の増加および拮抗微生物の増加などである。シロの衰退は通常10か年以内に急速に進行する。シロは縦横に連絡を保ち、菌糸集団がゆるい統一体をなして生活している場であるために、シロの部分的な消失は全体にも影響を及ぼし、衰退を早める。このときのアカマツの林齢は70~80年である。

このようなシロの齢は時間的に定まったものではなく、林齢との対応も正確ではない。シロの齢は林齢よりむしろ、アカマツ林の生態学的な成熟過程や、土壌条件と関連した微生物相の遷移に支配される。換言すれば、マツタケはアカマツ林内微生物相の遷移の一部に組みこまれており、齢はその遷移にもっともよく支配されるといえる。

シロは自然状態においてかなり独立性を保ち、固有の齢をもった菌類に見られる個体以前のまとまりを示す生物集団、もしくは生活単位であるといえる。

謝 辞

本研究に終始有益な助言と指導を与えられた京都大学農学部助教授浜田 稔博士、適切な助言と援助を与えられた同志社女子大学小原弘之博士、京都大学教養学部相良直彦氏、北海道林業試験場村田義一氏その他の諸氏に対し謝意を表する。所有林を研究用に提供され、研究遂行上に多くの便宜を図られた京都市、房岡宇八郎氏、京都府船井郡瑞穂町の各位に心からお礼を申しあげる。本報告の作成、公表にあたり、便宜と助言を与えられた林業試験場土じょう部長塘 隆男博士、土じょう肥料科長松井光瑤氏に謝意を表する。

文 献

Literature cited

- 1) 浅田善一：松茸の「シロ」の輪状発生と移動の原因，山林 551：19，(1928)
- 2) ATKINSON, G. F. : Studies of American fungi mushroom edible, poisonous. Ithaca ed. 2, 20, (1901)
- 3) BAYLISS ELLIOTT, J. S. : Concerning 'Fairy rings' in pastures. Ann. Appl. Biol., 13, 277, (1926)
- 4) BRIDGE COOKE, W. : A survey of literature on fungus sociology and ecology. Ecology 39, 376, (1948)
- 5) BULLER, A. H. R. : Researches on fungi. Vol. IV, 360~370, (1920)
- 6) 浜田 稔：マツタケ日記，日菌報：
- 7) 浜田 稔：マツタケ，自然，8, 10, 56~64, (1953)

- 8) 犬飼嘉積・名越考志：松茸の人工栽培について，日林誌，**19**，1，42～49，(1937)
- 9) 犬飼嘉積他：松茸の菌環とこれが植生におよぼす影響，日林誌，**19**，2，777～787，(1937)
- 10) 衣川堅二郎：マツタケ発生に関する生態学的研究—生長曲線とその解析—，大府大紀要，農学，生物学，**14**，27～60，(1963)
- 11) 衣川堅二郎：マツタケ発生林の環境，日菌報，**5**，1：16～21，(1964)
- 12) LAWES, J. B., GILBERT, J. H., & WARRINGTON, R.: Contribution to the chemistry of "Fairy rings". J. Chem. Soc., (1883)
- 13) MASUI, K.: A study of ectotrophic mycorrhizas of woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. B III (2) **2**, 149, (1927)
- 14) MASUI, K.: A study of the mycorrhiza of *Abies firma* S. et Z., with special reference to its mycorrhizal fungi, *Cantharellus floccosus*, Schw. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. Series B. (11) **1**, 15, (1926)
- 15) 三村鐘三郎：松茸人工繁殖試験，林試報告，**7**，93～108，(1909)
- 16) MOLLIARD, M.: De l'action du M. oreades sur la vegetation. Bul. Soc. Bot. France, LVII, No. 1. (1910)
- 17) 三根 毅ほか：松茸増殖に関する研究の一端，日林誌，**15**，11，1015～1039，(1933)
- 18) 小川 真：アカマツ林土壌におけるマツタケ菌の生態，土と微生物 **11**，28～44，(1969)
- 19) OHARA, H.: Bacteriological Studies on the Shiro of *Tricholoma matsutake* and its allied species. Doctoral thesis, Kyoto Univ. (1968)
- 20) OHARA, H.: Antibacterial Activity of Mycorrhiza of *Pinus densiflora* formed by *Tricholoma matsutake*. Proc. Japan. Acad., **42**，5，503～506，(1966)
- 21) 沢野 稔：マツタケの環の4年間の観察，兵庫農大研報，**2**：51～52，(1955)
- 22) SHANTZ, H. L., and PIEMEISEL, R. L.: Fungus fairy rings in eastern Colorado and their effect on vegetation. J. Agr. Res., **XI**：191，(1917)
- 23) 千原飛山：松茸発生の輪形と各年の間隔，山林，**660**，59～61，(1937)
- 24) WARCUP, J. H.: Studies on the growth of Basidiomycetes in soil. Ann. Bot. N. S. **15**，305～316，(1951)

**Microbial Ecology of Mycorrhizal Fungus, *Tricholoma*
matsutake ITO et IMAI (SING.) in Pine Forest I
Fungal colony ('Shiro') of *Tricholoma matsutake***

Makoto OGAWA⁽¹⁾

Summary

The sporocarps of *Tricholoma matsutake* have been hunted and utilized by Japanese people as one of the most favourable edible mushrooms ever since ancient days. We can find many articles and records on this mushroom in diaries, essays and encyclopedia published in years gone by. The trials for the artificial culture and transplantation of this fungus have been described and reported by many workers, but no successful methods have been learnt from any work. The fundamental studies for artificial culture were initiated at the beginning of the 20th century by MIMURA (1909), and the studies on forest management for mushroom

Received October 5, 1974

(1) Soil Survey Division

production have been succeeded mainly by workers in forestry because of high market price.

The word "Shiro" which means white color, castle, or place in Japanese, has been used for a long while popularly as the word meaning the special places where the fruit bodies of *Tricholoma matsutake* have been produced for long periods of time. The fruit bodies occur frequently in pine or some other coniferous forest making fairy rings and lines with various shapes, and so the existence and sizes of this mycelium in soil can be detected easily in the field. These phenomena have been observed by some workers¹⁾⁶⁾⁸⁾¹⁷⁾²¹⁾²³⁾, and the annual growth of mycelium in soil are estimated depending on the translocation of fruit body occurring positions. Most of workers reported that the average annual growth of mycelium was from 10 to 15 cm. But actually the relative distances among fruit bodies were not constant, and it revealed that the mycelium in soil was growing irregularly depending on the environmental factors.

Several reports⁹⁾¹⁰⁾ conjectured on the relation between fruit body occurring positions and subterranean mycelium, but their theories have not been confirmed by direct observation of mycelium and mycorrhiza in soil. The age of 'Shiro' was also estimated by calculation dividing the radius by the annual growth width⁹⁾.

The mycelium grows in mineral soil forming parasitic mycorrhiza¹³⁾¹⁵⁾, and its depth varies depending on soil conditions¹¹⁾. The soil properties in the inner part of 'Shiro' change as the results of decomposition of mycelium and mycorrhiza and succeeding desiccation of soil.

The similar phenomena have been observed on other fairy rings²⁾³⁾⁴⁾⁵⁾¹⁶⁾²⁴⁾, and various fairy rings and their deformed colonies have often been found in field surveys. Most of the higher fungi possess the ability to make colonies of large size, and the tendency is recognized on the species lack of well developed mycelial strands or rhizomorpha. *Tricholoma matsutake* belongs to these fairy ring type fungi, and also takes part in the forest ecosystem as a member of soil inhabiting fungi forming big colonies which consist of many factors, mycelium, soil, root, mycorrhiza and soil microbes.

Therefore, it is considered important to investigate the ecological niche in the pine forest ecosystem not only as a basal study for artificial culture but also as a part of forest microbial ecology.

The morphological features of the fungal colony, 'Shiro', its seasonal changes and the ageing are reported in this paper. The studies on mycorrhiza, relation with soil organisms and ecological niche in forest ecosystem will be reported in following papers.

This work had been carried out in Kyoto University since 1964 through 1968 under the guidance of Dr. M. HAMADA.

Explanation of research area

Research area b : Mizuho-cho, Funai county, Kyoto Pref.

Topography and soil : The research stand is situated on a slope with small flats in hilly mountain, 320 m above sea level. The area has been surrounded by pine forests in various stages and deciduous forest. Parent materials of soil were chart and sandstone, and the soil was dry brown forest soil, BA. The organic matter layer was comparatively thick, L 1~2 cm, F 2~3 cm, H-A 1~2 cm and distributed even. A layer with dark brown color was 2~3 cm in thickness, and B layer was 70 cm and moist. The fine roots of pine were distributed up to 50 cm and was abundant up to 10 cm depth.

Vegetation : *Pinus densiflora* regenerated naturally, 50~60 years, had 10~12 m tree height, 12~27 cm diameter of breast height; 3~4 m crown width and 500/ha density. The shrubs and trees recorded in Fig. 1 formed understory vegetation with low density. The forest floor was covered by scarce grass and small shrubs. This forest belongs to the *Pinus densiflora-Rhododendron* type.

'Shiro' of *Tricholoma matsutake* : 'Shiro' formation in this area concentrated around ridge, and four or five 'Shiros' of various shapes could be counted in 30 × 30 m quadrat. Maximum radius among them was 3 m in arc shaped 'Shiro' and the minimum 2 m in a circle-shaped one. It is probable that the initiation of fruit body production was about 20~25 years ago, calculating the age of these 'Shiros'. The amount of sporocarps of other higher fungi was lower than that in older stand, Research area a. In general, there is often recognized the lower productivity of mushrooms in the area with high productivity of *T. matsutake*.

Method

The fruit bodies occurring positions were marked by pegs for several years previously in order to confirm the fungal territories. The observation of fungal territories from surface was carried out after scraping off the organic matter covering the 'Shiro', and the white mycelial zones were recorded on a map. The trench for profile investigation was dug out along a linear line from the center of the 'Shiro' to the margin. The samples for detailed studies of mycelium and mycorrhiza and for the isolation of soil microbes were collected from the profile after recording of the morphological features on the profile of 'Shiro'.

Results and discussion

1. The surface view of 'Shiro'

The examination was carried out in Research area b, on Dec. 8, 1966. A_0 layer which covered the 'Shiro' was scraped off over the shadowed part in Fig. 1. Numerous mycelium and rhizomorpha growing in A_0 layer could be observed in this season, but apparently they had no direct relation with the 'Shiro' in mineral soil layer. Fine plant roots including pine ones were abundant in F layer distributing unevenly. There were a few mycorrhiza and rhizomorpha of mycorrhizal fungi in F layer over the inner part of the 'Shiro'.

Humus had dark brown or black color around the center and edge of the 'Shiro', but it turned to greyish and powderish over the other parts of it.

The mycelial mat with white color appeared below H layer and could be discerned distinctly from outer part of the 'Shiro'. The relation between the fruit body occurring positions and annual mycelial growth width was irregular as shown in Fig. 2. It seems that the fruit bodies had been produced on the zone grown since the autumn of the previous year until autumn of the next year. Judging from the apparent regular changes in mycelium and mycorrhiza, the normal enlargement of 'Shiro' was sometimes inhibited or depressed partly by such obstacles as tree trunks, rocks or microbial antagonists and by the lack of pine roots.

The surface area of mycelial zone necessary for the production of one fruit body was estimated to be 10~20 cm², and the volume of soil including mycelium and mycorrhiza was 1500~2000 cm³. The white color of mycelium was strongest around the fruit body occurring positions and on the margin of 'Shiro' where the undeveloped hyphal strands were developing into the interspaces of soil crusts. Such a white color became vague in the inner part and

turned to light brown around the center.

The distribution of pine roots in the 'Shiro' was shown in Fig. 2. The larger roots with more than 5 mm diameter were abundant in the inner part of the 'Shiro' especially near the center. These roots bore the traces of lateral roots detached from mother roots and twisted. The larger roots with more than 10 mm diameter distributed without any relation to the direction of 'Shiro' enlargement, but most of the roots with less than 10 mm diameter had grown radially following the direction of mycelial enlargement. The roots which grew into the inner part of the 'Shiro' were mostly dead and decayed. From these results it is certain that the fungus can form its mycorrhiza not on special roots but on all the roots distributing in its territory, and it is probable that the frequency of 'Shiro' formation is high in the place where pine roots have grown concentratedly in young stands.

The inner part of 'Shiro' become sick for this fungus because of desiccation resulting from impermeable layer formation following the decomposition of mycelium and mycorrhiza and the changes in soil microbial flora. The area occupied by 'Shiro' including the sick soil part can be estimated as the territory of this fungus in the forest. These characters were common to the 'Shiro' investigated under different conditions and also those of the allied species (unpublished).

2. The profile of 'Shiro'

The profile of 'Shiro' shown in Fig. 3 was observed on Nov. 30, 1965 when the fruit body production in the year had finished. This 'Shiro' was enlarging leftwards, and the distance from the center to the edge was 184 cm and 160 cm from the center to the fruit body occurring position.

A₀ horizon and soil was the same as above mentioned. Soil hydrogen ion concentration in B horizon outside of the 'Shiro' was 4.5~5.0. The mycelial mat was formed beneath H-A horizon, and there were recognized seven zones discerned by the soil properties, mycelium and mycorrhiza in the field.

Zone 0: The zone uninfected soil outside the 'Shiro'. There were no mycelia and mycorrhizae, and the soil with brown color was more humid than in the inner part of the 'Shiro'. There was a distinct boundary between the front of mycelial mat and this zone.

Zone I: The zone with only white mycelium. The undeveloped hyphal strands without mycorrhiza extended into soil crusts and formed the zone, 2 cm in width. This zone is formed usually in the front in winter and can not extend upwards, so the boundary of 'Shiro' becomes streamline shape. The similar zone I' is formed sometimes in the bottom of the 'Shiro' depending on the soil physical properties. The soil crusts were hardened, being connected by the white brilliant hyphae. The hyphae have no clump connection, propagules and aerial one, but a lot of vacuoles in cell. The hyphal growth continues through winter under low temperature, being supplied their nutrients from the following mycorrhiza in the zone II. There are no changes in soil properties, aggregates, pH and moisture content, and no exclusion of soil bacteria out of this zone (MURATA, unpublished)²⁴⁾.

Zone II: The zone with the mycorrhiza in mycorrhiza development stage 1 (reporting in this series II). The undeveloped hyphal strands disappeared, and the hyphae extended overall like a mat. The mycorrhiza was formed in the mycelial mat because of the dormancy of roots, and so both leaders and fine roots branched and blackened with most of the surface except for root tips infected by hyphae. However, the mycorrhiza was fresh and had no fungal mantles such as typical mycorrhiza. The other plant roots were also covered by the hyphae, but there were neither mycorrhizal formation nor killing. Soil crusts became harder than in the zone

I. It seems that the thin zone II had remained through winter as the inocula for the newly enlargement next spring.

Zone III and III' : These zones have maximum amount of mycelium and mycorrhiza, but the mass of them decreased in winter. The mycelium forms aerial hyphae sometimes contaminating the hyphae of other species especially near the surface of the 'Shiro'. The mycorrhiza was fresh and fine. The leaders have sloughed off their epidermis as the result of secondary growth, and the fine lateral roots blackened up to the root tips in zone III. On the other hand, the hyphae detached from the surface of these fine mycorrhiza in zone III', and the black color became stronger than that in zone III.

Most of the other plant roots were killed. There was no new growth of young roots. Soil began to desiccate and particles became fine. The formation of impermeable layer was recognized in the inner part of the zone III'. The sporocarps formation, in general, depends on the mass of these zones

Zone IV : The zone where the fruit bodies have been produced already and the decomposition of mycelium and mycorrhiza have started. This zone can often be divided into two zones, upper zone and under one with the same features as in zone II or III. The under zone has not been consumed for fruit body formation. There are numerous fine roots in the boundary between H-A horizon and the surface of the zone IV. It is probable that pine roots can grow either upwards or downwards in the 'Shiro' and some of them have escaped from the fungal territory.

The empty hyphae in which cell contents had been consumed for fructification detached from roots and turned from filamentous structure to powderish. The soil in this zone also changed to fine structure and desiccated following the decomposition of mycelium. Most of the fine mycorrhiza in this zone had been dead almost a year. The leaders with fresh and white root tips formed the bark, and the fine roots with black tips turned to reddish brown color in keeping with the detachment of epidermis begun from the base. All of the fine roots of other plants were killed and decomposed.

Zone V : The zone produced the sporocarps a year ago. The mycelium had been decomposed to white powderish fragments, but there were partly observable the remains of zone IV here. The mycorrhiza had been withered, leaving the black dead root tips and the fragments of roots detached from mother roots. The dead roots were also observed among larger roots. The sting specific in this zone was smelled. The decomposition of other plant roots and soil desiccation progressed more obviously than in zone IV.

Zone VI : The zone beginning to recover to normal state. This zone became shallower inwards resulting from the disappearance of the zone I'. There were no mycorrhiza and mycelium, but the amount of fragmented roots and larger roots increased. Soil properties began to recover increasing soil moisture, but the color of soil was still whiter than that in the uninfected soil, zone O.

Zone VII : The recovering zone. The recovering to normal soil progressed from the bottom, but the process of recovering was not always uniform. The mycelium and mycorrhiza had been decomposed completely although the soil color remained light brown. In general, the recovering of soil progresses from the bottom because of small amount of mycorrhiza and mycelium causing the formation of impermeable soil horizon.

3. Seasonal changes in 'Shiro'

The changes and developing processes were observed on the 'Shiro' in research area b as above described, cutting a part of it. Strictly speaking, these examples, therefore, did not represent the continuous growth of it through a year.

a. Winter (Feb. 11, 1966)

The mycelial growth was depressed below H-A horizon by low temperature; the edge of the 'Shiro' changed to be stream-lined shape as shown in Fig. 4. The zone I enlarged into uninfected soil and was discerned out of zone II distinctly. The zone I' was also formed at the bottom. Most of the zone II with small amount of mycorrhiza in mycorrhiza development stage 2 changed to zone III in the fall. Young mycorrhiza which formed on the roots grown in the late fall was observed on the boundary between zone I and zone II. The zone IV which was utilized for fructification in the fall was changing to zone V following the decomposition of mycelium and the detachment of mycorrhiza from mother roots. There were no changes in the more inner parts than in zone V.

It seems that the formation of zone I results from the differences in growth conditions between the fungus and the root.

The mycelium can grow even under low temperature, 0~5°C, but the growth of pine root stopped or retarded under the same condition in the field. The zones I and II formed in winter play an important role as the inoculum for the enlargement of the 'Shiro' in the following spring. It is also important that the root tips of mother root without fungal infection remain in zone II for the mycorrhiza formation in spring. The continuous development of the 'Shiro' can be maintained by their characteristic growth.

b. Spring (Apr. 11, 1966)

The growth of pine root begins usually in March in the Kansai district. The mother roots in zone II in winter grew through zone I and protruded into the uninfected soil as shown in Fig. 5. The mycorrhiza formation was observed on the older parts of mother roots and at the same time the mycelium enlarged into the zone 0 hardening soil crusts. The zone I in winter changed to zone II, and the amount of zone III increased gradually. The mycorrhiza formation was observed also in zone I' slightly. The decomposition of zone IV progressed from the bottom. The shape of edge changed to be circular following the upward mycelial growth. The state in spring can be characterized by the remarkable growth of roots superior to mycelial one.

c. Spring to summer (May 19, 1966)

The zone I disappeared from the edge as shown in Fig. 6. The mycelium enlarged 5 cm out of the edge in April. The amount of fresh mycorrhiza with white hyphae increased, and soil began to desiccate. The zone III in April could be divided into two zones, the zone III abundant in fresh mycelium and mycorrhiza and the zone III' with some aerial hyphae and relatively desiccated soil. The zone I' disappeared out of the bottom according to mycorrhiza formation in it. The changes in inner parts, the zones IV and V, progressed more slowly. In this season, the front of the 'Shiro' differed from the decomposing inner parts remarkably because of mycorrhiza formation and decomposition. Therefore, the front zones could be called the active mycorrhizal zone and the inner zones the collapsing zone respectively. The stages of mycorrhiza development could be observed distinctly as described in the following paper.

The profile observed in June 24, 1966 was shown in Fig. 7. The edge enlarged 3 cm from the one in May, and the bottom reached to 15 cm depth. The upward growth of mycelium

was promoted following the rise of temperature. The zone II remained on the front forming thin zone as the result of the increase of zones III and III' with matured mycelium. The decomposition in inner parts progressed irregularly. The 'Shiro' in this season enlarged and developed most actively in a year, and the amount of formed mycelium depended on precipitation mainly during this rainy season. Moreover, the amount of matured mycelium affected the productivity of sporocarps. These examples were experienced in 1964 with a high precipitation and in 1967 with a low one in this season.

d. Summer (July 15, 1966)

The 'Shiro' enlarged 10~15 cm outwards and 5~8 cm deeper than the one in winter as shown in Fig. 8. The front changed to arc shape because of the vivid upward growth of mycelium reaching to H-A horizon. However, the upward growth was depressed in midsummer and the active enlarging parts moved to deeper zone. The zone II with dense mycelium decreased following the retarding of root growth. Sometimes the mycelium preceeded mycorrhiza. In zone III there were observed abundant branching lateral roots bearing mycorrhiza on them, aerial hyphae and soil desiccation. The decomposition in zone IV progressed rapidly, and most of it changed to the zone V.

It seems that the maturation of mycelium is promoted through this season. In summer, the soil moisture decreased because of low precipitation and high temperature, but the soil in active mycorrhizal zones was more humid than that in the uninfected zone. It is probable that the soil moisture in the 'Shiro' can be retained constantly through a year.

e. Late summer before fructification

In this area, soil temperature lowered to 19°C on September 15 to 16 under which temperature the primordia formation initiated¹⁾, and the fruit bodies occurred on the 29th of this month. The amount of active mycorrhizal zones had reached to the maximum, and the mycelium matured apparently. The zone II with 3~4 cm width changed to zone III from the inner parts gradually. The zone III with fine mycorrhiza and aerial hyphae reached to the maximum in a year. Soil crusts softened and desiccated as the result of the fungal maturation. The zone III consisted of the remained parts of last fall, the one grown in winter and the one grown since this spring. The decomposition of the inner parts progressed gradually, and zone IV had changed to zone V completely.

After this time the formation of white mycelial mat with browning hyphae was observed on the surface of active zones. The mycelial mat thickened after the lowering of soil temperature below 19°C, and then the numerous primordia were formed over the mycelial mat of the zone III. These primordia were small white balls and the tops of them turned to brown according to their maturation. The differentiation of hut and lamellae initiated at the stage with 1~2 cm height. A few primordia completed their development to fruit bodies, and most of them stopped their growth at the initial stage. After the primordia formation there were observed the increase of aerial hyphae, withering of mycorrhiza, soil desiccation and destruction of soil crusts.

f. Fall, fruit body formation (October 4, 1966)

The sporocarp shown in Fig. 10 was produced two weeks ago. The zone I developed on the front and conjugated to zone I' below zone III. The enlargement of zone I progressed through winter slowly, but zone II decreased and converted to zone III. Root growth in zone II started again and most of the mother roots also changed to mycorrhizae except for root tips. In zone III the mycelium began to detach from mycorrhizae withering, and soil desiccated

rapidly according to the growth of sporocarps. Gradual destruction of soil aggregates and decomposition of organic matter continued more in the inner parts than in zone V. The mycelial mat that had developed on the surface disappeared after the fruit body production and changed to a greyish powdery structure. It seems that the mycelium mainly in zone III was exhausted for fruit body production and soil properties also were changed by the death of mycelium rapidly.

g. **Sporocarp formation in rainy season** (June 24, 1966)

This fungus is capable of producing its sporocarps twice a year, in spring and fall. The one occurring in the rainy season which has been called spring matsutake or early matsutake occurs usually from the end of March to the beginning of June in the temperate region. Similar occurrence has been found in the Kansai district from the middle of June to the beginning of July. In northern regions or the sub-alpine zone, the term of occurrence is shorter and usually once a year. Sometimes two occurrences from the same 'Shiro' have been recorded in young pine stands. Therefore, this fungus can produce the sporocarps whenever the mycelium have reached to the maturation stage and the climatic conditions, especially precipitation and soil temperature, become favourable to the fructification.

The 'Shiro' and its profile were represented in Fig. 11, a, b. Here 80% of the zone which was utilized for spring matsutake was included in the zone which should have been used last fall. The zone III' in June was used for this production, but the zones II and III remained in normal state.

The seasonal variation of the 'Shiro' above mentioned was summarized in Fig. 12. The development of 'Shiro' progress ceaselessly through a year depending on the synchronized growth of pine root and the mycelium, and the inner parts being protected against invading microbes by desiccation and the formation of impermeable horizon.

4. **Age of 'Shiro'**

It has been well known that there is a correlation between the formation of 'Shiro' and the age of pine forest. Although it is impossible to detect the phenomena at the stage of mycorrhiza formation and the initiation of 'Shiro' formation, it will be important for cultivation in the field to trace the processes of 'Shiro' development according to the investigated facts as shown in Fig. 13.

A. **'Shiro' formation period**

The first stage of 'Shiro' development is the mycorrhiza formation period. The spores that are short-lived and have low germination rate has no character to benefit for dispersion. On the other hand, the amount of young pine roots without any other microbes on their surface are relatively low in surface soil, especially in the fall when the spores are produced abundantly. Even if the mycorrhiza was formed by chance, the probability to survive and develop will be lower in the field. It will be necessary for mycorrhiza and 'Shiro' formation that there exists the soil with low contents of organic matter, abundant fresh roots and poor microbial flora in soil as the previous situation.

The second stage is the 'Shiro' formation period which can be visual by the formation of white mycelial mats and characterized mycorrhizal aggregates. These two stages are included in 'Shiro' formation period continuously, and called the infection period of this fungus to pine forest.

B. **'Shiro' enlargement period**

The third stage is the period in which 'Shiro' enlarges producing the sporocarps. 'Shiro' once formed sometimes disappears or has no sporocarp production, and the 'Shiro' which can survive has been selected among numerous initials of 'Shiro' in early stages. In most cases, the 'Shiro' enlargement depends on the soil conditions, root and microbial flora, and the distribution of 'Shiro' in pine forest has been concentrated into specific site.

In the beginning of this stage, 'Shiro' can be detected by the solitary or gregarious occurrence of fruit bodies, and its mycelial mat is in general relatively shallow. Probably 'Shiro' will be formed as the result of the conjugation of some small mycorrhizal aggregates. It will need 3 to 5 years after the mycorrhiza formation to reach this stage. The developing processes after this stage become more stable than in previous ones because of the antibiotic activities of mycorrhiza²⁰⁾ excluding the other microbes out of its territory.

In the fourth stage with high productivity of sporocarps, 'Shiro' become circular, arc, twisting line, pegan shape or tri-ring according to the fusion of each other.

a. Deformation of 'Shiro', fusion

The examples in duplication are shown in Fig. 14 A, 15 A and 16. Two or three 'Shiros' near formed affected each other before fusing, and the enlargement of both 'Shiro' were depressed by each other. The thickness of active zones increased abnormally, and the sporocarps occurred abundantly on the boundary of 'Shiros'. After such a phenomena continued for a few years, both 'Shiro' fused and deformed to pegan or tri-ring shapes. These 'Shiros' became bigger circles several years later. However, the fusion is not always the cause of high productivity, and there is often no fruit body occurrence on the boundary.

b. Deformation of 'Shiro', 'Ondo-tori'

The fruit body occurring in the center of 'Shiro' has been called 'Ondo-tori', a singer of folk dance among Japanese. The example was shown in Fig. 14 A. It seems that this phenomena resulted from the depression of normal enlargement of 'Shiro' being caused by the existence of some obstacles; rock, tree stumps, microbial colonies in front at the early stage of 'Shiro' development. While the normal enlargement in 'Shiro' was depressed partly by some obstacles, the other parts enlarged outwards and then fused outside surrounding the remained parts. Similar depression has been recognized through all stages. The remained part inside can sometimes produce its fruit body later, and this part disappears soon after the production.

c. Age ring in 'Shiro'

The annual growth of 'Shiro' can be traced by the continuous changes of mycorrhiza, mycelium and soil properties for several years. The example investigated in research area a was shown in Fig. 17. The fruit body occurring positions were marked for 20 years by Dr. HAMADA.

The zone utilized for sporocarp production in 1965 was changing to the zone IV, the one in 1964 was the zone V, and the one in 1963 was the zones VI to VII. The annual growth zones could not be traced in the inner parts distinctly. When the 'Shiro' enlarged repeating regular seasonal variations, the structure like the age ring can be recognized on the 'Shiro' profile.

c. 'Shiro' collapsing period

The fifth stages of 'Shiro' development is the period in which 'Shiro' becomes older and begins to partly disappear by some causes. The fruit bodies in this stage occur on short lines or spots, but subterranean mycelium can survive for a longer term without fruit body production. In old pine stands the production of sporocarps is apt to be variable depending on climate in the fall because of the increase of 'Shiro' in this stage. The active mycorrhizal

zones remain like islands as shown in Fig. 18, and the amount of mycorrhiza decreased because of poor rooting of fresh young roots. Such a collapse of 'Shiro' seems to progress abruptly during a few years.

The active zone of the 'Shiro' was narrower with poor mycorrhiza formation than that in normal state. Saprophytic soil microorganisms were isolated from the active mycorrhizal zone frequently. The recovery of such a 'Shiro' is probably impossible.

The similar phenomena was observed on the profile shown in Fig. 20 by cutting. The fruit bodies occurred gregariously in 1967 around the profile which was made in 1965, digging out a part of 'Shiro' from the edge to the center and buried soon after the investigation. There were not found the zones I and II on the front, and also the zone III' was narrower. From these results and the examples in which the fruit bodies could often occur even after clear cutting of pine trees, it will be considered that the mycelium has the character to unify their colony and to reserve their own nutrients for a certain period.

The collapse of 'Shiro' seems to be caused mainly by the decrease of young roots following the ageing of the pine forest, the increase of antagonistic microbes or organisms, especially mycorrhizal fungi with similar ecological niche, and the succession of microbial flora and fauna in forest.